doi:10.3969/j.issn.1006-8023.2024.03.009

不同生境水曲柳种子的形态结构及抗旱性分析

韩春丽[1],卫星[1,2*],韦庆钰[1],贾红涛[1]
(1.东北林业大学 林学院,哈尔滨 150040;2.森林生态系统可持续经营教育部重点实验室(东北林业大学),哈尔滨 150040)

摘　要:为选育水曲柳耐干旱品种提供理论依据,选取不同生境水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)种子为试验材料,对比分析不同生境下水曲柳种子的形态结构特征和吸水特性,采用不同质量浓度的聚乙二醇(Polyethylene glycol,PEG)溶液对水曲柳种子进行干旱胁迫,比较分析不同生境水曲柳种子在干旱环境下的萌发表现。研究结果显示,1)半干旱生境水曲柳的种子和种翅大小、千粒质量及种皮厚度等形态结构均显著大于适生生境种子;2)半干旱生境种子萌发时的吸水率显著低于适生生境种子 7.75%;3)当 PEG 溶液质量浓度为 10%时,半干旱生境水曲柳种子的发芽率、发芽指数、活力指数以及胚根长度开始显著高于适生生境种子。对发芽率进行线性回归,半干旱生境水曲柳种子的耐旱极限质量浓度是适生生境种子的 1.23 倍,具有更强的耐旱能力;4)干旱胁迫下,两生境水曲柳种子的过氧化氢酶、过氧化物酶、超氧化物歧化酶活性均表现出先上升后下降的趋势,且半干旱生境种子的酶活性始终高于适生生境。此研究结果表明在干旱环境造林选种时,可优先选用半干旱生境水曲柳种子作为造林种源,以提高种子萌发率和苗木成活率,为水曲柳资源扩大提供保障。

关键词:水曲柳;种子萌发;形态结构;吸水特性;干旱胁迫
中图分类号:S722.5　　**文献标识码**:A　　**文章编号**:1006-8023(2024)03-0088-13

Analysis of Morphological Structure and Drought Resistance of *Fraxinus mandshurica* Seeds in Different Habitats

HAN Chunli[1], WEI Xing[1,2*], WEI Qingyu[1], JIA Hongtao[1]
(1. College of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China;
2. Key Laboratory of Sustainable Forest Ecosystem Management (Northeast Forestry University), Ministry of Education, Harbin 150040, China)

Abstract: To provide a theoretical basis for selecting drought resistant varieties of *Fraxinus mandshurica*, this article selected *Fraxinus mandshurica* seeds from different habitats as experimental materials, and compared and analyzed the morphological and structural characteristics and water absorption characteristics of *Fraxinus mandshurica* seeds in different habitats. Different mass concentrations of polyethylene glycol (PEG) solution was used to treat drought stress on the seed of *Fraxinus mandshurica*, and the germination performance of *Fraxinus mandshurica* seeds in different habitats under drought conditions was compared and analyzed. The research results showed that, 1) the seed and wing size, thousand grain mass, and seed coat thickness of *Fraxinus mandshurica* in semi-arid habitats were significantly larger than those in suitable habitats. 2) The water absorption rate of seeds during germination in semi-arid habitats was significantly lower than that of seeds in suitable habitats by 7.75%. 3) When the mass concentration of PEG solution was 10%, the germination rate, germination index, vitality index, and radicle length of *Fraxinus mandshurica* seeds in semi-arid habitats began to be significantly higher than those in suitable habitats. Linear regression was performed on the germination rate, and the drought tolerance limit mass concentration of *Fraxinus mandshurica* seeds in semi-arid habitats was 1.23 times that of seeds in suitable habitats, indicating stronger drought resistance. 4) Under drought stress, the activities of catalase, peroxidase, and superoxide dismutase of *Fraxinus mandshurica* seeds in both habitats showed a trend of first increasing and then decreasing, and the enzyme activities of seeds in semi-arid habitats were consistently higher than those in suitable habitats. The results of this study indicate that in the selection of afforestation species in arid environments, priority should be given to selecting the seeds of *Fraxinus mandshurica* from semi-arid habitats as the afforestation source, in order to improve seed germination rate and seedling survival rate, and provide guarantees for the expansion of *Fraxinus mandshurica* resources.

Keywords: *Fraxinus mandshurica*; seed germination; morphological structure; water-absorbing character; drought stress

收稿日期:2023-11-06
基金项目:中央高校基本科研业务费专项资金项目(2572020DR05)。

第一作者简介:韩春丽,硕士研究生。研究方向为森林培育、种子抗逆性等。E-mail: hanchunli2021@163.com
*通信作者:卫星,博士,副教授。研究方向为人工林培育、天然林保护、次生林改造、苗木培育和根系生理生态等。E-mail: weixing94@163.com

引文格式:韩春丽,卫星,韦庆钰,等.不同生境水曲柳种子的形态结构及抗旱性分析[J].森林工程,2024,40(3):88-100.
HAN C L, WEI X, WEI Q Y, et al. Analysis of morphological structure and drought resistance of *Fraxinus mandshurica* seeds in different habitats[J]. Forest Engineering, 2024, 40(3):88-100.

0　引言

水分是影响植物生长和发育的关键环境因子[1]。目前,随着全球气候变暖,土壤水分减少呈逐年增加的趋势,研究植物在水分亏缺环境下的生长策略对保护植物资源、促进植物生长具有重要的意义[2]。种子作为新生命阶段的开端,如何在各类非生物逆境胁迫下顺利完成萌发并建成幼苗茁壮成长,是植物分子生物学和生态学领域的重要研究方向和热点之一。植物生态学、植物发育学以及遗传学方面的相关研究表明,长期处于逆境中的植物具有更强的环境适应结构、生理特性[3]和生存力[4]。随着地理和气候因子的不断变化,处在不同生境中的植物会进化出相应策略来适应复杂多变的环境[5-6]。为了种子能够更好地萌发,通过调节生理代谢和提高保护酶等一系列活动来帮助其更好地适应水分亏缺的环境,在形态结构[7]和生理特性[8]上会产生一定的变异。抗性强的种质能够更好地适应逆境环境,开发优质的抗性种质资源,对提高植物抗性、扩大植物栽植范围具有重要的意义。

水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)是木犀科梣属落叶大乔木,国家Ⅱ级保护树种,具有重要的生态和经济价值。近年来,国内外学者对水曲柳种子的研究都集中于种子引发、提高种子适应性等机制,闫月等[9]使用25%的 PEG 溶液对种子进行 3 d 的引发处理,可显著提高其发芽率;但在长时间或者高质量浓度引发处理下则对种子不利,可以证明水曲柳种子具有一定的抗旱性。20 世纪 80 年代,为增加东北地区珍贵树种资源储备,扩大水曲柳栽植面积,我国在东北地区松嫩平原半干旱地区栽植了大面积水曲柳人工林。目前林分已经成熟,进入结实旺盛期。研究证实来自不同种源产生的水曲柳种子在长度、宽度以及千粒质量方面具有显著差异[10],但若使水曲柳种子长期处在干旱环境下,其形态结构及萌发特性是否有变化尚不清楚,因此,本研究分析讨论不同生境的水曲柳种子对干旱环境的适应性差异,进一步探索逆境植物种子的潜在价值,为筛选水曲柳抗逆品种、扩大水曲柳种植范围提供理论依据。

1　材料与方法

1.1　种子采集与试验地概况

水曲柳种子采集于 2022 年 10 月初,分别采自黑龙江省大庆市大同区林源镇红旗林场(125°19′ E,46°23′ N)和哈尔滨市东北林业大学实验林场(126°37′ E,45°43′ N),其中东北林业大学实验林场位于长白山北部山地,是水曲柳人工林分布最多、生产力最高的中心产区[11]。各试验地分别选取 3 株树干通直、生长健康、无病虫害、达到正常开花结实的母树进行种子采集,并将采集下的种子充分混匀备用。本试验中 2 个试验地的林地概况见表 1[12]。

