

多枝怪柳春夏两季开花物候特征与生殖特性

刘家书¹, 周永萍², 施翔^{1*}, 李荣¹, 杨姗霖¹, 孟凡翔³

(1 石河子大学 农学院, 新疆石河子 832000; 2 河北农林科学院棉花研究所, 石家庄 050051; 3 石河子大学 生命科学院, 新疆石河子 832011)

摘要: 为了研究多枝怪柳的两季开花物候特征与生殖特性, 对分布于古尔班通古特沙漠南缘莫索湾荒漠区的多枝怪柳自然种群各水平的开花物候指数、开花过程中的花部特征变化和结实特性进行了观察和统计。结果表明: (1) 多枝怪柳春花期为 5 月下旬至 6 月上旬, 表现为“集中开花模式”, 夏花期为 6 月中旬至 9 月上旬, 表现为“持续开花模式”。(2) 多枝怪柳春、夏花期的群体、个体、花序和单花水平的花期持续时间分别为 14 d、10 d、3 d、1 d 和 85 d、77 d、2 d、1 d。(3) 花序水平上夏花期始花日期、开花持续时间、开花数和座果数两两之间均存在显著相关关系。(4) 两季花期间单花水平的开花进程与形态结构没有明显差异。(5) 春花期的结实率显著高于夏花期, 但两季花期结籽率差异不显著。(6) 春花期昆虫访花次数显著高于夏花期。(7) 两季花期的花粉活力没有明显差异, 春花期的柱头可授性持续时间比夏花期长。研究认为, 古尔班通古特沙漠南缘莫索湾荒漠区的生境条件恶劣, 多枝怪柳特殊的春、夏两季开花结实特性在一定程度上提高了其生殖成功的可能性, 是对特殊生境的适应性表现。

关键词: 多枝怪柳; 莫索湾荒漠区; 两季开花; 开花物候; 生殖特性

中图分类号: Q944.3; Q948.112+.4

文献标志码: A

Bi-seasonal Flowering Phenology and Reproductive Features of *Tamarix ramosissima*

LIU Jiashu¹, ZHOU Yongping², SHI Xiang^{1*}, LI Rong¹, YANG Shanlin¹, MENG Fanxiang³

(1 College of Agriculture, Shihezi University, Shihezi, Xinjiang 832000, China; 2 Institute of Cotton, Hebei Academy of Agriculture and Forestry Science, Shijiazhuang 050051, 3 College of Life Sciences, Shihezi University, Shihezi, Xinjiang 832011, China)

Abstract: Our aim is to investigate bi-seasonal flowering phenology and reproductive features of *Tamarix ramosissima*. The study was conducted in wilderness region of Mosuowan which is located at the southern edge of Gurbantunggut Desert. We observed the flowering phenology index, flower characteristics changes of the flowering course and fruit set characteristics in the wild population of *T. ramosissima*. The results showed that: (1) the spring flowering period of *T. ramosissima*, was from the late May to early June, exhibiting a “mass-flowering” pattern. The summer flowering period was from the middle June to early September, exhibiting an “extended-flowering” pattern. (2) In the spring flowering period and the summer flowering period, the flowering duration of the population, individuals, inflorescences and single flower were 14, 10, 3, and 1 d, and 85, 77, 2, and 1 d, respectively. (3) There were significant correlation among first flowering date, flowering duration, flower number and fruit number at inflorescences of the

收稿日期: 2017-05-27; 修改稿收到日期: 2017-08-08

基金项目: 国家自然科学基金 (31460183, 31660061, 31200417)

作者简介: 刘家书 (1992—), 女, 在读硕士研究生, 主要从事繁殖生态学研究。E-mail: 1004239843@qq.com

* 通信作者: 施翔, 硕士研究生导师, 主要从事繁殖生态学研究。E-mail: 2000www@163.com

summer flowering period. (4) There was no significant differences in the flowering process and morphological structure between two flowering periods. (5) The fruit rate and seed rate in spring flowering period are same higher than that in the summer flowering period, but there was no significant difference between two flowering periods. (6) Pollination times in spring flowering period is significantly higher than that in summer flowering period. (7) There was no significant differences in the pollen vitality between two flowering periods, the stigma receptivity in spring flowering period is longer than that in summer flowering period. The survival conditions in wilderness region of Mosuowan is poor, bi-seasonal flowering phenology and reproductive features of *T. ramosissima* raise the possibility of their reproductive success.

