

短命植物甘新念珠芥 (*Neotorularia korolkovii*) 和宽翅菥蓝 (*Isatis violascens*) 的物候与性表达特征

马生军, 谭敦炎*

新疆农业大学林学院, 乌鲁木齐 830052)

摘要 甘新念珠芥 (*Neotorularia korolkovii*) 和宽翅菥蓝 (*Isatis violascens*) 是两种广泛分布于新疆准噶尔荒漠的十字花科早春短命植物。对其物候与性表达特征研究结果表明: (1) 二者种子均在 3 月下旬萌发, 5 月下旬和 6 月上旬果实完全成熟, 生活周期分别为 62d 和 71d, 其中营养生长期约占 1/3、生殖生长期约占 2/3。 (2) 花均为两性, 四强雄蕊, 单花开放时间较短, 长雄蕊的花药开裂早于短雄蕊, 但短雄蕊花药中的花粉数较长雄蕊的多。 (3) 长、短雄蕊花药中花粉可育率均达 90% 以上, 花粉活力的变化曲线基本相同, 柱头可授期分别为 9.0h 和 4.5h, 花粉寿命及柱头可授期均短于单花花期, 花粉活力最高的时期正是其柱头的最佳授粉期。柱头可授期与花粉活力及寿命在时间上的高度吻合, 增加了在不可预测环境中授粉的机会与效率, 从而保障生殖成功。 (4) 二者的 P/O (花粉/胚珠) 值分别为 108.07 ± 17.17 、 992.10 ± 272.16 , 属于自交繁育系统, 对其传粉过程、套袋实验及荧光显微观察的结果也证明它们主要以自花传粉的方式来进行交配。 (5) 两种植物从物候、花部性表达以及交配式样上均存在与其严酷荒漠环境相适应的特点, 是长期适应准噶尔荒漠特殊生态环境的结果, 对于保证繁殖成功并扩大种群具有重要的意义。

关键词 准噶尔荒漠; 短命植物; 十字花科; 物候; 开花式样; 性表达; 交配方式; 生态适应

文章编号 1000-0933 (2007)02-0486-11 **中图分类号** Q145, Q948 **文献标识码** A

Phenology and sex expression of Junggar desert ephemerals *Neotorularia korolkovii* and *Isatis violascens* (Brassicaceae)

MA Sheng-Jun, TAN Dun-Yan*

College of Forestry Sciences, Xinjiang Agricultural University, Urumqi 830052, China

Acta Ecologica Sinica, 2007, 27 (2): 0486 ~ 0496.

Abstract *Neotorularia korolkovii* and *Isatis violascens* (Brassicaceae) are early-spring ephemerals common in the Junggar Basin, Xinjiang. Phenology and sex expression of the two species are as follows. (1) Seed germination occurs in late March, fruits are fully mature in late May and early June, and lengths of the life cycles were 62d and 71d, respectively. In both species, vegetative growth accounted for one-third of the length of the life cycle and reproductive growth for two-thirds. (2) Flowers of both species are bisexual and tetradynamous. Difference in anther length of long and short stamen in *N. korolkovii* was not significant ($P > 0.05$), but filament length between long and short stamen was significant ($P < 0.01$). In *I. violascens*, differences in length of anther and filament between long and short stamen were significant ($P < 0.01$). (3)

基金项目 国家自然科学基金重大研究计划资助项目 (90302004); 国家 863 计划资助项目 (2004AA227110-2); 新疆高校科研计划资助项目 (XJEDU2004123)

收稿日期 2006-01-06; **修订日期** 2006-10-07

作者简介 马生军 (1977 ~), 男, 新疆人, 硕士, 主要从事荒漠植物生殖生态学研究. E-mail: xjmshj@sina.com

* **通讯作者** Corresponding author. E-mail: tandunyan@163.com

Foundation item This work was financially supported by Grant Project of the National Natural Science Foundation of China (No. 90302004), the National "863 Project" of China (No. 2004AA227110-2) and the Scientific Research Plan of Xinjiang Institutions of Higher Learning (No. 2004123)

Received date 2006-01-06; **Accepted date** 2006-10-07

Biography MA Sheng-Jun, Master, mainly engaged in desert plant reproductive ecology. E-mail: xjmshj@sina.com

Anthesis of individual flowers in the two species lasted 1—2d. The anther of the long stamen dehisced about 20min to 1.0h before the flower opened, while the anther of short stamen dehisced at anthesis. 4) Fertility rates of pollen were >90% in both species, but on a anther basis short stamen had more pollen grains than the long stamen. 5) Survivorship (viability) curves for pollen in long and short stamen were similar, and pollen viability was high at the beginning of anther dehiscence in both species. In *N. korolkovii*, pollen viability of long and short stamen at the beginning of anther dehiscence was 98% and 97%, respectively. Maximums lengths of pollen longevity for *N. korolkovii* was about 33.0h, and the optimal pollination phase was 0—9.0h after the shedding of pollen. However, in *I. violascens* pollen viability of long and short stamen was 99% and 98%, respectively, and their pollen longevity was about 7.0h. The optimal pollination phase for the species was 0—3.0h after the shedding of pollen. In *N. korolkovii* and *I. violascens*, optimal stigma receptivity was 0—3.0h and 0—2.0h after anthesis respectively. The period of anther dehiscence was highly correlated with the period of high pollen viability and with the period of high stigma receptivity. 6) P/O ratios of *N. korolkovii* and *I. violascens* were 108.07 ± 17.17 and 992.10 ± 272.16, respectively. There were no pollinators visitations during the flowering phase of either species, and self-pollen of both species was easily transferred by gravity to the stigma, where it germinated readily. Fruit-set in flowers of *N. korolkovii* and *I. violascens* without emasculation and with bagging was 80.00% and 79.43%, respectively, and fruit-set in naturally-pollinated plants was 84.26% and 82.51%, respectively. Based on these results, the breeding system of the both species is predominantly selfing. 7) Thus we can conclude that both species have special adaptive strategies in phenology, floral sex expression and mating pattern to the unpredictable Junggar desert environment and that these traits increase fitness of the populations.

