

# 蒺藜集合繁殖体形态及间歇性萌发特性

孟雅冰 李新蓉\*

新疆农业大学草业与环境科学学院, 新疆草地资源与生态重点实验室, 乌鲁木齐 830052

**摘要** 蒺藜(*Tribulus terrester*)果实由5个集合繁殖体构成, 是一种常见的具集合繁殖体的一年生植物。该文对不同月份成熟的蒺藜果实及果实集合繁殖体的形态、活力、吸水率、萌发率及萌发速率进行了比较观察, 初步探讨其生态学意义。主要结果如下: 1)果实各集合繁殖体间在质量、附属物质量百分比、种子数、活力、吸水率、萌发率及萌发速率方面随其发育顺序依次减小, 存在显著差异; 2)果实平均活力及萌发率随成熟时间依次升高, 而吸水率依次降低, 平均活力及萌发率与果实成熟时间正相关, 而与吸水率负相关, 成熟时间越早, 活力及萌发率越低, 吸水率越高; 3)除9月最晚成熟的集合繁殖体在最适条件下均能萌发外, 其余月份的果实各集合繁殖体只能部分萌发, 且只有位于集合繁殖体长刺端的种子能萌发, 这种在当季只萌发部分种子, 剩下的种子仍然保持在一个扩散单元中并在数周、数月或数年间不规则地间隔萌发属于间歇性萌发。上述结果表明: 不同月份成熟果实及果实不同发育顺序的集合繁殖体在形态、活力及吸水率方面存在梯度变化, 这种变化可能是造成蒺藜间歇性萌发的主要原因, 这种萌发对策可以降低同胞后代间的竞争, 使其对可变环境中的生存风险进行有效的分摊, 为物种的延续提供保障。

**关键词** 集合繁殖体, 间歇性萌发, 活力, 吸水率, 萌发率

**引用格式:** 孟雅冰, 李新蓉 (2015). 蒺藜集合繁殖体形态及间歇性萌发特性. 植物生态学报, 39, 508–516. doi: 10.17521/cjpe.2015.0049

## Morphology and intermittent germination characteristics of synaptospermy of *Tribulus terrester*

MENG Ya-Bing and LI Xin-Rong\*

College of Grassland Environment Sciences, Xinjiang Agricultural University, Xinjiang Key Laboratory of Grassland Resources and Ecology, Ürümqi 830052, China

### Abstract

**Aims** *Tribulus terrester* is an annual plant commonly found in the suburb of Ürümqi, Xinjiang, China. One fruit of this species is composed of five synaptospermies. This study aims to explore the morphological traits and intermittent germination characteristics of synaptospermy and further investigate the adaptability of its seeds under changing environment.

**Methods** Shape, color and appendage of synaptospermy, and the mass, length of burs, percentage of appendage mass, number of seeds per synaptospermy, were determined; and the vigor, water absorption and germination characteristics of synaptospermies matured at different month were compared in the laboratory.

**Important findings** The synaptospermies became hardened after ripening, with scale-form appendages, and they are significantly different in mass, the percentage of mass of appendage, amount of seeds, vigor, water absorption rate, germination percentage and germination rate. The averages of vigor and germination percentage were increasing and the water absorption rate was decreasing following the order of maturing month in July, August and September. The average of vigor was positively correlated with the ripening time of fruit, as well as germination percentage, while the water absorption rate was negatively correlated with the ripening time of fruit. This suggests that the earlier the fruit ripening, the lower the vigor and germination rate and the higher the water absorption rate. Under the best germination conditions, all synaptospermies matured in September could germinate, whereas only some synaptospermies could germinate if matured in the other two months. Moreover, only those seeds located in the position of the long thorn of one synaptospermy could germinate. Part of the seeds could germinate in the season of ripening; the others retain in the dispersal unit and germinate after several weeks, months or years. This germination behavior was defined as intermittent germination. These results indicate that there is a change of

gradient in morphology, vigor and water absorption among fruit ripening in different months and among different synaptospermy of the same fruit. We conclude the variation is a main factor responsible for intermittent germination, which can reduce competition among siblings; based on these strategies, *Tribulus terrester* can spread the risk of survival and ensure its breeding success.

**Key words** synaptospermy, intermittent germination, vigor, water absorption rate, germination

**Citation:** Meng YB, Li XR (2015). Morphology and intermittent germination characteristics of synaptospermy of *Tribulus terrester*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 508–516. doi: 10.17521/cjpe. 2015.0049

在长期的自然选择过程中, 被子植物发展出了多种多样的传播体特征和传播手段(如果实外形、质量、附属物及其散布方式的不同), 以保证果实扩散成功(Primack, 1987)。根据传播体形态特征和传播媒介的不同呈现多样化的传播体, 如黏性传播体、灰尘传播体、多毛传播体、异型传播体、集合传播体及风媒传播体、动物传播体、水流传播体等(Zohary, 1950; van Rheede van Oudtshoorn & van Rooyen, 1999)。其中集合传播体(synaptospermy)又译为集合繁殖体, 是指两颗或多颗种子(或单种子果实)在萌发前聚合在一起形成一个联合的传播体单元(synspermy), 具有联合传播体单元即集合繁殖体的植物常位于进化序列的末尾, 大多集中于系统位置较年轻的类群中, 如十字花科、豆科、禾本科及石竹科等(Zohary, 1962; van Rheede van Oudtshoorn & van Rooyen, 1999), 通常分布在荒漠或干扰较重的生境中, 如内盖夫荒漠、纳斯沙漠、地中海半荒漠区等(Ellner & Shmida, 1981; Gutterman *et al.*, 1995; Navarro *et al.*, 2009)。集合繁殖体是植物对不稳定环境的一种独特适应方式, 尤其附属物的形成是多种子果实向单种子果实发展的过渡阶段, 其优势主要体现在以下几方面: 集合繁殖体的附属物大多木质化、难以打开, 这种结构能保护种子免受机械损伤、对捕食者起到防御作用, 还能在变温及不可预期的降水环境中, 比单粒种子吸收更多的水分并较长期地保留(van der Pijl, 1982; Gutterman, 2002); 集合繁殖体具有多种扩散机制, 能将种子扩散到有利的环境条件下萌发, 在一定程度上为植物的拓殖及种子库的建立提供条件, 但其是否适应于远程扩散或抗远程扩散还存在不少争议(Edmondson, 1977; Howe & Smallwood, 1982; Kamenetsky & Gutterman, 1994; de Villiers *et al.*, 2002); 集合繁殖体不仅影响种子的空间扩散, 而且影响其时间扩散, 这种萌发特性称为间歇性萌发(intermittent germination), 它是可变环境中众多植物的一个共同特点及幼苗成功建植的

