

青藏高原东缘灌木种子的萌发特性

崔现亮¹, 王桔红^{2,*}, 齐 威¹, 郑秀芳²

(1. 兰州大学干旱与草地生态教育部重点实验室, 兰州 730000; 2. 河西学院生态研究所, 甘肃张掖 734000)

摘要: 种子萌发和种子大小是植物生活史中的两个关键性特征, 它关系到幼苗的建成、存活、竞争和个体未来的适合度。对青藏高原东缘 43 种灌木(12 种优势种, 31 种常见种)种子的萌发特性、萌发模式以及种子大小对萌发能力的影响进行了比较研究。结果显示, 萌发率在 80% 以上的物种: 优势种有 3 种(鲜卑花、千里香杜鹃和山生柳), 占 25%; 常见种有 1 种(白毛银露梅), 占 3.23%。萌发率在 60% ~ 80% 的物种: 优势种有 1 种(中国沙棘), 占 8.33%; 常见种有 12 种(红毛杜鹃、蒙古绣线菊、短叶锦鸡儿等), 占 38.71%。萌发率在 40% ~ 60% 的物种: 优势种有 1 种(锥花小檗), 占 8.33%; 常见种有 5 种(暴马丁香、密叶锦鸡儿和肋果沙棘等), 占 16.13%。萌发率在 20% ~ 40% 的物种: 优势种有 2 种(烈香杜鹃和小叶金露梅), 占 6.45%; 常见种有 1 种(紫丁香), 占 3.23%。萌发率在 20% 以下的物种: 优势种有 5 种(置疑小檗、高山绣线菊和岩生忍冬等), 占 41.67%; 常见种有 12 种(甘肃小檗、刚毛忍冬、陕甘花楸等), 占 36.36%。优势种和常见种的萌发主要有爆发型、过渡型、缓萌型和低萌型。优势种具有较多的过渡型和缓萌型种, 有较少爆发型和低萌型种; 常见种中过渡型、缓萌型和低萌型物种比例均在 30% 左右, 爆发型仅有 3.32%。优势种中的爆发型要多于常见种, 而低萌型的种要少于常见种。萌发率和萌发速率与种子大小呈显著的负相关关系, 萌发开始时间和萌发持续时间与种子大小有较弱的关联性。

关键词: 种子萌发; 种子大小; 优势种; 常见种

文章编号: 1000-0933(2008)11-5294-09 中图分类号: Q948 文献标识码: A

Seed germination characteristics of shrub species from the eastern Qinghai-Tibet Plateau

CUI Xian-Liang¹, WANG Ju-Hong^{2,*}, QI Wei¹, ZHENG Xiu-Fang²

1 Key Laboratory of Arid and Grassland Ecology of the ministry of Education, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China

2 The Institute of Ecology, Hexi University, Zhangye, Gansu 734000, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(11): 5294 ~ 5302.

Abstract: Seed germination and seed size are two crucial components of plant life history with consequences for seedling quality, survival, competition and fitness. We examined germination characteristics and their relation to seed size in 43 shrub species (12 dominant and 31 common) from the eastern Qinghai-Tibetan Plateau. The fresh mature seeds were stored dry at 5°C until use, then each species 50 seeds were placed in Petri-dishes on filter paper moistened with distilled water and placed in a growth chamber under an alternating temperature regime of 5°C/25°C with a 12h/12h photoperiod in the Illuminating Incubator. Results showed that 3(25%) of 12 dominant species (*Sibiraea laevigata*, *Rhododendron capitatum* and *Salix oritrepha*) and 1(3.23%) of 31 common species (*Potentilla glabra* var. *mandshurica*) had more than 80% germination; 1(8.33%) of 12 dominant species (*Hippophae rhamnoides*) and 12(38.71%) of 31 common species (e. g.

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30470307)

收稿日期: 2007-12-04; 修订日期: 2008-06-23

作者简介: 崔现亮(1982~), 男, 山东人, 硕士生, 主要从事植物生态学研究. E-mail: cuixianliang1234@163.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wjuh1918@yahoo.cn

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30470307)

Received date: 2007-12-04; Accepted date: 2008-06-23

Biography: CUI Xian-Liang, Master candidate, mainly engaged in plant of ecology. E-mail: cuixianliang1234@163.com

Rhododendron rufum, *Spiraea mongolica* and *Caragana brevifolia*) had 60% to 80% germination; 1 (8.33%) of 12 dominant species (*Berberis aggregate*) and 5 (16.13%) of 31 common species (e.g. *Syringa reticulata* var. *amurensis*, *Caragana densa* and *Hippophae neurocarpa*) had 40% to 60% germination; 2 (6.45%) dominant species (*Rhododendron anthropogonioides* and *Potentilla parvifolia*) and 1 (3.23%) common species (*Syringa oblata*) had 20% to 40% germination; and 5 (41.67%) dominant species (e.g. *Berberis dubia*, *Spiraea alpine* and *Lonicera rupicola*) and 12 (36.36%) common species (e.g. *Berberis kansuensis*, *Lonicera hispida* and *Sorbus koehneana*) had less than 20% germination. The germination patterns of these species were classified into four types by Principal Component Analysis and Cluster Analysis: rapid, intermediate, slow and low. A greater proportion of dominant species had intermediate and slow germination than rapid and low germination; the common species had similar proportions of intermediate, slow, and low germination, but only 3.32% with rapid germination. The proportion of species with rapid germination was slightly greater for dominant species than common species, and proportion with low germination was less than in common species. In addition, there were significant negative correlations between germination percentages, germination rate and seed size; but days to first germination and duration of germination were weakly related to seed size.

