

DOI: 10.13718/j.cnki.xdzk.2016.09.008

马占相思种子园结荚率低的原因探析^①

詹妮, 黄烈健, 李军

中国林业科学研究院 热带林业研究所, 广州 510520

摘要: 为揭示马占相思种子园结荚率低的原因, 开展了马占相思花部器官及花粉结构的观察、访花昆虫及中华蜜蜂的 SEM 观察、控制授粉等研究. 结果表明: 马占相思表现为雌蕊先熟, 雄蕊平均长度为 (4.04 ± 0.35) mm, 雌蕊平均长度为 (4.53 ± 0.38) mm, 雌蕊比雄蕊稍长, 不利于接受花粉; 马占相思成熟的花粉为 16 合复合花粉粒, 由 16 粒单花粉结合而成, 中间为上下 2 层, 每层各 4 粒, 周围 8 粒, 不利于风媒传粉; 马占相思的访花昆虫主要为中华蜜蜂, 其采集的花粉几乎 100% 为单株花粉, 不利于异交授粉; 马占相思的自交不亲和指数小于 0.002, 为高度自交不亲和性. 马占相思雌蕊先熟, 雌蕊比雄蕊稍长, 成熟花粉粒结构特点, 访花昆虫的作用及自交不亲和等特性, 是造成马占相思种子园结荚率低的主要原因.

关键词: 马占相思; 种子园; 结荚率; 原因

中图分类号: S722.1

文献标志码: A

文章编号: 1673-9868(2016)09-0046-07

相思类(*Acacia* spp.) 树种具有生长迅速、固氮改土、材质优良等特点^[1], 其经济效益、社会效益、生态效益均十分显著, 自引入我国以来就逐渐受到重视. 目前, 已在我国的华南地区得到大面积的推广应用, 在我国的林业六大工程中发挥了重要的作用. 马占相思(*Acacia mangium* Willd.) 是相思类树种在我国华南地区推广种植面积最大的一个树种^[2].

随着社会的发展进步, 人们对林木产品数量和质量的要求越来越高, 生产中对林木良种的需求也越来越重视. 目前我国广东、广西、福建等地已建立了多处优良家系、无性系等的相思种子园, 为满足生产需求提供大量优质良种种子, 在林业建设中发挥了重要作用.

观察发现, 马占相思种子园结荚率低, 其种子数量难以满足生产需求. 因此, 揭示马占相思种子园结荚率低的原因并找到解决对策, 将会极大地提高相思在林业建设中所发挥的作用. 本研究通过对马占相思花部器官及花粉结构的观察、访花昆虫的观察、中华蜜蜂的 SEM 观察以及马占相思控制授粉等研究, 揭示马占相思种子园结荚率低的主要原因, 为加强马占相思种子园管理, 提高结荚率奠定重要基础.

1 材料和方法

1.1 试验材料

试验材料来自广东省江门市新会区国家重点相思良种基地马占相思无性系种子园, 该种子园建于 1998 年 1 月, 共有 40 个无性系, 各重复内每一无性系的植株按单株小区种植, 重复内单株小区的排列使用邻域

① 收稿日期: 2015-06-29

基金项目: 国家“十二五”科技支撑计划项目(2012BAD01B0402).

作者简介: 詹妮(1990-), 女, 天津塘沽人, 硕士研究生, 主要从事相思育种研究.

通信作者: 黄烈健, 副研究员.

排列设计, 株行距 $5\text{ m} \times 8\text{ m}$, 面积 4.2 hm^2 .

1.2 马占相思花部器官特征以及花粉观察

随机选取 6 株不同无性系的马占相思, 在树冠的不同方向和高度选取 10~15 个待开放花序, 于早上 8:00 开始, 每隔 3 h 定时观察, 记录花序和单花水平的开花特征. 试验利用游标卡尺(精确度 0.01 mm)借助放大镜或体视镜测量雄蕊长度、雌蕊长度、每朵花雄蕊数目等指标. 收集新鲜的马占相思花粉, 在电子显微镜下进行观察, 并计算马占相思单花花粉量.

$$\text{单花花粉量} = \text{每朵花雄蕊数} \times \text{每雄蕊所含花粉数}$$

1.3 马占相思访花昆虫观察

每天从 8:00 开始到 16:00 为止, 在马占相思种子园观察记录访花昆虫种类和数量、访花时间以及昆虫访花的频率、访花行为等, 并对访花昆虫进行种类鉴定, 挑选重要的访花昆虫于扫描电镜下观察.

