

309-314

第18卷第3期
1998年5月生态学报
ACTA ECOLOGICA SINICAVol. 18, No. 3
May, 1998

四川大头茶的分枝率和顶芽动态*

黎云祥 陈利

(四川师范学院生物系 南充 637002)

杜道林** 刘玉成

(西南师范大学生命科学系 重庆 630715)

5577.101

摘要 以四川大头茶植株的枝和顶芽为基本构件单元,对不同年龄级成熟植株的分枝率和顶芽数动态进行了研究。结果表明:四川大头茶成株任一种分枝率在种群内不同龄级植株间以及在同一植株内不同发育位置的主枝间无显著变化;而同一主枝内各类型分枝率并非按相同的几何级数增减,即枝内各类分枝率间具显著的差异。采用 Leslie 矩阵模型对各枝级枝数及顶芽数的拟合结果表明,四川大头茶植株在46 a 左右以前保持较高的顶芽生产率,此后顶芽生产率开始下降。

关键词: 分枝率,顶芽动态,Leslie 矩阵,四川大头茶。

THE BIFURCATION RATIOS AND LEADER-BUD
DYNAMICS OF *Gordonia acuminata*

Li Yunxiang Chen Li

(Department of Biology, Sichuan Normal College, Nanchong, 637002, China)

Du Daolin Liu Yucheng

(Department of Life Science, Southwest China Teachers University, Chongqing, 630715)

Abstract Considering the branch and leader-bud of *Gordonia acuminata* as basic unit of modular populations, the dynamics of leader-buds and bifurcation ratios were studied using data from different sampled trees with different age. The results show that the branching pattern was stationary on both within-species and within-tree, and was not constant on within-main-branch scale. The number of branches was not a constant geometric progression with the branching order number within a main branch, so the bifurcation ratios were not constant from order to order, but each certain kind of bifurcation ratio, for example, $R_{1,2}$, was generally stationary from main-branch to main-branch, and from tree to tree. The value of $R_{1,2}$ was the maximum among all kinds of bifurcation ratios. Based on the established Leslie Matrix model, the modelled numbers of leader-buds of terminal branches and branches of each branch-order were well coincide with the observed values in trees whose ages were from 31 to 46 years. The modelled values, however, were higher and higher than the observed results once the age of trees exceeded 46 years old approximately.

* 国家自然科学基金重点资助项目(39330050)的子课题。

** 现在海南师范学院生物系工作。

收稿日期:1995-10-20,修改稿收到日期:1996-03-29。

Key words: bifurcation ratios, leader-buds, Leslie Matrix model, *Gordonia acuminata*.

一个植株的冠形及其叶片在树冠上的分布格局与该植株截取光资源的能力大小密切相关^[1],因此,对植物构件的空间排列方式及其数量结构动态即植物的构型的研究具有重要的理论和实践意义^[2]。枝和芽为不同发育阶段的同质构件,是非克隆常绿阔叶乔木树种四川大头茶(*Gordonia acuminata*)树冠形态建成的主要构件单元。植株通过芽在树冠中的空间分布、数量动态和萌展格局,并最终萌展成的枝的特定分枝格局在环境中的可塑性表达,形成了其特有的冠形。决定分枝格局的主要参数有:枝条长度、分枝角度及分枝强度即分枝率(bifurcation ratio,简称BR)等,这些参数的不同组合可形成不同形状的树冠,从而直接影响植株对空间、光等资源的利用和适应策略。

顶芽的生态生物学意义尤为重要:不仅新的末级枝、顶芽绝大多数由其形成,所有当年生叶腋的腋芽也由其分化而成,而老叶腋芽不明显且一般处于永久休眠状态或随其叶片的衰枯脱落而死亡。只有当某一枝条的顶芽受损死亡之后才会有极少数靠近顶芽的当年生叶腋芽萌展成末级枝。由于样地受干扰极轻,几乎所有末级枝均具一顶芽,本文将末级枝数等同于顶芽数处理,且将末级枝和顶芽视为不同发育阶段的同质构件对待,文中所述及的芽及芽库均仅就顶芽而言。

