



孙胜,冉芳,易辉,等.圆齿野鸦椿种子自然沙藏层积过程中种胚后熟发育研究[J].江西农业大学学报,2026,48(1):131-141.

SUN S,RAN F,YI H,et al.A study on embryo after-ripening development of *Euscaphis konishii* seeds during natural sand stratification[J].Acta agriculturae universitatis Jiangxiensis,2026,48(1):131-141.

圆齿野鸦椿种子自然沙藏层积过程中 种胚后熟发育研究

孙 胜,冉 芳,易 辉,蔡军火,柯欢羽,姜雪茹*

(江西农业大学 园林与艺术学院,江西 南昌 330045)

摘要:【目的】圆齿野鸦椿(*Euscaphis konishii* Hayata)为我国特有的药赏两用树种,种子具有复合休眠特性,通常需要自然沙藏层积至第3年春季才能满足生产需求(萌发率达75%左右)。探究其种胚后熟发育进程和生理机制,可为其种子休眠解除和种苗繁育技术的研究提供理论依据。【方法】以秋季母树上自然成熟的圆齿野鸦椿种子为材料,在自然沙藏层积的0,30,60,90,120,150 d测定种子的种胚形态、发芽特性、贮藏物质、活性氧和内源激素含量等指标,同时结合主成分分析法系统解析种子自然沙藏层积过程中的生理动态变化。【结果】(1)圆齿野鸦椿种子发芽率及发芽指数均随层积时间延长显著提升,去壳种子发芽率始终高于未去壳种子;层积0 d的种子发芽率为0,去壳后发芽率为(24±2.16)%;层积150 d的种子发芽率为(35±1.29)%,去壳后发芽率达到(89.5±1.26)%;胚率随层积时间的延长亦呈现上升趋势,层积60 d种子的胚率显著高于层积0 d和30 d的。(2)自然沙藏层积中圆齿野鸦椿胚后熟发育可分为3个阶段:Ⅰ前期(0~30 d),胚组织结构相对致密;Ⅱ中期(60~90 d),胚根、胚轴细胞伸长,胚芽膨大;Ⅲ后期(120~150 d),胚器官快速生长,胚乳降解。(3)可溶性糖和可溶性蛋白含量随层积显著增加, α -淀粉酶在层积60 d时达峰值;ABA、JA、ZR、 $O_2\cdot^-$ 含量随层积延长显著下降,而IAA、 H_2O_2 含量及IAA/ABA、 GA_{1+3} /ABA、 GA_{4+7} /ABA、(GA_{1+3} +IAA+ZR)/ABA比值持续上升。(4)主成分分析发现ABA、JA在PC1上表现出较高的负荷载,IAA/ABA、(GA_{1+3} +IAA+ZR)/ABA、发芽率、GA/ABA、胚率、可溶性糖及(α + β)淀粉酶在PC1上表现出较高的正荷载;层积60 d和90 d是样本点由PC1负轴向PC1正轴移动的转折点。【结论】圆齿野鸦椿种子在自然沙藏层积150 d后(秋-冬-春)即完成胚后熟发育,其中层积60~90 d是种胚发育的关键阶段;储藏物质的降解和转化为圆齿野鸦椿种胚发育提供了充足的能量支持,IAA、 H_2O_2 、IAA/ABA和GA/ABA的升高,ABA、JA和 $O_2\cdot^-$ 含量的减少为圆齿野鸦椿种胚后熟发育创造了有利的内条件。

关键词:圆齿野鸦椿;自然沙藏层积;种子休眠;种胚后熟;生理机制

中图分类号:S792.99 文献标志码:A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):

文章编号:1000-2286(2026)01-0131-11

CSTR:32399.14.aauj.2026012



A study on embryo after-ripening development of *Euscaphis konishii* seeds during natural sand stratification

SUN Sheng, RAN Fang, YI Hui, CAI Junhuo, KE Huanyu, JIANG Xueru*

收稿日期:2025-08-22 修回日期:2025-09-19 接受日期:2025-09-26

基金项目:国家自然科学基金项目(3236042)和江西省自然科学基金项目(20212BAB215014)

Project supported by the National Natural Science Foundation of China(32360420)and Jiangxi Provincial Natural Science Foundation(20212BAB215014)

作者简介:孙胜,硕士生,orcid.org/0009-0005-1518-4898,15552265002@163.com;*通信作者:姜雪茹,讲师,博士,主要从事园林植物栽培与繁育研究,orcid.org/0000-0003-4685-0417,hnfgjxr@163.com。

©《江西农业大学学报》编辑部,开放获取CC BY-NC-ND协议

(School of Landscape and Art, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China)

