

植物生殖物候研究进展

刘志民 蒋德明

(中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110016)

摘要 概述了植物生殖物候的近期研究趋势、研究内容和研究进展。近十几年,生殖物候研究体现了从物种尺度到群落尺度、由野外观察到模拟实验、从孤立研究到关联研究过渡的趋势。主要研究内容包括:(1)特定植物的生殖物候;(2)群落尺度的生殖物候;(3)生殖物候与系统发生的关系;(4)生殖物候的可塑性;(5)生殖物候对气候变化的响应;(6)生殖物候与动物食源供应的关系;(7)生殖物候与花粉过敏症的关系;(8)生殖物候与植物保护和植被管理的关系。控制实验和长期观测将在未来研究中占有重要地位,以植物多样性保护和退化生态系统恢复为目的的研究将趋于增多,有关温带植物和草本植物以及特殊生态系统的研究将得到进一步加强,群落尺度的研究将继续增多。

关键词 物种,群落,系统发生,可塑性,气候变化,动物食源,花粉过敏,生物保护,植被管理,控制实验

文章编号:1000-0933(2007)02-1233-09 中图分类号:Q945 文献标识码:A

Progress in the study of plant reproductive phenology

LIU Zhi-Min, JIANG De-Ming

Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China

Acta Ecologica Sinica 2007, 27(2): 1233 ~ 1241.

Abstract : Trends, contents and progress in the study of plant reproductive phenology in recent years were briefly reviewed. According to literature, the study on plant reproductive phenology in recent years has been characterized by the shifts from the species level to the community level, from field observation to manipulation, from monotone exploration to synthesis. The contents are mainly as: (1) phenological traits of some species; (2) community-wide phenology patterns; (3) phylogenetic constraints on plant reproductive phenology; (4) phenological plasticity; (5) responses of plant reproductive phenology to climatic variations; (6) relationship between plant reproductive phenology and availability of animal foods; (7) relationship between plant reproductive phenology and allergy to a given pollen; and (8) relationship between plant reproductive phenology and biological conservation, and vegetation management. Manipulation and long-term observation would be extensively applied in the future study. Studies with respect to biodiversity conservation and restoration of degraded ecosystems would be progressively increased. Studies regarding temperate zones, herbaceous species and some particular ecosystems such as arid lands and sand dunes would be in progress, and more studies on community level would be reported.

Key Words : species level; community level; phylogenesis; plasticity; climatic change; availability of animal foods; allergy to pollens; biological conservation; vegetation management; manipulation

基金项目 国家教育部资助项目

收稿日期 2005-12-28; 修订日期 2006-07-18

作者简介 刘志民(1965~)男,内蒙古敖汉人,博士,研究员,主要从事干旱区恢复生态学和植物生态学研究. E-mail: zmliu@iae.ac.cn

Foundation item :The project was financially supported by State Ministry of Education

Received date 2005-12-28; **Accepted date** 2006-07-18

Biography :LIU Zhi-Min, Ph. D., Professor, mainly engaged in restoration of degraded environment and plant ecology in the arid zone. E-mail: zmliu@iae.ac.cn

物候学研究周而复始的自然现象,通常研究植物和动物的生命循环对季节和气候的响应。植物生殖物候研究主要探讨植物生殖现象包括花芽绽放、开花、结实、种子传播等的发生规律,了解植物生殖与各种生物和非生物环境的关系,掌握植物适应和进化途径,从事植物保护和植被管理。近些年,生殖物候研究取得了很多重要进展。本文概述了近十几年植物生殖物候的研究趋势和研究进展,旨在为相关研究提供信息。

1 植物生殖物候的研究内容

尽管目前以种为单元的生殖物候研究报道很多^[1-3],但以群落为单元的研究报道也很丰富。生态学家对热带稀树草原^[4]、热带富树干草原^[5]、热带半干旱低矮疏林^[6]、热带雨林^[7]、热带阔叶落叶林^[8]、温带雨林^[9]、季雨林^[10]、多刺丛林和多刺灌丛^[11]、热带次生灌丛^[12]等群落类型的生殖物候格局做了专门探讨。

传统物候研究以观察为主。为了揭示物候现象与其它要素特别是气候要素的关系,控制实验在近些年被广泛引入物候学研究领域^[13-17]。

生殖物候与其它生物现象关系的研究在近些年表现活跃。在物种尺度,探讨了生殖物候与花性^[18]、植物形态^[19]、交配系统^[20]等的关系。在群落尺度,探讨了生殖物候与传粉和传播方式^[8, 21, 22]、植物生活型^[5, 23, 24]、根系形态^[25]等的关系。此外,还探讨了生殖物候与系统发生的关系^[26-28]、生殖物候可塑性^[29, 30]、生殖物候与动物食源供应的关系^[31]、生殖物候与植物保护的关系^[32]。

近十几年的植物生殖物候研究主要包括如下方面:(1)特定植物的生殖物候;(2)群落尺度的生殖物候;(3)生殖物候与系统发生的关系;(4)生殖物候的可塑性;(5)生殖物候对气候变化的响应;(6)生殖物候与动物食源供应的关系;(7)生殖物候与花粉过敏症的关系;(8)生殖物候与植物保护和植被管理的关系。

