



文章编号:1000-4025(2017)10-2033-09

doi:10.7606/j.issn.1000-4025.2017.10.2033

# 水淹和不同贮藏方法对中华蚊母树种子萌发及其生理特征和幼苗生长活力的影响

李晓玲<sup>1,2</sup>,温浩然<sup>1,2</sup>,程岁寒<sup>1,2</sup>,杨进<sup>1,2</sup>,黄成名<sup>3</sup>

(1三峡大学 生物与制药学院,湖北宜昌 443002;2 三峡大学 三峡库区生态环境教育部工程研究中心,湖北宜昌 443002;3 三峡植物园,湖北宜昌 443111)

**摘要:**以中华蚊母树(*Distylium chinense*)种子为材料,分别设置4个贮藏时间(0、30、60和90 d),以及2 m水淹(FSW)、低温沙藏(CSS)、低温干藏(CDS)、室温沙藏(RSS)、室温干藏(RDS)和低温层积(CSF)6个贮藏方式对种子进行贮藏实验,并测定分析各处理种子的萌发特性及其幼苗生长状况,明确不同储藏方式和时间对中华蚊母树种子萌发及幼苗生长的影响。结果表明:(1)CSF处理30 d后,中华蚊母树的种子有65.37%发生霉烂,最后萌发种子数为贮藏种子的30.93%;FSW处理90 d的种子的萌发率为35.67%。(2)室内贮藏90 d后,CSS、CDS、RSS和RDS处理的种子萌发率较新鲜种子萌发率(26.37%)显著增大,并以4℃下CDS处理90 d的种子萌发率最大(70.65%),萌发速率系数为1 956.97。(3)CDS处理90 d的种子淀粉和蛋白质含量较新鲜种子分别降低了38.75%和20.16%,而可溶性糖含量增加了31.47%;FSW处理后的种子淀粉、蛋白质及可溶性糖含量均较新鲜种子显著降低,降幅分别为48.75%、62.62%和6.29%。(4)不同贮藏方式贮藏90 d后,各处理间中华蚊母树幼苗的生长活力表现出显著差异,并以CDS处理的幼苗活力最高,而FSW处理的种子萌发后幼苗的活力显著低于其他贮藏方式。研究表明,低温条件下中华蚊母树种子萌发率及幼苗活力显著高于室温贮藏,可能是在低温贮藏条件下种子的贮藏物质由淀粉水解为可溶性糖,更利于种子吸收并为种子萌发提供了能量,从而加快了破除种子生理休眠的进程,而且中华蚊母树种子对水淹有一定的耐受性,故中华蚊母树可以作为三峡水库消落带高海拔区域植被恢复与重建优先考虑的物种。

**关键词:**中华蚊母树;水淹;室内贮藏;种子萌发;生态适应策略

中图分类号:Q945.6<sup>+</sup>6; Q945.79

文献标志码:A

## Effect of Submergence in Water and Different Storage Methods on Germination and Physiological Characteristics of Seeds and Seedling Growth Vigor of *Distylium chinense*

LI Xiaoling<sup>1,2</sup>, WEN Haoran<sup>1,2</sup>, CHENG Suihan<sup>1,2</sup>, YANG Jin<sup>1,2</sup>, HUANG Chengming<sup>3</sup>

(1 College of Biological and Pharmaceutical Sciences, Three Gorges University, Yichang, Hubei 443002, China; 2 Engineering Research Center of Eco-environment in Three Gorges Reservoir Region, Ministry of Education, Three Gorges University, Yichang, Hubei 443002, China; 3 Three Gorges Botanical Garden, Yichang, Hubei 443111, China)

**Abstract:** In order to better understand the effects of different storage methods and duration on the seed germination and seedling growth of *Distylium chinense*, we used freshly mature seeds of *D. chinense*, to study seed germination by setting up 4 different storage durations(0, 30, 60, 90 days), and 6 storage

收稿日期:2017-05-11;修改稿收到日期:2017-09-09

基金项目:国家自然科学基金(51209122,51779127)

作者简介:李晓玲(1973—),博士,副教授,主要从事三峡水库消落带植被的恢复与利用。E-mail: lixiaolinggz@126.com

methods: field submergence in water (2 m) (FSW), cold sand storage (CSS), cold dry storage (CDS), room sand storage (RSS), room dry storage (RDS), cold stratification (CSF). The characteristics of seed germination and seedling growth status were studied. The results showed: (1) there were 65.37% of seeds mildewed by CSF for 30 days, and the germination rate was 30.93% in the last; The germination rate was 35.67% by FSW for 90 days. (2) The germination rate of CSS, CDS, RSS and RDS were significantly higher than fresh seeds (26.37%) ( $P < 0.05$ ), and CDS under 4 °C for 90 days got the highest germination rate (70.65%), with the coefficient of germination rate was 1956.97. (3) Compared with fresh seeds, the contents of starch and protein of seeds by CDS for 90 days decreased by 38.75% and 20.16%, respectively, while content of total soluble sugar increased by 31.47%. Contents of starch, protein and total soluble sugar of seeds by FSW for 90 days significantly decreased by 48.75%, 62.62% and 6.29%, respectively. (4) The seedling growth status showed significant difference ( $P < 0.05$ ) between different storage methods after 90 days, and the CDS got the highest seedling vigor index, while the seedling vigor index of FSW was significantly lower than that of other storage methods after seed germinated. The results showed that seed germination rate and seedling vigor index of *D. chinense* under low temperature condition were significantly higher than that of room temperature. The possible reasons were that the storage substance of seed is hydrolyzed with the protein content decreased and the soluble sugar content increased under low-temperature storage condition, which is more favorable for seed absorption of soluble sugar and provides energy for seed germination, so as to accelerate the process of the breaking seed physiological dormancy. In addition, *D. chinense* seeds possessed a certain tolerance to the submergence. Therefore, *D. chinense* can be considered prior species in the restoration and reconstruction of vegetation in the high elevation area in the riparian zone of the Three Gorges Reservoir.