Abstract: [Objective] *Euscaphis konishii* Hayata is a plant species unique in China, valued for both medicinal and ornamental purposes. Its seeds exhibit complex dormancy characteristics, typically requiring natural sand stratification until the spring of the third year to meet production requirements (achieving a germination rate of around 75%). Exploring the developmental process and physiological mechanisms of its embryo after-ripening can provide a theoretical basis for the research on dormancy breaking and seedling propagation techniques. [Method] Seeds from naturally matured *E. konishii* fruits were subjected to natural sand stratification for 0, 30, 60, 90, 120 and 150 days. Morphological changes in the embryo, germination characteristics, storage substances, reactive oxygen species, and endogenous hormone levels were measured at each stage. Furthermore, principal component analysis (PCA) was employed to systematically analyze the physiological dynamics throughout the stratification process. [Result] (1) The germination rate and germination index of *E. konishii* seeds increased significantly with prolonged stratification time. The germination rate was 0% at 0 d, which increased to $(24 \pm 2.16)\%$ after dehulling. After 150 d of stratification, the germination rate reached $(35 \pm 1.29)\%$, and notably increased to $(89.5 \pm 1.26)\%$ upon dehulling. The embryo rate also showed an increasing trend, with a significant increase observed at 60 d compared to 0 d and 30 d. (2) The embryo after-ripening development could be divided into three stages: Stage I (0–30 d), characterized by a relatively compact embryonic tissue structure; Stage II (60–90 d), featuring elongation of radicle and hypocotyl cells and expansion of the plumule; Stage III (120–150 d), marked by rapid growth of embryonic organs and degradation of the endosperm. (3) Soluble sugar and soluble protein contents increased significantly during stratification, with α -amylase activity peaking at 60 d. The contents of abscisic acid (ABA), jasmonic acid (JA), zeatin riboside (ZR), and superoxide anion ($O_2 \cdot^-$) decreased significantly, whereas the contents of indole-3-acetic acid (IAA) and hydrogen peroxide (H_2O_2), as well as the ratios of IAA/ABA, $(GA_{1+3})/ABA$, $(GA_{4+7})/ABA$, and $(GA_{1+3}+IAA+ZR)/ABA$, increased continuously. (4) PCA revealed that ABA and JA exhibited high negative loadings on PC1, while IAA/ABA, $(GA_{1+3}+IAA+ZR)/ABA$, germination rate, GA/ABA, embryo rate, soluble sugars, and $(\alpha+\beta)$ -amylase activity exhibited high positive loadings on PC1. The time points of 60 d and 90 d were identified as the turning points where sample points shifted from the negative to the positive axis of PC1. [Conclusion] *E. konishii* seeds complete after-ripening after 150 d of natural sand stratification (autumn–winter–spring), with the period of 60–90 days identified as the critical phase. The degradation and conversion of storage substances provide essential energy support for embryo development. The increases in IAA, H_2O_2 , IAA/ABA, and GA/ABA ratios, coupled with the decrease in ABA, JA, and $O_2 \cdot^-$ contents, collectively create a favorable internal environment for the after-ripening development of *E. konishii* seeds.

Keywords: *Euscaphis konishii*; natural sand stratification; seed dormancy; embryo after-ripening; physiological mechanism

【研究意义】圆齿野鸦椿(*Euscaphis konishii* Hayata)为省沽油科野鸦椿属常绿小乔木,是中国南方所特有的药赏两用植物。其树形优美、冠形舒展,果实红艳繁密,且挂果时间长达7个月,观赏价值极高。果实、根、叶、花及皮均可入药,富含三萜类、黄酮类、酯类等成分,具有消炎、抗肝纤维化、抗氧化、抗肿瘤等药理活性^[1-4]。但其种子具有深休眠特性,萌发周期长且发芽率低。因此,探究圆齿野鸦椿种子的休眠机制对其种苗繁育和开发利用至关重要。【前人研究进展】相关研究表明,影响圆齿野鸦椿种子休眠的主要原因是种胚发育不完全和内含活性抑制物质,此外种皮的透水、透气性障碍对休眠也有一定的影响^[5-8]。根据Baskin等^[9]的分类,圆齿野鸦椿种子的休眠类型应属于复合型,即兼具物理休眠和形态生理休眠。这类种子的休眠解除通常依赖于较长时间的低温或变温层积处理,并伴随着种胚的形态后熟及抑制物含量的下降^[10]。例如,滇重楼(*Paris polyphylla* var. *yunnanensis*)种子种皮透性障碍与胚发育不全共同导致休眠,变温层积可有效促进ABA降解和GA积累,从而启动萌发^[11-12];而红豆杉(*Taxus chinensis*

Rehd)种子则需通过长时间层积完成胚的生长和生理生化变化^[13]。本团队前期研究发现,变温层积、低温层积均不能使圆齿野鸦椿种子达到较高的萌发率^[14-16],常用的、能够较好地解除圆齿野鸦椿种子休眠的方法依然是自然沙藏层积,采用此方法可使萌发率达到75%~80%,且出苗整齐^[17]。

【本研究切入点】种胚的形态和生理后熟是解除圆齿野鸦椿种子形态生理休眠的前提,但其长时间层积过程中种胚后熟发育进程和相关生理生化机制还不清晰。【拟解决的关键问题】研究以自然沙藏层积不同时间的圆齿野鸦椿种子为试材,探究其种胚后熟动态及其与贮藏物质、激素和活性氧的关系,以明确圆齿野鸦椿种胚后熟的关键阶段、所需的层积时间及内源影响因子,为圆齿野鸦椿种子休眠解除机制和破眠技术的研究提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试种子来源于福建省邵武市锦溪天成苗木有限公司种植的11年树龄圆齿野鸦椿母树。采集时间为2022年11月3日,自然沙藏层积于江西农业大学花卉基地。层积期间,采用美国Onset公司生产的HOBO Prov2温湿度记录仪U23-001记录层积土壤的温度和湿度。在层积的0,30,60,90,120,150 d取出适量种子,用于相关指标测定。

1.2 种子萌发试验

将种子用0.2%高锰酸钾溶液消毒40 min,并用纯水冲洗干净,把种子放入50℃始温的热水中浸泡,自然冷却24 h。每个层积阶段的种子均分为A(直接进行萌发试验)、B(去除种皮后再进行萌发试验)2个处理,每个处理设置4个重复,每个重复含50粒种子。A处理萌发操作:在超净工作台内,将种子接种于铺有2层湿润滤纸的无菌培养皿中,随后置于经过杀菌处理的人工气候培养箱中,光照5 000 lx,光12 h/暗12 h,温度(25±2)℃,相对湿度55%。B处理萌发操作:在超净工作台中先将种仁用75%乙醇消毒10 s,纯水润洗数次,再用16.8%的次氯酸钠消毒5 min,最后用纯水润洗数次,将其放于无菌培养皿中进行萌发,萌发条件与A处理相同。接种后逐日统计发芽数,将胚根伸长至2 mm定义为萌发,当种子连续4 d无新增发芽则统计结束。萌发试验期间每2 d更换一次滤纸,每次加3 mL纯水,同时清理发霉腐烂的种子。发芽率(germination rate, GR)=(萌发种子数量/供试种子数量)×100%。发芽指数(germination index, GI)= $\sum (G_i/D_i)$ (G_i :第*i*天种子发芽数; D_i :相应的发芽日数)。