1.4 马占相思控制授粉

试验观察统计了马占相思种子园中 15 株马占相思的自然结荚率, 开展了控制授粉的研究. 本实验选择了 6 株不同无性系的马占相思, 于开花前 1 d, 选择次日开放的花枝, 保留次日开放的花蕾, 去除已开放花朵以及次日不能开放的花蕾, 然后套袋, 每个单株做 3 组实验.

1) 自动自花授粉的检测: 在黄色花蕾期套袋, 直到其花败, 去袋, 统计果荚数目.

2) 人工自花授粉: 开花前套袋, 采用同株树的花粉, 于开花当天 10:00 前, 用毛笔蘸花粉然后在花序上来回轻轻地刷 3~5 次, 进行授粉.

3) 人工异株授粉: 开花前套袋, 6:30—9:00 完成去雄. 采异株当天开放的花穗, 将花粉抖落到载玻片之上, 将柱头在载玻片上轻轻的触碰. 授粉后立即套袋, 4 d 后去袋以保证果荚正常发育, 1 月后统计所得果荚数目.

自交不亲和指数(ISI) = 自交结荚率 / 异交结荚率

当 $ISI > 1$ 时, 为自交亲和性; $0.2 < ISI < 1$ 时, 为部分自交亲和性; $ISI < 0.2$ 时, 为自交不亲和性^[3].

2 结果与分析

2.1 马占相思花部器官及花粉特征

通过试验观察发现, 马占相思于开花前一天 16:00—20:00, 花冠开裂, 柱头伸长(图 1(a))并出现分泌物(图 1(b)), 表现为雌蕊先熟. 至开花当天 8:00, 花完全开放时, 雄蕊也完全伸展(表 1^[4]).

表 1 马占相思开花的时序特征

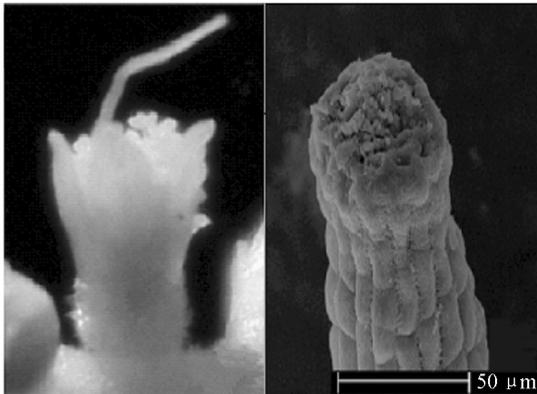
开花阶段	状 态	时 间
0	花芽黄色	开花前 3 d
1	花冠开裂	开花前天 14:00—19:00
2	柱头伸长(雌蕊期)	开花前天 16:00—20:00
3	花丝伸长	开花前天 21:00 至开花当天 07:00
4	花完全开放	开花当天 8:00
4.1	花药开裂, 花粉散粉	开花当天 9:00—12:00
4.2	雌蕊可授性高峰, 柱头分泌物出现	开花当天 10:30
4.3	花萎蔫	开花后第 3 d
4.4	花凋谢	开花后 3—4 d

试验观察统计得出, 马占相思平均每朵花有 (83.2 ± 10.3) 个雄蕊, 雄蕊平均长度为 $(4.04 \pm 0.35)\text{ mm}$; 每

朵花有1个雌蕊,每个雌蕊平均有 (14.11 ± 1.05) 个胚珠,雌蕊平均长度为 (4.53 ± 0.38) mm,雌蕊比雄蕊稍长(图2)。每个雄蕊花药两室,每室4个花粉囊,每个花粉囊产生一粒复合花粉粒,平均每个花序的花粉量为114 949粒复合花粉粒。马占相思成熟的花粉为16合复合花粉粒,由16粒单花粉结合而成,中间为上下2层,每层各4粒,周围8粒(图3)。

