

DOI: 10.5846/stxb201605271024

单立山,李毅,张正中,白蕾,段桂芳,种培芳.人工模拟降雨格局变化对红砂种子萌发的影响.生态学报,2017,37(16):5382-5390.

Shan L S, Li Y, Zhang Z Z, Bai L, Duan G F, Chong P F. Effects of simulated precipitation change on seed germination of *Reaumuria soongorica*. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(16): 5382-5390.

人工模拟降雨格局变化对红砂种子萌发的影响

单立山,李毅*,张正中,白蕾,段桂芳,种培芳

甘肃农业大学林学院,兰州 730070

摘要:气候变化改变降雨格局,会影响到种子出苗及幼苗生长,进而影响幼苗的更新动态。为探讨降雨格局变化对典型荒漠植物红砂种子萌发特性的影响,利用环境控制生长箱开展了降雨量和降雨间隔时间的双因素控制实验。结果表明:(1)总降雨量增加 30%,红砂种子出苗率和发芽势分别平均提高 45.69%、39.86% ($P < 0.05$),延长降雨间隔时间单次降雨量达到 6mm 其效果更明显,出苗率和发芽势达到最大值,分别为 68.33%、63.33%,表明 6mm 降水量是促使红砂萌发的最小降雨阈值。(2)总降雨量增加 30%显著提高了种子萌发指数和活力指数 ($P < 0.05$),与自然总降雨量相比,分别平均提高 57.67%、121%。总降雨量减少 30%虽降低了萌发指数和活力指数,但与自然总降雨量相比差异不显著 ($P > 0.05$)。(3)降雨量增加 30%延长降雨间隔时间处理加快了红砂的萌发进程,缩短了种子的萌发持续时间,其萌发曲线较陡峭。降雨量减少 30%对其种子萌发进程影响不大。该研究得到以下主要结论:1)红砂种子萌发主要受到降雨量的影响,但降雨量效应依赖降雨间隔时间,总降雨量一定降雨间隔延长所形成的单次降雨量增加均提高萌发率,增加了红砂繁殖成功率,对其幼苗更新起促进效应;2)在自然状态及降雨减少的情况下红砂种子具有推迟萌发的特性,使其幼苗在更适宜的环境条件下出现和生长的机会增多,从而提高植物对环境的长期适应性。

关键词:降雨间隔时间;降雨量;种子萌发;幼苗更新

Effects of simulated precipitation change on seed germination of *Reaumuria soongorica*

SHAN Lishan, LI Yi*, ZHANG Zhengzhong, BAI Lei, DUAN Guifang, CHONG Peifang

College of Forestry, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China

Abstract: Seed germination is considered to be the most important and sensitive factor in response to changes in the moisture and heat phases during the natural process of plant regeneration. The northwest arid areas of China are drought areas that are most sensitive to precipitation changes. *Reaumuria soongorica*, a super-xerophytic shrub, exhibits a strong tolerance to drought, cold, saline-alkali soil, and barren landscapes, and is a long-lived species. Our objective was to investigate how precipitation changes affect the physiological and ecological processes of seeds of *R. soongorica* to determine the regeneration mechanisms and changes in the patterns of this key species. Seeds of *R. soongorica* were collected in the fall of 2013 at the Linze Inland River Basin Research Station of the Chinese Academy of Sciences. We set up a growth-chamber experiment with two factors: precipitation quantity (natural precipitation as a control, reduction of 30%, and increase of 30%) and interval (time elapsed between two precipitation events, 5 and 10 days). Germinated seeds were counted daily until the end of germination. The results showed that increasing precipitation (+30%) resulted in a significantly enhanced germination rate and germination potential by an average of 45.69% and 39.86%, respectively, especially when the

基金项目:国家自然科学基金(41361100,31560135,31360205,41461044);甘肃省科技支撑项目(1604FKCA088);甘肃省高等学校科研项目(2015A-067);甘肃农业大学青年研究生指导教师扶持基金(GAU-QNDS-201605)

收稿日期:2016-05-27; **网络出版日期:**2017-03-26

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liyi@gsau.edu.cn

precipitation interval was extended from 5 to 10 days (a single rainfall reached up to 6 mm). In addition, the germination rate and potential reached their maxima by an average of 68.33% and 63.33%, respectively. Therefore, the rainfall threshold for the germination of *R. soongorica* was determined to be 6 mm. The germination index and vigor index were significantly increased by an average of 57.67% and 121% ($P < 0.05$), respectively, with increasing precipitation quantity (+30%). Extension of the precipitation interval under increasing precipitation (+30%) resulted in a reduced germination index and vigor index, but the effect was not statistically significant. Increasing precipitation (+30%) under the extended precipitation interval treatments accelerated the course of germination, and the germination periods were shorter. Reducing the precipitation by 30% had no significant effects on the course of germination. Therefore, seed germination was mainly affected by precipitation quantity, but the effect was dependent on the precipitation interval. Overall, the seed germination percentage increased under a precipitation pattern of increasing precipitation (+30%) with an extended precipitation interval, the breeding success rate and seedling establishment ability were enhanced, and seedling regeneration was promoted. *R. soongorica* showed characteristics of delayed germination under the condition of natural rainfall and reduced precipitation (-30%), which could increase the seedling emergence and growth of the seedlings under further favorable environmental conditions and improve the long-term adaptability of plants to the environment.

