



# 厚朴保育生物学

杨志玲 杨 旭 谭梓峰 著



科学出版社

# 厚朴保育生物学

杨志玲 杨 旭 谭梓峰 著



科学出版社

北京

## 内 容 简 介

本书利用开花生物学、分子生物学及遗传学等领域的最新研究方法,对我国重要木本药材厚朴开展繁殖生物学、繁育系统等基础研究,从保护生物学、保护遗传学及片断化生境下厚朴繁育系统的特点等角度阐明了其濒危的机制,同时,还开展了厚朴种实变异特征、种子生理生态、苗木扩繁培育及林下幼苗自然更新等研究内容,以全国范围内野外残存厚朴种群为研究对象,率先研究和揭示出厚朴野生种群遗传多样性及遗传结构,提出通过人为控制授粉促进不同种群间基因交流、增强子代遗传多样性、子代回归培育等种群遗传多样性恢复策略及实践。

本书可供林业、药用植物研究领域广大科研工作者、高等院校师生及各层次管理人员等参考。

### 图书在版编目(CIP)数据

厚朴保育生物学/杨志玲,杨旭,谭梓峰著. —北京:科学出版社,2017.1  
ISBN 978-7-03-051244-4

I. ①厚… II. ①杨… ②杨… ③谭… III. ①厚朴—保护生物学  
IV. ①Q949.747

中国版本图书馆CIP数据核字(2016)第302481号

责任编辑:张会格 白雪/责任校对:张怡君

责任印制:张伟/封面设计:北京图阅盛世文化传媒有限公司

科学出版社出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

北京京华虎彩印刷有限公司印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

\*

2017年1月第一版 开本:720×1000 B5

2017年1月第一次印刷 印张:18

字数:360 000

定价:128.00元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

## 前 言

厚朴分布在东经  $102^{\circ}84'$ ~ $119^{\circ}72'$ 、北纬  $25^{\circ}41'$ ~ $33^{\circ}75'$  的浙江、安徽、福建、江西、湖南、湖北、广西、陕西、四川、云南、贵州、重庆、河南等省（自治区、直辖市），垂直分布在海拔 300~1200m 的山地。它是我国重要的三大木本药材之一，被列为国家第一批二级重点保护树种和二级保护中药材。据统计，厚朴纯中药饮片年需求量已达到 2772t，制药工业和其他工业年用量 3780t，年出口量 300t，合计年消耗厚朴药材 6852t。这样巨大的年需求量需要消耗大量的厚朴资源。

经历了 20 世纪几次大规模野生资源采集，如今仅在偏远高山地区才能发现零散分布的厚朴野生种群，野生资源量不断减少，野生种群典型破碎化，野生厚朴药材已难以满足不断增长的国内外市场需求。同时，厚朴野生种群典型破碎化导致种群间生殖隔离加剧，种群出现了严重的遗传衰退，种群资源随时面临灭绝的境地。这种现状既无法为厚朴优质资源选育提供丰富的遗传育种材料，又难以保证厚朴药材的稳定供应，严重地制约了厚朴资源可持续综合利用。

基于厚朴重要的药用价值、人们的卫生保健需求及厚朴野生资源濒危现状等问题，作者认为对厚朴野生资源开展科学调研，了解全分布区内种群遗传多样性特征，揭示濒危机制，提出科学保存策略和繁育关键技术，为其优良野生种质挖掘及后续开发利用提供科学依据，对保证其资源服务于国民卫生保健事业具有重要的社会实践意义。基于对以上问题的深刻理解，本课题组自 2007 年开始申报厚朴相关科研项目，在全分布区深入调研，积累了第一手研究资料和原始数据，取得了丰硕的科研成果，本专著试图将厚朴科研成果呈现给相关领域的专家及读者。

本课题组在 2011 年出版过《厚朴种质资源研究》学术专著，在构思本专著时感觉再编一本新书难度很大，特别需要考虑新书与原著侧重点的不同，如何才能将零散资料编辑成完整章节？新书中各章节又如何合理布局？为了解决这些难题，作者认真拜读了几本相关专著，如刘林德等主编的《刺五加繁殖生物学》，金则新主编的《夏蜡梅保护生物学》，谢宗强、吴金清、熊高明等主编的《三峡库区珍稀特有植物保护生态学研究》，吴金清、赵子恩、金义兴等主编的《三峡库区珍稀濒危保护植物彩色图谱》等，它们在内容编排、编写体例等方面给予作者极好的启发。

