

中国沙棘 (*Hippophae rhamnoides* L. ssp. *sinensis* Rousi) 的开花特性及风媒传粉距离的检测

鲁先文¹, 马瑞君^{2,*}, 孙 坤³

(1. 淮南师范学院, 淮南 232001; 2. 韩山师范学院, 潮州 521041; 3. 西北师范大学, 兰州 730070)

摘要:连续两年对雌雄异株的中国沙棘 (*Hippophae rhamnoides* L. ssp. *sinensis* Rousi) 的花期物候、开花式样进行了观察, 检测了柱头可授性、花粉活力和花粉-胚珠比, 并进行了人工授粉、套袋实验, 检测结实率。结果显示中国沙棘风媒传粉发生在 4 月下旬或 5 月上旬, 单花花期约 7d; 传粉盛期在第 3 天到第 5 天, 柱头的可授性从第 2 天到第 4 天或第 5 天。中国沙棘花先叶开放、花小、无花冠、花药成熟时萼片从两个侧面的纵缝中裂开, 形成有利于花粉散布的对流风洞。花粉活力和花粉-胚珠比都很高, 具有典型的适应风媒传粉的花部特征和性状。中国沙棘花粉的传播距离受外界环境影响较大, 通过重力玻片法检测可以看出, 在风速小于 3m/s 时, 主要集中在 15 ~ 25m 之间, 当风速大于 3m/s 时, 顺风向可超过 85m 以外。传粉效率对结实率的影响较大。

关键词:中国沙棘 (*Hippophae rhamnoides* L. ssp. *sinensis* Rousi); 开花特性; 风媒传粉; 传粉距离; 结实率

文章编号: 1000-0933 (2008) 06-2518-08 **中图分类号:** Q143, Q945, Q948 **文献标识码:** A

Determination of the wind pollination distances and flowering characteristics of *Hippophae rhamnoides* L. ssp. *sinensis* Rousi (Elaeagnaceae)

LU Xian-Wen¹, MA Rui-Jun^{2,*}, SUN Kun³

1 Huai Nan Normal University, Huainan 232001, China

2. Hanshan Normal University, Chaozhou 521041, China

3. College of Life Sciences, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(6): 2518 ~ 2525.

Abstract: Chinese sea buckthorn is a dioecious shrub with wind-pollinated flowers. This work aimed to study the influence of flowering pattern on pollination, and the effect of pollination efficiency on fruit set percentage. During two successive years, we observed flowering phenology and patterns, and investigated pollen viability, stigma receptivity, pollen-ovule ratio (P/O), and fruit set percentage. The results showed that the pollination period stretched from April 20 to May 10. The blossom of a single flower could last 7 days, with a pollinating peak between the third and fifth day and the stigma-receptive stage between the second and fourth or fifth day. The flowers were small, without corolla and appeared before the leaves emerge. There were 2 sepals and 4 stamens in a male flower. When anther matured, two sepals split from both sides to form a wind tunnel, which made pollen shed easily. The flowering pattern and characteristics were typically adapted for wind pollination, with high pollen viability (70.8%) and remarkably high pollen-ovule ratio (7×10^5). The distances of

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30270091)

收稿日期: 2007-06-26; **修订日期:** 2008-03-02

作者简介: 鲁先文 (1970 ~), 男, 安徽霍邱人, 硕士, 主要从事系统与进化生物学研究. E-mail: xianwenlu2005@yahoo.com.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ruijunma2003@yahoo.com.cn

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30270091)

Received date: 2007-06-26; **Accepted date:** 2008-03-02

Biography: LU Xian-Wen, Master, mainly engaged in systematic and evolutionary biology. E-mail: xianwenlu2005@yahoo.com.cn

pollen dispersal were significantly influenced by wind speed and other environmental factors. The pollen dispersed 15 – 25m at a wind speed of less than 3m/s, and the distance could exceed 85m when the wind speed was higher than 3m/s. Extreme bad weather could significantly reduce the efficiency of pollination and cause a low fruit set percentage.

