

木本克隆植物中国沙棘种群数量 与结构对土壤水分的响应*

贺 斌¹, 李根前^{1,2}, 李周岐², 李秀寨¹, 韦 宇¹, 倪金碧¹

(1 西南林学院 环境科学与工程系, 云南 昆明 650224; 2 西北农林科技大学 林学院, 陕西 杨凌 712100)

[摘 要] 木本克隆植物中国沙棘能够通过克隆生长调节来适应土壤水分有效性或土壤水分异质性, 这种调节最终影响其种群数量和结构特征。为了验证这一假设, 根据野外调查数据分析了中国沙棘种群数量和结构等对土壤水分有效性的可塑性响应。结果表明, 随着土壤水分有效性的提高, 中国沙棘克隆种群生物量及个体生长量增大, 种群发育进程和个体大小分化加速, 而克隆子株密度以及种群增长率呈现先增加后减小的趋势; 增长型年龄结构的种群可形成合理的等级结构, 其不同高度级的个体数量分布符合直线模型。据此, 木本植物克隆可塑性变化最终必然导致种群数和结构改变的假设得以验证。

[关键词] 中国沙棘; 克隆生长; 子株密度; 种群生物量; 种群结构; 土壤水分

[中图分类号] S793 602

[文献标识码] A

[文章编号] 1671-9387(2007)03-0183-05

Population quantity and population structure in response to soil moisture in the clonal tree species *Hippophae rhamnoides* L. subsp *sinensis*

HE Bin¹, LI Gen-qian^{1,2}, LI Zhou-qi², LI Xiu-zhai¹, WEI Yu¹, NI Jin-bi¹

(1 Environmental Science and Technology Department, Southwest Forestry College, Kunming, Yunnan 650224, China;

2 College of Forestry, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: Clonal tree species *Hippophae rhamnoides* L. subsp *sinensis* can adapt themselves to the supplying availability or heterogeneity of environmental resources by clonal growth regulation, and the regulation finally affects the characteristics of population quantity and its structure. Based on the investigation of clonal growth under different soil moisture conditions, ramets density, population biomass and population structure are analyzed for testing the hypothesis mentioned above. The results show that the population biomass and its growth increment increase obviously with the rising of the level of soil moisture supply, and the rising of level of soil moisture supply also promotes the population development and individual size polarization. The ramets density, and the increasing rate of clone population, however, tend to increase first and then decrease. Besides, the results indicate that the population with increasing age structure can form a rational height class structure observing a linear mode between height classes and its number of ramets. Therefore, the hypothesis can be confirmed that the plastic change of the clonal tree species will definitely lead to the change of the population number and its structure.

Key words: *Hippophae rhamnoides* L. subsp *sinensis*; clonal growth; daughter ramet density; population

* [收稿日期] 2006-10-27

[基金项目] 国家自然科学基金项目(30371193); 云南省学术与技术带头人培养专项计划项目(2005PY01-20)

[作者简介] 贺 斌(1981-), 男, 四川广元人, 硕士, 主要从事森林生态学研究。E-mail: hbnjb@126.com

[通讯作者] 李根前(1960-), 男, 陕西渭南人, 教授, 博士生导师, 主要从事森林生态学及森林培育学研究。E-mail: lgenqian@public.km.yn.cn

biomass; population structure; soil moisture

在干旱半干旱地区,土壤水分是影响植物生长的主导生态因子,植物必然通过其表型可塑性对土壤水分条件作出响应^[1-2]。对于克隆植物来说,其响应不仅表现在克隆生长特征(如产生子株的数量)上,同时反映在克隆形态特征(如子株散布格局和个体形态变化)等方面,其与植物种群的生态适应(或资源获取)对策密切相关^[3-5]。但是,目前有关克隆植物在这方面的研究主要见于草本及部分木质草本(如竹类)植物,对木本克隆植物的研究少见报道^[6]。有研究表明,草本克隆植物对环境资源供应水平或干扰程度的可塑性响应具有等级性^[7-8]。例如,矮蒿草(*Kobresia humilis*)的等级性反应可概括为“分株层次>分株片断层次>基株层次”。与草本植物相比,木本植物可塑性更大、生活史更长。

