

异子蓬二型种子的萌发与休眠特性及其生态适应

刘艳芳¹, 魏 岩^{1,*}, 严 成²

(1. 新疆农业大学草业与环境科学学院, 乌鲁木齐 830052; 2. 中国科学院新疆生态与地理研究所, 乌鲁木齐 830011)

摘要: 异子蓬为中亚荒漠的特有种, 其果实为胞果, 花被片在结果时宿存包被果实形成浆果状的散布单位。对异子蓬的散布单位、果实形态进行比较观察, 并在 5/15℃、5/25℃、15/25℃ (暗/光 = 12h/12h) 3 个温变周期下进行种子萌发实验, 结果表明: (1) 异子蓬的散布单位绿色、浆果状, 有大小两种形态; 大小两种散布单位内包被的果实在形状、大小、颜色上存在着明显差异。 (2) 大的散布单位内包被的果实圆形, 扁平, 褐色, 无光泽, 直径(2.64 ± 0.03) mm, 重量(3.68 ± 0.04) mg; 小的散布单位内包被的果实双凸镜形, 黑色, 有光泽, 直径(2.40 ± 0.04) mm, 重量(2.86 ± 0.06) mg。 (3) 褐色种子在 3 个温变周期下的萌发率都在 81% 以上, 萌发速度快, 而黑色种子萌发率低, 萌发慢, 具有休眠现象。 (4) 划破种皮及低温层积处理可显著提高黑色种子在 3 个温变周期下的萌发率, 延长储存时间也可有效地促进黑色种子的萌发, 表明黑色种子处于非深度生理休眠状态。异子蓬产生的两种不同类型的种子及其在时间和空间上的萌发差异对荒漠异质环境具有重要的适应意义。

关键词: 异子蓬; 种子二型性; 散布单位; 非深度生理休眠

文章编号: 1000-0933 (2009) 12-6609-06 中图分类号: Q945.34 文献标识码: A

Germination characteristics and ecological adaptation of dimorphic seeds of *Borszczowia aralocaspica*

LIU Yan-Fang¹, WEI Yan^{1,*}, YAN Cheng²

1 College of Pratacultural & Environmental Science, Xinjiang Agricultural University, Urumqi 830052, China

2 Xinjiang Ecology and Geography Research Institute, Chinese Academy of Sciences, Urumqi, 830011, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(12): 6609 ~ 6614.

Abstract: *Borszczowia aralocaspica* is an endemic species in the Central Asian deserts, with utricles and perianth coating the fruit and healing into berry-like dispersal units. To better understand how *B. aralocaspica* is adapted to its desert habitat, we studied its dispersal units, seed morphs, and germination characteristics. *B. aralocaspica* produces two types of dispersal units and utricles that differ in size. The dispersal units are green and fleshy when young and develop either into brown fruit which are big ((2.64 ± 0.03) mm), round, flat, and covered with extended bracteoles or into smaller ((3.68 ± 0.04) mg) black fruit which are lens-shaped with a glossy, smooth testa, covered with extended bracteoles. The seeds of *B. aralocaspica* were germinated for 30 d in incubators with a 12 h photoperiod and 12 h thermoperiods (dark / light) of 5/15℃, 5/25℃ and 15/25℃. Brown seeds germinated rapidly and had a high percentage germination while black seeds germinated slowly and had a low percentage germination. Percentage germination of the black seeds was increased by scarification of the covering layers (pericarp and seed coat), by cold stratification and by prolonging storage. This suggests that black seeds have the characteristics of non-deep physiological dormancy. Seed dimorphism may allow *B. aralocaspica* to survive in harsh desert habitats.

