

顽拗型种子的生物学特性及种子顽拗性的进化*

杨期和^{1*} 尹小娟¹ 叶万辉² 宋松泉³ 殷寿华³

(¹ 嘉应学院, 梅州 514015; ² 中国科学院华南植物园, 广州 510650; ³ 中国科学院西双版纳热带植物园, 勐腊 666303)

摘要 综述了顽拗型种子的形态、大小、含水量、植物分类、植物生态方面的一般特性, 分析了顽拗型种子对环境的生态适应性, 并讨论了种子顽拗性的可能进化模式, 进而指出顽拗型种子生理生态学研究的意义和应用前景。顽拗型种子一般千粒重和体积较大, 含水量较高, 萌发迅速且多无休眠特性; 产生顽拗型种子的植物分布很广, 与其系统分类地位无关, 但多起源于湿润的生境; 目前尚无足够的证据表明种子顽拗性是原始性状或是衍生性状, 要解决这一问题还需更深入的研究, 尤其是种子生理学和生态学家的合作研究。

关键词 顽拗型种子, 顽拗性, 进化

中图分类号 S330.3 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2006)01-0079-08

Biological characteristics of recalcitrant-type seeds and evolution of seed recalcitrance. YANG Qihe¹, YIN Xiaojuan¹, YE Wanhui², SONG Songquan³, YIN Shouhua³ (¹ *Jiaying University, Meizhou 514015, China;* ² *South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China;* ³ *Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla 510650, China*). *Chinese Journal of Ecology*, 2006, 25(1): 79~ 86.

In this paper, the general characteristics of the morphology, size, moisture content, taxonomic classification, and plant ecology of recalcitrant-type seeds were reviewed, with the adaptability of recalcitrant-type seeds to ecological environment analyzed, their possible evolution patterns discussed, and the significances and application prospects of the researches on seed recalcitrance eco-physiology described. Recalcitrant-type seeds generally have great 1000-seed weight, big size and high moisture content, germinate quickly, and have no dormancy. The plants producing recalcitrant-type seeds are distributed extensively and have no relation to their systematic status, but all originate in humid habitats. There are no sufficient evidences to prove whether seed recalcitrance is ancestral or derived, which is needed to be solved by further researches, especially by the cooperative researches of seed physiologists and ecologists.

Key words recalcitrant-type seed, recalcitrance, evolution.

1 引言

Roberts^[42]根据种子的贮藏特性将种子分成两大类, 即正常型种子(orthodox seeds)和顽拗型种子(recalcitrant seeds), Ellis等^[16]认为在这两者之间还存在中间类型即中间型种子(intermediate seeds)。顽拗型种子成熟脱落时含水量较高, 轻度脱水后生活力显著下降, 多数种子在含水量降低至 15%~20%时受到损伤, 有关种子寿命与风干种子贮藏环境关系的生活力公式并不适合于这一类种子^[42]。目前国内外非常重视对顽拗型种子的研究, 常成为国际种子学术会议的一项热门课题, 但绝大多数研究工作偏重于顽拗型种子脱水后的生理反应, 并从细胞和亚细胞水平上来阐明脱水敏感机制^[45], 但有关顽拗型种子生态学特性的研究却不多见。了解顽

拗型种子的生态适应性, 有助于探讨种子顽拗性的形成机制, 并可预测某些植物种子的贮藏行为^[25]和采取适宜的贮藏与繁殖方法。本文综述了顽拗型种子的生物学特性及其生态适应策略, 包括种子特性、植物分类、生境特点及系统进化等方面的内容。

2 种子形态和大小

一些学者认为种子脱水耐性和贮藏寿命与种子外形有关^[13]。顽拗型种子与正常型种子比较, 表面积与体积之比较小, 如南洋杉科和龙脑香科的植物种子^[37]; Hong等^[26]发现槭树科植物中, 正常型种

* 国家重点基础研究发展规划项目(G2000046803)、广东省科技计划项目(2004B36001018)和广东省教育厅自然科学基金资助项目(Z03088)。

** 通讯作者

收稿日期: 2005-03-09 接受日期: 2005-04-22

子外形扁平, 顽拗型种子表面通常有凸起。有许多顽拗型种子通常有假种皮, 顽拗型种子一般不会出现瘦果、含有多粒种子的浆果、开裂朔果、荚果(但没有假种皮)、骨突果、分果和胞果中, 在大多数结长果和颖果的植物(山榆菜属例外)中也很少出现^[25]。槭树科植物中, 正常型种子呈扁平状, 而顽拗型种子表面有凸起, 表面凸起可能有利于减少种子内部水分丧失^[45]。顽拗型种子的种皮(有时也包括果皮)通常比正常型种子要薄, 在整个种子所占的比重小, 如大粒的正常型的 *Sclerocarya birrea* 和 *Hyphaene petersiana* 种子中, 种皮重量占整个种子重量的 68%, 而顽拗型 *Aesculus hippocastanum*, *Castanea sativa* 和 *Quercus robur* 种子只有 19%、20% 和 19%^[37], 种皮所占比例小, 这是植物对种子投资的一种方式, 可减少对种皮的资源分配而充分保证其它结构的发育, 此外种皮薄也有利于胚根的快速伸出而萌发成苗。龙脑香科植物的种子通常有种翅(也称为果翅, 由花萼发育而来), 种翅通常占有很大比例, 广西青梅的种翅重占整个果重的近 40%^[8], 种翅对种子传播有一定的作用, 在风力(特别是台风和飓风)的作用下可增大传播距离, 减轻种子落到地面时因重力作用而受到的伤害, 并能进行光合作用, 有利于种子发育, 而且可以减少动物采食数量^[28]。关于种子形态与种子贮藏特性之间的关系, 许多学者已经进行了研究, 但由于选择的植物种类和范围不同, 结论差异甚大^[26, 27, 38, 45], 有的认为两者相关性很强, 而有些认为没有显著关系, 要解决这一问题尚需更广泛更深入的研究。

