

盐生植物种子萌发对环境的适应对策

渠晓霞^{1,2}, 黄振英^{1*}

(1. 中国科学院植物研究所植被数量生态学开放实验室, 北京 100093; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要:盐生环境是一种严峻的胁迫环境,对植物的生长、发育、繁殖等生活史的各阶段都产生着重要的影响。盐生植物是生长在盐渍土壤上的一类天然植物区系,它们在长期的进化过程中形成了一系列适应盐生生境的特殊生存策略。一般情况下,盐生植物种子对环境的适应能力,是植物对盐生环境适应性的重要体现;而植物发育早期对盐度的适应能力又是决定物种分布和群落组成的关键因素。在对国内外相关文献进行分析归纳的基础上,从盐分对种子萌发的影响机理及植物种子萌发对盐生环境的适应对策两个方面综述了植物种子休眠萌发与盐生环境的关系。

关键词:盐生植物;盐度;温度;种子萌发;适应对策

文章编号:1000-0933(2005)09-2389-10 **中图分类号:**Q14,Q948 **文献标识码:**A

The adaptive strategies of halophyte seed germination

QU Xiao-Xia^{1,2}, HUANG Zhen-Ying^{1*} (1. *Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China*; 2. *Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China*). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25 (9): 2389~2398.

Abstract: Saline habitat is one kind of the most stressful habitats. The plant growth, development, reproduction and all the life cycles may be affected in this environment. Halophyte is a natural flora that inhabits the salt environments. In the long term of evolution, halophytes have formed a lot of special strategies for survival and occurring in this habitat. During the plant life cycle, seeds of most plant species have the highest resistance to extreme environmental stresses, whereas seedlings are most susceptible. The period of germination and establishment is the most critical stage in the life cycle, which is a crucial factor in determining the species distribution and community components. The survival of plants under salt conditions is mainly associated with the germination mechanisms that ensure seed germination and seedling development at the favorable time and place.

The osmotic effect and the specific ion toxicity are the two main factors that cause germination inhibition. However, there isn't consensus on which one is more important than the other. It may be a combination of the two factors and varies with the species and the types of salts. The interaction between salinity and temperature during the germination period also control halophyte seed germination and determine the seedlings which can establish successfully in saline habitats.

Halophytes can endure high salinity. Even though the salinity is too high for seed germination, seeds can remain viable until the stress is relieved. An important characteristic of halophyte seeds is their ability to remain dormant at high salinity and germinate later when salinity is reduced, while glycophyte seeds can not survive at the same salinity. The soil seed bank of halophytes provides a significant means by which the population information is able to be reserved even in the stressful environments, avoiding the local extinction of some specific populations. Seed polymorphism is an essential mechanism for

基金项目:中国科学院知识创新工程重要方向资助项目(KSCX2-SW-117);国家重大基础研究发展规划资助项目(G2000018607);国家自然科学基金重点资助项目(30330130)

收稿日期:2004-11-01;**修订日期:**2005-05-10

作者简介:渠晓霞(1981~),女,山西人,硕士生,主要从事种子生态学研究. E-mail: quxiaox@ibcas.ac.cn

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

Foundation item: Key Project of Chinese Academy of Sciences (No. KSCX2-SW-117), National Basic Research Program of China (No. G2000018607), Key Program of National Natural Science Foundation of China (No. 30330130)

Received date: 2004-11-01; **Accepted date:** 2005-05-10

Biography: QU Xiao-Xia, Master candidate, mainly engaged in seed ecology. E-mail: quxiaox@ibcas.ac.cn

parent plants to respond to various environmental conditions and allocate their nutrition to different seed morphs, providing more opportunities for the plant population establishing. Some halophytes germinate at the special time and space, this characteristic ensure that they complete the early development stage in favorable environments. The different reproductive strategies make halophytes have more opportunities to survive in the saline habitats.

In this paper we summarized the relationships between the saline habitat and halophyte seed germination in two parts: (1) The influence of salinity on seed germination. (2) The adaptive Strategies of halophyte seed germination.

Key words: halophyte; salinity; temperature; seed germination; adaptive strategies

世界范围的土壤盐渍化已是一个不容忽视的严峻问题。目前,盐碱土约占全球陆地总面积的 25%。我国分布着多种类型的盐碱土壤,总面积约 0.333 亿 hm^2 。盐碱土是一种重要的土地资源,具有重大的生产潜力。盐生植物是生长在盐渍土上的一类天然植物区系,全世界共 1560 余种,主要集中在禾本科、藜科、番杏科、蝶形花科、伞形科、大戟科、十字花科、莎草科、棕榈科、玄参科、石竹科中。我国的盐生植物有 400 多种,分属于 66 科、199 属,约占世界盐生植物总种类的四分之一,利用前景广阔^[1]。

盐生环境对植物的生长、发育、繁殖以及分布等生理生态特征有着深刻的影响。对于大多数植物来说,种子阶段是植物生活周期中最能忍受不利环境因素的阶段,而幼苗期则是最为脆弱的时期^[2]。因此,植物种子在萌发和幼苗生长对盐生环境的适应能力是决定盐生植物种群分布的关键因素。研究盐生植物种子萌发的生理生态特性对濒危盐生植物种质资源的保护、受损生态系统的恢复以及盐生资源植物的开发利用具有至关重要的意义。国内关于盐生植物结构、生理等方面的研究已有许多报道^[3~8],而对其种子耐盐性以及生理生态学的研究则较少。本文从渗透效应、离子效应以及温度和盐度的相互作用三个方面叙述了盐分对植物种子萌发及幼苗生长的影响,并从种子萌发时的高耐盐性、种子休眠、多态性、土壤种子库、特异的萌发时空特性以及繁殖策略等几个方面论述了盐生植物种子在萌发对盐生环境的适应对策,旨在为盐生植物的开发利用、资源保护和进一步发展起到理论性、基础性的指导作用。

1 盐分对种子萌发的影响机制

盐分对种子萌发的影响一般归结为渗透效应与离子效应^[9,10]。种子耐盐性的实质是种子萌发过程中对盐分造成的渗透与离子效应的综合适应,而生态因子(如盐分类型和温度等)则通过改变盐溶液渗透效应与离子效应的大小来影响种子耐盐性^[11]。