本专著结合开花生物学、分子生物学及遗传学等领域的最新研究方法，对我国重要木本药材厚朴开展繁殖生物学、繁育系统等基础研究，阐明了厚朴濒危的机制，具体开展了种实变异特征、种子生理生态、苗木扩繁培育及幼苗自然更新

等研究工作，以全国范围内野外残存厚朴种群为研究对象，率先研究和揭示出厚朴野生种群遗传多样性及遗传结构，提出通过人为控制授粉促进不同种群间基因交流增强子代遗传多样性、子代回归培育等种群遗传多样性恢复策略及实践。全书由厚朴开花生物学、厚朴繁育系统、厚朴种实特征、厚朴种子发芽生理、厚朴幼苗生长、厚朴幼苗自然更新、厚朴种群遗传多样性和遗传结构、厚朴不同产区 ITS 序列及厚朴遗传多样性恢复策略等九章构成。本专著研究成果对于厚朴遗传育种资源的保护和提出科学的保育策略具有重要指导价值，同时本著作集成的研究方法、技术路线对于其他种群数量较少、生境片断化、遗传多样性较低且种群内遗传衰退的珍稀濒危物种保护研究具有一定的参考价值。本专著丰富了我国保育生物学的理论和技术，为其他濒危物种的保育研究提供了典型案例。

专著研究内容由国家自然科学基金面上项目“珍稀濒危木本药材厚朴繁育系统及其保育策略”（编号：31270585）、浙江省自然科学基金重点项目“濒危木本药材厚朴繁殖生物学特征及濒危机制研究”（编号：Z3100041）、国家林业局公益性行业专项“南方林源多用途药用植物种质保护和选育技术”（编号：200704022）、科技部农业科技成果转化资金项目“厚朴优良种源规范化培育关键技术示范”（编号：2013GB24320613）、中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金“厚朴繁育生物学特征研究”（编号：RISF612510）等资助。研究工作主体由中国林业科学研究院亚热带林业研究所药用植物资源组完成，参加研究的人员有：本所杨志玲、杨旭、谭梓峰、于华会、王洁、麦静、谭美、汪丽娜、刘若楠、檀国印、陈慧、程小燕等；云南农业大学与本所联合培养的硕士研究生舒泉、甘光标、雷虢等；中国林业科学研究院亚热带林业实验中心曾平生；湖南省安化县林业局刘道蛟；浙江省磐安县园塘林场何正松；福建省泰宁国有林场李树朝；中南林业科技大学与本所联合培养的硕士研究生左慧；南京林业大学与本所联合培养的硕士研究生周彬清等。在此一并感谢所有项目的资助、所有的参加研究单位、所有的参加研究人员、所有参与调研的基层单位、所有参考书目与文献的作者及科学出版社对本专著作者的帮助和支持。

课题组的研究工作还在进行中，专著内容还有待今后完善和补充。书中可能有不少缺点和疏漏，敬请读者批评指正。

作者

2016年7月

# 目 录

前言	
第一章 厚朴开花生物学	1
1.1 开花生物学	1
1.1.1 引言	1
1.1.2 试验材料与方法	5
1.1.3 结果与分析	6
1.2 花香气成分	9
1.2.1 野生种与栽培种花不同部位香气成分	9
1.2.2 不同花期雌雄蕊和花瓣香气组成成分	17
参考文献	27
第二章 厚朴繁育系统	31
2.1 引言	31
2.1.1 繁育系统	31
2.1.2 繁育系统与植物濒危的关系	32
2.1.3 研究厚朴繁育系统意义	33
2.2 试验材料与方法	33
2.2.1 试验材料	33
2.2.2 试验方法	34
2.3 结果与分析	35
2.3.1 杂交指数	35
2.3.2 花粉-胚珠比	36
2.3.3 花粉活力检测结果	36
2.3.4 不同时期离生心皮雌蕊的败育	37
2.3.5 授粉试验	37
2.4 小结	38
参考文献	39
第三章 厚朴种实特征	41
3.1 厚朴果实特征	41
3.1.1 引言	41
3.1.2 研究方法	41