顽拗型种子通常大, 千粒重多在 500 g 以上^[2], Dickie 等^[15]对 205 种顽拗型种子做了统计, 发现种子平均重量为 3 958 mg。最大的顽拗型种子是椰子 (*Cocos nucifera*), 单粒种子重达 1 000 g。千粒种子重在 8 000 g 以上的有肉豆蔻 (*Myristica fragrans*)、木菠萝 (*Artocarpus heterophyllus*)、榴莲 (*Durio zibethinus*) 和油梨 (*Persea americana*) 等, 多数热带亚热带顽拗型种子千粒重在 1 000 g 以上^[25], 但有些顽拗型种子如水浮莲 (*Eichhornia crassipes*) 和菰属种子却很小^[9], 一般木本植物的种子千粒重大于水生或湿生草本植物。在同属植物中, 顽拗型种子大于正常型, Gleiser 等^[23]对 46 种槭属 (*Acer*) 植物种子研究表明, 无论是在槭亚属中还是整个槭属植物中, 顽拗型的种子千粒重均大于正常型种子^[23]; Hong 等^[25]对 23 种壳斗科植物种子进行分析也发

现 7 种顽拗型种子千粒重也 > 16 种正常型。由于千粒重大, 所以种子传播多是依靠自身的重力作用, 尽管有些种类有适于风力传播的特殊结构, 如望天树 (*Parashorea chinensis*) 有种翅, 但由于风力传播的作用远小于种子本身的重力作用, 所以种子多集中降落在母株附近, 几乎都在母株树冠之下^[7], 这对种子本身的保护是有利的, 散落于母树树冠荫蔽处, 可避免飘落到阳光直射或干旱的生境中而失活; 和小粒种子相比, 大粒种子表面积与体积之比小, 水分散失慢^[14], 在相同的干燥条件下, 小粒种子含水量很快降低至低含水量而死亡, 而大粒种子遭受短暂干旱时不会引起内部水分的过度散失, 有利于保护种胚, 因此大粒种子比小粒种子更易维持含水量的相对稳定。

湿润森林中的顽拗型种子萌发后形成幼苗, 由于林下光照微弱, 在生长前期只能进行微弱的光合作用, 主要依靠种子自身的养料来维持生长, 而这些种子通常是大粒种子, 淀粉、蛋白质等贮藏物质较充足, 可保证幼苗前期生长所需的养料, 因此种子萌发通常不需光^[31], 耐阴能力增强, 耐受干旱和经受冰霜打击、越冬的能力增强。大粒种子形成的幼苗在叶子脱落或受伤后, 比小粒种子能提供更多养分及能量以供恢复和再生, 故遭动物侵食后的恢复能力也增大^[20], 根系往往有足够能力到达土壤表面和土层以汲取营养。因此, 顽拗型种子的大粒化, 有利于提高种子萌发率和幼苗成活率, 从而形成一个数量较多的健壮幼苗库。尽管动物取食多倾向于大粒种子, 但它们有在洞穴中贮食的习性, 种子埋藏于洞穴中可减少水分散失, 总有一些得以幸存, 从而使种群得以扩散; 有些大粒的顽拗型种子(如壳斗科和棕榈科)往往有坚硬的种皮, 即使受损伤(如虫害或啮齿类啃咬), 只要不伤及种胚, 仍有相当一部分种子仍能萌发^[6]; 此外, 温带的栎属植物种子(很多种类是顽拗型)往往形成了独特的适应对策, 如未成熟种子和小粒种子先落下, 这可暂时满足动物搬运和取食需要, 而大粒种子较多的出现于种子雨高峰期之后, 生存机会得到提高, 而且后期落下的种子还受到了枯枝落叶的覆盖, 有利于种子萌发和减少动物的取食量^[4]。许多树木形成了大小年周期性结实的策略, 往往在几个年份中结果量甚少或根本不结实, 如广西青梅 2~3 年才结果一次^[8], 而在某一年份分布在一定区域内的许多树木(相同种类或不同种类的)大量结实并且在短时期内集中脱落, 由于产量很多,

总有相当一部分种子可以逃避动物捕食或害虫危害而得以幸存^[43], 这类植物通过牺牲一部分种子而使另一部分种子得以传播和保存。当然, 顽拗型种子在大小和数量方面肯定存在一定权衡(trade-off), 从而使种群得以延续。

3 种子含水量

顽拗型种子在成熟期的含水量分布范围为 36% ~ 90%^[25], 一些热带种类, 如黄皮(*Clausena lansium*)、海榄雌(*Avicennia marina*)、荔枝(*Litchi chinensis*)、龙眼(*Euphoria longan*)、芒果(*Mangifera indica*), 含水量多在 40% 以上^[1, 21]。当含水量因自然或人为原因下降时, 种子就会受到伤害, 因此种子临界含水量(critical moisture content) (低于此值, 活力下降) 均较高。但临界含水量常因种类而异, 如红毛丹(*Nephelium lappaceum*) 种子约为 20%, 陀螺龙脑香(*Diperocarpus turbinatus*) 和榴莲都是 45%, 木菠萝则为 30%。即使同种植物的种子, 也因生境、成熟度、采集时期、贮藏时间、干燥方法等不同而不同, 种子内的不同结构往往也有差异, 热带顽拗型种子临界含水量一般高于温带^[25]。顽拗型种子含水量高, 且所含水分多为自由水, 这是其维持旺盛代谢水平的保证, 只有在高含水量时, 胚细胞才能进行旺盛代谢和细胞分裂、生长, 从而萌发^[3, 28]。有些顽拗型种子含水量很高, 本身含水量足以保证萌发, 也无其它萌发限制因素, 如山红树(*Pellacalyx yunnanensis*) 和望天树等, 脱离母株之前就能萌发; 多数顽拗型种子由于含水量较高, 也在脱落之后于湿润的生境中或在少量降雨之后一般都能萌发。