Key Words Junggar desert ; ephemeral plants ; Brassicaceae ; phenology ; floral display ; sex expression ; mating pattern ; ecological adaptation

短命植物 (Ephemeral plant 或 Short-lived plant) 是指发育周期非常短,在春季或夏初的短时间里迅速完成生活周期的一类特殊生态类型的草本植物,是生活于温带干旱区的一大植物类群^[1,2]。在我国,短命植物主要分布于新疆北部 (尤其是准噶尔盆地) 的荒漠及毗邻的草原地带,是准噶尔荒漠中主要的草本植物片层,常常形成群聚而成为有别于我国其它荒漠的重要特征^[3]。在准噶尔荒漠中,每年早春 (4~5 月份) 沙尘暴的多发期,正是短命植物的旺盛生长、繁殖期,因此该类植物的存在及其所形成的片层或群聚,对于增加荒漠地区地表的粗糙度、防风固沙等方面具有重要的生态作用^[4]。

据报道,新疆有短命植物约 205 种,隶属于 27 科 97 个属,其中十字花科共有 31 个种,约占所有种数的 15%,是新疆早春短命植物区系中种类最多的科^[4]。该类植物主要分布在准噶尔盆地及伊犁谷地,喜生于海拔 400~500m 到 1000~1200m 的固定及半固定沙丘、沙地、山前平原及前山丘陵的各类荒漠及荒漠草原,常以优势种或伴生种存在,是该区域荒漠植物群落的重要组成部分^[5]。甘新念珠芥 (*Neotorularia korolkovii* (Rgl. et Schmalh) Hedge et J. Leonard) 和宽翅菥蓂 (*Isatis violascens* Bge.) 便是这些类群中的典型代表,它们广泛分布于准噶尔荒漠,并在生长发育节律、繁育及结实特点上形成了与其荒漠环境相适应的特性,在荒漠植物群落的形成及植被演替中具有重要的作用。目前,国内外有关十字花科植物繁殖生物学研究主要集中在开花物候^[6]、交配系统^[7]、传粉生物学^[8]、结实结籽特性^[9]等方面,但对该科短命植物繁育特性 (尤其是性表达特点) 的研究尚未见报道。为此,本文试图通过对这两种植物繁育系统的详细研究,重点探讨以下问题: (1) 两种植物的物候特征如何? (2) 两种植物的花部形态、开花式样及与性表达有关的繁育特征具有哪些特点? (3) 综合上述特点探讨两种植物的物候与性表达特点对准噶尔荒漠生态环境的适应对策。

1 材料和方法

1.1 材料和观测地点

供试材料甘新念珠芥和宽翅菥蓂均为十字花科 1 年生草本植物,分布于新疆北部的干旱荒漠地区,是典

型的短命植物。其生长期多在3月中旬到5月下旬或6月上旬,借助早春融雪和降水萌发、并快速生长完成其生活周期。观测点位于新疆农业大学实验农场短命植物资源圃的临时样地中。该地位于准噶尔盆地南缘的乌鲁木齐市西郊,地理坐标为北纬 $43^{\circ}48'$ 、东经 $87^{\circ}34'$,海拔850m,年均气温为 6.8°C ,平均降水量234mm,年蒸发量2219mm^[6]。实验地环境开阔,属于天山前山带冲击平原,土壤为细砾质灰棕荒漠土,属典型的荒漠气候。

2003年5月底~6月初,从距离观测点约3KM的蒿属荒漠上收集这2种植物的种子,并于2003年8月10日采用撒播的方式在实验地播种,整个生长过程模拟自然条件,不浇水、施肥。2004~2005年连续2a对其进行了观测。

1.2 观测方法

1.2.1 物候特征观察

参照宛敏渭和刘秀珍的方法^[1]。2005年,于苗期随机标记两种植物各30株,对其植株生长发育的各个时期进行详细的观察记录。

1.2.2 性表达特征观测

(1) 花部形态特征的观测 于盛花期随机取两种植物正在开放的花各30朵,在体式解剖镜下观察两种植物的花部形态特征,并直接测量花萼、花瓣、雌蕊群、雄蕊群等各部分的大小。

(2) 开花式样的观察 在开花前,随机取大小及生长势基本一致的两种植物各30株,并在各植株的相同部位上标记1个大小基本一致的花序,连续观察、记录各植株上花序的开放顺序、开花持续时间,各花序上花的开放顺序、每天的开花数、花序开放时间以及单花每天的开放、持续时间和长、短雄蕊花药的开裂时间。

(3) 花粉和胚珠比(P/O值)的测定 参照Cruden和McClain的方法^[2]。于花期在两种植物的不同植株上,随机取即将散粉的花各30朵,将其长、短雄蕊的花药分别压片,置Olympus BH-2型光学显微镜下分别统计其花粉数(N、n)、同时统计各花子房中的胚珠数,计算单花花粉数和花粉/胚珠值。单花花粉数 $= n \times 2 + N \times 4$; P/O值=单花花粉数/单花胚珠数。

(4) 花粉可育率的检测 参照陈家瑞的孢粉染色法^[3]。于盛花期随机取两种植物不同植株上正在开放的花各30朵,将其长、短雄蕊花药中的花粉分别置不同的载玻片上,每种涂片10张,用孔雀绿-酸性品红-桔红G(malachite green-arid fuchsin-orange G)染色液进行染色,压片置Olympus BH-2型光学显微镜下分别统计各视野中可育、败育花粉的数目,每压片上统计3个视野。可育花粉壁绿色,原生质红色,败育花粉无原生质,只有壁被染成绿色。花粉可育率=可育花粉数/观测花粉总数 $\times 100\%$ 。

(5) 花粉活力测定 参照Dafni的方法,用TTC(2,3,5-triphenyl tetrazolium chloride)法进行测定^[4]。于盛花期,在两种植物上采集一定数量即将散粉的花,从散粉起,对甘新念珠芥和宽翅菘蓝分别每隔1.5h和1.0h观察其花粉活力的动态变化。观察时,每次将来自30朵花长、短雄蕊的花粉分别置于不同的载玻片上,用TTC染液进行染色,在 40°C 的温箱中放置15~30min后,压片置Olympus BH-2型光学显微镜下观察。每压片统计2个视野。被染成红色和淡红色的为有活力花粉,无色的则为无活力的花粉。有活力花粉的比率=(红色花粉数+淡红色花粉数)/观察花粉总数 $\times 100\%$ 。

(6) 柱头可授性测定 参照Dafni的方法,用联苯胺-过氧化氢法进行测定^[4]。于盛花期,随机标记发育阶段基本一致的花,在开花后每隔1.0h取30朵花的柱头浸入含有联苯胺-过氧化氢的反应液(联苯胺:3%过氧化氢:水=4:11:22,体积比)中,随后制片置Olympus BH-2型光学显微镜下观察其柱头的可授性。若柱头具可授性则其周围的反应液呈现蓝色并有大量气泡出现。

1.2.3 交配方式的检测

为了判断这两种植物的交配方式,检测时进行相应如下处理。

(1) 套袋试验 由于两种植物花小,去雄困难。试验时,在生长势基本相同植株的相同部位上分别标记40个大小一致的花序,并将其分为两组进行如下处理:①对照 不去雄、不套袋、开放式传粉;②不去雄套袋:

不去雄,在开花前用羊皮纸袋套袋。分别统计其花数及结实情况。结实率 = 果实数/花数 × 100%。

①) 传粉媒介观察 在盛花期随机标记两种植物各 30 株,连续 7d 对其传粉媒介进行观察,结合套袋试验初步判断其交配方式类型。

②) 自花传粉的荧光显微观察 于开花前在两种植物不同植株上随机标记 10 朵未开放的花进行套袋,在盛花期取所标记已授粉的花,用 FAA 固定液进行固定,随后将其柱头取下,在 1mol/L 的 NaOH 溶液中放置 15min 后转放入 0.1% 的苯胺蓝溶液中染色 30min 以上,压片,置 Olympus BH-2 型荧光显微镜下观察其自花粉在柱头上的萌发及花粉管生长情况。

1.3 数据分析

利用 SPSS11.5 软件对上述有关数据进行分析与处理。花粉活力动态图用 Excel 软件绘制。

2 结果与分析

2.1 物候观察

两种植物 2005 年物候观察结果见表 1。

表 1 甘新念珠芥和宽翅菥蓂的物候特点 (2005 年)									
Table 1 Phenological characteristics of <i>N. korolkovii</i> and <i>I. violascens</i> (2005)									
种名 Species	萌动 Germination	展叶 Seedling	现蕾 Flower bud appearing	始花 First flower appearing	盛花 Full blooming	末花 Flowering termination	初果 First fruit appearing	果熟 Fruit maturing	生活周期 (d) Life cycle
甘新念珠芥 <i>N. korolkovii</i>	26/3 26 Mar.	2/4 2 Apr.	11/4 11 Apr.	22/4 22 Apr.	28/4 28 Apr.	11/5 11 May	1/5 1 May	26/5 26 May	62
宽翅菥蓂 <i>I. violascens</i>	25/3 25 Mar.	3/4 3 Apr.	18/4 18 Apr.	29/4 29 Apr.	2/5 2 May	17/5 17 May	6/5 6 May	3/6 3 Jun.	71

从表 1 可看出,甘新念珠芥和宽翅菥蓂的物候特征具有如下特点: (一) 种子萌发时间早,均在 3 月下旬开始萌发。 (二) 生活周期短,分别在 5 月下旬和 6 月上旬果实完全成熟,生活周期为 62d 和 71d。 (三) 从各物候期出现的时间并结合实验地的观察结果分析,两种植物的生长发育可划分为 3 个阶段。①完全营养生长期,从种子萌发到现蕾,甘新念珠芥为 17d,宽翅菥蓂为 25d,②营养与生殖生长并存期,从现蕾到盛花期,此阶段持续时间较短,甘新念珠芥为 17d,宽翅菥蓂仅为 15d ;③完全生殖生长期,从盛花期到果实完全成熟,此阶段持续时间相对较长,两种植物分别为 29d 和 33d。从这 3 个阶段可以看出,在整个生活周期中,两种植物的完全营养生长期均较短,约占整个生活周期的 1/3。在这段时间内,两种植物快速地完成从营养生长向生殖生长的转化而进入营养与生殖生长并存期,因此,从物候特征看,两种植物的生殖生长期约占其生活史的 2/3 以上。

2.2 性表达特征

2.2.1 花部形态特征

(一) 甘新念珠芥 甘新念珠芥的花序开花前为圆锥状,花时伞房状,果时伸长成总状,花序轴长 2 ~ 18cm,每花序有花 4 ~ 35 朵。花两性,萼片长圆形,长 3.12 ~ 3.60mm,宽 0.97 ~ 1.19mm,内轮基部略成囊状;花冠十字形,花瓣倒卵形,长 4.73 ~ 6.01mm,宽 0.94 ~ 1.20mm,顶端微缺,初花时花瓣基部为粉红色,随后变为白色,干后土黄色。四强雄蕊,花丝细,花药淡绿色,为背着药,花药纵裂。其中短雄蕊花药长 0.75 ~ 1.05mm,宽 0.28 ~ 0.40mm,花丝长 2.71 ~ 3.15mm,宽 0.18 ~ 0.24mm ;长雄蕊花药长 0.79 ~ 1.01mm,宽 0.27 ~ 0.35mm,花丝长 3.10 ~ 3.70mm,宽 0.18 ~ 0.26mm,两两结合较为紧密,但并未联合。子房上位,长 2.81 ~ 3.93mm,宽 0.64 ~ 0.84mm,侧膜胎座,2 心皮组成 2 室,成棍棒状;花柱极短近无,柱头 二裂,长 0.64 ~ 0.90mm,宽 0.51 ~ 0.73mm。该种植物上述花部数量特征的统计结果见表 2。

根据表 2 对甘新念珠芥长、短雄蕊的方差分析表明 :其花药长度差异不显著 ($F = 0.000, df = 1, p > 0.05$), 宽度存在显著差异 ($F = 4.774, df = 1, p < 0.05$) ;长、短雄蕊的花丝长度存在极显著差异 ($F =$

40.254, $df=1$, $p<0.01$), 宽度差异不显著 ($F=0.281$, $df=1$, $p>0.05$)。

♂) 宽翅菰蓝 宽翅菰蓝总状花序顶生或腋生成圆锥状, 疏生, 结果时伸长, 每花序有花 5~30 朵。花两性, 萼片长圆状倒卵形, 长 2.14~2.46mm, 宽 1.00~1.14mm, 有宽的膜质边缘 花冠十字形, 花瓣长圆状倒披针形, 长 3.14~3.56mm, 宽 1.07~1.35mm, 初花时为淡黄色, 随后花瓣发白并萎蔫。四强雄蕊, 花药淡绿色, 卵状, 为个字着药, 纵裂。其中短雄蕊花药长 0.48~0.72mm, 宽 0.28~0.40mm, 花丝长 1.68~2.04mm, 宽 0.24~0.40mm ;长雄蕊花药长 0.40~0.54mm, 宽 0.30~0.40mm, 花丝长 2.05~2.35mm, 宽 0.32~0.42mm。子房上位, 长 2.24~2.82mm, 宽 1.08~1.26mm, 基生胎座, 1 室, 具 2 枚倒生胚珠, 其中一枚早期败育, 子房中部明显宽于上部和下部 ;几无花柱, 柱头近二裂呈鸡冠状, 长 0.91~1.09mm, 宽 0.29~0.43mm。该种植物上述花部数量特征的统计结果见表 3。