2 植物生殖物候的研究进展

2.1 特定植物的生殖物候研究

本方面研究旨在揭示特定植物的生殖物候特点、生殖物候与其它生物现象的关系、生殖物候与物种适应的关系。

不同植物完成生殖所用时间不同。从授粉到种子形成,高山植物挪威虎耳草(*Saxifraga oppositifolia*)需要70~80 d,而石竹科卷耳属植物*Cerastium uniflorum*需要40 d^[33]。很多植物在1a的特定时间开花,并体现单花、个体和种群在始花期、开花持续期等方面的差异。长柄双花木单花期为6~7 d,个体花期为49~55d,种群花期为63~71 d^[34]。海榄雌(*Avicennia marina*)的单花期为2~5 d,种群花期为2~4周^[35]。植物可能集中开花也可能分散开花。长柄双花木有2个多月的开花期,体现“大量集中开花”的开花模式^[34]。相反,假叶树(*Ruscus aculeatus*)具有7个月的开花期,体现“持续开花模式”^[2]。姜科的一些物种既能体现持续开花模式,又能体现种群内高度的开花不一致性^[36]。

生殖物候与花性别有关,但具体关系因物种不同而表现差异。Case和Barrett^[18]发现,生长在澳大利亚西部的*Wurmbea dioica*的雌株花朵维持时间长,雄株和雌雄同株植株为了加强花粉传播则断续开花并维持花粉囊断续开裂。Espirito-Santo等^[37]发现,雌雄异体灌木*Baccharis dracunculifolia*的雄株比雌株开花早。

生殖物候与植物形态有关。在已研究的物种中,高大植株开花偏早。北美夏季1年生植物*Lobelia inflata*^[38]、高山龙胆(*Gentianella germanica*)^[39]、仙人掌科植物*Pilosocereus lanuginosus*、*Stenocereus griseus*和*Subpilocereus repandus*^[27]、2年生兼生植物*Arabis laevigata*^[19]等都是植株越大,开花越早。长叶车前(*Plantago lanceolata*)的高大植物开花早、结实早,且结实时段长^[40]。

生殖物候与交配系统有关。对于能自花授粉的百合科胡麻花属植物*Heloniopsis orientalis*,异交率因花期推迟而增加,自交率相应下降^[20]。Kelly^[41]对北美温带夏季1年生植物*Chamaecrista fasciculata*的研究表明,父本对其生殖物候没有影响,但母本的遗传特性影响生殖物候特性。

开花和结果物候具有多代效果,即同一植物存在不同世代间的物候差异。例如,30个不同世代的长叶车前家族在初始开花和初始结实期上具有明显差异^[40]。

生殖物候彼此间可能具有相关性。在同一多年生草本植物长叶车前植株上,晚成熟的种子比早成熟的

种子发芽快^[40]。北美夏季 1 年生半边莲属植物 *Lobelia inflata* 的花的出现与成熟果实的出现呈正相关关系,但这种关系也受到两个因素影响:首先就特定的花而言,开花越早,果实需要的发育时间越长;第二,不同个体间的果实发育时间差异明显^[38]。柚 (*Tectona grandis*) 的结实力低与早花相关^[42]。只要雪一融化,高山植物挪威虎耳草就能开花。这种植物所以能开花早,是因为它在上一年就几乎完成花芽分化,在春天富含用于开花和新梢形成的脂类物质^[33]。

2.2 群落尺度的生殖物候研究

群落尺度的生殖物候研究旨在揭示群落尺度的生殖物候格局、群落生殖物候与生物和非生物因素的关系、生殖物候与群落适应的关系。

评价群落物候的周期性、同步性是群落物候研究的最基本内容。周期性既显示年际特征又显示季节特征。群落中的植物可能在 1 年内多次开花、1 年开 1 次花、多年开 1 次花,更有甚者以 3~10 a 为周期统一开花 (General flowering)。植物的开花和结果往往与雨季和干季的分化有关,一些群落或群落中的物种倾向干季开花或结果,也有一些倾向雨季开花或结果,还有一些倾向在干雨季过渡期开花或结果。在澳大利亚北部的热带稀树草原,大多数植物都在每年大体相同的时间开花,难见一年多次或持续的开花和结果现象,并且在干季的中晚期以及干雨季过渡期达到开花高峰。由于繁殖活动在干季晚期达到峰值,大多数植物的果实成熟和种子传播在雨季开始前就能发生^[4]。巴西富树干草原群落的开花和结果表现明显的季节性^[5]。巴西的卡廷加群落 (热带半干旱低矮疏林) 雨季结果植物偏多^[6]。东南亚的热带雨林具有“统一开花现象”,不同植物会以超过一年的周期无季节地同步开花,蔓延几千公里,涉及不同科别和不同生活型的几百种植物^[43]。依据开花时间和开花频度可将其中植物分成 4 种类型:统一开花型,以 3~10 a 的不规则周期大量开花,占 35%,多年开花型,占 19%,1a 开花型,占 13%,1a 多次开花型,占 5%^[7]。印度热带阔叶落叶林在年降水量 1100 mm 地段开花频率在干季达到高峰,在年降水量 600 mm 地段开花频率在雨季达到高峰。结实频率在雨季晚期到干季早期之间达到高峰,结实比降水大致滞后 2 个月。稀有植物在干季开花较早,而多度大的植物主要在雨季开花^[8]。智利温带雨林年度的开花和结果都呈单峰格局,部分植物在种群和个体尺度呈现双峰格局。一些植物全年都形成花和果实,但大部分植物在春天和夏天开花。与开花相比,结实的季节性较差,变异性大^[9]。澳大利亚雨季雨林和干季雨林的开花期都集中在雨季,但结果期的峰值却相差 3~4 个月^[10]。南美洲北部委内瑞拉的多刺丛林和多刺灌丛,树木和高大灌木在干季结束时开始开花,并在整个雨季中延续。树木和高大灌木在每个月都结实,但果实成熟只发生在干季和雨季初期。与多刺丛林比,多刺灌丛年度间生殖物候的同步性更明显^[11]。香港热带次生灌丛的生殖物候具有高度的季节性,年际差异很小。开花高峰在 5 月份,结实高峰在 12 月份/1 月份^[12]。

