不同授粉方式对日光温室番茄花粉管萌发、座果特性及果实质量的影响*

彭昱绮[1**] 马 鑫[2, 3] 刘海港[1] 李膨呈[4] 郭文秀[1]
张 波[5] 张 凯[2***] 于 毅[1***]

（1. 山东省农业科学院植物保护研究所，山东省农业有害生物绿色防控重点实验室，济南 250100；
2. 山东农业工程学院，淄博 255300；3. 山东省农业大学植物保护学院，泰安 271018；
4. 山东省农业科学院农作物种质资源研究所，济南 250100；5. 济南市浩岳生态园，济南 250102）

摘 要 **【目的】** 明确不同授粉方式对日光温室番茄柱头花粉管萌发、座果效果和果实质量指标的影响并揭示其内在联系。**【方法】** 以草莓番茄“久亿香”为试验材料，评价 4 种授粉方式的日光温室番茄柱头花粉管萌发、座果率和果实质量指标方面的差异。**【结果】** 授粉后 9、24 和 48 h 番茄柱头荧光亮度和花粉管数量均表现为地熊蜂 *Bombus terrestris* 授粉 > 振动授粉 > 激素喷花 > 自然授粉，各处理授粉后 48 h 番茄花粉管数均显著高于 24 和 9 h（$P < 0.05$），其中地熊蜂授粉后 48 h 番茄柱头花粉管数量高达 470.50 个/柱头，分别是振动授粉、激素喷花和自然授粉的 1.47、2.33 和 3.33 倍。地熊蜂授粉座果率与振动授粉和激素喷花相当且极显著高于自然授粉（$P < 0.001$）；地熊蜂授粉番茄的结籽量（234.70 粒/果）、单果重（134.35 g）、果实体积（123.69 cm^3/果）、果实横径（66.12 mm）和果浆重（34.70 g/果）均显著或极显著高于其他处理（$P < 0.05$, $P < 0.01$）；振动授粉在结籽量（198.30 粒/果）、单果重（118.07 g）、果实横径（63.53 mm）和果浆重（29.27 g/果）显著高于激素喷花和自然授粉（$P < 0.05$）。地熊蜂授粉的果实籽粒、单果重和果浆重分别是振动授粉、激素喷花和自然授粉的 1.18、2.66、3.61 倍，1.13、1.32、2.32 倍，及 1.19、1.85 和 2.52 倍。地熊蜂授粉、振动授粉和自然授粉的果实比重和果浆/果重比值极显著高于激素喷花（$P < 0.001$），而果重/籽粒比值则相反。**【结论】** 地熊蜂声震或人工模拟声震促使更多的番茄花药桶中花粉向上振到柱头上，柱头各部位密集分布花粉管，而自然授粉和激素喷花处理下番茄花柱头上花粉管密度稀疏且集中分布在柱头顶端；此外，番茄柱头上花粉管数量与果实籽粒量、单果重、果浆重呈极显著正相关，揭示了地熊蜂的声震授粉通过促进番茄花粉在柱头上高密度广泛分布和萌发提升果实产量与品质的内在机制。总之，地熊蜂授粉可作为日光温室番茄提质增效的优选授粉方式，为番茄的声震授粉提供了科学依据。

关键词 番茄；授粉方式；地熊蜂；花粉管；座果率；果实质量

Effects of different pollination methods on pollen tube germination, fruit setting characteristics, and fruit quality, of tomatoes in solar greenhouses

PENG Yu-Qi[1**] MA Xin[2, 3] LIU Hai-Gang[1] LI Peng-Cheng[4] GUO Wen-Xiu[1]
ZHANG Bo[5] ZHANG Kai[2***] YU Yi[1***]

(1. Shandong Key Laboratory for Green Prevention and Control of Agricultural Pests, Institute of Plant Protection, Shandong Academy of Agricultural Sciences, Jinan 250100, China; 2. Shandong Agriculture and Engineering University, Zibo 255300, China; 3. College of Plant Protection, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, China; 4. Institute of Crop Germplasm Resources, Shandong Academy of Agricultural Sciences, Jinan 250100, China; 5. Haoyue Ecological Park, Jinan 250102, China)

*资助项目 Supported project：国家中药材产业技术体系建设专项基金项目（CARS-21）

**第一作者 First author，E-mail：jinjin0987654321@163.com

***共同通讯作者 Co-corresponding authors，E-mail：kaise0907@126.com；robertyuyi@163.com

收稿日期 Received：2025-07-27；接受日期 Accepted：2025-10-04

Abstract **[Aim]** To clarify the effects of different pollination methods on pollination, pollen tube germination, fruit setting, and fruit quality indices, of tomatoes grown in solar greenhouses. **[Methods]** Using the strawberry-shaped "Jiuyixiang" tomato variety grown in solar greenhouses as the experimental crop, this study evaluated the effects of four different of pollination methods on pollination, pollen tube germination, fruit setting rate, and fruit quality indices. **[Results]** The fluorescent, brightness of the stigma, and the number of pollen tubes at 9, 24, and 48 h after pollination, could be ranked as follows: *Bombus terrestris* pollination > vibrational pollination > hormone spraying > natural pollination. The number of pollen tubes developed 48 h after pollination in each treatment was significantly higher than that after 24 and 9 h ($P < 0.05$). There were 470.50 pollen tubes per stigma 48 hours after pollination by *B. terrestris*, which was 1.47 times that after vibration pollination, 2.33 times that after hormone spraying, and 3.33 times that following natural pollination. Fruit setting rates achieved by the different pollination methods were comparable, but all were significantly higher than those achieved by natural pollination ($P < 0.001$). The number of seeds (234.70 seeds per fruit), single fruit weight (134.35 g per fruit), single fruit volume (123.69 cm^3 per fruit), fruit width (66.12 mm), and pulp weight (34.70 g per fruit), produced after *B. terrestris* pollination were significantly, or extremely significantly, higher than those produced after other pollination methods ($P < 0.05$, $P < 0.01$). The number of seeds produced by vibration pollination (198.30 seeds per fruit), single fruit weight (118.07 g per fruit), single fruit volume (109.67 cm^3per fruit), fruit width (63.53 mm), and pulp weight (29.27 g per fruit), were significantly higher than was achieved by hormone spraying or natural pollination ($P < 0.05$). The grain weight, single fruit weight and pulp weight of the fruits from flowers pollinated by *B. terrestris* were 1.18 times, 2.66 times, 3.61 times; 1.13 times, 1.32 times, 2.32 times and 1.19 times, 1.85 times and 2.52 times, higher, respectively, than those from plants pollinated by vibration, hormone spraying, or by natural pollination. The specific gravity of fruit, and the ratio of pulp to fruit weight of plants treated with hormone spray, were extremely significantly higher than those pollinated by the other three methods ($P < 0.001$), however, the reverse was the case for the ratio of fruit weight to seed number. **[Conclusion]** The sonication of pollen by *B. terrestris*, or artificial, simulated sonication, caused more pollen to rise upward from the anthers to the stigma and more pollen tubes to be densely distributed on all parts of the stigma. However, after natural pollination or hormone spraying, pollen tubes were sparse and concentrated at the top of the stigma. In addition, the number of pollen tubes on the stigma was significantly, and positively, correlated with seed quantity, single fruit weight and pulp weight, which suggests the internal mechanism by which sonication of *B. terrestris* causes high density and wide distribution of tomato pollen on the stigma, thereby improving germination to improve fruit yield and quality. In conclusion, pollination by *B. terrestris* was the best pollination method for improving the quality and yield of tomatoes in solar greenhouses.