**Key words:** *Distylium chinense*; submergence; indoor storage; seed germination; ecological acclimating strategy

三峡大坝建成后,由于水库水位周期性地涨落,水库两岸形成两条平行的垂直落差达30 m、面积高达350 km<sup>2</sup>的水位季节性涨落的消落区,称之为三峡水库消落区<sup>[1]</sup>。自水库建成后,新消落区水位与自然洪枯规律逆反,以冬水夏陆的形式呈反复周期性涨落,新消落区被淹没的时间变长,导致新消落区原有的部分植物生长较差,甚至造成一些耐淹能力差的物种死亡,逐渐导致消落区库岸剥蚀、水土流失、生物多样性降低、生态系统类型减少及库区景观质量下降等一系列生态问题<sup>[1-3]</sup>。解决这些问题的关键是选用适宜的植物对其退化的生态系统进行植被修复。恢复水库消落区植被是一项较困难、实行难度大的工作,但近年来也有一些实验工作已见成效。如在中国华南地区,铺地黍(*Panicum repens*)、榕(*Ficus* sp.)、赤桉(*Eucalyptus camaldulensis*)、白千层(*Melaleuca leucadendra*)已被筛选为适用于几个水库消落带植被恢复的植物<sup>[4]</sup>。而三峡水库消落带水淹面积广,深度大,持续时间长,植被恢复的规模和难度要远大于这些水库。因此,在三峡水库消落区开展植被恢复的工作已迫在眉睫,而这项工作的开展首先需要考虑到物种的多样性和植物的合理配置以维持生物的物种多样性和消落区功能,而

目前植被的筛选主要集中于一年生和多年生草本植物<sup>[5-7]</sup>,较少涉及观赏价值较高的本土小灌木。

种子在植被遭受破坏后的自然恢复中往往起着关键作用,这是因为种子是植物的一种繁殖体,比成株的植物具有更强的耐胁迫能力,也更能逃避干扰、疾病和捕食的损害,且能够随水文条件变化而运动<sup>[8-9]</sup>。而种子萌发特性是与栖息地生态恢复密切相关的信息,因为物种丰富度主要取决于人工引进的或自然扩散的种子的萌发和幼苗定居的状况<sup>[10]</sup>。在生态恢复过程中,如果目标物种是人工引进的,那么首先需要了解该物种种子萌发的物候学、休眠特性以及对种子贮藏和预处理的响应等信息,以提高幼苗定居的可能性和成功率<sup>[11]</sup>。消落区植物种子在长期的进化过程中形成了多样的萌发特性和生存机制来适应多变的胁迫环境,并具有特别的传播及萌发策略,确保植物在适宜条件下进行种子的萌发与幼苗的建成。因此,种子的贮藏、萌发及幼苗再生策略对消落区的植物种群更新以及植被恢复等都具有重要意义<sup>[12]</sup>。在这些种子萌发特性中,种子贮藏方式、时间、温度和湿度等对种子的休眠、萌发及种子生活力具有不同程度的影响<sup>[13-14]</sup>。有研究表明,一些苔草属(*Carex*)、稗属(*Echinochloa*)、苋属

(*Amaranthus*)、酸模属(*Rumex*)、马唐属(*Digitaria*)、蓼属(*Polygonum*)、苍耳属(*Xanthium*)及狗尾草属(*Setaria*)等河岸带湿地草本植物的种子具有初始休眠的特性,而干藏或湿藏可以打破这些物种的种子休眠,增加种子的萌发率<sup>[6-7,15-16]</sup>。如发现稗(*Echinochloa crusgalli*)种子在室温、干沙和湿沙储藏30~180 d期间萌发率都有显著提高,这3种储藏方式都经历了自然条件下的气温由冬季低温到春季高温的过程,这个过程逐渐打破了稗种子的休眠,而恒定温度的冷冻和冷藏都没有很好地提高它的萌发率,其中湿沙储藏对稗种子萌发率的提高作用最显著,储藏90 d后萌发率即提高到80%以上。可见,水淹和不同的贮藏方式对不同物种的种子萌发率影响不同。

中华蚊母树[*Distylium chinense* (Fr.) Diels]是金缕梅科(Hamamelidaceae)蚊母树属(*Distylium*)多年生常绿河岸带灌木,自然分布于三峡库区江(河)及其支流江岸,对水位涨落具有一定的适应能力<sup>[17-18]</sup>,是三峡库区河岸带国土护岸的良好树种,同时也是上好的盆景树种<sup>[19]</sup>。Li等<sup>[20]</sup>和刘泽彬等<sup>[21]</sup>模拟了三峡库区秋冬季节水淹节律,研究了中华蚊母树在不同时间和程度水淹条件下形态、生长及光合特性的变化,结果表明中华蚊母树在反季节水淹胁迫下形态特征和光合特性方面表现出较强的适应能力,是一种水淹耐受性比较强的常绿小灌木。李晓玲等<sup>[22]</sup>进一步研究了中华蚊母树种子的休眠特性,发现中华蚊母树种子属于综合浅休眠类型且休眠具有可塑性,并以休眠或降低萌发的方式来避免水淹胁迫等不利条件对种子的伤害甚至致死作用。但在中华蚊母树种子用于三峡水库消落区植被的恢复和重建前需进一步明确其种子的萌发、贮藏、耐水淹特性。

因此,探讨中华蚊母树种子在水淹后及不同贮藏方式和时间下的萌发特性,是理解消落带植被恢复中中华蚊母树幼苗定居建群过程和适应生态学特征的首要条件。由此本研究拟探讨水淹和不同贮藏方法对中华蚊母树种子萌发及幼苗生长的影响,拟解决以下3个问题:(1)中华蚊母树的种子是否能够耐受三峡水库消落区长时间的水淹?退水后种子能否成功萌发?(2)明确不同贮藏条件对种子萌发特性的影响,确定最佳的贮藏方式和时间;(3)探讨中华蚊母树种子对消落区特殊生境的生态适应机制,为采用种子进行三峡水库消落区植被恢复和重建提供科学依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 材料采集

2012年9月25日,从湖北省宜昌市秭归县归州镇万古寺村消落区173 m河岸边(111°76' E, 31°02' N)采集成熟的中华蚊母树种子。置干燥通风处,5~6 d后种壳自然裂开,挑选饱满且无病虫害种子进行试验。

