

国家自然科学基金项目(30960261 ,30070137) 资助

松辽湿地优势根茎植物 种群生态适应研究

田 迅 著



内 蒙 古 出 版 集 团
内蒙古科学技术出版社

国家自然科学基金项目(30960261,30070137)资助

松辽湿地优势根茎植物 种群生态适应研究

田 迅 著

内蒙古出版集团
内蒙古科学技术出版社

图书在版编目(CIP)数据

松辽湿地优势根茎植物种群生态适应研究 / 田迅著

. — 赤峰：内蒙古科学技术出版社，2013. 1

ISBN 978 - 7 - 5380 - 2247 - 6

I. ①松… II. ①田… III. ①松花江—流域—沼泽化地—
根茎—植物—种群生态—适应性—研究②辽河流域—沼泽化地—
根茎—植物—种群生态—适应性—研究 IV. ①Q948.523

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2013)第 011426 号

出版发行：内蒙古出版集团

内蒙古科学技术出版社

地 址：赤峰市红山区哈达街南一段 4 号

邮 编：024000

电 话：(0476) 8224848 8226867

网 址：www.nm - kj. com

策 划：张继武

责任编辑：马洪利

封面设计：永 胜

印 刷：赤峰金源彩色印刷有限责任公司

字 数：173 千

开 本：787 × 1092 1/16

印 张：7.5

版 次：2013 年 1 月第 1 版

印 次：2013 年 1 月第 1 次印刷

定 价：23.80 元

中文摘要

松嫩平原湿地受季节性降水和河流来水量影响,存在季节性“干—湿”交替过程,对植物具有强烈的自然选择塑造作用,适于湿地植物进化适应研究。湿地植物响应湿地“干—湿”交替过程,也会发生湿生优势种群和旱生优势种群的相互替代过程,适于定位观测研究湿地优势种群的动态和群落演替。对湿地优势根茎植物种群分株构件的年龄结构、构件性状、生殖分配及种群数量动态观测结果表明:

(1) 紧穗三棱草种群分株3年4次观测有2~3个龄级,球状根茎可划分为3个类型。分株的数量、生物量及高度结构和球茎数量、生物量及大小结构生长季内具有不同的动态过程。长秆苔草种群分株有3个龄级,根茎有4个龄级,龄级间存在数量和生物量的差异。紧穗三棱草和长秆苔草相同的生活型、相似的种群年龄结构和无性繁殖方式是对湿地生境长期趋同适应产生的结果。

(2) 水生生境(湿生生境)和旱生生境生长的藨草和紧穗三棱草,分株高度和分株生物量、组分生物量以及分株生物量和组分生物量间存在着极显著的异速生长关系;水生生境和旱生生境生长的芦苇以及水生生境生长的热河芦苇,分株生物量和分株数量性状以及分株高度和分株数量性状间存在极显著或显著的异速生长关系。藨草、紧穗三棱草、芦苇和热河芦苇4种湿地根茎植物分株异速生长规律并不表现为“ $1/4$ 或 $1/4$ 整倍数”规律,营养株和生殖株异速生长幂值的差异是不同发育类型的分株生长调节机制不同的结果,水生生境(湿生生境)和旱生生境分株异速生长幂值的差异则是分株对生境水因子差异长期趋异响应的结果。

(3) 水生生境的长秆苔草3个龄级生殖株生殖分配(RAI 和 $RAII$)分别为20.2%~26.75%和16.36%~22.14%,紧穗三棱草2个龄级生殖株生殖分配(RAI 和 $RAII$)分别为20.10%~24.99%和15.23%~19.36%。长秆苔草和紧穗三棱草各龄级分株均进行有性生殖,并保持一定量的生殖分配大小,是适应生境的生殖策略权衡的结果。12个不同水分梯度生境芦苇生殖分配 RAI 为5.82%~16.31%,生殖生长比率 Rrg 为10.68%~16.35%,2个生境毛芦苇 RAI 分别为9.09%和13.98%,生殖生长比率分别为22.07%和18.06%。不同

生境芦苇和毛芦苇的 RAI 和 Rrg, 既受到生境因子的塑造作用, 又受到自身生长过程中各构件性状变化的影响, 呈非一致性的规律。

(4) 松嫩平原的扎龙、向海和莫莫格湿地存在着季节性“干—湿”交替过程, “干—湿”界面上分布着不同的植被空间演替序列; 生长季内群落 α 多样性、 β 多样性动态存在差异; 群落优势种群数量和相对优势度动态不同; 生境湿生化时, 扎龙和向海湿地群落将以芦苇为优势种群, 生境旱生化时, 将向羊草为优势种群的旱生群落演替。莫莫格湿地典型的“干—湿”界面上, 小叶章种群和踏头苔草种群共存, 生长季 3 个观测期内有优势相互替代过程发生。

