

沙棘属植物种子微形态特征研究

庞海龙, 苏雪, 张辉, 蔡正旺, 孙坤

(西北师范大学生命科学学院, 兰州 730070)

摘要: 应用解剖镜和扫描电镜对沙棘属(*Hippophae* Linn.) 6种6亚种植物种子形态、种皮微形态特征进行了观察。结果表明: 沙棘属植物种子形态、种皮微形态等性状具有一定程度的稳定性, 同时种间存在明显的差异, 对于种及种下类群的分类、鉴定有重要参考价值。其中种皮微形态可分为4种类型: 拟脑纹状纹饰、线纹-穴状纹饰、近平滑-细疣状纹饰、浅穴-疣状纹饰。从内果皮和种皮结合程度及种皮表面光泽一致性等方面可明显地将沙棘属植物划分为二者紧密结合与分离两种情况, 基本支持将沙棘属植物划分为有皮组和无皮组两大类群的观点, 但观察结果存在一些差异。

关键词: 沙棘属; 种子微形态; 解剖镜; 扫描电镜; 分类

中图分类号: Q949.761.2; Q944

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2012)01-0008-07

Micromorphological Features of the Seed Surface of the Genus *Hippophae* L.

PANG Hai-Long, SU Xue, ZHANG Hui, CAI Zheng-Wang, SUN Kun

(College of Life Sciences, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China)

Abstract: Seed morphology and micromorphology of the seed coat of six species and six subspecies of *Hippophae* L. from China were examined by stereoscope and scanning electron microscope (SEM). The results showed that these species were obviously different in seed shape and seed coat micromorphology. These micromorphological features were important in their classification. The seed surface morphologies were divided into four types: paracerebroid, lineate-foveate, nearly smooth-fine verrucose, and shallow foveate-verrucose. Degree of separation of endocarp and seed coat indicated that they were also divided into two types: close combination and separation. The results of the study partly support Lian's viewpoint that *Hippophae* is divided into two sections: Sect. 1. *Hippophae* and Sect. 2. *Gyantsenses*, but also showed there were some differences.

Key words: *Hippophae* Linn.; Seeds micromorphology; Stereoscope; Scanning electron microscope; Classification

沙棘属(*Hippophae* Linn.) 隶属胡颓子科(Elaeagnaceae), 为灌木或小乔木, 包括6种10亚种。其中, 沙棘(*H. rhamnoides* L.) 共8个亚种, 分布于中国、蒙古、中亚至欧洲地区, 是沙棘属植物中分布范围最广的一个种^[1]。沙棘属植物起源古老, 分布广泛, 在繁育方式上既有有性繁殖, 兼具无性克隆繁殖方式, 属内植物种间性状交错复杂, 种内变异

复杂多样。廉永善等^[2-6]从形态学、孙坤等^[1,7-12]从分子系统学方面对沙棘属植物的分类已做了许多研究工作, 但沙棘属植物类群的划分、物种的起源仍存在争议^[1,2,13,14]。种子特征是植物分类的重要依据之一, 种皮与果皮分离或结合等性状已被用于沙棘属类群划分^[2]。然而, 对沙棘属植物种子微形态特征的系统研究目前尚未见报道。我们利用扫描电

收稿日期: 2011-05-23, 修回日期: 2011-06-30。

基金项目: 国家自然科学基金(30960029); 西北师范大学重点学科经费资助项目。

作者简介: 庞海龙(1966-), 男, 在职硕士, 主要从事生物电子显微技术应用与植物学研究。

镜对沙棘属 (*Hippophae* Linn.) 6 种 6 亚种植物种子微形态特征进行了较为系统的研究, 以期为沙棘属属下分类和系统发育研究提供资料, 进而为沙棘资源的综合开发利用提供依据。

1 材料与方法

自野外采集沙棘属 (*Hippophae*) 植物成熟、饱满的果实, 自然干燥后, 在解剖镜下小心剥去外果皮、果肉及内果皮, 然后观察种子的形态、色泽, 用精度为 0.02 mm 的游标卡尺测量种子大小, 每份样品测量 10 粒, 将所得数据求平均值和标准偏差。将成熟、饱满的种子贴于带有双面胶的样品台上, 离子溅射法镀金膜后, 在日立 S-450 型扫描电镜下对种子背面中部区域观察并照相。种子形态特征及种皮微形态的描述术语参照文献^[2,13,15,16]。实验材料名录及来源见表 1, 凭证标本存西北师范大学植物标本室。

