

中南林业科技大学学报

Journal of Central South University of Forestry & Technology

ISSN 1673-923X，CN 43-1470/S

《中南林业科技大学学报》2026年第9期

Doi:10.14067/j.cnki.1673-923X.2026.09.020

论文标题：朴树种子层积过程中的生理生化变化

作　　者：姚 芳，高捍东，黄 莹，等

收稿日期：2025-08-20

引文格式：姚芳,高捍东,黄莹,等.朴树种子层积过程中的生理生化变化[J].中南林业科技大学学报,2026,46(9):219-228.

Yao F, Gao H D, Huang Y, et al. Study on physiological and biochemical changes of *Celtis sinensis* seeds during stratification[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2026,46(9):219-228.

相关论文推荐

Recommended articles

亚低温冷冻对蒙古栎和麻栎种子生活力及生理特性的影响

Effect of subzero temperature on seed viability and physiological characteristics of *Quercus mongolica* and *Quercus acutissima*

不同贮藏条件对秤锤树种子生理生化及活力的影响

The effect of different storage conditions on physiology biochemistry and vigor of the *Sinojackia xylocarpa* seeds

毛竹种子发育过程中形态和生理特性变化

Changes in morphological and physiological characteristics of *Phyllostachys edulis* seeds during development

低温层积处理对钠盐胁迫下黑果枸杞种子萌发的影响

Effect of low temperature stratification treatment on seed germination of *Lycium ruthenicum* under sodium salt stress

低温层积过程中野鸦椿种子生理生化变化的研究

Biochemical and physiological changes of *Euscaphis japonica* seeds during the period of stratification

美国桂花种子低温层积过程中种子结构的变化

The changes of seed structure in *Osmanthus americanus* seed during cold stratification

Doi:10.14067/j.cnki.1673-923x.2026.09.020
http: //qks.csuft.edu.cn

朴树种子层积过程中的生理生化变化

姚　芳，高捍东，黄　莹，田　雯，叶　丹，日央姑力·塞买提

（南京林业大学 a. 林草学院、水土保持学院；b. 国家林业和草原局南方林木种子检验中心；
c. 南方现代林业协同创新中心，江苏 南京 210037）

摘　要：【目的】为探究各类层积处理解除朴树种子休眠的效果，分析不同层积方式中种子各阶段营养物质、酶活性与内源激素含量的变化，阐明朴树种子休眠解除机理，从而确定破除朴树种子休眠的最佳处理方法。【方法】采用变温层积、低温层积、赤霉素 - 低温层积 3 种方式对朴树种子进行层积处理，以不同处理方式的种子为试验材料，分别于层积处理的各个关键阶段取样，系统测定种子内可溶性糖、淀粉、粗脂肪、可溶性蛋白等基础营养物质含量，同时检测脂肪酶、葡萄糖 -6- 磷酸脱氢酶（G-6-PDH）活性，以及赤霉素（GA_3）、玉米素核苷（ZR）、吲哚乙酸（IAA）、脱落酸（ABA）等内源激素含量，分析在层积过程中不同生理指标的变化趋势。【结果】层积处理可显著提高朴树种子的发芽率，以赤霉素 - 低温层积处理效果最优，在层积 100 d 后发芽率为 54.7%。随着层积的进行，各处理的生理指标变化趋势相似：可溶性糖含量呈先增加后降低的趋势，可溶性蛋白、淀粉和粗脂肪含量逐渐下降；脂肪酶和 G-6-PDH 酶活性不断增强；GA_3 和 ZR 含量不断增加，IAA 含量先增加后降低，ABA 含量持续降低，IAA/ABA、GA_3/ABA、ZR/ABA 的比值均呈逐渐升高的趋势。赤霉素 - 低温层积处理在层积中后期朴树种子的酶活性和赤霉素含量显著高于其余处理，而 ABA 含量则显著低于其余处理。【结论】层积处理可有效解除朴树种子的休眠，其中赤霉素 - 低温层积处理效果最佳。在层积过程中，种子内贮藏营养物质的分解与合成、酶活性的升高及内源激素含量的变化，共同促进朴树种子从休眠到萌发状态的转变。

关键词：朴树种子；种子休眠；层积；赤霉素；生理生化指标

中图分类号：S792　　**文献标志码：**A　　**文章编号：**1673-923X(2026)09-0219-10

Study on physiological and biochemical changes of *Celtis sinensis* seeds during stratification

Yao Fang, Gao Handong, Huang Ying, Tian Wen, Ye Dan, Riyangguli·Saimaiti

(a. College of Forestry and Grassland, College of Soil and Water Conservation; b. Southern Tree Seed Inspection Center, National Forestry and Grassland Administration; c. Co-Innovation Center for the Sustainable Forestry in Southern China, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, Jiangsu, China)

Abstract:【Objective】This study aimed to explore the effects of stratification treatment on breaking the dormancy of *Celtis sinensis* seeds. The changes in nutrients, endogenous hormones and key enzyme activities during the stratification process were analyzed to clarify its hibernation release mechanism and find the best method for breaking seed dormancy.【Method】Three treatment methods were adopted for *Celtis sinensis* seeds: variable temperature stratification, low-temperature stratification, and gibberellin combined with low temperature stratification. The physiological indicators such as soluble sugar, soluble protein, starch, crude fat, glucose-6-phosphate dehydrogenase (G-6-PDH), lipase, indole acetic acid (IAA), gibberellin (GA_3), zeatin riboside (ZR), and abscisic acid (ABA) of the seeds under different stratification stages were detected to analyze the changing trends of these physiological indicators during the stratification process.【Result】Stratification treatments can significantly increase the germination rate of *Celtis sinensis* seeds. The effect of gibberellin combined with low temperature stratification treatment is the best, with a germination rate of 54.7% after 100 days of stratification. As the stratification process progresses, the trends of physiological indicators in each treatment are similar: soluble sugar increased first and then decreased, and soluble protein, starch and crude fat were decomposed continuously. The activity of lipase and G-6-PDH enzyme was enhanced continuously. IAA increased first and then decreased, ABA decreased continuously, and the

收稿日期（Received）：2025-08-20　　**修订日期**（Revised）：2025-10-29

基金项目：国家林业和草原局国家级成果推广项目（2020133138）。

第一作者：姚芳（244327570@qq.com），硕士研究生。　　**通信作者：**高捍东（gaohd@njfu.edu.cn），教授，博士，博士生导师。

引文格式：姚芳 , 高捍东 , 黄莹 , 等 . 朴树种子层积过程中的生理生化变化 [J]. 中南林业科技大学学报 ,2026,46(9):219-228.

Yao F, Gao H D, Huang Y, et al. Study on physiological and biochemical changes of *Celtis sinensis* seeds during stratification[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2026,46(9):219-228.

contents of GA_3 and ZR increased continuously. The ratios of IAA/ABA, GA_3/ABA and ZR/ABA increased continuously. Gibberellin combined with low temperature stratification treatment showed significantly higher enzyme activity and GA_3 content in the middle and later stages of stratification compared to the other two treatments, while the ABA content was significantly lower than those of the other two treatments.【Conclusion】Stratification treatment effectively broke the dormancy of *Celtis sinensis* seeds, and the method of gibberellin combined with low temperature stratification is the best. During the stratification process, the nutrients, enzyme activities and endogenous hormone contents within the seeds are mutually transformed, jointly promoting the transition of *Celtis sinensis* seeds from dormancy to germination.

