

自然条件下风箱果的克隆构型

魏晓慧 殷东生 祝 宁*

(东北林业大学林学院, 哈尔滨 150040)

摘 要 在自然条件下, 风箱果 (*Physocarpus amurensis*) 主要靠克隆繁殖维持种群。植物克隆构型的可塑性变化对于其适应环境异质性具有重要意义。为探求风箱果的克隆构型及根茎生长动态, 研究了其地下根茎的构筑型、形态特征、根茎的直径随长度变化的规律和地下根茎间的夹角。结果表明: 风箱果的地下根茎的构筑型基本上属于游击型; 风箱果无性系平均含有 (6 ± 2) 个分株和 (9.33 ± 3.48) 个根茎, 根茎的直径随长度变化的曲线为抛物线型; 分枝夹角较为稳定, 多为 30° 和 70° 。风箱果生产大量的根茎系统, 每一个克隆片段能够占据一定的空间, 以保证自身生存和维持种群繁衍。

关键词 克隆植物 风箱果 克隆构型 克隆生态

CLONAL ARCHITECTURE OF *PHYSOCARPUS AMURENSIS* IN NATURAL CONDITIONS

WEI Xiao-Hui, YIN Dong-Sheng, and ZHU Ning*

College of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract Aims Few studies have investigated the clonal growth patterns of shrubs. *Physocarpus amurensis* is a rhizomatous, endangered shrub with an extremely narrow distribution in Heilongjiang Province of China. Its sexual reproductive capacity is low, and seedling recruitment has rarely been observed under natural conditions. Therefore, clonal growth seems to be important in maintaining populations. Morphological plasticity is important for clonal plants to exploit environmental heterogeneity. This study investigates the clonal architecture and ramet growth dynamics of *P. amurensis* to provide useful information for protection of this species.

Methods Variations in clonal architecture were studied by field investigation and laboratory analysis: architectural form of rhizomes, configuration characteristics of rhizomes, variations in diameters of rhizomata with increasing rhizome length, and branching angle between rhizomes.

Important findings The architectural form of rhizomes of *P. amurensis* belongs to the sparse guerrilla linear system. Ramets and rhizomes per clone averaged 6 ± 2 and 9.33 ± 3.48 , respectively. The distribution of diameters of rhizomata with increasing rhizome length was parabolic. Branching angle between rhizomes was consistent, usually 30° and 70° . *Physocarpus amurensis* forms large ramet systems with several interconnected ramets, covering a large area. This may be an adaptation to exploiting different habitats, allowing exploration of open space, which may ensure population survival and evolution.

Key words clonal plant, *Physocarpus amurensis*, clonal architecture, clonal ecology

繁殖是生物繁衍后代延续种族最基本的行为和过程, 它不仅是种群形成、发展和进化的核心问题也是生物群落和生态系统演替的基础 (Richard, 1986)。在自然条件下, 许多植物有有性和无性两种繁殖模式。其中无性繁殖模式中, 克隆植物是当前植物种群生态研究的热点之一 (刘庆和钟章成, 1995)。它能够在生境内通过克隆生长 (Clonal growth) 产生多个遗传特性一致的植株, 即克隆分株或无性系分株, 从而占据相当大的水平空间。与非

克隆植物相比, 克隆植物具有更强的生存竞争能力和更宽广的生态对策谱以及更高的 CO_2 、光能和水等资源利用能力, 在生态系统的更新和恢复过程中发挥着重要作用 (张迎春等, 2001)。因此, 克隆植物生态学近年来已逐渐成为生态学者关注与研究的热点。

克隆植物在空间内的分布格局称为克隆构型 (Clonal architecture), 克隆构型有密集型 (Phalanx) 和游击型 (Guerrilla) 两种极端类型 (陈尚等, 1997;