Key words *Solanum lycopersicum*; pollination methods; *Bombus terrestris*; pollen tube; fruit setting rate; fruit quality

番茄 *Solanum lycopersicum* 起源于南美洲安第斯山脉的野生番茄，由中美洲墨西哥人的长期驯化与选育，再经欧洲人的传播和二次改良而来（Miller and Tanksley，1990；Spooner *et al.*，1993；Peralta *et al.*，2016；Daunay *et al.*，2007），万历年间番茄与向日葵种子同由西洋人传入中国，早期多作观赏。野生番茄经过漫长与蜂类的协同进化，形成了花柱头外漏、花药彼此分离并且主要依靠熊蜂等蜂类传粉的异花授粉植物，再经过人们长期的驯化和选育，丧失了番茄的自交不亲和性，已经转变为花药连结呈桶状、柱头内陷至花药桶中的自花授粉植物（Kondo *et al.*，2002a；Shang *et al.*，2021；Wu *et al.*，2024）。尽管如此，现在的栽培番茄品种仍然保留着需要熊蜂的声震或人工摸拟的声震来完成传粉的自然属性（Il Bi and Boztok，1994；魏民等，2004；Cooley and Vallejo-Marín，2021）。

番茄因其营养丰富，风味独特，价值高，在我国广泛栽培，现今产量已占世界总产的35.5%。山东是我国设施栽培番茄的主产区，栽培面积达 13 万余公顷，其产量占全国 27%以上（张嘉慧等，2023）。与露地栽培不同，设施栽培环境相对封闭，外界授粉昆虫很难进入温室内辅助授粉，这就形成了番茄座果率和产量大幅度下降的难题（曹丽丽和戴宇婷，2022），因此，自花授粉的番茄需要媒介传粉，授粉是

保证设施番茄产量和品质的关键技术（刘志刚等，2021）。

目前设施番茄多使用 2.4-D 激素喷花授粉，果实容易无籽空腔品质差，激素浓度过高会形成畸形果，过量的激素污染环境同时又影响人体健康，激素浓度过低又会造成授粉受精不良（张俊峰等，2017）。欧美国家设施番茄授粉多采用熊蜂授粉，我国于 20 世纪 90 年代从荷兰等国引进熊蜂，为温室番茄、草莓、甜椒、茄子等作物授粉（张也和张守志，2020），现在我国熊蜂繁育和授粉技术日臻成熟，在茄科类作物授粉的应用亦较为广泛。人工辅助授粉是通过振荡授粉器高频振动，促使番茄花粉振落花柱上为其授粉。熊蜂授粉和振荡器授粉均能显著提高番茄座果率、增加产量、改善品质，前人有诸多研究，例如李龙等（2022）认为在去雄后 1-2 d 采用摇粉授粉的方式可显著提高座果率与结籽量；尤春等（2020）则认为熊蜂授粉处理可显著降低畸形果率；孙艳军等（2017）、Zhang 等（2022）和 Shahini 等（2023）研究表明经熊蜂授粉处理的番茄产量、座果率、可溶性固形物含量、可溶性总糖含量等均显著提升，但针对不同授粉方式对番茄柱头花粉管萌发和果实质量的影响鲜有报道，本文就地熊蜂授粉、振荡授粉、激素喷花授粉和自然授粉 4 种授粉方式对番茄柱头上花粉管萌发、座果率及单果结籽数、果浆重、果实比重等果实质量进行了比较研究，以期为提高日光温室番茄授粉效能保障产量和品质提供科学依据。

1　材料与方法

1.1　试验材料

“久亿香”品种番茄种苗，购自山东伟丽种苗有限公司；地熊蜂 *Bombus terrestris*（每箱约 60 头）由衡水沃蜂生物科技有限公司提供；振动器选用俊辉机械厂生产的 SC-88 型振动器；喷花激素 2,4-D 钠盐，购自四川国光农化股份有限公司。

1.2　试验地概况

试验于 2023 年 3-5 月在山东省济南市章丘市郝亭山村浩岳生态园（36°41′8.0″N，117°32′31.5″E）2 个栽培管理条件一致的相邻日光温室中进行，试验期间日光温室的温度范围为 10-42 ℃，日均温度为 20.8 ℃，平均湿度为 64.31%。每个日光温室宽 12 m，长 110 m，番茄于 2022 年 9 月 22 日定植，高垄双行覆膜栽培，株行距为 35 cm× 40 cm，种植密度为 2 300 株/667 m^2，长势良好，株高约 1.0-1.2 m。土质为砂壤土，土肥水管理水平良好。

