

新疆干旱区植物藜的种子异型性及其萌发机理

姚世响, 油天钰, 徐栋生, 李秀明, 王浚桢, 兰海燕*

(新疆大学生命科学与技术学院/新疆生物资源基因工程重点实验室, 乌鲁木齐 830046)

摘要:新疆干旱区分布的植物藜(*Chenopodium album*)的种子有黑色和褐色两种类型。对藜的异型性种子从形态结构、不同环境因素及激素或化学物质对萌发的影响以及同工酶谱等方面进行了研究,并对其萌发及适应异质环境的机理进行了讨论。结果表明:(1) 藜的异型性种子在形态结构、萌发休眠特性等方面都存在明显差异:黑色种子种皮厚且硬,休眠,萌发慢,萌发率低;褐色种子种皮薄而软,不休眠,萌发快且萌发率高;(2) 黑色种子的休眠可通过切除胚根外缘种皮得以完全解除;(3) 赤霉素、乙烯利对黑色种子的萌发无明显促进作用; KNO_3 可较显著促进黑色种子的萌发;协同使用乙烯利和 KNO_3 时,可显著提高黑种子萌发率,完全打破休眠;(4) 黑色种子和褐色种子的酯酶、过氧化物酶及过氧化氢酶同工酶谱带存在差异;(5) 黑色种子的萌发需要光照,而褐色种子则对光不敏感;低温贮藏对二者的萌发均无显著影响,尽管黑色种子的萌发率有波动。研究结果初步显示黑色种子的休眠是内源(胚)和外源(种皮)因素共同所致。藜的种子异型性及其萌发机理的形成是其对新疆干旱区异质化环境的高度适应。

关键词:藜;种子异型性;黑色种子;褐色种子;干旱区;异质化环境;休眠

Seed heteromorphism and germination mechanism of *Chenopodium album* in Xinjiang Arid Region

YAO Shixiang, YOU Tianyu, XU Dongsheng, LI Xiuming, WANG Junan, LAN Haiyan*

Xinjiang Key Laboratory of Biological Resources and Genetic Engineering, College of Life Science and Technology, Xinjiang University, Urumqi 830046, China

Abstract: *Chenopodium album*, which is widely distributed in arid zone of Xinjiang, produces two distinct types of black and brown morphs of seeds on the same plant. An investigation on heteromorphic seeds of *C. album* was conducted as the following aspects: the morphology and structure of seeds, effects of seed coat treatment, plant growth hormone and different environmental factors on seed germination, analysis of electrophoresis pattern of isozymes in heteromorphic seeds, and finally the relationship between the mechanism of heteromorphic seeds germination and its adaptation strategies in heterogeneous environments were discussed. Results showed: (1) Black seeds, with a thick and hard testa, were dormant and germinated slowly to a low final percentage, while brown seeds, with a thin and soft testa, were non-dormant and germinated quickly to a high final percentage; (2) Dormancy of black seeds could be completely broken by removal of testa around the radicle; (3) GA_3 and ethephon had no significant effect on promoting germination of black seeds; while KNO_3 treatment could cause considerable stimulation in germination of black seeds; further co-treatment with ethephon and KNO_3 could thoroughly break the dormancy of black seeds; (4) The electrophoresis pattern of isozyme, including esterase, peroxidase and catalase, differed each other between two seed types; (5) Compared with brown seeds, germination of black seeds was light-sensitive; dry storage at low temperature had no significant effect on germination of both black and brown seeds, although germination percentage of black seeds fluctuated slightly. Taken together, we concluded preliminarily that

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30660012);新疆自治区科技攻关重大专项资助项目(200731138-3);新疆生物资源基因工程重点实验室开放基金资助项目(XJDX0201-2005-03, XJDX0201-2007-03, XJDX0201-2009-06)

收稿日期:2009-04-07; **修订日期:**2009-06-19

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: Lanhaiyan@xju.edu.cn

dormancy mechanism of black seeds can be attributed to both inner factor (embryo) and outer (seed coat) factor. In all, seed heteromorphism of *C. album* and its germination mechanism are highly adapted to the harsh and unpredictable environments in arid area of Xinjiang.

Key Words: *Chenopodium album*; seed heteromorphism; black seeds; brown seeds; arid zones; heterogeneous environments; dormancy

种子异型性指同一株植物上产生多种在形态结构及萌发特性等方面存在显著差异的种子^[1]。种子异型性在菊科(Asteraceae)、藜科(Chenopodiaceae)和禾本科(Poaceae)中较为常见,多为旱生、盐生植物,生命力顽强^[2]。藜科种子异型性的研究主要集中在滨藜属(*Atriplex*)^[3]、盐角草属(*Salicornia*)^[4-5]、猪毛菜属(*salsola*)^[6,8]和碱蓬属(*Suaeda*)^[9-11]。藜科植物种子的异型性在形态上通常表现为种皮颜色(黑色、褐色)和种子大小(大种子、小种子)的差异,另外在萌发休眠、耐盐性等方面也有不同。一般认为,植物能够通过种子异型性拓宽萌发的时间,分散单次萌发的风险,从而提高幼苗的存活率,进而保证种群的成功建立和顺利繁殖,反映出此类植物在种子阶段对时空异质化环境的高度适应^[12]。