Key Words: *Hippophae rhamnoides sinensis*; anemophily; flowering characteristics; pollination distance; seed setting

植物花的综合特征包括两个方面:花部构成和花的开放式样。花部构成是指花的结构、颜色、气味、分泌物类型及其产量等单个花的所有特征;花的开放式样是某一时间花的大小、开放数量和花在花序上的空间排列模式^[1,2],是花在种群水平上的表现特征^[3]。

传粉是种子植物种群生活史中一个重要的生命活动现象,是种子植物受精的必经阶段;花粉的运动在很大程度上决定了植物个体间的基因流和群体的交配方式,对种群的遗传与变异起着重要作用;花粉从雄性结构传送到雌性结构表面需借助一定的媒介,跨越一定的空间。对传粉系统的研究,主要集中在虫媒传粉方面^[4],风媒传粉则主要集中在裸子植物和被子植物中具单性花的植物种类中^[5]。

中国沙棘(*Hippophae rhamnoides* L. ssp. *sinensis* Rousi)为胡颓子科沙棘(*Hippophae rhamnoides* L.)属的一个亚种,占我国沙棘资源面积的80%以上,主要分布于从青藏高原东部起,经黄土高原,直到大兴安岭西南角的北方大部分地区,对于贫瘠的山地丘陵有较强的适应,这种特征使它较易在森林不易延展到的阳坡形成优势植被,对改善荒山荒坡的生态环境、防风固沙、防止水土流失有重要意义。目前对中国沙棘的已开展过形态分类学^[6]、生长特性^[7]、遗传多样性^[8,9]、生态学^[10]、开发利用^[11]等多方面的研究,对传粉生物学方面虽有报道,但其花的开放式样与其传粉特性关系方面的研究尚未见报道。同时在野外调查中发现不同居群结实情况差异很大,不同年份之间也有不同。为此,本项工作旨在探讨其开花式样、传粉特点及对环境的适应,探明中国沙棘的传粉效率对结实率的影响,为研究其生殖适应机制、种群的恢复与重建以及沙棘栽培种植、提高产量提供更为合理的科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究材料

中国沙棘是沙棘仅分布于我国境内的一个亚种,是沙棘属原始类群。在青藏高原的东部边缘和祁连山一带,生于高山峡谷的河流两岸、林缘和亚高山草甸,在黄土高原区分布极为普遍,生于河滩、河谷阶地、干涸河床及山坡。

1.2 研究地点

本研究共设两个样地:

(1)样地1 位于甘肃省兴隆山自然保护区内,北纬35°38′~35°58′,东经103°50′~104°10′,海拔2450m左右,大陆性气候明显,四季分明。年平均气温3~7℃,年降水量450~622mm。该地区属低山灌丛和草原农田植被类型,周围环境以耕地为主,种有黄麻、小麦、蚕豆等,沙棘灌丛的伴生植物少,主要有黄刺梅(*Rosa xanthina*)、刺李(*Ribes burejense*)等的少量个体。该样地的中国沙棘居群四周开阔,主要用于进行检测花粉传播实验。

(2)样地2 位于甘肃省甘南藏族自治州合作市郊区党支沟,北纬34°55′,东经102°53′,海拔2850m左右,青藏高原边缘,属高寒湿润气候,年平均气温2℃左右,最冷月平均气温-10℃左右,最热月气温12℃左右;年降水量560mm;年平均相对湿度65%。沙棘主要生长在山坡林缘,斑块状分布,与沙棘伴生的植物有旱柳(*Salix matsudana*)、鲜黄小檗(*Berberis diaphana*)、蒙古绣线菊(*Spiraea mongolica*)、红花忍冬(*Lonicera rupicola*)、鲜卑花(*Sibiraea angustata*)等,属于亚高山沙棘区。该样地的中国沙棘居群四周伴生植物的覆盖度较大,不利于进行检测花粉传播,主要用于套袋,检测不同授粉情况下的结实率。

1.3 研究方法

于2003、2004年连续2a在样地1对中国沙棘的开花式样以及花粉传播距离进行了检测;在样地2对中

国沙棘在不同授粉情况下的结实率进行了检测。

1.3.1 花部性状及花的开放式样观察

(1) 用放大镜或解剖镜观察花的结构及花部性状。

(2) 花期物候及花开放进程的观察

从开花开始记录时间:①全株 5% 以下花开放为初期;②全株 50% 以上花开放为盛期;③少于全株 10% 的花仍在开放为末期。每天分早、中、晚观察 3 次,每次观察,记录花开放状态、花粉散出情况、柱头状态等。

1.3.2 花粉活力、萌发率和柱头可授性检测

从研究地采集中国沙棘即将开花的枝条,带回实验室水培,分别取初花期、盛花期和末花期的花粉作为实验材料,按照 2、4、6、8、10、12、22、24h 时间段处理花粉,并用 TTC 测定法测定不同时间段的花粉活力;离体萌发测定不同时间段的花粉萌发率^[12]。按下式计算萌发率:

$$\text{萌发率} = \frac{\text{已萌发的花粉粒数目}}{\text{花粉总数}} \times 100\%$$

用联苯胺-过氧化氢法测定柱头可授性^[13]。

1.3.3 检测花粉的传播距离

为研究中国沙棘的传粉历程,2003、2004 年连续两年在样地 1 内采用水平布片法按 0、5、10、15、20m 等不同距离,把涂有凡士林油的载玻片按东、南、西、北 4 个方位放置。在顺风的方位布片 100m 远,每点布 3 片,一个方向共布 300 片;其他各方位布片 20m 远,每点也布 3 片,每个方向共布 180 片。接收散布在空气中的花粉,采样间隔为 4h(夜间 12h),同时用风速仪测定风速,用照度计测定温度、湿度和日照强度的变化。取回载玻片后,用目镜为 10× 和物镜为 40× 的显微镜检测花粉粒数。