### 1.2 材料处理

前期研究表明中华蚊母树种子具有部分休眠特性且休眠具有可塑性<sup>[22]</sup>,为提高种子的萌发率,对新鲜种子进行了储藏实验。从2012年9月30日开始,对种子进行种子水淹和室内贮藏方式实验,共设置2 m水淹(field submergence in water, FSW)、低温沙藏(cold sand storage, CSS)、低温干藏(cold dry storage, CDS)、室温沙藏(room sand storage, RSS)、室温干藏(room dry storage, RDS)和低温层积(cold stratification, CSF)6个处理。(1)水淹(FSW):根据2010~2013连续3年观测结果,香溪河消落带173 m处的水淹深度为2 m,平均水淹持续时间为91.3 d,因此本试验将种子水淹(FSW)即野外埋藏时间设置为90 d。具体方法为:将2 000粒种子掺入同等体积的河沙混匀,分为4份,每份500粒,放入布袋中,用2层纱网包裹,在水位涨到173 m之前(10月11日)用铁丝绑在相应水位处固定的木桩上,地点为湖北省宜昌市秭归县归州镇万古寺村消落区173 m(111°45' E, 31°1' N),到2013年1月8日水位下降后将种子取出,历时90 d。(2)低温沙藏(CSS):将2012年9月采集的新鲜种子晒干后加入已灭菌的干沙(干沙与种子的质量比为3:1混匀)装入种子袋(牛皮纸袋125 mm×176 mm,下同)过塑密封,置于4℃冰箱(平均相对湿度为50%~60%)贮藏。(3)低温干藏(CDS):将新鲜种子晒干后加入干燥剂(干燥剂与种子的质量比为1:4)装入种子袋过塑密封,置于4℃冰箱贮藏。(4)室温干藏(RDS):将新鲜种子晒干后加入干燥剂装入种子袋置于室温(最高温度35℃,最低温度-2℃,平均温度为17℃,平均相对湿度为75%,下同)贮藏。(5)室温沙藏(RSS):将新鲜种子晒干后加入已灭菌的干沙(干沙与种子的质量比为4:1)装入种子袋过塑密封,置于室温贮藏。(6)低温层积(CSF):种子晒干后装入纱布袋内,埋入含水量4% (W/W)的湿沙里,置于5℃冰箱中。同时,贮藏时间设置0(新鲜种子,CK)、30、60和90 d等4个水

平。每个处理4次重复,每次重复500粒。贮藏时间从2012年10月11日至2013年1月8日。

待贮藏结束后,种子经过75%乙醇消毒30 s,用无菌水冲洗3次,再用0.1%的升汞杀菌10 min,用无菌水冲洗3~6次。将灭菌的种子摆入玻璃培养皿(直径150 mm×高25 mm),内垫2张用无菌蒸馏水湿润过的滤纸,种子置床后立即加皿盖,每个培养皿播种100粒,3次重复,将培养皿置于光照培养箱(LRH-250G,广东省医疗器械厂)变温(昼25 °C/夜15 °C)和周期性光照(昼16 h/夜8 h,光强22.5  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,相对湿度75%~85%)条件下进行种子萌发(周期性光照结合20 °C/15 °C变温条件有利于中华蚊母树种子萌发<sup>[22]</sup>),隔天浇1次水,每天观察记录种子萌发情况1次,记录萌发的种子数,直到连续30 d没有种子萌发为止。胚根突破种皮视为种子萌发的标志,持续30 d无种子萌发的视为萌发结束<sup>[5]</sup>。

同时,将萌发的幼苗移植于底径5 cm×口径8 cm×高8 cm的黑色营养钵中。每处理挑选长势一致的3叶期幼苗,每钵植入3株,5次重复。移栽基质选用按1:1比例配置的河沙和黄棕壤土,钵内土层厚度约为6 cm。幼苗放置在上述光照培养箱(温度昼25 °C/夜15 °C,周期性光照时间昼16 h/夜8 h,光强20  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )中生长45 d后测定幼苗生长指标。

然后,将生长良好的幼苗种植在营养钵中,每钵植入1株,营养钵置于三峡大学生态实验基地(111°18' E, 30°43' N, 海拔高度134 m, 年平均降雨量992.1~1 404.1 mm),给予全光照,进行浇水和除草等常规田间管理。观察中华蚊母树幼苗在第2年或第3年9月底三峡库区蓄水前是否形成成熟种子,完成生活史。

### 1.3 指标观测

#### 1.3.1 种子萌发参数各处理种子在光照培养箱中的萌发参数计算公式如下:

种子萌发率(%)=萌发种子数/试验用种子数×100%;

种子萌发速率系数=[ $\sum(t \times n) / \sum n$ ]×100

式中,t为自萌发实验开始时的天数;n为在t天内萌发的种子数,种子萌发速率系数是反映种子萌发速率的指标,萌发速率系数越小,种子萌发速度就越快,在自然条件下便能快速出苗。

#### 1.3.2 种子贮藏过程的生理特征参数 分别调查不同贮藏条件下贮藏0、30、60、90 d种子的可溶性

糖、淀粉及可溶性蛋白含量。可溶性糖含量测定采用蒽酮比色法<sup>[23]</sup>;淀粉含量的测定采用蒽酮比色法<sup>[23]</sup>;可溶性蛋白含量测定采用考马斯亮蓝法<sup>[23]</sup>。

**1.3.3 幼苗形态学参数** 幼苗在光照培养箱生长45 d后,挖取钵中幼苗,去土洗净,测量幼苗茎长、基径粗、主根长、最大叶片长、叶片数、单株叶面积。然后分别剪取地上和地下部分,在80 °C下烘72 h至恒重,测定其干重。(1)茎长:采用直尺测量幼苗地上部分至顶芽的基部长度;(2)基径粗:采用开式单向爪游标卡尺测量幼苗地上茎最粗部位的直径;(3)主根长:采用直尺测量地下部分主根的长度;(4)最大叶片长:采用开式单向爪游标卡尺测量单株幼苗的最大叶片主脉的长度;(5)单株叶面积:测量每株幼苗叶面积,计算平均值;(6)比叶面积和根冠比:先测量单株幼苗每片叶的叶面积,计算单株叶面积总和,求得每组幼苗叶面积的平均值;再用称重法测定每组幼苗干重;最后计算比叶面积和根冠比。比叶面积=叶面积/叶片干重;根冠比=根干重/地上部分干重;(7)幼苗活力指数<sup>[24]</sup>(vigor index, VI):VI=萌发率×(幼苗根长+幼苗茎长)。

### 1.4 数据处理

采用Excel 2010和SPSS 20.0数据分析软件对种子萌发参数和幼苗形态指标的差异性采用单因素方差分析(One-way ANOVA)和多重比较(Duncan's multiple range test)。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同方式和时间对中华蚊母树种子萌发的影响

