DOI: 10.5846/stxb201402140254
骆争荣, 陈德良, 杨辉, 苏立蕾, 丁炳扬.百山祖常绿阔叶林厚叶红淡比的萌蘖繁殖特性.生态学报,2015,35(16):5385-5392.
Luo Z R, Chen D L, Yang H, Su L L, Ding B Y.Sprouting propagation characteristics of *Cleyera pachyphylla* in the Baishanzu subtropical evergreen forest. Acta Ecologica Sinica,2015,35(16):5385-5392.

百山祖常绿阔叶林厚叶红淡比的萌蘖繁殖特性

骆争荣[1,*], 陈德良[2], 杨　辉[1,3], 苏立蕾[4], 丁炳扬[4]
1 丽水学院生态学院, 丽水　323000
2 浙江凤阳山-百山祖国家级自然保护区百山祖管理处, 庆元　323800
3 浙江农林大学林业与生物技术学院, 临安　311300
4. 温州大学生命与环境科学学院, 温州　325035

摘要:克隆植物在群落更新和物种多样性的维持中起着重要的作用。目前克隆生态学很少涉及自然条件下乔木的研究。通过调查百山祖 5 hm^2的动态监测样地中随机选取的 298 株厚叶红淡比母株及其产生的萌蘖情况,分析它的克隆形态可塑性、径级结构及其影响因素,以及萌蘖对母株存活的影响。结果表明:母株间所带萌蘖数量差别较大,与母株的胸径正相关;82.79%的萌蘖在距母株 30 cm 以内;单棵母株所发萌蘖的数量和母株—萌蘖距离在四类生境间都无显著差异,但位于母株东侧的萌蘖显著多于母株西侧的;克隆群体与整个种群的径级结构存在差异,幼苗和幼树在克隆群体所占比例高于其在整个种群中所占的比例;而母株短期存活率与其所发萌蘖数量无关。厚叶红淡比在常绿阔叶林下的克隆繁殖显示出了独特的适应性,对维持群落的稳定具有重要意义。

关键词:密集型; 密度制约; 母株存活率; 乔木; 向光性

Sprouting propagation characteristics of *Cleyera pachyphylla* in the Baishanzu subtropical evergreen forest

LUO Zhengrong[1,*], CHEN Deliang[2], YANG Hui[1,3], SU Lilei[4], DING Bingyang[4]
1 *College of Ecology, Lishui University, Lishui* 323000, *China*
2 *Management Office of Baishanzu, Fengyangshan-Baishanzu National Nature Reserve, Qingyuan* 323800, *China*
3 *School of Forestry and Bio-technology, Zhejiang A &F University, Lin'an* 311300, *China*
4 *School of Life and Environmental Science, Wenzhou Univeristy, Wenzhou* 325035, *China*

Abstract: Sprouting extends the regeneration niche in forests. By sprouting, clonal plants play an important role in recovery of vegetation after disturbance. Many common species that make up a significant part of species diversity in forests have the potential for clonal growth or reproduction. Clonal reproduction contributes to the maintenance of species diversity, especially in clonal plant communities. Current understanding about clonal plants comes from studies of clonal herbs or shrub species in grassplot or gardens, and knowledge about clonal tree species in natural forest community is limited. Our aim is to explore the influence of habitat heterogeneity on the phenotypic plasticity of *Cleyera pachyphylla*, a main clonal tree species in evergreen forests, and its advantages and disadvantages in terms of life history. A 5-hm^2(250 m × 200 m) forest dynamic plot (FDP) of Baishanzu was established in July 2003, where all trees with *dbh* (diameter at 1.3 m breast height) ≥1 cm and seedlings (with true leaves and *dbh* ≤1 cm) of tree species were tagged, mapped, measured (*dbh* for trees and diameter at ground for seedlings), and identified to a given species. In 2008 and 2013, all the woody plants alive

基金项目:中国科学院专项基金资助项目(SW04103); 中国国家 R&D 基础设施和设备发展计划项目(2008BAC39B02); 丽水学院人才启动资金(QD12350)
收稿日期:2014-02-14;　　**网络出版日期**:2014-10-08
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: zrluo@ 126.com

