

植物芽库的研究进展*

邓正苗^{1,2,3} 陈心胜^{1,2} 谢永宏^{1,2**}

(¹ 中国科学院亚热带农业生态研究所亚热带农业生态过程重点实验室, 长沙 410125; ² 中国科学院亚热带农业生态研究所洞庭湖湿地生态系统观测研究站, 湖南岳阳 414000; ³ 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要 芽库即所有潜在的能进行营养繁殖的芽的集合。芽库和种子库一同构成了植物的繁殖库,在植被的维持和更新中占据着重要地位。根据最新研究进展,从以下几方面归纳了芽库的研究概况:1)芽库与种子库的区别与联系;2)芽库的分类;3)环境因子对芽库建成和动态的影响;4)模型(如矩阵模型、三角函数、马尔可夫(Markov)模型等)在芽库研究中的应用;5)芽库与地上植被的关系。将来应加强不同生态系统的芽库研究、芽库和种子库对地上植被更新的相对贡献以及芽库在植被恢复和重建中的应用。

关键词 芽库;芽库类型;芽库动态;芽库模型;植被更新

中图分类号 Q948 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2010)9-1812-08

Research progress on plant bud bank. DENG Zheng-miao^{1,2,3}, CHEN Xin-sheng^{1,2}, XIE Yong-hong^{1,2} (¹Key Laboratory of Agro-ecological Processes in Subtropical Region, Institute of Subtropical Agriculture, Chinese Academy of Sciences, Changsha 410125, China; ²Dongting Lake Station for Wetland Ecosystem Research, Institute of Subtropical Agriculture, Chinese Academy of Sciences, Yueyang 414000, China; ³Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2010, 29(9): 1812-1819.

Abstract: Bud bank is the aggregation of all buds that can be potentially used for vegetative regeneration. Both bud bank and seed bank compose the propagule bank which plays an important role in vegetation maintenance and recruitment. This paper summarized the research progress on bud bank from the aspects of 1) distinction and relations between bud bank and seed bank, 2) classification of bud bank, 3) effects of environmental factors on the establishment and dynamics of bud bank, 4) applications of theoretic models (*e. g.*, matrix model, trigonometric function, and Markov model) in bud bank study, and 5) relationships between bud bank and aboveground vegetation. Future researches should pay more attention on the bud banks of different ecosystems, the relative contribution of bud bank and seed bank to the regeneration of aboveground vegetation, and the applications of bud bank in vegetation restoration and reconstruction.

Key words: bud bank; bud bank type; bud bank dynamics; bud bank model; vegetation regeneration.

种子库是有性繁殖的潜在来源,芽库是营养繁殖的潜在来源,二者共同组成了植物的繁殖库(Abernethy & Willby, 1999)。种子库和芽库能够使地上植被在遭受灾难性破坏后迅速重建,大大减少了物种灭绝的几率(Lee, 2004; Liu *et al.*, 2009)。当前对种子库的研究已比较系统全面,发展了一系列

诸如种子岛、种子雨、种子流等概念和模型,而对芽库在生物群落中的地位和作用的研究相对贫乏。

芽库的概念最早由 Harper 于 1977 年提出,指与植物多年生器官相联系的分生组织的地下种群,如根茎、球茎、块茎、鳞茎等器官上的芽。此后, Klimešová 和 Klimeš (2007) 对芽库概念进行了扩展,认为还应包括更新芽(renewal buds)、地上芽、植物片段上的芽和不定芽等,即芽库是所有潜在能进行营养繁殖的芽的集合,这一概念已被研究者广为接受。在某些类型的生态系统中,芽库在植物局域种

* 中国科学院知识创新工程重要方向性项目(KZCX2-YW-435-02)、国家重点基础研究发展计划项目(2009CB421103-03)和国家自然科学基金资助项目(30770362)。

** 通讯作者 E-mail: yonghongxie@163.com

收稿日期: 2010-02-27 接受日期: 2010-06-10

群的持续和动态维持、群落对干旱、取食压力或外来植物种入侵等的恢复响应、植被结构和生产力等方面意义重大,甚至起着决定性作用(Hartnett *et al.*, 2006)。例如,在北美高草草原,芽库是调控地上植被净初级生产力最主要来源(Dalgleish & Hartnett, 2006, 2009),因为99%以上的地上茎秆由芽库形成(Benson *et al.*, 2004; Benson & Hartnett, 2006)。同时,植物通过调控芽库中芽的输入、输出率和密度对放牧、火烧等干扰做出的反应,进而调控着植被组成和动态(Dalgleish & Hartnett, 2009)。在一些极端生境,植物会放弃有性繁殖方式(Eckert *et al.*, 1999),以芽库作为潜在种群完成植被的更新。可见,芽库研究无论是在理论上还是在实际应用中都具有重大意义。本文从芽库与种子库的区别与联系、芽库研究方法、芽库研究进展及展望等方面进行归纳总结,以期对芽库的深入研究提供参考。

