中、旱生植物萌发特性及其与种子大小关系的比较

王桔红 崔现亮 陈学林 杜国祯*

(兰州大学干旱农业生态教育部重点实验室,兰州 730000)

摘要 不同生境的植物有不同的生活史对策。该文对分布于河西走廊的 42 种常见中生植物和 22 种常见旱生植物种子的萌发特性以及种子大小对萌发能力的影响进行了比较。结果显示,64 种植物中最终萌发率超过 90% 的有 9 种:虎尾草(*Chloris virgata*)、蒲公英(*Taraxacum mongolicum*)、腺独行菜(*Lepidium apetalum*)、膜果麻黄(*Ephedra przewalskii*)、沼生 菜(*Rorippa islandica*)、白草(*Pennisetum centrasiacicum*)、霸王(*Zygophyllum xanthoxylon*)、反枝苋(*Amaranthus retroflexus*)和黑果枸杞(*Lycium ruthenicum*),占 14.06%。其中黑果枸杞、腺独行菜、膜果麻黄、虎尾草的萌发在 10 d 内完成;萌发率达到 80%~90% 的有 5 种:毛果群心菜(*Cardaria pubescens*)、窄叶小苦蕒(*Ixeridium gramineum*)、牛蒡(*Arctium lappa*)、鞑靼滨藜(*Atriplex tatarica*)和苣荬菜(*Sonchus brachyotus*)占 7.8%;萌发率达到 60%~80% 的有 16 种,占 25%;萌发率在 20%~60% 的有 17 种,占 26.56%;萌发率不足 20% 的有 17 种:柠条锦鸡儿(*Caragana korshinskii*)、野苜蓿(*Medicago falcata*)、扁蓄(*Polygonum aviculare*)、苦参(*Sophora flavescens*)、河西沙拐枣(*Calligonum potaninii*)、白刺(*Nitraria tangutorum*)、甘草(*Glycyrrhiza uralensis*)、苦豆子(*Sophora alopecuroides*)、骆驼蓬(*Peganum harmala*)、画眉草(*Eragrostis pilosa*)、多裂骆驼蓬(*Peganum multisectum*)、老瓜头(*Cynanchum komarovii*)、骆驼蒿(*Peganum nigellastrum*)、田旋花(*Convolvulus arvensis*)、酸模叶蓼(*Polygonum lapathifolium*)、卷茎蓼(*Polygonum convolvulus*)、蝎虎驼蹄瓣(*Zygophyllum mucronatum*),占 25.56%。有 26 种植物的萌发持续在 30 d 以上,15 种植物在 15 d 内完成萌发,有 31 种植物在 1~3 d 内开始萌发,4 种植物在 10 d 以后才开始萌发。主成分分析和聚类分析显示,中、旱生植物的萌发主要有爆发型、过渡型、缓萌型和低萌型,以过渡型和缓萌型为主;中生植物中萌发率不足 20% 的有 6 种,占 14.28%,旱生植物中萌发率不足 20% 的有 11 种,占 50%,显示了较多的旱生植物有延迟萌发的行为,这种萌发的延迟及萌发时间的异质性可使物种在不可预测、高死亡风险的环境中仍能确保种的延续。中生植物的种子大小对萌发能力有显著的影响,小种子的物种有较高的萌发率和较快的萌发速率,并且完成萌发所需要的时间较短,而旱生植物的种子萌发不受种子大小的影响。以上结果说明中生植物和旱生植物长期适应于不同的湿、旱生环境,在不同的选择压力下,生活史对策也出现了较明显的差异。

关键词 种子萌发 种子大小 生活史对策 中生植物 旱生植物

COMPARATIVE STUDY OF SEED GERMINATION, SEED SIZE AND THEIR RELATIONSHIPS IN MESAD AND SICCOCOLOUS

WANG Ju-Hong, CUI Xian-Liang, CHEN Xue-Lin, and DU Guo-Zhen*

Key Laboratory for Arid Agroecology of the Ministry of Education, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China

Abstract **Aims** Seed germination and seed size are crucial plant life history traits related to seedling establishment, survival, competition and fitness. Study of germination ecology of native species not only increases understanding of seed traits, reproductive strategy and physiological adaptation, but also can be applied in ecological restoration. Mesad and siccocolous species with different water requirements may have different life-history strategies to respond to different selective pressures. Our main purposes were to determine: 1) differences in germination characteristics between mesad and siccocolous species in the arid and semiarid zone and 2) relationship of germination to seed size.

Methods Seeds of 42 mesad and 22 siccocolous species from the Hexi Corridor of Northwest China were air-dried, cleaned and stored at room temperature about 3–4 months and then stored at 2–4 °C for 40 d. Germination was determined under an alternating temperature regime (25 °C/5 °C; 12 h light/dark). Four main germination indices were recorded: germination percentage, germination rate, days to first germination and germination period. PCA was used to survey the germination patterns of the 64 species, and Pearson Correla-

收稿日期:2007-01-31 接受日期:2007-04-24

基金项目:国家自然科学基金(30470307)

* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: guozdu@lzu.edu.cn

E-mail of the first author: wjuh1918@163.com

tion Analysis was used to determine the relationship of seed size and germination.

Important findings There are four main germination patterns: rapid, intermediate, slow and low germination. Low germination percentages ($\leq 20\%$) were found in 14.28% mesad and 50% siccocolous. There are significant differences in seed size between mesad and siccocolous ($p = 0.003$). There also is a significant negative correlation between germination and seed size in mesad, with smaller-seeded species having higher germination percentages ($r = -0.467^{**}$, $p = 0.002$) than larger-seeded ones, but not in siccocolous ($p > 0.05$). Findings indicate that mesad and siccocolous species under different water conditions are subjected to different selective pressures and have evolved different life-history strategies.

