

小车前 (*Plantago minuta* Pall.) 种子表面粘液物质的吸水特性及其对种子在干旱环境中萌发的影响

伍晨曦, 孙 羽, 冯 固*

(中国农业大学资源与环境学院, 北京 100193)

摘要: 为了理解荒漠短命植物小车前 (*Plantago minuta* Pall.) 种子表面的粘液物质对种子在干旱环境中萌发的作用, 在室内控制条件下研究了粘液物质的吸水保水特性、剥离粘液物质的种子 (无粘液种子) 和保留粘液物质的种子 (粘液种子) 在 $-1.15 \sim -0.15$ MPa 不同渗透胁迫条件下的萌发状况。结果表明: (1) 小车前种子表面的粘液物质干重占粘液种子干重的 5.6%; 在去离子水中, 粘液物质可以吸收相当于其自身干重 217.1 倍的水分; 粘液物质的存在使得小车前种子的吸水倍数由 2 倍增加至 14 倍, 从而保证为种子萌发提供充足的水分; (2) 干燥的粘液种子吸水 2h 后即达到饱和, 而吸水饱和后的粘液种子在室温下晾晒, 经过 48h 后又干燥失水恢复至原重; (3) 在去离子水中或低渗透胁迫 ($-0.33 \sim -0.15$ MPa) 条件下, 粘液物质吸水作用能促进小车前种子萌发, 粘液种子 3d 的发芽势和 10d 的总萌发率均显著高于无粘液种子; 在高渗透胁迫 ($-1.15 \sim -0.73$ MPa) 条件下, 粘液种子 3d 的发芽势显著低于无粘液种子的, 而 10d 的总萌发率与无粘液种子的没有显著差别, 表明粘液物质在干旱条件下可能从种子而非外界环境中吸取水分, 减缓了种子萌发速率。通过上述结果可以认为小车前种子表面的粘液物质在早春干湿交替剧烈的荒漠生境中起到通过调节水分来调节种子萌发的作用, 这种萌发策略大大降低了因大批种子同时萌发导致幼苗受旱甚至种群灭亡的潜在风险。

关键词: 荒漠植物; 种子粘液物质; 干旱胁迫; 萌发调节; 小车前

文章编号: 1000-0933(2009)04-1849-10 中图分类号: Q948 文献标识码: A

Water absorbance features of mucilage on the seeds of a desert ephemeral plant, *Plantago minuta* Pall., and its role in germination of the seeds under drought stress

WU Chen-Xi, SUN Yu, FENG Gu*

College of Resources and Environmental Sciences, China Agricultural University, Beijing 100193, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(4): 1849 ~ 1858.

Abstract: In order to understand the water absorbance features of mucilage on the seeds of *Plantago minuta* Pall. and the role of the mucilage in adaptation of the seed to drought edaphic condition during germination stage, the physical feature related to water absorption of the mucilage, percentage germination of the seeds with or without mucilage in a range of iso-osmotic PEG ($-1.54 \sim -11.54$ MPa) solution were tested under controlling condition. The results showed that the weight of mucilage was 5.6% of the weight of seeds, and the mucilage was able to absorb an amount of water of 217 times of its own dry weight. In deionized water, the water absorbance of the seeds with mucilage was increased from 2 times to 14 times due to the mucilage materials, indicating a role of the mucilage in keeping sufficient water for germination. Furthermore, water absorption of the mucilaginous seeds reached saturation in 2 hours after being submerged in deionized water, and the

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30770341); 国家教育部博士点基金资助项目 (20070019010); 新疆自治区攻关资助项目 (200533124)

收稿日期: 2007-12-02; **修订日期:** 2008-09-16

致谢: 感谢刘阳超和张士荣同学在实验过程中给予的帮助。

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: fenggu@cau.edu.cn

water saturated seeds were dehydrated to their original dry weight in 48 hours after being exposed to air at room temperature. Third, the germination potential on the 3rd day and the total percentage germination on the 10th day of seeds with mucilage were significantly greater than those of seeds without mucilage under mild osmotic stress PEG solution (- 0.33 — - 0.15MPa) or deioned water conditions. Under stronger osmotic stress (- 1.15 — - 0.73MPa), the germination potential on the 3rd day for mucilaginous seeds was significantly lower than that of the seeds without mucilage. There was no significant difference in total percentage germination on the 10th day between the seeds with and without mucilage. These results indicated that mucilaginous material on the seeds of *Plantago minuta* Pall. might absorb water from the seeds instead of from PEG solution under drought condition, which resulted in detainment of the seed germination. It is concluded that mucilaginous materials on the seeds of the plant plays a role in regulating seed germination by adjusting water acquisition of seeds in desert habitat where soil moisture fluctuates violently in early spring. Such strategies may help the plant to avoid the risk of drought stress or even extinction of the population brought by coinstantaneous germination of a large proportion of seeds.

Key Words: desert plant; seeds mucilage; drought stress; germination regulation; *Plantago minuta* Pall.