Key words: *Tamarix ramosissima*; wilderness region of Mosuowan; bi-seasonal flowering; flowering phenology; reproductive features

通常一种植物只在一年中特定的繁殖季节开花,而有些植物具有一年多季开花的特殊繁殖现象^[1]。两季开花(bi-seasonal flowering)是植物的多季开花现象中最普遍的一种存在形式,它是指植物在一个生长季节内具有两个独立的花期,或者是长期持续的花期具有两个开花高峰期,并且在整个花期内都可以产生成熟种子的现象^[2]。1935 年 Maire 提出了春花-夏花组(vernal-aestivales)的分类方式,将怪柳属植物中既有春花又有夏花的种归为一类^[3]。怪柳科是一类起源古老的木本植物类群,主要分布于旧大陆草原和荒漠地区,现已成为荒漠环境中的广布种,其对维持荒漠生态系统的生态平衡起着极其重要的作用^[4]。根据专著资料记载和我们的观察证明,大多数怪柳科植物均有每年开花 2~3 次的现象,既在春季开花,又在夏季开花^[5]。综合尹林克和刘铭庭对怪柳属植物的研究结果,发现无叶怪柳(*Tamarix aphylla*)、密花怪柳(*T. arceuthoides*)、白花怪柳(*T. albiflorum*)、多枝怪柳(*T. ramosissima*)、多花怪柳(*T. hohenackeri*)、甘蒙怪柳(*T. austromongolica*)和中国怪柳(*T. chinensis*)具有春、夏两季开花现象^[5-7]。

多枝怪柳(*Tamarix ramosissima*)为怪柳科(Tamaricaceae)怪柳属(*Tamarix* Linn.)植物,为典型的两季开花植物,主要分布于荒漠河岸和冲积平原盐渍化沙地^[8]。《新疆植物志》第四卷对怪柳属植物的分类学特征已做了详细的记载,但该属植物具体的开花物候特征以及结实特征并不明确,这将为区域生态环境的恢复工作带来很大的阻力。多枝怪

柳是温带荒漠十分重要的植物资源,有防风固沙、稳定河道以及维持荒漠区脆弱环境生态平衡的功能,准确掌握其生殖物候资料对于该种的人工扩繁和生境生态恢复具有决定作用。因此,我们对分布于古尔班通古特沙漠南缘自然(野生)生长的多枝怪柳种群进行了一系列研究,主要目的为(1)分析多枝怪柳的开花物候特征;(2)对比多枝怪柳两季花期的生殖特征。探讨多枝怪柳两季开花物候特征及其生殖特征对荒漠环境的适应,为阐明植物两季开花繁殖现象的生态适应机理提供科学依据。

1 研究地概况

研究地位于古尔邦通古特沙漠(84°31' ~ 90°0' E, 44°11' ~ 46° 20' N),为典型的温带内陆荒漠气候。年平均气温 5~5.7℃,年平均降雨量不超过 160 mm,降水主要集中早春到初夏时节^[9]。试验地位于古尔班通古特沙漠南缘的莫索湾荒漠区(86° 13' 44" E, 44° 43' 09" N),年平均气温 6.8℃,年平均降雨量 123.2 mm^[10],该地区 2016 年 5~9 月份多枝怪柳花期的主要气象因子见表 1。该试验地多枝怪柳为优势种,试验地所有植物均为自然生长状态,以天然降雨营育生长,人为干扰较少。

多枝怪柳是多年生灌木或小乔木,其春花期于去年生枝条侧生出复总状花序,夏花期于当年生的枝条顶端组成顶生圆锥花序;花为两性花,开放时花冠呈酒杯状;花瓣 5 片,呈倒卵形,粉红色或粉白色,果时宿存;雄蕊 5 枚,雌蕊 1 枚;蒴果种子顶端生有羽状白色冠毛。多枝怪柳具有耐干旱、耐贫瘠、耐沙

表 1 莫索湾 2016 年 5~9 月份的主要气象因子

Table 1 Main meteorological factors at Mosuowan from May to September in 2016

项目 Item	5 月 May	6 月 June	7 月 July	8 月 August	9 月 September
平均最高气温 Mean highest temperature/℃	23. 7	32. 5	32. 8	32. 5	32. 2
平均最低气温 Mean lowest temperature/℃	11. 5	19. 5	19. 5	17. 7	12. 6
年均降水量 Average annual precipitation/mm	14. 7	15. 9	16. 5	11. 9	9. 4

埋和耐风蚀等抗逆性强的特点,是重要的防风、固沙、改良盐碱地的造林树种。

2 研究方法

2.1 开花物候

参照 Dafni^[11]有关植物开花物候的观察方法,于 2016 年 5 月下旬至 9 月上旬对多枝怪柳自然种群的开花物候分别从种群、个体、花序和单花 4 个水平进行野外连续观测。

2.1.1 种群水平 在多枝怪柳自然种群中,开花前标记人为影响小和个体大小基本一致的植株 10 株。观察和统计的种群开花参数主要有始花日期、开花高峰期、花期持续时间和终花期。种群开花动态标准为:①25%的植株开花视为始花日期;②50%的植株达到开花高峰时视为种群开花高峰期;③95%的植株开花结束时视为种群终花期。

2.1.2 个体和花序水平 在已标记的每株多枝怪柳上随机标记 3 个总状花序,观察和统计的个体和花序水平的开花参数主要有始花日期、开花高峰期、花期持续时间和终花期。个体和花序的开花动态标准为:①个体和花序上第一朵花开放时视为始花日期;②个体和花序上开花数大于或等于 50%时视为开花高峰日期;③个体和花序上无花开放时视为终花期。同时记录标记花序上单花开放顺序和单位时间的开花数,用开花数/天表示,根据花序每天的开花数量计算花序的平均开花振幅。