3.1.3	果实特征	43
3.1.4	结论与讨论	46
3.2	厚朴种子特征	47
3.2.1	产地间种子形态变异	47
3.2.2	方位和冠层间种子形态变异	53
3.2.3	单株间种子形态变异	57
3.2.4	结论与讨论	60
	参考文献	62
<b>第四章</b>	<b>厚朴种子发芽生理</b>	<b>64</b>
4.1	种子萌发特征	64
4.1.1	引言	64
4.1.2	研究方法	64
4.1.3	环境因子对种子萌发的影响	66
4.1.4	结论与讨论	70
4.2	不同等级种子生理特征	71
4.2.1	引言	71
4.2.2	研究方法	72
4.2.3	结果与分析	76
4.2.4	结论与讨论	83
	参考文献	84
<b>第五章</b>	<b>厚朴幼苗生长</b>	<b>86</b>
5.1	幼苗性状特性	86
5.1.1	引言	86
5.1.2	研究方法	86
5.1.3	结果与分析	88
5.2	幼苗生长特征	116
5.2.1	引言	116
5.2.2	研究方法	116
5.2.3	结果与分析	117
5.2.4	结论与讨论	137
	参考文献	140
<b>第六章</b>	<b>厚朴幼苗自然更新</b>	<b>143</b>
6.1	引言	143
6.2	研究方法	143
6.2.1	研究地概况	143

6.2.2	野外调查	144
6.2.3	数据分析	145
6.3	结果与分析	145
6.3.1	厚朴在群落中的生长状况	145
6.3.2	厚朴种群大小级结构分析	146
6.3.3	不同群落厚朴的幼苗特征	147
6.3.4	不同群落厚朴幼苗的年龄结构	148
6.3.5	不同群落厚朴幼苗的生长动态	149
6.3.6	厚朴更新的障碍因子分析	149
6.4	结论与讨论	150
6.4.1	厚朴更新特点	150
6.4.2	厚朴种群的“坐待”策略	151
6.4.3	厚朴种群更新的障碍因子	151
6.4.4	厚朴保护策略	152
	参考文献	152
第七章	厚朴种群遗传多样性和遗传结构	154
7.1	引言	154
7.2	研究方法	156
7.2.1	试验材料	156
7.2.2	试验方法	157
7.3	不同方法对厚朴叶片总 DNA 提取效果的影响	164
7.3.1	DNA 纯度检测	164
7.3.2	琼脂糖凝胶电泳检测	165
7.3.3	PCR 扩增检测	166
7.3.4	小结与讨论	166
7.4	厚朴 ISSR 引物筛选及反应条件优化	168
7.4.1	DNA 质量	168
7.4.2	ISSR-PCR 正交试验的直观分析	169
7.4.3	各因素对厚朴 ISSR-PCR 反应的影响	170
7.4.4	各因素的不同水平对厚朴 ISSR-PCR 扩增的影响	171
7.4.5	最适退火温度的确定	173
7.4.6	循环次数对 ISSR-PCR 的影响	173
7.4.7	厚朴特异 ISSR 引物筛选及遗传多样性检测	174
7.4.8	小结与讨论	175
7.5	厚朴种群遗传多样性	177



