

青藏高原东部高寒草甸 54 种禾本科植物种子的萌发特性

卜海燕¹ 任青吉² 徐秀丽¹ 刘 坤¹ 贾 鹏¹ 文淑均¹ 孙大帅¹ 杜国祯^{1*}

(1 兰州大学干旱农业生态教育部重点实验室, 兰州 730000) (2 甘南州草原工作站, 甘肃合作 747000)

摘 要 在实验室条件下观测了青藏高原东部高寒草甸 54 种禾本科植物的种子萌发特点。结果发现: 在 54 种植物中, 有 43 种植物种子萌发率都达到了 50%, 其中萌发率 80% 以上的物种有 26 种, 60%~80% 的有 11 种, 40%~60% 的有 8 种, 20%~40% 的有 5 种, 小于 20% 的有 4 种; 萌发开始时间为 3~5 d 的植物有 14 种, 6~8 d 的植物有 29 种, 9~10 d 的植物有 10 种, 大于 10 d 的有 1 种, 萌发持续时间为 1~7 d 的植物有 16 种, 8~14 d 的植物有 28 种, 15~21 d 的有 10 种, 达 50% 萌发率的时间为 1~7 d 的植物有 11 种, 8~14 d 的植物有 27 种, 大于 14 d 的植物有 5 种, 萌发率一直未达到 50% 的植物有 11 种。这些植物显示了 4 种萌发类型: 爆发型、过渡型、缓萌型(萌发率大于 50% 的物种) 和低萌型(萌发率小于 50% 的物种)。
关键词 高寒草甸 禾本科植物 种子萌发

SEED GERMINATING CHARACTERISTICS OF 54 GRAMINEOUS SPECIES IN THE ALPINE MEADOW ON THE EASTERN QINGHAI-TIBETAN PLATEAU

BU Hai-Yan¹ REN Qing-Ji² XU Xiu-Li¹ LIU Kun¹ JIA Peng¹ WEN Shu-Jun¹
SUN Da-Shuai¹ and Du Guo-Zhen^{1*}

(1 Key Laboratory for Arid Agroecology of the Ministry of Education, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China)
(2 Grassland Workstation of Tibetan Autonomous Prefecture of Gannan, Hezuo, Gansu 747000, China)

Abstract Background and Aims The study area is located on the eastern Qinghai-Tibetan Plateau (101°–103° E, 34°–35°70' N). The altitude ranges from 2 900 m to 4 000 m, and the climate is cold and humid with an annual rainfall of 450–780 mm, which is mainly distributed in July, August and September. Mean annual air temperature is 1.8 °C with –10.7 °C in January and 11.7 °C in July, and average annual frost days are no less than 270 d. The grassland types include mainly alpine meadow (59.32%), brushy meadow (33.39%), woodland meadow (0.32%), saline meadow (0.15%), swampy meadow (5.61%) and upland grass (1.21%). The vegetation belongs to typical alpine meadows, and the species composition of the plant community is dominated by many monocotyledons and various dicotyledons. The capacity of seed germination and seedling establishment determines partially the regeneration of plant communities of the grassland. However, there is few germination data. Accordingly, we have undertaken a major study of the gramineous species of the alpine meadow. A comparison of the germination biology of many species will provide an ecological context for subsequent studies of field distribution.
Methods Seeds were collected from as many sources as possible to get an adequate representation of the whole community from July to October in 2003. Enveloped seeds were spread on tables at room temperatures (about 15 °C) until dried and threshed by hand through screens. The experiment of germination started on March 3, 2004. For each species 50 seeds were placed in Petri-dishes on filter paper moistened with distilled water in a growth chamber with a 12-h day at 25 °C and a 12-h night at 5 °C. This temperature regime has relevance to field conditions: it approximates the mean daily maximum and minimum temperature in 5 cm deep soil from May to August. The percentage of seeds germinated was recorded every day. Newly emerged seedlings were removed from the Petri-dishes and seeds were regularly watered with distilled water. A seed was considered germinated when the length of the emerged radicle was equal to the length of seed. Germination was

收稿日期: 2005-07-07 接受日期: 2005-12-08
基金项目: 国家自然科学基金重点项目(90202009)
* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: guozdu@lzu.edu.cn
E-mail of the first author: buhy02@st.lzu.edu.cn

judged to be complete when no further germination occurred for five successive days. The remaining ungerminated seeds were checked for viability by soaking in water at 30 °C for 2 h, removing the seed coats and slitting open the seeds, then soaking the embryos in 0.1% tetrazolium chloride for 4 h at 30 °C. In viable seeds embryos were stained pink. The amount of germination was then calculated as a percentage of the total number of viable seeds and rate of seed germination as the number of seeds germinating each day expressed as a percentage of the final germination. In this study, we make use of 4 indices: percent germination, days to first germination, germination period and days to 50% germination.

