

浙江天童常绿阔叶林主要木本植物爆芽研究

杨乐^{1,2}, 蔡永立^{1,2}, 刘志国^{1,2}, 孙灿^{1,2}

(1. 华东师范大学资源与环境科学学院; 2. 上海市城市化生态过程与生态恢复重点实验室, 上海 200062)

摘要: 以广泛分布于浙江天童国家森林公园内 37 种主要木本植物为研究对象, 采用爆芽的起始时间、高峰时间、持续时间、结束时间等爆芽物候参数研究常绿阔叶林中主要木本植物的爆芽物候同步性的特征。结果表明: (1) 大部分植物爆芽起始时间集中在 3 月下旬, 高峰时间集中在 3 月底 4 月初, 结束时间集中在 4 月上旬; (2) 不同植物爆芽同步性不一, 马银花 *Rhododendron ovatum* 在所有植物中爆芽同步性最高 (C_V 值为 1.23), 橄榄槭 *Acer olivaceum* 爆芽同步性最低 (C_V 值为 0.32), 其余植物爆芽同步性介于两者之间; (3) 37 种主要木本植物爆芽的起始时间、高峰时间、结束时间同步性较高, 爆芽开始早的植物, 结束时间较早, 且持续时间越长, 结束时间越晚; (4) 根据不同植物种类爆芽动态的特点, 爆芽物候的格局分为 3 类: 单峰格局、双峰格局、多峰格局。

关键词: 植物学; 浙江天童; 常绿阔叶林; 爆芽物候; 同步性; 爆芽格局

中图分类号: Q948.2

文献标志码: A

The Budburst Phenology Research of Evergreen Broad-leaves Forest in Zhejiang Tiantong

YANG Le^{1,2}, CAI Yong-li^{1,2}, LIU Zhi-guo^{1,2}, SUN Can^{1,2}

(1. School of Resources and Environmental Science, East China Normal University, Shanghai 200062, China;
2. Shanghai Key Laboratory for Ecology of Urbanization Process and Eco-restoration, Shanghai 200062, China)

Abstract: To research synchronous characteristic of budburst phenology in evergreen broad-leaves forest, they chose 37 kinds of woody species to do experiments, and observed the budburst course of each individual, then calculated the beginning time, peaking time, ending time, duration of budburst and C_V value. The results show that: (1) Most of species begin to budburst at the last ten-day in of March, the peaking time of budburst concentrate in the end of March and the begin of April, and the end time of budburst is during the middle ten-days of April. (2) It is different of budburst synchrony among all species. *Rhododendron ovatum* in budburst is the most synchronous of all species, which C_V value is 1.23, while *Acer olivaceum* is the most asynchronous, which C_V value is 0.32. The others are between the two species above. (3) It is synchronous in the beginning time, peaking time, ending time of all species. The earlier the species budburst, the earlier the species ended the process of budburst, and the longer the species last, the later the species ended budburst. (4) Based on the different budburst characteristic, the pattern of budburst can be divided into 3 types: unimodal pattern pattern, bimodality pattern, multi-peaks pattern.

Key words: botany; Zhejiang Tiantong; evergreen broad-leaves forest; budburst phenology; synchrony; budburst pattern

物候周期性的更替是植物适应外界环境变化的一种重要方式, 物候直接影响到植物碳物质的获取。物候可以分为: 出叶和落叶两个过程, 其中爆芽是出叶物候的重要阶段, 爆芽的过程既受到自身遗传因子的制约, 又受到温度、光周期、氮含量、水分等环境因子的制约^[1~3], 此外还受到昆虫、真菌等生物因子的影响^[4]。爆芽时间早晚影响到植物叶片对碳物质的固定的量, 影响着植物在生长季的生长和发育, 对叶片的更新也起到重要的作用^[5], 它与其他物候阶段相比, 是最早发生的阶段, 而爆芽持续时间的长短也影响着其他物候阶段的进程。

爆芽同步性是研究爆芽物候重要指标, 可以从不同层次反映出植物爆芽情况, 从物种水平来看, 长期的进化和适应, 使植物的爆芽和环境的变化相协调, 实现了植物对资源的利用的最大化, 形成植物特有的爆芽格局, 因此