1.3　试验设计和方法

1.3.1　试验总体设计　本试验总面积 2 667 m^2，共 2 个日光温室，试验设 4 个处理，分别为地熊蜂授粉处理、振动授粉处理、激素喷花处理和自然授粉处理，每处理 4 次重复。为避免地熊蜂对其他授粉处理的干扰，地熊蜂授粉处理单独在 1 个日光温室进行，于 3 月 22 日在日光温室东西方向 1/3 处和 2/3 处各放置 1 箱地熊蜂，共计 2 箱地熊蜂。振动授粉处理、激素喷花处理和自然授粉处理在相邻日光温室进行。振动授粉处理在 9:00 时采用振动器振动番茄开花的花柄，停留约 3 s 即可模拟地熊蜂振动使花粉震落到柱头上完成授粉，操作时摆动杆避开花朵，以免造成伤害；激素喷花处理采用 1 500 倍液的 2,4-滴钠盐溶液对开放的花朵进行精准喷花处理；自然授粉处理则是在花序花未开始时用防虫网袋将整个花序包裹起来，防止昆虫等影响试验。每处理共标记 200 株番茄上 200 个花序，各处理间留有 5 垄番茄间隔。

1.3.2　试验内容和方法

1.3.2.1　授粉后不同时间番茄花柱头花粉萌发情况的观测　在振动授粉处理区分别于振动授粉后 1、3、6、9、24 和 48 h 各采集 20 朵番茄花朵，立即去除花瓣，将番茄花的花柱及子房样本迅速放入 FAA 固定液中进行固定。固定 5 d 以上且花柱近无色后开始进行制片。压片前使用去离子水将花柱及子房表面固定液洗涤干净，放入 1 mol/L 的 NaOH 溶液中，在恒温箱 60 ℃条件下软化 80 min。经蒸馏水冲洗 3 次后，用水溶性苯胺蓝染色 5 min 后，进行压片。使用徕卡 DM400 荧光显微镜紫外光滤波片下观察记录花

粉管萌发数量并拍照（马鑫等，2024）。

1.3.2.2 不同授粉方式番茄花柱头花粉萌发情况的观测 地熊蜂处理、激素喷花处理、振动处理和自然授粉处理授粉后 9、24 和 48 h 各采集 20 朵番茄花朵，立即去除花瓣番茄花的花柱及子房样本，迅速放入 FAA 固定液中固定，花柱及子房进行制片观察方法同 1.3.2.1 节。

1.3.2.3 不同授粉方式番茄座果率的调查方法 每处理选取番茄初花期花序均匀一致的主蔓 15 枝，随机选择 5 枝主蔓为 1 组，共分成 3 组，用计数器计数其上的花朵，统计各枝上的总花朵数。落花后 2 周再统计座果数，以果实纵径达 l cm 为座果成功，计算座果率。

座果率=座果数/总花朵数×100%。

1.3.2.4 不同授粉方式番茄果实质量指标测定方法 待番茄果实成熟时，地熊蜂处理、激素喷花处理、振动处理和自然授粉处理每处理取具有代表性的番茄果实 15 个，分别测定单果重、果实横径、果实体积、单果浆重和单果结籽量，并计算果实比重、果浆与果实重量比值和单果重与结籽量比值。

果实比重=单果重量/果实体积，

果浆与果实重量比值=单果浆重/单果重量，

单果重与结籽数量比值=单果重量/单果结籽数量。

1.4 数据分析

利用 SPSS 19.0 软件对数据进行方差分析，不同授粉方式番茄花粉柱头萌发情况、座果率、番茄果实比重、果浆/果重比值和果重/籽粒比值，采用 Duncan 氏新复极差法进行单因素分析；果实质量指标使用 Tukey 法进行单因素分析，结籽数与其他果实质量指标之间进行皮尔逊（Pearson）相关分析（Sig.2-tailed），所有图均由 Graph Pad Prism 9 软件绘制。

2 结果与分析

2.1 授粉后不同时间段番茄花粉柱头萌发情况比较

振动授粉处理后花粉管在花柱体内生长产生大量胼胝质，在荧光显微镜下发出蓝色荧光，授粉后 1 h 柱头上花粉管萌发荧光开始出现，此后随着授粉时间的延长，花粉管在柱头中的数量逐渐增加，荧光强度愈加强烈（图 1：A-F）；授粉后 9 h 观察到少数花粉管延伸至子房。

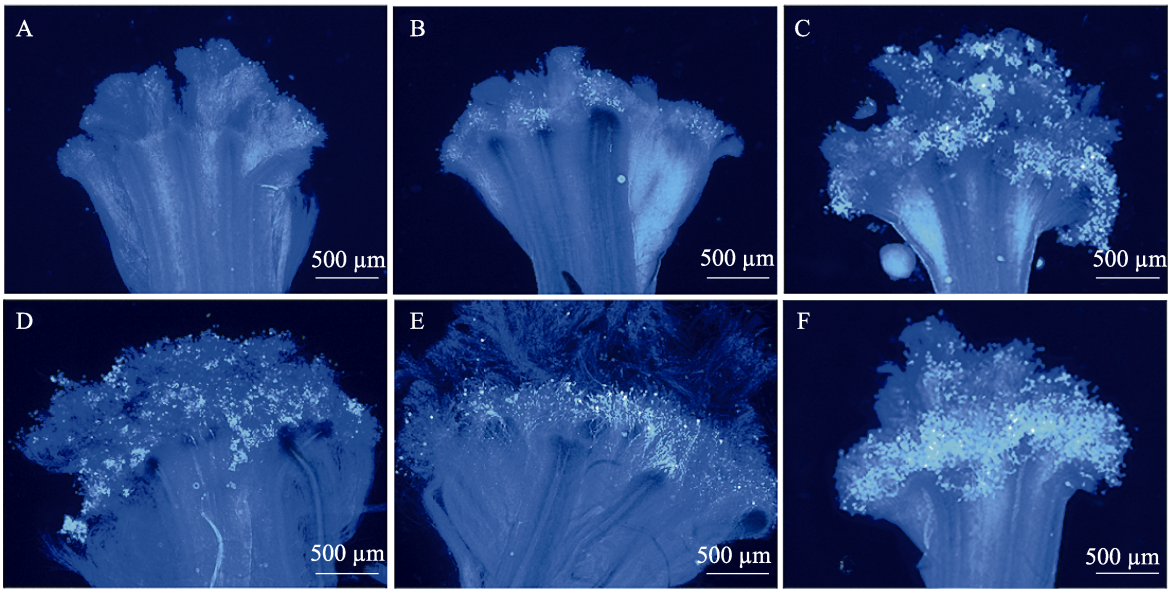


图 1 荧光显微镜下观察授粉后不同时间段日光温室番茄柱头上花粉管萌发情况

Fig. 1 The germination of pollen tubes on the tomato stigma in the greenhouse at different times after pollination was observed under a fluorescence microscope

