

濒危植物朝鲜崖柏克隆种群可塑性及其对土壤条件的响应

尹航 金慧* 赵莹 刘丽杰 秦立武 贾翔 王超 李冰岩

(长白山科学研究院, 长白山生物群落与生物多样性吉林省联合重点实验室, 吉林延边 133613)

摘要 朝鲜崖柏为长白山植物区系特有树种, 是国家Ⅱ级重点保护的珍稀濒危植物。通过调查长白山区天然分布朝鲜崖柏种群的生境条件和克隆构件的形态学指标, 分析了朝鲜崖柏克隆种群特征, 并基于构件理论, 采用灰色关联及通径分析方法, 对种群构件与土壤因子的关系进行研究。结果表明: 1) 朝鲜崖柏克隆种群具有较强的表型可塑性, 分布于暗针叶林下的朝鲜崖柏克隆种群分株间隔子长、地上扩张域、分株间距高于朝鲜崖柏纯林群落, 种群构件变异性较高。2) 朝鲜崖柏克隆生长格局介于密集型和游击型之间, 具有快速克隆扩张能力和明显的斑块状。在土壤贫瘠的纯林群落内, 种群更趋近于密集型分布; 在土壤条件较好的暗针叶林下, 更趋于游击型分布。3) 朝鲜崖柏克隆种群生长对土壤异质性的响应具有特殊性, 土壤水分是影响朝鲜崖柏种群扩张的最关键因子, 土壤 pH 值、土壤腐殖酸、土壤速效磷、土壤速效钾是影响朝鲜崖柏克隆种群构件较重要的因子。4) 土壤养分直接影响克隆植物构件特征及生态适应对策, 各克隆分株构件受土壤养分影响的排序为速效磷>速效钾>有机质>全氮。

关键词 朝鲜崖柏; 克隆种群; 构件结构; 土壤; 灰色关联

Clonal population plasticity of endangered plant species *Thuja koraiensis* and its response to soil factors. YIN Hang, JIN Hui*, ZHAO Ying, LIU Li-jie, QIN Li-wu, JIA Xiang, WANG Chao, LI Bing-yan (Jilin Provincial Joint Key Laboratory of Changbai Mountain Biocoenosis and Biodiversity, Changbaishan Academy of Sciences, Yanbian 133613, Jilin, China).

Abstract: *Thuja koraiensis*, an endemic tree species in the Changbai Mountain, is listed as the China's national second-level protected plant species. In this study, we investigated the habitat conditions and morphological indices of the naturally distributed *T. koraiensis* population in Changbai Mountain, to analyze its clonal population characteristics. We used grey relational analysis and path analysis to examine the relationship between population modules and soil factors based on the module theory. The results showed that: (1) The clonal population of *T. koraiensis* had strong phenotypic plasticity. The clonal population with patches distributed under dark coniferous forests had longer spacer length, larger aboveground expansion domain, higher ramet spacing than the population in *T. koraiensis* pure forest. The population modules had higher variability. (2) The clonal growth pattern of *T. koraiensis* was between intensive and guerrilla type. It had rapid clonal expansion ability and obvious patch distribution. In the pure forest community with nutrient-poor soil, the clonal growth pattern was closer to the intensive distribution. Under the dark coniferous forest with better soil conditions, the clonal growth pattern tended to be guerrilla distribution. (3) The response of *T. koraiensis* clonal population growth to soil heterogeneity was specific. Soil moisture was the most important factor affecting the expansion of *T. koraiensis* population. Soil pH, soil humic acid, soil available phosphorus, and soil available potassium were important factors affecting the clonal population modules of *T. koraiensis*. (4) Soil nutrients

吉林省科技发展规划项目(20180101017JC/20150204007SF)资助。

收稿日期: 2018-05-29 接受日期: 2018-11-29

* 通讯作者 E-mail: fivecl10jinhui@163.com

directly affected the characteristics of clonal modules and ecological adaptation strategies. The soil nutrients affecting each clonal module were in order of soil available phosphorus > soil available potassium > soil organic matter > soil total nitrogen.

Key words: *Thuja koraiensis*; clonal population; module structure; soil; grey relation.

植物的克隆生长使一个有性生殖产生的合子(即基株)具有众多遗传上相同的独立新个体,即克隆分株,分株间不同的连接方式,形成植株不同的克隆构型(Evans, 1992; 周资行等, 2014), 亦称为克隆分株种群的空间格局, 是植物在进化过程中形成与利用环境异质能力相关的性状(董鸣等, 1999)。克隆植物由于具有克隆整合、克隆分工、克隆觅食行为等特性, 被认为比非克隆植物对环境异质性具有更强的适应能力(董鸣, 2011; 叶子奇等, 2018), 异质环境下植物通过克隆构型可塑性变化来获取生存对策, 最终在空间上表现出异质性分布格局的过程(董鸣等, 1996)。克隆植物表型可塑性在某种程度上是构件数量和大小对不同资源水平的反应, 这种反应将决定分株个体在小生境内株高、根状茎长、间隔子长度等克隆器官的形态学特征, 进而引起分株种群特征的变化(Hutchings *et al.*, 1994; 宋明华等, 2002)。从克隆种群表型可塑性对异质资源的响应入手来研究种群构件结构, 能更全面地获得关于克隆种群的构件信息。目前, 在克隆植物生态学研究领域已经得到广泛应用, 并取得了丰硕的成果(Song *et al.*, 2002; 何维明等, 2002; 朱丽洁等, 2012)。

