

莫丹, 齐芳, 锁才序, 蒲光兰, 向双. 四川红杉 (*Larix mastersiana*) 种子快速萌发与幼苗生长技术[J]. 应用与环境生物学报, 2021, 27 (3): 677-685  
Mo D, Qi F, Suo CX, Pu GL, Xiang S. Studies on seed rapid germination and seedling growth technology of *Larix mastersiana* [J]. Chin J Appl Environ Biol, 2021, 27 (3): 677-685

# 四川红杉 (*Larix mastersiana*) 种子快速萌发与幼苗生长技术

莫丹<sup>1,2</sup> 齐芳<sup>3</sup> 锁才序<sup>1,2</sup> 蒲光兰<sup>3</sup> 向双<sup>1,2</sup>✉

<sup>1</sup>中国科学院山地生态恢复与生物资源利用重点实验室, 生态恢复与生物多样性保育四川省重点实验室, 中国科学院成都生物研究所 成都 610041

<sup>2</sup>中国科学院大学 北京 100049

<sup>3</sup>四川农业大学林学院 成都 611130

**摘要** 四川红杉 (*Larix mastersiana*) 是维持川西亚高山森林生态系统功能和景观度的重要组成树种, 其种子具有休眠等生物学特性以及天然生境中种源缺乏等因素导致生态恢复实践中其种子萌发率和幼苗保存率较低。为攻克四川红杉快速繁育技术, 以来自四川红杉自然分布区3个海拔梯度 (2 870、3 250、3 760 m) 的种子为材料, 施以10%微肥溶液、200 mg/L赤霉素溶液、0.6 mg/L S-诱抗素溶液、10%微肥溶液+0.6 mg/L S-诱抗素溶液混合液、10%微肥溶液+200 mg/L赤霉素溶液混合液5种溶液浸泡种子以及喷施幼苗, 比较不同溶液对四川红杉种子萌发和幼苗生长指标及其与种子大小、养分含量之间的相关关系, 探讨最适合种子萌发和幼苗生长的技术方法。结果显示: 10%微肥溶液促进了3个海拔梯度四川红杉种子快速萌发且提高了种子发芽率、发芽指数、活力指数; 其余4种溶液均显著促进了3个海拔四川红杉幼苗根粗、总生物量的增长, 200 mg/L赤霉素溶液对四川红杉幼苗根茎增粗效果显著, 0.6 mg/L S-诱抗素溶液显著提高四川红杉幼苗叶片可溶性糖和可溶性淀粉的含量; 四川红杉种子的发芽率、活力指数、幼苗茎长和总生物量与种子千粒重呈显著正相关关系, 同时种子活力指数与种子全氮含量呈显著正相关, 幼苗根长、茎长和总生物量与种子全碳、全氮含量呈显著正相关关系; 较低浓度0.6 mg/L诱抗素溶液施于千粒重和营养元素较大的3 250 m海拔的四川红杉种子, 种子萌发和幼苗生长效果最好。上述结果说明, 10%微肥溶液所起作用体现在种子萌发阶段, 而其余4种溶液所起的作用体现在幼苗生长阶段, 另外种子萌发与种子千粒重和养分含量密切相关。在今后实践中, 可选用形态饱满的大种子分阶段使用不同的溶液, 最大效果上促进种子萌发和幼苗生长, 解决红杉种子雨少、种源缺乏的问题, 利用有限的种子提高其萌发率和存活率, 辅助其种群进行自然更新, 同时为工程建设受损生态系统修复材料提供快速繁育技术。(图4表7参48)

**关键词** 四川红杉; 微肥; 赤霉素; 诱抗素; 种子萌发; 幼苗生长; 主成分分析

## Studies on seed rapid germination and seedling growth technology of *Larix mastersiana*

MO Dan<sup>1,2</sup>, QI Fang<sup>3</sup>, SUO Caixu<sup>1,2</sup>, PU Guanglan<sup>3</sup> & XIANG Shuang<sup>1,2</sup>✉

<sup>1</sup>CAS Key Laboratory of Mountain Ecological Restoration and Bioresource Utilization & Ecological Restoration and Biodiversity Conservation Key Laboratory of Sichuan Province, Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China

<sup>2</sup>University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

<sup>3</sup>College of Forestry, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China

**Abstract** *Larix mastersiana* is an important tree species that maintains subalpine forest ecosystem function and landscape degree; however, the proportions of seed germination and seedling storage are extremely low in ecological restoration because of the characteristics of seed dormancy and the lack of provenance in natural habitats. To develop fast-breeding technology for *L. mastersiana*, this study used its seeds in the natural distribution area of three altitude gradients (2 870, 3 250, and 3 760 m) as the material. The seeds were soaked and the seedlings were sprayed with 10% microfertilizer solution, 200 mg/L GA<sub>3</sub> solution, 0.6 mg/L S-ABA solution, a mixture of 10% microfertilizer solution and 0.6 mg/L S-ABA solution, and a mixture of 10% microfertilizer solution and 200 mg/L GA<sub>3</sub> solution. The effects of different solutions on seed germination and seedling growth of *L. mastersiana* were compared; the correlations between seed germination, seedling growth index, seed size, and nutrient content were analyzed; and the most suitable technology and methods for seed germination and seedling growth were investigated. The results showed that 10% microfertilizer solution

收稿日期 Received: 2021-01-04 接受日期 Accepted: 2021-03-04

国家重点研发计划项目 (2017YFC0505002)、四川省科技计划项目 (2018SZDX0033) 和国家自然科学基金项目 (31370594) 资助 Supported by the National Key R&D Program of China (2017YFC0505002), the Sichuan Science and Technology Program (2018SZDX0033), and the National Natural Science Foundation of China (31370594)

✉通讯作者 Corresponding author (E-mail: xiangshuang@cib.ac.cn)

promoted the rapid germination of seeds and improved the proportion of germination, germination index, and vigor index of *L. mastersiana* at three altitudes. The other four solutions all significantly promoted the increase of the root diameter and seedling dry weight of *L. mastersiana* at three altitudes. The effects of 200 mg/L  $GA_3$  solution on the root and twig diameter were significant, and 0.6 mg/L S-ABA solution significantly improved the content of leaf soluble sugar and starch of the seedling. The germination proportion, vigor index, seedling twig length, and dry weight were significant positively correlated with 1 000-grain weight. The vigor index was significantly positively correlated with seed total nitrogen content, and the seedling root length, twig length, and dry weight were significantly positively correlated with seed total carbon and total nitrogen content. The low concentration of 0.6 mg/L S-ABA solution had the best effect on the germination and growth of seeds with large 1 000-grain weight that were rich in nutrients at a 3 250 m altitude. The results indicated that the effects of 10% microfertilizer solution were reflected in the seed germination stage, whereas the effects of the other four solutions were reflected in the seedling growth stage. In addition, seed germination was closely related to the 1 000-grain weight and nutrient content of the seeds. In future studies, large seeds with full morphology could be administered different solutions in stages to promote seed germination and seedling growth to address the challenges of low rainfall and a lack of provenance. The limited seeds could be used to improve the germination proportion and survival rate, assist the natural regeneration of its population, and provide rapid breeding technology to restore the constituents of damaged ecosystems in engineering construction.

**Keywords** *Larix mastersiana*; microfertilizer;  $GA_3$ ; S-ABA; seed germination; seedling growth; principal component analysis

种子是种子植物的繁殖体,由种子植物的花在完成开花、传粉和受精等一系列有性生殖过程后产生,是种子植物孕育新一代生命雏体的场所<sup>[1]</sup>,具有携带和传递亲本遗传信息的功能,而且能通过变异得以优胜劣汰。种子萌发是植物整个生活史中的一个重要阶段,决定植物是否能从潜在种群转变为现实种群<sup>[2]</sup>,影响着个体适合度、幼苗定植以及种群的发展和群落的动态演替<sup>[3-4]</sup>。种子萌发受种子基因、生理、形态等自身因素的影响<sup>[5-6]</sup>,同时还与温度、光照、水分等外在环境因素密切相关<sup>[7]</sup>。种子休眠是种子在进化过程中所获得的特征,指具有生活力的成熟种子在适宜条件下仍不能立即萌发,需经过一段相对静止的阶段后才能萌发的现象<sup>[8]</sup>。在不良的环境条件下,种子停留在休眠阶段,由外面的种皮或包围种子的果实所保护,避免种子萌发和后续幼苗受到伤害死亡<sup>[1]</sup>,得以维持种群的存在和更新,确保物种的进化和延续<sup>[9]</sup>。据相关统计,世界上有50%-90%的野生植物种子成熟时处于休眠状态,其休眠特性受物种所处地理位置、生长形态和遗传因素的影响<sup>[10]</sup>。种子萌发与休眠之间存在着平衡,具体的调控是一个复杂的生理生化过程,由种子自身的休眠水平和外界环境因子共同决定<sup>[11-12]</sup>。