1.3 种子胚率及组织结构观测

在体视显微镜下用解剖刀对圆齿野鸦椿种仁进行纵切(与子叶面夹角为90°),使用数字图像分析系统进行种胚和种子长度的测量。种子胚率计算公式:胚率=胚长(mm)/种子长(mm)×100%。

将去壳后的种仁固定于50% FAA固定液(福尔马林:冰醋酸:50%乙醇=1:1:18)中,静置2 d后,用70%酒精冲干净种子表面的固定液,随后将其转移至70% FAA固定液(福尔马林:冰醋酸:70%乙醇=1:1:18)中,经抽气处理后备用。石蜡切片制作参照杨捷频^[18]的方法,使用奥特光学SMART e500光学显微镜观测种子组织结构。

1.4 生理生化指标测定

参照王晶英^[19]的方法,采用蒽酮比色法测定可溶性糖含量,采用考马斯亮蓝法测定可溶性蛋白含量,采用3,5-二硝基水杨酸法测定淀粉酶活性。淀粉、过氧化氢(H₂O₂)、超氧阴离子(O₂^{·-})含量的测定均使用苏州科铭生物技术有限公司试剂盒,具体步骤参考试剂盒说明书。

1.6 植物激素含量测定

采用酶联免疫法(ELISA)测定脱落酸(ABA)、赤霉素(GA₁₊₃)、赤霉素(GA₄₊₇)、生长素(IAA)、玉米素核苷(ZR)、油菜素甾醇(BR)、茉莉酸(JA)的水平^[20]。

1.7 数据分析

使用Excel 2016软件进行数据统计,采用SPSS 22.0进行独立样本*t*检验分析、ANOVA分析(用Duncan's法进行多重比较)和Spearman相关性分析,采用Origin2021b、Adobe Photoshop 2020、Mshot Image Analysis System软件进行图表的采集与制作。

2 结果与分析

2.1 自然沙藏层积过程中土壤温湿度变化

自然沙藏层积0~150 d的土壤温度变化如图1所示,在层积0~150 d的过程中,最低土壤温度为 -0.54°C ,最高温度达 26.92°C ;层积0 d~60 d时,气温呈现波动下降状态,在层积30~60 d的过程中,土壤温度多数低于 10°C ,层积90~150 d时,气温虽有大幅波动,但整体开始逐步回升。土壤相对湿度在整个层积时期虽波动幅度较大,但大部分土壤最低湿度均高于65%,层积30~150 d的平均湿度不低于80%(图1)。

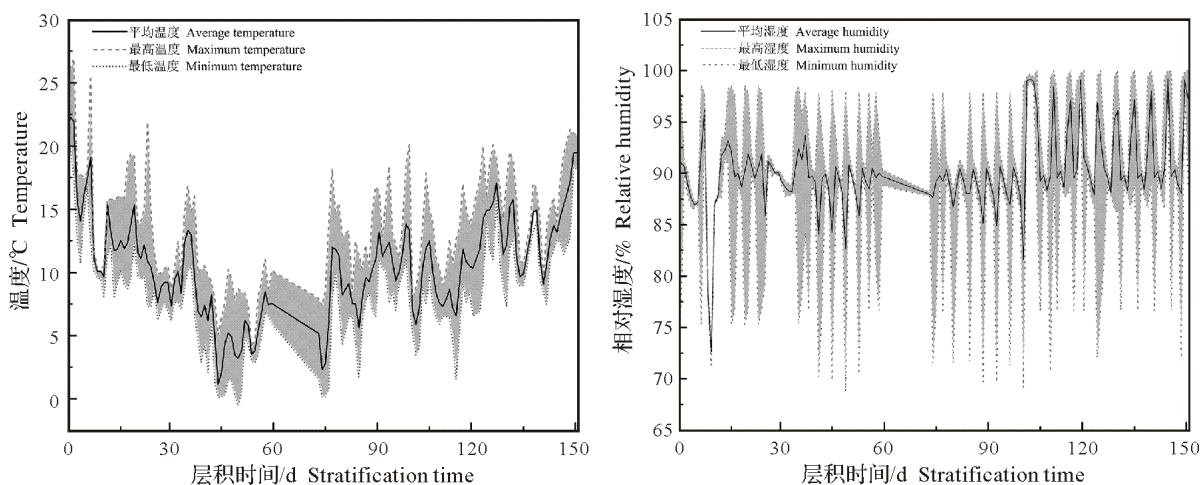


图1 圆齿野鸦椿种子自然沙藏层积过程中土壤温度、湿度变化

Fig.1 Changes in soil temperature and humidity during the natural sand storage stratification process of *Euscaphis konishii* seeds

