

不同来源地同种植物种群间物候期比较研究

宋富强^{1,2,3}, 张平^{1*}, 许再富¹, 肖来云¹

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园, 昆明 650223; 2. 云南省环境科学研究院, 昆明 650034; 3. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 通过比较西双版纳植物园内雨树和甜菜豆不同大洲来源种群间的物候期, 本研究探讨了两种植物种群间的物候分化现象及其与气候因子的关系。结果发现: (1) 两种植物不同来源地种群间物候期相似, 但是同步性不高, 呈现明显的分化现象, 且不同种群间萌叶起始期先后顺序差异显著; (2) 不同种群间物候期同步系数与气候因子相关, 尤其干季气候因子。因此可以认为: 不同的生境气候因子是导致两种植物不同种群间出现物候变异的重要因子, 并且这种关系可能会影响不同种群对气候变化的响应。

关键词: 热带植物; 物候; 同步性; 变异

中图分类号: Q142.2 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2010)06-0835-05

Comparison of phenology among tropical plant populations from different source regions

SONG Fu Qiang^{1,2,3}, ZHANG Yi Ping¹, XU Zai Fu¹, XIAO Lai Yun¹

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

2. Yunnan Institute of Environmental Science, Kunming 650034, China; 3. Graduate

University of The Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Some species usually cover wide regions with different circumstances, so it was expected that the species would demonstrate various phenotypes due to different selection pressures. In this study, the phenological differences of 2 tropical species, e.g., *Samanea saman* and *Gliricidia sepium* planted in Xishuangbanna Tropical Botanical Garden were explored. Each species has individuals from two or three different continents and shared a same phenological observation period. Although all the plant individuals showed similar phenological pattern, there were still obvious differentiation in phenology among different populations. The synchronous index of phenology for the two species was low, and the flushing commencement dates were significantly different among the populations. Relationship analysis showed that the differentiation in phenology was related to climatic variables, especially those in the dry season. The results suggested that the different climate characters in primary habitats have resulted in phenological variation in the two species, which would influence their response to climate change in the future.

Key words: tropical plants; phenology; synchrony of phenology; variation in phenology

根据进化论观点, 植物在不同生境中会选择不同的物候表现型 (Wheelwright, 1985; Chuine 等, 2000; Olsson & Ågren, 2002; Stinchcombe 等, 2004)。这一现象在高纬度地区得到了证实 (弗林特, 1984; 连思泰德, 1984; Campbell, 1974; Olsson & Ågren, 2002)。通过移栽试验, Olsson (2004) 发

* 收稿日期: 2009-05-20 修回日期: 2010-01-19

基金项目: 国家自然科学基金 (30670395); 中国科学院植物园与生物分类研究项目 (KSCX2-YW-Z-004); 云南省自然科学基金 (2004C0053M)

[Supported by the National Natural Science Foundation of China (30670395); the Knowledge Innovation Program of the Chinese Academy of Sciences (KSCX2-YW-Z-004); Natural Science Foundation of Yunnan Province (2004C0053M)]

作者简介: 宋富强 (1978), 男, 河南荥阳人, 博士研究生, 研究方向为生态气候, (E-mail) sfq@xtbg.ac.cn.

* 通讯作者 (Author for correspondence, E-mail: yipingzh@xtbg.ac.cn)

现来源偏北的 *Lythrum salicaria* 开花期较早, 这个现象不仅出现在瑞典境内, 甚至包括整个欧洲。物候模拟模型分析显示, 不同来源花旗松 (*Pseudotsuga menziesii*) 绽芽期的不同种群间物候期差异主要由海拔、纬度和距海远近决定 (Campbell, 1974)。由于一些物候变异已经表现在基因水平 (Hall 等, 2007), 不同物候表现型已经成为毛白杨品种选择的一个重要指标 (李新国等, 1996)。热带地区同种植物种群间物候期差异也有报道, 但多是讨论花期变异对繁殖成功率的影响, 很少探讨气候环境不同对植物物候变异的贡献 (Augspurger, 1983)。

20 世纪 50 年代起, 西双版纳热带植物园从世界各地引种热带植物。其中, 有些植物拥有多个不同来源的种群, 不同种群的个体定植在相邻的区域, 并进行了同期物候观测。这为研究热带植物不同种群间物候差异提供了可能。本研究基于该植物园物候观测数据, 比较同种植物不同来源种群间的物候差异, 探讨气候因子与其物候期差异的关系, 研究结

