

植物种子二形性(多形性)研究进展

李伟强^{1,2}, 刘小京^{1,*}, 毛任钊¹, 安萍², 乔海龙¹, 黄玮¹, 李志刚¹

(1. 中国科学院遗传与发育生物学研究所农业资源研究中心, 石家庄 050021; 2. 日本国鸟取大学干燥地研究中心, 鸟取 680-0001)

摘要:植物种子的二形性(多形性)是指在同一植株上生长有形态结构、生理、生态学特性等方面有很大差异的两种(多种)种子。这种现象在自然界中比较普遍,特别是菊科、藜科、禾本科、十字花科中最为常见。二形性种子可分为有扩散结构和没有扩散结构(如冠毛和表皮毛状体)两种。如菊科的边花种子一般不具有扩散结构、个体较大,具有休眠特性和对光、温度、水、盐分等环境因子的敏感特性;而中间花种子一般具有扩散结构,个体较小,不具有休眠特性。具有休眠特性和对环境因子比较敏感的种子是形成土壤种子库的主要成分。二形性种子产生的幼苗在前期形态大小上都有差异,但生长后期有些差异不显著(70 days old for *Hedynois cretica*),有些仍很显著(*Atriplex Sagittata*)。这二形性幼苗所产生的后代同样也具有二形性现象。二形性种子产生的比例受环境因素的影响,例如:水、盐、养分和密度胁迫等。遗传因素也影响二形性种子的比例,其遗传率一般在0.2~0.5之间,是一种数量遗传性状,受多个基因控制。为了解释二形性种子产生的原因,从生态学和个体发育的角度提出了两个模型:生态进化模型(两面下注策略或高/低风险策略)和个体发育模型。不同植物的二形性(多形性)种子在结构、发芽/休眠特性、对环境因子的反应、幼苗特性、两者的比例受遗传和环境因素的影响不尽相同。种子二形性(多形性)是植物本身的遗传特性和环境因素共同作用产生的现象,是植物适应环境的一种生理、生态机制,是植物长期进化的结果。总之,二形性种子的形成机理非常复杂,目前还不是很清楚。对以下4个方面的研究进行了展望:采用生物技术的手段研究种子二形性的遗传机制;二形性种子激素等化学物质含量的差异;目前各种环境因素对植物生长的生理生态学意义;二形性植物生活史的系统研究。

关键词:种子二形性;多形性;进展;发芽;扩散;两面下注策略

文章编号:1000-0933(2006)04-1234-09 中图分类号:Q948 文献标识码:A

Advances in plant seed dimorphism (or polymorphism) research

LI Wei-Qiang^{1,2}, LIU Xiao-Jing^{1,*}, MAO Ren-Zhao¹, AN Ping², QIAO Hai-Long¹, HUANG Wei¹, LI Zhi-Gang¹(1. Center for Agricultural Resources Research, Institute of Genetic and Developmental Biology CAS, Shijiazhuang 050021, China; 2. Arid Land Research Center, Tottori University, Hamasaka, Tottori 680-0001). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(4): 1234 ~ 1242.

Abstract: Seed dimorphism (polymorphism) can be defined as the production of two (or more than two) different types of seeds by a single individual. The seeds may be different in morphological and/or physiological aspects. Seed dimorphism or polymorphism is found in many plant species of Asteraceae, Poaceae, Brassicaceae and Chenopodiaceae. Dimorphic seeds typically differ in the presence/absence of dispersal structures (e.g., pappus, trichomes). In members of Asteraceae, peripheral achenes are persistent, large, dormant and sensitive to light, temperature, water and salt; while central achenes are dispersible, small and non-dormant. Dormant seeds or the seeds which are sensitive to environmental factors are an essential part of a seed bank. Seedlings from dimorphic seeds differ at the early stage (40 days old for *Hedynois cretica*), but the difference decreases quickly for *H. cretica* (no difference at 70 days old), while the difference persists during the life cycle for *Atriplex Sagittata*. Both kinds seedlings produce dimorphic seeds in next generation. Environmental factors such as water, salt, nutrient and density stress affect

基金项目:河北省“十五”农业资助项目;中国科学院知识创新资助项目(KZCX 2-405 和 KZCX3-SW-428)**收稿日期:**2005-06-01; **修订日期:**2006-01-20**作者简介:**李伟强(1975~),男,河北栾城人,硕士,主要从事植物生理生态研究. E-mail: wqli@ms.sjziam.ac.cn or wqli@alrc.tottori-u.ac.jp

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: XjLiu@ms.sjziam.ac.cn

致谢:非常感谢巴基斯坦卡拉奇大学 M. Ajmal Khan 教授对英文摘要的修改,非常感谢杨艳敏、李存桢同志在本文写作过程中有益的讨论**Foundation item:** The project was supported by 10th 5-year agricultural key project of Hebei Province; Knowledge innovation project of CAS(No. KZCX 2-405 and KZCX3-SW-428)**Received date:** 2005-06-01; **Accepted date:** 2006-01-20**Biography:** LI Wei-Qiang, Master, mainly engaged in plant eco-physiology. E-mail: wqli@ms.sjziam.ac.cn or wqli@alrc.tottori-u.ac.jp

the ratio of dimorphic seeds. Genetic factors also affect this ratio with a heritability factor of 0.2 ~ 0.5. Seed dimorphism is a quantitative genetic character and is under the control of more than two genes (locus). In order to explain the causes of seed dimorphism, two models are proposed based ecological and ontogenetic constraints: bet-hedging (high risk/low risk) strategy and ontogenetic model. Dimorphic seeds from different individuals of the same species differ considerably in their structure, germination/dormancy characters, responses to environmental stresses, early seedling growth and genetic aspects. Generally, seed dimorphism (polymorphism) is a consequence of long-term (evolutionary) interactions between environmental and genetic factors - an ecological adaptation to variable environment. The underlying mechanisms of seed dimorphism are very complex and unclear. Four guidelines are proposed for future studies: biotechnology procedures to identify genetic mechanisms of seed dimorphism, molecular biology techniques to identify phytohormone differences in dimorphic seeds, the current ecophysiological studies to understand the relative importance of various environmental factors and life cycle research.

