

太行山低山丘陵区火炬树克隆分株的生长策略

张明如¹, 温国胜², 颜文洪³, 侯平², 翟明普⁴, 张瑾¹

(1. 浙江林学院 旅游与健康学院, 浙江 临安 311300; 2. 浙江林学院 林业与生物技术学院, 浙江 临安 311300;

3. 湖南理工学院 旅游系, 湖南 岳阳 414006; 4. 北京林业大学 教育部森林培育重点实验室, 北京 100083)

摘要: 探讨了太行山低山丘陵区次生疏灌草丛火炬树 *Rhus typhina* 克隆分株的生长策略。基于邻接小样方调查方法, 对农田和疏灌草丛 2 种生境上火炬树克隆分株异速生长特点进行了研究。研究表明: ①火炬树分株克隆生长独特, 幼期冠幅生长超过树高生长、分株水平侧根前端直径约为后端直径 2 倍; ②火炬树克隆分株冠幅与树高呈现幂函数异速生长规律, 而对于前后端水平侧根直径, 则以农田的稳定性显著高于疏灌草丛; ③火炬树克隆分株数量以农田生境远高于疏灌草丛, 前者的火炬树克隆分株密度约为后者的 31 倍。所以, 火炬树克隆分株的生长策略是以枝叶侧向生长快于树高生长, 促使火炬树克隆分株快速占据疏灌草丛上层, 利于火炬树单优群落的形成并不断向外缘扩散。图 5 表 3 参 22

关键词: 森林培育学; 火炬树; 异速生长; 克隆拓殖; 疏灌草丛

中图分类号: S791.06

文献标志码: A

文章编号: 1000-5692(2008)03-0282-07

Growth strategy of *Rhus typhina* clonal ramets in the hilly area of the Taihang Mountains

ZHANG Ming-ru¹, WEN Guo-sheng², YAN Wen-hong³, HOU ping², ZHAI Ming-pu⁴, ZHANG Jin¹

(1. School of Tourism and Health, Zhejiang Forestry College, Lin'an 311300, Zhejiang, China; 2. School of Forestry and Biotechnology, Zhejiang Forestry College, Lin'an 311300, Zhejiang, China; 3. Department of Tourism, Hunan Institute of Science and Technology, Yueyang 414006, Hunan, China; 4. Key Laboratory for Silviculture of the Ministry of Education, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract: To understand the growth strategies of clonal ramets from *Rhus typhina*, an exotic tree species, in the shrub-grassland of the hilly area of the Taihang Mountains in north China, a relevant analysis was conducted on the heterogeneous growth characteristics of *R. typhina* clonal ramets in two different habitats, farmland and shrub-grassland, using a continuous quadrat method. The major results for clonal ramets of *R. typhina* were as follows: 1) the front part of the lateral root diameter was two times larger than the back, and growth rates of crown width were faster than the height; 2) there was a power function relationship for crown width and tree height, with the heterogeneous growth of the front and back parts of the lateral root diameter more stable on farmland than in the shrub-grassland; and 3) ramets on farmland were 31 times greater than in the shrub-grassland ecotype. A growth strategy with much faster lateral branch and leaf growth than tree height, enabled clonal ramets of *R. typhina* to form a dominant synusium resulting in gradual disappearance of the native deciduous shrub and grass synusiums. [Ch, 5 fig. 3 tab. 22 ref.]

Key words: silviculture; *Rhus typhina*; allometry; colonize; shrub-grassland

从定量分析的角度, 研究克隆植物不同构件的异速生长特点、生长可塑性乃至单优群落的形成与克隆分株生长和生物生产的关系, 国内学者围绕草本植物取得了极为重要的研究结论^[1-5]。然而, 针

收稿日期: 2007-05-10; 修回日期: 2007-11-02

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30771709); “十一五”国家林业科技支撑计划专题(20060BAD03A11-04)

作者简介: 张明如, 教授, 博士, 从事植被恢复、景区环境监测和生物入侵等研究。E-mail: mrzheco@yahoo.com.cn。通信作者: 翟明普, 教授, 从事森林培育与植被恢复等研究。E-mail: zhmp@bjfu.edu.cn

