

DOI: 10.5846/stxb201910152147

于露,郭天斗,孙忠超,马彦平,李志丽,赵亚楠,王红梅.荒漠草原向灌丛地转变过程中两种优势植物种子萌发及阈值特征.生态学报,2021,41(10):4160-4169.

Yu L, Guo T D, Sun Z C, Ma Y P, Li Z L, Zhao Y N, Wang H M. The seed germination characteristics and thresholds of two dominant plants in desert grassland-shrubland transition of the eastern Ningxia, China. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(10): 4160-4169.

荒漠草原向灌丛地转变过程中两种优势植物种子萌发及阈值特征

于 露¹, 郭天斗¹, 孙忠超¹, 马彦平¹, 李志丽¹, 赵亚楠¹, 王红梅^{1,2,*}

¹ 宁夏大学农学院, 银川 750021

² 西北退化生态系统恢复与重建教育部重点实验室, 银川 750021

摘要:选取宁夏荒漠草原人为灌丛地转变过程中的两种优势种沙芦草 (*Agropyron mongolicum*) 和柠条锦鸡儿 (*Caragana korshinskii*) 为对象,利用不同浓度 PEG 条件下的种子萌发特性来探究其在干旱胁迫下植被更新萌发特征,结果表明:柠条锦鸡儿平均初始萌发时间早于沙芦草 14 h,且柠条锦鸡儿吸水率低于沙芦草,分别为 201.21%、293.43%;柠条锦鸡儿和沙芦草种子萌发率和萌发速率均随渗透势的升高呈先上升后下降趋势,且均在 -0.02 MPa 时萌发率最高,分别为 28.67%、44.67%,在 -1.2 MPa 时最低,分别为 6.67%、1.33%;两者萌发速率均在 -0.02 MPa 时达到最大,分别为 12.84%、9.52%,且柠条锦鸡儿起始萌发芽数少于沙芦草 1—4 d;通过 S 型生长曲线和线性模型模拟种子萌发水势和萌发率关系,分析得出柠条锦鸡儿萌发水势阈值范围为 -0.3—-0.86 MPa、沙芦草为 -0.3—-0.65 MPa,灌木柠条锦鸡儿种子萌发水势阈值范围低于多年生禾草沙芦草。以上结果表明灌丛引入下的荒漠草原在未来干旱条件下,其灌丛柠条锦鸡儿种子在植被更新中较沙芦草更具萌发优势。

关键词:荒漠草原;人为灌丛化;干旱胁迫;种子萌发;植被更新

The seed germination characteristics and thresholds of two dominant plants in desert grassland-shrubland transition of the eastern Ningxia, China

YU Lu¹, GUO Tiandou¹, SUN Zhongchao¹, MA Yanping¹, LI Zhili¹, ZHAO Yanan¹, WANG Hongmei^{1,2,*}

¹ College of Agriculture, Ningxia University, Yinchuan 750021, China

² Ministry of Education Key Laboratory for Restoration and Reconstruction of Degraded Ecosystem in Northwest China, Yinchuan 750021, China

Abstract: Two dominate species in the desert steppe with anthropogenic introduced shrub (*Caragana Korshinskii*) in the eastern of Ningxia area, China, *Agropyron mongolicum* and *Caragana korshinskii* were selected to investigate the seed germination characteristics in soil drought gradients simulated by using different concentrations of PEG-6000, and to analyse the plant recruitment dynamics of the disturbed grassland under global precipitation pattern changed. The results showed that the averagely initial germination time of *Caragana Korshinskii* were earlier 14 h than that of *Agropyron mongolicum* and the water uptake of *Caragana Korshinskii* was lower than that of *Agropyron mongolicum*, which were 201.21% and 293.43%, respectively. The germination rates and speeds of them increased firstly and decreased gradually as the osmotic potential increased. The germination rates were the highest at -0.02 MPa, which were 28.67% and 44.67%, respectively, and the lowest were at -1.2 MPa, which were 6.67% and 1.33%. The highest germination speeds of *Caragana korshinskii* and *Agropyron mongolicum* were both at -0.02 MPa, which were 12.84%, 9.52%. The initial germination days of *Caragana*

基金项目:国家自然科学基金项目(31860677);国家重点研发计划课题(2016YFC0500505);宁夏科技支撑计划项目(2015 惠民计划)资助;宁夏高等学校一流学科建设资助项目(NXYLXK2017A01)

收稿日期:2019-10-15; 网络出版日期:2021-03-26

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: whm_826@163.com

korshinskii were earlier 1—4 d than that of *Agropyron mongolicum*. The germination potential threshold range of *Caragana korshinskii* was from -0.3 to -0.86 MPa, while that of *Agropyron mongolicum* was from -0.3 to -0.65 MPa. Our results supported that *Caragana korshinskii* had more germination potentials than *Agropyron mongolicum* under soil drought acceleration resulted from the shrubs introduction into the desert steppe and climate changed. The study aimed to predict the plant recruitment dynamics of the desert grassland with anthropogenic shrub encroachment, providing the theoretical basis and reference for sustainability of desert steppe vegetation restoration.

Key Words: desert grassland; anthropogenic shrub encroachment; drought stress; seed germination; plant recruitment

土壤水分是干旱、半干旱地区主要限制因素,降水作为土壤水分的主要来源,对群落组成、物种生活及生理特性起主要调控作用^[1]。据全球降雨模型预测,未来极端高温和降水发生更为频繁,出现“湿润区越发湿润,干旱区越发干旱”现象,特别是干旱地区因受全球气候变化和人为活动影响,降雨模式逐渐向降水频率降低、强度增大、总量减少等趋势变化^[2-4]。而草原灌丛化作为全球性生态问题,与全球气候变化联系紧密^[5],作为一种“木本植物在密度、生物量及覆盖率的增加”现象,其扩张范围广、速度快,普遍发生在如美洲、非洲、亚洲等降雨量为 200—850 mm 的干旱半干旱地区,对植物、动物、土壤等均产生影响^[6]。虽研究表明灌丛侵入增加土壤有机碳氮的积累^[7],但在气候变化和人为因素的双重影响下造成一系列如土壤旱化、侵蚀加剧、草本多样性降低、碳氮去耦合化等草原功能弱化现象^[8],均说明全球气候干旱趋势下的灌丛化是草原植物群落及土地退化的表现。相较于自然灌丛化,荒漠草原大量人为引入灌丛这一植被恢复措施实则加速了其灌丛化的进程。