用开花同步指数(flowering synchrony index, S_i)检测开花同步性高低^[12-13]:

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

式中, e_j 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 表示样地中所调查的个体总数。 S_i 的变异范围为 0 ~ 1, $S_i=0$ 表示种群内个体花期无重叠, $S_i=1$ 则表示完全重叠。一个群体中所有个体的平均值为一个群体的开花同步性指数。在计数时间时,以 5 月 1 日为第 1 天(计为 1),5 月 2 日为第 2 天(计为 2),依次类推。

2.1.3 单花水平 在多枝怪柳的春花期和夏花期,分别随机选择 10 个已标记的总状花序,每个花序随机选取 3 个花蕾,共 30 个,记录单花从花蕾形成至果实成熟的花部各器官形态变化。从现蕾开始,每天记录 1 次,开花当天每隔 1 h 记录 1 次,此后每半天 1 次,直到果实成熟。记录单花开放时间和持续时间、柱头与花药相对位置、花瓣颜色变化、花瓣伸

展情况以及柱头的颜色和形态变化等。

2.2 花序水平的始花时间、花期持续时间、开花数与座果数的关系

为了分析两季花期花序水平上的始花时间和花期持续时间与座果数之间的相关关系,在标记样株上于种群的开花高峰期分别随机标记 60 个总状花序,花序开花后每天观察记录它们的始花时间、花期持续时间、开花数及其随后发育成的幼果数目。

2.3 结实特性

2.3.1 结实率与花序长度 在春花期和夏花期,分别在 10 株标定样株上随机各摘取 4 个总状花序,共 40 个,用游标卡尺测量花序的长度,并统计每个花序上的开花数,在果熟初期,统计每个标定花序上的座果数,计算结实率。结实率=座果数/开花数目 $\times 100\%$ 。

2.3.2 结籽率 果序中少部分果实开裂时,即意味着大部分果实已经成熟^[12],在标定样株上、中、下 3 个部位的东、南、西、北 4 个方向随机各摘取 2 个果序,共 24 个果序,在其上、中、下 3 个部位分别取 1 粒果实,共 72 粒,在 SZX7 型体式显微镜下用解剖针剥离并统计每个果实内的结籽数与败育的胚珠数。结籽率=结籽数/胚珠数 $\times 100\%$ 。

2.4 昆虫访花频率

分别标记多枝怪柳春花期和夏花期的 10 个已开放的总状花序,连续观察 3 d,观察和记录从 8:00 ~ 21:00 来访昆虫的外部形态特征、访花时间、次数,每日观察结束后统计记录标记的花序上的开花数与访花昆虫的日访花次数。捕捉所有访花媒介,用乙酸乙酯制作的毒气瓶采集,带回实验室在体式解剖镜下观察携带花粉情况来确定有效传粉者。采集的标本由石河子大学昆虫分类专家进行物种鉴定。

2.5 花粉活力与柱头可授性 花粉活力用 0.5% TTC 法进行测定^[14]。于盛花期取同时期开花后未散粉的单花若干置于培养皿中,待散粉后,取不同时间(0,4,8,12,24,34,48,72 h)的花粉于载玻片上。加 1~2 滴 TTC 液,加盖玻片后置于阳光下曝晒 15 ~ 20 min,干后于显微镜下观察红色与未变色花粉粒数目。每张载玻片观察 5 个视野,每个视野统计 100 粒左右,重复 3 次,取其平均值。花粉粒变成红色则表明花粉有活力,花粉粒颜色无变化则表明花粉无活力。

花粉活力=(红色花粉粒数目/花粉粒总数) $\times 100\%$

柱头可授性用联苯胺-过氧化氢法进行测定^[14]。于盛花期取同一植株从开花前1 d至开花后不同时间(0,4,8,12,24,34,48,72 h)的单花各20朵,用解剖针分离出柱头置于载玻片上,加2滴联苯胺-过氧化氢溶液,充分浸透每个柱头,观察柱头的颜色变化与柱头周围出现的气泡量,通过比较气泡的多少与大小来衡量其可授性的强弱。若柱头颜色迅速呈蓝色并伴有大量气泡产生,则显示柱头有活力,具有可授性。

2.6 数据分析

利用SPSS 17.0统计软件进行数据统计分析,使用Origin8.5软件绘图,数据用平均值±标准差表示。对花序开花的始花日期、花期持续时间、开花数及其随后发育成的座果数之间的关系用Bivariate Correlation方法进行相关分析;对两季花期的结实率、结籽率、总状花序长度及花朵数量用单因素方差分析(One-way ANOVA analysis)进行分析。各组数据先行正态检验,如果数据不符合正态分布,则经自然对数转换为正态分布的数据。

3 结果与分析

3.1 开花物候

3.1.1 种群水平的开花物候 多枝桤柳每年有两季花期,春花期是5月下旬至6月中上旬,种群水平花期为14 d,开花时间较短;夏花期从6月下旬开始一直到9月初结束开花,种群水平花期为85 d,开花时间较长;两个花期之间经历6 d的无花期(表2)。

