

慈竹母株大小对克隆生长的影响

王 琼¹ 苏智先^{2*} 雷泞菲¹ 张运春¹

(1 西华师范大学环境科学与生物多样性保护省级重点实验室, 四川南充 637002)

(2 绵阳师范学院, 四川绵阳 621000)

摘 要 克隆生长在慈竹种群更新中占有重要地位。本文以基径和生物量两个指标同时衡量慈竹(*Neosinocalamus affinis*)的母株大小,并分析了母株大小对新竹笋产生、竹笋大小和根茎大小的影响。结果表明:1)慈竹的成竹基径与一级母株基径、二级母株基径以及2龄和3龄母株平均单株生物量呈正相关,但是成竹基径随一级母株基径增加比随二级母株基径增加而增加的速率快得多;2)慈竹母株大小与各样方中出笋数、活笋数和死笋数无显著的正相关;3)发笋母株的基径显著大于未发笋母株,但发一个笋母株与发两个以上笋母株的基径无显著差异;4)母株基径、2龄和3龄母株平均单株生物量都与根茎的长度和粗度呈显著正相关,且竹笋基径与根茎粗度也呈显著的正相关。母株大小对慈竹竹笋的影响是通过影响根茎实现的。总之,慈竹的克隆生长在个体水平受母株大小制约。

关键词 母株大小 大小制约 克隆生长 慈竹

EFFECTS OF PARENT RAMET SIZE ON CLONAL GROWTH IN NEOSINOCALAMUS AFFINIS

WANG Qiong¹ SU Zhi-Xian^{2*} LEI Ning-Fei¹ and ZHANG Yun-Chun¹

(1 Sichuan Provincial Key Laboratory of Environmental Science and Biodiversity Conservation, China West Normal University, Nanchong 637002, China)

(2 Mianyang Teachers College, Mianyang, Sichuan 621000, China)

Abstract Clonal growth plays an important role in the population dynamics of *Neosinocalamus affinis*. In order to better understand the ecological adaptability of *Neosinocalamus affinis* at the individual level, we investigated the relationships between ramet size, rhizome size and shoot production. We measured the size of the parent ramet in terms of both basal diameter and biomass, the effects of parent ramet size on new shoot production, and new shoot and rhizome size of *Neosinocalamus affinis*. The experiment ran from June to November, 2000. We measured parent ramet size, new shoot size, new shoot number, rhizome size, mortality of new shoots, and the number of new shoots emerging and surviving at 9 plots in Xishan, Nanchong, Sichuan province. The data were analyzed by one-way ANOVA, independent-sample *t*-test and linear regression.

The following results were obtained: 1) The basal diameter of the primary and secondary parent ramet, but and average biomass of two-year-old and three-year-old parent ramets were positively correlated to basal diameter of surviving new shoots. But the effects of the primary parent ramet on surviving new shoots were more than the secondary parent ramet on, indicating that the basal diameter of surviving new shoots was size-dependent. 2) There were no effects of parent ramet size on the number of surviving, dead and emerging new shoots and the clonal population dynamics were probably affected by the number of parent ramets. 3) The basal diameter of the parent ramet producing new shoots was larger than that of parent ramet not producing new shoots, suggesting that new shoot production was determined by a critical threshold size. Contrary to earlier conclusions, there was no significant differences in the basal diameter of the parent ramet producing one new shoot and the parent ramet producing more than two new shoots. The best basal diameter of the parent ramet was 6.1 cm. 4) The length and diameter of rhizomes were positively correlated to basal diameter of the primary parent ramet and the average biomass of two year-old and three year-old parent ramets. Primary parent ramets affected shoot size through rhizome size because the rhizome stored critical resources. Our results showed that clonal growth in *Neosinocalamus affinis* was related to parent ramet size at the individual level indicating that shoot survival was most likely enhanced due to the higher availability of resources for investment into new shoots.

