

中国百种杰出学术期刊
中国精品科技期刊
中国科协优秀期刊
中国科学院优秀科技期刊
新中国 60 年有影响力的期刊
国家期刊奖

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

Acta Ecologica Sinica

(Shengtai Xuebao)

第 30 卷 第 24 期
Vol.30 No.24
2010



中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心
科学出版社

主办
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第 30 卷 第 24 期 2010 年 12 月 (半月刊)

目 次

三江平原残存湿地斑块特征及其对物种多样性的影响	施建敏, 马克明, 赵景柱, 等 (6683)
叶片碳同位素对城市大气污染的指示作用	赵德华, 安树青 (6691)
土地利用对崇明岛围垦区土壤有机碳库和土壤呼吸的影响	张容娟, 布乃顺, 崔 军, 等 (6698)
缓/控释复合肥料对土壤氮素库的调控作用	董 燕, 王正银 (6707)
北京海淀公园绿地二氧化碳通量	李 霞, 孙 睿, 李 远, 等 (6715)
三峡库区消落带生态环境脆弱性评价	周永娟, 仇江啸, 王 姣, 等 (6726)
应用碳、氮稳定同位素研究稻田多个物种共存的食物网结构和营养级关系	张 丹, 闵庆文, 成升魁, 等 (6734)
基于弹性系数的江苏省能源生态足迹影响因素分析	杨足膺, 赵 媛, 付伍明 (6741)
中国土地利用多功能性动态的区域分析	甄 霖, 魏云洁, 谢高地, 等 (6749)
遮荫处理对东北铁线莲生长发育和光合特性的影响	王云贺, 韩忠明, 韩 梅, 等 (6762)
臭氧胁迫对冬小麦光响应能力及 PS II 光能吸收与利用的影响	郑有飞, 赵 泽, 吴荣军, 等 (6771)
地表覆草和覆膜对西北旱地土壤有机碳氮和生物活性的影响	谢驾阳, 王朝辉, 李生秀 (6781)
喀斯特峰丛洼地旱季土壤水分的空间变化及主要影响因子	彭晚霞, 宋同清, 曾馥平, 等 (6787)
极干旱区深埋潜水蒸发量的测定	李红寿, 汪万福, 张国彬, 等 (6798)
灌木林土壤古菌群落结构对地表野火的快速响应	徐赢华, 张 涛, 李 智, 等 (6804)
稻田免耕和稻草还田对土壤腐殖质和微生物活性的影响	区惠平, 何明菊, 黄 景, 等 (6812)
造纸废水灌溉对黄河三角洲盐碱地土壤酶活性的影响	董丽洁, 陆兆华, 贾 琼, 等 (6821)
神农宫扁角菌蚊幼虫种群分布及其与环境因子的相关性	顾永征, 李学珍, 牛长缨 (6828)
三亚珊瑚礁水域纤毛虫种类组成和数量分布及与环境因子的关系	谭烨辉, 黄良民, 黄小平, 等 (6835)
淞江鲈在中国地理分布的历史变迁及其原因	王金秋, 成 功 (6845)
黄海中南部小黄鱼生物学特征的变化	张国政, 李显森, 金显仕, 等 (6854)
甲基溴消毒对番茄温室土壤食物网的抑制	陈云峰, 曹志平 (6862)
离子树脂法测定森林穿透雨氮素湿沉降通量——以千烟洲人工针叶林为例	盛文萍, 于贵瑞, 方华军, 等 (6872)
乡土植物芦苇对外来入侵植物加拿大一枝黄花的抑制作用	李愈哲, 尹 昕, 魏 维, 等 (6881)
遂渝铁路边坡草本植物多样性季节动态和空间分布特征	王 倩, 艾应伟, 裴 娟, 等 (6892)
古尔班通古特沙漠原生梭梭树干液流及耗水量	孙鹏飞, 周宏飞, 李 彦, 等 (6901)
碟果虫实种子萌发对策及生态适应性	刘有军, 刘世增, 纪永福, 等 (6910)
原始兴安落叶松林生长季净生态系统 CO ₂ 交换及其光响应特征	周丽艳, 贾丙瑞, 曾 伟, 等 (6919)
五种红树植物通气组织对人工非潮汐生境的响应	伍卡兰, 彭逸生, 郑康振, 等 (6927)
亚高寒草甸不同生境植物群落物种多度分布格局的拟合	刘梦雪, 刘佳佳, 杜晓光, 等 (6935)
内蒙古荒漠草原地表反照率变化特征	张 果, 周广胜, 阳伏林 (6943)
中国沙棘克隆生长对灌水强度的响应	李甜江, 李根前, 徐德兵, 等 (6952)
增温与放牧对矮蒿草甸 4 种植物气孔密度和气孔长度的影响	张立荣, 牛海山, 汪诗平, 等 (6961)
基于 ORYZA2000 模型的北京地区早稻适宜播种期分析	薛昌颖, 杨晓光, 陈怀亮, 等 (6970)
专论与综述	
区域生态安全格局研究进展	刘 洋, 蒙古军, 朱利凯 (6980)
植物功能性状与湿地生态系统土壤碳汇功能	王 平, 盛连喜, 燕 红, 等 (6990)
农田水氮关系及其协同管理	王小彬, 代 快, 赵全胜, 等 (7001)
虫害诱导挥发物的生态调控功能	王国昌, 孙晓玲, 董文霞, 等 (7016)
土壤微生物资源管理、应用技术与学科展望	林先贵, 陈瑞蕊, 胡君利 (7029)
问题讨论	
从演化的角度评价北京市经济系统可持续发展趋势	黄茹莉, 徐中民 (7038)
基于植物多样性特征的武汉市城市湖泊湿地植被分类保护和恢复	郑忠明, 宋广莹, 周志翔, 等 (7045)
濒危兰科植物再引入技术及其应用	陈宝玲, 宋希强, 余文刚, 等 (7055)
研究简报	
实验条件下华北落叶松和白杆苗期生长策略的差异比较	张芸香, 李海波, 郭晋平 (7064)
基于源-库互反馈的温室青椒坐果时空动态模拟	马韞韬, 朱晋宇, 胡包钢, 等 (7072)
西双版纳小磨公路及其周边道路对蛇类活动的影响	孙 戈, 张 立 (7079)
温度变化对藻类光合电子传递与光合放氧关系的影响	张 曼, 曾 波, 张 怡, 等 (7087)
黄土区六种植物凋落物与不同形态氮素对土壤微生物量碳氮含量的影响	王春阳, 周建斌, 董燕婕, 等 (7092)
食细菌线虫 <i>Caenorhabditis elegans</i> 的取食偏好性	肖海峰, 焦加国, 胡 锋, 等 (7101)

