

文章编号: 1001-1498(2001) 0288-09

油松无性系开花物候特点的研究

张华新¹, 陈丛梅²

(1. 中国林业科学研究院 林业研究所, 北京 100091; 2. 河南省濮阳市林业科学研究所, 河南 濮阳 457000)

摘要: 在河南卢氏油松种子园对 46 个无性系结实初期和结实盛期开花物候作了观测。结果表明, 一般雌球花可授期比雄球花散粉期来得早, 持续时间长, 散粉期含在可授期内; 散粉期和可授期同步性较好; 在不同年份开花始期前后相差 2~3 d, 开花始期早晚与当年 10 月的活动积温有关。由于受花期温度和降雨等因素的影响, 不同年份花期长短可相差 10 d 左右, 但不存在花期不遇; 不同无性系在开花物候上存在很大差异, 但在不同年份各无性系在始花时间上序次则相对稳定, 无性系内分株间开花物候仅有 1~2 d 的差异; 位于树冠北向的雌雄球花各日期在开花频率上与其它 3 个方位有较大差异, 始花期推后 1 d 左右。此外, 还研究了开花物候对同步指数的影响, 以及不同物候类型授粉效率的差异。

关键词: 油松; 种子园; 无性系; 开花物候; 同步指数

中图分类号: S722.8⁺3 **文献标识码:** A

掌握种子园无性系开花物候, 是种子园建立、经营管理和子代测定不可缺少的环节。无性系可授期和散粉期开始和结束日期、持续长短及无性系间的可配性与种子产量和品质密切相关^[1~7]。80 年代末在河南卢氏种子园对油松(*Pinus tabulaeformis* Carr.) 无性系开花物候作过研究, 但当时种子园处在幼龄阶段, 仅反映幼龄阶段的规律^[5]。最近几年对已进入成龄阶段的种子园无性系物候作了跟踪观测, 现把两个年龄阶段的观测资料结合起来分析, 以得出更客观和全面的结论, 为初级种子园去劣疏伐和 1.5 代种子园建立时无性系的去留提供依据。

1 研究方法

1.1 种子园概况

河南省卢氏县种子园地处 34°18' N, 111°03' E。海拔高 1 000 m 左右, 年均气温 12.6℃, 年均降水量 635 mm。土壤为花岗岩风化成的黄褐土, pH 值 6.5。无性系顺序错位排列, 株行距 5 m × 5 m。1980 年定植, 1985 年开始结实。平均树高 6 m 左右。

1.2 观测和计算方法

1987~1989 年和 1994 年, 在卢氏种子园对来自河北东陵的 31 个无性系, 1993~1995 年对河南种源的 15 个无性系, 每个无性系各固定 1 个分株, 并在冠层中下部向阳面标记雌雄球

收稿日期: 1999-05-03

基金项目: 国家林业局重点课题“油松种子园经营管理技术研究”(920101)的部分内容

作者简介: 张华新(1962-), 男, 浙江慈溪人, 副研究员, 遗传育种学博士。

花各 10 个。1995 年在卢氏种子园对 31 个无性系各 3 个分株, 每个分株在树冠中下部东西南北方位和树冠中下 2 个高度, 各固定 10 个雌雄球花, 开花期间每天 15:00 时观测标记球花的发育状态, 并统计开花频率。雌球花可授期和雄球花散粉期开始和结束的标准见文献[5]。结实初盛期的划分标准为: 个别植株开始结实, 单株平均种子产量在 50 g 以下为结实初期; 植株全部结实, 单株平均种子产量超过 50 g 起为结实盛期。无性系间可授期与散粉期的重叠程度采用 A skew 提出的开花同步指数, 具体表达式见文献[8]。

1.3 胚珠中花粉粒检查

在 1994~1995 年, 花期结束后 10 d, 选择可授期早中晚花型的无性系共 17 个, 每个无性系采集 10 个雌球果, 用 FAA 固定, 然后小心剥离着生在珠鳞上的胚珠, 并在 1% 酸性品红-饱和三氯乙醛溶液中浸泡 1 min, 取出后, 在实体解剖镜下镜检每个胚珠中珠孔和珠心内的花粉粒数。

