

濒危植物夏蜡梅 (*Sinocalycanthus chinensis*) 的 开花物候与传粉成功

张文标, 金则新*

(台州学院生态研究所, 浙江临海 317000)

摘要:野外定点观测了夏蜡梅在 3 个群体的开花物候进程, 分别计算了结实率和结籽率, 并分析了始花日和开花同步性等开花物候指数对其传粉成功的影响, 还进一步从个体水平分析了开花时间对传粉成功的影响。结果如下: 夏蜡梅的花期在 5 月上旬到 6 月下旬, 开花物候参数在不同群体间存在较明显的差异, 而各群体的开花进程均呈明显的“单峰型”, 且开花同步性高, 为“大量开花模式”。群体内各开花物候参数与传粉成功相关性不明显; 群体间开花物候参数中的始花日和开花中值日与结实率呈极显著的负相关, 终花日与结实率和结籽率分别呈极显著和显著的负相关。个体水平不同开花时间对结实率有着显著影响 ($F = 15.960, df = 3, P < 0.01$), 而对结籽率影响不大 ($F = 2.358, df = 3, P = 0.073$)。相同海拔高度小生境不同对夏蜡梅的传粉成功影响不大, 但不同海拔高度对夏蜡梅的传粉成功影响显著。作为一种濒危物种, 夏蜡梅这种“集中开花模式”可以吸引更多的传粉昆虫, 有助于其获得更多的传粉成功, 但增加了其花粉在个体内及邻近个体间的传递, 不利于花粉在群体间的扩散, 而导致了一定程度的自交和近交衰退, 这可能是夏蜡梅群体遗传变异性低、遗传分化明显及濒危的一个原因。

关键词:夏蜡梅 (*Sinocalycanthus chinensis*); 开花物候; 传粉成功; 大明山

文章编号: 1000-0933(2008)08-4037-10 中图分类号: Q14, Q948 文献标识码: A

Flowering phenology and pollination success of an endangered plant *Sinocalycanthus chinensis*

ZHANG Wen-Biao, JIN Ze-Xin*

Ecology Institute of Taizhou University, Linhai, Zhejiang 317000, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(8): 4037 ~ 4046.

Abstract: The variations in flowering phenology and pollination success of *Sinocalycanthus chinensis* were investigated in a field survey, which was carried out on the Daming Mountain, Zhejiang Province, China. Three populations of *S. chinensis* were chosen. Population A (523 m a. s. l.) was in the edges of broad-leaved forests. Population B (520 m a. s. l.) and population C (840 m a. s. l.) were located in the broad-leaved forest. For these three populations, 26, 21 and 25 individuals were randomly marked in 2006 before flowering, respectively. Flowering and fruiting per plant were monitored weekly. Flowering onset, median flowering date, and ending flowering date were recorded. Then phenology index and synchrony index were calculated. We analyzed the difference in flowering phenology between three populations, the correlation matrix between phenological parameters, the effect of flowering time on the pollination success, the correlation between phenological parameter and pollination success, and the difference in pollination success between three

基金项目: 浙江省自然科学基金资助项目 (Y504220)

收稿日期: 2007-02-13; 修订日期: 2008-04-09

作者简介: 张文标 (1981 ~), 男, 浙江省台州市人, 硕士生, 主要从事植物生态学研究. E-mail: zhangwb0918@163.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jzx@tzc.edu.cn

Foundation item: The project was financially supported by Zhejiang Provincial Natural Science Foundation of China (No. Y504220)

Received date: 2007-02-13; **Accepted date:** 2008-04-09

Biography: ZHANG Wen-Biao, Master candidate, mainly engaged in plant ecology. E-mail: zhangwb0918@163.com

populations. The results were as follows:

The flowering duration of *S. chinensis* populations spanned from early May to late June. Temporal patterns of flowering of *S. chinensis* were very similar at the population level, with a well-defined peak and marked synchrony.

Within each population, the phenological parameters showed no correlation with fruit set and seed set. But among populations, onset and median flowering date had significantly negative correlation with fruit set. Ending flowering date had significantly negative correlation with fruit set and the correlation was extremely significant for seed set. Flowering time conferred a marked impact on fruit set ($F = 15.960$, $df = 3$, $P < 0.01$) at the individual level of *S. chinensis*, but not on the seed set ($F = 2.358$, $df = 3$, $P = 0.073$).

Although population A and population B appeared at similar altitudes, habitat types had different effects on flowering phenology but not on pollination success. Population C from the higher altitude had significantly lower pollination success, as compared with populations A and B from lower altitude.

As an endangered species, *S. chinensis* exhibited a so-called “Mass-flowering” pattern, thereby increasing the pollination success of individuals and the dispersal of pollens within and/or among individuals. This phenomenon does not seem to facilitate to disperse pollens among populations and would pose, to some extent, self-mating and inbreeding depression, thereby leading to low genetic variability, high genetic differentiation. These traits may, to a larger extent, explain why *S. chinensis* is readily endangered.

Key Words: Daming mountain; flowering phenology; pollination success; *Sinocalycanthus chinensis*

近年来,植物开花物候研究受到了越来越多地关注,因为开花物候的变异会影响花粉流动^[1]、交配格局^[2,3],进而影响植物的传粉成功及适合度^[1,2,4]。开花物候的研究可以提供植物群体功能节律、多样性和繁育方面的信息,利于物种遗传资源的保护和资源管理^[5~7]。

生物的物候是由遗传和环境因子控制的。由于受气候、生境破碎化、物种密度、捕食者的影响^[2,8~10],开花物候的变异存在于各种不同的空间尺度中。如:Tarasjv 研究 *Iris pumila* 自然群体的开花物候发现,开花物候在差异生境(contrasting habitat)(全光和遮荫)和微生境(microsite)中差异显著^[11];Blionis 等对风铃草属(*Campanula*)9个物种的研究发现,随海拔梯度的变化,群体的开花持续时间和花寿命也发生持续的变化^[12];Olsson 等对多年生草本植物 *Lythrum salicaria* 不同纬度的群体研究发现,随着纬度变化不同群体间的开花物候存在显著的差异^[13]。

