

# 黔西北喀斯特生态系统中主要植物物候格局

陈发军<sup>1, 2</sup>, 陈坤浩<sup>3</sup>, 谢永贵<sup>4</sup>, 沈有信<sup>1\*</sup>

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南 昆明 650223 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049;

3. 毕节学院环境与生命科学系, 贵州 毕节 551700; 4. 贵州省毕节地区林业科学研究所, 贵州 毕节 551700)

**摘要:** 喀斯特作为一种独特的生境, 在陆地生态系统中占有很大面积, 是开展生态恢复的重点地区。对黔西北地区喀斯特生态系统中主要植物的物候特征及其与非生物和生物因素的关系进行研究, 表明, 观测植物各物候期具有明显的季节性, 开花期和果熟期都呈现单峰格局。温度和降雨量与多数物候期时间格局的相关性显著, 春季温度升高和降雨量增加促进了植物展叶和开花, 落叶期的日均温与落叶物种比例显著相关。灌木平均始展叶期早于乔木, 而乔木更早出现开花高峰。但乔木和灌木在果熟期格局上没有差异。风媒植物的始花期明显早于虫媒植物, 开花高峰出现也更早, 但两个类群植物开花的持续时间一致。该地区植物物候受到多种因素的综合作用, 且不同物候期的主要影响因素不同。探讨植物物候格局对于理解植物与喀斯特环境的关系以及开展生态恢复具有重要意义。

**关键词:** 植物物候; 喀斯特; 气候因子; 生活型; 传粉方式

**中图分类号:** Q948

**文献标识码:** A

物候学 (Phenology) 是研究自然界中动植物与环境条件周期性变化之间相互关系的科学<sup>[1]</sup>。认识植物物候对于理解群落功能和多样性非常重要<sup>[2]</sup>。目前, 物候研究得到了极大的关注和发展, 在帮助人们理解植物生长发育过程, 研究生物间相互作用、生态系统保护和管理以及监测气候变化等方面发挥着重要作用<sup>[3-4]</sup>。

全球喀斯特面积约占陆地面积的 12%。中国的碳酸盐岩出露面积约为  $90 \times 10^4 \text{ km}^2$ , 其中有近半集中分布于西南地区<sup>[5]</sup>。喀斯特区域的石漠化已经和正在变成各种相关的生态、社会和经济问题, 相关的石漠化成因及环境恢复等方面的研究很多<sup>[6]</sup>, 也有研究关注于喀斯特植被和植物区系形成<sup>[7, 8]</sup>。但对于传统而基础的植物物候的研究较少, 仅见少量报道<sup>[4, 9]</sup>。本地植物能更好地适应当地环境, 且其种子或其他繁殖体更容易获得<sup>[10]</sup>, 应该成为生态

恢复的首选物种。为更好地认识植物的生物学特性, 有必要开展针对退化生态系统中本地植物的物候研究, 以帮助选择合适的物种<sup>[11]</sup>。本文通过对黔西北典型喀斯特地区的植物物候研究, 以期揭示这种特殊环境中植物的物候格局以及植物与环境的关系, 并为进一步的生态恢复提供理论依据。

## 1 研究地概况

毕节市位于贵州省西北部乌蒙山东坡, 属亚热带湿润季风气候区, 年平均温度  $13.0^\circ\text{C}$ , 年降雨量 960 mm, 平均湿度 81.4%, 冬长夏短, 干湿季节交替明显。图 1 为该地区多年及物候观测年的月降雨量和月均温, 物候观测年与多年的月温度和降雨量趋势相同。土壤类型为山地黄棕壤、黄壤和石灰土等。主要植被为喀斯特常绿落叶阔叶混交林, 壳斗科

收稿日期 (Received date): 2010-01-20; 改回日期 (Accepted): 2010-07-11。

基金项目 (Foundation item): 国家科技支撑计划项目“喀斯特山区水土保持关键技术集成研究与示范” (2007BAD53B02)。 [ Supported by National Key Technology R & D Program (2007BAD53B02). ]

作者简介 (Biography): 陈发军 (1984-), 男, 四川江油人, 硕士研究生, 从事恢复生态学研究。 [ Chen Fajun (1984-), male, born in Jiangyou of Sichuan, Graduate student major in restoration ecology. ]

\* 通讯作者 (Corresponding author): 沈有信 [ Shen Youxin ], E-mail: yxshen@xtbg.ac.cn

© 1994-2011 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. <http://www.cnki.net>

(*Fagaceae*)、樟科 (*Lauraceae*)、胡桃科 (*Juglandaceae*)、榆科 (*Ulmaceae*)、大戟科 (*Euphorbiaceae*)和忍冬科 (*Caprifoliaceae*)植物占据优势<sup>[7]</sup>。主要观测样地设置在毕节市郊,中心位置  $105^{\circ}16'03''$  E,  $27^{\circ}19'32''$  N, 海拔 1 485~1 653 m。植被覆盖良好,为典型的喀斯特常绿落叶阔叶混交林植被,许多植物具有岩生喜钙的特点。

## 2 材料与方法

### 2.1 物种选择

根据文献资料<sup>[7-12]</sup>和野外调查,选择研究区的主要植物科属的物种作为研究对象(表 1)。所选植物种类在该地区喀斯特生境中比较常见,而且出现在植物群落演替的多个阶段,共计 34种,分属 20科 27属,包括乔木、灌木、藤本和草本 4种生活型,具有较好的代表性。表 1是物候观测植物的基本形态特征。每种植物选择 3~5株样本进行观测,个别物种少于 3株。所选植株均为达到繁殖年龄的成株,且生长良好,无明显的病虫害。

### 2.2 物候观测

2008-10~2009-09进行观测。遵循定点、定株、定人的基本原则<sup>[14]</sup>,每 10 d观测一次,开花期等物候变化较快的月份每 7 d观测一次。记录内容包括萌动期、展叶期、开花期、果熟期、叶变色期和落叶期等,同时观察花果颜色、动物拜访和取食情况。

从观测到该种植物开始开花到所有植株停止开花计为开花期,物候图谱中包括了花蕾期,以表示植物进入繁殖阶段;大部分果实成熟到果实最后脱落为果熟期;其他物候期均参经常规物候观测方法<sup>[14]</sup>。当至少一株植物处于某物候期时,则认定这种植物处于该物候期。

