

辽东栎芽库统计:芽的命运

孙书存*, 陈灵芝

(中国科学院植物所, 北京 100093)

摘要:植物体是一个构件集合体,植物的枝系伸展可由芽库出生率、死亡率的统计学过程来分析。在东灵山地区,应用随机枝取样法调查了辽东栎芽的命运,并对其与枝长、叶数、果数等的关系进行了统计分析。结果表明:(1)辽东栎的芽或保持休眠状态,或死亡后脱落,或分化为营养枝、生殖枝(包括雄花枝、雄花序、雌花枝和两花枝)等;(2)不同生境中芽的命运不同,生活在林窗中的幼树上的芽分化为具有生殖功能的枝条的比例显著高于郁闭林中的幼树,而与成熟个体接近;(3)芽的命运还受其它因子的影响,如上层枝条上、或叶数多的长枝上的芽分化为生殖枝的可能性大于其它的芽。另外还发现结实枝的枝长、枝上叶数都明显高于非结实枝。

关键词:辽东栎;芽的命运;生境;枝长;叶数

Bud demography of *Quercus liaotungensis*: the fates of buds

SUN Shu-Cun, CHEN Ling-Zhi (Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

Abstract: In Dongling Mountain region, the fates of the buds of *Quercus liaotungensis* were investigated using randomized branch sampling method, and their relationship to shoot length, the number of leaves and the number of fruits were statistically analyzed. The results are as follows: (1) the buds of *Q. liaotungensis* might remain dormant, or abscise after death, or differentiate to be vegetative shoots and generative shoots; (2) the fates of buds varied with habitats, i. e., the proportion of the buds producing generative shoots of the saplings growing in canopy gap was significantly higher than that of the saplings growing in closed canopy, and approximated to that of the mature trees in the closed canopy; (3) the fates of buds were affected by other factors, e. g., the buds on upper shoots and on long shoots with more leaves had larger probability to produce generative shoots than the counterparts. It was also found that the shoots bearing no fruits were shorter than the shoots bearing fruits, on which the number of leaves was bigger.

Key words: *Quercus liaotungensis*; the fate of bud; habitat; shoot length; number of leaf

文章编号: 1000-0933(2001)03-0385-06 中图分类号: Q948.1 文献标识码: A

乔木由根系和枝系两个系统组成^[1],其中枝系是由分生组织不断生长、分化、伸展形成,顶端分生组织的活动促使植物体的高生长,形成层的活动决定个体的径向生长。从形态上看,一个植物体是由很多重复的结构单元相互连接而成,这些结构单元即被称为构件(Module)^[2]。Harper 认为植物个体的生长即是构件数量动态得失过程,枝系伸展实际上是芽库出生率和死亡率的统计学过程^[3]。Maillette 第一次应用这种方法调查了银桦(*Betula pendula*)芽的命运,并用矩阵模型分析了芽库的增长及数量动态^[4,5]。随后很多研究者继续对芽库的研究方法作了探讨,如三角函数的引用^[6],马尔可夫(Markov)模型的应用^[7],矩阵的灵敏度分析等^[8]。但国内的研究则刚刚起步。

辽东栎(*Quercus liaotungensis*)是我国暖温带落叶阔叶林主要优势种之一。遍布于黄河流域的辽东半

基金项目:中国科学院重点资助项目(KZ951-SI-ZI)和国家自然科学基金资助项目(30000023)

收稿日期:1998-06-28;修订日期:1999-07-31

作者简介:孙书存(1969-),男,安徽桐城人,博士,副教授。主要从事植物种群生态学与生态系统生态学研究。

* 现通讯地址为:南京大学生物系,210093

岛等广大地区,东灵山接近其分布中心。作者于1996~1998年,在此进行了辽东栎芽命运的调查、数量统计,本文通过对芽命运和相关参数(枝、叶数量)的分析,试图确定芽的命运在树冠形成中的意义。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

本研究在北京森林生态系统定位研究站完成。该站位于北京市门头沟区小龙门林场,其地理坐标为115°56'E,39°58'N,处于小五台山支脉东灵山范围内。东灵山地区为温带半湿润季风气候,年平均气温2~7℃,>0℃年积温2300~3600℃,年日照2600h;年降水500mm左右,多集中在6~8月份,约为全年降水的75%,无霜期160d以下。