Key Words: precipitation interval; precipitation quantity; seed germination; seedling regeneration

全球气候模型预测,降雨格局将发生改变,以间隔时间增大、单次降雨量增多为特征的降雨事件将会增加^[1-3]。干旱区降雨稀少,一般由高频率、小于 5mm 的小雨量降雨组成,但降雨格局变异较大^[4-5],主要表现为,单次降雨量增加、干旱间隔期延长^[3]。水是干旱荒漠植物种子萌发及生长的主要限制因子,降雨是其主要的水分来源^[6-7],降雨变化必将影响到种子萌发过程,进而对植物幼苗更新产生显著的影响^[8-9]。种子萌发对降雨变化的响应以及其适应性特征会直接影响后续的幼苗建立与补充的成功与否,进而影响种群的更新动态^[9]。因此,加强干旱区降雨格局变化对种子萌发影响的研究,对于预测全球气候变化背景下干旱区植被的发展变化趋势以及种质资源保育及抚育更新均具有重要意义。

在干旱和半干旱区,年降雨量是植被建立的主要限制因子,其变化对必将对其种子萌发出苗产生有显著的影响^[10]。近年来,降雨量对种子萌发出苗影响的研究已有大量报道,Zheng 等^[11]研究发现,在毛乌素沙地,当地许多本地种其萌发出苗随降雨量的增加而增加,González-Astorga 和 Núñez-Farfán^[12]在墨西哥、Ambrose 和 Wilson^[13]在加拿大大平原北部边缘就不同降雨量条件下的 *Tagetes micrantha*、冰草 (*Agropyron cristatum*) 和 格兰马草 (*Bouteloua gracilis*) 进行了研究,得出了类似的结果。但有研究指出,春季降雨量适当的增加并不会改变种子出苗率,但会提前其出苗物候^[14-15];而降雨量减少导致的土壤干旱化将降低种子的存活力及出苗率,阻碍幼苗的建立和补充,进而抑制其种群更新^[16-18]。也有研究发现不同植物在相同降雨量条件下其种子萌发出苗表现出不同的策略,如降雨量增加 1 倍的条件均可导致蒙古栎 (*Quercus mongolica*) 种子的萌发率的下降;而降雨量增加 1 倍却有利于红松 (*Pinus koraiensis*) 种子打破休眠和萌发^[19]。然而,有研究指出总降雨量这单一因素并不能决定植物的种子萌发,而生长季内由降雨(包括生长季内的平均单次降雨量、降雨次数和平均降雨间隔时间 3 个因素)分布状况对植物种子萌发出苗的影响力更大^[20-21]。近年来,降雨格局变化对种子萌发出苗的生态效应研究开始受到较多的关注,特别是降雨间隔时间变化显得更重要。Zhu 等^[22]研究发现赖草 (*Leymus secalinus*) 在总降雨量一致的情况下,其种子出苗率随降雨频率的减少(降雨间隔时间的缩短单次降雨量减少)而减少;科尔沁沙地尖头叶藜 (*Chenopodium acuminatum* Willd) 在总降雨量一致的情况下,其种子萌发出苗也随降雨频率的减少而减少,8mm 降雨量是促使尖头叶藜萌发的最小降雨阈值^[21]。可见,每次降雨量及降雨次数的分布状况对种子萌发出苗显得更重要。荒漠植物种子萌发所依赖的最重要的环境因素是降雨的分布和雨量^[23]。Loria 和 Noy-Meir^[24]研究发现,生长在以色列 Negev 沙漠齿稈草 (*Schismus arabicus*),其种子能在冬天少于 10 mm 的降雨条件下萌发,而在温度很高、湿度很低的夏天,只有在大于

90 mm 的人工灌溉条件下种子才能萌发,当雨量增加到 200 mm 以上,且分配适当,出苗的数量和比率都较高。荒漠中一些种子的萌发不但依赖雨量,而且依赖雨水的次数^[23],Juhren 等^[25]研究发现沙漠中生长的一年生植物,其幼苗数量由降雨的次数所控制;*Boerhavia spicata* 的种子在第一场雨后不萌发,而在第二场雨后才能萌发^[26]。综上所述,目前关于降雨格局变化对种子萌发出苗的研究还很有限,研究结果之间差异也很大,没有规律性的结论,需要进行更加广泛深入的研究,且以往的研究多集中在降雨量变化对种子萌发和出苗的影响,而就降雨频率和强度对种子萌发和影响的研究相对较少,这妨碍了人们对种子萌发和出苗对未来降雨格局变化响应机理的深入探讨。

红砂 [*Reaumuria soongorica* (Pall.) Maxim] 为我国西北荒漠地区优势种、建群种。在干旱区,稀少、多变的降雨量对其生活史、生理特征影响很大,由于荒漠植物幼苗的早期阶段最脆弱,对水土条件变化最敏感,所以红砂种子萌发特性对环境的响应直接影响其幼苗存活及种群的更新动态。有研究预测,未来我国西北干旱地区降水量将有不同程度增加、降雨变幅震荡将更为剧烈、极端降雨事件发生概率将大大增加^[3]。目前就红砂种子萌发对降雨格局变化的研究还很有限,且以往的研究大多数是在实验室采用 PEG6000 模拟干旱胁迫进行种子萌发试验^[27-28],而对降雨格局变化的效应研究相对较少。本研究提出以下科学问题:(1) 未来我国西北干旱区降雨格局变化对红砂的种子萌发的影响如何?(2) 降雨格局变化对红砂从种子开始的幼苗更新是促进还是抑制作用? 剖析降雨格局变化对红砂种子萌发的影响,对揭示红砂对环境变化的响应和适应规律至关重要,也为预测未来我国西北干旱区降雨格局变化下,我国西北干旱区优势荒漠植物红砂的演化方向与速率提供理论支撑和数据支持。