1.1 渗透效应

渗透效应是土壤盐溶液对种子最基本的作用,即盐分降低了溶液渗透势而对种子产生的影响。土壤盐度的增加,使土壤溶液的水势降低,而种子内相对较高的水势便抑制了种子吸水甚至迫使种子失水。充足的水分是种子萌发的三大必备条件之一,盐生环境中种子的缺水状态必然抑制其萌发。溶液渗透势主要与溶液浓度有关,但相同浓度的不同溶液,渗透势也有较大差异^[12]。阎顺国和沈禹颖的研究表明,溶液渗透势对种子耐盐性有直接的显著影响,而溶液类型与浓度对种子耐盐性没有直接影响,它们通过影响溶液渗透势产生间接作用。许多盐生植物的种子在春季和多雨以及低潜在蒸发量的季节萌发,正是由于降雨或低蒸发量使土壤溶液的盐度降低,水势升高,因而促进了萌发。土壤溶液中盐度的降低(水势的提高)是萌发成功的关键因素^[13]。低水势条件下种子对土壤渗透势降低的快速应答是一种重要的适应机制,它可确保高盐环境中未萌发的种子在降水期暂时的胁迫解除时萌发^[14]。

1.2 离子效应

离子效应即土壤溶液中盐离子对种子萌发的影响^[9,10]。离子一方面渗入种子,使其内部渗透势降低,加速吸水而促进萌发;另一方面则造成直接的毒性,抑制萌发^[11]。一般来说,低盐浓度下种子的萌发与无盐条件下的情况差别不大^[14],随着盐溶液浓度的升高,萌发过程逐渐受抑制,但多数植物的种子在转入淡水中后能够恢复活力,其累积萌发率甚至加大^[15~18]。这一现象表明,在高盐溶液中,是盐溶液的低水势(渗透效应)阻抑了种子萌发,而渗入种子中的离子在种子转至蒸馏水中时又使其内部渗透势相对降低(离子效应),因而促进种子吸水,加速种子萌发。若盐溶液浓度过高,超过种子耐受阈限,或盐离子本身对种子有毒害作用,则可能造成永久性的毒害,使种子完全丧失活力。耐盐性因种而异,有些植物的种子从高盐溶液转至蒸馏水中后萌发恢复很快,萌发率甚至比蒸馏水对照中的更高。如 *Allenrolfea occidentalis* (属藜科)的种子在从高盐溶液转入蒸馏水中时萌发恢复很快,恢复率为 85%~100%^[15]。梭梭(*Haloxylon ammodendron*)种子在低盐溶液(0.2mol/L)中浸泡后萌发恢复率较低(约 20%),而高盐(0.80~1.40mol/L)浸种后恢复率显著较高(约 56%)^[16]。*Salicornia rubra* (属藜科)的种子在从高盐溶液中转至蒸馏水中后萌发恢复率很高,表明高浓度的 NaCl 并不永久地抑制萌发^[17]。但在另外一些植物中,高盐却造成了永久性的萌发抑制。如 *Zygophyllum simplex* (属蒺藜科)的种子转入蒸馏水中时几无萌发恢复^[18]。*Halogeton glomeratus* (属藜科)的种子在经低盐浸种后萌发恢复率很高(45%~85%),而高盐处理则会造成永久的萌发抑制(恢复率 0~8%)^[19]。

1.3 温度与盐度的交互作用

温度与盐度共同作用控制种子萌发。盐生环境中不同的温度体系对种子萌发有着不同的影响。最适温度下,种子萌发的耐盐性最强;而在高温或低温阈限时,盐度对种子萌发的抑制作用最为显著^[20]。低盐浓度下,种子萌发耐盐性随温度的升高而增强,但高盐环境可能造成永久的萌发抑制,无论在何种温度体系下萌发都不会进行或恢复。昼夜变温可明显促进一些盐生植物的种子萌发,恒温条件则较差^[15,18,21~24]。盐生植物非休眠种子萌发的最适温度变幅为 5℃(*Salicornia bigelovii*, 属藜科)~35(昼)/25(夜)℃(*Limonium vulgare*, 属白花丹科; *Salicornia europaea*, 属藜科),平均最适温度 21℃^[25]。Khan 报道,在所有研究过的 Great Basin desert(大盆地沙漠)的盐生植物中,各种变温均引起植物种子萌发的调整,较高温度下种子萌发率及萌发速率都有提高。*Triglochin maritime*(属水麦冬科)种子的吸涨萌发明显受温度影响,低温不但会使低盐环境中的萌发推迟,也可抑制高盐条件下的萌发过程^[24]。20/30℃变温下,*Urochondra setulosa*(属禾本科)种子的萌发率、萌发速率以及萌发恢复率最高,500 mmol/L NaCl 溶液中仍有种子萌发;但 10/20℃时,萌发及其恢复率最低,极限盐度仅为 300 mmol/L^[26]。

温度是决定种子萌发的主要条件之一,是影响盐胁迫下种子发芽的最重要的生态条件。温度可以影响到决定种子萌发的一系列过程,如:膜透性、膜结合蛋白的活力以及水解酶的活性等^[27]。适宜的温度能加速种子吸水,还能促进种子内的物质代谢^[28]。盐生植物的种子有在高盐环境中保存活力并在胁迫降低时恢复萌发的能力:低温下的恢复较低而温暖条件下较高;各种温度下过高盐度均抑制种子活力恢复;转移至蒸馏水中的未萌发种子的活力恢复率因植物物种和温度的不同而不同^[29,30]。

至于是渗透作用还是离子毒害效应抑制了种子萌发及幼苗的生长并没有一致结论,因植物物种和盐分类型而异。与 PEG(聚乙二醇)不同的是,除非有一个活跃的代谢泵阻止离子积累,NaCl 可以轻易通过细胞膜进入种子细胞。研究表明,胞质 NaCl 可能导致特异离子累积的毒性效应,或降低其它必要营养元素进入细胞的可能性^[31~33]。Ungar 报道,在几种盐生植物中无机离子对萌发的抑制作用并不比甘露醇和 PEG 大,说明在盐溶液中种子主要受渗透胁迫的影响而非特异离子毒害作用^[9]。但高盐度下根生长减少的研究报道,如苜蓿(*Medicago sativa*)^[34],则表明 NaCl 同时具有渗透作用和离子效应。不同盐度下,NaCl 对 *Atiplex prostrata*(属藜科)和 *Atiplex patula*(属藜科)种子吸水的抑制作用都比等渗的 PEG 溶液大^[14]。Younis 和 Hatata 报道甘露醇预处理不会永久性地抑制萌发,而镁盐和钾盐则相反^[35]。Redmann 发现 Na₂SO₄ 和 MgCl₂ 的毒性比等渗的 NaCl 溶液大得多^[36]。另外,允许萌发的盐度水平是否也适宜幼苗的存活与生长是一个值得关注的问题,盐离子对种子和幼苗的毒害作用并不完全一致^[37]。多数盐生植物中,绝大部分幼苗可以在盐生环境中继续进行胚根的伸长,完成萌发^[14,38,39]。但也有例外,如 *Kalidium caspicum*(属藜科)^[37]。许多研究表明,盐分对植物组织的毒害作用归因于阳离子对质膜表面结合 Ca²⁺ 的置换以及随后发生的膜整合性和透性的修复^[40~42],所以,土壤溶液中 Ca²⁺ 与其它阳离子的比例是决定盐生植物地理分布的重要因素^[43]。