Key words seed germination, seed size, life-history strategy, mesad, siccocolous

种子萌发和种子大小(Seed size)是植物生活史中的两个关键特征。种子大小代表着母体给予后代的投资,由于它与种子数量、幼苗存活有密切关系,进而影响到植物适合度的大小。种子大小一般与种子数量呈负相关,即产生数量较多的小种子或者数量较少的大种子,其结果是小种子具有较强的拓殖能力,而大种子产生出较大的幼苗,对资源缺少(光和营养)和面临的各种危害(干旱和部分损伤)具有潜在的忍受力,因此在竞争中占优势(Leishman *et al.*, 2000)。正是由于种子数量和幼苗存活之间存在这种权衡,使得小种子的物种和大种子的物种具有不同的生活史对策(Coomes & Grubb, 2003)。受选择压力的影响,种子大小在种间的变异范围很大,由于它能影响种子的萌发、幼苗建植和植物的扩散,进而影响到植被的分布以及多样性水平,因而很多学者对种子大小的变异及其对生活史特征的影响开展了大量的研究,并且更多地关注在一个功能群内种子大小的变异及生态学功能的研究(Thompson *et al.*, 1993; Kleyer, 1999; Jakobsson & Eriksson, 2000; Guo *et al.*, 2000; Moles, 2000; Shimono & Kudo, 2005)。随着恢复生态学的兴起,国内学者也开展了种子萌发生态学(王刚等, 1995; 王宗灵等, 1998; 刘志民等, 2003, 2004; 张世挺等, 2003; 黄振英和 Gutterman, 2000; 曾彦军等, 2005; 卜海燕等, 2006; 宗文杰等, 2006)和土壤种子库的研究(王刚和梁学功, 1995; 刘志民等, 2002)。特殊生境的植物能较好地适应当地生境条件,其种子萌发行为在种群持续、种群动态和群落结构中起着关键作用(Bischoff *et al.*, 2005)。生活在不同水分条件下的中生植物和旱生植物,其生活史对策极有可能长期受到生境湿、旱条件的制约并有其特殊的适应机制,但对此鲜见研究报道。

我们对分布于甘肃河西走廊干旱半干旱区的常见中生植物和旱生植物的萌发特性及其与种子大小的关系进行了比较研究,目的是了解和认识特殊生

境中植物的生活史对策,从种子萌发水平上研究增加和维持生物多样性的方法和机制,为干旱半干旱区生态恢复、生物多样性保护提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 生境及其自然概况

河西走廊位于甘肃省境内,地处青藏高原与内蒙阿拉善高地之间,东起乌鞘岭,西至甘新边界,南为祁连山和阿尔金山,西北紧连库姆塔格沙漠和戈壁,北面和东面为巴丹吉林和腾格里两大沙漠,是一个呈北西西到南东东走向的狭长低地带($90^{\circ}20' \sim 102^{\circ}12'E$; $37^{\circ}28' \sim 39^{\circ}57'N$),其中沙漠、戈壁和荒漠绿洲断续分布,海拔多在 1 500 m 左右。年平均气温 $7.6^{\circ}C$, 极端高温 $39.1^{\circ}C$, 极端低温为 $-27.3^{\circ}C$; 昼夜温差在 $12 \sim 16^{\circ}C$ 之间; 11 月到 3 月之间平均气温为 $-9^{\circ}C$ 到 $\sim 12^{\circ}C$; 年降水量不足 200 mm, 多集中在 7~9 月,并且从东南到西北逐渐递减,由 180 mm 降到 110 mm,走廊西端仅为 40 mm 左右; 年潜在蒸发量超过 2 000 mm,约为年降雨量的 15~20 倍,相对湿度在 35%~50% 之间,气候干燥; 风大沙多,沙尘暴日数为 20~38 d,是典型的温带干旱荒漠气候。走廊东部气候湿润,植被类型多样,西端形成了极端干旱荒漠带,植被稀疏、结构简单、种类稀少,以旱生和超旱生灌木为主,荒漠化程度由东向西逐渐加深(潘晓玲等, 2001)。

1.2 种子的采集与贮藏

植物种子于 2005 年 7~9 月在河西走廊的绿洲边缘及荒漠地带采集(个别物种来自民勤沙生植物园)。每一物种随机在 10 株以上的个体上采取,然后将种子充分混合,以避免母体对种子萌发的影响,去除不成熟的种子和被昆虫啃食的种子。人工去除果肉、自然风干,在室温下存放($15 \sim 20^{\circ}C$, 相对湿度 40%~60%)。以每 100 粒种子为单位进行称量,3 次重复,取其平均值,得到种子平均百粒重量。所研究物种多数为夏季一年生或多年生植物,夏季或

秋季产生种子,经过冬季在第二年春季萌发,故新鲜种子的萌发测试不能反映自然生境中的萌发状态(Milberg & Andresson, 1998)。在实验前我们将种子放在 2~4℃ 的冰箱内低温冷藏 40 d,以模拟该地区自然生境的冬季(Milberg *et al.*, 2000),于 2006 年 3 月开始萌发实验。

1.3 萌发实验

种子的萌发实验以每 50 粒为一组,3 次重复。将种子放入铺有 2 层滤纸、直径为 90 mm 的培养皿中,滴 3 ml 左右蒸馏水将种子浸湿,在植物生长培养箱(LRH-250G 型)内进行萌发试验。以 5℃/25℃、12 h 光周期进行变温培养(模拟所研究生境的春季气温和日照条件)。每 24 h 进行萌发检测、统计萌发个数,以肉眼看到白色的幼根为标准判断种子是否萌发。在需要时加入少许蒸馏水,以保证种子有充足的水分供应。萌发实验持续 40 d,对没有萌发的种子用 TTC 法进行种子活性检测。萌发实验后的种子有萌发、休眠和死亡 3 类,最终萌发率为种子萌发总数占所测种子中有活性种子的比率。