1 材料与方法

1.1 实验材料

2013 年 10 月于中国生态系统研究网络临泽内陆河流域研究站附近收集新成熟的红砂种子,将其带回实验室进行处理,冷藏于超低温冰箱储存过冬。2014 年 5 月中旬将种子取出后,挑选健康、饱满、大小均一的种子进行实验。实验用土均取自生态站附近红砂原始生境表层土,过 1 cm 筛去除杂质后,在 100 °C 条件下烘干 48 h,杀死其中可能存在的杂草种子以及害虫幼虫。实验用塑料圆柱形容器的上底外侧直径 10 cm,下底外侧直径约 7 cm,高 20 cm(外径),底部有排水孔,并在排水孔下套塑料袋,以防止水分溢出滴落到其他容器中。

1.2 实验设计

根据中国科学院寒区旱区环境与工程研究所临泽内陆河流域研究站多年(1967—2008)的气象资料统计,该区多年平均降雨量为 117.1 mm 多年,多集中于 7—9 月(7 月 31.7mm、8 月 26.1mm、9 月 31.7mm)约占全年 65%。降雨量较高的年份多为 160 mm 左右,比多年平均水平高出约 30%,降雨量最低为 82.9 mm,比多年平均水平低 30%,因而以多年月平均降雨量为对照,在此基础上增减水 30%,分别用 W、W-、W+ 表示。刘冰等^[29]研究发现该区小于 10d 的降雨间隔期所占比率最大,为 67.56%,且频率基本稳定,而大于 10 d 的降雨间隔期频率明显下降且变异较大,未来我国西北干旱半干旱区的降雨间隔期将延长,因此,本试验以 5d 为降雨间隔期来模拟自然降雨频率(T_1),适当延长间隔期至 10d 来模拟由降雨间隔时间延长导致的降雨量增加的大降雨事件(T_2)。基于花盆开口的面积确定各处理平均每次模拟降雨量,通过浇水间隔时间和平均每次浇水量的控制实现对月总降雨量梯度和降雨间隔时间梯度的模拟,各处理模拟降水频次降水量如表 1。6 个处理的代码为:W- T_1 ,总降雨量在月多年月平均量基础上减少 30%,降雨间隔时间为 5d(T_1);W- T_2 ,总降雨量在月多年月平均量基础上减少 30%,降雨间隔时间为 10d(T_2);WT $_1$,总降雨量为多年月平均量,降雨间隔时间为 5d(T_1);WT $_2$,总降雨量为多年月平均量,降雨间隔时间为 10d(T_2);W+ $_1$,总降雨量在月多年月平均量基础上增加 30%,降雨间隔时间为 5d(T_1);W+ T_2 ,总降雨量在月多年月平均量基础上增加 30%,降雨间隔时间为 10d(T_2)。

6—9 月这 4 个月是研究区域内红砂幼苗种子萌发最为关键的时期,5 月 10 日将 360 粒大小均一、健康的

种子,播种于 18 个上述塑料花盆中,播种深度为 0.5cm^[30],每盆 20 粒,在人工气候培养箱中进行培养,湿度为 50%—70%,根据红砂萌发所需的温度设置(20±2)℃、24 h 无光照^[20],每个处理 3 个重复。

表 1 实验中的模拟降水设置

Table 1 Precipitation setting in experiment

处理 Treatment	模拟降水量/(mm/次) Simulated precipitation	降水频次 Precipitation frequency	总模拟降水量/mm Total simulated precipitation
W-T ₁	1.47	6	8.82
W-T ₂	2.94	3	8.82
WT ₁	2.1	6	12.6
WT ₂	4.2	3	12.6
W+T ₁	2.73	6	16.38
W+T ₂	5.46	3	16.38

W,平均月降水量 Monthly precipitation;W-,减水 30% Water reduction by 30%;W+,加水 30% Water addition by 30%;T₁,降雨间隔时间为 5d Precipitation interval is 5 days;T₂,降雨间隔时间为 10d precipitation interval is 10 days

1.3 萌发特征指数的测定及计算

播种 1 周后,即自 5 月 17 日起每天统计一次出土幼苗数并对其总数做详细记录,当出苗高峰过后连续观测出土幼苗数均未发生变化时,结束实验,发芽结束,统计种子出苗率,每个处理随机挑选 10 粒发芽种子测量苗高。本实验评价种子活力的参数包括出苗率(GR)、发芽势(GP)、萌发指数(GI)和活力指数(VI),分别按下述公式计算有关萌发参数:GR= $n \times 100\% / N$,式中 n 和 N 分别为萌发种子数和试验过程中所用种子总数;GP= $m \times 100\% / N$,式中 m 和 N 分别为发芽高峰期发芽的种子数和试验过程中所用种子总数;GI= $\sum (G_t / D_t)$,式中 G_t 为在第 t 天的种子萌发个数, D_t 为 G_t 对应的发芽天数^[31],GI 是反映种子萌发速率的指标,萌发指数越大,种子萌发速度就越快,在自然条件下便能快速出苗;VI=GI×S,S 为幼苗平均总长度。萌发开始时间,即从播种后到第一粒种子萌发所需的天数。萌发高峰期,在种子萌发过程中日萌发率最高的时期。萌发持续时间,从开始萌发到萌发结束所需的天数。

1.4 数据处理

采用有重复观测值的双因素方差分析(two-way ANOVA)检验不同降雨量和降雨间隔时间水平下各参数的差异显著性,当交互作用显著时,采用单因素方差分析(one-way ANOVA)检验不同降雨量或降雨间隔时间处理对各参数的影响;当交互作用不显著时,直接进行多重比较。最小显著差数法(LSD)验证相应数据的差异显著性,检验的显著性水平定为 0.05。

