

## 金合欢属植物的生殖生物学研究进展

黄烈健, 詹妮, 李军

(中国林业科学研究院热带林业研究所, 广东 广州 510520)

**摘要:**金合欢属植物具有较高的经济价值,我国引入已近百种。自引入以来,种子园经营及管理出现诸多问题,加之林木经营者对本属植物生殖学了解欠缺,迫切需要加深这方面的认识。笔者对半个世纪国外在金合欢属植物生殖生物学方面的研究成果进行整理,对其生殖生物学研究进行综述,包括花部生物学特征、雄蕊的发育、开花传粉及繁育体系;同时讨论了种子园座果率及种子产量低下的原因,并对以后的研究提出了展望,以期在生产中提高种子园的管理效率起到指导意义。

**关键词:**金合欢属;生殖生物学;进展

中图分类号:Q944.4

文献标识码:A

### Advances in Reproductive Biology of *Acacia*

HUANG Lie-jian, ZHAN Ni, LI Jun

(Research Institute of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Guangzhou 510520, Guangdong, China)

**Abstract:** About 100 *Acacia* species have been introduced into China for their considerable economic value. However, many problems have emerged during the operation and management of seed orchard since their introduction. The fact that planters know little about *Acacia* reproductive biology would make things worse. Therefore, a deep knowledge to the reproductive biology of *Acacia* is urgently needed. In this paper, the advances in more than half a century's research, including floral morphology, characters and development of anther and pollen, anthesis and pollination, breeding system, were reviewed. And the reasons for low fruit and seed set were discussed as well. Advices for future's study were given in order to manage seed orchard.

**Key words:** *Acacia*; reproductive biology

金合欢属(*Acacia* Mill.) 又称相思属,隶属含羞草科(Mimosaceae)。本属共有1200多种,分3个亚属:金合欢亚属(*Subgen. Acacia Vassal*)、棘皮金合欢亚属(*Subgen. Acacia Aculeiferum Vassal*)和异叶金合欢亚属(*Subgen. Acacia Heterophyllum Vassal*)<sup>[1]</sup>。金合欢亚属和棘皮金合欢亚属分布于非洲、美洲、澳大利亚和亚欧大陆,而异叶金合欢亚属仅分布于澳大利亚<sup>[2]</sup>。中国约有16种(包括归并种),3变种,仅台湾相思(*A. confusa* Merr.)一种为高大乔木<sup>[3]</sup>。本属许多树种具有较高的经济价值,其木材质地优

良,可作为纤维材、纸浆材、建筑用材、胶合板用材;树皮可以提取单宁、栲胶;树叶用作饲料;此外,该属还能固氮,可用于改良土壤,森林绿化等。我国在20世纪50年代早期开始引进了一批相思树种,如黑荆(*A. mearnsii* De Wild.)、银荆(*A. dealbata* Link.)等;60年代,大量相思树种纷纷引入国内,包括大叶相思(*A. auriculiformis* A. Cunn. ex Benth)、马占相思(*A. mangium* Willd.)、厚荚相思(*A. crassicaarpa* A. Cunn. ex Benth)等。目前,引入我国的金合欢属植物约有100种,多引自澳大利亚<sup>[4]</sup>,其中,

收稿日期:2012-11-21

基金项目:国家“十二五”科技支撑计划项目:高产、抗逆相思新品种选育研究(No. 2012BAD01B0402)

作者简介:黄烈健(1971—),男,湖北人,博士,副研究员,研究方向为林木遗传育种与森林培育,主要从事相思育种研究。E-mail:

13802987948@163.com

部分已在广西、广东、福建、海南等地广泛种植。我国自相思树种引进以来,在海南、广东、广西等地营建了多种相思种子园,目的是为推广优良的相思树种提供高质量的种子;然而现存的一些问题限制着种子园的产量和质量,例虫害严重,人工授粉很难开展,自交不亲和性机制的存在,传粉效率、座果率低等原因,使种子园不能有效地发挥其应有的功能,极大地限制了相思的长期可持续发展及研究利用。因此,迫切需要对本属植物生殖生物学方面进行深入了解。

金合欢属植物的生殖生物学研究工作始于Newman<sup>[5-7]</sup>的研究,后来经过大量研究,逐渐形成了金合欢属生殖生物学研究体系,主要包括Guinet等<sup>[8]</sup>、Ford等<sup>[9]</sup>、Kenrick等<sup>[10-17]</sup>、Knox等<sup>[18]</sup>、Bernhardt等<sup>[19-20]</sup>、Tybirk<sup>[21]</sup>、Sedgley等<sup>[22]</sup>的突出工作,研究涉及的金合欢属植物超过30种;而我国金合欢属本土和引进种植物在这一领域的研究鲜有报道,对本属植物的生殖生物学了解甚少。因此,作者就国外半个多世纪对本属植物在花部生物学特征、传粉生物学、繁育体系等方面的研究进展进行综述,并对座果率低下的原因进行分析,期望能够为我国今后加强相思种子园的管理和开展相思杂交选育研究工作提供参考。

## 1 花部生物学特征

### 1.1 花序特征

含羞草科的基本生殖单位是花序,数十至数百

朵小花聚集而成穗状花序或头状花序,能够更有效的吸引访花昆虫进行传粉<sup>[23-24]</sup>。穗状花序或头状花序普遍存在于3个亚属中,但种间组成花序的小花数目差异较大,如番樱桃叶相思(*A. myrtifolia* (Sm.) Willd.)仅有2~3朵小花<sup>[25]</sup>,马占相思则有195朵<sup>[26]</sup>(表1)。