7.5.1	厚朴种群 PCR 扩增结果	177
7.5.2	厚朴种群遗传多样性	180
7.5.3	厚朴种群遗传多样性与经纬度、海拔的关系	182
7.5.4	厚朴种群间遗传分化及基因流	182
7.5.5	厚朴种群间的遗传距离 ( $D$ ) 及遗传一致度 (GI)	183
7.5.6	小结与讨论	183
7.6	厚朴种群间遗传结构	189
7.6.1	聚类分析	189
7.6.2	厚朴种群遗传结构分析	190
7.6.3	主坐标分析	191
7.6.4	地理距离与遗传分化、遗传距离的相关性分析	194
7.6.5	小结与讨论	199
	参考文献	202
第八章	厚朴不同产区 ITS 序列	209
8.1	引言	209
8.1.1	ITS 序列结构及其优点	209
8.1.2	ITS 技术操作流程	210
8.1.3	数据分析	212
8.1.4	ITS 序列分析在药用植物种质资源研究中的应用	213
8.2	研究方法	216
8.2.1	供试材料	216
8.2.2	试验仪器及药品	216
8.2.3	试验方法	217
8.2.4	序列分析	218
8.3	结果与分析	218
8.3.1	引物扩增	218
8.3.2	序列测定	219
8.3.3	不同产区厚朴 ITS 序列异同	221
8.3.4	ITS 序列与叶形的关系	222
8.3.5	不同产区厚朴遗传距离及系统树构建	223
8.4	小结与讨论	224
8.4.1	小结	224
8.4.2	讨论	225
	参考文献	226
第九章	厚朴遗传多样性恢复策略	231

---

9.1 木兰科及厚朴濒危机制 .....	231
9.1.1 木兰科植物濒危机制 .....	231
9.1.2 厚朴濒危机制 .....	232
9.2 厚朴资源保护策略 .....	234
9.2.1 厚朴野生资源保护方法 .....	234
9.2.2 厚朴遗传多样性恢复策略 .....	234
9.3 杂交对厚朴衰退种群遗传多样性的恢复 .....	235
9.3.1 引言 .....	235
9.3.2 厚朴 SSR 引物筛选及反应体系优化 .....	237
9.3.3 厚朴杂交亲本、子代遗传多样性分析 .....	252
参考文献 .....	269

# 第一章 厚朴开花生物学

## 1.1 开花生物学

### 1.1.1 引言

#### 1.1.1.1 花粉活力、柱头可授性研究进展

花粉活力和柱头可授性因植物而异，花粉与柱头同时处于高度活力状态，有利于植物顺利完成授粉、识别、受精过程。宋玉霞等（2008）对濒危植物肉苁蓉（*Cistanche deserticola*）的花粉活力、柱头可授性进行研究，结果显示花粉和柱头同时处于较高活力状态的时间大约是 18h，且花粉活力和柱头可授性受外界温度、湿度的影响较大；肉苁蓉花粉、柱头共同保持较高活力的时间短影响授粉，使其结实率不高，可能是其濒危的原因之一。顾垒和张奠湘（2008）用噻唑蓝（MTT）法检测四药门花（*Tetrathyrium subcordatum*）的花粉活力和柱头可授性，发现花粉在花药刚开裂时就有活力，花粉活力可以持续 26h 左右，柱头从花瓣展开直到花瓣脱落均有可授性，因此花粉活力和柱头可授性不是导致结实率低的因素。花粉活力受地域影响很大，钟国成等（2010）对不同省份的丹参（*Salvia miltiorrhiza*）进行花粉活力和柱头可授性测定，结果发现，河南丹参的平均花粉活力最高，云南丹参的平均花粉活力最低，不同地域对柱头可授性的影响不显著，因此限制其产量的主要因素是地域环境对花粉活力的影响。

此外，花粉量少是有些植物濒危的原因之一。Sawyer（2010）对花粉限制是 *Trillium recurvatum* 濒危的主要因素进行验证并发现，相同条件下与自然授粉的植株相比，人工授粉的植株结实率和种子数量明显升高，证明花粉量少确实对植物濒危有影响。云南蓝果树（*Nyssa yunnanensis*）是一种极度濒危植物，有的个体只开雄花，有的植株开两性花，对两性花的花粉进行检测发现，花粉没有萌发孔，不具有活力，自花授粉受限，并且其种群中开雄花的植株较开两性花的植物少，花粉总量相对较少可能也是其濒危的原因之一（Sun et al., 2009）。

#### 1.1.1.2 花部综合特征与传粉媒介的相互作用

植物在进化过程中逐渐发展了影响传粉者种类、行为和运动的特征，它们与其传粉者之间相互作用，从而推动被子植物花的进化。花部综合特征可以影响到访花者行为和花粉传递机制，与此同时，被传粉者传送的花粉数量和质量又反作

