

中国沙棘种群分株克隆生长型动态研究

李甜江¹, 李根前^{1,2*}, 贺 斌¹, 韦 宇¹, 李秀寨¹

(1. 西南林学院, 云南 昆明 65022; 2. 西北农林科技大学, 陕西 杨陵 712100)

摘 要:中国沙棘分株克隆生长型可分为单轴型及合轴型 2 种, 它们在种群中的数量和比例变化具有生态适应意义。为了探讨克隆生长型随种群年龄增长的变化规律, 采用“空间差异代替时间变化法”和“样地编年序列法”分析了克隆生长型的时间动态。结果表明, 通过分株及其分蘖的出生与死亡调节, 中国沙棘不断改变分株的克隆生长型。在种群增长和稳定阶段, 分株以合轴型为主; 在种群衰退阶段, 分株以单轴型为主; 在林窗更新阶段, 分株又以合轴型为主。分株克隆生长型的这种循环变化过程, 是中国沙棘有效利用环境资源和维持种群稳定性的对策之一。

关键词:中国沙棘; 合轴型分株; 单轴型分株; 时间动态

中图分类号: S793.6 文献标识码: A 文章编号: 1001-7461(2008)02-0069-04

Dynamics on the Clonal Growth of Ramets of *Hippophae rhamnoides* L. subsp *sinensis* Population

LI Tian-jiang¹, LI Gen-qian^{1,2*}, HE Bin¹, WEI Yu¹, LI Xiu-zhai¹

(1. Southwest Forestry College, Kunming, Yunnan 650224, China;

2. Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: Ramets in the population of *Hippophae rhamnoides* L. subsp *sinensis* can be classified by single axes and complex axes, the differences of numbers and proportion of them within a population reflex some ecological adaptation significances. In order to understand the transformation laws of clonal growth form with the increase of population age, the time dynamic of clonal growth form was studied by using the method of spatial series substitution for time series and plots arranged with age. The results showed that the clonal growth form changed continuously by the birth and death regulation of daughter ramet and tiller. At the stage of population increase and population stabilization, the population was dominated by the ramets with complex axis. At the stage of population decrease, the population was dominated by the ramets with single axis. And at the stage of gap regeneration, the population again was dominated by the ramets with complex axis. Such a periodical transformation of clonal growth form is one of the strategies to make full use of environmental resources and maintain the stability of clonal population.

Key words: *Hippophae rhamnoides* L. subsp *sinensis*; ramet with single axes; ramet with complex axes; time dynamics

在自然状态下, 许多植物依靠匍匐茎、根茎等进行无性繁殖, 并通过这些器官将母株和子株联结起来形成克隆系统或克隆片段^[1-3]。由于克隆(clone)或克隆片段不仅是一个生理单元, 而且是一个形态

单元, 因此可通过形态可塑性调节对环境异质性做出整合地反应。这种形态可塑性主要表现在克隆层次和分株(ramet)层次: 通过克隆层次的形态可塑性调节, 可提高克隆将子株放置在有利生境斑块的概

收稿日期: 2007-06-25 修回日期: 2007-10-18
基金项目: 国家自然科学基金项目(30371193); 云南省学术与技术带头人基金项目(2005PY01-20); 西南地区生物多样性保育国家林业局重点实验室基金项目。
作者简介: 李甜江(1978-), 女, 云南普洱人, 硕士, 主要从事森林生态学研究。
* 通讯作者: 李根前(1960-), 男, 陕西渭南人, 教授, 博士生导师, 主要从事森林培育学研究。

率同时逃避不利的生境斑块,从而形成与环境异质性相适应的子株放置格局即克隆生长格局(clonal growth pattern)^[2-4];通过分株层次的形态可塑性调节,可使克隆内的子株形成与环境异质性相适应的分株形态,如克隆生长型(clonal growth form)以及分株大小^[5-7]。依据克隆植物的繁殖特征,可将其分为4种克隆生长型^[2]。中国沙棘(*Hippophae rh-amniodes* L. subsp. *sinensis*)属于混生型,其分株包括单轴型与合轴型2种。在群落不同演替阶段或不同的生境条件下,中国沙棘种群内合轴型分株与单轴型分株的数量和比例表现出明显差异,这种差异具有生态学适应意义^[8-9]。为此,在毛乌素沙地中国沙棘天然种群克隆生长型初步研究的基础上^[8],以黄土高原的中国沙棘人工种群为对象,试图通过克隆生长型的时间动态研究,进一步探讨克隆生长型与种群觅养对策以及种群稳定性维持的关系。

