

浑善达克沙地冰草种子萌发、出苗和幼苗生长对土壤水分的反应

朱选伟, 黄振英, 张淑敏, 董 鸣*

(中国科学院植物研究所植被数量生态学重点实验室, 北京 100093)

摘要:研究了浑善达克沙地 4~10 月份土壤含水量变动情况和冰草种子萌发、出苗和幼苗生长对土壤含水量的响应。结果表明, 4 月下旬至 5 月上中旬的土壤含水量对冰草种子萌发、出苗和定居极为关键。控制条件下, 冰草种子萌发和出苗的最适土壤含水量范围是 12%~20%, 幼苗生长的最适土壤含水量是 12%。当土壤含水量低于 3%, 冰草种子不能萌发, 土壤含水量低于 6% 时, 幼苗不能出土并定居。当土壤含水量达到 16% 时, 冰草幼苗生物量有所下降。在 6%~8% 的土壤含水量条件下, 植株将更多的生物量投资于根的生长。

关键词:冰草; 浑善达克沙地; 种子萌发; 出苗; 幼苗生长; 土壤含水量

The responses of seed germination, seedling emergence and seedling growth in *Agropyron cristatum* to sand water content in Otindag Sandland, China

ZHU Xuan-Wei, HUANG Zhen-Ying, ZHANG Shu-Min, DONG Ming* (Key Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(2): 364~370.

Abstract: *Agropyron cristatum* (L.) Gaertn is a dominant perennial grass in Otindag Sandland, China. The survival and distribution of *A. cristatum* mainly depends on the mechanisms ensuring germination and seedling development at the right time and in a suitable place. We investigated the sand water content from April to October in Otindag Sandland and the responses of seed germination, seedling emergence and seedling growth in *A. cristatum* to sand water content (1, 2, 3, 4, 6, 8, 12, 16 and 20%). Results showed that the sand water content from the last ten-day of April to the first twenty-day of May was critical to seed germination, seedling emergence and seedling settlement in *A. cristatum*. The optimal sand water content for seed germination and seedling emergence in *A. cristatum* was 12 to 20%. The optimal sand water content for *A. cristatum*'s seedling development was 12%. When sand water content was under 3%, seed could not germinate; when sand water content was under 6%, seedling could not emerge and settle. When sand water was 16 and 20%, biomass decreased a little. At 6 to 8%, seedling allocated more biomass to root.

Key words: *Agropyron cristatum*; Otindag Sandland; seed germination; seedling emergence; seedling development; sand water content

文章编号: 1000-0933(2005)02-0364-07 中图分类号: Q945, Q948 文献标识码: A

在干旱半干旱区, 土壤水分对植物物种的分布格局起重要作用^[1~3]。这是因为, 干旱环境中的植物在其生活周期中, 种子对极端环境的忍耐能力最大, 而幼苗的忍耐能力则最小^[2~6]。同时, 在干旱半干旱环境中, 例如沙地环境, 降雨量小, 并且常常是不可预测的, 因此, 植物能在沙地环境条件下生存, 与其特殊的种子传播和萌发机制密切相关。这种机制保证种子在合适的时间和地点萌发和幼苗生长^[2,7]。沙地环境条件下, 水分(尤其是土壤水分)是植物种子萌发和生长的主要制约因子。植物探测和在合适的土壤含水量条件下萌发能力的进化是种子预测性萌发策略(Predictive germination strategy)的组成部分。种子预测性萌发策

基金项目: 中国科学院知识创新重大资助项目(KSCX1-08-02); 国家自然科学基金资助项目(30330130)

收稿日期: 2003-12-16; 修订日期: 2004-08-26

作者简介: 朱选伟(1974~), 男, 河南省原阳县人, 博士, 主要从事克隆生态学和恢复生态学研究。

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: dongming@ns.ibcas.ac.cn

Foundation item: CAS Grants (No. KSCX1-08-02) and National Natural Science Foundation of China (No. 30330130)

Received date: 2003-12-16; Accepted date: 2004-08-26

Biography: ZHU Xuan-Wei, Ph. D., mainly engaged in clonal ecology and restoration ecology

略可以增加某些植物种定居成功率,降低种子和幼苗的死亡率^[8,9]。

为了适应干旱胁迫,干旱半干旱环境区的植物一般具备以下几种特征:营养器官形成了旱生结构^[7,10];在水势低于细胞失水点时仍保持活力^[11];快速的根系生长从而利用在空间和时间上都有限的水资源^[2,12~15];和较高的根冠比^[16]。

