

复羽叶栎树植冠种子库种子活力变化机制

刘相泉, 赵仁菲, 朱艳芳, 邓仕明, 李吉涛, 邓志军*

(湖北民族大学, 生物资源保护与利用湖北省重点实验室, 恩施州特色植物资源种质工程技术研究中心,
林学院园艺学院植物种质资源实验室, 湖北 恩施 445000)

摘要:【目的】探明植冠种子库中种子活力变化的生理生态机制, 准确认识植冠种子库的生态意义。【方法】以复羽叶栎树(*Koelreuteria bipinnata*)植冠种子库为研究对象, 在果实进入成熟期后每隔一定时间从植冠种子库中采集种子, 分别进行萌发测试, 种子干质量、含水量、浸出液电导率、丙二醛(MDA)含量测定, 以及超氧化物歧化酶(SOD)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)、过氧化氢酶(CAT)、脱氢抗坏血酸还原酶(DHAR)等 4 种主要抗氧化酶活性的测定, 并对种子萌发率和各生理指标进行相关性分析。【结果】在研究期内, 复羽叶栎树植冠种子库中的种子先后经历了生理成熟、成熟脱水、休眠诱导和休眠解除 4 个生理时期; 各生理时期的种子总体上在模拟的秋季变温条件下萌发最好, 其次为春季变温, 再次为夏季变温; 完成成熟脱水的种子在植冠种子库中宿存期间始终保持着高活力水平; 4 种抗氧化酶的活性与模拟的春、夏、秋季节变温条件下的萌发率间具有显著或极显著的正相关性, 且均随着种子休眠的诱导而下降, 随着种子休眠的解除而升高, 表明抗氧化酶在植冠种子库中种子活力的获得和保持中起着重要的积极作用, 并证实了种子休眠与萌发的“胚胎迫学说”。【结论】本研究促进了对植冠种子库的深入认识, 还发现复羽叶栎树植冠种子库中种子具有较强的活力保持能力, 建议在森林经营管理和植被恢复中充分利用其植冠种子库。

关键词:复羽叶栎树; 植冠种子库; 种子活力; 休眠; 萌发; 抗氧化酶

中图分类号: S722; S685

文献标志码: A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):

文章编号: 1000-2006(2023)02-0035-07



Mechanisms of seed vigour changes in the canopy seed bank of *Koelreuteria bipinnata*

LIU Xiangquan, ZHAO Renfei, ZHU Yanfang, DENG Shiming, LI Jitao, DENG Zhijun*

(Hubei Key Laboratory of Biologic Resources Protection and Utilization, Research Center for Germplasm Engineering of Characteristic Plant Resources in Enshi Prefecture, The Plant Germplasm Resources Laboratory, School of Forestry and Horticulture, Hubei Minzu University, Enshi 445000, China)

Abstract: 【Objective】This study explored physiological and ecological mechanisms of seed vigor change in the canopy seed bank of *Koelreuteria bipinnata* in order to accurately understand the ecological significance of canopy seed banks. 【Method】A canopy seed bank of *K. bipinnata* was used as the object of study, and seeds were collected from the canopy seed bank at certain time intervals after fruits entered the ripening period. We then conducted a germination test and determined the seed dry mass, water content, malondialdehyde content, and activities of SOD, APX, CAT and DHAR. Finally, we performed an analysis between the germination percentage and physiological indices. 【Result】During the study duration, seeds in the canopy seed bank experienced four physiological periods, including physiological maturity, mature dehydration, dormancy induction and release. The seeds in each physiological period generally had the best germination under simulated autumn alternative temperatures, followed by spring alternative temperatures and summer alternative temperatures. The vigor of the seeds was maintained at a high level after mature dehydration was finished, and the four antioxidases played a significant positive role in the acquisition and maintenance of seed vigor, being significantly positive correlative with the germination percentages under simulated spring, summer and autumn alternative

收稿日期 Received: 2022-01-24

修回日期 Accepted: 2022-04-24

基金项目: 国家自然科学基金项目(31860073); 生物资源保护与利用湖北省重点实验室 2020 年度开放基金项目(PT012008)。

第一作者: 刘相泉(liuxiangquan2021@163.com)。* 通信作者: 邓志军(dengzhijun@hbmzu.edu.cn), 副教授。

引文格式: 刘相泉, 赵仁菲, 朱艳芳, 等. 复羽叶栎树植冠种子库种子活力变化机制[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2023, 47(2): 35-41. LIU X Q, ZHAO R F, ZHU Y F, et al. Mechanisms of seed vigour changes in the canopy seed bank of *Koelreuteria bipinnata*[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 2023, 47(2): 35-41. DOI: 10.12302/j.issn.1000-2006.202201038.

temperatures. Moreover, they all decreased with the induction of seed dormancy and increased with the release of dormancy, which also confirmed the "Embryo stress theory" of seed dormancy and germination.【Conclusion】This study not only promotes further understanding of the canopy seed banks, but also finds that seeds in the canopy seed bank of *K. bipinnata* have a strong ability to maintain vigor. Full use of canopy seed banks in forest management and vegetation restoration should be encouraged.

