

辽东栎林下和开阔地上短柄五加 (*Acanthopanax brachypus*) 无性系种群生长的比较研究

岳春雷^{1*}, 江 洪², 魏 伟³

(1. 浙江大学环境与资源学院, 杭州 310029; 2. 中国科学院地理科学与自然资源研究所, 北京 100101; 3. 中国科学院植物研究所, 北京 100094)

摘要:研究了分布于开阔地和辽东栎林下短柄五加无性系种群的扩散方式、无性系的形态可塑性和分株的死亡年龄。研究结果表明, 开阔地上无性系分株的扩散方式为稀疏线型, 根茎长度、无性系分株数目, 林下和开阔地差异显著。根茎分枝角度、无性系根茎总长无显著性差异。林下分株的死亡年龄显著小于开阔地上无性系分株的死亡年龄。

关键词:短柄五加; 无性系种群; 分株; 形态可塑性

Comparative studies on the growth of *Acanthopanax brachypus* clone in two habitats of *Quercus liaotungensis* forest and open land

YUE Chun-Lei¹, JIANG Hong², WEI Wei³ (1. *Environment and Resources Academy of Zhejiang University, China*; 2. *Institute of Geography and Natural Resources Research, CAS, Beijing 100101, Zhejiang Forestry Academy, Hangzhou 310023, China*; 3. *Institute of Botany, CAS, Beijing 100093, China*)

Abstract: *Acanthopanax branchypus* is a species of endangered plant peculiar to China, only distributing in loess plateau. Diffusion pattern and morphological plasticity of *A. branchypus* clone and ages of ramet were investigated in the natural distribution region in southern Nanniwan town, Yan 'an City, Shaanxi Province. 10 plots were randomly set in two habitats of open land and *Quercus liaotungensis* forest. Each plot area was 5×5 m², on the basis of previous observation of the maximum rhizome length. Detailed information was acquired by analyzing the differences in length and branching angle of rhizome, age of ramet, total rhizome length of clone and the number of ramet in each clone as well as some inorganic and organic contents of the soil samples in the two habitats. Annual ring and a regression of age and basal diameter were used to estimate the age of survival and the dead ramets.

The results were as follows: (1) In the two habitats under forest and on open land, the growth pattern of *A. brachypus* was similar, belonged to linear guerrilla type, which facilitated to spread its living space. But, the growth pattern was slightly different between the two habitats. On open land, they had more branches, appearing transformation tendency from sparse linear structure to dense branching structure. (2) Between the two habitats, there was significant difference in clonal morphology. Average length of rhizome (13.6 cm) on open land was significantly lower than that in forest (29.4 cm), but total rhizome length of clone had no significant difference between the two habitats. Number of ramets on open land (15.4) was significantly higher than that in forest (5.8). Branching angle of ramet had no significant difference between the two habitats. The causes of morphological differences came from many aspects. On open land, clonal population of *A. brachypus* developed single dominant population and no other shrub and

基金项目: 国家自然科学基金重大基金资助项目 (No. 39391500)

收稿日期: 1999-05-20; 修订日期: 2000-04-10

作者简介: 岳春雷 (1969-), 男, 河南永城人, 博士。主要从事生态与环境生物学研究。

* 现在浙江省林业科学研究院工作。

herb were found to compete on-ground and underground resources with *A. brachypus* and soil conditions, so rhizomes needed not travel very long distance to obtain enough mineral nutrition for concurrence of new ramets. On open land, as a result of sufficient light, more energy was accumulated within clone, which helped to develop more ramets. In forest, due to lower light intensity, photosynthate of ramet could not satisfy concurrence of more off-spring ramets, resulting in lower branch number. In addition, *Quercus liaotungensis*, *populus Davidiana* and *Spiraea salicifolia* competed soil resources with *A. brachypus*. Thus, spacers (rhizome) had to travel longer distance, to place feeding sites (ramets) in microenvironment. (3) Survival age of ramet on open land was significantly higher than that in forest. Number of off-spring ramets near dead ramet on open land was significant higher than that in forest.

