

云南石林地区喀斯特山地种子休眠 分类和生态关系的初步研究

陈巧巧¹, 沈有信^{1*}, 杨光荣², 赵红梅²

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园昆明分部, 昆明 650223; 2. 石林风景区管理局, 云南 石林 652211)

摘要: 种子休眠是植物自身调节后代繁殖时间节律以适应生长环境的最重要方式。喀斯特是一种特殊的植物生长环境, 植物种子休眠对这种生境适应的研究缺乏。为探讨种子休眠与种子大小、散落时间之间的联系, 揭示喀斯特植物在长期的适应过程中的生殖对策, 对滇中喀斯特岩溶地区的 19 科 35 种植物的种子萌发和休眠类型进行了初步研究。结果表明: (1) 35 种植物中, 休眠物种(19 种, 54.29%) 比不休眠物种多(16 种, 45.71%); (2) 19 种休眠的物种中, 15 种具生理休眠, 4 种具物理休眠, 没有形态休眠、形态-生理休眠和联合休眠的植物; (3) 具物理休眠的植物种子明显大于不休眠和生理休眠的植物种子; (4) 雨季初期(4~7 月) 散落的种子不休眠比例很高(75.00%), 而雨季后期(10 月) 和旱季(11 月至次年 3 月) 散落的种子的休眠比例很高, 分别达 80.00% 和 61.54%; (5) 68.75% 的乔木休眠; 灌木的休眠比例为 33.33%; 藤本植物休眠和不休眠的物种比例相差不大; 草本植物大部分(66.67%) 不休眠。

关键词: 种子; 萌发; 休眠; 喀斯特地貌

中图分类号: Q948 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2012)06-0736-07

Classification and ecological relationships of seed dormancy in Shilin of karst region, Yunnan Province

CHEN Qiao-Qiao¹, SHEN You-Xin^{1*}, YANG Guang-Rong², ZHAO Hong-Mei²

(1. Kunming Division, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, CAS, Kunming 650223, China; 2. Shilin Stone Forest Administration, Shilin 652211, China)

Abstract: Seed dormancy is an important survival strategy adapted by plants to tune the time between seeds dispersal and right germination schedule. Seed germination characteristics and the class of seed dormancy (or non-dormancy) of 35 indigenous plants in limestone-forest region, Yunnan Province were examined. The results showed that the proportion of species with dormancy (D) seeds (19 species, 54.29%) was higher than species with non-dormancy (ND) seeds (16 species, 45.71%). Seeds of 15 species had physiological dormancy (PD), 4 with physical dormancy (PY), and none of them had morphological dormancy (MD), morphophysiological dormancy (MPD) and combinational dormancy (PY + PD). Seeds of species with PY were significantly bigger than those species with ND and PD. The majority (75.00%) of species dispersed seeds in early rainy season (April-July) were ND type, however species dispersed seeds in late rainy season (October) and dry season (November-March) had high proportion of D seeds (80.00% and 61.45%). The majority of trees (68.75%) had dormant seeds, and the majority of shrub (66.67%) and grass (66.67%) had non-dormant seeds.

Key words: seed; germination; dormancy; karst landform

* 收稿日期: 2012-03-19 修回日期: 2012-06-21

基金项目: 中国科学院“西部之光”项目 [Supported by West Light Foundation of the Chinese Academy of Sciences]

作者简介: 陈巧巧 (1986-), 女, 湖北襄阳人, 硕士, 主要从事植物生态与恢复生态学研究 (E-mail) cqql9860525@163.com。

通讯作者: 沈有信, 博士, 主要从事退化生态系统的研究与恢复工作 (E-mail) yxshen@xtbg.ac.cn。

喀斯特地貌是具有溶蚀力的水对可溶性岩石进行溶蚀等作用所形成的地表和地下形态的总称,又称岩溶地貌,是世界上广泛分布的一种地质景观类型(崔建武等 2005)。全球喀斯特地区的面积约为 $2 \times 10^7 \text{ km}^2$, 约占陆地面积的 12%, 中国是世界上喀斯特面积最大的国家(张殿发等 2001), 仅裸露型喀斯特面积就有 $9.07 \times 10^5 \text{ km}^2$, 集中分布于我国西南部的贵州、广西、云南等地(袁道先等, 1997; 李林立等 2003)。由于长期不合理的人为干扰, 大量岩溶植被遭到了严重的破坏, 植被覆盖率降低并导致土地石漠化(王世杰 2002)。种子和幼苗是植物个体发育中最关键和脆弱的阶段, 它们面临着多变的环境压力, 死亡风险较高(Hammond 等, 1995)。种子的萌发影响个体的存活, 并决定了植物进入自然或农业生态系统的时间(Donohue 等 2005; Miller, 1987)。

