

放牧方式影响高寒草地矮生嵩草种子大小与数量的关系

董全民^{1,2} 赵新全^{2,3} 刘玉祯¹ 冯 斌¹ 俞 旻¹ 杨晓霞¹ 张春平¹ 曹 铨¹
刘文明^{1*}

¹青海大学畜牧兽医科学院, 青海省畜牧兽医科学院, 青海省高寒草地适应性管理重点实验室, 西宁 810016; ²青海大学省部共建三江源生态与高原农牧业国家重点实验室, 西宁 810016; ³中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810008

摘 要 种子大小和种子数量变异是植物适合度研究的核心问题, 探究不同大型草食动物对嵩草(*Kobresia* spp.)草地优势种子大小与数量的影响, 有助于了解其繁殖策略和种群更新机制。该研究依托青藏高原高寒草地-家畜系统适应性管理技术平台, 对不放牧(对照)、牦牛单牧、藏羊单牧、牦牛藏羊1:2混牧、牦牛藏羊1:4混牧、牦牛藏羊1:6混牧6个放牧处理下矮生嵩草(*K. humilis*)的种子大小和数量特征, 种子大小和数量与生殖性状的关系, 种子大小和数量的权衡关系进行研究。结果显示: 1)放牧处理增加矮生嵩草种子大小15%以上, 增加种子数量30%以上; 除了牦牛藏羊1:2混牧处理, 其他放牧处理与对照相比种子大小变异系数降低15%以上, 种子数量变异系数降低25%以上。2) Pearson相关分析结果显示, 放牧处理下矮生嵩草种子数量、种子大小与生殖相关性状均呈正相关关系。3)放牧处理增加了矮生嵩草种子大小与数量的权衡, 单条生殖枝质量是影响种子大小与数量权衡的重要性状。研究表明, 即使是中度放牧, 家畜依旧是矮生嵩草资源获取的限制性因子; 长期的放牧改变了矮生嵩草性状间的潜在联系和权衡关系, 稳定了种子大小和种子数量特征, 并通过提高种子大小和种子数量的方式优化繁殖策略, 提高了子代的竞争力和适合度。

关键词 高寒草地; 矮生嵩草; 中度放牧; 放牧方式; 种子大小; 种子数量

董全民, 赵新全, 刘玉祯, 冯斌, 俞旻, 杨晓霞, 张春平, 曹铨, 刘文明 (2022). 放牧方式影响高寒草地矮生嵩草种子大小与数量的关系. 植物生态学报, 46, 1018-1026. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0134

Effects of different herbivore assemblage on relationship between *Kobresia humilis* seed size and seed number in an alpine grassland

DONG Quan-Min^{1,2}, ZHAO Xin-Quan^{2,3}, LIU Yu-Zhen¹, FENG Bin¹, YU Yang¹, YANG Xiao-Xia¹, ZHANG Chun-Ping¹, CAO Quan¹, and LIU Wen-Ting^{1*}

¹Academy of Animal Science and Veterinary Medicine, Qinghai University, Qinghai Academy of Animal Science and Veterinary Medicine, Qinghai Provincial Key Laboratory of Adaptive Management on Alpine Grassland, Xining 810016, China; ²State Key Laboratory of Plateau Ecology and Agriculture in the Three River Head Waters Region, Qinghai University, Xining 810016, China; and ³Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China

Abstract

Aims Seed size and number variation is the core issue in the study of plant fitness. Exploring the grazing effects of different large herbivore assemblage on the relationship between seed size and number of dominant species in *Kobresia* grasslands, is helpful to understand the reproductive strategy and population regeneration mechanism.

Methods This research was conducted on the technical platform of adaptive management of alpine grassland-livestock system on the Qingzang Plateau. There were six grazing treatments: no grazing (control), single yak grazing, single Xizang sheep grazing, yak:Xizang sheep grazing ratios of 1:2, 1:4 and 1:6. And we analyzed the reproductive characteristics of *K. humilis*, the relationship between seed size, seed number and its tradeoff.

Important findings The results showed that: 1) Grazing treatment increased the seed size and seed number of *K. humilis* by more than 15% and 30%, respectively. The variation coefficient of seed size decreased by at least 15% under other grazing treatments except for yak:Xizang grazing ratio of 1:2. While the variation coefficient of seed number decreased by more than 25%. 2) Pearson correlation analysis showed that there were positive correlation

收稿日期Received: 2022-04-11 接受日期Accepted: 2022-07-22

基金项目: 青海省科技基础条件平台项目(2020-ZJ-T07)和国家自然科学基金(U20A2007和32160340)。Supported by the Qinghai Science and Technology Basic Condition Platform (2020-ZJ-T07) and the National Natural Science Foundation of China (U20A2007 and 32160340).

* 通信作者Corresponding author (qhdxlwt@163.com)

between seed size, seed number and reproductive traits under grazing treatments. 3) Grazing treatments increased the tradeoff between seed size and seed number which was largely affected by the mass of single reproductive branch. The results suggest that even at moderate grazing, livestock are still the limiting factors for the acquisition of resources. Long-term grazing changes the potential relationship and tradeoff among the traits of *K. humilis*, stabilizes the features of seed size and seed number. The reproductive strategy of *K. humilis* is optimized by increasing seed size and seed number, which improves the near-ground competitiveness and fitness of offsprings.

