



借助一定的媒介,跨越一定的空间。国内外学者对植物的传粉过程研究主要集中在虫媒传粉方面(黄双全和郭友好,2000),风媒传粉过程主要集中在裸子植物和被子植物中具单性花的植物种类上(廉永善等,2000)。花粉运动是一个动态过程,花粉流的变化可以说是植物微观进化的重要源泉(黄双全和郭友好,2000)。

中国沙棘(胡颓子科沙棘属)为胡颓子科沙棘属的亚种,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。有关中国沙棘的研究主要集中于形态分类学(廉永善等,1997)、生长特性(李多伟等,1996)、遗传多样性(孙坤等,2004;王柏青和王耀辉,2000)、生态学(陈学林和巨天珍,1996)、开发利用(熊丙全等,2004)等方面,但关于我国沙棘花的开放式样及其与传粉特性的关系研究尚未见报道。本项工作从探讨其开花式样、传粉特点及对环境的适应入手,为研究其生殖适应机制及沙棘种植中的雌雄合理搭配、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

中国沙棘是仅分布于我国境内的一个亚种,是沙棘属原始类群。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,花很小,长约2~3mm,结构简单,没有花冠,花梗极短。分布于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。分布方式或呈团块状单优势种连续分布,或与其他灌木种混交,或与其他落叶乔木幼林混交。在中国沙棘分布的东南缘地区,当森林被破坏后,中国沙棘可以侵入并能正常生长发育,但当森林恢复后,中国沙棘就很容易受到病虫害的侵袭或发育不良而衰退。低光照是中国沙棘分布的限制因子之一。(廉永善和陈学林,1992)。

## 1.2 研究地点

样地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 2 450 米左右,大陆性气候明显,四季分明;年平均气温 3~7℃,年降水量 450~622 mm。对两个野生的中国沙棘居群进行观察,居群的面积约为 50 亩×60 亩,居群内伴生植物较少,主要有黄刺玫(蔷薇科蔷薇属)、刺果茶藨子(蔷薇科蔷薇属)等少量个体,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,主要作物为黄麻(锦葵科锦葵属)、小麦(禾本科小麦属)、蚕豆(蝶形花科蝶形花属)等。

## 1.3 研究方法

### 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、晚观察三次,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 瓶、4 瓶、6 瓶、8 瓶、10 瓶、12 瓶、22 瓶、24 瓶时间段处理花粉,并用碘液测定法;测定不同时间段的花粉活力,离体萌发测定(胡适宜,1993)不同时间段的花粉萌发率。按下式计算萌发率:

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

联苯胺-过氧化氢法测定柱头可授性(薛敏和 1992)。

1.3.3 花粉量及传粉距离的检测 为研究中国沙棘的传粉历程,在样地内选择一个面积为 60 亩左右的雄性居群,与周围其他的中国沙棘居群相距大于 100 亩,采用水平布片法按 0 亩、5 亩、10 亩、15 亩、20 亩等不同距离于 2003 年 4 月 29 日到 5 月 5 日,将涂有凡士林油的载玻片按东、南、西、北 4 个方位放置,每点布三个玻片,在顺风的方位布片 100 亩远,其他各方位布片 20 亩远,接收散布在空气中的花粉,采样间隔为 4 瓶(夜间 12 瓶),同时测定风速、温度、湿度和日照强度的变化。

取回载玻片后在 10 倍×40 倍的显微镜视野下检测花粉粒数,每片观察 5 个视野,取平均值。

1.3.4 推算花粉-胚珠比例 摩替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 10 厘米的一年生枝条,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,固定于酒精固定液中,带回实验室,取下一朵花中的一个花药,用无水水解药壁法去药

壁，制成 2 狍花粉悬浮液，用微量进样器取 0.01 狍制片，显微镜下记数。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摩精比。

## 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 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 5 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 1.2~1.5 狍，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，形成对流的空洞，这样花粉就很容易被风吹离花药而散布出来。

雌花由子房、花柱和柱头三部分组成，单心皮，呈小瓶状；花萼除上部具 2 个不易察觉的萼裂外，其余部分结合成筒而包被子房，但不与子房结合，子房上位；在花萼筒的喉部、花萼裂片的下部密生两大丛长星状鳞毛。

### 2.1.2 中国沙棘的花期及传粉进程

#### (1) 中国沙棘的开花进程

研究样地中，中国沙棘在四月下旬或五月上旬陆续开花，单株花期约为一周。观察中国沙棘居群的开花情况发现，同一枝条上的花的开放顺序是随机的，但在同一花序中则是花序基部的先开花；在同一植株上，冠层的枝条先开花，下层的稍迟；同一居群靠阳面的要比阴面的提前 1~2 天开花；低海拔的居群要比高海拔的居群提前开花；靠阳面的居群要比阴面的提前 3~4 天开花。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。