1 研究对象与方法

1.1 取样

于1994年2月在缙云山宝塔峰侧针阔混交林中选取株龄分别为31a(D)、40a(E)、52±1a(F)、61±1a(G)的样株各3株(D、E、F、G分别为各龄级的代号),株龄的确定根据钻取的木芯并结合下式综合而得^[3]: $y = 5.14BH^{0.792}$, ($p < 0.01$),式中 y 为株龄(a), BH 为胸径(cm)。于样株树冠高度的1/3以上的中上部(A)和底部1/3高度内(B)的坡向外侧和内侧两个方向上随机选取自树干发出的主枝各1~2枝并挂牌标记为 A_1, A_2, B_1 和 B_2 。于2月(展叶萌动前,以为上年度的参数值)和12月(停止生长后)对每样枝描绘分枝格局详图,并标明每个顶芽的存活状态:死亡、休眠或生长成末级枝并可产生1~5个新的末级枝。枝级的划分为:定义每个末级枝为第一级枝,末级枝着生的枝段为第二级枝,余此类推。着生于树干的主枝为第 n 级枝,每两个 i 级枝($1 \leq i < n$)或一个 i 级枝与一个 $(i+1)$ 级枝汇合处以下枝段为第 $(i+1)$ 级枝。据此统计各样枝的各枝级枝数、顶芽数。并按每株中上部和底部主枝数换算为该株的总数。另于11月在样地内选取32~55a龄株各2~3株,计数各株顶芽数。

1.2 分枝率计算方法

分枝率是指某一枝级与其相邻枝级枝数的比率^[4],它是对树冠分枝强度的一种度量,也表达了枝群体(branch populations)各枝级间的数量配置状况。本文采用下列方法计算^[5]:①逐级分枝率(stepwise BR, SBR), $R_{i-1} = N_i / N_{i-1}$, R_{i-1} 为第 i 级与第 $(i-1)$ 级枝间的分枝率, N_i, N_{i-1} 分别为第 i 及第 $(i-1)$ 级枝的枝数;②斜率分枝率 R_s ,对枝级数 i 与枝数 N_i 的对数 $\lg N_i$ 作线性回归方程 $i = \mu + r \lg N_i$,则 $R_s = 10^{1/r}$;③几何平均分枝率(geometric mean BR) $R_g = \sqrt[s]{N_s / N_1}$, s 为最高枝级的级数, N_1 为第一级枝的枝数;④Motomura分枝率 $R_{tm} = (N_T - N_S) / (N_T - N_1)$,式中 $N_T = \sum_{i=1}^s N_i$, N_s 为最高枝级的枝数,其中②~④又称为综合分枝率(overall BR, OBR)。

1.3 枝与芽库 Leslie 矩阵模型

植物种群生态学中常见的矩阵模型是以种群特定年龄级的出生率和死亡率为基础建立的^[6]。由于难以确定四川大头茶每一顶芽的年龄,本文采用以每一顶芽所在的末级枝的位置——枝级来代表它在树冠中的相对位置,因枝级亦可粗略反映枝、芽的年龄状况,于是每一末级枝及其相应的顶芽的生死伴有新的末级枝和顶芽的形成,从 T_1 和 T_2 年际间的变化即可用图解生命表予以表达(图1)。由于4级及其以上枝级的枝条上几乎不可能有新的末级枝及顶芽产生,因此将它们合并后处理,据图1可建立如下转移矩阵和列向量^[7]:

$$M = \begin{bmatrix} P_{w0} & P_w & P_n & P_{f0} \\ P_{w1} & P_w & 0 & 0 \\ 0 & P_w & P_n & 0 \\ 0 & 0 & P_{f1} & P_{f1} \end{bmatrix} \quad \vec{N} = \begin{bmatrix} N_0 \\ N_1 \\ N_2 \\ N_3 \end{bmatrix}$$

