

网络出版时间:2016-08-09 09:40

DOI:10.13207/j.cnki.jnwafu.2016.09.005

网络出版地址:http://www.cnki.net/kcms/detail/61.1390.S.20160809.0940.010.html

封育和放牧对黄土高原典型草原繁殖更新的影响

赵凌平^{1,2}, 谭世图¹, 白欣¹, 王占彬^{1,2}, 程积民³, 王清义^{1,2}

(1 河南科技大学 动物科技学院, 河南 洛阳 471003; 2 河南省饲草饲料资源开发与畜禽健康养殖院士工作站, 河南 洛阳 471003;

3 中国科学院 水利部 水土保持研究所, 陕西 杨凌 712100)

[摘要] **【目的】**研究封育和放牧管理措施对多年生草地繁殖更新的影响,为退化黄土高原植被恢复和生物多样性维持提供一定的理论依据。**【方法】**在云雾山草原自然保护区实验区内,选取封育 23 年草地和放牧地作为试验样地,采用单位面积挖掘取样法调查后代繁殖更新情况,分析比较了封育和放牧管理措施对地上植被盖度、密度、物种丰富度、多样性,后代繁殖更新密度、无性和有性繁殖密度及 5 种无性繁殖类型密度的影响。**【结果】**与放牧相比,长期封育显著降低了地上植被的密度、物种丰富度和物种多样性,而显著提高了植被盖度、枯落物厚度和枯落物生物量。黄土高原典型草原的植物更新主要以无性繁殖为主,有性繁殖为辅。其中,多年生牧草主要依靠分蘖、根茎和分枝来进行无性繁殖。与放牧地相比,封育 23 年草地更新苗的物种丰富度显著下降,无性繁殖密度显著降低,而有性繁殖密度差异不大。长期封育显著降低了根茎型、分蘖型和分枝型牧草的无性繁殖密度,而对根蘖型和匍匐型牧草的无性繁殖密度影响不显著。**【结论】**在黄土高原典型草原,是以多年生克隆植物为主的草原生态系统,地上植被的繁殖更新更依赖于无性繁殖。封育和放牧措施对多年生草地的无性繁殖影响较大。封育和放牧措施对地上植被物种多样性和密度的影响可通过植物繁殖更新进行调节。

[关键词] 典型草原; 有性繁殖; 繁殖更新; 无性繁殖; 黄土高原

[中图分类号] S812.8

[文献标志码] A

[文章编号] 1671-9387(2016)09-0027-08

Effect of grazing and grazing exclusion management on offspring recruitment in a semiarid steppe on the Loess Plateau

ZHAO Lingping^{1,2}, TAN Shitu¹, BAI Xin¹, WANG Zhanbin^{1,2},
CHENG Jimin³, WANG Qingyi^{1,2}

(1 Animal Science and Technology School, Henan University of Science and Technology, Luoyang, Henan 471003, China;

2 Forage Resources Exploration and Animal Health Cultivation Academician Workstation of Henan Province,

Luoyang, Henan 471003, China; 3 Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and

Ministry of Water Resources, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: **【Objective】**The effects of grazing and grazing exclusion management on offspring recruitment were studied to provide basis for vegetation restoration and maintaining biodiversity on the Loess Plateau. **【Method】**Grazing grasslands and grasslands after 23 years' grazing exclusion in a semi-arid perennial steppe on the Loess Plateau were selected in pilot area of Yunwushan Grassland Nature Reserve. The regeneration was examined using the field root-digging method to analyze the total cover, litter thickness, litter biomass, offspring richness, and offspring numbers between asexual and sexual recruitments

[收稿日期] 2015-02-23

[基金项目] 国家自然科学基金青年基金项目(31302013);河南省教育厅科学技术研究重点项目(13A2302812013);河南科技大学博士启动基金项目(09001634)

[作者简介] 赵凌平(1983—),女,河南漯河人,讲师,博士,主要从事草地生态学研究。E-mail:zlp19830629@163.com

[通信作者] 王清义(1963—),男,河南邓州人,教授,博士,博士生导师,主要从事草地生态学研究。

E-mail:wangqingyi-xc@163.com

with five asexual recruitment types under two management types. 【Result】 Long-term grazing exclusion significantly reduced the density, species richness and species diversity of the above-ground vegetation, while significantly increased vegetation cover, litter thickness and litter biomass compared with grazing grasslands. The asexual offspring recruitment contributed more to vegetation regeneration than the seedling recruitment, and perennial species reproduced asexually mainly via tillers, rhizomes and root crown. Grazed sites had significantly higher species richness assessed by offspring recruitment and higher asexual recruitment numbers than grasslands with 23 years' grazing exclusion. There were no significant differences in sexual recruitment density between grazing grasslands and grasslands with 23 years' grazing exclusion. Grazed grassland had higher density in tiller, rhizome, and branch offspring recruitment than grasslands with 23 years' grazing exclusion, while recruitment from root suckers and stolon was not significantly different among these two treatments. 【Conclusion】 Asexual recruitment played more important role in the semiarid perennial steppe, and grazing and fencing measures had greater impact on asexual recruitment than seedling recruitment. The effects of management on grassland species diversity and density could be adjusted by plant recruitment and regeneration.