### 2.3 数据分析

该地区物候具有很强的季节性,为研究温度和降雨量变化对物候的影响,在连续时间段内分旬统计处于各物候期的物种数量,从某物候现象发生开始到处于该物候期的物种数量最多为止。依据生活型将观测植物划分为乔木、灌木、藤本和草本 4种类型;利用传粉综合特征<sup>[15]</sup>并结合野外观察,将观测植物分为风媒植物和虫媒植物。个别植物部分物候现象没有观察到,因此各物候期参与分析的物种数量稍有不同。统计分析和绘图在 SPSS和 EXCEL上进行。对物候时间格局与气候因子进行线性拟合,并检验其显著性,得出相关系数;采用多元回归方法分析温度和降雨对各物候期的总体影响。采用相关分析检验不同功能群植物间物候格局的差异性<sup>[16]</sup>,并通过 T检验比较不同类群植物物候现象发生的时间。

## 3 结果与分析

### 3.1 植物物候期的季节格局

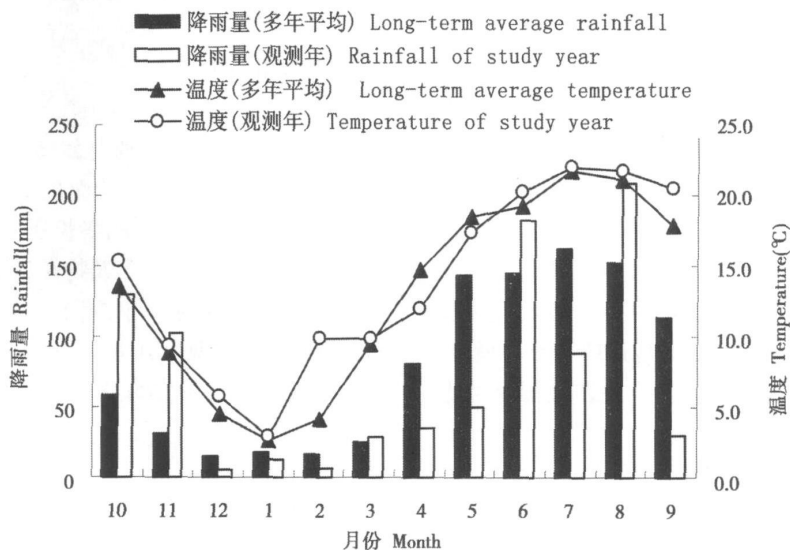


图 1 多年平均和物候观测年的降雨量和月均温

Fig. 1 Rainfall and mean monthly temperature of the study year and of the long term average

