

白沙蒿种子萌发特性的研究 II. 环境因素的影响

黄振英¹ Yitzchak GUTTERMAN² 胡正海³ 张新时¹

(1 中国科学院植物研究所植被数量生态学开放研究实验室, 北京 100093)

(2 Ben-Gurion University of the Negev, Jacob Blaustein Institute for Desert Research and Department of Life Sciences, Sede Boker Campus 84990, Israel)

(3 西北大学植物研究所, 西安 710069)

摘要 白沙蒿(*Artemisia sphaerocephala* Krasch.)是中国西北部沙漠的流动及固定沙丘上广泛分布的优势灌木。白沙蒿种子为需光种子, 种子在光下萌发而在黑暗中受到抑制。种子萌发的适宜温度为25℃, 在10℃和30℃萌发速率和萌发率都很低, 萌发在5℃受到抑制。种子在沙中被埋越深, 其萌发速率和萌发率就越低。在沙平面下2cm或更深层沙土下出苗率为零。但是, 当将种子上层沙土移走, 只保留0.5cm沙土覆盖种子, 这些种子的萌发率达到原先就位于沙土下0.5cm的种子的萌发率, 但是后者的萌发速率较高。土壤水分含量越高, 从1.7%到14.7%, 其萌发就越快。土壤水分含量从19.4%起, 种子的萌发受到了延迟, 苗的发育受到了抑制。

关键词 白沙蒿 温度 光照 土壤湿度 土壤深度 萌发

SEED GERMINATION IN *ARTEMISIA SPHAEROCEPHALA* II. THE INFLUENCE OF ENVIRONMENTAL FACTORS

HUANG Zhen-Ying¹ Yitzchak GUTTERMAN² HU Zheng-Hai³ and ZHANG Xin-Shi¹

(1 Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, CAS, Beijing 100093)

(2 Ben-Gurion University of the Negev, Jacob Blaustein Institute for Desert Research and Department of Life Sciences, Sede Boker Campus 84990, Israel)

(3 Institute of Botany, Northwest University, Xi'an 710069)

Abstract *Artemisia sphaerocephala* Krasch. is a dominant shrub in large areas of active and stabilized sandy deserts of northwest China. The seeds of *A. sphaerocephala* are light sensitive, germinating in light but poorly in dark. The optimal temperature for germination is 25°C. At 10°C and 30°C germination velocity was slow and reached low total percentages, at 5°C germination was inhibited. The deeper the seeds were placed in sand, the lower and slower was their germination. No seedlings emerged from achenes located at 2 cm or more cm. However, when the upper layer of sand was removed leaving deep buried seeds at under just 0.5 cm of sand, their germination reached the same percentages as the seeds located 0.5 cm deep from the beginning of wetting, but at a faster rate. With higher sand moisture content, from 1.7% to 14.7% water content, germination was earlier. From 19.4% soil moisture germination was delayed and seedlings remained undeveloped.

Key words *Artemisia sphaerocephala*, Temperature, Light, Sand moisture content, Sand depth, Germination

白沙蒿(*Artemisia sphaerocephala* Krasch.)是流动沙丘、半流动沙丘、固定沙丘分布的最重要的先锋固沙植物之一。其主要分布于巴旦吉林沙漠、腾格里沙漠, 在毛乌素、库布齐、乌兰布和等沙漠中

也有分布(刘瑛心, 1985)。其地理分布区为北纬37°4'~45°50', 东经96°45'~109°46'。在此区域, 平均年降雨量在100~400 mm, 而此区域的西部和北部, 年降雨量则低于100 mm(Wang, 1996; Walls,

1982)。

众所周知,植物能在沙漠条件下生存,与其种子特殊的传播和萌发机制密切相关。特殊的传播与萌发机制确保了植物在合适的时间与地点下种子的萌发与幼苗的生长发育。在植物的生活周期中,种子对极端环境具有最大的忍耐力,而萌发的幼苗的忍耐程度则最小(Guterman, 1993; 1994)。因而沙漠植物具有特殊的传播与萌发机制,从而渡过植物对外界的敏感区,对于植物的生存具有重要的意义。前人对沙漠植物的种子生理生态已有不少的研究(Guterman, 1993)。但对白沙蒿种子的传播与萌发的研究还未见报道。

作者(黄振英等,2001)探讨了白沙蒿的瘦果在形态结构上形成的对沙漠环境的适应特征,以及种子在传播、萌发上对干旱环境的适应能力。本文从生理生态学的角度探讨了环境因素对白沙蒿种子在沙土上萌发的影响。试图了解白沙蒿对沙漠环境的适应机制,并为沙漠地区飞播造林提供科学的理论依据。

