

# 散枝猪毛菜的种子多型性及其萌发行

王宏飞<sup>1</sup> 魏 岩<sup>1\*</sup> 黄振英<sup>2</sup>

(1 新疆农业大学林学院, 乌鲁木齐 830052) (2 中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093)

**摘 要** 散枝猪毛菜 (*Salsola brachytha*) 主要分布于新疆准噶尔荒漠, 具有很强的抗干旱和抗盐碱能力。该文对散枝猪毛菜的果实进行了观察, 表明散枝猪毛菜具有 4 种类型的散布单位和果实, 这 4 种果实在形状、大小、颜色和着生方式上均有显著差异。A 型果实绿色、球形、大, 着生方式为横生, 宿存花被革质, 背部有紫红色翅状附属物, 直径为  $(2.161 \pm 0.138)$  mm, 单粒重为  $(3.810 \pm 0.113)$  mg; B 型果实绿色、大、扁平、长圆形, 着生方式为直立, 宿存花被革质, 背部有翅状附属物, 长为  $(2.062 \pm 0.188)$  mm, 宽为  $(1.720 \pm 0.148)$  mm, 单粒重为  $(2.665 \pm 0.113)$  mg; C 型果实绿色、大、扁平、长圆形, 着生方式为直立, 宿存花被膜质, 背部无翅状附属物, 长为  $(2.239 \pm 0.277)$  mm, 宽为  $(1.844 \pm 0.150)$  mm, 单粒重为  $(2.723 \pm 0.559)$  mg; D 型果实黄色、小、扁平、长卵形, 着生方式为直立, 宿存花被膜质, 背部无翅状附属物, 长为  $(1.678 \pm 0.163)$  mm, 宽为  $(1.390 \pm 0.110)$  mm, 单粒重为  $(0.928 \pm 0.025)$  mg。A 型、B 型和 C 型种子(果实)在 5 °C/15 °C、5 °C/25 °C、15 °C/25 °C(暗 12 h/光 12 h)变温条件下萌发率 > 68%, 且 B 型和 C 型种子比 A 型种子有较高的萌发率和萌发速率。D 型种子在 3 种变温条件下萌发缓慢, 最终萌发率始终维持在较低水平 (< 20%)。划破果皮和种皮能够显著提高 D 型种子的萌发率和萌发指数, 表明 D 型种子处于生理休眠状态。散枝猪毛菜的种子多型性是对荒漠异质环境的一种适应。

**关键词** 散枝猪毛菜 种子多型性 种子萌发 生理休眠 划伤

## SEED POLYMORPHISM AND GERMINATION BEHAVIOR OF *SALSOLA BRACHYTHA*, A DOMINANT DESERT ANNUAL INHABITING JUNGGAR BASIN OF XINJIANG, CHINA

WANG Hong-Fei<sup>1</sup>, WEI Yan<sup>1\*</sup>, and HUANG Zhen-Ying<sup>2</sup>

<sup>1</sup>College of Forestry Sciences, Xinjiang Agricultural University, Urumqi 830052, China, and <sup>2</sup>Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

**Abstract** *Aims* *Salsola brachytha* has four types of perianth-enclosed utricles, utricles and seeds. We investigated the role of utricle polymorphism in seed dispersal and germination to better understand how *S. brachytha* is adapted to its desert habitat.

**Methods** Twenty plants of *S. brachytha* were selected randomly to observe the morphology of perianth-enclosed utricles, including persistence of perianth and wings, utricle shape and color and location of fruit on mother plant. Seeds of the four types were germinated in incubators with 12 h photoperiod and 12 h thermoperiods (dark/light) of 5 °C/15 °C, 5 °C/25 °C, and 15 °C/25 °C for 20 d. Type D seed was scarified and then germinated for 20 d at the three different thermoperiods to determine its dormancy characteristics.

**Important findings** *Salsola brachytha* produces four types of fruits (utricles) that differ in shape, size, seed color and external structure. Type A and B fruits can be dispersed by wind far from mother plants. Germination percentages of type A seeds at all three thermoperiods were > 70%, and there were no significant differences ( $p > 0.05$ ). Germination percentages of type B seeds were all > 68%, and there were significant differences ( $p < 0.05$ ), with highest germination percentage and germination index at 5 °C/25 °C (dark/light) (> 80%). Type C fruits have tepals without wings and are dispersed near mother plants. Germination percentages of type C seeds were all > 80%, and there were no significant differences ( $p > 0.05$ ). Rate and final percentages of germination of type B and type C seeds were higher than that of type A seeds. Type D fruits also are mainly dispersed near mother plants. Freshly matured type D seeds are in physiological dormancy because its germination is slow and low (< 20%). Seed coat scarification of type D seeds can hasten and increase the seed germination percentage ( $p < 0.01$ ) and germination index ( $p < 0.01$ ) in each of the

thermoperiods.