藜(*Chenopodium album*)为藜科(Chenopodiaceae)藜属(*Chenopodium*)1年生草本植物,广泛分布于各种生境。藜作为一种强势杂草在国外报道较多,关于藜的种子异型性现象也有不同方面的研究^[13-18],Willams等 于1965年首次报道藜在同一植株上产生黑色和褐色两类种子,根据种皮是否有蜂窝状结构又将每类种子分为两种^[18]。藜在正常情况下产生的种子大多数为黑色,伴随有不同程度的休眠,少数为不休眠的褐色种子^[18]。因此随后的研究主要集中在黑色种子的休眠机制,通过赤霉素^[14]、乙烯利^[14,17]和硝酸盐^[13,16]等处理打破种子休眠,促进一次性萌发,从而铲除植株以达到有效控制这种有害杂草的目的。但对于藜如何适应干旱荒漠区特殊生境方面鲜有涉及。目前国内尚未见藜种子异型性的记载和报道,这可能与不同地域、不同生境的藜变异性极大有关系^[19]。分布于新疆干旱区的藜具有较强的耐旱、耐盐能力,可在荒地及土壤盐碱化的生境定植。我们观察发现,藜在同一植株上能够产生黑色和褐色两种形态的种子,种皮表面光滑,无蜂窝状结构,褐色种子占近一半的比例,并且不同生境异型性种子的比率及萌发特性的差异极大,这些特征都与前人的报道有较大差别。因此,本研究拟从种子形态结构、萌发生理生态特性等方面对广泛分布于新疆干旱区且有别于前人所报道的藜种子异型性及其萌发机理进行研究,初步探讨其对干旱区特殊生境的适应机制,为利用此植物资源修复并改良盐碱地生态环境提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 材料

2007年11月初于准噶尔盆地南缘荒地(43°45'N, 87°37'E)自然成熟的藜的植株上分别采集到黑色与褐色两种类型的种子。此类生境属于中温带荒漠区,春季有融雪、较湿润;全年降雨稀少(仅310 mm),蒸发量大(约1300 mm)。种子采集后,置通风避光处晾干,室温保存备用。

1.2 方法

1.2.1 种子形态结构的观察

在体视显微镜(SMZ800; Nikon, Japan)下对种子的外部形态及解剖结构进行观察照相,着重对两类种子种皮结构和厚度进行观察和测量。

1.2.2 种子萌发实验

萌发实验均按3重复、每重复30粒种子设置。将种子置于垫有两层滤纸的培养皿(直径为9 mm)中,加5 mL蒸馏水或相应浓度的溶液,置于25℃、16 h d⁻¹光照(LRH-400-G II光照培养箱;广东医疗器械厂)的培养箱中萌发,随后每天补充适量蒸馏水以弥补蒸发失水。种子萌发以胚根伸长至种子的一半为标准(长约0.5 mm),每12 h观测记录1次,14 d后统计种子的萌发率。

① 异型性种子的萌发 将藜的两种类型种子按上述方法分别于蒸馏水中进行萌发实验;

② 种皮处理 将藜的黑种子(至少于蒸馏水中浸泡 24 h),在不损伤胚的情况下,用刀片划破种皮(在种子中部轻划),或小心切除胚根尖端外缘的种皮,然后置于蒸馏水中萌发;

③ 光照与黑暗处理 光照组培养皿置于光照为 $116 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 16 h d^{-1} 条件,黑暗组培养皿用锡箔纸包严,两组种子均于蒸馏水中萌发;

④ 低温贮存处理 将两种种子置于 -10 、 $-20 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 冰箱中低温干燥保存,分别在保存后 1、2、3 个月时取出,于蒸馏水中萌发。

1.2.3 外源激素和硝酸钾处理

分别用 GA_3 、乙烯利和 KNO_3 处理黑色种子以解除休眠。萌发条件同 1.2.2。

① GA_3 分别用 0、100、200、400、600 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的赤霉素溶液浸泡藜的黑色种子 12 h 后,将种子接入用相应浓度的赤霉素溶液浸润饱和的滤纸上进行萌发。

② 乙烯利 将藜的黑色种子分别接入用 10、100、500 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的乙烯利溶液浸湿饱和的滤纸上萌发。

③ KNO_3 将藜的黑色种子分别接入用 1000、2000、3000、4000 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 KNO_3 溶液浸湿饱和的滤纸上萌发。

④ 乙烯利和 KNO_3 交互作用 分别以 0、1000、2000、3000、4000 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 KNO_3 和 0、10、100、500 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的乙烯利进行互作实验,将藜的黑色种子分别接入以相应浓度的溶液浸润饱和的滤纸上进行萌发实验。

1.2.4 异型性种子同工酶电泳

① 酶液制备 挑选大小一致、饱满均匀的异型性种子并各称取 100 mg,于液氮中充分研磨均匀后,加入 500 μL 提取缓冲液($12.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ Tris-Cl, pH 6.8),于 $4 \text{ }^{\circ}\text{C}$, $10\,000 \times g$ 离心 15 min。取上清液存于低温备用。

② 蛋白定量及电泳 采用 Bradford 法定量酶液总蛋白含量,以保证上样量均等并便于相互比较^[20]。同工酶的电泳采用不连续聚丙烯酰胺凝胶法:浓缩胶为 3%,分离胶为 7.5%。其中在 CAT 同工酶的分离胶中加入 0.5% 可溶性淀粉。

③ 同工酶染色 酯酶、过氧化物酶、过氧化氢酶同工酶染色均参照《现代植物生理学实验指南》的方法^[21]。

1.3 数据统计分析

所有以百分数表示的种子萌发数据在统计分析前,均先进行反正弦变换,以确保方差齐性。采用 GraphPad Prism 软件(GraphPad Software, San Diego, CA)对种子萌发率进行差异显著性检验,独立样本采用 t 检验;多个样本采用单因素或双因素方差分析。如存在显著差异,再用 Tukey 检验确定各样本间的差异水平。本文图片均采用 GraphPad Prism 软件绘制。

