北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

栓皮栎种子贮藏物质和内源激素对萌发成苗的影响

江文杰 杨钦淞 李国雷 姚飞 邵占海 刘文

Effects of storage substances and endogenous hormones on seed germination and seedling formation of *Quercus variabilis*

Jiang Wenjie, Yang Qinsong, Li Guolei, Yao Fei, Shao Zhanhai, Liu Wen

引用本文:
江文杰, 杨钦淞, 李国雷, 姚飞, 邵占海, 刘文. 栓皮栎种子贮藏物质和内源激素对萌发成苗的影响[J]. 北京林业大学学报, 2024, 46(1):19–26. doi: 10.12171/j.1000–1522.20220207
Jiang Wenjie, Yang Qinsong, Li Guolei, Yao Fei, Shao Zhanhai, Liu Wen. Effects of storage substances and endogenous hormones on seed germination and seedling formation of *Quercus variabilis*[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(1):19–26. doi: 10.12171/j.1000–1522.20220207

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220207

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

不同质量浓度NAA、IBA对栓皮栎、蒙古栎黄化嫩枝扦插生根的影响

Effects of different concentrations of IBA, NAA on rooting of etiolated shoots of *Quercus variabilis* and *Quercus mongolica*

北京林业大学学报, 2019, 41(7): 128–138. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20190103

国产栓皮栎软木热响应特性研究

Research on thermal response characteristics of domestic *Quercus variabilis* cork

北京林业大学学报, 2018, 40(9): 127–133. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20180212

太行山南麓栓皮栎人工林光合作用对土壤呼吸的影响

Effects of photosynthesis on soil respiration of *Quercus variabilis* plantation in southern Taihang Mountain of northern China

北京林业大学学报, 2021, 43(1): 66–76. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200010

格氏栲天然林凋落物浸提液对杉木种子萌发和胚根生长的影响

Effects of litter extracts from *Castanopsis kawakamii* natural forest on seed germination and radicle growth of Chinese fir

北京林业大学学报, 2020, 42(4): 51–59. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20190292

Pb、Cd复合胁迫对桑树种子萌发及幼苗生长的影响

Effects of lead and cadmium combined stress on seed germination and seedling growth of mulberry

北京林业大学学报, 2020, 42(4): 32–40. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20190244

云冷杉针阔混交林枫桦种子雨时空分布及种子萌发特性研究

Spatiotemporal distribution and seed germination characteristics of *Betula costata* seed rain in the spruce–fir mixed forest

北京林业大学学报, 2020, 42(12): 32–39. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200077

DOI:10.12171/j.1000−1522.20220207

栓皮栎种子贮藏物质和内源激素对萌发成苗的影响

江文杰[1,2]　杨钦淞[1,2]　李国雷[1,2]　姚　飞[3]　邵占海[3]　刘　文[3]
（1. 北京林业大学落叶栎研究中心，北京 100083；2. 北京林业大学省部共建森林培育与保护教育部重点实验室，北京 100083；
3. 北京市西山试验林场管理处，北京 100041）

摘要:【目的】分析栓皮栎大、中、小粒种子的萌发出苗特性，解析种子贮藏物质和内源激素影响其萌发出苗特性的生理机制，从种子规格角度阐明栓皮栎的更新策略。**【方法】**称量采集的 5 000 粒种子的单粒质量，聚类分成大粒（Ⅰ）、中粒（Ⅱ）和小粒（Ⅲ）共 3 个规格等级，后于人工气候培养箱育种并观测萌发出苗动态。采用酶解法测定种子可溶性糖与淀粉含量，考马斯亮蓝 G-250 染色法测定可溶性蛋白含量，高效液相色谱法测定赤霉素（GA_3）、脱落酸（ABA）、吲哚乙酸（IAA）含量，并利用主成分分析法探究影响种子萌发与出苗的主要因素。**【结果】**（1）栓皮栎Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ级种子数量所占比例分别为 23.82%、42.78%、33.40%。不同规格种子的淀粉、可溶性蛋白、ABA 含量均值存在显著差异，Ⅰ级种子的淀粉含量均值分别是Ⅱ、Ⅲ级种子的 2.02、2.37 倍；Ⅰ 级种子的可溶性蛋白含量均值分别是Ⅱ、Ⅲ 级种子的 1.05、1.87 倍，Ⅰ 级种子 ABA 的含量分别是Ⅱ、Ⅲ 级种子的 0.86、0.60 倍。（2）种子萌发出苗试验结果显示：Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ 级种子累计萌发率分别为 91%、84%、77%，累计出苗率分别为 90%、81%、70%，萌发未出苗的种子比例分别占 1%、3%、9%，萌发至出苗结束所需天数分别为 17、18、23 d。（3）主成分分析结果显示：贮藏物质与植物激素对种子萌发出苗均具有一定影响，以 ABA 与可溶性蛋白含量影响最为显著。**【结论】**栓皮栎规格大的种子所占比例小，萌发和出苗速度快，萌发和出苗率高，规格小的种子则相反，资源分配与萌发特性存在权衡；不同规格大小的种子萌发出苗之间的差异受到贮藏物质以及植物激素的影响。因此，人工培育苗木时，先将种子分级后再播种可提高苗木整齐性，降低挑苗、分级育苗的人工成本。

关键词：栓皮栎；种子；可溶性蛋白；脱落酸；萌发出苗
中图分类号：S792.18　　**文献标志码：**A　　**文章编号：**1000−1522(2024)01−0019−08
引文格式：江文杰，杨钦淞，李国雷，等. 栓皮栎种子贮藏物质和内源激素对萌发成苗的影响［J］. 北京林业大学学报，2024，46(1)：19−26. Jiang Wenjie, Yang Qinsong, Li Guolei, et al. Effects of storage substances and endogenous hormones on seed germination and seedling formation of *Quercus variabilis*［J］. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(1): 19−26.

