

Plant Regenerative Strategies
in the Horqin Sand Land

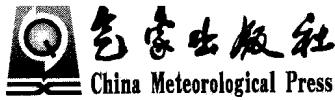
科尔沁沙地 植物繁殖对策

刘志民 等 著 ◎

3.44

科尔沁沙地植物繁殖对策

刘志民 等 著



内 容 简 介

植物繁殖对策具有极其重要的干扰适应意义,受到了空前重视。本书作者以在科尔沁沙地近些年研究工作为基础,从生植物候、植冠种子库、黏液繁殖体、种子形态、土壤种子库、种子萌发和营养繁殖等方面论述了植物繁殖对策,重点讨论了繁殖对策与植物沙生适应性的关系。同时,评述了相关领域研究现状,介绍了一些研究方法。尤其适合于从事沙地植被恢复和植物多样性保护研究人员阅读。

图书在版编目(CIP)数据

科尔沁沙地植物繁殖对策/刘志民等著. —北京:
气象出版社, 2010. 6

ISBN 978-7-5029-4985-3

I. ①科… II. ①刘… III. ①沙漠-植物-繁殖-研究-内蒙古
IV. ①Q948.44

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2010)第 089460 号

出版发行:气象出版社

地 址:北京市海淀区中关村南大街 46 号

邮 政 编 码:100081

总 编 室:010-68407112

发 行 部:010-68409198

网 址:<http://www.cmp.cma.gov.cn>

E-mail: qxcb@263.net

责 编:王元庆 王小甫

终 审:黄润恒

封面设计:博雅思企划

责任技编:吴庭芳

印 刷:北京中新伟业印刷有限公司

开 本:787mm×1092mm 1/16

印 张:9

字 数:237 千字

版 次:2010 年 7 月第 1 版

印 次:2010 年 7 月第 1 次印刷

印 数:1~1200

定 价:36.00 元

本书如存在文字不清、漏印以及缺页、倒页、脱页等,请与本社发行部联系调换

前　言

植物繁殖对策是指植物使其适合度(生活期繁殖成功率)达到最大的可遗传生活史繁殖行为(Gross 1987)。

繁殖对策涉及营养繁殖、种子形态、土壤种子库、种子传播和萌发等众多方面,是诸多经典生态学理论(如 $r-K$ 选择、 $c-s-r$ 对策等)的基石。目前理论生态学家正致力于检验“植物是否主要借助生理特性适应气候变化而主要借助繁殖特性适应干扰”假设。繁殖对策能解释植物如何侵入、繁衍和消失,是生态恢复和生物多样性保护的基础。

我国植物生活史繁殖对策研究起步较早,但直到上世纪 80 年代以后才趋于兴盛。近几年我国植物繁殖对策研究进入了蓬勃发展阶段,但生态系统包含不全面、多物种比较研究少、综合研究少等问题很突出,现有研究尚不能满足生态恢复和植物多样性保护需求。

半干旱风沙区生态脆弱性强,植被类型丰富,土地荒漠化和生物多样性丧失严重。认识种群发生、发展和灭亡过程、群落的形成和演变过程以及不同斑块间的物种流通过程利于提出有效的生态恢复和生物多样性保护方案。认识植物繁殖对策则是认识这些过程的基础,但相关研究还很少。

科尔沁沙地位于中国北方农牧交错区,面积约 5.3 万 km^2 ,荒漠化和生物多样性丧失形势严峻。现有植物繁殖对策研究还不能解决如下问题:1)植物怎样通过繁殖对策适应不同方式的干扰?2)不同干扰强度时植物表现何种繁殖对策格局?3)繁殖对策如何与植物多样性丧失及杂草入侵关联?

