

毛乌素沙地中国沙棘无性系生长格局与生物量分配^{*}

李根前¹, 黄宝龙², 唐德瑞³, 赵一庆³, 王迪海³

(1 西南林学院 资源学院, 昆明 650224; 2 南京林业大学 森林资源与环境学院, 南京 210037;

3 西北农林科技大学 林学院, 陕西杨陵 712100)

[摘 要] 根据对毛乌素沙地不同土壤水分和光照条件下中国沙棘无性系跟踪挖掘和测定, 比较分析了无性系生长格局和生物量分配规律。结果表明, 在较高的水分或光资源有效性条件下, 地上生物量所占比例大, 这些生物量的再分配主要用于分株的树干和叶片生长, 萌蘖根分枝强度高但隔离者长度小, 无性系生长格局倾向于集团型, 这样有利于无性系对已占据生境的巩固和利用。在较低的水分或光资源有效性条件下, 地下生物量所占比例大, 这些生物量的再分配主要用于隔离者和根系的生长, 结果形成了较长的隔离者但萌蘖根的分枝强度小, 无性系生长格局倾向于游击型, 从而促使无性系尽快超过不利的微生境斑块, 提高分株生长于有利生境斑块的概率, 并在更大的空间获取资源。

[关键词] 中国沙棘; 无性系生长格局; 生物量分配; 生态对策; 毛乌素沙地

[中图分类号] S793 602

[文献标识码] A

[文章编号] 1000-2782(2001)01-051-05

植物的无性系由一系列“供养点”(feeding site)即获取主要资源的分株, 和“隔离者”(spacer)即连接供养点的根茎(或萌蘖根)两部分组成。在异质性生境中, 无性系具有通过选择性的放置供养点来利用有利的生境斑块和避免不利生境斑块的能力, 这种现象被称为无性系植物的觅养行为(foraging behavior)^[1~5]。觅养行为主要通过隔离者长度(spacer length)、根茎分枝强度(branching intensity)、分枝角度(branching angle)等的可塑性调节来实现^[6~9]。这些参数的变化决定无性系的扩散方式, 即觅养生长格局(foraging growth pattern)的差异, 也直接影响无性系的生物量分配^[10]。在不同资源有效性条件下, 无性系表现出不同的生长格局^[11]。国外在这一方面的研究起步早、研究多, 国内仅见有关斑苦竹^[12]与羊草^[9, 10]的报道。本研究以毛乌素沙地的特殊立地为背景, 对处于不同土壤水分和光有效性条件下的中国沙棘(*Hippophae rhamnoides* L. subsp. *sinensis*)无性系生长格局和生物量分配进行比较分析, 以期揭示中国沙棘对不同环境资源有效性的生态应对对策。

1 调查区概况与研究方法

1.1 调查区概况

调查区选设在陕西省靖边县沙石峁林场和治沙

站, 位于毛乌素沙地南缘, 属中温带半干旱大陆性季风气候, 年均气温 7.8℃, 年均降水量 395.4 mm。土壤有风沙土、沙质草甸土和轻度盐化草甸土。地带性植被属干草原, 其植物区系组成兼具旱生沙生、旱生草原及中生草甸的种类成分。中国沙棘常以建群种组成群落, 主要分布于沙区丘间地、低湿滩地、河滩及河旁阶地等以干草原为背景的隐域性生境中, 伴生灌木主要有沙柳(*Salix psammophila*)、毛乌柳(*Salix microstachya*)等, 草本及半灌木层优势度较大者有黑沙蒿(*Artemisia ordosica*)、沙米(*Agrriophyllum squarrosum*)、沙蓬(*Sasolarruthenica*)、沙竹(*Psammichloa mongolica*)、芦苇(*Phragmites communis*)、寸草(*Carex stenocephala*)等。

1.2 调查对象的选择

为了解中国沙棘无性系在不同水分和光资源有效性条件下的生长可塑性及适应对策, 根据中国沙棘的分布特征, 选择生长于丘间地、下湿地以及跨越丘间地—落沙坡的单一无性系斑块和生长于群落中的无性系为研究对象。其中, 无性系 R₇、R₁₀的基株生长于丘间地, 部分分株位于落沙坡甚至沙丘顶部, 水分资源有效性较低但异质性较高; 无性系 R₅、R₈的基株和分株全部处于丘间地, 水分资源有效性中