表 2 甘新念珠芥花部数量特征的统计分析
Table 2 Floral quantity characteristics of *N. korolkovii*

项目 Item	花萼 Sepal	花瓣 Petal	雄蕊 Stamen				雌蕊 Pistil	
			花药 Anther		花丝 Filament		子房 Ovary	柱头 Stigma
			短雄蕊	长雄蕊	短雄蕊	长雄蕊		
			Short stamen	Long stamen	Short stamen	Long stamen		
长 Length (mm)	3.36 ± 0.24	5.37 ± 0.64	0.90 ± 0.15	0.90 ± 0.11	2.93 ± 0.22	3.40 ± 0.30	3.37 ± 0.56	0.77 ± 0.13
宽 Width (mm)	1.08 ± 0.11	1.07 ± 0.13	0.34 ± 0.06	0.31 ± 0.04	0.21 ± 0.03	0.22 ± 0.04	0.74 ± 0.10	0.62 ± 0.11
df	—	—	1 ()	—	1 ()	—	—	—
F	—	—	0.000 (4.774 *)	—	40.254 ** (0.281)	—	—	—
p	—	—	1.000 (0.035)	—	0.000 (0.643)	—	—	—

() 为宽度 ; * 表示变量间在 0.05 的水平上存在差异 ; * * 表示变量间在 0.01 的水平上存在差异 ; () means width ; * Significantly different at the 0.05 level ; * * Significantly different at the 0.01 level ; n = 30

表 3 宽翅菰蓝花部数量特征的统计分析
Table 3 Floral quantity characteristics of *I. violascens*

项目 Item	花萼 Sepal	花瓣 Petal	雄蕊 Stamen				雌蕊 Pistil	
			花药 Anther		花丝 Filament		子房 Ovary	柱头 Stigma
			短雄蕊	长雄蕊	短雄蕊	长雄蕊		
			Short stamen	Long stamen	Short stamen	Long stamen		
长 Length (mm)	2.30 ± 0.16	3.35 ± 0.21	0.60 ± 0.12	0.47 ± 0.07	1.86 ± 0.18	2.20 ± 0.15	2.53 ± 0.29	1.00 ± 0.09
宽 Width (mm)	1.07 ± 0.07	1.21 ± 0.14	0.34 ± 0.06	0.35 ± 0.05	0.32 ± 0.08	0.37 ± 0.05	1.17 ± 0.09	0.36 ± 0.07
df	—	—	1 ()	—	1 ()	—	—	—
F	—	—	17.125 ** (0.330)	—	68.270 ** (5.460 *)	—	—	—
p	—	—	0.000 (0.569)	—	0.000 (0.025)	—	—	—

() 为宽度 ; * 表示变量间在 0.05 的水平上存在差异 ; * * 表示变量间在 0.01 的水平上存在差异 ; () means width ; * Significantly different at the 0.05 level ; * * Significantly different at the 0.01 level ; n = 30

根据表 3 对宽翅菰蓝长、短雄蕊的方差分析表明 其花药长度差异极显著 ($F=17.125$, $df=1$, $p<0.01$) , 宽度差异不显著 ($F=0.330$, $df=1$, $p>0.05$) ;长、短雄蕊的花丝长度存在极显著差异 ($F=68.270$, $df=1$, $p<0.01$) , 宽度存在显著差异 ($F=5.460$, $df=1$, $p<0.05$)。

2.2.2 开花式样观察

两种植物在开花式样上均表现为 : () 植株顶端的花序最先开放, 随后为距顶端最近的一级分枝上的花序开放, 并依次向下。在整个开花期间, 花序轴边伸长、边开花, 随着侧枝的不断生长, 整个植株的花序变得较为疏松。 ♂) 花序上花的开放顺序是基部的花最先开放, 随后依次向上逐渐开放。 ♀) 单花开放时花瓣展开和花药开裂时间均与天气有关。长雄蕊花药开裂的时间均比短雄蕊的早。散粉开始时, 长雄蕊的花药高度与

柱头近等高,随着花的进一步开放,长雄蕊伸长至花药略高于雌蕊的柱头而短雄蕊与柱头近等高,在整个变化过程中,长、短雄蕊花药开裂的方向始终正对雌蕊的柱头。两者的不同之处是:甘新念珠芥植株上每天开7~9朵花,盛花期每花序每天开1~3朵花,单花花期约1.5~2d,在晴朗的天气内,花冠一般在早晨9:00~9:30展开,直到第2天18:00左右才闭合。若气温较低或阴雨天,开花时间推后,开花数量明显减少。长雄蕊的花药一般在开花前1.0h开始开裂散粉,短雄蕊的花药至开花时才开始开裂。而宽翅菥蓂植株每天开25~31朵花。盛花期每花序每天开1~3朵,单花花期约1~1.5d,在晴朗的天气内,花冠一般在8:00~8:30展开,17:00左右微微合拢,第2天继续开放约6.0h后萎蔫、脱落;气温较低或阴雨天,其开花时间明显推后,甚至不开放。长雄蕊花药一般在开花前20~30min开始散粉,而短雄蕊的花药至开花时才开始开裂。

两种植物花序上花的开放动态见图1。

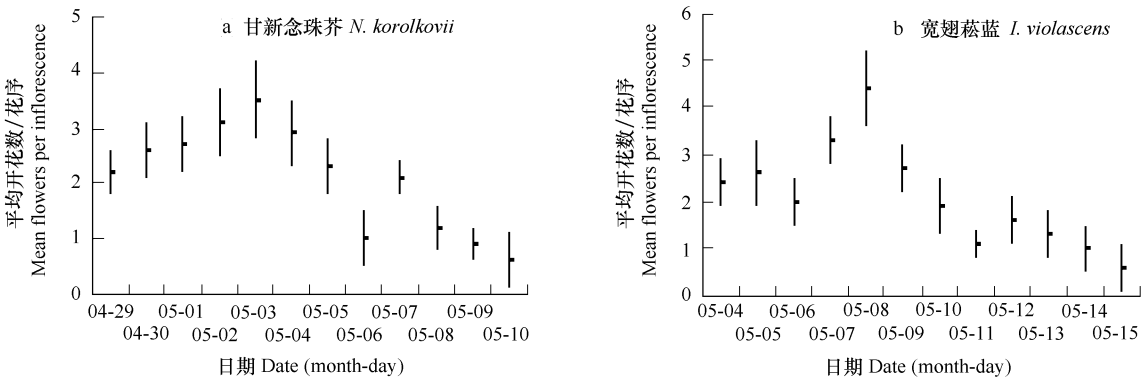


图1 两种植物花序上花的开放动态

Fig. 1 The flowering dynamics of inflorescence in two species

2.2.3 P/O 值及花粉可育率测定

两种植物 P/O 值及花粉可育率观测结果见表4。

表4 甘新念珠芥和宽翅菥蓂的 P/O 值及花粉可育率

Table 4 Pollen-ovule ratios and pollen fertility in *N. korolkovii* and *I. violascens*