Keywords: *Koelreuteria bipinnata*; canopy seed bank; seed vigour; dormancy; germination; antioxidative enzyme

许多植物种子成熟后会在短时间内集中脱落,进入土壤种子库(soil seed bank),随即或等待萌发^[1];也有相当一部分植物种子成熟后以植冠种子库(canopy seed bank)的形式宿存在植株上,随后不定时地陆续脱落^[2],宿存时间1~30 a,甚至更长^[3]。与土壤种子库一样,植冠种子库也是植物的一种生态适应策略,具有调节种子萌发时间、维持种子有效供应、利于物种保护和植被更新等生态意义^[2,4-7]。植冠种子库在干旱荒漠区比较普遍,是植物应对干旱环境的一种重要适应特征^[3]。以往的植冠种子库研究大多聚焦于具有植冠种子库植物的识别、种子脱落机理、对土壤种子库的补充、与植株的关系、生态功能以及种子活力的分布与变化特征^[3],鲜有关注湿润地区的植冠种子库以及其中种子活力变化的生理生态机制。种子活力是反映种子质量的一个综合性指标^[8],也是植冠种子库实现生态功能的生理基础^[3]。一般而言,种子发育至生理成熟时其活力水平也达到最高,随后活力会发生不可逆的下降,直至种子死亡,这个种子活力逐渐丧失的过程即为种子老化(seed aging)或种子劣变(seed deterioration)^[8-9]。在自然条件下,环境温度和湿度是影响种子老化的最重要因素,低温干燥会延缓种子老化,而高温高湿则会加速其老化^[8]。另外,干湿循环对种子活力也有重要影响,通常初期会提高种子活力,而随后则会加速种子老化^[10]。种子老化是一个复杂的生理生态过程,通常与活性氧物质(reactive oxygen species, ROS)过量产生所引起的氧化胁迫,与超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)等种子自身抗氧化酶的防御作用有关^[11]。

复羽叶栎树(*Koelreuteria bipinnata*)为无患子科(Sapindaceae)栎树属落叶乔木^[12],其枝叶茂密,花果艳丽,速生且适应性强,木材可制家具,因此既是优良的景观树种,也是理想的造林树种;同时,其根与花均可入药,花还可做黄色染料,极具医药和工业应用价值^[12]。目前关于复羽叶栎树的研究主要涉及繁育^[13-14]、植物保护^[15]、系统发育^[16]

和生态修复^[17-18]等方面,鲜见种子生物学方面的研究,以及有关复羽叶栎树种子生态,尤其是其植冠种子库方面的报道。据观察,其植冠种子库可存续约10个月。鉴于复羽叶栎树在造林和生态修复方面的应用潜力^[17-18],对其植冠种子库,尤其是植冠种子库中种子活力变化的生理生态机制进行研究,有助于进一步深入认识植冠种子库,且对于该树种的生态应用和管理具有重要的指导意义。

1 材料与方法

1.1 供试材料

种子采集自湖北省恩施市市郊(109°04'48"~109°58'42"E, 29°50'33"~30°39'30"N)至少15株树龄相仿的成年复羽叶栎树。分5批次采集,时间分别为2017年10月6日(D1)、2017年11月4日(D2)、2017年12月5日(D3)、2018年1月6日(D4)、2018年2月4日(D5)。

1.2 种子含水率和干质量测定

为了监测种子的发育状态,参照冯景等^[19]的烘干称质量法对采集的每批次种子进行种子含水量和干质量测定。干质量(mg)测定8次重复,每次重复1000粒种子。含水率测定3次重复,每次重复15粒种子;种子含水率(%)以鲜质量为基础进行计算。

1.3 种子萌发测试

为了检测所采集种子的活力,从各种子批次中随机取样,分别在模拟当地(湖北省恩施市)春、夏、秋季气温的变温培养箱中进行萌发测试。在当地气象局近3年的每日气温监测数据基础上,计算春、夏、秋3个季节的日平均最高温和最低温,依此来设置萌发测试培养箱的变温条件,光照条件统一设置为每天12 h光照和12 h黑暗,每天的光照和黑暗时间分别与变温的高温和低温时间相同步,光合光子通量密度(photosynthetic photon flux density, PPFD)为 $(121 \pm 2) \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。3种模拟的季节变温(夜/日)分别为春(12 °C/22 °C)、夏(22 °C/31 °C)、秋(11 °C/22 °C)。每个处理4次重复,每次重复50粒种子,以用蒸馏水充分湿润

的珍珠岩为培养介质,萌发测试期内适时适量添加蒸馏水,以胚根突破种皮 ≥ 2 mm作为萌发标准。30 d后统计萌发率。

1.4 种子电导率、丙二醛含量及酶活性测定

从每批次种子中随机取样,参照文献[20]的方法进行电导率测定,用以检测不同批次种子电解质渗漏情况。每个处理4次重复,每次重复10粒种子。最后计算相对电导率(relative electrical conductivity, REC)。

