



土埋深度影响物种水平的种子质量-种子出苗关系

王祖幸 何维明*

中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093; 中国科学院大学资源与环境学院, 北京 101408

摘要 种子出苗对种间关系和群落组成具有重要影响。种内研究表明种子质量与种子出苗之间存在正相关关系, 但这种关系很少在物种水平进行检验, 尤其是在不同土壤埋藏深度条件下。为此, 该文开展了一个因子实验(10种植物和5种土壤埋藏深度(0、1、2、4和8 cm))以检验是否在不同土层中“种子质量-种子出苗之间的正相关关系”始终存在。该文在不同土壤埋藏深度播种50粒种子(重复5次), 连续30天观测种子出苗, 并提出了一个耐土壤埋性指标。结果表明: (1) 10种植物的最适出苗深度为0–2 cm土层; 6种植物的最大出苗率发生在1 cm土壤埋藏深度。(2) 种子质量与耐土壤埋性之间存在显著的正相关关系, 种子质量越大耐土壤埋性越强, 适宜出苗的土层越深。(3) 当土层较深(4或8 cm)时, 种子出苗率和持续出苗时间随种子质量增加而增大, 种子出苗率与持续出苗时间之间存在正相关关系; 这些关系在较浅土层(0、1或2 cm)并不存在。这些结果有助于进一步理解种子大小与出苗之间的关系, 以及种子出苗过程中的策略。

关键词 土壤埋藏深度; 种子质量; 出苗率; 出苗速率; 耐土壤埋性

王祖幸, 何维明 (2019). 土埋深度影响物种水平的种子质量-种子出苗关系. 植物生态学报, 43, 899–908. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0154

Effects of soil-burial depths on the relationship between seed mass and seed emergence

WANG Zu-Xing and HE Wei-Ming*

State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; and College of Resources and Environment, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 101408, China

Abstract

Aims Seed emergence is a key stage of plant life history and thus of important impacts on interspecific relationships and community composition. Increasing evidence has shown that seed mass determines (or strongly affects) seed emergence within a species, but it has seldom been tested across species at different depths of soil burial. Accordingly, the purpose of this study was to examine the influence of soil burial depths on the relationship between seed mass and seed emergence.

Methods We performed a full-factorial experiment. Two factors included plant species (i.e. *Achillea millefolium*, *Achnatherum sibiricum*, *Chenopodium glaucum*, *Centaurea maculosa*, *Medicago falcata*, *Poa pratensis*, *P. secunda*, *Solidago canadensis*, *Stipa bungeana* and *Vulpia octoflora*) and soil burial depth (i.e. 0, 1, 2, 4 and 8 cm). Each combination was replicated five times, totaling 250 pots (10 species \times 5 burial depths \times 5 replicates). For each species, seed mass was determined prior to sowing at a given soil burial depth. We watered the pots and recorded seed emergence every day for 30 days. We determined the first date of seed emergence, and calculated the overall seed emergence, the tolerance to soil burial, and T_{50} (i.e. the number of days in the presence of 50% emergence). Seed mass and seed emergence were analyzed using an analysis of variance, and the relationships between two variables were tested using correlation analyses.

Important findings We found that: (1) The optimum soil burial depth for seed emergence varied among the species, and for most of tested species this optimum depth ranged from 0 to 2 cm (i.e. shallow soil); six species had the maximum seed emergence at 1 cm soil burial depth, and no species had the maximum seed emergence at 4 or 8 cm. (2) There was a positive correlation between seed mass and the tolerance to soil burial across the 10 tested species, specifically, the tolerance to soil burial and the optimum depths increased with seed mass. (3) At deeper soil burial depths (i.e. 4 or 8 cm), there were significantly positive correlations among seed mass, seed emergence, and T_{50} ; in contrast, such correlations did not occur at shallower burial depths (i.e. 0, 1 or 2 cm).

收稿日期Received: 2019-06-24 接受日期Accepted: 2019-09-05

基金项目: 国家重点研发计划(2017YFC1200102). Supported by the National Key R&D Program of China (2017YFC1200102).

* 通信作者Corresponding author (weiminghe@ibcas.ac.cn)

Key words soil burial depth; seed mass; seed emergence rate; emergence speed; tolerance to soil burial

Wang ZX, He WM (2019). Effects of soil-burial depths on the relationship between seed mass and seed emergence. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 899–908. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0154

种子出苗是植物生活史中极为重要的一个阶段(Harper & Benton, 1966; Harper, 2010; Ahmed *et al.*, 2015)。这个阶段对植物种群数量增长、种间竞争、群落组成、食物链等具有重要的调控作用(Stanton, 1984; Bani-Aameur & Sipple-Michmerhuizen, 2001; Ye *et al.*, 2016)。种子出苗代表着由对环境条件耐受性最强阶段(种子休眠)向最脆弱、最敏感阶段的高风险转变(Harper & Benton, 1966; Harper, 2010), 极易受到众多外界环境因素, 如温度、光照、土壤含水量、氧气含量和土壤埋藏深度等(Wu *et al.*, 2015; Amini *et al.*, 2016; Gao *et al.*, 2018; Ye *et al.*, 2019b)的影响。因此, 研究种子出苗过程及其驱动因素具有重要的生态学意义。

种子出苗受遗传和环境的共同影响(Baskin & Baskin, 1998; Li *et al.*, 2006)。种子大小是植物相对稳定的一个内在特征, 它与种子传播、萌发、出土和幼苗竞争等过程密切相关(武高林和杜国祯, 2008)。比如, 较大种子总体上比较小种子具有更高的出苗率(Winn, 1988), 幼苗具有更大的竞争力和更高的存活力(Simons & Johnston, 2000; Li *et al.*, 2006)。当然也有相反的报道(Dolan, 1984)。种子质量是衡量种子大小的重要指标, 种子质量与耐土壤埋藏能力之间存在正相关关系(Chen & Maun, 1999; Chen *et al.*, 2002)。较大质量种子往往储存更多的物质和能量, 因而可能从更深的土壤中顺利出苗(聂春雷和郑元润, 2005; Li *et al.*, 2006; Guo *et al.*, 2009; Müller *et al.*, 2018)。也有研究发现种子大小与出苗率之间没有直接的相关性(何玉惠等, 2008)。

