

西南桦花序生长和开花物候特征

赵志刚¹, 程伟², 郭俊杰¹, 曾杰^{1*}, 赖家业³

(1. 中国林业科学研究院热带林业研究所, 广东 广州 510520; 2. 山东省淄博市淄川区林业局, 山东 淄博 255100;
3. 广西大学林学院, 广西 南宁 530001)

摘要:从花序、单株、林分水平上对广西靖西县的一个土石山生态交错区内不同立地条件下西南桦的开花物候进行了观察和比较。结果表明:西南桦雌、雄花序开花持续时间为2~3 d,同一植株相同部位的雌花序较雄花序晚开花约14 d;其单株开花持续时间为4~28 d,开花同步性指数为0.160~0.259,绝大多数植株的冠层开花顺序依次为下层、中层和上层,土山和石山立地间单株开花持续时间和开花同步性均差异不显著($P>0.05$);在林分水平上,西南桦开花持续时间为40~58 d,两种立地间差异不显著。

关键词:西南桦; 开花物候; 开花同步性; 立地
中图分类号:S718.5 文献标识码:A

Inflorescence Growth and Flowering Phenology of *Betula alnoides*

ZHAO Zhi-gang¹, CHENG Wei², GUO Jun-jie¹, ZENG Jie¹, LAI Jia-ye³

(1. Research Institute of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Guangzhou 510520, Guangdong, China;
2. Forest Bureau of Zichuan District, Zibo 255100, Shandong, China; 3. Forestry School, Guangxi University, Nanning 530001, Guangxi, China)

Abstract: Flowering phenology of *Betula alnoides* under different site conditions was observed and compared at inflorescence, individual and stand levels in an ecotone of two types of soils originated from limestone (site L) and granite (site G), respectively, at Jingxi County, Guangxi. The flowering of both male and female inflorescences lasted two to three days, and male inflorescences normally bloomed approximately fourteen days earlier than female ones at the same positions on a tree. At individual level, flowering lasted four to twenty eight days with flowering synchrony index of Augspurger (1983) ranging from 0.160 to 0.259 in each plot, and majority of trees flowered initially upper canopy, followed by middle and lower parts. There existed no significant difference of flowering duration and synchrony between individuals of site G and L ($P>0.05$). And flowering lasted forty to fifty eight days without significant difference of flowering duration between both sites at stand level.

Key words: *Betula alnoides*; flowering phenology; flowering synchrony; site condition

开花物候是植物生殖生物学的一项重要内容,学者们往往应用始花期、开花高峰期、开花持续时间以及开花同步性等诸多指标反映开花物候^[1-2]。种群内的开花物候变异及其与环境间的关系一直是国内外研究的热点之一。李新蓉等^[3]比较了迁地保存条件下蒙古沙冬青(*Ammopiptanthus mongolicus*

(Maxim. ex Kom.) Cheng f.)和小沙冬青(*A. nanus* (M. Pop.) Cheng f.)的开花物候特征,指出不同年份间两种沙冬青的开花物候差异可能与环境温度变化有关;张华新等^[4]研究了油松(*Pinus tabulaeformis* Carr.)无性系种子园的开花物候,认为不同年份开花始期早晚与当年 $\geq 10\text{ }^{\circ}\text{C}$ 的活动积温有关,花期持

收稿日期:2010-10-08

基金项目:国家“十一五”科技支撑专题“优质珍贵用材树种桦木、水曲柳新品种选育”(2006BAD01A1605)中西南桦研究的部分内容
作者简介:赵志刚(1979—),内蒙古赤峰人,在职博士生,助理研究员,主要从事森林培育与林木遗传育种研究。

*通讯作者:博士,研究员, E-mail: zengj69@ritf.ac.cn.

续时间主要受花期温度和降雨等的影响; Michalski 等^[2]发现 *Juncus* 属植物种群呈现间歇性的“集中式开花模式”,其开花同步性高,且开花间歇性与温度和湿度无关。始花期和开花同步性等花期物候特征对于生殖成功具有重要影响^[1,5],花期物候变异通过影响植株受精从而影响种群动态^[6]。因此,揭示开花物候对于理解种群长期维持机制亦具有重要作用,而且掌握花期物候有助于准确把握花粉的适宜采收时间以及人工控制授粉最佳时机,是植物杂交育种研究的前提条件。