表 1 物候观测植物的基本特征

Table 1 Characteristics of plant species for phenological observation

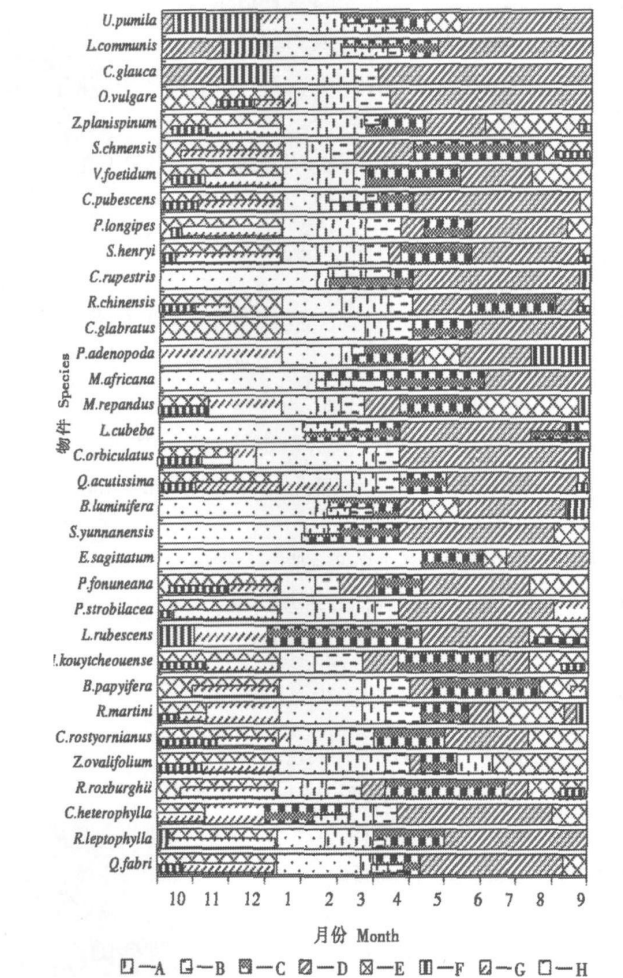
| 科名<br>Family | 种名<br>Species                                                  | 生活型<br>Life form | 主要形态特征<br>Main characteristics           |
|--------------|----------------------------------------------------------------|------------------|------------------------------------------|
| 桦木科          | 亮叶桦 <i>Betula luminifera</i>                                   | 乔木               | 皮红褐色或暗黄灰色, 枝红褐色, 幼枝密被黄色或灰色柔毛; 小坚果倒卵形     |
|              | 川榛 <i>Corylus heterophylla</i> var. <i>szechuenensis</i>       | 落叶灌木或小乔木         | 皮灰色, 小枝褐色或带灰色, 幼枝常被短毛; 坚果近球形, 黄绿色        |
|              | 云贵鹅耳枥 <i>Carpinus pubescens</i>                                | 落叶乔木             | 皮棕灰, 小枝暗褐; 小坚果卵形                         |
|              | 岩生鹅耳枥 <i>Carpinus rupestris</i>                                | 落叶灌木或小乔木         | 幼枝密被黄褐色柔毛及丝状长毛; 小坚果长圆形                   |
| 榆科           | 榆树 <i>Ulmus pumila</i>                                         | 落叶乔木             | 树皮灰黑纵裂; 花先叶开放; 翅果近圆形或宽倒卵圆形, 白黄色          |
| 壳斗科          | 青冈栎 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>                              | 乔木               | 小枝无毛; 坚果卵形或近球形                           |
|              | 麻栎 <i>Quercus acutissima</i>                                   | 落叶乔木             | 皮深灰褐, 幼枝被灰黄柔毛; 坚果卵状                      |
|              | 白栎 <i>Quercus fabri</i>                                        | 落叶乔木或灌木状         | 皮灰褐, 幼枝被灰白柔毛; 坚果                         |
| 胡桃科          | 圆果化香 <i>Platyarya longipes</i>                                 | 落叶小乔木            | 枝灰褐; 小坚果近圆形, 黑褐色                         |
|              | 化香 <i>Platyarya strobilacea</i>                                | 落叶小乔木            | 皮灰褐色, 枝条暗褐色; 小坚果近圆形                      |
| 鼠李科          | 多脉猫乳 <i>Rhamnella martinii</i>                                 | 落叶灌木或小乔木         | 幼枝黄绿, 老枝黑褐色; 聚伞花序, 花黄绿; 核果成熟黑紫色          |
|              | 薄叶鼠李 <i>Rhamnus leptophylla</i>                                | 灌木               | 小枝褐色呈紫红; 花白色; 核果球形黑色                     |
| 樟科           | 山鸡椒 <i>Litsea cubeba</i>                                       | 落叶灌木或小乔木         | 幼皮黄绿, 老皮灰褐; 伞形花序, 花黄色; 浆果状核果近球形, 黑色      |
|              | 红叶木姜子 <i>Litsea rubescens</i>                                  | 落叶灌木或小乔木         | 皮绿色, 枝嫩时红色, 小枝黄绿; 叶脉叶柄红色; 伞形花序, 花黄色; 果球形 |
|              | 香叶树 <i>Lindera ammisii</i>                                     | 常绿灌木或小乔木         | 皮褐色, 幼枝密生黄褐色柔毛; 花黄色; 浆果状核果卵形, 红色         |
| 杨柳科          | 响叶杨 <i>Populus adenopoda</i>                                   | 乔木               | 皮深灰, 小枝幼时被灰褐色柔毛; 葇荑花序; 蒴果椭圆形             |
| 漆树科          | 盐肤木 <i>Rhus chinensis</i>                                      | 落叶小乔木            | 小枝密生褐色柔毛; 圆锥花序, 花浅黄绿; 核果球形略扁             |
| 桑科           | 构树 <i>Broussonetia papyrifera</i>                              | 乔木               | 小枝密生柔毛; 聚花果橙红                            |
| 蔷薇科          | 缙丝花 <i>Rosa roxburghii</i>                                     | 灌木               | 小枝具皮刺; 花粉红至深红; 果扁球形具刺, 绿黄色               |
|              | 火棘 <i>Pyracantha fortuneana</i>                                | 常绿灌木             | 嫩枝被锈色短柔毛, 老枝暗褐色无毛; 复伞房花序, 花白色; 梨果近圆形红色   |
|              | 中华绣线菊 <i>Spiraea chinensis</i>                                 | 灌木               | 小枝红褐色; 伞形花序; 蓇葖果                         |
|              | 光叶栒子 <i>Cotoneaster glabratus</i>                              | 灌木               | 枝紫红, 复伞房花序, 花白; 果球形红色                    |
| 芸香科          | 竹叶椒 <i>Zanthoxylum planispinum</i>                             | 灌木或小乔木           | 叶常具刺; 聚伞状圆锥花序; 果红色                       |
|              | 刺异叶花椒 <i>Zanthoxylum ovalifolium</i> var. <i>pinnatifolium</i> | 灌木               | 叶缘具针状锐刺; 花黄绿色; 果红色                       |
| 忍冬科          | 珍珠荚蒾 <i>Viburnum foetidum</i> var. <i>ceanothoides</i>         | 灌木               | 枝披散, 侧生小枝较短; 花白色; 果紫红                    |
| 紫金牛科         | 铁仔 <i>Myrsine africana</i>                                     | 灌木               | 小枝嫩时被锈色微柔毛; 果球形紫黑色                       |
| 藤黄科          | 贵州金丝桃 <i>Hypericum kouyicheouense</i>                          | 灌木               | 枝红褐色; 花金黄色; 蒴果红褐色                        |
| 卫矛科          | 南蛇藤 <i>Celastrus orbiculatus</i>                               | 藤状灌木             | 花绿白色; 蒴果近球形黄色                            |
|              | 短梗南蛇藤 <i>Celastrus rostratus</i>                               | 落叶藤状灌木           | 新枝红褐, 皮孔显著; 花黄绿; 蒴果黄色                    |
| 五味子科         | 翼梗五味子 <i>Schisandra henryi</i>                                 | 落叶木质藤本           | 小枝棕紫色, 具棱翅, 棱上有翅膜; 花黄绿色; 小浆果棕红色          |
| 旌节花科         | 云南旌节花 <i>Stachyurus yunnanensis</i>                            | 灌木               | 叶缘有锐锯齿; 总状花序, 花绿白至黄色, 果球形绿色              |
| 大戟科          | 石岩枫 <i>Mallotus repandus</i> var. <i>repandus</i>              | 攀援状灌木            | 嫩枝叶柄花序花梗均被黄色星状毛; 总状花序或下部分枝; 蒴果棕黄色        |
| 唇形科          | 牛至 <i>Origanum vulgare</i>                                     | 草本或半灌木           | 圆锥花序, 花白; 小坚果卵圆形褐色                       |
| 小檗科          | 箭叶淫羊藿 <i>Epimedium sagittatum</i>                              | 草本               | 圆锥花序, 花白色; 蒴果绿色                          |

注: 资料主要来自野外观察, 并参考了《中国木本植物种子》<sup>[1]</sup>。

Note: The data mainly from field observation, and use Seeds of Woody Plants in China as reference.