**Key words** *Salsola brachita*, seed polymorphism, seed germination, physiological dormancy, scarification

种子多型性(Seed polymorphism)是指在同一植株的不同部位产生不同形态或行为的种子的现象(Harper, 1977; Venable, 1985; Imbert, 2002)。不同类型的种子常在形状、大小、颜色和外部结构等形态学特征以及散布、休眠、萌发和幼苗生长等生态行为上存在明显差异(Drysdale, 1973; Baskin & Baskin, 1998; Venable & Levin, 1985a)。种子多型性多集中在藜科、菊科、禾本科和十字花科中,常出现在那些生长于荒漠和盐漠等环境条件高度多变生境中的植物上(Ungar, 1987),被认为是对时空上异质环境的一种适应(Harper, 1977; Venable, 1985; Venable & Levin, 1985a; Gutterman, 1993; Venable *et al.*, 1995)。种子多型性现象作为植物对环境的一种独特适应方式,在研究植物的生态适应机制和生活史对策进化等方面具有重要价值(Cheplick, 1994; Baskin & Baskin, 1998)。我国干旱、半干旱地区面积广阔,有面积沙漠和盐渍土,有着丰富的旱生、盐生植物资源,其中应该有许多具有多型性种子的植物有待于发现。而在我国对种子多型性的研究尚属空白。

藜科中具有种子多型性的种主要集中在滨藜属(*Atriplex*) (Drysdale, 1973; Mandák & Pyšek, 2001)、盐角草属(*Salicornia*) (Ungar, 1979)、碱蓬属(*Suaeda*) (Khan *et al.*, 2001)和猪毛菜属(*Salsola*)等几个属中。有关猪毛菜属种子多型性的研究, Negbi 和 Tamar (1963)报道 *Salsola volkensis* 在同一植株上有两类种子,一类种子的胚为绿色,另一类种子的胚缺乏叶绿素,为黄色。*Salsola komarovii* 的异型性同时体现在果翅的长短和种子的颜色上,且两种种子的萌发特性也不同(Yamaguchi *et al.*, 1990; Takeno & Yamaguchi, 1991)。

散枝猪毛菜(*Salsola brachita*)为藜科一年生草本植物,在我国主要分布于新疆平原和砾质荒漠、低山山麓及山沟等(毛祖美, 1994),具有很强的抗干旱、盐碱能力。散枝猪毛菜茎自基部分枝,枝对生,上部有时互生,花簇生叶腋,在枝条上部形成穗状花序;花期为 7~8 月,果期为 9~10 月(毛祖美, 1994)。《中国植物志》(李安仁, 1979)和《新疆植物志》(毛祖美, 1994)记载,散枝猪毛菜仅具有 1 种类型种子,种子直立,花被宿存,果时自背面中下部生翅。我们连续两年对散枝猪毛菜的果实(种子)进行详细观察,发现散枝猪毛菜果实(种子)具有多型现

象,确定其具有 4 种类型的果实和种子。那么, 1)散枝猪毛菜的果实(种子)在形态上有何差异? 2)不同类型的种子在散布机制和萌发行上有什么特点? 这些特点是如何与荒漠环境相适应的? 本文从种子形态学和种子生态学的角度对散枝猪毛菜的种子多型性和萌发行进行研究,以揭示其特殊的生态适应对策,推动我国在种子多型性领域的研究进程。

## 1 研究区自然概况与研究方法

### 1.1 研究区自然概况

研究区位于新疆乌鲁木齐地区雅玛里克山,地处准噶尔盆地南缘(43°48'44" N, 87°40'26" E, 平均海拔 750~850 m),属于低山砾质荒漠,植被类型为小半灌木荒漠小蓬群系,天然植被以小蓬(*Nanophyton erinaceum*)、散枝猪毛菜、紫翅猪毛菜(*Salsola affinis*)为主,盖度为 20%~30%。

该地区属中温带荒漠区,春秋季节较湿润,夏季干旱,热量充足,冬季漫长而寒冷。年降水量为 288 mm,蒸发量 2 731 mm,年平均气温 5.3 °C,年平均日较差大于 11 °C,最大超过 20 °C,地面温度日较差更大,其平均日振幅一般比气温平均日振幅大 10 °C 以上(中国科学院新疆综合考察队和中国科学院植物研究所, 1978)。≥5 °C 初日温度出现在 3 月下旬, ≥10 °C 初日温度出现在 4 月下旬;3 月气温日较差 8.8 °C, 4 月气温日较差 11.6 °C, 3~4 月气温在 0~25 °C(胡汝骥, 2004)。

### 1.2 研究方法

成熟的散枝猪毛菜种子于 2005 年 10 月采集于自然种群中,植株在室温下干燥大约两个星期,种子收集后,在室温干燥条件下贮藏备用。

#### 1.2.1 种子类型的确定

随机选取散枝猪毛菜 20 株,观察果实、宿存花被的形态、翅的发育状况,不同类型种子的重量、形状、颜色和着生方式,统计不同类型种子所占的比例。种子重量的测定每种类型种子以 100 粒为 1 组,用 EX-200 A 千分之一天平称重,重复 4 次,计算平均值。以毫米纸为标准测定 30 粒种子的长度,计算平均值。

#### 1.2.2 种子在不同变温下的萌发

散枝猪毛菜的果实为胞果,果皮薄,内有 1 粒种子,在以下萌发实验中将果实称为种子。种子的萌

发实验每组 50 粒、4 个重复。将种子置于直径为 90 mm 垫有两层滤纸的培养皿中,加入 10 ml 蒸馏水溶液培养。种子的萌发以胚根突破果皮及种皮并解螺旋为标志。