during the previous investigation were measured, their living states were examined, and other individuals that reached 1cm *dbh during the previous* 5-years were tagged, mapped, measured, and identified. In August 2011, we investigated sprouting propagation characteristics of 298 randomly selected genets of *C. pachyphylla* in the 5 hm^2 Baishanzu forest dynamic plot (FDP). For each genet, data of the number of sproutings, *dbh*, or ground diameter (when *dbh* < 1 cm) of each sprouting, and distance and direction from each sprouting to its parent ramet were collected. The habitat of each genet was classified into one of the four habitat types (Gully, Steep slope, Mild slope, and Ridge). The data show that the amount of sprouting per genet differs among the 298 clones of *C. pachyphylla*. Most sprouting (82.79%) are close to (less than 30 cm) their parent ramets. Our variation analysis shows there is no significant difference among four different habitats in terms of the amount of sprouting per genet and parent-daughter distance, but Spearman correlation test shows that the former is positively related to the size of parent ramet. The amount of sprouting on the eastern side of the parent ramet is significantly higher (pairwise *t*-test) than that on the western side, which indicates that sprouting of *C. pachyphylla* is phototropic. Size distributions of the 298 clones and of the whole population are different by the χ^2 test. In particular, the proportions of seedlings and small saplings in clones were higher than in the whole population, which suggests the lower success of clonal propagation probably due to serious density-dependence. Logistic regression does not show significant correlation between survival of a parent ramet during 2011 to 2013 and the amount of sproutings, which indicates that the clonal propagation of *C. pachyphylla* is not at the cost of parent survival.

Key Words: phalanx; density-dependence; survival; tree; phototropic

克隆植物主要是指在自然生境条件下，能够通过营养生长过程，形成多个在遗传上一致、在形态和生理上独立或者潜在独立的个体的一类植物[1]，在植物界普遍存在[2-3]。由于具有较强的适应恶劣环境能力和较强的生存竞争能力，克隆植物在许多生态系统中处于优势地位，在群落更新和恢复生态过程以及物种多样性的维持中起着重要的作用[4-6]。

自 Salzman 1985 年在 Science 上发表克隆植物生境选择的开创性研究以来，国内外学者已经从形态、生理、生态特征等多方面对克隆植物进行了较深入的研究，提出了不少观点和假说[3-4,7-10]。就针对的生态系统来说，先前的研究大多来自降雨量较少的草地生态系统或灌丛[11-15]，关于森林生态系统的克隆植物信息较少[16-19]。就选择的研究类群来说，国内外大多数学者的研究以草本克隆植物为对象，较少涉及灌木，而涉及乔木的研究则更加少见[11,14,18]。由于乔木物种比草本植物需要更长的生长时间才能到达性成熟，其在克隆繁殖特性的上可能会与克隆草本植物存在较大的差异，许多理论仍有待在克隆性乔木中得到验证。因此，直接在自然森林生态系统研究木本植物的克隆生态特性十分重要[20]。

虽然很多研究表明克隆植物的会降低群落的物种多样性[2,4,13]，但由于克隆繁殖在一定程度上扩展了物种的更新生态位，它们在干扰后森林群落的恢复中起着十分重要的作用[18-19]。物种间构件特征的差异是维持森林群落物种多样性的重要原因[21]。克隆繁殖可以提高藤本植物的多度和基面积[17]，其和干扰共同决定了热带森林藤本植物的多样性[19]。许多森林优势物种都属于萌蘖型克隆乔木。这些优势克隆乔木在森林中的具体表现仍需进一步研究。

近年来国内外越来越多的森林动态监测样地为在森林中更好地研究克隆性乔木提供了良好的平台[22-23]。2003 年建立的百山祖 5 hm^2森林动态样地的研究发现该样地多种植物存在明显的克隆繁殖现象，其中包括几种群落优势种[24]。厚叶红淡比(*Cleyera pachyphylla*)是该群落中单个母株产生的萌蘖数差异最大，总萌蘖数最多的一个优势种。因此，对该森林中以厚叶红淡比为代表的克隆性乔木进行深入的调查和研究，有利于增加对此类亚热带常绿阔叶林群落动态和物种多样性维持机制的理解和认识。本研究以厚叶红淡比为对象，探究其在自然状态下的克隆构型、克隆繁殖效益以及生境对其克隆可塑性的影响。

1　研究区域概况

研究地点位于我国浙江省省庆元县境内的百山祖,地处凤阳山-百山祖国家级自然保护区。该自然保护区地处中亚热带季风气候,降水充沛,光温互补,相对湿度大,海拔较高,平均温度较低。根据百山祖保护站气象观测点(海拔 1100 m)1982 至 2001 年的观测资料,该地年均气温 12.8 ℃,年降水量为 2,341.8 mm,相对湿度 84%,10 ℃ 以上的年积温为 3653.3 ℃,极端高温 32 ℃,极端低温-13 ℃,无霜期 187 d。保护区地处我国东南沿海的闽浙丘陵中山区,以侵蚀地貌为主,山地坡度大多在 30°以上。基岩为侏罗纪火成岩,海拔 800 m 以下为红壤,800 m 以上以黄壤为主。由于人为干扰相对较少,区内主峰——百山祖北坡中山地带现存发育较好的常绿阔叶林。