同一花序上,除两性花外,还有一定比例的雄性花,不同种在不同生境所占比例表现不同。在马来西亚,马占相思和大叶相思的雄性花分别占4%和0.4%<sup>[26]</sup>,而在澳大利亚则分别占23.4%和2.9%<sup>[22]</sup>,阿拉伯胶金合欢(*A. nilotica* Delile)的雄性花比例可高达71.4%<sup>[27]</sup>。Aronson<sup>[28]</sup>认为,雄性花所占比例的变化可能是对缺水逆境的适应。Baranelli等<sup>[29]</sup>对雄性花和两性花进行统计,认为雄性花的数目具有可变性,是个体在花发育过程中对环境条件的适应;这种可变性既能维持花粉的产量又能降低植物在雌性功能上分配的能量,雄性花的增加为访花昆虫提供了更多的花粉报酬物,从而提高访花昆虫的来访概率,使物种或个体在繁衍后代、保持物种方面具有更多的生存机会。

金合欢属植物一般在雨季过后大量开花,在澳大利亚、非洲、南美的相思群落中表现很明显<sup>[25]</sup>。头状花序上小花开花几乎同步,而穗状花序上小花的开放则表现出次序性。小花最主要的特征为雄蕊数目很多(表1),雄蕊的颜色和长度很大程度决定花的颜色与大小<sup>[30]</sup>。

表1 一些金合欢属植物花序小花数目和小花雄蕊数目的比较

金合欢属植物	地点	每花序小花数/朵	小花雄蕊数/个	花序花粉产量/粒	文献来源
大叶相思	马来西亚	105.0	109.0	91 560	26
马占相思	马来西亚	195.0	115.0	179 400	26
马大杂种	泰国	150.0	113.0	135 600	31
树胶相思	澳大利亚(东南部)	23.9	63.5	12 141	19
顶生金合欢	澳大利亚(吉普斯兰德)	9.6	123.5	9 484	15
阿拉伯胶树	坦桑尼亚	83.7	68.2	45 666	24
黑荆	澳大利亚	27.9	37.8	8 400	34
番樱桃叶相思	——	2.0~3.0	537.0	——	30

注:花序花粉产量=每花序单花数×单花雄蕊数×8;马大杂种(*A. mangium* × *A. auriculiformis* A. Cunn. ex Benth);树胶相思(*A. retinodes* Schlechtend.);顶生金合欢(*A. terminalis* Macbr.);阿拉伯胶树(*A. senegal* Willd.)。

### 1.2 雌蕊特征

金合欢属植物通常只有1枚雌蕊,开花时,以雌蕊先熟较为常见<sup>[31-32]</sup>,如贝氏荆(*A. baileyana* F. J. Muell.)、绿荆(*A. decurrens* (Wendl.) Willd.)、黑荆、树胶相思、*A. subulata*<sup>[19]</sup>、*A. caven*<sup>[29]</sup>等,其中,树胶相思表现出明显的雌蕊先熟性,其柱头在花

药开裂前1天即具有可授性<sup>[19]</sup>。kenrick<sup>[30]</sup>认为,雌蕊先熟是由于开花前花柱受花冠的包裹弯曲于花冠内,一旦花冠开裂,雌蕊很容易最先伸出花冠外,从而促成了雌蕊先熟。Stone等<sup>[25]</sup>通过大量统计分析研究,推测金合欢亚属和棘皮金合欢亚属为雌蕊先熟类型,而异叶金合欢亚属为雌蕊先熟类型。

金合欢属植物的雌蕊柱头顶部通常凹陷呈浅杯状,刚好容纳1粒复合花粉<sup>[17,22,31]</sup>。在自由授粉条件下,柱头仅含1粒花粉的比例非常高,如83.38%的马大杂种柱头<sup>[31]</sup>,82%的树胶相思柱头以及92%的阿拉伯胶树柱头仅含1粒花粉<sup>[18,32]</sup>。柱头属于湿柱头类型<sup>[33]</sup>,在散粉时,凹陷的柱头分泌粘性物质,该分泌物含蛋白质、碳水化合物、脂类及酚类物质,容易接受花粉。在柱头表面及柱头区域细胞壁检测出酯酶的活性,酯酶可能会触发花粉的识别活动<sup>[17]</sup>。雌蕊的最佳可授性表现在柱头分泌量最大时,常常在花柱完全伸直之前或完全伸展时分泌量最大<sup>[31]</sup>。子房具有5~16粒胚珠,但具体数目因树种而异,马占相思平均具13.3粒胚珠,大叶相思平均具16粒胚珠<sup>[22]</sup>。

### 1.3 雄蕊特征

金合欢属植物花药两室,垂直位于花丝顶端,背部和花丝连接,成熟时纵裂。花药壁由表皮和药室内壁组成,表皮具丰富的角质脊,内壁密布球形的颗粒。成熟的花药药室被隔膜隔开形成8个花粉囊,每个药室的4个花粉囊成对前后排列,每个花粉囊仅产生1粒复合花粉<sup>[13,31]</sup>。复合花粉包含的花粉数目多样化,有4、8、16、32合,甚至64合花粉,以16合花粉为常见<sup>[12,30]</sup>。如澳大利亚的相思花粉中,90%为16合花粉<sup>[18]</sup>。16合花粉外观形态呈圆饼

状,直径23~64 μm<sup>[30]</sup>。复合花粉中心由2层花粉排列,每层4个,花粉形状比较规格,边缘围绕着8个形状不规则的花粉<sup>[13]</sup>。

复合花粉外壁由2层组成,外壁外层和外壁内层。外壁外层包裹整个复合花粉;外壁内层光滑,与内壁相贴,紧紧地包裹着小孢子,并在萌发孔处加厚。花粉通过外壁内层和内壁的“桥连”结合为整体是本属花粉的一种连接方式。成熟的花粉,其内部相邻小孢子的外壁内层紧紧相贴,并延伸至萌发孔侧面,相对的2个萌发孔边缘的外壁内层突出连接为一体<sup>[35]</sup>。另一种是通过花粉内表面的胞间黏合质相连,通过胞质通道连接相邻2个小孢子,使得复合花粉成为一个共质体,是内部连接的一个重要方式<sup>[13,35]</sup>。