对木本植物^[6]尤以外来树种不同构件异速生长研究亟待展开。火炬树 *Rhus typhina* 是一种具有克隆繁殖特性^[7-9]的外来木本植物,原产加拿大和美国,1957 年引入中国科学院植物研究所北京植物园^[10]。由于火炬树耐干旱,耐瘠薄,喜光,且耐一定程度的盐碱。其小核果密集,形如火炬,入秋后叶片变成红色,形成独特的景观。20 世纪 70 年代初期,开始在华北地区推广栽植并在栽植地段形成一定数量的单优群落。目前,有关火炬树生物量分配格局、克隆生长习性、光合日进程、与本土植物种多样性关系的研究已经获得了一些结论^[11-15]。在北京地区由乔木树种构建的森林群落内,种植火炬树不会引起乔木树种多样性锐减,但在灌草丛中栽植火炬树后的扩散效应有待继续研究^[11];火炬树的生物量分配格局以地上部分高于地下部分^[12,13],克隆分株还呈现前端侧根生物量高于后端侧根以及其前后端直径的不对称性的独特生态现象^[13,14]。推测火炬树单优群落形成与其克隆分株构件的不等速生长有一定关系。因此,笔者针对火炬树克隆分株构件如冠幅与树高、克隆分株前后端水平侧根直径,进行异速生长分析,为深入研究火炬树克隆拓殖扩散、生长对策及其单优群落形成的机制积累资料。

1 研究方法

1.1 样地概况

自然概况见文献[13]。2002 年春,在河北省平山县岗南镇丘陵生境和农田边缘栽植火炬树,株行距为 3 m×3 m,2003 年 6 月测定的火炬树克隆分株为 1 年生。

1.2 研究方法

定义如下测定指标:火炬树树高由第 1 轮复叶高和芽高构成,其中第 1 轮复叶高大于其顶芽的高度。基于“取样代表性”的生态调查方法^[16],分别沟谷梯田和丘陵地段上荆条 *Vitex negundo* var. *heterophylla* + 白羊草 *Bothriochloa ischaemum* 群丛 2 种生境类型,设置 20 m×2 m 样地和 30 m×25 m 样地各 1 块。其中,将农田样地火炬树克隆分株地径划分为 0~0.99 和 1.00~1.99 cm 等 2 个径阶范围,测定克隆分株株高、冠幅和前后端直径,并统计样地内克隆分株株数;对于丘陵生境,将样地按 5 m×5 m 再分割成邻接小样方网格,共计 30 个。整个丘陵生境划分出连续递变的 5 个坡位,即下坡、中下坡、中坡、中上坡和上坡,每个坡位包含 6 个小样方。然后分别火炬树基株和克隆分株测定叶高、芽高、冠幅、地径、距基株的距离和克隆分株的前后端直径,并计数火炬树基株和克隆分株的个体数量。火炬树克隆分株生长分析是在线性、指数和幂等 3 种函数中,选择相关性最高的数学模型进行定量分析。数据分析利用 Excel 2003 统计软件处理。

2 结果分析

2.1 火炬树克隆繁殖扩散特征

2.1.1 农田样地火炬树克隆分株数量变化特征 农田生境火炬树克隆分株的株数按径阶分布的大小变化顺序(图 1)为:小于 1.00 cm 径阶的株数远高于 1.00~1.99 cm 径阶的株数,其中小于 1.00 cm 径阶范围的分株数量明显偏多,为 125 株,而 1.00~1.99 cm 径阶范围的分株仅为 3 株,表明样地上火炬树克隆分株数量以小径阶范围占据绝对优势地位。进一步统计后发现,加上尚未展叶的克隆分株苗 44 株,火炬树克隆分株在农田样地上的数量达到 172 株,即克隆分株密度高达 4.30 株·m⁻²。

由图 2 知,随地径径阶递增,火炬树克隆分株冠幅均高于树高,表明在生长初期,分株地上构件采取冠幅生长快于树高生长策略,从而确保分株叶面积在初期生长过程中维持于一定的水平之上。这样的生长对策利于光合产物积累,同时树冠迅速生长发育可遮蔽地面,抑制邻近草本植物甚至灌木树种的生长发育,在种间竞争过程中提早获得优势地位。

2.1.2 荆条白羊草群丛中火炬树克隆繁殖扩散特征 由表 1 知,随坡位增加,基株叶高几乎始终小于冠幅,仅到丘陵最上部叶高才超过冠幅;在克隆分株生长发育幼期,冠幅生长发育速度明显超过树高的生长发育速度(表 2),这一生态现象与基株相比较显得更为突出。火炬树基株和克隆分株的冠幅生长超过芽高甚至第 1 轮复叶的高度,是一个应该引起关注的生态现象。火炬树通过快速的冠幅生