* [收稿日期] 2000-11-27

[基金项目] 国家“九五”攻关项目(96-007-01-01-04)的部分内容

[作者简介] 李根前(1960-), 男, 陕西渭南人, 副研究员, 博士, 主要从事森林培育学与森林生态学研究。

等; 无性系 R_9 的基株和分株均分布于下湿地边缘, 水分资源有效性较高。无性系 R_{13} 、 R_{14} 处于郁闭度 80% 的群落之中, 水分资源有效性与无性系 R_5 、 R_8 比较接近, 但光照条件较差。此外, 无性系 R_{13} 起源

于较开阔的丘间地之天然林, 在群落形成初期光资源有效性比较一致; 无性系 R_{14} 是在人工林中形成, 光资源异质性较高。具体情况如表 1 所示。

表 1 不同水分和光资源有效性条件下中国沙棘无性系隔离者长度与分枝强度

Table 1 Spacer length and branching intensity of rhizomes of *Hippophae rhamnoides* L. subsp. *sinensis* clones under conditions of different moisture and light resource availability

无性系 序 号 Clone No.	水分资源 有效性 Moisture availability	光资源 有效性 Light availability	隔离者长度/cm Spacer length			分枝强度 Branching intensity		
			平均值 Average	分布 Range	变异系数 Variation coefficient	平均值 Average	分布 Range	变异系数 Variation coefficient
R_7	低 Low	高 High	92.4	9~275	82.3	1.4	1~5	71.4
R_{10}	低 Low	高 High	141.7	4~317	80.6	1.4	1~4	64.3
R_5	中 Middle	高 High	54.81	1~237	86.7	1.5	1~5	66.7
R_8	中 Middle	高 High	88.7	9~190	76.9	1.5	1~15	160.0
R_9	高 High	高 High	47.3	5~113	77.6	1.6	1~10	100.0
R_{13}	中 Middle	低 Low	93.7	29~193	54.3	1.5	1~5	86.7
R_{14}	中 Middle	低 Low	200.5	18~295	51.0	1.4	1~4	78.6
			105.0	17~350	87.6	1.3	1~3	53.8
			70.2	10~200	79.2	1.3	1~4	69.2

1.3 研究方法

无性系的生长格局调查采用“跟踪挖掘测定法”, 即沿萌蘖根方向逐一挖出每个无性系分株(无性系小株), 并用木桩标记相应的位置。然后, 测定下列形态参数: 隔离者长度, 即相邻两个分株之间萌蘖根的直线距离; 分枝强度, 即每个分株所产生隔离者的数量; 分枝角度, 即子代萌蘖根生长方向与上一级萌蘖根生长方向之间的夹角, 向右分枝计为负角, 向左分枝计为正角, 直线前进计为 0° 。每个分株的年龄、高度、胸径(高度大于 2.5 m)或地径(高度小于 2.5 m)以及生物量等。其中, 分株年龄根据树干基部年轮数计算, 无性系年龄以基株年龄估计; 地上生物量分干、枝、叶、果实构件全部称重, 萌蘖根和根系也是全部挖掘并分别称重, 极个别较大的植株挖至 1.5 m 深处(根系生物量集中在 20~60 cm 土层内)。然后, 抽取一定样品带回实验室, 置于 80℃ 条件下烘至恒重, 根据含水量求算干重。

萌蘖根和根系依据其分布和形态特征区分, 萌蘖根(克隆器官)随地形呈水平走向, 表皮厚并似肉质状, 是无性系分株之间的连接结构; 根系则斜向下生长, 根毛丰富但表皮较薄。

2 结果与分析

2.1 萌蘖根的分枝角度与生长方向

根据立地水分条件的差异, 将无性系 R_7 与 R_{10} 、 R_5 与 R_8 、 R_9 分成 3 组统计萌蘖根的分枝角度及其分布特征。结果表明, 无性系 R_7 、 R_{10} 萌蘖根的分枝