2　调查和研究方法

2.1　野外调查

2002—2003 年在百山祖主峰北坡的常绿阔叶林内生境相对均一,地势平缓处构建一个 250 m×200 m(水平投影)的矩形样地(约 119°11′46″E,27°45′35″ N,海拔约 1400—1600 m)。整个样地的构建基于 CTFS (Center for Tropical Forest Science)样地建设方案开展[25]。以 20 m 为单位在样地内划分网格(最后一列宽度为 10 m),测量相邻网格点之间的高差。2003 年进行首次群落调查,对样地内所有乔木和高度 2 m 以上或 *dbh*(离地表面 1.3 m 处的直径)>1 cm 的灌木和木质藤本编号,进行每木调查。测定内容包括:植物种名,*dbh*/基径(地面直径),坐标位置,树高,冠幅和生长状况,并对其标记挂牌。对于母株产生的萌蘖以母株为单位进行编号,并测量记录每个萌蘖的 *dbh* (*dbh*<1 cm 的则测量基径)、高度和生长状态。2008 年夏和 2013 年夏,分别对样地进行了两次复查。

根据 2008 年复查的数据,整个样地厚叶红淡比母株总数为 2383 株。为进一步了解厚叶红淡比克隆繁殖特性,随机抽取至少有 1 个根蘖的 298 株(占总数的 12.5%)厚叶红淡比母株作为研究对象。2011 年 8 月详细测量并记录 298 株厚叶红淡比母株所拥有的萌蘖数、各萌蘖距母株的距离,萌蘖的 *dbh*(*dbh*>1 cm 者)或者基径(不足 1.3 m 或 *dbh*<1 cm 者),及萌蘖所在方位(以母株为原点,将母株所在坡面划分 4 个象限,自上坡左侧顺时针标记为Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ、Ⅳ)。

2.2　研究对象

本研究的对象厚叶红淡比为山茶科(Theaceae)红淡比属小乔木,高 2.5—4 m,具有较强的从树干基部产生萌蘖的能力。据统计,在百山祖常绿阔叶林平均每棵厚叶红淡比母株连带 2.48 个存活的克隆分株,一半以上的母株(62.9%)都带有克隆分株,使其成为百山祖常绿阔叶林中克隆分株最多的木本植物[24]。部分较强壮的克隆分株倒伏贴地生长,可在离母株一定距离处产生不定根,吸收土壤养分(类似于根状茎植物)。这些克隆分株继续分株,部分厚叶红淡比基株能在森林中形成庞大无性系群体。

2.3　数据统计和分析

2.3.1　厚叶红淡比萌蘖的数量和距离分级

统计各母株所含萌蘖数,进行量级划分,每隔 3 株归为一个级别,如 1 株、2 株和 3 株归为第一级,依此类推,从少到多为 1—9 级。

统计各萌蘖与母株间的距离分布,进行量级划分,间隔 10 cm 为 1 级,如与母株相距 0—10 cm 为第一级,80 cm 以下依此类推,从近到远为 1—8 级,大于 80 cm 的归为一级(第 9 级)。

2.3.2　萌蘖与生境的关系

根据母株的空间位置确定其所在的 10 m×10 m 的小样方,小样方的生境类型划分采用王伟等人的研究结果,分为沟谷、陡坡、缓坡、山脊[26]。采用方差分析比较单棵母株的萌蘖数以及母株与其每个萌蘖的距离在这 4 种生境中的差异。为满足方差分析的要求,分析之前先对萌蘖数和距离进行对数转换。

为探求萌蘖分株是否存在方向性,采用成对 t 检验,比较了母株所在点上坡(Ⅰ、Ⅱ象限)与下坡(Ⅲ、Ⅳ象限)萌蘖数量的差异以及母株所在点左侧(Ⅱ、Ⅲ象限)与右侧(Ⅰ、Ⅳ象限)之间的差异。

2.3.3 萌蘖数与母株大小的关系

采用 spearman 秩相关系数分析萌蘖数量与母株 *dbh* 之间的相关关系。

2.3.4 克隆群体样本和整个种群的径级结构比较

分析克隆群体样本(298 棵母株及其萌蘖)和样地内整个厚叶红淡比(有克隆分株的仅以 *dbh* 最大的母株作为该基株的代表,以 2003 年调查数据为准)种群的径级结构。径级划分为 8 级:①基径<0.5 cm,②基径≥0.5 cm 且 *dbh*<1 cm,③1 cm≤*dbh*<4 cm,④4 cm≤*dbh*<7 cm,⑤7 cm≤*dbh*<10 cm,⑥10 cm≤*dbh*<13 cm,⑦13 cm≤*dbh*<16 cm, ⑧*dbh*≥16 cm。采用卡方检验比较克隆群体样本和整个种群径级结构的差异。