浑善达克沙地(俗称小腾格里沙地)是我国北方荒漠化较为严重的地区之一,固定半固定沙丘与丘间低地(或湖盆)有规律的交错结合,是当地主要的地表结构特征。每年的早春和晚秋,在当地盛行风的作用之下,流动沙丘迅速扩展并在低湿滩地边缘形成新的风沙沉积区。这种不可预测的风沙沉积在低湿滩地内形成大小不等的集沙斑块。由于不合理的人类活动,如过牧和滥垦土地,浑善达克沙地沙化日趋严重,植被稀疏。乔木主要有榆树(*Ulmus pumila*),灌木主要有小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla*)、羊柴(*Hedysarum laeve*)、叉分蓼(*Polygonum divaricatum*);草本植物主要有星毛委陵菜(*Potentilla acaulis*)、糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)、寸草苔(*Carex duriuscula*)、冰草(*Agropyron cristatum*)和无芒雀麦(*Bromus inermis*)^[6]。

冰草常常在风沙沉积地方,如,干草地、低矮的固定沙丘以及移动半移动沙丘和低湿滩地的交错区,形成优势群落。冰草根系发达,能够通过克隆生长形成地下根状茎,快速地占据风沙沉积的生境,这使得它在当地成为一种重要的固沙植物。同时,冰草又是当地的一种优良饲草。

冰草能够在浑善达克沙地形成优势群落,是冰草在长期的自然选择过程中,适应沙地环境的结果。推测这种适应与冰草种子萌发和幼苗生长对当地季节性土壤含水量变化的响应密切相关。冰草种子的萌发机制保证了其在合适的地点和时间萌发出土,从而决定了冰草在当地的分布格局。研究冰草种子萌发、幼苗出土和定居对当地土壤含水量的适应机制,不但具有理论意义,而且能够为当地的生态系统恢复和畜牧业生产提供科学依据。但是,在大量的有关冰草的研究报道当中,并没有找到能够详细阐明冰草萌发机制的研究^[17~19]。通过调查浑善达克沙地冰草生长时期(4~10月份)内的沙地表层(0~10cm)土壤含水量变化,结合野外和室内对冰草种子在不同土壤含水量条件下的萌发、出苗和幼苗生长特征的研究,试图理解其适应沙地土壤水分环境的萌发和生长机制。

1 材料与方法

1.1 物种、研究地气候及种子采集

冰草(*Agropyron cristatum* (L.) Gaertn)(禾本科),是在浑善达克沙地占优势的多年生根茎型草本植物^[20]。每年4月中旬开始萌发。花果期7~9月份,颖果(以下简称种子),千粒重2g左右^[20,21]。

根据内蒙古正蓝旗气象局提供的气象资料,浑善达克沙地年最高和最低月平均气温分别出现在7月份和1月份,年最高和最低月平均降雨量也分别出现在7月份和1月份(图1a,b)。该地年平均温度1.6℃,极端最低温度-40℃,≥10℃年积温为2000℃,年降雨量367.1mm,多西风 and 西北风,平均风速4~5m/s,全年≥8级大风日数60~80d,冬、春季风强而多,4~5月份风速大,高可达12级。

2002年9月下旬,在浑善达克沙地中部采集野生的冰草种子,自然晾干。在实验开始之前,单粒分拣,挑选饱满的种子用于实验。

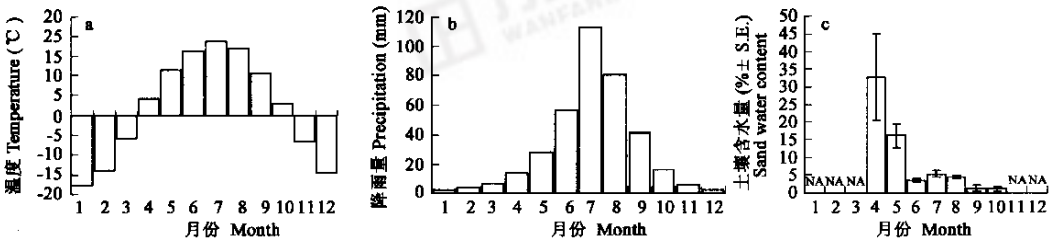


图1 浑善达克沙地各月温度、降水和土壤含水量月平均值

Fig.1 Mean temperature,precipitation and sand water content per month in Qindag Sandland

a 1960~2002年43a各月平均温度 1960~2002 mean temperature each month,n=43;b 1960~2002年43a各月平均降雨量 1960~2002 mean precipitation each month,n=43;c 2002年4~10月平均土壤含水量 Mean sand water content per month from April to October in 2002;气候资料引自正蓝旗气象局 Weather data was from the Weather Bureau of Zhenglan County; NI: 没有调查 Not investigated

