

香果树种群开花物候、生殖构件特征及其影响因子分析

郭连金¹, 李梅¹, 林盛²

(1. 上饶师范学院, 江西 上饶 334000; 2. 福建武夷山国家级自然保护区管理局, 福建 武夷山 354300)

摘要:采用野外调查方法对武夷山香果树的开花物候、生殖构件及其影响因子相关性进行了研究,结果表明:武夷山23 a 香果树个体开始进入生殖期,其单花花期为6.91 d,始花期随着树龄的增加逐渐提前,花期持续时间在36~61 d之间;海拔对香果树种群的单花花期和开花进程产生显著影响,随着海拔的升高,香果树单花花期也呈上升趋势,始花期推迟。香果树个体均产86个花枝,7 388朵花,95个果实,随着母树树龄的增加,其生殖构件数量均有不同程度的增长,其中80~110 a 香果树单花枝产果量较高;香果树生殖构件数量随着海拔的升高,其个体产花枝量和花数量均呈下降趋势,而其果实产量则有小幅度增加。香果树的树龄和光照、大气温度和湿度与其生殖构件数量存在极显著正相关关系,80~110 a 香果树,30 000 Lx 以上的光照强度、28℃气温以及70%湿度是其有性生殖较好的生殖年龄及微环境。建议对香果树原生境进行保护,严禁砍伐香果树母树;对香果树附近的高大乔木进行疏伐和间伐以改善香果树母树树冠的光照条件,将有利于其生殖构件的生长发育。

关键词:开花进程; 生殖树龄; 影响因子

中图分类号:S792.99

文献标识码:A

Flowering Phenology, Reproductive Module Characteristics and Their Influencing Factors of Endangered Plant Species *Emmenopterys henryi*

GUO Lian-jin¹, LI Mei¹, LIN Sheng²

(1. Shangrao Normal University, Shangrao 334000, Jiangxi, China;

2. Administrative Bureau of Wuyishan National Nature Reserve, Wuyishan 354300, Fujian, China)

Abstract: The flowering phenology, reproductive module and the relationship between the parameters and their impacting factors of *Emmenopterys henryi* were studied using field survey method. The results showed that the *E. henryi* trees entered the reproductive period at the age of 23 years old, and its florescence of single flower was 6.91 days. With the tree got old, its florescence came earlier, with a time duration of 36 to 61 days. Altitude had a significant influence on the florescence of single flower, as the altitude increased, the florescence of single flower got longer, and the first-flowering date postponed. The average number of flower branch per individual was 86, which including 7 388 flowers and 95 fruits, and as the mother tree got old, the quantity of the reproductive module increased to different extends, among which the highest fruit productivity of a single flower branch generated from the trees with the age of 80~110 years old. With the altitude increased, both the number of flower branch and flower decreased, however the quantity of the fruits had a modest increase. There were significant positive correlations between the age of *E. henryi* and light, air temperature, air humidity and their modules. The results of the study indicated that, for the mother trees with age of 80~110 years old, the microhabitat of light intensity of 30 000 lux,

收稿日期: 2015-04-20

基金项目: 国家自然科学基金项目(31360145)

作者简介: 郭连金(1976—),男,副教授,主要从事植物生态学、生物多样性的教学和科研工作(E-mail: guolianjin@163.com)。

temperature of 28°C, and the humidity of 70%, were the best for their sexual reproduction. Based on the present research, it is suggested that the original habitat of *E. henryi* should be protected, cutting the mother tree of *E. henryi* should be prohibited, meanwhile, the high trees around the *E. henryi* tree should be thinned to improve the light conditions and help the growth and development of *E. henryi*.

Key words: flowering process; reproductive age; influence factors; *Emmenopterys henryi*

开花物候是植物物候观测的主要组成部分,标志着植物有性繁殖阶段的生活史^[1-3]。研究开花物候可以了解植物的自身特性及其对环境的适应性^[4]。生殖构件是植物繁殖下一代、保护其基因得以延续的重要构成部分,它在植冠中的分布和数量特征可用于判别植物生殖成功与否^[5-6],是植物个体水平和种群水平上生殖生态学重要的研究课题^[7-8]。植物可以通过延长单花花期、集中开花等方式吸引传粉者,促进其传粉受精,但也有植物单花花期较短,开花同步性较低,花期持续时间较长^[9-11],这样可在某种程度上降低因传粉者的缺席带来不育的风险^[12],由此可见,植物的开花物候与其生殖构件密切相关^[13-15]。尽管不少学者对植物的开花物候和生殖构件进行了研究,但多数研究仅分析了开花物候及树冠不同方位生殖构件的差异,进而把开花物候和生殖构件数量的变化归于光照、温度等外界因素^[16-20],而没有直接研究光照、温度等环境因素对其生长、数量以及分布的影响,其研究对象多为随机选取^[9,14,21-22]或选择大小一致的个体进行研究^[13,23]。植物的开花物候和生殖构件特征除了受外界环境的影响外,主要由其内部遗传因素所决定^[24-25]。只有达到生殖年龄的植物才可开花结果,且生殖年龄也影响其开花物候及生殖构件特征,而此方面的研究也甚少^[26]。

香果树 (*Emmenopterys henryi* Oliv.), 为茜草科单种属落叶乔木植物,第四纪冰川幸存孑遗植物之一,被列为国家Ⅱ级重点保护稀有植物和林业部公布的国家珍贵树种^[27]。由于其种群数量的持续减少,引起国内外学者对该物种的高度关注,但对该物种的研究目前主要集中在种子萌发条件、快繁技术以及遗传多样性等方面^[28-31],然而有关开花物候及生殖构件,特别是树龄以及光照强度、气温和湿度在其开花物候及生殖构件过程中作用尚未报道。本研究于2010年—2014年在武夷山设置固定样地,通过不同取样方式对香果树的开花物候和生殖构件特征进行了持续观测研究,旨在探讨:(1)不同树龄和海拔香果树种群开花物候的变化;(2)不同树龄和海