角度分布在 $-80^\circ \sim 80^\circ$, 主要集中在 $-20^\circ \sim 20^\circ$, 占总角度数的 66.6%, 向右(负值)生长的萌蘖根占 55.5%, 0 的占 18.5%, 向左生长的仅占 26.0%, 说明新生的萌蘖根有沿上一级萌蘖根生长方向继续延伸的趋势, 同时新生分株主要散布在上一级萌蘖根生长方向的右侧; 无性系 R_5 、 R_8 萌蘖根的分枝角度分布在 $-100^\circ \sim 80^\circ$, 主要集中在 $-40^\circ \sim 20^\circ$, 占分枝角度总数的 78.6%, 向右分枝的占 69.8%, 0 的占 3.6%, 向左的占 26.6%。与无性系 R_7 、 R_{10} 相比, 新生萌蘖根沿上一级萌蘖根生长方向继续延伸的能力减弱, 分枝角度范围扩大, 但新生分株仍然主要分布在上一级萌蘖根生长方向的右侧; 无性系 R_9 萌蘖根的分枝角度分布在 $-100^\circ \sim 100^\circ$; 集中在 $-40^\circ \sim 40^\circ$, 占分枝角度总数的 84.5%, 无 0° 方向的分枝, 向右生长的萌蘖根占 48.8%, 向左的占 51.2%, 说明新生萌蘖根偏离了上一级萌蘖根的生长方向, 且新生分株比较均匀地散布在上一级萌蘖根生长方向的左右两侧。由此表明, 随着水分资源有效性的提高, 中国沙棘萌蘖根分枝角度的范围增大, 偏离上一级萌蘖根生长方向的趋势增强, 新生分株的散布也越广泛。

2.2 隔离者长度与分枝强度

各个无性系隔离者长度与分枝强度的平均值、变化范围和变异系数如表 1 所示。由表 1 可见, 当光照条件基本相同时, 高水分资源有效性条件下的无性系 R_9 之隔离者长度是低水分资源有效性条件下之无性系 R_7 、 R_{10} 隔离者长度均值的 40.4%, 中等水

分资源有效性条件下的无性系 R_5 、 R_8 隔离者长度均值是无性系 R_7 、 R_{10} 的 61.3%。说明随水分资源有效性的提高, 中国沙棘无性系隔离者长度减小。

其次, 比较无性系 R_7 、 R_{10} 、 R_5 、 R_8 、 R_9 还可以发现, 无性系 R_7 、 R_{10} 隔离者的最大长度较大, 变异系数较高; 无性系 R_9 隔离者的最大长度较短, 变异系数亦较小; 无性系 R_5 、 R_8 的最大隔离者长度介于 R_7 、 R_{10} 和 R_9 之间, 但隔离者长度的变异系数较高, 这与别的树种 (如个别杨树) 及其他因素的干扰有关。由此表明, 隔离者长度的变异大小与生境异质性程度有关, 生境异质性程度越高, 隔离者长度的变异越大。

萌蘖根的分枝强度同样受水分条件的影响。对无性系 R_7 、 R_{10} 、 R_5 、 R_8 、 R_9 分枝强度的统计表明, 随着水分资源有效性的提高, 萌蘖根的分枝强度增大, 说明隔离者长度与分枝强度之间具有互补性。

光资源有效性也是影响无性系隔离者长度及其变异, 以及分枝强度的重要因子。无性系 R_{13} 、 R_{14} 与 R_5 和 R_8 的水分条件基本相似, 但前两者处于群落之中, 光照条件较差, 因此隔离者长度较大、分枝强度较小。根据实际观察, 无性系 R_{14} 通过隔离者长度调节, 将其分株集中放置在沙棘林木行间的中部, 表现出“游击型”与“集团型”相结合的复式生长格局, 这与捕捉林下光斑有关。此外, 无性系 R_{13} 在群落形

成初期光资源分布比较均匀, 其隔离者长度及变异较 R_{14} 小, 但分枝强度较大。由此表明, 光资源有效性的降低促进隔离者伸长、抑制萌蘖根分枝。同时, 光资源异质性越高, 隔离者长度变异越大。