土壤作为影响植物生长和繁殖的重要环境资源, 土壤养分水平可以创造强的选择压力, 从而改变植株生长特征和克隆构件的形态, 在一定程度上, 土壤条件能够更加清楚地反映在自然条件下植物种群构件分化的生态适应性(金慧等, 2017)。因此, 通过研究克隆植物构件种群特征及其对土壤因子的响应, 可深入探讨克隆植物种群的生态适应机理, 对于资源保护和利用具有重要的生态学意义。

朝鲜崖柏(*Thuja koraiensis*)又名长白侧柏, 柏科崖柏属常绿乔木, 属于典型的木本根茎型克隆植物, 是长白山植物区系的特有树种(王戈戎等, 2017)。自然分布区异常狭窄, 仅现于长白山西南坡狭小地带(尹航等, 2016), 呈小斑块状分布, 被《中国物种红色名录》定为濒危种(汪松等, 2004), 属国家Ⅱ级重点保护植物。近年来, 受太行崖柏热炒的影响, 朝鲜崖柏乱砍乱罚现象也日趋严重, 野生资源数量急剧锐减, 濒危程度进一步加剧。由于长白山特殊气

候条件, 朝鲜崖柏结实率低, 实生苗少, 其野生种群主要靠克隆繁殖来维持种群生存和发展。迄今为止, 对朝鲜崖柏的研究大部分集中于群落生态、化学成分分析及繁育技术等方面(杨智蕴等, 1994; 戚继忠等, 1995; 孟繁华, 1997; 尹航等, 2013), 对克隆种群构件、种群繁衍规律及影响因素等研究尚未见报道。

本文通过对不同生境的朝鲜崖柏克隆种群分株生长的形态学特征和土壤因子进行调查, 拟解决如下问题: (1) 不同生境条件下, 朝鲜崖柏克隆分株构件是否存在差异, 克隆分株生长格局如何; (2) 克隆种群构件结构对土壤条件的可塑性, 影响种群克隆构件变化的关键土壤因子。以期深入了解朝鲜崖柏种群的克隆生长适应机制, 探求朝鲜崖柏资源的保护策略。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区地处吉林长白山国家级自然保护区南坡(41°24'N—41°47'N, 127°55'E—128°11'E), 海拔1400~2000 m。属温带大陆性山地季风气候, 冬季寒冷而漫长, 夏季温暖多雨而短暂, 年降雨量750 mm左右。土壤主要为棕色森林土、暗棕色森林土、白浆土, 局部地区有草甸土。该地区海拔高, 气候多变, 植被类型呈现垂直分带现象, 自下而上依次为针阔混交林带、暗针叶林带、岳桦林带、高山苔原带。

本文以分布于长白山南坡的朝鲜崖柏作为研究对象, 朝鲜崖柏为典型的根茎克隆植物, 具有特殊的个体形态, 萌生能力强, 野生种群主要采用根茎压条方式进行克隆生长, 被土埋覆盖后产生不定根形成向数个方向上延伸的有多个形体相连的分株构成的植株结构。经实地调查, 根据现实朝鲜崖柏种群分布群落的林木组成、外貌和生境特征, 天然朝鲜崖柏种群主要分布在暗针叶林带和岳桦林带。在海拔1850 m的范围内, 片状分布一处面积2350 m²的朝鲜崖柏为单优物种的纯林群落, 伴生有少量岳桦、花楸树。其余以小斑块状混交于暗针叶林下。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置与构件统计 在朝鲜崖柏种群分

表 1 调查样地描述
Table 1 Description of the sampling plots

林分类型	样地	海拔 (m)	经度 (E)	纬度 (N)	郁闭度 (%)	坡度 (°)	坡向	乔木层优势种
暗针叶林	P1	1476	128°06′	41°47′	85	9	东南	朝鲜崖柏、臭冷杉
暗针叶林	P2	1520	127°56′	41°46′	75	1	东南	臭冷杉、花楷槭、花楸树、鱼鳞云杉、岳桦
纯林群落	P3	1853	127°56′	41°45′	5	19	南坡	朝鲜崖柏

布的群落,利用 GPS 定位,记录样地外貌特点、海拔、经纬度、群落状况等。调查样地概况见表 1。在自然状态下,不同的群落内随机选取 15 株成年朝鲜崖柏基株,测计每个朝鲜崖柏无性系地上扩张域(克隆种群地上部分范围)、基株地径、基株株高、基株冠幅、分株数(独立地上主茎)、分株地径、分株高度、分株冠幅、间隔子长(分株距基株长度)、分株间距等构件特征。

1.2.2 克隆分株生长格局 分株密度:分株密度的计算,不以样地面积为基础,而尝试以朝鲜崖柏克隆种群地上扩张域为底数,更好地反映小尺度下克隆种群微生境特征(周资行等,2014)。

分株平均密度 =
$$\frac{\sum (\text{分株数} / \text{地上扩张域})}{n}$$

式中,分株数为朝鲜崖柏的克隆分株总和, n 为样地内选测的朝鲜崖柏无性系个数。

间隔子长度频率:分析 P1、P2、P3 样地朝鲜崖柏间隔子长度频率,判断频率分布特征,用 Kruskal Wallis 法进行比较,判断生境内部克隆构件的变化差异(周资行等,2014)。