表 1　2 个试验地的林地及林分概况

Tab. 1 Overview of forest land and stands in two experimental sites

试验地 Proving ground	研究地点 Research site	气候类型 Climate type	土壤类型 Soil type	年平均积温/℃ Annual average accumulated temperature	降水量/mm Amount of precipitation	pH	龄级 Age-class	林分密度/(株·hm^{-2}) Stand density	平均树高/m Average tree height	平均胸径/cm Average diameter at breast height
适生生境 Suitable habitat	东北林业大学实验林场	温带半湿润季风气候	黑钙土	2 757	534	6.8	成熟林	880	17.86	30.36
半干旱生境 Semi-arid habitat	林源镇红旗林场	温带半干旱季风气候	灰棕色沙土	2 820	395	7.9	成熟林	2 824	8.56	10.56

1.2　试验方法

1.2.1　种实表型特征

水曲柳种翅及种子的长度、宽度、厚度:将各生境下采集的水曲柳种子分别充分混匀,各随机选取 20 粒种子,使用游标卡尺测定各指标,取其平均值。

种子千粒质量:将各生境下采集的水曲柳种子分别充分混匀,各随机选取 100 粒种子,使用万分之一天平秤称质量(精确至 0.001 g),重复 8 次,用百粒法计算种子千粒质量[13]。

种翅和种子面积:使用体视显微镜(SZX-ILLB2-200)对种翅及种子拍照,用数字化扫描仪(EPSON,Expression 10000XL 1.0)扫描种翅的面积,计算翅载力。

1.2.2　种子解剖结构特征

种皮结构:分别从不同生境中取完整饱满成熟

的水曲柳种子各20粒,用蒸馏水浸泡24 h,分离出种皮和胚。采用常规石蜡切片法制作种皮切片[14],将保存好的切片用电子显微镜(OLYMPUS BX-51)观察并拍摄水曲柳种子横切面,测量对比种皮厚度。采用扫描电子显微镜(日本JSM-7500F)观察上种皮特征[15]。

种皮透性:随机选取不同生境水曲柳种子各30粒风干后称质量(精确至0.001 g),重复3次;之后将种子分别放入蒸馏水中浸泡,每隔8 h称一次,直至吸胀至饱满至恒重。分别计算各生境种子的吸水率和吸水速率[16]并记录初始萌发时间。

1.2.3 种子萌发指标测定

使用聚乙二醇(Polyethylene glycol, PEG-6000)溶液模拟干旱胁迫,PEG溶液梯度设置为0%、5%、10%、15%、20%、25%,对应的渗透势分别是0、0.05、0.20、0.40、0.60、0.86 MPa。以无菌蒸馏水(CK)为对照溶液。将处理好的种子置于直径为12 cm的培养皿中,培养皿的底部放两层滤纸并滴入6 mL相应质量浓度的PEG溶液,做好标记后置于10 ℃的培养箱黑暗条件下萌发。每个处理随机选取30粒种子,重复3次。

种子萌发过程中,以种子胚根突破种皮2 mm为萌发标志,每天定时观察发芽数量并做好试验记录。试验结束后计算种子的发芽率、发芽势、发芽指数、活力指数和平均发芽时间,以发芽结束后的发芽率为因变量(y)、以PEG溶液为自变量(x)建立回归方程,并计算种子耐旱适宜质量浓度(发芽率达到对照发芽率75%时相对应的质量浓度)、耐旱半致死质量浓度(发芽率达到对照发芽率50%时对应的质量浓度)和耐旱极限质量浓度(发芽率达到对照发芽率10%时相对应的质量浓度)[17]。种子萌发结束后每培养皿选取9粒长势相同的种子,测量其主根长和子叶长,测量后用锡纸包裹后置于液氮中保存备用,用于各生境种子生理指标测定。

测定生理指标时,从液氮中取出样本,称取0.1 g进行冰浴研磨,利用分光光度计法[18]测定种子的过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)和超氧化物歧化酶(SOD),每处理重复3次,

1.3 数据分析

用Microsoft Excel 2020和SPSS 26.0统计软件进行数据整理与分析,采用独立样本T检验法分析两生境水曲柳种子各指标间的差异显著性,利用Origin 2022软件进行绘图。本研究图表中的所有数据均采用平均值±标准误差表示。

2 结果与分析

2.1 不同生境水曲柳种实的表型特征差异

两生境水曲柳种翅成熟时均为黄褐色,呈倒卵状披针形,中部最宽。与半干旱生境种翅相比,适生生境水曲柳种翅底端的扭曲程度更深,如图1(a)所示。除种翅厚度外,半干旱生境种翅长度、宽度、重量和翅载力均显著高于适生生境($P<0.05$),见表2,分别为适生生境种翅的1.06、1.11、1.41、1.29倍。两生境种子颜色形态基本相似,均为深棕褐色,形状为倒卵形,中部宽两侧窄,如图1(b)所示。半干旱生境水曲柳种子的长度、宽度、厚度以及千粒质量都显著大于适生生境水曲柳种子($P<0.05$),见表3,分别是适生生境种子的1.12、1.11、1.12、1.56倍。



(a)种翅形态对比
(a) Comparison of seed wing morphology

(b)种子形态对比
(b) Comparison of seed morphology

图1 不同生境水曲柳种翅及种子形态对比

Fig. 1 Morphological comparison of the seed wing and seed of *Fraxinus mandshurica* in different habitats

表 2　不同生境水曲柳种翅形态特征及重量

Tab. 2 Morphological characteristics and weight of the seed wings of *Fraxinus mandshurica* in different habitats

生境 Habitat	翅长/mm Wing length	翅宽/mm Wing width	翅厚/mm Wing thickness	翅重/g Wing weight	翅面积/cm^2 Wing area	翅载力/($g \cdot cm^{-2}$) Wing load
适生生境 Suitable habitat	29.82±1.66b	7.00±0.32b	0.12±0.02a	0.022±0.003b	1.58±0.15b	0.014±0.002b
半干旱生境 Semi-arid habitat	31.47±2.26a	7.43±0.71a	0.13±0.01a	0.031±0.005a	1.76±0.19a	0.018±0.003a

注:数据为平均值±标准误,小写字母表示不同生境水曲柳种子在同一指标下的显著差异($P<0.05$),下同。

Note: The data is the mean ± standard error, and lowercase letters indicate significant differences in *Fraxinus mandshurica* seeds from different habitats under the same indicator ($P<0.05$), the same below.

表 3　不同生境水曲柳种子形态特征及千粒质量

Tab. 3 Morphological characteristics and thousand grain mass of *Fraxinus mandshurica* seeds in different habitats

生境 Habitat	种长/mm Seed length	种宽/mm Seed width	种厚/mm Seed thickness	千粒质量/g Thousand grain mass	种长/翅长 Seed length/Wing length
适生生境 Suitable habitat	12.43±0.71b	3.55±0.22b	0.89±0.22b	22.75±0.11b	0.41±0.04b
半干旱生境 Semi-arid habitat	13.94±1.07a	3.94±0.37a	1.00±0.09a	35.60±0.07a	0.44±0.04a

2.2　不同生境水曲柳种子的解剖结构差异

不同生境水曲柳种子上表皮细胞排列差异显著,如图 2(a)所示。半干旱生境种子上表皮细胞大小不均匀,平均细胞表面积比适生生境种子小 12.65%,但细胞行间排列比适生生境种子松散,是适生生境种子的 1.84 倍,单位面积内细胞数量仅为 17 个。