植物的生境、种子的大小、植物生活型等因素对种子萌发有重要影响(Mazer, 1989; Roach 等, 1987)。干燥生境中的植物通常利用特殊的生存对策来更有效地逃避不利环境因素, 提高幼苗的存活率, 比如休眠(Boeken 等 2004)。因此研究干燥生境中植物种子萌发行为对探索植物的生活史和植被的恢复有重要价值(Grime 等, 1981)。王学敏等(2003)开展了种子萌发生态学的研究, 认为植物生境对休眠物种的比例产生重要影响。Baskin 等(2004)整理了世界主要植被区的 5 250 种植物种子的休眠数据, 发现 69.6% 的种子成熟时休眠, 并且按照雨林—半常绿阔叶林—落叶林—干旱稀树草原—沙漠的顺序, 不休眠的物种依次减少, 休眠的物种比例逐渐增加(Baskin CC & Baskin JM, 1998)。喀斯特地区基岩裸露, 富钙、缺土、缺有效水、土被不连续且浅薄, 植物生境及其特殊(袁道先 2001; 王世杰 2002), 这种特殊的生境可能导致植物通过休眠适应不良环境, 休眠的物种数可能会提高, 但该特殊生境区域的植物种子萌发特性的文献报道很少。我们通过采集滇中喀斯特山地的主要物种, 判定其休眠特征及其休眠类型, 探讨种子休眠与种子大小、散落时间之间的联系, 以揭示喀斯特植物在长期的适应过程中的生殖对策, 为喀斯特退化生态系统修复物种的选择提供理论依据。

1 研究区概况和研究方法

1.1 研究区概况

研究地位于云南省石林彝族自治县, 该县地处

$24^{\circ}38' \sim 24^{\circ}58' \text{ N}$, $103^{\circ}11' \sim 103^{\circ}29' \text{ E}$, 海拔范围为 1 600 ~ 2 300 m。该地属典型的亚热带气候, 有明显的雨季和旱季之分, 每年的 5 月到 10 月为雨季, 11 月到次年 4 月为旱季; 年平均气温为 16.2° C , 最热月是 7 月, 平均气温 20.8° C , 最冷月是 1 月, 平均气温 8.2° C ; 年平均降雨量为 967.9 mm; 雨季降雨量占全年的 80% ~ 88%, 旱季仅占 12% ~ 20%; 境内平均湿度 75% (崔建武等 2005)。地带性植被为亚热带半湿润常绿阔叶林, 主要由滇青冈(*Cyclobalanopsis glaucoides*)、清香木(*Pistacia weinmannifolia*) 和黄连木(*P. chinensis*) 等组成(沈有信等 2005)。

1.2 材料与方法

1.2.1 实验材料 2010 年 10 月至 2011 年 9 月期间, 在种子成熟季节于原生林、稀树林以及灌丛选择充分成熟、饱满的种子进行采集, 种子采集后装入布袋后带回实验室, 纯化, 得到纯净干爽的种子。记录种子的颜色和形状等特征, 并测定千粒重(每个物种随机取 100 粒种子进行称量, 3 次重复)。共采集到 19 科的 35 种植物(表 1)。

1.2.2 实验方法 (1) 种子萌发特性观测: 吸水的种子可直接进行发芽测定, 3 次重复, 每重复 50 粒种子, 于培养皿中放置 4% 的琼脂培养基, 冷却后将种子均匀植入培养基, 让种子能充分吸收水分, 然后将培养皿放置于人工气候箱中培养。参照石林 5 ~ 10 月的温度, 设置 $30^{\circ} \text{ C} / 20^{\circ} \text{ C}$, $25^{\circ} \text{ C} / 15^{\circ} \text{ C}$ 两种温度处理(日间 12 h, 光照; 夜间 12 h, 无光照; 相对湿度为 95%)。以胚根突破种皮 2 mm 作为萌发的判断标准。每 24 h 观察记录种子的萌发数, 若有发霉的种子则及时更换培养基, 持续观察直到连续 4 周没有种子萌发时停止(Sautu 等 2006), 没有萌发的种子在实验结束后用 TZ 检测法检测未萌发种子的活性。楝木(*Swida macrophylla*) 等在实验开始内的 4 周内都无种子萌发, 实验在 7 周后停止。计算萌发率时以有活力的种子数为标准。

(2) 种子吸水能力和胚的测定: 每种植物随机取 100 粒种子称重, 然后将种子平铺在铺有湿润滤纸的培养皿内, 在室温下放置 24 h, 然后吸干种子表面的水分再分别称重(Baskin CC & Baskin JM, 1998), 按照下列公式计算种子吸水率: $W_s \% = [(W_i - W_0) / W_0] \times 100$, $W_s \%$ 指种子重量增加的百分数, W_i 指种子吸水 24 h 后的重量, W_0 指种子吸水前的重量。4 种植物种子不吸水的种子: 毛叶合欢(*Albizia mollis*)、川滇无患子(*Sapindus dalavayi*)、小鞍叶