长,并辅以较为旺盛的高生长,藉以实现在低矮的自然群落荆条+白羊草群丛中挤入群落上层的生态对策目标,完成群落建群种的替代过程。在荆条+白羊草群丛设置的样地上(表3),火炬树于栽植次年的生长季,开始产生克隆分株,每单位基株克隆繁殖的分株数量约为1.5株,整个样地达到113株,克隆分株的密度约为 $0.15\text{株}\cdot\text{m}^{-2}$,而且分株前后端直径差异明显^[13,14],前端直径几乎为后端直径的2倍。

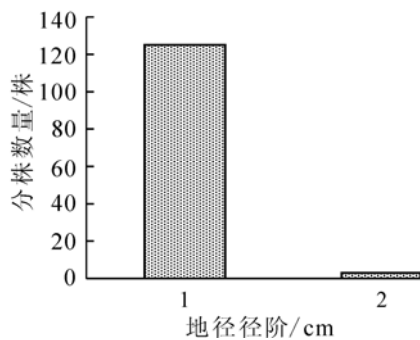


图1 农田火炬树克隆分株株数按地径径阶的分配规律

Figure 1 Distribution of the ramet numbers of *Rhus typhina* based on the BSD (base stem diameter) grade on farmland

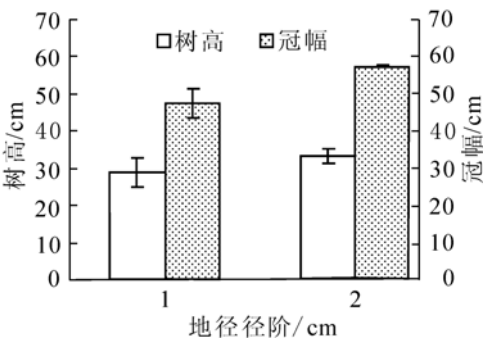


图2 农田火炬树克隆分株不同地径径级树高冠幅的关系

Figure 2 Relationship between tree height and crown width of *Rhus typhina* ramets on farmland

表1 不同坡位火炬树基株生长特点(平均值±标准误差)

Table 1 Growth characteristics of *Rhus typhina* genet on different position of the slope ($\bar{x}\pm s$)

坡位	基径/cm	叶高/cm	芽高/cm	叶高-芽高/cm	冠幅/cm	母树/株
下坡	2.7±0.5	120.1±23.8	105.0±23.2	15.1	120.0±22.9	17
中下坡	2.4±0.5	112.1±25.6	98.1±23.1	14.0	115.1±17.4	9
中坡	2.6±0.7	108.2±28.0	93.9±27.8	14.3	106.0±21.4	20
中上坡	2.6±0.7	101.2±22.0	86.4±20.6	14.8	108.5±26.7	20
上坡	2.3±0.7	100.9±32.0	85.1±28.8	15.8	91.9±26.3	17

表2 不同坡位火炬树克隆分株生长特点(平均值±标准误差)

Table 2 Growth characteristics of *Rhus typhina* ramets on different position of the slope ($\bar{x}\pm s$)

坡位	基径/cm	叶高/cm	芽高/cm	叶高-芽高/cm	冠幅/cm
下坡	0.9±0.3	54.4±23.6	43.2±22.1	11.2	44.5±15.4
中下坡	0.9±0.4	41.3±21.3	31.8±19.0	9.5	44.4±19.2
中坡	0.8±0.2	37.3±17.8	29.1±15.1	8.2	39.5±15.4
中上坡	0.8±0.3	39.7±28.0	30.8±12.8	8.9	35.4±12.5
上坡	0.8±0.3	37.1±13.9	26.4±10.6	10.7	37.9±13.2

表3 火炬树基株分株数量特征

Table 3 Numeric characteristics of the genet and their ramets in *Rhus typhina*

样地面积/ m ²	前端直径/ cm	后端直径/ cm	前后端直径 比值	基株株数	分株株数	分株/基株	分株距基株 距离/cm
750	1.05	0.57	1.84	83	113	1.4	74.8

