

DOI: 10.20103/j.stxb.202410292630

齐雯雯, 李亚晓, 马红媛, 武海涛. 盐胁迫下羊草种子萌发特性的种群间变异及影响因素. 生态学报, 2025, 45(11): - .
Qi W W, Li Y X, Ma H Y, Wu H T. Inter-population variation and influencing factors of *Leymus chinensis* seed germination characteristics under salt stress. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(11): - .

盐胁迫下羊草种子萌发特性的种群间变异及影响因素

齐雯雯^{1,2}, 李亚晓¹, 马红媛^{1,*}, 武海涛¹

1 中国科学院东北地理与农业生态研究所, 长春 130102

2 中国科学院大学, 北京 100049

摘要: 植物性状的种内变异能够客观反映植物的适应性, 因此研究不同地理种群的植物表型性状和种子萌发特性在生态学和植物进化学中具有重要意义。羊草 (*Leymus chinensis*) 为我国松嫩平原的本土优势种, 常形成单一优势群落。然而, 现有研究多聚焦于其无性繁殖性状, 针对不同种群羊草种子萌发及幼苗生长关键时期的研究相对较少。本研究选取松嫩平原西部盐碱草地的 14 个羊草种群 (P01—P14) 种子, 分析其表型性状, 并在不同浓度 (0, 50, 100, 200, 400 mmol/L) 的 NaCl 胁迫下观察萌发特性及幼苗生长变化, 探讨种子表型性状与耐盐性对种源地环境因素的响应。结果表明: 随着盐浓度的增加, 所有羊草种群种子萌发率和发芽指数呈下降趋势。除 P13 和 P14 种群, 其他 12 个种群在高于 100 mmol/L NaCl 时种子萌发受到显著抑制, 9 个种群在 400 mmol/L NaCl 时无种子萌发。幼苗生长方面, 苗长呈先上升后下降的趋势, 根长对盐胁迫更为敏感, 在 50 mmol/L 时即受到显著抑制, 然而根系数量随盐浓度增加而增加, 表现出较强的生长可塑性。此外, 盐胁迫下未萌发的种子在胁迫解除后可快速萌发, 除 100 mmol/L 和 200 mmol/L NaCl 之外, 总萌发率与对照无显著差异, 表明羊草种子具有较强的耐盐性, 部分种子在盐胁迫下可再次进入休眠以维持活力。结合种子萌发和幼苗生长指标, 不同种群综合耐盐评价 (D 值) 排序为: P13>P14>P02>P01>P09>P07>P11>P05>P12>P03>P04>P08>P06>P10。相关性分析与逐步回归结果显示, 年均温和年均降水量与种子表面积和颖果长显著相关, 综合耐盐评价 (D 值) 主要受到种子颖果表面积和采样点土壤 pH 值的显著影响, 种源地土壤 pH 值较高和较大的羊草种子可以更好的适应盐胁迫。综上, 不同羊草种群的种子表型性状及盐胁迫下萌发与幼苗生长特性差异显著, 种源地的气候和环境条件可能是造成这种差异的主要因素。盐胁迫能够促使部分种子再次进入休眠, 在低盐浓度下已萌发种子的幼苗生长及根系发育得到促进, 这是羊草种子适应盐胁迫的重要机制。本研究为深入理解羊草种群对盐碱环境的适应策略及其进化机制提供了科学依据。

关键词: 生态适应性; 土壤 pH 值; 幼苗生长; 种子大小; 种内变异; 耐盐评价

Inter-population variation and influencing factors of *Leymus chinensis* seed germination characteristics under salt stress

QI Wenwen^{1,2}, LI Yaxiao¹, MA Hongyuan^{1,*}, WU Haitao¹

1 Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences, Changchun 130102, China

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

Abstract: Intraspecific variation in plant traits objectively reflects plant adaptability, making the study of phenotypic traits and seed germination characteristics of different geographic populations highly significant in the fields of ecology and plant evolution. *Leymus chinensis*, a dominant native species in the Songnen Plain of China, frequently forms monodominant communities. However, existing research has largely focused on its clonal reproductive traits, with fewer studies addressing seed germination and seedling growth during critical stages in different populations. In this study, seeds from 14 populations

基金项目: 国家自然科学基金联合基金 (U23A2004); 吉林省重大科技专项 ((20230303008SF)); 兴安盟科技计划项目 (羊草种质资源创制及丰产栽培与高效利用技术研究); 中国科学院东北地理与农业生态研究所创新团队项目 (2023CXTD02)

收稿日期: 2024-10-29; **网络出版日期:** 2025-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: mahongyuan@iga.ac.cn

of *L. chinensis* (P01—P14) in the saline-alkaline grasslands of the western Songnen Plain were selected to analyze their phenotypic traits and seed germination characteristics. Germination characteristics and seedling growth responses were assessed under different NaCl concentrations (0, 50, 100, 200, and 400 mmol/L), aiming to explore the relationship between seed phenotypic traits, salt tolerance, and environmental factors in the seed source regions. The results showed that with increasing salt concentrations, the germination rate and germination index of seeds from all populations exhibited a declining trend. Apart from populations P13 and P14, seed germination in the remaining 12 populations was significantly inhibited at NaCl concentrations above 100 mmol/L, and no seed germination was observed in 9 populations at 400 mmol/L NaCl. Regarding seedling growth, the seedling length initially increased and then decreased with increasing salinity, while root length was more sensitive to salt stress, showing significant inhibition at as low as 50 mmol/L NaCl. However, the number of roots increased with salt concentration, demonstrating a high degree of plasticity in root development. Moreover, seeds that failed to germinate under salt stress were capable of rapid germination upon removal of the stress. Except at 100 and 200 mmol/L NaCl, the total germination rate after stress recovery was not significantly different from the control, indicating that *L. chinensis* seeds possess strong salt tolerance. Some seeds entered secondary dormancy under salt stress to maintain viability. Based on a comprehensive salt tolerance evaluation (D-value) combining seed germination and seedling growth indices, the ranking of populations was as follows: P13>P14>P02>P01>P09>P07>P11>P05>P12>P03>P04>P08>P06>P10. Correlation analysis and stepwise regression showed that mean annual temperature and mean annual precipitation were significantly associated with seed surface area and caryopsis length. The comprehensive salt tolerance evaluation (D-value) was primarily influenced by seed caryopsis surface area and soil pH at the sampling sites. Populations from regions with higher soil pH and larger seed sizes exhibited better adaptation to salt stress. In summary, there were significant differences in seed phenotypic traits, germination, and seedling growth characteristics under salt stress among different *L. chinensis* populations. The climate and environmental conditions of the seed source regions are likely the main drivers of these differences. Salt stress prompted some seeds to re-enter dormancy, while low salt concentrations promoted the growth of germinated seedlings and root development. These findings highlight important adaptive mechanisms of *L. chinensis* seeds to saline-alkaline environments, providing scientific evidence for further understanding the adaptation strategies and evolutionary mechanisms of *L. chinensis* populations in such habitats.

Key Words: ecological adaptability; soil pH; seedling growth; seed size; intraspecific variation; salt tolerance evaluation

土壤盐渍化是一种世界范围内广泛分布的土壤环境退化问题,对生态系统功能和植物生长构成了严峻挑战。据联合国粮食及农业组织(FAO)和国际土壤伙伴关系(ITPS)发布的统计数据(FAO and ITPS, 2015),全球盐渍化土地(pH>8.5)的面积约为10亿hm²,占全球土地总面积的7.2%。我国盐渍化和次生盐渍化土壤总面积已累计达1亿hm²,占全国可利用土地总面积的4.88%^[1]。盐渍化土壤分布广泛,从热带到寒温带、从滨海到内陆、从湿润地区到极端干旱地区均有分布,且类型复杂多样,包括盐化土壤、碱化土壤、盐土和碱土等^[2-3]。全球气候变化(如气温升高、极端天气事件增加、干旱加剧和降雨模式变化等)进一步加剧了土壤盐渍化的影响^[2],不仅削弱了生态系统的屏障功能和生态安全,还显著影响植被的生长和适应性,尤其对植物性状变异产生深远的影响^[4-6]。

植物性状与植物生长的各个时期密切相关,并且植物能够通过调节性状变异响应环境变化,客观表达对外部环境的适应性^[7-8]。植物性状变异可以发生在个体、种群和物种三个不同的维度,其中个体和种群间的变异为自然选择和进化提供了关键基础^[9-10],对评估物种的生态动态和预测种群发展具有重要意义^[11-12]。已有研究表明,种群间性状变异与环境梯度(如纬度、海拔、降水和温度)显著相关,并呈现出渐变规律^[13-15]。然而,不同性状的变异规律因性状本身和物种特性而异,由性状的可塑性能力、遗传特征及其生态功能定位等多种因素共同决定^[16-17]。Julia S. Joswig等人^[18]的研究发现,与植株大小相关的性状(如株高和种子质量)主

要受水分、光照和纬度等气候因子驱动,而与资源获取相关的性状(如叶片经济谱)则更多受土壤因子的独立影响;Wright 等人^[19]的全球叶片经济谱研究揭示,土壤养分含量对植物性状的可塑性具有重要作用。然而,当前研究多关注于叶片和根系等与资源获取相关的性状,与繁殖相关的性状研究较少。

繁殖性状是植物性状中与环境适应性密切相关的重要组成部分^[11]。作为遗传信息的保存者与传递者,种子的性状能够反映植物对环境条件的适应能力,是解析植物与地理环境关系的关键环节^[20]。另外,种子萌发和幼苗生长是植物生命周期中对外界环境最为敏感的阶段^[21],其对环境变化的适应机制也一直是植物学研究的重点。已有研究表明,种子性状的种群内和种群间变异广泛存在^[22-24],且受到大尺度梯度(如纬度和海拔)引发的气候和环境因素的显著影响^[25]。然而,这些研究多集中于种子大小、质量和数量等表型性状,对于种子萌发和幼苗生长的研究多集中在物种水平,较少关注种群间的差异。此外,除大尺度的地理和环境因素之外,小尺度的微地形、土壤条件等微环境也是影响种子性状种内变异的重要驱动因素^[26]。在盐渍化生境中,土壤条件的空间异质性导致盐渍土呈现不同程度的斑块状分布,资源的空间分布不均衡性进一步加剧,这可能导致种群间产生显著的种子性状变异,但不同种群间种子性状对盐胁迫的适应性差异尚不明确。因此,在较小尺度的盐渍土环境中,研究种子萌发和幼苗生长性状的种内变异,对于理解植物在盐碱生境中的适应性具有重要意义。