人们也观察到了盐度对植物生长的生理生化效应,NaCl 可能对在种子萌发中起关键作用的一些酶的活动有抑制作用。Flowers、Cavalieri 和 Huang 的研究表明苹果酸脱氢酶和葡糖-6 磷酸脱氢酶会受到盐度的影响^[44,45]。植物细胞中的高离子含量会引起蛋白质水合作用和沉淀作用的变化,因而抑制酶的活力^[31]。盐度还可以减少胞内 RNA 的含量,这可能是胞质 RNA 酶活力增强所致,也可能是由于同时削弱了 DNA 的合成^[31]。Kulieva 等报道 NaCl 盐度会引发细胞核染色体多倍化并且可以干扰有丝分裂,如引起玉米(*Zea mays*),*Hordeum vulgare*(属禾本科)和 *Salicornia europaea*(属藜科)根细胞核及核仁形态和细胞化学的变化,或在更极端盐度下导致细胞的立即死亡^[46]。Strogonov 和 Kulieva 等人报道 1% 的 NaCl (-0.7 MPa) 盐度会引起豌豆和 *Crepis*(属菊科)组织细胞核内染色体多倍化^[34,46]。大多数资料都将核增大与恒定的 DNA 含量、细胞核蛋白质的增加或核内容物水化作用的变化相联系^[14]。

2 盐生植物种子萌发对环境的适应对策

在植物的生活史中,种子阶段是对极端环境耐受性最高的时期,而萌发后的幼苗阶段则是最脆弱的时期^[2]。盐生植物在长期的进化过程中形成了多样的萌发特性和生存机制来适应多变的胁迫环境。它们具有特殊的种子传播及萌发策略,确保植物在合适的时间和地点下进行种子的萌发与幼苗的建成。

2.1 萌发时较高的耐盐性

盐生植物因其高耐盐性而区别于甜土植物,它们最大的特点就是对盐渍生境有较强的适应能力,能够在盐渍环境中正常生长并完成生活史,而非盐生植物则不能^[47]。

盐生植物的种子与甜土植物的种子对盐分胁迫的反应不同。尽管盐分会抑制盐生植物的种子萌发,但与不抗盐植物相比,它们的种子具有如下特征:(1)可在较高盐度下萌发;(2)在极端高盐度或渗透胁迫下仍能保持活力并在周围介质水势升高时继续萌发^[22]。各种盐生植物的种子对盐度的耐受阈限不同,相同盐浓度下的萌发率也不同^[22,48](表 1^[22])。如 *S. bigelovii* 种子可以在 856 mmol/L NaCl 溶液中萌发^[49],*Suaeda maritime*(属藜科)种子能够在海水中萌发^[50],*S. rubra* 和 *H. glomeratus* 的种子甚至在 1000 mmol/L NaCl 溶液中仍有萌发^[17,19]。但 *Salicornia pacifica* var. *uathensis*(属藜科)的种子在 856 mmol/L NaCl 溶液中的萌发率仅为 3%^[51],*A. occidentalis* 的种子在 800 mmol/L 以上 NaCl 溶液中没有萌发^[15]。事实上,从盐溶液转至淡水中

时,许多盐生植物的种子恢复甚至加速萌发,萌发率也大为提高。许多植物的种子在-0.75~-2.25 MPa NaCl 溶液中不能萌发,当转入蒸馏水中时萌发很好^[52~57]。而对两种滨藜属植物的种子,渗透预处理对其萌发具有明显的刺激效应,种子转入蒸馏水中后 2d 内萌发率可达到 90%^[14]。

表 1 NaCl 浓度对盐生植物种子萌发的影响^[22]

Table 1 The effect of NaCl salinity on seed germination of species of halophytes(percentage of seed germination) ^[22]					
种名 Species	NaCl 浓度 Concentration(%)				参考文献 Reference
	0.0	1.0	3.0	5.0	
<i>Atriplex patula</i>	97.0	45.0	0.0	0.0	
<i>Atriplex triangularis</i>	82.0	50.0	4.0	0.0	
<i>Baccharis salicina</i>	31.0	18.0	0.0	0.0	Ungar,1968
<i>Eurotia lanata</i>	100.0	57.0	6.0	0.0	WorkmanandWest,1967
<i>Hordeum jubatum</i>	100.0	85.0	0.0	0.0	Ungar,1974b
<i>Iva annua</i>	40.8	13.6	0.0	0.0	Ungar,1967b
<i>Plantago coronopus</i>	94.0	34.0	0.0	—	Partridge and Wilson,1987
<i>Salicornia bigelovii</i>	51.0	31.0	16.0	12.0	Rivers and Weber,1971
<i>Salicornia brachiata</i>	89.0	84.0	63.0	—	Joshi and Lyengar,1982
<i>Salicornia europaea</i>	62.0	42.0	8.0	2.0	Ungar,1979
<i>Salicornia pacifica</i>	90.0	80.0	8.0	2.0	Khan and Weber,1986
<i>Spergularia marina</i>	96.0	56.0	1.0	0.0	Ungar,1984a
<i>Spergularia media</i>	76.0	40.0	—	—	Ungar and Binet,1975
<i>Spartina patens</i>	100.0	100.0	34.0	0.0	Seneca,1969
<i>Suaeda depressa</i>	47.0	33.0	14.0	—	Williams and Ungar,1972
<i>Suaeda linearis</i>	30.0	23.0	5.0	1.0	Ungar,1962
<i>Tamarix pentandra</i>	54.0	47.0	40.0	29.0	Ungar,197b

与萌发力相比,高盐度下种子的存活力是衡量种子耐盐性的更好标准。如果种子在高盐度下丧失活力,那么它就不能适应盐生生境。盐生植物种子在高盐环境下保持活力,并在胁迫减轻时继续萌发的能力决定了它必然是盐生环境中的优胜者。

2.2 种子休眠

土壤高盐度、低光强和温周期等条件可能引发种子的长期休眠。休眠可以使种子长时间保存活力。许多盐生植物的种子具有初级或次级休眠。高盐度可对大多数盐生植物的种子萌发产生渗透抑制,进而推迟萌发,直到有淡水补充、胁迫减轻时这种抑制作用才被解除^[22]。