Key Words: seed germination; seed size; dominant species; common species

种子和幼苗是植物一生最脆弱而又最关键的阶段,它们经历着较高的死亡风险、面临着不可预测、多变的环境^[1]。在这样的选择压力下,不同植物有着不同的生活史对策,最大目的是在有利的条件下增加幼体数量,同时减少不利条件下个体死亡风险。种子的萌发能力影响着幼苗存活、个体适合度及植物生活史的表达^[2~5]。因此,种子萌发已成为植物繁殖对策和群落生态学的重要研究课题。种子大小(seed size)也是植物生活史的一个关键特征,它影响着幼苗的建成、存活及种子扩散等更新对策^[6]。种子在大小、扩散和萌发能力等方面的变异,使物种从时间和空间上更有效地逃避不利的环境因素^[7],提高物种在多变环境中的适应能力。从某种意义上说,种子代表着一种潜在的植物群落,对于群落结构有着决定性的作用,而种子的萌发则是种子植物生活史中实现种群更新和物种延续的关键环节之一。研究种子萌发行为对探索植物的生态适应机制、生活史对策、群落演替以及植被的恢复有重要价值^[8~10]。国内许多学者开展了种子萌发生态学的研究,如刘志民等对科尔沁沙地的 31 种植物种子萌发进行了调查^[11],杨立学对俄罗斯大果沙棘(*Hippophae rhamnoides*)种子的萌发特性进行了研究^[12],王刚等从沙漠植物更新生态的角度探讨了旱生灌木的萌发条件^[13],王桔红等对中生和旱生植物萌发特性及其与种子大小关系进行了比较研究^[14],宗文杰等、卜海燕等对青藏高原菊科和禾本科植物的种子萌发进行了调查^[15,16],陈章和等对亚热带木本植物的萌发进行了研究^[17~19]。而目前关于青藏高原亚高山地带木本植物种子萌发的研究还较罕见。

青藏高原东缘的森林植被包括寒温性常绿针叶林和一些顶极及次生灌丛,其中适应高寒半湿润气候的乔木和灌木在群落种类组成中具有优势地位。植物区系成分较复杂,有青藏高原和喜马拉雅特有种,海拔较低处还有暖温带甚至亚热带半干旱、半湿润地带的代表种,其种质资源非常丰富^[20]。在垂直性分布的灌丛植被中,有对群落结构和群落形成有明显控制作用的优势种(如中国沙棘、山生柳、烈香杜鹃等)及数量、作用次于优势种的常见种(如蒙古绣线菊、白毛金露梅、南川绣线菊、小叶石积木等)。

对分布于青藏高原东缘亚高山地带 43 种灌木的种子萌发特性及其与种子大小的关系进行了调查,目的是从萌发的水平上认识优势种与常见种的生活史对策,揭示其生态适应机制和在群落结构中的作用,为青藏高原东部亚高山地带的生态恢复、森林重建和植被保护提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究地生境

研究种采集于青藏高原东部的甘肃省甘南藏族自治州境内(101°~103°E, 34°~35°70'N),海拔约 1700~4100m;年均降水量 450~780mm,降雨主要分布 7~9 月份;年均气温 1.8℃,1 月均温 -10.7℃ 以下,7 月

均温 11.7℃, 生长季最高气温 23.6~28.9℃; 年平均霜期不少于 270 d。植被类型以高寒草甸、灌丛和山地森林为主。

1.2 种子采集与贮藏

植物种子于 2005 年 8~10 月在青藏高原东缘亚高山地带采集。采集时根据物种在所在群落中的数量和地位划分出优势种和常见种。每一物种成熟的种子取自 10~20 株个体, 然后将种子充分混合, 以避免母体对种子萌发的影响。人工去除果肉, 自然风干, 在保鲜箱内(5℃)贮藏^[21]。每个物种随机取 100 粒种子进行称量, 3 次重复, 取其平均值得到种子平均百粒重量。

1.3 萌发实验

萌发实验于 2006 年 3 月初在实验室内进行。每个物种随机选取 50 粒饱满种子, 3 次重复。将种子均匀放入铺有 2 层滤纸、直径为 90mm 的培养皿中, 滴少许蒸馏水将种子浸湿, 在温控植物生长培养箱内进行萌发实验。以 25/5℃、12 h 光周期进行变温培养(该条件近似于所研究生境植物萌发季节的平均最高和最低温度)。每 24h 进行萌发检测, 统计萌发个数, 以肉眼看到白色的幼根为标准判断种子是否萌发。萌发实验持续 60 d, 对没有萌发的种子用 TTC 法进行种子活性检测。萌发实验后的种子有萌发、休眠和死亡 3 类, 最终萌发率为种子萌发总数占所测种子中有活性种子的比率。

1.4 数据统计和分析

以主成分分析(PCA)和聚类分析对植物萌发模式进行研究^[16,22]; 以 Pearson 相关分析评价植物萌发能力与种子大小的关系(萌发率进行反正弦转换, 种子质量进行对数转换, 以使数据近似正态分布)。主要萌发指数^[23]: 萌发率(percent germination), 即萌发结束后总的萌发百分数(%); 萌发开始时间(days to first germination), 从播种到第一粒种子萌发所需的时间(d); 萌发持续时间(germination period), 开始萌发到萌发结束所需时间(d); 萌发速率指数($GR = G1/T1 + G2/T2 + \dots + Gt/Tt$), Tt 为相应的萌发日数, Gt 为 t 时间的萌发百分数。统计分析使用 SPSS 12.0。