花粉外壁结构和萌发孔类型是本属花粉的2个重要特征,外壁外层包括覆盖层和基粒棒。异叶金合欢亚属花粉外壁表面往往具有网状雕纹和穿孔,而且绝大部分植物具有假沟;而棘皮金合欢亚属和金合欢亚属花粉表面光滑,不具有穿孔和假沟。花粉外壁厚度也不一,金合欢亚属覆盖层之下为柱状基粒,其外壁外层结构还包含基层;而其余2个亚属为粒状基粒,外壁外层缺少基层或者很少。金合欢亚属花粉萌发孔为孔沟类型,而其它2个亚属萌发孔为孔类,其位置和数目也有差异<sup>[8,36-37]</sup>(表2)。

表2 金合欢属花粉特征摘要<sup>[37]</sup>

特征	棘皮金合欢亚属	异叶金合欢亚属	金合欢亚属
覆盖层穿孔	常无	无	有
覆盖层穿孔直径/μm	0.3~0.8	—	0.5~1.5
外壁结构	粒状	粒状	柱状
雕纹	光滑	表面具网饰或疣突	光滑
萌发孔类型	孔	孔	孔沟
单花粉萌发孔数/个	4	4	3
萌发孔位置	各个角	各个角	2,内角
假沟	无	无或有	有
外壁厚度/μm	0.5~2.0	1.0~2.8	1.5~3.8
基层	无	无或很少	有

16个花粉结合为1个复合花粉粒,能够在传粉后保证最大的种子结实率,因为1粒花粉已经具有让所有胚珠受精的潜力,这也很好的解释了柱头只能容纳1粒花粉的现象。

### 1.4 花粉的发育

Newman<sup>[5-7]</sup>认为,贝氏荆的16合花粉是由1个造胞细胞发育而来。造胞细胞首先经过2次有丝分裂形成4个花粉母细胞;花粉母细胞随后经减数分

裂形成四分体,4个四分体呈四面体排列于1个花粉囊内,最终形成复合花粉。Knox等<sup>[18]</sup>认为,复合花粉数目的多态性是通过控制花粉母细胞的数目实现的。据推测,4合花粉由1个花粉母细胞发育来。对番樱桃叶相思的研究发现,8合花粉由2个花粉母细胞发育而来;同时,对*A. drummondii*的观察得知,12合花粉至少经过2次有丝分裂,才能形成3个花粉母细胞,而16合花粉则经过2次有丝分裂,形

成4个花粉母细胞(图1)。花粉母细胞在 *A. conferta* 和 *A. subulata* 中发现存在于柔软的绿色花序时期<sup>[13]</sup>。

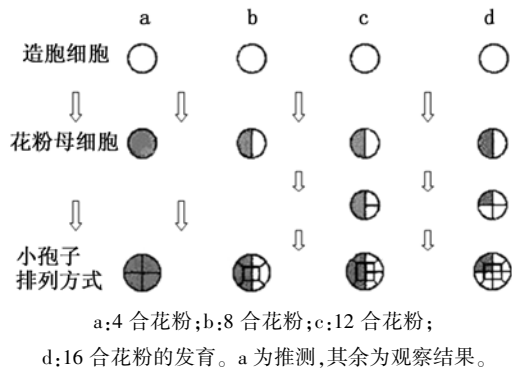


图1 复合花粉的发育<sup>[18]</sup>

对 *A. paradoxa* 的研究表明,小孢子母细胞时期,花药壁已经分化为表皮、药室内壁、中层和绒毡层。绒毡层由2层细胞组成,富含液泡<sup>[35]</sup>。在细线期,小孢子母细胞之间由胞间连丝联系<sup>[33]</sup>。在偶线期, *A. conferta* 的小孢子母细胞之间被胼胝壁隔开,邻近的2个小孢子母细胞通过细胞融合通道连接。细胞融合通道的直径500 nm,可以允许细胞器自由运输。这一通道一直维持到减数分裂完成。减数分裂后形成四分体,细胞融合通道也被胼胝质堵塞,四分体之内和之间由直径更小(200 nm)的胞质通道来维持共质体<sup>[13,34]</sup>。胞质通道连接小孢子的功能仅在复合花粉中有报道<sup>[38]</sup>,并且只发生于减数分裂之后。 *A. paradoxa* 的胞质通道在胼胝壁溶解后消失,此时,在复合花粉表面外壁初形成,覆盖层开始积累,萌发孔的位置已经明显了,成对位于每个单粒花粉的内壁上<sup>[35]</sup>。

当绒毡层部分解体消失时,在残余的胼胝壁外侧,覆盖层进一步发育;沿其内侧,在小孢子表面开始形成花粉外壁内层,同时花药内壁的球粒开始分化。球粒被认为是由绒毡层分化而来。在单花粉系统中,花粉母细胞经减数分裂形成的四分体由于胼胝壁溶解而分离,成为4个单核花粉粒。复合花粉则不同,即使胼胝壁溶解,小孢子仍以四分体形式保留。这可能是因为在胼胝壁溶解之前或同时,初步的结合方式已经建立起来。胼胝壁溶解后,花粉外壁也迅速发育完全;花粉外壁内层和内壁包裹小孢子也发育完全,相邻2个小孢子的外壁内层紧紧相贴<sup>[35]</sup>。

小孢子有丝分裂后,形成双核花粉,除了细胞学上的变化外,花粉内壁的萌发孔处,也继续分化,围

绕萌发孔两侧的质膜向两侧突出,萌发孔被外壁纤维组成的孔盖覆盖。此时,花药壁也仅剩表皮和药室内壁,药室内壁细胞扩大并沿切向壁加厚,开裂口处的细胞也开始分解,其功能与花药开裂有关<sup>[13,35]</sup>。

