

灰木莲二次开合开花动态与雌雄异熟特征

潘丽琴^{1,2,3}, 郝建^{1,2,4}, 徐建民², 陈建全^{1,4}, 卢立华^{1,4}, 刘志龙^{1,4}

(1. 中国林业科学研究院 热带林业实验中心, 广西 凭祥 532600; 2. 中国林业科学研究院 热带林业研究所, 广东 广州 510520; 3. 西南林业大学, 云南 昆明 650204; 4. 广西友谊关森林生态系统定位观测研究站, 广西 凭祥 532600)

摘要: 为了研究灰木莲 *Manglietia glauca* 在中国引种地区的开花及雌雄异熟特征对其生殖的影响, 以中国林业科学研究院热带林业实验中心树木园、白云实验场、伏波实验场的灰木莲人工林作为观测对象, 调查研究灰木莲在该地区的花期物候、开花动态、花期不同阶段的花粉活力及柱头可授性。结果表明: ①在引种地区广西凭祥, 灰木莲的花期主要集中在3月上旬至5月下旬, 个别单株1月下旬就开花, 偶尔出现1 a中2次花期, 第2次花期从10月中旬持续到12月上旬。②在花期不同阶段, 由于气温条件不同, 灰木莲的开花表现不同模式的二次开合现象, 开花各进程发生的时间, 以及二次展花间隔时间差异较大。③灰木莲在单花内表现为雌雄异熟, 雌蕊先熟, 雌蕊位于雄蕊上部, 在时间和空间上均避免了自花传粉发生。灰木莲在单株水平上为同步集中式开花, 同一植株第1轮花的花粉释放时间正好为第2轮花发生初次展花柱头活力最强的时间, 2轮花的雌雄性征表达均较强, 重叠可达1~6 h, 保证它在有限的可授期内授粉成功。④灰木莲异株异花、同株异花及自花授粉皆能正常结实, 异株异花授粉结实率明显较同株异花和自花授粉高, 表明其繁育习性是以异交为主, 但存在自交亲和的现象; 灰木莲不同花期的授粉结实率以低温的始花期最低, 过渡期和盛花期较高, 说明低温不利于其受精及胚胎发育。图4表5参21

关键词: 植物学; 灰木莲; 开花动态; 二次开合; 雌雄异熟

中图分类号: S796 **文献标志码:** A **文章编号:** 2095-0756(2018)01-0096-08

Flowering dynamics and dichogamy characteristics of *Manglietia glauca* for two-time flower opening and closure

PAN Liqin^{1,2,3}, HAO Jian^{1,2,4}, XU Jianmin², CHEN Jianquan^{1,4}, LU Lihua^{1,4}, LIU Zhilong^{1,4}

(1. Experimental Center of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Pingxiang 532600, Guangxi, China; 2. Research Institute of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Guangzhou 510520, Guangdong, China; 3. Southwest Forestry University, Kunming 650204, Yunnan, China; 4. Guangxi Youyiguan Forest Ecosystem Research Station, Pingxiang 532600, Guangxi, China)

Abstract: To study the influence of flowering dynamics and dichogamy characteristics on sexual reproduction of *Manglietia glauca* in the introduced area of Pingxiang, Guangxi, three stands of *M. glauca* were selected as the study area. Based on the flowering phenology and flowering dynamics, pollen and stigma viability in different flowering stages were tested. Results showed that (1) *M. glauca* started to bloom in late January, reached full bloom in late March, and lasted to early May. *M. glauca* occasionally bloomed twice a year with the second flowering phase lasting from the middle of October to early December. (2) Due to temperature difference in different flowering stage, the duration of each phase in flowering process was different, appeared different two-time

收稿日期: 2016-12-19; 修回日期: 2017-02-17

基金项目: 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金资助项目(CAFYBB2016QA014); 中国林业科学研究院热带林业实验中心主任基金资助项目(RL2015-01)

作者简介: 潘丽琴, 讲师, 博士研究生, 从事热带南亚热带树种栽培与育种研究。E-mail: pan_liqin2013@126.com。通信作者: 郝建, 工程师, 从事热带南亚热带珍贵树种培育研究。E-mail: xuzhouhao-jian@126.com

flower opening and closure pattern. (3) *Manglietia glauca* showed dichogamy and protogyny in its flowering process with the pistil located in the upper stamens to avoid the possibility of self-pollination that could occur both in time and space. *M. glauca* also bloomed for centralized synchronization in single plant level. When flower pollen was released during the first round of flowering, pistil viability in the second round of flowering was stronger. The time of strongest expression for both male and female sexuality overlapped from 1–6 h, and this provided opportunity for successful pollination. (4) After artificial xenogamy, geitonogamy, and self-pollination, the fruits and seeds could be set with the pollination success rate of xenogamy being highest (68%). The pollination success rate was lowest (40%) in the initial flowering period with the lowest temperatures, but the pollination success rate was higher in the transition period (65%) and bloom stage (68%) with higher temperatures. The high pollination success rate of xenogamy indicated that *M. glauca* had priority for out-crossing but was self-compatible to some degree, and the pollination success rate of the initial flowering period, the transition period, and the bloom stage indicated that a high temperature was more beneficial to fertilization and embryo development than a low temperature. [Ch, 4 fig. 5 tab. 21 ref.]