拔香果树种群生殖构件的数量特征及分布;(3)香果树有性生殖特征影响因子分析等3个问题,以阐明香果树种群有性生殖基本特征及其影响因素,为其种群恢复提供依据。

1 研究地自然概况

武夷山国家级自然保护区(27°33'~27°54' N, 117°27'~117°51' E),是世界同纬度现存面积最大,保存最完整的中亚热带森林生态系统之一。区内自然资源丰富,保存有完好的地带性常绿阔叶林群落,是东南亚大陆生物多样性最丰富的地区,也是具有全球生物多样性保护意义的地区,本区气候属于典型的亚热带季风气候,平均气温在12~13°C,年降水量1480~2150 mm,年蒸发量1492 mm左右,相对湿度78~84%,无霜期253~272 d。土壤类型主要有红壤、黄红壤、黄壤和山地草甸土^[21]。香果树在研究地主要呈散分布于沟谷水溪旁的阔叶林中,其伴生种主要有:银鹊树(*Tapiscia Sinensis* Oliv.)、杉木(*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.)、红脉钓樟(*Lindera rubronervia* Gamble)、盐肤木(*Rhus chinensis* Mill.)、野鸭椿(*Euscaphis japonica* (Thunb.) Dippel)、毛竹(*Phyllostachys edulis* (Carr.) A. ex. c. Riv.)、亮叶红淡(*Adinandra nitida* Merr. ex Li)、伞形绣球(*Hydrangea angustipetala* Hay.)、一年蓬(*Erigeron annuus* (Linn.) Pers.)、兔儿伞(*Syneilesis aconitifolia* (Bunge) Maxim.)、黄堇(*Corydalis pallida* (Thunb.) Pers.)、菝葜(*Smilax china* Linn.)、糯米团(*Gonostegia hirta* (Bl.) Miq.)等。

2 研究方法

2.1 样地设置

由于香果树大多零星分布,故其开花母树相距较远,本研究选择在香果树分布范围内数量较多的典型区域进行研究。香果树主要分布于武夷山海拔不同的沟谷和溪流边,本研究沿海拔由低到高分别设置4个20×100 m的长形样地进行调查(记作:生境A、生境B、生境C和生境D)(表1)。

表1 香果树种群生境概况

环境因子	生境			
	A	B	C	D
海拔/m	819 ± 57	980 ± 61	1 140 ± 49	1 301 ± 50
坡向	阳坡、半阳坡	半阳坡	阳坡、半阳坡	阳坡
坡度/°	25.37 ± 4.35	21.98 ± 5.01	24.64 ± 6.74	22.98 ± 3.02
坡位	下坡	下坡	下坡	下坡
林冠层光照强度/Lux	62 448 ± 1 376	60 722 ± 1 693	72 434 ± 2 107	75 209 ± 2 132
大气温度/°C	26.30 ± 1.01	24.51 ± 1.25	23.57 ± 1.33	23.82 ± 0.98
大气湿度/%	85 ± 12	76 ± 8	73 ± 5	68 ± 10
土壤含水量/%	38.76 ± 4.65	31.90 ± 4.51	35.63 ± 5.27	31.98 ± 5.81
种群密度/(株·100 ⁻¹ ·hm ⁻²)	901 ± 109	1 125 ± 197	1 150 ± 124	1 327 ± 180

注:林冠层光照、温湿度、土壤含水量等的测定于2010年6月进行,每样地连续观测3日,于每日10:00、13:00、15:00时进行测定。

2.2 样地概况调查

2.2.1 调查内容 环境因子调查:调查样地的海拔、坡向、坡位、土壤含水量、光照等;群落学特征调查:物种、树高、胸径、冠幅等。

2.2.2 调查方法 于2010年6月20—22日(6月17—22日无雨,天气晴朗)对样地进行样地概况调查,在每样地均匀布设5个样点采用便携式土壤水分速测仪(TRIME-TD RZ)进行测定其土壤含水量;林冠层光照强度采用照度计(ZDH-10)进行测定,首先在样地乔木密度相对均匀的地点,选择高度适中的一株乔木为测定光照强度的对象,通过攀爬到达其树冠中部,采用照度计测定其树冠东、南、西、北4个方向树冠边缘的光照强度,取其平均值作为林冠层光照;利用GPS(Garmin map629sc)、地质罗盘仪(DZL-1J)等测定海拔、样地坡向和坡度等其他环境因子。记录每个样地中木本植物的种类、数量;利用测高仪(Trupulse360)测定木本植物的高度;利用围尺测定木本植物主干1.3 m处的直径(胸径);利用树冠在地面的垂直投影面积测定其长和宽,其平均值作为冠幅直径;由于植物树冠投影基本为圆形或椭圆形,利用圆和椭圆的面积公式,计算每棵木本植物的盖度,用以估测乔木层盖度。

2.3 香果树树龄的确定

于每生境中随机选择10株香果树,共计40株作为建立其年龄和胸径模型的样本,利用瑞典生长锥在每株母树南侧、离地1.3 m的树干处进行钻取,直到进入树干生长锥的锥筒长度超过树干半径的2/3时(确保锥筒穿过髓心),取出木条,利用年轮线确定树木的年龄,经胸径和树龄拟合,分别获得拟合方程($y = 12.172e^{0.0353x}$ ($R^2 = 0.9833$, $p = 0.000$)),该方程的拟合度较好,能较准确地通过香果树的胸径推算出其树龄。

