

刚竹属竹种的生殖

II, 刚竹属竹种的更新*

吴 贯 明

(林学系)

摘 要

刚竹属竹种开花枯败后,能通过有性或无性途径自然更新。花后产生大量能育种子的竹种依靠实生苗更新,花后种子基本不育者依靠更新鞭更新。刚竹属竹种的鞭生长型式属单轴型,但在实生苗阶段呈合轴型生长。现有的单轴型竹种不是从现有的合轴型竹种进化而来,二者可能有共同的二倍体祖先。外源赤霉素能影响某些竹种的有性更新过程。

关键词 竹;刚竹属;更新

刚竹属竹种开花枯败后,能通过有性或无性途径自然更新。花后产生大量能育种子的竹种依靠实生苗实现更新,毛竹 (*Phyllostachys pubescens*) 即属此类型。花后所结种子基本不育的竹种则依靠更新鞭实现更新,桂竹 (*Ph. bambusoides*)、雅竹 (*Ph. vivax*) 即属此类型。开花竹林通过更新恢复林相,一般需时10年左右。管理恰当能促进更新进程,管理不当能延缓甚至阻止更新进程。

一、有性更新

有性更新依靠花后产生的种子实现更新,刚竹属中毛竹即属此类型。毛竹开花后结出大量能育种子,种子萌发而成的实生苗即为新一代的开始。

在毛竹实生苗头几年的生长过程中,可以看到形态学上的一系列变化。毛竹是单轴型(散生型)竹种,但在实生苗的幼龄阶段却呈合轴型(丛生型)生长。毛竹实生苗当年即能

收稿日期:1987年4月24日

* 本文承熊文愈教授审阅

从秆基部分蘖4~6次,使外观呈丛生状。这种分蘖能力能保持几年。实生苗生长2~3年后产生初生鞭,初生鞭实际上是变态的分蘖枝,是从当年新发竹(分蘖)基节上萌发出来的,这种分蘖枝先在地下横走一段距离(30~40cm),然后翘头出土成竹。在地下横走的这段分蘖枝,节上发根具芽,形成初生鞭。初生鞭当年还能萌出好几个侧枝。侧枝也和主枝一样,基部数节在地下横走成鞭,前端出土成竹。有些侧枝当年还能萌发二次侧枝。初生鞭往往在新竹基节以相背方向成对萌出,由于能一再分枝,所以当年就能形成一个辐射状的地下系统。初生鞭的出现,使实生苗的形态上变为介于合轴型与单轴型之间的过渡型。实生苗生长4年后,从当年新发竹基节萌出正常横走鞭,新鞭先端不再出土成竹,且当年不萌侧枝。至此竹鞭与竹秆完全区分,竹秆基部丧失分蘖能力,在生长型式上完全转变为单轴型。

实生苗从合轴型生长到单轴型生长的转变过程中,还伴随着其它的形态和生理变化。例如叶片从大变小,叶鞘口茸毛由多变少,竹秆节间由短变长,枝下高由低变高,以及发笋次数从一年多次变为春季一次。