从 2002 年开始,我们借助比较研究方法,通过考虑空间尺度和格局效应,在科尔沁沙地研究了生殖物候、植冠种子库、黏液繁殖体、种子形态、土壤种子库、种子萌发和营养繁殖等方面的繁殖对策,建立了区域性种子生态学数据库、揭示了沙生植物通过繁殖适应风沙活动的机制,丰富了半干旱草原风沙区植物繁殖对策理论,提出了生态恢复和植物多样性保护建议。

本书是作者六年研究工作的总结。本书每章大致包括 3 部分内容:1)本领域的学科进展和面临的挑战;2)在科尔沁沙地的研究结果;3)主要结论和进一步研究的方向。为了给类似研究提供方法借鉴,在一些章节描述了具体研究方法。我们希望本书能在植物繁殖对策研究、科尔沁沙地植被恢复和植物多样性保护方面

具有理论、技术和研究方法上的参考价值。

先后参加主要研究工作的包括刘志民、李雪华、李荣平、闫巧玲、马君玲、刘博、骆永明、王红梅等。本书由刘志民主持编写,闫巧玲、刘博协助做了编写协调工作。第1、8章由刘博撰写,第2章由刘志民撰写,第3、4章由马君玲撰写,第5、6、7章由闫巧玲撰写。统稿由刘志民完成。

研究和出版得到了中国科学院沈阳应用生态研究所创新课题“半干旱风沙区草地植被对干扰的响应:植物功能型研究”和“半干旱沙丘区植被恢复对尺度和空间格局依赖关系研究”、国家自然科学基金课题“科尔沁沙地流动沙丘和固定沙丘土壤种子库时空格局比较(40671119)”和“半干旱沙区流动沙丘与丘间低地过渡带的植被过程研究(30870468)”以及国家科技支撑计划课题“退化草地保护和恢复关键技术研究(2006BAC01A12)”和“内蒙古东部沙地草场风蚀沙化控制技术研究与试验示范(2006BAD26B04)”的资助。

感谢中国科学院沈阳应用生态研究所荒漠化研究组组长蒋德明研究员对研究工作的长期支持。特别感谢东北大学曹成有教授为部分实验提供仪器和场所。感谢寇振武研究员、南寅镐研究员、阿拉木萨副研究员在植物鉴定、试验设计等方面提供的帮助和建议。感谢已经毕业和在读的研究生张乐、王秀梅、闫守刚、翟杉杉、邓徐等在不同方面给予的帮助。

限于水平,谬误定然不少,敬请相关人士不吝赐教。

刘志民

2009年6月于沈阳

目 录

前言

第1章 科尔沁沙地概况	(1)
1.1 地理位置	(1)
1.2 地质地貌特征	(2)
1.3 土壤和水文特征	(2)
1.4 气候特征	(2)
1.5 植被特征	(2)
1.5.1 沙丘植被	(3)
1.5.2 草甸植被	(3)
1.5.3 森林植被	(3)
参考文献	(3)
第2章 生殖物候	(4)
2.1 植物生殖物候研究现状	(4)
2.2 科尔沁沙地植物生殖物候	(6)
2.2.1 主要沙丘灌木的生殖物候及其适应意义	(6)
2.2.2 固定沙丘一年生植物出苗及其与水热条件的关系	(8)
2.2.3 主要草甸植物的生殖物候及在不同利用方式下的种群消长	(9)
2.3 结语	(14)
参考文献	(15)
第3章 植冠种子库	(20)
3.1 植冠种子库研究现状	(20)
3.2 科尔沁沙地植物植冠种子库及其功能	(21)
3.2.1 研究方法	(21)
3.2.2 具有种子推迟脱落现象的植物及其在不同景观中的分布	(27)
3.2.3 沙生植物的种子脱落动态和机制	(29)
3.2.4 沙生植物植冠宿存种子的活力维持	(34)
3.2.5 沙生植物植冠种子库对种子库时空格局的影响	(34)
3.2.6 沙生植物植冠储藏种子的埋藏对种子萌发和幼苗出土的调节	(38)
3.3 结语	(40)