种子的形态对其传播、定居和正常萌发具有重要的生态意义。为了适应特定生境,植物种子形态进化出不同的适应机制。例如,小粒、近圆球形种子易于形成持久种子库^[1-3],具翅、柔毛或羽状物等附属物的种子易实现风媒传播^[4],一些植物通过芒的主动运动将种子扎入土壤裂隙中^[5,6];细长种子(如圆筒形的、圆锥形的和蝌蚪形的)和具有吸湿芒、冠毛或齿的种子具有迅速萌发的趋势^[7-9]等等。粘液种子或粘液果实的产生,是荒漠植物对环境进化适应的一个特征^[10]。种子或果实的粘液(mucilage,亦称胶质或种衣)是种皮或果皮外层细胞的高尔基体内产生并分泌到胞腔内和细胞间隙的一类具有吸湿膨胀能力的果胶类多糖物质^[11,12]。粘液物质的存在对植物种子的扩散和定居^[13-15]、种子生存力的改善^[16]、种子萌发^[17-20],幼苗生存^[10,15,21,22]乃至抵御有毒化学物质毒害^[23]等都具有重要的生态学意义,对生活在干旱荒漠环境中的植物来说,其意义尤为重要^[10,15,24]。很多研究表明,荒漠中生活的许多植物的种子或果实都具有粘液物质,如十字花科^[25]、车前科^[11]、唇形科^[26]、菊科^[13]以及半日花科^[27]等科的植物。这些研究对粘液物质的形态和结构特征^[11,12,28,29]、粘液细胞分化和粘液物质形成过程^[12,30,31]、粘液物质的化学组成^[32-34]、粘液物质吸水保水性能^[35,36]以及粘液物质的生态功能^[13,37,38]等进行了详细的描述。但是,迄今对于粘液物质在荒漠短命植物种子适应极端干旱环境中的作用尚缺乏了解,尤其是对于粘液物质的存在是否调节种子萌发的认识还很有限。荒漠短命植物的种子库主要集中在分布在地表0~5cm深度的土层^[39];沙漠土壤表层的水分变化剧烈,种子萌发阶段易遭受干旱胁迫^[40]。提出的问题是:在土壤水分剧烈波动的条件下荒漠短命植物种子的萌发策略与其粘液物质之间存在着怎样的联系?粘液物质能否以及如何调节荒漠短命植物种子萌发,以保证植物种群在土壤水分剧烈变化的环境中顺利建成?本试验以早春短命植物小车前(*Plantago minuta* Pall.)为试材研究了不同渗透势条件下粘液物质对种子萌发的作用,以期解答上述科学问题,为理解荒漠短命植物适应极端干旱环境的生态生理机制提供实验依据。

1 材料和方法

1.1 实验材料

成熟的小车前种子于2006年10月采自新疆准噶尔盆地南缘(43°47'N, 87°33'E)。采集后的种子在-10℃冰箱中保存。挑选饱满、生长均匀一致的种子,按以下方法将其中一部分种子表面的粘液物质剥除掉:将粘液种子在去离子水中浸泡1h,然后用绒布慢慢磨除吸水膨胀的粘液物质,直到再次浸入水中看不到粘液物质时看作剥除干净。在本文中,保留粘液物质的种子简称粘液种子,去除粘液物质的种子简称为无粘液种子。

1.2 实验方法

1.2.1 种子粘液形态观察

随机选取一定量的粘液种子和无粘液种子在实体解剖镜下观察干燥状态和吸水饱和后种子的表面形态,同时测量粘液种子的千粒重,长、宽等物理特性。

1.2.2 粘液物质吸水动态曲线和失水动态曲线描绘

将粘液种子与无粘液种子各 20 粒放入长 1.5cm 的正方形锡纸盒中(锡纸盒底部用针扎好均匀致密的小孔,可以透去种子表面多余的水分),在万分之一天平上称重后置入 $(103 \pm 2)^\circ\text{C}$ 的烘箱中烘 17h,称重。然后将锡纸盒放入装有去离子水的培养皿中,让去离子水充分没过种子,最初 2h 每隔 20min 取出,用吸水纸擦干外壁的水分后在万分之一天平上迅速称重后,放回继续吸水。2h 以后每隔 1h 称重 1 次,至 16h 后种子湿重不再增加为止。然后再将这些种子放置在室温条件下脱水,开始的阶段每隔 2h 测定 1 次重量,脱水一段时间后每隔 8h 称重 1 次直至 72h 时结束。实验设 3 次重复,计算平均值和标准误差。然后通过以下公式计算小车前种子表面粘液物质的重量、粘液物质干重占粘液种子干重的比例、以及粘液物质的吸水动态和失水动态曲线:

$$\text{种子表面粘液物质的干重}(\text{mg/粒种子}) = \text{粘液种子的干重}(\text{mg}) - \text{无粘液种子的干重}(\text{mg})$$

$$\text{无粘液种子吸水倍数} = \text{无粘液种子的吸水量} / \text{无粘液种子的干重}$$

$$\text{粘液物质吸水倍数} = (\text{粘液种子在浸水期间的湿重} - \text{无粘液种子在浸水期间的湿重}) / \text{粘液物质干重}$$

1.2.3 种子萌发率的测定

用聚乙二醇(PEG 6000,北京化学试剂公司进口分装品)配置渗透势分别为 0、-0.15、-0.33、-0.73MPa 和 -1.15 MPa 的溶液。溶液的渗透势用露点渗透势仪(WESCOR5520,USA)测量。将有粘液物质的种子(粘液种子)和去除粘液物质的种子(无粘液种子)各 10 粒放在铺有 2 张滤纸的培养皿(直径 10 cm)内,用注射器加入 5ml 去离子水或 PEG6000 溶液。每个处理重复 4 次,在 20°C 光照培养箱中培养。每天更换 1 次溶液,同时记录萌发的种子数量,种子萌发以露出胚根为标准,并移走已经萌发的种子,连续 3d 无新的种子萌发即视为萌发结束。计算不同处理的种子 3d 的发芽势,10d 的总发芽率。计算公式如下:

$$\text{发芽势}/\% = \frac{\text{达萌发高峰时(3d)发芽的种子数}}{\text{供试种子总数}} \times 100\%$$

$$\text{发芽率}/\% = \frac{\text{萌发期间(10d)正常发芽种子数}}{\text{供试种子总数}} \times 100\%$$

1.2.4 数据处理与统计分析

将发芽率数据进行反正弦转化后再进行方差分析和多重比较。采用 SAS(6.12)软件 One-Way ANOVA 过程进行方差分析^[41]。用 LSD 法进行多重比较。萌发实验的结果以平均值 $\pm$ 标准误差表示。

