广西植物 Guihaia Jan. 2026, 46(1): 75-85 http://www.guihaia-journal.com

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202411051

樊容源, 杨继生, 王仁杰, 等, 2026. 极小种群野生植物海南风吹楠种子萌发对高温高湿的响应 [J]. 广西植物, 46(1): 75-85.

FAN RY, YANG JS, WANG RJ, et al., 2026. Response of seed germination to high temperature and humidity of extremely small population of wild plant *Horsfieldia hainanensis* [J]. Guihaia, 46(1): 75-85.

极小种群野生植物海南风吹楠种子萌发对高温高湿的响应

樊容源[1], 杨继生[2], 王仁杰[1], 姜 英[1], 李 娟[1], 蒋 燚[1], 黄荣林[1], 刘雄盛[1*]

(1. 广西壮族自治区林业科学研究院, 广西优良用材林资源培育重点实验室, 南宁 530002; 2. 广西壮族自治区国有七坡林场, 南宁 530034)

摘 要: 为探究高温高湿(HTH)胁迫下海南风吹楠(*Horsfieldia hainanensis*)种子萌发特性和生理生化特征, 该文对海南风吹楠种子进行不同高温高湿胁迫时间(0、1、3、5、7 d)处理, 5 个处理分别为 CK、HTH-1、HTH-3、HTH-5、HTH-7, 测定种子萌发和幼苗生长指标, 并对种子内含物质、抗氧化酶活性进行研究。结果表明: (1) 相对于 CK, 高温高湿胁迫均显著抑制海南风吹楠种子萌发率(GP)、萌发势(GE)、萌发指数(GI)和活力指数(VI), 延长种子平均萌发时间(MGT), CK、HTH-1、HTH-3、HTH-5、HTH-7 处理的萌发率分别为 63.3%、40.0%、33.3%、31.7%和 26.7%; 高温高湿显著抑制幼苗株高(PH)、根长(RL)和地径(BD)生长, 以及幼苗地上生物量(AB)、地下生物量(UB)和根冠比(RSR)且以 HTH-7 为最低。(2) 随胁迫时间增加, 淀粉(St)、可溶性糖(SS)、可溶性蛋白(SP)含量和超氧化物歧化酶(SOD)活性较 CK 显著降低, 过氧化物酶(POD)活性、丙二醛(MDA)和脯氨酸(Pro)含量显著增加。(3) 相关性分析表明, 高温高湿胁迫下海南风吹楠种子萌发参数(GP、GE、GI、VI)和幼苗生长指标(PH、RL、BD、AB、UB、RSR)与 SS、SP 和 SOD 呈正相关, 与 POD、MDA 和 Pro 呈负相关。综上认为, 随胁迫时间延长, 海南风吹楠种子内含物质分解、渗透调节物质含量增加、膜脂过氧化加剧且抗氧化酶活性提高, 海南风吹楠种子活力与幼苗生长均受到抑制, 这为海南风吹楠种质资源保护及选择野外回归环境提供了理论依据。

关键词: 海南风吹楠, 高温高湿, 种子萌发, 抗氧化酶, 内含物质, 渗透调节物质

中图分类号: Q945 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2026)01-0075-11

Response of seed germination to high temperature and humidity of extremely small population of wild plant *Horsfieldia hainanensis*

FAN Rongyuan[1], YANG Jisheng[2], WANG Renjie[1], JIANG Ying[1], LI Juan[1], JIANG Yi[1], HUANG Ronglin[1], LIU Xiongsheng[1*]

收稿日期: 2025-01-08 **接受日期:** 2025-04-11

基金项目: 国家自然科学基金(32001229)。

第一作者: 樊容源(1998—), 硕士, 助理工程师, 主要从事野生植物保护研究, (E-mail)1324528915@qq.com。

*通信作者: 刘雄盛, 副研究员, 主要从事野生植物资源保护与利用研究, (E-mail)517261654@qq.com。

(1. *Guangxi Forestry Research Institute*, *Guangxi Key Laboratory of Superior Timber Trees Resource Cultivation*, Nanning 530002, China; 2. *Guangxi Zhuang Autonomous Region State-Owned Qipo Forest Farm*, Nanning 530034, China)

Abstract: In order to investigate the seed germination characteristics and physiological and biochemical characteristics of *Horsfieldia hainanensis* seeds under high temperature and humidity (HTH) stress, in this paper, the seeds of *H. hainanensis* were used as the research objects, the seeds of *H. hainanensis* were treated with different high temperature and humidity stress time (0, 1, 3, 5, 7 d). Then the indexes of seed germination and seedling growth were measured, and the seed intracelluar substance and antioxidant enzyme activities of seeds were studied. The results were as follows: (1) Compared with CK, high temperature and humidity stress significantly inhibited seed germination percentage (GP), germination energy (GE), germination index (GI) and vitality index (VI), and prolonged the mean germination time (MGT) of seeds. The cumulative germination rates of CK, HTH-1, HTH-3, HTH-5 and HTH-7 treatments were 63.3%, 40.0%, 33.3%, 31.7% and 26.7%, respectively. High temperature and humidity significantly inhibited plant height (PH), root length (RL) and basal diameter (BD) growth, and aboveground biomass (AB), underground biomass(UB) and root-shoot ratio(RSR) of seedlings, and HTH-7 was the lowest. (2) With the increase of stress time, the contents of starch (St), soluble sugar (SS), soluble protein(SP), and superoxide dismutase (SOD) activity were significantly decreased compared with CK, while the contents of peroxidase (POD) activity, malondialdehyde (MDA) and proline (Pro) were significantly increased, implying heightened oxidative stress and membrane lipid peroxidation, as well as an upregulated osmotic adjustment mechanism in response to stress. (3) Correlation analysis showed that seed germination parameters (GP, GE, GI, VI) and seedling growth indexes (PH, RL, BD, AB, UB, RSR) were positively correlated with SS, SP and SOD, and negatively correlated with POD, MDA and Pro under high temperature and humidity stress, indicating that oxidative damage and osmotic stress play crucial roles in limiting seed vigor and seedling establishment. In conclusion, with the prolongation of stress time, the decomposition of seed intracelluar substances, the content of osmotic adjustment substances, the membrane lipid peroxidation and the activity of antioxidant enzymes are increased, and the seed vitality and seedling growth are inhibited, which provides a theoretical basis for the protection of *H. hainanensis* germplasm resources and the selection of wilderness return environments return environment.