在最适宜的温度、光照、水分等萌发培养条件下,对种子施以外源激素可以在一定程度上缩短种子萌发进程,提高种子萌发率以及促进早期幼苗根茎伸长增粗。激素能够通过信号转导对种子内生理变化作出反应<sup>[13]</sup>,如激活胚的新陈代谢调控种子的休眠与萌发,进而促进种子活力与萌发率的提高<sup>[14-15]</sup>。外源赤霉素(gibberellic acid,  $GA_3$ )能够有效促进种胚周围大分子物质的软化,为胚发育提供足够的空间<sup>[16]</sup>,进而打破休眠促进萌发<sup>[17]</sup>。研究表明, $GA_3$ 能够有效解除北美红杉(*Sequoia sempervirens*)<sup>[18]</sup>、兰考泡桐(*Paulownia elongata*)<sup>[19]</sup>和黄芪(*Radix astragali*)<sup>[20]</sup>等众多植物种子的休眠。S-诱抗素(S-abscisic acid, S-ABA)是一种具有倍半萜羧酸结构的天然植物生长调节剂,能够促进不定根的形成与再分化,可通过调节多种生理代谢过程,促进糖分、蛋白等贮藏物质的积累,达到增强植物抗逆性的功效<sup>[21]</sup>,进而提高高寒低温、干旱半干旱等地区植物造林成活率。研究表明,S-ABA可显著提高燕麦(*Avena sativa*)种子发芽指标及可溶性蛋白等生理指标,增强对干旱胁迫的防御性<sup>[22]</sup>;高盐胁迫下S-ABA

处理可增强玉米(*Zea mays*)幼苗的耐盐性<sup>[23]</sup>。微生物菌肥是一类含有特定微生物活体(细菌、放线菌、真菌等)的制品,通过菌种的生命活动及代谢产物,为目标植物生长提供营养并协助植物吸收养分,具有增强植物抗性和促进植物生长存活的功效<sup>[24]</sup>。研究显示,固体、包衣微生物菌肥可提高燕麦根系生物量,促进燕麦生长<sup>[25]</sup>。

四川红杉(*Larix mastersiana*)隶属松科(Pinaceae)落叶松属(*Larix*)红杉组(Sect. Multiseriales),为我国特有树种,仅产于四川盆地西北缘山地,四川岷江流域、大渡河流域、涪江上游和青白江上游,海拔2 300-3 500 m地带。球果10月成熟,成熟前淡褐紫色,熟时褐色,椭圆状圆柱形,长2.5-4 cm,径1.5-2 cm,种子灰白色,斜倒卵圆形,长2-3 mm,连同种翅长7-9 mm,种翅褐色,先端圆或微钝<sup>[26]</sup>。四川红杉树干高大通直,材质优良、速生,可作山地造林树种、用材树种;四川红杉树形优美,较为耐荫,9-10月间倒披针状叶呈金黄色,与青松、雪山、蓝天交相辉映,是优良的景观树种。20世纪60年代前后,由于国家对木材的大量需求,包括四川红杉在内的原始针叶林遭受了大面积人为砍伐,森林面积大幅度减少,林地环境日趋恶化<sup>[27]</sup>,直至1998年开始国家启动天然林保护等系列生态工程,以自然恢复为主、人工恢复为辅进行着森林采伐迹地上植被的恢复。目前四川红杉林仍呈小块状或零星状散生,加之天然种质资源流失严重,野外原生境中缺乏种源,种子存在休眠和自然(火烧)、人为干扰(放牧、砍伐),总体表现为种子高损耗、幼苗低输出及高死亡的特征,导致四川红杉种群天然更新困难,现处于濒危状态,已被列为国家二级保护植物<sup>[28]</sup>。相关研究表明,四川红杉种子活力较低(32%),存在休眠特性,果皮和种翅被认为是引起休眠的重要因素<sup>[29]</sup>,在最适温度条件下(20/15 °C)萌发率为47.33%<sup>[30]</sup>。目前,关于四川红杉的研究主要集中在种子萌发特性<sup>[29]</sup>、凋落物养分归还动态<sup>[31-32]</sup>、凋落叶水溶性组分<sup>[33]</sup>等方面,而对四川红杉种子的形态特征、种子养分、快速繁育技术的研究较少,尤其是不同生境梯度间四川红杉种子的形态特征和养分含量的对比,影响种子萌发指标及幼苗长势的因素以及种子萌发与种子大小之间的潜在相关关系均尚未见报道。鉴于此,本研究以四川理县自然分布的3个海拔的四川红杉种子为材料,测定不同海拔四川

红杉种子的形态特征及养分含量,分析种子在不同溶液处理下的萌发率、发芽指数、活力指数等萌发指标,以及幼苗生长形态、生物量、叶片生理指标等的差异,探究种子萌发和幼苗生长与种子形态、种翅大小、种子养分之间的相关关系以及海拔梯度与溶液处理的组合方式。一方面结合不同海拔梯度四川红杉种子形态特征与萌发情况,阐明种子萌发的繁殖生物学特性,为四川红杉的选种提供理论依据;另一方面可以探索显著提高四川红杉发芽率和快速壮苗的繁育措施,为开展四川红杉资源保护以及繁育栽培提供技术支持。

1 材料与方法

1.1 种子采集

根据文献记录和对四川红杉分布区实地调查,以四川省理县3个海拔梯度2 870、3 250、3 760 m的四川红杉种群为研究对象,于2019年10月选择生长健康、无病虫害的壮年期四川红杉母株采摘球果,每个海拔随机选择5颗四川红杉母树,于每棵树上采摘10个球果,球果采回后于阳光下晾晒,单独筛沥出种子,去除杂质。从每个球果筛沥出的种子堆中随机挑选10粒饱满种子,测定种子长宽、种翅长宽、种子质量、种翅质量,每个海拔重复5组,计算种子千粒重,检测种子中全碳(TC)、全氮(TN)、全磷(TP)含量(表1)。采用C/N元素分析仪(PE-2400I)测定种子样品TC、TN含量,采用酸溶—钼锑抗比色法测定种子样品TP含量。

1.2 种子萌发

实验前于-18℃冰柜中取出3个海拔梯度待试四川红杉种子放置室温下自然解冻,用0.5% K<sub>2</sub>MnO<sub>4</sub>溶液浸泡消毒15 min,再用蒸馏水冲洗干净,待自然晾干后分别浸泡于蒸馏水、10%微肥溶液、200 mg/L赤霉素溶液、0.6 mg/L S-诱抗素溶液、10%微肥溶液+0.6 mg/L S-诱抗素溶液混合液、10%微肥溶液+200 mg/L赤霉素溶液混合液6种溶液中(表2),室温下浸泡24 h后用蒸馏水冲洗干净,每个处理随机挑选30粒饱满种子,重复5组,放置于带湿润脱脂棉的培养皿中,在人工气候箱(型号:泰斯特RGX400E)中培养。湿度设置为60%-75% RH,昼(8:00-20:00,温度20℃,光照强度为5 200 lx)夜(20:00-8:00,温度15℃,无光照)交替12 h/12 h。每日早晚向每个培养皿中各补充蒸馏水5 mL,使脱脂棉保持湿润状态,并每日观察种子萌芽情况(萌芽标准:胚根长度与种子等长,且胚芽长度至少达种子长度的一半时,视为种子萌芽<sup>[34]</sup>)。待一半以上的种子出现绿叶时(包裹着叶片的种壳脱落),开始添加相应的种子浸泡液,每个培养皿单次添加量约20 mL左右,期间每隔4 d添加1次,直至播种第60天对幼苗进行破坏性采样,测量幼苗根长、根粗、茎长和茎粗等形态指标及叶片可溶性糖和淀粉等生理指标,整个种子萌发及幼苗生长实验持续60 d。其中叶片可溶性糖和淀粉的含量采用改良的蒽酮比色法测定<sup>[35]</sup>。

1.3 数据处理

发芽指标计算公式:

发芽率(GEP) =  $N_t/N_0 \times 100\%$  (1)

发芽指数(GI) =  $\sum G_t/D_t$  (2)

活力指数(VI) = GI × S (3)

式中, $N_t$ 为萌发结束时发芽种子数, $N_0$ 为供试种子数, $G_t$ 为第t日的种子发芽数, $D_t$ 为相应的种子发芽天数(d),S为平均苗鲜重(g)。发芽率是衡量种子质量好坏的重要指标,能近似地反映出苗率,发芽率高的种子出苗率高;发芽指数衡量了种子的发芽能力,是发芽率指标的细化和深入,发芽指数越高,

种子发芽能力越强;活力指数是种子发芽速率和生长量的综合指标,是种子活力的更好指标,活力指数越高,种子活力越大。

使用SPSS 22.0统计软件对不同海拔梯度下四川红杉种子形态大小和养分含量,及种子在不同溶液处理下的萌发指标和幼苗形态指标进行单因素方差分析,并进行Duncan多重差异性检验,海拔梯度和溶液处理对种子萌发的影响采用双因素方差分析,采用Pearson相关分析法分析种子萌发指标与种子大小和养分含量之间的关系,采用主成分分析法(PCA)对不同溶液处理下种子萌发和幼苗生长特征参数进行分析和综合排名,图表制作采用Excel 2016和Origin 9.0完成。

2 结果与分析

2.1 不同溶液处理对四川红杉种子萌发的影响

在人工气候培养箱中不同溶液处理下3个海拔梯度四川红杉种子的平均萌发时间如图1。整体平均萌发时间在13.26-17.20 d,微肥溶液处理下,3个海拔梯度的种子平均萌发时间分别为13.40 d、13.26 d、13.54 d,与CK和其他溶液相比萌发时间最短,体现出微肥溶液促进3个海拔梯度的种子快速萌发的特点(图1)。