实验设 3 个温变周期——5℃/25℃、5℃/15℃、15℃/25℃(暗 12 h/光 12 h)。日最高温设 15℃和 25℃,日最低温设 5℃和 15℃,该温度范围反映了散枝猪毛菜在早春 3~4 月萌发的温度条件(中国科学院新疆综合考察队和中国科学院植物研究所,1978;胡汝骥,2004)。将散枝猪毛菜不同类型的种子分别在设定的 3 个温变周期下培养 20 d。

1.2.3 D 型种子的休眠特性及休眠的打破

用解剖刀将 D 型种子的果皮和种皮划破,以不伤害胚为准。将处理过的种子分别在 5℃/15℃、5℃/25℃和 15℃/25℃(暗 12 h/光 12 h)变温条件

下培养 20 d。

1.2.4 数据统计和分析

萌发过程中第 1 d 每 2 h 检测 1 次,之后每 24 h 检测 1 次,并将已萌发的幼苗移走,萌发率以百分率±标准误差(%±SE)表达。萌发指数( $G_t$ )的计算公式为: $G_t = \sum G_t / D_t$ ,其中, $G_t$ 为在时间  $t$  时的发芽数, $D_t$ 为发芽日数。通过 One-way ANOVA(单因子方差检验)在 95%水平上,用 Turkey HSD 对数据进行方差分析(Sokal & Rohlf,1995)。

2 结果与分析

2.1 散枝猪毛菜的果实多型性

根据果实的颜色、着生方式、大小、重量、形状和翅的有无等,将散枝猪毛菜的果实分为 A、B、C 和 D 4 种类型(图 1、表 1)。

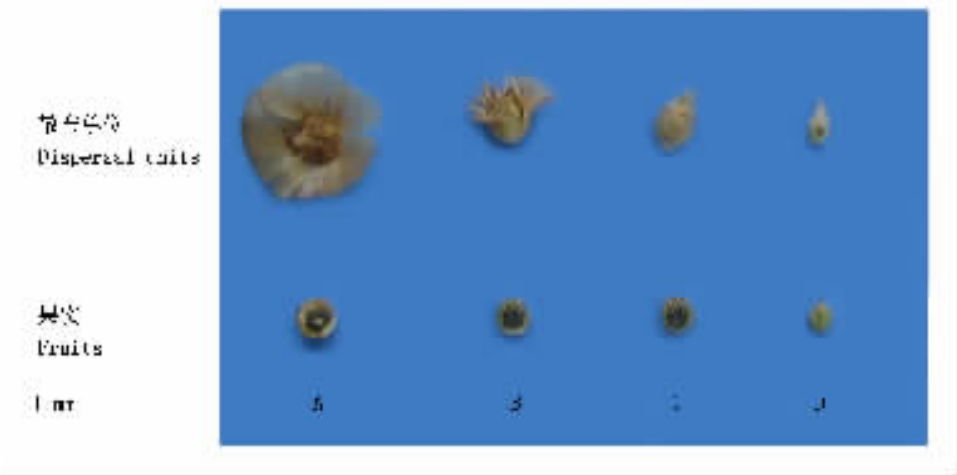


图 1 散枝猪毛菜的散布单位和果实类型  
Fig.1 The four dispersal units and fruit types of *Salsola brachytha*

表 1 散枝猪毛菜的果实类型及特征  
Table 1 Types and characteristics of fruits of *Salsola brachytha*

果实类型 Fruit types	颜色 Color	着生方式 Position	形状 Shape	长 Length ( mm )	宽 Width ( mm )	质量 Weight ( mg )	翅 Wings
A 型 Type A	绿色 Green	横生 Horizontal	圆形 Spherical	2.161 ± 0.138	—	3.810 ± 0.113	长 Long
B 型 Type B	绿色 Green	直立 Vertical	椭圆形 Elliptical	2.062 ± 0.188	1.720 ± 0.148	2.665 ± 0.113	短 Short
C 型 Type C	绿色 Green	直立 Vertical	椭圆形 Elliptical	2.239 ± 0.277	1.844 ± 0.150	2.723 ± 0.112	无 Absent
D 型 Type D	黄色 Yellow	直立 Vertical	椭圆形 Elliptical	1.678 ± 0.163	1.390 ± 0.110	0.928 ± 0.025	无 Absent

A 型果实主要分布于植株的上部,果实成熟时花被片硬化呈革质,宿存花被的背部有紫红色翅状附属物,散布单位(有翅花被和果实)的直径为

(8.278±0.817) mm;容易从母体上脱落,被风传播到较远的地方。约占种群果实数量的 23.457%。  
B 型果实位于植株的中上部,果实成熟后花被

片硬化呈革质,背部有紫红色翅状附属物,散布单位(有翅花被和果实)的直径为 $(6.451 \pm 0.961)$  mm,容易从母体上脱落,被风传播到较远的地方。约占种群果实数量的40.927%。