期刊基本参数: CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 424 * zh * P * ¥ 70.00 * 1510 * 48 * 2010-12

中国沙棘克隆生长对灌水强度的响应

李甜江^{1,2}, 李根前^{2,1,*}, 徐德兵³, 贺斌², 高甲荣¹

(1. 北京林业大学, 北京 100083; 2. 西南林业大学, 昆明 650224; 3. 云南省林业科学研究院, 昆明 650204)

摘要: 为了解中国沙棘克隆生长调节对土壤水分资源供应水平的响应规律并寻找最佳灌水强度, 研究了种群生长量、生物量、子株数量、克隆器官延伸能力、克隆器官分枝级数等种群参数与同灌水强度的关系。结果表明: (1) 种群参数增幅与灌水强度之间呈二次抛物线关系, 即种群参数增幅随着灌水强度的增加先升后降。小于最佳灌水强度, 种群参数增幅随着灌水强度的增加而上升; 大于最佳灌水强度, 种群参数增幅随着灌水强度的增加而下降。 (2) 不同种群参数增幅最大时的最佳灌水强度具有一定差异, 种群及其构件生物量的最佳灌水强度为每月 4.0 次、相当于本地年均降水量的 2.0 倍, 子株数量、克隆器官延伸能力、克隆器官分枝级数增幅的最佳灌水强度为每月 3.0 次、相当于本地年均降水量的 1.5 倍。 (3) 适当灌水能够促进中国沙棘种群生长、提高克隆繁殖能力, 但在一定灌水强度下生长和繁殖之间存在权衡关系, 而种群生长和生物量积累之间、克隆子株数量与克隆器官延伸能力和克隆器官分枝级数之间则有协同作用。 (4) 在不同土壤水分资源供应水平下, 中国沙棘主要通过个体大小、种群生物量分配、子株数量、克隆器官延伸能力、克隆器官分枝强度等调节做出响应, 这些调节直接影响种群的稳定性和克隆的持久性。

关键词: 中国沙棘; 灌水强度; 克隆生长; 子株数量; 生物量; 克隆器官

The clonal growth of *Hippophae rhamnoides* L. ssp. *sinensis* in response to irrigation intensity

LI Tianjiang^{1,2}, LI Genqian^{2,1,*}, XU Debing³, HE Bin², GAO Jiarong¹

1 Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

2 Southwest Forestry University, Kunming 650224, China

3 Yunnan Academy of Forestry, Kunming 650204, China

Abstract: The survival, growth, breed and the population succession direction of *Hippophae rhamnoides* L. ssp. *Sinensis* is seriously effected by water for the average precipitation is lack. The annual average precipitation is 500—600mm at the suitable distribution area. However the annual average precipitation is only 200mm and the aridity is 2.0—4.0 at the Loess Plateau, Mu Us Sandland and Feldspathic sandstone zone where are the distribution centers of *Hippophae rhamnoides* L. ssp. *Sinensis*. One of the solving ways are irrigation, so it has the important ecological meaning and guidance meaning of planting forest that research on the clonal growth of *Hippophae rhamnoides* L. ssp. *sinensis* in response to irrigation intensity. The experiments of different irrigation intensities were done in plantation which included four treats, three repetitions. The experiment adopted 2 × 2 regression design and took the advantage of Latin layout. It can get the mathematical statistics repetitions more than 6 times. The irrigation respectively is 0 times (it is controlled trial), 1.0 times, 1.5 times, 2.5 times of annual average precipitation. The relationships between the growth, biomass, the number of daughter ramet, clonal indexes and different irrigations were researched. The results showed: (1) Relationship between the population parameters and irrigation intensity was accord with quadratic parabola. It meant each population parameter has an certain optimum irrigation intensity, the parameters increased below the optimum irrigation intensity and decreased above the optimum irrigation intensity with the increasing of irrigation intensity. (2) The optimum irrigation intensities were

基金项目: 国家自然科学基金项目 (30371193/31070551); 国际科技合作项目 (2008DFA32270)

收稿日期: 2009-12-24; **修订日期:** 2010-10-18

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lgenqian@public.km.yn.cn

difference among different population parameters. The optimum irrigation intensities of height, ground diameter and crown width were 4.0 times per month, which was equivalent to 2.0 times than local annual average precipitation. The optimum irrigation intensities of population and its modular biomasses were 4.0 times per month, which was equivalent to 2.0 times than local annual average precipitation. And the optimum irrigation intensities of daughter ramet number and stretching as well as branching capacity of clonal organ were 3.0 times per month, which was equivalent to 1.5 times than local annual average precipitation. (3) The appropriate irrigation could not only increase the population growth but also improve the capacity of clonal propagation, but there was a trade-off relation between population growth and clonal propagation at the certain irrigation intensity. The increasing of underground biomass was beneficial to promote the clonal breed, stretching and branching of clonal organ while the increasing of aboveground biomass inhibited them. However, the relationship show cooperative effect between population growth and biomasses accumulation, between the number of daughter ramet and the stretching capacity as well as the branching intensity of clonal organ. They jointly accomplished the adaptability adjustment of clonal breed. (4) To the number of daughter ramet and the foraging growth pattern, it is a continuum of ecological strategy that the clonal growth in response to irrigation intensity. With the increasing of irrigation intensity, the numbers of daughter ramet from few to more then to few, the foraging growth pattern from guerrilla type to phalanx type and then to guerrilla type, population fitness from low to high then to low. This adjustment result of clonal growth has made the adaptability population characteristics and ecological adaptability strategy to irrigation intensity. Thus these conclusions were drawn: The less water must lead to drought stress, unfortunately the more water must lead to the temperature and the permeability decrease. They all inhibit the growth. But proper irrigation can promote the growth of *Hippophae rhamnoides* L. ssp. *sinensis* in Mu Us Sandland where is drought and strong sunlight illumination. In the production practice, the irrigation can be controlled in 1.5 – 2.0 times of local annual average precipitation. In same time, *Hippophae rhamnoides* L. ssp. *sinensis* does response to different soil water resource supplying levels by adjustments of individual size, population biomass distribution, the number of daughter ramet, stretching capacity and branching intensity of clonal organ. These adjustments can improve the clonal breed of population and be beneficial to population stability maintenance and clonal growth persistence.