1 芽库与种子库的区别与联系

芽库和种子库是一组相对的概念,在植被繁殖更新、种群动态等方面共同起作用,但二者由于来源不同有着本质区别,主要如下:1)形成方式。在多数植物类群中,种子成熟后便脱离母株,一部分种子散落于地表的枯枝落叶中,一部分由于生物和非生物因素埋藏于地下,即使母株死亡后种子在一定的条件下仍能萌发形成新植株(侯志勇等, 2008)。然而,芽的命运往往与母株息息相关,芽的形成不仅依赖于母株,也取决于外界环境,如适度干扰(动物取食、火烧等)可增加芽的密度(Latzel *et al.*, 2008; Dalgleish & Hartnett, 2009; Evette *et al.*, 2009);2)寿命。种子寿命依物种不同而存在显著差异,长的可达百年以上,如睡莲(*Nymphaea tetragona*);短的仅能存活几天或几周,如山杨(*Populus tremuloides*)(Moss, 1938)。芽的寿命则与其着生器官的寿命相关,与植株的其他部位关系不大。例如,高山酸模(*Rumex alpinus*)的根茎寿命在20年以上,所产生的休眠芽的寿命与根茎的相同(Klimeš, 1992);3)休眠机制。干旱和寒冷都可以导致种子和芽的休眠(Anderson *et al.*, 2001),除此之外,芽的休眠还主要受顶端优势的影响,顶芽的生长会抑制腋芽及其他不定芽的生长,除非一些干扰消除了顶端优势(Tuomi *et al.*, 1994; Aarssen, 1995; Arora *et al.*, 2003);4)扩散能力。通常,种子可依赖于各种媒介(风、水流、动物)进行远距离扩散(Cherry & Gough, 2006)。

尽管一些特殊的芽(如鳞芽、具鳞根出条等)离开其母株也能扩散到较远距离(Combroux *et al.*, 2001),但大部分芽必须依赖于着生器官得以生存和发展,扩散距离相对有限;5)与地上植被的关系。种子库、芽库与地上植被的关系依生态系统类型的不同而存在较大变异。在以1年生植物为主的生态系统中,种子库与地上植被的相关性较大(López-Mario *et al.*, 2000; 王相磊等, 2003; Allesio Leck & Schütz, 2005; Cherry & Gough, 2006),而在以多年生草本植物为主的生态系统中(如湿地和草原),植被的更新更依赖于芽库(Hendrickson & Briske, 1997; Vesik & Westoby, 2004; Dalgleish & Hartnett, 2006)。

2 芽库研究方法

2.1 芽库分类

目前有关芽库分类的研究相对较少。杨允菲和李建东(1996)根据芽的着生位置分为根茎芽和分蘖节芽,根茎芽是指由根茎节和根茎顶端长出的芽,分蘖节芽为母株分蘖节上长出的芽。Klimešová 和 Klimeš(1999)根据芽着生器官的不同将芽分成21类,如块根、块茎、鳞芽等。有的根据芽的发生时间分为1年生芽(annual buds)和多年生芽(perennial buds)(Barrat-Segretain & Bornette, 2000; Tolvanen *et al.*, 2001)。此后, Klimešová 和 Klimeš(2007)在前人研究的基础上进行归纳总结,并根据芽数、季节动态、扩散能力、休眠方式等将芽库分为3类:永久芽库、季节性芽库和潜在芽库(表1),其中季节性芽库主要为短命器官上的芽体,如草本植物的地上部分和地下假一年生器官(pseudo-organs);永久芽库为多年生器官上的芽体,如木本植物的树干及枝条上的芽、草本植物地下多年生根茎上的芽等;潜在芽库为干扰或其他因素所诱发的由根茎或叶片产生的不定芽。该种分类方法目前普遍被接受,一个植物种群可能同时具有多种芽库类型,这取决于植物的生活型、可塑性以及干扰的时间和频率等。

2.2 取样方法和取样时间

2.2.1 样方的选取 对芽库的野外调查方法主要有样线法和样方法,大多数是在对研究地进行全面了解后选取代表性地段设置样线,然后在样线上随机选取样方。该方法结合了系统取样和随机取样二者的优点,样方分布均匀,代表性强,在植被变异较小的情况下,效果很好,而且每条样线上每个样点被抽取的机会更大。但这种方法最大的缺点是比较费

表 1 3 种类型芽库的特征
Tab. 1 Characteristics of three bud bank types

芽库类型	芽的数量	季节波动	扩散能力	休眠方式
永久	多	无	无	相关抑制、诱导休眠
季节性	较少	有	有或无	相关抑制、诱导休眠、固有休眠
潜在	不确定	不确定	无	相关抑制、诱导休眠

数据引自 Klimešová 和 Klimeš(2007)。

时(张金屯,2003)。也有采取整个无性系挖出的取样方法(杨允菲等,2004,2008),这种方法虽方便,但应注意对不同从径大小的无性系取样才能反映实际情况。在对森林芽库的统计中,经常采用随机枝取样法来调查芽库的大小(孙书存和陈灵芝,2001)。实际操作过程中,样线和样方相结合的方法应用较为广泛。