风吹动，大量的花粉便从花萼裂缝间散出，但萼片的基部和顶部仍然联合，待到花开放后期，萼片的顶部裂开，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，部分花粉聚集在一起成团块状。

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 狍，柱头长三角状，翻卷，约与子房等长，受精面凹凸不平。在花刚开放的前 1~2 天柱头呈

黄绿色，随后渐渐变白，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) 中国沙棘居群传粉历程

##### 1) 传粉全历程

在中国沙棘开花过程中，通过收集玻片并统计花粉数量发现：4 月 29 日开始传粉，此时仅有少量植株开花，空气中中国沙棘花粉数量较少；5 月 1 日、2 日和 3 日，玻片上接收到大量的花粉，4 日以后玻片上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，其中传粉盛期很短，仅有 3 天，因此可能造成部分发育迟缓的雌花错过授粉机会，此外传粉盛期不良的天气情况如阴雨，骤然降温等将会导致空气中花粉密度过低，使得正常发育的雌花授粉不充分。

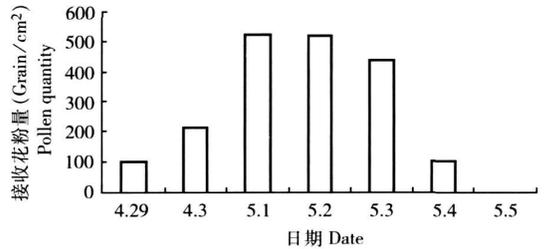


图 1 中国沙棘开花期花粉散出量的变化  
物种 1 物种 2 物种 3 物种 4 物种 5 物种 6 物种 7 物种 8 物种 9 物种 10

##### 2) 传粉日进程

样地中不同距离的玻片在不同时间收集的花粉量见图 2。通过对一天中不同时间玻片上所收集到的花粉数量的统计发现：11:30~15:30 收集到的花粉量最大，此后下降，次日日出以后逐渐增加，15:00 以后逐渐下降。夜间所收集的花粉数量最少。

##### 3) 花粉传播距离

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变化及风速的影响较大，大部分花粉都分布在 10 狍~25 狍处，花粉的散布距离较近，而当风速达到 3.5 狍/s 时，在顺风方向花粉的传播距离较远，最远可到距花粉源 85 狍以外的地方，甚至在 90 狍处也可见到花粉。表 1 为 2003 年顺风方向花粉传播距离的观测结果，第一天只