Key words: *Horsfieldia hainanensis*, high temperature and humidity, seed germination, antioxidant enzyme, intracelluar substances, osmotic adjustment substances

温室气体排放导致全球气候变暖已被联合国政府间气候变化专门委员会(Intergovernmental Panel on Climate Change,IPCC)报道。全球变暖不但增加了平均温度,而且缩短了昼间温度范围(Footitt et al.,2018),这导致极端高温天气频繁出现,气候的这种变化将驱动植物种子休眠深度和萌发时间变化。植物生命的早期阶段,如萌发、幼苗发育和早期生长,同时受到内部生理生化调控和外部环境因素的影响,是植物生长对外界刺激最为敏感的阶段(Ma et al.,2024)。大量研究表明,温度和湿度是影响种子萌发的重要环境因子(Bore et al.,2023;孙宜等,2023)。温度和湿度通过调控萌发过程中各种生理活动的酶活性、膜稳定性以及通透性等直接影响种子萌发进程。在热带或亚热带生境中,高温高湿(high temperature and humidity,HTH)环境对植物种子的萌发具有重要影响。高温高湿环境加速种子老化进程,老化的种子失去活力,表现出低萌发率(germination percentage,GP)、萌发指数(germination index,GI)和活力指数(vitality index,VI)(贾梅花等,2021),并且对萌发胁迫的敏感性增加,这也反映在增加的种子平均萌发时间(mean germination time,MGT)上,从而导致幼苗个体更小(Gokdas et al.,2022)。此外,种子的老化还可能导致不可逆的代谢和细胞变化,如抗氧化能力降低、质膜损伤、营养物质耗尽和遗传物质的破坏(McDonald,1999)等。在热带或亚热带地区,高温高湿不仅出现长时间季节性波动,短时胁迫(0~7 d),也会影响植物生长,特别是种子萌发的敏感时期。研究表明,随胁迫时间延长,种子活力降低(宋丽媛,2023),

细胞膜保护酶活性增加，丙二醛（malondialdehyde，MDA）、脯氨酸（proline，Pro）和可溶性蛋白（soluble protein，SP）含量增加（Yin et al.，2008；袁昌洪等，2020），最终导致种子发芽受阻。因此，研究热带或亚热带地区植物，特别是天然更新植物种子在高温高湿环境下的萌发机制，有助于预测热带植物对未来气候变化的响应机制。

海南风吹楠（*Horsfieldia hainanensis*）隶属肉豆蔻科（Myristicaceae）风吹楠属（*Horsfieldia*），主要分布在广西、云南、海南等地区海拔 400～450 m 的丘陵和潮湿的山谷中。近年来，由于非法伐木和生境破坏，海南风吹楠被列为极小种群野生植物和二级保护植物（Jiang et al.，2018；Huang et al.，2019），因此亟须对海南风吹楠种群进行有效保护。海南风吹楠作为湿润热带雨林的标志性物种，对研究热带雨林的组成、生态特征以及濒危植物物种的保护生物学具有重要价值。海南风吹楠种子与山竹（*Garcinia mangostana*）（Mahdavi-Darvari & Noor，2017）等热带雨林植物种子相似，为顽拗性种子，低温和脱水使其发芽受阻。海南风吹楠种子生理成熟期正值高温多雨的夏季，果实掉落后高度暴露在岩石中，常导致种子表层温度在 35 ℃以上，这种高温高湿逆境往往会导致种子活力降低。目前，关于海南风吹楠的研究主要集中在幼苗繁育（付晓凤等，2018）、种群特性（蒋迎红，2018），以及诱导萌发方式（Liu et al.，2024）上，本团队也得出了海南风吹楠种子萌发的适宜温度为 30～35 ℃的研究结果（Liu et al.，2024），但结合海南风吹楠生境频繁出现的极端短时高温高湿气候暂未进行种子萌发适宜性分析，种子内含物质和抗氧化酶活性的变化规律与萌发和幼苗生长的相关性研究鲜有报道，导致海南风吹楠种群保护和回归重建缺乏科学依据。因此，探究海南风吹楠种子萌发对短时高温高湿胁迫的响应机制对制定相应的保护措施具有重要意义。

本研究以采集的成熟的海南风吹楠种子为材料，对其进行室内萌发实验，测定种子萌发参数和幼苗生长指标，同时采取生理生化法测定 5 种内含物质及抗氧化酶活性，分析萌发过程中萌发指标与内含物及酶活性的相关性，旨在从生理水平确定亚热带高温高湿下海南风吹楠种子的萌发机制，为其野外种群就地和迁地保护提供参考。

1　材料与方法

1.1 研究区域和种子采集

海南风吹楠野生种群分布于中国广西壮族自治区崇左市大新县念典村（22°45′N，106°47′E），该地区处于亚热带季风气候，夏季炎热多雨。年平均气温 21.7 ℃，极端高温约 41.7 ℃，极端低温 0.0 ℃，年平均降水量为 1 332 mm，土壤类型为石灰性土壤。海南风吹楠果实一般在每年 4—5 月成熟。2023 年 4 月，对野生海南风吹楠种群 56 株天然植株结实情况进行调查，为保证种子的成熟度，在自然脱落期从母树中收集成熟的果实（通过轻轻摇动树干，收集落下的果实）。对海南风吹楠种群果实随机采集后混合均匀，将果实带回实验室，去除明显缺陷或形态异常（过小、过大、发育不良）的果实，即时剥开果皮和假种皮用于后续实验。所有采集活动均获得当地管理部门许可［许可证号：桂林审准护（2021）26 号］。

1.2 种子预处理和萌发实验

将去除果皮的种子浸泡在去离子水中 2 h，除去浮于水面的种子，选择下沉种子用于萌发实验。播种前种子经 0.2%的高锰酸钾溶液消毒 5 min，用去离子水清洗 3 次后，置于蒸馏水中浸泡 48 h。浸种结束后的种子播种于铺有厚度 5 cm 细沙（高温灭菌）的塑料盒（长 × 宽 × 高=28 cm × 17.5 cm × 8 cm）内，每颗种子种脐朝下，轻轻按压至细沙没过种子 1/3，每颗种子间距约为 3 cm。放置于温度 38 ℃、周期性光照（3 000 lx、12 h · d^{-1}）、相对湿度 95%的人工培养箱（宁波阳辉 RDN-1000；宁波阳辉仪器有限公司）内，设置不同的高温高湿胁迫处理时间：CK（室温 25 ℃，相对湿度 45%）、1 d（HTH-1）、3 d（HTH-3）、5 d（HTH-5）和 7 d（HTH-7），实验分 3 个重复进行，每个重复共 20 粒种子。控制温度（±0.1 ℃）和湿度（±1%），适时补水，保持湿润。之后，将种子干燥，恢复原有水分，以 4 ℃保存并测定生理生化指标。参照《国际种子检验规程》的鉴定标准统计萌发情况，种子的萌发以胚根长度超过种子半径作为萌发标准。每天定时观察记录种子萌发情况，直到没有检测到萌发的种子后，从每个重复中随机抽取 5 株发育最好的幼苗用去离子水冲洗干净，室内晾干水分后测量株高（plant height，PH）、根长（root length，RL）和地

径(basal diameter, BD),精确到 0.01 cm。随后将幼苗放入规格一致的信封中,在烘箱 105 ℃下杀青 15 min 后降温至 65 ℃烘干至恒重,用精度为 0.001 g 的天平分别称取根、茎和叶的干质量,即为地下生物量(根)和地上生物量(茎、叶)。

1.3 种子萌发参数和幼苗生物量计算

当连续 5 d 未观察到有种子萌发时,计数结束。使用萌发率(GP)、萌发势(germination energy, GE)、萌发指数(GI)、平均萌发时间(MGT)、活力指数(VI)评价种子活力(Mao et al., 2019)。计算公式如下:

GP=(发芽种子总数/供试种子数)×100% (1)

GE=(30 d 内正常发芽种子数/供试种子数)×100% (2)

$GI=\sum(G_t/D_t)$ (3)

式中:G_t 为时间 t 日的发芽数;D_t 为对应天数。

$MGT=\sum(n_i\times t_i)/\sum n_i$ (4)