体斥效应 v 值:随机行走模型是对植物克隆生长的有效的近似描述,结合自回避行走模型确定朝鲜崖柏克隆生长格局,计算体斥效应 v 值(李镇清,1999;周资行等,2014)。

$$v = \frac{\ln \frac{[E(R^2)]^{\frac{1}{2}}}{E(L)}}{\ln n} \quad \left(\frac{1}{2} \leq v \leq 1 \right)$$

式中,假设朝鲜崖柏扩张域内资源环境同质,则 $E(L)$ 为分株间距的算术平均。 v 值代表体斥效应,等于期望的位移值 $E(R)$ 与期望的步长值之比的对数与潜在克隆分株数的对数之比。当 $v=1/2$ 时,植株体斥效应最小且非密度制约,属于密集型;当 $v=1$ 时,对应一维自回避行走模型,属于游击型。

1.2.3 土壤因子测定 采用梅花形布点法在每个调查样地内随机设置 6 处采样点,利用环刀(100

cm³)采集表层土壤后混合,室内自然风干,过 2 mm 孔径的土壤筛后,进行土壤成分分析。测定指标有土壤含水量、富里酸碳量、速效磷、pH 值(水浸)、速效钾、有机质、胡敏酸碳量、全氮,分析方法参照《土壤农业化学分析方法》(鲁如坤,2000)。

1.2.4 数据处理与分析 将朝鲜崖柏克隆种群分株构件作为自变量,选测基株地径、分株地径、基株冠幅、分株冠幅、基株株高、分株株高、间隔子长、地上扩张域、分株间距等指标参数,各数据分别记作 $X_i(i=1,2,3,\cdots,9)$ 。计测土壤因子作为因变量,分别为土壤含水量、pH 值(水浸)、胡敏酸碳量、富里酸碳量、有机质、速效钾、速效磷、全氮,记作 $Y_j(j=1,2,3\cdots,8)$ 。将 X_i 定义为母数列,以 Y_j 为比较数列,将原始数据经标准化处理,进行灰色关联和通径分析,综合讨论朝鲜崖柏克隆种群的生态适应对策。

以上数据处理应用 Microsoft Excel 2007、DPS 9.5和 SPSS 17.0 专业软件完成。

2 结果与分析

2.1 克隆生长格局

2.1.1 克隆分株构件分化 朝鲜崖柏种群属于根茎型克隆植物,种群对异质环境的生态适应性主要表现在分株构件的可塑性变化上。表 2 显示,异质环境下朝鲜崖柏种群构件个体组织发生一定变化,表现出较强的形态可塑性。

P3 样地朝鲜崖柏种群的平均分株数、基株地径、分株地径、基株冠幅、分株冠幅、基株株高、分株株高都显著高于 P1、P2 样地($P<0.01$);P3 样地种群分株的间隔子长、地上扩张域、分株间距低于 P1、P2 样地,差异未达到显著水平。从调查数据看,纯林群落内朝鲜崖柏基株最大分株数为 8 株,地上扩张域最大 63.65 m²,间隔子长最长 4.5 m;分布于暗针叶林下的混交群落朝鲜崖柏最大分株数为 13 株;地上扩张域最大 247.22 m²,间隔子长最长 8.871 m。变异系数显示,朝鲜崖柏种群克隆分株构件在混交群落具有较高的变异性;在纯林群落变异系数较小,

表 2 朝鲜崖柏克隆分株构件的数量特征
Table 2 Quantitative characteristics of ramet modules of *Thuja koraiensis*

样地	特征值	分株数 (株)	基株地径 (cm)	分株地径 (cm)	基株冠幅 (m ²)	分株冠幅 (m ²)	基株株高 (m)	分株株高 (m)	间隔子长 (m)	地上 扩张域(m ²)	分株间距 (m)
P1	max	13	5.60	7.00	4.83	2.40	3.50	1.30	8.87	247.22	6.28
	min	1	0.50	0.20	0.13	0.01	0.40	0.10	0.10	0.031	0.03
	mean	4.53b	2.21a	1.10c	1.19b	0.32b	1.15b	0.47c	1.87a	42.62a	0.80a
	SE	0.792	0.363	0.27	0.32	0.11	0.21	0.06	0.367	18.578	0.13
	CV	0.175	0.164	0.245	0.269	0.344	0.183	0.128	0.196	0.436	0.163
P2	max	9	6.70	6.00	2.88	2.91	1.95	2.35	8.53	228.35	7.39
	min	2	0.40	0.90	0.03	0.08	0.14	0.30	0.14	0.06	0.07
	mean	4.20b	3.52b	2.06b	1.39b	0.59b	1.16b	0.98b	2.07a	34.44a	0.86a
	SE	0.618	0.22	0.13	0.24	0.08	0.11	0.07	0.527	14.44	0.16
	CV	0.147	0.063	0.063	0.173	0.136	0.095	0.071	0.255	0.419	0.186
P3	max	8	6.70	5.20	5.50	4.56	2.50	1.90	4.50	63.65	3.50
	min	1	2.60	0.90	1.17	0.07	1.10	0.90	0.22	0.16	0.03
	mean	5.31a	5.13c	2.94a	3.38a	1.60a	1.79a	1.52a	1.16a	8.96a	0.74a
	SE	0.696	0.26	0.19	0.35	0.17	0.08	0.06	0.22	3.63	0.14
	CV	0.131	0.051	0.065	0.104	0.106	0.045	0.039	0.190	0.405	0.189

