

66-70

1962(10)

第17卷第1期
1997年1月生态学报
ACTA ECOLOGICA SINICAVol. 17, No. 1
Jan., 1997

斑苦竹 (*Pleioblastus maculata*) 无性系 种群的数量和年龄结构动态

刘庆

钟章成

(中国科学院成都生物研究所, 成都, 610041) (西南师范大学生命科学系, 重庆, 630715)

Q949.714.2

A

摘要 依据 Harper(1977)提出的构件生物(modular organism)种群理论, 将源于同一地下根茎的每一竹子视为一个构件。把斑苦竹竹子构件无性系种群的生活史小循环划分为8个阶段, 用 Leslie 矩阵表述和预测了四川缙云山该种群的数量和年龄结构变化趋势。结果表明, 用 Leslie 矩阵来预测靠无性繁殖来扩大种群数量的竹类植物的年龄结构和数量动态, 具有较高的可靠性。

关键词: 斑苦竹, 无性系种群, Leslie 矩阵, 年龄结构, 数量动态。

DYNAMICS OF SIZE AND AGE STRUCTURE OF *PLEIOBLASTUS MACULATA* CLONE POPULATION

Liu Qing

(Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu, 610041, China)

Zhong Zhangcheng

(Department of Life Science, Southwest China Normal University, Chongqing, 630715, China)

Abstract Based on the theory of Harper's (1977) modular organism population, we considered each bamboo originating the same rhizome as a module, in this paper. The small cycle of life history of *Pleioblastus maculata* clone population was divided to 8 stages. The dynamics of size and age-structure of *P. maculata* clone population on Mt. Jinyun, Sichuan, were studied by leslie matrix. The results showed that the number of the clone population (in 1992) would increase gradually 8 years later and their age-structure would stablize 16 years later. In addition, it was reliable to predict the size change and age structure in the *P. maculata* population that reproduced by a vegetative propagation method.

Key words: *Pleioblastus maculata*, clone population, leslie matrix, age-structure, dynamics.

• 国家自然科学基金重点项目 39330050 的一部分。

收稿日期: 1994-10-31, 修改稿收到日期: 1996-01-25。

斑苦竹(*Pleioblastus maculata*)为多年生 1 次性开花结实的复轴型中型竹子, 其地下根茎具有强烈的无性繁殖能力。主要分布于长江流域各省, 生于海拔 1000 m 以下的向阳山坡或山谷。它的枝叶是动物园大熊猫的主要食物之一, 在生产实践上也具有重要的经济价值。应用 Leslie 矩阵研究植物种群动态已有许多报道^[1-4]。以往研究的主要对象都是在生活史中具多次有性繁殖的植物, 例如, 比氏苔草(*Carex bigelowii*)、云杉(*Picea asporata*)和鹤绒委陵菜(*Potentilla anserina*)等。这些研究中大多存在一个共同的缺陷, 那就是对兼有无性繁殖和有性繁殖的植物种群, 从模型中略去了由种子得到的补充更新, 从而使 Leslie 矩阵的预测结果与实际的差异增大。本文用 Leslie 矩阵分析了斑苦竹无性系种群的数量和年龄结构的动态规律, 旨在从理论上探讨和丰富竹子种群生态研究的内容和方法, 同时以期为斑苦竹的生产实践提供理论依据。

1 研究地区自然概况

本研究地区位于四川缙云山, 其地理位置为东经 106°22'~106°29', 北纬 29°46'~29°54'。缙云山属亚热带季风湿润性气候, 四季分明。植被类型为中亚热带常绿阔叶林, 本研究对象斑苦竹属于斑苦竹-绒毛红果树-寒莓群丛(Ass. *Pleioblastus maculata*-*Stranvaesia tomentosa*-*Rubus buergeri*)^[5]。有关其它自然概况、植被状况和斑苦竹无性系种群特征, 已有专文报道^[5-8]。

2 研究方法

2.1 无性系种群取样

于 1992 年 9 月, 选择 300 m² 的斑苦竹自然林作为调查的固定样地。对每一立竹(竹子构件)标号, 并分别测定其年龄、全高、胸径及总株数等。分别在 1993 年和 1994 年斑苦竹发笋期(6 月 2 日至 9 月 10 日), 以竹笋出土时间为序, 每隔 5 d, 观测其出笋数、死亡数和存活数等。于 1993 年和 1994 年的每年 10 月(笋期后), 在固定样地内分别选取两个 4 m×4 m 的样方(相当于一个无性系), 挖取地下部分, 分别计测竹子构件数目、年龄, 以及地下根茎的年龄、笋芽数和大小等。