果将有助于了解复杂的热带植物物候机制。

1 研究材料与方法

中国科学院西双版纳热带植物园 (以下简称版纳园) 位于云南省西南部的西双版纳自治州勐仑镇 (101°25′ E, 21°41′ N), 属于典型的热带季风气候, 是我国为数不多的热带地区之一, 原生植被是典型的热带季节雨林。根据版纳园 1981~ 1998 年气象数据, 园内年均气温 22.0 °C, 最冷月 (1 月) 均温 16.3 °C, 最热月 (6 月) 均温 25.9 °C; 年降雨 1 483 mm, 其中约 83.4% 集中在雨季 (5~ 10 月) (图 1), 雨季月均相对湿度达 86.5% 以上; 干季 (11 月~ 次年 4 月) 月降雨仅 50 mm; 年均日照时数 1 787.8 h。干季中, 11 月~ 次年 2 月气温较低, 伴有大量的雾出现, 所以又被称为雾凉季; 而 3~ 4 月雾强度减小, 日照增加, 气温较高, 湿度较低, 则被称为干热季 (张克映, 1966)。

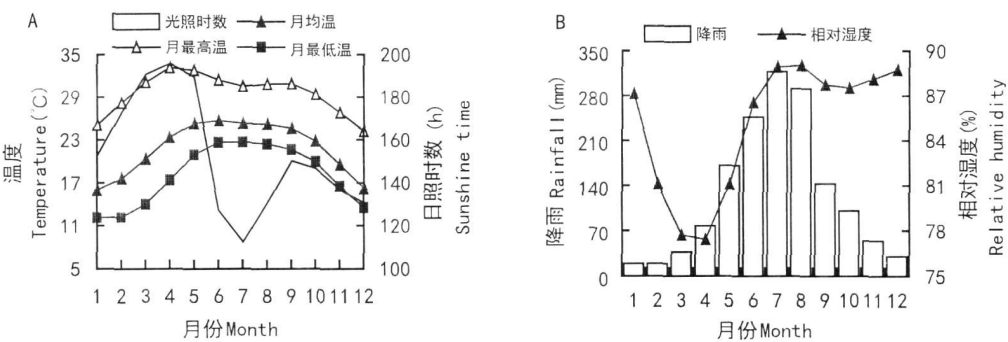


图 1 西双版纳热带植物园月气候特征

Fig. 1 Climate of Xishuangbanna Tropical Botanical Garden

A. 月均温, 月最高温, 月最低温和月光照时数; B. 月降雨和月相对湿度。

A. mean monthly temperature, mean maximum monthly temperature, mean minimum monthly temperature and monthly sunshine time; B. monthly rainfall and monthly relative humidity.

本研究选取同期观测的甜菜豆 (*Gliricidia sepium*) 和雨树 (*Samanea saman*) 两种植物为研究对象。其中, 甜菜豆有两个来源的种群, 一个是美洲的墨西哥, 一个是非洲的加纳, 分别定植于 1974 和 1978 年; 雨树有三个来源的种群, 非洲的加纳、美洲的古巴和亚洲的斯里兰卡, 分别定植于 1964 年、1963 年和 1978 年 (表 1)。两种植物的个体都定植在版纳园西区, 地形比较开阔, 环境基本一致。每种来源植物观测 5~ 8 株, 并挂铁牌标记, 每周观测一次。物候期以物候相出现个体超过一半计算。本研究中包括萌叶、落叶、开花和果熟 4 个物候相 (表

2)。由于定植先后不同, 不同种群物候观测年限从 12 年到 35 年不等。如果观测个体都已开花结果, 则可认为个体发育对其物候期影响基本不明显。从出现果熟开始, 甜菜豆的 2 个不同种群有 6 年共同观测期, 而雨树 3 个不同种群有 5 年共同观测期。

