

鹅耳枥属植物种子研究进展

钱燕萍¹, 程龙霞¹, 祝遵凌^{1,2}

(1. 南京林业大学 风景园林学院, 江苏 南京 210037; 2. 南京林业大学 艺术设计学院, 江苏 南京 210037)

摘 要: 鹅耳枥属植物分布广泛, 且适应性强, 具有优良的开发应用前景和较高的研究价值。该文在对当前鹅耳枥属植物种子的生物学特性、种子萌发试验简要概述的基础上, 对其种子收集及贮藏、播种育苗和种子休眠等方面的研究进展进行了综述; 并对鹅耳枥属植物种子今后的研究方向提出了展望, 以期能推进鹅耳枥属植物在园林绿化和荒山造林等方面的研究和应用。

关键词: 鹅耳枥属; 种子生物学特性; 发芽试验; 播种育苗; 休眠

中图分类号: Q 949. 736. 2 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001—0009(2013)22—0192—04

桦木科(Betulaceae)鹅耳枥属(*Carpinus* L.)植物共有 50 种, 主要分布于北温带及北亚热带地区, 亚洲东部、中南半岛至尼泊尔、美洲及欧洲均有鹅耳枥属植物的分

布。中国鹅耳枥属植物资源丰富, 有 33 种、8 个变种, 分布于我国大部分省区, 以云南、四川、贵州等西南地区分布最集中, 如贵州鹅耳枥(*C. kweichowensis*)、川黔千金榆(*C. fangiana*)等。其中仅分布于浙江地区的普陀鹅耳枥(*C. putoensis*)是中国特有珍稀植物, 已被列为国家一级濒危保护树种。鹅耳枥属植物为第三纪始新世古老孑遗种, 在植物系统发育、古植物区系、濒危机制和生物多样性等方面有着较高研究价值^[1]。

鹅耳枥属植物适应性强, 较耐寒、喜钙、抗风能力强、少病虫害, 作为一种下层植被, 常生长于营养丰富且较湿润的低海拔及中海拔的山坡及河谷地, 有些耐干旱瘠薄的种类在贫瘠的石质山坡亦能生长。有一些鹅耳

第一作者简介: 钱燕萍(1988-), 女, 江苏丹阳人, 硕士研究生, 研究方向为园林植物应用。E-mail: 492500492@qq. com.

责任作者: 祝遵凌(1968-), 男, 河南固始人, 博士, 副教授, 现主要从事园林植物应用及栽培等研究工作。E-mail: zhuzunling@yahoo. com. cn.

基金项目: 江苏省科技支撑计划资助项目(BE2012345); 国家林业局“948”资助项目(2011-4-44); 江苏省“青蓝工程”资助项目; 江苏省高校优势学科建设工程资助项目。

收稿日期: 2013—07—26

[35] Lemichez E, Wu Y, Sanchez J P, et al. Inactivation of AtRac1 by abscisic acid is essential for stomatal closure [J]. *Genes & Dev*, 2001(15): 1808-1816.
[36] Zheng Z L, Nafisi M, Tam A, et al. Plasma membrane-associated ROP10 small GTPase is a specific negative regulator of abscisic acid responses in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Cell*, 2002, 14(11): 2787-2797.
[37] Mockaitis K, Howel S H. Auxin induces mitogenic activated protein kinase (MAPK) activation in roots of *Arabidopsis* seedlings [J]. *The Plant*

Journal, 2000, 24(6): 785-796.

[38] Steffens B, Sauter M. G proteins as regulators in ethylene-mediated hypoxia signaling [J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2010(5): 375-378.

[39] Xu B Y, Su W, Liu J H, et al. Differentially expressed cDNAs at the early stage of banana ripening identified by suppression subtractive hybridization and cDNA microarray [J]. *Planta*, 2007, 226(2): 529-539.

