

武汉东湖石龙芮生长和种群生态研究*

吴 刚 于 丹 涂芒辉 夏盛林 种云霄 康 辉

(武汉大学生命科学院生态研究所, 武汉 430072)

摘要 通过对武汉东湖石龙芮种群的周年野外观测结果, 将石龙芮生活史划分为幼苗期、拔节期、分枝期、花果期、衰亡期、休眠期。石龙芮种群态存活曲线呈 Deevey III 型。同时, 石龙芮种子颗粒小, 数量大(可达 $8.728 \times 10^5 \text{ ind} / \text{m}^2$) 是一种典型的 r -对策植物。在花果期, 石龙芮的最大生物量(干重)可达 $596 \text{ g} / \text{m}^2$, 其中各器官中以叶的贡献为最大, 果实次之, 但干湿比以果实为最高, 达 0.282。通过对石龙芮种群及其生长基质喜旱莲子草植毡层株高的测量, 发现两者在时间生态位上相互弥补, 从而避免了生长高峰的重叠, 表现出一种互惠共生的关系。此外, 石龙芮株高和生物量之间相关显著。

关键词 石龙芮, 生长, 种群生态, 存活曲线, 生物量

近年来国内外有关植物种群生态学研究较多^[1-8], 但对水生植物种群生态的研究较少^[9-11]。尚无石龙芮(*Ranunculus sceleratus* L.) 种群生态学研究的报道。石龙芮常挺水生长于水田或湿地中, 在武汉东湖着生在由喜旱莲子草(*Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb.) 所形成的漂浮植毡层(Plant mat) 上, 作者对此特殊生境下的石龙芮种群进行了研究。

1 材料与方法

1.1 研究地点 选取武汉东湖($33^\circ 33' \text{N}$, $114^\circ 23' \text{E}$) 的石龙芮种群为研究对象。东湖位于武汉市东郊, 是一个富营养化浅水湖泊, 湖形为斜置的等腰三角形, 面积 27.899 km^2 (水位 20.5m), 平均水深 2.21m, 由人工堤坝隔成郭郑湖、汤林湖、水果湖、后湖、牛巢湖、筲箕渡等子湖区^[12]。该湖地处北亚热带季风区, 年平均气温 16.7°C , 降水量 1160.3 mm , 蒸发量 1473 mm , 湖面平均风速 $2.3 \text{ m} / \text{s}$ 。位于郭郑湖区的中国科学院东湖湖泊生态系统试验站旁分布有较大面积的喜旱莲子草群落, 其形成的漂浮植毡层上生长有较多的石龙芮植株。1996—1997 年在试验站围栏旁设置了定位观测样地, 研究了其中石龙芮种群的生长情况。

1.2 研究方法 在喜旱莲子草形成的植毡层上按不同的种群密度选取三个石龙芮样方($1 \text{ m} \times 1 \text{ m}^2$) 固定标记, 设为长期定位观测样地(将样方下喜旱莲子草植毡层沿样方边缘

* 国家自然科学基金(39770582)和淡水生态与生物技术国家重点实验室(9504E4)资助项目, 本工作曾得到谢平教授和倪乐意博士的大力帮助以及陈宝联先生代为插图复墨, 谨此一并致谢
1998-01-13收到; 1998-12-23修回

割断,但仍置原处,拔去样方四周 20cm 内的石龙芮以消除周围石龙芮的影响),定期对样方中石龙芮植株数、株高、分枝数、花果数和喜旱莲子草高度进行测定。

在石龙芮不同物候期采取石龙芮盖度为 100% 的 $1 \times 1\text{m}^2$ 样方,计数样方内石龙芮的植株数、分枝数、花果数,并分根、茎、叶称湿重,再置烘箱于 80°C 烘 24h 称干重。随机取 10 株石龙芮成熟植株测量植株高、基径、分枝数、分枝长、每分枝花果数、分枝级数、根茎叶干湿比等各项指标。随机取 30 颗尚未脱落的成熟石龙芮果实,统计种子数并称重。另取 16 颗成熟果实称湿重后同前法烘干称干重。