©1994-2011 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

黔西北喀斯特地区主要植物物候期的季节性十分明显(图 2)。统计表明,芽萌动主要集中在 2~ 3 月,76% 的植物种类在 2 月已经进入萌动期。展叶期发生在 2 月中旬至 5 月上旬,多数种类于 3 月中下旬进入展叶期,3 月下旬和 4 月上中旬展叶的植物种类占 73%,大多数物种在 5 月已经完成展叶。开花植物种类的季节格局呈明显的单峰型;开花物种数量从 2 月开始增加,以 4~ 5 月最多,占到观测植物的 90%,6 月开花植物比例开始下降。多数植物种类果实成熟集中在秋季,但整个果熟期的持续时间较长,不同植物种类果实始成熟期差异较大。叶变色期和落叶期发生的时间较为集中,许多植物 9 月中旬叶开始变色,11~ 1 月处于落叶期的植物种类最多;两者在时间上具有较大重叠。



A. 萌动期 Bud breaking B. 展叶期 Leaf unfolding C. 开花期 Flowering D. 营养期 Nutrition period E. 果熟期 Fruit ripening F. 叶变色期 Leaf colour changing G. 落叶期 Leaf shedding H. 其他 Others

图 2 观测植物的物候图谱

Fig. 2 The phenological spectrum of plant species for observation

### 3.2 气候因子对观测植物物候格局的影响

气候因子是影响植物物候的主要非生物因素。春季物候的发生与温度升高和降雨量增加存在明显的相关性。春季的展叶物种比例与同期的旬均温相关性显著,与降雨量的相关系数也较高(图 3 A);开花植物种类与旬均温和降雨量都显著相关(图 3 B),相关系数分别为 0.642 和 0.577。秋冬季节,温度降低和降雨量减少对物候具有重要影响。落叶物种比例与旬均温存在极显著的关系(图 3 C),表明该地区低温是引发落叶的主要因素;果熟期的物种数量变化与温度和降雨量存在显著负相关(图 3 D)。多元回归分析表明,温度和降雨量变化能够很好地表征展叶期、落叶期和果熟期的物候动态。其中,落叶期与这两个气候因子的关系最为密切( $R^2 = 0.827$ ,  $P < 0.01$ )。

### 3.3 不同生活型植物的物候格局

始展叶期在乔木和灌木之间存在显著差异( $T = 3.197$ ,  $P < 0.01$ ),灌木平均始展叶期较早,但种间变异更大;3 种藤本植物展叶比多数灌木稍晚,比乔木平均展叶期早。乔木和灌木树种的开花期虽然都集中在春季,但其开花的季节格局在整个花期内存在差异( $R = 0.359$ ,  $P > 0.05$ )。乔木开花植物种类的高峰发生在 4 月,而灌木的开花高峰出现在 5 月,灌木开花格局有延后的趋势(图 4 A)。这两种生活型植物的果熟期具有相似的季节格局( $R = 0.820$ ,  $P < 0.01$ ),高峰期都在 9~ 10 月(图 4 B)。藤本植物开花结实也都发生在相同的季节。由于草本植物样本小,未参与对比分析。野外调查发现,草本植物种类较多,多个季节都能见到开花结实,当 10 月大部分树种处于果熟期时,仍有部分草本植物开花,如一些龙胆科 (*Gentianaceae*)、菊科 (*Compositae*) 植物。

### 3.4 具不同传粉方式的植物开花物候

风媒植物种类约占观测植物的 40%;与低纬度地区相比,风媒植物的比例较高<sup>[7]</sup>。风媒植物的平均始花期明显早于虫媒植物( $T = 2.361$ ,  $P < 0.05$ ) (图 5),许多物种 2~ 3 月便进入花期。风媒植物和虫媒植物开花物候的季节格局在整个花期内存在显著差异( $R = 0.256$ ,  $P > 0.05$ ),风媒植物的开花高峰期在 3~ 4 月,虫媒植物开花高峰出现在 5 月(图 6)。由图可知,尽管在观测植物中依靠昆虫传粉的物种比例高,但在 2~ 4 月开花的风媒植物种类更多。两个植物类群开花期的持续时间相同。

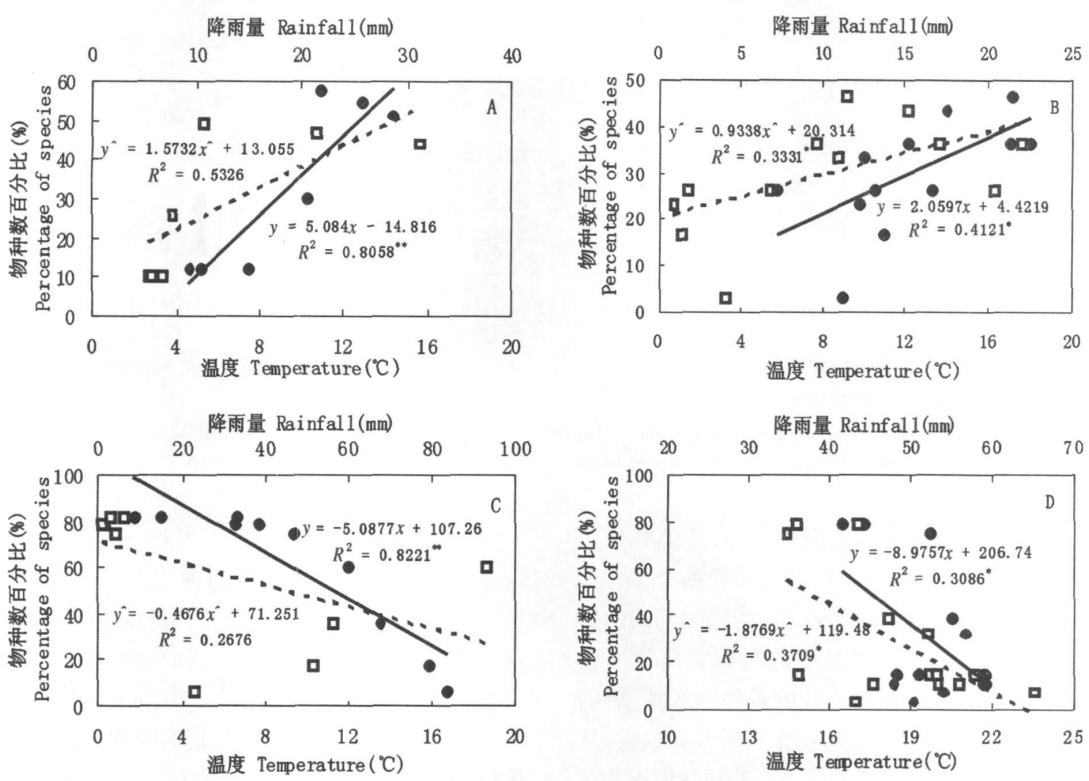


图3 观测植物主要物候期与温度和降雨量的关系  
(A—展叶期 B—开花期 C—落叶期 D—果熟期 ●和—为温度 □和···为降雨量 \*为  $p < 0.05$  \*\*为  $p < 0.01$ )

