

欧洲水青冈(*Fagus sylvatica* L.) 构筑型与形态多样性研究

李俊清¹, 臧润国², 蒋有绪²

(1. 北京林业大学, 北京 100083; 2. 中国林科院森林生态环境与保护研究所, 北京 100091)

摘要:通过对植物构件和构筑型的分析, 可以了解植物的整体结构与系统演化关系。高等植物构筑型的研究以树木最为深入, 植物学家对全球的树木进行了构筑模式的分类, 并确定了 23 个基本的构筑类型。植物的构筑型和其形态的多样性是密不可分的。构筑类型确定了植物所属的整体形态类型, 而对每种植物具体的形态多样性分析可以深入了解每种构筑型的数量特征及其形成过程。在概述了树木构筑型研究的基础上, 系统说明了欧洲水青冈构筑型和形态多样性分析的步骤和分析的意义。水青冈属(*Fagus*)为 Troll 型构筑模式, 处于不同生态条件下的同一种的不同种群之间, 在形态、解剖、生理和遗传多样性方面都存在着差异。树木的形态多样性虽然主要受遗传因素的控制, 但生态条件对其形态和遗传多样性也有非常显著的影响。在对树木进行构筑型分析时, 首先要根据构筑要素(主要是形态与生长特性)确定它所属的构筑模式类型, 其次是分析它的形态特征与环境条件的关系, 进而进一步分析其遗传多样性。

关键词: 构筑型; 形态多样性; 欧洲水青冈

Review on studies of architecture and morphological diversity for *Fagus sylvatica* L.

LI Jun-Qing¹, ZANG Run-Guo², JIANG You-Xu² (1. Beijing Forestry University, Beijing 100083; 2. Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China)

Abstract: After a brief account on the study of plant architecture, this paper, taking *Fagus sylvatica* L. as an example, illustrates the method, steps and significance for analyses of plant architecture and morphological diversity. *Fagus sylvatica* L. belong to the Troll architectural model. The difference in morphology, anatomy, physiology and genetic diversity among different species and among the populations of a species in different ecological conditions were significant for *Fagus sylvatica* L. Although the morphology were mainly controlled by genetic characteristics in *Fagus sylvatica* L., ecological conditions could strongly influence their morphological and genetic diversity. In the architectural analyses for plants, the first step is to determine which architectural model a plant belongs to, the second step is to analyze the relationship between morphological diversity of the plant and ecological conditions, then further analyze the genetic diversity of the plant.

Key words: architecture; morphological diversity; *Fagus sylvatica* L.

文章编号: 1000-0933(2001)01-0151-05 中图分类号: Q948 文献标识码: A

1 关于树木构筑型与构件结构

植物构筑型研究在木本植物中进行的工作最多, Harpe^[1]、Tomlinson 和 Zimmerman^[2]以及 Halle 等^[3]的著作中都有很深入的论述。我国学者阳含熙^[4]在‘植物个体的新认识’一文中提出高等植物的基本构件

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(39670585)

收稿日期: 1998-10-29; 修订日期: 1999-12-06

作者简介: 李俊清(1958—), 男, 吉林人, 博士, 教授。主要从事森林生态学研究。

单位是芽、小枝、分蘖以及其它可以重复的单位,植物构件数目和构件大小可以随不同条件发生变化。比如无性系植物可以在其根茎上产生无性系小株(Ramet),这些无性系小株可以在其生境中不断扩展其面积和增加其枝体,构成许多新的营养位点来丰富这一系统^[5~7]。树木在其地上和地下营养位点上分别发生着光合作用、水分代谢和养分吸收等过程,在增殖自身营养器官和扩大营养空间的同时,发挥着相应的生理和生态功能。探讨各种构筑型的功能作用,研究二者之间的相互关系,可以进一步了解树木的营养特征和生长对策,进而揭示形态多样性的适应机理。每种树木的构筑型都是受遗传控制的,但在外界环境作用下,也表现出某种可塑性^[5~7]。因此对树木构筑型研究既是遗传学和植物学问题,又属于生态学问题,具有重要的理论意义和实践意义,也是当前国际种群生态学研究的热点之一^[8]。

