

DOI: 10.5846/stxb201804050770

孙清琳, 张瑞红, 易三桂, 杨柳, 李巧燕, 周继华, 来利明, 姜联合, 郑元润. 长芒草 (*Stipa bungeana*) 种子萌发与出苗对关键环境因子的响应. 生态学报, 2019, 39(6): - .

Sun Q L, Zhang R H, Yi S G, Yang L, Li Q Y, Zhou J H, Lai L M, Jiang L H, Zheng Y R. Responses of germination and seedling emergence of *Stipa bungeana* to key environmental factors. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(6): - .

长芒草 (*Stipa bungeana*) 种子萌发与出苗对关键环境因子的响应

孙清琳^{1,2}, 张瑞红¹, 易三桂¹, 杨柳¹, 李巧燕¹, 周继华¹, 来利明¹, 姜联合¹, 郑元润^{1,*}

1 中国科学院植物研究所北方资源重点实验室, 北京 100093

2 中国科学院大学, 北京 100049

摘要: 种子萌发为植物生活史的关键阶段, 对植物的定居、群落演替与动态起着决定作用。通过室内控制实验的方法, 研究长芒草 (*Stipa bungeana*) 种子萌发对光照和温度、水势和温度, 以及幼苗出土对沙埋深度和供水的响应。使用光照、温度和湿度自动控制的生长箱, 设置光照、黑暗和持续黑暗 3 个光处理和 5 个变温处理 (5℃: 15℃、10℃: 20℃、15℃: 25℃、20℃: 30℃ 和 25℃: 35℃) (夜: 昼); 设置 11 个水势处理 (0、-0.2、-0.4、-0.6、-0.8、-1、-1.2、-1.4、-1.6、-1.8 MPa 和 -2 MPa) 和 5 个恒温处理 (10、15、20、25℃ 和 30℃), 研究长芒草种子萌发对光照和温度、水势和温度的响应。设置 6 个沙埋深度 (0.5、1、1.5、2、3、5 cm) 和 10 个供水处理 (2.5、5、7.5、10、15、20 mm 和 30 mm) 7 个单次供水处理, 2.5、5、7.5 mm/3d 3 个多次供水处理, 研究长芒草幼苗出土对沙埋和供水的响应。结果表明: 光照对长芒草种子萌发具有促进作用, 黑暗与持续黑暗条件下的最终萌发百分率无显著差异。在 10: 20℃—15: 25℃ 温度范围内, 长芒草种子萌发快速且集中, 15: 25℃ 为种子萌发最适温度, 超过最适温度时, 最终萌发百分率随温度升高而下降。水势低于 -1 MPa 时长芒草种子不能萌发, 最终萌发百分率和萌发速率均随水势的降低而降低。当温度达到 30℃ 时, 种子基本不能萌发。单次供水条件下, 长芒草的最终出苗百分率和出苗速率接近为零; 5 mm/3d 及 7.5 mm/3d 供水条件下, 最终出苗百分率可达到 50%。5 mm/3d 及 7.5 mm/3d 的多次供水与单次供水及 2.5 mm/3d 的多次供水相比更有利于长芒草出苗。适宜出苗的沙埋深度为 0.5—2 cm, 沙埋深度超过 3 cm 时最终出苗百分率和出苗速率均接近于零。长芒草种子出苗情况随沙埋深度增加而降低, 在供水量为 7.5 mm/3d, 沙埋深度为 0.5—2 cm 时, 出苗最好。降低人为干扰对表土层土壤的破坏, 提高表层土壤含水量, 是促进长芒草种子萌发和幼苗出土的有效措施。

关键词: 长芒草; 温度; 光照; 水势; 埋深; 供水; 灌丛化

Responses of germination and seedling emergence of *Stipa bungeana* to key environmental factors

SUN Qinglin^{1,2}, ZHANG Ruihong¹, YI Sangui¹, YANG Liu¹, LI Qiaoyan¹, ZHOU Jihua¹, LAI Liming¹, JIANG Lianhe¹, ZHENG Yuanrun^{1,*}

1 Key Laboratory of Plant Resources, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: Seed germination plays a decisive role in plant establishment, and community succession and dynamics, and forms a key stage in a plant's life cycle. The effects of light and temperature, and water potential and temperature on seed

基金项目: 国家自然科学基金项目 (41330749)

收稿日期: 2018-04-05; 网络出版日期: 2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhengyr@ibcas.ac.cn