参考文献	(42)
第4章 黏液繁殖体	(44)
4.1 黏液繁殖体研究现状	(44)
4.2 科尔沁沙地植物黏液繁殖体及其功能	(45)
4.2.1 研究方法	(45)
4.2.2 黏液繁殖体植物及黏液物质量	(50)
4.2.3 黏液物质的水合和脱水作用	(51)
4.2.4 黏液物质的黏沙作用	(52)
4.2.5 自然种子及去除黏液层种子的漂浮比较	(55)
4.2.6 自然种子、去除黏液层种子和黏沙种子的萌发比较	(56)
4.3 结语	(56)
参考文献	(57)
第5章 种子形态	(58)
5.1 种子形态研究现状	(58)
5.2 科尔沁沙地种子形态及功能	(60)
5.2.1 研究方法	(60)
5.2.2 种子重量及形状特点	(62)
5.2.3 种子附属物特点	(69)
5.2.4 种子形态与植物结种量	(69)
5.2.5 种子形态与种子持久性	(70)
5.2.6 种子形态与沙丘物种多度	(71)
5.3 结语	(72)
参考文献	(72)
第6章 土壤种子库	(75)
6.1 土壤种子库研究现状	(75)
6.2 科尔沁沙地沙丘土壤种子库时空格局及生态功能	(78)
6.2.1 研究方法	(78)
6.2.2 沙丘土壤种子库空间格局与物种组成的关系	(83)
6.2.3 沙丘土壤种子库时间格局与幼苗出土的关系	(88)
6.2.4 持久土壤种子库的特征和功能	(94)
6.3 结语	(97)
参考文献	(97)
第7章 种子萌发	(101)
7.1 种子萌发研究现状	(101)
7.2 科尔沁沙地主要植物种子萌发特性及适应意义	(103)
7.2.1 研究方法	(103)
7.2.2 储藏方式对不同休眠强度植物种子萌发率的影响	(104)
7.2.3 储藏方式对不同生态类群植物种子萌发率的影响	(105)
7.2.4 储藏方式对不同生活型植物种子萌发率的影响	(110)

7.2.5 储藏方式对种子萌发格局的影响	(110)
7.3 结语	(110)
参考文献	(111)
第8章 营养繁殖	(113)
8.1 营养繁殖与风沙活动适应研究现状	(113)
8.2 科尔沁沙地植物营养繁殖及其对风沙流动性的适应	(114)
8.2.1 研究方法	(114)
8.2.2 营养繁殖植物的地位	(116)
8.2.3 植物适应沙埋的营养繁殖机制	(120)
8.2.4 植物适应风蚀的营养繁殖机制	(121)
8.3 结语	(129)
参考文献	(132)

Contents

Introduction

Chapter 1 General situation of Horqin Sand Land	(1)
1. 1 Geographical location	(1)
1. 2 Geological and geomorphological characteristics	(2)
1. 3 Soil and hydrological characteristics	(2)
1. 4 Climatic characteristics	(2)
1. 5 Vegetation characteristics	(2)
1. 5. 1 Dune vegetation	(3)
1. 5. 2 Meadow vegetation	(3)
1. 5. 3 Forest vegetation	(3)
References	(3)

Chapter 2 Plant reproductive phenology	(4)
2. 1 Current research focuses	(4)
2. 2 Reproductive phenology in Horqin Sand Land	(6)
2. 2. 1 Reproductive phenology of major dune shrubs and its implications	(6)
2. 2. 2 Relationships between seedlings emergence of annuals and hydrothermal conditions on the fixed dune	(8)
2. 2. 3 Relationships between reproductive phenology and population dynamics of major meadowplants under different grassland use patterns	(9)
2. 3 Conclusion remarks	(14)
References	(15)

Chapter 3 Canopy seed bank	(20)
3. 1 Current research focuses	(20)
3. 2 Canopy seed bank and its functions in Horqin Sand Land	(21)
3. 2. 1 Methods	(21)
3. 2. 2 Plants with canopy seed bank and their distribution in various landscapes	(27)
3. 2. 3 Seed release dynamics and mechanism in psammophytes	(29)
3. 2. 4 Viability of canopy-stored seed in psammophytes	(34)
3. 2. 5 Effects of canopy-stored seeds in psammophytes on spatio-temporal	