式中:n_i为播种后第 i 天萌发的种子数;t_i为播种之日开始的第 i 天。

$VI=\sum(n_i/t_i)\times(RL+PH)$ (5)

式中:RL 和 PH 分别为萌发试验结束时幼苗根长和幼苗苗高,幼苗根长为胚根及胚轴的总长度。

根冠比=地下生物量/地上生物量 (6)

1.4 种子生理生化指标测定

待处理结束后,选取不同胁迫时间的海南风吹楠种子,根据 Ilker 等(1993)的方法计算,基于超氧化物四唑蓝(NBT)溶液的光化学还原原理,测定超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)活性。用愈创木酚氧化法测定过氧化物酶(peroxidase, POD)活性(Zahra & Seyed, 2015)。丙二醛(MDA)含量可指示脂质过氧化反应,通过硫代巴比妥酸(TBA)反应测定 MDA(Taïbi et al., 2016)。采用茚三酮显色法测定脯氨酸(Pro)含量(王铎等,2021),采用考马斯亮蓝法测定可溶性蛋白(SP)含量,采用蒽酮比色法测定可溶性糖(soluble sugar, SS)和淀粉(starch, St)的含量(江文杰等,2024)。每个处理设 3 次重复。

1.5 数据处理与分析

采用 SPSS 25.0 软件进行单因素方差(one-way ANOVA)分析,Duncan 多重比较法(Tukey's HSD)对比不同胁迫时间种子各指标之间的差异($P<0.05$)。数据以算术平均值±标准误差表示。运用皮尔逊(Pearson)相关关系分析萌发及出苗指标与各生理指标之间的相关性,主成分分析及相关制图由 Origin 2024 软件完成。

2 结果与分析

2.1 不同处理下海南风吹楠种子的萌发特征

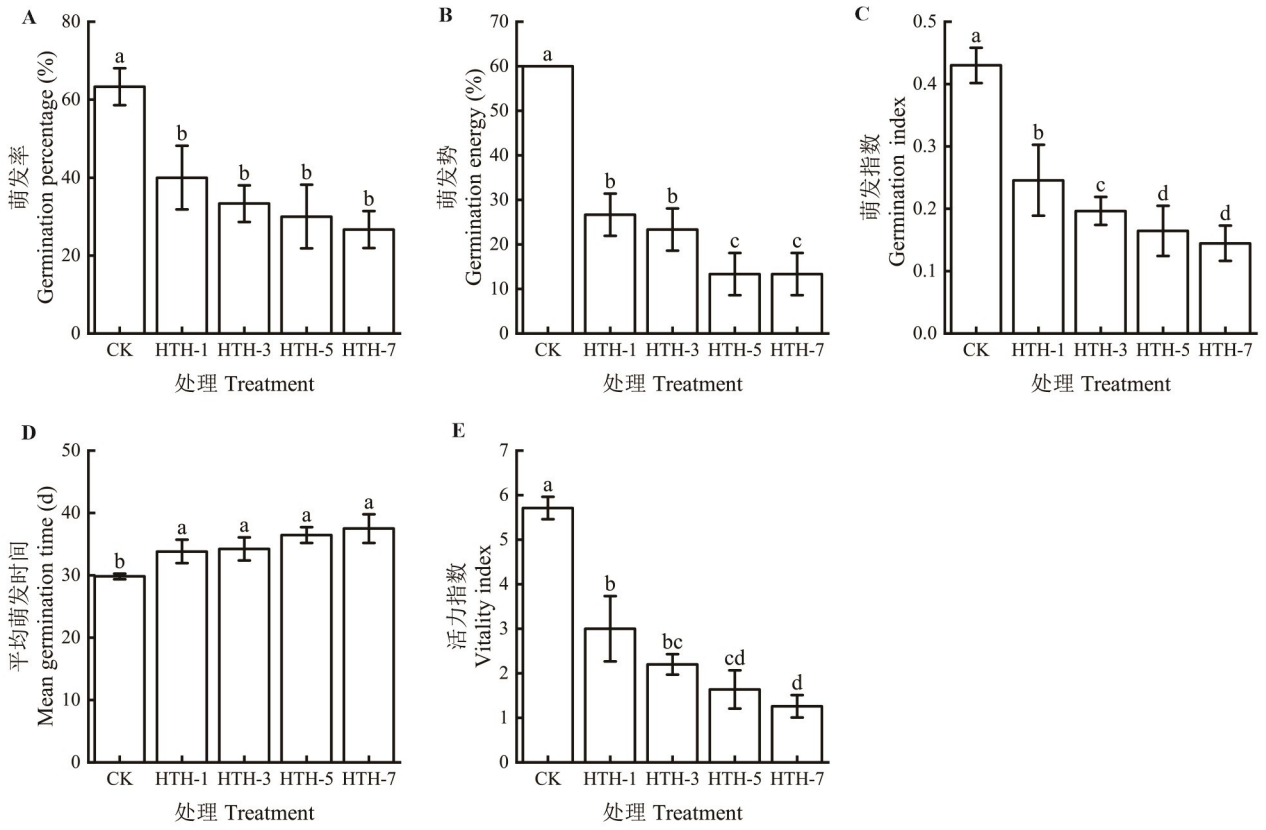
由图 1 可知,不同胁迫时间对海南风吹楠种子萌发的影响不同。随胁迫时间增加,萌发率显著降低,分别为 63.3%、40.0%、33.3%、31.7% 和 26.7%(图 1:A)。随胁迫时间增加,海南风吹楠种子萌发势、萌发指数以及活力指数均呈持续下降趋势,平均发芽时间逐渐增加($P<0.05$,图 1:B-E),CK 处理后的萌发率、萌发势、萌发指数和活力指数均显著高于 HTH-1、HTH-3、HTH-5 和 HTH-7,并且 HTH-7 为最低。

2.2 不同处理下海南风吹楠的幼苗生长和生物量积累特征

由图 2 可知,随胁迫时间增加,海南风吹楠幼苗株高、根长和地径均显著降低($P<0.05$)。其中,CK 处理后的幼苗株高分别比 HTH-1、HTH-3、HTH-5、HTH-7 显著提高了 9.0%、19.6%、42.1% 和 69.9%,CK 处理后的幼苗根长分别比 HTH-1、HTH-3、HTH-5、HTH-7 显著提高了 9.7%、17.5%、36.3%和35.2%,CK 处理后的地径分别比 HTH-5、HTH-7 显著提高了 18.3%、27.5%。由表 1 可知,在幼苗生物量及其分配上,增加胁迫时间显著抑制了其地上生物量、地下生物量和根冠比($P<0.05$)。其中,CK 处理后的地上生物量、地下生物量根冠比分别比 HTH-7 显著提高了 69.8%、27.1%和 31.8%。

2.3 不同处理下海南风吹楠种子的内含物质含量特征

由图 3 可知,不同高温高湿胁迫时间对海南风吹楠种子的淀粉含量、可溶性糖含量和可溶性蛋白含量均有显著差异($P<0.05$),并且随胁迫时间的延长,内含物质含量逐渐降低。其中,CK、HTH-1、HTH-3 处理下的淀粉含量均显著高于 HTH-5 和 HTH-7;可溶性糖含量随胁迫时间的增加而显著降低,CK 处理下的可溶性糖含量分别比 HTH-1、HTH-3、HTH-5、HTH-7 显著提高了 6.4%、18.6%、27.9% 和 31.0%;CK、HTH-1 处理下的可溶性蛋白含量均显著高于 HTH-3、HTH-5 和 HTH-7($P<0.05$)。



不同小写字母表示数据在不同胁迫时间达显著差异水平(P<0.05),下同。

Different lowercase letters indicate that the data reach a significant difference level at different stress time (P<0.05), the same below.