研究样地设在落叶阔叶混交林。样地所在山坡坡向N50°E,坡度28°,海拔1200m;土壤为山地棕壤;群落组成,乔木层平均盖度达85%,主要有辽东栎,其相对密度约65%;五角枫(*Acer mono*),棘皮桦(*Betula dahurica*),大叶白腊(*Fraxinus phychophylla*)等,平均高度达10m左右。灌木层主要有六道木(*Abelia biflora*),大花溲疏(*Deuzia grandiflora*)等,平均盖度约35%;草本层有苔草(*Carex sp.*)及其它一些中生草本植物。

1.2 芽命运的调查

对芽的数量、芽命运的调查往往是定位、重复性的工作,因此要求采用一种非破坏性的调查方法。本研究采用常规的随机枝取样法(Randomized branch sampling method)调查芽的命运^[9],即在所调查的植株上随机选取一定数量的枝条,标记定位后,每隔一定时间内观察芽的分化,统计芽的数量。

辽东栎在生活史的不同阶段、不同生境中的树冠形态差异较大,生活在郁闭的落叶阔叶混交林中的幼树(树高4m左右)往往被周围大树所包围,受到荫蔽,树冠狭小;已到达树冠上层的成年个体(树高8m以上)树冠扩展后庞大;而生活空旷地上(林窗内)的辽东栎幼树(树高4m左右)树冠发育良好,呈倒圆锥体。本研究中分别选3类植株各3个,每株树冠上部随机选取枝条5~6个,用标记带标记。根据芽分化、枝生长的节律,不同时间间隔内调查芽的命运和数量,并记录每个当年生枝条的枝和长、枝长上叶数,果数等。因为随机枝取样引起的枝条大小不一,每个枝条上的芽数相差数大,但每株调查芽数不少于600个。枝的年龄依据枝条的颜色和芽鳞痕很容易判定。

为了解不同层次上芽命运差异,利用辐射观测铁塔高(24m)对塔边一成年个体(高约11m,胸径33cm),分上(9m左右)、中(6m左右)、下(2m左右)3层分别作了调查,方法同上。

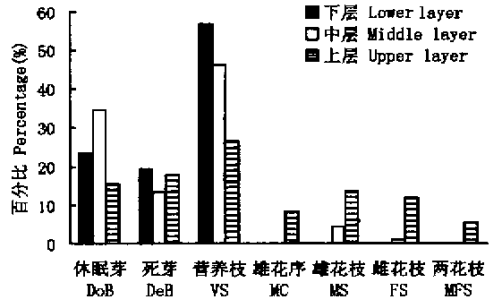


图1 不同生境中辽东栎个体的芽的命运

Fig. 1 The fates of the buds of *Q. liaotungensis* in different habitats

休眠芽: Dormant bud (DoB); 死芽: Dead bud (DeB); 营养枝: Vegetative shoot (VS); 雄花序: Male catkin (MC); 雄花枝: Generative shoot with male catkin (MS); 雌花枝: Generative shoot with female flower (FS); 两花枝: Generative shoot with both male catkin and female flower (MFS).

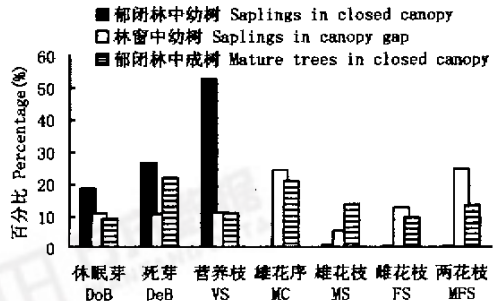


图2 辽东栎同一个体不同层次上芽的命运

Fig. 2 The fates of the buds in different layers of the same individual in *Q. liaotungensis*

休眠芽: Dormant bud (DoB); 死芽: Dead bud (DeB); 营养枝: Vegetative shoot (VS); 雄花序: Male catkin (MC); 雄花枝: Generative shoot with male catkin (MS); 雌花枝: Generative shoot with female flower (FS); 两花枝: Generative shoot with both male catkin and female flower (MFS).