Key words: seed dimorphism; polymorphism; advance; germination, dispersal; bet-hedging strategy

植物种子或果实的二形性(多形性)是指在同一棵植株上生长有两种(或多种)形态结构、生理特性等方面有显著差异的两种(多种)种子或果实。在历史上有许多名词描述该现象,主要有肉质多形性(somatic polymorphism, 并非遗传分离)、多形性(polymorphism)、异形性(heteromorphism)、二形性(dimorphism)、种子异形性(heterospermy, 用于表示种子或胚之间的差异)、果实异形性(heterocarpy, 用于表示果实之间的差异)、扩散体异质性(heterodiaspory)和地上地下结实性(amphicarpy), 有时采用瘦果(achene)或核果等词汇表示种子或果实^[1,2]。种子或果实的二形性在植物界是一种比较普遍的现象, 主要分布在菊科、藜科、禾本科、十字花科等共 18 个科^[2]。种子多形性可能出现在不同的水平, 分别为花序水平、个体水平、无性系水平(clone)、细胞型水平(cytotype)、种群水平(population)和物种(species)等水平^[3]。

Imber^[2]系统总结了 218 种有二(多)形性种子的植物; Kaul 等^[4]和 Lev-Yadun^[5]系统总结了 50 种有地上地下结实性的植物。但是, 仍有些植物未列入其中, 特别是近年的研究结果, 本文对其进行了补充。

具有二形性的植物中, 一般产生一种适宜扩散和一种不适宜扩散的种子, 适宜扩散的种子一般个体较大、不休眠、对光不敏感, 不适宜扩散的种子个体小、具有休眠特性、对光线敏感。菊科植物一般在头状花序上产生二形性种子: 中间花种子(central achene or discoid/disc achene, 头状花序的中间部分)和边花种子(peripheral achene or rayed/ray achene, 头状花序的边缘部分), 中间花的种子偏小、颜色浅、有冠毛、不休眠, 边花种子较大、颜色深、无冠毛、休眠; 苍耳(*Xanthium*)产生的二形性种子一般分布在果实的上下两个不同位置, 两种种子对光线的反应明显不同^[6]。某些植物在其生长的不同时期产生两种种子, 如禾本科獐毛属的 *Halopyrum mucronatum* 在巴基斯坦的夏季产生黑色、较重的种子, 冬天产生褐色、较轻的种子^[7]。

早在 1962 年英国《自然》杂志就刊登了关于藜科海蓬子属的 *Salicornia pusilla* 种子扩散的研究报告, 报道了该种子的二形性现象^[8]。Ungar^[9]发现海蓬子属另外一个种(*Salicornia europaea*)也具有种子二形性, 以后的工作陆续发现海蓬子属的其它种(*Salicornia dolichostachya* 和 *Salicornia herbacea*)也具有二形性, 其中有些种的二形性种子在发芽、休眠、和耐盐能力方面有差别, 有些则没有差别^[10~12]。

随着人们对具有二形性种子植物发现的增多和研究的逐渐深入, 人们为了解释这些现象, 逐渐提出了一系列的假说, 包括生态适应(进化)的角度和遗传学的角度等, 但是每种假说都有一定的适应范围。目前只有关于盐地碱蓬^[13,14]和滨藜属的某些种^[15,16]在种子结构、萌发和不同环境中的形态变化等方面有一些相关研究。本文旨在系统总结国外相关研究的进展, 并展望了未来发展趋势。

1 二形性种子的主要种类和基本结构特征

种子的二形性(多形性)主要是通过种子的形态结构进行划分的。表 1 列出了未被 Imbert^[2]列入的具有二形性种子的植物。从表中可以看出, 菊科中二形性现象最为普遍, 滨藜属的种子多形性最为普遍^[17]。

通过对种子二形性的结构进行分析, 一般可以分为易扩散和不易扩散的两种类型。多形性的种子还有一些中间类型(例如滨藜属)^[18], 个别的有 6 种类型的种子(如菊科的 *Calendula micrantha*)^[19]。一般认为易扩散

的种子花费(能量投入)较多,因为需要投入能量形成扩散结构(冠毛、种翅等);不易扩散的种子花费较少。特别是在开花受粉(Chasmogamous flower)和闭花受粉(Cleistogamous flower)植物中最为明显。一般认为闭花受粉花费较少,以自交为主,容易形成不易扩散的种子;而开花受粉,杂交的可能性比较大,容易形成易扩散的种子^[20]。但是后来 Cheptou^[21]用菊科植物 *Crepis sancta* 的研究结果却不同,对于头状花序的边花产生的种子无冠毛结构,不易扩散,但是杂交率却比较高;中间花的中子有冠毛结构,易扩散,杂交率较低。