而种子萌发过程是种子生活周期的关键阶段,作为植被更新过程中的瓶颈期,对环境变化高度敏感^[9]。因此,确定灌丛化过程中限制植被更新的因素是理解荒漠草原灌木入侵植物优势种及植被变化的重要一步,特别是在灌丛和草原的交错区域,种子数量、种子萌发动态及早期定植均是植被更新的主要过程^[8],而种子活力和萌发作为植被更新过程中的关键一步,调控着干旱区域内物种优势性、植被更新模式及速率^[10-12],受降雨与土壤水分影响较大。降水模式的改变可使土壤水分发生变化,并进一步影响着草地潜在量,有研究表明格兰马草(*Bouteloua eriopoda*)、冰草(*Agropyron cristatum*)等草原植物的萌发率和出苗率均随着降雨量增加而提高^[13]。除降雨量影响作用外,生长季内的降雨强度、频率均会对种子萌发及植被更新过程产生显著影响^[2,14]。土壤水分在一定范围内与种子萌发之间呈正相关^[13],当含量到达一定阈值后方可打破干旱地区种子休眠^[15]。干旱地区土壤水分除了受降雨的直接影响,还受到植被类型转变的间接影响,即使降雨量增加,仍会发生因植被蒸腾造成的生态干旱^[5],如随着灌丛引入年限和密度的增加,加速土壤水分利用的同时又加剧深层土壤水分的消耗,出现地上草本生物量及丰富度均迅速下降,多年生草本土壤种子库密度呈下降趋势、萌发更新受到进一步抑制的现象^[16]。因此,不定期且雨量减少的降雨模式变化会导致干旱区内的植被更新速率变缓,限制了当地草地恢复^[11]。

宁夏东部荒漠草原地区自 20 世纪七八十年代起广泛应用旱生灌木锦鸡儿属柠条(*Caragana korshinskii*)栽培种用于植被重建^[17],在增加地上生物量的同时,多年生草本退化、土壤沙化、旱化等问题,荒漠草地正向人为灌丛地转变^[18]。柠条锦鸡儿(*Caragana korshinskii*)又名“柠条”,属于豆科植物,大多生长于荒漠半荒漠地区的固定、半固定沙地,具有防风固沙、保持水土等作用^[19];沙芦草(*Agropyron mongolicum*)又名“蒙古冰草”,为典型多年生草本,广泛分布于宁夏荒漠草原区域^[20],其耐旱耐风沙能力极强,但由于该地区大量柠条灌丛引入用以植被恢复,使得多年生草本沙芦草数量急剧递减,柠条锦鸡儿逐渐成为优势种。基于此,本研究选取宁夏东部荒漠草原-灌丛转变的镶嵌体区域的典型地段收集柠条锦鸡儿、沙芦草两种优势植物种子,开展实验室模拟干旱胁迫试验,探究全球气候降雨模式改变趋势下的干旱胁迫对其种子萌发影响,以期了解宁夏荒漠草原向灌丛地转变过程中的灌丛(柠条锦鸡儿)与多年生草本(沙芦草)在萌发阶段的竞争机制及对干旱的响应特征,进一步阐明全球气候变化背景下草原灌丛化的两种植被种子更新萌发竞争机制,为荒漠草原恢复和重建提供理论和依据。

1 材料与方法

1.1 种子收集区概况

研究区位于宁夏回族自治区盐池县中北部(37°5′—38°10′N, 106°30′—107°39′E), 与陕、甘、蒙三省区相临, 北部与毛乌素沙地接壤, 属于典型温带大陆性季风气候, 草原类型属于荒漠草原, 其植被主要以沙芦草、狗尾草(*Setaria viridis*)、猪毛菜(*Salsola collina*)、赖草(*Aneurolepidium dasystachys*)、画眉草(*Eragrostis pilosa*)、柠条锦鸡儿、牛枝子(*Lespedeza potaninii*)为主; 常年干旱少雨, 且风大沙多, 年均无霜期大约 160 d, 年降水量 250—350 mm, 雨季大多集中在 7—9 月, 日照充足。土壤则以风沙土、灰钙土为主^[18]。种子收集区主要位于研究区内四墩子野外观测基地(37°56′27″N, 107°00′37″E)的大量柠条灌丛引入地段。

1.2 研究方法

1.2.1 试验材料收集及处理

试验材料于 2018 年 7—9 月于宁夏盐池县四墩子基地荒漠草原试验区进行种子采集。供试沙芦草种子主要是由该试验区内野生沙芦草繁育基地采集, 柠条锦鸡儿种子则通过野外随机收集方式获得, 特征详见表 1。将采集后的种子放置于 4℃ 下贮藏供试验所用。试验前除去杂质并通过物理方法去除柠条锦鸡儿种皮, 避免种皮过厚对试验有所影响。同时试验过程中为防止发生种子发霉现象, 用 0.52% HClO₄ 消毒 30—60 s 后用蒸馏水反复冲洗。

表 1 柠条锦鸡儿和沙芦草的种子特性

Table 1 The traits of *Caragana korshinskii* and *Agropyron mongolicum* (mean±SD)

	种子颜色、形状 The color and shape of seeds	千粒重 1000-grain weight/g	株高 Height/m
柠条锦鸡儿 <i>Caragana korshinskii</i>	褐色、深绿色; 肾形	38.4±0.58	1.37±0.18
沙芦草 <i>Agropyron mongolicum</i>	淡黄色; 椭圆形	46.6±0.19	0.28±0.01

1.2.2 适宜萌发条件下种子吸水及发芽模式

采用培养皿纸上发芽床, 并将其放置于培养箱内恒温(25℃)、黑暗条件。共设置 3 个重复, 每个重复内放置 50 粒种子, 试验期间逐日统计发芽数, 测定种子的发芽动态。另外, 在培养 6、12、18、24、30、36、42、48、54、60、66、72、78、84、90 h 时, 用以测定种子萌发所需水量。测定方法为取出全部种子(50 粒)用滤纸吸干种皮表面水分并称重(精确至小数点后 3 位), 以种子吸水后重量占吸水试验前重量的百分数表示^[21]。