Key Results Of the 54 species examined, the following 26 species exceeded 80% germination: *Achnatherum inebrians*, *Agrostis alba*, *A. sp1.*, *A. stolonifera*, *Aneurolepidium dasystachys*, *Arundinella anomala*, *Bromus tectorum*, *Deschampsia caespitosa*, *Deyeuxia scabrescens*, *D. sp.*, *Elymus dahuricus*, *E. tangutorum*, *Festuca sinensis*, *Helictotrichon leianthum*, *Mellica scabrosa*, *Orinus kokonorica*, *Poa schoenites*, *P. sinattenuata*, *P. botryoides*, *P. poophagorum*, *P. pratensis*, *Ptilagrostis dichotoma*, *P. mongholica*, *P. roshevitsiana*, *Roegneria nutans* and *R. stricta*. The following 11 species had 60% – 80% germination: *Achnatherum sibiricum*, *A. splendens*, *Brachypodium sylvaticum*, *Bromus magnus*, *B. sinensis*, *Deyeuxia arundinacea*, *Gramineae sp.*, *Helictotrichon tibeticum*, *Ptilagrostis junatovii*, *Stipa capillacea* and *S. przewalskyi*. The following 8 species had 40% – 60% germination: *Agrostis hugoniana*, *Brachypodium sp.*, *Festuca ovina*, *F. rubra*, *Helictotrichon sp2.*, *Poa declinata*, *Roegneria kokonorica* and *Stipa aliena*. The following 5 species had 20% – 40% germination: *Aristida trisetata*, *Helictotrichon schellianum*, *H. sp1.*, *Koeleria cristata* and *Oryzopsis munroi* and the following 4 species had values of less than 20%: *Stipa purpurea*, *Agrostis sp2.*, *Stipa penicillata* var. *hirsuta* and *A. trinii*; 14 species, *Achnatherum inebrians*, *A. splendens*, *Agrostis alba*, *Aneurolepidium dasystachys*, *Arundinella anomala*, *Brachypodium sp.*, *Bromus tectorum*, *Elymus dahuricus*, *E. tangutorum*, *Mellica scabrosa*, *Orinus kokonorica*, *Poa sinattenuata*, *Ptilagrostis mongholica* and *Roegneria nutans* began to germinate within 3 – 5 days; 29 species, *Poa schoenites*, *Achnatherum sibiricum*, *Agrostis sp2.*, *A. stolonifera*, *Brachypodium sylvaticum*, *Bromus magnus*, *B. sinensis*, *Deschampsia caespitosa*, *Deyeuxia arundinacea*, *D. sp.*, *Festuca ovina*, *F. rubra*, *F. sinensis*, *Gramineae sp.*, *Helictotrichon sp2.*, *H. tibeticum*, *Koeleria cristata*, *Oryzopsis munroi*, *Poa botryoides*, *P. declinata*, *P. poophagorum*, *P. pratensis*, *Ptilagrostis junatovii*, *P. roshevitsiana*, *Roegneria kokonorica*, *R. stricta*, *Stipa aliena*, *S. capillacea* and *Stipa penicillata* var. *hirsuta*, began to germinate within 6 – 8 days; 10 species, *Agrostis hugoniana*, *A. sp1.*, *A. trinii*, *Aristida trisetata*, *Deyeuxia scabrescens*, *Helictotrichon leianthum*, *H. schellianum*, *H. sp1.*, *Ptilagrostis dichotoma* and *Stipa przewalskyi*, began to germinate within 9 – 10 d; and only *Stipa purpurea* exceeded 10 d. For species such as *Stipa purpurea*, *Achnatherum inebrians*, *Agrostis alba*, *A. sp1.*, *A. sp2.*, *A. stolonifera*, *Aneurolepidium dasystachys*, *Aristida trisetata*, *Arundinella anomala*, *Elymus dahuricus*, *E. tangutorum*, *Helictotrichon schellianum*, *H. sp1.*, *Mellica scabrosa*, *Poa poophagorum* and *P. sinattenuata* (16 species), the germination period was short (1 – 7 d); 28 species, *Poa schoenites*, *Achnatherum splendens*, *Agrostis hugoniana*, *A. trinii*, *Brachypodium sp.*, *Bromus magnus*, *B. sinensis*, *B. tectorum*, *Deschampsia caespitosa*, *Deyeuxia arundinacea*, *D. scabrescens*, *D. sp.*, *Festuca ovina*, *F. rubra*, *F. sinensis*, *Gramineae sp.*, *Helictotrichon leianthum*, *H. tibeticum*, *Koeleria cristata*, *Orinus kokonorica*, *Oryzopsis munroi*, *Poa botryoides*, *P. declinata*, *P. pratensis*, *Roegneria kokonorica*, *R. nutans*, *Stipa capillacea* and *Stipa penicillata* var. *hirsuta*, had the germination period of 8 – 14 d; and 10 species, *Achnatherum sibiricum*, *Brachypodium sylvaticum*, *Helictotrichon sp2.*, *Ptilagrostis dichotoma*, *P. junatovii*, *P. mongholica*, *P. roshevitsiana*, *Roegneria stricta*, *Stipa aliena* and *S. przewalskyi*, germinated over a longer period (15 – 21 d) for species such as *Poa sinattenuata*, *Achnatherum inebrians*, *Agrostis alba*, *Aneurolepidium dasystachys*, *Arundinella anomala*, *Brachypodium sp.*, *Bromus tectorum*, *Elymus dahuricus*, *E. tangutorum*, *Mellica scabrosa* and *Roegneria nutans* (11 species), germinated 50% within 1 – 7 d, while *Poa schoenites*, *Achnatherum splendens*, *Agrostis hugoniana*, *A. sp1.*, *A. stolonifera*, *Bromus magnus*, *B. sinensis*, *Deschampsia caespitosa*, *Deyeuxia arundinacea*, *D. scabrescens*, *D. sp.*, *Festuca ovina*, *F. rubra*, *F. sinensis*, *Gramineae sp.*, *Helictotrichon leianthum*, *H. tibeticum*, *Orinus kokonorica*, *Poa botryoides*, *P. declinata*, *P. poophagorum*, *P. pratensis*, *Ptilagrostis mongholica*, *P. roshevitsiana*, *Roegneria kokonorica*, *R. stricta* and *Stipa capillacea* (27 species) germinated 50% within 8 – 14 d; and the time to 50% germination of *Achnatherum sibiricum*, *Brachypodium sylvaticum*, *Ptilagrostis dichotoma*, *P. junatovii* and *Stipa przewalskyi* exceeded 14 d, but 11 species, *Agrostis sp2.*, *A. trinii*, *Aristida trisetata*, *Helictotrichon schellianum*, *H. sp1.*, *H. sp2.*, *Koeleria cristata*, *Oryzopsis munroi*, *Stipa aliena*, *S. purpurea* and *Stipa penicillata* var. *hirsuta*,

failed to germinate 50% after the experiment.

