

亚高山区华中碎米荠种子的休眠/萌发生理及出苗模式

田美华, 罗安才, 杨永清, 何海, 唐安军*

重庆师范大学生命科学学院植物环境适应分子生物学重庆市重点实验室, 重庆401331

摘要: 幼苗出土的季节性选择是增加幼苗建成成功率所必需的。基于种子休眠/萌发对温度和光照的响应, 本文研究了华中碎米荠在渝东北亚高山区生境中的出苗模式。新成熟的华中碎米荠种子是非深度生理休眠的, 经过1个月的低温(4°C)层积处理后, 休眠解除。低温层积之后的非休眠种子只有在光照和适宜的温度下才能萌发。枯草覆盖与土壤掩埋能明显抑制种子萌发。种子的暗休眠特性有利于形成土壤种子库。当光照充分时, 种子在生境中的出苗高峰发生于5~6月, 而且其发生模式与水和温度的季节性变化趋势是同步的。

关键词: 华中碎米荠; 生理休眠; 萌发; 需光性种子; 出苗

种子休眠是植物在长期进化过程中形成的一种功能特征, 具有重要的生物学意义, 但对于休眠的定义尚无定论。譬如, Gordon (1973)认为有活力的种子在适宜的环境中仍不萌发的现象称之为种子休眠。Vleeshouwers等(1995)认为休眠是种子的一种生理特性, 休眠程度(或水平)决定了萌发所需的环境条件, 这一定义意味着种子休眠是一种数量性状, 其休眠程度在环境中是随时间变化的。Baskin和Baskin (2004)以及Finch-Savage和Leubner-Metzger (2006)认为, 种子休眠就是成熟而有活力的种子所处的一种生理状态, 在适宜的环境中由于受内在生理机制的阻遏而不能萌发, 但是, 一旦休眠被解除, 在同样的环境中就能顺利萌发。诚然, 这里提及的种子休眠是种子在发育过程中逐渐形成的, 即初级休眠, 它不同于因环境胁迫诱导产生的次级休眠。实际上, 种子休眠是在特定时空下的生理机制与生态因子共同作用的结果(Footitt等2011)。基于大量的研究案例, Baskin和Baskin (2004)将种子的初级休眠分为物理休眠、形态休眠、生理休眠、形态生理休眠和复合休眠等5大类, 并依据休眠解除的条件[如冷(暖)层积的时长、赤霉素(GA₃)的作用]和休眠位点(上胚轴/下胚轴)将生理休眠和形态生理休眠分为多个水平或类型, 并由此构建了一个休眠的等级分类系统。对大多数种子而言, 当水分充足时, 温度是控制种子休眠的首要因素; 随着季节的推移, 种子逐渐感知并整合环境信号(尤其是温度、光或含氮化合物), 在内在生理机制的调控下最终脱离休眠状态而趋向萌发(Footitt等2013)。

一般认为, 种子萌发是种子阶段的末端事件, 也是幼苗发生与建成的基础。在野外, 种子萌发

和幼苗建成阶段是植物生活史中最脆弱的阶段(Harper 1977; Cogoni等2012), 生境中的各种胁迫常导致幼苗建成失败。所以, 选择最佳的萌发时机以规避幼苗可能遭遇的风险是极为重要的策略。在温带地区, 种子出苗所面临的各种风险都呈现季节性变化, 而且, 季节性温度变化将为种子的生理变化提供最可靠的时间信号(Baskin和Baskin 1985; Washitani和Masuda 1990; Footitt等2013)。事实上, 温带的许多植物种子在成熟时是休眠的, 需要经过特定的环境作用后才能萌发(Murdoch和Ellis 2000; Schwenbacher等2011)。在高山和亚高山地区, 由于复杂的微地形影响, 微环境的自然条件常随季节和空间的变化而变化, 比如雪的厚度、融雪时间和伴生植物的多样性及其盖度(Körner 1995, 1999), 这些非生物和生物因子的变化能在不同程度上对环境中的种子休眠、萌发和幼苗出土等方面产生影响。而且, 萌发格局的改变必然导致幼苗发生模式的变化。所以, 高山和亚高山的植物为研究种子萌发的安全生态的时空变化及其对幼苗发生模式的影响提供了极好的机会。

在本研究中, 基于实验室检测种子萌发与休眠对温度和光照的响应, 我们试图阐述分布于亚高山区的华中碎米荠的出苗模式。这不仅可以使研究者深入理解它的出苗动态, 也有助于预判气候变暖对其种子更新的潜在影响。本文拟重点分