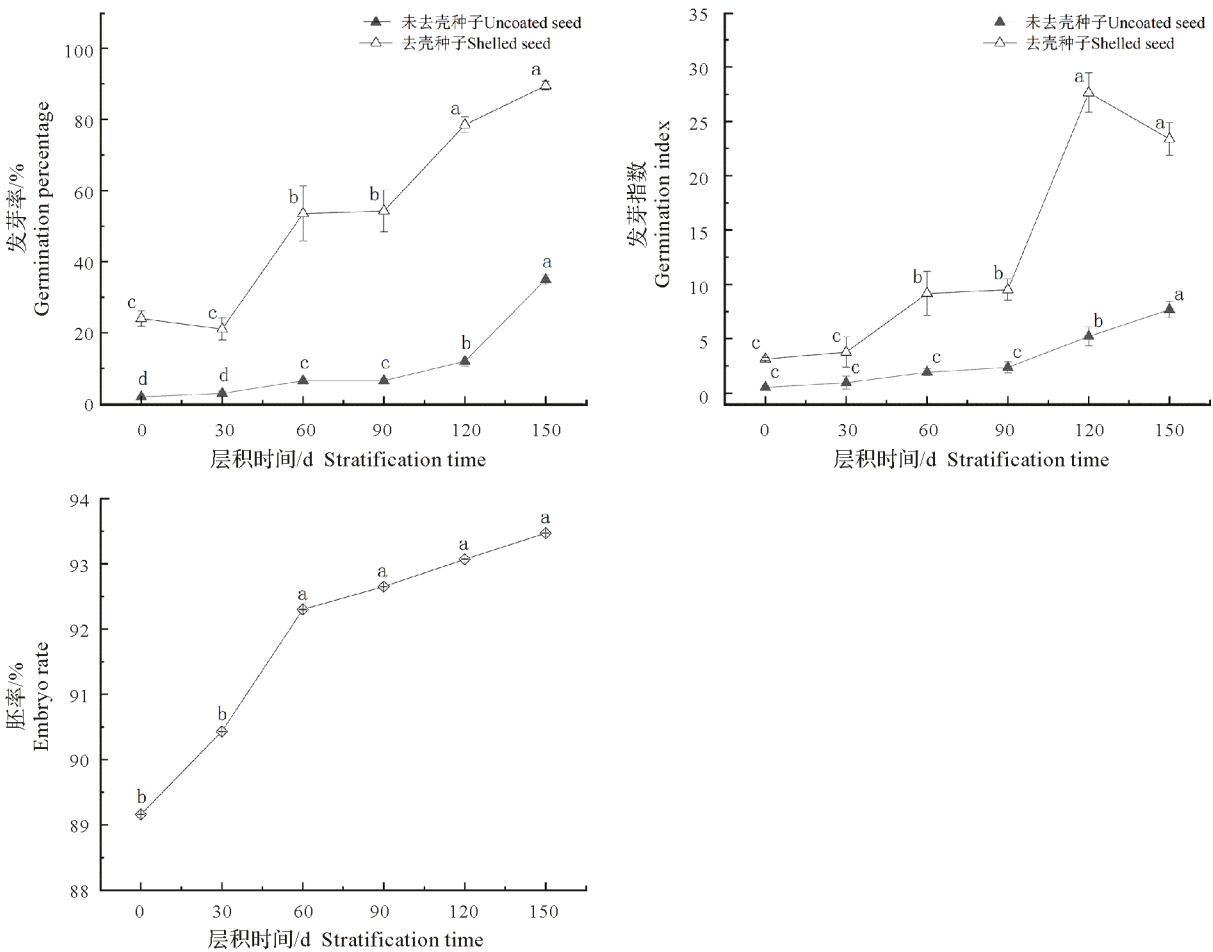
2.2 种子发芽率及胚结构变化

由图2可知,圆齿野鸦椿种子的发芽率及发芽指数均随层积时间的延长而逐渐上升,去壳种子的发芽率和发芽指数始终高于未去壳种子;在层积150 d时,去壳种子的发芽率达到 $(89.5\pm 1.26)\%$,而未去壳种子仅为 $(35\pm 1.29)\%$ 。从去壳种子的发芽率变化来看,沙藏层积0~150 d可分为3个阶段,I阶段(层积的0~30 d),发芽率极低;II阶段(层积的60~90 d),发芽率开始有所增加;III阶段(层积的120~150 d),发芽率大幅度增加。胚率随层积时间的延长亦呈现上升趋势,层积60 d的种子胚率显著高于层积0 d和30 d的,在层积60 d后胚率虽有增加但未达到显著水平,说明层积60 d是胚率增加的一个关键节点(图2)。

自然沙藏层积过程中圆齿野鸦椿种胚形态及组织结构变化如图3所示。自然沙藏层积的0~30 d,的各器官(胚根、胚轴、胚芽、子叶)已分化完成且组织结构相对致密,胚乳完整,组织结构密集且染色较深,此时种子处于休眠状态,代谢活动较低。在自然沙藏层积的60~90 d,胚根和胚轴的组织结构变得松散,细胞开始伸长,胚乳区域染色逐渐变浅,细胞间隙增大,胚乳在种子中的占比减少;在层积90 d时,胚芽区域明显膨大。在层积的120~150 d,胚根细胞伸长更为明显,胚轴和胚芽的生长进一步增强,子叶结构膨大,胚的生长发育趋于成熟,胚乳减少,为胚萌发提供能量储备。

2.3 贮藏物质含量及淀粉酶活性变化

圆齿野鸦椿种子自然沙藏层积过程中贮藏物质含量及淀粉酶活性变化如图4所示。层积30~150 d种子的淀粉含量均显著高于未层积的种子,但各个时期之间差异不显著。可溶性蛋白含量在层积30 d时显著上升,在层积60 d时又显著下降,之后平缓上升。可溶性糖含量和 $(\alpha+\beta)$ -淀粉酶活性变化趋势一致,均在层积前期显著上升,在之后的层积60~150 d内均保持较高值。 α -淀粉酶活性在自然层积过程中呈现M型变化趋势,在层积60 d时增加至最高值,在层积90 d时下降,在层积120 d时又增加至较高值,之后又下降。 β -淀粉酶活性随层积进行总体呈上升状态,在层积150 d时达到最大值。



不同小写字母表示不同层积阶段间差异显著($P<0.05$)。

Different lowercase letters indicate significant differences among stratification stages ($P<0.05$).