1.2 实验1 浑善达克沙地的土壤含水量和冰草的幼苗存活

2002年万月初,在浑善达克沙地腹地(42°53'~42°58'N, 116°01'~116°08'E)的低湿滩地,固定沙丘,半固定沙丘和流动沙丘区域随机选点(20个点),测定土壤表层(0~10cm)的土壤含水量。每个月调查3次,分别为每月的1、11、21号。采用称重法测

定土壤含水量。

在土壤含水量调查选定的每一个实验地点附近的 $0.5 \times 0.5 \text{ m}^2$ 的范围之内,播种冰草种子 50 粒。播种深度 4 cm。4 月 1 日播种。播种后每天观测记录出苗情况。8 月中旬收获地上部生物量,带回实验室在烘箱内(75°C , 24 h)烘干称重。

1.3 实验 2 种子在不同土壤含水量条件下的萌发

本实验在浑善达克沙地生态研究站内的种子萌发培养箱内进行。2003 年 4 月 1 日,将冰草种子置于直径 5 cm 的培养皿底部,再覆盖 50 g 洗净的干沙,沙层厚度约 1 cm。随后,分别加入 0.5、1.0、1.5、2.0、3.0、4.0、6.0、8.0 g 和 10.0 g 蒸馏水。此时,土壤含水量分别为 1%、2%、3%、4%、6%、8%、12%、16% 和 20%。将培养皿放置于培养箱内的透明框架上,以保证培养皿底端的种子能够暴露在光下。沙层表面光强为 $100 \mu\text{E}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。日/夜变换光照和温度(光照 10 h, 25°C , 黑暗, 14 h, 10°C)。实验样品每天称重,补充因蒸发而丧失的水分,使土壤含水量保持恒定。种子萌发情况每 24 h 检测 1 次。30 d 后,结束观测。

1.4 实验 3 在不同土壤含水量条件下的出苗

本实验在浑善达克沙地生态研究站内的温室大棚内进行。2003 年 6 月 1 日,实验用沙自然干燥后过筛,测定基础含水量(0.5%)。在直径 12 cm,高度 12 cm 的黑色塑料钵内,盛入重 320.0 g,深 9 cm 的沙基质。在沙基质表面均匀放置 30 粒冰草种子,然后覆盖 20.0 g 沙。分别加入 3.4、6.8、10.2、13.6、20.4、27.2、40.8、54.4 和 68.0 g 自来水,使土壤含水量分别达到 1%、2%、3%、4%、6%、8%、12%、16% 和 20%。将塑料钵放置于温室大棚内。根据温室大棚内的温度计的记录结果显示,大棚白天温度保持在 25°C 左右(13~14 h),晚上温度 10°C 左右(10 h)。每天称重种有实验植物的塑料钵,补充因蒸发而丧失的水分,使土壤含水量保持恒定。出苗数每 24 h 记录 1 次。

20 d 后,小心地把塑料钵内的沙和幼苗倒在孔径为 1 mm 的筛子上过筛。分别记录出土幼苗、萌发但未出苗种子、未萌发种子的数量。将未萌发的种子放在放有双层滤纸的培养皿内,加入蒸馏水,然后,放进温度为 $10/25^\circ\text{C}$ (10 h/14 h),光照为 $100 \mu\text{E}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的培养箱内培养。如果萌发,计为有活力种子。

1.5 实验 4 幼苗在不同土壤含水量下的生长量及特征

本实验在浑善达克沙地生态研究站内的温室大棚内进行。2003 年 6 月 1 日,把胚根刚突破种皮的冰草幼苗种植到事先盛入 320.0 g 沙基质的黑色塑料钵内(12 株/钵)。然后,再覆盖 20.0 g 沙。计算 1%、2%、3%、4%、6%、8%、12%、16% 和 20% 水分处理所需要的水量,分别为 1.7、5.1、8.5、11.9、18.7、25.5、39.1、52.7 g 和 66.3 g。分别向各个处理加水。实验中所用沙和水与实验 3 中的相同。

每天称重种有实验植物的塑料钵,补充因蒸发而丧失的水分,使土壤含水量保持恒定。出苗情况每 24 h 检测 1 次,记录出苗数和株高。20 d 后,生根和地上部收获,放在烘箱内(75°C , 24 h)烘干,用万分之一天平称重。

1.6 数据分析

种子萌发速度用下式表示:

$$Gi = \Sigma G/t$$

式中, Gi 为萌发指数, G 为以 2 d 为时间间隔的萌发率, t 为总的以日计的萌发时间^[22]。在理论上 Gi 的最大值为 50(例如, $Gi = 1500/30$)。 Gi 值越大,表示萌发越快。

