

红松天然种群风媒传粉特点的研究

祖元刚, 于景华, 王爱民

(东北林业大学森林植物生态学开放研究实验室, 哈尔滨 150040)

摘要:红松天然种群有许多适应风媒传粉的特点, 传粉多集中发生在晴朗天气较多的 6 月中旬, 物候期延迟或雨季提前可导致花粉大量损失, 授粉不足。花粉在不同高度上分布有一定差异, 在授粉有效高度(25m 左右)花粉密度最大。红松花粉短距离传播效率较低。

关键词:红松; 天然种群; 风媒传粉

Study on pollination characteristics of natural population of *Pinus koraiensis*

ZU Yuan-Gang, YU Jing-Hua, WANG Ai-Min (Open Research Laboratory of Forest Plant Ecology, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China)

Abstract: The natural populations of *Pinus koraiensis* have some anemophily advantages. Pollination often occurs in the middle June at clear days. However, the phenological delay or raining season advance may cause a great amount of pollens loses. Pollens allocation varies with the different height in the stand. The highest density appears at the available height (about 25m). Korean pine pollens can be transported in a limited distance.

Key words: *Pinus koraiensis*; natural population; pollination by wind

文章编号: 1000-0933(2000)03-0430-04 中图分类号: Q145, Q948 文献标识码: A

红松(*Pinus koraiensis*)是典型的风媒传粉植物。传粉是红松天然种群生活史中一项重要的生命活动, 空气中的花粉密度直接影响红松的球果产量^[1], 传粉的某些特性对红松种群的遗传与变异起着重要作用。对红松人工种群的传粉过程已经有了一定的了解^[1], 红松天然种群与人工种群的空间结构存在显著的不同, 其传粉过程也会存在一定的差异。本项工作即以红松天然种群为对象, 对照前人对人工种群的研究工作, 从时间和空间两个角度研究其风媒传粉特点。

1 研究地自然概况

样地全部设在凉水国家级自然保护区, 该保护区地处黑龙江省伊春市带岭区, 地理坐标为 47°10'50" N, 128°57'20"E, 位于红松天然种群分布区的中部亚区。该区属于温带大陆性夏雨季风气候, 春季常发生偏南大风, 降水很少; 夏季降水较多。

2 研究方法

针对不同的研究目的, 于 1997 年 5~6 月份设置了 3 个研究样地。

1 号样地 位于 19 林班的云冷杉红松林(成熟林)固定样地, 为研究红松种群传粉历程及花粉密度的垂直空间分布, 采用垂直悬挂法按 0m、5m、10m、15m、20m、25m 等不同高度层次设置花粉采集器(10cm×10cm×10cm 的木块)。1997 年 6 月 25 日到 6 月 26 日, 把涂有凡士林油的载玻片按东、南、西、北、上、下 6 个方位固定在采集器上, 接收散布在空气中的花粉, 采样间隔为 2h(夜间 12h), 同时测定风速、温度和湿度变化。

基金项目: 黑龙江省杰出青年科学基金资助项目

收稿日期: 1999-09-05 修訂日期: 1999-12-13

作者简介: 祖元刚(1954~), 男, 教授, 博士生导师。

万方数据

2 号样地 设在 19 林班的椴树红松林(成熟林)固定样地,在 1.5m 高度上设置花粉采集器,按东、南、西、北、上 5 个方位固定涂有凡士林油的载玻片,从 1997 年 6 月 21 日开始以 24h 为间隔取样,到 6 月 29 日为止,目的是测定红松天然种群风媒传粉的全历程。

3 号样地 位于 14 林班、10 林班和 13 林班的交界处,布设了 500m 长的样线,沿样线按 100m 间隔共设 6 个高度为 1.5m 的样点。其中 1 号样点位于云冷杉红松林(成熟林)内,2 号样点位于白桦林内,3 号样点位于白桦林林缘,4 号和 5 号样点所在位置是旷地,6 号样点位于另一片白桦林林缘。各样点均在花粉采集器的东、南、西、北、上等 5 个方位固定载玻片,并于 1997 年 6 月 25 日到 6 月 26 日以 24h 为间隔取样,以测定红松的短距离传粉效率。