2 结果

2.1 芽的命运

辽东栎芽库的季节变化较桦树简单,越冬芽在每年9月叶落前已形成,芽外有鳞片,有利于其抵御严寒。第2年春天随温度的上升,5月初,芽相继爆裂、吐绿,芽的分化决定了芽的命运。据观察,辽东栎芽的命运主要有:(1)死亡后脱落;(2)未爆芽但又未脱落的为休眠芽;(3)长出新枝,但不带有花或花序,称为营养枝;(4)雄花序;(5)长出新枝,但带有雄花序,称为雄花枝;(6)长出新枝,上带有雌花,称为雌花枝;(7)长出新枝上带有雄花序和雌花,称为两花枝。死芽的确定比较困难,因为有时在恶劣环境中或遭受动物取食后,芽已脱落的部位又能转变成活动状态,和休眠芽的特征类似^[8]。但在所调查的植株中,这种情况极少出现,故如上划分。死芽数量根据冬芽数与第2年爆芽数和休眠芽数的差来确定。

2.1.1 不同个体间芽命运的差异 不同生活史阶段,不同生境中的辽东栎植株芽命运差异很大。比较两种不同生境中的幼树(图1)可看出:生活在林窗内的幼树,受光照充足,已进入了生殖期,其分配于生殖生长的芽数,包括雄花序、雄花枝、雌花枝、两花枝的数目比例明显高于郁闭林中的幼树,特别是从雄花序所占比例来看。因为雄花序脱落后,分生组织已不复存在,不能再生为其它性质的枝条,芽也就失去可“生育”的能力,因此雄花序的数量比例更能反映植物体对生殖的投资程度。又因为雄花枝、雌花枝、两花枝兼具营养和生殖的功能,所以雄花序与这3类数量之和为投资于生殖生长的芽数量,营养枝与这3类数量之和为投资于营养生长的芽数量,则两者所占比例一定程度上可反映植株对生殖投资大小,即生殖分配状况^[10,11]。

两类幼树生殖分配差异非常明显,林窗内幼树生殖分配比(0.554)显著大于郁闭林中的幼树(0.034)(F 检验, $P < 0.001$)。其原因可能既有接受光照程度的差异,又有邻体对水分、养分竞争的因素。死芽、休眠芽的数量比例一定程度上能反映植物体的生存活力,活力愈低,所占比例愈高。郁闭林中幼树,休眠芽、死芽数量比例(45%)显著高于林窗内的幼树(22%)(F 检验, $P < 0.001$),说明了两类幼树间生存活力上的差异。

辽东栎成年个体树冠伸展、接受阳光充分,生长较为旺盛。由图1可看到:分化为雄花序、雄花枝、雌花枝、两花枝等具生殖功能枝条的芽数比例较高,生殖分配比为0.538,近似于林窗内幼树,雄花序的数量比也近似于林窗内幼树;休眠芽、死芽所占比例较高(31%),说明其活力较林窗内幼树有所下降,但高于郁闭林中的幼树。

2.1.2 同一个体不同层次上芽命运的差异 辽东栎是阳性树种,其分布和生长受光照影响很大。树冠上层受光照充分,生长旺盛。而树冠中、下部大部分枝条都因受阴蔽而死亡,枝条稀疏,存活的一些枝条也大多是由枝上的休眠芽萌动生成。因此不同层次间芽的命运差异很大,尤以上层与下层的比较为显著(图2):下层芽只分化为营养枝,休眠芽、死芽比例高达43%,显著高于上层(F 检验, $P < 0.01$)。而上层芽的分化对生殖分配的贡献(0.431)又显著高于下层(F 检验, $P < 0.001$):雄花枝、雌花枝等所占比例较高,雄花序约占8%,两花枝也约占6%。中层有少数分化为雄花枝、雌花枝,但所占比例很低,仅6%左右,绝大多数芽分化为营养枝,同下层相差不大。同以上辽东栎的成年个体的统计相比,该植株休眠芽、死芽较高,说明活力较低。实际上,这株胸径33cm的植株根茎区已有萌生苗出现,呈现出衰老迹象。据1997~1998年的芽库统计,芽库的数量比,即芽率的内禀增长率为0.884,芽库数量呈下降趋势,这也指示着植株生存活力的下降。