树木的形成方式与构筑要素是分析其构筑型的基础。依据树冠、树干和树根的发育顺序,树木从小到大有 4 种形成方式^[9]。在树木构筑型分析时,常常要根据分生组织活动的方式来分析树木的构筑类型。幼苗的顶端分生组织通常以 4 种方式来产生树木枝体^[9],根据顶端分生组织的 4 种活动方式,相应地就可以辨认出来树木组建的 4 种基本方式^[9]。在树木构筑型分析中,树木的延长生长方式,也是类型划分的重要依据之一。树木一般有节律性生长(Rhythmic growth)和连续性生长(Continuous growth)两种主要的延长生长方式,生长的节律性或连续性常常可根据芽鳞痕或节间距离的格局来判断。还有其它一些要素如分枝方式和类型等亦可作为树木构筑型分类的参考^[9]。

一棵树木的构筑型依赖于它的生长发育过程,以及受遗传调控的部位。在地球上从未发现两株绝对相同的树木,因为一株树木的生长绝对不是从一开始就固定的。种内不同个体之间存在着形态构造的多样性。在异质环境下,每个个体会随环境而改变自己的形态,以便获得所需的资源,就象动物一样利用所有可能的机会和条件求得生存空间和食物资源。这样形态构造特征从一株到另一株各不相同但又不是完全随机的,每个物种都利用其自身的生长模式,发展成相对同质的群体,就好象属于自己的遗产一样,但他们又不断随环境而调节自己的形态构造。

森林的生态条件在时间和空间上不断发生变化,因而其中林木种内形态构造的多样性一般也较高。其主要原因是个体树木的寿命长短不一,附近又有其它树木的生长和干扰,以及同一种树所处的位置不同,并可以在差异很大的环境条件下生存。

对树木的生长模式和构筑型研究的最多的是热带树木,Halle 等提出了热带地区树木生长模型理论,他们将热带树木(其中也包括了一些藤本和草本植物)描述为 23 类基本的生长模式,并编制了热带树木的构筑型检索表,使高等植物构筑型的研究得到了突飞猛进的发展^[9]。

2 欧洲水青冈构筑型的初步分析

水青冈属(*Fagus*)植物是研究树种形态调节作用的理想材料,因为它是一个世界广布种和在很高生态多样性条件下演化发育起来的。比如欧洲水青冈(*Fagus sylvatica*)分布在温带地区,中国水青冈(*Fagus* spp.)分布在亚热带地区,而南水青冈(*Nothofagus* spp.)分布在南半球的热带地区。尽管如此,它们都符合 Troll 增长模式^[10],其定义是:茎轴斜生,连续叠加完成构筑型,主线茎轴(Main-line axes)形成一部分干,一部分枝,近基(Proximal)部分逐渐挺直,每一茎轴的顶端部分就是一个有限或无限生长的枝。这个模式是用植物学家 Troll 的名字命名的。这种斜生轴结构的树木的高生长有两个过程,首先是相似茎轴的无限叠加过程,其次是落叶后通过次生长,茎枝基部逐渐挺直过程。现知有 42 科树木的生长属于 Troll 模式。

Thiebaut 等^[12]研究指出欧洲水青冈在一年生长当中,最明显的特点就是在树木顶端生有一段新的枝梢,并可以区分出短枝和长枝,短枝没有水平芽也不分枝,长枝有水平芽而且经常分枝。如果长枝长得很短,它就会把许多营养用于分枝生长,进而导致短枝不再分枝。树木沿着茎轴每年的高生长都在新枝上留下 1 个芽痕,由冬芽将各年生枝分隔出来。某些茎轴只形成短枝,这些短枝纤细且不分枝,而另一些茎轴却形成长短相间的枝,通常是长枝介于 2 个短枝之间,一般是长枝较长,不过有时也较短且分枝。短枝的发育总是一次性生长,而长枝却可能是一次性或多次性生长的,在一个多次生长的枝条上,每一轮枝由 1 个枯萎的芽分开,并留下 1 个芽痕。第一轮生枝的叶片形状很规则,而以后各轮生枝的叶片则变化很大,具异型叶者更能强烈地表现出初生枝和次生枝的不同,如托叶变换其形态,叶片的形态特征、甚至由其解