关键因素, 即传播体在当季萌发部分种子以保障种群有一定的生存比例, 剩下未萌发的种子仍然保持在一个扩散单元中, 并在数周、数月或数年间不规则地间隔萌发, 调节后代间的竞争力(Cavers & Harper, 1966; Baker, 1974; Cheplick, 1992; Cavers *et al.*, 2000)。集合繁殖体对种子的定居及环境适应策略等方面具有可塑性, 减少了时空限制对植株生殖成功的影响, 对研究植物的生态适应机制、生活史对策的进化等可能具有重要的生态意义。

目前国外关于集合繁殖体的报道主要集中于探讨其形态特征对荒漠环境的特殊适应机制, 对系统进化重要判别依据及其附属物的结构对种子扩散的影响, 对种子萌发的对策等方面(Zohary, 1950, 1962; Stoutamire, 1977; Quinn, 1987; Kamenetsky, 1994; Gutterman, 1997; Katinas & Crisci, 2000; Navarro *et al.*, 2009); 其间歇性萌发的研究主要围绕萌发行为的多样性及杂草植物类群种子休眠的特异性等(Weaver & Cavers, 1979; Liebst & Schneller, 2008)。我国学者对荒漠环境条件下集合繁殖体的形态进行了初步比较, 但对集合繁殖体内种子的间歇性萌发特性研究较少(刘志民等, 2003, 2005a, 2005b)。

蒺藜(*Tribulus terrester*)的果实由5个分果瓣即5个集合繁殖体组成, 坚硬的附属物饱含水分并包裹1–4粒种子, 萌发前不开裂, 是研究集合繁殖体的理想材料。本文对不同月份成熟的蒺藜果实及果实不同发育顺序集合繁殖体的形态、活力、吸水率及萌发特性进行比较观察, 以期为进一步探讨集合繁殖体植物的生活史策略及其对可变环境的生态适应提供重要的理论参考。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究材料

蒺藜为蒺藜科蒺藜属一年生草本, 常生长于沙地、荒漠及山坡等, 全世界均有分布。果实分果瓣5枚, 坚硬的附属物包裹种子, 分别具一对长刺和一

对短刺(吴征镒, 2008)。试验材料采自新疆乌鲁木齐市郊(43.93° N, 87.48° E, 海拔830 m), 该地区春秋季节较湿润, 夏季炎热干旱, 冬季漫长寒冷, 年降水量235.9 mm, 潜在蒸发量2 731.0 mm, 年平均气温8.6 °C, 年日照时间约2 841.8 h, 无霜期150–190天。观测地点蒺藜花期始于5月, 果期6–9月。

## 1.2 观测方法

2012年7月、8月和9月分别采集当月成熟的果实, 并按果实各集合繁殖体的发育早晚顺序标记, 室内干藏至翌年3月, 进行活力、吸水率及萌发特性的室内控制性实验。

### 1.2.1 集合繁殖体形态特征

随机选取成熟且发育正常的果实( $n = 100$ ), 用游标卡尺分别测量每个集合繁殖体附属物刺的长度, 纵切统计其内种子数; 用Statorius BS210S型电子天平(Sartorius, Goettingen, Germany)分别对相同发育顺序的集合繁殖体( $n = 100$ )称量质量, 并去除种子称量附属物质量; 各10组重复, 计算平均值。

附属物质量百分比(%) = 附属物质量/集合繁殖体质量  $\times 100\%$

### 1.2.2 集合繁殖体活力特性

用溴代麝香草酚兰(BTB)法(张蜀秋, 2011)对不同月份成熟且发育正常的果实( $n = 50$ )进行活力测定, 实验前一天将其用蒸馏水泡好, 次日沉于BTB溶液后置于30 °C培养箱中4 h, 集合繁殖体周围凝胶变为黄色即该位置的种子具有活力, 统计每个集合繁殖体变色的种子数, 然后纵切统计种子总数, 计算平均值。

种子活力(%) = 集合繁殖体周围凝胶变黄的种子数/集合繁殖体内种子总粒数 $\times 100\%$

### 1.2.3 集合繁殖体吸水特性

在25 °C恒温条件下分别对7、8、9月份成熟的果实(各4组重复, 每组50枚)进行吸水特性测定, 用Sartorius BS210S型电子天平依据集合繁殖体的发育顺序分别称质量, 后置于已加入蒸馏水直径为9 cm的培养皿中, 从放入培养皿起(第0 h), 每隔1 h将集合繁殖体取出, 放在滤纸上吸干表面水分, 称质量, 再放回培养皿中, 记录9 h内吸水量的变化值并计算吸水率。

吸水率(%) = (吸水后集合繁殖体质量–吸水前集合繁殖体质量)/吸水前集合繁殖体质量 $\times 100\%$

### 1.2.4 集合繁殖体萌发特性

果实的萌发率预备实验表明, 在25 °C恒温、光照/黑暗各12 h、细沙含水量为5%的条件下各集合繁殖体萌发率最高。比较最适条件下不同月份成熟果实的萌发率(各4组重复, 每组50枚), 并探究不同发育顺序集合繁殖体的萌发生态。分别将果实置于直径为9 cm、铺有细沙的培养皿中, 每天17:00–17:30对各集合繁殖体称质量以补充损失的水分, 胚根突破种皮即萌发。记录每个集合繁殖体的萌发位置、萌发时间及持续时间, 统计发芽数, 2013年3月28日记录为第1天, 持续观测60天, 观测结束后纵切统计每个集合繁殖体内种子总数。所用细沙采自其生境沙漠, 过1 mm孔径细筛, 200 °C下消毒120 min。