海拔和溶液处理分别对种子发芽率、发芽指数、活力指数的影响呈极显著水平( $P < 0.001$ ),海拔和溶液处理对种子发芽指数、活力指数有极显著交互作用( $P < 0.01$ ),对种子发芽率无显著交互作用(表3)。不同溶液处理下3个海拔梯度种子的萌发指标具体差异如图2。除了赤霉素溶液未提高2 870 m海拔种子的发芽率,其他溶液均提高了3个海拔梯度种子的发芽率。其中,微肥溶液、微肥+S-诱抗素混合液、微肥+赤霉素混合液对种子的发芽率具有显著提高作用( $P < 0.05$ )(图2A-C)。针对2 870 m的种子,微肥溶液、微肥+S-诱抗素混合液、微肥+赤霉素混合液与CK相比,发芽率分别显著提高了20.67%、26.67%、16.67%;针对3 250 m的种子,微肥溶液、微肥+赤霉素混合液

| Table 1 The seed collection site and seed traits of <i>Larix mastersiana</i> |              |                      |                            |                                     |                                   |                                                 |                                                 |                                                 |                               |                              |                                    |                                    |  |  |  |
|------------------------------------------------------------------------------|--------------|----------------------|----------------------------|-------------------------------------|-----------------------------------|-------------------------------------------------|-------------------------------------------------|-------------------------------------------------|-------------------------------|------------------------------|------------------------------------|------------------------------------|--|--|--|
| 海拔<br>Altitude<br>(h/m)                                                      | 坡向<br>Aspect | 坡度<br>Slope<br>(a/°) | 树高<br>Tree height<br>(h/m) | 种子千粒重<br>1000-Grain weight<br>(m/g) | 种翅质量<br>Seed wing weight<br>(m/g) | 种子TC含量<br>TC content<br>(w/g kg <sup>-1</sup> ) | 种子TN含量<br>TN content<br>(w/g kg <sup>-1</sup> ) | 种子TP含量<br>TP content<br>(w/g kg <sup>-1</sup> ) | 种子长度<br>Seed length<br>(l/mm) | 种子宽度<br>Seed width<br>(b/mm) | 种翅长度<br>Seed wing length<br>(l/mm) | 种翅宽度<br>Seed wing length<br>(b/mm) |  |  |  |
| 2870                                                                         | NW           | 35-30                | 15-25                      | 2.594 ± 0.073 b                     | 0.002 ± 0.000 a                   | 49.798 ± 0.251 a                                | 0.942 ± 0.016 a                                 | 1.168 ± 0.106 a                                 | 3.503 ± 0.022 b               | 2.251 ± 0.033 ab             | 8.130 ± 0.074 c                    | 3.847 ± 0.063 c                    |  |  |  |
| 3250                                                                         | SW           | 20-31                | 15-20                      | 2.772 ± 0.168 b                     | 0.002 ± 0.000 a                   | 51.353 ± 0.725 a                                | 1.520 ± 0.124 b                                 | 2.494 ± 0.566 b                                 | 3.233 ± 0.030 a               | 2.285 ± 0.021 b              | 7.588 ± 0.075 b                    | 3.709 ± 0.030 b                    |  |  |  |
| 3760                                                                         | NE           | 14-20                | 18-25                      | 2.180 ± 0.056 a                     | 0.006 ± 0.004 a                   | 50.040 ± 0.055 a                                | 1.127 ± 0.040 a                                 | 1.975 ± 0.107 ab                                | 3.161 ± 0.046 a               | 2.196 ± 0.030 a              | 6.523 ± 0.095 a                    | 3.520 ± 0.052 a                    |  |  |  |

表1 四川红杉种子采集地与种子性状

小写字母不同海拔的同一指标差异达到显著水平 ( $P < 0.05$ )。Different lowercase letters indicate significant difference between the same index of different altitudes ( $P < 0.05$ ).

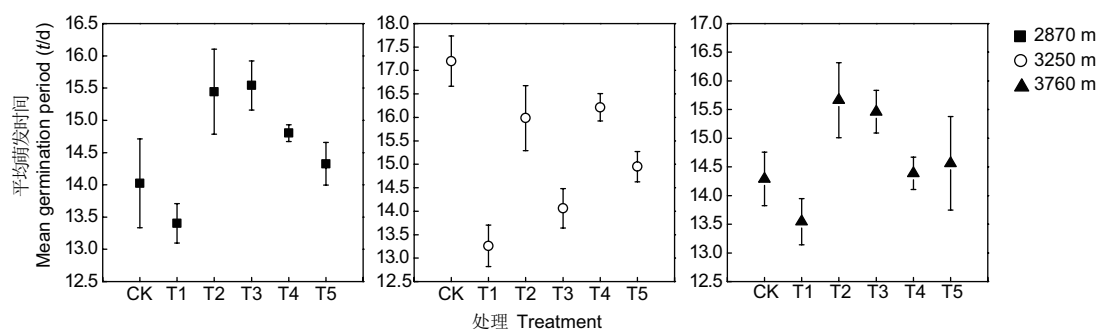


图1 不同溶液处理下3个海拔梯度种子的平均萌发时间。

Fig. 1 Mean germination period of the seeds treated with different solutions at three altitude gradients.

表2 四川红杉种子萌发试验溶液处理

Table 2 Treatment solutions for seed germination of *Larix mastersiana*

| 编号<br>Number               | 溶液<br>Solution                                                                                |
|----------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------|
| 空白对照<br>Control blank (CK) | 蒸馏水<br>Distilled water                                                                        |
| 处理<br>Treatment 1 (T1)     | 10%微肥溶液<br>10% microfertilizer solution                                                       |
| 处理<br>Treatment 2 (T2)     | 200 mg/L赤霉素溶液<br>200 mg/L GA <sub>3</sub> solution                                            |
| 处理<br>Treatment 3 (T3)     | 0.6 mg/L S-诱抗素溶液<br>0.6 mg/L S-ABA solution                                                   |
| 处理<br>Treatment 4 (T4)     | 10%微肥溶液+ 0.6 mg/L S-诱抗素溶液混合液<br>10% microfertilizer solution + 0.6 mg/L S-ABA solution        |
| 处理<br>Treatment 5 (T5)     | 10%微肥溶液+ 200 mg/L赤霉素溶液混合液<br>10% microfertilizer solution + 200 mg/L GA <sub>3</sub> solution |

以上溶液的浓度均是通过预实验结果得出的最佳浓度。微肥为一种烟曲霉菌株F7发酵蘑菇渣木屑堆肥<sup>[36]</sup>，10%微肥溶液由干微肥颗粒浸提而成，干微肥颗粒含碳42.7%、全氮3.79%、有效磷0.15%、总磷0.72%、有效钾1.63%、总钾1.90%。混合溶液均为两种溶液的体积比1:1混合而成。

The concentration of the above solutions is the optimal concentration obtained through the preliminary experimental results. The micronutrient fertilizer is a kind of mushroom residue sawdust compost fermented by *Aspergillus fumigatus* F7. The 10% micronutrient fertilizer solution was extracted from the dry microfertilizer particles, which contained 42.7% carbon, 3.79% total nitrogen, 0.15% available phosphorus, 0.72% total phosphorus, 1.63% available potassium, 1.90% total potassium. The mixed solution is composed of two solutions with a volume ratio of 1:1.

表3 海拔和溶液处理与种子萌发指标的方差分析

Table 3 ANOVA analysis of altitude and solution treatment with seed germination index

| 因素<br>Factor                             | 自由度<br>Degree of freedom | 发芽率<br>Germination rate (r/%) | 发芽指数<br>Germination index | 活力指数<br>Vigor index |
|------------------------------------------|--------------------------|-------------------------------|---------------------------|---------------------|
| 海拔<br>Altitude                           | 2                        | 75.498***                     | 20.507***                 | 138.571***          |
| 溶液处理<br>Solution treatment               | 5                        | 12.608***                     | 11.297***                 | 13.148***           |
| 海拔×溶液处理<br>Altitude × Solution treatment | 10                       | 1.943                         | 3.538**                   | 7.672***            |

表中数值为方差分析的F值，\*\*\*和\*\*代表极显著。

The values in the table are F-values of ANOVA analysis, \*\*\*  $P < 0.001$ , \*\*  $P < 0.01$ .