样品取回后,在 10×3.2 倍显微镜下观察花粉粒数,每个载玻片观察 20 个视野(3 号样地样品观察 40 个视野),其平均值×41.2 为该方位的实际花粉通量(粒/cm²),每个采集器 6 个方位上的花粉通量之和为该样点的花粉密度(粒/cm³)。

数据处理利用 Excel 软件配合统计软件 STATISTICA 进行。

3 结果

3.1 红松天然种群传粉历程

3.1.1 传粉全历程 研究结果表明,红松天然种群从 6 月 21 日开始传粉,此时仅有少量植株开花,空气中红松花粉数量较少;23 日进入传粉盛期,从数量上看有很强的爆发性,24 日由于下雨,接收到的花粉量极少,25 日和 26 日接收到大量的花粉,27 日以后接收到的花粉数量急剧减少并开始趋近于 0(图 1)。

红松开花期为 9d,其中集中传粉(传粉盛期)只有 4d,因此可能造成部分发育迟缓的雌球花错过充足的授粉机会,24 日下雨导致空气中花粉密度过低,也会造成正常发育的雌球花授粉不充分。

3.1.2 传粉日进程 图 2 显示了在传粉盛期 24h 内空气中红松花粉通量变化状况。不同高度的花粉通量变化日进程表现基本一致。

空气中红松花粉密度的变化受风速、相对湿度和温度的影响(图 2)。6 月 25 日和 6 月 26 日早晨 6:00~10:00 风速较高,10:00 以后风速下降。由于这两天均为阴或多云天气,温度变化较平稳。6:00~9:00 相对湿度较高,此后下降,14:00 左右降到最低,此后又逐渐上升,到 20:00 左右保持平稳状态。从花粉通量的日进程看,各高度红松花粉通量在 7:00~11:30 最大,此后下降,至次日 6:00~8:00 再次增加,夜间红松花粉通量维持在最低的水平。因此,影响传粉的最主要气象因子是风速,这一结果与红松人工种群传粉情况^[1]一致。相对湿度和温度变化范围相对较小,对红松天然种群传粉影响较弱。

3.2 红松天然种群花粉的空间分布特点

3.2.1 不同高度的花粉通量 从图 2 可以看出,随着高度增加,红松花粉通量也加大。这是由于成熟的天然红松比较高,花粉所处位置越高,传播时受到的阻碍就越小,不易吸附在树木的枝叶上;而且红松花粉具有两个气囊,在空气中传播时不易下落。

3.2.2 不同方位的花粉通量 红松林内风向变动频繁,花粉很难向一个固定方向传播,各方位接收到的花粉量差异不大。

3.2.3 红松花粉的短距离传播 如图 4 所示,红松花粉水平方向的散布距离较小,距花粉源 500m 处接收到的花粉量仅占总量的 5.5%,大部分花粉都分布在母株附近。

4 讨论

长期的自然选择使红松种群形成了一系列适应风媒传粉的特征:

(1)植株高大,这使花粉在空气中运动的阻碍较小,容易形成花粉云离开母株进行短距离、长距离传播,雄球花在对角线分布形成两个高峰,中上部的峰由于位置较高,传粉过程中所受到的阻碍更小,对有效传粉的意义更大。

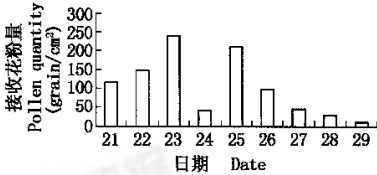


图 1 红松天然种群开花期接收花粉量的变化
Fig. 1 Change of pollen quantity of natural population of Korean pine in pollination period