## 2 传粉生物学

雄蕊散粉时,花丝直立,将花药托举至最大高度。在每个药室表面,沿一排细胞壁未加厚的细胞处裂开一道缝,形成开裂线,开裂线开口进一步增大,促使药室内的4个花粉逐渐散出<sup>[30]</sup>。由于柱头仅容纳1粒花粉,因此,真正用于授精的花粉不多,大量花粉是作为报酬物提供给访花昆虫<sup>[39]</sup>。雄蕊的散粉时间在种间和种内都有差异。微环境对散粉影响较大,尤其是相对湿度<sup>[40]</sup>。在非洲的相思群落中,数种相思同时开花,但却选择在不同的湿度下散粉,同一天内表现出散粉时间上的错位<sup>[25]</sup>。

关于花粉活力目前未见较系统的报道,而花粉活力和种子产量关系密切,相思种子产量低,果荚常出现瘪种,花粉活力对它的影响程度还有待研究。据报道,阿拉伯胶树的花粉开花当天有71%的活力,24 h后活力降低46%<sup>[40]</sup>。Kenrick等<sup>[16]</sup>用荧光法测定树胶相思花粉的活力,所测定的6株树中1株活力低于12%,2株大于70%,可见种内差异较大。

金合欢属复合花粉的结构不利于风媒传粉,虽然空气中可以检测到其花粉,但主要靠昆虫传粉<sup>[30]</sup>。昆虫的访花行为对于相思传粉来说至关重要。相思类植物为其传粉者提供的报酬物主要有2种:花粉和花蜜<sup>[24]</sup>。在竞争中,谁能提供更丰盛的报酬物谁就能赢得更多的访花者。花粉以量取胜,对于任何相思树种来说,每个雄蕊含有8粒复合花粉为一定数。因此,每个花序的花粉产量便取决于单花雄蕊数目和每花序单花数目。不同物种单花序花粉产量差异很大(表1),如 *A. hindsii* 可产生150 480粒花粉,而 *A. cochliacantha* 仅产生18 236粒花粉<sup>[24]</sup>。此外,增加雄性花比例也可以提高花粉数量以实现竞争。部分植物会分泌花蜜,阿拉伯胶树在清晨分泌大量蜜汁<sup>[25]</sup>。在大叶相思、阿拉伯金合欢和 *A. catechu* 等少数植物中,发现花药上有茎状腺体,称为花药腺<sup>[30]</sup>;花药腺在花药开裂时直立,推测该腺体可能产生芳香,有吸引访花者或者驱逐蚂蚁的功能。据报道,部分相思植物的叶柄处能够

分泌蜜汁,该蜜汁主要受蚂蚁和胡蜂青睐。已经观察到,密花相思(*A. pycnantha* Benth.)和顶生金合欢的花外蜜腺能够吸引好几种鸟类,它们在取食的时候,头部、颈部和肩部都会粘到花粉粒,起到传粉作用<sup>[24]</sup>。相比昆虫,鸟类能够起到长距离传粉的效果<sup>[24,41]</sup>。除此之外,头状或穗状的花序、色泽、花香都可以吸引大量的昆虫来访花,如西方蜜蜂(*Apis mellifera* L.)只青睐花饱满的大花序<sup>[24]</sup>。

访花昆虫种类因植物提供的报酬物不同而异。有的相思植物仅提供花粉给访花者,这类植物吸引的访花昆虫种类比较单一,如*A. nilotic*和*A. drepanolobium*,其78%~98%的访花者为独居类蜜蜂;有的相思物种具蜜腺,提供花粉和蜜汁,这类植物吸引的访花昆虫种类多样化,如*A. zanzibarica*和阿拉伯胶树,其访花者包括:蜜蜂、蝴蝶、甲虫等<sup>[42]</sup>。在这些众多的访花者中,觅食花粉的有:蜜蜂、苍蝇。如在坦桑尼亚的相思植物上发现,食蚜蝇科(Syrphidae)和丽蝇科(Calliphoridae)中几个属的昆虫活动比较频繁,为重要的花粉转移者;觅食花蜜的有:蜜蜂、鸟、蝴蝶等;觅食花粉和花的为甲虫,如:斑蝥(*Mylabris phalcrata* Pall.),它们会在一朵花上停留很长时间,但不是主要传粉者<sup>[24]</sup>;一些机会主义者(蚂蚁和胡蜂)也觅食花粉和花。这种被吸引的访花昆虫因报酬物不同而异,可能降低对同一昆虫的竞争压力<sup>[42]</sup>。已报道,有些相思植物和蚂蚁之间有互惠共生关系,相思植物为蚂蚁提供食物和住所,而蚂蚁为相思树防御和消灭入侵者,但是蚂蚁的防御行为会驱逐有效的传粉者<sup>[43-44]</sup>。此外,蚂蚁也是蜜汁和花粉的掠夺者。蚂蚁接触过的花粉,生活力会降低甚至不育<sup>[45]</sup>。此后的研究又发现,蚂蚁在植物开花散粉时远离花序,允许蜜蜂和其他传粉者访花,开花结束后保护受精的子房,结果提高了坐果率<sup>[43]</sup>。

无论在原产地还是引种地区,蜜蜂都是最普遍的访花者,同时,也是最主要的传粉者和花粉收集者。它包括群居类(主要为蜜蜂属:*Apis* spp.)和独居类蜜蜂<sup>[24,43]</sup>。独居类蜜蜂主要是切叶蜂科(Megachilidae)、分舌蜂科(Colletidae)、隧蜂科(Halictidae)和条蜂科(Anthophoridae)的一些蜜蜂。在澳大利亚,淡脉隧蜂属(*lasioglossum* spp.)和*leio-proctus* spp.(分舌蜂科)的蜜蜂是*A. mitchelli*、番樱桃叶相思、密花相思、树胶相思4种相思最重要的访花者<sup>[24]</sup>。以树胶相思为例,70%以上的花粉收集者