Fig. 3 The relationship between weather factors and phenophases of studied plant species  
(A - Leaf unfolding, B - Flowering, C - Leaf shedding, D - Fruit ripening, ● and — represent Temperature, □ and ··· represent Rainfall, \* represents  $p < 0.05$ , \*\* represents  $p < 0.01$ )

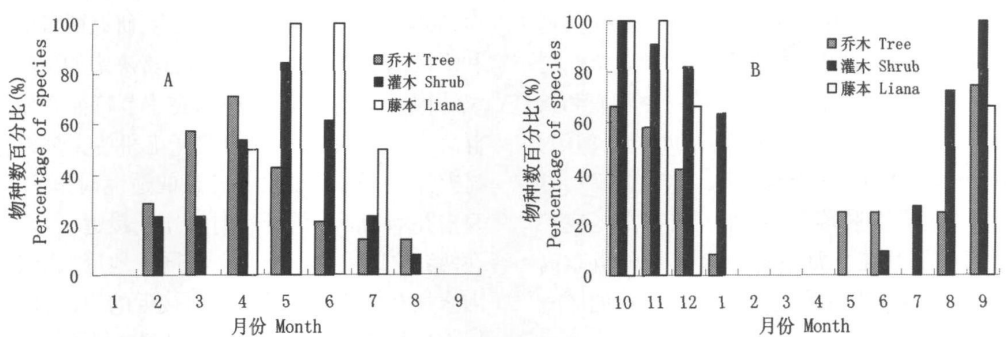


图4 不同生活型植物物候期的季节格局: A. 开花期 B. 果熟期

Fig. 4 Seasonal patterns of phenophases of plants with different life forms: A. Flowering B. Fruit ripening

## 4 讨论

### 4.1 植物物候特征及其与气候因子的关系

黔西北地区主要植物各物候期都表现出明显的季节性(见图 2)。萌动期、展叶期和叶变色期的季节性最强,果熟期的季节性较弱,但多数植物果实也

集中在秋季成熟。这与其他亚热带地区的研究结果类似<sup>[9-18]</sup>;而热带地区不同,热带森林的季节性较弱,物候现象复杂多样,许多物候现象全年都能观测到,尤其是结实物候<sup>[19]</sup>。这种差异同 Ting 等<sup>[20]</sup>研究发现植物结实物候季节性随着纬度增加而增强的结果一致。黔西北地处云贵高原,海拔较高,冬季严寒少雨,植物需要度过一个较长的休眠期;同时,喀

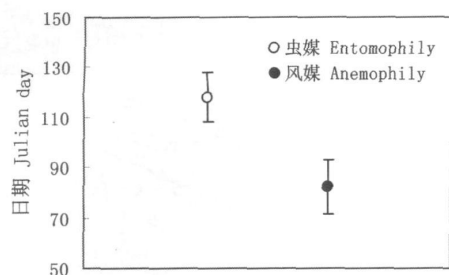


图 5 虫媒植物和风媒植物的始花期 (平均值  $\pm$  标准误), 时间为距 1 月 1 日的日期

Fig. 5 Initial flowering dates (Mean  $\pm$  SE) in wind-pollinated and insect-pollinated plants. Time was counted from January 1

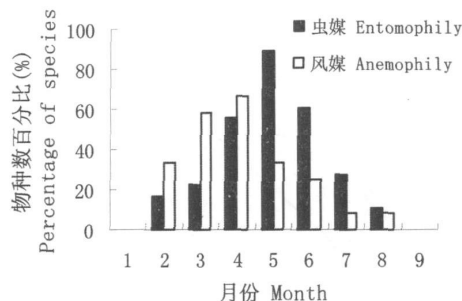


图 6 虫媒植物和风媒植物的开花格局

Fig. 6 Flowering patterns of wind-pollinated and insect-pollinated plants

斯特地区土壤浅薄, 水分流失快<sup>[7]</sup>, 致使植物生长繁殖的有利时机相对集中, 因此物候期的季节性十分明显。对于落叶树种, 开花时间受到无叶期的影响, 同时开花之后还需要足够的时间完成果实发育<sup>[21]</sup>。因此, 除影响植物开花的各种因素外, 影响展叶和结实的气候因子也间接作用于开花物候, 从而将开花期约束在一定的季节。一些植物群落开花和结实呈双峰型格局<sup>[22-23]</sup>, 而该地区主要植物的开花和结实都是单峰型, 与云南石林喀斯特地区 (103°15' ~ 103°29' E, 24°40' ~ 24°56' N, 1700 ~ 1950 m) 的研究一致<sup>[9]</sup>, 说明所研究的植物群落在喀斯特生态系统中可能受到更强烈的环境制约。但与云南石林相比, 毕节地区一些观测植物有春季物候推迟而秋季物候提前的趋势<sup>[9]</sup>; 与贵州贵阳 (106°40' E, 26°25' N, 1095 m) 相比, 多数植物的春季物候和秋季物候发生都更晚<sup>[24-27]</sup>。此外, 与贵州茂兰 (107°52' ~ 108°05' E, 25°09' ~ 25°20' N, 430 ~ 1079 m) 相比, 毕节地区果实脱落较晚, 种子散布高峰应在 10 ~ 11 月, 而茂兰在 9 月下旬已出现种子散布高峰<sup>[28]</sup>。春季物候发生较迟是黔西北喀斯特地区一个明显的特点。

温度和水分是影响物候的主要因素, 在许多生态系统中都发挥着重要作用<sup>[29-30]</sup>。研究区内温度和降雨量与植物物候格局存在强烈的相关性 (见图 3), 对许多物候现象的发生具有明显的促进作用。1 ~ 5 月温度持续升高, 从 3℃ 上升到近 18℃, 同时降雨量也持续增加 (见图 1), 这对植物叶片生长和开花都十分有利。开花期和果熟期往往同时受到多种生物和非生物因素影响<sup>[31]</sup>, 其与降雨量和温度的关系表明了气候条件对开花结实的重要性。干旱的环境使得落叶植物比例较高成为喀斯特常绿阔叶