Key words: semiarid steppe; sexual recruitment; offspring recruitment; asexual recruitment; the Loess Plateau

暖温性典型草原是黄土高原面积最大的一类草地类型,是在半干旱气候条件下,以旱生多年生草本植物占优势的草原植被。近年来由于过度放牧、乱啃乱挖和人为破坏导致草地的严重退化,载畜量下降,水土保持功能减弱,生态环境不断恶化^[1]。封育作为一种有效的草地管理手段,对黄土高原退化草地和生态环境脆弱草地的生态保护与恢复起着重要的积极作用,已成为该区主要的植被自然恢复措施。植被被封育后,不仅包含生物因素诸如植物生理生态特征和植物繁殖策略的改变,还包含非生物因素诸如光照、水分和养分特征的变化^[2],二者共同影响着植物群落的发展方向。但是以往许多学者在研究封育和放牧对草地的影响时,大部分只侧重于地上植被结构的变化^[3]和土壤理化性质的变化^[4-6],而忽略了植物的繁殖策略在不同管理措施下的特征变化和作用。

繁殖更新是植物生活史中的一个重要过程,在群落动态变化和维持生物多样性方面发挥着重要作用^[7-8]。草地植物有两种更新种群方式,即有性繁殖和无性繁殖。有性繁殖是植物营养繁殖的基础,没有新的实生苗,不可能扩大草群的面积。有性繁殖能够使物种更适应环境改变和维持基因多样性^[9];无性繁殖则可使物种在有限的空间和资源环境利用、逃避环境风险等方面有着明显的优势^[10]。许多植物同时具有有性繁殖和无性繁殖,并存在两种繁殖方式间的权衡来适应某些方式的干扰。赵文智和刘志民^[11]指出,繁殖方式的调整可能是砂生槐(*Sophora moorcroftiana*)适应风沙干扰的最主要对策。

砂生槐在遭受沙埋和砍伐后,以营养繁殖为主,而在其他环境下则以有性繁殖为主。有性繁殖与无性繁殖之间的权衡在不同物种间以及同一物种内不同种群间变化很大。Eriksson^[12-13]指出,与无克隆繁殖的植物相比,克隆繁殖的植物会大大降低有性繁殖的几率。以往有关无性繁殖与有性繁殖的研究主要集中于单个物种,例如积雪草(*Centella asiatica*)^[14],*Leiothrix curvifolia* var. *lanuginosa*、*L. crassifolia*^[15]和 黄 帚 橐 吾(*Ligularia virgaurea*)^[16],而在群落水平上的研究鲜见报道。植物群落在经历放牧、火烧等干扰后,植被的自然恢复能力取决于繁殖库的大小和种群繁殖更新能力的大小。如熊果树(*Arctostaphylos uvaursi*)受到火烧和砍伐后通过营养繁殖迅速恢复^[17]。在黄土高原地区,有关种子库在植被更新与恢复中的作用研究较多^[18-19],对植被繁殖更新的研究却鲜见报道。因此有关管理措施对草地动态变化的影响和机制研究,仅从地上植被和土壤营养的角度研究可能不够全面,需要从繁殖策略的角度进行补充研究,才可能揭示出黄土高原暖温性退化典型草原植被自然恢复过程与机制。为此,本试验开展了封育和放牧对黄土高原典型草原繁殖更新的影响研究,旨在为黄土高原退化草地的植被恢复提供一定的理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于黄土高原云雾山草原自然保护区

(E 106° 21′ ~ 106° 27′, N 36° 10′ ~ 36° 17′), 海拔 1 800~2 100 m。该区处于中温带半干旱气候区, 具有气候干燥, 雨量少而集中, 蒸发量大等特征; 年平均降水量 440.5 mm, 年平均蒸发量 1 330~1 640 mm, 年平均气温 5℃, ≥10℃年积温 2 370~2 882℃, 年日照时数 2 500 h, 年太阳总辐射量 523.35 kJ/cm², 干燥度 1.5~2.0, 无霜期 112~140 d。地带性土壤为黄土母质上发育的淡黑垆土和黄绵土, 土质疏松, 抗蚀抗冲性差, 地下水位深, 土壤水补充能力差。地带性植被为干草原, 草原保护区自 1982 年建立至今, 有种子植物 52 科、131 属、186 种, 主要以旱生和中旱生草本植物为主; 建群种主要有本氏

针茅(*Stipa bungeana*)和大针茅(*S. grandis*), 优势种为百里香(*Thymus mongolicus*)、铁杆蒿(*Artemisia sacrorum*)、冷蒿(*A. frigida*)、星毛委陵菜(*Potentilla acaulis*)和赖草(*Leymus secalinus*)等。

1.2 试验方法

在云雾山草原自然保护区的实验区选取封育 23 年草地(GEG)和放牧地(GG)作为试验样地。其中封育 23 年草地采用铁丝网围栏, 完全排除家畜的采食和践踏; 放牧地为自然放牧状态, 排除了人为刈割, 放牧强度为轻度放牧(2.7 羊单位/hm²)。封育 23 年草地和放牧地的基本情况见表 1。

表 1 封育 23 年草地和放牧地的基本情况

Table 1 Description of grazing grasslands and grasslands sites with 23 years' grazing exclusion

样地 Site	经度 Longitude	纬度 Latitude	海拔/m Altitude	坡向 Aspect	坡度/(°) Slope
GG	106°23'3.30"	36°13'10.41"	1 942	NE	18.23
GEG	106°24'4.64"	36°12'3.42"	1 885	NE	20.35

注:GG. 放牧地;GEG. 封育 23 年草地, 下表同。NE. 东北向。
Note:GG. Grazing grasslands;GEG. Grasslands with 23 years' grazing exclusion. The same below. NE. Northeast.