贮藏实验过程观察发现,中华蚊母树种子经低温层积方法贮藏30 d后,大部分种子霉烂,霉烂种子占贮藏种子总数的65.37%,挑出剩余未霉烂的种子进行萌发实验,种子萌发率为89.32%,而其他室内贮藏种子并无此现象。从表1可以看出,室内不同贮藏方式和水淹种子萌发率和萌发速率系数较新鲜种子萌发率(26.37%)均有不同程度提高( $P < 0.05$ );在同一贮藏方式下,随着贮藏时间的延长,种子的萌发率呈增长趋势。在室内贮藏方式下,两种低温贮藏方式种子的萌发率要高于室温贮藏条件,低温干藏(CDS)和低温沙藏(CSS)90 d时萌发率分别达到70.65%和63.33%,显著高于其它贮藏方式( $P < 0.05$ )。埋藏在消落区的种子经过水淹腐烂掉472粒,萌发种子数占埋藏种子总数的27.25%;剩下种子的发芽率比较低(35.67%),但仍比新鲜种子

萌发率(26.37%)高。低温层积之后种子萌发率较高,但由于种子大部分腐烂,最后萌发种子数只占贮藏种子数的30.93%。种子萌发速率系数反映了种子萌发的进程,贮藏90 d时,不同贮藏方式种子萌发速率系数均最低,种子萌发最慢;贮藏30 d后,低温层积种子萌发速率系数最高,萌发最快;贮藏90 d后,各贮藏方式之间种子萌发速率系数无显著差异。方差分析结果(表2)表明,不同贮藏方式和时间及其交互作用对中华蚊母树种子的萌发率、萌发速率系数均有极显著的影响。

## 2.2 不同贮藏方式和时间处理对中华蚊母树种子生理特征的影响

表3显示,水淹和室内不同贮藏方式对中华蚊母树种子淀粉、可溶性蛋白质和可溶性糖含量均有

显著影响( $P<0.05$ )。其中,在同一贮藏方式下,随着中华蚊母树种子贮藏时间的增长,其淀粉和可溶性蛋白质含量逐渐降低,而其可溶性糖含量却逐渐增加(除水淹减少外)。未经贮藏新鲜种子(CK)的淀粉、可溶性蛋白质、可溶性总糖含量分别为0.80%、89.99 mg·g<sup>-1</sup>和1.43%;在贮藏90 d后,室内贮藏的低温干藏种子的淀粉含量和蛋白质含量较新鲜种子分别降低了38.75%和20.16%,而其可溶性糖含量则较新鲜种子增加了31.47%;而野外埋藏经水淹后的种子的淀粉、可溶性蛋白质及可溶性糖含量均较新鲜种子显著降低,降幅分别为48.75%、62.62%和6.29%。由此可见,野外埋藏即水淹处理对种子的影响更大,种子营养物质的消耗更多。

表1 不同贮藏方式和时间下中华蚊母树种子萌发率和萌发速率系数的变化(平均值±标准误)

Table 1 The germination rate and coefficient of germination rate of *D. chinense* seeds under different storage methods and durations (means±SE)

| 指标<br>Index                               | 贮藏时间<br>Storage duration/d | 贮藏方式 Storage method |                 |                 |                 |                 |                 |
|---|----------------------------|---------------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|
|   |                            | CSS                 | CDS             | RSS             | RDS             | CSF             | FSW             |
| 萌发率<br>Germination rate/%                 | 0                          | 26.37±3.67a         | 26.37±3.67a     | 26.37±3.67a     | 26.37±3.67a     | 26.37±3.67a     | 26.37±3.67a     |
|   | 30                         | 58.68±7.78b         | 54.44±3.33b     | 22.36±2.22c     | 25.76±8.68c     | 89.32±3.33a     | —               |
|   | 60                         | 57.78±4.01b         | 54.45±2.22b     | 43.76±2.16c     | 41.44±1.25c     | —               | —               |
|   | 90                         | 63.33±6.94a         | 70.65±2.63a     | 42.65±3.33b     | 51.11±2.94b     | —               | 35.67±2.63c     |
| 萌发速率系数<br>Coefficient of germination rate | 0                          | 2 458.67±38.25a     | 2 458.67±38.25a | 2 458.67±38.25a | 2 458.67±38.25a | 2 458.67±38.25a | 2 458.67±38.25a |
|   | 30                         | 2 265.98±32.15b     | 2 138.20±49.53c | 2 125.51±6.78c  | 2 150.62±44.08c | 2 458.34±38.34a | —               |
|   | 60                         | 2 067.54±54.00a     | 2 086.78±39.76a | 2 146.41±25.70a | 2 054.04±105.8a | —               | —               |
|   | 90                         | 1 921.56±42.12a     | 1 956.97±27.24a | 1 955.67±61.37a | 1 946.07±18.14a | —               | 1 965.67±23.67a |

注:CSS. 低温沙藏;CDS. 低温干藏;RSS. 室温沙藏;RDS. 室温干藏;FSW. 水淹埋藏;CSF. 低温层积。同行不同小写字母表示处理间在0.05水平差异显著( $P<0.05$ );下同

Note: CCS. Cold sand at 4 °C; CDS. Cold dry at 4 °C; RSS. Sand at room temperature; RDS. Dry at room temperature; FSW. Submergence in water; CSF. Cold stratification. Values with different normal letters in the same line indicate significant difference among treatments at 0.05 level ( $P<0.05$ ). The same as below.

表2 贮藏方式和贮藏时间对中华蚊母树种子萌发率、萌发速率系数和种子营养物质含量影响的两因素方差分析

Table 2 Results of two-way ANOVA of effects of methods and durations on germination percentage, coefficient of rate, content of amylose starch, content of protein and content of total soluble sugar of *D. chinense* seeds

| 变异来源<br>Variance source | 自由度<br>Df | 萌发率<br>Germination percentage |         | 萌发速率系数<br>Coefficient of germination rate |         | 淀粉含量<br>Content of starch |         | 蛋白质含量<br>Content of protein |         | 可溶性总糖<br>Total soluble sugar |         |
|-------------------------|-----------|-------------------------------|---------|---|---------|---------------------------|---------|-----------------------------|---------|------------------------------|---------|
|                         |           | F-value                       | P-value | F-value                                   | P-value | F-value                   | P-value | F-value                     | P-value | F-value                      | P-value |
| SM                      | 5         | 16.646                        | <0.01   | 25.111                                    | <0.01   | 141.177                   | <0.01   | 1 633.439                   | <0.01   | 114.837                      | <0.01   |
| SD                      | 3         | 85.124                        | <0.01   | 382.328                                   | <0.01   | 1 160.568                 | <0.01   | 11 264.246                  | <0.01   | 218.404                      | <0.01   |
| SM×SD                   | 11        | 7.596                         | <0.01   | 9.752                                     | <0.01   | 49.663                    | <0.01   | 408.918                     | <0.01   | 47.720                       | <0.01   |