1.4 数据统计和分析

根据植物对水分的适应类型,我们所研究的物种有中生植物(Mesad)和旱生植物(Siccocolous)两大生态型,其生态型、物种拉丁名及中文名以《中国沙漠植物志》(1~3 卷)(刘嫔心等,1992)为依据。对所研究的中生植物和旱生植物的萌发结果进行主成分分析(PCA)和聚类分析(Ellison, 2001);以 Pearson 相关分析评价植物萌发能力与种子大小的关系(种子质量进行对数转换,使数据近似正态分布)。主要萌发指数: $GP = GN/SN$, GP 为萌发百分率, GN 为种子萌发总数, SN 为所测种子总数; $GR = [(\sum DGS) / N] \times GP \times 10$, GR 为萌发速率, DGS 是日累积萌发数除以相应的萌发天数所得商, N 为从萌发开始到结束的天数, GP 为最终萌发率(杜国祯和马锦荣, 1997)。统计分析使用 SPSS11.5。

2 实验结果

2.1 中生植物和旱生植物的萌发特性

2.1.1 萌发特性

数据显示,64 种植物中最终萌发率超过 90% 的有 9 种:白草(*Pennisetum centrasiatricum*)、蒲公英(*Taraxacum mongolicum*)、腺独行菜(*Lepidium apetalum*)、膜果麻黄(*Ephedra przewalskii*)、沼生菜(*Rorippa islandica*)、虎尾草(*Chloris virgata*)、霸王

(*Zygophyllum xanthoxylon*)、反枝苋(*Amaranthus retroflexus*)、黑果枸杞(*Lycium ruthenicum*),占 14.06%。其中黑果枸杞、腺独行菜、膜果麻黄、虎尾草的萌发在 10 d 内完成;萌发率达到 80%~90% 的有 5 种:毛果群心菜(*Cardaria pubescens*)、窄叶小苦蕒(*Ixeridium gramineum*)、牛蒡(*Arctium lappa*)、鞑靼滨藜(*Atriplex tatarica*)、苣荬菜(*Sonchus brachyotus*),占 7.8%。萌发率达到 60%~80% 的有 16 种:北方独行菜(*Lepidium cordatum*)、朝天委陵菜(*Potentilla supina*)、宽叶独行菜(*Lepidium latifolium*)、乳苣一种(*Mulgedium* sp.)、披碱草(*Clinelymus dahuricus*)、沙蒿(*Artemisia arenaria*)、红果龙葵(*Solanum alatum*)、尖叶盐爪爪(*Kalidium cuspidatum*)、中麻黄(*Ephedra intermedia*)、西伯利亚滨藜(*Atriplex sibirica*)、沙冬青(*Ammopiptanthus mongolicus*)、蜀葵(*Althaea rosea*)、细叶百脉根(*Lotus tenuis*)、川西锦鸡儿(*Caragana erinacea*)、巴天酸模(*Rumex patientia*)、鹅绒委陵菜(*Potentilla anserina*),占 25%。萌发率在 20%~60% 的有 17 种:驼蹄瓣(*Zygophyllum fabago*)、木贼麻黄(*Ephedra equisetina*)、泡泡刺(*Nitraria sphaerocarpa*)、沙木蓼(*Atraphaxis bracteata*)、锦鸡儿一种(*Caragana* sp.)、野西瓜苗(*Hibiscus trionum*)、锦葵(*Malva sinensis*)、披针叶黄华(*Thermopsis schischkinii*)、曼陀罗(*Datura stramonium*)、岩黄耆一种(*Hedysarum* sp.)、乳苣(*Mulgedium tataricum*)、刺儿菜(*Cirsium setosum*)、西伯利亚蓼(*Polygonum sibiricum*)、树锦鸡儿(*Caragana arborwscens*)、沙蓬(*Agriophyllum squarrosum*)、打碗花(*Calystegia hederacea*)、平车前(*Plantago depressa*),占 26.56%。萌发不足 20% 的有 17 种:柠条锦鸡儿(*Caragana korshinskii*)、野苜蓿(*Medicago falcata*)、扁蓄(*Polygonum aviculare*)、苦参(*Sophora flavescens*)、河西沙拐枣(*Calligonum potanini*)、白刺(*Nitraria tangutorum*)、甘草(*Glycyrrhiza uralensis*)、苦豆子(*Sophora alopecuroides*)、骆驼蓬(*Peganum harmala*)、画眉草(*Eragrostis pilosa*)、多裂骆驼蓬(*Peganum multisectum*)、老瓜头(*Cynanchum komarovii*)、骆驼蒿(*Peganum nigellastrum*)、田旋花(*Convolvulus arvensis*)、酸模叶蓼(*Polygonum lapathifolium*)、卷茎蓼(*Polygonum convolvulus*)、蝎虎驼蹄瓣(*Zygophyllum mucronatum*),占 25.56%。有 26 种植物种子的萌发持续 30 d 以上,15 种植物在 15 d 内完成萌发;有 31 种植物在 1~3 d 内开始萌发,4 种植物在 10 d 以后才开始萌发(表 1)。

表 1 64 种植物的种子大小、萌发率、萌发速率、萌发开始时间及萌发持续时间
Table 1 64 species used , seed size , germination percentages , germination rate , days to first germination and germination periods