西南桦 (*Betula alnoides* Buch.-Ham. ex D. Don) 是热带南亚热带地区的一个乡土珍贵阔叶树种,当前其人工林发展势头迅猛,人工林面积已逾 8 万 hm^2 ,生产上对良种的需求日益高涨,因此,良种选育与创制工作显得尤为迫切。学者们已广泛开展了西南桦良种选育研究^[7],杂交育种作为良种创制的一条重要途径尚有待加强,而生殖生物学研究是开展杂交育种研究的基础。在以往研究中,学者们揭示了西南桦生殖构件^[8]、花粉活力检测^[9]和花粉贮藏^[10]规律,尚未见有关西南桦花期物候研究的报道。因此,本文在广西靖西县土石山生态交错区开展西南桦开花物候观察,旨在了解立地是否对花期物候产生影响,并摸清西南桦开花物候规律,为其杂交育种研究奠定基础。

1 研究区概况

研究区位于广西壮族自治区靖西县地州乡乐村 (106°20'E, 22°58'N), 属亚热带季风性气候, 气候温凉湿润, 年均气温 19.1 °C, 极端最高气温 36.9 °C, 极端最低气温 -1.9 °C, 雨量充沛, 年均降水量 1 500 mm 以上。试验区为典型的土石山生态交错区, 海拔 800 ~ 900 m, 西南桦天然林呈斑块状分布; 土壤包括由花岗岩发育而成的黄壤、红黄壤 (简称土山) 和由石灰岩发育而成的棕色石灰土 (简称石山) 两种类型; 林内有黄杞 (*Engelhardtia roxburghiana* Wall.)、红锥 (*Castanopsis hystrix* A. DC.)、黎蒴锥 (*C. fissa* (Champ. ex Benth.) Rehder. et Wils.)、木荷 (*Schima superba* Gardn. et Champ.)、枫香 (*Liquidambar formosana* Hance)、香椿 (*Toona sinensis* (A. Juss.) Roem.) 等乔木种, 有化香 (*Platycarya strobilacea* Sieb. et Zucc.)、米念芭 (*Tirpitzia ovoidea* Chun & How ex Sha)、玉叶金花 (*Mussaenda pubescens* Ait. f. Hort.)、海桐 (*Pittosporum tobira* (Thunb.) Ait.)、

桃金娘 (*Rhodomyrtus tomentosa* (Aiton) Hassk.)、顶花杜茎山 (*Maesa balansae* Mez.) 和灰毛浆果楝 (*Cipadessa cinerascens* (Pellegr.) Hand.-Mazz.) 等灌木种, 有悬钩子 (*Rubus* sp.)、金樱子 (*Rosa laevigata* Michx.) 和多花勾儿茶 (*Berchemia floribunda* (Wall.) Brongn.) 等藤本植物以及野牡丹 (*Melastoma* sp.)、尖子木 (*Oxyspora paniculata* (D. Don) DC.)、铁芒萁 (*Dicranopteris linearis* (Burm.) Underw.)、石葶 (*Pyrrosia lingua* (Thunb.) Farwell)、石松 (*Lycopodium japonicum* Thunb.)、莎草 (*Cyperus* sp.)、白茅 (*Imperata cylindrica* (L.) Beauv.) 等草本植物。土山和石山立地西南桦的伴生树种略有差异, 前者有红锥、黎蒴锥、木荷等, 后者有香椿、米念芭、多花勾儿茶等。

2 研究方法

分别在土山和石山西南桦天然林内设置 2 块 30 m × 40 m 的样地, 同时于林缘抽取 10 株以上植株, 从 2006 年 7 月至 12 月, 在花序、单株和林分水平上定点观察西南桦的开花情况。由于树冠上雌花开放难以准确观察, 因此在单株和林分水平上, 仅对雄花 (序) 进行观察。

(1) 花序水平: 在西南桦花蕾期, 选择长势良好, 间距 50 m 以上的 5 株西南桦生殖植株。在每个植株的相同部位 (南面、树冠中上部) 标记状态一致的雄花序和雌花序各 10 条, 观察、记录花序的形态变化, 应用游标卡尺测定花序长度。雄花序在始花期之前一般每 10 d 观测 1 次 (前 2 次相隔仅 5 d), 进入始花期后每天观测 1 次; 雌花序则每天观测 1 次。

(2) 单株水平: 对样地内所有西南桦生殖植株及林缘抽样植株进行跟踪调查, 应用望远镜记录每个植株开始开花和花谢的时间, 计算其开花持续时间, 并应用 Augspurger^[11] 的方法计算单株间开花同步性指数。随机抽取 20 株植株, 分上、中、下三个冠层观测其开花顺序。