2.4 研究对象的选择

研究对象根据研究目的分为三组,i组研究不同年龄香果树对其开花物候及生殖构件特征的影响,对象为同一生境不同年龄的香果树母树;ii组研究光照、大气温度、大气湿度等环境因子对香果树生殖的影响,对象为相同年龄不同生境的香果树母树;iii组研究树龄和环境因子与香果树生殖指标的相关性,对象为不同树龄不同生境中的香果树母树。

i组:由于生境D香果树母树数量较多,母树树龄分布比较分散,为消除外界环境对香果树母树开花物候及生殖构件特征的影响,于生境D中选择环境相对一致,生长健康、树冠边缘与其他较高乔木植物树冠边缘相距大于10 m香果树母树为研究对象,划分为20~50 a、50~80 a、80~110 a和110~140 a 4个年龄段,每个年龄段5株香果树母树,共计观测20株不同年龄的母树。

ii组:对分布于武夷山4个生境的香果树进行充分调查,发现63 a的香果树母树在4种生境中均有分布,数量相对较多,具有一定的代表性,本研究于每种生境中选择生长健康,树高胸径等形态指标类似的63 a的香果树母树5株作为研究对象,共计20株63 a的香果树母树。

iii组:于每种生境中随机选择香果树母树5株,共计20株,用以研究树龄、光照强度、大气温度和湿度与其生殖特征的相关性分析。

三组研究对象的形态指标详见表2。

2.5 开花物候的调查与统计

2.5.1 单花花期 于每个观测母树树冠南侧标记30个花蕾,每3 d观察1次,直至花朵开放。花朵开放后,每天中午12点—14点观察1次,并利用照度计(ZDH-10)和温湿度计(Testo645)测定花朵所在位置的光照、气温和湿度,直至花朵脱落。观测记录

表2 香果树形态指标

组别	树龄或生境	树高/m	胸径/cm	枝下高/m	冠幅直径/m
i	20~50 a	11.27±3.46	24.36±1.39	8.14±3.10	6.27±1.72
	50~80 a	14.36±2.51	46.51±2.01	9.35±2.76	6.54±1.89
	80~110 a	16.32±2.13	57.03±3.49	8.97±3.60	8.91±1.96
	110~140 a	16.74±3.00	67.06±3.22	9.46±2.52	10.70±2.25
ii	A	15.53±2.20	49.28±2.41	7.52±2.16	7.66±1.85
	B	15.17±2.71	47.85±1.76	9.22±2.34	6.42±1.52
	C	16.38±3.04	47.36±2.35	8.37±2.49	7.25±1.46
	D	14.20±2.74	46.55±2.74	8.19±1.98	8.37±0.95
iii	A	13.62±5.31	47.97±4.70	9.33±2.68	7.94±2.42
	B	14.30±2.95	47.33±5.33	8.21±1.90	9.14±1.78
	C	14.25±4.80	48.96±4.96	8.72±2.78	8.27±2.14
	D	15.97±2.14	43.28±2.39	9.76±1.20	8.65±1.59

花朵开放的起始时间、持续时间以及单花所在位置的光照、温度和湿度。

2.5.2 开花物候 在花蕾期,将每株观测母树树冠分为上、中、下3层和东、西、南、北4个方向,由于香果树花序为圆锥状聚伞花序,本研究选择标准枝法统计调查其开花物候以及生殖构件,每个标准枝长1 m,包括了当年生、2年和3年生的枝条。在母树树冠每个方位随机标记3个标准枝(不足的按实际数目观测),共计36个标准枝,待标准枝上的花开放后,每3 d对其记录一次,并利用照度计和温湿度计测定标准枝所在位置的光照、气温和湿度,由于标准枝较大,故随机选择其表面3个点进行测定,取其平均值作为标准枝的光照、气温和湿度值。记录标准枝上每朵花开花时间以及凋落时间、标准枝开花的数量及其凋落的数量以及光照、气温和湿度等环境因子。以5%个体开花视为始花,50%个体达到开花高峰期视为种群开花高峰期,95%的植株开花结束时视为种群花期结束^[33]。

2.6 生殖构件的调查与统计

同开花物候方法一致,自母树第一朵花开放开始,每隔3 d观察一次所标记的标准枝上的花枝、花和果实数量变化情况。于测定当日12点到14点,利用照度计和温湿度记录仪测定每个标准枝所处地点的光照、气温及湿度,直至母树落叶。于每年11月份,通过观察并记录母树树冠不同方向、不同层位的标准枝总数量,估算所标记的标准枝在各层及方向所占的比例,用以计算单株母树花枝、花和果实的数量及其比例。

2.7 数据分析

对i、ii组的香果树单花花期,花期持续时间,花枝、花和果实的数量均以单株或标准枝为单位算

数平均值为统计数,运用SPSS19.0进行LSD多重比较以及回归分析,对iii组的香果树环境因子、树龄、开花物候以及生殖构件数量进行双变量相关性分析,其中始花期是7月1日为第1 d(计为1),7月2日为第2 d(计为2),以此类推;为消除不同树龄对香果树生殖构件数量的影响,对ii组的63 a的香果树按其标准枝对生殖构件进行统计,分析光照、大气温度和湿度对香果树生殖构件的影响;不同海拔以及年龄的香果树(i和ii组)开花物候指标及生殖构件数量进行多重比较时,由于野外采集的数据差异较大,不能满足方差齐性检验,且部分数据出现观测值为0的现象,故采用 $\log(1+x)$ 进行数据转换以满足方差分析的基本要求。本文采用Origin9.0作图。