式中 max 代表最大值;min 代表最小值;mean 代表平均值;SE 代表标准误差;CV 代表变异系数($CV=SE/\text{mean}$)。小写字母代表 $P<0.05$ 差异显著性。

变异性较低。

2.1.2 间隔子长分布频率 朝鲜崖柏克隆分株间隔子长分布频率见图 1,P1、P2、P3 样地内间隔子长度分别为 1.87、2.07、1.16 m。P1 样地间隔子长分布的偏斜度 Skewness 值 = 1.252,P2 样地 Skewness 值 = 1.622,P3 样地 Skewness 值 = 1.849,表现为 $P1<P2<P3$,表明 P1 样地分株种群会产生较多长的间隔物,间隔子长更接近于正态分布,分株延伸距离较远;相对分布于暗针叶林下的混交群落,朝鲜崖柏纯林群落内分株种群会产生大量较短的间隔物,分株延伸距离较近。

2.1.3 分株密度、分株强度、体斥效应 v 值 分株强度的大小决定克隆植物利用资源的能力,P3 样地比 P1、P2 样地具有较大的分株密度和分株强度。结合分株间距,说明纯林群落资源更有利于朝鲜崖

柏克隆种群的生长,指示着朝鲜崖柏克隆分株类似于动物获取斑块性分布食物的觅食行为。在混交群落,克隆分株数量减少,分株密度减小,分株间距增大,以 P2 样地表现最为明显。

综合自回避行走模型确定朝鲜崖柏种群克隆生长格局,统计体斥效应 v 值如表 3 所示,体斥效应 v 值 $P1>P2>P3>1/2$,克隆生长格局均介于密集型和游击型之间。P1 样地体斥效应 v 值 = 0.914,趋近于 1,克隆种群更趋近游击型生长格局;P3 样地体斥效应 v 值 = 0.671,朝鲜崖柏纯林群落较混交群落相比,更趋于密集型,呈聚集分布。这与分株密度、分株强度的结论相吻合。

2.2 朝鲜崖柏群落土壤特征

朝鲜崖柏群落土壤特征分析见表 4,P3 样地土壤各项特征值均低于 P1、P2 样地,尤其是土壤有机

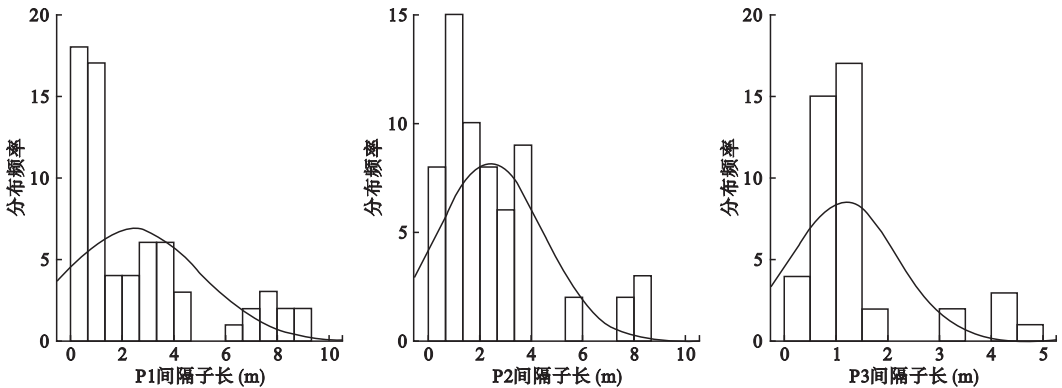


图 1 朝鲜崖柏克隆分株间隔子长频率
Fig.1 Frequency of spacer length of clonal ramet of *Thuja koraiensis*

表 3 克隆植株分株密度、分株强度、体斥效应
Table 3 Ramet density, ramet strength and body repellent effect of cloned plants

样地	分株密度	分株强度	体斥效应 ν 值
P1	1.486	4.533	0.914
P2	0.320	4.200	0.782
P3	1.615	5.310	0.671

质、土壤 pH 值已达到 $P<0.05$ 的显著水平。P3 样地位于长白山南坡海拔 1853 m 的五十岗附近,朝鲜崖柏成片分布在山上腹或山脊,坡度大,树种组成单一,土壤发育程度相对较低,土层薄,土壤贫瘠。

2.3 种群构件结构与土壤因子的灰色关联度

从构件结构与土壤特征的相互关系入手,运用灰色系统理论分析土壤对朝鲜崖柏克隆种群构件的影响,理论上有据可依,实践中切实可行,可从量的角度反映土壤因子对不同种群构件结构的重要程度。

灰色关联分析结果显示种群构件与各土壤因子的关联表现出一定规律(表 5)。土壤含水量是影响朝鲜崖柏种群构件的最关键因子;土壤 pH 值(水浸)、土壤腐殖酸(胡敏酸碳量、富里酸碳量)、土壤速效磷、土壤速效钾是影响朝鲜崖柏克隆种群构件较重要的因子;关联度最小的是土壤全氮。