羊蹄甲(变种) (*Bauhinia brachycarpa*) 和滇青冈, 用锉刀或解剖刀划破种皮后进行对比实验。

在解剖显微镜和放大镜下观察种子胚的发育情况(每种 20 粒), 若种子的胚长/种子长 $> 1/2$, 则胚发达; 反之, 胚不发达。

(3) 休眠分类方法: 根据 Baskin 等(2004) 的分类方法, 若种子胚发达, 且平均萌发时间(Mean LG) ≤ 30 d, 则种子不休眠; 若种子的胚不发达, 或者胚发达但是 Mean LG > 30 d 都判定为休眠。休眠类型又分成 5 类: ①物理休眠(PY) 种皮或果皮不吸水, 但胚发达且不休眠, 当种皮或果皮划破后, 萌发率会显著增加; ②形态休眠(MD): 种子在散落时胚未分化或胚已经分化但不发达, 即胚很小, 不足以突破种皮, 在种子萌发的过程中胚增大, Mean LG ≤ 30 d; ③形态-生理休眠(MPD), 这类种子的胚未分化, 并且 Mean LG > 30 d; ④生理休眠(PD), 这类种子的胚发达, 并且吸水, 但 Mean LG > 30 d; ⑤联合休眠(PY + PD), 种子既具有不透水的种皮或果皮又具有生理休眠特性的胚(Baskin 等, 2004)。(4) 数据处理: 萌发率(Germination percent), 即萌发实验结束后总的萌发百分数, $G_p = G_n / S_n \times 100\%$, G_n 为萌发的种子数, S_n (有活力的种子数) = 供试种子数 - TZ 检测无活性的种子数; 平均萌发时间(Mean ger-

mination time, Mean LG) $= \sum (G_i \times D_i) / \sum G_i$, G_i 为 D_i 天萌发种子数。

One-way ANOVA 分析不同温度处理下的萌发率差异显著性, 以及种子大小对休眠类型的显著性。采用 SPSS19.0 进行数据分析, SigmaPlot10.0 作图。

2 结果与分析

2.1 种子的萌发特性

种子萌发率变动于 0 ~ 98.75% 之间(表 1), 方差分析表明, 两种温度下种子萌发率和萌发时间差异不显著, 因此我们用 30℃/20℃ 的萌发率和萌发时间判定种子是否休眠。萌发率在 80% 以上的有 16 种; 60% ~ 80% 有 3 种; 30% ~ 60% 3 种; 其它 13 种植物种子萌发率都在 30% 以下, 其中栎木、薄叶鼠李(*Rhamnus leptophylla*)、多脉猫乳(*R. martini*) 和粉背菝葜(*Smilax hypoglauca*) 的种子始终没有萌发。滇黔黄檀(*Dalbergia yunnanensis*)、黄檀(*D. hupeana*) 和龙葵(*Solanum nigrum*) 萌发开始最早(1 d)(图 1: a), 小木通(*Clematis armandii*) 萌发开始最晚(40 d)(表 1, 图 1: b)。平均萌发时间小于 5 d 的有 2 种, 5 ~ 10 d 有 6 种, 10 ~ 20 d 有 6 种, 20 ~ 30 d 有 2 种, 30 ~ 40 d 有 8 种, 40 ~ 60 d 有 5

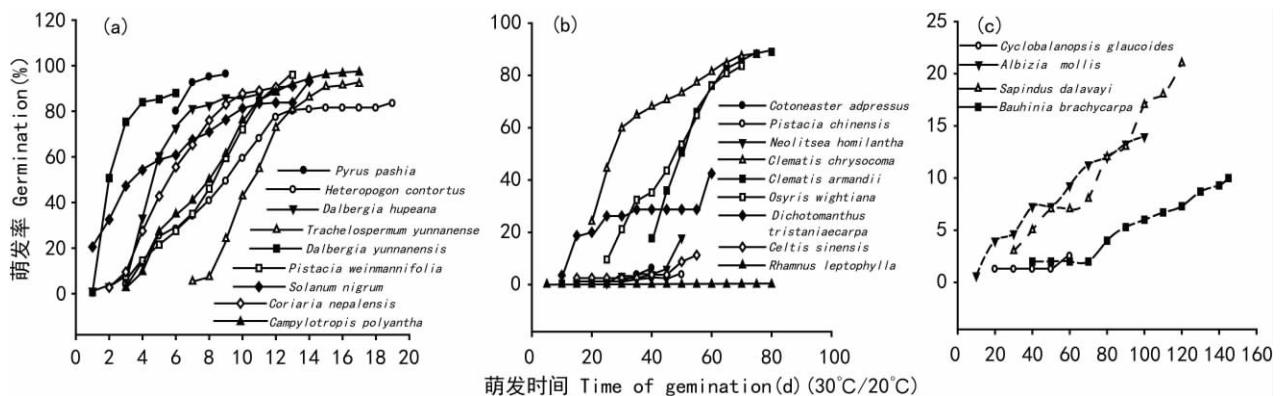


图 1 部分不休眠(a)、生理休眠(b)以及物理休眠(c)种子的累积萌发率(30℃/20℃)

Fig. 1 Accumulative germination percentages of seed of non-dormancy(a), physiological dormancy(b) and physical dormancy(c)

种 60 ~ 80 d 有 2 种(表 1)。

2.2 休眠分类

根据平均萌发时间、胚的发育程度以及种皮是否吸水 3 个条件, 16 种(45.71%) 植物判定为不休眠(ND), 19 种(54.29%) 休眠, 其中 15 种(42.86%) 为生理休眠, 4 种(11.43%) 为物理休眠,