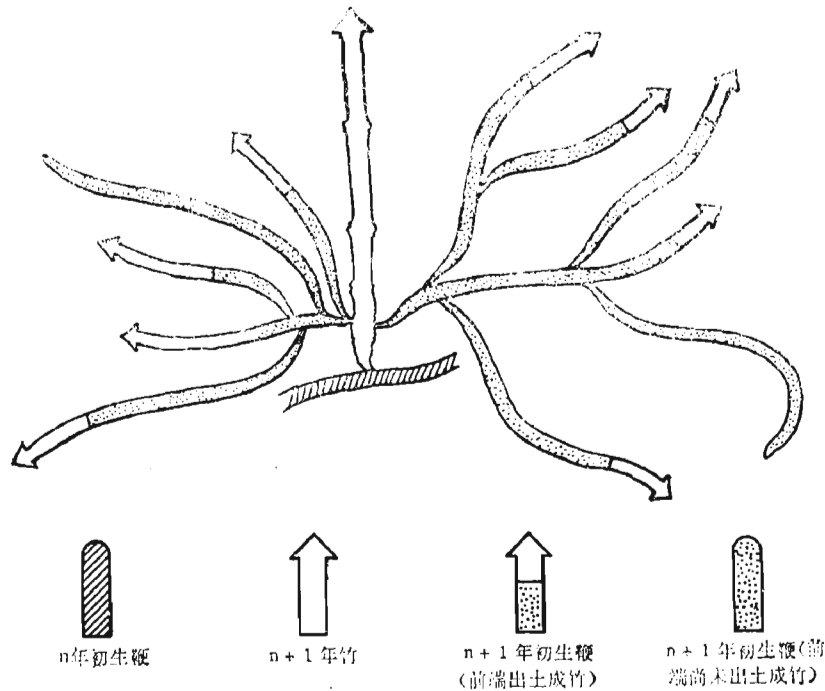


图1 毛竹实生苗初生鞭的萌发形式

Fig.1 Sprouting pattern of primary rhizomes during early seedling stage of *ph. pubescens*

二、轴型与进化

单轴型竹种在实生苗幼龄阶段出现合轴型生长,很可能是系统发育在个体发育中的重现,说明合轴型是一种原始性状。但从竹种的染色体数来看,大多数单轴型竹种的染色体数为36或48,大多数合轴型竹种为72^[11]。即前者为三倍体或四倍体,后者为六倍体。较多的染色体倍数通常是较高进化程度的标志。温太辉(1983)和章日英等(1986)根据毛竹实生苗阶段轴型的变化,认为单轴型竹种的进化程度较合轴型竹种为高。而上田(1960)根据染色

体倍数的差异,认为竹子可能起源于单轴型,合轴型可能是一种退化结构。这两种观点都有片面之嫌,单轴型或合轴型分枝型式不能与单轴型竹种或合轴型竹种混为一谈。分枝型式仅是竹种的性状之一,一个性状的进化程度不能决定一个竹种的进化程度。现存的单轴型竹种,显然不是由现存的合轴型竹种进化而来。很可能,两者具有一个染色体数为24(双倍体)的共同祖先,由于两者自然分布区环境条件的差异,造成了进化途径的分歧。在漫长的进化过程中,目前的合轴型竹种仍保留着原始的合轴生长特性,以适应热带地区强光、干旱、高温和野兽骚扰的自然环境(上田,1960)。而分布在凉爽、湿润的温带和暖温带地区的竹种,单轴分枝型式的出现,使植株能通过行鞭迅速占领大量营养空间,有利于种群的竞争与扩展。双倍体竹种至今尚未被发现,上田(1960)估计在东南亚热带地区可能会找到这种原始竹种。

三、无性更新

刚竹属中大部分竹种(如桂竹、斑竹 *Ph. bambusoides f. fanakae*、雅竹等)用无性方式更新,即竹株开花枯败后通过残存地下部分产生更新鞭来实现复壮。这些竹种虽能结出少量种子,但能育率极低,在自然情况下不能出苗成竹。无性更新过程在桂竹和雅竹中研究得较为详细^[2,3,7,8,9,11],这两个竹种的无性更新过程基本相似,共分四个步骤进行:

1. 竹株开花枯败后,从残存的竹鞭上萌出许多纤弱矮小新秆,这些新秆通常在当年开花枯死,但在它们的基节上能萌出一些矮生细弱的大叶竹株,这种矮生大叶竹株亦会开少量的花,但花后并不枯死。

2. 从矮生大叶竹株的基节上萌出一些形态接近于正常、基本上不开花的新竹。

3. 从这些新竹的基节上萌出新生的横走竹鞭,即更新鞭。更新鞭的先端有时亦能出土成竹。

4. 更新鞭上发笋形成更新竹。更新竹枝秆相称,叶形正常,不再出现花穗,秆基侧芽丧失萌发能力。

开花竹林如管理措施得当,五年左右可完成无性更新,即更新竹的普遍出现。但整个林相的恢复,一般需十年之久。

无性更新过程中矮生大叶竹的出现具有特别重要的意义。这种竹株不是发自鞭芽,而是由竹株基节上的侧芽萌发而成。竹株基节上的侧芽通常是发育不良、终生处于潜伏状态的。Leopold, A. C. (1975)曾指出,果树经强度修剪后萌出的嫩枝,常具有幼年期性状,如鞭型生长,强的负向地性和顶端优势等。由于果树是经过嫁接的,故其幼年性状的出现与树木的“幼年区”无关。开花竹株基节上萌出的矮生大叶竹确有明显的幼年性状,如宽大的叶片,极小的C/F比,极高的光合速率,以及秆基的萌蘖能力等。因此沼田等(1974)认为矮生大叶竹是新一代的开始。