出苗速度用下式表示:

$$Ei = \Sigma E/t$$

式中, Ei 为出苗指数, E 为以 2 d 为时间间隔的出苗率, t 为总的出苗时间。 Ei 的最大理论值为 50(例如, $Ei = 1000/20$)。较高的出苗指数意味着出苗较快。

土壤含水量的计算公式:

$$SWC(\%) = (S_w - S_d)/S_d \times 100$$

式中, SWC 为土壤含水量, S_w 和 S_d 分别为土壤湿重和干重。

萌发率、出苗率、萌发指数、出苗指数、生物量和根冠比在进行单因素方差分析(One way ANOVA)之前,先进行方差齐次性检验。若方差不齐,进行相应的数据转换。然后,再进行单因素方差分析。经过方差分析,如果差异显著,则进行多重比较。

2 结果

2.1 浑善达克沙地的土壤含水量和冰草幼苗存活

在调查的日期范围内,4 月份浑善达克沙地的表层土壤含水量最高,为 32%。5 月份迅速下降至 15%,7 月份相对于 6 月份虽然有所回升,但整个夏季土壤含水量都不超过 6%(图 1c)。

2.2 种子在不同土壤含水量条件下的萌发

培养 6 d 后,6%、8%、12%、16% 和 20% 土壤含水量处理的种子开始萌发,3% 和 4% 土壤含水量处理的种子第 8 天开始萌发,1% 和 2% 土壤含水量处理的种子至实验结束时,都无种子萌发。考虑到统计分析对数据正态性分布的要求,1% 和 2% 处理的数据没有用于统计分析。

单因素方差分析显示,土壤含水量显著地影响种子萌发和萌发指数(表 1)。在 6% 和 8% 土壤含水量处理之间以及 12%、

16%和20%土壤含水量处理之间,种子萌发率均没有显著差异(图2)。最高的萌发率出现在12%、16%和20%土壤含水量处理,最低的萌发率出现在3%土壤含水量处理。萌发指数的结果与萌发率的结果相似(图2)。

2.3 在不同土壤含水量条件下的出苗

播种后第4天,12%、16%和20%土壤含水量处理开始出苗,第6天,8%土壤含水量处理有幼苗出土,第10天,6%土壤含水量处理在一个塑料钵内有2株幼苗出土。至实验结束,6%土壤含水量处理共有2个塑料钵3株幼苗出土。1%、2%、3%和4%土壤含水量处理没有幼苗出土(图3)。考虑到统计分析对数据正态性分布的要求,1%、2%、3%、4%和6%处理的数据没有用于统计分析。

单因素方差分析显示,土壤水分对出苗率和出苗指数有显著影响,但对死亡种子数没有影响(表1)。12%、16%和20%的土壤含水量处理间的出苗率和出苗指数没有显著差异,并且都显著高于8%土壤含水量处理的(图3和图4)。20%土壤含水量处理的出苗指数相对于12%和16%土壤含水量处理的有所下降,但不显著。8%土壤含水量处理的萌发但没有出苗的种子数最多,在3%、4%、6%、12%和16%分别有2、3、4、1粒和2粒萌发但未出苗的种子,1%和2%水分处理没有萌发但未出苗的种子出现(图3)。

2.4 幼苗在不同土壤含水量下的生长

萌发幼苗播种后的第2天,在3%、4%、6%、8%、12%、16%和20%土壤含水量处理就有幼苗出土,但是,3%和4%土壤含水量处理的幼苗第3天就全部死亡,1%和2%土壤含水量处理至实验结束时,没有幼苗出土。6%、8%、12%、16%和20%土壤含水量处理的出苗率分别为18.2%±6.2%、36%±5.2%、94%±3.5%、96%±2.0%和98%±3.0%(%±S.E.)。6%和8%土壤含水量处理的出苗率高于实验3中相应的土壤含水量处理的出苗率。考虑到统计分析对数据正态性分布的要求,1%、2%、3%和4%处理的数据没有用于统计分析。

单因素方差分析表明,土壤含水量显著影响幼苗生物量和根冠比(表1)。6%到12%土壤含水量处理,随着土壤含水量升高,幼苗生物量增加,但从12%到20%,随着土壤含水量升高生物量降低。幼苗生物量的最大值和最小值分别出现在12%和6%土壤含水量处理(图5a)。在6%和8%土壤含水量处理之间以及16%和20%土壤含水量处理之间,幼苗生物量差异不显著。