Key words: botany; *Manglietia glauca*; flowering dynamic; two-time flower opening and closure; dichogamy

植物的开花方式和生殖同步性是影响植物繁殖适合度的重要因子，也是决定植物生殖成功的重要因素^[1]。对大部分植物来说，开花通常是一次性绽放，之后通过花的闭合或花瓣的凋谢来终止开花进程，而有些植物的开花过程，开放和闭合是交替进行^[2]，称之为“二次开合”。多种木兰科 Magnoliaceae 植物存在此种开花方式，如广玉兰 *Magnolia grandiflora*^[3]，白玉花 *M. denudata*^[4]，厚叶木莲 *Manglietia pachyphylla*^[5]，大果木莲 *M. grandis*^[6]和中緬木莲 *M. hookeri*^[6]等。该种开花方式受到诸如气温、湿度和光照等气候因子的影响，其中气温条件在控制开花中起主导作用^[7–8]。灰木莲 *Manglietia glauca* 原产越南及印度尼西亚，为木兰科木莲属 *Manglietia* 植物，具干形通直、抗逆性强、生长快、木材纹理细致及易加工的特性^[9]，是一种极具有发展潜力的速生用材及园林绿化树种。自 1960 年以来，灰木莲在中国西南和华南地区进行引种并规模化种植^[10]。目前，有关灰木莲的研究主要集中于栽培繁育技术^[11]、早期生长适应性^[12]、材性^[13]以及生态效应等方面。在引种地灰木莲开花后自然结实率极低^[11,14]，而针对该现象的研究报道较少^[14–15]。为了探究灰木莲开花及雌雄异熟特征对其生殖成功的影响，笔者着重研究灰木莲的花部结构、不同花期的二次开合开花进程、花粉活力和柱头可授性，以探究灰木莲二次开合开花及雌雄异熟特征对其生殖的影响，也为深入了解木莲属的系统进化或演化过程提供资料。

1 研究地区概况和试验材料

试验点设在中国林业科学研究院热带林业实验中心，位于广西壮族自治区凭祥市，属亚热带季风气候区，年均气温为 21.5 ℃，≥10 ℃积温 7 500 ℃，年降水量为 1 220~1 400 mm，降水集中期为 4 月中旬至 8 月末，年均日照约为 1 260 h。以伏波实验场、白云实验场和中心树木园栽培的灰木莲人工林为研究对象，各林分造林苗木均为 1.5 年生的实生苗，种源来自越南尚河，无病虫害侵害，健康状况良好，基本情况见表 1。观测区域花期内气温因子基本情况见表 2。

2 研究方法

2.1 林分水平物候的观测

2014–2016 年连续 3 a 对灰木莲林分进行定点、定时观察并记录其开花物候。林分水平 1%~10%的

表 1 观测林分基本情况

Table 1 General information of the observation stands

人工林	造林年度	树高/m	胸径/cm	密度/(株·hm ⁻²)	海拔/m
伏波实验场	2002	16.69 ± 1.13	26.13 ± 1.46	800	240
白云实验场	1998	18.45 ± 3.75	28.70 ± 5.59	1 200	540
中心树木园	2003	24.65 ± 2.85	32.40 ± 4.19	1 000	630

表 2 观测区域环境气温基本情况

Table 2 General information of the atmosphere temperature in observation region

观测年份	不同月份气温/℃				
	1 月	2 月	3 月	4 月	5 月
2014	20~10	18~12	21~16	28~21	32~24
2015	19~11	20~13	22~16	28~19	32~24
2016	19~11	20~9	25~15	31~21	31~22

个体开花时视为始花期，10%~50%的个体开花时为过渡期，50%~95%的个体达到开花高峰时为盛花期，95%植株开花结束时为终花期。

2.2 花部结构及开花动态的观测

在伏波实验场、白云实验场和中心树木园内试验点各选 3 株标准株，从青蕾期开始观察其开花动态，各个开花阶段分别标记 10 朵花，观察开花进程中的花部、柱头和花粉的形态变化特征，用佳能 (Cannon)数码相机拍照，花部解剖结构在奥林帕斯(Olympus)体视显微镜成像系统下观察并拍照。

2.3 花粉活力及柱头可授性检测

在标准株上的上中下 3 个冠层各选取 3 个标准枝，各个标准枝于青蕾期选取 15 个花蕾。于始花期、过渡期和盛花期，分别选取 3 朵未散粉的花朵带回室内，人工挑出雄蕊，收集花粉，用于测定不同花期阶段花粉活力；于始花期、过渡期和盛花期，分别标记 5 朵青蕾，于露白(T₁)，初次展花(T₂)，闭合(T₃)，完全展花(T₄)和衰败期(T₅)等 5 个阶段分别采集花粉用于测定单花不同开花阶段花粉活力，同时取柱头样品用于柱头可授性检测。