2 结果与分析

2.1 种子园开花物候类型

在卢氏种子园于 1987~1989 年和 1994~1995 年对来自河北东陵的 31 个无性系, 1993~1995 年对河南本地种源的 15 个无性系作了开花物候观测。结果表明, 不同年份种子园开花物候类型是一致的, 这里开花物候类型是指种子园水平上组成无性系的开花物候特征, 用种子园无性系样本的雌雄球花开花频率变化趋势来表示。在卢氏种子园一般雌球花可授期比雄球花散粉期来得早, 且持续时间长, 散粉期含在可授期内。由于最先到达珠孔壁的花粉优先进入珠孔, 因而这种开花类型对种子园内传粉会造成不利影响, 尤其会增加早花型无性系花粉污染的机会, 同时亦不利于无性系间相互传粉, 使交配组合减少(图 1)。

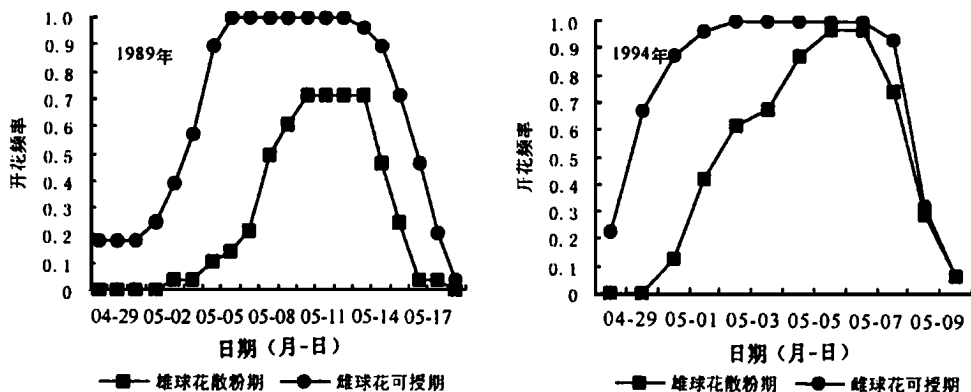


图 1 种子园结实初期和盛期无性系雌雄球花的散粉期和可授期

2.2 无性系开花物候的年变化

油松种子园开花始期在不同年份差别较大。在卢氏多数年份始花期为 4 月 29 日, 个别年份提前或推后 2~3 d, 始期早晚与当年活动积温有关(表 1)。而不同年份花期长短不一, 这主要与花期内温度、湿度和阴雨天气有关。如 1989 和 1993 年, 花期内出现两次降雨天气, 使花期

持续到 5 月 18 日才结束,比常年推迟 7 d,持续期也由常年的 10~12 d,增加至 20~23 d。对卢氏 6 个年份的开花期平均温度、降雨天数和风速与雌球花可授期和雄球花散粉期持续时间作了相关分析,开花期平均温度、降雨天数和风速与雌球花可授期长短的相关系数分别为 -0.714、0.849 和 0.251,与散粉期长短的相关系数各为 -0.801、0.914 和 -0.758,除风速与可授期持续时间相关不紧密以外,其余均达到极显著水平。但可授期和散粉期的长短实际上是温度、降雨、湿度和风速等因素综合影响的结果,一般温度越高,风速越大,花期持续时间就越短。如花期内适逢降雨,花期持续时间就延长。与雌球花相比,雄球花散粉对气象因子的反应更敏感。因此,根据无性系开花物候容易受气候影响的特点,为提高无性系间的异交比例和授粉效率,辅助授粉是必要的。