2.2 斑苦竹的图解生命表

斑苦竹无性繁殖产生的无性系个体(竹子构件)具有世代重叠。无性系个体可划分为 6 个龄级^[9], 每一龄级为 1 度(2 a)。以一个龄级为一个时间步长, 用图解生命表来表述斑苦竹无性系种群, 从时间 1 到时间 2 的年龄结构变化如图 1。可见, 斑苦竹竹子构件无性系种群的生活史小循环划分为 8 个阶段, 即芽、笋、I~VI 龄级构件(BI~BVI)。生活史小循环包括两组参数, 一组是有关芽的动态, 包括活性芽比率(P_0)、6 个龄级构件的增殖率(B_1, B_2, \dots, B_6); 另一组是有关构件的动态, 包括出笋率(g_0)、成竹率(P_0)和前 5 个龄级的构件存活率(P_1, P_2, \dots, P_5)。

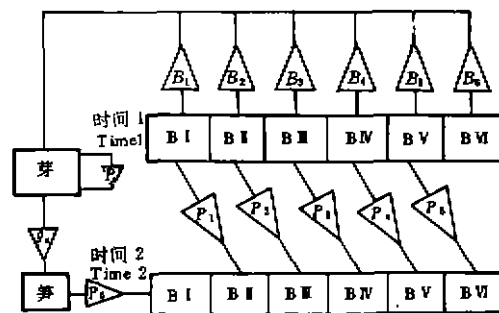


图 1 斑苦竹无性系种群的年龄结构变化

Fig. 1 Dynamic of age-class structure of clone population for *Pleioblastus maculata*

2.3 转移矩阵的建立

斑苦竹无性系种群的数量动态可分为竹笋-幼竹的数量变化和成竹的数量变化两部分。竹笋-幼竹的数量动态可用动态生命表的方法进行研究^[8]。本文主要应用 Lewis(1942)和 Leslie(1945)提供的 Leslie 矩阵^[4];

$$\bar{N}_{i+1} = M \times \bar{N}_i \quad (1)$$

模拟斑苦竹无性系竹子构件(成竹)种群的数量和年龄分布。其中, \bar{N}_i 是 t 时刻各龄级的竹子构件数 n_i 向量; \bar{N}_{i+1} 是 $t+1$ 时刻的各龄级竹子构件数 n_{i+1} 向量; M 是各龄级特定年龄生育力(克隆繁殖力) B_x 和特定存活率 P_x 这两类元素构成的转移矩阵。根据图 1, 可建立斑苦竹无性系种群 Leslie 矩阵的转移阵(M)如下:

$$\begin{bmatrix} P_0 & 0 & B_1 & B_2 & B_3 & B_4 & B_5 & B_6 \\ g_1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & P_1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & P_2 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & P_3 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & P_4 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & P_5 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & P_6 & 0 \end{bmatrix}$$

3 结果与分析

3.1 斑苦竹无性系种群的 Leslie 矩阵模型

转移矩阵 M 中的 B_x 组数据和 P_x 、 g_x , 由地下部分取样统计得到, 成竹率 P_0 为 1993 年和 1994 年竹笋-幼竹的跟踪观测数据的平均值, P_x ($x=1, 2, \dots, 5$) 组数据, 由成熟斑苦竹无性系种群的静态生命表得到。在该生境中, 斑苦竹的 P_x 相对稳定^[8]。假设在以后 i 年内, 该种群所在群落的组成及生境条件也相对稳定不变, 即 P_x 也是稳定的, 则可建立斑苦竹无性系种群的转移矩阵 M 。根据固定样地调查, 可得 1992 年单位面积(hm^2)的无性系竹子构件数量的向量 \bar{N}_{90} , 即 Leslie 矩阵的列矩阵。按公式(1), 由以上数据建立斑苦竹无性系种群的矩阵模型如下:

$$\begin{bmatrix} 0.86 & 0 & 0 & 2 & 3 & 1.5 & 1 & 0.5 \\ 0.117 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.600 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.795 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.621 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.449 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.779 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.274 & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 29167 \\ 7099 \\ 3633 \\ 5333 \\ 4833 \\ 2633 \\ 933 \\ 367 \end{bmatrix} \begin{matrix} \text{芽} \\ \text{笋} \\ \text{I 龄级构件} \\ \text{II 龄级构件} \\ \text{III 龄级构件} \\ \text{IV 龄级构件} \\ \text{V 龄级构件} \\ \text{VI 龄级构件} \end{matrix}$$