群落尺度的生殖物候与传粉和后代传播方式密切相关。传粉者共享假说认为享有相同传粉者的植物会错开开花时间以便减少开花时间的种间重叠,从而将无效授粉或对授粉者的竞争降至最低^[44]。在印度的热带阔叶落叶林,鸟媒植物明显在干季开花,风媒植物主要在雨季开花,虫媒植物在年降水量 1100 mm 地段不表现季节性,但在年降水量 600 mm 地段在雨季开花。动物传播的植物在年降水量 1100 mm 地段在雨季结实,其他方式传播后代的植物不表现明显的结实季节性^[8]。一个局地植物区系研究显示,生物传粉植物开花物候更宽泛,风媒植物开花更早,但两种传粉类型的开花持续期无差异^[22]。在巴西的卡廷加群落,雨季结果植物多为动物传播植物,干季结果植物多为风力传播植物^[6]。类似的趋势也在巴西富树干草原出现。在干季,当传播体更易传播时,风力传播和自我传播的植物结实的比例高。在雨季,当果实能够长时间保持吸引力时,动物传播的植物达到结果高峰^[5]。有人发现,在某温带植物群落,借助蚂蚁传播的植物要比借助其它传播媒介传播的植物开花期平均早 5.6 周,结实期平均早 7.1 周^[21]。在菲律宾的亚高山雨林中,风力传播和重力传播的植物结实期延长^[45]。在东南亚的低山森林,结实的季节性与温带候鸟的季节动态高度相关^[46]。

群落尺度的生殖物候与植物生活型有关,木本植物与草本植物的生殖物候常常体现差别。Batalha 和 Martins^[5]发现巴西富树干草原草本植物和木本植物的开花和结果格局间有差异。木本植物主要在干季晚期

和雨季早期开花,但草本植物主要在雨季晚期开花。Bhat 和 Murali^[24]对热带湿雨林林下植被的研究表明,灌木和藤蔓植物(Liana)在雨季前出现明显的开花和结果高峰,而攀缘植物(Climbers)和草本植物则在雨季后出现高峰。在巴西东南的半落叶林,木本藤蔓植物和草本藤蔓植物的开花格局不同。前者有两个开花高峰:一个小峰处于从雨季朝干季过渡的3月份,一个主峰处于从干季朝雨季过渡的10月份。后者的开花高峰在4月份。木本藤蔓植物具有高度的结实季节性,峰值出现在干季晚期即7~8月份。草本藤蔓植物的结实季节性弱些,在3月份有个弱峰^[23]。在巴西对分布在同区的豆科植物的研究表明,与灌木和乔木植物相比,草本植物的生殖物候更易受降水变化的影响^[47]。

有报道表明生殖物候与根系形态有关。在墨西哥中部半干旱灌丛,普通根系灌木(根深0~1 m)及浅根系肉质矮高位芽植物在雨季开花和结果,地下水湿生灌木和浅根系肉质高位芽植物在雨季前开花和结果,普通根系灌木全年开花和结果,普通根系半肉质灌木雨季后开花和结果^[25]。

叶的物候与生殖物候的关联性很复杂。印度热带雨林树木的开花高峰与落叶/展叶期相吻合^[48]。温带落叶阔叶树尤其那些花早熟、果实在早夏成熟的物种,其叶物候和生殖物候在一个生长季内关联微弱。对于果实在晚夏和秋天成熟的植物,展叶和开花由于共同响应于早春的逐渐升温而表现相关性,但展叶和果实成熟间的相关性不大。只有秋季结实的树木落叶和果实成熟正相关^[49]。

生殖物候与太阳辐射水平有关。菲律宾亚高山雨林中的肉质果植物结实高峰期受太阳辐射强度影响^[45]。*Spondias mombin*的生殖物候同步性也可能受太阳辐射波动的影响^[50]。

生殖物候与温度有关。年温范围与地中海海草植物的生殖物候密切关联^[51]。*Posidonia oceanica*总是于9月份在浅水层开花,在11月份在15m深水以下开花。*Cymodocea nodosa*总在达到冬季最低温度以后开花。*Zostera noltii*总在7月开花。对于高山龙胆,组织发生(Histogenesis)时的低温导致种子和果实发育期的明显推迟。在极端寒冷年份,果实发育非常晚,在冬季来临前,有很多植株只有位于茎秆顶端的果实能够成熟^[59]。不同植物对温度的敏感性不一样。两种高山苔草*Carex curvula*和*C. firma*在高海拔区的物候过程都强烈依赖于积雪融化期。前者在日均温超过5~6℃时就马上开花,后者却无明显的温度阈值^[52]。热量关系能够用于反映黄蓟(*Centaurea solstitialis*)的生殖物候。在7月和10月份间出土的植株需要大约1240℃的积温使50%的植株出现花芽,另外分别需额外的500℃和300℃的积温实现开花和传播瘦果^[44]。豆科植物*Cytisus multiflorus*,*C. striatus*和*Retama sphaerocarpa*的开花持续时间与温度负相关^[1]。