但有些非顽拗型种子, 成熟时包含在肉质化的果实中, 很难自然风干或晒干, 也有较高的含水量, 这些种子本身并不大, 如番木瓜(*Carica papaya*) 和 *Sclerocarya birrea* 种子, 在果熟脱落时含水量在 30% 以上, 后者甚至高达 72%^[37]。这说明不能仅以含水量的高低来判断种子的贮藏行为, 多水的环境通常是种子维持高含水量的重要条件。典型的顽拗型种子, 分布在热带雨林生境中, 无论是土壤含水量还是空气湿度都较高, 种子长期在湿润的环境中; 水生顽拗型种类, 如水浮莲、菱(*Trapa natans*)、沼生荻(*Zizania latifolia*)、大米草(*Spartina anglica*) 和南亚野稻(*Porteresia coarctata*) 等^[40], 种子成熟后一般都落在水中, 因此没有导致种子干燥的外来

环境胁迫; 温带森林中的顽拗型种类, 如栎属(*Quercus*), 分布在有明显季节性变化的生境中, 但一年当中总有一段降雨量较多且气温较高的时期。顽拗型种子的高含水量有利于减少种子吸胀时间, 实现快速萌发^[37]。一些热带植物的顽拗型种子, 如小叶藤黄(*Garcinia cowa*), 虽然完整种子需要吸收一定的水分才能萌发, 但水分仅被种皮吸收而没有进入胚, 可见胚已处于吸胀状态^[30]。此外, 许多研究表明, 有些种子吸胀后含水量升高, 光敏感性减弱甚至可能消失^[11], 顽拗型种子高含水量使种子始终处于吸胀状态, 很可能与其萌发的光敏性有关, 林下的弱光环境不利于需光性强的种子萌发。

4 萌发和休眠

顽拗型种子多无休眠性, 而且萌发迅速, 尤其是热带湿润森林类型, 刚脱落的种子遇到适宜的环境就可直接萌发, 有的甚至胎萌。热带雨林顽拗型种子的快速萌发是与较稳定的森林环境相适应, 在季节性明显的环境中, 快速萌发的种子萌发期(有许多种类都是在雨季成熟脱落, 随即萌发) 也和雨季相一致。种子迅速萌发的优势存在多种说法: 1) 在适于萌发及幼苗生长的环境中延迟萌发, 会增加被动物及真菌侵袭的机会^[10]。许多肉质肥厚的顽拗型种子, 被采食率相当高, 迅速萌发的种子常在母树周围形成密度很大的幼苗, 吸引采食者, 以便使偶然传播较远的少量个体有更好的机会逃避采食者^[32, 37]。因此, 迅速萌发其实是在逃避采食。2) 种子快速萌发, 可使幼苗得以充分生长。如红树科植物种子胎萌后, 以幼苗形式从母株脱落, 据研究幼苗脱落比种子脱落的成苗率更高^[17, 24, 44], 可能是因为种子耐盐性比幼苗要差, 快速萌发成幼苗可减轻海水盐分对种子的伤害^[5], 这类种子的种胚发育是不间断的, 有些种类的子叶在母株上时就能进行光合作用^[47]。季节性较明显的亚热带和温带湿润地区的顽拗型种子, 在夏季或秋初成熟脱落, 遇到冬季低温时, 充分的生长是幼苗安全越冬的重要条件。有明显的干湿季节之分的非洲大草原上的顽拗型植物种子, 在接近湿季始期脱落^[37]。快速萌发可使种子充分利用短暂的多水期。3) 顽拗型种子如果脱落后不萌发, 在较干燥的环境中会因逐渐失水而死亡, 但快速萌发生根入土后, 可尽快吸收土壤的水分。此外, 快速萌发可减少种子遭遇干旱而失水的可能性^[37], 脱落和萌发之间的间隔期越长, 种子遭遇干旱的可能性

越大,而一旦失水,那么间隔时间就会变长,因为种子必须重新吸收外界水分,而失水过甚会导致种子死亡;还有研究表明,对特定的植物,有些动物只危害种子,而对种子萌发形成的幼苗却危害甚小^[48],如一些害虫和蚁虫危害种子,可能是因为种子分泌一些引诱它们的糖类或其它物质,而种子一旦萌发,贮藏物质可转化种胚生长发育的养分,从而减弱甚至失去引诱力;当然也可能是种子形成幼苗以后,幼苗含有的有害物质而使它们不取食。