没有具形态休眠、形态-生理休眠和联合休眠的植物。不休眠的物种中, 木本植物有 11 种, 藤本 3 种, 草本 2 种。除火棘和常春藤(变种) 以外, 萌发率都大于 80%, 通过对种子解剖发现, 胚长/种子长都超过 1/2, 并且胚已发育完全, 所以判定为不休眠。生理休眠的物种有 15 种, 占物种总数的 42.86%, 其

中薄叶鼠李、粉背菝葜、小木通、多脉猫乳在 30 d 内没有萌发。匍匐栒子、黄连木、木姜子的萌发率很低 (<20%)。物理休眠 4 种。毛叶合欢、川滇无患子、小鞍叶羊蹄甲(变种)和滇青冈的种子划破前后吸水率相差较大(表 2)。划破种皮后,种子的萌发率较划破前显著增加,毛叶合欢的萌发率从 14% 增加为 96% (Mean LG = 4 d),小鞍叶羊蹄甲(变种)从 10% 增加到 94.7% (Mean LG = 3.7 d),滇青冈从 2.5% 增加到 96.67% (Mean LG = 4.6 d),川滇无患子从 15% 增加到 90% (Mean LG = 25 d),说明这 4 种植物的种子只具有物理休眠而不属于联合休眠(表 2)。

表 1 35 种植物种子的千粒重、萌发率和平均萌发时间
Table 1 Thousand-seed weight, germination rate and mean germination time of 35 species

物种 Species	采集时间 Collection time	科名 Family	休眠类型 Type	千粒重 (g) Thousand-seed weight	总萌发率 Total germination rate		平均萌发时间 Mean LG	
					25℃ /15℃	30℃ /20℃	25℃ /15℃	30℃ /20℃
清香木 <i>Pistacia weinmannifolia</i>	2011-7	漆树科 Anacardiaceae	ND	86.0 ± 4.32	93.5 ± 0.01	95.5 ± 0.64	7.6 ± 0.57	8.2 ± 0.64
黄连木 <i>P. chinensis</i>	2010-10	漆树科 Anacardiaceae	PD	56.4 ± 1.01	0.0	3.8 ± 0.46		32.0 ± 18.49
云南络石 <i>Trachelospermum yunnanense</i>	2010-12	夹竹桃科 Apocynaceae	ND	47.0 ± 2.17	82.7 ± 0.01	92.0 ± 1.13	13.4 ± 0.01	11.0 ± 13.49
常春藤(变种) <i>Hedera nepalensis</i>	2011-4	五加科 Araliaceae	ND	25.8 ± 1.03	61.3 ± 0.00	64.3 ± 0.52	16.2 ± 1.54	16.8 ± 0.99
长柱十大功劳 <i>Mahonia duclouxiana</i>	2011-6	小檗科 Berberidaceae	ND	14.0 ± 69.46	61.3 ± 0.10	77.3 ± 0.66	13.3 ± 0.49	13.8 ± 0.61
圆叶牵牛 <i>Pharbitis purpurea</i>	2011-1	旋花科 Convolvulaceae	PD	22.6 ± 0.34	12.0 ± 0.06	26.0 ± 0.02	35.6 ± 1.50	35.5 ± 3.61
马桑 <i>Coriaria nepalensis</i>	2011-5	马桑科 Coriariaceae	ND	1.7 ± 1.48	92.5 ± 0.03	91.0 ± 0.07	7.4 ± 0.45	6.2 ± 0.59
株木 <i>Swida macrophlla</i>	2011-7	山茱萸科 Cornaceae	PD	24.7 ± 0.33	0.0	0.0		
滇黔黄檀 <i>Dalbergia yunnanensis</i>	2010-12	豆科 Fabaceae	ND	54.7 ± 7.33	88.7 ± 0.13	88.0 ± 0.87	3.3 ± 0.24	2.6 ± 0.1
毛叶合欢 <i>Albizia mollis</i>	2010-11	豆科 Fabaceae	PY	23.4 ± 0.53	8.7 ± 0.03	14.0 ± 0.02	51.9 ± 14.43	40.1 ± 7.36
小鞍叶羊蹄甲(变种) <i>Bauhinia brachycarpa</i>	2011-1	豆科 Fabaceae	PY	88.9 ± 104.56	10.0 ± 0.04	10.0 ± 0.10	70.3 ± 7.15	89.5 ± 13.29
小雀花 <i>Campylotropis polyantha</i>	2011-5	豆科 Fabaceae	ND	5.0 ± 1.718	95.8 ± 0.01	97.0 ± 0.80	9.2 ± 23.34	8.2 ± 23.89
黄檀 <i>Dalbergia hupeana</i>	2010-12	豆科 Fabaceae	ND	133.8 ± 1.81	82.7 ± 0.08	87.3 ± 0.88	7.5 ± 0.62	5.5 ± 0.34
白刺花 <i>Sophora davidii</i>	2011-6	豆科 Fabaceae	ND	13.1 ± 13.71	83.8 ± 0.67	82.3 ± 0.01	25.2 ± 3.59	25.6 ± 1.12
滇青冈 <i>Cyclobalanopsis glaucoides</i>	2010-10	壳斗科 Fagaceae	PY	1202.5 ± 57.76	0.0	2.5 ± 0.51		38.0 ± 19
扭黄茅 <i>Heteropogon contortus</i>	2010-11	禾本科 Gramineae	ND	1.4 ± 0.09	82.7 ± 0.82	83.3 ± 0.01	8.2 ± 1.04	8.4 ± 0.53
团花新木姜子 <i>Neolitsea homilantha</i>	2010-11	樟科 Lauracea	PD	111.1 ± 2.79	0.7 ± 0.66	18.0 ± 0.50	41.0 ± 1.5	46.1 ± 1.0
金毛铁线莲 <i>Clematis chrysocoma</i>	2011-2	毛茛科 Ranunculaceae	PD	3.5 ± 0.01	93.3 ± 0.03	87.8 ± 0.85	34.8 ± 0.94	30.8 ± 1.24
小木通 <i>Clematis armandii</i>	2011-4	毛茛科 Ranunculaceae	PD	3.5 ± 0.01	81.3 ± 0.00	90.0 ± 0.88	51.0 ± 1.30	50.3 ± 1.27
薄叶鼠李 <i>Rhamnus leptophylla</i>	2010-10	鼠李科 Rhamnaceae	PD	16.6 ± 0.54	0.0	0.0		
多脉猫乳 <i>Rhamnella martinii</i>	2011-7	鼠李科 Rhamnaceae	PD	26.0 ± 30.05	0.0	0.0		
匍匐栒子 <i>Cotoneaster adpressus</i>	2010-10	蔷薇科 Rosaceae	PD	7.9 ± 0.35	5.0 ± 0.04	7.5 ± 0.0	38.5 ± 19.46	37.3 ± 31.99
西南栒子 <i>Cotoneaster franchetii</i>	2010-10	蔷薇科 Rosaceae	PD	8.5 ± 0.25	31.3 ± 0.56	41.3 ± 0.09	33.8 ± 1.73	33.2 ± 3.92