2 结果与分析

2.1 石龙芮的生活史

根据石龙芮的生长性状与形态特征,为便于研究将其生活史划分为不同时期。其中幼苗期是从种子萌发到未长成主茎的阶段;拔节期是有主茎但尚未分枝的阶段;分枝期是指开始分枝但尚未开花的阶段;由于石龙芮分枝后边花边果,故将从开第一朵花到最后—个果实成熟即不再有花的阶段划为花果期;衰亡期是花果期后植株死亡至全部腐烂的阶段,其余为休眠期。由于各个植株生长情况不同,因此从整个种群各生活期时间上有重叠现象。

2.2 石龙芮种群动态生命表

固定的三个石龙芮样方初始密度 $B>A>C$,由于萌发时间相近,每个样方中的石龙芮可视为一个同生群(Cohort),根据观测数据编制动态生命表(表 1)。利用表中的石龙芮存活数(n_x)和死亡率(q_x)以存活天数(D)为横轴,可得到石龙芮的存活曲线(图 1)和死亡曲线(图 2)。

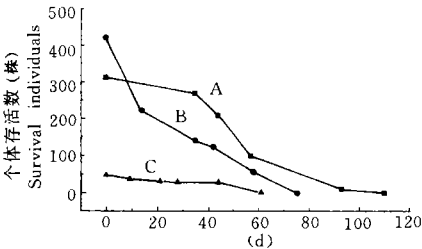


图1 石龙芮的存活曲线

Fig.1 The survival curve of *R. sceleratus*

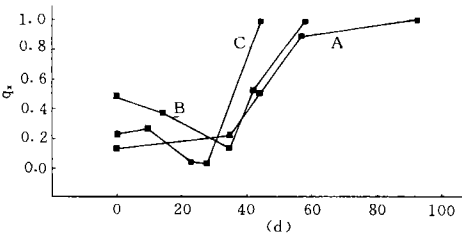


图2 石龙芮的死亡曲线

Fig.2 The death curve of *R. sceleratus*

2.3 石龙芮生物量研究

2.3.1 石龙芮群落生物量动态变化 根据石龙芮不同生长阶段群落生物量取样结果可以看到:随着生长期的不同,石龙芮群落生物量呈明显的变化规律,即先增至最大值后锐减(图 3),单位面积最大生物量(干重)可达 $596\text{g} / \text{m}^2$ 。

2.3.2 石龙芮不同器官生物量与干湿比的比较 在石龙芮花果期时通过样方法调查,其根、茎(包括主枝与分枝)、叶柄、叶片、果实的生物量与干湿比结果(表 2)。各器官干物质占总生物量比例(K)大小顺序是叶>果实>根>茎,而干湿比大小顺序是果实>叶片>

表1 石龙芮种群动态生命表

Tab.1 The dynamic life table of the populaiton of *R. sceleratus* in the three quadrats

	D	n_x	l_x	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x
A	0	311	1.000	43	0.138	52.5	500.5	1.61
	35	268	0.862	62	0.231	237.0	448.0	1.67
	44	206	0.662	108	0.524	152.0	211.0	1.02
	57	98*	0.315	88	0.898	54.0	59.0	0.60
	93	10	0.032	10	1.000	5.0	5.0	0.50
	110	0	0	—	—	0	0	—
B	0	422	1.000	200	0.474	322	751	1.78
	14	222	0.526	82	0.369	181	429	1.93
	35	140	0.332	18	0.128	131	248	1.77
	42	122*	0.289	66	0.541	89	117	0.96
	58	56	0.133	56	1.000	28	28	0.50
	75	0	0	—	—	0	0	—
C	0	48	1.000	11	0.229	42.5	154.0	3.21
	9	37	0.771	8	0.261	34.0	111.5	3.01
	21	31*	0.646	2	0.064	30.0	77.5	2.50
	28	29	0.604	1	0.034	28.5	47.5	1.64
	44	28	0.583	28	1.000	19.0	19.0	0.50
	61	0	0	—	—	0	0	—

