

文章编号: 1001-1498(2003)04-0391-07

濒危植物四合木种群传粉生态学研究

徐庆¹, 姜春前², 刘世荣¹, 郭泉水¹

(1. 中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 北京 100091;

2. 中国林业科学研究院林业研究所, 北京 100091)

摘要: 为探索四合木的濒危机制, 对四合木种群的传粉生态学进行了初步研究。研究地点设在内蒙古杭锦旗地区, 时间为 1998 年 3—10 月。研究结果表明: 四合木花部形态有以下变异: 萼片 4~5, 花瓣 4~5, 雄蕊 8~10, 心皮 4~5。四合木的花期为 5 月上旬至 6 月初, 单朵花的花期约为 4~5 d, 整株开花可持续 8~15 d。花在上午盛开, 下午花的多数萼片、花瓣呈半合拢状。在花开之前, 花丝和花柱就已伸长, 而且柱头高出花药 2~3 mm。花盛开时, 花丝进一步伸长, 与柱头近相等, 内轮 4~5 个雄蕊花药先开裂, 开裂方式为背向纵裂; 花药紧围靠着雌蕊柱头, 柱头有分泌物, 可与花药粘在一起; 外轮 4~5 个雄蕊花药至少晚一天开裂。花将谢时, 花药全部开裂; 花粉散毕之后, 萼片、花瓣又闭上, 并在几天后脱落。四合木种群传粉媒介是昆虫(主要是蜂类和蚁类)。四合木的传粉效率较低: 50% 的柱头上无花粉, 20% 的柱头上有 1~2 个花粉, 30% 的柱头上有多个花粉; 只有 25% 的花柱中有多个花粉管。四合木的座果率为 57.36%~68.76%, 结籽率为 1.26%~2.8%。在生境条件较差的群落中, 座果率较高, 这是其适应恶劣环境所采取的生殖对策。结实率低的主要原因是传粉过程受到障碍, 即传粉媒介(昆虫)的访花频率极低, 使得柱头上的花粉量受到限制。

关键词: 四合木; 濒危植物; 开花习性; 传粉生态

中图分类号: S718.5 **文献标识码:** A

四合木 (*Tetraena mongolica* Maxim.) 是我国内蒙古特有的一种强旱生灌木, 属蒺藜科 (Zygophyllaceae) 中单种属植物, 主要分布在鄂尔多斯高原西北部, 库布齐沙漠以南, 桌子山(阿拉巴素山)的山麓地带, 少量延伸到相邻的乌达低山残丘区。在草原化荒漠地区, 可形成以四合木为建群种的植物群落。它的存在, 不仅对研究蒺藜科植物的系统发育、古植物区系、古地理及第三纪气候特征, 特别是研究亚洲中部荒漠植被的起源和形成具有较重要理论价值, 同时在保持水土, 防治荒漠化, 保护西部生态环境上也有重要科学价值。然而, 近年来, 由于多种因素的影响, 其分布区范围日趋缩小并破碎化, 已处于濒危的状态, 因而被列为国家二级重点保护植物, 内蒙古一级重点保护植物^[1]。

植物稀有、濒危的原因很多, 在众多的致濒因素中, 植物生殖生态学显得特别重要, 已成为当今稀有、濒危植物保护生物学研究领域中的一个热点问题。关于乔灌木生殖生态学特征研究, 国内外有些报道^[2~8]。关于四合木传粉生态学研究目前还未见报道。根据我国学者对四合木种群年龄结构研究, 现实四合木种群为衰退种群^[9]。四合木结实率低, 胚珠败育现象严

收稿日期: 2002-12-20

基金项目: 国家自然科学基金九·五重大项目(39893360)基金资助

作者简介: 徐庆(1964—), 女, 安徽青阳人, 副研究员, 在读博士生。

重^[10,11]。四合木主要通过种子繁殖进行更新,而四合木结实率低、胚珠败育的原因何在?针对这一问题,笔者对四合木花部形态、开花习性、座果率、结实率、传粉媒介、传粉效率及其生境进行了研究,力求从传粉生态学的角度,探讨四合木结实率低的内在原因,找出其在生殖生态方面濒危原因,以期为保护和利用该物种提供理论依据。