续表 1

物种 Species	采集时间 Collection time	科名 Family	休眠 类型 Type	千粒重 (g) Thousand- seed weight	总萌发率 Total germination rate		平均萌发时间 Mean LG	
					25℃ /15℃	30℃ /20℃	25℃ /15℃	30℃ /20℃
牛筋条 <i>Dichotomanthus tristaniaecarpa</i>	2010-10	蔷薇科 Rosaceae	PD	33.3 ± 2.57	38.8 ± 0.12	43.8 ± 0.12	37.7 ± 8.35	31.4 ± 3.92
牛筋条(原变种) <i>Dichotomanthus tristaniaecarpa</i>	2010-10	蔷薇科 Rosaceae	PD	24.4 ± 1.68	65.0 ± 0.15	66.3 ± 0.11	33.5 ± 3.34	30.3 ± 0.77
青刺尖 <i>Prinsepia utilis</i>	2011-5	蔷薇科 Rosaceae	ND	404.3 ± 8.19	86.3 ± 0.88	85.3 ± 0.05	12.3 ± 6.65	11.3 ± 7.24
火棘 <i>Pyracantha fortuneana</i>	2010-10	蔷薇科 Rosaceae	ND	6.2 ± 0.13	54.0 ± 0.07	35.0 ± 0.16	25.4 ± 0.82	18.4 ± 3.55
川梨 <i>Pyrus pashia</i>	2010-10	蔷薇科 Rosaceae	ND	11.5 ± 0.53	98.8 ± 0.01	96.3 ± 0.95	6.9 ± 0.15	6.2 ± 0.01
毛枝绣线菊 <i>Spiraea martinii</i>	2011-4	蔷薇科 Rosaceae	ND	0.01 ± 0.01	93.3 ± 0.01	93.3 ± 0.76	10.9 ± 0.34	10.5 ± 0.17
沙针 <i>Osyris wightiana</i>	2011-4	檀香科 Santalaceae	PD	74.1 ± 0.01		83.6 ± 0.03		42.5 ± 2.97
川滇无患子 <i>Sapindus dalavayi</i>	2010-12	无患子科 Sapindaceae	PY	1287.7 ± 63.69	15.0 ± 0.09	14.4 ± 0.17	62.3 ± 7.98	70.0 ± 9.16
粉背菝葜 <i>Smilax hypoglauca</i>	2010-11	菝葜科 Smilacaceae	PD	47.6 ± 4.91	0.0	0.0		
龙葵 <i>Solanum nigrum</i>	2011-5	茄科 Solanaceae	ND	0.4 ± 0.01	93.0 ± 0.01	92.0 ± 0.02	4.9 ± 0.30	4.4 ± 0.45
朴树 <i>Celtis sinensis</i>	2010-10	榆科 Ulmaceae	PD	102.4 ± 4.09	32.5 ± 0.76	11.3 ± 0.09	35.1 ± 6.20	46.9 ± 20.67
三叶爬山虎 <i>Parthenocissus semicordata</i>	2011-2	葡萄科 Vitaceae	ND	25.1 ± 0.68	97.0 ± 0.80	92.3 ± 0.03	17.8 ± 0.72	17.4 ± 0.77