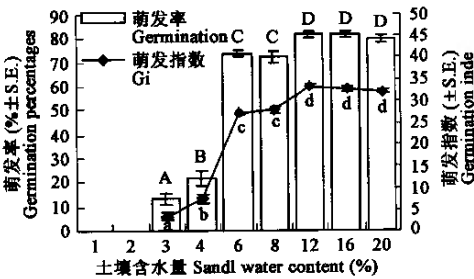


图2 冰草种子在不同土壤含水量的条件下培养30d的萌发率和萌发指数

Fig. 2 Germination percentages and germination index in *A. cristatum* at various sand water contents after 30 days of incubation

根据 Duncan 多重检验,不同的大写字母和小写字母分别表示处理间的萌发率和萌发指数存在显著差异, $p < 0.05$ According to Duncan's multiple comparison test, values with different capital letters and small letters respectively indicated there were significant difference between their germination percentages and between their germination index at $p < 0.05$

表1 不同土壤含水量对冰草种子萌发率、萌发指数、出苗、出苗指数、种子死亡率、幼苗生物量、根冠比的影响的差异显著性比较

Table 1 One way ANOVAs show the influences of sand water contents on seed germination, germination index, seedling emergence, emergence index, seed mortality, seedling biomass and ratio of root to shoot in *A. cristatum*

项目	Items	df	MS	F	p
种子萌发率	Germination (%)	6	2613.27	211.072	<0.001
萌发指数	Germination index	6	470.854	351.041	<0.001
出苗率	Emergence (%)	3	3612.229	31.134	<0.001
出苗指数	Emergence index	3	677.701	46.414	<0.001
种子死亡率	Seed mortality (%)	8	11.000	0.967	0.481
幼苗生物量	Seedling biomass	3	14433.6518	291	<0.001
根冠比	Ratio of root to shoot	3	1.361	8.533	<0.001

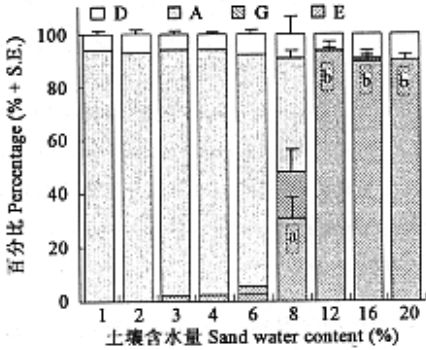


图3 冰草种子在不同土壤含水量条件下培养20d的出苗、萌发但未出苗、死种子百分比

Fig. 3 Percentages of emerged seeds, germinated but unemerged seeds, dead seeds and alive seeds in *A. cristatum* at various sand water contents

D 死种子 Dead seeds; A 有活力种子 Alive seeds; G 萌发但未出苗种子 Germinated but unemerged seeds; E 出苗种子 Emerged seeds

根据 Duncan 多重检验,不同小写字母表示处理间的出苗率存在显著差异, $p < 0.05$ Values with the same small letters are not significantly different at $p < 0.05$ according to Duncan's multiple comparison test in emergence percentages

6%土壤含水量处理的根冠比显著高于8%~20%土壤含水量处理的根冠比,8%土壤含水量处理的根冠比显著高于12%~20%土壤含水量处理的根冠比(图5b)。12%、16%和20%土壤含水量处理的根冠比相互之间差异不显著。

3 讨论

在干旱半干旱区的沙地环境中,降雨常常是不可预测的。由于幼苗在植物的生活史中是关键时期之一,因此,具有一套能够保证植物能在合适的地点和时间萌发的机制,对沙地植物尤其重要^[2, 6, 7]。相对于在沙地分布的其它几种植物,冰草种子对干旱有更强的适应能力^[17, 18]。实验表明土壤含水量低于3%冰草种子不能萌发,土壤含水量低于6%,则不能出苗,合适的萌发和出苗的土壤含水量是12%~20%。种子萌发对土壤含水量的不同要求可能是植物长期适应其生存环境的结果。坡垒(*Hopea hainanensis*)种子萌发要求的30%~50%的土壤含水量是其长期适应热带雨林的高土壤含水量的结果^[24]。在流动沙丘上生长的荒漠植物白沙蒿(*Artemisia sphaerocephala*)种子萌发的土壤含水量为1.7%~14.7%,在此范围之内,土壤含水量越高,种子的萌发率和萌发速度就越高。但是,当土壤含水量高于19.4%时,种子的萌发和幼苗的生长就会受到抑制^[7]。在对其他两种蒿属植物:油蒿(*A. ordosica*)和以色列 Negev 荒漠分布的 *A. monosperma* 种子萌发的研究中也得到了相似的结果^[5, 25]。