除了扩散结构外,一般两种种子的颜色、大小、重量、种皮结构和一些次级结构也不尽相同。以菊科种子为例,一般边花种子颜色较深、个体比较大、重量也比较大;中间花的种子颜色较浅、个体较小、重量也较小。但有个别种(*Cradiuus pycnocephalus* *C. tenuiflorus*)其中间花种子比边花种子大^[20]。从种皮结构来看,边花种子种皮较厚,中间花种子的种皮较薄^[23]。

表 1 二形性(多形性)种子的基本形态结构差异

Table 1 Morphological differences of dimorphic (polymorphic) seeds

种名称 Species	类型数 Types	种类 1Type 1	种类 2Type 2	其它种类 Other types	参考文献 Reference
菊科 Composite					
<i>Aster acuminatus</i>	2	中间花种子	边花种子		[22]
<i>Aster umbellatus</i>	2	中间花种子	边花种子		[23]
<i>Bidens frondosa</i>	2	中间瘦果,褐色,较长	边瘦果,黑色,较粗		[24]
<i>Calendula micrantha</i>	6	气球状	昆虫腿状	翅状;环状;曲线状	[19、25]
<i>Calendula arvensis</i>	3	有喙	船形	环状	[26]
<i>Leontodon longirostris</i>	2	中间瘦果,颜色浅,较小,冠毛发达	边瘦果,颜色深,较大,没有冠毛或很短		[27 ~ 28]
<i>Senecio vulgaris</i> L	2	中间花种子,有冠毛	边花种子,无冠毛		[29]
<i>Tragopogon pratensis</i>	2	黑色,较重	白色,较轻		[30]
<i>Xanthium pennsylvanicum</i>	2	下面种子	上面种子		[6]
禾本科 Poaceae					
<i>Aegilops triuncialis</i>	2	个体较大	个体较小		[31]
<i>Aegilops geniculata</i>	2	褐色	黄色		[32]
<i>Halopyrum mucronatum</i>	2	夏天种子,黑色,较重	冬天种子,褐色,较轻		[7]
藜科 Chenopodiaceae					
<i>Atriplex rosa</i>	2	黑色	褐色		[33]
<i>Salicornia herbacea</i>		颜色浅,个体大	颜色深,个体小		[11]
<i>Suaeda moquinii</i>	2	褐色种子	黑色种子		[34]
<i>Suaeda fruticosa</i>	2	褐色种子	黑色种子		[35]
<i>Suaeda salsa</i>	2	褐色种子,较大,外种皮肉质,粗糙,无光泽	黑色种子,较小,外种皮薄脆,光滑,有光泽		[13 ~ 14]
<i>Sueada depressa</i>	2	褐色种子	黑色种子		[36 ~ 37]
<i>Suaeda maritima</i>	2	褐色种子	黑色种子		[38 ~ 39]
<i>Suaeda japonica</i>		褐色种子	黑色种子		[40]
番杏科 Aizoaceae					
<i>Trianthema triquetra</i>	3	黑色,重量中等	灰色,较轻	深黑色,较重	[41]
唇形科 Labiatae					
<i>Thymelaea velutina</i>	2	肉质化果实	干果		[42]
角果藜科 Zannichelliaceae					
<i>Zannichellia palustris</i>	2	种背部有齿,有冠	种背部没齿,没冠		[43]

2 二(多)形性种子的生态学行为

除了研究二形性种子的形态结构外,研究最多的就是种子的扩散和发芽/休眠行为,因为这些行为和功能直接涉及到该种群建立和发展,是生态学家和生理学家最感兴趣的问题。

一般菊科植物边花种子发芽率低,发芽速度慢,有休眠现象,不容易扩散;中间花发芽率高,发芽速度快,没有休眠现象,容易扩散,对恶劣环境忍受能力强^[44]。但是对于 *Centaurea solstitialis* 却有所不同,其形成的两种种子,一种在夏天扩散(中间花种子),一种在秋天和早冬扩散(边花种子),两种种子对光线都敏感(红光促

进发芽/远红光抑制发芽),中间花的种子休眠性更强一些^[45]。对于藜科植物,其种子休眠特征与菊科植物有所不同,形成的两种种子,个体大的种子颜色浅、有扩散结构、容易扩散、不休眠;个体小的种子颜色深、不易扩散、休眠深^[10,17,33]。

滨藜属的 *Atriplex sagittata* 有 3 种种子,尽管这些种子发芽率、发芽速度、种子寿命、扩散程度差异很大,但这些种子都在光下发芽率较黑暗环境高,而且冷处理和硝酸盐可以提高发芽率,同时冷处理和光之间交互作用显著,其它因子间的交互作用不显著^[10,17],可能是由于冷处理和光能够共同促进赤霉素合成酶(例如拟南芥中的 3 位氧化酶,AtGA3ox1)的表达^[46]。

不同种子对发芽所需温度、耐盐能力也不相同,对于滨藜属的 *Arthrocnemum indicum* 产生的两种种子,耐盐能力差异显著^[47], *Atriplex prostrata* 的大种子在 20/30℃(黑夜/白天各 12h)下发芽率和发芽速度最高,小种子在 5/25℃下发芽率和发芽速度最高^[48]。原因主要有:种子吸水速度不同(种皮结构的不同),种子所含的激素、叶绿素和其它化学物质等不同^[1]。