2.2.2 样方大小和取样时间 群落中的物种调查多采用种面积曲线确定最小样方的大小,而芽库密度由于受土壤微生境的影响较大,故不同植物群落芽库的取样大小应根据实际情况而定。例如,在北美高草草原芽库格局的研究中,用 25 cm×25 cm 的样方调查的芽库密度为 (2450±231) 芽·m⁻²,而 Benson 等(2004)采用取土心的方法,土柱的直径为 10.5 cm、深度为 15 cm,在同一地区调查显示芽库密度为 (1830±330) 芽·m⁻²,略小于 Dalgleish 和 Hartnett(2006)的调查结果。这可能是由于小样方存在较大的误差造成的。在松嫩平原全叶马兰(*Kalimeris integrifolia*)芽库密度的调查中,Yang 等(2003)采用 50 cm×50 cm 的样方,结果为 (566.3±136.5) 芽·m⁻²,基本反映了样区内芽库的格局。故样方的大小应根据所调查群落的密度及植株大小进行合理选择。

芽库调查的最好时间一般为植物的开花期、结实期、生长季末期以及返青期。对于季节性芽库,应根据不同植物的生长季进行间隔取样。对于潜在芽库,由于环境或干扰作用,许多芽存在时间可能较短,所以应该选在干扰过后一定时间内取样(Klimešová & Klimeš,2008)。

2.2.3 芽库密度统计 芽库密度统计方法随植物生长型的不同而存在差异。在计数地下芽库时,对于游击型植物,根茎上的芽及少量芽痕通过肉眼即可辨认出来。而对于集团型植物,大多数芽位于植株基部,需要对植株基部进行解剖并在解剖镜下来计数芽的数量(Dalgleish,2007)。Hendrickson 和 Briske(1997)指出对于地上芽库的计数应包括 4 个方面:1)所有现存腋芽;2)腋芽脱落后的芽痕;3)叶

痕;4)已形成分蘖的芽。但有的植物地上部分并不存在腋芽(Mueller & Richards,1986),所以在调查前应对各物种的生活史特征进行全面了解,依具体情况而定。对于许多克隆植物的特性,可利用 CLO-PLA 克隆植物数据库或 LEDA 植物数据库对其进行大致了解(Kleyer *et al.*,2008;Klimešová & Klimeš,2008;Klimešová & de Bello,2009),但这些数据库仅针对中欧植物区系。此外,Kleyer 等(2008)根据芽在土壤中及地上植株的垂直分布位置将芽分为 <-10 cm,-10~0 cm,0 cm,0~10 cm,>10 cm 5 个层次。地上植株及土壤中-10~0 cm 的芽主要作用在于地上植被的更新,而<-10 cm 的芽将保持休眠状态,作为永久芽库被保存于土壤中,当受到强烈干扰后(如洪水冲刷、农业耕作),这些芽才会萌发以补充地上植被。因此,为了更好地衡量芽库抵抗干扰的能力,调查时还应分层对各类型芽进行统计。

3 芽库研究进展

3.1 环境因子的影响

3.1.1 动物取食 动物的取食强度影响芽库动态。在龙胆属植物 *Gentianella amarella* 中,移除 10% 的顶芽对分枝数量无明显影响,移除 50% 的顶芽时,明显促进分枝萌发(Huhta *et al.*,2003),说明适度的动物取食强度可促进芽库的萌发。这一结论在其他研究中也得到了验证(Tolvanen *et al.*,2001;Enright & Miller,2007)。Dalgleish 和 Hartnett(2009)对北美草原禾草和非禾草类芽库的对比研究发现:在禾草中,动物的取食使得分株数量增加但芽库中芽的数量减少;在非禾草中,动物的取食对芽库中芽的数量及分株数量影响不大。这说明不同植物类群的芽库对动物取食的响应不同。此外,还有学者从生理的角度(如芽中可溶性糖含量)来分析动物取食对藨草属植物 *Phalaris aquatica* 芽库带来的影响。结果表明:与春秋休牧(autumn-spring rest)相比,连续取食(continuously grazed)使芽体中可溶性糖含量显著减少(Lodge,2004),从机理上部分说明了高强度动物取食抑制芽库萌发的原因。可见,动物取食

是影响芽库动态的关键因子之一。

3.1.2 火烧 在一些以克隆繁殖植物为主的生态系统中(如草原),火烧影响了芽库的大小、芽由休眠转化为活动状态的方式以及分蘖产生的数量。此外,火烧通过芽库及分蘖的动态也极大地影响着地上净初级生产力。在北美高草草原, Benson 等(2004)研究了芽库对2种不同火烧频率(每年火烧和每隔20年火烧一次)的响应,结果发现:与每20年火烧一次的草地相比,每年火烧的草地中禾草芽库的数量明显较高,但非禾草的芽库数量较低,从而形成了不同的植被格局。可见,火烧是影响北美高草草原植物芽库动态的一个关键因子。

3.1.3 水位 在以克隆植物为主的湿地生态系统中,水位往往是制约植被生长动态的关键因素。洪水的冲刷限制了植物繁殖体的定居,故水流较缓的地区植物芽库的数量庞大,而在激流区数量较少(Combroux *et al.*, 2001)。其次,水位对植物芽库形成也存在影响,但不同生活型植物的芽库对水位的响应存在差异。Šrutek 等(1997)的研究发现,随着地下水位的升高,荨麻(*Urtica dioica*)根状茎和分蘖生物量都呈减少趋势。而在沉水植物穗花狐尾藻(*Myriophyllum spicatum*)中,低水位(0.2 m)的分蘖数显著高于高水位(0.9 m)的分蘖数(Strand & Weisner, 2001),湿地植物小叶章(*Deyeuxia angustifolia*)也有类似的效应(Xie *et al.*, 2008)。这些研究主要关注植株的分蘖数量和动态,针对芽库大小对水位响应的关注较少。实际上,地上分蘖的变化最终是由芽库决定的,它们之间可能存在一个正相关关系(Hartnett *et al.*, 2006)。这方面的研究还相对缺乏,未来应适当加大研究力度。