(3) 林分水平: 按照刘林德等^[12] 的方法将西南桦天然林开花进程分为 5 个阶段, I: 开始开花; II: 25% 以下的植株开花; III: 50% 以上的植株开花; IV: 25% 以下的植株尚处于花期, 余者已经花谢; V: 开花末期 (少于 10% 的植株仍在开花)。观察、记录各样地及林缘的种群开花进程。

应用 SPSS13.0 软件对数据进行方差分析和相

关性分析。

3 结果与分析

3.1 花序生长

在7月中上旬,西南桦大量雄花序从雄花芽内伸出。从7月11日开始的观测结果(图1左)可以看出:在生长初期,西南桦雄花序的生长速度明显较慢,花蕾排列紧密,3个半月时(10月24日)雄花序的总长度为 (6.89 ± 0.34) cm,生长速率为 0.066

$\text{cm} \cdot \text{d}^{-1}$;此后雄花序生长迅速,花蕾间的距离逐渐增大,花序逐渐变得松软,2 d内雄花序生长至正常长度的1/2(7~9 cm),进入始花期;4 d后开始散粉,进入盛花期,绝大多数雄花序从近轴端先开花,极少数由花序顶端先开花,2~3 d内散粉结束,花序变为黄褐色。10月25日至11月2日,雄花序生长速度为 $1.166 \text{ cm} \cdot \text{d}^{-1}$,雄花序长至 (16.22 ± 0.63) cm;此后,雄花序生长缓慢,长度逐渐趋于稳定,约1周内雄花序完全凋谢。

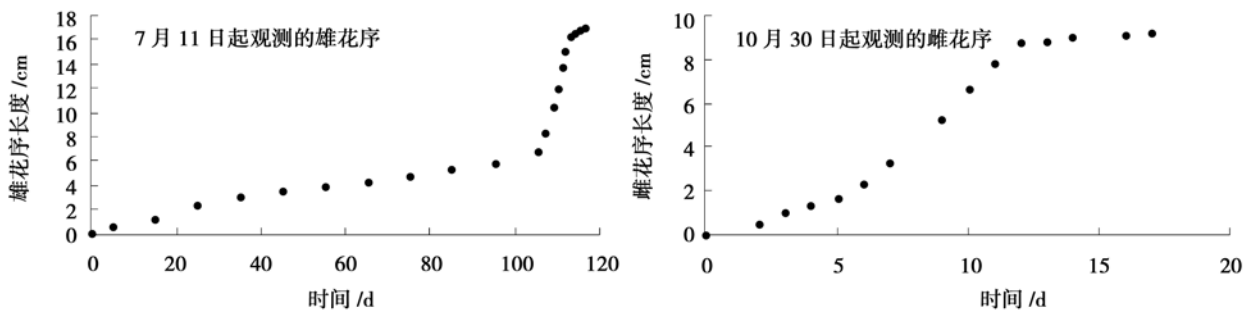


图1 西南桦花序生长动态

西南桦雌花序的发育比雄花序晚得多。雌花序大多于10月底或11月初从雌花芽内伸出。根据作者10月30日开始的观测结果(图1右),雌花序初期生长较慢,从雌花序伸出后5 d内雌花序长至1.7 cm,其生长速率为 $0.340 \text{ cm} \cdot \text{d}^{-1}$;此后1周内,雌花序生长迅速,生长速率为 $1.011 \text{ cm} \cdot \text{d}^{-1}$;11月11至16日雌花序生长最为缓慢,生长速度仅为 $0.084 \text{ cm} \cdot \text{d}^{-1}$,雌花序长度最终稳定在10 cm左右。通过对西南桦雌花序柱头和苞片的动态观察得知,11月9日苞片开始张开,至12日已经完全张开,13日柱头微卷发白,进入可授粉状态,16日柱头已完全上卷枯萎。

比较西南桦雄花序和雌花序的生长过程可以看出:在同一植株的相同部位上,雄花序散粉时间较雌花序成熟(柱头可授)时间早约14 d,雄花序散粉

时间和雌花序柱头可授粉时间均为2~3 d。

3.2 单株物候

从表1可以看出:无论土山还是石山,林内还是林缘,西南桦单株开花持续时间变异幅度大,花期短者仅4 d,长者达28 d;土山和石山立地间单株开花持续时间差异不显著($P > 0.05$),其均值相差不大,均为10 d左右,而且单株开花持续时间与其胸径、树高及冠幅、冠长之间相关亦不显著。西南桦样地内及林缘单株间开花同步性较低,单株间开花同步性高者亦仅0.345,在石山样地和林缘均存在开花完全不同步的现象(表1)。所有调查样地及林缘的单株开花同步性指数均值为0.160~0.259,其中,石山和土山立地西南桦开花同步性指数均值分别为0.229和0.185,尽管石山立地高于土山立地,但差异不显著。