pattern of seed bank	(34)
3.2.6 Regulations of burial of canopy—stored seeds on germination and seedling emergence in psammophytes	(38)
3.3 Conclusion remarks	(40)
References	(42)
Chapter 4 Myxospermy	(44)
4.1 Current research focuses	(44)
4.2 Myxospermy and its functions in Horqin Sand Land	(45)
4.2.1 Methods	(45)
4.2.2 Myxospermy and mucilage mass	(50)
4.2.3 Hydration and dehydration of mucilage	(51)
4.2.4 Ability of mucilage in sand adhesion	(52)
4.2.5 Comparison of buoyancy between mucilaginous and mucilage-removed seeds	(55)
4.2.6 Comparison of germinability among mucilaginous, mucilage-removed and sand-adhered seeds	(56)
4.3 Conclusion remarks	(56)
References	(57)
Chapter 5 Seed morphology	(58)
5.1 Current research focuses	(58)
5.2 Seed morphology and its functions in Horqin Sand Land	(60)
5.2.1 Methods	(60)
5.2.2 Seed mass and shape	(62)
5.2.3 Seed appendages	(69)
5.2.4 Relationship between seed morphology and production	(69)
5.2.5 Relationship between seed morphology and persistence	(70)
5.2.6 Relationship between seed morphology and species abundance on sand dunes	(71)
5.3 Conclusion remarks	(72)
References	(72)
Chapter 6 Soil seed bank	(75)
6.1 Current research focuses	(75)
6.2 Spatio-temporal pattern of seed bank and its functions in Horqin Sand Land	(78)
6.2.1 Methods	(78)
6.2.2 Relationship between spatio—temporal pattern of seed bank and species composition on dunes	(83)
6.2.3 Relationship between seed bank dynamics and seedling emergence on dunes	(88)
6.2.4 Characteristics and functions of persistent seed bank	(94)
6.3 Conclusion remarks	(97)
References	(97)

Chapter 7 Seed germination	(101)
7.1 Current research focuses	(101)
7.2 Seed germination of common plants and its functions in Horqin Sand Land	(103)
7.2.1 Methods	(103)
7.2.2 Effects of different storages on seed germination of plant species with different dormant intensities	(104)
7.2.3 Effects of different storages on seed germination of plant species belonging to various functional groups	(105)
7.2.4 Effects of different storages on seed germination of plant species belonging to various life forms	(110)
7.2.5 Effects of different storages on germination pattern	(110)
7.3 Conclusion remarks	(110)
References	(111)
Chapter 8 Vegetative reproduction	(113)
8.1 Current research focuses on vegetative reproduction of dune plants	(113)
8.2 Vegetative reproduction and its adaptive significance on sand dunes in Horqin Sand Land	(114)
8.2.1 Methods	(114)
8.2.2 Status of the plants with vegetative reproduction in Horqin Sand Land	(116)
8.2.3 Vegetative reproductive strategies in adaption to sand burial	(120)
8.2.4 Vegetative reproductive strategies in adaption to aeolian erosion	(121)
8.3 Conclusion remarks	(129)
References	(132)

第1章 科尔沁沙地概况

1.1 地理位置

科尔沁沙地($118^{\circ}35' \sim 123^{\circ}30' E$, $42^{\circ}41' \sim 45^{\circ}15' N$)位于我国东北平原的西部(图 1.1)。东起吉林省双辽县,西至内蒙古翁牛特旗巴林桥,南北介于燕山北部黄土丘陵和大兴安岭东麓丘陵之间,属于内蒙古东部比较典型的半干旱风沙区。沙地的主体处在西辽河下游的冲积平原,总面积 5.175 万 km^2 。

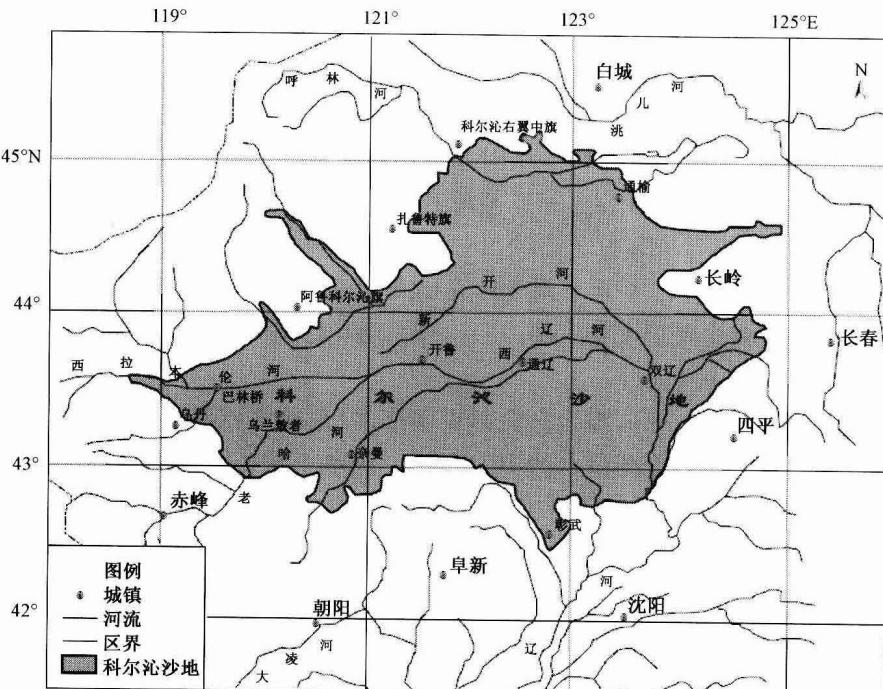


图 1.1 科尔沁沙地略图(蒋德明等 2003)