1 研究区概况

调查区位于陕西省西北部的吴旗县,地处107°38'57"~108°32'49"E,36°33'33"~37°24'27"N。该县是黄土高原梁状丘陵沟壑区,海拔1310~1708 m,地貌形态以川、丘陵、沟壑为主。气候属于温带大陆性季风气候,最冷月均温-6.6℃,最热月均温21.8℃,年均温差29.2℃,≥10℃积温为2817.8℃;降雨少且分布不均,年降水量仅483.4 mm,集中在7~9月,占全年的62.4%;日照时数为2400.1 h,日均6.6 h;春旱、伏旱严重,暴雨、冰雹、霜冻等自然灾害频繁。土壤主要为黄绵土,零星分布有盐化草甸土、红土、黑垆土等,pH值为8.4左右,比较贫瘠。地带性植被属于森林灌丛草原,草本植物主要有蒿类(*Artemisia* spp.)、长芒草(*Stipa bungeana*)、冰草(*Agropyron cristatum*)、百里香(*Thymus serpyllum*)等;乔灌木树种主要有山杏(*Prunus armeniaca* var. *ansumaxim*)、山桃(*P. davidiana*)、刺槐(*Robina pseudoacacia*)、油松(*Pinus tabulaeformis*)、柠条(*Caragana intermedia*)等。

2 材料与方法

2.1 材料

中国沙棘是沙棘属植物的主要类群,广泛分布于我国北部干旱、半干旱地区,它不仅是优良的多用途树种(multiple purpose tree),又是典型的克隆植物,其生长和繁殖过程具有明显的克隆生长习性^[1,10]。具体说,中国沙棘的根系是兼具深根性树种和浅根性树种根系特征的“复合型”根系,即主根

不发达但可由侧根依此替代形成垂直根系,同时其侧根水平方向延伸能力很强^[11]。侧根(特别是一级侧根)在水平延伸过程中可产生大量不定芽,这些不定芽在第二个生长季萌发出土成苗,使其具有极强的克隆繁殖(串根萌蘖)能力^[12]。

2.2 方法

2.2.1 样地选择与调查 本次调查对象为人工林,样地选择采用“空间差异代替时间变化法”^[13],共选择了7块样地(2~22 a),它们的种群年龄不同但立地条件基本一致,代表着种群由增长、稳定、衰退到恢复的整个动态过程。样地的初植密度为5000株/hm²,株行距为1 m×2 m。样地面积根据林分的发育阶段而定,幼林为10 m×10 m、中龄林及成熟林为20 m×20 m。样地设置后,将样地划分为面积相等的若干格子样方进行调查,调查采用每木检尺法以及样方收获法(包括地上和地下部分)。

2.2.2 克隆生长型的确定 中国沙棘克隆种群由母株和子株共同组成,母株为人工栽植、子株由母株通过克隆繁殖产生,其辨别根据大小、行向及株间距离进行。同时,分株可分为单轴型与合轴型2种,单轴型分株地上部分只有一个树干,合轴型分株地上部分拥有2个或2个以上树干并呈丛生状态。此时,每个树干称为一个分蘖。调查中,单轴型和合轴型分株根据形态特征、基部弯曲走向及分蘖之间的距离(20 cm)进行判断,进行地下部分取样时则可直接观测确定^[8]。

2.2.3 克隆生长型动态分析 克隆生长型与种群年龄的关系分析采用“样地编年序列法”^[13],种群年龄以母株为准;克隆生长型以克隆生长型系数为指标,表示样地内单轴型分株占样地内分株总数的百分比^[5]。同时,以分株内平均拥有的分蘖数量(种群分蘖总数量除以分株总数量)作为克隆生长型的绝对指标^[8],分析克隆生长型动态与分蘖出生的关系。此外,以分株内分蘖的死亡率(分蘖死亡率=死分蘖数×100/总分蘖数)为指标,分析克隆生长型动态与分蘖死亡的关系。