1 研究地区自然概况

本研究所选样地位于内蒙古杭锦旗丘地及滩地,地理位置为 39°00' ~ 40°50' N, 106°40' ~ 107°30' E。本区大陆性气候明显:冬季寒冷,风大沙多;夏季酷热,干旱少雨,热量丰富。全年日照总时数平均为 2 792.2 h,年平均温度 9.7℃,极端最高气温达 39℃,极端最低气温达 - 32℃;地面最高温度达 63.4℃,地面最低温度为 - 23.4℃。年平均降水量 137.8 mm,大都集中在 6—8 月;年均蒸发量 3 217.7 mm,干燥度 4.05。

杭锦旗丘地的群落以四合木为优势种,上层有红沙(*Reaumuria soongorica* M.)、狭叶锦鸡儿(*Caragana stenophylla* Bjark.)、其下有珍珠柴(*Salsola passerina* Bunge.)、驼绒藜(*Ceratoides latens* (J. F. Gmel.) Reveal et Holmgren.) 伴生。多年生丛生禾草形成亚优势层片,主要代表种有无芒隐子草(*Cleistogenes songorica* (Roshev.) Ohwi.)、沙生针茅(*Stipa glareosa* P. Smirn.)、戈壁针茅(*Stipa gobica* Roshev.)、短花针茅(*Stipa breviflora* Griseb.) 等。

杭锦旗滩地的群落以霸王柴(*Zygophyllum xanthoxylon* Maxim.)、四合木为优势种,并与少量沙冬青(*Ammopiptanthus mongolicus* (Maxim.) Cheng f.) 构成群落的上层;其下有绵刺(*Potania mongolica* Maxim.)、刺叶柄棘豆(*Oxytropis aciphylla* Ledeb.) 等小灌木;无芒隐子草、沙生针茅、戈壁针茅等多年生禾草在下层形成亚优势层片;其它草本成分有戈壁天门冬(*Asparagus gobicus* Ivan. ex Grubov.)、黄蒿(*Artemisia scoparia* Waldst. et Kit.)、草霸王(*Zygophyllum mucronatum* Maxim.)、阿氏旋花(*Convolvulus ammannii* Desr.)、蒙古韭(*Allium mongolicum* Regel.) 和碱韭(*Allium polyrhizum* Turcz. ex Regel) 等。群落及生境特征见表 1。

表 1 杭锦旗四合木天然分布区的群落及生境调查

生境类型	海拔/m	层次/cm	土壤		群落盖度/%	四合木密度/(株·hm ⁻²)	四合木盖度/%	群落主要植物组成
			含水量/%	pH				
丘地	1 152	0~10	4.13		30~40	2 700	8~20	四合木、红沙、狭叶锦鸡儿、珍珠柴、无芒隐子草、沙生针茅等
		10~30	6.59	9.22				
		30~60	3.93					
滩地	1 112	0~10	2.38		20~30	1 000	2.4~5.0	霸王柴、四合木、沙冬青、绵刺、刺叶柄棘豆、无芒隐子草等禾草类
		10~30	4.23	9.36				
		30~60	2.08					

2 研究方法

2.1 群落及生境的调查

根据群落调查方法,在杭锦旗丘地及滩地,各设置宽度为 10 m,长度为 3 800 m 样带 1 个,在样带上每隔 100 m 设置 1 个 10 m × 10 m 的样方。每个样带共设置 35 个样方。精确测定每株四合木的地径、冠幅(精确度为 0.10 m),同时调查群落植物组成,统计四合木的株数。每生

境沿样带对角线设5个土壤调查点,按0~10 cm,10~30 cm和30~60 cm 3个层次分别取样,用称量法测定土壤含水量;土壤水(1:2.5)制成泥浆后,用pH计测定其pH值。用海拔表测定海拔。调查样地群落及生境特点(见表1)。

