



黄花草木樨种子形成的传粉生物学

梁珍才 韩佳玲 古丽斯旦·艾尼瓦尔 张爱勤

Melilotus officinalis seed formation in relation to pollination biology

LIANG Zhencai, HAN Jialing, Gulisidan · Ainiwaer, ZHANG Aiqin

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2022-0540>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

白花草木樨半同胞家系的生物固氮性状评价

Evaluation of traits related to the biological nitrogen fixation in *Melilotus albus* half-sib families

草业科学. 2020, 37(4): 728 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2019-0296>

白花草木樨EST-SSR标记的开发与筛选

The development and screening of EST-SSR markers in *Melilotus albus*

草业科学. 2017, 11(9): 1802 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2016-0643>

种子老化的分子生物学研究

Advances in the molecular biology study of seed aging

草业科学. 2017, 11(1): 129 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2016-0148>

几种环境因子对黄花矶松种子萌发的影响

Effect of environmental factors on seed germination of *Limonium aureum*

草业科学. 2018, 12(7): 1661 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2017-0474>

雁北赖草在黄土高原的生产性能及生物学特性

Biological characteristics and productivity of *Leymus secalinus* ‘Yanbei’ in Loess plateau

草业科学. 2019, 36(6): 1608 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2018-0470>

香豆素对苏丹草种子萌发和幼苗生长的影响

Effect of coumarin on *Sorghum sudanense* seed germination and seedling growth

草业科学. 2017, 11(11): 2279 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2017-0008>



关注微信公众号，获得更多资讯信息

DOI: 10.11829/j.issn.1001-0629.2022-0540

梁珍才, 韩佳玲, 古丽斯旦·艾尼瓦尔, 张爱勤. 黄花草木樨种子形成的传粉生物学. 草业科学, 2023, 40(5): 1326-1334.

LIANG Z C, HAN J L, Gulisidan·Ainiwaer, ZHANG A Q. *Melilotus officinalis* seed formation in relation to pollination biology. Pratacultural Science, 2023, 40(5): 1326-1334.

黄花草木樨种子形成的传粉生物学

梁珍才, 韩佳玲, 古丽斯旦·艾尼瓦尔, 张爱勤

(新疆大学生命科学与技术学院 / 新疆生物资源基因工程重点实验室, 新疆 乌鲁木齐 830017)

摘要: 在有花植物中, 因传粉、资源限制或者母本选择, 植物常存在“花(胚珠)多果(种子)少”的现象。黄花草木樨(*Melilotus officinalis*)是一种被广泛种植的优质豆科牧草, 具多枚胚珠, 但仅形成1~2粒种子, 在传粉方面是否存在影响种子形成的因素仍不清楚。为此, 对其传粉系统及种子形成过程进行研究。结果表明: 黄花草木樨为混合式交配系统类型, 无孤雌生殖现象。自交亲和, 但不能自动自花授粉, 需要借助传粉昆虫。居群5月下旬进入初花期, 花期40 d左右, 单花期为1~1.5 d。该植物为泛化的传粉系统, 蜂类、蝇类和食蚜蝇为其主要传粉者。自然状态柱头花粉数为18.19粒, 去雄后柱头花粉数为6.04粒, 不存在花粉限制。在人工异花授粉条件下, 从基部开始, 1号位有80%、2号位有21.8%的胚珠可以发育并形成种子; 3~7号位的胚珠基本不发育, 在授粉后第4天开始大量败育。说明黄花草木樨在传粉方面(花粉来源和数目)不存在制约种子产量形成的因素。黄花草木樨这种通过败育绝大多数胚珠而保留个别种子的现象, 可能是为了增加种子适合度或种子扩散强度的一种生殖对策, 通常是一种由母本调控的种子选择性败育类型。

关键词: 黄花草木樨; 传粉生态; 花粉传递; 交配系统; 胚珠发育; 种子形成; 母本选择

文献标志码: A 文章编号: 1001-0629(2023)05-1326-09

Melilotus officinalis seed formation in relation to pollination biology

LIANG Zhencai, HAN Jialing, Gulisidan·Ainiwaer, ZHANG Aiqin

(Xinjiang Key Laboratory of Biological Resources and Genetic Engineering /

College of Life Science & Technology, Xinjiang University, Urumqi 830017, Xinjiang, China)

Abstract: The phenomenon of “more flowers (ovules) and fewer fruits (seeds)” often exists in angiosperms due to limited pollination, resource or maternal selection. *Melilotus officinalis* is a widely cultivated and high-quality legume forage. It contains multiple ovules but only 1~2 develop into mature seeds. It remains unclear whether pollination plays a role in seed formation. Therefore, this study was done to investigate the pollination system and seed formation process of *M. officinalis*. The results showed that there was a mixed mating system type in *M. officinalis* without apomictic reproduction, which was self-compatible, but not automatically self-pollinated as it requires the aid of pollination insects. It was observed that the population began to bloom in late May, with florescence lasting for approximately 40 d, and the opening of a single flower lasting 1~1.5 d. *M. officinalis* had a general pollinating system, with the main pollinators being bees, flies and hoverflies. The number of pollens on stigmas were 18.19 in the natural state, and 6.04 in the emasculated state, without pollen restriction. Under artificial cross-pollination conditions, 80% of the ovules at position 1 (observed from the base of pod), and 21.8% at position 2 develop and form seeds. The ovules at positions 3~7 did not develop, and had undergone massive

收稿日期: 2022-06-28 接受日期: 2023-02-22

基金项目: 国家级大学生创新训练计划项目(201910755079); 新疆维吾尔自治区自然科学基金(2021D01C064)

第一作者: 梁珍才(1999-), 女, 甘肃古浪人, 本科, 研究方向为生物技术。E-mail: 1598927396@qq.com

通信作者: 张爱勤(1970-), 女, 河南新野人, 教授, 博士, 研究方向为牧草种子学与繁殖生态学。E-mail: 1131646332@qq.com

abortions starting on the 4th day after pollination. Therefore, it was inferred that there were no factors restricting seed formation in terms of pollination (pollen source and the intensity of pollination) in *M. officinalis*. This phenomenon is known as a type of seed selective abortion by maternal regulation, which may be a reproductive strategy to increase seed fitness or seed dispersal ability.