种名 Species	编号 Sequence number	种子大小 Seed size ± SE(mg)	平均萌发率 Percentage of germination ± SE (%)	平均萌发 速率 Germination rate ± SE	萌发开 始时间 Days to first germination (d)	萌发持续时间 Germination period (d)
中生植物 Mesad						
乳苣 <i>Mulgedium tataricum</i>	1	0.78 ± 0.02	26.00 ± 8.71	0.789 ± 0.37	4	4
窄叶小苦苣 <i>Ixeridium gramineum</i>	2	0.16 ± 0.01	82.67 ± 5.77	13.565 ± 4.18	3	10
蒲公英 <i>Taraxacum mongolicum</i>	3	0.33 ± 0.02	98.00 ± 4.16	28.031 ± 4.11	2	10
刺儿菜 <i>Cirsium setosum</i>	4	1.47 ± 0.09	24.00 ± 4.61	0.223 ± 0.02	6	17
牛蒡 <i>Arctium lappa</i>	5	1.313 ± 0.31	82.00 ± 5.29	7.348 ± 1.39	4	22
苣荬菜 <i>Sonchus brachyotus</i>	6	0.441 ± 0.03	80.00 ± 2.00	1.569 ± 0.27	6	34
乳苣一种 <i>Mulgedium</i> sp.	7	0.45 ± 0.01	76.00 ± 4.00	13.129 ± 1.29	5	11
巴天酸模 <i>Rumex patientia</i>	8	1.32 ± 0.19	62.0 ± 11.13	3.249 ± 1.03	2	21
卷茎蓼 <i>Polygonum convolvulus</i>	9	1.94 ± 0.05	1.333 ± 1.15	0.002 ± 0.00	6	23
西伯利亚蓼 <i>P. sibiricum</i>	10	2.06 ± 0.15	23.33 ± 9.45	0.677 ± 0.78	5	22
酸模叶蓼 <i>P. lapathifolium</i>	11	1.95 ± 0.07	1.333 ± 1.15	0.000 1 ± 0.00	26	13
扁蓄 <i>P. aviculare</i>	12	2.48 ± 0.12	16.00 ± 6.00	0.041 ± 0.03	7	36
鞑靼滨藜 <i>Atriplex tatarica</i>	13	0.82 ± 0.042	80.67 ± 6.11	1.498 ± 0.24	2	35
尖叶盐爪爪 <i>Kalidium cuspidatum</i>	14	0.15 ± 0.02	65.14 ± 4.16	1.49 ± 0.19	4	33
西伯利亚滨藜 <i>Atriplex sibirica</i>	15	2.35 ± 0.08	64.6 ± 13.01	0.748 ± 0.31	2	40
沼生 菜 <i>Rorippa islandica</i>	16	0.06 ± 0.01	92.67 ± 2.30	32.025 ± 4.21	4	7
腺独行菜 <i>Lepidium apetalum</i>	17	0.20 ± 0.00	94.67 ± 4.16	3.752 ± 0.58	1	42
宽叶独行菜 <i>L. latifolium</i>	18	0.28 ± 0.02	76.67 ± 1.15	5.822 ± 0.34	3	8
北方独行菜 <i>L. cordatum</i>	19	0.26 ± 0.02	79.3 ± 17.01	4.572 ± 2.66	4	19
毛果群心菜 <i>Cardaria pubescens</i>	20	1.11 ± 0.02	82.6 ± 11.01	2.707 ± 0.83	5	19
曼陀罗 <i>Datura stramonium</i>	21	5.15 ± 0.13	30.67 ± 6.11	0.332 ± 0.13	5	38
红果龙葵 <i>Solanum alatum</i>	22	1.12 ± 0.03	70.00 ± 9.16	2.024 ± 0.36	10	33
白草 <i>Pennisetum centrasiatricum</i>	23	0.71 ± 0.00	98.67 ± 2.31	22.201 ± 2.33	1	14
画眉草 <i>Eragrostis pilosa</i>	24	0.14 ± 0.00	4.667 ± 3.05	0.030 2 ± 0.04	3	1
虎尾草 <i>Chloris virgata</i>	25	0.31 ± 0.01	92.00 ± 3.46	135.956 ± 8.31	1	2
披碱草 <i>Clinelymus dahuricus</i>	26	5.28 ± 0.15	75.33 ± 8.32	4.044 ± 0.84	7	14
披针叶黄华 <i>Thermopsis schischkinii</i>	27	20.26 ± 0.21	32.00 ± 8.00	0.090 ± 0.062	3	40
川西锦鸡儿 <i>Caragana erinacea</i>	28	9.63 ± 0.22	62.00 ± 9.16	1.179 ± 0.52	3	38
细叶百脉根 <i>Lotus tenuis</i>	29	1.35 ± 0.04	62.6 ± 13.61	3.954 ± 1.48	1	26
野苜蓿 <i>Medicago falcata</i>	30	1.93 ± 0.10	16.00 ± 5.29	0.147 ± 0.08	4	31
锦鸡儿一种 <i>Caragana</i> sp.	31	11.23 ± 0.13	38.00 ± 9.16	0.433 ± 0.23	2	41
树锦鸡儿 <i>C. arborescens</i>	32	29.35 ± 0.34	22.67 ± 8.32	0.061 ± 0.07	4	39
岩黄耆一种 <i>Hedysarum</i> sp.	33	3.76 ± 0.14	26.00 ± 5.29	0.11 ± 0.05	4	32
打碗花 <i>Calystegia hederacea</i>	34	10.80 ± 0.03	20.67 ± 5.77	0.172 ± 0.10	2	41
田旋花 <i>Convolvulus arvensis</i>	35	10.79 ± 0.03	2.000 ± 2.00	0.004 9 ± 0.01	5	5
平车前 <i>Plantago depressa</i>	36	0.18 ± 0.01	20.00 ± 4.00	2.029 ± 0.93	6	6
锦葵 <i>Malva sinensis</i>	37	2.26 ± 0.00	32.0 ± 11.13	0.404 ± 0.24	1	41
蜀葵 <i>Althaea rosea</i>	38	13.17 ± 0.27	62.6 ± 10.06	1.636 ± 0.49	3	36
野西瓜苗 <i>Hibiscus trionum</i>	39	4.97 ± 0.04	35.3 ± 11.37	0.609 ± 0.43	2	41
朝天委陵菜 <i>Potentilla supina</i>	40	0.10 ± 0.00	77.33 ± 8.08	7.085 ± 1.47	5	9
鹅绒委陵菜 <i>Potentilla anserina</i>	41	0.29 ± 0.015	61.3 ± 28.02	3.765 ± 3.69	4	32
反枝苋 <i>Amaranthus retroflexus</i>	42	0.41 ± 0.00	90.67 ± 2.31	1.775 ± 0.11	5	26
旱生植物 Siccocolous						
沙冬青 <i>Ammopiptanthus mongolicus</i>	1	44.26 ± 0.33	63.33 ± 8.08	1.646 ± 0.17	2	37
苦豆子 <i>Sophora alopecuroides</i>	2	5.54 ± 0.59	6.67 ± 5.03	0.007 ± 0.01	2	41
甘草 <i>Glycyrrhiza uralensis</i>	3	6.35 ± 0.09	7.33 ± 3.05	0.02 ± 0.03	3	21
苦参 <i>Sophora flavescens</i>	4	25.25 ± 0.42	14.67 ± 6.42	0.031 9 ± 0.04	7	36
柠条锦鸡儿 <i>Caragana korshinskii</i>	5	56.07 ± 3.49	16.6 ± 11.71	0.635 ± 0.84	2	4
沙蓬 <i>Agriophyllum squarrosum</i>	6	1.06 ± 0.06	22.00 ± 0.00	0.332 ± 0.05	4	37
老瓜头 <i>Cynanchum komarovii</i>	7	9.19 ± 0.36	3.33 ± 4.16	0.004 ± 0.01	10	17
骆驼蓬 <i>Peganum harmala</i>	8	2.26 ± 0.06	4.67 ± 4.16	0.011 ± 0.01	9	12