Keywords: *Celtis sinensis* seeds; seed dormancy; stratification; gibberellin; physiological and biochemical indicators

朴树 *Celtis sinensis* 为榆科朴属落叶乔木，原产于中国，主要分布在江苏、河南、江西、安徽等地 [1]。朴树因其具有较强的抗风与滞尘能力，且其寿命长、生长快、造林成活率高，广泛应用于造林和绿化工程 [2]，在长江流域及华南地区常被列为行道树、居住区庭荫树的首选树种 [3]。如今，朴树已稳居我国中东部地区落叶乔木“应用量前三”的席位，并从传统绿化树种升级为“生态修复 + 盆景 + 用材”多元树种 [4]。利用其深根性和耐瘠薄特性，湖南、江西等地将丛生朴树用于矿山复垦与裸露山体治理 [5]，珠三角河网区也把朴树作为“固堤 + 净水”复合林带的主力树种。朴树还是当前盆景高端市场的“新宠”，岭南、苏派盆景界把老桩朴树列为“速成型”杂木盆景，截干蓄枝 3 年即可成景。此外，朴树还有极高的经济价值，其木材材质坚硬 [6]，花纹与色泽美观，可作为建筑和家具用材。目前，对于朴树的研究主要集中于园林绿化 [7]、生态位 [8] 及群落结构 [9] 等方面，关于如何打破朴树种子休眠及其休眠过程中生理生化变化的研究相对较少。

朴树可采用播种及扦插方式繁殖，在生产上多采用播种繁殖方式 [10]，但朴树种子发芽缓慢，即使经过 3 ～ 4 个月的沙藏后播种，发芽率仍不理想 [11]。针对在适宜萌发环境下朴树种子发芽率低的难题，不少学者开展了相关研究。朴树果皮是否会影响发芽率，目前还存有争议，Panetta[12] 认为朴树果实中含有某种物质，可抑制朴树种子萌发；而 Yoshikawa 等 [13] 则认为果皮对成熟朴树种子的发芽率影响不大。笔者在之前的研究中得出，朴树种子是由种壳的不透水性和存在萌发抑制物而引起的综合性休眠。因此，本研究通过探究层积处理对朴树种子萌发的影响，并分析解除休眠过程中营养物质含量、关键酶活性和内源激素含量的变化，以揭示朴树种子层积过程中的生理机制，从而找出解除朴树种子休眠的最佳方法，为后期快速播种繁殖和生产利用提供理论依据。

1　材料与方法

1.1　试验材料

朴树种子于 2022 年 11 月采自江西省九江市德安县高塘乡（29°24′50.8″N，115°46′35.0″E），种子采摘后置于清水中浸泡 48 h，随后通过搓洗去除果皮、果肉，得到完整种子，洗净阴干后于 4 ℃冰箱中保存。种子纵径 5.631 mm，横径 4.440 mm，千粒质量 6.563 7 g，生活力 80%，含水量 7.262%。

随后立即取出部分种子，将种子分成 3 份，其中一份加入 200 mg/L 的赤霉素溶液浸种 48 h，余下 2 份以等量清水浸泡 48 h，浸泡结束后用清水洗净备用。

1.2　试验方法

1.2.1　层积处理

试验采用变温层积、低温层积和赤霉素 - 低温层积 3 种处理方法。层积所用湿沙与种子比例为 3∶1（*m*/*m*），湿沙持水量为 60% ～ 70%。变温层积（处理Ⅰ）：将其中一份以清水浸泡的朴树种子于（10±2）℃条件下冷藏 8 h，随后转入（4±2）℃冷库中冷冻 16 h，每日重复操作，层积时间为 100 d。低温层积（处理Ⅱ）：将另一份清水浸泡的朴树种子置于（4±2）℃冷库中层积 100 d。赤霉素 - 低温层积（处理Ⅲ）：将赤霉素浸泡过的朴树种子置于（4±2）℃冷库中层积 100 d。层积过程中每 20 天取样 1 次，清水洗净并阴干后随机选取 300 粒种子进行发芽试验，剩余种子放置在 −80 ℃冰箱中保存待测。

1.2.2　种子发芽率的测定

将层积过程中各个时间段内取得的 300 粒朴树种子，用 5% 的高锰酸钾消毒 10 min，蒸馏水冲洗 3 ～ 4 次，洗净后将种子放入铺有湿润发芽纸的发芽盒中，每盒随机放入 100 粒种子，设置 3 个重复，于 25 ℃全光照恒温培养箱中培养，发芽周期为 30 d，以胚根突破种皮且胚芽大于种子纵径一倍为发芽

标准，每日观察种子萌发状况，记录萌发种子数量，在发芽周期结束后计算发芽率。

1.2.3　层积过程中生理生化指标的测定

分别取不同层积时间处理后的种子，去壳研磨，按照各项生理指标测定要求开展相关检测。其中可溶性糖、淀粉、脂肪酶的测定按照李合生 [14] 的方法，可溶性蛋白、粗脂肪的测定按照王学奎等 [15] 的方法，葡萄糖 -6- 磷酸脱氢酶（G-6-PDH）活性使用检测试剂盒（批号为 20240321，购于苏州梦犀生物医药科技有限公司）进行测定，激素采用酶联免疫法进行测定 [16]。

1.2.4　数据分析

使用 Excel 2019 软件整理数据，使用 SPSS 24.0 软件对数据进行方差分析（ANOVA）和多重比较（Duncan），使用 Origin 2022 软件制图。

2　结果与分析

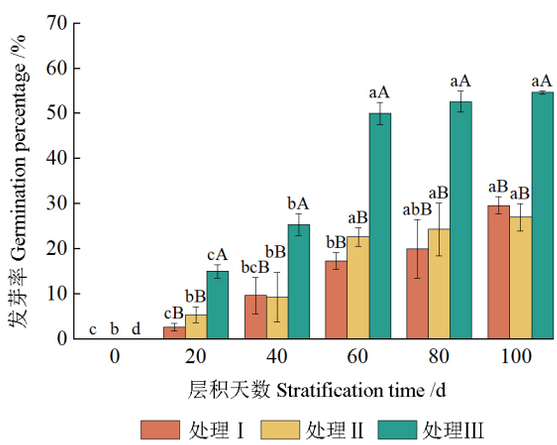
2.1　不同层积处理对朴树种子发芽率的影响

不同层积处理对朴树种子发芽率的影响如图 1 所示。随着层积天数的增加，朴树种子的发芽率呈上升趋势，其中经过赤霉素浸泡处理后的种子发芽率显著高于使用清水处理的种子（$P < 0.05$）。在层积 100 d 时，各处理的发芽率分别为 29.7%、27.0% 和 54.7%，处理Ⅲ的发芽率与处理Ⅰ、处理Ⅱ差异显著（$P < 0.05$）。处理Ⅰ与处理Ⅱ之间差异不显著，这一现象可能源于朴树种子对低温（4 ～ 10 ℃）具有较宽的温度适应区间。由此可以推测，赤霉素和层积处理能够促进朴树种子解除休眠，进入萌发状态，同时 4 ～ 10 ℃的温度差异对朴树种子发芽率无显著影响。