Keywords: *Melilotus officinalis*; pollination ecology; pollen transfer; mating system; ovule development; seed formation; maternal selection

Corresponding author: ZHANG Aiqin E-mail: 1131646332@qq.com

牧草种子是栽培草地建设和草地改良的重要生产资料, 但与农作物相比种子产量很低, 其原因除了牧草固有的一些生物学特性如种子产量与育种目标的不一致、较强的野生性和缘于多年生牧草所具有的较低的有性繁殖率等因素外, 牧草种子产量主要还受传粉效率低、受精率低、受精后合子败育率高等因素的影响^[1]。如禾本科牧草中即使风媒传粉也只有 60% 的小花能够完成传粉和受精过程^[2]。而豆科牧草, 因为花结构对传粉者的选择性或“花期不遇”, 初花期结实率最低时不到 1%^[3-4]。所以, 有效的花粉传递是植物完成授精的前提。当然, 授粉后花粉的命运如何, 又受多种因素的影响, 如在多年生黑麦草 (*Lolium perenne*) 中, 开花 10 d 后 20%~30% 的受精小花败育, 21 d 后近 50% 的受精小花败育^[5]; 在刺叶锦鸡儿 (*Caragana acanthophylla*) 中即使在优越的授粉条件下, 一朵有 14 枚胚珠的单花, 最终仅有 2~3 枚的胚珠发育为种子^[6]。所以, 在植物的授粉、受精及受精后胚珠的发育中, 每个环节都可能制约种子形成的因素。

传粉是种子植物受精的必经阶段。传粉生物学是研究与传粉有关的各种生物学特性及其规律的学科。通常, 人们把有花植物的传粉过程分为 3 个阶段: 即花粉从花药中释放的过程; 花粉从父系结构(花药)向母系结构(柱头)传送的过程; 花粉成功地落置于柱头表面, 继而萌发的过程^[7]。在很多豆科植物中, 因为雌/雄蕊被包裹在龙骨瓣内, 其特殊的花结构对传粉者具有较强的选择作用, 如在紫花苜蓿 (*Medicago sativa*) 中, 很多小型传粉昆虫因为打不开龙骨瓣而成为无效的传粉者^[8]。所以, 植物传粉生物学的研究对于深入探讨种子产量形成的因素具有重要意义。

黄花草木樨 (*Melilotus officinalis*) 为一年生或二年生草本, 具有抗旱、耐寒、耐盐碱等特点, 在生态

恢复中能起到很好的防风固沙、保持水土的作用, 还具很好的绿肥和固氮性能^[9-10]。前期调查发现, 黄花草木樨的子房可产生 6~7 枚胚珠, 但是只有基部的 1~2 枚胚珠能发育为种子, 其余的胚珠则全部败育^[11], 这成为影响种子产量的重要制约因素。目前, 关于黄花草木樨的研究主要在种子学^[11]、栽培学^[12]、抗逆性^[13]、种群遗传多样性^[14]等方面。与种子产量密切相关的传粉生物学的研究还不曾有文献涉及。为此, 本研究拟用传粉生物学研究的相关原理与方法对黄花草木樨的开花习性、雌/雄蕊生长动态、传粉者种类及传粉模式、交配系统、种子形成过程等内容进行研究, 以探讨传粉方面影响种子形成的因素。

1 材料和方法

1.1 研究材料

研究材料黄花草木樨高 60~70 cm, 茎直立, 多分支, 羽状三出复叶, 总状花序腋生, 花冠黄色。子房卵状披针形, 荚果卵形, 种子 1~2 粒。研究居群位于乌鲁木齐市近郊华尔沟的一个自然分布区(闲置地), 43°44'7.52" N, 87°37'53.85" E, 海拔 900~950 m。该区域年平均气温为 4~13 °C, 平均降水量为 310.8 mm。全年日照时数 3 000 h, 属于中温带大陆性干旱气候。

1.2 研究方法

1.2.1 开花物候与开花习性

参照张爱勤等^[8]的方法, 以 10% 植株开花为初花期, 50% 植株开花为盛花期, 30% 植株开始结荚为结荚期。从 4 月上旬到 7 月对黄花草木樨进行连续观测, 确定黄花草木樨的物候期。

同时, 在盛花期, 对随机选定的 10 个植株上标记一定数量的花序及单花, 用以观察花序的开放动

态和单花的开放特点。其中,花序开放动态的观察:从第 1 朵单花开放开始,每天记录花序上新开放花的数目和花序持续开放的时间。单花开放特点的观察:主要记录标记花的开放时间,散粉时间及闭合时间等。

1.2.2 雌/雄蕊高度的变化动态

在自然居群中,随机标记 15 个植株,每株随机选取开花前 2~3 d、开花前 1 天和开花后第 1 天(开花当天)3 个不同发育阶段的花各两个,对其雌/雄蕊长度进行测量,统计不同生长阶段的雌/雄蕊高度及高差。测量工具为游标卡尺(精度 0.02 mm)。

1.2.3 传粉者类群、访花频率及散粉动态

传粉者类群及访花频率:在盛花期,选取一定数量的开花植株,在每株上标记一定数量当天开放的花,从 08:00 至 20:00,在不同的时间段进行传粉者种类、行为及访花动态的观察,记录标记花的被访次数,计算访花频率。

散粉动态:盛花期,在自然居群中随机标记 30 个植株,每株标记 7 个花苞,分别在开花前 1 d、开花后第 1 天的 09:00、12:00、15:00、18:00、20:00 及开花后第 2 天的 12:00 共 7 个时间段取样,每个时间段各取 1 个标记花苞或花,进行柱头花粉数与花药留存量的统计,分析花粉散布动态及柱头花粉的滞落情况。