Effects of storage substances and endogenous hormones on seed germination and seedling formation of *Quercus variabilis*

Jiang Wenjie[1,2]　Yang Qinsong[1,2]　Li Guolei[1,2]　Yao Fei[3]　Shao Zhanhai[3]　Liu Wen[3]
(1. Research Center of Deciduous Oaks, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;
2. Key Laboratory of Forest Cultivation and Protection of Ministry of Education,
Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;
3. Administration of Xishan Mountain Experimental Forest Farm, Beijing 100041, China)

Abstract:［**Objective**］This paper aims to analyze the germination and emergence characteristics of large, medium and small seeds of *Quercus variabilis*, and elucidates the physiological mechanisms, by which seed storage substances and endogenous hormones affect its germination and emergence characteristics. From the perspective of seed specifications, the regeneration strategy of *Q. variabilis* was clarified.［**Method**］The single-seed mass of 5 000 collected seeds was measured, and classified into three size grades, i.e. large (Ⅰ),

收稿日期: 2022−05−30　**修回日期:** 2022−10−24
基金项目: 中央高校基本科研业务费专项（2021ZY11），“十四五”国家重点研发计划（2021YFD2200302）。
第一作者: 江文杰。主要研究方向：林木种苗培育理论与技术。Email：jiangwenjie24@163.com　地址：100083 北京市海淀区清华东路 35 号北京林业大学林学院。
责任作者: 李国雷，教授，博士生导师。主要研究方向：林木种苗培育理论与技术。Email: glli226@163.com　地址：同上。
本刊网址: http://j.bjfu.edu.cn; http://journal.bjfu.edu.cn

medium (Ⅱ), and small (Ⅲ). Then they were subjected to artificial climate cultivation in a growth chamber to observe the germination and seedling dynamics. The soluble sugar and starch content, soluble protein content, content of gibberellin (GA_3), abscisic acid (ABA), and indoleacetic acid (IAA) were measured using enzymatic, coomassie brilliant blue G-250 staining, high-performance liquid chromatography (HPLC) methods, respectively. Principal component analysis was used to explore the main factors influencing seed germination and seedling emergence. [**Result**] (1) The number of seeds of *Q. variabilis* Ⅰ, Ⅱ and Ⅲ accounted for 23.82%, 42.78% and 33.40%, respectively. There were significant differences in the average content of starch, soluble protein, and ABA among three size grades. The average starch content of Ⅰ seeds was 2.02 and 2.37 times of Ⅱ and Ⅲ seeds, the average soluble protein content of Ⅰ seeds was 1.05 and 1.87 times of Ⅱ and Ⅲ seeds, and the ABA content in Ⅰ seeds was 0.86 and 0.60 times of Ⅱ and Ⅲ seeds, respectively. (2) Seed germination and emergence experiment showed that the cumulative germination percents of Ⅰ, Ⅱ and Ⅲ seeds were 91%, 84% and 77%, and the cumulative emergence percents were 90%, 81% and 70%, respectively. The proportion of germination but not emergence accounted for 1%, 3% and 9%, respectively. The days from germination to the end of emergence for Ⅰ, Ⅱ and Ⅲ were 17, 18 and 23 d, respectively. (3) Principal component analysis showed that seed germination and seedling emergence were affected not only by seed reserves, but also by plant hormones, especially the content of ABA and soluble protein. [**Conclusion**] The proportion of large-sized seeds in *Q. variabilis* is small, with fast germination and emergence rates, while small-sized seeds are the opposite. There is a trade-off between resource allocation and germination characteristics. The differences in germination and emergence of seeds of different sizes are influenced by storage substances and plant hormones. Therefore, when artificially cultivating seedlings, first grading the seeds before sowing can improve the uniformity of the seedlings and reduce the labor cost of picking and grading seedlings.

Key words: *Quercus variabilis*; seed; soluble protein; abscisic acid; germination and emergence of seedlings

种子繁殖作为目前繁殖更新的主要方式，在维持物种平衡中发挥着决定性的作用[1−2]。种子规格（大小）是种子的重要性状，不仅物种间差异较大，即使同一物种也会由于生境、母树发育状况、种子着生位置等不同而产生差异[3]。例如：栎属（*Quercus*）作为北半球大粒种子树种的代表，相同母树的种子规格差异竟达近 10 倍[4]。小规格种子因贮藏物质少而被就地取食，大规格种子贮藏物质多，因此更容易被啮齿动物搬运、贮藏和扩散[5]；被搬运的种子为了避免被取食，大规格种子会早萌发出苗，相对生长速率缓慢，发芽成苗的种子更容易逃避动物的觅食，而小规格种子生长速率较之稍快，因此更容易被取食[6]。种子个体差异造成出苗时间上的不同，同时避免了种子后代互相竞争覆灭而造成的物种灭绝[7]。种子规格差异是植物长期进化的结果，可影响动物的取食行为，决定着种子的扩散、植物定居以及更新策略[8]，因此被广泛关注。

以往研究将同物种不同规格种子引起的出苗快慢与出苗多少差异归因于营养物质差异。但需要指出的是，虽然种子出苗后至苗木自养阶段对种子内部的营养物质依赖性很大，但是仅出苗这一过程所消耗的营养物质仅占种子的一小部分。例如：栓皮栎（*Q. variabilis*）种子出苗时，矿质营养仅消耗种子的 11.3% ~ 14.6%，出苗两周后矿质营养累计消耗高达 57.9% ~ 78.4%[9]，生态学的解释是大规格种子为了回报动物扩散而额外贮备的营养，养分冗余能够满足啮齿捕食动物取食[7,10]，这说明仅从养分角度难以解释规格间出苗的差异。赤霉素（gibberellins，GA_3）、脱落酸（abscisic acid，ABA）、生长素（auxin，IAA）等激素在种子休眠、萌发与出苗过程中扮演着重要角色，激素通过激活水解酶和磷酸酶，进而促进营养物质提供种子萌发和出苗所需要的能量[11]。因此，探究不同规格种子间激素含量差异以及在决定出苗特性过程中的作用尤为必要。此外，萌发和出苗分别受下胚轴和上胚轴控制，是种子感受环境过程中先后进行的 2 个重要事件，而出苗与萌发的联系以及其对植物生存策略的意义知之甚少[12]。