Sampaio *et al.*, 2002)。克隆构型被认为是克隆植物在其进化过程中形成的与其利用环境异质能力相关的性状(Lovett-Doust, 1981; Schmid, 1986)。克隆生长、构型可塑性的优势和适应机制的研究已经取得较大进展(Hutchings & de Kroon, 1994; Huber & Stuefer, 1997; Tamm *et al.*, 2002; Pai & McCarthy, 2005),许多研究表明克隆构型主要由3个形态参数决定:间隔子长度、分枝角度和分枝强度(de Kroon & Hutchings, 1995; 陈劲松等, 2004),同时这3个参数决定克隆植物的觅食行为(Evans & Cain, 1995; Pai & McCarthy, 2005)。由于克隆植物构型与能量分配、生态对策、遗传多样性等进化生态学热点问题密切相关,因而对克隆植物构型的研究具有重要意义(陈尚等, 1997)。

克隆植物构型的研究对象多为一、二年生和多年生草本植物(刘庆和钟章成, 1995; Sampaio *et al.*, 2002; Ruggiero *et al.*, 2005; Roiloa & Retuerto, 2005; 李军乔, 2006),而对木本和灌木研究相对较少,其主要原因是木本和灌木生活史周期长,根系较多,研究困难。近年来我国主要对刺五加(*Acanthopanax senticosus*)羊柴(*Hedysarum leave*)短柄五加(*Acanthopanax brachypus*)锦鸡儿(*Caragana*)等灌木植物进行了研究(臧润国等, 1995; 陈玉福和董鸣, 2000; 岳春雷等, 2001; 赵晓英和任继周, 2005),研究证实了克隆植物的克隆构型和分株种群特征能反映和指示植物的生态适应对策。笔者在野外调查发现,在狭窄的分布区内风箱果(*Physocarpus amurensis*)呈簇状分布,而且林下没有幼苗。为什么会形成这样的分布格局呢?这可能是一种生存适应策略。针对这一问题,作者研究了风箱果在自然条件下的克隆构型,旨在为揭示其种群的生存适应机制,进一步深入研究在资源异质环境中通过克隆构型的可塑性变化来调整其资源获取对策提供基础数据。

1 研究地点与研究物种

1.1 研究地点

研究地点设在黑龙江省尚志市帽儿山(127°34'~127°39' E 45°23'~45°26' N),地处长白山系支脉,张广才岭西北部小岭的余脉。该地区土壤湿润肥沃,多为暗棕壤森林土。气候属温带大陆性季风气候,年平均气温为2.8℃,年平均湿度为70%左右,年降水量为723.8 mm,降水集中在6~8月;年蒸发量为1 093.9 mm,集中在4~6月,年日照时数为2 471.3 h,无霜期为120~140 d, >10℃的积温为

2 903.0℃(帽儿山实验林场基础资料)。

1.2 研究物种

风箱果为蔷薇科风箱果属落叶灌木,我国仅有1种(周以良, 1986),为古老的残遗种(路安民, 1999),它既是优良的观花灌木(陈有民, 2003),又是药用植物(杨健等, 2004)。该种的分布范围和种群数量正日益缩减(周以良, 1986),已被列入我国第二批稀有濒危保护植物(秦瑞明等, 1993)。笔者2004~2005年在帽儿山天然分布区的调查表明,风箱果集中分布于海拔800 m的石壁和悬崖边缘的石沟中,生境类似于“孤岛”,由于狭窄的生境,使种群扩展受到极大的限制,种子散布范围很窄。自然条件下风箱果分布面积不足20 m²,呈簇状分布,约50~60簇,数量很少,加之近年来分布区内开发旅游资源,使其生境受到严重威胁,局部种群有消失的趋势(魏晓慧等, 2006)。

2 研究方法

为了保护种群,我们只挖掘了3簇无性系研究其克隆构型。统计根茎的数量和无性系分株数,用直尺、卡尺、量角器测量根茎长度、直径和偏走角度(相邻两级根茎间的夹角,以主干为0级根茎,其上长出的根茎为1级根茎,依次类推),然后绘图得出每个无性系的根茎构筑图形。参照祝宁(1994)的方法,根茎的直径随长度的测定是将挖取的根茎每隔5 cm处测一直径,直至根茎末端,将上述取得的数据进行统计分析。