2.3.5 萌蘖数量对母株存活率的影响

为了解基株内部的生理整合对母株生存的影响,分析了母株所带萌蘖数与母株在 2011 年 8 月至 2013 年 8 月间的存活率的关系。由于母株存活与否(存活 $y=1$,死亡 $y=0$)为二元变量,这里采用标准逻辑斯蒂回归模型进行分析,形式如下:

$$\ln\left(\frac{p_i}{1-p_i}\right)=\alpha+\beta x_i$$

式中,$p_i=P(y_i=1\mid x_i)$ 为在给定自变量萌蘖数 x_i 的值时母株存活的概率。采用最大似然法(MLE)模型参数估计,利用 U 检验进行参数的显著性检验。

所有分析均在 *R* 统计软件中完成。

3 结果

3.1 厚叶红淡比萌蘖的数量和母株—萌蘖距离分布

调查的 298 株厚叶红淡比基株所萌发的萌蘖数存在较大差异。在萌蘖最多的一个基株上发生了 27 株根蘖。母株的数量随着其萌蘖数量的增加而逐渐减少,母株所带萌蘖数量的分布结构呈明显的倒 J 型(图 1)。总体上每母株带 1—3 棵根蘖的比例最高,到 4—6 和 7—9 棵急速下降,之后缓慢下降。

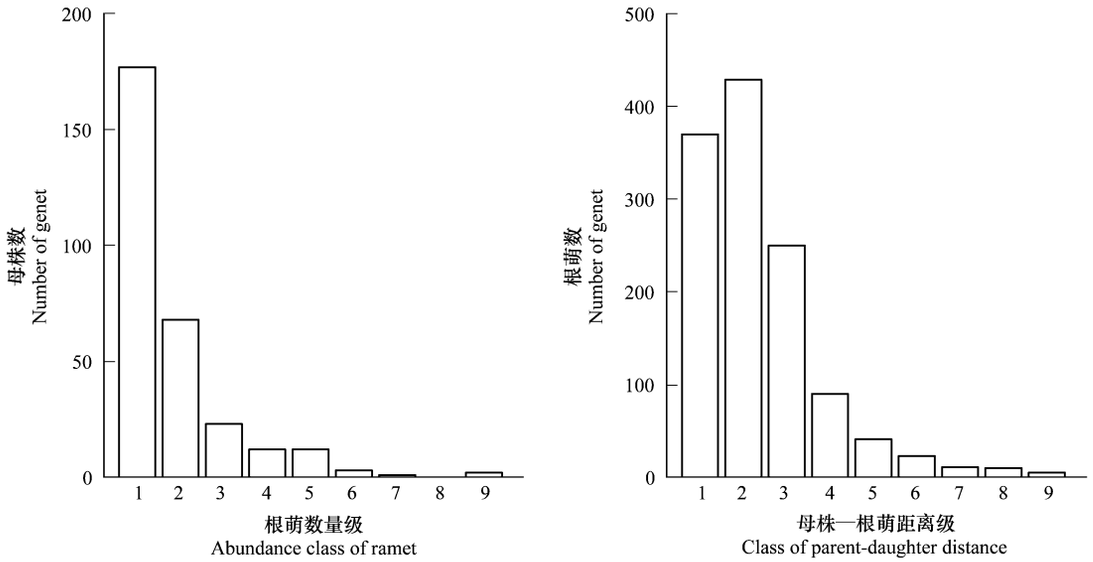

图 1 厚叶红淡比根蘖数量和母株—萌蘖距离的分布结构

Fig.1 Distribution of the number of sprouting per genet and the distance between origin ramet and sprouting of *Cleyera pachyphylla*

厚叶红淡比萌蘖大多生长于母株周围(图 1)。多数萌蘖离母株较近,萌蘖在距母株 30 cm 以内的占所有

萌蘖的 82.79%,少数萌蘖距离母株较远,距离母株最远的一株萌蘖达到 163 cm。

3.2　萌蘖与生境及母株大小的关系

在沟谷、陡坡、缓坡、山脊 4 类生境中,缓坡中的厚叶红淡比平均萌蘖数最低(3.89),萌蘖距母株平均距离为 17.21 cm;陡坡中的平均萌蘖数最高(5.92),萌蘖距母株平均距离为 15.73 cm。沟谷与山脊中的厚叶红淡比平均萌蘖数分别为 4.73 和 4.62,萌蘖距母株平均距离较高,分别为 20.16 cm 和 20.44 cm(表 1)。然而,方差分析表明单棵厚叶红淡比的萌蘖数量($F=2.11$,$P=0.0988$)和母株与其所有萌蘖的平均距离($F=1.78$, $P=0.1502$)在这 4 种生境中的差异不显著。