1.2.3 种子胁迫处理

根据 Michel^[22] 配制方法, 采用 PEG-6000 聚乙二醇对柠条锦鸡儿和沙芦草种子进行干旱胁迫处理, 设置 0(对照组 CK)、-0.02、-0.1、-0.3、-0.6、-0.7、-0.9、-1.2 MPa(分别相当于 2.9%、8.2%、12.5%、17.5%、20%、21.1%、23%、23.8% 的 PEG 溶液浓度)共 8 个水势梯度, 每一梯度设置 3 个重复, 每个重复中各放置 50 粒大小一致、饱满种子, 放置在双层滤纸上并盖上培养皿上盖以避免水分蒸发过快。准确称重后将所有处理放置在人工气候箱内(试验条件同 1.2.2 一致)进行培养 15 d。每隔 48 h 采用恒重法向内注入蒸馏水来维持培养皿内溶液浓度, 当胚根生长至 4 mm 左右时, 可认为其萌发成功。每天观测并记录其萌发情况。评价种子活力的参数包括萌发率(Germination rate, G)、萌发速率(speed of germination, S)、累积萌发速率(Speed of Accumulation germination, AS)、发芽指数(Germination Index, GI)和活力指数(Vitality Index, VI), 萌发起始时间(Initial Germination time, Gt)为种子胚根突破种皮 1 mm 时所需时间。

1.3 测试指标

1.3.1 不同渗透势对种子萌发参数的影响测试指标^[23-24]:

$$\text{萌发率: } G = \frac{n}{N} \times 100\% \quad (1)$$

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。

$$\text{萌发速率: } S = (N_1 \times 1) + (N_2 - N_1) \times \frac{1}{2} + (N_3 - N_2) \times \frac{1}{3} + \cdots + (N_n - N_{n-1}) \times \frac{1}{n} \quad (2)$$

式中, $N_1, N_2, N_3, \dots, N_n$ 分别指第 1 天、第 2 天、……,第 n 天的种子萌发率;

$$\text{累积萌发速率: } AS = \frac{N_1}{1} + \frac{N_2}{2} + \frac{N_3}{3} + \cdots + \frac{N_n}{n} \quad (3)$$

式中, $N_1, N_2, N_3, \dots, N_n$ 分别指第 1 天、第 2 天、……,第 n 天的种子萌发总数

$$\text{萌发速率系数: } CRG = \frac{(N_1 + N_2 + N_3 + \cdots + N_n)}{(N_1 \times T_1) + (N_2 \times T_2) + (N_3 \times T_3) + \cdots + (N_n \times T_n)} \quad (4)$$

式中, $N_1, N_2, N_3, \dots, N_n$ 分别指第 1 天、第 2 天、……,第 n 天的种子萌发数

$$\text{发芽指数: } GI = \sum \frac{G_t}{D_t} \quad (5)$$

式中, G_t 为时间 t 天的萌发种子数, D_{vt} 为萌发试验天数。

$$\text{活力指数: } VI = GI \times S \quad (6)$$

式中, S 为种子胚根长度。

1.3.2 不同水势对种子萌发率的关系^[8,24]:

$$Gr = \frac{Gm}{1 + e^{\frac{\varphi - a}{b}}} \quad (7)$$

$$\varphi g = -\ln(5 - 2\sqrt{6})b + a \quad (8)$$

式中, Gm 为达到 $\varphi = 0$ MPa 时最大萌发率, a 为转折点时水势值, b 为体型系数, φ_g 为计算出的水势阈值。

1.4 数据分析

用数据统计分析中单因素方差分析的方法分析 PEG 浓度模拟干旱胁迫对种子萌发各项参数的影响,采用单因素方差分析中的最小显著差法(LSD)来分析各萌发参数在同一温度下不同水势浓度之间的差异;用回归法分析不同 PEG 溶液浓度与种子萌发系数间关系;利用 S 型生长曲线和线性模型来解释物种作为变量因子,水势作为协变量时的影响,物种和水势相互作用可以说明两种物种水势差别。数据处理采用 SPSS 13.0 软件,采用 Excel 和 Origin 绘图并进行曲线模拟。图表中萌发数据均以平均值 $\pm$ 标准差表示。

2 结果

2.1 适宜条件下种子吸水特征

由图 1 可知,在同一环境下柠条锦鸡儿较沙芦草初始萌发时间较快,分别为 42、66 h,此时柠条锦鸡儿和沙芦草吸水率各自为 101.21%、238.77%。两者吸水速率存在差异,平均吸水速率分别为 0.02 g/h、3.30 g/h,柠条锦鸡儿吸水速率和吸水量均低于沙芦草。

2.2 沙芦草、柠条锦鸡儿种子对不同 PEG 溶液的响应

由图 2 可知,随着 PEG 浓度逐渐升高,两种植物种子萌发率均呈先上升后降低趋势;而轻度干旱胁迫($\varphi = -0.02$ MPa)下柠条锦鸡儿和沙芦草种子萌发率最高,分别为 28.67%、44.67%;且均自 -0.6 MPa 起显著低于对照组($\varphi = 0$ MPa);在 $\varphi = -1.2$ MPa 时萌发率均最低,此时柠条锦鸡儿萌发率(为 6.67%)大于沙芦草(为 1.33%);沙芦草、柠条锦鸡儿种子萌发速率均在 $\varphi = -0.02$ MPa 时达到最大,分别为 12.84%、9.52%;柠条锦鸡儿较沙芦草而言萌发较为整齐,出苗更快。

随着萌发时间的延长(图 3),柠条锦鸡儿和沙芦草萌发率呈增加趋势;在 1—3 d 内两者上升幅度最大,在 5d 后两者上升缓慢,其中以沙芦草发芽(0—0.3 MPa)最为迅速;而在整个萌发周期中两者在 0—0.3 MPa 内萌发率显著高于重度胁迫浓度(-0.6—1.2 MPa);重度干旱胁迫下柠条锦鸡儿种子整体仍呈上升趋势。