2.2 枝长与芽的命运

树冠上层芽库优势并接受充足光照的影响,枝的生长较下层快,因此当年生枝长的等级分布与下层差异很大(图3)。下层枝条中,≤2cm的占了60%以上,显著高于上层中的10%(F 检验, $P < 0.001$);>

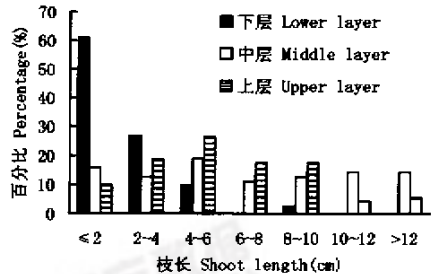


图3 辽东栎个体不同层次上的枝长频度分布
Fig. 3 Frequency distribution of shoot length in different layers of *Q. liaotungensis*

6cm 的枝条在下层已不存在,而上层中将近有 50% 的枝条 >6cm。中层的情况有些特殊,一方面,中层的小枝多着生于枝干上,能得到丰富的营养保证,枝的伸长较快,>10cm 的枝条比例较高,甚至比上层高;另一方面由于得不到充足光照,枝间竞争激烈,因此枝长等级的数量分布表现出“两头多,中间少”的现象。

为使结果的表达简单、直观,将芽的命运分为 3 类:(1)未爆芽,包括死芽和休眠芽;(2)营养枝;(3)生殖枝,包括雄花序、雄花枝、雌花枝和两性花枝。总体上看,未爆芽在短枝上占的比例较大,生殖枝在长枝上所占的比例较大。但也有例外,如 >12cm 的枝条上生殖枝的比例反而下降,营养枝和未爆芽比例上升,这可能是由于长枝上芽数较多,分化成枝条的数目又较多,水分、养分的剧烈竞争所致;相反,也可能基于类似的原因,在 2~4cm 段的枝条上,分化成生殖枝的芽数比例较高。方差分析表明 >6cm 的枝条上的生殖枝比例显著大于 <6cm 的枝条 (F 检验, $P < 0.05$);而未爆芽和营养枝所占比例在两者间无显著差异 (F 检验, $P > 0.05$)。

2.3 结实与枝长、叶数

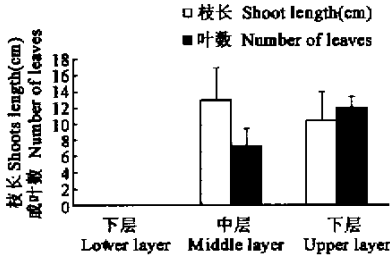


图 5 辽东栎不同层次上非结实枝的枝长及枝上叶数
Fig. 5 The number of leaves and the length of the shoots bearing no fruit of different layers in *Q. liaotungensis*

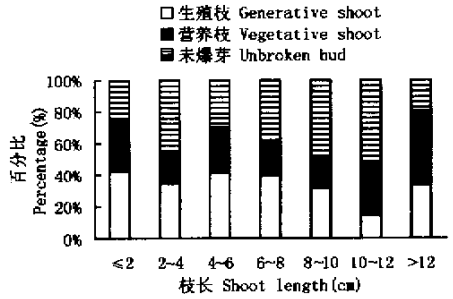


图 4 辽东栎不同枝长上的芽的命运
Fig. 4 The fates of the buds on the shoots of different length in *Q. liaotungensis*

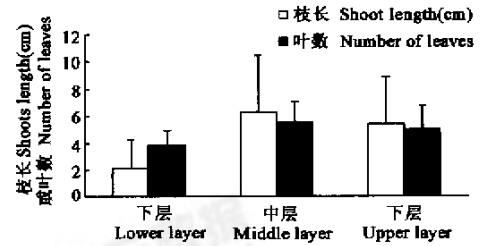


图 6 辽东栎不同层次上结实枝的枝长及枝上叶数
Fig. 6 The number of leaves and the length of the shoots bearing fruit of different layers in *Q. liaotungensis*