种名 Species	花粉数/花药 Number of pollen grains/anther		花粉数/花 Number of pollen/flower	胚珠数/子房 Number of ovule/ovary	花粉/胚珠 P/O value	花粉可育率 (%) Fertility rate of pollen	
	短雄蕊 Short stamen	长雄蕊 Long stamen				短雄蕊 Short stamen	长雄蕊 Long stamen
甘新念珠芥 <i>N. korolkovii</i>	790.20 ± 98.92	531.50 ± 154.60	3706.40 ± 659.03	34.30 ± 2.58	108.07 ± 17.17	95.00 ± 4.00	95.00 ± 1.00
宽翅菥蓂 <i>I. violascens</i>	372.90 ± 106.94	309.60 ± 95.43	1984.20 ± 544.31	2.00 ± 0.00	992.10 ± 272.16	97.00 ± 2.00	96.00 ± 2.00
<i>df</i>	1 ()	—	—	—	—	1 (, 1)	—
<i>F</i>	19.865 ** (1.951)	—	—	—	—	0.034 (1.302)	—
<i>p</i>	0.000 (0.180)	—	—	—	—	0.856 (0.149)	—

() 为宽翅菥蓂; * * 表示变量间在 0.01 的水平上存在差异 () means *Isatis violascens* ; * * Significantly different at the 0.01 level *n* = 30

从表4可以看出,甘新念珠芥和宽翅菥蓂短雄蕊花药花粉数均多于长雄蕊花药花粉数,甘新念珠芥长、短雄蕊花药花粉数差异极显著 ($F = 19.865$, $df = 1$, $p < 0.01$),而宽翅菥蓂长、短雄蕊花药花粉数差异不显著 ($F = 1.951$, $df = 1$, $p > 0.05$)。两种植物长、短雄蕊花药中花粉可育率均很高,达到90%以上,且差异不显著。甘新念珠芥 $F = 0.034$, $df = 1$, $p > 0.05$;宽翅菥蓂 $F = 2.302$, $df = 1$, $p > 0.05$ 。

2.2.4 花粉活力与柱头可授性检测

(一) 花粉活力检测 两种植物长、短雄蕊花药花粉活力检测结果见图2。

从图2可以看出,甘新念珠芥和宽翅菥蓂长、短雄蕊花药中花粉活力变化曲线基本相同。刚散粉时两种

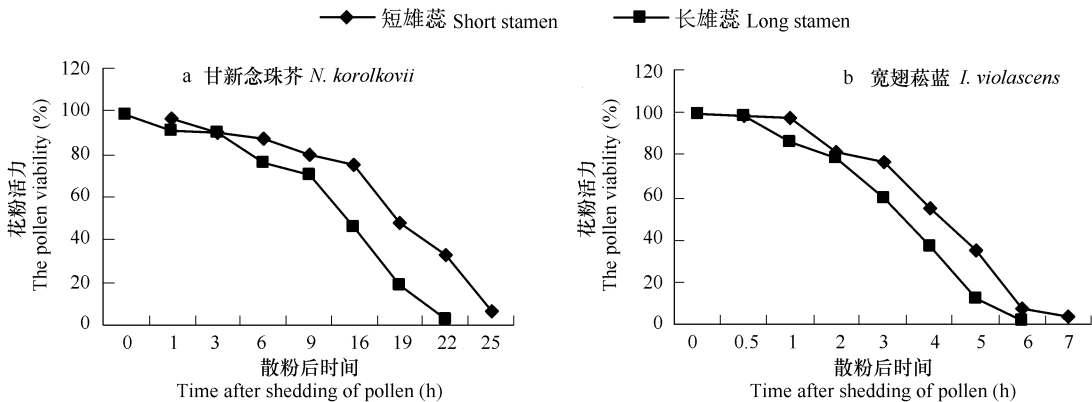


图2 两种植物花粉活力动态变化曲线

Fig. 2 Dynamic curve of pollen viability in two species

植物长、短雄蕊花药中花粉活力均很高,其中甘新念珠芥长、短雄蕊花药中花粉活力分别为 98% 和 97%,宽翅菥蓝的分别为 99% 和 98%。甘新念珠芥在散粉后 9.0h 内长、短雄蕊的花粉活力仍达 70% 以上,9.0h 后花粉活力快速下降,至 22.0h 时分别下降到 3% 和 7%,可见该种植物的花粉寿命为 33.0h 左右,其最佳传粉时间在开始散粉后 9.0h 以内。宽翅菥蓝散粉后 3.0h 时,长、短雄蕊花药中的花粉活力仍在 85% 以上,3.0h 后花粉活力快速下降,至 7.0h 时分别下降到 2% 和 4%,可见该种植物花粉寿命约为 7.0h,其最佳传粉时间在开始散粉后 3.0h 以内。

ℓ) 柱头可授性检测 两种植物柱头可授性的检测结果见表 5。

从表 5 可以看出,甘新念珠芥的柱头可授性表现为 开花后 3.0h 内具较强的可授性,4.5h 时具有一定可授性,而 6.0h 和 7.5h 时部分柱头具可授性、部分失去可授性,9.0h 时全部失去可授性。宽翅菥蓝则表现为 开花后 2.0h 内具较强的可授性,3.0h 时部分具可授性、部分失去可授性,4.5h 时全部失去可授性。可见两种植物柱头的最佳可授期分别在 3.0h 和 2.0h 以内。

2.2.5 交配方式检测

(i) 传粉媒介的观察 经观察发现,在整个花期几乎未见昆虫拜访两种植物,即使偶尔有极少量昆虫出现,但均不作逗留,故可排除虫媒传粉的可能。

ℓ) 套袋试验 两种植物不同处理下结实率见表 6。

表 5 甘新念珠芥和宽翅菥蓝柱头可授性检测结果

Table 5 Test for stigma receptivity in *N. korolkovii* and *I. violascens*

开花后时间 Time after blooming	柱头可授性 Stigma receptivity	
	甘新念珠芥 <i>N. korolkovii</i>	宽翅菥蓝 <i>I. violascens</i>
0	++	++
1.0	++	++
2.0	++	++
3.0	++	+/-
4.5	+	-
6.0	+/-	/
7.5	+/-	/
9.0	-	/

+ + means stigma have high receptivity ; + means stigma have receptivity ; +/- means some stigma have receptivity, some haven't ; - means no stigma receptivity ; n = 30