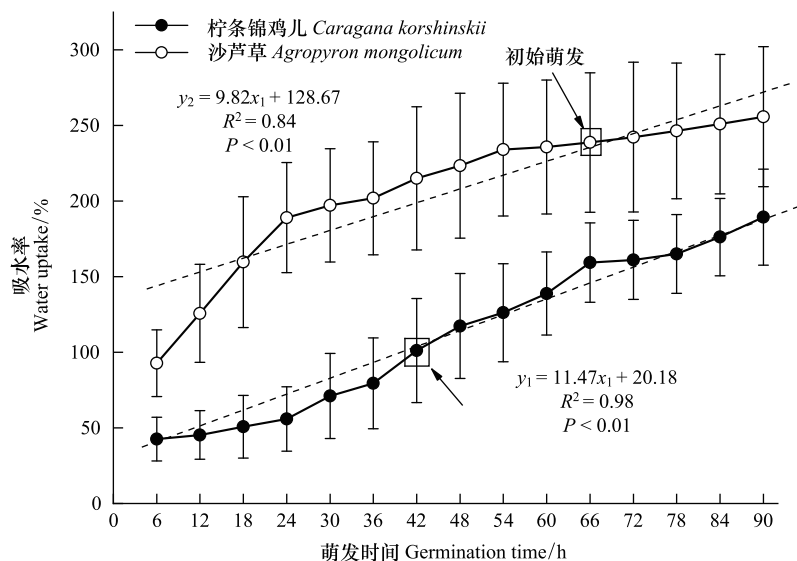


图1 柠条锦鸡儿和沙芦草种子萌发吸水动态特征

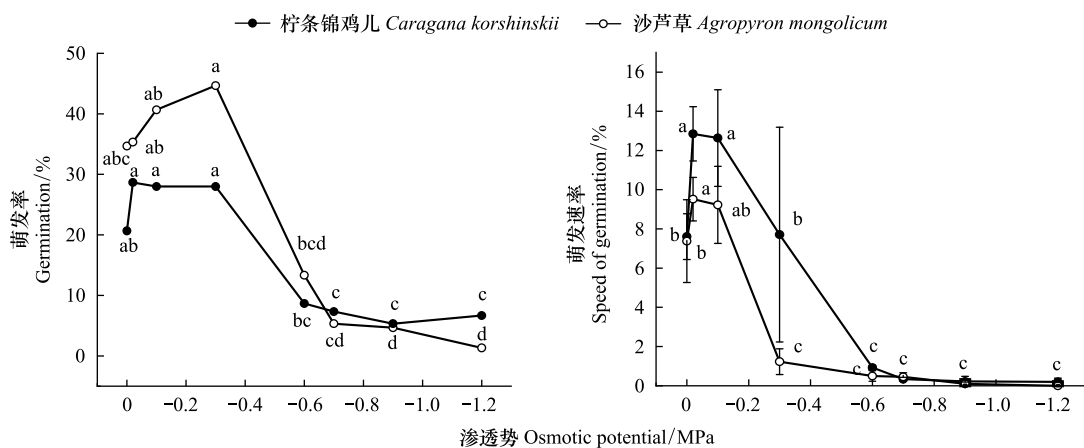
Fig.1 Dynamics of water uptake of *Caragana korshinskii* and *Agropyron mongolicum*

图2 种子萌发率、萌发速率对不同 PEG 溶液浓度的响应

Fig.2 Responses of seed germination rates and speeds to different osmotic potentials

同一物种同一萌发参数中的不同字母表示差异显著 ($P < 0.05$); PEG: 聚乙二醇 Polyethylene glycol

势,沙芦草则略有降低。

2.3 萌发天数和胚根长度对不同 PEG 浓度的响应

由图 4 可知,随着 PEG 浓度逐渐升高,沙芦草和柠条锦鸡儿种子萌发初始天数均呈增加趋势,且差异显著 ($P < 0.05$);在 0 MPa 时两者萌发初始时间最短,此时柠条锦鸡儿为 2 d,沙芦草为 3 d;在渗透势最大 ($\varphi = -1.2$ MPa) 时,萌发天数分别为 8、12 d,由此可得各渗透势下柠条锦鸡儿较沙芦草而言萌发较快;两者胚根长度随着渗透势的升高呈先增加后下降趋势,当 $\varphi = -0.02$ MPa 时柠条锦鸡儿和沙芦草的胚根长度最长,分别为 1.69 cm 和 1.96 cm,并自 -0.3 MPa 开始呈递减趋势,并均在 -1.2 MPa 时最低 ($P < 0.05$),此时分别为 0.82 cm、0.70 cm;而自 $\varphi = -0.7$ MPa 开始柠条锦鸡儿胚根长度长于沙芦草。

