

古尔班通古特沙漠种子秋萌的环境依赖性*

曾晓玲¹ 刘彤^{1**} 沈雪莹¹ 牛攀新²

(¹ 石河子大学生命科学学院, 新疆石河子 832000; ² 石河子大学农学院林学系, 新疆石河子 832000)

摘要 种子的萌发时间分散在不同季节, 有利于资源的利用, 种群的延续与扩增。通过野外对秋萌物种种类与分布特征进行调查, 结合种子生物学特征和萌发对温度、水分的响应, 探究古尔班通古特沙漠秋萌物种种子的共性特征及萌发的环境依赖性。结果表明: 67 个样地中有 33 个样地有秋萌物种分布, 物种以 1 年生短命植物为主。秋萌物种的果实易开裂, 种子寿命较短, 且不休眠。萌发的高温阈值宽泛, 萌发类型不是早春低温类型, 与 9—11 月秋季温度对应; 萌发对土壤水分响应敏感, 冗余分析发现水分是种子选择萌发时间的限制因子, 影响秋萌物种的分布。在气候变化背景下, 秋冬降水增多, 冬季冻期缩短, 推断古尔班通古特沙漠秋萌物种的种类和数量都会呈增加趋势。

关键词 土壤水分; 温度; 萌发时间; 短命植物; 冗余分析

中图分类号 Q948.112 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2011)8-1604-08

Environment-dependence of seed germination in autumn in Grurbantonggut Desert. ZENG Xiao-ling¹, LIU Tong^{1**}, SHEN Xue-ying¹, NIU Pan-xin² (¹College of Life Science, Shihezi University, Shihezi 832000, Xinjiang, China; ²Department of Forestry, College of Agriculture, Shihezi University, Shihezi 832000, Xinjiang, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2011, **30** (8): 1604–1611.

Abstract: Seed germination time scatters in different seasons, being propitious to the resources utilization and the population continuation and growth. In this paper, a field survey was conducted on the autumn-germinating plant species and their distribution in Grurbantonggut Desert, and, based on the biological characteristics of their seeds and the responses of the seeds germination to air temperature and soil moisture, the common characteristics of the seeds and the environment-dependence of their germination were studied. Among the 67 sites surveyed, 33 sites had autumn-germinating species, and most of them were ephemeral plants. The fruits of autumn-germinating plants were easy to dehiscence, and the seeds had a shorter life span without dormancy. The seed germination had a broader high temperature threshold, and the germination type was not a low-temperature type of early spring but in correspondence to the temperature in autumn (September–November). The germination was sensitive to soil moisture. Redundancy analysis further revealed that soil moisture was a limiting factor to the germination time of the seeds, and affected the distribution of autumn-germinating plants. Because of the increasing precipitation in autumn and winter and the shortening frozen period in winter under the background of climate change, it was deduced that the species and number of autumn-germinating plants in Grurbantonggut Desert would be increased.

Key words: soil moisture; temperature; germination time; ephemeral plant; redundancy analysis.

短命植物是古尔班通古特沙漠的特色植物区系类群(毛祖美和张佃民, 1994), 是流动沙丘的先锋

物种, 它盖度大, 生物量高, 对沙漠生物多样性维持和生态系统稳定起到重要作用(王宗灵等, 1998; 张立运和陈昌笃, 2002; 王雪芹等, 2004; 刘忠权等, 2011)。通常认为, 短命植物具有生活史短、高光合能力、繁殖力强、抗干扰、种群持续力强等特点, 对荒

* 国家“十一”五科技支撑计划重大项目(2007BAC17B03)资助。

** 通讯作者 E-mail: liutong1968@yahoo.com.cn

收稿日期: 2011-01-21 接受日期: 2011-04-14

漠环境具有良好的适应性。然而,近年我们调查发现,大部分1年生短命植物在古尔班通古特沙漠普遍存在种子在秋天萌发的特性,这类植物种子萌发环境依赖性如何?是否是短命植物的特殊适应对策等问题极有必要深入研究。

1年生植物表现出2种不同的萌发对策:快速萌发和早期定居,能够有效提高植物的竞争优势(Grime *et al.*, 1981; Mandák, 2003);在不可预测环境中推迟萌发,分担风险,两头下注对策(Venable & Brown, 1988; Philippi, 1993; 张大勇, 2000; 刘志民等, 2004)。秋萌植物也称冬季1年生植物(winter annual),它是春季种子萌发,夏季完成生活史,产生的种子随后在当年秋季萌发,经过冬季后与第2年春季萌发的植株一起生长,结实。秋萌幼苗经历冬季低温危害,是一种特殊类型的两头下注对策。