式中 P_{w0} 为末级枝及顶芽自身的增长率,其余各符号见图1, N_0, N_1, N_2 及 N_3 依次为1~4级及其以上枝级的枝数,应用矩阵运算 $\vec{N}_{t2} = M \cdot \vec{N}_{t1}$,即可预测若干年后该树冠的顶芽数(约等于末级枝数)和各枝级枝数,对所得结果采用配对数据 t 检验进行分析^[5]。

2 结果分析

2.1 分枝率

以 D、E、F、G 等4个龄级样株两个部位(A 与 B)样枝的每一枝级枝数分别求其平均值,然后计算得到各自部位的分枝率(表1)。

对两两龄级样株间7类分枝率作配对数据的 t 检验表明(表2),任一类分枝率在4个龄级间均无显著差异($\alpha=0.05$),说明四川大头茶成株的各类分枝率与其年龄间无明显的关系,即其各种分枝率(如 $R_{1,2}$)不随成株株龄的增长而变化。

表3是4个龄级样株每一龄级的植株内不同部位的样枝间7类分枝率配对数据 t 检验结果。由表可知,除 F 龄级树冠底部两个方向上的主枝(F_{B1} 和 F_{B2})的分枝率具较大差异外,其余龄级样株内两个方向样枝的分枝率间均无显著差异。F 龄级中出现底部两方向样枝间分枝率的较大差异可能与样枝受损有关。因在 F_2 株的 B_1 枝和 F_3 株的 B_2 枝上分别发现有较明显的折痕痕迹。因而可以认为,四川大头茶树冠内部同一部位(如中上部 A)不同方向上的主枝间,不同部位的主枝间(A 与 B)的某一特定分枝率(如 R_b)是基本保持恒定的。

将所取32个样枝的7类分枝率间进行枝内两两配对检验(如 $R_{1,2}$ 和 $R_{2,3}$ 配对),结果表明(表4),尽管 $R_{2,3}$ 和 $R_{3,4}$ 、 $R_{3,4}$ 和 $R_{4,5}$ 、 R_b 和 R_m 等3组分枝率两两间差异不明显,但由于 $R_{1,2}$ 和 R_m 显著高于其他几种分枝率,故在 $R_{1,2}$ 和 $R_{2,3}$ 、 $R_{3,4}$ 和 R_m 等组内两两分枝率间具明显差异。因此,四川大头茶植株枝内水平上的分枝率并非按相同的几何级数增减,4种逐级分枝率的变化趋势是: $R_{1,2} > R_{2,3} > R_{3,4} > R_{4,5}$,表明末级枝数量最大。而3种综合分枝率中, R_m 显著高于 R_b 和 R_g ,这是由于各自的计算方式不同所致。

2.2 以分枝级为基础的枝数与顶芽数矩阵模型

根据前述建模所需参数,统计了3株生长良好的 D 龄(31a)样株各种变化率(1993~1994年)及列向量分别为:

$$M = \begin{bmatrix} 1.074 & 0.150 & 0.010 & 0.004 \\ 0.266 & 0.261 & 0 & 0 \\ 0 & 0.300 & 0.277 & 0 \\ 0 & 0 & 0.300 & 0.652 \end{bmatrix} \quad \vec{N}_0 = \begin{bmatrix} 596 \\ 184 \\ 65 \\ 24 \end{bmatrix}$$

其中 \vec{N}_0 为31a 株的末级枝数(同顶芽数)及其余各枝级枝数。将上述模型拟合得到的顶芽数与样地上实际观测的33~55a 样株的平均每株顶芽数作配对数据 t 检验(表5),结果表明,前15步以内拟合结果与实际观测值吻合度较高($\alpha=0.05$,无显著差异),但超过15步