栓皮栎因耐干旱瘠薄能力强而广泛分布于我国二十余个省，在我国珍贵树种排名中位列第八，是国家储备林树种目录中的 A 类珍贵用材树种，其种子富含淀粉，发达的树皮栓皮可制作软木产品，具有极高的生态价值和经济价值[13−14]。除此之外，作为白栎组的栓皮栎种子，成熟后会立即萌发，自然状态下更新率较低。我们以栓皮栎为研究对象，将其种子

按照规格进行分类，解析不同规格种子间的营养物质与内源激素含量差异，阐明其对萌发和出苗特性的作用规律，研究结果对于深入理解栎类树种的适应策略以及调控苗木质量均具有重要意义。

1　材料与方法

1.1　试验材料

栓皮栎采种地位于北京市平谷区洛娃森林公园（116°58′17″E，40°16′52″N），选择树干通直、树皮良好、生长健壮、无病虫害的栓皮栎母树 22 株，平均树高 20.2 m，胸径 34.2 cm。土壤类型为棕壤土，平均年气温为 11.5 ℃，年降水量为 644.6 mm，采种时间为 2020 年 9 月初落种高峰期。采集到的种子用 50 ℃ 的温水浸泡 40 min[12]以杀死象鼻虫（*Elaeidobius kamerunicus*）的幼虫，除去漂浮的种子，并将种子放置于室内报纸上阴干 10 ~ 16 h。阴干结束后将完好无损的种子装入 10 号自封袋中，袋口敞开，并在袋子上密集打孔，提高透气性，保证种子的呼吸。随后贮藏于 1 ~ 4 ℃ 冰箱以备后用，贮藏期间需要挑选与翻动。

1.2　试验方法

将收集到的种子采用四分法处理，得到 5 000 粒种子，逐粒称质量，并记录，采用均值法进行聚类分析，确定种子分级（Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ级），并分析获得各级别种子的质量上限与下限。首先进行形态指标测定：随机选取各级种子 100 粒，重复 3 次，游标卡尺测定种子的长、宽，精确到 0.01 mm；天平称单粒质量，精确到 0.01 g。随后进行萌发与出苗指标测定：从各等级种子中随机选取 100 粒种子，共计 300 粒种子，将种子放置于温度适宜的人工气候培养箱中进行催芽。从催芽开始，每天翻动并记录萌发的时间，统计萌发率（各级种子萌发数量/各级种子总的数量 × 100%）。同时将萌发的种子放入装有适量基质（$V_{草炭}$∶$V_{蛭石}$ = 3∶1）的容器中，观测出苗情况，并记录出苗时间，统计出苗率。出苗试验于另一个气候箱中进行，温度设置 25 ℃，湿度为 80%，直到连续一周观测不到出苗情况，停止观测。

1.2.1　种子可溶性糖与淀粉含量的测定

可溶性糖与淀粉含量测定采用酶解法[15]。随机选取各级 10 粒完好的种子，重复 3 次，共计 90 粒，将样品烘干，球磨仪碾磨成粉末状，天平称取干样 25 mg。先用 80% 的乙醇进行可溶性糖的提取，在 490 nm 下测定吸光度值，并根据标准曲线方程计算得到相应的含量值。将提取过后的残渣先用 α-淀粉酶将淀粉转化成麦芽糖，然后用淀粉转葡萄糖苷酶将麦芽糖转化为葡萄糖，再利用过氧化物酶–葡萄糖氧化酶（PGO）进行显色反应，最后在 525 nm 下测定吸光度值，并根据标准曲线方程计算得到相应的含量值。

1.2.2　种子可溶性蛋白含量的测定

可溶性蛋白的测定采用考马斯亮蓝 G-250 染色法[16]。随机选取各级 10 粒完好的种子，重复 3 次，共计 90 粒。加入液氮，用球磨仪碾磨成粉末状。称取鲜样 0.2 g 测定可溶性蛋白含量。首先配置牛血清标准蛋白溶液，其次配制考马斯亮蓝 G-250 溶液。吸取蛋白质提取液 0.1 mL，加入 0.9 mL 蒸馏水与 5 mL 考马斯亮蓝 G-250 试剂，充分混合，放置 2 min 后在 595 nm 下比色，记录吸光值，通过标准曲线或者回归方程计算可溶性蛋白质含量。

1.2.3　种子内源激素含量的测定

植物激素 ABA、GA_3、IAA 含量采用高效液相色谱仪测定[17]。各级随机选取 10 粒完好的种子，重复 3 次，共计 90 粒。加入液氮，球磨仪碾磨成粉末状。称取鲜样 0.1 g，放置于 2 mL 离心管，加入 1 mL 乙酸乙酯，旋涡震荡 10 min，接着在 4 ℃ 12 000 r/min 下离心 20 min，将上清液移至新的 2 mL 离心管，氮吹仪吹干。加入 200 μL 60% 的甲醇溶液重新溶解，旋涡震荡 15 min，使其充分溶解，在 4 ℃ 12 000 r/min 下离心 10 min，取上清液过 0.22 μm 有机滤膜，转移到色谱瓶中，利用高效液相色谱仪测定 ABA、GA_3、IAA 含量等指标，若不立即测定，需放置 4 ℃ 冰箱保存。

1.2.4　萌发和出苗统计量计算

催芽开始记录，从观测到首粒种子萌发后，每天记录萌发出苗数量，直至出苗结束，停止统计。试验结束后分别计算绝对萌发率（单日萌发数/播种数 ×100%）与累计萌发率（累计萌发数/播种数 × 100%）。绝对出苗率与累计出苗率计算同理。栎类种子萌发与出苗动态通常是反曲线型，根据前人提出的 Probits 分析方法进行数据转化[18]，使萌发率或出苗率与时间之间建立一个正态的分布模型。

$$g = \Phi(\gamma) = \Phi\left(\beta_0 - \beta_1 p^{-1}\right)$$

以萌发过程为例，式中：g 是累计萌发种子占播种种子的比例，γ 是线性预测值（这里表示为萌发率 Probits 统计量）；β_0 为最大萌发率 Probits 统计量，β_1 为萌发率 Probits 统计量随萌发天数的倒数减小速率，p 为萌发天数。出苗过程中出苗率 Probits 统计量与出苗天数的倒数的线性关系同理。通过上述模型可以计算获得萌发过程中的中位萌发速率（$GR_{50\%}$），即种子萌发速率，$GR_{50\%}$ 越大，萌发速度越快。也可以计算出苗过程中的中位出苗速率