germination, and the influence of sand burial depth and water availability during the emergence of *S. bungeana* seedlings were studied through controlled-environment experiments. In light-, temperature-, and air humidity-controlled growth chambers, we set up 3 different light treatments (light, dark, and continuous darkness) and 5 alternative temperature treatments (night:day, 5°C:15°C, 10°C:20°C, 15°C:25°C, 20°C:30°C, and 25°C:35°C); 11 levels of water potential (0, -0.2, -0.4, -0.6, -0.8, -1, -1.2, -1.4, -1.6, -1.8, and -2 MPa) and 5 constant temperatures (10, 15, 20, 25, and 30°C) to study the effects of light and temperature, and water potential and temperature on the final percent germination (FPG) and germination rate (GR) of *S. bungeana*. We set up 6 sowing depths (0.5, 1, 1.5, 2, 3, and 5 cm) and 10 water supply regimes (7 single water supply regimes 2.5, 5, 7.5, 10, 15, 20, and 30 mm; and 3 multiple water supply regimes 2.5, 5, and 7.5 mm/3d) to study the effects of sand burial and water supply regimes on the final percent emergence (FPE) and emergence rate (ER) of *S. bungeana*. The results showed that light promoted the seed germination of *S. bungeana*. There was no significant difference in the FPG between dark and continuous darkness treatments. Most seeds of *S. bungeana* germinated quickly and germination occurred in the alternative temperature ranges of 10°C:20°C and 15°C:25°C. The optimum germination temperature range was 15:25°C. When the temperature range exceeded this optimum, the FPG decreased with increasing temperature. The seeds of *S. bungeana* could not germinate when water potential was lower than -1 MPa. FPG and GR decreased with decreasing water potential. When the constant temperature reached 30°C, few seeds could germinate. The FPE and ER of *S. bungeana* were close to zero under a single water supply. FPE reached 50% under the water supply conditions of 5 mm/3d and 7.5 mm/3d. A multiple water supply of 5 mm/3d or 7.5 mm/3d was more conducive to the emergence of *S. bungeana* than either a single water supply and a multiple water supply of 2.5 mm/3d. The most suitable sowing depth for seedling emergence was 0.5—2 cm. The FPE and ER of *S. bungeana* were close to zero when the sowing depth was greater than 3 cm. The overall trend was that the seedling emergence decreased with an increase in sand burial depth. When the water supply was 7.5 mm/3d and the sowing depth was 0.5—2 cm, the emergence was much higher than that in other treatments. Reducing the disturbance of the surface layer soil through human activities and increasing soil moisture in surface layer soil should be effective ways to promote germination and seedling emergence for *S. bungeana*.

Key Words: *Stipa bungeana*; temperature; light; water potential; sowing depth; water supply; shrub encroachment

种子萌发是种子植物生活史中的一个重要过程^[1],是植物适应环境变化以保持自身繁衍的重要特性^[2]。种子萌发决定着植物萌发后所面临的生存环境和植物进入生态系统的时间^[3],直接影响着植被的分布、动态和多样性^[4]。因而,深入研究种子萌发对不同环境因子的反应,对理解植物群落动态,促进退化植被恢复具有重要意义。种子萌发是一个复杂的生理过程,受光照、温度、水势和埋深等多种环境因素的影响^[5]。光照在植物生活史及种子萌发过程中起着重要的环境调节信号的作用^[6],进而控制种子萌发^[7]。大量研究表明,光照能够提高种子中某些酶和生理活性光敏色素的含量,促进种子萌发^[8]。部分植物种子萌发不受光照影响^[9],这是由植物的遗传特性和环境因素共同决定的^[10]。对于部分植物,光照可单独控制种子萌发,其它植物种子萌发则受光照与温度的共同影响^[11]。因而,温度亦是影响种子萌发的重要环境因子之一,种子只有在适宜的温度范围内才能萌发。研究表明昼夜变温相对于恒温更有利于种子萌发^[2]。土壤水分是影响种子萌发的另一个重要环境因子,在一定范围内(1.7%—14.7%)种子萌发百分率与土壤水分成正比关系^[12]。水势在种子萌发过程中亦发挥着关键作用^[7]。由于高分子聚乙二醇(PEG, polyethylene glycol)不能穿过细胞壁,且为惰性物质^[13],通常通过高分子材料如(PEG6000)溶液处理种子的方式研究水势对种子萌发的影响^[14]。适当的沙埋能够增加种子与土壤的接触面积及种子周围的土壤湿度,同时可以避免因土壤表面温度过高而导致种子的损伤,因而适当的沙埋有利于种子萌发^[5, 15]。研究表明沙埋在2—6 cm范围内大部分种子均能萌发,这与植物种及种子性状密切相关^[16]。

内蒙古鄂尔多斯高原处于中国北部,属温带大陆性干旱半干旱高原气候。长芒草(*Stipa bungeana*)为禾本科针茅属多年生草本植物^[17],其草质柔软、营养丰富,是牲畜喜食的天然牧草,长芒草原为鄂尔多斯高原地带性植被^[18],具有重要的生态和经济价值。但由于长期过度人为干扰,以长芒草为主的暖温带草原被以油蒿(*Artemisia ordosica*)为主的半灌木植被取代,长芒草仅在鄂尔多斯高原硬梁呈片断化存在,严重降低了草地的饲用价值^[19],同时导致草地灌丛化和荒漠化。为更加深入理解长芒草原被油蒿半灌木植被取代的原因,探讨油蒿灌丛化草地向长芒草原恢复的途径,提高鄂尔多斯高原草地的饲用价值和生态功能,有必要从种子萌发的角度理解油蒿取代长芒草的过程和机制。本研究关键环境因子和长芒草种子萌发与幼苗出土的关系,有助于从种子萌发的角度理解油蒿代替长芒草的机制,对理解鄂尔多斯高原群落动态、草地灌丛化发生机制,制定油蒿灌丛化草地恢复的适宜对策具有重要意义。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

鄂尔多斯高原位于内蒙古自治区中南部(37°35′—40°51′N,106°42′—111°27′E),海拔 850—1600 m。处于温带典型草原向荒漠草原过渡的半干旱区,气候上属于四季分明的温带强大陆性、弱季风性、干旱半干旱高原气候。11 月至 3 月平均月气温为 5.8℃,4 月至 10 月为 7.4—21.9℃,年平均气温一般在 5.5—7.5℃之间。年降水量为 150—450 mm,自东向西逐渐减少,93%的降水发生在 4—10 月。年蒸发量多在 2200—2600 mm^[20]。植被盖度由东向西逐渐降低^[21]。

