

土壤盐分、预湿处理对 *Artemisia monosperma* (菊科) 种子传播和萌发的影响

黄振英¹, Yitzchak GUTTERMAN², 胡正海³, 张新时¹

(1. 中国科学院植物研究所 植被数量生态学开放研究实验室 北京 100093; 2. Ben-Gurion University of the Negev, Jacob Blaustein Institute for Desert Research and Department of Life Sciences, Sede Boker Campus 84990, Israel, 3. 西北大学 植物研究所 西安 710069)

摘要: *Artemisia monosperma* 是分布于西奈半岛以及以色列地中海沿岸许多活动沙丘及固定沙丘上的建群种植物。在固定沙丘上,雨后的蓝细菌结皮上能产生径流水, *A. monosperma* 的种子在径流水上漂浮并被传播到低洼处或土壤缝隙中。实验表明,有一半的种子在蒸馏水上漂浮 3d,而在各种浓度的盐溶液上则能漂浮更长时间。低浓度的盐溶液对种子的萌发无影响而高浓度的盐分抑制种子的萌发。 NO_3^- 可能是影响种子在沙质蓝细菌结皮上萌发的因素,低浓度的 NO_3^- 促进种子萌发而高浓度则抑制。预湿处理的实验表明,在自然生境中,暴露在地表或埋在浅表层的种子经受每晚的露水以及小量雨水的反复湿润,其萌发力有可能通过强化作用而提高。

关键词: *Artemisia monosperma*; 土壤盐分; 预湿处理; 种子传播和萌发; 强化作用

Influences of soil salinity and pre-hydration on seed dispersal and germination of *Artemisia monosperma* (Asteraceae)

HUANG Zhen-Ying¹, Yitzchak GUTTERMAN², HU Zheng-Hai³, ZHANG Xin-Shi¹ (1. Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences Beijing 100093, China; 2. Ben-Gurion University of the Negev, Jacob Blaustein Institute for Desert Research and Department of Life Sciences, Sede Boker Campus 84990, Israel; 3. Institute of Botany, Northwest University, Xi'an 710069, China)

Abstract: *Artemisia monosperma* is a dominant desert small shrub occurring in active sand dunes and stabilized sand fields. A cyanobacterial crust develops on stabilized sand and, as a result, runoff water may occur after rains. The mucilaginous seeds may float on the runoff water and disperse into depressions or cracks. In these experiments, almost half of the seeds remained afloat on distilled water for 3 days and on different concentrations of salt solutions, more seeds remained afloat for longer. Lower concentrations of salt do not influence seed germination while high concentrations have the inhibition effect. NO_3^- may influence seed germination on cyanobacterial sand crust, low concentrations of NO_3^- accelerate while high concentrations inhibit germination. It was indicated from the pre-hydration experiment that in natural habitats seeds located on or near the sand surface may be exposed to repeated wetting by dew or amounts of water smaller than cause germination. The germinability of such seeds may be raised by the priming effect.

Key words: *Artemisia monosperma*; soil salinity; pre-hydration; seed dispersal and germination; priming effect

文章编号: 1000-0933(2001)04-0676-05 中图分类号: Q945.1 文献标识码: A

A. monosperma (Asteraceae) 是 Saharo-Arabian 植物地理分布区中许多沙质荒漠上分布的多年生植

基金项目: 国家自然科学基金重大项目 (39893360, 39393000), 国家自然科学基金 (30000021), 教育部留学回国人员科研启动基金, 中国科学院留学经费择优支持回国工作基金, 中国科学院王宽诚博士后工作奖励基金资助项目