C型果实位于植株中下部,果实成熟后花被片呈膜质,背面无翅状附属物,一般在母株附近散布,约占种群种子数量的19.702%。

D型果实主要分布于植株的中下部,果实成熟

后花被片膜质,宿存花被的背部无翅状附属物,在母株附近散布。约占种群果实数量的15.914%。

2.2 不同类型种子的萌发行

萌发实验结果表明,A、B、C、D 4 种类型种子的萌发率在5℃/15℃、5℃/25℃、15℃/25℃(暗12 h/光12 h)变温条件下具有显著的交互作用( $F = 2.855, p < 0.05$ )(表2),表明4种类型种子具有不同的萌发特性(图2)。A型种子在3种变温下的萌发

表2 不同类型种子及不同变温对萌发影响的二因素方差分析

Table 2 Results of Two-way ANOVA of germination percentage under different types of seeds and different alternating temperatures

偏差来源 Source	自由度 df	均方 Mean square	F 值 F value	p 值 p value
类型 Type	3	14 279.687	206.057	0.000
温度 Temperature	2	50.085	0.723	0.492
类型 × 温度 Type × temperature	6	197.832	2.855	0.022
误差 Error	36	69.300		
总和 Total	48			

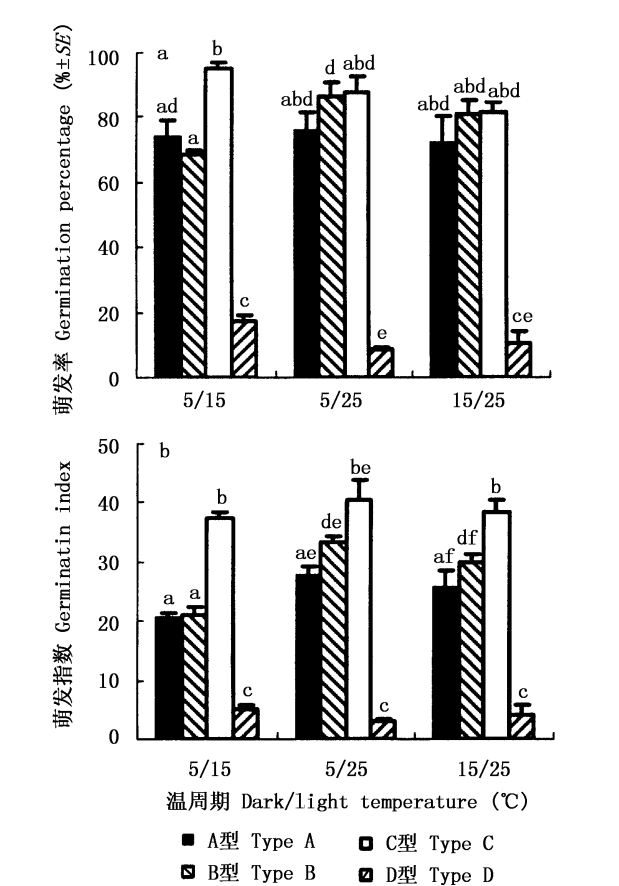


图2 散枝猪毛菜4种类型种子在不同变温下的萌发率(a)和萌发指数(b)

Fig.2 The final germination percentage (a) and germination index (b) of four seed types of *Salsola brachytricha* at different alternating temperatures

同种类型种子在不同温度和不同类型种子在同一温度下,不同的小写字母表示在  $p = 0.05$  水平上差异显著 Different small letters indicate significance at  $p = 0.05$  among the same type seeds under different temperatures and different types of seeds under the same temperature

率都在70%以上,萌发率( $F = 0.088, p > 0.05$ )和萌发指数( $F = 4.052, p > 0.05$ )差异都不显著,表明A型种子在5~25℃、昼夜温差 $\geq 10$ ℃的条件具有宽的萌发温度范围,最大萌发率为75.9%;B型种子在3种变温条件下萌发率均在68%以上,萌发率( $F = 7.899, p < 0.05$ )和萌发指数( $F = 22.610, p < 0.05$ )差异极显著,白天温度越高,昼夜温差越大,萌发率越高,萌发速度越快;C型种子在3种变温下的萌发率都在80%以上,萌发率( $F = 3.407, p > 0.05$ )和萌发指数( $F = 0.479, p > 0.05$ )差异都不显著,表明C型种子在5~25℃、昼夜温差 $\geq 10$ ℃的条件下也具有宽的萌发温度范围,最大萌发率为94.9%;D型种子在3种变温下的萌发率都较低,在20%以下(图2a、2b)。

A型、B型和C型种子萌发都较快。其中C型种子萌发最快,C型种子在5℃/25℃条件下5 h后开始萌发,40 h后萌发率达到50%;而A型和B型种子在5℃/25℃条件下吸胀15 h后开始萌发,B型种子在4 d后萌发率达到50%,而A型种子在6 d萌发率达到50%(图3)。

2.3 种子的质量与萌发特性

4种不同类型种子的质量差异显著( $F = 587.565, p < 0.05$ )(表1),A型、B型和C型种子重,萌发率较高,D型种子最轻,萌发率低,存在休眠现象(图2a)。