(2)制造大量花粉粒,每个花药中平均包括花粉粒4700粒左右,传粉盛期有效传粉高度花粉通量1d可达到240粒/cm²。

(3)花粉壁具有气囊且气囊上有网状纹饰,松科花粉的气囊构造是长期适应风力传粉的结果,前苏联孢粉学家鲍尔霍维金娜根据她的研究工作,认为松柏类具气囊花粉沿着使气囊构造逐步完善化的方向发展,松属花粉气囊明显突出于花粉粒轮廓之外,气囊体积进一步扩大,气囊上发育了明显的网状纹饰,更加适应了风力传粉的特点^[3]。与松属其它各种相比,红松花粉的花粉体和气囊的长度、宽度都很大^[2],因而花粉降落速度缓慢,容易在空气中飘浮。

(4)雌球花采取直立的位置并集中在树冠上部,能够增加接受由风传送的花粉的机会^[4]。

(5)雌球花的结构以及在传粉期形成传粉液滴接收花粉也是对风媒传粉的一种适应。

(6)红松传粉物候期选择的时期十分有利,可以使更多的花粉通过环境筛进入贮粉室。

风媒植物种群能否进行有效的繁殖,传粉效率至关重要。花粉从花药中释放到被雌球花接受,其中绝大部分因环境筛的选择作用而损失在传粉过程中。红松天然种群花粉短距离传播时即受到环境的选择作用,长距离传播受到更强烈的、更具随机性的环境选择作用。因此,通过环境筛的能力在一定程度上反映了种群对所处生境的适应能力。环境筛的选择作用是多方面的(图5),如吸附、降落等,这些过程受到风速、风向、大气湿度、光照条件、空气温度等气候条件以及林分密度等的影响。

林分密度不同可以导致显著不同的花粉空间分布形式,王国义等^[1]对红松人工种群的研究结果表明,花粉密度地面大于树冠,与笔者对天然种群的研究结果相反,这是由于红松人工种群密度过大,导致林下风速很小,花粉更容易降落,虽然在人工种群的树冠中上部也存在第二个雄球花分布峰,但比中下部的峰要小得多,所以得出这样的结果也是很正常的。

气候条件的筛选作用可以表现为两种情况,一是波动较小,环境筛选强度基本固定,此时能有效反映物种对其长期以来生存环境的适应能力;二是较强烈的突然变动引发的筛选作用,选择强度也相对强烈,能很好地反映物种对不良环境的适应幅度。红松传粉多发生在6月中旬,在此期间,实验地区晴朗天气较多,大气流动相对缓和,风力较弱,适于传粉,在比较晴朗的环境中同时开花,传粉在一年中最理想的时候一起进行,从而使异花传粉由于有足够多的花粉集中通过环境筛而更加有效;物候期提前会受到霜冻及大风影响;物候期延迟则会受到降雨的影响。例如,1997年红松天然种群传粉物候偏晚,已接近雨季,本次实验过程中,24日的降雨即是一种强烈的环境筛选,显著影响了空中花粉数量,降雨导致红松花粉中的花粉受外力作用而溢出,和枝叶上的水流一起落到地面或吸附在枝叶上,很快失去活性;同时,由于空气湿度过大,花粉与水汽很容易凝聚在一起形成雨滴降落

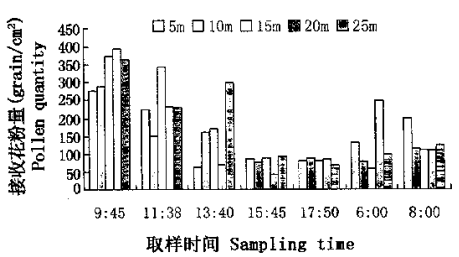


图2 红松天然种群传粉日进程
Fig. 2 Daily change of pollination of natural population of Korean pine