2.4 种子萌发系数对不同 PEG 溶液的响应特征

随着渗透势逐渐升高 (表 2),柠条锦鸡儿和沙芦草累积萌发速率和活力指数均先上升后下降;在

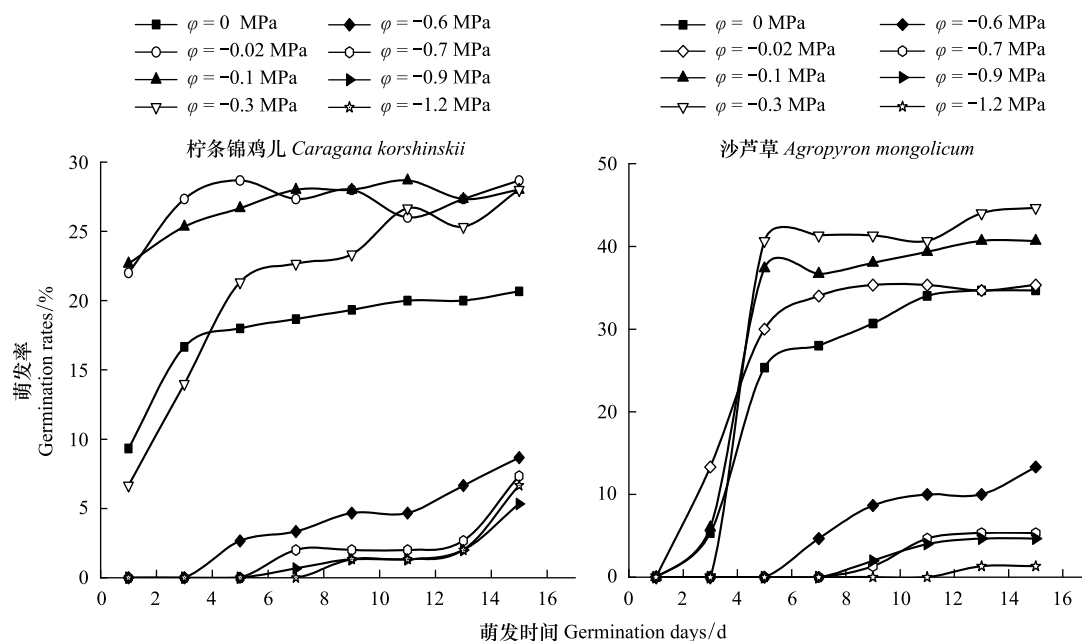


图3 萌发时间对萌发率的影响

Fig.3 Impacts of germination days on seed germination

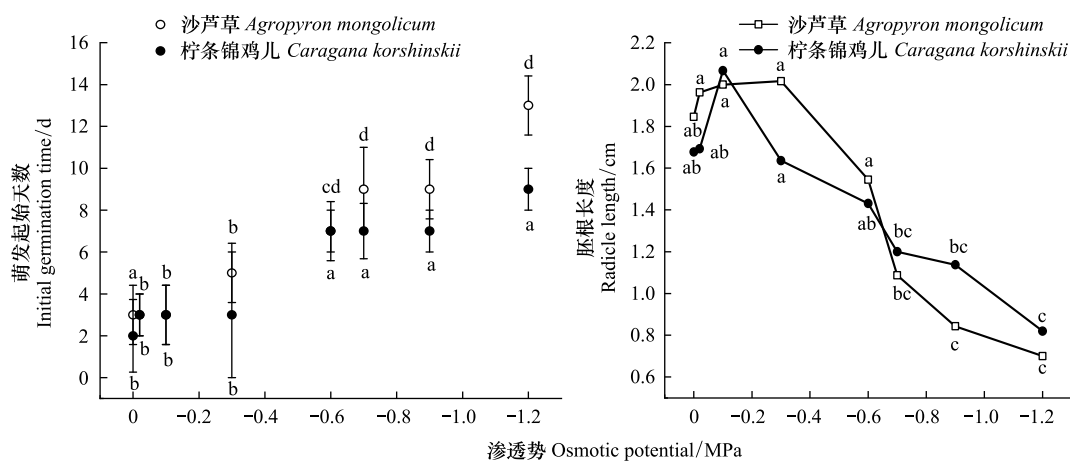


图4 种子萌发天数及胚根长度对不同 PEG 胁迫浓度的响应

Fig.4 Responses of seed germination days and radicle length to different osmotic potentials

同一物种同一萌发参数中的不同字母表示差异显著 ($P < 0.05$)

-1.2 MPa时两者指数则最低,沙芦草累积萌发速率自 0 MPa 起低于柠条锦鸡儿,活力指数亦呈现相同趋势。

由图 5 线性分析所示,随着干旱胁迫不断加深,沙芦草和柠条锦鸡儿种子萌发率均呈下降趋势;当渗透势大于-0.8 MPa 时,沙芦草种子萌发率高于柠条锦鸡儿;而萌发率和渗透势之间的线性回归方程分别为:柠条锦鸡儿为 $y_1 = -20.89x_1 + 26.64$ ($R^2 = 0.71$);沙芦草为 $y_2 = -36.50x_2 + 39.93$ ($R^2 = 0.77$)。

胚根长度与不同渗透势之间的变化与其两者萌发率大体一致,均以沙芦草种子下降较为迅速,但与上述不同的是,在-0.6—-1.2 MPa 内柠条锦鸡儿胚根长度长于沙芦草,此时两者线性方程分别为 $y_1 = -8.21x_1 + 18.49$ ($R^2 = 0.83$); $y_2 = -11.61x_2 + 20.54$ ($R^2 = 0.87$)。由相关方程可知,柠条锦鸡儿种子比沙芦草种子更耐旱。

表 2 种子萌发对不同渗透势的响应

处理 Treatment	柠条锦鸡儿萌发指标 The germination index of <i>Caragana korshinskii</i>			沙芦草萌发指标 The germination index of <i>Agropyron mongolicum</i>		
	累积萌发速率/% AS	萌发速率系数 CRG	活力指数 VI	累积萌发速率/% AS	萌发速率系数 CRG	活力指数 VI
	AS	CRG	VI	AS	CRG	VI
0 MPa	10.99±1.63b	28.01±6.05bc	123.93±65.26ab	11.21±3.19a	17.03±1.88abc	380.22±148.07b
-0.02 MPa	18.66±1.87a	32.26±16.73ab	231.06±35.42a	14.03±1.44a	16.79±3.70abc	411.68±160.05b
-0.1 MPa	18.46±3.69a	45.31±8.75a	123.93±65.26ab	13.85±3.16a	23.46±11.96a	551.17±20.12ab
-0.3 MPa	11.23±7.91b	18.25±1.77cd	231.06±35.42a	1.65±0.96b	18.22±3.09ab	687.13±63.74a
-0.6 MPa	1.23±0.29c	10.78±1.92d	271.44±61.00a	0.49±0.35b	11.27±2.75bcd	54.13±52.89c
-0.7 MPa	0.44±0.04c	12.18±6.82d	262.68±283.28a	0.47±0.22b	9.14±0.83bcd	6.22±6.85c
-0.9 MPa	0.25±0.38c	7.83±1.62d	18.53±9.68b	0.05±0.04b	10.01±1.30bcd	3.57±2.63c
-1.2 MPa	0.21±0.18c	10.75±6.45d	12.11±8.96b	0±0.00b	5.13±4.44d	0.31±0.26c

数据为平均值±标准差.同一物种同一萌发参数中的不同字母表示差异显著 ($P<0.05$); AS: 累积萌发速率 Speed of Accumulation germination; CRG: 萌发速率系数 Coefficient of germination rate; VI: 活力指数 Vitality Index

