

短命植物小疮菊异形瘦果特性 及其对荒漠环境的适应

孙华之¹ 谭敦炎^{1*} 曲荣明²

1 (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)

2 (中国科学院、水利部成都山地灾害与环境研究所, 成都 610041)

摘要: 小疮菊(*Garhadiolus papposus*)是准噶尔荒漠中常见的具异形果实的菊科早春短命植物, 其同一果序中由外到内分别产生外围果、过渡果和中央果3种不同形态和扩散方式的果实。在形态特征上, 每果序中外围果 5.24 ± 0.05 个, 柱状弧形曲, 深黄、黄至黄白色, 果体长 6.67 ± 0.10 mm, 无冠毛, 成熟时被宿存苞片所包被, 果体背面下部与苞片合生, 果皮厚约 $156.7 \mu\text{m}$, 表面较光滑, 瘦果及胚百粒重分别为 118.10 ± 1.30 mg和 46.70 ± 0.50 mg; 过渡果 5.39 ± 0.14 个, 柱状弧形曲, 灰白色, 果体长 7.60 ± 0.11 mm, 具少量短冠毛, 果皮厚约 $82.1 \mu\text{m}$, 表面有两条纵向细棱, 瘦果及胚百粒重分别为 88.30 ± 1.30 mg和 36.80 ± 0.30 mg; 中央果 5.77 ± 0.13 个, 柱形近直立, 深褐色, 果体长 9.74 ± 0.14 mm, 具发育完全的冠毛, 果皮厚约 $69.7 \mu\text{m}$, 表面有多条纵向细棱, 瘦果及胚百粒重分别为 69.00 ± 0.60 mg和 36.90 ± 0.30 mg。在扩散特点上, 3种瘦果的扩散能力表现为中央果>过渡果>外围果, 且散布能力与其形态特征密切相关。中央果成熟后容易从母株上脱落, 发育完全的冠毛能借风力进行远距离扩散; 外围果与宿存苞片紧密相连, 成熟后不易脱落, 散布距离很近; 过渡果的散布特征介于两者之间。本文还讨论了小疮菊异形瘦果的形态特征与扩散特点对其在准噶尔荒漠中成功定居与生长发育以及物种延续和种群扩大、减少同胞果实间竞争等方面的影响。

关键词: *Garhadiolus papposus*, 异形果实, 形态特征, 扩散方式, 准噶尔荒漠, 生态适应

Characteristics of heteromorphic achenes of *Garhadiolus papposus*, an ephemeral Asteraceae species, with reference to their adaptations to desert environment

Huazhi Sun¹, Dunyan Tan^{1*}, Rongming Qu²

1 Xinjiang Key Laboratory of Grassland Resources and Ecology, College of Grassland and Environment Sciences, Xinjiang Agricultural University, Urumqi 830052

2 Chengdu Institute of Mountain Hazards and Environment, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Chengdu 610041

Abstract: *Garhadiolus papposus* is a common ephemeral Asteraceae species that germinates in early spring in the Junggar Desert. It produces three types of achenes in one infructescence that differ in morphology and dispersal behavior. To better understand how this species is adapted to its desert habitat, we studied morphological and dispersal characteristics of its achenes. The three types of achenes differed significantly in the number, shape, color, mass, length and density of pappuses, and embryo size. Peripheral achenes, which were subtended by the inner involucre bracts (phyllaries), were smooth, weighed 118.10 ± 1.30 mg per 100 achenes, were columnar and arcuate, yellow or yellow whitish, 6.67 ± 0.10 mm in length, and had a scarcely-developed pappus. Central achenes with numerous conspicuous thin longitudinal ribs weighed 69.00 ± 0.60 mg per 100 achenes, were columnar and arcuate or straight, brown, elongated (9.74 ± 0.14 mm length), and had a well developed pappus. Intermediate achenes represented a range of morphologies be-

收稿日期: 2008-02-02; 接受日期: 2008-04-13

基金项目: 新疆维吾尔自治区高新技术研究与发展计划(200810102)、国家科技基础条件平台建设专项(2005DKA21006 和 2005DKA21403)和国家自然科学基金(90302004)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: tandunyan@yahoo.cn

tween the “pure” central and peripheral types. In a given head, the central achenes were more numerous than intermediate and peripheral ones (5.77 ± 0.13 vs 5.39 ± 0.14 vs 5.24 ± 0.05). In addition, central and intermediate achenes had thinner and anatomically different pericarps (half as much biomass) compared to peripheral achenes ($69.7 \mu\text{m}$ vs $82.1 \mu\text{m}$ vs $156.7 \mu\text{m}$), and embryos in peripheral achenes were heavier than those in central and intermediate achenes (46.70 ± 0.50 mg vs 36.80 ± 0.30 mg vs 36.90 ± 0.30 mg per 100 embryos). The three morphs differed in dispersal potential. In the laboratory, dispersal distance was longer for central than for intermediate achenes, and longer for intermediate than peripheral achenes. In the field, central achenes were dispersed relatively long distances by wind, whereas peripheral achenes, which are covered by lignified phyllaries, remained on the capitulum after maturation and were dispersed, close to the mother plants, only when the capitulum broke apart. Dispersal features of intermediate achenes are intermediate to those of central and peripheral achenes. We discuss how the morphological and dispersal characteristics of the three achenes types in *G. papposus* influenced the distribution of achenes to new areas, development of seedlings, population persistence and expansion, and competition among offspring. Heterocarpy may be partly responsible for the success of *G. papposus* in the Junggar desert.