无性更新过程中竹株的形态学变化上,也出现一个从合轴型生长过渡到单轴型生长的过程,与有性更新竹种实生苗的早期生长相类似。这种类似性说明竹类的无性更新与有性更新虽然途径迥异,本质是相同的。无性更新的复壮效果并不低于有性更新,这从无性更新竹种的开花周期上可得到证明。

竹子无性更新过程中的某些现象,支持了曾为某些学者^[2,8]所提出的“成花物质”参与开花过程的设想。例如,桂竹和雅竹无性更新过程中产生的矮生大叶竹具有许多幼年特征,

表1 桂竹无性更新过整中各个阶段竹株的主要特征比较 (依沼田等, 1974)

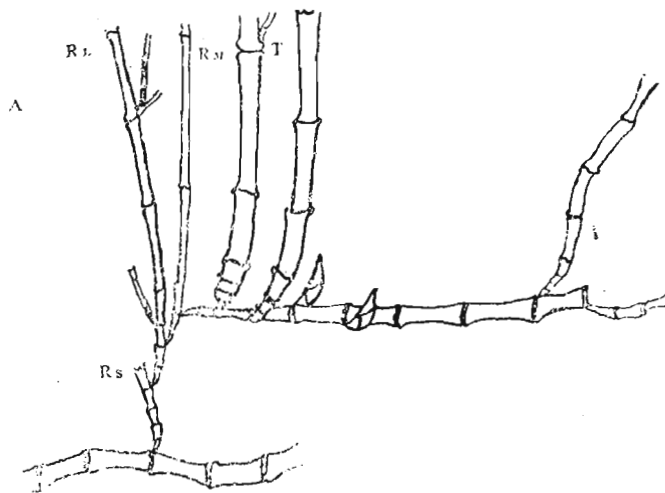
Table 1 Comparison of some morphological characteristics between new culms sprouting in the course of vegetative rejuvenation of *Ph. bambusoides* (From Numata, M. et, al, 1974)

特征	阶段	R _S	R _L	R _M	T
叶形 (宽/长)		0.260	0.202	0.186	0.152
平均叶面积 (cm ²)		3.17	21.44	8.73	9.5
平均叶重 (mg)		15.8	108.0	42.5	68.0
C/F比*		1.15~2.40	0.86	2.88	4.71
光合速率 (干物质g·m ⁻² 叶面积·d ⁻¹)		3.3	17.5	9.2	/

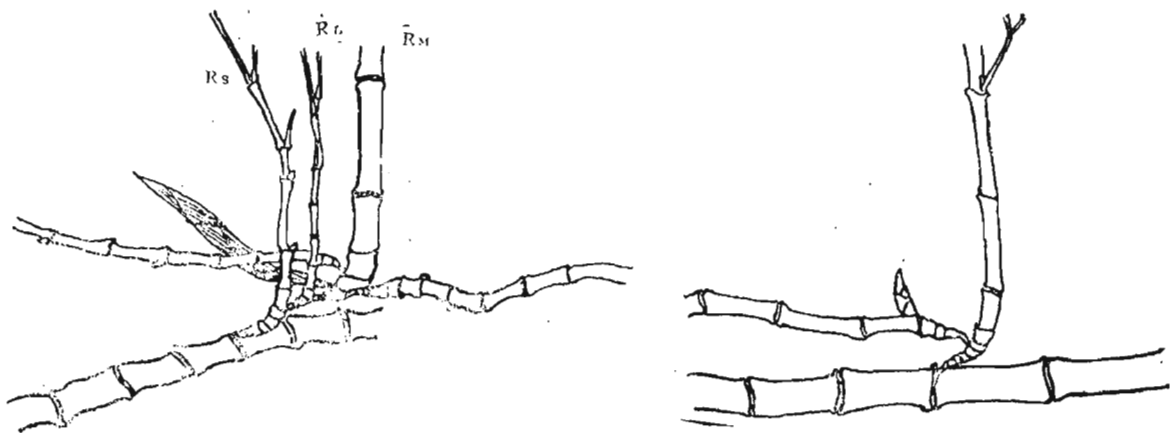
R_S—发自残存鞭的开花竹; R_M—发自矮生大叶竹基节的基本不开花竹;