2 观察结果

2.1 沙棘属植物种子形态特征

沙棘属植物种子颜色为褐色、棕褐色或黄褐色。依内果皮与种皮结合紧密程度可分为难分离和易分

离两种类型, 难分离者(图版 II: 11)表面无光泽, 易分离的种子(图版 II: 12)表面通常有光泽。从种脊面观看, 种子形状大多为倒卵形或椭圆形, 表面平滑或具 3~7 纵棱, 种子背、腹两面各具一条纵沟, 沟内平滑或具棱脊, 种脐端都有两个不对称的凸起。以种子纵径和横径之比可分为狭倒卵形或倒卵形种子(纵横径之比 >2)(图版 I: 1, 3, 5, 7)和阔倒卵形或倒卵形种子(纵横径之比 <2)(图版 I: 9, 11, 图版 II: 1, 3, 5, 7, 9)。属于狭倒卵形或倒卵形种子的有肋果沙棘、密毛沙棘、棱果沙棘、理塘沙棘, 其余为阔倒卵形或倒卵形种子。沙棘属植物种子大小差异显著, 最大平均值为 $(5.48 \pm 0.06) \times (1.73 \pm 0.10) \times (1.22 \pm 0.05)$ mm (*H. neurocarpa* S. W. Liu et T. N. He), 最小平均值为 $(3.11 \pm 0.04) \times (1.58 \pm 0.14) \times (1.37 \pm 0.04)$ mm (*H. rhamnoides* L. subsp. *wolongensis* Y. S. Lian, K. Sun et X. L. Chen)(表 2)。

2.2 沙棘属植物种皮微形态特征类型

6 种 6 亚种沙棘属植物种皮微形态特征有下面几种类型:

(1) 拟脑纹状: 种子顶端渐狭弯曲, 种子表面具拟脑纹状突起, 突起不规范。属于此种类型的有

表 1 实验材料及来源
Table 1 Source of the materials

种名 Species	采集地 Locality	凭证标本 Voucher	海拔(m) Altitude
肋果沙棘 <i>Hippophae neurocarpa</i> S. W. Liu et T. N. He	青海祁连 Qilian, Qinghai	张辉等, N15 H. Zhang <i>et al.</i> , N15	3050
密毛沙棘 <i>H. neurocarpa</i> subsp. <i>stellatopilosa</i> Lian et X. L. Chen	青海玉树 Yushu, Qinghai	廉永善等, E12000056 Y. S. Lian <i>et al.</i> , E12000056	4000
棱果沙棘 <i>H. goniocarpa</i> Lian, X. L. Chen et K. Sun	青海祁连拱北湾 Gongbeiwan, Qilian, Qinghai	张辉等, 14 H. Zhang <i>et al.</i> , 14	3050
理塘沙棘 <i>H. goniocarpa</i> subsp. <i>litangensis</i> Lian et X. L. Chen	四川理塘 Litang, Sichuan	廉永善等, 62065011 Y. S. Lian <i>et al.</i> , 62065011	3700
西藏沙棘 <i>H. tibetana</i> Schlechtend	甘肃天祝 Tianzhu, Gansu	王镜泉, 62011331 J. Q. Wang, 62011331	2900
江孜沙棘 <i>H. gyantsensis</i> (Rousi) Lian	西藏八宿玉曲 Yuqu, Baxiu, Xizang	廉永善等, 62068136 Y. S. Lian <i>et al.</i> , 62068136	3500
柳叶沙棘 <i>H. salicifolia</i> D. Don.	西藏 Xizang	廉永善等, 62067892 Y. S. Lian <i>et al.</i> , 62067892	3700
中国沙棘 <i>H. rhamnoides</i> L. subsp. <i>sinensis</i> Rousi	青海祁连小东草沟 Xiaodongchaogou, Qilian, Qinghai	陈学林等, S28 X. L. Chen <i>et al.</i> , S28	2850
云南沙棘 <i>H. rhamnoides</i> L. subsp. <i>yunnanensis</i> Rousi	西藏墨竹工卡 Mozhugongka, Xizang	张辉等, 无号 H. Zhang <i>et al.</i> , without number	3800
中亚沙棘 <i>H. rhamnoides</i> L. subsp. <i>turkestanica</i> Rousi	新疆尼勒克 Nileke, Xinjiang	廉永善等, 62015726 Y. S. Lian <i>et al.</i> , 62015726	1005
卧龙沙棘 <i>H. rhamnoides</i> L. subsp. <i>wolongensis</i> Y. S. Lian, K. Sun et X. L. Chen	四川汶川 Wenchuan, Sichuan	廉永善等, 151135 Y. S. Lian <i>et al.</i> , 151135	1920