Key Words: *Hippophae rhamnoides* L. ssp. *sinensis*; irrigation intensity; clonal growth; the number of daughter ramet; population biomass; clonal organ

在自然条件下,克隆植株通过无性方式产生具有潜在独立生存能力个体并进行空间拓展的过程被称之为克隆生长^[1-2]。在克隆生长过程中,植物能通过自身的可塑性调节对相应环境条件做出响应,以适应不同的资源供应水平^[3-4]。克隆植物的可塑性调节不仅表现在种群生长量和生物量上,同时反映在子株数量及其分布格局等方面^[5-7]。其中,分布格局(即克隆生长格局)主要通过隔离者长度、根茎分枝强度、分枝角度等的可塑性调节来实现^[8-11]。因此,植物的克隆可塑性包括克隆形态(如子株分布格局)和克隆生长(如克隆子株数量)两个方面,它们与植物种群的生态适应对策密切相关,对此研究将有助于理解植物克隆生长调节的生态适应意义。

土壤水分是植物必需的资源之一,它对植物的生长、维持和繁殖具有极其重要作用^[12]。自然条件下,水资源在时间、空间以及时空耦合尺度上通常呈异质性分布^[4]。因此,植物生长必然通过自身的可塑性调节对水资源的有效性做出响应。研究表明:随着土壤水分有效性的提高,赖草(*Leymus secalinus*)克隆子株数量和总生物量显著上升^[13],匍匐茎草莓(*Duchesnea indica*)的克隆子株数量表现为二次抛物线变化^[14],斑苦竹(*pleioblastus maculate*)的克隆子株数量减少而形体增大、种群总生物量显著提高^[15]。由此可见,土壤水分对植物的克隆生长及其可塑性调节具有重要影响,但不同植物之间可塑性反应的强弱、趋势和机理并不一致。而且,该领域以往的研究主要以1、2年生和多年生草本植物为对象,对木本克隆植物的研究较少^[16-18]。与草

本植物相比,木本植物的克隆生长调节不仅具有生态适应意义,而且影响种群年龄和高度结构特征,在维持克隆持久性和种群稳定性方面具有重要价值^[19-21]。

中国沙棘(*Hippophae rhamnoides* L. ssp. *sinensis*)是胡颓子科的小乔木或灌木,广泛分布于我国北方干旱、半干旱地区,不仅是优良的多用途树种,也是典型的克隆植物,它的侧根(克隆器官)在水平延伸过程中能产生大量的根蘖苗^[22],可从丘间地扩散到沙丘顶部、从沟谷扩散到沟坡、从林内扩散到林外,从而形成“独木成林”之奇观并赖以维持群落的持久性,在植被恢复和生态环境建设中发挥着积极的作用。但是,其克隆生长明显受制于土壤水分资源供应水平。在毛乌素沙地的研究表明:低水分条件下,植株个体、种群数量以及种群生物量都较小,子株数量、克隆器官条数和分枝级数较少,而隔离者较长,克隆生长格局倾向于“游击型”;高水分条件下,植株个体、种群数量以及种群生物量都较大,子株数量、克隆器官条数和分枝级数较多,而隔离者较短,克隆生长格局倾向于“集团型”^[23]。然而,这些研究结果均来自野外调查,水分梯度范围较窄,且只能定性分析其生态适应意义,难以明确揭示克隆生长调节对土壤水分的响应规律。因此,本文以毛乌素沙地的中国沙棘为对象,采用回归设计并汲取拉丁方和随机排列的特点,基于田间试验数据探讨不同灌水强度条件下中国沙棘克隆生长的可塑性调节规律,通过回归分析建立相应的量化模型并寻求最佳灌水强度,探讨其克隆生长调节对土壤水分供应水平的响应规律。

1 研究区概况

研究区位于毛乌素沙地南缘的陕西省定边县,地处东经 107°15′—108°22′、北纬 36°49′—37°53′;属中温带干旱、半干旱大陆性季风气候,特点是四季分明、光照充足、干旱缺水、春秋季节风沙肆虐,年平均气温 7.9℃;年平均降水量仅为 316mm,且多集中在 7、8、9 月份,年蒸发量为 2490mm;地貌特征是沙丘起伏、沙带连绵,海拔 1303m—1418m;土壤以风沙土和盐碱土为主;地带性植被属于半荒漠草原,区系成分兼具沙生、旱生和盐碱植物以及中生草甸植物的种类^[24]。试验地设在植苗造林(实生起源)的 6a 人工林内、初植密度 833 株/hm²(株行距 2 m×6m),林内地势平坦、环境条件一致,试验前植株长势基本一致。

2 研究方法

2.1 试验设计

试验采用单因子设计,灌水强度通过调节灌水间隔期来控制,分别为不灌水(对照 1)、15d 灌水 1 次即每月 2 次(处理 2)、10d 灌水 1 次即每月 3 次(处理 3)和 5d 灌水 1 次即每月 6 次(处理 4),每株每次灌水 20kg。灌水局限于母株(人工栽植)树穴内且只在生长季进行,即 2005 年和 2006 年的 4—8 月。根据年总灌水量计算,处理 2、3、4 约为当地年均降水量的 1.0、1.5 倍和 2.5 倍(表 1)。

表 1 灌水设计
Table 1 The irrigation design

处理号 Treat number	天然年降水量/mm Annual precipitation	灌水次数 Irrigation times of a month	月灌水量/(kg/月) Irrigation amount	灌水强度/次 Irrigation intensity	灌水时间 Irrigation time	总灌水次数 The total irrigation times
1	310	0	0	0	不灌水	0
2	310	2	40	1.0	15 日	10
3	310	3	60	1.5	10、20、30 日	15
4	310	6	120	2.5	5、10、15、20、 25、30 日	20

2.2 田间排列及组合

田间布设汲取随机排列和拉丁方排列的特点,重复 2 次,但每 1 个横行和 2 个纵行均可组成一个重复,因此在统计上最少可获得 6 次重复(图 1,加粗的部分为 1 次重复)。其中,每 1 小区有 6 个克隆(包含 1 个母株及其克隆繁殖所产生的子株)、面积 12m×36m,每个克隆(格子样方)面积为 2m×6m。