Key words Parent ramet size, Size-dependence, Clonal growth, *Neosinocalamus affinis*

克隆植物是一个特殊的植物类群,它们可以通过克隆生长占据大面积生境,有利于对资源的利用。

在一定的时空范围内,通过根茎或匍匐茎相连的分株间存在生理整合作用,从而可以支持新分株在资源贫乏斑块中的成功定居(Hutchings & Bradbury, 1986;董鸣, 1999; 张称意等, 2001, Zhang *et al.*, 2002)。因此,克隆生长具有重要的生态适应意义。

植物的繁殖与某些关键资源的积累或是一些表征资源充足的生理状态的获得有关,大小则是衡量这些特征的一个重要指标(Pitelka *et al.*, 1985)。在植物的生活史中,生长、繁殖等功能对有限的资源始终存在竞争,同时植物的繁殖又依赖营养生长。植物个体大小与繁殖的关系研究主要集中在有性生殖方面(Weiner, 1988; Vavrek *et al.*, 1997; Mazer & Dawson, 2001; 刘左军等, 2002; Sletvold, 2003),而个体大小对克隆繁殖(克隆生长)的影响研究较少(Økland, 1995; Wijesinghe & Whigham, 1997)。目前母株大小对克隆生长的影响研究中,往往忽略了间隔物大小与母株大小的关系;同时,生殖投入是否会随着母株大小的增加而呈比例的增加或是否存在最佳的母株大小仍不明了。因此,本研究以高大的乔木状克隆植物慈竹(*Neosinocalamus affinis*)为对象,以基径和生物量同时指示母株大小,并深入分析它们对克隆生长的影响,这不仅有利于进一步揭示密集型根茎克隆植物的生态适应机制,而且对寻求竹类植物种群最佳质量和最大数量的生产实践具有重要的科学意义。

1 材料和方法

1.1 研究物种

慈竹是禾本科一次性开花结实的合轴型高大乔木状木质竹类,克隆生长在其种群繁殖中占有重要地位。瓷竹是我国栽培的主要经济竹类,在保护生态环境中也发挥着特殊的作用(钟章成和李睿, 1988; 苏智先, 1990; 苏智先等, 1991, 1994; 苏智先和钟章成, 1991)。

1.2 研究方法

研究样地位于四川省南充市西郊,该地的自然概况已有报道(苏智先等, 1991)。2000 年 5 月在慈竹林内选择 9 个生境较一致、面积为 10 m × 10 m 的固定样方。2000 年 6 月,竹笋出土起每周统计各样方中出笋数、退笋数和活笋数以及各样方中每一母株产生的竹笋数。10 月待竹笋长至林冠后,测定每个样方中所有母株的胸径、基径,并测量母株与成竹(即当年竹笋长成的未发枝叶的新竹)基部间的距离(即根茎长度)和测量根茎中部的直径(用根茎粗度

表示)。由于 2 龄和 3 龄母株生长最旺盛,且是主要的发笋竹,因此在各样方的阴面和阳面对 2 龄和 3 龄母株的每个径级(1 cm 为 1 个径级)各择伐 3 株,将样品 105 ℃ 杀青后,80 ℃ 烘至恒重,称量。求出胸径或基径和高度与总生物量的回归关系,并根据求出的关系估计样方中 2 龄和 3 龄母株的生物量。

分株年龄依据竹秆中部枝条的最大分枝级数判断(苏智先, 1990)。基于慈竹的生长特性和研究的方便,将当年生竹笋直接相连的母株称为一级母株,一级母株相连的上一级母株称为二级母株。母株的级别通过根茎的连接判断。文中涉及的母株都不包括当年长成的新竹。

1.3 统计分析

数据分析用 SPSS10.0 统计软件处理。用该软件中的 One-way ANOVA 进行单因素方差分析,若影响显著,再用 Duncan 法对平均值进行多重比较;采用 Independent-sample *t* 检验法检验样方 3 中不发笋母株和发 1 个笋母株的基径差异;用 Regression 分析母株大小与克隆生长参数的回归关系,并检验回归的显著度。用 *t* 检验法检验两个回归系数差异的显著度。

2 研究结果

2.1 2 龄和 3 龄母株的生物量模型

经拟合,最优的生物量模型如图 1 所示。2 龄和 3 龄母株生物量与基径的回归关系最显著,2 龄母株生物量与基径呈极显著的线性相关(图 1a),而 3 龄母株单株生物量随着基径的增加呈指数增长(图 1b)。

2.2 母株大小与成竹基径的关系

2.2.1 母株基径与成竹基径的关系

一级母株基径和二级母株基径与成竹基径都存在显著的线性回归关系(图 2a, b)。经 *t* 检验,一级母株基径与成竹基径回归直线的斜率显著大于二级母株与成竹基径回归直线的斜率($t = 2.460 > t_{0.05, 109} \approx 1.980$),这表明成竹基径随一级母株基径的增加而增加的速率要快得多。因为竹笋与一级母株之间有直接的根茎连接,生理整合作用的存在,使得它能分享一级母株贮藏的资源。