植物在种子萌发期的耐盐性表现与发育阶段不同。这至少部分是由于耐高盐植物在种子阶段进入了由渗透胁迫引起的休眠状态。这种适应机制在一定程度上避免了高盐对植株的毒害甚至致死作用,使盐生植物能够正常生长,顺利完成生活史^[58]。在盐生植物中有多种类型的休眠方式,这些方式决定了种子萌发的时空特性。据其起源(初级或次级)及打破休眠所需的条件可分为固有休眠,诱导休眠以及强迫休眠等类型^[59]。休眠是种子对盐胁迫的一种重要的适应机制,通过休眠可提高盐生植物的存活力及其生产量。Roberts 和 Neilson 的实验证明,许多盐生植物的种子,如 *A. patula*,可在土壤中保存 5a 而不丧失活力^[60]。

少数盐生植物具有非休眠种子;除 Apiaceae(伞形科)中的个别种外,在盐生植物中还未发现具有形态休眠或形态生理休眠的种子;物理休眠也仅在 Convolvulaceae(旋花科)、Fabaceae(豆科)、Malvaceae(锦葵科)及 Tiliaceae(椴树科)中的少数盐生植物种子中有报道;大多数盐沼或盐漠植物种子的休眠方式是生理休眠^[25](表 2^[61])。

在对一些盐生植物新成熟种子的休眠研究中发现,30~60d 的低温层积处理就可以破除其休眠,说明这些种子具有非深度生理休眠。而且,如果干燥贮藏后经短期层积处理,种子的萌发率会很高,也进一步表明这些种子的休眠是非深度的。擦破种皮或 GA₃ 处理引发萌发的事实是盐生植物种子具有非深度生理休眠的良好证据。以上说明种胚是生理休眠的,因而生长势较低,但在自然界中由冷层积或温层积打破生理休眠后,胚便具有了足够的生长势来突破覆盖物。层积处理对盐生植物种子萌发的作用规律是:凡是由冷层积打破休眠的种子,它们会在冬末或春季萌发,冷层积处理可以打破大多数盐生植物种子的生理休眠,至少不会使它们进入次级休眠;而利用温层积来破除休眠的种子,在夏季、秋季和干旱冬季都可能萌发,但冬季低温有可能使这些

种的非休眠种子(指本不休眠或已破除休眠的种子)再度进入次级休眠^[25]。萌发发生的时间与大气温度和土壤盐度有关,盐渍条件下多数盐生植物的种子萌发率随温度降低而增大,降雨可导致温带冬季生境盐度的降低。一些亚热带地区夏季雨水较多,也可以降低土壤盐度,促使一些盐生植物种子萌发^[25,61]。

Ungar 提出,萌发的抑制至少部分是由于盐胁迫引起的激素平衡变化所致^[58]。盐诱导休眠可能反应出盐度-激素之间的最基本的相互作用^[62]。休眠调节物质可以减轻由高盐度引起的强迫休眠,但其作用因不同的植物种而异^[47]。植物生长调节剂,如 GA₃、生长素、乙烯以及硝酸、硫脲、壳梭菌素等对减轻盐诱导休眠有作用^[63]。

与非盐生植物相比,休眠是盐生植物种子逃避渗透胁迫的一种重要的适应策略,在盐度较高时暂不萌发而保存活力,当胁迫减轻、光温条件适合时再萌发,保证了初生幼苗的良好发育。

2.3 种子多态性

盐沼和盐漠环境的时空变化表现为一系列的环境梯度和不可预测的季节及年度变化^[22]。微地形的变化可以引起水分和表土盐度的显著差异^[47]。种子多态性是许多 1 年生盐生植物对环境异质性的一种重要的适应方式。亲本植物通过对不同环境条件的反应调节其养分分配,在一个生长季中产生多种在大小、形状、颜色以及萌发时间上各不相同的种子。形态和大小不同的种子在 1 年中的不同时间萌发,为植物种群建成提供了多种可选择的机会^[58]。在 *Arthrocnemum*(属藜科),*Atriplex*(属藜科),*Chenopodium*(属藜科),*Cakile*(属十字花科),*Salicornia*(属藜科),*Salsola*(属藜科),*Spergularia*(属石竹科),*Suaeda*(属藜科)和 *Trianthema*(属番杏科)等盐生植物中都有种子多态性的报道^[64]。

一株植物所产生种子的大小与多种生物及非生物因素有关,植株的大小、花在花序上的位置、花距离主茎的远近、光周期以及种间竞争等因素都会影响种子的形态和大小。一般情况下,个体较大的植株、距离主茎较近的花以及初级花序上的花朵所产生的种子较大;在种群密度较大的地区多产生由动物携带传播的种子,而在竞争较弱的地区则多形成风播种子,如 *Hypochoeris glabra*(属菊科)。但有些植物产生的多态种子也与这些因素不相关^[58]。

一些盐生植物的种子不但具有形态多样性,而且还有生理多态性。生长早期的胁迫环境是对在同一种群中保存大量多态种子的一种强大的选择压力。植物在进化过程中所产生的形态及生理多态性具有重要的生态意义。各种形态的种子具有不同的休眠时间或方式、不同的传播机制和萌发需求、不同的幼苗生长速率以及不同的竞争力。这种多样性增强了植物个体对多变时空环境的适应能力,它们可以利用休眠时间或方式的不同来躲避由于时间引起的胁迫,利用传播机制的变化来克服空间异质性的问题^[58]。在 *A. prostrata* 和 *A. patula* 中,小而坚硬的黑色种子与大而软的棕色种子形成的比例相同或不同^[65,66],大种子的吸水速率比小种子快 100 倍,且在田间条件下具有较高的萌发率^[67]。*A. prostrata* 的小种子休眠较深并且可能需要冷层积处理才能破除,而大种子休眠较弱,不需要低温处理就可以萌发^[14]。种子形态不同,耐盐性也不同。Khan 和 Ungar 报道 *Atriplex triangularis* (*A. prostrata*) 的大种子在早春土壤盐度低于 1.5% 时萌发,而小种子对盐胁迫的反应要敏感得多^[38]。Carter 和 Ungar 的研究显示,无论在实验室还是田间条件下,*A. prostrata* 和 *S. europaea* 的小种子的萌发率分别在 50% 和 75% 以上,而其大种子的萌发率则都在 90% 以上;两个种的小种子都具有初级休眠,都是需光种子,而 *A. prostrata* 的大种子在 12 月到翌年 3 月间一直处于非休眠状态,*S. europaea* 的大种子则完全不休眠;两种植物的小种子都更有可能形成持久的种子库^[68]。在 *Suaeda moquinii*(属藜科)中,棕色种子在 1000 mmol/L NaCl 中仍有 30% 的萌发率,而黑色种子在 600 mmol/L NaCl 中的萌发率只有 8%。黑色种子在 5~15℃ 低温下 20d 的萌发恢复率是 82%~100%,且随温度升高而下降,但棕色种子在各种温度下的恢复率约为 59%~97%^[64]。