2 结果与分析

2.1 小车前种子形态及千粒重

小车前种子披针形,背腹扁压,背部隆起,腹面凹陷,边缘内卷,似舟状;种子长 $(3.92 \pm 0.19)\text{mm}$,宽 $(1.52 \pm 0.22)\text{mm}$,千粒重为 $(2.2099 \pm 0.02361)\text{g}$;干燥的小车前种子表面有光泽(图 1a,c);可见胚的形状,胚乳丰富,呈淡黄色,包裹于胚周围。胚直立,白色或浅黄色,子叶与胚根近等长(图 1c);种子遇水后,其表面的胶粘物质迅速吸水膨胀,并对土壤有一定的粘着能力(图 1b,d),而去除粘液物质以后就没有上述现象了(图 1b,d)。

2.2 小车前粘液种子吸水 and 失水特征

由图 2 可知,粘液种子在种子浸水 0~120min 期间吸水量快速增加,120min 之后种子吸水量达到饱和状态;无粘液种子在 40min 以前也有一个快速的吸水过程,其后吸水量缓慢增加,120min 以后也达到了饱和状态。

粘液种子的吸水量显著高于无粘液种子的吸水量,它们二者之差代表了种子表面粘液物质吸收水分随

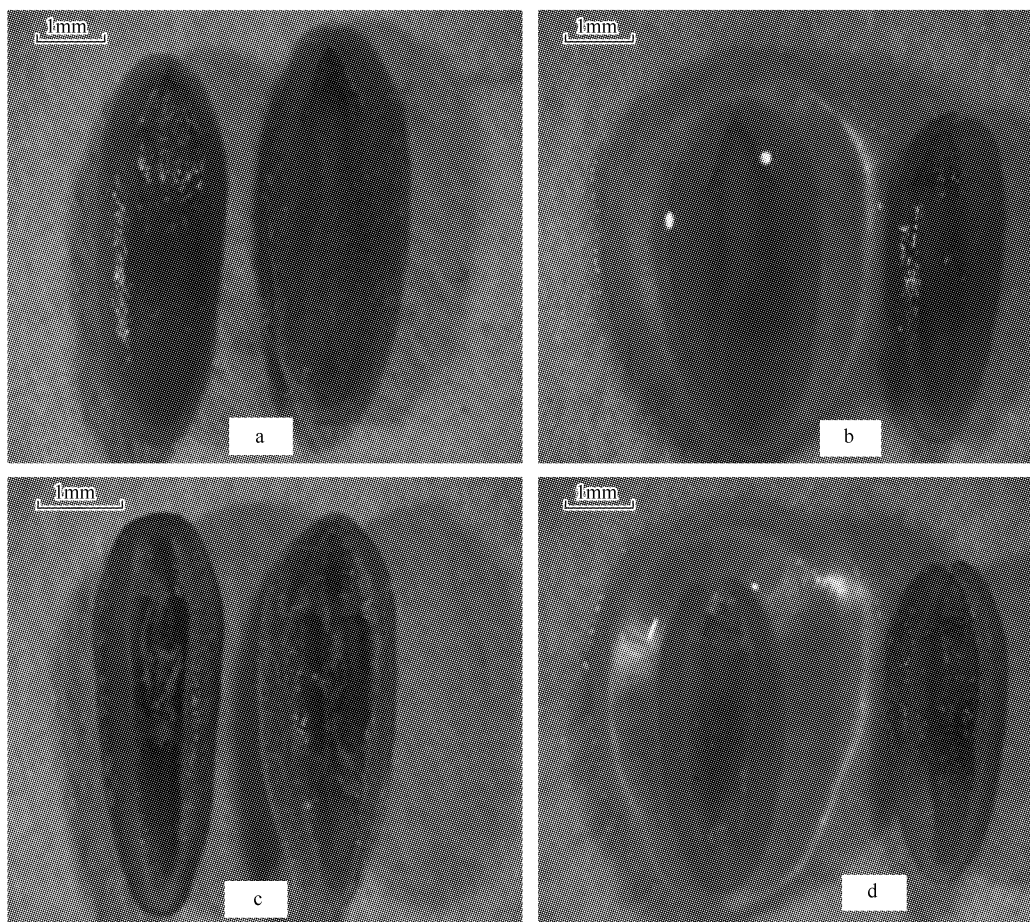


图1 遇水前后小车前粘液种子和无粘液种子形态变化

Fig. 1 The morphological features of dry seeds and seeds emerged in deionized water for 1h of *Plantago minuta* Pall

a: 干燥状态下的粘液种子(左)和无粘液种子(右)背面; b: 在去离子水中浸泡 1h 后的粘液种子(左)及无粘液种子(右)背面; c: 干燥状态下的粘液种子(左)和无粘液种子(右)腹面; d: 在去离子水中浸泡 1h 后的粘液种子(左)及无粘液种子(右)的腹面

a: back of the dry seeds with (left) and without (right) mucilage; b: back of the seeds with (left) and without (right) mucilage that emerged in the deionized water for 1h; c: abdomen of the dry seed with (right) and without (left) mucilage; d: abdomen of the seed with (right) and without (left) mucilage that emerged in the deionized water for 1h

时间延长而变化的特征。可以看出粘液物质的吸水曲线与粘液种子的吸水曲线的形状几乎完全一致,其吸水量也远高于无粘液种子自身的吸水量。这表明,粘液物质的吸水能力远高于种子自身的吸水能力,其吸收的水分在小车前种子的吸水过程中占主导地位。

吸水饱和之后的无粘液种子、粘液种子和粘液物质在室温下失水的速率存在显著差别。由图 3 可见,随着时间的增加,无粘液种子、粘液种子和粘液物质本身的含水量均呈逐渐下降趋势,但是下降的速率不一,依次为粘液物质 < 粘液种子 < 无粘液种子。其中无粘液种子约 8h 就从吸水饱和状态恢复到干种子状态,粘液种子的重量到 48h 后才恢复到吸水前状态;粘液物质在空气中暴露 8h 内重量几乎没有变化,8h 之后逐渐失水,48h 后完全干燥。这显示粘液物质具有较强的保水能力,在干燥脱水的环境中能使种子表面保持湿润,缓慢脱水。