2.2.2 母株生物量与成竹基径的关系

以慈竹 2 龄和 3 龄母株平均单株生物量衡量母株大小时,它们与成竹基径都呈显著的正相关(图 3a, b)。不论以基径还是以平均单株生物量指示母株的个体大小,它们都与成竹基径呈显著的正相关,即可认为成竹基径大小受母株大小制约。

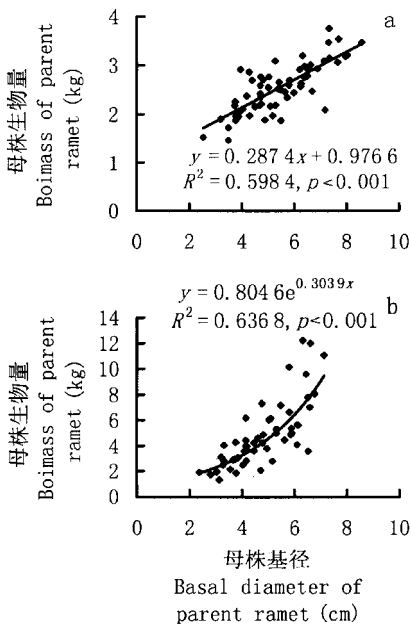


图1 2龄母株生物量(a)和3龄母株生物量(b)与其基径的相关关系

Fig.1 The correlative relationships between the biomass of two-year-old (a) and three-year-old (b) parent ramets and their basal diameter

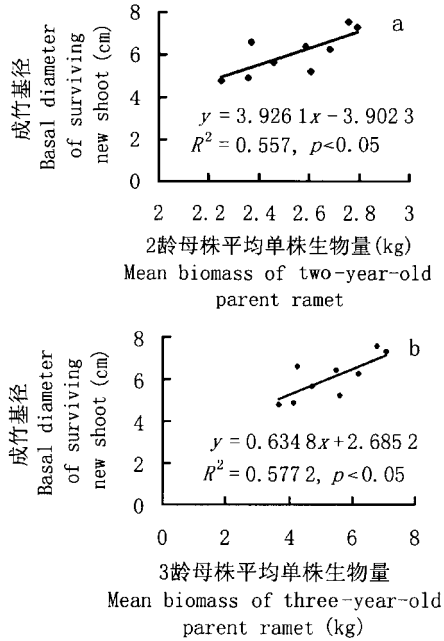


图3 2龄和3龄母株平均单株生物量与成竹基径的关系

Fig.3 The relationships between mean biomass of two-year-old (a) and three-year-old (b) parent ramet and basal diameter of surviving new shoot

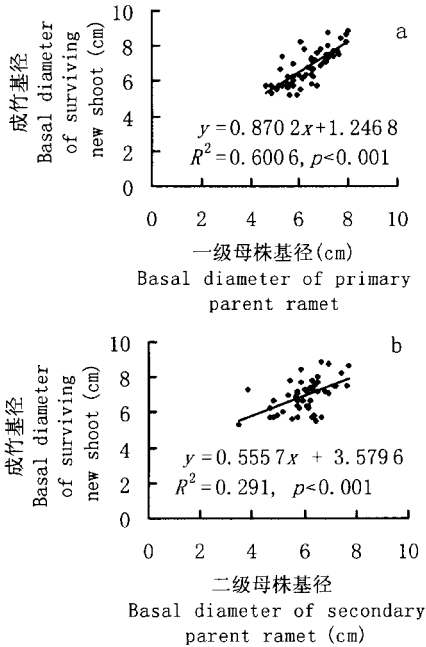


图2 慈竹一级母株(a)和二级母株(b)的基径与成竹基径的关系

Fig.2 The relationships between basal diameter of surviving new shoots and that of primary parent ramets (a) and secondary parent ramets (b) of *Neosinocalamus affinis*