1.2 研究方法

实验所需种子于 2016 年 9 月种子成熟季节采集于鄂尔多斯高原伊金霍洛旗(39°29′N,110°11′E)。为充分反映植物的遗传多样性,在伊金霍洛旗硬梁地分布于坡顶、坡中、坡底的长芒草群落中各设置 10 个 10 m×10 m 的样方,在每个样方中随机选取 50 个以上的长芒草植株,采集成熟长芒草种子。采集到的种子混匀后于室内自然干燥,在 4℃的条件下储藏直至实验开始。实验开始前,将长芒草种子用 0.52%次氯酸钠溶液表面消毒 1 分钟,然后用蒸馏水冲洗几次,避免真菌感染^[11]。在种子萌发实验中,每个处理包括 5 个重复,每个重复使用 25 粒种子,每天进行观察。如胚根出现,视为种子萌发。实验持续到不再有种子萌发时为止。

1.2.1 温度和光照对种子萌发的影响

实验在温度和光照自动控制的生长室箱内进行。采用锡纸包裹培养皿控制光照,包括 3 种处理:持续黑暗,培养皿加水,实验结束时检查种子萌发情况;黑暗,培养皿加水,每天检查种子萌发情况;光照,采用冷白色荧光灯进行光周期(14 h 光照,10 h 黑暗)控制,光通量密度为 125 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。根据半干旱区春季种子萌发时的多年平均温度及昼夜温差,同时考虑种子萌发的最低和最高温度^[7],设定 5 个昼夜变温处理,分别为 5℃:15℃、10℃:20℃、15℃:25℃、20℃:30℃和 25℃:35℃(夜间:白天)。

1.2.2 水势和温度对种子萌发的影响

采用已知水势(θ_w)的聚乙二醇 6000(PEG6000)溶液对长芒草种子进行处理^[22]。设定 11 个水势处理,分别为 0、-0.2、-0.4、-0.6、-0.8、-1.0、-1.2、-1.4、-1.6、-1.8 MPa 和 -2.0 MPa。每个水势均设置 5 个温度处理(10℃、15℃、20℃、25℃和 30℃)。实验在黑暗条件下进行,每天检查种子萌发情况。每天更换培养皿中约三分之二的水或溶液,避免水势发生显著变化。

1.2.3 沙埋深度和供水对出苗的影响

实验在 15℃:25℃(夜间:白天),125 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 光通量密度下进行。实验用沙取自鄂尔多斯高原伊金霍洛旗,过筛去除杂质后,在 100℃条件下烘干 48 h,使其中可能存在的其它种子失活。实验使用塑料圆柱形容器(内径 6.8 cm,高 16 cm),先将经处理过的沙子填充到拟放置种子的深度位置,播种后将该容器覆满沙子,并使沙表面保持水平。浇水时避免干扰种子,容器底部开排水孔,排水孔上方垫细尼龙网,防止细沙渗漏,同时允许排出过量水分。每天改变容器位置,使各容器受光一致。

深埋深度为 0.5、1、1.5、2、3、5 cm 6 个处理。供水设置为单次 2.5、5、7.5、10、15、20 mm 和 30 mm 降雨的 7 个水分处理,各处理供水量分别为 9.1、18.2、27.2、36.3、54.5、72.6 mL 和 109.0 mL;设置多次 2.5、5、7.5 mm 降雨 3 个水分处理,多次供水设置为每 3 天浇水一次,各处理供水量分别为 9.1、18.2、27.2 mL/3d。计算公式为: $\pi \times (d/2)^2 \times h/10$, 其中 d 为圆柱形容器的内径(cm), h 为降雨量(mm)。

1.3 统计分析

采用最终萌发百分率(最终出苗百分率)和萌发速率(出苗速率)描述长芒草种子的萌发与出苗情况。最终萌发百分率(最终出苗百分率)为实验过程中萌发或出苗的种子数量占实验使用种子数量的百分比,萌发速率(出苗速率)是描述萌发或出苗快慢的指标,其计算公式为^[23]:

$$\text{萌发速率}(V) = \sum \frac{100G_i}{nt_i}$$

式中, n 代表每个处理中使用的种子数量, G_i 代表 t_i ($t_i = 0, 1, 2, 3, \dots, \infty$) 天的萌发或出苗数量。萌发速率或出苗速率值越大,表示萌发速率或出苗速率越快。

在进行方差分析时,先对数据进行方差齐性检验,必要时,对数据进行反正弦平方根变换。根据实验设计进行独立样本 T 检验或双因素方差分析(ANOVA),方差齐性时采用 Tukey 检验进行多重比较,方差不齐时采用 Dunnett's T3 检验进行多重比较,确定哪些处理间的差异达到显著水平。所有统计分析均采用 SPSS 21.0 软件进行,采用 Sigma Plot 10.0 作图。

2 结果

2.1 温度与光照对长芒草种子萌发的影响

双因素方差分析结果表明温度和光照对长芒草种子最终萌发百分率和萌发速率均有显著影响;温度和光照的交互作用对长芒草种子最终萌发百分率有显著影响,对萌发速率无显著影响(表 1)。

表 1 温度和光照对长芒草种子萌发影响的双因素方差分析 F 值

Table 1 F values of two-way ANOVA of germination of *Stipa bungeana* under different lights and alternating temperatures