种子萌发是植物生活史的重要特征,萌发时间强烈影响植株的竞争能力、死亡率和繁殖产量(González-Astorga & Núñez-Farfán, 2000; Donohue *et al.*, 2010),在荒漠1年生植物种群持续存在与种群动态中具有关键作用(Venable, 2007)。种子萌发和休眠是相对的行为,从结果来看,种子休眠主要在于:(1)确保波动环境中种群的延续;(2)防止母株和同胞竞争;(3)当环境不适合幼苗建成时的一种调节对策;(4)调节萌发对策使适合度达到最大;(5)成为遗传下来的许多生命周期特征之一,从而使一种植物在其生境中的适合度达到最大(李良和王刚, 2003)。从机制上来看,休眠分为内因性和外因性。内因性休眠是由胚的特征决定的,而外因性休眠受诸多因素影响,物理的、化学的、甚至种皮和果皮。Baskin (1998)将种子休眠分为生理休眠、形态休眠、形态生理休眠、物理休眠、物理加生理休眠、化学休眠以及机械休眠等类型。很多沙生植物的种子在刚成熟时具有非深度生理休眠,可以通过较短的低温层积处理或高温来打破。然而秋萌属于哪一种休眠和萌发机制至今研究较少。

目前,对于种子秋萌研究,多集中于索诺兰、奇瓦瓦沙漠,研究内容包括对两头下注对策的验证(Evans *et al.*, 2005; Valleriani, 2005)、环境对秋萌种群的繁殖物候(Miller-Rushing & Primack, 2008; Galloway & Burgess, 2009)和生长季(Myneni *et al.*, 1997)的影响。潘伟斌和黄培祐(1995)探讨了卷果涩芥(*Malcolmia scorpioides*)、四齿芥(*Tetracme quadricornis*)、长齿四齿芥(*Tetracme recurvata*)和狭果鹤

虱(*Lappula semiglabra*)4种常见的秋萌株与春萌株的生物学特性。姚红和谭敦炎(2005)对比了准噶尔荒漠中胡卢巴属4种植物因萌发时间不同产生的植株在个体大小、生存力和繁殖输出等方面的差异。张涛等(2007)对小车前(*Plantago minuta*)和尖喙牻牛儿苗(*Erodium oxycorynchum*)的春萌秋萌个体生态生物学特征进行了比较。

在干旱地区,种子萌发时间是自然选择强烈作用的结果,其中降水强度和时间、降水时的温度是重要的影响因素(Garnett & Williamson, 2010)。而对于种子本身,萌发时间还依赖于种子对降水响应的敏感程度(Reynolds *et al.*, 2004; Schwinning & Sala, 2004),如一些物种的种子具有粘液层,能够有效提高种子的吸水保水能力(黄振英等, 2001)。所以种子萌发时间是生物因素和非生物因素共同作用的契合,是种子适应干旱多变环境的生存对策(Cohen, 1968; Simons & Jonnston, 2006)。

本文在野外调查了古尔班通古特沙漠中所有秋萌物种的种类,并对秋萌果实类型进行归类分析;在室内设置温度和水分梯度,探究种子秋萌分布的环境依赖性。说明秋萌短命植物对外界环境条件波动的适应机制。

1 研究地区与研究方法

1.1 自然概况

研究区位于准噶尔盆地腹地-古尔班通古特沙漠(44°11'N—46°20'N 和 84°31'E—90°00'E);其面积为4.88万km²,是我国第二大沙漠和第一大固定、半固定沙漠。沙漠气候特点可概括为:干旱、多风、蒸发强烈、温度变化剧烈、降水主要分布在春季和秋冬季,冬季有>20 cm厚的积雪,属内陆荒漠气候。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置 2009年11月初,在古尔班通古特沙漠南部植物主要分布区,分层和随机取样结合,共选取67个样地(赵怀宝等, 2010),调查秋萌物种的分布。其中66个样地为沙丘,一个样地为平地,平地表层土壤以粘土为主。统计样方内秋萌物种的种类和数量,并标记不同物种幼苗20株,以便来年鉴定物种科属。根据沙丘大小和走向,自沙丘顶部到丘间低地,垂直沙丘走向设置1条100~200 m长、10 m宽的样带,小样方涵盖沙丘的各个部位,以达到样点群落物种多样性的最小观测面积(刘彤

等,2006)。在样带内建立 10 m×10 m 的小样方,采用连续样方法进行调查观测。为综合反应平地物种特点,平地样方采用 2 条平行样带,长 5 km,样带相隔 1 km,沿样带每隔 1 km 设置 10 m×10 m 的样方,共 10 个样方。对秋萌种子的果实类型分析,参照植物志对果实类型进行准确校正。

1.2.2 气象数据 研究区 30 年的温度和降水数据来源于德国气象局全球降水气候中心 (Global Precipitation Climatology Centre,2008),经过差值模型计算出各样地降水数据(赵怀宝等,2010)。

1.2.3 样品采集 实验共选取了 4 种物种为研究对象,首先选取了沙漠中 1 种具有粘液层特殊结构的种子,其次由于研究区秋萌短命植物以十字花科和紫草科植物为主,又选取了 2 种十字花科和 1 种紫草科物种,以这 4 种物种为代表,探讨秋萌短命植物的种子的共性特点及种子如何对水热条件响应。于 2008 年 6 月在古尔班通古特沙漠南部采集小车前 (*Plantago minuta*)、弯角四齿芥 (*Tetracme recurvata*)、狭果鹤虱 (*Lappula semiglabra*) 和庭芥 (*Alyssum desertorum*) 的种子。每个物种均包含 100 株混合的种子,种子自然风干后装入纸袋置于 4 ℃ 冰箱保存待用。