1 材料与方法

白沙蒿的成熟瘦果 1997 年 10 月 22 日采集于毛乌素沙地榆林地区小纪汗林场的自然群落中。

种子的萌发实验以每组 50 粒,4 组为 1 次。种子置于直径为 50 mm 培养皿中培养,所用滤纸为 Whatman 1 号滤纸,萌发过程中每 24 h 检测 1 次,并将已萌发的幼苗移走,或者根据具体实验要求在不同时间内进行检测其萌发差异程度,并通过 One-Way ANOVA 在 95% 水平上,通过 PLSD 和 Scheffe 检验(* *)或者 Fisher PLSD 检验(*) (Sokal & Rohlf, 1995),萌发实验的结果以百分率±标准误差表达。

1.1 温度和光照的影响

1.1.1 在恒温下的萌发

白沙蒿的种子在 5 °C, 10 °C, 20 °C, 25 °C, 30 °C 恒定温度下, 分别在持续光照, 持续黑暗或日/夜变换光照下(光照 10 h, 黑暗 14 h)萌发。

1.1.2 在日/夜变换温度下萌发

在光照条件不变情况下,萌发温度随日/夜而变换(10 h / 14 h): 25 °C/5 °C, 25 °C/10 °C, 25 °C/15 °C, 25 °C/20 °C, 30 °C/5 °C, 30 °C/10 °C, 30 °C/15 °C, 30 °C/20 °C, 30 °C/25 °C。

1.1.3 种子在持续光照、远红光及暗中的萌发

将种子在适宜的温度(25 °C)下,分别放在持续

光照下($100 \mu\text{E} \cdot \text{M}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、远红光下以及暗中进行萌发。当种子的萌发在持续光照下达 80% 时,检验在远红光以及暗中的萌发情况。

1.1.4 光敏感的累积效应对萌发的影响:

1) 在适宜的温度(25 °C)下,对种子进行黑暗中培养,通过 1 d, 3 d, 5 d 吸涨,将种子在光照下暴露 10 min 后,再继续在黑暗中培养 20 d 后检测萌发情况,作为对照,将种子培养在持续光照下或无间断的黑暗中;2) 在适宜温度(25 °C)下,对种子进行黑暗中培养,分别培养 2 d 和 12 d 后,再将种子暴露在光下 1 min, 10 min 及 100 min 后,继续在黑暗中培养。对萌发情况在暴露光下后的第二十天后继续检测。

1.2 种子在不同土壤深度中的萌发

1.2.1 不同深度沙土中光强的测定

用光强度计测量在晴朗的正午(12:00)及薄云的正午不同深度沙土中透过光的强度。沙土水分含量为 13.5%。

1.2.2 不同深度沙土中出苗率的测定

4 个实验都用长、宽、高分别为 28 cm × 17.5 cm × 12 cm 的塑料盒用锡纸包裹,并用黑色塑料隔膜将每个盒分隔成 6 部分。种子分别置于沙层表面,或沙层表面下 0.5 cm, 1.0 cm, 2.0 cm, 3.0 cm, 4.0 cm。所用沙子用蒸馏水清洗干净,其土壤水分含量均为 13.5%。用透明塑料薄膜覆盖盒子表面,以防止水分蒸发。温度为适宜温度。

1.2.3 移去上层沙土后出苗率的测定

白沙蒿位于 3 cm, 4 cm 沙层下的种子无幼苗萌发出。将上层 2.5 cm, 3.5 cm 沙土分别移走,将种子暴露于 0.5 cm 沙土下,对幼苗萌发率进行检测。

1.3 土壤水分含量对种子萌发的影响

将白沙蒿种子放在直径约为 50 mm 培养皿底部,并用 29.1 g 洗净的沙子所覆盖(约 1 cm 厚)。随后,分别加入 0.5 ml, 1.0 ml, 1.5 ml, 2.0 ml, 3.0 ml, 4.0 ml, 5.0 ml, 6.0 ml, 6.5 ml, 7.0 ml, 7.5 ml 蒸馏水。此时,沙子水分含量分别为 1.7%, 3.3%, 4.9%, 6.4%, 9.3%, 12.1%, 14.7%, 17.1%, 18.3%, 19.4%, 20.5%。将培养皿置于透明框架上,以保证培养皿底端的种子能暴露在光下。沙层表面光强为 $100 \mu\text{E} \cdot \text{M}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 培养温度为适宜温度。实验样品每天称量,补充因蒸发而丧失的水分,使之保持恒定的土壤温度。种子萌发情况每 24 h 检测 1 次。