羊草(*Leymus chinensis*)是禾本科赖草属多年生优质牧草,具有广幅适应性,广泛分布于欧亚大陆东部草原区,是我国松嫩平原的本土优势种^[27-28]。松嫩平原位于我国东北地区,是重要的绿色生态屏障和北方牧草产区。松嫩平原西部也是我国苏打盐碱土主要分布地区^[29],因羊草较强的生态适应性和较强的耐寒冷、耐干旱、耐盐碱的能力,常形成以羊草为单一优势种的植物群落^[27-30]。盐碱环境与其他胁迫环境不同,主要通过渗透胁迫、离子毒害、次级氧化胁迫以及碱胁迫独有的高 pH 值对植物种子萌发产生抑制和延迟作用,并进一步影响植物生长和发育^[31]。目前,已有很多关于羊草种子对盐胁迫响应的研究,如不同盐种类、盐浓度和 pH 等胁迫对种子萌发和幼苗生长的影响,并从种子萌发、休眠和生理变化等方面探讨其响应机制^[32-34]。然而,针对不同地理种群羊草种子的盐胁迫适应策略的差异研究较少,现有研究更多集中在不同羊草种群的表型性状、克隆繁殖性状或遗传多样性层面^[35-37]。

有研究推测,适应性越强、分布越广泛的植物,其种内变异越丰富^[38]。松嫩平原广泛分布的羊草群落和日益严重的土壤盐渍化问题,为研究土壤盐碱化对羊草种子性状变异的影响提供了天然的土壤盐碱梯度和丰富的研究材料。因此,本研究以松嫩平原盐碱化草地 14 个羊草种群为研究对象,测定种子的表型性状,并在不同盐胁迫条件下开展萌发实验,旨在探讨:(1)羊草种子萌发、休眠水平及耐盐性是否因种群而异;(2)不同种群羊草种子及幼苗在盐胁迫下的生态适应策略;(3)种源地环境因素对羊草种子表型性状及耐盐性的影响。本研究将为揭示羊草种子对盐胁迫的适应机制提供理论依据,并为盐碱生境下植物种群的保护和管理提供参考。

1 材料与方法

1.1 种子材料

2021 年 7 月下旬,在松嫩平原西部盐碱化草地 14 个天然羊草种群(编号为 P01 到 P14)中采集种子。各种群的地理信息和自然环境数据详见表 1,其中气候数据来源于世界气候数据库(<http://www.worldclim.org/>)中 1970—2000 年的年均温和年均降水量数据。土壤数据来源于每个取样点采集的土壤样品,在每个种群中,采用直径为 7 cm 的土钻采集 3 个 0—20 cm 深的表层土壤样本,装入密封袋中,带回实验室后自然风干,去除碎石、砾石及植物根系等杂质,研磨并过 2 mm 筛。土壤的 pH 值和电导率(EC)采用雷磁 DZS-706F-A 型 pH 和 EC 测定仪测定,土水质量比为 1:5。

实验用的羊草种子依据草本植物种子收集标准进行收集,在每个种群中随机选择 50 株以上的羊草植株采集成熟种子。同一羊草种群种子混合放入透气的牛皮纸袋中带回实验室,常温阴干 1 周后脱粒,所有种子

样本储存在温度 4℃、相对湿度 15% 的冰箱中用于后续实验。

1.2 种子大小和种子质量测定

每个种群随机选择 4 组, 每组 25 粒种子, 用 MICROTEK scan Maker i800plus 扫描仪分别测量去除外稃前后种子的表面积、长度和宽度。种子的质量测定采用高精度分析天平(精度 0.0001 g), 分别称量每个种群选取的 4 组去除外稃前后的种子重量, 并据此计算千粒种子的重量。

1.3 盐胁迫下羊草种子萌发实验

基于已有的研究结果, 羊草种子在 100 mmol/L 的 NaCl 胁迫下萌发率降低至对照的 50%, 而在 200 mmol/L 以上的 NaCl 胁迫下大部分种子无法萌发^[30], 故本实验设置 NaCl 浓度梯度为 0、50、100、200 和 400 mmol/L。采用琼脂法进行萌发实验, 在实验前, 将种子用 0.1% HgCl 溶液灭菌 10 分钟, 随后用蒸馏水冲洗 3 次以去除残留的消毒剂。每个种群随机选择 25 粒种子均匀放置于直径 9 cm 的培养皿中, 培养皿内添加 25 ml 含有 0.7% 琼脂和不同浓度 NaCl 溶液的萌发培养基, 4 次重复, 5 个盐浓度共需 500 粒种子。所有培养皿放置于植物光照培养箱内, 培养条件设定为 16/28℃ (昼夜温度), 光周期为 12 h, 光源为白色荧光灯, 光照强度为 54 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (400—700 nm)。实验于 2022 年 1 月进行。种子胚根突破种皮超过 1 mm 被认定为萌发, 每天调查新萌发的种子数量, 连续 3 天没有新的种子萌发被视为萌发结束。种子萌发试验结束后, 从每个培养皿中随机选取 5 株幼苗用于生长调查, 每个处理的每个种群共选择 20 株幼苗。调查指标包括苗长、根长及叶片和根系数量。

表 1 取样点环境背景值

Table 1 Environmental background values of sampling points

取样点编号 Sampling point	经度 Longitude (E)	纬度 Latitude (N)	年均温 Mean annual temperature/ ($^{\circ}\text{C}/\text{a}$)	年均降雨量 Mean annual precipitation/ (mm/a)	pH	EC/ ($\mu\text{s}/\text{cm}$)
P01	123.51°	44.55°	6.24	461.95	9.39	393.9
P02	122.98°	45.78°	5.44	405.4	9.61	303.0
P03	122.99°	45.78°	5.45	409.12	9.52	260.0
P04	122.91°	45.78°	5.48	404.93	8.90	200.0
P05	122.45°	45.86°	5.07	414.65	7.97	146.5
P06	122.44°	45.86°	5.07	413.3	7.97	146.5
P07	122.63°	45.33°	5.83	411.51	8.07	108.4
P08	122.37°	45.37°	5.76	426.51	8.34	139.1
P09	122.31°	45.37°	5.77	419.54	8.65	231.0
P10	122.23°	45.40°	5.77	414.4	8.11	166.4
P11	122.27°	45.36°	5.79	411.3	9.71	804.0
P12	123.08°	45.57°	5.70	410	8.11	187.5
P13	123.07°	45.57°	5.69	410.99	9.99	637.0
P14	123.04°	45.55°	5.67	411.9	8.16	83.4

EC: 电导率 Electrical Conductivity

1.4 盐胁迫解除后羊草种子萌发实验

在盐胁迫萌发实验结束后, 开展萌发恢复实验。将每个培养皿中未萌发的种子用蒸馏水冲洗 3 次, 随后转移至新的不含盐溶液的 0.7% 琼脂培养基中。培养条件与 1.3 盐胁迫下羊草种子萌发实验一致, 保持 16/28℃ (昼夜温度), 光周期 12 h, 光照强度 54 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (400—700 nm)。实验持续 28 d, 实验结束后记录萌发种子数。

1.5 数据统计分析

使用方差分析 (ANOVA) 对不同种群羊草种子去稃前后的大小和质量进行统计分析, 以检验种群间差异

的显著性,显著性水平设定为 $P < 0.05$ 。采用广义线性模型 (GLM) 评估不同处理、种群及二者交互作用对种子萌发率、总萌发率及幼苗根数和叶片数的影响,对连续型变量发芽指数、幼苗根长和苗长采用一般线性模型进行分析,显著性水平设定为 $P < 0.05$,并使用 TukeyHSD 检验进行事后多重比较。总萌发率定义为盐胁迫实验和恢复萌发实验中萌发种子数之和占种子总数的百分比。种子萌发率、总萌发率和发芽指数计算如下:

$$\text{萌发率 (Germination rate, GR)} = n/N \times 100\%$$

$$\text{总萌发率 (Total seed germination rate, TGR)} = (Rn + n)/N \times 100\%$$

$$\text{发芽指数 (Germination index, GI)} = \sum N_t / D_t$$

式中, n 是每个盐处理下萌发的种子数, N 是种子总数, Rn 是恢复萌发实验中的萌发种子数, N_t 为第 t 天萌发的种子数, D_t 为对应的发芽天数。

根据不同浓度下羊草种子的萌发率建立一般线性回归模型,计算种子萌发耐盐碱阈值。阈值包括三个水平,适宜盐浓度—对照发芽率 75% 时的盐浓度,半致死盐浓度—对照发芽率 50% 时的盐浓度,极限/致死盐浓度—发芽率为 0 时的盐浓度。对 14 个种群的气候和土壤因素、羊草种子表型性状及无胁迫条件下的萌发和幼苗性状进行相关性分析。根据盐胁迫实验中种子萌发的各项指标,计算耐盐系数,公式为:耐盐系数 = (各个盐浓度处理下的平均测定值/对照组测定值) \times 100%。由于试验中盐浓度梯度较多,且萌发与幼苗两个阶段的部分性状指标的变化相对独立,因此采用模糊数学隶属函数法和标准差系数法相结合,对数据进行标准化处理和赋予权重,计算耐盐综合评价 D 值^[39]。进一步以耐盐综合评价 D 值为因变量,建立逐步回归模型,分析环境因子与种子表型性状对耐盐性的影响及主要驱动因子。所有统计分析均使用 R 4.4 软件完成,图表绘制采用 R 4.4 和 Origin 2021 软件。

耐盐综合评价 D 值具体计算方法如下:

(1) 模糊数学隶属函数法对耐盐系数进行标准化处理

$$U_{ijk} = (X_{ijk} - X_{\min}) / (X_{\max} - X_{\min})$$

式中, U_{ijk} 为第 i 个品种第 j 个胁迫浓度的 k 项指标的隶属度, X_{ijk} 为第 i 种群的第 j 个胁迫浓度的 k 项指标值, X_{\max} , X_{\min} 分别为 k 项指标的最大值和最小值。

(2) 标准差系数计算

$$V_{jk} = \frac{[\sum (U_{ijk} - \overline{U_{ijk}})^2]^{1/2}}{\overline{U_{ijk}}}$$

(3) 不同盐胁迫下各指标权重计算

$$W_{jk} = V_{jk} / \sum V_{jk}$$

(4) 不同种群耐盐综合评价 D 值计算

$$D = \sum U_{ijk} \times W_{jk}$$

2 结果与分析

2.1 不同种群羊草种子表型性状

如表 2 所示,羊草种子各表型性状在种群间的差异均达到显著水平。其中种子千粒重的变异系数高于种子长、宽和表面积;外稃宽变异系数最小,表明该性状相对稳定,变异主要集中在外稃长和表面积上。颖果的大小及颖果千粒重的变异系数最大,表明颖果性状的变异幅度显著大于外稃性状,且变化趋势与外稃性状不完全一致,外稃大小可能不足以作为准确估计颖果大小的依据。

2.2 盐胁迫下不同种群羊草种子萌发率、发芽指数和总萌发率

羊草种子的休眠程度在不同种群间存在显著差异。统计分析表明,无胁迫条件下,种子萌发率在不同种群间具有显著差异 ($P < 0.001$, $df = 13$, $\chi^2 = 245.83$)。在供试的 14 个种群中, P13 和 P14 的休眠程度最低,萌发

率均超过 80%; P03, P05, P09, P10 和 P12 种群的萌发率低于 30%; 其余 7 个种群的萌发率介于 30%—50% 之间(图 1)。在盐胁迫条件下, 盐浓度、种群以及二者之间的交互作用均显著影响种子的萌发率和发芽指数(图 1, 图 2 和表 3)。盐胁迫显著抑制了羊草种子的萌发, 14 个种群的羊草种子萌发率和发芽指数均随盐浓度的升高而下降。但不同种群的种子萌发受盐胁迫的抑制程度存在显著差异(表 3)。从图 1 和 2 可以看出, P14 在 50—100 mmol/L NaCl 处理下的萌发率均没有受到显著抑制, 而其他种群在 100 mmol/L NaCl 处理时萌发率和发芽指数显著降低; 随着盐浓度进一步升高, P13 和 P14 的萌发率和发芽指数有所下降, 但始终显著高于其他种群。

表 2 不同种群羊草种子表型性状方差分析

Table 2 Variance analysis of phenotypic traits of *Leymus chinensis* seeds from different populations

种群 Population	带稃千粒重 Thousand grain weight with lemma/g	带稃表面积 Surface area with lemma/ mm ²	外稃长 Outer lemma length/mm	外稃宽 Outer lemma width/mm	颖果千粒重 Thousand grain weight of caryopsis/g	颖果表面积 Surface area of caryopsis/ mm ²	颖果长 Caryopsis length/mm	颖果宽 Caryopsis width/mm
P01	2.25±0.49	6.28±0.05	6.93±0.04	1.15±0	1.33±0.22	2.81±0.09	3.96±0.06	0.91±0.01
P02	2.12±0.3	6.55±0.32	7.52±0.18	1.15±0.03	1.02±0.18	2.45±0.35	3.51±0.23	0.92±0.06
P03	1.95±0.05	6.35±0.88	7.54±0.86	1.13±0.06	0.98±0.02	2.68±0.18	3.61±0.14	0.94±0.04
P04	2.15±0.15	5.62±0.32	6.36±0.17	1.19±0.03	0.99±0.09	2.5±0.19	3.35±0.11	0.94±0.04
P05	2.33±0.29	5.8±0.48	7.06±0.48	1.1±0.04	1.25±0.07	2.59±0.07	3.77±0.13	0.93±0.02
P06	2.37±0.8	5.85±0.90	6.73±0.72	1.14±0.08	1.24±0.42	2.66±0.25	3.79±0.17	0.94±0.1
P07	1.95±0.49	5.28±0.59	6.6±0.48	1.01±0.09	1.28±0.11	2.54±0.001	3.96±0.001	0.88±0.001
P08	2.57±0.13	6.74±0.10	7.28±0.09	1.27±0.04	1.47±0.05	3.20±0.04	4.24±0.04	1.06±0.01
P09	2.17±0.3	6.2±0.24	7.21±0.23	1.13±0.06	1.18±0.21	2.72±0.25	3.72±0.2	0.96±0.06
P10	2.8±0.15	7.92±1.08	8.41±0.81	1.26±0.07	1.33±0.05	3.29±0.12	4.1±0.15	1.05±0.04
P11	1.93±0.21	5.81±0.55	6.58±0.38	1.15±0.07	0.95±0.09	2.25±0.12	3.48±0.13	0.87±0.05
P12	2.5±0.33	6.92±0.99	7.67±0.8	1.23±0.06	1.3±0.25	2.64±0.37	3.79±0.22	0.97±0.09
P13	2.42±0.09	6.3±0.78	7.2±0.87	1.18±0.06	1.32±0.03	3.36±0.34	4.21±0.17	1.03±0.08
P14	2.84±0.04	6.78±0.15	7.83±0.14	1.23±0.00	1.68±0.06	3.31±0.07	4.1±0.06	1.1±0.01
CV	11.94%	10.49%	7.76%	5.92%	16.49%	12.83%	7.30%	7.12%
P	0.0393	0.0012	0.0023	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001

表中数据为平均值±标准差; CV: 变异系数 Coefficient of Variation

在解除盐胁迫后, 供试的 14 个种群中, 大部分未萌发的羊草种子能够恢复萌发, 这表明盐胁迫对羊草种子的萌发具有抑制作用, 但并未导致种子死亡。同时, 种源、盐浓度及二者的交互作用对盐胁迫解除后的总萌发率具有显著影响(图 1 和表 3), 不同种群的总萌发率受盐胁迫的抑制程度不同。从图 1 可以看出, 在 50 mmol/L 和 400 mmol/L NaCl 处理中, 大多数羊草种群的总萌发率均能达到对照水平, 100 mmol/L 总萌发率略低于对照, 而 200 mmol/L NaCl 处理的总萌发率显著低于对照。其中 P02、P06 和 P09 种群在 50 mmol/L 和 400 mmol/L NaCl 处理后的总萌发率显著高于对照, 而其他种群的总萌发率与对照无显著差异。

表 3 盐胁迫、种群及其交互作用对种子萌发率和总萌发率的影响

Table 3 Effects of saline stress, population, and their interaction on germination rate, germination index, and total germination rate

影响因子 Factor	萌发率 Germination rate			发芽指数 Germination index			总萌发率 Total seed germination rate		
	χ^2	df	P	F	df	P	χ^2	df	P
盐处理 Salt Treatment	1083.93	4	<0.001	150.71	4	<0.001	91.3	4	<0.001
种群 Population	840.31	13	<0.001	104.21	13	<0.001	1175.94	13	<0.001
盐处理×种群 Salt Treatment×Population	79.11	52	0.009	7.85	52	<0.001	78.92	52	0.009

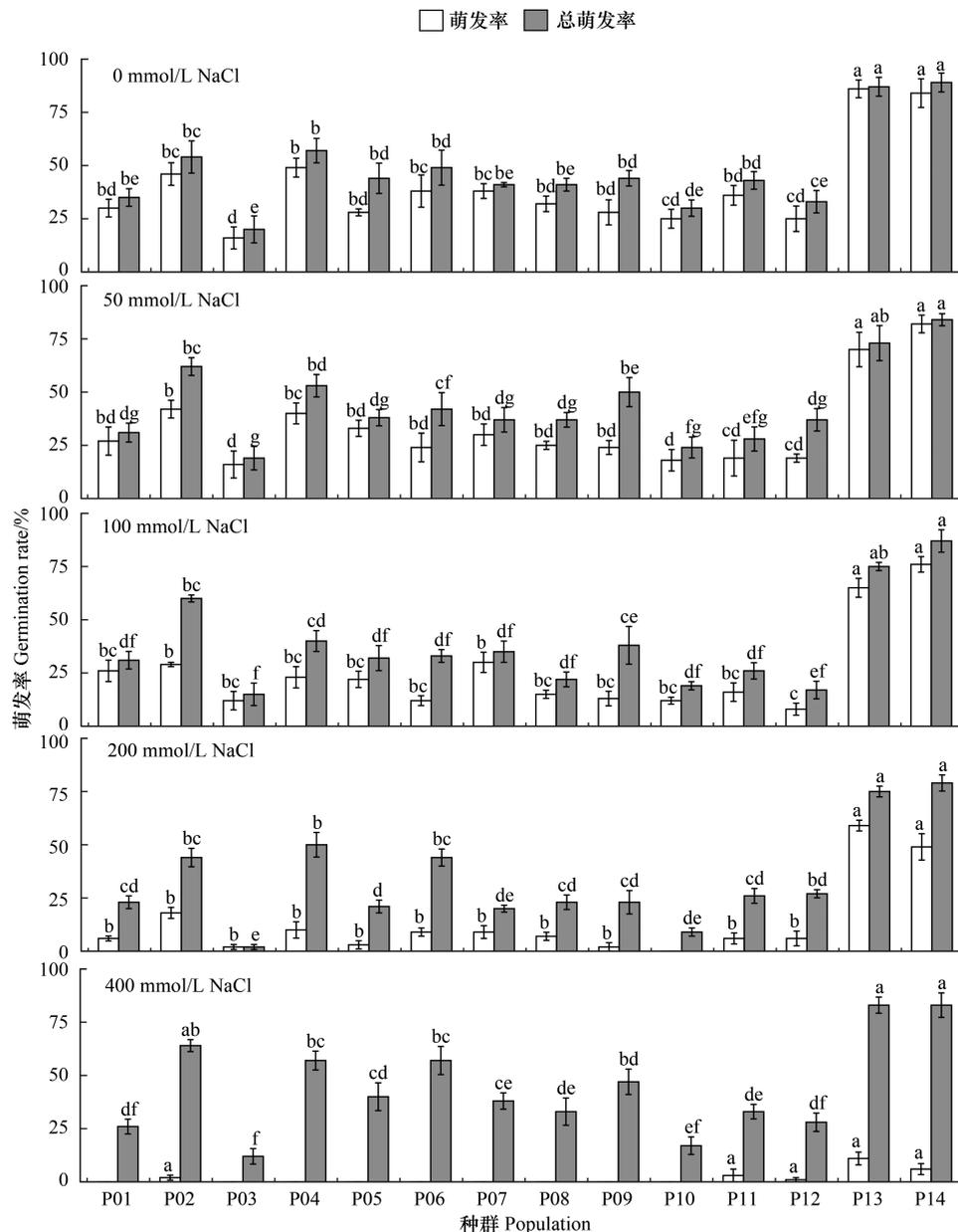


图 1 不同种群的羊草种子在盐胁迫下的萌发率和总萌发率

Fig.1 Germination percentage and total germination percentage of *Leymus chinensis* seeds from different populations under saline stress P01—P14 分别表示 14 个羊草种群;相同颜色图柱上的不同小写字母表示不同种群间差异显著 ($P < 0.05$);图中数据为平均值 \pm 标准差 ($n = 14$)

