

米心水青冈种群萌条更新与高度生长

赵 睿^{1,2}, 周学峰^{1,2}, 徐娜娜^{1,2}, 赵明水³, 刘 亮³, 陈小勇^{1,2,*}

(1. 华东师范大学环境科学系, 上海 200062; 2. 浙江天童国家森林公园生态系统观测研究站 上海 200062;

3. 浙江天目山国家级自然保护区 浙江临安 311311)

摘要: 萌条是许多木本植物更新的重要方式, 尤其是在干扰生境中。有种观点认为萌条需要消耗大量资源, 导致其他方面投入减少, 据此提出萌条数-高度的权衡假说。对该假说的检验多比较萌条和非萌条同属植物的高度, 然而由于生活史以及其他生物学习性的差异, 可能使这一比较的基础不成立。在米心水青冈中比较萌条现象不同的个体间高度来检验该假说, 结果表明米心水青冈萌条和非萌条个体间的高度不存在显著差异 ($p = 0.873$), 多茎干和少茎干成体间的高度也没有显著差异 ($p = 0.559$), 并且个体的高度与茎干数存在显著的正相关, 表明在米心水青冈中不存在茎干数-高度的权衡关系, 其原因可能是由于萌条的叶片也具有光合能力, 向萌条的资源运输随着萌条的长大而逐渐减少, 直至中止。在调查的米心水青冈种群中, 多干指数达到 96.4%, 几乎所有的幼苗、幼树和小树都是通过萌条形成的, 表明萌条在种群的更新中起着关键作用。

关键词: 萌条; 茎干数-高度权衡; 种群结构; 米心水青冈; 天目山

文章编号: 1000-0933 (2009) 07-3665-05 中图分类号: Q948 文献标识码: A

Sprouting and height in a *Fagus engleriana* population

ZHAO Rui^{1,2}, ZHOU Xue-Feng^{1,2}, XU Na-Na^{1,2}, ZHAO Ming-Shui³, LIU Liang³, CHEN Xiao-Yong^{1,2,*}

1 Department of Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200062, China

2 Tiantong National Observation Station for Forest Ecosystem, Shanghai 200062, China

3 Zhejiang West Tianmushan Nature Reserve Management Bureau, Lin'an 311311, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(7): 3665 ~ 3669.

Abstract: Resprouting plays an important role in the regeneration of many tree species, especially in disturbed habitats. It was suggested that there is a trade-off between sprouting and height growth. This hypothesis was previously tested by comparing the heights of sprouters and its non-sprouting congeners. However, differences in life history and other biological characteristics may invalidate such a comparison. In this paper, we try to test such a hypothesis in *Fagus engleriana* and to understand the effect of resprouting on demography. We investigated characteristics of *Fagus engleriana* individuals from a community in Tianmushan. We compared the heights of single and multi-stem individuals with similar diameter at breast height (DBH) as well the heights of mature individuals of the similar size with few and abundant stems. We also quantified the sprouting characteristics and their relationship with height and DBH of the largest individual. Positive relationship was found between number of stems and DBH of the largest stem. No significant difference was found in height between single and multi-stem individuals, also between mature individuals with few and abundant stems, indicating that there is no trade-off between sprouting and height growth in *F. engleriana*. Positive relationship was found between height and number of stems. Negative relationship was found between variation coefficient of the largest three stem and number of stems, indicating that difference among the largest three stems decreased with increasing number of stems, due to photosynthesis of each stem. Size of the studied population was much larger at the ramet level than that at the genet level. Almost all

基金项目: 国家高等学校博士学科点专项科研基金资助项目 (20060269018); 浙江省临安市科技发展资助项目 (2007-48)

收稿日期: 2008-11-30; **修订日期:** 2009-04-21

致谢: 野外工作得到杨淑贞、罗远、于硕、王嵘、刘敏、林建余等的协助, Helmholtz Center for Environmental Research-UFZ 的 Miao-Miao Shi 博士对本文写作给予帮助, 特此致谢。

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xychen@des.ecnu.edu.cn

seedling, saplings and small individuals were formed by sprouting, indicating that sprouting plays a critical role in the regeneration of the *F. engleriana* population in Tianmushan.