表 1　不同生境下厚叶红淡比的克隆繁殖参数

Table 1　Sprouting parameters of *Cleyera pachyphylla* at 4 types of habitat

生境类别 Habitat	总母株数 No. of genet	总萌蘖数 No. of sprouting	单位萌蘖数($\bar{x}\pm sd$) * No. of sprouting per genet	萌蘖与母株距离($\bar{x}\pm sd$)/cm Average distance between origin and sprouting
沟谷 Gully	26	123	4.73±4.00	20.16±13.89
陡坡 Steep slope	12	71	5.92±3.58	15.73±7.47
缓坡 Mild slope	163	596	3.89±3.57	17.21±10.31
山脊 Ridge	97	448	4.62±4.85	20.44±8.93

* $\bar{x}\pm sd$ 表示均值±标准差

针对不同方位萌蘖数量的统计表明,单棵母株上坡的平均萌蘖数为 1.87,下坡平均萌蘖数为 2.09 上下坡比例为 0.89;而母株左侧平均萌蘖数为 2.14,右侧平均萌蘖数为 1.83,左右坡比例为 1.16。成对 t 检验的结果显示上下坡的萌蘖数差异不显著($P=0.1187$),而左右坡的萌蘖数差异显著($P=0.0379$)。

对母株 *dbh* 与其萌蘖数量的相关性分析表明,萌蘖数量与母株的大小呈显著正相关($\rho=0.45$,$P<0.001$),母株萌蘖数随着径级的增大呈现出增大的趋势。

3.3　克隆群体样本和整个种群的径级结构

厚叶红淡比 *dbh* 小于 1 cm 的萌蘖数量丰富。就 $dbh\geqslant 1$ cm 的厚叶红淡比萌蘖而言,萌蘖数量所占的比例随着胸径的增大基本呈减少趋势。这一趋势与样地内整个厚叶红淡比实生树种群的径级分布的变化趋势基本一致(图 2)。但是,克隆群体样本和整个种群的径级分布存在显著差异($\chi^2=575.85$, $df=7$, $P<0.001$)。进一步分析两个径级分布的差异,主要表现在萌蘖形成的幼苗和小幼树($dbh<1$ cm)的占比相对于实生的幼苗和幼树的占比要大得多,而 *dbh* 在 1 cm 以上的小树和成年树占比关系正好相反。在克隆群体样本中,萌蘖数量从第②径级到第③径级快速下降,而实生树数量第②径级到第③径级略有上升。

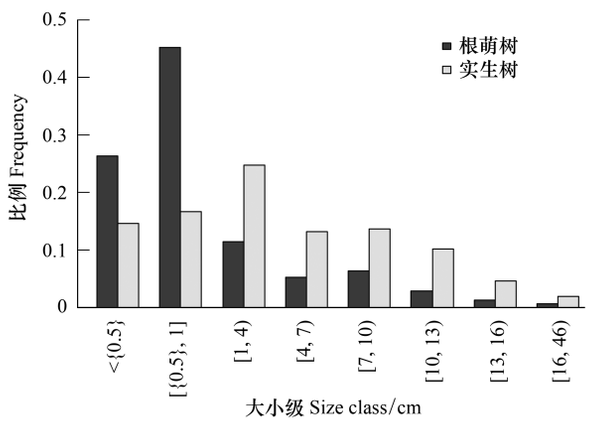

图 2　厚叶红淡比萌蘖和实生树的径级分布结构

Fig. 2　Size distribution of clonal trees and seedling trees of *Cleyera pachyphylla*

"{}"内外数字分别表示基径和胸径值,"["表示包含本数,而")"表示不包含本数

Values with and without"{}"indicate diameter on the ground and *dbh* (diameter at 1.3 m breast height), respectively; "[" indicates the size is included, while ")" indicates the size is not included

3.4　萌蘖数量对母株存活率的影响

逻辑斯蒂回归模型分析表明,母株上所萌发的萌蘖数量对母株本身在 2011 年 8 月至 2013 年 8 月的存活率没有显著影响(偏差 $D=2.8$,$P=0.141$)。

4　讨论

本研究发现厚叶红淡比的萌蘖大多在距母株 30cm 的范围内。每棵母株拥有的萌蘖数多为 1—3 棵,但是个体间差异较大,在野外观察到的最大的厚叶红淡比无性系基株含有 94 个分株。综合来看,就样地内整个厚