Conclusions These species showed four germination patterns : rapid (e. g. *Achnatherum inebrians* and *Agrostis alba*), slow (e. g. *Achnatherum sibiricum* and *Stipa przewalskyi*), intermediate (e. g. *Deschampsia caespitosa* and *Orinus kokonorica*)(percent germination > 50%) and low germination (e. g. *Oryzopsis munroi* and *Stipa purpurea*)(percent germination < 50%). The experiment illustrated that the gramineous species of the alpine meadow on the eastern Qinghai-Tibetan Plateau are heterogeneous in their germination characteristics. Nevertheless , knowledge of other factors (e. g. light , temperature and storage methods) influencing germination is needed before we can fully understand the relationships between germination characteristics and field distribution.

Key words Alpine meadow , Gramineous plants , Seed germination

生态学家面临的挑战之一就是解释植物为什么会对环境的适应表现出差异。比较研究能使生态学家辨识出植物适应进化的主要途径以及植物在特定生境中所表现出的生活史和生理特点(李雪华等 , 2004)。植物萌发行为作为植物生活史对策研究的重要方面而倍受关注(刘志民等 , 2003)。植物群落的形成、演替和维持特定的结构均与组分种群的种子萌发特性有关 , 甚至可以说在陆地植被的各种生态现象中都将包含种子和幼苗问题。属于这一种群过程的问题(保持、扩散和遗传变异)影响到较大单位的植被分布、动态和多样性(杜国祯 , 1994)。为解释种群的维持和动态变化机制(王宗灵等 , 1998)制订适宜的植被恢复对策 , 生态学家做了大量植物萌发比较研究(Sachiko & Izumi , 2000 ; 王学敏和易津 , 2003) , 这些研究对探索植物进化、解释植被发生、发展和持续过程很有助益(Grime , 1981 ; 王宗灵等 , 1997 , 黄振英等 , 2000)。因此 , 要研究植被的分布、植物种群动态 , 首先应研究植物种子的萌发行为。

禾本科植物分布广泛 , 是高寒草甸植被组成的主要组分种和优势种。研究种子萌发特性尽管对高寒草甸地区的生态恢复和植被保护具有重要价值 , 然而 , 对于这个复杂群落的常见野生禾草植物种子的萌发行为研究还很少。

本文通过实验分析了甘南高山草甸群落中 54 种禾本科植物种子的萌发格局 , 旨在从种子萌发的水平上了解这些植物在群落结构组建过程中的作用 , 为研究当地植被的分布和植物种群动态奠定基础。

1 材料和方法

1.1 研究生境

研究区域在甘肃省甘南藏族自治州境内 , 位于青藏高原东部地区(101° ~ 103° E , 34° ~ 35° 70' N) , 海拔 2 900 ~ 4 000 m , 年均降水量 450 ~ 780 mm , 降

雨主要分布 7 ~ 9 月份 , 年平均气温 1.8 °C , 一月均温 - 10.7 °C 以下 , 七月均温 11.7 °C , 生长季最高气温 23.6 ~ 28.9 °C ; 年平均霜期不少于 270 d。高寒草甸地势开阔、多风 , 气候寒冷 , 草地类型主要包括典型高寒草甸 (59.32%)、高寒灌丛草甸 (33.39%)、高寒林间草甸 (0.32%)、高寒盐生草甸 (0.15%)、高寒沼泽草甸 (5.61%) 和高寒山地草甸 (1.21%)。植被主要包括禾本科植物、莎草科植物以及多种双子叶植物。

1.2 供试材料与方法

实验用种子为 2003 年 8 ~ 10 月采自甘南合作、卓尼以及玛曲的高寒草甸 , 所采种子为随机取样并尽可能多的采集物种 , 为保证所采种子已经成熟 , 在其自然脱落时采集。采集后的种子在实验室风干并去除杂质(种子由种皮和胚两部分组成 , 不包括附属物质) , 然后装在信封中室温下储藏(温度约为 15 °C)。2004 年 3 月初开始使用 E5 型植物生长培养箱(加拿大产) 进行萌发试验。每个物种设 3 个重复 , 每个重复随机选取 50 粒种子。进行萌发实验时 , 将种子均匀放在 90 mm 玻璃制培养皿中 , 培养皿底部垫有湿润的双层滤纸。整个萌发过程中不考虑光的作用 , 温度为 5 ~ 25 °C 变温 , 白天高温 12 h , 晚上低温 12 h , 日夜温度接近高寒草甸 5 ~ 8 月 3 ~ 5 cm 处的最大和最小地温。种子放入培养箱后 , 每天统计萌发个数 , 并加少许蒸馏水 , 以保证种子有充足的水分供应。胚根长度等于种子长度时记为萌发 , 并将已经萌发的种子移出培养皿。记数持续进行 5 d 再无种子萌发时记为萌发结束。

将未萌发种子纵切 , 取其一半浸泡在 30 °C 的 0.1% TTC(2,3,5-氯化三苯基四氮唑) 溶液中 4 h , 粉红色的胚记为有活力。每天的发芽率记为占有活力种子的比率。

1.3 萌发特性指标及数据统计分析方法

我们对每个物种都进行了以下 5 个参数的计

算：

萌发率(Percent germination) ,即萌发结束后总的萌发百分数(%) ;萌发开始时间(Days to first germination) ,从播种到第一粒种子萌发所需的时间(d) ;萌发持续时间(Germination period) ,开始萌发到萌发结束所需时间(d) ;达 50% 萌发率的时间(Days to 50% germination) ,从播种到萌发 50% 所需时间(d) 。统计分析使用 SPSS 11.5 和 Excel 共同完成。

2 结 果

2.1 萌发率

发芽率 80% 以上的物种有 26 种 ,60% ~ 80% 的有 11 种 ,40% ~ 60% 的有 8 种 ,20% ~ 40% 的有 5 种 ,小于 20% 的有 4 种(表 1) 。将未萌发的种子进行活力测试 ,发现大部分种子都具有活力。

2.2 萌发开始时间

萌发开始时间为 3 ~ 5 d 的植物有 14 种 ,6 ~ 8 d 的有 29 种 ,9 ~ 10 d 的有 10 种 ,大于 10 d 的有 1 种(表 1) 。