2 结果

2.1 优势种与常见种的萌发特性

2.1.1 萌发特性

萌发率在 80% 以上的物种: 优势种有 3 种, 鲜卑花(*Sibiraea laevigata*)、千里香杜鹃(*Rhododendron capitatum*)和山生柳(*Salix oritrepha*), 占(优势种总数的)25%; 常见种有 1 种, 白毛银露梅(*Potentilla glabra* var. *mandshurica*), 占(常见种总数的)3.23%。萌发率在 60%~80% 的物种: 优势种有 1 种, 中国沙棘(*Hippophae rhamnoides*), 占 8.33%; 常见种有 12 种, 红毛杜鹃(*Rhododendron rufum*)、蒙古绣线菊(*Spiraea mongolica*)、白毛金露梅(*Potentilla parvifolia* var. *hypoleuca*)、南川绣线菊(*Spiraea rosthornii*)、灰质紫菀(*Aster poliothamnus*)、小叶石积木(*Osteomeles schwerinae* var. *microphylla*)、光果莢(*Caryopteris tangutica*)、短叶锦鸡儿(*Caragana brevifolia*)、弯耳鬼箭愁(*Caragana jubata* var. *recurva*)、鲜黄小檗(*Berberis diaphana*)和毛叶绣线菊(*Spiraea mollifolia*)、匙叶小檗(*Berberis verna*), 占 38.71%。萌发率在 40%~60% 的物种: 优势种有 1 种, 锥花小檗(*Berberis aggregata*), 占 8.33%; 常见种有 5 种, 暴马丁香(*Syringa reticulata* var. *amurensis*)、密叶锦鸡儿(*Caragana densa*)、肋果沙棘(*Hippophae neurocarpa*)、达乌里胡枝子(*Lespedeza daurica*)和红花忍冬(*Lonicera rupicola* var. *syringantha*), 占 16.13%。萌发率在 20%~40% 的物种: 优势种有 2 种, 烈香杜鹃(*Rhododendron anthropogonioides*)和小叶金露梅(*Potentilla parvifolia*), 占 6.45%; 常见种有 1 种, 紫丁香(*Syringa oblata*), 占 3.23%。萌发率在 20% 以下的物种: 优势种有 5 种, 置疑小檗(*Berberis dubia*)、高山绣线菊(*Spiraea alpina*)、鬼箭锦鸡儿(*Caragana jubata*)、藏沙棘(*Hippophae thibetana*)和岩生忍冬(*Lonicera rupicola*), 占 41.67%; 常见种有 12 种, 甘肃小檗(*Berberis kansuensis*)、刚毛忍冬(*Lonicera hispida*)、陕甘花楸(*Sorbus koehneana*)、金花忍冬(*Lonicera chrysantha*)、四川花楸(*Sorbus setschwanensis*)、北方茶藨子(*Ribes maximowiczianum*)、松潘小檗(*Berberis dictyoneura*)、毛叶小檗(*Berberis brachypoda*)、无粉刺红珠(*Berberis dictyophylla* var. *epuinosa*)、华西

忍冬(*Lonicera webbiana*)、木藤蓼(*Polygonum aubertii*)和长刺茶藨子(*Ribes alpestre*),占 36.36%,其中毛叶小檗、无粉刺红珠、华西忍冬、木藤蓼和长刺茶藨子,始终没有萌发。有 9 种优势种(70%)和 15 种常见种(48.33%) 在 12 d 内开始萌发;所有优势种在实验期内均有萌发,而常见种却有 5 种(16.33%) 始终没有萌发(表 1)。