在每块样地随机选择 4 个小区, 每个小区间距至少 100 m, 每个小区随机设置 5 个 25 cm×25 cm 的样方进行后代繁殖更新调查, 样方间隔至少 5 m。后代繁殖更新调查于 2014 年 7 月进行, 采用单位面积挖掘取样, 参照 Welling 等^[20]的方法来确定繁殖方式, 有性繁殖以实生幼苗的出现来确定; 无性繁殖以分株或分蘖苗等营养枝的出现来确定。在试验区内, 营养繁殖的器官主要有根茎、匍匐茎、分蘖节、分枝和根蘖 5 类, 其他的偶有出现, 因此根据新营养枝形成的特点可迅速确定牧草的无性繁殖。在每个样方内, 记录所有植株个体(包括成年植株和幼苗)及其数量, 然后根据实生苗和萌蘖苗进行分类, 记录所有无性繁殖的数量。本试验不考虑调查后代年龄大小。试验中还根据营养繁殖的器官类别将无性繁殖进一步分为 5 类: 根蘖型、匍匐型、根茎型、分枝型、分蘖型, 其他偶尔出现的忽略不计。

地上植被调查也于 2014 年 7 月进行, 这时植物正处于营养生殖高峰期。在每个小区随机设置 5 个 50 cm×50 cm 的样方进行地上植被调查, 样方间隔至少 5 m。详细记录每个样方中的植被总盖度、种类组成、每种植物的个数、盖度和生物量。

1.3 数据处理

采用物种丰富度(species richness)和 Shannon-Wiener 多样性指数来描述地上植被的物种多样性特征。

Shannon-Wiener 指数(*H*)的计算公式为:

$$H=-\sum_{i=1}^S(P_i\ln P_i)。$$

式中:*S* 为物种总数, *P_i* 为物种 *i* 的数量占有物种总数的比例。

用变异系数(Coefficient of variation, CV)来衡量后代繁殖更新物种丰富度的空间异质性。计算公式为:

$$CV=S/\bar{X}\times 100\%。$$

式中:*S* 为标准差, $\bar{X}$ 为平均数。

用单因素方差分析(ANOVA)比较封育和放牧管理措施对地上植被盖度、密度、物种丰富度、多样性、幼苗丰富度、幼苗数量的影响。方差分析之前, 先对数据进行转换以满足正态分布和方差齐性检验。*P*<0.05 表示差异显著。以上所有分析均通过 SPSS 16.0 软件完成。测定数据用“平均值±标准误”表示。

2 结果与分析

2.1 封育和放牧对黄土高原典型草原地上植被特征的影响

本氏针茅群落是黄土高原典型草原的主要群落类型。由表 2 可见, 在放牧地, 形成了以本氏针茅、大针茅和扁穗冰草(*Agropyron cristatum*)等物种为共同优势种的群落, 群落盖度 76.0%, 物种丰富度为 16.6。牧草在家畜频繁采食条件下, 生长发育

受到抑制,多处于营养生长阶段,生殖枝形成较少;经过 23 年的封育,样地内形成了以本氏针茅为优势种的植物群落,植物群落结构层次分化明显,优势物种单一,枯落物厚度和生物量均增加,群落盖度增至 93.3%。

封育和放牧措施显著影响地上植被盖度、密度、

物种丰富度、Shannon-Wiener 多样性指数、枯落物厚度和枯落物生物量($P<0.05$);与放牧相比,长期封育显著降低了地上植被的密度、物种丰富度和物种多样性,而显著提高了植被盖度、枯落物厚度和枯落物生物量(表 2)。

表 2 封育和放牧措施对黄土高原典型草原地上植被特征的影响
Table 2 Effect of grazing exclusion and grazing management on above-ground vegetation in a semiarid steppe on the Loess Plateau

样地 Site	群落类型 Community type	枯落物厚度/cm Litter thickness	枯落物生物量/ (g·cm ⁻¹) Litter biomass	密度/ (株·m ⁻²) Density	盖度/% Cover	物种丰富度 Species richness	Shannon- Wiener 指数 <i>H</i>
GG	本氏针茅+大针茅+ 扁穗冰草-杂草类群落 Association <i>Stipa bun-</i> <i>geana</i> + <i>S. grandis</i> + <i>Agropyron cristatum</i> - forbs	0.20±0.13 a	3.32±2.28 a	406.00±36.68 a	76.0±2.2 a	16.6±0.9 a	3.285±0.064 a
GEG	本氏针茅群落 Association <i>S. bungeana</i>	4.45±0.22 b	124.35±7.45 b	215.20±15.51 b	93.3±1.1 b	13.9±0.4 b	2.275±0.043 b

注:同列数据后不同小写字母表示 2 块样地差异显著($P<0.05$),表 3 同。
Note: Different lowercase letters in each column indicate significant difference between two sampling plots ($P<0.05$). The same for Table 3.