2.3 萌发持续时间

萌发持续时间为 1 ~ 7 d 的植物有 16 种 ,8 ~ 14 d 的有 28 种 ,15 ~ 21 d 的有 10 种(表 1) 。

2.4 达 50% 萌发率的时间

达 50% 萌发率的时间为 1 ~ 7 d 的植物有 11 种 ,8 ~ 14 d 的植物有 27 种 ,大于 14 d 的植物有 5 种 ,萌发率一直没达到 50% 萌发率的植物有 11 种(表 1) 。

2.5 种子萌发格局

发芽率超过 80% 的 26 种植物的萌发格局为 :1) 5 d 内开始萌发的有 12 种 ,包括旱雀麦(*Bromus tectorum*) 胎生早熟禾(*Poa sinattenuata*) 臭草(*Mellica scabrosa*) 青海固沙草(*Orinus kokonorica*) 醉马草(*Achnatherum inebrians*) 野古草(*Arundinella anomala*) 垂穗鹅观草(*Roegneria nutans*) 垂穗披碱草(*Elymus dahuricus*) 细柄茅(*Ptilagrostis mongholica*) 麦宾草(*Elymus tangutorum*) 小康草(*Agrostis alba*) 和赖草(*Aneurolepidium dasystachys*) ,其中胎生早熟禾萌发持续时间(3 d) 达到 50% 萌发率的时间(3 d) 最短 ,而细柄茅萌发持续时间(16 d) 达到 50% 萌发率的时间(11 d) 最长 ,青海固沙草萌发持续时间(12 d) 达到 50% 萌发率的时间(8 d) 次长 ,其它的几个物种萌发持续时间均在 5 ~ 8 d 内 ,达到 50% 萌发率的时间在 4 ~ 7 d 时间里 ;2) 萌发开始时间为 6 ~ 8 d 的有 10 种 ,包括肃草(*Roegneria stricta*) 华灰早熟禾(*Poa*

botryoides) 波伐早熟禾(*P. poophagorum*) 发草(*Deschampsia caespitosa*) 野青茅一种(*Deyeuxia* sp.) 胡氏剪股颖(*Agrostis stolonifera*) 草地早熟禾(*P. pratensis*) 藎状早熟禾(*P. schoenites*) 小花细柄茅(*Ptilagrostis roshevitsiana*) 和中华羊茅(*Festuca sinensis*) ,其中萌发持续时间以波伐早熟禾(6 d) 和胡氏剪股颖(6 d) 为最短 ,以小花细柄茅(18 d) 和肃草(15 d) 为最长 ,其它 6 个物种萌发均持续 8 ~ 12 d ,这些物种达到 50% 萌发率的时间都在 8 ~ 10 d 内 ;3) 萌发开始时间为 9 ~ 10 d 的有 4 种 ,包括双叉细柄茅(*Ptilagrostis dichotoma*) 光花异燕麦(*Helictotrichon leianthum*) 剪股颖一种(*Agrostis* sp1) 和糙野青茅(*Deyeuxia scabrescens*) ,除剪股颖一种的萌发持续时间(6 d) 最短外 ,其它 3 种萌发持续时间都超过 10 d ,这些物种达到 50% 萌发率的时间都超过了 10 d (表 1) 。

发芽率为 60% ~ 80% 的 11 种植物的萌发格局为 :1) 萌发持续时间在 8 ~ 9 d 的物种有藏异燕麦(*Helictotrichon tibeticum*) 禾本科一种、野青茅(*Deyeuxia arundinacea*) 和大雀麦(*Bromus magnus*) ,它们的萌发开始时间均为 7 d ;2) 其它的 7 个物种 ,华雀麦(*Bromus sinensis*) 芨芨草(*Achnatherum splendens*) 丝颖针茅(*Stipa capillacea*) 窄穗细柄茅(*Ptilagrostis junatovii*) 甘青针茅(*Stipa przewalskyi*) 羽茅(*Achnatherum sibiricum*) 和细轴短柄草(*Brachypodium sylvaticum*) ,它们的萌发持续时间在 12 ~ 19 d 之间 ,萌发开始时间 5 ~ 10 d 不等。这些物种达到 50% 萌发率的时间都在 9 d 以上(表 1) 。

发芽率在 40% ~ 60% 的 8 种植物的萌发格局为 :短柄草一种(*Brachypodium* sp) 的萌发开始时间为 5 d ,萌发持续时间为 9 d ,达到 50% 萌发率的时间为 7 d ;垂枝早熟禾(*Poa declinata*) 紫羊茅(*Festuca rubra*) 青海鹅观草(*Roegneria kokonorica*) 羊茅(*Festuca ovina*) 萌发开始时间为 6 d ,萌发持续时间为 8 d ,达到 50% 萌发率的时间分别为 11、8、10、14 d ;藏异燕麦一种(*Helictotrichon* sp2) 异针茅(*Stipa aliena*) 穗序剪股颖(*Agrostis hugoniana*) 的萌发开始时间分别为 7、8、9 d ,萌发持续时间分别为 17、20、11 d ,穗序剪股颖达到 50% 萌发率的时间分别为 12、9 d ,藏异燕麦一种和异针茅一直未能达到 50% 的萌发率(表 1) 。

发芽率在 40% 以下的 9 种植物为紫花针茅(*Stipa purpurea*) 草(*Koeleria cristata*) 落芒草(*Oryzopsis munroi*) 剪股颖一种(*Agrostis* sp2) 疏花针茅