图 1　不同处理下海南风吹楠种子的萌发特征

Fig. 1　Seed germination characteristics of *Horsfieldia hainanensis* under different treatments

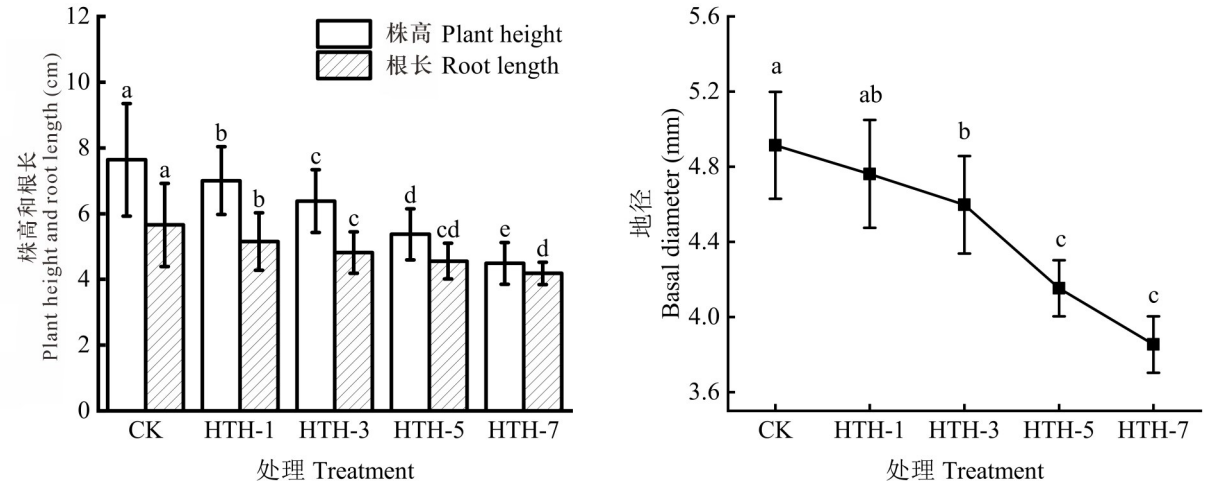


图 2　不同处理下海南风吹楠幼苗的株高、根长和地径

Fig. 2　Plant height, root length and basal diameter of *Horsfieldia hainanensis* seedings under different treatments

表 1 不同处理下海南风吹楠幼苗地上生物量、地下生物量及其分配

Table 1 Aboveground biomass, underground biomass and the biomass allocation of *Horsfieldia hainanensis* seedlings under different treatments

处理 Treatment	地上生物量 Aboveground biomass (g · plant^{-1})	地下生物量 Underground biomass (g · plant^{-1})	根冠比 Root-shoot ratio
CK	1.1±0.1a	0.8±0.1a	1.4±0.5a
HTH-1	1.0±0.1b	0.7±0.1b	1.4±0.1ab
HTH-3	0.9±0.1c	0.7±0.1b	1.3±0.1b
HTH-5	0.8±0.1d	0.6±0.1c	1.1±0.1c
HTH-7	0.6±0.1e	0.6±0.0d	1.1±0.1c

2.4 不同处理下海南风吹楠种子的酶活性、丙二醛和脯氨酸含量特征

不同胁迫时间海南风吹楠种子的抗氧化酶活性均存在显著性差异（$P<0.05$，图 4：A、B）。SOD 活性随胁迫时间延长显著降低（$P<0.05$），其中 CK 处理下的 SOD 活性分别比 HTH-1、HTH-3、HTH-5 和 HTH-7 显著提高了 24.2%、28.3%、51.8% 和 90.2%。POD 活性随胁迫时间延长显著增加（$P<0.05$），以 HTH-7 处理下的为最高。随胁迫时间增加，MDA 和 Pro 含量逐渐增加，HTH-5 和 HTH-7 处理下的 MDA 和 Pro 含量均显著高于其他处理且以 HTH-1 处理下的为最低（$P<0.05$，图 4：C、D）。

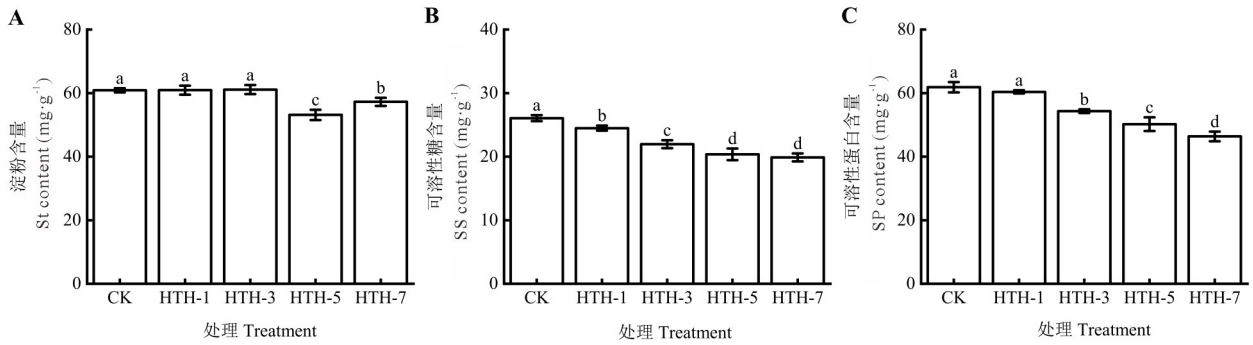


图 3 不同处理下海南风吹楠内含物质含量的特征

Fig. 3 Characteristics of *Horsfieldia hainanensis* of inteacelluar substances under different treatments

2.5 海南风吹楠种子萌发与生理指标相关性及主成分分析

以不同胁迫时间的海南风吹楠种子为样本单元，将 7 个与种子萌发、出苗相关的指标作变量进行主成分分析。由表 2 可知，第 1 主成分和第 2 主成分的方差贡献率分别为 88.2% 和 7.7%，第 1 主成分载荷量较大的因子为 SS、SP、SOD、POD、MDA 和 Pro；第 2 主成分载荷量较大的因子为 St、SOD 和 POD，表明贮藏物质、渗透调节物质和抗氧化酶活性对海南风吹楠种子萌发、出苗均具有一定的影响。对海南风吹楠种子和幼苗生长与生理指标进行相关性分析，由图 5 可知，GP、GE 和 VI 与幼苗生长相关的 PH、RL、BD、AB、UB、SL 和 RSR 显著正相关（$P < 0.05$），与贮藏物质 St、SS、SP 和抗氧化物酶 SOD 呈显著正相关（$P<0.05$），与 POD、MDA 和 Pro 呈显著负相关；MGT 则与之相反，与 GP、GE、VI 及幼苗生长和生物量指标呈显著负相关（$P<0.05$），与贮藏物质 St、SS、SP 和抗氧化物酶 SOD 呈显著负相关（$P<0.05$），与 POD、MDA 和 Pro 呈显著正相关（$P<0.05$）。