1.2.4 种子萌发实验 1) 温度萌发实验。于 2009 年 3 月初进行,每 20 粒种子为 1 组,3 个重复。将种子均匀的置于垫有 2 层湿润滤纸、直径为 90 mm 的培养皿中进行萌发。根据研究区的温度特点设置 7 个变温处理,分别是:5/10 ℃、5/15 ℃、5/20 ℃、5/25 ℃、15/25 ℃、15/30 ℃、20/35 ℃。自萌发之日起,每天统计种子发芽的个数,当胚根长度与种子长度相等时记为发芽,用镊子移出已萌发的种子,每天补充少量的蒸馏水,以保证有充足的水分供应。

2) 土壤水分萌发实验。于 2009 年 4 月初进行,根据研究区的土壤含水量和降水特征(赵从举等,2004),实验设置 6 个水分处理。实验所用的沙子取自研究区的流动沙丘顶部,称取 410 g 沙子置于直径为 11 cm 的花盆中,分别用量筒准确加入 12.68、21.58、35.65、50.6、66.74 和 90 ml 蒸馏水,使土壤含水量为 3%、5%、8%、11%、14% 和 18%,共 6 个处理,每个处理 3 个重复。每个处理均匀播种 20 粒种子,种子埋深约 1 cm。置于培养箱内,温度为 15/25 ℃ 的变温,为了使土壤水分保持恒定,采用称重法每天补充蒸发散失的水分。

3) 不同储藏时间的萌发实验。于 2008 年 7

月—2009 年 10 月进行,将分别贮藏 20、50、110、270、470 d 的种子置于光照培养箱内进行萌发,温度为 15/25 ℃,上述萌发实验的光照强度均为 3000 lx,12 h 光照/12 h 黑暗,每天统计种子萌发个数并移除已萌发幼苗,所有萌发实验当持续 6 d 无种子萌发视萌发实验结束。

1.2.5 数据处理 采用 SPSS 16.0 对不同温度,土壤含水量梯度下的萌发率进行方差分析,并用 Origin 辅助作图。应用 Canoco (Version 4.5) 分析软件将秋萌物种的多度矩阵和标准化的环境因子矩阵进行自然生境下秋萌植物分布与环境因子关系的冗余分析(RDA 分析),并用 CanoDraw (Version 4.0) 作图软件来完成绘图。

2 结果与分析

2.1 秋萌植物的物种种类

通过对 67 个样地的调查发现,33 个样地分布有秋萌植株,共有 25 种物种的种子可以在秋季萌发,隶属 13 个科,其中以十字花科和紫草科居多,分别为 6 种和 5 种,禾本科、豆科和菊科各 2 种,其余各科各有 1 种。除类短命植物囊果苔草外,其余 24 种物种均属短命植物(表 1)。

表 1 古尔班通古特沙漠秋萌植物物种种类
Table 1 Number of species germinated in autumn in Grubantonggut Desert

序号	科名		植物种类	
1	十字花科	Brassicaceae	弯角四齿芥	<i>Tetracme recurvata</i>
2			卷果涩芥	<i>Malcolmia scorpioides</i>
3			庭芥	<i>Alyssum desertorum</i>
4			涩芥	<i>Malcolmia africana</i>
5			小果菥蓂	<i>Isatis minima</i>
6			丝叶芥	<i>Leptaleum filifolium</i>
7	紫草科	Boraginaceae	硬弯软紫草	<i>Arnebia decumbens</i>
8			狭果鹤虱	<i>Lappula semiglabra</i>
9			假狼紫草	<i>Nnoea caspica</i>
10			翅鹤虱	<i>Lepechiniella lasiocarpa</i>
11			石果鹤虱	<i>Lappula spinocarpos</i>
12	豆科	Leguminosae	弯果葫芦巴	<i>Trigonella arcuata</i>
13			尖舌黄耆	<i>Astragalus oxyglottis</i>
14	菊科	Compositae	蓝刺头	<i>Echinops sphaerocephalus</i>
15			小甘菊	<i>Cancerinia discoide</i>
16	禾本科	Gramineae	齿稃草	<i>Schismus arabicus</i>
17			东方旱麦草	<i>Eremopyrum orientale</i>
18	莎草科	Cyperaceae	囊果苔草	<i>Carex physodes</i>
19	牻牛儿苗科	Geraniaceae	尖喙牻牛儿苗	<i>Erodium oxyrhynchum</i>
20	唇形科	Labiatae	小花荆芥	<i>Nepeta micrantha</i>
21	罂粟科	Papaveraceae	小花角茴香	<i>Hypecoem parviflorum</i>
22	大戟科	Euphorbiaceae	沙大戟	<i>Chrozophora sabulosa</i>
23	蒺藜科	Zygophyllaceae	骆驼蹄瓣	<i>Zygophyllum fabago</i>
24	车前科	Plantaginaceae	小车前	<i>Plantago minuta</i>
25	石竹科	Caryophyllaceae	拟漆姑	<i>Spergularia salina</i>