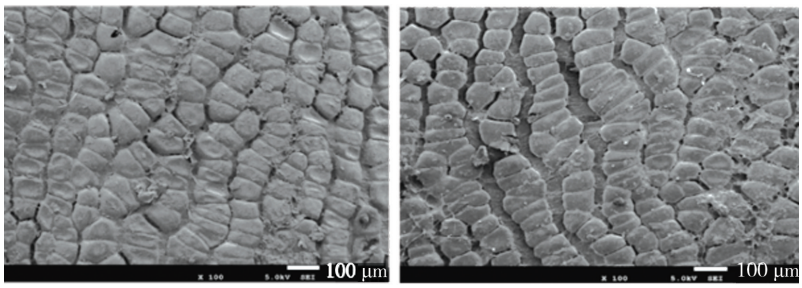
种子上表皮与胚乳连接,胚乳内富含大量蛋白质等营养物质,如图 2(b)所示。半干旱生境水曲柳种子的种皮厚度和胚乳厚度均显著大于适生生境水曲柳种子($P<0.05$),见表 4,分别为适生生境的 1.24 倍和 1.04 倍。两生境水曲柳种胚结构相同,如图 2(c)所示,除胚轴宽度外,半干旱生境种胚的子叶长度、胚轴长度及胚率均显著大于适生生境($P<0.05$),见表 4,分别为适生生境的 1.12、1.15、1.05 倍。

2.3　不同生境水曲柳种子的吸水特性差异

不同生境水曲柳种子的吸水率随着吸水时间的延长而增大。半干旱生境水曲柳种子和适生生境种子的吸水率在各个时间段均无显著性差异,但是半干旱生境种子吸水时的初始萌发时间(胚根露出 1 mm 时即为初始萌发)比适生生境种子早 16 h,且半干旱生境种子初始萌发时的吸水率显著低于适生生境种子 7.75%,如图 3(a)所示。两生境种子的吸水速率随着吸水时间的延长逐渐降低,半干旱生境水曲柳种子的吸水速率在吸水 32 h 后显著高于适生生境 7.77%~8.42%,如图 3(b)所示。

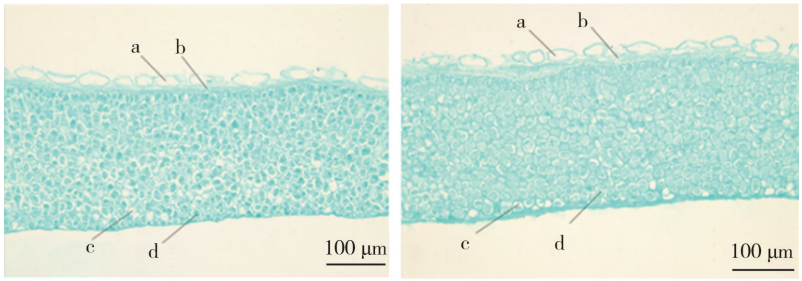
2.4　不同生境水曲柳种子的耐旱性差异

随着干旱胁迫强度的增加,不同生境水曲柳种子的发芽率均逐渐下降,如图 4(a)所示。干旱胁迫下,半干旱生境水曲柳种子的发芽率始终高于适生生境。当 PEG 质量浓度为 10%时,半干旱生境水曲柳种子的发芽率开始显著高于适生生境种子,且随干旱胁迫强度的增强,二者差异越大,最大差异达到 61.57%。发芽势的变化趋势与发芽率基本相似,如图 4(b)所示,半干旱生境水曲柳种子的发芽势在 PEG 质量浓度为 10%和 15%时显著高于适生生境种子,分别高出 55.98%和 66.69%。随着干旱胁迫强度的增强,两生境水曲柳种子的平均发芽时间逐渐延长,如图 4(c)所示。当 PEG 质量浓度为 5%~15%时,半干旱生境水曲柳种子的平均发芽时间均显著短于适生生境种子 8.21%~11.06%。根据两生境水曲柳种子的发芽率进行线性回归,如图 4(d)所示,半干旱生境水曲柳种子的耐旱适宜质量浓度、耐旱半致死质量浓度及耐旱极限质量浓度分别是适生生境种子的 1.26、1.24、1.23 倍。



（a）不同生境水曲柳种皮表面结构

（a）Surface structure of the seed coat of *Fraxinus mandshurica* in different habitats



（b）不同生境水曲柳种皮横切面结构

（b）Cross section structure of the seed coat of *Fraxinus mandshurica* in different habitats



（c）不同生境水曲柳种胚解剖面结构

（c）Anatomical structure of the embryo of *Fraxinus mandshurica* in different habitats

适生生境 Suitable habitat　　半干旱生境 Semi-arid habitat

a 表示表皮细胞，b 表示种皮，c 表示胚乳，d 表示胚乳内含物，e 表示子叶，f 表示胚轴，g 表示胚根尖

a represents epidermal cells, b represents seed coat, c represents endosperm, d represents endosperm contents, e represents cotyledons, f represents hypocotyl, and g represents embryonic root tip

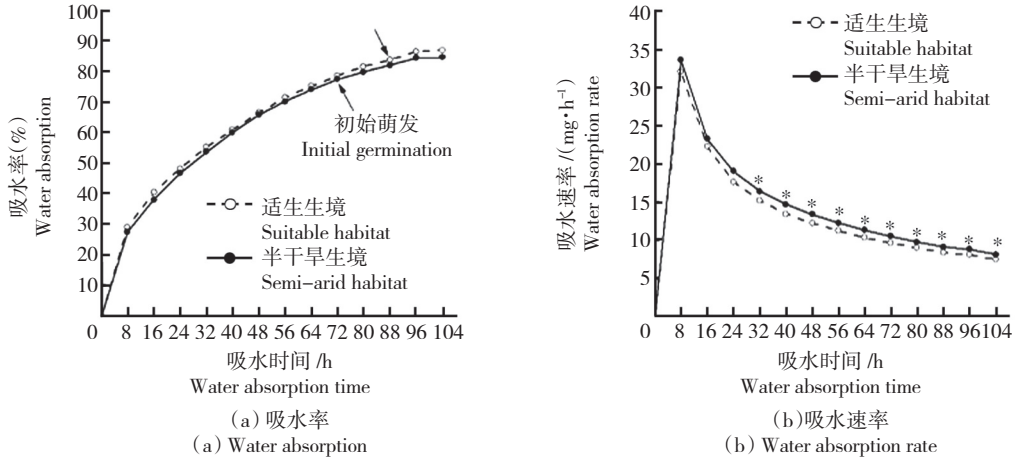
图 2　不同生境水曲柳种子的种皮及种胚结构特征

Fig. 2 Characteristics of seed coat and embryo structure of *Fraxinus mandshurica* in different habitats

表 4　不同生境水曲柳种皮及胚形态特征

Tab. 4 Morphological characteristics of the seed coat and embryo of *Fraxinus mandshurica* in different habitats

生境 Habitat	子叶长/mm Cotyledon length	胚轴长/mm Hypocotyl length	胚轴宽/mm Hypocotyl width	胚率(%) Embryo rate	种皮厚度/μm Seed coat thickness	胚乳厚度/μm Endosperm thickness
适生生境 Suitable habitat	4. 12±0. 43b	5. 36±0. 50b	0. 824±0. 053a	73. 04±4. 17b	62. 19±3. 90b	498. 0±26. 87b
半干旱生境 Semi-arid habitat	4. 63±0. 51a	6. 18±0. 33a	0. 818±0. 052a	76. 82±3. 58a	77. 14±5. 44a	520. 31±27. 84a