转移矩阵 M 列矩阵 \bar{N}_{90}

3.2 斑苦竹无性系种群的动态变化

3.2.1 数量动态 用 Basic 语言编制的 Leslie 矩阵运算程序(略), 在微机上进行运算。经过 20 次迭代(20 个时间步长, 40 a), 其结果如图 2, 它反映了无性系种群的数量和年龄结

构变化趋势。由图 2 可见, 斑苦竹无性系种群各龄级竹子构件均发生数量变化, 但稳定增长的拐点不同。其拐点具有一定的规律性, 即 I 龄级竹子构件数从时间 t_3 开始稳步增加, II 龄级从时间 t_4 开始稳步增加, 依次类推, VI 龄级从时间 t_8 开始稳步增加。整个无性系种群各龄级构件数目, 从第 8 个步长开始都表现为稳步增加的趋势。

由于各龄级构件数目的这种动态变化, 导致了斑苦竹无性系种群大小也存在一定的变化趋势。无性系种群自 1992 年以后, 随时间步长的增加, 从时间 $t_0 \rightarrow t_3$, 种群数量逐渐下降, 由 17732 株/hm², 减少为 10043 株/hm²。从时间 t_4 以后, 种群数量又表现出逐渐升高的趋势, 并稳定增长。运算 20 个步长后, 结果仍表现出这一变化规律。

3.2.2 年龄结构动态 各龄级构件的数量动态, 使无性系种群不仅表现出上述数量变化, 同时还表现出年龄结构的动态。根据各龄级构件在无性系种群中所占比率, 可绘制出年龄结构树状图(图 3)。在时间 t_7 以前, 各龄级竹子构件在年龄结构中所占比率出现波动或涨落, 此后逐渐稳定, 表现为塔形树状结构。这就表明, 经过 8 个时间步长(16 a)以后, 缙云山现存斑苦竹无性系种群将达到稳定年龄结构, 而现阶段还是一个非成熟型的种群, 正处于增长阶段。

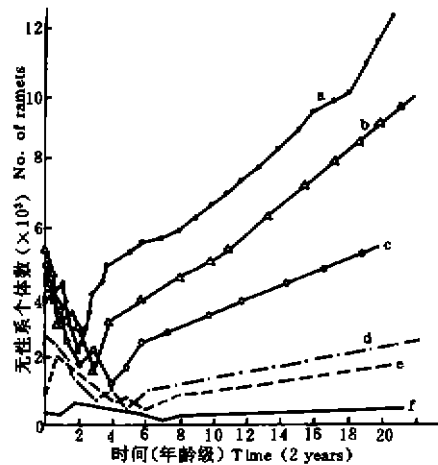


图 2 斑苦竹无性系 6 个龄级的分布动态

Fig. 2 Dynamics of six age-class ramets for *Pleioiblastus maculata* clone

- a. I 龄级, b. II 龄级, c. III 龄级,
d. IV 龄级, e. V 龄级, f. VI 龄级

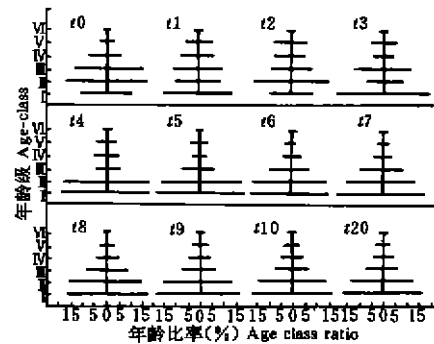


图 3 斑苦竹无性系种群年龄结构动态树状图

Fig. 3 The diagram of dynamics of age-structure for *Pleioiblastus maculata* clone population