表 2 不同果实类型秋萌的比例
Table 2 Proportion of seed germination in autumn of different fruit type

果实类型	总物种数目	秋萌物种比例 (%)
胞果	18	0
瘦果	16	12.5
蒴果	20	30
角果	11	54.6
荚果	9	22.2
小坚果	10	70
颖果	5	40
核果	2	0
双悬果	2	0

表 3 RDA 排序的特征值及累积解释量
Table 3 Eigenvalues, cumulative variances of vegetation data and vegetation-environment relationship of RDA ordination

排序轴	特征值	植被累计解释量 (%)	植被-环境关系累计解释量 (%)
第 1 轴	0.511	51.1	98.1
第 2 轴	0.008	51.8	99.6
第 3 轴	0.002	52.0	99.9
第 4 轴	0	52.0	100

2.2 秋萌植物的果实类型

通过调查发现,研究区共有 93 种物种,共计 9 种果实类型,6 类果实具有秋萌现象。十字花科果实类型为角果,其中 50% 以上物种存在秋萌现象。有 10 种物种的果实是小坚果,其中 7 种可以秋萌(表 2)。

2.3 秋萌植物分布与环境因子的关系

在古尔班通古特沙漠调查的 67 个样地中共有 33 个样地有秋萌植物分布。采用 9 月和 10 月的平均降水、样地海拔、经度、纬度、土壤电导率、pH 值,有机质含量作为环境因子矩阵与秋萌物种的多度矩阵进行 RDA 分析。RDA 排序的第 1、第 2 轴的特征值分别为 0.511 和 0.008(表 3),特征值之和占所有排序轴总特征值之和 51.8%。由物种-环境累计解释量可知,第 1 和第 2 轴可累计解释物种-环境关系 99.6% 的信息。延第 1 轴,反应了秋萌物种分布在研究区各样地的变化,其中经度、降水和海拔对秋萌物种的分布有着重要的影响,因此,第 1 轴是经度、

降水和海拔的变化轴(表 4)。经度是一个综合环境因子,影响研究区自西向东温度、降水、湿度等环境因子的差异,延第 1 轴的方向,囊果苔草、庭芥、小车前、齿稈草和假狼紫草在秋季降水较多的区域分布较多(图 1),说明秋季的降水是决定种子在秋季萌发的主要因素,并且在水分较充足的区域多度较大,研究区并不是所有的物种多度都与水分呈正相关,受地形和微环境的影响,一些物种分布在小区内水分充足的生境中。

2.4 不同温度对秋萌植物萌发的影响

由图 2 可知,4 种秋萌短命植物都在温度为 5/10 ℃ 萌发率较低,与其他 5 个温度处理的萌发率存在极显著差异($P<0.01$)。庭芥和弯角四齿芥除 5/10 ℃,其他 6 个温度处理萌发率无显著差异($P=0.081, P=0.124$)。小车前在 5/25 ℃、15/25 ℃、15/30 ℃ 温度下萌发率达到 50%,而低温和高温均不利其发芽。狭果鹤虱在 5/10 ℃ 下无种子萌发,随着温度的升高,萌发率接近 100%,但较高的温度下萌发率下降,说明狭果鹤虱在适宜的温度条件下种

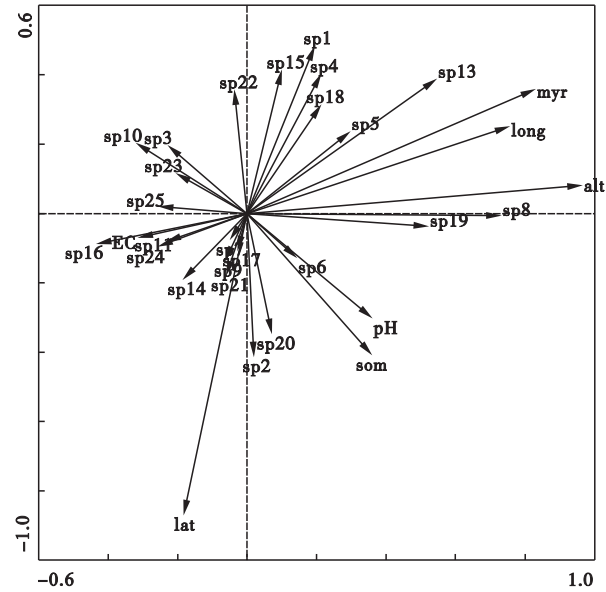


图 1 自然生境下秋萌植物分布与环境因子关系的冗余分析
Fig.1 Redundancy analysis of relationship between environment factors and plant species distrution

sp1-25:25 种秋萌物种。alt:海拔, lat:纬度, long:经度, myr: 秋季降水, EC:土壤电导率, pH:土壤 pH 值, som:土壤有机质。