为了比较不同种群间的物候期差异, 这里使用了物候期同步系数 (Augspurger, 1983), 具体计算过程如下:

$$Z = 1/2 \sum_{i=1}^n X_i \dots\dots\dots (1)$$

$$X_i = (1/(n-1)) (1/f_i) \sum_{j=1}^n e_j \neq i \dots\dots\dots (2)$$

式中, $Z(0 \leq Z \leq 1)$ 为种物候同步系数; $X_i(0 \leq X_i \leq 1)$ 为种群同步系数; e_j 为植物种群 i 和 j 间同步的天数; f_i 为植物种群 i 物候期的天数; n 为植物的个体数。 Z 越大, 表示种群间物候同步性越高, 当 $Z = 1$ 时, 表示种群间物候期完全重合; $Z = 0$ 时, 表示种群间物候期没有重合的部分。 同时进行不同来源种群物候期先后顺序比较。 由于物候期数据呈非正态分

布, 组间比较用非参数统计法分析(Manr Whitney)。 本研究通过相关分析探讨气候因子对不同来源种群间物候期差异的影响。 首先计算三个季节和全年的月均温、降雨、日照时间, 然后进行这些气候因子与植物物候期同步系数的相关分析。 由于物候期同步系数和气象数据呈非正态分布, 相关分析采用非参数统计法(Spearman)。

表 1 植物种源地及其相应气象资料
Table 1 Source regions of observed species and their climatic data

种名 Species	种源地 Source region	年降雨(mm) Annual Rainfall	月降雨小于 50 mm 的月份 Month (rainfall < 50 mm)	年均温度(℃) Mean annual temperature	最低月均温(℃) Mean daily temperature for the coldest month	参考文献 Reference
甜菜豆 <i>Gliridia sepium</i>	墨西哥	981~ 1387	11~ 4	25. 3	17. 9	1
	加纳	1015~ 2300	12 2	26. 4	21. 1	2, 3, 4
雨树 <i>Samanea saman</i>	加纳	1015~ 2300	12 2	26. 4	21. 1	2, 3, 4
	古巴	1190	12 3	25. 2	18. 6	1, 5
	斯里兰卡	2404	—	27. 3	22. 3	1

注 1. <http://cdc.cma.gov.cn/publicservice/climate.jsp>; 2. http://www.geographyiq.com/countries/gh/Ghana_climate_f.htm; 3. <http://www.ghana.gov.gh/visiting/ghana/index.php>; 4. Opokur ankamah & Cordery (1994); 5. Foscue (1928)

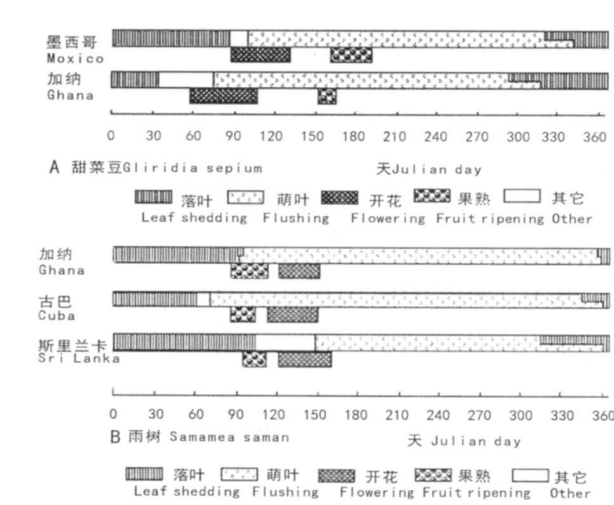


图 2 两种植物物候图谱

Fig. 2 Phenological diagram of the two species

A, 甜菜豆 *Gliridia sepium*; B, 雨树 *Samanea saman*。下同。

2 结果

2.1 引种植物物候特征

物候观测显示, 雨树和甜菜豆的营养生长和繁殖生长在版纳园内都表现出明显的季节性, 与版纳园的雨季和干季相吻合(图 2)。植物萌叶期多始于干热季(3~ 4 月份), 持续到翌年的雾凉季(11~ 12 月份); 落叶期则多出现在干季(11~ 4 月份), 并且

在一些年份与萌叶期有少许重合期。其中, 3 种来源的雨树落叶期平均为 69~ 146 d, 甜菜豆落叶期平均为 100 d。2 种引种植物的开花期也多始于干季末或雨季初(3~ 5 月), 其中雨树开花期为 31~ 40 d, 甜菜豆为 44~ 50 d。雨树果熟期在翌年的干热季(3~ 4 月份), 持续时间为 18~ 29 d; 甜菜豆果熟期出现在雨季初(6 月), 持续时间为 15~ 32 d。

表 2 植物物候同步性及其最大影响气象因子

Table 2 The synchrony of phenology, the most influencing climatic variables and the correlated coefficient