Proceedings in Biological Function of Small GTPases Gene ROP of Plant

SUN Pei-guang¹, MIAO Hong-xia², XU Bi-yu², JIN Zhi-qi^{1,2}

(1. Key Laboratory of Genetic Improvement of Bananas, Hainan Province, Haikou Experimental Station, China Academy of Tropical Agricultural Sciences, Haikou, Hainan 570102; 2. Key Laboratory of Tropical Crop Biotechnology, Ministry of Agriculture, Institute of Tropical Bioscience and Biotechnology, China Academy of Tropical Agricultural Sciences, Haikou, Hainan 571101)

Abstract: ROP (Rho-related GTPases from plants) is only one class small G protein in higher plants, which plays an important role in plant growth, development, stress resistance and defense responses, designed as “molecular switch”. This paper reviewed the proceedings in biological function of small GTPases gene ROP of plant in recent years. These results provide a reference for ROP protein functional studies from other plant.

Key words: plant; ROP; biological function; research progress

栎属植物木材坚硬,纹理致密美观,可制作家具、小工具及农具等^[2]。鹅耳栎属植物树型优美、叶形秀丽、果穗奇特、枝叶茂密,观赏价值较高,是重要的园林绿化及荒山造林树种。亦可通过人工整形修剪观赏^[3],在许多国家和地区得以广泛的应用。

很多鹅耳栎属植物的种子具有休眠性,阻碍了对鹅耳栎属珍稀植物的保护和野生植物的开发,不利于鹅耳栎属植物的大量繁殖和应用。现从鹅耳栎属种子的特性出发,对目前国内外有关鹅耳栎属种子的研究进行综述,以期能为鹅耳栎属植物的进一步繁殖及应用提供参考。

1 鹅耳栎属种子生物学特性

鹅耳栎属植物种子属无胚乳的胚根裸露型种子^[4],果实为扁状小坚果,着生于果苞基部,顶端具宿存花被,有数肋,果皮坚硬,不开裂,内含1粒种子^[5]。鹅耳栎属种子自然结实率差,饱满种子所占比例少。不同种类鹅耳栎种子的生物学特性差异较大。鹅耳栎(*C. turczaninowii*)种子千粒重约8.5 g左右,出籽率40%,饱满种子百分率90%,每千克纯净种子粒数为12万粒^[6]。戚裕锋^[7]调查的雷公鹅耳栎(*C. viminea*)种子平均长3.71 mm,宽2.61 mm,厚1.83 mm,千粒重为6.578 g,属于小种子类,种子含水量为15.62%。位于浙江普陀山的普陀鹅耳栎种子寿命短、繁殖难度大,其原生母树的种子饱满度仅7%~8%^[8],种子平均饱满率仅有15%^[9-10],平均出籽率为59.99%。李修鹏等^[11]用解剖法测定的种子平均饱满度为5.05%,水选法测定的种子平均饱满度为4.95%。普陀鹅耳栎平均千粒重为29 g左右^[9-11],其果壳厚,经测定,1粒长0.6 cm、宽0.4 cm大小的果实,其果壳厚度为0.5~0.8 mm,并且坚硬^[9]。不同的果序部位其千粒重、饱满率有差异,顶部较好,中部次之,基部最差。不同母树上采集的种子,其出籽率、千粒重、饱满度等品质指标亦有较大差异。云贵鹅耳栎(*C. pubescens*)为柔荑花序类植物,果序长5~6 cm,小坚果卵形,长约5 mm,成熟时整个果序常脱落^[12]。何跃军等^[13]通过调查喀斯特山区云贵鹅耳栎种群,发现胸径为5~10 cm的云贵鹅耳栎种子净度较高;径级大小对种子千粒重影响不大。随着径级的增大种子结实量不断增加,但种子质量变差,直接导致种子的发芽率变低,因此林木采种时应选择适宜的母树材料,并兼顾林木结实量较多、种子质量较优的特点。

2 鹅耳栎属种子萌发试验

鹅耳栎属种子不宜贮藏,应秋季播种或层积到翌年春季播。可用发芽测定器、沙层积、沙及泥炭混合土层积来测定种子的发芽率。层积的种子发芽率比较低,一般低于60%,偶尔也会低至1%~5%^[14]。戚裕峰^[7]将雷公鹅耳栎种子放在铺有滤纸的培养皿中,在光照培养箱