2.3 小车前种子的粘液物质的重量及其吸水能力

从吸水倍数上看(表 1),小车前无粘液种子能吸取其自身干重 2.03 倍的水,粘液种子能够吸取种子自身干重的 14.1 倍的水,是无粘液种子的 7 倍;粘液物质能吸取高达其自身重量 217.1 倍的水。这表明,由于粘液物质的存在使得小车前种子吸水能力提高了 12 倍。在多次重复实验的过程中观察到,粘液物质的这种吸

水性能具有再生性,即:在反复干燥和吸水过程中其吸水倍数变化不大。

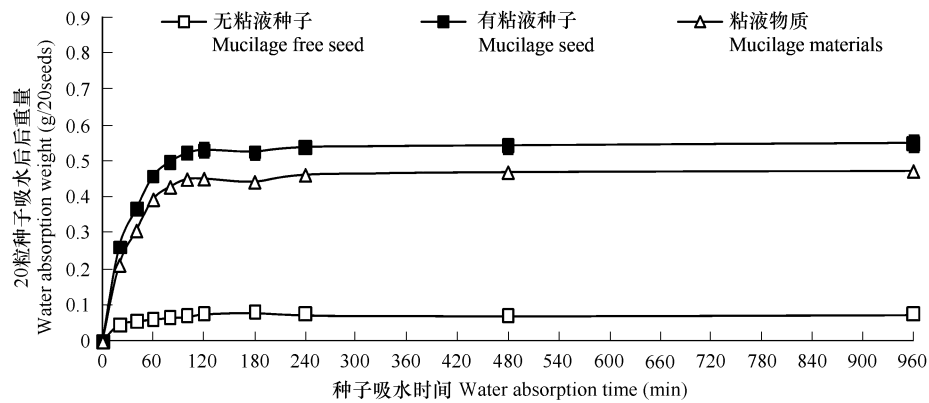


图2 小车前粘液种子、无粘液种子和种子表面粘液物质的吸水动态

Fig. 2 Time-course of water suction of *Plantago minuta* Pall. seeds with (solid square) or without (open square) mucilage material and water suction of the mucilage (open triangular)

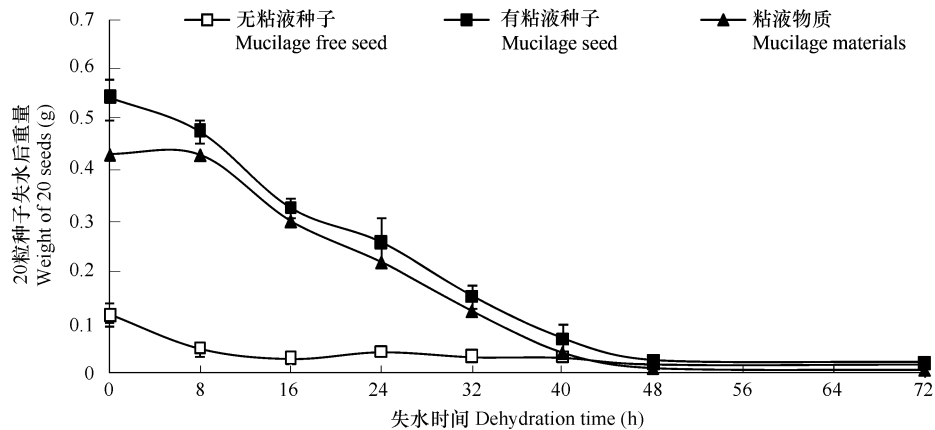


图3 小车前粘液种子、无粘液种子和种子表面粘液物质的脱水动态

Fig. 3 Time-course of dehydration process of *Plantago minuta* Pall. seeds with (solid square) or without (open square) mucilage and dehydration process of the mucilage material (filled triangular)

表1 粘液物质对小车前种子重量和吸水能力的贡献

Table 1 Contribution of mucilage to the dry weight and the water absorbance of the seeds of <i>Plantago minuta</i> Pall.			
种子 Seeds	粘液种子干重组成比例(%) Proportion of components of mucilage seed (%)	粘液种子吸水量组成比例(%) Contribution to water absorption (%)	吸水倍数(倍) Water absorbance (times)
粘液物质 Mucilage materials	5.6	81.1	217.1
无粘液种子 Mucilage-free seed	94.4	18.9	2.0
粘液种子 Mucilage seed	100	100	14.1

小车前粘液种子上的粘液物质虽然只占整个种子干重的5.6%,但吸水量达到饱和状态的粘液种子中的水分有81.1%来自粘液物质的贡献(表1)。可见尽管粘液物质在种子干重中的比重很低,它在维持种子吸收水分方面所起的作用却不容忽视。

2.4 干旱胁迫下粘液物质对小车前种子萌发的影响

随着渗透势升高小车前种子3d的发芽势不断降低(表2)。在渗透势为-0.15~0 MPa条件下,粘液种子发芽势均显著高于无粘液种子的;在-0.33 MPa时粘液种子和无粘液种子发芽势之间差异不再显著,粘液

种子的发芽势为 $(60 \pm 8)\%$,无粘液种子的为 $(50 \pm 11)\%$;当渗透势达到 $-1.15 \sim -0.73$ MPa 时,粘液种子的发芽势反而显著低于无粘液种子的发芽势(表 2)。

粘液种子和无粘液种子 10d 的总萌发率与外界环境渗透势的关系也表现出与 3d 发芽势相同的规律(表 2):随着渗透势的增大,小车前粘液种子和无粘液种子的萌发率均呈下降的趋势,即干旱胁迫对小车前萌发有明显的抑制作用。在 $-0.33 \sim 0$ MPa 渗透势条件下,粘液种子的萌发率明显高于无粘液种子的萌发率;当渗透势为 -0.73 MPa 时,粘液种子与无粘液种子的萌发率之间差异不再显著;在渗透势为 -1.15 MPa 时,粘液种子萌发率甚至低于无粘液种子,但差异未达显著水平。上述结果反映出在无干旱或者较轻的干旱胁迫下,粘液物质有利于种子快速萌发,而高渗透胁迫时,粘液物质的存在反而降低小车前种子的发芽势和萌发率。