1.2.4 柱头花粉来源与花粉沉积

盛花期,随机标记 15 个植株,每株标记一定数量的未散粉花苞和开花后第 1 天的花,做以下 3 组处理(每种处理选取同株上两朵花进行),检测柱头花粉来源与花粉滞落情况。

1) 开花前 1 天柱头花粉数的统计:在标记花苞中选取待开放的已散粉花苞,做临时装片进行柱头花粉数的统计,观察自花粉的滞留情况。

2) 开花后第 1 天和第 2 天的柱头花粉数统计:在当天开放的花中,标记当天闭合和当天不闭合的两类花各两朵。于第 1 天和第 2 天闭合前分别取下做临时装片,统计柱头花粉数。

3) 去雄柱头花粉数:对散粉前的大花苞进行去雄处理,待花开放后的第 1 天闭合前取下,做临时装片,统计柱头上的花粉数。

1.2.5 交配系统检测

在居群内随机标记 15 个植株,每株取 14 个未

散粉的花苞,分别进行以下 7 种处理(每个处理标记两个花苞):套袋自动自花授粉;人工自花授粉并套袋;去雄人工异花授粉;去雄自然授粉;人工补充授粉;孤雌生殖(去雄套袋);自然授粉。荚果成熟后统计各处理下的座果率及结籽率。

1.2.6 胚珠败育及种子形成动态

盛花期,分批次随机标记一定数量的待开放的大花苞,待花开放后,逐一人工授粉,并从授粉的当天开始(第 1 天),每天取 200 个样本,对子房内每个位置胚珠的发育状况进行记录,根据胚珠大小和形态,本研究把胚珠分为 3 类:1) 没膨大胚珠(还没发育的正常胚珠);2) 膨大胚珠或种子;3) 败育胚珠(膨大后败育或不发育的胚珠),后进行胚珠发育动态的描述。

1.3 统计分析

采用 SPSS 25.0 统计分析软件进行数据处理。在比较前,先检验数据是否符合正态分布。对于服从正态分布的数据,用单因素方差分析和 Duncan 检验比较数据间的差异,统计数据用平均值 $\pm$ 标准误差表示。

2 结果与分析

2.1 开花物候及开花习性

观测黄花草木樨居群的生育节律发现,居群 4 月上旬开始返青,5 月下旬进入初花期,6 月上旬进入盛花期(图 1A)。7 月初进入结实期。

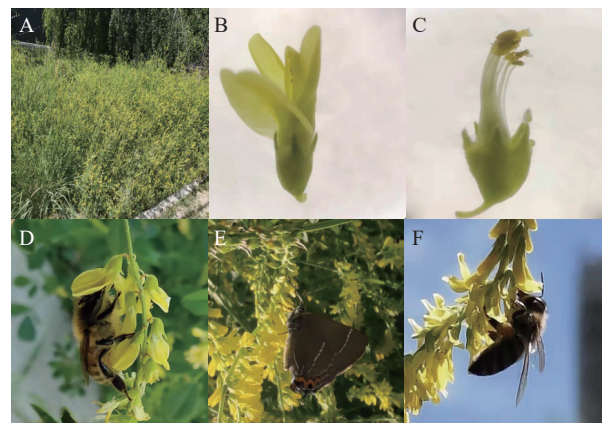


图 1 黄花草木樨居群、花形态及主要传粉者。

Figure 1 Population, floral morphology and main pollinators of *Melilotus officinalis*

A: 居群; B 和 C: 单花; D—F: 花序及访花昆虫。

A: population; B and C: flowers; D—F: inflorescence and pollinators.

黄花草木樨花期较长,居群内各单株开放具不同步性,表现为有的植株正在开花,有的植株已开始结实,而有的植株还处在花芽阶段,整个居群花期 40 d 左右。就单株而言,尽管每天有大量单花开放,但因为边开花边结实、边进行花芽分化的特点,单株花期 10 d 左右。

黄花草木樨每个花序有单花 20~40 朵。每花序从第 1 朵花开放到最后一朵花开放完毕持续 5~6 d,每天开放的单花数 3~15 朵不等,第 2 天达到开放高峰期(12.3 朵)(图 2)。开花时间大多数集中在上午,下午只有少量(2~3 朵)花开放。晴朗天气,早上 08:30 开始有单花开放,正开放的单花,旗瓣上翘,与龙骨瓣垂直约 90°。翼瓣向两边张开,龙骨瓣紧闭,雌/雄蕊包裹在中间(图 1B)。60% 左右的花在开放当天闭合,其余花开放至第 2 天中午闭合。单花寿命为 1~1.5 d。

2.2 雌/雄蕊高度的变化动态

黄花草木樨的雌/雄蕊发育并不同步(图 3),在开花前 2~3 d,雌蕊显著高于雄蕊($P < 0.05$),但雄蕊生长较快;到开花前 1 天,雄蕊成熟、开始散粉并接近雌蕊;在开花后第 1 天,两者之间的距离最接近,但雌蕊仍位于雄蕊之上。

2.3 传粉者类群、访花频率及散粉动态

在盛花期的晴朗天气,累计进行了 24 h 访花昆虫的观测,结果显示:传粉者主要有蜂类、蝶类及食

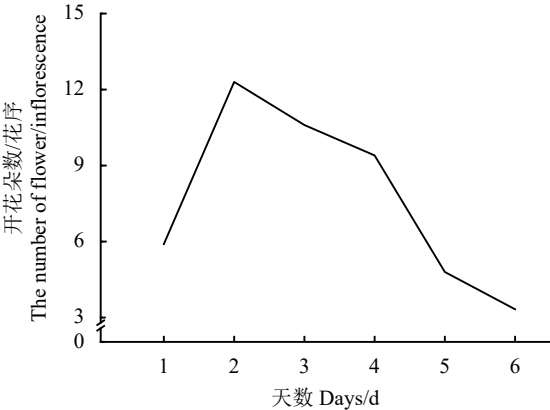


图 2 黄花草木樨花序开放动态
Figure 2 The opening dynamics of individual flowers in *Melilotus officinalis* over a 6-day period