表1 西南桦单株开花持续时间与同步性

样地或群体	观测株数/株	开花持续时间/d		开花同步性指数	
		均值	变化范围	均值	变化范围
石山样地1#	13	10.8 ± 3.8	6~28	0.219 ± 0.071	0.000~0.345
石山样地4#	7	11.1 ± 6.9	5~26	0.209 ± 0.118	0.103~0.333
石山林缘	12	11.1 ± 2.8	5~19	0.259 ± 0.053	0.000~0.311
土山样地4#	25	11.8 ± 2.4	4~22	0.177 ± 0.024	0.099~0.262
土山样地5#	11	8.5 ± 2.5	4~18	0.218 ± 0.051	0.106~0.329
土山林缘	16	9.5 ± 1.6	4~15	0.160 ± 0.024	0.096~0.250

通过对20个西南桦生殖植株冠层开花顺序的观察发现:在土山的13个植株中,有11株为下层先开花,然后依次为中层和上层,2株为整个冠层同时开花,分层开花现象不明显;石山7个植株中有5株为下层先开花,1株为中层先开花,然后是下层和上层,1株为整个冠层同时开花。总体而言,绝大多数(80%)生殖植株的冠层开花顺序依次为下层、中层、上层,5%为中层先开花,15%为整个冠层同时开花。

3.3 林分物候

从表2可知:土山样地4#内西南桦9月底即有

个别植株开花,而土山样地5#以及石山样地、林缘在10月上旬、中旬才有个别植株开花,土山林缘则在11月上旬个别植株开花。林内的西南桦种群在10月下旬大量开花,而土山和石山林缘则分别推迟至11月上旬和中旬。总体而言,土山和石山两种立地条件下西南桦种群从阶段I至V持续时间为40~58 d,二者间差异不显著($P > 0.05$);林内和林缘的开花持续时间均值分别51、43 d,尽管前者大于后者,但差异不显著。

表2 石山、土山立地西南桦不同种群的开花进程

(月-日)

物候阶段	石山立地			土山立地		
	样地1#	样地4#	林缘	样地4#	样地5#	林缘
I 个别植株开花	10-06	10-11	10-15	09-30	10-11	11-07
II 25%的植株开花	10-18	10-16	10-18	10-13	10-13	11-12
III 50%及以上的植株开花	10-26	10-22	11-06	10-22	10-20	11-20
IV 25%以下植株开花,余者花谢	11-24	11-10	11-21	11-25	11-24	12-06
V 10%以下植株仍在开花	11-27	11-25	11-30	11-27	11-25	12-17

4 讨论

植物的开花物候模式可能是其生殖策略上的一种适应^[2],如沙漠窄域分布特有种准葛尔无叶豆(*Eremosparton songoricum* (Litv.) Vass.)^[13]和濒危物种长柄双花木(*Disanthus cercidifolius* var. *longipes* H. T. Chang)^[1]的开花同步性高,以其集中开花模式吸引更多传粉者访问,从而实现生殖成功。本研究中,西南桦为风媒植物,其开花物候特征亦可能是在长期的进化过程中形成的生殖适应策略。一方面,即使是风媒传粉的林木,其大量花粉散布距离亦较近,如夏栎(*Quercus robur* L.)和无梗花栎(*Q. petraea* (Matt.) Liebl.)林分内花粉的平均散布距离为22.1~64.6 m^[14],欧洲赤松(*Pinus sylvestris* L.)林分内平均有效花粉散布距离为83 m,50%的有效花粉散布于11 m内^[15];Seido等^[16]研究了日本扁柏(*Chamaecyparis obtusa* (Sieb. et Zucc.) Endl.)种子园内的花粉散布,揭示出其有效花粉散布距离小于20 m;相距较近的西南桦个体间开花同步性较低,其相同部位雌、雄花序的成熟时间亦相差约2周,说明距离较近的个体间花期相遇的程度或概率较小,因而可减少或避免其自交、近交事件。另一方面,西南桦单株开花持续时间为4~28 d,林分花期历时40~58 d,其变动幅度大于Kasprzyk^[17]在波兰西南部