According to the above results, we founded that open land was more suitable for the growth of *A. brachypus* clone, compared with the habitat in forest.

Key words: *Acanthopanax brachypus*; clonal population; ramet; morphological plasticity

文章编号:1000-0933(2001)07-1204-04 中图分类号:Q948 文献标识码:A

无性系植物在自然界普遍存在,大约 70% 的温带森林植物具有克隆生长(Clonal growth)的特点。在恶劣的环境中,克隆生长方式具有明显的优点。无性系是当前植物种群生态学研究热点之一。Lovett-Doust^[1]用模型方法研究了克隆植物的无性系生长格局,他把无性系分株(Ramet)的扩散形式划分为游击式稀疏线型和密集多枝的聚集型两类;Bell 把无性系分株和联系各分株的根茎形象地称之为“供养点(Feeding site)”和“隔离者(Spacer)”^[2]。按照 Bell 的观点,隔离者能把供养点安置在各种小生境的不同微斑块中,使无性系分株优先生长在资源有效性较高的地点;无性系分株能够通过改变自身的形态来适应不同的环境条件,这就是所谓的“形态可塑性(Morphological plasticity)”。风险分摊(Risk spreading)是无性系植物在变化环境中避免灭绝的一种策略。由于无性系分株的死亡部分或全部与其它无性系分株命运无关,因此分株的增加可以使整个无性系的死亡危险降低^[3]。

国内外对无性系种群生态学的研究主要以草本植物为对象,对于灌木无性系的研究较少。祝宁等^[4~6]曾对刺五加(*Acanthopanax senticosus*)无性系种群生态学进行了详细的研究。短柄五加(*Acanthopanax brachypus*)是我国典型的濒危植物之一,分布于我国西北黄土高原。本文通过对其无性系在辽东栎林下和开阔地上的扩散方式、形态可塑性等的比较研究,揭示短柄五加对不同资源水平的生态对策。

1 研究地点与研究方法

1.1 研究地点的基本概况

研究地点位于陕西省延安市南泥湾镇南的辽东栎(*Quercus liaotungensis*)林带,地理位置在北纬 36° 11',东经 109°40',土壤为灰褐色森林土,土壤厚度在 1m 以上,年平均温度 7.7~10.6℃,1 月份均温 -7.7~-4.7℃,7 月份均温 21.4~24.8℃,降水量集中于夏季,年降水量为 700 mm,≥10℃ 的年积温为 2800~2900℃,无霜期 132~189 d。辽东栎林群落层次分明,乔木层中除优势种辽东栎以外,还有山杨(*Populus davidiana*),灌木层中有短柄五加、绣线菊(*Spiraea salicifolia*)等植物,草本层主要由莎草和蒿类植物组成。在开阔地上,短柄五加形成了单优种群。

1.2 研究方法

在短柄五加自然分布区(辽东栎林下和开阔地),随机设置 10 个样方。样方面积为 5×5 m²。样方长度(5 m)之前观测到的根茎最长的长度为准。采用“分层逐渐剥离土壤”的方法,仔细观察每个无性系各部位的生长和空间配置,测量根茎长度、根茎生长方向和分株基径,记录分株数目,通过年轮鉴定样地内每一成活分株的年龄,对于样地内已经死亡的分株通过建立年龄与基径的回归模型,估算死亡年龄。采用四分法采集样地土壤样品,分析土壤 N、P、K 和有机质含量。

对在两种生境数据记录的根茎长度、每个无性系的根茎总长、无性系分株数目、分枝角度、分株死亡年龄、死亡分株周围所产生的近似分蘖的子代小株数,进行方差分析。

2 结果与分析

2.1 无性系种群的扩散方式

在林下和开阔地,短柄五加无性系生长格局基本上是一样的,属游击线型,大多数根茎以钝角方式向前生长,并非完全直线。这种扩散方式对于短柄五加向外拓展生存空间是非常有利的。但林下无性系生长格局与开阔地是有所差异的,开阔地生境下根茎分枝较多,具有稀疏的线型结构向密集多枝的结构转化的趋势(图 1)。