中进行4个月的种子萌发试验,25℃/14h,15℃/10h,萌发率为0。普陀鹅耳栎进行有性繁殖的主要障碍在于其有效结实量少、种子生活力差、品质低劣,而且结实的大小年现象明显^[11],且种子对水分和气体的透性很差,抑制了胚的伸长,因此发芽率很低^[9],原生母树场圃发芽率仅2.8%左右^[8-9]。冯玉宝等^[10]对其进行温室盆播试验,发现播种后25 d种子开始发芽,发芽率为3.2%。高维孝等^[15]将普陀鹅耳栎种子沙藏于翌春播种,30 d后陆续出苗,出苗率约5.38%;将种子用清水浸种24 h,130 d后陆续出苗,出苗率1.84%;将种子用25%双氧水浸种24 h,130 d后陆续出苗,出苗率1.61%;将种子用1%高锰酸钾浸种1 h,110 d后陆续出苗,出苗率1.49%。沙藏春播的出苗率比冬播高,而沙藏种子再经浸种、浸药处理的出苗率均低于对照。普陀鹅耳栎种子只要妥善贮藏,保持湿润,不丧失生活力,春播出苗率高于冬播^[15]。杨龙等^[16]对贵阳附近的鹅耳栎林进行调查发现,鹅耳栎主要是以种子进行繁殖,每株鹅耳栎每年结种子极多,且种子的萌发率较高。云贵鹅耳栎种子散布能力强且萌发率高^[12,17-18],且种子发芽率与种子质量呈正相关。小径级云贵鹅耳栎种子受虫害较轻,种子质量较高。虫害是导致种子发芽率低的主要原因^[13]。千金榆(*C. cordata*)种子秋季成熟,经过1 a多的休眠期,在第2个和第3个生长季萌发^[19];千筋树(*C. fargesiana*)种子成熟后有的在次年萌发,但大部分是在第2个生长季萌发^[20]。Jitendra等^[21]研究表明,高海拔地区的*C. viminea*种子含水量相对较少,但是其种子重量、种子饱满度、种子发芽率要高于低海拔地区的种子,表明高海拔地区的环境因子可能有助于种子的发芽。

3 鹅耳栎属种子的收集、贮藏和播种育苗

Bugala等^[22]研究发现,将欧洲鹅耳栎(*C. betulus*)的种子部分干燥至含水率为8%~10%,置于密封容器中,在-3℃条件下可保存至少5 a。若含水率为10%的鹅耳栎属种子在3℃条件下密闭保存14个月后将失去活力。欧洲鹅耳栎超低温储藏2 a后,在干燥至安全的含水量后与在-3℃条件下储存2 a的种子相比,并没有降低种子的发芽率;在种子的休眠被打破后再进行超低温条件(-196℃)储藏,种子的发芽率变低。因此,可通过建立林业基因库长期低温储藏欧洲鹅耳栎的种子^[23]。Macdonald^[24]研究认为,在秋季且鹅耳栎果实还是绿色时(此时种翅变黄),可以采收果实用于播种,进行清洗及变温层积处理,在18~21℃层积8周,在0.5~1℃层积8~12周,以准备次年的萌发^[24]。采收好的种子应散开成薄层,储存在温度低且空气良好的室内。种子不需要烘干,且在播种前需要检查种胚是否发育良好。也可将种子层积3~4个月,于次年春天播种。如果种子

收集较晚,则应该部分干燥,进行层积贮藏,次年秋播,或第3年春播,避免种子在土壤中度过2 a^[25]。秋季播种时,苗床必须用粗麻袋、草、秸秆等材料覆盖,直至次年春季里最后一场霜冻,且苗床须始终保持湿润,土壤肥沃,以便于幼苗能度过极端气候条件^[24]。一般在预先准备好的苗床上,将欧洲鹅耳枥种子以323~431粒/m²的播种量进行播种,覆盖0.6~1.3 cm厚的土壤^[25]。条播时,播种量为250粒/m²;作砧木培育时,播种量为150~250粒/m²^[24]。鹅耳枥种子的秋播期在10~11月,春播期在3月中旬到4月。可进行条播或撒播,覆土要细薄,厚度约0.5 cm,出土期要防鸟害;春播后15~25 d出土萌发,一般1 a生苗高为25~50 cm^[6]。