为了检测不同批次种子的脂质过氧化情况,参照文献[21]的分光光度法,从每批次种子中随机取样并测定丙二醛(malondialdehyde, MDA)含量。每个处理4次重复,每次重复50粒种子。

从每批次种子中随机取样并采用分光光度法测定几种主要抗氧化酶的活性。超氧化物歧化酶(SOD)的活性测定参照文献[22],抗坏血酸过氧化物酶(APX)的活性测定参照文献[23],过氧化氢酶(CAT)的活性测定参照文献[24],脱氢抗坏血酸还原酶(dehydroascorbate reductase, DHAR)的活性测定参照文献[25]的分光光度法。均设4次生物学重复,每次重复50粒种子。

1.5 数据处理

使用R4.1.2软件完成作图、Pearson相关性分析、方差分析及多重比较(Student-Newman-Keuls, S-N-K, $P=0.05$)。为保证方差齐性,所有以百分率表示的数据在统计分析前首先进行反正弦转换。统计数据均以平均值 \pm 标准误表示。

2 结果与分析

2.1 复羽叶栎树植冠种子库中种子含水率和干质量的变化及影响萌发的因素

研究期内,复羽叶栎树植冠种子库中种子的含水率和干质量均发生了显著变化(图1)。D1—D3时期内,种子含水率持续显著下降($P<0.05$),D3期以后,含水率保持在最低水平,不再有显著变化($P>0.05$)。而种子干质量则呈现出“升—降—升”的变化趋势,D2时期的干质量最大,显著高于其他4个时期。分析发现,宿存时间和萌发温度均对复羽叶栎树种子萌发具有极显著影响($P<0.01$),且宿存时间和萌发温度之间存在显著的交互作用(图2,表1, $P<0.05$)。

总体上,随着宿存时间的延长,种子在3种模拟季节变温下的萌发率都大致呈现出“升—降—升”的变化趋势,最低萌发率均出现在D4时期;D4时期种子在夏季变温下的萌发率最低,为(37.5 \pm

8.3)% ,而最高萌发率则均出现在D2时期和D5时期,D5时期种子在秋季变温下的萌发率最高,为(94.5 \pm 1.7)% (图2)。

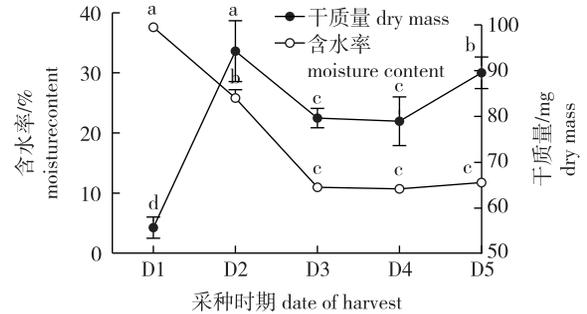


图1 复羽叶栎树植冠种子库中种子含水量和干质量的变化

Figure 1 Changes of moisture content and dry mass of seeds in the canopy seed bank of *Koelreuteria bipinnata*

Figure 1 Changes of moisture content and dry mass of seeds in the canopy seed bank of *Koelreuteria bipinnata*

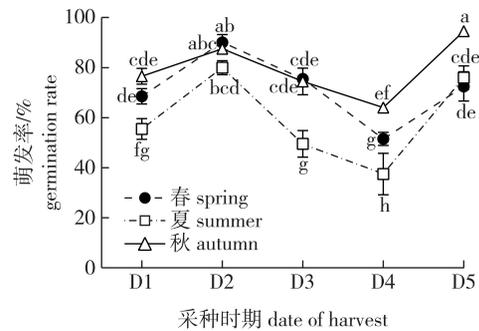


图2 3种模拟季节变温下植冠种子库中不同宿存时间种子的萌发率

Figure 2 The germination rate of seeds stored in the canopy seed bank for different duration under three alternative simulated seasonal temperatures

Table 1 The two-way ANOVA of the effects of storage time in the canopy seed bank and germination temperature on seed germination

变异来源 source of variation	df	F	P
宿存时间 storage time	4	32.818	<0.001
萌发温度 germination temperature	2	28.044	<0.001
宿存时间 \times 萌发温度 storage time \times germination temperature	8	2.688	0.017

注:宿存时间对应5个采种日期。The storage time corresponds to five different dates of seed harvest.