表2 沙棘属植物种子形态和种皮微形态特征
Table 2 Seed shape and seed coat micromorphology of the genus *Hippophae* L.

种名 Species	形态 Shape	颜色光泽 Color & gloss	大小 (mm) 及长宽比 Size & Length-width ratio	表面微形态 Micromorphology	图版 Plate
肋果沙棘 <i>H. neurocarpa</i> S. W. Liu et T. N. He	狭倒卵形, 顶端渐狭弯曲, 具6纵棱, 种脐端具不对称的凸起, 果皮与种皮非常不易分离 Narrowly obovate, attenuate and curved at apex, hexagonus, asymmetric convex at hilum, separation of endocarp and seed coat is very difficultly	褐色, 无光泽 Brown, opaque	$(5.48 \pm 0.06) \times (1.73 \pm 0.10) \times (1.22 \pm 0.05)$; 3.16 : 1	拟脑纹状 Paracerebelloid	I (1, 2)
密毛沙棘 <i>H. neurocarpa</i> subsp. <i>stellatopilosa</i> Lian et X. L. Chen	倒卵形, 顶端稍弯曲, 具4或5纵棱, 种脐端具不对称的凸起, 果皮与种皮不易分离 Obovate, slightly curved at apex, tetragonus or pentagonus, asymmetric convex at hilum, separation of endocarp and seed coat is difficultly	棕褐色, 无光泽 Dark brown, opaque	$(3.97 \pm 0.12) \times (1.68 \pm 0.09) \times (1.35 \pm 0.09)$; 2.36 : 1	拟脑纹状 Paracerebelloid	I (3, 4)
棱果沙棘 <i>H. goniocarpa</i> Lian, X. L. Chen et K. Sun	狭倒卵形, 稍扁, 种脐端具不对称的凸起, 果皮与种皮易分离 Narrowly obovate, slightly depressed, asymmetric convex at hilum, separation of endocarp and seed coat is easily	棕褐色, 有光泽 Dark brown, shiny	$(5.46 \pm 0.20) \times (2.07 \pm 0.08) \times (1.40 \pm 0.22)$; 2.64 : 1	线纹-穴状 Lineate-foveate	I (5, 6)
理塘沙棘 <i>H. goniocarpa</i> subsp. <i>litangensis</i> Lian et X. L. Chen	倒卵形, 较扁, 种脐端具不对称的凸起, 果皮与种皮有时易分离, 种脐端易分离 Obovate, pre-depressed, asymmetric convex at hilum, separation of endocarp and seed coat is sometime easily but easily at hilum	黄褐色, 有光泽 Tawny, shiny	$(4.82 \pm 0.70) \times (2.14 \pm 0.13) \times (1.20 \pm 0.27)$; 2.25 : 1	近平滑-细疣状 Nearly smooth-fine verrucose	I (7, 8)
西藏沙棘 <i>H. tibetana</i> Schlechtend	阔倒卵形, 稍扁, 种脐端具不对称的凸起, 果皮与种皮不易分离 Broadly obovate, slightly depressed, asymmetric convex at hilum, separation of endocarp and seed coat is very difficultly	褐色, 无光泽 Brown, opaque	$(4.90 \pm 0.42) \times (2.92 \pm 0.21) \times (2.17 \pm 0.18)$; 1.67 : 1	浅穴-疣状 Shallow foveate-verrucose	I (9, 10)
江孜沙棘 <i>H. gyantsensis</i> (Rousi) Lian	倒卵形, 较扁, 具6棱, 种脐端具不对称的凸起, 果皮与种皮非常不易分离 Obovate, pre-depressed, hexagonus, asymmetric convex at hilum, separation of endocarp and seed coat is very difficultly	褐色, 无光泽 Brown, opaque	$(4.04 \pm 0.33) \times (2.58 \pm 0.13) \times (1.33 \pm 0.06)$; 1.56 : 1	近平滑-细疣状 Nearly smooth-fine verrucose	I (11, 12)