表 4 环境因子与排序轴的相关性分析
Table 4 Correlation coefficient between environmental factors and the first 2 axes of RDA ordination

	纬度	经度	海拔	秋季降水	土壤电导率	土壤 pH 值	土壤有机质
第 1 轴	-0.134	0.555	0.709	0.610	-0.231	0.265	0.264
第 2 轴	-0.454	0.121	0.042	0.187	-0.036	-0.158	-0.213

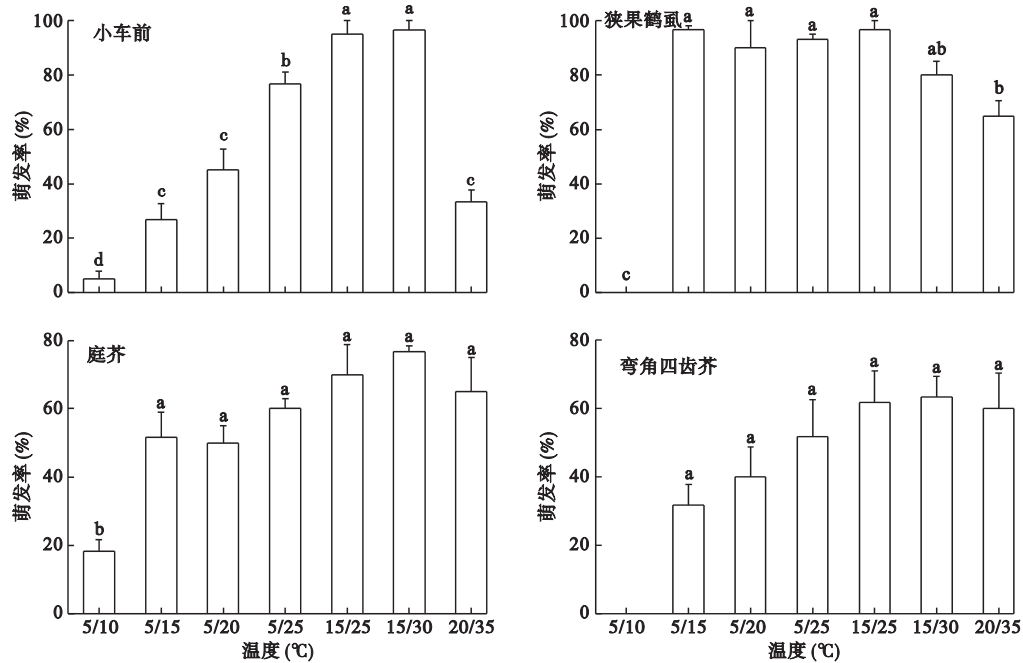


图 2 温度对种子萌发率的影响
Fig. 2 Effect of temperature on germination percentage

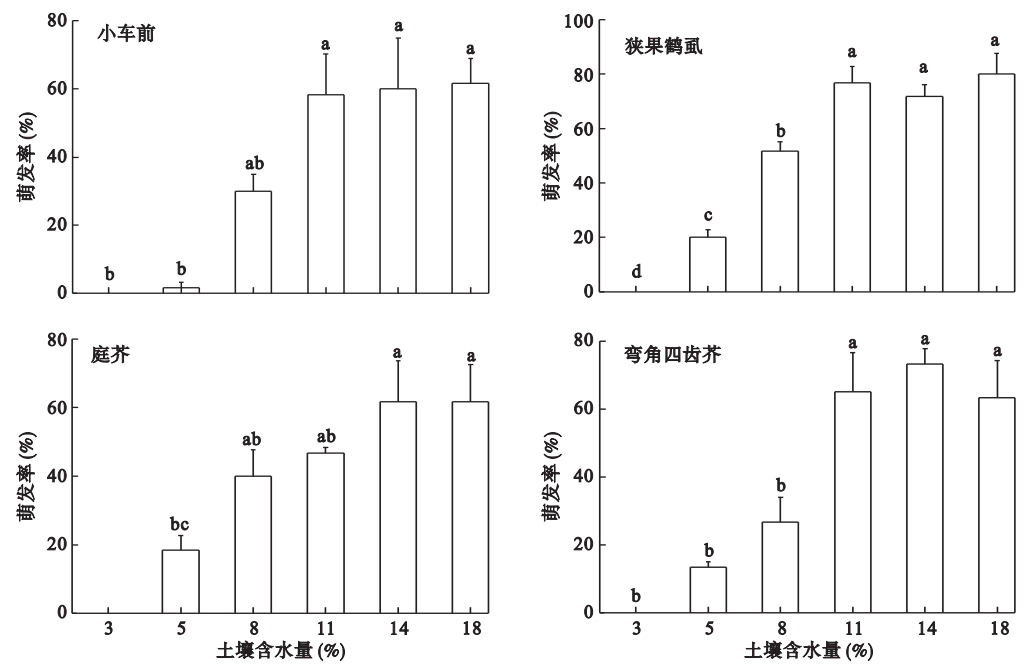


图 3 土壤含水量对种子萌发率的影响
Fig. 3 Effect of soil moisture contents on germination percentage