Key Words: *Borszczowia aralocaspica*; seed dimorphism; dispersal units; non-deep physiological dormancy

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30660033, 30770374); 国家教育部新世纪优秀人才支持计划资助项目(CET-05-0898); 草业科学国家重点学科资助项目

收稿日期: 2008-08-03; 修订日期: 2009-03-24

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: weiyanyan1966@163.com

植物果实(或种子)的二型性或多型性是指同一植株的不同部位产生两种或多种在形态结构、生理特性等方面有显著差异的果实(或种子)的现象,具有二型或多型种子的植物主要分布于干旱、沙漠、盐渍及扰动强烈的地区^[1,2]。种子多型性对于生长于不可预知的、波动环境中的植物具有进化优势,它们可以分配资源给不同形态的种子来适应变化的环境^[3,4]。不同形态种子的萌发在时间和空间上交替出现,也可防止因微环境变化而造成的整个植物种群数量的降低。果实(或种子)多型性是一种比较普遍的现象,在被子植物的 18 个科中都有描述,其中占主导地位的是菊科和藜科^[5]。对藜科植物种子多型性的研究主要出现在滨藜^[6,7]、盐角草^[8]、碱蓬^[9]以及猪毛菜^[10,11]等属中,而对其研究则主要集中在种子的形态结构,种子的扩散,萌发与休眠行为上,这些行为和功能直接关系到该种群的建立和发展,因此引起生态学家的广泛关注。

目前,在对分布于准噶尔盆地的藜科植物进行的调查研究中,发现许多植物的种子具有多型性,且不同类型种子的萌发特性不同^[7,11~13]。异子蓬(*Borszczowia aralocaspica*)为藜科异子蓬属一年生草本植物,系单种属,分布于哈萨克斯坦以及乌兹别克斯坦等中亚地区,在我国仅分布于新疆准噶尔盆地南缘,生长于强盐碱化的沙质土及戈壁,具有很强的抗干

旱、盐碱和耐贫瘠能力^[14,15]。其果实为胞果,花被片在结果时宿存包被果实形成浆果状的散布单位。李利等曾对异子蓬的种子形态及萌发特性进行了初步研究,认为小种子有休眠现象^[16],但未确定其休眠类型。那么,异子蓬的散布单位在形态上有何特点?种子的休眠特性如何?这些特性是如何与荒漠环境相适应的?本文以异子蓬为研究材料,在对其果实形态观

察的基础上,探讨低温层积处理、储存时间及划破种皮对异子蓬休眠种子萌发的影响,确定其休眠类型,进一步完善对其种子形态及萌发特性的认识,为深入认识藜科植物的种子多型性特点及种群更新提供参考。

1 材料和方法

1.1 材料

成熟的异子蓬果实和种子于 2006 年、2007 年 10 月采集于新疆阜康境内的强盐碱化沙质土的自然种群中,通风条件下晾干,室温保存备用。异子蓬在研究区形成单一优势种的层片,盖度 80%~90%。

1.2 方法

1.2.1 果实形态及散布单位的观察

于 2007 年对异子蓬花、散布单位和果实形态进行观察,并选取不同类型果实各 50 粒,用游标卡尺测量其直径,果实重量的测定以 100 粒为 1 组,用 EX-200A 千分之一天平称重,重复 4 次,计算单粒果实重量。

1.2.2 种子在不同温变周期中的萌发

异子蓬果实为胞果,果皮薄,具一粒种子,实验中将其果实称为种子。实验设 3 个温变周期(5/15℃、5/25℃、15/25℃,暗/光=12h/12h),萌发实验每组 25 粒、4 个重复。将新采集的种子分别置于直径为 90 mm 垫有 2 层滤纸的培养皿中,加入 10 ml 蒸馏水,分别在设定的 3 个温变周期中培养 30 d,以胚根的出现为萌发的标志,每隔 1d 观察 1 次。

1.2.3 黑色种子的休眠特性及休眠的打破

(1) 低温层积处理

将黑色种子均匀放入用蒸馏水洗净的河沙(沙土湿度为 11%)中,置于塑料盒内,密封后贮藏于 4~5℃冰箱中。沙藏时间分别为 0 周、6 周、10 周、12 周。沙藏结束后,将种子用蒸馏水清洗干净后转移至培养皿中,分别在 5/15℃、5/25℃、15/25℃(暗/光=12 h/12 h)温变周期中进行种子萌发实验,每隔 1d 观测 1 次,持续检测 30 d。