(a)吸水率
(a) Water absorption

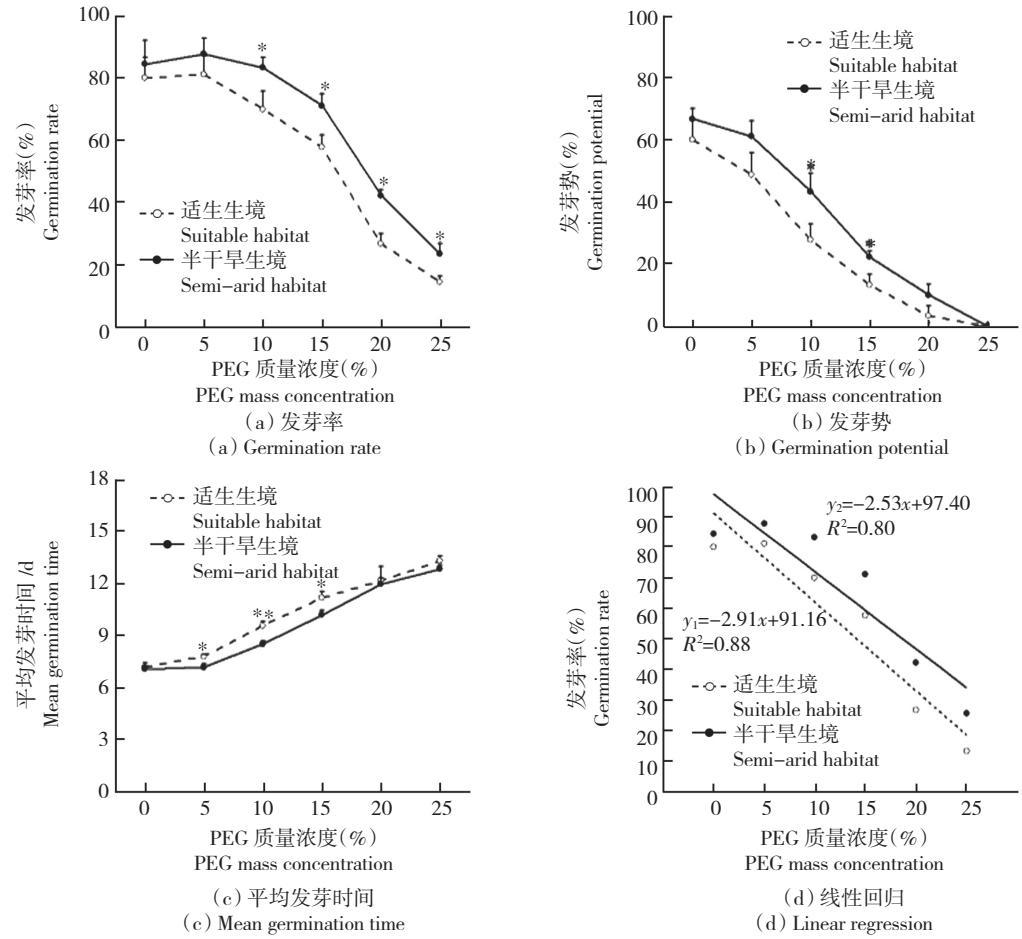
(b)吸水速率
(b) Water absorption rate

* 表示不同生境水曲柳种子在同一吸水时间内的显著差异($P<0.05$)

* indicates significant differences in water absorption time of *Fraxinus mandshurica* seeds from different habitats ($P<0.05$)

图 3　不同生境水曲柳种子吸水特性

Fig. 3 Water absorption characteristics of *Fraxinus mandshurica* seeds in different habitats



(a)发芽率
(a) Germination rate

(b)发芽势
(b) Germination potential

(c)平均发芽时间
(c) Mean germination time

(d)线性回归
(d) Linear regression

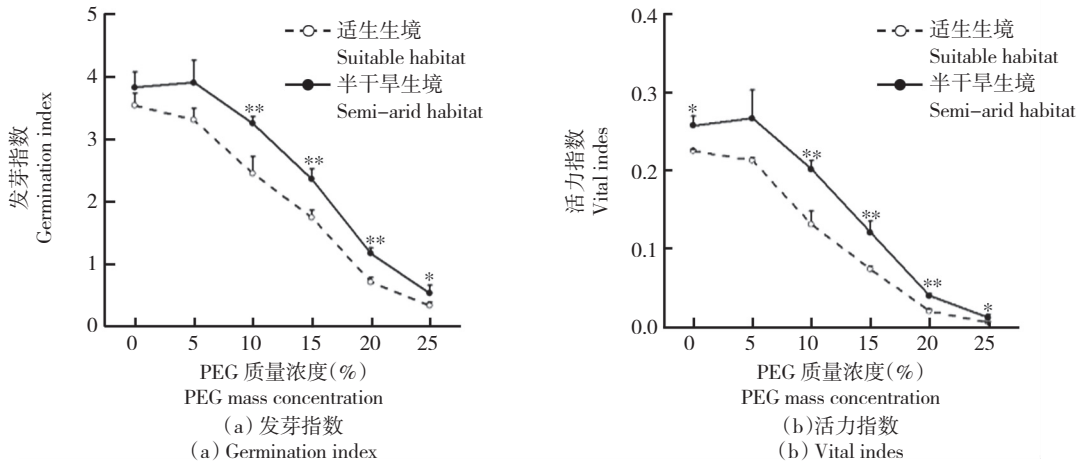
* 与 ** 分别表示不同生境水曲柳种子在同一质量浓度处理间的显著差异($P<0.05$)和极显著差异($P<0.01$),下同

* and ** respectively represent significant differences ($P<0.05$) and extremely significant differences ($P<0.01$) between different habitats of *Fraxinus mandshurica* seeds under the same mass concentration treatment, the same below

图 4　干旱胁迫下不同生境水曲柳种子发芽率、发芽势、平均发芽时间和线性回归图

Fig. 4 Germination rate, germination potential, average germination time, and linear regression diagram of *Fraxinus mandshurica* seeds in different habitats under drought stress

随着干旱胁迫程度的增强,不同生境水曲柳种子的发芽指数和活力指数均逐渐下降,如图 5 所示。干旱胁迫下,半干旱生境水曲柳种子的发芽指数和活力指数始终高于适生生境种子。当 PEG 质量浓度为 10%时,半干旱生境水曲柳种子的发芽指数和活力指数开始显著高于适生生境种子,最大差异分别达到 64.79%和 115.69%。

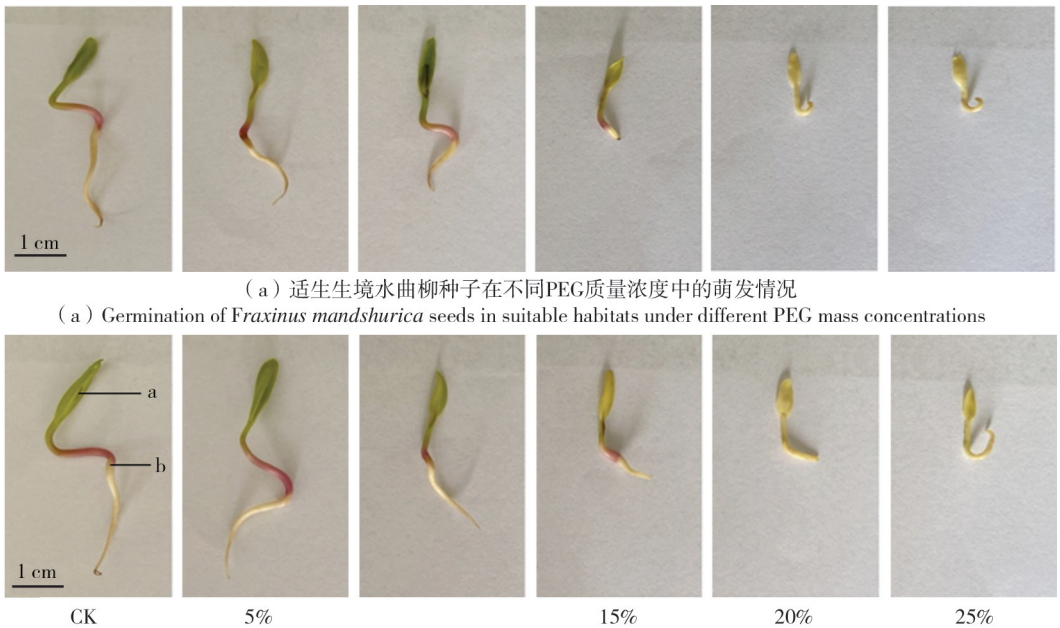


(a) 发芽指数 (a) Germination index　(b)活力指数 (b) Vital indes

图 5　干旱胁迫对不同生境水曲柳种子发芽指数和活力指数的影响

Fig. 5 Effects of drought stress on germination index and vitality index of *Fraxinus mandshurica* seeds in different habitats