表 1 油松种子园各年份可授期和散粉期开始时间与积温的关系

花期类型	积温	1987年	1988年	1989年	1993年	1994年	1995年	平均	变异系数/%	
可授期	始期(月-日)	04-29	05-01	04-29	04-26	04-29	04-29			
	早	5	288.4	290.9	280.07	219.4	241.6	227.8	258.1	11.42
		10	108.0	128.9	114.7	82.4	93.7	47.5	95.87	27.33
	中	始期(月-日)	04-30	05-03	05-03	04-27	04-30	05-02		
		5	303.4	323.9	309.7	232.3	260.0	263.9	282.2	11.45
		10	118.0	151.9	123.7	90.5	107.1	68.6	109.9	23.8
晚	始期(月-日)	05-03	05-05	05-06	04-28	05-01	05-04			
	5	328.4	350.6	345.6	245.8	279.5	278.5	304.7	12.80	
	10	128.8	168.6	144.6	99.0	121.6	73.2	122.6	24.99	
散粉期	始期(月-日)	04-30	05-02	05-02	04-26	04-30	05-01			
	早	5	303.4	307.9	300.2	219.2	260.0	255.4	274.3	11.76
		10	118.0	140.3	119.2	82.4	107.1	65.1	105.4	23.65
	中	始期(月-日)	05-05	05-05	05-05	04-27	05-03	05-05		
		5	344.5	350.6	332.0	232.3	296.3	288.1	307.3	13.27
		10	134.9	168.6	136.0	90.5	129.2	77.8	122.8	24.71
晚	始期(月-日)	05-08	05-09	05-10	04-29	05-07	05-07			
	5	370.1	357.9	393.3	262.0	328.6	313.6	337.6	12.65	
	10	145.5	175.9	172.3	110.2	141.5	93.3	139.8	21.53	

2.3 无性系间开花物候差异和年份变化特点

同一无性系在不同年份开花物候存在一定差异,但各无性系在不同年份开花的先后次序却相对稳定(图 2)。对无性系开花物候年份间所作的相关分析表明,雌雄球花的开花始期年份间的相关系数较高,但无论是开花始期,还是开花终期、持续期和盛期年份间的相关系数多数没有达到显著水平,雄球花花期各发育阶段年份间相关系数普遍高于雌球花,另外在结实初期内或结实盛期内年份间的相关系数较高,而结实初期与结实盛期开花物候年份间的相关系数则较低(表 2)。这说明尽管在不同年份无性系开花物候存在差异,但在同一年份不同无性系开花的先后次序相对稳定并主要受遗传控制;油松无性系在结实初期和盛期在开花物候特征上有一定差异,因此在油松种子园不同结实时期应采取不同的花期管理措施;开花物候在不同年份相关性小,不同年份的无性系开花物候差异主要受气候等因素的控制。