表 1 43 种灌木物种的种子大小和萌发特征

Table 1 Seed size and germination characteristics for 43 shrub species

种名 Species	种子质量 (mg) Seed size ± SE	平均萌发率(%) Percentage of germination ± SE	平均萌发 速率 Germination rate ± SE	萌发开 始时间(d) Days to first germination	萌发持续 时间(d) Germination period
优势种 Dominant species					
1. 锥花小檗 <i>Berberis aggregata</i>	3.773 ± 0.165	50.67 ± 2.06	1.021 ± 0.401	12	32
2. 置疑小檗 <i>Berberis dubia</i>	10.53 ± 0.653	0.67 ± 1.15	0.009 ± 0.117	40	1
3. 鬼箭锦鸡儿 <i>Caragana jubata</i>	9.177 ± 0.134	10.00 ± 5.29	0.770 ± 0.635	2	24
4. 小叶金露梅 <i>Potentilla parvifolia</i>	0.325 ± 0.018	39.33 ± 6.11	2.567 ± 0.1294	4	18
5. 山生柳 <i>Salix oritrepha</i>	0.143 ± 0.004	88.00 ± 7.21	10.802 ± 1.281	3	6
6. 烈香杜鹃 <i>Rhododendron anthropogoniodes</i>	8.603 ± 0.165	31.33 ± 9.87	0.544 ± 0.133	17	32
7. 千里香杜鹃 <i>Rhododendron capitatum</i>	0.043 ± 0.002	81.00 ± 9.87	5.544 ± 0.333	3	18
8. 高山绣线菊 <i>Spiraea alpina</i>	0.302 ± 0.011	0.67 ± 1.15	0.174 ± 0.179	12	18
9. 鲜卑花 <i>Sibiraea laevigata</i>	0.109 ± 0.007	96.67 ± 4.16	8.62 ± 0.349	5	7
10. 藏沙棘 <i>Hippophae tibetana</i>	13.474 ± 0.430	18.67 ± 7.02	0.823 ± 0.401	3	21
11. 岩生忍冬 <i>Lonicera rupicola</i>	3.368 ± 0.123	0.67 ± 1.15	0.024 ± 0.117	47	1
12. 中国沙棘 <i>Hippophae rhamnoides</i>	9.47 ± 0.225	69.00 ± 5.29	4.34 ± 0.265	2	19
常见种 Common species					
13. 白毛银露梅 <i>Potentilla glabra</i> var. <i>mandshurica</i>	0.028 ± 0.001	82.00 ± 6.00	5.885 ± 0.95	4	10
14. 红毛杜鹃 <i>Rhododendron rufum</i>	0.146 ± 0.008	75.33 ± 1.15	1.88 ± 0.147	14	24
15. 蒙古绣线菊 <i>Spiraea mongolica</i>	0.139 ± 0.008	79.33 ± 9.02	5.399 ± 0.446	4	12
16. 南川绣线菊 <i>Spiraea rosthornii</i>	0.032 ± 0.008	70.44 ± 2.06	3.860 ± 0.129	7	12
17. 灰枝紫菀 <i>Aster poliothamnus</i>	0.26 ± 0.009	70.00 ± 6.00	4.885 ± 0.459	4	9
18. 鲜黄小檗 <i>Berberis diaphana</i>	8.660 ± 0.146	77.33 ± 6.11	1.673 ± 0.061	10	31
19. 松潘小檗 <i>Berberis dictyoneura</i>	8.410 ± 0.008	11.33 ± 5.73	0.162 ± 0.0934	19	25
20. 甘肃小檗 <i>Berberis kansuensis</i>	9.617 ± 0.233	0.67 ± 1.15	0.012 ± 0.021	28	1
21. 光果蕨 <i>Caryopteris tangutica</i>	0.659 ± 0.025	72.67 ± 6.43	7.348 ± 1.031	4	9
22. 金花忍冬 <i>Lonicera chrysantha</i>	3.368 ± 0.047	1.33 ± 2.31	0.014 ± 0.024	47	2
23. 刚毛忍冬 <i>Lonicera hispida</i>	2.070 ± 0.069	0.67 ± 1.15	0.013 ± 0.032	27	1
24. 小叶石积木 <i>Osteomeles schuerinae</i> var. <i>microphylla</i>	8.621 ± 0.134	71.33 ± 7.02	1.727 ± 0.183	13	24
25. 红花忍冬 <i>Lonicera rupicola</i> var. <i>syringantha</i>	0.735 ± 0.034	80.67 ± 5.03	1.910 ± 0.135	15	27
26. 北方茶藨子 <i>Ribes maximowiczianum</i>	2.489 ± 0.097	2.67 ± 1.15	0.045 ± 0.028	27	9
27. 毛叶绣线菊 <i>Spiraea mollifolia</i>	0.103 ± 0.005	78.00 ± 8.72	6.842 ± 0.8724	4	15
28. 陕甘花楸 <i>Sorbus koehneana</i>	3.465 ± 0.119	0.67 ± 1.15	0.009 ± 0.015	39	1
29. 四川花楸 <i>Sorbus setschuanensis</i>	2.613 ± 0.047	1.33 ± 1.15	0.018 ± 0.026	33	1
30. 紫丁香 <i>Syringa oblata</i>	8.759 ± 0.107	20.67 ± 11.01	0.305 ± 0.163	23	28
31. 暴马丁香 <i>Syringa reticulata</i> var. <i>amurensis</i>	10.226 ± 0.106	51.00 ± 4.00	5.489 ± 0.0623	10	41
32. 密叶锦鸡儿 <i>Caragana densa</i>	8.659 ± 0.109	53.00 ± 5.77	6.113 ± 1.059	1	12
33. 肋果沙棘 <i>Hippophae neurocarpa</i>	10.54 ± 0.255	55.33 ± 3.05	2.945 ± 0.1517	6	21
34. 弯耳鬼箭愁 <i>Caragana jubata</i> var. <i>recurva</i>	5.915 ± 0.064	76.00 ± 7.21	4.924 ± 0.693	3	24
35. 达乌里胡枝子 <i>Lepedeza daurica</i>	4.189 ± 0.165	41.67 ± 3.32	4.618 ± 0.232	2	37
36. 短叶锦鸡儿 <i>Caragana brevifolia</i>	2.929 ± 0.817	74.67 ± 9.87	11.8 ± 1.075	2	8
37. 匙叶小檗 <i>Berberis verna</i>	3.485 ± 0.105	63.00 ± 4.87	1.332 ± 0.164	12	39
38. 白毛金露梅 <i>Potentilla parvifolia</i> var. <i>hypoleuca</i>	0.657 ± 0.048	77.33 ± 4.62	7.290 ± 0.842	4	14
39. 毛叶小檗 <i>Berberis brachypoda</i>	7.909 ± 0.077	—	—	—	—
40. 无粉刺红珠 <i>Berberis dictyophylla</i> var. <i>epuinosa</i>	9.580 ± 0.205	—	—	—	—
41. 华西忍冬 <i>Lonicera webbiana</i>	0.764 ± 0.017	—	—	—	—
42. 木藤蓼 <i>Polygonum aubertii</i>	3.579 ± 0.292	—	—	—	—
43. 长刺茶藨子 <i>Ribes alpestre</i>	3.062 ± 0.136	—	—	—	—

2.1.2 萌发特性的主成分分析

对所研究植物的萌发结果进行主成分分析(PCA),萌发百分率、萌发速率、萌发持续时间和萌发开始时间这4个变量反映的信息均可以由两个主成分反映。两个主成分可以分别解释所有灌木优势种数据变异的63.365%和32.057%、可以解释数据整体变异的95.422%(表2),分别解释所有常见种数据变异的71.866%和20.357%、可以解释数据整体变异的92.223%(表2,图1,图2)。