种子萌发后能否顺利出土不仅与自身储存的物质和能量有关, 还取决于它在土壤中的位置(Baskin & Baskin, 1998)。换言之, 土壤埋藏深度是决定种子命运的关键性因素。一方面, 适当深度的土壤埋藏有助于为种子创造适宜的温度、水分等出苗条件(Baskin & Baskin, 1998; Li *et al.*, 2006; Guo *et al.*, 2009)。另一方面, 埋藏过深会对种子出苗产生阻碍或抑制(Baskin & Baskin, 1998; 李柱等, 2004; Li *et al.*, 2006; Guo *et al.*, 2009)。种子出苗率随埋藏深度的增加而逐渐减小(Amini *et al.*, 2017), 这与种子出苗前储存物质逐渐耗尽有关(Javaid & Tanveer, 2014;

Amini *et al.*, 2016)。最适宜种子出苗的埋藏深度往往位于较浅土层, 并随土壤埋藏深度的增加而降低(Amini *et al.*, 2017; Wang *et al.*, 2018)。

前人对于种子质量与出苗关系的研究多从同一物种角度出发, 种子质量大小的变异来源于种群内个体间的差异(Guillemain & Chauvel, 2011; Amini *et al.*, 2016), 较少研究将物种间种子质量的差异作为研究对象(Müller *et al.*, 2018)。换言之, 以前的研究主要集中在同种植物不同大小种子与其萌发/出苗关系的研究, 很少在物种水平检验种子质量-种子出苗的关系。天然植物群落由多种不同植物组成(Crawley, 1997)。事实上, 种间种子质量差异大于种内种子质量差异(Baskin & Baskin, 1998)。研究物种间种子质量差异对出苗过程的影响, 有助于在物种水平上理解源自种内种子性状间关系的一般性格局。更重要的是, 较少研究将种子质量与出苗之间的关系在不同土层深度的框架下考虑。综上所述, 我们的研究目标是在物种水平检验“种子质量-种子出苗关系”随土壤埋藏深度变化的一般性格局。为此, 本研究选择草原中的10种优势或常见植物为对象, 将它们的种子(存在质量梯度)分别置于0、1、2、4和8 cm的土壤埋藏深度, 连续30天观察种子出苗, 以期回答如下两个科学问题: (1)土壤埋藏深度是否改变物种水平“种子质量-种子出苗关系”? (2)种子出苗率与出苗速率之间是否存在权衡关系?

1 材料和方法

1.1 实验物种

本实验选择草原中的10种优势或常见植物作为研究对象(表1)。选择典型的植物群落, 在秋天收集群落中优势/常见物种(表1)的种子。每个物种的种子均来自不少于30株大小相近的个体。将收集的种子风干并小心分拣以去除小枝、叶或花序; 然后将所有种子存放在冰箱中低温保存6个月。预备实验表明: 低温保存6个月后种子具有很高的萌发率。实验于翌年3月正式进行。

实验开始之前, 从每个物种中挑选50粒饱满种子称质量, 重复5次, 取平均值作为每个物种的单粒种子质量。饱满种子的活力很高, 10种植物中任何一

表1 本实验选择的10种不同植物
Table 1 A list of the ten plant species selected for this experiment

物种 Species	科 Family	生长型 Growth form	生活型 Life form
羽茅 <i>Achnatherum sibiricum</i>	禾本科 Gramineae	禾草 Grass	多年生 Perennial
长芒草 <i>Stipa bungeana</i>	禾本科 Gramineae	禾草 Grass	多年生 Perennial
<i>Vulpia octoflora</i>	禾本科 Gramineae	禾草 Grass	一年生 Annual
草地早熟禾 <i>Poa pratensis</i>	禾本科 Gramineae	禾草 Grass	一年生 Annual
<i>Poa secunda</i>	禾本科 Gramineae	禾草 Grass	多年生 Perennial
野苜蓿 <i>Medicago falcata</i>	豆科 Leguminosae	非禾草 Forb	多年生 Perennial
灰绿藜 <i>Chenopodium glaucum</i>	藜科 Chenopodiaceae	非禾草 Forb	一年生 Annual
千叶蓍 <i>Achillea millefolium</i>	菊科 Compositae	非禾草 Forb	多年生 Perennial
加拿大一枝黄花 <i>Solidago canadensis</i>	菊科 Compositae	非禾草 Forb	多年生 Perennial
<i>Centaurea maculosa</i>	菊科 Compositae	非禾草 Forb	二年生 Biennial

种植物的种子活力都高于80%。此外, 还开展了一个预备实验。当种子被放置在培养皿中的湿润滤纸上培养时, 所有植物的种子萌发率都高于60%。有几种植物种子在土壤中的萌发率明显低于在培养皿中的萌发率。

1.2 实验设计

本实验为两因素完全因子设计。两个因素包括: 物种(10个水平)和土埋深度(5个水平)。物种代表遗传因素而土埋深度代表环境因素。每种处理重复5次。因此, 本实验共需250个实验盆。实验盆为圆柱形, 底部直径12 cm, 顶部直径18 cm, 高17 cm。实验于中国科学院植物研究所温室内进行, 温室内的温度和相对湿度为20–25 °C和50%–60%, 白天光合有效辐射保持在1 200 μmol·m⁻²·s⁻¹以上。

将事先准备的250个实验盆分成5组, 每组50个。第1组盆内装入16 cm深的土壤, 第2组盆内装入15 cm深的土壤, 第3组盆内装入14 cm深的土壤, 第4组盆内装入12 cm深的土壤, 第5组盆内装入8 cm深的土壤。所用土壤来自研究所附近荒坡的表层自然土壤, 过筛去杂质后, 100 °C条件下烘48 h杀死土壤中可能存在的种子。在每个盆的土壤表面均匀撒播50粒种子, 然后在第2组、第3组、第4组和第5组盆内分别覆盖1、2、4和8 cm厚的土壤。即, 5组盆中的种子分别被0、1、2、4和8 cm厚的土壤覆盖, 以模拟自然条件下不同土埋深度的种子。

本实验从3月14日开始, 到4月13日结束。实验中定期浇适量的水以维持足够的土壤水分含量, 以幼苗露出土壤表面作为出苗的标志, 每天检查种子的出苗情况, 记录后将幼苗及时拔除。首次出苗时间指每盆中第1株幼苗出土时距离实验开始的天数;

出苗率为花盆中露出土层表面的幼苗株数占该花盆使用种子粒数的百分比, 每种植物的种子出苗率由每个土埋深度下5个重复的平均值来表示。 T_{50} 为花盆中占出苗总数50%的幼苗出土所对应的播种后天数, T_{50} 越小说明种子出苗速度越快, 反之越慢。另外, 为了量化土壤埋藏深度对种子出苗率的影响, 我们提出了一个新的反映种子忍耐土壤埋藏深度的指标——耐土埋性(tolerance to soil burial, *TSB*), 具体计算方法如下:

$$TSB = \sum C_i \times R_i$$

式中, C_i 是耐受系数, 在土壤深度1、2、4和8 cm时分别等于1、2、4、8。 R_i 是在*i* cm土壤深度种子的出苗数占有土壤深度总出苗数的比值。这一指数同时考虑了遗传(物种)和环境(土埋)两方面因素;*TSB*值越大, 表示种子耐土壤掩埋性越强。