Key words alpine grassland; *Kobresia humilis*; moderate grazing; herbivore grazing assemblage; seed size; seed number

Dong QM, Zhao XQ, Liu YZ, Feng B, Yu Y, Yang XX, Zhang CP, Cao Q, Liu WT (2022). Effects of different herbivore assemblage on relationship between *Kobresia humilis* seed size and seed number in an alpine grassland. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 46, 1018-1026. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0134

种子大小和种子数量变异是植物适合度研究的核心问题,是影响种群动态、种间相互作用和群落演替的关键因素(Muller-Landau, 2003),是生活史性状和资源调控策略的综合体现,具有重要的生态与演化意义。这是因为种子大小和数量能够显著影响植物种群更新的补充(韩大勇等, 2021)和在新生境中的竞争(Maron *et al.*, 2012)。Rees和Westoby (1997)构建的模型表明,由于不同大小种子的非对称竞争,在与小种子物种的直接竞争中,大种子物种通常都可获得优势;而小种子由于数量的优势,通常也会找到未被占据的新生境。这意味着相同的物种,若种子大小趋于小型化,表明该物种倾向于提高扩散能力,反之,则倾向于提高竞争能力(Leishman & Murray, 2001)。

经验证据证明,种子较大有利于物种进行竞争-定植权衡(Coomes & Grubb, 2003),但多数关于维持种子大小多样性的理论解释集中表现于群落种子大小的平均水平(Kisdi & Geritz, 2003),未深入考虑生境变化引起的个体不同器官资源分配。研究发现,花序内部资源竞争会引起不同位置果实大小与数量变异;植物获取养分、水分等资源量随季节的推移逐渐减少,到花期结束时,较早成熟的果实显著大于较晚成熟的果实(刘文亭和董全民, 2021)。Muller-Landau (2010)种子大小多样性模型表明,较大的种子主要优势并非竞争力,而是对各种逆境的耐受力,尤其在动物频繁扰动的生境,植物个体内部种子大小变异是维持种群稳定的重要机制。

大型草食动物对植物组织的下行调控作用会导致植物资源需求和生产之间的不平衡(Orr *et al.*, 2022),营养物质的再分配(张扬建等, 2020)和碳同化的减少(孙殿超等, 2016),进而影响个体的生存和种群的更新。植物可以通过提高再生能力(张艳芬等,

2019)和生殖潜力(Liu *et al.*, 2020)减轻草食动物带来的损失。研究发现,尽管大型草食动物会减小草本植物垂直维度的竞争(Díaz *et al.*, 2007),但提高了生殖期内植物向生殖枝调度资源的能力(Liu *et al.*, 2020)。在中度放牧干扰下,针茅属(*Stipa*)植物同一个体种子质量可相差3倍以上(Liu *et al.*, 2018)。也有研究认为,草食动物不会影响植物的种子数量,因为种子最终会通过动物的消化道进行远距离传播(Mackay *et al.*, 2021)。因此,种子大小和数量模式可以清晰地了解植物个体采取的生态策略、种群发展方向以及动物与植物的对抗博弈与协同演化。

本研究依托于青藏高原高寒草地-家畜系统适应性管理技术平台作为模式生态系统,以嵩草(*Kobresia* spp.)草地的主要优势种矮生嵩草(*K. humilis*)为模式植物,从矮生嵩草的种子大小(以种子质量来衡量, Lönnberg & Eriksson, 2013)和种子数量的关系出发,来解释矮生嵩草种群对放牧方式调控的响应机理。这将为制定青藏高原高寒草地的合理利用策略提供理论基础与数据支撑。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

放牧实验区位于青海省海北州西海镇高寒草地-家畜系统适应性管理技术平台(37.53° N, 101.55° E),平均海拔为3 050 m,属高原大陆性气候,年平均气温1.5 °C,年日照时间2 580–2 750 h,年降水量为400 mm左右,降水多集中在5–9月,约占全年降水量的80%以上。土壤类型为高山草甸土。草地植物群落总盖度较高(85%以上),植物群落中矮生嵩草和紫花针茅(*Stipa purpurea*)为主要优势种,其重要值分别为11.88%和25.64%,次优势种主要为干生蒿草(*Carex aridula*)、垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、星

毛茛菜(*Potentilla acaulis*)等。

1.2 矮生嵩草概况

矮生嵩草属莎草科薹草亚科嵩草属植物(图1), 是中生性密丛型多年生根茎植物, 具有耐寒、耐旱、耐辐射、耐强风及耐贫瘠的特点。高3–15 cm, 秆丛生, 具钝三棱, 叶线形, 一般短于或等长于秆, 扁平。矮生嵩草发达的地下根茎营养繁殖系统具有快速繁殖、扩散、占领新生态位等特点; 结合李积兰和李希来(2016)的研究以及课题组前期进行的物候期观测发现, 研究区矮生嵩草的有性繁殖一般在5月中旬已完成抽穗, 5月下旬进入盛花期, 6月上旬已形成果实雏形, 6月中下旬果实基本成熟。

1.3 放牧实验设计

放牧开始前, 本研究选用的实验样地位于连续的同一块草地, 地势相对平坦, 环境相对均匀, 有效地控制了本底和空间异质性的差异(Yang *et al.*, 2019)。放牧实验于2014年开始, 每年的放牧时间为高寒草地植物生长季(6–10月), 放牧期夜间不归牧, 但会根据牧草生长情况动态调整放牧天数, 使得牧草利用率始终为50%–55%, 当牧草利用率高于55%, 将家畜转移至临近草地进行放牧(刘玉祯等, 2022)。放牧实验采用随机区组实验设计, 所有放牧处理的



图1 矮生嵩草繁殖个体图示。

Fig. 1 Picture of reproductive individual of *Kobresia humilis*.