收稿日期: 2000-08-07, 修订日期: 2000-12-10

作者简介: 黄振英 (1970~), 男, 新疆乌鲁木齐人, 博士, 副研究员。主要从事荒漠植物对环境适应性机制的研究。

物。它是 Negev 荒漠北部和南部许多活动沙丘及固定沙丘上的优势种植物之一。它能够在频繁地遭到沙埋及暴露的情况下生存,甚至能够在整个植物被沙埋住后或者整个根系都暴露在地面上或者整个植物都被风刮得拧在一起的情况下生存^[1~5]。其根由于具有很厚的木栓层保护,因而能够在受暴晒及风蚀的情况下,仍能供给植物体水分及营养^[6]。*A. monosperma* 是植被遭受破坏后,出现的固沙先锋植物之一。它也出现在流动沙丘上,这种生境是最严酷的,因为在很短的时间内,植物体及种子可能被埋在沙层深处,或者被暴露在地面上^[4,5,7],即使在一场大雨后,地面上的沙层可能很快变干,并且被风移走。*A. monosperma* 的种子在 11~2 月份间成熟,成熟后的瘦果在冬天被风传播,遇水时通过粘液层粘附在地面上,依赖此种方式进行繁殖。

A. monosperma 的种子对光很敏感,而且这些种子需要 2~20mm 的沙层覆盖以保持必要的湿度来维持萌发过程。但是,种子被埋越深,其萌发率越低^[8]。土壤湿度也调节种子的萌发的速度。种子在沙质蓝细菌结皮上的萌发率比在沙上的低^[8]。研究发现,各种浓度的土壤盐溶液能增加一些粘液种子的漂浮时间,如白沙蒿^[9],油蒿^[10],*Anastatica hierochuntica*(十字花科),*Plantago coronopus*(车前科)^[11,12]。

本文的研究目的是理解不同浓度盐溶液对 *A. monosperma* 种子的漂浮时间、萌发力以及预湿处理对种子活力的影响。

1 材料与方法

A. monosperma 的成熟种子采集于 Negev 沙漠半固定半流动沙 Ramat Havav 地区的(北纬 31°01', 东经 34°50')附近的 *A. monosperma* 自然群落中成熟干燥的果序上。

种子的萌发实验以每组 50 粒,4 个重复。种子置于直径为 50mm 培养皿中培养,所用滤纸为 Whatman 1 号滤纸,萌发过程中每 24h 检测 1 次,并将已萌发的幼苗移走,或者根据具体实验要求在不同时间内进行检测其萌发差异程度,并通过 One-Way ANOVA 在 95% 水平上,通过 PLSD 和 Scheffe 检验(**)或者 Fisher PLSD 检验(*)^[13],萌发实验的结果以百分率±标准误差表达。

1.1 漂浮与萌发实验

对种子在不同盐溶液上的漂浮时间及萌发率进行比较。盐溶液及其浓度为 50, 5, 0.5mM NaCl、Na₂CO₃、KCl 及 K₂CO₃; 10, 1, 0.5mM 的 CaCl₂、MgCl₂ 及 KNO₃ 溶液。同时,将蒸馏水上漂浮及萌发的种子作为对照实验。实验期间的室温为 15~20℃,液面光强为 100μE/M S。

1.2 不同浓度 KNO₃ 溶液对种子萌发的影响

将种子在 0~50 mM KNO₃ 溶液中的萌发进行比较观测,实验是在 1%琼脂为培养基的培养皿中进行,并以种子在蒸馏水中的萌发作为对照。将在每种溶液梯度下萌发出 50 个苗的根的长度与在蒸馏水中苗的根的长度进行比较测量。

1.3 预湿处理对种子萌发力的影响

将 *A. monosperma* 的种子进行如下处理:每天早上 8:00 时将种子在实验室条件下用蒸馏水浸润吸涨,到中午 12:00 点用吹风机将之干燥。此过程重复 60d。60d 后,将种子在 15℃(萌发的适宜温度)下进行萌发,萌发实验在恒定光照或在暗中进行。用未作处理的种子萌发作为对照。