蚜蝇(图 1D~F),其中意大利蜜蜂(*Apis mellifera*)为主要传粉者。在观测期内居群平均访花频率为每朵每小时 0.674 9 次,具较高的访花频率。传粉者通常在早上 09:00 左右开始访花(图 4),随着花序上单花的不断开放,在 13:00—15:00 到达访花高峰期,15:00 以后,传粉者数量明显降低,持续到下午 19:00—20:00 离开。

对黄花草木樨不同阶段的花进行花药散粉动态的观测(图 5),结果显示黄花草木樨的雌/雄蕊不同步成熟,花药在开花前 1 天已开始散粉,在开花后第 1 天,从早上 09:00 到 12:00,花药内留存花粉数从 1 361.86 粒减少到 606.6 粒。15:00 之后,花药内剩余花粉从 146.64 粒减少到 101.56 粒。跟踪到开花

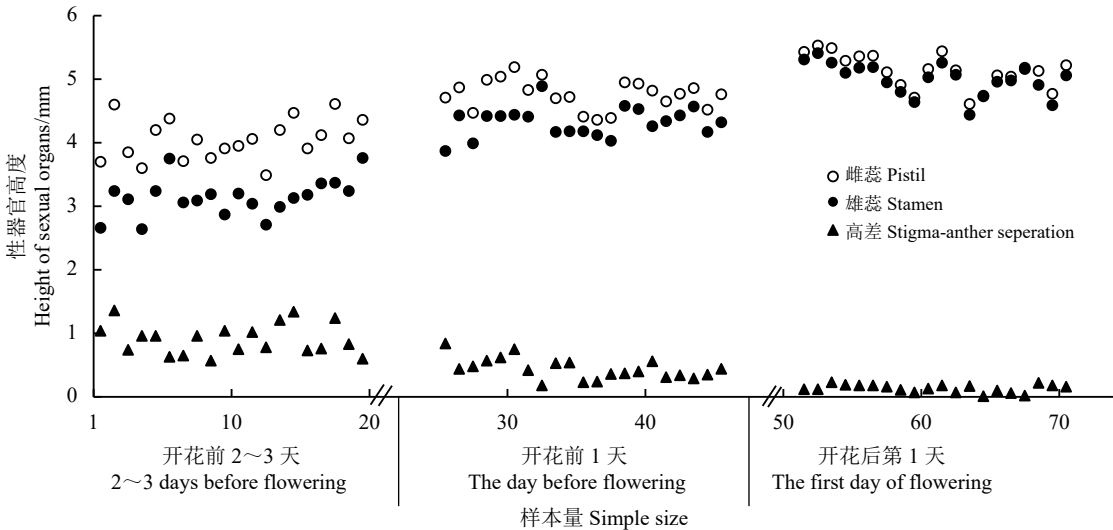


图 3 黄花草木樨不同生长阶段雌/雄蕊生长动态
Figure 3 Dynamic variation of pistil and stamen height at different growth stages in *Melilotus officinalis*

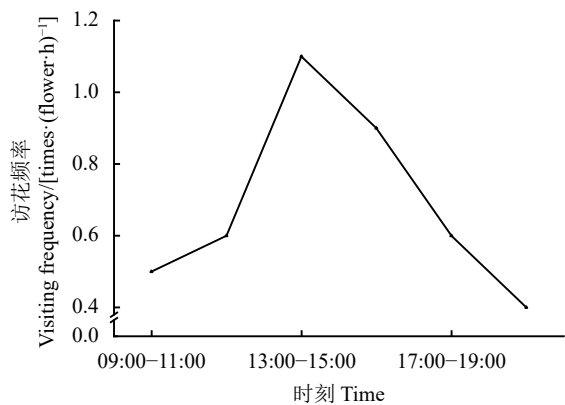


图4 黄花草木樨不同时间内传粉者的访花频率
Figure 4 Visiting frequency of pollinators over an 11 h period in *Melilotus officinalis*

后第2天的12:00,花药内还有46.07粒花粉。不同时间段的花药剩余量之间存在显著性差异($F=41.174$, $P<0.05$)。花药的快速散粉发生在15:00之前。

在进行花药散粉动态跟踪的同时,对黄花草木樨柱头花粉滞落动态也进行了跟踪(图5)。结果表明,随着散粉时间的持续,柱头花粉数从09:00开始快速提高,18:00达到最大值,柱头花粉数由09:00的3.07粒增到12:00的8.87粒($t=3.067$, $P=0.005$),再继续增加到18:00的13.07粒,后开始逐步下降,柱头花粉数由当天20:00的12.70粒下降到第

2天12:00的9.07粒。
2.4 柱头花粉来源与花粉沉积

不同阶段及状态下,花粉在柱头上的沉积情况表明,黄花草木樨在开花前1天开始散粉,柱头花粉数较少,为2.44粒,表明花粉不能大量转移到柱头(图6)。在开花后第1天和第2天的柱头花粉数分别为18.19粒和12.94粒,表明在花期柱头一直有充足的花粉存在。但去雄后第1天的柱头花粉数(6.04粒)与自然柱头花粉(18.19粒)有显著差异($P<0.05$),说明昆虫访花给柱头带来了大量的自花粉,具有明显的自花粉沉积现象。

2.5 交配系统

通过不同方式的人工控制授粉试验(表1):黄花草木樨为混合型交配系统,无孤雌生殖现象。其中,人工自花授粉的座果率是74.07%,与人工异花授粉(86.67%)无显著差异($P>0.05$),但远高于自动自花授粉的5.00%($P<0.05$)。这表明黄花草木樨虽自交亲和,却不能进行自动自花授粉,需要借助传粉媒介。去雄自然授粉和人工补充授异花粉的座果率分别为70.00%和83.33%,两者之间无显著差异($P>0.05$),不存在传粉限制。