3.1.4 土壤水分和营养 土壤环境因子(水分、营养等)显著影响地下芽库的格局和动态。Dalglish 和 Hartnett (2006)在北美草原的研究表明,随着降水量的增多,地下芽库的数量明显上升。同时,芽库的萌发潜力也受到土壤水分的影响。松嫩平原在经受洪水后,羊草(*Leymus chinensis*)每分蘖的芽数与土壤的水分状况紧密相关,生长在中等土壤含水量的羊草每分蘖的芽数最多,与分蘖节芽相比,根茎芽更易受到土壤水分的影响(Wang *et al.*, 2008)。这也说明植物可以通过调控芽库的格局来度过恶劣环境。

土壤营养(N、P等)可能是影响芽库建成和动态的另一重要因素,土壤中N可能是芽休眠或萌发的诱发因素(Tomlinson & O'Connor, 2004)。Dal-

gleish 等(2008)在对2种丛生禾草鼠尾粟属植物 *Sporobolus heterolepis* 和洽草属植物 *Koeleria macrantha* 进行N添加实验后发现,仅 *S. heterolepis* 根茎芽的数量随着N的添加有所增加。总的来说,根茎芽的数量随着基质营养的增加而增多,如小酸模(*Rumex acetosella*) (Klimeš & Klimešová, 1999)、乳浆大戟(*Euphorbia esula*) (McIntyre & Raju, 1967),但不同物种的响应程度不同。可见,适度的营养对芽库的建成和萌发是有利的。

3.1.5 光照和海拔 地上环境因子(光、海拔等)影响芽库的格局和动态,但不同生活型植物对异质性环境的响应不同。Dong 和 Pierdominici (1995)对3种不同生长型植物的研究表明,3种植物芽的数量都随着光照的增强而增加,但不同生长型的植物地上芽与地下芽对光照的响应不同。地上匍匐茎型植物匍匐剪股颖(*Agrostis stolonifera*)的芽萌发最多;而在同时具备地上匍匐茎和地下根茎的植物狗牙根(*Cynodon dactylon*)中,地上芽的萌发率显著高于地下芽;在地下根茎型植物班叶毛茅草(*Holcus mollis*)中,大部分芽处于休眠状态。可见,不同部位芽的作用可能存在差异,如地上匍匐茎上的芽可能是通过萌生分枝以捕获更多的光能用于生长,而地下根茎上的芽主要作为永久芽库,用作地上芽库的补充和地上植被的维持更新。

光质(红光:远红光)对一些植物的芽库也有一定影响,但不同的植物对光质的响应存在差异。1)红光。红光较低时能抑制裂稈草(*Schizachyrium scoparium*)侧芽的萌发,从而保持着顶端优势(Monaco & Briske, 2000)。2)远红光。低远红光却促进温带多年生草本植物弯叶画眉草(*Eragrostis curvula*)分蘖的形成(Wan & Sosebee, 1998)。3)光质(红光:远红光比)并不能直接影响植物芽库和分蘖的变化,而是通过改变植物的光敏色素、光平衡、生长素和细胞分裂素的浓度来改变植物分蘖的变化(Tomlinson & O'Connor, 2004)。对于这些争论,还有待进一步实验来证实。

海拔高度对芽库动态的影响也有报道,如在阿尔卑斯山脉,植物群落芽库大小随着海拔高度的增加而呈现增大趋势(Evette *et al.*, 2009)。

可见,目前环境因子对植物芽库影响的研究主要侧重于单个物种的芽库对不同环境因子的响应,而缺乏不同物种间(Dong & Pierdominici, 1995)、不同生境乃至不同生态系统中的比较研究。此外,休

眠芽转化为活动芽的内在机制如何还有待进一步研究。实际上,各因子对芽库的影响往往是一个综合的结果,在不同的生态系统中可能影响芽库建成及动态的关键因子不一样,如草地中可能是动物取食和火烧 (Tolvanen *et al.*, 2001; Huhta *et al.*, 2003; Lodge, 2004; Dalglish & Hartnett, 2009), 而在湿地中可能是水位和基质类型 (Strand & Weisner, 2001; Boedeltje *et al.*, 2003; Xie *et al.*, 2005; Xiao *et al.*, 2007; Xie *et al.*, 2007; Li & Xie, 2009)。另外,植物体自身的生物学特性也可能制约芽库的建成。例如,对于永久芽库和潜在芽库来讲,芽的数量不受季节波动的影响,而是取决于植物体自身碳的积累 (Klimešová & Klimeš, 2008)。