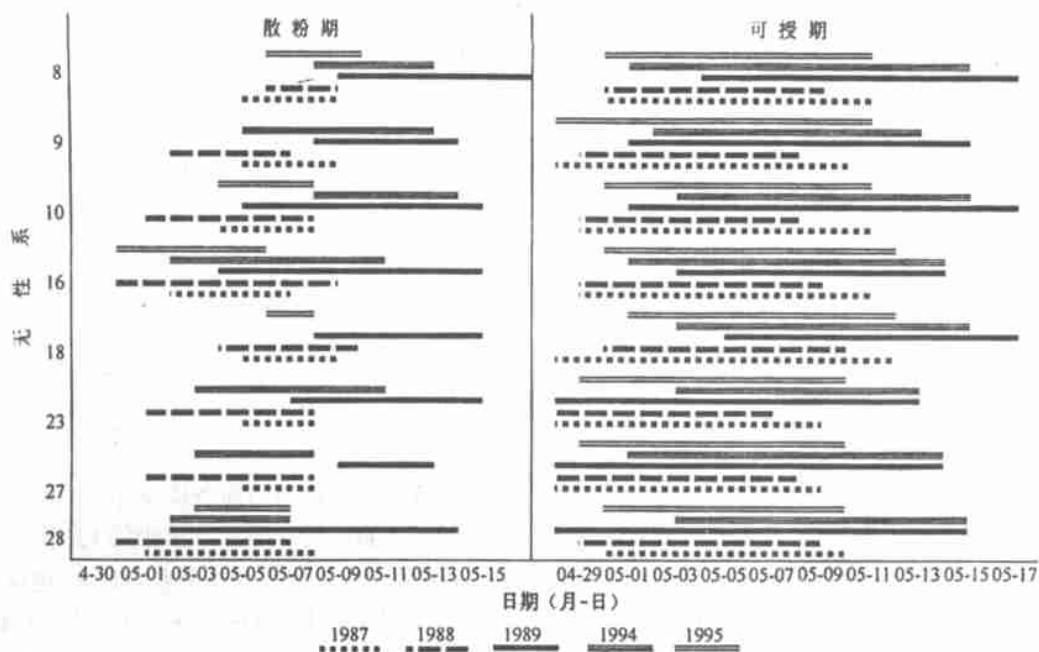


图 2 不同年份无性系可授期和散粉期

表 2 油松种子园无性系开花物候年度间的相关系数

年 度	散 粉 期				可 授 期			
	始 期	终 期	持续期	盛 期	始 期	终 期	持续期	盛 期
1987~1988	0.649 7 ^{**}	0.376 7	0.521 9 ^{**}	0.432 8 [*]	0.586 6 ^{**}	0.475 2 [*]	0.262 0	0.4565 [*]
1987~1989	0.544 8 ^{**}	0.331 8	0.224 8	0.493 2 ^{**}	0.440 6 [*]	0.364 4	0.313 0	0.5475 ^{**}
1987~1994	0.326 1	-0.048 6	0.114 5	-0.034 9	0.347 5	0.330 4	0.089 3	0.2166
1987~1995	0.364 8	0.279 3	-0.135 5	0.189 5	0.253 8	0.286 6	0.098 5	0.5961 ^{**}
1988~1989	0.235 0	0.630 0 ^{**}	0.475 2 [*]	0.228 9	0.431 7 [*]	0.601 0 ^{**}	0.362 6	0.1507
1988~1994	0.463 2 [*]	0.178 9	0.301 2	-0.028 8	0.317 2	0.380 6 [*]	0.308 1	0.0912
1988~1995	0.222 8	-0.258 1	-0.017 0	0.064 4	0.445 6 [*]	0.196 5	0.307 2	0.3890 [*]
1989~1994	0.381 3 [*]	0.471 0 [*]	0.441 7 [*]	0.196 9	0.592 3 ^{**}	0.291 5	0.368 0	0.1153
1989~1995	0.656 8 ^{**}	-0.162 0	0.454 6 [*]	0.302 6	0.453 1 [*]	0.494 1 ^{**}	0.354 1	0.4487 [*]
1994~1995	0.457 0 [*]	-0.022 9	0.451 2 [*]	0.139 8	0.463 8 ^{**}	0.402 6 [*]	0.608 3 ^{**}	0.1641

为了解花期各阶段之间的联系, 选择了能代表种子园幼龄和成龄时的 1989 和 1994 年, 对花期各阶段作了相关分析(表 3), 幼龄和成龄可授始期与持续期呈极显著负相关(-0.856 2 和 -0.643 7), 这说明绝大多数无性系交配组合的可授期与散粉期是相遇的, 除幼龄期 3 a 尚有众多的无性系未着生雄球花, 损失了相应的交配组合之外, 雌雄花期没有不相遇的组合。一般开花早的无性系开花持续期亦长。

表 3 结实初期(1989 年)和结实盛期(1994 年)26 个无性系开花物候各性状间的相关系数

性 状	1	2	3	4	5	6	7	8
1 散粉始期		0.148 3	- 0.8185* *	0.511 8*	0.139 2	0.226 8	- 0.023 3	0.294 9
2 散粉终期	0.465 8*		0.4467*	0.185 8	0.240 7	- 0.001 3	- 0.264 0	0.077 4
3 散粉持续期	- 0.875 4* *	0.019 9		- 0.355 1	0.013 9	- 0.206 0	- 0.132 3	- 0.221 8
4 散粉盛期	0.564 3* *	0.670 3* *	- 0.271 5		- 0.223 0	0.030 3	0.261 2	0.188 9
5 可授始期	0.058 4	- 0.053 1	- 0.095 0	0.161 6		0.417 8*	- 0.856 2* *	0.700 1* *
6 可授终期	0.246 1	0.469 0*	- 0.021 9	0.382 9*	0.422 1*		0.111 6	0.693 4* *
7 可授持续期	0.149 4	0.449 1*	0.076 5	0.161 6	- 0.643 7* *	0.422 1*		- 0.371 4
8 可授盛期	- 0.073 7	0.186 1	0.185 0	- 0.034 8	0.294 1	0.193 5	- 0.130 7	