2 结果

2.1 降雨格局变化对种子萌发出苗的影响

双因素方差分析表明,总降雨量对种子出苗率和发芽势均有显著影响,但降雨间隔时间及两者的交互作用对种子萌发并没有产生显著影响($P > 0.05$) (表 2)。从图 1 可以看出,降雨间隔时间一致时,随总降雨量的增加种子出苗率和发芽势均呈增加的变化趋势,单因子方法分析表明,降雨量增加 30%显著提高了种子萌发率($P < 0.05$),与自然总降雨量相比,其出苗率和发芽势分别平均提高 45.69%、39.86%;然而,降雨量减少 30%使出苗率和发芽势分别平均降低了 12.86%、13.36%,但差异不显著($P > 0.05$)。从图 1 还可以看出,相同降雨量条件下降雨间隔时间的延长,即总降雨量一致增大了单次降雨量(表 1)均使红砂种子出苗率和发芽势分别平均提高了 11.61%、11.65%,但差异不显著($P > 0.05$),说明总降雨量相同条件下降雨量间隔时间适当延长即单次降雨量增加能提高了种子的出苗率,也表明单次降雨事件增大有利于红砂种子的萌发。

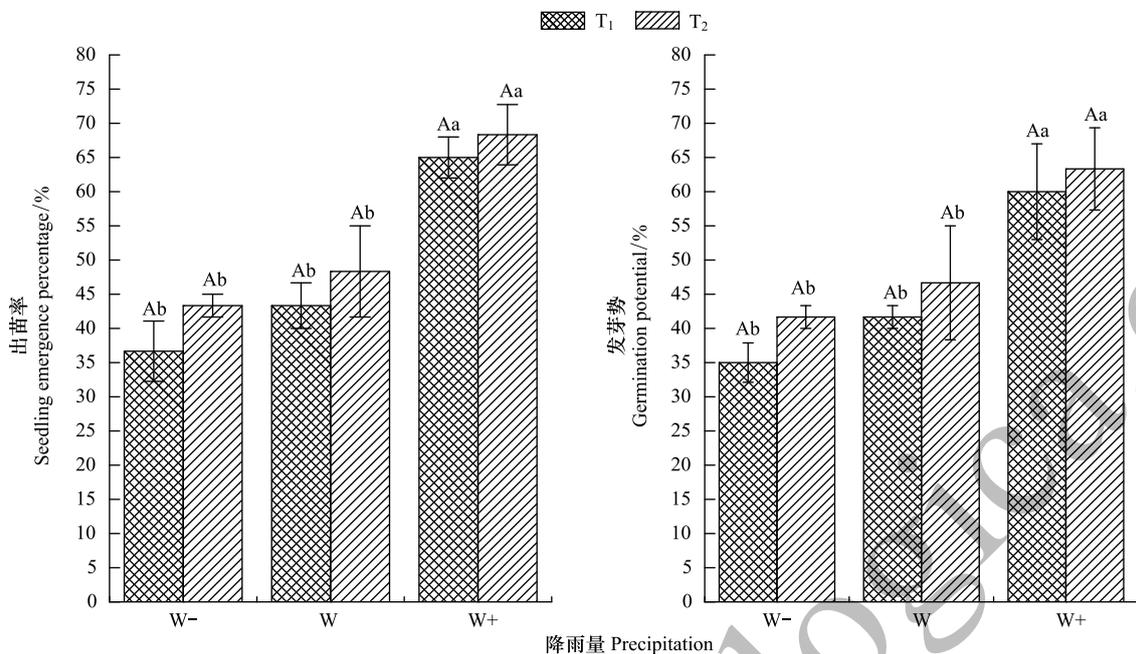


图1 红砂种子的出苗率和发芽势(平均值±标准误差)

Fig.1 The germination rate and germination potential of *R.soongorica* seeds (mean ± SE)

不同小写字母表示在相同的降水间隔处理下,降水量增加或减少与对照间差异显著($P < 0.05$);不同大写字母表示相同降雨量下,降水间隔延长与对照间的差异显著($P < 0.05$); T:降水间隔时间为5d;T+:降水间隔时间为10d;W:平均降雨量;W-:降雨量减少30%;W+,降雨量增加30%

表2 降水量和降水间隔对种子萌发特征指数影响的方差分析

Table 2 ANOVA of the effects of precipitation quantity and precipitation interval on index of seed germination

变异来源 Source of variation	出苗率 GR	发芽势 GP	萌发指数 GI	活力指数 VI
降水量×降水间隔 Precipitation quantity×precipitation interval	0.953	0.245	0.547	0.478
降水量 Precipitation quantity	0.001 *	0.000 **	0.000 **	0.000 **
降水间隔 Precipitation interval	0.275	0.684	0.426	0.359

* 表示显著水平($P < 0.05$); ** 表示极显著水平($P < 0.01$); SRL:比根长 Specific Root Length;SRA:比表面积 Specific Root Area

2.2 降雨变化对种子萌发指数和活力指数的影响

双因素方差分析表明,总降雨量对种子萌发指数有显著影响,但降雨间隔时间及两者的交互作用对种子萌发并没有产生显著影响($P > 0.05$)(表2)。从表2可以看出,总降雨量增加30%显著提高了种子萌发指数,降水间隔时间延长其效果更显著,与自然总降雨量相比,其萌发指数平均提高57.67%。总降雨量减少30%虽降低了萌发指数,但与自然总降雨量相比差异不显著($P > 0.05$)。从表3还可以看出,同一总降雨量条件下,随降水间隔时间的延长萌发指数均呈现出增加的变化趋势。表明减少降雨次数增大单次降水量将更有利于提高荒漠植物种子的萌发速度。