用于植物，影响着亲本的生殖成功率（方海涛和斯琴巴特，2007；黄双全和郭友好，2000）。

花部构成包括单个花的结构、颜色、气味和蜜汁产量等（Jones and Little, 1983）。在种群中若濒危植物的花冠直径小、颜色不鲜艳或者蜜汁气味淡等，使之与种群中其他物种相比对动物的吸引力弱，造成传粉者种类少、访花频率低，进而影响传粉，导致植物濒危。虽然有关濒危植物繁育系统花部综合特征的研究报道很多，但多数仍将花部特征作为判定繁育系统类型的一个指标，很少将其与传粉媒介联系起来详细阐述；而关于花部构成与传粉媒介相互适应的关系在兰科（Orchidaceae）植物及其他非濒危植物的研究较详细。Martins 和 Johnson（2007）研究发现，非洲的兰科植物中很多花的白色长花距限制了为其传粉的动物种类，长花距的兰花一般通过长舌天蛾传粉，短舌天蛾只能为花距相对较短的兰花传粉，传粉者种类范围狭窄是很多兰花濒危的原因之一。

植物花冠的形状、直径大小、花色等通过动物的视觉反应决定传粉者种类、访花频率。小丛红景天（*Rhodiola dumulosa*）的球面状花结构方便传粉者移动，使传粉者在同株异花间传粉，后代适合度较低，竞争能力弱，在种间竞争中处于弱势，限制了该物种的生长发育并造成其分布的局限性（牟勇等，2007）。王伟等（2008）研究表明，菊花（*Dendranthema morifolium*）的花冠直径与访花蜂数呈显著负相关，管状花花盘直径与访花蜂数呈极显著正相关，西方蜜蜂对黄色花表现出明显的趋向性，而大红蛱蝶对红色花表现出明显的趋向性。说明花的外部形态对传粉者种类的影响很大。

花的气味、花蜜和花粉的营养成分也会影响传粉者的种类和访花频率，气味是较古老的吸引机制，访花昆虫能精确地识别花中特定的气味组分。相关研究认为，比起花冠直径、形状、花色等花部外形特征，气味对传粉者的吸引更重要，因为花部释放出的挥发性气体向外扩散，可以吸引数千米以外的传粉者（Eevin and Wetzal, 2000；Andersson and Dobson, 2003）。Majetic 等（2009）研究了欧亚香花芥（*Hesperis matronalis*）的花部气味对传粉者的影响，结果表明，散发的气味越浓，其传粉者访问频率越高，种子数量也越多，气味是该植物传粉成功的保证。有些相近种之间因花散发的气味不同，吸引了不同的传粉者，降低了杂交的可能性和后代的适应性，导致物种数量下降。Waelti 等（2008）研究了蝇子草属（*Silene*）的两个相近种花部气味对传粉者的影响，发现花散发出的气味不同时，吸引的传粉者也不同，减少了种群间花粉的相互传递。花粉和花蜜富含营养，可以补偿传粉者访花付出的能量消耗，蜜量多少是影响传粉者访花的重要因素，蜜量较多可使觅食者访问少数花后离开植株，减少花粉折损（唐璐璐，2007）。

### 1.1.1.3 开花式样研究进展

开花式样是一定时期内一个植株上的开花数目、开花类型和花的排列方式。雌雄异熟和雌雄异位的物种雌雄器官分别在时间和空间上出现分离，是避免自交和雌雄干扰的方式（Barrett, 2003；阮成江和姜国斌, 2006），通过交配系统对传粉者的吸引影响植物的繁殖。牟勇等（2007）发现稀有植物小丛红景天的花部特征具有一定的特殊性，其外轮对萼雄蕊在花完全开放时散出花粉，待其枯萎时内轮对瓣的雄蕊才开始开裂，之后柱头充分发育，具有可授性，花药散粉初期雌蕊尚未成熟，因此雌雄器官在成熟时间上分离，避免了自交，可能是由于在仅限于异交的生殖方式上缺乏必要的传粉者，造成了小丛红景天的稀少；濒危植物 *Ptilimnium nodosum* 可以进行自交，但是开花时雌雄异熟，导致自交结实率很低，并且开花时缺乏传粉者，交配系统雌雄异熟与环境因素共同造成了该植物的濒危（Marcinko and Randall, 2008）。在不同物种中雌雄空间异位的表现方式不尽相同，有些可能仅仅表现在花柱的不同变化上（柱高二态），有些则可能是在不同异位方式之间存在着性器官的交互对应关系（互补式雌雄异位）（Barrett et al., 2000）。钟智波等（2009）研究表明，绣球茜（*Dunnia sinensis*）是典型的二型花柱植物，其具有长花柱和短花柱两种花型，花柱与花药位置互补（互补式雌雄异位），这种两性器官的互补式位置关系促进了花粉在两种花型植物之间的有效传递，并且该植物花期集中，所以可以排除传粉媒介缺乏对其濒危的作用。