黄花草木樨有6~7枚胚珠,在经过不同方式的人工控制授粉后,除了孤雌生殖不结实外,在结实

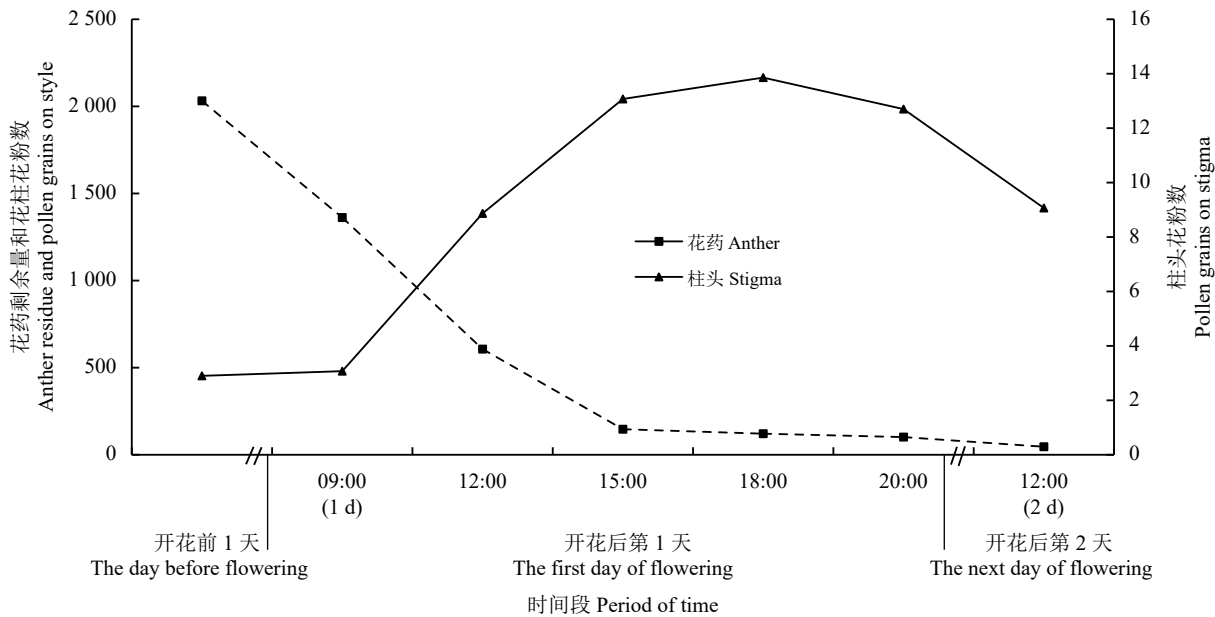


图5 黄花草木樨的散粉动态
Figure 5 *Melilotus officinalis* pollen release at different growth stages

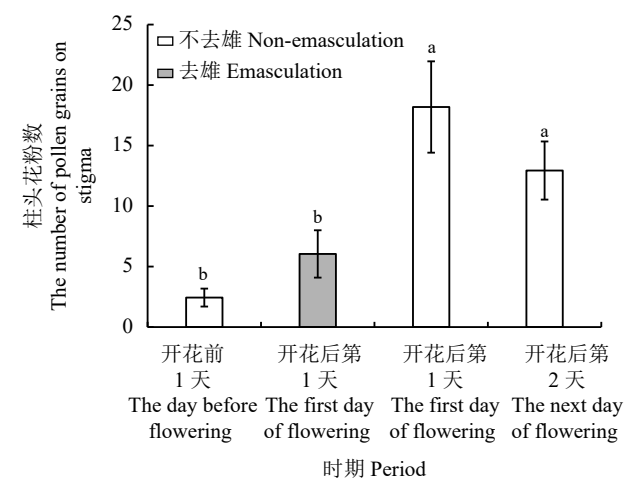


图 6 黄花草木樨不同阶段及状态下的柱头花粉沉积
Figure 6 The number of pollen grains on stigma at different stages and treatments on *Melilotus officinalis*
不同小写字母表示不同时期差异显著 ($P < 0.05$)。
Different lowercase letters indicate significant differences among different periods at the 0.05 level.

情况下, 各个处理之间的结籽率无显著差异 ($P > 0.05$), 都只形成 1 粒种子 (表 1)。花粉来源和数目 (传粉强度) 对黄花草木樨的结籽率没有表现出直接影响。

2.6 胚珠败育及种子形成动态

对授粉后的黄花草木樨胚珠败育及种子形成动态进行调查发现: 在授粉当天 (第 1 天), 子房内所有胚珠在形态上均没有发生明显变化 (图 7); 授粉后的第 2 天, 荚果基部第 1~2 号位的胚珠开始发育, 3 号位之后的胚珠在形态上仍没发生明显变化。授粉后的第 3 天, 1~2 号位置发育胚珠的数量继续增加, 3、4、5 号位的胚珠也有少量膨大。授粉后的第 4 天, 3~7 号位出现较大比例的败育胚珠, 1~2 号位发育胚珠的比例进一步增加。授粉后的第 5 天,

2~7 号位败育胚珠的比例大幅度增加, 1 号位败育胚珠的比例也有所增加。授粉后第 6 天, 2~7 号位败育胚珠的比例进一步增加, 1 号位败育胚珠的比例相对稳定。在授粉后第 15 天, 荚果内的结籽格局已形成, 基部第 1 位 80% 的胚珠可形成种子, 第 2 位有 21.8% 的胚珠数可形成种子, 其他位置的胚珠基本败育。