所研究灌木种萌发特性的两个公因子中各变量得分系数矩阵如下:

优势种 主成分1 = 0.939 萌发率 + 0.956 萌发速率 + 0.010 萌发持续时间 - 0.763 萌发开始时间
主成分2 = -0.250 萌发率 + 0.271 萌发速率 + 0.974 萌发持续时间 - 0.582 萌发开始时间
常见种 主成分1 = 0.857 萌发率 + 0.963 萌发速率 + 0.166 萌发持续时间 - 0.795 萌发开始时间
主成分2 = 0.395 萌发率 + 0.004 萌发速率 + 0.973 萌发持续时间 - 0.515 萌发开始时间

表2 主成分分析的总方差解释

Table 2 Total variance explained of the PCA

生态型 Ecotypes	成分 Component	初始特征值 Initial eigenvalues			提取载荷平方和 Extraction sums of squared loadings		
		总计 Total	方差(%) % of Variance	累积(%) Cumulative %	总计 Total	方差(%) % of Variance	累积(%) Cumulative %
优势种 Dominant species	1	2.535	63.365	63.365	2.535	63.365	63.365
	2	1.282	32.057	95.422	1.282	32.057	95.422
	3	0.171	4.274	99.696			
	4	0.012	0.304	100.000			
常见种 Common species	1	2.875	71.866	71.866	2.875	71.866	71.866
	2	0.814	20.357	92.223	0.814	20.357	92.223
	3	0.163	4.081	96.304			
	4	0.148	3.696	100.000			

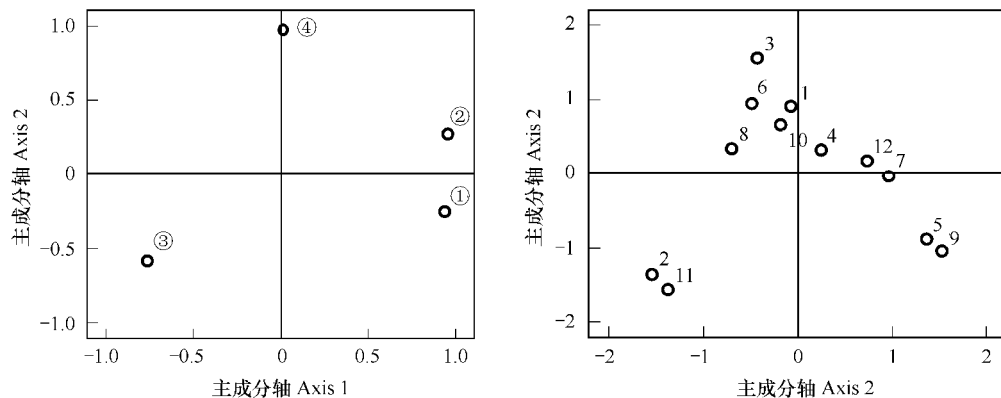


图1 12种优势灌木种子萌发特性的主成分分析结果及物种得分散点图

Fig. 1 Results of a principal component analysis of germination characteristics and axis scores of 12 dominant shrub species

① 萌发率 Germination percentage ② 萌发速率 Germination rate ③ 萌发开始时间 Days to first germination ④ 萌发持续时间 Germination period

根据主成分分析中各物种的因子得分,对其进行聚类分析,43种灌木可以分为以下几种萌发类型:

(1) 爆发型 3种(7%)的种子萌发属于爆发型,包括优势种5山生柳、9鲜卑花和常见种36短叶锦鸡儿。主要萌发特点是种子具有较高的萌发率和较快的萌发速度,并且萌发开始时间早、萌发持续时间较短。

(2) 过渡型 13种(30.2%)的种子萌发属于过渡型,包括优势种4小叶金露梅、7千里香杜鹃、12中国沙棘和常见种13白毛银露梅、15蒙古绣线菊、16南川绣线菊、17灰枝紫菀、21光果菀、27毛叶绣线菊、32密

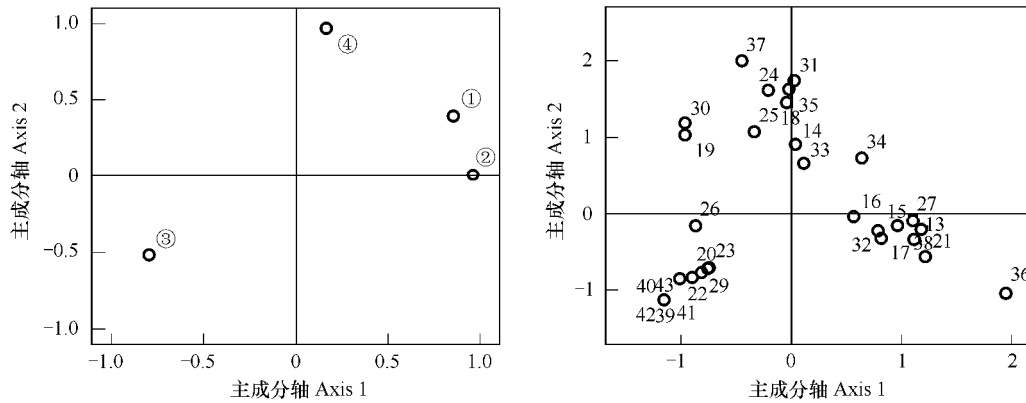


图2 31种常见灌木种子萌发特性的主成分分析结果及物种得分散点图

Fig. 2 Results of a principal component analysis of germination characteristics and axis scores of 31 common shrub species