2.4 直接和间接通径系数分析

土壤有机质、氮、磷、钾是植物生长的主要养分元素,为进一步分析土壤养分条件对朝鲜崖柏克隆种群构件结构的具体关联趋同特征,采用通径分析法量化种群构件结构对土壤养分(有机质、速效磷、速效钾、全氮)的直接和间接效应(表 6)。

土壤有机质对间隔子长具有强烈的直接作用(直接通径系数为 5.073),绝大部分被反向间接作用所抵消(间接通径系数达到-4.976),间隔子长通过影响分株地上扩张域、分株间距等对土壤有机质

表 4 土壤特征质量分数
Table 4 Mass fraction of soil indicator

土壤指标	样地		
	P1	P2	P3
pH(水浸)	5.39±0.03 a	4.55±0.01 b	4.27±0.04 c
土壤含水量(%)	2.52±0.74 a	1.01±0.00 a	1.00±0.06 a
有机质(g·kg ⁻¹)	305.89±19.59 a	309.15±6.22 a	243.71±22.97 a
全氮(mg·kg ⁻¹)	1.86±0.16 a	2.12±0.06 a	1.34±0.44 a
速效磷(mg·kg ⁻¹)	21.23±3.78 a	25.30±1.94 a	19.29±1.64 a
速效钾(mg·kg ⁻¹)	169.8±8.7 a	157.1±30.1 a	141.1±25.4 a
胡敏酸(g·kg ⁻¹)	6.02±0.49 a	5.56±0.14 a	4.20±1.66 a
富里酸(g·kg ⁻¹)	44.73±4.82 a	33.40±2.65 ab	24.57±1.47 b

同列字母代表 $P<0.05$ 差异显著性。

表 5 种群构件结构与土壤特征的灰色关联度
Table 5 Gray correlation analysis among the modules of clonal population factors and soil factors

因子	Y1	Y2	Y3	Y4	Y5	Y6	Y7	Y8
X1	0.465	0.362	0.421	0.365	0.356	0.377	0.408	0.286
X2	0.466	0.400	0.350	0.433	0.385	0.326	0.440	0.299
X3	0.461	0.415	0.419	0.462	0.335	0.346	0.415	0.324
X4	0.564	0.379	0.361	0.430	0.366	0.370	0.394	0.253
X5	0.438	0.370	0.355	0.426	0.369	0.352	0.430	0.311
X6	0.411	0.344	0.454	0.335	0.327	0.386	0.380	0.301
X7	0.448	0.416	0.358	0.426	0.337	0.308	0.393	0.271
X8	0.585	0.453	0.350	0.420	0.355	0.397	0.444	0.289
X9	0.599	0.423	0.406	0.418	0.354	0.404	0.417	0.281

表中变量表示如下:基株地径 X1、分株地径 X2、基株冠幅 X3、分株冠幅 X4、基株株高 X5、分株株高 X6、间隔子长 X7、地上扩张域 X8、分株间距 X9、土壤含水量 Y1、土壤 pH 值(水浸) Y2、土壤胡敏酸碳量 Y3、土壤富里酸碳量 Y4、土壤有机质 Y5、土壤速效钾 Y6、土壤速效磷 Y7、土壤全氮 Y8。

产生更加强烈的间接负效应;通过与分株地径、基株株高、分株株高的相互影响产生较为强烈的间接正效应。同样,分株地上扩张域对土壤有机质的间接作用较强烈(间接通径系数达到 5.054),两者表现出不显著正相关。

土壤速效磷作为植物生长从土壤获取的主要磷养分资源,与基株地径产生绝对值最大的直接负效应及最大的间接正效应,其次是间隔子长。土壤速效磷除与分株间距负相关,与其他构件均正相关。

受土壤速效钾直接影响最明显的 3 个构件指标依次为:间隔子长>基株地径>分株地上扩张域。三者与土壤速效钾的间接效应非常接近,故相关程度偏小。

受土壤全氮直接影响最明显的 3 个构件指标依次为:间隔子长>分株地上扩张域>分株地径。间隔子长与土壤全氮的直接作用最强烈,而间隔子长通过影响分株地上扩张域、分株间距等对土壤全氮产生了更加强烈的间接正效应,最终二者的负相关系数为-0.552,关系不显著。

2.5 决定程度分析

种群构件结构对决定系数的贡献程度排序可以得知(表 7),分株地上扩张域、分株间距、间隔子长成为土壤有机质的主要响应因素。土壤速效磷的主要响应因素是分株基径和分株间距,土壤速效钾的主要响应因素是分株间距。所选定的 9 个构件指标对速效磷的响应明显,剩余项系数仅为 0.003,说明这些分株构件能够表达对土壤速效磷响应的众构型中的大多数。在构件间的相互作用下,种群构件结构对速效钾的决定系数为 0.968。可见,所选的分株

表 6 种群构件结构与土壤养分的通径分析
Table 6 Path analysis of the modules of clonal population factors and soil nutrients