2.2 无性系的形态可塑性

在开阔地和辽东栎林下无性系的形态差异如表 1 所示。根茎平均长度为 13.6 cm,而在林下为 29.4 cm,差异达到了极显著水平;无性系根茎总长度相差不显著,林下平均为 224.7 cm,开阔地平均为 182.6 cm;在两种生境下的每个无性系的分株数目差异十分显著,在林下每个无性系具有 5.8 个分株;而在开阔地为 15.4 个分株。无性系根茎分枝角度在这两种生境下几乎没有差异。造成无性系形态差异的原因是多方面的。

在开阔地,短柄五加无性系种群构成了单优群落,很少发现有其它灌木和草本植物与之竞争地下和地上资源,而且开阔地的土壤条件比辽东栎林地优越(表 2),地下根茎无需游走很长距离就可以获得充足的矿质营养以满足新的无性系的发生。在开阔地,由于光照充足、光合旺盛,无性系内有较多的能量积累,也有利于产生更多的分株;在林下,由于上层辽东栎和山杨的影响,林下光照较弱,分株内的光合产物不能满足更多的无性系子代分株的形成,故分枝数目较少,辽东栎、山杨、绣线菊等高等植物也与之竞争土壤资源,隔离者(根茎)要把供养点(无性系分株)安置在微环境较好的斑块中要游走较长的距离。林下无性系分株数目少,但根茎长;开阔地分株数目多,但根茎短。这使得两种生境下的每个无性系根茎总长度的差异不显著。

表 1 林下和开阔地每个无性系的分株数目、隔离者长度、根茎总长、分枝角度、死亡年龄、死亡分株周围产生的子代小株数及差异的显著性水平

Table 1 The number of ramets per clone, spacer length, total length of rhizomes per clone, branching angle, death age and number of offspring ramets near died ramets in two habitats and significance check

无性系 Clone	样本数 Sample number	开阔地 Open land	林下 In forest	F 值 F-value
分株数目 Mean number of ramet	28	15.4	5.8	12.12**
隔离者平均长度(cm) Mean length of spacer	254	13.6	29.4	10.67**
无性系平均根茎总长(cm) Average of total length of rhizomes per clone	28	182.6	224.7	3.43
平均分枝角度 Mean branching angle	28	115.4	116.6	1.13
分株平均死亡年龄(a) Mean death age of ramet	30	7.7	2.4	13.11**
死亡分株周围产生的近似孳的子代分株数 Mean number of offspring ramets near died ramets	59	2.2	0.5	49.93**

** :表示 0.01 水平上显著相关, * * :Significant correlation at 0.01 probability level.

表 2 辽东栎林和开阔地土壤 N、P、K 和有机质含量

Table 2 Nitrogen, phosphorus, potassium and organic matter content of soil in *Quercus liaotungensis* forest and open land

生境类型 Type of habitat	全氮(%) Total nitrogen	全磷(%) Total phosphorus	全钾(%) Total potassium	有机质(%) Organic matter
开阔地 Open land	0.22	0.27	0.67	3.1
辽东栎林 Forest <i>Quercus liaotungensis</i>	0.10	0.20	0.33	2.6

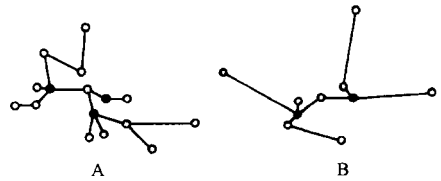


图 1 短柄五加无性系的扩散方式

Fig. 1 Diffusion pattern of *Acanthopanax brachypus*

• 死亡分株 Died ramet, ○ 成活分株 Survival ramet,
A 开阔地 Open land, B 林下 In forest

2.3 无性系分株的死亡与整个无性系存活之间的关系

无性系分株在两种生境下的平均死亡年龄差异显著(表 1)。在开阔地,无性系分株的平均死亡年龄为 7.7 a,林下为 2.4 a。在死亡无性系分株周围所产生的根茎极短(5 cm)的子代无性系分株(类似于分蘖)数量在这两种生境下有显著性差异。在林下,每个死亡分株周围平均产生 0.5 个子代分株,而在开阔地产生 2.4 个子代分株。这说明开阔地上无性系分株的适度死亡更有利于新一代的无性系分株的产生,使整个无性系始终保持着旺盛的生命力。