4 小结与讨论

本项研究的预测结果表明, 缙云山现阶段斑苦竹无性系种群数量, 在时间 t_4 (8 a) 以前, 呈降低趋势, t_4 以后, 则稳步地缓慢增加。斑苦竹无性系种群大小这种初期降低, 后期稳步增长的趋势, 与 Callaghan 对比氏苔草, 以及 Law 对早熟禾(*Poa*)的矩阵预测结果^[1, 3]相似, 而与江洪对云杉种群的矩阵预测结果^[9]不同。这可能与当时所调查种群的年龄结构(即列矩阵 \vec{N}_{t_0})有关。同时, 值得注意的

是前者均为无性系植物；而后者是靠种子繁殖的树种，因此，是否可以认为，具有完整年龄结构或生活史阶段的无性系植物种群，存在一个短期的数量降低过程，而随后才开始稳步缓慢的增长，这一现象是否与无性系植物的克隆生长特性有关，还有待进一步探讨。

斑苦竹无性系种群在时间 t_7 (14 a) 以前，由于各龄级竹子构件数量的波动与涨落，这一时期的年龄结构亦呈不稳定状态，此后，在无性系种群中，各龄级构件数量开始接近于一个恒定的比例，从而使其年龄结构也逐渐成为稳定的塔形结构。这一结果表明，如果生境条件仍保持相对稳定，缙云山现阶段的斑苦竹无性系种群经过 16 a 后，将成为具有稳定年龄结构的无性系种群，而达到稳定年龄结构的时间比数量稳定增长的时间滞后。

用 Leslie 矩阵对种群动态的预测，以往的工作及本项研究均是在假设生境相对稳定的情况下进行的，但始终存在生境的时间异质性问题，同时，由于种群大小的变化，也可能带来空间异性的问题，这就使转移概率 P_x 的稳定性受到影响，这是 Leslie 矩阵的一个^[2, 10]缺陷。因此，需保持生境的时空相对稳定，预测结果才具有普通的实践意义。但是，由于竹类植物为一次性开花结实的克隆植物，在无性系种群的生存时期，不会从种子得到补充更新。因此，从理论上讲，用 Leslie 矩阵来预测斑苦竹等竹类植物的无性系分株或构件种群的年龄结构与数量动态，其结果比 Callaghan 从模型中略去种子繁殖而对克隆植物比氏苔草分株种群动态的预测结果^[1]，具有相对更高的可靠性。因为大多数草本克隆植物同时兼有有性繁殖和无性繁殖的特性，因而，对无性系种群数量动态的预测，不能仅考查其营养扩散过程，而忽略由种子产生的新无性系及其分株。竹类植物本身的生物学特性恰好克服了这一问题，因此，Leslie 矩阵应用于靠无性繁殖的竹类植物比用于同时兼有两性繁殖的克隆植物效果更好。

参 考 文 献

- 1 Callaghan T. V. strategies of growth and population dynamics of plants; 3. Growth and population dynamics of *Carex bigelowii* in an alpine environment. *Oikos*, 1976, 27: 402~413
- 2 Eriksson O. Ramet behaviour and population growth in the clonal herb *Potentilla anserina*. *Journal of Ecology*, 1988, 76: 522~536
- 3 Law R *et al.* Life history variation in *Poa annua*. *Evolution*, 1977, 31: 233~246
- 4 周纪纶等. 植物种群生态学. 北京: 高等教育出版社, 1992. 42~49
- 5 刘玉成. 缙云山自然保护区植被概况. 西南师范学院学报(自然科学版), 1984, 9(5): 117~128
- 6 钟章成. 常绿阔叶林生态系统研究. 重庆: 西南师范大学出版社, 1992. 49~59
- 7 刘 庆等. 斑苦竹无性系种群能量结构研究. 渝州大学学报(自然科学版), 1995, 12(3), 22~27
- 8 刘 庆等. 斑苦竹无性系种群的数量统计. 西南师范大学学报(自然科学版), 1995, 20(2), 176~182
- 9 江 洪. 云杉种群生态学研究. 北京: 中国林业出版社, 1992. 32~40
- 10 Silvertown J W. 祝宁等译. 植物种群生态学导论. 哈尔滨: 东北林业大学出版社, 1987. 15~17