开花物候与各种生态因子之间的相互作用对传粉成功是很重要的,如在早期和晚期的开花会因为缺少有效的传粉者而不能有效结实^[14],迟开的花会遭受更恶劣的环境^[15];因为增加了传粉者的访问频率、更高的花粉贡献-沉积(donation-deposition)速率、更多的配偶选择、更高的异交潜力和更多地种子躲避捕食等,植物个体开花同步性高要比开花同步性低具更高的适合度^[8]。特别是在受干扰的生境中,植物的开花同步性被看作是控制果实形成和调节异交水平的一个辅助因子^[2],是影响植物群体传粉成功的重要因子^[9]。

夏蜡梅(*Sinocalycanthus chinensis* Cheng et S. Y. Chang)为蜡梅科(Calycanthaceae)夏蜡梅属(*Sinocalycanthus* Cheng et S. Y. Chang)的落叶灌木,现仅分布在浙江省临安市和天台县的狭小范围内,野生资源十分有限^[16],为国家2级保护植物。目前,已对夏蜡梅的生态生物学^[17]、花芽分化及雄配子体发育^[18]、群落学^[16]以及遗传多样性^[19]等方面进行了研究,但有关夏蜡梅的生殖物候研究未见报道。

通过对夏蜡梅开花物候和传粉成功的观察研究,以期获得:(1)夏蜡梅自然群体的开花物候信息;(2)开花物候指数与传粉成功的相关性;(3)个体水平下不同开花时间对传粉成功的影响;(4)不同群体之间开花物候和传粉成功的差异等方面的信息,为进一步了解该物种的生殖特性和今后相应管理、保育策略的制定提供必要的基础资料。

1 材料与方法

1.1 材料

夏蜡梅花两性,花大而艳丽,单花顶生,无香味和花蜜,为虫媒花,花期在5~6月份。夏蜡梅果实为蒴果,成钟状下垂,成熟后蒴果顶端开裂,开口向下,种子主要靠重力散播。夏蜡梅生长于海拔470~1200m的中山地带,在较荫蔽湿润的环境中生长旺盛,更新良好,以溪沟两旁的沟谷地段及常绿阔叶林下较为集中,常成为常绿阔叶林下木层的优势种及次生灌丛的主要建群种^[16]。

1.2 群体概况

浙江省临安市大明山为夏蜡梅主要分布区之一,该分布区气候属亚热带季风气候,具体已有报道^[16,19]。在大明山溪坑涧的山谷中根据海拔和生境的差异选取了3个夏蜡梅群体:群体A,海拔523m,坡向NW70°,为人工砍伐地,夏蜡梅较集中地分布在林缘、林窗,受光条件好,伴生树种有枫香(*Hamamelidaceae formosana* Hance)、青钱柳(*Cyclocarya paliurus* (Batal.) Iljinsk)、盐肤木(*Rhus chinensis* Mill.)等;群体B,海拔520m,坡向NW70°,夏蜡梅较随机地分布在阔叶林林下,群体B与群体A位于沟谷的同侧,两群体相距30m,中间有一突出的坡地相隔,主要伴生树种有枫香、青钱柳、盐肤木、青冈(*Cyclobalanopsis glauca* (Thunb.) Oerst)等;群体C,海拔840m,坡向EN40°,夏蜡梅较随机地分布在阔叶林林下,主要伴生树种有香果树(*Emmenopterys henryi* Oliv.)、鹿角杜鹃(*Rhododendron latoucheae* Franch.)、木荷(*Schima superba* Gardn. et Champ.)、枫香等。

1.3 试验设计

2006年4月,在大明山3个群体中根据夏蜡梅分布的实际情况,进行了随机地取样并标记,所选取的个体包括了不同大小的个体,各群体中样株的个体数及特征见表1。

表1 夏蜡梅标记个体的特征

Table 1 The characters of the sampled individuals

群体 Population	面积 Area(m ²)	夏蜡梅株丛数 Cluster number	标记个体数 Individual number	标记个体高度 Height(m)	标记个体冠幅 Crown size(m ²)	标记个体根萌枝数 Sucker number
A	5000	>100	26	1~3	0.8~6	3~12
B	10000	>100	21	1.55~5	1.68~15	2~10
C	21000	>200	25	1.6~4.3	2.55~20	1~7

在开花前,每周对所标记的植株进行观察。在整个开花期间,每周对全株开花与结果进行观察记录。计算所有个体的结实率:成熟果实数/总的开花数;在果实开裂之前摘取所有的果实统计结籽率:发育种子数/胚珠数。为了从个体水平上检验不同开花时间对传粉成功的影响,以周为单位,分别计算个体的结实率和结籽率。

对于每个夏蜡梅个体分别计算以下开花物候指数:始花日(onset)(第一朵花开的日期)、开花中值日(median flowering day)(该植株50%花开的日期)^[20]、终花日(end date)(最后一朵花开的日期);相对开花强度(Relative flowering intensity)(某植株的相对开花强度等于该植株开花中值日产生的花数与该群体中植株在其开花高峰日产生的单株最大花数之比)^[21]、个体总花期长度(Flowering duration)(第一朵花开到最后一朵花开的时间)和平均花期长度;平均开花振幅(mean flowering amplitude)(单位时间的开花数,用花数·株⁻¹·d⁻¹表示)^[4]。

以上指数均在个体和群体的水平进行描述,个体水平的物候指数以所标记的全部个体的平均值计算,其中始花日指第一个植株开花日期;群体水平则分别为:5%的个体数开花时视为始花,50%的个体达到开花高峰期时视为群体的开花高峰期,95%的植株开花结束时视为群体花期结束^[22]。