(2) 储藏对种子休眠的影响

分别用新采集的种子、室内常温储藏 2 个月、7 个月和 12 个月的黑色种子在 5/15℃、5/25℃、15/25℃(暗/光=12h/12h)3 个温变周期中进行种子萌发实验,观察 30 d,测定种子的萌发率。

(3) 划破种皮

用解剖刀将黑色种子的种皮划破,以不伤害胚为准。将处理过的种子分别在 5/15℃、5/25℃、15/25℃ (暗 12h/光 12h) 变温条件下培养 30 d。

1.3 数据处理与分析

萌发过程每天检测 1 次,并将已萌发的种子移走,萌发结果以萌发率 $\pm$ 标准误差(SE) 表达,萌发速率以萌发指数 $\pm$ 标准误差(SE) 表达。萌发率 = 已萌发的种子数/总的种子数 $\times 100\%$ 表达;萌发指数 $Gi = \sum Gt/Dt$, 其中 Gt 为 2d 的萌发率, Dt 为萌发日数,萌发指数值越大,萌发速度越快。用 SPSS 12.0 软件对所得数据进行方差分析。

2 结果与分析

2.1 散布单位和果实的形态

异子蓬的花两性,花被片 5 枚,开花后宿存并随果实增大而增大,最后花被片愈合并肉质化包被果实形成大小两种散布单位;散布单位均呈浆果状,绿色,大的散布单位内包被褐色果实,小的散布单位内包被黑色果实。

(1) 褐色果实 散布体长圆形,具绿色细脉,长(8.27 ± 0.23) mm,宽(6.65 ± 0.18) mm;果实圆形,扁平,褐色,无光泽,直径(2.64 ± 0.03) mm。

(2) 黑色果实 散布体长(5.60 ± 0.10) mm,宽(4.73 ± 0.09) mm;果实双凸镜形,黑色,种皮光滑,有光泽,直径(2.40 ± 0.04) mm。

实验测得 2006 年褐色种子和黑色种子的重量分别为(2.54 ± 0.04) mg 和(2.02 ± 0.03) mg,在同一分布地 2007 年褐色种子重(3.68 ± 0.04) mg,黑色种子重(2.86 ± 0.06) mg。

2.2 种子在不同温变周期中的萌发行为

通过异子蓬褐色种子和黑色种子在 5/15℃、5/25℃、15/25℃ (暗/光 = 12h/12h) 3 个不同温变周期的萌发实验,表明种子类型和变温对萌发没有显著的交互作用(表 1),但黑色种子和褐色种子的萌发率($F = 422.434, P = 0.000$) 存在着显著差异,表明两种类型种子的萌发特性显著不同。褐色种子在 3 个温变周期下的萌发率都在 81% 以上,萌发速度快,而黑色种子在不同温变周期下的萌发率($F = 7.332, P = 0.013 < 0.05$)、萌发指数($F = 7.729, P = 0.011$) 存在显著性差异,但萌发速度缓慢,萌发率均小于 50%,在 5/15℃ 的温变周期下仅有 2%。

表 1 温度和种子类型对异子蓬种子萌发率的影响

Table 1 Analysis of variance for effects of temperature, types of fruits and their interaction on the percentages of germination of seeds of *Borszczowia aralocaspica*

偏差来源 Source of variation	自由度 Df	离差平方 SS	均方 MS	F	P
温度 Temperature	2	2044.000	1022.000	13.140	0.000
种子类型 Types of seeds	1	32856.000	32856.000	422.434	0.000
温度 $\times$ 种子类型 Temperature $\times$ types of seeds	2	244.000	122.000	1.569	0.236

2.3 黑色种子的休眠特性及休眠的打破

对种子萌发特性的测定表明,黑色种子在不同温变周期下的萌发率都较低,具有休眠特性(图 1),和对照相比,随沙藏时间的延长,在 3 个温变周期下,黑色种子的萌发率(5/15℃: $F = 9.876, P = 0.001$; 5/25℃: $F = 21.682, P = 0.000$; 15/25℃: $F = 8.378, P = 0.003$) 显著提高。沙藏 6 周后,在 5/15℃、5/25℃ 和 15/25℃ 3 个温变周期下的萌发率均显著提高,而沙藏 12 周后,在 15/25℃ 下可达 79% (图 2)。