关键词: 湿地、根茎植物、构件年龄结构、异速生长规律、生殖分配、种群动态

ABSTRACT

Songnen plains wetland affected by seasonal rainfall and river feedwater has the dry – wet alternant progress seasonally, which strongly affect plants with natural selective plasticity, and adapt to the evolutionary research on wetland plants. Wetland plants responsive to the dry – wet alternant progress have the vicarism between wet and dry predominant population mutually, and the progress are propitious to the observation and research about dynamics of wetland predominant population. Based on the observation about the ramets characters of predominant clonal rhizome plants from wetland, their modular structure, reproductive allocation and population dynamics were measured and results indicate that:

(1) There are 2 or 3 age classes of ramets and 3 types of tubers of *Scirpus planiculmis* population in terms of four times observation in three years. The seasonal dynamic of the quantity, biomass and height structure of ramets and the quantity, biomass and size structure of tubers were all different. There are 3 age classes of ramets and 4 age classes of rhizomes of *Carex kirganica* which quantity and biomass were different between age classes. The same life form, vegetative reproduction strategy and similar age structure of *Scirpus planiculmis* or *Carex kirganica* were due to the long time convergent adaptation.

(2) There was significant allometric growth of *Phalaris arundinacea* and *Scirpus planiculmis* between ramets height and biomass or constituent biomass, between ramets biomass and constituent biomass in wet and drought environments. And the relationship between ramets biomass or height and ramets quantitative characteristics also followed allometric growth for *Phragmites australis* and *Phragmites Jeholensis* in wet and drought environments. The allometric scaling for the wet clonal plants including *Phalaris arundinacea*、*Scirpus planiculmis*、*Phragmites australis* and *Phragmites Jeholensis* did not show “1/4 – power Rule”. The variation of the allometric exponents between vegetative and reproductive ramets was mainly due to the different regulation mechanisms in different development stages. Moreover, the variation of the allometric

exponents between plants in wet or drought environments was the result of the long – time divergent response for ramets to moisture environments.

(3) The reproductive allocation (RA I and RA II) of three age classes *Carex kirganica* from aquatic habitat were 20.2% ~ 26.75% and 16.36% ~ 22.14% , and that of two age class *Scirpus planiculmis* were 20.10% ~ 24.99% and 15.23% ~ 19.36% 。 There were generally reproductive growth in each age class ramets of *Carex kirganica* as well as that in *Scirpus planiculmis*. Furthermore , the more or less of the reproductive allocation was certain and that is the result of reproductive trade – off and the adaptation to their habitats. The reproductive allocation of *Phragmites australis* was 5.82% ~ 16.31% in 12 grads of moisture and its reproductive growth ratio (Rrg) was 10.68% ~ 16.35% . RA I of *Phragmites hirsuta* was 9.09% and 13.98% from two habitat , which Rrg was 22.07% and 18.06% . RA I and Rrg of *Phragmites australis* and *Phragmites hirsuta* from different habitats showed nonconforming rules because they are affected by the action of environmental factors and the changes of modular characteristics during their growing process together.

(4) Zhalong, Xianghai and Momoge wetland have the seasonal dry – wet alternative progress in the Songnen plains. Dry – wet interface distribute different vegetation space succession serials. The dynamics of α diversities and β diversities of communities, numbers of predominant population and population relative dominance were different in growing season. *Phragmites australis* was the predominant population when the surrounding tended to wet , and that was *Leymus chinensis* when dry occurred on Zhalong and Xianghai wetland. *Deyeuxia angustifolia* population and *Carex tato* population coexisted in growing season and their dominance alternated during three – observation period on the typical dry – wet interface of Momoge wetland.

Key words: Wetland, rhizome plant, module age structure, allometric growth, reproductive allocation, population dynamics

目 录

第 1 章 文献综述	1
1.1 植物种群生态学研究进展	1
1.1.1 植物种群生态学研究历史	1
1.1.2 植物构件生态学研究	3
1.1.3 克隆植物生态学研究	3
1.1.4 植物种群年龄结构研究	5
1.1.5 异速生长规律研究	8
1.1.6 植物生殖分配研究	11
1.2 湿地科学及湿地植被研究进展	13
1.2.1 湿地的概念	13
1.2.2 湿地研究内容	13
1.2.3 我国湿地植被研究进展	14
1.3 本研究的意义和目的	16
第 2 章 材料与方法	18
2.1 试验材料	18
2.2 试验样地自然概况	18
2.2.1 试验样地的地理位置与气候特点	18
2.2.2 取样样地的生境特点	19
2.2.3 植被定位观测样地的生境特点	21
2.3 试验方法	22
2.3.1 取样时间与取样方法	22
2.3.2 分株和根茎(球茎)年龄划分、鉴别方法	23
2.3.3 测定方法与数据处理方法	25
2.3.4 种群动态与群落演替的研究方法	26
第 3 章 湿地植物种群构件的年龄结构	29
3.1 紧穗三棱草分株的年龄结构	29
3.2 紧穗三棱草根茎的结构	38
3.3 长秆苔草种群分株的年龄结构	42