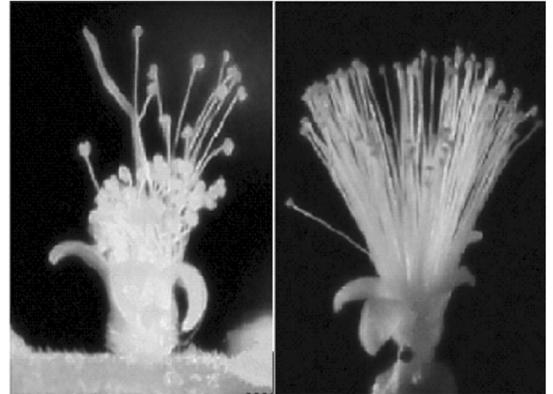
2.2 马占相思的访花昆虫

马占相思的16合复合花粉粒特征决定了其不利于风媒传粉,访花昆虫就成为其传粉的重要媒介。经观察发现,马占相思的访花昆虫有膜翅目、双翅目及鳞翅目类等,主要为中华蜜蜂(*Apis cerana* Fabricius)(表2)。



(a) 雌蕊首先伸出花冠 (b) 柱头出现分泌物

图1 马占相思雌蕊和柱头



(a) 部分雌蕊开始伸展 (b) 花完全开放

图2 马占相思花朵形态

表2 马占相思主要访花昆虫访花时间及访花频率

访花昆虫	访花时间	访花频率
中华蜜蜂 <i>Apis cerana</i> Fabricius	9:00~15:00	++++
丽蝇科未知昆虫(<i>Calliphoridae</i>)	9:00~15:00	++
爪异食蚜蝇 <i>Allograpta javana</i>	10:00~14:00	++
黄芦蜂 <i>Ceratina flavipes</i>	10:00~14:00	+
黄跗斑眼食蚜蝇 <i>Eristalinus quinquestriatus</i>	10:00~14:00	+
报喜斑粉蝶 <i>Delias pasithoe</i>	10:00~15:00	+
大黄蜂(<i>Vespidae</i>)	10:00~14:00	+
黄腰蜂(<i>Vespidae</i>)	10:00~12:00	+

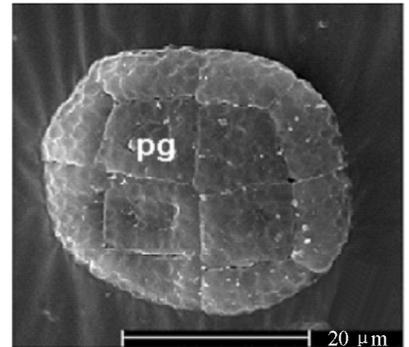


图3 马占相思16合复合花粉粒
电子显微镜观察

马占相思主要的访花昆虫为中华蜜蜂,也是其重要的传粉者。9:00(此时已开始散粉)之后,中华蜜蜂开始访花,在每个花序上平均停留3~5 s,频繁地在不同花序上爬动,可有效地起到传粉的作用(图4(a),(b))。

中华蜜蜂的访花时间主要集中在10:00—11:30,随着散粉量减少,访花活动也逐渐减少(图5)。通过捕捉中华蜜蜂并进行电子显微镜观察发现,中华蜜蜂后肢的花粉篮,其花粉纯度近100%(图6)。