2 结果与分析

2.1 藜异型性种子的形态结构及散布特征

在解剖镜下,根据种皮颜色可将种子分为主要的两大类:黑色种子与褐色种子。两类种子均呈双凸镜状,横生,边缘钝(图 1a)。在体视显微镜下,对种子进行横切与纵切,可观察到两类种子均属环形胚,包围着中间的胚乳部分(图 1b,c)。在解剖和观察过程中发现,两类种子最显著的差异表现在种皮的颜色、厚度和硬度上:黑色种子的种皮色深较厚(约为褐色种皮的 2—3 倍),并且坚硬,不易解剖(图 1b);褐色种子的种皮色浅且薄而软,易于解剖(图 1c)。

藜的果实为胞果,种子外有五苞片,成熟时易开裂,种子从中散落。黑色与褐色种子均无特殊的扩散结构,一定比例的种子可由风传播。

2.2 异型性种子萌发率的差异

藜的黑色与褐色种子在萌发率上存在较大差异,结果如图 2 所示,黑色种子的最终萌发率为 17%,显著

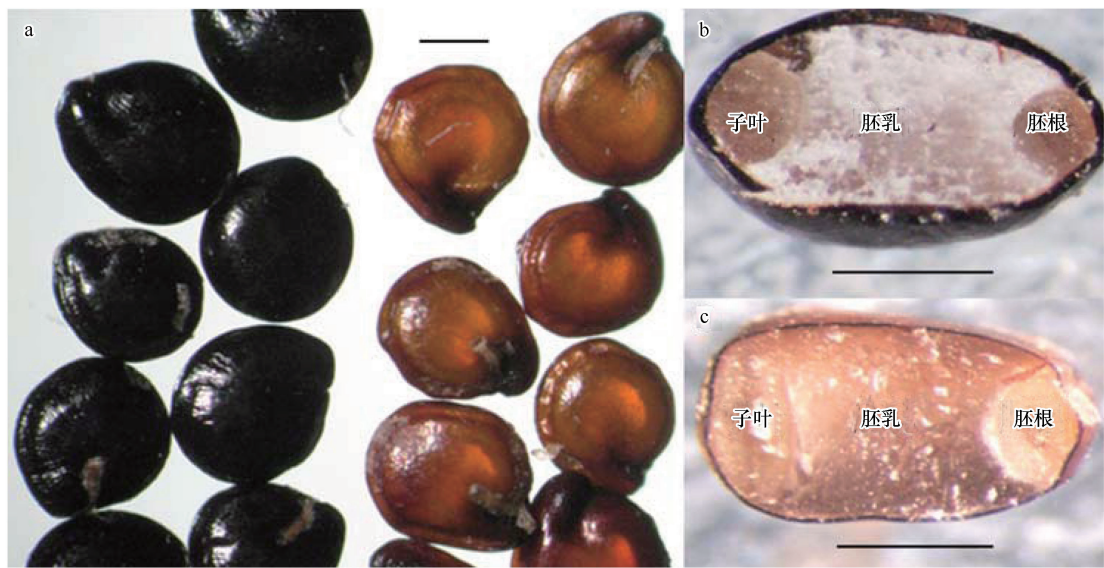


图1 异型性种子形态及解剖结构

Fig. 1 Morphology and anatomical structure of *C. album* heteromorphic seeds

a. 体式显微镜下的异型性种子; b. 黑色种子的纵切解剖结构,显示种皮较厚;c. 褐色种子的纵切解剖结构,显示种皮较薄;图中所有标尺均表示0.5 mm;子叶 Cotyledon; 胚乳 Endosperm; 胚根 Radical

低于褐色种子的最终萌发率(100%) ($P < 0.0001$)。而且黑色种子的萌发速率也明显低于褐色种子:黑色种子在2 d 时才开始萌发,而褐色种子在1 d 时萌发率已接近80%。

2.3 种皮处理对黑色种子萌发的影响

根据黑、褐两类种子种皮存在的差异以及萌发率的显著差异的事实,对黑色种子的种皮进行机械破损处理以观察种皮对萌发的作用,结果如图3 所示。在3 种处理中,种皮未经任何处理的黑色种子萌发率只有16.7%,而在种子中部适当划破种皮使萌发率提高到24%,但与对照相比并无显著差异 ($F = 1.487, P > 0.05$);当切除胚根尖端外缘种皮时,黑色种子萌发率提高至98%,与对照有极显著差异 ($F = 6.989, P < 0.001$);非配对 t 检验分析表明两种种皮机械处理之间差异极显著 ($F = 4.699, P < 0.001$)。以上结果初步表明,种皮结构对黑色种子的萌发具有一定的限制作用。