开花同步性指数(flowering synchrony index (X_i))^[22]:

$$X_i = \left(\frac{1}{n-1} \right) \left(\frac{1}{f_i} \right) \sum_{j=1}^n e_{j \neq i}$$

式中, e_{ij} 表示个体 i 和 j 花期重叠时间(d) ($j \neq i$), f_i 表示个体 i 开花的总时间(d), n 表示群体中个体总数。当个体的开花时间完全重叠时 $X = 1$; 当个体的开花时间完全错开时 $X = 0$ 。一个群体中所有个体 X 的平均值为一个群体的开花同步性指数。在计数时间时, 选择 2006 年 5 月 1 日为第 1 天(计为 1), 2006 年 5 月 2 日为第 2 天(计为 2), 以此类推。

1.4 数据统计

使用 One way ANOVA 检验了不同群体之间的开花物候的差异, 并对不同开花物候指数作了 Pearson 相关性分析; 在用 One way ANOVA 分析个体开花时间对传粉成功的影响之前, 先对数据进行 $\arcsine \sqrt{A}$ 转化^[23] (因为第 5 周只有极少数个体开花, 且没有结实, 因此没有参与统计分析); 分别对开花物候指数与传粉成功作了线性回归分析^[4]; 最后用 One way ANOVA 分析了不同群体之间传粉成功的差异。选用的统计工具为 SPSS11.5 软件包, 作图由 Origin 6.0 完成。

2 结果与分析

2.1 开花物候描述

2.1.1 开花振幅与相对开花强度分析

由图 1 可知, 夏蜡梅 3 个群体的开花进程都呈单峰曲线, 群体 A 和 C 在第 1 个星期里花开放的速度最快, 之后开花数逐渐下降。与相同海拔高度的群体 A 相比, 群体 B 的高峰出现较迟, 但其花期结束最早。群体 C, 由于其海拔较高, 始花日明显滞后于低海拔群体。大明山夏蜡梅总群体的开花进程也呈明显的单峰型, 峰值出现在 5 月下旬。总的来看, 夏蜡梅的花期并不长, 在 1 个半月左右。

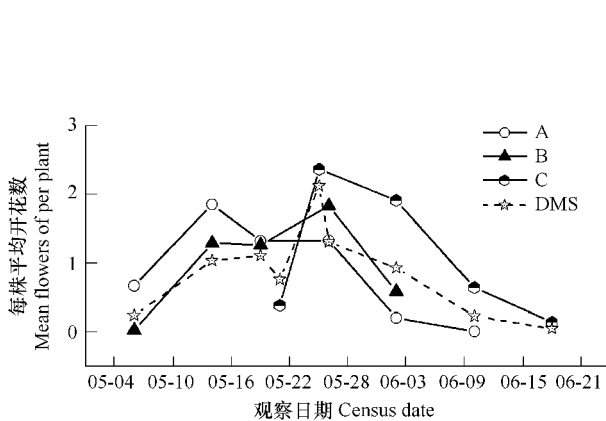


图 1 夏蜡梅开花振幅曲线

Fig. 1 Flowering amplitudes for the *Sinocalycanthus chinensis*

A、B、C 分别代表 3 个不同的群体, DMS 代表总群体(下同)

A, B and C represent three different plots respectively, DMS represented the population of Daming Mountain (the same below)

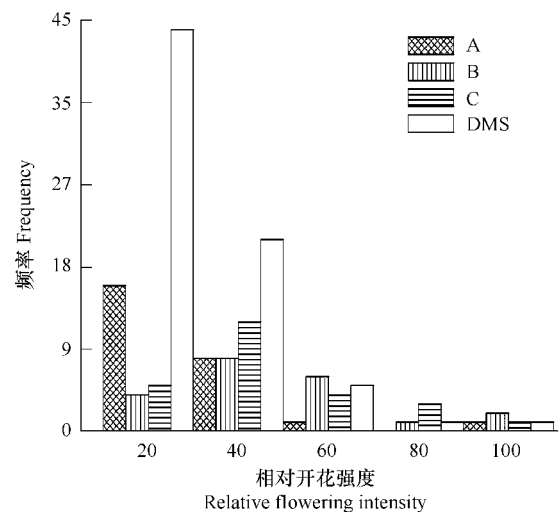


图 2 对应于相对开花强度值的夏蜡梅个体开花频率分布

Fig. 2 Frequency distributions of individual plants of *Sinocalycanthus chinensis* with respect to relative flowering intensity

夏蜡梅 3 个群体及总群体个体相对开花强度结果见图 2。从中可知, 在群体水平及总群体水平上, 夏蜡梅个体开花强度频率主要集中分布在较低的相对开花强度处, 分布峰值均出现在 20% ~ 40% 之间, 表明大多数夏蜡梅个体具低的相对开花强度。

2.1.2 群体内个体开花物候变异分析

3 个群体夏蜡梅个体的开花物候参数变异见图 3 和表 2。可知, 总花数和平均开花振幅的均值均以群体 A 最大, 群体 C 最小; 同步性指数也以群体 A 最大, 但群体 B 最小; 而花期持续时间则以群体 C 最大, 群体 A 最小。