3.4	长秆苔草种群根茎的年龄结构·····	44
3.5	讨论·····	45
第4章	湿地植物种群构件的生长规律·····	48
4.1	藓草分株生物量的异速增加·····	48
4.2	藓草分株组分生物量的异速增加·····	49
4.3	紧穗三棱草营养株生物量的异速增加·····	51
4.4	紧穗三棱草营养株组分生物量的异速增加·····	52
4.5	紧穗三棱草生殖株生物量的异速增加·····	53
4.6	紧穗三棱草生殖株组分生物量的异速增加·····	55
4.7	紧穗三棱草生殖株穗组分生物量的异速增加·····	56
4.8	芦苇营养株性状依分株生物量的异速增加·····	57
4.9	芦苇营养株性状依分株高度的异速增加·····	59
4.10	芦苇生殖株性状依分株生物量的异速增加·····	60
4.11	芦苇生殖株性状依分株高度的异速增加·····	62
4.12	热河芦苇营养株性状依分株生物量和分株高度的异速增加·····	63
4.13	热河芦苇生殖株性状依分株生物量和分株高度的异速增加·····	65
4.14	讨论·····	66
第5章	湿地植物的生殖分配·····	68
5.1	水生生境不同龄级生殖株的生殖分配(RA I 、RA II)·····	68
5.2	水生生境不同龄级生殖株构件性状与生殖分配的关系·····	69
5.3	不同生境生殖株的生殖生长比率(Rrg)·····	70
5.4	不同生境生殖株的生殖分配(RA I)·····	72
5.5	不同生境生殖株构件性状与生殖分配的关系·····	74
5.6	讨论·····	75
第6章	湿地优势植物种群动态与群落演替·····	76
6.1	扎龙样地优势植物种群动态与群落演替·····	76
6.2	土木可样地主要种群动态·····	78
6.3	向海湿地优势植物种群动态与群落演替·····	79
6.4	莫莫格湿地优势种群动态·····	81
6.5	扎龙、土木可和向海样地植被群落 α 多样性动态·····	82
6.6	扎龙、土木可和向海样地植被群落 β 多样性动态·····	83
6.6.1	群落二元属性的 β 多样性指数动态·····	84
6.6.2	群落数量数据的 β 多样性指数动态·····	85
6.7	讨论·····	88
参考文献	·····	91

第1章 文献综述

1.1 植物种群生态学研究进展

种群(population)是在一定空间内,同种生物不同个体的集群,即特定环境空间的个体集群。种群是个体特征的统计量,是特征、结构、功能的整体,有调节能力,在环境中处在一定等级、水平或层次。种群的基本构成成分是具有潜在互配能力的个体,在自然界中,种群是物种存在的基本单位,繁殖单位,物种进化单位。种群生态学(population ecology)是研究种群特征、结构、功能及其与环境间相互关系的科学。主要研究由个体之间相互作用所表现出来的集合群特征和行为,以及这种集合体的结构形成、发展和运动变化的规律和各种集合群之间的关系。研究的核心是种群动态,即数量在时间和空间的变化规律、密度的大小、分布与空间结构和种群动态调节机理。植物种群生态学是研究植物种群数量特征、动态、分化、种群及其环境间关系的学科。研究的基本内容是种群结构、种群生态、种群动态、种群进化等。(Silvertown 著,祝宁等译,1987;周纪纶等,1992;钟章成,1997;钟章成,2000;Silvertown 和 Charlesworth,2001)

我国种群生态学的研究工作近年来主要开展了以下几个方面工作:种群数量统计、种群能量生态学、种群进化、种群生殖生态学和种间关系等(国家自然科学基金委员会,1997)。植物种群结构,包括种群大小或密度优势度结构、年龄结构、基株和构件的研究;植物种群动态,包括植物的数量统计和种群分布格局的研究;种子种群和生殖生态学研究以及种群生态对策的研究是我国植物种群生态学发展的前沿方向,克隆植物研究也正日益成为我国植物种群生态学研究的热点问题。(董鸣,1996;钟章成,2000;张淑敏等,2000;董鸣等,2000;罗学刚和董鸣,2001;罗学刚等,2002;何维明和董鸣,2002;张淑敏等,2003;陶建平和钟章成,2003;张称意等,2003;于飞海和董鸣,2003;陈劲松等,2004)

1.1.1 植物种群生态学研究历史

种群生态学最早始于1662年Graunt的人口统计学和生命表的研究(Natural and Political Observations Mentioned in a Following Index and Made upon the Bills of Mortality),1687年Leeuwenhoek计算了腐蝇(carion flies)的理论增长率,1798年Malthus在《人口论》(An essay on the principle of population)一文中阐明了自然界中一个种群的大小或者个体数量的多少不仅取决于本身的生物学特性和繁殖能力,更依赖于其必要的自然资源或生存空间所允许的限度,即任何一种生物种群,无论是植物种群,还是动物种群,其数量的增长不