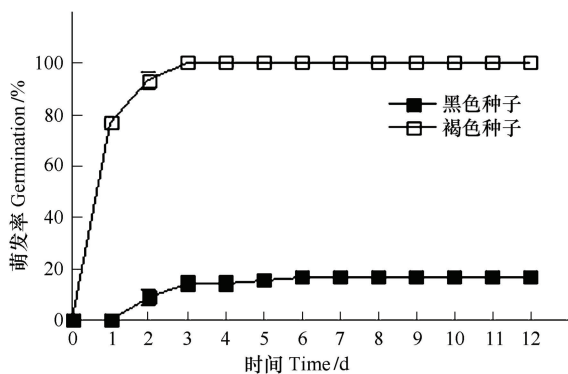


图2 异型性种子的萌发

Fig. 2 Germination of *C. album* heteromorphic seeds in distilled water

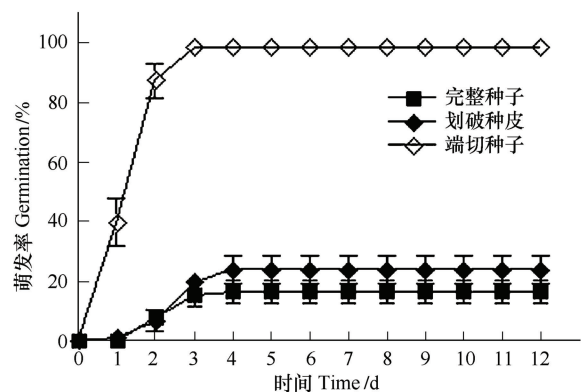


图3 种皮处理对黑色种子萌发的影响

Fig. 3 Effect of seed coat treatments on germination of *C. album* black seeds

2.4 外源激素和 KNO_3 对黑色种子萌发的影响

2.4.1 GA_3

前人的实验证明赤霉素对种子萌发具有显著的促进作用。本实验结果显示(图4),当萌发率低的黑种子在不同浓度的赤霉素(从 100 至 $600 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$)处理下,其萌发率并无显著提高($F = 1.469, P > 0.05$)。

2.4.2 乙烯利

利用不同浓度的乙烯利对黑种子进行处理,其萌发结果如图5所示。当乙烯利浓度为 $10 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,其萌发率有小幅增加,而浓度再增大时,萌发率则呈降低趋势,单因素方差分析表明,不同浓度乙烯利对种子的萌发率无明显促进作用($F = 1.126, P > 0.05$)。

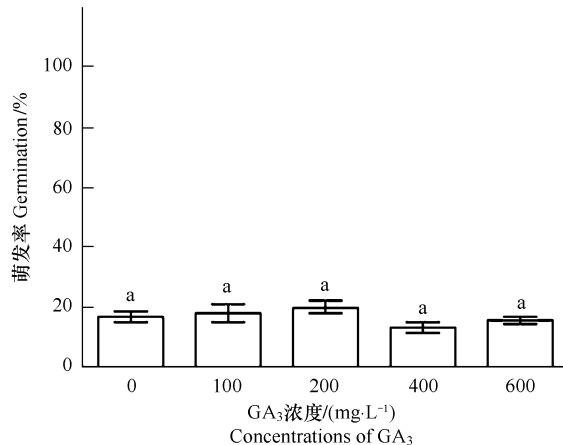


图4 不同浓度 GA_3 对黑色种子萌发的影响

Fig. 4 Effect of various concentrations of GA_3 on germination of *C. album* black seeds

相同字母表示差异不显著 ($P > 0.05$)

2.4.3 KNO_3

对藜的黑种子进行不同浓度的 KNO_3 处理后的萌发实验显示, KNO_3 可较显著地提高黑色种子的萌发率(单因素方差分析显示: $F = 15.20, P < 0.001$), Tukey 检验结果进一步表明,随着 KNO_3 浓度的提高,促进作用明显增强,在 $4000 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时对黑色种子的萌发有最大促进作用(图6)。

2.4.4 乙烯利和 KNO_3 的协同作用

在单独使用乙烯利或 KNO_3 时均对黑色种子的萌发率有所改善,而在两者同时使用时,则能极显著地增加种子的萌发率,不同浓度的硝酸钾与乙烯利各浓度的组合及黑色种子相应的萌发率如图7所示。双因素方差分析(表1)显示,乙烯利和 KNO_3 存在显著的互作效应,即在不同 KNO_3 浓度下施以乙烯利,都能起到打破黑种子休眠的作用。

2.5 异型性种子同工酶谱带的差异

为进一步探讨藜异型性种子萌发差异的机理,对黑色与褐色种子中的酯酶、过氧化物酶及过氧化氢酶同工酶进行了电泳分析,其结果如图8所示。从图8中各种同工酶谱带可发现,黑色种子与褐色种子的带型存在差异。在酯酶同工酶中有9条较明显谱带(图8a, EST1—9),其中 EST1(黑色种子无)和 EST5(褐色种子无)

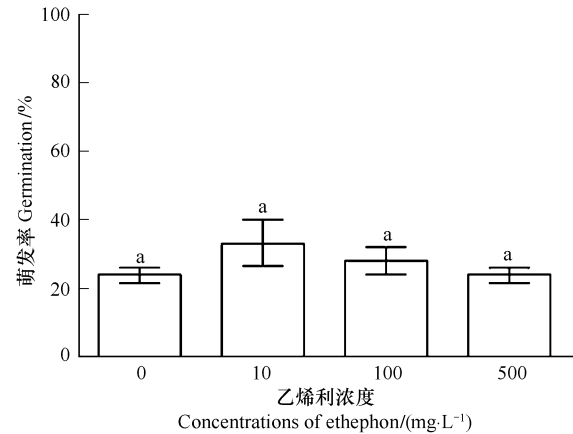


图5 不同浓度乙烯利对黑色种子萌发率的影响

Fig. 5 Effect of various concentrations of ethephon on germination of *C. album* black seeds

相同字母表示差异不显著 ($P > 0.05$)

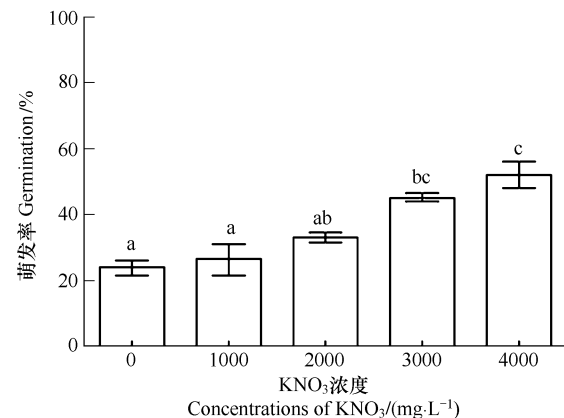


图6 不同浓度 KNO_3 黑色种子萌发的影响

Fig. 6 Effect of various concentrations of KNO_3 on germination of *C. album* black seeds