3 结果与分析

3.1 风箱果的克隆生长特征和构筑型

在野外调查发现,风箱果地下根茎能存活多年,在距地面10~20 cm的土壤中水平生长,根茎上有潜伏芽,一定时间后由潜伏芽上发生无性系分株。多年生根茎上的潜伏芽一般呈瘤状凸起。根茎直径伴随地上茎的生长而增大,但连接两分株间的多年生根茎直径在中间较小,越靠近分株基部越大。一般情况下仅少量的潜伏芽能转化为无性小株,其它的或者休眠或者水平生长产生次级根茎,挖根发现,无性系小株一般由根茎尖端钻出地面形成,然后再依次形成新的次级根茎。

所调查的风箱果无性系基株高度都不超过1 m,风箱果在自然生境中的克隆生长特征见表1。从表1可以看出,分株数和根茎数较少,根茎较长,在所调查的基株形态特征中,变异系数都较大,其中单

个地下茎平均长度的变异最大,这可能与生境中资源水平的变化较大有关(单保庆等,2000),也可能与基株定居时间的早晚有关。

从所绘的构筑型图发现,3个无性系除根茎长度有差异外,构筑的方式基本相似,如图1所示。从图1可以看出,风箱果地下根茎的构筑型与刺五加的很相似(臧润国等,1995),基本上属于Bell(1979)与Bell和Tomlinson(1980)所述的植物根茎3种分枝系统中的线性系统,由于各分枝间距离较大,较为分散,故可归于稀疏线型。

表1 风箱果在自然生境中的克隆生长特征

Table 1 The clonal growth characteristics of *Physocarpus amurensis* in natural habitats

基株特征 Genet characteristics	平均值 (Mean ± SE)	分布范围 Range	变异系数 C. V. (%)
分株数 Number of ramets	6 ± 2	2 ~ 8	57.74
根茎数 Number of rhizomes	9.33 ± 3.48	3 ~ 15	64.61
根茎总长度 Total rhizome length	163.30 ± 54.17	55 ~ 220 cm	57.46
单个根茎平均长度 Mean length of individual rhizome	17.50 ± 3.33	3 ~ 94 cm	100.90

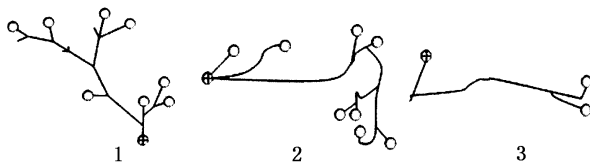


图1 风箱果地下根茎的构筑型示意图

Fig.1 Diagram of rhizome architectural forms of *Physocarpus amurensis*
⊕:基株 Parent plant ○:无性系分株 Ramet —:根茎 Rhizome

3.2 地下根茎的直径与长度的关系

风箱果根茎是其搜索资源获得新供食位点的主要器官之一。通过调查,其最长的根茎可达94 cm。为了了解其不同部位与直径大小的关系,以每5 cm为一区段测定直径,进行统计分析。图2列出了0级根茎长度与直径的回归关系。从回归方程可以看出,根茎直径与长度的关系为二次抛物线型。

3.3 地下根茎间夹角

分枝角度决定着无性系分株在生境中的放置模式,潜在地影响着种群的动态变化(单保庆等,2000)。本研究发现,风箱果地下根茎间的分枝角度以30°和70°所占的比例最高(图3),测量时还发现,0级和1级根茎的夹角多为70°,而1级以上的根茎

夹角多为30°。其它夹角所占比例很小。

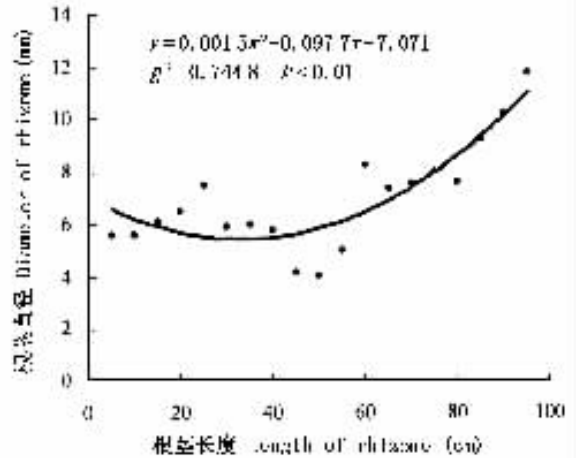


图2 风箱果地下根茎直径与长度的回归关系(n=19)