2.3 数据调查

生长性状调查采用每木检尺法,即逐株测定树高、地径、冠幅等;每个克隆的子株数量以格子样方($2\text{m} \times 6\text{m}$)为单元进行统计,同 1 小区 6 个克隆的子株数量之和即为该处理的子株数量;2005 年 7 月试验实施之前进行本底调查,2006 年 9 月试验结束后进行结果调查。在结果调查时,补充测定下列克隆器官生长参数:(1)克隆器官分枝级数及各级克隆器官的条数,发自母株的

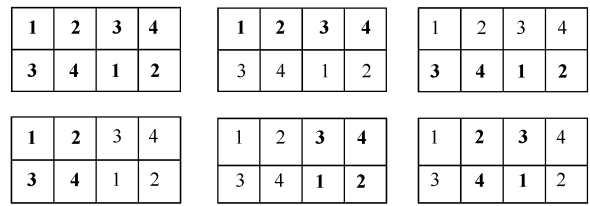


图 1 田间排列及组合

Fig. 1 Field arrangement and association

克隆器官为一级,发自一级克隆器官的克隆器官为二级,其余依此类推;(2)一级克隆器官粗度,即一级克隆器官的直径,在距离母株 5cm 处测定;(3)克隆器官总长度,即所有克隆器官长度的总和。

种群地上生物量测定采用平均标准木法,即根据每木检尺结果分别选择母株和子株标准木,并对其干、枝、叶进行称重;母株根系采用全挖法,即全部挖出称重;克隆器官及子株根系测定采用样方法,即将格子样方($2\text{m} \times 6\text{m}$)内的地下部分全部挖出并对克隆器官和子株根系分别称重。然后,将上述构件取一定数量的样品带回实验室烘至恒重,据此推算种群生物量、各构件生物量干重(kg/hm^2)。其中,母株生物量、子株地上生物量根据标准木重量和密度进行推算,子株地下生物量和克隆器官的生物量根据格子样方面积换算成单位面积生物量。

2.4 数据处理

根据调查测定结果统计,中国沙棘种群及其构件生物量、克隆器官总长度及其分枝级数等参数与种群平均冠幅之间极显著相关($P < 0.001$),符合幂函数模型 $y = ae^{bx}$ (y 为生物量和克隆生长参数, x 为冠幅, a 、 b 为系数^[25-26])。依此对 2005 年的种群生物量和克隆生长参数进行估计,2006 年的实测值减去 2005 年的估计值并除以 2005 年的估计值则为该参数的增幅,生长量数据则用实测值。然后,以种群参数增幅(y)为因变量、每月灌水次数(x)为自变量进行多种模型的回归、检验,根据显著水准和剩余标准差选择模型($y = \beta_0 + \beta_1x + \beta_2x^2$)进行相关分析并寻求最佳灌水强度。其中,方程 $y = \beta_0 + \beta_1x + \beta_2x^2$ 的一阶导数为 $y' = \beta_1 + 2\beta_2x$;令 $y' = 0$,可求出方程的拐点 $x = -\beta_1/2\beta_2$,拐点就是最高产量,相应的灌水强度即为最佳灌水强度。

3 研究结果

3.1 母株生长对灌水强度的响应

由图 2 可见:母株高度、地径和冠幅生长量增幅(y)与每月灌水次数(x)之间呈极显著的二次抛物线关系,即生长量增幅随着灌水次数的增加先升后降。通过求导,树高、地径、冠幅生长量增幅最大时的每月灌水次数分别为 4.4、4.0、4.6,相当于本地年均降水量的 2.2、2.0、2.3 倍,此即不同生长量指标的最佳灌水强度。

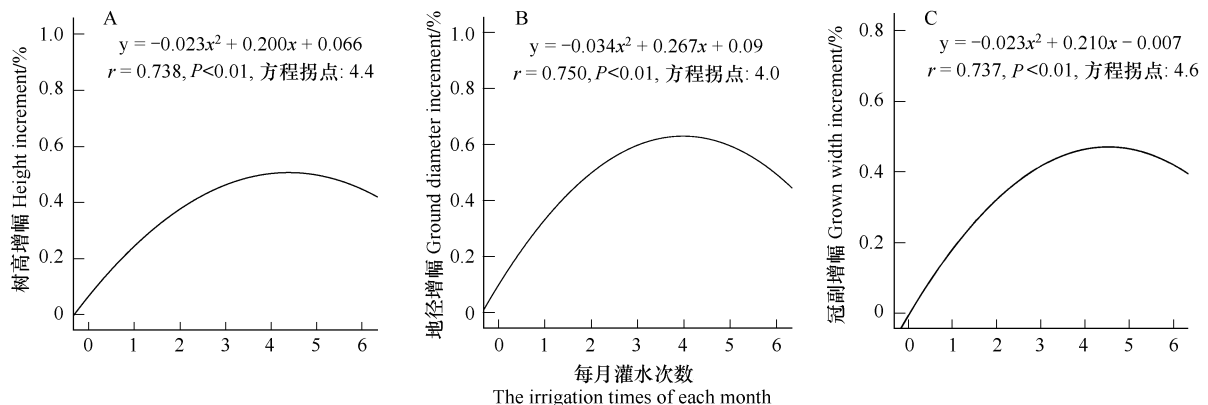


图 2 母株生长量增幅与灌水强度的关系

Fig. 2 The relationship between growth increment of mother ramet and the irrigation intensity

由此表明:小于最佳灌水强度,各指标生长量增幅随着灌水强度的增大而上升;大于最佳灌水强度,各指标生长量增幅随着灌水强度的增大而下降。而且,树高、地径和冠幅的最佳灌水强度具有一定差异。

3.2 种群生物量积累对灌水强度的响应

由表 2 可见:种群及其各个构件生物量增幅(y)与每月灌水次数(x)之间呈显著的二次抛物线关系,即生物量增幅随着灌水次数的增加先升后降。通过求导,种群及其构件生物量增幅最大时的每月灌水次数介于 3.9—4.1 之间,相当于本地年均降水量的 2.0—2.1 倍。由此表明:种群及其构件生物量增幅的最佳灌水强度约为每月 4.0 次,相当于本地年均降水量的 2.0 倍;每月灌水小于 4.0 次,生物量增幅随着灌水强度的增大而上升;每月灌水大于 4.0 次,生物量增幅随着灌水强度的增大而下降。而且,种群及其构件生物量的最佳灌水强度几乎相同。