2 观察结果

2.1 温度和光照的影响

2.1.1 在恒温下的萌发

在持续光照下,白沙蒿的种子在2 d后开始萌发,在5℃至30℃的温度范围的萌发表明,萌发的适宜温度为25℃,而亚适宜温度为15℃和20℃。在亚适宜温度下,种子的萌发持续低速增长,并逐渐接近在适宜温度下的萌发水平。60 d后,5℃下无萌发,在10℃和30℃下,萌发率分别为32.5%±4.11%,39.0%±5.91%,而此时在15℃,20℃和25℃下的萌发率达91.5%±2.98%,94.0%±2.44%,97.5%±0.95%(图1)。种子在黑暗中的萌发率很低,24 d后,从5℃到30℃的萌发率分别为0,0.5%±0.7%,1.0%±0.5%,0.5%±0.7%,1.0%±0.5%,0.5%±0.7%,黑暗中各温度萌发率无明显差异。

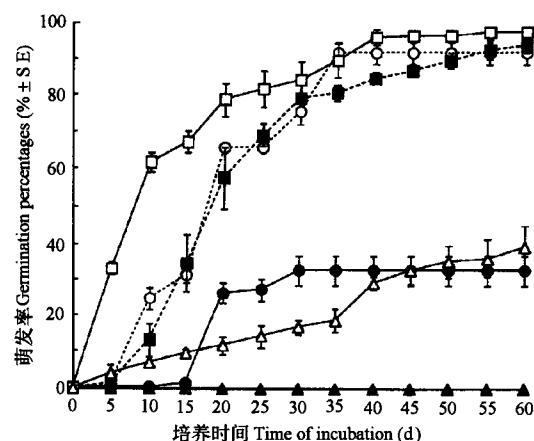


图1 白沙蒿的种子在5~30℃的恒定温度及持续光照的条件下,通过60 d培养后的萌发率(%±SE)

Fig. 1 Average percentages of germination (\pm SE) of *A. sphaerocephala* seeds in Petri dishes at constant temperatures of 5 °C to 30 °C in light, during 60 days of wetting

Symbol stand for incubation temperatures 符号代表培养温度
▲ 5 °C ● 10 °C ○ 15 °C ■ 20 °C □ 25 °C △ 30 °C

2.1.2 在日/夜变换温度下萌发

白沙蒿的种子在日夜变换的光照及温度下的萌发结果见表1。在持续光照下,所有的日温与夜温5℃结合导致了萌发的抑制。30 °C/15 °C, 25 °C/15 °C具有较高的萌发率。白天光照,夜晚处于黑暗状态下的萌发要比在持续光照下好。而在持续黑暗中的萌发率则很低。

2.1.3 种子在持续光照、远红光及黑暗中的萌发

白沙蒿的种子在适宜温度下,在持续光照、远红光及黑暗状态下的萌发率分别为80.5%±2.5%,13.0%±0.5%,0.5%±0.5%。通过比较表明,白沙蒿种子的萌发在红光及远红光($p=0.0001$),红光及黑暗($p=0.0001$),远红光及黑暗状态之间的差异是非常显著的($p=0.0001$)。

表1 黑沙蒿种子分别在光照或黑暗中以及在恒定温度或在日(10 h)夜(14 h)变换温度下培养10 d后的萌发率(%±SE)

Table 1 *Artemisia sphaerocephala* seed germination at constant temperatures or alternate temperatures in light, dark or daily light 10 h to dark 14 h after 10 days of wetting

变温 ¹⁾ 10 h * 14 h *	光照 Light	萌发率 Germination (%±SE)		黑暗 Dark
		光暗交替 Light to dark	恒温 ²⁾	
25	5	0	0.5±0.5	0
25	10	31.5±4.3	36.5±4.1	0.5±0.5
25	15	50.5±4.0	59.5±4.3	1.5±0.5
25	20	42.5±6.4	69.5±2.1	2.0±0.8
30	5	0	2.0±0.8	0
30	10	40.5±6.0	36.0±4.5	0.5±0.5
30	15	68.5±4.9	80.0±0.8	2.0±0.8
30	20	57.0±7.9	77.0±4.2	0.5±0.5
30	25	44.0±2.9	70.0±2.4	1.0±0.6
<hr/>				
<hr/>				
恒温 ²⁾				
5	0	1.0±0.6	0	
10	0.5±0.5	8.5±1.1	0.5±0.5	
15	24.5±3.2	41.0±2.0	1.0±0.6	
20	31.0±0.6	42.0±1.1	0.5±0.5	
25	40.5±2.8	55.0±3.9	1.0±0.6	
30	7.0±1.3	12.5±2.0	0.5±0.5	