A. 1 h; B. 3 h; C. 6 h; D. 9 h; E. 24 h; F. 48 h.

从花粉管数量上看，柱头上花粉管数量呈现出随着授粉后时间的延长而增加的趋势（图 2）。授粉后 1 h 柱头上仅见少量花粉管（10.05 个/柱头），3 和 6 h 时的花粉管数量逐步升高（53.5 和 108.75 个/柱头）；9 和 24 h 时，柱头上花粉管数量迅速增加，分别为 218.0 和 266.5 个/柱头，至 48 h 时花粉管萌发数量达到 319.0 个/柱头，各时段之间花粉管数量差异达到极显著性水平（$P < 0.001$）。

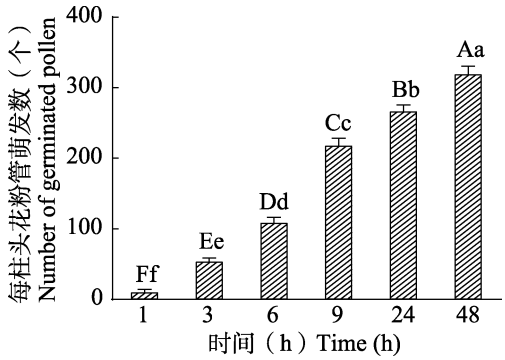


图 2　授粉后不同时间段日光温室番茄每柱头花粉管萌发数量

Fig. 2　Number of pollen germination per stigma in the greenhouse at different times after pollination

图中数据为平均值 ± 标准误，柱上不同小写字母表示番茄花粉管不同授粉时间之间差异显著（$P < 0.05$，Duncan 氏新复极差法检验），不同大写字母表示番茄花粉管不同授粉时间之间差异极显著（$P < 0.01$，Duncan 氏新复极差法检验）。

Data in the figure are presented as mean ± SE. Different lowercase letters above bars indicate significant difference ($P < 0.05$, Duncan's multiple range test) in tomato pollen tube development among different pollination times, while different uppercase letters indicate extremely significant difference ($P < 0.01$, Duncan's multiple range test) among different pollination times.

2.2　不同授粉方式番茄柱头上花粉管萌发情况比较

日光温室番茄 4 种授粉方式在 9、24 和 48 h 时段番茄柱头上的荧光亮度均呈现出随着授粉后时间的延长而增强的趋势，不同授粉方式之间荧光亮度表现为地熊蜂授粉 > 振动授粉 > 激素喷花 > 自然授粉（图 2，图 3：A1-C3），地熊蜂授粉和振动授粉的花粉管在柱头上分布广而密集，而自花授粉和激素授粉花粉管多集中在柱头顶端，密度稀少，覆盖范围有限。

4 种授粉方式在 9、24 和 48 h 时段番茄柱头上花粉管数量亦表现出随着授粉后时间的延长而增加的趋势，其中地熊峰授粉和振动授粉各时间段柱头花粉管数量差异达到极显著水平（$P < 0.001$），激素喷花和自然授粉 48 h 与 24 和 9 h 差异极显著（$P < 0.001$），而两者 24（P=0.154）和 9 h（P=0.071）之间差异不显著。同样，每一时段 4 种授粉方式柱头花粉管数量均存在极显著差异（$P < 0.001$）。

试验结果表明（图 4），地熊蜂授粉后 9、24 和 48 h 番茄每个柱头上花粉管数量分别为 263.0、326.0 和 470.5 个，依时段分别为振动授粉、激素喷花和自花授粉的 1.21、1.98、3.97 倍，1.22、2.05、3.20 倍和 1.47、2.33、3.33 倍。

2.3　不同授粉方式番茄座果率的比较

不同授粉方式的番茄座果率结果（表 1）显示：地熊蜂授粉组、激素喷花组和振动器组的座果率相当，且均大于 98%，均显著高于自然授粉组（$P < 0.001$）。

2.4　不同授粉方式番茄果实质量指标的比较

不同授粉方式番茄的单果结籽数、单果重、果实横径、果实体积和单果浆重结果（表 2），均表示出地熊蜂授粉 > 振动授粉 > 激素喷花 > 自然授粉的趋势，地熊蜂授粉的果实籽粒、单果重和果浆重分别是振动授粉、激素喷花和自然授粉的 1.18、2.66、3.61 倍；1.13、1.32、2.32 倍和 1.19 倍、1.85 倍、2.52 倍。地熊蜂授粉处理的单果重、果实横径、果实体积、单果浆重和结籽量指标均显著高于激素喷花和自然授粉（$P < 0.001$），振动授粉各项指标均极显著高于自然授粉（$P < 0.001$），其单果结籽数、单果重和单果浆重极显著高于激素喷花（$P < 0.001$），果实横径显著高于激素喷花（$P = 0.015$），但果实体积差异不显著（$P = 0.680$）；激素喷花除了结籽量指标显著高于自然授粉（$P = 0.039$）外，其余各项指标均极显著高于自然授粉（$P < 0.001$）。