与CK相比，发芽率分别显著提高了18.67%和19.34%；针对3 760 m的种子，微肥溶液、微肥+S-诱抗素混合液与CK相比，发芽率分别显著提高了19.33%和13.33%。微肥溶液对于提高3个海拔梯度种子的发芽指数具有显著效果，同时显著提高了3 250 m和3 760 m海拔种子的活力指数 ( $P < 0.05$ ) (图2D-I)。

## 2.2 不同溶液处理对四川红杉幼苗生长形态的影响

海拔对四川红杉幼苗根长、茎长、幼苗生物量干重、叶片可溶性糖影响极显著 ( $P < 0.001$ )；溶液处理对幼苗根粗、茎粗、根长、茎长、幼苗生物量干重、叶片可溶性糖和叶片淀粉影响均呈极显著水平 ( $P < 0.001$ )；海拔和溶液处理对幼苗根粗有显著交互作用 ( $P < 0.05$ )，对茎粗、根长、幼苗生物量干重、叶片可溶性糖和叶片淀粉有极显著交互作用 ( $P < 0.001$ , 表4)。

微肥溶液、赤霉素溶液、S-诱抗素溶液、微肥+S-诱抗素混合液、微肥+赤霉素混合液5种溶液均对3个海拔梯度四川红杉幼苗根茎生长有一定的促进作用。除了微肥溶液，其余四种溶液均显著提高了3个海拔梯度四川红杉幼苗的根粗 ( $P < 0.05$ ) (图3A-C)；微肥+S-诱抗素混合液、微肥+赤霉素混合液显著促进了2 870 m四川红杉幼苗茎的增粗，赤霉素溶液、S-诱抗素溶液、微肥+S-诱抗素混合液、微肥+赤霉素混合液显著促进了3 250 m四川红杉幼苗茎的增粗，所有溶液均对3 760 m四川红杉幼苗的茎有着显著增粗效果 ( $P < 0.05$ ) (图3D-F)；所有溶液均显著提高了2 870 m和3 250 m海拔梯度的四川红杉幼苗根长和茎长 (图3G-K)，赤霉素溶液、微肥+赤霉素混合液显著提高了3 760 m四川红杉幼苗的根长 (图3I)，赤霉素溶液、微肥+S-诱抗素混合液显著提高了3 760 m四川红杉幼苗的茎长 ( $P < 0.05$ ) (图3L)。

微肥溶液、赤霉素溶液、S-诱抗素溶液、微肥+S-诱抗素混合液、微肥+赤霉素混合液5种溶液均促进了3个海拔梯度四川红杉幼苗的生长，在一定程度上提高了幼苗生物量干重。除了微肥溶液，其余溶液对四川红杉幼苗生物量增长起着显著的促进作用 ( $P < 0.05$ ) (图4A-C)。赤霉素溶液和S-诱抗素溶液提高了四川红杉幼苗叶片可溶性糖的含量 (图4D-F)，S-诱抗素溶液显著提高了2 780 m和3 250 m海拔梯度四川红杉幼苗叶片的可溶性淀粉含量 ( $P < 0.05$ ) (图4G-H)。

微肥溶液、赤霉素溶液、S-诱抗素溶液、微肥+S-诱抗素混合液、微肥+赤霉素混合液5种溶液均促进了3个海拔梯度四川红杉幼苗的生长，在一定程度上提高了幼苗生物量干重。除了微肥溶液，其余溶液对四川红杉幼苗生物量增长起着显著的促进作用 ( $P < 0.05$ ) (图4A-C)。赤霉素溶液和S-诱抗素溶液提高了四川红杉幼苗叶片可溶性糖的含量 (图4D-F)，S-诱抗素溶液显著提高了2 780 m和3 250 m海拔梯度四川红杉幼苗叶片的可溶性淀粉含量 ( $P < 0.05$ ) (图4G-H)。

## 2.3 四川红杉种子萌发和幼苗生长的综合评价

四川红杉种子萌发和幼苗生长与种子大小、养分含量的相关性分析结果 (表5) 表明，四川红杉种子发芽率与千粒重呈极显著正相关 ( $P < 0.01$ )，与种翅长度呈显著正相关 ( $P < 0.05$ )；活力指数与千粒重呈极显著正相关 ( $P < 0.01$ )，与TN含量呈显著正相关 ( $P < 0.05$ )；根长和茎长均与TC含量、TN含量呈显著正相关 ( $P < 0.05$ )，同时茎长与千粒重呈显著正相关 ( $P < 0.05$ )；除此，幼苗生物量干重与千粒重、TC含量呈显著正相关 ( $P < 0.05$ )，与TN含量呈极显著正相关关系 ( $P < 0.01$ )。

对四川红杉10个萌发和生长特征参数进行主成分分析，结果表明，前3个主成分的特征值分别为4.708、2.689、1.551，且累计方差贡献率为89.485%，说明第1、2、3主成分对10个特征参数提取充分，基本能够反映四川红杉种子萌发和幼苗生长全部特征参数的综合信息 (表6)。

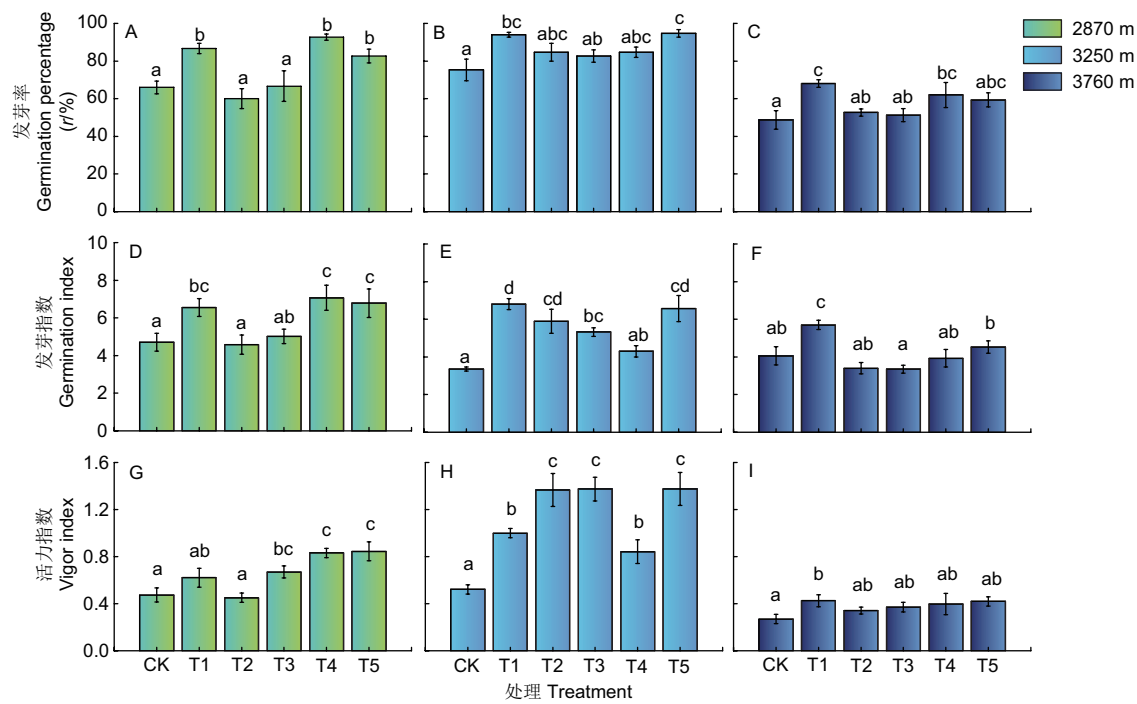


图2 不同溶液处理下3个海拔梯度种子的萌发指标差异. 不同小写字母代表不同处理间数据差异显著 (Duncan检验,  $P < 0.05$ ).  
Fig. 2 Difference in germination index of seeds treated with different solutions at three altitude gradients. Different lowercase letters represent significant data differences between different treatments (Duncan test,  $P < 0.05$ ).

表4 海拔和溶液处理与幼苗生长指标的方差分析

Table 4 ANOVA analysis of altitude and solution treatment with seedling growth index

| 因素<br>Factor                             | 自由度<br>Degree of freedom | 根粗<br>Root diameter (d/cm) | 茎粗<br>Twig diameter (d/cm) | 根长<br>Root length (l/cm) | 茎长<br>Twig length (l/cm) | 幼苗生物量干重<br>Seedling dry weight (m/g) | 叶片可溶性糖<br>Leaf soluble sugar (w/mg g <sup>-1</sup> ) | 叶片淀粉<br>Leaf starch (w/mg g <sup>-1</sup> ) |
|------------------------------------------|--------------------------|----------------------------|----------------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------------------|------------------------------------------------------|---------------------------------------------|
| 海拔 Altitude                              | 2                        | 2.082                      | 1.900                      | 423.454***               | 248.289***               | 301.240***                           | 18.698***                                            | 2.715                                       |
| 溶液处理 Solution treatment                  | 5                        | 88.787***                  | 19.408***                  | 26.305***                | 9.987***                 | 32.548***                            | 106.381***                                           | 15.396***                                   |
| 海拔×溶液处理<br>Altitude × Solution treatment | 10                       | 2.179*                     | 3.117**                    | 9.820***                 | 1.378                    | 7.487***                             | 4.471**                                              | 3.072**                                     |

表中数值为方差分析的F值, \*\*\*和\*\*代表极显著, \*代表显著.  
The values in the table are F-values of ANOVA analysis. \*\*\*  $P < 0.001$ , \*\*  $P < 0.01$ , \*  $P < 0.05$ .