随着干旱胁迫强度的增加,不同生境水曲柳种子的胚根长和子叶长均逐渐减小,如图 6 和表 5 所示。当 PEG 质量浓度为 10%时,半干旱生境水曲柳种子的胚根长度开始显著高于适生生境种子,当 PEG 质量浓度为 15%时,半干旱生境水曲柳种子的子叶长度开始显著高于适生生境种子,两生境种子的胚根最大差异达到 27.59%,子叶达到 41.79%。



(a) 适生生境水曲柳种子在不同PEG质量浓度中的萌发情况

(a) Germination of *Fraxinus mandshurica* seeds in suitable habitats under different PEG mass concentrations

(b) 半干旱生境水曲柳种子在不同PEG质量浓度中的萌发情况

(b) Germination of *Fraxinus mandshurica* seeds in semi-arid habitats under different PEG mass concentrations

a 表示子叶; b 表示胚根(胚轴+胚根尖)

a represents cotyledon; b represents radicle(hypocotyl+radicle tip)

图 6　干旱胁迫下不同生境水曲柳种子的萌发情况

Fig. 6 Germination of *Fraxinus mandshurica* seeds in different habitats under drought stress

表 5　干旱胁迫对不同生境水曲柳种子胚根长和子叶长的影响

Tab. 5 Effects of drought stress on the hypocotyl length and cotyledon length of *Fraxinus mandshurica* seeds in different habitats

PEG 质量浓度(%) PEG concentration	胚根长/cm Hypocotyl length		子叶长/cm Cotyledon length	
	适生生境 Suitable habitat	半干旱生境 Semi-arid habitat	适生生境 Suitable habitat	半干旱生境 Semi-arid habitat
0	4.55±0.48a	4.66±0.51a	2.88±0.34a	2.98±0.43a
5	4.28±0.39a	4.37±0.37a	2.69±0.28a	2.75±0.30a
10	2.56±0.27b	2.92±0.32a	1.67±0.14a	1.79±0.19a
15	1.35±0.17b	1.62±0.16a	1.24±0.15b	1.47±0.1a
20	0.89±0.08b	1.09±0.12a	0.88±0.07b	1.15±0.07a
25	0.58±0.04b	0.74±0.06a	0.67±0.06b	0.95±0.04a

注:不同小写字母表示不同生境水曲柳种子在同一质量浓度处理间的显著差异($P<0.05$)。

Note: Different lowercase letters indicate significant differences in Fraxinus mandshurica seeds from different habitats under the same mass concentration treatment ($P<0.05$).

2.5　不同生境水曲柳种子的生理特性差异

随着干旱胁迫程度的增强,不同生境水曲柳种子的 CAT、POD 和 SOD 活性均先上升后下降,如图 7 所示。当 PEG 质量浓度为 10%时,半干旱生境水曲柳种子的 CAT 活性开始显著高于适生生境种子,最大差异达到 29.89%;半干旱生境水曲柳种子的 POD 活性始终显著高于适生生境种子,最大差异达到 35.63%;当 PEG 质量浓度为 15%和 25%时,半干旱生境水曲柳种子的 SOD 活性显著高于适生生境种子,分别高出了 17.98%和 15.81%。

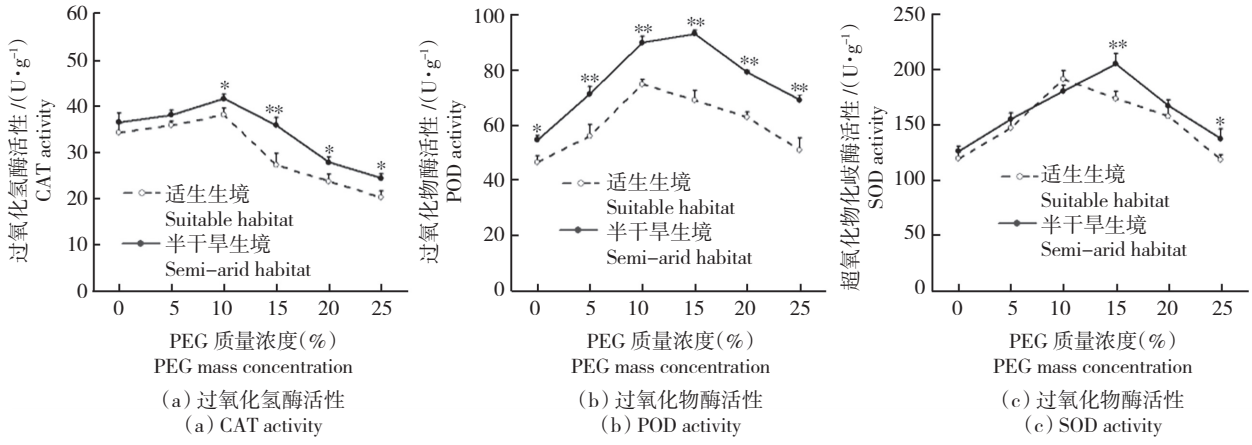


图 7　干旱胁迫对不同生境水曲柳种子抗氧化酶活性的影响

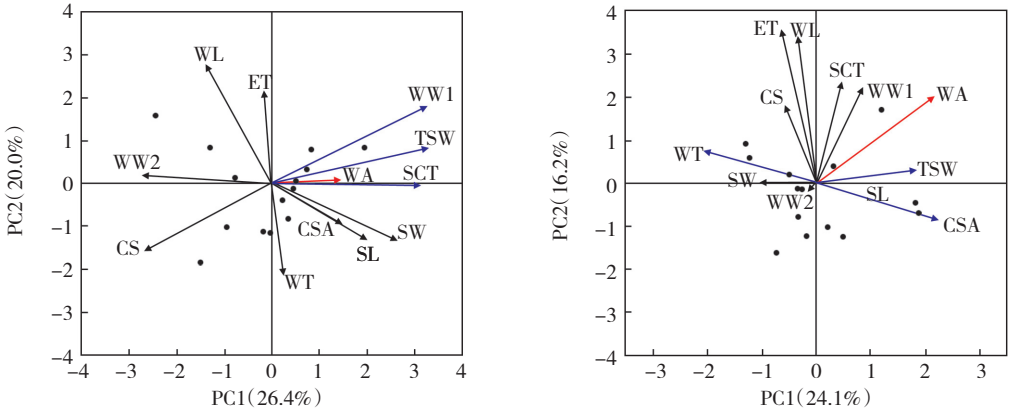
Fig. 7 Effect of drought stress on antioxidant enzyme activity of *Fraxinus mandshurica* seeds in different habitats

2.6　不同生境水曲柳种子各指标间主成分分析

将两生境水曲柳种子的形态结构性状和吸水特性进行主成分分析发现,适生生境和半干旱生境种子特征值大于 1 的有 4 个主成分,第 1 主成分分别为 26.4%和 24.1%,其他主成分占比均较少,如图 8 所示。适生生境种子第 1 主成分对应的特征向量中翅宽、千粒质量和种皮厚度最大,半干旱生境种子第 1 主成分对应的特征向量中翅厚、千粒质量和细胞表面积最大,可知适生生境中种翅宽、千粒质量和种皮厚度是影响种子吸水的主要指标,半干旱生境中种翅厚、千粒质量和细胞表面积是影响种子吸水的主要指标。

将两生境的水曲柳种子萌发和生理参数进行主成分分析发现,适生生境和半干旱生境种子特征值大于 1 的均有 2 个主成分,累积贡献率分别为 97.09%和 97.74%,其中适生生境种子第 1 主成分对应的特征向量中发芽指数和活力指数最大,是影响适生生境种子的主要萌发指标;而半干旱生境种

子第 1 主成分对应的特征向量中发芽势、活力指数和平均发芽时间最长，是影响半干旱生境种子的主要萌发指标。两生境种子第 2 主成分对应的特征向量中均是过氧化氢酶和过氧化物歧化酶最大，因此过氧化氢酶和过氧化物歧化酶是影响两生境种子的主要生理指标，如图 9 所示。