注: $l_x = n_x/n_0$; $d_x = n_x - n_{x+1}$; $q_x = d_x/n_x$; $L_x = (n_x + n_{x+1})/2$; $T_x = \sum_x L_x$; $e_x = T_x/n_x$

* 表明进入花果期。

表2 石龙芮不同器官生物量分布

Tab.2 The allocation of biomass of *R. sceleratus*

器官	根	茎	叶柄	叶片	果实
Organ/s	Root	Stem	Petiole	Blade	Fruit
湿重WW, (g/m ²)	1025.0	462.5	1450.0	925.0	338.4
干重DW, (g/m ²)	38.25	15.50	54.25	71.95	95.40
干湿比(D/W)	0.0373	0.0335	0.0374	0.0778	0.2820
K	0.139	0.056	0.197	0.261	0.346

叶柄>根>茎。

2.4 石龙芮株高的研究

在调查石龙芮群落生物量动态的同时测量其株高,发现其变化趋势(图 4)与群落生物量变化趋势(图 3)存在一定相关性,即植株平均高度最高时群落生物量也最大。对选取的 10 株成熟植株测得的生物量(干重)与株高进行线性回归分析,发现水上部分生物量 Y1(不包括根)与株高 X 之间有方程 $Y1 = 0.145X - 1.32$, 相关系数 $\gamma_1 = 0.955(P < 0.01)$; 而整株生物 Y2 与株高 X 之间有方程 $Y2 = 0.175X - 1.16$, 相关系数 $\gamma_2 = 0.952(P < 0.01)$, 说明石龙芮的生物量与株高之间的相关性较显著。通过对定位观测样地中石龙芮和喜旱莲子草的株高(水上株高)的年度观测(图 4),表明石龙芮的生长期恰好和喜旱莲子草的生长期交错开。

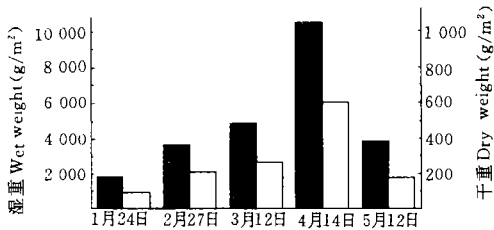


图3 石龙芮生物量曲线

Fig.3 The biomass of *R. sceleratus* community

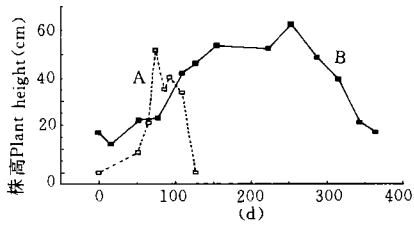


图4 石龙芮株高与喜旱莲子草株高的年度动态

Fig.4 The temporal dynamics with the plant height of *R. sceleratus* L (A) and *A. philoxeroides* (B)

图 4 中石龙芮种群株高曲线中的凹谷是由于植株倒伏引起的。

2.5 石龙芮种群的繁殖力

通过石龙芮花果期的样方调查以及种子的数目与干重的统计,可测算单位面积石龙芮的种子产量(表 3)。

表3 石龙芮种群的繁殖力

Tab.3 The reproduction and seed output of *R. sceleratus*

平均果实数 (ind./m ²)	平均每果种子数 (ind.)	平均种子干重 (g/ind.)	种子产量 (ind./m ²)	总繁殖力 (g/m ²)
3223	270.8	1.85×10^{-4}	8.728×10^5	161.5