表 1 萌发实验包括的植物种
Table 1 Species included in the germination experiment

种名 Species	生活型 Life form	萌发率(%)± SE Percent germination (%)± SE	达 50% 萌发率的时间 Days to 50% germination (d)	萌发持续时间 Germination period (d)	萌发开始时间 Days to first germination (d)
1. 醉马草 <i>Achnatherum inebrians</i>	P	93.00 ± 1.15	4	6	4
2. 羽茅 <i>A. sibiricum</i>	P	67.33 ± 2.85	15	17	8
3. 芨芨草 <i>A. splendens</i>	P	68.67 ± 2.60	9	14	5
4. 小康草 <i>Agrostis alba</i>	P	92.00 ± 2.85	7	7	5
5. 剪股颖一种 <i>A. sp1.</i>	P	91.52 ± 1.33	10	6	9
6. 剪股颖一种 <i>A. sp2.</i>	P	6.67 ± 2.40	—	5	8
7. 穗序剪股颖 <i>A. hugoniana</i>	P	52.00 ± 2.89	9	11	9
8. 胡氏剪股颖 <i>A. stolonifera</i>	P	86.67 ± 2.95	10	6	7
9. 芒剪股颖 <i>A. trinii</i>	P	17.33 ± 1.86	—	8	10
10. 赖草 <i>Aneurolepidium dasystachys</i>	P	94.67 ± 1.20	7	7	5
11. 三刺草 <i>Aristida triseta</i>	P	23.33 ± 1.15	—	7	10
12. 野古草 <i>Arundinella anomala</i>	P	97.33 ± 0.33	5	5	4
13. 短柄草一种 <i>Brachypodium sp.</i>	P	55.33 ± 2.96	7	9	5
14. 细轴短柄草 <i>B. sylvaticum</i>	P	65.33 ± 1.27	17	19	8
15. 大雀麦 <i>Bromus magnus</i>	P	75.78 ± 0.61	12	9	7
16. 华雀麦 <i>B. sinensis</i>	P	64.00 ± 1.53	11	12	6
17. 旱雀麦 <i>B. tectorum</i>	A	91.00 ± 1.22	4	8	3
18. 发草 <i>Deschampsia caespitosa</i>	P	80.22 ± 1.20	9	10	7
19. 野青茅 <i>Deyeuxia arundinacea</i>	P	72.44 ± 2.62	14	8	7
20. 糙野青茅 <i>D. scabrescens</i>	P	86.00 ± 1.33	12	12	10
21. 野青茅一种 <i>D. sp.</i>	P	83.33 ± 1.53	9	8	7
22. 垂穗披碱草 <i>Elymus dahuricus</i>	P	82.00 ± 0.33	7	7	5
23. 麦宾草 <i>E. tangutorum</i>	P	90.00 ± 2.89	6	6	5
24. 羊茅 <i>Festuca ovina</i>	P	58.67 ± 2.52	14	8	6
25. 紫羊茅 <i>F. rubra</i>	P	51.33 ± 2.96	8	8	6
26. 中华羊茅 <i>F. sinensis</i>	P	90.67 ± 0.33	10	11	8
27. 禾本科一种 <i>Gramineae sp.</i>	—	64.00 ± 2.65	12	8	7
28. 光花异燕麦 <i>H. leianthum</i>	P	84.67 ± 0.33	11	10	9
29. 异燕麦 <i>H. schellianum</i>	P	30.00 ± 6.03	—	7	9
30. 藏异燕麦一种 <i>Helictotrichon sp1</i>	P	22.00 ± 1.86	—	6	9
31. 藏异燕麦一种 <i>H. sp2</i>	P	42.00 ± 0.88	—	17	7
32. 藏异燕麦 <i>H. tibeticum</i>	P	60.67 ± 1.33	11	8	7
33. 草 <i>Koeleria cristata</i>	P	33.33 ± 2.31	—	13	7
34. 臭草 <i>Mellica scabrosa</i>	P	97.09 ± 0.69	4	6	3
35. 青海固沙草 <i>Orinus kokonorica</i>	P	83.33 ± 1.45	8	12	4
36. 落芒草 <i>Oryzopsis munroi</i>	P	36.67 ± 3.93	—	9	7
37. 华灰早熟禾 <i>Poa botryoides</i>	P	85.33 ± 0.81	10	12	6
38. 垂枝早熟禾 <i>P. declinata</i>	P	54.00 ± 2.42	11	8	6
39. 波伐早熟禾 <i>P. poophagorum</i>	P	97.33 ± 0.33	8	6	6
40. 草地早熟禾 <i>P. pratensis</i>	P	88.67 ± 1.05	9	9	7
41. 蒺苣早熟禾 <i>P. schoenites</i>	P	92.00 ± 1.53	8	10	7
42. 胎生早熟禾 <i>P. sinattenuata</i>	P	95.33 ± 0.33	3	3	3
43. 双叉细柄茅 <i>Phragrostis dichotoma</i>	P	83.33 ± 1.59	15	16	9
44. 窄穗细柄茅 <i>P. junatovii</i>	P	65.33 ± 4.33	16	16	7
45. 细柄茅 <i>P. mongholica</i>	P	89.33 ± 1.76	11	16	5
46. 小花细柄茅 <i>P. roshevitsiana</i>	P	98.00 ± 0.00	11	18	8
47. 青海鹅观草 <i>Roegneria kokonorica</i>	P	54.67 ± 1.53	10	8	6
48. 垂穗鹅观草 <i>R. nutans</i>	P	83.17 ± 1.42	7	8	5
49. 肃草 <i>R. stricta</i>	P	92.22 ± 0.77	8	15	6
50. 异针茅 <i>Stipa aliena</i>	P	41.00 ± 6.00	—	20	8
51. 丝颖针茅 <i>S. capillacea</i>	P	68.00 ± 4.06	10	14	7
52. 甘青针茅 <i>S. przewalskyi</i>	P	64.67 ± 0.67	17	16	10
53. 紫花针茅 <i>S. purpurea</i>	P	0.67 ± 0.33	—	1	19
54. 蔬花针茅 <i>S. penicillata</i> var. <i>hirsuta</i>	P	15.33 ± 1.15	—	9	8

A : 一年生植物 Annuales P : 多年生植物 Perennial — : 未知生活型或者未达到 50% 萌发率 Species unknown life form or unreached 50% germination

(*Stipa penicillata* var. *hirsuta*) 藏异燕麦一种(*Helictotrichon* sp1) 异燕麦(*Helictotrichon schellianum*) 芒剪股颖(*Agrostis trinii*)和三刺草(*Aristida trisetia*),其中紫花针茅萌发开始时间(19 d)最长,萌发持续时间(1 d)最短,萌发率(0.67%)最低,萌发持续时间(13 d)最长;其余各个物种萌发开始时间 7~10 d 不等,萌发持续时间 5~9 d 不等(表 1)。