2.3 母株大小对慈竹克隆繁殖的影响

不论以母株平均基径或一级母株基径,还是以2龄和3龄母株的平均单株生物量衡量慈竹母株的大小,9个样方的出笋数、退笋数和活笋数与母株大

小都无显著的线性相关($p > 0.05$),这3个参数可能与样方中母株数量或母株总生物量有关。

2.4 母株基径与其发笋数量的关系

通过多重比较的 Duncan 检验和独立样本的 t 检验可知,9个固定样方中有5个样方发1个笋和发2个以上笋母株以及未发笋母株的基径间存在显著或极显著差异(图4A)。样方1和样方2中发2个以上笋母株的基径显著大于未发笋母株;样方6和样方8中,发2个以上笋母株的基径显著大于其它两种情况;样方9中发笋母株的基径显著大于未发笋母株。总体而言,未发笋的母株基径明显小于发笋母株($F = 14.992, p < 0.001$)。发笋母株最小基径是3.12 cm,最大基径为8.02 cm。但是,发1个笋与发2个以上笋母株的基径差异不显著(图4B)。说明母株发笋的个数并不是随其基径的增加而呈正比增加的。

2.5 母株大小对横向间隔物——根茎大小的影响

2.5.1 一级母株基径对根茎长度和粗度的影响

在克隆生长过程,间隔物的生长将影响分株的水平空间放置,进而影响克隆植物对必需资源的摄取。根茎是慈竹的横向间隔物,母株与子分株通过根茎保持形体连接。从回归方程可知,母株大小与竹笋的根茎长度和粗度相关性极显著($p < 0.001$),

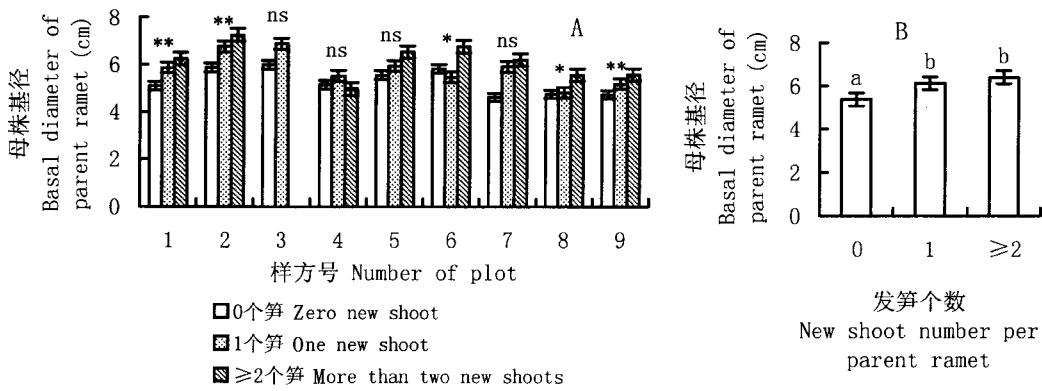


图 4 慈竹单个母株的发笋个数与基径的关系

Fig.4 The relationships between the number of new shoots and basal diameter of parent ramet of *Neosinocalamus affinis*

A: 显著度水平 Significance levels *: $p < 0.05$ **: $p < 0.01$ ns: 不显著 Not significant B: 相同字母标记的为 $p < 0.05$ 水平无显著差异 The bars sharing the same letter are similar at $p < 0.05$

而竹笋基径又与根茎粗度呈极显著正相关($p < 0.001$)。随着母株大小的增加,根茎增长、加粗,从而使竹笋大小增加(图 5)。

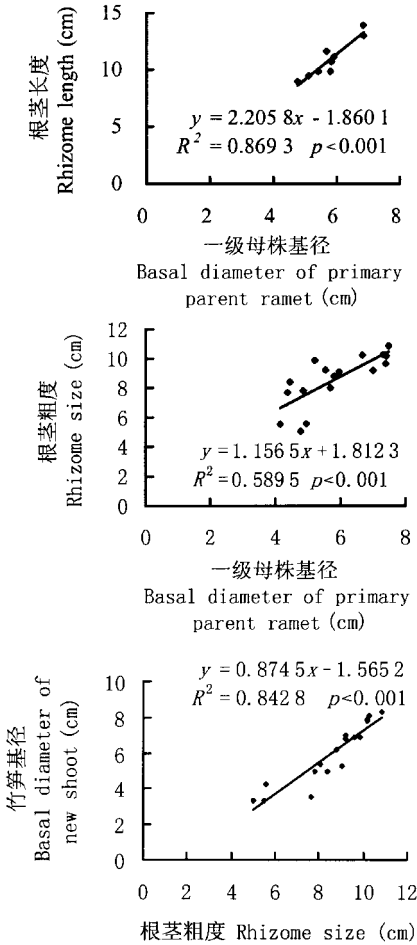


图 5 一级母株基径与根茎大小以及根茎粗度与竹笋基径的关系

Fig.5 The relationships between rhizome size and basal diameter of primary parent ramet and basal diameter of new shoot