种名 Species	物候相 Phenose phase	同步系数 Index of synchrony	最大相关因子 及其相关系数 Most influencing climatic variable and the correlated coefficient
甜菜豆 <i>Gliridia sepium</i>	萌叶	0. 91	干热季光照时间(-0. 916)
	落叶	0. 73	干热季光照时间(0. 908)
	开花	0. 43	雾凉季温度(-0. 867)
雨树 <i>Samanea saman</i>	萌叶	0. 93	雾凉季温度(-0. 917 [*])
	落叶	0. 64	全年光照时间(0. 872)
	开花	0. 75	雾凉季降雨(0. 867)
	果熟	0. 60	雨季温度(-0. 983 [*])

注: * 显著相关($P < 0.05$) The coefficient is significant($P < 0.05$)

2.2 不同来源种群物候期差异

同种植物不同来源种群间物候谱特征比较相似, 但是也表现出了一定差异。表 2 显示了不同来源种群物候期的同步性, 两种引种植物不同物候相的物候期同步性系数范围为 0. 43~ 0. 93。其中, 萌叶期的物

候期同步系数最高,即种群间萌叶期变异最小,范围为0.91~0.93;其次是落叶物候期的同步性,为0.64~0.73;而开花和果熟物候期的同步性最差,分别为0.43~0.75和0.60。物候期先后顺序比较分析表明,不同来源种群萌叶起始期存在显著差异(图3)。加纳来源的甜菜豆比墨西哥的甜菜豆萌叶显著偏早($P=0.003$);雨树不同来源种群萌叶始期先后顺序为:古巴、加纳和斯里兰卡($P=0.007$)。

2.3 植物物候期同步性与气候因子关系

相关分析显示,不同来源同种植物物候期的同步系数与气候因子相关,系数范围0.415~0.983,且一些相关系数达到显著水平(表2),这说明同种

植物不同来源种群物候期变异可能与气候因子有关。相关气候因子中,除雨树落叶和果熟外,其它物候相的物候期与干季气候(包括干热季和雾凉季)因子相关,这与两种植物物候期的起始于干季前后的特征十分吻合。

图4显示,随着气候因子变化,不同来源种群的萌叶起始期响应不相同。随着干热季日照时间延长,两个来源甜菜豆的萌叶起始期都整体呈提前的趋势,但加纳甜菜豆提前更明显。随着雾凉季温度升高,三个来源雨树萌叶起始期变化趋势有很大不同,加纳和古巴来源雨树呈推迟趋势,斯里兰卡雨树呈提前趋势。

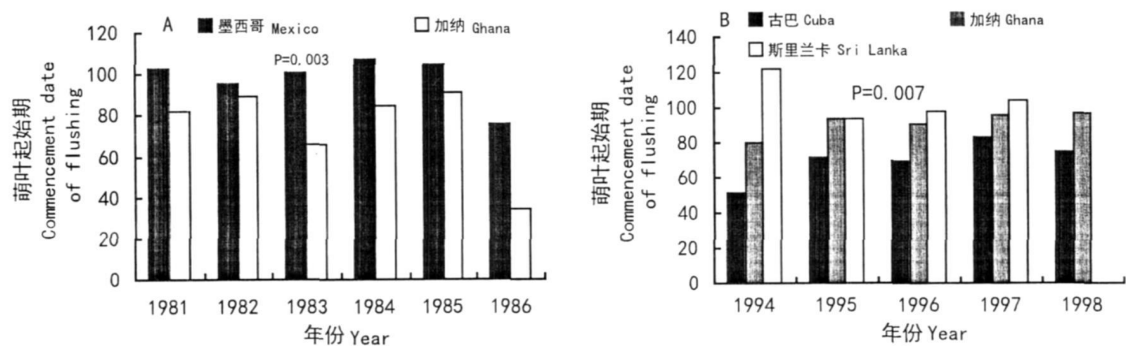


图3 不同来源植物萌叶起始期年间比较

Fig. 3 Comparison of commencement of flushing of plants from different source countries among years