1.3.4 推算花粉-胚珠比例

P/O 比率为每朵花的花粉粒数量除以胚珠数。在居群内分别随机选取 5 株树龄相当的雄株和雌株,在每个雄株和雌株随机选取 5 个长 10cm 的 1 年生枝条,分别统计其上的花序数以及所含的花朵数。平均每个雄枝上有 20 个雄花序,含有 211 朵雄花;平均每个雌枝上有 16 个雌花序,含有 81 朵雌花。随机选取 10 朵将要开放的花,固定于 FAA 固定液中,带回实验室,取下一朵花中的一个花药,用 HCl 水解药壁法去药壁,制成 2ml 花粉悬浮液,用微量进样器取 0.01ml,制片,显微镜下计数。重复 5 次,取平均数乘以花药数,得出每朵花的花粉量。取雌花在解剖镜下用解剖针划开心皮,验证胚珠数为 1。这样通过雌、雄株枝条上雌、雄花的个数,每朵雄花的花粉量即可推算出为 P/O 比。

1.3.5 不同授粉情况下结实率的检测

2003、2004 年连续两年在样地 2 内选取两个中国沙棘居群,一个向阳(居群 1),一个背阴(居群 2)。在两个居群内选取即将开花的植株,用硫酸纸制作成(5cm × 10cm)和(5cm × 15cm)的小袋,罩住雌花的花序,待花开放时进行人工授粉,在人工授粉方式中又分为,同一雌株用不同雄株授粉,不同雌株用同一雄株授粉,与自然授粉情况下的结实率进行比较。

2 结果分析

2.1 中国沙棘花部性状特征及开花式样的观察

2.1.1 中国沙棘雄花及雌花的性状

中国沙棘为雌雄异株,花(2)4 朵~9(16)朵,着生于当年生幼枝的基部,或因顶生叶芽不发育而呈独立的花序状,单花长约 2~3mm,无花冠,花梗极短。

雄花由 2 个萼片和 4 个雄蕊组成,偶见 5 个雄蕊,或退化中的 1 个雄蕊和子房的痕迹;萼片阔卵圆形,基部联合,中上部分离;雄蕊直立于花托上,花丝极短,长约 1.2~1.5mm,花药基部着生,2 枚与萼片对生,另 2 枚与萼片互生。花药成熟时,萼片从两个侧面的纵缝中裂开,形成对流的风洞,使花粉容易被风吹离花药而散出。

雌花花萼结合成筒而包被雌蕊,但不与雌蕊愈合,上部形成短的花萼筒,顶端具 2 个不易察觉的萼裂;在

花萼筒的内侧、花萼裂片的下方密生两大丛长星状鳞毛。雌蕊呈小瓶状由子房、花柱和柱头 3 部分组成,子房上位、单心皮。

2.1.2 中国沙棘的花期及单花的开放进程

中国沙棘的开花时间样地 1 为 4 月下旬,样地 2 为 5 月上旬。单株花期约为一周。同一枝条上的花的开放顺序是随机的,但在同一花序中则为向顶式开放;在同一植株上,冠层的枝条先开花,下层的稍迟;同一居群向阳面的要比背阴面的提前开花 1~2d,低海拔的居群(样地 1)要比高海拔的居群(样地 2)提前 3~4d 开花;可见,中国沙棘开花受物候因素影响较大,尤其是温度和光照。

雄花发育成熟后,萼片张开露出红褐色的雄蕊,随后花药纵裂,花粉金黄色。花初开时,萼片从两个侧面的纵缝中裂开,在花开放后的 2~3d 中,裂缝不断增大,在无风的情况下,花粉逸出花药而暂集于花萼的底部,一旦有风吹动,大量的花粉便可从花萼裂缝间散出,但萼片的基部和顶部仍然联合,待到花开放的后期,萼片顶部裂开,花粉散尽,雄蕊凋谢。在花粉被风吹散的过程中,通过重力玻片法检测发现,中国沙棘的部分花粉是以花粉团块被同时吹离花药的。