自变量 Independent variables	因变量 Dependent variables					
	df	最终萌发百分率 Final percent germination		df	萌发速率 Germination rate	
光照 Light	2	20.999	$P < 0.001$	1	16.253	$P < 0.001$
温度 Temperature	4	164.572	$P < 0.001$	4	154.996	$P < 0.001$
光照×温度 Light×temperature	8	4.484	$P < 0.001$	4	2.310	$P > 0.05$

df 为自由度, P 为概率

与黑暗和持续黑暗相比,光照条件下长芒草种子的最终萌发百分率最高。在光照和黑暗条件下,10℃:20℃、15℃:25℃时长芒草种子的最终萌发百分率显著高于其它变温条件下种子的最终萌发百分率。在持续黑暗条件下,15:25℃时最终萌发百分率最大。在低于 15℃:25℃时,光照、黑暗和持续黑暗条件下种子萌发百分率均随温度升高而增加;超过该温度时,种子萌发百分率随温度上升而下降。在 25℃:35℃时最终萌发百分率最低。黑暗与持续黑暗间的最终萌发百分率无显著性差异(图 1)。

在 5℃:15℃时,光照条件下长芒草种子最终萌发百分率显著高于黑暗和持续黑暗条件下的最终萌发百分率;在 10℃:20℃时,光照条件下长芒草种子最终萌发百分率显著高于持续黑暗条件的种子萌发百分率。其它变温条件下,光照条件下的种子最终萌发百分率略高于黑暗条件下的最终萌发百分率,但差异并不显著。除在光照条件下 10℃:20℃时萌发速率达到最大值,在 20℃:30℃时光照与黑暗条件下的萌发速率差异显著外,温度、光照对长芒草种子萌发速率的影响与对最终萌发百分率的影响趋势基本一致(图 1、图 2)。

2.2 温度和水势对种子萌发的影响

温度和水势及两者之间的交互作用对长芒草种子最终萌发百分率和萌发速率均有显著影响(表 2)。

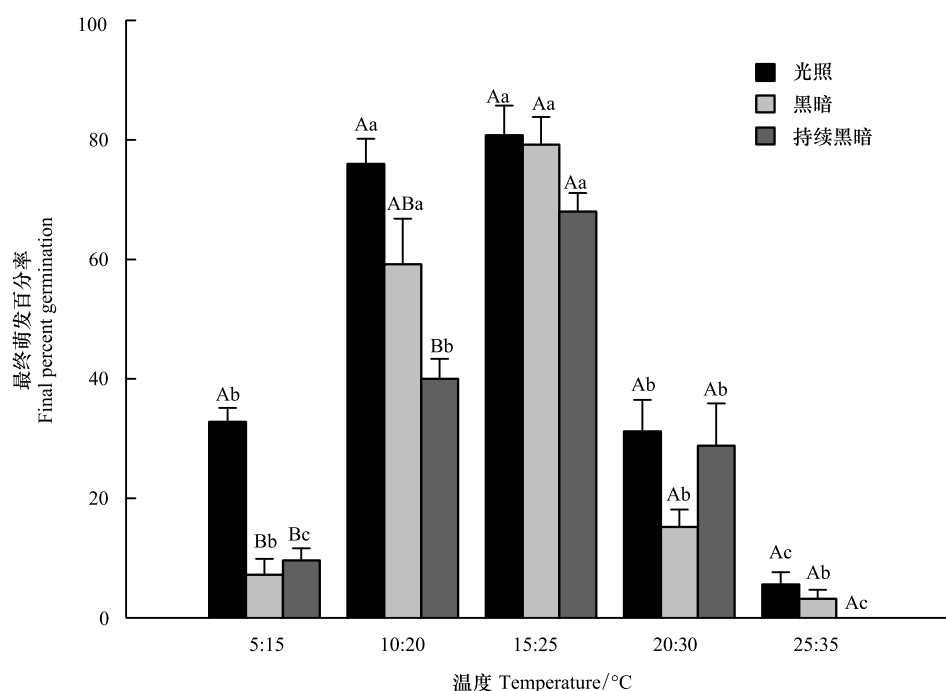


图1 光照和温度对长芒草种子最终萌发百分率的影响

Fig.1 Effects of light and alternating temperature on final percent germination of *Stipa bungeana*

不同小写字母表示在不同温度处理间存在显著差异,不同大写字母表示在不同光照处理间存在显著差异 ($P < 0.05$)

种子最终萌发百分率随水势的降低而降低,在所有的温度条件下,0 MPa 条件下种子的最终萌发百分率最高。当水势为-1 MPa 或低于-1 MPa 时很少有种子能够萌发。除-0.2、-0.6、-0.8、-1 MPa 水势时种子的最终萌发百分率在 15°C 时达到最大值外,其它各水势条件下,种子最终萌发百分率在 10°C 时到达最大值。当温度为 30°C 时最终萌发百分率趋近于 0(表 3)。

长芒草种子萌发速率对温度和水势的响应与最终萌发百分率一致。

2.3 沙埋和供水对长芒草出苗的影响

沙埋和供水及两者之间的交互作用对长芒草最终出苗百分率和出苗速率均有显著影响(表 4)。

多次供水条件下的最终出苗百分率高于单次供水。单次供水 30 mm 时,长芒草出苗较少,其它单次供水条件下长芒草基本没有出苗。多次供水为 2.5 mm/3d 时,长芒草不能出苗。多次供水 5 mm/3d 和 7.5 mm/3d 时,在各个沙埋深度,长芒草均能出苗;但沙埋深度 ≥ 3 cm 时,最终出苗百分率显著降低;沙埋深度为 5 cm 时,长芒草几乎不能出苗。沙埋深度为 0.5、1、1.5、2 cm 时,长芒草最终出苗百分率显著高于其它沙埋深度时的最终出苗百分率 ($P < 0.01$);沙埋深度为 0.5、1、1.5、2 cm 时,最终出苗百分率差异不显著。供水为 7.5 mm/3d 时的出苗百分率略高于 5 mm/3d 时的出苗百分率。总体趋势为最终出苗百分率随沙埋深度的增加而降低,在供水量为 7.5 mm/3d,沙埋深度为 0.5—2 cm 时,最终出苗百分率较高(图 3)。