注:上三角为 1989 年材料,下三角为 1994 年材料。

2. 4 无性系内分株开花物候差异

在 1995 年对来自东陵的 31 个无性系各 3 个分株,每个分株朝阳面各固定 10 个雌雄球芽,观测其开花物候,结果表明同一无性系不同分株间开花物候没有明显差异(图 3)。散粉期各无性系不同分株开始或结束日期前后只差 1~2 d,28 号无性系两个分株间差别最大,也仅 3 d;最小的 8 号无性系 3 个分株同一天进入散粉期,又同时结束散粉。可授期各无性系不同分株间的差异与散粉期类似,多数无性系可授期开始或结束时间前后也只相差 1~2 d,分株间差异最大的 27 号无性系也仅有 4 d。由此可见,在气候、生理等因素相同的情况下,开花物候主要受遗传控制。另外,同一无性系不同分株间散粉期和可授期的同步性,无疑会增加自交的机会,降低种子园种子的品质和产量。因此,由于同一无性系的可授期和散粉期基本同步,因而不可能把着眼点放在选择可授期和散粉期不同步的无性系上,但在种子园的配置上可最大限度地降低同一无性系分株间的相遇机率。

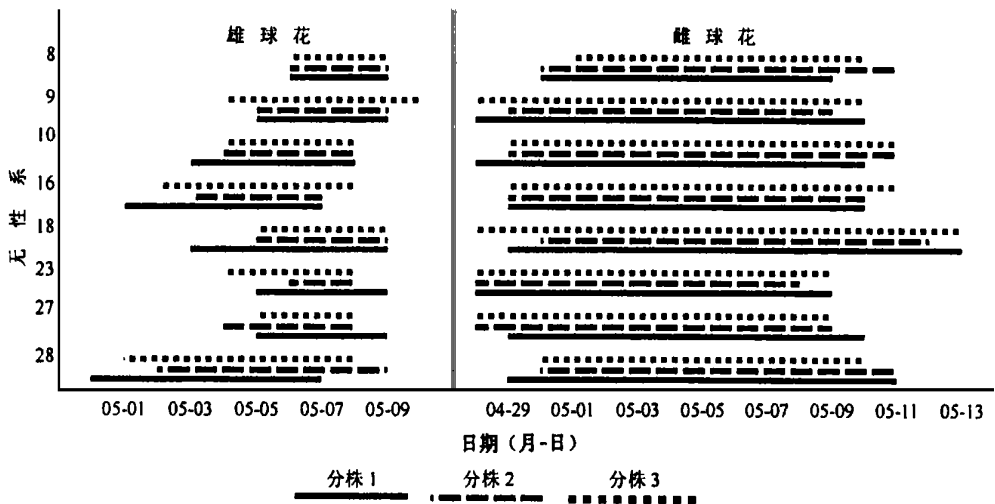


图 3 无性系内不同分株可授期和散粉期差异

2.5 不同树冠部位在开花物候上的差异

从图 4 可见, 两个无性系雌球花可授期有共同的特点, 东南西南 3 个方位开始较早, 结束得也早, 树冠北面的雌球花可授期开始时间比其它方位晚 1 d, 而结束日期基本相同, 可授期内各个日期方位间的开花频率比较接近。散粉期东南西南 3 个方位开始时间比北面提早 1 d, 结束也较早, 散粉期内各个日期东南西南 3 个方位与北面雄球花的开放频率差异极大, 如 6 号无性系树冠北面所有雄球花在 5 月 9 日和 10 日均处于散粉状态, 而其它 3 个方位的雄球花却已接近散粉末期, 25 号无性系的情况也类似。这说明方位引起的开花物候的差异, 对雄球花散粉的影响更大, 这主要因为雄球花散粉对阳光和湿度更敏感, 而树冠北面遮荫较多, 雄球花中水分散失较困难, 导致散粉时间后推。树冠中下部位球花可授期和散粉期的差异不明显。由于不同方位间雌雄球花授粉期和散粉期有差异, 为保证不同无性系开花物候观测的可靠性, 标记球花时必须注意在同一方位进行。