为独居类蜜蜂和西方蜜蜂<sup>[19]</sup>。在泰国,西方蜜蜂和芦蜂属蜜蜂(*ceratina* sp.)是马大杂种最频繁也是最有效的传粉者<sup>[31]</sup>。在印度北部,中华蜜蜂(*Apis cerana* Fabricius)和大蜜蜂(*Apis dorsata* Fabricius)是阿拉伯胶树的重要传粉者<sup>[32]</sup>。

对于相思群落的传粉生物学,非洲、澳大利亚和美洲均有研究。Rathcke<sup>[46-47]</sup>认为,金合欢属植物的传粉竞争可分为两类,一种是对传粉者的竞争,另一种是对花粉纯度的竞争。如非洲萨哈拉沙漠以南,为典型的萨瓦纳气候带,同一群落可能会有10种以上金合欢属植物,甚至数种相思会聚集在同一地方,成为该群落中的优势种<sup>[24,42]</sup>。雨季之后,大量相思聚集开花,开花时间短暂。加之,传粉昆虫与单一树种间并不存在特化关系,同种昆虫可能会为不同种相思植物传粉<sup>[20,22-23,44,48]</sup>。因此,会造成相思植物传粉在空间上和时间上的高度重叠,加剧了种内和种间对传粉昆虫的竞争;然而,植物通过提供给访花者报酬物(花粉和花蜜)的时间错位来降低对昆虫的竞争<sup>[25,42,48]</sup>。在澳大利亚的同一居群中,75%的昆虫仅采集密花相思的花粉,54%的昆虫收集密花相思和番樱桃叶相思的花粉,使得昆虫采集密花相思花粉的纯度也比另一种高,因此,会造成番樱桃叶相思柱头的花粉滞留,进而影响坐果率;但是,2种相思通过花粉在形态大小上的差异(前者的花粉是后者的2倍大,无法稳定的落置在后者的柱头上),避免了异种花粉的污染<sup>[9,19-20]</sup>。

国内自引进相思以来,还未见传粉方面的报道,而传粉昆虫的活动及传粉效率是种子园产量的关键因素,如西方蜜蜂和一些独居类蜜蜂能够提高种子园的传粉效率。

### 3 繁育体系

金合欢属植物的繁育体系呈多样化,从自交亲和到高度自交不亲和性都有,还包括高异交率兼部分不亲和性。在澳大利亚相思植物的繁育体系中,高异交率占主导<sup>[30]</sup>。用同工酶标记法证实:澳大利亚的马占相思<sup>[49]</sup>、黑木相思(*A. melanoxydon* R. Br.)<sup>[50]</sup>、大叶相思和厚荚相思<sup>[51]</sup>具有较高的异交性。马大杂种的天然形成很好的证实了这一点。*A. aroma*和大刺相思(*A. macracantha* H. & B.)表现出高异交率且自交不亲和<sup>[52]</sup>。Millar等<sup>[53]</sup>采用微卫星标记法证明了柳叶相思(*A. saligna*)高异交率的存在。此外,阿拉伯金合欢等少数相思表现出自

交亲和性<sup>[54]</sup>。同样, Kenrick 等<sup>[15]</sup>对7种相思进行自交和异交的控制授粉,结果显示其繁育体系呈现多层面。黑荆、密花相思和树胶相思显示出高度自交不亲和性。*A. paradoxa*、顶生金合欢和番樱桃叶相思具有部分自交不亲和性,仅 *A. ulicifolia* 一种表现出自交亲和性。实际上,自交不亲和性存在于金合欢属的许多物种中<sup>[15-16,19]</sup>,早期报道的有15种<sup>[15]</sup>。部分自交不亲和相思物种见表3。

表3 具自交不亲和性的相思植物

物种	繁育体系	文献来源
绿荆	近交或部分自交不亲和	57, 58
<i>A. caven</i>	异交或自交不亲和	52, 56
大刺相思	异交或自交不亲和	52, 56
顶生金合欢	部分自交不亲和; $ISI = 0.13$	15
番樱桃叶相思	部分自交不亲和; $ISI = 0.17$	15
<i>A. paradoxa</i>	部分自交不亲和; $ISI = 0.86$	15
<i>A. aroma</i> Hook. & Arn.	自交不亲和	59
牛角相思	自交不亲和	59
<i>A. drepanolobium</i> Harms.	自交不亲和	60
<i>A. furcatispina</i> Burk.	自交不亲和	59
猫爪相思	自交不亲和	59
阿拉伯胶树	自交不亲和; $ISI = 0.20$ 左右	32
树胶相思	自交不亲和; $ISI = 0.03$	19
黑荆	自交不亲和; $ISI = 0.00$	15
密花相思	自交不亲和; $ISI = 0.02$	15

注:  $ISI$  表示自交不亲和性指数;牛角相思(*A. constricta* Benth.);猫爪相思(*A. greggii* Gray)。

Bawa<sup>[55]</sup>给出了自交不亲和的划分标准,即(1)小于1/3个体表现出自交亲和性;(2)异交的座果率为自交座果率的5倍多。满足二者之一就可划定为自交不亲和性。此后,Zapata 等<sup>[56]</sup>给出一个量化的自交不亲和性指数( $ISI$ ) (即自交座果率和异交座果率的比值),并依据  $ISI$  值将其分为3类: $ISI > 1$  为自交亲和; $ISI < 1$  为部分自交不亲和; $ISI < 0.2$  为完全自交不亲和。此后的研究中,这一指数被许多研究者采用(表3),如树胶相思的  $ISI$  为 0.03,表明其具有高度自交不亲和性<sup>[19]</sup>。

本属自交不亲和被公认为配子型自交不亲和, Kenrick 等<sup>[15]</sup>推测这种自交不亲和性和部分自交不亲和性是由配子型 S 基因引发的。控制自交不亲和的 S 基因簇含有隐性后合子致死基因,当出现 Sc (亲和性基因) 等位基因和近交情况时,该致死基因会表达。当花粉携带的 S 基因之一和柱头基因之一相同时,16 合花粉中只有 8 个花粉能够实现双受精<sup>[18]</sup>。花粉管的细胞学观测进一步为探讨自交不