生殖物候受降水影响。干季晚期的短暂降雨可能触发南美洲北部多刺丛林和多刺灌丛的开花并保证花期同步性^[11]。Diaz等^[53]发现,落叶树种*Erythrina velutina*、半落叶树种*Croton heliaster*和常绿树种*Capparis odoratissima*的生殖物候由间歇性降水驱动。降水也极可能是仙人掌植物花芽形成的促动因素。但是分布在同一地区的不同植物对降水的响应不同。*Pilosocereus lanuginosus*在降雨后立即发芽,但*Stenocereus griseus*在降雨后的2~3周内表现负响应,要么花芽退化、要么停止花芽形成,*Subpilocereus repandus*则在降雨后的一个月无任何响应^[27]。长而干及短而湿的季节都利于亚高山植物*Potentilla pulcherrima*的迅速繁殖^[7]。在巴西对分布在同区的豆科植物的研究表明,分布区宽泛的植物在雨季或雨季刚刚结束时生产的成熟种子最多^[47]。

2.3 生殖物候与系统发生的关系研究

如果生殖物候受系统发生制约,那么同科或同属的植物将具有类似的生殖物候,物候现象将发生在一年的相同时间或季节。很多学者探讨了生殖物候与系统发生的关系^[26-28,54,55]。

生殖物候有时与系统发生高度相关。*Picea rubens*和*P. mariana*及其杂种间具有高度的生殖物候相似性^[28]。

但是,对有些植物,开花和结果物候并不受发生系统制约。巴西大西洋雨林中的7种茜草科植物在开花持续期、初始开花期和开花同步性上都有显著差异。它们在结实高峰期和结实格局上也存在差异^[55]。同一地区的2种仙人掌科植物*Subpilocereus repandus*和*Stenocereus griseus*的花芽绽放和开花期有81%重叠,但后

者的花芽绽放和开花要比前者早一个月以上^[27]。生长在澳大利亚北部热带稀树草原中的两种桉树 *Eucalyptus miniata* 和 *E. tetradonta* 在主要物候事件包括花芽出现、开花和种子脱落的高峰期上差 2 ~ 8 周。*E. miniata* 种子的大量脱落出现在早期雨季降水出现前的一个月,而 *E. tetradonta* 种子的大量脱落正好与早期雨季降水出现期一致^[54]。

2.4 植物生殖物候的可塑性研究

植物生殖物候的可塑性反映了植物生殖对环境变化的适应能力,具有大的可塑性自然适应能力强。一些植物种并不表现明显的生殖物候可塑性。尽管热带森林和热带稀树草原环境条件不同,但处于这两种植被类型中的 *Plathymentia reticulata* 种群却表现了类似的物候行为,彼此间只存在 10% 的差异^[56]。不同岛屿上的 *Spondias mombin* 的种群在开花和结果上表现了高度的同步性,即使在不同年份也是如此^[50]。

但有些植物表现了较强的生殖物候可塑性。热带树种 *Spondias mombin* 的开花个体比例因不同的岛屿、年份、树木大小而表现差异^[50]。在温室条件下,对于北美夏季 1 年生植物 *Lobelia inflata*,频繁浇水的植株比不频繁浇水的植株开花早^[58]。在一个特定纬度上,海榄雌的健壮植株在每年的开花几乎同步。但对于位于不同纬度的种群,当纬度差小于 2° 时,种群间的差异普遍存在,位于低纬度的种群开花早。此外,树木个体开花的年度差异大^[55]。对于高山毛茛 *Ranunculus adoneus*,在积雪融化晚的冰蚀碗的中心部位的植物要比冰雪融化早的冰蚀碗边缘部位的植物早开花 3 ~ 4 周^[29]。由于高山毛茛的开花时间完全由冰雪消融时间控制,因此相邻的种群从物候上展示出分批开花的连续系列^[57]。沙丘先锋植物 *Scaevola plumieri* 的生殖物候与沙丘部位高度相关,位于水边沙丘朝陆面的植株平均物候期要早 34 d^[50]。在 5 种毛茛属植物中, *Ranunculus auricomus*、*R. bulbosus* 和 *R. acris* 的物候表现明显的地点差异。且单花的寿命不一样,即使对同一物种也是如此。对 *R. acris* 和 *R. bulbosus*,最早和最晚开放花朵的持续时间可达到中期开放花朵的两倍多,但对 *R. flammula*,情况恰好相反^[26]。林下雌雄异株植物 *Mallotus philippensis* 的生殖物候因光强不同而表现差异^[58]。当光照变弱时,苋 (*Amaranthus retroflexus*) 的生殖期推迟^[59]。高温和短日照推迟了半毛菊 (*Crupina vulgaris*) 春夏季出苗植株的花期^[44]。

不同物候阶段表现的可塑性可能不一样。对大豆的研究表明,土壤干旱胁迫强度和并不影响开花,但土壤干旱胁迫强度的增加使结实期线性推迟,果实成熟期提早^[60]。

2.5 生殖物候对气候变化的响应研究

对于全球气候变化,人们首先关注的是气候变暖。对温度变化的不同物候响应可能改变不同物种间的竞争能力以及它们的生态和保护,对群落结构和生态系统功能产生影响^[61]。许多植物和动物通过改变与春天的到来和秋天的开始相关的同步活动适应变暖带来的生长季加长^[62]。全球变暖将导致高海拔区植物群落物候的迅速变化,并在很大程度上由冰雪融化的时间变化调控^[15]。

El Nino 和 La Nina 现象如何影响生殖物候是研究气候变化与植物生殖物候响应的内容之一。在菲律宾高山雨林的研究表明,El Nino 和 La Nina 现象并不直接影响物候事件的发生和同步性^[45]。