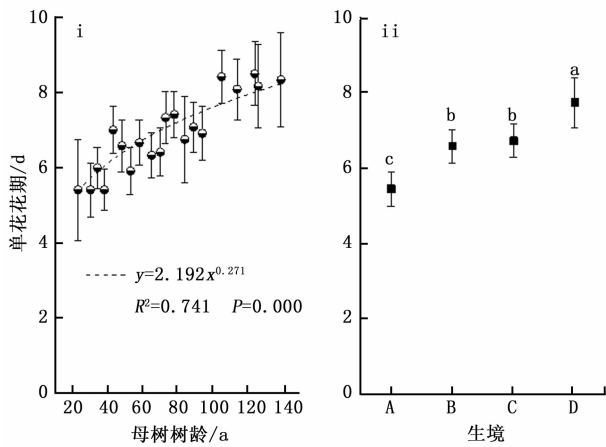
3 结果与分析

3.1 香果树种群的单花花期

武夷山香果树单花花期受树龄影响较大,其平均为 6.91 ± 1.01 d。随着树龄的增加,香果树单花花期呈幂函数上升趋势($y = 2.192 \times x^{0.271}$ ($p = 0.000$))。其中63 a香果树母树的单花花期平均为 6.62 ± 0.94 d,海拔对其同样产生一定影响,随着海拔升高,63 a母树的单花花期呈增加趋势。经单因素方差分析,4个生境的香果树存在显著差异($p = 0.000$),其中,生境B和C的香果树单花花期差异不显著。(图1)。

3.2 香果树种群的开花进程

由图2知,树龄越大,香果树种群的花期持续时间越长。20~50 a的母树始花期最晚,花期持续时间约为36 d;110~140 a的香果树始花期最早,花期持续时间可达到61 d,约为前者花期持续时间的



i:不同树龄; ii:不同海拔的63 a母树;
a、b、c、d字母不同代表差异显著($p < 0.05$),下同.

图1 香果树单花花期

1.6倍;随着海拔的升高,香果树母树的始花期出现推迟现象,生境A中香果树种群的始花期在7月9日左右,生境D推迟到7月25日,花期持续时间比

较稳定,约40 d。香果树树龄越小或生境的海拔越高,其日均开花高峰基本呈现出升高趋势。

3.3 香果树种群生殖构件的分布特征

树龄和海拔均对香果树花枝、单花枝产花数和单花枝产果实数影响显著(表3)。随着树龄的增加,单株母树花枝数量以及单花枝产花数量逐渐增加,但其结果量呈现出先增加后减小的趋势。随着海拔的升高,单株母树产花枝的数量以及单花枝花数逐渐减小,但结果数量则显著增大。香果树单枝花、花和果实总量随着母树树龄的增加均呈二项式增长趋势(图3),其中,20~50 a树龄的个体花枝、花和果实的总量均最小,分别为 42.20 ± 21.14 、 3095.20 ± 1617.14 、 15.80 ± 3.83 ,而110~140 a树龄段的单株香果树花枝、花和果实的总产量最大,分别约为20~50 a树龄段单株相应产量的3倍、3倍和9倍。随着海拔的升高,香果树个体花枝总数和开花总数呈现出显著下降趋势,但果实总数则变化较小。

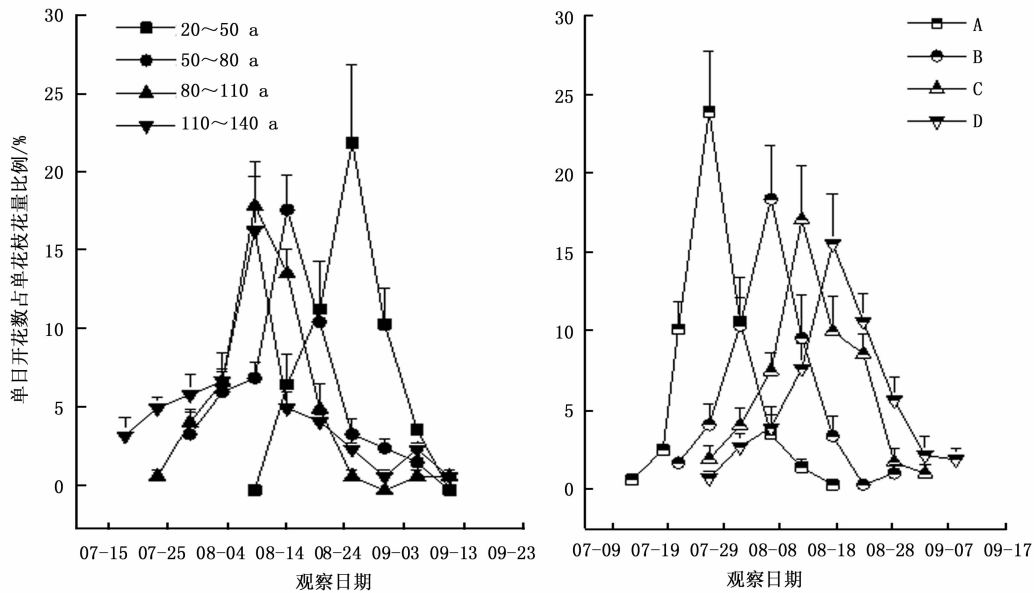
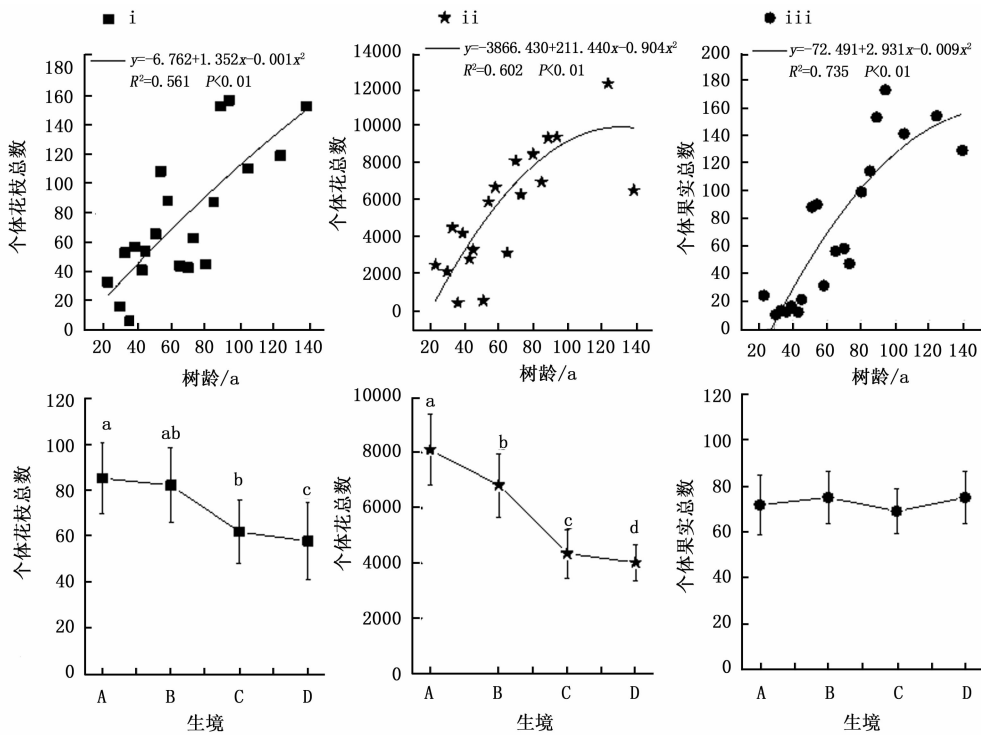