柳叶沙棘 <i>H. salicifolia</i> D. Don.	阔倒卵形, 较扁, 具4棱, 种脐端具不对称的凸起, 果皮与种皮易分离 Broadly obovate, pre-depressed, tetragonus, asymmetric convex at hilum, separation of endocarp and seed coat is very easily	棕褐色, 有光泽 Dark brown, shiny	$(3.94 \pm 0.08) \times (2.50 \pm 0.21) \times (1.49 \pm 0.19)$; 1.57 : 1	线纹-穴状 Lineate-foveate	II (1, 2)
中国沙棘 <i>H. rhamnoidea</i> L. subsp. <i>sinensis</i> Rousi	阔倒卵形, 稍扁, 种脐端具不对称的凸起, 果皮与种皮易分离 Broadly obovate, slightly depressed, asymmetric convex at hilum, separation of endocarp and seed coat is very easily	棕褐色, 有光泽 Dark brown, shiny	$(3.81 \pm 0.37) \times (2.58 \pm 0.19) \times (1.94 \pm 0.33)$; 1.48 : 1	近平滑-细疣状 Nearly smooth-fine verrucose	II (3, 4)
云南沙棘 <i>H. rhamnoidea</i> L. subsp. <i>yunnanensis</i> Rousi	阔倒卵形, 较扁, 种脐具不对称的凸起, 果皮与种皮易分离 Broadly obovate, pre-depressed, asymmetric convex at hilum, separation of endocarp and seed coat is very easily	黄褐色, 有光泽 Tawny, shiny	$(3.64 \pm 0.17) \times (2.45 \pm 0.18) \times (1.45 \pm 0.09)$; 1.49 : 1	近平滑-细疣状 Nearly smooth-fine verrucose	II (5, 6)
中亚沙棘 <i>H. rhamnoidea</i> L. subsp. <i>turkestanica</i> Rousi	阔倒卵形, 具3棱, 种脐端具不对称的凸起, 果皮与种皮易分离 Broadly obovate, trigonus, asymmetric convex at hilum, separation of endocarp and seed coat is very easily	黄褐色, 有光泽 Tawny, shiny	$(3.46 \pm 0.16) \times (1.99 \pm 0.12) \times (1.50 \pm 0.15)$; 1.74 : 1	线纹-穴状 Lineate-foveate	II (7, 8)
卧龙沙棘 <i>H. rhamnoidea</i> L. subsp. <i>wolongensis</i> Y. S. Lian, K. Sun et X. L. Chen	倒卵形, 种脐端具不对称的双凸起, 果皮与种皮易分离 Obovate, asymmetric convex at hilum, separation of endocarp and seed coat is very easily	褐色, 有光泽 Brown, shiny	$(3.11 \pm 0.04) \times (1.58 \pm 0.14) \times (1.37 \pm 0.04)$; 1.97 : 1	近平滑-细疣状 Nearly smooth-fine verrucose	II (9, 10)

肋果沙棘 (*H. neurocarpa* S. W. Liu et T. N. He) (图版 I: 2)、密毛肋果沙棘 (*H. neurocarpa* subsp. *stellatopilosa* Lian et X. L. Chen) (图版 I: 4)。

(2) 线纹-穴状: 种子表面具较密集的凹穴和纵向脊状突起, 表面还密布有纵向平行或近于平行的细线状纹饰。属于此种类型的有棱果沙棘 (*H. goniocarpa* Lian, X. L. Chen et. K. Sun) (图版 I: 6)、柳叶沙棘 (*H. salicifolia* D. Don.) (图版 II: 2)、中亚沙棘 (*H. rhamnoides* L. subsp. *turkestanica* Rousi) (图版 II: 8)。