2.2 年龄的测定

随机截取77个四合木标准植株基径样品,做好标记,带回实验室进行横断切面、磨光,用瑞典产的年轮分析仪(CXDDO型)查数年轮,建立年龄(A)与地径(D)的回归方程: $A = 0.14 + 0.6709D$, $R = 0.91886$ ($n = 77, p < 0.05$)。以此方程为基础,推算调查地区每株四合木的年龄。

2.3 花部形态及开花进程的观察

对样地四合木种群定点观察花部形态及开花物候。

2.4 座果率和结籽率的计算

在丘地和滩地,以3a为一龄级对四合木种群进行龄级划分,按每龄级5株,各选45株四合木植株,在5月份花蕾期及7—8月份果实脱落前,查数其花蕾数和初果数,计算座果率(座果率 = 初果数/花蕾数 $\times 100\%$)。根据所调查的种子数、果实数,分别计算每株四合木结籽率(结籽率 = 种子数/胚珠数 $\times 100\%$,胚珠数 = 果实数 $\times 4$)。

2.5 套网、套袋、去雄实验

在四合木开花前(花蕾期),随机选取22株个体,其中8株整个花序套尼龙网(网眼大小为1 mm \times 1 mm,完全隔离了昆虫传粉),7株去雄不套袋、7株不去雄套袋实验,最后统计结籽率,分析结籽率低的原因。

2.6 花粉传播距离的测定

分别在10棵四合木植株下,距植株1、2、3 m的不同方向上放置涂有凡士林的载玻片,8 h后在显微镜下检察有无四合木花粉。

3 结果与分析

3.1 花部形态、花期和开花习性

经观察,四合木为两性花,单生于叶腋或1~2朵生于短枝上。前人记载萼片4,花瓣4,雄蕊8,分两轮排列,心皮4。笔者观察发现有以下变异:萼片4~5,花瓣4~5,雄蕊8~10,心皮4~5。

四合木的花期为5月上旬至6月初,单朵花的花期约为4~5 d,整株开花可持续8~15 d。一般上午花盛开,下午多数萼片、花瓣呈半合拢状;花将开时,花丝和花柱就已伸长,此时柱头高出花药2~3 mm,盛开时,花丝进一步伸长,与柱头近等长,内轮4个雄蕊花药先开裂,开裂方式为背向纵裂,并紧围靠着雌蕊柱头,柱头有分泌物,可与花药粘在一起;外轮4个雄蕊花药至少晚一天开裂;花将谢时,花药全部开裂,花粉散毕之后,萼片、花瓣又闭上,过几天,萼片、花瓣即脱落。

3.2 座果率

将所调查丘地、滩地各45株四合木标准木植株花蕾数和初果数及座果率随龄级变化统计列入表2。

由表2可知,不同生境、不同群落类型中相同龄级的四合木种群的座果率存在差异。杭锦旗

滩地四合木种群在 27 a 内各龄级的座果率比相同龄级丘地的座果率高。在自然状态下,丘地四合木各龄级平均单株座果率在 54.39% ~ 61.06% 之间,平均座果率为 57.36%,滩地四合木植株各龄级平均单株座果率在 64.49% ~ 71.43% 之间,平均座果率为 68.76%。在生存条件较差的群落中,四合木种群平均座果率高,这是其适应恶劣环境所采取的生殖对策。无论丘地还是滩地,四合木平均每株座果率随龄级变化波动不大,有两个小的高峰期。丘地两个高峰期为 2 龄级和 5 龄级,滩地两个高峰期为 3 龄级和 5 龄级。6 龄级以后,随着年龄增大,座果率下降。

表 2 四合木座果率统计

龄级	丘 地			滩 地		
	平均每株花数	平均每株果数	座果率/ %	平均每株花数	平均每株果数	座果率/ %
1	0	0	0	0	0	0
2	22.60	13.80	61.06	0	0	0
3	361.08	202.64	56.12	425	303.60	71.43
4	412.87	236.82	57.35	680.20	479.50	70.49
5	1 205.34	730.68	60.56	1 002.12	715.20	71.36
6	2 432.88	1 395.50	57.36	1 323.42	900.35	68.03
7	2 218.44	1 272.50	57.34	2 118.88	1 435.75	67.76
8	1 937.50	1 060	54.70	1 171.05	793.50	67.76
9	1 388	755	54.39	840.50	542.12	64.49