4 鹅耳枥属种子的休眠

种子在成熟后易变得干燥,其外部会形成一层褐色的坚硬外壳。鹅耳枥属种子有较深的休眠习性,秋播时需低温条件下越冬或层积处理解除休眠。层积试验对不同种类的鹅耳枥效果不同。如果鹅耳枥用低温层积催芽效果不好,可再用高温(18~25℃)进行催芽,以提高发芽率,但发芽率仍会很低,通常不到5%^[6]。欧洲鹅耳枥属于综合性休眠的种子,成熟的欧洲鹅耳枥种子种胚结构完整,但存在一定的后熟现象,这是其休眠的根本原因^[26]。休眠的欧洲鹅耳枥种子影响种胚和种皮的时间非常长,种子的发芽能力也取决于种子的质量^[27],因此各批次的种子发芽率是不均匀的^[28]。通常来说,1~2个月的热层积和2~3个月的冷层积结合处理对打破欧洲鹅耳枥的休眠是必须的,且冷热层积处理的发芽率高于只用冷层积处理的发芽率。国际种子鉴定委员会测定出打破欧洲鹅耳枥种子休眠的条件为在20℃潮湿的环境中层积1个月,然后在3~5℃的条件下层积2~3个月;用浓度为25、100、500 mg/kg的赤霉素在4℃冷层积条件下处理6、12、18周,比只用层积法处理种子的发芽率高^[29]。Blomme等^[30]研究表明,欧洲鹅耳枥在20℃下层积28 d,3~5℃层积90~112 d,种子的发芽率均为0%;在20℃下层积14 d,5℃下层积210 d或者在20℃下层积30 d,4℃下层积120 d,发芽率均为65%。Czapacki等^[27]用循环水浸泡种子,欧洲鹅耳枥种子可以成功地发芽,且用水浸湿种子不能缩短或者延长种子的发芽时间。然而与Czapacki等^[27]的研究不同的是,许园园^[26]研究发现用温水浸泡种子不能引起欧洲鹅耳枥种子的萌发。用赤霉素处理种子后进行层积,可提高种子发芽率,但不能有效缩短层积的时间。划伤种皮后用赤霉素处理也能提高种子的发芽率。欧洲鹅耳枥种子在变温层积过程中,可溶性糖含量、淀粉酶活性、酸性磷酸酯酶活性及过氧化物酶活性逐渐增加;淀粉、粗脂肪含量逐渐降低;可溶性蛋白质含量呈现先上升再下降的趋势。种胚中内源ABA的含量随着层积时间的延长

而逐渐下降,GA₃、IAA含量增加,ZR的含量先降低后增加,GA₃/ABA的比值逐渐增加,同样IAA/ABA、ZR/ABA和(GA₃+IAA)/ABA的比值增大,因此休眠随之解除。Pipinis等^[31]研究发现,*C. orientalis*种子的胚乳和胚存在非深度的生理休眠。在5℃的条件下冷层积3个月有利于解除种子休眠,且种子萌发率很高;在冷层积之前增加1~2个月的热层积时间,明显地降低了种子的发芽率;赤霉素处理明显的提高了冷处理2~3个月的种子的发芽率,但是种子的发芽率明显地小于只用冷层积处理4个月的种子的发芽率。在不破坏种胚的情况下进行酸蚀处理,种子的萌发率降低,然而机械损伤对种子的发芽是致命的^[32]。*C. caroliniana*在20~30℃下层积60 d,5℃下层积60 d,发芽率为10%;在4.5℃下层积126 d,发芽率为58%^[29]。*C. laxiflora*、*C. tschonoskii*和*C. cordata*种子刚成熟后均处于休眠状态。在变温层积条件下,3种鹅耳枥属植物的种子萌发率均能提高,但是小剂量光照不能提高种子萌发率^[33]。