2.2　朴树种子在层积过程中贮藏物质含量的变化

2.2.1　可溶性糖含量

随着层积的进行，各处理中可溶性糖含量的变化整体呈现为先下降后大幅上升，随即又显著下降的趋势（图 2）。层积前朴树种子的可溶性糖含量为 2.374 mg/g。在层积初期，可溶性糖含量逐渐下降，处理Ⅰ在层积第 20 天达到最低值（2.011 mg/g），处理Ⅱ在第 40 天达到最低值（1.800 mg/g），处理Ⅲ在层积第 60 天达到最低值（1.835 mg/g），可能是种子维持呼吸代谢等生理活动需消耗大量能量底物所致。在层积中期，淀粉、脂肪等贮藏营养物质降解，致使可溶性糖含量上升。各处理均在层积第 80 天达到最大值，分别为 5.235、4.675 和 5.068 mg/g。在层积后期，各处理的可溶性糖含量又急剧下降，原因是种子休眠逐步解除，为满足萌发前期的生理准备需求，种子需消耗大量可溶性糖用于供给能量，致使其含量快速下降。层积 20 ～ 80 d，除层积 40 d 外，其余各阶段处理Ⅰ与处理Ⅱ、Ⅲ的可溶性糖含量均存在显著差异（$P < 0.05$）。处理Ⅰ和处理Ⅲ在不同层积时间其可溶性糖含量也存在显著差异（$P < 0.05$）。由此可以推断，层积时间、处理温度均会影响朴树种子解除休眠时可溶性糖的消耗，赤霉素的作用效果微弱。



不同大写字母表示在同一层积时间不同处理间差异显著（$P < 0.05$）；不同小写字母表示在同一处理不同层积时间差异显著（$P < 0.05$）。下同。
Different capital letters indicate significant differences in different treatments at the same stratification times ($P < 0.05$); different lowercase letters indicate significant differences in different stratification times of the same treatment ($P < 0.05$), the same below.

图 1　不同层积处理过程中朴树种子的发芽率
Fig. 1　The germination rate of *Celtis sinensis* seeds under different stratification treatments

2.2.2　淀粉含量

随着层积时间的延长，各处理下的淀粉含量大致呈下降趋势（图 2）。层积 0 ～ 20 d 内，处理Ⅰ和处理Ⅲ的淀粉含量呈小幅上升并达到最高值，分别为 10.842、10.618 mg/g；随着层积时间的延长，淀粉含量开始大幅下降，分别在第 40 天和第 60 天降至最低值（5.775 mg/g 和 6.319 mg/g），随后又缓慢增加，层积 80 d 后又缓慢减少，分别比初始值减少了 41.2% 和 34.7%。处理Ⅱ的淀粉含量在层积 0 ～ 80 d 持续下降，于 80 d 降至最低值（6.497 mg/g），层积至 100 d 时淀粉含量小幅回升至 6.917 mg/g，整体较初始值降低了 33.5%。经过层积后各处理淀粉含量比初始含量减少了 30% ～ 40%，说明在层积过程中淀粉经淀粉酶水解生成可溶性糖，进而通过呼吸作用为后续萌发提供能量和碳骨架，部分碳骨架也用于合成新的蛋白质、细胞壁物质等构建组织。其中处理Ⅰ的淀粉降解量最大，说明变温层积条件下有利于淀

粉的分解。在相同处理下，不同层积时间也存在显著差异（$P < 0.05$），说明低温和层积均能够促进淀粉的分解，而变温层积对淀粉的转化率更高。

2.2.3　粗脂肪含量

在层积过程中，不同处理下的朴树种子粗脂肪含量均呈下降趋势（图 2）。朴树种子初始的粗脂肪含量为 0.443 mg/g，层积 100 d 后，处理Ⅰ、处理Ⅱ和处理Ⅲ的粗脂肪含量分别为 0.362、0.380 和 0.357 mg/g，较层积前分别减少了 18.3%、14.2% 和 19.4%，这说明赤霉素 - 低温层积处理对粗脂肪的转化率更高。层积 0 ～ 60 d 时，3 个层积处理下朴树种子的粗脂肪含量没有显著差异；至第 80 天时，处理Ⅲ的淀粉含量与处理Ⅰ、处理Ⅱ存在显著差异（$P < 0.05$）；层积 100 d 时，处理Ⅰ与处理Ⅱ、处理Ⅲ之间有显著差异（$P < 0.05$）。综上所述，在朴树种子由休眠状态转化为萌发状态过程中，赤霉素处理对种子中粗脂肪的转化具有一定的促进作用。

2.2.4　可溶性蛋白含量

随着层积的进行，朴树种子可溶性蛋白含量总体呈快速下降的趋势，降幅呈快—慢—快的趋势。同一处理不同层积时间差异显著（$P < 0.05$），处理Ⅱ和处理Ⅲ在层积 40 ～ 60 d 时降速放缓，随后又快速下降，而处理Ⅰ则呈小幅上升趋势（图 2）。层积前种子中可溶性蛋白含量为 12.449 mg/g，经过 100 d 层积后，处理Ⅰ、处理Ⅱ和处理Ⅲ的可溶性蛋白含量分别为 7.261、7.528 和 7.713 mg/g，较层积前分别减少了 41.7%、39.5% 和 38.0%，可见随着层积的进行，可溶性蛋白逐渐被分解，变温层积下可溶性蛋白的分解率最高。在层积 80 d 时，各处理的可溶性蛋白含量快速下降，处理Ⅲ的降速最快，这说明不同的层积处理对朴树种子中可溶性蛋白代谢的影响存在明显差异，而赤霉素 - 低温层积处理后期能够有效促进可溶性蛋白的分解。

2.3　朴树种子在层积过程中关键酶活性的变化

2.3.1　脂肪酶活性

随着层积时间的延长，各处理脂肪酶活性呈不断上升的趋势（图 3）。未层积时种子脂肪酶活性为 0.403 U/(g·h)，经过层积 100 d 后，处理Ⅰ、处理Ⅱ和处理Ⅲ的脂肪酶活性分别为 1.097、1.292 和 1.194 U/(g·h)，是层积前的 2.7 倍、3.2 倍和 3.0 倍。