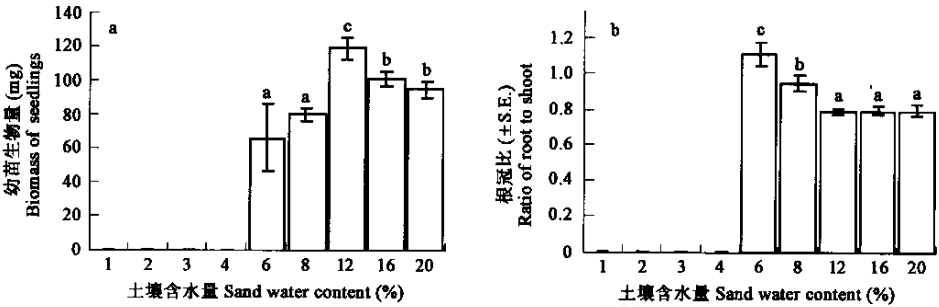


图5 冰草不同土壤含水量条件下的幼苗生物量(a)和根冠比(b)

Fig. 5 Biomass of seedling(a) and ratio of root to shoot(b) in *A. cristatum* at various sand water contents

根据 Duncan 多重检验,不同的小写字母分别表示处理间的幼苗生物量(a)和根冠比(b)存在显著差异, $p < 0.05$ Values with the same small letters are not significantly different at $p < 0.05$ according to Duncan's multiple comparison test in seedlings' biomass(a) and ratio of root to shoot(b), respectively

浑善达克沙地的气温在4月份开始超过0℃(图1a),土壤含水量较高(30%左右,图1b)。4月下旬到5月上中旬,平均气温达到10℃左右,而土壤含水量为12%~20%(图1b,c)。沙地中,风沙沉积的区域同时也是积雪较多的区域,因此,土壤含水量较高。这一区域冰草种子分布也较多,充足而稳定的水分供应以及合适的温度条件都有利于冰草种子萌发。6~8月份,随着气温升高,降雨量也升高,但是由于气温高,蒸发快,同时沙土保水能力差,因此一次降雨后,地表土壤含水量迅速下降至6%以下。冰草种子萌发对土壤水分的要求,阻止了冰草在干旱炎热的时间和地点萌发。相应地,如果冬季的总降雨量低,地面积雪少,从而使得在第2年4月份冰雪开始融化时地表由于缺乏充足的水分供应,土壤含水量低于6%,对冰草种子萌发、出苗和幼苗生长极为不利。4月下旬至5月上中旬的土壤含水量对于冰草种子萌发、出苗和定居十分关键。

在干旱半干旱区,土壤水分是植物产量(生物量)的重要限制因素^[26~28]。本文的研究表明,土壤水分含量对冰草幼苗的生物量有显著影响。12%的土壤含水量最有利于冰草幼苗生物量的积累,过高($\geq 16\%$)或者过低($\leq 8\%$)的土壤含水量都不利于冰草幼苗的生长。

种子萌发出苗之后的幼苗生长和存活对于植物的丰富度和分布的重要性一直受到生态学家的广泛关注^[29]。幼苗以及繁殖体的定居主要依赖于他们生存于合适的生境。Jong 对沙地植物 *Crisium vulgare* 和 *Cynoglossum officinale* 的研究表明,这两种

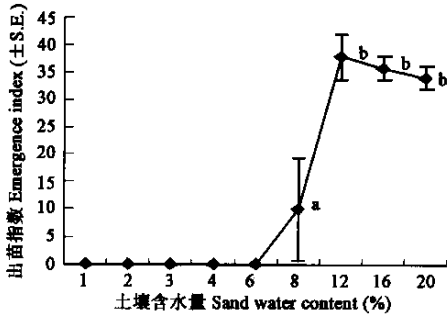


图4 20d 培养后冰草种子在不同土壤含水量条件下的出苗指数

Fig. 4 Emergence index in *A. cristatum* at various sand water contents

根据 Duncan 多重检验,不同的小写字母表示处理间的出苗指数存在显著差异, $p < 0.05$ Values with the same small letters are not significantly different at $p < 0.05$ according to Duncan's multiple comparison test in emergence index

植物在沙地的幼苗存活率与沙地表层 0~10cm 的土壤含水量正相关^[30]。进入 5 月中下旬以后,随着气温的进一步升高,冰草分布的小生境。风沙沉积区的土壤含水量下降较快,这又为萌发后的冰草幼苗生长提供了合适的水分环境,不会由于土壤含水量过高或者过低不利于生长甚至死亡。