图2 武夷山香果树开花进程

表3 香果树生殖构件数量特征

组别	树龄或生境	花枝	花/花枝	果/花枝	果/花
树龄	20~50 a	42.20 ± 21.14^d	74.09 ± 9.01^d	0.69 ± 0.43^d	1:108
	50~80 a	70.20 ± 28.73^c	80.37 ± 18.89^c	1.04 ± 0.44^c	1:77
	80~110 a	101.60 ± 21.97^b	86.40 ± 24.67^b	1.28 ± 0.56^a	1:68
	110~140 a	128.33 ± 22.68^a	93.54 ± 31.23^a	1.14 ± 0.25^b	1:78
生境	A	85.56 ± 15.37^a	94.70 ± 10.29^a	0.84 ± 0.10^d	1:113
	B	82.54 ± 16.33^a	82.69 ± 11.56^b	0.91 ± 0.13^c	1:91
	C	62.30 ± 13.70^b	69.78 ± 9.84^c	1.11 ± 0.15^b	1:74
	D	58.25 ± 16.88^c	69.08 ± 11.59^c	1.29 ± 0.12^a	1:62



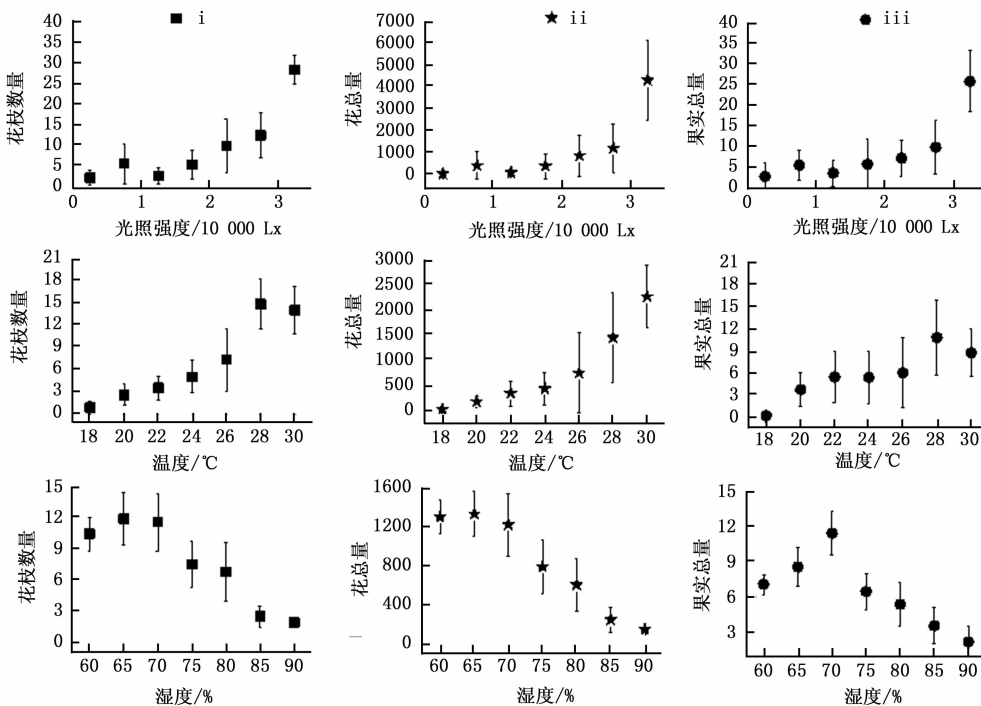
i: 花枝, ii: 花, iii: 果实

图3 武夷山香果树生殖构件分布

3.4 环境因子对香果树生殖构件数量的影响

由图4知,香果树与其光照、大气温度和大气湿度存在密切联系。随着光照强度的增加,香果树花枝、花和果实构件的数量均呈上升趋势,当光照强度大于30 000 Lx时,其花枝、花和果实数量均较大;随