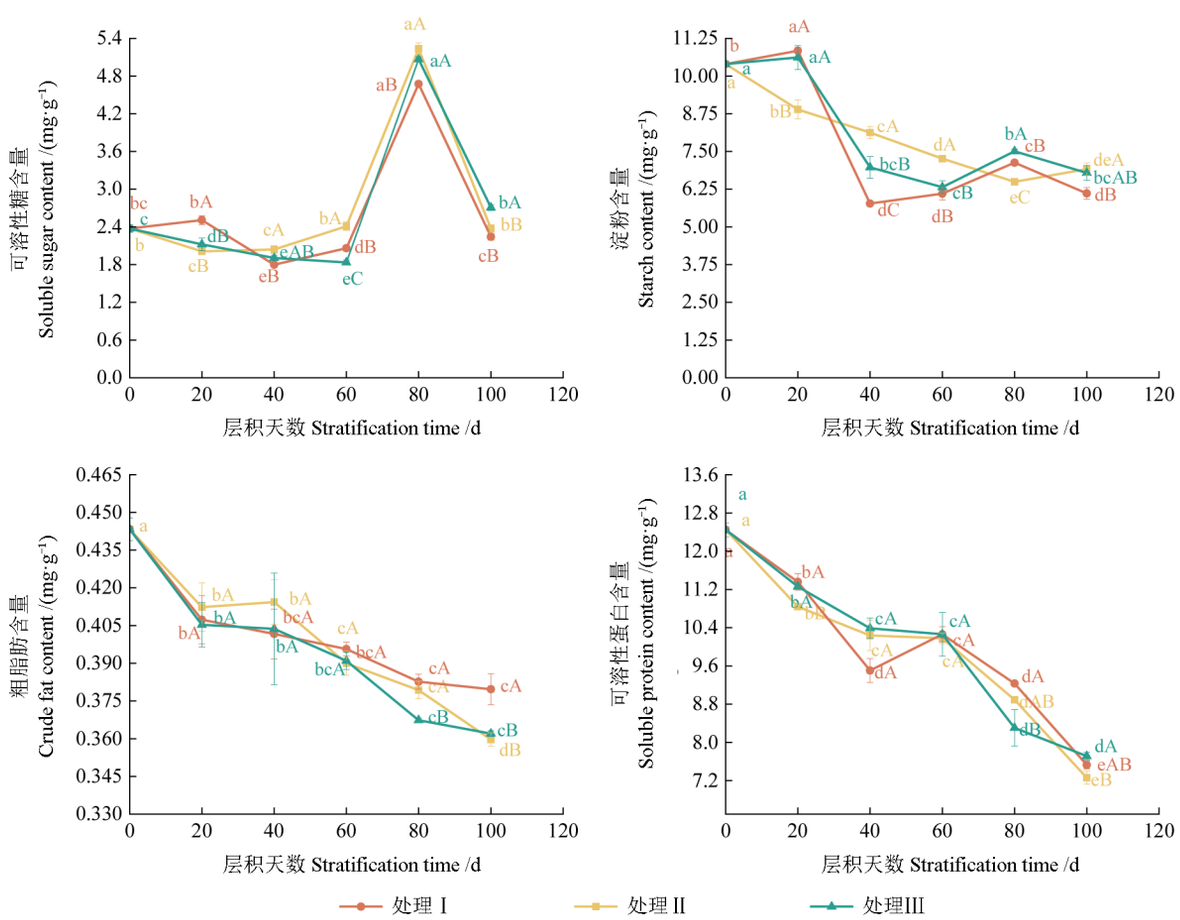


图 2　朴树种子在层积过程中营养物质含量的动态变化

Fig. 2　The dynamic changes of nutrient contents during stratification in *Celtis sinensis* seeds

从图 3 中还可以看出，在同一阶段不同层积处理下，朴树种子的脂肪酶活性具有显著差异（$P < 0.05$）。同一处理不同层积时间之间也具有显著差异（$P < 0.05$），处理Ⅲ的脂肪酶活性在层积 40 ～ 80 d 均高于处理Ⅰ和处理Ⅱ。这说明层积和赤霉素处理可以显著提高朴树种子脂肪酶活性，从而促进脂肪的转化，不断为种子萌发提供能量。

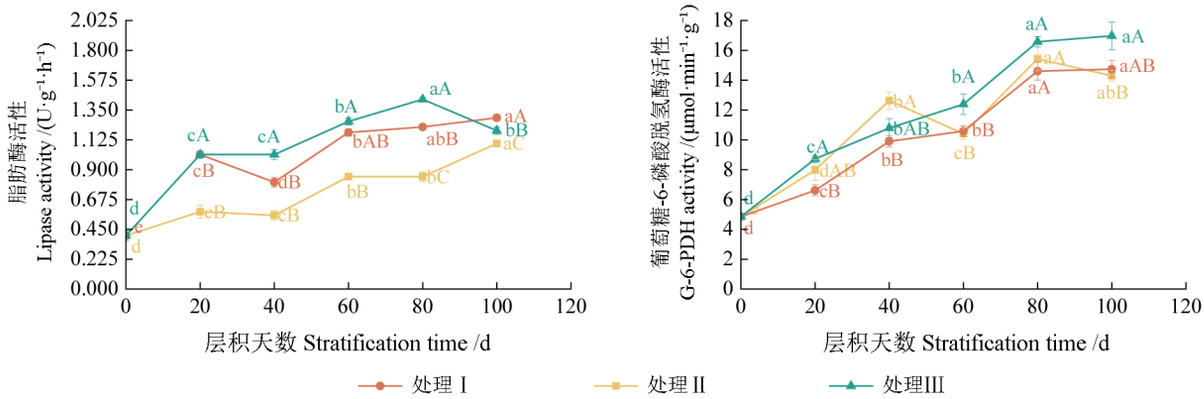


图 3　朴树种子在层积过程中关键酶活性的变化

Fig. 3　The dynamic changes of key enzyme activity during stratification in *Celtis sinensis* seeds

2.3.2　葡萄糖 -6- 磷酸脱氢酶活性

由图 3 可知，随着层积的进行，葡萄糖 -6- 磷酸脱氢酶（G-6-PDH）活性呈逐步上升的趋势，这说明层积处理可以有效增加 G-6-PDH 活性，而 G-6-PDH 活性的增加则体现了磷酸戊糖途径逐步活化，种子逐渐解除休眠。同一处理不同层积时间之间具有显著差异（$P < 0.05$），未层积时朴树种子中 G-6-PDH 活性为 4.856 μmol/(min·g)，经过 100 d 层积后，处理Ⅰ、处理Ⅱ和处理Ⅲ的 G-6-PDH 活性分别为 14.743、14.299 和 16.973 μmol/(min·g)，是层积前的 3.0 倍、2.9 倍和 3.5 倍，G-6-PDH 活性均显著提高。从图 3 中还可以看出，不同处理下朴树种子中 G-6-PDH 活性具有显著差异（$P < 0.05$），在多个层积阶段处理Ⅲ的酶活性均高于其余处理。综上，赤霉素和低温层积能够有效促进种子进入磷酸戊糖途径，从而缩短种子休眠时间。

2.4　层积过程中朴树种子内源激素含量的变化

2.4.1　GA_3 含量

随着层积时间的延长，GA_3 含量呈上升趋势（图 4）。在层积 0 ～ 60 d 时，GA_3 含量增长缓慢；层积 60 d 后，处理Ⅰ和处理Ⅲ的 GA_3 含量迅速增长，处理Ⅱ增长仍较为缓慢；至层积 80 d 时，处理Ⅰ的 GA_3 含量趋于稳定，而处理Ⅲ仍保持较高增速，处理Ⅱ的 GA_3 含量亦迅速增加；层积处理 100 d 后，处理Ⅰ GA_3 含量为 5.665 ng/g，处理Ⅱ为 5.859 ng/g，处理Ⅲ为 9.099 ng/g，分别是初始值的 4.1 倍、4.3 倍和 6.6 倍。在同一阶段，不同处理下的 GA_3 含量也存在显著差异（$P < 0.05$），处理Ⅲ的 GA_3 含量在层积 80 ～ 100 d 显著高于处理Ⅰ和处理Ⅱ，这与经过层积 80 和 100 d 后处理Ⅲ的发芽率显著高于处理Ⅰ和处理Ⅱ的试验情况一致，这也表明 GA_3 含量的增加有助于朴树种子休眠的解除。

2.4.2　ZR 含量

在不同层积过程中朴树种子玉米素核苷（ZR）含量均呈上升趋势（图 4）。层积 40 d 前，各处理的 ZR 含量增长较为缓慢，且各处理的增长速度波动较大，存在显著差异（$P < 0.05$）。层积 40 d 后，各处理下的 ZR 含量增长速度加快。层积 60 ～ 80 d，各处理间无显著差异（$P > 0.05$）。至层积结束时，处理Ⅰ的 ZR 含量显著高于处理Ⅱ和Ⅲ（$P < 0.05$）。由此推测，层积处理能够有效增加朴树种子 ZR 含量，而 ZR 含量的增加对朴树种子休眠的解除可能起到促进作用。

2.4.3　IAA 含量

随着层积的进行，朴树种子中吲哚乙酸（IAA）含量表现为先上升后下降的趋势（图 4）。在层积 60 d 时，处理Ⅰ和处理Ⅲ的 IAA 含量达到峰值，分别为 21.286 和 21.962 ng/g；处理Ⅱ在层积 80 d 时达到峰值，为 21.844 ng/g。各处理 IAA 含量峰值与未层积时均有显著差异，说明层积时间的延长有利于种子 IAA 含量的增加，可帮助种子打破休眠。