林混交林的显著特点<sup>[7]</sup>。研究发现, 毕节地区落叶成分较多, 观测植物中落叶树种达 72.7%, 同属喀斯特地貌的云南石林 (40%) 和贵州茂兰 (45.83%) 落叶植物也很普遍, 低温和干旱促使植物大量落叶是喀斯特地区的共同表现<sup>[7-9]</sup>。气候变化使植物遭受霜冻伤害的风险增加, 尤其是展叶和开花较早的植物, 影响植物正常的生长和繁殖<sup>[32]</sup>。野外观测中发现有芽被冻坏的现象, 个别物种还比较严重。在黔西北山地气候下, 霜冻是制约物候的一个重要因素, 并可能在将来对植物产生更显著的影响。

#### 4.2 不同生活型植物的物候差异

生活型和物候节律都是植物生存对策的重要方面, 影响着植物的资源获取能力, 研究两者的关系有利于认识主要生物和非生物因素决定的植物群落组织结构<sup>[33]</sup>。已有研究表明, 在季节特征明显的植物群落中, 不同生活型植物的开花和结实物候存在明显差异<sup>[34-36]</sup>, 表现出了各自的适应对策<sup>[36]</sup>。本研究中乔木和灌木的开花时间比较接近, 但开花格局在两者之间发生了分化。在同一地区, 相似的环境因素是乔木和灌木开花时间接近的原因, 两个类群植物自身的差异导致了开花时间格局不同。生活型之间的差异使得开花重叠程度在相同生活型植物间比不同生活型植物之间更大<sup>[37]</sup>。灌木平均始展叶期较早, 说明其对温度升高和雨量增加可能更为敏感。朱旭斌等<sup>[38]</sup>研究发现林下层物种展叶较林冠层物种早。在森林生态系统中, 灌木多为林下层植物, 其展叶往往早于乔木; 同时, 一些乔木植物先开花的特点也推迟了展叶时间。但在乔木和灌木展叶期和果熟期季节格局上没有发现差异, 说明二者在不同物候期的表现不一致, 某些物候期也会具有相似的特征。这与其他地区的一些研究结果类

似<sup>[16]</sup>。开花和结实受到众多其他因素的影响, 因此在生活型间没有表现出一致的规律。除植物自身生理特性外, 植物根系状况也会影响植物物候<sup>[33]</sup>。不同生活型植物开花物候结果表明, 尽管喀斯特地区土层浅薄, 水分流失快<sup>[7]</sup>, 但乔木自身生理特性和较深的根系可能使得土壤水分限制对其影响较小, 能够较早出现开花高峰。此外, 冠层叶片动态会通过改变光照而影响林下植物<sup>[39]</sup>, 乔木树种在冠层能够接受充足的光照也可能是其较早开花的一个原因。

#### 4.3 不同传粉方式植物的开花物候差异

群落尺度的开花物候与传粉密切相关<sup>[40]</sup>。为适应环境, 植物进化出了多种多样的传粉方式, 其中动物和风力传粉是最主要的形式<sup>[17]</sup>。在观测植物中, 乔木树种占风媒植物的大多数, 这表明传粉方式与植物生活型之间存在一定的联系。与热带等其他一些地区相比, 风媒传粉的比例 (40%) 较高。风媒植物盛行与黔西北地区较高的纬度和海拔有关<sup>[17]</sup>。本文的研究结果表明该地区风媒植物开花较早, 这与多风的天气相吻合, 有利于花粉传播。黔西北早春的温度较低, 除霜冻的影响外, 虫媒植物开花还需要与传粉昆虫活动相吻合, 以提高适合度; 而风媒植物不用等待传粉者大量活动, 在避开低温影响后就开花, 这样能减少叶片对花粉传播的干扰<sup>[31]</sup>。因此在该地区传粉方式可以被认为是开花物候的一个重要选择力。Bohlgren等<sup>[41]</sup>对比研究证明, 风媒植物的始花期更早, 生物传粉类群的开花相对分散, 但是两者的开花持续时间没有差异。根据传粉者共享假说, 拥有共同传粉者的植物开花期会存在一定程度的分化以减少传粉竞争<sup>[42]</sup>, 这是虫媒植物开花往往没有风媒植物集中的一个原因。另一方面, 群落中植物交错的开花格局也可能对传粉起促进作用<sup>[12]</sup>。本文的研究结果中, 虫媒植物和风媒植物开花持续的时间是相同的, 这与以前的研究一致; 但虫媒植物开花并没有比风媒植物分散, 反而在 5 月存在一个显著的开花高峰, 该地区传粉者丰富度和植物自身特性等可能是形成这种格局的主要原因。开花物候的进化受到多种生物和非生物因素影响, 如传粉者和植食动物等都会影响开花物候, 并且形成不同的选择压力<sup>[43, 44]</sup>。因此, 探讨影响开花的各种因素及其变异能够更好地理解开花物候的格局。

黔西北喀斯特地区主要植物的叶、花、果都具有明显的季节特征, 其物候节律受到早春和秋季的温

度和降水量变化的强烈影响。生活型和传粉方式的差异会导致各物候节律的时间差异。这对指导生态恢复和生态系统管理有重要意义, 也有助于预测此类生态系统对气候变化的响应, 但仍需要进一步的研究以更全面和深入地揭示喀斯特生境中植物物候的特点及其变化。