比较各开花物候参数的变异系数可知, 除同步性指数和花期持续时间之外, 均以群体 A 的变异最大; 群

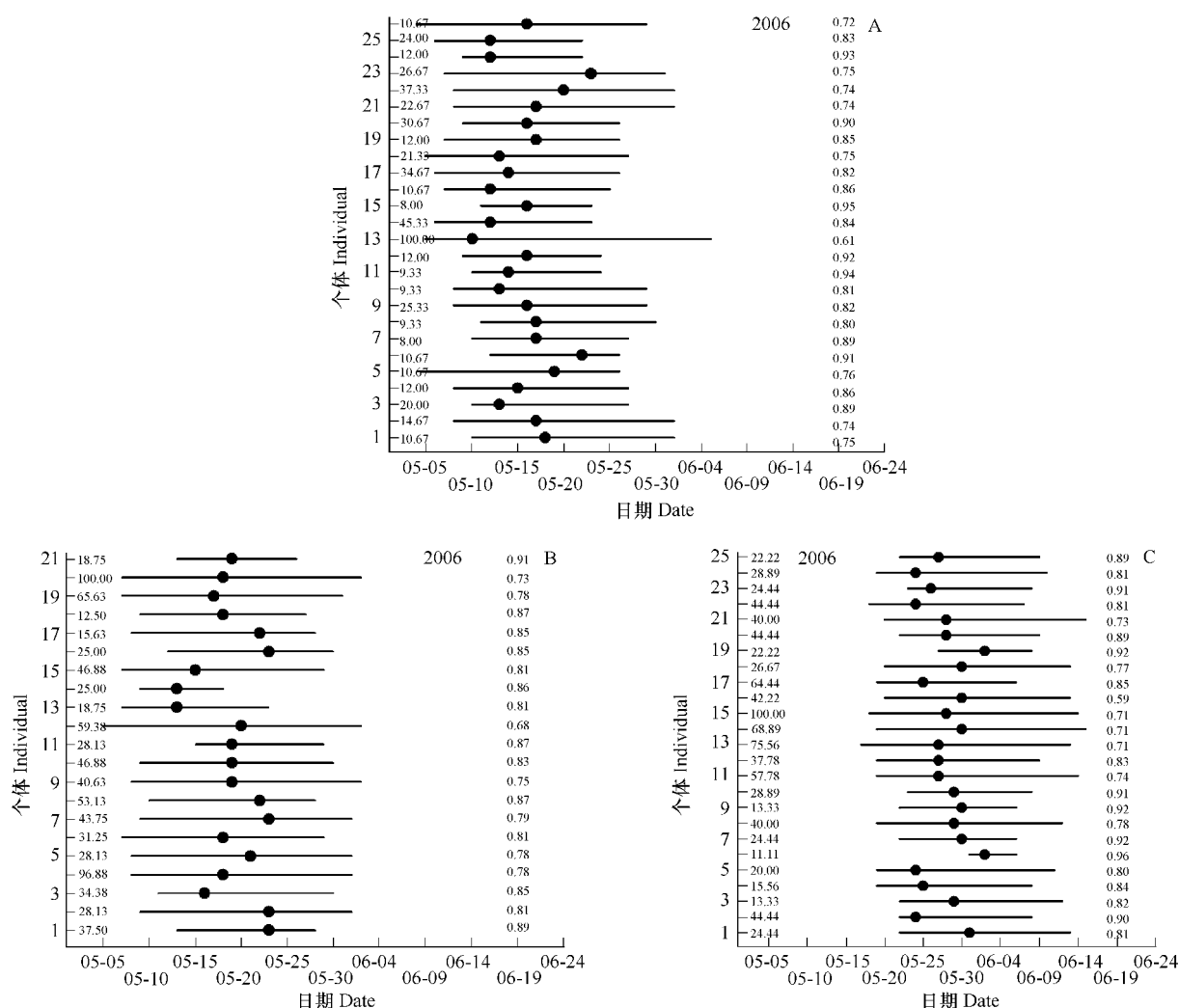


图3 不同群体夏蜡梅个体花期持续时间、始花日、终花日和开花中值日

Fig. 3 Plots showing individual variation among plants of *Sinocalycanthus chinensis* in flowering duration and onset, end days, and median in three plots of Daming mountain, 2006

实心圆点为开花中值日;左边的值为个体相对开花强度,右边的值为个体的开花同步性指数 Solid dot showed the flowering median date; Values to left were relative flowering intensities, and values to the right were flowering synchrony indices

体 B 各开花物候参数中的始花日、终花日和开花中值日的变异较群体 C 大,其它均相对最小。

2.1.3 群体间开花物候的变异分析

3 个群体夏蜡梅个体的开花物候特征见图 3。进一步的统计分析表明,群体 A、B 在个体始花日和终花日上明显早于群体 C ($F = 189.751$, $df = 2$, $P < 0.01$; $F = 117.603$, $df = 2$, $P < 0.01$),而海拔高度相同生境不同的群体 A 和 B 之间的差异均不显著;3 个群体之间个体开花中值日都存在显著的差异,其中以群体 A 最早,群体 B 次之,第 3 是群体 C ($F = 113.373$, $df = 2$, $P < 0.01$);而个体平均开花数 ($F = 0.213$, $df = 2$, $P = 0.808$)、个体平均开花时间 ($F = 0.138$, $df = 2$, $P = 0.872$)、开花同步性 ($F = 0.017$, $df = 2$, $P = 0.983$) 和个体平均开花振幅 ($F = 0.480$, $df = 2$, $P = 0.621$) 在 3 个群体之间差异不显著。

2.1.4 开花物候指数相关性分析

相关性分析表明,个体的始花日与开花中值日和开花同步性呈极显著和显著的正相关,与个体总花数和持续时间呈显著的负相关;总花数与持续时间呈极显著的正相关,与开花同步性呈极显著的负相关;而持续时间与开花同步性呈极显著的负相关(表 3)。

2.2 开花物候对传粉成功的影响

2.2.1 群体内个体开花物候对传粉成功的影响

由表 4 可知,在各群体内,各开花物候参数对夏蜡梅的繁殖成功影响不明显,除了群体 B 中的同步性指数与结果率有显著的正相关、相对开花强与结籽率有显著的负相关外,其它均没有达到显著水平。

表 2 3 个群体夏蜡梅个体开花物候参数的均值和变异系数比较

Table 2 Comparisons of means and CV of flowering phenology of *Sinocalycanthus chinensis* in three plots