多次结实的植株年结实量与植株年龄、生境状况密切相关。由图 5,6,可看出,辽东栎的果实在植株内部的分布却不是均匀的,辽东栎的结实枝只分布于中层、上层。下层当年生枝条平均枝长仅为 2.13cm,枝上平均叶数仅为 3.87,不存在结实枝。中层结实枝平均枝长达到 13cm,枝上平均叶数为 7.25;与中层相比,上层结实枝平均枝长较短为 10.5cm,枝上平均叶数较多,为 12。但在中层和下层,结实枝的枝长、枝上叶数均显著大于非结实枝 (F 检验, $P < 0.01$),特别是在上层达到极显著水平 ($P < 0.001$)。可以设想,果实的形成需以一定量的营养作基础,上层光照充足,枝上平均叶数较多,果实形成所需营养较多地来源于叶,而叶层受到隐蔽,叶数较少,但枝较长,可以提供较多的营养。

3 讨论

同一种植物树冠形态具有一定的相似性,但没有两株树冠形态完全相同的树。芽的活动对温度、光照、水分等非常敏感,生物因子或非生物因子都能通过影响芽库的结构、数量动态、枝的伸长等促使形成一定的树冠形态。在树冠内部,由于顶端优势的影响,不同层次上枝条活力不同,芽的命运很不相同。Maillett 发现银桦上、中、下层芽的数量差异很大,上层枝对芽库的贡献较大;而且顶枝的生长具绝对优势,对芽库

动态的影响也是决定性的。*Lycopodium annotium* 的顶端优势则更为明显^[12]。本研究同样表明辽东栎个体内部不同层次芽的命运差异较大,上层分化为生殖枝芽数较多,下层则为零。芽的死亡率下层也远大于上层。辽东栎芽的命运还同所在枝的枝长密切相关。但辽东栎的顶端优势并不明显,它虽为单轴分枝,但枝的顶端往往有 2 个或 2 个以上的同时发育的芽,因此竞争作用强烈,削弱了顶端的优势。这一点从树冠上层枝长的分布也能看出:枝长分布多集中于 4~8cm 段,长枝和短枝都较少。因此从外部形态上看,辽东栎与合轴分枝树冠相似。这种分枝方式使树冠顶部呈开展状态,既提高了支持和承载能力,又使枝叶繁茂,通风透光,有效地扩大了光合作用面积。

芽的命运还受到立地条件等非生物因子的影响,生活在树线附近的 *Betula pubescens*, 枝的伸长受到抑制,树冠矮小,休眠芽在芽库动态中发挥着重要作用^[8];动物取食能激活 *Betula cordifolia* 的休眠芽;低光照条件下,强烈的邻体干扰会改变 *Betula pendula* 长短枝的分化比例,提高芽的死亡率^[11]。本研究中,辽东栎芽的命运受立地条件影响也非常明显,生活在郁闭林中的幼树,生殖枝的分化几近于零,可以认为尚未进入生殖期,芽的死亡率、休眠芽的比例都较高,绝大部分芽分化为营养枝。其生存对策可能是将营养枝投资于营养枝拓展生存空间,以尽早达到林冠上层。而林窗中的幼树则已进入了生殖期;且对生殖生长的投资不少于成熟植株;芽的死亡率也较低。到达林冠上部的成熟个体因能接受到充足阳光,生殖生长才得以完成。由此可见,对芽的命运,立地条件的影响也许比发育阶段的影响更为重要。

芽的不同命运具有不同的功能。营养枝可以拓展生存空间,合成碳水化合物供植株生长需要,雄花序完全是生殖生长,对芽库本身是没有正贡献的。而雄花枝等却兼具生殖和生长的功能。因此,除雄花序外,其它分化形式均能形成新的分生组织,对芽库能有正贡献,雄花序数量的增加就可能意味着芽库数量的下降。但辽东栎的实际情况并非如此,首先,雄花序分化所占比例较小,即便有影响也很小。再者,芽库中有大量的休眠芽存在,还有大量芽将死亡脱落,雄花序和死芽、休眠芽可以存在某种交换(Tradeoff),以保证芽库总量免受影响。比较两类幼树可发现,尽管林窗中个体雄花序所占比例较高,但死芽、休眠芽的比例却大幅度下降。因此,辽东栎花的分化对树冠形态影响很小,与 Halle 将栎树的枝系构型纳入 Rauh 模型的标准一致,而与 *Betula papyrifera* 有所区别;Caesar 等发现这种植物花序的发育将严重降低叶和芽的数量,从而影响芽库的数量动态^[13]。