注:3 a 为一个龄级。

从所调查丘地、滩地各 45 株四合木植物座果率看,在自然状态下,丘地在 32.98% ~ 68.33% 之间,平均座果率为 57.36%;滩地在 40.82% ~ 83.29% 之间,平均座果率为 68.76%。

座果率的高低与传粉形式有关。为了进一步探讨四合木的传粉形式,对 7 株四合木花蕾期(花蕾未开时)花枝进行了套网实验,套网后四合木座果率(表 3)在 1.30% ~ 18.38% 之间,平均为 8.75%,这一结果比自然状态相同立地条件下的四合木座果率低 60%。花枝套网后为昆虫传粉设置了障碍。从这种现象,可以初步判定四合木是主要以虫媒传粉的异花授粉植物。四合木结籽率高低与传粉昆虫种类和多度有关。

表 3 套网后四合木座果率统计

编号	花蕾数	初果数	座果率/ %
1	1 153	15	1.30
2	583	18	3.09
3	1 886	244	12.94
4	983	109	11.09
5	693	20	2.89
6	260	30	11.54
7	272	50	18.38
(总计)	5 830	486	
(平均)	832.86	69.43	8.75

3.3 结籽率

将所调查的丘地的 55 株及滩地的 40 株四合木单株的结籽率分别统计,以龄级为横坐标,各龄级平均单株结籽率为纵坐标,绘制结籽率随年龄变化图(如图 1)。

图 1 表明,在自然条件下,不论丘地还是滩地的四合木种群各龄级四合木单株的结籽率较低。丘地各龄级平均单株结籽率为 1.40% ~ 2.80%,滩地各龄级平均单株结籽率为 1.26% ~ 2.65%,除 3 龄级(7 ~ 9 a)外,滩地各龄级的结籽率皆低于丘地的结籽率。四合木单株结籽率随龄级变化呈双峰型。在 4 ~ 6 龄级,随年龄增加,结籽率略有增高,6 龄级以后,随着年龄增大,结籽率下降。

刘果厚等^[10]对 40 株生长发育良好的四合木,从 1990 年 4 月至 1991 年 7 月进行了定点定株施肥和浇水,结果表明,施肥和浇水不但可以使四合木的结实量和千粒质量提高,其生长量也有所提高,说明结实率低原因之一是与分布区的土壤贫瘠和干旱缺水有密切的关系。丘地土壤含水量略高于滩地、四合木的结籽率也略高于滩地,进一步证明结籽率高低与土壤含水量有关。

3.4 传粉媒介和行为

为了探讨四合木结籽率低的原因,1998 年 5 月,在四合木分布区杭锦旗进行了套网、套袋、去雄试验。套网结果如表 4。

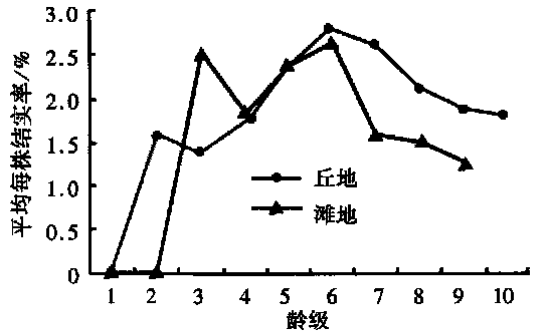


图 1 丘地、滩地各龄级平均单株结籽率与龄级的关系

表 4 套网后四合木结籽率统计

花朵数	18	54	20	30	52	30	42	14
结籽率	0	0	0	0	0	0	0	0

随机选 7 株四合木,把花朵中的雄蕊去掉,不套袋,实验结果为果实全部脱落。另随机选取 7 株未开花的四合木植株,进行不去雄套袋,实验结果为结籽率皆为 0。去掉雄蕊,实际上等于断绝了自花花粉来源,在没有昆虫的情况下,传粉过程则难以进行。没有完成传粉的果实则自行脱落。花枝套网实验和去雄不套袋实验结果均表明,四合木结实率低与传粉过程受到障碍有很大关系,四合木种群的传粉媒介为昆虫。