2.4.4　ABA 含量

从图 4 中可以看出，朴树种子在层积过程中脱落酸（ABA）含量表现出小幅波动，但总体呈下降趋势。处理Ⅱ和处理Ⅲ在层积 0 ～ 40 d

时，ABA 含量下降速度较快，层积后期处理 II 的 ABA 含量降速放缓，而处理III的降速仍较快，显著低于处理 I 和处理 II。层积前 ABA 含量为 65.177 ng/g，经 100 d 层积后各处理 ABA 含量分别为 47.688、47.015 和 32.383 ng/g，较初始值分别下降了 26.8%、27.9% 和 50.3%。ABA 含量的减少有助于朴树种子解除休眠，说明处理III对解除朴树种子休眠的效果最佳。

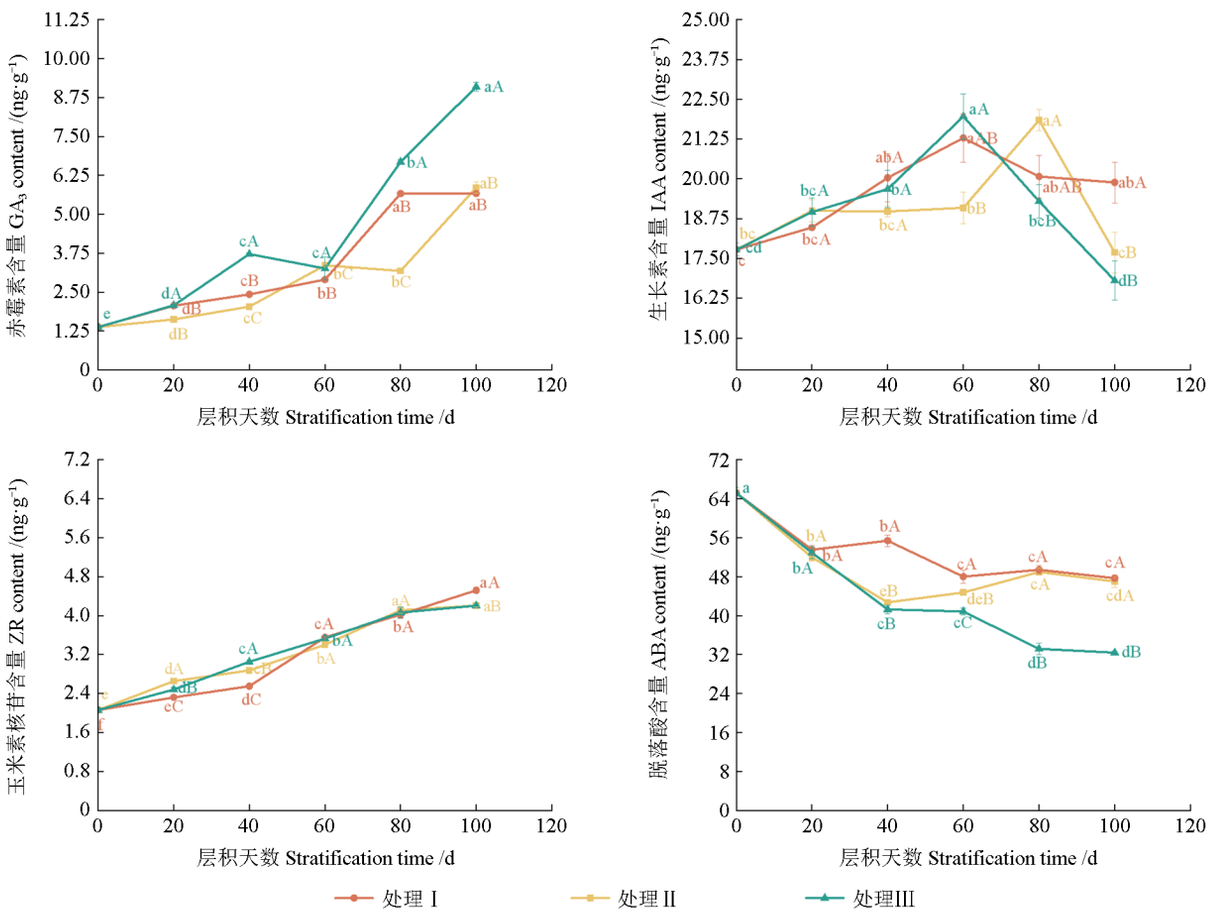


图 4 层积过程中朴树种子内源激素含量的变化

Fig. 4 Endogenous hormone changes of *Celtis sinensis* seeds during stratification

2.5 内源激素含量比值的变化

随着层积的进行，各处理 IAA 与 ABA 的比值（IAA/ABA）呈先上升后缓慢降低的趋势（图 5）。在层积初期（20 d），各处理的比值变化不大，层积 20 d 后处理III与处理 I 、处理 II 的比值差距逐渐增大。未层积时，朴树种子中 IAA/ABA 为 0.273，层积结束时各处理的 IAA/ABA 分别为 0.417、0.377 和 0.519。

随着层积时间的延长，各处理 GA_3 与 ABA 比值（GA_3/ABA）均呈上升趋势（图 5）。其中处理 I 与处理 II 的比值差距不大，处理III在层积 60 d 后与处理 I 、处理 II 的 GA_3/ABA 差距逐渐增大。未层积时朴树种子中 GA_3/ABA 为 0.021，层积结束时各处理的 GA_3/ABA 分别为 0.118、0.125 和 0.281。

随着层积时间的延长，ZR/ABA 呈上升趋势（图 5）。各处理在层积初期（20 d 前）ZR/ABA 变化不大，其中处理 I 在层积 40 d 时与处理 II 、处理III差距增大，而后减少；处理III在层积 60 d 后与处理 I 、处理 II 的 ZR/ABA 差距逐渐增大。未层积时朴树种子 ZR/ABA 为 0.032，层积结束后各处理分别为 0.095、0.090 和 0.130。

3 讨 论

3.1 层积处理对朴树种子萌发的影响

层积处理被认为是解除种子休眠最有效的方法[17]。温度在种子休眠解除中发挥着重要的作用，是促进种子萌发过程中最重要的环境因子之一[18]。而低温层积能够解除大部分种子休眠，尤其是来自暖温带的物种[19]，如紫楠 *Phoebe sheareri*[20] 和西南鸢尾 *Iris bulleyana*[21] 等种子均可通过低温层积处理来促进萌发。赤霉素作为一种信号物质被

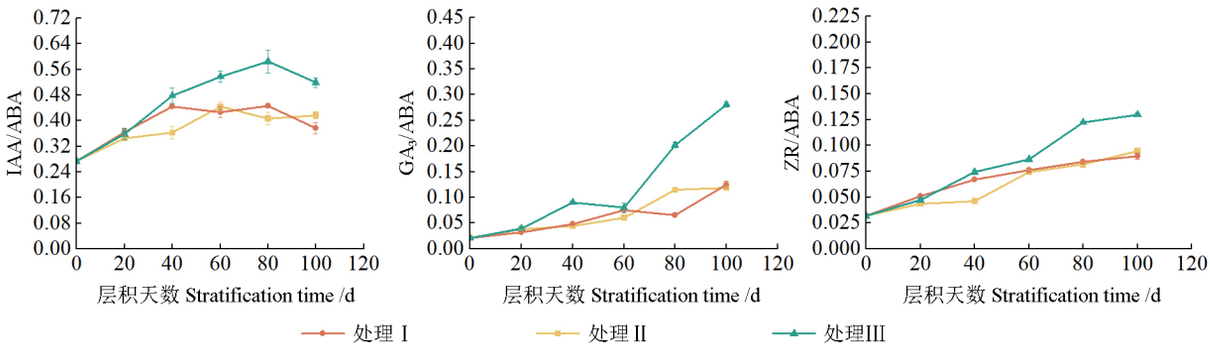


图 5　朴树种子在层积过程中内源激素比值的变化

Fig. 5　Endogenous hormone ratio changes of *Celtis sinensis* seeds during stratification

