

金发草枝构件格局及其环境变异

陈红¹, 李绍才², 彭丽¹, 王海洋¹

(1. 西南农业大学园艺园林学院, 重庆 400716; 2. 四川省励自生态技术有限公司, 四川成都 610000)

摘要: 研究分析了岩生植物金发草的枝构件特征, 结果表明: 金发草的分枝角度一般在 30°以内, 节间距小于 6 cm, 平均每节有 1 个分枝, 分枝率约为 3; 随植物生长级别加大, 金发草枝构件空间分形维数逐步从 1.282 递增到 1.664; 在林下、陡坡、荒坡的生境条件下, 植物枝构件构型特征有明显区别, 在林下趋于“游击型”, 在荒坡和陡坡上趋于“聚集型”。

关键词: 金发草; 枝构件; 格局; 分形; 适应策略

中图分类号: Q944 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2005)01-0018-04

The research of the patterns on branch module and its differentiation from vary substrates for *Pogonatherum paniceum*

CHEN Hong¹, LI Shao-cai², PENG Li¹, WANG Hai-yang¹

(1. College of Horticulture and Landscape, Southwest Agricultural University, Chongqing 400716, China; 2. Sichuan Lizi Ecological Technology Co., Ltd, Chengdu 610000, China)

Abstract: By the investigation of the branch system of a clonal perennial plant *Pogonatherum paniceum*, the pattern characteristics of branch module was described and its differentiation was calculated. The results indicate that: (1) The branching angle of most of stems are less than 30°, internode length less than 6 cm, and there are one main branch and six secondary branches per node for most of stems; (2) The fractal dimensions of different branching modular vary from 1.282 to 1.664 with plant growth; (3) The patterns of branch module are different obviously under different habitat conditions.

Key words: *Pogonatherum paniceum*; branch module; pattern; fractal; adaptive strategy

金发草(*Pogonatherum paniceum*)是禾本科金发草属的一种多年生草本植物, 其秆丛生, 形如小竹, 国外称为微型竹(miniature bamboo)或矮竹(dwarf bamboo)。金发草在斜坡、岩缝、岸边、石壁上均有分布, 但以岩石上分布居多, 是一种较为典型的岩生植物, 因而在各种工程边坡护理、山体滑坡后的裸地植被恢复、园林观赏等方面有着广泛应用前景。深入探讨金发草如何适应岩石生境, 是一个具有一定理论意义和广泛实际应用价值的课题。其

中, 金发草构件特征的研究是探索该植物如何适应岩石生境的一个重要方面, 因为植物体不同的枝系特征以及枝上各构件单元的配置及其动态变化特征反映了植物种对空间、光等资源的利用和适应策略(陈波等, 2002; Bell, 1985; Bicknell, 1982; Boojh 等, 1982; Borchert 等, 1981)。但迄今为止, 关于金发草这方面的研究, 国内外未见报道。

植物的构型具有分形的性质(Enquist, 2002; Aono 等, 1984; Farnsworth 等, 1995; Mandelbron,

收稿日期: 2004-02-11 修订日期: 2004-05-18

基金项目: 国家科技攻关课题“岩石创面生态护坡技术开发”(2002BA901A40); “西部荒坡荒地植被快速恢复技术开发及示范”(2003BA901A30); 四川省励自生态技术有限公司金发草研究项目。

作者简介: 陈红(1964-), 女, 重庆人, 硕士, 从事植物学和生态学的教学和科研工作。E-mail: haiyang@swau.edu.cn

1997; Morse 等, 1985), 并且从自相似的角度来看, 植物的芽、分蘖和无性系小株与整株的自相似程度是最高的(常杰等, 1995)。目前在植物构型的分形研究方面, 常以植物构造的分形维数来定量描述分枝格局、种群高度结构、种群植冠层结构等方面的复杂程度和占据生态空间、利用生态空间能力(马克明等, 2000; 梁士楚等, 2002a, b)。

金发草的分枝和繁殖生长比较特殊, 表现为秆上既有禾本科植物典型的低节位分蘖, 又有不少类似木本植物分枝的高节位分枝。在构件种群研究中, 人们对禾本科植物的分蘖研究已有大量报道, 但对高节位分枝的研究较少。本文对金发草的枝构件特征加以描述和分析, 以较为全面地了解该植物构件水平的生长或繁殖特点, 并初步探讨其适应特殊生长条件的生长特点。