3 讨论

3.1 高温高湿胁迫对海南风吹楠种子萌发及幼苗生长的影响

种子在自然生境下萌发生长受光照、水分和温度等多种因素影响（张婉婷等，2022）。海南风吹楠因其独特的生长环境，掉落的种子多受高温度和湿度等影响，从而导致种苗自然更新较慢（蒋迎红等，2016）。本研究中，高温高湿胁迫时间对海南风吹楠种子萌发和幼苗生长均具有显著影响。随着胁迫时间的增加，海南风吹楠种子萌发和幼苗生长均受到一定程度的抑制，萌发率急剧降低，这可能与郭聪聪等（2023）研究高温下白皮

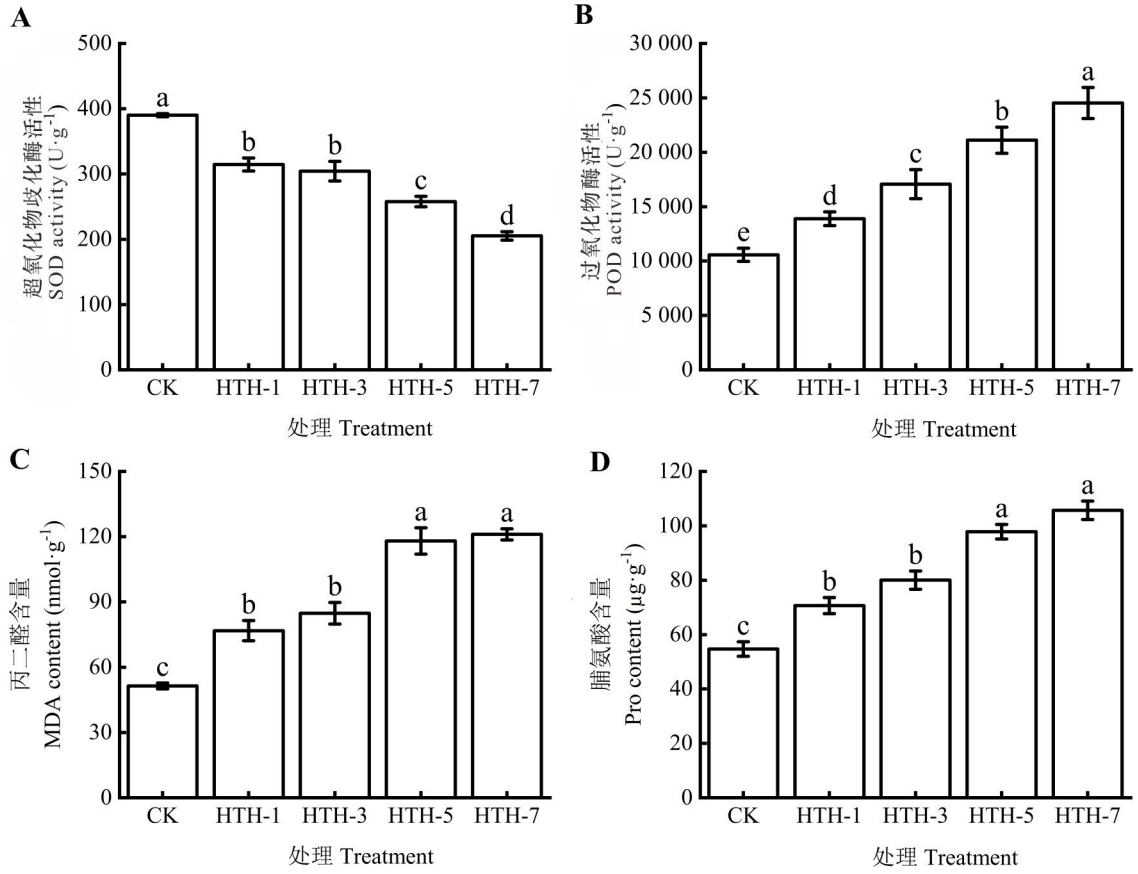


图 4　不同处理下海南风吹楠酶活性、丙二醛和脯氨酸含量的特征

Fig. 4　Characteristics of enzyme activities, MDA and Pro contents of *Horsfieldia hainanensis* under different treatments

松(*Pinus bungeana*)种子产生热抑制的现象一致。CK 处理下的种子活力较高,这可能是因种皮在自然贮藏温度和湿度下的保护作用而致。随时间延长,高温、高湿度条件会导致海南风吹楠种子外部结构的破坏和种皮透性的改变,贾梅花等(2021)认为种皮因高温炙烤开裂会导致种子活力迅速下降,朱淑娟等(2021)认为高湿度水分饱和导致出现少量积水诱发真菌侵染,从而降低种子活力。本研究发现,胁迫 7 d 后海南风吹楠种子萌发率仅为 26.7%,幼苗出苗后也可能受到上述因素影响。高温会对海南风吹楠幼苗生长发育及外观形态产生影响,如幼苗徒长、长势变弱等(杨君妍等,2024),在过高过久的水分条件下,种子可能由于 O_2 含量过低而通气不良,出苗缓慢或出苗后变质腐烂(朱淑娟等,2021)等,导致株高、根长和地径受到抑制,体现为幼苗地上生物量和地下生物量减少,根冠比下降。