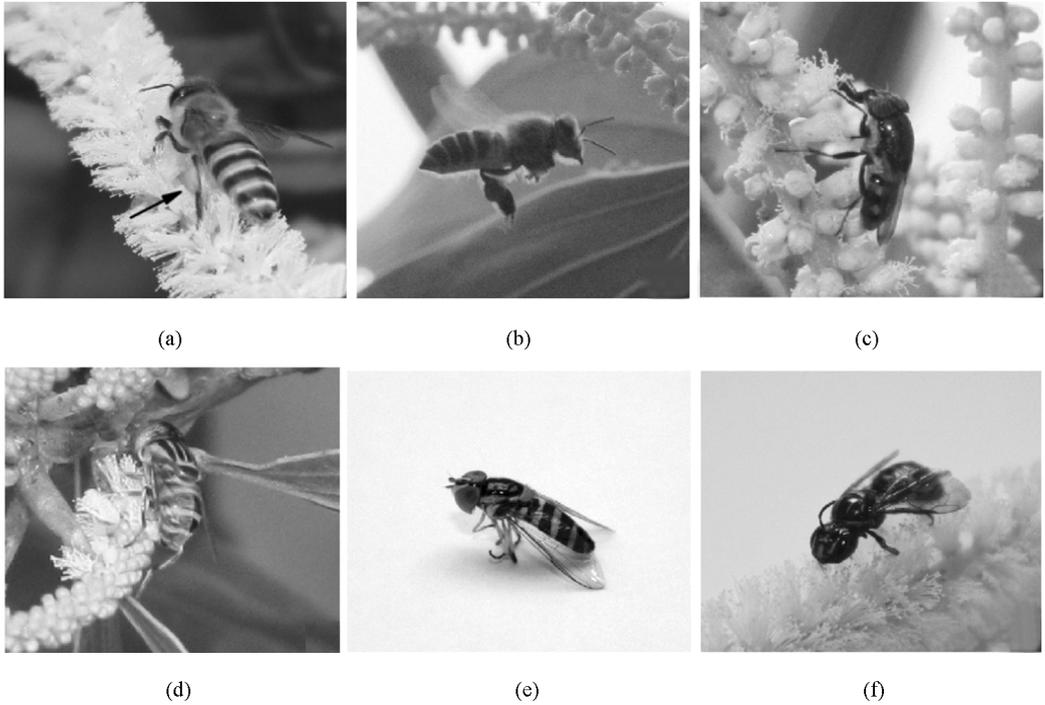
2.3 马占相思的自交不亲和特性

观察统计15株马占相思,每株统计10~15个花枝(平均每个花枝有 (35 ± 14) 个花序,平均每个花序有 (172.7 ± 27.1) 朵花),统计结果表明,马占相思的自然结实率非常低,平均结实率仅为0.09%。套袋不进行授粉处理,结实率更低,在66 180朵花中仅得到2个果荚。由表3可知,马占相思自交结实率

为零或者极低,其 *ISI* 指数均小于 0.002. 由图 7 可知,柱头上含一粒花粉的比例最高为 59.37%,含两粒花粉的比例为 27.42%.

表 3 马占相思控制授粉自交和异交坐果情况对比

植株	自 交		异 交		<i>ISI</i>
	授粉花数目	果荚数目	授粉花数目	果荚数目	
1	10 938	0	1 544	215	0
2	7 593	2	805	103	0.000 8
3	14 528	0	694	214	0
4	9 793	1	754	45	0.001 7
5	7 811	0	244	108	0
6	9 625	3	216	38	0.001 8
合计	60 288	6	4 257	723	0.004 3



(a), (b)为中华蜜蜂访花,箭头指示后腿的花粉蓝;(c)为丽蝇类未知名的昆虫,吮吸花穗上的花蜜;(d)为黄跗斑眼食蚜蝇在觅食叶柄处的蜜汁;(e)为爪异食蚜蝇;(f)为黄芦蜂.

图 4 马占相思访花昆虫种类

3 结论与讨论

马占相思平均每个花序有 (172.7 ± 27.1) 朵花,平均每朵花有 (83.2 ± 10.3) 个雄蕊,每个雄蕊花药两室,每室 4 个花粉囊,每个花粉囊产生一粒复合花粉粒,平均每个花序的花粉量为 114 949 粒复合花粉粒,如此庞大的花粉量,其结荚率仍然很低.本研究初步发现其主要原因是雌蕊先熟、雌蕊比雄蕊稍长,这些特征决定了马占相思在无任何外界影响下,柱头很难接受到花粉;而 16 合复合花粉粒的结构特点,又不利