土壤养分	分析因子	直接通径系数		间接通径系数									合计
			→X1	→X2	→X3	→X4	→X5	→X6	→X7	→X8	→X9	合计	
有机质	X1	-3.932		3.719	-1.129	-1.510	0.831	2.244	3.695	-2.937	-1.242	3.672	-0.261
	X2	4.213	-3.471		-1.062	-1.492	0.887	1.913	4.449	-4.139	-1.331	-4.246	-0.033
	X3	-1.327	-3.347	3.374		-1.388	0.856	1.672	2.583	-2.540	-0.116	1.094	-0.233
	X4	-1.738	-3.418	3.619	-1.060		0.749	1.931	3.452	-2.787	-1.118	1.369	-0.369
	X5	0.971	-3.366	3.849	-1.170	-1.339		1.650	3.869	-3.558	-1.018	-1.082	-0.111
	X6	2.345	-3.762	3.437	-0.946	-1.431	0.683		3.482	-2.603	-1.453	-2.593	-0.247
	X7	5.073	-2.864	3.695	-0.676	-1.182	0.741	1.610		-4.173	-2.127	-4.976	0.097
	X8	-4.907	-2.353	3.554	-0.687	-0.987	0.704	1.244	4.314		-0.735	5.054	0.147
	X9	-3.176	-1.538	1.766	-0.049	-0.611	0.311	1.073	3.398	-1.135		3.215	0.039
速效磷	X1	-8.424		3.246	-2.268	0.085	3.547	5.327	3.797	-3.443	-1.760	8.531	0.108
	X2	3.677	-7.436		-2.134	0.084	3.785	4.541	4.572	-4.853	-1.886	-3.325	0.352
	X3	-2.665	-7.170	2.945		0.078	3.653	3.970	2.654	-2.978	-0.165	2.987	0.322
	X4	0.098	-7.321	3.158	-2.129		3.194	4.585	3.547	-3.267	-1.583	0.184	0.282
	X5	4.144	-7.209	3.359	-2.349	0.075		3.916	3.975	-4.171	-1.442	-3.845	0.299
	X6	5.568	-8.059	2.999	-1.900	0.081	2.915		3.578	-3.051	-2.058	-5.497	0.071
	X7	5.212	-6.136	3.225	-1.357	0.067	3.160	3.822		-4.892	-3.013	-5.124	0.088
	X8	-5.753	-5.041	3.102	-1.379	0.056	3.004	2.953	4.432		-1.041	6.086	0.333
	X9	-4.499	-3.294	1.541	-0.098	0.034	1.328	2.547	3.491	-1.331		4.219	-0.281
速效钾	X1	8.161		-0.144	1.188	-0.279	-3.397	-5.631	-6.407	4.300	1.959	-8.409	-0.248
	X2	-0.163	7.204		1.118	-0.275	-3.625	-4.800	-7.714	6.061	2.100	0.067	-0.095
	X3	1.396	6.946	-0.130		-0.256	-3.498	-4.197	-4.478	3.720	0.184	-1.710	-0.314
	X4	-0.320	7.093	-0.140	1.115		-3.059	-4.846	-5.985	4.080	1.763	0.022	-0.299
	X5	-3.969	6.984	-0.149	1.231	-0.247		-4.139	-6.708	5.210	1.605	3.787	-0.182
	X6	-5.885	7.808	-0.133	0.996	-0.264	-2.791		-6.037	3.811	2.292	5.681	-0.204
	X7	-8.796	5.944	-0.143	0.711	-0.218	-3.027	-4.039		6.110	3.355	8.694	-0.102
	X8	7.186	4.883	-0.137	0.723	-0.182	-2.877	-3.121	-7.479		1.159	-7.032	0.154
	X9	5.010	3.192	-0.068	0.051	-0.113	-1.272	-2.692	-5.891	1.662		-5.131	-0.121
全氮	X1	-1.075		-1.663	1.497	0.644	-0.671	0.790	-1.864	1.536	0.521	0.789	-0.286
	X2	-1.884	-0.949		1.408	0.637	-0.717	0.674	-2.245	2.165	0.558	1.531	-0.353
	X3	1.759	-0.915	-1.509		0.592	-0.691	0.589	-1.303	1.329	0.049	-1.860	-0.102
	X4	0.741	-0.935	-1.618	1.405		-0.605	0.680	-1.742	1.457	0.469	-0.888	-0.147
	X5	-0.784	-0.920	-1.721	1.550	0.571		0.581	-1.952	1.861	0.427	0.397	-0.388
	X6	0.826	-1.029	-1.537	1.254	0.610	-0.552		-1.757	1.361	0.609	-1.039	-0.213
	X7	-2.559	-0.783	-1.653	0.895	0.504	-0.598	0.567		2.182	0.892	2.007	-0.552
	X8	2.567	-0.643	-1.589	0.910	0.421	-0.569	0.438	-2.176		0.308	-2.900	-0.333
	X9	1.332	-0.421	-0.790	0.064	0.261	-0.251	0.378	-1.714	0.594		-1.879	-0.547

表中变量表示如下:基株地径 X1、分株地径 X2、基株冠幅 X3、分株冠幅 X4、基株株高 X5、分株株高 X6、间隔子长 X7、地上扩张域 X8、分株间距 X9。

表 7 决定系数和剩余项系数
Table 7 Determination and residual coefficients

养分	X1	X2	X3	X4	X5	X6	X7	X8	X9	综合决定系数	剩余项系数
有机质	-0.261	-0.033	-0.233	-0.369	-0.111	-0.247	0.097	0.147	0.039	0.794	0.453
速效磷	0.108	0.352	0.322	0.282	0.299	0.071	0.088	0.333	-0.281	0.999	0.003
速效钾	-0.248	-0.095	-0.314	-0.299	-0.182	-0.204	-0.102	0.154	-0.120	0.968	0.179
全氮	-0.286	-0.353	-0.102	-0.147	-0.388	-0.213	-0.552	-0.334	-0.547	0.642	0.598