2.4 D型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,D型种子在不同

变温下的萌发率都低,具有休眠特性(图 2a)。和对照相比,划破种皮能够极显著促进 D 型种子在不同变温下的萌发率( $F = 1\,125.140, p < 0.01$ )和萌发指数( $F = 1\,031.132, p < 0.01$ )。划破种皮后,D 型种子在 3 种变温条件下萌发率均在 80% 以上,且无显

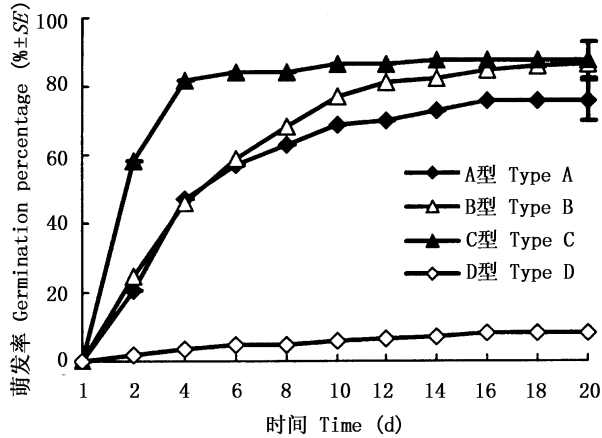


图 3 在 5 °C/25 °C 条件下散枝猪毛菜 4 种类型种子的累积萌发率  
Fig.3 The cumulative germination percentage of four seed types of *Salsola brachita* at alternating temperature 5 °C/25 °C

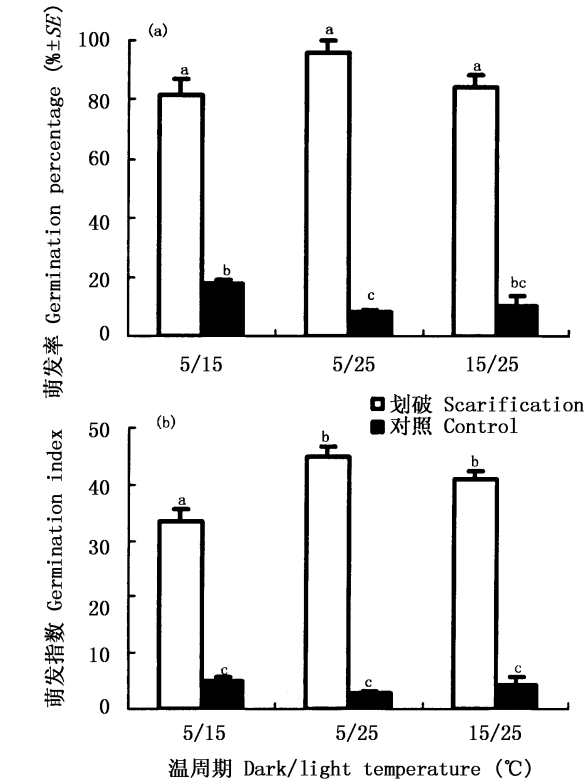


图 4 不同变温下划破种皮 D 型种子的萌发率(a)和萌发指数(b)  
Fig.4 The final germination percentage (a) and germination index (b) of type D of *Salsola brachita* seeds with scarification at different alternating temperatures  
不同的小写字母表示在  $p = 0.05$  水平上差异显著 Different small letters indicate significance at  $p = 0.05$

著差异( $F = 2.912, p > 0.05$ ) (图 4a),但萌发指数( $F = 11.762, p < 0.01$ )具有显著的差异(图 4b);D 型种子在 5 °C/25 °C 萌发最快,种子吸胀 1 h 后开始萌发,36 h 萌发率达到 50%(图 5)。

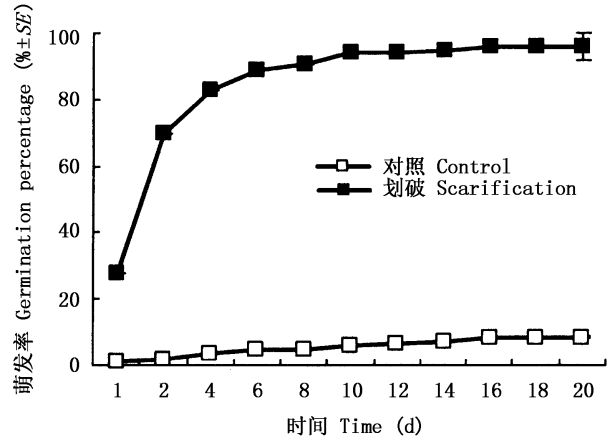


图 5 在 5 °C/25 °C 条件下划破种皮 D 型种子的累积萌发率  
Fig.5 The cumulative germination percentage of type D seeds of *Salsola brachita* with scarification at alternating temperature 5 °C/25 °C

3 讨 论

散枝猪毛菜在同一植株上产生了 4 种不同类型的果实(种子)。这种多型性在藜科植物中是一种普遍的现象,也叫果实异型性(Fruit heterocarpus) (Negbi & Tamari, 1963; Werker & Many, 1974)。根据种子颜色划分种子类型在 *Salsola volkensii* 和 *Aellenia autrani* 中也被报道(Negbi & Tamari, 1963)。依赖种子大小划分种子类型在 *Salicornia europaea* 中报道(Zohary, 1966)。