2 观察结果

2.1 漂浮与萌发实验

2.1.1 漂浮作用 通过 3d 的漂浮,在蒸馏水及各种低浓度盐溶液上的漂浮数目迅速降至 50%左右(图 1)。在 H₂O, 0.5 mM NaCl, Na₂CO₃, KCl, K₂CO₃ 上漂浮的种子大约 25%在 24h 内下沉,但 7d 后,仍有 50%的种子漂浮,0.5 mM CaCl₂ 溶液上仍漂浮的数目最多。但在高盐浓度溶液上,3d 后几乎所有种子仍旧漂浮。因此,3d 后,在 NaCl, KCl, Na₂CO₃, K₂CO₃ (50, 5 mM), CaCl₂ (10, 1, 0.5 mM), MgCl₂ (10, 1 mM), KNO₃ (10, 1 mM) 上漂浮的种子数目与对照相比,其差异显著(图 1)。大约 50%的种子 7d 后仍在蒸馏水上漂浮,而在 5mM NaCl, Na₂CO₃, KCl, K₂CO₃, 10 mM CaCl₂, MgCl₂ 和 1 mM KNO₃ 上漂浮的种子介于中间水平。万方数据

2.1.2 萌发实验 在漂浮 16h 后,一些下沉的及一些漂浮的种子开始萌发。72h 后,在蒸馏水中萌发的种

子数目与在盐溶液上萌发的数目相似。其中,在 0.5 mM NaCl,KCl,K₂CO₃,KNO₃ 上萌发的种子数目则很少(图 2)。一些从漂浮的种子中萌发出的幼苗下沉至瓶底,但其果皮仍漂浮在液面上。7d 后,50 mM NaCl 和 KCl,10 mM CaCl₂ 及 MgCl₂ 上漂浮的种子的萌发(74%±3.8%;70%±1.1%,75.5%±2.5%)仍较蒸馏水中少(8.3%±3.8%),而在 50 mM Na₂CO₃(9.2%±1.9%)和 K₂CO₃(31.2%±1.0%)上漂浮的种子的萌发率则很低。在高盐浓度溶液中萌发的种子,其幼苗畸形,发育停滞。而在其它浓度下的种子的萌发率与在蒸馏水上的相似。

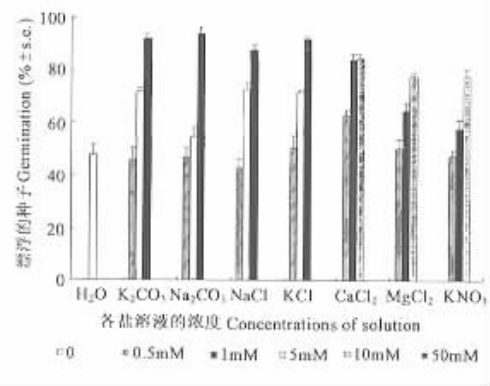


图 1 3d 后仍漂浮在不同浓度的各种盐溶液上的 *A. monosperma* 种子萌发率(%±s.e.)

Fig. 1 Percentage (%±s.e.) of *A. monosperma* seeds that remained floating 3 days after being placed on distilled water and various salt solutions at different concentrations

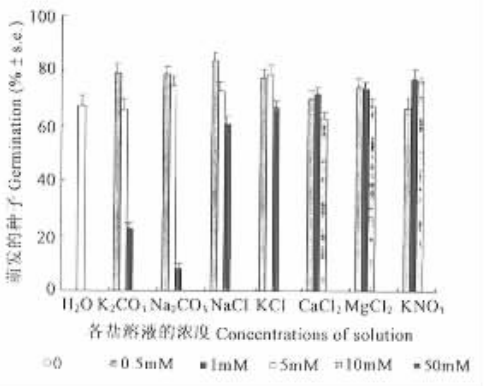


图 2 3d 后在不同浓度的各种盐溶液上萌发的 *A. monosperma* 的种子百分率(%±s.e.)

Fig. 2 Percentage (%±s.e.) of *A. monosperma* seeds that germinated 3 days after being placed on distilled water and various salt solutions at different concentrations

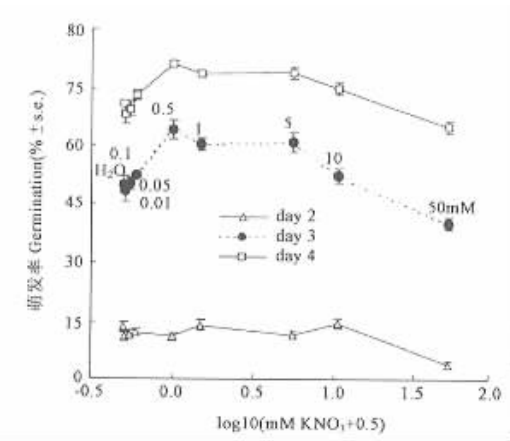


图 3 *A. monosperma* 种子在 15℃和光照培养下,在不同浓度 KNO₃ 溶液中的萌发率(%±s.e.)