2.5.2 2 龄和 3 龄母株生物量对根茎长度的影响

与一级母株基径一样,2 龄和 3 龄母株平均单株生物量也对慈竹根茎长度具有极显著的影响($p < 0.01$)(图 6),二者具有显著的线性相关。母株平均单株生物量越大,慈竹母株与竹笋间的根茎越长。

综上所述,慈竹母株大小对其根茎的影响显著,即慈竹根茎大小也是受母株大小制约的。母株越大,传输到根茎中的光合产物越多,光合产物在根茎中的贮藏有利于竹笋的生长,即一级母株通过调节根茎大小影响竹笋的生长。

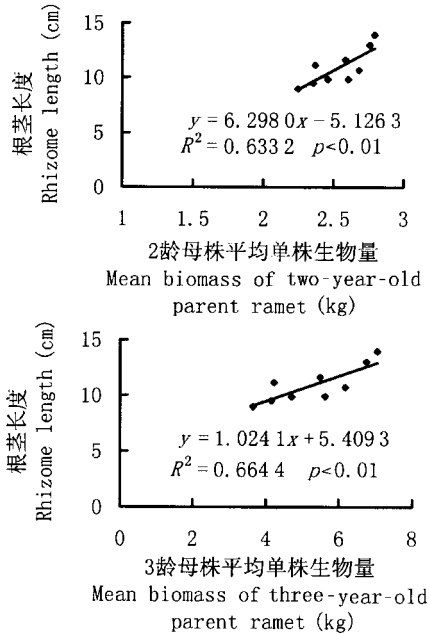


图 6 2 龄和 3 龄母株平均单株生物量与根茎长度的关系

Fig.6 The relationships between two-year-old and three-year-old parent ramet and rhizome length

3 讨 论

3.1 克隆生长受大小制约的生态学意义

不论以基径还是以生物量衡量慈竹母株的大小,它们与新竹笋产生、竹笋大小和根茎大小等克隆生长特征呈显著正相关,而与种群动态无显著线性相关,反映出慈竹的克隆生长在个体水平上具有大小依赖性。这同矮小维管束克隆植物 *Hylocomium splendens* 和苔藓克隆植物 *Uvularia perfoliata* 相似 (Økland, 1995; Wijesinghe & Whigham, 1997)。由于母株基径与生物量显著相关 (图 1), 它们对克隆生长的影响是一致的。大小吸收关系 (Size-uptake relationships, SURs) 描述了植物对资源的获取速率与个体大小之间的关系。应用此关系可以证实存在竞争的植物种群中, 植物对资源的获取具有大小依赖性: 不管考虑大小的哪一方面, 如根的生物量、根的长度、根的表面积、根尖数量, 地下部分对 N 等营养元素的吸收是大小对称的 (Size symmetric); 植物对光的截获与植株的生物量也是大小对称的 (Bertson & Wayne, 2000)。植物的繁殖将消耗其大量营养物质, 那么植物的繁殖行为 (包括克隆生长) 也应该是大小对称的。竹类植物在竹笋期无叶无根, 其生长和定居几乎完全依赖母株的资源供应 (Ueda, 1960)。母株越大, 光合能力和营养吸收能力强, 个体储备的物质和能量越多, 能为克隆后代的生长提供更多的营养, 增加新分株成功建植的可能性, 从而增加了资源投资的有效性。另外, 较大的分株个体在种内和种间竞争中处于优势, 这对整个种群的繁衍将产生深远的影响。因此, 受大小制约的克隆生长具有重要的生态适应意义。

3.2 母株大小与产生竹笋数的关系

研究 9 个固定样方中母株的基径与其发笋数的关系表明, 发笋母株的基径与未发笋母株间差异显著。说明与植物的有性生殖一样, 慈竹的克隆繁殖也存在一个大小阈值, 因为竹笋的产生需要消耗大量的物质和能量, 只有当母株积累的物质和能量达到或超过某一个阈值才能产生竹笋。先前的研究还认为, 当植物的大小超过其生殖阈值, 植物体越大, 生殖产量越高 (Bullock *et al.*, 1994; Wijesinghe & Whigham, 1997), 但本文的研究则显示母株发笋的个数并不是随着其大小的增加而呈比例增加的, 最佳的母株基径约为 6.1 cm。这可能是因为慈竹母株储藏的资源有限, 在竹笋数量增多和竹笋大小增加之间存在权衡 (Trade-offs), 要保证后代分株的质量,