在猪毛菜属的系统分类中,花被片在果时背部翅的有无及种子的着生方式是分类的关键特征之一。李安仁(1979)和毛祖美(1994)描述散枝猪毛菜种子(只有 1 种类型)直立,花被片果时在背部中下部生翅。作者通过野外观察统计表明散枝猪毛菜种子的着生方式不仅有直立类型(B 型、C 型和 D 型种子)而且还有横生类型(A 型种子)。结果时花被片背部有翅状附属物(A 型和 B 型种子)或无翅状附属物(C 型和 D 型种子)。因此,花被片背部在果时翅的有无及种子的着生方式作为猪毛菜属植物分类的关键因子应当被重新考虑。植物学家有时把果实多态性作为鉴别植物的一个重要特征,并且个体内果实形态的差异常被用来对属或种进行命名(Imbert, 2002)。作者认为在猪毛菜属植物的系统分类中应

当注意果实(种子)多型性这一重要特征。

种子多型性通常与种子萌发多样性联系在一起(Negbi & Tamari, 1963; Wurzbürger & Koller, 1976; Venable & Levin, 1985b),在散枝猪毛菜也存在这种现象。散枝猪毛菜具有两种不同的萌发策略。A型、B型和C型种子具有“机会主义(Opportunistic strategy)”的萌发策略,它们在宽的温度范围5℃/15℃、5℃/25℃、15℃/25℃内均能萌发,且C型种子在低的夜间温度(5℃)和高的昼间温度(25℃)条件下萌发速度较快,萌发率也高。在荒漠条件下,适合萌发和生长的季节是短暂和不可预测的,这种在较宽温度范围内快速萌发的能力使散枝猪毛菜在早春利用任何可用的降水就可迅速萌发出幼苗(Guterman, 1993, 1994)。这种利用有限降水而快速萌发的现象在其它荒漠植物中也被观察到。Young和Evans(1972)对分布于北美荒漠上的*Salsola iberica*种子在自然条件的萌发特性进行研究,尽管种子在秋天萌发需要严格的温度,但是在春天萌发的温度范围很宽,使其具有占据不同空间地点的潜能,且随着温度的升高,种子的萌发物候所需时间越短。*Salsola kali*种子在吸胀29 min后就能萌发,快速萌发是其在荒漠生境成功定居的一种生存机制(Wallace *et al.*, 1968)。种子萌发对温度的响应可能也反映了其适应环境的生态对策(吴征镒, 1995; Proberts, 2000; Grime, 2001)。散枝猪毛菜在我国分布于新疆准噶尔盆地南缘低山砾质荒漠,北疆年平均日较差大于11℃,最大超过20℃;地面温度日较差更大,其平均日振幅一般比气温平均日振幅大10℃以上(中国科学院新疆综合考察队和中国科学院植物研究所, 1978)。散枝猪毛菜种子在新疆自然环境下,当年种子成熟散落地面,经冬季积雪的覆盖,等来年积雪融化才开始萌发,此时地面温度日较差更大,其平均日振幅一般在10~20℃,这与它的自然萌发生境相吻合。因此,在变温环境下,A型、B型和C型种子的快速萌发可能是散枝猪毛菜长期对环境适应进化的结果。但是植物的种子如果完全响应于某一次降水,即有活力的种子同时全部萌发,之后的干旱可能会导致全部个体死亡(王宗灵等, 1998)。干旱半干旱地区的植物可能通过保持长时间连续萌发、将种子滞留在植冠上或综合依赖多种因素来延缓萌发,降低风险(Guterman, 1993; 黄振英等, 2001)。散枝猪毛菜D型种子具有“谨慎的”萌发策略(Cautious strategy),在3种变温5℃/15℃、5℃/25℃、15℃/25℃条件下的萌发率始终维持在低的水平

( $< 20\%$ ),存在休眠现象,大部分种子进入了持久种子库,持久土壤种子库在空间或时间上不可预测的植被中发挥着重要作用,从而避免了散枝猪毛菜种子完全响应一次降水所带来的风险。散枝猪毛菜这种绿色种子萌发、黄色种子休眠的现象增加了一棵母株上种子萌发力的差异,因为即使在最适宜的条件下,种子库中只有一部分种子萌发,因此降低了植物生存的冒险性。不同颜色种子具有不同萌发力的现象在藜科植物*Salsola volkensii*和*Aellenia autrani*(Negbi & Tamari, 1963)中也有报道。通过划破果皮和种皮能够显著地促进散枝猪毛菜D型种子的萌发,表明D型种子处于生理休眠状态(Baskin & Baskin, 1998),D型种子萌发缓慢可能是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(刘志民等, 2003)。荒漠植物*Trigonella arabica*具有黄色和绿色两种类型种子,绿色种子的种皮透性良好,黄色种子具有发育良好的种皮,但缺乏透性,通过种皮划伤在24 h内种子萌发率达到100%(Guterman, 1993)。这种现象在*Ononis sicula*(Guterman & Evenari, 1972)上也存在。