表中变量表示如下:基株地径 X1、分株地径 X2、基株冠幅 X3、分株冠幅 X4、基株株高 X5、分株株高 X6、间隔子长 X7、地上扩张域 X8、分株间距 X9。

构件受土壤速效钾的影响重要。

种群构件结构对土壤有机质、速效磷、速效钾、全

氮的综合决定系数分别为 0.794、0.999、0.968、0.642,各分株构件受土壤养分影响的排序为土壤速

效磷>土壤速效钾>土壤有机质>土壤全氮。结果与灰色关联分析结果一致。

3 讨论

朝鲜崖柏是分布于长白山区系的特有植物,属于典型的木本根茎型克隆植物,由于长白山南坡高海拔特殊的气候条件,朝鲜崖柏结实率低,实生苗少,野生种群大部分通过克隆繁殖来维持种群更新,朝鲜崖柏种群对异质环境生态适应性主要表现在分株构件的可塑性变化上。朝鲜崖柏横走茎在土壤中呈水平方向扩展,大多数在土层下2~3 cm深处,土壤条件对克隆植株芽体的形成及分株发育具有非常大的影响(宋明华等,2002)。

本研究中,朝鲜崖柏分布纯林群落中土壤的各项特征值低于朝鲜崖柏种群分布的混交群落,其克隆种群的间隔子长、地上扩张域、分株间距等构件低于混交群落,分株构件变异性较小。这种结果符合克隆可塑性的适应假说(Grime *et al.*, 1986),即克隆植物在资源水平高且资源斑块性稳定生境中比资源水平低且资源斑块性不稳定生境中具有更高的形态可塑性。张称意等(2001)认为,植物根茎在地上分株支持下的连接长期保持,主要是其确保分株建植和存活的途径。混交群落中克隆分株间隔子长较纯林群落高,更接近于正态分布,也说明混交群落内植株的密度制约较小,在有限的资源水平下,分株种群尽可能的扩张觅食范围,提高种群生态优势。

另外,朝鲜崖柏种群克隆生长格局介于密集型和游击型之间,纯林群落更趋近于密集型,这种差异说明了克隆植物表型可塑性的多样性。混交群落土壤养分含量高并没有提高植株的株数和种群密度,分析原因可能由于植物生长在肥沃土壤上会吸收较多的养分,导致其地上竞争和种间竞争加强(Grubb *et al.*, 1996),对克隆植株起到抑制和胁迫作用。克隆植物的可塑性反应可能与林冠层树种组成有着密切关系,Elisabeth等(1998)研究证明了克隆植物的生长模式不仅仅用资源竞争的观念来解释,在很大程度上取决于伴生植物种类。

灰色关联结果显示,有效的土壤水分决定着朝鲜崖柏种群的格局特征,同时,克隆分株会充分吸收土壤中的生理活性物质和速效养分,增强根系活力,促进其生长发育。这种对土壤因子的特殊利用方式使得朝鲜崖柏在较为恶劣的环境条件下,构件不断更新与增加,向垂直、水平方向上扩展,扩张其占据的

空间范围,以获取更多资源,维持自身稳定。量化种群构件结构对土壤养分(有机质、速效磷、速效钾、土壤全氮)的直接和间接效应,分株间隔子长对土壤有机质、土壤速效钾、全氮,基株地径对土壤速效磷均具有强烈的直接响应,其次是地上扩张域、基株地径、分株间距与土壤养分间也表现较为强烈的直接响应。各克隆分株构件受土壤养分影响的排序结果与灰色关联分析结果趋同。

4 结论

朝鲜崖柏克隆种群具有较高环境适合度,克隆生长参数对土壤资源水平的适应性最终表现在克隆生长格局或觅食生长格局上。朝鲜崖柏利用间隔子可塑性选择生境,具有较为快速的克隆扩展能力和明显的斑块状分布。在土壤条件相对贫瘠的纯林群落,趋近于密集分布,体现了其对生境侵占的能力;土壤条件丰富的混交群落,趋近于游击型分布,且构件可塑性较高。从生态适合度的角度,朝鲜崖柏种群通过其根茎和分株向周围扩展,形成数个方向上延伸的多个形体相连的分株构成的植株结构,在逆境生态系统的自我恢复能力方面具有明显优势。

朝鲜崖柏种群生长对土壤要求具有特殊性,其生长及分布格局在一定程度上会受土壤条件制约,土壤水分条件是影响朝鲜崖柏种群扩张的最关键因子,土壤速效养分和生理活性物质次之。不同的土壤因子对不同的构件起决定作用,但对所有构件的绝对支配作用需要综合考虑,朝鲜崖柏种群克隆分株构件受土壤养分影响的排序为土壤速效磷>土壤速效钾>土壤有机质>土壤全氮。