开花式样影响着植物对传粉者的吸引力、花粉输出和花粉散布，主导着开花植物的交配机遇，是研究植物生殖生态学繁育系统的基本单位（Sun et al., 2009）。在一定范围内，多花的开花式样对传粉者的吸引力较大，可以增加坐果率和花粉输出率（Makino et al., 2007）。Victor 和 Vargas（2007）对一种热带兰（*Myrmecophila christinae*）的开花式样进行了研究，结果发现开花数目多少与其对传粉者的吸引力和坐果率等呈正相关。相同条件下，当稀有植物 *Spiranthes romanzoffiana* 植株密度大时，开花物候期花序密度大，对传粉者的吸引力也大，花序密度小的种群中，该植物的传粉者少，结实率低（Duffy and Stout, 2008）。但是传粉者在同一植株上的活动增多，会增加同株异花授粉的概率，导致较高的自交率。少花的开花式样对传粉者没有足够的吸引力和多花的开花式样引起过高的自交率都可能是导致植物濒危的原因（Karron et al., 2004）。花在植株上具有特定的空间结构，使开花式样具有一定的空间属性。花的不同排列方式对传粉者的吸引力不同，进而影响传粉者的觅食路径及能量消耗，决定了最终的交配结果（Jordan and Harder, 2006）。国内外有关花排列方式研究较少，今后需要重点关注和研究。

#### 1.1.1.4 开花物候研究进展

开花物候是植物生活史的一个重要组成部分。植物的开花时间和开花模式可以在个体（如过于幼小的植物体无法贮备足够的资源以保证果实成熟）、种群（如植物花期异步，导致雄花缺乏）及物种间（如植物在“不合适”的时间开花，导致没有传粉昆虫访问）等不同水平上影响生殖成功（Rathcke and Lacey, 1985；肖宜安等，2004）。植物的个体开花物候（开花持续时间和开花强度格局）常在两个极端之间变化，即集中开花模式和持续开花模式。一般认为，集中开花模式有利于物种吸引更多昆虫，有助于传粉成功，但可能会增加个体和邻近个体间的花粉传递，导致广泛的自交和近交衰退；而持续开花模式不利于传粉成功，但可以获得适度的基因型组分（Buide et al., 2002；张文标和金则新，2008）。柴胜丰等（2009）研究表明，金花茶（*Camellia nitidissima*）的始花日期与坐果率呈负相关，即开花越早，坐果率越高；又由于金花茶是集中开花模式，开花早、数量大，能吸引较多的传粉者，坐果率高，因此可以推断开花物候不是其濒危的原因。李向前等（2009）研究发现，群落中不同物种的开花峰值时间与花期持续时间呈负相关，开花越早的植物其花期持续时间越长；有些濒危植物开花较晚，花期持续时间也不长，且与同时期的其他物种相比，对传粉者吸引力不足，种间竞争力弱，坐果率低，最终导致植物稀有。

目前，国外关于开花物候的研究主要集中在4个方面：物候模式的系统发生和生活型的综合分析，共存种的物候分化，单个种的种群沿海拔、纬度梯度或者在生态异质生境中的变化，以及种群内的物候变异。国内对植物的开花物候研究主要集中在开花物候与环境的关系，单个物种或群落的开花物候对濒危植物生殖成功影响的相关研究较少（肖宜安等，2004）。开花物候不仅与植物类群的系统发生（常为属内）及遗传特性有关，而且与环境条件有关；影响植物开花物候的主要环境因子有温度、光照、水分和海拔（Ollerton and Diaz, 1999；李新蓉等，2006），各个环境因子共同对植物的开花物候起作用。