Fig 1.1 Location of Horqin Sand Land (Jiang et al. 2003)

1.2 地质地貌特征

科尔沁沙地的西北部是大兴安岭山前冲洪积台地，地势自西向东南倾斜，以沙砾石、角砾岩混杂堆积为主。南部为燕山山脉东延部分，主要为黄土覆盖的低山丘陵与黄土台地。中部冲积平原是松辽沉降带的组成部分，为科尔沁沙地的主体，具有典型的风蚀和风积地貌。流动沙丘多为新月形沙丘或新月形沙丘链，相对高度一般在10 m左右，最高可达20~30 m。丘间低地可分为湿甸子、碱甸子和沙甸子（曹新孙等 1984）。

1.3 土壤和水文特征

地带性土壤主要有暗棕壤、栗钙土和黑垆土；非地带性土壤主要有沙土、草甸土和盐碱土。

沙土是分布面积最大的一类土壤。草甸土主要分布在中心地带。盐土零星分布在甸子地内，常常与其他土壤形成复合体。碱土也与其他土壤镶嵌分布。

水资源比较贫乏，地表水主要为西辽河水系。地下水补给主要依靠降水。近几十年来地表水资源明显呈现减少趋势，已有近50%的湖、泡干涸。

1.4 气候特征

光照条件较好，太阳辐射总量为5200~5400 MJ/m²，生长季节（4—9月）的总辐射量占全年总辐射的65%。日平均气温≥10℃期间太阳辐射总量为2800 MJ/m²，约占全年的50%。生长季节有效光合辐射为1700 MJ/m²。全年日照时数约2900~3100 h，日照百分率65%~79%。

年平均气温5.2~6.4℃，1月平均气温-16.2~-12.6℃，7月平均气温20.3~23.9℃。极端最高气温39℃，极端最低气温-29.3℃，≥10℃积温为3000~3200℃。一年中5—9月是日均气温≥10℃最集中的时期。

年降水量为343~500 mm，降水呈北部少南部多/东部多西部少的分布格局。年内降水分配不均，6—8月降水量占全年降水的70%以上。降水年际变化很大。

春夏以西南风为主，秋冬以西北风为主。年平均风速为3.5~4.5 m/s，最大风速为31 m/s。1—3月平均风速5.0~6.0 m/s。8级以上大风日数较多，主要集中在春、冬季，平均超过75天。

1.5 植被特征

科尔沁沙地位于蒙古植物区系、长白植物区系和华北植物区系的交汇处，因此种类较为丰富。地带性植被是疏林草原。由于近百年来人类生产经营活动的强烈干扰，原生疏林草原植被已被破坏殆尽，取而代之的是处于不同演替阶段的沙地次生植被。现在科尔沁沙地主要有三种植被类型：沙丘植被、草甸植被、森林植被。

1.5.1 沙丘植被

流动沙丘先锋植物主要包括沙蓬(*Agriophyllum squarrosum*)、乌丹蒿(*Artemisia wudanica*)、差巴嘎蒿(*Artemisia halodendron*)、黄柳(*Salix gordejevii*)和芦苇(*Phragmites communis*)等。

固定和半固定沙丘草本植物主要包括糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)、冰草(*Agropyron cristatum*)、地锦(*Sanguisorba officinalis*)、网果胡卢巴(*Trigonella korshinskyi*)、虎尾草(*Chloris virgata*)、蒺藜(*Tribulus terrestris L.*)、砂蓝刺头(*Echinops gmelinii*)、乌丹虫实(*Corispermum thelegium*)、益母草(*Leonurus sibiricus*)、雾冰藜(*Bassia dasypylla*)、狗尾草(*Setaria viridis*)等；灌木和半灌木植物主要包括小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla*)、东北木蓼(*Artemisia japonica*)、差巴嘎蒿(*A. halodendron*)、冷蒿(*A. frigida*)等。