5 展望

鹅耳枥属植物的种类繁多,目前多数研究集中在欧洲鹅耳枥、鹅耳枥、云贵鹅耳枥、普陀鹅耳枥等少量种类上。虽然我国是鹅耳枥属植物的分布中心,但是对鹅耳枥属植物的应用并不多,大部分的植物还处于野生待开发的状态。鹅耳枥属植物的种子多分布于北温带和北亚热带地区,种子体积小且自然结实率差,饱满种子所占的比例少,种子成熟后多散于母树的周围。鹅耳枥属植物作为下层植被,对荒山绿化和水土保持具有重要的生态学意义。因此,今后应加强对该属种质资源的收集和保护。

鹅耳枥属植物的种子不宜干藏,对水分和贮藏的温度要求较高。可通过建立林业基因库,适当降低种子的含水量和贮藏温度来延长种子的贮藏时间。此特性是由多基因控制的,可考虑引入分子生物学研究方法,深入研究基因的序列差异和表达的时空差异,探索出最适宜的贮藏温度和种子含水量。

鹅耳枥属植物种子相关的机理研究一直是种子生理学的研究热点和难点,如种子休眠解除过程中生理生化变化,相关蛋白和基因对鹅耳枥属种子休眠的调控等。今后对鹅耳枥属植物种子的研究应集中于种子休眠及萌发的生理生化和分子机制、建立实用和高效的催芽技术等,以期对鹅耳枥属植物的大力推广和园林应用奠定基础。

参考文献

- [1] 王昌腾,叶春林. 浙江省特有野生珍贵植物濒危原因及保护对策[J]. 福建林业科技, 2007, 34(2): 202-204.
- [2] Furlow J J. The genera of Betulaceae in the southeastern United States [J]. Journal of the Arnold Arboretum, 1990, 71(1): 1-67.