沙棘属植物广泛分布于黄土高原及其毗邻地区,中国沙棘(*Hippophae rhamnoides* L. subsp. *sinensis*)占其资源总面积的85%以上,其不仅是优良的多用途树种(multiple purpose tree),也是典型的克隆植物(clonal plant),其侧根(萌蘖根)在水平延伸过程中能产生大量的根蘖苗(克隆子株),使其具有极大的空间拓展能力,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,形成“独木成林”之奇观,因此在水土保持、防风固沙和砒砂岩治理中得到广泛应用。但在不同土壤水分条件下,中国沙棘侧根的延伸能力和产生克隆子株的能力表现出明显差异。本研究以我国干旱半干旱地区小乔木(或灌木)树种中国沙棘为材料,分析其克隆生长、形态特征以及种群年龄和大小级结构等对土壤水分有效性的可塑性响应规律,以验证木本植物克隆可塑性(克隆生长调节)变化最终必然导致种群数量和结构发生改变这一假设。

表 1 陕北黄土丘陵沟壑区中国沙棘克隆种群样地概况

Table 1 Plots outline of *Hippophae rhamnoides* L. subsp. *sinensis* population in hilly and gully area of Loess Plateau in Northern Shaanxi

| 样地号 Plot No. | 坡向 Slope orientation | 坡位 Slope position | 坡度 Slope degree | 种群密度/ (株·hm ⁻²) Density of population | 种群年龄/a Age of population | 土壤含水量/% Moisture of soil |
|--------------------|----------------------------|-------------------------|-----------------------|--|--------------------------------|--------------------------------|
| 1 | / | 顶部 Top | / | 9 100 | 5 | 5.93 |
| 2 | S | 中部 Middle | 16 | 13 600 | 5 | 11.74 |
| 3 | N | 中部 Middle | 15 | 30 400 | 5 | 12.02 |
| 4 | N | 下部 Bottom | 16 | 26 200 | 5 | 17.56 |

2.2 中国沙棘种群生物量测定

中国沙棘种群地上生物量测定采用平均标准木

1 研究区概况

调查区位于陕西省吴旗县。该县地处东经 107° 38' 57" ~ 108° 32' 49", 北纬 36° 33' 33" ~ 37° 24' 27", 海拔 1 310 ~ 1 708 m, 地貌类型为黄土高原丘陵沟壑区。气候属于温带大陆性季风气候,降雨少且分布不均,年降雨量仅 483.4 mm,主要集中在 7~9 月份,此期降水占全年降水量的 62.4%;年均温 7.8℃,昼夜温差大,极端最高气温 37.1℃,极端最低气温 -25.1℃。土壤主要为黄绵土。地带性植被属于温带灌丛草原,主要植物种类有蒿类、长芒草(*Stipa bungeana*)、赖草(*Leymus secalinus*)、胡枝子(*Lespedeza bicolor*)、中国沙棘(*Hippophae rhamnoides* L. subsp. *sinensis*)、山桃(*Prunus davidiana*)、山杏(*Prunus amniaca* var. *ansumaxim*)、柠条(*Caragana intemedica*)和小叶杨(*Populus simonii*)等。

2 研究方法

2.1 样地调查

调查对象是用实生苗营造的中国沙棘人工林,初植密度 2 500 ~ 3 333 株/hm²,种植点为正方形或长方形配置。样地选择采用典型抽样法,通过全面踏查,在地形条件具有明显差异而其他条件基本一致的地段共选择样地 4 块(表 1),每块样地面积大于 100 m²。样地设置时,以母株(人工栽植)的株行距中线为边界,然后将样地划分为若干个面积相等的小格子样方。接着,逐一对小格子样方进行每木检尺,测定树高、地径、冠幅及年龄(伐倒查数年轮)。然后,根据样地内植株数量及其起源推算克隆种群(包括母株和克隆子株,以下简称种群)密度、母株(人工栽植)密度和子株(由根蘖即克隆生长产生)密度等参数。