子萌发率较高,而温度>15/30 ℃ 或为 5/10 ℃ 低温时萌发率会下降或者不萌发。

2.5 不同土壤水分条件对秋萌植物萌发的影响

4 种秋萌短命植物均在土壤含水量>11% 时,萌发率可达到 60% 以上,当土壤含水量仅为 3% 时,所有的种子均不萌发,当土壤中的水分略增加,>5%

时,有少量的种子萌发(图 3),表明其萌发对水分响应敏感,充足的水分可以促进它们的萌发。

2.6 不同储藏时间对秋萌植物萌发的影响

在种子储藏 20、50、110、270 和 470 d 后进行萌发实验,分别代表种子成熟后的各阶段:刚成熟、夏末、秋季中旬、次年春季和秋季。4 种短命植物在贮

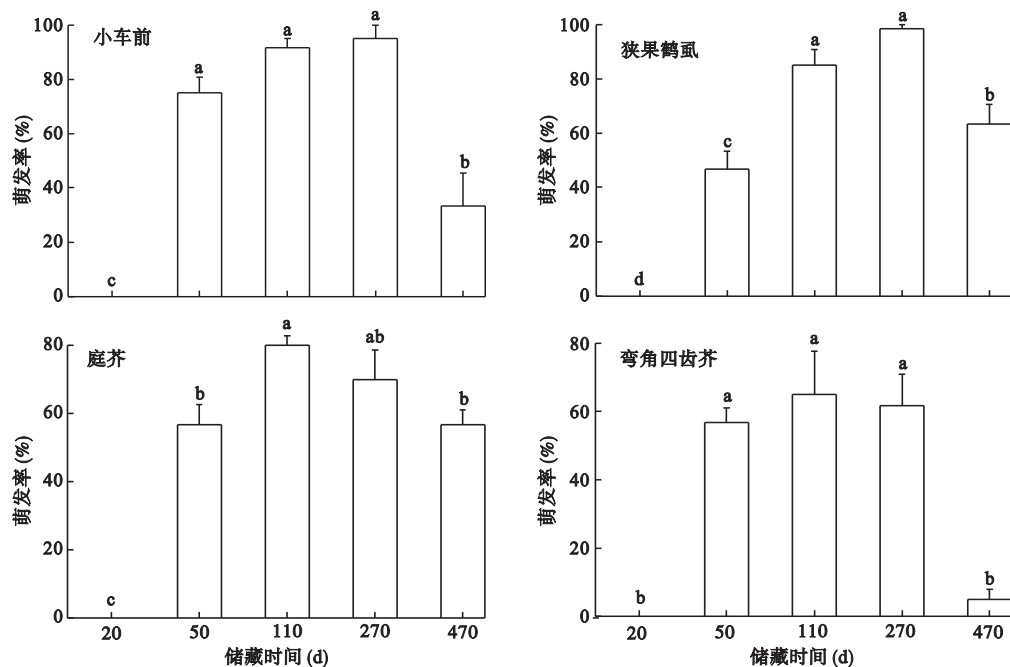


图4 储藏时间对种子萌发率的影响

Fig. 4 Effect of storage time on germination percentage

藏 20 d 均不萌发 (图 4), 其中小车前和弯角四齿芥在当年夏末、秋季中甸和次年春季与其他时间的萌发率达到极显著差异 ($P < 0.01$), 在次年秋季萌发率都显著低于当年春季和秋季的萌发率 ($P < 0.05$)。表明 4 种短命植物在种子成熟之后均存在休眠, 经过短暂的休眠后均能萌发, 且在当年和第 2 年春季萌发率都较高, 由于受种子寿命的限制, 在第 2 年秋季萌发率都极显著的降低, 以弯角四齿芥表现的最为明显。

3 讨论

通过野外调查发现, 33 个秋萌样地在沙漠中均匀分布, 物种种类以 1 年生短命植物为主, 共 24 种, 占沙漠中短命植物总物种数的 50% 以上, 因此, 从分布特征和物种种类来看, 秋萌现象在古尔班通古特沙漠中具有普遍性。

植物的每个生态行为对应着不同的生物与非生物因素, 植物除了对所处环境条件的适应, 其自身的生物学差异也决定了对于干旱环境的适应能力, 其中果实类型是一个重要的决定因素, 果实类型是植物对综合环境因子长期适应的结果, 是长期进化的产物。果实类型与萌发时间的关系是通过生活史其他特征, 如种子扩散、种子被捕食几率及种子寿命等特征作用在萌发时间上的直接关系来体现。秋萌物种