3.1.2 个体和花序水平的开花物候 多枝桤柳春花期个体平均开花持续时间为(10±2) d,开花同步指数为0.82;夏花期个体平均开花持续时间为(77±8) d,平均开花同步指数为0.41。春花期的单花在总状花序上的开放顺序表现为95%以上自中上部

开始开放,少于5%的总状花序为自基部向顶部开放;夏花期的单花在总花序上的开放顺序表现为自基部向顶部开放。多枝桤柳春花期花序开花进程呈单峰曲线,第2天开花比例最高;夏季花序开花进程表现为逐渐下降的趋势,第1天开花比例最高(图1)。多枝桤柳春花期花序开花持续时间为2~4 d,夏花期花序开花持续时间为1~3 d,两季花期花序开花持续时间为2 d的频率最高(图2)。

3.1.3 单花水平的花部特征变化 两季花期间多枝桤柳单花水平的开花进程基本一致,且春花和夏花不存在形态结构的差异。单花从花蕾开始迅速膨大到凋谢的时间均为1 d,单花花期依其雄蕊形态可分为4个时期:时期Ⅰ:雄蕊与雌蕊等高未散粉,此时雄蕊花丝蜷缩紧紧靠着雌蕊;时期Ⅱ:雄蕊高于雌蕊未散粉,5枚雄蕊陆续从花冠伸出到花冠正上方,高于雌蕊;时期Ⅲ:雄蕊高于雌蕊且散粉,5枚花药位于花冠侧上方并陆续散粉,花药从开始散粉到散粉结束需1~2 h;时期Ⅳ:雄蕊低于雌蕊散粉结束,为开花后1 d,花药散粉结束(表3)。

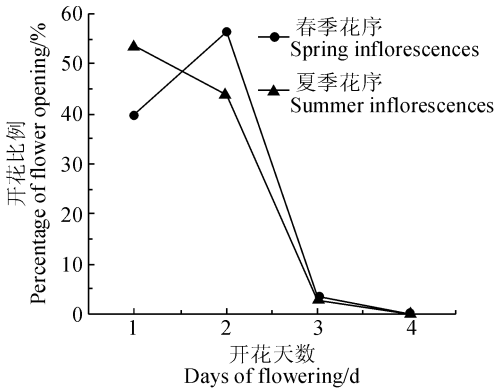


图1 多枝桤柳花序水平的开花振幅曲线
Fig. 1 Flowering amplitudes curves for inflorescences of *T. ramosissima* in 2016

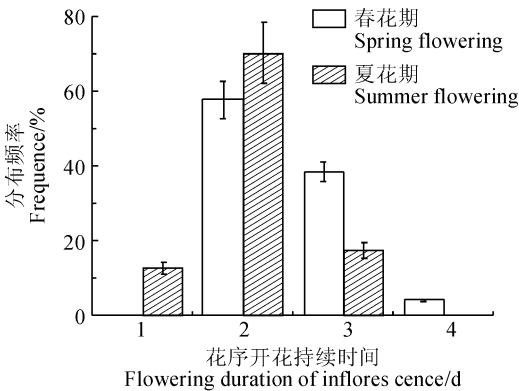


图2 多枝桤柳花序开放时间频率分布图
Fig. 2 The frequency distribution of inflorescence flowering duration at inflorescence level of *T. ramosissima* in 2016

表2 多枝桤柳种群水平的开花物候		
Table 2 Flowering phenology of <i>T. ramosissima</i> at the population level		
观测项目 Items of observation	春花期 Spring flowering	夏花期 Summer flowering
始花日期 First flowering date/(month-day)	5—28	6—17
开花高峰期 Peak flowering date/(month-day)	6—4	6—29
终花日期 End date/(month-day)	6—10	9—10
花期持续时间 Flowering duration/d	14	85

表 3 多枝桤柳单花开花动态

Table 3 Flowering dynamics at the single flower level of *T. ramosissima* in 2016

时期 Phase	状态 State	花瓣颜色变化 Change of petal color	花瓣展开情况 Unfold situation of petals	柱头形态变化 Change of stigma state	柱头颜色变化 Change of stigma color
时期Ⅰ PhaseⅠ	雄蕊与雌蕊等高 Stamens and pistil are in same level	粉红色 Pink	未开 Closed	球状抱合 Obvolute as a ball	白色 White
时期Ⅱ PhaseⅡ	花药高于柱头 Stamens is higher than pistil	粉色 Pink	酒杯状 Open as glass shape	柱头微展 Stigma expanded slightly	白色 White
时期Ⅲ PhaseⅢ	花药高于并偏离柱头 Stamens is higher than pistil and dehiscenced	淡粉色 Light pink	酒杯状 Open as glass shape	柱头水平方向三裂 Stigma trifid is presented in a plane	白色 White
时期Ⅳ PhaseⅣ	花药低于柱头 Stamens is lower than pistil	淡粉色 Light pink	闭合 Closed	柱头水平方向三裂 Stigma trifid is presented in a plane	淡黄色 Light yellow