2.3.1 花粉活力检测 根据正交设计的花粉离体萌发试验结果，采用最佳萌发效果的培养液对各开花阶段花粉进行离体萌发培养。萌发条件为：质量浓度为 60.00 g·L⁻¹蔗糖+0.50 g·L⁻¹硼酸+0.08 g·L⁻¹氯化钙，pH 值为 6，温度 25 ℃。花粉萌发 6 h 后，把培养皿放置在倒置显微镜观察并拍照，选择 5 个视野统计花粉的萌发率。

2.3.2 对柱头可授性检测 采用联苯胺-过氧化氢法^[16]检测，联苯胺-过氧化氢反应液为 V(1%联苯胺溶液):V(3%过氧化氢溶液):V(水)=4:11:22 的混合液。分别采各开花阶段花朵 9 朵，切除花被片，将雌蕊群浸入含有联苯胺-过氧化氢反应液的 10 mL 透明样品瓶中。若柱头具有可授性，则反应液呈现蓝色，并伴有大量气泡，反之则无。根据雌蕊群柱头所冒出气泡数量和染为蓝色的柱头数量判断其可授性。将柱头可授性分为 5 个等级^[17]：“-”为不具有可授性，气泡出现慢且少，颜色无变化；“+/-”极少部分柱头有可授性，“+”为具有较弱的可授性，表示少部分柱头有可授性，大部分没有，气泡出现慢且少，着色慢、颜色浅；“++”为具有较强的可授性，气泡出现快且多，着色快、颜色浅；“+++”为具有很强的可授性，气泡出现快且多，着色快、颜色深。

2.4 不同花期阶段灰木莲人工授粉

在标准株的上中下 3 个冠层各选取 5 个标准枝，在青蕾期每个标准枝选取 30 个花蕾。在始花期、过渡期和盛花期，分别标记 10 朵花，在初次展花阶段进行自花、同株异花和异株异花授粉；于盛花期按各单花露白阶段、初次展花阶段、(长)闭合阶段和完全展花阶段进行异株异花授粉，各个标准枝各阶段分别授粉 6 朵花。授粉后 2 个月统计结实率。单个果实明显膨大，子房数量占其果实总子房数量 50% 以上为授粉成功。