3 讨论

3.1 开花习性与花粉传递

植物的开花时期可以在多方面影响其生殖成功^[15]。这种影响既可能是个体水平的, 也可能是种群水平上的。如植物在“不合适的”时间开花会导致缺乏或没有传粉者^[4]。开花时间往往与气候相关联, 植物为了能在更好条件下进行繁殖, 会对开花时间进行选择^[16]。本研究的观测显示: 黄花草木樨居群 4 月上旬开始返青, 5 月下旬进入初花期, 花期持续 40 d 左右。这一开花时期既保持了与大多数传粉者的出现时期同步外, 也是继早春开花植物之后较早开花的植物。其较早的开花时间和较长的花期是实现居群繁殖成功的一种保障。

从花粉的散布模式看 (图 5), 花药在开花当天的 15:00 散粉基本完毕, 而柱头花粉的沉积在开花当天 18:00 达到最大。这种花粉散布与置落的不同步性可能是植物降低雌雄功能干扰、促进异花传粉的一种适应性特征。黄花草木樨的主要传粉者有蜂类、蝇类、蝶及食蚜蝇, 昆虫访花时会先访问总状花序基部先开放的花, 后沿花序向上访问后飞离, 这样昆虫携带的外来花粉正好落在了下部已经散完粉的花的柱头上, 随着昆虫从下向上运动, 最后在离开时带走花

表 1 黄花草木樨不同处理方式的座果率和结籽率
Table 1 *Melilotus officinalis* fruit and seed set under different treatments

项目 Item	自动自花授粉 Automatic self-pollination	人工自花授粉 Artificial self-pollination	去雄人工异花授粉 Emasculation and artificial cross-pollination	去雄自然授粉 Emasculation and opening pollination	人工补充授异花粉 Artificial supplemental cross-pollination	孤雌生殖 Parthenogenesis	自然对照 Open pollination
座果率 Fruit set rates/%	5.00 ± 3.49b	74.07 ± 8.59a	86.67 ± 6.31a	70.00 ± 8.51a	83.33 ± 9.04a	0b	71.11 ± 6.83a
结籽率 Seed set rates/%	15.48 ± 1.19a	14.88 ± 0.37a	14.43 ± 0.34a	14.97 ± 0.36a	14.88 ± 0.43a	0b	14.92 ± 0.28a

同列不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。
Different lowercase letters within the same column indicate significant difference at the 0.05 level.

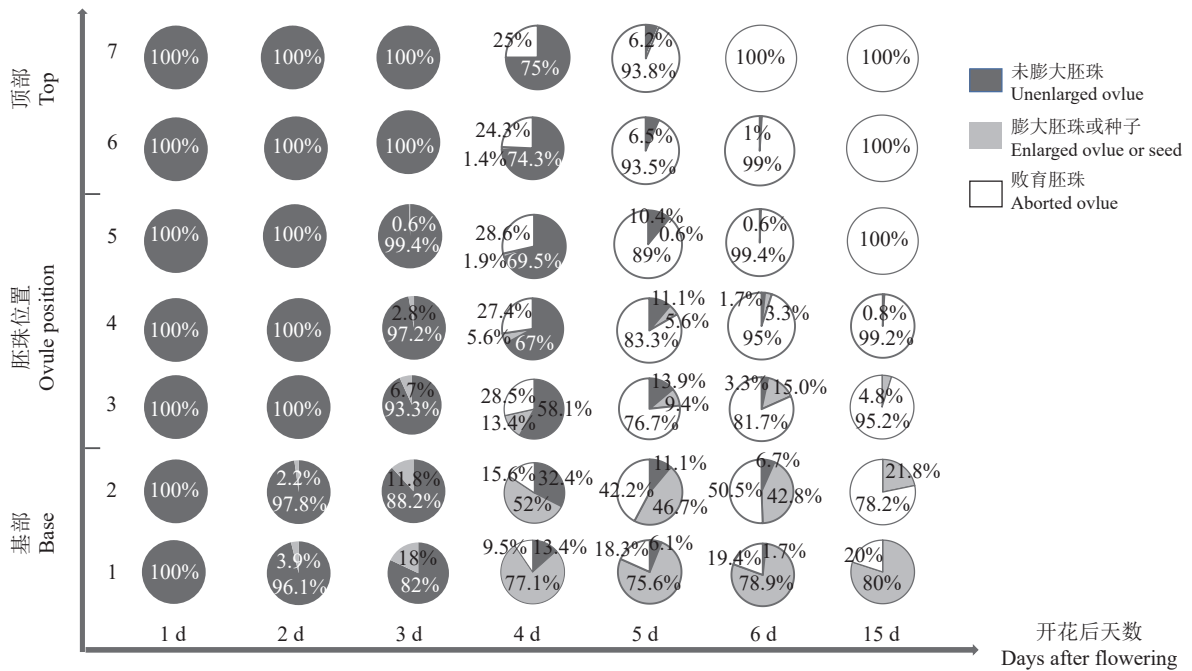


图 7 授粉后不同发育天数子房中胚珠的败育及种子形成动态

Figure 7 Ovule abortion rate and seed formation of *Melilotus officinalis* at different positions in ovary

序上部正处于散粉期的花的花粉。其访花顺序促进了先开花花的雌性功能的实现和后开花花的雄性功能的实现。这也是很多雌雄异熟的植物在传粉者不多的情况下,通过开花顺序与花蜜产量的时间调控,仍然能够输出大量的花粉来完成异交的原因之一^[17]。传粉者种类、访花行为及花结构和开花习性密切相关,共同影响植物花粉的传递,在豆科牧草种子生产中是不可忽略的影响因素^[18-19]。

3.2 花部特征与交配系统

植物的雌雄异熟和雌雄异位是避免雌雄功能干扰、促进异花传粉的机制^[17, 20]。两者分别通过在时间和空间位置上造成性别的分离,以降低自花授粉和性别干扰^[21]。由于雌性先熟有助于减小自花受粉的机会,而雄性先熟的植物,其自花粉未必能赶在雌性成熟前全部散布。因此,理论上植物应当更多的选择雌性先熟。然而,实际上雄性先熟的植物更为普遍^[22]。