可能是无限的,必定要受到自然界的严格约束,这一定律被称为自然界中动物和植物种群数量增长所遵循的最高限制法则。1838年 Verhulst 建立了描述在特定环境下种群动态的第一个数学模型,即 $dN/dt = rN(K - N)/K$ 。1859年 Darwin 在《物种起源》(On the Origin of Species by means of natural selection) 中,以生物种群的“人口论”来解释自然选择,认为“种群对环境的适应是自然选择造成的”。把物种自然选择归结为遗传变异在自然选择下对其生存环境的适应。1874年 Nägeli 发表了第一篇植物种群研究论文(Harper, 1977)。描述了种群数量动态的几个基本参数,如出生率、死亡率、迁出率及种群的指数增长、群集过程以及过量繁殖的压力等,强调研究种群动态的重要性。Nägeli 是最早研究植物种群的学者。

植物生态学的早期奠基工作是由英国的 Tansly(1917),前苏联的 Sulcateschew(1928)和美国的 Clements(1929)三人独立完成的。Clements(1898)提出了固定样方统计方法(White, 1985)。1974年 J. L. Harper 和 J. White 提出了以基株(genetes)与植株上的构件(modules)进行种群统计的构件理论。1976年 J. L. Harper 在《植物生态学的达尔文方法》一文中强调了以植物种群数量统计和进化论为基础的植物种群研究。1977年 J. L. Harper 的《植物种群生物学》(Population biology of plant)提出了以植物生活史为纲的植物种群动态模型,强调了邻接(neighbor)效应、种群捕食(predation)效应,即植物和植物、植物和动物以及其他生物之间的关系,对植物种群的动态理论和方法进行了全面系统的总结,具有划时代的意义,为植物种群生态学的理论和方法奠定了坚实的基础。1978年 Hutchinson 的《种群生物学引论》(An Introduction to Population Ecology),1980年 Solbrig 的《植物种群数量与进化》(Demography and evolution in plant populations)论文集,1981年 M. Begon 和 O. Mortimer 的《种群生态学——动物和植物的统一研究》(Population ecology: A unified study of animals and plants),1982年 J. W. Silvertown 的《植物种群生态学导论》(Introduction to plant population ecology),1984年 R. Dirzo 和 J. Sarukhán 的《植物种群生态学展望》(Perspectives on plant population) (墨西哥植物种群生态学学术讨论会),1984年 P. W. Hedrick 的《种群生态学》(Population ecology),1985年 J. White 的《植被的种群结构》(The population structure of vegetation),1986年 Begon et al. 的《生态学——个体、种群与群落》(Ecology—Individuals, Populations and Communities)等著作的相继问世从不同角度对种群生态学研究进行了理论总结,也标志着植物种群生态学研究走向深入和普及。2001年 Silvertown 和 Charlesworth 出版的“Introduction to Plant Population Biology”重新梳理了植物种群生态学与遗传学的关系,体现了植物种群生物学的这两个分支的逐渐整合,进一步强调了生态学、遗传学和植物进化的相互关系,使传统上认为种群是遗传同质的生态学者和很少考虑空间异质性的遗传学者有了全新的思考角度(李博等译,2002)。

从植物种群生态学发展的历史可以看出,植物种群生态学研究的发展有两条基本路径,一是研究种群进化(特性分化),一是研究种群消长(种群数量动态)。

1.1.2 植物构件生态学研究

构件理论产生于20世纪70年代,Harper(1977,1981),White(1979,1984)等在进行植物种群数量统计时,为了解决种群内各个体的大小、高度及其枝、花、果实、种子等的数量在异龄及同龄植株间存在很大差异的问题,区分了单体生物(Unitary organism)和构件生物(Modular organism)概念。单体生物的种群统计即可以计数个体数量,而构件植物在其生长的各阶段,可以通过其基本的结构单位的反复形成而进一步发育,这种构件生物的种群数量统计必须同时注意基株(Genets)和构件(Modules)两个水平的数量动态,由此发展成为种群统计的构件理论。

构件的概念有两种定义:其一是Harper(1981)认为构件必须具有潜在的复制自身的能力,把排列在一个分枝上的一个多细胞结构的重复单位称为构件。如树木上一片具有腋芽的叶,一个芽,一个幼枝,一个无性系分株(ramet),可以看作是一个构件。White(1979,1984)认为构件是一个单一的顶端分生组织从出生到死亡整个发育过程的产物,由同一个顶端分生组织构成了一个构件单位。其二是把植物体上各种器官都看作是构件,认为整个植株是由叶构件、枝构件、花构件等组成的一个构件系统(Porter,1983)。这一定义因其构件统计的可操作性强,正被学者广泛使用(殷淑燕和刘玉成,1997;杨持等,2001;张文辉等,2003;杨允菲和李建东,2003)。