Key words: *Garhadiolus papposus*, heteromorphic achene, morphology characteristics, dispersal behavior, Junggar Desert, ecological adaptation

果实异形性(fruit heteromorphism)是指同一植株不同的部位产生不同形态或不同生态学行为果实的现象(Venable, 1985)。具有该特性的植物主要集中在菊科、藜科、十字花科、石竹科和禾本科等18个科中,多生长在荒漠和盐沼等环境条件高度多变的生境中,不少还是短命植物(Imbert, 2002)。异形果实的形态特征通常决定了其在扩散、休眠、萌发及植株竞争能力等生态学行为上的差异(Koller & Roth, 1964; Baskin & Baskin, 1976; Ungar, 1979; Venable & Levin, 1985; Telenius & Torstensson, 1989; Telenius, 1992; Zhang, 1993; Gibson, 2001; Brändel, 2007),并在很大程度上增强了物种在不良环境中的生存及适应能力,被认为是对时空异质环境的一种适应(Harper, 1977; Venable, 1985)。异形果实的形态特征及其生态适应对策是植物在严酷或异质环境的选择作用下长期进化的结果,对于研究植物的生态适应机制及生活史进化等具有重要的理论价值(Imbert, 2002)。

在已报道的具异形果实的物种中,菊科共有52属138种,分别占总属数的52%和总种数的63%,是具果实异形现象最多的科(Imbert, 1999, 2002)。果实异形性是许多菊科植物的一个典型特征(Bachmann *et al.*, 1984),它们的大多数种类头状花序中的外围花和中央花通常发育成在形状、大小、颜色及散布结构(如冠毛、刺毛)上明显不同的外围果(peripheral achene)和中央果(central achene)(Baskin & Baskin, 1976; Gibson, 2001; Brändel, 2004, 2007),少数物种

则能形成外围果、过渡果(intermediate achene)和中央果等3种或3种以上(包括地上、下结实)不同形态的果实(Venable *et al.*, 1987; Ruiz de Clavijo & Jiménez, 1998)。目前,国际上对菊科植物异形果实的研究主要集中在形态结构特征(van Mólken *et al.*, 2005)、扩散特征(Rocha, 1996; Imbert, 1999)、休眠与萌发特性(Gibson, 2001; Brändel, 2004)、土壤种子库形成(Eriksson & Eriksson, 1997)以及幼苗生长(van Mólken *et al.*, 2005; Brändel, 2007)等方面。其中,对异形果实形态结构的研究主要集中在果实大小及附属结构(冠毛、果翅和刺毛等)的有无、果皮结构以及胚的大小等对其扩散(Venable & Lawlor, 1980)、萌发(Brändel, 2004)和植株竞争力的影响(van Mólken *et al.*, 2005)等方面。异形果实形态结构的差异通常会导致其子代适合度的不同,进而增强物种对所生存环境的适应能力(Venable & Levin, 1985)。

小疮菊(*Garhadiolus papposus*)隶属于菊科小疮菊属,主要分布于中亚、伊朗、土耳其及高加索地区(周太炎等, 1987; 安争夕等, 1999),在我国仅分布于新疆北部。每年3月下旬至4月上旬种子萌发,5月下旬至6月下旬果实成熟,生活周期为60–75 d,是准噶尔荒漠中常见的早春短命植物(毛祖美和张佃民, 1994)。该物种的同一果序上能产生形状、颜色、大小及附属结构明显不同的3种瘦果,具有典型的果实异形性。但迄今为止,该现象仅在植物志中进行过简要介绍(石铸, 1997; 安争夕等, 1999)。为

此, 本文以小疮菊为研究对象, 对其异形瘦果进行了详细的观察统计与比较分析, 试图探讨以下问题: (1) 其同一果序中瘦果在形态结构及数量与质量特征上存在哪些差异? (2) 3种果实在扩散特征上存在哪些差异? 其果实形态结构与扩散间具有哪些联系? (3) 这些特点是如何与准噶尔荒漠环境相适应的? 通过本研究, 以期深入探讨该物种异形瘦果的萌发特点和幼苗生长等特性及其对荒漠环境的适应对策, 进一步了解菊科短命植物的结实特性及其对荒漠生态环境适应对策的多样性, 全面揭示短命植物的生态适应机制积累新的理论资料。

1 材料与方法

1.1 观测地点

观测点位于新疆乌鲁木齐市西郊, 地理坐标为43°48'41.8"N、87°32'21.6"E, 海拔850 m。此地属于准噶尔盆地南缘的天山前山带冲积扇平原, 土壤为细砾质灰棕荒漠土。根据新疆维吾尔自治区气象局提供的资料, 1997–2006年观测点所处区域的年最低气温(1月)为-32.8℃, 最高气温(7月)为40.5℃, 高温集中在6–8月; 年均降水量为234 mm, 年蒸发量2,219 mm, 属于典型的荒漠气候。

1.2 观测方法

分别于2006年和2007年的6–10月在自然生境中进行连续的野外观测。小疮菊的3种果实可形成不同的扩散单元: 外围果成熟时为宿存苞片所包裹, 果体背面下部与苞片合生共同组成扩散单元, 不易从花序上脱落; 过渡果与中央果成熟时容易从花序上脱落, 以瘦果为独立的扩散单元。在果实散布前, 按扩散单元分别进行采集并装入纸袋中, 贮藏于自然通风的室内备用。

1.2.1 异形瘦果形态及微形态特征观察

果皮形态特征观察: 用Nikon SMZ1000型体式显微镜对异形瘦果的形态特征进行观察并绘图。

果皮微形态观察: 参照朱世新(2004)的方法, 在不同植株的头状花序中随机选取3种形态的瘦果各5个, 先在超声波震荡器(5 mA)中震荡4 min, 然后用双面胶将瘦果粘在金属台上, 镀金(约20 μm厚), 最后在Hitachi S-800扫描电子显微镜上观察果皮表面纹饰并拍照。