从表 2 还可以看到,无论是对有粘液还是无粘液的种子而言,在低渗透势(-0.15 MPa 和 -0.33 MPa)时的总萌发率与其在水中的种子总萌发率差异均不显著,但是同一的渗透势条件下粘液种子的萌发率始终显著高于无粘液种子的。说明粘液物质的存在使得小车前种子能够忍受更大程度的干旱胁迫。

表 2 不同渗透势条件下小车前种子的萌发状况

Table 2 Total percentage germination in 10d and potential germination under different osmotic potential levels in 3d of *Plantago minuta* Pall. seeds with or without mucilage

PEG 处理 treatments(MPa)	种子 Seeds	3d 发芽势 Potential germination on the 3rd day(%)	10d 发芽率 Percentage germination in 10 days(%)
0	- M	58 ± 11	73 ± 11
	M	78 ± 5	95 ± 3
-0.15	- M	35 ± 13	58 ± 3
	M	83 ± 11	88 ± 6
-0.33	- M	50 ± 11	55 ± 6
	M	60 ± 8	85 ± 3
-0.73	- M	38 ± 5	53 ± 9
	M	20 ± 7	55 ± 5
-1.15	- M	20 ± 9	28 ± 11
	M	8 ± 3	25 ± 3
变异分析 Analysis of Variance			
有无粘液物质 Mucilage		NS	* *
干旱处理 Drought treatments		* *	* *
粘液物质 $\times$ PEG 处理 Mucilage $\times$ Drought treatments		* *	NS

表中的数据是平均值 $\pm$ 标准误差; * * 表示在 $P=0.01$ 时不同处理间达到差异极显著, NS 表示差异不显著; - M 表示无粘液种子; M 表示粘液种子 Data showed Mean $\pm$ SE; * * indicating significant difference at $P=0.01$; NS indicating no significant difference; - M and M represents seeds of *Plantago minuta* Pall. without or with mucilaginous material

2.5 有粘液和无粘液种子在不同渗透势梯度下的萌发动态

不同的渗透胁迫条件下,有或无粘液的小车前种子 10d 的萌发率随着时间延长而逐渐提高(图 4);在 $-0.33 \sim 0$ MPa 渗透势条件下,小车前粘液种子均在第 2 天开始萌发,并且迅速于第 3 至 6 天达到萌发最大值;当渗透势为 $-0.73 \sim -1.15$ MPa 时,粘液种子第 3 天才开始萌发,并且需要 9d 才达到萌发最大值,体现了分批萌发的特征。

3 讨论

荒漠生境中植物种子库主要集中在 $0 \sim 2$ cm 表层^[39]。由于春季多风、多雨、温度回升快,很容易导致表层土壤种子库处于干湿交替的环境之中,种子萌发阶段易遭受干旱胁迫^[40]。因此,种子表面形成的具有一定吸水能力和保水能力的粘液物质被看作是荒漠短命植物种子适应干旱环境的一种生态机制。目前已经知道荒漠植物中有很多种类具有粘液种子^[15,20]。

从化学组成上看,种皮粘液的化学成分主要是果胶类多糖物质,如半乳糖醛酸和纤维素等,且不同类群植物的种子粘液成分略有不同^[42]。由于不同植物种子的粘液物质成分和存在部位不同,粘液层的吸水倍数

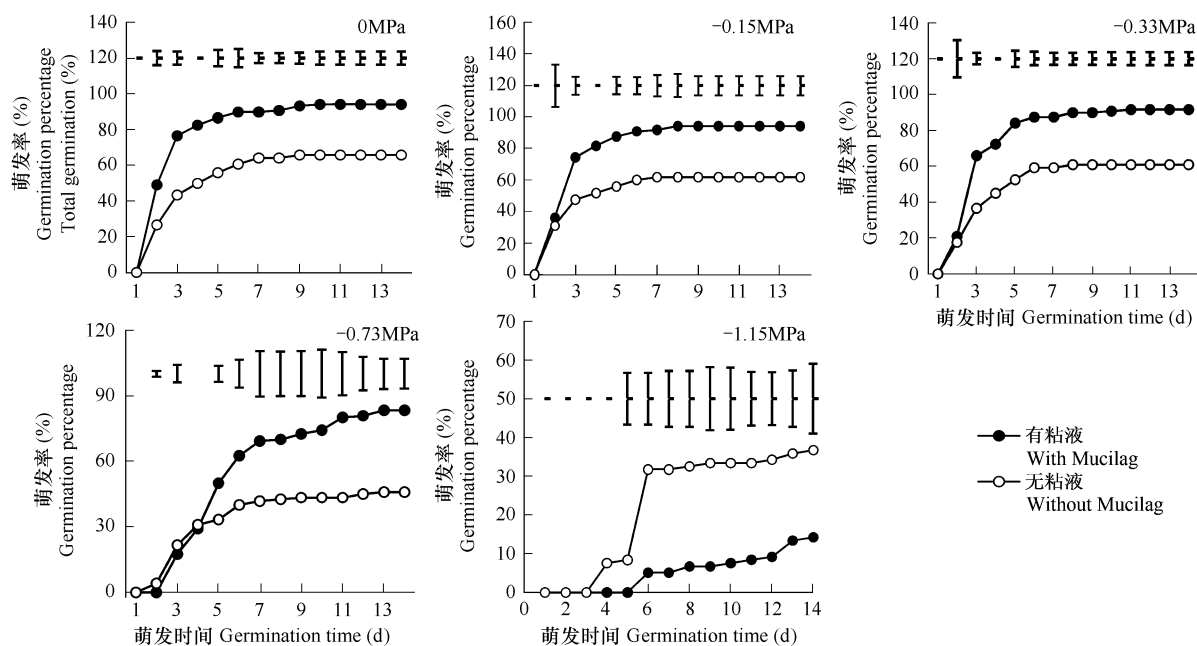


图4 10d 培养期间小车前粘液种子和无粘液种子在0(a)、-0.15(b)、-0.33(c)、-0.73(d)及-1.15(e) MPa 5个不同渗透势下的萌发动态