表 2 种群及其构件生物量增幅与灌水强度的关系

Table 2 The relationship of population biomass increment and irrigation intensity

生物量增幅 Biomass increment/%	回归方程 Regression equations	相关系数 Correlation coefficient	显著水准 Significant level	方程拐点 Inflection point
种群生物量 Population biomass increment	$y = -0.020x^2 + 0.155x + 0.159$	0.891	<0.05	3.9
地上生物量 Aboveground biomass increment	$y = -0.019x^2 + 0.153x + 0.150$	0.894	<0.05	4.0
树干生物量 Stem biomass increment	$y = -0.019x^2 + 0.147x + 0.150$	0.888	<0.05	3.9
活枝生物量 Living branch biomass increment	$y = -0.018x^2 + 0.140x + 0.129$	0.899	<0.05	3.9
死枝生物量 Dead branch biomass increment	$y = -0.023x^2 + 0.188x + 0.221$	0.904	<0.01	4.1
叶片生物量 Leaf biomass increment	$y = -0.021x^2 + 0.166x + 0.170$	0.903	<0.05	4.0
地下生物量 Underground biomass increment	$y = -0.020x^2 + 0.155x + 0.159$	0.892	<0.05	3.9
克隆器官生物量 Clonal organ biomass increment	$y = -0.022x^2 + 0.177x + 0.195$	0.902	<0.05	4.0
母株根系生物量 Root of mother ramet biomass increment	$y = -0.017x^2 + 0.134x + 0.129$	0.897	<0.05	3.9

3.3 克隆子株数量对灌水强度的响应

由于格子样方面积相同(2m × 6m),因此其子株数量增幅变化反映了克隆繁殖能力和子株聚集程度的差异。由图 3 可见:子株数量(密度)增幅与每月灌水次数之间的关系呈二次抛物线,即子株数量(密度)增幅随着灌水次数的增加先升后降。通过求导,方程拐点 $x = 2.9$,即子株数量(密度)增幅最大时的灌水强度为每月 2.9 次。由此表明:子株数量增幅最大时的最佳灌水强度约为每月 3.0 次,相当于本地年均降水量的 1.5 倍;每月灌水小于 3.0 次,子株数量增幅随着灌水次数的增大而提高,即克隆繁殖能力及子株聚集程度随着灌水强度的增加而提高;每月灌水超过 3.0 次,子株数量增幅随着灌水次数的增加而下降,即克隆繁殖能力及子株的聚集程度随着灌水次数的增加而下降。

3.4 克隆器官生长对灌水强度的响应

克隆器官(水平侧根)是中国沙棘的克隆繁殖器官,同时兼具养分转输、吸收和贮藏功能。因此,克隆器官的延伸能力、分枝强度与克隆繁殖、营养生长状况密切相关。由表 3 可见:克隆器官总长度、分枝级数以及一级克隆器官条数和粗度等参数(y)与每月灌水次数(x)之间呈显著或极显著的二次抛物线关系,即克隆器官的延伸能力和分枝强度随着灌水次数的增加先升后降。通过求导,方程的拐点 $x = 2.9$,即克隆器官的延伸

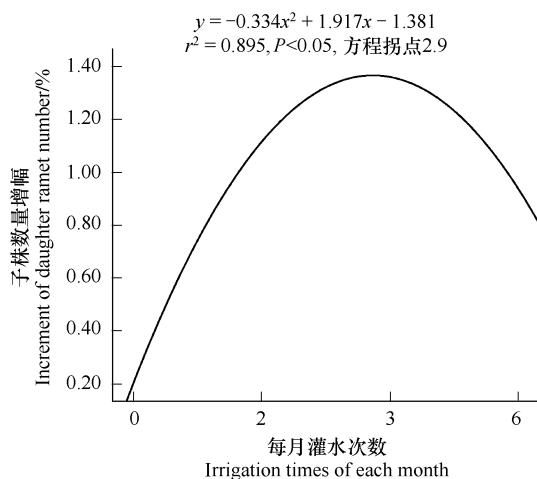


图 3 子株数量(密度)增幅与灌水强度的关系

Fig. 3 The relationship between the number of daughter ramet and the irrigation intensity

能力和分枝强度增幅最大时的灌水次数为每月 2.9 次。由此表明:克隆器官延伸能力和分枝强度增幅最大时的最佳灌水强度约为每月 3.0 次,相当于本地年均降水量的 1.5 倍;每月灌水小于 3.0 次,克隆器官的延伸能力和分枝强度随着灌水次数的增加而提高;每月灌水大于 3.0 次,克隆器官的延伸能力和分枝强度随着灌水次数的增加而下降。而且,克隆器官延伸能力和分枝强度的最佳灌水强度均为每月 3.0 次。

表 3 克隆生长格局参数与灌水次数的关系

Table 3 The relationship between clonal growth parameters increment and the irrigation intensity

克隆生长格局参数 Clonal growth pattern index	回归方程 Regression equation	相关系数 Correlation coefficient	显著水准 Significant level	方程拐点 Inflection point
一级克隆器官条数增幅 Increment of number of first order clonal organ	$y = -0.051x^2 + 0.296x - 0.198$	1.000	<0.01	2.9
一级克隆器官粗度增幅 Increment of diameter of first order clonal organ	$y = -0.222x^2 + 1.277x - 0.902$	0.999	<0.01	2.9
克隆器官总长度增幅 Increment of total length of clonal organ	$y = -0.222x^2 + 1.277x - 0.902$	0.999	<0.05	2.9
克隆器官分枝级数增幅 Increment of bifurcation grade of clonal organ	$y = -0.051x^2 + 0.296x - 0.198$	1.000	<0.01	2.9

3.5 生长与繁殖的权衡关系

由表 4 可知:地上生物量分配与地下生物量分配的相关系数为 -1.0;子株数量、克隆器官总长度及克隆器官分枝级数与地下生物量分配呈显著或极显著正相关、与地上生物量呈显著或极显著负相关;子株数量、克隆器官总长度以及克隆器官分枝级数三者两两之间呈极显著正相关。由此表明:种群通过生物量分配调节对生长与繁殖做出权衡。其中,地下生物量分配增大有利于促进克隆繁殖以及克隆器官的延伸和分枝,地上生物量分配增大则抑制克隆繁殖以及克隆器官的延伸和分枝。同时,子株数量、克隆器官延伸能力及克隆器官分枝强度之间具有协同作用。