3 研究结果

3.1 分株数量动态

通过回归分析和比较选择,种群分株总数、合轴型分株数量随种群年龄的变化过程分别符合方程(1)和(2),其相应图像见图1a和图1b。同时,以单轴型分株数量为纵轴、以种群年龄为横轴作图,得到单轴型分株数量随种群年龄的变化过程(图1c)。

$$y_1 = 0.364x^3 - 13.77x^2 + 146.235x - 198.082$$

$(R^2=0.953,\rho=0.017)$ (1)

$y_2=0.25x^3-9.195x^2+93.362x-117.797$

$(R^2=0.951,\rho=0.018)$ (2)

式(1)中, y_1 为种群分株总数, x 为种群年龄(a);通过求导,该方程的 2 个拐点分别为 7.60 和 17.62;式(2)中, y_2 为合轴型分株数量, x 为种群年龄(a);通过求导,该方程的 2 个拐点分别为 7.17 和 17.34。

由图 1 可见,种群分株总数与合轴型分株数量及单轴型分株数里的变化过程一致,种群分株数量

动态由合轴型分株和单轴型分株共同决定。但是,合轴型与单轴型分株的数量在不同演替阶段具有明显的差异,合轴型分株数量的变化速率高于单轴型分株。根据方程的拐点,分株数量动态可划分为 3 个阶段:8 a 以前,分株数量随着种群年龄的增大而上升,属于子株的出生阶段;9~18 a 期间,分株数量随着种群年龄的增大而下降,属于子株的竞争死亡阶段;18 a 以后,分株数量随着种群年龄的增大而回升,属于子株的再次出生阶段。

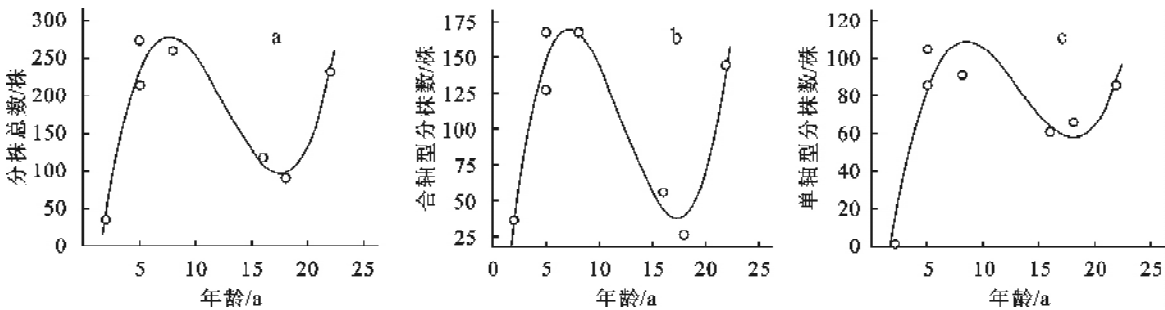


图 1 中国沙棘克隆种群分株数量动态

Fig. 1 Dynamics of ramet numbers of *H. rhamniodes* L. subsp. *sinensis* clone population

3.2 分蘖数量动态

以种群分蘖总数量为因变量、种群年龄为自变量进行回归,得到方程(3),其相应图像见图 2 a。同时,分别以分蘖死亡数量和分蘖死亡率为纵轴、以种群年龄为横轴作图,得到它们随种群年龄的变化过程(图 2 b 及图 2 c)。

$Y_3=1.176x^3-44.681x^2+478.75x-827.441$

$(R^2=0.946,\rho=0.021)$ (3)

式中, y_3 为种群分蘖总数量, x 为种群年龄(a);通过求导,该方程的 2 个拐点分别为 7.70 和 17.63。

由图 2 以及方程拐点可知,分蘖出生及死亡过程可分为 3 个阶段:8 a 以前,种群分蘖总数量随着种群年龄的增大而上升,分蘖的死亡数量和死亡率随着上升,但分蘖的出生率大于死亡率;9~18 a 期间,种群总分蘖数量随着种群年龄的增大而下降,分蘖的死亡数量下降但死亡率继续上升,分蘖的死亡率大于分蘖的出生率;18 a 以后,种群总分蘖数量再次随着种群年龄的增大而上升,分蘖死亡数量和分蘖死亡率也相继回升,但分蘖的出生率大于分蘖的死亡率。