1.3 统计分析

用一元方差分析检验种子质量在物种间的变化, 并采用Turkey检验法进行多重比较。用二元方差分析揭示物种和土埋深度对首次出苗时间和出苗率的影响。用相关分析量化种子质量与耐土埋性、种子质量与出苗率、种子质量与 T_{50} 、出苗率与 T_{50} 的关系。所有统计分析在SPSS 19.0中完成。

2 结果

2.1 种子质量

10种植物的单粒种子质量逐个增大, 长芒草(*Stipa bungeana*)种子质量分别为加拿大一枝黄花(*Solidago canadensis*)、千叶蓍(*Achillea millefolium*)、草地早熟禾(*Poa pratensis*)、*Vulpia octoflora*、*Poa secunda*、灰绿藜(*Chenopodium glaucum*)、*Centaurea*

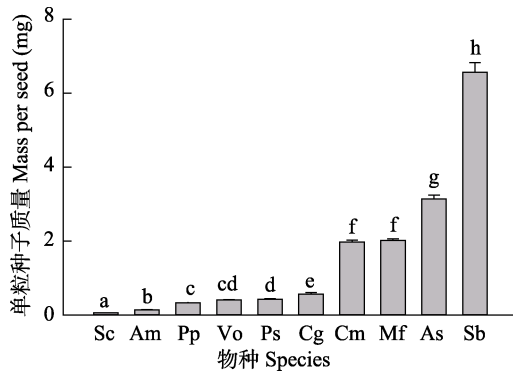


图1 10种植物的单粒种子质量(平均值±标准误差)。不同小写字母表示种子质量在种间差异显著($p < 0.05$)。Am, 千叶蓍; As, 羽茅; Cg, 灰绿藜; Cm, *Centaurea maculosa*; Mf, 野苜蓿; Pp, 草地早熟禾; Ps, *Poa secunda*; Sb, 长芒草; Sc, 加拿大一枝黄花; Vo, *Vulpia octoflora*。

Fig. 1 The mass per seed of the ten species used in the experiment (mean ± SE). Different lowercase letters indicate significant differences in mass per seed among species ($p < 0.05$). Am, *Achillea millefolium*; As, *Achnatherum sibiricum*; Cg, *Chenopodium glaucum*; Cm, *Centaurea maculosa*; Mf, *Medicago falcata*; Pp, *Poa pratensis*; Ps, *Poa secunda*; Sb, *Stipa bungeana*; Sc, *Solidago canadensis*; Vo, *Vulpia octoflora*.

maculosa、野苜蓿(*Medicago falcata*)和羽茅(*Achnatherum sibiricum*)种子质量的102、46、20、16、15、12、3、3和2倍(图1)。物种间种子质量存在显著差异($F = 1017, p < 0.001$)。具体而言, *Vulpia octoflora*与草地早熟禾、*Poa secunda*的种子质量间无显著差异($p > 0.05$); *Centaurea maculosa*与野苜蓿之间种子质量无显著差异($p > 0.05$); 其他任何两种植物的种子质量均存在显著差异($p < 0.05$)(图1)。因此, 10种植物的种子质量形成一个梯度。

2.2 种子出苗

2.2.1 首次出苗时间

种子质量($F = 40.49, p < 0.001$)、土埋深度($F = 48.26, p < 0.001$)以及两者交互作用($F = 4.95, p < 0.001$)显著影响种子首次出苗时间。总体上, 种子首次出苗时间随着土壤深度增加而延长(图2), 例如, 长芒草种子首次出苗时间随土壤深度的增加依次为: 6、7、8、9和10天; 草地早熟禾种子首次出苗时间随土壤深度的增加分别为7、9、10和21天(8 cm土埋时出苗率为0, 所以没有首次出苗时间)。种子质量的增大可使较深土埋种子的首次出苗时间提前。

2.2.2 最大出苗率

种子质量($F = 43.91, p < 0.001$)、土埋深度($F = 190.32, p < 0.001$)以及两者交互作用($F = 17.15, p < 0.001$)显著影响种子出苗率。不同植物的种子出苗率存在较大差异, 羽茅、灰绿藜和加拿大一枝黄花

种子最大出苗率相对较低, 分别为22%、8%和19%; 而千叶蓍、草地早熟禾、*Poa secunda*和*Vulpia octoflora*具有较高的最大出苗率, 分别为82%、77%、75%和89%; 长芒草、野苜蓿和*Centaurea maculosa*则介于两者之间, 分别为47%、51%和61%(图2)。

10种植物的种子出苗主要集中于0、1和2 cm的土埋深度; 种子最大出苗率出现在1 cm土埋深度的物种有6种(羽茅、灰绿藜、*Centaurea maculosa*、草地早熟禾、*Poa secunda*和长芒草); 在0 cm土埋深度有3种(千叶蓍、加拿大一枝黄花和*Vulpia octoflora*); 在2 cm土埋深度有1种(野苜蓿); 没有任何物种的最大出苗率出现在4和8 cm的土埋深度(图2)。

2.2.3 耐土埋性

图1和图2表明, 加拿大一枝黄花的种子(0.06 ± 0.002 mg)仅在0–1 cm土壤深度时出苗; 千叶蓍(0.14 ± 0.004 mg)在0–2 cm土壤深度时出苗; 草地早熟禾(0.33 ± 0.011 mg)、*Poa secunda* (0.43 ± 0.017 mg)、*Vulpia octoflora* (0.41 ± 0.009 mg)和羽茅(3.14 ± 0.102 mg)在0–4 cm土壤深度下出苗; 灰绿藜(0.57 ± 0.043 mg)、*Centaurea maculosa* (1.97 ± 0.054 mg)、野苜蓿(2.02 ± 0.044 mg)和长芒草(6.57 ± 0.260 mg)在0–8 cm土壤深度下出苗。

单粒种子质量与种子耐土埋性呈现显著的正相关关系($r = 0.797, p = 0.006$)(图3), 即种子出苗对土壤的耐受性随物种种子质量的增加而逐渐加强。换言之, 物种间种子质量的差异可以在一定程度上用来预测种子对土壤掩埋的耐受性大小。这一结果与图2中的结果一致, 质量较大种子能在较深土壤掩埋(4和8 cm)下出苗。