构件理论具有重要的植物种群生态学意义:植物的种群动态首先表现在构件种群的动态上,为了解释构件植物种群动态,必须同时观测构件和基株两个层次种群对环境的反应。构件种群统计分析为解决这个问题提供了方便。构件种群统计方法还适用于不能或不便进行反复毁灭性收割的种群研究,可以标记和统计植株上的构件,同时进行部分构件收割,从而测得构件的出生、死亡及周转率,即可以获得关于基株内部生长发育信息,根据这些信息进行植物生长分析(Bazzaz和Harper,1977)。Whiter认为(1979)一个植株就是一个复合种群(Metapopulation),植株大小是构件出生和死亡数的一个函数,通过构件种群统计,可以掌握构件种群动态规律,确定植物形态结构及生长格局。构件数量动态还可以反映对环境适应的可塑性,以及异质性环境的适合度。持续的构件生长是植株在短期内“找”到新的资源和取得与其邻体竞争的最佳地位的唯一途径,因此,从构件水平深入研究植物与环境的相互作用,可望在对植物种群和群落动态发展演化机理的认识上有所突破(钟章成和曾波,2001)。

构件理论的深入研究已经催生了一个植物生态学的新学科——植物构件生态学。植物构件生态学是研究构件生物在生态环境作用下的相互关系和统计种群特征的学科。当前植物构件生态学研究集中在两个方面:植物构件种群的动态和植物形态结构与构件的关系(钟章成和曾波,2001)。

1.1.3 克隆植物生态学研究

行无性繁殖(营养繁殖)的植物称为克隆植物(clonal plant),也称无性系植物。Silver-

town(1982)将植物具有潜在独立生存能力的形态学单元称为无性系小株(克隆分株)(ramets),产生于同一亲本的营养繁殖的子代或无性系小株构成一个无性系(克隆)(clone)。克隆植物的研究包括以下主要内容:无性系性(clonality)、生理整合(physiological integration)、克隆生长格局(pattern of clone growth)、无性系生长型(clonal growth forms)、等级选择模型(hierarchical selection model)、空间拓展性(spatial mobility)、无性系植物的生态对策谱(spectrum of clonal plant strategies)、形态可塑性(morphological plasticity)和觅食行为(foraging behaviour)(Schmid,1985; Eriksson,1988; Cain,1990; Powell,1990; Caraco & Kelly,1991; De Kroon & Kwant,1991; Fitter,1992; Hara et al,1993; 刘庆和钟章成,1995; 董鸣,1995,1996a,1996b; 张运春等,2001; 钟章成和曾波,2001; 何成新等,2001)。

克隆植物种群研究国外的研究工作开展已有20多年的历史,国内克隆植物种群的研究是从20世纪90年代开始的,随着研究的深入,克隆植物种群研究已成为植物种群生态学新的前沿领域——克隆植物生态学。Kroon和Groenendaal主编的《克隆植物生态学与进化》(The ecology and evolution of clonal plant)是克隆植物生态学领域近几十年,特别是新近十几年的研究成果的总结,系统介绍了克隆植物的生理整合现象、表现型可塑性反应、功能分工现象、风险分摊机制、觅养行为以及弱化的自疏现象等等。克隆植物分株具有相同的基因型,种群遗传单一基因型的观点一直被广泛接受(Schmid & Bazzaz,1987),但近年来克隆植物研究结果发现,克隆植物具有遗传非同质性,克隆种群间具有明显的遗传分化,而克隆体内部表现出低水平的遗传变异(Boyo & Brown,1996; Fischer & Matthies,1998)。这表明克隆植物遗传分化的适应机理研究也是克隆植物生态学研究的新方向。

国内学者近十几年在克隆植物生态学方面的研究主要集中在以下方面:①克隆植物概念的阐述,刘庆和钟章成(1995)系统介绍了克隆植物(无性系植物)的系列概念,并总结了克隆植物的研究内容。钟章成和曾波(2001)则深入阐述了克隆植物生态学的科学概念和研究方向。②生理整合研究,王昱生(1994)最早介绍了无性系植物种群整合研究特点,李思东等(1999)利用酸品红和¹⁴C研究了白三叶的物质整合方向,张称意等(2001)采用¹⁴C标记和去叶实验,探讨了羊柴母株、子株及根茎间的光合产物整合特点。王昱生等(2004)研究了羊草光合产物的转移格局。③克隆生长型研究,李镇清(1999)从理论上给出了“密集型和游击型”两个极端生长型之间过渡模型的描述参数。高润宏等(2001a,2001b)描述了棉刺的生长构型和资源利用方式。廖明隽等(2002)讨论了羊草在3种生境下的克隆构型及分株种群特征,结果发现,只有部分分株特征具有较大差异。国内对克隆构型研究尚缺乏深入的理论解释。④克隆植物形态可塑性研究是国内开展较深入的方向,马万里等(1998)研究了蝴蝶花的形态可塑性,张称意等(2003)探讨了拂子茅分株在异质性水分环境中的表型差异响应,陶建平等(2003)探讨了攀援植物枯楼的生长对自遮荫差异的可塑性。于飞海等(2002,2003)、张淑敏等(2000,2003)和罗学刚等(2001a,2001b,2002)分别研究了金戴戴、绢毛匍匐委陵菜和匍匐茎草本蛇莓的形态可塑性。⑤觅食行为是植物主动获取资源的能力,植物觅食行为是植物行为的一个方面,觅食