- [3] Dirr M A. Manual of woody landscape plants; their identification, ornamental characteristics, culture, propagation, and uses[M]. Champaign, IL: Stipes Publishing Co, 1990; 1007.
- [4] 周德本, 梁鸣, 张悦, 等. 木本植物种子综合特征与催芽促进类型相关性的研究[J]. 植物研究, 2000, 20(4): 395-401.
- [5] 李沛琼, 郑斯绪. 桦木科. 中国植物志[M]. 21 卷. 北京: 科学出版社, 1979.
- [6] 国家林业局国有林场和林木种苗工作总站. 中国木本植物种子[M]. 北京: 中国林业出版社, 2001.
- [7] 戚裕锋. 浙江天童微地形上优势树种的种子萌发、出苗和幼苗早期建立研究[D]. 上海: 华东师范大学, 2010.
- [8] 张亚恩. 濒临灭绝的普陀鹅耳枥[J]. 浙江林业, 2010(2): 35.
- [9] 卢小根, 邹达明. 普陀鹅耳枥濒危原因的调查研究[J]. 浙江林业科技, 1990, 10(5): 61-64.
- [10] 冯玉宝, 文林. 庐山普陀鹅耳枥移地保存试验[J]. 林业科技通讯, 1996(5): 23-25.
- [11] 李修鹏, 俞慈英, 吴月燕, 等. 普陀鹅耳枥濒危的生物学原因及基因资源保存措施[J]. 林业科学, 2010, 46(7): 69-76.
- [12] 梁士楚. 黔灵山云贵鹅耳枥群落乔木优势种群分布格局初探[J]. 生态学报, 1991, 10(6): 1-5.
- [13] 何跃军, 文艳, 韦小丽. 喀斯特山区云贵鹅耳枥种群种子结实特征调查[J]. 贵州农业科学, 2010, 38(3): 145-148.
- [14] Metzger F T. *Carpinus caroliniana* Walt[A]. In: Burns RM, Honkala BH, tech. coord. Silvics of North America (Volume 2), Hardwoods[M]. Washington, D. C: USDA Forest Service, 1990; 179-185.
- [15] 高维孝, 陈国忠. 普陀鹅耳枥育苗试验初报[J]. 浙江林业科技, 1984(1): 40-41.
- [16] 杨龙, 方嗣昭, 李久林. 贵阳附近石灰岩山鹅耳枥林[J]. 贵州师范大学学报(自然科学版), 1983(1): 54-64.
- [17] 梁士楚. 贵阳喀斯特山地云贵鹅耳枥种群动态研究[J]. 生态学报, 1992, 12(1): 53-60.
- [18] 梁士楚. 贵阳喀斯特山地云贵鹅耳枥种群结构和动态初探[J]. 植物生态学与地植物学学报, 1992, 16(2): 108-117.
- [19] Shibata M, Nakashizuka T. Seed and seedling demography of four co-occurring *C. species* in a temperate deciduous forest[J]. Ecology, 1995, 76: 1099-1108.
- [20] 郭柯. 水青冈林中两种鹅耳枥种子萌发和幼苗的生存与生长[J]. 植物生态学报, 2000, 24(4): 385-390.
- [21] Jitendra B, Jeet R. Seed and seedling characteristics of the Himalayan Hornbeam (*C. viminea* Wall.), India[J]. Ecol Res, 2007(22): 156-159.
- [22] Bugala Wed. Grab zwyczajny; *Carpinus betulus* L[A]. In: Nasze Drzewa Leśne[in Polish; chapter summaries in English]. Monogr. Pop. 9. Kornik, Poland; Polish Academy of Sciences, Institute of Dendrology, 1993; 352.
- [23] Chmielarz P. Cryopreservation of dormant orthodox seeds of European hornbeam (*C. betulus*) [J]. Seed Science and Technology, 2010, 38(1): 146-157.
- [24] Macdonald B. Practical woody plant propagation for nursery growers[M]. Portland: Timber Press, 1986.
- [25] Rudolf P O, Phipps H. *Carpinus* [A]. In: Schopmeyer CS, tech. coord. Seeds of woody plants in the United States[C]. Washington, D. C: USDA Forest Service, Agric. Handbk, 1974; 266-268.
- [26] 许园园. 欧洲鹅耳枥种子休眠机理及解除方法研究[D]. 南京: 南京林业大学, 2012.
- [27] Czapracki M, Holubowicz R. Some factors influencing the germination of the common hornbeam(*C. betulus* L.) seeds[J]. Bulletin of University of Agricultural Sciences and Veterinary Medicine Cluj-Napoca, Horticulture, 2010, 67(1): 422-429.
- [28] Labeke M C, van Geyter L de. Evolution of the seed characteristics during storage and stratification of *C. betulus* [J]. Verbondsnieuws voor de Belgische Sierteelt, 1989, 33(13): 629-631.
- [29] Bretzloff L V, Pellet N E. Effect of stratification and gibberellic acid on the germination of *Carpinus caroliniana* Walt [J]. Hort Science, 1979, 14(5): 621-622.
- [30] Blomme R, Degeyter L. Problemen bij de kieming van zaden van *Carpinus betulus* (Haagbeuk) [J]. Verbondsnieuws voor de Belgische Sierteelt, 1977, 21(13): 429-432.
- [31] Pipinis E, Milios E. Effects of stratification and pre-treatment with gibberellic acid on seed germination of two *C. species* [J]. Seed Science and Technology, 2012, 40(1): 21-31.
- [32] Merou T, Takos I. Effect of stratification and scarification treatments on the germination of oriental hornbeam (*C. orientalis*) seeds [J]. Seed Science and Technology, 2012, 40(2): 265-270.
- [33] Wajirou S. Germination traits and adaptive regeneration strategies of the three *C. species* [J]. Janural For Res, 2000(5): 181-185.

Research Progress on Seeds of *Carpinus* Plants

QIAN Yan-ping¹, CHENG Long-xia¹, ZHU Zun-ling^{1,2}

(1. College of Landscape Architecture, Nanjing Forestry University, Nanjing, Jiangsu 210037; 2. College of Arts and Design, Nanjing Forestry University, Nanjing, Jiangsu 210037)

Abstract: *Carpinus* genus, which distributes widely and adapts the environment well, has broad application prospects and important research value. On the basis of a brief introduction of seeds biological characters and germination experiment, the research progress on the seed collecting and storage, seed sowing and seed dormancy were summarized; the research direction of the *Carpinus* genus in the future was prospected, in order to benefit the future research and application in landscaping and afforestation.

Key words: *Carpinus*; seeds biological characteristics; germination test; sowing and seedling raising; dormancy