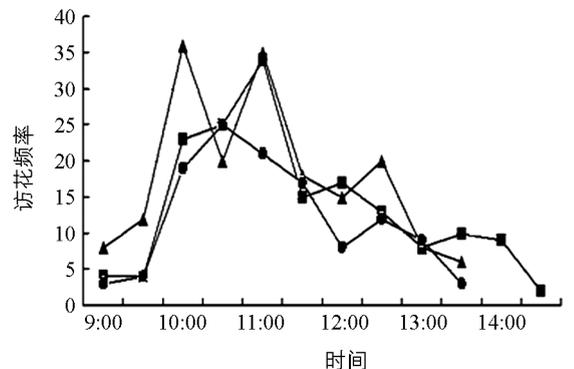
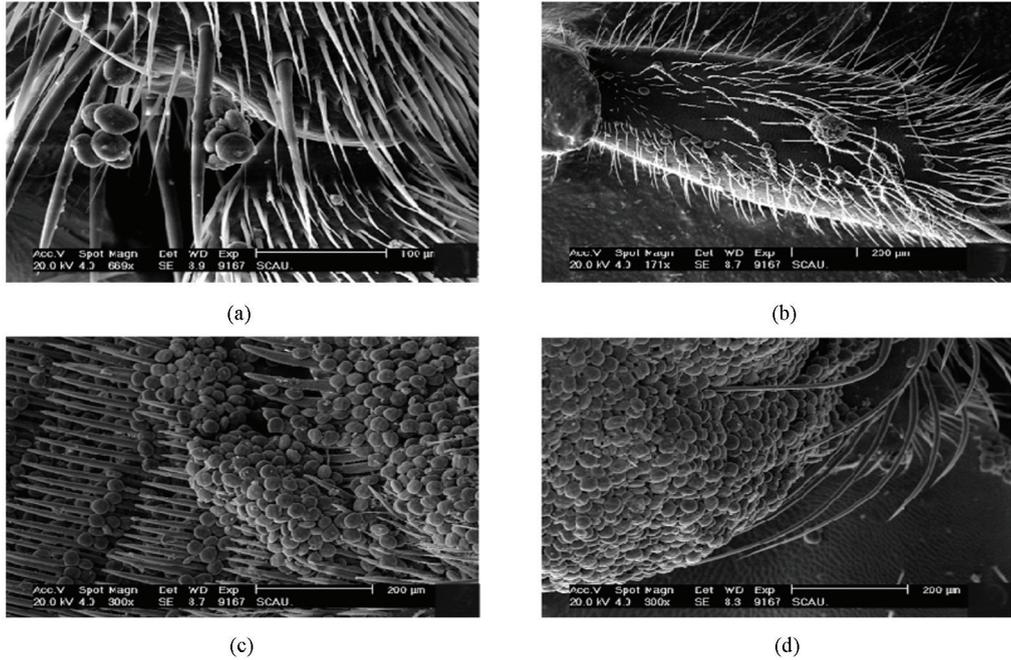


图 5 中华蜜蜂连续 3 d 的访花频率

于风媒传粉,更降低了柱头接受花粉的概率.这些都是马占相思种子园结实率低的重要因素.



(a), (b)为前肢,粘有马占相思的花粉;(c)为后腿刚毛,可收集大量的花粉;(d)为花粉篮中的相思类花粉,其纯度近100%。

图6 中华蜜蜂的SEM观察

尽管有中华蜜蜂等访花昆虫能有效地对马占相思进行传粉,且其携带的花粉纯度几乎达100%,但是马占相思的结实率仍然很低.本试验观察统计马占相思的自然结实率以及开展马占相思控制授粉研究,发现马占相思的ISI小于0.002,为高度自交不亲和性.结果表明:马占相思的自交不亲和特性是结实率低下决定性因素.

种子园产量通常较低,是许多林木树种都存在的普遍问题.黄桂华等人^[5]指出:柚木不同无性系的结实具有差异,建议应采用产量较高的无性系进行种子园营建.杉木种子园的产量则与土壤微生物^[6]、养分因子^[7]等相关.气候条件^[8]及种实害虫^[9]等对马尾松的种子园产量影响较大.洪永辉^[10]对马尾松改良代种子园母树进行“1干、3叉、9头、27支”整形,12年生平均单株球果产量提高138.3%.

相思树种结实率同样普遍低下.据报道,澳大利亚5种相思仅0.01%~0.6%的结实率^[11],黑荆(*A. mearnsii*)为0.33%^[12],*A. Caven*为0.62%^[13],*A. tortilis*为0.055%^[14].本研究中,马占相思结实率为0.09%,花部器官及花粉特征、访花昆虫的作用是马占相思结实率低的重要原因,自交不亲和性则是其决定性因素.

自然条件下,马占相思复合花粉粒的结构特征不利于风媒传粉,主要靠昆虫传粉;而访花昆虫造成柱头上是同株花粉的几率却很高,由于马占相思为高度自交不亲和,从而导致自交不孕.中华蜜蜂在单个植株上的停留时间较长(长达20 min左右),采集多达20个以上的花穗,其访花行为虽然可以转移花粉,但却是同株内的传粉,这样反而提高了马占相思的自交机率,从而降低了结实率.