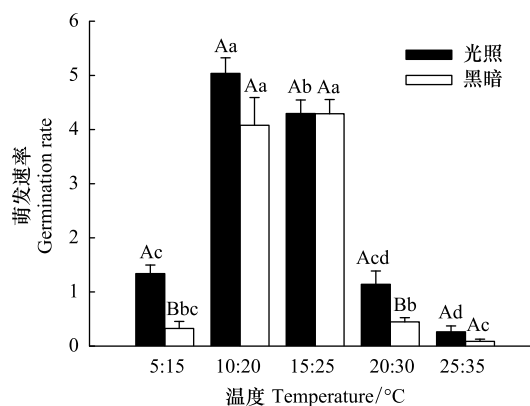


图2 光照和温度对长芒草种子萌发速率的影响

Fig.2 Effects of light and alternating temperature on germination rate of *Stipa bungeana*

不同小写字母表示在不同温度处理间存在显著差异,不同大写字母表示在不同光照处理间存在显著差异 ($P < 0.05$)

表 2 温度和水势对长芒草种子萌发影响的双因素方差分析 F 值Table 2 F values of two-way ANOVA of germination of *Stipa bungeana* under different constant temperature and water potential

自变量 Independent variables	因变量 Dependent variables				
	df	最终萌发百分率 Final percent germination		萌发速率 Germination rate	
温度 Temperature	4	155.195	$P<0.001$	181.768	$P<0.001$
水势 Water potential	10	231.201	$P<0.001$	246.973	$P<0.001$
温度×水势 Temperature×water potential	40	29.39	$P<0.001$	35.887	$P<0.001$

表 3 温度和水势对长芒草种子最终萌发百分率影响的多重比较

Table 3 Results of multiple comparison of temperature and water potential effects on final percent germination of *Stipa bungeana*

水势 Water potential /MPa	温度 Temperature				
	10℃	15℃	20℃	25℃	30℃
0	77.6±4.7Aa	74.4±5.7Aa	68±4.2Aa	33.6±4.1Ba	4±1.3Ca
-0.2	63.2±6.4Aa	73.6±5.2Aa	62.4±4.8Aa	1.6±0.98Bb	1.6±0.98Ba
-0.4	58.4±9.5Aab	52.8±3.2Aab	27.2±2.9Ab	0.8±0.8Bb	0±0Ba
-0.6	16.8±7.1Ab	38.4±3.2ABbc	4.8±3.2Bc	0±0Bb	0±0Ba
-0.8	3.2±1.5Ab	9.6±4.7Ad	0.8±0.8Ac	0±0Ab	0±0Aa
-1	0±0Ab	16.8±5.1Acd	0±0Ac	0±0Ab	0±0Aa
-1.2	0±0Ab	0±0Ad	0±0Ac	0±0Ab	0±0Aa
-1.4	0±0Ab	0±0Ad	0±0Ac	0±0Ab	0±0Aa
-1.6	0±0Ab	0±0Ad	0±0Ac	0±0Ab	0±0Aa
-1.8	0±0Ab	0±0Ad	0±0Ac	0±0Ab	0±0Aa
-2	0±0Ab	0.8±0.8Ad	0±0Ac	0±0Ab	0±0Aa

表中数值为平均值±标准误 (mean±SE); 不同小写字母表示相同温度下不同水势处理间差异显著; 不同大写字母表示相同水势下不同温度处理间差异显著 ($P<0.05$)

表 4 供水和沙埋对长芒草出苗影响的双因素方差分析 F 值Table 4 F values of two-way ANOVA of seedling emergence of *Stipa bungeana* under different water supply and sand burial

自变量 Independent variables	因变量 Dependent variables				
	df	最终出苗率 Final percent emergence		出苗速率 Emergence rate	
埋深 Burial depth	5	25.527	$P<0.001$	26.615	$P<0.001$
供水 Water supply	9	185.746	$P<0.001$	172.559	$P<0.001$
埋深×供水 Burial depth×water supply	45	13.293	$P<0.001$	14.234	$P<0.001$

长芒草出苗速率对沙埋和供水的响应与最终出苗百分率基本一致。除在多次供水 5 mm/3d 和 7.5 mm/3d 时, 长芒草出苗速率较高外, 其它供水条件下的出苗速率几乎为 0。在多次供水 5 mm/3d 和 7.5 mm/3d 条件下, 埋深 0.5、1、1.5、2 cm 时的出苗速率显著高于埋深 3、5 cm 时的出苗速率 ($P<0.01$)。在 7.5 mm/3d 时, 出苗速率最高 (图 4)。

3 讨论

种子萌发是植物生活史的关键阶段, 也是对外界环境因子反应最敏感的时期之一^[24]。在种子萌发过程中, 种子内部进行着活跃的物质代谢反应, 在一定的范围内, 相对较高的温度对种子萌发具有促进作用, 超过某一特定范围的过高和过低温度均不利于种子萌发^[25]。本文结果表明, 在 10℃:20℃—15℃:25℃ 温度范围内, 长芒草种子萌发快速且集中, 15℃:25℃ 为长芒草种子的最适萌发温度。