表 4 生长与繁殖的相关关系

Table 4 The relationship between growth and propagation

生长指标 Growth indexes	检验参数 Test parameter	地上生物量比例 The ratio of aboveground biomass increment	地下生物量比例 The ratio of underg-round biomass increment	子株数量 The number of daughter ramet	克隆器官总长度 The total length of clonal organ	克隆器官分枝级数 The bifurcation grade of clonal organ
地上生物量比例 The ratio of aboveground biomass increment	Pearson Correlation Sig. (2-tailed)					
地下生物量比例 The ratio of underground biomass increment	Pearson Correlation Sig. (2-tailed)	-1.000 **	0.000			
子株数量 The number of daughter ramet	Pearson Correlation Sig. (2-tailed)	-0.358 *	0.358 *			
克隆器官总长度 The total length of clonal organ	Pearson Correlation Sig. (2-tailed)	-0.650 **	0.650 **	0.883 **		
克隆器官分枝级数 The bifurcation grade of clonal organ	Pearson Correlation Sig. (2-tailed)	-0.384 **	0.384 **	0.999 **	0.901 **	

* * $P < 0.01$; * $P < 0.05$

4 结论与讨论

中国沙棘母株生长量、种群生物量、克隆子株数量、克隆器官总长度、克隆器官分枝级数等种群参数增幅对灌水强度的响应过程均表现为二次抛物线,即这些参数的增幅随着灌水强度的增大呈先升后降趋势,种群参数增幅最大时的灌水量即为最佳灌水强度。灌水量低于最佳灌水强度时,种群参数增幅随着灌水强度的增

大而上升;灌水量高于最佳灌水强度时,种群参数增幅随着灌水强度的增大而下降。这一变化规律符合耐性定律^[27],即植物对任何生态因子都具有一定的忍耐限度或范围。对于干旱少雨、光照充足但生长前期热量不足的毛乌素沙地而言,土壤缺水必然对种群造成干旱胁迫,而土壤水分过多又势必降低土壤温度及其通透性,两种情况均会使中国沙棘的生长受到抑制。因此,水分不足或水分过多均会抑制种群的生长和繁殖,适当灌水则能促进中国沙棘生长并提高种群的克隆繁殖能力。

虽说上述种群参数增幅对灌水强度的响应过程均表现为二次抛物线,但不同构件(或性状)的最佳灌水强度具有一定差异。其中,种群生长量及生物量积累的最佳灌水强度约相当于当地年均降水量的 2.0 倍(每月灌水 4.0 次),而子株数量、克隆器官延伸能力、克隆器官分枝级数的最佳灌水强度约相当于本地年均降水量的 1.5 倍(每月灌水 3.0 次)。为探讨其中原因,对不同构件(或性状)进行相关分析,结果表明:地上与地下生物量分配、地上生物量分配与子株数量以及克隆器官总长度和克隆器官分枝级数之间呈显著或极显著负相关,而地下生物量分配与子株数量以及克隆器官总长度和克隆器官分枝级数之间呈极显著正相关(表 4)。同时,树高与地径($r = 0.537$)、树高与冠幅($r = 0.578$)、地径与冠幅($r = 0.417$)、冠幅与种群生物量($r = 0.395$)($P < 0.01$),以及克隆器官总长度与子株数量、克隆器官分枝级数与子株数量、克隆器官总长度与克隆器官分枝级数的增幅之间呈极显著正相关(表 4)。由此可见:中国沙棘通过生物量分配调节,在种群生长性状(如生长量和生物量)与繁殖特征(如子株数量和克隆器官特征)之间做出权衡。但是,生长性状之间、繁殖性状之间则表现为协同关系。因此,灌水强度相当于当地年均降水量的 2.0 倍时,种群生长量、生物量积累最高,但以降低克隆繁殖能力、克隆器官延伸能力、克隆器官分枝强度作为代价;灌水强度相当于当地年均降水量的 1.5 倍,克隆繁殖能力、克隆器官延伸能力和分枝强度达到最大,但种群以降低种群生长量和生物量积累作为代价。

上述结果表明:在不同土壤水分资源供应水平下,中国沙棘主要通过个体大小、种群生物量分配、子株数量、克隆器官延伸能力、克隆器官分枝强度等调节做出响应,这些调节直接影响种群的稳定性和克隆的持久性^[23]。正如 Harper 指出,植物种群以死亡、降低生长量或生殖能力对环境胁迫做出反应^[28]。其中,繁殖能力即子株数量具有极其重要的生态学意义。子株数量越多的克隆其死亡风险越低而适合度越高,具有竞争和进化上的优势^[5,20,29-31]。同时,子株数量多的克隆其生长格局倾向于聚集型(子株密度大),有利于种群对生境的巩固和利用,并提高种群排斥其他植物种类侵入的能力;子株数量少的克隆其生长格局倾向于游击型(子株密度小),它使种群可在较大的空间内占居并获取必要的资源,有利于避免克隆内部分株之间的竞争、提高克隆将子株放置在有利生境斑块和避免不利生境斑块的概率。根据本研究结果,中国沙棘种群子株数量、克隆器官延伸能力、克隆器官分枝强度与灌水强度呈二次抛物线关系,即这些参数随着灌水强度的增加先升后降。由此可见:以子株数量及其分布格局而言,中国沙棘克隆生长对灌水强度的响应是一个生态对策的连续体。随着灌水强度的增大,子株密度由小到大再到小,其分布格局由“游击型”转变为“集团型”再过渡到“游击型”,种群适合度由小到大再到小。这种克隆生长的调节结果,使中国沙棘形成与灌水强度相适应的种群特征及生态适应对策。但在这个生态对策连续体调节过程中,种群必须在生长和繁殖之间做出权衡,从而维持种群的稳定性及克隆的持久性。