* 光照下培养10 h后转移至黑暗中培养14 h 10 h in light and then transfer 14 h in dark 1) Alternating temperatures (°C)

2) Constant temperatures (°C)

2.1.4 光敏感的累积效应对萌发的影响

1) 将白沙蒿种子在黑暗中分别培养1 d, 3 d, 5 d后,暴露于光下10 min,后在黑暗中继续培养,20 d后检测其萌发率。尽管光照时间相同,但光照发生在暗培养的不同时期,得到不同的萌发率。在暗培养1 d, 3 d, 5 d后实施光照,其最终萌发率分别为3.5%±1.4%, 8.0%±0.6%, 14.5%±2.1%。作为对照,在持续光照和不间断黑暗中培养的种子的萌发率分别为85.0%±4.1%, 1.0%±0.6%。从中可以看出种子20 d后萌发率随着在光照前培养天数的延长而提高。

2) 将白沙蒿种子在暗中分别培养2 d, 12 d后,分别暴露于光下1 min, 10 min, 100 min。光照后继

续在暗中培养 20 d 后发现,无论是 1 min, 10 min, 还是 100 min 的光照,其萌发率相似(表 2)。但是, 第二天光照与第十二天光照,则得到不同的萌发率。 第十二天光照后萌发率较高,由此说明,种子对光的 敏感效应是随着时间的延长而累加的。

表 2 短暂光照的持续时间及短暂光照的发生时间对 白沙蒿种子萌发的影响

Table 2 Effective of short irradiation on seeds germination of *Artemisia sphaerocephala*, as influenced by their duration and time of irradiation

光照 Irradiation		光照后培养 20 d 的萌发率 Percentage germination 20 days after irradia- tion (% ± SE)
光照实施天数 Applied on the day(d)	持续时间 Duration(min)	
2	1	8.0 ± 4.1
2	10	4.0 ± 1.2
2	100	2.5 ± 0.5
12	1	14.5 ± 0.9
12	10	17.0 ± 3.0
12	100	16.0 ± 2.2

2.2 种子在不同土壤深度中的萌发

2.2.1 不同深度沙土中光强的测定

光强测量的详细数据如表 3 所示。在自然状态下,大约 7% 的光能透过 0.25 cm 深的沙层。只有大约 1% 的光能透过 0.5 cm 的沙层。在 25 °C 下,沙层表面光强为 100 μE · M⁻² · S⁻¹ 时,在沙层下 0.5 cm, 1.0 cm, 2.0 cm 处的光强很弱。

表 3 在晴朗及有云的正午,在直射光或遮荫状态下的不同沙层深度的光强($\mu\text{E} \cdot \text{M}^{-2} \cdot \text{S}^{-1}$)的比较

Table 3 The light intensity ($\mu\text{E} \cdot \text{M}^{-2} \cdot \text{S}^{-1}$) at the different sand depths compared as a percentage of the light intensity on the soil surface in full sunlight and in shade at noon, on a clear day and on a cloudy day

天气状况 Weather conditions	土壤深度 Depth of sand (cm)				
	0	0.25	0.5	1.0	2.0
薄云天气 Slight cloudy day	800	60	10	0.3	0
晴天 Sunny day	1700~1800	97~110	18	1~0.9	0.05
晴天遮荫 Sunny day in shade	55~60	4.5	0.9	0.025	≈0

土壤水分含量为 13.5% Sand moisture content was 13.5%

2.2.2 不同深度沙土中出苗率的测定

白沙蒿的种子通过 3 d 的吸涨后开始萌发(图 2)。在 25 °C 的持续光照下,从第三天到第五十天,土壤表面种子的萌发与 0.5~4.0 cm 种子萌发的差异

是显著的($p=0.0001$)。从第六天至第五十天,0.5 cm 处的种子萌发与 1.0~4.0 cm 处种子萌发的差异是显著的($p=0.0001$)。从第十一天至第五十天,1.0 cm 处的种子萌发与 2.0~4.0 cm 处种子萌发的差异是显著的($p=0.0001$)。50 d 后,0, 0.5 cm, 1.0 cm 深度的出苗率分别为 88.0% ± 2.44%, 64.5% ± 0.95%, 38.0% ± 5.83%, 而 2 cm, 3 cm, 4 cm 处则无幼苗萌发出。