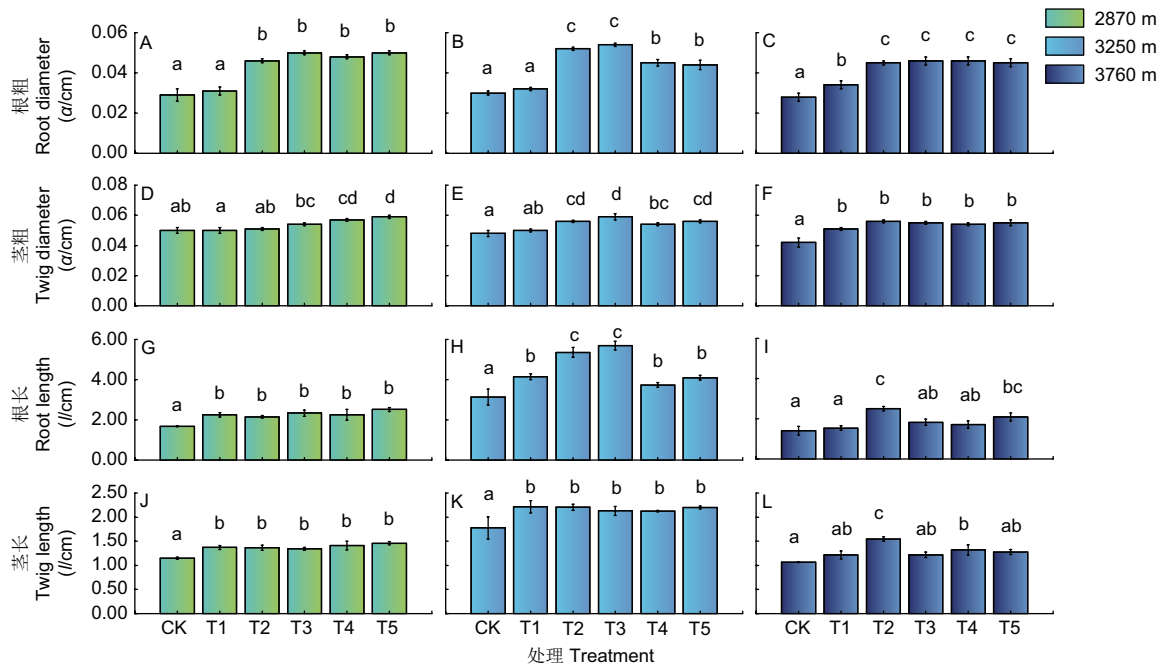


图3 不同溶液处理下3个海拔梯度幼苗生长形态的差异. 不同小写字母代表不同处理间数据差异显著 (Duncan检验,  $P < 0.05$ ).  
Fig. 3 Difference in seedling growth form treated with different solutions at three altitude gradients. Different lowercase letters represent significant data differences between different treatments (Duncan test,  $P < 0.05$ ).

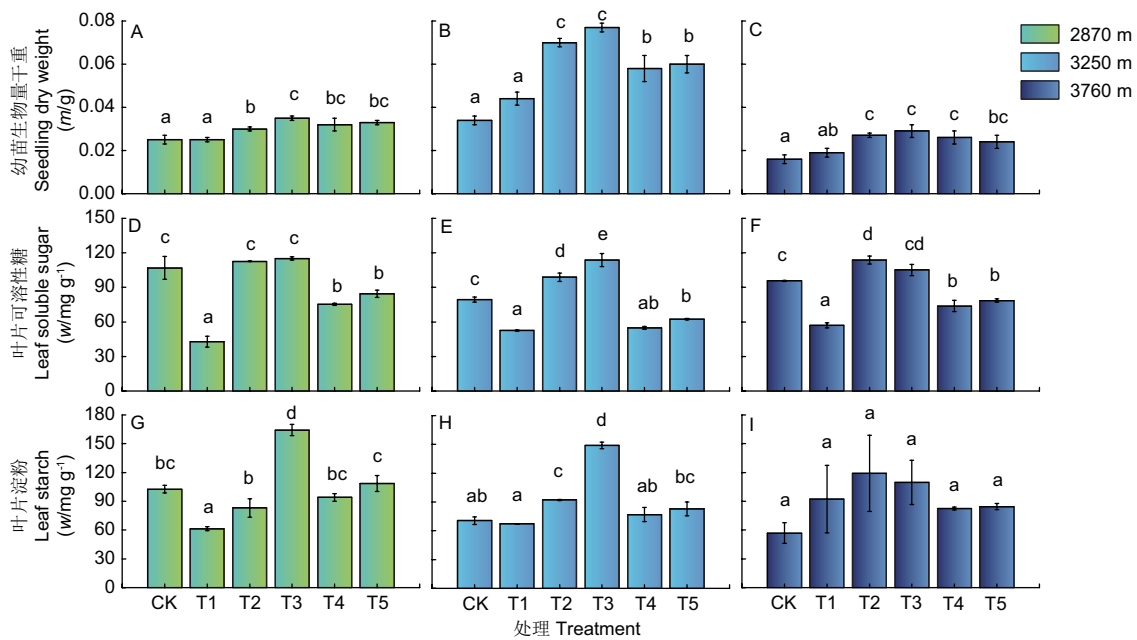


图4 不同溶液处理下3个海拔梯度幼苗生物量和叶片生理指标差异. 不同小写字母代表不同处理间数据差异显著 (Duncan检验,  $P < 0.05$ ).

Fig. 4 Difference in seedling dry weights and leaf physiological indices treated with different solutions at three altitude gradients. Different lowercase letters represent significant data differences between different treatments (Duncan test,  $P < 0.05$ ).

表5 种子萌发指标与种子大小及养分的相关关系

Table 5 Correlation between germination index of seeds and seed size and seed nutrient

| 萌发指标<br>Germination index  | 千粒重<br>1000-Grain weight | 种翅质量<br>Seed wing weight | 种子长度<br>Seed length | 种子宽度<br>Seed width | 种翅长度<br>Seed wing length | 种翅宽度<br>Seed wing width | TC含量<br>TC content | TN含量<br>TN content | TP含量<br>TP content |
|----------------------------|--------------------------|--------------------------|---------------------|--------------------|--------------------------|-------------------------|--------------------|--------------------|--------------------|
| 发芽率 Germination rate       | 0.591**                  | -0.361                   | 0.341               | 0.105              | 0.557*                   | 0.128                   | 0.282              | 0.439              | 0.085              |
| 发芽指数 Index of germination  | 0.393                    | -0.172                   | 0.447               | 0.085              | 0.445                    | 0.085                   | -0.117             | 0.105              | -0.181             |
| 活力指数 Index of vigor        | 0.618**                  | -0.267                   | 0.075               | 0.195              | 0.410                    | 0.152                   | 0.607              | 0.769*             | 0.496              |
| 根长 Root length             | 0.436                    | -0.069                   | -0.197              | 0.317              | 0.24                     | 0.074                   | 0.754*             | 0.816**            | 0.630              |
| 根粗 Root diameter           | 0.102                    | -0.413                   | 0.111               | -0.254             | 0.184                    | 0.084                   | 0.522              | 0.453              | 0.478              |
| 茎长 Twig length             | 0.530*                   | -0.126                   | -0.242              | 0.265              | 0.218                    | 0.061                   | 0.667*             | 0.756*             | 0.562              |
| 茎粗 Twig diameter           | 0.103                    | -0.669**                 | 0.225               | -0.180             | 0.223                    | 0.028                   | 0.311              | 0.358              | 0.242              |
| 幼苗生物量干重 Seeding dry weight | 0.540*                   | -0.283                   | -0.091              | 0.219              | 0.326                    | 0.199                   | 0.768*             | 0.854**            | 0.645              |

\*\* $P < 0.01$ , \* $P < 0.05$ .

将主成分因子载荷向量换算成规格化特征向量后, 得到反映种子萌发和幼苗生长特征的主成分表达式的系数. 将各萌发和生长特征参数值标准化后分别代入主成分表达式, 计算各主成分的得分, 再利用各主成分的方差贡献率占3个主成分总贡献率的比重作为权重对得分进行加权求和, 得到各萌发和生长特征参数的综合得分, 根据综合得分进行排名 (表7). 结果显示, 整体而言, 从种子分布的海拔角度看, 综合得分排名从前往后依次是3 250 m、2 870 m和3 760 m, 说明3 250 m海拔的四川红杉种子用于种子萌发和幼苗培养的效果最好; 从不同溶液处理角度看, 综合得分排名从前往后依次为T3、T2、T5、T4、T1和CK, 说明0.6 mg/L诱抗素溶液处理下四川红杉种子萌发情况和幼苗生长状况最好, 蒸馏水处理下效果最差; 就组别而言, 采用源于3 250 m海拔的四川红杉种子, 配以0.6 mg/L诱抗素溶液处理, 种子萌发和幼苗生长效果最好.