收稿 2015-11-12 修定 2015-12-23

资助 重庆市科委科技项目(cstc2013jcyjA00002)、重庆市教委科技项目(KJ1400504)和重庆师范大学校级科技项目(2011SLX34)。

* 通讯作者(E-mail: an_20070710@163.com)。

析温度对种子休眠和萌发的影响、光照对种子萌发的影响以及野外幼苗发生动态,进而评价种子出苗模式的决定因子。

材料与方 法

1 研究物种及生境

华中碎米荠(*Cardamine urbaniana* O. E. Schulz)是一种多年生草本植物,又俗称半边菜、妇人参、普贤菜或菜子七,隶属十字花科(Brassicaceae)碎米荠属,仅分布于我国的重庆、四川、陕西、湖南、浙江等省区的局部山地,其生长海拔为500~3 500 m,依赖根状茎的克隆繁殖较为普遍,常形成群丛。花期每年4~7月,果期每年6~8月(中国科学院中国植物志编辑委员会1991),其根状茎可入药,幼嫩的茎叶可食用或被用作青饲料(刘合刚等1993)。在重庆城口县黄安坝,华中碎米荠分布区的海拔介于1 760~2 389 m间,主要生长于开阔的路边、草地以及稀疏的灌木林,花期每年5~6月,长角果成熟于7月底至9月上旬。种子褐色,细小(约0.102 mg)。在10月,华中碎米荠的叶已脱落殆尽。

在重庆城口县的黄安坝草场(31.839 99°N 109.190 07°E, 2 342 m a.s.l.),我们开展了该研究的所有野外工作,包括种子采集和野外试验。采种时间分别是2012年8月和2013年8月。在草地中,华中碎米荠是聚集分布的,常见的伴生植物主要是草本,极少数种类为零星的低矮的灌木,主要有泡参(*Adenophora capillaris*)、毛叶藜芦(*Veratrum grandiflorum*)、苔草(*Carex* spp.)、剪股颖(*Agrostis* spp.)、獐芽菜(*Swertia* spp.)、凤仙花(*Impatiens* spp.)、川东灯台报春(*Primula mallophylla*)、绣球藤(*Clematis montana*)、大卫氏马仙蒿(*Pedicularis davidii*)和陕西蔷薇(*Rosa giraldii*)等种类。在实验地,华中碎米荠的总数量和密度分别约是3 170株和10株·m⁻²(数据统计于2013年6月)。

研究样地的温度数据来自距离最近的气象站。该气象站紧邻实验样地(2 342 m a.s.l.),在试验区的西边,彼此相距约800 m。所以该气象站的数据可以较真实地反映研究样地的温度和降水量。从2005年至2014年,该气象站所记录的年平均气温和年平均降水量分别约是8.3°C和1 478 mm(数据由城口县气象局提供)。

2 种子预处理和萌发检测的一般程序

在实验室进行种子萌发检测前,先将采集的种子置于室温(20±2)°C、相对湿度约60%下干燥7 d。

种子的低温层积是在黑暗中进行的,层积时间为1个月。将300粒种子均匀地放在培养皿内湿润的滤纸上,10个重复,然后用铝箔纸严密地包裹培养皿,放入黑暗的培养箱,温度设定为(4±0.5)°C,黑暗处理1个月。

在检测种子对温度和光的响应时,每一个处理和对照都设置3个重复,每一个重复50粒种子。在萌发实验中,所用的玻璃培养皿的直径为9 cm,内置2层滤纸,然后加入9 mL灭菌水以润湿滤纸。盛有种子的培养皿被置于控温控光的培养箱中,其光通量约30 μmol·m⁻²·s⁻¹。为了避免系统位置效应,每一天都随机地改变培养皿的位置。

3 种子萌发对温度的响应

无论是新鲜种子,还是已经低温层积处理的种子,在2012年予以恒温(5、10、16、20、24和28°C)检测,在2013年予以变温(18°C/5°C、22°C/10°C、25°C/15°C和30°C/18°C)检测。所有的变温周期都是12 h:12 h(光照/黑暗,下同),且光照与变温的高温时段同步发生。以胚根突破种皮并长至1 mm作为种子萌发的标准。每天计数萌发的种子,并将萌发的种子移出培养皿。萌发监测持续28 d。

为了能更客观地比较不同温度下的萌发速率(*R*),将萌发时间取值为 T_{50} 加以比较中位萌发速率, T_{50} 是指萌发率达到最终萌发率50%时所耗费的时间。

在经冷湿(低温层积)处理后,通过单因子方差分析(one-way ANOVA)比较温度对种子萌发效应的差异。在方差分析时,先将萌发率(%)进行反正弦转换,但萌发结果以未转换前的数值(%)表示。

模拟春夏和秋冬的温度升降变化以评估季节性温度变化对休眠与萌发的影响。在增温体系(increasing temperature regime, ITR)中,将吸胀的低温层积处理的种子或未低温层积处理的种子依次放在4、8、12、16、20、24、28和32°C下;相反,在降温体系(decreasing temperature regime, DTR)中,将吸胀的低温层积处理过的种子或未低温层积处

理的种子依次放在32、28、24、20、16、12、8和4°C下。在这2个体系中,吸胀的种子在每个温度下放置的时间均为7 d,然后转移至下一个温度。在经过增温体系的终点温度(32°C)处理后,再予以一个附加处理:将种子再放入变温24°C/10°C下,孵化7 d。类似地,在经过降温体系的终点温度(4°C)后,将处理的种子放在4°C下再冷处理7 d,然后转移至变温24°C/10°C下孵化7 d。在经过每个体系的终点温度处理完毕后,种子的累积萌发率定义为“体系终点萌发率”,而将在附加处理后的所获得的累积萌发率定义为“最大萌发率”。每一天都观察和计数体系温度的萌发情况,并且将已萌发的种子移出培养皿。通过比较2个温度体系的萌发曲线,采集不同温度下的种子休眠/萌发生理的信息。