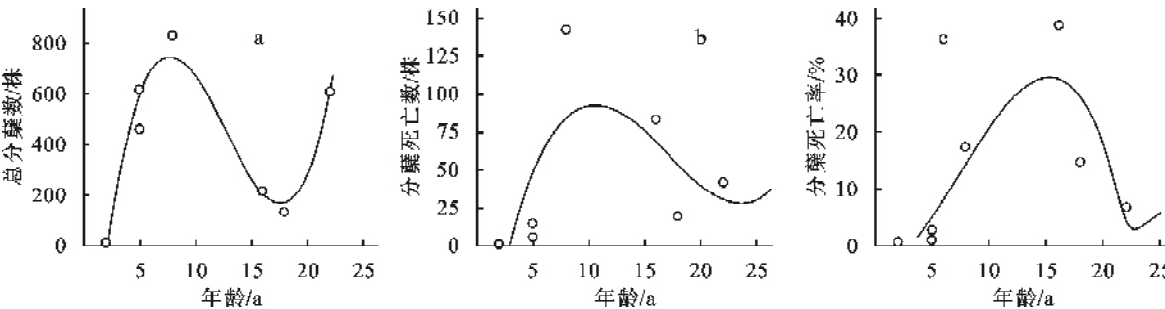


图 2 中国沙棘克隆种群分蘖数量动态

Fig. 2 Dynamics of tiller numbers of *H. rhamniodes* L. subsp. *sinensis* clone population

3.3 克隆生长型动态

以克隆生长型系数为纵轴、种群年龄为横轴作图,得到克隆生长型系数随种群年龄变化的图象(图 3 a)。由图 3 a 可见,18 a 以前,克隆生长型系数随

着种群年龄的增大而上升,即单轴型分株比例不断上升而合轴型分株比例不断下降。18 a 以后,克隆生长型系数随着种群年龄的增大而下降,即单轴型分株比例不断下降而合轴型分株比例不断上升。

为了进一步探讨上述变化的具体情况和原因,以分株内平均分蘖数量为因变量、种群年龄为自变量进行回归,得到方程(4)。

$$y_4=0.003\ 5x^3-0.139\ 9x^2+1.632\ 8x-2.785$$

$(R^2=0.992,\rho=0.001)$

(4)

式中, y_4 为分株内平均分蘖数量, x 为种群年龄(a),其图像见图 3 b;通过求导,该方程的 2 个拐点分别为 8.63 和 18.02。

由图 3 b 及方程拐点可知:9 a 以前,分株内的

分蘖数量随着种群年龄的增大而上升,分株内分蘖的丛生能力不断加强;9~18 a 期间,分株内的分蘖数量随着种群年龄的增大而下降,分株内分蘖的丛生能力不断降低;18 a 以后,分株内的分蘖数量随着种群年龄的增大而上升,分株内分蘖的丛生能力再次不断加强。由此表明,通过分蘖的出生与死亡调节,中国沙棘不断改变分株的克隆生长型以及分株内分蘖的丛生程度。

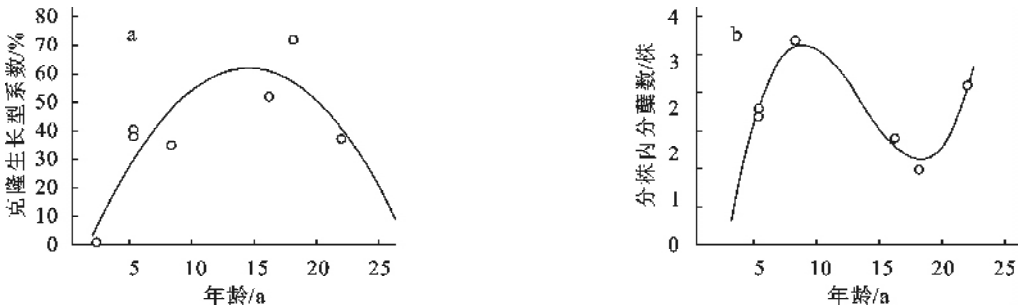


图 3 中国沙棘种群克隆生长型系数和分株内分蘖数量动态

Fig. 3 Dynamics of clonal growth form index and the tiller numbers within a ramet of *H. rhamniodes* L. subsp. *sinensis* population