2.3 盐胁迫下不同种群羊草幼苗生长

在非盐胁迫条件下,不同羊草种群的苗长和根长以及叶片和根系数量均存在极显著差异 ($F_{\text{苗长}} = 21.07$, $P < 0.001$; $F_{\text{根长}} = 12.717$, $P < 0.001$) (图 3 和图 4)。其中 P10, P11 和 P14 的苗长显著高于根长,而其他种群苗长与根长无显著差异。在 14 个供试种群中,平均苗长和根长均显著高于其他种群的是 P13,分别为 8.04 cm 和 8.09 cm,而 P09 的平均苗长和根长分别为 2.79 cm 和 3.0 cm,均显著低于其他种群。P14 的苗长与 P13 无显著差异,但根长显著低于 P13 种群。P10 和 P11 的根长,以及 P03, P05, P08, P12 的苗长和根长均较短,在 2—5 cm 之间。萌发试验结束后,除 P03 和 P09 之外,其他种群的羊草幼苗均生长出 1—2 片叶片。在根系数量方面,仅 P03 显著低于其他种群,平均根系数量小于 2。

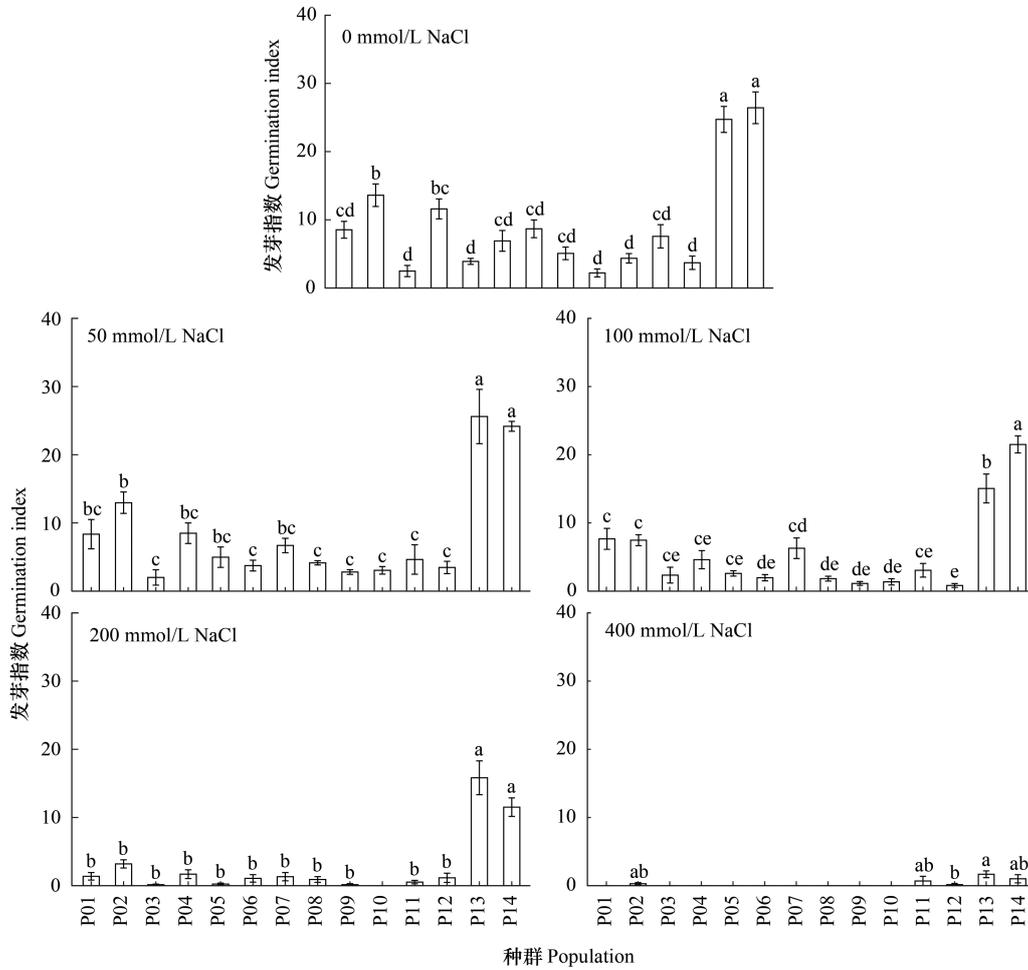


图2 不同种群的羊草种子在盐胁迫下的发芽指数

Fig.2 Germination index of *Leymus chinensis* seeds from different populations under saline stress

P01—P14 分别表示 14 个羊草种群;图柱上的不同小写字母表示不同种群间差异显著 ($P < 0.05$)。图中数据为平均值±标准差 ($n = 14$)

在盐胁迫条件下,统计分析结果表明,盐浓度、种群对羊草幼苗和根系的长度、叶片数以及根数均有显著影响(图3,图4和表4)。然而,盐胁迫与种群的交互作用对根数具有显著影响,对叶片数的影响不显著。此外,根系生长受到盐胁迫的抑制程度高于地上部幼苗。P01、P08和P09种群的苗长随着盐浓度的增加呈先升高后降低的趋势。在0—200 mmol/L盐浓度处理下,P02、P07和P11种群的苗长显著低于对照,其他种群未受到显著抑制,而400 mmol/L盐处理显著抑制了所有种群的幼苗生长。叶片数的变化趋势与苗长相似,在200 mmol/L和400 mmol/L盐浓度下,叶片数显著减少。

表4 盐胁迫、种群及其交互作用对羊草幼苗生长的影响

Table 4 Impact of saline stress, population, and their interaction on the growth of *Leymus chinensis* seedlings

影响因子 Factor	根长 Root length			根数 Root number			苗长 Shoot length			叶片数 Leaf number		
	F	df	P	χ^2	df	P	F	df	P	χ^2	df	P
盐处理 Salt Treatment	152.8037	4	<0.001	8.606	4	0.003	29.6676	4	<0.001	29.290	4	<0.001
种群 Population	8.5710	13	<0.001	62.786	13	<0.001	22.9729	13	<0.001	39.485	13	<0.001
盐处理×种群 Salt Treatment× Population	2.2037	40	<0.001	29.892	40	0.005	2.1533	40	<0.001	3.142	52	0.9974