3 二(多)形性种子的种子库研究

对于二形性的种子,一般只有一种形成种子库,该种子比较小、没有扩散结构、种子休眠并且对光敏感(发芽需要光)。滨藜属的 *Atriplex sagittata* 种子库中的不同种子在不同时期发芽率差异明显,种子越小,在土壤中存在时间越长,随时间延长,在种子库中的比例越高^[17]。海蓬子属的植物也有类似现象,较小种子出现在花序的边缘,由于种子有初期休眠现象(后熟过程),对光敏感,因此是主要的种子库成分,种子库中的种子发芽最高值出现在 4~5 月份;较大的种子在花序的中间,对环境要素不敏感(光、温度、盐分、水分等),种子库中的比例很小,滨藜属植物也有类似现象^[48-50]。菊科植物 *Galinsoga parviflora* 的边花瘦果是土壤种子库的主要成分,由于真菌对两种种子的感染程度没有差异,因此种子本身的寿命和休眠特征是其形成种子库的主要原因^[51]。但是对于菊科 *Centaurea solstitialis* 却有所不同,中间花种子在雨季来临前,形成种子库的主要组成部分,雨季后,边花种子形成种子库的主要组成部分^[45]。

4 二形性种子产生的植株差异

二形性种子产生的幼苗一般有显著的差异,大种子产生的幼苗较大。*Atriplex triangularis* 的大种子产生的幼苗较大,在以后的生长中一直保持这种差异,这种差异是由于大种子发芽快的结果,播期实验证明了这点^[52]。在高密度条件下,大种子产生的幼苗死亡率高于小种子的幼苗。而 *Hedynois cretica* 大种子产生的幼苗在 40 d 的时候,叶片数、叶长度、株高均明显大于小种子产生的幼苗,出苗 70 d 后,两者差异不显著;在 70 d 和 85 d 的花序调查结果显示,两者差异显著;*Crepis aspera* 的两种种子仅在 25 d 和 40 d 的幼苗在叶片数和叶片长度差异显著,以后差异不显著^[44]。最近 Mandak 的研究发现^[53],*A. Sagittata* 的不同形态种子的植株有不同的生长特征、种群特征,这些特征影响着植株的整个生活史和次年种群状况。

Beneke^[54] 系统研究了两种菊科植物二形性种子在不同水分、播种期和生长密度条件下,形成的种子情况。*Dimorphotheca sinuata* 的中间花种子形成的植株在水分充足时结种量大于边花种子的结种量,但是边花种子的植株在水分胁迫时结种量大于中间花种子的结种量;晚播的中间花种子植株结种量小于早播的植株,但是边花种子的植株结种量不受播种日期的影响;但是两者都随种植密度的增加结种量减少。*Arctotis fastuosa* 的褐色和黑色种子的植株之间没有明显差异,水分胁迫和不同播种时间对植株的影响差异不显著;但是两者都随种植密度的增加结种量减少。

Leontodon autumnalis 的边花种子虽然较小,但是形成的幼苗适应能力很强,活力也比较大、能够在较深的土壤中发芽;中间花的种子正好相反^[27]。

实际上,种子胚的大小是决定植株大小和生命力的主要因子^[30]。

5 二(多)形性种子形成比例与环境胁迫

对于 *Hypochoeris glabra*,中间瘦果所占的比例随着植株生长密度的增加而降低^[55],对 *Catanache lutea* 和 *Hypochoeris glabra* 也有类似的研究结果^[55-56]。动物啃食可以增加 *Crepis sanct* 的头状花序数,但是减少了每个

花中的瘦果数,不会改变二形性种子之间的比例数;营养缺乏、盐分增加等环境胁迫可以增加有冠毛种子的比例;在没有环境胁迫的条件下,植物的衰老影响结实性,但是不影响二形性的比例。植物通过感受环境胁迫,产生更多的容易扩散的种子,使植物的后代能够逃离不利的环境,寻找比较适宜的环境,是植物适应异质环境的结果^[57]。地上地下结果的植物结果却相反,一般植物在恶劣的环境中仅产生地下种子,只有环境条件足够好时才产生地上种子^[58]。此外,某些菊科植物,如 *Heterotheca latifolia*、*Carduus pycnocephalus* 和 *Carduus tenuiflorus*,随着植株年龄的增长,不易扩散的瘦果比例在增加^[20]。

尽管藜科滨藜属植物 *Atriplex triangularis* 的两种种子的植株大小有差异、生长密度有差异,但产生的二形性种子的比例之间没有显著差异^[52]。*Atriplex sagittata* 随着密度的增加(种间竞争加剧)和营养的胁迫(营养缺乏)增加,植株产生更多的不利于扩散的种子类型^[59]。另外,海蓬子属的 *Salicornia patula*,如果植株生长在土壤含盐量低于 0.1% 的环境中,则种子二形性现象消失,仅产生一种不休眠、长寿命、容易扩散的中间种子;但是在高盐、强烈干旱胁迫下,植株仅产生另外一种休眠、不易扩散、边花的种子^[20]。

6 二(多)形性种子的遗传因素

二形性种子形成的差异除了受环境影响之外,也受到植物本身遗传因素的影响。人们很早就猜测,植物的闭花受粉(自交或近交)和开花受粉(杂交或远交)情况,也影响到植物种子二形性产生的比例,其中容易扩散的种子可能有更高杂交比例^[20]。但是, Cheptou 等^[21]在菊科植物 *Crepis sancta* 的研究结果显示不易扩散的种子的杂交率更高。