表 6 甘新念珠芥和宽翅菥蓝不同处理下的结实率

种名 Species	标记花数 No. of flowers marked		结实数 No. of fruits		结实率 Fruit-set (%)	
	自然传粉 Natural pollination	不去雄套袋 No emasculation and bagging	自然传粉 Natural pollination	不去雄套袋 No emasculation and bagging	自然传粉 Natural pollination	不去雄套袋 No emasculation and bagging
甘新念珠芥 <i>N. korolkovii</i>	501	490	424	392	84.62	80.00
宽翅菥蓝 <i>I. violascens</i>	281	287	232	228	82.51	79.43

从表 6 可见,在不去雄套袋与自然传粉条件下,两种植物均能结实。其中甘新念珠芥和宽翅菥蓝在不去雄套袋条件下的结实率分别为 80.00% 和 79.43%,在自然状态下分别为 84.26% 和 82.51%,不去雄套袋条件下的结实率略低于自然状态下的,说明两种植物主要以自花传粉为主。

④) 荧光显微镜观察 结果显示,甘新念珠芥和宽翅菥蓝的自花粉落在柱头上后,均可见到花粉萌发及花粉管生长,说明它们均自交亲合。

从两种植物的单花开放式样以及上述 3 种处理的观察结果可以看出,其长雄蕊的花药均在开花前开裂并散粉、在整个花期未见传粉昆虫访花、自花粉能在其柱头上正常萌发、不去雄套袋条件下结实率较高,这些特征均表明它们主要以自花传粉的方式来进行交配,但在自然状态下的结实率略高于不去雄套袋条件下的,是否意味着其存在风媒传粉的特性还有待进一步证实。

3 讨论

3.1 物候特征及其对环境的适应

物候是指植物为了适应气候条件的节律性变化而形成的与此相应的植物发育节律^[5],代表了其在生理上和形态上对周围资源环境利用的一种适应^[6]。不同的物候事件对应着不同的生物和(或)非生物环境条件^[7]。就荒漠植物而言,Pías 和 Guitián 曾报道,在西西伯利亚至地中海区域大多数植物的生殖活动都倾向于春季,因为春季充足的水分和适宜的温度为其生殖成功提供了有利的条件^[8]。而在美国西南部莫哈韦沙漠中,其冬性 1 年生植物和绝大多数多年生草本植物只在秋季到来年春季这一时间段生长^[9]。在阿曼北部砾石质沙漠中,其 1 年生和多年生植物的生长和生殖起始及持续时间跟当地的降雨时间和降雨量的多少有关^[10]。在准噶尔荒漠中,蒋瑞芬等^[10]、王焱^[11]、姚红和谭敦炎^[12]通过对 30 多种早春短命及类短命植物的物候观测发现,这些植物均表现出萌动早、营养生长期短、繁殖生长期长(约占整个生活周期的 2/3)、生活周期短等特点,且其萌发数量与整齐度、生物量积累等均与该地区冬季与早春的降水密切相关,水分是制约该类植物生长的重要生态因子之一。

本文所研究的甘新念珠芥和宽翅菥蓝广泛分布于我国准噶尔荒漠,该区域的生境特点是:冬、春季(2 月至翌年 5 月)降水多(占全年有效降水的 45%),夏季干热,年降水量在 100 ~ 200mm,自然环境极为严酷^[1, 21]。从物候节律及结实特点看,上述两种植物均在 3 月下旬开始萌发,5 月下旬至 6 月上旬果实成熟,生活周期分别为 62d 和 71d(表 1),自然结实率分别达 84.26% 和 82.51%(表 6)。在整个生活周期中,两种植物的完全营养生长期分别为 17d 和 25d,约占生活周期的 1/3,生殖生长期约占其生活史的 2/3。上述结果不仅与 Pías 和 Guitián^[8]、Beatley^[9] 及王焱^[11] 的观点基本一致,而且还验证了 King 和 Roughgarden 有关 1 年生植物繁殖产量的分配模型^[13]。在准噶尔荒漠中,充足的冬、春季降水及早春适宜的温度为该类植物的生长发育创造了十分有利的条件,在此条件下,这两种植物的种子快速萌发,在经过短暂的营养生长后,迅速转入营养与生殖生长并存期及生殖生长期,并在 6 月上旬干热气候来临前完成生活史,说明其通过营养生长与生殖生长的快速转化,实现最大的繁殖产量^[13],以逃避准噶尔荒漠夏季干热气候对其种子萌发、生长发育及繁殖所带来得高死亡风险,最终达到生殖成功。因此,这两种植物属于典型的避旱型早春短命植物。

3.2 与性表达有关的形态性状及其对环境的适应

花性表达主要与花的一些重要性状有关^[4],而这些性状可能受到生境条件与植物自身生理状况的强烈影响^[15]。十字花科作为被子植物中种类较多、分布较为广泛的科,但迄今为止,国内外对其性表达特性的研究相对较少。从已有的报道看,虽然该科植物在花部结构上变异很少,但在其形态性状上则表现出多样化的特点,如从性系统看,该科绝大部分种类的花为两性,但在 *Lepidium sisymbrioides*、*Cardamine pratensis*、*Hirschfeldia incana* 和 *Cheesemannia wallii* 4 个种中却为单性^[16]。从雄蕊数目看,*Lepidium* 属中有 1/8 的种其雄蕊数目为 4 枚,有 1/2 的种仅有 2 枚雄蕊,且有 1/4 的种缺少花瓣,另有很多种花瓣发育不全^[17]。在 *Brassica rapa* 中,不同位置的花药其功能也不尽相同^[18]。从性表达性状与环境因子的关系看,其开花时间、花瓣颜色、花蜜的产生等与性表达有关的形态性状不仅直接影响其性表达,而且与其环境条件的变化密切相关^[19 ~ 32]。

本文所研究的甘新念珠芥和宽翅菥蓝的花均为两性,四强雄蕊。从花部性状看,前者长、短雄蕊的花药长度差异不显著,花丝长度却存在极显著差异(表2);而后的花药长度与花丝长度均存在极显著差异(表3)。从开花式样看,二者在开花顺序及单花开放式样等方面基本相似,其共同的特点是:单花开放时间均较短,且花瓣展开和花药开裂时间均与天气有关;长、短雄蕊花药的开裂均不同步,花粉活力的变化曲线基本相同(图2),柱头可授期分别为9.0h和4.5h(表5),花粉寿命及柱头可授期均短于其单花花期,且花粉活力最高的时期正是其柱头的最佳授粉期。这些特征均是与准噶尔荒漠特殊的环境条件相适应的。在准噶尔荒漠中,早春的低温、风大、植物传粉媒介缺乏等环境条件对植物的开花、结实极为不利,因此,这两种植物在性表达上所表现出的单花期短,避免了不利环境对其开花过程的影响;长、短雄蕊花药的不同期开裂,在时空上相对延长了有活力花粉在柱头上的存留时间,有足够的花粉来进行有效传粉,将传粉过程中的风险在时间上进行了分散,而且将资源分次利用,也相对节省了雄性生殖资源的投入。柱头可授期与花粉活力及寿命在时间上的高度同步性等特性,保证了在柱头最佳可授期进行授粉,增加了在严酷环境中的传粉机会。较高的花粉育性(表4)则保证了其传粉效率,从而促进有性生殖的成功。