收稿日期: 2008-11-25

基金项目: 国家自然科学基金项目(30570329); 上海市科委自然科学基金项目(06RTZ14129)。

作者简介: 杨乐(1985-), 男, 江苏苏州人。硕士研究生, 主要从事植物生态学、恢复生态学研究。

植物的爆芽格局在一定的程度上反映该种植物的生活史策略. 从群落水平上来看, 不同的植物因为爆芽同步性的差异, 产生生态位的分离, 从而能共存于一个生境, 理论上提高了群落的物种多样性和群落在时间上对阳光、水分和养分等资源的利用效率. 为此对群落中不同植物爆芽同步性的研究将会有助于了解植物对资源利用的策略, 认识群落组织结构的形成机制, 但目前国内外目前对植物爆芽物候的同步性研究的报道尚少. 以浙江天童常绿阔叶林主要木本植物为对象, 进行定株观测其爆芽物候, 包括爆芽起始时间、高峰时间、结束时间和持续时间, 探讨不同植物的爆芽同步性, 具体的其目的包括(1)探究常绿植物爆芽物候主要特点, (2)比较植物间的爆芽同步性高低, 分析不同植物的爆芽起始、爆芽高峰以及爆芽结束时间是否同步, (3)对常绿植物的爆芽格局进行分类.

1 材料与方 法

1.1 研究地概况

研究地位于浙江省宁波市天童国家森林公园, 其自然条件参见文献[6].

1.2 植物种类

以浙江天童国家森林公园内常见的木本植物为研究对象, 所调查的植物共计 37 种, 31 种常绿植物, 6 种落叶植物, 分属于 15 科 25 属(见表 1).

表 1 浙江天童常见木本植物爆芽物候观测数据[†]

Table 1 Data on budburst phenology of the common woody species in Zhejiang Tiantong

物种	观测芽数目	同步性指数 (C _v)	起始时间 (10%)	高峰时间 (50%)	结束时间 (90%)	持续时/d
马银花 <i>Rhododendron ovatum</i>	420	1.23	3月24日	3月28日	3月28日	4
苦槠 <i>Castanopsis sclerophylla</i>	259	1.19	3月28日	3月28日	4月14日	17
米槠 <i>C. carlesii</i>	564	1.16	3月24日	3月28日	4月4日	11
柃木 <i>Loropetalum chinense</i>	616	1.15	3月27日	4月4日	4月11日	15
虎皮楠 <i>Daphniphyllum oldhamii</i>	123	1.06	3月24日	3月24日	3月28日	4
细枝柃 <i>Eurya loquaiana</i>	232	1.01	3月31日	3月31日	4月7日	7
细齿柃 <i>E. nitida</i>	342	0.97	3月31日	4月4日	4月7日	7
浙江新木姜子 <i>Neolitsea aurata</i>	416	0.95	3月31日	4月4日	4月7日	7
山矾 <i>Symplocos caudata</i>	435	0.94	3月28日	3月31日	4月4日	7
薄叶山矾 <i>S. anomala</i>	120	0.94	3月28日	4月4日	4月7日	10
黑山山矾 <i>S. heishanensis</i>	218	0.94	3月18日	3月24日	3月31日	13
披针叶山矾 <i>S. lancilimba</i>	445	0.93	3月28日	4月7日	4月16日	19
杨梅叶蚊母 <i>Distylium myricoides</i>	588	0.92	3月24日	3月28日	4月7日	14
披针叶红茴香 <i>Illicium lanceolatum</i>	213	0.91	4月7日	4月13日	4月21日	14
隔药柃 <i>Eurya muricata</i>	279	0.91	3月28日	4月4日	4月13日	16
樟树 <i>Cinnamomum camphora</i>	171	0.89	3月28日	4月4日	4月7日	10
木荷 <i>Schima superba</i>	179	0.89	3月24日	3月31日	4月7日	14
红淡比 <i>Cleyera japonica</i>	174	0.86	3月31日	4月4日	4月10日	10
毛枝连蕊茶 <i>Camellia trichoclada</i>	495	0.85	3月31日	4月7日	4月16日	16
黄丹木姜子 <i>Litsea elongata</i>	113	0.83	4月4日	4月24日	5月7日	33
老鼠矢 <i>Symplocos stellaris</i>	157	0.82	3月24日	3月28日	3月31日	7
赤皮青冈 <i>Cyclobalanopsis gilva</i>	284	0.79	3月21日	3月28日	3月31日	10
狗骨柴 <i>Tricalysia dubia</i>	88	0.77	4月10日	4月16日	4月19日	9
青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	277	0.76	3月18日	3月24日	3月31日	13
栲树 <i>Castanopsis fargesii</i>	454	0.72	3月27日	4月8日	4月23日	27
褐叶青冈 <i>Cyclobalanopsis stewardiana</i>	299	0.71	3月18日	3月24日	3月31日	13
* 南酸枣 <i>Choerospondias axillaris</i>	121	0.71	3月21日	3月28日	4月7日	17
窄基红褐柃 <i>Eurya rubiginosa</i>	358	0.70	3月28日	3月31日	4月4日	7
* 山莓 <i>Rubus corchorifolius</i>	344	0.69	3月9日	3月12日	3月21日	12
米饭花 <i>Vaccinium sprengelii</i>	245	0.68	3月24日	3月28日	4月4日	11
* 雷公鹅耳枥 <i>Carpinus viminea</i>	1001	0.67	3月17日	3月21日	3月31日	14
* 拟赤扬 <i>Alniphyllum fortunei</i>	642	0.66	3月18日	3月21日	3月27日	9
红楠 <i>Machilus thunbergii</i>	191	0.65	3月31日	4月10日	4月21日	21
毛枝冬青 <i>Ilex buergeri</i>	195	0.65	3月28日	3月31日	4月4日	7
刺叶桂樱 <i>Laurocerasus spinulosa</i>	137	0.60	3月28日	3月31日	4月4日	7
* 山鸡椒 <i>Litsea cubeba</i>	446	0.56	3月18日	3月28日	4月7日	20
* 橄榄槭 <i>Acer olivaceum</i>	340	0.32	3月15日	3月19日	3月27日	12