果实体现的共性是易开裂、易传播, 所以繁殖体将提前以种子的形态存在于土壤中, 此时, 种子会尽可能捕捉合适的时间进行萌发以避免活性丧失。不同贮藏时间萌发实验发现, 4 种短命植物的种子在第 2 年秋季的萌发率均显著降低。表明在有限的寿命里, 种子必须抓住合适的萌发时间, 因为以种子形态存在于自然界的时间越长, 种子面临死亡的几率就越大, 会遭到动物捕食、外界机械损伤等, 使之萌发成幼苗的几率变小。从种子不同贮藏时间的萌发率来看, 4 种短命植物种子在贮藏 50 d 后均能萌发, 种子成熟后经历一个短暂的静止状态后即可萌发, 可推断 4 种短命植物种子不存在休眠。

通过室内萌发实验得到 4 种秋萌短命植物在 5/10 °C 下有个别物种少量种子可萌发, 其他 6 个温度处理下萌发率较高, 表明这 4 种短命植物不是早春低温萌发类型, 萌发需要一定温度, 且高温的阈值较为宽泛, 一定程度上与古尔班通古特沙漠 10—11 月秋天温度相对应。萌发对土壤含水量响应敏感, 在土壤含水量 $< 5\%$ 时种子萌发率很低甚至不萌发, 水分是制约萌发的主要因子。这与 RDA 分析结果相同, 降水是影响秋萌物种分布的主导因素。Beatley (1967) 认为, 种子萌发依赖于土壤中的温度和湿度, 而幼苗的存活取决于土壤的湿度, 在夏季即使有降水, 但随之而来的干旱会使幼苗大范围死亡, 在不

适温度下的降水只能视为无效降水,不能激活种子进行萌发 (Mott, 1974)。从古尔班通古特沙漠附近气象站的降水季节分配来看,冬春和秋末是本地降水较多时间,所以在自然环境中4种短命植物的萌发时间主要集中在春季和秋季,其实质是与环境水分条件相适应的表现形式。萌发实验还发现,温度过高会抑制小车前和狭果鹤虱种子的萌发,相比较而言春季和秋季的降水充足,蒸发量远远低于夏季,此时土壤中有充足的水分,适合种子萌发和幼苗生存。

春萌与秋萌的权衡需从它们萌发的影响因素出发,再考虑影响其存活的因素,最终落实它们对种群的贡献,即植株的种子产量。综合种子自身生物学特征和种子对温度、水分的响应,可以概括种子将萌发时间分散在不同季节的原因,自身因素起非常重要的作用,果实易开裂并且寿命有限,所以萌发时间主要分布在当年秋季和次年春季。从种子繁殖产量考虑,秋萌植株营养生长期延长结实将增加(潘伟斌和黄培祐, 1995),春萌植株因生活周期缩短而增大结实机率,各具优势。然而春萌植株会遭遇突如其来的干旱造成植株死亡;秋萌植株由于冬季的低温会发生死亡,若幼苗大量死亡将会抵消植株种子产量大的优势。因此种子需选择在合适的时间萌发以确保种群扩增并延续,在沙漠中物种能否在多变的气候中延续取决于它们对当前气候的适应能力以及对未来气候变化趋势的潜在适应能力 (Hampe, 2004)。在新疆干旱荒漠地区的降水量呈逐年增加的趋势(胡汝骥等, 2002),并且在未来50~100年间还很可能将继续增加,且降水增加的季节主要在秋冬季(Piao *et al.*, 2010),呈暖湿化变化趋势,随着冬季温度的升高,冻期的变短,可以推断气候变化为种子在秋季萌发提供了有利条件,所以能够同时在春季和秋季萌发的种群,将在群落中占有优势地位,并更有效地实现种群的延续和扩增。即气候变化将促进此地区萌发对策的进化,推断在未来秋萌物种的种类和数量会呈现增加的趋势。

参考文献

胡汝骥, 马虹, 樊自立, 等. 2002. 新疆水资源对气候变化的响应. 自然资源学报, **17**(1): 22–27.
黄振英, Gutterman Y, 胡正海, 等. 2001. 白沙蒿种子萌发特性的研究. I. 粘液瘦果的结构和功能. 植物生态学报, **25**(1): 22–28.
李良, 王刚. 2003. 种子萌发对策: 理论与实验. 生态学