1.2.2 异形瘦果果皮解剖结构观察

参照郑国锴和谷祝平(1993)的常规石蜡切片法,

在果实近成熟时取各形态瘦果10个, 用FAA固定液固定, 经酒精梯度脱水、浸蜡、包埋和修块, 最后在HistoSTAT 820精密旋转切片机上切片。切片厚度为8–12 μm。二甲苯脱蜡, 系列酒精复水, 番红-固绿(safranin-fast green)对染, 酒精梯度脱水, 二甲苯透明和加拿大树胶封片, 最后用Olympus BH-2型生物显微镜观察并拍照。

1.2.3 异形瘦果的数量与质量特征观测

在果实扩散前, 随机选取不同植株及同一植株不同部位的成熟果序30个, 对每果序中不同形态的瘦果数量进行统计。同时, 随机选取3种成熟的、发育正常的瘦果各100粒, 用毫米刻度尺和游标卡尺(GB/T1214型)分别对3种瘦果的果体长、果喙长、背腹宽、两侧宽及冠毛长进行测量, 并统计每种形态瘦果的冠毛数量; 用Sartorius BS210S型电子天平分别称取3种瘦果不同扩散单元、果实及胚的百粒重(均重复4次), 并计算果皮/瘦果质量比。

1.2.4 异形瘦果的扩散特征观测

在自然生境和室内同时进行。在自然生境中主要观察3种瘦果不同扩散单元的扩散时间及扩散方式, 在室内设计了2个独立的实验来验证不同形态瘦果的扩散能力。

实验一: 参考Gravuer等(2003)的方法, 在静止空气中测定扩散单元的降落时间。在120 cm高的塑料/纸制的圆柱筒中, 用秒表测定其从顶部到底部降落的时间, 以确定其在静止空气中的降落速度。每种瘦果重复4次, 降落时间取4次的平均值。

实验二: 参考Telenius和Torstensson(1989)的方法, 将不同扩散单元分别在30 cm高度处释放, 在由电风扇所产生的水平气流中降落, 在1 m/s和4 m/s两种风速下进行。记录每扩散单元在水平方向上的扩散距离。每种瘦果重复4次, 扩散距离取4次的平均值。

1.3 数据分析

利用SPSS15.0统计分析软件对所测数据进行处理分析, 以检验3种瘦果在数量和百粒重、胚百粒重、果皮厚度、果体长及扩散距离等变量之间是否存在差异。

2 结果

2.1 异形瘦果果皮形态及微形态特征

由表1可知, 小疮菊3种类型瘦果在形状、颜

表1 小疮菊3种瘦果的形态特征比较(不同小写字母表示3种瘦果在0.05的水平上存在差异;不同大写字母表示3种瘦果在0.01的水平上存在差异)

Table 1 The comparison of characteristics in three types of achenes of *Garhadiolus papposus*. Different small letters mean difference at 0.05 level, and different capital letters mean difference at 0.01 level

观测指标 Traits	外围果 Peripheral achenes	过渡果 Intermediate achenes	中央果 Central achenes	<i>F</i>	<i>P</i>
形状 Shape	柱状, 弧形曲 Columnar and arcuate	柱状, 弧形曲 Columnar and arcuate	柱状, 弧形曲或近直立 Columnar and arcuate or straight	—	—
颜色 Color	深黄、黄至黄白色 Dark yellow, yellow or yellow whitish	灰白色 Offwhite	深褐色 Dark brown	—	—
附属结构 Additional structure	苞片膨大宿存紧包在瘦果外, 苞片外侧具短刺; 果喙短, 无冠毛 Phyllary possessing short spine subtends achene closely with short fruit beak and without pappus	果喙较长, 具少量短冠毛 Elongated fruit beak with a few short pappus	果喙细长, 具发育完全的冠毛 Elongated fruit beak with developed pappus	—	—
果体长 Length of achene (mm)	6.67 ± 0.10 ^{Cc}	7.60 ± 0.11 ^{Bb}	9.74 ± 0.14 ^{Aa}	176.95	0.00
背腹宽 Width from back to face (mm)	0.88 ± 0.03 ^{Aa}	0.60 ± 0.01 ^{Bb}	0.46 ± 0.01 ^{Cc}	103.44	0.00
两侧宽 Width from side to side (mm)	0.92 ± 0.02 ^{Aa}	0.57 ± 0.01 ^{Bb}	0.41 ± 0.01 ^{Cc}	202.04	0.00
果喙长 Length of beak (mm)	3.02 ± 0.07 ^{Cc}	3.89 ± 0.78 ^{Bb}	5.49 ± 0.09 ^{Aa}	245.43	0.00
冠毛数量 Number of pappus	—	7.14 ± 0.61 ^{Bb}	17.36 ± 0.53 ^{Aa}	349.94	0.00
冠毛长 Length of pappus (mm)	—	0.35 ± 0.02 ^{Bb}	1.02 ± 0.03 ^{Aa}	503.31	0.00

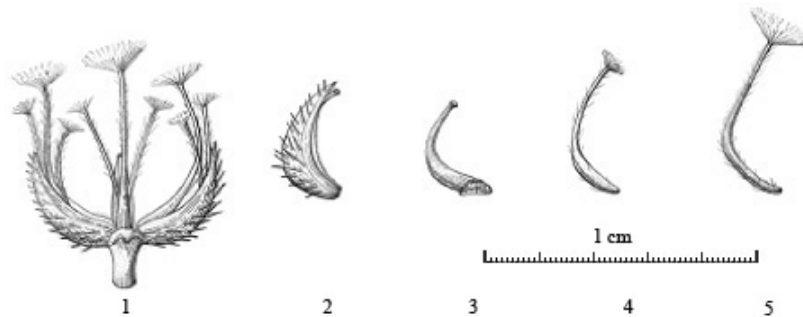


图1 小疮菊3种瘦果的形态特征。1: 果序(纵剖面), 示3种瘦果在果序上的排列; 2: 被宿存苞片包被的外围果; 3: 去除苞片后的外围果; 4: 过渡果; 5: 中央果(谭黎霞绘)