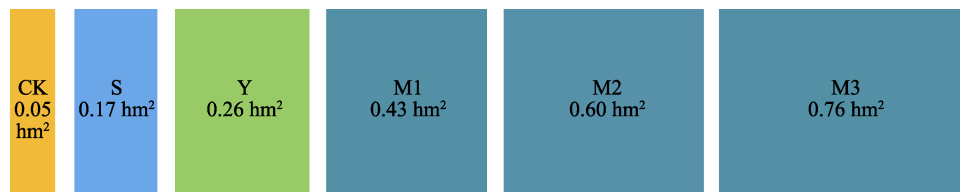


图2 放牧实验小区面积示意图。CK, 不放牧; M1, 牦牛藏羊1:2混牧; M2, 牦牛藏羊1:4混牧; M3, 牦牛藏羊1:6混牧; S, 藏羊单独放牧; Y, 牦牛单独放牧。

Fig. 2 Plots diagram and area of grazing experiments. CK, no grazing; M1, M2 and M3 representing yak and Xizang sheep grazing ratios with 1:2, 1:4 and 1:6; S, single Xizang sheep grazing; Y, single yak grazing.

放牧强度均为中等放牧强度(11.6羊单位·km⁻²), 放牧处理设有不放牧(对照)(CK)、牦牛单牧(Y)、藏羊单牧(S)、牦牛藏羊1:2混牧(M1)、牦牛藏羊1:4混牧(M2)、牦牛藏羊1:6混牧(M3)(图2), 每个处理设有3个重复, 共有18个实验小区, 每个放牧小区均由1.2 m高的网围栏分隔。放牧期间不进行补饲, 每2天添加一次饮用水。为保证实验的一致性, 选择同龄的公牦牛和公藏羊, 牦牛年龄为1.5 a, 体质量为(100 ± 5) kg, 藏羊年龄为1 a, 体质量为(30 ± 2) kg。每头牦牛为3个羊单位, 每只藏羊为1个羊单位, 每个处理所需的草地面积根据羊单位进行计算, 以保证所有处理的放牧强度是一致的。放牧前对家畜进行了投药驱虫, 以确保家畜在放牧期间的正常采食和代谢活动(Yang *et al.*, 2019)。

1.4 数据获取

1.4.1 实验材料

为获取实验样地矮生嵩草生殖个体生殖枝的相关数据, 本研究于2021年6月下旬进行野外取样。在每个实验小区内, 随机选取器官相对完好的矮生嵩草生殖个体各10株, 每个处理共计30株, 将植株个体用剪刀齐地剪起, 立即带回室内阴凉处处理。本实验共取样180株。

1.4.2 指标获取

在分离不同器官后, 为保证所测指标的精度及误差最小化, 本实验采用十万分之一天平测量每株矮生嵩草的单粒种子大小(种子质量, Lönnberg & Eriksson, 2013), 同时测量了每株矮生嵩草的种子数量。之后将新鲜的植物材料置于105 °C烘箱中杀青10 min, 分别将矮生嵩草营养枝、生殖枝置于65 °C鼓风干燥箱中烘干至恒质量, 称量样品干质量, 单条生殖枝质量, 即可获得矮生嵩草个体总质量、矮生嵩草生殖枝质量占比、个体种子总质量。

1.5 数据处理

利用一般线性模型分析CK、Y、S、M1、M2、

M3处理下矮生嵩草个体种子数量和种子大小, 并进行Duncan多重比较, 数据以平均值±标准误表示, 同时本研究采用变异系数(变异系数=标准差/平均值)来表示种子数量和种子大小的变异情况。将各放牧处理内矮生嵩草生殖个体生殖相关性状与种子数量、种子大小数据标准化后, 利用Pearson相关分析进行统计分析, 并在0.05和0.01水平进行显著性检验。以上统计分析在R 3.6.1软件中完成。

种子数量和种子大小的权衡分析。量化两种功能权衡关系的一种简单方法是计算各功能间的均方根偏差(RMSD)(Lu *et al.*, 2014)。虚线表示无权衡, 并将坐标系均分成两部分, 均方根偏差为坐标中点偏离虚线的垂直距离, 距离越远, 权衡关系越强烈, 距离越近, 协同关系越强, 如图3中C点表示无权衡, A点表示向种子大小权衡, B点表示向种子数量权衡。

首先, 对矮生嵩草生殖个体的种子数量和种子大小进行无量纲化处理(公式1), 处理后的数据范围在0–1之间。

$$ES_{\text{std}} = \frac{ES_{\text{obs}} - ES_{\text{min}}}{ES_{\text{max}} - ES_{\text{min}}} \quad (1)$$

式中, ES_{std} 表示标准化后有利于种子(数量或大小)的相对值, ES_{obs} 表示观测值, ES_{min} 和 ES_{max} 表示观测值中的最小值和最大值。

$$RMSD = \sqrt{\frac{1}{n-1} \times \sum_{i=1}^n (ES_i - \overline{ES})^2} \quad (2)$$

式中, ES_i 表示无量纲处理后第*i*个观测值, $\overline{ES}$ 表示

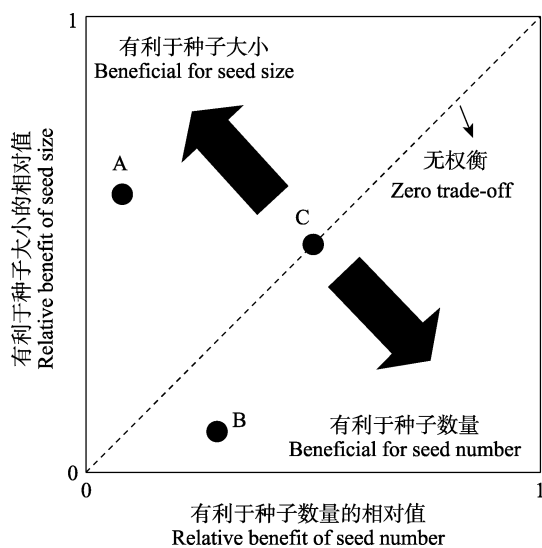


图3 种子数量和种子大小的权衡关系模式图。

Fig. 3 Trade-off relationship pattern diagram between seed size and seed number.