1 材料与与方法

1.1 生境与取样方法

研究材料取自重庆市缙云山, 地理位置为 $29^{\circ}49'49.7''\sim 50'37''$ N, $106^{\circ}24'10.9''\sim 42.8''$ E, 海拔 264~291 m。取样以岩石陡坡为典型生境, 选择林下遮阴条件与壤土生境为对照, 具体为: 1 林下。在马尾松疏林下, 郁闭度 0.35, 金发草生长于黄色砂岩上; 2 黄色砂岩陡坡。坡度为 50° , 坡向为西偏南 10° , 基质为黄色砂岩; 3 荒坡。坡度小于 10° , 基质为紫色土, 周围伴生植物为白茅等杂草; 每种生境中, 按照植株高度每 20 cm 为一个生长级别, 共 6 个级别, 各别随机剪取其地上主秆 8~10 枝, 共计取得 147 个样本进行测量。

1.2 数据测定

测量指标为: 1. 高度: 为主秆高度; 2. 分枝角度: 为枝构件夹角最大值; 3. 最低枝位: 为起始分枝所在节的位置; 4. 总分枝数; 5. 节间距: 即隔离者 (spacer) (李根前, 2000) 长度, 计算方法采用高度/节数; 6. 分枝强度: 反映主秆“节构件”上的分枝数量分配指标, 计算方法为总分枝数/节数; 7. 分枝率 (OBR): 反映枝构件的分枝能力和各级枝构件的数量配置状况指标; 计算方法采用 Motomura 计算式 (Borchert 等, 1981; Steingraeber 等, 1986): $OBR = (N_T - N_S) / (N_T - N_1)$ 。

式中, N_T 为所有枝级中枝条总数, N_S 为最高级枝条数, N_1 为第一级的总枝数。

1.3 数据分析

在描述金发草枝构件构型特征时, 统计分析高度、分枝角度、最低枝位、总分枝数、节间距、分枝强度、分枝率等 7 个参数的分布频度。计算砂岩上金发草分枝格局分形特征时, 首先随机选取一植株从低到高 6 个高度级别主秆的高位枝 6 份, 将其扫描, 得到枝构件格局图, 然后利用 FIPS 软件(孙霞等, 2003)对其进行 2D 多重分形计算, 得到其多重分形谱, 取其中 $f(\max\alpha)$ 值作为其分形维数。使用 Statistica (Version 5.0) 软件中广义单因素方差分析与多因素方差分析法 (即 General univariate and multivariate analysis of variance) 对不同基质条件下金发草枝构件格局的差异显著性进行检验分析。

2 结果与分析

2.1 金发草枝构件格局特征

从金发草枝构件格局(图 1)的全部样本各参数的相对频度统计结果可见, 金发草主秆高度 $X \pm SD = 32.352 \pm 20.725$ cm, 分布范围 0~40 cm 的占 78.23%; 分枝角度 $X \pm SD = 16.000 \pm 12.839^{\circ}$, 分布在 30° 以内的占 77.63%; 最低枝位 $X \pm SD = 4.014 \pm 2.145$, 其中低位蘖(枝位在主秆 0~3 节之间)的占 42.86%, 高位蘖(最低枝位在主秆 4 节以上)的占 57.14%, 并且同时还发现, 主秆上几乎所有的分枝无论级别和枝位均可抽穗; 总分枝数 $X \pm SD = 10.67 \pm 14.30$, 分布范围 0~20 的占 85.03%; 节间距 $X \pm SD = 3.263 \pm 1.804$ cm, 分布在 6 cm 之内的占 90.48%; 分枝强度 $X \pm SD = 1.006 \pm 1.130$, 每节有 1 枝构件的占 68.71%; 总分枝率 $X \pm SD = 2.929 \pm 2.124$, 每枝构件产生 3 个次级小枝的占 56.46%; 各节上分枝构件数量以 4~10 节数量居多。

2.2 金发草分枝格局分形特征

从金发草分枝格局(图 2)多重分形计算结果可见, 金发草枝构件格局的分形维数为 1.282~1.664, 揭示了它结构的复杂性程度和占据生态空间、利用生态空间的能力(马克明等, 2000)。在 A-E 六个生长级别的枝构件中, 分形维数值是随生长级别的递增而逐步增大。由此可见, 秆生长级别越高, 其枝构件结构的复杂程度加大, 占据生态空间、利用生态空间的能力增强。