萌发率的计算公式为:  $GP = GN/SN$ ; 其中:  $GP$ 为萌发百分率,  $GN$ 为集合繁殖体内种子发芽数,  $SN$ 为集合繁殖体内种子总数。

萌发速率的计算公式为:  $GR = \Sigma(G_t/D_t)$ ; 其中:  $GR$ 为萌发速率,  $G_t$ 为第 $t$ 天的种子发芽数,  $D_t$ 为对应的发芽天数。

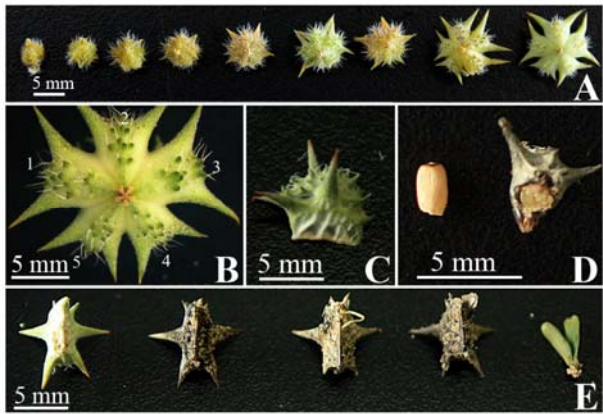
## 1.3 数据处理

所有数据均用SPSS 19.0 (SPSS, Chicago, USA)程序统计软件包进行分析。用one-way ANOVA分析比较集合繁殖体间质量、附属物质量百分比、种子数、附属物刺的长度、活力、吸水率及萌发率差异, 用two-way ANOVA对集合繁殖体萌发位置和时间上的交互作用进行分析, 用Bivariate Correlation分别对果实成熟时间与活力、吸水率及萌发率进行相关性分析。所有曲线图均用SigmaPlot 12.0绘图软件绘制。

## 2 结果

### 2.1 集合繁殖体形态特征

蒺藜果实大小发育进程如图1A所示, 其从子房膨大到完全成熟历时约10天。果实由5个分果瓣即5个集合繁殖体组成, 附属物新鲜时呈鲜绿色, 干燥后呈黑色, 坚硬具短软毛, 常有小瘤体(图1B); 果实成熟前保持在一起且成熟后立即散落, 以集合繁殖体为单位进行扩散, 集合繁殖体近斧状, 侧面有明显凸起的脊, 充分发育时各具一对长刺和一对短刺, 刺尖多呈暗红色, 最早成熟的长刺和短刺最长, 分别为(4.0  $\pm$  0.1) mm和(2.4  $\pm$  0.1) mm, 差异显著( $p < 0.05$ ,  $F = 37.024$ ; 图1C); 附属物木质化很难与种



**图1** 蒺藜集合繁殖体形态特征。**A**, 果实大小发育进程。**B**, 扩散前依照发育先后顺序标记集合繁殖体。**C**, 以集合繁殖体为扩散单元。**D**, 种子及集合繁殖体横切。**E**, 仅位于集合繁殖体长刺端的种子在当季萌发。

**Fig. 1** Morphology of synaptospermy of *Tribulus terrester*. **A**, Development process of fruits. **B**, Marked synaptospermies in sequence of maturing before dispersal. **C**, Synaptospermy as the dispersal units. **D**, Seed and crosscut synaptospermy. **E**, Only one seed located in the position of the long thorn of a synaptospermy could germinate in the season.

**表1** 蒺藜集合繁殖体形态特征比较(平均值±标准误差)  
**Table 1** Comparison in synaptospermy morphology of *Tribulus terrester* (mean ± SE)

集合繁殖体 Synaptospermy (n = 100)	质量 Mass (g)	附属物质量百分比 Percentage of appen- dage account for mass (%)	种子数 Number of seeds
1	0.051 2 ± 0.001 5 <sup>a</sup>	61.78 ± 0.04 <sup>a</sup>	3.1 ± 0.7 <sup>a</sup>
2	0.044 3 ± 0.001 7 <sup>a</sup>	62.64 ± 0.05 <sup>a</sup>	2.8 ± 0.5 <sup>a</sup>
3	0.030 6 ± 0.001 8 <sup>b</sup>	61.54 ± 0.15 <sup>a</sup>	2.1 ± 0.1 <sup>b</sup>
4	0.018 6 ± 0.001 6 <sup>c</sup>	49.63 ± 0.31 <sup>b</sup>	1.3 ± 0.1 <sup>c</sup>
5	0.012 8 ± 0.001 3 <sup>d</sup>	24.93 ± 0.33 <sup>c</sup>	0.5 ± 0.1 <sup>d</sup>
F	141.034	63.940	131.451

1-5为按顺序依次成熟的集合繁殖体。同列不同小写字母表示差异显著( $p < 0.05$ )。  
1-5 indicate the sequence of synaptospermy after maturing, respectively. Different lowercase letters within a column indicate significance differences ( $p < 0.05$ ).