2.3 无性系的生物量分配

表 2 是中国沙棘无性系生物量分配情况。由此可见, 生物量分配与水分资源有效性及无性系年龄存在密切的关系, 年龄的影响是由于地下和地上速生期及生长速率不同所致。但是, 比较年龄接近的无性系 R_7 与 R_8 、 R_{10} 与 R_5 和 R_9 可以看出, 随着水分资源有效性的提高, 地下生物量分配比例有减少的趋势。在较低的水分资源有效性条件下 (如无性系 R_7 、 R_{10}), 地下生物量所占比例较高, 地上生物量所占比例较小, 地下生物量的再分配主要用于无性系生长 (隔离者的伸长) 和根系的发育, 地上生物量的再分配主要用于枝条的生长, 这是由于产生了较多合轴型分株的缘故 (另文论述); 在较高的水分资源有效性条件下, 地下生物量所占比例较小, 地上生物量所占比例较高, 地下生物量的再分配主要用于隔离者的生长, 地上生物量的再分配主要用于叶片和树干的生长, 即产生了较多的单轴型的分株 (另文叙述)。由此表明, 中国沙棘无性系通过生长可塑性调节对环境条件作出反应。

表 2 中国沙棘无性系的生物量分配

Table 2 Biomass allocation within a clone of *Hippophae rhamnoides* L. subsp. *sinesis*

序号 Clone No.	年龄 Clone age	无性系 生物量/g Biomass of clone	生物量分配/% Biomass allocation						
			地上部分 Aboveground				地下部分 Underground		
			果实 Fruits	叶片 Leaves	枝条 Branch	树干 Trunk	根桩 Stump	根系 Root	隔离者 Spacer
R ₇	21	28 190	0.38	5.40	41.0	27.69	5.71	14.53	5.21
R ₁₀	12	6 025		4.41	33.51	29.26	10.26	10.46	12.10
R ₅	9	2 864	0.63	10.23	17.95	44.30	7.26	8.0	11.63
R ₈	23	20 450	1.00	28.26	25.95	33.74	6.36	0.95	3.74
R ₉	15	8 725	22.26	28.88	33.64	6.46	1.48	7.28	

3 讨 论

3.1 改变觅养生长格局以适应环境条件是中国沙棘无性系种群的重要生态对策

植物的形态可塑性反应与无性系所竞争的主要资源一致^[3, 4, 13~15]。对于生长在毛乌素沙地的中国沙棘种群来说, 其限制性的生态因子是水分, 群落内的限制性因子也包括光照, 在不同的水分和光资源有效性条件下, 无性系表现出一定的形态可塑性。在低水分资源有效性生境中, 无性系萌蘖根分枝角度范围小, 即有沿上一级萌蘖根生长方向继续延伸的趋

势, 分枝强度低, 隔离者长, 其结果导致无性系分株以直线链 (linear chain) 形式稀疏地散布在生境之中, 生长格局倾向于“游击型”。这种形式被称之为广泛觅食 (extensive foraging), 即无性系可以在较大的空间内占居并获取必要的资源, 避免克隆内部分株之间的竞争, 同时促使无性系尽快越过不利生境斑块和提高分株生长在有利生境斑块的概率^[3, 9, 10]。在水分资源有效性较高的生境中, 中国沙棘无性系萌蘖根的分枝角度范围大, 并有偏离上一级萌蘖根生长方向的趋势, 分枝强度高, 隔离者短, 其结果导致无性系分株以环状链 (circular chain) 形式密集地

分布在生境中,生长格局倾向于“集团型”。这种形式被称之为强度觅食(intensive foraging),它有利于无性系巩固和利用有利生境斑块,并提高无性系排斥其他植物种类侵入的能力^[3,11]。光资源有效性同样影响无性系的生长格局,在较低的光资源有效性条件下,无性系隔离者长度增加、分枝强度降低,生长格局倾向于“游击型”。“游击型”生长格局的优点之一是能够提高无性系分株捕捉林地光斑的机会,增加基株持久性的概率^[11]。此外,水分和光资源异质性程度还影响隔离者长度的变异程度,随着资源异质性的提高,隔离者长度的变异程度增大。这一现象证明,隔离者能把各“供养点”安置在微生境中适宜的斑块(patch)上,以利于无性系内各分株对资源的获取^[10]。