2.2 火炬树克隆分株的异速生长规律

2.2.1 农田生境火炬树克隆分株树高与冠幅、前后端直径的关系 异速生长是指生物体的某一形态学特征的相对生长率与第 2 种形态特征的生长率差异较为显著, 结果生物体的各个构件之间的不均匀和不成比例的生长^[2,3]。对于农田生境, 火炬树克隆分株冠幅与树高、分株前后端水平侧根直径表现出明显的形态学差异。经统计学分析, 冠幅与火炬树克隆分株树高、前后端水平侧根直径均为幂函数变化(图 3), 2 类构件之间的异速生长均表现出极显著的相关性。冠幅和树高的相关系数检验表明:

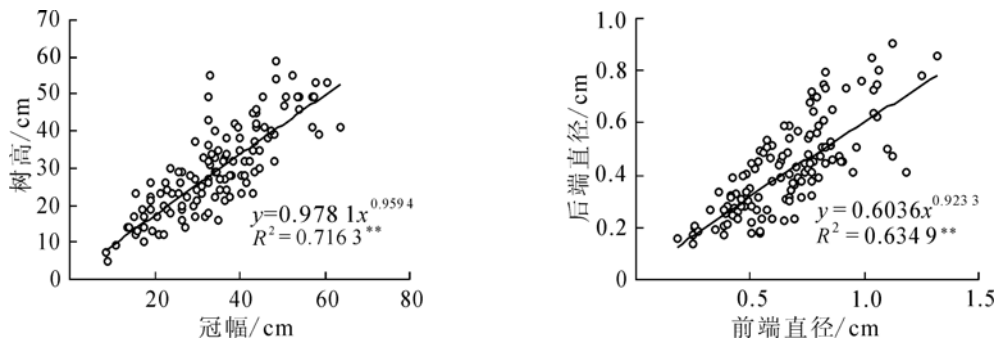


图 3 农田火炬树克隆分株冠幅与树高、前端直径与后端直径的异速生长规律($n=128$)

Figure 3 Regulation of heterogeneous growth of the crown and height, RDF & RDB of *Rhus typhina* ramets on farm land ($n=128$)

$r > r_{0.01} = 0.226$, 分株前后端水平侧根直径的相关系数检验表明: $r > r_{0.01} = 0.243$ 。由图 3 拟合方程的参数可知, 火炬树克隆分株树高与其冠幅的幂函数的幂值 $b = 0.9594$, 而火炬树克隆分株前后端水平侧根直径之间幂函数的幂值 $b = 0.9233$ 。说明火炬树克隆分株树高与冠幅的异速生长具有更为稳定一致的特点, 前后端水平侧根直径的异速生长所呈现的稳定性相对较弱。

2.2.2 疏灌草丛火炬树克隆分株不同构件间异速生长的关系

经统计分析, 火炬树在疏灌草丛克隆拓殖过程中, 克隆分株的不同构件依然遵从异速生长的规律。由图 4 知, 在疏灌草丛的整个坡面上, 火炬树克隆分株树高与冠幅的生长关系为幂函数变化, 幂值 $b = 1.0390$, 树高与冠幅表现出极显著的相关性($P < 0.01$), 由坡位下部连续变化至上部, $r_{0.01}$ 分别等于 0.418, 0.590, 0.561, 0.463 和 0.765, 所以 $r > r_{0.01}$ 。树高与冠幅的散点图分布还显示, 冠幅与树高值较小时, 二维平面上的散点围绕拟合曲线而紧密分布, 随着冠幅和树高值的增加, 则呈现较大的分散性。这种变化趋势表明, 在火炬树克隆分株生长初期, 树高与冠幅间的异速生长关系更为密切。依据坡位递变, 去考察火炬树克隆分株构件间异速生长的关系时, 统计分析的

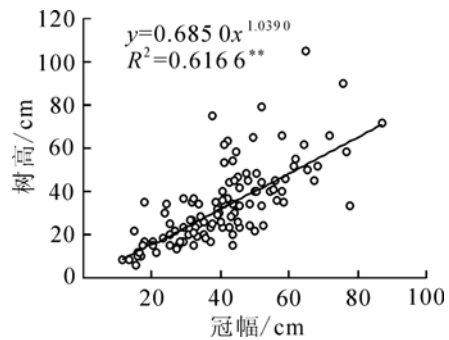


图 4 疏灌草丛火炬树克隆分株冠幅与树高的异速生长($n=115$)

Figure 4 Heterogeneous speed growth of the crown and height of *Rhus typhina* ramets in shrub-grassland ($n=115$)