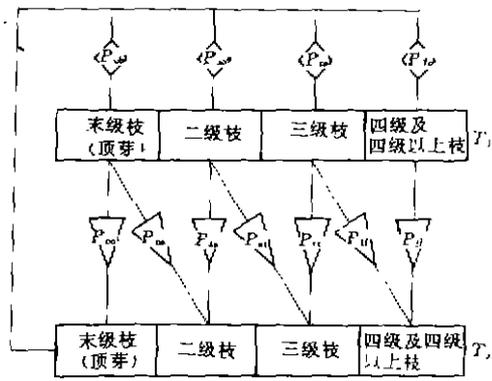


图1 四川大头茶枝、顶芽图解式生命表

Fig. 1 The diagrammatic life table of branches and leader-buds of *Gordonia acuminata*

P_{w0}, P_w, P_n, P_{f0} , 各枝级形成新的末级枝(顶芽)的生产率; P_{w1}, P_w, P_n, P_{f1} : 各级枝经过一个生长季后仍保持该枝级的保持率; P_{w1}, P_n, P_{f1} : 各级枝经一个生长季后转入下一枝级的转化率。

Notes: P_{w0}, P_w, P_n, P_{f0} , represent production rate of terminal branches (leader-buds); P_{w1}, P_w, P_n, P_{f1} , represent the maintenance rate of branches with specific branch-order; P_{w1}, P_n, P_{f1} , represent the transform rate of branches with specific branch-order which transfer into their next order.

以后〔即株龄 $\geq(31+15)a=46a$ 〕开始出现显著差异。事实上,当株龄超过46a以后,拟合结果比实际观测值愈来愈偏高。而这种愈来愈偏高的估计值是基于31a的顶芽生产率所作的估算,因此可以推断,四川大头茶成株随年龄的增长,特别是当株龄超过46a左右以后,顶芽生产率开始下降。

表1 四川大头茶的分枝率

Table 1 The bifurcation ratios of *Gordonia acuminata*

样株年龄(a) Age of sampled trees	样枝号 No. of sampled branches	分 枝 率 Bifurcation ratios						
		$R_{1,2}$	$R_{2,3}$	$R_{3,4}$	$R_{4,5}$	$R_{5,6}$	$R_{6,7}$	$R_{7,8}$
31(D)	A ₁	3.4000	2.5000	4.0000	2.0000	3.1770	3.2396	3.2000
	A ₂	3.5455	2.2000	2.5000	2.0000	2.6646	3.3912	3.0556
	A	3.4762	2.3333	3.0000	3.0000	3.1833	2.9230	3.1176
	B ₁	3.1463	3.1538	2.6000	2.5000	2.6657	2.6431	3.0645
	B ₂	3.1111	3.0000	3.0000	4.0000	2.5775	2.5694	2.9821
	B	3.1299	3.0800	2.5000	2.0000	2.7838	2.9950	3.0168
40(E)	A ₁	3.4167	2.6667	3.0000	3.0000	2.9722	3.0092	3.1892
	A ₂	3.5000	3.1429	3.5000	2.0000	2.0939	2.9623	3.3750
	A	3.4565	2.8750	3.2000	2.5000	2.9954	2.7560	3.2899
	B ₁	3.2115	3.0588	2.8333	3.0000	2.8297	2.7832	3.1282
	B ₂	3.1186	2.9500	2.8571	3.5000	2.9011	2.8377	3.2381
	B	3.1622	3.0000	2.8462	3.2500	2.8661	2.6560	3.0958
52±(F)	A ₁	3.5000	2.4615	2.6000	2.5000	2.5575	2.5695	3.0943
	A ₂	3.2813	2.4615	2.6000	2.5000	2.4907	2.5365	2.9623
	A	3.3906	2.4615	2.6000	2.5000	2.5459	2.9329	3.0377
	B ₁	3.2247	3.1786	3.1111	3.0000	3.1003	3.1015	3.2000
	B ₂	3.0843	2.9643	3.1111	3.0000	3.0319	3.1015	3.0565
	B	3.1570	3.0714	3.1111	3.0000	3.0668	2.8563	3.1339
61±1(G)	A ₁	3.3023	2.8667	3.0000	2.5000	2.7247	2.6944	3.1364
	A ₂	3.4255	2.7647	2.4286	2.3333	2.6835	2.7629	3.1333
	A	3.3667	2.8125	2.6667	2.4000	2.6993	3.1353	3.1418
	B ₁	3.2239	2.9130	2.7059	2.8333	2.7823	2.7495	3.0922
	B ₂	3.2013	2.9216	2.6842	2.7143	2.7475	2.7952	3.0696
	B	3.2120	2.9175	2.6944	2.7692	2.7613	3.1124	3.0803