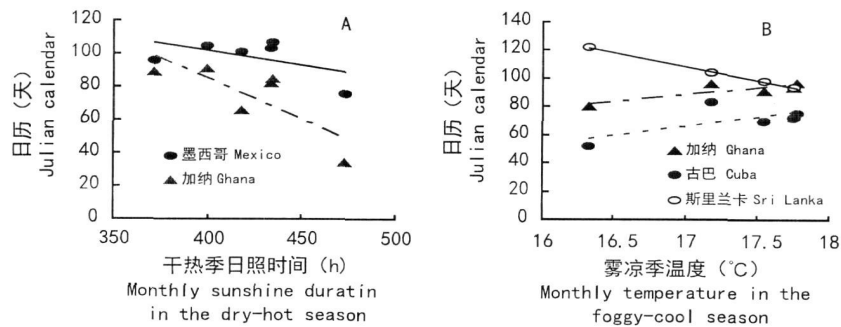


图4 萌叶期与气候因子关系

Fig. 4 The relationship between flushing beginning and climatic variables

3 讨论

本研究表明,两种引种植物在版纳园的物候期呈现一定的季节性,与原生季节雨林植物的物候节律基本一致(曹敏,2001),但是同种植物不同来源种群间却表现出一定的物候差异,主要表现在2个方面。首先,种群间物候期同步系数低,为0.43~

0.91,说明甜菜豆和雨树不同来源种群间存在明显物候变异。其中,两种植物开花期同步系数分别为0.43和0.75,与新热带地区6种灌木种内的开花物候期同步系数(0.48~0.95)相近(Augspurger, 1983)。其次,统计分析结果显示雨树和甜菜豆的不同来源种群间萌叶起始期先后存在显著差异(图3, $P<0.05$)。Primack(1980)的研究也证明,同种植物个体间开花期出现先后顺序基本保持稳定。因

此, 两种热带植物不同来源种群间存在明显的物候期变异。

不同种群因生境不同, 面临的环境选择压力不同, 再加上缺乏遗传基因交流不足, 往往可能将导致遗传变异 (Chuine 等, 2000)。本研究中, 两种植物不同来源种群间物候同步系数与气候因子之间存在很强的相关性 (表 2), 并且不同来源植物萌叶起始期对气候因子响应各不相同 (图 4), 说明原生境不同已经形成两种植物不同种群间不同的物候响应机制。Olsson (2004) 也认为不同纬度间生长季的不同是不同来源 *Lythrum salicaria* 开花期不一致的重要因素。种群密度大的植物物种, 其个体间开花期同步系数较大, 为 0.77~0.95; 种群密度小的植物物种, 其个体间开花期同步系数较小, 为 0.48~0.50, 这也充分说明不同生境对种内物候期差异的影响 (Augspurger, 1983)。

根据本研究结果和相关资料, 简单分析加纳、古巴和斯里兰卡来源雨树萌叶期发生机制。表 2 显示, 雨树萌叶期同步系数受到雾凉季温度, 即最冷月温度影响, 说明低温是诱发雨树萌叶的一个重要因子。同时, 古巴和加纳雨树与斯里兰卡雨树对温度变化的响应不一致 (图 4), 说明可能存在两种不同的物候机制。古巴和加纳温度季节性变化明显 (图 5: a、b), 可能出现低温胁迫风险, 低温锻炼成了两个国家雨树萌叶的必须条件。低温锻炼不仅是高纬度地区植物物候的诱发因子, 对于热带植物也十分重要 (Yasuda 等, 1999)。随着版纳园温度升高, 需要更长的时间来满足来源于两个国家雨树低温锻炼要求, 导致萌叶期推迟。斯里兰卡温度季节性变化较弱 (图 5: c), 低温胁迫不明显, 雨树萌叶需要一定的高温效应, 而不是低温锻炼, 因此随着版纳园温度升高, 斯里兰卡来源雨树萌叶期提前。