Fig. 3 Germination (%±s.e.) of *A. monosperma* seeds in different concentrations of KNO₃ at 15℃ in light

2.2 不同浓度 KNO₃ 溶液对种子萌发的影响

通过 3d 和 4d 的培养,与对照相比,0.5 mM ($P=0.01$, $P=0.005$),1 mM ($P=0.005$, $P=0.003$),5 mM ($P=0.01$, $P=0.01$)的 KNO₃ 明显促进种子萌发。然而,50 mM KNO₃ 在 2d 和 3d 培养后,则明显抑制种子的萌发 ($P=0.001$, $P=0.02$)(图 3)。

低浓度(0.5 mM)KNO₃ 中萌发出的幼苗根最长,达 8.8 ± 0.4 mm,对照根的长度为 7.1 ± 0.3 mm;而高浓度盐溶液中萌发出的幼苗根的长度受到抑制,只有 3.6 ± 0.1 mm。

2.3 预湿处理对种子萌发力的影响

培养 3d 后,种子的萌发率如图 4 所示。处理后的种子的萌发率很高,并且与对照相比,差异是非常显著的($P=0.0001$)。这说明种子经过反复的湿润、干燥后,能够整齐地、迅速地萌发。

3 讨论

A. monosperma 种子在沙土中的萌发受到光照、温度、土壤湿度、土壤结皮等综合因素的调节。“光敏感的

累积效应”是 *A. monosperma* 种子对沙质环境的生态适应^[8]。*A. monosperma* 的种子(瘦果)表皮具有粘液层,粘液层遇水吸涨并粘附于地面上,一方面对种子的萌发具有促进作用,另一方面,又可防止蚂蚁的采食,对种子库的保存具有重要意义^[14]。

在 *A. monosperma* 作为优势种群落的许多生境中,5%~22%的沙粒是 CaCO_3 ^[15]。在一些生境中,沙中包含有 0.2~1.5 mM Na^+ , 0.2~0.7 mM K^+ , 1.7~4.0 mM Ca^{2+} 以及 0.6~1.4 mM Mg^{2+} ^[16]。

Al^{3+} 和 Fe^{2+} 曾在蓝细菌沙质结皮处发现^[17]。通过 *A. monosperma* 种子在 7 中盐溶液上的漂浮实验发现,在高浓度溶液上的漂浮要比在水或低浓度溶液上的漂浮时间长。除此之外, *A. monosperma* 种子(瘦果)上层的粘液物质与 *Plantago coronopus*^[11] 相比,其吸水过程很慢,甚至当整个种子都吸收水分后,一些种子还能长时间的漂浮。在所有测试的溶液中, *A. monosperma* 的粘液层吸水膨胀到不同的厚度,这与其所漂浮的溶液浓度有关。而在 *Blepharis* spp 中则不是这种情况, Ca^{2+} 降低而 Na^+ 则增加粘液层的厚度^[18,19]。

测定 *A. monosperma* 种子在盐溶液上的萌发情况后发现,高浓度的溶液抑制萌发,而低浓度的溶液,在自然环境的范围内,不抑制种子的萌发,甚至促进种子的萌发。同时,高浓度的盐溶液对幼苗的发育也起抑制作用。

NO_3^- 在合适的浓度下,能促进种子萌发。这种情况在其它光敏感种子中也有发现^[20]。在固定沙丘上,能形成蓝细菌结皮,结皮上的生活有机体及一些蓝细菌有固氮作用。此外, NO_3^- 也能够从气生灰尘,径流水,以及 Negev 荒漠的大量蜗牛粪便中得到^[21,22]。实验表明,低浓度(0.1, 1, 5mM)的 KNO_3 促进种子萌发,而高浓度(50 mM)则抑制种子萌发。在 Negev 荒漠的自然生境中, NO_3^- 浓度大约为 0.5mM^[23]。因此, NO_3^- 可能是调节种子在蓝细菌结皮上萌发的因素之一。