随着储藏时间的延长,黑色种子的萌发率在 3 个不同温变周期中也有所提高。新采集的黑色种子的萌发率较低,经过 7 个月的储藏后,在 5/25℃ ($F = 6.719, P = 0.007$) 下萌发率达到了 39%,而经过 12 个月后,在 5/15℃ ($F = 2.656, P = 0.096$)、15/25℃ ($F = 1.417, P = 0.286$) 下的萌发率分别达到了 13% 和 51% (图 3)。

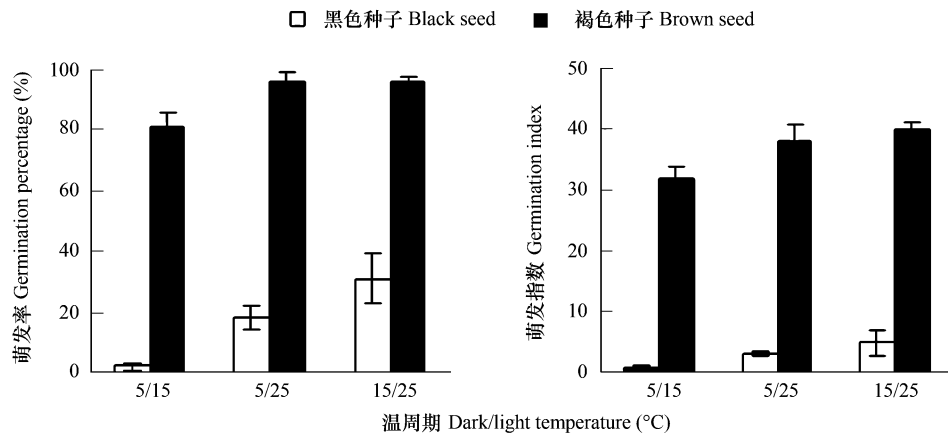


图1 异子蓬2种类型种子在不同温变周期下的萌发率和萌发指数

Fig. 1 The final germination percentage and germination index of two seed types of *Borszczowia aralocaspica* at different thermoperiods

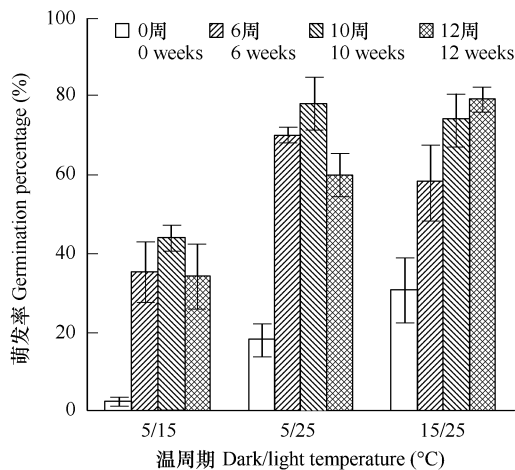


图2 不同温变周期下低温层积处理对异子蓬黑色种子萌发率的影响

Fig. 2 Effect of cold temperature on germination percentages of black seeds of *Borszczowia aralocaspica* at different thermoperiods

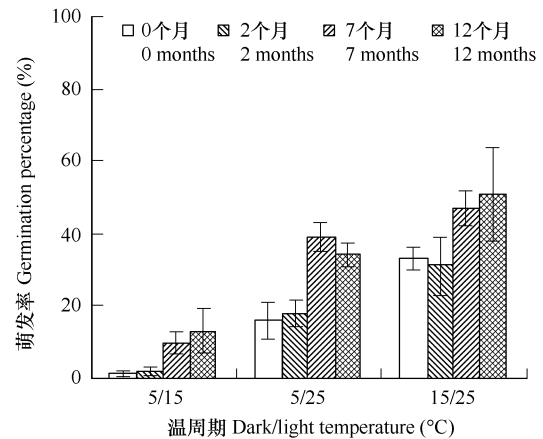


图3 不同温变周期下储存时间对异子蓬黑色种子萌发率的影响

Fig. 3 Effect of storage time on germination percentages of black seeds of *Borszczowia aralocaspica* at different thermoperiods