3.2 芽库模型

由于模型研究可以将抽象的生态学过程具体化甚至量化,一直以来是生态学研究热点。Bellingham 和 Sparrow (2000) 基于乔木和灌木数据研究了植物在不同干扰模式下的响应,发展出了 Bellingham-Sparrow (B & S) 模型,认为在中等强度的干扰下,植物会产生更多的萌枝来代替种子。此后, Klimešová 和 Klimeš (2003) 将该模型运用于多年生草本植物,表明在中等强度的干扰下,草本植物大多是产生更多分蘖代替种子;而在干扰频繁及强度较大的生境下,植物通过种子来保存后代显得更具优势。可见, B & S 模型在多年生草本植物中也具有一定的适用性。

在地上植株经历强烈的干扰后,植被的更新依赖于地下的现存芽库 (Benson & Hartnett, 2006; Dalglish & Hartnett, 2006)。此时,土壤条件(温度、水分、含氧量等)可能影响着芽的萌发。Benson 和 Hartnett (2006) 发现,北美高草草原火烧频率不仅没对芽库中芽的死亡率产生影响,反而增加了芽的萌发能力。为此, Choczynska 和 Johnson (2009) 运用土壤温度和水分运输模型研究了美国威斯康辛州 3 个种群(须芒草属植物 (*Andropogon gerardii*), 印第安草 (*Sorghastrum nutans*) 和柳枝稷 (*Panicum virgatum*)) 地下芽库的变化,结果表明,在经历火烧时,土壤温度随着深度增加而急剧下降,在距离地表 2 cm 时,土壤温度已低于芽的致死温度 (60 °C)。即使是处于芽的致死温度时,亦有 30% 的根茎芽能存活下来,说明火烧似乎对地下芽库的影响不大。该研究与 Benson 和 Hartnett (2006) 的调查结果基本一致。

此外,杨允菲等 (2005) 在研究松嫩平原碱化草

甸旱地生境芦苇种群芽库季节动态时,发展了芽流模型,通过芽流的季节性变化即可反映出芽库的季节动态。该模型从定量的角度研究了芦苇种群芽库的变化,较为准确地反映了地上植被的发展。Maillette (1982a, 1982b) 运用矩阵模型研究了银桦 (*Betula pendula*) 芽库的增长及数量动态。此后,还引入了三角函数、马尔可夫 (Markov) 模型以及矩阵的灵敏度分析等对芽库的动态做了分析 (Maillette, 1990, 1992)。

芽库的模型研究,为预测各种环境条件下芽库的动态、生态系统的管理和调控带来了极大的方便 (Morton *et al.*, 1995; Vesik & Westoby, 2003; Vesik *et al.*, 2004), 但目前研究的广度和深度还不够,需大量的实验数据来验证。

3.3 芽库与地上植被的关系

在许多以多年生植物为优势物种的生态系统中,经历干扰后的植被恢复与重建主要依赖于芽库。在北美高草草原,经历火烧干扰后,99% 的植被更新来自芽库,只有不到 1% 的植被来自种子库 (Hartnett *et al.*, 2006)。进一步调查发现,以芽库维持植被更新的种群往往萌发较早,且个体较高大,在火烧到来前生物量就达到了最大值,说明植物在这种周期性干扰环境下已形成了以芽库代替种子库进行地上植被更新的策略,且这种策略更有利于植物对周期性火烧胁迫的适应。Hendrickson 和 Briske (1997) 对北美半干旱草原两种不同演替阶段植物芽库的研究指出,无论是演替中期格兰马草属植物 *Bouteloua curtipendula*, 还是演替后期植物伊莱尔氏草属植物 *Hilaria belangeri*, 腋芽在地上植被更新中都占据着主导地位,且 *H. belangeri* 腋芽的寿命较长。说明植被的演替方向与植物的芽的寿命紧密相关,芽体寿命越长,群落相对越稳定。这方面研究主要集中于草原生态系统,其他生态系统中尚少。

4 展 望

4.1 不同生态系统内的芽库研究

在以多年生克隆植物为主的草原生态系统中,禾草和非禾草类植物为优势物种,地下芽库(根茎)在群落的维持和更新中占据着主要作用 (Dalglish & Hartnett, 2006; Hartnett *et al.*, 2006); 在以乔木为主的森林生态系统中,则是地上芽库(萌枝)处于主导地位 (Maillette, 1982; Bellingham & Sparrow, 2000; 孙书存和陈灵芝, 2001)。目前针对湿地和水生生

态系统芽库的少量研究表明,芽库有可能也是植被更新演替的主要方式(Galatowitsch *et al.*, 1999; Angeler & Garcia, 2005; Ferreira *et al.*, 2009)。由此可见,由于不同生态系统的属性差异,芽库的地位和作用也不尽相同。但各生态系统中芽库的研究极不均衡,许多问题还有待解决,如在湿地生态系统,面对复杂的水文情势,植物如何通过调控芽库的输入与输出进而发展种群;在周期性淹水条件下,植物芽库将呈现出何种规律性变化等。探明这些,对全面理解芽库的生态学意义至关重要。