2.3 种子质量、出苗率和 T_{50} 间的相互关系

在0、1和2 cm土埋条件下, 单粒种子质量与出苗率之间无显著相关关系($p > 0.05$)(图4A、4C、4E); 在4和8 cm土埋条件下, 两者之间存在显著正相关关系($r = 0.863, p = 0.001$; $r = 0.882, p < 0.001$)(图4G、4I)。

种子质量与 T_{50} 的关系和种子质量与出苗率的关系非常相似, 在0、1和2 cm较浅土埋条件下, 单粒种子质量与 T_{50} 之间无显著相关性($p > 0.05$)(图4B、4D、4F); 在较深土埋条件(4和8 cm)下, 两者之间有显著正相关关系($r = 0.751, p = 0.012$; $r = 0.793, p = 0.006$)(图4H、4J)。这些结果表明, 当土壤埋藏较深时, 种子质量较大的物种比质量较小的物种具有更

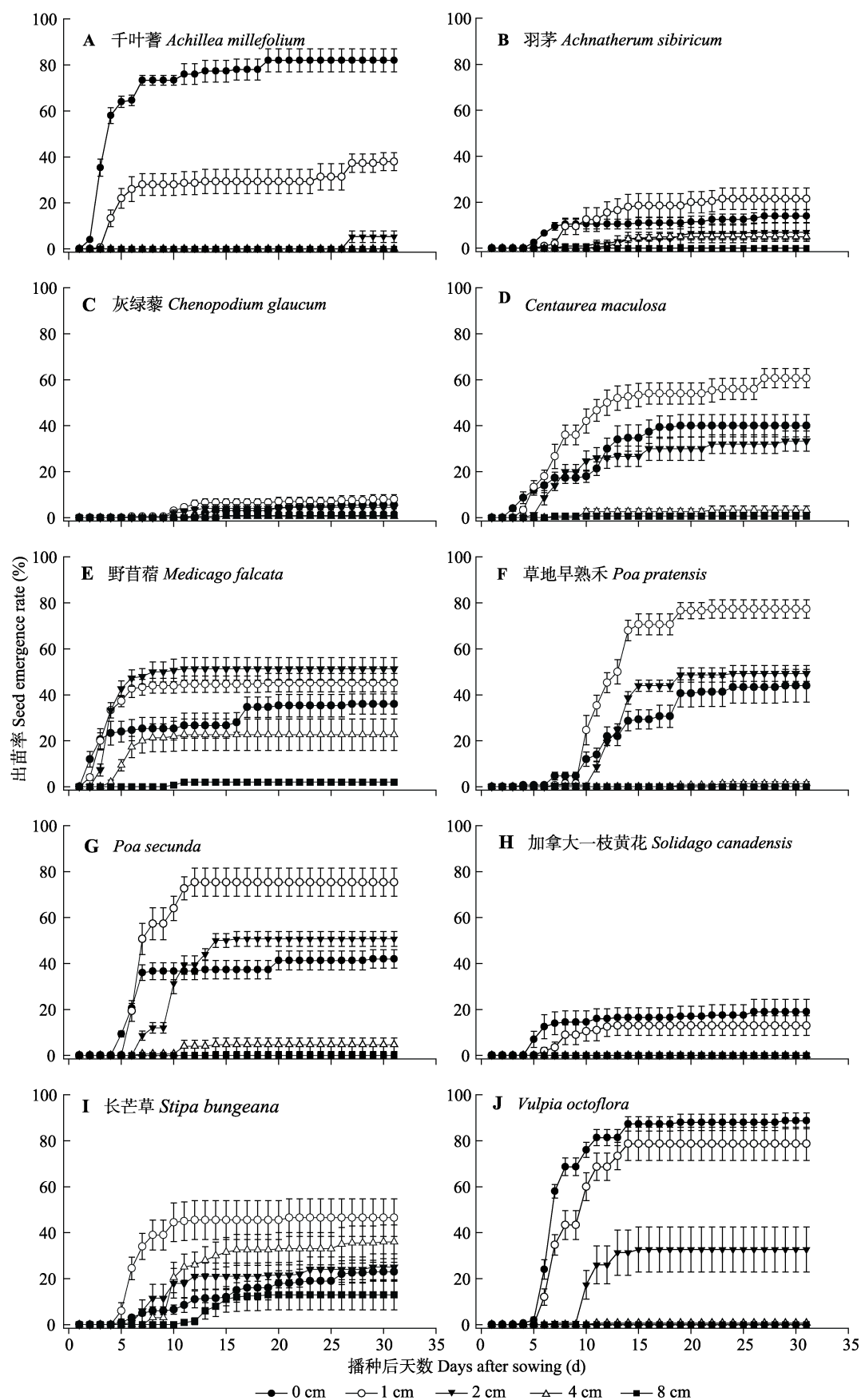


图2 10种植物的种子出苗率随5种不同土埋深度和时间的变化(平均值 \pm 标准误差)。

Fig. 2 Changes in the seed emergence of 10 different plant species with five different soil burial depths and time (mean \pm SE).

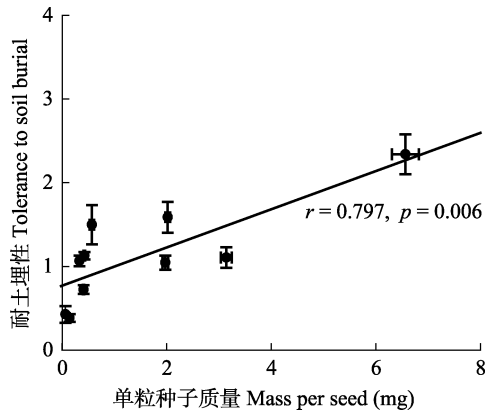


图3 种子质量与耐土埋性的关系。图中的10个点分别代表10种不同植物(平均值±标准误差)。 r 表示数据间的相关性, p 值表示概率。

Fig. 3 Relationship between seed mass and the tolerance to soil burial. Each point represents 10 species (mean \pm SE). r represents the correlation coefficient between two variables, and the p represents probability.