相同字母表示差异不显著 ($P > 0.05$)

在两者间表现出差别;而过氧化物酶同工酶中共有 8 条谱带(图 8b, POD1—8),其中 POD4(黑种子无)和 POD5(褐种子无)显示有差异;对于过氧化氢酶同工酶,图 8c 中显示出一条明显谱带,黑种子中的亮度显著比褐种子的高。

表 1 不同浓度乙烯利和 KNO₃对黑色种子萌发影响的双因素方差分析

Table 1 Results of Two-way ANOVA of germination percentage under different concentrations of ethephon and KNO ₃				
偏差来源 Source	自由度 df	均方 Mean square	F	P
乙烯利 Ethephon	3	4415	116.00	< 0.0001
KNO ₃	4	3203	84.14	< 0.0001
乙烯利 × KNO ₃ ethephon × KNO ₃	12	581	15.26	< 0.0001

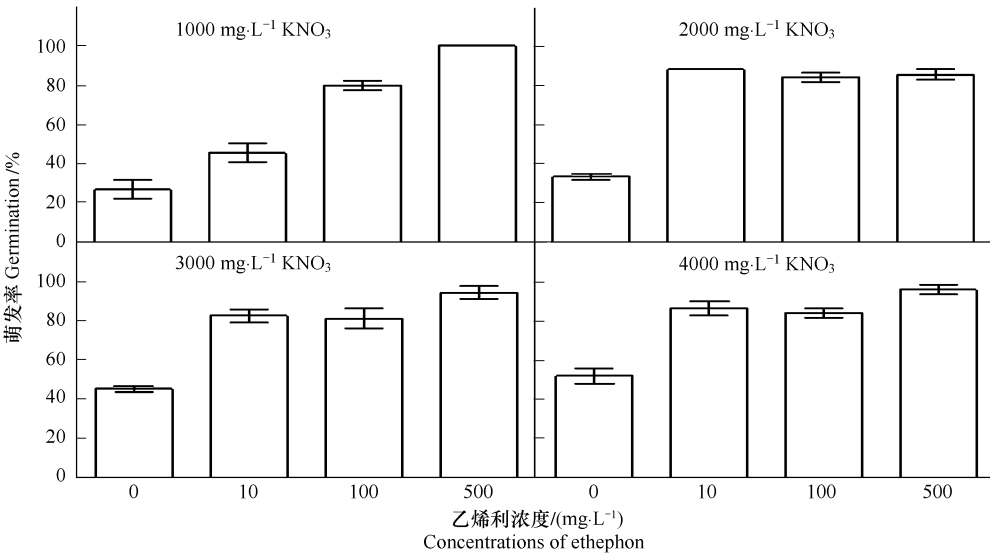


图 7 乙烯利和 KNO₃ 协同作用对黑色种子萌发的影响

Fig. 7 Effect of ethephon and KNO₃ synergistically on germination of black seeds

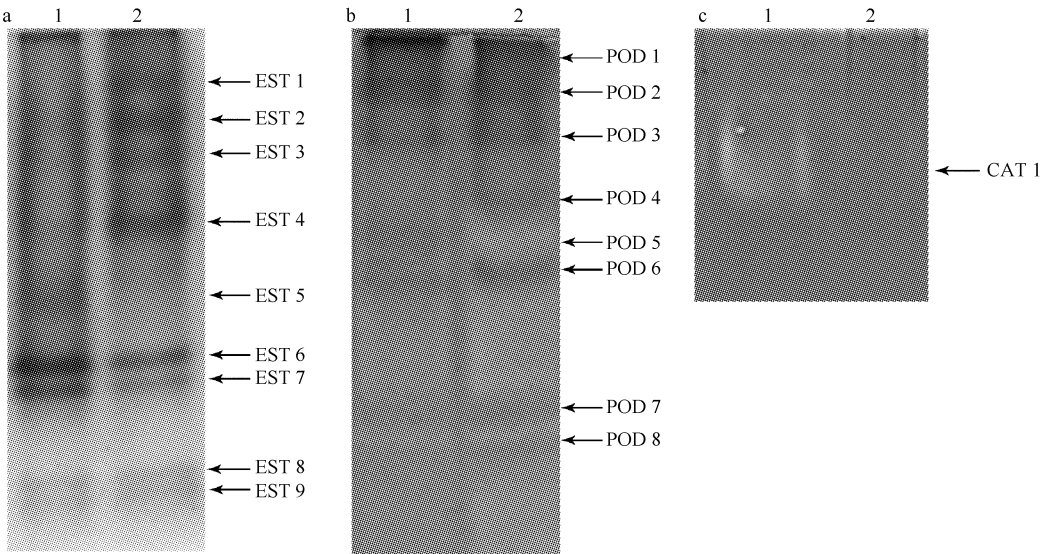


图 8 异型性种子同工酶谱带的差异

Fig. 8 Difference in the isozyme band patterns of the heteromorphic seeds

a. 酯酶;b. 过氧化物酶;c. 过氧化氢酶;泳道 1:黑色种子;泳道 2:褐色种子

2.6 光照和黑暗处理对异型性种子萌发的影响

不同种类种子的萌发对光的敏感性不同,图9显示,黑色种子在暗处理下仅有1.7%的萌发率,与光下的萌发率(16.7%)有极显著差异($P < 0.01$)。而褐色种子无论在光照与黑暗中的萌发均接近100%。