亲和机制提供了依据。树胶相思存在高度自交不亲和性,自交和杂交授粉的花粉管都可以在授粉后 11 h 内深入到子房,但是自交授粉的花粉管在珠心组织受到抑制<sup>[16]</sup>。进一步对自交的胚囊细胞学观察后,发现花粉管在珠心组织的第 1 或第 2 层细胞处受到抑制,花粉管无法进入胚囊,即在受精前受到抑制<sup>[13]</sup>。推测这种抑制效应和后合子致死基因有关,但二者之间的分子机制尚不清楚。相似的现象也发生在黑荆上,自交的花粉管往往在胚珠的顶端折回或者花粉管顶端扭曲、破裂,很少能够进入胚囊<sup>[34]</sup>;然而,不同的现象在阿拉伯胶树有报道,其自交(71%)和异交(82%)的花粉管却都能够进入胚囊。推测自交不亲和性可能是多基因控制的结果<sup>[32]</sup>。

#### 4 座果率低下的原因

金合欢属植物座果率低下多有报道。据估计,澳大利亚 5 种相思仅 0.01%~0.6% 的花能够结成果荚<sup>[27]</sup>;黑荆在自然授粉条件下,仅 0.33% 雌花结果<sup>[34]</sup>; *A. caven* 座果率为 0.62%<sup>[30]</sup>; *A. tortilis* 的座果率仅为 0.055%<sup>[21]</sup>。大叶相思引进中国后,报道其座果率为 0.94%<sup>[61]</sup>。Bawa 等<sup>[62]</sup>对苏木亚科和蝶形花亚科的 5 种植物统计的座果率为 1%~26%。与此相比,金合欢属植物的座果率低很多。

座果率低下的原因可能是多方面的:其一,缺少传粉者及传粉效率低下会影响座果率。树胶相思有 2/3 的柱头未授到花粉<sup>[18]</sup>;阿拉伯金合欢仅有 36% 的自然授粉率<sup>[27]</sup>;阿拉伯胶树自然授粉率低于 40%<sup>[32]</sup>;马大杂种则低于 20%<sup>[31]</sup>。可见,相思树种传粉效率普遍低下。增加传粉昆虫或者通过人工授粉能够提高传粉效率,是提高座果率的方法之一。其二,同基因型花粉在柱头的滞留会影响座果率。Moncur<sup>[34]</sup>认为,自花授粉导致黑荆座果率降低。由于自交不亲和的存在,基因型相同的花粉掉落在柱头上不会受精,反而堵塞柱头,阻止其它花粉的落置;而通过人工异花授粉可以将座果率提高至 21.2%。在栽培时,避免同一无性系的聚集或者通过人工授粉、增加访花昆虫都能降低同基因型花粉的滞留效应。其三,花粉的活力或者自交不亲和因素也会限制种子园的产量和质量。常常一个子房只有少量胚珠发育成种子或部分胚珠发育成瘪种。如 16 合花粉的阿拉伯金合欢平均每个果荚有 10.8 个种子,种子数出现频率最高为 12;而阿拉伯胶树、A.

*polyacantha* 和亚德茶金合欢 (*A. ataxacantha*) 种子发育数目还不到胚珠数目的一半<sup>[21]</sup>。因此,一个果荚所有的胚珠都发育成种子的情况非常少<sup>[25]</sup>。在花粉活力最佳时授粉及避免自花授粉可减少瘪种的形成。

## 5 存在问题及展望

综上所述,国外对金合欢属植物在生殖生物学方面已经进行了较为系统的研究,国内相关研究几乎为空白。加强这方面的基础研究,提高我国今后相思种子园的管理水平和进一步开展相思杂交选育研究工作,还存在以下一些问题亟需进一步研究解决。

(1) 系统开展我国主要引进相思树种的花部生物学特征、传粉生物学、繁育体系研究。由于金合欢属植物在开花、传粉及繁育等方面具有不同树种在不同生境表现不同的特点,我国自引进金合欢属树种以来,尚未对这些树种进行过相关研究,而引进树种在这些方面国外研究的也不是很多,不仅缺乏参考信息,而且就是有也不能照搬。因此,有必要开展这些方面的研究,积累相关资料和信息。

(2) 研究并解决金合欢属植物花粉有效保存及活力检测等技术。尽管国外已经对许多金合欢属植物的花部生物学特征、传粉生物学及繁育体系开展了较为系统的研究,但花粉有效保存及活力检测技术还没有获得突破。这一技术对金合欢属植物的杂交选育研究是一个极为重要的环节,同时也成为极大的限制因素。因此,这一重要技术也亟需开展研究并获得突破。

(3) 开展提高金合欢属植物座果率的重要技术研究。在相关的花部生物学特征、传粉生物学、繁育体系等研究成果基础上,分析我国金合欢属植物座果率低下的具体原因,开展提高金合欢属植物座果率的重要技术研究,为提高我国相思种子园管理水平及提高种子产量和质量等方面提供技术保障。

### 参考文献:

[1] Maslin B R. Introduction to *Acacia* [C]// Orchards A E, Wilson A J G. Floral of Australia. vols 11A, part 1. Melbourne :CSIRO publishing, 2001: 3 - 13

[2] Ross J H. An analysis of the African *Acacia* species: their distribution, possible origins and relationships [J]. Bothalia, 1981, 13: 389 - 413

[3] 孙 航,陈 介. 中国金合欢属植物的分类、分布及其区系的起

源[J]. 云南植物研究, 1990, 12(3): 255 - 268

[4] Huoran W, Yulin F. The history of *Acacia* introductions to China [C]// Turnbull J W. Advances in tropical *Acacia* research. Proceeding No. 35. ACIAR (Australia Centre for International Agricultural Research): Canberra, 1991:64 - 66