① 萌发率 Germination percentage ② 萌发速率 Germination rate ③ 萌发开始时间 Days to first germination ④ 萌发持续时间 Germination period

叶锦鸡儿、33 肋果沙棘、34 弯耳鬼见愁、38 白毛金露梅。其特点是具有较高或适中的萌发率,但萌发速度较慢、萌发开始较晚,同时萌发持续时间较长。

(3) 缓萌型 14 种(32.6%)的种子萌发属于缓萌型,包括优势种 1 锥花小檗、3 鬼箭锦鸡儿、6 烈香杜鹃、8 高山绣线菊、10 藏沙棘和常见种 14 红毛杜鹃、18 鲜黄小檗、19 松潘小檗、24 小叶石积木、25 红花忍冬、30 紫丁香、31 暴马丁香、35 达乌里胡枝子、37 匙叶小檗。这类植物的种子萌发率适中或较低,萌发速度较慢,并且萌发开始时间较晚、萌发持续时间较长。

(4) 低萌型 13 种(30.2%)的种子萌发属于低萌型,包括优势种 2 置疑小檗、11 岩生忍冬和常见种 20 甘肃小檗、22 金花忍冬、23 刚毛忍冬、26 北方茶藨子、28 陕甘花椒、29 四川花椒、39 毛叶小檗、40 无粉刺红珠、41 华西忍冬、42 木藤蓼、43 长刺茶藨子。这些植物的种子具有较低或极低的萌发百分率。

爆发型物种中优势种 2 种,占优势种的 16.67%,常见种 1 种,占常见种的 3.23%;在过渡型中:优势种 3 种,占优势种的 25%,常见种 10 种,占常见种的 32.26%;在缓萌型中:优势种 5 种,占 41.67%,常见种 9 种,占 29.03%;在低萌型中:优势种仅 2 种,占 16.67%,常见种 11 种,占 35.48%(图 3)。

总之,优势种具有较多的过渡型和缓萌型种,有较少爆发型和低萌型种,常见种中过渡型、缓萌型和低萌型物种比例均在 30% 左右,爆发型仅有 3.32%。比较而言,优势种中爆发型的种要多于常见种,而低萌型种要少于常见种。

2.2 萌发能力与种子大小的关系

相关分析表明,优势种萌发率与种子大小呈显著的负相关关系($r = -0.583^*$, $p = 0.047$),萌发速率($r = -0.540$, $p = 0.070$)、萌发开始时间($r = 0.371$, $p = 0.253$)、萌发持续时间($r = -0.028$, $p = 0.932$)与种子大小有较弱的关联($p > 0.05$);常见种萌发率与种子大小呈显著的负相关关系($r = -0.492^*$, $p = 0.005$),萌发速率($r = -0.325$, $p = 0.074$)、萌发开始时间($r = 0.305$, $p = 0.096$)、萌发持续时间($r = 0.154$, $p = 0.408$)与种子大小也呈现弱的关联($p > 0.05$)。43 种灌木的萌发率与种子大小呈极显著的负相关关系($r = -0.533^{**}$, $p = 0.001$),萌发速率与种子大小呈显著的负相关关系($r = -0.369^*$, $p = 0.015$),萌发开始时间、萌发持续时

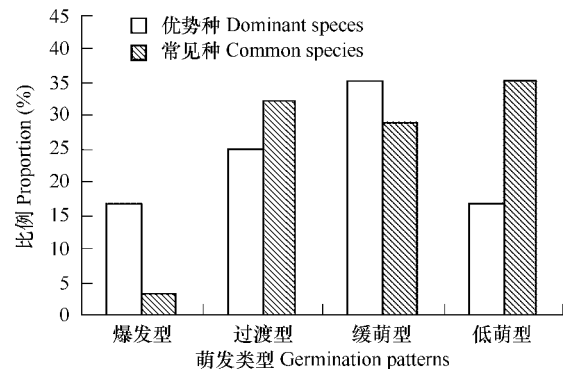


图3 所研究的优势种和常见种萌发类型比较

Fig. 3 Comparison of germination patterns between dominant species and common species in present study

爆发型 rapid;过渡型 intermediate;缓萌型 slow;低萌型 low

间与种子大小的关系较弱($p > 0.05$)。

3 讨论

Bull 认为在不可预测、多变的环境中,植物混合型的萌发对策,即‘风险’或‘爆发’型的萌发、‘坐’或‘等’的萌发以及中间类型的萌发是对所生长环境的最好适应^[24]。爆发型具有萌发速度快、萌发率高、萌发时间短的特点,一旦遇到适宜的环境,由于其种子的快速萌发而使植物迅速占领群落斑块,具有空间和时间上的优势,但这种萌发通常是对温度升高或偶然降水的响应,是一种带有很大风险的萌发对策。Guterman 认为爆发型的萌发对于生长在沙漠地带的植物是一种重要的对策,它能保证幼苗在少量而且不可预测的降雨偶尔来临时成功建植^[25]。本实验结果显示,43 种青藏高原木本植物中,爆发型的物种仅有 3 种,占 7%,这与植物生长的高海拔、恶劣的自然环境密切相关。青藏高原高山地带积雪覆盖时间长、无霜期短,霜冻发生具有随机性,如果植物在某一外界条件下大量快速萌发,则会增加幼苗的死亡风险造成植物局域性的灭绝。作为多年生的优势灌木,由于在群落中具有较大的空间生态位,即使当年的幼苗补充失败,也不能影响它们在植物群落中的优势地位,而常见种的生态位空间较小,如果采用爆发型的萌发策略,一旦遭遇风险后果将不堪设想,因此,优势种中的爆发型多于常见种,这是植物在长期的选择压力下保障幼苗成功建植并存活生态对策。