长的出苗时间。

当土壤埋藏较浅(0、1和2 cm)时, 种子出苗率与 T_{50} 之间无显著相关性($p > 0.05$)(图5A、5B、5C); 当土壤埋藏较深(4和8 cm)时, 种子出苗率与 T_{50} 之间存在显著正相关关系($r = 0.559$, $p = 0.093$; $r = 0.930$, $p < 0.001$)(图5D、5E)。

3 讨论

在自然条件下, 植物群落是由不同种类的植物组成的。虽然不同植物有不同特性, 但它们长期生长在相同环境中, 可能会形成趋同的适应对策(Crawley, 1997)。我们发现, 种子质量和土壤埋藏深度共同影响植物种子出苗, 不同植物种子出苗所需的适宜土层深度存在差异。更有趣的是, 土壤埋藏深度显著影响物种水平上种子质量、出苗率及 T_{50} 间的相互关系。这些结果丰富了人们在物种水平上对种子大小-种子出苗关系的认识, 同时为理解种子出苗多少与出苗快慢之间的权衡关系提供了实验证据。

3.1 土壤埋藏深度对“种子质量-种子出苗关系”的影响

我们的结果表明, 在物种水平, 种子质量依然是决定种子出苗的一个重要内在因素。这与以前大量的种内研究结果(Winn, 1988; Baskin & Baskin, 1998; Li *et al.*, 2006; Guo *et al.*, 2009; Müller *et al.*, 2018)一致。有利于不同物种种子出苗的适宜土壤埋藏深度各不相同, 较浅的土壤埋藏深度对于种子出苗更加有利(Wang *et al.*, 2018)。我们发现, 10种植物种子出苗的最适土壤条件都在较浅土层, 特别是在1 cm

的土层; 土壤表面撒种或是较深土层播种会在一定程度上降低种子的出苗率。这些结果与Harper和Benton (1966)的研究结果相一致。最适出苗的土壤埋藏深度与种子出苗所需的氧气、光照、温度和水分等条件有关(Kondo & Sato, 2007)。本实验中有3个物种在土壤表层播种时拥有最高的出苗率, 这与以前类似研究的结果(杨慧玲等, 2007; Guo *et al.*, 2009; Zhu *et al.*, 2014)不同。产生不同结果的可能原因与物种自身繁殖特性及栽培基质有关, 如千叶蓍和加拿大一枝黄花, 其种子质量较小且以风媒传播为主, 这种繁殖特性决定了它们在土壤表层时出苗率最大。再者, 较多前人的研究以沙子作为实验基质, 其浅层的保水性能差于土壤, 从而可能在一定程度上因无法提供连续而充足的水分供应而降低了种子的出苗率。最适宜种子出苗的土壤埋藏深度在物种间存在明显差异, 这说明土壤埋藏深度在调节种子出苗时机方面具有重要作用。这种意义已经被最新的研究所证实(Ye *et al.*, 2019a)。目前对这方面的机理研究依然不足, 这将是未来研究的一个重点。

然而, 许多研究表明植物种子质量与出苗率之间没有相关性(Chen & Maun, 1999; Chen *et al.*, 2002; Paz *et al.*, 2005)。这一结论是基于选择同种植物不同个体的种子作为质量梯度得出的, 而不是基于不同物种间种子质量与出苗率的关系, 也没有将两者的关系在不同土壤埋藏深度下进行对比分析(Peng, 2001; Müller *et al.*, 2018)。本实验通过探究10种不同植物种子质量与出苗率在5个不同土壤埋藏深度下的相关性, 发现在较深土壤埋藏条件下, 单粒种子质量同出苗率间存在正相关关系, 但这种相关关系在较浅土壤埋藏条件下不存在。这一发现表明, 土壤埋藏深度强烈影响物种水平的“种子质量-种子出苗关系”。在较深土壤埋藏条件下, 具有较大质量种子的物种其出苗率要高于种子质量较小的物种, 这可能与较大种子储存有更多的营养物质及种子自身存在生物量分配的权衡有关(Baskin & Baskin, 1998)。在较深埋藏条件下, 种子出苗过程中较大比例的能量储备将被耗尽, 它们对未来生长的初始投资较少, 而将更多的生物量分配给地下部分的生长(Seiwa *et al.*, 2002)。较小种子可能由于分配给地下茎生长的能量较少而不能支撑幼苗从较深土层中出苗(Wang *et al.*, 2018)。综上所述, 在较浅土层中种子的出苗可能是一个随机过程, 受种子大小等自身特征的影响相对