Key Words: sprouting; stem number-height trade-off; demography; *Fagus engleriana*; Tianmushan

萌条更新是木本植物更新的有效方式之一,尤其在火灾等干扰条件下,萌条更新在植被恢复中有着独特的优势,因此,在干扰频繁的生境中,群落往往具有很高比例的萌条能力强的物种^[1-3];对于同一物种,干扰生境中形成萌条种群^[4],并且通过萌条可维持较高的遗传变异,而干扰很少的生境中,则萌条现象不明显^[5]。萌条在更新成功率上比实生苗具有优势,那么为什么世界上植被的优势种不都具有萌条能力? Midgley 提出萌条能力-高度权衡假说解释这一现象^[6],萌条生长是一个消耗资源的过程,产生较多萌条虽然可提高更新的成功率,但是用于萌条生长的资源过多,可能影响到其他方面的投入。例如,过多资源用于萌条生长,可能降低用于高度生长的投入,从而导致具萌条能力的植物的高度往往低于同属不具萌条能力的物种^[6],从而在对光的竞争中处于弱势。对不同地区植物群落组成的调查显示,萌条能力强的物种潜在高度低于萌条能力弱的物种^[7],但也存在许多不支持的证据^[8]。这些比较研究针对不同物种,可能因为物种的其他生活史特征的差异降低了结果的可比性。若对同一物种萌条现象不同的个体间进行比较,则可避免这种不足。

本文以米心水青冈(*Fagus engleriana*)为对象,研究萌条能力与高度的关系,检验茎干数-高度权衡在种内是否存在。壳斗科植物是亚热带森林最主要的优势种^[9-13],米心水青冈(*Fagus engleriana*)是水青冈属 3 种多主干树种之一,其更新策略是在林下形成苗性萌条,林窗形成时释压进入乔木层^[14]。萌条更新在米心水青冈林中十分普遍,但是在不同地区、不同样地间萌条更新能力存在一定的差异^[9,11,12,15]。已有的一些报道表明米心水青冈萌条存在受压现象^[9,11],这种格局既可能是根株内资源竞争的结果,也可能是其他物种或同种其他个体影响的结果,从林窗释放后萌条存在径向生长加速^[11]来看,其他物种的影响可能起着更重要的作用。

1 材料和方法

本研究地点位于浙江省临安市西天目山国家级自然保护区内(119°23'47"~119°28'27"E,30°18'30"~30°24'55"N)。年平均气温 14.8~8.8℃;≥10℃积温 5 100~2 500℃;年降水量 1 390~1 870 mm,相对湿度 76%~81%。天目山区域气候属于亚热带季风气候区,受海洋暖湿气候影响较深,具有中亚热带向北亚热带过渡特征,森林植被茂盛,存在明显的垂直界限^[16]。

调查地点位于保护区内海拔 1197~1310m 处,样地的大致经纬度为 119°25'79"E,30°21'22"N。主要优势种有米心水青冈、短柄枹(*Quercus serrata* var. *brevipetiolata*)、锥栗(*Castanea henryi*)、山鸡椒(*Litsea cubeba*)、小叶白辛树(*Pterostyrax corymbosus*)等^[15]。

采用样地和样线法两种方法调查米心水青冈的萌条更新特征。在米心水青冈分布比较密集的地段设置了 2 个大样方(40m×80m、50m×60m)。在密度较低的地段设立了 2 条样线。对样方内以及样线上 5m 范围内所有米心水青冈个体进行调查、测量。每一丛源于同一个主根,作为一个个体(即基株),不同个体间未发现可见的地下部分连接。为便于统计和分析,将胸径最大的茎干视为母株,其他茎干视为萌条。对每一丛米心水青冈计数茎干数量,对胸径大于 2.5cm 的茎干测量胸径和高度,胸径小于 2.5cm 的则测量高度。