植物在不同时间内产生不同形态的种子,各种形态的种子所占的比例也不同。这种多态性使各型种子具有不同的生理机制及生态适应方式,为萌发提供了多种可选择的时空机遇,避免了一次危机中一个物种的当地灭绝。

2.4 土壤种子库

土壤种子库是盐生植物的一个重要的基因信息储存库,种子库在决定盐生植物的时空分布上起着重要的作用。当环境条件不适、或胁迫超过种子萌发的耐受域限时,未萌发种子常常进入强迫休眠状态,在土壤中保存一个暂时或持久的种子库。而不耐

表 2 118 种盐生植物在不同生境中的休眠类型^[61]
Table 2 Seed dormancy types of 118 halophytes establishing in different environments

鲜熟种子 Dormancy of freshly matured seeds	盐沼盐漠 SM,SD (No. of species)	海滨、悬 崖、沙丘 (No. of species)	海洋 Sea (No. of species)
不休眠 Nondormant	9	4	4
形态休眠 Morphological	0	1	0
形态生理休眠 Morphophysiological	0	5	0
环境休眠 Environmental	2	3	0
生理休眠 Physiological	68	14	8

SM 盐沼 Salt Marshes, SD 盐漠 Salt Deserts, 海滨 Beaches, 悬崖 Cliffs, 沙丘 Dunes

盐植物的种子在盐胁迫下却不能保存活力^[69]。

对 1 年生植物来说,持久的种子库是一种重要适应性表现。由于环境胁迫程度很高,植物面临着巨大的生存风险,所以种子库便起到了进化过滤器的作用,决定特定条件下特定基因型种子的萌发。当胁迫增强时,种子库是植物个体增加的唯一来源,使种质基因得以保存和流传^[58];胁迫减轻时,种子快速萌发,对整个群落的更新和演替产生重大的影响^[70]。由于生境中盐度分布的不断变化,种子库起到了决定各年度物种发生类型的作用,也决定了盐沼和盐漠中各环境梯度下的群落物种组成^[69]。

Leck 推断多种环境因素及种子特性影响种子库的大小和种类组成:(1)种子寿命及萌发特性;(2)浸种;(3)捕食;(4)地面植被组成;(5)种子雨及传播;(6)湿地的年龄及其理化特征^[71]。不同生境,不同的植物物种,种子库的大小不同(表 3)^[69]。同一种植物,在有些地方会形成持久的种子库,而在另一些地方并不如此;生长季节的不同时期,同种植物种子库的大小也不同;同一地点,不同种的植物,有的在植被中的分布与其种子库密切相关,有的则不然^[58]。有的群落中,地上植被和其土壤种子库有着很高的相关性,而有的群落中相关性很小^[69]。在以 1 年生植物占优势的群落中植被组成与种子库相关性显著,而多年生植物占优势的群落中则不大相关,这是因为许多多年生植物可以通过克隆生长增加个体、保持种群,仅需少量的种子萌发;而一年生植物只有有性生殖,因而种子库的保存具有重要的生态意义^[58]。Khan 和 Gul 的研究表明美国肯塔基、巴基斯坦以及阿拉伯海滨沿岸的盐生灌木 *Suaeda fruticosa* (属藜科)、*Cressa cretica* (属旋花科)、*Arthrocnemum macrostachyum* (属藜科)和 *Atriplex griffithii* (属藜科)的植被与其种子库有着紧密的相关性,种子库大小的变化与优势种群的变化同步^[72]。又如 *Salicornia virginica* (属藜科)植株占当地植被覆盖的 96.4%,而其种子库占总种子库的 92.3%,表现出极大的相关性。但另一种低地盐沼优势植物 *Spartina foliosa* (属禾本科)在当地几乎没有种子库。这两种植物占据着盐沼的不同层次生境,所以有着与各自萌发物候相关的不同适应特性^[58]。梭梭(*H. ammodendron*)的种子是短命种子,活力只能保持 10 个月左右,也没有土壤种子库^[73]。

表 3 盐沼(SM)和盐漠(SD)中的种子库^[69]
Table 3 Seed banks in salt marsh(SM)and salt desert(SD)communities^[69]

群落 Community	地点 Location	种子数 No. of seeds (No/m ²)	参考文献 Reference
<i>Salicornia-Hordeum</i>	Ohio, U. S. (SM)	479,200	Badger and Ungar, 1994
<i>Atriplex prostrata</i>	Ohio, U. S. (SM)	108,280	Ungar, 1984
<i>Spergularia marina</i>	California, U. S. (SM)	83,050	Josselyn and Perez, 1981
<i>Suaeda vera</i>	Norfolk, U. K. (SM)	20,494	Ungar and Woodell, 1993
<i>Juncus gerardii</i>	Pori, Finland (SM)	13,669	Jutila, 1998
<i>Juncus roemerianus</i>	Florida, U. S. (SM)	9,702	Looney and Gibson, 1995
<i>Spartina patens</i>	Louisiana, U. S. (SM)	2,920	Baldwin et al., 1996
<i>Scirpus maritimus</i>	Utah, U. S. (SM)	2,194	Smith and Kadlec, 1983
<i>Atriplex griffithii</i>	Karachi, Pakistan, (SD)	2,000	Khan, 1993
<i>Atriplex patula</i>	Manitoba, Canada, (SM)	2,100	Welling et al., 1988
<i>Suaeda fruticosa</i>	Karachi, Pakistan, (SD)	1,001	Khan, 1993
<i>Puccinellia maritima</i>	Germany (SM)	1,130	Bernhardt and Handke, 1992
<i>Phragmites australis</i>	Manitoba, Canada (SM)	1,400	Welling et al., 1988
<i>Distichlis spicata</i>	Utah, U. S. (SM)	850	Smith and Kadlec, 1983
<i>Spartina patens</i>	Rhode Island, U. S. (SM)	470	humway and Bertness, 1992
<i>Arthrocnemum indicum</i>	Karachi, Pakistan (SM)	110	Gulzar and Khan, 1994
<i>Solidago semperviren</i>	California, U. S. (SM)	58	Lee, 1993
<i>Spartina alterniflora</i>	Massachusetts, U. S. (SM)	42	Hartman, 1984
<i>Suaeda maritima</i>	Sussex, U. K.	27	Hutchings and Russell, 1989

种子在盐胁迫下进入强迫休眠以及延长萌发期、直到盐度降低时再萌发的特性,使盐生植物的幼苗生长及发育繁殖得以在适宜的生境下进行^[69]。种子库的存在是盐生植物,特别是 1 年生盐生植物对胁迫环境的一种重要适应对策,它保证了胁迫严重时遗传信息的保存以及条件好转时种群的恢复。