就必须控制竹笋数量。而在种群水平, 样方中慈竹的出笋数和活笋数与母株个体大小无显著的线性相关, 它们可能与整个样方中所有母株总的个体大小相关。

3.3 不同级别母株对竹笋大小的影响

母株的级别反映了它们与竹笋的关系, 也在一定程度上反映了它们之间生理整合作用的程度。虽然一级母株基径和二级母株基径与成竹基径都存在显著的线性回归关系, 但是成竹基径随一级母株基径的增加快于随二级母株基径的增加。说明一级母株对竹笋的影响较二级母株大。这可能是因为慈竹一年发笋一次, 竹笋的二级母株一般大于 3 龄, 3 年以上的慈竹其根茎由于细胞壁的木质化, 逐渐失去了淀粉储藏和水分运输等作用 (钟章成和李睿, 1988)。二级母株与一级母株和竹笋间的生理整合作用因此受到很大的限制, 尽管三者保持形体连接。一级母株将其获取的资源主要与新竹笋共享, 从而可提高竹笋的存活率。

3.4 母株大小对横向间隔物——根茎大小的影响

克隆植物的根茎主要有两大功能: 一是在异质性生境中选择性放置克隆分株, 表现出较强的形态可塑性, 从而实现资源的觅养 (Huber-Sannwald *et al.*, 1998; Kleijun & van Groenendaal, 1999); 二是贮藏可用于更新的芽和碳水化合物 (Dong & de Kroon, 1994; Dong & Pierdominici, 1995; 张称意等, 2001; Zhang *et al.*, 2002)。慈竹的根茎较短, 克隆繁殖周期较长, 使得它对水平空间的占据受到限制, 在一个较小的范围内, 生境的异质性程度较小。慈竹根茎连接的保持, 主要是确保分株的更新和存活, 而不是在环境中获得资源的觅养。根茎的贮藏功能有助于竹笋的萌发和生长以及维持休眠芽的长期存活, 有利于竹笋受到人为或昆虫破坏后能迅速恢复, 以确保克隆生长的正常进行, 从而提高基株的适合度。当根茎主要充当贮藏器官时, 基株必须首先尽可能地满足地上资源吸收结构和地下资源吸收结构的生长, 在资源供应允许的情况下才开始根茎的生长 (Dong & de Kroon, 1994)。本研究中, 根茎大小是受母株大小制约的, 母株越大, 才能制造更多的光合产物转移给根茎, 根茎在光合同化物上接受母株的支持。本研究还发现根茎的粗度与相连竹笋的基径呈显著正相关。这暗示着母株是通过影响根茎进而影响竹笋的生长发育。可以推断根茎对慈竹克隆种群的维持、更新和发展等方面都起着非常重要的作用。

总之, 慈竹母株大小, 通过影响后代分株的产

生、竹笋大小和间隔物大小进而对整个克隆种群产生长期的影响。大的母株能产生较大、较多的克隆分株, 而且还能投资更多的生物量给根茎。在生产实践中, 宜先伐小径竹。要全面认识竹笋和母株之间的相互关系, 还需要研究竹笋对母株生长的影响。