广泛应用于种子萌发试验，大量研究表明，赤霉素能够加快生长素的合成，提高酶活性和新陈代谢速率[22]，从而促进种子解除休眠。本研究采取低温、变温层积和赤霉素 - 低温层积 3 种处理方式对朴树种子进行层积处理，结果表明低温与变温层积均能提高朴树种子的发芽率，但二者之间并无显著差异（$P > 0.05$）。这可能是朴树种子对低温的适应范围较广，4 ～ 10 ℃的温度差异均在其适应范围以内。本研究还发现 200 mg/L 的赤霉素与低温层积相结合层积 100 d 后，其发芽率可达到 54.7%，与低温层积和变温层积处理差异显著（$P < 0.05$），这表明低温 - 赤霉素层积处理对打破朴树种子的休眠最为有效。这与红豆杉 *Taxus wallichiana*[23]、珊瑚朴 *Celtis julianae*[24] 等休眠种子的研究结果一致，即采用赤霉素 - 温度层积相结合的方式可显著促进种子萌发。

3.2　层积过程中营养物质含量及酶活性的变化

种子由休眠状态向萌发状态转化会伴随着活跃的物质转化和能量代谢[25]。种子中贮存的营养物质在相关酶的作用下不断分解成小分子物质，从而为种子萌发提供能量。由此可见，营养物质含量的变化是种子萌发及代谢激活的关键，因而其含量的变化可间接反映种子解除休眠的程度[26]。

可溶性糖是小分子糖类，主要由淀粉、脂肪等贮藏物质降解而得到，能够直接参与到种子生理代谢中，为种子呼吸代谢提供底物和能量[27]。在种子休眠解除过程中，淀粉酶被激活，淀粉在淀粉酶的催化下逐步水解为可溶性糖，如葡萄糖、果糖等[28]。此外，脂肪也会在脂肪酶的作用下分解为甘油和脂肪酸，再通过一系列的代谢途径转化为糖类等，进入糖酵解或 TCA 循环供能[29]。本研究结果显示，随着层积时间的延长，朴树种子中淀粉和粗脂肪的含量均呈下降趋势，可溶性糖含量则呈“下降—上升—下降”的趋势。这可能是因为在种子层积初期，淀粉和脂肪逐步分解为可溶性糖，用于维持种子自身生理活动，此时可溶性糖的消耗大于积累。随着层积时间的延长，种子逐渐进入萌发状态，种子内淀粉、脂肪等营养物质被活化并大量水解，可溶性糖积累至峰值，此时代表了种子解除休眠最活跃的阶段。后期的萌发过程需要消耗大量的能量用于种子代谢活动，因此可溶性糖含量又显著降低。桃儿七 *Sinopodophyllum hexandrum*[30]、北五味子 *Schisandra chinensis*[31] 等休眠种子也具有相似的变化特征。

蛋白质是种子维持生命活动的物质基础，在种子萌发过程中这些贮藏蛋白在蛋白酶的催化作用下分解成小分子肽，进而再分解成多肽和氨基酸，为种子休眠的解除提供充足的氮源，用于参与渗透调节与合成新的蛋白。羌活 *Notopterygium incisum*[32]、天目琼花 *Viburnum sargentii*[33] 等种子随着层积的进行，其可溶性蛋白含量都呈下降趋势，与本研究结果基本一致。朴树种子可溶性蛋白含量随着层积的进行呈不断下降的趋势，其降幅呈快—慢—快的变化趋势，这可能是因为可溶性蛋白在层积初期被大量分解，含量骤降，随后因重新合成蛋白而回升。由于层积后期种子休眠解除进入萌发状态，种子内部代谢旺盛，可溶性蛋白不断分解成氨基酸等物质。由此可见，在休眠解除过程中，可溶性蛋白处于分解—再合成动态调整之中，其去向也各不相同。低温层积初期，蛋白酶活性迅速升高，贮藏蛋白被大量水解，可溶性蛋白含量骤降，释放的游离氨基酸进入细胞质氨基酸库，为后续合成提供碳骨架和氮源[34]。随着休眠解除进入中后期，GA_3 含量上升，ABA 含量下降，核糖体生物合成与翻译活性增强，氨基酸库被快速利用于合成水解酶、激素等物质[35]。在层积后期，种子由休眠转入萌发状态后，蛋白酶活性被二次上调，可溶性蛋白被大量水解，产生的氨基酸借助胞间连丝和转运蛋白，优先向胚

轴及胚根顶端分生组织集中，用于后续的细胞分裂、伸长和器官建成。

脂肪的分解过程与脂肪酶活性密切相关，脂肪酶最先参与种子萌发过程中脂质物质的生化反应并调控其转化速率 [36]，其变化是种子能否萌发的重要生理标志。本结果表明，随着层积的进行，粗脂肪含量呈下降趋势，降幅先慢后快，而脂肪酶则呈上升趋势，增幅先快后慢。这可能是因为在层积前期脂肪酶大量合成，参与粗脂肪的转化过程，层积后期种子进入萌发状态，粗脂肪与脂肪酶达到动态平衡。

种子解除休眠状态转入萌发状态的关键是从糖酵解（EMP）途径转向磷酸戊糖（PPP）途径，而葡萄糖 -6- 磷酸脱氢酶（G-6-PDH）是 PPP 途径的关键限速酶，其含量的多少一定程度上反映了植物进行 PPP 途径的强弱 [37]。本研究结果表明，随着层积的进行，朴树种子中 G-6-PDH 活性呈上升趋势，在层积后期趋于平稳，这说明层积处理能够促进种子内 PPP 途径增强。因此，G-6-PDH 活性的增强可以为种子提供 NADPH 与碳骨架，驱动抗氧化防御、蛋白质与核酸合成，协同激素平衡转换完成休眠的解除，最终促进种子萌发。

3.3 层积过程中朴树种子内源激素含量的变化

激素的代谢与合成及激素间的协同与拮抗作用在调控种子休眠与萌发中发挥着重要的作用。ABA 和 GA_3 是调节种子休眠与萌发的关键激素，GA_3 促进种子萌发，而 ABA 则与 GA_3 拮抗，抑制种子萌发 [38]。随着层积时间的延长，GA_3 含量保持上升趋势，ABA 含量则呈持续下降的趋势，而其发芽率在层积过程中呈逐渐升高的趋势，这说明 GA_3 含量的提升和 ABA 含量的减少可有效促进种子萌发。此外，赤霉素 - 低温层积处理 100 d 后种子 GA_3 含量（ABA 含量）显著高于（低于）采用低温与变温层积处理的种子，这说明赤霉素 - 层积处理对打破朴树种子休眠的效果更好。ZR 属于细胞分裂素之一，具有促进细胞分裂、控制器官老化及打破种子休眠的作用。本试验结果表明，随着层积试验的进行，ZR 含量与 GA_3 含量均呈上升趋势，说明 ZR 也有助于朴树种子休眠的解除，促进其萌发。IAA 通过调控 GA_3 与 ABA 的合成和传导，在种子的休眠与萌发转变过程中起着重要的调节作用 [39]。高质量浓度的 IAA 会抑制种子萌发，反之则促进种子萌发。本研究结果表明，随着层积的进行，朴树种子内的 IAA 含量呈先升后降的变化趋势，其中变温层积和赤霉素 - 层积处理在 60 d 达到峰值，低温层积在 80 d 达到峰值。这表明朴树种子在层积 60 d 左右解除休眠并进入了萌发状态，这与高质量浓度 IAA 促进休眠、低质量浓度 IAA 促进萌发的规律相一致。此外，种子休眠的解除不仅取决于各激素之间的绝对含量，还取决于各激素之间的平衡关系 [40]。本试验结果表明，随着层积的进行，GA_3/ABA、IAA/ABA 和 ZR/ABA 整体呈上升的趋势，这说明 GA_3/ABA、IAA/ABA 和 ZR/ABA 的正向调控能够促进朴树种子休眠的解除。