据潘志刚等人报道^[15],在海南万宁,马占相思母树林每公顷可产种10 kg,单株最高可产1 kg.种子千

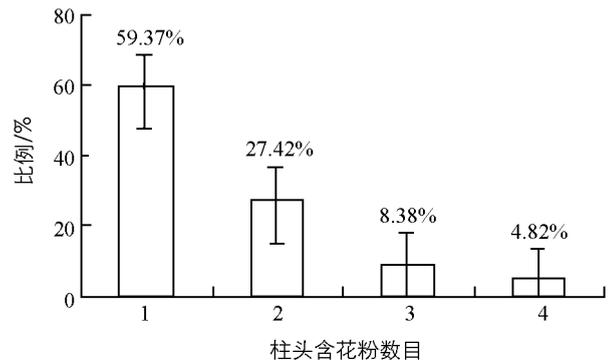


图7 柱头含花粉粒数目百分比

粒质量为 11.4 g, 出籽率为 7%, 发芽率为 80%~85%; 而在广州, 马占相思种子千粒质量为 9~9.5 g, 如在幼果期出现低温阴雨天气, 则严重影响当年种子产量和品质, 千粒质量仅为 5 g; 万宁和广州两地纬度相差 4℃左右, 年均温相差 2.5℃. 因此, 有研究者认为, 马占相思属热带树种, 开花结实要求有较高的有效积温, 在广东江门市新会区建马占相思种子园是其纬度偏高, 有效积温不能满足要求, 这造成该种子园低产的主要原因.

马占相思平均每个花序有(172.7±27.1)朵花, 每朵花有 1 个雌蕊, 每个雌蕊平均有(14.11±1.05)个胚珠. 若不存在自交不亲和, 授粉后平均每个花序可获得的种子数为(172.72×14.11)2 437.079 粒种子. 潘志刚等人^[15]的研究表明, 马占相思单株最高可产 1 kg 种子, 种子千粒质量为 11.4 g, 则 1 kg 的种子数应为(1 000×1 000/11.4)87 719.3 粒. 按此计算, 约 36 个马占相思花序就可生产 1 kg 种子的种子粒数. 1 株马占相思树上的花序却多不胜数, 按以上分析数据, 1 株马占相思所能生产的种子粒数将是相当可观的, 种子产量至少可达数百千克. 但实际上, 在有效积温高的海南地区, 单株马占相思亦只能生产 1 kg 的种子, 即 8 万多粒(不足 9 万粒种子). 所以, 笔者认为: 有效积温不足, 不是马占相思种子园结荚率低下真正的原因. 自交不亲和的存在, 以及传粉昆虫的特性造成自花授粉的几率极高, 在自交不亲和特性的作用下, 最终导致结荚率低下. 种子产量与结荚率、出籽率、种子千粒质量有关, 种子千粒质量与有效积温的关系更为密切, 结荚率则受自交不亲和的影响非常大.

观察发现, 马占相思存在有自交亲和的变异现象, 变异的单株开花较早, 结荚率非常高, 为 7.22%; 马占相思一般情况下的平均结荚率很低, 为 0.09%, 变异单株的结荚率比自交不亲和的结荚率提高了 80.22 倍. 通过研究, 选育自交亲和的马占相思无性系, 将是提高种子园种子产量的最佳策略, 这还需要相思工作者开展进一步的研究.

亦有研究表明, 花粉的活力对黑荆相思的结荚率有影响, 是导致结荚率低的原因之一^[16-17]. KATO 等人^[18]的研究表明, 马占相思不同无性系间的花粉活力具有很大差异. 因此, 对马占相思种子园进行花粉收集辅助授粉时, 开展花粉活力测定等相关研究, 收集具有较高活力的无性系的花粉进行辅助授粉是提高种子园结荚率的重要前提和保障.

笔者对马占相思种子园营建、管理提出如下建议: 在营建马占相思种子园时, 应避免同一无性系的相对集中, 不同无性系之间应相互交错, 增加不同无性系之间相互传粉几率, 减少自交传粉的几率; 收集花粉, 进行人工辅助授粉, 从而提高异交授粉几率; 对已经建立的种子园, 或者已经进入产种期的种子园, 可以通过对母树矮化整形, 以利于人工收集花粉及人工辅助授粉.