($ER_{50\%}$)，计算方式与 $GR_{50\%}$ 相同。

$$ER_{50\%} = \frac{\beta_0 - \gamma}{\beta_1}$$

式中：$\gamma = 0$，因此，$ER_{50\%} = \frac{\beta_0}{\beta_1}$。

1.3 数据分析

试验所测得的数据用 Excel 2016 表格进行统计，采用 SPSS 25.0(IBM 25.0 for Windows，SPSS Statistic)软件进行单因素方差法(one-way ANOVA)数据分析，Duncan 多重比较法对比不同规格种子之间的差异($\alpha = 0.05$)。利用 Sigma Plot12.5(Systat software international，USA)进行绘图。

2 结果与分析

2.1 不同规格种子的单粒质量

栓皮栎种子单粒质量变化范围为 0.23 ~ 9.61 g，变化差异较大。由表 1 可知：Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ级种子所占比例分别为 23.82%、42.78%、33.40%。Ⅰ级种子的平均长为 23.5 mm，分别是Ⅱ、Ⅲ级种子的 1.05、1.11 倍；平均宽为 20.7 mm，是Ⅱ、Ⅲ级种子的 1.11、1.23 倍。对种子长、宽与单粒质量之间进行相关性分析，结果显示，Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ级种子宽与单粒质量之间有显著的线性相关关系($P < 0.001$)。

2.2 不同规格种子的贮藏物质

栓皮栎种子规格对淀粉含量($P < 0.001$)、可溶性蛋白含量($P < 0.001$)均有显著差异，而对可溶性糖含量影响不显著($P = 0.330$)。由图 1 可知：Ⅰ级种子淀粉含量分别是Ⅱ级、Ⅲ级种子的 2.02、2.37 倍；Ⅰ级种子可溶性蛋白含量是Ⅱ级、Ⅲ级种子的 1.05、1.87 倍。

2.3 不同规格种子的植物激素

栓皮栎不同规格种子的植物激素 ABA 含量存在差异，其中Ⅰ级种子 ABA 的含量分别是Ⅱ、Ⅲ级种子的 0.86、0.60 倍(图 2C)。不同规格大小种子 GA_3 含量、IAA 含量均无显著差异(图 2A、B)。

2.4 不同规格种子萌发特性

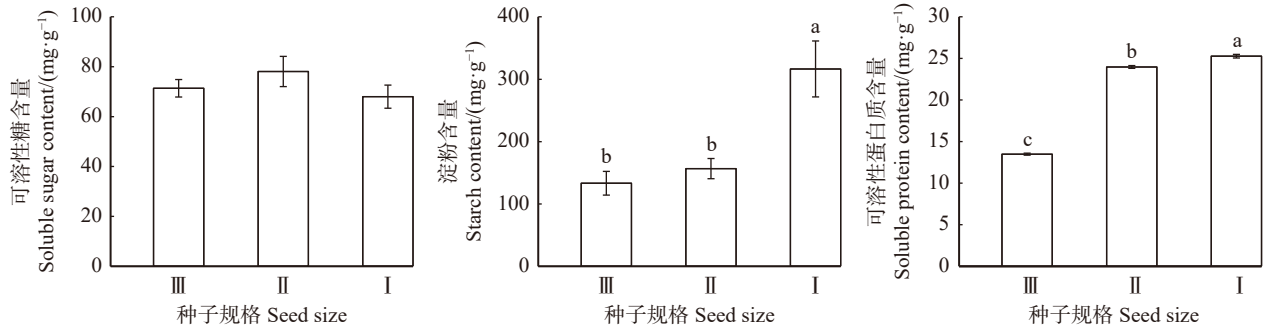
栓皮栎不同规格的种子绝对萌发率有相同的萌发趋势，均在播种后第 5 日达到峰值，随着时间的推移，绝对萌发率逐渐下降并趋于 0(图 3A)。栓皮栎不同规格种子均于第 3 天开始萌发，第 5 天Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ级种子的累计萌发率已经分别达到了 44%、42%、37%；第 8 天Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ级种子累计萌发率分别为 84%、77%、69%；萌发结束时，Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ级种子累计萌发率分别为 91%、84%、77%(图 3B)。将试验获得的数据处理后输入到 SPSS 软件中进行模型分析，得

表 1 栓皮栎不同规格种子单粒质量相关信息（$n = 5\ 000$）

Tab. 1 Information of the single-seed mass of different specifications of *Quercus variabilis* seeds ($n = 5\ 000$)

指标 Index	小粒种子 Small seed（Ⅲ）	中粒种子 Medium seed（Ⅱ）	大粒种子 Large seed（Ⅰ）
单粒质量范围 Single-seed mass range/g	< 4.05	[4.05，5.46）	⩾ 5.46
所占比例 Proportion/%	33.40	42.78	23.82
单粒质量最小值 Min. mass of single seed/g	0.23	4.05	5.46
单粒质量最大值 Max. mass of single seed/g	4.04	5.45	9.61
单粒质量均值 Mean mass of single seed/g	3.38	4.72	6.17
种子平均长度 Average length of seed/mm	21.100 0 ± 0.218 6c	22.300 0 ± 0.295 0b	23.500 0 ± 0.292 8a
种子平均宽度 Average width of seed/mm	16.800 0 ± 0.189 6c	18.600 0 ± 0.164 2b	20.700 0 ± 0.214 2a
种子平均长度/平均宽度 Average length/average width of seed	1.300 0 ± 0.016 3a	1.200 0 ± 0.021 1b	1.100 0 ± 0.017 5c