雌花的花柱在花芽期很短,被包于萼筒内,随着雌花生长逐渐露出,发育充分后,长约 2 mm,柱头长三角状,翻卷,受精面凹凸不平。在花开放前的 1~2d 柱头呈黄绿色,随后渐渐变白,此时表面润泽,是授粉的最佳时期,接受花粉以后,柱头的颜色变暗,褐色、黑色,最终凋谢。

2.2 花粉活力、萌发率和柱头可授性检测

2.2.1 花粉活力、萌发率

中国沙棘花粉活力及花粉的萌发率在蔗糖溶液浓度为 10% 的培养基中达到最大值(表 1)。

表 1 中国沙棘不同花期花粉的活力和萌发率(%)

Table 1 Pollen viability and pollen germination ratio of *H. rhamnoides* L. ssp. *sinensis* in different flowering stage

项目 Item	花期 Flowering stage	2h	4h	6h	8h	10h	12h	22h	24h	平均 Mean
花粉活力	初花期 Initial flowering stage	38.8	40.1	46.5	45.8	50.2	52	78.6	66.5	52.3
Pollen viability	盛花期 Vigorous florescence	55.6	60.6	65.4	68.8	73	74.3	89	79.3	70.8
花粉萌发率	初花期 Initial flowering stage	28.1	33	37.2	37	38.4	41.3	51.8	48	39.4
Pollen germination ratio	盛花期 Vigorous florescence	43.6	52.7	56.8	59.3	60.9	61.2	66.9	59.8	57.5

2.2.2 柱头可授性检测

通过连续两年的检测发现,中国沙棘的柱头在开花的当天不具有过氧化物酶活性;在第 2~4(或 5)天,柱头由黄绿色逐渐变白,具有强过氧化物酶活性;第 5~6 天,柱头颜色变暗,过氧化物酶活性减弱至无。第 7 天,柱头呈紫黑色,检测不到过氧化物酶活性(表 2)。

2.3 花粉的传播距离

2.3.1 中国沙棘开花期主要生态因子与开花和散粉状况

实验结果表明,中国沙棘开花受物温度、湿度、天气状况等影响因素影响较大,尤其是日照强度,在日照强度 48000lx 以上的白天,开花好,散粉多;在夜晚和相对湿度大于 60% 的阴雨天,就很少开花。

2.3.2 中国沙棘居群传粉历程

(1) 传粉全程

中国沙棘天然居群传粉第 1 天,仅有少量植株开花,空气中中国沙棘花粉数量较少;第 3 天进入传粉

表 2 中国沙棘的柱头可授性

Table 2 Stigma receptivity of *H. rhamnoides* L. ssp. *sinensis*

时间 Time (h)	柱头可授性 Stigma receptivity
0	-
24	+
48	+
72	+ +
96	+ +
120	+ + / -
144	+ / -
168	-

- 指柱头不具可授性 means stigma have no receptivity; + 指柱头具可授性 means stigma have receptivity; + + 指柱头具强可授性 means stigma have strong receptivity

盛期, 连续 3 天接收到较大的花粉, 第 6 天以后接收到的花粉数量急剧减少(图 1)。中国沙棘花期一般为一周左右, 其中集中传粉(传粉盛期)只有 3d, 因此可能造成部分发育迟缓的雌花错过充足的授粉机会, 阴雨导致空气中花粉密度过低, 也会造成正常发育的雌花授粉不充分。

表 3 2003 ~ 2004 年中国沙棘开花期主要生态因子与开花散粉状况

Table 3 The main ecological factors and pollination status of *H. rhamnoides* L. ssp. *sinensis* in 2003 ~ 2004

年份 Year	花期 Flowering stage	平均温度 Average temperature ($^{\circ}\text{C}$)	相对湿度 Relative humidity (%)	日照强度 Sunlight intension (lx)	天气状况 Weather status	开花状况 Flowering status
2003	第 1 天 First day	18.3	45	32000	多云 Cloudy	开花, 少量散粉 Flowering little pollination
	第 2 天 Second day	20.1	38	50000	晴 Fine	开花, 大量散粉 Flowering more pollination
	第 3 天 Third day	21.5	30	52000	晴 Fine	开花, 大量散粉 Flowering more pollination
	第 5 天 Four day	23	30	58000	晴 Fine	开花, 大量散粉 Flowering more pollination
	第 5 天 Fifth day	19.6	34	48000	多云 Cloudy	开花, 大量散粉 Flowering more pollination
	第 6 天 Sixth day	17.5	60	6000	阴雨 Overcast and rainy	开花, 少量散粉 Flowering little pollination
	第 7 天 Seventh day	15	100	4500	雨 Rain	不开花 Not flowering
2004	第 1 天 First day	17.3	43	30000	多云 Cloudy	开花, 少量散粉 Flowering little pollination
	第 1 天 First day	18.3	40	32000	多云 Cloudy	开花, 少量散粉 Flowering little pollination
	第 3 天 Third day	22.5	32	50000	晴 Fine	开花, 大量散粉 Flowering more pollination
	第 4 天 Four day	23	30	55000	晴 Fine	开花, 大量散粉 Flowering more pollination
	第 5 天 Fifthly day	18.5	65	6000	阴雨 Overcast and rainy	开花, 少量散粉 Flowering little pollination
	第 6 天 Sixth day	19	45	28000	多云 Cloudy	开花, 少量散粉 Flowering little pollination
	第 7 天 Seventh day	18	43	6000	多云 Cloudy	开花, 少量散粉 Flowering little pollination