2.3 不同生境条件下金发草枝构件格局的比较

对不同生境中金发草的枝构件格局进行广义单因素方差分析与多因素方差分析,结果表明,综合主杆高度、分枝角度、最低枝位、分枝数、节间距、分枝强度、分枝率 7 项指标来看, $N=147$, Wilks' Lambda=0.652, Rao's R(14,276)=2.278, $P(p)=0.007$

980) <0.01 ,说明在三种生境上生长的金发草之间,存在着非常显著的差异(表 1、图 3)。

从表 1 可见,按照 $P=0.01$ 的水平,金发草的 7 项指标在林下与荒坡、陡坡生境的差异较为显著;陡坡与荒坡生境的比较除主杆高度、最低枝位外,其余性状均不明显。

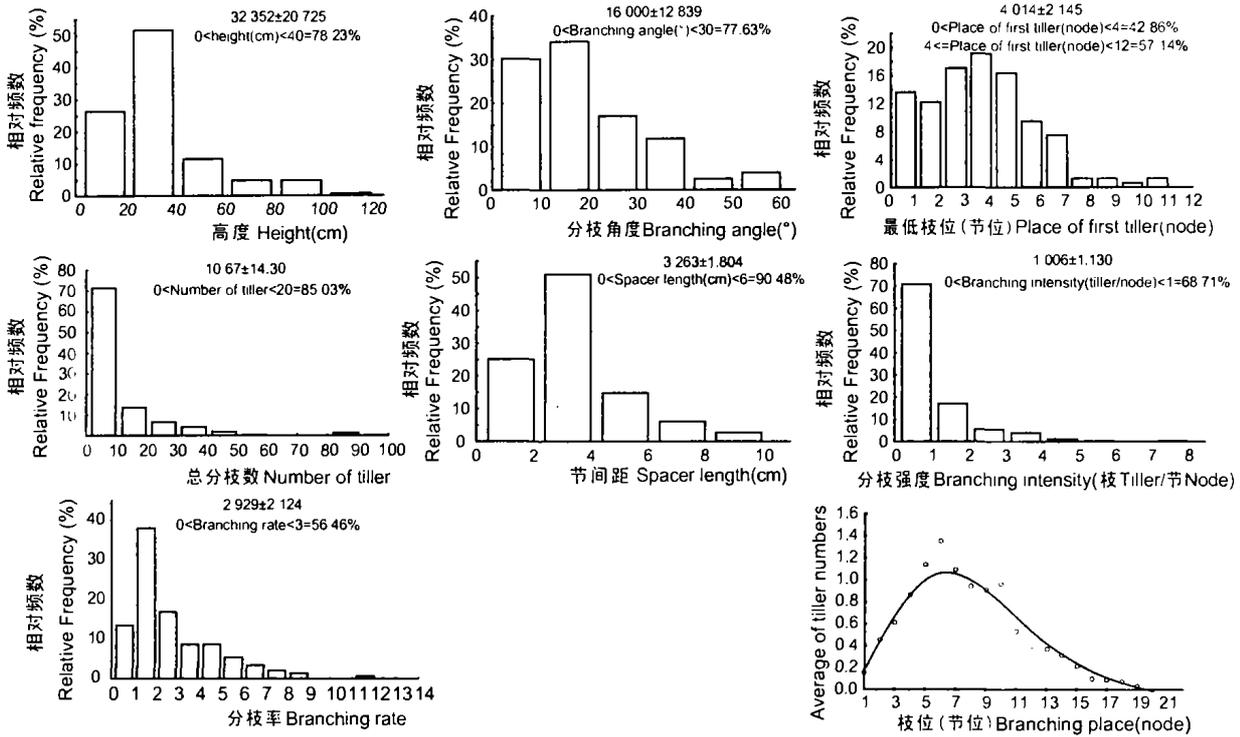


图 1 金发草枝构件格局特征

Fig. 1 Patterns of branch module of *Pogonatherum paniceum*

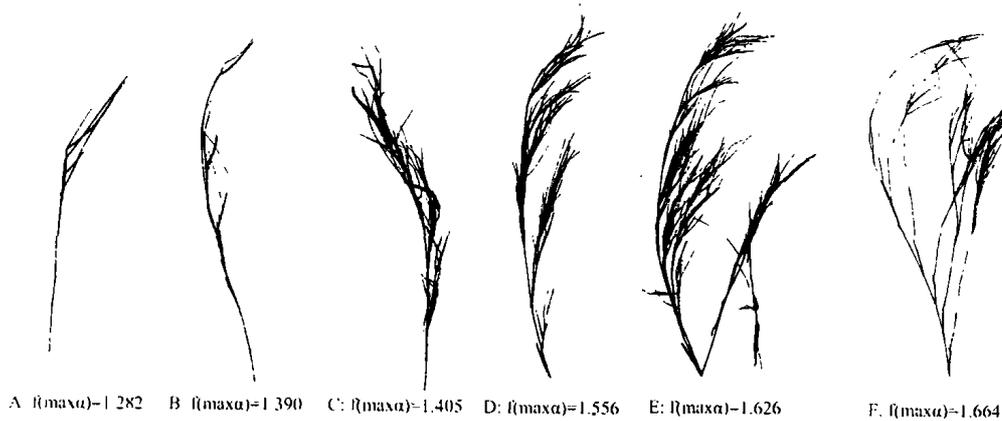


图 2 金发草分枝格局分形维数

Fig. 2 Branching patterns and fractal dimensions of *Pogonatherum paniceum*

A-F. 分别为 1~6 级生长级别植株构型 Different growth class architecture.

从图 3 可看出,在林下生境条件下,金发草的主杆高度、总分枝数和节间距最大,分枝的节位增高,而分枝率最小。反映出此条件下金发草生长较好,占领

空间的能力最大。而在砂岩陡坡和荒坡紫土条件下,则表现出相反的趋势。由于高度、分枝角度和最低枝位的变化趋势与节间距类似,故未在图中列出。

表 1 七个变量在三种生境下方差检验水平两两对比

Table 1 The p-level of contrast in 3 habitats to the variance of 7 traits

生境对比 Contrast of habitat	主杆高度 Height	分枝角度 Branching angle	最低枝位 Place of the first tiller	总分枝数 Number of tiller	节间距 Spacer length	分枝强度 Branching intensity	分枝率 Branching rate
1~2	<0.007 *	0.081 *	<0.000 *	0.067 *	0.007 *	0.053 *	0.618
1~3	<0.000 *	0.019 *	<0.000 *	<0.000 *	0.000 *	<0.000 *	0.056 *
2~3	0.008 *	0.474	0.094 *	0.914	0.139	0.907	0.185

1. 林下 Under forest; 2. 陡坡 Escarpment; 3. 荒坡 Wasteland; 带“*”号为 $P < 0.1$ * is $P < 0.1$.