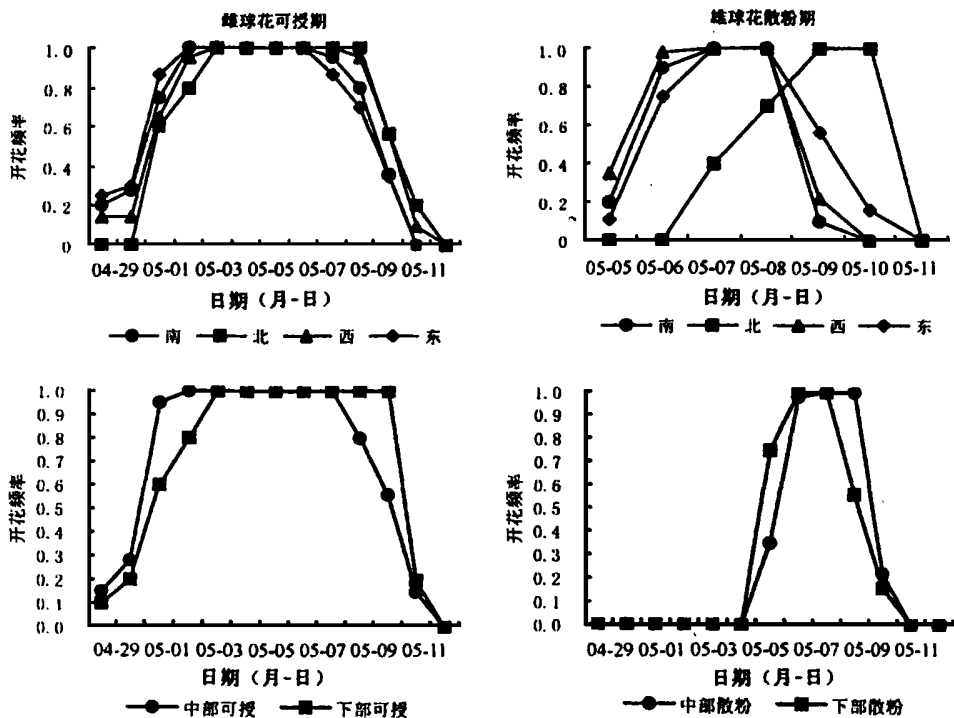


图 4 树冠不同方位和高度的开花物候差异

2.6 开花物候与开花同步性

不同无性系开花物候的差异, 必然导致无性系间开花同步程度的差异。1987~1989 年和 1994~1995 年计算了河北东陵 27 个无性系的开花物候同步指数, 当无性系作父本时, 6 年无性系平均同步指数的变动幅度分别为 0~0.493、0~0.653、0~0.655、0.118~0.640、0.128~0.632; 作母本时, 变动幅度为 0.108~0.157、0.227~0.330、0.193~0.467、0.277~0.406、0.163~0.423。由于种子园无性系间可授期和散粉期相遇程度不同, 因此不同组合之间开花同

步性也存在差异,例如在1995年,870个可能的异交组合中,同步指数最小的为0.015,最大的则高达0.766。1989年 31×16 、 1×16 、 4×16 、 7×21 、 11×13 、 11×28 等组合的同步指数高达0.775~0.806,而 23×8 、 27×8 、 23×19 、 27×19 、 23×27 等组合的同步指数却只有0.137~0.179。假如上述无性系花粉和种子产量相等,那么前者生产的种子比例很高,而后的很低。由此可见,无性系间花期参差不齐,相互之间不能随机交配,必然导致种子遗传基础变窄。此外,年气候型变化及诸如遗传、生理营养等因素的影响,也会引起种子园双亲同步指数的年度变异(表4)。据相关分析,1987—1988、1989—1994、1989—1995、1994—1995年相关系数分别为0.8112、0.8082、0.6957和0.7746,均达到极显著水平,其余年份之间也呈正相关,但未达到显著水平,这说明由于气候等不可测因素的影响,多数组合同步指数在个别年份间大小顺序变异较大,稳定性较差。