平均数。

为进一步了解各放牧处理下矮生嵩草生殖个体生殖相关性状对种子数量、种子大小权衡关系的影响, 本研究使用偏最小二乘法构建个体总质量、生殖枝质量占比、单条生殖枝质量、个体种子总质量、种子数量和种子大小权衡的回归方程。根据所得回归方程(公式3)即可知变量投影的重要性(VIP)。

$$VIP_j = \sqrt{\frac{q \sum_{h=1}^m r^2(Y, t_h) w_{hj}^2}{\sum_{h=1}^m r^2(Y, t_h)}} \quad (3)$$

式中, q 为自变量的个数, $r(Y, t_h)$ 为两个观测变量的协方差, w_{hj} 是轴 w_h 的第*j*个分量。变量VIP越大, 该变量对种子数量和种子大小权衡影响越强。若变量 $VIP > 1$, 则认为该变量是影响种子数量和种子大小权衡的重要指标; 若变量 $VIP < 0.5$, 则认为该变量是种子数量和种子大小权衡的非重要指标。

2 结果

2.1 种子数量与种子大小特征

相比CK, Y、S、M1、M2、M3处理下的种子大小分别提高了36.19%、25.64%、15.02%、34.80%、30.82%, 种子数量分别提高了132.73%、120.08%、70.68%、32.53%、160.84%。多重比较结果显示, Y、S、M3处理下矮生嵩草种子大小和种子数量显著高于CK(图4)。M1种子数量显著高于CK(图4B), 种子大小却无显著差异(图4A)。相比CK, Y、S、M2、M3处理下种子大小变异系数依次减小了30.03%、20.74%、32.33%、16.99%, 种子数量变异系数依次减小了34.84%、29.58%、27.24%、26.93%; 而M1处理下种子大小和种子数量变异系数仅增加了1.20%、1.52%(图5)。

2.2 种子数量与种子大小与矮生嵩草生殖相关性状的关系

Pearson相关分析结果显示, 各放牧处理矮生嵩草种子数量、种子大小与个体总质量、生殖枝质量占比、单条生殖枝质量、个体种子总质量均呈正相关关系, 其中种子数量与个体总质量、生殖枝质量占比、个体种子总质量呈显著正相关关系; 在CK处理中, 种子大小、种子数量与单条生殖枝质量呈负相关关系(表1)。

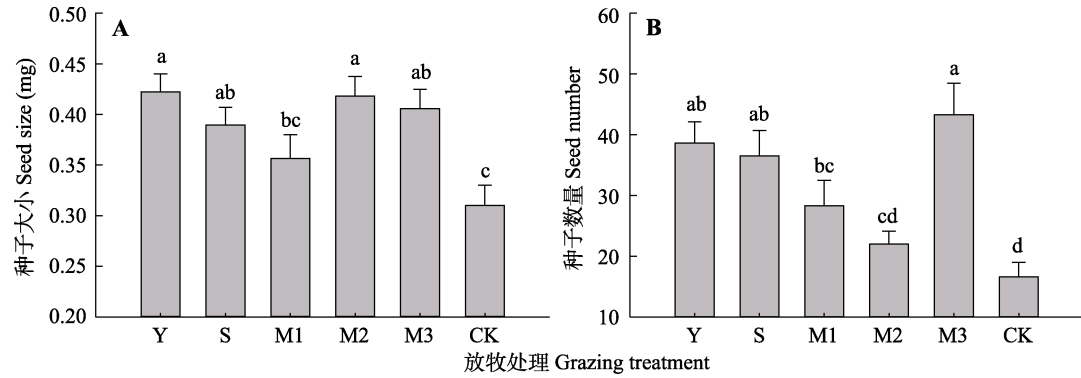


图4 放牧对高寒草地矮生嵩草种子大小(A)和种子数量(B)的影响(平均值±标准误)。CK, 不放牧; M1, 牦牛藏羊1:2混牧; M2, 牦牛藏羊1:4混牧; M3, 牦牛藏羊1:6混牧; S, 藏羊单独放牧; Y, 牦牛单独放牧。不同小写字母表示不同放牧处理之间差异显著 ($p < 0.05$)。

Fig. 4 Effects of herbivore grazing assemblage on the seed size (A) and seed number (B) of *Kobresia humilis* in an alpine grassland (mean $\pm$ SE). CK, no grazing; M1, M2 and M3 representing yak and Xizang sheep grazing ratios with 1:2, 1:4 and 1:6; S, single Xizang sheep grazing; Y, single yak grazing. Different lowercase letters indicate significant difference among different grazing treatments ($p < 0.05$).