光照是影响种子萌发的诸多环境因素之一^[26]。种子成熟后, 可能散布在不同的环境中, 种子通过感光性

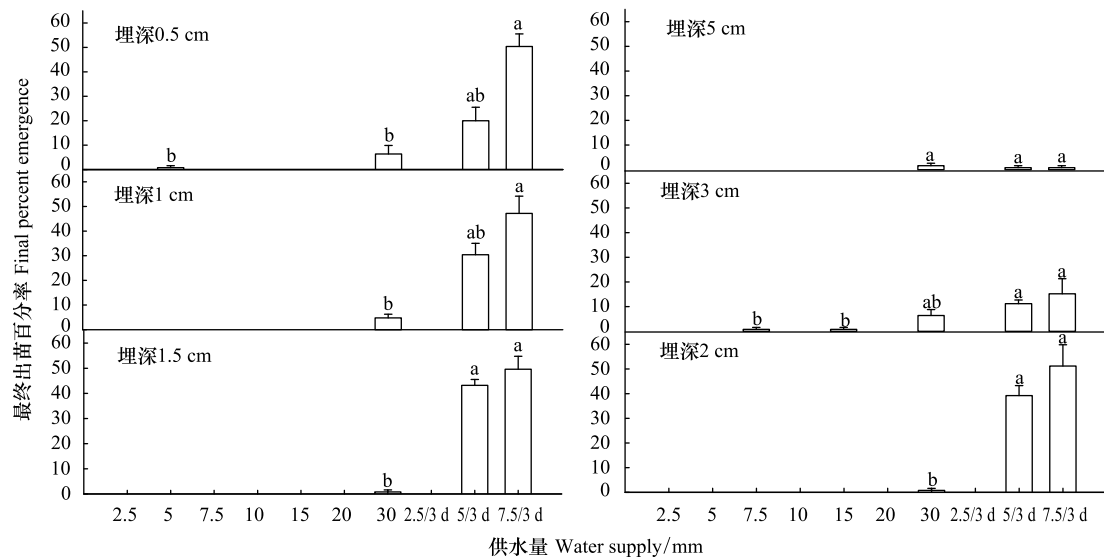


图3 埋深和供水对长芒草最终出苗百分率的影响

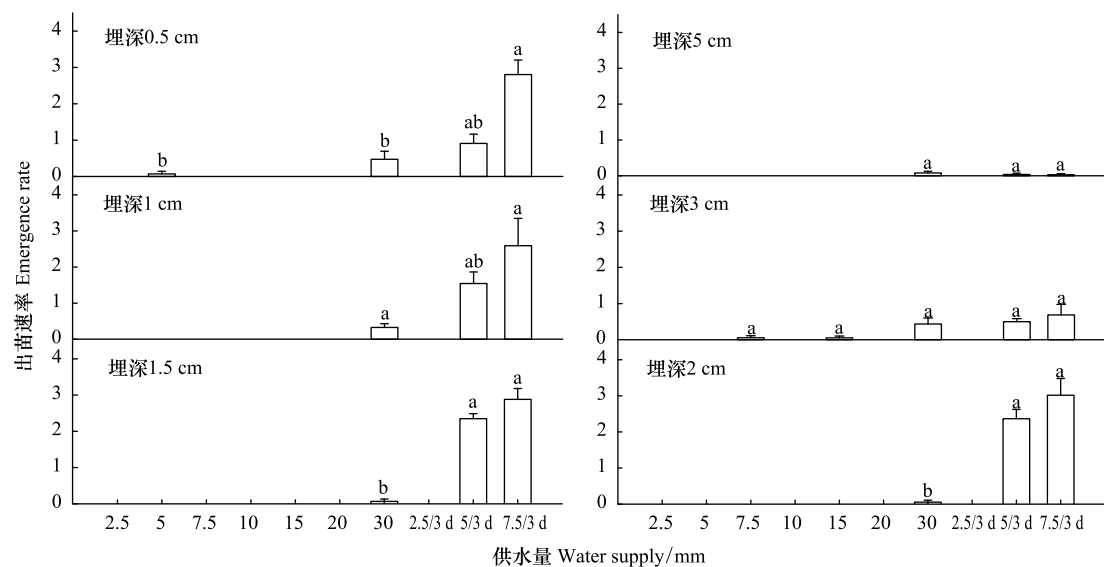
Fig.3 Effect of burial depth and water supply on final percent seedling emergence of *Stipa bungeana*不同小写字母表示在不同供水处理间存在显著差异 ($P < 0.05$)

图4 埋深和供水对长芒草出苗速率的影响

Fig.4 Effect of burial depth and water supply on seedling emergence rate of *Stipa bungeana*不同小写字母表示在不同供水处理间存在显著差异 ($P < 0.05$)

识别早期生境的适宜性,从而诱导休眠或萌发^[8]。在干旱、半干旱区,种子萌发对光照的需求不同,梭梭(*Haloxylon ammodendron*)^[27]和胡杨(*Populus euphratica*)种子^[28]萌发不受光照影响;光照对沙芥(*Pugionium cornutum*)^[29]、油蒿^[7, 30]等种子萌发具有明显抑制作用,特别是当温度不适而光照较强时,油蒿种子萌发受到的抑制更大。本文结果显示适当光照对长芒草种子萌发具有促进作用。由于油蒿植株较长芒草高大,当油蒿占主导地位时,种子所处位置的光照较弱,利于油蒿种子的萌发,而不利于长芒草种子的萌发。