叶红淡比种群的萌蘖率而言,每棵厚叶红淡比平均拥有 2.48 个萌蘖[24]。神农架地区米心水青冈(*Fagus engleriana*)萌枝数量的调查发现其平均萌枝数在不同生境间差异极显著,范围约在 1—15 之间[27]。与之相比,厚叶红淡比的萌蘖数量处在中下水平。克隆植物构型主要由间隔物的长度、分枝强度和分枝角度等 3 个因素决定[13]。百山祖常绿阔叶林中的厚叶红淡比分株与母株距离较短,其克隆种群更偏向于密集型构型。这种构型能够较好地利用局部的资源,并提高竞争排斥其他植物种类侵入的能力[10]。这种策略保证了在森林动态演替过程中,厚叶红淡比已经占据空间较难被其他物种入侵和替代。

由于克隆生殖较有性生殖更容易,繁殖成本更低,在环境改善时克隆植物可以通过克隆分株快速占领空间[3,27]。但在亚热带常绿阔叶林下,植物所接受的光是有限的,而水分和养分相对较充足。在这种环境条件下,密集型克隆乔木的无性繁殖可能是低效的。本研究结果表明,虽然厚叶红淡比母株产生了大量幼苗(第①径级)和小幼树(第②径级),但是进入第③径级的幼树相对较少。大多数萌蘖幼苗和小幼树在林下处于被抑制状态,只有在出现林窗时其生长才能被释放[27]。在漫长的抑制状态中,萌蘖幼苗需要面对多种死亡风险,其中之一就是密度制约[22,25]。虽然克隆后代由于母体的供养更容易安全度过幼龄期,但是克隆生长所带来的弊端也很大。由于克隆后代之间的遗传同一性和生理连接使得疾病更易传播[28];克隆后代扩散范围有限, 往往集中在母株周围, 造成激烈的同胞竞争[1]。这就使克隆植物幼苗/幼树期所经历的密度制约效应比非克隆植物更加严重[29]。先前的研究表明在幼苗期和幼苗-幼树转换期厚叶红淡比的个体存活和空间格局受到明显的密度制约效应的影响[30]。在这种效应的影响下,在幼苗和幼树期的厚叶红淡比萌蘖比实生苗的死亡率要高得多。在这种不利因素的影响下,森林中的具有强克隆繁殖能力乔木树种的实际克隆繁殖效率并不高。例如,青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)也具有极强的萌蘖能力,但是由于受到包括密度制约在内的不利因素的影响,我国华东地区青冈每个基因型含有的克隆分株仅为 1.508[31]。这说明,虽然像青冈这样的克隆性乔木能产生大量萌蘖,但是真正成功的克隆繁殖(形成独立新个体)并不多。通过克隆繁殖,青冈仅能使个体(基因型)增殖 1.508 倍。这一机制能够较好的解释常绿阔叶林中,很多克隆植物都是群落的优势种,但是没有一个克隆植物能形成独霸生存空间的现象。这有利于森林物种多样性的维持。

厚叶红淡比克隆形态可塑性与其本身的遗传特性有关,同时与环境条件也有密切的关系。适应假说认为克隆植物的形态可塑性是与生境的资源状况相适应的,并预测来自资源水平高且资源斑块性稳定生境的克隆植物比来自资源水平低且资源斑块性不稳定生境的具有更高的形态可塑性[32]。山地森林是异质性较大的系统,因为地形的变化可以引起一系列的水分和土壤养分的异质性。克隆植物常以形态上的可塑性来整合这些呈异质性分布的资源。贺金生等在神农架地区对米心水青冈的克隆繁殖的调查发现不同样地之间米心水青冈的萌蘖强度差异显著[27]。本研究分析了单棵厚叶红淡比的萌蘖数量在依地形差异划分的各类生境中的变化,结果表明不同生境中厚叶红淡比的萌蘖数量差异不显著。由于本样地在建设时就有目的地选择了地形比较均一的森林斑块,地形差异较小,水分和养分的异质性也较小,因此厚叶红淡比的萌蘖数量没有在不同地形生境中体现出差异。然而,从厚叶红淡比萌蘖数量的空间分布上看,即使在这样一个地形和土壤相对均质的环境中,厚叶红淡比萌蘖强度依然表现出了较大的可塑性。在林下环境,光照的异质性对木本植物的克隆强度可塑性具有更为重要的影响。贺金生等人对神农架米心水青冈萌枝过程的研究表明干扰后林窗的形成期是米心水青冈萌枝产生的高峰期[27]。本研究结果也显示,位于母株左侧(东侧)的萌蘖数量显著大于右侧(西侧)的。由于研究样地位于百山祖主峰北坡,朝向略偏东,因此东侧树冠往往能够获得更好的光照。已有的研究表明,克隆植物的生理整合常常具有一定的格局和范围,位于同一侧的植物构件常具有直接的维管联系,而相对侧的构件间维管系统相对独立[33]。因此东侧的树冠合成的有机物将更多地往东侧根部输送,以支持更多地萌蘖。光资源的异质性可能是厚叶红淡比萌蘖强度表现出差异的重要原因。另外,本研究的结果显示母株萌蘖数量与母株的大小呈显著正相关。这表明对于个体较小的母株,母株本身从环境中竞争获得光、肥和水的能力有限,同化的营养基本用来促进自身迅速的生长,少有剩余的能量和物质用以无性繁殖,导致较小的厚叶红淡比母株萌蘖率低。而当母株生长到一定阶段时,生长状态良好的厚叶红淡比母株能不断产生新