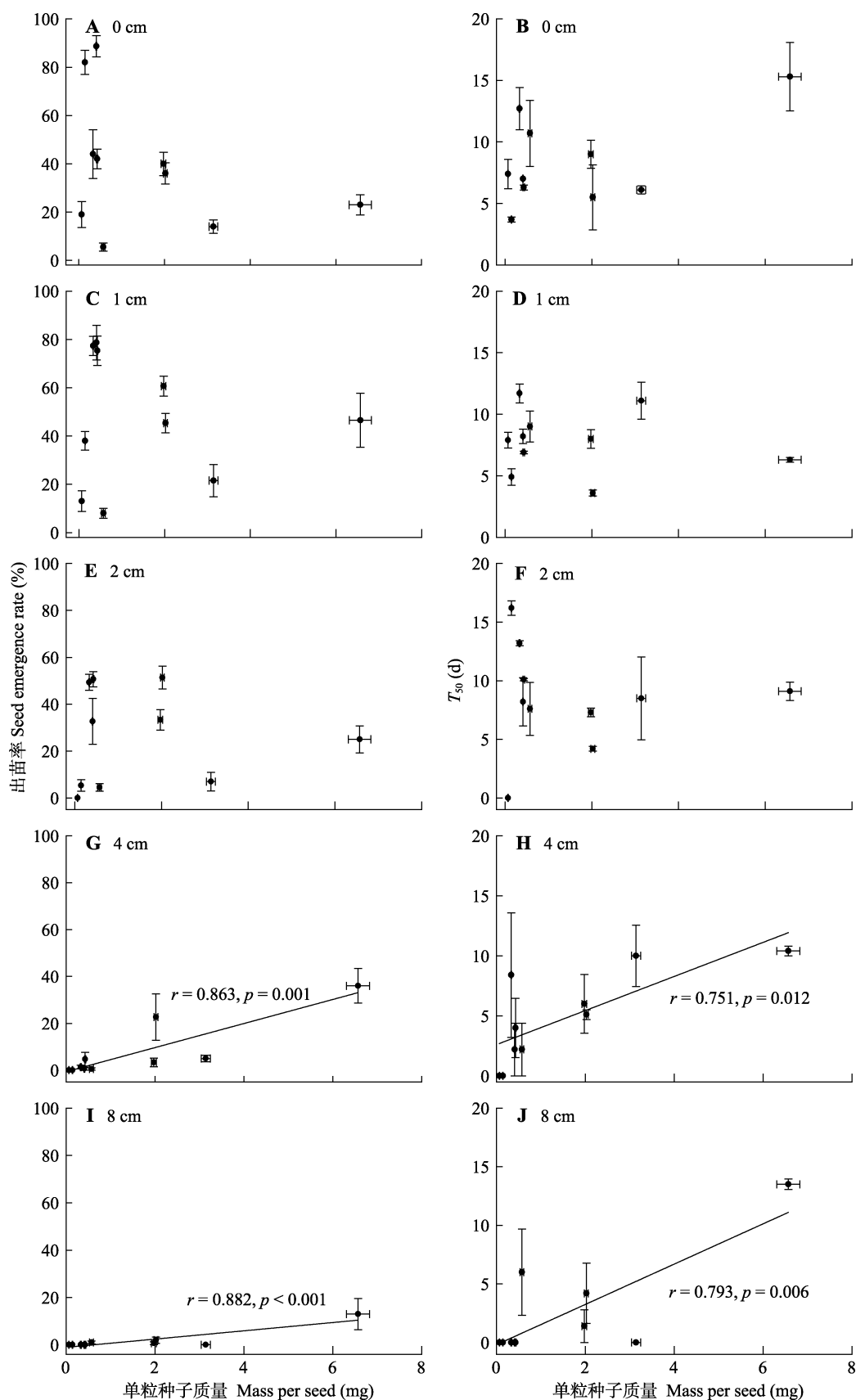


图4 不同土埋深度下种子质量与出苗率、 T_{50} 间的关系。每个小图中的10个点分别代表10种不同植物(平均值 \pm 标准误差)。
Fig. 4 Illustrations of seed mass vs. seed emergence and seed mass vs. T_{50} at five different soil burial depths. The ten data points per panel represent the different plant species (mean \pm SE).

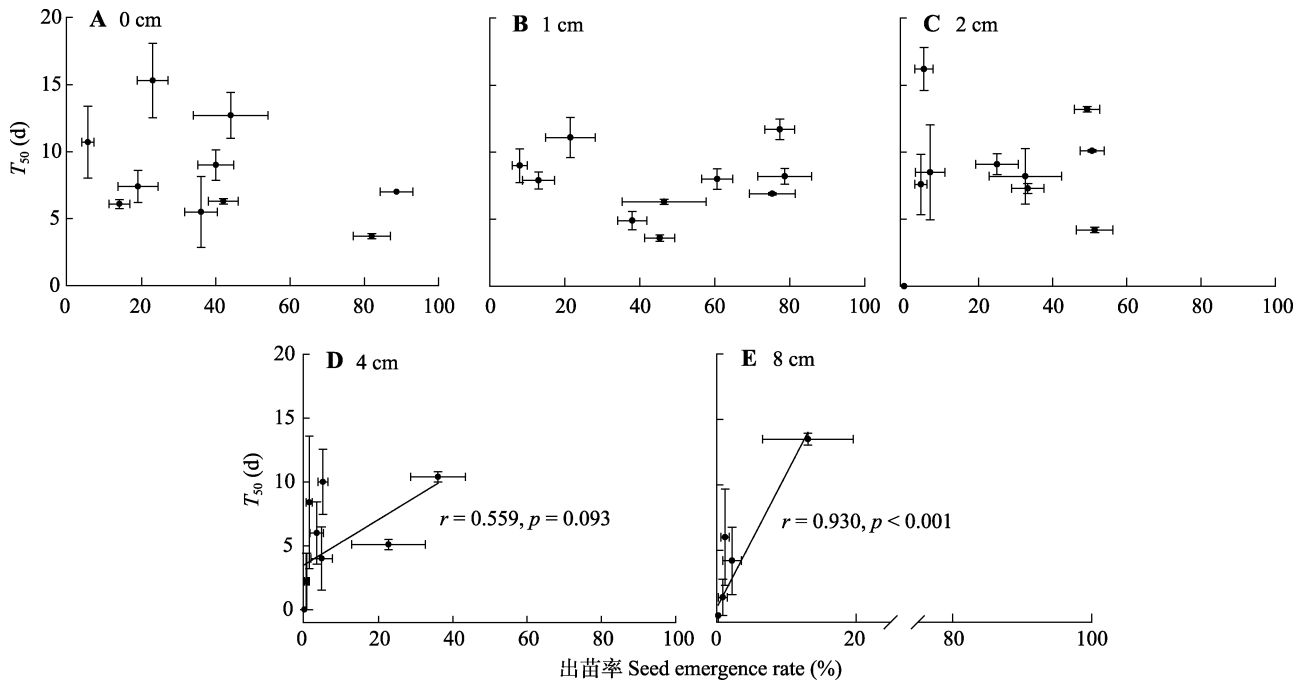


图5 不同土埋深度下种子出苗率与 T_{50} 之间的关系。每个小图中的10个点分别代表10种不同植物(平均值 \pm 标准误差)。

Fig. 5 Relationships between seed emergence and T_{50} at five different soil burial depths. Each point per panel represents one tested plant species (mean \pm SE).

较小；而在较深土层中种子出苗可能是一个定向过程，受自身遗传特征的影响相对较大，其出苗过程在一定程度上受种子大小的调控。

种子质量与耐土埋性之间存在较强的正相关关系，较大种子意味着储存有更多的能量，因而具有较大质量种子的物种更可能在较深的土壤埋藏条件下出苗(Baskin & Baskin, 1998; Gardarin *et al.*, 2010)。特别指出的是，以前研究的种子质量梯度来自于种内不同个体，而本实验中种子质量梯度来自于不同物种。通过分析每种植物种子在不同土埋深度下的出苗情况可以看出，土埋深度对于具有较小种子物种(加拿大一枝黄花、千叶蓍、草地早熟禾、*Vulpia octoflora*和*Poa secunda*)出苗的负面效应大于较大种子物种(灰绿藜、*Centaurea maculosa*、野苜蓿、羽茅和长芒草)。这说明种子质量越大，越能突破深层土壤的阻碍而出苗。这与Chen和Maun (1999)、Ren等(2002)的研究结果相似。因此，种子质量与耐土埋性之间的正相关格局适用于同种和不同种植物。不同植物具有不同的生活习性和繁殖策略(Harper, 2010)。例如，加拿大一枝黄花的种子远远小于很多植物的种子，而且出苗率也很低，这可能与加拿大一枝黄花是入侵性植物有关，其种子质量较小有利于在空气中传播，所以加拿大一枝黄花通过降低单粒种子的质量来产生更多的种子，以此

增加其成功入侵的几率(Noble, 1989; Moles & Westoby, 2006)。我们的结果和前人的结果共同表明，无论是种间还是种内，种子质量大小都能有效指示其忍耐土壤埋藏的能力。