在沙地环境条件下,土壤水分在决定各个植物种的分布格局中起重要作用^[1~3]。冰草种子萌发、出土和幼苗生长所要求的土壤含水量决定了冰草在浑善达克沙地的分布。浑善达克沙地沙丘起伏造成的地形分异使得不同生境的土壤含水量存在较大差异。流动沙丘土壤含水量较低,不利于冰草种子萌发,而低湿滩地则由于土壤含水量高,再加上种间竞争,不利于冰草生长。在有一定风沙沉积的生境,土壤含水量适合冰草萌发、出苗和生长,同时种间竞争较弱,冰草常常在此形成优势群落。Jong 对 *C. vulgare* 和 *C. officinale* 的研究同样表明,由于土壤含水量的时空变化,幼苗存活率不仅在时间上而且在空间分布上存在差异^[31]。

在浑善达克沙地,由于沙层良好的通透性,降雨多数迅速下渗并保存在沙地深层,另外还有少量水分通过蒸发散失掉^[32~35],一次降雨过后,地表会迅速变干。这不利于种子萌发和幼苗生长。实验表明,冰草的根冠比随土壤含水量降低而升高,说明在干旱条件下,冰草更多的生物量用于根的生长发育,从而能够吸收较深沙层的水分。在水分资源有限的条件下,植物将更多的生物量用于根的生长发育,对于其在降雨后地表迅速变干的沙地生境中存活具有重要意义^[12]。

References:

- [1] Lamont B B, Enright N J, Bergl S M. Coexistence and competitive exclusion of *Banksia hookeriana* in the presence of congeneric seedlings along a topographic gradient. *Oikos*, 1989, **56**:39~42.
- [2] Gutterman Y. *Seed germination in desert plants. Adaptations of Desert Organisms*. Berlin: Springer-Verlag, 1993. 20~21.
- [3] Mustart P J, Cowling R M. Effects of soil and seed characteristics on seed germination and their possible roles in determining field emergence patterns of four *Agulhas Plain* (South Africa) Proteaceae. *Can. J. Bot.*, 1993, **71**:1363~1368.
- [4] Thompson P A. Seed germination in relation to ecological and geographical distribution. In: Heywood, V. A. ed., *Taxonomy and Ecology*. London: Academic Press, 1973. 93~119.
- [5] Huang Z Y, Zhang X S, Zheng G H, *et al.* Influence of light, temperature, salinity and storage on seed germination of *Haloxylon ammodendron*. *J. Arid Environ.*, 2003, **55**:453~464.
- [6] Zhu X W, Huang Z Y, Chu Y, *et al.* Effects of sand burial depth and seed size on seed germination and seedling emergence in *Caragana microphylla* and *Hedysarum laeve*, the two leguminous shrubs in Otindag Sandland, China. *Isr. J. Plant Sci.*, 2004, **52**:133~142.
- [7] Huang Z Y, Gutterman Y. Influences of Environmental factors on achene germination of *Artemisia sphaerocephala*, a dominant semi-shrub occurring in the sandy desert areas of Northwest China. *S. Afr. J. Bot.*, 1999, **65**: 187~196.
- [8] Philippi T, Seger J. Hedging one's evolutionary bets, revisited. *Trends Ecol. Evol.*, 1989, **4**:41~44.
- [9] Smith S E, Riley E, Tiss J L, *et al.* Geographical variation in predictive seedling emergence in a perennial desert grass. *J. Ecol.*, 2000, **88** (1): 139~149.
- [10] Fahn A, Cutler D. *Xerophytes*. Berlin: Borntraeger, 1992. 176.
- [11] Richards M B, Lamont B B. Post-fire mortality and water relations of three congeneric shrub species under extreme water stress—a tradeoff with fecundity? *Oecologia*, 1996, **107**:53~60.
- [12] Reader R J, Jalili A, Grime J P, *et al.* A comparative study of plasticity in seedling rooting depth in drying soil. *J. Ecol.*, 1993, **81**:543~550.
- [13] Leishman R, Westoby M. The role of seed size in seedling establishment in dry soil conditions—experimental evidence from semi-arid species. *J. Ecol.*, 1994, **82**:249~258.
- [14] Miberg P, Lamont B B. Seed/cotyledon size and nutrient content play a major role in early performance of species on nutrient-poor soils. *New Phytol.*, 1997, **137**:665~672.
- [15] Schütz W. Germination ecology and early seedling performance in *Nerium oleander* L (Apocynaceae), a Mediterranean stream-bank shrub. *J. Mediter. Ecol.*, 1999, **1**:117~128.
- [16] Osunkoya O O, Ash J E, Hopkins M S, *et al.* Influence of seed size and seedling ecological attributes on shade-tolerance of rain-forest tree species in northern Queensland. *J. Ecol.*, 1994, **82**:149~163.
- [17] Hu H F, Li Q F. A study on germination characters with hydration dehydration treatment in five grass species. *Grassland of China*, 2001, **23**(3):49~54.
- [18] Sun Q 万力数据. Effects of germination specialities and their seedlings drought resistance in four *Agropyron* species under ater stress. *Grassland of China*, 1990, **4**:9~12