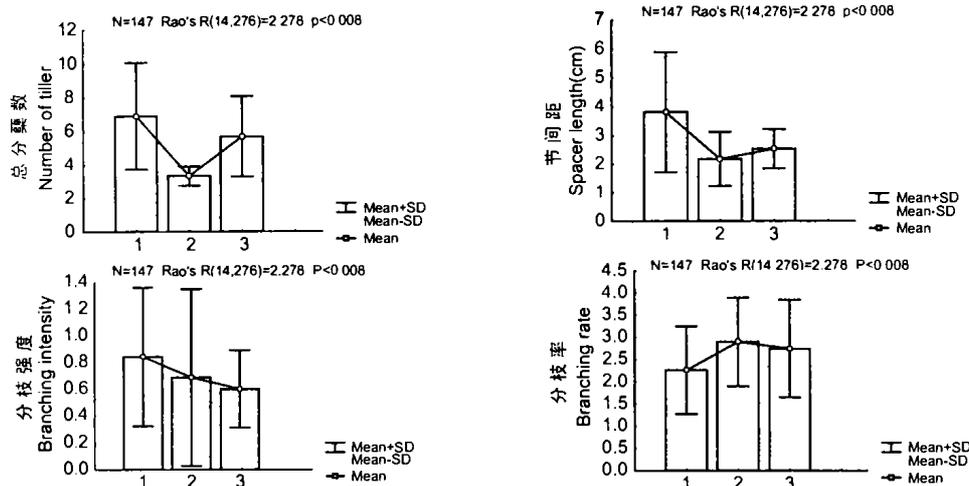


图 3 金发草枝构件格局环境变异趋势均数

Fig. 3 Differentiation of branching patterns with habitat

图中横坐标为生境类型; 1. 林下; 2. 陡坡; 3. 荒坡; Rao's R 即统计量值; P. 显著性检验水平。

1. Under forest; 2. Escarpment; 3. Wasteland; Rao's R is value of F; P is significant level.

3 讨论

通过取样调查,可以发现金发草具有一定的分枝特点,如分枝角度一般在 30° 以内,节间距小于 6 cm,平均每节有 1 个分枝,后者平均产生 3 个次级小分枝。但也发现枝构件格局随植物生长和环境条件不同而有所差异。首先,随植物生长级别加大,金发草枝构件空间分形维数逐步增大;其次,在不同生长条件下,植物的分枝特征有一定差别,反映出植物的生态对策发生了一定程度的变化。

在砂岩陡坡生境中,由于基质较为干旱,金发草的分枝采取较为保守的生态对策,构型格局表现为高度、分枝角度、节间距的减少以及分枝强度(相对于荒坡生境)、分枝率的增大,与此同时,最低枝位降低。究其原因,可能是由于金发草是一种石生先锋植物,在基质环境不良时首先要保守住已经占据的有利的生境斑块,故而此时趋向于典型的“聚集型”(Doust, 1981)构型格局态势,最低枝位降低,表明金发草此时无性繁殖率有所增大。而在林下生境中,

植物为了充分利用光照,其分枝对策朝着相反方向分化,形成“游击型”(Doust, 1981)的构型格局。这种变化趋势与 De Kroon 等(1991)的结论相似。

荒坡紫色土中金发草的分枝特点可能与伴生植物的竞争及种群处于衰退状态有直接关系(另文发表)。

本文中枝构件的分形特征选取的材料为秆上高位分枝部分,这样做是由于低位分蘖是以覆盖土壤表面空间为主(因该分蘖节上可产生不定根,为产生新秆的方式之一),因此高位分枝则成为体现其覆盖垂直空间能力的重要方面,所以本研究以高位分枝格局来代表分枝格局计算其分形特征,未将低位分蘖计入在内。

参考文献:

- 孙 霞, 吴自勤, 黄 韵. 2003. 分形原理及其应用[M]. 北京: 中国科学技术大学出版社, 257-263.
常 杰, 陈 刚, 葛 滢. 1995. 植物结构的分形特征及模拟[M]. 杭州: 杭州大学出版社, 55-58.
Aono M, Tosiya LK. 1984. Botanical tree image generation [J]. *IEEE Comput Graph*, 27: 10-34.
(下转第 57 页 Continue on page 57)

- cation of DNA markers from evolutionary diverse genomes using single primers of simple-sequence repeats[J]. *Theor Appl Genet*, **89**: 998—1 006.
- Hamrick JL, Godt MJW. 1990. Allozyme diversity in plant species[A]. In: Brown AHD, Clegg MT, Kahler AL, et al. (eds). *Plant Population Genetics, Breeding and Genetic Resources*[C]. MA: Sinauer Associates Sunderland, 43—63.
- Nei M. 1973. Analysis of gene diversity in subdivided populations[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, **70**: 3 321—3 323.