Rzeszow对*Corylus*、*Alnus*和*Betula*3个属树种的观察结果:欧洲榛子(*Corylus avellana* L.)的单株开花持续时间为18~28 d,毛赤杨(*Alnus incana* (L.) Moench)的为11~14 d,欧洲赤杨(*A. glutinosa* (L.) Gaertn)的为16~20 d,垂枝桦(*Betula pendula* Roth.)的为16~22 d。西南桦花粉在常温条件下仅能存活4 d^[10],单株开花持续时间长,可增加其将基因遗传给子代的可能性。

土山和石山两种立地之间单株和林分水平上开花持续时间均差异不显著,而且单株开花持续时间与其个体大小、冠幅特征相关亦不显著;而林内和林缘相比较,林缘开花物候整体上比林内迟,其原因尚不明;林缘开花持续时间较林内短,可能与林缘木的树冠各部分光照均充足而致使其开花相对集中有关。总体而言,石山和土山及林内和林缘之间开花物候差异并不明显,开花物候的影响因素较为复杂,可能还与其遗传因素有关^[4],有待进一步研究。

参考文献:

- [1] 肖宜安,何平,李晓红. 濒危植物长柄双花木开花物候与生殖特征[J]. 生态学报, 2004, 24(1): 14-21
- [2] Michalski S G, Durka W. Synchronous pulsed flowering: analysis of the flowering phenology in *Juncus* (Juncaceae)[J]. *Annals of Botany*, 2007, 100: 1271-1285
- [3] 李新蓉,谭敦炎,郭江. 迁地保护条件下两种沙冬青的开花

- 物候比较研究[J]. 生物多样性, 2006, 14 (3): 241 - 249
- [4] 张华新, 陈丛梅. 油松无性系开花物候特点的研究[J]. 林业科学研究, 2001, 14 (3): 288 - 296
- [5] 周正立, 李志军, 龚卫江, 等. 胡杨、灰叶胡杨开花生物学特性研究[J]. 武汉植物学研究, 2005, 23 (2): 163 - 168
- [6] Bishop J G, Schemske D W. Variation in flowering phenology and its consequences for lupines colonizing Mount St. Helens[J]. Ecology, 1998, 79 (2): 534 - 546
- [7] 曾 杰, 郭文福, 赵志刚, 等. 我国西南桦研究的回顾与展望[J]. 林业科学研究, 2006, 19 (3): 379 - 384
- [8] 程 伟, 曾 杰, 赵志刚, 等. 两种生境条件下西南桦的生殖构件及其空间格局[J]. 热带亚热带植物学报, 2010, 18 (1): 75 - 81
- [9] 程 伟, 赵志刚, 曾 杰, 等. 西南桦花粉离体萌发的适宜条件与萌发特征[J]. 林业科学研究, 2007, 20 (2): 209 - 212
- [10] 程 伟, 赵志刚, 郭俊杰, 等. 西南桦花粉低温贮藏试验初报[J]. 浙江林业科技, 2007, 27 (6): 49 - 52
- [11] Augspurger C K. Phenology, flowering synchrony and fruit set of six neotropical shrubs[J]. Biotropica, 1983, 15 (4): 257 - 267
- [12] 刘林德, 祝 宁, 申家恒, 等. 刺五加、短梗五加的开花动态及繁育系统的比较研究[J]. 生态学报, 2002, 22 (7): 1041 - 1048
- [13] 马文宝, 施 翔, 张道远, 等. 准葛尔无叶豆的开花物候与生殖特征[J]. 植物生态学报, 2008, 32 (4): 760 - 767
- [14] Streiff R, Ducousso A, Lexer C, et al. Pollen dispersal inferred from paternity analysis in a mixed oak stand of *Quercus robur* L. and *Q. petraea* (Matt.) Liebl. [J]. Molecular Ecology, 1999, 8: 831 - 841
- [15] Robledo-Arnuncio J J, Gil L. Patterns of pollen dispersal in a small population of *Pinus sylvestris* L. revealed by total-exclusion paternity analysis[J]. Heredity, 2005, 94: 13 - 22
- [16] Seido K, Maeda H, Shiraishi S. Pollen dispersal in a Hinoki (*Chamaecyparis obtusa*) seed orchard detected using a chloroplast DNA marker[J]. Journal of Forest Research, 2001, 6: 7 - 12
- [17] Kasprzyk I. Flowering phenology and airborne pollen grains of chosen tree taxa in Rzeszow (SE Poland) [J]. Aerobiologia, 2003, 19: 113 - 120