为了解克隆内资源竞争是否对生长带来显著的影响,首先检验是否存在茎干数-高度的权衡,这从 3 个方面来衡量:(1)单一茎干个体和多茎干个体高度比较:本调查中有 3 株米心水青冈只有 1 个茎干,其胸径为 4.39~4.71cm 之间,将其高度与胸径介于 4.0~5.0cm 之间的多茎干米心水青冈(共 5 株)的高度进行比较。单茎干的胸径平均为 4.61cm,与多茎干中最大胸径的均值(4.48cm)没有显著差异。(2)少茎干和多茎干成体高度的比较:对于胸径为 20~26cm 间的米心水青冈成体划分为少茎干类型(茎干数<10 个)、多茎干类型(茎干数>25 个)和中间类型。对少茎干类型和多茎干类型米心水青冈的高度进行显著性检验。(3)回归分

析:对高度与茎干数进行回归分析,采用拟合最好的方程并检验其显著性。

其次,分析具多茎干个体的变异系数与最大茎干胸径的关系。由于不同个体萌条数相差较大,且萌条不是在同一时间形成的;胸径越大,萌条间的年龄差异往往也越大,从而导致变异系数也越大,为降低这些因素的影响,采用最大3个茎干的胸径计算变异系数;米心水青冈成体往往有多个茎干进入林冠层,以最大3个茎干进行计算也可以反映已经或将要进入林冠层的茎干间的差异。

2 结果

米心水青冈具有很强的萌条能力,在调查的84株(丛)米心水青冈中,多干指数(multi-stemming index,具多个茎干个体的百分比)达到96.4;茎干数最多的达65个,平均为10.4个,中位数为7个。茎干数(N)与最大茎干的胸径(DBH)存在极显著的正相关($R^2 = 0.3257$, $p < 0.01$) (图1)。

单一茎干米心水青冈幼体(DBH 均值为4.61cm)与胸径类似的多茎干米心水青冈幼体(DBH 均值为4.48cm)间的高度分别为(5.5 ± 2.6)m和(5.2 ± 2.0)m,两者之间没有显著差异($p = 0.873$)。所有的米心水青冈成体都具有多个茎干,对胸径接近的少茎干(茎干数 < 10)和多茎干(茎干数 > 25)的米心水青冈高度比较,两者之间也没有显著差异($p = 0.559$)。

回归分析表明,米心水青冈个体的高度(H)和茎干数之间存在显著的正相关(图2A, $p < 0.01$),这是因为高度与胸径之间存在极显著正相关的结果($p < 0.01$),没有显示出随着茎干数增加,高度降低的现象。最大3株茎干胸径的变异系数与最大茎干的胸径成反比(图2B),表明米心水青冈越大,最大3株茎干间的相对差异就越小。

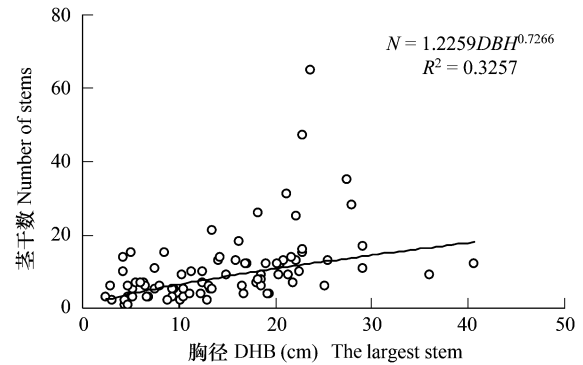


图1 米心水青冈茎干数与最大茎干胸径的关系

Fig. 1 Relationship between stem number and the diameter at breast height of the largest stem