注:SM. 贮藏方式;SD. 贮藏时间;水淹埋藏(FSW)因贮藏30、60 d正处在水库淹水期无数据;低温层积(CSF)因贮藏30 d后种子大量霉烂,60、90 d无数据

Note:SM. Storage method; SD. Storage duration; data of submergence in water(FSW) for 30, 60-day are missing because of impounding period; After 30-day cold stratification (CSF) a large number of seed rot thus missing the data of 60, 90-day

表3 不同贮藏方式和时间下中华蚊母树种子淀粉、可溶性蛋白质和可溶性糖含量的变化(平均值±标准误)

Table 3 The contents of starch, soluble protein and total soluble sugar in seeds of *D. chinense* under different storage methods and durations (means±SE)

| 指标<br>Index                                       | 贮藏时间<br>Storage duration/d | 贮藏方式 Storage method |             |             |              |             |             |
|---|----------------------------|---------------------|-------------|-------------|--------------|-------------|-------------|
|   |                            | CSS                 | CDS         | RSS         | RDS          | CSF         | FSW         |
| 淀粉含量<br>Content of starch/%                       | 0                          | 0.80±0.02a          | 0.80±0.02a  | 0.80±0.02a  | 0.80±0.02a   | 0.80±0.02a  | 0.80±0.02a  |
|   | 30                         | 0.75±0.01a          | 0.60±0.00b  | 0.62±0.01b  | 0.73±0.02a   | 0.56±0.03b  | —           |
|   | 60                         | 0.68±0.01a          | 0.54±0.01a  | 0.58±0.01a  | 0.69±0.02a   | —           | —           |
|   | 90                         | 0.54±0.05a          | 0.49±0.01b  | 0.59±0.02a  | 0.63±0.01a   | —           | 0.41±0.07b  |
| 蛋白质含量<br>Content of protein/(mg·g <sup>-1</sup> ) | 0                          | 89.99±1.88a         | 89.99±1.88a | 89.99±1.88a | 89.99±1.88a  | 89.99±1.88a | 89.99±1.88a |
|   | 30                         | 72.78±1.66a         | 86.78±1.06a | 64.49±0.46b | 72.45±1.45a  | 64.78±1.68a | —           |
|   | 60                         | 66.34±1.66a         | 76.34±1.60a | 49.67±0.02b | 46.58±1.67b  | —           | —           |
|   | 90                         | 55.67±1.39b         | 71.85±1.39a | 45.57±0.02b | 39.54±0.63bc | —           | 33.64±0.46c |
| 可溶性总糖含量<br>Content of total soluble sugar/%       | 0                          | 1.43±0.03a          | 1.43±0.03a  | 1.43±0.03a  | 1.43±0.03a   | 1.43±0.03a  | 1.43±0.03a  |
|   | 30                         | 1.57±0.04a          | 1.60±0.01a  | 1.55±0.00a  | 1.45±0.03a   | 1.54±0.03a  | —           |
|   | 60                         | 1.68±0.01a          | 1.62±0.01a  | 1.64±0.02a  | 1.56±0.02a   | —           | —           |
|   | 90                         | 1.73±0.03a          | 1.88±0.00a  | 1.68±0.03a  | 1.58±0.04b   | —           | 1.34±0.04b  |

表4 不同贮藏方式下中华蚊母树幼苗形态学指标的变化(平均值±标准误)

Table 4 The morphological parameters of *D. chinense* seedlings under different storage methods (means±SE)

| 指标<br>Index                                  |  | 贮藏方式 Storage method |              |              |              |              |             |
|--|--|---------------------|--------------|--------------|--------------|--------------|-------------|
|  |  | CSS                 | CDS          | RSS          | RDS          | CSF          | FSW         |
| 茎长 Stem length/cm                            |  | 3.73±0.59a          | 4.02±0.70a   | 3.18±0.10b   | 3.05±0.25b   | 4.34±0.13a   | 2.54±0.64c  |
| 最大叶长 Maximum leaf length/cm                  |  | 0.75±0.06b          | 0.95±0.22a   | 0.66±0.09b   | 0.85±0.14ab  | 1.03±0.24a   | 0.58±0.15c  |
| 基茎粗 Basal diameter/mm                        |  | 0.92±0.04a          | 0.95±0.08a   | 0.85±0.04a   | 0.88±0.03a   | 0.95±0.05a   | 0.75±0.08c  |
| 叶片数 Leaf number                              |  | 4.67±0.33a          | 4.83±0.31a   | 3.83±0.31b   | 4.50±0.32a   | 4.93±0.22a   | 4.50±0.54a  |
| 单株叶面积 Leaf area per plant/(cm <sup>2</sup> ) |  | 3.50±0.38b          | 4.40±0.49a   | 2.62±0.10c   | 3.80±0.57b   | 4.54±0.23a   | 2.53±0.22c  |
| 比叶面积 Specific leaf area/(cm <sup>2</sup> /g) |  | 108.80±4.64a        | 105.67±3.84a | 116.33±9.30a | 109.00±6.46a | 112.43±4.76a | 91.71±3.14b |
| 根冠比 Root cap ratio                           |  | 0.32±0.11a          | 0.34±0.21a   | 0.22±0.19a   | 0.27±0.11a   | 0.35±0.12a   | 0.21±0.13a  |
| 根长 Root length/cm                            |  | 1.89±0.17b          | 1.79±0.17b   | 1.75±0.15b   | 1.61±0.10b   | 2.22±0.14a   | 1.86±0.11b  |

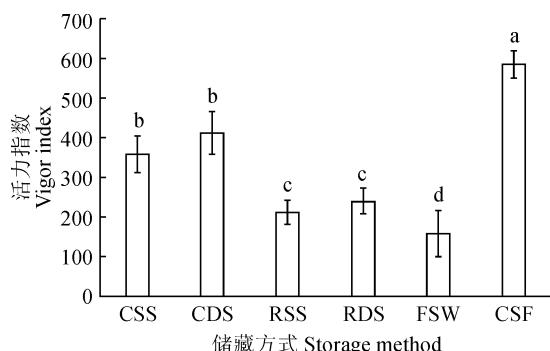


图1 不同贮藏方式下中华蚊母树幼苗活力指数的变化

Fig. 1 The vigor index of *D. chinense* seedlings under different storage methods (Mean±SE)