(2) 传粉日进程

图 2 为传粉盛期一天中中国沙棘花粉量的变化状况。空气中中国沙棘花粉密度的变化受风速、相对湿度和温度的影响。样地一内居群开花的第 3 ~ 4 天, (5 月 1、2 日) 7:30 的风速不高, 11:30 以后风速上升。连续两年这两天均为晴天, 日照强度较高, 早、晚与中午的温差较大, 11:30 ~ 15:30 温度最高。但相对湿度变化不大。从花粉通量的日进程看, 中国沙棘花粉通量在 11:30 ~ 15:30 最大, 此后下降, 至次日日出以后再次逐渐增加, 15:00 以后逐渐下降。夜间中国沙棘花粉通量维持在最低的水平。因此, 影响传粉的最主要气象因子是风速, 日照强度和温度对中国沙棘天然居群的传粉也有较大影响。相对湿度变化范围相对较小, 对中国沙棘天然居群传粉影响较弱。

(3) 花粉的传播距离

连续两年的观测结果显示, 中国沙棘的花粉传播距离受风向及风速的影响较大。在花期内, 大部分花粉都分布在 10m ~ 25m 处, 但在盛花期, 当风速达到 3.5 m/s 时, 最远可传播到距花粉源 85m 以外的地方。图 3 表示了 2003 年花期内在顺风方向花粉的传播距离, 在每一小图中表示同一天不同时间段的数据。第 1 天只

记录了白天的 3 次,夜间的记入第 2 天,依次类推,第 6 天以后由于下雨未收集到花粉。

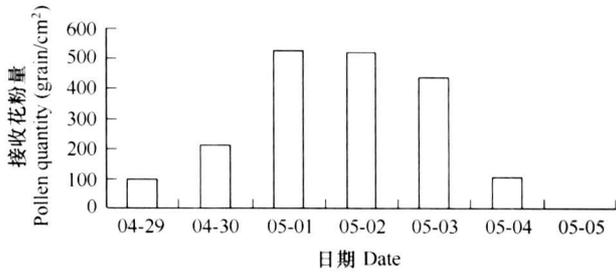


图 1 中国沙棘开花期花粉散出量的变化

Fig. 1 Change of amount of pollen grain scattering of *H. rhamnoides* L. ssp. *sinensis* in flowering stage