的且具有潜在的独立生长能力的萌蘖来巩固自身的生存空间。母株大小的差异是其萌蘖强度可塑性的重要原因。

由于克隆分株的生长需要母株在物质和能量上提供支持,对资源缺乏的分株的资源供给, 可能会降低资源供应分株的适合度[34],而过多的萌蘖可能会降低母株的存活率。然而,本研究发现在常绿阔叶林中,较多的萌蘖不会降低厚叶红淡比母株短期的存活率。这说明,厚叶红淡比可能具有自我调节萌蘖数量的能力,单棵母株萌蘖数量的增加与之可提供的能量相适应,不会以提高母株本身的死亡风险为代价。萌蘖数量较多的往往是个体较大、树龄较长的厚叶红淡比个体。这些个体对资源的获取能力更强,抗风险能力更强。在这种情况下,增加萌蘖数量并不会提高母株的死亡风险。经过长期的进化,厚叶红淡比对萌蘖数量具备了较好自我控制能力。

5　结论

通过自我调节控制萌蘖数量,厚叶红淡比萌蘖数量的增加不以提高母株本身的死亡风险为代价。同时,利用密集型的克隆构型,厚叶红淡比可以充分利用局部资源,使其成为百山祖常绿阔叶林群落的优势种之一。但是由于存在密度制约效应等负面作用的影响,厚叶红淡比的克隆繁殖成功率较低,使其不能独霸生存空间,有利于森林物种多样性的维持。因此,克隆性乔木的优势和弊端共同决定了其在森林中的适合度,也决定了其在森林中的地位。

本研究没有在不同生境中检测到厚叶红淡比显著的形态可塑性,原因在于本研究主要根据地形差异进行生境分类,分析仍然较粗。本研究间接显示厚叶红淡比萌蘖对光资源的异质性具有反应,存在一定的向光性。因此,今后需要详细测定厚叶红淡比生长环境的土壤养分和光照水平,进一步探求其在异质性生境中的生理整合和形态可塑性。萌蘖繁殖的向光性也说明:与热带森林中的藤本植物类似,适度干扰(林窗)可能有利于提高亚热带森林中克隆性乔木的多度和多样性。

致谢:感谢王伟、蒋清玲、潘霞、顾莎莎等同学和百山祖保护站护林员吴天明、傅明珠和吴义松在野外作业时的帮助。

参考文献(References):

[1] de Kroon H, Van Groenendael J. The Ecology and Evolution of Clonal Plants. The Netherlands: Backhuys Publishers, 1997.

[2] 宋明华, 董鸣. 群落中克隆植物的重要性. 生态学报, 2002, 22(11): 1960-1967.

[3] 王洪义, 王正文, 李凌浩, 陈雅君, 任丽昀. 不同生境中克隆植物的繁殖倾向. 生态学杂志, 2005, 24(6): 670-676.

[4] Callaghan T V, Carlsson B A, Jonsdottir I S, Svensson B M, Jonasson S. Clonal plants and environmental change: introduction to the proceedings and summary. Oikos, 1992, 63(3): 341-347.

[5] Prach K, Pysek P. Clonal plants-what is their role in succession. Folia Geobotanica et Phytotaxonomica, 1994, 29(2): 307-320.

[6] Oborny B, Bartha S. Clonality in plant communities-an overview. Abstracta Botanuca, 1995, 19: 115-127.

[7] Salzman A G. Habitat selection in a clonal plant. Science, 1985, 228(4699): 603-604.

[8] 董鸣. 资源异质性环境中的植物克隆生长: 觅食行为. 植物学报, 1996, 38(10): 828-835.

[9] 何成新, 李先琨, 唐润琴, 苏宗明. 克隆植物种群生态学研究透视. 广西植物, 2001, 21(3): 264-272.