项目 Item	A		B		C	
	均值 Mean	变异系数 CV	均值 Mean	变异系数 CV	均值 Mean	变异系数 CV
总花数 Total flowers	37.462	0.788	34.905	0.604	32.320	0.657
同步性指数 Synchrony	0.822	0.102	0.818	0.069	0.821	0.109
开花振幅 Flowering amplitude	1.722	0.602	1.567	0.447	1.470	0.500
花期持续时间 Duration(d)	19.538	0.227	20.095	0.239	20.200	0.257
始花日 Onset		0.324		0.305		0.152
终花日 End date		0.136		0.129		0.076
开花中值日 Median flowering date		0.217		0.172		0.099

始花日、终花日和开花中值日的变异系数是通过将日期标准化后,得到一系列介于 0~1 之间的数值计算而得 The variation coefficient of onset, end date and median date was calculated from a series of numbers between 0~1 by standardized the date value

表 3 开花物候指数相关性分析

Table 3 The correlation analysis of different flowering phenology parameter

相关系数 Correlations coefficient	始花日 Onset	开花中值日 Median flowering date	总花数 Total number of flower	持续时间 Duration
开花中值日 Median flowering date	0.869 **			
总花数 Total number of flower	-0.253 *	-0.065		
持续时间 Duration	-0.243 *	0.045	0.654 **	
开花同步性 Synchrony	0.262 *	0.008	-0.650 **	-0.889 **

** 表示相关性极显著 Correlation is significant at the 0.01 level (2-tailed); * 表示相关性显著 Correlation is significant at the 0.05 level (2-tailed)

表 4 群体内开花物候参数对传粉成功影响的线性回归结果

Table 4 The results of linear regressions of the effects of phenological parameters on fruit set and seed set

项目 Item			始花日 Onset	终花日 End date	开花数 Total flower number	相对开花强度 Relative flowering intensity	开花中值日 Median flowering date	同步性指数 Synchrony
结果率 Fruit set	A(n=26)	R ²	0.033	0.070	0.000	0.006	0.053	0.057
		P	0.3766	0.1930	0.9477	0.7145	0.2595	0.2383
	B(n=21)	R ²	0.030	0.000	0.044	0.052	0.015	0.197
		P	0.4526	0.9407	0.3629	0.3225	0.5938	0.0438
结籽率 Seed set	C(n=25)	R ²	0.115	0.014	0.018	0.019	0.116	0.040
		P	0.0968	0.5749	0.5175	0.5162	0.0955	0.3407
	A(n=26)	R ²	0.021	0.011	0.017	0.044	0.010	0.004
		P	0.4766	0.6177	0.5291	0.3053	0.6308	0.7712
	B(n=21)	R ²	0.039	0.091	0.117	0.194	0.000	0.033
		P	0.3921	0.1840	0.1282	-0.0456	0.9289	0.4285
	C(n=25)	R ²	0.004	0.005	0.000	0.001	0.003	0.024
		P	0.7619	0.7481	0.9850	0.8722	0.8011	0.4557

2.2.3 个体不同开花时间对传粉成功的影响

夏蜡梅个体开花时间最短的为 1 周,最长的为 5 周,大部分个体开花时间在 3~4 周之间。不同时间的开

花对传粉成功有着不同的影响,其中,结实率以第 1 周最高,第 2 周开始下降,但与第 1 周没有显著差异,从第 3 周开始结实率开始显著下降($F=14.945, df=3, P<0.01$);而结籽率也以第 1 周最高,除第 1 周与第 2、3 周之间有着较显著的差异外,整体上差异不明显($F=2.475, df=3, P=0.063$)(图 4)。

2.3 群体间的开花物候参数与传粉成功的比较分析

由图 5A 可知,群体 A 的始花时间最早,到达中值日也最早。而群体 C 因为高海拔的影响,始花日、开花中值日和终花日均明显的滞后于群体 A 和群体 B。其中,高海拔群体 C 比同属阔叶林的低海拔群体 B 始花日滞后了 12d 左右,而花期持续时间延长了 3d 左右(图 5B)。开花振幅为群体 B>群体 A>群体 C(图 5C)。

对结果率和结籽率的统计分析表明,群体 A 和群体 B 结实率之间没有差异,而群体 A、B 与群体 C 的结实率之间分别存在极显著和显著的差异($F=14.945, df=2, P<0.01$),可见,低海拔群体 A、B 的结实率显著的高于高海拔群体 C。结籽率在 3 个群体间总体的差异不显著($F=2.279, df=2, P=0.081$),而进一步的多重比较表明,群体 B 与群体 C 之间存在显著的差异(图 5D)。相比 3 个群体,结实率和结籽率均以群体 C 最差,而群体 A 和群体 B 之间不存在明显差异。

2.2.2 群体间个体开花物候对传粉成功的影响

由表 5 可知,在群体间夏蜡梅开花物候参数中的始花日与结实率呈极显著的负相关,终花日与结实率、结籽率分别呈极显著和显著的负相关。此外,开花中值日与结实率也呈极显著的负相关。其他的物候参数与结实率、结籽率之间均不存在明显的相关性。

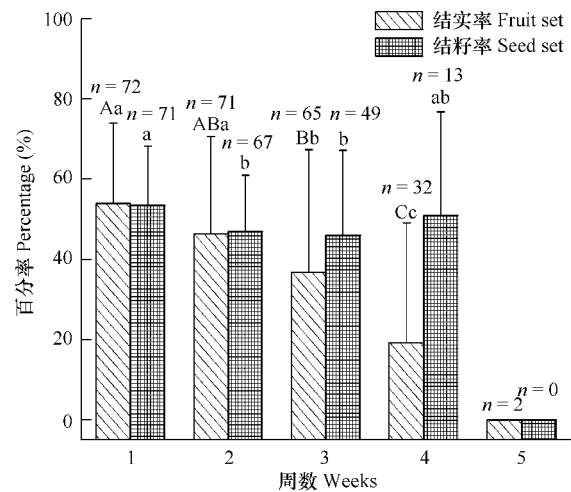


图 4 个体不同开花时间传粉成功的差异分析

Fig. 4 Difference analysis of the pollination success in different flowering time at individual level