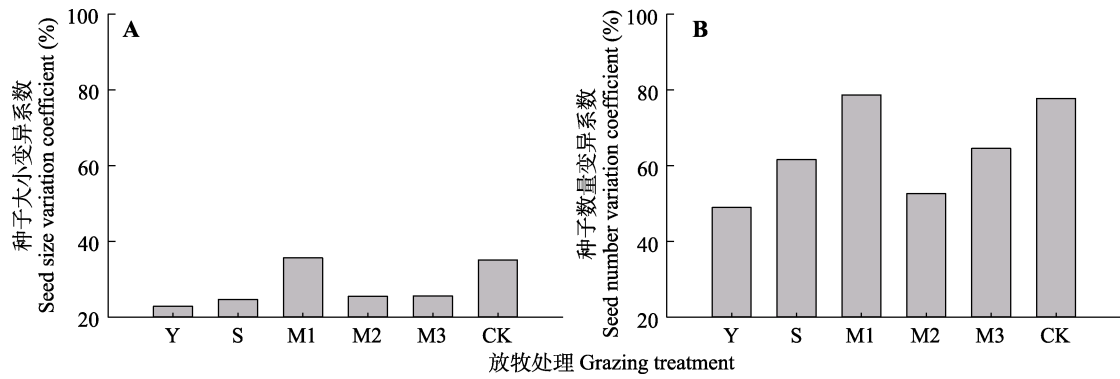


图5 高寒草地矮生嵩草种子大小(A)和种子数量(B)变异系数。CK, 不放牧; M1, 牦牛藏羊1:2混牧; M2, 牦牛藏羊1:4混牧; M3, 牦牛藏羊1:6混牧; S, 藏羊单独放牧; Y, 牦牛单独放牧。

Fig. 5 Coefficient variation of seed size (A) and seed number (B) of *Kobresia humilis* in alpine grassland. CK, no grazing; M1, M2 and M3 representing yak and Xizang sheep grazing ratios with 1:2, 1:4 and 1:6; S, single Xizang sheep grazing; Y, single yak grazing.

表1 种子数量和种子大小与矮生嵩草生殖相关性的Pearson相关关系

Table 1 Pearson correlation between seed size, seed number and reproductive related traits of *Kobresia humilis*

放牧处理 Grazing treatment	种子性状 Seed trait	生殖相关性状 Reproductive related trait			
		个体总质量 Total individual mass	生殖枝质量占比 Proportion of reproductive branch mass	单条生殖枝质量 Mass of single reproductive branch	个体种子总质量 Total individual seed mass
牦牛单独放牧 Single yak grazing (Y)	种子大小 Seed size	0.275	0.318	0.298	0.408*
藏羊单独放牧 Single Xizang sheep grazing (S)		0.076	0.039	0.172	0.241
牦牛藏羊1:2混牧 Yak:Xizang sheep grazing ratio of 1:2 (M1)		0.014	0.132	0.335	0.258
牦牛藏羊1:4混牧 Yak:Xizang sheep grazing ratio of 1:4 (M2)		0.181	0.112	0.535**	0.391*
牦牛藏羊1:6混牧 Yak:Xizang sheep grazing ratio of 1:6 (M3)		0.090	0.069	0.223	0.285
不放牧 No grazing (CK)		0.234	0.280	-0.114	0.432*
Y	种子数量 Seed number	0.738**	0.459*	0.112	0.915**
S		0.299*	0.746**	0.273	0.937**
M1		0.553**	0.495**	0.352	0.929**
M2		0.706**	0.532**	0.062	0.869**
M3		0.779**	0.386*	0.245	0.910**
CK		0.594**	0.626**	-0.019	0.965**

*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$.

2.3 种子数量与种子大小的权衡

权衡分析结果显示, 各放牧处理下种子数量与种子大小的权衡关系依次为 $CK < M1 < Y < M2 < S < M3$, 且M1、CK处理下种子数量与种子大小的权衡值不足其他放牧处理的1/5; 从倾向性分析, S、M2、M3处理矮生嵩草的权衡更倾向于种子数量, Y、M1处理矮生嵩草的权衡更倾向于种子大小(图6)。为明确矮生嵩草生殖性状对种子数量与种子大小权衡关系的影响程度, 通过构建偏最小二乘回归方程确定了各性状的VIP, 结果显示, 在各放牧处理中, 矮生嵩草单条生殖枝重量是影响种子数量与种子大小权衡的重要性状(VIP > 1); 在Y处理中, 生殖枝重量占比是影响种子数量与种子大小权衡的重要性状, 而其他放牧处理中VIP < 1 (图7)。

3 讨论

放牧干扰下种子大小、种子数量特征具有重要的演化与生态学意义(Wu *et al.*, 2015)。研究发现, 放牧显著增加了植物的种子大小和种子数量(Xie *et al.*, 2016), 本研究结果与该结果较一致, 即相比不放牧, 中等强度的放牧提高了高寒草地矮生嵩草的种子大小和种子数量。这是因为在中度放牧下, 家畜会优先采食适口性较高的物种, 如禾本科物种,

降低了其他高草植物的高度和种间竞争强度(张艳芬等, 2019), 使得矮生嵩草能够快速生长发育或克隆繁殖, 占领更多的土地资源并形成“环”状株丛(李积兰和李希来, 2016), 进而获取更多资源并将其投入到有性繁殖中, 形成一个良性循环。该结果在种子性状维度上支持了放牧优化假说。一般而言, 在多年生草本植物的直接竞争中, 较大的种子通常比较小的种子更具优势, 如更高的存活率, 更快的发芽速率, 更强的幼苗生长等(Lönnberg & Eriksson, 2013); 然而, 较大的种子也伴随着较弱的传播能力和较高采食率的风险(Gómez, 2004), 但放牧家畜的长期采食也会增加矮生嵩草对其颖果机械保护组织的投入, 例如增厚种皮、增加外表致密度等(李积兰和李希来, 2016), 增加种子的大小(质量), 进而增加了矮生嵩草抵御恶劣生境的潜力。因此, 我们认为中度放牧一定程度地改变了矮生嵩草的生长环境和有性繁殖策略, 增大了对子代的投资, 通过提高种子大小和种子数量的方式来提高矮生嵩草子代的近地竞争力和适合度, 进而维持甚至逐渐扩大其在群落中的优势地位。这一假说一定程度地解释了我们野外观测到的现象, 即在2014年放牧实验开始后, 实验小区内的矮生嵩草种群优势度在逐年提升。