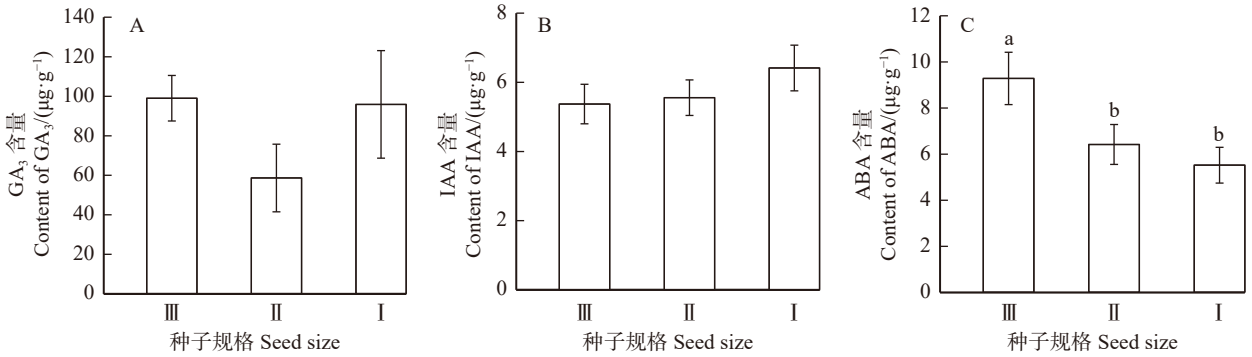
注：不同小写字母表示不同规格种子差异显著($P < 0.05$)。Note: different small letters indicate significant difference between seeds of varied classes ($P < 0.05$).



小写字母不同表示不同规格养分差异显著($P < 0.05$)。Different small letters indicate significant difference of nutrients in different seed sizes ($P < 0.05$).

图 1 不同规格种子贮藏物质含量

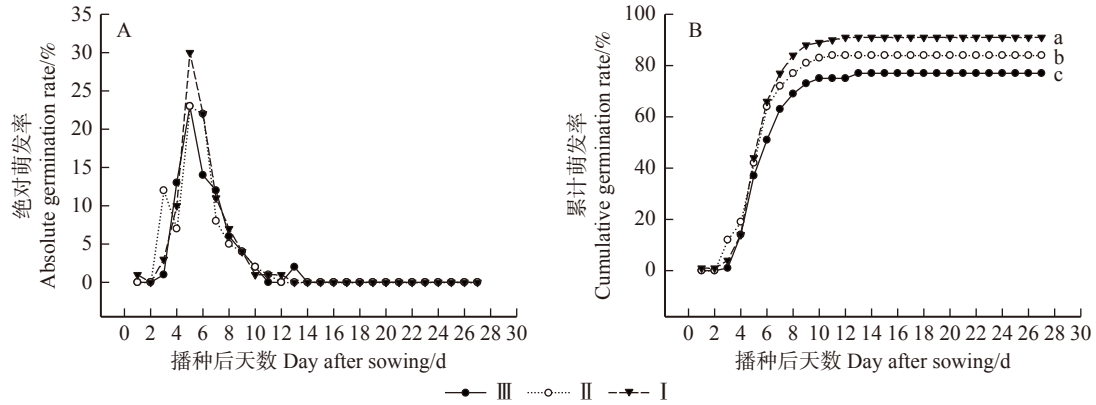
Fig. 1 Content of storage substances in seeds of different specifications



小写字母不同表示不同种子规格 ABA 含量差异显著（P<0.05）。Different small letters indicate significant difference in ABA content among different seed sizes (P<0.05).

图 2　不同规格栓皮栎种子的 GA_3（A）、IAA（B）和 ABA（C）含量

Fig. 2　Content of GA_3 (A), IAA (B) and ABA (C) of *Quercus variabilis* seed with different sizes



不同小写字母代表不同规格种子萌发率之间差异显著（P<0.05）。Different lowercase letters represent significant difference in seed germination rates among varied specifications (P<0.05).

图 3　不同规格栓皮栎种子萌发动态图

Fig. 3　Dynamic diagram of seed germination of *Q. variabilis* of different specifications and sizes

到 β_0 与 β_1，并绘制萌发率 Probits 统计量与萌发天数倒数的线性相关图（图 4），结果显示：Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ级种子的 β_0 为 0.932、0.895、0.833，β_1 为 8.838。根据萌发统计量的计算公式可知：Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ级种子的 $GR_{50\%}$ 分别为 0.105、0.101、0.094，这表明Ⅰ级种子的萌发速率快于Ⅱ、Ⅲ级种子。

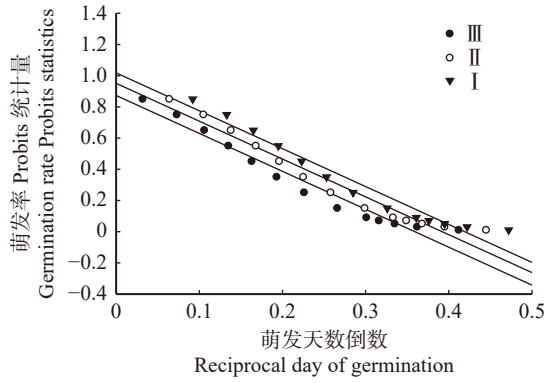
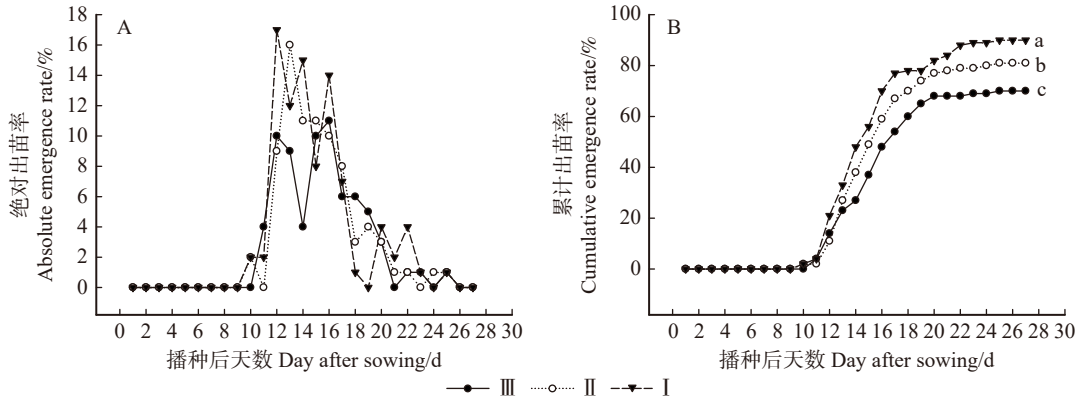