表 2 4 种植物划破前后的吸水率、萌发率和萌发时间
Table 2 Imbibition, final germination rate and germination time of non-treated and scarified seeds

物种 Species	吸水率(%) Water absorption		萌发率(30℃/20℃) Germination rate (%)		萌发时间(30℃/20℃) Germination time (d)	
	划破前	划破后	划破前	划破后	划破前	划破后
川滇无患子 <i>Sapindus dalavayi</i>	3 ± 1.14	67.13 ± 1.4	14.4 ± 0.17	90 ± 3.16	70.0 ± 9.16	25.00 ± 4.82
滇青冈 <i>Cyclobalanopsis glaucoides</i>	8.47 ± 1.78	70.30 ± 2.43	2.5 ± 0.51	96.67 ± 2.41	38.0 ± 19	4.6 ± 2.48
小鞍叶羊蹄甲(变种) <i>Bauhinia brachycarpa</i>	8.54 ± 3.19	80.16 ± 5.17	10 ± 0.10	94.7 ± 1.58	89.5 ± 13.29	3.7 ± 1.83
毛叶合欢 <i>Albizia mollis</i>	5.96 ± 1.49	85.47 ± 3.58	14.0 ± 0.02	96.00 ± 1.59	40.1 ± 7.36	4.00 ± 1.30

2.3 种子大小与种子休眠

所研究的 35 种植物中,物种间种子大小变异较大。35 个物种的种子平均千粒重为 114.15 g,最小种子为毛枝绣线菊,最大种子为川滇无患子。按照种子的大小分为 5 类:2 种(5.71%)植物种子的质量 >1 g;4 种(11.43%) 在 0.1 ~ 1 g 之间;19 种(54.29%) 在 0.01 ~ 0.1 g;8 种(22.85%) 在 0.001 ~ 0.01g;2 种(5.71%) <0.001 g(表 1)。不休眠(ND)种子的平均千粒重为 51.88 g,生理休眠(PD)为 37.51 g,物理休眠(PY)为 650.63 g。单因素方差分析表明不同休眠类型之间种子的大小存在极显著差异($F=13.916$, $P=0.000$)。具物理休眠(PY)植物的种子显著大于不休眠(ND)和生理休眠(PD)的物种种子(Tukey HSD test, $P<0.01$),不休眠(ND)和具生理休眠(PD)植物的种子之间大小差异

不显著(Tukey HSD test $P>0.05$) (图 2)。

2.4 种子的散落时间、植物生活型与种子休眠

为了分析各种因素与种子休眠的联系,对 35 种植物进行了以下分类:(1) 根据成熟和采集时间,把种子分成 3 类:雨季初期(4 ~ 7 月),雨季后期(10 月)和旱季(11 月至次年 3 月)。(2) 35 种植物按照生活型分成 4 类:乔木、灌木、藤本和草本。结果表明,不同成熟时间和生活型之间休眠类型差异明显。雨季初期(4 ~ 7 月)散落种子不休眠(ND)比例很高(75.00%),而雨季后期(10 月)和旱季(11 月至次年 3 月)散落种子的休眠(D)比例很高,分别达到 80.00% 和 61.54% (图 3:a)。68.75% 的乔木休眠(D);灌木的休眠比例为 33.33%;藤本植物休眠(D)和不休眠(ND)的物种比例相差不大;草本植物大部分(66.67%)不休眠(ND) (图 3:b)。

3 结论与讨论

种皮是限制种子萌发的一个重要因素,划破种皮后种子的萌发率明显增加,并且萌发开始时间提早。川滇无患子是我国特有植物,完整种子在 25℃/15℃ 和 30℃/20℃ 的萌发率分别是 15.00% 和 14.40%,平均萌发时间分别是 69.29 d 和 69.97 d,划破后在 30℃/20℃ 的萌发率增加到 90%,因此判定为物理休眠(PY)。无患子科其它植物,如车桑子具物理休眠(Baskin 等 2004)。毛叶合欢是云南特有植物,也是石林喀斯特山地半湿润常绿阔叶林群落的常见种,在植物群落中占有重要地位(沈有信等 2005),其完整种子在 25℃/15℃ 和 30℃/20℃ 的