1.5.2 草甸植被

草甸植被群落类型多，种类丰富。主要组成物种包括半灌木小红柳(*Salix microstachya*)、蒙古柳(*Salix mongolica*)、杠柳(*Periploca sepium*)和草本植物罗布麻(*Apocynum venetum*)、羊草(*Leymus chinensis*)、野古草(*Arundinella hirta*)、牛鞭草(*Hemarthria compressa*)、芦苇(*Phragmites communis*)、拂子茅(*Calamagrostis epigeios*)、大油芒(*Spodiopogon sibiricus*)、箭头唐松草(*Thalictrum simplex*)、星星草(*Puccinellia tenuiflora*)、黄金菊(*Achyrophorus ciliatus*)、野大豆(*Glycine soja*)、地榆(*Sanguisorba officinalis*)、碱蓬(*Suaeda glauca*)、碱毛茛(*Halerpestes ruthenica*)、碱地肤(*Kochia sieversiana*)等。

1.5.3 森林植被

天然林大部分被破坏，少数地段如大青沟分布着混交林，由椴树(*Tilia amurensis*)、榆树(*Ulmus pumila*)、柞树(*Quercus palustris*)等组成，群落结构复杂。人工林分布广泛，主要有杨树(*Populus*)、樟子松(*Pinus sylvestris var. mongolica Litv*)和油松(*Pinus tabulaeformis*)等片林，树种单调，结构简单。

参考文献

- 蒋德明，刘志民，曹成有等. 2003. 科尔沁沙地荒漠化过程与生态恢复，北京：中国环境科学出版社。
曹新孙，寇振武，王汝楠等. 1984. 内蒙古东部地区风沙干旱综合治理研究 I，呼和浩特：内蒙古人民出版社。

第 2 章 生植物候

植物生植物候是指植物生殖现象包括花芽绽放、开花、结实、种子传播等的发生节律,属植物生殖生态学的研究范畴(苏智先等 1998)。研究植物的生植物候利于解释植物种群和群落的形成和发展过程。近些年,由于气候变化和人类干扰对植被生命过程影响强烈,植物生植物候很受关注(刘志民等 2007)。

草甸草地、流动沙丘和固定沙丘是科尔沁地区的主要景观类型(高耀山等 1994)。在科尔沁地区,有关草地管理和草地建设的研究较多,其中沙生植物的适应途径及固沙植物选择与沙生特有植物保护、固定沙丘的植被组成和动态及固沙植被的管理、草甸草地的植被组成和动态及草地植被的管理与稀有植物保护目前比较受关注(曹新孙 1990, 乌力吉 1996, 刘新民等 1996, 赵哈林等 1997, 周瑞莲等 1999, 蒋德明等 2002)。虽然植物生植物候可能与上述问题密切相关(Hadar 等 1999, McIntyre 等 1999),但本区的生植物候研究还很少。因此,从 2003 年至 2006 年,对科尔沁地区流动沙丘、固定沙丘和草甸草地主要灌、草植物进行了物候调查,探讨了:1)植物是否可通过生植物候适应风沙流动性? 2)固定沙丘的植被组成是否与植物生植物候相关? 3)草甸草地植被组成是否与植物生植物候和利用方式相关?

2.1 植物生植物候研究现状

植物生植物候格局及其与其他生物现象的关系是植物生植物候研究的主要内容之一。不同植物完成生殖所用的时间不同(Wagner 等 1993)。很多植物在一年的特定时间开花,但是单花、个体和种群间的花期有差异(Clarke 等 1991)。植物可能集中开花也可能分散开花(Martinez-Palle 等 1999, Sakai 2000, 肖宜安等 2004)。生植物候与花性(Espirito-Santo 等 2003, Case 等 2004)、植株形态(Wagner 等 1998, Petit 2001, Bloom 等 2002, Lacey 等 2003)及交配系统(Kelly 1993, Morinaga 等 2003)有关。开花和结果物候具有多代效果(Lacey 等 2003),即同一植物存在不同世代间的物候差异。开花和结果物候间有一定的相关性(Kelly 1992, Palupi 等 1998)。生植物候与植物发生系统的关系很受重视(Steinbach 等 1994),植物生植物候有时与植物发生系统高度相关(Major 等 2005),有时关系不密切(Setterfield 等 1996, Petit 2001, SanMartin-Gajardo 等 2003)。