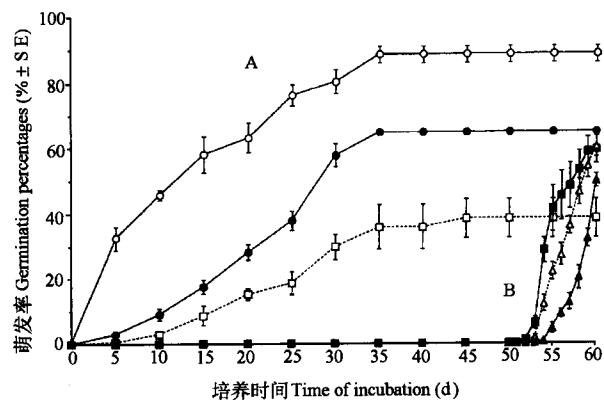


图 2 (A)白沙蒿的种子在 22.5~28 °C 的温度及光照条件下,通过 50 d 的培养,位于沙层表面下 0 cm, 0.5 cm, 1.0 cm, 2.0 cm, 3.0 cm 及 4.0 cm 处,以及(B)在 50 d 后将位于沙层表面下 2.0 cm, 3.0 cm 及 4.0 cm 处种子的上层覆盖的沙层移去,只留下 0.5 cm 厚的沙层后萌发出的幼苗的百分率(% ± SE)

Fig. 2 (A) Average percentages of germination (% ± SE) of *A. sphaerocephala* seedlings emerged from seeds located on the sand surface or 0.5 cm, 1 cm, 2 cm, 3 cm and 4 cm below the sand surface and wetted at 22.5 °C to 28 °C in light during 50 days, and (B) after removal of the sand on the 50th day, from seeds located 2 cm, 3 cm and 4 cm to leave only 0.5 cm sand above the seeds

符号代表种子被沙埋深度 Symbol stand for below the sand surface ○ 0 ● 0.5 cm □ 1.0 cm ■ 2.0 cm △ 3.0 cm ▲ 4.0 cm

2.2.3 移去上层沙土后出苗率的测定

白沙蒿的种子在培养 50 d 后,沙层下 2.0 cm, 3.0 cm, 4.0 cm 处无幼苗萌发出,移走其上层沙层,只留下约 0.5 cm 深的沙层。种子 3 d 后开始萌发,比原先位于 0.5 cm 深处 6 d 后萌发的种子相比萌发速率较快。移去上层沙层后,原先位于 2 cm 处的种子萌发速率最快,而原先位于 4 cm 处的种子萌发速率最慢。但在 10 d 后,出苗率达到相似的水平(59.0% ± 4.2%, 60.0% ± 3.16%, 49.5% ± 2.06%)与原先位于 0.5 cm 处的种子达到相似的萌发率(60%)(图 2)。

2.3 土壤水分含量对种子萌发的影响

白沙蒿的种子在25℃下,从土壤湿度1.7%至18.3%,3 d后开始萌发。其中,14.7%的萌发始于第二天,在第十六天至第三十天,其萌发率最高。从1.7%至14.7%,表现出土壤湿度越高,其萌发就越早。但从14.7%至18.3%的土壤湿度中,土壤湿度越高,其萌发则越慢。而在19.4%至20.5%的土壤湿度下,种子萌发受到抑制。当比较第十、第二十、第三十天不同土壤湿度状况下的种子萌发,其差异是显著的($p=0.0001$)(图3)。

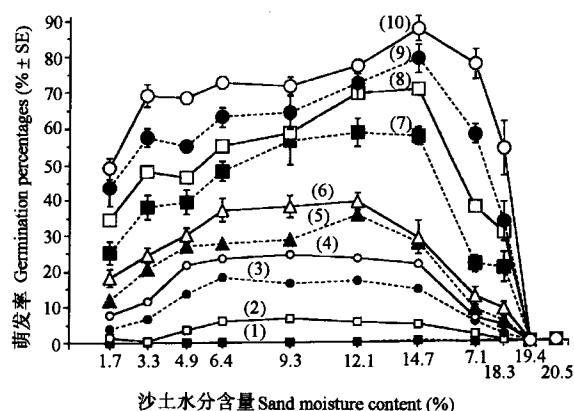


图3 白沙蒿的种子在25℃的温度及光照条件下,在不同土壤水分含量中的萌发率(%±SE)