法,即根据每木检尺结果分别选择母株和子株标准木,并伐倒分别称量干、枝、叶质量;母株根系采用全

挖法, 即全部挖出并称其质量; 萌蘖根(克隆器官)和子株根系生物量测定采用样方法, 即将抽取的格子样方内的地下部分全部挖出, 经过辨认分别萌蘖根和子株根系称其质量^[3]。然后, 将上述构件取一定数量的样品带回实验室烘至恒重, 据此推算克隆种群生物量、各构件生物量干质量及其分配比例。

2.3 土壤含水量测定

土壤含水量的测定采用烘干称重法, 取样深度为 30~ 50 cm (中国沙棘土壤水分强吸收层)^[1], 每个样地重复 3 次, 样品带回实验室烘至恒重求其含水量。其中, 2 号和 3 号样地土壤含水量虽然比较接近, 但根据水热因素的再分配规律, 地处阴坡的 3 号样地偏向于阴湿生境, 而地处阳坡的 2 号样地更偏向于干热生境, 因此, 所调查的 4 块样地形成了一个土壤水分梯度(表 1)。

2.4 中国沙棘种群结构统计

以 1 年为一个龄级, 分别样地统计不同龄级的中国沙棘个体数及其占种群总个体数的比例, 构成年龄结构谱; 以 0.5 m 为一个高度级, 分别样地统计各高度级的中国沙棘个体数及其占种群总个体数的比例, 构成高度级结构谱。据此, 分析种群年龄结

构和高度级结构与土壤水分条件的关系。为进一步探讨种群结构类型及其增长速率, 对年龄结构和高度级结构进行了回归分析。

3 结果与分析

3.1 中国沙棘种群生长量及生物量对土壤水分的响应

由表 2 可以看出, 随着土壤水分有效性的提高, 中国沙棘种群生长量也相应增加。方差分析表明, 在不同土壤水分有效性条件下, 克隆种群、母株种群、子株种群的平均高度和地径均存在极显著差异($P < 0.01$)。由此表明, 中国沙棘克隆种群、母株种群和子株种群不同等级层次的生长量均随着土壤水分有效性的提高而显著增加, 该结果反映了个体形态可塑性对土壤水分有效性的可塑性响应规律。

由表 3 可以看出, 随着土壤水分有效性的提高, 中国沙棘克隆种群生物量也随之增加。其中, 2, 3, 4 号样地的生物量分别为 1 号样地的 1.26, 3.50 和 5.81 倍, 该结果反映了种群生产力对土壤水分有效性的可塑性响应规律。

表 2 不同土壤水分条件下中国沙棘种群生长状况

Table 2 Variance analysis of growth increment of *H. rhamnoides* L. subsp. *sinensis* population under different soil moisture

| 样地号 Plot No. | 种群平均高度 Average height of population | 种群平均地径 Average base diameter of population | 母株平均高度 Average height of mother ramets | 母株平均地径 Average base diameter of mother ramets | 子株平均高度 Average height of daughter ramets | 子株平均地径 Average base diameter of daughter ramets |
|-----------------|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 54.00 | 0.80 | 84.00 | 1.41 | 47.00 | 0.63 |
| 2 | 61.00 | 0.81 | 129.00 | 2.33 | 52.00 | 0.65 |
| 3 | 72.00 | 0.88 | 139.00 | 2.45 | 64.00 | 0.67 |
| 4 | 109.00 | 1.17 | 216.00 | 3.10 | 85.00 | 0.80 |
| F | 50.15** | 10.44** | 95.00** | 25.23** | 36.45** | 5.27** |

表 3 不同土壤水分条件下中国沙棘种群克隆生长参数

Table 3 Clonal growth parameters of *H. rhamnoides* L. subsp. *sinensis* population under different soil moisture

| 样地号 Plot No. | 土壤含水量/% Moisture content of soil | 种群生物量/ (kg·hm ⁻²) Biomass of population | 子株总冠幅面积/ (m ² ·hm ⁻²) Total crown area of daughter ramets | 子株地径总断面积/ (m ² ·hm ⁻²) Total base diameter area of daughter ramets | 子株密度/ (株·hm ⁻²) Density of daughter ramets |
|-----------------|---|--|--|---|--|
| 1 | 5.93 | 1.560.78 | 2.438.93 | 0.19 | 7.300 |
| 2 | 11.74 | 1.970.30 | 3.050.40 | 0.35 | 12.000 |
| 3 | 12.02 | 5.456.22 | 7.411.70 | 0.97 | 27.400 |
| 4 | 17.56 | 9.066.46 | 9.745.56 | 1.05 | 21.400 |