多数种类的顽拗型种子无休眠特性,但一些种皮(有时也包括果皮)坚硬的顽拗型种子则不然^[46]。温带森林中的栎属白橡类(*Lepidobalanus*)种子在秋季脱落时上胚轴休眠,这种休眠经冬季低温之后会解除,然后在春季开始萌发^[11,35],而胚根无休眠,在秋冬季根系就能快速发育。上胚轴的休眠可使胚根充分利用种子内部的贮藏养分而生长发育,根系的发育可以减少子叶在扩展之前种子水分的散失。分布在温带地区的其它植物如板栗(*Aesculus hippocastanum*)^[39]和欧亚槭(*Acer pseudoplatanus*)等^[23]种子也有休眠,短期低温处理后休眠即解除,这是它们对季节性变化环境的一种适应性,有利于避开冬季的低温干旱而在翌年湿润温暖的春季萌发。亚热带和温带湿润地区中的一些顽拗型种子,在夏末或秋季成熟脱落,其种子的快速萌发可以尽可能地使幼苗在冬季到来之前得以充分生长,这些地区的环境因素变化最大的不是水分而是温度和光照时间。热带地区的一些顽拗型种子也存在休眠^[23],Liu等^[30]对分布在西双版纳热带森林中的小叶藤黄种子进行研究,发现有休眠,休眠主要是因为种皮的不透性;小叶藤黄(*Garcinia cowa*)种子在秋季成熟,翌年5月(雨季初)开始萌发,种子休眠可以避开冬季的干旱而在雨季萌发。

5 植物分类

产生顽拗型种子的植物主要有2大类:1)水生植物,如水浮莲、菱和茭白等;2)具大粒种子的多年生木本植物,其中包括一些热带作物,如可可、橡胶(*Hevea brasiliensis*)和椰子等;热带果树,如油梨、芒果、榴莲、山竹子(*Garcinia mangostana*)、红毛丹、龙眼、木菠萝等;热带树木,如坡垒、青皮(*Vatica astrotricha*)和温带植物,如板栗(*Castanea mollissima*)和栎树(*Quercus robur*)、银槭(*Acer saccharinum*)和红七叶树(*Aesculus pavia*)等。

Farnsworth^[18]根据文献资料总结,发现有195种植物种子属于顽拗型,分属78个科和195个属;顽拗型种子的植物多分布于热带,如藤黄科、山榄科、龙脑香科、番荔枝科、无患子科、马钱科、棕榈科和芸香科植物等,温带的顽拗型种类集中在壳斗科和槭树科。山榄科植物的种子基本上都属于顽拗型,但也有一部分是中间型;龙脑香科和无患子科中的多数种类为顽拗型;棕榈科种子有一部分是顽拗型,但属于中间型较多;楝科植物种子的贮藏特性3种类型均有;槭树科多数种类种子属于正常型,但有少数为中间型和顽拗型。藜科、唇形科、菊科、使君子科、茄科和松科植物的种子都是正常型,豆科、禾本科、葫芦科、十字花科和蔷薇科中,除少数种类例外,绝大多数是正常型。然而,大多数科的植物种子贮藏类型通常包括2种(如漆树科、龙脑香科和大戟科)或3种类型(如楝科)^[25,27,36]。

顽拗型种子并不局限于种子植物的少数种类,大多数科中都有一些植物可产生顽拗型种子,这些植物也没有明显的系统分类学联系^[12],即种子的贮藏特性和其所属的科属没有必然的联系,同科的植物往往各种贮藏类型的都有。即使同属不同种的植物,贮藏特性也有差异。槭树属(*Acer*)的大多数植物种子属于正常型,但是也有一部分为顽拗型;栎属中的桃皮栎(*Q. falcata*)和粗栎(*Q. serrata*)是顽拗型,而夏栎(*Q. robur*)、红槲栎(*Q. rubra*)、麻栎(*Q. acutissima*)和高山栎(*Q. spinosa*)则是正常型;龙脑香属植物种子多为顽拗型,但*Dipterocarpus baudii*种子为中间型^[25]。

产生顽拗型种子的植物绝大多数是多年生的乔灌木,偶而会在草本植物中出现,但主要是水生或湿生草本植物且多栖息于海水或盐水中,Tweddle等^[46]对不同生境的植物种子特性进行分析,886种乔灌木种子中,约18%在干燥后则失去活力;而对温带地区的517种草本植物种子进行调查,发现0.2%的种类不耐脱水。目前发现的唯一一种产生顽拗型种子的陆生草本植物是*Scadoxus membranaceus*(石蒜科),是原生于南非森林下层的一种杂草^[19]。根据种子特征和物种生态推测,该属的其它种类(火球花属*Haemanthus*)的种子可能也是脱水敏感的^[46],但尚需进一步研究验证。