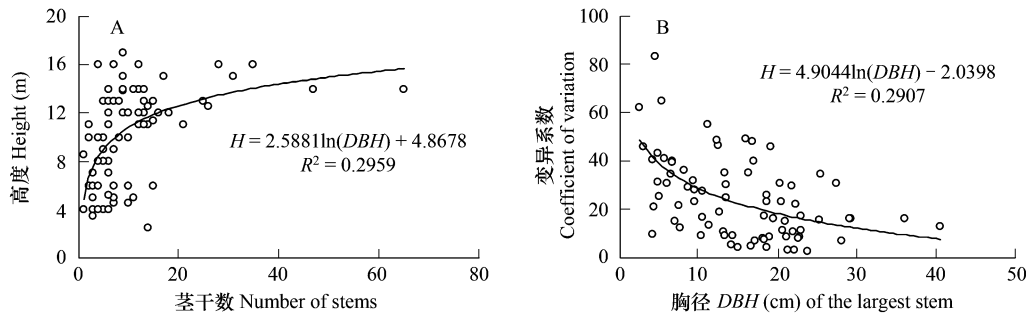


图2 茎干数与高度(A)和变异系数(B)的关系

Fig. 2 Relationship between number of stems and height (A) and coefficient of variation (B) in *Fagus engleriana*

3 讨论

水青冈属虽然种类不多,但是萌条能力和类型却多样。米心水青冈是萌条能力很强的种类,而我国分布最广的长柄水青冈(*F. longipetiolata*)则几乎不通过萌条更新,呈单一茎干。米心水青冈属于根颈萌条型(collar sprouting),这一类型的萌条在根茎结合部(近地面)长出^[17],与母株的距离十分近;在老的茎干死后,周边的萌条围成一圈,属于密集型生长策略,同一个体的萌条往往不会与其他个体的混杂,与实生苗也容易区别。而分布于北美的大叶水青冈(*F. grandifolia*)属于根出条型(root suckering),其萌条离母株往往相隔数米,与实生苗离最近水青冈的距离差不多,叶性状也与实生苗没有显著差异,不容易与实生苗区分,但在植物形态、生长和存活率方面存在显著差异^[18]。

米心水青冈的萌条能力与母株的大小存在极显著的正相关,并且萌条数量与母株高度呈正相关(图 2A),具萌条和不具萌条的个体间高度生长没有显著差异,同时萌条少和萌条多的米心水青冈成体间高度也无显著差异,这些结果不支持萌条更新带来高度生长代价的假说^[6]。萌条生长带来生长代价,从而导致高度生长差异的假说是建立在对不同植物的比较基础上^[6],不同植物种类高度上的差异很可能是因为植物的生物学特点不同造成的,本文对同一物种萌条程度不同的个体比较不支持这一观点。即使是不同植物种类间比较,这一假说也不成立,例如巨杉就是少数具萌条能力的裸子植物之一,但其高度为世界之最^[17]。

提出萌条生长导致高度生长代价这一观点的原因之一是认为萌条生长需要消耗大量的资源^[6,19],主要茎干光合作用合成的资源输送到萌条,从而导致其他方面投入减少,降低高度生长。然而,萌条并非完全是消耗资源,也可以通过光合作用进行生产用于自身的生长,至于是否能够补偿生长所需则尚需进一步证据。并且资源一般就近输送,往往是当萌条自身合成提供的资源不够时,才可能从主要茎干输入;并且总体来看也十分有限,否则所有的萌条都可能长大至成体。大多数萌条未能长大进入林冠层从另一个侧面反映了萌条间并非个体内不同萌条间资源分配导致主要茎干受到严重影响,而是由于萌条间以及其他个体间对外部资源(特别是光)的竞争导致多数萌条逐渐死亡。对光竞争的结果导致观察到受压现象,而林窗开放则表现出释放^[14],反映出这种竞争的影响可能更重要。这一受压和释放现象并不是只存在于萌生后代中,实生苗同样存在这样的格局。米心水青冈成体往往存在多个胸径相近的茎干也暗示至少多个茎干并存时并不带来明显的资源不足。