Fig. 1 Morphology of three types of achenes in *Garhadiolus papposus*. 1, Infructescence (longitudinal section); 2, Peripheral achene subtended by phyllary; 3, Peripheral achene without phyllary; 4, Intermediate achene; 5, Central achene (drawn by Lixia Tan)

色、大小及附属结构等方面均存在明显的差异。其中果体长($F = 176.95$, $df = 2$, $P < 0.01$)、两侧宽($F = 202.04$, $df = 2$, $P < 0.01$)、背腹宽($F = 103.44$, $df = 2$, $P < 0.01$)及果喙长($F = 245.43$, $df = 2$, $P < 0.01$)均存在极显著差异。另外, 冠毛数量($F = 349.94$, $df = 2$, $P < 0.01$)及冠毛长($F = 503.31$, $df = 2$, $P < 0.01$)也存在极显著差异。

扫描电镜观察结果表明, 小疮菊3种形态瘦果果皮的表面纹饰存在较大差异。外围果果皮较光滑, 具浅色网纹, 网眼呈近长方形或不规则, 上半部嵴稍突出呈鳞片状三角形, 下半部嵴不明显(图2A); 过渡果果皮表面网眼的上半部嵴明显且形成紧贴表皮向上的锥状小突起, 尖端较钝, 下部嵴变浅, 果皮表面具纵向细棱, 每棱有一列长锥形的毛状

体,长 $114.50 \pm 11.85 \mu\text{m}$,向上贴伏于果皮表面(图2B);中央果网眼不明显,表面有多条纵向细棱,棱上有1-2列较长的锥形毛状体,长 $526.67 \pm 47.26 \mu\text{m}$,细棱间的果皮细胞上半部形成向外斜向突出的锥状小突起(图2C)。

2.2 异形瘦果果皮解剖结构特征

小疮菊3种瘦果在果皮结构上存在明显差异(图3)。从横切面看,它们的果皮均由表皮、薄壁细胞和厚壁细胞三部分组成,但果皮的厚度和各部分细胞大小及层数明显不同。其中,外围果的果皮厚约 $156.7 \mu\text{m}$,表皮细胞1层,呈椭圆形或不规则,细胞相对较小且排列整齐,外壁稍向外突出;内侧为4-5层排列较为疏松的薄壁细胞,近椭圆形或不规则多边形,体积较大;内侧为7-8层排列紧密的厚壁细胞,呈长椭圆形或不规则(图3A)。过渡果果皮厚约 $82.1 \mu\text{m}$,表皮由1层明显加厚的近椭圆形细胞

构成,排列整齐,外壁向外突出,在果棱处有1-2个明显向外突出的大型细胞;内侧为3-4层矩圆形或不规则的薄壁细胞,细胞较大且排列疏松;薄壁细胞内侧为2-3层小且排列紧密的厚壁细胞,长椭圆形或不规则(图3B)。中央果果皮厚约 $69.7 \mu\text{m}$,表皮由1层明显加厚的近圆形细胞构成,排列整齐,外壁明显向外突出,在果棱处有1-2个明显向外突出的大型细胞;内侧有1-2层体积明显较大的薄壁细胞,近圆形;薄壁细胞内侧为2-3层小且排列紧密的厚壁细胞,长椭圆形(图3C)。由此可见,3种形态瘦果的表皮细胞结构特征与电镜扫描所观察的果皮微形态结果是基本一致的(图2)。

2.3 异形瘦果的数量与质量特征

由表2可知,在小疮菊每个果序中3种形态瘦果的数量存在极显著差异($F = 5.60, df = 2, P < 0.01$),中央果明显多于过渡果和外围果,但外围果和过渡

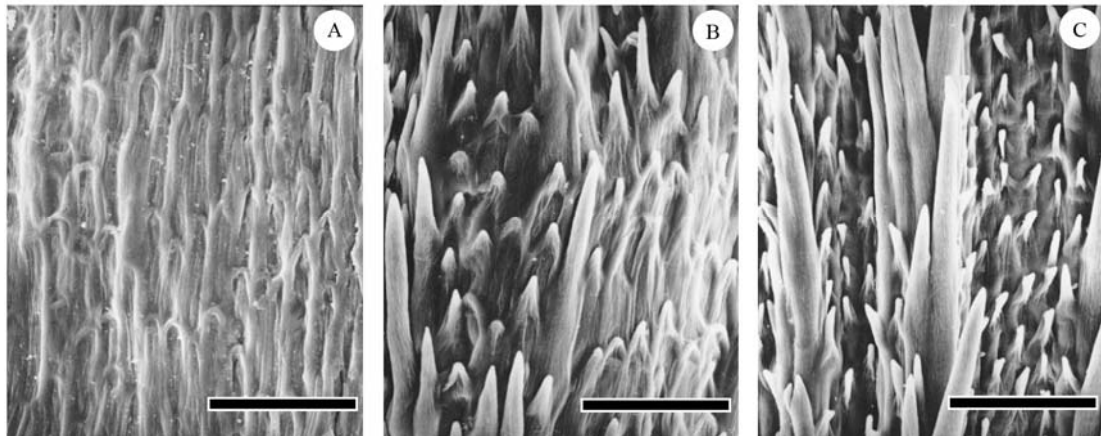


图2 小疮菊3种瘦果果皮微形态特征(柱状横线为比例尺,为 $300 \mu\text{m}$)。(A) 外围果;(B) 过渡果;(C) 中央果。

Fig. 2 A micrograph taken with a scanning electron microscope, showing the surface ornamentation in three types of achenes of *Garhadiolus papposus*. (A) Peripheral achene; (B) Intermediate achene; (C) Central achene. Bars = $300 \mu\text{m}$.