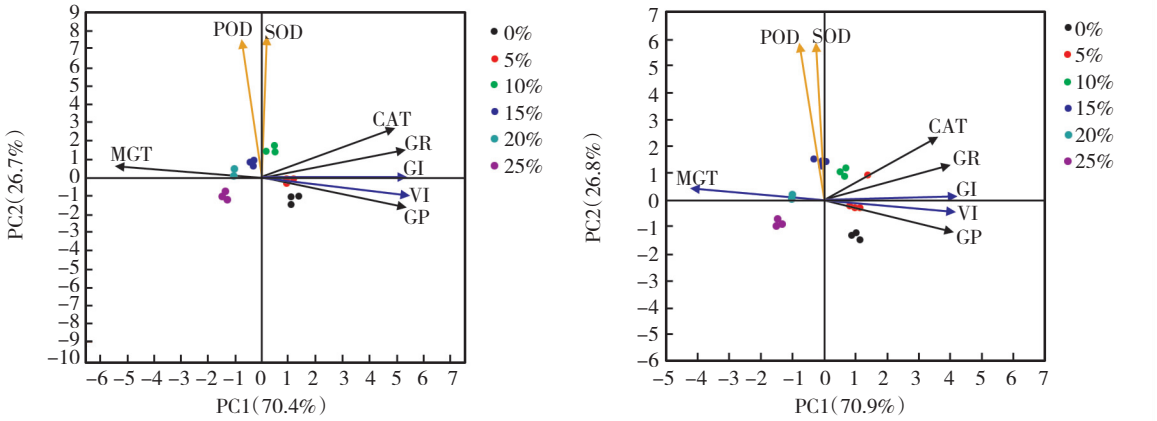
(a) 适生生境 (a) Suitable habitat　　(b) 半干旱生境 (b) Semi-arid habitat

蓝色箭头表示第 1 主成分中特征向量值最大的指标，红色箭头表示吸水率的指标，黑色箭头表示其他主成分的指标。WL. 翅长；WW1. 翅宽；WT. 翅厚；WW2. 翅重；SL. 种长；SW. 种宽；TSW. 千粒质量；SCT. 种皮厚度；ET. 胚乳厚度；CSA. 细胞表面积；CS. 细胞间距；WA. 吸水率

The blue arrow represents the indicator with the highest eigenvector value in the first principal component, the red arrow represents the indicator of water absorption, and the black arrow represents the indicator of other principal components. WL. wing length; WW1. wing width; WT. wing thickness; WW2. wing weight; SL. seed length; SW. seed width; TSW. thousand grain mass; SCT. seed coat thickness; ET. endosperm thickness; CSA. cell surface area; CS. cell separation; WA. water absorption

图 8　不同生境的水曲柳种子形态结构和吸水特性参数 PCA 图

Fig. 8 PCA diagram of morphological structure and water absorption characteristics parameters of *Fraxinus mandshurica* seeds in different habitats



(a) 适生生境 (a) Suitable habitat　　(b) 半干旱生境 (b) Semi-arid habitat

蓝色箭头表示第 1 主成分中特征向量值最大的指标，橙色箭头表示第 2 主成分中特征向量值最大的指标，黑色箭头表示其他主成分的指标。GR. 发芽率；GP. 发芽势；GI. 发芽指数；VI. 活力指数；MGT. 平均发芽时间；CAT. 过氧化氢酶；POD. 过氧化物酶；SOD. 超氧化物歧化酶

The blue arrow represents the indicator with the highest eigenvector value in the first principal component, and the orange arrow represents the indicator with the highest eigenvector value in the second principal component, and the black arrow represents the indicator of other principal components. GR. germination rate; GP. germination potential; GI. germination index; VI. vital index; MGT. mean germination time; CAT. catalase; POD. peroxidase; SOD. superoxide dismutase

图 9　干旱胁迫下不同生境的水曲柳种子萌发和生理参数 PCA 图

Fig. 9 PCA diagram of germination and physiological parameters of *Fraxinus mandshurica* seeds in different habitats under drought stress

3　讨论

3.1　不同生境水曲柳种子的形态结构差异

同一物种内种子的质量是基本恒定的,但是同一物种的不同地理种群的种子品质有一定差别,这种差别与种群的生境条件有关[19]。孙颖等[20]认为,环境条件的变化是种子大小变异的主要选择压力。具有较大质量的种子其子叶或胚乳中具有更多供种子萌发的能量,在幼苗生物量积累上具有更大优势[21]。此外,较大的种子可以增加发芽率,因为大种子产生较长的胚根,可以到达更深的水资源以供缓解供水短缺[22]。在调查的水曲柳种子中,半干旱生境水曲柳种子的种翅长和种翅宽等均显著大于适生生境种子,且种子千粒质量也较大,这是因为种子的形态与翅果形态之间有协同变化,即种翅面积较大的物种其种子重量也较高[23],这种协同变化是植物对环境长期适应的结果[24]。半干旱生境中产生的大种子在积累代谢调节物质方面比小种子具有更大的优势,为后期促进幼苗生长提供了充足的营养,因此大种子在逆境中表现出更强的抵抗力和适应性。

水分是种子萌发的先决条件,是一切生命活动的必须因素之一[25]。种皮厚度[26]、种皮完整性和种皮表面细胞排列方式[27]等都会影响种皮的透性,进而对种子吸水特性产生影响。种皮表面细胞是阻挡水分进入种子的第一道屏障[28],种子表皮细胞致密或覆有较厚的蜡质层都会成为影响种子吸水的重要原因[29]。Pascualides 等[30]在研究菽麻(*Crotalaria juncea*)种子吸水特性时发现,杂色小种子的种皮越厚,其吸水速率越慢。本研究中,半干旱生境水曲柳种子的表皮细胞比适生生境种子排列松散,且种子表皮细胞更小,水分更易透过,因此半干旱生境种子吸水更快,但萌发时的吸水率却显著低于适生生境种子,这可能是因为半干旱生境种子长期处在干旱环境下,降雨不频繁且蒸发量大,使得土壤表层水分消耗,土壤干旱程度恶化从而降低了种子对水分的需求。于露等[31]的研究也发现干旱生境下的植被种子(如柠条锦鸡儿 *Caragana korshinskii* 和沙芦草 *Agorpyron mongolicum*)更新时所需水分更少,更易成活。另一方面,半干旱生境种子由于环境的影响形成了较厚的种皮,表明半干旱生境水曲柳种子对干旱环境产生了特殊的适应机制,即通过增厚种皮来抵抗逆境环境,厚种皮既可以有效的隔绝种胚与恶劣环境的接触,更好地保护种胚正常生长发育,从而缓解干旱对种子内部结构的危害,又可以使种子在降雨不稳定的条件下具有更好的保水性能,使种子具有长期保存生活的能力,以适应干旱少雨的自然环境。

3.2　不同生境水曲柳种子的抗旱性差异

环境的变化不仅影响种子的形态结构,而且可以直接改变种子的萌发和幼苗的生长[32]。种子萌发期是分辨植物抗旱性强弱的重要时期。研究发现长期生长在逆境环境下的采种母树其种子表现出更高的发芽率[7]。本研究发现,半干旱生境水曲柳种子的发芽势和发芽指数在种子抗旱中影响最大,且从 PEG 质量浓度为 10%开始,半干旱生境水曲柳种子的发芽势和发芽指数均显著高于适生生境种子,表明半干旱生境下生长的水曲柳长期处于干旱的环境下,产生了特有的防御响应,且这种机制可能形成了稳定的“母体效应”[33]并通过种子不断的传递下去。另外,研究还发现半干旱生境水曲柳种子在干旱胁迫下比适生生境种子萌发时间短且整齐,这可能是与此研究区降雨集中且雨季较短,地面蒸发迅速有关[12],种子只能充分利用短暂的降水条件和周围环境快速萌发,增加优先形成幼苗的机会,以确保种群在不断变化和压力环境中的连续性[34],从而快速完成自己的生活周期繁衍后代。