### 2.3 不同贮藏条件对中华蚊母树种子幼苗形态的影响

从表4可看出,野外埋藏经过水淹的中华蚊母树种子萌发的幼苗在茎长、基径、根长、最大叶片长、单株叶面积、比叶面积都要显著低于室内贮藏方式,

而叶片数、根长、根冠比与室内贮藏方式无显著差异;而4种室内贮藏方式之间,低温干藏(CDS)各幼苗形态指标除比叶面积外均高于其他贮藏方式。另外,图1显示,中华蚊母树各贮藏方式幼苗活力指数表现为低温层积(CSF)显著较高(585.94),低温干藏(CDS)和低温沙藏(CSS)次之(分别为410.10和356.33),室温干藏(RDS)和室温沙藏(RSS)较低(分别为237.92和210.19),而水淹(FSW)最低(156.95),显著低于其他贮藏方式( $P<0.05$ )。结果表明,在低温条件下储藏的中华蚊母树种子萌发后,幼苗生长的形态指标显著高于其他贮藏方式,且幼苗活力指数有显著增加( $P<0.05$ )。

## 3 讨论

### 3.1 中华蚊母树种子萌发特征

种子萌发的启动或调控受到许多内部或外部因

素的影响,如种子的休眠状况、种皮的质地、种子贮藏的温度和时间及光照等<sup>[25]</sup>。要弄清楚种子萌发的具体时间需获得这个物种的种子休眠状况及贮藏方式与时间的确切信息<sup>[26]</sup>。在本研究中中华蚊母树新鲜种子的萌发率仅为26.37%,而且萌发率变异范围较大,进一步表明种子具有休眠特性且具有可塑性<sup>[22]</sup>,因此探讨不同贮藏方式下中华蚊母树种子萌发和幼苗生长具有重要的生态学意义。低温干藏处理可以打破物种的种子休眠<sup>[15]</sup>。Hölzel和Otte对欧洲中部德国莱茵河畔洪泛草地的42种植被的种子萌发特性进行研究,结果表明大部分物种仅在一段时间的冷藏层积处理打破了初级休眠且高温条件下种子才萌发<sup>[27]</sup>。湿地植物苔草属种子在低温干藏6~8周处理后种子萌发率较新鲜种子得到显著促进<sup>[14]</sup>。Pierce和King研究了水淹对美国河漫滩的两种优势树种的种子萌发特性,结果表明琴叶栎(*Quercus lyrata*)种子水淹30 d后比没有水淹的种子萌发率高31%,且比沼生栎(*Q. michauxii*)的种子萌发率高<sup>[28]</sup>。申建红等<sup>[7]</sup>和王欣等<sup>[29]</sup>研究了不同水淹对三峡水库消落区一年生草本植物金狗尾草(*Setaria pumila*)、苍耳(*Xanthium sibiricum*)、稗(*Echinochloa crusgali*)、荩草(*Arthraxon hispidus*)、马唐(*Digitaria sanguinalis*)、合萌(*Aeschynomene indica*)和水蓼(*Polygonum hydropiper*)种子萌发的特性,结果表明一定时间的水淹有利于打破种子休眠并提高种子萌发率。本研究探讨了野外水淹和室内不同贮藏方式和时间对中华蚊母树种子萌发及幼苗生长情况的影响,结果表明新鲜种子萌发率较低,经低温层积方法贮藏种子在一个月内即可达到较高的萌发率,而其他方式需要更长时间才能打破种子的休眠;但是此时,自然条件下正处于冬季低温,水库正处于蓄水期,移栽的幼苗根本无法存活,因此低温层积虽然能有效提高种子萌发率,但是这种方法并不适于三峡水库消落区中华蚊母树种子的萌发。低温干藏90 d后种子萌发率可提高到70.65%,萌发速率系数达到1956.97;同时,经过90 d野外水淹埋藏处理后,去除水淹引起的种子霉烂,种子萌发率仍有提高。推测中华蚊母树种子在低温贮藏条件下能够减轻生理休眠或促进休眠物质的释放,从而促进种子萌发,特别是经过了不同贮藏时间处理解除了中华蚊母树种子休眠的过程中,种子内部的代谢发生了一系列的变化,如淀粉水解,可溶性糖的含量增加,蛋白质含量减少。中华蚊母树种子在贮藏过程中贮藏物质

由淀粉水解为可溶性糖,更利于种子吸收,提供了能量,而蛋白质则水解为活性分子进行催化反应,这些变化积累到一定程度时,便导致了种子的萌发。

本研究还表明,野外水淹的种子萌发而成的幼苗在茎长、基径、根长、最大叶片长、单株叶面积、比叶面积及根冠比等方面都要显著低于室内贮藏方式。叶面积大小是决定叶片光合能力的关键因素,叶面积越大,拦截的阳光越多更有利于生产有机物。植物对营养的获取与利用之间的平衡关系可以通过比叶面积来反映,比叶面积也与植物的相对生长速率和资源利用有紧密的关系,能反映植物对不同生境的适应策略,是评判植物功能性状的重要指标。高比叶面积植物生长速率较高,但养分利用效率较低,叶片寿命较短,“防御性”投入较少,在干扰严重或资源贫瘠的环境下,比叶面积低的植物能具有更好的适应能力<sup>[30-31]</sup>。在本研究中,经过90 d野外水淹埋藏的种子,由于部分种子水淹后霉烂,剩余种子萌发率不高(仅为35.67%),为埋藏种子总数的27.25%。且经过水淹等恶劣条件的胁迫后,萌发出的幼苗生长缓慢,叶片面积、比叶面积小、幼苗矮小,表明在三峡水库消落区野外水淹胁迫生境下,中华蚊母树幼苗因较低的比叶面积而降低了单位叶面积的呼吸碳损失,而且通过延长叶寿命增加了碳收获,同时较低的生长速率得以维持正碳平衡,将叶片大部分干物质用于构建保卫细胞,例如增加叶厚或叶肉细胞密度,用以防御极端水淹等不利条件<sup>[30-31]</sup>。较小比叶面积的植物比较大比叶面积的植物更能较短时间内完成植物叶的发育成熟,从而缩短了植物进入繁殖阶段的时间,这样更容易增加后代在群落中的生存适合度和丰富度<sup>[32]</sup>,中华蚊母树通过采用这样的策略来适应消落带多变的环境。而经过室温低温贮藏的种子萌发率显著提高,幼苗生长更旺盛更健壮,比叶面积更高,中华蚊母树在室内贮藏条件下采取了养分利用效率更高的生长策略。