表4 无性系组合开花物候同步指数

组合	1987年	1988年	1989年	1994年	1995年	组合	1987年	1988年	1989年	1994年	1995年
9×8	0.177	0.412	0.359	0.115	0.238	21×16	0.332	0.556	0.649	0.666	0.446
10×8	0.233	0.434	0.350	0.140	0.210	22×16	0.303	0.551	0.647	0.724	0.337
11×8	0.233	0.417	0.441	0.106	0.213	22×21	0.291	0.567	0.579	0.453	0.333
13×8	0.185	0.421	0.381	0.092	0.295	23×21	0.305	0.586	0.370	0.348	0.303
15×8	0.245	0.490	0.419	0.295	0.267	24×21	0.282	0.598	0.680	0.402	0.225
17×16	0.162	0.397	0.709	0.592	0.426	25×21	0.281	0.574	0.606	0.337	0.368
18×16	0.154	0.453	0.610	0.663	0.376	27×21	0.238	0.535	0.370	0.371	0.296
19×16	0.236	0.484	0.631	0.602	0.426	28×21	0.321	0.511	0.569	0.382	0.365
20×16	0.275	0.579	0.681	0.614	0.500	平均	0.250	0.504	0.532	0.406	0.331

2.7 开花物候与授粉效率

无性系间开花物候相近,相互传粉的机会就多,授粉效率就高。晚花与早花两种极端物候类型间由于花期不遇或只有部分相遇,相互传粉的机会就小。图5是卢氏种子园结实初期和盛期时17个无性系的授粉期早晚与结籽情况。从图中可见,无论在结实初期还是盛期,中花型无性系单位球果的饱满种子数最高,1988年、1989年和1995年分别比早花型多20.8%、10.48%和27.69%,比晚花型多41.96%、33.97%和38.63%。早中晚花型空籽数差异也较明显,但年度间的变化趋势不一致,随机性较大。1994~1995年分别解剖3种花型共17个无性系170个球果,镜检珠孔和珠心内的花粉粒数,早花型无性系的珠孔内有4.67个花粉粒,珠心内有1.52个花粉粒,中花型无性系的珠孔内有5.93个花粉粒,珠心内有2.12个花粉粒,晚花型无性系的珠孔内有3.98个花粉粒,珠心内有1.31个花粉粒。早中晚花型的授粉效率分别为82.33%、91.72%和77.46%。El-Kassaby等^[1,3]对花旗松[*Pseudotsuga menziesii* (Mirbel) Franco]的研究和陈晓阳等^[6]对杉木[*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.]的研究也发现授粉期较早和较晚的无性系,其饱满种子数低于中花型无性系。

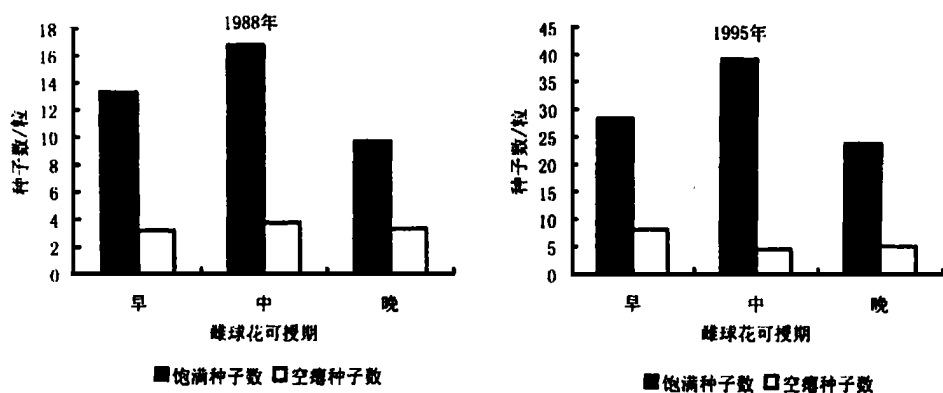


图5 结实初期和盛期雌球花可授期早中晚花型平均球果饱满和空瘪种子数

3 结 论

(1) 在油松种子园对结实初期和盛期无性系开花物候的研究发现, 一般雌球花可授期比雄球花散粉期来得早, 持续时间长, 散粉期含在可授期内, 散粉期和可授期同步性较好。