剖特征和生理特点而不同。欧洲水青冈由初生枝到次生枝的发育过程,伴随着形态和构筑型的改变,其主要特征列于表 1。

表 1 欧洲水青冈(*Fagus sylvatica*)初生枝和次生轮枝上叶片的形态和解剖特点
Table 1 Morphological and anatomic characteristics of leaves in the primary and secondary cycle branches in European beech (*Fagus sylvatica*)

形态与解剖特征 Morphological and anatomic characteristics	初生枝 Primary branch	次生枝 Secondary branch
托叶 Stipules	狭长 Long and thin	宽、鳞片状 Wide and scale
叶形状 Leaf form	规则,披针叶型 Regular,wide needle	不规则,圆形 Irregular,round
叶大小 Leaf size	中或小 Medium or small	大中小都有 All size
叶颜色 Leaf color	深绿 Dark green	浅绿 Light green
叶厚度 leaf thickness	较薄 Thinner	较厚 Thicker
叶脉 Leaf nerves	平行,10~12 对 Parallel,10~12	或多或少平行,6~9 对 Near parallel,6~9
叶缘 Leaf edge	规则锯齿,平面 Regular saw,flat	不规则锯齿,波状 Irregular saw,wave like
叶尖端 Leaf apex	尖 Pointed	圆 Round
叶基部 Base of leaf	基本对称 Basically symmetry	明显不对称 Apparent non-symmetry
叶毛被 Leaf hair	叶脉具毛,叶缘二面无毛 Hair in the leaf nerves,but non hair on both sides of leaf	叶脉重毛,叶缘两面见毛 More hair in the leaf nerves and hair on both sides of leaf
上表皮 Surface epidermis	角质化 Cutinization	高度角质化 High cutinization
栅栏组织 Palisade	薄,1~2 层 Thin,1~2 layer	厚,1~3 层 Thick1~3 layer
海绵组织 Parenchyma	窄 Narrow	宽 Wide
下表皮气孔 Stoma in under epidermis	气孔多 More stoma	气孔少 Less stoma

* 引自 Thiebaut,等. 1990a

幼年水青冈的构筑型取决于主枝的类型和主枝增长的形态,可用 4 个特征来描述:①拓展枝(Exploration shoot)和利用枝(Exploitation shoot)的数量,前者指树木开拓周围生存空间的长枝(E),后者指充分利用树木环境空间的短枝(e);②单轴生长或合轴生长的数量($0\sim E$);③分枝度($0\sim n$);④连续 2a 之间的增长模式:单轴垂直生长,合轴垂直生长,单轴分枝生长和合轴分枝生长。利用这种方法,可以定义欧洲水青冈构筑变化形式,这些变化包括了在野外天然存在的形态多样性。研究发现构筑型变化与生长之间存在相关性^[14]:①径轴生活力强拓展枝就比利用枝的功能明显占优势($E>e$),另外由此可以进一步证实,主枝的发育比水平枝更重要;②主枝出现多轮生长时,标志着树木的顶端优势,但多轮生长在主枝和水平枝同时出现时,则会减弱这种顶端优势现象;③比较理想的生长方式是植物用于拓展空间的生长年限比利用空间资源的年限更长(生长迅速; $E<e$),或者相似(平均; $E=e$);相反,生长缓慢的植物利用更多的时间去利用空间资源($e>E$)。水青冈通过每年的顶枝生长,发育成高大乔木,人们可区别开水青冈的长枝和短枝,这些枝可能是叶枝,也可能是花枝。长枝对木材生产和环境作用十分重要,短枝的作用主要是增加叶面积,提高叶绿素含量。水青冈的形态特征和枝轴的维度依赖于枝条的数量和各年生枝的类型,对于每个水青冈树来说,枝条萌生的类型受周期环境的影响,也受年龄和分枝位置的影响。