2.2 封育和放牧对黄土高原典型草原后代繁殖更新物种丰富度的影响

在放牧地,幼苗的物种丰富度是 5~15,变异系数为 29.17%;封育 23 年草地的物种丰富度是 3~10,变异系数为 36.51%,可见封育 23 年草地的物种丰富度变化较大,空间异质性较高。放牧地和封育 23 年草地的物种丰富度情况见图 1。

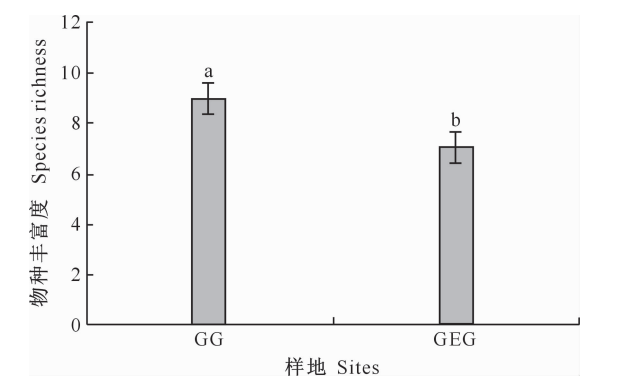


图 1 封育和放牧措施对黄土高原典型草原后代繁殖更新物种丰富度的影响
GG. 放牧地;GEG. 封育 23 年草地;图柱上不同小写字母表示 2 块样地差异显著($P<0.05$),下图同
Fig.1 Effect of grazing exclusion and grazing management on offspring recruitment diversity in a semiarid steppe on the Loess Plateau
GG. Grazing grasslands;GEG. Grasslands with 23 years' grazing exclusion;Different lowercase letters indicate significant differences between two sampling plots($P<0.05$). The same below

由图 1 可见,封育和放牧措施对后代繁殖更新的物种丰富度影响显著($P<0.05$)。与放牧地相比,封育 23 年草地幼苗的物种丰富度显著下降,可见长期封育措施减少了一些物种繁殖更新的机会,而家畜放牧能使更多物种有机会进行繁殖更新。长期封育使本氏针茅群落中的优势种本氏针茅长期占据光照、水分、空间资源,而使其他物种进行繁殖更新的机会减少,只有一些耐阴的伴生种和偶见种出现;而放牧措施抑制了高大草层的发育,促进了下繁禾草、低矮豆科牧草和杂草类的发育,并渐渐取得优势,因此使更多物种有机会繁殖更新。

2.3 封育和放牧对黄土高原典型草原后代繁殖更新数量特征的影响

由图 2 可见,管理措施对草地的后代繁殖更新密度和无性繁殖密度均有显著影响($P<0.05$),而对有性繁殖密度无显著影响($P>0.05$)。封育地的后代繁殖更新密度显著低于放牧地,说明长期封育草地不仅不利于植被更新,反而还起到阻碍作用;与放牧地相比,封育 23 年草地的有性繁殖密度增加,但差异不显著;封育地的无性繁殖密度显著低于放牧地,可见长期封育主要是通过降低无性繁殖密度来抑制草地后代繁殖更新的。云雾山典型草原植被主要以多年生牧草占优势,草地植被的更新主要依靠无性繁殖,封育和放牧措施对草地植被更新的影响也主要是通过调节无性繁殖特征来进行的。