此外,闭花授粉时 *Danthonia spicata* 种子形态比例的遗传率为 50%^[20],菊科植物 *Heterosperma pinnatum* 的种子形态比例的广义遗传率大于 0.25^[60],而 *Crepis sancta* 的狭义的遗传率大于 0.20^[61]。目前已有研究结果显示,中间瘦果所占的比例(种子扩散率),是数量遗传性状,在自然种群中进行着微小的进化改变,其中头状花序中的斜列线数起着十分重要的作用^[61]。

Andersson 对自交不育菊科植物千里光(*Senecio jacobaea*)进行了杂交实验,通过分析 F₂ 代和回交实验结果显示,有一个主要基因和几个未知的修饰成分共同控制着二形性种子的形成(抑止边瘦果的形成, ray supressing)。采用不同的突变株间的杂交得到的 F₁ 代结果进行分析,发现 F₁ 代表现出不完全显性,在有些杂交结果中则显示出部分显性^[62]。研究结果显示,这些突变株(仅有盘花瘦果和仅有边瘦果突变株)的出现,对植物种子二形性的进化是非常重要的,并且可能是由同一个或相似基因控制的^[62]。

Leontodon autumnalis 的杂交实验说明,远交后中间花的种子发芽率提高,但是边花种子的发芽率却降低;近交的结果的衰退现象在生活周期中表现的很明显,例如:产生的种子量减少,发芽率降低、生长率和植株干物重都降低^[28]。近交衰退现象是植物进化的主要动力,促使植物远交。

Calendula micrantha 的种子有 6 种形态,其染色体组型(karyogram)各不相同,但是只有一种是非对称的染色体组型;这些种子的蛋白质提取物采用 SDS-PAGE 凝胶电泳的结果显示,总共有 26 条带,但是并非所有这些带在这 6 种种子里都出现,每种种子都有自己特殊的条带类型;因此推断这些种子的在遗传方面存在遗传多样性^[19]。总之,和其它方面的研究相比较来说,二形性种子的遗传变异的研究还是非常匮乏的^[28]。

7 二形性种子光敏色素差异

对于苍耳(*Xanthium pennsylvanicum*)的种子,高位种子成熟度较低,发芽需要光;而低位种子成熟度高,发芽均被红光和远红光抑制。但是,两者在光敏色素的特征和含量方面没有区别,大部分都分布在胚根部分。两者对光线反应的差异可能是由于其所处的生理状态不同^[6]。

8 二(多)形性种子主要理论推测

8.1 生态进化模型(高/低风险策略)

种子多形性一般与环境异质性关系密切,因此这些具有多形性种子的植物一般分布在沙漠、半沙漠、盐渍土和人类活动比较强烈的地区^[2]。Venable^[63]基于前人的研究成果,提出了生态进化模型,该模型不仅考虑了对多形性选择的环境种类,而且还考虑了其他限制因子的作用(包括实验设计、生理学、发育学、遗传学等方面

的限制作用),特别是那些在植物中发生变化的和那些偏向于多形性的限制因子。对于不容易扩散的种子,通过休眠形成时间上的扩散,这是一种低风险策略;对于容易扩散的种子,一般有适宜扩散的结构,不休眠,容易发芽,对外界环境适应范围较宽,因此容易出苗后死亡,是一种高风险策略。种子多形性是环境时空异质选择的结果,是种子为减少种内竞争、充分利用时空异质分布的资源^[6]。有研究表明种子的多形性符合两面下注(bet-hedging)策略,一般种子多形性主要出现在单次结果的(monocarpic)物种,通过产生不同休眠程度的种子和不同空间扩散程度的种子,在时间和空间上分散风险,从而适应环境时空异质性^[2]。

8.2 二形性种子形成个体发育模型

Bachmann^[64]基于头状花序的发育的观测提出了个体发育模型,认为种子二形性是由于个体发育限制造成的,种子形态差异是激素在花序上的不均匀分布造成的结果。因此二形性种子的基因型相同,其差别仅在于形态学方面,形态学差异早在植物开花前就存在^[2]。

9 研究展望

9.1 二形性种子形成的遗传机理

尽管关于种子二形性现象有了大量的实验研究和理论推测,但是二形性种子的形成机理还是不清楚。最近有许多文献报道了采用杂交实验的研究结果,为进一步研究二形性种子形成的遗传学机理提供了一定的信息,但是这方面的研究还是非常不够的,需要更深入研究^[62]。随着分子生物学技术的迅速发展和相应理论的完善,为研究种子二形性的形成机理提供了良好的手段和理论的帮助,并可以采用突变株的方法,寻找相应的基因。

研究发现,不同形态的种子在发芽/休眠特性方面不同,抗逆能力也不同,因此推断这些和种子发芽、抗逆方面相关基因是否和二形性基因连锁,这方面也值得研究。当然,有些种子在发芽/休眠特性和抗逆能力方面的不同是由于种子的形态结构不同引起的,但是有些种子在形态方面并没有差异,但是却明显的显示出发芽/休眠特性(休眠多形性)和扩散能力的差异,可以认为是一种休眠多形性^[2,65]。因此推断这种种子的出现可能是由某些基因控制的,这些种子出现的很随机,数量也比较少,怀疑是跳跃基因控制,这方面值得进一步研究。最近研究发现,cycloidea 基因参与控制花序的不对称形成,也可能影响着二形性种子的形成^[2]。