除牦牛藏羊1:2混牧处理, 其他放牧处理种子大小和种子数量的变异系数均在一定程度地降低。变异系数的大小在某种程度上说明了该物种对环境适应的广泛程度, 其变异的幅度越大, 适应的环境越广, 相反, 小的变异系数则体现着较小的可塑性, 表明了性状值更为聚集和稳定(刘文亨等, 2015), 这暗示了经过8年的放牧胁迫, 矮生嵩草的种子性状可能已趋于稳定并形成了固定的有性繁殖策略; 而在不放牧和牦牛藏羊1:2混牧中, 矮生嵩草的种子性状较分散, 体现了较强的可塑性, 这意味着不放牧和牦牛藏羊1:2混牧下矮生嵩草种子具有多种功能, 既可以通过产生小种子进行远距离扩散, 也可以产生大种子在竞争激烈的生境中提高生存概率, 提升了矮生嵩草的竞争-定植策略。该结果说明在中度放牧下, 牦牛藏羊1:2混牧的放牧组合是一种理想的高寒草地利用方式。

放牧处理下矮生嵩草种子大小和种子数量与生殖相关性状均呈正相关关系, 暗示了高寒草地的植物在家畜的长期作用下, “幸存者”往往会形成自己独特的生活策略(Liu *et al.*, 2020), 即处于青藏高

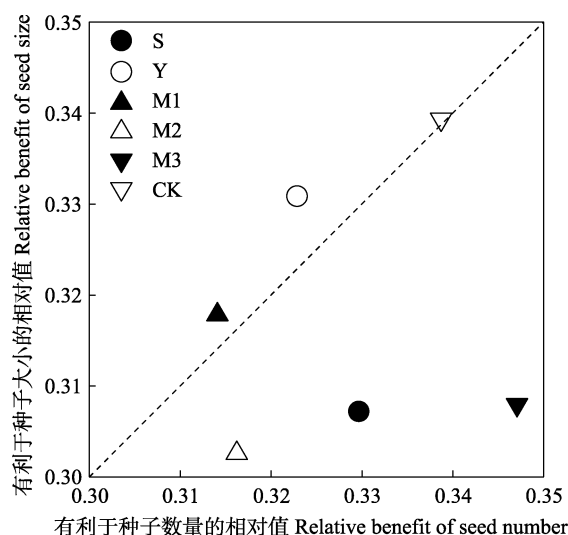


图6 不同放牧处理矮生嵩草种子数量与种子大小的权衡关系图。CK, 不放牧; M1, 牦牛藏羊1:2混牧; M2, 牦牛藏羊1:4混牧; M3, 牦牛藏羊1:6混牧; S, 藏羊单独放牧; Y, 牦牛单独放牧。

Fig. 6 Trade-off relationship between seed size and seed number of *Kobresia humilis* under different grazing treatments. CK, no grazing; M1, M2 and M3 representing yak and Xizang sheep grazing ratios with 1:2, 1:4 and 1:6; S, single Xizang sheep grazing; Y, single yak grazing.

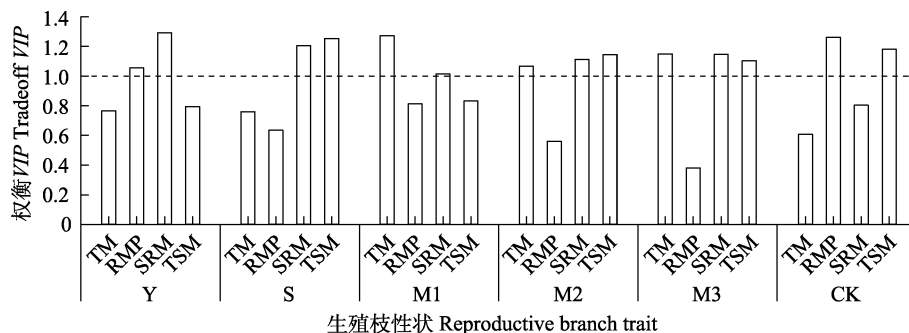


图7 不同放牧处理矮生嵩草生殖相关性状与种子数量与种子大小权衡的变量投影重要性(VIP)。CK, 不放牧; M1, 牦牛藏羊1:2混牧; M2, 牦牛藏羊1:4混牧; M3, 牦牛藏羊1:6混牧; S, 藏羊单独放牧; Y, 牦牛单独放牧。RMP, 生殖枝质量占比; SRM, 单条生殖枝质量; TM, 个体总质量; TSM, 个体种子总质量。虚线表示VIP = 1。

Fig. 7 Variable importance in projection values (VIP) of seed size and seed number trade-off by reproductive related traits under different grazing treatments. CK, no grazing; M1, M2 and M3 representing yak and Xizang sheep grazing ratios with 1:2, 1:4 and 1:6; S, single Xizang sheep grazing; Y, single yak grazing. RMP, proportion of reproductive branch mass; SRM, mass of single reproductive branch; TM, total individual mass; TSM, total individual seed mass. The dotted line indicates VIP = 1.