R_L—矮生大叶竹; T—发自更新鞭的更新竹。 * C/F比—竹株非光合组织与光合组织之比。

被认为是复壮的开始^[9]。但这种竹株仍会出现少量花穗。可以设想:矮生大叶竹是由竹秆基节上的芽萌发而成的,本身已得到一定程度的复壮,但它直接发自开花竹,仍受到母竹中“成花物质”的影响,所以出现花叶并存和花而不败的特殊现象。从矮生大叶竹基节上发生的新竹,除进一步得到复壮外,并基本上摆脱了“成花物质”的影响,故一般不再开花。基于这种设想,熊文愈等(1979)进行了断鞭移植试验,从开花雅竹林中挖取残存的带芽竹鞭,截成小段移植,如果“成花物质”来自残存鞭系,则断鞭移植能减少“成花物质”供应,从而加速无性更新。试验结果与设想相符,移植鞭段第二年所发新竹基本上不再开花,更新显著加速。上述作者还发现,在移植前用赤霉素(GA₃)浸渍鞭段,能推迟当年新竹花期,增加次年新竹高度和进一步减少次年新竹开花株数,显然有利于无性更新。



A. 桂竹开花后的无性更新过程。示更新鞭的产生和更新竹的萌发 (依笠原, 1984)



B. 雅竹开花后的无性更新过程。示更新鞭的产生，次年即可从更新鞭萌出更新竹（依南京林产工业学院竹类研究室，1975）图中竹株上的代号说明见表一。

C. 桂竹林皆伐后更新鞭的产生。皆伐次年从老鞭上萌出纤弱新竹，第二年从此竹基节上发出更新鞭（依上田，1960）

图2 刚竹属竹种的无性更新过程

Fig. 2 The process of vegetative rejuvenation of some species in *Phyllostachys*.

参 考 文 献

- [1] 南京林产工业学院竹类研究室，1974，竹林培育，农业出版社。
- [2] 熊文愈等，1979，雅竹开花和更新问题的调查和研究，南京林产工业学院学报，(1~2):14~21。
- [3] 吴贯明，1985，竹类生理研究动态——开花生理和大小年生理，竹类研究(增刊) 8~12。
- [4] 温太辉，1983，论竹类起源，竹子研究汇刊，2(1):1~10。
- [5] 章日英等，1986，美国毛竹开花与繁殖的研究，竹子研究汇刊，5(2):44~52。
- [9] 叶晚初，1977，一年生毛竹苗生长发育规律，竹类研究，(6):42~44。
- [7] 南京林产工业学院竹类研究室，1975，毛竹种子的发芽和幼苗生长的研究，竹类研究，(2):39~43
- [8] 笠原基知治等，1984，刚竹林全面开花后恢复过程的观察和研究，日本富士竹类植物园报告，28(朱克恭摘译，载竹类研究，(2):64~70，1984)
- [9] Numata, M. (沼田) et, al., 1974, Ecological aspects of bamboo flowering, Ecological studies of bamboo forests in Japan XIII, Bot. Mag. Tokyo, 87:271~284.
- [10] Watanabe, M. (渡边) et, al., 1982, Flowering, Seeding, germination and flowering periodicity of *Phyllostachys pubescens*, Jour. Jap. For. Soc. 64(3):107~111.
- [11] Ueda, K. (上田) 1960, Studies on the physiology of Bamboo, Bulletin of Kyoto University, Forest, No. 30, 167, (责任编辑 周 济)

REPRODUCTION OF BAMBOO SPECIES IN PHYLLOSTACHYS:

II. REJUVENATION OF BAMBOO SPECIES IN PHYLLOSTACHYS

Wu Guanming

(Department of Forestry)

Abstract

Flowering bamboo groves can be renewed by sexual or asexual rejuvenation. In genus *Phyllostachys*, some species with a lot of fertile seeds after flowering are rejuvenated via sexual way, i.e. renewed by seedling; the rest are generally rejuvenated by vegetative process, i.e. renewed by rejuvenating rhizomes sprouted from basal nodes of flowering culms. Because the sympodial growth appears in the seedling stage of monopodial species, the sympodial type seems to be an original characteristic. However, the chromosome numbers of most monopodial bamboo species are 36 or 48, but that of most sympodial bamboo species are 72. Therefore, monopodial bamboo species do not seem to evolve from the present sympodial bamboo species. Vegetative rejuvenation of some bamboo species can be effected by exogenous GA₃.

Key Words Bamboo, *Phyllostachys*, Rejuvenation