† 物种名前加 * 为落叶植物.

1.3 观测方法

每个树种选取8~12棵,1.5~2.5 m高的幼树挂牌,用于观察爆芽物候.从2008年3月1日起,此时所有木本植物个体均未爆芽,每个植株上随机选取不同方位的3~5个枝条,在距枝条顶端约1 m处用彩带标记.每3至4天观测一次位于彩带标记处与枝条顶端之间的芽的状态,记录每个芽处的阶段,直至取样枝条上大部分芽完成爆芽全过程.

1.4 数据处理

爆芽率即在每个观测阶段,已爆芽的芽数目与最终爆芽的芽数目之比.每一种植物爆芽的起始时间、高峰时间、结束时间为该种植物累积的爆芽率分别达到10%、50%、90%的时间,起始时间与结束时间之间的时间差为持续时间.根据每个阶段观测爆芽数目的差异,计算出每种植物爆芽的变异系数(C_v).

$$C_v = D_s / \bar{X}$$

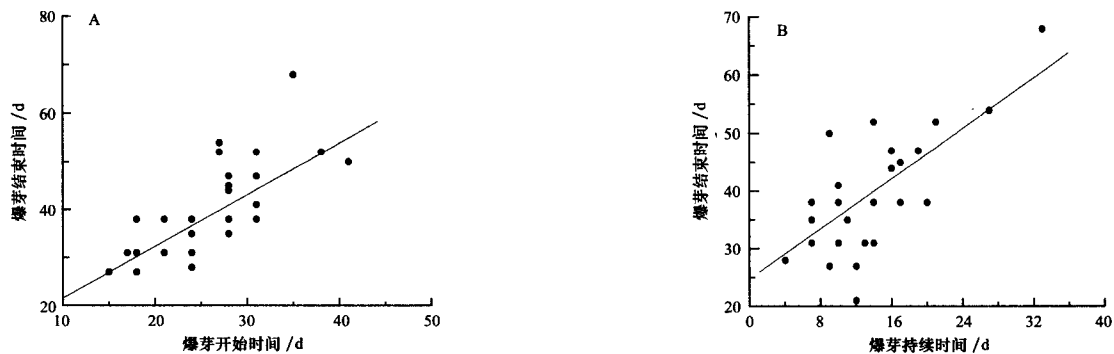
式中 \bar{X} 是某植物在爆芽期间,各次观测完成爆芽的平均芽数目, D_s 是各次观测之间已爆芽的芽数目的标准差.