综上所述,中国沙棘克隆生长对灌水强度的响应表现为二次抛物线。在以干旱缺水为背景的毛乌素沙地,适当灌水不仅可以促进中国沙棘生长,而且能够提高种群的克隆繁殖能力,有利于种群稳定性和克隆持久性维持。但在一定的灌水强度下,种群生长与克隆繁殖之间具有权衡作用,生长性状之间、繁殖特征之间具有协同作用。这些结果不仅能够解释中国沙棘的克隆生长调节对策,而且可为中国沙棘的克隆生长调控提供参考。根据本研究结果,生产中可将灌水强度控制在当地年均降水量的 1.5—2.0 倍之间。其中,以经济效益为经营目标的商品林,为了获取更多的果实或叶片,可将灌水强度控制在当地降水量的 2.0 倍;以生态效益为经营目标的公益林,为了使土壤得到最快和最大的覆盖,可将灌水强度控制在当地年均降水量的 1.5 倍。

致谢: 试验过程中,陕西省定边县林业站的工作人员为试验地的选址、试验的布设提供了帮助,同时还得到陕

西省榆林市林业站张耀副站长的帮助,在此一并致谢。

References:

- [1] Silvertown J W. Introduction to Plant Population Ecology. New York; Blackwell Scientific, 1982: 108-120.
- [2] Kroon D, Groenendaal H J. The Ecology and Evolution of Clonal Plants. Leiden, The Netherlands; Backhuys Publishers, 1997: 1-20.
- [3] Cain M L, Damman H. Clonal growth and ramet performance in the woodland herb, *Asarum canadense*. Journal of Ecology, 1997, 85: 883-897.
- [4] Slade A J, Hutchings M J. Clonal integration and plasticity in foraging behavior in *Glechom aheeracea*. Journal of Ecology, 1987, 75:1023-1036.
- [5] Dong M. Plant clonal growth in heterogeneous habitats: risk-spreading. Acta Phytoecologica Sinica, 1996, 20(6): 543-548.
- [6] Hutchings M J, Kroon D. Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource acquisition. Advances in Ecological Research, 1994, 25: 159-238.
- [7] Dong M, During H J, Werger M J A. Morphological responses to nutrient availability in four clonal herbs. Vegetatio, 1996, 123: 183-192.
- [8] Bell A D. The hexagonal branching pattern of *Alpinia speciosa* L. Annals of Botany, 1979, 43: 209-223.
- [9] Kroon D, Hutchings M J. Morphological plasticity in clonal plant: the foraging concept reconsidered. Journal of Ecology, 1995, 83: 143-152.
- [10] Evans J P, Cain M L. A spatial explicit test of foraging behavior in a clonal plant. Ecology, 1995, 76(1): 1147-1155.
- [11] Wang Y S, Li J X. Patterns of clonal growth in *Leymus Chinensis* Population. Acta Phytoecologica & Geobotanica Sinica, 1992, 16(3): 234-242.
- [12] Ruan C J, Li D Q. Soil moisture and its influence on seabuckthorn growth in semi arid loess hilly region. Bulletin of Soil and Water Conservation, 1999, 19(5): 27-30.
- [13] Ren A Z, Gao Y B, Liang Y, Chen S P, Liu S, Liu N. Effect of drought stress on clonal growth of *Pennisetum Centrasiatricum* and *Leymus Secalinus*. Journal of Desert Research, 1999, 19(1): 30-34.
- [14] Luo X G, Dong M. Plasticity of clonal architecture in response to soil nutrients in the stoloniferous herb *Duchesnea indica* Focke. Acta Ecologica Sinica, 2001, 21(12): 1957-1963.
- [15] Liu Q, Zhong Z C. The effects of water resources supply on clonal growth in *Pleioblastus Maculata*. Acta Phytoecologica Sinica, 1996, 20(3): 245-254.
- [16] Liu Q, Zhong Z C. Advances in ecological research of clonal plant population and some related concepts. Chinese Journal of Ecology, 1995, 14(3): 40-45.
- [17] Li H L, Zhi Y B, Lei G C, Zhao L, An S Q, Deng Z F, Zhou C F, Xu G M. Plant growth, reproduction characters and biomass allocation in response to water level gradient in the clonal plant *Spartina anglica*. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(7): 3525-3531.
- [18] He J, Zhao C J, Qing H, Gan L, An S Q. Effect of soil water condition on morphological plasticity of clonal plant. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(7): 3518-3524.
- [19] Li G Q, Huang B L, Tan D R, Zhao Y Q, Wang D H. Studies on the clonal growth pattern and biomass allocation of *Hippophae rhamnoides* L. subsp *sinensis* population in Mu Us Sandland. Journal of Northwest Science-Technology University of Agriculture and Forestry (Natural Sciences Edition), 2001, 29(2): 51-55.
- [20] Li G Q, Huang B L, Tang D R, Zhao Y Q, Wang D H. Regulation of clonal growth of *Hippophae rhamnoides* L. subsp *sinensis* population in Mu Su Sandland. Chinese Journal of Applied Ecology, 2001, 12(5): 682-686.
- [21] Li G Q, Zhao F X, Li X Z, Wei Y. Density and biomass dynamics of *Hippophae rhamnoides* L. subsp. *sinensis* population in Mu Su Sandland. Scientia Silvae Sinicae, 2004, 40(1): 180-184.
- [22] Gao Z Y, Zhang Y S. The observation and investigation on the feature of root system of seabuckthorn. Journal of Beijing Forestry University, 1989, 11(4): 53-59.
- [23] He B, Li G Q, Gao H Y, Chen W H, Li G, Qiao W L, Ni J B. A comparison study on the clonal growth of *Hippophae rhamnoides* L. subsp *sinensis* at different soil moisture condition. Journal of Yunnan University (Natural Sciences Edition), 2007, 29(1): 101-107.
- [24] The Agricultural Regionalization Committee of Dingbian County. The Compilation Report of Agricultural Resource Investigation and Regionalization in Dingbian County, Shanxi Province. Yulin;The Agricultural Regionalization Committee of Yulin, 1986: 2-23.
- [25] Motoshi H, Takeshi T, Nina M, Ika H, Yasushi M. Biomass of a man-made forest of timber tree species in the humid tropics of West Java, Indonesia. Journal of Forest Research, 2005, 10(6): 1233-1241.
- [26] Zhao C Y, Song Y D, Wang Y C, Jiang P A. Estimation of aboveground biomass of desert plants. Chinese Journal of Applied Ecology, 2004, 15(1): 49-52.
- [27] Li B. Ecology. Beijing: Higher Education Press, 2002: 15-16.
- [28] Haper J L. Population Biology of Plants. New York: Academic Press, 1981: 102-105.