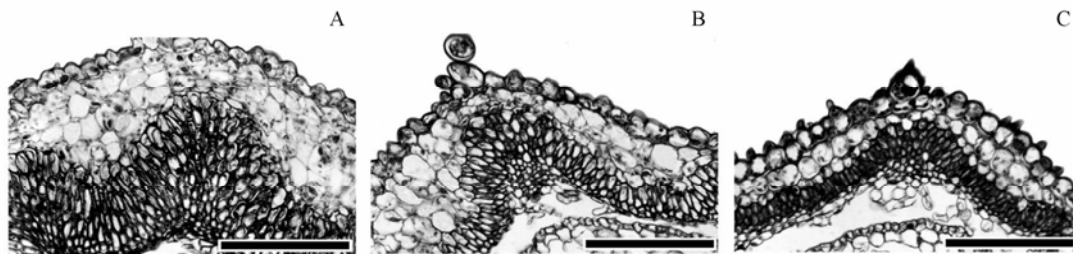


图3 小疮菊3种瘦果的果皮解剖结构特征(比例尺为 $100 \mu\text{m}$)。(A) 外围果;(B) 过渡果;(C) 中央果。

Fig. 3 Pericarp structures in three types of achenes in *Garhadiolus papposus*. (A) Peripheral achene; (B) Intermediate achene; (C) Central achene. Bars = $100 \mu\text{m}$.

表2 小疮菊异形瘦果的数量与质量特征(小写字母不同表示变量间在0.05水平上存在差异;大写字母不同表示变量间在0.01水平上存在差异)

Table 2 Quantity and quality characteristics of three types of achenes in *Garhadiolus papposus*. Different small letters mean difference at 0.05 level, and different capital letters mean difference at 0.01 level.

测量指标 Parameter	外围果 Peripheral achene	过渡果 Intermediate achene	中央果 Central achene	<i>F</i>	<i>P</i>
每果序中瘦果数(个) Number of achenes per infructescence	5.24±0.05 ^{Bb}	5.39±0.14 ^{Bb}	5.77±0.13 ^{Aa}	5.60	0.00
果实百粒重(mg) Mass per 100 achenes	118.10±1.30 ^{Aa}	88.30±1.30 ^{Bb}	69.00±0.60 ^{Bb}	357.22	0.00
胚百粒重(mg) Mass per 100 embryos	46.70±0.50 ^{Aa}	36.80±0.30 ^{Bb}	36.90±0.30 ^{Bb}	159.44	0.00
扩散单元百粒重(mg) Mass per 100 dispersal units	252.70±3.40 ^{Aa}	88.30±1.30 ^{Bb}	69.00±0.60 ^{Cc}	2,511.48	0.00
果皮/瘦果质量比(%±SE) Mass ratio of pericarp/achene	60.46±0.22 ^{Aa}	58.29±0.60 ^{Aa}	46.46±1.33 ^{Bb}	159.56	0.00

果之间无差异。3种果实百粒重($F = 357.22$, $df = 2$, $P < 0.01$)、胚百粒重($F = 159.44$, $df = 2$, $P < 0.01$)及其扩散单元的百粒重($F = 2,511.48$, $df = 2$, $P < 0.01$)均存在极显著差异,由外到内依次减小。此外,3种形态瘦果的果皮/果实质量比也存在极显著差异($F = 159.56$, $df = 2$, $P < 0.01$),外围果和过渡果的果皮/瘦果质量比明显大于中央果。

2.4 异形瘦果的扩散特征

在自然生境中的观察结果表明:6月下旬果实成熟后,小疮菊中央果和部分过渡果在风力作用下逐渐散落,其散布时间和距离取决于果序在植株上的位置、风速以及瘦果冠毛的特征。其中植株中、上部果序上的中央果和部分过渡果成熟后便开始散落,在风力的作用下借助展开的冠毛散布到较远的地方,而下部果序上的果实着生较为牢固,成熟后并不立即散落。7-8月,由于雨水淋洗和风吹日晒等干湿变化,下部果序上的中央果开始松动并掉落,冠毛也开始变黑,在风力的作用下开始扩散;而上、下部果序中的外围果和少数过渡果均与花盘结合牢固,一直留在母株上。至9-10月,已完全干枯的植株在风力作用下折断成枝段或单个果序,外围果与少数残留的过渡果以果序的形式掉落地面,散布在母株周围。

室内扩散实验表明,在静止空气中,中央果、过渡果和外围果所形成的扩散单元降落时间分别为 $0.98 \pm 0.05s$ 、 $0.91 \pm 0.04s$ 和 $0.86 \pm 0.02s$,彼此间存在显著差异($F = 1.01$, $df = 2$, $P < 0.05$)。在水平气流中,不同扩散单元的扩散距离存在显著差异:在

低风速(1 m/s)作用下,中央果、过渡果和外围果的扩散距离分别为 51.17 ± 0.92 cm、 31.18 ± 1.72 cm和 20.92 ± 2.50 cm,中央果明显大于过渡果和外围果($F = 52.035$, $P < 0.01$);而在高风速(4 m/s)作用下,中央果、过渡果和外围果的散布距离分别为 95.74 ± 3.70 cm、 60.98 ± 4.60 cm和 26.24 ± 6.33 cm,彼此间均存在极显著差异($F = 39.65$, $P < 0.01$)。这些结果表明,在风力作用下不同扩散单元的扩散能力均表现为中央果>过渡果>外围果,且不同扩散单元的降落时间与瘦果的果体长和冠毛长之间存在显著相关性($r_1 = 0.334$, $P_1 < 0.05$; $r_2 = 0.350$, $P_2 < 0.05$)。