(3) 近平滑-细疣状: 种子表面近平滑或密被细小疣状突起。属于此种类型的有理塘沙棘 (*H. goniocarpa* subsp. *litangensis* Lian et X. L. Chen) (图版 I: 8)、江孜沙棘 (*H. gyantsensis* (Rousi) Lian) (图版 I: 12)、中国沙棘 (*H. rhamnoides* L. subsp. *sinensis* Rousi) (图版 II: 4)、云南沙棘 (*H. rhamnoides* L. subsp. *Yunnanensis* Rousi) (图版 II: 6)、卧龙沙棘 (*H. rhamnoides* L. subsp. *wolongensis* Y. S. Lian, K. Sun et X. L. Chen) (图版 II: 10)。

(4) 浅穴-疣状: 种子表面散布有浅穴和大小不均一的疣, 并且具有密集浅的细纹。属于此种类型的有西藏沙棘 (*H. tibetana* Schlechtend) (图版 I: 10)。

3 讨论

研究表明, 沙棘属植物种子特征及种皮微形态特征在种内具有相对的稳定性, 但在种间存在比较明显的差异, 因而具有一定的分类价值。沙棘属植物是青藏高原隆升过程中快速分化形成的一个类群, 廉永善等依据果皮和种皮结合紧密程度等将其分为两个组^[2,3], 本研究结果基本与其一致。但棱果沙棘和理塘沙棘的果皮和种皮较易分离, 与廉永善等的观察有差异, 不支持将其放在有皮组。同时, 棱果沙棘种子表皮纹饰具有从中国沙棘到肋果沙棘种子表皮纹饰的过渡性, 这种特征不支持廉永善等的棱果沙棘是通过中国沙棘边缘居群分化所形成的观点^[6], 支持张辉等^[8-10]棱果沙棘是在中国沙棘和肋果沙棘同域分布的地区通过这两个种间的自然杂

交起源的观点。

廉永善等依据形态、分布、同工酶和化学成分等将江孜沙棘独立为种^[2], 但本研究对江孜沙棘种皮微形态特征的观察表明, 江孜沙棘与 *H. rhamnoides* L. 的其他亚种, 如中国沙棘、云南沙棘和卧龙沙棘基本一致, 这与程凯等^[14]从分子系统学方面对其进行的研究结论基本一致。西藏沙棘 (*H. tibetana*) 是青藏高原和喜马拉雅高海拔地区分布最广的特有类群之一, 也是沙棘属最基部的类群^[17]。本研究观察表明, 西藏沙棘种子比较大, 种皮微形态特征与沙棘属其他种和亚种有较大差异, 依据 Corner^[18]的观点并结合分子系统学研究结果^[11,12,19], 进一步佐证了西藏沙棘可能为沙棘属最早分化的物种。