表 4 多枝桤柳花序水平的始花日期、花期持续时间、开花数及座果数的相关分析

Table 4 The correlation analysis between first flowering date, duration, flower number and fruit number
of *T. ramosissima* at an inflorescence level in 2016

花期 Flowering period	项目 Item	始花日期 First flowering date	花期持续时间 Flowering duration	开花数 Flower number
春花期 Spring flowering period	始花日期 First flowering date	—		
	花期持续时间 Flowering duration	−0.321	—	
	开花数 Flower number	−0.164	0.207	—
	座果数 Fruit number	0.037	0.242	0.792 * *
夏花期 Summer flowering period	始花日期 First flowering date	—		
	花期持续时间 Flowering duration	−0.449 * *	—	
	开花数 Flower number	−0.357 * *	0.465 * *	—
	座果数 Fruit number	−0.596 * *	0.603 * *	0.682 * *

注：* 表示相关性达 0.05 的显著性水平(双尾检验)；* * 表示相关性达 0.01 的极显著水平(双尾检验)
Note: * indicates correlation is significant at 0.05 level(2-tailed)；* * indicate correlation is significant at 0.01 level(2-tailed)

表 5 多枝桤柳花序水平的开花数与胚珠数

Table 5 Flower numbers and ovule numbers of *T. ramosissima* at an inflorescence level in 2016

项目 Item	春花期 Spring flowering	夏花期 Summer flowering	<i>t</i>
花序长度 Inflorescence length/mm	31.74±7.81a	14.61±4.53b	15.80
开花数 Flower number/朵	60±12a	25±11b	17.50
结实率 Fruit rate/%	77.81±13.84a	40.3±26.24b	4.14
结籽率 Seed rate/%	60.84±26.14a	51.66±20.85a	1.51
胚珠数 Ovule number/枚	13±2a	16±3b	22.20

注:同行不同字母表示在 0.05 水平上差异显著
Note:Different letters within the same row mean significant difference at 0.05 level

3.2 花序水平的始花时间、开花数与座果数的关系

花序水平上多枝桤柳春花期始花日期与花期持续时间、开花数和座果数不存在显著相关关系,花期持续时间与开花数和座果数不存在显著相关关系,开花数与座果数存在显著正相关关系;夏花期始花日期与花期持续时间、开花数和座果数存在显著负相关关系,花期持续时间与开花数和座果数存在显著正相关关系,开花数与座果数存在显著正相关关

系(表 4)。

3.3 结实特性

从表 5 可以看出,春花期总状花序的长度显著长于夏花期的总状花序($t=15.795, P=0.000$),春花期总状花序上的花朵数目显著高于夏花期的总状花序($t=17.500, p=0.000$)。春花期的结实率显著高于夏花期($t=4.141, P=0.003$)。春花期种子内部平均胚珠数显著高于夏花期($t=22.204, P=$

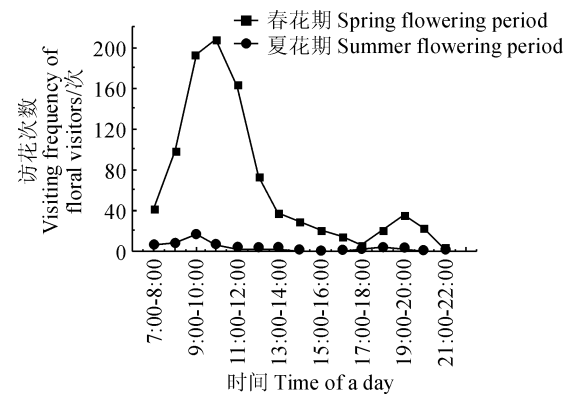


图3 传粉昆虫日访花动态

Fig. 3 The daily dynamics of the visiting frequency of the populations of *T. ramosissima* in 2016

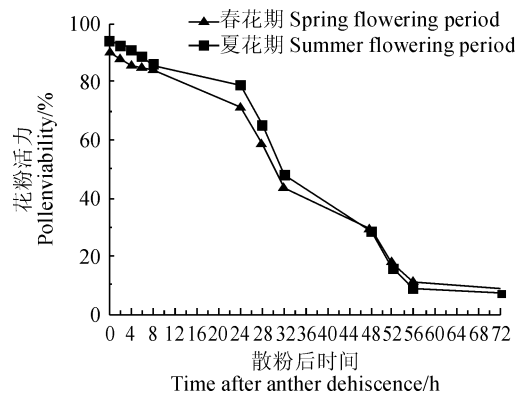


图4 多枝怪柳的花粉活力

Fig. 4 Pollen viability of *T. ramosissima* in 2016

0.000),春花期与夏花期的结籽率差异不显著($t=1.508, P=0.163$)。

3.4 访花昆虫

多枝怪柳主要传粉昆虫为黄环粗股蚜蝇、短腹管蚜蝇和意大利蜜蜂。传粉昆虫访花次数与访花频率在春花期和夏花期差异较大,春花期昆虫访花次数远远高于夏花期(图3),春花期的昆虫平均访花频率也显著高于夏花期(64.003 ± 12.653 次/h vs 6.021 ± 0.770 次/h, $t=2.698$)。