划破种皮能够极显著促进黑色种子在不同温变周期下的萌发率 ($F = 85.561, P = 0.000$) 和萌发指数 ($F = 253.849, P = 0.000$) (图4)。划破种皮后,黑色种子在3个温变周期下的萌发率分别达到了72%, 87%和90%。

3 讨论

种子多型性是许多1年生植物对环境异质性的一种重要的适应方式^[17]。通过观察发现,异子蓬在同一植株上产生褐色和黑色2种不同类型的果实和种子,褐色种子大于黑色种子;同时种子的质量在不同年份间存在差异。这表明遗传因素决定着果实和种子类型,而种子的大小和质量受温度、降雨等环境条件的影响。种子的多型现象在藜科的许多属中均有报道,异苞滨藜 (*Atriplex micrantha*) 同一植株上可以产生2种不同类型的果实和种子^[7],紫翅猪毛菜 (*Salsola affinis*) 有3种类型的果实和种子^[18],散枝猪毛菜 (*Salsola brachiata*) 在同一植株上可以产生4种不同类型的果实和种子^[11]。种子多型性可能是由于母体的遗传性及环境因素造成的^[19]。

不同颜色的种子具有不同萌发力现象曾在藜科植物 *Salsola volkensii* 和 *Aellenia austrani*^[20] 中就有报道。

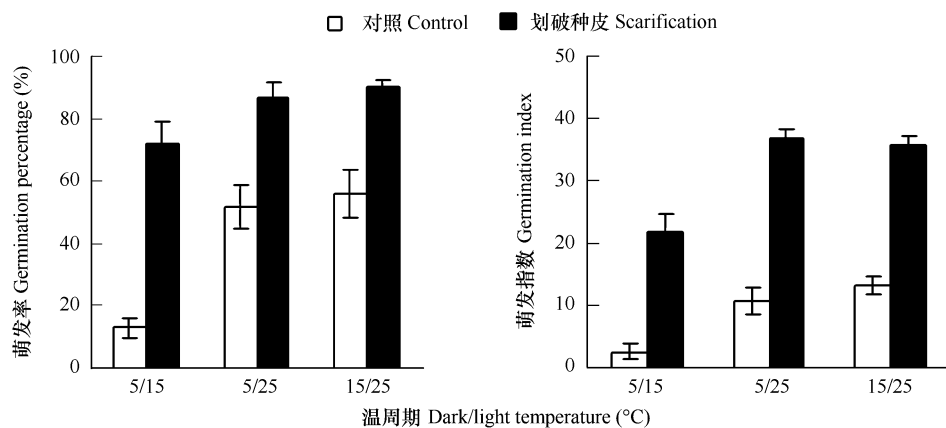


图4 不同温变周期下划破种皮对异子蓬黑色种子萌发率和萌发指数的影响

Fig. 4 Effect of scarification on germination percentages and germination index of black seeds of *Borszczowia aralocaspica* at different thermoperiods

实验表明,异子蓬两种类型种子的萌发能力也存在很大差异,褐色种子在5/15℃、5/25℃、15/25℃3个温变周期中的萌发率都较高,萌发速度快,即使在5/15℃的低温周期下萌发率也高达81%,达50%只需3d。而黑色种子在3个温变周期下的萌发率都较低,具有休眠现象。Baskin和Baskin在对118种盐生植物种子(来自盐沼、盐漠、海滨、沙丘和海洋)休眠类型的测定中显示,具有生理休眠的种子90种,约占总数的76%^[21]。准噶尔荒漠中的藜科植物紫翅猪毛菜(*Salsola affinis*)^[18],散枝猪毛菜(*Salsola brachiata*)^[11],异苞滨藜(*Atriplex micrantha*)^[7]的休眠种子也为生理休眠。通过实验证实,异子蓬黑色种子也属于非深度生理休眠^[22],随着低温层积时间的延长,萌发率显著提高。自然生境中,异子蓬种子于10月成熟,需要经过冬天低温来打破休眠,这种低温层积处理打破休眠的现象可能是植物对荒漠环境长期适应的结果。延长储存时间也可有效提高黑色种子的萌发能力,这种现象在*Atriplex confertifolia*中也有报道,由于种子存在后熟现象,干储24周后萌发率得到了显著提高^[23]。实验还发现,划破果皮和种皮能够极显著地促进黑色种子的萌发,这也证明黑色种子处于非深度生理休眠状态,黑色种子萌发缓慢可能是由于其种皮硬化,通透性差造成的,种皮硬化导致种子不能萌发,划破果皮和种皮能够减少机械阻力^[24],从而促进其萌发。