表 1(续) Table 1 (continued)

种名 Species	编号 Sequence number	种子大小 Seed size ± SE(mg)	平均萌发率 Percentage of germination ± SE (%)	平均萌发 速率 Germination rate ± SE	萌发开始 时间 Days to first germination(d)	萌发持续时间 Germination period(d)
泡泡刺 <i>Nitraria sphaerocarpa</i>	9	10.02 ± 0.19	41.33 ± 7.02	0.398 ± 0.16	2	41
驼蹄瓣 <i>Zygophyllum fabago</i>	10	3.60 ± 0.03	54.00 ± 5.29	0.508 ± 0.15	3	28
骆驼蒿 <i>Peganum nigellastrum</i>	11	2.15 ± 0.09	2.00 ± 2.00	0.001 ± 0.00	10	16
霸王 <i>Zygophyllum xanthoxylon</i>	12	14.31 ± 1.07	91.33 ± 4.16	11.120 ± 21.97	2	27
蝎虎驼蹄瓣 <i>Zygophyllum mucronatum</i>	13	1.95 ± 0.07	0.667 ± 1.15	0.001 ± 0.00	7	1
多裂骆驼蓬 <i>Peganum multisectum</i>	14	5.55 ± 0.13	3.333 ± 1.15	0.009 ± 0.01	8	7
白刺 <i>Nitraria tangutorum</i>	15	21.15 ± 0.78	8.000 ± 2.00	0.081 ± 0.04	6	28
膜果麻黄 <i>Ephedra przewalskii</i>	16	2.43 ± 0.03	93.43 ± 4.16	81.300 ± 10.45	1	4
中麻黄 <i>Ephedra intermedia</i>	17	6.98 ± 0.41	64.67 ± 8.32	3.584 ± 1.78	2	19
木贼麻黄 <i>Ephedra equisetina</i>	18	5.84 ± 0.09	50.00 ± 5.29	1.642 ± 0.18	1	14
河西沙拐枣 <i>Calligonum potanini</i>	19	63.50 ± 9.48	10.00 ± 0.00	0.074 ± 0.08	3	6
沙木蓼 <i>Atraphaxis bracteata</i>	20	6.04 ± 0.51	40.67 ± 16.7	0.384 ± 0.37	3	38
黑果枸杞 <i>Lycium ruthenicum</i>	21	1.02 ± 0.01	90.00 ± 4.00	1.866 ± 0.14	8	28
沙蒿 <i>Artemisia arenaria</i>	22	0.44 ± 0.01	70.0 ± 13.85	0.902 ± 0.32	1	42

表 2 主成分分析的总方差解释
Table 2 Total variance explained

生态型 Ecotypes	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 % of variance	累积百分比 Cumulative %	总计 Total	方差百分比 % of variance	累积百分比 Cumulative %
中生植物 Mesad	1	1.685	42.123	42.123	1.685	42.123	42.123
	2	1.249	31.218	73.341	1.249	31.218	73.341
	3	0.588	14.695	88.036			
	4	0.479	11.964	100.000			
旱生植物 Siccocolous	1	1.892	47.306	47.306	1.892	47.306	47.306
	2	1.286	31.144	79.450	1.286	31.144	79.450
	3	0.516	12.896	92.346			
	4	0.306	7.654	100.000			

2.1.2 萌发特性的主成分分析

对所研究植物的萌发结果进行主成分分析(PCA),萌发百分率、萌发速率、萌发持续时间和萌发开始时间这4个变量反映的信息均可以由两个主成分反映。两个主成分可以分别解释中生植物数据变异的41.677%和31.983%、可以解释数据整体变异的73.660%,两个主成分可以分别解释旱生植物萌发数据变异的47.059%和31.240%、可以解释数据整体变异的78.299%(表2)。