4.2 芽库和种子库对地上植被更新的相对贡献

种子库和芽库分别代表着植物2种不同的生殖策略,反映植物对环境的适应能力和在该生境中的生殖潜能,芽库与种子库的对比研究有助于更加深刻地理解不同植物在特定生境中的繁殖过程、本质及其适应意义(王洪义等, 2005)。普遍认为,1年生草本植物主要靠产生种子来保存后代,多年生草本植物则以无性繁殖来扩展生境。然而,多年生草本植物每年亦产生大量种子进入到繁殖库中,但真正萌发长成新植株的数量却很少(Allessio Leck & Schütz, 2005),这可能是由于幼苗较差的竞争力造成的(Amiaud & Touzard, 2004; Aarssen, 2008)。前期大量研究主要集中于种子库,研究较为全面系统,内容含盖种子雨、种子散布、种子休眠、萌发特性、种子库组成与大小、种子库的动态分布格局、种子库与地上植被的关系、种子库在植被恢复中的功能、种子库寿命以及种子库在植物遗传和进化上的意义等诸多方面(李有志等, 2009)。然而,关于芽库的研究较为零散。虽然有一些与种子库对比的研究(Abernethy & Willby, 1999; 杨允菲等, 2005),但还不够系统。同时,种子库和芽库的大小可能代表着物种对有性和无性繁殖方式的权衡,有许多物种在极端条件下会放弃有性繁殖(Eckert *et al.*, 1999),此时,生物对无性繁殖(芽库)的投资也有可能增加,这种投资也可能随着生境的变化而变化。但这些都还需要实验进一步验证。

4.3 在植被恢复及管理中的应用

植物群落在经历强烈的干扰后,植被的恢复能力取决于繁殖库的大小。在以克隆繁殖为主的群落中,芽库为植被更新的主要来源。虽说目前有少量关于芽库在植被恢复及重建中的研究(Abernethy & Willby, 1999; 周道玮等, 1999; Lodge, 2004; Dalglish & Hartnett, 2009),但还不全面。随着计算机技术的

应用及发展,用模型的方法来预测不同生境中芽库与植被的恢复速度是未来发展的一个方向。无论是对已知模型的验证还是创立新的模型无疑都会对植被的恢复及管理提供较大便利。此外,芽库在不同的群落类型中的时空格局及动态以及与地上植被的关系研究也很少,如芽库大小与地上植被密度、芽库动态与地上植被格局、芽库与地上植被的多样性等,还有各种生境条件下芽库的结构和组成,探明这些可以为退化生境中植被的恢复及管理提供理论指导。

参考文献

- 侯志勇, 谢永宏, 于晓英, 等. 2008. 淡水湿地种子库的研究方法、内容与展望. 生态学杂志, **27**: 1400-1405.
- 李有志, 张灿明, 林 鹏. 2009. 土壤种子库评述. 草业科学, **26**: 83-90.
- 孙书存, 陈灵芝. 2001. 辽东栎芽库统计: 芽的命运. 生态学报, **21**: 385-390.
- 王洪义, 王正文, 李凌浩, 等. 2005. 不同生境中克隆植物的繁殖倾向. 生态学杂志, **24**: 670-676.
- 王相磊, 周 进, 李 伟, 等. 2003. 洪湖湿地退耕初期种子库的季节动态. 植物生态学报, **27**: 352-359.
- 杨允菲, 李建东. 1996. 松嫩平原几种根茎型禾草种群的营养繁殖特性及其持续更新分析. 草业学报, **5**: 43-48.
- 杨允菲, 张宝田, 李建东. 2004. 松嫩平原人工草地野大麦无性系冬眠构件的结构及形成规律. 生态学报, **24**: 268-273.
- 杨允菲, 邢 福. 2008. 松嫩平原杂类草草甸阿尔泰狗娃花无性系种群构件年龄结构. 应用生态学报, **19**: 757-762.
- 杨允菲, 魏春雁, 张宝田, 等. 2005. 松嫩平原碱化草甸旱地生境芦苇种群的芽流和芽库动态. 应用生态学报, **16**: 854-858.
- 张金屯. 2003. 数量生态学. 北京: 科学出版社.
- 周道玮, 李亚芹, 孙 刚. 1999. 草原火烧后植物群落生产及其产量空间结构的变化. 东北师范大学学报(自然科学版), **4**: 83-91.
- Aarssen L. 1995. Hypotheses for the evolution of apical dominance in plants: Implications for the interpretation of overcompensation. *Oikos*, **74**: 149-156.
- Aarssen L. 2008. Death without sex: The problem of the small and selection for reproductive economy in flowering plants. *Evolutionary Ecology*, **22**: 279-298.
- Abernethy VJ, Willby NJ. 1999. Changes along a disturbance gradient in the density and composition of propagule banks in floodplain aquatic habitats. *Plant Ecology*, **140**: 177-190.
- Allessio Leck M, Schütz W. 2005. Regeneration of Cyperaceae, with particular reference to seed ecology and seed banks. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **7**: 95-133.
- Amiaud B, Touzard B. 2004. The relationships between soil