图2 不同层积时期圆齿野鸦椿种子发芽率、发芽指数、胚率的变化

Fig.2 Changes in germination rate, germination index and embryo rate of *Euscaphis konishii* seeds during different stratification periods

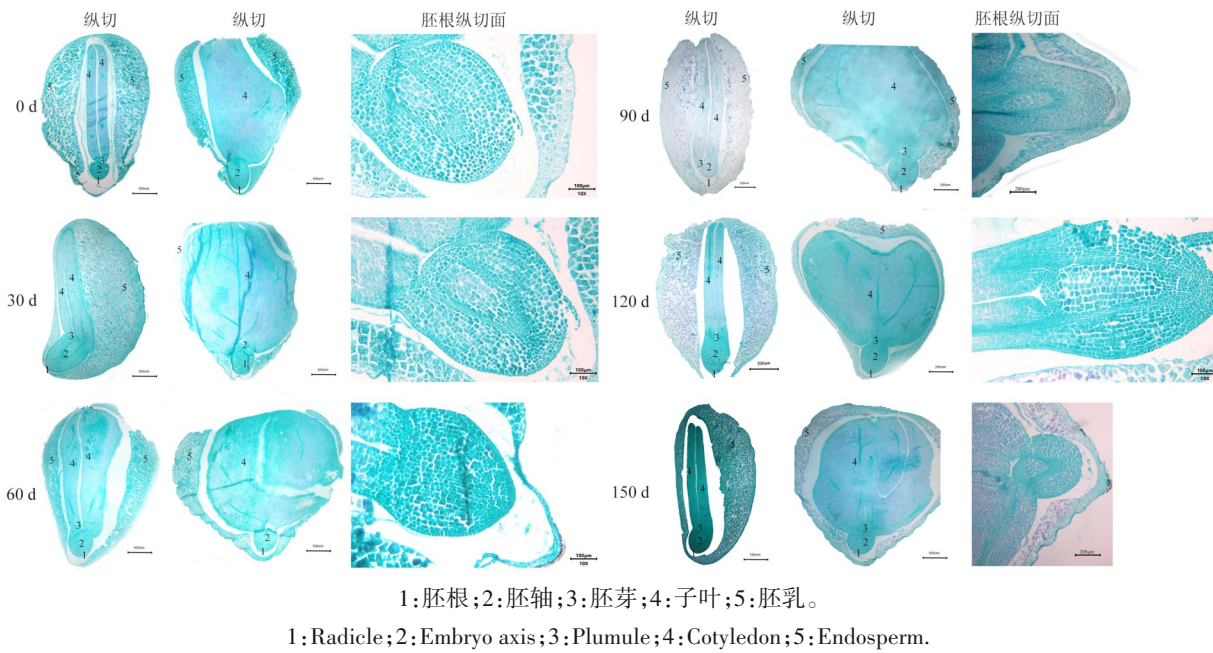


图3 自然沙藏层积过程中圆齿野鸦椿种胚形态的变化

Fig.3 Changes in embryo morphology of *Euscaphis konishii* during natural sand storage stratification