4 种子萌发对光照的响应

在相同的变温22°C/10°C下检测光对种子萌发的影响。所用的3个光照条件分别是:光(light, 30 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)、冠层光(canopy light)和黑暗(dark)。在模拟冠层光照射时,用特殊的滤光薄膜AG67包裹培养皿,AG67由日本冈山大学农学院马场直道教授提供,AG67可以吸收600~700 nm之间的辐射光。在进行黑暗处理时,用铝箔纸严实包裹培养皿。当实验结束后,揭开滤光薄膜或铝箔纸,计数萌发的种子。另外,将黑暗下未萌发的种子转移至光照下萌发,其萌发温度仍是变温24°C/10°C。逐日观察和计数萌发的种子,持续观察时间为28 d。

为了进一步明确光照对种子萌发的影响,我们还开展了种子掩埋实验,即在实验室里,将在4°C下层积了1个月的种子播种于4个不同的土层深度:0、1、3和10 cm。所用的沙质土壤采自华中碎米荠的原生境,具体操作如下:(1)对0 cm深度而言,用4个直径为9 cm的培养皿盛装湿润的土壤,然后在土壤表面分别点播50粒种子;(2)在直径为12 cm的底部平铺少量湿润的土壤,点播50粒种子,并覆盖1 cm厚的土层,4个重复;(3)在4个小的塑料盒(长×宽×高=12 cm×8 cm×6 cm,下同)中,先在底部平铺一层约1 cm厚的土壤,然后在其表面点播50粒种子,随后覆盖3 cm厚的湿润土壤,加盖;(4)在4个塑料盒(20 cm×10 cm×15 cm)的底部平铺约3 cm后

的湿润土壤,在土壤表面点播50粒种子,随后覆盖10 cm厚的湿润土壤。将上述的培养皿或塑料盒放入2个同样温度24°C/10°C的周期性光照的培养箱中(相对湿度设为80%),每3 d检查一次出苗情况。在检查过程中,随机地改变培养皿或塑料盒的位置,以减少光照系统的位置效应,并喷洒适量的蒸馏水以保持土壤湿润。实验持续时间为60 d。

用单因子方差分析予以比较种子的萌发能力,以检测微生物和温度对种子萌发的作用效应及其交互作用。在进行方差分析时,先将萌发率(%)进行反正弦转换,但萌发结果以未转换前的数值(%)表示。

5 野外出苗动态观测

2012年8月20~22日,在城口县黄安坝草场的实验区,选择距离华中碎米荠群丛约200 m处的地方设计6个小实验样块(长×宽=1 m×1 m),在样块的临近区没有其他灌木和乔木。首先,将这6个小样块等分成3组,并将土壤翻耕一遍,翻耕深度约10 cm,并清除其上所有的杂草和粗石砾(直径 ≥ 2 cm),分别播种500粒种子。其次,将3组分别编号为1、2和3,然后予以不同的处理:(1)第1组两样块的土壤裸露,种子直接暴露于光照下;(2)第2组用枯草(约0.5 cm厚)覆盖种子;(3)第3组用同一生境中的土壤覆盖种子,土层厚度约3 cm。最后,在样块上方及四周架设铁丝网(网眼大小约3 mm×3 mm),以防止鸟取食种子。从10月起,在每个月的25~28日观察和计数可见的幼苗,并用竹签标记出土的幼苗。对于被枯草覆盖的第2组,在观察时,揭开枯草层,观察和计数出土的幼苗。连续观察和计数15个月,即于2013年12月30日结束实验。

实验结果

1 温度对种子萌发的影响

2012年9月,新采集的华中碎米荠种子在恒温5、10、16、20、24和28°C下的萌发率均很低($\leq 13\%$)。在这些温度间,种子的萌发力存在显著差异。类似地,在2013年9月,新采集的华中碎米荠种子在变温18°C/5°C、24°C/10°C、25°C/15°C和30°C/18°C下的萌发率也很低($\leq 19\%$),不同温度下的萌发力也存在显著差异(图1)。

经过1个月的低温层积(4°C冷湿处理)后,在多

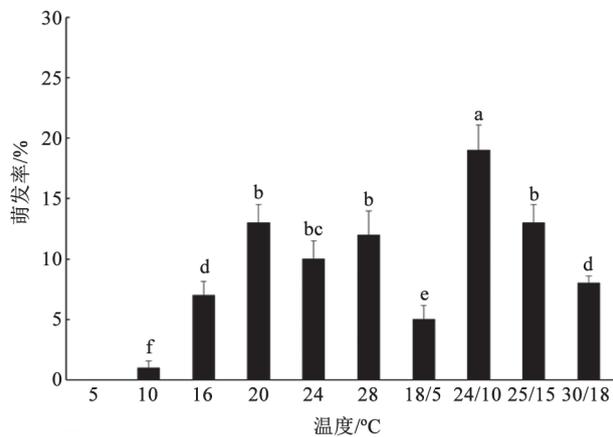


图1 新成熟的华中碎米荠种子在10组不同温度下的萌发率

Fig.1 The germination percentages of newly matured *C. urbaniana* seeds at ten different temperatures