2.5 特异的萌发时空特性

种子在对温度、湿度、光照及盐度等环境条件的反应中形成了一系列特异的萌发时空特性,为成功萌发及幼苗顺利定植提供了保证。

温度是调节种子萌发的一个重要因子。一般情况下种子萌发的温度需求与当地的雨季相协调,其原因在于降水同时引起了气温和土壤盐度的降低。*Hordeum jubatum*(属禾本科)的种子在高盐、高温或二者相互作用下都不能很好萌发,夏季种子成熟时温度和盐度很高,二者相互作用使种子进入强迫休眠状态,新成熟的种子在秋季较低的温度和土壤盐度下不经休眠就可以顺利萌发^[20],如果秋季周围的环境条件超过了种子萌发的耐受阈限,则种子将会越冬在次年春季环境适宜时萌发^[74]。梭梭(*H. ammodendron*)种子的适宜萌发温度是 10℃,由于种子在 10 月成熟,此时已进入寒冷季节,所以种子不萌发,直到次年融雪期间土壤湿度及温度都适合时才萌发^[16]。

种子在土壤中的位置也与其萌发密切相关。各种植物的种子对光质、光强、光周期、以及水分的需求和反应不同,因而种子在土层中的位置也是其萌发适应性的重要体现。对光的依赖性阻碍了埋藏在土层深处的光敏感种子的萌发,这些种子在湿润沙层深处可以经历长时间的吸涨。但土壤表层并不是种子萌发与幼苗存活的适宜生境,因为由强风导致的表土层快速干燥和相对较低的湿度会严重影响幼苗的存活。Adair 等人发现 *Cakile edentula*(属十字花科)的种子随着在土壤中埋藏深度的增加出苗率减少,而在 4cm 土层中的萌发最好^[75]。

盐沼或盐漠中种子萌发的时空特性对植物在多变胁迫环境中的定植、生长、发育以及繁殖都具有重大的决定意义^[9,76]。

2.6 植物的繁殖策略

有的植物利用克隆生长来适应多变的胁迫环境,而另一些植物则采用产生大量种子的策略。对有些植物来说,无性繁殖是进行个体补充的良好方式,而产生大量种子则是其最终策略。因为对一个植物种群而言,有性生殖比无性生殖更重要,有性生殖过程能够产生具有新的适应特征的基因型,从而增强植物的生存和竞争能力,如 *Aeluropus lagopoides*(禾本科)^[77]。植物还可在不同的时空环境中调节资源分配,采用不同的繁殖策略,如胁迫较严重时植物常采取 r 型繁殖策略,产生大量易传播、易休眠的小种子;而在资源较丰富的情况下则利用 K 型繁殖策略,形成较少量易萌发的大型种子^[58]。

3 结语

盐生植物以其较高的耐盐性和在盐胁迫解除后的高萌发恢复力而区别于甜土植物。盐分主要通过两种作用和两条途径对植物种子萌发产生影响,且这种影响总是与一定的温度条件相关联。在长期的进化过程中,盐生植物的种子形成了一系列适应盐生生境的萌发策略。多样的萌发特性和生存机制确保了盐生植物在盐渍环境中的成功定植、存活以及繁殖扩展。

土壤盐渍化是一个世界性的生态问题,同时也是资源利用问题。在我国,盐渍土壤主要分布在滨海和西北内陆地区,严重制约着这些地区、尤其是内陆地区的经济发展,如何改良和利用盐渍土壤已成为实施西部大开发战略中的生态恢复与重建工作的重要内容。迫于人口的增长和环境压力,利用盐生植物开发盐渍土资源已成为人类解决资源短缺和环境恶化问题的有效途径。与传统的水利工程改良措施相比,挖掘盐生植物的生物潜力对实现盐渍土的生物改良和经济利用具有低投入、环境可持续的优点,“盐土农业”也因此受到日益广泛的重视。有关盐生植物生物学特性,特别是种子萌发及幼苗生长的研究将为我国广大严重盐渍化地区土壤的改良以及植被恢复和生态重建的实践提供理论指导。

References:

- [1] Zhao K F, Li F Z. *Halophytes in china*. Beijing: Science Press, 1999. 1~17.
- [2] Gutterman Y. *Seed germination in desert plants*. Berlin: Springer-Verlag, 1993.
- [3] Xiao W. Microstructures in the nutritional organs of five halophytes. *Journal of Gansu Agricultural University*, 2002, **37**(4): 421~427.
- [4] Zhou L L, Feng Y Z. Anatomical studies on six halophytes in Xinjiang. *Journal of Shihezi University*(Natural Science Edition), 2002, **61**(3): 217~221.
- [5] Xia F C, Jiang G Q. Development of the study on halophyte's structure of resisting saline-alkali. *Journal of Tonghua Teachers' College*, 2002, **23**(2): 67~69.
- [6] Zhou S, Zhao K F. Advance of study on secreting halophytes. *Chin. J. Appl. Environ. Biol.*, 2001, **7**(5): 496~501.
- [7] Wang H, Deng Y B. Anatomical studies on ten xerophytes and halophytes in Xinjiang. *Journal of Xinjiang University*, 1998, **15**(4): 67~73.
- [8] Zhou H R. Observation on anatomical structure of leaves or assimilating braches of five solonchalk plants in Xinjiang. *Journal of Anhui University*(Natural Science Edition), 1991, **15**(4): 81~85.
- [9] Ungar I A. Halophyte seed germination. *Bot. Rev.*, 1978, **44**: 233~264.
- [10] Levitt J. *Reponses of plants to environmental stress*(2nd edn). New York: Academic Press, 1980. 365~434.