着温度的增加,香果树花数量呈上升趋势,但花枝和果实数量则出现先上升,在28℃后出现下降趋势;香果树花枝、花和果实构件数量随着大气湿度的增加均呈现出先上升后下降的趋势,其中湿度为70%时,其生殖构件数量较大。



i: 花枝, ii: 花, iii: 果实

图4 环境因子对香果树生殖构件数量的影响

3.5 香果树有性生殖的主要环境因子及其与生殖指标的相关性

武夷山香果树母树有性生殖过程中的光照、温度和湿度观测值见表4。由表知,随海拔的升高,香果树母树生殖构件的光照强度有所增强,气温逐渐降低,大气湿度也呈逐渐降低趋势;而同生境不同树龄个体所选个体没有其他植被遮蔽,其光照强度、温度略大于同生境不同海拔的母树,但湿度略低。

对香果树开花物候、生殖构件及其主要影响因子进行双变量 spearman 相关分析(表5),结果表明:光照强度、大气温度和湿度以及树龄与香果树有性

生殖特征存在显著的相关性,光照强度和大气温度与单花期和花期持续时间存在显著负相关,而与花枝、花和果实呈极显著正相关关系;大气湿度与香果树开花物候及生殖构件指标相关性与前者相反;树龄仅与始花期存在极显著负相关,与其他各指标均存在显著、极显著正相关关系。香果树开花物候指标与其生殖构件也存在一定相关性,其中单花花期与其花枝数和花数存在显著负相关;始花期与花期持续时间呈极显著负相关关系;花期持续时间与花枝数呈极显著正相关,而与花数和果实数存在显著正相关关系。

表4 香果树有性生殖过程中的光照强度、大气温度和湿度

组别	光照强度/Lx				温度/℃				湿度/%			
	A	B	C	D	A	B	C	D	A	B	C	D
树龄	-	-	-	22 457.14 ± 9 280.56	-	-	-	27.77 ± 3.45	-	-	-	64.45 ± 13.15
生境	12 509.09 ± 4 922.05	13 538.46 ± 5 693.25	13 495.33 ± 5 687.77	14 071.54 ± 7 849.33	28.53 ± 1.97	28.17 ± 2.54	27.48 ± 2.52	26.69 ± 1.78	86.77 ± 9.10	78.58 ± 17.77	72.83 ± 16.80	65.25 ± 15.43

表5 香果树母树开花物候、繁殖特征及其影响因子各指标间的相关分析

	光照强度	大气温度	大气湿度	树龄	单花花期	花期持续时间	始花期	花枝数	花数
大气温度	0.799 **								
大气湿度	-0.717 **	-0.595 **							
树龄	-0.030	-0.106	0.095						
单花花期	-0.333 **	-0.407 **	0.308 **	0.212 *					
花期持续时间	-0.252 *	-0.278 *	0.257 *	0.909 **	0.191				
始花期	-0.021	-0.106	0.045	-0.890 **	-0.054	-0.876 **			
花枝数	0.699 **	0.626 **	-0.581 **	0.504 **	-0.238 *	0.333 **	0.028		
花数	0.646 **	0.513 **	-0.516 **	0.539 **	-0.200 *	0.227 *	-0.099	0.899 **	
果实数	0.487 **	0.349 **	-0.406 **	0.644 **	-0.112	0.269 *	0.037	0.627 **	0.598 **

** : 相关性极显著, * : 相关性显著.

4 讨论

4.1 开花物候特征及其影响因素

同一生境中不同年龄的同种植物开花物候有所不同^[34],随着树龄的增加,武夷山香果树种群单花花期呈幂函数上升趋势(图1),其变异系数为0.15,而其始花期逐渐提前,花期持续时间出现延长趋势。有研究表明分布于不同地区或同一地区不同海拔^[35-36],甚至同一地区不同微生境^[37]的同种植物开花物候存在一定差异,这主要是由于生境中光照、温度以及降雨等作用的结果^[2,16-20],本研究区不同海拔由于其光照、温度和湿度的不同,导致其同龄香果树母树(63 a)的开花物候有所差异。随着海拔的升高,其单花期呈上升趋势,即海拔越高,单花花期越长,而其始花期逐渐推迟,花期持续时间约40~

44 d,这表明生境对其单花花期和始花期影响较大,而对花期持续时间影响较小。

4.2 生殖构件的分布特征及其影响因素

不同植物的生殖构件分布有所不同,其原因主要由于其自身遗传物质以及外界环境影响所致^[38]。有研究表明白桦(*Betula platyphylla*)母树年龄与其生殖构件存在密切联系,壮年期个体生殖构件数量最大,而结实初期最少,老龄个体生殖构件较少,其原因是由于生殖枝减少,而不是每个生殖枝上的花和果实数量的减少造成^[34]。本研究结果则发现香果树个体单花枝产花数随着树龄的增加而呈显著上升趋势(表3),而单株香果树的花枝、花和果实总数均随着其树龄的增加而显著增加(图3),单花枝果实数量在110 a后呈减小趋势,说明香果树母树可能存在自适应,这与其本身的同化能力以及对植株