图 4　不同规格种子萌发率 Probits 统计量与萌发天数倒数的线性关系

Fig. 4　Linear relationship between germination Probits statistics of seeds of different sizes and reciprocal days of geimination

2.5　不同规格种子出苗特性

由图 5A 可知：不论种子规格大小，均在播种后第 10 天开始出苗，绝对出苗率大小顺序为，Ⅰ级种子 > Ⅱ级种子 > Ⅲ级种子。由图 5B 知，Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ级种子累计出苗率分别为 90%、81%、70%。从播种到出苗结束，Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ级种子出苗所需时间分别为 17、18、23 d，由此可见，Ⅰ级种子的出苗整齐性最高。由图 3 与图 5 可知：萌发而不出苗的种子比例，Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ级种子分别为 1%、3%、9%，萌发而不出苗可能是由于上胚轴休眠尚未解除，这也暗示着种子上胚轴休眠特性可能会随着种子规格减小而上升。将试验获得的数据经过处理后输入到 SPSS 软件中进行模型分析，得到 β_0 与 β_1，并绘制出苗率 Probits 统计量与出苗天数倒数的线性相关图（图 6）。结果显示：Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ种子的 β_0 为 0.880、0.824、0.751，β_1 为 37.623。根据出苗统计量计算公式可知：Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ级种子 $ER_{50\%}$ 分别为 0.023、0.022、0.019。可以看出随着种子规格的下降，出苗速率也随之下降。



不同小写字母代表不同规格种子出苗率之间差异显著(P<0.05)。Different lowercase letters represent significant difference in seedling emergence rates among seeds of different specifications (P<0.05).

图 5 不同规格大小栓皮栎种子出苗动态图

Fig. 5 Dynamic diagram of emergence of *Q. variabilis* seeds of different specifications and sizes

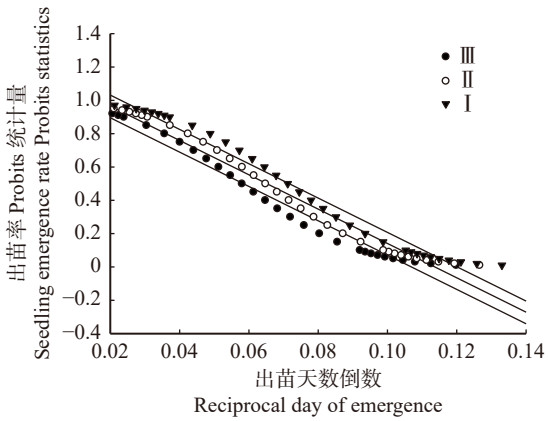


图 6 不同规格种子出苗率 Probits 统计量与出苗天数倒数的线性关系

Fig. 6 Linear relationship between emergence rate Probits statistics of seeds of different specifications and reciprocal days of emergence

2.6 植物激素与贮藏物质对萌发与出苗的影响

以测定的Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ级种子为样本单元，将 7 个与种子萌发、出苗相关的指标作变量进行主成分分析。由表 2 可以看出：第 1 主成分和第 2 主成分的方差贡献率分别为 66.344%、33.656%，第 1 主成分载荷量较大的因子为 ABA、可溶性蛋白；第 2 主成分载荷量较大的因子为 GA_3、可溶性糖。主成分分析结果表明：植物激素与贮藏物质对栓皮栎种子萌发、出苗均具有一定的影响。

3 讨 论

3.1 栓皮栎种子大小对萌发出苗影响

栓皮栎种子单粒质量存在显著差异。种子规格大，萌发与出苗速度不仅快，萌发和出苗率也高。在太平洋栎(*Q. pacifica*)、白毛栎(*Q. leucotrichophora*)的研究中也发现，萌发和出苗率与种子规格均呈正相关关系[19−20]。研究发现，欧洲栓皮栎(*Q. suber*)虽然种子规格存在差异，但出苗率却无显著差异[21]。栎类种子主要依靠动物传播[3]，种子规格影响动物取食行为，动物偏好就地取食小规格种子，而选择将大规格种子搬运与贮藏[5]，Ⅰ级规格的栓皮栎种子萌发与出苗速度最快，萌发出苗最多，被动物取食的危险最小。我们的研究发现，Ⅰ级规格种子所占比例最小，这表明母树将更多的资源分配给大规格种子的单粒质量中，大规格种子依靠“质”而非“量”赢取存活机会，小规格种子则相反，这表明栓皮栎可能通过差异化投资资源，引起种子规格不同，以应对自然界复杂多样的环境挑战，种子规格差异可能是栓皮栎进化策略之一，是其在我国分布较广的原因之一。

在室内控制条件下，栓皮栎种子胚根突破种皮萌发后，间隔较短时间(9 d)即能观察到出苗，这表明栓皮栎上胚轴休眠程度较低。然而福建青冈栎(*Q. chungii*)胚根突破种皮萌发后，即使在适宜的条件下，至少也需要 2 个月的时间才会出苗[22]。夏栎(*Q. robur*)种子萌发后，经历 4～5 周的延迟才会出苗[23]，这表明栎类树种上胚轴休眠程度因物种差异而不同。有意思的现象是萌发的种子并不能全部出苗，猜测可能与上胚轴发育不良有关，种子规格越小，这种现象越明显。在种子上胚轴发育完好的情况下，种子的贮藏物质对萌发、出苗有影响，而植物激素在

表 2 影响栓皮栎种子萌发与出苗相关指标的主成分分析

Tab. 2 Principal component analysis of related indexes affecting seed germination and emergence of *Q. quercus*