3 结果与分析

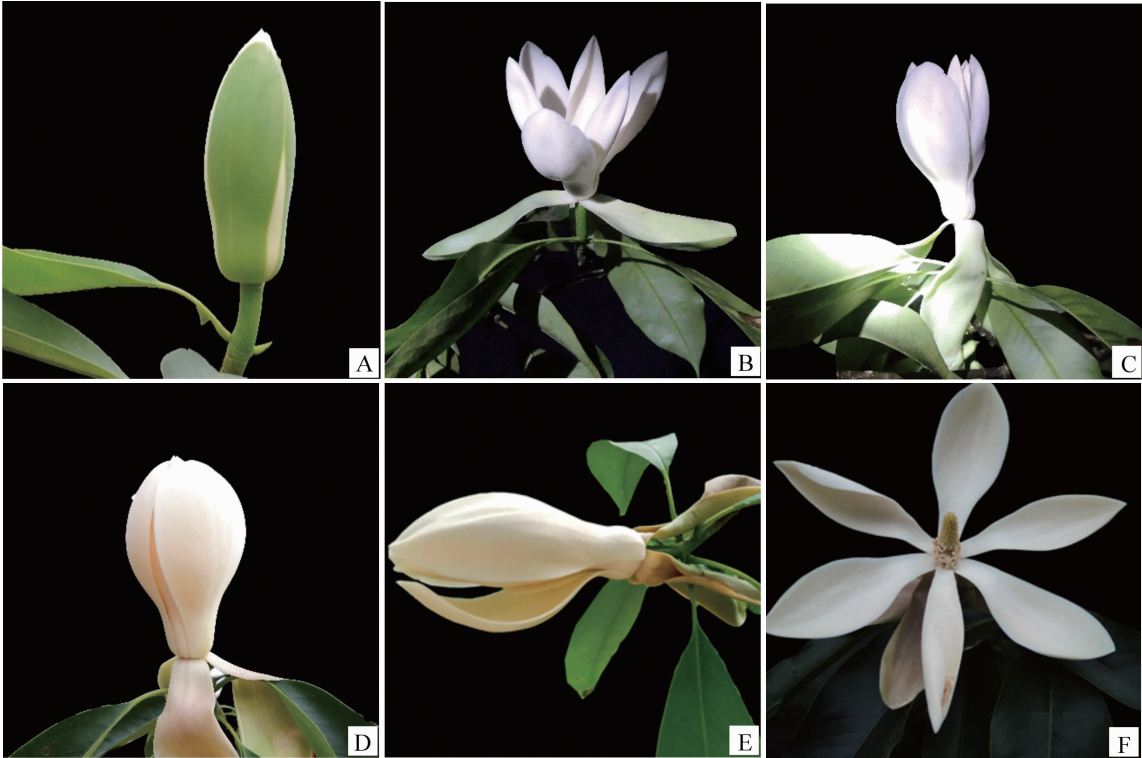
3.1 灰木莲花部结构与群体开花物候

灰木莲为两性单花，展花直径 15~25 cm，花被片乳白色，厚肉质，汤勺形，长 6~10 cm，宽 5~7 cm，共 6~8 片；多心皮的雌蕊群在上，雄蕊群聚合于雌蕊群下方基部的花托上。雌蕊群由 45~85 枚单生心皮组成，心皮绿色，短纺锤形，长 0.4~0.6 cm，紧密组合呈锥形，每心皮内含双排胚珠 8~12 颗，成熟柱头向外微卷曲；雄蕊群着生于雌蕊群的下部，高度仅达到雌蕊群的下缘，单个雄蕊长 0.7~1.1 cm，宽 0.8~1.5 mm，乳白色，2 对细长的花粉囊平行分布于花药的 2 侧。

在中心树木园(海拔为 240 m)，灰木莲花期主要从 3 月上旬持续至 5 月上旬，少数从 1 月下旬开始，仅个别单株出现 1 a 中 2 次花期，第 2 次花期从 10 月中旬持续到 12 月上旬，花量极少；第 1 次花期 3 月上、中旬为始花期，3 月下旬到 4 月中旬为盛花期，4 月下旬到 5 月上旬为终花期。灰木莲在高海拔(600 m 左右)比低海拔(240 m)的花期推迟 15~20 d。在花期内，环境温度分别为始花期的 10~20 ℃，过渡期 18~25 ℃和盛花期的 21~30 ℃，不同气温下灰木莲表现出不同的开花方式。

3.2 灰木莲不同气温单花二次开合开花时序特征

灰木莲开花过程存在二次开合的开花现象(图 1)。先后经历：①露白(T₁)：内部白色花被片开始松动，绿色外苞片露出花被片，形成白绿相间的花蕾。②初次展花(T₂)：花被片初次展开，外苞片和内层花被片同时展开 30°~50°。③闭合阶段(T₃)：最外层花苞片沿花柄向下展开 180°，白色花瓣向相反方向收拢至完全闭合，多发生于 18:00–24:00，根据气温高低存在 2 种闭合方式，高温时闭合时间约为 10~12 h，气温较低时闭合时间约为 48~72 h。④完全展花(T₄)：花被片再次展开约 90°，不再闭合，雄蕊群松散脱落，花粉散出，多发生于长闭合形成白蕾后第 2 天 17:00–20:00；在盛花期，完全展花前会出现一次短闭合阶段。⑤衰败阶段(T₅)：完全展花的第 2 天，花被片逐渐褐化、萎蔫、凋落，至完全凋落需 3~7 d。灰木莲在不同花期阶段的开花方式特征见表 3。



A. 露白；B. 初次展花；C. 长闭合中间阶段；D. 长闭合阶段；E. 短闭合；F. 完全展花

图 1 盛花期灰木莲二次开合开花动态

Figure 1 Floral dynamic of *Manglietia glanca* at full-bloom stage

3.3 灰木莲不同花期花粉活力和柱头可授性特征

由表 4 可知：灰木莲花粉活力随时间推移而下降，盛花期时花粉活力最高，平均活力为 72.13%，其次为过渡期 63.15%，始花期最低仅为 43.28%。盛花期时，因环境温度最高(21~30 ℃)，散粉后花粉活力急剧下降，散粉后 18 h 时，花粉已完全失活。而在环境温度较低的过渡期(18~25 ℃)及始花期(10~20 ℃)，散粉后花粉活力维持时间相对较长，分别达到 24 h，36 h。

灰木莲在始花期的完全展花、过渡期的初次展花及盛花期的白蕾期柱头黏液分泌量最多；单花完全展花时，始花期与过渡期的柱头均有少量的黏液，而盛花期的柱头黏液已变干。经过联苯胺-过氧化氢检测，柱头黏液分泌量较多时，柱头颜色多呈乳白色和淡黄色，柱头可授性较强，柱头在纯白色和褐