在荒漠多变环境中,植物种群的成功建成取决于种子在合适条件下的萌发,在不利环境中的休眠^[25]。由于荒漠地区降雨时间及降雨量具有高度不确定性,种群生活史过程又强烈的依赖降雨,所以出现的幼苗容易在降雨不足时死亡。异子蓬褐色种子萌发的温度范围广,速度快,在适宜条件下能够快速萌发,保证幼苗的大量出现,但当生存条件不适宜时,同时也增加了后代死亡的风险。而黑色种子萌发率低,散落暂时储存于种子库,冬季经积雪覆盖,来年春天冰雪融化时休眠作用部分解除,随着温度的升高,解除休眠的种子萌发,补充因环境变化而造成的整个植物种群数量的降低。而留在种子库中部分休眠的黑色种子使土壤中能够保持一个持久的种子库,有利于种群的生存和破坏后的修复,可以避免种群的灭绝,从而保证物种的延续。

荒漠环境的特点是干旱少雨,温度、湿度和降水的时间变异率大,空间分布的异质性程度高。这种严酷多变的生境条件对植物的生长、生存极为不利。在这样一个多变的环境中,具多型种子的植物比具单型种子的植物具有更高的适合度^[26]。异子蓬产生的两种具有不同萌发特性的种子,扩大了异子蓬种子萌发的时间范围,增加对环境条件的适合度,有利于其在高度严酷的环境中成功定居和繁衍。

References:

- [1] Li W Q, Liu X J, Mao L Z, et al. Advances in plant seed dimorphism (or polymorphism) research. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26 (4): 1234—1242.
- [2] Lev-Yadun S. Why are underground flowering and fruiting more common in Israel than anywhere else in the world? *Current Science*, 2000, 79: 289.