2.2 复羽叶栎树植冠种子库中种子生理生化指标的变化

变温处理下,复羽叶栎树植冠种子库宿存种子丙二醛(MDA)含量、相对电导率(REC)变化情况见图3。

由图3A、3B可知,随着种子在植冠种子库中宿存时间的延长,种子REC与MDA含量均有极显著变化($F_{\text{电导率}} = 253.963$, $P_{\text{电导率}} < 0.01$; $F_{\text{MDA}} = 18.338$, $P_{\text{MDA}} < 0.01$)。D1—D5时期,种子中的MDA含量呈现出“降—升—降”的变化趋势,最高值出现在D4时期,最低值分别出现在D2和D5时期(图3A);而相对电导率在D1—D3时期未发生

显著变化($P > 0.05$),保持在最低水平,随后在D3—D5时期持续显著升高($P < 0.05$,图3B)。

植冠种子库中复羽叶栎树种子内几种主要抗氧化酶活性的变化见图3。

由图3C—3F可知,种子在树冠上宿存期间,其SOD、CAT和DHAR活性均呈现出先降后升的变化趋势,D1—D3时期均无显著变化($P > 0.05$),然后在D4时期降至最低水平,随后又上升至初始水平(SOD和DHAR)或比初始更高的水平(CAT);而APX活性则呈现出“升—降—升”的变化趋势,D1和D4时期的活性最低,D2和D5时期的活性最高。

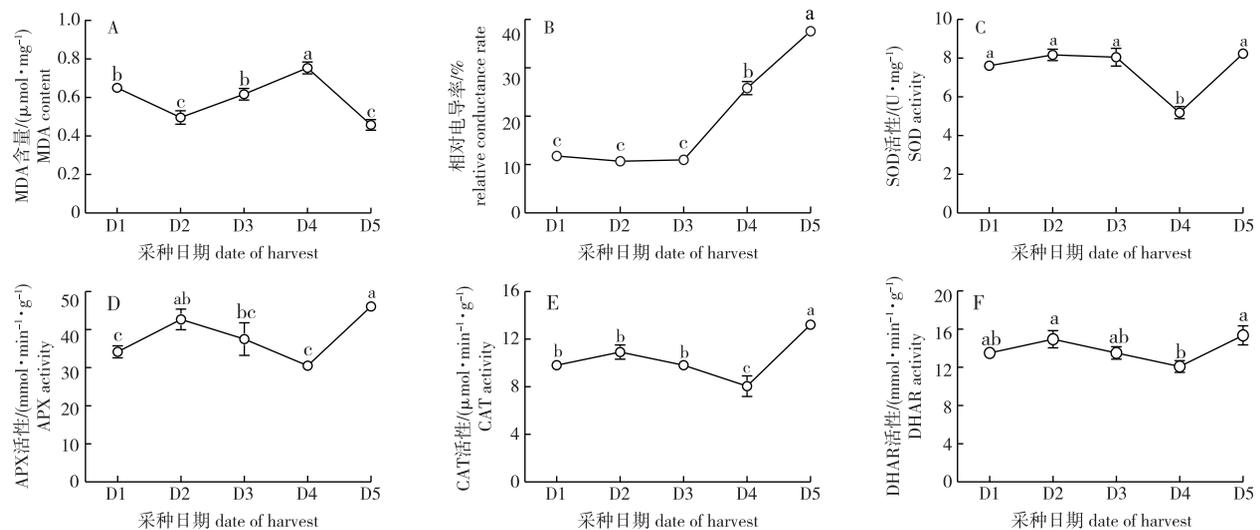


图3 复羽叶栎树植冠种子库中种子MDA含量、相对电导率及4种酶活性的变化

Fig.3 The changes in the MDA content, relative electrical conductivity and four enzyme activities of the seeds in the canopy seed bank of *K. bipinnata*

2.3 复羽叶栎树植冠种子库中种子各生理指标间的相关性

复羽叶栎树植冠种子库中种子各生理指标间的相关性见表2。由表2可知,种子干质量与含水量及模拟春季变温下的萌发率均呈极显著正相关($P < 0.01$),与模拟夏季变温下的萌发率呈显著正相关($P < 0.05$);种子含水量与模拟春季变温下的萌发率呈显著正相关($P < 0.05$),与模拟秋季变温下的萌发率及相对电导率呈显著负相关($P < 0.05$)。

模拟春季变温下的萌发率与模拟夏季变温下的萌发率及SOD活性间极显著正相关($P < 0.01$),与APX、CAT和DHAR活性呈显著正相关($P < 0.05$),与MDA含量呈极显著负相关($P < 0.01$)。

模拟夏季变温下的萌发率与模拟秋季变温下

的萌发率及SOD、APX、CAT和DHAR活性间均呈显著正相关($P < 0.05$),与MDA含量呈极显著负相关($P < 0.01$)。

模拟秋季变温下的萌发率与APX、CAT和DHAR活性间均呈极显著正相关($P < 0.01$),与相对电导率呈显著正相关($P < 0.05$),与MDA含量呈极显著负相关($P < 0.01$);MDA含量与SOD、APX和CAT活性均呈极显著负相关($P < 0.01$),与DHAR活性呈显著负相关($P < 0.05$);SOD活性与APX和CAT活性呈极显著正相关($P < 0.01$),与DHAR活性呈显著正相关($P < 0.05$);APX活性与CAT和DHAR活性呈极显著正相关($P < 0.01$);CAT活性与DHAR活性呈极显著正相关($P < 0.01$)。