注:A为树冠中上部(树冠高度1/3以上)枝条,B为树冠底部(树冠高度下部1/3内)枝条,A值为A₁和A₂两个方向上样枝的各枝级枝数之和而得。

Note: "A" represents the sampled branches at the upper-middle part of a canopy; "B" represents the sampled branches at the bottom of a canopy. the value of "A" is based on the sum of the upper-middle branches with different orientation.

表2 7类分枝率龄级间差异性配对数据 *t*-检验Table 2 The paired *t*-test of bifurcation ratio difference between every two age-classes

配对龄级 Paired age-classes	D-E	D-F	D-G	E-F	E-G	F-G	$t_{6,0.05, 双侧}$
<i>t</i>	-1.238	-0.455	-0.298	1.638	0.890	0.124	2.447

注: D、E、F、G 分别表示年龄为 31a, 40a, 52±1a, 61±1a 的植株。

Note: D, E, F, G express respectively sampled tree's age of 31, 40, 52±1, 61±1 years old.

表3 7类分枝率枝间差异性配对数据 *t*-检验Table 3 The paired *t*-test of BRs difference between every two sampled branches on a canopy

配对枝条 Paired branches	样 株 Sampled trees				$t_{6,0.05, 双侧}$
	D	E	F	G	
A ₁ -A ₂	1.434	0.420	2.040	1.145	
B ₁ -B ₂	0.927	-1.040	2.472*	1.255	2.447
A-B	1.064	0.198	-2.144	-0.740	

注: D、E、F、G 同表 2, A、B 分别为树冠中上部和底部的枝条。* 为 $\alpha=0.05$ 水平上差异显著。

Note: The same as in Table 2. Asterisk (*) denotes level of significant difference; * $\alpha=0.05$.

表4 7类分枝率枝内差异性配对数据 *t*-检验Table 4 The paired *t*-test of BRs difference between every two kinds of ratios in a branch

配 对 Paired ratios	$R_{1,2}-R_{2,3}$	$R_{2,3}-R_{3,4}$	$R_{3,4}-R_{4,5}$	$R_{5,6}-R_{6,7}$	$R_{6,7}-R_{7,8}$
<i>t</i>	4.254*	0.168	0.543	-1.597	-5.152*
	$t_{14,0.05, 双侧} = 2.145$			$t_{15,0.05, 双侧} = 2.131$	

Note: The same as in table 3.

表5 拟合和观测顶芽数差异性配对数据 *t*-检验Table 5 The paired *t*-test of difference between modelled and observed numbers of leader-buds

株 龄(a) Age of Sampled trees	步数(n) No. of modelling steps	<i>t</i>	$t_{n-1,0.05, 双侧}$
46	15	2.141	2.145
47	16	2.434*	2.131
48	17	2.660*	2.120
49	18	2.822*	2.110

Note: The same as in table 3.