9.2 二形性种子生态适应差异的机理

二形性种子在淀粉、蛋白质、脂肪等营养物质含量方面的差异^[30],是其生理、生态差异的物质基础,这方面研究也较少。此外二形性种子在矿物组成、蛋白质种类组成、染色体、细胞核形、激素含量等化学物质的差异,个体发育学等方面报道较少,也值得进一步研究。二形性种子的生态学、进化学模型和个体发育模型也值得进一步研究和完善。

9.3 研究植物二形性的实践意义

研究发现,具有二形性种子的植物一般出现在干旱、沙漠、盐渍土地区和扰动强烈(人类活动或动物啃食)的地区,一般为旱生、盐生植物^[5]。我国干旱、半干旱地区面积广阔,有大面积沙漠和盐渍土,有着丰富的旱生、盐生植物资源。其中应该有许多具有二形性种子的植物有待于发现^[5]。这些旱生、盐生植物许多具有潜在的经济和生态修复的利用价值^[66],由于二形性的种子涉及到盐生植物在开发利用中种子的质量、均匀程度及生长等一系列问题,因此,盐生植物二形性种子对盐渍环境的适应机制的研究是旱生、盐生植物开发利用的基础。

9.4 加强二形性种子植物生活史的系统研究

从现有的论文来看,对种子二形性的研究主要集中在种子发芽和休眠方面,对于该植物的整个生活史的系统研究比较欠缺。对于植株在整个生长过程中,会受到各种环境胁迫(水分、盐分、养分、温度等)、病虫害和动物啃食的影响,同时植物种群内部的竞争也会影响植株的生长,这些生物胁迫和非生物胁迫都影响着二形性种子的形成比例^[1],这方面也值得研究。此外,二形性种子的扩散研究、种子库研究、种子生活力研究、产生幼苗的生活力和竞争能力的研究都比较欠缺。

References:

- [1] Mandak B. Seed heteromorphism and the life cycle of plants: a literature review. *Preslia*, 1997, 69:129 ~ 159.
- [2] Imbert E. Ecological consequences and ontogeny of seed heteromorphism. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2002, 5:13 ~ 36.
- [3] Chmielewski J G. Consequences of achene biomass, within-achene allocation patterns, and pappus on germination in ray and disc achenes of *Aster umbellatus* Var. *umbellatus* (Asteraceae). *Canadian Journal of Botany*, 1999, 77: 426 ~ 433.
- [4] Kaul V, Koul A K, Sharma M C. The underground flower. *Current Science*, 2000, 78:39 ~ 44.
- [5] Lev-yadun Simcha. Why are underground flowering and fruiting more common in Israel than anywhere else in the world? *Current Science*, 2000, 79:289.
- [6] Manabe K, Nakazawa M, Esashi Y. Spectrophotometric characterization of phytochromes in dimorphic cocklebur seeds in relation to capacity for germination. *Physiologia Plantarum*, 1991, 81:163 ~ 168.
- [7] Khan M A, Ungar I A. Alleviation of salinity stress and the response to temperature in two seed morphs of *Halopyrum mucronatum* (Poaceae). *Australian Journal of Botany*, 2001, 49: 777 ~ 783.
- [8] Dalby D H. Seed dispersal in *Salicornia posilla*. *Nature*, 1962, 199:197 ~ 198.
- [9] Ungar I A. Seed dimorphism in *Salicornia europaea* L. *Botanical Gazette*, 1979, 140:102 ~ 108.
- [10] Mandak B, Pysek P. The effects of light, nitrate concentration and presence of bracteoles on germination of different fruit types in the heterocarpous *Atriplex sagittata*. *Journal of Ecology*, 2001, 89:149 ~ 158.
- [11] Shimizu K, Ueda T. Seed dimorphism and factors influencing seed germination in *Salicornia herbacea* L. *Japanese Journal of Tropical Agriculture*, 1994, 38: 181 ~ 186.
- [12] Egan T P, Ungar I A. The effects of temperature and seasonal change on the germination of two salt marsh species, *Atriplex prostrata* and *Salicornia europaea*, along a salinity gradient. *International Journal of Plant Sciences*, 1999, 160(5):861 ~ 867.
- [13] Zhao Y, Song S Q, Yin S H. Difference of behavior of germination and growth of two types of *Suaeda salsa* seeds. *Seed Science & Technology*, 2004, 32 (3):739 ~ 748.
- [14] Li W Q, Liu X J, Khan M A, Yamaguchi S. The effect of plant growth regulators, nitric oxide, nitrate, nitrite and light on the germination of dimorphic seed of *Suaeda salsa* under saline conditions. *Journal of Plant Research*, 2005, 118:207 ~ 214.
- [15] He X Q, Li F Z. Seed morphology of *Atriplex* L. from China and its taxonomic significance. *Bulletin of Botanical Research*. 1995, 15(1):65 ~ 71.
- [16] Wei Y, Yan C, Yin L. Seed polymorphism and ecotype of *Atriplex aucheri*. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.*, 2003, 23(3):485 ~ 487.
- [17] Mandak B, Pysek P. Fruit dispersal and seed banks in *Atriplex sagittata*: the role of heterocarpy. *Journal of Ecology*, 2001, 89:159 ~ 165.
- [18] Mandak B. Germination requirements of invasive and non-invasive *Atriplex* species: a comparative study. *Flora*, 2003, 198:45 ~ 54.
- [19] Soliman M I. Genetic diversity of Achene heteromorphism in Egyptian *Calendula micrantha* Tineo et Guss. *Asian Journal of Plant Science*, 2003, 2:782 ~ 789.
- [20] Olivieri I, Berger A. Seed dimorphism for dispersal: physiological, genetic and demographic aspects. In: P. Jacquard, G. Heim and J. Antoniovics, eds. *Genetic differentiation and dispersal in plants*. Berlin:Springer Verlag, 1985.413 ~ 429.
- [21] Cheptou P O, Lepart J, Escarre J. Differential outcrossing rates in dispersing and non-dispersing achenes in the heterocarpic plant *Crepis sancta* (Asteraceae). *Evolutionary Ecology*, 2001, 15:1 ~ 13.
- [22] Pitelka L F, Thayer M E, Hansen S B. Variation in the achene weight in *Aster acuminatus*. *Canadian Journal of Botany*, 1983, 61:1415 ~ 1420.
- [23] Chmielewski J G. Consequences of achene biomass, within-achene allocation patterns, and pappus on germination in ray and disc achenes of *Aster umbellatus* Var. *umbellatus* (Asteraceae). *Canadian Journal of Botany*, 1999, 77: 426 ~ 433.
- [24] Brandel M. Dormancy and germination of heteromorphic achenes of *Bidens frondosa*. *Flora*, 2004, 199:228 ~ 233.
- [25] Gardocki M E, Zablocki H, El-Kebawy A, Freeman D C. Heterocarpy in *Calendula micrantha* (Asteraceae): the effect of competition and water availability of water on the performance of offspring from different fruit morphs. *Evolutionary Ecology Research*, 2000, 2:701 ~ 718.
- [26] Ruiz De Clavijo E. The reproductive strategies of the heterocarpic annual *Calendula arvensis* (Asteraceae). *Acta Oecologica*, 2005, In Press, Corrected Proof, Available online 26 April.
- [27] Ruiz de Clavijo E. The role of dimorphic achenes in the biology of the annual weed *Leontodon longirostris*. *Weed Research*, 2001, 41 (3):275 ~ 286.
- [28] Pico F X, Koubek T. Imbreeding effects on fitness traits in the heterocarpic herb *Leontodon autumnalis* L. (Asteraceae). *Acta Oecologica*, 2003, 24:289 ~ 294.
- [29] Marsll D F, Abbott R J. Polymorphism for outcrossing frequency at the ray floret locus in *Senecio vblularis* L. III. Causes. 1984, *Heredity* 53:377 ~ 382.
- [30] van Molken T, Jorritsma-Wikenk L D, van Hoek P H W, Kroon H D. Only seed size matters for germination in different populations of the dimorphic *Tragopogon pratensis* subsp. *pratensis* (Asteraceae.). *American Journal of Botany*, 2005, 92(3): 432 ~ 437.