Fig. 3 Average percentages of germination (%±SE) of *A. sphaerocephala* seeds in different percentages of sand moisture content at 25℃ in light
符号代表培养天数 Symbol stand for days of incubation
(1):■ 2 (2):□ 4 (3):● 6 (4):○ 8 (5):▲ 10 (6):△ 12 (7):■ 14 (8):□ 16 (9):● 20 (10):○ 30

3 讨论

3.1 光是白沙蒿种子萌发的限制因素

白沙蒿的种子为需光种子。与*Artemisia monosperma*和黑沙蒿(*A. ordosica*)相似,光强是调节白沙蒿种子在沙土上萌发的关键因素之一(Huang & Guterman, 1998; Huang & Guterman, 2000)。白沙蒿的种子能在任何可见光下萌发,甚至在远红光下也能萌发。光强和光的波长能够确保种子在适当的土壤深度萌发(Koller et al., 1964a; 1964b; Guterman, 1993; 1994; Huang & Guterman, 1998)。白沙蒿种子甚至对远红光也敏感,其在远红光下的萌发比在黑暗中好。萌发受光调节的沙漠植物是非常普遍的,如*A. monosperma*是生长在Negev沙漠的Sahar-Arabian

植物地理分布区的优势种植物,其种子在任何可见光的所有波长下的萌发都比黑暗中好(Huang & Guterman, 1998),相似的情况也出现在生长在Irano-Turanun植物地理分布区的另一优势种植物*Artemisia sieberi*中(Evenari & Guterman, 1976)。而相反的例子是*Pancratium maritimum*(石蒜科),光强越低,其种子的萌发率越高(Keren & Evenari, 1974)。*Calligonum comosum*(蒺藜科)的种子萌发率也随着光的减少而增强(Koller, 1956)。

进一步的实验表明,白沙蒿的种子对光的敏感性随着培养时间的延长而增强。这种种子在吸涨阶段对光敏感的特性对植物在沙漠条件下的生存来说,是非常重要的。它在雨水非常不确定的沙漠条件下对种子的萌发具有调节作用,从而确保种子在合适的条件下萌发与苗的建成。通过对*A. monosperma*的种子在光下反复吸涨、干燥的实验表明,种子中的光敏素,已从红光吸收型(Pr)转变为远红光吸收型(Pfr)。其种子在一次较长时间的培养中能迅速、整齐地大量萌发,且在黑暗中也大量萌发(Huang & Guterman, 1998)。从而表明,通过反复的吸涨和干燥,其种子对光的敏感性越来越高,并且这种光敏感性有“累积效应”。在自然生境中,暴露在地表或埋在浅表层的种子与那些遮掩在灌木下的种子相比,有不同的萌发力。前者经受每晚露水以及小量雨水的反复湿润,有可能使种子活化或通过细胞DNA修补机制,而使其种子萌发能力有所提高(Heydecker et al., 1973; Osborne et al., 1980/1981)。

3.2 土壤温度和土壤湿度光是调节种子萌发的重要因素

在自然生境中,白沙蒿的种子在春天到夏初或秋天萌发。在外界温度高于15℃,种子的萌发开始加快。种子的适宜萌发温度为25℃。低于15℃,种子的萌发率和萌发速率都变低,在5℃,种子的萌发则完全被抑制。而当温度高于30℃时,种子即使经过40 d的培养,其萌发率仍低于20%。这种萌发机制确保了大部分种子在合适的季节萌发,因而增大了幼苗存活的机会。

白沙蒿的种子在培养60 d后,种子的萌发率在10℃和30℃相对较低。将这些未萌发的种子转移至适宜温度(25℃)下培养10 d,那些原先培养在10℃下的种子的萌发率只轻微地有些增加。而那些原先培养在30℃下的种子的则达到较高的萌发率。这说明在30℃下的培养并没有导致热休眠的出现。这

与 *Lactuca serriola* L. (菊科) 及 莴苣 (*Lactuca sativa*) 的种子萌发情况不同。后两种植物的种子在 30 ℃甚至 26 ℃下培养,其种子的萌发就受到热休眠的影响(Guterman et al., 1972; Small & Guterman, 1992a; 1992b)。温度对不同生态型的种子的萌发有不同的影响。Mott 和 Groves(1981), Mahmoud 等(1981)发现,生长在海拔较高的相同生态型的植物种子在低温下不萌发而在高温下则萌发很好。这种萌发机制确保了在高海拔地区生长的植物只在温度及土壤湿度较高的夏初萌发。相反,生长于山脚下的相同的植物,其种子则在较温和的冬天萌发,因而,其萌发的适宜温度要比生长于高山上的相同植物要低。生长在 Negev 沙漠的 *A. monosperma* 的种子在温度温和以及在雨季发生的冬季萌发,其适宜温度为 15 ℃(Huang & Guterman, 1998)。但是,白沙蒿的种子则在温度升高的春季和大量雨水分布的秋季萌发。相似的现象在同一地区生长的黑沙蒿的种子萌发中也有发现(Huang & Guterman, 2000)。