4 结论与讨论

通过子株及分蘖的出生与死亡调节,中国沙棘不断改变着分株的克隆生长型。综合分析本次研究结果,可将分株克隆生长型随种群年龄增大而改变的动态过程分为 3 个阶段:8 a 以前,子株不断出生、分蘖的出生率大于死亡率,分株内分蘖的丛生能力不断加强;合轴型分株比例不断下降而单轴型分株比例不断上升,但克隆生长型系数一直保持在 50% 以下,即合轴型分株占据着种群的优势地位。9~18 a 期间,子株不断死亡、分蘖的出生率小于死亡率,分株内分蘖的丛生能力不断下降;合轴型分株比例不断下降而单轴型分株比例不断上升,克隆生长型系数保持在 50% 以上,即单轴型分株占据着种群的优势地位。18 a 以后,种群重复第一阶段的克隆生长型动态特征。由此可见,分株克隆生长型随种群年龄的变化表现出明显的循环性特征。

克隆生长型的上述变化规律,与种群结构、分株数量动态以及环境资源供应水平密切相关^[15]。8 a 以前,由于生境空间与资源充裕,因此分株数量随着种群年龄的增大而不断上升。此时,子株不断出生、分蘖的出生率大于死亡率,种群以合轴型分株为主,种群结构属于增长型或稳定型。9~18 a 期间,随着分株体型的不断增大,分株及其分蘖之间的接触机会增多,导致种内竞争死亡逐步加剧,因此分株数量随着种群年龄的增大而下降。此时,子株不断死亡、

分蘖的死亡率大于出生率,种群以单轴型分株为主,种群结构属于衰退型。18 a 以后,随着一些分株的倒伏和死亡形成林窗,种群通过林窗更新散布新生子株和分蘖,种群又以合轴型分株为主。此时,种群结构恢复到增长型,分株数量随着年龄的增大而上升。由此表明,分株克隆生长型变化与种群所处的演替阶段密切相关。

在不同的演替阶段,中国沙棘通过克隆生长型调节来维持种群的持久性以及种群对环境资源的利用效率。在种群增长和林窗更新期间以合轴型分株为主,不但有利于整个克隆种群在条件适宜时尽快地占领生境空间,而且有益于对生境资源的充分利用,并提高排斥其他植物种类侵入的能力;在种群衰退期间以单轴型分株为主,提高了克隆分株在异质生境中的存活和生长概率,促进克隆形成稳定的分株大小级结构,进而提高整个克隆种群的稳定性^[8]。但必须强调,这种调节的有效性与克隆植物特有的整合性密不可分^[10]。

参考文献:

[1] SILVERTOWN J W. Introduction to plant population ecology [M]. London and New York: Blackwell Scientific, 1982.

[2] 刘庆,钟章成. 无性系植物种群生态学研究进展及有关概念 [J]. 生态学杂志,1995,14(3): 40-45.

[3] 张大勇. 植物生活史进化与繁殖生态学 [M]. 北京: 科学出版社,2004.

土壤有机质既是植物矿质营养和有机营养的源泉,又是土壤中异养型微生物的能量物质,同时也是形成土壤结构的重要元素,因此在一定程度上能改变和影响土壤的理化性质和微生物特性^[5]。从表5中可以看出有林地中的有机质含量明显高于荒草地,具体表现为刺槐林>混交林>黑松林>荒草地。主要原因是刺槐林枯枝落叶物易分解,从而增加了有机质含量。

土壤电导率与土壤pH值有密切的关系,pH值越大,土壤中含有的交性钠含量越大,土粒越分散;土壤粘重闭结,通透性就越差,不利于水分的流通,直接影响了土壤的肥力^[6]。由表5可看出荒草地的pH值最大,黑松林、混交林、刺槐林依次递减,这与他们的土壤肥力及通透性都密切相关。

4 结论与讨论

通过对不同林分类型的土壤物理性状、土壤水分含量、渗透性能、及养分含量等的分析,可以看出有林地的土壤物理性状明显优于无林荒草地,且不同林分类型的土壤物理性状及最大饱和持水能力有很大差异,刺槐林地的土壤物理性状及持水能力最好,其次是混交林、黑松林,无论在旱季还是雨季,土壤水分含量表现为黑松林>混交林>刺槐林>荒草地。