- [29] Schmid B. Some ecological and evolutionary consequences of modular organization and clonal growth in plants. *Evolutionary Trend in Plant*, 1990, 4: 25-34.
- [30] Pan J J, Price J S. Fitness and evolution in clonal plants: the impact of clonal growth. *Evolutionary Ecology*, 2002, 15: 583-600.
- [31] Zhang D Y. *The Evolution of Plant Life History and Reproductive Ecology*. Beijing: Science Press, 2004: 61-64.

参考文献:

- [5] 董鸣. 异质性生境中的植物克隆生长: 风险分摊. *植物生态学报*, 1996, 20(6): 543-548.
- [11] 王昱生, 李景信. 羊草种群无性系生长格局的研究. *植物生态学与地植物学学报*, 1992, 16(3): 234-242.
- [12] 阮成江, 李代琼. 半干旱黄土丘陵区沙棘林地土壤水分及其对沙棘生长影响研究. *水土保持通报*, 1999, 19(5): 27-30.
- [13] 任安芝, 高玉葆, 梁宇, 陈世苹, 刘爽, 刘宁. 白草和赖草无性系生长对于干旱胁迫的反应. *中国沙漠*, 1999, 19(1): 30-34.
- [14] 罗学刚, 董鸣. 匍匐茎草本蛇莓克隆构型对土壤养分的可塑性反应. *生态学报*, 2001, 21(12): 1957-1963.
- [15] 刘庆, 钟章成. 斑苦竹无性系生长与水分供应及其适应对策的研究. *植物生态学报*, 1996, 20(3): 245-254.
- [16] 刘庆, 钟章成. 无性系植物种群生态学研究进展及有关概念. *生态学杂志*, 1995, 14(3): 40-45.
- [17] 李红丽, 智颖飙, 雷光春, 赵磊, 安树青, 邓自发, 周长芳, 徐贵明. 不同水位梯度下克隆植物大米草的生长繁殖特性和生物量分配格局. *生态学报*, 2009, 29(7): 3525-3531.
- [18] 何军, 赵聪蛟, 清华, 甘琳, 安树青. 土壤水分条件对克隆植物互花米草表型可塑性的影响. *生态学报*, 2009, 29(7): 3518-3524.
- [19] 李根前, 黄宝龙, 唐德瑞, 赵一庆, 王迪海. 毛乌素沙地中国沙棘无性系生长格局与生物量分配. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2001, 29(2): 51-55.
- [20] 李根前, 黄宝龙, 唐德瑞, 赵一庆, 王迪海. 毛乌素沙地中国沙棘无性系生长调节. *应用生态学报*, 2001, 12(5): 682-686.
- [21] 李根前, 赵粉侠, 李秀寨, 韦宇. 毛乌素沙地中国沙棘种群数量动态研究. *林业科学*, 2004, 40(1): 180-184.
- [22] 高志义, 张玉胜. 沙棘根系特性的观察与研究. *北京林业大学学报*, 1989, 11(4): 53-59.
- [23] 贺斌, 李根前, 高海银, 陈文宏, 李贵, 乔旺林, 倪金碧. 不同土壤水分条件下中国沙棘克隆生长的对比研究. *云南大学学报(自然科学版)*, 2007, 29(1): 101-107.
- [24] 定边县农业区划委员会. 陕西省定边县农业资源调查和农业区划报告汇编. 榆林: 榆林区划委员会, 1986: 2-23.
- [26] 赵成义, 宋郁东, 王玉潮, 蒋平安. 几种荒漠植物地上生物量估算的初步研究. *应用生态学报*, 2004, 15(1): 49-52.
- [27] 李博. *生态学*. 北京: 高等教育出版社, 2002: 15-16.
- [31] 张大勇. *植物生活史进化与繁殖生态学*. 北京: 科学出版社, 2004: 61-64.

2009 年度生物学科总被引频次和影响因子前 10 名期刊*

(源于 2010 年版 CSTPCD 数据库)

排序 Order	期刊 Journal	总被引频次 Total citation	排序 Order	期刊 Journal	影响因子 Impact factor
1	生态学报	11764	1	生态学报	1.812
2	应用生态学报	9430	2	植物生态学报	1.771
3	植物生态学报	4384	3	应用生态学报	1.733
4	西北植物学报	4177	4	生物多样性	1.553
5	生态学杂志	4048	5	生态学杂志	1.396
6	植物生理学通讯	3362	6	西北植物学报	0.986
7	JOURNAL OF INTEGRATIVE PLANT BIOLOGY	3327	7	兽类学报	0.894
8	MOLECULAR PLANT	1788	8	CELL RESEARCH	0.873
9	水生生物学报	1773	9	植物学报	0.841
10	遗传学报	1667	10	植物研究	0.809

★《生态学报》2009 年在核心版的 1964 种科技期刊排序中总被引频次 11764 次,全国排名第 1;影响因子 1.812,全国排名第 14;第 1~9 届连续 9 年入围中国百种杰出学术期刊;中国精品科技期刊

编辑部主任: 孔红梅

执行编辑: 刘天星 段 靖

生 态 学 报
(SHENGTAI XUEBAO)
(半月刊 1981 年 3 月创刊)
第 30 卷 第 24 期 (2010 年 12 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA
(Semimonthly, Started in 1981)
Vol. 30 No. 24 2010

编 辑	《生态学报》编辑部 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085 电话:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn	Edited by	Editorial board of ACTA ECOLOGICA SINICA Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China Tel:(010)62941099 www.ecologica.cn Shengtaixuebao@rcees.ac.cn
主 编	冯宗炜	Editor-in-chief	FENG Zong-Wei
主 管	中国科学技术协会	Supervised by	China Association for Science and Technology
主 办	中国生态学会 中国科学院生态环境研究中心 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085	Sponsored by	Ecological Society of China Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
出 版	科 学 出 版 社 地址:北京东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717	Published by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China
印 刷	北京北林印刷厂	Printed by	Beijing Bei Lin Printing House, Beijing 100083, China
发 行	科 学 出 版 社 地址:东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717 电话:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net	Distributed by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China Tel:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net
订 购	全国各地邮局	Domestic	All Local Post Offices in China
国外发行	中国国际图书贸易总公司 地址:北京 399 信箱 邮政编码:100044	Foreign	China International Book Trading Corporation Add:P. O. Box 399 Beijing 100044, China
广告经营 许 可 证	京海工商广字第 8013 号		



ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 70.00 元