2.6 萌发类型

我们对实验结果进行了主成分分析,这一方法可以说明各萌发特征之间的相关性(Olff,1994)。前两个主成分轴可以分别解释这批数据变异的 57.99%和 25.13%(表 2),这两个主成分可以解释整体变异的 83.12%,因此可以很好地说明这些物种萌发特性之间的相关性。第一个主成分轴主要解

释萌发率、达到 50%萌发率所需的时间和萌发开始时间的变异,其中萌发率与第一个主成分轴负相关,达到 50%萌发率所需时间和萌发开始时间与第一个主成分轴正相关;第二个主成分轴主要解释萌发持续时间的变异,萌发持续时间与第二个主成分轴正相关(图 1)。

各个物种在两个分类主成分轴上的得分见图 2。左上角的物种萌发率高,萌发开始早,达到 50%萌发率的时间早,萌发持续时间长;左下角的物种萌发率高,萌发开始早,达到 50%萌发率的时间早,萌发持续时间短;右下角的物种萌发率低,萌发开始晚,达到 50%萌发率的时间晚,萌发持续时间短;右上角的物种比较少,萌发开始晚,达到 50%萌发率的时间晚,萌发持续时间长。

表 2 主成分分析的总方差解释
Table 2 Total Variance Explained

成分 Component	初始特征值 Initial eigenvalues			提取载荷平方和 Extraction sums of squared loadings		
	总计 Total	方差百分比(%) Variance percentage	累计百分比(%) Cumulative percentage	总计 Total	方差百分比(%) Variance percentage	累计百分比(%) Cumulative percentage
1	2.320	57.992	57.992	2.320	57.992	57.992
2	1.005	25.131	83.123	1.005	25.131	83.123
3	0.540	13.499	96.622			
4	0.135	3.378	100.000			

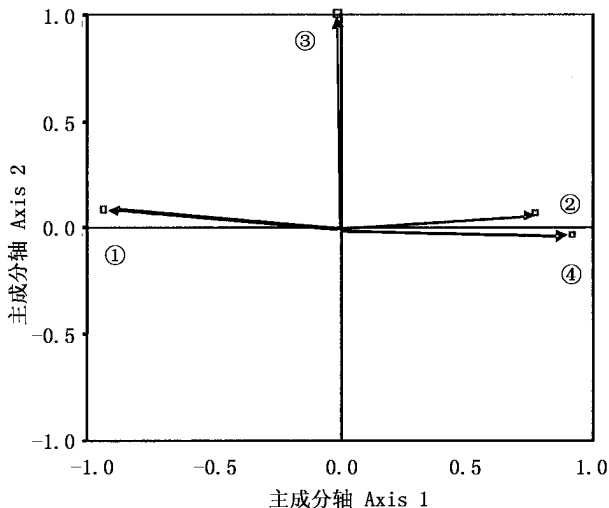


图 1 萌发特性主成分分析结果
Fig.1 Results of a principal component analysis of germination characteristics
箭头表示各个萌发特性在两个主成分轴上的方向,长度指主成分轴能解释各个萌发特性的比例 Where the arrows point to the scores on the first two axis of the variable ①萌发率 Percent germination ②萌发开始时间 Days to first germination ③萌发持续时间 Germination period ④达 50%萌发率的时间 Days to 50% germination

根据主成分分析结果的物种因子得分,对其进行聚类分析,可以将这 54 种禾本科植物分为以下几种类型(图 3):

- 1)爆发型 萌发率高,萌发开始早,达到 50%萌发率时间短,萌发持续时间短(1 醉马草、4 小康草、10 赖草、12 野古草、17 旱雀麦、22 垂穗披碱草、23 麦宾草、34 臭草、39 波伐早熟禾、42 胎生早熟禾和 48 垂穗鹅观草)。
- 2)过渡型 萌发开始较晚,达到 50%萌发率时间较长,萌发持续时间长,萌发率高(18 发草、35 青海固沙草、28 光花异燕麦、37 华灰早熟禾、40 草地早熟禾、26 中华羊茅、16 华雀麦、41 藓状早熟禾、7 穗序剪股颖)或较高(5 剪股颖一种、8 胡氏剪股颖、13 短柄草、15 大雀麦、19 野青茅、21 野青茅一种、24 羊茅、25 紫羊茅、27 禾本科一种、32 藏异燕麦、38 垂枝早熟禾和 47 青海鹅观草)。
- 3)缓萌型 萌发率适中,萌发持续时间长,达到 50%萌发率时间长,萌发开始晚(2 羽茅、3 芨芨草、14 细轴短柄草、20 糙野青茅、43 双叉细柄茅、44 窄

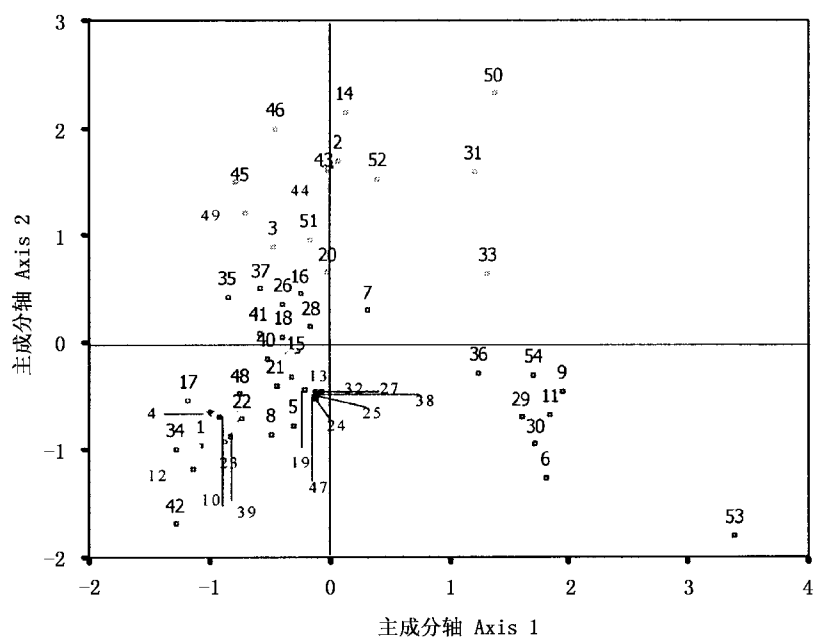


图2 图1主成分分析结果的物种因子得分散点图
Fig.2 Axis scores for the principal components of Fig. 1 for 54 species
图中编号对应物种见表1 The number of plant species see Table 1