### 3.2 中华蚊母树种子萌发策略及生态适应性

Grime提出湿地植物两种种子萌发适应策略,一是种子萌发的高温需求,二是冬季低温层积处理打破休眠<sup>[33]</sup>。Hölzel和Otte对温带洪泛草地植物种子萌发的研究发现,一部分物种兼具以上两种策略,相对较高的萌发温度需求以及冬季低温冷藏处理解除休眠提高种子萌发的适应策略<sup>[27]</sup>。而在本研究中,三峡水库消落区有着严酷的自然条件,许多岸生植物长期生活在水淹及干旱交替的恶劣环境中,中华蚊母树种子在头年9~10月份成熟自然炸

裂散落,新鲜种子萌发率仅为22.10%,即使种子遇降雨萌发后长出弱小的幼苗,几乎无一例外地因随之而来的水位上涨而导致的水淹胁迫而死亡,这可能是造成移栽到水库消落区的中华蚊母树种群难以自然更新的重要瓶颈因素。在三峡水库消落区恶劣的条件下,新鲜种子低的萌发率使种子暂不萌发进入休眠状态,而且这种休眠在不同的环境条件下具有休眠可塑性,同时中华蚊母树种子种皮不透水性及紧实坚硬的外壳也使其具有物理休眠特性<sup>[21]</sup>,这种休眠适应机制是植物在长期系统发育进程中获得的一种适应环境变化的特性<sup>[34]</sup>,在一定程度上避免了水淹胁迫等不利条件对种子的伤害甚至致死作用。Hölzel和Otte对温带河流湿地的研究表明,种子萌发和建立的最佳时间出现在春季水位下降后,开放的空间和沉积物提供了萌发所需的适宜温度和充足的氧气,洪泛湿地的植物种倾向于利用早春特定的有利于萌发的更新生态位(regeneration niches)进行种子萌发<sup>[27]</sup>。在本研究中,中华蚊母树种子经90 d左右水淹后,三峡水库消落区水位逐渐退去,土壤逐渐露出水面,即翌年1月20日左右,温度、湿度、氧气和光照条件变得适宜,种子逐渐萌发,幼苗正常生长,而此时也正是适合幼苗定居的时节,

可使幼苗有足够时间在水库消落区秋冬季水淹胁迫到来之前发育出强大的根系,长出足够强壮的幼苗提高对水淹胁迫的抵抗力。

中华蚊母树作为三峡库区江(河)及其支流河岸带主要的优势灌木,对成百上千年河流自然汛期水位涨落已有一定的适应能力。Li等模拟了三峡库区秋冬季节水淹节律,研究了中华蚊母树在不同水淹时间和不同程度的水淹胁迫及恢复过程中形态及光合特性的变化,结果表明中华蚊母树对水淹采取了耐受的策略,呈现出较强的水淹耐受能力,是三峡库区消落带恢复时优先考虑的物种<sup>[2,20]</sup>。李晓玲等进一步对其生活史和种子的休眠机制及萌发特性进行研究以全面了解中华蚊母树是否适宜作为消落带恢复时优先考虑的物种<sup>[22]</sup>。对其生活史的调查结果显示,其种子的成熟期为每年的9~10月份,种子萌发期为每年的1~5月份。而三峡水库1月至5月份为退水期,最低水位145 m并维持至9月份,为物种恢复提供了与此相适应的更新生态位。因此,中华蚊母树是三峡水库消落带高海拔区域植被恢复重建优先考虑的物种,对于加快消落区植被恢复、丰富消落区生物多样性、稳定消落区生态系统具有积极的生态学意义。

## 参考文献:

- [1] LU Z J, LI L F, JIANG M X, et al. Can the soil seed bank contribute to revegetation of the drawdown zone in the Three Gorges Reservoir Region[J]. *Plant Ecology*, 2010, **209**(1): 153-165.
- [2] LI X, LI N, YANG J, et al. Morphological and photosynthetic responses of riparian plant *Distylium chinense* seedlings to simulated Autumn and Winter flooding in Three Gorges Reservoir Region of the Yangtze River, China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, **31**(1): 31-39.
- [3] 樊大勇,熊高明,张爱英,等.三峡库区水位调度对消落带生态修复中物种筛选实践的影响[J].*植物生态学报*,2015,**39**(4):416-432.
- FAN D Y, XIONG G M, ZHANG A Y, et al. Effect of water-level regulation on species selection for ecological restoration practice in the water-level fluctuation zone of Three Gorges Reservoir[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2015, **39**(4): 416-432.
- [4] 付奇峰,方华,林建平.华南地区水库消涨带生态重建的植物筛选[J].*生态环境学报*,2008,**17**(6):2325-2329.
- FU Q F, FANG H, LIN J P. Selection of suitable plants for the ecological reconstruction of water-level-fluctuation zone of reservoirs in south China[J]. *Ecology and Environment Sciences*, 2008, **17**(6): 2325-2329.
- [5] 陶敏,鲍大川,江明喜.三峡库区9种植被种子萌发特性及其在植被恢复中的意义[J].*生态学报*,2011,**31**(4):906-913.  
TAO M, BAO D C, JIANG M X. Effects of submergence on seed germination of nine annual plant species in the Three Gorges Reservoir region and their implication to vegetation restoration[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, **31**(4): 906-913.
- [6] 李连发,廖建雄,江明喜,等.干藏和淹水对三峡库区21种草本植物种子萌发的影响[J].*植物科学学报*,2010,**28**(1):99-104.  
LI L F, LIAO J X, JIANG M X, et al. Effects of dry storage and water submersion on seed germination of 21 herbaceous Species Indigenous to the Three Gorges Reservoir Region[J]. *Plant Science Journal*, 2010, **28**(1): 99-104.
- [7] 申建红,曾波,类淑桐,等.三峡水库消落区4种一年生植物种子的水淹耐受性及水淹对其种子萌发的影响[J].*植物生态学报*,2011,**35**(3):237-246.  
SHEN J H, ZENG B, LEI S T, et al. Seed submergence tolerance of four annual species growing in the water-level-fluctuation zone of Three Gorges Reservoir, China, and effects of long-term submergence on their seed germination[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2011, **35**(3): 237-246.
- [8] Guterman Y. Seed germination in desert plants[J]. *Endeavour*, 1993, **19**(1): 47-47.
- [9] 张咏梅,何静,潘开文,等.土壤种子库对原有植被恢复的贡献[J].*应用与环境生物学报*,2003,**9**(3):326-332.