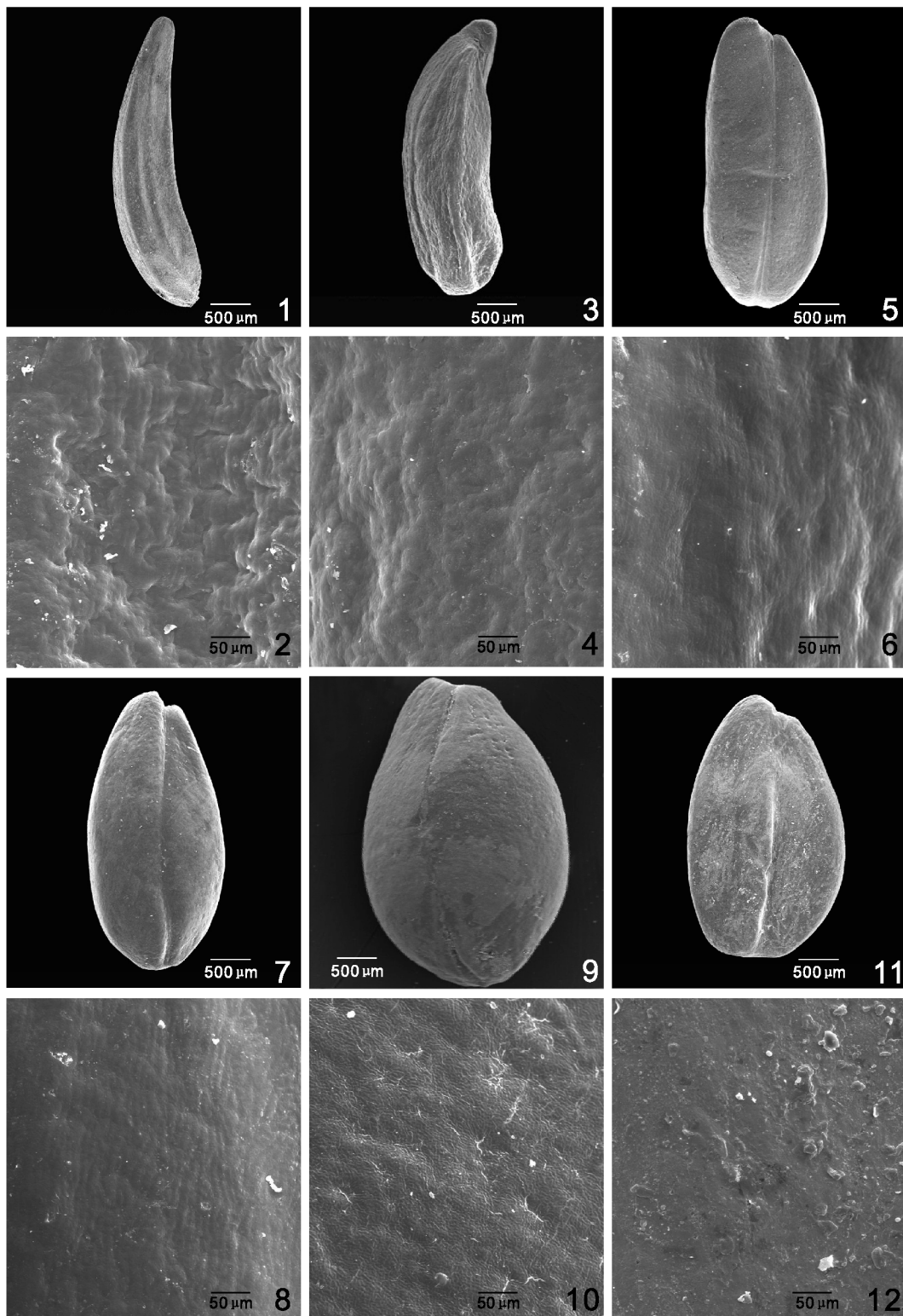
与果实等形态特征一样, 肋果沙棘种子微形态在沙棘属中较为特殊, 种子较大且弯曲, 种皮拟脑纹状的复杂纹饰, 形态上与其他种及亚种差异较大。依据 Corner 提出的种皮纹饰简单的为原始特征, 种皮纹饰复杂的为次生特征^[18]的观点, 肋果沙棘是作为开拓生境的先锋植物, 在长期适应青藏高原高寒严酷环境的过程中进化形成的比较进化的物种。

参考文献:

- [1] 陈纹, 孙坤, 张辉, 苏雪. 中国特有植物卧龙沙棘自然群体的 RAPD 分析[J]. 广西植物, 2007, 3: 152-155.
- [2] 廉永善. 沙棘属植物生物学和化学[M]. 兰州: 甘肃科学技术出版社, 2000.
- [3] 廉永善, 陈学林. 沙棘属植物的系统分类[J]. 沙棘, 1996, 3: 4-10.
- [4] 廉永善, 陈学林. 沙棘的种下类型研究[J]. 西北师范大学学报: 自然科学版, 1997, 33(1): 36-46.
- [5] 廉永善, 孙坤, 陈学林. 卧龙沙棘——沙棘属一新亚种[J]. 沙棘, 2003, 16: 28.
- [6] 廉永善, 陈学林, 刘艳铃, 马瑞君. 棱果沙棘物种形成的研究[J]. 西北师范大学学报: 自然科学版, 1997, 33(4): 42-51.
- [7] Sun K, Ma R J, Chen X L, et al. Hybrid origin of the diploid species *Hippophae goniocarpa* evidence from the internal transcribe spacers (ITS) of nuclear rDNA[J]. *Belgian J Bot*, 2003, 136: 91-96.