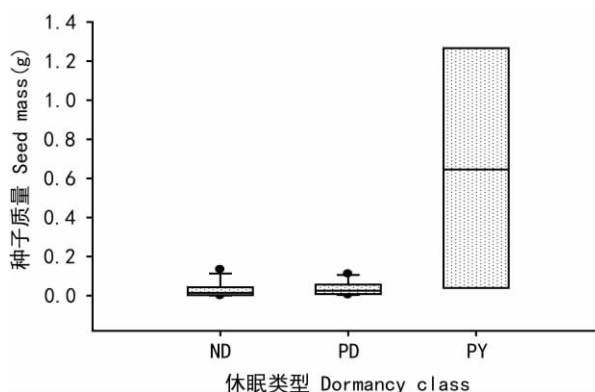
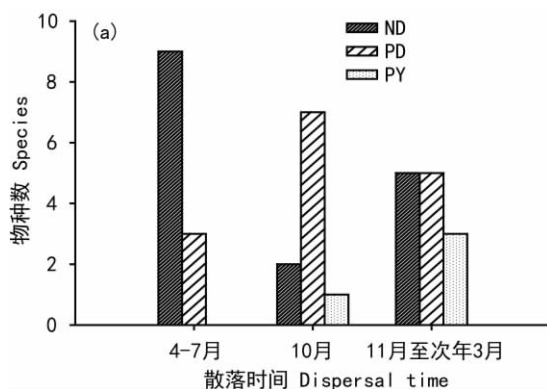


图2 不休眠(ND)、物理休眠(PY)和生理休眠(PD)物种的平均种子重量

Fig. 2 Average seed mass of species with non-dormancy, physiological dormancy and physical dormancy

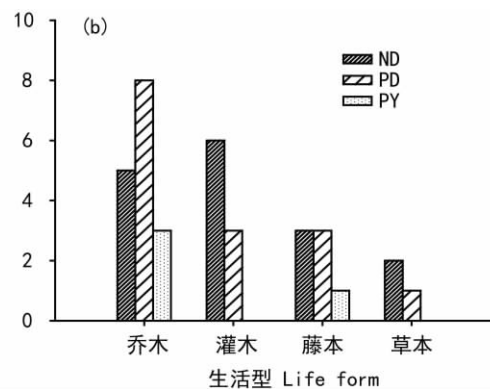


图3 不同散落时间(a)和生活型(b)不同休眠类型物种数

Fig. 3 Number of species with different dormancy types in relation to dispersal time (a), life form (b)

萌发率分别是 8.67% 和 14.00%,平均萌发时间分别是 51.92 d 和 40.08 d,划破种皮后 30℃/20℃ 的萌发率是 96% (Mean LG = 4 d),因此应属于物理休眠。合欢属的其它植物,如 *A. adinocephala* 萌发率高达 77%,Mean LG 仅为 7 d (Sautu 等 2007),与毛叶合欢的差异较大;而 Baskin (1998) 则列举了几种具有物理休眠的合欢属植物。匍匐栒子和西南栒子(西南特有)在本研究中被判定为生理休眠,其 Mean LG > 30 d。滇青冈是云南滇中高原亚热带的顶级群落半湿润常绿阔叶林的优势树种之一,在乔木层种重要值居第一(沈有信等 2005)。

Baskin 等(2004)总结了世界主要植被区 5 250 种植物种子的萌发和休眠数据,发现 69.6% 的植物种子在成熟时都休眠。所有植被类型中,生理休眠都是最主要的休眠方式,且在热带/亚热带地区和温带/北极地区的最干燥的植被类型中,具生理休眠的

物种多于不休眠和具其它休眠方式的物种(Baskin CC & Baskin JM, 1998)。本研究的 35 种植物中,不休眠的物种占 45.71%,休眠的物种占 54.29%,其中 15 种(占总数的 42.86%)具生理休眠,与 Baskin 等(2004)的结论相同。

Garwood (1983) 认为种子的休眠与种子的散落时间有关。Sautu (2007) 通过对巴拿马季节性热带雨林 94 种植物种子休眠的研究发现,不同季节散落种子的休眠类型之间差异显著。本研究中,不同季节散落的种子休眠类型差异较大。4~7 月散落的种子,正赶上雨水季节,快速萌发有利于幼苗的存活和生长,其 75% 物种的种子不休眠。10 月散落的种子 80% 休眠,10 月是雨季的最后一个月,种子散落后若马上萌发,幼苗要经过几个月的干旱胁迫,极容易死亡,因此植物选择休眠对策,以推迟种子的萌发,等待适宜的萌发时间。机会主义萌发 (opportunistic-

tic) 是一种重要的适应策略(Gutterman 2000) ,采取机会主义萌发策略的植物在偶然的少量降雨时幼苗建成成功。本研究中旱季 11 月至次年 3 月散落的 8 种植物的种子 4 种休眠 4 种不休眠。不休眠的 4 种植物分别是云南络石、滇黔黄檀、黄檀和扭黄茅,这 4 种植物的种子虽然在旱季散落,但萌发率都大于 80% ,并且萌发时间较短(图 1: a,表 1) ,因此推断这 4 种植物可能采取机会主义萌发策略。