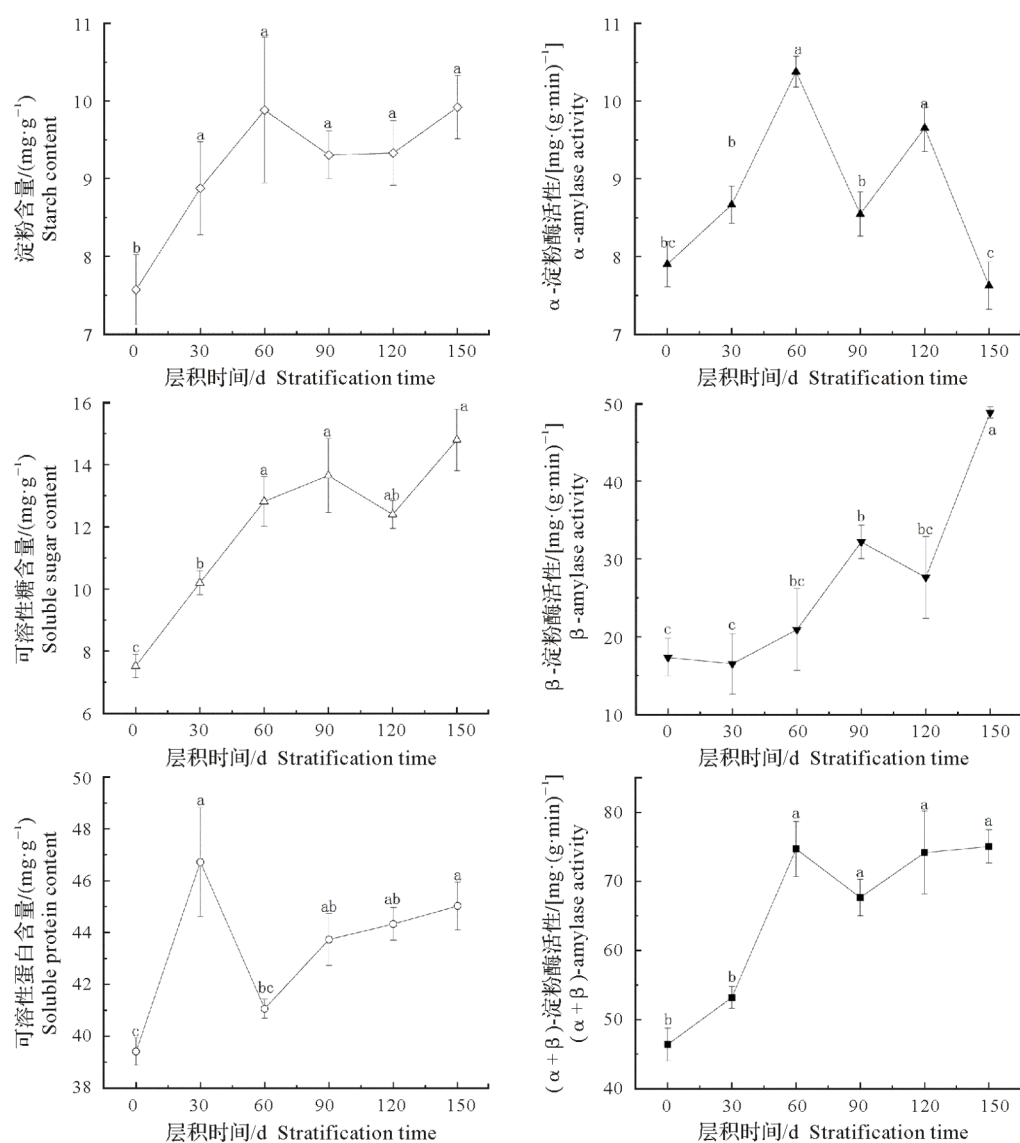


图4 圆齿野鸦椿种子层积过程中营养物质含量及淀粉酶活性的变化

Fig.4 Changes in nutrient content and amylase activity during the stratification process of *Euscaphis konishii* seeds

2.4 活性氧含量的变化

圆齿野鸦椿种子内的 H_2O_2 含量随自然沙藏层积时间进行呈先下降后上升的趋势,在层积30 d和60 d时最低,之后又显著上升;在层积120 d和150 d时达到最高值,显著高于其他时期。各层积时期的 $O_2^{\cdot-}$ 含量均显著低于未层积的种子,层积120 d时含量最低,其他时期次之(图5)。

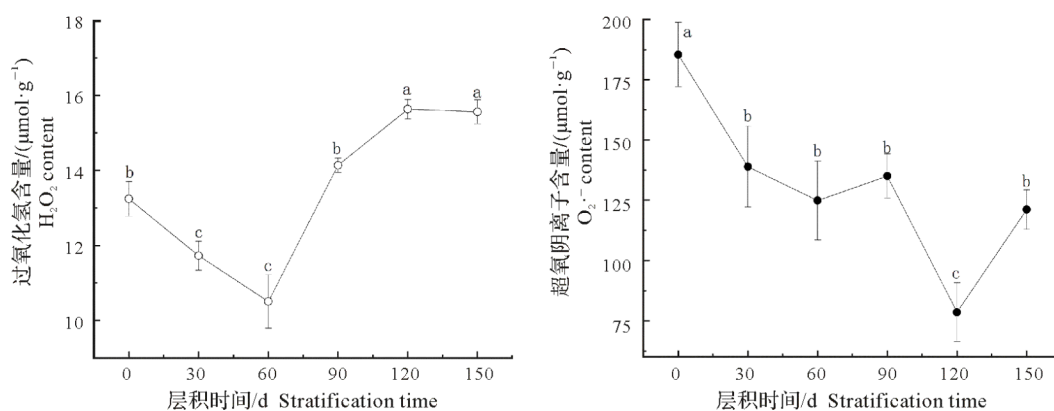


图5 圆齿野鸦椿种子层积过程中活性氧含量的变化

Fig.5 Variations in reactive oxygen species content during the stratification process of *Euscaphis konishii* seeds

2.5 内源激素含量的变化

圆齿野鸭椿种子自然沙藏层积过程中内源激素含量及其比值的变化如图 6 所示。随层积时间推进 ABA、JA、ZR 及 GA_{1+3} 的含量变化总体呈下降趋势,具体表现为:ABA 在层积 30 d 和 60 d 时大幅度显著下降,之后平缓变化,在层积 150 d 时降至整个层积阶段的最低水平;JA 在层积 30 d 和 60 d 时大幅度显著下降,在层积 120 d 时有所上升,在层积 150 d 时降至整个层积阶段的最低水平;ZR 在层积 30 d 和 60 d 时大幅度显著下降,之后呈波动变化趋势,层积 120 d 时为整个层积阶段的最低水平; GA_{1+3} 在层积 60 d 时显著下降,之后逐渐上升,在层积 150 d 时降至整个层积阶段的最低水平。IAA 含量随层积时间进行总体呈上升趋势,在层积 120 d 时达到峰值,在层积 150 d 时又下降,但此时仍显著高于层积 0~90 d 的含量。BR 与 GA_{4+7} 含量变化趋势一致,层积 60~150 d 的 BR 含量显著低于层积 0 d 和 30 d 的,层积 90 d 和 150 d 的 GA_{4+7} 含量显著低于层积 0 d、30 d 和 60 d 的。值得注意的是,在整个自然层积过程中,IAA/ABA、 GA_{1+3} /ABA、 GA_{4+7} /ABA、(GA_{1+3} +IAA+ZR)/ABA 这 4 个比值均呈上升趋势,ZR/ABA 呈“W”型上升趋势,在层积 150 d 时达到峰值。