3.5 花粉活力与柱头可授性

多枝怪柳春花期与夏花期的花粉活力无明显差异,均在花药刚开始散粉时(0 h)花粉活力最高,开花当天花粉活力较高,维持在80%以上,之后则迅速下降,72 h后大部分花粉失去活力,花粉活力下降到10%以下(图4)。多枝怪柳两季花期的柱头可授性均在开花当天表现出较强的可授性,在单花散粉时表现出最强的可授性,但春花期的柱头可授性持续时间长于夏花期。夏花期开花36 h后具部分可授性,48 h后柱头不具可授性,而春花期开花后72 h可授性消失(表6)。

表6 多枝怪柳的柱头可授性

Table 6 Stigma receptivity of *T. ramosissima* in 2016

开花后时间 Time after blooming/h	春花期 The spring flowering period	夏花期 The summer flowering period
-24	+	+
0	+++	+++
4	+++	+++
8	+++	++
12	++	++
24	++	+
36	+	+/-
48	+/-	-
72	-	-

注:+,柱头具可授性;++,柱头具较强可授性;+++柱头具最强可授性;+/-,部分柱头具可授性;-柱头不具可授性

Notes: +. means stigmas have receptivity; ++. mean stigmas have higher receptivity; +++. mean stigmas have the highest receptivity; +/- . mean some stigmas have receptivity; -. means no stigma has receptivity

4 讨论

4.1 开花模式的生态适应意义

两季开花现象存在于许多植物中,尤其是荒漠植物^[6,15]。笼罩在温带荒漠气候背景中的新疆,降水稀少、夏季酷热、冬季严寒,此种严酷的自然环境孕育了独特的植物类群,两季开花植物就具有一定的代表性。多枝怪柳具有春、夏两个独立的花期,并且两个花期具有不同的开花模式。多枝怪柳春花期种群的开花物候进程(花期持续时间)仅14 d,存在一个开花高峰期,个体开花同步指数较高,表现出“集中开花模式”。夏花期历时85 d,个体开花同步指数较低,表现为“持续开花模式”。两季开花植物的开花模式与传粉者的访花频率相关^[16],莫索湾地区春季有大量的访花昆虫,昆虫访花次数多;夏季仅有少量的访花昆虫,传粉昆虫访花次数明显少于春花期。多枝怪柳春花期花集中大量的开花将有助于物种吸引更多的传粉昆虫,从而提高植株的雄性适合度^[17],同时春花期花序长度显著高于夏花期,较长的花序也有利于吸引访花昆虫。虽然春花具有诸多繁殖优势,但有研究表明,这种有助于传粉成功的开花模式,又可能增加花粉在个体内或邻近个体间的传递,从而导致广泛的自交或近交衰退^[18]。而多枝怪柳夏花期每日开花量少,访花昆虫为了获得足够的酬物就会访问更多的植株,增加了与更多个体交配的可能性^[19-20],夏花期持续开花模式在一定程

度上弥补了春花期集中开花模式的不足。同时这种开花模式还可以降低夏花期恶劣的自然环境(如炎热、干旱等)对其生殖成功造成的不良影响,降低了生殖失败的风险^[21-22]。

4.2 结实特性

在种子植物的生活史中,结实特性总是受到外部物理环境(如光照、温度、水分和土壤等)和生物环境(如传粉昆虫、捕食者及人为干扰等)的影响^[23-24]。研究地莫索湾地区春季相对于夏季气温适宜,降水频繁,有效水分充足,访花昆虫数量多,这些外部条件为多枝怪柳的生殖成功提供了有利的条件。多枝怪柳春、夏花期结实率的差异除了受到外部环境的影响外,还与两季花期不同的开花模式有关。多枝怪柳春花期为集中开花模式,可以通过较长的花期重叠和大量的开花来吸引传粉者进而达到繁殖成功;多枝怪柳夏花期为持续开花模式,这种开花模式可以通过延长花期来获得更多的结实量,但植株在单位时间内只产生少量的花不利于吸引传粉者^[25],且夏花期的柱头可授性持续时间相对春花期要短,即获得授粉成功的可能性要低于春花期,这些都会对植株单位时间内的结实率产生影响。同时大的花展示有利于吸引昆虫访花从而增加了传粉成功的可能性,许多植株的研究结果都显示开花数与座果数存在显著正相关关系^[21-23,26-31],多枝怪柳春花期为集中开花模式,每日开花量高,结实率显著高于

每日开花量少的夏花期。

多枝怪柳春、夏两个花期的开花数与座果数均呈显著正相关关系。同一植株上不同时间开放的花在资源竞争上存在着时间差异,植株会对不同时间开放的花进行选择,从而产生不同的结果^[32]。多枝怪柳夏花期始花时间晚的花序开花持续时间短、开花数和座果数少,这个结果与许多研究者的结果一致^[26,29-30]。研究地夏季温度逐渐升高^[10],多枝怪柳越晚开花的花序,开花持续时间越短,同时我们观察发现多枝怪柳夏花期出现大量的花朵败育(待发表数据),尤其是夏花期后期花朵败育越来越严重,开花数与座果数随之不断减少。