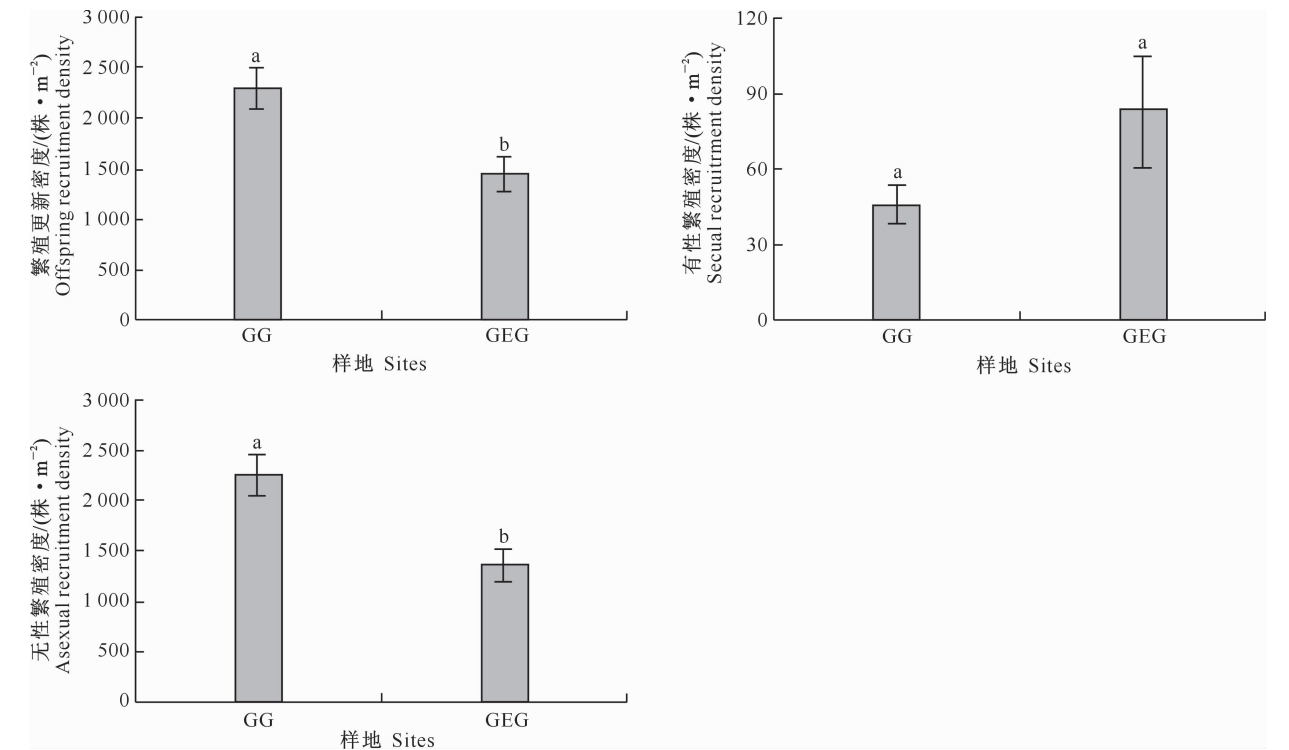


图 2 封育和放牧措施对黄土高原典型草原后代繁殖更新数量的影响
Fig. 2 Effect of grazing exclusion and grazing management on offspring recruitment density in a semiarid steppe on the Loess Plateau

表 3 表明,在 5 类无性繁殖牧草中,封育和放牧措施对根茎型、分蘖型和分枝型牧草的无性繁殖密度影响显著($P<0.05$),而对根蘖型和匍匐型牧草无性繁殖密度影响不显著($P>0.05$);与放牧地相比,根茎型、分蘖型和分枝型牧草无性繁殖密度在封

育 23 年草地均显著降低,匍匐型牧草无性繁殖密度虽也有所降低,但差异不显著,根蘖型牧草无性繁殖密度没有变化。说明在黄土高原典型草原,合理放牧条件下牧草的根茎繁殖能力、分蘖能力和分枝能力增强。

表 3 封育和放牧措施对黄土高原典型草原后代不同类型无性繁殖密度的影响

Table 3 Effect of grazing exclusion and grazing management on density of different asexual offspring types in a semiarid steppe on the Loess Plateau

样地 Site	offspring types in a semiarid steppe on the Loess Plateau					株/m ²
	根茎型 Rhizomes	根蘖型 Root suckers	匍匐型 Stolon	分蘖型 Tillers	分枝型 Root crown	
GG	270±82 a	64±17 a	74±26 a	1 448±167 a	390±90 a	
GEG	112±20 b	64±13 a	28±9 a	1 040±171 b	119±29 b	

2.4 封育和放牧对黄土高原典型草原有性繁殖与无性繁殖权衡关系的影响

用无性繁殖密度与有性繁殖密度之比来分析封育和放牧对 2 种繁殖方式权衡关系的影响。结果(图 3)表明,封育和放牧管理措施对无性繁殖密度与有性繁殖密度之比影响不显著($P>0.05$),说明在黄土高原典型草原地区,这两种方式对有性繁殖与无性繁殖权衡关系无明显影响。

3 讨 论

在黄土高原典型草原,以多年生牧草占优势,草地植物的繁殖更新主要以无性繁殖为主,有性繁殖

为辅,这与野外实际调查结果一致。许多牧草的种子繁殖不是每年进行,而常常是每隔 1 年或数年进行 1 次,并根据自然和环境条件的适应性而定。在封育 23 年草地,优势种本氏针茅虽然形成大量种子,但由于种子形态特征、枯落物深厚、土壤干燥、紧实等原因,自然脱落的种子难以埋入土中,种子不能发芽,即使有些种子发了芽,形成了幼苗,也常因为在土壤水分和养分方面竞争不过母株而死亡,因此牧草为了规避风险,更多地选择无性繁殖来竞争有限资源。Zhao 等^[21]指出,虽然多年生草本植物每年亦可产生大量种子进入到繁殖库中,但真正萌发生成新植株的数量却很少,这可能与幼苗的竞争力

较差有关^[22]。但牧草不会完全放弃有性繁殖,因为
有性繁殖对种子扩散具有重要意义。

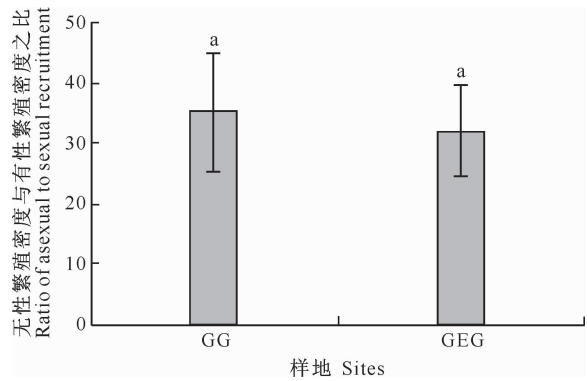


图 3 封育和放牧措施对黄土高原典型草原后代无性繁殖与有性繁殖权衡关系的影响

Fig. 3 Effect of grazing exclusion and grazing management on trade-off of asexual and sexual recruitment in a semiarid steppe on the Loess Plateau