3.2 种子出苗率与出苗速率之间的权衡关系

权衡关系是生态对策理论的基本内容(Harper, 2010)。比如，种子大小与种子数量之间存在权衡关系(Baskin & Baskin, 1998)，个体大小与个体数量之间存在权衡关系(Harper, 2010)。在种子生态学领域，对“出苗率与出苗速率之间关系”的研究较少，尤其是在物种水平。因此，探讨跨物种的“种子出苗率与出苗速率间的关系”对理解植物群落构建和属性具有重要意义(Crawley, 1997)。我们发现，对于10种植物中的绝大多数物种而言，它们的首次出苗时间均随着土埋深度的增加而延长，这种现象与Chen和Maun (1999)、刘桂霞等(2007)的研究结果完全吻合。产生这种格局的可能原因是随播种深度的增加，土壤对种子的机械阻挡作用和不适宜的水分、氧气含量、温度和光照等对种子的出苗过程造成了不利影响，从而导致出苗过程较慢。例如，胜红蓼(*Ageratum conyzoides*)的种子为光敏感型，埋藏过深会导致光照强度和光质发生变化，从而影响胜红蓼种子的出土过程(钟军弟等, 2017)。

在本实验中，我们采用 T_{50} 来反映种子出苗速

度。我们发现, 在较深土埋处理中, 种子质量与 T_{50} 、出苗率与 T_{50} 间均存在正相关关系; 在较浅土层中这些正相关性均不存在。这些结果表明, 在较深土埋条件下, 种子质量较大的物种比质量较小的物种具有更长的出苗时间, 出苗过程相对比较缓慢。出苗较为缓慢在一定程度上与种子的耐土埋性有关, 种子质量越大其耐土埋性较高, 越能在较深土埋条件下出苗, 但较深的土壤厚度使得萌发的幼苗穿透土壤到达表层的时间相对较长。基于这些结果, 我们认为 T_{50} 的增大在一定程度上取决于幼苗出土前所需要经历的时间, 也就是较长的种子首次出苗时间。种子中储备的物质和能量可通过缓慢的释放过程为地下幼苗的生长提供持续的营养供给(Baskin & Baskin, 1998)。在此, 我们初步推测, 在较深土壤埋藏条件下, 较大种子的物种可能通过生物量分配权衡和缓慢而持续地出苗最终实现较高的出苗率。遗憾的是, 我们并不知道产生这种格局的确切原因。

鉴于权衡关系在生态学理论和实践中的重要性, “出苗率与出苗速率间的关系”值得进一步深入研究。为此, 未来的研究可重点考虑以下几个方面。第一、同时研究种内和种间的这种关系。第二、基于物种库开展多物种(比如几十种甚至上百种植物)这种关系的研究。第三、同时考虑多种群落类型。第四、在全球变化背景下开展这方面的研究。

4 结论

本研究在物种水平上探究了种子质量-种子出苗关系随土壤埋藏深度变化的格局。基于我们的实验数据, 可以得到以下初步结论。(1)对种子质量较大的植物而言, 其种子能在较深土层出苗。(2)在较深土埋条件下, 物种间种子质量与出苗率存在显著正相关关系, 出苗速率随物种间种子质量的增大而减慢。(3)出苗率和出苗速率之间存在一定的负相关关系, 即较深土埋下出苗率较高的种子其出苗速度较慢。物种间种子出苗快慢的权衡策略可能是群落中植物种子适应不同埋藏深度的一种有效方式。

致谢 中国林业科学研究院孙振凯博士提供了极其重要的帮助, 在此鸣谢。

参考文献

Ahmed S, Opeña JL, Chauhan BS (2015). Seed germination ecology of doveweed (*Murdannia nudiflora*) and its

implication for management in dry-seeded rice. *Weed Science*, 63, 491–501.

Amini R, Gholami F, Ghanepour S (2017). Effects of environmental factors and burial depth on seed germination and emergence of two populations of *Caucalis platycarpus*. *Weed Research*, 57, 247–256.

Amini R, Mobli A, Ghanepour S (2016). Effect of environmental factors on seed germination and emergence of *Lepidium vesicarium*. *Plant Species Biology*, 31, 178–187.

Bani-Aameur F, Sippl-Michmerhuizen J (2001). Germination and seedling survival of argan (*Argania spinosa*) under experimental saline conditions. *Journal of Arid Environments*, 49, 533–540.

Baskin CC, Baskin JM (1998). *Seeds. Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. Academic Press, San Diego, USA. 212–534.

Chen H, Maun MA (1999). Effects of sand burial depth on seed germination and seedling emergence of *Cirsium pitcheri*. *Plant Ecology*, 140, 53–60.

Chen ZH, Peng JF, Zhang DM, Zhao JG (2002). Seed germination and storage of woody species in the lower subtropical forest. *Acta Botanica Sinica*, 44, 1469–1476.

Crawley MJ (1997). *Plant Ecology*. 2nd edn. Blackwell Science, Oxford, UK.

Dolan RW (1984). The effect of seed size and maternal source on individual size in a population of *Ludwigia leptocarpa* (Onagraceae). *American Journal of Botany*, 71, 1302–1307.

Gao RR, Zhao RH, Huang ZY, Yang XJ, Wei XY, He Z, Walck JL (2018). Soil temperature and moisture regulate seed dormancy cycling of a dune annual in a temperate desert. *Environmental and Experimental Botany*, 155, 688–694.

Gardarin A, Dürr C, Mannino MR, Busset H, Colbach N (2010). Seed mortality in the soil is related to seed coat thickness. *Seed Science Research*, 20, 243–256.

Guillemin JP, Chauvel B (2011). Effects of the seed weight and burial depth on the seed behavior of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*). *Weed Biology and Management*, 11, 217–223.

Guo CR, Lu JQ, Yang DZ, Zhao LP (2009). Impacts of burial and insect infection on germination and seedling growth of acorns of *Quercus variabilis*. *Forest Ecology and Management*, 258, 1497–1502.

Harper JL (2010). *Biology of Plant Populations*. Blackburn Press, United States.

Harper JL, Benton RA (1966). The behaviour of seeds in soil: The germination of seeds on the surface of a water supplying substrate. *Journal of Ecology*, 54, 151–166.

He YH, Zhao HL, Liu XP, Zhang TH (2008). The effect of seed size variation of *Caragana microphylla* on seed germination and seedling growth. *Seed*, 27(8), 10–13. [何玉惠, 赵哈林, 刘新平, 张铜会 (2008). 小叶锦鸡儿种子大小变异对萌发和幼苗生长的影响. *种子*, 27(8), 10–13.]