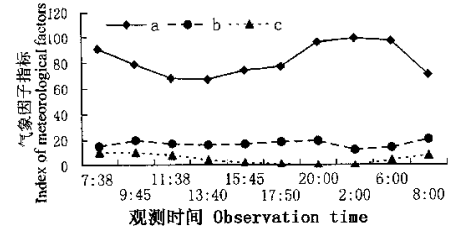


图3 红松天然种群传粉日进程中气象因子的变化
Fig. 3 Change of meteorological factors in daily change of pollination of natural population of *Pinus koraiensis*.

a. 相对湿度(%) relative humidity; b. 温度(°C) temperature; c. 风速(m/s) wind speed

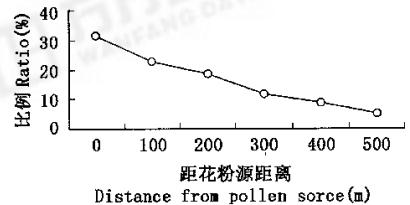


图4 距花粉源不同距离采集到的红松花粉比例
Fig. 4 Collecting pollen proportion of Korean pine in different distance from pollen source

到地面。

针叶树的交配系统有两个独特的特征,一是自花不稔系统,二是贮粉室的存在。自花不稔系统显示出某些有意义的方面。针叶树自花不育是由于自花受精后胚凋萎(Embryo collapse)。也就是说,自花受精是顺利进行的,但是其后胚致死等位基因引起胚凋萎。花粉在贮粉室前面被传粉液滴(一种粘液)捕捉住,一旦液体由于蒸发或其它作用而消失,花粉便随之落入贮粉室中。贮粉室的容量是有限的。自花受精的比例取决于树木的花粉供应量、花粉密度、贮粉室的容量、雌雄球花的相对位置、同一株树上雌雄球花开花时间的差别(这方面微小的差别就足以大幅度降低自花受精率)等自身因素以及种群密度、天气状况等环境因素^[4]。这些机制对红松同样有效。

种群间基因的流动对于种群梯度变异和不连续变异十分重要,同时,基因流动是种群遗传系统的一个组成部分,对种群的最适应有很大影响。基因流动包括种子和花粉的传播等两种形式。大量花粉在正常条件(足够的风速和湍流)下能够移动到很远的距离,而且花粉在大气中长时间地保持着生活力。红松传粉期盛行西南风,从而可导致花粉的“定向搬运”。因此,在不利年份和生境较差时,花粉的远距离散布会在一定程度上促进不同地理种群间基因的交流。

5 结论

- (1)红松天然种群有许多适应风媒传粉的生物学特点,其传粉物候期选择十分有利。
- (2)风媒传粉是最不经济的传粉方式,在从花药中散发出来到进入贮粉室的过程中,大量花粉被环境筛选掉。
- (3)花粉密度在不同高度层次上有一定差异,授粉有效高度(25m 左右)上花粉较充足。
- (4)在比较有利的条件下,红松花粉可以进行远距离传播,促进不同地理种群间基因的交流。不过其作用程度是微弱的。
- (5)花粉远距离传播与短距离传播的机理不同。远距离传播是以花粉云形式随气流升入高空,在一定的气象条件下降落;短距离传播则主要以抛物线形式在很短距离内落下。

参考文献

[1] 王国义,等. 红松种子园花粉密度的研究. 东北林业大学学报,1995,23(5):58~63.
[2] 张金淡,等. 现代花粉应用研究. 北京:科学出版社,1990.1~103.
[3] R. Bruce Knox. 张金淡译. 花粉与变态反应. 北京:科学出版社,1983. 27~58.
[4] K. Stern and L. Roche. 毛士奇,等译. 森林生态系统遗传学. 北京:中国林业出版社,1984. 65~69.

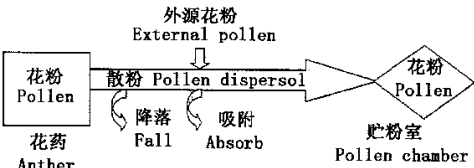


图 5 传粉过程中红松花粉损耗示意图
Fig. 5 Sketch map of pollen wasting in pollination