柱状图上端不同大、小写字母分别表示差异显著水平为 0.01 和 0.05; n 为个体数(下同) The different capital and small letters above the bars meant significant different at 0.01 and 0.05 level, respectively; n was individual number (the same below)

表 5 群体间开花物候参数对传粉成功影响的线性回归结果

Table 5 The results of linear regressions of the effects of phenological parameters on fruit set and seed set of intrapopulation of *Sinocalycanthus chinensis*

项目 Item	结实率 Fruit set (n = 72)		结籽率 Seed set (n = 72)	
	R ²	P	R ²	P
始花日 Onset	0.179	-0.0002	0.041	0.0898
终花日 End date	0.160	-0.0005	0.073	-0.0220
开花数 Total flower number	0.001	0.7608	0.007	0.4830
相对开花强度 Relative flowering intensity	0.016	0.2958	0.021	0.2264
开花中值日 Median flowering date	0.209	-0.0001	0.033	0.1253
同步性指数 Synchrony	0.003	0.6253	0.001	0.8333

3 讨论

夏蜡梅群体的开花进程曲线呈正偏性(图 1),这意味着始花比终花更具突然性^[12],这种开花进程也存在较多其他物种中^[12,21],被认为可以增加传粉者对植物体的鉴别力及植物体对传粉者的吸引力,因为传粉者可能会连续的访问那些已知的开花个体,即使开始谢花也是如此^[24]。夏蜡梅群体的相对开花强度频率主要分布在较低的相对开花强度处,表明夏蜡梅只有少数的个体呈现强烈开花,这与 Buide 对多年生草本 *Silene acutifolia*^[20] 和 Herrera 对 26 种海岸灌木^[21] 的研究结果相似,但与濒危落叶灌木长柄双花木 (*Disanthus cercidifolius* var. *longipes*) 不同,该种表现出了高、低两种开花强度的分异趋势^[22]。相对开花强度被认为是植

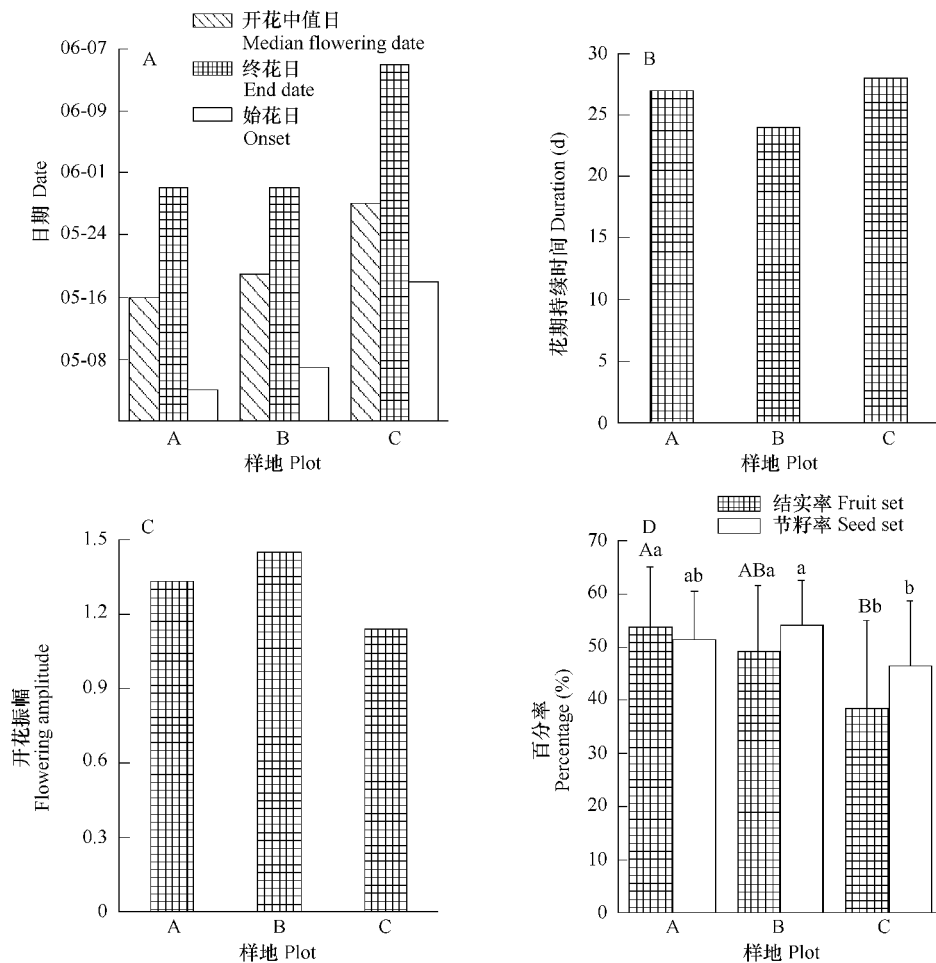


图5 不同群体开花物候与传粉成功差异

Fig. 5 Phenology and the difference of pollination success in three plots of *Sinocalycanthus chinensis*