种子的萌发需要一定的环境条件,主要是充足的水分、适宜的温度和足够的氧气^[33]。春花期持续时间短,开花集中,使果实快速成熟后形成大量的种子集中散布,这种爆发式的集中开花结实可能就是春季有利种子萌发环境条件的选择结果。夏花期持续时间长,形成持续开花和持续散布种子的现象。莫索湾地区夏季气候条件较差^[10],此时产生的种子所处的环境不利于种子存活,这样持续性散播种子分担了恶劣环境对种子存活的压力。这种采取“两头下注”和“高低风险策略”^[34]开花结实模式能够尽可能地保证种子的存活,分散种子存活过程中遇到的风险,尽可能减小恶劣的环境对其生殖成功的影响,进而帮助多枝怪柳在荒漠生态系统中的繁衍。

参考文献:

[1] 王 荣,成仿云. 多季开花植物的研究及其育种概况[J]. 北方园艺,2007,(9):138-141.

[2] PICÓ F X, RETANA J. Seed ecology of a Mediterranean perennial herb with an exceptionally extended flowering and fruiting season[J]. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2003, **142**(3):273-280.

[3] MAIRE R. *Plantae Orientali Rossicae*[J]. *Acta Horticulture Petrophysics*, 1935, 26:184.

[4] 王 宏,李晓兵,韩瑞波,等. 利用 NOAA NDVI 和 MSAVI 遥感监测中国北方不同纬度带植被生长季变化[J]. 应用生态学报,2006,**17**(12):2 236-2 240.

WANG H, LI X B, HAN R B, *et al.* Variability of vegetation growth season in different latitudinal zones of North China: A monitoring by NOAA NDVI and M SAVI[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2006, **17**(12):2 236-2 240.

[5] 肖生春,肖洪浪,司建华,等. 干旱区多枝怪柳的生长特性[J]. 西北植物学报,2005,**25**(5):1 012-1 016.

XIAO S C, XIAO H L, SI J H, *et al.* Growth characteristics of *Tamarix ramosissima* in Arid Regions of China[J]. *Acta Botan-*

ica Boreali-Occidentalia Sinica, 2005, **25**(5):1 012-1 016.

[6] 尹林克. 吐鲁番沙漠植物园 68 种植物物候观察[J]. 干旱区研究,1987,(4):28-35.

[7] 刘铭庭. 新疆怪柳属植物研究及推广应用[J]. 中国沙漠,1996, **16**(4):428-429.

LIU M T. *Tamarix* L. and its extending in the desert region of Xinjiang[J]. *Journal of Desert Research*, 1996, **16**(4):428-429.

[8] 杨 琨. 植物繁育系统中传粉机制的多样性及交配系统研究评析[J]. 西安文理学院学报(自然科学版),2012, **15**(3):41-44.

YANG K. An overview of the recent studies of diversity of pollination and mating system in plant breeding system[J]. *Journal of Xi'an University of Arts & Science* (Nat Sci Ed), 2012, **15**(3):41-44.

[9] 李巧梅,曾 勇,孙钦明,等. 决定古尔班通古特沙漠短命植物分布的关键因子是 5 月降水[J]. 生态学杂志,2014, **33**(8):2 038-2 045.

LI Q M, ZENG Y, SUN Q M, *et al.* Precipitation in May is a key factor to determinate the distribution of ephemeral plants in Gurbantünggüt Desert[J]. *Chinese Journal of Ecology*,

2014, **33**(8):2 038-2 045.

[10] 李四清. 莫索湾地区气候条件是否适合种植黑枸杞[J]. 河南农业, 2016, (2): 39-39.

[11] DAFNI A, KEVAN P G, HUSBAND B C. Practical Pollination Biology[M]. Enviroquest Ltd, Cambridge, Ontario, Canada, 2005, 10: 3-26.

[12] 杨姗姗, 周永萍, 施翔, 等. 短命植物角茴香的开花物候与生殖特征[J]. 西北植物学报, 2016, **36**(9): 1 855-1 863. YANG S L, ZHOU Y P, SHI X, *et al.* The flowering phenology and reproductive features of the ephemeral plant *Hypecoum erectum* L. [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2016, **36**(9): 1 855-1 863.

[13] MCINTOSH M E. Flowering phenology and reproductive output in two sister species of *Ferocactus*, (Cactaceae)[J]. *Plant Ecology*, 2002, **159**(1): 1-13.

[14] DAFNI A. Pollination Ecology[M]. New York: Oxford University Press, 1992: 59-89.

[15] GUTTERMAN Y. Comparative germination of seeds, matured during winter or summer, of some bi-seasonal flowering perennial desert Aiozaceae. [J]. *Journal of Arid Environments*, 1991.