表 3 灰木莲不同气温单花二次开合开花时序特征

Table 3 The flowering temporal characteristics of *Manglietia glanca*

开花阶段	特征	始花期	过渡期	盛花期
白蕾期	花被片松动, 绿色苞片开口, 花被片露出, 形成白绿相间的花蕾	第 1 次展花前 2~3 d	第 1 次展花前 1 d	第 1 次展花前 1 d
初次展花	绿色苞片和花被片同时展开 30°~50°	发生于 18:00~19:00	发生于 18:00~19:00	发生于 18:00~19:00
闭合开始	绿色苞片向下展开至与花柄方向平行, 花被片向雌蕊群聚拢闭合, 形成白色花蕾	发生于 20:00~24:00, 初次展花后 4~6 h	发生于 18:00~21:00, 初次展花后 1~2 h	发生于 18:00~20:00, 初次展花后 0.5~1.0 h
长闭合	花被片闭合, 雄蕊群紧贴花柱	持续 1~3 d	持续 14~20 h	持续 10~12 h
短闭合	最外层 1~2 片花被片展开 10°~20°, 约 0.5 h 后再次闭合			发生于 16:30~17:30
完全展花	花被片展开 90°后不再闭合, 雄蕊群松散脱落, 花粉散出	发生于 17:30~18:00	发生于 17:30~18:00	发生于 17:30~18:00, 第 2 次闭合后的 1 h
萎蔫	花被片边缘褐化向内微卷	完全展花后的 1 d	完全展花后的 1 d	完全展花后的 1 d
凋落	花被片凋落	完全展花后 4~5 d	完全展花后 3~4 d	完全展花后 2~3 d

表 4 灰木莲不同花期阶段的花粉活力

Table 4 Pollen viability of *Manglietia glanca* at different stages

花期	散粉后不同时间的花粉活力/%								
	0	6	12	18	24	30	36	42	48 h
始花期	43.28	40.37	33.58	28.70	22.17	18.42			
过渡期	63.15	36.19	28.30	20.10					
盛花期	72.13	32.32	13.58						

(黑)色时, 黏液较少, 可授性均较弱(表 5)。柱头在过渡期时的初次开花和完全展花时、盛花期时的白蕾期及初次展花时、始花期时的完全展花时, 均具有较强的可授性, 其余时期柱头可授性较弱或基本失活。

灰木莲雌性先于雄性表达的特征稳定, 交配类型为雌先型。不同气温条件下, 雌雄性成熟的间隔时间有所差异, 气温越高雌性表达发生时间越早, 雌雄异熟的间隔时间越短; 雄性表达在初次展花时均已表达, 至完全展花时, 花粉活力最强。盛花期露白阶段时柱头可授性最高, 雌性表达在青蕾阶段就已开始, 而雄性特征还未表达; 当完全展花花粉完全散开成熟时, 雌性特征最弱, 雌雄异熟间隔时间约为 2 d。过渡期初次展花时柱头可授性最强, 但花粉未完全成熟, 完全展花时花粉活力最高, 柱头仍可具授性, 雌雄异熟的间隔时间为 24~36 h。始花期闭合阶段时柱头可授性最强, 但花粉活力较弱, 完全展花时花粉活力和柱头可授性均较高, 雌雄异熟的间隔时间为 2~3 d。

表 5 灰木莲不同花期阶段的柱头可授性

Table 5 Stigma receptivity of *Manglietia glanca* at different stages

花期	柱头颜色及分泌黏液量				
	T ₁	T ₂	T ₃	T ₄	T ₅
始花期	纯白色, 无	纯白色, 较少	乳白色, 少	淡黄色, 多	黄褐色, 无
过渡期	乳白色, 多	乳白色, 丰富	淡黄色, 较多	黄色, 少	褐色, 无
盛花期	白色, 丰富	黄色, 多	黄褐色, 少	褐色, 无	黑褐色, 无

花期	柱头可授性					花粉活力/%				
	T ₁	T ₂	T ₃	T ₄	T ₅	T ₁	T ₂	T ₃	T ₄	T ₅
始花期	+/-	++	++	+++	+/-	3	32	39	43	15
过渡期	++	+++	++	++	-	11	42	54	65	0
盛花期	++	+++	++	+/-	-	22	53	60	62	0

说明: T₁露白阶段, T₂初次展花, T₃闭合阶段, T₄完全展花, T₅衰败期; +++表示柱头具最强可授性; ++柱头具较强可授性; +表示具较弱可授性; “+/-”极少部分柱头有可授性; -表示柱头不具可授性。

3.4 灰木莲花期不同阶段单株二次开合花过程可授性重叠期

根据图 2: 灰木莲在盛花期开花时, 前一轮花完全展花的散粉期和后一轮花初次展花的可授期重叠。在这个重叠期里, 前一轮完全展花, 花粉自然散开, 花粉活力也较强, 第 2 轮花初次展时柱头可授性较强, 但花粉未散开, 为异花授粉提供极好的机会; 完全展花花粉散出时, 同一花朵柱头可授性极低, 发生自花授粉的机率极低; 在过渡期开花时, 异花和同花授粉均可能发生, 前一轮花完全展花的散粉期和后一轮花初次展花的散粉期重叠期花粉活力和柱头可授性均较强, 为异花授粉提供可能; 此时同一花朵花粉活性和柱头可授性均较强, 自花授粉也可发生; 始花期开花时, 第 1 轮完全展花的散粉期与第 2 轮初次展花的可授期没有重叠期, 与第 3 轮初次展花时可授期重叠, 可能发生异花授粉; 而第 1 轮完全展花时同一花朵柱头可授性与花粉活力均很强, 有利于自花授粉的发生。