[10] 汤俊兵, 肖燕, 安树青. 根茎克隆植物生态学研究进展. 生态学报, 2010, 30(11): 3028-3036.

[11] Yu F H, Dong M, Krusi B. Clonal integration helps *Psammochloa villosa* survive sand burial in an inland dune. New Phytologist, 2004, 162(3): 697-704.

[12] Yu F H, Wang N, He W M, Chu Y, Dong M. Adaptation of rhizome connections in drylands: increasing tolerance of clones to wind erosion. Annals of Botany, 2008, 102(4): 571-577.

[13] Eilts J A, Mittelbach G G, Reynolds H L, Gross K L. Resource heterogeneity, soil fertility, and species diversity: effects of clonal species on plant communities. The American Naturalist, 2011, 177(5): 574-588.

[14] Xu L, Yu F H, van Drunen E, Schieving F, Dong M, Anten N P. Trampling, defoliation and physiological integration affect growth, morphological

and mechanical properties of a root-suckering clonal tree. Annals of Botany, 2013, 109(5): 1001-1008.

[15] Pinno B D, Wilson S D. Nitrogen translocation between clonal mother and daughter trees at a grassland-forest boundary. Plant Ecology, 2014, 215(3): 347-354.

[16] Du J, Wang N, Alpert P, Yu M J, Yu F H, Dong M. Clonal integration increases performance of ramets of the fern *Diplopterygium glaucum* in an evergreen forest in southeastern China. Flora, 2010, 205(6): 399-403.

[17] Yorke S R, Schnitzer S A, Mascaro J, Letcher S G, Carson W P. Increasing liana abundance and basal area in a tropical forest: the contribution of long-distance clonal colonization. Biotropica, 2013, 45(3): 317-324.

[18] Escandon A B, Paula S, Rojas R, Corcuera L J, Coopman R E. Sprouting extends the regeneration niche in temperate rain forests: the case of the long-lived tree *Eucryphia cordifolia*. Forest Ecology and Management, 2013, 310: 321-326.

[19] Ledo A, Schnitzer S A. Distribution and clonal reproduction determine liana distribution and maintain liana diversity in a tropical forest. Ecology, 2014.

[20] 董鸣, 于飞海, 安树青, 何维明, 梁士楚. 植物克隆性的生态学意义. 植物生态学报, 2007, 31(4): 549-551.

[21] Wildova R, Goldberg D E, Herben T. The Contrasting roles of growth traits and architectural traits in diversity maintenance in clonal plant communities. The American Naturalist, 2012, 180(6): 693-697.

[22] Condit R. Research in large, long-term tropical forest plots. Trends in Ecology and Evolution, 1995, 10(1): 18-22.

[23] 马克平. 监测是评估生物多样性保护进展的有效途径. 生物多样性, 2011, 19(2): 125-126.

[24] 陈娇, 王伟, 叶珍林, 陈晓慧, 蒋清玲, 丁炳扬. 百山祖常绿阔叶林木本植物的克隆繁殖特性. 浙江大学学报: 农业与生命科学版, 2012, 38(6): 684-692.

[25] Condit R. Tropical Forest Census Plots: Methods and Results from Barro Colorado Island, Panama and a Comparison with Other Plots. Berlin: Springer-Verlag, 1998: 50-56.

[26] 王伟, 骆争荣, 周荣飞, 许大明, 哀建国, 丁炳扬. 百山祖常绿阔叶林木本植物的生境相关性分析. 生物多样性, 2011, 19(2): 134-142.

[27] 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.

[28] Pitelka L F, Ashmun J W. Physiology and integration of ramets in clonal plants // Jackson J B C, Buss L W. Cook R E. Population Biology and Evolution of Clonal Organisms. New Haven: Yale University Press, 1985: 399-436.

[29] Janzen D H. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. The American Naturalist, 1970, 104(940): 501-528.

[30] Luo Z R, Mi X C, Chen X R, Ye Z L, Ding B Y. Density dependence is not very prevalent in a heterogeneous subtropical forest. Oikos, 2012, 121(8): 1239-1250.

[31] 陈小勇, 宋勇昌. 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.

[32] Dong M. Foraging Through Morphological Responses in Clonal Herbs [D]. Utrecht: Utrecht University, 1994.

[33] Price E A C, Hutchings M J. Studies of growth in the clonal herb *Glechoma hederacea*. Ⅱ. The effect s of selective defoliation. Journal of Ecology, 1992, 80(1): 39-47.

[34] Pitelka L F, Hansen S B, Ashmun J W. Population biology of Clintonia borealis. I. Ramet and patch dynamics. Journal of Ecology, 1985, 73(1): 169-183.