内营养物质的获取和要求有关^[39]。香果树花果转化率极低,约62~113朵花将来发育形成1个果实,这主要是由于香果树过多的物质资源分配给花,果实和种子成熟同样需要耗费亲本大量物质资源,势必导致它们之间对资源产生竞争,从而大部分生殖器官不能正常发育^[40]。树龄较小的香果树花果转化率低于树龄较大的个体,其原因是树龄较小的香果树母树位于林下(表2),与树龄较大的个体在资源竞争中处于劣势,导致其资源不足,这致使其将更多的资源分配给营养器官以提高资源的获取能力,故其花果转化率较树龄高的母树低,这与栲树(*Castanopsis fargesii*)和金花茶(*Camellia chrysantha*)等植物类似^[40-41]。

随着海拔的升高,香果树花枝、单花枝花数量呈减小趋势,单花枝果实数量有所增加,导致其单株母树结果量相对稳定,这表明香果树在不同的生境中可通过改变自身生殖投资策略以提高其生殖成功的可能。大量研究表明植物的生殖构件与其在树冠上的位置有关,究其原因是其接受的光照不同所致^[13,14,22]。本研究通过测定标准枝处的光照强度、大气温度和湿度来研究香果树生殖构件数量特征,结果发现,香果树生殖构件对光的要求较高,光照强度大于30 000 Lx时,可增加其生殖构件的产量;而28℃的气温和70%的大气湿度是其生殖构件形成的最佳温、湿度(图4)。

4.3 生殖指标与影响因素的相关性

植物的生殖成功受多种因素的影响,这种影响可能是植物年龄较小或过大不具备足够的储存资源以保证果实成熟,也可能由于开花时间不适合^[41],导致没有昆虫访问,也就是环境因子不适宜,有效传粉者缺乏活动力或数量少,无法完成传粉。香果树花粉量大,活力较高^[42],花粉质量不是影响其生殖成功的原因。本研究对树龄、光照强度、大气温度和湿度与生殖指标进行相关性分析,结果表明光照欲强、温度越高以及湿度越小,始花期越早,花期持续时间越长,单株母树所产花枝数、花数和果实数量越大。树龄与其有性生殖特征指标的相关性表明香果树树龄越大,其始花期越早,单花花期越长,花期持续时间越长,花枝、花和果实数量越大。

5 结论与建议

(1)光照、大气温度、大气湿度以及树龄均对武夷山香果树种群开花物候、生殖构件分布和数量特

征存在显著影响,除大气湿度外,其他三者均与其生殖构件数量存在极显著正相关关系,80~110 a香果树、30 000 Lx以上的光照强度、28℃温度以及70%湿度是其有性生殖较好的生殖年龄及微环境。

(2)由于香果树多分布于沟谷溪流边,而此处多有茶园分布,山民为扩大茶园面积、增加茶树光照以及减少其他植被对可利用资源的竞争,在春、夏季喷洒除草剂进行除草,这导致香果树幼苗大量死亡,砍伐香果树的现象也偶有发生,因此建议对香果树原生境进行保护,严禁山民砍伐香果树母树、打除草剂等现象发生;武夷山夏季和秋季阴雨天较多,香果树生境由于乔木层密度较大,树冠重叠较多,中午日均生殖构件的光照强度在12 000~14 000 Lx之间,低于其最佳光照强度,故需对香果树附近的高大乔木进行疏伐和间伐,改善其树冠的光照条件,将有利于其生殖构件的生长发育。

参考文献:

- [1] Hart S K. Spatio-Temporal Patterns of Flowering around Lake Issaqueena, SC[D]. South Carolina: Clemson University, 2015.
- [2] 罗睿,郭建军. 植物开花时间:自然变异与遗传分化[J]. 植物学报,2010,45(1):109-118.
- [3] 牟成香,孙庚,罗鹏,等. 青藏高原高寒草甸植物开花物候对极端干旱的响应[J]. 应用与环境生物学报,2013,19(2):272-279.
- [4] Ollerton J, Lack A J. Flowering phenology: an example of relaxation of natural selection? [J]. Trends in Ecology & Evolution, 1992, 7(8):274-276.
- [5] 张文辉,祖元刚,刘国彬. 十种濒危植物种群生态学特征及致危因素分析[J]. 生态学报,2002,22(9):1512-1520.
- [6] Manuel C, Molles J. Ecology, concept and applications[M]. New York: McGraw-Hill Companies, 2002,186-254.
- [7] Paris K J. Population Status and Reproductive Biology of *Clematis Morefieldii*, a Federally Endangered Plant[D]. Alabama: Auburn University, 2013.
- [8] Setsuko S, Tomaru N. The effects of plant size and light availability on male and female reproductive success and functional gender in a hermaphrodite tree species, *Magnolia stellata* [J]. Botany, 2011, 89(9):593-604.
- [9] 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.
- [10] Edens-Meier R M, Raguso R A, Westhus E, et al. Floral fraudulence: Do blue Thelymitra species (Orchidaceae) mimic *Orthrosanthus laxus* (Iridaceae)? [J]. Telopea, 2014, 17:15-28.
- [11] Gao Y, Liu H, Pei D. Morphological Characteristics and In Situ Auxin Production during the Histogenesis of Staminate Flowers in Precocious Walnut[J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 2014, 139(2):185-190.