行为通过形态可塑性实现(董鸣,1996),觅食行为使植物具有“主动”适应环境异质性的变化,具有积极的适应和进化意义。⑥分株等级反应,何维明和董鸣(2002)试验结果表明,一年生黍分株和基株对异质养分环境的反应具有等级性,认为克隆植物在不同等级水平上的可塑性反应存在差异。⑦功能分工是克隆植物不同分株对生境资源异质性的差异适应结果。于飞海等(2002)研究了绢毛匍匐委陵菜、鹅绒委陵菜和金戴戴对光照和养分资源交互斑块性生境的适应性对策,结果发现3种植物克隆分株均发生了环境诱导的功能特化。认为功能特化有利于缓解资源交互斑块性生境对克隆植物的不利影响。陈劲松等(2004)研究资源交互斑块性生境中野草莓和过路黄均发生克隆内分工,得到了相同的结论。⑧对克隆植物遗传分化的探讨,葛颂等(1999)通过淀粉凝胶电泳技术对羊柴8个群体的遗传多样性研究结果表明,羊柴群体具有较高的遗传变异水平。王可青等(1999)的研究结果则显示了与同类植物相比,沙鞭的遗传变异水平和克隆多样性均较低。洪锐民等(2001,2004)分别讨论了羊草和野古草的表型变异和遗传变异,遗传结构和遗传多样性等。⑨无性系(克隆)植物种群年龄结构的研究是我国学者开展的克隆植物种群结构的独特研究领域。王昱生(1985,1992,1993,2004)对东北草原的羊草无性系种群年龄结构的研究采用了按根茎形成的先后顺序判别根茎的年龄,用叶片数目确定分株的年龄的方法以及采用分株世代和姊妹分株等确定分株年龄级。杨允菲等(1998)根据根茎植物分蘖节营养繁殖(克隆繁殖)世代数划分地上植株的年龄级,并以根茎的实际存活年限和与分蘖节的关系划分地下根茎的年龄级,确立了根茎禾草种群年龄结构的研究方法。14种根茎型植物种群的年龄结构已经做过报道。根蘖型多年生植物——全叶马兰采用主根芽区的萌生世代数也确立了可靠的年龄结构研究方法(Yang Yun-fei et al,2003)。

克隆植物的研究涉及到生态学前沿领域的大部分内容,我国的克隆植物研究起步相对较晚,还有许多空白点,如克隆植物克隆性(clonality)起源及其进化意义,克隆生理整合的修饰、觅食性反应与基株适合度的关系、觅食模型等(何成新等,2001),深入开展这些研究将有助于揭示克隆植物种群的生态适应机理和进化意义。尤其是开展我国独特的研究领域,如克隆植物种群的年龄结构研究,更有助于丰富克隆植物生态学基础理论。

我国湿地类型众多,植物种类丰富,许多克隆植物是湿地群落中的优势种群,为深入开展克隆植物生态学研究提供大量的研究材料,同时湿地生境水分特征的特殊性也为克隆植物在湿地和非湿地生境中的比较研究提供了很好的环境背景。目前我国对湿地克隆植物的研究尚处于初始阶段,因此深入开展湿地克隆植物研究既可以丰富克隆植物理论,又可以从多个角度揭示湿地的生态过程,为湿地的保护与发展提供理论依据,具有重要的理论和实践意义。

1.1.4 植物种群年龄结构研究

种群的年龄组成是重要的种群特征,种群中各年龄群之比率决定现有的繁殖状况,并能表明种群的未来可能出现的情形(E. P. 奥德姆,1981)。植物种群年龄结构是不同年龄个体在种群内的配置状况,具有年龄结构的种群是多个龄级组合的个体群。

种群中大量的新生幼龄级个体取代衰老的老龄级个体而在种群中占有优势地位,一定时间内维持增长趋势的种群称为增长型种群;新生幼龄级个体数量与死亡的老龄级个体数量接近,种群维持一定范围内的数量变化,表现为数量的相对稳定,这样的种群称为稳定型种群;如新生幼龄级个体数量不足以补充老龄级的损失,而留存的老龄级又大多过了生育期,这种多龄级种群是衰退型种群。Oostermeijer 等(1994)和 Hegland 等(2001)从植物个体发育阶段角度,将以上三种类型种群阐述为:活力型种群(dynamic populations)、稳定型种群(stable populations)和退化型种群(regressive populations)。

年龄结构是种群结构的重要组成(杨允菲等,2001),可以预测预报种群数量、种群动态(张全发等,1990;杨允菲等,1997,1998;苏志尧等,2000;田迅等,2003b),还可以客观地反映出各龄级成员的生活力、生产力、有性生殖与无性繁殖力等生命活动,以及个体生态寿命的信息(杨允菲等,2001)。具有不同年龄结构的森林树种,也有不同的生活史对策(Henry et al,1974),个体发育的不一致性和环境的扰动结果使种群年龄结构常呈现动态变化,追踪种群的年龄结构时空变化规律,可推测种群(如森林树木种群)发育史(Harmcombe,1986),预测种群的将来和重建种群的过去干扰历史(Lorimer,1980;Engstrom et al,1991;Dynesius et al,1991;苏志尧等,2000)。