- [11] Yan S G, Shen Y Y. Effects of ecological factors on salt-tolerance of *Puccinellia tenuiflora* seeds during germination. *Acta Phytocologica Sinica*, 1996, **20**(5): 414~422.
- [12] Robinson R A, Stokes R H. *Electrolyte solutions*. London: Butterworths Scientific Publications, 1955. 450~500.
- [13] Chapman V J. *Salt marshes and salt deserts of the world*. New Jersey: Stechert-Macmillan, Pennsauken, 1974. 494.
- [14] Katembe W J, Ungar I A, John P M. Effect of salinity on germination and seedling growth of two *Atriplex* species. *Ann. Bot.*, 1998, **82**: 167~175.
- [15] Gul B, Weber D J. Effect of salinity, light and temperature on germination in *Allenrolfea occidentalis*. *Can. J. Bot.*, 1999, **77**: 240~246.
- [16] Huang Z Y, Zhang X S, Gutterman Y. Influence of light, temperature and salinity on the seed germination of *Haloxylon ammodendron*. *Acta Phytophysiological Sinica*, 2001, **27**(3): 275~280.
- [17] Khan M A, Gul B, Weber D J. Germination responses of *Salicornia rubra* to temperature and Salinity. *J. Arid. Environ.*, 2000, **45**: 207~214.
- [18] Khan M A, Ungar I A. Effect of thermoperiod on recovery of seed germination of halophytes from saline conditions. *Am. J. Bot.*, 1997, **84**: 279~283.
- [19] Khan M A, Gul B, Weber D J. Seed germination characteristics of *Halogeton glomeratus*. *Can. J. Bot.*, 2001, **79**: 1189~1194.
- [20] Badger K S, Ungar I A. The effects of salinity and temperature on the germination of the inland halophyte *Hordeum jubatum*. *Can. J. Bot.*, 1989, **67**: 1420~1425.
- [21] Okusanya O T. The effect of sea water and temperature on the germination behavior of *Crithmum maritimum*. *Physiol. Plant*, 1977, **41**: 265~267.
- [22] Ungar I A. Seed germination and seed-bank ecology in halophytes. In: Kigel J, Galili G, eds. *Seed Development and Germination*. New York: Marcel Dekker, 1995. 599~628.
- [23] Khan M A, Ungar I A. Germination of salt tolerant shrub *Suaeda fruticosa* from Pakistan: salinity and temperature responses. *Seed Sci. Tech.*, 1998, **26**: 657~667.
- [24] Khan M A, Ungar I A. Effect of salinity on the seed germination of *Triglochin maritime* under various temperature regimes. *Great Basin Nat.*, 1999, **59**: 144~150.
- [25] Baskin C C, Baskin J M. *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. San Diego, California, USA: Academic Press, 1998. 513.
- [26] Gulzar S, Khan M A, Ungar I A. Effect of salinity and temperature on the germination of *Urochondra setulosa* (Trin.) CE Hubbard. *Seed Sci. Tech.*, 2001, **1**: 21~29.
- [27] Bewley D J, Black M. *Seeds: Physiology of development and germination*. New York: Plenum Press, 1994.
- [28] Bewley J D, Black M. *Physiology and biochemistry of seeds in relation to germination*. Berlin: Springer-Verlag, 1982. 375.
- [29] Woodell S R J. Salinity and seed germination patterns in coastal plants. *Vegetatio*, 1985, **61**: 223~229.
- [30] Keiffer C W, Ungar I A. Germination responses of halophyte seeds exposed to prolonged hypersaline conditions. In: Khan M. A., Ungar I. A. eds. *Biology of Salt Tolerant Plants*. Department of Botany, University of Karachi, Pakistan, 1995. 43~50.
- [31] Waisel Y. *Biology of halophytes*. New York: Academic Press, 1972.
- [32] Levitt J. *Responses of plants to environment stress*. New York: Academic Press, 1972.
- [33] Werner J E, Finkelstein R R. Arabidopsis mutants with reduced response to NaCl and osmotic stress. *Physiol. Plant*, 1995, **93**: 659~666.
- [34] Strogonov B P. *Structure and function of plant cells in saline habitats*. New York: Halstead Press, 1974.
- [35] Younis A F, Hatata M A. Studies on the effects of certain salts on germination, on growth of root, and on metabolism I. Effects of chlorides and sulphates of sodium, potassium, and magnesium on germination of wheat grains. *Plant and soil*, 1971, **13**: 183~200.
- [36] Redmann R E. Osmotic and specific ion effects on the germination of alfalfa. *Can. J. Bot.*, 1974, **52**: 803~808.
- [37] Tobe K, Li X, Omasa K. Seed germination and radicle growth of a halophyte, *Kalidium caspicum*. *Ann. Bot.*, 2000, **85**: 391~396.
- [38] Khan M A, Ungar I A. The effect of salinity and temperature on the germination of polymorphic seeds and growth of *Atriplex triantularis* Willd. *Am. J. Bot.*, 1984, **71**: 481~489.
- [39] Stumpf D K, Prisco J T, Weeks J R, et al. Salinity and *Salicornia bigelovii* Torr. seedling establishment. Water relations. *Journal of Experimental Botany*, 1986, **37**: 160~169.
- [40] Cramer G R, Läuchli A, Polito V S. Displacement of Ca^{2+} by Na^{+} from the plasmalemma of root cells. A primary response to salt stress? *Plant Physiology*, 1985, **79**: 207~211.