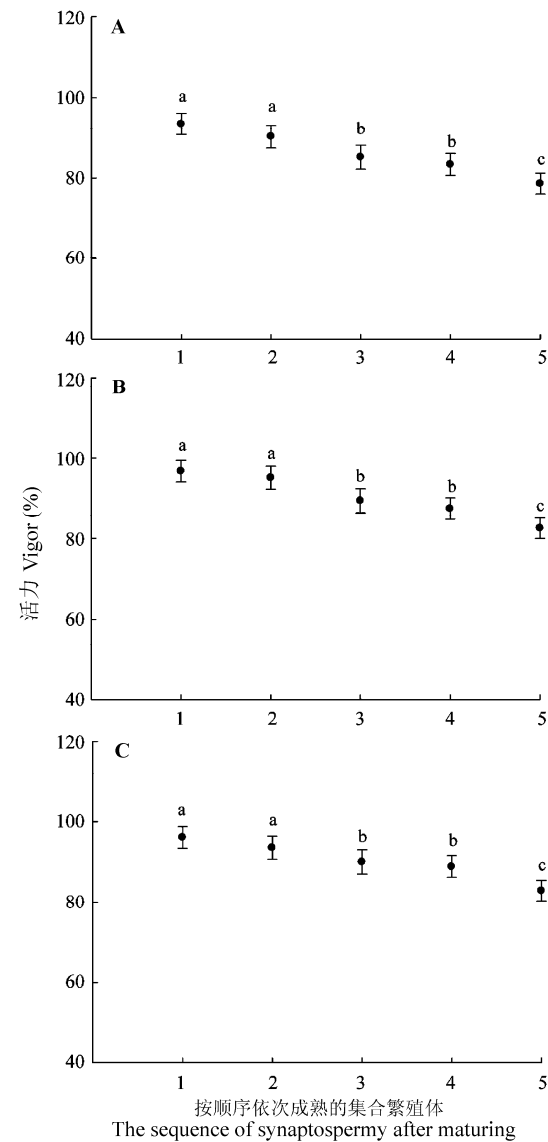
子剥离, 种子长卵圆形, 具油性(图1D); 萌发大多开始于最早成熟的集合繁殖体上, 只有位于长刺端的种子在当季能萌发, 其萌发前不开裂, 萌发初始阶段腹缝线先裂开小口, 胚根穿过裂口生长(图1E)。果实各集合繁殖体间在质量( $p < 0.05$ ,  $F = 141.034$ )、附属物质量百分比( $p < 0.05$ ,  $F = 63.940$ )及种子数( $p < 0.05$ ,  $F = 131.451$ )方面随其发育成熟顺序依次减小, 存在显著差异(表1)。

**2.2 集合繁殖体活力特性**

7、8及9月份成熟的果实均具活力且活力较高, 平均活力分别为(89.15 ± 0.06)%、(90.29 ± 0.02)%及

(93.25 ± 0.02)%; 果实成熟时间与平均活力呈正相关关系( $r = 0.647$ ,  $p < 0.01$ ,  $n = 50$ ), 成熟时间越早, 平均活力越低。

7月( $p < 0.05$ ,  $F = 29.185$ )、8月( $p < 0.05$ ,  $F = 87.629$ )及9月( $p < 0.05$ ,  $F = 102.437$ )成熟的果实各集合繁殖体间活力变化均随发育顺序依次降低, 最早成熟的集合繁殖体活力最高, 分别为(95.48 ± 0.02)%、(96.81 ± 0.09)%及(96.03 ± 0.02)%, 最晚成熟的活力最低, 分别为(78.57 ± 0.02)%、(81.50 ± 0.39)%及(82.50 ± 0.07)% (图2)。



**图2** 不同月份成熟的蒺藜集合繁殖体活力比较(平均值±标准误差)。**A**, 7月。**B**, 8月。**C**, 9月。不同小写字母表示差异显著( $p < 0.05$ )。  
**Fig. 2** Comparison in vigor of synaptospermy of *Tribulus terrester* in different mature month (mean ± SE). **A**, July. **B**, August. **C**, September. Different lowercase letters indicate significant differences ( $p < 0.05$ ).

### 2.3 集合繁殖体吸水特性

7月、8月及9月成熟的果实吸水率分别为 $(58.60 \pm 1.15)\%$ 、 $(34.82 \pm 1.83)\%$ 及 $(31.49 \pm 1.77)\%$ , 7月成熟的果实吸水率均比8、9月成熟的高; 果实成熟时间与吸水率呈负相关关系( $r = -0.894$ ,  $p < 0.01$ ,  $n = 50$ ), 成熟时间越早, 吸水率越高。

各集合繁殖体在1 h内吸水率基本达到最大值, 吸水过程基本相似, 包括迅速吸水、缓慢吸水及停止吸水3个阶段(图3)。7月( $p < 0.05$ ,  $F = 102.254$ )、8月( $p < 0.05$ ,  $F = 49.644$ )及9月( $p < 0.05$ ,  $F = 104.583$ )成熟的果实各集合繁殖体间吸水率存在显著差异, 最早成熟的集合繁殖体表现出较强的吸水性, 吸水率分别为 $(76.56 \pm 2.94)\%$ 、 $(54.99 \pm 1.97)\%$ 和 $(45.87 \pm 1.45)\%$ , 最晚成熟的吸水率最低, 分别为 $(51.48 \pm 1.97)\%$ 、 $(25.14 \pm 1.71)\%$ 和 $(25.74 \pm 1.32)\%$ 。

### 2.4 集合繁殖体萌发特性

7月、8月及9月成熟的果实萌发率分别为 $(7.78 \pm 4.57)\%$ 、 $(14.24 \pm 3.51)\%$ 、 $(22.33 \pm 2.07)\%$ , 7月成熟的果实萌发率比8月、9月成熟的低, 果实成熟时间与平均萌发率呈极显著正相关关系( $r = 0.869$ ,  $p < 0.01$ ,  $n = 50$ ), 成熟时间越早, 平均萌发率越低。

除9月最晚成熟的果实各集合繁殖体在最适条件下均能萌发外, 其余月份的均只部分萌发, 7月( $p < 0.05$ ,  $F = 10.125$ )、8月( $p < 0.01$ ,  $F = 47.672$ )及9月( $p < 0.01$ ,  $F = 56.882$ )成熟的果实各集合繁殖体间萌发率存在显著差异, 最早成熟的集合繁殖体萌发率均较高, 平均分别为 $(31.11 \pm 2.94)\%$ 、 $(44.43 \pm 3.17)\%$ 及 $(60.03 \pm 4.45)\%$ , 9月份最晚成熟的萌发率低至 $(4.44 \pm 1.13)\%$  (图4)。