6 植物生态

种子贮藏特性与植物生态有相关性^[41]。正常

型种子起源于雨量较少或季节性干旱的地区, 在这种环境中, 种子的抗干燥能力是种子得以生存和繁衍的基础条件, 如起源于美国加利福尼亚莫哈韦沙漠中的 29 个科 115 种灌木的种子均属于正常型; 而顽拗型种子大多起源于潮湿的生态环境, 种子在发育、成熟和收获期间都处于高湿环境中^[25], 如芒果起源于缅甸、印度的热带雨林, 可可起源于南美热带雨林, 橡胶树起源于亚马逊的常绿热带低地的热带雨林, 木菠萝起源于东南亚和波利尼西亚的热带低地雨林。亲缘关系很近的不同植物, 由于起源和地理分布不同, 贮藏特性往往有所不同。Hong 等^[27]对楝科 40 种植物的种子特性进行研究, 发现分布于热带湿润地区, 尤其是热带雨林中的种子多为顽拗型, 如 *Sandoricum koetijape*, 而在季节性变化较大生境中的则多为中间型和正常型, 如印度楝 (*Azadirachta indica*)、*Swietenia macrophylla* 和川楝 (*Melia azedarach*)。南洋杉属 (*Araucaria*) 的种子脱水耐性与其地理分布和起源有关, 如起源于南美的窄叶南洋杉 (*A. angustifolia*) 和智利南洋杉 (*A. araucan*) 以及起源于澳大利亚的大叶南洋杉 (*A. bidwillii*) 种子多为顽拗型, 而诺克南洋杉 (*A. heterophylla*)、南洋杉 (*A. cunninghamia*) 和柱状南洋杉 (*A. columnaris*) 种子都具有较强的脱水耐性; 龙脑香 (*Dipterocarpus baudii*) 和缠结龙脑香 (*D. intricatus*) 虽为同一属, 但前者起源于东南亚常绿热带低地雨林 (年降雨量大约为 2 000 mm), 表现为顽拗型, 而后者起源于东南亚热带稀树草原, 自然生长海拔高达 1 400 mm, 表现为中间型; 起源于埃塞俄比亚干冷地区的小果咖啡的种子为中间型, 而起源于利比亚湿热地区的大果咖啡 (*Coffea liberica*) 的种子为顽拗型^[25]; 在棕榈科植物中, 起源于干旱地区的种子为正常型, 而起源于潮湿地区的种子为顽拗型^[15]; 栎属植物 (*Quercus*) 很多种类属于顽拗型, 但生长在亚热带大草原的栎属植物 *Q. emoryi* 的种子却不然^[25]。因此, 了解植物的起源有利于预测种子的贮藏类型。

很多研究均表明, 生长于季节性不明显的湿润生境中的植物与季节性明显和干旱生境中的植物比较, 前者的种子更可能是脱水敏感型^[15, 27, 41, 46]。有关 251 科、7 000 多种有花植物的种子贮藏特性资料证明, 顽拗型种子不能在干旱区、沙漠和亚热带大草原中出现, 能在这些地区生存的种子大多数是正常型种子, 也有少量中间型种子^[25], 但这个问题不能

一概而论, 在非洲的热带旱地, 也有顽拗型种子的分布^[37]。Tweddle 等^[46]对分布于不同生境的 886 种灌木 (93 科) 的种子进行分析表明, 在热带及亚热带地区, 种子脱水敏感物种的比例随着生境湿度的降低而减少, 从常绿雨林的约 47% 到热带沙漠和半沙漠的约 2%, 在后者中唯一可能的顽拗型种子是 *Malpighia glabra* (黄耆花科), 但该种子也有可能是中间型; 在温带地区, 种子脱水敏感物种的比例从湿润暖温林地的 23%, 降低至沙漠及半沙漠区的 0%。脱水敏感的物种比例随生境气温和湿度变低而减少。顽拗型种子在湿润的热带森林中很常见, 主要是因为生境湿润而温暖, 在一年当中的不同时期种子均可萌发, 幼苗可持续生长, 而在季节性较强的亚热带和温带生境中, 产生顽拗型种子的植物经过适应性进化形成了许多生存策略, 种子萌发通常避开旱季和低温期而集中在湿润温暖期, 这些种子有较强的耐寒能力和能忍耐一定程度的脱水, 因此与热带雨林中的顽拗型种子相比, 较耐脱水和低温, 而且寿命较长, 有些种类还形成了休眠特性, 如欧洲七叶树 (*Aesculus hippocastanum*), 经过冬季低温种子才克服休眠而萌发, 当然冬季的低温和低水汽有利于减慢水分的散失速率, 降低干燥伤害。

顽拗型种子的出现与植物群落的演替状态有关, 与顶级植被有关的植物种子属于顽拗型的可能性比较大。常绿热带雨林非先锋植物的种子多为顽拗型^[19, 47, 48], Tweddle 等^[46]对常绿雨林 178 种植物种子贮藏特性分析表明, 脱水敏感种类占近 50%; 进一步研究发现所有 21 种先锋植物或林窗植物种子是正常型, 而有 52% 的非先锋植物种子脱水敏感。产生顽拗型种子的植物一般是非先锋植物, 不论在何种生境中的先锋植物群落中, 都是产生正常型种子的植物占绝对优势。先锋植物 (包含群落演替后期的林隙物种) 如要更新, 需要有开阔处, 或在连续性的植被中产生空隙 (林窗)。在这些环境中, 地表温度高, 而湿度低, 即使在湿润的热带雨林中也如此^[50], 顽拗型种子如散落在此处, 易失水而死亡, 而先锋植物种子耐干, 体积又小, 脱落后进入土壤形成土壤种子库^[14, 22, 46-48]; 非先锋植物, 特别是热带亚热带湿润森林中的顶极树种, 种子多为顽拗型, 种子成熟后散布于林下湿润阴凉的环境, 特别是在热带雨林中, 林下环境在一年四季中相对稳定, 种子与一些正常型种子不同, 不需要一段干燥期来刺激萌发。在自然状态下, 很多正常型种子形成永久土壤

种子库(persistent soil seed bank);和正常型种子不同,顽拗型种子寿命短,不会出现在永久土壤种子库中,只能形成幼苗库^[22,48,49],以幼苗库的形式维持种群的延续,所以湿润的热带森林中,土壤种子库主要由林窗植物种子构成。