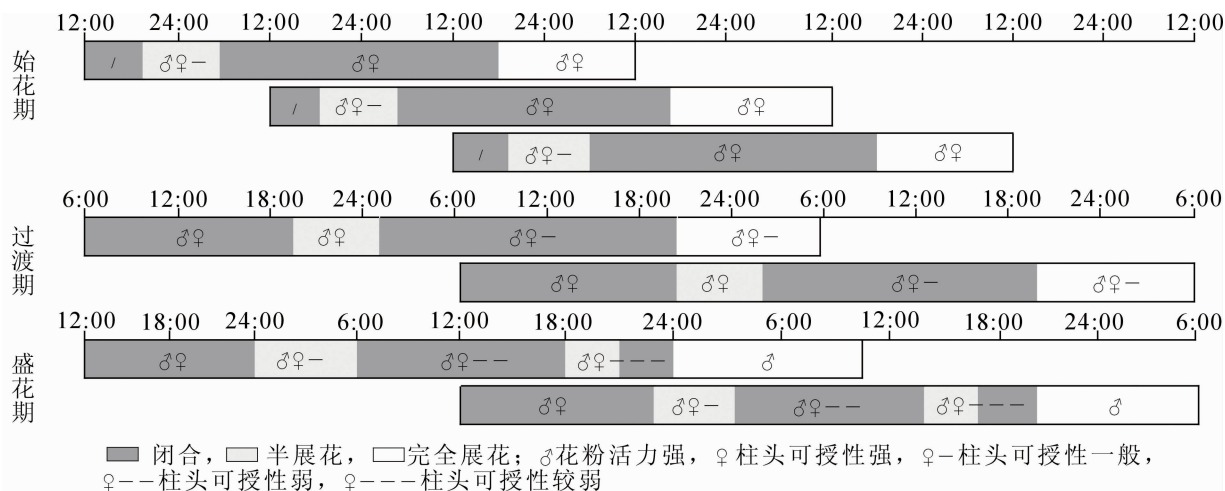


图2 灰木莲每轮开花在不同时间的柱头可授性与花粉活力

Figure 2 Stigma receptivity and pollen viability of each round flowering of *Manglietia glauca* at different times

3.5 不同花期阶段灰木莲人工授粉的成功率

图 3 显示：灰木莲在初次展花阶段进行自花、同株异花和异株异花方式均能成功授粉，异株异花授粉成功率明显高于自花和同株异花授粉，异株异花在不同花期人工授粉平均成功率为 57.67%，同株异花授粉平均成功率为 45.00%，自花授粉的平均成功率为 5.67%，表明灰木莲的繁育习性是以异交为主，但存在自交亲和的现象。始花期、过渡期和盛花期人工授粉平均成功率分别为 26.00%，39.33% 和 43.00%，表明气温对授粉成功率有所影响，相对于过渡期(18~25 ℃)与盛花期(21~30 ℃)，在始花期(10~20 ℃)时授粉率最低，说明低温不利于灰木莲的受精及胚胎发育。灰木莲在开花过程中的可授性是不断变化的，在初次展花前 1~2 d，即露白期柱头已具有可授性，完全展花后，柱头可授性急剧下降，约 1~6 h 后完全失活。在不同开花阶段通过异株异花方式进行人工授粉的授粉成功率如图 4 所示，闭合阶段与完全展花阶段的平均授粉成功率最高，分别为 52.33%，49.67%，初次展花次之，为 48.00%，露白阶段的平均授粉成功率最低，为 21.33%，与上述各阶段柱头可授性检测结果基本一致。

4 结论与讨论

4.1 灰木莲二次开合开花的生物学意义

灰木莲的开花特征与多种木兰科树种相似^[4,18]。在花期不同阶段,灰木莲的开花方式受温度影响而产生开合交替不同的开花模式,存在二次开合现象。有关开花过程中的闭合现象有几个解释:①保护花朵不被昆虫吃食^[19];②给传粉昆虫提供庇护场所,特别是对于一些直立闭合的花朵,能增加携带着花粉的甲虫类的传粉机率^[20];③对于在白天发生闭合的花朵,则是为了保护花粉不被散落或使花粉保持一定的湿度以维持更好的活力^[21]。这种开花方式还可以保护花粉不易被风吹走,利于昆虫传粉^[6],利于花内形成小温室促进散落在柱头的发粉萌发^[3]。