种子活力指数可以体现种子是否生长和生长整齐度两个因素,在一定降雨条件下,种子可以萌发但生长会受到抑制,导致种子活力指数降低。从表中可以看出,总降雨量减少30%,显著降低了种子的活力指数,与自然总降雨量相比,其活力指数平均降低了25.92%。然而,在总降雨增加降雨间隔时间延长的情况下种子活力指数达到了最大值,显著提高了种子的活力指数($P < 0.05$)。

2.3 降水变化对种子萌发进程的影响

经过20d的动态监测发现,红砂种子开始萌发出苗主要集中在播种后第2周(第7天—第14天)(表2),萌发高峰期均出现在第10天左右(表2),第3周(第15天—第26天)基本趋于稳定(图2)。在第2周,在降雨间隔时间下相同的情况下,总降雨量增加30%均提高了幼苗的出苗速率,降雨间隔时间延长尤为显著,在

出苗的第 2 天,其出苗速率就达到了 38.33%,其种子出苗结束期也延迟了 5d;总降雨量减少 30% 条件下,随降水间隔时间的延长,种子出苗结束期也推迟了 4d,表明延长降水间隔期增加大降水事件有利于提高种子的出苗速率。从表 2 还可以看出,在总降雨量增加降水间隔时间延长的情况下,红砂种子在第 7 天开始萌发,并在第 8 天就达到了萌发高峰期,表明荒漠区未来大降水事件将有利于红砂的幼苗自然更新。

表 3 不同降雨格局对种子萌发特性的影响

Table 3 The germination characteristics of two desert plant under different patter of precipitation

处理 Treatments	萌发指数 GI (mean ± SE)	活力指数 VI (mean ± SE)	萌发开始时间 Day when germination began/d	萌发高峰时间 Day when germination peak appeared/d	萌发持续时间 Germination period/d
W-T ₁	0.76±0.046b	1.90±0.26c	8	8,9,10	22
W-T ₂	0.84±0.050b	2.44±0.33c	8	8	26
WT ₁ (CK)	0.84±0.031b	2.60±0.21c	7	10,11	21
WT ₂	1.00±0.026ab	3.25±0.25c	7	10,11	16
W+T ₁	1.33±0.042a	5.45±0.46b	8	12	15
W+T ₂	1.57±0.033a	7.54±0.36a	7	8	20

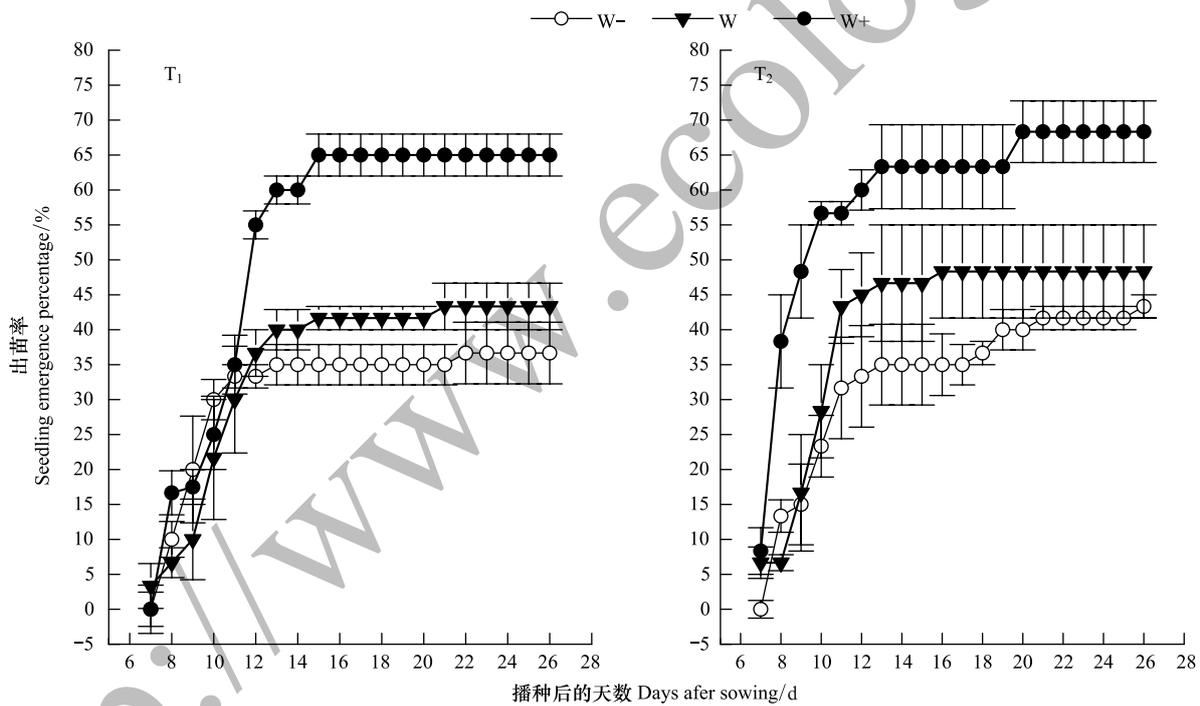


图 2 不同降水条件下播种 1 周后的出苗动态(平均值±标准误差)