- [19] Li L, Wang G. Seed germination strategy: theory and practice. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, **23**(6):1166~1174.
- [20] Yang X L. Agropyron Gaertn. In: Ma Y Q ed. *Flora intramongolica*. 2nd eds. Vol. 5. Huhhot: Inner Mongolia People's Press, 1994. 136~137.
- [21] Lei J F. *Practical technology and mode of sand binding in China*. Beijing: Chinese Environmental Science Press, 2001. 62~63.
- [22] Khan M A, Ungar I A. Seed polymorphism and germination responses to salinity stress in *Atriplex triangularis* wild. *Bot. Gaz.*, 1984, **145**: 487~494.
- [23] Huang Z Y, 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**:27~43.
- [24] Wen B, Lan Q Y, He H Y. Effects of illumination, temperature and soil moisture content on seed germination of *Hopea hainanensis*. *J. Trop. Sub. Bot.*, 2002, **10** (3): 258~262.
- [25] Huang Z Y, Gutterman Y. Comparison of germination strategies of *Artemisia ordosica* with its two congeners from deserts of China and Israel. *Acta Bot. Sin.*, 2000, **42**: 71~80.
- [26] Hsiao T C. Plant responses to water stress. *Annu. Rev. Plant. Phys.*, 1973, **24**:519~570.
- [27] Schulze E D. Carbon dioxide and water vapor exchange in response to drought in the atmosphere and in the soil. *Annu. Rev. Plant. Phys.*, 1986, **37**:247~274.
- [28] Jong T J de, Klinkhamer P G L. Seedling establishment of the biennials *Crisium vulgare* and *Cynoglossum officinale* in a sand-dune area: the importance of water for differential survival and growth. *J. Ecol.*, 1988, **76**:393~402.
- [29] Jennifer A, Dunne V, Thomas P. Species-mediated soil moisture availability and patchy establishment of *Pseudotsuga menziesii* in chaparral. *Oecologia*, 1999, **119**:36~45.
- [30] Jong T J de, Klinkhamer P G L. Population ecology of the biennial *Crisium vulgare* and *Cynoglossum officinale* in a coastal sand-dune area. *J. Ecol.*, 1988, **76**:366~382.
- [31] Droppelmann K J, Lehmann J E, Ephrath J E, *et al.* Water use efficiency and uptake patterns in a runoff agroforestry system in an arid environment. *Agroforestry Syst.*, 2000, **49**:223~243.
- [32] Chadwick H W, Dalke P. Plant succession on dune sands in Fremont County Idaho. *Ecology*, 1965, **47**:765~780.
- [33] Pavlik B M. Patterns of water potential and photosynthesis of desert sand dune plant, Eureka Valley, Californornia. *Oecologia* (Berl), 1980, **46**:147~154.
- [34] Orshan G. The deserts of the Middle East. In: Evenari M., Noy-Meir, I. and Goodall, D. W. eds, *Ecosystems of the world*. Vol 12B. Hot deserts and arid shrublands. Amsterdam:Elsevier, 1986. 1~28.
- [35] Seely M K, Louw G N. First approximation of the effects of rainfall on the ecology and energetics of a Namib Desert ecosystem. *J. Arid Environ.*, 1980, **3**:25~54.

参考文献:

- [17] 胡卉芳, 李青丰. 5 种禾本科牧草种子的萌发特性及耐旱性的研究. *中国草地*, 2001, **23**(3):49~54.
- [18] 孙启忠. 水分胁迫下四种冰草种子萌发特性及其与幼苗抗时性的关系. *中国草地*, 1990, **4**:9~12.
- [19] 李良, 王刚. 种子萌发对策理论与实验. *生态学报*, 2003, **23**(6):1166~1174.
- [20] 杨锡麟. 冰草属. 见:马毓泉主编. 内蒙古植物志, 第 2 版. 呼和浩特:内蒙古人民出版社, 1994. 136~137.
- [21] 雷加富. 中国防沙治沙实用技术与模式. 北京:中国环境科学出版社, 2001. 62~63.