在黄土高原典型草原地区,封育和放牧措施对草地更新的影响较大,而这种影响会随着放牧强度、放牧时期和放牧家畜种类不同而异,也会随着封育年限的不同而不同。在本试验中长期封育草地不仅没有给牧草的繁殖更新提供有利条件,反而抑制了牧草的繁殖更新,特别是抑制了牧草的无性繁殖。长期封育草地降低了后代繁殖更新的物种丰富度,而轻度放牧(2.7 羊单位/hm²)对牧草的繁殖有促进作用,维持了较高的物种多样性,这符合“中度干扰理论”。Connell^[23]提出了中度干扰假说,认为如果干扰间隔期太长,使演替过程发展到顶级期后,多样性并不很高,只有中等干扰程度才能使物种多样性维持最高水平。

本试验中,虽然放牧和封育措施对有性繁殖密度影响不显著,但长期封育提高了有性繁殖密度。放牧家畜啃食牧草的叶子、花或种子降低了种子产量,显著降低了种子雨的数量。封育措施排除了家畜的采食等各种干扰行为,有利于地上植被形成生殖枝,保证有足够的种子落入到种子库,形成更多的种子雨和种子库。文淑均等^[24]研究得出,围栏封育可显著提高青藏高原东缘高寒草甸种子雨的密度。赵凌平等^[25]对黄土高原典型草原种子库的研究发现,封育措施显著提高了种子库密度。王仁忠^[26]研究表明,放牧制约了羊草(*Leymus chinensis*)种群无性繁殖和有性繁殖的更新途径,无性繁殖营养枝密度和有性繁殖种子生物量、结实数和生殖枝分化率均随放牧强度增加显著下降。这与本研究中“放牧抑制了有性繁殖更新途径”的研究结果一致,而与

“放牧有利于无性繁殖”的结果不一致,可能与放牧强度不同有关。宝音陶格涛等^[27]指出,冷蒿的有性繁殖能力会随着放牧压力的增大而减弱,但无性繁殖的匍匐茎枝条数量增加。在一定水淹范围内,野古草(*Arundinella hirta*)植株的有性繁殖会随水淹强度的增加而降低,无性繁殖增强^[28]。朱志红等^[29]也指出,矮蒿草(*Kobresia humilis*)每分株的分蘖数随着放牧强度的增大而增加。本试验中封育和放牧措施显著影响无性繁殖密度,主要来自于根茎型、分蘖型和分枝型牧草无性繁殖的贡献;对根茎型禾草来说,适度放牧可促进根茎上枝条的萌蘖,使其产生更多的枝条,同时还可以使根茎节间变短;对丛生禾草来说,放牧可使分蘖增加。杨利民等^[30]指出,适当的放牧干扰,可以通过家畜的啃食作用,抑制植物的长高,促进根茎禾草和丛生禾草增加分蘖,这与本研究结果一致。

克隆植物存在着有性繁殖与无性繁殖之间的权衡,这两种繁殖方式之间的权衡关系具有重要的生态学意义。本研究表明,放牧和封育措施对有性繁殖与无性繁殖权衡关系无明显影响。这一研究结果是基于群落水平的,而对于同一克隆种群来说,两种繁殖方式之间比例的变化主要取决于水分、光照和温度 3 大生态因子的变化。王洪义等^[31]指出,环境条件越恶劣,克隆植物越倾向于将更大比例分配于无性繁殖;同时还指出在严酷的环境下,植物之间竞争往往是克隆植物占优势,无性繁殖占优势。本研究区域内,年均蒸发量远大于年均降水量,水分是限制植物生长和分布的主要因素,在严重缺水的情况下,克隆植物就成为本地区的优势植物。

4 结 论

黄土高原典型草原以多年生牧草占优势,植被更新主要以无性繁殖为主,有性繁殖为辅。其中,多年生牧草主要依靠分蘖、根茎和分枝等方式来进行无性繁殖。与放牧地相比,封育 23 年草地更新苗的物种丰富度显著下降,无性繁殖密度显著降低。封育措施显著降低了根茎型、分蘖型和分枝型牧草的无性繁殖密度,而对根蘖型和匍匐型牧草的无性繁殖密度影响不显著。

[参考文献]

[1] 程 杰,呼天明,程积民. 黄土高原半干旱区云雾山封禁草原 30 年植被恢复对气候变化的响应 [J]. 生态学报, 2010, 30 (10): 2630-2638.