2.7 低温贮存对异型性种子萌发的影响

低温贮存对异型性种子萌发的影响实验结果如图10所示,黑色种子的萌发率在 -10°C 和 -20°C 低温下,均在保存两个月时呈现一个最低值,随后有所上升,但双因素方差分析各时间点间的萌发率没有显著差异($F = 2.910, P > 0.05$),而 -10°C 和 -20°C 的处理间也无明显差异($F = 0.036, P > 0.05$)。褐色种子的萌发率在低温保存下波动不大,温度和时间的双因素方差分析表明,不同温度和不同保存时间对其萌发率都无显著影响(温度: $F = 0.014, P > 0.05$;时间: $F = 1.223, P > 0.05$;温度 \times 时间: $F = 0.015, P > 0.05$)。

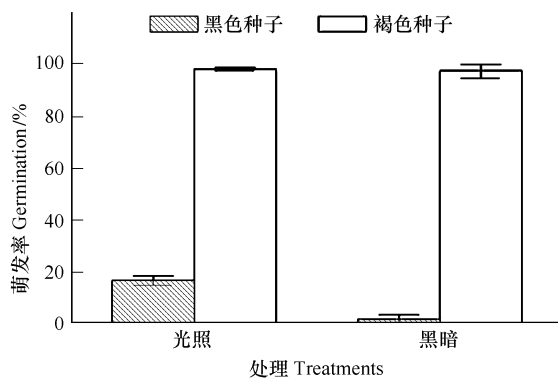


图9 光照和黑暗对异型性种子萌发的影响

Fig. 9 Effect of light and dark on germination of *C. albus* heteromorphic seeds

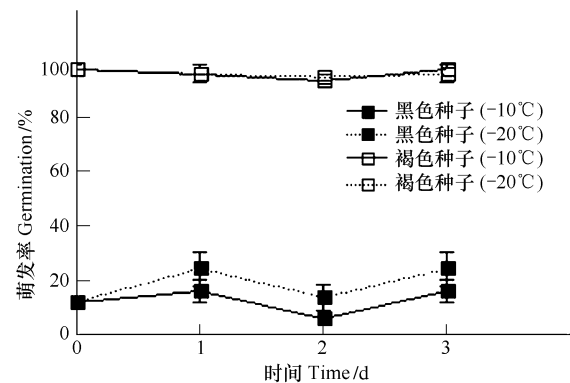


图10 低温保存对异型性种子萌发的影响

Fig. 10 Effect of dry storage at low temperature on germination of *C. albus* heteromorphic seeds

3 讨论

目前发现具备异型性种子的物种主要分布于干旱区及盐碱地^[2],种子异型性是植物适应高度异质化环境的重要策略^[12]。自Williams等于1965年报道藜产生黑色和褐色两类种子以来^[18],国外陆续对藜的种子异型性及萌发特性进行了研究,但研究大多集中在如何控制这种极有害的农田杂草方面^[13-18]。我国目前还未见藜异型性种子的报道,但就对新疆干旱荒漠区藜的研究发现,该物种具有分布广泛、形态变异大等特性,而其种子异型性特征与前人的报道存在较大差异。因此,本研究选择广泛分布于新疆的藜,对其异型性种子在形态结构、萌发休眠特性及种子同工酶谱等方面进行了研究,结果显示分布于新疆的藜的黑色和褐色种子之间在许多方面都表现出明显的差异。

藜科植物异型性种子在结构上的差异主要体现在种皮,黑色种子种皮厚并且萌发率低,褐色种子种皮薄、萌发率高^[15]。本研究对藜的两种种子解剖结构的观察发现,其种皮厚度和硬度差异明显(黑色种皮厚度为褐色的2—3倍);进一步对胚根处的种皮进行局部切除后黑色种子几乎全部萌发,由此初步表明,厚而硬的种皮对黑色种子胚根的伸长具有明显的阻碍作用,从而影响其萌发。对其他藜科植物种子异型性的研究也显示黑色种子的萌发率低与种皮有关,如对异苞滨藜(*Atriplex micrantha*)和异子蓬(*Suaeda aralocaspica*)的黑色种子进行种皮处理后,均能显著提高其萌发率^[22-23]。因此推测,藜异型性种子种皮的差异可能是导致其萌发或休眠差异性的主要原因之一,这对于藜适应时空异质化的荒漠环境有着特殊的意义。首先,种子萌发的时间异质性拓展了萌发的时间,降低了单次萌发风险,增加了后代植株的存活率;其次,黑色种子休眠程度高而萌发率低,在厚而硬的种皮保护下,有利于形成持久种子库,不易丧失活力,从而拓展了萌发的空间^[24]。

休眠指具有生活力的种子在适宜的条件下不能正常萌发的现象,是植物在长期进化发育过程中形成的逃避不利环境、以保证种群延续的策略^[25]。种子休眠的重要原因之一是胚本身的内在因素,包括赤霉素、乙烯

在内的激素含量低和硝酸盐含量低等^[17,26]。目前已有许多用赤霉素、乙烯利打破种子休眠的报道^[15, 27-28]。在藜中也有相似的研究,用乙烯利和硝酸盐打破藜种子休眠,不过其效果随藜所处生境不同而有很大变异,且影响因素很多^[13-14,16-17, 29]。虽然前人报道用 GA₃ 或乙烯利处理能明显促进藜黑色种子萌发^[14],但本实验中藜黑色种子的萌发并不能被 GA₃ 和乙烯利显著促进。Roberts 于 1963 年报道硝酸盐对种子萌发有促进作用^[26],在添加不同浓度 KNO₃ 的种子萌发实验中发现,KNO₃ 对藜黑色种子萌发具有一定的促进作用;而将乙烯利和 KNO₃ 同时添加时则出现互作效应,促进效果十分显著,这和前人的研究结果相似^[14-15, 17]。因此内源乙烯和硝酸盐含量较低可能是藜黑色种子休眠的一个主要内因。研究中发现,藜在繁殖期会产生大量休眠的黑种子,如果采用乙烯利和 KNO₃ 结合的方法有效打破藜黑色种子的休眠,将对未来在干旱荒漠区人工栽培藜,恢复植被,改良生态环境具有一定的理论意义和应用价值。