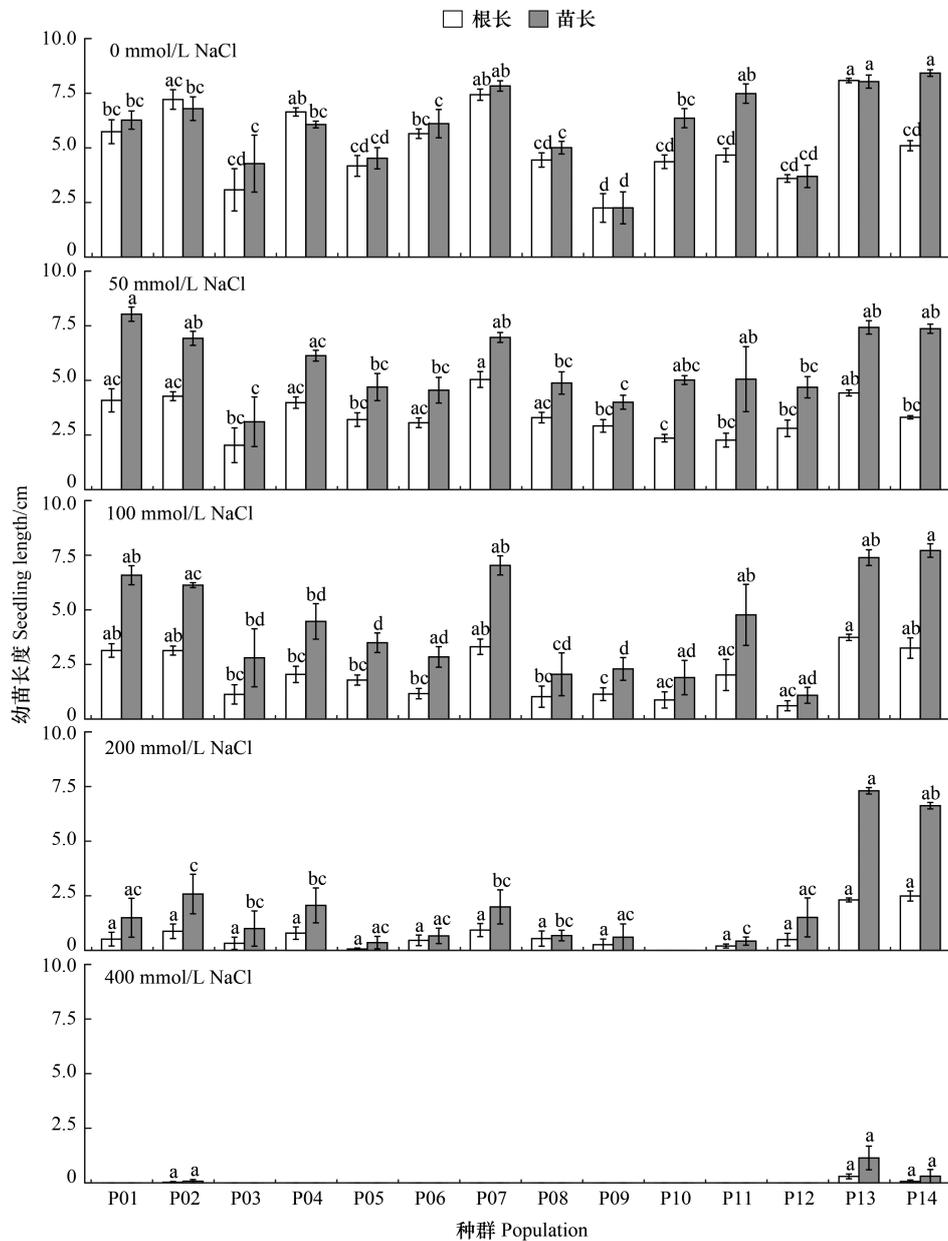


图3 不同种群羊草种子在盐胁迫下的幼苗长度

Fig.3 Seedling length of *Leymus chinensis* seeds from different populations under saline stress

P01—P14 分别表示 14 个羊草种群;相同颜色图柱上的不同小写字母表示不同种群间差异显著 ($P < 0.05$);图中数据为平均值 \pm 标准差 ($n = 14$)

除 P09 种群外,其他种群的根系长度随着盐浓度的增加而降低。在 50 mmol/L 盐胁迫下,大部分种群的根系长度显著低于对照,并且盐浓度越高,根系生长受到的抑制程度越大。然而,根系数量的变化趋势与根系长度不同,与对照相比,在 50 mmol/L 盐胁迫下,P04 种群的根系数量未发生显著变化,而 P01, P07, P13 和 P14 种群的根系数量显著增加。在 200 mmol/L 盐胁迫下,所有种群根系数量均有所增加,而在 400 mmol/L 盐胁迫下,能够萌发的种子根系数量与对照无显著差异。此外,14 个种群中,虽然盐胁迫显著抑制了幼苗的生长,P14 和 P13 种群的幼苗长度在各个盐浓度处理下均显著高于其他种群。

2.4 不同种群羊草种子萌发耐盐性综合分析

回归方程的结果表明(表 5),在盐胁迫条件下,不同种群羊草种子的适宜盐浓度、半致死盐浓度以及致死

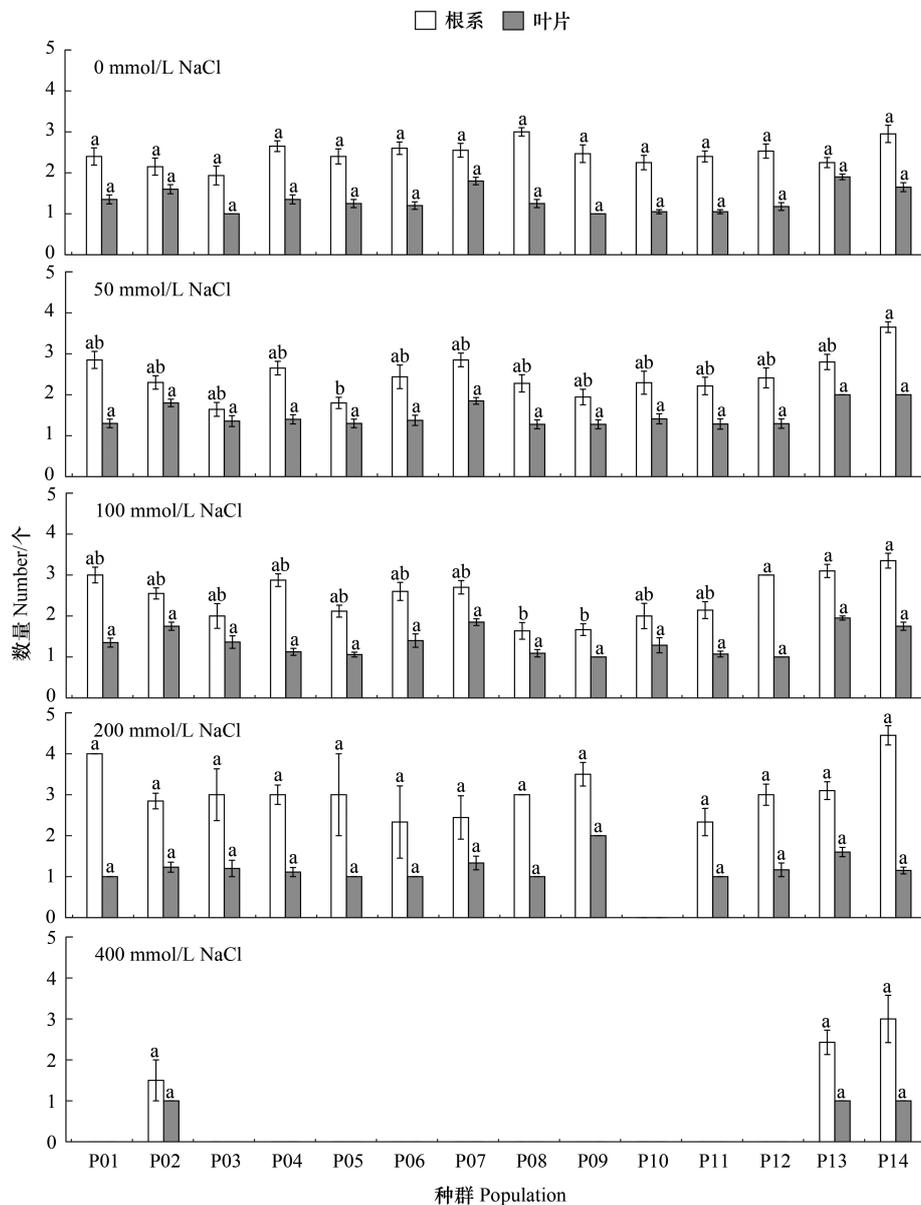


图 4 不同种群羊草种子在盐胁迫下的幼苗叶片和根系数量

Fig.4 Quantity of leaves and roots of seedlings from different populations of *Leymus chinensis* under salt stress

P01—P14 分别表示 14 个羊草种群;相同颜色图柱上的不同小写字母表示不同种群间差异显著 ($P < 0.05$);图中数据为平均值 \pm 标准差 ($n = 14$)

盐浓度均存在显著差异,羊草种子萌发对盐胁迫的敏感性具有种源特异性。适宜盐浓度范围为 32.3 mmol/L (P06)至 131.3 mmol/L (P14),半致死盐浓度为 80.8 mmol/L (P11)至 237.4 mmol/L (P13),致死盐浓度为 222.2 mmol/L (P10)至 484.8 mmol/L (P13)。P13 和 P14 种群的适宜盐浓度、半致死盐浓度和致死盐浓度均显著高于其他种群,种子萌发表现出较强的耐盐能力;而 P06 和 P10 种群在三项指标中均处于较低水平,表现出较高的盐敏感性。此外,萌发阶段与幼苗生长阶段对盐胁迫的响应不一致,仅通过单一指标难以全面评估种群的耐盐性,结合各个浓度下的萌发和幼苗生长指标,通过耐盐综合评价 D 值的计算(表 6),获得每个种群在两个阶段的综合耐盐能力排序为 P13>P14>P02>P01>P09>P07>P11>P05>P12>P03>P04>P08>P06>P10,表明 P13 和 P14 种群具有最强的耐盐能力,而 P06 和 P10 种群对盐胁迫最为敏感。

表 5 不同种群羊草种子对盐溶液的耐受浓度

Table 5 Tolerance concentration of *Leymus chinensis* seeds from different populations to saline solutions

种群 Population	P01	P02	P03	P04	P05	P06	P07	P08	P09	P10	P11	P12	P13	P14
适宜盐浓度/(mmol/L) Suitable Salt concentration	92.9	84.8	88.9	52.5	117.2	32.3	76.8	48.5	48.5	40.4	30.3	40.4	116.2	131.3
半致死盐浓度/(mmol/L) Semi-lethal salt concentration	185.9	187.9	177.8	105.1	149.5	84.8	173.7	105.1	97	84.8	80.8	96	237.4	232.3
极限/致死盐浓度/(mmol/L) Lethal salt concentration	367.7	393.9	355.6	319.2	400	379.8	367.7	331.3	250.5	222.2	308.1	414.5	484.8	439.4

表 6 盐胁迫下不同种群羊草萌发和幼苗指标隶属函数值均值和综合评价 D 值

Table 6 Membership function value and comprehensive evaluation D value of each provenance under saline stress

种群 Provenance	各指标隶属函数值均值 Mean membership function value of each indicator							综合评价 D 值 Comprehensive evaluation D value	排序 Order
	GR	GI	RL	RN	SL	LN	TR		
P01	0.4497	0.4464	0.4245	0.4444	0.5085	0.2943	0.5194	0.2976	4
P02	0.5091	0.4254	0.5014	0.4254	0.4888	0.5867	0.8620	0.3967	3
P03	0.4113	0.3631	0.0742	0.0848	0.0989	0.1368	0.2488	0.2058	10
P04	0.2504	0.1825	0.3559	0.3754	0.3516	0.2918	0.6149	0.2055	11
P05	0.4885	0.4284	0.1980	0.1909	0.1836	0.2065	0.4591	0.2222	8
P06	0.1262	0.0820	0.1761	0.1633	0.1623	0.1403	0.6700	0.1275	13
P07	0.3879	0.3123	0.5590	0.4227	0.4884	0.5454	0.5262	0.2601	6
P08	0.2420	0.2111	0.1924	0.1419	0.1496	0.1309	0.3695	0.1337	12
P09	0.2156	0.3733	0.1419	0.1160	0.1116	0.1452	0.6290	0.2700	5
P10	0.1435	0.0850	0.0482	0.0891	0.1275	0.1039	0.2136	0.6960	14
P11	0.2782	0.3593	0.1522	0.1415	0.2524	0.1020	0.3841	0.2263	7
P12	0.2566	0.3389	0.1141	0.1406	0.1319	0.1001	0.5046	0.2156	9
P13	0.7967	0.8023	0.9308	0.8164	0.9570	1.0000	0.6530	0.8323	1
P14	0.7744	0.6575	0.6223	0.8377	0.7599	0.7225	0.7108	0.6000	2