- [3] Harper J L. Population Biology of Plants. New York: Academic Press, 1977.
- [4] Harper J L, Lovell P H, Moore K G. The shape and sizes of seeds. Annual Review of Ecological Systematics, 1970, 1: 327—356.
- [5] Imbert E. Ecological consequences and ontogeny of seed heteromorphism. Perspectives in Plant Ecology. Evolution and Systematics, 2002, 5: 13—36.
- [6] Drysdale F R. Variation of seed size in *Atriplex patula* var. *hastata* (L.) Gray. Rhodora, 1973, 75: 106—110.
- [7] Liu P W, Wei Y. Seed dimorphism and germination behavior of *Atriplex micrantha*, an annual in habiting Junggar desert. Acta Ecologica Sinica, 2007, 27 (10): 4233—4239.
- [8] Ungar I A. Seed dimorphism in *Salicornia europaea* L. Botanical Gazette, 1979, 140: 102—108.
- [9] Khan M A, Gul B, Weber D J. Germination of dimorphic seeds of *Suaeda moquinii* under high salinity stress. Australian Journal of Botany, 2001, 49: 185—192.
- [10] Takeno K, Yamaguchi H. Diversity in seed germination behavior in relation to heterocarpy in *Salsola komarovii* Iljin. The Botanical Magazine, Tokyo, 1991, 104: 207—215.
- [11] Wang H F, Wei Y, Huang Z Y. Seed polymorphism and germination behavior of *Salsola brachiata*, a dominant desert annual inhabiting Junggar basin of Xinjiang, China. Chinese Journal of Plant Ecology, 2007, 31(6): 1046—1053.
- [12] Wei Y, Liu P Y, An S Z. Study on fruit polymorphism and germination measures of *Atriplex Aucheri* Moq. seeds. Arid Zone Research, 2007, 24 (6): 835—839.
- [13] Gao R, Wei Y, Yan C. Amphicarpy and seed germination behavior of *Ceratocarpus arenarius* L. Chinese Journal of Ecology, 2008, 27(1): 23—27.
- [14] Li A R. Flora of China Vol. 25 (2). Beijing: Science Press, 1979.
- [15] Mao Z M. Flora of Xinjiang Vol. 2 (1). Urumqi: Xinjiang Science and Technology Press, 1994.
- [16] Li L, Yang X L, Wang W H. Response of germination of dimorphic seed of *Borszczowia aralocaspica* to habitat conditions. Arid Zone Research, 2007, 24(6): 830—834.
- [17] Ungar I A. Population ecology of halophyte seeds. Botanical Review, 1987, 53: 301—334.
- [18] Wei Y, Dong M, Huang Z Y. Seed polymorphism, dormancy and germination of *Salsola affinis* (Chenopodiaceae), a dominant desert annual inhabiting Junggar Basin of Xinjiang, China. Australian Journal of Botany, 2007, 55: 464—470.
- [19] Gutterman Y. Seed Germination of Desert Plants. Berlin: Springer-Verlag, 1993.
- [20] Negbi M, Tamari B. Germination of chlorophyllous and achlorophyllous seeds of *Salsola volkensii* and *Aellenia autrani*. Israel Journal of Botany, 1963, 12: 124—135.
- [21] Baskin C C, Baskin J M. Dormancy types and dormancy-breaking and germination requirements in seeds of halophytes, In: Khan M A, Ungar I A, et al. Biology of Salt Tolerant Plants. Michigan: Chelsea, USA, 1995, 23—30.
- [22] Baskin C C, Baskin J M. Seeds Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination. San Diego: Academic Press, 1998.
- [23] Susan C G, Susan E M. Multiple mechanisms for seed dormancy regulation in shadescale (*Atriplex confertifolia*; Chenopodiaceae). Canadian Journal of Botany, 2003, 81: 60—610.
- [24] Liu Z M, Jiang D M, Gao H Y, et al. Relationships between plant reproductive strategy and disturbance. Chinese Journal of Applied Ecology, 2003, 14(3): 418—422.
- [25] Csontos P, Tam S J. Comparisons of soil seed bank classification systems. Seed Science Research, 2003, 13: 101—111.
- [26] Gutterman Y. Strategies of seed dispersal and germination in plants inhabiting deserts. Botanical Review, 1994, 60: 373—425.

参考文献:

- [1] 李伟强,刘小京,毛利钊,等. 植物种子二形性(多形性)研究进展. 生态学报, 2006, 26(4): 1234~1242.
- [7] 刘鹏伟,魏岩. 准噶尔荒漠异苞滨藜的种子多型性及其萌发行为. 生态学报, 2007, 27(10): 4233~4239.
- [11] 王宏飞,魏岩,黄振英. 散枝猪毛菜的种子多型性及其萌发行为. 植物生态学报, 2007, 31(6): 1046~1053.
- [12] 魏岩,刘鹏伟,安沙舟. 野榆钱菠菜的果实多型性及其萌发对策. 干旱区研究, 2007, 24(6): 835~839.
- [13] 高蕊,魏岩,严成. 角果藜的地上地下结果性与种子萌发行为. 生物学杂志, 2008, 27(1): 23~27.
- [14] 李安仁. 中国植物志(第二十五卷,第二分册). 北京: 科学出版社, 1979. 157~186.
- [15] 毛祖美. 新疆植物志(第二卷,第一分册). 乌鲁木齐: 新疆科技卫生出版社, 1994. 84~106.
- [16] 李利,杨小林,王伟华. 异子蓬二态性种子萌发对生境条件的响应. 干旱区研究, 2007, 2(6): 830~834.
- [24] 刘志民,蒋德明,高红英,等. 植物生活史繁殖对策与干扰关系的研究. 应用生态学报, 2003, 14(3): 418~422.