表 2 植冠种子库中种子各活力指标间的相关性分析

Table 2 A Pearson correlation analysis between various determined vigor indicators of seeds in the canopy seed bank

指标 index	干质量 dry mass	含水量 moisture content	萌发率 germination rate			相对 电导率 REC	MDA 含量 MDA content	酶活性 enzyme activity					
			春 spring	夏 summer	秋 autumn			SOD	APX	CAT	DHAR		
干质量 dry mass	1												
含水量 water content	0.693 **	1											
萌发率 germination rate	春 spring	0.625 **	0.528 *	1									
	夏 summer	0.526 *	0.217	0.653 **	1								
	秋 autumn	0.033	-0.554 *	0.149	0.525 *	1							
相对电导率 REC	-0.144	-0.541 *	-0.341	0.123	0.593 *	1							
MDA 含量 MDA content		-0.494	-0.014	-0.670 **	-0.798 **	-0.703 **	-0.209	1					
	SOD	0.438	0.224	0.815 **	0.555 *	0.403	-0.190	-0.723 **	1				
酶活性 enzyme activity	APX	-0.361	-0.117	0.571 *	0.647 *	0.810 **	0.266	-0.738 **	0.730 **	1			
	CAT	-0.363	-0.059	0.590 *	0.629 *	0.712 **	0.427	-0.837 **	0.736 **	0.734 **	1		
	DHAR	-0.372	-0.075	0.570 *	0.552 *	0.665 **	0.170	-0.590 *	0.624 *	0.817 **	0.659 **	1	

注: ** . $P < 0.01$; * . $P < 0.05$ 。

3 讨论

3.1 复羽叶栎树植冠种子库中种子生理活性的变化

综合复羽叶栎树植冠种子库中种子含水量、干质量和萌发变化,可以判断出,植冠种子库中的种子依次经历了生理成熟(D1—D2时期)、成熟脱水(D2—D3时期)、休眠诱导(D3—D4时期)和休眠解除(D4—D5时期)等4个生理过程。其中生理成熟和成熟脱水生理过程在时间上存在着重叠,在生理成熟过程中即伴随着成熟脱水。当种子完成生理成熟达到最大干质量后,种子干质量又发生了先下降(D3时期)后升高(D5时期)的变化。这或许是因为种子达到生理成熟后,内部生理活动尚未停止,呼吸作用会消耗一部分营养物质,从而使干质量发生下降,直至休眠诱导完成后(D4时期)生理活动几乎趋于完全停止时为止^[26];而后随着种子休眠的解除,种子生理活动被重新激活,还未彻底枯死果实中的营养物质还有可能被继续运输至种子保存,从而使种子干质量再次上升^[27]。由此可知,植冠种子库中的种子在宿存早期或许发生着复杂的生理变化,而这应该也是与土壤种子库的重要差异之一。

种子休眠与萌发特性是植物的一种重要适应特征,使种子在合适的时空条件下萌发成苗^[28]。总体上看,复羽叶栎树植冠种子库中宿存不同时间的种子在模拟的当地秋季变温下萌发最好,其次为春季变温,再次为夏季变温。这应该是复羽叶栎树对当地环境的一种适应。恩施地处长江以南的

武陵山区,冬无严寒,种子秋季成熟后萌发所成的幼苗可以安全过冬。尽管夏季变温下萌发情况最差,但最低萌发率也达(37.5 ± 8.3)%。值得注意的是,尽管春季和秋季变温仅低温部分相差1℃,但D4和D5时期种子在秋季变温下的萌发率却显著高于春季变温下的萌发率($P < 0.05$),其背后的生理生态机制值得进一步研究。在3种模拟的季节变温下,均是D4时期的种子萌发率最低,随后D5时期种子的萌发率又升高至和生理成熟时(D2时期)相当的水平,表明植冠种子库中的种子在完成成熟脱水后经历了休眠诱导(D3—D4时期,2017年12月至2018年1月,冬季)和休眠解除(D4—D5时期,2018年1月至2月,冬末春初)过程,这也是植物的一种生态适应。

休眠循环(dormancy cycle/cycling)现象是种子休眠与萌发特性在生态适应方面的重要表现形式之一,多见于土壤种子库中^[29-30]。植冠种子库中的种子是否存在休眠循环现象目前尚未见相关报道。由于本研究持续时间不够长,有待进一步研究。植冠种子库中种子休眠的诱导与解除,以及活力的逐渐丧失,应该主要与不定期的降水所引起的种子吸湿回干循环有关^[10,31-33],其生理生态机制也值得深入研究。

3.2 复羽叶栎树植冠种子库中种子氧化伤害及抗氧化防御的变化

在正常情况下,细胞中ROS(包括超氧阴离子、 H_2O_2 和羟自由基等)的产生量很少,并且保持着一种相对稳态;细胞一旦遭受胁迫,ROS就会大量产生从而打破稳态^[34]。大量产生的ROS一方