图中各柱形上用不同小写字母标识表示数据间差异显著 ($P < 0.05$), 图2、4和5同。

个温度下历经28 d后种子的萌发率有了显著提高, 而且彼此间存在多数显著差异(图2)。比较适宜的萌发温度为24°C、24°C/10°C和25°C/15°C, 其萌发率分别为72.3%、80.7%和64.3%。而且, 在5~24°C的温度范围内存在简单的线性相关性($R^2=0.99$)。种子萌发的基点温度(T_b)约是1°C。

当以 T_{50} 评价华中碎米荠种子的萌发速率时, 华中碎米荠种子在10~28°C之间的萌发速率明显不同(图3), 其中24°C下的萌发速率最快。在

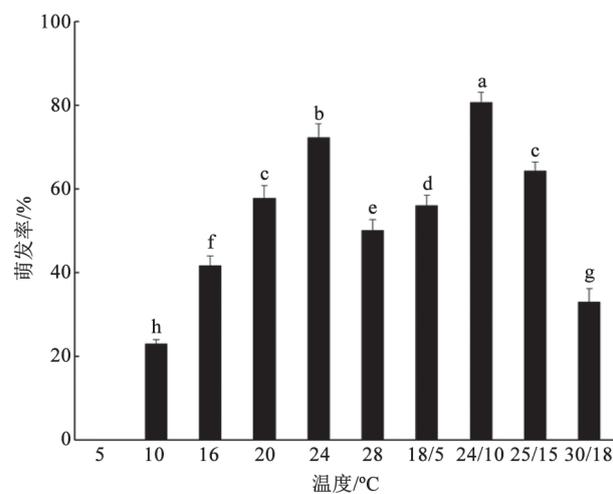


图2 在4°C下处理1个月后的华中碎米荠种子在10组不同温度下的累积萌发率

Fig.2 Cumulative germination of *C. urbaniana* seeds at ten different temperatures under moist chilling at 4°C for 1 month

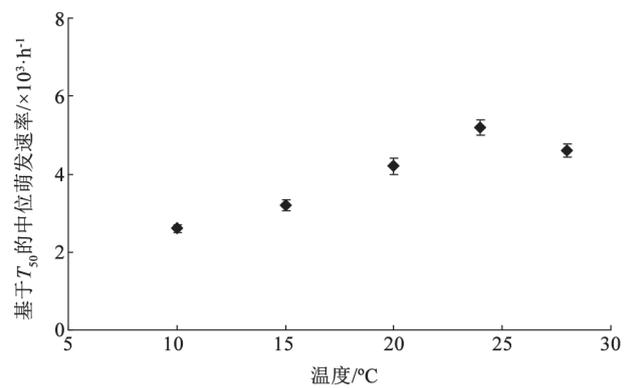


图3 恒温对冷处理1个月的华中碎米荠种子的中位萌发速率的影响

Fig.3 Effects of constant temperatures on median rate of germination with 1 month of moist chilling of *C. urbaniana* seeds

10~24°C之间, 种子萌发速率与温度之间存在明显的相关性($R^2=0.98$)。从图2和3可知, 在一定温度范围内(如10~24°C), 种子的萌发速率随着温度的上升而加快。

在模拟的增温或降温实验中, 种子萌发率均呈上升趋势, 但彼此的终点萌发率显著不同。在模拟春夏的增温实验中, 低温层积过的种子体系终点萌发率为83.3%, 明显高于未经低温处理的种子体系终点萌发率(21.3%, 图4)。类似地, 在模拟秋冬的降温实验中, 低温层积的种子的体系终点萌发率为45.3%, 也显著高于未低温层积的种子的体系终点萌发率(29.3%, 图5)。

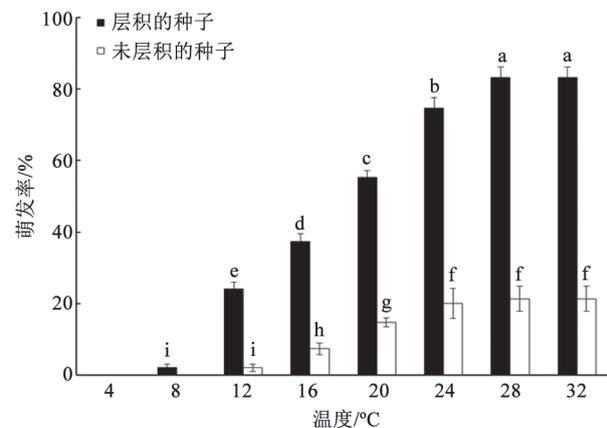


图4 低温层积和未低温层积的种子在光照下于增温体系中的萌发行为

Fig.4 Germination behavior of *C. urbaniana* seeds with or without stratification at 4°C in ITR in light