- Niou XW(牛西午). 1999. The distribution and description of *Caragana* Fabr in China (中国锦鸡儿属植物资源研究——分布及分种描述)[J]. *Acta Bot Boreali-Occidentalia Sin* (西北植物学报), **19**(5): 107—133.
- Rohlf FJ. 1998. NTSYS-pc. Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System. Version 2.0[M]. New York: Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook.
- Wang XQ(汪小全), Zou YP(邹喻莘), Zhang DM(张大明), et al. 1996. Analysis on genetic diversity of *Cathaya argyrophylla* with RAPD markers(银杉遗传多样性的 RAPD 分析)[J]. *Sci in China (Series C)*(中国科学(C 辑)), **26**(5): 436—441.
- Wei W(魏伟), Wang HX(王洪新), Hu ZA(胡志昂), et al. 1999. Primary studies on molecular ecology of *Caragana* spp. populaztions distiributed over Maowusu sandy grassland: From RAPD data(毛乌素沙地柠条群体分子生态学初步研究: RAPD 证据)[J]. *Acta Ecol Sin*(生态学报), **19**(1): 16—22.
- Wolfe AD, Liston A. 1998. Contributions of PCR-based methods to plant systematics and evolutionary biology. *Plant Molecular Sys II*[M]. Boston: Kluwer, 43—86.
- Yeh FC, Yang RC, Boyle T. 1999. POPGENE Microsoft windows-Based Freeware for Population Genetic Analysis Release 1.31[M]. Edmonton: University of Alberta.
- Zhang ML(张明理). 1998. A preliminary analytic biogeography in *Caragana*(Fabaceae)(锦鸡儿属分析生物地理学的研究)[J]. *Acta Bot Yunnan*(云南植物研究), **20**(1): 1—11.
- Zhou DW(周道玮). 1996. Study on distribution of the genus *Caragana* Fabr(锦鸡儿属植物分布研究)[J]. *Bull Bot Res* (植物研究), **16**(4): 428—435.
- Zietkiewicz E, Rafalsiki A, Labuda D. 1994. Genome fingerprinting by simple sequence repeats(SSR)-anchored polymerase chain reaction amplification[J]. *Genomics*, **20**: 176—183.