种子重量与种子库寿命的关系受到了生态学家的广泛关注。Thompson等(1993)和Funes等(1999)对多种植物的繁殖体统计研究认为,重量小于3 mg的球形或接近球形繁殖体在土壤中具有持久性(土壤中可保持至少5年),扁平或细长繁殖体,则土壤种子库寿命短。Moles等(2000)发现具有长寿种子的物种与具有短寿种子的物种相比,种子有偏小的趋势,近圆球形小粒种子易于形成持久种子库。持久种子库能使植被缓冲空间或时间上不可预测的干扰所造成的破坏,具有选择优势(Thompson, 2000)。而本研究结果表明散枝猪毛菜同一植株能产生4种形态、颜色和大小不同的种子,D型小粒种子具有休眠特性,形成持久种子库。具有多型性果实种子的植物可以兼具大粒果实种子和小粒果实种子的优势。一般大粒种子有较大的胚和较多的储藏物质,萌生植株一般生长较快,能发育成更大的个体;小粒种子可以增加随机散布的时间,使种子更可能进入安全岛,有利于植物占领裸地和种群的扩大(Silver-town, 1987)。种子形态差异具有适应临时干旱扰动的作用(刘志民等, 2003),例如:*Pastinaca sativa*小粒种子幼苗比其大粒种子幼苗蒸腾水分少(Hendrix *et al.*, 1991)。

每一种荒漠植物都具有复杂的生存机制,以确

保在特定的荒漠环境中生存和发展( Gutterman , 1993 , 1994 )。在很多具种子多型性的植物中 , 在同一植株上产生具有不同萌发能力的种子 , 这种现象在不同植物上通过不同机制产生 , 但共同的结果就是每次仅有部分种子在适宜的时间、适宜的地点萌发。散枝猪毛菜产生 4 种形态不同的种子 , 从而在时间或空间上异质的环境中 , 增加了子代存活的机会。A 型种子、B 型种子和 C 型种子具有“机会主义”的萌发策略 , 它们能够使散枝猪毛菜种子在适宜环境条件下尽可能快速萌发以扩大生存空间 , 同时 , A 型和 B 型种子与 C 型种子具有不同的传播策略 , A 型和 B 型种子能够在与母株脱离后借助风力进行远距离传播 , C 型种子则只在母株附近传播 , 它萌发的幼苗从而在空间上避免与 A 型和 B 型种子萌发的幼苗产生竞争。D 型种子具有“谨慎”的萌发策略 , 它萌发出的幼苗能够在时间、空间上避免与 A 型、B 型种子萌发的幼苗和在时间上避免与 C 型种子萌发的幼苗产生竞争 , 同时也分散了植物生存的冒险性。总之 , 植株内种子形态和生理上的变异可在空间和时间上达到最佳种子传播、萌发和幼苗定居格局( Venable , 1985 ) , 可以减少同胞子代之间的竞争 , 减少了适合度的时空变异。因此 , 种子多型性作为一种混合生殖对策 , 使散枝猪毛菜在高度不稳定的环境中具有竞争优势 , 减小了环境的时空异质性的对植株繁殖成功的影响 , 允许散枝猪毛菜在高度不稳定的环境中成功定居。

# 参 考 文 献

- Baskin CC, Baskin JM (1998). *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. Academic Press, San Diego.
- Cheplick GP (1994). Life history evolution in amphicarpic plants. *Plant Species Biology*, 9, 119 – 131.
- Drysdale FR (1973). Variation of seed size in *Atriplex patula* var. *hastata* (L.) Gray. *Rhodora*, 75, 106 – 110.
- Funes G, Basconcelo S, Diaz S, Cabido M (1999). Seed size and shape are good predictors of seed persistence in soil in temperate mountain grasslands of Argentina. *Seed Science Research*, 9, 341 – 345.
- Grime JP (2001). *Plant Strategies, Vegetation Processes and Ecosystem Properties*. Wiley, Chichester, UK.
- Guterman Y, Evenari M (1972). The influence of day length on seed coat colour an index of water permeability of the desert annual *Ononis sicula* Guss. *Journal of Ecology*, 60, 713 – 719.
- Guterman Y (1993). *Seed Germination in Desert Plants*. Springer-Verlag, Berlin.
- Guterman Y (1994). Strategies of seed dispersal and germination in plants inhabiting deserts. *Botanical Review*, 60, 373 – 425.
- Harper JL (1977). *Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
- Hendrix SD, Nielsen E, Nielsen T, Schutt M (1991). Are seedlings from small seeds always inferior to seedlings from large seeds? Effect of seed biomass on seedling growth in *Pastinaca sativa* L. *New Phytologist*, 119, 299 – 305.
- Hu RJ (胡汝骥) (2004). *Physical Geography of the Tianshan Mountains in China* (中国天山自然地理). China Environmental Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Huang ZY (黄振英), Guterman Y, Hu ZH (胡正海), Zhang XS (张新时) (2001). Seed germination in *Artemisia sphaerocephala*. II. The influence of environmental factors. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 25, 240 – 246. (in Chinese with English abstract)
- Imbert E (2002). Ecological consequences and ontogeny of seed heteromorphism. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 5, 13 – 36.
- Integrated Scientific Expedition to Xinjiang of the Chinese Academy of Sciences (中国科学院新疆综合考察队), Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences (中国科学院植物研究所) (1978). *The Vegetation and Its Utilization in Xinjiang* (新疆植被及其利用). Science Press, Beijing, 16 – 22.
- Khan MA, Gul B, Weber DJ (2001). Germination of dimorphic seeds of *Suaeda moquinii* under high salinity stress. *Australian Journal of Botany*, 49, 185 – 192.
- Li AR (李安仁) (1979). *Flora of China* 25 (2) (中国植物志第二十五卷第二分册). Science Press, Beijing, 174. (in Chinese)
- Liu ZM (刘志民), Jiang DM (蒋德明), Gao HY (高红瑛), Chang XL (常学礼) (2003). Relationships between plant reproductive strategy and disturbance. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 14, 418 – 422. (in Chinese with English abstract)
- Mao ZM (毛祖美) (1994). *Flora of Xinjiang* 2(1) (新疆植物志第二卷第一分册). Xinjiang Science, Technology and Sanitation Press, Urumqi, 97. (in Chinese)
- Mandák B, Pyšek P (2001). The effects of light quality, nitrate concentration and presence of bracteoles on germination of different fruit types in the heterocarpous *Atriplex sagittata*. *Journal of Ecology*, 89, 149 – 158.
- Moles AT, Hodson DW, Webb CJ (2000). Seed size and shape and persistence in the soil in the New Zealand flora. *Oikos*, 89, 541 – 545.
- Negbi M, Tamari B (1963). Germination of chlorophyllous and achlorophyllous seeds of *Salsola volkensii* and *Aellenia autrani*. *Israel Journal of Botany*, 12, 124 – 135.
- Proberts RJ (2000). The role of temperature in germination eco-physiology. In: Fenner M ed. *Seeds: the Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CABI Publishing, New York, 261 – 292.