Fig.2 Regression relationship between diameter and length of rhizome (n=19)

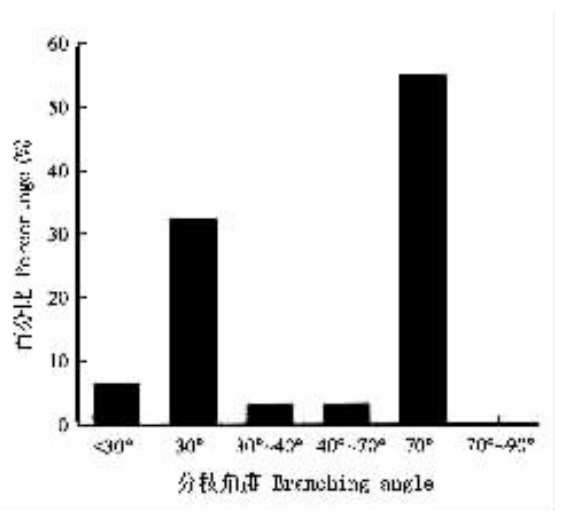


图3 风箱果地下根茎的分枝角度

Fig.3 Branching angle of rhizome of *Physocarpus amurensis*

4 讨论

克隆植物通过减少间隔子长度,增加分枝,增强对有利生境的利用,通过延长根茎节间长度,逃避不利生境(Macek & Leps, 2003)。对风箱果无性系来说,无性系小株间的间隔较大,根茎分枝较少,分枝角度一般较大(表1,图3),克隆构型趋向游击型。风箱果的游击构型似乎有助于它在水分和养分相对缺乏的贫瘠生境中生存。种群除了利用叶片进行光合作用外,还要借助于地下根茎的延伸,在其上产生不定根,通过不定根来实现觅食,因此风箱果无性系种群最主要的觅食方式和种群扩展方式是地下根茎延伸,而叶和根着生在无性系及其无性系小株上,在其觅食行为中起主要作用的应该是新的无性系小

株,因此可把各个无性系小株看作是其不同的“觅食位点”(李景侠等,2003)。

根茎直径与长度的关系为二次抛物线型(图2),即无性系基株与无性系小株附近根茎直径要较中间部分的大,原因可能是无性系基株与无性小株可以进行光合作用产生能量和物质而使附近的根茎直径增大,这与祝宁(1994)报道的刺五加的结果相似。同时,由于生理整合作用,使营养物质通过根茎在无性系间进行转移(Roiloa & Retuerto, 2005),到一定时间后,根茎断裂,形成多个无性系片段,并以此为“始点”开始新的无性系扩散(祝宁,1994)。这说明了每个无性系小株是一个新的供食位点,它既是风箱果无性系供食系统的产物,又为系统的建立做出贡献。通常认为分枝角度很少对环境变化作出明显反应(de Kroon & Hutchings, 1995),如黄帚橐吾(*Ligularia virgaurea*)的分枝角度为 0° 或 180° ,资源水平与生境差异对其没有影响(单保庆等,2000),但羊草(*Leymus chinensis*)根茎的分枝角度会对环境变化作出明显反应(廖明隽等,2002)。因此,分枝角度可能对克隆构型的可塑性和克隆适合性有重要贡献。风箱果根茎的分枝角度0级和1级根茎的夹角多为 70° ,而1级以上的根茎夹角多在 30° ,其产生一定数量大的分枝角度可能有助于避免分株太拥挤导致激烈的克隆内竞争和克隆适合性的降低(陈劲松等,2004)。