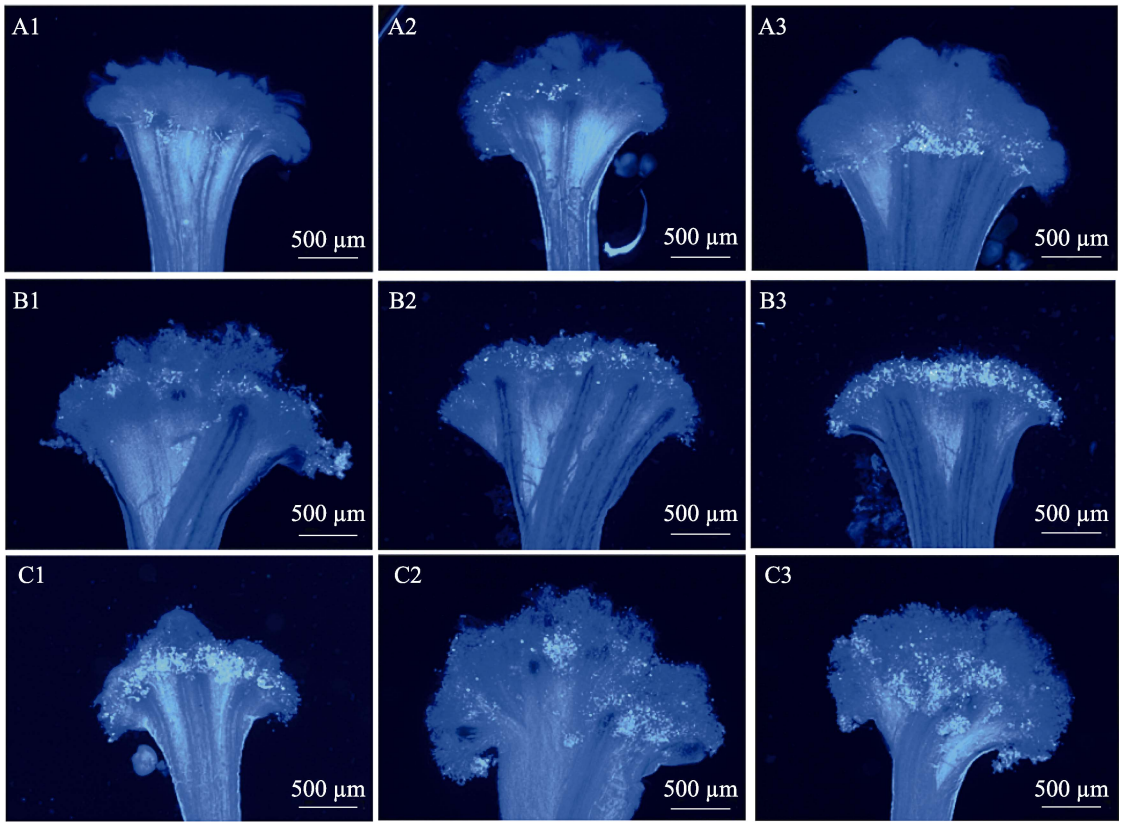


图 3　荧光显微镜下观察不同授粉方式日光温室番茄柱头上花粉管萌发情况

Fig. 3　The pollen tube germination at stigma of tomato in greenhouses with different pollination methods was observed under fluorescence microscope

A1. 自然授粉 9 h 花粉管萌发情况；A2. 自然授粉 24 h 花粉管萌发情况；A3. 自然授粉 48 h 花粉管萌发情况；B1. 激素喷花 9 h 花粉管萌发情况；B2. 激素喷花 24 h 花粉管萌发情况；B3. 激素喷花 48 h 花粉管萌发情况；C1. 地熊峰授粉 9 h 花粉管萌发情况；C2. 地熊蜂授粉 24 h 花粉管萌发情况；C3. 地熊蜂授粉 48 h 花粉管萌发情况。

A1-A3. Natural pollination at 9, 24 and 48 h, respectively; B1-B3. Hormone spraying on flowers at 9, 24 and 48 h, respectively; C1-C3. *Bombus terrestris* pollination at 9, 24 and 48 h, respectively.

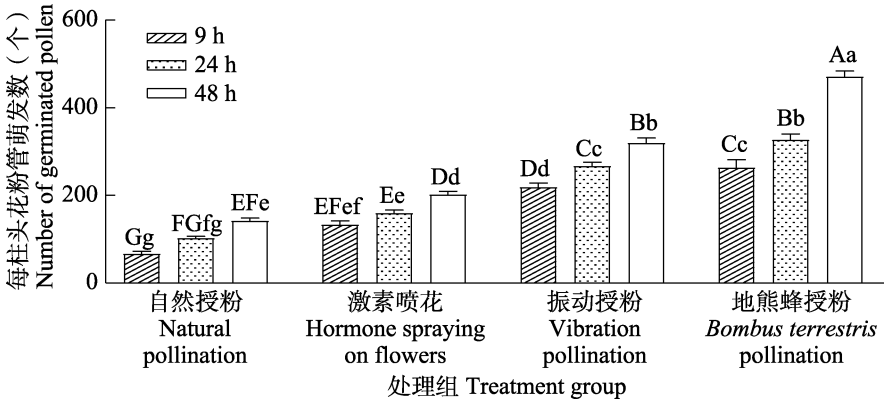


图 4　不同授粉方式下番茄每柱头花粉管萌发的数量

Fig. 4　Number of pollen germination per stigma in tomato under different pollination methods

图中数据为平均值 ± 标准误。柱上不同小写字母表示组间差异显著（$P < 0.05$，Duncan 氏新复极差法检验），不同大写字母表示组间差异极显著（$P < 0.01$，Duncan 氏新复极差法检验）。图 5 同。

Data in the figure are presented as mean ± SE. Different lowercase letters above bars indicate significant difference between groups ($P < 0.05$, Duncan's multiple range test), while different uppercase letters indicate extremely significant difference between groups ($P < 0.01$, Duncan's multiple range test). The same for Fig. 5.