7 系统演化

关于种子脱水耐性的起源有相当多的讨论,但尚未有确凿的证据显示脱水敏感性是原始性状,或是衍生性状^[15,18,23,36]。现有的化石证据不能看出早期种子对脱水的反应,而且很难看出现有的顽拗型种类在系统演化的关系^[36]。除少数低等植物的营养组织具脱水耐性外,脱水敏感性是植物营养组织的共性,因此考虑种子脱水敏感性的演化时有必要将其同营养组织联系起来。据推测,陆生植物的祖先很可能是脱水敏感的水生植物。在植物从水生向陆生进化过程中,最初的陆生植物何时获得脱水耐性仍是一个谜。由于控制水分散失是远古水生植物登陆要解决的首要问题之一。因此,营养组织的脱水耐性可能是在最早的陆生植物中产生的^[15,36]。经过对营养组织耐脱水的植物(the resurrection,复苏植物)的遗传关系分析认为,营养组织的脱水耐性是原始性状,它们在一些进化枝中经过多次独立进化或再分化后产生了现代植物类群^[34]。裸子植物和被子植物中均有产生顽拗性种子的种类,被子植物的原始和进化类群中都存在顽拗性种子植物种类,而且两个类群中均还有中间类型种子的存在。这样要确立它们的进化关系就更难。目前虽然发现在有些植物科中只产生正常性种子(如唇形科、茄科、藜科和松科),而有些科只产生顽拗型种子(如红树科)^[25],但要像对植物营养组织脱水耐性那样进行遗传关系分析尚无可能^[34]。

由于缺乏确凿的系统演化证据,关于早期的种子到底是脱水敏感的还是耐脱水的问题,可通过考查驱使种子进化的选择作用来解决。这些相关资料已被 Niklas^[33]列出,保护大孢子囊、提高风授粉和传播效率^[33]。大孢子囊的包被结构不仅能促进风媒传粉和防止采食,也能防止脱水干燥。干燥后果实或种子变轻易于传播,所以脱水耐性在强的选择压力下对传播是有利的。然而正如 Niklas^[33]所指出的,果实或种子带有翼状的附属物是一种形态结构适应风传播的适应机制,但这完全不是一种与种子水分生理进化相关的理论。它仅能说明种子的包

被结构(指种皮,有时也包括果皮)形成以后,是可以改变的(具有可塑性,随特定的环境而发生一定程度的改变)^[33]。von Teichman 等^[49]研究了45科双子叶植物中顽拗型种子植物的进化特征发现,有顽拗型种子植物的科一般与双珠被、厚珠心和核胚乳发生等原始胚珠性状有关,加上产生顽拗型种子的双子叶植物一般具有木本、主要分布于热带、种子大等双子叶植物的原始特征,故认为顽拗型种子为原始性状。与此同时他们也指出种子的生活力特征呈现很强的同型异源性(趋同进化),故在特定的类群中较难确立正常型和顽拗型两种型状哪种更原始。因为在较进化且多为正常型种子的科中,一些进化的保留种或返祖种仍为顽拗型种子种类。

最有说服力的证据或许是来自对种内变异的研究。在正常型种子的野生种中,发现有脱水敏感的突变体,包括阿拉伯芥(*Arabidopsis*)和几个栽培物种。研究这些突变体,发现与脱水耐性的丧失有关的基因数不多。相反,野生种是由顽拗型突变为正常型的,至今尚未发现^[15]。生物的复杂性状(如种子的脱水耐性)是不太可能有相同起源,而简单性状则易有相同起源,这是基于假说多个基因的突变才可能产生一个复杂性状,但只要有一个基因发生改变,这种复杂性状就会消失^[15]。据此可认为,种子脱水敏感性是一种原始性状,而耐脱水性是一种进化性状。将生化特征与种子脱水耐性联系起来也许能有助于评价种子顽拗性的进化地位。有大量被公认的与正常型种子脱水耐性有关的代谢物质,特别是寡糖和胚后丰富蛋白,这些代谢物质在一些植物的顽拗型种子中也有,但由于研究的植物种数太少,不能进行系统学分析。蛋白质分子亦可用于研究进化关系,如 Farrant 等^[19]对18种植物的顽拗性种子进行研究,胚后丰富蛋白在半数种类中都有,但是这些植物所属的科,胚后丰富蛋白的有无或者这些蛋白的分子量在系统演化上并无联系。在一些耐脱水的种子中,有些特殊的寡糖不仅与种子脱水耐性的有关,而且通常被认为与种子的贮藏寿命有关,但在顽拗型种子中也有发现^[46]。由于目前尚缺乏足够的资料,还不可能因此对其进行进化关系的分析。

Pammenter 等^[36]认为顽拗性性状进化的模式可分为两种,一种认为顽拗性是原始性状,正常型种子的成熟脱水和遇适应的环境萌发是由顽拗型种子适应逆境而来的,当然还有人认为顽拗型种子是进化中原始性状的保留,或者是正常型种子的退化(返

祖遗传); 另一种则认为顽拗型种子无明显自然脱水, 脱落后迅速萌发是因为植物进入热带以后适应生境而由正常型种子进化而来, 换言之, 顽拗性是衍生性状。当然, 这两种模式都是基于顽拗型种子的生理特性及与环境的生态关系做出的结论, 尽管顽拗型种子多出现在气候良好且波动不大、有利于种子持续萌发和幼苗生长的生境, 但在明显的季节性生境也存在, 所以种子顽拗性的进化是复杂的, 目前要对此下确切的结论为时过早, 而要解决这些问题还可通过分析正常型种子和顽拗型种子发育与萌发过程中植物基因的序列(线性)差异和表达的时空差异; 同时必须研究植物单独的一个属甚至一个属的不同物种之间的进化历史, 并分析这些植物种子脱水耐性的差异, 进而了解不同科之间的种子脱水耐性的演化关系; 与此同时, 要对更多的产生顽拗型种子的植物进行生态调查。