- [8] 张辉. 棱果沙棘的同倍体杂交起源——来自叶绿体和核基因组的证据[D]. 兰州: 西北师范大学, 2005: 48-52.
- [9] 杜玉娟, 王云瑾, 杨洁, 张辉, 孙坤. 中国沙棘 × 肋果沙棘自然杂交带的形态学分析[J]. 西北师范大学学报: 自然科学版, 2008, 44(3): 73-77.
- [10] 严容, 张辉, 苏雪, 陈纹, 温江波, 唐洁娟, 孙坤. 棱果沙棘及其亲本 cpDNA trnS-G 片段的序列变异分析[J]. 西北师范大学学报: 自然科学版, 2009, 45(1): 94-97.
- [11] Bartish I V, Jeppsson N, Banish G I, Lu R, Nybom H. Inter- and intraspecific genetic variation in *Hippophae* (Elaeagnaceae) investigated by RAPD markers[J]. *Plant Syst Evol*, 2000, 225: 81-101.
- [12] Bartish I V, Jeppsson N, Nybom H, Swenson U. Phylogeny of *Hippophae* (Elaeagnaceae) inferred from parsimony analysis of chloroplast DNA and morphology[J]. *Syst Botany*, 2002, 27: 41-54.
- [13] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志: 第52卷, 第2分册[M]. 北京: 科学出版社, 1983: 60-66.
- [14] 程凯, 孙坤, 温红艳, 张敏, 贾东瑞, 刘建全. 江孜沙棘和云南沙棘之间谱系分化和亲缘地理[J]. 植物生态学报, 2009, 33(1): 1-11.
- [15] 马骥, 李新荣, 张景光, 温玲. 我国种子微形态结构研究进展[J]. 浙江师范大学学报: 自然科学版, 2005, 28(2): 121-127.
- [16] 刘长江, 林祁, 贺建秀. 中国植物种子形态学研究方法和术语[J]. 西北植物学报, 2004, 24(1): 178-188.
- [17] 拉琼, 欧珠朗杰, 段双全. 西藏沙棘的花期、花形态及其花朵数量的初步研究[J]. 西藏大学学报: 自然科学版, 2009, 24(1): 21-23.
- [18] Corner E J H. The seeds of Dicotyledons [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1976.
- [19] 温江波, 孙坤, 晏民生, 虎瑞, 孙文赋. 青藏高原东缘西藏沙棘果实性状变异[J]. 植物研究, 2010, 30(2): 164-169.