植物爆芽的 C_v 值越小,说明这种植物每个阶段(3~4 d)完成爆芽的芽数目相差不大,是一个不同步的过程,而 C_v 的值越大,则说明这种植物主要集中在一段时间内完成爆芽过程,爆芽是一个同步的过程^[7].为了更深入地了解爆芽同步性格局,根据每种植物爆芽率的变化,作出各种植物爆芽的动态格局图.在本研究中,以2008年3月1日为第1天(计为1),3月2日为第2天(计为2);依此类推.

2 结果与分析

2.1 植物爆芽物候的特点

对37种植物爆芽起始、高峰、结束及持续时间的观测和统计分析结果表明:(1)植物爆芽起始时间、高峰和结束时间比较集中,分别在3月下旬、3月底或4月初、4月上旬,但存在一定的变异;(2)爆芽起始早的植物,爆芽结束也早,两者呈正相关(见图1A),如山莓*Rubus corchorifolius*在3月9日开始爆芽,在3月21日即完成爆芽;黄丹木姜子*Litsea elongata*在4月4日开始爆芽,5月7日爆芽结束.(3)爆芽持续时间平均12.5 d,最短的仅有4 d,如虎皮楠*Daphniphyllum oldhamii*和马银花*Rhododendron ovatum*;最长的33 d,如黄丹木姜子;爆芽持续时间与结束时间呈正相关(见图1B).



A: 爆芽物候中,爆芽起始时间与爆芽高峰时间之间的关系($R_2=0.49, P<0.001$);

B: 爆芽物候中,爆芽持续时间与爆芽结束时间之间的关系($R_2=0.54, P<0.001$).

图1 爆芽物候参数之间的关系

Fig. 1 The relationships between phenological parameters of budburst

2.2 植物爆芽物候的动态格局

根据植物爆芽动态的特点,爆芽物候的格局可分为:

(1)单峰型

爆芽只有1个高峰,包括马银花等19种.根据高峰出现的早晚,又可分为早高峰型、晚高峰型和中高峰型3种类型(图2).在所有单峰型植物中,马银花爆芽率峰值最大,高达80.9%,其次为细枝桉 *Eurya loquaiana* 和披针叶红茴香 *Illicium lanceolatum*,峰值分别为57.9%和57.4%,杨梅叶蚊母 *Distylium myricoides* 的峰值最低,值为28.9%(见图2).