[16] VAKNIN Y, TOV Y Y, DAN E. Flowering seasonality and flower characteristics of *Loranthus acaciae* Zucc. (Loranthaceae): Implications for advertisement and bird-pollination [J]. *Plant Reproduction*, 1996, **9**(5): 279-285.

[17] 任明迅, 姜新华, 张大勇, 等. 植物繁殖生态学的若干重要问题[J]. 生物多样性, 2012, **20**(3): 241-249. REN M X, JIANG X H, ZHANG D Y, *et al.* Some important questions in plant reproductive ecology[J]. *Biodiversity Science*, 2012, **20**(3): 241-249.

[18] AUGSPURGER C K. Mass-flowering of a tropical shrub (*Hybanthus pruniifolius*): influence on pollinator attraction and movement[J]. *Evolution*, 1979, **34**: 475-488.

[19] BAWA K S. Patterns of flowering in tropical plants[J]. *Handbook of Experimental*, 1983.

[20] JONG T J D, KLINKHAMER P G L, STAALDUINEN M J V. The consequences of pollination biology for selection of mass or extended blooming[J]. *Functional Ecology*, 1992, **6**(5): 606-615.

[21] 焦培培, 李志军. 濒危植物矮沙冬青开花物候研究[J]. 西北植物学报, 2007, **27**(8): 1 683-1 689. JIAO P P, LI Z J. Flowering phenology of endangered plant *Ammopiptanthus nanus* [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2007, **27**(8): 1 683-1 689.

[22] 康晓珊, 潘伯荣, 段士民, 等. 沙拐枣属 4 种植物同地栽培开花物候与生殖特性比较[J]. 中国沙漠, 2012, **32**(5): 1 315-1 327. KANG X S, PAN B R, DUAN S M, *et al.* Comparison of flowering phenology and reproductive traits of four species of *Calligonum* L. (Polygonaceae) under ex-situ conservation at the Turpan Eremophytes Botanical Garden in Xinjiang, China [J]. *Journal of Desert Research*, 2012, **32**(5): 1 315-1 327.

[23] 李新蓉. 沙冬青属植物繁殖生物学研究[D]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2006.

[24] RATHCKE B, LACEY E P. Phenological patterns of terrestrial plants[J]. *Annual Review of Ecology & Systematics*, 1985, **16**(X): 179-214.

[25] 郭春燕, 贺晓, 高建平, 等. 蒙古莠的开花物候与生殖特征[J]. 西北植物学报, 2012, **32**(10): 2 040-2 046. GUO C Y, HE X, GAO J P, *et al.* Flowering phenology and reproductive features of *Caryopteris mongolica* Bunge [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2012, **32**(10): 2 040-2 046.

[26] 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): 4 037-4 046. ZHANG W B, JIN Z X. Flowering phenology and pollination success of an endangered plant *Sinocalycanthus chinensis* [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, **28**(8): 4 037-4 046.

[27] 刘方炎, 王小庆, 陈敏, 等. 金沙江干热河谷滇榄仁开花物候与繁育系统[J]. 生态学报, 2015, **35**(21): 7 043-7 051. LIU F Y, WANG X Q, CHEN M, *et al.* Flowering phenology and breeding system of *Terminalia franchetii* (Combretaceae) in the dry-hot valley of the Jinsha River, China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, **35**(21): 7 043-7 051.

[28] 刁松峰, 姜景民, 伊焕, 等. 浙江低山地区多用途植物无患子的开花物候特征[J]. 生态学报, 2016, **36**(19): 6 226-6 234. DIAO S F, JIANG J M, YI H, *et al.* Flowering phenology of the multipurpose tree species *Sapindus mukorossi* Gaertn. in low mountain areas of Zhejiang Province [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, **36**(19): 6 226-6 234.

[29] GUITIAN J. Selective fruit abortion in *Prunus mahaleb* (Rosaceae)[J]. *American Journal of Botany*, 1994, **81**: 1 555-1 558.

[30] 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[J]. 生态学报, 2004, **24**(1): 14-21. 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) [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, **24**(1): 14-21.

[31] 马文宝, 施翔, 张道远, 等. 准噶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. MA W B, SHI X, ZHANG D Y, *et al.* Flowering phenology and phenology and reproductive features of the rare plant *Eremosparton songoricum* in desert zone, Xinjiang, China [J]. *Journal of Plant Ecology*, 2008, **32**(4): 760-767.

[32] 严成, 魏岩, 王磊. 密花怪柳的两季开花结实及其生态意义[J]. 干旱区研究, 2011, **28**(2): 335-340. YAN S, WEI Y, WANG L. Ecological significance of bi-seasonal flowering and fruiting of *Tamarix arceuthoides* [J]. *Arid Zone Research*, 2011, **28**(2): 335-340.

[33] 陈东林. 种子萌发背景下相关问题的汇总[J]. 数理化解题研究: 高中版, 2014, (8).

[34] VENABLE D L. The evolutionary ecology of seed heteromorphism[J]. *The American Naturalist*, 1985, **126**(5): 577-595.

(编辑: 潘新社)