3 讨论

3.1 石龙芮的种子库 (Seed pool) 与生活史 种子库是表征一个种群以潜在形式存在的基元 (Genet) 的数量^[14]。在东湖喜旱莲子草植毡层这种特殊的生境中,每年石龙芮成熟后形成的种子雨散落在植毡层上,构成石龙芮的种子库(部分透过缝隙落入水下的种子不包括在内)。当年冬季能够萌发的活性种子 (Active seed) 只是库中种子的一小部分。由于喜旱莲子草水下部分不断腐烂,大部分种子的命运是被动物取食或落入水中被微生物分解。虽然广义上可将局地的石龙芮看成一个同生群,但由于整个植毡层上石龙芮的萌发期长达 2 个多月,因此植株之间的生长情况差异较大,在种群水平就表现为发育时间的不一致性。萌发后的石龙芮幼苗受到环境资源的限制,在水分、温度、营养条件良好的喜旱莲子草植毡层上,光照是石龙芮生长的限制因子。在个体发育前期,石龙芮迅速拔节长高占领垂直方向上的空间生态位,至一定高度后开始分枝占领水平方向上的空间生态位,同时上部叶深裂以便充分地捕捉阳光。从时间生态位上看,石龙芮与喜旱莲子草的生长高峰没有重叠,两者之间不存在竞争关系。喜旱莲子草为石龙芮提供了良好的生长附着和种子雨散布的基底,其不断盘绕的茎形成的植毡层滤留和吸附了大量的养分,从而使其上分布的石龙芮种群数量不断增加。当喜旱莲子草进入花期,石龙芮已经腐烂了,对喜旱莲子草未造成不利影响。相反地,在冬春季石龙芮发达的须根系对于防止喜旱莲子草休眠茎被风浪打断有明显的固着作用,同时,石龙芮植株分解后将 N·P 等释放回水体,使喜旱莲子草生长在营养丰富的生境中。因此,两种植物间存在互惠共生的关系。

3.2 石龙芮的生态对策 生态对策主要由生境特征和种群生命表来确定。生境的特征参

数包括空间异质性、时间变异性和持续稳定性^[14]。东湖喜旱莲子草由于人为控制和湖面风浪冲击,其形成的植毡层面积有限,且漂移性大,容易断裂成小片,是一个不稳定的生境,适于 r -对策的植物生长。从种群动态生命表来看,A、B 样方中的石龙芮幼苗的死亡率很高,存活曲线呈 Deevey III 型^[13],而样方 C 石龙芮的存活曲线并不表现为 Deevey III 型,是因为样方 C 幼苗萌发数本来就少,受密度制约不明显,而且在确定为长期观测样地时已经处于拔节期,因此存活曲线只反映了石龙芮生活史的较后阶段。另外,石龙芮植株并不高大,寿命较短,一次结实,产生的种子量很大,粒径却很小,这说明石龙芮是一种典型的 r -对策的植物。为了弥补石龙芮种群密度下降造成的损失,石龙芮通过分枝构件(Module)的增加(经样方统计,一级分枝数保持在 300—500 ind / m² 范围内)来保证单位面积的种子产量^[10],石龙芮产生的大量种子只要落到水分与温度等条件适当的基质上就可以萌发。在东湖凤眼莲(*Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms.) 群落中也分布有石龙芮种群。凤眼莲膨大的球茎为石龙芮提供了附着基底,但由于凤眼莲漂移性大,固着基底不稳定,石龙芮植株不如喜旱莲子草群落中的植株高大。石龙芮是一种湿生植物,其种子量大,具有很强的传播能力。东湖是一个重富营养化的浅水湖泊,郭郑湖茶港排污口注入的大量污水,使得喜旱莲子草和凤眼莲种群增殖快,形成了较大面积的漂浮植毡层。而这些漂浮植物的根茎则为石龙芮提供了理想的生境,在这种生境中,由于营养丰富,没有其它竞争物种,石龙芮的植株较湿生类型(株高在 50cm 以下)长得高大,根系也较发达,并达到了较大的种群密度。此外,在茶叶港附近的喜旱莲子草植毡层上,还分布有水稗(*Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv.) 及酸模属(*Rumex* L.) 的植物,而这两种植物,显然也是偏向 r -对策的,因此都可以占领水上植毡层这种特殊的生境,并表现出比其它生态类型更优越的生长性状。漂浮植物形成的植毡层拓展了湿生植物的分布范围,并使之表现为“假挺水”状态,这是一种特殊的生态适应现象。