生植物候可塑性反映了植物生殖过程对环境变化的适应能力,现在颇受重视。一些植物不表现明显的生植物候可塑性(Adler 等 2000, Goulart 等 2005),但也有很多植物表现了较

强的生植物候可塑性(Clarke 等 1991, Galen 等 1991, Shukla 等 1991, Kelly 1992, Foroud 等 1993, Stanton 等 1997, McLachlan 等 1995, Knevel 等 2004)。

群落尺度的生植物候格局及其与生物和非生物因素的关系也是现代植物生植物候研究的重要内容。群落尺度物候具有周期性和同步性,某一群落中的植物可能一年多次开花、一年一次开花、多年一次开花。群落或群落中的物种可在干季、雨季或干、雨季过渡期开花或结果。澳大利亚北部的热带稀树草原中的大多数植物每年都在大体相同的时间开花,果实在雨季开始前成熟(Williams 等 1999)。东南亚热带雨林中的不同科别和不同生活型的几百种植物则会以超过一年的周期同步开花(Sakai 2002)。印度热带阔叶落叶林在年降水量 1100 mm 的地段,开花频率在干季达到高峰;在年降水 600 mm 的地段开花频率在雨季达到高峰(Sakai 等 1999)。智利温带雨林大多数植物在一个年度内的开花和结果呈单峰格局,但也有部分植物在种群和个体尺度呈双峰格局(Smithramirez 等 1994)。澳大利亚湿季雨林和干季雨林的开花期都集中在湿季(Ramirez 2002)。南美洲北部委内瑞拉的多刺丛林和多刺灌丛的树木和高大灌木在干季结束时开始开花,并能持续整个雨季(Delampe 等 1992)。植物群落尺度的生植物候与传粉和传播方式(Murali 等 1994, Griz 等 2001, Kimura 等 2001, Oberrath 等 2002, Bolmgren 等 2003, Batalha 等 2004, Hamann 2004)有关。传粉者共享假说认为享有相同传粉者的植物会错开开花时间从而将对授粉者的竞争降至最低(Sakai 2001)。群落尺度的生植物候还与植物生活型相关(Morellato 等 1996, Bhat 等 2001, Pavon 等 2001, Batalha 等 2004),但与叶的物候的关联性复杂(Lechowicz 1995, Sundarapandian 等 2005)。植物群落尺度的生植物候与太阳辐射(Adler 等 2000, Hamann 2004)、温度(Bula 等 1991, Roche 等 1997, Wagner 等 1997, Wagner 等 1998, Rodriguez-Riano 等 1999)、降水(Delampe 等 1992, Madeira 等 1999, Petit 2001, Diaz 等 2005)等自然要素有关。

对全球变暖、特殊天气现象、二氧化碳浓度升高、紫外线增强的物候响应现已成为植物生植物候研究的热点(方修琦等 2002)。许多植物通过改变与春天的到来和秋天的开始相关的同步活动适应气候变暖所造成的生长季变长(Morby 等 2003)。全球变暖使高海拔区植物群落的物候迅速变化(Price 等 1998)。但厄尔尼诺和拉尼娜现象对物候事件的影响不明显(Hamann 2004)。二氧化碳升高既可能加速植物生殖过程(Rusterholz 等 1998),也可能延缓植物生殖过程(Wand 等 1996),还可能不明显影响植物生殖过程(Wagner 等 2001)。当 UV-B 增加时,源于紫外线强度本身很高的高海拔区的植物会提前进入繁殖期(Ziska 等 1992)。在二氧化碳浓度正常时升高的 UV-B 刺激冬生短命植物非洲雏菊的生殖(Wand 等 1996)。植物生植物候对气候变化具有很好的指示作用(Orlandi 等 2005)。

气候变化和人类干扰导致植物多样性丧失,因此植物保护与生植物候之间的关系研究现已成为植物生植物候研究的另一热点(Knevel 等 2004, Krishnan 2004, Etcheverry 等 2005)。比如,Frenedozo(2004)研究了复垦地自然植被生殖的季节性,Roche 等(1997)研究了北美黄薊(*Centaurea solstitialis*)的生植物候与火灾、放牧和植物竞争的关系。花期持续时间、种子萌发时间、种子脱落时间等物候学特性影响放牧草地植物群落结构(McIntyre 等 1999)。放牧能增加在放牧季节来临前便能开花的植物的多度(Hadar 等 1999)。