萌条生长可以提供持续生态位,使得克隆可以维持很长的时间^[1]。在米心水青冈中,这一特点表现得也十分明显。本研究中平均每个米心水青冈上萌条数量与神农架的差不多^[11],最多的有多达 65 个茎干,并且萌条数与母株胸径呈显著的相关(图 1),这与胸径较大的母株处于林冠层,积累的营养物质较多有一定关系。与已有的结论一致^[7],胸径越大,萌条存活率越高^[20]。萌条能力明显增加种群内茎干数,并且不断得到补充,从而降低克隆更新速率,也可以降低干扰导致遗传多样性丧失的风险^[5],但长期来看,缺少有性更新会影响其应对变化环境的进化潜力。

尽管米心水青冈可以有种子和萌条两种更新方式,但在天目山萌条似乎是米心水青冈的主要更新方式。米心水青冈结实率较低且年际波动较大,2007 年在米心水青冈群落中设置了数十个种子收集框,没有收集到 1 粒种子,也没有发现被啮齿动物啃食剩下的痕迹。极低的结实率在其他米心水青冈种群或分布区北部的水青冈种群中也十分常见^[11]。植物中往往存在萌条-结实权衡,萌条能力强的植物(或种群)中结实率低^[17],并且在土壤种子库中萌条能力强的物种的种子很少^[21],也有一些植物中没有观察到这种权衡关系^[22]。米心水青冈中较低的结实率是否是由于萌条-结实间的权衡尚需要更多的研究验证。

此外,米心水青冈新出土的幼苗不耐郁闭生境,更新阶段需要较好的光照条件,且肥沃土壤可能也无助于改善郁闭林冠下幼苗的定居^[23],而米心水青冈所处生境中竹子密度往往较大^[9],这些也不利于米心水青冈的有性更新。而萌条的形成有利于米心水青冈更好地适应其生境^[9],在林缘或较大的林窗中出现的萌条可顺利生长并进入林冠层^[11,12,14],形成多干丛生状。

References:

- [1] Bond W J, Midgley J J. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in Ecology & Evolution*, 2001, 16: 45–51.
- [2] Veski P A, Westoby M. Sprouting ability across diverse disturbances and vegetation types worldwide. *Journal of Ecology*, 2004, 92: 310–320.
- [3] Yan E R, Wang X H, Shi J Y, *et al.* Sprouting ecology of woody plants: a research review. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2005, 16: 2459–2464.
- [4] van der Bank M, van der Bank F H, van Wyk B E. Evolution of sprouting versus seeding in *Aspalathus linearis*. *Plant Systematics and Evolution*, 1999, 219: 27–38.
- [5] Premoli A C, Steinke L. Genetics of sprouting: effects of long-term persistence in fire-prone ecosystems. *Molecular Ecology*, 2008, 17: 3827–3835.
- [6] Midgley J J. Why the world's vegetation is not totally dominated by resprouting plants; because resprouters are shorter than reseederers. *Ecography*,

1996, 19: 92—94.