Fig.2 Dynamic of seeding emergence after sowing in one week in a different precipitation (mean ± SE)

3 讨论与结论

3.1 降雨格局变化对红砂种子出苗的影响

在干旱和半干旱区,降雨是植物生长发育的主要限制因子,降雨量大小可以影响到该区荒漠植物的种子萌发,进而影响接下来幼苗的生长和存活能力^[10]。本研究发现,随总降雨量的增加红砂种子萌发呈现出增加的变化趋势,这与我国西北干旱半干旱区沙蓬(*Agriophyllum squarrosum* (L.) Moq.)、油蒿(*Artemisia ordosica* Krasch.)、柠条锦鸡儿(*Caragana korshinskii* Kom.)等荒漠植物的研究结果一致^[22],表明降雨量增加明显改善了土壤的水分条件,提高了种子的萌发率。总降雨量减少 30% 条件下,降低了红砂种子出苗率,说明总降雨

量减少加剧了土壤的干旱化,继而造成干旱胁迫,降低了种子出苗率,这与 Hovenden 等^[16]和 Gómez-Aparicio 等^[17]的研究结果一致。未来我国西北干旱区夏季降雨量将有不同程度增加^[3],红砂作为夏萌植物,这必将提高其种子的出苗率,增加其繁殖成功率。在干旱区种子萌发出苗不仅决定于降雨量,而且决定于降雨频率,本研究发现在总降雨量一致的情况下,适当延长降雨间隔时间(即减少了降雨频率增大了单次降雨量)均提高了红砂种子出苗率,总降雨量增加(30%)降雨间隔延长的处理其种子出苗率达到了最大值,表明降雨间隔时间增长而平均单次降雨量增多的降雨格局更有利于红砂种子出苗率的提高,也说明红砂种子萌发出苗主要受到降雨量的影响,但降雨量效应依赖降雨间隔时间,适当地增加降水量延长降水间隔时间会提高种子萌发出苗率,增加了繁殖成功率,对其幼苗更新起促进效应。这可能是因为红砂种子萌发需水量高、种子萌发缓慢、种子萌发往往需要积水条件和较长的吸水时间^[27,30],而降雨间隔时间增长而平均单次降雨量增多的降雨格局正好满足了红砂种子萌发出苗所需水量高的这种特性,进而提高了种子出苗率。有研究预测未来全球降雨将表现为降雨频率减少、大降雨事件增加^[32-34],可见,未来降雨频率减少单次降雨量增加的降雨事件将促进红砂种子的萌发出苗。同时,本研究也发现:由于降水频次的改变,在相同降雨量条件下延长降水间隔时间减少降雨频率,其单次降雨量增加(表 1),则出苗率均呈现出增加的趋势,在单次降雨为 5.46mm \approx 6mm 时,其萌发率达到最大值 68.33%,这与科尔沁沙地尖头叶藜(*Chenopodium acuminatum* Willd)在总降雨量不变降雨频次由 2d/1 次增加到 8d/1 次,其种子出苗率达到最大值一致,表明红砂种子萌发出苗主要决定于单次降雨量,单次降雨量是其种子出苗率高低的决定因素,也说明促使植被萌发存在最小降雨阈值^[21]。然而,在不同的生态环境下,促使植被萌发的最小降雨阈值亦不同^[21]。在科尔沁沙地促进尖头叶藜萌发的最小降雨量是 8mm^[21];在莫哈韦沙漠和内盖夫沙漠,促使一些沙漠物种萌发的最小降雨量范围是 10—15mm^[24,35],而有研究发现在科威特当最少降雨量达到 4mm 时,足以促使车前属物种的萌发^[36]。本研究中当单次降雨量达到 6mm 时,才显著促进了红砂种子出苗,可见,在河西走廊荒漠区当降雨总量大于 6mm,红砂种子才能吸收足够萌发所需的水分。同时,该试验也验证了笔者野外发现,在河西走廊降雨较大山前戈壁有大量的红砂实生幼苗,而在荒漠绿洲过渡带几乎无红砂实生幼苗,这可能是因山前戈壁降雨量大,且多为大于 5mm 大降雨事件,夏季单次较大的降雨量满足红砂种子的萌发的最少降雨量,既而出现了大量的种子萌发幼苗。因此,加强单次降雨量对荒漠植物种子萌发影响的研究,找到萌发阈值,对认识未来降雨格局变化荒漠植物自然更新过程显得更有意义。

3.2 降雨格局变化对红砂萌发进程的影响

降雨格局变化对红砂的萌发进程产生了一定的影响。总降雨量增加降雨间隔延长所形成的大降雨事件显著提高了红砂的萌发指数(表 3),萌发指数越大表示种子萌发速度越快。总降雨增大降雨间隔延长处理其萌发进程曲线较陡峭(从图 2),种子在第 8 天达到萌发高峰期,表明增大单次降雨缩短了种子的萌发持续时间,提早了种子的萌发高峰时间。在相同降雨间隔条件下,与对照相比,总降雨减少 30%对种子的萌发进程影响不大。目前的研究认为,植物种子萌发表现出两种不同的萌发机制:1)快速萌发和早期定居,从而能有效提高植物的竞争优势^[37-38];2)推迟萌发,是植物在不可预测环境中形成的另一种有效的风险分散策略^[39]。红砂为典型荒漠植物,在气候恶劣、干旱少雨的荒漠地区,水分(特别是降雨)是其种子萌发的限制条件。本研究发现在自然状态(对照组)及降雨减少情况下红砂种子出苗的变化趋势则是先少量萌发,之后慢慢上升维持一个稳定的水平,这与科尔沁沙地尖头叶藜在高频率低降雨量条件下种子萌发出苗动态一致,表明这两种荒漠植物在低降雨量条件下幼苗萌发采取的分批萌发类似 K-对策^[40],也说明目前干旱环境条件下红砂采取的可能是第 2 种萌发策略,推迟种子萌发使其幼苗在更适宜的环境条件下出现和生长的机会增多,从而提高红砂对环境的长期适应性,这说明低降雨量条件下的分批萌发对策是极端生境下植物长期适应自然选择的结果^[41]。一定的大降雨事件(即总降雨量增大降雨间隔时间延长的降雨格局即增大单次降雨量)提高了红砂种子萌发指数,加快了种子的萌发进程,这也与科尔沁沙地尖头叶藜通过延长降雨间隔增大单次降雨量,单次降雨量达到 8mm 时其幼苗大批萌发策略一致(类似 r-对策)。这可能是因为大的降雨事件有利于打破种子