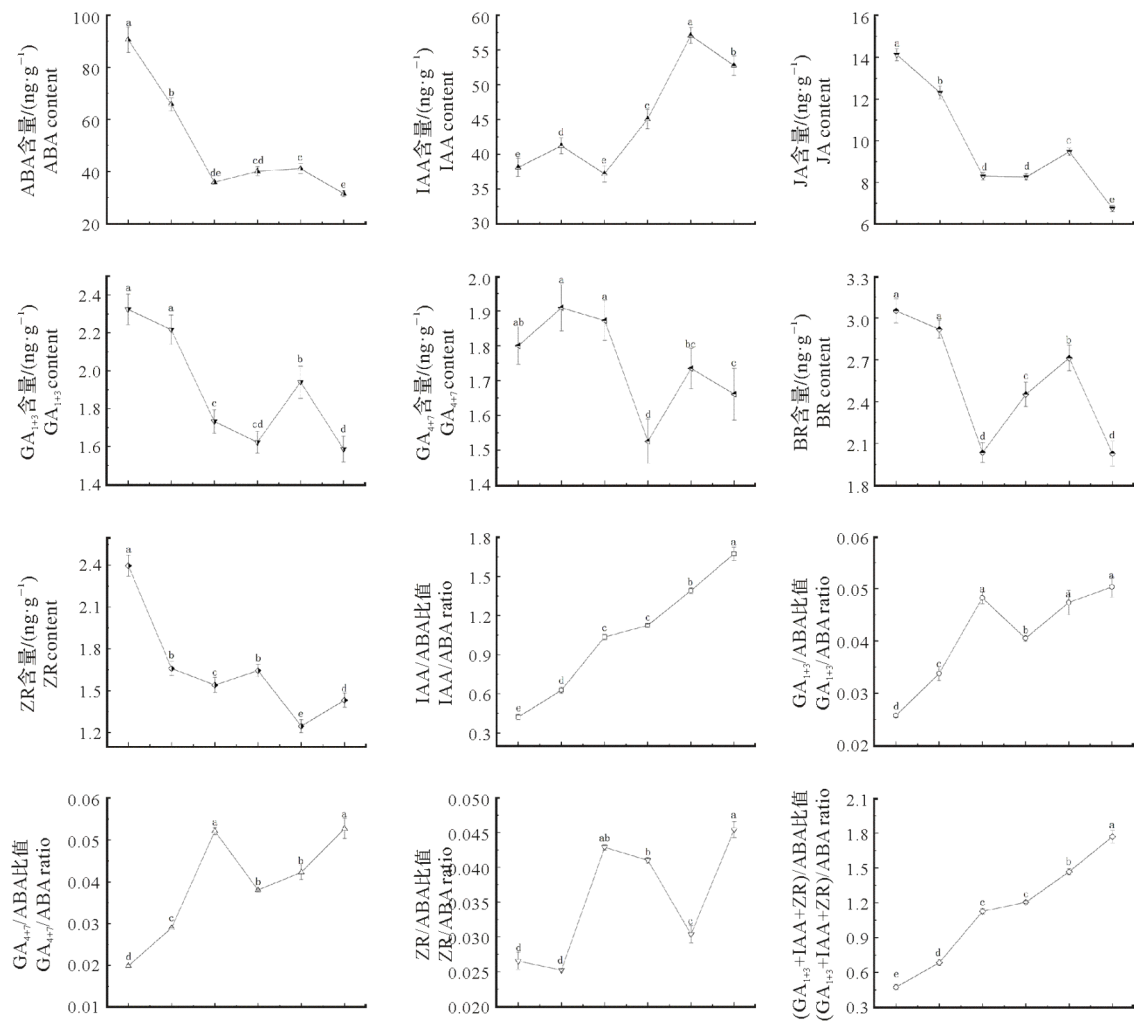


图 6 圆齿野鸭椿种子层积过程中内源激素含量及比值的变化

Fig.6 Variations in the content and ratio of endogenous hormones during the stratification process of *Euscaphis konishii* seeds

2.6 生理生化指标与萌发指标的主成分分析

为系统解析圆齿野鸭椿种子自然沙藏层积过程中的生理动态变化,对测定的各项指标进行了主成分分析(PCA)。由图 7 可知,主成分 1(PC1)和主成分 2(PC2)分别解释了 66.4% 和 11.2% 的总变异。IAA/ABA、(GA_{1+3} +IAA+ZR)/ABA 及 GR 在 PC1 表现出较高的正荷载(箭头落在 PC2 正值区域),且三者相关性较大; GA_{1+3} /ABA、胚率、可溶性糖及(α + β)淀粉酶在 PC1 也表现出较高的正荷载(箭头落在 PC2 负值区域),且四者相关性较大;而 ABA 及 JA 则在 PC1 表现出较高的负荷载。层积 0 d 的样本点位于 PC1 负

轴远端,层积 30 d 的样本点沿 PC1 轴向原点移动,层积 60 d 和 90 d 的样本点移至 PC1 轴近零点,层积 120 d 和 150 d 的样本点显著沿 PC1 正轴方向迁移。

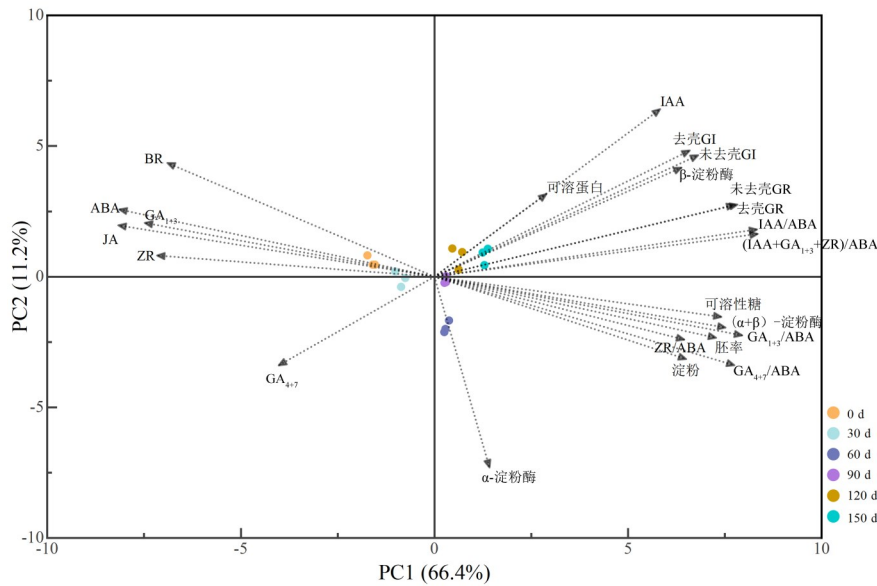


图 7 自然层积过程中种子生理生化指标与萌发指标主成分分析

Fig.7 Principal component analysis of seed physiological and biochemical indexes and germination indicators during natural stratification