3 水青冈形态多样性及其遗传基础

在法国西部数据东缘海拔 288 m 的 Verzy 林区(49°14'N;3°59'E)、德国北部汉诺威以南 30 km,海拔 170~250m 的 Suntel 山上(52°12'N;9°17'E)和瑞典最南端距马尔默约 30 km 左右的 Dalby-Soserskogs

(55°38'N;13°19'E)天然生长有一种欧洲水青冈矮生变种(*Fagus sylvatica* var. *tortuosa*)。它们与周围的欧洲水青冈(*Fagus sylvatica*)分布在一起,生长在同一环境下,但二者的个体形态却相差悬殊,和欧洲水青冈一样,欧洲水青冈矮生变种有一次生长的短枝和一次生长的长枝。水青冈每个枝条都有这二种萌发方式,而且不管有几级分枝,这种特性始终不变。不过这种长枝和短枝在低级分枝中生长较快,而高级分枝中生长较慢。这两类水青冈每年1次生长的长枝上,叶和芽都是互生的,在基部的叶片小,落叶早,芽发育不良,且主要集中在萌发枝的上部。这些叶片较大,在整个生长季节不落叶,愈接近萌发枝顶端,芽也愈大。从每个发育良好树冠的水平方向看其正面的形状,枝条是在芽的相反方向萌发出来的,构成一个弯曲型,枝在基部是直的,然后向上逐渐弯曲,并与以前的分枝形成明显的对比。另外,从垂直剖面形状看,基部开始是向上的,但到了枝梢部就向下倾斜或向水平方向伸展,尽管基部是垂直的,但由于太短,肉眼很难观察到它的枝与干的系统发生形态。矮生水青冈的某些萌生枝生长很快,如通过剪枝后,节间变长,水平芽发育良好。在这种情况下,叶和枝呈螺旋状排列,分枝辐射对称,上部“之”字型弯曲,由此造成一种无明显主干的树形。欧洲水青冈从枝条基部就有一个明显的主干生长,而且每一侧枝也保持同样的分枝方式。矮生欧洲水青冈从基部开始就分枝较多,而且每个侧枝与主枝的差异不明显,最后形成了一种无主枝的类型。就一株树而言,这种生长模式必然产生矮生状态。植物学家借助于形态、解剖和生理学特性分析,描述过落叶树春季萌发生长的荫叶和阳叶,同时也观察过一些树种多次生长幼枝的形态特征,但没有较详细的研究工作,尤其是水青冈类树种,更未见有关的研究报道。欧洲水青冈的初生叶有阴阳叶之分,且极易区别^[13]。另外,一年中有多次生长的叶片,其形态各异:初生叶与荫生叶相似,而次生叶和阳生叶相似。不过在每一次生长当中,这一特征还会随透光量而发生变化,如叶密度和最大光合速率等。水青冈叶片变异分为初生叶之间和次生叶之间两个主要部分。除水青冈外,栎树(*Quercus*),柳树(*Salix*)和南水青冈(*Nothofagus*)等也都有类似的现象。在前述欧洲3个地区分布的矮生水青冈林附近,也同时有欧洲水青冈的分布,虽然两者有基因交换,但各自仍保持相对独立的形态特征不变,欧洲水青冈是一高大乔木,树干通直,常常是从基部到树冠没有任何枝杈,而欧洲水青冈矮生变种常常是生长势弱,弯弯曲曲,分枝较多。通过对矮生变种和欧洲水青冈的等位酶电泳分析,找不到二者之间的本质区别,比较只能在它们的基因和基因型结构特征方面做比较细微的分析。