表 1　不同授粉方式番茄座果率

Table 1　Fruit setting rate of tomato under different pollination methods

处理 Treatment	花朵数 Number of flowers	座果数 Number of fruits set	座果率（%） Fruit setting rate (%)
地熊蜂授粉 *Bombus terrestris* pollination	427	422	98.84±0.83 Aa
振动授粉 Vibration pollination	424	417	98.35±0.24 Aa
激素喷花 Hormone spraying on flowers	450	446	99.15±0.54 Aa
自然授粉 Natural pollination	430	181	42.09±2.11 Bb

表中数据为平均值±标准误，同列数据后不同小写字母表示差异显著（$P < 0.05$，Duncan 氏新复极差法检验），大写字母表示差异极显著（$P < 0.01$，Duncan 氏新复极差法检验）。

The data in the table are presented as mean±SE. Different lowercase letters in the same column indicate significant difference ($P < 0.05$, Duncan's multiple range test), while uppercase letters indicate extremely significant difference ($P < 0.01$, Duncan's multiple range test).

表 2　不同授粉方式对番茄果实质量指标的影响

Table 2　Effects of different pollination methods on quality parameters of tomato

组别 Group	每果结籽数（粒） Fruit seeds per fruit (grain)	单果重（g） Fruit weight (g)	果实横径（mm） Fruit width (mm)	果实体积（cm^3） Fruit volume (cm^3)	果浆重（g） Pulp weight (g)
地熊蜂授粉 *Bombus terrestris* pollination	234.70±8.79 Aa	134.35±6.13 Aa	66.12±1.01 Aa	123.69±5.34 Aa	34.70±1.55 Aa
振动授粉 Vibration pollination	198.30±7.22 Bb	118.07±3.98 Bb	63.53±0.88 ABb	109.67±3.33 ABb	29.27±1.05 Bb
激素喷花 Hormone spraying on flowers	88.07±2.65 Cc	102.40±4.88 Cc	59.71±0.92 Bc	103.67±3.79 Bb	18.74±0.42 Cc
自然授粉 Natural pollination	66.93±4.06 Cd	57.95±1.93 Dd	50.23±0.91 Cd	54.22±1.78 Cc	13.76±0.59 Dd

表中数据为平均值±标准误，同列数据后不同小写字母表示差异显著（$P < 0.05$，Tukey's 多重比较检验），大写字母表示差异极显著（$P < 0.01$，Tukey's 多重比较检验）。

The data in the table are presented as mean±SE. Different lowercase letters in the same column indicate significant difference ($P < 0.05$, Tukey's multiple range test), while uppercase letters indicate extremely significant difference ($P < 0.01$, Tukey's multiple range test).

皮尔逊相关分析表明，结籽数与单果重（$r = 0.816$）、果实横径（$r = 0.831$）、果实体积（$r = 0.763$）、及果浆重（$r = 0.974$）均呈极显著正相关（$P < 0.01$）。

2.5　不同授粉方式番茄果实比重、果浆/果重比值和果重/籽粒比值的比较

不同授粉方式果实比重、果浆/果重比值、果重/籽粒比值结果（图 5：A-C）显示，地熊蜂授粉、振动授粉和自然授粉的果实比重（$P = 0.563$）和果浆/果重比值（$P = 0.084$）指标数值无显著差异，但它们的比重指标均极显著高于激素喷花（$P < 0.001$）；激素喷花的果重/籽粒比值极显著高于其它 3 种处理方式（$P < 0.001$），自然授粉亦极显著高于振动授粉与地熊蜂授粉（$P < 0.001$），振动授粉与地熊蜂授粉差异不显著（$P = 0.287$）。

3　结论与讨论

本研究结果表明日光温室番茄授粉后，1 h 柱头仅见少量花粉管，试验过程中发现 9 h 少数已达子房，至 24 h 大量到达子房，表明花粉可在 24 h 内完成萌发与向子房延伸，与 Tran 等

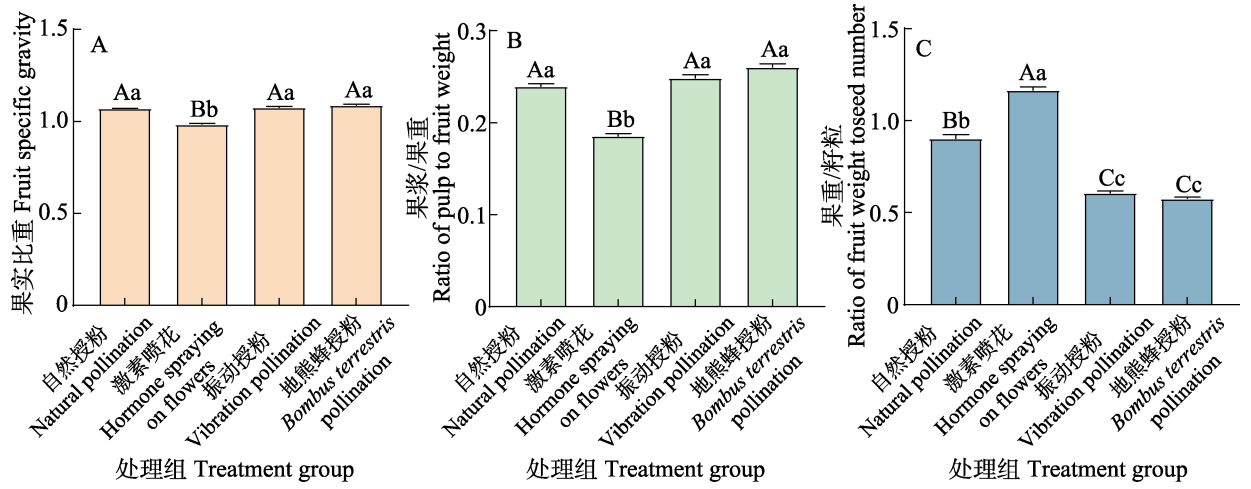


图 5　不同授粉方式下番茄果实比重（A）、果浆/果重比值（B）及果重/籽粒比值（C）的比较结果

Fig. 5　Comparison of fruit specific gravity (A), ratio of pulp to fruit weight (B), and ratio of fruit weight to seed number of tomato (C) under different pollination methods