3.3 交配方式及其对环境的适应

交配系统是生物有机体通过有性繁殖将基因从一代传递到下一代的式样,包括控制配子结合以形成合子的所有属性^[3]。在两性花植物中,P/O值可以用来反映其交配式样^[4]。Pías和Gutián^[8]、Cruden^[4]、Preston^[5]、Boaz等^[6]、Cresswell等^[1]、Eschmann-Grupe等^[1]、Erbar和Langlotz等^[7]对十字花科172种植物的P/O值及其交配式样的观测表明,在所研究的类群中,异体受精类群的P/O值较自体受精的高,典型异体受精的植物P/O值大于3500,而自体受精的植物P/O值小于1000。该科的交配方式有自交^[1, 38]、异交^[5, 28, 39]及混合式交配^[40]3种。这些交配方式除了受其自身的遗传物质控制外,还与其环境条件密切相关。如:*Capsella bursa-pastoris*是一种部分自花传粉、自体受精的植物,其自交式样受环境温度、湿度及光照等因素的制约,在4~10℃的低温条件下,以自花传粉为主,当温度>15℃时,多云和降雨的天气导致其几乎完全自花传粉,而干燥晴朗的天气则倾向于异交^[8]。*Alliaria petiolata*是一种兼性异交植物,在通常情况下是异花传粉,但在缺乏传粉昆虫的情况下进行自花传粉^[9]。*Brassica napus*主要以自花传粉为主,但有1/3的植株异花传粉,其异交率在很大程度上受其环境条件的影响^[40]。

甘新念珠芥和宽翅菥蓝的P/O值分别为 108.07 ± 17.17 和 992.10 ± 272.16 (表4),均小于1000,按照Preston对66种十字花科植物的P/O值与繁育系统的关系的划分标准,它们应属于自花传粉类型^[5]。对其开花期传粉媒介、花粉萌发的荧光显微观察及开放式传粉与自花传粉结实情况(表6)的观察结果进一步表明,这两种植物的交配式样应属于自交。植物的自交被认为是一种安全、经济而有效的繁育系统^[4, 41],它通常发生在那些具短的生活史以及受传粉者限制的植物中^[2, 43],与某些生态因子(如干扰、不利及不可预测的生境)密切相关^[5, 44]。上述两种植物所进行的自花传粉方式不仅与其短的生活周期有关,而且与其生长环境存在着密切的联系。准噶尔荒漠早春低温、多风等不可预测的环境条件,对植物的开花过程及传粉媒介的活动具有十分不利的影响,这两种植物生长在此恶劣的环境中,其开花、传粉过程必须面临着因传粉昆虫缺乏而导致繁殖失败的风险,在漫长的进化过程中,它们均通过自花传粉来避免在异交过程中可能出现的不利影响,提高其传粉效率,从而达到繁殖成功。因此,这两种植物的自花传粉式样可能是其在与荒漠环境的长期适应与进化过程中形成的。

References:

- [1] Zhang L Y. A preliminary study on the short-lived plant of Mosowan district of Xinjiang. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica*, 1985, 9: 213—221.
- [2] Huang P Y. Excused irrigation vegetation and its restoration in desert. Beijing: Science Press, 2002. 38, 80—81.
- [3] Wang X Q, Jiang J, Lei J Q, *et al.* The distribution of ephemeral vegetation on the longitudinal dune surface and its stabilization significance in the Gurbantungut Desert. *Acta Geographica Sinica*, 2003, 58 (4): 598—605.