李小艳等（2009）研究表明，温度升高会影响林线交错带西川韭（*Allium xichuanense*）与草玉梅（*Anemone rivularis*）的开花物候，使两种植物的始花时间、最大开花日和抽茎时间均明显提前，延长了二者的花期，提高了开花率。关于光照对濒危植物开花物候影响的研究报道较少，Thomas（2006）以拟南芥（*Arabidopsis thaliana*）为研究对象，结果表明通过调节日照长短、光照强度、光质等因素，可以使植物提早开花或延迟开花。Prieto等（2008）研究发现，降雨量大小和降雨时间的差异是密花欧石楠（*Erica multiflora*）在不同年份开花时间不同的一个重要原因。不同海拔地区的植物因所处的温度、光照等条件不同而影响植物的开花物候，张文标和金则新（2008）对夏蜡梅（*Sinocalycanthus chinensis*）

的开花物候进行研究,发现由于海拔升高、温度降低,夏蜡梅的始花日和开花中值日明显推迟,但花期持续时间延长。

## 1.1.2 试验材料与方法

### 1.1.2.1 试验材料

筛选厚朴 (*Houpoëa officinalis*) 野生种群 I、III 和人工栽培种群 II 等为试验材料,它们的种群生态条件如表 1-1 所示。于 2010 年和 2011 年 4~5 月对 3 个种群中的厚朴进行观察。观察的厚朴树龄均在 20 年以上,能正常开花结果,生长状况良好。

表 1-1 厚朴 3 个种群主要地理因子

Tab.1-1 Geographical factors of *Houpoëa officinalis* from three populations

种群编号	地点	经度 (E)	纬度 (N)	海拔/m	植株数量/株
I	富阳市庙山坞自然保护区	120°00'	30°06'	150	10
II	磐安县园塘林场	120°34'	28°59'	864	>50
III	遂昌县神龙谷	119°08'	28°21'	1048	20~50

### 1.1.2.2 试验方法

#### 1. 开花物候和开花同步性调查

观察单花开花动态和进程及种群开花动态和进程。单花开花动态和进程以种群 I 中的厚朴为观察对象,花朵开放前每天观察一次直至开放,开放当日每 2~3h 观察一次,主要记录花朵开放、花瓣伸展、花丝伸长、花药开裂、花粉散出、柱头伸长、香气开始散发和持续的时间,以及单花花期持续时间;种群开花动态和进程以 3 个种群中的厚朴为调查对象,观测并计算 3 个种群的以下开花参数:始花时间及当日花数、终花时间及当日花数、总花期长度、平均开花数量、平均开花振幅[单位时间开花数,用朵/(株·d)表示]、相对开花强度和开花同步性。

用同步指数 (synchrony index, S) 检测开花同步性高低,计算方法具体如下:

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

式中,  $e_{ij}$  表示个体  $i$  和  $j$  花期重叠时间 (d),  $f_i$  表示个体  $i$  开花的总时间 (d),  $n$  表示样地个体总数。 $S_i$  的变异范围为 0~1。“0”表示种群内个体花期无重叠,“1”则表示完全重叠 (肖宜安等, 2004)。

始花时间的确定,以开花第 1 天(计为 1),开花第 2 天(计为 2),依次类推。

## 2. 开花动态进程调查

选择 3 个群体作为观察对象,每群体内选择 5 个单株,每单株观察 5 朵单花。分别记录群体的花蕾期,始花期,25%单株开 25%单花,50%单株开 50%单花,小于 25%单株尚未开花、其余谢花,开花末期、单株仅 20%单花开放,凋谢期。单花开花进程则观察花蕾期、花瓣初展期、散粉期、盛花期、散粉末期、凋谢初期、凋谢末期。

## 3. 花部综合特征和开花式样观察

选取种群中 10 株厚朴各 30 朵盛开花朵进行挂牌并对其进行观察和测量。主要记录花朵形状、颜色、大小、柱头和花药的相对位置等,测量其花柄长度、花被片长度、花口径、雌雄蕊等各部分的长度。