3 讨论

短柄五加在林下和开阔地上的形态差异体现了短柄五加具有明显的形态可塑性特点。在开阔地上,短柄五加主要生长在水份条件较好的地点,光照条件比林下优越得多,故无性系分枝数目大于林下,根茎长度比林下短,短柄五加的这种形态可塑性反应与 Watson^[7]、Slade^[8]对其他无性系植物的研究结论相一致,即随着小生境的资源可利用性的增加,隔离者长度减小,而分枝强度增加。林下和开阔地上,短柄五加根茎分枝角度不变,这也与 Sutherland 和 Stillman^[9]和王昱生^[10]的研究相吻合。Dong Ming 和 Pierdominici^[11]对无性系草本植物 *Agrostis stolonifera*、*Holcus mollis*、*Cynodon dactylon* 的研究表明,在较高的光照条件下,上述 3 种植物的根茎分枝强度都比较大。本项研究也与他们的研究结论相一致。

无性系分株的死亡具有部分或全部潜在的独立性,因此无性系小株数目的增加,可以降低整个无性系死亡的风险。林下每个无性系所产生的无性系小株数目显著小于开阔地生境。由此可以推断,开阔地上无性系的灭绝风险要远远低于林下无性系。从已死亡的无性系分株基茎年轮分析,开阔地上无性系小株的平均存活寿命长于林下无性系小株。这说明短柄五加在阳光、水份充足的地方更有利于生长。

野外调查发现,绝大部分短柄五加植株分布于林下,只在水份条件较好的开阔地上有零星的分布。短柄五加是先锋植物种,在开阔地上的优势地位随着群落的演替很快会被辽东栎、山杨等植物所取代,因此短柄五加在开阔地上不可能有大面积的分布。在开阔地上所分布的短柄五加种群也往往遭受到人为的破坏。短柄五加的现生境并不是它的最适生境可能是其濒危的原因之一。

参考文献

- [1] Lovett D L. Population dynamics and local specialization in a clonal plant *Ranunculus repens* L: the dynamics of ramets in contrasting habitats. *J. Ecol.*, 1981, **69**: 743~755.
- [2] Bell A D. Dynamic morphology: a contribution to plant population ecology. In: Dirzo, R and Sarukhan, J. ed. *Perspectives on plant population ecology*. Sinauer, Sunderland, 1984. 48~65.
- [3] Cook R E. Growth and development in clonal plant populations. In: *population biology and evolution of clonal organisms*. Yale University Press, 1985. 259~296.
- [4] 祝宁,郭维明. 生境异质性和刺五加种子萌发的影响及其种子库动态. *生态学报*, 1996, **16**(4): 408~413.
- [5] 祝宁,藏润国. 刺五加种子生态学的初步研究. *东北林业大学学报*, 1991, **19**(5): 107~112.
- [6] 祝宁,刘阳明. 刺五加生殖生态学的研究(3)——根茎分布,能量分配及干扰对无性系小株发生的影响. *东北林业大学学报*, 1993, **21**(5): 35~40.
- [7] Wantson M A. Morphogenetic constraints on patterns of carbon distribution in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1984, **15**: 233~258.
- [8] Slade A J. An analysis of the costs and benefits of physiological integration between ramets in the clonal perennial herb. *Oecologia*, 1987, **73**: 425~431.
- [9] Sutherland A J. the foraging tactics of plants. *Oikos*, 1988, **52**: 239~244.
- [10] 王昱生. 羊草无性系种群觅养生长格局与资源分配的研究. *植物生态学报*, 1995, **19**(4): 293~301.
- [11] Dong Ming. Morphology and growth of stolons and rhizomes in three clonal grasses, as affected by different light supply. *Vegetatio*, **116**: 25~32.