7月( $p < 0.05$ ,  $F = 18.718$ )、8月( $p < 0.01$ ,  $F = 34.990$ )及9月( $p < 0.01$ ,  $F = 61.656$ )成熟的果实集合繁殖体间萌发速率存在显著差异, 最早成熟的集合繁殖体萌发速率分别为7.14、24.65及34.72, 9月份最晚成熟的萌发速率为2.76 (图5)。对萌发率不同位置 and 不同成熟时间双因素分析结果表明: 位置是影响萌发率的重要因素, 存在极显著差异( $p < 0.01$ ,  $F = 35.952$ ), 成熟时间对萌发率作用显著( $p < 0.05$ ,  $F = 8.35$ ), 位置和成熟时间的交互作用对萌发率没有显著影响( $p > 0.05$ ,  $F = 0.514$ )。

## 3 讨论

蒺藜按发育顺序依次成熟的集合繁殖体在质

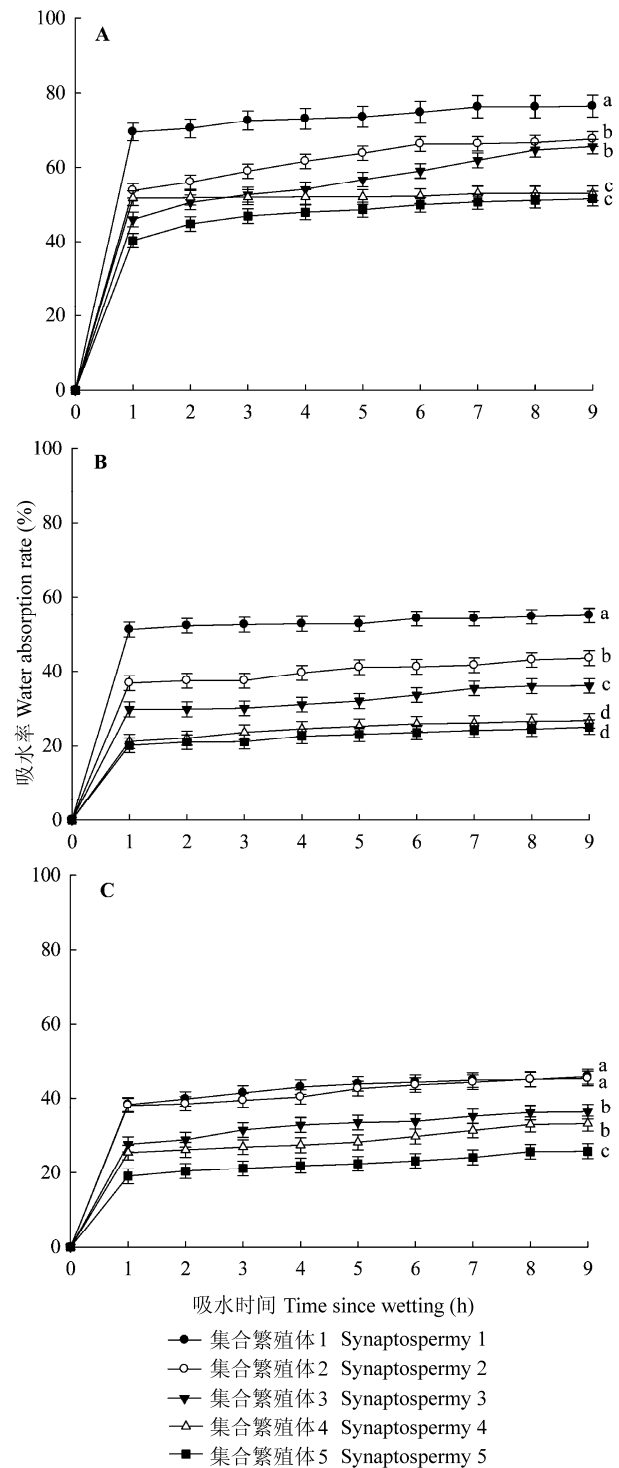


图3 不同月份成熟的蒺藜集合繁殖体吸水率比较(平均值 $\pm$ 标准误差)。集合繁殖体1–集合繁殖体5为按顺序依次成熟的集合繁殖体; 不同小写字母表示差异显著( $p < 0.05$ )。A, 7月份。B, 8月份。C, 9月份。

Fig. 3 Comparison in water absorption rate of synaptospermy of *Tribulus terrester* in different mature month (mean  $\pm$  SE). synaptospermy 1 to synaptospermy 5 indicate the sequence of synaptospermy after maturing, respectively; different lowercase letters indicate significant differences ( $p < 0.05$ ). A, July. B, August. C, September.