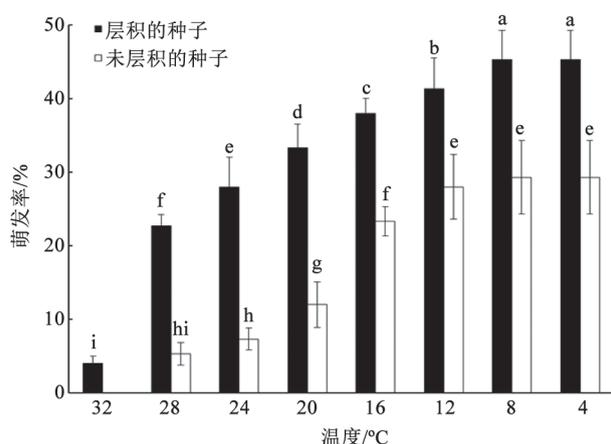


图5 低温层积的和未低温层积的种子在光照下于降温体系中的萌发行为

Fig.5 Germination behavior of *C. urbaniana* seeds with or without stratification at 4°C in DTR in light

在增温实验后, 于24°C/10°C孵化7 d后, 低温层积1月的种子最大萌发率为90.7%; 但是, 未低温层积处理的种子最大萌发率为30%。在降温实验后, 于24°C/10°C孵化7 d后, 低温层积1月的种子最大萌发率为56.7%, 而未低温层积处理的种子最大萌发率为40%, 均明显地高于各自的体系终点萌发率。

2 光照对种子萌发的影响

未经冷层积处理的种子在黑暗或冠层光下都不能萌发, 甚至在光照下的萌发率也很低(11.7%)。即使经过低温处理后, 种子在这两种光环境下的萌发率也明显低于光照下的萌发率(图6)。而且,

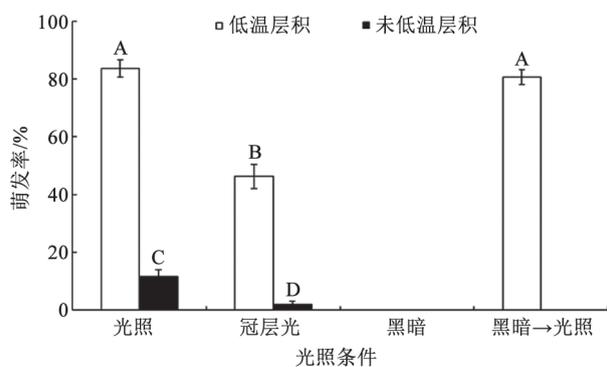


图6 光照条件对低温层积或未低温层积的中华碎米荠种子的萌发的影响

Fig.6 Effects of light conditions on the germination of *C. urbaniana* seeds with or without stratification at 4°C

图中各柱形上用不同大写字母标识表示数据间差异极显著 ($P < 0.01$)。

经低温层积处理过的非休眠种子在黑暗下依然不能萌发, 但是当被转移至光照环境之后, 种子的萌发率有了极大的提高(80.7%)。

土壤深度对种子萌发有极显著的影响(图7)。当播种深度为0 cm时, 种子的萌发率可达87%; 当播种深度为1 cm时, 幼苗出土率为26%; 当深度增加至3和10 cm后, 没有幼苗出土。换言之, 随着播种深度的增加, 种子萌发而形成的幼苗数急剧减少, 甚至不再萌发。

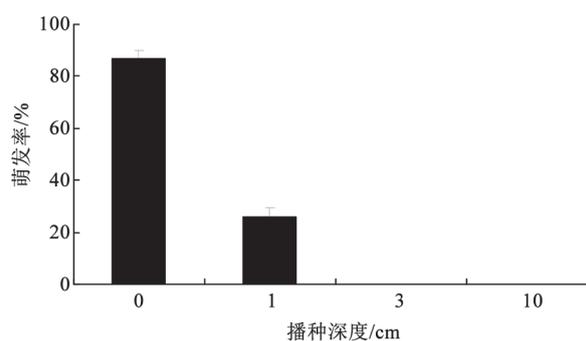


图7 土壤深度对出苗的影响

Fig.7 Effect of soil depth of sowing on seedling emergence of *C. urbaniana*

3 幼苗发生动态

在野外试验中, 华中碎米荠的出苗动态实际上是与气温(和降水)等因子相关联的, 3组小样块的出苗数量差异极显著 ($P < 0.01$)。2012年10月至2013年2月, 在所有的试验小样块中没有观察到幼苗。随着季节转变, 气温逐渐上升。在2013年3月, 第1组小样地中首次记录了73株幼苗, 第2组有19株幼苗(图8)。随后, 幼苗数逐渐增加, 直至9月份, 第1组共标记了655株幼苗, 第2组标记了148株幼苗。遗憾的是, 第3组自始至终没有观察到幼苗(由于幼苗数始终为0, 故未标注于图上)。在12月底, 第1组存活下来的幼苗只有112株, 占幼苗总数的17.1%; 第2组存活的幼苗为43株, 其存活率为29.1%。换言之, 只有少数幼苗能够存活于生境, 且被枯草覆盖的样块具有更高的幼苗存活率。