作为功能基因表达的产物,同工酶是目前研究种内遗传变异的一种十分有效的工具^[30]。本文首次对不同种类的异型性种子进行了同工酶分析,初步发现两种种子在酯酶、过氧化物酶和过氧化氢酶同工酶电泳谱带上均显示有差异,而酯酶、过氧化物酶、过氧化氢酶在植物的生长发育、各种抗逆胁迫应答中均起着重要作用^[31]。两种种子在同工酶水平上的差异可能反映了结实过程中环境条件的变化造成发育上的差异或基因表达发生改变的结果,而这种差异是否也是导致藜的黑、褐种子萌发率差异的原因,还有待于进一步研究证实。

基于对以上萌发实验结果的分析初步得出:藜黑色种子萌发率低可能与两方面的因素有关:一是其种皮因素。由于黑种子种皮厚且硬,在一定程度上限制了种子的吸水和气体交换,而关键是对胚根的伸长有严重的机械阻碍作用;其二是胚本身的原因。由于黑色种子内源激素或化学物质(如乙烯利和硝酸盐)的含量低,亦或是生长后期发育或基因表达的差异,造成其生长势较弱,胚根的力量不足以穿透种皮而萌发。因此黑色种子能否萌发取决于种子内源因素(胚的活力)和外源因素(种皮厚度和硬度)之间的力量抗衡。

在对藜异型性种子萌发影响因素的研究中发现,藜的两类种子萌发对光照的需求有明显差异,其中褐色种子萌发对光不敏感,但黑色种子在黑暗中几乎不萌发;而低温贮存虽对藜的两种种子萌发率均无显著改变,但黑种子萌发率发生波动。多数报道显示,光照可显著促进藜黑色种子的萌发^[13,15-16]。而在同样分布于干旱区的盐地碱蓬(*Suaeda salsa*)、异子蓬中也发现了黑色种子萌发时的光敏特性^[10, 23, 32]。由此显示褐色种子对光照和低温等环境因素不敏感,与黑色种子相比具有更强的适应能力。而黑色种子对外界环境的敏感性则是导致其在土壤中能够形成暂时或永久种子库的重要原因^[6, 23, 32-33]。而一旦遇到适宜条件,便有部分种子萌发成苗,延续种群,从而缓解逆境时空异质化对种群带来的不可预测的破坏^[34]。研究中还发现,藜在干旱荒漠区产生褐色种子的比例普遍较高,这与前人的报道有差异。结合新疆干旱区在 6—8 月份(藜的花果期)降水稀少、蒸发量大的气候特征^[23]推测,此条件下植株可能经常处于生理干旱状态,并极易造成土壤盐分逐渐升高,由此引起藜产生更多的萌发率高、无休眠的褐色种子,以主动适应这种逆境。

藜在新疆干旱区产生两种形态不同的种子,黑色种子呈现单次萌发少、多次萌发的特点,在一定程度上延展了萌发周期,提高了后代植株的存活率,对植物而言是一种谨慎投资策略^[12];褐色种子不休眠,在遇到合适条件时即迅速大量萌发,这有利于植物迅速占据有利生境,建立种群,但遭遇生长早期的逆境胁迫时,其死亡率大大增高,因此是一种机会主义的策略^[35]。藜的异型性种子在萌发阶段的这种两头下注的策略,无疑对其适应新疆干旱区的时空异质环境具有重要的生态学意义。

致谢: 本文得到了中国农业大学李金耀博士的耐心指教,特此致谢。

References:

- [1] Sorensen A E. Somatic polymorphism and seed dispersal. *Nature*, 1978, 276(5684): 174-176.
- [2] Imbert E. Ecological consequences and ontogeny of seed heteromorphism. *Perspectives in Plant Ecology. Evolution and Systematics*, 2002, 5(1): 13-36.
- [3] Li W Q, Liu X J, Mao R Z, An P, Qiao H L, Huang W, Li Z G Advances in plant seed dimorphism (or polymorphism) research. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(4): 1234-1242.