①Median flowering date; ②End date; ③Onset

物花资源空间分布的一个参数^[20],且会影响花粉的运动^[25]。

个体的开花物候(开花持续时间和开花强度格局)常在两个极端之间变化。一个极端是物种具“集中开花模式(mass-flowering)”,个体每天或一个星期左右产生大量新的花^[6]。另一个极端是物种具有“持续开花模式(steady-state)”,群体中的个体基本上每天或几个星期产生少量新的花^[26]。夏蜡梅3个群体的物候曲线表现出正偏性,并具有一个明显的峰值,且群体中个体开花同步性高,表明夏蜡梅的开花属于“集中开花模式”,这种开花模式也存在于 *Silene acutifolia* 和长柄双花木中。一般认为,这种“集中开花模式”将有助于物种吸引更多的传粉昆虫,从而有利于传粉成功^[20,22]。Osada 对 25 种木本植物研究发现,相对稀少的植物物种因为没有稳定的传粉者服务,而限制其果实形成^[27]。但这种保障传粉成功的开花模式,又可能会因增加花粉在个体内和邻近个体间的传递^[28],而导致广泛的自交和近交衰退^[25]。Melampy 对 *Befaria resinosa* 研究后认为,低水平的开花可以获得一个适度的基因型组分,而大量开花可以获得更多的传粉成功^[25]。夏蜡梅作为一种濒危物种,野外的数量有限,且分布区域狭窄,但夏蜡梅个体却具较高的结果率和结籽率(图 5D),推测夏蜡梅这种“集中开花模式”可能有助于其吸引更多的传粉昆虫,有利于传粉成功。而已有的研究表明,夏蜡梅群体遗传多样性较低,即使在小的空间尺度上,群体间的遗传分化也很明显^[19],这表明夏蜡梅群体间基因流严重受阻。因此,认为夏蜡梅这种“集中开花模式”可能增加了其花粉在个体内及邻近个体间的传递,虽然有助于其获得更多的传粉成功,但不利于花粉在群体间的扩散,而导致了一定程度的自交和近交衰退,这可能是夏

蜡梅遗传变异性低、分化明显以及濒危的原因之一。

积温通常认为是决定植物体开花的主要因素,因此对于相同物种,位于高光照生境的要比低光照生境更早开花、低海拔生境的要比和高海拔生境更早开花^[11,12]。夏蜡梅群体 A 和 B 位于相同海拔,在个体水平上,群体 A 和群体 B 的始花日没有显著差异,但在群体水平上,位于高光照下的群体 A 的始花日明显早于位于林下低光照的群体 B(图 5A)。此外,高光照还显著地促进了群体 A 个体前期花开放的速度,其开花中值日要显著的早于群体 B。对比不同海拔高度生境相似的群体 C 与群体 B,海拔升高导致的温度降低明显的推迟了夏蜡梅的始花日和开花中值日,但花期持续时间延长。这与前人的研究相符,刘占林对华山新麦草(*Psathyrostachys huashanica*)的研究发现,海拔每升高 200m,传粉物候就推迟 2~3d,海拔差异超过 500m 的群体,传粉物候期就不会出现重叠^[29],Blionis 等对风铃草属(*Campanula*)9 个物种的研究发现,在属水平上海拔每升高 100m,开花时间延长 2~3d^[12]。海拔高度变化对夏蜡梅传粉物候的推迟要比华山新麦草更加明显,但没有像风铃草属物种那样,群体开花时间随海拔的增加而明显延长。夏蜡梅不同群体间开花物候差异的产生可能主要由不同光照条件及海拔高度导致的积温差异,此外,可能还与不同群体所处生境其他的环境因子的差异相关,如湿度、光周期、紫外线等,因为这些环境因子的差异也会导致个体和群体开花物候的变化^[30]。

夏蜡梅个体的结实率在不同的开花时间内存在显著的差异,越晚开放的花结实率越低,这可能与有效传粉者的减少相关。而不同开花时间的结籽率并没有显著差异,平均在 50% 左右,只达到其潜在生育力的一半,而即使在人工异花授粉处理中,结籽率(80.85%)也没有达到其潜在的生育力。因此,认为夏蜡梅种子的产生受到了一定的资源限制。在所选的 6 个开花物候参数中,在各群体内个体水平上对繁殖成功的影响基本上不明显。而在群体间个体水平上,终花日与结实率和结籽率分别呈极显著和显著的负相关,开花中值日与结实率也呈极显著的负相关。表明,在群体间个体水平上早开花更有利于传粉成功。同步性指数等其他的参数与结实率和结籽率都不存在明显的相关性。本结果与通常认为的开花同步性对传粉成功具有重要影响的结论不一致,而与 Buide^[20]、McIntosh^[4]和 Osada^[27]等学者的研究结果相一致。对比同海拔群体 A 和群体 B,不同的群体环境对夏蜡梅的开花物候有着较大的影响,但对其传粉成功没有产生明显的影响,而高海拔群体 C 由于其更恶劣的气候条件使其传粉成功明显的低于低海拔群体。

在季节性的生境中,植物的开花和结果的时间通常与气候条件相联系,并对后代的生存是最有利的^[31]。夏蜡梅花期在每年的 5~6 月份,开花高峰在 5 月中下旬。相对于其他的伴生物种,夏蜡梅的花期较早,此时其分布区的温度还较低并多雨,不利于传粉昆虫的活动,因此,“集中开放花”的开花模式可能有助于增加个体的传粉成功。同时这种开花模式也可能是导致该物种濒危的一个因素。

References:

- [1] Flanagan L B, Moser W. Flowering phenology, floral display and reproductive in dioecious, *Aralia nudicaulis* L. (Araliaceae). *Oecologia*, 1985, 68(1): 23–28.
- [2] Fuchs E J, Lobo J A, Quesada M. Effects of forest fragmentation and flowering phenology on the reproductive success and mating patterns of the tropical dry forest tree *Pachira quinata*. *Conservation Biology*, 2003, 17(1): 149–157.
- [3] Selbo S M, Snow A A. Flowering phenology and genetic similarity among local and recently introduced populations of *Andropogon gerardii* in Ohio. *Restoration Ecology*, 2005, 13(3): 441–447.
- [4] McIntosh M E. Flowering phenology and reproductive output in two sister species of *Ferocactus* (Cactaceae). *Plant Ecology*, 2002, 159(1): 1–13.
- [5] Liu Z M, Yan Q L, Ma Q 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.
- [6] Okullo J B, Hall J B, Obua J. Leafing, flowering and fruiting of *Vitellaria paradoxa* subsp. *nilotica* in savanna parklands in Uganda. *Agroforestry Systems*, 2004, 60(1): 77–91.
- [7] Bani – Aameur F. *Argania spinosa* (L.) Skeels flowering phenology. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 2002, 49(1): 11–19.
- [8] Dom nguez C A, Dirzo R. Rainfall and flowering synchrony in a tropical shrub: variable selection on the flowering time of *Erythroxylum havanense*.