结果显示: 树高与冠幅、克隆分株前后端水平侧根直径间的异速生长关系出现了分异的特征。随着坡位的递增(图 5), 树高与冠幅间均为幂函数变化。但应注意的是, 随着坡位增加, 除了中上部坡位略降外, 火炬树 1 年生克隆分株树高与冠幅的相关系数呈增大的趋势。

由图 5 中拟合的方程参数幂值 b 空间变化可知, 克隆分株树高增长速率的坡位变化空间序列为: 下坡 > 上坡 > 中坡 > 中上坡 > 中下坡, 拟合的幂函数相关系数也呈现相同的空间变化序列; 而统计筛选的结果显示, 火炬树克隆分株的前后端水平侧根直径间拟合的数学模型表现较大的分异性: 坡位中下部、坡位中上部和上部坡位的克隆分株前后端直径变化关系近于幂函数关系, 坡位下部近于线性关系, 中部坡位近于多项式变化关系。火炬树克隆分株前后端直径生长表现出的相关性因坡位变化而变

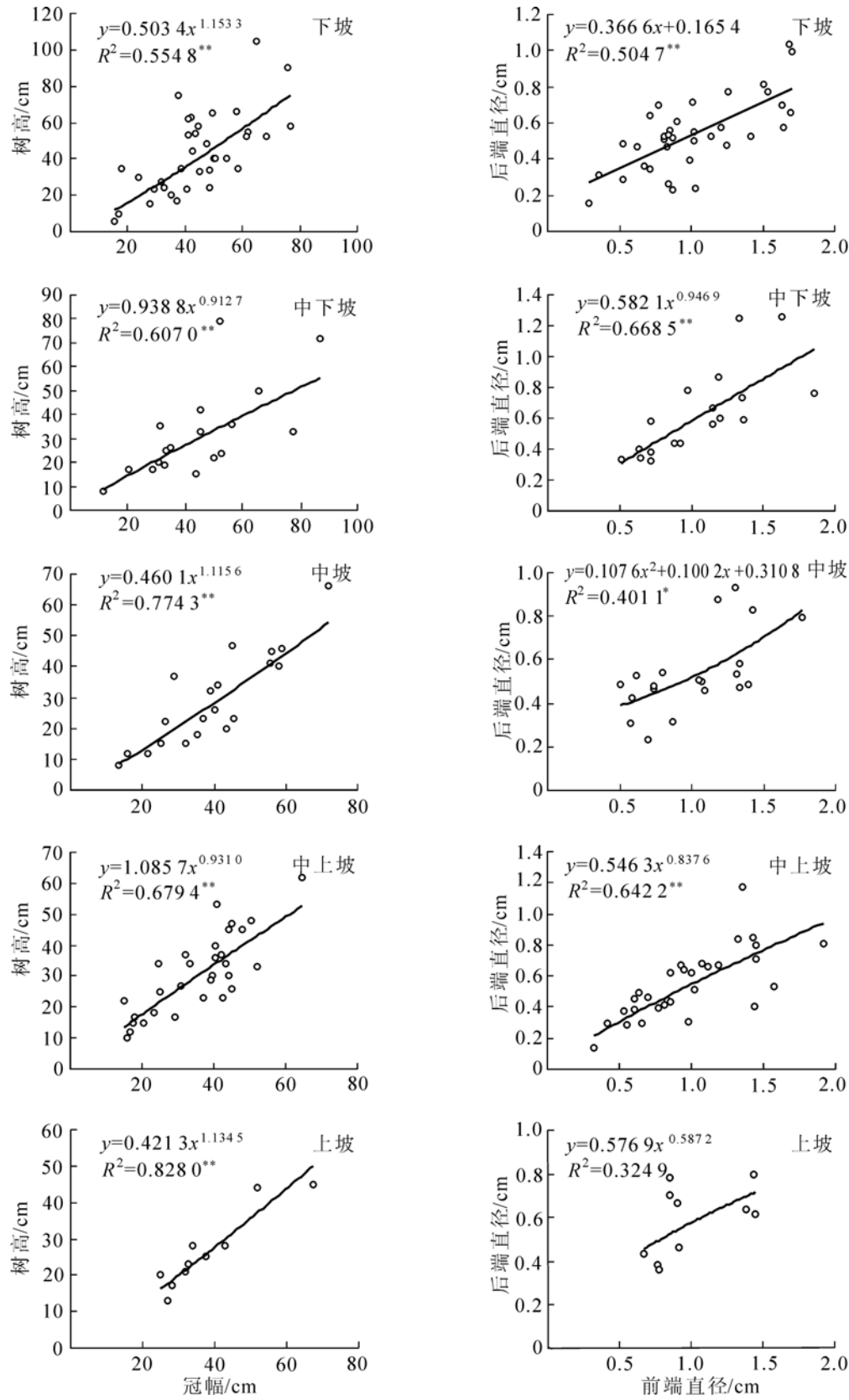


图5 不同坡位火炬树克隆分株冠幅与树高、前端直径与后端直径的异速生长规律($n = 115$)