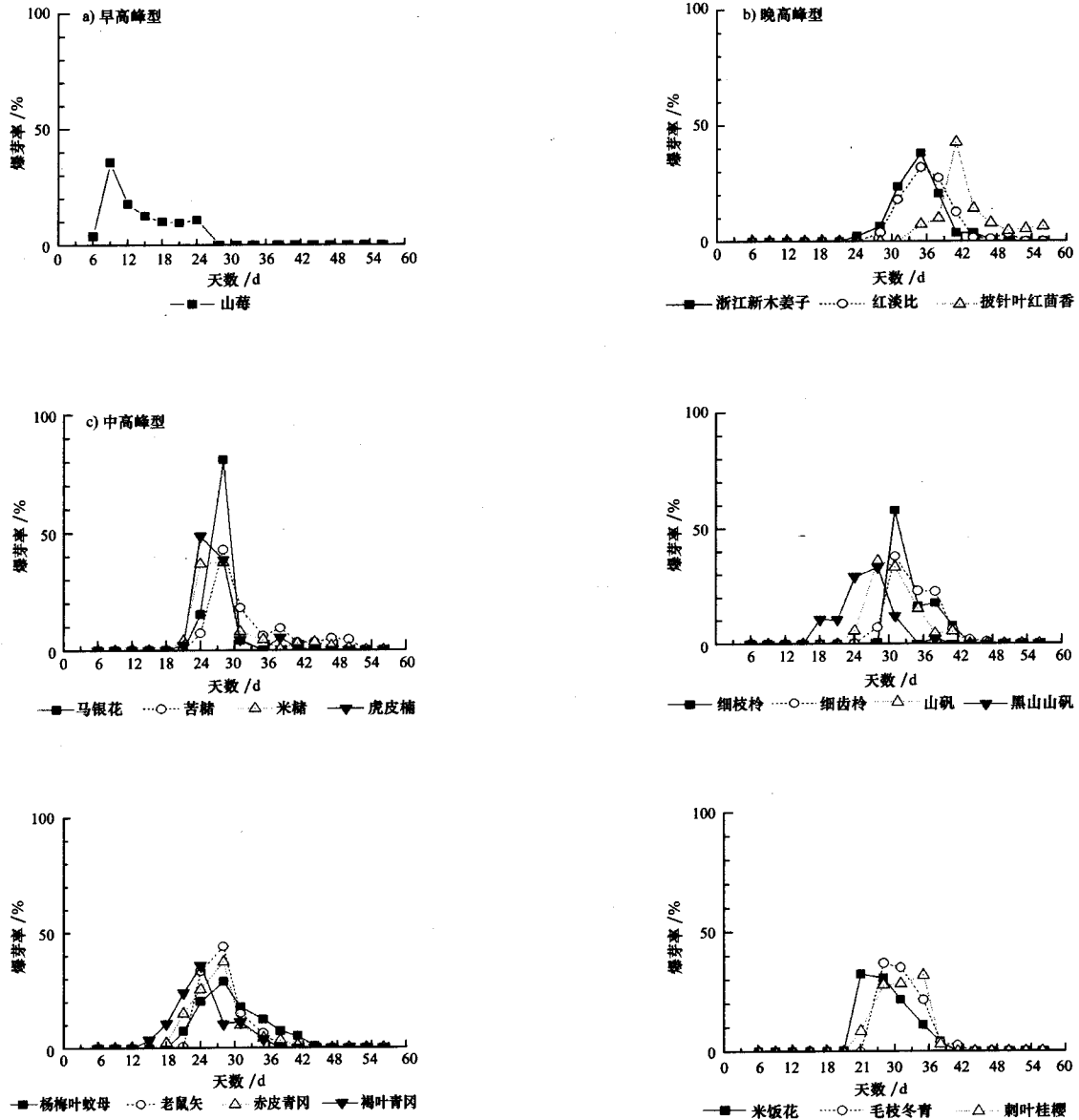


图2 单峰型植物爆芽格局

Fig. 2 The unimodal budburst pattern of plants

(2)双峰型

爆芽有2个高峰,包括榿木 *Loropetalum chinense* 等9种植物,在双峰型中,薄叶山矾 *Symplocos anomala* 爆芽率的两个峰值差距最大,分别为12%和52.1%,接近于单峰型格局,木荷 *Schima superba* 次之,两峰值分别为36%和12.7%,而樟树 *Cinnamomum camphora* 爆芽率两峰值仅相差2%(见图3).

(3)多峰型

包括披针叶山矾 *Symplocos lancilimba* 9种.在多峰型中,除披针叶山矾和黄丹木姜子属四峰型外,其余植物均为三峰型(见图4).