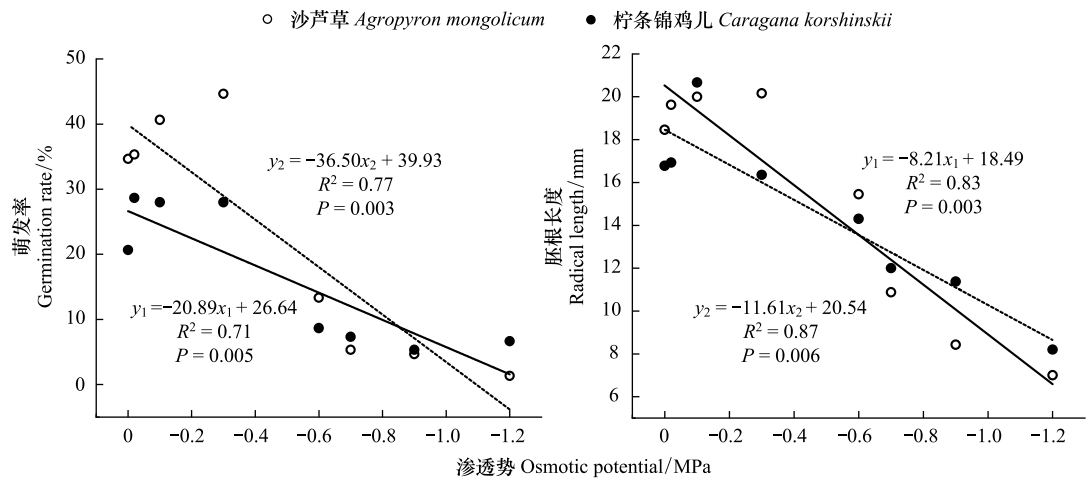


图 5 萌发率与胚根长度与不同渗透势间的回归分析

Fig.5 Regression analysis of germination rate and radicle length with different osmotic potentials

2.5 渗透势对萌发率的影响

由图 6 可知,两种植物种子对水势响应有所不同,对其拟合后所得曲线方程分别为:柠条锦鸡儿: $y = \frac{20.66}{1 + e^{\frac{\psi + 0.55}{-0.138}}}$ ($R^2=0.85$),此时水势阈值为-0.3— -0.86 MPa;沙芦草为: $y = \frac{34.66}{1 + e^{\frac{\psi + 0.2}{0.078}}}$ ($R^2=0.94$),其水势阈值为-0.3— -0.65 MPa。由此可知柠条锦鸡儿较沙芦草而言其水势阈值更广,更容易存活在较为贫瘠(以干旱为主)的环境中。

3 讨论

植被更新过程作为植被物种多样性、群落结构的主要恢复过程,其生活型可以用来预测植被对于干扰的响应^[8]。而在干旱半干旱地区,土壤水分的消耗和竞争成为该地区灌木植物与草本植物之间优势竞争转变的关键原因,对于萌发和休眠起到重要作用^[25]。本研究结果中沙芦草种子萌发时所需水量明显高于柠条锦鸡儿种子,但萌发率却低于柠条锦鸡儿,这与曾彦军^[21]等人研究结果相一致,说明沙芦草萌发更需要相对湿润的土壤条件。本研究中不同渗透势对宁夏灌丛引入的荒漠草原区的两种优势植物种子萌发有一定影响,其萌

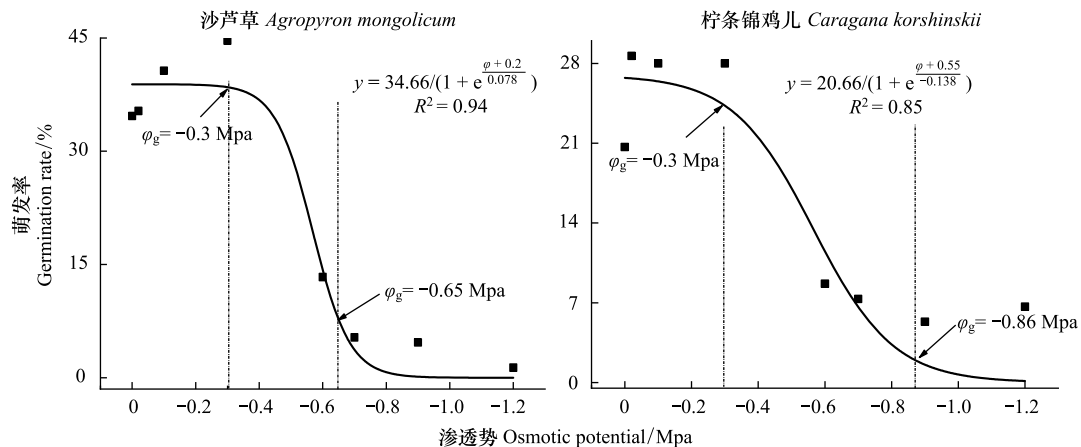


图6 渗透势对萌发率的影响

Fig.6 Impacts of osmotic potentials on germination rates

发芽率、萌发速率及胚根长度等均随着浓度的增加呈递减趋势,这与前人研究一致^[26-28],其中轻度干旱胁迫可促进种子萌发这一结果也与Zhu等^[14]、杨景宁等^[29]结果一致,说明荒漠草原区植物在其发育过程中已形成相对适应干旱的机制。而种子萌发后能否定植成功,则依赖于所生存环境中的土壤水分状况以及植物根系发育和获取水分能力^[29]。在同一环境下根系较深的幼苗更容易定植存活,在-1.2 MPa(渗透势最大)时,柠条锦鸡儿种子萌发率及胚根长度均高于沙芦草,且各梯度下的萌发天数均短于沙芦草,说明柠条锦鸡儿种子耐旱性较强,出苗速度快,能够充分利用周围环境进行生长发育;沙芦草在0—0.6 MPa内萌发率较高,但随着渗透势不断增加,其萌发率递减幅度增大,表明水分降低种子吸水困难,导致萌发率降低,抑制了种子萌发;同时又因种子胚根部位对重度干旱胁迫较为敏感^[19],主根发育受到干旱影响从而伸长缓慢,在极端干旱环境下沙芦草幼根无法从深层土壤中获取水分等营养资源,难以支撑植物体生长,从而失去萌发、存活以及生殖机会。