野外定点观察表明,四合木的传粉昆虫有蚁类和蜂类,蚂蚁的活动范围小,一般只在一枝条上的花间访问,在一朵花上停留时间约为 2~3 min,且访花频率与植株下有无蚁穴有关,有的植株下无蚁穴,则看不到蚂蚁传粉;蜂类的数量极少,而且只在无风晴朗的天气时才出现,在一朵花上停留的时间不长,几秒到十几秒钟,在一丛间停留的时间有数分钟,然后突然飞走。一般下午 3 点后,就看不到蜂类访花。另外,这些蜂类同时也是与四合木同花期的阿氏旋花的传粉者。

因此认为四合木结籽率低的主要原因是传粉过程受到障碍。即传粉媒介(昆虫)的访花频率极低,使得柱头上的花粉量受到限制,这是结籽率低的内因。

3.5 花粉传播距离及传粉效率

分别在 5 株四合木植株下,距植株 1、2、3 m 的不同方向上放置涂有凡士林的载玻片,8 h 后,在显微镜下检察结果表明,不论在任何距离的载玻片上都没有发现四合木花粉。证明无风媒现象。

扫描电镜观察,四合木柱头上无柱头毛等特殊结构。观测结果表明:50%的柱头上无花粉,20%的柱头上有 1~2 个花粉,30%的柱头上有多个花粉;花柱荧光显微镜观察,只有 25%的花柱中有多个花粉管。

表 5 花后各期胚珠败育情况统计

花后天数/d	16	24	34	42	53	75	约 130
败育比率/%	77	89	98.32	98.44	98.67	98.85	99
相应胚的发育	2-细胞原胚	早球形胚	鱼雷形胚	鱼雷期	鱼雷期	鱼雷期	成熟期

据吴树彪等^[11]对四合木胚胎学研究(如表 5),四合木大小孢子的发生,雌雄配子体的发育

都正常,但存在严重的胚珠败育现象。

作者认为,四合木濒危主要原因是胚珠败育,而胚珠败育的重要原因是传粉不成功。四合木靠有性生殖繁衍后代扩大种群,又是虫媒传粉,但传粉者的种类和数量很少,传粉效率极低,造成一半花的柱头上缺乏花粉,20%的柱头上只有1~2枚花粉,进而导致多数胚珠不能完成受精作用,最后败育。

4 结论

(1)四合木花部形态有以下变异:萼片4~5,花瓣4~5,雄蕊8~10,心皮4~5。四合木的花期为5月上旬至6月初,单朵花的花期约为4~5 d,整株开花可持续8~15 d。一般上午花盛开,下午多数萼片、花瓣呈半合拢状;花将开时,花丝和花柱就已伸长,但此时柱头仍高出花药2~3 mm,盛开时,花丝才进一步伸长,与柱头近等高,内轮4~5个雄蕊花药先开裂,开裂方式为背向纵裂,并紧围靠着雌蕊柱头,柱头有分泌物,可与花药粘在一起;外轮4~5个雄蕊花药至少晚一天开裂;花将谢时,花药全部开裂,花粉散毕之后,萼片、花瓣又闭上,过几天,萼片、花瓣即脱落。

(2)自然状态下,四合木座果率为57.36%~68.76%。四合木种群的传粉媒介为虫媒,四合木的传粉昆虫主要有蜂类和蚁类。由于蚁类的活动范围小,蜂类的数量极少,导致四合木虫媒传粉效率较低。在自然条件下,四合木结籽率为1.26%~2.8%,结籽率低的主要原因是传粉过程受到障碍(传粉媒介(昆虫)的访花频率极低,使得柱头上的花粉量受到限制)。建议在四合木分布区,5月上旬至6月初花期,适量释放传粉昆虫(如蜂类),可以提高四合木种群结籽率。

(3)由于传粉过程受到障碍及土壤水分供应不足,四合木结籽率很低,加之四合木种子很小,破土力很弱,随着四合木分布区荒漠化程度的日益加重,风沙越来越大,适合的覆盖厚度不能保证,种子不能萌发,导致自然条件下幼苗很少,种群补充更新困难,使得四合木渐变为稀有濒危种,如不采取有效措施,将趋于濒危绝灭状态。