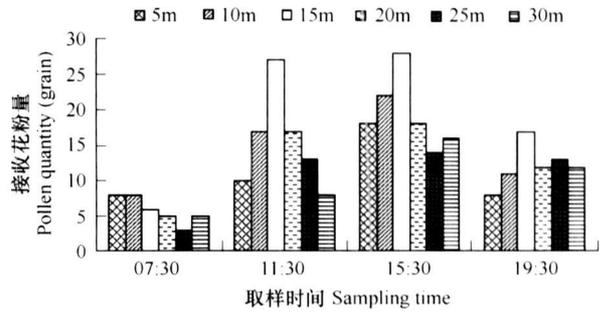


图 2 中国沙棘传粉日进程

Fig. 2 Daily change of pollination of *H. rhamnoides* L. ssp. *sinensis*

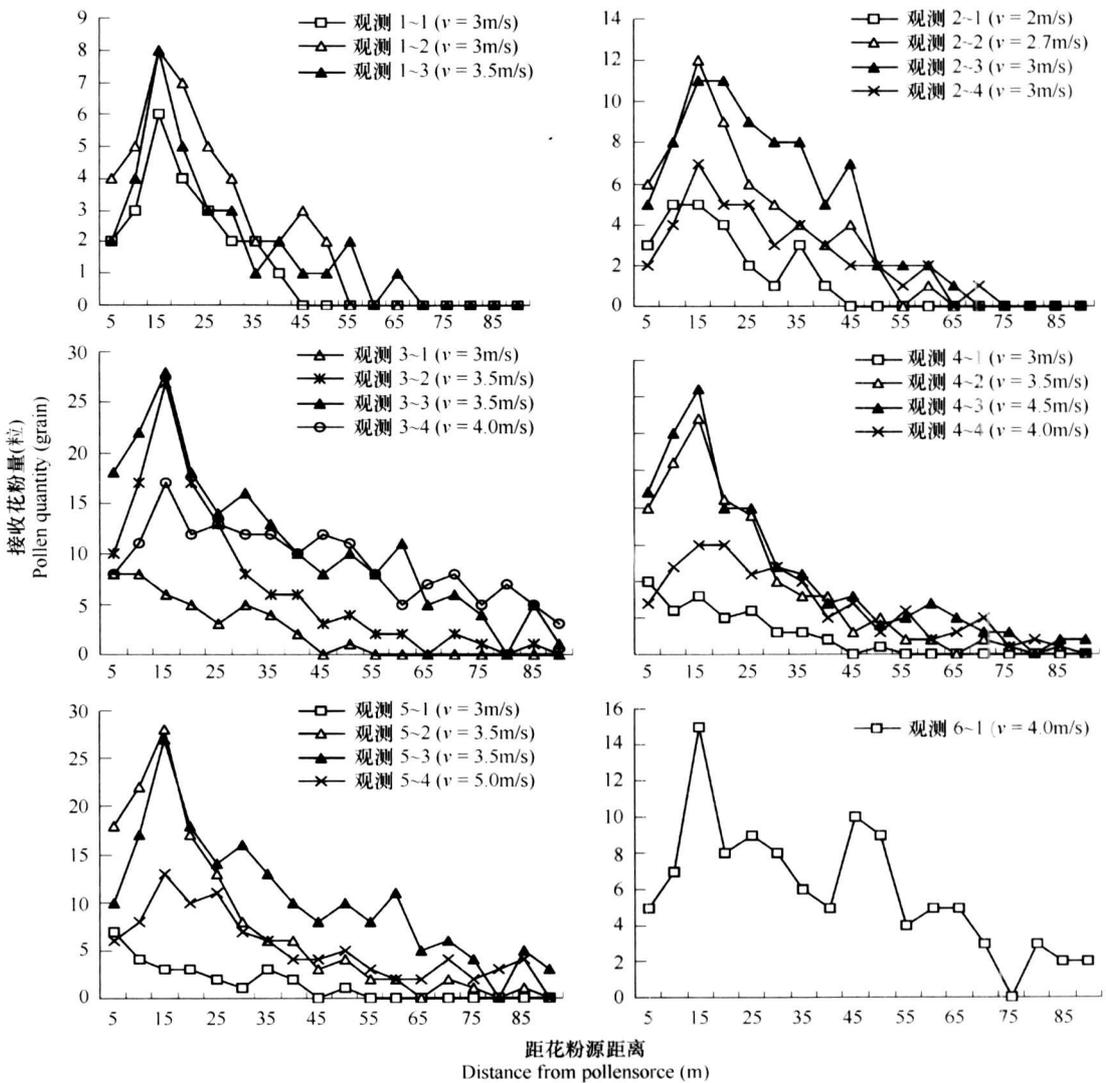


图 3 中国沙棘顺风方向的传粉距离

Fig. 3 The distance of pollination of *H. rhamnoides* L. ssp. *sinensis* in wind direct

2.4 花粉-胚珠比(P/O 比)

通过检测,中国沙棘小花花粉量约为 67549 粒,胚珠数为 1,若再乘以雄株与雌株相同长度花序中小花的比例(211:81),P/O 比会更高。显示出风媒传粉特征^[14]。

2.5 中国沙棘的结实率比较

在样地 2,由于连续两年中国沙棘花期内天气情况反差较大,2003 年天气正常,2004 年连续下了两天雪,等雪融化了后已进入开花传粉的后期,结实率悬殊很大。从表 4 可以看出,同一年份,居群 1 自然授粉的结实率大于居群 2;同一居群内,人工授粉的结实率略高于自然授粉的结实率。至于在同一居群内,同一雌株用不同雄株授粉和不同雌株用同一雄株授粉,其结实率没有变化。从表 4 中还可以看出,同一年份,在自然授粉状态下,居群 1 的结实率要高出居群 2 近 10 个百分点。这与它们所处的地理位置有关,与居群 2 相比,居群 1 位于阳坡,光照充足,有利于传粉。

表 4 不同授粉情况下中国沙棘的结实率

Table 4 The seed set in different pollination of *H. rhamnoides* L. ssp. *Sinensis*

年份 Year	2003				2004			
	居群 Population 1		居群 Population 2		居群 Population 1		居群 Population 2	
授粉方式 Treatment	自然授粉 Free pollination	人工授粉 Hand pollination	自然授粉 Free pollination	人工授粉 Hand pollination	自然授粉 Free pollination	人工授粉 Hand pollination	自然授粉 Free pollination	人工授粉 Hand pollination
结实率 Seed set (%)	82.7	83.6	72.3	83	17	51.4	6.8	50