Demesure等^[10]对上述3个地区的矮生欧洲水青冈进行了深入的遗传多样性研究表明2个亚种群间的差异显著性不高,在Dally无一达到显著水平,在Suntel为3/11,在Verzy为4/11。在Verzy表现出极显著差异的是IDH,欧洲水青冈矮生型表现出最高的基因多样性,在Dally和Suntel稀有基因较多。欧洲水青冈矮生型个体遗传能力很强,在与欧洲水青冈混生的林分内,它也能保持自己相对独立的形态特征,这显然也是把欧洲水青冈矮生型划为一个新的分类单位的重要依据。但由于它又与欧洲水青冈从生命史到遗传特性都有密切联系和明显差异,所以又把它作为一个变型。利用同功酶遗传标记物分析结果发现,欧洲水青冈矮生型和欧洲水青冈的酶带多样性几乎完全一样,二者的相似程度远远高于它们与任何其它种类水青冈之间的相似性^[10],所以认为这两种水青冈是近代历史进化过程中出现的新的变异类型,而且这种进化过程仍在继续。

4 环境条件对水青冈形态多样性的影响

对于一株林木来说,受周围环境影响最大的时期就是其幼年阶段。欧洲水青冈也是如此,幼树受多种因素的影响,表现出较高的形态多样性。这些因素首先是遗传因子,由遗传基因决定了形态特征;其次是生态因素,由环境条件和各种生态因子影响所表现的次生形态特征;再次是森林经营因素和随机因素,不同的营林措施和随机干扰都会导致幼树间的形态差异。在上述诸环境因子中,光照条件和更新密度是对幼树生长发育起决定性作用的因素。光有利于树木的生长,但是它的最适范围却随不同地理气候条件发生变化。幼树生长发育与林分的密度相关,密度较大的林分能促进幼树个体高生长进程和发育阶段的分配,但也有负作用,如密度过大时就会阻碍幼树个体的增长,甚至较大年龄个体也同样受这种密度的影响。在不同光照条件下,幼树发育分化十分明显,并随林分密度和更新年龄而增大。法国南部Aigoual高原(44°22'N,3°6'E)。海拔1100m以上的一片天然欧洲水青冈林,1968年进行了透光伐,1986年调查时已形成两

层结构的复层林,此间未经过任何人为干扰。该林分上层木高 15m、年龄 100~150 年生,下层幼树 18 年生。此林分密度变化很大,由 1~3 年生更新幼苗形成的最大密度可达 300 株/m²,而全林平均密度只有 50 000~100 000 株/hm²。在这样一个林分内,其局部光照、密度以及个体生长状况相差悬殊^[15]。

在木本植物的生长发育过程中,自然选择起到一种十分重要的作用,由于木本植物生命周期长,所以选择的压力就更大,这种作用不仅体现在个体水平上,同时也体现在种群水平上。为了考察基因型与生活力的这种关系,必须把植物的形态发育和遗传特性综合比较,才能更有力的揭示自然选择对植物形态塑造作用的机制和规律。在前述 18 年生天然更新的水青冈幼林中,在不分个体大小的情况下,全光和庇荫幼苗的基因频率和基因多样性都没有显著差别^[16]。可见基因频率和基因多样性在各种透光强度下总的趋势相同。不过,当将幼苗按个体大小分开时,在各种透光强度下,二者都有显著差别。同时还发现,在不分个体大小的情况下,全光和庇荫的幼苗间纯合子和杂合子的数量在所有个体的 6 个基因位点上都无显著差异,而在每种透光条件下,个体植株高大的幼树杂合子频率则高于矮小幼树^[16]。