- [4] Mao Z M, Feng H L. The research of ephemeral flora in Xinjiang. The Research Corpus of Xinjiang Botany. Beijing :Science Press, 1991. 93 — 101.
- [5] Mao Z M, Zhang D M. The conspectus of ephemeral flora in northern Xinjiang. Arid Zone Research, 1994, 11 (1) :1 — 26.
- [6] Gomez J M. Phenotypic selection on flowering synchrony in a high mountain plant, *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). Journal of Ecology, 1993, 81 :605 — 613.
- [7] Eschmann-Grupe G, Neuffer B, Hurka H. Extent and structure of genetic variation in two colonizing *Diplotaxis* species (Brassicaceae) with contrasting breeding systems. Plant Systematics and Evolution, 2004, 244 :31 — 43.
- [8] Cresswell J E, Davies T W, Patrick M A, et al. Aerodynamics of wind pollination in a zoophilous flower, *Brassica napus*. Functional Ecology, 2004, 18 :861 — 866.
- [9] Gurusamy C. The pattern of seed formation in cauliflower (*Brassica oleracea* L. var. *botrytis*) with special reference to seed abortion. Canadian Journal of Botany, 1999, 77 :1189 — 1192.
- [10] Jiang R F, Song Z B, Qin M, et al. Preliminary study on the biological and ecological features of spring plants nearby Urumqi. Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica, 1992, 16 (4) :354 — 362.
- [11] Wan M W, Liu X Z. The observation methods of phenology in Chinese. Beijing :Science Press, 1979. 56 — 58.
- [12] Cruden R W, McClain A M. Pollination biology and breeding system of *Alliaria petiolata* (Brassicaceae). Bulletin of Torrey Botanical Club, 1996, 123 (4) :273 — 280.
- [13] Chen J R. Review on the staining methods of plant spore and its application. Botanical research. Beijing :Science Press, 1991. 5 :269 — 276.
- [14] Dafni A. Pollination ecology. New York :Oxford University Press, 1992. 59 — 89.
- [15] Xu Y Q, Lu P L, Y Q. Review and prospect in the researches of influence of climate change on plant phenology. Resource Science, 2004, 26 (1) :129 — 136.
- [16] Kemp P R, Gardetto P E. Photosynthetic pathway types of evergreen rosette plants of the Chihuahuan desert. Oecologia, 1982, 55 :149 — 156.
- [17] Estabrook G F, Winsor J A, Stephenson A G, et al. When are two phenological patterns different? Botanical Gazette, 1982, 143 :374 — 378.
- [18] Pías B, Guitián P. Flowering phenology and pollen-to-ovule ratio in coastal dune communities near Eurosiberian-Mediterranean border in NW Iberian peninsula. Flora, 2001, 196 :475 — 482.
- [19] Beatley J C. Phenological events and their environmental triggers in Mojave desert ecosystems. Ecology, 1974, 55 :856 — 863.
- [20] Ghazanfar S A. The phenology of desert plants :a 3-year study in a gravel desert wadi in northern Oman. Journal of Arid Environments, 1997, 35 :407 — 417.
- [21] Wang Y. Phenology observation of the early spring ephemeral and ephemeroïd plant in Xinjiang. Arid Zone Research, 1993, 10 (1) :34 — 39.
- [22] Yao H, Tan D Y. Size-dependent reproductive output and life-history strategy in four ephemeral species of *Trigonella* (Fabaceae). Acta Phytocologica Sinica, 2005, 29 (6) :954 — 960.
- [23] King D, Roughgarden J. Energy allocation patterns of the California grassland annuals *Plantago erecta* and *Clarkia rubicunda*. Ecology, 1983, 64 (1) :16 — 24.
- [24] He Y P, Liu J Q. A review on recent advances in the studies of plant breeding system. Acta Phytocologica Sinica, 2003, 27 (1) :151 — 163.
- [25] Willson M F. Plant reproductive ecology. New York :John Wiley and Sons, 1983. 80 — 85.
- [26] Endress P K. Evolution and floral diversity :the phylogenetic surroundings of *Arabidopsis* and *Antirrhinum*. International Journal of Plant Sciences, 1992, 153 (1) :106 — 122.
- [27] Bowman J L, Brüggemann H, Lee Jiyoung, et al. Evolutionary changes in floral structure within *Lepidium* L. (Brassicaceae). International Journal of Plant Sciences, 1999, 160 (1) :917 — 929.
- [28] Kudo G. Anther arrangement influences pollen deposition and removal in hermaphrodite flowers. Functional Ecology, 2003, 17 :349 — 355.
- [29] Horowitz A, Cohen Y. Ultraviolet reflectance characteristics in flowers of crucifers. American Journal of Botany, 1972, 59 :709 — 713.
- [30] Vaughan J G, Macleod A J, Jones B M G. The biology and chemistry of the Cruciferae. London :Academic Press, 1976. 172 — 187.
- [31] Stanton M L, Snow A A, Handel S N. Floral evolution :attractiveness to pollinators increases male fitness. Science, 1986, 232 :1625 — 1627.
- [32] Demchik S M, Day T A. Effect of enhanced UV-B radiation on pollen quantity, quality, and seed yield in *Brassica rapa* (Brassicaceae). American Journal of Botany, 1996, 83 (5) :573 — 579.
- [33] Barrett S C H, Eckert C G. Variation and evolution of mating systems in seed plants. In :Kawano, ed. Biological approaches and evolutionary trends in plants. Oxford :Academic Press, 1990. 229 — 254.
- [34] Cruden R W. Pollen-ovule ratios :a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. Evolution, 1977, 31 :32 — 46.
- [35] Preston R E. Pollen-ovule ratios in the Cruciferae. American Journal of Botany, 1986, 73 :1732 — 1740.
- [36] Boaz M, Plitmann U, Heyn C C. The ecogeographic distribution of breeding systems in the Cruciferae (Brassicaceae) of Israel. Israel Journal of

Botany, 1990, 39 :31 — 42.

【7】 Erbar C, Langlotz M. Pollen to ovule ratios :standard or variation — a compilation. Botanische Jahrbücher für Systematik, 2005, 126 () :71 — 132.

【8】 Hurka H, Krauss R, The flowering behaviour of *Capsella bursa-pastoris* (Brassicaceae). Plant Systematics and Evolution, 1976, 125 :87 — 95.

【9】 Gómez J M, Zamora R. Wind pollination in high-mountain populations of *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). American Journal of Botany, 1996, 83 () :580 — 585.

【0】 Becker H C, Damgaard C, Karlsson B. Environmental variation for outcrossing rate in rapeseed (*Brassica napus*). Theoretical and Applied Genetics, 1992, 84 :303 — 306.

【1】 Schoen D J. Male reproductive effort and breeding system in an hermaphroditic plant. Oecologia, 1982, 53 :255 — 257.

【2】 Bawa K S. Breeding systems of three species a low land tropical community. Evolution, 1974, 28 :85 — 92.

【3】 Wyatt R. Pollinator-plant interactions and the evolution of breeding systems. In :Real L, ed. Pollination Biology. New York :Academic Press, 1983. 51 — 95.

【4】 Stebbins G L. Self-fertilization and population variation in higher plants. American Naturalist, 1957, 91 :337 — 354.

参考文献：

【1】 张立运. 新疆莫索湾地区短命植物的初步研究. 植物生态学与地植物学丛刊, 1985, 9 :213 ~ 221.

【2】 黄培祐. 干旱区免灌植被及其恢复. 北京 :高等教育出版社, 2002. 38, 80 ~ 81.

【3】 王雪芹, 蒋进, 雷加强, 等. 古尔班通古特沙漠短命植物分布及其沙面稳定意义. 地理学报, 2003, 58 (4) :598 ~ 605.

【4】 毛祖美, 冯惠兰. 新疆短命植物区系的研究. 新疆植物学研究文集. 北京 :科学出版社, 1991. 93 ~ 101.

【5】 毛祖美, 张佃民. 新疆北部早春短命植物区系纲要. 干旱区研究, 1994, 11 (1) :1 ~ 26.

【0】 蒋瑞芬, 宋振博, 秦明, 等. 乌鲁木齐附近早春植物生物学和生态学特性的初探. 植物生态学与地植物学学报, 1992, 16 (4) :354 ~ 362.

【1】 宛敏渭, 刘秀珍. 中国物候观测方法. 北京 :科学出版社, 1979. 56 ~ 58.

【3】 陈家瑞. 植物孢粉染色技术综述及其应用. 植物学集刊. 北京 :科学出版社, 1991. 5 :269 ~ 276.

【5】 徐雨晴, 陆佩玲, 于强. 气候变化对植物物候影响的研究进展. 资源科学, 2004, 26 () :129 ~ 136.

【1】 王烨. 新疆早春短命及类短命植物的物候观测. 干旱区研究, 1993, 10 (1) :34 ~ 39.

【2】 姚红, 谭敦炎. 胡卢巴属四种短命植物个体大小依赖的繁殖输出与生活史对策. 植物生态学报, 2005, 29 (6) :954 ~ 960.

【4】 何亚平, 刘健全. 植物繁育系统研究的最新进展和评述. 植物生态学报, 2003, 27 (1) :151 ~ 163.