多次结实的植物一般在生殖生长前必须完成一定的营养生长。比较生殖分配在不同枝级上的差异发现,枝条愈长则分化为生殖枝可能性增大,因为枝条愈长养分愈多。说明花的分化必须以一定的营养枝作为基础;这从结实枝和非结实枝的比较上看得更为清楚。结实枝叶数较多,枝较长,同样也说明果实的形成也是以一定的营养为基础。

另外,花序和果均出现在较高营养的枝条上,枝长短、叶数少、营养少的枝条,即使是在上层,也没有结实枝;这又说明了结实所需的营养主要都来自于果实所在的枝条;而不是由其它枝输送的,从而说明各小枝具有一定相对独立性。Waston 等认为植物体是由很多整合生理单位(Integrated physiological unit)所组成^[14];各单位间既相互连接,又相互独立,每个生理整合单位内部的碳水化合物运输、水分输导较少受其它部分的干扰,有人应用同位素跟踪显示叶所合成的碳水化合物绝大部分只用于所在枝的生长^[15]。很多解剖学和生理学上都证明了枝的相对独立性^[16],这也是植物种群构件理论的基础。本研究中的辽东栎结实与枝长、叶数的关系可认为是枝相对独立性形态学证据之一。

参考文献

- [1] Groff P A, Kaplan D R. The relation of root system to shoot system in vascular plants. *The Botanical Review*, 1988, **54**(4): 388~422.
- [2] Halle F, Oldeman R A A, Tomlinson P B. *Tropical trees and forests; an architectural analysis*. Berlin: Springer Verlag, 1978.
- [3] Harper J L. *Population biology of plants*. London: Academy press 1977.
- [4] Maillette L. Structural dynamics of silver birch 1. the fates of buds. *J. Appl. Ecol.*, 1982a, **19**: 203~218.

- [5] Maillette L. Structural dynamics of silver birch 2. a matrix model of the bud population. *J. Appl. Ecol.* ,1982b. **19**: 219~238.
- [6] Maillette, L. Seasonal model of modular growth in plants. *J. Ecol.* ,1992. **80**:123~130.
- [7] Maillette, L. The value of meristem states, as estimated by a discrete time Markov chain. *Oikos*, 1990. **59**: 235~240.
- [8] Lehtila K, Tuomi J, Sulkinoja M. Bud demography of mowitain birch *Betula pubescens* spp. *Tortuosa* near tree line. *Ecology*, 1994. **75**(4): 945~955.
- [9] Gregoige T G, Valentine H T, Furnival G M. Sampling methods to estimate foliage and other characteristics of individual trees. *Ecology*, 1995, **96**(4): 1181~1194.
- [10] Porter J R. A modular approach to analysis of plant growth 1. theory and principles. *New Phytol.* ,1983, **94**: 183~190.
- [11] Porter J R. A modular approach to analysis of plant growth 1. methods and results. *New Phytol.* ,1983. **94**: 191~200.
- [12] Svensson B M, Callaghan T V. Apical dominance and simulation of metapopulation dynamics in *Lycopodium annotium*. *Oikos*, 1988, **51**: 331~342.
- [13] Caesar J C, Macdonald A D. Shoot development in *Betula papyrifera*. 2. effects of male inflorescence formation and flowering on long shoot development. *Can. J. Bot.* ,1984, **62**: 1708~1713.
- [14] Watson M A, Casperm B B. Morphogenetic constraints on patterns of carbon distribution in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* ,1984, **15**: 233~258.
- [15] Rangnekar P V, Forward D F, Nolan N J. Foliar, nutrition and wood growth in red pine: the distribution of radio-carbon photoassimilated by individual branches of growing trees. *Can. J. Bot.* ,1969, **47**: 1701~1711.
- [16] Sprugel D G, Hinckley T M, Schaap W. The theory and practice of branch autonomy. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* ,1991. **22**: 309~334.