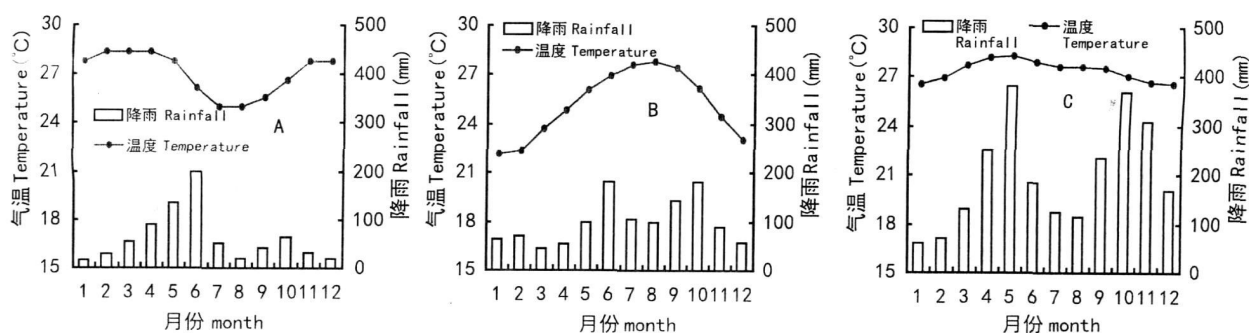


图 5 加纳、古巴和斯里兰卡气候比较

Fig. 5 Comparison of climate among Ghana/Cuba and Sri Lanka

A. 加纳 Ghana; B. 古巴 Cuba; C. 斯里兰卡 Sri Lanka

甜菜豆和雨树的不同来源种群物候期间存在明显差异, 这些差异与原生境气候因子不同具有很大关系。不同生境种群形成不同的物候机制, 对气候因子变化的响应不同, 这将导致不同种群对全球气候变化的响应不同。在以后研究中, 应该加强不同种群间植物物候调查研究, 为应对全球气候变化储备丰富的遗传资源。

致谢 本研究物候数据由版纳园园林部提供, 版纳园的气象数据由西双版纳森林生态系统定位站提供, 一并致以真挚感谢!

参考文献:

弗林特 HL. 1984. 木本植物的物候学和遗传生态学 [M]// 利思 H (ed). (颜邦周, 陈鼎常, 倪权, 等译) 物候学与季节性模式的建立. 北京: 科学出版社: 54-61

- 连思泰德 H. 1984. 林木某些物候特征的遗传变异 [M]// 利思 H (ed). (颜邦周, 陈鼎常, 倪权, 等译) 物候学与季节性模式的建立. 北京: 科学出版社: 192-199
- 张克映. 1966. 滇南气候的特征及形成因子的初步分析 [J]. 气象学报, 33(2): 210-230
- 曹敏. 2001. 西双版纳季节雨林更新生态学研究 [D]. 云南大学博士论文: 79-92
- Augspurger CK. 1983. Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six Neotropical shrubs [J]. *Biotropica*, 15(4): 257-267.
- Campbell RK. 1974. Use of phenology for examining provenance transfers in reforestation of Douglas fir [J]. *J Appl Ecol*, 11: 1069-1081
- Chuine I, Belmonte J, Mignot A. 2000. A modeling analysis of the genetic variation of phenology between tree populations [J]. *J Ecol*, 88: 561-570
- Foscoe EJ. 1928. Rainfall maps of Cuba [J]. *Monthly Weather Review*, 5: 170-173

(下转第 843 页 Continue on page 843)

年生草本蕨类植物达到一定年龄后,地上部分性状趋于稳定,所以在其年龄判断研究中,只能选择地下根状茎作为研究对象。由于蕨类植物没有活跃的维管形成层,不能形成完整的次生维管结构,其地下根状茎的直径与年龄之间并无相关关系,只能从其长度着手研究。本文研究的广西越城岭地区紫萁种群年龄结构模型为地下根状茎长度与年龄的关系模型。使用本方法,虽然野外工作量较大,在一定程度上会对植株生长造成影响,但能够较准确地判断紫萁这种多年生草本蕨类植物的年龄,是切实可行的年龄判断方法。

本研究结果表明,广西越城岭地区紫萁种群年龄与地下根状茎长度之间存在非线性的回归关系。当然,研究中假定紫萁的地下根状茎长度的生长速度是比较恒定,但实际上可能会因气候、生境生态条件等的不同而存在着差异,也许会影响回归方程的准确性;同时,在紫萁的年龄研究中如何减少对植株生长的影响,有待于进一步研究。

调查结果表明,在越城岭山脉一带的紫萁自然更新能力弱,幼龄级个体缺乏,整个种群正趋向中老龄化,已陷入衰退进程中。探究其原因,是因为近十多年来人工过度采摘或挖掘野生植株干扰了紫萁天然更新过程,破坏了种群结构现状;另外,人工移栽后管理不当致死则导致资源存量减少。大量挖掘移栽野生种苗种莖虽能在较短期内即获益,但使紫萁的生存与发展环境恶化,不利于紫萁的可持续开发利用。