土壤水分匮乏使得干旱、半干旱地区进行有性生殖的植物在萌发时受到限制,从而难以实现植被更新。研究表明同一环境下灌木与多年生草本之间的主要竞争与土壤资源(以水分为主)有关^[30];多年生草本因根系较浅,其盖度及生物量随着土壤水分增加呈线性递增趋势;而灌木具有“双峰”及发达根系,并以无性生殖进行扩张^[31],能够充分利用深层或表层0—30 cm土壤水分^[32],这一特性使其能存活于水分匮乏的区域,而本结果中柠条锦鸡儿水势阈值范围(-0.3—-0.86 MPa)低于沙芦草(-0.3—-0.65 MPa)说明灌木种相较于多年生草本更易在营养较低、更为贫瘠的环境中生殖发育。除上述因素,种子休眠作为植物适应理想环境下延迟萌发的一种生理机制,通过延长萌发和出苗速率来调控种子萌发,也是影响灌丛化过程中植被更新的一大因素^[19],而萌发和休眠作为完全不同的两个阶段,气候变化也会分别对两者进行影响^[9],从而影响植被更新过程。

尽管诸多原因造成灌丛化现象,但全球气候变化导致降雨模式逐渐发生变化,使得干旱、半干旱地区草本数量骤减,为耐旱、耐贫瘠的灌木植物提供扩张机会^[33],对其群落结构和生态系统有着深远影响。最先体现在植被群落结构和空间分布的巨大转变^[34];短期使生物量发生变化,长期则影响植被构成^[35];其次不定时降雨使土壤水分明显有所变化,使柠条锦鸡儿种子进入“吸水后脱水”这一循环,促进种子进入次生休眠阶段^[36],提高了萌发率,使其有机会进入土壤种子库中为下一阶段的种群萌发更新提供来源及动力^[37]。降雨不频繁加之蒸发量与降水量差距较大,使得土壤水分不断进行表层消耗,更易恶化土壤干旱化程度,降低了多年生草本种子萌发的水分条件。而本文中随着干旱胁迫加大,萌发速率及活力指数等均受到抑制,但柠条锦鸡儿显著高于沙芦草这一结果表示,在人为大量引入灌丛后,极强的竞争优势与降雨模式的改变,造成土壤表

层水分的空间异质性,引起“水分负平衡”现象^[17],使得干旱区内的植被更新速率变缓,限制了该区域草地恢复^[11],又因灌木对周围资源(尤其水分)利用率较高,形成“沃岛效应”,更加速了生物多样性和土壤侵蚀趋势^[38],导致土壤水分过度利用^[39],不断消耗深层次土壤水分^[40],使得土壤浅层春季返潮不明显,恶化了多年生草本的萌发土壤水分条件,进而限制了多年生草本对降雨的响应。一旦草原植被恢复力退化,便会加剧该地区荒漠化,促进了灌丛化现象发生^[35]。以上种种均说明植物与气候之间存在着一种反馈机制,特别是人为灌丛引入加剧土壤水分利用和深层消耗,加之气候发展趋势有所改变,均增加了荒漠草原地区多年生草本萌发所需土壤水分条件的难度,植被变化、气候改变以及两者相互作用可能更加促进了灌丛扩张、多年生草本的退化^[41-42]。

4 结论

通过对宁夏荒漠草原向灌丛地转变过程中的两种优势植物(柠条锦鸡儿、沙芦草)种子萌发应对干旱特性研究表明:轻度干旱胁迫(0—0.3MPa)可促进两者胚根生长,重度干旱胁迫(-0.6—1.2MPa)对两者均有抑制作用,柠条锦鸡儿萌发率、萌发速率均高于沙芦草,且萌发较早并出苗整齐;柠条锦鸡儿萌发水势阈值为-0.3—-0.86MPa,低于沙芦草水势阈值(-0.3—-0.65MPa),更具耐旱及萌发优势,在预测全球降雨降低的背景下,荒漠草原的柠条灌丛(种子)较多年生草本(种子)更适应土壤旱化,其旱生条件下的植被更新更易发生,本研究结果可为灌丛引入下的荒漠草原植被更新趋势做出预测,但就其植物种子更新周期还有待进一步的研究。

参考文献(References):

- [1] Ahlstrom A, Raupach M R, Schurgers G, Smith B, Arneth A, Jung M, Reichstein M, Canadell J G, Friedlingstein P, Jain A K, Kato E, Poulter B, Sitch S, Stocker B D, Viovy N, Wang Y P, Wiltshire A, Zaehle S, Zeng N. The dominant role of semiarid ecosystems in the trend and variability of the land CO₂ sink. *Science*, 2015, 348(6237): 895-899.
- [2] 单立山, 李毅, 张正中. 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.
- [3] Stocker T F, Qin D, Plattner G K. *Climate Change 2013: The physical science basis contribution of working group to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom & New York, NY, USA, 2013.
- [4] Réka K, Balázs D, Péter T, Tothmeresz B, Valko O. Grassland seed bank and community resilience in a changing climate. *Restoration Ecology*, 2018, 52(26): 141-150.
- [5] Britta T, Daniel R S, John B, Lauenroth W K, Hal S A, Duniway M C, Hochstrasser T, Jia G, Munson S M, Pyke D A, Wilson S D. Climate change-induced vegetation shifts lead to more ecological droughts despite projected rainfall increases in many global temperate drylands. *Global Change Biology*, 2017, 23(7): 2743-2754.
- [6] 蔡文涛, 来利明, 李贺伟, 周继华, 管天玉, 张晓龙, 高楠楠, 郑元润. 草地灌丛化研究进展. *应用与环境生物学报*, 2016, 22(4): 0531-0537.
- [7] Li H, Shen H H, Chen L Y, Liu T T, Hu H F, Zhao X, Zhou L H, Zhang P, Fang J Y. Effects of shrub encroachment on soil organic carbon in global grasslands. *Scientific Reports*, 2016, 6(1): 28974-28983.
- [8] Heras M M, Laura T, John W. Seed- bank structure and plant- recruitment conditions regulate the dynamics of a grassland- shrubland Chihuahuan ecotone. *Ecology*, 2016, 97(9): 2303-2318.
- [9] Walck J L, Hidayti S N, Dixon K W, Thompson K, Poschlo P. Climate change and plant regeneration from seed. *Global Change Biology*, 2011, 17(6): 2145-2161.
- [10] Koontz T L, Simpson H L. The composition of seed banks on kangaroo rat (*Dipodomys spectabilis*) mounds in a Chihuahuan Desert grassland. *Journal of Arid Environments*, 2010, 74(10): 1156-1161.
- [11] Peters D P C, Yao J, Browning D, Rango A. Mechanisms of grass response in grassland and shrublands during dry or wet periods. *Oecologia*, 2014, 174(4): 1323-1334.
- [12] Bochet E. The fate of seeds in the soil: a review of the influence of overland flow on seed removal and its consequences for the vegetation of arid and semiarid patchy ecosystems. *Soil*, 2015, 1(1): 131-146.
- [13] 胡小文, 王彦荣, 武艳培. 荒漠草原植物抗旱生理生态学研究进展. *草业学报*, 2004, 3(13): 9-15.