(上接第 21 页 Continue from page 21)

- Bell AD. 1985. Dynamics morphology; a contribution to plant population ecology[A]. In: Dirzo R(eds). *Perspectives on plant population ecology*[C]. Massachusettes: Sinauer Associates Inc, 48—65.
- Bicknell SH. 1982. Development of canopy stratification during early succession in northern hardwoods[J]. *For Ecol Manage*, **4**: 41—51.
- Boojh R, Ramakrishnan PS. 1982. Growth strategy of trees related to successional status. I. Architecture and extension growth[J]. *For Ecol Manage*, **4**: 359—374.
- Borchert R, Slade NA. 1981. Bifurcation ratios and the adaptive geometry of trees[J]. *Bot Gaz*, **142**: 394—401.
- Chen B(陈波), Song YC(宋永昌), Da LJ(达良俊). 2002. Woody plant architecture and its research in ecology(木本植物的构型及其在植物生态学的研究进展)[J]. *Chin J Ecol* (生态学杂志), **21**(3): 52—56.
- Doust LL. 1981. Population dynamics and local specialization in a clonal perennial(*Ranunculus repens*) I. The dynamics of ramets in contrasting habitats[J]. *J Ecology*, **69**: 743—755.
- De Kroon H, Schieving F. 1991. Resource allocation pattern as a function of clonal morphology; a general model applied to foraging clonal plant[J]. *J Ecology*, **79**: 519—530.
- Enquist BJ. 2002. Universal scaling in tree and vascular plant allometry; toward a general quantitative theory linking plant form and function from cells to ecosystems[J]. *Tree Physiology*, **22**: 1 045—1 064.
- Farnsworth KD, Niklas KJ. 1995. Theories of optimization, form and function in branching architecture in plants[J]. *Funct Ecol*, **9**: 355—363.
- Liang SC(梁士楚), Wang BS(王伯荪). 2002. Fractal characteristics of the height structure of *Bruguiera gymnorhiza* population(红树植物木榄种群高度结构的分形特征)[J]. *Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报), **26**(4): 408—412.
- Liang SC(梁士楚), Wang BS(王伯荪). 2002. Fractal characteristics of population canopy structure of the mangrove species *Bruguiera gymnorhiza* (红树植物木榄种群冠层结构的分形特征)[J]. *Marine Sci Bull*(海洋通报), **21**(5): 26—31.
- Li GQ(李根前). 2000. Advances in the research of clonal plant population ecology(无性系植物种群生态学研究进展)[J]. *J Southwest For Coll*(西南林学院学报), **20**(4): 243—249.
- Mandelbrot BB. 1977. *The fractal geometry of nature*[M]. New York: W H Freeman, 468.
- Morse DR, Lawton JH, Dodson JH, et al. 1985. Fractal dimension of vegetation and the distribution of arthropod body lengths[J]. *Nature*, **314**: 731—733.
- Ma KM(马克明), Zu YG(祖元刚). 2000. Fractal characteristics of the branching pattern of *Larix gmelini*(兴安落叶松分枝格局的分形特征)[J]. *Bull Bot Res* (植物研究), **20**(2): 235—241.
- Steingraeber DA, Waller DM. 1986. Non-stationarity of tree branching patterns and bifurcation ratios[J]. *Proc R Soc Lond*, **228**: 187—194.