水分是影响干旱半干旱区种子萌发、幼苗出土和生态系统稳定的主要环境因子^[25],种子萌发对于干旱胁迫非常敏感^[31]。PEG溶液通过抑制种子的吸水过程而抑制种子萌发^[32],超过一定浓度的PEG溶液会对幼苗造成严重干旱胁迫,甚至造成幼苗失水死亡^[33]。许多研究表明随干旱胁迫的增强,种子萌发呈下降趋

势^[7],甚至停止萌发。本文结果表明长芒草萌发随水势的降低而降低,超过最适温度时,随温度的升高而下降,超过 30℃ 时,很少有种子能够萌发。

在沙丘生境中,植物种子会因多种因素被埋于不同深度的沙土中^[34],影响种子萌发。由于强光、高温和干燥等原因,处于沙子表面的种子萌发率非常低^[30]。但当沙埋深度超过植物的忍耐限度后,植物生长会被抑制,甚至死亡;但适量的沙埋能够促进沙生植物种子萌发、幼苗出土以及幼苗生长^[35]。沙埋导致种子萌发及生长的物理环境产生了一系列变化,如温度、湿度、土壤通透性以及植物—土壤微环境等^[15]。种子遇到沙埋后的结果有四种:(1)种子萌发且幼苗顺利出土;(2)种子萌发但幼苗不能出土,幼苗因土壤微生物的作用而腐烂;(3)种子没有萌发且被其他生物破坏;(4)种子进入强迫休眠或诱导休眠,成为种子库的一部分^[15]。本文中,长芒草种子在 0.5—2.0 cm 的沙埋深度范围内能够较好出苗,这主要是由于沙埋较浅时,种子所处环境的温度及湿度条件适宜。超过 2.0 cm 时,出苗百分率随沙埋深度增加而下降,当沙埋超过 3 cm 时,基本不能出苗。由于沙埋会降低光照强度^[36],较深的沙埋使长芒草种子基本处于黑暗状态,加之其它不利条件的叠加,不利于长芒草的出苗。

水分条件是制约幼苗出土的关键因素,土壤水分含量过低,种子不能吸收足够的水分,导致出苗率低,甚至不能出苗^[6]。本文中,单次供水及较低的多次供水条件下,长芒草基本不能出苗,较高的多次供水有利于长芒草的出苗。研究表明油蒿在单次供水量达到 7.5 mm 时即可萌发^[7, 30, 37]。在鄂尔多斯高原,当长芒草草地发生严重灌丛化时,土壤表层砂粒含量较高^[38],土壤表层持水能力低,降雨发生后,土壤表层很快干燥,有利于油蒿种子的萌发,不利于长芒草种子萌发。而在无灌丛化或灌丛化程度较轻时,情况相反,这可能是由于干扰增加,使土壤结构特别是表层土壤结构改变,油蒿与长芒草的竞争能力此消彼长,进而导致长芒草草地被以油蒿为主的灌丛草地代替。因此,油蒿与长芒草种子萌发与幼苗出土对光照和土壤水分的不同需求及干扰导致的土壤结构改变可能是导致长芒草草地发生灌丛化的原因之一。

4 结论

通过长芒草种子萌发与幼苗出土对关键环境因素响应的研究发现,长芒草种子的萌发需要光照,适宜的温度、较高的土壤水分、合适的沙埋。光照对长芒草种子萌发有促进作用,15℃;25℃ 为最适萌发温度,水势低于 -1 MPa 时很少有种子萌发,幼苗出土适宜的沙埋深度为 0.5—2 cm,单次供水基本不能促使种子萌发,较高的多次供水可以较好促进种子萌发。

参考文献 (References):

- [1] Rajjou L, Duval M, Gallardo K, Catusse J, Bally J, Job C, Job D. Seed germination and vigor. *Annual Review of Plant Biology*, 2012, 63: 507-533.
- [2] 裴伟, 吴建国, 刘艳红. 荒漠木本植物种子萌发研究进展. *应用生态学报*, 2007, 18(2): 436-444.
- [3] Weitbrecht K, Müller K, Leubner-Metzger G. First off the mark: early seed germination. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(10): 3289-3309.
- [4] 汪之波, 杜药房, 周向军. 药用植物巴天酸模种子的萌发研究. *种子*, 2009, 28(10): 79-82.
- [5] Zheng Y R, Xie Z X, Yu Y, Jiang L H, Shimizu H, Rimmington G M. Effects of burial in sand and water supply regime on seedling emergence of six species. *Annals of Botany*, 2005, 95(7): 1237-1245.
- [6] Baskin C C, Baskin J M. *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. New York: Academic Press, 1998: 1-3.
- [7] Zheng Y R, Rimmington G M, Gao Y, Jiang L H, Xing X R, An P, El-Siddiq K, Shimizu H. Germination characteristics of *Artemisia ordosica* (Asteraceae) in relation to ecological restoration in northern China. *Canadian Journal of Botany*, 2005, 83(8): 1021-1028.
- [8] 张敏, 朱教君, 闫巧玲. 光对种子萌发的影响机理研究进展. *植物生态学报*, 2012, 36(8): 899-908.
- [9] Zheng Y R, Xie Z X, Gao Y, Shimizu H, Jiang L H, Yu Y. Ecological restoration in northern China: germination characteristics of nine key species in relation to air seeding. *Belgian Journal of Botany*, 2003, 136(2): 129-138.
- [10] Gutterman Y. Strategies of seed dispersal and germination in plants inhabiting deserts. *The Botanical Review*, 1994, 60(4): 373-425.
- [11] Khan M A, Ungar I A. Effects of thermoperiod on recovery of seed germination of halophytes from saline conditions. *American Journal of Botany*,