Fig. 4 Dynamic of percentage germination during 10-day incubation of the seeds of *Plantago minuta* Pall. with (solid) or without (circle) mucilage when moistened with 0(a), -0.15(b), -0.33(c), -0.73(d) and -1.15(e) MPa PEG solution

每个图上方的短线表示 LSD0.05 的值 The dark bars on the top of each figure show LSD0.05 values (SAS, Version 6.12)

和保水能力可能存在一定差异,粘液物质对种子萌发阶段吸收水分的贡献也就各不相同。例如,抱茎独行菜种子的粘液物质可以吸取本身干重的25倍的水分^[36];千粒重为0.24g的伊犁绢蒿粘液种子能吸水15倍,其粘液物质能吸收124倍的水分^[35];新疆绢蒿、西北绢蒿和伊犁绢蒿的种子均有天然种衣,能够吸取相当于本身干重110倍的水分^[43]。本实验中,小车前种子粘液物质的比重仅占粘液种子总重量的5.6%,但能够吸收自身干重217倍的水分,并且对吸水饱和的种子的水分贡献达81.1%,并且对水分的保持能力可达48h(表2、图2、图3),可见小车前种子粘液物质的吸水能力在保障小车前种子遭遇干旱胁迫时的正常萌发所需要的水分条件方面发挥着重要的作用。

水分是荒漠地区制约种子萌发的重要因素^[44]。荒漠植物种子萌发所依赖的最重要的环境因素是降雨的分布和雨量^[45,46]。本研究结果表明,粘液物质对于种子吸水 and 萌发具有调控作用:在较低程度的干旱胁迫下,粘液物质的存在保证种子表面有足够的有效水分,减缓了干旱胁迫对种子萌发的不利影响,从而保障种子正常吸水萌发;同时粘液物质的保水能力使种子在干旱少雨的荒漠环境中有效利用有限的降水而不至于快速脱水死亡,保持活力和生命力。当外界环境干旱程度加剧时,粘液物质的强吸水作用与种子争夺水分,使种子内部的水分含量减少,从而减缓了小车前种子萌发速率,避免了种子在恶劣环境中的大批萌发(图4)。黄振英等^[22]对白沙蒿的研究结果表明,粘液种子比无粘液种子总萌发率高但萌发速率要慢。结果显示,低渗透胁迫下粘液种子萌发率和萌发速率都显著高于无粘液种子;但是,随着干旱胁迫程度的加剧,粘液物质对种子萌发速率反而起到抑制作用,因为粘液物质的存在使得小车前显示出了应对环境的弹性适应机制。Guterman^[47]认为 Negev 沙漠的一年生植物种子具有两种萌发机制:谨慎对策(cautious strategy)和机遇对策(opportunistic strategy)。而研究结果发现,小车前种子在粘液物质帮助下,为应对不同的环境条件采取了两种不同的萌发策略:在低渗透势条件下小车前粘液种子采取快速萌发的策略,表现为速萌型,种子利用充足的水分在短时间内迅速萌发;而当渗透胁迫强度很大时,种子则采取风险分摊策略,表现为分摊风险型,分批萌发,以避免因外界环境巨变造成种群灭绝的危险,从而使种子对荒漠环境具有更大的适应性。这种萌发策略

之间的转变是通过粘液物质吸收水分响应环境变化,进而促使种子快速萌发或延缓萌发甚至休眠而得以实现的。Martinez-Ghersa^[48]认为,根据种子对影响萌发的环境因素的敏感程度,可以将种子分为轻度休眠和深度休眠两种类型。两种休眠类型种子的萌发状况均可能由于环境变化传递的加强休眠或解除休眠的信号而做出改变。例如深度休眠的种子在外界环境条件适宜时大批萌发,而轻度休眠的种子在外界温度、水分等条件较恶劣时则有可能保持休眠状态。这些加重或减轻休眠程度的环境因子显然是和植物对环境信号的感知机制密切相关的,这种感知机制降低了植物幼苗定居成活的危险性^[49~52]。本实验观察到,在清水中和轻度渗透胁迫(−0.33 ~ −0.15 MPa)下,小车前粘液种子萌发率高达85%以上。说明外界环境适宜时,小车前种子只表现出轻度休眠状态,较短时间内即达到较高的萌发率;而在高渗透胁迫(−0.73 ~ −1.15 MPa)时,小车前种子则向深度休眠状态转变,萌发率急剧下降。植物对环境信号完善的感知体系是其对不可预测的环境自然进化的结果。可以认为小车前粘液种子也存在一种对环境信号的感知机制,这种机制的载体就是种子表面的粘液物质。由于沙漠植物萌发的限制因子主要是水分,粘液通过对外界水分的充裕程度的感知来调节种子的休眠以及萌发。粘液物质就像一个由外界环境调控的水库,随时向亟待萌发的种子供应水分或者从种子吸收掉多余的无法维持生存的水分。利用粘液物质调控种子的萌发速率是植物经过长期的进化而来的适应特性,但是对于粘液物质在何种环境条件下才开始调解植物种子萌发、以及如何调控植物的萌发过程还知之甚少,有待进一步的研究。

References:

- [1] Thompson K, Band S R, Hodgson J G. Seed size and shape predict persistence in soil. *Functional Ecology*, 1993(7): 236—241.
- [2] Funes G, Basconcelo S, Diaz S, *et al.* Seed size and shape are good predictors of seed persistence in soil in temperate mountain grasslands of Argentina. *Seed Science Research*, 1999, 9(4): 341—345.
- [3] Leishman M R, Westoby M. Seed size and shape are not related to persistence in soil in Australia in the same way as in Britain. *Functional Ecology*, 1998, 12(3): 480—485.
- [4] Grime J P. *Plant Strategies Vegetation Processes and Ecosystem Properties*. Second edition. Chichester: John Wiley & Sons, 2001.
- [5] Peart M H. Experiments on the biological significance of the morphology of seed-dispersal units in grasses. *Journal of Ecology*, 1979, 67: 843—863.
- [6] Peart M H. The effects of morphology, orientation and position of grass diaspores on seedling survival. *Journal of Ecology*, 1984, 72: 437—453.
- [7] Thompson K. Morphology and color. In: Hendry G A F, Grime J P, eds. *Methods in Comparative Plant Ecology: A Laboratory Manual*. London: Chapman & Hall, 1993. 194—196.
- [8] Wang Y R, Liu Y L, Shen Y X. An evaluation of seed vigour tests for forage species. *Acta Pratacultureae Sinica*, 2001, 10(1): 55—61.
- [9] Liu Z M, Li X H, Li R P, *et al.* A comparative study on diaspore shape of 70 species founding the sandy land of Horqin. *Acta Pratacultureae Sinica*, 2003, 12(5): 55—61.
- [10] Huang Z Y, Gutterman Y. Influences of environmental factors on achene germination of *Artemisia sphaerocephala*, a dominant semi-shrub occurring in the sandy desert areas of Northwest China. *South African Journal of Botany*, 1999, 65: 187—196.
- [11] Gutterman Y, Shem T S. Structure and function of mucilaginous seed coats of *Plantago coronopus* inhabiting the Negev Desert of Israel. *Israel Journal of Plant Science*, 1996, 44: 125—133.
- [12] Western T L, Skinner D J, Haughn G W. Differentiation of mucilage secretory cells of *Arabidopsis* seed coat. *Plant Physiology*, 2000, 122: 345—355.
- [13] Van Rheede, van Oudtshoorn K, Van Rooyen M W. *Dispersal Biology of Desert Plants*. Berlin: Springer-Verlag, 1999.
- [14] Fahn A. *Plant Anatomy*. Fourth edition. Oxford: Pergamon Press, 1990.
- [15] Huang Z Y, Gutterman Y, Hu Z H. Structure and function of mucilaginous achenes of *Artemisia monosperma* inhabiting the Negev Desert of Israel. *Israel Journal of Plant Science*, 2000, 48: 255—266.
- [16] Huang Z Y, Gutterman Y. Value of the mucilaginous pellicle to seeds of the sand-stabilizing desert woody shrub *Artemisia sphaerocephala* (Asteraceae). *Trees: Structure and Function*, 2004, 18(6): 669—676.
- [17] Gutterman Y, Witztum A, Evenari M. Seed dispersal and germination in *Blepharis persica* (Burm.) Kuntze. *Israel Journal of Botany*, 1967, 16: 213—234.
- [18] Witztum A, Gutterman Y, Evenari M. Integumentary Mucilage as an Oxygen Barrier During Germination of *Blepharis persica* (Burm.) Kuntze.

- Botanical Gazette, 1969, 130: 238—241.
- [19] Huang Z Y, Gutterman Y. *Artemisia monosperma* achene germination in sand: effects of sand depth, sand/water content, cyanobacterial sand crust and temperature. *Journal of Arid Environments*, 1998, 38: 27—43.
- [20] Aygul A, Tursunay H, Yang W Y. Studies on Relationship between Natural Seed Coat and Moisture of *Seriphidium transiliense*. *Arid Zone Research*, 2000 (17): 53—56.
- [21] Huang Z Y, Gutterman Y. Water absorption by mucilaginous achenes of *Artemisia monosperma*: floating and germination as affected by salt concentrations. *Israel Journal of Plant Science*, 1999, 47: 27—34.
- [22] Huang Z Y, Gutterman Y, Hu Z H, *et al.* Seed Germination in *Artemisia Sphaerocephalai*. I. The structure and Function of the Mucilaginous Achene. *Acta Phytocologica Sinica*, 2001, 25(1): 37—43.
- [23] Haughn G, Chaudhury A. Genetic analysis of seed coat development in *Arabidopsis*. *Trends in Plant Science*, 2005, 10: 472—477.
- [24] Gutterman Y. *Survival strategies of annual desert plants*. Berlin: Springer-Verlag, 2002.
- [25] Gutterman Y, Shem T S. Mucilaginous seeds coat structure of *Carrichtera annua* and *Anastatica hierochuntica* form populations occurring in the Negev Desert highlands of Israel, and its adhesion to the soil crust. *Journal of Arid Environment*, 1997a, 35: 697—705.
- [26] Hedge I C. Observations on the mucilage of *Salvia* fruits. *Notes from the Royal Botanic Garden Edinburgh*, 1970, 30: 79—95.
- [27] Liu Q, Wang P P, Miao F, *et al.* Study on the structure of seed coat of endangered plant *Helianthemum ordosicum*. *Journal of Tianjin Normal University (Natural Science Edition)* 2003, 23 (3): 20—23.
- [28] Gutterman Y, Witztum A, Heydecker W. Studies of the surfaces of desert plant seeds. II. Ecological adaptations of the seeds of *Blepharis persica*. *Annual of Botany*, 1973, 37: 1051—1055.
- [29] Tennakoon KU, Bolin JF, Musselman LJ, *et al.* Structural attributes of the hypogeous holoparasite *Hydnora triceps* Dr ge & Meyer (Hydnoraceae). *American Journal of Botany*, 2007, 94: 1439—1449.
- [30] Hyde B B. Mucilage-producing cells in the seed coat of *Plantago ovata*: developmental fine structure. *American Journal of Botany*, 1970, 57: 1197—1206.
- [31] Western T L, Young D S, Dean G H, *et al.* MUCILAGE-MODIFIED4 encodes a putative pectin biosynthetic enzyme developmentally regulated by APETALA2, TRANSPARENT TESTA GLABRA1, and GLABRA2 in the arabidopsis seed coat. *Plant Physiology*, 2004, 134: 296—306.
- [32] Windsor J B, Symonds V V, Mendenhall J, *et al.* Arabidopsis seed coat development: morphological differentiation of the outer integument. *Plant Journal*, 2000, 22: 483—493.
- [33] Bailey K. Cress seed mucilage. *Biochemical Journal*, 1935, 29: 2477—2485.
- [34] Frey W A. *Die Pflanzliche Zellwand*. Berlin & New York: Springer-Verlag, 1959.
- [35] Zhang L Y, Yang S Z, Abdureyim H, *et al.* Water absorbency and water retention of the natural seed coat of *Seriphidium transiliense*. *Acta Botanica Sinica*, 1998, 40(8): 775—777.
- [36] Yuan Z Y, Duolikun M, Huang P Y. The relationship between water and the seed coat of *Lepidium Apetalum* — an Ephemeral. *Seed*, 2005, 24 (9): 1—3.
- [37] Hendry G A, Grime J P. *Methods in Comparative Plant Ecology: A Laboratory Manual*. London: Chapman & Hall, 1993.
- [38] Hensen I. Life strategies in semi-arid grassland community: Mechanisms of dispersal and reproduction within *Lapiedro martinezii-Stipetum tenacissimae* (southeastern Spain). *Feddes Repertorium*, 1999, 110(3-4): 265—285.
- [39] Zhang T, Tian C Y, Sun Y, *et al.* Soil seed banks of ephemerals in the Gurbantunggut. *Arid Land Geography*, 2006, 29(5): 675—680.
- [40] Wang X Q, Zhang Y M, Jiang J, *et al.* Variation pattern of soil water content in longitudinal dune in the southern part of Gurbantunggut Desert: How snow melt and frozen soil change affect the soil moisture. *Journal of Glaciology and Geocryology*, 2006, 28(2): 262—268.
- [41] SAS Institute Inc. *SAS/STAT User's Guide*. SAS Institute INC, Cary, NC, 1989.
- [42] Xiao F L, Dun Y T. Ecological Significance of Seed mucilage in desert plants. *Chinese Bulletin of Botany*, 2007, 24 (3): 414—424.
- [43] Sun H Z, He X L. A comparative study on germination characteristics of three species from *Seriphidium* (Bess.) Poljak. *Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition)*, 2007, 35(2): 198—202.
- [44] Zhang Y, Xue L G, Gao T, *et al.* Resraech advance on seed germination of desert plants. *Journal of Desert Research*, 2005, 25(1): 106—112.
- [45] Evenari M, Gutterman Y. Observations on the secondary succession of three plant communities in the Negev Desert, Israel. *Artemisietum herbae-albae*. In: Jacques R. ed. *Etudes de Biologie Vegetale*. Paris: Gif-sur-Yvette: CHRS, 1976, 57—86.
- [46] Loria M, Noy M I. Dynamics of some annual populations in the losses plain. *Israel Journal of Botany*, 1979/1980, 28: 211—225.
- [47] Gutterman Y. Environmental factors and survival strategies of annual plant species in the Negev desert, Israel. *Plant Species Biology*, 2000, 15: 113—125.
- [48] Martinez-Ghersa M A, Ghersa C M, Benech-Arnold R L, *et al.* Adaptive traits regulating dormancy and germination of invasive species. *Plant*