过渡型和缓萌型是持续、稳定的萌发行为,属于试探性萌发,但由于其萌发时间具有异质性,使得大多数植物的种子无论在什么条件下都不会一次完全萌发,这是一种可避免种群灭绝的、谨慎的萌发对策^[25]。本实验中,有 27 种(62.8%)植物是过渡型和缓萌型的萌发,这种萌发策略在一定程度上表现了萌发方面的风险分担,既能使植物保持一定的种群密度和较高的适合度,又能避免因环境条件(如霜冻)的突然变化而引起物种局域性的灭绝,这种萌发对策是对高寒气候适应的必然结果。另外,常见种中低萌型的物种有 11 种,占常见种的 35.5%,而优势种中的低萌型只有 2 种,仅占优势种中的 16.7%。这些物种萌发开始较晚,萌发率极低或不萌发,有较高的休眠率。在青藏高原多变的环境中,植物群落的成功建成取决于种子在合适的条件下萌发、在不利的环境中休眠,即通过休眠来调节种子的萌发时间,以度过恶劣环境或应对外界多种不利因素,这是植物重要的繁殖策略之一。在相对稳定的环境条件中,优势种在幼苗的竞争中处于优势地位,其幼苗遭受危险的概率较小,利用种子休眠来分摊风险的机制相对来说不占优势,所以优势种中低萌型物种比例少于常见种。

研究还显示,优势种和常见种的萌发率与种子大小均呈显著的负关联。总体来看,43 种植物种子的萌发率、萌发速率与种子大小呈显著的负相关关系。本结果与王桔红等^[14]、宗文杰等^[15]、Mckersie 等^[26]、Counts 等^[27]等的研究结果一致。一般来说,在各种严酷的条件下,大种子在幼苗建成阶段比小种子更具有优势,如大种子的幼苗更能度过一些恶劣的环境如阴蔽、干旱、营养缺乏和竞争植被的存在^[28];小种子物种产生的种子数量多而小,易被各种媒介所携带传播,所以小种子的物种具有较大的扩散能力^[29]。青藏高原高山地区,海拔高、年平均温度低、生长季较短,大种子物种虽然有充分的营养储备,能保证一部分幼苗成功建植,但由于有较长的幼苗生长期,易在生长期完成之前遭遇较早的寒冷和霜冻。因此,在长期的选择压力下,部分大种子物种选择了低的萌发或休眠以保留自己的后代。相比而言,虽然小种子的幼苗很难适应多变的环境,但它们有较强的扩散能力,一旦遇到良好的环境条件,种子可以迅速萌发并建植,从而较早地进入生长阶段并快速度过幼体期而获得竞争上的优势^[30],获得较高的适合度。另外,大种子相对慢的萌发速率也与种子有较厚且硬的种皮有关^[29]。

鉴于种子的萌发行为具有可变性,不同物种或同一物种、不同海拔的种群可能有不同的萌发特性,不同温度条件下种子的萌发行为也可能不同,所以关于高山地区木本植物种子萌发行为的研究,有待于从生态学的各个角度深入开展工作。

References:

- [1] Hammond D S, Brown V K. Seed size of wood plants in relation to disturbance, dispersal, soil type in Wet neotropical forests. *Ecology*, 1995, 76 (8): 2544—2561.