种群构件结构和生长格局反映了整个种群生长发育的基本规律和特点,也反映植物发育对环境的响应规律及资源分配对策(Watson *et al.*, 1995; Smith, 1998)。对朝鲜崖柏克隆分株生长格局、构件结构及其与土壤关系分析,探讨朝鲜崖柏克隆分株生长规律和环境适应机制,有助于进一步认识异质生境下朝鲜崖柏克隆种群的生存策略。然而,各资源水平对克隆种群构件变化规律的综合作用尚需进一步研究和分析,并从基因角度预测其可塑性反应的进化,解释克隆种群表型可塑性及其异质资源适合度的关系将是今后工作重点。

参考文献

董 鸣,阿拉腾宝,邢雪荣,等. 1999. 根茎禾草沙鞭的克隆

- 基株及分株种群特征. 植物生态学报, **23**(4):302-310.
- 董 鸣. 2011. 克隆植物生态学. 北京: 科学出版社.
- 董 鸣. 1996. 资源异质性环境中的植物克隆生长: 觅食行为. 植物学报, **38**(10): 828-835.
- 何维明, 董 鸣. 2002. 分蘖型克隆植物黍分株和基株对异质养分环境的等级反应. 生态学报, **22**(2): 169-175.
- 金 慧, 尹 航, 赵 莹, 等. 2017. 长白山牛皮杜鹃种群构件及其与土壤因子的灰色关联度. 东北林业大学学报, **45**(9): 62-65.
- 李镇清. 1999. 克隆植物构型及其对资源异质性的响应. 植物学报, **41**(8): 893-895.
- 鲁如坤. 2000. 土壤农业化学分析方法. 北京: 中国农业科学技术出版社.
- 孟繁华. 1997. 长白侧柏的生境与生长规律的初步研究. 东北林业大学学报, **25**(5): 50-52.
- 戚继忠, 孙广仁, 杨文胜, 等. 1995. 长白侧柏枝叶精油化学成分分析. 植物资源与环境, **4**(2): 61-62.
- 宋明华, 董 鸣. 2002. 群落中克隆植物的重要性. 生态学报, **22**(11): 1960-1967.
- 汪 松, 解 焱. 2004. 中国物种红色名录(第一卷). 北京: 高等教育出版社.
- 王戈戎, 夏富才, 刘宝东, 等. 2017. 朝鲜崖柏生境及高生长规律分析. 北华大学学报, **18**(3): 312-314.
- 杨智蕴, 田作霖, 刘 群, 等. 1994. 朝鲜崖柏枝叶挥发油化学成分研究. 东北师大学报: 自然科学版, **26**(1): 136-140.
- 叶子奇, 邓如军, 王雨辰, 等. 2018. 胡杨繁殖根系分枝特征及其与土壤因子的关联性. 北京林业大学学报, **40**(2): 31-39.
- 尹 航, 赵 莹, 崔凯峰, 等. 2013. 朝鲜崖柏无性繁育技术. 中国野生植物资源, **32**(1): 68-69.
- 尹 航, 赵 莹, 金 慧, 等. 2016. IBA 处理对朝鲜崖柏硬枝插穗生根的影响. 吉林林业科技, **45**(6): 19-22.
- 张称意, 杨 持, 董 鸣. 2001. 根茎半灌木羊柴对光合同化物的克隆整合. 生态学报, **21**(12): 1986-1993.
- 周资行, 李 真, 焦 健, 等. 2014. 腾格里沙漠南缘唐古刺克隆分株生长格局及枝系构型分析. 草业学报, **23**(1): 12-21.
- 朱丽洁, 王绍明, 夏 军, 等. 2012. 羽毛针禾(*Stipagrostis pennata*)克隆构型及不同环境中的分株种群特征. 干旱区研究, **29**(5): 770-775.
- Elisabeth HS, Pyke DA, Caldwell MM. 1998. Effects of nutrient patches and root systems on the clonal plasticity of a rhizomatous grass. *Ecology*, **79**: 2267-2280.
- Evans JP. 1992. The effect of local resource availability and clonal integration on ramet functional morphology in *Hydrocotyle bonariensis*. *Oecologia*, **89**: 265-276.
- Grime JP, Crick JC, Rincon JE. 1986. The ecological significance of plasticity// Plasticity in Plants. Jennings DH, Trewavas AJ, eds. Cambridge: Cambridge University Press.
- Grubb PJ, Lee WG, Kollmann J, et al. 1996. Interaction of irradiance and soil nutrient supply on growth of seedlings of ten European tall-shrub species and *Fagus sylvatica*. *Journal of Ecology*, **84**: 827-840.
- Hutchings MJ, Kroon HD. 1994. Foraging in plants: The role of morphological plasticity in resource acquisition. *Advances in Ecological Research*, **25**: 159-238.
- Smith SE. 1998. Variation in response to defoliation between populations of *Bouteloua curtipendula* var. *caespitosa* (Poaceae) with different livestock grazing histories. *American Journal of Botany*, **85**: 1266-1272.
- Song MH, Dong M, Jiang GM. 2002. Importance of clonal plants and plant species diversity in the Northeast China Transect. *Ecological Research*, **17**: 705-716.
- Watson MA, Geber MA, Jones CS. 1995. Ontogenetic contingency and the expression of plant plasticity. *Trends in Ecology & Evolution*, **10**: 474-475.

作者简介 尹 航,男,1983 年生,硕士研究生,工程师,研究方向为野生植物资源。E-mail: yinhang4019@163.com
责任编辑 张 敏