- [31] Dyer A R. Maternal and sibling factors induce dormancy in dimorphic seed pairs of *Aegilops triuncialis*. *Plant Ecology*, 2004, 172:211 ~ 218.
- [32] Onnis A, Bertacchi A, Lombardi T and Stefani A. Morphology and germination of yellow and brown caryopses of *Aegilops geniculata* (Gramineae) populations from Italy. *Giornale Botanico Italiano*, 1995, 129:813 ~ 821.
- [33] Khan M A, Gul B, Weber D J. Temperature and high salinity effects in germinating dimorphic seeds of *Atriplex rosea*. *Western North American Naturalist*, 2004, 64: 193 ~ 201.
- [34] 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.
- [35] Khan M A, Ungar I A. Germination of salt tolerant shrub *Suaeda fruticosa* from Pakistan: Salinity and temperature responses. *Seed Science and Technology*, 1998, 26:657 ~ 667.
- [36] Ungar I A, Capilupo F. An ecological life history study of *Suaeda depressa* (Pursh) Wats. *Ad. Front. Plant Science*, 1969, 23:137 ~ 158.
- [37] Williams M D, Ungar I A. The effect of environmental parameters on the germination, growth, and development of *Suaeda depressa* (Pursh) Wats. *American Journal of Botany*, 1972, 59: 912 ~ 918.
- [38] Boucaud J, Ungar I A. The role of hormones in controlling the mechanically induced dormancy of *Suaeda* spp. *Physiol. Plant*, 1973, 29: 97 ~ 102.
- [39] Boucaud J, Ungar I A. Hormonal control of germination under saline conditions of three halophytic taxa in the genus *Suaeda*. *Physiol. Plant*, 1976, 37: 143 ~ 148.
- [40] Yokoishi T, Tanimoto S. Seed germination of the halophyte *Suaeda japonica* under salt stress. *Journal of Plant Research*, 1994, 107: 385 ~ 388.
- [41] Mohammed S, Sen D N. A report on polymorphic seeds in halophytes 1. *Trianthema triquetra* L. in Indian desert. *Current Science*, 1988, 57:616 ~ 617.
- [42] Tebar F J, Llorens L. Heterocarpy in *Thymelaea velutina* (Poiret ex Camb.) Endl.: a case of phenotypic adaptation to Mediterranean selective pressures. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 1993, 111(2):295 ~ 300.
- [43] Lombardi T, Bedini S, and Onnis A. The germination characteristics of population of *Zannichellia palustris* subsp. *pedicellata*. *Aquatic Botany*, 1996, 54: 287 ~ 296.
- [44] El-Keblawy A. Effects of achene dimorphism on dormancy and progeny traits in the two ephemerals *Hedynois cretica* and *Crepis aspera* (Asteraceae). *Canadian Journal of Botany*, 2003, 81: 550 ~ 559.
- [45] Joley D B, Maddox D M, Schoenig S E, Mackey B E. Parameters affecting germinability and seed bank dynamics in dimorphic achenes of *Centaurea solstitialis* in California. *Canadian Journal of Botany*, 2003, 81:936 ~ 1007.
- [46] Yamauchi Y, Ogawa M, Kuwahara A, Hanada A, Kamiya Y, Yamaguchi S. Activation of Gibberellin Biosynthesis and Response Pathways by Low Temperature during Imbibition of *Arabidopsis thaliana* Seeds. *Plant Cell*, 2004, 16: 367 ~ 378.
- [47] Khan M A, Ungar I A, Gul B. Action of compatible osmotic and growth regulators in alleviating the effect of salinity on the germination of dimorphic seeds of *Arthrocnemum indicum* L. *International Journal of Plant Sciences*, 1998, 159: 313 ~ 317.
- [48] Carter C T, Brown L S, Ungar I A. Effect of temperature regimes on germination of dimorphic seeds of *Atriplex prostrata*. *Biologia Plantarum*, 2003/2004, 47:266 ~ 272.
- [49] Ungar I A. Seed dimorphism in *Salicornia europaea* L. *Botanical Gazette*, 1979, 140:102 ~ 108.
- [50] 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, 71:542 ~ 549.
- [51] Espinosa-García F J, Vázquez-Bravo R, Martínez-Ramos M. Survival, germinability and fungal colonization of dimorphic achenes of the annual weed *Galinsoga parviflora* buried in the soil. *Weed Research*, 2003, 43:269 ~ 275.
- [52] Ellison A M. Effect of seed dimorphism on the density-dependent dynamics of experimental populations of *Atriplex triangularis* (Chenopodiaceae). *American Journal of Botany*, 1987, 74: 1280 ~ 1288.
- [53] Mandak B, Pysek P. How does seed heteromorphism influence the life history stages of *Atriplex sagittata* (Chenopodiaceae)? *Flora*, 2005, 200:516 ~ 626.
- [54] Beneke K, Van Rooyen M W, Theron G K. Fruit polymorphism in ephemeral species of Namaqualand. VII. Diaspore production of plants cultivated from dimorphic diaspores. *Journal of Arid Environments*, 1993, 25:233 ~ 247.
- [55] Baker G A, O'Dowd D J. Effects of parent plant density on the production of achene type in the annual *Hypochoeris glabra* L. *Journal of Ecology*, 1982, 70:201 ~ 215.
- [56] Ruiz de Clavijo E, Jimenez M J. The influence of achene type and plant density on growth and biomass allocation in the heterocarpic annual *Catananche lutea* (Asteraceae). *International Journal of Plant Science*, 1998, 159:637 ~ 647.
- [57] Imbert E, Ronce O. Phenotypic plasticity for dispersal ability in the seed heteromorphic *Crepis sancta* (Asteraceae). *Oikos*, 2001, 93: 126 ~ 134.
- [58] Cheplick G P, Quinn J A. Quantitative variation of life history traits in amphicarpic peanutgrass (*Amphicarpum purshii*) and its evolutionary significance. *American Journal of Botany*, 1988, 75:123 ~ 131.
- [59] Mandak B, Pysek P. How does density and nutrient stress affect allometry and fruit production in the heterocarpic species *Atriplex sagittata*