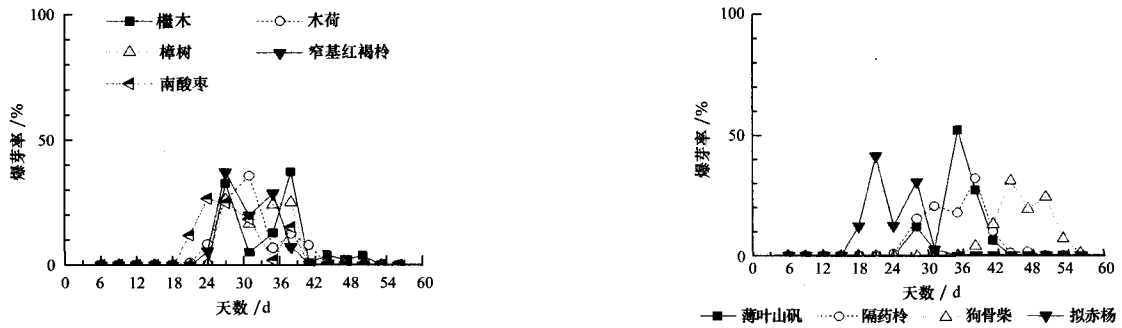


图3 双峰型植物爆芽格局

Fig. 3 The double peak budburst pattern of plants

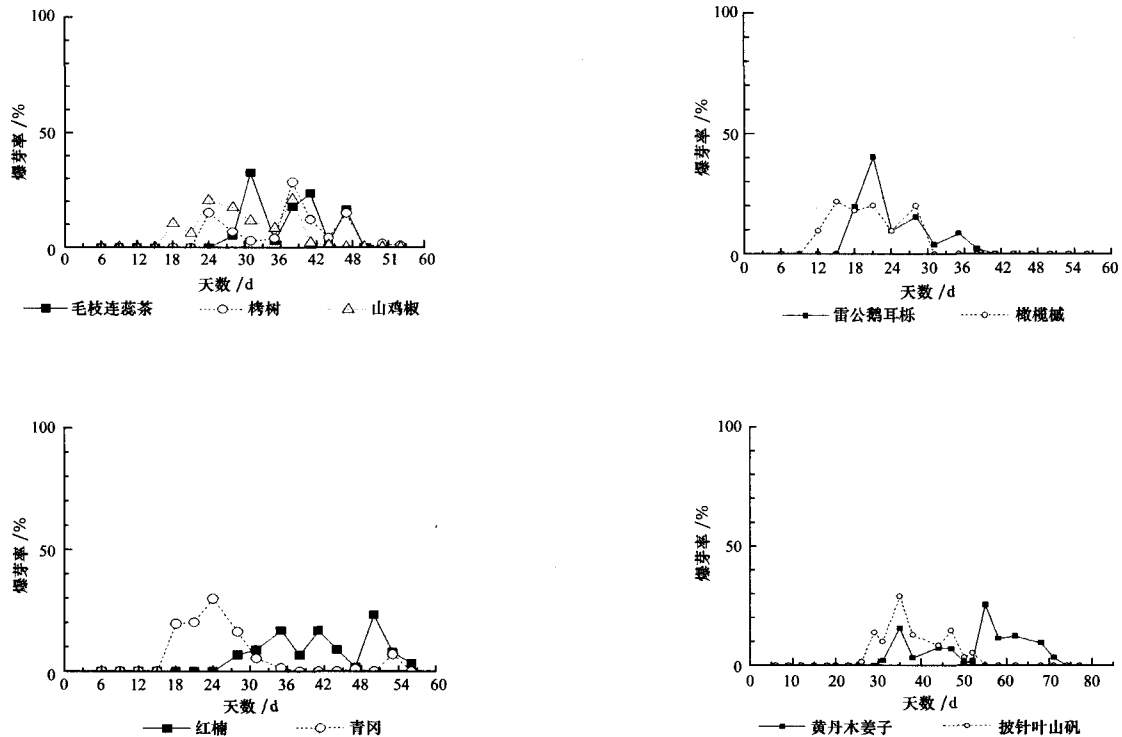


图4 多峰型植物爆芽格局

Fig. 4 The multi-peaks budburst pattern of plants

2.3 植物爆芽同步性

2.3.1 种群爆芽的同步性

由表1中的 C_v 值知, 马银花最高 ($C_v=1.23$), 橄榄槭 *Acer olivaceum* 最低 ($C_v=0.32$), 从图5可知, C_v 值大于1.2以及 C_v 值小于0.6的植物数都很少, 多数植物的 C_v 值集中在0.6~1.0之间. 而在6种落叶植物中, 南酸枣的 C_v 值最大, 仅为0.71(见表1), 表明落叶植物爆芽同步性较低, 这是因为落叶植物不断有新芽萌发的原因.

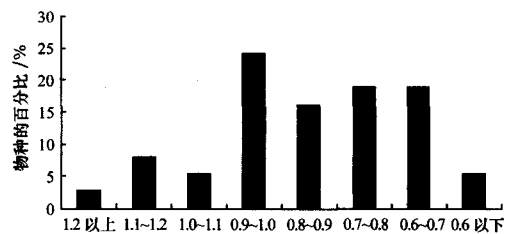


图5 37种植物的爆芽的 C_v 值分布
Fig. 5 Distribution of C_v values on budburst of 37 species

2.3.2 群落爆芽的同步性

天童常绿阔叶林植物爆芽物候参数的同步性大小依次为:高峰时间($C_v=1.18$)>结束时间($C_v=1.11$)>起始时间($C_v=1.02$)(见图6)。植物爆芽起始时间集中在3月25日至3月31日,30%的植物3月27日开始爆芽,达到爆芽起始时间的峰值(见图6A);爆芽高峰时间集中于3月28日至4月3日之间,并于3月28日与4月3日形成两个高峰(见图6B);大多数植物爆芽结束从3月28日开始,并且随着时间的推移比例逐渐上升,4月6日有24%的植物结束爆芽,达到最高值,此后虽然仍有植物结束爆芽,但是数量较少且比较分散(见图6C)。