在自然条件下,风箱果每一个无性系都呈密集的丛状分布,而通过根茎彼此相连,呈刘庆和钟章成(1995)划分的复合簇生型,因此,处于成片分布的风箱果可能是一个大的无性系。由根茎产生无性系分株,无性系分株间具有纵横交错的根茎网络,这也是从地面看上去呈片状分布的原因。克隆生长型内部调节机制的主要目标是:1)避免克隆内分枝间的竞争;2)最大吸收资源;3)占据最多的空间(陈尚等,1997)。风箱果生产大量相互联结的根茎系统,克隆构件(主要是分枝和分株)能根据其生长的土壤环境斑块中资源(养分和水分等)特点,利用分枝将分株送达土壤养分及水分适宜的微环境中,从而使每一个克隆片段都能够占据一定的空间,使无性系能够充分利用有限的资源,这是其生存策略。

克隆繁殖对于风箱果种群繁衍极其重要,但有许多问题尚未解决,如:1)根茎的寿命;2)相互联结的根茎断裂时间;3)每一个克隆片段从建立到死亡的时间;4)根茎生物量的投资等。要回答这些问题,还需要经过长期的实验生态学研究,这些问题的解

决还有助于更好地反映该克隆植物的生存动态及生态应对策略等。

参 考 文 献

- Bell AD (1979). Branching pattern: the simulation of plant architecture. *Journal of Theoretical Biology*, 81, 351 - 375.
- Bell AD, Tomlinson PB (1980). Adaptive architecture in rhizomatous plants. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 80, 125 - 160.
- Chen JS (陈劲松), Dong M (董鸣), Yu D (于丹), Liu Q (刘庆) (2004). Clonal architecture and ramet population characteristics of *Lysimachia congestiflora* growing under different light conditions. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 15, 1383 - 1388. (in Chinese with English abstract)
- Chen S (陈尚), Li ZZ (李自珍), Wang G (王刚) (1997). Advances in researches of growth form of the clonal plant. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 16(4), 59 - 63. (in Chinese with English abstract)
- Chen YF (陈玉福), Dong M (董鸣) (2000). Genet characters of *Hedysarum* leave and the characters of its ramet population in different habitats in Mu Us sandland. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 24, 40 - 45. (in Chinese with English abstract)
- Chen YM (陈有民) (2003). *Garden Dendrology* (园林树木学). China Forestry Publishing House, Beijing, 408. (in Chinese)
- de Kroon H, Hutchings MJ (1995). Morphological plasticity in clonal plants: the foraging concept reconsidered. *Journal of Ecology*, 83, 143 - 152.
- Evans JP, Cain ML (1995). A spatially explicit test of foraging behavior in a clonal plant. *Ecology*, 76, 1147 - 1155.
- Huber H, Stuefer JF (1997). Shade-induced changes in the branching pattern of a stoloniferous herb: functional response or allometric effect? *Oecologia*, 110, 478 - 486.
- Hutchings MJ, de Kroon H (1994). Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource acquisition. *Advances in Ecological Research*, 25, 159 - 238.
- Li JQ (李军乔) (2006). Plasticity of clonal architecture of *Juema* in response to nitrogen element. *Chinese Journal of Eco-Agriculture* (中国生态农业学报), 14(3), 61 - 63. (in Chinese with English abstract)
- Li JX (李景侠), Zhao JM (赵建民), Zhang WH (张文辉) (2003). Research on property of asexual reproduction of *Kingdonia uniflora* population. *Journal of Northwest Forestry University* (西北林学院学报), 18, 38 - 40. (in Chinese with English abstract)
- Liao MJ (廖明隽), Wang QB (王其兵), Song MH (宋明华), Dong M (董鸣) (2002). Clonal architecture and ramet population characteristics of *Leymus chinensis* from different habitats in the Xilin River watershed. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 26, 33 - 38. (in Chinese with English abstract)
- Liu Q (刘庆), Zhong ZC (钟章成) (1995). Advances in ecolog-