致谢: 感谢毕节市气象局提供的气象资料。感谢李青、宋勇、刘华贵、朱克强和雷静, 以及赵俊斌、吴毅、赵春燕和贺赫等在野外观测工作和论文写作过程中给予的大量帮助。

#### 参考文献 (References)

- [1] Zhu Kezhen, Wan Minwei. Phenology [M]. Beijing: Science Press, 1973: 1~107 [竺可桢, 宛敏渭. 物候学 [M]. 北京: 科学出版社, 1973: 1~107]
- [2] Fenner M. The phenology of growth and reproduction in plants [J]. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 1998, 1 (1): 78~91
- [3] Morissette J. T., Richardson A. D., Knapp A. K., et al. Tracking the rhythm of the seasons in the face of global change: phenological research in the 21st century [J]. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2008, 7 (5): 253~260
- [4] Kahlert B. R., Ryser P., Edwards P. J., et al. Leaf phenology of three dominant limestone grassland plants matching the disturbance regime [J]. *Journal of Vegetation Science*, 2005, 16 (4): 433~442
- [5] Yuan Daoxian. China Karstology [M]. Beijing: Geology Press, 1993: 1~216 [袁道先. 中国岩溶学 [M]. 北京: 地质出版社, 1993: 1~216]
- [6] Ren Hai. A review on the studies of desertification process and restoration mechanism of karst rocky ecosystem [J]. *Tropical Geography*, 2005, 25 (3): 195~200 [任海. 2005 喀斯特山地生态系统石漠化过程及其恢复研究综述 [J]. 热带地理, 25 (3): 195~200]
- [7] Zhou Zhengxian. The Forest of Guizhou [M]. Guiyang: Guizhou Science and Technology Publishing House, 1992: 356~394 [周政贤. 贵州森林 [M]. 贵阳: 贵州科技出版社, 1992: 356~394]
- [8] Ingo F., Michael O. C. Fresh insights into long-term changes in flora, vegetation, land use and soil erosion in the karstic environment of the Burren, western Ireland [J]. *Journal of Ecology*, 2009, 97 (5): 1083~1100
- [9] Wu Yi, Liu Wenya, Shen Youxin, et al. A preliminary study on phenology of indigenous plants in karst mountainous region at the Stone Forest Scenic Spot in Yunnan [J]. *Journal of Mountain Science*, 2006, 24 (6): 647~653 [吴毅, 刘文耀, 沈有信, 等. 云南石林景区主要乡土植物物候特征的初步研究 [J]. 山地学报, 2006, 24 (6): 647~653]
- [10] Montagnini F. Strategies for the recovery of degraded ecosystems

- experiences from Latin America[ J]. *Interciencia*, 2001, 26( 10): 498~ 503
- [ 11] Montagnini F. Selecting tree species for plantation[ A]. In: Marrsourian S., *etal* Forest restoration in landscapes beyond planting trees[ C]. New York: Springer, 2005: 262~ 268
- [ 12] Zhou Yingshu, Luo Lin, He Xinghui, *et al* Analysis on spatial variability of plant species richness in karst mountainous area[ J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2008, 16( 6): 516~ 520[ 周应书, 罗林, 何兴辉, 等. 喀斯特山区植物物种丰富度的空间变异分析[ J]. 热带亚热带植物学报, 2008, 16( 6): 516~ 520 ]
- [ 13] National Service Center for State-Owned Forest Farms and Forest Seed and Seedling Affairs of the Forestry Ministry. Seeds of Woody Plants in China[ M]. Beijing: Chinese Forestry Publishing House, 2000[ 国家林业局国有林场和林木种子工作总站. 中国木本植物种子[ M]. 北京: 中国林业出版社, 2000 ]
- [ 14] Wan Minwei, Liu Xizhen. The Method of Observation Phenology in China[ M]. Beijing: Science Press, 1979: 1~ 136[ 宛敏渭, 刘秀珍. 中国物候观测方法[ M]. 北京: 科学出版社, 1979: 1~ 136 ]
- [ 15] Culley T. M., Weller S. G., Sakai A. K. The evolution of wind pollination in angiosperms[ J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2002, 17( 8): 361~ 369
- [ 16] Marques M. C. M., Roper J. J., Salvalaggio A. P. B. Phenological patterns among plant life-forms in a subtropical forest in southern Brazil[ J]. *Plant Ecology*, 2004, 173( 2): 203~ 213
- [ 17] Regal P. J. Pollination by wind and animals: ecology of geographic patterns[ J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1982, 13: 497~ 524
- [ 18] Xie Shouchang, Sheng Caiyu, Li Shouchang. A phenological study on main tree species of montane humid evergreen broad-leaved forest in Ailao mountains[ J]. *Acta Ecologica Sinica*, 1997, 17( 1): 51~ 60[ 谢寿昌, 盛才余, 李寿昌. 哀牢山中山湿性常绿阔叶林主要树种的物候研究[ J]. 生态学报, 1997, 17( 1): 51~ 60]
- [ 19] Zhao Junbin, Zhang Yiping, Song Fuqiang, *et al* A comparison of the phenological characteristics of introduced plant species in the Xishuangbanna Tropical Botanical Garden[ J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2009, 44( 4): 464~ 472[ 赵俊斌, 张一平, 宋富强, 等. 西双版纳热带植物园引种植物物候特征比较[ J]. 植物学报, 2009, 44( 4): 464~ 472]
- [ 20] Ting S., Hartley S., Bums K. C. Global patterns in fruiting seasons[ J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2008, 17( 5): 648~ 657
- [ 21] Singh K. P., Kushwaha C. P. Diversity of flowering and fruiting phenology of trees in a tropical deciduous forest in India[ J]. *Annals of Botany*, 2006, 97( 2): 265~ 276
- [ 22] Justiniano M. J., Fredericksen T. S. Phenology of tree species in Bolivian dry forests[ J]. *Biotropica*, 2000, 32( 2): 276~ 281
- [ 23] Makrodinos N., Blinis G. J., Krigas N., *et al* Flower morphology, phenology and visitor patterns in an alpine community on Mt Olympos, Greece[ J]. *Flora*, 2008, 203( 6): 449~ 468
- [ 24] Institute of Geography at Chinese Academy of Sciences. Chinese Yearbook of Animal and Plant Phenological Observation No. 8 [ M]. Beijing: Geology Press, 1988[ 中国科学院地理研究所. 中国动植物物候观测年报(第 8 号)[ M]. 北京: 地质出版社, 1988 ]
- [ 25] Institute of Geography at Chinese Academy of Sciences. Chinese Yearbook of Animal and Plant Phenological Observation No. 9 [ M]. Beijing: Geology Press, 1989[ 中国科学院地理研究所. 中国动植物物候观测年报(第 9 号)[ M]. 北京: 地质出版社, 1989 ]
- [ 26] Institute of Geography at Chinese Academy of Sciences. Chinese Yearbook of Animal and Plant Phenological Observation No. 10 [ M]. Beijing: Survey and Drawing Press, 1989[ 中国科学院地理研究所. 中国动植物物候观测年报(第 10 号)[ M]. 北京: 测绘出版社, 1989 ]
- [ 27] Institute of Geography at Chinese Academy of Sciences. Chinese Yearbook of Animal and Plant Phenological Observation No. 11 [ M]. Beijing: Chinese Science and Technology Press, 1992[ 中国科学院地理研究所. 中国动植物物候观测年报(第 11 号)[ M]. 北京: 中国科学技术出版社, 1992 ]
- [ 28] Long Cuiling, Yu Shixiao. Space variation of seed rain and seed bank in gaps of karst forest in Maolan nature reserve, Guizhou province[ J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 2007, 29( 3): 327~ 332 [ 龙翠玲, 余世孝. 茂兰喀斯特森林林隙种子雨, 种子库空间变异[ J]. 云南植物研究, 2007, 29( 3): 327~ 332 ]
- [ 29] Rathcke B., Lacey E. P. Phenological patterns of terrestrial plants [ J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1985, 16: 179~ 214
- [ 30] Han Xiaomei, Shen Shuanghe. Research progress on phenological models[ J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2008, 27( 1): 89~ 95[ 韩小梅, 申双和. 物候模型研究进展[ J]. 生态学杂志, 2008, 27( 1): 89~ 95 ]
- [ 31] Kudo G. Flowering phenologies of animal-pollinated plants: reproductive strategies and agents of selection[ A]. In: Harder L. D., *et al* Ecology and Evolution of Flowers[ C]. New York: Oxford University Press, 2006: 139~ 158
- [ 32] Augspurger C. K. Spring 2007 warmth and frost: phenology, damage and rebilitation in a temperate deciduous forest[ J]. *Functional Ecology*, 2009, 23( 6): 1031~ 1039
- [ 33] Golluscio R. A., Oesterheld M., Aguiar M. R. Relationship between phenology and life form: a test with 25 Patagonian species [ J]. *Ecography*, 2005, 28( 3): 273~ 282
- [ 34] Petanidou T., Ellis W. N., Margaritis N. S., *et al* Constraints on flowering phenology in a phryganic (East Mediterranean shrub) community[ J]. *American Journal of Botany*, 1995, 82( 5): 607~ 620
- [ 35] Ramirez N. Reproductive phenology, life-forms and habitats of the Venezuelan Central Plain[ J]. *American Journal of Botany*, 2002, 89( 5): 836~ 842
- [ 36] Jackson L. E., Bliss L. C. Phenology and water relations of three plant life-forms in a dry tree-line meadow[ J]. *Ecology*, 1984, 65( 4): 1302~ 1314