的休眠,提高了红砂种子萌发的整齐度。然而,有研究指出如果荒漠植物种子萌发强烈地响应于某一次降水,即有活力的种子同时全部萌发,干旱干扰就可能造成全部个体死亡^[42]。红砂分布区属典型的大陆干旱气候,有研究指出全球变化导致我国西北干旱区的降雨量逐渐增加^[43],特别是春夏季降雨增加^[44],这必将提高红砂种子萌发率,加快红砂种子的萌发进程,但西北干旱地区气候特征为大气干旱,大气干旱是西北荒漠区种子萌发后幼苗死亡的直接原因,最终真正能补充到种群种的个体数量非常有限,幼苗更新受限^[45]。由此可见,西北干旱区降雨量增加虽提高了红砂在空间和时间上的竞争优势,但因大气干旱在一定程度上也降低了其抗干扰的能力。

参考文献 (References):

- [1] Houghton J T, Ding Y, Griggs D J, Noguer M, Van Der Linden P J, Dai X, Maskell K, Johnson C A. Climate Change 2001: The Scientific Basis. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2001.
- [2] Meehl G A, Arblaster J M, Tebaldi C. Understanding future patterns of increased precipitation intensity in climate model simulations. Geophysical Research Letters, 2005, 32(18): L18719.
- [3] IPCC. Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2007.
- [4] Noy-Meir I. Desert ecosystems: environment and producers. Annual Review of Ecology and Systematics, 1973, 4: 25-51.
- [5] Reynolds J F, Kemp P R, Ogle K, Fernández R J. Modifying the 'pulse-reserve' paradigm for deserts of North America: precipitation pulses, soil water, and plant responses. Oecologia, 2004, 141(2): 194-210.
- [6] Austin A T, Yahdjian L, Stark J M, Belnap J, Porporato A, Norton U, Ravetta D A, Schaeffer S M. Water pulses and biogeochemical cycles in arid and semiarid ecosystems. Oecologia, 2004, 141(2): 221-235.
- [7] Sponseller R A. Precipitation pulses and soil CO₂ flux in a Sonoran Desert ecosystem. Global Change Biology, 2007, 13(2): 426-436.
- [8] Vile D, Pervent M, Belluau M, Vasseur F, Bresson J, Muller B, Granier C, Simonneau T. *Arabidopsis* growth under prolonged high temperature and water deficit: Independent or interactive effects? Plant, Cell and Environment, 2012, 35(4): 702-718.
- [9] Walck J L, Hidayati S N, Dixon K W, Thompson K, Poschod P. Climate change and plant regeneration from seed. Global Change Biology, 2011, 17(6): 2145-2161.
- [10] Gillespie I G, Loik M E. Pulse events in Great Basin Desert shrublands: physiological responses of *Artemisia tridentata* and *Purshia tridentata* seedlings to increased summer precipitation. Journal of Arid Environments, 2004, 59(1): 41-57.
- [11] Zheng Y R, Xie Z X, Yu Y, Jiang L H, Shimizu H, Rimmington G. Effects of burial in sand and water supply regime on seedling emergence of six species. Annals of Botany, 2005, 95(7): 1237-1245.
- [12] González-Astorga J, Núñez-Farfán J. Variable demography in relation to germination time in the annual plant *Tagetes micrantha* Cav. (Asteraceae). Plant Ecology, 2000, 151(2): 253-259.
- [13] Ambrose L G, Wilson S D. Emergence of the introduced grass *Agropyron cristatum* and the native grass *Bouteloua gracilis* in a mixed-grass prairie restoration. Restoration Ecology, 2003, 11(1): 110-115.
- [14] Weltzin J F, McPherson G R. Implications of precipitation redistribution for shifts in temperate savanna ecotones. Ecology, 2000, 81(7): 1902-1913.
- [15] Adams H D, Kolb T E. Tree growth response to drought and temperature in a mountain landscape in northern Arizona, USA. Journal of Biogeography, 2005, 32(9): 1629-1640.
- [16] Hoyden M J, Newton P C D, Wills K E, Janes J K, Williams A L, Schoor J K V, Nolan M J. Influence of warming on soil water potential controls seedling mortality in perennial but not annual species in a temperate grassland. New Phytologist, 2008, 180(1): 143-152.
- [17] Gómez-Aparicio L, Pérez-Ramos I M, Mendoza I, Matías L, Quero J L, Castro J, Zamora R, Marañón T. Oak seedling survival and growth along resource gradients in Mediterranean forests: implications for regeneration in current and future environmental scenarios. Oikos, 2008, 117(11): 1683-1699.
- [18] 董丽佳, 桑卫国. 模拟增温和降水变化对北京东灵山辽东栎种子出苗和幼苗生长的影响. 植物生态学报, 2012, 36(8): 819-830.
- [19] 赵娟, 宋媛, 孙涛, 毛子军, 刘传照, 刘林馨, 刘瑞鹏, 侯玲玲, 李兴欢. 红松和蒙古栎种子萌发及幼苗生长对升温与降水综合作用的响应. 生态学报, 2012, 32(24): 7791-7800.
- [20] Swemmer A M, Knapp A K, Snyman H A. Intra-seasonal precipitation patterns and above-ground productivity in three perennial grasslands. Journal