Silvertown JW (1987). Phenotypic variety in seed germination behavior: the ontogeny and evolution of somatic polymorphism in seeds. *American Naturalist*, 124, 1 – 16.

Sokal RR, Rohlf EJ (1995). *Biometry* 3rd edn. San Francisco, CA, Freeman.

Takeno K, Yamaguchi H (1991). Diversity in seed germination behavior in relation to heterocarpy in *Salsola komarovii* Iljin. *The Botanical Magazine, Tokyo*, 104, 207 – 215.

Thompson K, Band SR, Hodgson JG (1993). Seed size and shape predict persistence in soil. *Functional Ecology*, 7, 236 – 241.

Thompson K (2000). The functional ecology of seed banks. In: Fenner M ed. *Seeds: the Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CABI Publishing, New York, 215 – 235.

Ungar IA (1987). Population ecology of halophyte seeds. *Botanical Review*, 53, 301 – 334.

Ungar IA (1979). Seed dimorphism in *Salicornia europaea* L. *Botanical Gazette*, 140, 102 – 108.

Venable DL (1985). The evolutionary ecology of seed heteromorphism. *American Naturalist*, 126, 577 – 595.

Venable DL, Dyreson E, Morales E (1995). Population dynamics consequences and evolution of seed traits of *Heterosperma pinnatum* (Asteraceae). *American Journal of Botany*, 82, 410 – 420.

Venable DL, Levin DA (1985a). Ecology of achene dimorphism in *Heterotheca latifolia*. I. Achene structure, germination and dispersal. *Journal of Ecology*, 73, 133 – 145.

Venable DL, Levin DA (1985b). Ecology of achene dimorphism in *Heterotheca latifolia*. II. Demographic variation within population. *Journal of Ecology*, 73, 743 – 755.

Wallace A, Rhods WA, Frolich EF (1968). Germination behavior of *Salsola* as influenced by temperature, moisture, depth of planting, and gamma irradiation. *Agronomy Journal*, 60, 76 – 78.

Wang ZL (王宗灵), Xu YQ (徐雨清), Wang G (王刚) (1998). Germination strategies of annual sandy plants under limited precipitation. *Journal of Lanzhou University* (Natural Science Edition) (兰州大学学报 (自然科学版)), 34(2), 98 – 103. (in Chinese with English abstract)

Werker E, Many T (1974). Heterocarpy and its ontogeny in *Aellenia austrani* (Post) Zoh. Light and electron-microscope study. *Israel Journal of Botany*, 23, 132 – 144.

Wu ZY (吴征镒) (1995). *Vegetation of China* (中国植被). Science Press, Beijing. (in Chinese)

Wurzburger J, Koller D (1976). Differential effects of the parental photothermal environment on development of dormancy in caryopses of *Aegilops latschyi*. *Journal of Experimental Botany*, 27, 43 – 48.

Yamaguchi H, Ichihara K, Takeno K, Hori Y, Saito T (1990). Diversities in morphological characteristics and seed germination behavior in fruits of *Salsola komarovii* Iljin. *The Botanical Magazine, Tokyo*, 103, 177 – 190.

Young JA, Evans RA (1972). Germination and establishment of *Salsola* in relation to seedbed environment. I. Temperature, afterripening, and moisture relations of *Salsola* seeds as determined by laboratory studies. *Agronomy Journal*, 64, 214 – 218.

Zohary M (1966). *Flora Palestina, Part one-Text*. The Israel Academy of Sciences and Humanities, Jerusalem.

责任编辑：安树青 责任编辑：姜联合