（2023）研究结果一致。4 种授粉处理在授粉后 9、24 及 48 h 花粉管数均显著增加，此期间花粉持续落到柱头上萌发。番茄花柱头活性在开花当天最强，活性可维持 2 d，番茄花开放时不同的地熊蜂会多次访同一朵花，在花药筒上留下 2-3 个咬痕，同时也说明番茄花药中的花粉是多次释放的，能够更好地覆盖番茄柱头可授性的窗口期。荧光观测结果显示，地熊蜂与振动授粉使柱头花粉管分布更广且密集；而自花与激素喷花多集中于柱头顶端，蜂震与人工振动能明显增加花粉在柱头的分布广度与密度，从而提升授粉质量。

研究表明，野生番茄通过人们长期定向选择，自花不育性的丧失和花结构的逐步改造，使番茄从“异花授粉偏向”转变为“自花授粉为主”。*HT* 基因和 *S-RN*ase 基因协同突变导致了番茄自花不育性的丧失（Kondo *et al.*, 2002b）；*HD-Z*ip IV 基因家族协同调控促使花药边缘形成相互锁定的毛状结构，将相邻的花药结合在一起，生成闭合花药桶，使得柱头被完全包裹在花药内（Wu *et al.*, 2024）；控制柱头延伸的 *SE3.1T* 和 *Style2.1* 基因发生双突变，由野生番茄柱头外露转变为栽培番茄柱头内缩到花药筒内部，柱头明显矮于花药筒顶部（Shang *et al.*, 2021）。我们观察到通常番茄花朵朝下方开放，花药筒顶端孔裂处于柱头的下方，从花药孔裂喷出来的花粉很难自然落在柱头上，这就需要外力振动作用来协助完成花药裂孔出来的花粉向上振动到柱头上的过程。本研究结果表明，地熊蜂授粉 48 h 后番茄每个柱头的花粉数量高达 470.5 个，是振动授粉、激素喷花和自花授粉的 1.47、2.33 和 3.33 倍，有力的证实了这一过程。地熊蜂授粉时其上颚咬住花药筒的中上部，用腿抓住花冠，胸部抵住花药筒，胸部绒毛上携带的大量异花花粉进入花药筒内，随后，其胸肌高速收缩发出不同音频的声震，使花药筒与其强烈共振。此时花药内的花粉团被抖散，从花药顶端裂孔中抖出进入花粉筒，强烈的振动促使花药筒内的部分花粉向上振到花柱上，从而完成了番茄的自花授粉和异花授粉，同时部分花粉抖落到处于花药筒下方的蜂体绒毛上，成为其食粮。人工振动授粉，振动频率固定，难于根据每朵花的状况调整振频使之共振，振动强度也较小，因此振动到柱头上的花粉数量明显少于地熊蜂授粉，外开花粉很少，靠自花的花粉完成授粉，需要多次人工振荡才能达到地熊蜂授粉的效果；而激素喷花和自花授粉仅能依靠农事操作和风力作用引起的植株的振动完成授粉，因抖动力度过小，花粉振到柱头的花粉数量大幅度减少。

Cooley 和 Vallejo-Marín（2021）认为熊蜂授粉可显著增加番茄果实重量，而生长素处理、人工机械振动或蜜蜂授粉对果实重量无显著影响。本试验结果表明地熊蜂授粉番茄柱头花粉管量

和果实结籽数最多，明显提高了单果重、果浆量和比重等果实质量指标，振动授粉效果仅次于地熊蜂授粉，亦能提高番茄单果重、果浆量和比重等果实质量；研究表明熊蜂授粉种子数量与果实重量呈极显著正相关，种子数每增加 10 粒，果重增加 11-12 g（Zhang *et al.*，2022），同样证明此观点。然而激素喷花虽可将座果率提升至高水平，但其果实比重和果浆与果重之比偏低，果实重量与种子之比偏高，本试验进一步证明，番茄柱头上花粉管数量与其结籽率、单果重和果浆量等指标呈极显著正相关，授粉越充分，种子越多，果实品质越佳。

综上，现代番茄花的结构特征需要地熊蜂等声震来协助完成花药桶中花粉振到柱头上的授粉过程，过去野生番茄依赖熊蜂等媒介昆虫来异花传粉，现在栽培番茄同样需要地熊蜂的声震和模拟其“声震”的振动授粉，来完成自花授粉为主的传粉。“声震”授粉使番茄花粉在柱头的各部位均匀分布，花粉管密度高，授精好结籽多，果实发育充分，显著提高番茄果实产量和质量。激素喷花授粉可提高座果率，激素刺激果实的膨大，但果实籽粒少，果浆少，果实比重轻。可见，地熊蜂声震授粉与模拟其声震的振动授粉能够提高并保障日光温室番茄产量和品质，本研究为番茄的声震授粉提供了科学依据，对促进番茄产业的高质量发展具有重要意义。

参考文献 (References)

Cao LL, Dai YT, 2022. Evaluation of three pollination methods for spring greenhouse tomato production. *Southern Agriculture*, 16(11): 24–26. [曹丽丽, 戴宇婷, 2022. 三种授粉方式在春季设施番茄上的应用评价. 南方农业, 16(11): 24–26.]

Cooley H, Vallejo-Marín M, 2021. Buzz-pollinated crops: A global review and meta-analysis of the effects of supplemental bee pollination in tomato. *Journal of Economic Entomology*, 114(2): 505–519.

Daunay MC, Laterrot H, Janick J, 2007. The dispersal of the tomato: From domestication in Mexico to global adoption. *Chronica Horticulturae*, 47: 34–40.

Il Bi H, Boztok K, 1994. The effects of different truss-vibration durations on pollination and fruit set of greenhouse grown tomatoes. *Acta Horticulturae*, 1994 (366): 73–78.

Kondo K, Yamamoto M, Matton DP, Sato T, Hirai M, Norioka S, Hattori T, Kowyama Y, 2002a. Insights into the evolution of self-compatibility in *Lycopersicon* from a study of stylar factors. *The Plant Journal*, 30(2): 143–153.

Kondo K, Yamamoto M, Matton DP, Sato T, Hirai M, Norioka S, Hattori T, Kowyama Y, 2002b. Cultivated tomato has defects in both S-RNase and HT genes required for stylar function of self-incompatibility. *The Plant Journal*, 29(5): 627–636.