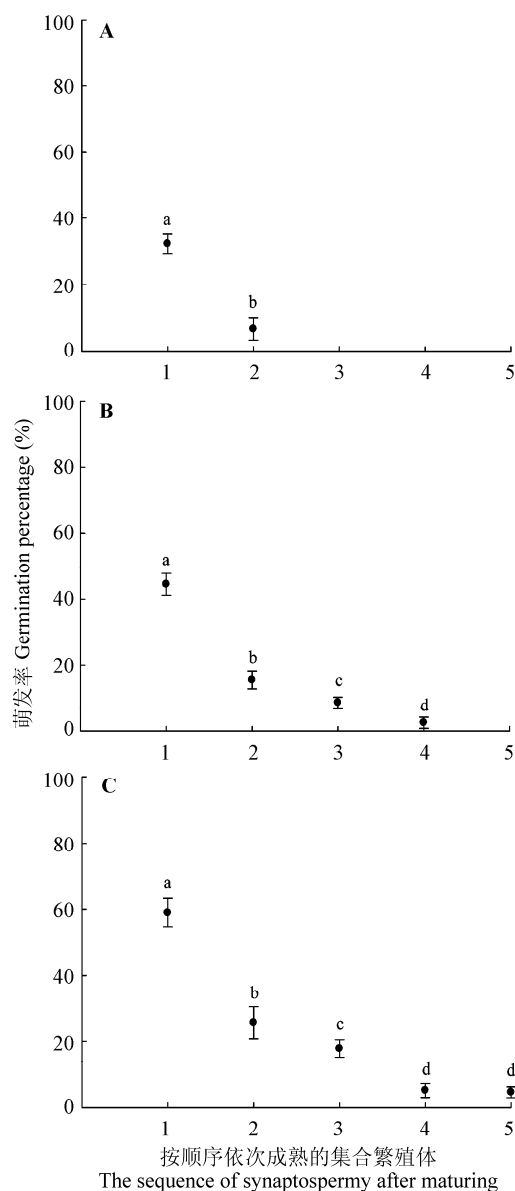


图4 不同月份成熟的蒺藜集合繁殖体萌发率比较(平均值±标准误差)。A, 7月。B, 8月。C, 9月。1-5为按顺序依次成熟的集合繁殖体。不同小写字母表示差异显著( $p < 0.05$ )。

**Fig. 4** Comparison in germination percentage of synaptospermy of *Tribulus terrester* in different mature month (mean  $\pm$  SE). A, July. B, August. C, September. 1-5 indicate the sequence of synaptospermy after maturing, respectively. Different lowercase letters indicate significant differences ( $p < 0.05$ ).

量、附属物质量百分比、种子数方面存在显著差异(表1), 这些特征通常决定了其在扩散、萌发及同胞竞争力等生态学行为上的适应能力, 其主要优势体现在以下两点: 1)保护及保水作用。蒺藜果实最早成熟的集合繁殖体尺寸较大而很难扩散到土壤缝隙中, 增大了被捕食的概率, 但是其附属物坚硬不易

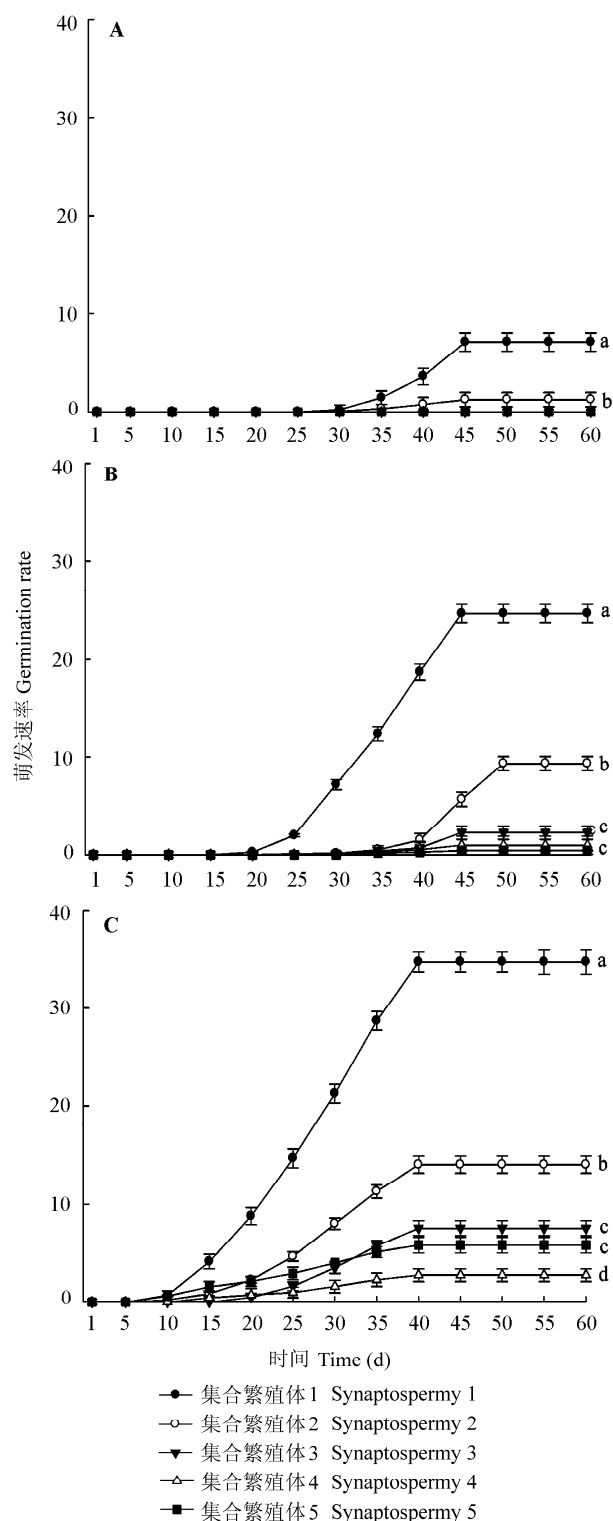


图5 不同月份成熟的蒺藜集合繁殖体萌发速率比较(平均值±标准误差)。A, 7月。B, 8月。C, 9月。1-5为按顺序依次成熟的集合繁殖体。不同小写字母表示差异显著( $p < 0.05$ )。

**Fig. 5** Comparison in germination rate of synaptospermy of *Tribulus terrester* in different mature month (mean  $\pm$  SE). A, July. B, August. C, September. 1-5 indicate the sequence of synaptospermy after maturing, respectively. Different lowercase letters indicate significant differences ( $p < 0.05$ ).