在生境资源贫乏的生境条件下,许多无性系植物的生长格局由集团型转变成游击型^[3~5,16],本研究结果与此相似。Stevenson 研究发现土壤干旱导致克隆分枝的幼根死亡、分枝减少、顶端优势增强,形成较长的匍匐茎^[17]。弱光照条件也能刺激匍匐茎顶端分生组织的活动,形成较长的隔离者^[7]。这是因为树冠遮荫提高了红外光与红光的比率,改变了植物激素的平衡状态,从而增强顶端优势、抑制分枝,形成较长的隔离者^[4]。中国沙棘无性系萌蘖根的形态可塑性变化与这些情况有相同之处。

3.2 中国沙棘无性系种群通过生物量分配对环境条件作出反应

随着水分资源有效性的提高,中国沙棘无性系投资于地下部分无性系生长的生物量比例减小。中国沙棘的这种现象与 *Glechoma hederacea* 隔离者的资源分配规律一致^[3,4]。这一结果说明,无性系植物隔离者的资源分配并非都具有一种稳固的钟形曲线^[12]。在低水分资源有效性条件下,中国沙棘无性系隔离者和根系占有较多的生物量,形成较长的隔离者和发达的根系,这是无性系有效地逃避较为恶劣的生境,同时获取资源的一种生态对策^[18],也是

中国沙棘无性系对水分资源所表现出的一种觅养行为。在较高的水分资源有效性条件下,中国沙棘无性系隔离者所占生物量比例较小,而分株地上部分所占比例较大,这样可使无性系产生更多的分株,同时增大无性系分株的叶面积、促进分株高生长,从而使无性系分株在垂直空间获取更多的光资源、并提高光合效率。这样有利于对已占据之有利生境的巩固和利用^[3]。

3.3 分枝方向和分枝角度调节是中国沙棘无性系种群生态适应对策的重要组成部分

在分枝角度、分枝强度和隔离者长度 3 个形态参数之中,分枝强度被认为是被动的觅养特征,其余 2 个形态参数是与生长无关的主动觅养特征。因为分枝强度是与有利生境直接相关的简单生长反应^[19]。在有利的生境中,许多无性系植物的普遍反应是分枝强度提高^[3,13,14,20]。关于不同生境条件下隔离者长度的变化存在着相反的研究结果,这可能与不同植物种群对环境适应策略的差异有关。至于分枝角度对生境资源可利用性的反应,已有一些研究结果表明,在许多植物种类中,都有成规则角度分枝的例子。但是,对 *Hydrocotyle bonariensis* 的研究表明,在两种异质性生境中,其根茎分枝角度没有显著的差异,但在以草本植物斑块处理的异质性生境中,它能改变分枝方向避开草本植物斑块^[8]。对 *A. sarum canadense* 的研究也表明,起源于顶生芽的根茎有沿前一年根茎生长方向延伸的倾向,起源于侧生芽的根茎却没有这样的倾向^[21]。Slade 和 Hutchings 指出,与广泛的分枝角度相比,准确的分枝角度导致线性结构。对于本研究来说,虽因数据所限未能统计不同生境中无性系萌蘖根分枝角度的差异显著性水平,但分枝角度分布和分枝方向的分析明确的提示到,中国沙棘无性系萌蘖根的分枝角度和分枝方向与生境条件及无性系生长格局有着密切的联系,它是中国沙棘生态适应对策的重要组成部分之一。

[参考文献]

- [1] de Kroon H, Schieving F. Habitat exploration through morphological plasticity in two chalk grassland perennials[J]. *Oikos*, 1990, 59: 39-49
- [2] Kelly C K. Plant foraging: a marginal value model and coiling response in *Cuscuta subinclusa* [J]. *Ecol*, 1990, 71: 1916- 1925
- [3] Slade A J, Hutchings M J. The effects of nutrient availability on foraging in the clonal herb *Glechoma hederacea* [J]. *J of Ecol*, 1987a, 75: 95- 112
- [4] Slade A J, Hutchings M J. The effects of light intensity on foraging in the clonal herb *Glechoma hederacea* [J]. *J of Ecol*, 1987b, 75: 639-650