- 1997, 84(2): 279-283.
- [12] 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(1): 71-80.
- [13] Hardegree S P, Emmerich W E. Partitioning water potential and specific salt effects on seed germination of four grasses. *Annals of Botany*, 1990, 66(5): 587-595.
- [14] Dodd G L, Donovan L A. Water potential and ionic effects on germination and seedling growth of two cold desert shrubs. *American Journal of Botany*, 1999, 86(8): 1146-1153.
- [15] Maun M A. Adaptations of plants to burial in coastal sand dunes. *Canadian Journal of Botany*, 1998, 76(5): 713-738.
- [16] Maun M A, Lapierre J. Effects of burial by sand on seed germination and seedling emergence of four dune species. *American Journal of Botany*, 1986, 73(3): 450-455.
- [17] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志(第三十三卷). 北京: 科学出版社, 1987: 149-149.
- [18] 贾晓妮, 程积民, 万惠娥. 封育对云雾山本氏针茅草地群落的影响. *草地学报*, 2008, 16(3): 272-277.
- [19] 张新时. 毛乌素沙地的生态背景及其草地建设的原则与优化模式. *植物生态学报*, 1994, 18(1): 1-16.
- [20] Zheng Y R, Xie Z X, Jiang L H, Shimizu H, Rimmington G M, Zhou G S. Vegetation responses along environmental gradients on the Ordos plateau, China. *Ecological Research*, 2006, 21(3): 396-404.
- [21] Xu J X. Sand-dust storms in and around the Ordos Plateau of China as influenced by land use change and desertification. *CATENA*, 2006, 65(3): 279-284.
- [22] Tobe K, Li X M, Omasa K. Seed germination and radicle growth of a Halophyte, *Kalidium caspicum* (Chenopodiaceae). *Annals of Botany*, 2000, 85(3): 391-396.
- [23] Rozema J. The influence of salinity, inundation and temperature on the germination of some halophytes and non-halophytes. *Oecologia Plantarum*, 1975, 10(4): 341-353.
- [24] 夏方山, 毛培胜, 闫慧芳, 王明亚. 水杨酸对植物种子及幼苗抗逆性的影响. *草业科学*, 2014, 31(7): 1367-1373.
- [25] 闫兴富, 周立彪, 思彬彬, 孙毅, 高永峰, 王瑞霞. 不同温度下 PEG-6000 模拟干旱对柠条锦鸡儿种子萌发的胁迫效应. *生态学报*, 2016, 36(7): 1989-1996.
- [26] Finch - Savage W E, Leubner - Metzger G. Seed dormancy and the control of germination. *New Phytologist*, 2006, 171(3): 501-523.
- [27] 黄振英, 张新时, Gutterman Y, 郑光华. 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.
- [28] 张肖, 王瑞清, 李志军. 胡杨种子萌发对温光条件和盐旱胁迫的响应特征. *西北植物学报*, 2015, 35(8): 1642-1649.
- [29] 宋兆伟, 郝丽珍, 黄振英, 李娜, 赵清岩. 光照和温度对沙芥和斧翅沙芥植物种子萌发的影响. *生态学报*, 2010, 30(10): 2562-2568.
- [30] 郑明清, 郑元润, 姜联合. 毛乌素沙地 4 种沙生植物种子萌发及出苗对沙埋及单次供水的响应. *生态学报*, 2006, 26(8): 2474-2484.
- [31] 闵丹丹, 潘佳, 范燕, 王彦荣, 胡小文. 引发对种子萌发和幼苗生长特性的影响. *草业科学*, 2016, 33(9): 1728-1738.
- [32] 李文尧, 张岁岐, 山仑. 水分胁迫下紫花苜蓿和高粱种子萌发特性及幼苗耐旱性. *生态学报*, 2009, 29(6): 3066-3074.
- [33] 何森, 徐鹏飞, 赵保成, 李海芯, 李强, 张彦妮. 中国芒幼苗对 PEG 胁迫的生理响应. *草业科学*, 2014, 31(2): 243-249.
- [34] 杨慧玲, 梁振雷, 朱选伟, 梅世秀, 王会勤, 申艳, 黄振英. 沙埋和种子大小对柠条锦鸡儿种子萌发、出苗和幼苗生长的影响. *生态学报*, 2012, 32(24): 7757-7763.
- [35] 刘国军, 张希明, 李建贵, 范冬冬, 邓潮洲, 侯建国, 信汝明. 供水量及沙埋厚度对两种梭梭出苗的影响. *中国沙漠*, 2010, 30(5): 1085-1091.
- [36] Lai L M, Tian Y, Wang Y J, Zhao X C, Jiang L H, Baskin J M, Baskin C C, Zheng Y R. Distribution of three congeneric shrub species along an aridity gradient is related to seed germination and seedling emergence. *AoB Plants*, 2015, 7: plv071.
- [37] Zheng M Q, Zheng Y R, Zhou G S, Wu Y Z, An P, Baskin C C, Baskin J M. Effects of watering regime and depth of burial on seedling emergence of four dominant psammophytes in the Mu Us sandy land, Inner Mongolia, China, and relevance to revegetation of a desertified region. *Annals of Applied Biology*, 2009, 154(1): 87-96.
- [38] 张志华, 李小雁, 蒋志云, 王艳梅. 内蒙古典型草原灌丛化与土壤性质的关系研究. *草业学报*, 2017, 26(2): 224-230.