参 考 文 献

- Berntson GM, Wayne PM (2000). Characterizing the size dependence of resource acquisition within crowded plant populations. *Ecology*, 81, 1072–1085.
- Bullock JM, Clear Hill B, Silvertown J (1994). Demography of *Cirsium vulgare* in a grazing experiment. *Journal of Ecology*, 82, 101–111.
- Dong M, de Kroon H (1994). Plasticity in morphology and biomass allocation in *Cynodon dactylon*, a grass species forming stolons and rhizomes. *Oikos*, 70, 99–106.
- Dong M, Pierdominici MG (1995). Morphology and growth of stolons and rhizomes in three clonal grasses, as affected different light supply. *Vegetatio*, 116, 25–32.
- Dong M (董 鸣) (1999). Effects of severing rhizome on clonal growth in rhizomatous grass species *Psammochloa villosa* and *Leymus secalinus*. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 41, 194–198. (in Chinese with English abstract)
- Huber-Sannwald E, Pyke DA, Caldwell MM, Durham S (1998). Effects of nutrient patches and root systems on the clonal plasticity of a rhizomatous grass. *Ecology*, 79, 2267–2280.
- Hutchings MJ, Bradbury IK (1986). Ecological perspectives on clonal perennial herbs. *BioScience*, 36, 178–182.
- Kleijn D, van Groenendael JM (1999). The exploitation of heterogeneity by a clonal plant in habitats with contrasting productivity levels. *Journal of Ecology*, 87, 873–884.
- Liu ZJ (刘左军), Du GZ (杜国祯), Chen JK (陈家宽) (2002). Size-dependent reproductive allocation of *Ligularia virgaurea* in different habitats. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 26, 44–50. (in Chinese with English abstract)
- Mazer SJ, Dawson KA (2001). Size-dependent sex allocation within flowers of the annual herb *Clarkia unguiculata* (Onagraceae) ontogenetic and among-plant variation. *American Journal of Botany*, 88, 819–831.
- Økland RH (1995). Population biology of the clonal moss *Hylocomium splendens* in Norwegian boreal spruce forests. I. Demography. *Journal of Ecology*, 83, 697–712.
- Pitelka LF, Ashmun JW, Brown RL (1985). The relationships between seasonal variation in light intensity, ramet size, and sexual reproduction in natural and experimental populations of *Aster acuminatus* (Compositae). *American Journal of Botany*, 72, 311–319.
- Sletvold N (2003). Effects of plant size on reproductive output and offspring performance in the facultative biennial *Digitalis purpurea*. *Journal of Ecology*, 90, 958–966.
- Su ZX (苏智先) (1990). Primary study of on the age of *Neosinocalamus affinis* at Jinyun Mountain, Chongqing. *Journal of Bamboo Research* (竹子研究汇刊), 9(2), 47–55. (in Chinese)
- Su ZX (苏智先), Cai XM (蔡晓明), Zuo YF (左玉芬) (1991). A primary study on the photosynthetic ecology in *Neosinocalamus affinis* clonal population. *Journal of Sichuan Teachers College* (Natural Sciences Edition) (四川师范学院学报(自然科学版)), 12, 352–357. (in Chinese with English abstract)
- Su ZX (苏智先), Zhong ZC (钟章成) (1991). Studies on the biomass structure of *Neosinocalamus affinis* population in Jinyun mountain. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica* (植物生态学与地植物学学报), 15, 240–252. (in Chinese with English abstract)
- Su ZX (苏智先), Zhong ZC (钟章成), Liao YM (廖咏梅), Huang YP (黄焰平), Mou DJ (牟德俊) (1994). Studies on energy dynamics of *Neosinocalamus affinis* clonal population. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 14, 142–148. (in Chinese with English abstract)
- Ueda K (1960). Studies on the physiology of bamboo, with reference to practical application. *Bulletin of the Kyoto University of Forestry*, 30, 1–169.
- Vavrek MC, McGraw JB, Yang HS (1997). Within-population variation in demography of *Taraxacum officinale*: season- and size-dependent survival, growth and reproduction. *Journal of Ecology*, 85, 277–287.
- Weiner J (1988). The influence of competition on plant reproduction. In: Lovett-Doust J, Lovett-Doust L eds. *Plant Reproductive Ecology: Patterns and Strategies*. Oxford University Press, Oxford, 228–245.
- Wijesinghe DK, Whigham DF (1997). Costs of producing clonal offspring and the effects of plant size on population dynamics of the woodland herb *Uvularia perfoliata* (Liliaceae). *Journal of Ecology*, 85, 907–919.
- Zhang CY (张称意), Yang C (杨持), Dong M (董 鸣) (2001). The clonal integration of photosynthates in the rhizomatous half-shrub *Hedysarum laeve*. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 21, 1986–1993. (in Chinese with English abstract)
- Zhang CY, Yang C, Dong M (2002). Clonal integration and its ecological significance in *Hedysarum laeve*, a rhizomatous shrub in Mu Us Sandland. *Journal of Plant Research*, 115, 113–118.
- Zhong ZC (钟章成), Li R (李睿) (1988). Ecological study on *Sinocalamus affinis*. In: Zhong ZC (钟章成) ed. *Ecological Study on Evergreen Broadleaved Forest* (常绿阔叶林生态学研究). Southwest China Normal University Press, Chongqing, 213–233. (in Chinese with English abstract)