- of Ecology, 2007, 95(4): 780-788.
- [21] 马赞花, 张铜会, 刘新平, 毛伟, 岳祥飞. 春季小降雨事件对科尔沁沙地尖头叶藜萌发的影响. 生态学报, 2015, 35(12): 4063-4070.
- [22] Zhu Y J, Yang X J, Baskin C C, Baskin J M, Dong M, Huang Z Y. Effects of amount and frequency of precipitation and sand burial on seed germination, seedling emergence and survival of the dune grass *Leymus secalinus* in semiarid China. *Plant and Soil*, 2014, 374(1): 399-409.
- [23] 张勇, 薛林贵, 高天鹏, 晋玲, 安黎哲. 荒漠植物种子萌发研究进展. 中国沙漠, 2005, 25(1): 106-112.
- [24] Loria M, Noy-Meir I. Dynamics of some annual populations in a desert loess plain. *Israel Journal of Botany*, 1979, 28(3/4): 211-225.
- [25] Juhren M, Went F W, Phillips E. Ecology of desert plant. IV. Combined field and laboratory work on germination of annuals in the Joshua Tree National Monument, California. *Ecology*, 1956, 37(2): 318-330.
- [26] Gutterman Y. *Seed Germination in Desert Plants*. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 1993.
- [27] 曾彦军, 王彦荣, 萨仁, 田雪梅. 几种旱生灌木种子萌发对干旱胁迫的响应. 应用生态学报, 2002, 13(8): 953-956.
- [28] 宋雪梅, 杨九艳, 吕美婷, 杨明, 张作如. 红砂种子萌发对盐胁迫及适度干旱的响应. 中国沙漠, 2012, 32(6): 1674-1680.
- [29] 刘冰, 常学向, 李守波. 黑河流域荒漠区降水格局及其脉动特征. 生态学报, 2010, 30(19): 5194-5199.
- [30] 曾彦军, 王彦荣, 庄光辉, 杨鬃山. 红砂和霸王种子萌发对干旱与播深条件的响应. 生态学报, 2004, 24(8): 1629-1634.
- [31] 高海娟, 云锦凤, 刘德福. 荒漠草原地区 3 种冰草种子萌发的研究. 草业科学, 2007, 24(5): 64-68.
- [32] Easterling D R, Meehl G A, Parmesan C, Changnon S A, Karl T R, Mearns L O. Climate extremes: observations, modeling, and impacts. *Science*, 2000, 289(5487): 2068-2074.
- [33] Weltzin J F, Loik M E, Schwinning S, Williams D G, Fay P A, Haddad B M, Harte J, Huxman T E, Knapp A K, Lin G H, Pockman W T, Shaw M R, Small E E, Smith M D, Samith S D, Tissue D T, Zak J C. Assessing the response of terrestrial ecosystems to potential changes in precipitation. *BioScience*, 2003, 53(10): 941-952.
- [34] Allan R P, Soden B J. Atmospheric warming and the amplification of precipitation extremes. *Science*, 2008, 321(5895): 1481-1484.
- [35] Beatley J C. Phenological events and their environmental triggers in Mojave desert ecosystems. *Ecology*, 1974, 55(4): 856-863.
- [36] Brown G. Community composition and population dynamics in response to artificial rainfall in an undisturbed desert annual community in Kuwait. *Basic and Applied Ecology*, 2002, 3(2): 145-156.
- [37] Grime J P, Mason G, Curtis A V, Rodman J, Band S R. A comparative study of germination characteristics in a local flora. *Journal of Ecology*, 1981, 69(3): 1017-1059.
- [38] Mandák B. Germination requirements of invasive and non-invasive *Atriplex* species: a comparative study. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 2003, 198(1): 45-54.
- [39] Venable D L, Brown J S. The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *The American Naturalist*, 1988, 131(3): 360-384.
- [40] Andrews J H, Harris R F. *r*- and *K*-Selection and microbial ecology // Marshall K C, ed. *Advances in Microbial Ecology*. New York: Springer, 1986, 9: 99-147.
- [41] 赵惠勋. 群体生态学. 哈尔滨: 东北林业大学出版社, 1990: 40-52.
- [42] 王宗灵, 徐雨清, 王刚. 沙区有限降水制约下一年生植物种子萌发与生存对策研究. 兰州大学学报: 自然科学版, 1998, 34(2): 98-103.
- [43] 施雅风, 沈永平, 李栋梁, 张国威, 丁永健, 胡汝骥, 康尔泗. 中国西北气候由暖干向暖湿转型的特征和趋势探讨. 第四纪研究, 2003, 23(2): 152-164.
- [44] 徐利岗, 周宏飞, 梁川, 吴安琪. 中国北方荒漠区降水多时间尺度变异性研究. 水利学报, 2009, 40(8): 1002-1011.
- [45] 田媛, 李建贵, 赵岩. 梭梭幼苗死亡与土壤和大气干旱的关系研究. 中国沙漠, 2010, 30(4): 878-884.