- [ 37] Ramirez N. Temporal overlap of flowering species with the same pollinating agent class: the importance of habitats and life forms [ J]. *International Journal of Botany*, 2005, 1( 1): 27~ 33
- [ 38] Zhu Xubin, Liu Yamei, Sun Shucun. Leaf expansion of the dominant woody species of three deciduous oak forests in Nanjing, east China[ J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2005, 29( 1): 128~ 136[ 朱旭斌, 刘娅梅, 孙书存. 南京地区落叶栎林主要木本植物的展叶动态研究[ J]. 植物生态学报, 2005, 29( 1): 128~ 136 ]
- [ 39] Kudo G., Ida T. Y., Tani T. Linkages between phenology, pollination, photosynthesis and reproduction in deciduous forest understorey plants[ J]. *Ecology*, 2008, 89( 2): 321~ 331
- [ 40] Liu Zhimin, Jiang Dengming. Progress in the study of plant reproductive phenology[ J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27( 2): 1233~ 1241[ 刘志民, 蒋德明. 植物生殖物候研究进展[ J]. 生态学报, 2007, 27( 2): 1233~ 1241 ]
- [ 41] Bohlgren K., Eriksson O., Linder H. P. Contrasting flowering phenology and species richness in abiotically and biotically pollinated angiosperms[ J]. *Evolution*, 2003, 57( 9): 2001~ 2011
- [ 42] Sakai S. Phenological diversity in tropical forests[ J]. *Population Ecology*, 2001, 43( 1): 77~ 86
- [ 43] Elzinga J. A., Atkin A., Biere A., et al. Time after time: flowering phenology and biotic interactions[ J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2007, 22( 8): 432~ 439
- [ 44] Ehrlén J., and Münzbergová Z. Timing of flowering: opposed selection on different fitness components and trait covariation[ J]. *American Naturalist*, 2009, 173( 6): 819~ 830

## Phenological Patterns of Main Plants in Karst Ecosystem in Northwest Guizhou, China

CHEN Fajun<sup>1, 2</sup>, CHEN Kunhao<sup>3</sup>, XIE Yonggu<sup>4</sup>, SHEN Youxin<sup>1</sup>

( 1. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, Yunnan, China;

2. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China;

3. Department of Environment and Life Science, Bijie University, Bijie 551700, Guizhou, China;

4. Bijie Institute of Region Forestry Science, Guizhou Province, Bijie 551700, Guizhou, China )

**Abstract** Karst is a kind of unique habitat and makes up a large proportion of terrestrial ecosystem. Many researches on ecological restoration are carried out in karst area. However little is known about the phenology of the plants grown in the habitat. This study focused on the phenological patterns of main plant species in the karst ecosystem in Bijie of northwest Guizhou and discussed the effects of abiotic and biotic factors. All the phenophases showed strong seasonality and unimodal pattern was observed in flowering and fruit ripening. Weather factors had the partial influence on different phenological events. The increasing temperature and rainfall facilitated leaf unfolding and flowering in spring, and the mean temperature in ten days during the leaf shedding period was significantly correlated with the species percentage of leaf shedding plant. Date of leaf unfolding was earlier in shrubs while the peak of flowering emerged earlier in trees. No difference was found in fruit ripening patterns between different life form groups. Initial flowering date was much earlier in wind-pollinated plants and temporal flowering patterns were also different in wind-pollinated and insect-pollinated plants, but no difference in the duration of flowering between the two groups. Plant phenologies are the result of interactions of many internal and environmental factors, and different factors have various effective strength. Phenological studies in karst area are important for ecological restoration and understanding the relationships of habitats and plants.

**Key words** plant phenology; karst; weather factor; life form; pollination mode