(2) 卢氏和黑里河种子园在开花始期早晚与当年 10 月的活动积温有关, 不同年份开花始期前后有一定差异。

(3) 花期持续时间主要受花期温度和降雨等因素的影响, 不同年份花期长短可相差 10 d 左右, 但不存在花期不遇。

(4) 不同无性系在开花物候上存在很大差异, 但不同年份各无性系在始花时间上序次则相对稳定, 无性系内分株间开花物候仅有 1~2 d 的差异。位于树冠北向的雌雄球花各日期在开花频率上与其它 3 个方位有较大差异, 始花期推后 1 d 左右。

(5) 无性系在开花物候上的差异使无性系间开花同步程度降低, 最终导致配子贡献的差异, 这是种子园亲本间不能随机交配的重要原因, 同时, 由于开花物候上的差异, 降低了种子园内较早和较迟开花的无性系的授粉效率。

参考文献:

- [1] Kl-Kassaby Y A. Reproductive phenology and its impact on genetically improved seed production in a Douglas-fir seed production in a Douglas-fir seed orchard [J]. *Silvae Genetica*, 1984, 33(4~5): 120~124.
- [2] Kl-Kassaby Y A, Reynolds S. Reproductive phenology, parental balance and supplemental mass pollination in a Sitka spruce seed orchard [J]. *For Ecol Manag*, 1990, 31: 45~54.
- [3] Kl-Kassaby Y A. The role of reproductive phenology upon the mating system of a Douglas-fir seed orchard [J]. *Silvae Genetica*, 1988, 37(2): 76~82.
- [4] Copes D L, Sniezko R A. The influence of floral bud phenology on potential mating system of a wind-pollinated Douglas-fir seed orchard [J]. *Can J For Res*, 1991, 21: 813~820.
- [5] 张华新. 河南卢氏油松种子园无性系开花习性[J]. *浙江林学院学报*, 1993, 10(4): 396~406.
- [6] 陈晓阳, 潘其敏, 沈熙环. 杉木种子园开花物候特点的研究[J]. *北京林业大学学报*, 1995, 17(1): 10~18.
- [7] 陈晓阳, 黄智慧. 杉木种子园开花物候对种子园种子遗传组成影响的数量分析[J]. *北京林业大学学报*, 1996, 18(3): 1~9.

- [8] Askew G R, Blush T D. Short note: An index of phenological overlap in flowering for clonal conifer seed orchards [J]. Sil Gen, 1990, 39(3~4): 168~171.

Studies on Flowering Phenology of Clones in *Pinus tabulaeformis* Seed Orchard

ZHANG Hua-xin¹, CHEN Cong-mei²

(1. Research Institute of Forestry, CAF, Beijing 100091, China;

2. Research Institute of Forestry of Puyang City, Puyang 457000, Henan, China)

Abstract: The observation was carried out on the flowering phenology in the initial period and abundant cone period for 46 clones in *Pinus tabulaeformis* seed orchard located in Henan Province. The differences of flowering phenologies among clones, among ramets within a clone, at different positions within a crown were described, the relationship of flowering phenologies of the same clones in different years were analyzed. The female strobili opened earlier, and ended later than male strobili as well. Receptivity of female strobili lasted for a longer time than male strobili shedding, the receptivity appeared to coincide with the pollen shedding. In different years, 2~3 days differences existed for the flowering time, the flowering time was related with the actively accumulative temperature with more than and equal to 10 . The lasting period showed about 10-day difference for lasting time of flowering period in different years. In the different years, there was big difference in flowering time for different clones, but the sequence of the flowering time for different clones was relatively consistent, the flowering time showed 1~2 day difference for different ramets within a clone. There was big difference in flowering frequency of different dates between strobili facing north and these facing other three directions, strobili facing north opened 1-day later than these facing other three directions. In addition, the relationship between flowering phenology and synchronization index, and differences of pollinated efficiency for different flowering phenology types were discussed.

Key words: *Pinus tabulaeformis*; seed orchard; clone; flowering phenology; synchronization index