4 结 论

休眠的解除是物质分解与合成、酶活性增强和激素调控协同作用的结果，旨在满足种子萌发对能量和渗透调节的需求。层积处理可有效解除朴树种子的休眠，在层积过程中其营养物质、酶活性和内源激素含量的变化对其休眠的解除具有促进作用。其中以赤霉素 - 低温层积处理的效果最佳，在经过层积 100 d 后，其营养物质被逐渐分解，可溶性蛋白含量降至 7.713 mg/g，较原始值减少了 38.0%；酶活性显著增强，G-6-PDH 活性持续上升至 14.299 μmol/(min·g)，是层积前的 2.9 倍；各内源激素也发生了显著变化，GA_3 含量升至 9.099 ng/g，是层积前的 6.6 倍；而 ABA 含量降至 32.383 ng/g，下降了 50.3%，该处理的发芽率显著高于其余处理，可达 54.7%。

参考文献：

[1] 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 ,1998:46-53.
Editorial Committee of Flora of China, Chinese Academy of Sciences. Flora of China[M]. Beijing: Science Press,1998:46-53.

[2] 张德顺 , 李科科 , 李玲璐 , 等 . 上海滨海地区 25 种园林树种的抗风性研究 [J]. 北京林业大学学报 ,2020,42(7):122-130.
Zhang D S, Li K K, Li L L, et al. Wind resistance of 25 landscape tree species in coastal area of Shanghai[J]. Journal of Beijing Forestry University,2020,42(7):122-130.

[3] 李雪塞 , 高云昌 , 张树梓 , 等 . 河北省朴属植物的调查研究 [J]. 林业资源管理 ,2023(2):132-137.
Li X S, Gao Y C, Zhang S Z, et al. Investigation and study on the *Celtis* in Hebei Province of China[J]. Forest Resources Management,2023(2):132-137.

[4] 刘武 , 阳雅荧 , 龚宁 , 等 . 古朴树实生苗生长和生理对土著丛枝菌根真菌接种的响应 [J]. 植物研究 ,2025,45(3):393-405.
Liu W, Yang Y Y, Gong N, et al. Growth and physiological responses of ancient *Celtis sinensis* seedlings to the inoculation of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi[J]. Bulletin of

Botanical Research,2025,45(3):393-405.

[5] 杨运源 , 周建坚 , 谭仕俊 , 等 . 朴树不同基质育苗的光合生理生态响应 [J]. 湖南林业科技 ,2022,49(5):76-83.
Yang Y Y, Zhou J J, Tan S J, et al. Photosynthetic physiological and ecological responses of different substrates for seedling cultivation of *Celtis sinensis*[J]. Hunan Forestry Science & Technology,2022,49(5):76-83.

[6] 胡传江 . 安庆市朴树育苗及造林养护技术简介 [J]. 南方农业 , 2024,18(3):274-277.
Hu C J. Hackberry seedling cultivation and afforestation maintenance technology in Anqing City[J]. South China Agriculture, 2024,18(3):274-277.

[7] 李亚亮 , 刘海涛 , 刘玲 , 等 . 高温干旱环境下 11 种园林绿化树种的水分生理特性研究 [J]. 山东农业科学 ,2024,56(7):57-66.
Li Y L, Liu H T, Liu L, et al. Water physiological characteristics of 11 landscaping tree species under high temperature and drought environment[J]. Shandong Agricultural Sciences,2024,56(7):57-66.

[8] 雷德芳 , 王志杰 . 黔中喀斯特地区马尾松群落主要物种种间联结、生态位及群落稳定性特征 [J]. 生态学报 ,2024,44(10):4353-4367.
Lei D F, Wang Z J. Interspecific associations, niches and community stability of main species in *Pinus massoniana* community in karst mountainous cities, the central Guizhou Province[J]. Acta Ecologica Sinica,2024,44(10):4353-4367.

[9] 王春晓 , 钟址非 , 钱志军 , 等 . 福州琅岐岛不同林下外来植物入侵对比研究 [J]. 西南林业大学学报 ,2024,44(9):44-53.
Wang C X, Zhong Z F, Qian Z J, et al. A comparative study on alien invasive plants under different forests in Langqi island, Fuzhou[J]. Journal of Southwest Forestry University (Natural Science),2024,44(5):44-53.

[10] 余华 . 珍贵树种朴树的育苗技术及示范林营建要点 [J]. 农业开发与装备 ,2018(7):224.
Yu H. Seedling raising techniques of precious tree species *Celtis sinensis* and key points of demonstration forest construction[J]. Agricultural Development & Equipments,2018(7):224.

[11] 韦小丽 , 方升佐 , 喻理飞 , 等 .3 个榆科树种种子发芽对水分胁迫的响应和适应策略 [J]. 种子 ,2009,28(7):53-57.
Wei X L, Fang S Z, Yu L F, et al. The responses and adaptive strategies on seeds germination of three Ulmaceae tree species to water stress[J]. Seed,2009,28(7):53-57.

[12] Panetta F D. Seedling emergence and seed longevity of the tree weeds *Celtis sinensis* and *Cinnamomum camphora*[J]. Weed Research,2001,41:83-95.

[13] Yoshikawa T, Isagi Y. Negative effect of removing pulp from unripe fleshy fruits: seed germination pattern of *Celtis sinensis* in relation to the temporal context of fruit consumption[J]. Journal of Forest Research,2014,19:411-416.

[14] 李合生 . 植物生理生化实验原理和技术 [M]. 北京 : 高等教育出版社 ,2000:34-41.
Li H S. Principles and techniques of plant physiological biochemical experiment[M]. Beijing: Higher Education Press, 2000:34-41.

[15] 王学奎 , 黄见良 . 植物生理生化实验原理与技术 [M].3 版 . 北京 : 高等教育出版社 ,2015:32-41.
Wang X K, Huang J L. Principles and techniques of plant physiological biochemical experiment[M]. 3rd ed. Beijing: Higher Education Press,2015:32-41.

[16] Yang Y M, Xu C N, Wang B M, et al. Effects of plant growth regulators on secondary wall thickening of cotton fibres[J]. Plant Growth Regulation,2001,35:233-237.

[17] Baskin J M, Baskin C C. The great diversity in kinds of seed dormancy: a revision of the Nikolaeva-Baskin classification system for primary seed dormancy[J]. Seed Science Research, 2021,31:249-277.

[18] Kumar B, Verma S K, Singh H P. Effect of temperature on seed germination parameters in Kalmegh (*Andrographis paniculata* Wall. ex Nees.)[J]. Industrial Crops and Products,2011,34:1241-1244.

[19] Kendall S L, Hellwege A, Marriot P, et al. Induction of dormancy in *Arabidopsis* summer annuals requires parallel regulation of *DOG1* and hormone metabolism by low temperature and CBF transcription factors[J]. The Plant Cell,2011,23:2568-2580.

[20] 邢露 , 李铁华 , 何功秀 , 等 . 紫楠种子的休眠与萌发特性 [J]. 中南林业科技大学学报 ,2023,43(6):43-50,78.
Xing L, Li T H, He G X, et al. Seed dormancy and germination characteristics of *Phoebe sheareri*[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2023,43(6):43-50,78.