同为蒿属植物,不同种间种子的萌发速率不同。*A. monosperma* 属于快速萌发的种子,其种子在适宜条件下通过 3 d 的培养能达到 80% 的萌发率(Huang & Guterman, 1998; Koller et al., 1964)。*A. sieberi* 则属于慢速萌发的种子,其种子在培养 16 d 后才开始萌发(Evenari & Guterman, 1976)。白沙蒿的种子在适宜条件下通过 25 d 的培养只达到 80% 的萌发率。种子萌发速率的差异体现了植物对各自生境的适应。毛乌素沙地昼夜温差较大,而降雨量及降雨时间不确定,在这样的生境下,一场雨后种子库中只有一部分种子较低的萌发速率减少了植物的死亡率(Guterman, 1993)。

土壤湿度是调节种子萌发的重要因素之一。土壤湿度的高低,调节着种子的萌发速率。从 1.7% 到 14.7%,沙土湿度越高,那么白沙蒿种子的萌发率及萌发速率就越高。而从 19.4% 起,种子的萌发受到了延迟,苗的发育受到了抑制。*A. monosperma* 种子萌发的适宜土壤湿度为 18.3%(Huang & Guterman, 1998),黑沙蒿萌发率最高的土壤湿度为 4.9%(Huang & Guterman, 2000),而白沙蒿的萌发率最高的土壤湿度为 14.7%。上述同属植物对土壤湿度的不同要求,可能与其生境有着密切的关系。黑沙蒿的主要生境为固定沙地,而白沙蒿的主要生境为流动沙地,流动沙地的土壤水分含量高于固定沙地。黑沙蒿在低土壤湿度下萌发而白沙蒿在较

高土壤湿度下萌发,可能与它们适应其各自生境的土壤湿度有关。

3.3 土壤深度通过调节光照、土壤湿度和土壤温度而调节种子萌发

种子在沙层中被埋越深,其萌发就越慢越低。原因在于光强随着土壤深度的增加而减弱,并且光波随着深度的增加,变得越长,直至只剩下远红光(Wolley & Stoller, 1978)。这种种子在不同沙层中萌发力与光的关系,在野外的观察中也得到了验证。在 *A. monosperma* 自然生境中,一场大约 30 mm 的雨后,苗的平均萌发深度为 0.9 ± 0.02 cm,萌发深度的范围从 0.1 ~ 1.8 cm(Huang & Guterman, 1998)。而黑沙蒿种子的适宜萌发深度为 0.5 ~ 1.0 cm(Huang & Guterman, 2000)。在自然生境的流动沙丘上,沙层的移动性使白沙蒿的种子不断受到沙埋及暴露的情况,被湿沙层埋藏较深的种子长时间吸收水分,已达到“时刻准备萌发”的状态,当上层的沙层被风吹走时,种子便被暴露于适当的深度和光照下。只要在适当的沙层深度,即种子暴露在适当的光照、土壤温度及土壤湿度下,它们就能萌发。因此,在阴雨天气,沙层的表面是萌发的最好环境,其萌发率高,而在晴朗的气候下,沙层表面受到阳光暴晒,沙面迅速变干,而不利于苗的建成。在毛乌素沙漠的榆林地区,播种期的选择,除考虑种子萌发的温度条件外,主要决定于降水与沙风的密切配合。播种后种子的自然覆沙,对于种子的发芽、成苗十分重要。一般自然覆沙的种子,遇上湿透沙面的少量降水,就能发芽、出苗;而在沙面上裸露的种子,因吸水不足而不发芽,或者少数发芽,也因雨后天晴,幼芽失水干枯致死,出现“闪芽现象”。因而,白沙蒿种子在需要播种后有一个良好的种子自然覆沙条件,沙层下 0.5 ~ 1 cm 将是其适宜的萌发环境。

光照、土壤湿度、温度以及土壤深度等环境因素对白沙蒿种子萌发的共同调节,对生长在流动沙丘环境的白沙蒿种子的萌发是很重要的,它增大了白沙蒿幼苗的生存机率。在不同时间的降雨后,种子库中只有部分的种子萌发减少了生存的冒险性,这种生存机制对于生长在象流动沙丘这样极端和不可预测环境下的植物来说是非常重要的。

参 考 文 献

- Evenari, M. & Y. Guterman. 1976. Observations on the secondary succession of three plant communities in the Negev desert, Israel. I. *Artemisietum herbae-albae*. In: Jacques, R. ed.