穗细柄茅、45 细柄茅、46 小花细柄茅、49 肃草、51 丝颖针茅和 52 甘青针茅)。

4)低萌型 萌发开始时间长 ,60 d 后的萌发率低于 50% ,萌发持续时间或长(31 藏异燕麦一种、33 草和 50 异针茅)或短(6 剪股颖一种、9 芒剪股颖、11 三刺草、29 异燕麦、30 藏异燕麦一种、36 落芒草、53 紫花针茅和 54 疏花针茅)。

3 讨 论

对各萌发特性进行主成分分析及聚类分析 ,我们将这 54 种禾本科植物分为爆发型、过渡型、缓萌型和低萌型 4 类。在这几种萌发类型中 ,中间型占有很大的比例(表 1 ,图 2 ,图 3) ,爆发型、缓萌型以及低萌型较少。爆发型的一个主要特点是 ,萌发开始后的很短一段时间内 ,绝大多数种子已经萌发。本实验所用的物种属于爆发型的共有 11 种 ,这些物种遇到适宜的环境条件立即萌发 ,大部分物种在 3 ~ 8 d 内萌发完毕 ,萌发率大多达到 90% 以上 ,这可能因为他们的种群分摊风险的机制不在萌发方面。种子萌发是种子植物生活中实现种群更新和物种延续的关键环节之一 ,一旦环境适合它们的生长 ,那么它们的快速萌发就能迅速占领草地斑块 ,具有空间和时间上的优势。但是种子在单一环境因子(如土壤温度升高)的诱导下迅速萌发 ,是一种冒险行为 ,

高寒草甸环境多变 ,种子对单个环境因子的反映后迅速萌发 ,很有可能导致局域性灭绝 ,因此这些物种适合度并不高 ,不能在所有生境条件下广泛存在。但是这些禾本科物种大多为多年生植物 ,即使当年的幼苗补充失败 ,也不能影响它们在植物群落中的优势地位。如胎生早熟禾主要分布在海拔 3 700 m 以上的高寒草甸 ,是部分群落的建群种或优势种 ,垂穗鹅观草也是这一高寒草甸的主要植被组成种 ,醉马草也是广泛分布的杂草。

本实验所用过渡型的物种有 21 种 ,这些物种萌发速度相比爆发型物种相对较慢 ,但是比缓萌型快一些 ,大部分物种能在 6 ~ 12 d 内萌发完毕 ,物种萌发率或高或低 ,在一定程度上表现了萌发方面的风险分担。这些物种在高寒草甸群落中广泛分布 ,并在群落中占有优势。如早熟禾属、野青茅属和鹅观草属植物是这一高寒草甸的主要植被组成 ,是许多植物群落的建群种或者优势种。

实验所用缓萌型物种有 11 种 ,这些物种的萌发速度相对较慢 ,萌发持续时间长 ,都在 12 d 以上萌发完毕 ,物种萌发率或高或低 ,这可能是风险分担在萌发上的鲜明表现。有研究表明 ,一些慢速萌发的种子 ,必须在较长时间内保持适宜萌发条件的情况下才能顺利完成萌发。在自然环境较为严酷的高寒草甸地区 ,能够较长时间保持适宜萌发条件的机会