面作为一种激活胁迫响应的信号,另一方面又会导致氧化胁迫^[35-36]。在一定范围内,细胞自身的抗氧化防御系统会及时清除产生的过量 ROS,但若 ROS 的产生超过抗氧化防御系统的清除能力时,氧化胁迫就会发生,会导致脂质过氧化等伤害,进而使质膜发生破裂^[37]。活性氧的清除主要依赖于 SOD、APX 和 CAT 等几种主要抗氧化酶^[38-40]。其中,胁迫所致的活性氧的大量清除主要依赖于 CAT,而 APX 则因其对 H₂O₂ 的相对高亲和力,可能主要通过微调的方式在胁迫信号转导方面起作用^[37]。超氧阴离子首先在 SOD 的催化下转化为 H₂O₂,然后 H₂O₂再通过水-水循环、抗坏血酸-谷胱甘肽循环、谷胱甘肽过氧化物酶循环和 CAT 等途径被还原为水或 O₂,从而彻底清除掉 ROS 的氧化破坏性^[37]。

在本研究中,脂质过氧化产物 MDA 的含量先随种子生理成熟下降,然后随成熟脱水和休眠诱导上升,最后又随休眠解除再次下降,说明在生理成熟和休眠解除过程中脂质过氧化程度呈下降趋势,而成熟脱水和休眠诱导过程中脂质过氧化程度呈上升趋势。成熟脱水对于种子来说无疑是一种胁迫。按 Deng 等^[28]的观点,休眠对于胚来说实质上也是一种胁迫。相对电导率在生理成熟和成熟脱水过程中均没有显著变化,始终保持在最低水平,然后随着休眠诱导和解除则持续升高。相对电导率和 MDA 含量间之所以没有显著相关性 ($P > 0.05$),并且 MDA 含量与 3 种模拟季节变温下的萌发率均极显著负相关 ($P < 0.01$),而相对电导率仅与模拟的秋季变温下的萌发率显著正相关 ($P < 0.05$),这可能是因为脂质过氧化(导致 MDA 含量增加)与电解质渗漏(脂质过氧化诱发膜破裂所致)之间存在着程度积累和时间滞后现象所致。

除了 SOD 活性与模拟的秋季变温下的萌发率间相关性不显著 ($P > 0.05$),几种抗氧化酶的活性与 3 种模拟季节变温下的萌发率间均呈显著正相关 ($P < 0.05$),且除了 DHAR 活性与 MDA 含量呈显著负相关 ($P < 0.05$),SOD、APX 和 CAT 活性均与 MDA 含量呈极显著负相关 ($P < 0.01$),表明植冠种子库中的种子在经历生理成熟、成熟脱水、休眠诱导和解除的过程中,几种抗氧化酶在种子活力获得和保持中起着重要的积极作用。值得注意的是,几种抗氧化酶的活性均随着种子休眠的诱导而下降,随着休眠的解除而升高,这似乎再次证明了 Deng 等^[28]2016 年提出的种子休眠与萌发的“胚胁迫学说”。

植冠种子库是植物的一种生态策略,有利于种子有效扩散和适时萌发成苗^[4,38]。而种子活力决定着植冠种子库各种生态功能的实现。鉴于复羽叶栎树植冠种子库中种子较强的活力保持能力,建议在森林经营管理和植被恢复中充分利用其植冠种子库。

参考文献(reference):