- [5] Slade A J, Hutchings M J. Clonal integration and plasticity in foraging behavior in *Glechoma hederacea* [J]. J of Ecol, 1987c, 75: 1023-1036
- [6] Bell A D. The hexagonal branching pattern of *Alpinia speciosa* L. [J]. Annals of Botany, 1979, 43: 209- 223
- [7] Dong M ing. Morphological plasticity of the clonal herb in response to spatial shading [J]. New Phytologist, 1993, 124(2): 291- 230
- [8] Evans J P, Cain M L. A spatial explicit test of foraging behavior in a clonal plant [J]. Ecol, 1995, 76(1): 1147- 1155
- [9] 王昱生, 李景信. 羊草种群无性系生长格局的研究 [J]. 植物生态学与地植物学学报, 1992, 16(3): 234- 242
- [10] 王昱生, 盖晓春. 羊草无性系植物种群觅养生长格局与资源分配的研究 [J]. 植物生态学报, 1995, 19(4): 293- 301
- [11] Lovett Doust L. Population dynamics and specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*). I The dynamics of ramets in contrasting habitats [J]. J. of Ecol, 1981, 69: 743- 755
- [12] 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 [J]. 植物生态学报, 1996, 20(3): 245- 254
- [13] Alpert P. Nitrogen sharing among ramets increases clonal growth in *Fragaria chiloensis* [J]. Ecol, 1991, 72: 69- 80
- [14] Evans J P. The effect of local resource availability and clonal integration on ramet functional morphology in *Hydrocotyle bonariensis* [J]. Oecologia, 1992, 89: 265- 276
- [15] Kelly C K. Resource choice in *Cuscuta europaea* [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences (USA). 1992, 89: 12194- 12197.
- [16] Schmid B. Clonal growth in grassland perennials. III. genetic variation and plasticity between and within populations of *Bellis perennis* and *Prunella vulgaris* [J]. J. of Ecol, 1985, 73: 819- 830
- [17] Stevenson G C. Effects of moisture stress on white clover [J]. Plant and Soil, 1985, 85: 249- 257.
- [18] de Kroon H, Schieving F. Resource allocation pattern as a function of clonal morphology: a general model applied to foraging clonal plant [J]. J of Ecol, 1991, 79: 519- 530
- [19] Hutchings M J, de Kroon H. Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resources acquisition [J]. Advances in Ecological research, 1994, 25: 159- 238
- [20] Thompson L, Harper J L. The effect of grasses on the quality of transmitted radiation and its influence on the growth of white clover *Trifolium repens* [J]. Oecologia, 1988, 75: 343- 347.
- [21] Cain M L, Damman H. Clonal growth and ramet performance in the woodland herb, *Asarum canadense* [J]. J. of Ecol, 1997, 85: 883- 897.

Studies on the clonal growth pattern and biomass allocation of *Hippophae rhamnoides* L. subsp *sinensis* population in Mu Us Sandland

LI Gen-qian¹, HUANG Bao-long², TANG De-rui³, ZHAO Yi-qing³, WANG Di-hai³

(1 South west Forestry College, Kunming, Yunnan 650224; 2 Nanjing Forestry University, Nanjing, Jiangsu 210037;

3 Northwest Science and Technology University of Agriculture and Forestry, Yangling, Shaanxi 712100)

Abstract: Based on the data of following excavation and the investigation of clones, clonal growth and biomass allocation pattern of *Hippophae rhamnoides* L. subsp *sinensis* clones under different conditions of water and light resource supply were analyzed. The results indicated that clones under higher level of water or light resource supply showed a phalanx growth pattern, and had shorter spacers, copious branching and a rapid accumulation of many single axis ramets with large leaf-area. Clones growing in water-poor or light-poor microhabitats showed a guerilla growth pattern, and had long spacers, less frequent branching and a few ramets with complex axis. The clonal growth seemed allow a foraging strategy. Under the condition of lower levels of water or light resource supply, clones produced longer spacers with higher biomass allocation in order to capture the resource and escape from poor microhabitat, and increased the probability of ramets growing in favorable microhabitat. On the contrary, under higher levels of water or light resource supply, clones produced shorter spacers, dry weight of biomass was mainly allocated to the growth of ramets, suggesting that water-rich or light-rich sites were exploited by a growth pattern that consolidated the clone's occupation of the area.

Key words: *Hippophae rhamnoides* L. subsp *sinensis*; clonal growth pattern; biomass allocation; ecological strategy; Mu Us Sandland