主成分 Principal component	可溶性糖 Soluble sugar	淀粉 Starch	可溶性蛋白 Soluble protein	脱落酸 ABA	赤霉素 GA_3	生长素 IAA	赤霉素/脱落酸 GA_3/ABA	累计方差贡献率 Cumulative variance contribution rate/%
1	−0.007	0.183	0.239	−0.241	−0.087	0.190	0.203	66.344
2	−0.375	0.128	−0.201	0.153	0.411	0.109	0.073	100.000

萌发、出苗过程中的差异变化也应该得到研究者们的注意。

大规格种子与小规格种子出苗持续时间相差长达一周，且出苗率也存在显著差异，这表明需要将种子分级后再进行播种，这样能避免种子规格差异引起的出苗不齐现象，减少早出苗单株对后出苗单株的遮阴，提高灌溉量一致性，从而提高苗木质量一致性。目前生产上播种时，不进行种子分级，出苗后再人工依据出苗时间重新排序码放，容易造成人力、物力的增加。本研究发现，种子宽度与种子单粒质量存在线性相关关系，依据种子宽度制作成不同规格的分级器将种子快捷分级，然后再进行播种，这将大大节省出苗后人力、物力成本。

3.2　种子贮藏物质与植物激素对种子萌发与出苗的影响

栎属植物种子富含淀粉，其与可溶性糖、可溶性蛋白等贮藏物质可为种子萌发、出苗提供必需的能量[2,24]。主成分分析结果显示，可溶性糖与可溶性蛋白与种子的萌发、出苗相关性比较高，而淀粉相关性比较低。可能的解释是，可溶性糖，尤其是蔗糖可以直接为种子萌发、出苗提供能量，而淀粉却还需要通过降解转为单糖，才能被种子利用[2]。虽然可溶性蛋白在栎属植物中所占比例大致在 1.71% ~ 6.50%[25]，但其含量与种子活力息息相关[26]。例如在蒙古栎（*Q. mongolica*）的研究中就发现，种子胚轴体活性与蛋白质存在相关性[27]。本研究结果发现，Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ级种子可溶性蛋白含量存在显著差异性，与蒙古栎的研究结果表现出相似性，且与萌发、出苗正相关。由此可见，研究者们低估了可溶性蛋白在栎属植物种子萌发、出苗过程中的作用。

主成分分析结果表明，贮藏物质并不是决定种子萌发出苗的唯一因素，贮藏物质对于种子来说存在富余，本试验也支持这个论点。植物内源激素与种子的休眠、萌发息息相关，尤其是 GA_3、ABA 或者两者比值[28−29]。主成分分析显示，GA_3/ABA 并不是影响种子萌发出苗的因素。推测对于栓皮栎种子而言，GA_3/ABA 的比值对萌发出苗的影响可能是通过其中 1 个因素起主导作用来实现的。在福建青冈栎的研究中发现，种子萌发早期，GA_3 起主导作用[30]。本试验研究结果发现，ABA 是调控栓皮栎种子萌发出苗的关键激素，与福建青冈的结果恰恰相反。ABA 含量的显著差异，造成了休眠程度的不同，进而影响种子萌发出苗。种子在发育成熟过程中，ABA 含量不断积累，并在成熟时达到最大值，进而表现出休眠性[31−33]。由此可见：本试验中对种子萌发出苗起主导因素的是 ABA，栓皮栎种子规格越小，ABA 含量越高，萌发出苗速度越慢。而 ABA 信号具体如何感知、传递以及作用于萌发出苗，还需要更进一步的研究。

4　结　　论

栓皮栎种子的贮藏物质、植物内源激素是影响种子萌发、出苗的因素之一，以可溶性蛋白、植物内源激素 ABA 为主。栓皮栎种子的萌发、出苗差异性，使得人工育苗挑选成本增加，因此将栓皮栎种子事先进行分级，再进行播种育苗，就显得尤为重要。实际生产中，我们建议通过制定栓皮栎Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ级种子分级标准，来降低人工育苗成本。

参　考　文　献

[1] 管康林. 种子生理生态学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2009.
Guan K L. Seed physiological ecology [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2009.

[2] Bewley J D, Bradford K J, Hilhorst H W M, et al. Seeds: physiology of development, germination and dormancy[M]. 3rd ed. New York: Springer, 2012.

[3] Fenner M, Thompson K. The ecology of seeds[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2005.

[4] 王任飞. 北京鹫峰地区栓皮栎种子雨特征的时间动态及其应用 [D]. 北京: 北京林业大学, 2020.
Wang R F. Time dynamics and use of *Quercus variabilis* seed rain character in Beijing Jiufeng Community[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2020.

[5] Chang G, Jin T Z, Pei J F, et al. Seed dispersal of three sympatric oak species by forest rodents in the Qinling Mountains, Central China[J]. Plant Ecology, 2012, 213(10): 1633−1642.

[6] Baraloto C, Forget P M, Goldberg D. Seed mass, seedling size and neotropical tree seedling establishment[J]. Journal of Ecology, 2005, 93(6): 1156−1166.

[7] Yi X F, Wang Z Y, Liu C Q, et al. Acorn cotyledons are larger than their seedlings' need: evidence from artificial cutting experiments[J]. Scientific Reports, 2015, 5(1): 8112.

[8] 武高祯, 杜国祯. 植物种子大小与幼苗生长策略研究进展 [J]. 应用生态学报, 2008, 19(1): 191−197.
Wu G L, Du G Z. Relationships between seed size and seedling growth strategy of herbaceous plant: a review[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2008, 19(1): 191−197.

[9] Shi W H, Pedro V S, Douglass F J, et al. Simulated predation of *Quercus variabilis* acorns impairs nutrient remobilization and seedling performance irrespective of soil fertility[J]. Plant and Soil, 2018, 423(1): 295−306.

[10] Perea R, Miguel A S, Gil L. Leftovers in seed dispersal: ecological implications of partial seed consumption for oak regeneration[J]. Journal of Ecology, 2011, 99(1): 194−201.

[11] Kucera B, Cohn M A, Leubner-Metzger G. Plant hormone interactions during seed dormancy release and germination[J]. Seed Science Research, 2005, 15(4): 281−307.