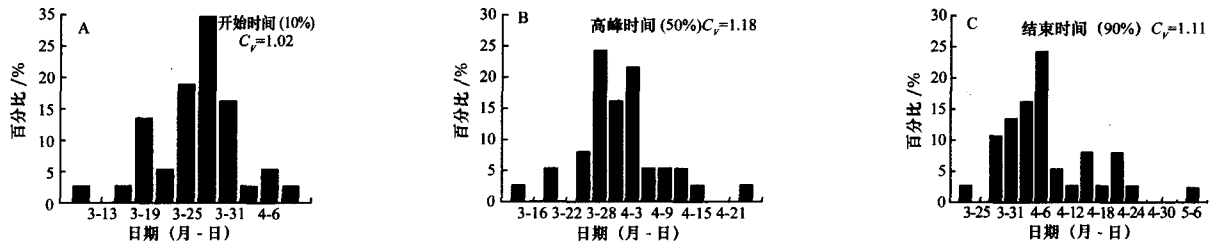


图6 浙江天童常见木本植物爆芽起始时间(A)、高峰时间(B)和结束时间(C)分布

Fig. 6 Distribution of beginning time, peaking time and ending time of the common woody species in Zhejiang Tiantong

3 结论与讨论

3.1 植物的爆芽特征

37种木本植物爆芽起始时间集中在3月底。已有的研究证明气候因子,特别是温度变化对植物开始爆芽有很大的影响^[8,9]。Pop等的研究发现植物的芽要经过冷却和强迫两个阶段才能爆芽,除了要经历一段时间的低温,还要经历0℃以上的强迫阶段,幼叶才能突破芽的束缚。由于不同植物的两个阶段临界值的差异,就可能造成植物爆芽起始时间的差异^[10~12]。山莓是所有植物爆芽最早的植物,而朱旭斌等研究南京落叶林植物物候时,发现同属的茅莓*Rubus parviflorius*是群落中出叶最早的植物^[13],可能悬钩子属的植物芽对温度较为敏感。另外植物早爆芽是避免昆虫取食的一个重要对策,因为早春,植食性昆虫的数量和密度很小,此时产生新叶能减少植物新生叶片的损失。

爆芽的持续时间的差异可能是由于植物生长环境的差异造成的,马银花等植物爆芽持续时间短的植物大多生长在林下,虽然光照条件较差,但是芽所处的小生境相对比较均一,因此爆芽的时间间隔不大,持续时间较短。而栲树等为高大的乔木,植株易被遮挡,芽所处的光照与温度条件均有较大差异,因此爆芽所需的积温时间也有较大的差异,这就造成植物的爆芽持续时间较长。

3.2 爆芽的格局

亚热带常绿阔叶植物经过长期的进化,形成一系列爆芽的格局,在研究的植物中,主要有3种爆芽格局:单峰型、双峰型、多峰型。在春季,非生物因子(如温度、降水)波动以及生物因子(如虫食、细菌等)的影响,使得个体、种群乃至群落选择其爆芽格局。

不同的植物有其特有的格局,不同的爆芽格局反映植物不同的适应性策略。在本项研究中,单峰型植物占所有研究的植物一半,可能是由于顶芽具有顶端优势^[14],比侧芽萌发早,而随着温度的升高,侧芽也相继萌发,枝条中侧芽数目较多,就会形成一个爆芽高峰,尔后爆芽率就逐渐减低。发生双峰和多峰格局的常绿植物多数为乔木或阳生耐荫植物,这些植物虽然大多生长于光照条件较好的环境中,但是由于荫蔽作用,位于不同位置和高度的芽的温度条件相差很大,容易形成双峰和多峰格局。

此外,由于落叶植物与常绿植物芽的类型以及爆芽的方式不同,多数落叶植物的新生枝条中不断有新芽产生并发生爆芽,本研究中落叶植物除山莓外,其余5种植物均为双峰或三峰爆芽格局。

3.3 爆芽的同步性

虫食是森林生态系统中的一个普遍现象,昆虫与植物之间存在复杂的相互关系,不同的植物具有不同的

防御昆虫取食的策略,例如增加幼叶中次生代谢物的含量和加快展叶速率^[15,16],而增加爆芽的同步性是其中的一个可能选择.同步性是植物自身防御的一种重要的对策^[4,17,18],植物可以通过提高物候的同步性以减少由于动物的取食而造成损失^[7].因此面临高虫食压力的植物,例如马银花等,需要更高的爆芽同步性以降低叶片损失.