### 3 讨论

四川红杉种子小且质量轻, 千粒重最高为2.8 g, 比日本落叶松 (2.9 g) 还低, 球果成熟时, 种鳞片裂开, 种子落入林下厚积的枯枝落叶层不易萌发, 或种子即使能萌发但由于根系长期不着土使得幼苗很难存活下来<sup>[29]</sup>, 幼苗阶段是植物生命周期中最为敏感的脆弱时期<sup>[37-38]</sup>; 同时大量落下的成熟种子

表6 主成分因子载荷矩阵及方差贡献率

Table 6 Factor loading matrix and variance contribution rate of principal component

| 因子<br>Factor                            | 主成分<br>Principal component |                |                |
|-----------------------------------------|----------------------------|----------------|----------------|
|                                         | F <sub>1</sub>             | F <sub>2</sub> | F <sub>3</sub> |
| 发芽率 Germination rate                    | 0.816                      | -0.434         | -0.297         |
| 发芽指数 Index of germination               | 0.552                      | -0.344         | -0.627         |
| 活力指数 Index of vigor                     | 0.981                      | -0.039         | -0.023         |
| 根长 Root length                          | 0.481                      | 0.745          | -0.276         |
| 根粗 Root diameter                        | 0.576                      | 0.599          | -0.434         |
| 茎长 Twig length                          | 0.774                      | -0.120         | 0.591          |
| 茎粗 Twig diameter                        | 0.816                      | -0.279         | 0.461          |
| 幼苗生物量干重 Seeding dry weight              | 0.936                      | 0.125          | 0.245          |
| 叶片可溶性糖 Leaf soluble sugar               | -0.136                     | 0.791          | 0.423          |
| 叶片淀粉 Leaf starch                        | 0.223                      | 0.856          | -0.054         |
| 特征值 Eigenvalue                          | 4.708                      | 2.689          | 1.551          |
| 方差贡献率 Variance contribution rate (r%)   | 47.081                     | 26.894         | 15.510         |
| 累计贡献率 Cumulative contribution rate (r%) | 47.081                     | 73.975         | 89.485         |

汇聚在母树周围, 在非常有限的空间范围内密集分布, 从种子萌发到幼苗建植都存在资源、空间和时间的激烈竞争<sup>[39]</sup>. 这一系列情况均严重阻碍了四川红杉种群的天然更新. 因此, 采用人工技术促进四川红杉种子萌发, 显著提高种子发芽率, 促进幼苗强健生长, 壮大种群幼苗库是目前辅助四川红杉繁殖并保护四川红杉资源较为有效的途径.

表7 主成分因子得分及种子萌发和幼苗生长特征综合排名  
Table 7 Principal component factor scores and comprehensive ranking of seed germination and seedling growth characteristics

| 组别<br>Group | 处理<br>Treatment | $F_1$  | $F_2$  | $F_3$  | 综合得分<br>Comprehensive score | 综合排名<br>Comprehensive ranking |
|-------------|-----------------|--------|--------|--------|-----------------------------|-------------------------------|
| 2870 m      | CK              | -1.428 | -0.003 | 1.140  | -0.554                      | 13                            |
|             | T1              | -0.735 | -2.633 | -1.450 | -1.429                      | 16                            |
|             | T2              | -1.542 | 0.798  | 0.230  | -0.531                      | 12                            |
|             | T3              | -0.297 | 2.633  | -0.380 | 0.570                       | 5                             |
|             | T4              | 0.895  | -0.096 | -2.250 | 0.053                       | 8                             |
|             | T5              | 0.958  | 0.813  | -1.940 | 0.413                       | 6                             |
| 3250 m      | CK              | -0.364 | -1.648 | 2.360  | -0.278                      | 10                            |
|             | T1              | 1.794  | -2.859 | 0.120  | 0.106                       | 7                             |
|             | T2              | 3.659  | 0.404  | 0.930  | 2.208                       | 2                             |
|             | T3              | 4.097  | 2.283  | 1.140  | 3.039                       | 1                             |
|             | T4              | 1.633  | -0.909 | 0.540  | 0.680                       | 4                             |
|             | T5              | 3.294  | -1.141 | -0.360 | 1.328                       | 3                             |
| 3760 m      | CK              | -3.419 | -1.542 | 1.650  | -1.976                      | 18                            |
|             | T1              | -1.876 | -1.001 | -1.290 | -1.511                      | 17                            |
|             | T2              | -1.467 | 2.081  | 0.660  | -0.032                      | 9                             |
|             | T3              | -1.988 | -1.923 | 0.120  | -0.448                      | 11                            |
|             | T4              | -1.672 | 0.397  | -0.570 | -0.860                      | 15                            |
|             | T5              | -1.543 | 0.499  | -0.680 | -0.780                      | 14                            |

外源激素溶液的添加对四川红杉种子萌发和幼苗生长过程起着至关重要的作用。本研究中使用于实验的种子在-18℃冰柜中低温沉积了半年，发芽率从47.33%<sup>[30]</sup>提高至66.00%，在一定程度上解除了四川红杉种子休眠，萌发前用激素等溶液浸泡种子，起到再一次提高种子发芽率的效果。结果表明除了赤霉素溶液未提高2 870 m海拔种子的发芽率，其他溶液均提高了3个海拔梯度种子的发芽率，这可能是赤霉素溶液浓度过低或过高导致的<sup>[40]</sup>。微肥溶液处理下，3个海拔梯度四川红杉种子均体现出快速萌发的特点，且添加有微肥溶液的单独和混合处理，种子发芽率提高了9.34%-26.67%，同时微肥溶液对于提高3个海拔梯度种子的发芽指数具有显著效果，且显著提高了3 250 m和3 760 m海拔种子的活力指数，说明微肥溶液对于促进不同海拔四川红杉种子的萌发具有较明显的效果，这可能是微肥溶液为种子萌发过程提供了充足的营养元素，提高了种子活力，使得萌发过程快速且萌发率高。而后期种壳脱落，叶片出现，开始添加相应的溶液，所有溶液均对3个海拔梯度四川红杉幼苗根茎生长有一定的促进作用。除了微肥溶液，其余4种溶液均显著促进了3个海拔四川红杉幼苗根粗、总生物量的生长，同时除了3 760 m海拔四川红杉幼苗在微肥溶液下茎增粗外，微肥溶液不能显著增粗其余海拔四川红杉幼苗的茎，这可能是微肥溶液浓度稍高，使幼苗容易滋生霉菌真菌等，且处理时间太短不能呈现显著促进幼苗生长的效果。因此，研究激素溶液对于促进幼苗生长和存活至关重要。赤霉素溶液、微肥+赤霉素混合液显著提高了3个海拔四川红杉幼苗的根长，赤霉素溶液、微肥+S-诱抗素混合液显著提高了3个海拔四川红杉幼苗的茎长，说明赤霉素溶液对于增长四川红杉幼苗根茎有着显著的效果，这是因为赤霉素具有促进细胞生长和分裂的功能，适量赤霉素对于红杉幼苗的伸长生长起着较好的促进作用<sup>[20]</sup>。S-诱抗素溶液单独使用时对四川红杉幼苗根茎增长并不能起着很好的效果，但S-诱抗素溶液提高了四川红杉幼苗叶片可溶性糖和可溶性淀粉的含量。

发芽率是苗木生长发育初期最重要的指标之一，种子大小作为种子的一种重要属性，与其萌发、幼苗生长和建植有着紧密的相关关系<sup>[41-42]</sup>。有研究表明，大种子的发芽率和幼苗存活率较小种子高<sup>[43]</sup>。本研究中四川红杉种子的发芽率、活力指数均与种子千粒重呈极显著正相关关系，幼苗茎长和总生物

量也与种子千粒重呈显著正相关关系。一方面千粒重大的四川红杉种子内部营养物质较多，TC、TN、TP含量均高于千粒重小的四川红杉种子，可以为种子萌发提供充足的养分补给，种子酶活性、种子活力及发芽率均高一些<sup>[44]</sup>；另一方面千粒重大的四川红杉种子在萌发时具有更强的竞争力和抵御风险的能力<sup>[45-46]</sup>，其幼苗与千粒重小的种子幼苗相比形态更大，对光照、水分和营养等资源具有更强的竞争能力<sup>[47]</sup>。种子活力指数与种子TN含量呈显著正相关，幼苗根长、茎长、生物量干重与TC、TN含量呈显著正相关关系，反映了种子养分含量的多少关系着种子萌发和幼苗生长情况。这可能是种子中积聚较多的C、N可以为种子萌发和幼苗生长发育初期提供充足的能量原料和较强的蛋白质合成能力，使得种子内部新陈代谢活动增强，幼苗生长速率加快，进而增强幼苗抵御不良环境的能力，达到提高幼苗存活率的目的<sup>[48]</sup>。综合本研究中3个海拔梯度种子萌发与幼苗生长特征参数，单从种子源于的海拔看，初步认为3 250 m海拔的种子萌发和幼苗生长效果最好，其次是2 870 m和3 760 m海拔梯度的种子。这可能是中间海拔梯度的气候因子（温度等）最适宜四川红杉树种生长，生产的球果体积更大，种子更饱满且千粒重更大，TC、TN、TP含量更高，进而影响种子的萌发特性和幼苗生长情况。从溶液处理角度看，0.6 mg/L诱抗素溶液处理下四川红杉种子萌发和幼苗生长整体效果最好，原因可能是本研究使用的诱抗素溶液浓度较低，能促进不定根的形成和再分化，协调幼苗平衡吸收水分和营养，促进其生长。同时，可通过调节多种生理代谢过程，诱导某些酶的合成，促进糖分、蛋白等贮藏物质的积累。在生态恢复实践中，可采用低浓度0.6 mg/L诱抗素溶液施以千粒重大且营养元素含量高的四川红杉种子，促进其快速生长繁育。