种子和幼苗是植物生活中的两个脆弱阶段,很容易遭受不良环境胁迫。种子休眠也是植物适应不良环境的一个重要方式,休眠可以延迟种子的萌发时间,阻止种子在成熟后马上萌发,避免幼苗遭遇不良环境的胁迫,提高幼苗成活率(Clauss 等 2000) 。在干旱地区幼苗很容易因为长期干旱少雨或其它环境因素而死亡,因此种子在一年中最有利于幼苗生长的时候萌发是植物适应环境的重要手段(Clauss 等 2000) 。种子萌发的机会主义行为是沙漠植物种子保证幼苗在少量雨水降临时幼苗成功建成的一个重要适应策略(Gutterman 2000) 。富钙、缺水、缺土、土被不连续和土层浅薄是喀斯特环境的最主要特征(袁道先 2001) 。本研究的 35 种植物分别选择了休眠/不休眠方式适应这种生境,尤其是水分节律,这对研究喀斯特植物的生殖对策至关重要。另外,本文只是对石林喀斯特地区部分物种种子的休眠进行了研究,尚不全面,更多物种的休眠类型、植物种子的休眠机制以及打破休眠的方法都还需要进一步研究。

参考文献:

- Baskin CC, Baskin JM. 1998. Seeds: Ecology, Biogeography and Evolution of Dormancy and Germination [M]. USA: Academic Press: 1-666
- Baskin CC, Baskin JM. 2004. Germination seeds of wild flowers: an ecological perspective [J]. *Horttechnology* **14**: 467-473
- Baskin JM, Davis BH, Baskin CC, et al. 2004. Physical dormancy in seeds of *Dodonaea viscosa* (Sapindales: Sapindaceae) from Hawaii [J]. *Seed Sci Res* **14**: 81-90
- Boeken B, Ariza C, Gutterman Y, et al. 2004. Environmental factors affecting dispersal, germination and distribution of *Stipa capensis* in the Negev Desert, Israel [J]. *Ecol Res* **19**: 533-540
- Clauss MJ, Venable DL. 2000. Seed germination in desert annuals: An empirical test of adaptive bet hedging [J]. *Am Nat*, **155**: 168-186
- Donohue K, Dorn L, Griffith C, et al. 2005. The evolution ecology of seed germination of *Arabidopsis thaliana*: variable natural selection on germination timing [J]. *Evolution* **59**: 758-770
- Garwood NC. 1983. Seed-germination in a seasonal tropical forest in Panama—a community study [J]. *Ecol Monogr* **53**: 159-181
- Grime JP, Mason G, Curtis AV, et al. 1981. A comparative study of germination characteristics in a local flora [J]. *J Ecol* **69**: 1017-1059
- Gutterman Y. 2000. Environmental factors and survival strategies of annual plant species in the Negev desert, Israel [J]. *Plant Spec Biol* **15**: 113-125
- Hammond DS, Brown VK. 1995. Seed mass of woody plants in relation to disturbance, dispersal, soil type in wet neotropical forest [J]. *Ecology* **76**: 244-261
- Mazer SJ. 1989. Ecological, taxonomic and life history correlates of seed mass among Indiana dune angiosperms [J]. *Ecol Monogr*, **59**: 153-175
- Miller T. 1987. Effects of emergence time on survival and growth in an early old-field plant community [J]. *Oecologia* **72**: 272-278
- Montagnini F. 2001. Strategies for the recovery of degraded ecosystem: experiences from Latin America [J]. *Interciencia* **26**: 498-503
- Sautu A, Baskin JM, Baskin CC, et al. 2006. Studies on the seed biology of 100 native species of trees in a seasonal moist tropical forest, Panama, Central America [J]. *Fore Ecol Manag* **234**: 245-263
- Cui JW(崔建武), Liu WY(刘文耀), Li YH(李玉辉), et al. 2005. The floristic elements of seed plants in stone-forest limestone region, Yunnan Province(云南石林地区石灰岩山地种子植物区系成分的研究) [J]. *Guihaia*(广西植物) **25**(6): 517-525
- Li LL(李林立), Kuang MS(况明生), Jing YJ(蒋勇军). 2003. Formation and control of land rocky desertification in southwest karst region of China(我国西南岩溶地区土地石漠化研究) [J]. *Areal Res & Dev*(地域研究与开发) **22**(3): 71-74
- Shen YX(沈有信), Liu WY(刘文耀), Li YH(李玉辉), et al. 2005. Community ecology study on karst semi-humid evergreen broad-leaved forest at the central part of Yunnan(滇中喀斯特山地半湿润常绿阔叶林的群落生态学研究) [J]. *Guihaia*(广西植物) **25**(4): 321-326
- Wang SJ(王世杰). 2002. Concept deduction and its connotation of karst rocky desertification(喀斯特石漠化概念演绎及其科学内涵的探讨) [J]. *Carsol Sin*(中国岩溶) **21**(2): 101-105
- Yuan DX(袁道先). 1997. On the environmental and geologic problems of karst mountains and rocks in the south-west China (我国西南岩溶石山的环境地质问题) [J]. *World Sci-Tech R & D*(世界科技研究与发展) **5**: 93-97
- Zhang DF(张殿发), Wang SJ(王世杰). 2001. Potential limitation and development strategies of southwest karst area(西南喀斯特地区的开发潜力、制约因素及其战略措施) [J]. *Rural Ecol Environ*(农村生态环境) **17**(3): 9-12
- Yuan DX(袁道先). 2001. World correlation of karst ecosystem objectives and implementation plan(全球岩溶生态系统对比: 科学目标和执行规划) [J]. *Adv Earth Sci*(地球科学进展) **16**(4): 461-466