参考文献:

- [1] 潘志刚. 马占相思在我国的引种初报 [J]. 热带林业科技, 1985, 12(1): 20-31.
- [2] 李 芳, 邓桂英. 从文献计量分析看我国马占相思的研究现状 [J]. 广西林业科学, 2002, 31(4): 215-217.
- [3] ZAPATA T R, ARROYO M T K. Plant Reproductive Ecology of a Secondary Deciduous Tropical Forest in Venezuela [J]. Biotropica, 1978, 10(3): 221-230.
- [4] 黄烈健, 詹 妮, 李 军. 马占相思开花生物学特征研究 [J]. 林业科学研究, 2014, 27(1): 45-52.
- [5] 黄桂华, 梁坤南, 周再知, 等. 柚木种子园无性系开花特性与结实差异分析 [J]. 种子, 2011, 30(8): 5-8.
- [6] 许鲁平. 第 3 代杉木种子园产量与土壤微生物关系的研究 [J]. 南昌工程学院学报, 2013, 32(4): 38-41.
- [7] 刘文飞, 李燕燕, 吴建平, 等. 杉木第 3 代种子园种子产量和养分因子分析 [J]. 福建林学院学报, 2013, 33(4): 345-350.
- [8] 洪永辉, 陈惠敏, 陈亚斌, 等. 影响马尾松种子园产量的种实害虫及综合防治 [J]. 福建林业科技, 2006, 33(4): 124-127.
- [9] 王以珊, 罗 敏, 曾令海, 等. 气候条件对马尾松种子园产量的影响 [J]. 广东林业科技, 2002, 18(3): 10-15.

- [10] 洪永辉. 马尾松种子园树体整形丰产技术研究 [J]. 福建林业科技, 2011, 38(2): 5-9, 34.
- [11] TYBIRK K. Flowering, Pollination and Seed Production of *Acacia nilotica* [J]. Nordic Journal of Botany, 1989, 9(4): 375-381.
- [12] MONCUR M W, MORAN G F, GRANT J E, et al. Factors Limiting Seed Production in *Acacia mearnsii* [C]. Advances in Tropical Acacia Research an International Workshop Held in Bangkok, 1991: 64-66.
- [13] KENRICK J. Review of Pollen-Pistil Interactions and Their Relevance to the Reproductive Biology of *Acacia* [J]. Australian Systematic Botany, 2003, 16(1): 119-130.
- [14] TYBIRK K. Pollination, Breeding System and Seed Abortion in Some African *Acacia* [J]. Botanical Journal of the Linnean Society. 1993, 112(2): 107-137.
- [15] 潘志刚, 冯水, 林鸿盛. 马占相思引种、生长及利用 [J]. 热带林业, 1996, 24(4): 144-152.
- [16] STIEHL-ALVES E M, MARTINS-CORDER M P. *Acacia mearnsii* (Fabaceae) Reproductive Biology: Pollen Tube Viability and Growth [J]. Crop Breeding and Applied Biotechnology, 2007, 7(1): 29-35.
- [17] BECK-PAY S L. Optimisation of Pollen Viability Tests for *Acacia podalyriifolia* and Two Ploidys of *Acacia mearnsii* [J]. South African Journal of Botany, 2012, 78: 285-289.
- [18] KATO K, YAMAGUCHI S, CHIGIRA O, et al. Flowering Phenology and Germination Ability of Pollens for *Acacia mangium* and *A. auriculiformis* [J]. Silvae Genetica, 2012, 66(6): 228-236.

Study the Reasons of Low Pod of *Acacia mangium* Seed Orchard

ZHAN Ni, HUANG Lie-jian, LI Jun

Research Institute of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Guangzhou 510520, China

Abstract: In order to reveal the reason of low podding rate of *Acacia mangium* seed orchard, the *Acacia mangium* floral organs and pollen structure were observed, the pollinators and *Apis cerana* SEM were observed, and the controlled pollination trails were studied. The results showed that the *Acacia mangium* expressed protogyny and the average length of stamen was (4.04 ± 0.35) mm and the average length of the pistil was (4.53 ± 0.38) mm. The pistil was slightly longer than stamens, so it was not easy to accept the pollen. The mature *Acacia mangium* pollen grain were combined and formed by 16 single pollen grains, and it had 2 layers (upper and lower) in the middle, each layer had 4 grains and had 8 grains around. The structure of mature *Acacia mangium* pollen grain made it not easy to pollinate by wind. The flower visiting insects mainly was *Apis cerana*, which collected almost 100% pollen from one plant and not good for cross pollination. The *ISI* of *Acacia mangium* was less than 0.002, so it manifested as the high incompatibility. The features of protogyny, the slightly longer pistil and the structure of mature pollen grain, the visiting insects and self incompatibility were the main reasons for the low podding rate of *Acacia mangium* seed orchard.

Key words: *Acacia mangium* Willd.; seed orchard; low podding rate; reasons