打开,能有效地抵御机械损伤或逃避捕食者,作为小型的动态种子库为种子提供保护作用。另外,其附属物质量百分比比较大,吸水率较高,不仅比单粒种子吸收更多水分防止种子迅速干燥,还能长期地保留水分作为种子萌发提供条件,这与 *Pteranthus dichotomus*、*Limonium thouinii*、野牛草(*Buchloe dactyloides*)及 *Allium rothii* 等具集合繁殖体植物的形态及其附属物功能相似(Ellner & Shmida, 1981; Quinn, 1987; Gutterman *et al.*, 1995; Gutterman, 2002)。2)扩散作用。果实最早成熟的集合繁殖体质量较大,不能轻易地被扩散媒介所运输,其附属物刺较长较硬,我们推测其极易被锚定在已占据有利地形的母株附近,这种扩散行为可能是荒漠植物对抗远程扩散的一种适应,符合“mother-site”理论(Zohary, 1962),该理论假定荒漠植物传播体缺乏完成其生命周期的适宜地点,因此演化出传播体尽可能保持在母株周围的生态优势,通过在原地重复再植使种群得以延续(Ellner & Shmida, 1981; García-Fayos *et al.*, 2013),这种抗远程扩散特性与 van Rhee de van Oudtshoorn 和 van Rooyen (1999)对 *Grielim humifusum*、*Anisodontea triloba* 和 *Stachys flavesceus* 等植物的研究结果相似。上述特点说明,蒺藜果实最早成熟的集合繁殖体适合度较高,能持续保留在原有生境,增加子代在生态位上的竞争力。

集合繁殖体作为将种子保持在一起的“容器”,其附属物的存在不仅影响种子的空间扩散,而且影响种子的时间扩散(Gutterman, 2002)。首先,在萌发位置上,蒺藜集合繁殖体内位于长刺端的种子先萌发,而短刺端的种子在当季未见萌发,属非随机萌发;其次,在萌发时间上,集合繁殖体在当季只萌发部分种子,剩下的种子仍然保持在集合繁殖体内,分散在不同月或年间萌发,具间歇性萌发特性,这与 van Rooyen 等 (1990) 和 Gutterman (2002) 对 *Pteranthus dichotomus*、*Aegilops geniculata*、*Mesembryanthemum nodiflorum* 和野牛草等具集合繁殖体植物萌发特性的报道相似。在极端环境下,一年生植物演化出能防止种子大量消耗及全部种子同时萌发的机制是十分重要的(Freas & Kemp, 1983),这种萌发行为能确保一定数量的种子成活,为种群维持的可持续性打下坚实的基础(Ellner & Shmida, 1981; Gutterman, 2002; 张景光等, 2005)。本

文中蒺藜7月成熟的果实各集合繁殖体吸水率最高而萌发率最低,其成熟时可能处于荒漠干热期(6–9月),7月份平均温度显著高于9月份,此时成熟果实的附属物干燥程度较高,吸水能力较强,我们推测荒漠植物种子萌发所需降水量存在某种临界点,即种子吸收过多的水分可能会抑制萌发,许多具集合繁殖体的荒漠植物如 *Allium truncatum*、*Allium rothii* 与蒺藜果实的萌发行为一样,均主要受水分调控(Gutterman *et al.*, 1995),这与 Went (1953) 的观点相同,他认为荒漠植物种子在吸水率上的差异可能是影响其萌发行为的主要因素。

间歇性萌发模式不具有规律性,即同一植株内产生的种子萌发模式多样化,种子萌发周期较长,而现阶段对萌发实验的设计太过简单,只有少数科学家对间歇性萌发进行了野外研究(Cavers *et al.*, 2000);这种萌发机制的产生原因存在不少争议,有的学者认为可能与种皮渗透或胚的成熟度差异相关,或与种皮腐烂变化程度以及萌发抑制物的梯度调节有关,种子的初级休眠(primary dormancy)、后熟(after-ripening)以及次生休眠(secondary dormancy)对其可能也有影响,另外,环境和遗传因素也是引起种子间歇性萌发的可能原因(Juby & Pheasant, 1933; Gutterman, 2000; Murdoch & Ellis, 2000)。对间歇性萌发产生的原因还需补充更多类群及定量的实验数据,进行进一步研究。

综上所述,蒺藜集合繁殖体的特殊结构,可能使种子在时间和空间上具有扩散和萌发的差异性,可能是一种适应可变环境而演化出的能够提高物种生存率的繁殖策略。

**基金项目** 国家自然科学基金(31360100和40761002)。

## 参考文献

- Baker HG (1974). The evolution of weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5, 1–24.
- Cavers PB, Harper JL (1966). Germination polymorphism in *Rumex crispus* and *Rumex obtusifolius*. *Journal of Ecology*, 54, 367–382.
- Cavers PB, Qaderi MM, Manku R, Downs MP (2000). Intermittent germination: Causes and ecological implications. In: Black MJ, Bradford KJ, Vázquez-Ramos J eds. *Seed Biology: Advances and Applications*. CABI Publishing, Wallingford, UK. 363–383.
- Cheplick GP (1992). Sibling competition in plants. *Journal of*