花蜜、果实等是动物食源(Peres 1994, Hemingway 1996, Bartholomew 等 2001),因此植物生植物候与动物食物供应的关系也是植物生植物候的研究内容之一。由于花粉能使人过敏,因此,人们需要了解花粉产生时间与花粉过敏症的关系(Jato 等 2002)。

现在,以物种为单元和以群落为单元的植物生殖物候研究报道都很多。在未来一段时间,控制实验和长期观测将越来越多,基于植物多样性保护和退化生态系统恢复的物候观测将大幅度增加,基于植物物候对全球气候变化响应的研究将在相当长的时间内作为生殖物候研究的主流,植物与各种生物和非生物要素的关系研究以及植物物候规律形成机制研究将会持续开展。

目前,对温带和草本植物的生殖物候所开展的研究还很薄弱,对特殊生态系统如荒漠生态系统、沙丘生态系统、盐渍化生态系统的植物生殖物候的规律性及其调控机制研究尤其薄弱,且已知研究多数是短期(多数不超过3年)研究。因此,在植物生殖物候研究上,生态学家还面临一些重要挑战(刘志民等2007)。

2.2 科尔沁沙地植物生殖物候

2.2.1 主要沙丘灌木的生殖物候及其适应意义

植物能否以生殖物候方面的适应克服风沙环境对成苗和保苗的危害?这是一个未被深入研究但却颇具理论和实践意义的科学问题。科尔沁沙地主要沙丘灌木包括生长在流动沙丘上的灌木黄柳(*Salix gordejevii*)、生长在半固定沙丘上的半灌木差巴嘎蒿(*Artemisia halodendron*)和生长在固定沙丘上的灌木小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla*)等。黄柳、差巴嘎蒿和小叶锦鸡儿表现了3种生殖物候类型:(1)黄柳各生殖物候期都偏早,风季结束时已经完成种子传播;(2)差巴嘎蒿各生殖物候期都偏晚,翌年尚有很多种子滞留在植株上未被传播(亦参见第5章);(3)小叶锦鸡儿各生殖物候期都相对适中,种子在夏秋之交成熟并被传播(表2.1)。

表2.1 三种沙丘灌木的生殖物候期(月-日)

Table 2.1 Reproductive phenophases of three psammophyllous shrubs (month-day)

物候期 (Phenophase)	黄柳 (<i>Salix gordejevii</i> *)	差巴嘎蒿 (<i>Artemisia halodendron</i>)	小叶锦鸡儿 (<i>Caragana microphylla</i>)
花芽开张(Floral budding)	03-19—04-14	06-20—06-30	05-06
开始开花(Onset of flowering)	04-08—04-12	06-30—07-05	05-06—05-11
花普遍开放(Flowering as a popular phenomenon)	04-10—04-20	07-06—07-10	05-11—05-16
花普遍凋落(Falling of majority of flowers)	04-15—04-30	07-25	06-05—06-20
开始结实(Onset of fruiting)	04-20—04-25	07-10—07-15	05-25—05-30
普遍结实(Fruiting as a popular phenomenon)	04-25—05-15	07-12—07-30	05-21—06-06
果实开始成熟(Onset of mature fruit)	05-12	08-26—08-30	07-10—07-15
大量成熟果实(Onset of lots of mature fruit)	05-04—05-20	09-25—10-18	07-15—07-25
果实开始下落(Beginning of diaspore's dispersal)	05-06—05-20	11-15	07-20—08-01
全部果实下落(Finishing of diaspore's dispersal)	05-26—05-30	—	08-05

①每种植物5株,2004—2006年调查。Five plants were monitored for each species. The investigation was carried out during 2004—2006. ②* 观测期为2005—2006年。The investigation was carried out during 2005—2006. ③—在翌年发生。It occurred in the following year.

黄柳能借助生殖物候适应流动沙丘与丘间低地之间的过渡带的风蚀、繁衍种群(Yan等2007)。黄柳的发生、发展和灭亡过程曾被概括为生于湿地、长于沙丘、死于草地(刘慎谔文集编委会1985)。其实,丘间低地的黄柳种群主要是伴随丘间低地和沙丘之间的过渡带的扩展