不同生理寿命的植物个体间经历各具特色的生活史周期,地上枝条和地下营养繁殖体的寿命也不相同。生态学研究,年龄是个体生活时间的测度,可以用天、周、月、年来表示(杨允菲等,2001)。长寿命的树木,树干生活时间通常以年计,种群的年龄级是由树木的实际生活年限确定的(Whipple et al,1979;Venblen,1986)。树龄判别研究方法多样,如 Sarukhán 等(1985)研究墨西哥棕榈年龄采用茎秆上叶疤痕数推断个体的年龄,马尾松(董鸣,1987;朱守谦等,1999)、青杉(郭晋平等,1997)和青岩油杉(梁士楚等,2002)以计数年轮和枝条轮数确定树龄,银杉林树龄建立胸径与年龄的回归关系(谢宗强等,1995),白桦年龄(孙冰等,1994)和栓皮栎年龄(张文辉等,2003)以建立胸径、树高与年龄的回归模型判定,以高度和基径对年龄的二元回归方程来推断黄果厚壳桂幼苗的年龄(周先叶等,1997),以年轮法对四川大头茶计测年龄(苏智先等,1996)。Knowles 等(1983)探讨了三种松和一种云杉的个体年龄分布与直径分布之间的关系。Sara Díaz 等(2000)研究矮松(*Pinus lagunae*)种群结构和动态用“年龄—高度”的幂函数关系估计个体的年龄。

当实际年龄难以计测和判断时常以胸径级或高度级替代年龄级(Rundel,1971;Leak,1975),如以立木胸径级直接替代热带山地雨林树木(朱学雷等,1999)和南方红豆杉种群(张桂萍等,2003)的龄级,以树木种群大小级结构代替年龄结构(杜道林,1996;蔡飞等,1997;刘小阳等,1999;金则新,2002)。

长寿命的竹类植物年龄判别方法也不尽一致,如以识别叶痕法(周芳纯等,1982)和立竹度(聂道平,1994)确定毛竹年龄,双环(枝环、箨环)法判别箭竹年龄(王金锡,1993),回归统计分析判断慈竹年龄(苏智先,1990),枝上双环数、龄痕等性状确定斑苦竹龄级(刘庆等,1995),低年龄的绿竹(董建文,2000)和台湾桂竹(郑郁善等,1999)则以实际年龄组别计测年龄级。

灌木也具有较长的寿命,其种群年龄结构研究方法和多年生树木相似。矮牡丹种群年龄采用计数茎上芽鳞痕的方法计测(刘康等,1994)。山矾、檵木、苦槠和白栎灌丛年龄用以高度和胸径衡量的立木级替代(张光富,2001)。Kuuseoks E. et al(2001)研究榛属灌木和七个杨属灌木丛更新时表明,灌木“年龄—密度”分布符合负指数模型。温带的半灌木生活型较为独特,地上分枝不能越冬,近地面生长点保持多年的生活力。油蒿是一种半灌木,徐军等(2002)采用油蒿茎基部粗度的大小结构级替代个体年龄级。灌木中具有克隆生长特性是克隆植物(Mogie,1990),其种群年龄结构是克隆基株(genet)和克隆分株(ramet)两个水平上的年龄级配置。山生柳克隆种群基株和分株两个水平上的年龄结构,以基株年龄组和分株年轮划分龄级(李毅,2002)。灌木与半灌木年龄级识别方法尚需深入研究,尤其是克隆基株水平上的年龄判别,因其具有相当长的寿命(Vasek,1980),如何准确地计测它生活年限是非常困难的,同样的困难也出现在其他克隆植物种群年龄结构研究中。

温带的多年生草本植物生活周期较长,地上部分冬季枯死,地下繁殖体越冬,翌春再生枝条生长。不像树木那样,枝干木质化、有积材并具年轮。适合划分树木年龄级的研究方法并不适合多年生草本植物,种群年龄结构研究需另辟蹊径。Rabotnow(1950,1960,1964,1969,1978)在大量种群统计研究中,以多年生草本植物个体的生长和繁殖阶段特征划分个体年龄阶段,称为“生物学年龄”,并在多年生毛茛(*Ranunculus acris*)同生群追踪研究中成功地运用了这一独特方法,Gatsuk等(1980)将这一方法多年的研究结果作了综述性总结。Perkins(1968)用死叶的相对数量和根茎上分蘖的相对位置估计了*Nardus stricta*的年龄,得出了五个阶段的种群结构。Callaghan(1976)按分蘖上叶子的数量将比氏苔草(*Carex bigelowii*)分为4个生长阶段,并称为“年龄级”。白永飞等(1999)据针茅属的植物株丛生长发育过程中的形态特征的变化,将其划分为5个年龄阶段,安渊等(2002)也以同样的方法将大针茅分为3个年龄阶段。邢福(2002)以狼毒“类二叉分枝回数加2”的方法,计数根颈型多年生植物狼毒个体的实际年龄。为保护性研究濒危植物明党参,李伟成等(2003,2004)根据最大带柄叶长与根体积的经验回归方程和根体积年均增长量与植株年龄模型来确定明党参个体年龄。