讨论

新成熟的华中碎米荠种子的发芽率很低(图1), 但在4°C下经过1个月冷处理后, 种子在一定温

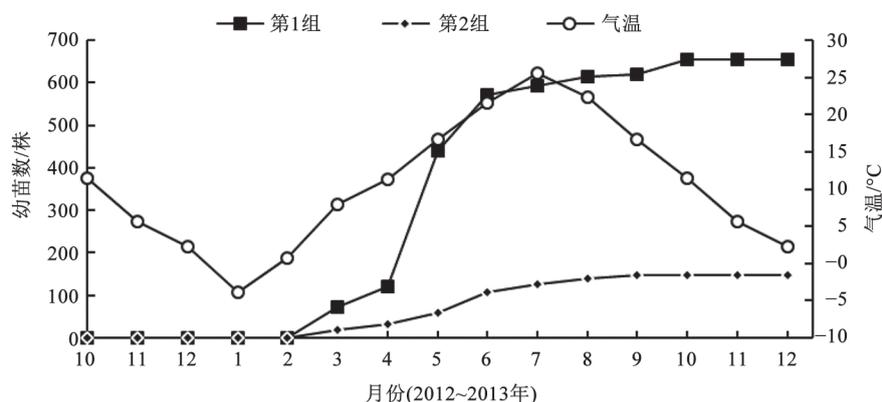


图8 华中碎米荠在生境中幼苗发生的季节性模式

Fig.8 Seasonal patterns of seedling emergence of *C. urbaniana* in the habitat

度下可以顺利萌发(图2), 这说明该种子是非深度生理休眠的, 而且可以通过冷层积予以打破。非深度生理休眠是十分常见的, 也是比较进化的休眠类型(Willis等2014), 譬如, 近缘物种拟南芥(*Arabidopsis thaliana*) (Baskin和Baskin 1972)以及壶瓶碎米荠(*Cardamine hupingshanensis*) (代剑平和陈良碧2002)的种子就是非深度生理休眠的。一旦解除休眠后, 种子可以在较宽的温度范围内萌发, 但不同温度下的萌发率和萌发速率是显著不同的。比较而言, 变温更有利于种子萌发(图2)。此外, 在5~24°C之间, 萌发随着温度的上升而加快, 且呈现出十分明显的温度依赖性(图3)。当温度进一步升至28°C时, 种子萌发表现出明显的热抑制现象。而且, 在增温体系试验中, 非休眠的种子能比较顺利萌发, 尽管后期高温强烈抑制萌发(图4)。相反, 在降温体系试验中, 历经高温作用之后, 种子在较低的温度下也不能顺利萌发, 而是表现出休眠的现象。换言之, 非休眠的种子能被高温诱导出次级休眠。这样的休眠/萌发生理实际上是植物对生境的一种适应性, 是其进化策略之一, 从而确保种子萌发于适宜的时机, 如春季或夏初, 从而避免幼苗遭受严冬低温的致死胁迫。类似的现象也常见于许多其他春季萌发的物种(Baskin和Baskin 1985; Washitani和Masuda 1990; Schwiembacher等2011)。

休眠的华中碎米荠种子在秋季脱落后驻留于土壤表层, 或被枯枝落叶覆盖。由实验数据可知, 在冬季, 土壤中的种子能在低温作用下逐渐解除休眠。在冬季, 降水主要是下雪。一般地, 在12月

至翌年的1月, 积雪可达20 cm, 气温降至-11°C。长时间的冬季低温有利于种子的休眠解除。在春季, 随着温度升高, 融雪能为种子提供充足的水分。在夏季, 降雨频繁, 雨量约占全年降水总量的75%。因此, 春夏之际是种子萌发的主要时段。在观测野外幼苗发生过程时, 幼苗出土首见于3月, 终止于9月(图8), 其出苗高峰时间是5~6月。在7月, 虽然月平均温度不是很高(约25.6°C), 但已在最适温度之外; 而且在晴朗的白天, 气温能连续多天超过30°C, 这是非常不利于种子萌发的, 甚至诱导出次级休眠。可见, 气温和降水的季节性变化格局直接影响着华中碎米荠出苗的季节性模式。事实上, 所观察到的该植物的野外出苗动态是与水热变化高度一致的, 这也很好地反映了种子休眠生理的季节性变化格局。综上可知, 敏锐地捕捉温度信号, 选择适当的萌发时机, 是确保有性更新成功的关键。

在野外生境中, 种子对光的响应也能控制萌发的时机, 进而影响幼苗的存活、生长以及后续其他生活史阶段的适合度(Pons 2000)。研究发现, 即使在冷处理后, 华中碎米荠的种子萌发仍然有着十分严格的光需求(图6和7)。在黑暗和埋藏较深(如3和10 cm)时, 种子不能萌发; 即使用滤光膜GA7包裹培养皿或在种子上覆盖1 cm厚的土层, 种子萌发亦倍受抑制。不仅如此, 在野外试验样块中, 用松针或土壤覆盖种子能明显地降低幼苗出土的比例(图8)。类似地, Cogoni等(2012)发现, 沙丘植物*Dianthus morisianus*的种子是光敏性的, 最佳出苗发生于土深1~2 cm处, 然后随着埋藏深度