[5] Newman I V. Studies in the Australian *Acacia* II. The life history of *Acacia baileyana* (F. V. M) part 1. Some ecological and vegetative features, spore production and chromosome number [J]. Linnean Journal of Botany, 1933, 49:145 - 171

[6] Newman I V. Studies in the Australian *Acacia* IV. The life history of *Acacia baileyana* (F. V. M) part 2. Gametophytes, fertilization, seed production and germination, and general conclusion [J]. Proceedings of the Linnean society of new south wales, 1934, 59:277 - 313

[7] Newman I V. Studies in the Australian *Acacia* III. Supplementary observations on the habit, carpel, spore production and chromosome of *Acacia baileyana* F. V. M [J]. Proceedings of the Linnean society of new south wales, 1934, 59: 237 - 251

[8] Guinet P, Vassal J. Hypotheses on the differentiation of the major group in the genus *Acacia* (Leguminosae) [J]. Kew Bulletin, 1978, 32: 509 - 527

[9] Ford H A, Forde N. Bird as possible pollinators of *Acacia pycnantha*. [J]. Australian journal of Botany, 1976, 24:793 - 795

[10] Kenrick J, Bernhardt P, Marginson R, et al. Pollination-related characteristics in the mimosoid legume *Acacia terminalis* (Leguminosae) [J]. Plant Syst Evol, 1987, 157:49 - 62

[11] Kenrick J, Kaul V, Williams E G. Self-incompatibility in *Acacia retinodes*: site of pollen tube arrest in the nucellus [J]. Planta, 1986, 169: 245 - 250

[12] Kenrick J, Knox R B. Function of the polyad in reproduction of *Acacia* [J]. Annals of Botany, 1982, 50:721 - 727

[13] Kenrick J, Knox R B. Pollen development and cytochemistry in some Australian species of *Acacia* [J]. Australian Journal of Botany, 1979, 27:413 - 427

[14] Kenrick J, Knox R B. Pollen-pistil interaction in Leguminosae (Mimosoideae) [C]// Stirton C H, Zarucchi J L. Advances in Legume Biology. Monograph in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden, St Louis: Missouri Botanical Garden, 1989a, 29:127 - 156

[15] Kenrick J, Knox R B. Quantitative analysis of self-incompatibility in trees of seven species of *Acacia* [J]. Journal of Heredity, 1989b, 80:240 - 245

[16] Kenrick J, Knox R B. Self-incompatibility in the nitrogen-fixing tree, *Acacia retinodes*: quantitative cytology of pollen tube growth [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1985, 69:481 - 488

[17] Kenrick J, Knox R B. Structure and histochemistry of the stigma and style of some Australian species of *Acacia* [J]. Australian Journal of Botany, 1981, 29: 733 - 745

[18] Knox R B, Kenrick J. Polyad function in relation to the breeding system of *Acacia* [C]// Mulcahy D, Ottaviano E. Pollen biology. Elsevier-North Holland; Amsterdam, 1983, 411 - 417