- [2] Gross K L, Smith A D. Seed mass and emergence time effects on performance of *Panicum dichotomiflorum* Michx. across environments. *Oecologia*, 1991, 87: 270 — 278.
- [3] Miller T. Effects of emergence time on survival and growth in an early old-field plant community. *Oecologia*, 1987, 72: 272 — 278.
- [4] Donohue K, Dorn L, Griffith C, *et al.* The evolutionary ecology of seed germination of *Arabidopsis thaliana*: variable natural selection on germination timing. *Evolution*, 2005, 59: 758 — 770.
- [5] Venable D L. The evolutionary ecology of seed heteromorphism. *Am Nat.*, 1985, 126: 577 — 595.
- [6] Leishman M R, Wright I J, Moles A T. The evolutionary ecology of seed size. In: Fenner M *et al.*, eds. *The Ecology of Regeneration in Plant Communities*, 2nd ed. CABI Publishing, 2000, 31 — 57.
- [7] Lord J, Westoby M, Leishman M R. Seed size and phylogeny in six temperate floras: constraints, niche-conservatism and adaptation. *Am Nat.*, 1995, 146: 349 — 364.
- [8] Grime J P, Mason G, Curtis A V, *et al.* A comparative study of germination characteristics in a local flora. *Journal of Ecology*. 1981, 69: 1017 — 1059.
- [9] Huang Z Y, Gutterman Y. Comparison of germination strategies of *Artemisia ordosica* with its two congeners from deserts of China and Israel. *Acta Botanica Sinica*, 2000, 42: 71 — 80.
- [10] Wang Z L, Wang G, Liu X M. Experiment on germination ecology of some desert plants. *Journal of Desert Research*, 1997, 17 (Supp. 3): 16 — 20.
- [11] Liu Z M, Li X H, Li R P, *et al.* A comparative study of seed germination for 31 annual species of the HorqinsTeppe. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(3): 648 — 653.
- [12] Yang L X. Seed germination characteristics of a introduced fine variety of *Hippophae rhamnoides* L. from Russia. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(6): 2215 — 2222.
- [13] Wang G, Liang X G, Feng B. The regeneration niches of sand desert plants I. The studies of seed germination *Artemisia ordosica*, *Caragana korshinskii*, *Hedysarum scoparium*. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*, 1995, 15(5): 102 — 105.
- [14] Wang J H, Cui X L, Chen X L, *et al.* A comparative study of seed germination, seed mass and their relationships in siccicolous and mesad. *Journal of Plant Ecology*, 2007, 31(6): 1037 — 1045.
- [15] Zong W J, Liu K, Bu H Y, *et al.* The mode of seed size variation and the effects of seed size on fifty-one species of composite plants in alpine meadow. *Journal of Lanzhou University (Natural Sciences)*, 2006, 42(5): 52 — 55.
- [16] Bu H Y, Ren Q J, Xiu X L, *et al.* Seed germination characteristics of 54 gramineous species in the alpine meadow on the Eastern Qinhai-TiBetan Plateau. *Journal of Plant Ecology*, 2006, 30(4): 624 — 632.
- [17] Chen Z H, Chen H Q, Liu H Q, *et al.* Seed germination and seedling development of several tree species in the lower subtropical evergreen broad-leaf forest. *Acta Bot. Sin.*, 1995, 37(8): 630 — 635.
- [18] Chen Z H, Zhang D M. Seed germination and storage of woody species in the lower subtropical forest. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*. 1999, 7(1): 37 — 46.
- [19] Chen Z H, Peng J F, Zhang D M, *et al.* Seed germination and storage of woody species in the lower subtropical forest. *Acta Bot. Sin.*, 2002, 44: 1469 — 1476.
- [20] Du G Z, Wu G H. Natural characters of gannan ecological-economy demonstration. In: Luo S ed. *Study on Gannan ecological-economy demonstration district of Tibetan plateau*. Gansu: Science Press, 2005. 8 — 13.
- [21] Baskin C C, Baskin J M. *Seeds Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. Academic Press, San Diego., 1998, 16 — 17.
- [22] Ellison A M. Interspecific and intraspecific variation in seed size and germination requirements of *Sarracenia* (*Sarraceniaceae*). *American Journal of Botany*, 2001, 83(3): 429 — 437.
- [23] Du G Z, Ma J R. Study on seed germination ability of 15 wild herbaceous plant species under the different temperature. *Acta Prataculturae Sinica*, 1997, 3(1): 18 — 24.
- [24] Bull J J. Evolution of phenotypic variance. *Evolution*, 1987, 41: 303 — 315.
- [25] Gutterman Y. Environmental factors and survival strategies of annual plant species in the Negev desert, Israel. *Plant Species Biology*, 2000, 15: 113 — 125.
- [26] Mckersie B D, Tones D T, Yamamoto S. Effect of seed size on germination, seedling vigor, electrolyte, and establishment of bird's-foot trefoil. *Can. J. Plant Sci.*, 1981, 61: 337 — 343.
- [27] Counts R L, Lee P F. Germination and early seedling growth in some northern wild rice (*Zizania palustris*) populations differing in seed size. *Can. J. Bot.*, 1991, 69: 689 — 696.

- [28] Leishman M R, Westoby M. The role of seed size in seedling establishment in dry soil conditions-experimental evidence from semi-arid species. *Journal of Ecology*, 1994, 82, 249—258
- [29] Wulff R D. Seed size variation in *Desmodium paniculatum*: effects on seedling growth and physiological performance. *J. Ecol.*, 1986, 74: 99—114.
- [30] Hendrix S D, Variation in seed weight and its effects on germination in *Pastinaca Sativa* L. (Umbelliferae), *Amer. J. Bot.*, 1984, 71(6): 759—802.

参考文献:

- [11] 刘志民, 李雪华, 李荣平, 等. 科尔沁沙地 31 种 1 年生植物萌发特性比较研究. *生态学报*, 2004, 24(3): 648~653.
- [12] 杨立学. 俄罗斯大果沙棘种子萌发特性. *生态学报*, 2007, 27(6): 2215~2222.
- [13] 王刚, 梁学功, 冯波. 沙漠植物的更新生态位 I. 油蒿、柠条、花棒的种子萌发条件的研究. *西北植物学报*, 1995, 15(5): 102~105.
- [14] 王桔红, 崔现亮, 陈学林, 等. 中、旱生植物萌发特性及其与种子大小关系的比较研究. *植物生态学报*, 2007, 31(6): 1037~1045.
- [15] 宗文杰, 刘坤, 卜海燕, 等. 高寒草甸 51 种菊科植物种子大小变异及其对种子萌发的影响研究. *兰州大学学报(自然科学版)*, 2006, 42(5): 52~55.
- [16] 卜海燕, 任青吉, 徐秀丽, 等. 青藏高原东部高寒草甸 54 种禾本科植物种子萌发特性. *植物生态学报*, 2006, 30(4): 624~632.
- [17] 陈章和, 陈惠琴, 刘惠琼, 等. 南亚热带常绿阔叶林几个树种的种子萌发和幼苗发育. *植物学报*, 1995, 37(8): 630~635.
- [20] 杜国祯, 伍光 and. 甘南生态经济示范区的自然特征. 见: 洛桑·灵智多杰主编. *青藏高原甘南生态经济示范区研究*. 甘肃: 科学技术出版社, 2005. 8~13.
- [23] 杜国祯, 马锦荣. 15 种野生草本植物种子在不同温度下萌发能力的研究. *草业学报*, 1997, 3(1): 18~24.