- Hommage au Prof. P. Chouard, Etudes de Biologie Vegetale. Paris; C. N. R. S. Gif sur Yvette. 57~86.
- Gutterman, Y. 1993. Seed germination in desert plants. *Adaptations of Desert Organisms*. Berlin: Springer-Verlag.
- Gutterman, Y. 1994. Strategies of seed dispersal and germination in plants inhabiting deserts. *Botanical Review*, **60**: 373~425.
- Gutterman, Y., M. Evenari & W. Heydecker. 1972. Phytochrome and temperature relations in *Lactuca sativa* L. Grand seed germination after thermo-dormancy. *Natural New Biology*, **235**: 144~145.
- Heydecker, W., J. Higgins & R. L. Gulliver. 1973. Accelerated germination by osmotic seed treatment. *Nature*, **246**: 42.
- Huang, Z. Y. & Y. Gutterman. 1998. *Artemisia monosperma* achene germination in sand: effects of sand depth, sand/water content, cyanobacterial sand crust and temperature. *Journal of Arid Environments*, **38**: 27~43.
- Huang, Z. Y. & Y. Gutterman. 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.
- Huang, Z. Y. (黄振英), Y. Gutterman, Z. H. Hu(胡正海) & X. S. Zhang(张新时). 2001. Studies on seed germination of *Artemisia sphaerocephala*. I. Structure and function of mucilaginous achene. *Acta Phytocologica Sinica(植物生态学报)*, **25**: 37~43. (in Chinese)
- Keren, A. & M. Evenari. 1974. Some ecological aspects of distribution and germination of *Pancratium maritimum* L. *Israel Journal of Botany*, **23**: 202~215.
- Koller, D. 1956. Germination-regulating mechanisms in desert seeds. III. *Calligonum comosum* L'her. *Ecology*, **37**: 430~433.
- Koller, D., M. Sachs & M. Negbi. 1964a. Spectral sensitivity of seed germination in *Artemisia monosperma*. *Plant and Cell Physiology*, **5**: 79~84.
- Koller, D., M. Sachs & M. Negbi. 1964b. Germination-Regulating mechanisms in some desert seeds. VII. *Artemisia monosperma*. *Plant and Cell Physiology*, **5**: 85~100.
- Liu, Y. X. (刘瑛心). 1985. *Flora in desertis deipublicae populum sinarum*. Tomus III. Beijing: Science Press. 266 ~ 305. (in Chinese)
- Mahmoud, A., A. M. El-Sheikh & S. A. Baset. 1981. Germination of *Verbesina encelioides* and *Rumex nevulosus* from South Hijaz. *Journal of Arid Environments*, **4**: 299~308.
- Mott, J. J. & R. H. Groves. 1981. Germination strategies. In: McComb, J. A. ed. *Biology of Australian plants*. Australia: University of Western Australian Press. 307~341.
- Osborne, D. J., R. Sharon & R. Ben-Ishai. 1980/1981. DNA integrity and repair. *Israel Journal of Botany*, **29**: 259~272.
- Small, J. G. C. & Y. Gutterman. 1992a. Effect of sodium chloride on prevention of thermodormancy, ethylene and protein synthesis and respiration in Grand Rapids lettuce seeds. *Physiologia Plantarum*, **84**: 35~40.
- Small, J. G. C. & Y. Gutterman. 1992b. A comparison of thermo- and skotodormancy in seeds of *Lactuca serriola* in terms of induction, alleviation, respiration, ethylene and protein synthesis. *Plant Growth Regulation*, **11**: 301~310.
- Sokal, R. R. & E. J. Rohlf. 1995. *Biometry* (3rd ed.). San Francisco: Freeman.
- Walls, J. 1982. Combatting desertification in China. United Nations Environment Programme, Nairobi.
- Wang, L. 1996. Combating desertification in China. Beijing: China Forestry Publishing House.
- Wolley, R. R. & E. W. Stoller. 1978. Light penetration and light-induced seed germination in soil. *Plant Physiology*, **61**: 597 ~ 600.

责任编辑:蒋高明 责任编辑:孙冬花