报, **23**(6): 1165–1174.
刘彤, 崔运河, 翟伟, 等. 2006. 莫索湾南缘沙漠植物群落多样性抽样方法的研究. 干旱区地理, **29**(3): 367–374.
刘志民, 李雪华, 李荣平, 等. 2004. 科尔沁沙地31种1年生植物萌发特性比较研究. 生态学报, **24**(3): 648–653.
刘忠权, 刘彤, 张荣, 等. 2011. 古尔班通古特沙漠南部短命植物群落物种多样性及空间分异. 生态学杂志, **30**(1): 45–52.
毛祖美, 张佃民. 1994. 新疆北部早春短命植物区系纲要. 干旱区研究, **11**(3): 1–26.
潘伟斌, 黄培祐. 1995. 四种短命植物若干生物学生态学特性的研究. 植物生态学报, **10**(1): 85–91.
王雪芹, 王涛, 蒋进, 等. 2004. 古尔班通古特沙漠南部沙面稳定性研究. 中国科学(D辑): 地球科学, **34**(8): 763–768.
王宗灵, 徐雨清, 王刚. 1998. 沙区有限降水制约下一年生植物种子萌发与生存对策研究. 兰州大学学报(自然科学版), **34**(2): 98–103.
姚红, 谭敦炎. 2005. 胡卢巴属4种短命植物个体大小依赖的繁殖输出与生活史对策. 植物生态学报, **29**(6): 954–960.
张涛, 孙羽, 田长彦, 等. 2007. 两种短命植物春萌秋萌个体生态生物学特征比较. 植物生态学报, **31**(6): 1174–1180.
张大勇. 2000. 理论生态学研究. 北京: 高等教育出版社.
张立运, 陈昌笃. 2002. 论古尔班通古特沙漠植物多样性的一般特点. 生态学报, **22**(11): 1923–1932.
赵从举, 康慕谊, 雷加强. 2004. 古尔班通古特沙漠腹地土壤水分时空分异研究. 水土保持学报, **18**(4): 158–161.
赵怀宝, 刘彤, 雷加强, 等. 2010. 古尔班通古特沙漠南部植物群落 β 多样性及其解释. 草业学报, **19**(3): 29–37.
Baskin CC, Baskin JM. 1998. Seeds: Ecology, Biogeography and Evolution of Dormancy and Germination. San Diego: Academic Press.
Beatley JC. 1967. Survival of winter annuals in the northern Mojave Desert. *Ecology*, **48**: 745–750.
Cohen D. 1968. A general model of optimal reproduction in a randomly varying environment. *Journal of Ecology*, **56**: 219–228.
Donohue K, Rubio de Casas R, Burghardt L, *et al.* 2010. Germination, postgermination adaptation, and species ecological ranges. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, **41**: 293–319.
Evans MEK, Hearn DJ, Hahn WJ, *et al.* 2005. Climate and life-history evolution in evening primroses (Oenothera, Onagraceae): A phylogenetic comparative analysis. *Evolution*, **59**: 1914–1927.
Galloway LF, Burgess KS. 2009. Manipulation of flowering time: Phenological integration and maternal effects. *Ecology*, **90**: 2139–2148.

- Garnett ST, Williamson G. 2010. Spatial and temporal variation in precipitation at the start of the rainy season in tropical Australia. *The Rangeland Journal*, **32**: 215–226.
- Global Precipitation Climatology Centre. 2008. Global precipitation analysis products. [EB/OL]. [2009–04–15]. <http://gpcc.dwd.de>.
- González-Astorga J, Núñez-Farfán J. 2000. Variable demography in relation to germination time in the annual plant *Tagetes micrantha* Cav. (Asteraceae). *Plant Ecology*, **151**: 253–259.
- Grime JP, Mason G, Curtis AV, *et al.* 1981. A comparative study of germination characteristics in local flora. *Journal of Ecology*, **69**: 1017–1059.
- Hampe A. 2004. Bioclimate envelope models: What they detect and what they hide. *Global Ecology and Biogeography*, **13**: 469–471.
- Mandák B. 2003. Germination requirements of invasive and non-invasive *Atriplex* species: A comparative study. *Flora*, **198**: 45–54.
- Miller-Rushing AJ, Primack RB. 2008. Global warming and flowering times in Thoreau's concord: A community perspective. *Ecology*, **89**: 332–341.
- Mott JJ. 1974. Factors affecting seed germination in three annual species from an arid region of western Australia. *Journal of Ecology*, **62**: 699–709.
- Myneni RB, Keeling CD, Tucker CJ, *et al.* 1997. Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991. *Nature*, **386**: 698–702.
- Philippi T. 1993. Bet-hedging germination of desert annuals: Variation among populations and maternal effects in *Lepidium lasiocarpum*. *American Naturalist*, **142**: 488–507.
- Piao SL, Ciais P, Huang Y, *et al.* 2010. The impacts of climate change on water resources and agriculture in China. *Nature*, **467**: 43–51.
- Reynolds JF, Kemp PR, Ogle K, *et al.* 2004. Modifying the 'pulse-reserve' paradigm for deserts of North America: Precipitation pulses, soil water, and plant responses. *Oecologia*, **141**: 194–210.
- Schwinning S, Sala OE. 2004. Hierarchy of responses to resource pulses in arid and semi-arid ecosystems. *Oecologia*, **141**: 211–220.
- Simons AM, Johnston MO. 2006. Environmental and genetic sources of diversification in the timing of seed germination: Implications for the evolution of bet hedging. *Evolution*, **60**: 2280–2292.
- Valleriani A. 2005. Algebraic determination of the evolutionary stable germination fraction. *Theoretical Population Biology*, **68**: 197–203.
- Venable DL, Brown JS. 1988. The selective interactions of dispersal, dormancy and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *American Naturalist*, **131**: 360–384.
- Venable DL. 2007. Bet hedging in a guild of desert annuals. *Ecology*, **88**: 1086–1090.

作者简介 曾晓玲, 女, 1985年8月出生, 硕士研究生, 研究方向为植物生态。E-mail: xl.519308@163.com

责任编辑 王伟