GP: 萌发率 Germination rate; GI: 发芽指数 Germination index; RL: 幼苗根长 Root length; RN: 根系数量 Root number; SL: 幼苗苗长 Seedling length; LN: 叶片数量 Leaf number; TR: 总萌发率 Total germination rate

2.5 影响不同种群羊草种子耐盐性的成因分析

对气候因子、种子表型性状以及无胁迫下的萌发和幼苗性状进行相关性分析(图 5),结果表明:种子表型、萌发和幼苗性状与气候和环境因子之间存在一定的相关性,并且同类型性状之间也显著相关。在表型性状中,除颖果千粒重与外稃表面积、外稃长度和宽度没有显著相关性之外,其他种子尺寸和千粒重都显著相关,其中颖果长度、宽度和外稃长度、宽度的相关性较弱,而带稃种子的千粒重和颖果千粒重与颖果大小极显著相关,相比于颖果大小,通过外稃大小判断种子重量的准确性较低。种子带稃千粒重和土壤 pH 显著负相关,颖果千粒重与土壤 pH 和 EC 显著负相关;年均温与种子表面积和颖果长显著正相关,颖果长与纬度显著负相关,与年均降水量显著正相关。在无胁迫条件下,羊草萌发率与颖果千粒重、表面积和宽度显著正相关,同时与经度显著正相关,但与其他环境因子无显著相关性;根系数量与带稃千粒重、外稃宽度、颖果千粒重、颖果长度和宽度正相关,与种源地 pH 显著负相关;叶片数与颖果千粒重和颖果长度正相关,同时与经度显著正相关。相比之下,根长和苗长与种子大小及质量无显著相关性,但与经度、土壤 pH 值和 EC 显著正相关。鉴于环境因子和表型性状间存在共线性,我们对各因子与耐盐综合评价 D 值进行逐步回归分析,结果表明土壤 pH ($\beta=0.464, P < 0.001$) 和颖果表面积 ($\beta=0.339, P = 0.025$) 显著影响了种子耐盐综合评价 D 值,分别解释了 15% 和 9.4% 的变异,表明土壤化学特性和种子表型特征是影响种子耐盐性种群间差异的重要因素。

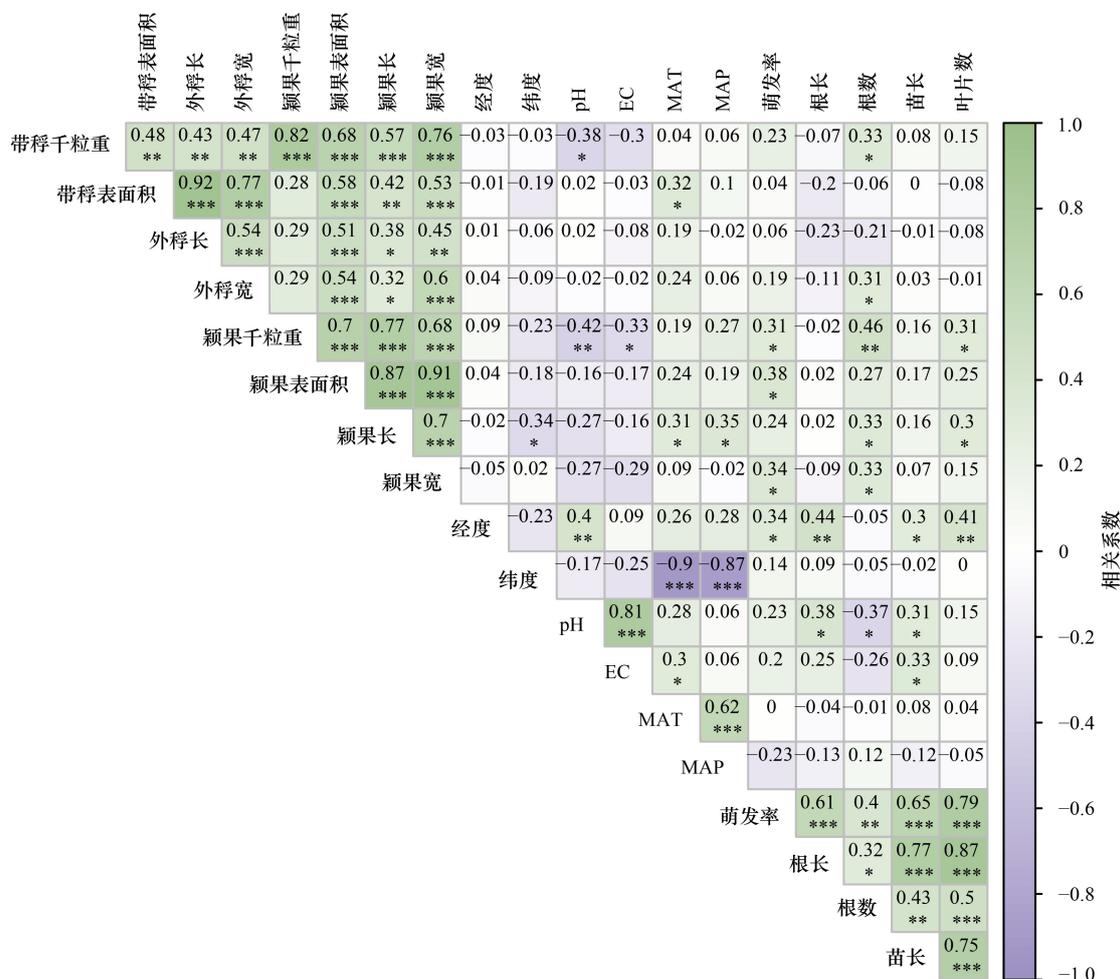


图5 羊草种子性状与环境因子相关性分析

Fig.5 Correlation analysis between seed traits of *Leymus chinensis* and environmental factors

MAT: 年均温 Mean annual temperature; MAP: 年均降水量 Mean annual precipitation

3 讨论

3.1 盐胁迫下羊草种子萌发特性及其种群间变异

种子萌发和幼苗生长阶段是植物种群建立与适应环境的关键环节,种子休眠在野生植物的成熟种子中普遍存在,也是一种重要的生存策略,能够延迟萌发以规避不利环境条件,从而保证种群的存活和发展^[40]。种子休眠水平和适宜种子萌发的条件在不同休眠类型、物种和种群间存在显著差异^[41-42]。羊草作为多年生禾本科牧草,其种子已被证实具有一定程度的生理休眠^[43-44],但不同种群的休眠水平及对盐胁迫的响应模式尚未明确。本研究结果显示,羊草种群间种子休眠水平和盐胁迫响应存在显著差异,这可能与种源地的环境因子和种子表型特征的多样性密切相关。

本研究中盐胁迫对羊草种子的萌发表现出明显的剂量效应和种群特异性。高盐浓度(如 400 mmol/L)几乎完全抑制种子萌发,可能是由于强渗透胁迫或离子毒害阻碍了正常的萌发过程^[45],在解除胁迫后大部分种子能够恢复萌发。相比之下,中等盐浓度(100—200 mmol/L)对种群的影响表现为双重效应,既抑制了部分种子萌发,又可能通过调控激素平衡(如脱落酸 ABA 和赤霉素 GA)诱导部分种子进入二次休眠状态^[46],导致较多的种子在胁迫解除后仍未恢复萌发,但在野外环境中,这种休眠机制有助于其逃避短期胁迫环境,通过维

持种子存活并延迟至适宜条件萌发,从而增强种群在动态环境中的长期适应性与繁殖成功率。此外,低盐浓度(如 50 mmol/L)可能对部分种群(如 P02 和 P09)的萌发生产诱导效应,在解除胁迫后这些种群表现出更高的萌发率,与其他盐生植物在盐胁迫下能够提高种子萌发的现象类似^[47],可能是由于 Na⁺作为植物生长发育初期所需的必要元素,适当的 Na⁺含量能够提高细胞渗透势促进种子吸水从而促进种子萌发^[48-49]。

幼苗阶段对盐胁迫的响应同样表现出显著的种群间差异和环境适应性。本研究结果表明,低盐浓度(如 50—100 mmol/L)对地上部幼苗生长的影响较小,甚至在部分种群中表现出一定的促进作用,而较高的盐浓度(200—400 mmol/L)则显著抑制了幼苗的整体生长。然而,与地上部不同,根系生长在低盐浓度条件下即受到显著抑制,但根系数量增加。有研究表明,盐胁迫可能通过促进生长素(IAA)的积累并抑制赤霉素(GA)活性,从而刺激侧根发育^[50-51]。这种现象可能是植物为适应盐胁迫环境而采取的资源分配策略,即通过限制主根的能量消耗并增加根系数量,以提高水分和养分的吸收能力^[51-53],从而在一定程度上保证幼苗的生长。此外,这种根系的形态变化也反映了羊草在低盐胁迫环境下的一种“分散风险”的适应机制^[54],即部分种子在胁迫环境中萌发受到抑制,而另一部分种子能够萌发并保证幼苗正常生长,以在不利条件下抢占资源和空间,为种群的持续生存提供保障。