3 讨论

适应风媒传粉的花部特征是:花粉粒易随气流扩散并有特化的柱头结构捕捉它,因传粉效率较低而要求花粉量较大,无须吸引昆虫的机制。藜科植物是由虫媒花向风媒花过渡的一个类群,花器官变得微小且多变异^[15]。长期的自然选择使中国沙棘种群形成了一系列适应风媒传粉的生物学特征:雄花的结构比较简单,由 2 个阔卵圆形的萼片和 4 个雄蕊组成。花药成熟后,萼片从侧面纵缝裂开,形成类似风洞的结构;具大量的花粉,P/O 比大;花为先叶发育,花粉在散出过程中没有叶片的阻碍;柱头具有黏液,很容易粘住空中的花粉;这种发育式样及结构保证了传粉的有效性。同时,在盛花期内中国沙棘的花粉活力和萌发率分别达到 70.8% 和 57.5%,说明中国沙棘无论从花粉数量,还是质量均有利于居群间的基因交流。

花粉必须在具有活力时到达适宜在接受柱头才能完成传粉过程,具有接受花粉的适宜柱头的花朵即处于柱头可授粉期。花粉保持活力的时间长短和柱头可授粉期的长短组合在一起,深刻影响着开花不同阶段的传粉成功率^[16-18]。中国沙棘的花粉活力和萌发率都较高,雌花开放后柱头很快伸出花被,未授粉的柱头继续生长,2~3d 后授粉面充分发育并带黏液质,属于湿型柱头,既能粘着花粉、又为花粉萌发提供必需的基质。在自然条件下,中国沙棘的柱头的可授期为 4d 左右,柱头可授性的时间与其花期相比较,已有足够的的时间接受雄花传来的花粉,完成受精作用。当然,柱头具有越长时间的可授性,完成受精的可能性越大。另外,柱头可授性开始时间及最佳时间、延长时间都能影响中国沙棘的传粉成功率。

风媒植物种群能否进行有效的繁殖,传粉效率至关重要。花粉从花药中释放到被雌球花接受,其中绝大部分因环境筛的选择作用而损失在传粉过程中。环境筛的选择作用是多方面的,如吸附、降落等,这些过程受到风速、风向、大气湿度、光照条件、空气温度等气候条件以及林分密度等的影响^[19]。中国沙棘天然居群花粉传播时既受到环境的选择作用,更具随机性的环境选择作用,长距离传播受到环境的选择作用更强烈的。虽然中国沙棘传粉多发生在 4 月下旬 5 月上旬,一般情况下,在此期间,实验地区晴朗天气较多,大气流动相对缓和,风力较弱,就适于传粉,有足够多的花粉集中通过环境的筛选而使传粉更加有效,结实率也较高。但是突发、多变和不稳定性恶劣气候条件对中国沙棘的传粉影响很大,通过环境筛选的花粉明显减少,传粉效率降低,结实率随之降低。长期处于波动生境下使中国沙棘形成了适应这种生境的繁殖策略,即在有性繁殖不利的情况下,使其在最大限度实现有性繁殖的同时,增强了依靠根系进行克隆生长维持种群的无性繁殖策略,这

也是物种谋求在恶劣生境下延续的选择结果。

References:

- [1] Barrett S C H, Harder L D. Ecology and evolution of plant mating. *Trends in Evolution and Ecology*, 1996, 11(2):73-79.
- [2] Worley A C, Baker A M, Thompson J D, *et al.* Floral display in *Narcissus*: variation in flower size and number at the species, population, and individual levels. *International Journal of Plant Science*, 2000, 161(1):69-79.
- [3] Huang S Q, Jin B F, Wang Q F, *et al.* Floral display and pollen flow in a natural population of *Sagittaria trifolia*. *Acta Botanica Sinica*, 1999, 41(7):726-730.
- [4] Huang S Q, Guo Y H. Advances in studies of pollination biology. *Chinese Bulletin of Science*, 2000, 45(3):225-237.
- [5] Sanae T, Gaku K. Wind pollination and insect pollination of two temperate willow species, *Salix miyabeana* and *Salix sachalinensis*. *Plant Ecology*, 2000, 147:185-192.
- [6] Lian Y S, Chen X L, Wang F. Investigation of infraspecific patterns within *Hippophae rhamnoides* spp. *sinensis*. *Journal of Northwest Normal University(Natural Science Edition)*, 1997, 33(1):36-46.
- [7] Li D W, Wang Y C, Jin K Z. Relationship between the Morphological Anatomy of Nutritive Organ and Habitat of Chinese Sea Buckthorn. *Journal of Northwest University(Natural Science Edition)*, 1996, 26(3):246-249.
- [8] Sun K, Chen W, Ma R J. A study on the genetic diversity of subpopulations of *Hippophae rhamnoides* ssp. *Sinensis* at Ziwuling, Gansu. *Journal of Lanzhou University(Natural Sciences)*, 2004, 40(3):72-75.
- [9] Wang B Q, Wang Y H. Studies on Karyotypes of *Hippophae rhamnoides* Linn. *Journal of Beihua University (Natural Sciences)*, 2000, 1(5):407-409.
- [10] Chen X L, Ju T Zh. Phytocoenological features and types of *Hippophae rhamnoides* spp. *sinensis* community in Hezuo, Gannan and Mati, Su'nan. *Journal of Northwest Normal University(Natural Science)*, 1996, 32(3):51-56.
- [11] Xiong B Q, Yu D, Yuan J, *et al.* The Wild Plant Resources and Utilization of *Hippophae* in China. *Chinese Wild Plant Resour*, 2004, 23(2):25-26.
- [12] Hu Sh Y. Experimental Methods in Plant Embryology (I) Determination of Pollen Viability. *Chinese Bulletin of Botany*, 1993, 10(2):60-62.
- [13] Dafni A. *Pollination ecology*. New York;Oxford University Press, 1992, 59-89.
- [14] Cruden R W. Intraspecific variation in pollen-ovule ratios and nectar secretion-preliminary evidence of ecotypic variation. *Annals of Missouri Botanic Garden*, 1976, 63(2):277-289.
- [15] Zhu G L. Origin, differentiation and geographic distribution of the chenopodiaceae. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 1995, 34(5):486-504.
- [16] Dafni A. *Pollination ecology*. New York;Oxford University Press, 1992, 1-57.
- [17] Zhang J S, Yang H Y, Zhu L, *et al.* Ultracytochemical localization of calcium in the stigma, style and micropyle of sunflower. *Acta Botanica Sinica*, 1995, 37(9):691-96.
- [18] Chen X L, Li M, You R L. A study on the development of stigma and megagametophyte, and embryogeny in *Cimicifuga simplex* Wormsk. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 2000, 38(4):337-342.
- [19] Zu Y G, Yu J H, Wang A M, *et al.* Study on pollination characteristics of natural population of *Pinus koraiensis*. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, 20(3):430-433.

参考文献:

- [3] 黄双全, 靳宝锋, 王青锋, 等. 慈菇花的开放式样及其花粉流. *植物学报*, 1999, 41(7):726-730.
- [4] 黄双全, 郭友好. 传粉生物学研究进展. *科学通报*, 2000, 45(3):225-237.
- [6] 廉永善, 陈学林, 王峰. 沙棘的种下类型研究. *西北师范大学学报(自然科学版)*, 1997, 33(1):36-46.
- [7] 李多伟, 王义潮, 晋坤贞. 中国沙棘营养器官结构特征及其与生境关系的研究. *西北大学学报(自然科学版)*, 1996, 26(3):246-249.
- [8] 孙坤, 陈纹, 马瑞君. 子午岭中国沙棘亚居群的遗传多样性研究. *兰州大学学报(自然科学版)*, 2004, 40(3):72-75.
- [9] 王柏青, 王耀辉. 中国沙棘的染色体核型分析. *北华大学学报(自然科学版)*, 2000, 1(5):407-409.
- [10] 陈学林, 巨天珍. 甘南合作和肃南马蹄中国沙棘群落的特征与类型. *西北师范大学学报(自然科学版)*, 1996, 32(3):51-56.
- [11] 熊丙全, 余东, 袁军, 等. 中国沙棘属植物资源及其开发利用现状. *中国野生植物资源*, 2004, 23(2):25-26.
- [12] 胡适宜. 植物胚胎学实验方法(一)花粉生活力的测定. *植物学通报*, 1993, 10(2):60-62.
- [15] 朱格麟. 藜科植物的起源、分化和地理分布. *植物分类学报*, 1995, 34(5):486-504.
- [17] 张劲松, 杨弘远, 朱绶, 等. 日葵柱头、花柱和珠孔中钙分布的超微细胞化学定位. *植物学报*, 1995, 37(9):691-696.
- [18] 陈晓麟, 李铭, 尤瑞麟. 单穗升麻的柱头和雌配子体发育及胚胎发生. *植物分类学报*, 2000, 38(4):337-342.
- [19] 祖元刚, 于景华, 王爱民, 等. 红松天然种群风媒传粉特点的研究. *生态学报*, 2000, 20(3):430-433.