二氧化碳升高具有物候效应,既可能加速生殖也可能推迟生殖。在温室实验中,对于处理了 60 ~ 80 d 的幼龄植物,二氧化碳浓度升高加速了 *Centaurea jacea* 和 *Betonica officinalis* 的花芽发育^[63]。在二氧化碳升高的环境中,冬生短命植物非洲雏菊 (*Dimorphotheca pluvialis*) 的生殖期推迟^[64]。但二氧化碳浓度升高对黑麦草属的 *Lolium perenne* 和白车轴草 (*Trifolium repen*) 的生殖影响并不强^[16]。

虽然紫外线增强影响生殖物候,但紫外线增强对不同海拔植物的作用不一样。当 UV-B 增加时,源于紫外线强度本身很高的高海拔区的植物会提前进入繁殖。生长在 UV-B 很强的环境中的植物可能发展或维持了生殖物候方面的机制以便在高 UV-B 环境中维持生产能力^[13]。在二氧化碳浓度正常时升高的 UV-B 刺激冬生短命植物非洲雏菊的生殖^[64]。

植物生殖物候具有气候变化的指示作用。在意大利中部对油橄榄 (*Olea europaea*) 进行的 22 a 调查表明,如果用 1 月 1 日到开花完成日期的积温(日最大、最小和平均)衡量气候趋势,则油橄榄开花是气候变化

的优秀指征^[65]。

2.6 生殖物候与动物食源供应的关系研究

植物生殖物候关系到动物的繁衍。因为花蜜、果实等是动物的食物,花蜜和果实的多少决定着动物食物的供应水平,或盈余,或供需平衡,或亏缺。乳草属植物的繁殖物候与蝴蝶繁衍的关系^[66]、结种物候与马达加斯加狐猴食源的关系都有过专门报道^[67]。在巴西亚马逊河流域的森林中,灵长类动物在一年的大部分时间主要以成熟果肉为食,但在干季当结实树木的密度和成熟果实的多度达到低谷时,它们只能采集花蜜、未成熟种子、嫩叶等作为果实^[61]。

2.7 生殖物候与花粉过敏症的关系研究

了解花粉季节的开始时间对具有患某种花粉过敏症的人非常重要。物候研究与大气生物学结合能揭示生殖物候与空气中花粉数量的关系,也能揭示花粉从花粉囊中脱落的时间与其在大气中的浓度的关系。Jato 等^[68]研究了西班牙 *Quercus* 物种不同物候期的冷热需求,探讨了开花期与空气中花粉出现期的同步性关系。

2.8 生殖物候与植物保护和植被管理关系研究

由于气候变化和人类干扰,生物多样性丧失和土地退化已经成为极受关注的生态环境问题。濒危植物和特有植物保护、生态系统管理现在已经成为最重要的生态学研究领域。生殖物候研究能为植物保护和植被管理服务。

植物生殖物候认识是生物保护的重要保证。在自然条件下, *Erythrina falcata* 的花中只有 1% 能够座果^[6]。沙丘先锋植物 *Scaevola plumieri* 有很多花梗,每个花梗上都有很多花芽,但能发育成成熟果实的却很少^[60]。在印度高止山脉南部中海拔湿润森林中的林下植物中,特有植物的开花高峰出现在干季和雨季之后,而非特有植物的开花高峰出现在干季。特有植物的结实高峰出现在干季,而非特有植物的开花高峰出现在雨季^[62]。

植物生殖物候与植被管理和恢复的关系已在很多研究中涉及,例如, Frenedozo^[69]研究了复垦地自然植被生殖的季节性, Roche 等^[4]研究了北美黄蓟的生殖物候与火灾、放牧和植物竞争的关系。生殖物候与草地生态系统的植被组成关系密切。花期持续时间、种子萌发时间、种子脱落时间等物候学特性影响放牧草地植物群落结构^[70]。在地中海地区,放牧导致了在放牧季节来临前便能开花的植物的多度增加^[71]。在中国科尔沁地区的草甸草原,无论在长期放牧利用还是在长期割草利用方式下,始花期和果实始成熟期晚的植物的频度和多度都趋于减少,而且过度自由放牧比连续割草更不利于始花期和果实始成熟期晚的植物的繁衍^[72]。

3 植物生殖物候研究展望

3.1 植物生殖物候研究面临的挑战

植物生殖物候是植物生殖生态学的一个重要方面^[73]。尽管已经得到系统研究,但这一领域的研究还面临诸多挑战。

生殖物候的规律性及其调控机制还有待深入研究。近些年的新发现不断涌现这一事实表明本领域研究尚有潜力,进一步的研究将进一步加深人们对生殖物候的认识。

虽然现有研究报道涉及了众多生物群落,但总体看关于热带的报道多于关于温带的报道,关于木本植物的报道多于关于草本植物的报道。草本植物的生殖物候研究需要加强。

有关植物生殖物候与生物和非生物要素关系的理论的普适性尚待检验。众多的研究(尤其群落尺度的研究)结论都是通过研究特定对象概括提炼的,是否适用于其它对象尚不清楚。另外,很多研究结论都是基于短期(多数不超过 3a)研究归纳的,它们与通过长期研究所归纳的结论是否吻合也需做进一步探讨。

3.2 植物生殖物候研究展望

在未来一段时间,植物生殖物候研究将表现这样几个趋势:

(1)从研究方法看,控制实验将被越来越多地应用到植物生殖物候研究,长期观测将越来越多。

(2)从研究内容看,基于植物多样性保护和退化生态系统恢复的物候观测将趋于增多,基于植物物候对

全球气候变化响应的研究将在相当长的时间内作为生殖物候研究的主流,植物与各种生物和非生物要素的关系研究、以及植物物候规律形成机制的研究将得到进一步开展。

(3)从研究范畴上看,有关温带植物和草本植物的研究将增多,有关特殊生态系统如干旱生态系统、沙丘生态系统、盐渍化生态系统的植物生殖物候研究将进一步加强,群落尺度的研究将进一步增多。

References :

- [1] Rodriguez-Riano T, Ortega-Olivencia A, Devesa J A. Reproductive phenology in three Genisteae (Fabaceae) shrub species of the Mediterranean Region. *Nordic Journal of Botany*, 1999, 19 (3): 345—354.
- [2] Martinez-Palle E, Aronne G. Flower development and reproductive continuity in Mediterranean *Ruscus aculeatus* L. (Liliaceae). *Protoplasma*, 1999, 208: 58—64.
- [3] Etcheverry A V, Aleman C E T. Reproductive biology of *Erythrina falcata* (Fabaceae: Papilionoideae). *Biotropica*, 2005, 37: 54—63.
- [4] Williams R J, Myers B A, Eamus D, *et al.* Reproductive phenology of woody species in a north Australian tropical savanna. *Biotropica*, 1999, 31: 626—636.
- [5] Batalha M A, Martins F R. Reproductive phenology of the cerrado plant community in Emas National Park (central Brazil). *Australian Journal of Botany*, 2004, 52: 149—161.
- [6] Griz L M S, Machado I C S. Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in caatinga, a tropical dry forest in the northeast of Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 2001, 17: 303—321.
- [7] Sakai S, Momose K, Yumoto T, *et al.* Plant reproductive phenology over four years including an episode of general flowering in a lowland dipterocarp forest, Sarawak, Malaysia. *American Journal of Botany*, 1999, 86: 1414—1436.
- [8] Murali K S, Sukumar R. Reproductive phenology of a tropical dry forest in Mudumalai, southern India. *Journal of Ecology*, 1994, 82 (4): 759—767.
- [9] Smithramirez C, Armesto J J. Flowering and fruiting patterns in the temperate rain forest of Chiloe, Chile—ecologies and climatic constraints. *Journal of Ecology*, 1994, 82: 353—365.
- [10] Ramirez N. Reproductive phenology, life-forms and habitats of the Venezuelan Central Plain. *American Journal of Botany*, 2002, 89: 836—842.
- [11] Delampe M G, Bergeron Y, Mcneil R, *et al.* Seasonal flowering and fruiting patterns in tropical semiarid vegetation of northeastern Venezuela. *Biotropica*, 1992, 24: 64—76.
- [12] Corlett R T. Reproductive phenology of Hongkong shrubland. *Journal of Tropical Ecology*, 1993, 9: 501—510.
- [13] Ziska L H, Teramura A H, Sullivan J H. Physiological sensitivity of plants along an elevational gradient to UV-B radiation. *American Journal of Botany*, 1992, 79: 863—871.
- [14] Roche C T, Thill D C, Shafii B. Prediction of flowering in common crupina (*Crupina vulgaris*). *Weed Science*, 1997, 45: 519—528.
- [15] Price M V, Waser N M. Effects of experimental warming on plant reproductive phenology in a subalpine meadow. *Ecology*, 1998, 79: 1261—1271.
- [16] Wagner J, Luscher A, Hillebrand C, *et al.* Sexual reproduction of *Lolium perenne* L. and *Trifolium repens* L. under free air CO₂ enrichment (FACE) at two levels of nitrogen application. *Plant Cell and Environment*, 2001, 24: 957—965.
- [17] Stinson K A. Natural selection favors rapid reproductive phenology in *Potentilla pulcherrima* (Rosaceae) at opposite ends of a subalpine snowmelt gradient. *American Journal of Botany*, 2004, 91: 531—539.
- [18] Case A, Barrett S C H. Floral biology of gender monomorphism and dimorphism in *Wurmbea dioica* (Colchicaceae) in Western Australia. *International Journal of Plant Sciences*, 2004, 165: 289—301.
- [19] Bloom T C, Baskin J M, Baskin C C. Ecological life history of the facultative woodland biennial *Arabis laevigata* variety *laevigata* (Brassicaceae): reproductive phenology and fecundity. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 2002, 129: 29—38.
- [20] Morinaga S I, Tsuji K, Sakai S. Consequences of differences in flowering date on seed production in *Heloniopsis orientalis* (Liliaceae). *American Journal of Botany*, 2003, 90: 1153—1158.
- [21] Oberrath R, Bohning-Gaese K. Phenological adaptation of ant-dispersed plants to seasonal variation in ant activity. *Ecology*, 2002, 83: 1412—1420.
- [22] Bolmgren K, Eriksson O, Linder H P. Contrasting flowering phenology and species richness in abiotically and biotically pollinated angiosperms. *Evolution*, 2003, 57: 2001—2011.
- [23] Morellato P C, LEitao H F. Reproductive phenology of climbers in a Southeastern Brazilian forest. *Biotropica*, 1996, 28: 180—191.
- [24] Bhat D M, Murali K S. Phenology of understorey species of tropical moist forest of Western Ghats region of Uttara Kannada district in South India.

Current Science ,2001 ,81 :799 — 805.