Figure 5 Regulation of heterogeneous growth for the crown and height, RDF & RDB of *Rhus typhina* ramets on different slope positions ($n = 115$)

化, 坡位下部、中下部和中上部相关性极显著($r_{0.01}$ 分别为 0.418, 0.590 和 0.463), 中部坡位呈显著($r_{0.05}$ 为 0.444), 而最上部坡位相关性不显著($r_{0.05}$ 为 0.361)。由此说明, 火炬树克隆分株树高和冠幅间异速生长关系具有相对较稳定规律, 而克隆分株前后端直径的异速生长关系并不具有相对不稳定的特点, 异速生长仅在疏灌草丛的下部、中下部、中部和中上部坡位表现的较为典型, 最上部坡位拟合的数学模型相关系数较小, 未呈现显著性变化特点。总之, 天然植被的盖度和土壤肥力状况的变化随着坡位递变和同一坡位不同小样方的变化, 可能是影响火炬树克隆分株异速生长不可忽视的生态组合因素, 亦即小样方尺度空间异质性是影响火炬树克隆分株异速生长重要生态因素。

3 讨论

在农田生境和退化植被疏灌草丛上, 火炬树克隆分株数量以前者远高于后者, 同时在丘陵地段的疏灌草丛上以中下部坡位高于上部, 说明土壤的肥沃程度^[17]可能是火炬树克隆分株快速形成和数量迅速增加的重要条件之一。因此, 需要进一步关注火炬树克隆分株对土壤养分的适应幅度和高肥力条件下^[18]的克隆生长效应, 即研究火炬树克隆分株在不同土壤肥力条件下的表型可塑性^[19], 将有助于更深入地揭示火炬树克隆繁殖扩散的机制。

在农田生境, 火炬树克隆分株冠幅与树高、前后端水平直径间异速生长的规律相对稳定; 而在疏灌草丛生境, 火炬树克隆分株冠幅与树高间异速生长规律较为稳定, 而前后端直径间异速生长表现不稳定。推测其原因可能为: 克隆分株前后端直径对坡位递变后土壤肥力较为敏感, 土壤肥力的小尺度变化决定了前后端直径的异速生长规律的表现。在农田和疏灌草丛 2 种类型的生境上, 火炬树采取的生态适应对策是快速有效地占据地上空间, 所以对于 1 年生克隆分株, 首先保证冠幅与树高的异速生长稳定性, 而将前后端直径的异速生长降至从属位置。尚需说明的是, 农田生境的火炬树克隆分株通常因妨碍农作物生长而被农民清除。而本次调查的农田火炬树克隆分株是与农民商量后才得以保留。

疏灌草丛是太行山低山丘陵区分布广泛的、稳定性较强的次生植被^[20]。荆条和酸枣 *Ziziphus jujuba* var. *spinosa* 等优势种的消失, 将影响疏灌草丛的生态稳定、分布范围、固持土壤和区域生物多样性保育功能。事实上, 外来入侵种生态和经济严重后果产生后, 才引起人们的重视; 所以对潜在入侵植物的预测性防范研究开展不足^[21], 或至少对火炬树这样具有独特异速生长特性的外来树种尚未引起足够的重视^[22]。因此, 对于火炬树这样的一个独特外来树种^[13], 其引种栽植是否会对太行山低山丘陵区疏灌草丛生态系统的稳定性及其生物多样性产生影响, 值得关注和深入研究。

4 结论

在农田生境和荆条 + 白羊草疏灌草丛上, 火炬树分株克隆生长均表现为冠幅生长速度超过其树高的生长速度以及克隆分株水平侧根前端直径平均约为后端直径的 2 倍, 其中火炬树克隆分株数量以农田生境远高于疏灌草丛。