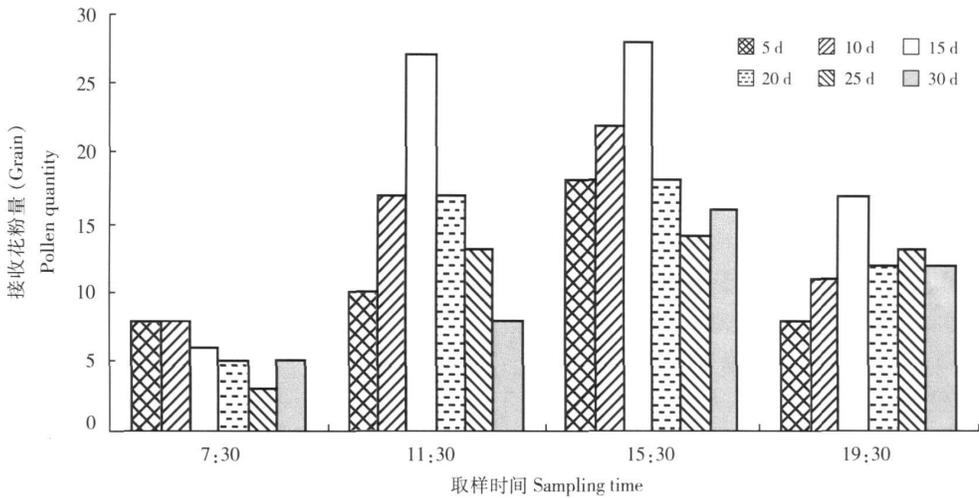


图2 中国沙棘传粉日进程

物种2 薛梅友 魏建才 孙冲 张利 魏斌 魏犇 魏耀 魏果 魏中 魏树 魏果

表1 中国沙棘的花粉传播距离

物种1 薛梅友 魏建才 孙冲 张利 魏斌 魏犇 魏耀 魏果 魏中 魏树 魏果

观测时间	观测次数	风速 (m/s)	不同距离所收集的花粉数																	
			5 (m)	10 (m)	15 (m)	20 (m)	25 (m)	30 (m)	35 (m)	40 (m)	45 (m)	50 (m)	55 (m)	60 (m)	65 (m)	70 (m)	75 (m)	80 (m)	85 (m)	90 (m)
第一天	1	3	2	3	6	4	3	2	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	3	4	5	8	7	5	4	2	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	3	3.5	2	4	8	5	3	3	1	2	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0
第二天	1	2	3	5	5	4	2	1	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	2.7	6	8	12	9	6	5	4	3	4	2	0	1	0	0	0	0	0	0
	3	3	5	8	11	11	9	8	8	5	7	2	2	2	1	0	0	0	0	0
第三天	1	3	8	8	6	5	3	5	4	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	3.5	10	17	27	17	13	8	6	6	3	4	2	2	0	2	1	0	1	0
	3	3.5	18	22	28	18	14	16	13	10	8	10	8	11	5	6	4	0	5	1
第四天	1	3	10	6	8	5	6	3	3	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	3.5	20	26	32	21	19	10	8	8	3	5	2	2	0	2	1	0	1	0
	3	4.5	22	30	36	20	20	12	11	7	8	4	5	7	5	3	3	0	2	2
第五天	1	3	7	4	3	3	2	1	3	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	3.5	18	22	28	17	13	8	6	6	3	4	2	2	0	2	1	0	1	1
	3	4.5	10	17	27	18	14	16	13	10	8	10	8	11	5	6	4	0	3	1
第六天	1	4	5	7	15	8	9	8	6	5	10	9	4	5	5	3	0	3	2	2
	4	5	6	8	13	10	11	7	6	4	4	5	3	2	2	4	2	3	2	1

记录了白天的3次，夜间的记入第二天，依次类推，第六天以后由于下雨未收集到花粉。

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，收集到的初花期及盛花期花粉，不同时间下花粉活力及花粉萌发率情况见表2。

2.2.2 柱头可授性检测 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

表 2 中国沙棘不同花期花粉的活力和萌发率

图 2 中国沙棘不同花期花粉的活力和萌发率

花期	花粉处理时间 (h)	花粉活力 (%)								平均
		2	4	6	8	10	12	22	24	
初花期	38	40	46	45	50	52	78	66	52	
盛花期	55	60	65	68	73	74	89	79	70	
初花期	28	33	37	37	38	41	51	48	39	
盛花期	43	52	56	59	60	61	66	59	57	

表 3 中国沙棘的柱头可授性

图 3 中国沙棘的柱头可授性

时间 (h)	柱头可授性
0	-
24	+
48	+
72	++
96	++
120	+? -
144	+? -
168	-

注：-：指柱头不具可授性

+: 指柱头具可授性

++: 指柱头具强可授性

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，见表 3。

### 2.3 花粉-胚珠比 (摩悌比)

通过检测，中国沙棘小花花粉量约为 67 549 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)，摩悌比会更高。显示出风媒传粉特征 (曹世骥, 1976)。

## 3 讨论

### 3.1 中国沙棘的花部特征及对风媒传粉的适应

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 (朱格麟, 1995)。中国沙棘花为先叶发育，花粉在散出过程中没有叶片的阻碍，可使花粉顺利散出，利于进行短距离或长距离传播。花很小，长约 2~3 mm，结构简单，没有花冠，花梗极短，具大量的花粉，花粉粒小，花粉的长轴在 25~50 μm，外壁光滑；中国沙棘柱头与花粉粒同步发育 (马瑞君等, 1999)，柱头分泌黏液，有利于捕捉花粉。这种发育式样对中国沙棘有效的进行风媒传粉具有重

要意义。

花粉保持活力的时间和柱头可授花期组合在一起，深刻影响着自花传粉率、开花不同阶段的传粉成功率、各种传粉者的相对重要性、雄性和雌性功能之间的相互干扰、不同基因型的花粉之间的竞争以及配子体选择的机会等 (曹世骥, 1992; 张劲松等, 1995; 陈晓麟等, 2000)。因此，花粉和柱头的形态结构、花粉的活力与寿命以及柱头的可授粉性等便成为必须关注的问题。本研究显示，中国沙棘在盛花期的花粉活力和萌发率均较高，分别达到 70.8% 和 57.5%；中国沙棘的雌花开放后柱头很快伸出花被，未授粉的柱头继续生长，2~3 天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 4 天左右，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。

### 3.2 中国沙棘的传粉距离及保护生物学问题

中国沙棘能否进行有效地传粉，既是实现个体间基因交流、影响后代基因组成和保证生殖成功的关键，也影响结实率和果产量。从中国沙棘的开花生物学特性看，雌雄蕊的特点为授粉提供了最佳空间格局；从风媒传粉特性看，在盛花期，中国沙棘花粉在水平方向上主要散布在母株附近，距母株 10~25 m 处，当风速大于 3 m/s 时，中国沙棘顺风向的传粉距离可超过 85 m 以外。传粉对居群和居群系统的繁育结构有着深远的意义。高的立地条件和风速能增加花粉散布的距离和杂交比例，实现基因交流而提高后代质量；很可能在稀疏居群的情况下，减少植物灭亡的危险。