8 结 语

种子对脱水的不同反应是植物在不同环境条件下长期适应的结果。顽拗型种子多出现于热带湿润森林中, 反映了这些地区植物的典型特征。如果能够确定顽拗性是否为原始性状, 就可为现存种子植物起源地的推断提供有力依据。建立产顽拗型种子植物的数据库, 对其科属分布、地理分布和生境特点进行综合分析, 并从传统分类和分子系统两个层面对顽拗性性状的进化进行研究是顽拗性进化研究的发展方向。

加强种子学家和生态学家的合作, 深入而广泛地开展种子生理学和生态学研究, 能找到更多的顽拗型种质资源和进一步了解种子顽拗性的生理机制; 分析产生顽拗型种子的植物与其生境的关系能提供更多的与顽拗性相关的生态背景, 为解开种子顽拗性的成因提供更多更直接的依据。探讨一些顽拗型种子休眠的机制, 进而掌握顽拗型种子的诱导休眠技术, 那么顽拗型种子的种质保存就有了新的应用前景。由于顽拗型种子多产自热带雨林或亚热带森林的主要乔木和优势种, 顽拗型种子的保存对于热带雨林的保护和生态恢复具有重要的实际意义。

参考文献

- [1] 王晓峰, 傅家瑞. 1991. 芒果种子脱水与贮藏研究[J]. 植物学报, 33(2): 118~123.
- [2] 卢新雄. 1992. 顽拗型种子的研究现状[J]. 种子, (1): 34~36.
- [3] 田问荣, 宋松泉, 傅家瑞. 2003. 顽拗性种子生态学研究进展[J]. 中山大学研究生学刊(自然科学、医学版), 23(4): 88~96.
- [4] 孙书存, 陈灵芝. 2000. 东灵山地区辽东栎种子库统计[J]. 植物生态学报, 24(2): 215~221.
- [5] 阮松林, 颜启传, 段宪明, 等. 1998. 种子胎前特性的研究[J]. 种子, (1): 43~48.
- [6] 杨期和, 叶万辉, 张云, 等. 2005. 锥栗种子萌发和贮藏特性的初步研究[J]. 北京林业大学学报, 27(1): 92~95.
- [7] 殷寿华, 帅建国. 1990. 望天树种子散布、萌发及其种群龄级配备的关系研究[J]. 云南植物研究, 12(4): 415~420.
- [8] 黄仕训, 王才明, 王燕. 2001. 濒危树种广西青梅保护初步研究[J]. 植物研究, 21(2): 317~320.
- [9] 傅家瑞. 1991. 顽拗性种子[J]. 植物生理学通讯, 27(6): 402~406.
- [10] Augspurge CK. 1984. Pathogen mortality of tropical tree seedlings: Experimental studies of the effects of dispersal distance, seedling density, and light conditions[J]. *Oecology*, 61: 211~217.
- [11] Baskin CC, Baskin JM. 1998. Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination [M]. San Diego: Academic Press.
- [12] Berjak P, Pammenter NW. 2001. Seed recalcitrance: current perspectives[J]. *South African J. Bot.*, 67: 79~89.
- [13] Cerabolini B, Ceriani RM, Caccianiga M, et al. 2003. Seed size, shape and persistence in soil: A test on Italian flora from Alps to Mediterranean coasts[J]. *Seed Sci. Res.*, 13: 75~85.
- [14] Daws MI, Gamon CS, Gledhill SM, et al. 2004. Seed mass variation potentially masks a single critical water content in recalcitrant seeds[J]. *Seed Sci. Res.*, 14: 185~195.
- [15] Dickie JB, Pritchard HW. 2002. Systematic and evolutionary aspects of desiccation tolerance in seeds [A]. In: Black M, eds. Desiccation and Survival in Plants: Drying Without Dying [C]. Wallingford: CAB International, 239~259.
- [16] Ellis RH, Hong TD, Roberts EH. 1990. An intermediate category of seed storage behaviour? I. Coffee [J]. *J. Exp. Bot.*, 41: 1167~1174.
- [17] Elmqvist T, Cox PA. 1996. The evolution of vivipary in flowering plants[J]. *Oikos*, 77: 3~9.
- [18] Farnsworth E. 2000. The ecology and physiology of viviparous and recalcitrant seeds[J]. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 31: 107~138.
- [19] Farrant JM, Pammenter NM, Berjak P, et al. 1996. Presence of dehydrin-like proteins and levels of abscisic acid in recalcitrant (desiccation sensitive) seeds may be related to habitat [J]. *Seed Sci. Res.*, 6: 175~182.
- [20] Forget PM. 1992. Seed removal and seed fate in *Gustavia superba* (Lecythidaceae) [J]. *Biotropica*, 24: 408~414.
- [21] Fu JR, Zhang BZ, Wang XP, et al. 1990. Physiological studies on desiccation, wet storage and cryopreservation of recalcitrant seeds of three fruit species and their excised embryonic axes[J]. *Seed Sci. Res.*, 18: 743~754.
- [22] Garwood NC. 1989. Tropical soil seed banks: A review [A]. In: Leck MA, eds. Ecology of Soil Seed Banks [C]. San Diego: Academic Press, 149~209.
- [23] Gleiser G, Picher MC, Veintimilla P, et al. 2004. Seed dormancy in relation to seed storage behaviour in *Acer* [J]. *Bot. J. Linn Soc.*, 145: 203~208.
- [24] Hogarth PJ. 1999. The Biology of Mangroves [M]. Oxford: Oxford University Press.
- [25] Hong TD, Ellis RH. 1996. A protocol to determine seed storage behaviour [A]. In: Engels JM, eds. IPGRI Technical Bulletin No. 1 [C]. Rome: International Plant Genetic Resources Institute (IPGRI), 1~51.
- [26] Hong TD, Ellis RH. 1997. *Ex situ* biodiversity conservation by