3.2 中国沙棘种群子株密度对土壤水分的响应

由表 3 可见, 子株密度随着土壤水分有效性的提高呈现先增后减的趋势, 1, 2, 3 号样地的子株密度随着土壤水分有效性的提高而增大, 但 4 号样地的子株密度较 3 号样地有所降低。进一步分析表明,

子株种群总冠幅面积和子株种群地径总断面积均随土壤水分有效性的提高而增大, 尤其是 4 号样地的子株种群总冠幅面积占林地单位面积(公顷)的 97.45%, 而其余 3 个样地的子株种群总冠幅面积占林地单位面积的比例都在 75% 以下。由此表明, 在

不同土壤水分有效性条件下,中国沙棘克隆种群采取了不同的资源利用策略或不同的生态适应对策。

3.3 中国沙棘种群结构对土壤水分的响应

3.3.1 年龄结构 图 1 表明,4 块样地的年龄结构均为增长型,但变化速率却不相同。为此,以年龄级为自变量(X)、各年龄级的个体数为因变量(Y)进行回归,其结果符合幂函数分布($Y = aX^b, P < 0.05$)。其中,1~4 号样地 a 和 b 的绝对值分别为 44.049, 70.652, 179.620, 124.480 和 0.606 1, 1.100 0, 1.205 1, 0.546 6, 即回归系数随着土壤含水量的增加而先增后减。由此表明,种群个体数量随年龄级降低而增加的速率呈先增后降趋势,即 1, 2, 3 号样地随土壤含水量的提高而增加,而 4 号样地有所降低。据此推测,4 号样地已经由增长型逐步向稳定型过

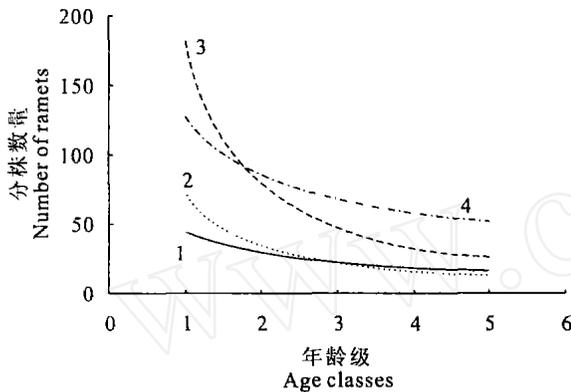


图 1 不同水分条件下 4 种样地中国沙棘克隆种群的年龄结构

Fig. 1 Age classes structure of *H. rhamnoides* L. subsp. *sinensis* population in 4 samples

4 结论与讨论

在不同土壤水分有效性条件下,不同克隆植物表现出不同的可塑性响应策略。有研究表明,随着土壤水分有效性的提高,赖草克隆子株数量显著上升^[9],斑苦竹(*Pleioblastus maculatus*)克隆子株数量减少但个体增大^[4],而匍匐茎草莓(*Duchesnea indica*)的分株密度却表现为二次抛物线(先增后减)变化^[5]。本研究表明,随着土壤水分有效性的提高,中国沙棘克隆子株密度呈先增后减的趋势,但个体大小却一直在增加。这是中国沙棘克隆种群生存与生长之间权衡的结果,是中国沙棘适应不同土壤水分有效性的一种策略。但值得注意的是,随着土壤水分有效性的提高,中国沙棘种群生物量、个体生长量、子株总冠幅面积和地径总断面积不断增加。由此确定,在较高的土壤水分有效性条件下,中国沙棘克隆