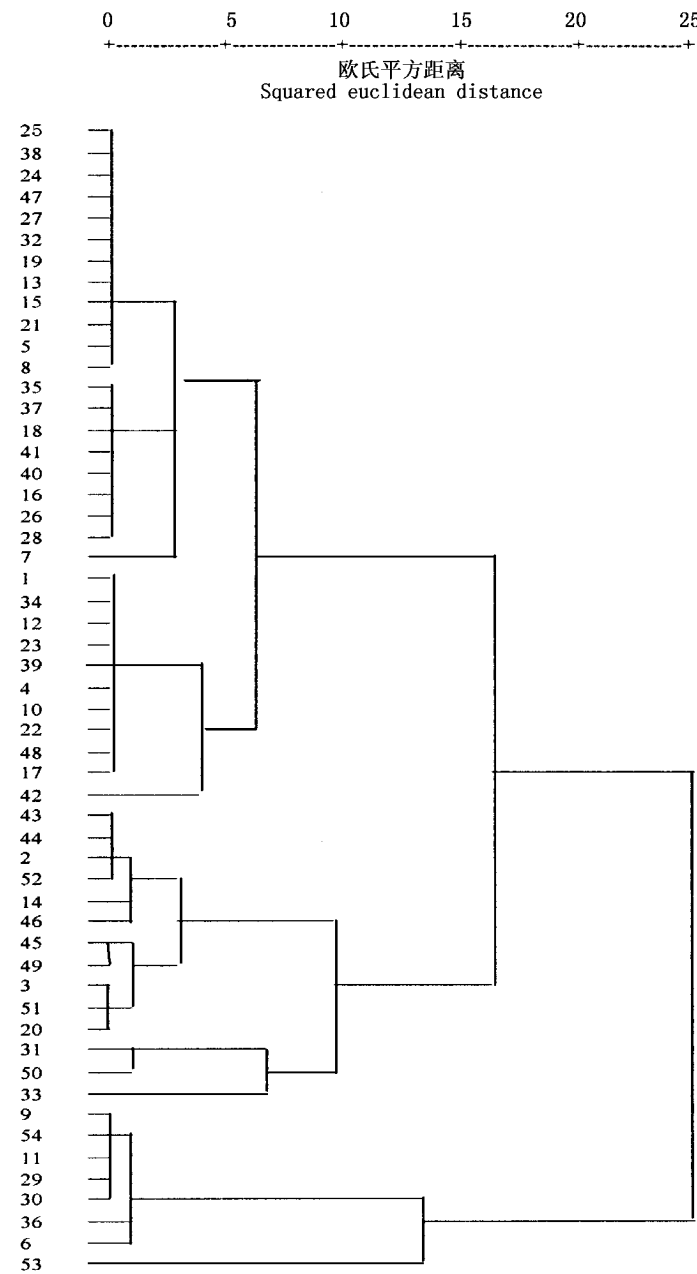


图 3 54 种高寒草甸禾本科植物的分层聚类树状图

Fig.3 Cluster diagram of 54 gramineous plants

本图是通过对各物种萌发特性(萌发百分率,萌发开始时间,萌发持续时间和达到 50% 萌发百分率的时间)进行欧氏平方距离计算得来的 Tree was computed from the nearest neighbor clustering using Squared Euclidean Distance between species based on four germination characteristics , percent germination , days to first germination , germination period and days to 50% germination 序号同表 1 The number of plant species see Table 1

很少。因此,这些植物种子在许多年中才会出现一次种子的大量萌发和年轻个体的补充,表现出“机会主义”萌发策略(黄振英等,2000;黄振英 & Gutterman, 2000),即种群更新是随机性的或周期性的。这些物种的萌发格局降低了同期萌发后因环境条件(如温度、降水等)的突然变化而全部死亡的危险,具有较高的适合度。这可能对这些物种的广泛分布起

了一定的作用。如针茅在高寒草甸各类生境(高山草甸、亚高山草甸、山地草甸及灌丛草甸等)中广泛分布,芨芨草和细轴短柄草也分布广泛。

实验所用低萌型的物种有 11 种,这些物种萌发开始较晚,萌发持续时间长短不一,表现出较强的休眠特性。在多变的环境中,植物群落的成功建成取决于种子在合适的条件下萌发,在不利的环境中休

眠。通过种子休眠来调节种子萌发时间,以度过不良环境或对付不可知的干扰因素,是植物生活史特性的重要策略。这些物种萌发相当缓慢,种群更新或者幼苗的补充很随机,一次补充的数量不会很多,而且种子的休眠对植物更新也有不利的一面,作为最易被取食阶段——种子形态的时间长,可能遭受高比例的取食,使其成为幼苗的几率变小。因此这些物种在草地上分布广泛,但是一般不会成为建群种。如落芒草、藏异燕麦等,都是草地的组分种,但不是优势种。种子具有一定程度的休眠可能对这些物种的广泛分布起了一定的作用。

本实验所用种子采后在室温下风干并储藏,没有做萌发前的任何消除内在休眠的处理,在这种情况下,萌发率高的物种内在休眠表现自然不强,但发芽率低的物种内在休眠表现就比较明显,至于什么样的休眠机制存在这些物种中,如何打破休眠将是下一步萌发特性的研究重点。此外,实验未考虑其它温度条件下及有光条件下这些物种的萌发反应,还有待于进一步研究。

参 考 文 献

Du GZ (杜国祯) (1994). Study of germination process of the common grasses in subalpine meadow under different temperatures. *Journal of Lanzhou University (Natural Sciences)* (兰州大学学报(自然科学版)), 30, 112 – 116. (in Chinese with English abstract)

Grime JP, Mason G, Curtis AV (1981). A comparative study of germination characteristics in a local flora. *Journal of Ecology*, 69, 1017 – 1059.

Huang ZY (黄振英), Gutterman Y (2000). Comparison of germination strategies of *Artemisia ordosica* with its two congeners from deserts of China and Israel. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 42, 71 – 80. (in Chinese with English abstract)

Huang ZY (黄振英), Gutterman Y, Hu ZH (胡正海) (2000). Seed dispersal and germination in desert plant. In: Li CS (李承森) ed. *Progress of Plant Science* (植物科学进展). Higher Education Press, Beijing, 169 – 178. (in Chinese)

Liu ZM (刘志民), Jiang DM (蒋德明), Gao HY (高红瑛) (2003). Relationships between plant reproductive strategies in the life history and disturbance. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 14, 418 – 422. (in Chinese with English abstract)

Liu ZM (刘志民), Li XH (李雪华), Li RP (李荣平) (2004). A comparative study of seed germination for 31 annual species of the Horqin steppe. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 24, 648 – 653. (in Chinese with English abstract)

Li XH (李雪华), Liu ZM (刘志民), Jiang DM (蒋德明) (2004). A comparative study on seed weight, shape and germination characteristics of 7 *Artemisia* species. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 23(5), 57 – 60. (in Chinese with English abstract)

Olf H (1994). Germination strategies during grassland succession. *Journal of Ecology*, 82, 69 – 77.

Sachiko A, Izumi W (2000). Seed dormancy/germination traits of seven *Persicaria* species and their implication in soil seed bank strategy. *Ecology Research*, 15, 33 – 46.

Wang XM (王学敏), Yi J (易津) (2003). The study on germinating conditions and physiological characteristics of *Ceratoides* seeds. *Acta Agrestia Sinica* (草地学报), 11, 95 – 102. (in Chinese with English abstract)

Wang ZL (王宗灵), Wang G (王刚), Liu XM (刘新民) (1997). Experiment on germination ecology of some desert plants. *Journal of Desert Research* (中国沙漠), 17 (Suppl. 3), 16 – 20. (in Chinese with English abstract)

Wang ZL (王宗灵), Xu YQ (徐雨清), Wang G (王刚) (1998). Germination strategies of annual sandy plants under limited precipitation. *Journal of Lanzhou University (Natural Sciences)* (兰州大学学报(自然科学版)), 34, 98 – 103. (in Chinese with English abstract)

责任编辑:曹坤芳 责任编辑:姜联合