黄花草木樨的花药在花开放前 1 天已开始散粉,具典型的雄性先熟现象。同时,本研究在雌/雄蕊发育中还存在不典型的雌雄异位现象 (图 3),尽管在花开放当天,雌/雄蕊的位置达到了最接近的状态,但雌蕊仍位于雄蕊之上,在无传粉者的情况下,柱头花粉数依然很低。从花结构及雌/雄蕊的生长

动态看,黄花草木樨是一种促进异交的花部特征。该植物虽然为混合型交配系统类型,自交亲和,但柱头自花粉的自动落置率很低。这反映了其促进异交的花部特征的有效性。

植物的交配方式包括自交、异交和混合交配。自交因为常伴随着近交衰退或后代适合度下降,在交配系统的演化进程中,常常是避免自交的。但是,在缺乏传粉媒介的情况下,自交为生殖成功提供了保障。这可能也是该植物自交亲和性得以维持的一个原因。

3.3 种子形成及其影响因素

果实与种子的形成是相关而又不同的两个过程,受多种因素的影响^[3, 23],但归纳起来主要体现在资源的分配状况、传粉限制及母本调控等^[6, 24]。

资源分配状况在多数研究中涉及“源—库”关系模型。表现在接近维管束或位于果实基部的胚珠通常拥有更多的资源^[25],这类植物,通过施肥、疏花或蔬果试验可明显地提高留存花或幼果的座果率和种子数。在黄花草木樨中,已有研究显示蔬果试验并没有提高剩余花的座果率和荚果内的种子数目,不存在资源限制^[11]。从本研究对结籽格局的调查结果看:在充分授粉的情况下,在荚果基部第 1 位的胚珠 80% 可形成种子,第 2 位仅有 20% 的胚珠可发

育为种子, 其余位置的胚珠基本败育。这一结果反映了在传粉和资源均不受限的情况下, 黄花草木樨独特的结籽格局与种子形成的选择性败育有关。

母本调控主要是通过母本细胞中的一些基因即母本效应基因来参与胚珠及种子的发育^[26]。这就使得母本既可以通过资源调控决定胚珠的数量及发育状况, 又可以通过细胞的程序性死亡使胚珠发育终止^[27-28]。其适应性主要体现在资源的有效利用、提高后代品质、增强种子扩散能力等方面。在黄花草木樨中, 如果不存在传粉和资源限制, 那么这一通过败育绝大多数胚珠而形成1粒种子的现象应该是母本选择的结果, 推测与增加后代适合度或种子的扩散强度有关。这一现象在其他的豆科植物中也存在, 如在准噶儿无叶豆 (*Eremosparton songoricu*)

中, 大多数果实只在中部形成一粒种子, 被认为比形成2~3粒种子的果实具有更强的扩散力和后代适合度^[24]。

4 结论

通过对黄花草木樨传粉生态、交配系统、结实结籽状况的研究表明, 黄花草木樨为混合型交配系统类型, 自交亲和, 但不能自动自花授粉, 需要传粉者。从开花习性、花展示方式、传粉者行为、及雌雄异熟和异位现象看, 黄花草木樨仍是一种促进异交的花部综合征。在传粉方面没有制约种子形成的因素。其结籽格局可能是母本选择的结果, 推测是增加后代适合度或种子的扩散强度的一种繁殖对策。

参考文献 References:

- [1] 韩建国. 实用牧草种子学. 北京: 中国农业大学出版社, 1997.
HAN J G. Practical Forage Seed Science. Beijing: China Agricultural University Press, 1997.
- [2] MARSHALL C. Developmental and physiological aspects of seed production in grasses. *Journal of Applied Seed Production*, 1985, 3(1): 43-49.
- [3] VALTUEÑA F J, ORTEGA-OLIVENCIA A, RODRÍGUEZ-RIANO T, LÓPEZ J. Causes of low fruit and seed set in bird-pollinated *Anagyris foetida* (Leguminosae): Pollen limitation and other extrinsic factors. *Folia Geobotanica*, 2010, 45(1): 77-94.
- [4] 张爱勤, 朱进忠, 谭敦炎. 新牧1号杂花苜蓿开花习性及弹花现象与环境因子的研究. *草业学报*, 2006, 15(4): 43-50.
ZHANG A Q, ZHU J Z, TAN D Y. A study on the effect of environment factors on flowering behavior and tripping of *Medicago varia* "Xinmu No. 1". *Acta Prataculturae Sinica*, 2006, 15(4): 43-50.
- [5] MARSHALL C, LUDLAM D. The pattern of abortion of developing seeds in *Lolium perenne* L. *Annals of Botany*, 1989, 63(1): 19-27.
- [6] 王晓伟, 韩佳玲, 张爱勤. 两种互逆资源梯度影响下刺叶锦鸡儿的种子选择性败育格局. *生态学报*, 2022, 42(12): 4872-4881.
WANG X W, HAN J L, ZHANG A Q. Seed selective abortion pattern under the influence of two reciprocal resource gradients in *Caragana acanthophylla*. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, 42(12): 4872-4881.
- [7] 黄双全, 郭友好. 传粉生物学的研究进展. *科学通报*, 2000, 45(3): 225-237.
HUANG S Q, GUO Y H. Research progress in pollination biology. *Chinese Science Bulletin*, 2000, 45(3): 225-237.
- [8] 张爱勤, 谭敦炎, 朱进忠. 苜蓿传粉特性及其制约种子产量形成的因素分析. *草业科学*, 2005(11): 44-49.
ZHANG A Q, TAN D Y, ZHU J Z. Analysis on the pollination character and factors limiting the seed yield of alfalfa in pollination. *Pratacultural Science*, 2005(11): 44-49.
- [9] 朱亚琼, 简大为, 郑伟, 王朴, 黎松松, 郝帅, 娜尔克孜, 刘岳含, 艾丽菲热. 不同种植模式下豆科绿肥对土壤改良效果的影响. *草业科学*, 2020, 37(5): 889-900.
ZHU Y Q, JIAN D W, ZHENG W, WANG P, LI S S, HAO S, Naerkezi, LIU Y H, Ailifeire. Effects of improving soil fertility by planting different leguminous green manure plants under different mixed cropping patterns. *Pratacultural Science*, 2020, 37(5): 889-900.
- [10] 吴兴旺, BOWATTE S, 张吉宇, 侯扶江. 白花草木樨半同胞家系的生物固氮性状评价. *草业科学*, 2020, 37(4): 728-735.
WU X W, BOWATTE S, ZHANG J Y, HOU F J. Evaluation of traits related to the biological nitrogen fixation in *Melilotus albus* half-sib families. *Pratacultural Science*, 2020, 37(4): 728-735.