长寿的多年生草本克隆植物的寿命变化范围很大,基株的寿命等同于最后一个分株死亡时它所经历的生活时间(Silvertown et al,2001)。但是,每个分株的寿命可能很短,如羊草的冬性植株是越年生的,春性植株是当年生(杨允菲等,1994),分株的寿命只有1~2个生长季。其种群的年龄结构研究中很难追踪基株的年龄,而分株的实际生活年龄又不能准确地反映种群的动态和种群各种生命活动信息。杨允菲等(1998)研究了多年生根茎禾草的营养繁殖(克隆生长)特点,成功地根据分蘖节营养繁殖世代数划分地上植株的年龄级,并以根茎的实际存活年限和与分蘖节的关系划分地下根茎的年龄级,从而确立了一个行之有效的根茎禾草种群年龄结构的研究方法。羊草(杨允菲等,1995,1997,1998;田迅等,2003a,2003b)、牛鞭草(杨允菲等,1997)、光稈茅香(杨允菲等,1997)、野古草(杨允菲等,1998)、芦苇(杨允菲等,1998)、硬拂子茅(杨允菲等,1998)、菰(杨允菲等,1999)、

假苇拂子茅(杨允菲等,2000)、野大麦(李红等,2000)、寸草苔(杨允菲等,2001)、根茎冰草(杨允菲等,2001)、蒙古蒿(Yang Yun-fei et al,2003)、野艾蒿(邢福等,2004)和艾蒿(邢福等,2004) 14 种根茎型植物种群的年龄结构已经做过报道。一种根蘖型多年生植物——全叶马兰分株的年龄级采用主根芽区的萌生世代数,即分株的营养繁殖世代数来确定(Yang Yun-fei et al,2003)。张文辉等(2004)对稀有濒危种独叶草的种群年龄结构研究中,以根状茎上芽鳞痕来确定无性系分株的年龄。

植物的种子是重要的繁殖体,如果一年生植物有可定期补充的种子库,种群就存在年龄结构(Silvertown et al,2001)。预测和模拟一年生植物种群动态,种子库年龄结构的研究就尤为重要。Susan(1991)利用巧妙的试验设计研究了北美冬季一年生寇林希属草(*Collinsia verna*)的种子库年龄结构。Moriuchi等(2000)直接利用串列式加速器集中光谱测定法(TAMS),测定沙漠中生活的一种冬季一年生植物 *Pectocarya recurvata* 土壤种子库中种子的 ^{14}C 的含量,从而确定种子库的年龄结构。

Silvertown等(2001)认为是植物种群具有两种结构,种群如在个体寿命内频繁更新,就像许多森林树木一样,种群就具有年龄结构。多年生植物并非都有年龄结构,判断标准要看种群更新的模式与周期。种群中具有相同年龄的个体由于生境异质等原因,可能处于生命周期中不同的发育时期,具有不同的大小,这样种群就具有“发育过程结构(stage structure)或发育阶段结构”。由此可认为,多年生植物种群结构研究中,以个体发育阶段或大小确定的“年龄级”种群结构是发育过程结构(如 Oostermeijer et al,1994; Hegland et al,2001; Eckstein et al,2004 的研究),以个体或繁殖体(如分蘖节、根茎、根颈、种子等)的实际年龄级划分的种群结构是年龄结构。

1.1.5 异速生长规律研究

异速生长规律(Allometric scaling laws)又称相关生长规律(韩文轩、方精云,2003)是一个描述生物体形态学上进化的重要方法,通常描述生物体个体的生长过程,是指生物身体大小与身体结构、功能之间的定量关系(Peters,1983; Calder,1984)。

异速生长是相对于等轴生长而言,异速生长是生物体的某一形态学特征的相对生长率不等于第二种特征的相对生长率,而等轴生长则是这两种特征都以相同的比例增加(Huxley,1924; 1932)。Huxley(1932)定量了简单的异速生长规律方程: $y = ax^b$,其中, y 和 x 是生物量(或生物体结构)的大小或尺度, a 是常数, b 为异速生长速率(幂值)。方程对生物体复杂的形状和特征作用不大,生物体复杂的异速生长不遵从 $y = ax^b$ 的数学形式。有研究表明,植物的高(H)与半径(D)之间的复杂异速生长可用方程: $(1/H = 1/aD^b + 1/c)$ (Kohyama et al,1990) 及 $H = \beta + \alpha_1(\log_{10}D) + \alpha_2(\log_{10}D)^2$ (Niklas,1995) 等进行描述。

异速生长规律研究通常讨论生物体各种变量与生物体生物量的大小相关关系,即 $Y = Y_0 M^b$,其中 Y 是基于生物体质量变化的生物体各种变量, M 是生物体的质量, Y_0 是生物体的某些特征常数, b 是幂值范围。

Kleiber(1932)统计了 2 800 多种哺乳动物与鸟类的氧的消耗速率 B 与体重 M 的关