植物竞争作用也会影响爆芽的同步性,生活在同一群落中的植物,因为具有不同的竞争能力和不同的群落优势地位,它们在同一生境中获得资源的能力发生较大的差异.在亚热带地区,而处于竞争劣势的植物,可以通过减低爆芽的同步性来适应外界的环境.

此外,调查发现爆芽起始时间的同步性要低于结束时间和高峰时间,造成这种现象的原因可能是,爆芽高峰和结束时间要迟于起始时间,随着时间的推移,气温逐渐升高,爆芽所需的积温时间也越来越短,因此容易形成较高的同步性.

参考文献:

- [1] Paus E, Nilsen J, and Junttila O. Bud dormancy and vegetative growth in *Salix polaris* as affected by temperature and photoperiod[J]. *Pol. Biol.*, 1986, (6):91-95.
- [2] Floistad I S, Kohmann K. Influence of nutrient supply on spring frost hardiness and time of bud break in Norway spruce (*Picea abies*) seedlings[J]. *New forests*, 2004, (27):1-11.
- [3] Borchert R. Induction of rehydration and bud break by irrigation or rain in deciduous trees of a tropical dry forest in Costa Rica[J]. *Trees*, 1994, (8):198-204.
- [4] Kursar T A. Convergence in defense syndromes of young leaves in tropical rainforests[J]. *Biochemical Systematics and Ecology*, 2003, (31):929-949.
- [5] Borchert R, Robertson K, Schwartz M D, et al. Phenology of temperate trees in tropical climates[J]. *Int. J. Biometeorol*, 2005, (50):57-65.
- [6] 宋永昌,王祥荣.浙江天童国家森林公园的植被和区系[M].上海:上海科学技术文献出版社,1995.
- [7] Aide T M. Patterns of leaf development and herbivory in a tropical understory community[J]. *Ecology*, 1993, 74(2):455-466.
- [8] Beatley J C. Phenological events and their environmental triggers in Mojave desert ecosystems[J]. *Ecology*, 1974, (55):856-863.
- [9] Went F W. Ecology of desert plants. I. The effect of rain and temperature on germination and growth and growth[J]. *Ecology*, 1957, (43):1-13.
- [10] Pop E W, Oberbauer S F, Starr G. Predicting vegetable bud break in two arctic deciduous shrub species, *Salix pulchra* and *Betula nana* [J]. *Oecologia*, 2000, (124):176-184.
- [11] Hänninen H. Effects of climatic change on trees from cool and temperate regions: an ecophysiological approach to modeling of bud burst phenology[J]. *Can. J. Bot.*, 1995, (73):183-199.
- [12] 韩小梅,申双和.物候模型研究进展[J].生态学杂志,2008,27(1):89-95.
- [13] 朱旭斌,孙书存.南京地区落叶栎林木本植物叶物候研究[J].植物生态学报,2006,30(1):25-32.
- [14] Svensson B M, Callaghan T V. Apical dominance and simulation of metapopulation dynamics in *Lycopodium annotinum* [J]. *Oikos*, 1988, (51):331-342.
- [15] Sagers C L, Coley P D. Benefits and cost of defense in a neotropical shrub[J]. *Ecology*, 1995, 76(6):1835-1843.
- [16] Kursar T A, Coley P D. Nitrogen content and expansion rate of young leaves of rain forest species; implication for herbivory [J]. *Biotropica*, 1991, 23(2):141-150.
- [17] Augspurger C K. Reproductive synchrony of a tropical shrub; experimental studies on effects of pollinators and seed prunifolius (*Violaceae*) [J]. *Ecology*, 1981, 62(3):775-788.
- [18] Aide T M. Dry season leaf production: an escape from herbivory [J]. *Biotropica*, 1992, 24(4): 532-537.

[本文编校:吴毅]