- Cheng J, Hu T M, Cheng J M. Response of vegetation restoration to climate change during the past 30 years in enclosed grassland of Yunwu Mountain in semi-arid region of the Loess Plateau [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(10): 2630-2638.
- [2] Shrestha G, Stahl P D. Carbon accumulation and storage in semi-arid sagebrush steppe: effects of long-term grazing exclusion [J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2008, 125: 173-181.
- [3] Li W J, Li J H, Lu J F, et al. Legume-grass species influence plant productivity and soil nitrogen during grassland succession in the eastern Tibet Plateau [J]. *Applied Soil Ecology*, 2010, 44(2): 164-169.
- [4] Ishak Y, Peter B. Soil organic matter chemistry changes upon secondary succession in Imperata Grasslands, Indonesia; a pyrolysis-GC/MS study [J]. *Geoderma*, 2012, 173: 94-103.
- [5] Wang D, Wu G L, Zhu Y J, et al. Grazing exclusion effects on above- and below-ground C and N pools of typical grassland on the Loess Plateau (China) [J]. *Catena*, 2014, 123: 113-120.
- [6] Wu X, Li Z S, Fu B J, et al. Effects of grazing exclusion on soil carbon and nitrogen storage in semi-arid grassland in Inner Mongolia, China [J]. *Chinese Geographical Science*, 2014, 24(4): 479-487.
- [7] Grubb P J. The maintenance of species richness in plant communities; the importance of the regeneration niche [J]. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 1977, 52: 107-145.
- [8] Wu G L, Li W, Li X P, et al. Grazing as a mediator for maintenance of offspring diversity: sexual and clonal recruitment in alpine grassland communities [J]. *Flora*, 2011, 206: 241-245.
- [9] Nathan R, Muller-Landau H C. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2000, 15: 278-285.
- [10] Lovett D L. Population dynamics and local specialization in a clonal plant *Ranunculus repens*: I. the dynamics of ramets in contrasting habitats [J]. *Journal of Ecology*, 1981, 69: 743-755.
- [11] 赵文智, 刘志民. 西藏特有灌木砂生槐繁殖生长对海拔和沙埋的响应 [J]. *生态学报*, 2002, 22(1): 134-138.
- Zhao W Z, Liu Z M. Responses of growth and reproduction of *Sophora moorcroftiana* to altitude and sand-burying in Tibet [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(1): 134-138.
- [12] Eriksson O. Evolution of seed dispersal and recruitment in clonal plants [J]. *Oikos*, 1992, 63: 439-448.
- [13] Eriksson O. Clonal life histories and the evolution of seed recruitment [C]//de Kroon H, van Groenendaal. The ecology and evolution of clonal plants. Leiden: Backbuys Publishers, 1997: 211-226.
- [14] Singh P, Singh J S. Recruitment and competitive interaction between ramets and seedlings in a perennial medicinal herb, *Centella asiatica* [J]. *Basic and Applied Ecology*, 2002, 3: 65-76.
- [15] Coelho F F, Capelo C, Figueira J E C. Seedlings and ramets recruitment in two rhizomatous species of rupestrian grassland: *Leiothrix curvifolia* var. *lanuginosa* and *Leiothrix crassifolia* (Eriocaulaceae) [J]. *Flora*, 2008, 203: 152-161.
- [16] Wu G L, Hu T M, Liu Z H. Trade-off of sexual and asexual recruitment in a dominant weed *Ligularia virgaurea* (Maxim.) in alpine grasslands (China) [J]. *Polish Journal of Ecology*, 2010, 58: 81-86.
- [17] del Barrio J, Luis Calabuig E, Tárrega R. Vegetative response of *Arctostaphylos uvaursi* to experimental cutting and burning [J]. *Plant Ecology*, 1999, 145: 191-195.
- [18] Wang N, Jiao J Y, Jia Y F, et al. Germinable soil seed banks and the restoration potential of abandoned cropland on the Chinese hilly-gullied Loess Plateau [J]. *Environmental Management*, 2010, 46: 367-377.
- [19] Zhao L P, Su J S, Wu G L, et al. Long-term effects of grazing exclusion on aboveground and belowground plant species diversity in a steppe of the Loess Plateau, China [J]. *Plant Ecology and Evolution*, 2011, 144(3): 313-320.
- [20] Welling P, Laine K. Regeneration by seeds in alpine meadow and heath vegetation in sub-arctic Finland [J]. *Journal of Vegetation Science*, 2002, 13: 217-226.
- [21] Zhao L P, Wu G L, Shi Z H. Post-fire species recruitment in a semiarid perennial steppe on the Loess Plateau [J]. *Australian Journal of Botany*, 2013, 61: 29-35.
- [22] Aarssen L. Death without sex; the problem of the small and selection for reproductive economy in flowering plants [J]. *Evolutionary Ecology*, 2008, 22: 279-298.
- [23] Connell J H. Diversity in tropical rain forests and coral reefs [J]. *Science*, 1978, 199(4335): 1302-1310.
- [24] 文淑均, 李伟, 杜国桢. 围栏封育对青藏高原东缘高寒草甸种子雨的影响 [J]. *草业科学*, 2012, 29(3): 333-340.
- Wen S J, Li W, Du G Z. Effects of enclosure on seed rain of alpine meadow in the eastern Tibetan Plateau [J]. *Pratacultural Science*, 2012, 29(3): 333-340.
- [25] 赵凌平, 程积民, 万惠娥, 等. 黄土高原草地封育与放牧条件下土壤种子库特征 [J]. *草业科学*, 2008, 25(10): 78-83.
- Zhao L P, Cheng J M, Wan H E, et al. Characteristics of soil seed banks in grassland under fencing and grazing in Loess Plateau [J]. *Pratacultural Science*, 2008, 25(10): 78-83.
- [26] 王仁忠. 放牧影响下羊草种群生殖生态的研究 [J]. *应用生态学报*, 2000, 11(3): 399-402.
- Wang R Z. Effect of grazing on reproduction in *Leymus chinensis* population [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2000, 11(3): 399-402.
- [27] 宝音陶格涛, 李艳梅, 贾建芬, 等. 牧压梯度下冷蒿有性繁殖器官变化特征的观察分析 [J]. *内蒙古大学学报(自然科学版)*, 2000, 31(3): 311-313.
- Bao Y T, Li Y M, Jia J F, et al. The change of feature of the generative propagation of *Artemisia frigida* under different grazing gradients [J]. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Neimongol(Natural Science)*, 2000, 31(3): 311-313.
- [28] 付天飞, 曾波, 叶小齐, 等. 野古草 (*Arundinella hirta*) 对水