3 结论与讨论

一般认为^[2],同一生境中某乔木树种树冠的分枝率具种群内,株内和枝内等3个层次的相对恒定。即每一主枝内各枝级间按相同的几何级数增减(枝内),每一植株内所有主枝的某一特定分枝率相对恒定,该生境中所有个体的某一特定分枝率相对恒定。若事实果然如此,则可对树冠构型进行较为简单的模拟。上述结果表明,四川大头茶成株的分枝率在一个主枝内并非按相同的几何级数增减,因末级枝量最大,故以 $R_{1,2}$ 值最大。在各种逐级分枝率中,以 $R_{1,2}$ 的生态生物学意义最为重要^[5],因它所涉及的第1、2级枝是叶片着生的主要部位,植株通过每年产生大量的末级枝(即最大化的 $R_{1,2}$),而将叶群体逐年向外扩展,使其新生叶具最佳受光条件,以最大限度地利用树冠所能达到的现占空间。而较高枝级枝条只是为末级枝提供支撑“骨架”和输送水、矿物质等,它们的生长要靠来自末级枝的大量营养,因此植株的生长对策是降低较高枝级的

枝条数,即有较小的 $R_{2,3}$, $R_{3,4}$ 和 $R_{4,5}$ 等。

植株的 $R_{1,2}$ 最大值是通过芽的萌展而实现的。芽的不同命运不仅直接影响末级枝生产率,还决定了末级枝在树冠上的空间分布格局,并因此影响树冠的构型。本文通过对末级枝顶芽的命运统计建立了四川大头茶成株顶芽数和各枝级枝数动态的 Leslie 矩阵模型,模型在一定步数(15步左右)内可对顶芽数进行较好拟合,但超过该限度后(即株龄超过46a左右),拟合值愈来愈偏高,即实际顶芽生产率愈来愈偏低,可能是由于此期成株旺盛的生殖活动削弱了顶芽生产或此后成熟株已开始步入衰老期。

本文仅从构件种群的角度对四川大头茶枝、芽的数量特征及其动态做了初步研究,较好地解释了枝、芽的数量结构动态与树冠形态建成的关系。实际上,芽种群各种命运在树冠中的空间分布也体现了树冠生长特有的投资策略:长成末级枝的那些顶芽及其末级枝消耗较大,这些顶芽在成株中部具有形成花芽和开花结实的潜能;另一些顶芽由于受邻体构件(株内和株间)的干扰、竞争等,不利于自身的进一步发育,树冠则可能减少对这部分顶芽及枝的投资,并可能最终摒弃这些部位的芽,也即是枝条自疏;而保持休眠的顶芽和腋芽既可避免消耗过多的营养,又可作为芽库潜在的补充,一旦活动芽受损或死亡,则作为芽库的补充进行对破坏的修复、再生等修补工作,今后如能从这方面出发,对芽库(芽种群)的生死动态进行深入研究,将会对揭示构件种群的生态生物学意义及树冠的生长机理等不无裨益。

参 考 文 献

- 1 Fisher J B and Honda H. Branch geometry and effective leaf area, a study of *Terminalia*-branching pattern. I. Theoretical trees. *Amer. J. Bot.*, 1979, **66**(6): 633~644
- 2 祝 宁等. 刺五加构筑型研究. 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
- 3 Mailllette L. Structure dynamics of silver birch. *J. Appl. Ecol.*, 1982, **19**: 203~238
- 4 董 鸣等. 大头茶种群结构与动态初探. 钟章成主编. 常绿阔叶林生态学研究. 重庆: 西南师范大学出版社, 1988. 297~311
- 5 Steingraeber D A and Waller D M. Non-stationarity of tree branching patterns and bifurcation ratios. *Proc. R. Soc. Lond.*, 1986, **B228**, 187~194
- 6 周纪给等. 植物种群生态学. 北京: 高等教育出版社, 1992. 42~49
- 7 Silvertown J W. *Introduction to Plant Population Ecology*. Longman London. 1982, 1~13
- 8 杜荣寿. 生物统计学. 北京: 高等教育出版社, 1990. 129~135