原、放牧、繁殖期的矮生嵩草个体, 由于可获取资源难度高且资源数量有限, 植物种功能性状间的资源分配处于协同状态, 有利于有性繁殖的演化和种群的更新与存活。此外, 放牧处理增加了矮生嵩草种子大小与种子数量的权衡, 这一结果表明即使是中度放牧, 家畜依旧会是植物资源获取的限制性因子。生活史理论能够很好地解释这一现象, 这是因为家畜高效的采食会强烈地损伤植物光合作用器官(Shroff *et al.*, 2008), 减少植物的光合作用器官面积致使植物可获取资源量减少, 进而导致种子输出存在大小与数量之间的权衡。从混合放牧角度分析, 本研究发现, 矮生嵩草种子大小和种子数量的权衡随放牧处理中藏羊数量的增加而增加, 进一步说明了藏羊放牧会改变矮生嵩草繁殖性状间的潜在关系, 这可能归因于不同种类家畜所具有的口、牙齿和消化系统等解剖学特征, 更重要的是来源于家畜的体型大小所产生的巨大差异。一般而言, 藏羊窄小的口和高度弯曲的拱形门齿形态更适宜采食较为低矮的植物, 牦牛“舌扫荡齿切”式的采食方式更适合采食相对较高的植物, 而矮生嵩草高度通常在3–10 cm, 因此, 藏羊放牧会改变高寒草地矮生嵩草的性状间的潜在关系。而从种子大小和种子数量的权衡倾向性来分析, 我们认为可能存在两种不同机制: 1) 藏羊轻度的采食(牦牛藏羊1:2混牧处理)或无藏羊采食(仅牦牛单独放牧)会刺激并触发矮生嵩草的种子保护机制, 将更多的资源分配给种皮提升其物理防御(Zhang & Zhang, 2008; Zunzunegui, 2010), 增厚的种皮可以有效地提升种子经家畜消化道后的存活

概率; 2) 藏羊的采食会提升生理补偿机制, 如提升植物的光合作用速率(Rosenthal & Kotanen, 1994)和调动储存储备等途径, 并通过影响种子单条生殖枝质量、个体种子总质量的重要性来影响其对种子数量权衡倾向性, 提升矮生嵩草种子数量的变异幅度进而提高矮生嵩草的种子适合度。

4 结论

本研究认为, 中度放牧下牦牛藏羊1:2混牧的放牧组合是一种理想的高寒草地利用方式; 即使在中度放牧, 家畜依旧是高寒草地矮生嵩草资源获取的限制性因子; 长期的放牧处理改变了矮生嵩草性状间的潜在联系和权衡关系, 稳定了种子数量和种子大小特征, 并通过提高种子大小和种子数量的方式优化了繁殖策略, 提高了子代的近地竞争力和适合度。

参考文献

- Coomes DA, Grubb PJ (2003). Colonization, tolerance, competition and seed-size variation within functional groups. *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 283-291.
- Díaz S, Lavorel S, McIntyre S, Falczuk V, Casanoves F, Milchunas DG, Skerpe C, Rusch G, Sternberg M, Noy-Meir I, Landsberg J, Zhang W, Clark H, Campbell BD (2007). Plant trait responses to grazing—A global synthesis. *Global Change Biology*, 13, 313-341.
- Gómez JM (2004). Bigger is not always better: conflicting selective pressures on seed size in *Quercus ilex*. *Evolution*, 58, 71-80.
- Han DY, Zhang W, Yiliyasi N, Yang YF (2021). Recruitment limitation of plant population regeneration. *Chinese*