的增加, 出土的幼苗急剧减少; 埋于10 cm深时, 已无出土的幼苗。诸如此类在暗处不能萌发的现象, 称之为暗休眠(dark dormancy), 这类种子称之为需光性种子(light-favored seeds); 相反, 有的种子萌发能被强光抑制, 只需较弱的光环境(杨期和等2003)。最近, 刘波等(2015)发现, 光照和水深变化明显影响芦苇(*Phragmites australis*)种子萌发, 其最终萌发比例在遮荫和黑暗条件下明显比全光下高。在自然界, 需光性种子可被不同的植物产生, 它们的共同特性是比较细小(Pons 2000; Koutsouvelou 2014), 如拟南芥的种子(Footitt等2013)。暗处或隐蔽环境中的红光/远红光比值较低, 不能有效地启动萌发的生理调节机制, 如赤霉素的合成及其转录因子SPATULA的表达(Penfield等2005; 张敏等2012)。在本研究中, 被土壤或落叶覆盖的华中碎米荠种子是难以顺利萌发的, 但一旦受到外界的扰动而暴露于光下时, 就能萌发, 这也暗示了华中碎米荠的萌发位点需要良好的光照。之前, Pons (2000)指出, 细小的需光性种子通常会形成土壤种子库。鉴于种子严格的需光性和林冠或凋落物对种子萌发的抑制效应, 我们认为, 非休眠的华中碎米荠的种子在生长季节被新发生的草本植物或灌木和乔木遮阳之后就滞留于土壤种子库。从另一个角度看, 土壤与落叶的掩埋或其他伴生植物的隐蔽效应实际上起着生境过滤的作用, 从而能降低华中碎米荠幼苗的密度, 避免种内和种间对有限资源的激烈竞争, 进而有利于群落物种的共存。

据调查, 试验区的华中碎米荠每年都能产生大量的种子。种子散播后, 或进入土壤, 或被动物取食, 抑或者由于微生物的侵染而死亡, 也就是说, 适合种子生产的微环境不一定总是适合种子萌发的。如上所述, 解除休眠的种子虽然可以在较宽的温度下萌发, 但可能因为光抑制而导致种子难以萌发。如果种子未能萌发, 那么它们就会逐渐劣变。实际上, 生境中的旅游踩踏及采挖药材等一些人为活动会破坏种子的萌发生态位, 进而影响种子萌发及幼苗的发生与建成。目前, 实验区正处于黄安坝旅游区的核心地带, 大量的游客经常在草地上活动。而且, 在8~9月份, 当地农民常在草地采挖其伴生植物泡参, 严重破坏了生境。更甚地是, 周边的居民在5~6月份还大量采摘华中碎米荠幼嫩的枝叶作为野生蔬菜食用, 从而严重

妨碍了其繁衍生息过程。所以, 禁止过度采食、采挖以及规范旅游线路是非常必要的。

尽管更长时间的研究对于系统评价华中碎米荠的有性更新过程是必须的, 但是, 基于种子萌发过程中温度的时序影响和光照的空间效应, 我们已能充分理解华中碎米荠种子的休眠特性及萌发的时空模式。而且, 这种观察经验模式非常有助于预测该地理区域中的幼苗发生动态及其对环境变化(如气候变暖)的适应策略。由于不同地理环境的生态差异, 仅仅定点分析华中碎米荠的亚高山种群的种子休眠/萌发生理是不够的, 尚需比较分析不同地理区域的华中碎米荠种群的有性更新过程及其影响机制, 才能更清楚地揭示物种的生态适应性及进化趋势。

参考文献

- Baskin JM, Baskin CC (1972). Ecological life cycle and physiological ecology of seed germination of *Arabidopsis thaliana*. *Can J Bot*, 50 (2): 353–360
- Baskin JM, Baskin CC (1985). The annual dormancy cycle in buried weed seeds: a continuum. *BioScience*, 35 (8): 492–498
- Baskin JM, Baskin CC (2004). A classification system of seed dormancy. *Seed Sci Res*, 14: 1–16
- CAS Flora of China Editorial Board (1991). *Flora of China*. Vol 13 (bk 1). Beijing: Science Press, 193 (in Chinese) [中国科学院中国植物志编辑委员会(1991). 中国植物志. 第13卷(第1分册). 北京: 科学出版社, 193]
- Cogoni D, Mattana E, Fenu G, Bacchetta G (2012). From seed to seedling: a critical transitional stage for the Mediterranean psammophilous species *Dianthus morisianus* (Caryophyllaceae). *Plant Biosyst*, 146 (4): 910–917
- Dai JP, Chen LB (2002). The study on embryo and endosperm of *Cardamine hupingshanensis*. *Acta Laser Biol Sin*, 11 (4): 257–262 (in Chinese with English abstract) [代剑平, 陈良碧(2002). 壶瓶碎米荠(*Cardamine hupingshanensis*)胚和胚乳发育的研究. 激光生物学报, 11 (4): 257–262]
- Finch-Savage WE, Leubner-Metzger G (2006). Seed dormancy and the control of germination. *New Phytol*, 171: 501–523
- Footitt S, Douterelo-Soler I, Clay H, Finch-Savage WE (2011). Dormancy cycling in *Arabidopsis* seeds is controlled by seasonally distinct hormone-signaling pathways. *Proc Natl Acad Sci USA*, 108 (50): 20236–20241
- Footitt S, Huang Z, Clay HA, Mead A, Finch-Savage WE (2013). Temperature, light and nitrate sensing coordinate *Arabidopsis* seed dormancy cycling, resulting in winter and summer annual phenotypes. *Plant J*, 74: 1003–1015
- Gordon AG (1973). The rate of germination. In: Heydecker W (ed). *Seed Ecology*. London: Butterworths, 391–410
- Harper JL (1977). *Population Biology of Plants*. London: Academic Press