- ical research of clonal plant population and some related concepts. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 14, 40 – 45. (in Chinese with English abstract)
- Lovett-Doust L (1981). Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*). I. The dynamics of ramets in contrasting habitats. *Journal of Ecology*, 69, 743 – 755.
- Lu AM (路安民) (1999). *The Geography of Spermatophytic Families and Genera* (种子植物科属地理). Science Press, Beijing, 409. (in Chinese)
- Macek P, Leps J (2003). The effect of environmental heterogeneity on clonal behaviour of *Prunella vulgaris* L. *Plant Ecology*, 168, 31 – 43.
- Pai A, McCarthy BC (2005). Variation in shoot density and rhizome biomass of *Acorus calamus* L. with respect to environment. *Castanea*, 70, 263 – 275.
- Qin RM (秦瑞明), Wang D (王迪), Chi FC (迟福昌) (1993). *Rare and Endangered Plants of Heilongjiang Province* (黑龙江省稀有濒危植物). Northeast Forestry University Press, Harbin, 97 – 99. (in Chinese)
- Richard AJ (1986). *Plant Breeding Systems*. George Allen & Unwin, London.
- Roiola SR, Retuerto R (2005). Presence of developing ramets of *Fragaria vesca*. I. Increases photochemical efficiency in parent ramets. *International Journal of Plant Sciences*, 166, 795 – 803.
- Ruggiero M, Capone S, Pirozzi P, Reusch T, Procaccini G (2005). Mating system and clonal architecture: a comparative study in two marine angiosperms. *Evolutionary Ecology*, 19, 487 – 499.
- Sampaio MC, Perisse LE, de Oliveira GA (2002). The contrasting clonal architecture of two bromeliads from sandy coastal plains in Brazil. *Flora*, 197, 443 – 451.
- Schmid B (1986). Spatial dynamics and integration within clones of grassland perennials with different growth form. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 228, 173 – 186.
- Shan BQ (单保庆), Du GZ (杜国祯), Liu ZH (刘振恒) (2000). Clonal growth of *Ligularia virgaurea*: morphological responses to nutritional variation. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 24, 46 – 51. (in Chinese with English abstract)
- Tamm A, Kull K, Sammuli M (2002). Classifying clonal growth forms based on vegetative mobility and ramet longevity: a whole community analysis. *Evolutionary Ecology*, 15, 383 – 401.
- Wei XH (魏晓慧), Yin DS (殷东生), Zhang LJ (张丽杰), Feng DD (冯丹丹), Shen HL (沈海龙) (2006). Sexual reproduction of *Physocarpus amurensis*. *Bulletin of Botanical Research* (植物研究), 26, 380 – 384. (in Chinese with English abstract)
- Yang J (杨健), Meng YP (孟有朋), Duan QM (段全猛) (2004). Cultivation technology of *Physocarpus amurensis*. *Forest By-Product and Speciality in China* (中国林副特产), (69), 13. (in Chinese)
- Yue CL (岳春雷), Jiang H (江洪), Wei W (魏伟) (2001). Comparative studies on the growth of *Acanthopanax brachypus* clone in two habitats of *Quercus liaotungensis* forest and open land. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 21, 1204 – 1207. (in Chinese with English abstract)
- Zang RG (臧润国), Dong DF (董大方), Kang ZG (康正果) (1995). Demography on the modules of *Acanthopanax senticosus* population. II. Demography of the underground rhizome. *Journal of Jilin Forestry University* (吉林林学院学报), 11, 65 – 68. (in Chinese with English abstract)
- Zhang YC (张运春), Su ZX (苏智先), Gao XM (高贤明) (2001). Character and research advance of clonal plant. *Journal of Sichuan Teachers College* (Natural Science Edition) (四川师范学院学报(自然科学版)), 22, 338 – 343. (in Chinese with English abstract)
- Zhao XY (赵晓英), Ren JZ (任继周) (2005). Growth characteristics and its vegetation restoration significance of clonal of three *Caragana* species. *Science of Soil and Water Conservation* (中国水土保持科学), 3(4), 102 – 107. (in Chinese with English abstract)
- Zhou YL (周以良) (1986). *Ligneous Flora of Heilongjiang* (黑龙江树木志). Heilongjiang Science and Technology Press, Harbin, 284 – 286. (in Chinese)
- Zhu N (祝宁) (1994). *Trends and Advances in Researches on Plant Population Ecology* (植物种群生态学研究现状与进展). Heilongjiang Science and Technology Press, Harbin, 69 – 73. (in Chinese)