[12] 王娜, 杨钦淞, 李国雷, 等. 栓皮栎种子萌发出苗特征与生理生

化变化 [J]. 林业科学, 2022, 58(4): 1−10.
Wang N, Yang Q S, Li G L, et al. Seed germination and emergence characteristics and physiological and biochemical changes of *Quercus variabilis*[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2022, 58(4): 1−10.

[13] 李迎超, 于海燕, 付甜, 等. 中国栓皮栎资源生产燃料乙醇的潜力及其空间分布 [J]. 林业科学, 2013, 49(11): 129−134.
Li Y C, Yu H Y, Fu T, et al. Spatial distribution and bio-ethanol potential of *Quercus variabilis* in China[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2013, 49(11): 129−134.

[14] 李垚, 张兴旺, 方炎明. 气候变暖对中国栓皮栎地理分布格局影响的预测 [J]. 应用生态学报, 2014, 25(12): 3381−3389.
Li Y, Zhang X W, Fang Y M. Predicting the impact of global warming on the geographical distribution pattern of *Quercus variabilis* in China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2014, 25(12): 3381−3389.

[15] Landhausser S M, Chow P S, Dickman L T, et al. Standardized protocols and procedures can precisely and accurately quantify non-structural carbohydrates[J]. Tree Physiology, 2018, 38(12): 1764−1778.

[16] 高俊凤. 植物生理学实验指导 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2006.
Gao J F. Experimental guidance in plant physiology[M]. Beijing: Higher Education Press, 2006.

[17] 肖爱华, 陈发菊, 贾忠奎, 等. 梯度洗脱高效液相色谱法测定红花玉兰中 4 种植物激素 [J]. 分析试验室, 2020, 39(3): 249−254.
Xiao A H, Chen F J, Jia Z K, et al. Determination of 4 plant hormones in *Magnolia wufengensis* by gradient elution high performance liquid chromatography[J]. Chinese Journal of Analysis Laboratory, 2020, 39(3): 249−254.

[18] Hay F R, Mead A, Bloomberg M. Modelling seed germination in response to continuous variables: use and limitations of probit analysis and alternative approaches[J]. Seed Science Research, 2014, 24(3): 165−186.

[19] Pesendorfer M B. The effect of seed size variation in *Quercus pacifica* on seedling establishment and growth [J]. General Technical Report PSW-GTR-251, 2014: 407−412.

[20] Pandey R, Bargali K, Bargali S S. Does seed size affect water stress tolerance in *Quercus leucotrichophora* A. Camus at germination and early seedling growth stage?[J]. Biodiversity International Journal, 2017, 1(1): 24−30.

[21] Mechergui T, Pardos M, Jacobs D. Effect of acorn size on survival and growth of *Quercus suber* L. seedlings under water stress[J]. European Journal of Forest Research, 2021, 140(1): 175−186.

[22] Sun X Q, Song Y G, Ge B J, et al. Intermediate epicotyl physiological dormancy in the recalcitrant seed of *Quercus chungii* F. P. Metcalf with the elongated cotyledonary petiole[J]. Forests, 2021, 12(3): 263.

[23] McCartan S A, Jinks R L, Barsoum N. Using thermal time models to predict the impact of assisted migration on the synchronization of germination and shoot emergence of oak (*Quercus robur* L.)[J]. Annals of Forest Science, 2015, 72(4): 479−487.

[24] Lai X, Guo C, Xiao Z S. Trait-mediated seed predation, dispersal and survival among frugivore-dispersed plants in a fragmented subtropical forest, Southwest China[J]. Integrative Zoology, 2014, 9(3): 246−254.

[25] 李松南. 中国短柄枹栎种子的营养成分及其淀粉特性研究 [D]. 合肥: 安徽农业大学, 2016.
Li S N. Nutrient composition and starch characteristics of *Quercus glandulifera* Bl. seeds from China[D]. Hefei: Anhui Agricultural University, 2016.

[26] 郝丽丽, 张存旭, 杨阳. 栓皮栎种胚发育过程中储藏物质积累变化研究 [J]. 西北林学院学报, 2011, 26(4): 128−131.
Hao L L, Zhang C X, Yang Y. Changes of storage substance accumulation during zygote embryos development of *Quercus variabilis*[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2011, 26(4): 128−131.

[27] 张杰, 邹学忠, 杨传平, 等. 硝酸还原酶和可溶性蛋白对蒙古栎种源生长的影响 [J]. 植物研究, 2005, 25(3): 317−321.
Zhang J, Zou X Z, Yang C P, et al. The influence of nitrate reductase and soluble protein on the provenance growth of *Quercus mongolica*[J]. Bulletin of Botanical Research, 2005, 25(3): 317−321.

[28] Nambara E, Okamoto M, Tatematsu k, et al. Abscisic acid and the control of seed dormancy and germination[J]. Seed Science Research, 2010, 20(2): 55−67.

[29] Shibata M, Coelho C M M, Garighan J A D, et al. Seed development of *Araucaria angustifolia*: plant hormones and germinability in 2 years of seeds production[J]. New Forests, 2021, 52(5): 759−775.

[30] 黄雍容, 庄凯, 吴鹏飞, 等. 福建青冈 (*Cyclobalanopsis chungii*) 种子萌发与生长特性 [J]. 生态学杂志, 2017, 36(5): 1251−1258.
Huang Y R, Zhuang K, Wu P F, et al. Seed germination and growth characteristics of *Cyclobalanopsis chungii*[J]. Chinese Journal of Ecology, 2017, 36(5): 1251−1258.

[31] Kanno Y, Jikumaru Y, Hanada A, et al. Comprehensive hormone profiling in developing *Arabidopsis* seeds: examination of the site of ABA biosynthesis, ABA transport and hormone interactions[J]. Plant Cell Physiology, 2010, 51(12): 1988−2001.

[32] Michalski L U M K. The content of abscisic acid in the developing seeds of oak (*Quercus robur*)[J]. Biologia Plantarum, 1986, 28(6): 434−439.

[33] Yu F Y, Chen S F. Morphological and biochemical changes of *Aesculus chinensis* seeds in the process of maturation[J]. New Forests, 2011, 43(4): 429−440.

（责任编辑 范 娟 赵田芸
责任编委 马履一）