在疏灌草丛生境, 火炬树克隆分株冠幅与树高的异速生长规律相对稳定, 不同坡位上均服从幂函数的变化规律; 随坡位递变, 火炬树克隆分株前后端直径生长特点呈现多种类型, 而且依存性较弱。

在农田生境, 火炬树基株克隆分株冠幅与树高、克隆分株前后端直径间异速生长特点显著, 均可用幂函数数学模型来描述。

参考文献:

- [1] 杨允菲, 李建东. 松嫩平原不同生境芦苇种群分株的生物量分配与生长分析[J]. 应用生态学报, 2003, 14 (1): 30 - 34.
- [2] 杨允菲, 李建东. 松嫩平原人工草地羊草和野大麦叶种群的趋同生长格局[J]. 草业学报, 2003, 12 (5): 38 - 43.
- [3] 肖洒, 王刚, 李良. 毛乌素沙地油蒿与杨柴异速生长模式及个体大小的种内竞争调节[J]. 中国沙漠, 2003, 23 (1): 67 - 72.

- [4] 田迅, 杨允菲. 西辽河平原不同生境草芦种群分株生长的可塑性[J]. 草地学报, 2004, **12** (1): 17-20.
- [5] 刘佩勇, 张庆灵, 杨允菲. 松嫩平原朝鲜碱茅无性系种群构件生物量结构及相关模型分析[J]. 应用生态学报, 2004, **15** (4): 543-548.
- [6] 韩忠明, 韩梅, 吴劲松, 等. 不同生境下刺五加种群构件生物量结构与生长规律[J]. 应用生态学报, 2006, **17** (7): 1 164-1 168.
- [7] 潘志刚, 游应天. 中国主要外来树种引种栽培[M]. 北京: 中国林业出版社, 1994: 525-529.
- [8] DONALD J L, WILLIAM C M, ROBERT N M. *Trees of Central Hardwood Forests of North American* [M]. Oregon: Timber Press, 1998: 375-377.
- [9] JAMES W H, DONALD J L, FRED M W. *Textbook of Dendrology* [M]. 9th. New York: McGraw-Hill Higher Education, 2001: 460-461.
- [10] 陈佐忠, 董保华, 杨宗贵. 北京地区火炬树的调查[J]. 林业资源管理, 2006 (1): 54-58.
- [11] 张川红, 郑勇奇, 李继磊, 等. 北京地区火炬树的萌蘖繁殖扩散[J]. 生态学报, 2005, **25** (5): 978-985.
- [12] 马松涛, 刘广全, 李文华, 等. 不同立地类型火炬树人工林生物量初步研究[J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2003, **31** (6): 36-38.
- [13] 张明如, 翟明普, 王学勇, 等. 火炬树克隆植株生长和生物量特征的研究[J]. 林业科学, 2004, **40** (3): 39-45.
- [14] 张明如, 翟明普, 尹昌君, 等. 火炬树克隆分株前后端水平侧根直径不对称性分析[J]. 林业科学, 2005, **41** (6): 65-71.
- [15] 张明如, 俞益武, 翟明普, 等. 火炬树克隆分株与荆条克隆分株的光合日进程差异[J]. 浙江林学院学报, 2007, **24** (1): 1-6.
- [16] 马克明, 张洁瑜, 郭旭东, 等. 农业景观中山体的植物多样性分布: 地形和土地利用的综合影响[J]. 植物生态学报, 2002, **26** (5): 575-588.
- [17] 陆建忠, 裘伟, 陈家宽, 等. 入侵种加拿大一枝黄花对土壤特性的影响[J]. 生物多样性, 2005, **13** (4): 347-356.
- [18] 王满莲, 冯玉龙. 紫茎泽兰和飞机草的形态、生物量分配和光合特性对氮营养的响应[J]. 植物生态学报, 2005, **29** (5): 697-705.
- [19] PATTISON R R, GOLDSTEIN G, ARES A. Growth, biomass allocation and photosynthesis of invasive and native Hawaiian rainforest species [J]. *Oecologia*, 1998, **117**: 449-459.
- [20] 吴征镒. 中国植被[M]. 北京: 科学出版社, 1980: 494-496.
- [21] 王四海, 孙卫邦, 成晓. 逃逸外来植物肿柄菊在云南的生长繁殖特性、地理分布现状及群落特征[J]. 生态学报, 2004, **24** (3): 444-449.
- [22] 陈昌笃, 林文棋. 北京的珍贵自然遗产——植物多样性[J]. 生态学报, 2006, **26** (4): 969-979.