- Körner C (1995). Alpine plant diversity: a global survey and functional interpretations. In: Chapin FS III, Körner C (eds). Arctic and Alpine Biodiversity: Patterns, Causes and Ecosystem Consequences. Berlin: Springer, 45–62
- Körner C (1999). The climate plants experience. In: Körner C (ed). Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems. New York: Springer, 31–45
- Koutsovoulou K, Daws MI, Thanos CA (2014). Campanulaceae: a family with small seeds that require light for germination. *Ann Bot*, 113: 135–143
- Liu B, Lü XG, Jiang M, Zhang WG, Wu HT (2015). Effects of light and water depth on seed germination of *Phragmites australis* in the wetlands of Songnen Plain. *Chin J Plant Ecol*, 39 (6): 616–620 (in Chinese with English abstract) [刘波, 吕宪国, 姜明, 张文广, 武海涛(2015). 光照、水深交互作用对松嫩湿地芦苇种子萌发的影响. *植物生态学报*, 39 (6): 616–620]
- Liu H, Fei X, Chen L (2005). Pharmacognostic study on *Cardamine urbaniana*. *Li Shizhen Tradit Chin Med Res*, 5 (3): 14–15] (in Chinese) [刘合刚, 费新贵, 陈林(2005). 华中碎米荠的生药学研究. *时珍国药研究*, 5 (3): 14–15]
- Murdoch AJ, Ellis RH (2000). Dormancy, viability and longevity. In: Fenner M (ed). *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. 2nd edn. Oxford: CAB International, 183–214
- Penfiled S, Josse EM, Kannangara R, Gilday AD, Halliday KJ, Graham IA (2005). Cold and light control seed germination through the bHLH transcription factor SPATULA. *Curr Biol*, 15: 1998–2006
- Pons TL (2000). Seed responses to light. In: Fenner M (ed). *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. 2nd edn. Oxford: CAB International, 237–260
- Schwiebacher E, Navarro-Cano JA, Neuner G, Erschbamer B (2011). Seed dormancy in alpine species. *Flora*, 206: 845–856
- Vleeshouwers LM, Bouwmeester HJ, Karssen CM (1995). Redefining seed dormancy: an attempt to integrate physiology and ecology. *J Ecol*, 83: 1031–1037
- Washitani I, Masuda M (1990). A comparative study of the germination characteristics of seeds from a moist tall grassland community. *Funct Ecol*, 4: 543–557
- Willis CG, Baskin CC, Baskin JM, Auld JR, Venable DL, Cavers-Bares J, Donohue K, de Casas RR, The NESCent Germination Working Group (2014). The evolution of seed dormancy: environmental cues, evolutionary hubs, and diversification of the seed plants. *New Phytol*, 203: 300–309
- Yang QH, Song SQ, Ye WH, Yin SH (2003). Mechanisms of seed photosensitivity and factors influencing seed photosensitivity. *Chin Bull Bot*, 20 (2): 238–247 (in Chinese with English abstract) [杨期和, 宋松泉, 叶万辉, 殷寿华(2003). 种子感光的机理及影响种子感光性的因素. *植物学通报*, 20 (2): 238–247]
- Zhang M, Zhu JJ, Yan QL (2012). Review on influence mechanisms of light in seed germination. *Chin J Plant Ecol*, 36 (8): 899–908 (in Chinese with English abstract) [张敏, 朱教君, 闫巧玲(2012). 光对种子萌发的影响机理研究进展. *植物生态学报*, 36 (8): 899–908]

Dormancy/germination physiology and seedling emergence patterns of *Cardamine urbaniana* in a subalpine region

TIAN Mei-Hua, LUO An-Cai, YANG Yong-Qing, HE Hai, TANG An-Jun*

Chongqing Key Laboratory of Molecular Biology of Plant Environmental Adaptations, College of Life Sciences, Chongqing Normal University, Chongqing 401331, China

Abstract: The seasonal choice for seedling emergence would be essential for increasing the probability of successful seedling establishment. On the basis of the dormancy/germination responses of seeds to temperature and light, the seedling emergence pattern of *Cardamine urbaniana* in the habitat in a subalpine region of northeast Chongqing was investigated in this article. The dormancy was broken by 1 month low-temperature stratification at 4°C, implying that newly matured seeds was non-deep physiological dormant. The seeds which became non-dormant after low-temperature stratification could germinate only under the combination of light and appropriate temperatures. Withered grass cover and soil burial significantly inhibited the germination of this species. The nature of dark dormancy greatly facilitates the incorporation of the seeds into the soil seed bank. In the wild where light condition was fully provided, the seasonal patterns of seedling emergence with a peak in between May and June coincide well with the seasonal change trend of both temperature and precipitation.

Key words: *Cardamine urbaniana*; physiological dormancy; germination; light-favored seeds; seedling emergence

Received 2015-11-12 Accepted 2015-12-23

This work was supported by Chongqing Science and Technology Committee (Grant No. cstc2013jcyjA00002), Chongqing Educational Committee (Grant No. KJ1400504), and Chongqing Normal University (Grant No. 2011SLX34).

*Corresponding author (E-mail: an_20070710@163.com).