### 4 结论

通过3个海拔梯度四川红杉种子的采集与室内萌发培养实验，得到：（1）10%微肥溶液促进了3个海拔梯度四川红杉种子快速萌发且提高了种子发芽率、发芽指数、活力指数，体现了10%微肥溶液对促进不同海拔四川红杉种子的萌发具有较明显的效果；（2）除了10%微肥溶液，其余4种溶液均显著促进了3个海拔四川红杉幼苗根粗、总生物量的增长，200 mg/L赤霉素溶液对增长四川红杉幼苗根茎有着显著的效果，0.6 mg/L S-诱抗素溶液对提高四川红杉幼苗叶片可溶性糖和可溶性淀粉的含量效果最好；（3）四川红杉种子的发芽率、活力指数、幼苗茎长和总生物量与种子千粒重呈显著正相关关系，另外种子活力指数与种子TN含量呈显著正相关，幼苗根长、茎长和总生物量与种子TC、TN含量呈显著正相关关系；（4）采用千粒重较大且营养元素含量较高的3 250 m海拔的四川红杉种子，配以低浓度0.6 mg/L诱抗素溶液处理，种子萌发和幼苗生长整体效果最好。可以看出5种溶液对四川红杉种子萌发和幼苗生长所起的作用是分阶段的，10%微肥溶液所起作用体现在种子萌发阶段，而其余4种溶液所起的作用体现在幼苗生长阶段，另外种子千粒重和养分含量关系着种子萌发结果。在今后实践中，可选用形态饱满的大种子分种子和幼苗阶段分别使用不同的溶液促进其萌发生长。本研究可为四川红杉的选种引种和繁育栽培提供科学有效的理论依据和实践技术参考，而关于相同处理在野外高海拔恶劣环境下实施，光照、温度、水分以及营养条件均不是最理想的情况下，四川红杉种子萌发与幼苗生长存活结果还有待进一步证实。

**致谢** 感谢中国科学院成都生物所黄钧、罗笛、杨杰等老师提供微肥菌剂和诱抗素，何蕾蕾、秦晓萌同学给予实验协助。

## 参考文献 [References]

- 1 陆时万, 徐祥生, 沈敏健. 植物学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2011 [Lu SW, Xu XS, Shen MJ. Botany [M]. Beijing: Higher Education Press, 2011]
- 2 王伯荪, 李鸣光, 彭少麟. 植物种群学[M]. 广州: 广东高等教育出版社, 1995 [Wang BS, Li MG, Peng SL. Plant Population Ecology [M]. Guangzhou: Higher Education Press of Guangdong, 1995]
- 3 Bu HY, Du GZ, Chen XL, Xu XL, Liu K, Wen SJ. Community-wide germination strategies in an alpine meadow on the eastern Qinghai-Tibet Plateau: phylogenetic and life-history correlates [J]. *Plant Ecol*, 2008, **195** (1): 87-98
- 4 Jusaitis M, Polomka L, Sorensen B. Habitat specificity, seed germination and experiment translocation of the endangered herb *Brachycome muelleri* (Asteraceae) [J]. *Biol Conserv*, 2004, **116** (2): 251-226
- 5 Brändel M. The effect of stratification temperatures on the level of dormancy in primary and secondary dormant seeds of two *Carex* species [J]. *Plant Ecol*, 2005, **178** (2): 163-169
- 6 张鹤山, 陈明新, 田宏, 刘洋, 蔡化, 王凤. 高温胁迫下白三叶种子萌发特性及耐热性研究[J]. 种子, 2010, **29** (8): 1-5 [Zhang HS, Chen MX, Tian H, Liu Yang, Cai H, Wang H. Studies on seed germination characteristics and heat tolerance of *Trifolium repens* L. under high temperature stress [J]. *Seed*, 2010, **29** (8): 1-5]
- 7 Ghaderi-Far F, Gherekhloo J, Alimaghani M. Influence of environmental factors on seed germination and seedling emergence of yellow sweet clover (*Melilotus officinalis*) [J]. *Plant Daninha*, 2010, **28** (3): 463-469
- 8 Buijs G, Vogelzang A, Nijveen H, Bentsink L. Dormancy cycling: translation-related transcripts are the main difference between dormant and non-dormant seeds in the field [J]. *Plant J*, 2020, **102** (2): 327-339
- 9 崔现亮, 罗娅婷, 毕廷菊, 姜宏钟, 罗银玲. 储藏和萌发温度对青藏高原东缘12种灌木种子萌发的影响[J]. 生态学杂志, 2014, **33** (1): 23-32 [Cui XL, Luo YT, Bi TJ, Jiang HZ, Luo YL. Effect of storage and temperature on seed germination of 12 shrub species from the eastern Qinghai-Tibet Plateau [J]. *Chin J Ecol*, 2014, **33** (1): 23-32]
- 10 Kildisheva OA, Dixon KW, Silveira FAO, Chapman T, Sacco AD, Mondoni A, Turner SR, Cross AT. Dormancy and germination: making every seed count in restoration [J]. *Restor Ecol*, 2020, **28**: S256-S265
- 11 Finkelstein R, Reeves W, Ariizumi T, Steber C. Molecular aspects of seed dormancy [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2008, **59** (1): 387-415
- 12 于敏, 徐恒, 张华, 朱英. 植物激素在种子休眠与萌发中的调控机制[J]. 植物生理学报, 2016, **52** (5): 599-606 [Yu M, Xu H, Zhang H, Zhu Y. Regulation of plant hormones on seed dormancy and germination [J]. *J Plant Physiol*, 2016, **52** (5): 599-606]
- 13 Finch-Savage WE, Leubner-Metzger G. Seed dormancy and the control of germination [J]. *New Phytol*, 2006, **171** (3): 501-523
- 14 Yan A, Chen Z. The pivotal role of abscisic acid signaling during transition from seed maturation to germination [J]. *Plant Cell Rep*, 2017, **36** (5): 689-703
- 15 Anaya F, Fghire R, Wahbi S, Loutfi K. Influence of salicylic acid on seed germination of *Vicia faba* L. under salt stress [J]. *J Saudi Soc Agric Sci*, 2018, **17** (1): 1-8
- 16 Yamaguchi S, Kamiya Y. Gibberellins and light-stimulated seed germination [J]. *J Plant Growth Regul*, 2001, **20** (4): 369-376
- 17 王楠, 高静, 黄文静, 李铂, 唐志书, 宋忠兴. 旱、盐胁迫下黄芪种子萌发及其对水杨酸的响应[J]. 草业科学, 2018, **35** (1): 106-114 [Wang N, Gao J, Huang WJ, Li B, Tang ZS, Song ZX. Variations in seed germination and salicylic acid protective effect between two cultivars of *Astragalus membranaceus* under drought and salt stress [J]. *Prata Sci*, 2018, **35** (1): 106-114]
- 18 宋杰, 丁颀, 龙江, 陈敏, 卢珍红, 桂敏, 周旭红, 莫锡君. 北美红杉 (*Sequoia sempervirens*) 种子萌发特性研究[J]. 西南农业学报, 2012, **25** (4): 1427-1431 [Song J, Ding K, Long J, Chen M, Zhou XH, Mo XJ. Study on germination characteristics of *Sequoia sempervirens* seeds [J]. *SW China J Agric Sci*, 2012, **25** (4): 1427-1431]
- 19 Liu J, Xue TT, Shen YB. Seed dormancy and germination of *Paulownia elongate* in response to light, temperature, cold stratification, after-ripening and GA<sub>3</sub> [J]. *Seed Sci Technol*, 2017, **45** (3): 708-713
- 20 王楠, 高静, 黄文静, 李铂, 何懿菡, 唐志书, 宋忠心. 赤霉素浸种时长和施用浓度对重度干旱和盐胁迫下黄芪幼苗发育的影响[J]. 生态学杂志, 2019, **38** (9): 2693-2701 [Wang N, Gao J, Huang WJ, Li B, He YH, Tang ZS, Song ZX. The effects of concentration and duration of seed soaking by GA<sub>3</sub> on the development of *Astragalus membranaceus* seedlings under severe drought and salt stress [J]. *Chin J Ecol*, 2019, **38** (9): 2693-2701]
- 21 Zamora-Briseño JA, de Jiménez ES. A LEA 4 protein up-regulated by ABA is involved in drought response in maize roots [J]. *Mol Biol Rep*, 2016, **43** (4): 221-228
- 22 周海涛, 张艳阳, 李天亮, 曹丽霞, 靳一南, 张新军. S-诱抗素是缓解燕麦种子干旱胁迫的最佳外源物质[J]. 分子植物育种, 2019, **17** (21): 7182-7189 [Zhou HT, Zhang YY, Li TL, Cao LX, Jin YN, Zhang XJ. S-Excitation is the best exogenous substance for relieving drought stress of Oat (*Avena sativa*) seed [J]. *Mol Plant Breed*, 2019, **17** (21): 7182-7189]
- 23 高山, 孙伟峰, 李荧, 史岩玲, 祁新. 水杨酸(SA)和脱落酸(ABA)对盐胁迫玉米幼苗生长的影响[J]. 分子植物育种, 2017, **15** (10): 4159-4164 [Gao S, Sun WF, Li Y, Shi YL, Qi X. Physiological and biochemical effects of exogenous salicylic Acid (SA) and Absciscic Acid (ABA) on maize seedlings under salt stress [J]. *Mol Plant Breed*, 2017, **15** (10): 4159-4164]
- 24 毛骁, 孙保平, 张建锋, 武毅, 李文烨. 微生物菌肥对干旱矿区土壤的改良效果[J]. 水土保持学报, 2019, **33** (2): 201-206 [Mao X, Sun BP, Zhang JF, Wu Y, Li WY. Effect of microbial fertilizer on soil amelioration in arid mining area [J]. *J Soil Water Conserv*, 2019, **33** (2): 201-206]
- 25 李琦, 姚拓, 杨晓玫, 张建贵, 冯影. 半干旱地区不同剂型微生物菌肥替代部分化肥对燕麦生长和品质的影响[J]. 干旱区资源与环境, 2020, **34** (3): 159-165 [Li Q, Yao T, Yang XM, Zhang JG, Feng Y. Effects of different dosages of microbial fertilizers on growth and quality of oat in semi-arid area [J]. *J Arid Land Resour Environ*, 2020, **34** (3): 159-165]