- [14] 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(1/2): 399-409.
- [15] 巴德木其其格, 孙宗玖, 李培英, 田梦, 吴咏梅. 增水对伊犁绢蒿荒漠草地土壤种子库种子萌发特征的影响. *草业学报*, 2018, 27(10): 136-146.
- [16] 周玉蓉. 宁夏荒漠草原灌丛引入土壤种子库、微生物矿化响应特征[D]. 宁夏: 宁夏大学, 2018.
- [17] 赵亚楠, 周玉蓉, 王红梅. 宁夏东部荒漠草原灌丛引入下土壤水分空间异质性. *应用生态学报*, 2018, 29(11): 3577-3586.
- [18] 赵亚楠. 宁夏东部荒漠草原灌丛引入过程中土壤水分、碳氮空间演变及水分阈值研究[D]. 宁夏: 宁夏大学, 2019.
- [19] 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.
- [20] 高雪芹, 伏兵哲, 穆怀彬, 兰剑, 李小伟. PEG-6000 干旱胁迫对沙芦草种子萌发特性的影响及其抗旱性评价. *种子*, 2013, 32(8): 11-16.
- [21] 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.
- [22] Michel B E, Kaufmann M R. The osmotic potential of polyethylene glycol 6000. *Plant Physiology*, 1973, 51(5): 914-916.
- [23] Chiapusio G, Sanchez A M, Reigosa M J, Gonzalez L, Pellissier F. Do germination indices adequately reflect allelochemical effects on the germination process? *Journal of Chemical Ecology*, 1997, 23(11): 2445-2453.
- [24] Heras M M, Espigares M T, Martin L M, Nicolau J M. Water-related ecological impacts of rill erosion processes in Mediterranean-dry reclaimed slopes. *Catena*, 2011, 84(3): 114-124.
- [25] 孙清琳, 张瑞红, 易三桂, 等. 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, 36(6): 2034-2042.
- [26] Wellstein C. Seed-litter-position drives seedling establishment in grassland species under recurrent drought. *Plant Biology*, 2012, 14(6): 1006-1010.
- [27] 段德玉, 刘小京, 李存桢. 不同盐分与水分胁迫对灰绿藜种子萌发效应研究. *中国生态农业学报*, 2005, 13(2): 79-81.
- [28] 曾幼玲, 蔡忠贞, 马纪, 张富春, 王波. 盐分和水分胁迫对两种盐生植物盐爪爪和盐穗木种子萌发的影响. *生态学杂志*, 2006, 25(9): 1014-1018.
- [29] 杨景宁, 王彦荣. PEG 模拟干旱胁迫对四种荒漠植物种子萌发的影响. *草业学报*, 2012, 21(6): 23-29.
- [30] 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, 8(13): 953-956.
- [31] Pierce N A, Steven R A, Brandon T, James D K. Grass-shrub competition in arid lands; an overlooked driver in grassland-shrubland state transition? *Ecosystems*, 2019, 22(3): 619-628.
- [32] Collins S L, Xia Y. Long-term dynamics and hot-spots of change in a desert grassland plant community. *American Naturalist*, 2015, 185(2): 30-43.
- [33] 彭海英, 李小雁, 童绍玉. 内蒙古典型草原灌丛化对生物量和生物多样性的影响. *生态学报*, 2013, 33(22): 7221-7229.
- [34] Benech-Arnold R L, Sanchez R A, Forcella F, Kruk B C, Ghersa C M. Environmental control of dormancy in weed seed banks in soil. *Field Crops Research*, 2000, 67(2): 105-122.
- [35] Ponce-Campos G E, Moran M S, Huete A, Zhang Y G, Bresloff C J, Huxman T E, Eamus D, Bosch D D, Buda A R, Gunter S A, Scalley T H, Kitchen S G, McClaran M P, McNab W H, Montoya D S, Morgan J A, Peters D P C, Sadler E J, Seyfried M S, Starks P J. Ecosystem resilience despite large-scale altered hydroclimatic conditions. *Nature*, 2013, 494(7437): 349-352.
- [36] Peters D P C, Yao J. Long-term experimental loss of foundation species: consequences for dynamics at ecotones across heterogeneous landscapes. *Ecosphere*, 2012, 3(3): 1-23.
- [37] Ramirez-Tobias H, Pena C B, Trejo C, Rivera T R A. Seed germination of Agave species as influenced by substrate water potential. *Biological Research*, 2014, 47(1): 1-9.
- [38] Knapp A K, Briggs J M, Collins S L, Archer S R, Bretharte M S, Ewers B E, Peters D P C, Young D R, Shaver G R, Pendall E, Cleary M B. Shrub encroachment in North American grasslands: shifts in growth form dominance rapidly alters control of ecosystem carbon inputs. *Global Change Biology*, 2008, 14(3): 615-623.
- [39] 彭海英, 李小雁, 童绍玉. 干旱半干旱区草原灌丛化研究进展. *草业学报*, 2014, 23(2): 313-322.
- [40] Yahdjian L, Sala O E. Size of precipitation pulses controls nitrogen transformation and losses in an arid Patagonian ecosystem. *Ecosystems*, 2010, 13(4): 575-585.
- [41] 王迎新, 陈先江, 娄珊宁, 胡安, 任劲飞, 胡俊奇, 张静, 侯扶江. 草原灌丛化入侵: 过程、机制和效应. *草业学报*, 2018, 27(5): 219-227.
- [42] D'Odorico P, Okin G S, Bestelmeyer B T. A synthetic review of feedbacks and drivers of shrub encroachment in arid grasslands. *Ecohydrology*, 2012, 5(5): 520-530.