- [25] Pavon N P , Briones O. Phenological patterns of nine perennial plants in an intertropical semi-arid Mexican scrub. *Journal of Arid Environments* , 2001 ,49 :265 — 277.
- [26] Steinbach K , Gottsberger G. Phenology and pollination biology of 5 *Ranunculus* species in Giessen , central Germany. *Phyton- Annales Rei Botanicae* ,1994 ,34 :203 — 218.
- [27] Petit S. The reproductive phenology of three sympatric species of columnar cacti on Curacao. *Journal of Arid Environments* ,2001 ,49 :521 — 531.
- [28] Major J E , Mosseler A , Johnsen K H , *et al.* Reproductive barriers and hybridity in two spruces , *Picea rubens* and *Picea mariana* , sympatric in eastern North America. *Canadian Journal of Botany-revue Canadienne de Botanique* ,2005 ,83 :163 — 175.
- [29] Galen C , Stanton M L. Consequences of emergence phenology for reproductive success in *Ranunculus adoneus* (Ranunculaceae). *American Journal of Botany* ,1991 ,78 :978 — 988.
- [30] Knevel I C , Lubke R A. Reproductive phenology of *Scaevola plumieri* ; a key coloniser of the coastal foredunes of South Africa. *Plant Ecology* , 2004 ,175 :137 — 145.
- [31] Peres C A. Composition , density , and fruiting phenology of arborescent palms in an Amazonian terra-firme forest. *Biotropica* ,1994 ,26 :285 — 294.
- [32] Krishnan R M. Reproductive phenology of endemic understorey assemblage in a wet forest of the Western Ghats , south India. *Flora* ,2004 ,199 :351 — 359.
- [33] Wagner J , Teng G. Embryology of 2 high-mountain plants , *Saxifraga oppositifolia* and *Cerastium uniflorum* , in relation to phenology. *Flora* , 1993 ,188 :203 — 212.
- [34] Xiao Y A , He P , Li X H. The flowering phenology and reproductive features of the endangered plant *Disanthus cercidifolius* var. *longipes* H. T. Chang (Hamamelidaceae). *Acta Ecologica Sinica* ,2004 ,24 :14 — 21.
- [35] Clarke P J , Myerscough P J. Floral biology and reproductive phenology of *Avicennia marina* in southeastern Australia. *Australian Journal of Botany* , 1991 ,39 :283 — 293.
- [36] Sakai S. Reproductive phenology of gingers in a lowland mixed dipterocarp forest in Borneo. *Journal of Tropical Ecology* ,2000 ,16 :337 — 354.
- [37] Espirito-Santo M M , Madeira B G , Neves F S , *et al.* Sexual differences in reproductive phenology and their consequences for the demography of *Baccharis dracunculifolia* (Asteraceae) , a dioecious tropical shrub. *Annals of Botany* ,2003 ,91 :13 — 19.
- [38] Kelly C A. Reproductive phenologies in *Lobelia inflata* (Lobeliaceae) and their environmental control. *American Journal of Botany* ,1992 ,79 :1126 — 1133.
- [39] Wagner J , Mitterhofer E. Phenology , seed development , and reproductive success of an alpine population of *Gentianella germanica* in climatically varying years. *Botanica Acta* ,1998 ,111 :159 — 166.
- [40] Lacey E P , Roach D A , Herr D , *et al.* Multigenerational effects of flowering and fruiting phenology in *Plantago lanceolata*. *Ecology* ,2003 ,84 :2462 — 2475.
- [41] Kelly C A. Quantitative genetics of size and phenology of life-history traits in *Chamaecrista fasciculata*. *Evolution* ,1993 ,47 :88 — 97.
- [42] Palupi E R , Owens J N. Reproductive phenology and reproductive success of teak (*Tectona grandis* L. F.). *International Journal of Plant Sciences* ,1998 ,159 :833 — 842.
- [43] Sakai S. General flowering in lowland mixed dipterocarp forests of South-east Asia. *Biological Journal of the Linnean Society* ,2002 ,75 :233 — 247.
- [44] Sakai S. Phenological diversity in tropical forests. *Population Ecology* ,2001 ,43 :77 — 86.
- [45] Hamann A. Flowering and fruiting phenology of a Philippine submontane rain forest : climatic factors as proximate and ultimate causes. *Journal of Ecology* ,2004 ,92 :24 — 31.
- [46] Kimura K , Yumoto T , Kikuzawa K. Fruiting phenology of fleshy-fruited plants and seasonal dynamics of frugivorous birds in four vegetation zones on Mt. Kinabalu , Borneo. *Journal of Tropical Ecology* ,2001 ,17 :833 — 858.
- [47] Madeira J A , Fernandes G W. Reproductive phenology of sympatric taxa of *Chamaecrista* (Leguminosae) in Serra do Cipo , Brazil. *Journal of Tropical Ecology* ,1999 ,15 :463 — 479.
- [48] Sundarapandian S M , Chandrasekaran S , Swamy P S. Phenological behaviour of selected tree species in tropical forests at Kodayar in the Western Ghats , Tamil Nadu , India. *Current Science* ,2005 ,88 :805 — 810.
- [49] Lechowicz M J. Seasonality of flowering and fruiting in temperate forest trees. *Canadian Journal of Botany-revue Canadienne de Botanique* ,1995 ,73 :175 — 182.
- [50] Adler G H , Kielipinski K A. Reproductive phenology of a tropical canopy tree , *Spondias mombin*. *Biotropica* ,2000 ,32 :686 — 692.
- [51] Bula M C , Mazzella L. Reproductive phenology of the Mediterranean seagrasses *Posidonia oceanica* , *Cymodocea nodosa* , and *Zoster noltii*. *Aquatic*

Botany ,1991 ,40 :343 — 362.