- seed storage: Multiple-criteria keys to estimate seed storage behaviour [J]. *Seed Sci. Technol.*, **25**: 157~ 161.
- [27] Hong TD, Ellis RH. 1998. Contrasting seed storage behaviour among different species of Meliaceae [J]. *Seed Sci. Technol.*, **26**: 77~ 95.
- [28] Kenzo T, Ichie T, Ninomiya I, *et al.* 2003. Photosynthetic Activity in Seed Wings of Dipterocarpaceae in a Masting Year: Does Wing Photosynthesis Contribute to Reproduction? [J]. *Photosynthetica*, **41**: 551~ 557.
- [29] Kozeko LE, Troyan VM. 2000. The relationship between the mitotic activity and moisture content of recalcitrant seeds of *Acer saccharinum* (L.) during maturation, post-maturation drying and germination [J]. *Seed Sci. Res.*, **10**: 225~ 232.
- [30] Liu Y, Qiu YP, Zhang L, *et al.* 2005. Dormancy breaking and storage behavior of *Garcinia cowa* Roxb. (Guttiferae) seeds: Implications for ecological function and germplasm conservation [J]. *J. Integr. Plant Biol.*, **47**: 38~ 49.
- [31] Milberg P, Andersson L, Thompson K. 2000. Large-seeded species are less dependent on light for germination than small-seeded ones [J]. *Seed Sci. Res.*, **10**: 99~ 104.
- [32] Ng FSP. 1974. Seeds for reforestation: A strategy for sustained supply of indigenous species [J]. *Malaysian For.*, **37**: 271~ 277.
- [33] Niklas KJ. 1997. The Evolutionary Biology of Plants [M]. Chicago: University of Chicago Press, 166~ 296.
- [34] Oliver M J, Bewley JD. 1997. Desiccation tolerance of plant tissues: A mechanistic overview [J]. *Hort. Rev.*, **18**: 171~ 213.
- [35] Packham JR, Harding DJL, Hilton GM, *et al.* 1992. Functional Ecology of Woodlands and Forests [M]. London: Chapman & Hall.
- [36] Pammenter NW, Berjak P. 2000. Evolutionary and ecological aspects of recalcitrant seed biology [J]. *Seed Sci. Res.*, **10**: 301~ 306.
- [37] Pritchard HW, Daws MI, Fletcher BJ, *et al.* 2004. Ecological correlates of seed desiccation tolerance in tropical dryland trees [J]. *A m. J. Bot.*, **91**: 863~ 870.
- [38] Pritchard HW, Haye AJ, Wright WJ, *et al.* 1995. A comparative study of seed viability in *Inga* species: Desiccation tolerance in relation to the physical characteristics and chemical composition of the embryo [J]. *Seed Sci. Technol.*, **23**: 85~ 100.
- [39] Pritchard HW, Steadman KJ, Nash JV, *et al.* 1999. Kinetics of dormancy release and the high temperature response in *Aesculus hippocastanum* seeds [J]. *J. Exp. Bot.*, **50**: 1507~ 1514.
- [40] Probert, RJ, Longley PL. 1989. Recalcitrant seed storage physiology in three aquatic grasses (*Zizania palustris*, *Spartina anglica* and *Porteresia coarctata*) [J]. *Ann. Bot.*, **63**: 53~ 63.
- [41] Roberts EH, King M W. 1980. The characteristics of recalcitrant seeds [A]. In: Chin HF, eds. Recalcitrant Crop Seeds [C]. Malaysia: Kuala Lumpur.
- [42] Roberts EH. 1973. Predicting the storage life of seeds [J]. *Seed Sci. Technol.*, **1**: 499~ 514.
- [43] Sork VL, Bramble J, Sexton O. 1993. Ecology of mast-fruiting in Missouri oaks [J]. *Ecology*, **74**: 528~ 541.
- [44] Tomlinson PB, Cox PA. 2000. Systematic and functional anatomy of seedlings in mangrove Rhizophoraceae: Vivipary explained? [J]. *Bot. J. Linn. Soc.*, **134**: 215~ 231.
- [45] Tompsett PB. 1992. Capture of genetic resources by collection and storage of seed: A physiological approach [A]. In: Leakey RRB, eds. Tropical Trees: the Potential for Domestication and the Rebuilding of Forest Resources, Institute of Terrestrial Ecology Symposium no. 29 [C]. Edinburgh: Institute of Terrestrial Ecology, 61~ 71.
- [46] Tweddle JC, Dickie JB, Baskin CC, *et al.* 2003. Ecological aspects of seed desiccation sensitivity [J]. *J. Ecol.*, **91**: 294~ 304.
- [47] Vazquez-Yanes C, Orozco-Segovia A. 1984. Ecophysiology of seed germination in the tropical humid forest of the world: A review [A]. In: Medina E, eds. Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics [C]. La Haya: W. Junk Publishers, 37~ 51.
- [48] Vazquez-Yanes C, Orozco-Segovia A. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest [J]. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **24**: 69~ 87.
- [49] von Teichman I, van Wyk AE. 1994. Structural aspects and trends in the evolution of recalcitrant seeds in dicotyledons [J]. *Seed Sci. Res.*, **4**: 225~ 239.
- [50] Whitmore TC. 1990. An Introduction to Tropical Rain Forests [M]. Oxford: Clarendon Press.

作者简介 杨期和, 男, 1969年生, 博士, 副教授。主要从事种子生理生态学和保护生物学等方面研究, 发表论文 30 余篇, 专著 1 部。E-mail: yangqh@jyu.edu.cn.
责任编辑 王伟