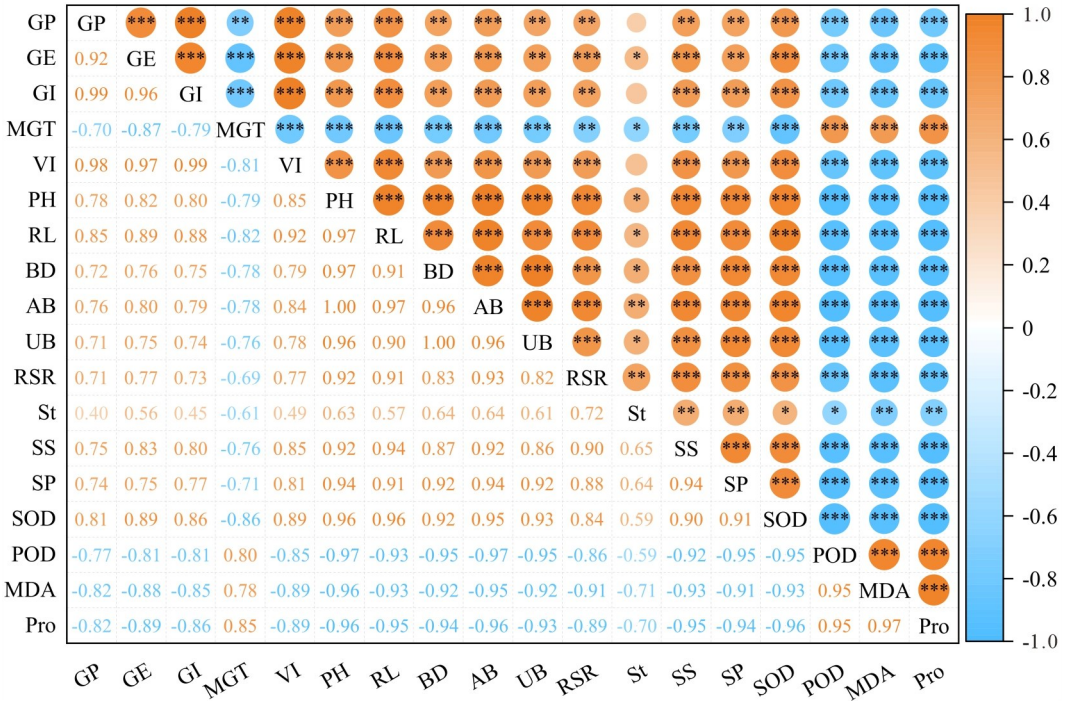
3.2 高温高湿胁迫对海南风吹楠种子内含物质、酶活性、丙二醛和脯氨酸的影响

种子萌发是一个复杂的过程,它不仅受外部环境因素的影响,还受种子内含物质生理变化的影响(张平芳等,2023)。当受到逆境胁迫时,植物体内含物质含量和抗氧化酶活性等都会发生变化来缓解胁迫所带来的毒害,但当胁迫程度过高时,渗透调节机制和抗氧化酶促系统会遭到破坏,造成细胞膜脂过氧化。St、SS 和 SP 为种子萌发生长提供所需要的物质和能量,其中 St 被分解为葡萄糖,通过氧化作用释放能量,以供幼苗生长所需。SS、SP 和 Pro 是种子中重要的渗透调节物质,当植物受到逆境胁迫时,三者协调作用维持细胞的含水量和膨压势,从而使植物维持正常生长(苏世平等,2022)。本研究中,随着高温高湿胁迫时间增加,海南风吹楠种子内 St 含量变化呈递减趋势,这可能是由于高温高湿使得胚乳内的营养物质不断

表 2 影响海南风吹楠种子萌发与幼苗生长的主成分分析

Table 2 Analysis of principal components affecting seed germination and seedling growth of *Horsfieldia hainanensis*

主成分 Principal component	淀粉 St	可溶性糖 SS	可溶性蛋白 SP	超氧化物歧化酶 SOD	过氧化物酶 POD	丙二醛 MDA	脯氨酸 Pro	累计方差贡献率 Cumulative variance contribution rate (%)
1	0.29	0.39	0.39	0.39	−0.40	−0.39	−0.40	88.20
2	0.93	−0.09	−0.12	−0.23	0.24	−0.01	0.04	7.70



* 表示显著相关性($P<0.05$), ** 表示极显著相关性($P<0.01$)。

* indicates a significant correlation ($P<0.05$), ** indicates a very significant correlation ($P<0.01$).

图 5 海南风吹楠种子和幼苗生长与生理指标的相关性分析

Fig. 5 Correlation analysis of seed and seedling growth and physiological indexes of *Horsfieldia hainanensis*

降解,种子需要消耗自身营养物质来抵御高温伤害,释放能量或转化成其他物质,以保证种子萌发有足够的能量用于生长和生理生化反应,这与黄琴琴等(2021)的观点一致。本研究结果显示,SS 和 SP 含量显著降低,说明随着胁迫时间增加,海南风吹楠种子渗透调节物质含量减少,细胞结构稳定性变差,抵御逆境能力降低,从而给种子萌发带来负面影响。

在逆境胁迫条件下,植物会积累大量的 Pro 以保护其免受渗透胁迫伤害的作用,Pro 的积累是植物在逆境胁迫下产生的一种适应性反应(杨文玲等,2015)。本研究结果表明,高温高湿胁迫下,海南风吹楠种子 Pro 大量积累,在 HTH-7 达到最大,这对缓解高温高湿胁迫对种子的毒害具有重要意义。膜脂过氧化是种子老化的主要原因,MDA 是膜脂过氧化后的生成物,其含量与细胞膜的氧化损伤呈正相关(Yoko,2019)。本研究中,海南风吹楠种子 MDA 含量随胁迫时间逐渐增加,这可能是高温高湿胁迫破坏了细胞膜稳定性,体内产生大量活性氧自由基,导致膜脂过氧化加剧(Yoko,2019)。这说明高温高湿胁迫会导致海南风吹楠种子细胞膜脂过氧化,随胁迫时间的增加而使伤害程度加深。种子萌发需要完成内含物质的转化,一系列的转化过程中都离不开酶的作用(梁惠

子等,2024)。胡佳瑶等(2022)发现,植物受到逆境胁迫时,通过增强抗氧化酶活性来减少活性氧自由基对植物生理机能的损伤,并增强种子抗氧化能力。但是,本研究中海南风吹楠种子的 2 种抗氧化酶活性表现不一致,POD 活性增加,而 SOD 活性则逐渐降低,原因可能是随着胁迫时间不断增加,2 种酶活性的响应和变化趋势存在差异(袁锋等,2023;李孟盈等,2024)。海南风吹楠种子产生活性氧的能力超过清除能力,内环境产生紊乱,SOD 最适环境遭到破坏,从而使 SOD 活性降低。SOD 活性仅显示了受高温高湿胁迫程度大小,而胁迫下海南风吹楠种子内的抗氧化防御酶起主要作用的是 POD。

3.3 高温高湿胁迫下海南风吹楠种子萌发指标和生理生化指标的相关性

在逆境环境下,植物种子萌发和幼苗生长通常对内含物质以及酶活性变化的响应不同,导致各元素间的关系发生改变。有研究表明,种子老化是低活力和高 MGT 的原因(Demir et al.,2008),后期萌发的种子产生的幼苗更小,在本研究中也得出相似的结论,即 MGT 与幼苗生长指标及生物量分配呈负相关。这可能是经高温高湿胁迫后,海南风吹楠种子内含物质含量大幅减少,使得种子萌发所需营养物质与能量供应不足,关键阶段的可利用营养物质短缺,导致海南风吹楠种子萌发率低(Soriano et al.,2014),幼苗矮小,长势不足(仝培江等,2021)。本研究中 St、SS、SP 与 GP、GE、VI 和幼苗生长及生物量分配指标呈正相关也证实了这一点。此外,本研究结果显示,SS 和 SP 含量与种子的萌发、出苗相关性较高,而 St 含量与之相关性较低,可能的解释是,SS 可以直接为种子萌发、出苗提供能量(Lai et al.,2014),而 St 却还需要通过降解转为单糖,才能被种子利用,因此 St 含量预测种子萌发及出苗的敏感性较低,但 St 仍是海南风吹楠种子顺利萌发的关键因素之一。杨亚平等(2008)研究发现,MDA 的含量随着种子老化程度的加深而升高,并且与种子的活力呈负相关,本研究结果与之一致,即 MDA 与海南风吹楠种子萌发指标、幼苗生长指标及生物量分配和内含物质均呈显著负相关。此外,POD 和 Pro 也与海南风吹楠种子和幼苗相关指标有相似的负相关关系。这可以解释为在高温高湿逆境胁迫下,膜脂过氧化作用逐渐加深时,Pro 增加发挥其渗透调节作用和 POD 的强抗氧化作用,以协调海南风吹楠种子体内复杂物质平衡性(Mohammad et al.,2020),这使得海南风吹楠种子顺利萌发和出苗。因此,内含物质并不是决定种子萌发出苗的唯一因素,渗透调节物质和酶活性等都对海南风吹楠种子萌发具有重要意义。

4　结论

对不同高温高湿胁迫时间下海南风吹楠种子萌发和幼苗生长的分析表明,海南风吹楠种子在不受高温高湿胁迫下表现出较高的种子活力和良好的幼苗生长状况,随着胁迫时间的延长,海南风吹楠种子活力、幼苗生长及生物量分配均受到抑制。在高温高湿环境下,海南风吹楠种子内含物质分解,渗透调节物质增加加剧膜脂过氧化并提高抗氧化酶活性,以胁迫 7 d 时为最低,这说明海南风吹楠对短时高温高湿环境的适应性较差。因此,对于海南风吹楠的种质资源保护和野外回归要考虑可能出现的极端环境对其造成的影响。此外,极小种群野生植物海南风吹楠野外生存环境复杂多样,本文仅对其生境频发的短时高温高湿环境进行室内初步研究,仍需要在长期生态监测基础上结合分子生物学、种群动态模型等研究手段,逐步破解海南风吹楠濒危机制,为其保护和恢复提供科学依据。

参考文献:

BORE E K, ISHIKAWA E, LIBRON J A M A, et al., 2023. Primed seeds of NERICA 4 stored for long periods under high temperature and humidity conditions maintain germination rates [J]. Applied Sciences, 13(5): 2869.