参 考 文 献

- [1] Harper J L. Population Biology of Plants. London and New York: Academic Press. 1977
- [2] 杨 持. 羊草草原群落水平格局的研究 I. 邻接格子样方的应用, 内蒙古大学学报(自科版) 1983, 14(2): 243—254
- [3] 祝宁等. 刺五加种群生态学研究 I. 刺五加的种群结构, 应用生态学报, 1993, 4(2): 113—119
- [4] 聂绍荃等著. 紫椴种群生态学研究, 哈尔滨: 东北林业大学出版社, 1992
- [5] 江洪著. 云杉种群生态学, 北京: 中国林业出版社, 1992
- [6] 杨允菲. 傅林谦. 亚热带中山地区草芦无性系种群的密度制约, 应用生态学报, 1997, 8(1): 77—82
- [7] 王昱生. 羊草种群无性系种群动态的初步研究, 生态学报, 1993, 13(3): 293—298
- [8] 苏智先. 钟章成. 慈竹无性系种群生长发育规律初探. 应用生态学报, 1992, 3(3): 289—291
- [9] Center T D. Spencer N R. The phenotogy and growth of water hyacinth (*Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms.) in an entrophic North-central Florida Lake. *Aquatic Botany*, 1981, 10: 1—32
- [10] Groth A T. L. Lovett-Doust, Lovett-Doust J. Population density and module demography in *Trapa natans* (Trapaceae), an annual, clonal aguatic macrophyte. *American Journal of Botany*, 1996, 83(11): 1406—1415
- [11] 于 丹. 水毛茛种群生态学研究. 水生生物学报, 1994, 18(3): 245—254
- [12] 刘建康主编. 东湖生态学研究(二), 北京: 科学出版社, 1995
- [13] Silvertown J W. (祝 宁等译). Introduction to Plant Population Ecology. London and New York: Lonmen Inc. 1982

- [14] 周纪伦、郑师章、杨 持编著. 植物种群生态学. 北京: 高等教育出版社, 1993
- [15] Lovett-Doust J, Lovett-Doust L. Plant Reproductive Ecology Patterns and Strategies. New York: Oxford Univ. Press., 1988

GROWTH AND POPULATION ECOLOGY OF *RANUNCULUS SCOLERATUS* IN DONGHU LAKE, WUHAN

Wu Gang, Yu Dan, Tu Manghui, Xia Shenglin, Chong Yunxiao and Kang Hui

(The Ecology Institute, Life Science College, Wuhan University, Wuhan 430072)

Abstract Obtained from the results of annual field in Donghu Lake, the growth and population ecology of *Ranunculus sceleratus* L. were studied in this paper. The life history of the species was divided into six stages, i. e. seedling, jointing, branching, flowering-fruiting, withering and dormant, according to the morphological features. Although the number of individuals could reach 422 per square metre, as shown by the dynamic life table, only 122 ind. m^{-2} , would survive and flower because of the intraspecific competition. For the high rate of mortality, the shape of survival curve of the population appeared to be Deevey III. Moreover, its seed output was extremely large, reaching 8.728×10^5 ind. m^{-2} , whilst the size of the seed was rather small. All these characteristics proved that this species is a typical plant of r-strategy. In the flowering-fruiting stage, the maximum biomass (D. W.) was 596 gm^{-2} , among which the leaves were the organ that contributing most greatly, followed by the fruits. But the ratio of D. W. to W. W. was the maximum in fruit at 0.282. Based on the annual measurement of the height of *R. sceleratus* and *Alternanthera philoxeroides*, which offered the plant mats to support the studied population, the niches of these two species had not overlapped with a reciprocal relationship. In addition, the correlation of biomass and height of *R. sceleratus* was also analysed and a linear relationship existed apparently.

Key words *Ranunculus sceleratus* L., Growth, Population ecology, Dynamic life table, Survival curve, Biomass.