- ZHANG Y M, HE J, PAN K W, et al. Potential contribution of the soil seed banks to the restoration of native plants[J]. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology*, 2003, **9**(3): 326-332.
- [10] PATZELT A, WILD U, PFADENHAUER J. Restoration of wet fen meadows by top soil removal: vegetation development and germination biology of fen species[J]. *Restoration Ecology*, 2001, **9**(2): 127-136.
- [11] BUDELSKY R A, GALATOWITSCH S M. Effects of moisture, temperature, and time on seed germination of five wetland carices: implications for restoration[J]. *Restoration Ecology*, 1999, **7**(1): 86-97.
- [12] COOPS H, VELDE G V D. Seed dispersal, germination and seedling growth of six helophyte species in relation to water-level zonation[J]. *Freshwater Biology*, 1995, **34**(1): 13-20.
- [13] LEINONEN K. Effects of storage conditions on dormancy and vigor of Piceaabiesseeds[J]. *New Forests*, 1998, **16**(3): 231-249.
- [14] BEARDMORE T, WANG B S P, PENNER M, et al. Effects of seed water content and storage temperature on the germination parameters of white spruce, black spruce and lodgepole pine seed[J]. *New Forests*, 2008, **36**(2): 171-185.
- [15] SCHÜTZ W. Ecology of seed dormancy and germination in sedges (*Carex*) [J]. *Perspectives in Plant Ecology Evolution & Systematics*, 1998, **3**(1): 67-89.
- [16] IKEDA K, GOTO T, TOBISA M, et al. Studies on dormancy awakening and germination of *Echinochloa crus-galli* (L.) Beauv. and *Digitaria adscendens* (H. B. K.) Henr. Buried seeds in the Central High land Area of Kyushu[J]. *Journal of Japanese Society of Grassland Science*, 2003, **49**: 238-242.
- [17] ZHANG Z Y, CHANG HT, ENDRESS P K. Hamamelidaceae[M]// WU Z Y, RAVEN P H, HONG D Y. Flora of China (Vol. 9), Beijing: Science Press, 2003: 18-42.
- [18] 李晓玲,李宁,杨进,等.湖北中华蚊母ISSR遗传多样性分析及保护策略[J].西北植物学报,2011, **31**(1): 38-44.  
LI X L, LI N, YANG J, et al. ISSR analysis of genetic diversity of distylium chinense in Hubei Province and conservation strategy[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalis Sinica*, 2011, **31**(1): 38-44.
- [19] 谢春花,李晓玲,栾春艳,等.湖北河岸带植物中华蚊母树遗传多样性的SRAP分析[J].植物研究,2012, **32**(3): 311-319.  
XIE C H, LI X L, LUAN C Y, et al. SRAP analysis of genetic diversity of riparian plant *Distylium chinense* in Hubei Province[J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2012, **32**(3): 311-319.
- [20] LI X L, LUAN C Y, YANG J, et al. Survival and recovery growth of riparian Plant *Distylium chinense* seedlings to complete submergence in the Three Gorges Reservoir Region[J]. *Procedia Engineering*, 2012, **28**(8): 85-94.
- [21] 刘泽彬,程瑞梅,肖文发,等.模拟水淹对中华蚊母树生长及光合特性的影响[J].林业科学,2014, **50**(9): 73-81.  
LIU Z B, CHENG R M, XIAO W F, et al. Effect of flooding on growth, photosynthesis and fluorescence characteristics of *Distylium chinense* [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2014, **50**(9): 73-81.
- [22] 李晓玲,程岁寒,栾春艳,等.河岸带植物中华蚊母树种子休眠机制及生态适应性[J].植物生理学报,2016, **8**: 1 231-1 242.
- [23] LI X L, CHENG S H, LUAN C Y, et al. Seed dormancy mechanism and ecological adaptability of riparian plant *Distylium chinense*[J]. *Plant Physiology Journal*, 2016, **8**: 1 231-1 242.
- [24] 缪绅裕,王厚麟,黄碧霞,等.广东松种子若干生理指标的测定[J].安徽农业科学,2010, **38**(14): 7 231-7 232.
- [25] MIU S Y, WANG H L, HUANG B X, et al. Determination of some physiological indexes of *Pinus kwangtungensis* seed [J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2010, **38**(14): 7 231-7 232.
- [26] 李文良,张小平,郝朝运,等.珍稀植物连香树(*Cercidiphyllum japonicum*)的种子萌发特性[J].生态学报,2008, **28**(11): 5 445-5 453.
- [27] LI W L, ZHANG X P, HAO Z Y, et al. Characteristics of seed germination of the rare plant *Cercidiphyllum japonicum* [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, **28**(11): 5 445-5 453.
- [28] FENNER M. Seed Ecology[M]. Springer: Netherlands, 1985.
- [29] SCHÜTZ W. Primary dormancy and annual dormancy cycles in seeds of six temperate wetland sedges[J]. *Aquatic Botany*, 1997, **59**(1): 75-85.
- [30] HÖLZEL N, OTTE A. Ecological significance of seed germination characteristics in flood-meadow species [J]. *Flora*, 2004, **199**(1): 12-24.
- [31] PIERCE A R, KING S L. The effects of flooding and sedimentation on seed germination of two bottoml and hardwood tree species[J]. *Wet lands*, 2007, **27**(3): 588-594.
- [32] 王欣,高贤明.模拟水淹对三峡库区常见一年生草本植物种子萌发的影响[J].植物生态学报,2010, **34**(12): 1 404-1 413.  
WANG X, GAO X M. Effects of simulated submergence on seed germination of four common annual herbs in the Three Gorges Reservoir Region, China [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, **34**(12): 1 404-1 413.
- [33] REICH P B, WALTERS M B, ELLSWORTH D S, et al. Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf life-span: a test across biomes and functional groups[J]. *Oecologia*, 1998, **114**(4): 471-482.
- [34] 张林,罗天祥.植物叶寿命及其相关叶性状的生态学研究进展[J].植物生态学报,2004, **28**(6): 844-852.  
ZHANG L, LUO T X. Advances in ecological studies on leaf lifespan and associated leaf traits[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2004, **28**(6): 844-852.
- [35] STERCK F J, POORTER L, SCHIEVING F. Leaf traits determine the growth-survival trade-off across rain forest tree species. [J]. *The American Naturalist*, 2006, **167**(5): 758.
- [36] GRIME J P. Plant Strategies, Vegetation Processes and Ecosystem Properties (2<sup>nd</sup> Edition) [M]. JOHN Wiley, Sons, Chichester, 2001.
- [37] 薛婷婷,沈永宝,刘嘉,等.种子物理休眠研究进展[J].植物学报,2016, **51**(6): 863-871.  
XUE T T, SHEN Y B, LIU J, et al. Advances in research of seed physical dormancy[J]. *Bulletin of Botany*, 2016, **51**(6): 863-871.