根据越城岭地区紫萁种群年龄结构现状,必须采取措施对该地区的野生种群加强保护,特别是加

强对繁殖主体—中龄级个体的就地保护,减少或限制对野生紫萁资源的过度采摘,制止毁灭性挖取野生紫萁进行人工栽培的做法。为合理开发利用紫萁,应积极开展紫萁野外繁育学研究,人工培育大规模幼苗供给农户人工栽培种植,有利于在保护野生紫萁的同时促进其可持续的开发利用。

参考文献:

- 白永飞,许志信,李得新,等. 1999. 内蒙古高原四种针茅种群年龄结构与株丛结构的研究[J]. 植物学报, 41(10): 1125–1131
- 王谋强,张朝君,等. 2006. 我国南方薇菜的研究现状及其发展对策[J]. 贵州农业科学, 34(4): 135–136
- 王贤荣,闫道良,伊贤贵,等. 2006. 江西崇义钟花樱种群年龄结构及种群动态研究[J]. 南京林业大学学报·自然科学版, 30(5): 47–50
- 李伟成,常杰,樊海英,等. 2003. 濒危植物明党参个体年龄非破坏性估测模型的研究[J]. 生物数学学报, 18(3): 339–344
- 吴国芳,冯志坚,马炜梁,等. 1992. 植物学[M]. 第二版. 北京: 高等教育出版社
- 资源县志编委会. 2000. 资源县志[M]. 南宁: 广西人民出版社
- Xiao YA(肖宜安), Xiao N(肖南), Hu WH(胡文海), et al. 2007. The age structure and ecological strategy in a wild population of the endangered plant *Disanthus cercidifolius* var. *longipes* (Hamamelidaceae) (濒危植物长柄双花木自然种群年龄结构及其生态对策)[J]. *Guihaia*(广西植物), 27(6): 850–854
- Hong W(洪伟), Liu J(柳江), Wu G Z(吴承祯). 2001. A study on structure and spatial distribution pattern of *Castanopsis hystrix* population[J]. *Sci Silv Sin*(林业科学), 37(Suppl.): 6–10
- Li GZ(李光照). 1985. A preliminary study of Mao'er shan flora [J]. *Guihaia*(广西植物), 15(3): 211–226
- Lieberman M, Lieberman D. 1988. Age size relationships and growth behavior of the palm *Welfia georgii* [J]. *Biotropica*, 20: 270–273

(上接第 839 页 Continue from page 839)

- Hall D, Luquez V, Garcia VM, et al. 2007. Adaptive population differentiation in phenology across a latitudinal gradient in European aspen (*Populus tremula*): a comparison of neutral markers, candidate genes and phenotypic traits[J]. *Evolution*, 61(12): 2849–2860
- Li XG(李新国), Zhu ZT(朱之悌), Sun XL(孙显林). 1996. The principle and method of plus tree selection in *Populus tomentosa* (毛白杨优树选择原则和方法的研究)[J]. *J Jilin Fore Univ* (吉林林学院学报), 12(1): 8–13
- Olsson K. 2004. Population differentiation in *Lythrum salicaria* along a latitudinal gradient [D]. Doctoral Dissertation of Umeå University
- Olsson K, Ågren J. 2002. Latitudinal population differentiation in phenology, life history and flower morphology in the perennial

- herb *Lythrum salicaria* [J]. *J Evol Biol*, 15: 983–996
- Opoku ankumah Y, Cordery I. 1994. Atlantic seas surface temperatures and rainfall variability in Ghana [J]. *J Climate*, 7: 551–558
- Primack PB. 1980. Variation in the phenology of natural populations of montane shrubs in Zealand [J]. *J Ecol*, 68: 849–862
- Stinchcombe JR, Dorn LA, Schmitt J. 2004. Flowering time plasticity in *Arabidopsis thaliana*: a reanalysis of Westerman & Lawrence (1970) [J]. *J Evol Biol*, 17: 197–207
- Wheelwright NT. 1985. Competition for dispersers, and the timing of flowering and fruiting in a guild of tropical trees [J]. *Oikos*, 44: 465–477
- Yasuda M, Matsumoto J, Osada N, et al. 1999. The mechanism of general flowering in Dipterocarpaceae in the Malay Peninsula [J]. *J Trop Ecol*, 15: 437–449