土壤的渗透性取决于土壤容重和非毛管孔隙,特别是非毛管孔隙的存在。植被改良了土壤,增加了土壤的孔隙度,渗透性能明显好于无林荒草地。

土壤中全N、P、K的含量,对评价土壤肥力的大小具有重要意义,也是衡量土壤营养元素供应状况

的重要指标。无林荒草地的土壤养分含量均最低,全N、全P、全K含量在混交林中最高,全N含量和全K含量刺槐林优于黑松林,而全P含量则相反,可见随着林分类型的不同,其N、P、K含量表现出一定的差异。有林地有机质含量明显大于无林荒草地,但各林分之间差异不是很显著,有机质含量表现为刺槐林>混交林>黑松林>荒草地;电导率、pH值也表现出相同的状况。

对以上几点综合比较,植被能很大程度上改善土壤物理性状,增加土壤孔隙度和土壤贮水量,加快渗透速度,减少地表径流,增加土壤肥力等一系列改良土壤作用,对提高土地生产潜力起到了积极的作用。因此在淄博四宝山植被恢复过程中应依据当地的立地类型、水土流失状况、土壤条件和水分条件,综合考虑植被的生态效益、经济效益、社会效益来选择功能较好的树种。

参考文献:

[1] 杨修,高林. 德兴铜矿矿山废弃地植被恢复与重建研究[J]. 生态学报, 2001, 21(11): 1932-1940.

[2] 宁丰收,游震. 重庆市主城区废弃采石场生态与景观恢复对策[J]. 水土保持通报, 2005, 25(3): 77-81.

[3] 李德生,李桂林,刘文彬,等. 窝铺山区森林植被水土保持效益及资源植物开发利用途径的研究[J]. 水土保持研究, 1994, 1(2): 96-109.

[4] 侯元兆,李云敏,张颖,等. 森林环境价值核算[M]. 北京:中国科学技术出版社, 2002: 85-89.

[5] 范淑英,吴才君. 野葛对红壤坡地水土保持和改良土壤效应的研究[J]. 水土保持学报, 2004, 18(1): 141-143.

[6] 林义成,丁能飞,傅庆林,等. 土壤溶液电导率的测定及其相关因素分析[J]. 浙江农业学报, 2005, 17(2): 83-86.

[7] 董鸣. 资源异质环境中的植物克隆生长:觅养行为[J]. 植物学报, 1996, 38(10): 828-835.

[8] 刘庆,钟章成. 斑苦竹无性系种群克隆生长格局动态的研究[J]. 应用生态学报, 1996, 7(3): 240-244.

[9] ALPERT P. Effects of clonal integration on plant plasticity in *Fragaria chiloensis*[J]. Plant Ecology, 1999, 141: 99-106.

[10] DONG M. Morphological responses to local light conditions in clonal herbs from contrasting habitats, and their modification due to physiological integration[J]. Oecologia, 1995, 101: 282-288.

[11] 李根前,黄宝龙,唐德瑞,等. 毛乌素沙地中国沙棘无性系生长调节[J]. 应用生态学报, 2001, 12(5): 682-686.

[12] 贺斌,李根前,高海银,等. 不同土壤水分条件下中国沙棘克隆生长的对比研究[J]. 云南大学学报:自然科学版, 2007, 29(1): 101-107.

[13] 贺斌,李根前,徐德兵,等. 沙棘克隆生长及其生态学意义[J]. 西北林学院学报, 2006, 21(3): 54-59.

[14] 胡建中. 陇东黄土高原沟壑区沙棘根系的研究[J]. 沙棘, 1992, 5(1): 21-26.

[15] 高志义,张玉胜. 沙棘根系特性的观察与研究[J]. 北京林业大学学报, 1989, 11(4): 53-59.

[16] 董鸣. 缙云山马尾松种群年龄结构初步研究[J]. 植物生态学与地植物学报, 1987, 11(1): 50-58.

[17] 李根前,黄宝龙,唐德瑞,等. 毛乌素沙地中国沙棘无性系种群年龄结构动态与遗传后果研究[J]. 应用生态学报, 2001, 12(3): 347-35.

[18] 韦宇. 黄土高原中国沙棘克隆生长的时间动态研究[D]. 昆明:西南林学院, 2006.