参考文献:

- [1] 朱宗元,雍世鹏,刘钟龄. 四合木荒漠 Form. *Tetraena mongolica* [A]. 见:内蒙古宁夏综合考察队. 内蒙古植被[M]北京:科学出版社,1985. 687~690
- [2] 苏智先,张素兰,钟章成. 植物生殖生态学研究进展[J]. 生物学杂志,1998,17(1):39~46
- [3] 徐庆,刘世荣,臧润国,等. 中国特有植物四合木种群的生殖生态特征 I. 种群生殖值及生殖分配研究[J]. 林业科学,2001,37(2):36~41
- [4] Abrahamson W G. On the comparative allocation of biomass, energy, and nutrients in plant[J]. Ecology, 1982, 63(4):982~991
- [5] Aker G L. Regulation of flower, fruit, and seed production by a monocarpic perennial, *Yucca whipplei* [J]. Eco, 1982, 7:357~372
- [6] Bazzaz F A. Contribution to reproductive effort by photosynthesis of flowers and fruits[J]. Nature, 1979, 279:554~555
- [7] Boyd R S, Serafini L L. Reproductive attrition in the rare chaparral shrub *Fremontodendron decumbens* Lloyd (Sterculiaceae) [J]. Amer J Bot, 1992, 79(11):1264~1272
- [8] Wiens D, Nickrent D J, Davern C I. Developmental failure and loss of reproductive capacity in the rare palaeoendemic shrub. *Dedeckera eurekaensis* [J]. Nature, 1989, 338:65~67
- [9] 徐庆,臧润国,刘世荣,等. 中国特有植物四合木种群结构及动态研究[J]. 林业科学研究,2000,13(5):485~492
- [10] 刘果厚,周世权. 内蒙古特有植物四合木生态环境及濒危机制原因的研究[J]. 内蒙古林学院学报,1993(1):44~49

[11] 吴树彪,屠丽珠.四合木胚胎学研究[J].内蒙古大学学报(自然科学版),1990,21(2):277~283

Study on Pollination Ecology of Endangered Plant *Tetraena mongolica* Population

XU Qing¹, JIANG Chur qian², LIU Shi-rong¹, GUO Quar-shui¹

(1. Research Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, CAF Beijing 100091, China;

2. Research Institute of Forestry, CAF, Beijing 100091, China)

Abstract : In order to probe the endangered mechanism of *Tetraena mongolica*, the pollination ecology of this plant species was studied in the Hang Jiqi Prefecture of Inner Mongolia of China. The results were as follows. The flower morphology was changed with the characteristic of sepals 4~5, petals 4~5, stamens 8~10 and carpel 4~5. Its florescence was from May to the beginning of June with blossoming time of one flower 4~5 days and that of whole tree 8~15 days. The flowers were blooming in the morning and sepal and petal half-open in the afternoon. Before flowering, the filament and style of flowers elongate and the stigma was 2~3 mm higher than the anther. In the time of blooming, the filament was nearly as high as the style, the 4~5 anthers inner stamen crack back, and the secretion was seen in the stigma of the pistil. 4~5 anthers outer stamen crack back one day lately at least. When the flowers wither, all anthers crack back and disperse, and the sepal and petal full close and fall down several days later. The pollen media of *Tetraena mongolica* Maxim was insects (bees and ants) and the pollination efficiency was low. 50% of stigmas have no pollen, 20% have 1~2 pollens, and only 30% have many pollens. Many pollen tubes were only seen in 25% of stigmas under fluorescent microscope. The transformation rate of flowering to fruiting changed from 57.36% to 68.76% and the rate of seed bearing was from 1.26% to 2.80%. Transition rate from flower to fruit was high in the community with worse habitat condition, which was the reproductive strategy of *Tetraena mongolica* to adapt itself to the hard environment and low fructification rate came from the obstacle in the process of pollination.

Key words : endangered plant; *Tetraena mongolica*; blooming temperament; pollination ecology