在地中海沿岸的沙地上,盐分成为限制 *A. monosperma* 种子萌发及植物生长发育的重要因素之一。高盐分的土壤抑制了种子的萌发。离开海岸越远,其土壤的含盐量越少,种子越易萌发。另外,作为种子萌发抑制因素的高盐分,也是雨水的“雨水量器(Rain gauge)”。只有在雨水达到一定量时,充分稀释了土壤盐分后,才能促使种子的萌发^[19,24]。

在荒漠环境中,许多植物种子如 *Artemisia sieberi* 具有在许多年中的一次性大量萌发的现象^[19]。这种现象可能是由露水或少量雨水的作用造成的,或者是由于干旱季节中积累在地表的盐分对种子的活化作用而造成的。而在 *A. monosperma* 的自然生境中,也观察到了此现象的发生。

A. monosperma 的种子为光敏感种子^[8]。这种种子在吸涨阶段对光敏感的特性对在沙漠条件下的生存来说,是非常重要的,它在雨水非常不确定的沙漠条件下对种子的萌发具有调节作用,从而确保种子在合适的条件下萌发与苗的建成。通过对 *A. monosperma* 的种子在光下反复吸涨、干燥的实验表明,种子中的光敏素,已从红光吸收型(Pr)转变为远红光吸收型(Pfr)。其种子在一次较长时间的培养中能迅速地、整齐地大量萌发,并且在暗中也大量萌发。从而表明,通过反复的吸涨和干燥,其种子对光的敏感性越来越高,并且这种光敏感性有“累积效应”。在自然生境中,暴露在地表或埋在浅表层的种子与那些遮掩在灌木下的种子相比,有万数据力。前者经受每晚的露水以及小量雨水的反复湿润,有可能使种子强化(Priming effect),包括与萌发有关的一些生理生化活动被启动、某些酶的活性提高以及种子的呼吸强度增加,为萌发

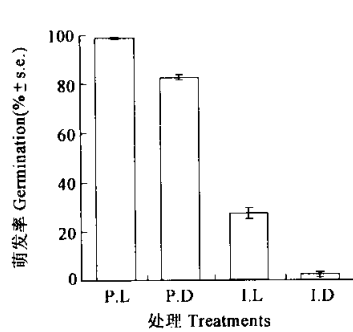


图4 *A. monosperma* 经过预湿处理的种子在 15℃ 的光照及暗培养下 3d 后的萌发率(符号意义: P. L. 预湿处理的种子在光照下的萌发, P. D. 预湿处理的种子在暗中的萌发, I. L. 未处理的种子在光照下的萌发, I. D. 未处理的种子在暗中的萌发)

Fig. 4 Percentages of pre-hydrated seeds of *A. monosperma* that was germinated in constant light and dark at 15℃ after 3 days of wetting (Symbol stands for: P. L. pre-hydrated seeds germinate in light, P. D. pre-hydrated seeds germinate in dark, I. L. intact seeds germinate in light, I. D. intact seeds germinate in dark)

准备好了物质和能源条件,在一场较大的降水之后,种子便能整齐萌发。另外,预湿处理还可能避免因种子快速吸胀而引起的细胞膜损伤和细胞器结构的破坏,对细胞的 DNA 进行修补(DNA repair),而使其种子萌发能力有所提高^[25,26]。预湿处理引起的 *A. monosperma* 种子萌发中具体生理生化机制的改变,还需在今后的工作中作更深入的探讨。