- [1] WANG Y C, JIANG D M, TOSHIO O, et al. Recent advances in soil seed bank research [J]. *Contemp Probl Ecol*, 2013, 6(5): 520-524. DOI: 10.1134/s1995425513050181.
- [2] LAMONT B B, PAUSAS J G, HE T H, et al. Fire as a selective agent for both serotiny and nonserotiny over space and time [J]. *Crit Rev Plant Sci*, 2020, 39(2): 140-172. DOI: 10.1080/07352689.2020.1768465.
- [3] 马君, 刘志民. 植冠种子库及其生态意义研究 [J]. *生态学杂志*, 2005, 24(11): 1329-1333. MA J, LIU Z M. Canopy seed bank and its ecological significance: a review [J]. *Chin J Ecol*, 2005, 24(11): 1329-1333. DOI: 10.13292/j.1000-4890.2005.0154.
- [4] AGUADO M, VICENTE M J, MIRALLES J, et al. Aerial seed bank and dispersal traits in *Anthemis chrysantha* (Asteraceae), a critically endangered species [J]. *Flora Morphol Distribution Funct Ecol Plants*, 2012, 207(4): 275-282. DOI: 10.1016/j.flora.2012.02.002.
- [5] BHATT A, PHONDANI P C, PHARTYAL S S, et al. Influence of aerial seed banks on germination response in three desert plant species [J]. *J Plant Ecol*, 2016, 10(6): 994-1000. DOI: 10.1093/jpe/rtw113.
- [6] 苏文华, 崔凤涛, 赵元蛟, 等. 云南松球果延迟开放及其植冠种子库 [J]. *生态学报*, 2017, 37(2): 541-548. SU W H, CUI F T, ZHAO Y J, et al. Canopy seed bank and serotinous cones of *Pinus yunnanensis* forests [J]. *Acta Ecol Sin*, 2017, 37(2): 541-548. DOI: 10.5846/stxb201507041414.
- [7] SU W H, YU J E, ZHANG G F, et al. Comparison of the canopy and soil seed banks of *Pinus yunnanensis* in central Yunnan, China [J]. *For Ecol Manag*, 2019, 437: 41-48. DOI: 10.1016/j.foreco.2019.01.002.
- [8] 邓志军, 宋松泉, 艾训儒. 植物种子保存和检测的原理与技术 [M]. 北京: 科学出版社, 2019. DENG Z J, SONG S Q, AI X R. The principle and technology of plant seed preservation and detection [M]. Beijing: Science Press, 2019.
- [9] 李振华, 王建华. 种子活力与萌发的生理与分子机制研究进展 [J]. *中国农业科学*, 2015, 48(4): 646-660. LI Z H, WANG J H. Advances in research of physiological and molecular mechanism in seed vigor and germination [J]. *Sci Agric Sin*, 2015, 48(4): 646-660. DOI: 10.3864/j.issn.0578-1752.2015.04.03.
- [10] 陈快. 吸湿-回干循环对水杉种子活力的影响 [D]. 恩施: 湖北民族大学, 2020. CHEN K. Effect of hydration-dehydration cycles on seed vigor of *Metasequoia glyptostroboides* [D]. Enshi: Hubei Minzu University, 2020.
- [11] LIU H, ZHU Y F, LIU X, et al. Effect of artificially accelerated aging on the vigor of *Metasequoia glyptostroboides* seeds [J]. *J For Res*, 2020, 31(3): 769-779. DOI: 10.1007/s11676-018-0840-1.
- [12] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志: 第 47 卷第 1 册 [M]. 北京: 科学出版社, 1985: 56. Editorial committee of flora of China, CAS. *Flora of China*; vol. 47(1) [M]. Beijing:

- Science Press, 1985: 56.
- [13] 钟军弟,蔡进改,张涛,等.复羽叶栎树育苗基质配方的筛选[J].北方园艺,2017(4):83-89.ZHONG J D, CAI J G, ZHANG T, et al. Screening of substrate formula for seedling of *Koelreuteria bipinnata* [J]. North Hort, 2017(4): 83-89. DOI: 10.11937/bfy.201704019.
- [14] TAWFIK A, IBRAHIM O, TAHA. Micropropagation of *Koelreuteria bipinnata* using juvenile and mature explants [J]. Curr J Appl Sci Technol, 2021, 20(3): 470-478. DOI: 10.14456/cast.2020.31.
- [15] YANG Y, YANG Y, YU Y, et al. First report of rust disease on *Koelreuteria bipinnata* caused by *Nyssopsora koelreuteriae* in China [J]. Plant Dis, 2016, 100(5): 1014. DOI: 10.1094/pdis-10-15-1182-pdn.
- [16] CAO L M, LIU J H, LIN Q, et al. The floral organogenesis of *Koelreuteria bipinnata* and its variety *K. bipinnata* var. *integrifolia* (Sapindaceae): evidence of floral constraints on the evolution of monosymmetry [J]. Plant Syst Evol, 2018, 304(8): 923-935. DOI: 10.1007/s00606-018-1519-y.
- [17] LUO Z H, TIAN D L, NING C, et al. Roles of *Koelreuteria bipinnata* as a suitable accumulator tree species in remediating Mn, Zn, Pb, and Cd pollution on Mn mining wastelands in Southern China [J]. Environ Earth Sci, 2015, 74(5): 4549-4559. DOI: 10.1007/s12665-015-4510-8.
- [18] 李萧萧. 复羽叶栎树对 Cd、Pb 污染的修复潜力研究 [D]. 重庆: 西南大学, 2019. LI X X. Study on remediation potential of *Koelreuteria bipinnata* Franch. for Cd and Pb pollution [D]. Chongqing: Southwest University, 2019.
- [19] 冯景,沈永宝,史锋厚.银杏种子脱水敏感性的研究[J].南京林业大学学报(自然科学版),2019,43(6):193-200.FENG J, SHEN Y B, SHI F H. Study on desiccation sensitivity of *Ginkgo biloba* seeds [J]. J Nanjing For Univ (Nat Sci Ed), 2019, 43(6): 193-200. DOI: 10.3969/j.issn.1000-2006.201808026.
- [20] 宋松泉. 种子生物学研究指南 [M]. 北京: 科学出版社, 2005: 61-62. SONG S Q. Seed biology research guide [M]. Beijing: Science Press, 2005: 61-62.
- [21] HEATH R L, PACKER L. Photoperoxidation in isolated chloroplasts. I: kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation [J]. Arch Biochem Biophys, 1968, 125(1): 189-198. DOI: 10.1016/0003-9861(68)90654-1.
- [22] RAO K V M, SRESTY T V S. Antioxidant parameters in the seedlings of pigeon pea (*Cajanus cajan* (L.) Millspaugh) in response to Zn and Ni stresses [J]. Plant Science, 2000, 157(1): 113-128. DOI: 10.1016/S0168-9452(00)00273-9.
- [23] NAKANO Y, ASADA K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts [J]. Plant Cell Physiol, 1981, 22(5): 867-880. DOI: 10.1093/oxfordjournals.pcp.a076232.
- [24] LÜCK H. Catalase [C]// BERGMAYER H U. Methods of enzymatic analysis. New York: Academic Press, 1965: 885-894.
- [25] ARRIGONI O, DE GARA L, TOMMASI F, et al. Changes in the ascorbate system during seed development of *Vicia faba* L [J]. Plant Physiol, 1992, 99(1): 235-238. DOI: 10.1104/pp.99.1.235.
- [26] DIAS D C F S, RIBEIRO F P, DIAS L A S, et al. Tomato seed quality in relation to fruit maturation and post-harvest storage [J]. Seed Sci Technol, 2006, 34(3): 691-699. DOI: 10.15258/sst.2006.34.3.15.
- [27] BARBEDO A S C, ZANIN A C W, BARBEDO C J et al. Efeitos da idade e do período de repouso pós-colheita dos frutos sobre a qualidade de sementes de berinjela [J]. Horticultura Brasileira, 1994, 12(1): 14-18.
- [28] DENG Z J, HU X F, AI X R, et al. Dormancy release of *Cotinus coggygria* seeds under a pre-cold moist stratification: an endogenous abscisic acid/gibberellic acid and comparative proteomic analysis [J]. New For, 2016, 47(1): 105-118. DOI: 10.1007/s11056-015-9496-2.
- [29] BASKIN C C, CHESSON P L, BASKIN J M. Annual seed dormancy cycles in two desert winter annuals [J]. J Ecol, 1993, 81(3): 551. DOI: 10.2307/2261533.
- [30] FINCH-SAVAGE W E, FOOTITT S. Seed dormancy cycling and the regulation of dormancy mechanisms to time germination in variable field environments [J]. J Exp Bot, 2017, 68(4): 843-856. DOI: 10.1093/jxb/erw477.
- [31] LIMA A T, MEIADO M V. Effect of hydration and dehydration cycles on *Mimosa tenuiflora* seeds during germination and initial development [J]. S Afr N J Bot, 2018, 116: 164-167. DOI: 10.1016/j.sajb.2018.03.017.
- [32] TRINDADE LIMA A, MARIA DE OLIVEIRA D, VINICIUS MEIADO M. Effect of hydration and dehydration cycles on *Macropitium atropurpureum* seeds germination under water deficit conditions [J]. Commun Plant Sci, 2018, 8(1): 55-61. DOI: 10.26814/cps2018008.
- [33] SOEDA Y, KONINGS M C J M, VORST O, et al. Gene expression programs during *Brassica oleracea* seed maturation, osmopriming, and germination are indicators of progression of the germination process and the stress tolerance level [J]. Plant Physiol, 2005, 137(1): 354-368. DOI: 10.1104/pp.104.051664.
- [34] POLLE A. Dissecting the superoxide dismutase-ascorbate-glutathione-pathway in chloroplasts by metabolic modeling: computer simulations as a step towards flux analysis [J]. Plant Physiol, 2001, 126(1): 445-462. DOI: 10.1104/pp.126.1.445.
- [35] DESIKAN R, A-H-MACKERNESS S, HANCOCK J T, et al. Regulation of the *Arabidopsis* transcriptome by oxidative stress [J]. Plant Physiol, 2001, 127(1): 159-172. DOI: 10.1104/pp.127.1.159.
- [36] KNIGHT H, KNIGHT M R. Abiotic stress signalling pathways: specificity and cross-talk [J]. Trends Plant Sci, 2001, 6(6): 262-267. DOI: 10.1016/S1360-1385(01)01946-x.
- [37] MITTLER R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance [J]. Trends Plant Sci, 2002, 7(9): 405-410. DOI: 10.1016/S1360-1385(02)02312-9.
- [38] 程淑娟,唐东芹,刘群录.盐胁迫对两种忍冬属植物活性氧平衡的影响[J].南京林业大学学报(自然科学版),2013,37(1):137-141.CHENG S J, TANG D Q, LIU Q L. Reactive oxygen species homeostasis of two *Lonicera* species under salt stress [J]. J Nanjing For Univ (Nat Sci Ed), 2013, 37(1): 137-141.
- [39] BOWLER C, MONTAGU M V, INZE D. Superoxide dismutase and stress tolerance [J]. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 1992, 43: 83-116. DOI: 10.1146/annurev.pp.43.060192.000503.
- [40] WILLEKENS H, CHAMNONGPOL S, DAVEY M, et al. Catalase is a sink for H₂O₂ and is indispensable for stress defence in C₃ plants [J]. EMBO J, 1997, 16(16): 4806-4816. DOI: 10.1093/emboj/16.16.4806.