灰木莲在单花内表现为雌雄异熟，雌蕊先熟，雌蕊位于雄蕊上部，在时间和空间上均不利于自花传

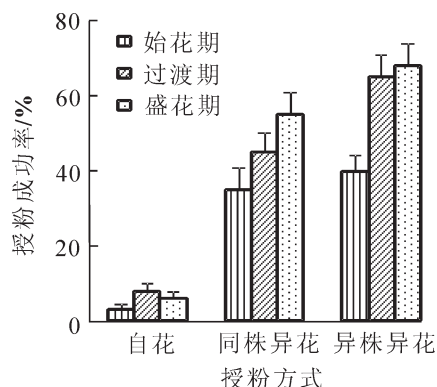


图3 不同授粉方式对灰木莲授粉成功率影响

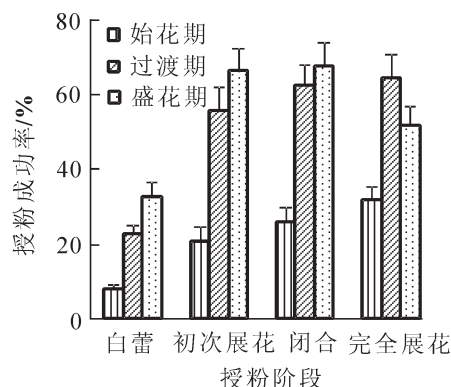
Figure 3 Pollination success rate of *Manglietia glauca* with different pollination ways

图4 不同授粉阶段对灰木莲授粉成功率的影响

Figure 4 Pollination success rate of *M. glauca* in different stages

粉。单花水平上,花朵在初次展花时雌雄性征均已表达,但花粉仍未释放,待完全展花,花粉释放时,雌性征减弱或完全失活,避免了自花传粉发生的可能;在植株水平上,灰木莲表现为异步雌雄异熟且同步集中式开花,各轮花二次开合交替出现,前一轮花的完全展花也即雄性表达时,正好为下一轮花初次展花也即雌性表达时,此时2轮开花雌雄性征均较强,雌雄表达重叠可达1~6 h。这种重叠和集中式开花可使植株开花时有较多的花粉资源进行同株异花和异株异花授粉,保证其在有限的可授期内授粉成功。这种开花方式下,传粉者的数量是否充足、环境条件是否允许传粉者在花期内进行有效的传粉活动成为灰木莲在引种地生殖成功的关键因素。

4.2 雌雄异熟与二次开合的关系

花被片展开的动力是由于花部内外温度差异导致花被片两面细胞扩张程度不均产生的^[2]。木兰属植物在开花进程中存在开花生热效应,使花器官内部温度明显高于环境温度而促使开花^[4]。木兰属存在雌雄异熟的特征,在雌蕊成熟时促使其初次展花,之后花朵闭合,雄蕊成熟时促使第2次完全展花^[3]。气温较高时,灰木莲雌蕊成熟较快,短时间花内聚集较多的热量,当花内积温高于外部温度,发生第1次展花,之后花内温度迅速下降,外部温度高于花内温度,花瓣内部细胞发生可逆性收缩,花瓣闭合。闭合后雄蕊经过一段时间成熟,在花内部再次生热积温,花瓣完全展开,花瓣内面细胞拉升到最大限度,花瓣内部细胞不再发生可逆性收缩而使花朵闭合。气温较低时,第1次展花发生的时间较晚,2次展花间隔期也 longer。

4.3 灰木莲开花特征与生殖适合度

植物的开花时间与生殖同步性可以在多方面影响其生殖成功与否^[1]。灰木莲在广西凭祥地区的花期主要集中在3月上旬至5月下旬,个别单株1月下旬出现开花,偶尔出现1 a中2次花期。第2次花期从10月中旬持续到12月上旬。灰木莲不同花期经历的气温不同,表现出不同的二次开合开花特征,不同开花阶段发生和持续的时间差异较大。在温度较高的过渡期和始花期,单花雌雄表达间隔期较短,单株上各轮花雌雄表达重叠时间也相应缩短,但开花量较多,传粉者数量增加,传粉效率更高。而在温度最低的始花期,开花量和传粉者均较少,但各开花阶段持续时间较长,各轮开花的雌雄性表达重叠的时间较长。这可能是为较少传粉者提供较长传粉时间的生殖适应性策略。

5 参考文献

- [1] O'NEIL P. Selection on flowering time: an adaptive fitness surface for nonexistent character combinations [J]. *Ecology*, 1999, **80**(3): 806 – 820.
 - [2] van DOORN W G, van MEETEREN U. Flower opening and closure: a review [J]. *J Exp Bot*, 2003, **54**(389): 1801 – 1812.
 - [3] 孟希, 王若涵, 谢磊, 等. 广玉兰开花动态与雌雄异熟机制的研究[J]. 北京林业大学学报, 2011, **33**(4): 63 – 69.
- MENG Xi, WANG Ruohan, XIE Lei, *et al.* Flowering dynamics and dichogamous mechanism in *Magnolia grandiflora*