3.2 羊草种子萌发和幼苗生长的耐盐性种群间变异驱动因素

植物性状种内变异能够体现物种对异质环境的适应性策略^[17],环境因子可能是其关键的驱动因素之一^[55]。本研究中,羊草种子的千粒重与土壤 pH 和电导率(EC)显著负相关,这表明高盐碱环境可能通过降低母体资源分配效率,导致种子质量下降。这一现象可能反映了植物资源分配的权衡机制,在环境胁迫下,植物优先选择保证自身存活,而非提高种子的产量或质量^[56];此外,有研究表明,母体环境条件不仅能够影响种子质量,还会使种子数量与质量之间出现权衡关系,在环境胁迫(如盐碱或干旱条件)下,植物可能通过增加种子数量来提高种群的存续概率,但同时伴随种子质量的下降^[57]。

此外,母体环境还能够影响种子的萌发和幼苗生长^[10, 15, 58],但这种影响的模式在不同物种之间并不一致。研究发现,低盐地区中的碱菀(*Tripolium pannonicum* L.)种子具有较高的萌发率,而高盐地区的种子在 200 mmol/L NaCl 浓度下具有较高的茎叶和根系面积^[59]。然而,高盐条件下生长的盐地碱蓬(*Suaeda salsa*)在盐胁迫下出苗率和株高等性状均高于低盐环境^[60];木本碱蓬(*Suaeda fruticosa*)在盐碱生境中的种子抗性同样高于无盐生境^[61]。母体环境对种子特性和后代适应性的塑造具有深远影响,正是盐地碱蓬各性状在高盐条件下的表现均优于无盐环境,从而将其限制在高盐度的生态位上。本研究发现,羊草种子的耐盐综合评价 *D* 值受到种源地 pH 值的显著正效应,说明来自盐碱生境的羊草种子具有更高的抗性,表明羊草能够通过增强种子和幼苗的耐盐性来提高有性繁殖的成功率,从而维持盐碱生境中种群的遗传多样性和生态稳定性^[62]。而在低盐和无盐碱胁迫的环境中,部分羊草种群的种子仍表现出较高的萌发率和较大的幼苗,表明羊草种子能够适应多种生态环境,是羊草种群分布广泛的重要原因之一。

进一步从逐步回归模型的解释度来看,羊草种子表型性状和土壤 pH 值对耐盐性的解释度较低,只有 9.4% 和 15.0%,环境因子和种子大小并不能充分解释羊草种子抗性的种群间变异,除了环境因素的直接影响外,其他复杂的机制可能共同作用于羊草种子的性状调控。已有研究指出,不同性状之间存在内在联系,环境变化会使不同性状发生协变^[15],如环境胁迫可能会通过影响有性繁殖性状来影响种子大小或种子内养分和激素等物质的含量,进而间接影响种子萌发和幼苗生长^[63-65];此外,植物性状种内变异的来源包括植物性状在环境变化下的可塑性、自然选择或基因突变等导致的遗传变异以及遗传与环境变化的相互作用,母体环境对种子性状的影响可能会通过表观遗传来产生跨代效应,从而进一步塑造种群间的适应性差异^[66]。这些复杂的相互作用表明,单一环境因子或表型性状无法完全解释种群间的种子耐盐性差异。因此,未来研究应结合分子生物学手段,挖掘与耐盐性相关的关键基因和信号通路,并且通过生理生化实验,探索激素调控和抗氧化系统在盐胁迫下的作用机制,以及长期野外监测和多因子胁迫实验,来评估环境因子对种群适应性的影响。这些研究将为羊草的抗逆性改良、遗传多样性保护及生态恢复提供理论依据和实践指导。

4 结论

本研究表明,不同种群羊草种子表型性状和盐胁迫下萌发及幼苗生长表现出显著差异。盐胁迫显著抑制了羊草种子萌发和幼苗生长,但不同种群受到的抑制程度不同,P13 和 P14 种群的萌发率、发芽指数、幼苗长度和综合耐盐评价值显著高于其他种群。苗长在低盐浓度下(50—100 mmol/L)呈现一定上升趋势,高盐浓度下显著下降。与苗长相比,根长对盐胁迫更敏感,大多数种群在 50 mmol/L 时受到显著影响,但根系数量增加,表明羊草幼苗能够通过调整根系形态以适应盐胁迫。解除胁迫后,盐胁迫下未萌发的羊草种子能够快速萌发,除 100 和 200 mmol/L NaCl 之外,总萌发率与对照无显著差异。能够使一部分种子在盐胁迫下再次进入休眠状态以保持活力,并保证已萌发的幼苗能够正常生长,可能是羊草种子和幼苗适应盐胁迫的主要方式。对驱动羊草种子表型性状和种子耐盐性的主要因素进行分析,发现种源地气候和土壤条件对种子表型和萌发性状有重要影响,种子颖果表面积和采样点的土壤 pH 值对耐盐综合评价 D 值的影响显著,种源地土壤 pH 值较高和种子较大的羊草种子具有较强的耐盐性。综上,羊草种子性状的变异与母体环境密切相关,种子大小、休眠水平及耐盐性可作为评估羊草盐碱适应能力的的关键指标。本研究结果为羊草的耐盐性改良、种群多样性保护及盐碱地生态恢复提供了科学依据。

参考文献(References):

- [1] Li J G, Pu L J, Han M F, Zhu M, Zhang R S, Xiang Y Z. Soil salinization research in China: advances and prospects. *Journal of Geographical Sciences*, 2014, 24(5): 943-960.
- [2] 杨劲松,姚荣江,王相平,谢文萍,张新,朱伟,张璐,孙瑞娟. 中国盐渍土研究: 历程、现状与展望. *土壤学报*, 2022, 59(1): 10-27.
- [3] 王遵亲. 中国盐渍土. 北京: 科学出版社, 1993.
- [4] Lepetz V, Massot M, Schmitter D S, Clobert J. Biodiversity monitoring: some proposals to adequately study species' responses to climate change. *Biodiversity and Conservation*, 2009, 18(12): 3185-3203.
- [5] 张蓉蓉. 土壤盐碱化的危害及改良方法. *现代农业科技*, 2019(21): 178-179.
- [6] 吴祥. 浅谈我国盐渍土的分布、成因以及危害. *农业灾害研究*, 2020, 10(8): 90-91.
- [7] 陈世仁,臧丽鹏,吴宇航,杨泽宇,张广奇,刘庆福,陈丹梅,张树梓,隋明滇. 植物功能性状种内变异的来源、量化及应用. *生态学杂志*, 2024, 43(5): 1442-1452.
- [8] de Bello F, Carmona C P, Dias A T C, Götzenberger L, Moretti M, Berg M P. *Handbook of Trait-Based Ecology*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2021.
- [9] Liu S S, Streich J, Borevitz J O, Rice K J, Li T T, Li B, Bradford K J. Environmental resource deficit may drive the evolution of intraspecific trait variation in invasive plant populations. *Oikos*, 2019, 128(2): 171-184.
- [10] Wyse S, Hulme P. Limited evidence for a consistent seed mass - dispersal trade-off in wind-dispersed pines. *Journal of Ecology*, 2020, 109(1): 284-293.
- [11] Cochrane A, Yates C J, Hoyle G L, Nicotra A B. Will among-population variation in seed traits improve the chance of species persistence under climate change?. *Global Ecology and Biogeography*, 2015, 24(1): 12-24.
- [12] Fréjaville T, Vizcaíno-Palomar N, Fady B, Kremer A, Benito Garzón M. Range margin populations show high climate adaptation lags in European trees. *Global Change Biology*, 2020, 26(2): 484-495.
- [13] Cochrane A, Hoyle G L, Yates C J, Neeman T, Nicotra A B. Variation in plant functional traits across and within four species of Western Australian *Banksia* (Proteaceae) along a natural climate gradient. *Austral Ecology*, 2016, 41(8): 886-896.
- [14] Wang Y J, Wang J J, Lai L M, Jiang L H, Zhuang P, Zhang L H, Zheng Y R, Baskin J M, Baskin C C. Geographic variation in seed traits within and among forty-two species of *Rhododendron* (Ericaceae) on the Tibetan plateau: relationships with altitude, habitat, plant height, and phylogeny. *Ecology and Evolution*, 2014, 4(10): 1913-1923.
- [15] Wu H, Meng H J, Wang S T, Wei X Z, Jiang M X. Geographic patterns and environmental drivers of seed traits of a relict tree species. *Forest Ecology and Management*, 2018, 422: 59-68.
- [16] Jung V, Albert C H, Violle C, Kunstler G, Loucougaray G, Spiegelberger T. Intraspecific trait variability mediates the response of subalpine grassland communities to extreme drought events. *Journal of Ecology*, 2014, 102(1): 45-53.
- [17] 何雁,姚玉萍,姚义鹏,姜勇,梁士楚,李月娟,梁欢欢,赵庆年,黄勇焙,林才健. 桂林岩溶石山青冈群落植物功能性状的种间和种内