- [41] Kent L M, Läuchli A. Germination and seedling growth of cotton: salinity-calcium interactions. *Plant Cell and Environment*, 1985, **8**: 155~159.
- [42] Marschner H. *Mineral nutrition of higher plants*(2nd Edn). London: Academic Press, 1995.
- [43] Tobe K, Li X M, Omasa K. Effects of sodium, magnesium and calcium salts on seed germination and radicle survival of a halophyte, *Kalidium caspicum* (Chenopodiaceae). *Aust. J. Bot.*, 2002, **50**: 163~169.
- [44] Flowers T J. Effects of sodium chloride on enzyme activity of four halophytic species of Chenopodiaceae. *Phytochemistry*, 1972, **11**: 1881~1886.
- [45] Cavalieri A J, Huang A M. Effects of NaCl on the *in vitro* activity of malate dehydrogenase in salt marsh halophytes of the U.S. *Physiol. Plant*, 1977, **41**: 79~84.
- [46] Kulieva F B, Shamina Z B, Stroganov B P. Effects of high concentration of NaCl on multiplication of cells of *Crepis capillaries in vitro*. *Soviet Plant Physiology*, 1975, **22**: 107~110.
- [47] Ungar I A. *Ecophysiology of vascular halophytes*. Boca Raton: CRC Press, 1991.
- [48] Khan M A, Gul B, Weber D J. Seed germination in the Great Basin halophyte *Salsola iberica*. *Can. J. Bot.*, 2002, **80**: 650~655.
- [49] Rivers W G, Weber D J. The influence of salinity and temperature on seed germination in *Salicornia bigelovii*. *Physiol. Plant*, 1971, **24**: 73~75.
- [50] Okusanya O T. An experimental investigation into the ecology of some maritime cliff species II. Germination studies. *Journal of Ecology*, 1979, **67**: 293~294.
- [51] Khan M A, Weber D J. Factors influencing seed germination in *Salicornia pacifica* var. *utahensis*. *Am. J. Bot.*, 1986, **73**: 1163~1167.
- [52] Ungar I A. Influences of salinity on seed germination in succulent halophytes. *Ecology*, 1962, **43**: 763~764.
- [53] Ungar I A. The effect of salinity and temperature on seed germination and growth of *Hordeum jubatum*. *Can. J. Bot.*, 1974, **52**: 1357~1362.
- [54] Waisel Y, Ovadia S. Biological flora of Israel. *Suaeda monica* Forsk. Ex J. F. Gmel. *Isr. J. Bot.*, 1972, **21**: 42~52.
- [55] Breen C M, Everson C, Rogers K E. Ecological studies on *Sporobolus virginicus* (L) Kunth with particular reference to salinity and inundation. *Hydrobiologia*, 1977, **54**: 135~140.
- [56] Rozema J, Bijwaard P, Prast G, et al. Ecophysiological adaptation of coastal halophytes from foredunes and salt marshes. *Vegetatio*, 1985, **62**: 499~521.
- [57] Naidoo G, Naicker K. Seed germination in the coastal halophytes *Triglochin bulbosa* and *Triglochin striata*. *Aquat. Bot.*, 1992, **42**: 217~299.
- [58] Ungar I A. Population ecology of halophyte seeds. *Bot. Rev.*, 1987, **53**: 301~344.
- [59] Haper J L. *Population biology of plants*. New York: Academic Press. 1977.
- [60] Roberts H A, Neilson J E. Seed survival and periodicity of seedling emergence in some species of *Atriplex*, *Chenopodium*, *Polygonum* and *Rumex*. *Annals of Applied Biology*, 1980, **94**: 111~120.
- [61] Zhao K F, Feng L T, Fan H, et al. Characteristics of seed dormancy breaking and germination in halophytes. *Chinese Bulletin of Botany*, 1999, **16**(6): 677~685.
- [62] Boucaud J, Ungar I A. The role of hormones controlling the mechanically induced dormancy of *Suaeda* spp. *Physiol. Plant*, 1973, **37**: 143~148.
- [63] Khan M A, Ungar I A. Effect of germination promoting compounds on the release of primary and salt-enforced seed dormancy in the halophyte *Sporobolus arabicus* Bioss. *Seed Sci. Tech.*, 2001, **29**: 299~306.
- [64] Khan M A, Gul B, Weber D J. Germination of dimorphic seeds of *Suaeda moquinii* under high salinity stress. *Aust. J. Bot.*, 2001, **49**: 185~192.
- [65] Ungar I A. *Atriplex patula* var *Hastata* seed dimorphism. *Rhodora*, 1971, **73**: 548~551.
- [66] Wertis B, Ungar I A. Seed demography and seedling survival in a population of *Atriplex triangularis* Willd. *American Midland Naturalist*, 1986, **116**: 152~162.
- [67] Osmond C B, Bjorkman O, Anderson D J. *Physiological processes in plant ecology: Toward a synthesis with Atriplex*. New York: Springer-Verlag, 1980. 468.
- [68] Carter C T, Ungar I A. Germination response of dimorphic seeds of two halophyte species to environmentally controlled and natural conditions. *Can. J. Bot.*, 2003, **81**: 918~926.
- [69] Ungar I A. Seed banks and seed germination dynamics of halophytes. *Wetlands Ecology and Management*, 2001, **9**: 499~501.
- [70] Zhao L Y, Li F R. Study on the characteristics of soil seed banks in desertification process. *Arid Zone Research*, 2003, **20**(4): 317~

321.

- [71] Leck M A. Wetland seed banks. In: Leck M. A. , Parker V. T. , Simpson R L. eds. *Ecology of Soil Seed Banks*. New York: Academic Press, 1989. 283~305.
- [72] Khan M A, Gul B. Seed bank strategies of coastal populations at the Arabian Sea coast. In: Mcarthur E. D. , Ostler W. K. , Wambolt C. L. eds. *Proceedings of the Symposium on Shrubland Ecotones*. Ogden: USDA Forest Service, Rocky Mountain Research Station, 1999. 227~230.
- [73] Huang Z Y, Zhang X S, Zheng G H, et al. Increased storability of *Haloxylon ammodendron* seeds in ultra-dry storage (Chenopodiaceae). *Acta. Bot. Sin.* , 2002, **44**(2):239~241.
- [74] Badger K S, Ungar I A. Life history and population dynamics of *Hordeum jubatum* along a soil salinity gradient. *Can. J. Bot.* , 1991, **69**: 384~393.
- [75] Adair J A, Higgins T R, Brandon D J. Effect of fruit burial depth and wrack on the germination and emergence of the strandiline species *Cakile edentula* (Brassicaceae). *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 1990, **117**: 138~142.
- [76] Ungar I A. Germination ecology of halophytes. In: Sen D. N, Rajpurohit K. S. eds. *Contributions to the Ecology of Halophytes*. The Hague: Dr. W. Junk Publishers, 1982. 143~154.
- [77] Gulzar S, Khan M A. Seed germination of a halophytic grass *Aeluropus lagopoides*. *Ann. Bot.* , 2001, **87**: 319~324.

参考文献:

- [1] 赵可夫, 李法曾. 中国盐生植物. 北京: 科学出版社, 1999. 1~17.
- [3] 肖雯. 五种盐生植物营养器官显微结构观察. 甘肃农业大学学报, 2002, **37**(4): 421~427.
- [4] 周玲玲, 冯元忠, 等. 新疆六种盐生植物的解剖学研究. 石河子大学学报, 2002, **6**(3): 217~221.
- [5] 夏富才, 姜贵全, 等. 盐生植物抗盐结构机理研究进展. 通化师范学院学报, 2002, **23**(2): 67~69.
- [6] 周三, 赵可夫, 等. 泌盐盐生植物研究进展. 应用与环境生物学报, 2001, **7**(5): 496~501.
- [7] 王虹, 邓彦斌. 新疆 10 种旱生、盐生植物的解剖学研究. 新疆大学学报(自然科学版)1998, **15**(4): 67~73.
- [8] 周翰儒. 5 种新疆盐生植物叶和同化枝解剖构造的观察. 安徽大学学报(自然科学版), 1991, **15**(4): 81~85.
- [11] 阎顺国, 沈禹颖. 生态因子对碱茅种子萌发期耐盐性影响的数量分析. 植物生态学报, 1996, **20**(5): 414~422.
- [16] 黄振英, 张新时, Yitzchak Guterman, 等. 光照、温度和盐分对梭梭种子萌发的影响. 植物生理学报, 2001, **27**(3): 275~280.
- [61] 赵可夫, 冯立田, 范海. 盐生植物种子的休眠、休眠解除及萌发的特点. 植物学通报, 1999, **16**(6): 677~685.
- [70] 赵丽娅, 李锋瑞. 沙漠化过程土壤种子库特征的研究. 干旱区研究, 2003, **20**(4): 317~321.
- [73] 黄振英, 张新时, 郑光华, 等. 超干贮藏提高梭梭种子的耐贮藏性. 植物学报, 2002, **44**(2): 239~241.