所研究中生植物和旱生植物萌发特性的两个公因子中各变量得分系数矩阵如下：

中生植物:主成分1=0.450 萌发率+0.487 萌发速率-0.280 萌发持续时间-0.274 萌发开始时间

主成分2=0.222 萌发率-0.186 萌发速率+0.609萌发持续时间-0.588 萌发开始时间

旱生植物:主成分1=0.467 萌发率+0.343 萌发速率+0.133 萌发持续时间-0.419 萌发开始时间

主成分2=0.025 萌发率-0.510 萌发速率+0.699萌发持续时间-0.169 萌发开始时间

根据各个物种在两个主成分轴上的具体得分,对其进行聚类分析。中、旱生植物的萌发类型主要有爆发型、过渡型、缓萌型和低萌型。爆发式的萌发具有萌发率高、萌发速度快、萌发开始时间早、萌发持续时间较短的特点,过渡型萌发具有较高或适中的萌发率、萌发速度较慢、萌发开始较晚、萌发持续时间较长的特点,缓萌型的萌发具有萌发率适中或较低、萌发速度较慢、萌发开始时间较晚、萌发持续时间较长的特点,低萌型具有较低或极低的萌发百分率。42种中生植物中,爆发型的种是25虎尾草(25表示物种的序号,见表1,图1),萌发率达到

92% ,在 2 d 内完成萌发 ;过渡型的种是 :萌发率大于 80% 的 23 白草、3 蒲公英、20 毛果群心菜、16 沼生 菜、2 窄叶小苦荬、5 牛蒡、42 反枝苋 ,萌发率在 60% ~ 80% 之间的 8 巴天酸模、19 北方独行菜、7 乳 苣一种、40 朝天委陵菜、18 宽叶独行菜、26 披碱草、 22 红果龙葵 ,萌发率在 20% ~ 60% 之间的种是 1 乳 苣、10 西伯利亚蓼、4 刺儿菜 ,萌发率低于 20% 的种 是 24 画眉草、36 平车前、35 田旋花、9 卷茎蓼 ;缓萌 型中萌发率大于 80% 的种是 6 苣荬菜、13 鞑靼滨 藜、17 腺独行菜 ,萌发率在 60% ~ 80% 的种是 14 尖 叶盐爪爪、15 西伯利亚滨藜、28 川西锦鸡儿、29 细叶 百脉根、38 蜀葵、41 鹅绒委陵菜 ,萌发率在 20% ~ 60% 之间的种是 27 披针叶黄华、21 曼陀罗、31 锦鸡

儿一种、39 野西瓜苗、37 锦葵、萌发率低于 30% 的种 是 34 打碗花、32 树锦鸡儿、30 野苜蓿、33 岩黄耆一 种、12 扁蓄 ;低萌型的种是 11 酸模叶蓼 ,萌发率为 1.33%。22 种旱生植物中 ,爆发式萌发的种是 16 膜 果麻黄 ,萌发率为 93.43% ,在 4 d 内完成萌发 ,过渡 型萌发的种是 :萌发率大于 50% 的 1 沙冬青、22 沙 蒿、20 沙木蓼、17 中麻黄、18 木贼麻黄、10 驼蹄瓣、 21 黑果枸杞、12 霸王 ,萌发率小于 50% 的 2 苦豆子、 6 沙蓬、9 泡泡刺 ;低、缓萌型的种是 :萌发率在 10% ~ 20% 之间的 4 苦参、5 柠条锦鸡儿、19 河西沙 拐枣 ,萌发率不到 10% 的 15 白刺、3 甘草、7 老瓜头、 11 骆驼蒿、8 骆驼蓬、14 多裂骆驼蓬、13 蝎虎驼蹄瓣 (表 1、图 2)。

图 1 42 种中生植物萌发特性的主成分分析结果及物种得分散点图

Fig.1 Results of a principal component analysis of germination characteristics and axis scores of 42 mesophilic plants. Arrows indicate the direction of each variable on the first two principal components: ① Germination percentage, ② Germination rate, ③ Germination period, ④ Days to first germination.

图 2 22 种旱生植物萌发特性的主成分分析结果及物种得分散点图

Fig.2 Results of a principal component analysis of germination characteristics and axis scores of 22 xerophilic plants. Arrows indicate the direction of each variable on the first two principal components: ① Germination percentage, ② Germination rate, ③ Germination period, ④ Days to first germination.

2.1.3 中、旱生植物萌发率比较 42 种中生植物中萌 发率在 80% ~ 90% 的有 11 种 ,占所研究中生植物的

26.19% 萌发率在 60% ~ 80% 的有 13 种 ,占30.95% ; 萌发率在 20% ~ 60% 的有 12 种 ,占 28.57% ,萌发率

不到 20% 的有 6 种 ,占 14.28%。22 种旱生植物中萌发率达到 80% ~ 90% 的有 3 种 ,占所研究旱生植物的 13.67% 萌发率在 60% ~ 80% 的有 3 种 ,占 13.67% ;萌发率在 20% ~ 60% 的有 5 种 ,占 22.73% 萌发率不到 20% 的有 11 种 ,占 50%(图 3)。

2.2 种子大小变异

所研究的 64 种植物中种子最小为 0.06 mg ,最大为 63.5 mg ,平均重量 7.160 9 mg ;中生植物种子最小 0.06 mg ,最大 29.35 mg ,重量偏小 ;旱生植物种子最小 0.44 mg ,最大 63.50 mg ,重量偏大(表 3)。方差分析显示 ,旱生植物和中生植物的种子大小有极显著的差异($F = 9.624$, $p = 0.003$)。

表 3 中生植物和旱生植物种子大小变异
Table 3 Seed size variation in mesad and siccocolous

生态型 Ecotypes	种数 <i>N</i>	最小种子重量 Minimum seed mass (mg)	最大种子重量 Maximum seed mass (mg)	中位数 Median (mg)	平均种子重量 Mean seed mass (mg)	标准偏差 <i>SD</i>	方差 Variance	偏度 Skewness ± <i>SE</i>	峰度 Kurtosis ± <i>SE</i>
中生植物 Mesad	42	0.06	29.35	1.33	3.88	6.103	37.25	2.525 ± 0.36	7.236 ± 0.71
旱生植物 Siccocolous	22	0.44	63.50	5.94	13.41	18.138	329.02	1.928 ± 0.49	2.786 ± 0.95

图 3 所研究的中生植物和旱生植物萌发率比较
Fig.3 Comparison of germination percentages between mesad and siccocolous