Li L, Li MQ, Ni XM, Wei M, 2022. Effects of different pollination methods on fruit set and seed number of tomato. *Anhui Agricultural Sciences*, 50(20): 42–44. [李龙, 李美芹, 尼秀媚, 魏珉, 2022. 不同授粉方法对番茄坐果和结籽量的影响. 安徽农业科学, 50(20): 42–44.]

Liu ZG, Ren HS, Feng GY, Maimaiti·Aihemaiti, Huxidan·Maimaiti, Amuti·Kurban, Wang RH, Guo HM, Wang J, Li HF, 2021. Effects of bumblebee pollination on yield and quality of greenhouse tomato. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 49(9): 107–111. [刘志刚, 任红松, 冯广余, 买买提·艾合买提, 胡西旦·买买提, 阿木提·库尔班, 王瑞华, 郭红梅, 王建, 李海峰, 2021. 熊蜂授粉对设施番茄产量和品质的影响. 江苏农业科学, 49(9): 107–111.]

Ma X, Yu Y, Wang GP, Wang GZ, Lü CH, Yu K, Men XY, Li LL, Song YY, Guo WX, 2024 . Effects of different pollination methods on pollen tube growth and fruit set rate of fuji apple. *Shandong Agricultural Sciences*, 56(7): 75–79. [马鑫, 于毅, 王桂萍, 王光召, 吕常厚, 于凯, 门兴元, 李丽莉, 宋莹莹, 郭文秀, 2024. 不同授粉方式对富士苹果花粉管萌发及坐果率的影响. 山东农业科学, 56(7): 75–79.]

Miller JC, Tanksley SD, 1990. RFLP analysis of phylogenetic relationships and genetic variation in the genus *Lycopersicon*. *Theoretical and Applied Genetics*, 80(4): 437–448.

Peralta IE, Spooner DM, Knapp S, 2016. The Tomato Genome. Berlin: Springer. 7–21.

Shahini S, Shahini E, Koni B, Shahini Z, Shahini E, Bërxolli A, 2023. Enhanced tomato yield via bumblebee pollination: A case study in Durres, Albania. *International Journal of Design & Nature and Ecodynamics*, 18(4): 905–914.

Shang LL, Song JW, Yu HY, Wang X, Yu CY, Wang Y, Li FM, Lu YE, Wang TT, Ouyang B, Zhang JH, Larkin RM, Ye ZB, Zhang YY, 2021. A mutation in a C_2H_2-type zinc finger transcription factor contributed to the transition toward self-pollination in cultivated tomato. *The Plant Cell*, 33(10): 3293–3308.

Spooner DM, Anderson GJ, Jansen RK, 1993. Chloroplast DNA evidence for the interrelationships of tomatoes, potatoes, and pepinos (Solanaceae). *American Journal of Botany*, 80(6): 676–688.

Sun YJ, Xu G, Gao WR, Li DC, Shi LY, Han B, 2017. Effects of different pollination methods on yield, quality and economic benefit of tomato in solar greenhouse. *China Vegetables*, 2017(6): 38–41. [孙艳军, 徐刚, 高文瑞, 李德翠, 史珑燕, 韩冰, 2017. 不同授粉方式对日光温室番茄产量、品质及效益的影响. 中国蔬菜, 2017(6): 38–41.]

Tran LT, Sugimoto K, Kasozi M, Mitalo OW, Ezura H, 2023. Pollination, pollen tube growth, and fertilization independently contribute to fruit set and development in tomato. *Frontiers in Plant Science*, 14: 1205816.

Wei M, Zhang ZB, He CX, Wang YL, 2004. Effect of artificial vibration pollination on fruit set rate and yield of spring tomato. *Northern Horticulture*, 2004(2): 46–47. [魏民, 张志斌, 贺超兴, 王耀林, 2004. 人工振荡授粉对春番茄座果率及产量的影响. 北方园艺, 2004(2): 46–47.]

Wu ML, Bian XX, Huang BB, Du YD, Hu SR, Wang YL, Shen JY, Wu S, 2024. HD-Zip proteins modify floral structures for self-pollination in tomato. *Science*, 384(6691): 124–130.

You C, Chen DJ, Wu WL, 2020. Effects of different pollination methods on yield, quality and economic benefit of greenhouse tomato. *Yangtze River Vegetables*, 2020(24): 56–58. [尤春, 陈大军, 吴文丽, 2020. 不同授粉方式对设施番茄产量、品质及效益的影响. 长江蔬菜, 2020(24): 56–58.]

Zhang H, Han C, Breeze TD, Li MD, Mashilingi SK, Hua J, Zhang WB, Zhang XB, Zhang SW, An JD, 2022. Bumblebee pollination enhances yield and flavor of tomato in Gobi Desert greenhouses. *Agriculture*, 12(6): 795.

Zhang JF, Wang ZW, Zhang YX, Wang XW, Kuai JL, 2017. Effects of different pollination methods on growth and quality of tomato in solar greenhouse. *Anhui Agricultural Sciences*, 45(35): 50–52. [张俊峰, 王志伟, 张玉鑫, 王晓巍, 蒯佳琳, 2017. 不同授粉方式对日光温室番茄生长及品质的影响. 安徽农业科学, 45(35): 50–52.]

Zhang JH, Xing JJ, Peng LY, Wu QF, Chen JH, Xu QF, Qin H, 2023. Arbuscular mycorrhizal fungi improve bacterial community diversity, stability and beneficial genera in the rhizosphere soil of tomato infected with *Ralstonia solanacearum*. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 29(1): 120–131. [张嘉慧, 邢佳佳, 彭丽媛, 邬奇峰, 陈俊辉, 徐秋芳, 秦华, 2023. 丛枝菌根真菌提高感染青枯菌番茄根际土壤细菌群落多样性和稳定性及有益菌属相对丰度. 植物营养与肥料学报, 29(1): 120–131.]

Zhang Y, Zhang SZ, 2020. Microclimate adaptation analysis of tomato crop. *Green Science and Technology*, 22(15): 91–93. [张也, 张守志, 2020. 番茄作物小气候适应分析. 绿色科技, 22(15): 91–93.]