DEMIR I, ERMIS S, MAVI K, et al., 2008. Mean germination time of pepper seed lots (*Capsicum annuum* L.) predicts size and uniformity of seedlings in germination tests and transplant modules [J]. Seed Science and Technology, 36(1): 21-30.

FOOTITT S, HUANG Z, OLCER-FOOTITT H, et al., 2018. The impact of global warming on germination and seedling emergence in *Alliaria petiolata*, a woodland species with dormancy loss dependent on low temperature [J]. Plant Biology, 20(4): 682-690.

FU X F, WANG L S, ZHU Y, et al., 2018. Effects of different fertilization treatments on the growth and physiological

characteristics of *Horsfieldia hainanensis* Merr. seedlings [J]. Plant Science Journal, 36(2): 273-281. [付晓凤, 王莉姗, 朱原, 等, 2018. 不同施肥处理对海南风吹楠幼苗生长及生理特性影响 [J]. 植物科学学报, 36(2): 273-281.]

GOKDAS Z, YILDIRIM E, GUPTA S, et al., 2022. Karrikinolide stimulated seed germination of artificially aged marrow, cabbage and pepper seeds through repair of cell structure and enzyme activity [J]. South African Journal of Botany, 151(1): 208-213.

GUO C C, SHEN Y B, SHI F H, 2023. Effects of temperature on stored substance metabolism and enzyme activity during germination of *Pinus bungeana* seeds [J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 47(6): 25-34. [郭聪聪, 沈永宝, 史锋厚, 2023. 温度对白皮松种子萌发过程中储藏物质代谢及酶活性的影响 [J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 47(6): 25-34.]

HUANG J, WANG H Y, ZHONG Y D, et al., 2019. Growth and physiological response of an endangered tree, *Horsfieldia hainanensis* Merr., to simulated sulfuric and nitric acid rain in southern China [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 144: 118-126.

HUANG Q Q, YANG Z Q, LIU X N, et al., 2021. Discussion on the mechanism of effects of high temperature and humidity on tomato flower bud differentiation in seedling stage [J]. Chinese Journal of Agrometeorology, 42(1): 56-68. [黄琴琴, 杨再强, 刘显男, 等, 2021. 苗期高温高湿影响番茄花芽分化进程的机理探讨 [J]. 中国农业气象, 42(1): 56-68.]

HU J Y, WANG W M, KUANG X S, et al., 2022. Seed germination and seedling physiological characteristics of *Celosia argentea* under cadmium stress [J]. Pratacultural Science, 39(7): 1391-1398. [胡佳瑶, 王悟敏, 匡雪韶, 等, 2022. 镉胁迫下青葙种子萌发及幼苗生理特性 [J]. 草业科学, 39(7): 1391-1398.]

ILKER D, ZUHAL Y, ORHAN C, et al., 1993. A methodological approach to superoxide dismutase (SOD) activity assay based on inhibition of nitroblue tetrazolium (NBT) reduction [J]. Clinica Chimica Acta, 214(1): 103-104.

JIA M H, WANG Z, LIU J F, et al., 2021. Effects of *Castanopsis kawakamii* forest litter on seed germination of *Pinus massoniana* [J]. Forest Research, 34(1): 128-136. [贾梅花, 王哲, 刘金福, 等, 2021. 格氏栲天然林凋落物对马尾松种子萌发的影响 [J]. 林业科学研究, 34(1): 128-136.]

JIANG Y H, LIU X S, XIANG W H, et al., 2018. Genetic diversity and structure analysis of the endangered plant species *Horsfieldia hainanensis* Merr. in China [J]. Biotechnology and Biotechnological Equipment, 32(1): 95-101.

JIANG Y H, 2018. Ecological characteristics and endangered reason analysis of *Horsfieldia hainanensis* Merr. as an extremely small population [D]. Changsha: Central South University of Forestry & Technology. [蒋迎红, 2018. 极小种群海南风吹楠生态学特性及濒危成因分析 [D]. 长沙: 中南林业科技大学.]

JIANG W J, YANG Q S, LI G L, et al., 2024. Effects of storage substances and endogenous hormones on seed germination and seedling formation of *Quercus variabilis* [J]. Journal of Beijing Forestry University, 46(1): 19-26. [江文杰, 杨钦淞, 李国雷, 等, 2024. 栓皮栎种子贮藏物质和内源激素对萌发成苗的影响 [J]. 北京林业大学学报, 46(1): 19-26.]

JIANG Y H, XIANG W H, JIANG Y, et al., 2016. composition, structure and phytogeographic characteristics of *Horsfieldia hainanensis* community in Guangxi [J]. Journal of Beijing Forestry University, 38(1): 74-82. [蒋迎红, 项文化, 蒋燚, 等, 2016. 广西海南风吹楠群落区系组成、结构与特征 [J]. 北京林业大学学报, 38(1): 74-82.]

LIU X S, XIAO Y F, WANG Y, et al., 2024. Seed germination ecology of endangered plant *Horsfieldia hainanensis* Merr. in China [J]. BMC Plant Biology, 24(1): 486.

LIANG H Z, YANG J S, QIN Y, et al., 2024. Effects of simulated drought by PEG-6000 on the germination of *Hopea chinensis* seeds under different temperature conditions [J]. Guihaia, 44(1): 68-76. [梁惠子, 杨继生, 覃毅, 等, 2024. 不同温度下 PEG 模拟干旱对濒危植物狭叶坡垒种子萌发的影响 [J]. 广西植物, 44(1): 68-76.]

LI M Y, HU L X, XIANG Z X, 2024. Effect of cadmium on the germination, growth and physiology of seedlings of *Amaranthus australis* [J]. Acta Agrestia Sinica, 32(3): 754-762. [李孟盈, 胡龙兴, 向佐湘, 2024. 镉胁迫对南方苋种子萌发及幼苗生长和生理的影响 [J]. 草地学报, 32(3): 754-762.]

LAI X, GUO C, XIAO Z S, et al., 2014. Trait-mediated seed predation, dispersal and survival among frugivore-dispersed plants in a fragmented subtropical forest, Southwest China [J]. Integr Zool, 9(3): 246-254.

MA L Y, WEI J G, HAN G J, et al., 2024. Seed osmopriming with polyethylene glycol (PEG) enhances seed germination and seedling physiological traits of *Coronilla varia* L. under water stress [J]. PLoS ONE, 19(5): e0303145.