2.3 萌发能力与种子大小的关系

相关分析表明 ,所研究的 42 种中生植物的萌发率与种子大小有极显著的负相关关系($r = -0.467^{**}$, $p = 0.002$),萌发速率与种子大小为不显著的负相关关系($r = -0.292$, $p = 0.060$),萌发持续的时间与种子大小为极显著的正相关关系($r = 0.525^{**}$, $p < 0.001$),萌发开始时间与种子大小几乎没有关系($p > 0.05$),即种子大小对种子的萌发能力有显著的影响 ,小种子有较高的萌发百分率和较快的萌发速率 ,并能在较短的时间内完成萌发。所研究的 22 种旱生植物的萌发率、萌发速率、萌发开始时间、萌发持续时间与种子大小均为不显著负相关关系($p > 0.05$),即萌发能力与种子大小几乎没有关系。

3 讨 论

种子和幼苗是植物一生最脆弱而又最关键的阶段 ,它们经历着较高的死亡风险(Hammond & Brown , 1995) 面临着不可预测和多变的环境 ,在这样的选择压力下 ,不同植物有着不同的生活史对策 ,最大目的是在有利的建植条件下增加幼体数量、同时减少不利条件下个体死亡的风险。主成分分析结果显示 ,所研究的 42 种中生植物和 22 种旱生植物中有少数种的萌发是爆发型 ,多数种是过渡型、缓萌型和低萌型(图 1 ,图 2)。爆发型是一种冒险的萌发行为 ,这些植物在环境条件适宜时(如温度和水分)立即萌发 ,并在很短的时间内完成萌发 ,这是萌发对降水少而且分布不均匀的响应 ,是一种带有很大风险的萌发对策 ,如遇多变或恶劣的环境 ,可能会导致大量幼苗死亡 ,造成植物局域性的灭绝。过渡型和缓萌型是持续、稳定的萌发行为 ,但由于萌发时间具有异质性 ,使得大多数植物的种子无论在什么条件下都不会一次完全萌发 ,这是一种可避免种群灭绝的、谨慎的萌发对策(Gutterman ,2000)。低萌型的物种有较高的休眠率 ,尽管有适宜的环境条件 ,仍只有少数种子萌发 ,大多数种子延迟萌发或保持休眠状态 ,留在种子库中 ,减少了种子萌发和幼苗建植过程中遇到的死亡风险 ,确保种的延续。相比较而言 ,中生植物低萌型(萌发率 $\leq 20\%$)的种较少 ,只占所研究种的 14.28% ,而旱生植物低萌型的种较多 ,占所研究种的 50%(图 3) ,这是由于旱生植物生活在随机波动的沙漠或荒漠地带 ,降水的时间和空间分布不

均匀,在选择压力下,种子的萌发对策主要是对降水做出响应,延迟萌发是一种‘两面下注’的萌发对策,可以将风险扩散,利于这些物种保存活力,增加种群的适合度(李良和王刚,2003)。

许多研究报道种子大小与生境有关,而且种子大小对萌发能力有影响。如 Foster (1986) 在对热带森林植物的研究中报道,郁闭生境中的植物和演替晚期的植物有较大的种子。Baker (1972) 在加利福尼亚植物的研究中报道大种子物种一般与干旱的建群条件有关。本研究证实了 Baker 的观点即旱生植物的种子有偏大的趋势。宗文杰等 (2006) 对菊科 51 种植物的研究表明,小种子有更快的萌发速率和更高的萌发百分率。本研究结果表明,种子大小对萌发的影响程度随植物的生境而异。中生植物的种子大小对萌发有显著影响,小种子有较高的萌发百分率,而旱生植物种子大小对萌发的影响并不显著。我们认为主要原因可能是中生植物和旱生植物的选择压力不同,其种子萌发时响应不同的环境暗示。中生植物一般生活在农田及周边地区,人类定期耕作和动物的频繁践踏等干扰可能改变了种子周围的光照和氧气等各种环境条件(Lambert & Menges, 1996),带有较少贮存物质的小种子遇到环境中的各种萌发暗示后会快速萌发,如萌发时可能更加依赖于环境中的光暗示(Milberg *et al.*, 2000)。大多数旱生植物长期生活在干旱生境中,限制其生长的主要因子是水分,种子的萌发主要是对降水做出响应。

总之,旱生植物以延迟萌发来响应不可预测、少雨的生境,种子大小对萌发几乎没有影响。中生植物萌发主要是对光、氧气等做出响应,种子大小对萌发有显著的影响,小种子有更好的萌发能力。种子萌发和种子大小是植物生活史中的重要特征,是多种选择压力包括光、温度、水分、可利用的营养、扩散和捕食等作用的结果。中生植物和旱生植物长期适应湿、旱生境,在不同的选择压力下,其生活史对策也出现较明显的差异。

参 考 文 献

Bu HY (卜海燕), Ren QJ (任青吉), Xiu XL (徐秀丽), Liu K (刘坤), Jia P (贾鹏), Wen SJ (文淑均), Sun DS (孙大帅), Du GZ (杜国祯) (2006). Seed germination characteristics of 54 gramineous species in the Alpine Meadow on the Eastern Qinghai-Tibetan Plateau. *Journal of Plant Ecology* (Chinese Version) (formerly *Acta Phytocologica Sinica*) (植物生态学报), 30, 624–632. (in Chinese with English abstract)

Bischoff A, Vonlanthen B, Steinger T, Müller-Schärer H (2005).

Seed provenance matters—effects on germination of four plant species used for ecological restoration. *Basic and Applied Ecology*, 7, 1–13.

Baker HG (1972). Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology*, 53, 997–1010.

Coomes DA, Grubb PJ (2003). Colonization, tolerance, competition and seed size variation within functional groups. *Trends in Ecology and Evolution*, 18, 283–290.