[21] 徐珊珊 , 王环宇 , 陆婷 , 等 . 下延叶古当归种子休眠特性与解除方法 [J]. 新疆农业科学 ,2023,60(12):3094-3101.
Xu S S, Wang H Y, Lu T, et al. Dormancy characteristics and breaking methods of *Archangelica decurrens* seeds[J]. Xinjiang Agricultural Sciences,2023,60(12):3094-3101.

[22] Nelson S K, Kanno Y, Seo M, et al. Seed dormancy loss from dry after-ripening is associated with increasing gibberellin hormone levels in *Arabidopsis thaliana*[J]. Frontiers in Plant Science,2023,14:1145414.

[23] 马港振 . 红豆杉种子休眠机理及解除休眠技术研究 [D]. 杨凌 : 西北农林科技大学 ,2023:25-36.
Ma G Z. Study on the seed dormancy mechanisms and breaking dormancy technologies of *Taxus wallichiana* var. *chinensis*[D]. Yangling: Northwest A & F University, 2023:25-36.

[24] 刘序 . 珊瑚朴种子休眠机理研究 [D]. 南京 : 南京林业大学 , 2019:21-30.
Liu X. Studies on seed dormancy mechanism of *Celtis julianae* Schneid. seeds[D]. Nanjing: Nanjing Forestry University,2019: 21-30.

[25] Gonai T, Kawahara S, Tougou M, et al. Abscisic acid in the

thermoinhibition of lettuce seed germination and enhancement of its catabolism by gibberellin[J]. Journal of Experimental Botany, 2004,55:111-118.

[26] 杨玲 , 龚潇玉 , 曹晓云 , 等 . 铁筷子的种子形态及萌发特性 [J]. 东北林业大学学报 ,2024,52(6):1-6.
Yang L, Gong X Y, Cao X Y, et al. The seed morphology and germination characteristics of *Helleborus thibetanus*[J]. Journal of Northeast Forestry University,2024,52(6):1-6.

[27] 季晓莲 , 马港振 , 戴钊 , 等 . 红豆杉种子休眠原因及其解除技术研究 [J]. 西北林学院学报 ,2024,39(4):112-119.
Ji X L, Ma G Z, Dai Z, et al. Studies on dormancy mechanism and dormancy release of *Taxus wallichiana* var. *chinensis*[J]. Journal of Northwest Forestry University,2024,39(4):112-119.

[28] 柳苗 , 高捍东 , 高燕 , 等 . 休眠解除过程中紫楠种子生理生化特征的变化 [J]. 南京林业大学学报 (自然科学版),2023,47(2):9-17.
Liu M, Gao H D, Gao Y, et al. Study on the physiological and biochemical changes of *Phoebe sheareri* seed during its dormancy breaking[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition),2023,47(2):9-17.

[29] 穆赢通 , 吕丽娟 , 李晓杰 , 等 . 芍药种子层积过程中生理生化变化研究 [J]. 草地学报 ,2024,32(11):3451-3461.
Mu Y T, Lü L J, Li X J, et al. Study on physiological and biochemical changes of *Paeonia lactiflora* seed during dormancy breaking[J]. Acta Agrestia Sinica,2024,32(11):3451-3461.

[30] 久西加 , 杜弢 , 陈红刚 , 等 . 桃儿七种子低温层积过程中胚形态及生理生化物质变化 [J]. 西北植物学报 ,2021,41(12):2096-2103.
Jiu X J, Du T, Chen H G, et al. Changes of embryo morphology, physiology and biochemistry during low temperature stratification of *Sinopodophyllum hexandrum* seeds[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica,2021,41(12):2096-2103.

[31] 文湘穗 , 张誉荠 , 王雨濛 , 等 . 外源激素处理对层积过程中北五味子种子生理生化的影响 [J]. 分子植物育种 ,2023,21(2):649-657.
Wen X S, Zhang Y Q, Wang Y M, et al. The effect of exogenous hormone treatment on schisandra seed during stratification[J]. Molecular Plant Breeding,2023,21(2):649-657.

[32] 张娟 , 其乐木格 , 段海婧 , 等 . 层积过程中羌活种子种胚形态及生理生化变化 [J]. 植物资源与环境学报 ,2023,32(1):61-68.
Zhang J, Qilemuge, Duan H J, et al. Embryo morphology and physiological and biochemical variations of *Notopterygium incisum* seeds during stratification[J]. Journal of Plant Resources and Environment,2023,32(1):61-68.

[33] 张谦 . 天目琼花种子萌发生理生化特性研究 [D]. 泰安 : 山东农业大学 ,2019:25-28.
Zhang Q. Study on the physiological and biochemical characteristics of germination of *Viburnum sargentii* seeds[D]. Tai'an: Shandong Agricultural University,2019:25-28.

[34] 唐子燕 , 刘济明 , 黄小龙 , 等 . 米槁种子层积过程中贮藏物质含量及酶活性的变化 [J]. 分子植物育种 ,2022,20(4):1317-1324.
Tang Z Y, Liu J M, Huang X L, et al. Storage substance content and corresponding enzyme activity during the stratification of *Cinnamomum migao* seeds[J]. Molecular Plant Breeding,2022,20(4):1317-1324.

[35] 孙海燕 , 李强 , 朱铭玮 , 等 . 油用牡丹 ' 凤丹 ' 种子层积过程中营养物质的代谢变化研究 [J]. 南京林业大学学报 (自然科学版),2021,45(1):70-78.
Sun H Y, Li Q, Zhu M W, et al. Dynamic changes of nutrients of *Paeonia ostii* 'Feng Dan' seed during its dormancy breaking[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition),2021,45(1):70-78.

[36] 叶霞 , 李学刚 , 张毅 , 等 . 稻谷中游离脂肪酸与脂肪酶活力的相关性 [J]. 西南农业大学学报 (自然科学版),2004,26(1):75-77,80.
Ye X, Li X G, Zhang Y, et al. Relationship between free fatty acids of rice grains and lipase activity during storage[J]. Journal of Southwest Agricultural University (Natural Science),2004,26(1):75-77,80.

[37] Zaynab M, Pan D, Fatima M, et al. Transcriptomic approach to address low germination rate in *Cyclobalnopsis gilva* seeds[J]. South African Journal of Botany,2018,119:286-294.

[38] 赵怡宁 , 刘彦宏 , 郑鹏丽 , 等 . 外源赤霉素处理影响湖北楞种子萌发过程的生理机制 [J]. 湖北农业科学 ,2024,63(5):70-76,83.
Zhao Y N, Liu Y H, Zheng P L, et al. Physiological mechanisms of exogenous gibberellin treatment affecting the seed germination process of *Fraxinus hupehensis* Chiú.Shang *et* Su[J]. Hubei Agricultural Sciences,2024,63(5):70-76,83.

[39] 孟瑾瑾 , 刘东 , 陈红刚 , 等 . 匙叶翼首花种子低温层积过程中内源抑制物及激素变化研究 [J]. 草原与草坪 ,2024,44(5):228-233.
Meng J J, Liu D, Chen H G, et al. Study on endogenous inhibitors and hormonal changes during low-temperature accumulation of *Pterocephalus hookeri* seeds[J]. Grassland and Turf, 2024,44(5):228-233.

[40] Liu X D, Zhang H, Zhao Y, et al. Auxin controls seed dormancy through stimulation of abscisic acid signaling by inducing ARF-mediated *ABI3* activation in *Arabidopsis*[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2013,110(38):15485-15490.

[本文编校：谢荣秀]