MCDONALD M B, 1999. Seed deterioration: physiology, repair and assessment [J]. Seed Science and Technology, 27(1): 177-237.

MAHDAVI-DARVARI F, NOOR N M, 2017. New insight into early somatic embryogenesis of mangosteen (*Garcinia mangostana*) through *de novo* and comparative transcriptome analyses [J]. Tropical Plant Biology, 10(1): 30-44.

MAO P L, GUO L M, GAO Y X, et al., 2019. Effects of seed size and sand burial on germination and early growth of seedlings for coastal *Pinus thunbergii* Parl. in the northern Shandong peninsula, China [J]. Forests, 10(3): 281.

MOHAMMAD M, NASRIN F, MAHMOUD P, et al., 2020. Seed germination, antioxidant enzymes activity and

proline content in medicinal plant *Tagetes minuta* under salinity stress [J]. Plant Biosystems, 154(6): 835-842.

SU S P, LI Y, LIU X E, et al., 2022. A study of the mechanism of drought stress alleviation by exogenous proline applied to *Reaumuria soongorica* [J]. Acta Prataculturae Sinica, 2022, 31(6): 127-138. [苏世平, 李毅, 刘小娥, 等, 2022. 外源脯氨酸对缓解红砂干旱胁迫的机理研究 [J]. 草业学报, 31(6): 127-138.]

SUN Y, WANG Y, SHI Q S, et al., 2023. Effects of temperature, light, water conditions and storage time on seed germination of 3 species of *Exochorda* Lindl. [J]. Seed, 42(6): 42-48. [孙宜, 王扬, 石青松, 等, 2023. 温度、光照、水分和储藏时间对 3 种白鹃梅种子萌发的影响 [J]. 种子, 42(6): 42-48.]

SONG L Y, 2023. Effects of high temperature and humidity on seed germination and physiological and biochemical characteristics of rice [J]. Northern Rice, 53(2): 19-23. [宋丽媛, 2023. 高温高湿对水稻种子萌发及生理生化特性的影响 [J]. 北方水稻, 53(2): 19-23.]

SORIANO D, HUANTE P, GAMBOA-DEBUEN A, et al., 2014. Effects of burial and storage on germination and seed reserves of 18 tree species in a tropical deciduous forest in Mexico [J]. Oecologia, 174(1): 33-44.

TAÏBI K, TAIBI F, AIT ABDERRAHIM L, et al., 2016. Effect of salt stress on growth, chlorophyll content, lipid peroxidation and antioxidant defence systems in *Phaseolus vulgaris* L. [J]. South African Journal of Botany, 105: 306-312.

TONG P J, CHENG Z H, MENG H W, 2021. Physiological response of cucumber seedlings to high temperature and humidity stress [J]. Journal of Northwest A & F University, 49(6): 85-93, 103. [仝培江, 程智慧, 孟焕文, 2021. 黄瓜幼苗对高温高湿胁迫的生理响应 [J]. 西北农林科技大学学报, 49(6): 85-93, 103.]

WANG D, TIAN Y L, ZHANG H J, et al., 2021. Effects of diethyl aminoethyl hexanoate on seed germination characteristics of white clover under chromium stress [J]. Pratacultural Science, 38(10): 1986-1997. [王铎, 田雨龙, 张鸿建, 等, 2021. 胺鲜酯对铬胁迫下白三叶种子萌发特性的影响 [J]. 草业科学, 38(10): 1986-1997.]

YIN H, CHEN Q M, YI M F, et al., 2008. Effects of short-term heat stress on oxidative damage and responses of antioxidant system in *Lilium longiflorum* [J]. Plant Growth Regulation, 54(1): 45-54.

YUAN C H, YANG Z Q, ZHAO H L, 2020. Compensatory growth of tomato after high temperature and high humidity stress [J]. Chinese Journal of Ecology, 39(2): 487-496. [袁昌洪, 杨再强, 赵和丽, 2020. 番茄高温高湿胁迫后的补偿生长 [J]. 生态学杂志, 39(2): 487-496.]

YANG J Y, YAN M, WU H B, et al., 2024. The impact of high temperature on different thick-skinned melon varieties and comprehensive evaluation of its heat resistance [J]. Xinjiang Agricultural Sciences, 61(6): 1386-1396. [杨君妍, 闫淼, 吴海波, 等, 2024. 高温对不同厚皮甜瓜品种种子萌发的影响及其耐热性综合评价 [J]. 新疆农业科学, 61(6): 1386-1396.]

YANG W L, YUE D D, LI G J, et al., 2015. The effects of lead and chromium stresses on seed germination and proline content in wheat seedlings [J]. Biotechnology Bulletin, 31(12): 110-114. [杨文玲, 岳丹丹, 李冠杰, 等, 2015. 铅铬胁迫对小麦种子萌发及幼苗脯氨酸含量的影响 [J]. 生物技术通报, 31(12): 110-114.]

YOKO Y, 2019. Aluminum toxicity in plant cells: Mechanisms of cell death and inhibition of cell elongation [J]. Soil Science and Plant Nutrition, 65(1): 41-55.

YUAN F, LUO Q, XIA X H, et al., 2023. Effects of salt and phosphorus stress on seed germination and seedling growth of *Casuarina equisetifolia* and *Acacia confusa* [J]. Guihaia, 43(4): 587-595. [袁锋, 罗倩, 夏心慧, 等, 2023. 盐磷胁迫对木麻黄和台湾相思种子萌发及幼苗生长的影响 [J]. 广西植物, 43(4): 587-595.]

YANG Y P, JIANG X C, CHEN L B, et al., 2008. Study on physiological mechanism in aging of rice seeds [J]. Journal of Hunan Agricultural University, 34(3): 265-269. [杨亚平, 姜孝成, 陈良碧, 等, 2008. 水稻种子老化的生理机制 [J]. 湖南农业大学学报, 34(3): 265-269.]

ZAHRA A, SEYED Z S S, 2015. Partial purification and biochemical characterization of peroxidase from rosemary (*Rosmarinus officinalis* L.) leaves [J]. Advanced Biomedical Research, 4: 159.

ZHANG W T, WANG H Y, SHI L, et al., 2022. Effects of water, temperature and light on seed germination of several common crops [J]. Journal of Southwest University, 44(6): 49-54. [张婉婷, 王鹤宇, 史良, 等, 2022. 水分、温度和光照对几种常见作物种子萌发的影响 [J]. 西南大学学报, 44(6): 49-54.]

ZHU S J, WANG F L, LIU Y J, et al., 2021. Effects of soil moisture and seed size on the germination, sprouting and sapling growth of *Haloxylon ammodendron* [J]. Journal of Northwest Forestry University, 36(6): 16-21. [朱淑娟, 王方琳, 刘有军, 等, 2021. 土壤水分和种子大小对梭梭种子萌发、出苗和幼苗生长的影响 [J]. 西北林学院学报, 36(6): 16-21.]

ZHANG P F, PU T, YU X, et al., 2023. Seed germination characteristics of *Paeonia delavayi* during sand storage stratification [J]. Journal of Northwest A & F University, 51(12): 82-94. [张平芳, 普甜, 余潇, 等, 2023. 沙藏层积过程中滇牡丹种子萌发特征研究 [J]. 西北农林科技大学学报, 51(12): 82-94.]

（责任编辑　李　莉　王登惠）