- seed bank, aboveground vegetation and disturbances in old embanked marshlands of Western France. *Flora*, **199**: 25–35.
- Anderson J, Chao W, Horvath D. 2001. A current review on the regulation of dormancy in vegetative buds. *Weed Science*, **49**: 581–589.
- Angeler DG, Garcia G. 2005. Using emergence from soil propagule banks as indicators of ecological integrity in wetlands: Advantages and limitations. *Journal of the North American Benthological Society*, **24**: 740–752.
- Arora R, Rowland L, Tanino K. 2003. Induction and release of bud dormancy in woody perennials: A science comes of age. *Hortscience*, **38**: 911–921.
- Barrat-Segretain M, Bornette G. 2000. Regeneration and colonization abilities of aquatic plant fragments: Effect of disturbance seasonality. *Hydrobiologia*, **421**: 31–39.
- Bellingham PJ, Sparrow AD. 2000. Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. *Oikos*, **89**: 409–416.
- Benson E, Hartnett D. 2006. The role of seed and vegetative reproduction in plant recruitment and demography in tall-grass prairie. *Plant Ecology*, **187**: 163–178.
- Benson EJ, Hartnett DC, Mann KH. 2004. Belowground bud banks and meristem limitation in tallgrass prairie plant populations. *American Journal of Botany*, **91**: 416–421.
- Boedeltje G, Bakker JP, ter Heerdt GNJ. 2003. Potential role of propagule banks in the development of aquatic vegetation in backwaters along navigation canals. *Aquatic Botany*, **77**: 53–69.
- Cherry JA, Gough L. 2006. Temporary floating island formation maintains wetland plant species richness: The role of the seed bank. *Aquatic Botany*, **85**: 29–36.
- Combroux I, Bornette G, Willby NJ, *et al.* 2001. Regenerative strategies of aquatic plants in disturbed habitats: The role of the propagule bank. *Archiv für Hydrobiologie*, **152**: 215–235.
- Dalgleish HJ. 2007. Belowground bud banks as regulators of grassland dynamics. Division of Biology, College of Arts and Sciences. Kansas State University, Manhattan, Kansas.
- Dalgleish HJ, Hartnett DC. 2006. Below-ground bud banks increase along a precipitation gradient of the North American Great Plains: A test of the meristem limitation hypothesis. *New Phytologist*, **171**: 81–89.
- Dalgleish HJ, Hartnett DC. 2009. The effects of fire frequency and grazing on tallgrass prairie productivity and plant composition are mediated through bud bank demography. *Plant Ecology*, **201**: 411–420.
- Dong M, Pierdominici MG. 1995. Morphology and growth of stolons and rhizomes in 3 clonal grasses, as affected by different light supply. *Vegetatio*, **116**: 25–32.
- Eckert CG, Dorken ME, Mitchell SA. 1999. Loss of sex in clonal populations of a flowering plant, *Decodon verticillatus* (Lythraceae). *Evolution*, **53**: 1079–1092.
- Enright NJ, Miller BP. 2007. Livestock grazing impacts on desert vegetation, Khirthar National Park, Pakistan. *Range-land Ecology and Management*, **60**: 680–684.
- Evette A, Bedecarrats A, Bornette G. 2009. Environmental constraints influence clonal traits of herbaceous plant communities in an Alpine Massif. *Folia Geobotanica*, **44**: 95–108.
- Ferreira TF, van Nes EH, Marques DM. 2009. Continuous growth of the giant grass *Zizaniopsis bonariensis* in subtropical wetlands. *Freshwater Biology*, **54**: 321–330.
- Galatowitsch SM, Anderson NO, Ascher PD. 1999. Invasiveness in wetland plants in temperate North America. *Wetlands*, **19**: 733–755.
- Hartnett DC, Setshogo MP, Dalgleish HJ. 2006. Bud banks of perennial savanna grasses in Botswana. *African Journal of Ecology*, **44**: 256–263.
- Hendrickson JR, Briske DD. 1997. Axillary bud banks of two semiarid perennial grasses: Occurrence, longevity, and contribution to population persistence. *Oecologia*, **110**: 584–591.
- Huhta AP, Hellstrom K, Rautio P, *et al.* 2003. Grazing tolerance of *Gentianella amarella* and other monocarpic herbs: Why is tolerance highest at low damage levels. *Plant Ecology*, **166**: 49–61.
- Kleyer M, Bekker RM, Knevel IC, *et al.* 2008. The LEDA Traitbase: A database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology*, **96**: 1266–1274.
- Klimeš L. 1992. The clone architecture of *Rumex alpinus* (Polygonaceae). *Oikos*, **63**: 402–409.
- Klimeš L, Klimešová J. 1999. Root sprouting in *Rumex acetosella* under different nutrient levels. *Plant Ecology*, **141**: 33–39.
- Klimešová J, de Bello F. 2009. CLO-PLA: The database of clonal and bud bank traits of Central European flora. *Journal of Vegetation Science*, **20**: 511–516.
- Klimešová J, Klimeš L. 2007. Bud banks and their role in vegetative regeneration: A literature review and proposal for simple classification and assessment. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, **8**: 115–129.
- Klimešová J, Klimeš L. 2008. Clonal growth diversity and bud banks of plants in the Czech flora: An evaluation using the CLO-PLA3 database. *Preslia*, **80**: 255–275.
- López-Mario A, Luis-Calabuig E, Fillat F, *et al.* 2000. Floristic composition of established vegetation and the soil seed bank in pasture communities under different traditional management regimes. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **78**: 273–282.
- Latzel V, Mihulka S, Klimešová J. 2008. Plant traits and regeneration of urban plant communities after disturbance: Does the bud bank play any role. *Applied Vegetation Science*, **11**: 387–394.
- Lee P. 2004. The impact of burn intensity from wildfires on seed and vegetative banks, and emergent understory in aspen-dominated boreal forests. *Canadian Journal of Botany*, **82**: 1468–1480.