- [12] Weber J J, C Goodwillie. 2013 Variation in floral longevity in the genus *Leptosiphon*: mating system consequences [J]. *Plant Biol* 15:220–225.
- [13] 肖宜安, 何平, 胡文海, 等. 濒危植物长柄双花木自然种群生殖构件的时空动态[J]. *应用生态学报*, 2005, 16(7): 1200–1204.
- [14] 何森, 陈士惠, 马翠青, 等. 野生及引种侧金盏花的开花物候与传粉特性[J]. *草业科学*, 2014, 31(3): 431–237.
- [15] de Dios Miranda J, Jorquera M J, Pugnaire F I. Phenological and reproductive responses of a semiarid shrub to pulsed watering[J]. *Plant ecology*, 2014, 215(7): 769–777.
- [16] Park I W, Schwartz M D. Long-term herbarium records reveal temperature-dependent changes in flowering phenology in the southeastern USA [J]. *International journal of biometeorology*, 2015, 59(3): 347–355.
- [17] Butt N, Seabrook L, Maron M, *et al.* Cascading effects of climate extremes on vertebrate fauna through changes to low-latitude tree flowering and fruiting phenology [J]. *Global change biology*, 2015.
- [18] Cortés-Flores J, Cornejo-Tenorio G, Ibarra-Manríquez G. Flowering phenology and pollination syndromes in species with different growth forms in a Neotropical temperate forest of Mexico [J]. *Botany*, 2015, 93(999): 1–7.
- [19] Huish R D, Manow M, McMullen C K. Floral Phenology and Sex Ratio of Piratebush (*Buckleya distichophylla*), a Rare Dioecious Shrub Endemic to the Southern Appalachian Mountains [J]. *Castanea*, 2015, 80(1): 1–7.
- [20] Jorgensen R, Arathi H S. Floral longevity and autonomous selfing are altered by pollination and water availability in *Collinsia heterophylla* [J]. *Annals of botany*, 2013, 112(5): 821–828.
- [21] 张文标, 金则新. 濒危植物夏蜡梅 (*Sinocalycanthus chinensis*) 的开花物候与传粉成功 [J]. *生态学报*, 2008, 28(8): 4037–4046.
- [22] Chaves ó M, Avalos G. Is the inverse leafing phenology of the dry forest understory shrub *Jacquinia nervosa* (Theophrastaceae) a strategy to escape herbivory? [J]. *International Journal of Tropical Biology and Conservation*, 2014, 54(3): 951–963.
- [23] Teixido A L, Valladares F. Temperature-Limited Floral Longevity in the Large-Flowered Mediterranean Shrub *Cistus Ladanifer* (Cistaceae) [J]. *International Journal of Plant Sciences*, 2015, 176(2): 131–140.
- [24] Moon J, Suh S S, Lee H, *et al.* The SOC1 MADS-box gene integrates vernalization and gibberellin signals for flowering in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Journal*, 2003, 35(5): 613–623.
- [25] Borovsky Y, Sharma V K, Verbakel H, *et al.* CaAP2 transcription factor is a candidate gene for a flowering repressor and a candidate for controlling natural variation of flowering time in *Capsicum annuum* [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2015, 128(6): 1073–1082.
- [26] 张大勇. 植物生活史进化与繁殖生态学 [M]. 科学出版社, 2004, 43–61, 97–156.
- [27] 傅立国, 金鉴明. 中国植物红皮书——稀有濒危植物 (第一册) [M]. 北京: 科学出版社. 1992, 568–569.
- [28] 李铁华, 周佑勋, 段小平, 等. 香果树种子休眠和萌发的生理特性 [J]. *中南林学院学报*, 2004, 24(2): 82–84.
- [29] 康华靖, 陈子林, 周钰鸿, 等. 濒危植物香果树种子萌发及幼苗生长动态的比较 [J]. *中南林业科技大学学报*, 2011, 31(1): 32–37.
- [30] Li J M, Jin Z X. Genetic structure of endangered *Emmenopterys henryi* Oliv. based on ISSR polymorphism and implications for its conservation [J]. *Genetica*, 2008, 133(3): 227–234.
- [31] Du J C, Jing D L, Chen F J, *et al.* 6 Kinds of Isozymes after Long-term Subculture of *Emmenopterys henryi* Oliv. [J]. *Agricultural Science & Technology*, 2010, 11(5): 22–27.
- [32] 郭连金, 林国卫, 徐卫红, 等. 武夷山香果树自然种群生殖构件特性研究 [J]. *西北林学院学报*, 2011, 26(4): 18–22.
- [33] Picketing C M. Variation in flowering parameters Within and among five species of Australian Alpine *Ranunculus* [J]. *Austr J Bot*, 1995, 43: 103–112.
- [34] 祖元刚, 袁晓颖. 白桦的开花时间及生殖构件的数量与树龄和树冠层次的关系 [J]. *生态学报*, 2000, 20(4): 673–677.
- [35] Pigliucci M. Ecology and evolutionary biology of *Arabidopsis* [J]. *The Arabidopsis book/American Society of Plant Biologists*, 2002, 1–20.
- [36] Sten? ien H K, Fenster C B, Kuittinen H, *et al.* Quantifying latitudinal clines to light responses in natural populations of *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae) [J]. *American Journal of Botany*, 2002, 89(10): 1604–1608.
- [37] Hammad I, TIENDEREN P H. Natural variation in flowering time among populations of the annual crucifer *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant Species Biology*, 1997, 12(1): 15–23.
- [38] Hendry A P, Day T. Population structure attributable to reproductive time; isolation by time and adaptation by time [J]. *Molecular ecology*, 2005, 14(4): 901–916.
- [39] 边才苗, 金则新, 李钧敏. 濒危植物七子花的生殖构件特征 [J]. *西北植物学报*, 2005, 25(4): 756–760.
- [40] 陈波, 达良俊, 宋永昌. 常绿阔叶树种栲树开花物候动态及花的空间配置 [J]. *植物生态学报*, 2003, 27(2): 249–255.
- [41] 柴胜丰, 韦霄, 蒋运生, 等. 濒危植物金花茶开花物候和生殖构件特征 [J]. *热带亚热带植物学报*, 2009, 17(1): 5–11.
- [42] 程喜梅. 国家重点保护植物香果树传粉生物学研究 [D]. 郑州: 河南农业大学, 2008.