- [4] Berger A. Seed dimorphism and germination behavior in *Salicornia patula*. Plant Ecology, 1985, 61(1-3):137-143.
- [5] Carter C T, Ungar I A. Germination response of dimorphic seeds of two halophyte species to environmentally controlled and natural conditions. Canadian Journal of Botany, 2003, 81(9): 918-926.
- [6] Wei Y, Dong M, Huang Z Y. Seed polymorphism, dormancy and germination of *Salsola affinis* (Chenopodiaceae), a dominant desert annual inhabiting the Junggar Basin of Xinjiang, China. Australian Journal of Botany, 2007, 55(4): 464-470.
- [7] Wang H F, Wei Y, Huang Z Y. Seed polymorphism and germination behavior of *Salsola brachita*, a dominant desert annual inhabiting Junggar basin of xinjiang, China. Acta Phytoecologica Sinica, 2007, 31(6): 1046-1053.
- [8] Negbi M, Tamari B. Germination of chlorophyllous and achlorophyllous seeds of *Salsola volkensis* and *Aellenia autrani*. Israel Journal of Botany, 1963, 12: 124-135.
- [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(2): 185-192.
- [10] Song J, Fan H, Zhao Y Y, Jia Y H, Du X H, Wang B S. Effect of salinity on germination, seedling emergence, seedling growth and ion accumulation of a euhalophyte *Suaeda salsa* in an intertidal zone and on saline inland. Aquatic Botany, 2008, 88(4):331-337.
- [11] Redondo G mez S, Mateos Naranjo E, Cambrolle J S, Teresaluque, Figueroa ME, Davy AJ. Carry over of differential salt tolerance in plants grown from dimorphic seeds of *Suaeda splendens*. Annals of Botany, 2008, 102(1): 103-112.
- [12] Venable D L. The evolutionary ecology of seed heteromorphism. The American Naturalist, 1985, 126(5): 557-595.
- [13] Henson I E. The effects of light, potassium nitrate and temperature on the germination of *Chenopodium album* L. Weed Research, 1970, 10(1): 27-39.
- [14] Karssen C M. Two sites of hormonal action during germination of *Chenopodium album* seeds. Physiologia Plantarum, 1976, 36(3): 264-270.
- [15] Bouwmeester H J, Karssen C M. Seasonal periodicity in germination of seeds of *Chenopodium album* L. Annals of Botany, 1993, 72(5):463-473.
- [16] Roberts E H, Benjamin S K. The interaction of light, nitrate and alternating temperature on the germination of *Chenopodium album*, *Capsella bursa-pastoris* and *Poa annua* before and after chilling. Seed Science and Technology, 1979, 7: 379-392.
- [17] Saini H S, Bassi P K, Spencer M S. Seed germination in *Chenopodium album* L. Relationships between nitrate and the effects of plant hormones. Plant Physiology, 1985, 77(4): 940-943.
- [18] Williams J T, Harper J L. Seed polymorphism and germination I. The influence of nitrates and low temperatures on the germination of *Chenopodium album*. Weed Research, 1965, 5: 141-150.
- [19] Li A R. Flora of China. Beijing: Science Press, 1979.
- [20] Bradford M M. A rapid and sensitive method for the quantification of microgram quantities of proteins utilizing the principle of protein dye binding. Analytical Biochemistry, 1976, 72: 248-254.
- [21] Tang Z C. Modern laboratory manual of plant physiology. Beijing: Science Press, 1999.
- [22] Liu P W, Wei Y. Seed dimorphism and germination behavior of *Atriplex micrantha*, an annual inhabiting Junggar desert. Acta Ecologica Sinica, 27(10): 4233-4239.
- [23] Wang L, Huang Z Y, Baskin C C, Baskin J M, Dong M. Germination of dimorphic seeds of the desert annual halophyte *Suaeda aralocaspica* (Chenopodiaceae), a C₄ plant without Kranz anatomy. Annals of Botany, 2008, 102(5):757-769.
- [24] Mohamed Yasseen Y, Barringer S A, Splittstoesser W A, Costanza S. The role of seed coats in seed viability. The Botanical Review, 1994, 60(4): 426-439.
- [25] Vleeshouwers L M, Khouwmeester H J. A simulational model for seasonal changes in dormancy and germination of weed seeds. Seed Science Research, 2001, 11(1):77-92.
- [26] Roberts E H. The effects of inorganic ions on dormancy in rice seed. Physiologia Plantarum, 1963, 16(4): 732-744.
- [27] Eplee R E. Ethylene: A witch weed seed germination stimulant. Weed Science, 1975, 23: 433-436
- [28] Wang X, Song S Q. Light-sensitivity in seed germination of *Ficus benjamina* var. *nuda* (Moraceae) and Its ecological significance. Acta Botanica Yunnanica, 2008, 28(6): 631-638.
- [29] Olatoye S T, Hall M A. Interaction of ethylene and light on dormant weed seeds. Seed Ecology. London: Butterworths, 1972: 233-249.
- [30] Lange O, Schifino-Wittmann M T. Isozyme variation in wild and cultivated species of the Genus *trifolium* L. (Leguminosae). Annals of Botany, 2000, 86(2): 339-345.
- [31] Qian Z Q, Li S, Zhu X J, Wang L, Zhao G F. A preliminary study of genetic polymorphisms of *Haloxylon ammodendron* isozymes. Acta Botanica

Boreali-Occidentalia Sinica, 2005, 25(12): 2436-2442

- [32] Li W Q, Liu X J, Khan M A, Yamauchi S. The effect of plant growth regulators, nitric oxide, nitrite and light on the germination of dimorphic seeds of *Suaeda salsa* under saline conditions. *Journal of Plant Research*, 2005, 118(3): 207-214.
- [33] Philipupillai J, Ungar I A. The effect of seed dimorphism on the germination and survival of *Salicornia europaea* L. populations. *American Journal of Botany*, 1984, 71(4): 542-549.
- [34] Thompson K, Grime J P. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology*, 1979, 67: 893-921.
- [35] Gutterman Y. Seed germination of desert plants. Berlin: Springer-Verlag, 1993.

参考文献:

- [3] 李伟强, 刘小京, 毛任钊, 安萍, 乔海龙, 黄玮, 李志刚. 植物种子二形性(多形性)研究进展. *生态学报*, 2006, 26(4): 1234-1242.
- [7] 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.
- [19] 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.
- [21] 汤章城. 现代植物生理学实验指南. 北京: 科学出版社, 1999.
- [22] 刘鹏伟, 魏岩. 准噶尔荒漠异苞滨藜(*Atriplex micrantha*)的种子二型性及其萌发行为. *生态学报*, 2007, 27(10): 4233-4239.
- [28] 王雪, 宋松泉. 丛毛垂叶榕种子萌发的光敏感性及其生态意义. *云南植物研究*, 2008, 28(6): 631-638.
- [31] 钱增强, 李珊, 朱新军, 王丽, 赵桂仿. 梭梭同工酶遗传多态性初步研究. *西北植物学报*, 2005, 25(12): 2436-2442.