- Li F, Xie YH. 2009. Spacer elongation and plagiotropic growth are the primary clonal strategies used by *Vallisneria spiralis* to acclimate to sedimentation. *Aquatic Botany*, **91**: 219–223.
- Liu W, Zhang Q, Liu G. 2009. Seed banks of a river-reservoir wetland system and their implications for vegetation development. *Aquatic Botany*, **90**: 7–12.
- Lodge GM. 2004. Response of *Phalaris* to differing water regimes or grazing treatments as measured by basal bud weight, water-soluble carbohydrates, and plant tillers. *Australian Journal of Agricultural Research*, **55**: 879–885.
- Maillette L. 1982a. Structural dynamics of silver birch. I. The fates of buds. *Journal of Applied Ecology*, **19**: 203–218.
- Maillette L. 1982b. Structural dynamics of silver birch. II. A matrix model of the bud population. *Journal of Applied Ecology*, **19**: 219–238.
- Maillette L. 1992. Seasonal model of modular growth in plants. *Journal of Ecology*, **80**: 123–130.
- Maillette L. 1990. The value of meristemstates, as estimated by a discrete time Markov chain. *Oikos*, **59**: 235–240.
- McIntyre G, Raju M. 1967. Developmental studies on *Euphorbia esula* L.: Some effects of the nitrogen supply on the growth and development of the seedling. *Canadian Journal of Botany*, **45**: 975–984.
- Monaco TA, Briske DD. 2000. Does resource availability modulate shade avoidance responses to the ratio of red to far-red irradiation—An assessment of radiation quantity and soil volume. *New Phytologist*, **146**: 37–46.
- Morton S, Stafford Smith D, Friedel M, et al. 1995. The stewardship of arid Australia: Ecology and landscape management. *Journal of Environmental Management*, **43**: 195–217.
- Moss E. 1938. Longevity of seed and establishment of seedlings in species of *Populus*. *Botanical Gazette*, **99**: 529–542.
- Mueller RJ, Richards JH. 1986. Morphological analysis of tillering in *Agropyron spicatum* and *Agropyron desertorum*. *Annals of Botany*, **58**: 911–921.
- Strand JA, Weisner SEB. 2001. Morphological plastic responses to water depth and wave exposure in an aquatic plant (*Myriophyllum spicatum*). *Journal of Ecology*, **89**: 166–175.
- Tolvanen A, Schroderus J, Henry GHR. 2001. Age- and stage-based bud demography of *Salix arctica* under contrasting muskox grazing pressure in the High Arctic. *Evolutionary Ecology*, **15**: 443–462.
- Tomlinson KW, O'Connor TG. 2004. Control of tiller recruitment in bunchgrasses: Uniting physiology and ecology. *Functional Ecology*, **18**: 489–496.
- Tuomi J, Nilsson P, Ström M. 1994. Plant compensatory responses: Bud dormancy as an adaptation to herbivory. *Ecology*, **1429**–1436.
- Vesk PA, Warton DI, Westoby M. 2004. Sprouting by semi-arid plants: Testing a dichotomy and predictive traits. *Oikos*, **107**: 72–89.
- Vesk PA, Westoby M. 2003. Drought damage and recovery: A conceptual model. *New Phytologist*, **160**: 7–14.
- Vesk PA, Westoby M. 2004. Sprouting by plants: The effects of modular organization. *Functional Ecology*, **18**: 939–945.
- Wan C, Sosebee RE. 1998. Tillering responses to red : far-red light ratio during different phenological stages in *Eragrostis curvula*. *Environmental and Experimental Botany*, **40**: 247–254.
- Wang Z, Xu A, Zhu T. 2008. Plasticity in bud demography of a rhizomatous clonal plant *Leymus chinensis* L. in response to soil water status. *Journal of Plant Biology*, **51**: 102–107.
- Xiao KY, Yu D, Wu ZH. 2007. Differential effects of water depth and sediment type on clonal growth of the submersed macrophyte *Vallisneria natans*. *Hydrobiologia*, **589**: 265–272.
- Xie YH, SQ An, B Wu. 2005. Resource allocation in the submerged plant *Vallisneria natans* related to sediment type, rather than water-column nutrients. *Freshwater Biology*, **50**: 391–402.
- Xie YH, Luo WB, Ren B, et al. 2007. Morphological and physiological responses to sediment type and light availability in roots of the submerged plant *Myriophyllum spicatum*. *Annals of Botany*, **100**: 1517–1523.
- Xie YH, Luo WB, Wang KL, et al. 2008. Root growth dynamics of the marsh plant *Deyeuxia angustifolia* in response to water level. *Aquatic Botany*, **89**: 292–296.
- Yang YF, Wang SZ, Li JD. 2003. Development and age structure of ramets of *Kalimeris integrifolia* populations in the Songnen Plains, northeast China. *Acta Botanica Sinica*, **45**: 158–163.

作者简介 邓正苗,男,1985年生,硕士研究生。从事湿地植物生态研究。E-mail: dengzhengmiao@163.com
责任编辑 王伟