3 讨论

3.1 异形瘦果的形态特征与扩散的关系

果实或种子成熟后的散布是决定植物幼苗定植和种群扩展的一个重要过程(郑景明等, 2004)。而果实和种子的扩散能力往往与其形态特征存在密切的联系,不同物种通常产生不同形态的果实,并采取不同的扩散对策以适应其所生存的环境(Telenius & Torstensson, 1989; Ruiz de Clavijo, 1994)。如一些植物的果实具有冠毛(Brändel, 2007)、刺毛(Venable *et al.*, 1987)、果翅或苞片(Berger, 1985)等散布结构,或位于突出的位置(Brändel, 2004),成熟后容易脱落且扩散距离较远,占据新的生境,扩大物种的分布区域;而另一些植物的果实则缺乏散布结构,常落于母株周围,是确保种群生存的“维持者”(Ruiz de Clavijo, 1994)。有些物种甚至在同一植株、同一花序以及同一朵花中的不同位置

产生不同形态和扩散特征的果实或种子(即异形果实)(Ellner & Shmida, 1984; Telenius & Torstensson, 1989), 这有助于其在时间和空间上扩大后代的分布范围, 增加其对环境的适应能力(Brändel, 2004)。

在具异形果实最多的菊科植物中, 同一果序的不同位置往往能产生不同形态的果实, 并且这些果实的扩散能力与果实的大小及冠毛的有无等形态特征间存在着密切的联系(Brändel, 2007)。如在艾菊(*Senecio jacobaea*) (McEvoy, 1984)和*Crepis sancta* (Imbert, 2001)中, 中央果较小且具冠毛, 可借助风力进行远距离扩散到达新的生境; 外围果较大, 缺乏散布结构, 常散布在母株周围(Imbert, 1999)。果实形态的差异有利于其在扩散过程中占据不同的生态位, 增加到达“安全岛”的机会 (Imbert, 2002), 同时减少同胞子代之间的竞争, 有利于物种在不可预测的环境中延续和扩展(赵学杰等, 2008)。

在小疮菊同一果序中, 3种形态的瘦果在大小、形状、果喙长、冠毛数量及冠毛长等与扩散有关的特征上均存在显著差异(图1, 表1), 因而扩散能力也有差异。其中, 中央果较小, 成熟后容易从果序上脱落, 具发育完全的冠毛, 在风力作用下容易扩散到较远的地方; 外围果较大, 与花盘结合牢固不易脱落, 且与木质化的苞片紧密相连, 增大了扩散单元的重量, 缺乏远距离散布的形态结构, 直到母株完全干枯时才与果序一起散布在母株周围; 过渡果在大小和冠毛的有无等形态特征以及扩散能力上介于二者之间。室内扩散实验也表明, 小疮菊3种形态瘦果的扩散能力表现为中央果>过渡果>外围果。由此可见, 小疮菊异形瘦果的形态特征与其扩散特点之间存在着密切的联系。该结果与McEvoy (1984)、Venable & Levin (1985)、Rocha (1996)、Brändel (2007)等在艾菊、*Heterotheca latifolia*、*Bidens pilosa*以及*Leontodon saxatilis*等植物中的报道相似。

这些特点说明, 在准噶尔荒漠的严酷环境中, 小疮菊3种瘦果在形态特征上的不同, 导致了其在扩散单元、扩散时间和距离上的差异, 因此, 小疮菊果实形态及扩散对策的多样性使其能在荒漠植物群落及其他不可预测的微环境中成功定居, 是其为适应准噶尔荒漠多变环境而采取的一种生存对策。

3.2 异形瘦果的形态与结构特征对荒漠环境的适应

在具异形果实的物种中, 果实数量、果皮厚度以及种子或胚大小的不同通常会导致植物土壤种子库的持久性(Mandák & Pyšek, 2001; Arroyo *et al.*, 2006)、种子休眠与萌发特性(Brändel, 2004; van Mólken *et al.*, 2005)和幼苗生长及植株竞争能力(Zhang, 1993; Ruiz de Clavijo & Jiménez, 1998; Traveset *et al.*, 2001)等的差异, 所有这些因素都会影响到种群的建成(Brändel, 2007)。

果实异形性通常被看作是果实大小与数量利弊权衡的一种折衷(Stebbins, 1974)。在资源有限的前提下, 果实数量的增加是以个体大小的减少为代价的(McEvoy, 1984)。在具异形果实的菊科植物中, 在资源有限、环境条件难以预测的情况下, 植株往往通过产生多样化的子代来增强其生存力, 逃避不良环境条件的影响(McEvoy, 1984)。

菊科植物异形果实的大小差异主要表现为胚大小及果皮厚度或胚/果皮质量比不同(McEvoy, 1984; Brändel, 2007)。该科植物瘦果成熟时不含胚乳, 营养物质全部贮藏在胚中, 因此, 果实越大胚就越大, 储藏营养物质也越多 (Venable & Levin, 1985), 所产生的个体通常也具更强的竞争力并对密度压力有更低的敏感性(Harper & Obeid, 1967)。如在*Crepis sancta* (Imbert, 1999)、*Hemizonia increscents* (Tanowitz *et al.*, 1987)及*T. pratensis* subsp. *pratensis* (van Mólken *et al.*, 2005)等植物中, 外围果的质量较中央果大, 其较大的胚萌发早且幼苗生长快, 能发育成较大且存活时间较长的个体, 提高了植株的竞争力(McEvoy, 1984)。

菊科植物异形瘦果的果皮厚度对胚的保护能力、萌发反应及早期幼苗建成及土壤种子库也具有重要影响, 尤其对胚的水分吸收和气体交换非常关键(Maxwell *et al.*, 1994)。如在*Tragopogon dubius* (Maxwell *et al.*, 1994)和*Heterotheca latifolia*(Venable & Levin, 1985)等具异形瘦果的物种中, 大小不同的瘦果其果皮厚度也不相同, 较厚的果皮对胚的保护能力更强(McEvoy, 1984; Brändel, 2007); 而在*Bidens pilosa*和*Leontodon saxatilis*中, 两种瘦果果皮厚度及厚壁结构的不同造成了其水分吸涨时间、氧气交换及萌发抑制物质渗出的差异, 从而导致果实休眠程度的不同(Forsyth & Brown, 1982; Brändel,