- 变异研究. 生态学报, 2021, 41(20): 8237-8245.
- [18] Joswig J S, Wirth C, Schuman M C, Kattge J, Reu B, Wright I J, Sippel S D, Rüger N, Richter R, Schaepman M E, van Bodegom P M, Cornelissen J C, Díaz S, Hattingh W N, Kramer K, Lens F, Niinemets Ü, Reich P B, Reichstein M, Römermann C, Schrödt F, Anand M, Bahn M, Byun C, Campetella G, Cerabolini B E L, Craine J M, Gonzalez-Melo A, Gutiérrez A G, He T H, Higuchi P, Jactel H, Kraft N J B, Minden V, Onipchenko V, Peñuelas J, Pillar V D, Sosinski Ê, Soudzilovskaia N A, Weiher E, Mahecha M D. Climatic and soil factors explain the two-dimensional spectrum of global plant trait variation. *Nature Ecology & Evolution*, 2022, 6(1): 36-50.
- [19] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T L, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Niinemets U, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428(6985): 821-827.
- [20] 黄振英, 曹敏, 刘志民, 王雷. 种子生态学: 种子在群落中的作用. 植物生态学报, 2012, 36(8): 705-707.
- [21] Miller T E. Effects of emergence time on survival and growth in an early old-field plant community. *Oecologia*, 1987, 72(2): 272-278.
- [22] Baskin C, Baskin J. *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. Elsevier, 1998.
- [23] Souza M L, Fagundes M. Seed size as key factor in germination and seedling development of *Copaifera langsdorffii* (Fabaceae). *American Journal of Plant Sciences*, 2014, 5(17): 2566-2573.
- [24] Sales N M, Pérez-García F, Silveira F A O. Consistent variation in seed germination across an environmental gradient in a Neotropical savanna. *South African Journal of Botany*, 2013, 87: 129-133.
- [25] Liu Y J, Li G E, Wang M X, Yan W J, Hou F J. Effects of three-dimensional soil heterogeneity and species composition on plant biomass and biomass allocation of grass-mixtures. *AoB PLANTS*, 2021, 13(4): plab033.
- [26] Stein A, Gerstner K, Kreft H. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters*, 2014, 17(7): 866-880.
- [27] 刘公社, 李晓霞, 齐冬梅, 陈双燕, 程丽琴. 羊草种质资源的评价与利用. 科学通报, 2016, 61(2): 271-281.
- [28] 祝廷成. 羊草生物生态学. 长春: 吉林科学技术出版社, 2004.
- [29] Hong J T, Xu X, Pang B, Ma X X, Wang X D. Significant soil acidification caused by grazing exclusion across China's grassland areas. *Land Degradation & Development*, 2021, 32(2): 535-545.
- [30] 徐丽君, 徐大伟, 辛晓平. 中国羊草适宜性区划与种植现状分析. 中国农业资源与区划, 2016, 37(10): 174-180, 205.
- [31] Li H P, Sun H C, Ping W C, Liu L T, Zhang Y J, Zhang K, Bai Z Y, Li A C, Zhu J J, Li C D. Exogenous ethylene promotes the germination of cotton seeds under salt stress. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2023, 42(6): 3923-3933.
- [32] 马红媛, 吕丙盛, 杨昊谕, 闫超, 梁正伟. 松嫩平原退化草地羊草种子萌发对环境因子的响应. 植物生态学报, 2012, 36(8): 812-818.
- [33] 马红媛, 梁正伟, 孔祥军, 闫超, 陈渊. 盐分、温度及其互作对羊草种子发芽率和幼苗生长的影响. 生态学报, 2008, 28(10): 4710-4717.
- [34] 李倩, 齐冬梅, 李晓霞, 陈双燕, 杨伟光, 郭秀芳, 张庆分, 刘辉, 董晓兵, 程丽琴, 刘公社. 羊草种质资源耐盐性评价. 草学, 2019(4): 15-21.
- [35] 刘公社, 李晓峰. 羊草种质资源研究. 北京: 科学出版社, 2011.
- [36] 侯向阳, 白乌云. 基于表型性状的羊草遗传多样性评价. 草地学报, 2022, 30(3): 631-636.
- [37] Ahmed N, Hou X Y. Genetic variation and population structure analysis of *Leymus chinensis* (Trin.) Tzvelev from Eurasian steppes using SSR makers. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 2022, 69(7): 2425-2436.
- [38] Rosas T, Mencuccini M, Barba J, Cochard H, Saura-Mas S, Martínez-Vilalta J. Adjustments and coordination of hydraulic, leaf and stem traits along a water availability gradient. *New Phytologist*, 2019, 223(2): 632-646.
- [39] 朱琨, 刘骅峻, 冯成龙, 李波, 刘鑫宇, 马浩然. 盐胁迫对不同苜蓿品种种子萌发的耐盐性综合评价. 草地学报, 2023, 31(12): 3724-3733.
- [40] Kildisheva O A, Dixon K W, Silveira F A O, Chapman T, Di Sacco A, Mondoni A, Turner S R, Cross A T. Dormancy and germination: making every seed count in restoration. *Restoration Ecology*, 2020, 28(S3): 256-265.
- [41] Baskin C, Baskin J, Baskin C, Baskin J. *Seeds: Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination second edition introduction*. Academic press ltd-elsevier science ltd, 2014.
- [42] Gao C J, Liu F Y, Miao Y C, Li J, Liu Z R, Cui K. Effects of geo-climate factors on phenotypic variation in cone and seed traits of *Pinus yunnanensis*. *Ecology and Evolution*, 2023, 13(10): e10568.
- [43] 马红媛. 羊草种子生态学与盐碱地植被恢复. 北京: 科学出版社, 2018.
- [44] 刘公社, 齐冬梅. 羊草生物学研究进展. 草业学报, 2004, 13(5): 6-11.
- [45] Liu Z G, Ma C Y, Hou L, Wu X Z, Wang D, Zhang L, Liu P. Exogenous SA affects rice seed germination under salt stress by regulating Na^+/K^+

- balance and endogenous GAs and ABA homeostasis. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(6): 3293.
- [46] Chen L, Lu B, Liu L T, Duan W J, Jiang D, Li J, Zhang K, Sun H C, Zhang Y J, Li C D, Bai Z Y. Melatonin promotes seed germination under salt stress by regulating ABA and GA3 in cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Plant Physiology and Biochemistry*, 2021, 162: 506-516.
- [47] Debez A, Belghith I, Pich A, Taamalli W, Abdelly C, Braun H P. High salinity impacts germination of the halophyte *Cakile maritima* but primes seeds for rapid germination upon stress release. *Physiologia Plantarum*, 2018, 164(2): 134-144.
- [48] 陈东凯, 骆汉, 马瑞, 谢永生, 段洁. 沙蒿种子萌发对 NaCl 及聚乙二醇胁迫的响应. *水土保持通报*, 2021, 41(1): 161-166.
- [49] 李易珺, 郭树江, 杨自辉. 盐、干旱胁迫对沙蒿种子萌发与幼苗生理特性的影响. *草原与草坪*, 2023, 43(5): 113-119.
- [50] Contreras-Cornejo H A, Macías-Rodríguez L, Alfaro-Cuevas R, López-Bucio J. *Trichoderma* spp. Improve growth of *Arabidopsis* seedlings under salt stress through enhanced root development, osmolyte production, and Na⁺ elimination through root exudates. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2014, 27(6): 503-514.
- [51] Borsai O, Al Hassan M, Boscaiu M, Vicente O, Sestras A, Sestras R. Effects of salt on seed germination and seedling growth of three *Portulaca* species. *Bulletin of University of Agricultural Sciences and Veterinary Medicine Cluj-Napoca Horticulture*, 2015, 72(2): 450-451.
- [52] 卢艳敏. 不同盐胁迫对高羊茅种子萌发的影响. *草业科学*, 2012, 29(7): 1088-1093.
- [53] Massai J T, Aminatou H, Sounya J B, Ranava D, Vondou S V, Adjoudji O, Oumarou P M. Effect of salt on seed germination and plant growth of *Anacardium occidentale*. *International Journal of Biological and Chemical Sciences*, 2021, 15(4): 1563-1572.
- [54] Bewley J D. Seed germination and dormancy. *The Plant Cell*, 1997: 1055-1066.
- [55] Wu X, Zheng X J, Mu X H, Li Y. Differences in allometric relationship of two dominant woody species among various terrains in a desert region of central Asia. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 754887.
- [56] Chen D L, Yuan Z, Wei Z C, Hu X W. Effect of maternal environment on seed germination and seed yield components of *Thlaspi arvense*. *Industrial Crops and Products*, 2022, 181: 114790.
- [57] Sadras V O. Evolutionary aspects of the trade-off between seed size and number in crops. *Field Crops Research*, 2007, 100(2/3): 125-138.
- [58] Herman J J, Sultan S E. Adaptive transgenerational plasticity in plants: case studies, mechanisms, and implications for natural populations. *Frontiers in Plant Science*, 2011, 2: 102.
- [59] Ludwiczak A, Kapusta P, Chapko P, Wojtasik J, Wojciechowska A, Piernik A. Parental environment as a factor shaping salinity tolerance in halophyte *Tripolium pannonicum* L. *Environmental and Experimental Botany*, 2024, 228: 106008.
- [60] Guo J R, Du M, Tian H Y, Wang B S. Exposure to high salinity during seed development markedly enhances seedling emergence and fitness of the progeny of the extreme halophyte *Suaeda salsa*. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 1291.
- [61] Shah S Z, Rasheed A, Gul B, Khan M A, Nielsen B L, Hameed A. Maternal salinity improves yield, size and stress tolerance of *Suaeda fruticosa* seeds. *Journal of Arid Land*, 2020, 12(2): 283-293.
- [62] Bashir M A, Bertamini M, Gottardini E, Grando M S, Faralli M. Olive reproductive biology: implications for yield, compatibility conundrum, and environmental constraints. *Journal of Experimental Botany*, 2024, 75(14): 4300-4313.
- [63] Yang Q S, Wu X Y, Gao Y H, Ni J B, Li J J, Pei Z Q, Bai S L, Teng Y W. PpyABF₃ recruits the COMPASS-like complex to regulate bud dormancy maintenance *via* integrating ABA signaling and GA catabolism. *New Phytologist*, 2023, 237(1): 192-203.
- [64] 王成龙, 王子然, 杨婧怡, 宋亚萍, 马金虎, 杨小环. 硝普钠浸种对复合盐碱胁迫下红芸豆种子萌发和内源激素含量的影响. *核农学报*, 2024, 38(7): 1398-1407.
- [65] Yu T F, Xu Z S, Guo J K, Wang Y X, Abernathy B, Fu J D, Chen X, Zhou Y B, Chen M, Ye X G, Ma Y Z. Improved drought tolerance in wheat plants overexpressing a synthetic bacterial cold shock protein gene SeCspA. *Scientific Reports*, 2017, 7: 44050.
- [66] Saatkamp A, Cochrane A, Commander L, Guja L K, Jimenez-Alfaro B, Larson J, Nicotra A, Poschlod P, Silveira F A O, Cross A T, Dalziel E L, Dickie J, Erickson T E, Fidelis A, Fuchs A, Golos P J, Hope M, Lewandrowski W, Merritt D J, Miller B P, Miller R G, Offord C A, Ooi M K J, Satyanti A, Sommerville K D, Tangney R, Tomlinson S, Turner S, Walck J L. A research agenda for seed-trait functional ecology. *New Phytologist*, 2019, 221(4): 1764-1775.