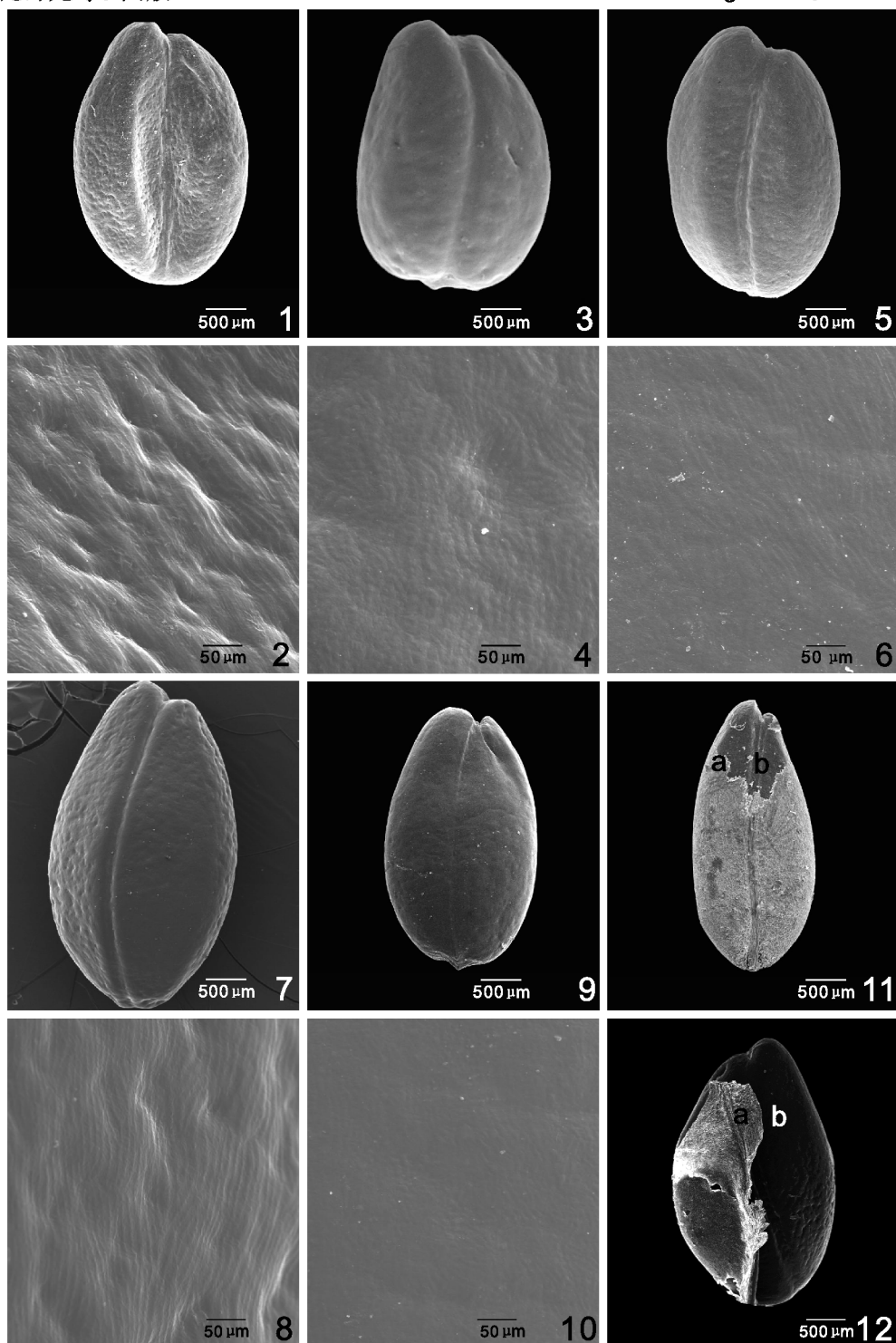
庞海龙等：图版 I

PANG Hai-Long *et al.* : Plate I

1,2. 肋果沙棘; 3,4. 密毛沙棘; 5,6. 棱果沙棘; 7,8. 理塘沙棘; 9,10. 西藏沙棘; 11,12. 江孜沙棘。

1,2. *H. neurocarpa* S. W. Liu et T. N. He; 3,4. *H. neurocarpa* subsp. *stellatopilosa* Lian et X. L. Chen; 5,6. *H. goniocarpa* Lian, X. L. Chen et K. Sun; 7,8. *H. goniocarpa* subsp. *litangonsia* Lian et X. L. Chen; 9,10. *H. thibetana* Schlechtend; 11,12. *H. gyantsensis* Rousi.

庞海龙等: 图版 II

PANG Hai-Long *et al.* : Plate II

1,2. 柳叶沙棘; 3,4. 中国沙棘; 5,6. 云南沙棘; 7,8. 中亚沙棘; 9,10. 卧龙沙棘; 11. 内果皮与种皮不易分离 (a. 内果皮, b. 种皮); 12. 内果皮与种皮易分离 (a. 内果皮, b. 种皮)。
 1,2. *H. salicifolia* D. Don.; 3,4. *H. rhamnoides* L. subsp. *sinensis* Rousi; 5,6. *H. rhamnoides* L. subsp. *yunnanensis* Rousi; 7,8. *H. rhamnoides* L. subsp. *turkestanica* Rousi; 9,10. *H. rhamnoides* L. subsp. *wolongensis* Y. S. Lian, K. Sun et X. L. Chen; 11. Endocarp et seed coat are difficult to separate (a. Endocarp, b. Seed coat); 12. Endocarp et seed coat are segregative (a. Endocarp, b. Seed coat).