- Evolutionary Ecology, 1995, 9(2): 204–216.
- [9] Herrer as-diego Y, Quesada M, Stoner K E, *et al.* Effects of forest fragmentation on phenological patterns and reproductive success of the tropical dry forest tree *Ceiba aesculifolia*. *Conservation Biology*, 2006, 20(4): 1111–1120.
- [10] English-Loeb G M, Karban R. Consequences of variation in flowering phenology for seed head herbivory and reproductive success in *Erigeron glaucus* (Compositae). *Oecologia*, 1992, 89(4): 588–595.
- [11] Tarasjev A. Flowering phenology in natural populations of *Iris pumila*. *Ecography*, 1997, 20(1): 48–54.
- [12] Blionis G J, Halley J M, Vokou D. Flowering phenology of *Campanula* on Mt Olympos, Greece. *Ecography*, 2001, 24(6): 696–706.
- [13] Olsson K, Gren J A. Latitudinal population differentiation in phenology, life history and flower morphology in the perennial herb *Lythrum salicaria*. *Journal of Evolutionary Biology*, 2002, 15(6): 983–996.
- [14] Ollerton J, Diaz A. Evidence for stabilising selection acting on flowering time in *Arum maculatum* (Araceae): the influence of phylogeny on adaptation. *Oecologia*, 1999, 119(3): 340–348.
- [15] Þórhallsdóttir T E. Flowering phenology in the central highland of Iceland and implications for climatic warming in the Arctic. *Oecologia*, 1998, 114(1): 43–49.
- [16] Xu Y L, Zhang R H, Zhou C. Study on Communities of *Calycanthus chinensis*. *Journal of Zhejiang Forestry College*, 1997, 14(4): 355–362.
- [17] Zhang H W, Weng D M, Xu R Z. Study on ecological biological properties of *Sinocalycanthus chinensis*. *Journal of Zhejiang Forestry Science and Technology*, 1997, 17(1): 15–17.
- [18] Huang J Q. The differentiation of flower bud and development of male gametophyte in *Calycanthus chinensis*. *Forest Research*, 1998, 11(4): 439–442.
- [19] Li J M, Jin Z X. High genetic differentiation revealed by RAPD analysis of narrowly endemic *Sinocalycanthus chinensis* Cheng et S. Y. Chang, an endangered species of China. *Biochemical Systematics and Ecology*, 2006, 34(10): 725–735.
- [20] Buide M L, Díaz-Peromingo J A, Guitián J. Flowering phenology and female reproductive success in *Silene acutifolia* Link ex Rohrb. *Plant Ecology*, 2002, 163(1): 93–103.
- [21] Herrera J. Flowering and fruiting phenology in the coastal shrublands of Donana, south Spain. *Vegetatio*, 1986, 68(2): 91–98.
- [22] 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(1): 14–21.
- [23] Murza G L, Davis A R. Flowering phenology and reproductive biology of *Drosera anglica* (Droseraceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2005, 147(4): 417–426.
- [24] Thomson. Skewed flowering distributions and pollinator attraction. *Ecology*, 1980, 61(3): 572–579.
- [25] Melampy M N. Flowering phenology, pollen flow and fruit production in the andean shrub *Befaria resinosa*. *Oecologia*, 1987, 73(2): 293–300.
- [26] Augspurger C K. Phenology, flowering synchrony and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica*, 1983, 15(4): 257–267.
- [27] Osada N, Sugiura S, Kawamura K. Community-level flowering phenology and fruit set: Comparative study of 25 woody species in a secondary forest in Japan. *Ecological Research*, 2003, 18(6): 711–723.
- [28] Eckhart V M. The effects of floral display on pollinator visitation vary among populations of *Phacelia linearis* (Hydrophyllaceae). *Evolutionary Ecology*, 1991, 5(4): 370–384.
- [29] Liu Z L, Song Y, Li S. Pollination phenology and an indirect estimate of gene flow in natural populations of *psathyrostachys huashanica*. *Acta Phytocologica Sinica*, 2001, 25(4): 426–430.
- [30] Neil K, Wu J G. Effects of urbanization on plant flowering phenology: A review. *Urban Ecosystem*, 2006, 9(3): 243–257.
- [31] Hamann A. Flowering and fruiting phenology of a Philippine submontane rain forest: climatic factors as proximate and ultimate causes. *Journal of Ecology*, 2004, 92(1): 24–31.

参考文献:

- [5] 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.
- [16] 徐耀良, 张若蕙, 周骋. 夏蜡梅的群落学研究. *浙江林学院学报*, 1997, 14(4): 355–362.
- [17] 张宏伟, 翁东明, 徐荣章. 夏蜡梅生态生物学特性的研究. *浙江林业科技*, 1997, 17(1): 15–17.
- [18] 黄坚钦. 夏蜡梅花芽分化及雄配子体发育. *林业科学研究*, 1998, 11(4): 439–442.
- [22] 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(1): 14–21.
- [29] 刘占林, 宋颐, 李珊, 等. 华山新麦草开花物候期观测和自然种群基因流的间接估测. *植物生态学报*, 2001, 25(4): 426–430.