Species Biology, 2000, 15: 127–137.

- [49] Benech Arnold R L, Ghera C M, Sanchez R A, *et al.* The role of fluctuating temperatures in the germination and establishment of *Sorghum halepense* (L.) Pers. Regulation of germination under leaf canopies. Functional Ecology, 1998, 2:311–318.
- [50] Insausti P, Soriano A, Sanchez R A. Effects of flood-influenced factors on seed germination of *Ambrosia tenuifolia*. Oecologia, 1995, 103:127–132.
- [51] Martinez G M A, Satorre E H, Ghera C M. Effect of soil water content and temperature on dormancy breaking and germination of three approaches. Biological Conservation, 1997, 78:107–121.
- [52] Baskin C C, Baskin J P. Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dominance and Germination. San Diego: Academic Press, 1998.

参考文献:

- [8] 王彦荣, 刘友良, 沈益新. 牧草种子活力检测技术述评. 草业学报, 2001, 10(1):48~57.
- [9] 刘志民, 李雪华, 李荣平, 等. 科尔沁沙地 70 种植物繁殖体形状比较研究. 草业学报, 2003, 12(5): 55~61.
- [20] 阿衣古力·阿不都瓦依提, 吐尔逊娜依·哈里旦, 杨文英. 伊犁绢蒿种子天然种衣与水分关系初步研究. 干旱区研究, 2000, 17: 53~56.
- [22] 黄振英, Gutterman Y, 胡正海, 等. 白沙蒿种子萌发特性的研究. I. 粘液瘦果的结构和功能. 植物生态学报, 2001, 25: 37~43.
- [27] 刘强, 王平平, 苗福, 等. 濒危植物鄂尔多斯半日花种皮结构的研究. 天津师范大学学报(自然科学版), 2003, 23(3):20~23.
- [35] 张连义, 杨世忠, 阿不都热依木·哈地尔, 等. 伊犁绢蒿种子天然种衣吸水保水性能研究. 植物学报, 1998, 40(8):775~777.
- [36] 袁祯燕, 华鹏, 黄培佑. 早春短命植物抱茎独行菜天然种衣与水分的关系. 种子, 2005, 24(8):1~3.
- [39] 张涛, 田长彦, 孙羽, 等. 古尔班通古特沙漠短命植物种子库研究. 干旱区地理, 2007, 29(5):675~680.
- [40] 王雪芹, 张元明, 蒋进, 等. 古尔班通古特沙漠南部沙垄水分动态——兼论积雪融化和冻土变化对沙丘水分分异作用. 冰川冻土, 2006, 28(2):262~268.
- [42] 刘晓凤, 谭敦炎. 荒漠植物种子粘液的生态学意义. 植物学通报, 2007, 24(3): 414~424.
- [43] 孙会忠, 贺学礼. 3 种绢蒿属植物种子萌发特性的比较. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2007, 35(22):198~202.
- [44] 张勇, 薛林贵, 高天鹏, 等. 荒漠植物种子萌发研究进展. 中国沙漠, 2005, 25(1):106~112.