Javaid MM, Tanveer A (2014). Germination ecology of *Emex spinosa* and *Emex australis*, invasive weeds of winter

- crops. *Weed Research*, 54, 565–575.
- Kondo T, Sato C (2007). Effects of temperature, light, storage conditions, sowing time, and burial depth on the seed germination of *Cardiocrinum cordatum* var. *glehnii* (Liliaceae). *Landscape and Ecological Engineering*, 3, 89–97.
- Li QY, Zhao WZ, Fang HY (2006). Effects of sand burial depth and seed mass on seedling emergence and growth of *Nitraria sphaerocarpa*. *Plant Ecology*, 185, 191–198.
- Li Z, Fu AL, Sha WL, Zheng XH, Yang G (2004). The influence of sowing depth to the germination of *Carex lasiocarpa* (Stschegl. ex Losinsk.) Botsch. et Ikonn. *Grass-Feeding Livestock*, (4), 66–67. [李柱, 付爱良, 沙吾列, 郑晓红, 杨刚 (2004). 播种深度对心叶驼绒藜出苗的影响. 草食家畜, (4), 66–67.]
- Liu GX, Han JG, Zhao X (2007). Effects of sowing depth and seed source on seedling emergence of *Leymus chinensis*. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 25(5), 69–74. [刘桂霞, 韩建国, 赵霞 (2007). 播种深度和种子来源对羊草种苗出土的影响. 干旱地区农业研究, 25(5), 69–74.]
- Moles AT, Westoby M (2006). Seed size and plant strategy across the whole life cycle. *Oikos*, 113, 91–105.
- Müller FL, Raitt L, Cyster L (2018). Impact of seed burial depth on the emergence and growth of annual forage legumes. *South African Journal of Plant and Soil*, 35, 71–74.
- Nie CL, Zheng YR (2005). Effects of water supply and sand burial on seed germination and seedling emergence of four dominant psammophytes in the Ordos Plateau. *Acta Phytocologica Sinica*, 29, 32–41. [聂春雷, 郑元润 (2005). 鄂尔多斯高原4种主要沙生植物种子萌发与出苗对水分和沙埋的响应. 植物生态学报, 29, 32–41.]
- Noble IR (1989). Attributes of invaders and the invading process: Terrestrial and vascular plants. In: Drake JA, Mooney HA, di Castri F, Groves RH, Kruger FJ, Rejmanek M, Williamson MH eds. *Biological Invasions: A Global Perspective*. Wiley, Chichester. 301–313.
- Paz H, Mazer SJ, Martinez-Ramos M (2005). Comparative ecology of seed mass in *Psychotria* (Rubiaceae): Within and between-species effects of seed mass on early performance. *Functional Ecology*, 19, 707–718.
- Peng HJ (2001). Effects of seed size and seedling depth on emergence of six perennial grasses. *Pratacultural Science*, 18(6), 30–35. [彭鸿嘉 (2001). 六种牧草种子大小和播种深度对出苗的影响. 草业科学, 18(6), 30–35.]
- Ren J, Tao L, Liu XM (2002). Effect of sand burial depth on seed germination and seedling emergence of *Calligonum* L. species. *Journal of Arid Environments*, 51, 603–611.
- Seiwa K, Watanabe A, Saitoh T, Kanno H, Akasaka S (2002). Effects of burying depth and seed size on seedling establishment of Japanese chestnuts, *Castanea crenata*. *Forest Ecology and Management*, 164, 149–156.
- Simons AM, Johnston MO (2000). Variation in seed traits of *Lobelia inflata* (Campanulaceae): Sources and fitness consequences. *American Journal of Botany*, 87, 124–132.
- Stanton ML (1984). Seed variation in wild radish: Effect of seed size on components of seedling and adult fitness. *Ecology*, 65, 1105–1112.
- Wang GH, Yu KL, Gou QQ (2018). Effects of sand burial disturbance on establishment of three desert shrub species in the margin of oasis in northwestern China. *Ecological Research*, 34, 127–135.
- Winn AA (1988). Ecological and evolutionary consequences of seed size in *Prunella vulgaris*. *Ecology*, 69, 1537–1544.
- Wu GL, Du GZ (2008). Relationships between seed size and seedling growth strategy of herbaceous plant. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 19, 191–197. [武高林, 杜国祯 (2008). 植物种子大小与幼苗生长策略研究进展. 应用生态学报, 19, 191–197.]
- Wu X, Li J, Xu HL, Dong LY (2015). Factors affecting seed germination and seedling emergence of Asia minor bluegrass (*Polypogon fugax*). *Weed Science*, 63, 440–447.
- Yang HL, Cao ZP, Dong M, Ye YZ, Huang ZY (2007). Effects of sand burying on caryopsis germination and seedling growth of *Bromus inermis* Leyss. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 18, 2438–2443. [杨慧玲, 曹志平, 董鸣, 叶永忠, 黄振英 (2007). 沙埋对无芒雀麦种子萌发和幼苗生长的影响. 应用生态学报, 18, 2438–2443.]
- Ye XH, Li LL, Baskin CC, Baskin JM, Du J, Huang ZY (2019a). Sand burial helps regulate timing of seed germination of a dominant herb in an inland dune ecosystem with a semiarid temperate climate. *Science of the Total Environment*, 680, 44–50.
- Ye XH, Liu ZL, Gao SQ, Cui QG, Liu GF, Du J, Dong M, Huang ZY, Cornelissen JHC (2016). Differential plant species responses to interactions of sand burial, precipitation enhancement and climatic variation promote co-existence in Chinese steppe vegetation. *Journal of Vegetation Science*, 28, 139–148.
- Ye XH, Liu ZL, Zhang SD, Gao SQ, Liu GF, Cui QG, Du J, Huang ZY, Cornelissen JHC (2019b). Experimental sand burial and precipitation enhancement alter plant and soil carbon allocation in a semi-arid steppe in north China. *Science of the Total Environment*, 651, 3099–3106.
- Zhong JD, Zhou XX, Li XL, Yuan CC, Liu JX, Liu WG (2017). Effects of different seeding depths on seedling emergence and growth of *Bidens alba*, *Praxelis clematidea* and *Ageratum conyzoides*. *Chinese Journal of Tropical Agriculture*, 37(1), 1–6. [钟军弟, 周贤熙, 李晓琳, 袁长春, 刘金祥, 刘晚苟 (2017). 不同埋藏深度对白花鬼针草、假臭草和胜红蓟种子出苗及生长的影响. 热带农业科学, 37(1), 1–6.]
- Zhu YJ, Yang XJ, Baskin CC, Baskin JM, Dong M, Huang ZY (2014). Effects of amount and frequency of precipitation and sand burial on seed germination, seedling emergence and survival of the dune grass *Leymus secalinus* in semi-arid China. *Plant and Soil*, 374, 399–409.

特邀编委: 王 雷 责任编辑: 李 敏 实习编辑: 赵 航