渡,即土壤水分有效性的提高加速了种群发育进程。

3.3.2 高度级结构 图 2 表明,4 块样地的高度级结构均为增长型,但变化速率却不相同。为此,以高度级为自变量(X)、各高度级的个体数为因变量(Y)进行回归,其结果符合直线分布($Y = aX + b, P < 0.05$)。其中,1~4 号样地系数 a 的绝对值分别为 20.0, 21.0, 33.8, 12.514。由此表明,种群个体数量随高度级降低而增加的速率呈先增后降趋势,即 1, 2, 3 号样地随土壤含水量的提高而增加,而 4 号样地有所降低。图 2 结果还表明,从 1 号样地到 4 号样地,随着土壤水分资源有效性的提高,种群高度级的数量由 3 级增加到 6 级。因此,土壤水分有效性的提高不仅促进了种群的发育进程,也促进了种群的大小级分化。

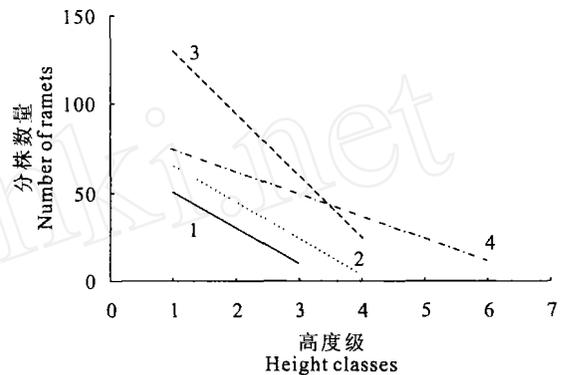


图 2 不同水分条件下 4 种样地中国沙棘克隆种群的高度结构

Fig. 2 Height classes structure of *H. rhamnoides* L. subsp. *sinensis* population in 4 samples

种群采取强度觅养(intensive foraging)策略,这有利于种群巩固和利用有利生境斑块,并提高克隆(同一母株及其通过克隆繁殖所产生的所有子株的集合)排斥其他植物种类侵入的能力^[10-11];在较低的土壤水分有效性条件下,中国沙棘克隆种群采取广泛觅养(extensive foraging)策略,即克隆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,同时促使克隆尽快越过不利生境斑块,并提高分株在有利生境斑块的生长概率^[10, 12-13]。本研究还表明,随着土壤水分有效性的提高,中国沙棘资源利用策略将由广泛觅养向强度觅养转变,从而形成觅养策略连续体。

克隆生长和克隆形态参数对土壤水分有效性的响应,也会改变克隆种群的结构特征。已有研究表明,放牧干扰强度差异会导致冰草和羊草种群年龄结构的改变^[14-16]。本研究表明,随着土壤水分有效性

的提高, 中国沙棘克隆种群个体数量随年龄级(或高度级)降低而增加的速率呈先增后降的趋势, 但种群生物量、个体大小以及种群冠幅总面积和地径总面积却一直上升。由此表明, 土壤水分的增加促进了种群的发育进程, 提高了种群的竞争能力, 有益于种群效益的尽早发挥和持续利用。另一方面, 随着土壤水分有效性的提高, 种群分化程度加剧, 这无疑有利于种群长期动态的形成, 可提高种群的稳定性和基株持久性。本研究还表明, 在种群增长阶段, 不同高度级的分株数量符合直线分布。这种合理的大小等级结构, 能够降低因克隆内混乱竞争所导致的负作用, 有利于种群动态的形成, 进而促进基株的持久性^[17-18]。

本研究结果证实了文中提出的假设, 即中国沙棘通过克隆生长调节来适应土壤水分的有效性, 这种可塑性调节最终影响克隆种群的数量和结构特征。

[参考文献]