参考文献

- [1] Eig A. The vegetation of the light soil belt of the coastal plain of Palestine. *Palestine J Bot.*, 1939, **1**: 255~308.
- [2] Eig A. Synopsis of the phytosociological units of Palestine. *Palestine J Bot.*, 1946, **3**:183~246.
- [3] Zohary M, Fahn A. Ecological studies on east Mediterranean dune plants. *Bulletin Res Council Isr.*, 1951, **3**:38~53.
- [4] Zohary M. Plant life of Palestine. New York: Ronald, 1962.
- [5] Danin A. Desert Vegetation of Israel and Sinai. Jerusalem: Cana Publishing House, 1983.
- [6] Fahn A, Cutler D. Xerophytes. Borntraeger: Berlin, 1992.
- [7] Danin A. Plants of desert dunes. Adaptations of desert organisms. Springer-verlag: Berlin, Heidelberg, New York. 1996.
- [8] Huang Z, Gutterman Y. *Artemisia monosperma* achene germination in sand: effects of sand depth, sand/water content, cyanobacterial sand crust and temperature. *J Arid Environ.*, 1998, **38**(1):27~43.
- [9] Huang Z, Gutterman Y. Influences of Environments factors on achene germination of *Artemisia sphaerocephala*, a dominant semi-shrub occurring in the sandy desert areas of Northwest China. *South Afr J Bot.*, 1999, **65**:187~196.
- [10] Huang Z, Gutterman Y. Comparison of germination strategies of *Artemisia ordosica* with its two congeners from deserts of China and Israel. *Acta Bot Sin.*, 2000, **42**(1): 71~80.
- [11] Gutterman Y, Shem-Tov S. Structure and function of the mucilaginous seed coats of *Plantago coronopus* inhabiting the Negev Desert of Israel. *Isr J Plant Sci.*, 1996, **44**:125~134.
- [12] Gutterman Y, Shem-Tov S. Mucilaginous seed coat structure of *Carrichtera annua* and *Anastatica hierochintica* from the Negev Desert highlands of Israel, and its adhesion to the soil crust. *J Arid Environ.*, 1997, **35**:697~707.
- [13] Sokal R R, Rohlf E J. Biometry (3rd Edn.). San Francisco, CA. : Freeman, 1995.
- [14] Huang Z, Hu Z, Gutterman Y. Structure and Function of Mucilaginous Achenes of *Artemisia monosperma* Inhabiting the Negev Desert of Israel, *Isr J Plant Sci.*
- [15] Danin A, Yaalon D H. Silt plus clay sedimentation and decalcification during plant succession in sands of the Mediterranean coastal plant of Israel. *Isr J Earth Sci.*, 1982, **31**: 101~109.
- [16] Aloni E. Development of some of the plant communities of Israel: from a denuded area and upon to the prevailing climax stages. Tel Aviv: Tel Aviv University Press, 1996.
- [17] Danin A, Bar-Or Y, Dor I, *et al.* The role of cyanobacteria in stabilization of sand dunes in Southern Israel. *Ecologia Medit.*, 1989, **15**:55~64.
- [18] Witztum A, Gutterman Y, Evenari M. Integumentary mucilage as an oxygen barrier during germination of *Blepharis persica* (Burm.) Kuntze. *Bot Gaz.*, 1969, **130**:238~241.
- [19] Gutterman Y. Seed germination in desert plants. Adaptations of desert organisms. Springer, Berlin Heidelberg, New York, 1993.
- [20] Hilhorst H W M, Karssen C M. The role of light and nitrate in seed germination. In: Taylorson R B ed. Recent Advances in the Development and Germination of Seeds. New York: Plenum, 1989, 191~205.
- [21] Jones C G, Shachak M. Fertilization of desert soil by rock-eating snails. *Nature*, 1990, **346**: 839~841.
- [22] Zaady E, Groffman P M, Shachak M. Release and consumption of nitrogen by snail feces in Negev Desert soils. *Bio Fertilizer Soils.*, 1996, **23**: 399~404.
- [23] Zaady E, Groffman P M, Shachak M. Litter as a regulator of N and C dynamics in macrophytic patches in Negev Desert soils. *Soil Bio Biochem.*, 1996, **28**: 39~46.
- [24] Gutterman Y. Strategies of seed dispersal and germination in plants inhabiting deserts. *Bot Rev.*, 1994, **60**: 373~425.
- [25] Heydecker W, Higgins J, Gulliver R L. Accelerated germination by osmotic seed treatment. *Nature*, 1973, **246**: 42.
- [26] Osborne D J, Sharon R and Ben-Ishai R. DNA integrity and repair. *Isr J Bot.*, 1980/81, **29**: 259~272