- Journal of Plant Ecology*, 45, 1-12. [韩大勇, 张维, 努尔买买提·依力亚斯, 杨允菲 (2021). 植物种群更新的补充限制. 植物生态学报, 45, 1-12.]
- Kisdi É, Geritz SAH (2003). Competition-colonization trade-off between perennial plants: exclusion of the rare species, hysteresis effects and the robustness of coexistence under replacement competition. *Evolutionary Ecology Research*, 5, 529-548.
- Leishman MR, Murray BR (2001). The relationship between seed size and abundance in plant communities: model predictions and observed patterns. *Oikos*, 94, 151-161.
- Li JL, Li XL (2016). Research progress on environmental adaptability of *Kobresia humilis* in alpine meadow. *Ecological Science*, 35, 156-165. [李积兰, 李希来 (2016). 高寒草甸矮嵩草的环境适应性研究进展. 生态科学, 35, 156-165.]
- Liu WT, Dong QM (2021). *The Ecology of Seeds*. Science and Technology Literature Press, Beijing. [刘文亭, 董全民 (2021). 种子生态学. 科学技术文献出版社, 北京.]
- Liu WT, Sun SX, Zhang CP, Lv SJ, Dong QM (2020). Linking plant spatial aggregation with reproductive traits and near-source seed dispersal: ecological adaptation to heavy grazing. *Journal of Plant Ecology*, 13, 489-498.
- Liu WT, Wang TL, Zhang S, Ding LJ, Wei ZJ (2018). Grazing influences *Stipa breviflora* seed germination in desert grasslands of the Inner Mongolia Plateau. *PeerJ*, 6, e4447. DOI: 10.7717/peerj.4447.
- Liu WT, Wei ZJ, Lü SJ, Sun SX, Dai JZ, Yan BL (2015). Above-ground biomass in *Stipa breviflora* desert grassland at different organizational scales. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 21, 912-918. [刘文亭, 卫智军, 吕世杰, 孙世贤, 代景忠, 闫宝龙 (2015). 短花针茅荒漠草原不同组织尺度地上生物量. 应用与环境生物学报, 21, 912-918.]
- Liu YZ, Sun CC, Liu WT, Yang XX, Feng B, Shi G, Zhang X, Li CD, Yang ZZ, Gao J, Zhang XF, Yu Y, Zhang CP, Dong QM (2022). Response of keystone species changes in alpin grassland plant communities to different herbivore assemblage grazing. *Acta Ecologica Sinica*, 18. DOI: 10.5846/stxb2021110072757. [刘玉祯, 孙彩彩, 刘文亭, 杨晓霞, 冯斌, 时光, 张雪, 李彩弟, 杨增增, 高婕, 张小芳, 俞旻, 张春平, 董全民 (2022). 高寒草地植物群落关键种对不同放牧家畜组合放牧的响应. 生态学报, 18. DOI: 10.5846/stxb2021110072757.]
- Lönnberg K, Eriksson O (2013). Rules of the seed size game: contests between large-seeded and small-seeded species. *Oikos*, 122, 1080-1084.
- Lu N, Fu BJ, Jin TT, Chang RY (2014). Trade-off analyses of multiple ecosystem services by plantations along a precipitation gradient across Loess Plateau landscapes. *Landscape Ecology*, 29, 1697-1708.
- MacKay J, Nikiforuk K, Szojka M, Little CJ, Fleri JR, Germain RM (2021). Animals connect plant species and resources in a meta-ecosystem. *Landscape Ecology*, 36, 1621-1629.
- Maron JL, Pearson DE, Potter T, Ortega Y (2012). Seed size and provenance mediate the joint impacts of disturbance and seed predation on community assembly. *Journal of Ecology*, 100, 1492-1500.
- Muller-Landau HC (2003). Seeds of understanding of plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100, 1469-1471.
- Muller-Landau HC (2010). The tolerance-fecundity tradeoff and the maintenance of diversity in seed size. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107, 4242-4247.
- Orr D, Bui A, Klope M, McCullough IM, Lee M, Motta C, Mayorga S, Konicek K, Young HS (2022). Context-dependent effects of shifting large herbivore assemblages on plant structure and diversity. *Journal of Ecology*, 110, 1312-1327.
- Rees M, Westoby M (1997). Game-theoretical evolution of seed mass in multi-species ecological models. *Oikos*, 78, 116-126.
- Rosenthal JP, Kotanen PM (1994). Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution*, 94, 145-148.
- Shroff R, Vergara F, Muck A, Svatos A, Gershenzon J (2008). Nonuniform distribution of glucosinolates in *Arabidopsis thaliana* leaves has important consequences for plant defense. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105, 6196-6201.
- Sun DC, Li YL, Zhao XY, Luo YY, Bi JD (2016). Effects of grazing and enclosure on net ecosystem carbon exchange in the Horqin sandy grassland. *Journal of Desert Research*, 36, 93-102. [孙殿超, 李玉霖, 赵学勇, 罗亚勇, 毕京东 (2016). 围封和放牧对科尔沁沙质草地净生态系统碳交换量的影响. 中国沙漠, 36, 93-102.]
- Wu GL, Shang ZH, Zhu YJ, Ding LM, Wang D (2015). Species-abundance-seed-size patterns within a plant community affected by grazing disturbance. *Ecological Applications*, 25, 848-855.
- Xie LN, Chen WZ, Gabler CA, Han L, Guo HY, Chen Q, Ma CC, Gu S (2016). Effects of grazing intensity on seed production of *Caragana stenophylla* along a climatic aridity gradient in the Inner Mongolia steppe, China. *Journal of Arid Land*, 8, 890-898.
- Yang XX, Dong QM, Chu H, Ding CX, Yu Y, Zhang CP, Zhang YF, Yang ZZ (2019). Different responses of soil element contents and their stoichiometry (C:N:P) to yak grazing and Tibetan sheep grazing in an alpine grassland on the eastern Qinghai-Tibetan Plateau. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 285, 106628. DOI: 10.1016/j.agee.2019.106628.
- Zhang H, Zhang Z (2008). Endocarp thickness affects seed removal speed by small rodents in a warm temperate

- broad-leaved deciduous forest, China. *Acta Oecologica*, 34, 285-293.
- Zhang YF, Yang XX, Dong QM, Zhang CP, Yu Y, Yang ZZ, Feng B, Chu H, Wei LN, Zhang XF (2019). Effects of mixed grazing of yak and Tibetan sheep on feed intake of grazing livestock and plant compensation growth. *Acta Agrestia Sinica*, 27, 1607-1614. [张艳芬, 杨晓霞, 董全民, 张春平, 俞旻, 杨增增, 冯斌, 褚晖, 魏琳娜, 张小芳 (2019). 牦牛和藏羊混合放牧对放牧家畜采食量和植物补偿性生长的影响. 草地学报, 27, 1607-1614.]
- Zhang YJ, Zhu JT, Shen RN, Wang L (2020). Research progress on the effects of grazing on grassland ecosystem. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44, 553-564. [张扬建, 朱军涛, 沈若楠, 王荔 (2020). 放牧对草地生态系统影响的研究进展. 植物生态学报, 44, 553-564.]
- Zunzunegui M, Ain-Lhout F, Jáuregui J, Barradas MD, Boutaleb S, Álvarez-Cansino L, Esquivias MP (2010). Fruit production under different environmental and management conditions of argan, *Argania spinosa* (L.). *Journal of Arid Environments*, 74, 1138-1145.

责任编辑: 石培礼 编辑: 乔鲜果