2007)。在 *Grindelia squarrosa* var. *serrulata*、*Heterotheca latifolia*、*Hemizonia increscens* 和 *Prionopsis ciliata* 等植物中, 外围果较厚的果皮使胚对环境条件的反应不敏感或由于机械作用使胚难以突破果皮, 故打破休眠的时间晚, 开始萌发的时间也推迟, 因而在一定时间内其萌发速率和萌发率都小于中央果的 (McDonough, 1975; Venable & Levin, 1985; Tanwitz *et al.*, 1987; Gibson, 2001)。另外, 较厚的果皮可延长种子在种子库中保持活力的时间, 增加了种子库的持久性 (Venable & Levin, 1985)。

在小疮菊同一果序中, 3种形态的瘦果在数量、质量以及果皮结构等特征上均表现出明显的差异 (表 2, 图 3)。中央果及其胚的质量较小, 果皮较薄且厚壁细胞层数较少, 但数量较多; 而外围果及其胚的质量较大, 果皮 (尤其厚壁细胞层) 较厚, 但数量较少; 过渡果的数量、质量以及果皮厚度均介于前二者之间。这些结果与 Rocha (1996) 在和 Imbert (1999) 等在 *Heterotheca latifolia*、*H. grandiflora* 及 *Crepis sancta* 等具异形果实的菊科植物中的报道相似, 说明在对准噶尔荒漠的长期适应过程中, 小疮菊同一果序中的瘦果已进化出了一种混合的生存策略。其中, 扩散距离较远的中央果和过渡果, 通过产生数量较多的果实以应对其在扩散和定居过程中对胚的保护能力差、萌发形成的幼苗较小及其在新的生境中竞争力较差的风险, 增加了其生存和扩大种群的机会; 而散落在母株周围生境中的外围果, 通过增加果实大小、果皮厚度、果皮/瘦果质量比以及胚的生物量, 增强其休眠性以及土壤种子库的持久性和幼苗的生存能力, 使其在条件恶劣的荒漠植物群落中具有较强的竞争优势。因此, 小疮菊的果实异形性减少了环境的时空异质性对其繁殖成功的影响, 是其在准噶尔荒漠环境中成功扩散、定居、萌发及生长繁殖的一个重要的生活史对策, 对于保持该物种在荒漠环境中的延续和扩大种群具有重要的进化适应意义。

植物的果实异形性往往会导致其在萌发对策等方面的多样性 (Zhang, 1993; Traveset *et al.*, 2001; Brändel, 2004; Arroyo *et al.*, 2006)。我们的初步实验表明, 小疮菊 3 种果实在萌发及幼苗生长上存在着明显的差异, 但它们之间究竟存在哪些内在的联系以及这些对策是如何与准噶尔荒漠环境相

适应的? 这些问题还有待于进一步深入探讨。

参考文献

- An ZX (安争夕), Shen GM (沈观冕), Zhai DT (翟大彤) (1999) Asteraceae. In: *Flora Xinjiangensis* (新疆植物志). Tomus 5, p. 371. Xinjiang Science, Technology and Hygiene Publishing House, Urumqi. (in Chinese)
- Arroyo MTK, Chacon P, Cavieres LA (2006) Relationship between seed bank expression, adult longevity and aridity in species of *Chaetanthera* (Asteraceae) in central Chile. *Annals of Botany*, **98**, 591–600.
- Bachmann K, Chambers KL, Price HJ (1984) Genetic components of heterocarpy in *Microseris* hybrid B87 (Asteraceae, Lactuceae). *Plant Systematics and Evolution*, **148**, 149–164.
- Baskin JM, Baskin CC (1976) Germination dimorphism in *Heterotheca subaxillaris* var. *subaxillari*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **103**, 201–206.
- Berger A (1985) Seed dimorphism and germination behaviour in *Salicornia patula*. *Vegetatio*, **61**, 137–143.
- Brändel M (2004) Dormancy and germination of heteromorphic achenes of *Bidens frondosa*. *Flora*, **199**, 228–233.
- Brändel M (2007) Ecology of achene dimorphism in *Leontodon saxatilis*. *Annals of Botany*, **100**, 1189–1197.
- Ellner SP, Shmida A (1984) Seed dispersal in relation to habitat in the genus *Picris* (Compositae) in Mediterranean and arid regions. *Israel Journal of Botany*, **33**, 25–39.
- Eriksson A, Eriksson O (1997) Seedling recruitment in semi-natural pastures: the effects of disturbance, seed size, phenology and seed bank. *Nordic Journal of Botany*, **17**, 469–482.
- Forsyth C, Brown NAC (1982) Germination of the dimorphic fruits of *Bidens pilosa* L. *New Phytologist*, **90**, 151–164.
- Gibson JP (2001) Ecological and genetic comparison between ray and disc achene pools of the heteromorphic species *Prionopsis ciliata* (Asteraceae). *International Journal of Plant Sciences*, **162**, 137–145.
- Gravuer K, von Wettberg EJ, Schmitt J (2003) Dispersal biology of *Liatris scariosa* var. *novae-angliae* (Asteraceae), a rare New England grassland perennial. *American Journal of Botany*, **90**, 1159–1167.
- Harper JL, Obeid M (1967) Influence of seed size and depth of sowing on the establishment and growth of varieties of fiber and oil seed flax. *Crop Science*, **7**, 527–532.
- Harper JL (1977) *Population Biology of Plants*. Academic Press, New York.
- Imbert E (1999) The effects of achene dimorphism on the dispersal in time and space in *Crepis sancta* (Asteraceae). *Canadian Journal of Botany*, **77**, 508–513.
- Imbert E (2001) Capitulum characters in a seed heteromorphic plant, *Crepis sancta* (Asteraceae): variance partitioning and inference for the evolution of dispersal rate. *Heredity*, **86**, 78–86.
- Imbert E (2002) Ecological consequences and ontogeny of seed heteromorphism. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution*