- 26 中国科学院中国植物志编辑委员会,中国植物志[M]. 北京: 科学出版社, 1978 [Flora of China Editorial Committee of Chinese Academy of Sciences. Beijing: The Flora of China [M]. Beijing: Science Press, 1978]
- 27 李承彪. 四川森林生态研究[M]. 成都: 四川科技出版社, 1992 [Li CB. Ecological Study of Sichuan Forest [M]. Chengdu: Sichuan Sci-tech Publishing House, 1992]
- 28 史立新, 王金锡, 宿以明, 侯广维. 川西米亚罗地区暗针叶林采伐迹地早期植被演替过程的研究[J]. 植物生态学与地植物学学报, 1988, **12** (4): 306-313 [Shi LX, Wang JX, Su YM, Hou GW. Study on the early vegetation succession process in the cutting area of dark coniferous forest in Miyaluo Area, western Sichuan [J]. *Acta Phytoecol Geobot Sin*, 1988, **12** (4): 306-313]
- 29 王宇, 姬慧娟, 马文宝, 乔路苹, 郭洪英. 四川红杉种子萌发特性研究[J]. 四川林业科技, 2015, **36** (5): 91-93 [Wang Y, Ji HJ, Ma WB, Qiao LP, Guo HY. Research on seed germination characteristics of *Larix mastersiana* [J]. *J Sichuan For Sci Technol*, 2015, **36** (5): 91-93]
- 30 何蕾蕾. 川西亚高山森林四种建群种种子萌发研究[D]. 成都: 四川农业大学, 2019 [He LL. Researches on germinating mechanism of the constructive species of subalpine in western Sichuan [D]. Chendu: Sichuan Agricultural University, 2019]
- 31 曾欣, 付长坤, 杨佳萍, 朱亮, 吴福忠, 张丽. 四川红杉-岷江冷杉原始林凋落物K和Na的归还动态[J]. 生态学杂志, 2020, **39** (5): 1426-1435 [Zeng X, Fu CK, Yang JP, Zhu L, Wu FZ, Zhang L. Dynamics of potassium (K) and sodium (Na) return in litterfall in a *Larix mastersiana*-*Abies faxoniana* primary forest [J]. *Chin J Ecol*, 2020, **39** (5): 1426-1435]
- 32 岳楷, 杨万勤, 彭艳, 张川, 黄春萍, 吴福忠. 岷江上游高山森林冬季河流中凋落叶碳、氮和磷元素动态特征[J]. 应用与环境生物学报, 2015, **21** (2): 301-307 [Yue K, Yang WQ, Peng Y, Zhang C, Huang CP, Wu FZ. Carbon, nitrogen and phosphorus dynamics during winter foliar litter decomposition in an alpine forest river in the upper reaches of the Minjiang River [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2015, **21** (2): 301-307]
- 33 刘博文, 张丽, 吴福忠, 倪祥银, 徐振锋, 谭波, 岳楷. 高寒森林不同生境凋落叶分解过程中水溶性组分动态特征[J]. 生态学杂志, 2020, **39** (4): 1130-1140 [Liu BW, Zhang L, Wu FZ, Ni XY, Xu ZF, Tang B, Yue K. Dynamics of water-soluble matters during leaf litter decomposition under different habitats in an alpine forest [J]. *Chin J Ecol*, 2020, **39** (4): 1130-1140]
- 34 吴彦, 刘庆, 何海, 林波, 尹华军. 光照与温度对云杉和红桦种子萌发的影响[J]. 应用生态学报, 2004, **15** (12): 2229-2232 [Wu Y, Liu Q, He H, Lin B, Yin HJ. Effects of light and temperature on seed germination of *Picea asperata* and *Betula albo sinensis* [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2004, **15** (12): 2229-2232]
- 35 Dubois M, Gilles KA, Hamilton JK, Rebers PA, Smith F. Colorimetric method for determination of sugars and related substances [J]. *Anal Chem*, 1956, **28** (3): 350-356
- 36 黄均, 贾晓君. 一株降解纤维素的烟曲霉菌株F7及其菌剂制备和用途. 中国. 201910573751.5 [P]. 2019.09.10
- 37 Gutterman Y. Strategies of seed dispersal and germination in plants inhabiting deserts [J]. *Bot Rev*, 1994, **60** (4): 373-425
- 38 麻云霞, 王月林, 李钢铁, 梁田雨, 邹苗, 闫晶秋子, 马慧. 外源NO对冷胁迫下酸枣种子萌发和幼苗叶片AsA-GSH的影响[J]. 应用与环境生物学报, 2019, **25** (6): 1396-1406 [Ma YX, Wang YL, Li GT, Liang TY, Zou M, Yan JQZ, Ma H. Effects of exogenous NO on seed germination and AsA-GSH in leaves of *Zizyphus jujuba* seedlings under cold stress [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2019, **25** (6): 1396-1406]
- 39 贾风勤. 不同温度条件对3种车前属植物种子萌发的影响[J]. 种子, 2020, **39** (3): 100-104 [Jia FQ. Effects of different temperature on seed germination of three *Plantago* species [J]. *Seed*, 2020, **39** (3): 100-104]
- 40 葛娜, 杨玲, 陈军文. 不同浓度赤霉素和脱落酸对顽拗性三七种子后熟种胚发育和内源激素的影响[J]. 应用与环境生物学报, 2020, **26** (3): 574-581 [Ge N, Yang L, Chen JW. Effects of varying gibberellin and abscisic acid levels on embryo development and endogenous hormones in recalcitrant *Panax notoginseng* seeds during the after-ripening process [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2020, **26** (3): 574-581]
- 41 Eriksson O. Seed size variation and its effect on germination and seedling performance in the clonal herb *Convallaria majalis* [J]. *Acta Oecol*, 1999, **20** (1): 61-66
- 42 张蕾, 张春辉, 吕俊平, 王晨阳, 张莹莹, 卜海燕, 杜国祯. 青藏高原东缘31种常见杂草种子萌发特性及其与种子大小的关系[J]. 生态学杂志, 2011, **30** (10): 2115-2121 [Zhang L, Zhang CH, Lü JP, Wang CY, Zhang YY, Bu HY, Du GZ. Seed germination characteristics and their correlations with seed sizes of 31 common weeds in eastern Qinghai-Tibet Plateau [J]. *Chin J Ecol*, 2011, **30** (10): 2115-2121]
- 43 Benard RB, Toft CA. Fine-scale spatial heterogeneity and seed size determine early seedling survival in a desert perennial shrub (*Ericameria nauseosa*: Asteraceae) [J]. *Plant Ecol*, 2008, **194** (2): 195-205
- 44 张世挺, 杜国祯, 陈家宽, 熊志远. 不同营养条件下24种高寒草甸菊科植物种子重量对幼苗生长的影响[J]. 生态学报, 2003, **29** (9): 1737-1744 [Zhang ST, Du GZ, Chen JK, Xiong ZY. Effects of seed weight on seedling growth under different nutrient conditions in twenty-four species of Compositae in an alpine meadow [J]. *Acta Ecol Sin*, 2003, **29** (9): 1737-1744]
- 45 Pearson TRH, Burslem DFRP, Mullins CE, Dalling JW. Germination ecology of neotropical pioneers: interacting effects of environmental conditions and seed size [J]. *Ecology*, 2002, **83** (10): 2798-2807
- 46 王慧慧, 王普昶, 赵钢, 孙秋, 龙忠富, 张瑜. 干旱胁迫下白刺花种子大小与萌发对策[J]. 生态学报, 2016, **36** (2): 335-341 [Wang HH, Wang PC, Zhao G, Sun Q, Long ZF, Zhang Y. Seed size and germination strategy of *Sophora davidii* under drought stress [J]. *Acta Ecol Sin*, 2016, **36** (2): 335-341]
- 47 Coomes DA, Grubb PJ. Colonization, tolerance, competition and seed-size variation within functional groups [J]. *Trends Ecol Evol*, 2003, **18** (6): 283-291
- 48 Fenner M, Thompson K. The Ecology of Seeds [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2005