### 1.1.3 结果与分析

#### 1.1.3.1 开花物候和开花同步性

3 个厚朴种群的开花物候观察结果见表 1-2。由表 1-2 可知,厚朴花期起始于 4 月初至中旬,大多终止于 5 月中旬,花期一般持续 1 个月左右。因生长地点不同和年份不同,种群间花期有 5~10d 的差异。

表 1-2 3 个厚朴种群开花物候

Tab.1-2 Flowering phenological phase of *Houpoëa officinalis* from three populations

种群编号	年份	始花日(月/日)	终花日(月/日)	花期长/d
I	2010	4/6	5/10	34
	2011	4/9	5/7	28
II	2010	4/11	5/3	22
	2011	4/13	5/10	27
III	2010	4/15	5/18	33
	2011	4/17	5/18	31

以种群 I 为例,2010 年种群 I 中 10 个植株的平均开花数量是 188.8 朵/株,其平均开花振幅为 5.55 朵/(株·d)。厚朴的单株开花数量差异很大,单株开花数量最多的可达到 254 朵,最少的只有 96 朵,其平均开花振幅相差也较大,其变异范围为 2.82~7.47 朵/(株·d);2011 年种群 I 的平均开花数量为 171.4 朵/株,其



平均开花振幅为 6.12 朵/(株·d)。单株开花数量同样差异较大,单株开花数量最多的有 257 朵,开花数量最少的是 96 朵,平均开花振幅的变异范围是 3.43~9.18 朵/(株·d)。

2010 年开花数量最多的时候每株厚朴的平均日开花量为 11.8 朵,大约是单株开花总数的 6.25%,开花数量最少的时候每株厚朴的平均日开花量为 1.2 朵,只占单株开花总数的 0.64%。2011 年开花数量最多的时候每株厚朴的平均日开花量为 10.6 朵,约是单株开花总数的 6.18%,开花最少的时候每株厚朴平均日开花量为 0.8 朵,只占单株开花总数的 0.47%。厚朴开花物候期年度间略有差异,基本过程相似,这说明了不同物种开花物候的遗传稳定性及其略受生长环境的影响。

对 3 个种群连续两年研究,发现从始花日到终花日厚朴始终没有出现开花高峰,群体内个体基本上每天或几个星期产生少量新花,开花同步性表现为持续开花模式,开花同步指数为 0.839。

### 1.1.3.2 开花动态进程

厚朴的单花花期为 4~5d。晴天,花朵从 6:00 左右外轮 3 枚花被片逐步展开,14:00 后内轮花被依次开放,至当晚 20:00 以后,花被片渐合拢至纺锤状,于第二天早晨再次开放,至此,花被片完全展开不再闭合,直至凋零,即花被片存在二次开合现象。

单花开花进程分 4 个阶段,如图 1-1 所示。

A. 蕾期,花芽开始膨大,闭合的苞片开始松动,雄蕊群紧紧抱拢着雌蕊群的中下部,雄蕊未成熟,柱头乳突状的一面呈暗红色,其背面为草绿色,此时柱头张开并向外反卷且可授性极强。

B. 初开期,外轮的 3 枚花被片已经展开,内两轮花被片直立且上部紧紧镊合在一起,但下部开始慢慢分离。雄蕊群开始松开,外层部分花药开裂并散出少数花粉,柱头乳突状一面颜色变淡,柱头可授性仍然较高,且开始分泌大量的黏液,厚朴花在初开期散发出浓郁的香味。

C. 盛开期,花被片伸展程度最好,外轮 3 枚花被片向外反卷,内两轮花被片外倾且几乎平展,雄蕊群散开呈辐射状,所有的花药均开裂,花粉散落,柱头可授性明显下降,与初开期时相比厚朴花的香味迅速减淡。

D. 凋零期,花被片和雄蕊枯萎并脱落,单个柱头的末端枯萎,几乎无香味,单花花期结束。4 个阶段持续的时间长短与树木生长状况和天气状况有关。

### 1.1.3.3 花部综合特征和开花式样

厚朴花单生枝顶,花柄长,长 2.6~3.8cm,平均 3.17cm。厚朴花大,盛开时花朵直径 10.8~18.8cm,平均 14.8cm。花被片 9~12,厚肉质,长圆状倒卵形,外