Du GZ (杜国祯), Ma JR (马锦荣) (1997). Study on seed germination ability of 15 wild herbaceous plant species under the different temperatures. *Acta Prataculturae Sinica* (草业学报), 3 (1), 18–24. (in Chinese with English abstract)

Ellison AM (2001). Interspecific and intraspecific variation in seed size and germination requirements of *Sarracenia* (Sarraceniaceae). *American Journal of Botany*, 83, 429–437.

Foster SA (1986). On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: a review and synthesis. *Botanical Review*, 52, 260–299.

Guo QF, Brown JH, Valone TJ, Kachman SD (2000). Constraints of seed size on plant distribution and abundance. *Ecology*, 81, 2149–2155.

Guterman Y (2000). Environmental factors and survival strategies of annual plant species in the Negev Desert, Israel. *Plant Species Biology*, 15, 113–125.

Huang ZY (黄振英), Guterman 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)

Hammond DS, Brown VK (1995). Seed size of wood plants in relation to disturbance, dispersal, soil type in wet Neotropical forests. *Ecology*, 76, 2544–2561.

Jakobsson A, Eriksson O (2000). A comparative study of seed number, seed size, seedling size and recruitment in grassland plants. *Oikos*, 88, 494–502.

Kleyer M (1999). Distribution of plant functional types along gradients of disturbance intensity and resource supply in an agricultural landscape. *Journal of Vegetation Science*, 10, 697–708.

Lambert BB, Menges ES (1996). The effects of light, soil disturbance and presence of organic litter on the field germination and survival of the Florida Goldenaster, *Chrysopsis Florida* Small. *Florida Scientist*, 59, 121–137.

Leishman MR, Wright IJ, Moles AT, Westoby M (2000). The evolutionary ecology of seed size. In: Fenner M ed. *Seeds: the Ecology of Regeneration in Plant Communities* 2nd edn. CABI Publishing, New York, 31–57.

Liu ZM (刘志民), Li XH (李雪华), Li RP (李荣平), Jiang DM (蒋德明), Cao CY (曹成有) (2003). A comparative study on seed germination of 15 grass species in KeeQin Sandyland. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 14, 1416–1420. (in Chinese with English abstract)

Liu ZM (刘志民), Li XH (李雪华), Li RP (李荣平), Jiang

DM (蒋德明), Cao CY (曹成有), Chang XL (常学礼) (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)

Liu ZM (刘志民), Zhao WZ (赵文智), Li ZG (李志刚) (2002). Characteristics of the seed bank of *Sophora moorcroftiana* population in the middle reach of Yarlung Zangbo River, Tibet. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 22, 715 – 722. (in Chinese with English abstract)

Liu YX (刘嫒心), Yang XL (杨喜林), Yao YY (姚育英) (1992). *Flora in Deserts Reipublicae Populorum Sinarum*. Tomus 1 – 3 (中国沙漠植物志, 1 – 3 卷) 1st edn. Science Press, Beijing, 8 – 455. (in Chinese)

Li L (李良), Wang G (王刚) (2003). Seed germination strategy: theory and practice. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 23, 1165 – 1174. (in Chinese with English abstract)

Moles AT, Hodson DW, Webb CJ (2000). Seed size and shape and persistence in the soil in the New Zealand flora. *Oikos*, 89, 541 – 545.

Milberg P, Andersson L (1998). Does cold stratification level out differences in seed germinability between populations? *Plant Ecology*, 134, 225 – 234.

Milberg P, Andersson L, Thompson K (2000). Large-seeded species are less dependent on light for germination than small-seeded ones. *Seed Science Research*, 10, 99 – 104.

Pan XL (潘晓玲), Dang RL (党荣理), Wu GH (伍光和) (2001). *Floristic Geography and Resource Utilization in Arid Desert Area of Northwest* (西北干旱荒漠区植物区系地理与资源利用) 1st edn. Science Press, Beijing, 110 – 116. (in Chinese)

Shimono Y, Kudo G (2005). Comparisons of germination traits of alpine plants between fellfield and snowbed habitats. *Ecological Research*, 20, 189 – 197.

Thompson K, Band SR, Hodgson JG (1993). Seed size and shape predict persistence in soil. *Functional Ecology*, 7, 236 – 241.

Wang G (王刚), Liang XG (梁学功), Feng B (冯波) (1995). The regeneration niches of sand desert plants. I. The studies of seed germination *Artemisia ordosica*, *Caragana korshinskii*, *Hedysarum scoparium*. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 15 (5), 102 – 105. (in Chinese with English abstract)

Wang G (王刚), Liang XG (梁学功) (1995). The dynamics of seed bank on Shapotou artificially stabilized dunes. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 37, 231 – 237. (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 Edition) (兰州大学学报 (自然科学版)), 34 (2), 98 – 103. (in Chinese with English abstract)

Zhang ST (张世挺), Du GZ (杜国祯), Chen JK (陈家宽) (2003). The present situation and prospect of studies on evolutionary ecology of seed size variation. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 23, 353 – 364. (in Chinese with English abstract)

Zeng YJ (曾彦军), Wang YR (王彦荣), Bao P (保平), Ta LT (塔拉腾), Su LD (苏勒德) (2005). Study on the effects of soil temperature, soil moisture content, sowing depth, and sand cover on seed germination and seedling growth of *Reaumuria soongorica* and *Zygophyllum xanthoxylum*. *Acta Prataculturae Sinica* (草业学报), 14 (5), 24 – 31. (in Chinese with English abstract)

Zong WJ (宗文杰), Liu K (刘坤), Bu HY (卜海燕), Xu XL (徐秀丽), Wu GL (武高林) (2006). The mode of seed size variation and the effects of seed size on fifty-one species of Compositae plants in alpine meadow. *Journal of Lanzhou University* (Natural Sciences Edition) (兰州大学学报 (自然科学版)), 42 (5), 52 – 55. (in Chinese with English abstract)

责任编辑：张大勇 责任编辑：姜联合