- [1] 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[J]. 水土保持通报, 1999, 19(5): 27-30
- [2] 杨文治, 马玉玺, 韩仕峰, 等. 黄土高原地区造林土壤水分生态分区研究[J]. 水土保持学报, 1994, 8(1): 1-9
- [3] 李根前, 黄宝龙, 唐德瑞, 等. 毛乌素沙地中国沙棘无性系生长格局与生物量分配[J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2001, 29(2): 51-55
- [4] 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
- [5] Luo X G, Dong M. Architecture plasticity in response to soil moisture in the stoloniferous herb, *Duchesnea indica* [J]. Acta Botanica Sinica, 2002, 44(1): 97-100
- [6] 刘 庆, 钟章成. 无性系植物种群生态学研究进展及有关概念[J]. 生态学杂志, 1995, 14(3): 40-45
- [7] 何维明, 董 鸣. 分蘖型克隆植物分株和基株对异质养境的等级反应[J]. 生态学报, 2002, 22(2): 169-175
- [8] 朱志红, 王 刚, 王孝安. 克隆植物矮蒿草对放牧的等级性反应[J]. 生态学报, 2006, 26(1): 281-290
- [9] 任安芝, 高玉葆, 梁 宇, 等. 白草和赖草无性系生长对干旱胁迫的反应[J]. 中国沙漠, 1999, 19(1): 30-34
- [10] Slade A J, Hutchings M J. The effects of nutrient availability on foraging in the clonal herb *Glechoma hederacea* [J]. J of Ecol, 1987, 75: 95-112
- [11] Lovett D 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] 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
- [13] 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
- [14] 杨允菲, 郑慧莹, 李建东. 放牧干扰对根茎冰草无性系种群年龄结构的影响[J]. 植物生态学报, 2001, 25(1): 71-75
- [15] 田 迅, 杨允菲. 西辽河平原不同利用条件下羊草无性系种群结构的研究[J]. 应用生态学报, 2003, 14(3): 465-466
- [16] 杨允菲, 郑慧莹, 李建东. 不同生态条件下羊草无性系种群分蘖植株年龄结构的比较研究[J]. 生态学报, 1998, 18(3): 302-308
- [17] 李根前, 黄宝龙, 唐德瑞, 等. 毛乌素沙地中国沙棘无性系种群年龄结构动态与遗传后果研究[J]. 应用生态学报, 2001, 12(3): 347-350
- [18] 李根前, 黄宝龙, 唐德瑞, 等. 毛乌素沙地中国沙棘无性系生长调节[J]. 应用生态学报, 2001, 12(5): 682-686
- [52] 徐香兰, 张科利, 徐宪立, 等. 黄土高原地区土壤有机碳估算及其分布规律分析[J]. 水土保持学报, 2003, 17(3): 13-15
- [53] 王绍强, 周成虎, 李克让, 等. 中国土壤有机碳库及空间分布特征分析[J]. 地理学报, 2000, 55(5): 533-544
- [54] 贾松伟, 贺秀斌, 陈云明, 等. 黄土丘陵区土壤侵蚀对土壤有机碳流失的影响研究[J]. 水土保持研究, 2004, 11(4): 88-90
- [55] 吴淑芳, 吴普特, 冯 浩, 等. 高分子聚合物防治坡地土壤侵蚀模拟试验研究[J]. 农业工程学报, 2004, 20(2): 19-22
- [56] Liu S, Bliss N, Sundquist E, et al. Modeling carbon dynamics in vegetation and soil under the impact of soil erosion and deposition [J]. Global Biogeochemistry Cycles, 2003, 17(2): 1074-1078
- [57] 张淑芬. 坡耕地施用聚丙烯酰胺防治水土流失试验研究[J]. 水土保持科技情报, 2001(2): 18-19
- [58] 黄占斌, 张国桢, 李秧秧, 等. 保水剂特性测定及其在农业中的应用[J]. 农业工程学报, 2002, 18(1): 22-26
- [59] 肖厚军, 刘友云, 徐大地. 坡地黄壤施用保水剂的效果研究[J]. 耕作与栽培, 2000(1): 51-52

(上接第 182 页)

- [52] 徐香兰, 张科利, 徐宪立, 等. 黄土高原地区土壤有机碳估算及其分布规律分析[J]. 水土保持学报, 2003, 17(3): 13-15
- [53] 王绍强, 周成虎, 李克让, 等. 中国土壤有机碳库及空间分布特征分析[J]. 地理学报, 2000, 55(5): 533-544
- [54] 贾松伟, 贺秀斌, 陈云明, 等. 黄土丘陵区土壤侵蚀对土壤有机碳流失的影响研究[J]. 水土保持研究, 2004, 11(4): 88-90
- [55] 吴淑芳, 吴普特, 冯 浩, 等. 高分子聚合物防治坡地土壤侵蚀模拟试验研究[J]. 农业工程学报, 2004, 20(2): 19-22
- [56] Liu S, Bliss N, Sundquist E, et al. Modeling carbon dynamics