- [7] Vesk P A, Warton D I, Westoby M. Sprouting by semi-arid plants: testing a dichotomy and predictive traits. *Oikos*, 2004, 107: 72—89.
- [8] Nzunda E F, Griffiths M E, Lawes M J. Multi-stemmed trees in subtropical coastal dune forest: survival strategy in response to chronic disturbance. *Journal of Vegetation Science*, 2007, 18: 693—700.
- [9] Cao K F, Peters R. Structure and stem growth of multi-stemmed trees of *Fagus engleriana* in China. *Plant Ecology*, 1998, 139: 211—220.
- [10] Chen X Y, Song Y C. Clonal diversity in *Cyclobalanopsis glauca* populations and its relationship with environmental factors. *Acta Phytocologica Sinica*, 1997, 21: 342—348.
- [11] He J S, Chen W L, Liu F. Study on the sprouting process of *Fagus engleriana* in Shennongjia Mountains. *Acta Phytocologica Sinica*, 1998, 22: 385—391.
- [12] Jiang M, Jin Y, Zhang Q. A preliminary study on gap regeneration dynamics in Taiyangpin beech (*Fagus engleriana* Seem) forest. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 1995, 13: 225—230.
- [13] Zhang X, Xu G F, Shen D W, *et al.* Maintenance and natural regeneration of *Castanopsis sclerophylla* populations on islands of Qiandao Lake Region. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27: 424—431.
- [14] He J S, Liu F, Chen W L, *et al.* History of disturbance and regeneration strategies of *Fagus engleriana* and *Quercus aliena* var. *acuteserrata* forests in Shennongjia, Hubei Province. *Acta Botanica Sinica*, 1999, 41: 887—892.
- [15] Yu S, Wang R, Liu M, *et al.* Species composition and sprouting regeneration of *Fagus engleriana* community in Tianmushan Mountain. *Chinese Journal of Ecology*, 2009, 28: 182—187.
- [16] Tang M P, Zhou G M, Shi Y J, *et al.* Study of dominant plant populations and their spatial patterns in evergreen broadleaved forest in Tianmu mountain, China. *Journal of Plant Ecology*, 2006, 30: 743—752.
- [17] Bond W J, Midgley J J. The evolutionary ecology of sprouting in woody plants. *International Journal of Plant Sciences*, 2003, 164: S103—S114.
- [18] Beaudet M, Messier C. Beech regeneration of seed and root sucker origin: a comparison of morphology, growth, survival, and response to defoliation. *Forest Ecology and Management*, 2008, 255: 3659—3666.
- [19] Falster D S, Westoby M. Tradeoffs between height growth rate, stem persistence and maximum height among plant species in a post-fire succession. *OIKOS*, 2005, 111: 57—66.
- [20] Veski P A. Plant size and resprouting ability: trading tolerance and avoidance of damage? *Journal of Ecology*, 2006, 94: 1027—1034.
- [21] Clarke P J, Dorji K. Are trade-offs in plant resprouting manifested in community seed banks? *Ecology*, 2008, 89: 1850—1858.
- [22] Cruz A, Moreno J M. No allocation trade-offs between flowering and sprouting in the lignotuberous, Mediterranean shrub *Erica australis*. *Acta Oecologica*, 2001, 22: 121—127.
- [23] Guo K, Werger M J A. Responses of *Fagus engleriana* seedlings to light and nutrient availability. *Acta Botanica Sinica*, 2003, 46: 533—541.

参考文献:

- [3] 闫恩荣, 王希华, 施家月, 等. 木本植物萌枝生态学研究进展. *应用生态学报*, 2005, 16: 2459—2464.
- [10] 陈小勇, 宋永昌. 青冈种群克隆多样性及其与环境因子的关系. *植物生态学报*, 1997, 21(4): 342—348.
- [11] 贺金生, 陈伟烈, 刘峰. 神农架地区米心水青冈萌枝过程的研究. *植物生态学报*, 1998, 22(5): 385—391.
- [12] 江明喜, 金义兴, 张全发. 米心水青冈生长过程中的抑制与释放. *应用生态学报*, 1995, 6(增刊): 153—155.
- [14] 贺金生, 刘峰, 陈伟烈, 等. 神农架地区米心水青冈林和锐齿槲栎林群落干扰历史及更新策略. *植物学报*, 1999, 41: 887—892.
- [15] 于硕, 王嵘, 刘敏, 等. 天目山米心水青冈群落物种组成特点与萌条更新. *生态学杂志*, 2009, 28: 182—187.
- [16] 汤孟平, 周国模, 施拥军, 等. 天目山常绿阔叶林优势种群及其空间分布格局. *植物生态学报*, 2006, 30(5): 743—752.