- [J]. *J Beijing For Univ*, 2011, **33**(4): 63 – 69.
- [4] 王若涵. 木兰属生殖生物学研究及系统演化表征探析[D]. 北京: 北京林业大学, 2010.
WANG Ruohan. *A Study on Reproductive Biology in Magnolia and Its Systematic Characterization* [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2010.
- [5] 杨晓丽. 濒危植物厚叶木莲的保护生物学研究[D]. 北京: 中国科学院大学, 2013.
YANG Xiaoli. *Studies on Conservation Biology of Endangered Species Manglietia pachyphylla* [D]. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences, 2013.
- [6] 付玉斌, 陈少瑜, 吴涛. 濒危植物大果木莲与中缅木莲的花部特征及繁育系统比较[J]. 东北林业大学学报, 2010, **38**(4): 6 – 10.
FU Yupin, CHEN Shaoyu, WU Tao. Comparison of floral traits and breeding system of endangered plant *Manglietia grandis* and non-endangered plant *Manglietia hookeri* [J]. *J Northeast For Univ*, 2010, **38**(4): 6 – 10.
- [7] BYNUM M R, SMITH W K. Floral movements in response to thunderstorms improve reproductive effort in the alpine species *Gentiana alga* (Gentianaceae) [J]. *Am J Bot*, 2001, **88**(6): 1088 – 1095.
- [8] 舒素芳, 毛俊萱, 蔡敏. 白玉兰始花期与气象因子的关系分析[J]. 浙江农业学报, 2013, **25**(2): 248 – 251.
SHU Sufang, MAO Junxuan, CAI Min. Analysis on relationships between first-flowering dates of *Magnolia denudata* and meteorological factors [J]. *Acta Agric Zhejiang*, 2013, **25**(2): 248 – 251.
- [9] 刘玉壶. 中国木兰[M]. 北京: 科学技术出版社, 2003: 142 – 143.
- [10] 王克建, 蔡子良. 热带树种栽培技术[M]. 南宁: 广西科学技术出版社, 2008: 71 – 72.
- [11] 乔梦吉. 广西优良珍贵树种灰木莲的组织培养[J]. 南方农业科学, 2013, **44**(6): 989 – 993.
QIAO Mengji. Tissue culture of rare species *Manglietia glauca* in Guangxi [J]. *J Southern Agric*, 2013, **44**(6): 989 – 993.
- [12] 卢立华, 何日明, 农瑞红, 等. 坡位对灰木莲生长的影响[J]. 林业科学研究, 2012, **25**(6): 789 – 794.
LU Lihua, HE Riming, NONG Ruihong, et al. Effect of slope position on the growth of *Manglietia glauca* [J]. *For Res*, 2012, **25**(6): 789 – 794.
- [13] 陈松武. 人工林灰木莲木材材性及其薄木贴面工艺研究[D]. 南宁: 广西大学, 2011.
CHEN Songwu. *Study on Properties of Wood from Manglietia glauca Plantation and Technics of Veneer Faced the Wood* [D]. Nanning: Guangxi University, 2011.
- [14] 招礼军, 韦善华, 朱栗琼, 等. 灰木莲的开花特性及繁育系统的研究[J]. 西部林业科学, 2015(2): 24 – 28.
ZHAO Lijun, WEI Shanhua, ZHU Liqiong, et al. Flowering characteristics and breeding system of *Manglietia glauca* [J]. *J West China For Sci*, 2015(2): 24 – 28.
- [15] 招礼军, 龙永宁, 朱栗琼, 等. 灰木莲花粉的萌发率和生活力[J]. 广西林业科学, 2014, **43**(4): 405 – 408.
ZHAO Lijun, LONG Yongning, ZHU Liqiong, et al. Germination rate and viability of *Manglietia glauca* pollen [J]. *Guangxi For Sci*, 2014, **43**(4): 405 – 408.
- [16] 刘林德, 张萍, 张丽, 等. 锦带花的花粉活力、柱头可授性及传粉者的观察[J]. 西北植物学报, 2004, **24**(8): 1431 – 1434.
LIU Linde, ZHANG Ping, ZHANG Li, et al. Pollen viability, stigma receptivity and pollinators of *Weigela florida* [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 2004, **24**(8): 1431 – 1434.
- [17] 张瑞, 李晖, 彭方仁, 等. 薄壳山核桃开花特征与可授性研究[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2014, **38**(3): 50 – 54.
ZHANG Rui, LI Hui, PENG Fangren, et al. Flowering morphological characteristics, pollen viability and stigma receptivity of *Carya illinoensis* [J]. *J Nanjing For Univ Nat Sci Ed*, 2014, **38**(3): 50 – 54.
- [18] PAN Yuezhi, LIANG Hanxing, GONG Xun. Studies on reproductive biology and endangerment mechanism of the endangered plant *Manglietia aromatica* [J]. *Acta Bot Sin*, 2003, **45**(3): 311 – 316.
- [19] STIRTON C H. Nocturnal petal movements in the Asteraceae [J]. *Bothalia*, 1983, **14**(3/4): 1003 – 1006.
- [20] GOLDBLATT P, BERNHARDT P, MANNING J C. Pollination of petaloid geophytes by monkey beetles (Scarabaeidae: Rutelinae: Hopliini) in southern Africa [J]. *Ann Missouri Bot Gard*, 1998, **85**(2): 215 – 230.
- [21] DAFNI A. Autumnal and winter pollination adaptations under Mediterranean conditions [J]. *Bocconea*, 1996, **5**(1): 171 – 181.