- and Systematics, **5**, 13–36.
- Koller D, Roth N (1964) Studies on the ecological and physiological significance of amphicarp in *Gymnarrhena micrantha* (Compositae). *American Journal of Botany*, **51**, 26–35.
- Mandák B, Pyšek P (2001) Fruit dispersal and seed banks in *Atriplex sagittata*: the role of heterocarpy. *Journal of Ecology*, **89**, 159–165.
- Mao ZM (毛祖美), Zhang DM (张佃民) (1994) The conspectus of ephemeral flora in northern Xinjiang. *Arid Zone Research* (干旱区研究), **11**(3), 1–26. (in Chinese)
- Maxwell CD, Zobel A, Woodfine D (1994) Somatic polymorphism in the achenes of *Tragopogon dubius*. *Canadian Journal of Botany*, **72**, 1282–1288.
- McDonough WT (1975) Germination polymorphism in *Grindelia squarrosa*. *Northwest Science*, **49**, 190–200.
- McEvoy PB (1984) Dormancy and dispersal in dimorphic achenes of tansy ragwort, *Senecio jacobaea* L. (Compositae). *Oecologia*, **61**, 160–168.
- Rocha OJ (1996) The effects of achene heteromorphism on the dispersal capacity of *Bidens pilosa* L. *International Journal of Plant Sciences*, **157**, 316–322.
- Ruiz de Clavijo E (1994) Heterocarpy and seed polymorphism in *Ceratocarpus heterocarpa* (Fumariaceae). *International Journal of Plant Sciences*, **155**, 196–202.
- Ruiz de Clavijo E, Jiménez MJ (1998) The influence of achene type and plant density on growth and biomass allocation in the heterocarpic annual *Catananche lutea* (Asteraceae). *International Journal of Plant Sciences*, **159**, 637–647.
- Shi Z (石铸) (1997) Asteraceae. In: *Flora Reipublicae Popularis Sinicae* (中国植物志), Tomus **80**(1), pp. 260–265. Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Stebbins GJ (1974) *Flowering Plants Evolution Above the Species Level*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Tanowitz BD, Salopek PF, Mahall BE (1987) Differential germination of ray and disc achenes in *Hemizonia increscens* (Asteraceae). *American Journal of Botany*, **74**, 303–312.
- Telenius A (1992) Seed heteromorphism in a population of *Spergularia media* in relation to the ambient vegetation density. *Acta Botanica Neerlandica*, **41**, 305–318.
- Telenius A, Torstensson P (1989) The seed dimorphism of *Spergularia marina* in relation to dispersal by wind and water. *Oecologia*, **80**, 206–210.
- Traveset AN, Riera A, Mas RE (2001) Ecology of fruit-colour polymorphism in *Myrtus communis* and differential effects of birds and mammals on seed germination and seedling growth. *Journal of Ecology*, **89**, 749–760.
- Ungar IA (1979) Seed dimorphism in *Salicornia europaea* L. *Botanical Gazette*, **140**, 102–108.
- van Mólken T, Jorritsma-Wienk LD, van Hoek PHW, de Kroon H (2005) Only seed size matters for germination in different populations of the dimorphic *Tragopogon pratensis* subsp. *pratensis* (Asteraceae). *American Journal of Botany*, **92**, 432–437.
- Venable DL (1985) The evolutionary ecology of seed heteromorphism. *The American Naturalist*, **126**, 577–595.
- Venable DL, Burquez AM, Corral G, Morales E, Espinosa F (1987) The ecology of seed heteromorphism in *Heterosperma pinnatum* in central Mexico. *Ecology*, **68**, 65–76.
- Venable DL, Lawlor L (1980) Delayed germination and dispersal in desert annuals: escape in space and time. *Oecologia*, **46**, 272–282.
- Venable DL, Levin DA (1985) Ecology of achene dimorphism in *Heterotheca latifolia*. I. Achene structure, germination and dispersal. *Journal of Ecology*, **73**, 113–145.
- Zhang J (1993) Seed dimorphism in relation to germination and growth of *Cakile edentula*. *Canadian Journal of Botany*, **71**, 1231–1235.
- Zhao XJ (赵学杰), Tan DY (谭敦炎), Li XR (李新蓉) (2008) The breeding system of two ephemeral species of *Lappula*, with reference to their adaptations to the Junggar Desert environment, northwest China. *Journal of Desert Research* (中国沙漠), **28**, 294–300. (in Chinese with English abstract)
- Zheng GC (郑国锴), Gu ZP (谷祝平) (1993) *Biological Microtechnology* (生物显微技术). China Higher Education Press, Beijing. (in Chinese)
- Zheng JM (郑景明), Sang WG (桑卫国), Ma KP (马克平) (2004) Advances in model construction of anemochoric seed long-distance dispersal. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **28**, 414–425. (in Chinese with English abstract)
- Zhou TY (周太炎), Guo RL (郭荣麟), Lan YZ (蓝永珍), Lu LL (陆莲立) (1987) Cruciferae. In: *Flora Reipublicae Popularis Sinicae* (中国植物志), Tomus 33, pp. 351–353. Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Zhu SX (朱世新) (2004) *Systematics of Chaetoseris and Stenoseris* (Compositae-Lactuceae) (毛鳞菊属和细莴苣属的系统学研究). PhD dissertation, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing. (in Chinese with English abstract)

(责任编辑: 时意专)