- 淹逆境的生殖响应 [J]. 西南师范大学学报(自然科学版), 2005, 30(2): 325-328.
- Fu T F, Zeng B, Ye X Q, et al. The reproductive responses of *Arundinella hirta* individual to flooding [J]. Journal of South-west China Normal University (Natural Science), 2005, 30(2): 325-328.
- [29] 朱志红, 王 刚, 赵松岭. 不同放牧强度下矮嵩草克隆分株种群的动力与调节 [J]. 生态学报, 1994, 14(1): 40-45.
- Zhu Z H, Wang G, Zhao S L. Dynamics and regulation of clonal ramet population in *Komresia humilis* under different stocking intensities [J]. Acta Ecologica Sinica, 1994, 14(1): 40-45.
- [30] 杨利民, 韩 梅, 李建东. 中国东北样带草地群落放牧干扰植物多样性的变化 [J]. 植物生态学报, 2001, 25(1): 110-114.
- Yang L M, Han M, Li J D. Plant diversity change in grassland communities along a grazing disturbance in the northeast China transect [J]. Acta Phytocologica Sinica, 2001, 25(1): 110-114.
- [31] 王洪义, 王正文, 李凌浩, 等. 不同生境中克隆植物的繁殖倾向 [J]. 生态学杂志, 2005, 24(6): 670-676.
- Wang H Y, Wang Z W, Li L H, et al. Reproductive tendency of clonal plants in various habitats [J]. Chinese Journal of Ecology, 2005, 24(6): 670-676.

(上接第 21 页)

- [18] 宋翠翠, 曹国宪, 张 莉, 等. 大肠杆菌表达 GST-A β 42 融合蛋白的纯化条件及鉴定 [J]. 现代生物医学进展, 2008, 8(12): 2453-2456.
- Song C C, Cao G X, Zhang L, et al. Optimal purification condition and identification of GST-A β 42 expression in *Escherichia coli* [J]. Progress in Modern Biomedicine, 2008, 8(12): 2453-2456.
- [19] 车 婧, 韩金祥, 王世立. 促进包涵体蛋白复性的几种有效添加剂 [J]. 医学分子生物学杂志, 2004, 1(2): 122-125.
- Che J, Han J X, Wang S L. Several additives that effectively improve protein refolding [J]. J Med Mol Biol, 2004, 1(2): 122-125.

(上接第 26 页)

- [8] Gall L, Chene N, Dahirel M, et al. Expression of epidermal growth factor receptor in the goat cumulus-oocyte complex [J]. Molecular Reproduction and Development, 2004, 67: 439-445.
- [9] Gall L, Boulesteix C, Ruffini S, et al. EGF-induced EGF-receptor and MAP kinase phosphorylation in goat cumulus cells during *in vitro* maturation [J]. Molecular Reproduction and Development, 2005, 71(4): 489-494.
- [10] Quinn J A, Graeber C T, Frackelton A R, et al. Coordinate regulation of estrogen-mediated fibronectin matrix assembly and epidermal growth factor receptor transactivation by the G protein-coupled receptor, GPR30 [J]. Journal of Molecular Endocrinology, 2009, 23: 1052-1064.
- [11] Peyton C, Thomas P. Involvement of epidermal growth factor receptor signaling in estrogen inhibition of oocyte maturation mediated through the G protein-coupled estrogen receptor (Gper) in zebrafish (*Danio rerio*) [J]. Biology of Reproduction, 2011, 85: 42-50.
- [12] Ge C, Yu M, Zhang C. G protein-coupled receptor 30 mediates estrogen induced proliferation of primordial germ cells via EGFR/Akt/-catenin signaling pathway [J]. Endocrinology, 2012, 153: 3504-3516.
- [13] Bologa C G. Virtual and biomolecular screening converge on a selective agonist for GPR30 [J]. Nature Chemical Biology, 2006, 2: 207-212.
- [14] Dennis M K, Burai R, Ramesh C, et al. *In vivo* effects of a GPR30 antagonist [J]. Nature Chemical Biology, 2009, 5(6): 421-427.
- [15] Pandey D P, Lappano R, Albanito L, et al. Estrogenic GPR30 signalling induces proliferation and migration of breast cancer cells through cTGF [J]. Embo Journal, 2009, 28: 523-532.
- [16] Filardo E J, Thomas P. GPR30: a seven-transmembrane-spanning estrogen receptor that triggers EGF release [J]. Trends in Endocrinology and Metabolism, 2005, 16: 362-367.
- [17] Albanito L, Lappano R, Madeo A, et al. G-protein-coupled receptor 30 and estrogen receptor are involved in the proliferative effects induced by atrazine in ovarian cancer cells [J]. Environmental Health Perspectives, 2008, 116: 1648-1655.