- (Chenopodiaceae)? *Canadian Journal of Botany*, 1998, 77:1106 ~ 1119.
- [60] Venable D L, Burquez A. Quantitative genetics of size, shape, life-history and fruit characteristics of the seed heteromorphic composite *Heterosperma pinnatum* I. Variation within and among populations. *Evolution*, 1989, 43:113 ~ 124.
- [61] Imbert E. Capitulum characters in the seed heteromorphic species *Crepis sancta* (Asteraceae): variance partitioning and inference for the evolution of dispersal rate. *Heredity*, 2001, 86(1): 78 ~ 86.
- [62] Andersson S. The genetic basis of floral variation in *Senecio jacobaea* (Asteraceae). 2001, *Journal of Heredity*, 2001, 92 (5): 409 ~ 414.
- [63] Venable D L. The evolutionary ecology of seed heteromorphism. *American Naturalist*, 1985, 126:577 ~ 595.
- [64] Bachmann K, Chambers K L. Heritable variation for heteroicarp in *Microseris bigelovii* (Asteraceae-Lactuceae). *Beitr. Biol. Pflanz.*, 1990, 65:123 ~ 146.
- [65] Yang Q H, Ye W H, Song S Q, Yin S H. Summarization on causes of seed dormancy and dormancy polymorphism. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.*, 2003, 23 (5): 837 ~ 843.
- [66] Zhao K F, Li F Z. Halophytes in China. *Chinese Bulletin of Botany*, 1999, 16(3):201 ~ 207.

参考文献:

- [15] 贺新强,李发曾.中国滨藜属种子形态及分类学意义. *植物研究*,1995,15(1): 65 ~ 71.
- [16] 魏岩,严成,尹林克.野榆钱菠菜(*Atriplex aucheri*)的种子多型性及生态型. *西北植物学报*,2003,23(3): 185 ~ 487.
- [66] 杨期和,叶万辉,宋松泉,等.植物种子休眠的原因及休眠的多形性. *西北植物学报*,2003,23(5): 837 ~ 843.
- [66] 赵可夫,李法曾.中国的盐生植物. *植物学通报*,1999,16(3): 201 ~ 207.