总之,欧洲水青冈的构筑特征变化与林木生存周围的环境条件、本身的遗传特征和形态类型等都有着密切的关系。如光照强度等对欧洲水青冈的影响可以清楚地表现在形态解剖上表现出来,但在遗传多样性的指标上却不十分显著。可见,形态与遗传的关系还需做大量的研究工作,尤其是要求尽可能地分析更多的酶系统,甚至从 DNA 水平上去探讨构筑型与遗传多样性的相互关系将是非常重要的研究领域。我国在植物构筑型方面已开展了初步的研究^[4,6~9,17,18],但在将构筑型与形态多样性及遗传多样性的联系方面还未开展工作,今后加强这方面的研究对于深入了解植物形态特征的形成与演化,将具有重要的意义。

参考文献

- [1] Harper J L. Population biology of plants. London: Academic Press, 1997.
- [2] Tomlinson P B and Zimmerman M H eds. *Tropical tress as living systems*. Cambridge University Press, Cambridge, London and New York, 1978.
- [3] Halle F, Oldeman R A A and Tomlinson P B. *Tropical trees and forests — an architectural analysis*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 1978.
- [4] 阳含熙. 植物个体的新认识. 见: 祝宁主编. 植物种群生态学研究现状与进展. 哈尔滨: 黑龙江科学技术出版社, 1994. 1~7.
- [5] Bell A D and Tomlinson P B. Adaptive architecture in rhizomatous plants. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 1980, **80**(2): 125~160.
- [6] 臧润国, 等. 刺五加种群构件的数量统计——刺五加地上部分构件的数量统计. 吉林林学院学报, 1995, **11**(1): 6~9.
- [7] 臧润国, 等. 刺五加种群构件的数量统计——刺五加地下部分构件的数量统计. 吉林林学院学报, 1995, **11**(2): 65~68.
- [8] 祝宁, 陈力. 刺五加构筑型研究. 见: 祝宁主编. 植物种群生态学研究现状与进展. 哈尔滨: 黑龙江科学技术出版社, 1994. 69~73.
- [9] 蒋有绪, 臧润国. 热带树木构筑学研究概述. 林业科学, 1998, **34**(5): 112~119.
- [10] Demesure B, Comps B and Thiebaut B. Les hetres tortillards e Europe occidental. Aspects genetiques. *Ann. Sci. For.* 1995, **52**: 103~115.
- [11] Thiebaut B, Serey I, Druelle J L, et al. Forme de la plantule et architecture de quelques hetres, chiliens (*Nothofagus*) et chinois (*Fagus*). *Can. J. Bot.*, 1997, **75**: 640~655.
- [12] Thiebaut B, Comps B and Cros E T. Development des axes des arbres: pousse annuelle, syllepsie et prolepsie chez le hetre (*Fagus sylvatica*). *Can. J. Bot.* 1990a, **68**: 202~211.
- [13] Thiebaut B, Comps B and Plancheron, F. Anatomie des feuilles dans les pousses polycycliques du hetre europeen (*Fagus sylvatica*). *Can. J. Bot.* 1990b, **68**: 2595~2606.
- [14] Thiebaut B, Cuguen J and Dupre S. Architecture des jeunes hetres (*Fagus sylvatica*). *Can. J. Bot.* 1985, **63**: 2100~2110.
- [15] Thiebaut B, Comps B and Rucart M. Development des plants de hetre (*Fagus sylvatica*) dans une regeneration naturelle, equienne, agee de 18 ans. *Ann. Sci. For.* 1992a, **49**: 111~131.
- [16] Thiebaut B, Comps B and Leroux A. Relation auteur-genotype dans une regeneration naturelle de hetre (*Fagus sylvatica*), equienne, agee de 18 ans. *Ann. Sci. For.* 1992b, **49**: 321~335.
- [17] 孙书存, 陈灵芝. 不同生境中辽东栎的构型差异. 生态学报, 1999, **19**(3): 359~364.
- [18] 孙书存, 陈灵芝. 辽东栎植冠的构型分析. 植物生态学报, 1999, **23**(5): 433~440.