生活在不同环境中的植物制定出特定的策略来维持遗传多样性,以确保其在这种不断变化的环境中生存[35]。由于生境的不同,种子也会在生理生化方面发生变化,进而影响种子萌发和幼苗生长。徐振朋等[36]通过干旱胁迫对罗布麻(*Apocynum venetum*)种子萌发及生理特性研究,发现当 PEG 质量浓度大于 10%时,种子的 POD 和 SOD 酶活性迅速降低,表明两种酶在高质量浓度的胁迫下清除活性氧的能力下降。本研究中,两生境水曲柳种子的 POD 和 SOD 是影响种子抗旱的主要生理指标,适生生境种子的 POD 和 SOD 在 PEG 质量浓度为 10%时达到高峰,而半干旱生境水曲柳种子的 POD 和 SOD 在 PEG 质量浓度为 15%时达到高峰,且 POD 活性始终显著高于适生生境种子,表明适生生境种子对干旱胁迫下体内自由基积累伤害的反应更为敏感,而半干旱生境水曲柳种子在长期干旱环境条件适

应中已经形成了特殊的耐旱机理,通过协调生理参数,提高了种子忍耐干旱的有效性[37]。这反映了半干旱生境水曲柳种子在生理方面的优势和耐受性,也从另一方面印证了半干旱生境种子对逆境环境的抗旱适应性。

4 结论

综上可知,半干旱生境的水曲柳种子在形态、结构以及生理上均产生了一定的适应性变化,对干旱胁迫具有更强的耐受力。半干旱生境种子品质大、种皮厚,吸水保水性能好,萌发时需水量低,其种子发芽能力在PEG质量浓度为10%开始显著高于适生生境种子,更具耐旱性。因此,半干旱地区生产的水曲柳种子对干旱环境具有更强的适应性,在干旱地区选种造林时可优先选用半干旱生境水曲柳种子,扩大种质资源范围。

【参 考 文 献】

[1] GONG Z Z, XIONG L M, SHI H Z, et al. Plant abiotic stress response and nutrient use efficiency[J]. Science China Life Sciences, 2020, 63(5): 635-674.

[2] 岳莉然,程贝贝.盐碱胁迫及干旱胁迫对大花剪秋萝种子萌发的影响[J].北方园艺,2019(10):86-93.
YUE L R, CHENG B B. Effects of saline-alkali stress and drought stress on seed germination of *Lychnis fulgens* Fisch[J]. Northern Horticulture, 2019(10): 86-93.

[3] KAPOOR D, BHARDWAJ S, LANDI M, et al. The impact of drought in plant metabolism: how to exploit tolerance mechanisms to increase crop production[J]. Applied Sciences, 2020, 10(16): 5692.

[4] 刘长成,刘玉国,郭柯.四种不同生活型植物幼苗对喀斯特生境干旱的生理生态适应性[J].植物生态学报,2011,35(10):1070-1082.
LIU C C, LIU Y G, GUO K. Ecophysiological adaptations to drought stress of seedlings of four plant species with different growth forms in Karst habitats[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2011, 35(10): 1070-1082.

[5] MAO P L, ZANG R Z, SHAO H B, et al. The ecological adaptability of four typical plants during the early successional stage of a tropical rainforest[J]. Plant Biosystems - An International Journal Dealing with All Aspects of Plant Biology, 2014, 148(2): 288-296.

[6] 闫小红,曾建军,周兵,等.干旱胁迫对白花鬼针草异型瘦果萌发与幼苗生长的影响[J].生态学杂志,2019,38(11):3327-3334.
YAN X H, ZENG J J, ZHOU B, et al. Effects of drought stress on germination and seedling growth of heteromorphic achenes of *Bidens alba*[J]. Chinese Journal of Ecology, 2019, 38(11): 3327-3334.

[7] MIRA S, ARNAL A, PEREZ-GARCIA F. Habitat-correlated seed germination and morphology in populations of *Phillyrea angustifolia* L. (Oleaceae)[J]. Seed Science Research, 2017, 27(1): 50-60.

[8] 张源一,李爱,严卓立,等.5种薄荷对PEG模拟干旱胁迫的生理响应与耐旱性评价[J].天津农学院学报,2022,29(1):1-7.
ZHANG Y Y, LI A, YAN Z L, et al. Physiological response and drought tolerance evaluation of five mints to PEG-simulated drought stress[J]. Journal of Tianjin Agricultural University, 2022, 29(1): 1-7.

[9] 闫月,卢艳,崔程程,等.聚乙二醇引发处理对水曲柳种子在高温下萌发的影响[J].东北林业大学学报,2020,48(6):13-16.
YAN Y, LU Y, CUI C C, et al. Effect of PEG priming treatment on the germination of *Fraxinus mandshurica* seeds at high temperature[J]. Journal of Northeast Forestry University, 2020, 48(6): 13-16.

[10] 王继刚.水曲柳最佳种源选择与种源区划[D].哈尔滨:东北林业大学,2001.
WANG J G. Study on theselection of optimal provenance and provenance[D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2001.

[11] 马建路,石家琛,景凤鸣.水曲柳立地区划[J].东北林业大学学报,1991,19(S1):62-68.
MA J L, SHI J C, JING F M. Site classification for manchurian ash[J]. Journal of Northeast Forestry University, 1991, 19(S1): 62-68.

[12] 马常钦.水曲柳雌雄株复叶功能性状对不同生境的响应[D].哈尔滨:东北林业大学,2022.
MA C Q. Responses of functional characters of compound leaves of male and female *Fraxinus mandshurica* to different habitats[D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2022.

[13] 宿昊,申耀荣,蔡靖,等.不同种源红桦种子的萌发特性[J].西北林学院学报,2021,36(3):109-114.
SU H, SHEN Y R, CAI J, et al. Germination characteristics of *Betula albosinensis* seeds from different provenances[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2021, 36(3): 109-114.

[14] 郭学民,赵晓曼,徐珂,等.蓖麻种子结构的解剖和显微观察[J].作物学报,2020,46(6):914-923.

GUO X M, ZHAO X M, XU K, et al. Anatomy and microscopic observation of *Ricinus communis* seed structure [J]. Acta Agronomica Sinica, 2020, 46(6): 914-923.

[15] 刘帅,陈良珂,房克凤,等.板栗种子淀粉体发育的扫描电镜观察[J].电子显微学报,2015,34(4):346-350.
LIU S, CHEN L K, FANG K F, et al. Observation of amyloplast development in chestnut seed by scanning electron microscope[J]. Journal of Chinese Electron Microscopy Society, 2015, 34(4): 346-350.

[16] 艾沙江·阿不都沙拉木,迪丽娜尔·阿布拉,张凯,等.喀什霸王的结实和种子萌发特性[J].植物生态学报,2019,43(5):437-446.
AYSAJAN A B D S L M, DILINAER A B L, ZHANG K, et al. Fruit set and seed germination traits of *Zygophyllum kaschgaricum*[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2019, 43(5): 437-446.

[17] 王营,王丽昕,张彦妮.盐碱及 PEG6000 胁迫对细香葱种子萌发的影响[J].东北林业大学学报,2019,47(7):25-30.
WANG Y, WANG L X, ZHANG Y N. Effects of salt-alkali and PEG 6000 stress on seed germination of *Allium schoenoprasum*[J]. Journal of Northeast Forestry University, 2019, 47(7): 25-30.

[18] 李合生.植物生理生化实验原理和技术[M].北京:高等教育出版社,2000.
LI H S. Principles and techniques of plant physiological biochemical experiment[M]. Beijing: Higher Education Press, 2000.

[19] ARELLANO G, PECO B. Testing the role of seed size in annual legume seedling performance under experimental autumn moisture conditions[J]. Journal of Vegetation Science, 2012, 23(4): 690-697.