- [11] 韩佳玲, 王晓伟, 张爱勤. 黄花草木樨选择性种子败育及其影响因素. 中国草地学报, 2021, 43(7): 63-69.
HAN J L, WANG X W, ZHANG A Q. Study on selective seed abortion and its influencing factors in *Melilotus officinalis*. Chinese Journal of Grassland, 2021, 43(7): 63-69.
- [12] 骆凯, 张吉宇, 王彦荣. 种植密度和施磷肥对黄花草木樨种子产量的影响. 草业学报, 2018, 27(7): 112-119.
LUO K, ZHANG J Y, WANG Y R. Effects of planting density and phosphate fertilizer on seed yield of *Melilotus officinalis*. Acta Prataculturae Sinica, 2018, 27(7): 112-119.
- [13] 田小霞, 毛培春, 郑明利, 孟林. 黄花草木樨苗期耐盐性综合评价. 草业科学, 2022, 39(1): 123-132.
TIAN X X, MAO P C, ZHENG M L, MENG L. Comprehensive evaluation of the salt tolerance of *Melilotus officinalis* at the seedling stage. Pratacultural Science, 2022, 39(1): 123-132.
- [14] 狄红艳, 骆凯, 张吉宇, 段珍, 霍雅馨, 王彦荣. 基于ITS和trnL-trnF序列的草木樨种群遗传多样性研究. 西北植物学报, 2014, 34(2): 265-269.
DI H Y, LUO K, ZHANG J Y, DUAN Z, HUO Y X, WANG Y R. Genetic diversity analysis on *Melilotus* populations based on ITS and trnL-trnF sequences. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2014, 34(2): 265-269.
- [15] RATHCKE B, LACEY E P. Phenological patterns of terrestrial plants. Annual Review of Ecology & Systematics, 1985, 16(1): 179-214.
- [16] HAMANN A. Flowering and fruiting phenology of a Philippine submontane rain forest: Climatic factors as proximate and ultimate causes. *Journal of Ecology*, 2004, 92(1): 24-31.
- [17] BARRETT S C H. Sexual interference of the floral kind. *Heredity*, 2002, 88(2): 154-159.
- [18] 王玉祥, 王宏洋, 李陈建, 陈爱萍, 陈述明, 张博. 苜蓿花期访花昆虫种类调查. 中国农学通报, 2013, 29(32): 44-48.
WANG Y X, WANG H Y, LI C J, CHEN A P, CHEN S M, ZHANG B. Survey on the pollination insect species during flowering of *Medicago sativa*. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2013, 29(32): 44-48.
- [19] 王宏洋, 王玉祥, 李陈建, 陈述明. 新疆呼图壁2012年苜蓿访花昆虫行为研究. *干旱区资源与环境*, 2015, 29(7): 166-169.
WANG H Y, WANG Y X, LI C J, CHEN S M. Flower-visiting behaviors of insect pollinators for alfalfa in Xinjiang. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2015, 29(7): 166-169.
- [20] ROUTLEY M B, HUSBAND B C. Responses to selection on male-phase duration in *Chamerion angustifolium*. Journal of Evolutionary Biology, 2010, 18(4): 1050-1059.
- [21] BARRETT S C H, HARDER L D. Ecology and evolution of plant mating. Trends in Ecology & Evolution, 1996, 11(2): 73-79.
- [22] BERTIN R I, NEWMAN C M. Dichogamy in angiosperms. *Botanical Review*, 1993, 59(2): 112-152.
- [23] SUSO LIAMAS M J, RÍO R. A crop-pollinator inter-play approach to assessing seed production patterns in faba bean under two pollination environments. *Euphytica*, 2015, 201(2): 231-251.
- [24] 施翔, 王建成, 张道远, 刘会良. 荒漠植物准噶尔无叶豆结实、籽格局及其生态适应意义. 生态学报, 2011, 31(17): 4935-4940.
SHI X, WANG J C, ZHANG D Y, LIU H L. Patterns of fruit and seed production and ecological significance in desert species *Eremosparton songoricum* (Fabaceae). Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(17): 4935-4940.
- [25] HOROVITZ A, MEIRI L, BEILIES A. Effects of ovule position in fabaceous flowers on seed set and outcrossing rates. *Botanical Gazette*, 1976, 137(3): 250-254.
- [26] 周洁. MicroRNA 167基因在母系控制胚胎和种子发育中的重要作用. 上海: 上海师范大学硕士学位论文, 2019.
ZHOU J. An essential role for microRNA 167 genes in maternal control of embryonic and seed development. Master Thesis Shanghai: Shanghai Normal University, 2019.
- [27] LI M, DONG X J, PENG J Q, XU W, REN R, LIU J, CAO F X, LIU Z M. De novo transcriptome sequencing and gene expression analysis reveal potential mechanisms of seed abortion in dove tree (*Davidia involucrata* Baill.). *BMC Plant Biology*, 2016, 16(1): 82-102.
- [28] YANG L, WU Y, WANG W, MAO B, ZHAO B, WANG J. Genetic subtraction profiling identifies candidate miRNAs involved in rice female gametophyte abortion. *G3(Bethesda)*, 2017, 7(7): 2281-2293.

(责任编辑 苟燕妮)