- Ecology*, 80, 567–575.
- de Villiers AJ, van Rooyen MW, Theron GK (2002). Seed bank classification of the Strandveld Succulent Karoo, South Africa. *Seed Science Research*, 12, 57–67.
- Edmondson J (1977). The correct name for the prophet flower: *Arnebia pulchra* (Boraginaceae). *Willdenowia*, 8, 23–26.
- Ellner S, Shmida A (1981). Why are adaptations for long-range seed dispersal rare in desert plants? *Oecologia*, 51, 133–144.
- Freas KE, Kemp PR (1983). Some relationships between environmental reliability and seed dormancy in desert annual plants. *Journal of Ecology*, 71, 211–217.
- García-Fayos P, Engelbrecht M, Bochet E (2013). Post-dispersal seed anchorage to soil in semiarid plant communities, a test of the hypothesis of Ellner and Shmida. *Plant Ecology*, 214, 941–952.
- Gutterman Y (1997). Ibex diggings in the Negev Desert highlands of Israel as microhabitats for annual plants. Soil salinity, location and digging depth affecting variety and density of plant species. *Journal of Arid Environments*, 37, 665–681.
- Gutterman Y (2000). Seed dormancy as one of the survival strategies in annual plant species occurring in deserts. In: Viémond JD, Crabbé J eds. *Dormancy in Plant: From Whole Plant Behavior to Cellular Control*. CABI, Wallingford, UK.
- Gutterman Y (2002). *Survival Strategies of Annual Desert Plants*. Springer-Verlag, Berlin.
- Gutterman Y, Kamenetsky R, van Rooyen MW (1995). A comparative study of seed germination of two *Allium* species from different habitats in the Negev Desert highlands. *Journal of Arid Environments*, 29, 305–315.
- Howe HF, Smallwood J (1982). Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13, 201–228.
- Juby DV, Pheasant JH (1933). On intermittent germination as illustrated by *Helianthemum guttatum* Miller. *Journal of Ecology*, 21, 442–451.
- Kamenetsky R (1994). Life cycle, flower initiation, and propagation of the desert geophyte *Allium rothii*. *International Journal of Plant Sciences*, 155, 597–605.
- Kamenetsky R, Gutterman Y (1994). Life cycles and delay of seed dispersal in some geophytes inhabiting the Negev Desert highlands of Israel. *Journal of Arid Environments*, 27, 337–345.
- Katinas L, Crisci JV (2000). Cladistic and biogeographic analyses of the genera *Moscharia* and *Polyachyrus* (Asteraceae, Mutisieae). *Systematic Botany*, 25, 33–46.
- Liebst B, Schneller J (2008). Seed dormancy and germination behavior in two *Euphrasia* species (Orobanchaceae) occurring in the Swiss Alps. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 156, 645–656.
- Liu ZM, Jiang DM, Gao HY, Chang XL (2003). Relationships between plant reproductive strategy and disturbance. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 14, 418–422. (in Chinese with English abstract) [刘志民, 蒋德明, 高红瑛, 常学礼 (2003). 植物生活史繁殖对策与干扰关系的研究. 应用生态学报, 14, 418–422.]
- Liu ZM, Jiang DM, Yan QL, Li XH, Li RP, Luo YM, Wang HM (2005a). Study on dispersal biology of common species of flora of the Horqin Steppe. *Acta Prataculturae Sinica*, 14(6), 23–33. (in Chinese with English abstract) [刘志民, 蒋德明, 阎巧玲, 李雪华, 李荣平, 骆永明, 王红梅 (2005a). 科尔沁草原主要草地植物传播生物学简析. 草业学报, 14(6), 23–33.]
- Liu ZM, Yan QL, Luo YM, Wang HM, Jiang DM (2005b). Screening on myxospermy of 124 species occurring on the sandy habitats of western Horqin Steppe. *Journal of Desert Research*, 25, 716–721. (in Chinese with English abstract) [刘志民, 闫巧玲, 骆永明, 王红梅, 蒋德明 (2005b). 科尔沁沙地124种天然植物粘液繁殖体的甄别. 中国沙漠, 25, 716–721.]
- Murdoch AJ, Ellis RH (2000). Dormancy, viability and longevity. In: Fenner M ed. *Seed: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. 2nd edn. CABI, London.
- Navarro T, Oualidi JE, Taleb MS, Pascual V, Cabezudo B (2009). Dispersal traits and dispersal patterns in an oro-Mediterranean thorn cushion plant formation of the eastern High Atlas, Morocco. *Flora*, 204, 658–672.
- Primack RB (1987). Relationships among flowers, fruits, and seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18, 409–430.
- Quinn JA (1987). Relationship between synaptospermy and dioecy in the life-history strategies of *Buchloe dactyloides* (Gramineae). *American Journal of Botany*, 74, 1167–1172.
- Stoutamire W (1977). Chromosome races of *Gaillardia pulchella* (Asteraceae). *Brittonia*, 29, 297–309.
- van der Pijl L (1982). *Principles of Dispersal in Higher Plants*. 3rd edn. Springer-Verlag, Berlin.
- van Rheede van Oudtshoorn K, van Rooyen MW (1999). *Dispersal Biology of Desert Plants*. Springer-Verlag, Berlin.
- van Rooyen MW, Theron GK, Grobbelaar N (1990). Life form and dispersal spectra of the flora of Namaqualand, South Africa. *Journal of Arid Environments*, 19, 133–145.
- Weaver SE, Cavers PB (1979). The effects of date of emergence and emergence order on seedling survival rates in *Rumex crispus* and *R. obtusifolius*. *Canadian Journal of Botany*, 57, 730–738.
- Went FW (1953). The effects of temperature on plant growth. *Annual Review of Plant Physiology*, 4, 347–362.
- Wu ZY (2008). *Flora of China*. Science Press, Beijing. 11, 49–50. (in Chinese) [吴征镒 (2008). 中国植物志. 科学出版社, 北京. 11, 49–50.]
- Zhang JG, Wang XP, Li XR, Zhang ZS, Wang G, Wang S, Ma



- FY (2005). Advances and prospect of researches on desert plant life history strategies. *Journal of Desert Research*, 25, 306–314. (in Chinese with English abstract) [张景光, 王新平, 李新荣, 王刚, 王桑, 马风云 (2005). 荒漠植物生活史对策研究进展与展望. 中国沙漠, 25, 306–314.]
- Zhang SQ (2011). *Laboratory Manual for Plant Physiology*. Science Press, Beijing. 173–174. (in Chinese) [张蜀秋 (2011). 植物生理学实验技术教程. 科学出版社, 北京. 173–174.]
- Zohary M (1950). Evolutionary trends in the fruiting head of Compositae. *Evolution*, 4, 103–109.
- Zohary M (1962). *Plant Life of Palestine: Israel and Jordan*. The Ronald Press Company, New York.

责任编辑: 黄振英 责任编辑: 李 敏