- [52] Wagner J , Reichegger B. Phenology and seed development of the alpine sedges *Carex curvula* and *Carex firma* in response to contrasting topoclimates. Arctic Antarctic and Alpine Research ,1997 ,29 :291 — 299.
- [53] Diaz M , Granadillo E. The significance of episodic rains for reproductive phenology and productivity of trees in semiarid regions of northwestern Venezuela. Trees-structure and Function ,2005 ,19 :336 — 348.
- [54] Setterfield S A , Williams R J. Patterns of flowering and seed production in *Eucalyptus miniata* and *E. tetradonta* in a tropical savanna woodland , northern Australia. Australian Journal of Botany ,1996 ,44 :107 — 122.
- [55] SanMartin-Gajardo I , Morellato L P C. Inter and intraspecific variation on reproductive phenology of the Brazilian Atlantic forest Rubiaceae : ecology and phylogenetic constraints. Revista de Biologia Tropical ,2003 ,51 :691 — 698.
- [56] Goulart M F , Lemos J P , Lovato M B. Phenological variation within and among populations of *Plathymentia reticulata* in Brazilian Cerrado , the Atlantic Forest and transitional sites. Annals of Botany ,2005 ,96 :445 — 455.
- [57] Stanton M L , Galen C , Shore J. Population structure along a steep environmental gradient :Consequences of flowering time and habitat variation in the snow buttercup ,*Ranunculus adoneus*. Evolution ,1997 ,51 :79 — 94.
- [58] Shukla R P , Pandey U N. On the productive phenology and sex-ratio of *Mallotus philippensis* muell-arg. Current Science ,1991 ,61 :354 — 356.
- [59] McLachlan S M , Murphy S D , Tollenaar M , et al. Light limitation of production and variation in the allometric relationship between reproductive and vegetative biomass in *Amaranthus retroflexus* (redroot pigweed). Journal of Applied Ecology ,1995 ,32 :157 — 165.
- [60] Foroud N , Mundel H H , Saindon G , et al. Effect of level and timing of moisture stress on soybean plant development and yield components. Irrigation Science ,1993 ,13 :149 — 155.
- [61] Fang X Q , Yu W H. Progress in the studies on the phenological responding to global warming. Advance in Earth Sciences ,2002 ,17 :714 — 719.
- [62] Morby R J , Hartz-rubin J S , Verbrugge M J. Phenological responses in maple to experimental atmospheric warming and CO₂ enrichment. Global Change Biology ,2003 ,9 :1792 — 1801.
- [63] Rusterholz H P , Erhardt A. Effects of elevated CO₂ on flowering phenology and nectar production of nectar plants important for butterflies of calcareous grassland. Oecologia ,1998 ,113 :341 — 349.
- [64] Wand S J E , Midgley G F , Musil C F. Growth , phenology and reproduction of an arid-environment winter ephemeral *Dimorphotheca pluvialis* in response to combined increases in CO₂ and UV-B radiation. Environmental Pollution ,1996 ,94 :247 — 254.
- [65] Orlandi F , Ruga L , Romano B , et al. Olive flowering as an indicator of local climatic changes. Theoretical and Applied Climatology ,2005 ,81 :169 — 176.
- [66] Bartholomew C S , Yeagan K V. Phenology of milkweed (Asclepiadaceae) growth and monarch (Lepidoptera : Nymphalidae) reproduction in Kentucky and ovipositional preference between common and honeyvine milkweed. Journal of the Kansas Entomological Society ,2001 ,74 :211 — 220.
- [67] Hemingway C A. Morphology and phenology of seeds and whole fruit eaten by Milne-Edwards' sifaka , *Propithecus diadema edwardsi* , in Ranomafana National Park , Madagascar. International Journal of Primatology ,1996 ,17 :637 — 659.
- [68] Jato V , Rodriguez-Rajo F J , Mendez J , et al. Phenological behaviour of *Quercus* in Ourense (NW Spain) and its relationship with the atmospheric pollen season. International Journal of Biometeorology ,2002 ,46 :176 — 184.
- [69] Frenedoza R D C. Plant reproductive phenology and dispersal patterns after natural regeneration in a limestone mining spoil banks. Brazilian Archives of Biology and Technology ,2004 ,47 :261 — 271.
- [70] McIntyre S , Lavorel S , Landsberg J , et al. Disturbance response in vegetation-towards a global perspective on functional traits. Journal of Vegetation Science ,1999 ,10 :621 — 630.
- [71] Hadar L , Noy-Meir I , Perevolotsky A. The effect of shrub clearing and grazing on the composition of a Mediterranean plant community :functional groups versus species. Journal of Vegetation Science ,1999 ,10 :673 — 682.
- [72] Liu Z M , Yan Q L , Ma J L , et al. Relationships between plant reproductive phenology and the frequency and abundance of perennial species in the meadow of Horqin Steppe , China. Acta Ecologica Sinica ,2006 ,26 (3) :773 — 779.
- [73] Su Z X , Zhang S L , Zhong Z C. Advances in plant reproductive ecology. Chinese Journal of Ecology ,1998 ,17 :39 — 46.

参考文献 :

- [34] 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性. 生态学报 ,2004 ,24 :14 ~ 21.
- [61] 方修琦 , 余卫红. 物候对全球变暖相应的研究综述. 地球科学进展 ,2002 ,17 :714 ~ 719.
- [72] 刘志民 , 闫巧玲 , 马君玲 , 等. 生殖物候与草甸草地多年生植物的消长. 生态学报 ,2006 ,26 (3) :773 ~ 779.
- [73] 苏智先 , 张素兰 , 钟章成. 植物生殖生态学研究进展. 生态学杂志 ,1998 ,17 :39 ~ 46.