[19] Bernhardt P, Kenrick J, Knox R B. Pollination biology and the

- breeding system of *Acacia retinodes* (Leguminosae: Mimosoideae) [J]. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 1984, 71: 17–29
- [20] Bernhardt P, W. Bee foraging on three sympatric species of Australian *Acacia* [J]. *International Journal of Entomology*, 1984, 26: 322–330
- [21] Tybirk K. Pollination, breeding system and seed abortion in some African *Acacia* [J]. *Botanical journal of the Linnean society*, 1993, 112: 107–137
- [22] Sedgley M, Harbard J, Smith R M, *et al.* Reproductive biology and interspecific hybridization of *Acacia mangium* and *Acacia auriculiformis* A. Cunn. ex Benth. (Leguminosae: Mimosoideae) [J]. *Australian Journal of Botany*, 1992, 40: 37–48
- [23] Arroyo M T K. Breeding system and pollination biology in leguminosae [C]// Polhill R M, Raven P H. *Advance in legume systematics*. Richmond, Surrey, UK: Royal Botanic Gardens Kew, 1981:723–769
- [24] Tybirk K. Reproductive biology and evolution of the genus *Acacia* [J]. *Bull Intern Group Study Mimosoideae*, 1997, 20: 45–53
- [25] Stone G N, Raine N E, Prescott M, *et al.* Pollination ecology of *Acacia* (Fabaceae, Mimosoideae) [J]. *Australian Systematic Botany*, 2003, 16:103–118
- [26] Ibrahim Z, Awang K. Comparison of floral morphology, flower production and pollen yield of *Acacia mangium* and *Acacia auriculiformis*[C]// Turnbull J W. *Advances in tropical acacia research*. Proceeding No. 35. Thailand: ACIAR, 1991:26–29
- [27] Tybirk K. Flowering, pollination and seed production of *Acacia nilotica*[J]. *Nordic Journal of Botany*, 1989, 9: 375–381
- [28] Aronson J. Evolution biology of *Acacia caven* (Leguminosae, Mimosoideae): infraspecific variation in fruit and seed character [J]. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 1992, 79: 958–968
- [29] Baranelli J L, Cocucci A A, Anton A M. Reproductive biology in *Acacia caven* (Mol.) Mol. (Leguminosae) in the central region of Argentina [J]. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1995, 119: 65–76
- [30] Kenrick J. Review of pollen-pistil interaction and their relevance to reproductive biology of *Acacia* [J]. *Australian systematic botany*, 2003, 16:119–130
- [31] Sornsathapornkul P, Owens J N. Pollination Biology in a Tropical *Acacia* Hybrid (*A. mangium* × *A. auriculiformis* A. Cunn. ex Benth.) [J]. *Annals of botany*, 1998, 81:631–645
- [32] Tandon R, Shivanna K R. Pollination biology and breeding system of *Acacia senegal*[J]. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2001,135:251–262
- [33] Heslop-Harrison Y. Stigma characteristics and angiosperm taxonomy [J]. *Nordic Journal of Botany*, 1981, 1:401–420
- [34] Moncur M W, Moran G F, Grant J E. Factors limiting seed production in *Acacia mearnsii*[C]// Turnbull J W. *Advances in tropical acacia research*. Thailand: ACIAR (Australia Centre for International Agricultural Research: Canberra), 1991, 35: 64–66
- [35] Fitzgerald M A, Calder D M, Knox R B. Character States of Development and Initiation of Cohesion between Compound Pollen Grains of *Acacia paradoxa*[J]. *Annals of Botany*, 1993, 71:51–59
- [36] Guinet P. Geographic patterns of the main pollen characters in the genus *Acacia* (Leguminosae), with particular reference to subgenus *Phyllodineae* [C]// Blackmore S, Ferguson I K. *Pollen Symposium Series*. London: Academic press, 1986, 12: 297–311
- [37] Guinet P. Mimosoideae: the characters of the pollen grains [C]// Polhill R M, Raven P H. *Advance in legume Systematics*. Part 2. KEW: Royal Botanic Gardens, 1981: 835–855
- [38] Konx R B, McConchie C A. Structure and function of compound pollen [C]//: Blackmore S, Ferguson I K. *Pollen and spores: form and function*. London: Academic press, 1986:265–285
- [39] Pacini E. From anther and pollen ripening to pollen presentation [J]. *Plant Syst Evol*, 2000, 222:19–43
- [40] Corbet S A, Chapman H, Saville N. Vibratory pollen collection and flower form: bumble bees on *Actinidia*, *Symphytum*, *Borago* and *Polygonatum*[J]. *Functional Ecology*, 1988, 2:147–155
- [41] Raju A J S, Rao S P. Pollination ecology and fruiting behaviour in *Acacia sinuata* (Lour.) Merr. (Mimosaceae), a valuable non-timber forest plant species [J]. *Research Communications*, 2002, 82 (12): 1466–1471
- [42] Stone G, Willmer P, Nee S. Daily partitioning of pollinators in an African *Acacia* community [J]. *Proc R Soc Lond B*, 1996, 263: 1389–1393
- [43] Willmer P G, Stone G N. Ant deterrence in *Acacia* flowers: how aggressive ant-guards assist seed-set [J]. *Nature*, 1997, 388:165–167
- [44] Raine N E, Willmer P, Stone G N. Spatial structuring and floral avoidance behavior prevent ant-pollinator conflict in a Mexican *ant-acacia*[J]. *Ecology*, 2002, 83(11): 3086–3096
- [45] Wagner D. Pollen viability reduction as a potential cost of ant association for *Acacia constricta* (Fabaceae) [J]. *American Journal of Botany*, 2000, 87(5): 711–715
- [46] Ratheke B. Competition and facilitation among plants for pollination [C]// Real L. *pollination biology*. New York: Academic Press, 1983: 305–329
- [47] Ratheke B. Flowering phenologies in a shrub community: competition and constraints [J]. *J Ecol*, 1988, 76:975–994
- [48] Stone G N, Willmer P G, Rowe J A. Partitioning of pollination during flowering in an African *Acacia* community [J]. *Ecology*, 1998, 79(8): 2808–2827
- [49] Moran G F, Muona O, Bell J C. *Acacia mangium*: a tropical forest tree of the coastal lowlands with low genetic diversity [J]. *Evolution*, 1989a, 43: 231–235
- [50] Muona O, Moran G F, Bell J C. Hierarchical patterns of correlated mating in *Acacia melanoxylon*[J]. *Genetics*, 1991, 127: 619–626
- [51] Moran G F, Muona O, Bell J C. Breeding systems and genetic diversity in *Acacia auriculiformis* and *A. crassicaarpa*[J]. *Biotropica*, 1989b, 21: 250–256
- [52] Casiva P V, Vilardi J C, Cialdella A M, *et al.* Mating system and population structure of *Acacia aroma* and *A. macracantha* (Fabaceae) [J]. *American Journal of Botany*, 2004, 91(1): 58–64
- [53] Millar M A, Byrne M, Nuberg I, *et al.* High outcrossing and random pollen dispersal in a planted stand of *Acacia saligna* subsp.



- Saligna* revealed by paternity analysis using microsatellites [J]. *Tree Genetics & Genomes*, 2008, 4: 367–377
- [54] Mandal A K, Ennon R A, Fagg C W. Mating system analysis in a natural population of *Acacia nilotica* subspecies *leiocarpa* [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1994, 89: 931–935
- [55] Bawa K S. Breeding systems of three species of a lowland tropical community [J]. *Evolution*, 1974, 28: 85–92
- [56] Zapata T R, Arroyo M T K. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela [J]. *Biotropica*, 1978, 10: 221–230
- [57] Philp J, Sherry S P. The degree of natural crossing in Green Wattle (*A. decurrens* Willd.) and its bearing on Wattle breeding [J]. *J S Afr For Assoc*, 1946, 14: 1–28
- [58] Moffett A A, Nixon F M. The effects of self-fertilization on green wattle (*Acacia decurrens* Willd.) and black wattle (*A. mearnsii* De Wild.) [J]. *Wattle Res Inst Rep*, 1974, 74: 66–84
- [59] Simpson B B. Breeding system of dominant perennial plants of two disjunct warm desert ecosystems [J]. *Oecologia*, 1977, 27: 203–226
- [60] Hocking B. Insect association with the swollen thorn acacia [J]. *Trans Roy Entomol Soc London*, 1970, 122: 211–255
- [61] 任海, 彭少麟. 大叶相思的生态生物学特征 [J]. *广西植物*, 1998, 18 (2): 146–152
- [62] Bawa K S, Webb C J. Flower, fruit and seed abortion in tropical forest trees: implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns [J]. *American Journal of Botany*, 1984, 71: 736–751