[20] 孙颖,王阿香,杨雪,等.侧金盏花种子发育过程中生理生化动态变化特性[J].东北林业大学学报,2015,43(7):35-37,135.
SUN Y, WANG A X, YANG X, et al. Physiological and biochemical characteristics of *Adonis amurensis* during seed development[J]. Journal of Northeast Forestry University, 2015, 43(7): 35-37, 135.

[21] TANVEER A, TASNEEM M, KHALIQ A, et al. Influence of seed size and ecological factors on the germination and emergence of field bindweed (*Convolvulus arvensis*)[J]. Planta Daninha, 2013, 31(1): 39-51.

[22] ZHAO L L, MO B T, WANG P C, et al. Relationship of *Sophora davidii* seed size to germination, dormancy, and mortality under water stress[J]. South African Journal of Botany, 2015, 99: 12-16.

[23] 张金峰,葛树森,李玉堂,等.长白山 9 种槭树的翅果扩散及种子萌发研究[J].生态学报,2022,42(4):1441-1449.
ZHANG J F, GE S S, LI Y T, et al. Dispersal and germination of nine maple (*Acer*, spp) trees in Changbai Mountain Area[J]. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(4): 1441-1449.

[24] 冯秋红,李登峰,于涛,等.极小种群野生植物梓叶槭的种实表型变异特征[J].生物多样性,2020,28(3):314-322.
FENG Q H, LI D F, YU T, et al. Phenotypic fruit and seed variations of *Acer catalpifolium*, a wild plant with extremely small populations in China[J]. Biodiversity Science, 2020, 28(3): 314-322.

[25] 李茜,任运涛,牛得草,等.几种旱生灌木种子萌发特性及化学成分[J].中国沙漠,2015,35(2):345-351.
LI Q, REN Y T, NIU D C, et al. Seed germination characteristics and chemical composition of eight xerophytic shrub species[J]. Journal of Desert Research, 2015, 35(2): 345-351.

[26] WU Y, SHEN Y B. Seed coat structural and permeability properties of *Tilia miqueliana* seeds[J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2021, 40(3): 1198-1209.

[27] 张琪,钱滕,王欢,等.加拿大紫荆种子硬实性解除及其吸水特性研究[J].南京林业大学学报(自然科学版),2021,45(3):137-142.
ZHANG Q, QIAN T, WANG H, et al. Hardness breaking and mechanisms of water absorption in *Cercis canadensis* seeds[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 2021, 45(3): 137-142.

[28] 文婷婷,王洋,利站,等.豌豆种皮结构和成分对种子透水性的影响[J].种子,2016,35(1):19-25.
WEN T T, WANG Y, LI Z, et al. Effects of seed coat structure and composition on water permeability of pea (*Pisum sativum* L.) seed[J]. Seed, 2016, 35(1): 19-25.

[29] 陈丽,代松,马青江,等.合欢种皮结构及其与吸水的关系[J].林业科学,2019,55(5):46-54.
CHEN L, DAI S, MA Q J, et al. Structure of seed coat of *Albizia julibrissin* and its relationship with water uptake[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2019, 55(5): 46-54.

[30] PASCUALIDES A L, PLANCHUELO A M. Seed morphology and imbibition pattern of *Crotalaria juncea* L. (Fabaceae)[J]. Seed Science and Technology, 2007, 35(3): 760-764.

[31] 于露,郭天斗,孙忠超,等.荒漠草原向灌丛地转变过程中两种优势植物种子萌发及阈值特征[J].生态学

报,2021,41(10):4160-4169.
YU L, GUO T D, SUN Z C, et al. The seed germination characteristics and thresholds of two dominant plants in desert grassland - shrubland transition of the eastern Ningxia, China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(10): 4160-4169.

[32] LI Z Q, LU W, YANG L, et al. Seed weight and germination behavior of the submerged plant *Potamogeton pectinatus* in the arid zone of Northwest China[J]. Ecology and Evolution, 2015, 5(7): 1504-1512.

[33] CALLEJAS-DIAZ M, CHAMBEL M R, SAN-MARTIN-LOREN J, et al. The role of maternal age, growth, and environment in shaping offspring performance in an aerial conifer seed bank[J]. American Journal of Botany, 2022, 109(3): 366-376.

[34] GUL B, ANSARI R, FLOWERS T J, et al. Germination strategies of halophyte seeds under salinity[J]. Environmental and Experimental Botany, 2013, 92: 4-18.

[35] SORIANO P, ESTRELLES E, MARTINEZ-NIETO M I, et al. Environmental predictors of seed germination in two *Halocnemum* species from Mediterranean (Balearic, Tyrrenic and Adriatic) and Red Sea coastal salt marshes[J]. Seed Science Research, 2022, 32(4): 246-263.

[36] 徐振朋,宛涛,蔡萍,等. PEG 模拟干旱胁迫对罗布麻种子萌发及生理特性的影响[J]. 中国草地学报,2015,37(5):75-80.
XU Z P, WAN T, CAI P, et al. Effects of PEG simulated drought stress on germination and physiological properties of *Apocynum venetum* seeds[J]. Chinese Journal of Grassland, 2015, 37(5): 75-80.

[37] 闫兴富,邓晓娟,王静,等. 种子大小和干旱胁迫对辽东栎幼苗生长和生理特性的影响[J]. 应用生态学报,2020,31(10):3331-3339.
YAN X F, DENG X J, WANG J, et al. Effects of seed size and drought stress on the growth and physiological characteristics of *Quercus wutaishanica* seedlings[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2020, 31(10): 3331-3339.

(上接第87页)

[44] 刘润红,常斌,荣春艳,等. 漓江河岸带枫杨群落主要木本植物种群生态位[J]. 应用生态学报,2018,29(12):3917-3926.
LIU R H, CHANG B, RONG C Y, et al. Niche of main woody plant populations of *Pterocarya stenoptera* community in riparian zone of Lijiang River, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2018, 29(12): 3917-3926.

[45] 李丘霖,宗秀虹,邓洪平,等. 赤水桫椤群落乔木层优势物种生态位与种间联结性研究[J]. 西北植物学报,2017,37(7):1422-1428.
LI Q L, ZONG X H, DENG H P, et al. Niche and interspecific association of dominant species in tree layer of Chishui Alsophilaspinulosa Community[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2017, 37(7): 1422-1428.

[46] 郑俊鸣,李敏,张盟,等. 滨海防护林木麻黄和花吊丝竹混交林群落的种间关联和生态位分析[J]. 热带亚热带植物学报,2021,29(5):465-473.
ZHENG J M, LI M, ZHANG M, et al. Interspecific association and niche of mixed forest communities of *Casuarina equisetifolia* and *Dendrocalamus* minor var. amoenus in the windbreak of sandy coast[J]. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 2021, 29(5): 465-473.

[47] GU L, GONG Z W, LI W Z. Niches and interspecific associations of dominant populations in three changed stages of natural secondary forests on Loess Plateau, P. R. China[J]. Scientific Reports, 2017, 7(1): 6604.

[48] WU S N, WEN L, DONG S K, et al. The plant interspecific association in the revegetated alpine grasslands determines the productivity stability of plant community across restoration time on Qinghai-Tibetan Plateau[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 850854.

[49] 刘秉儒,张秀珍,胡天华,等. 贺兰山不同海拔典型植被带土壤微生物多样性[J]. 生态学报,2013,33(22):7211-7220.
LIU B R, ZHANG X Z, HU T H, et al. Soil microbial diversity under typical vegetation zones along an elevation gradient in Helan Mountains[J]. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(22): 7211-7220.

[50] 巴音达拉. 病原菌及菌根菌维持森林植物多样性机制的研究进展[J]. 中国野生植物资源,2023,42(10):96-100.
BAYANDALA. Advances in mechanisms of pathogenic and mycorrhizal fungi maintenance on forest plant diversity[J]. Chinese Wild Plant Resources, 2023, 42(10): 96-100.