3 讨 论

3.1 圆齿野鸦椿种子胚后熟的关键阶段与发育特征

种子在形态上成熟后,内部的生理生化过程并未完全结束,这些过程包括酶的活性变化、贮藏物质的转化、细胞结构的调整等,其实质是种子成熟过程的延续^[21-23],为种子的萌发做准备。本研究发现,圆齿野鸦椿种子在自然沙藏层积过程中表现出明显的胚后熟特征,其胚的发育可划分为 3 个阶段:I 前期,自然沙藏层积的 0~30 d,胚根和胚轴的长度无显著变化,胚后熟尚未启动;II 中期,自然沙藏层积的 60~90 d,胚根和胚轴快速生长,胚芽区域明显膨大,胚率显著提高,胚后熟启动;III 后期,自然沙藏层积的 120~150 d,胚根细胞的快速伸长,胚轴和胚芽的进一步生长,胚后熟发育完成。该过程与去壳种子萌发率的动态变化相似,说明自然沙藏层积下圆齿野鸦椿种子生理休眠的解除源于其种胚后熟。PCA 分析结果则进一步表明层积 60~90 d 是胚后熟发育的关键时期。值得注意的是,游双红等^[5]研究认为圆齿野鸦椿种子层积前大多数胚仍处于球形胚阶段,本研究则发现圆齿野鸦椿种子层积前种胚已发育为子叶胚,这可能与种子采收时间、种子发育所处环境及母株树龄不同有关。尽管在自然层积的 150 d 生理休眠已经解除,但种皮的限制依然是未去壳种子发芽率很低的主要原因。

3.2 贮藏物质与淀粉酶的积累对圆齿野鸦椿种子胚萌发的促进作用

种子需要大量的能量来支持自身的发育和萌发,这些能量是由种子内部的淀粉、脂肪、蛋白质通过酶的作用分解转化为可溶性糖等小分子物质而来的^[24]。在圆齿野鸦椿种子自然沙藏层积过程中,可溶性糖和可溶性蛋白含量显著提高,说明贮藏物质的动员和转化为种胚后熟与萌发提供了充足的营养。这在羌活种子^[23]、野鸦椿^[7]种子中也有相似发现。淀粉酶是植物体内一种重要的水解酶,可将种子内部主要贮藏物质淀粉经酶促水解作用转化为单糖,为种子萌发提供代谢底物和能量^[25]。提高 α -淀粉酶活性后会有助于种子打破休眠,进而促进种子萌发^[26]。本研究中,可溶性糖含量随层积显著增加,且可溶性糖及 $(\alpha+\beta)$ 淀粉酶与胚率相关性较大,说明淀粉和可溶性糖涉及的物质能量转化在圆齿野鸦椿种胚后熟发育过程中发挥了关键作用。

3.3 内源激素和活性氧的动态变化与圆齿野鸦椿种子休眠解除的关系

种子休眠的解除和萌发受内源激素和外界环境因子的共同调控^[27],其中,ABA 和 GA 是核心激素,它们与其他激素和信号分子相互串扰,包括乙烯、IAA、BR、JA 和 ROS 等,共同调控种子的休眠和萌发^[28-29]。

ABA是休眠诱导和维持的正调控者,而赤霉素(GAs)参与休眠释放、促进发芽。也有研究^[30]表明,相较于2种激素的绝对水平,它们的相对丰度(GA/ABA)似乎对休眠和发芽的影响更大,是种子休眠解除的主要决定要素。云南红豆杉(*Taxus yunnanensis*)种子休眠解除伴随着ABA含量的下降,GA则变化不大^[31];而银杏(*Ginkgo biloba* L.)种子却与之相反,其种胚内源ABA水平在休眠诱导、维持与解除期间一直保持较低水平,内源GA水平却在休眠释放期间逐渐增加^[32]。生长素以依赖ABA的方式对种子休眠有正向调控作用,经过生长素处理的大豆,其种皮破裂和胚根突出延迟,参与ABA生物合成途径的基因表达量上调^[33]。本研究发现,随着自然沙藏层积的进行,圆齿野鸦椿种胚内ABA、JA、ZR含量显著下降,而IAA含量及IAA/ABA、GA₁₊₃/ABA、GA₄₊₇/ABA、(GA₁₊₃+IAA+ZR)/ABA比值持续上升。主成分分析亦发现萌发率与IAA/ABA和(GA₁₊₃+IAA+ZR)/ABA相关性很大,而胚率与GA₁₊₃/ABA、可溶性糖和(α+β)淀粉酶相关性很大。说明高水平的ABA和JA与圆齿野鸦椿种子深度休眠状态密切相关,而激素比值IAA/ABA、GA/ABA及(GA₁₊₃+IAA+ZR)/ABA则与萌发密切相关。

另外,激素还可与ROS相互作用调控种子休眠^[34]。ABA可通过调节大麦种子中的过氧化氢酶CAT2基因的表达水平和酶活性影响ROS的水平,而ROS则可以通过影响ABA分解代谢基因ABA8'-OH1进而影响ABA水平,当这种动态平衡被打破,ROS达到一定阈值时,就会促进GA的生物合成,促进种子休眠释放^[28]。本研究发现圆齿野鸦椿种子中的H₂O₂随层积时间逐渐升高,ABA水平下降,表明H₂O₂可能与ABA相互作用促进了圆齿野鸦椿种胚的后熟。O₂·⁻的产生可以裂解多糖,从而使植物细胞壁松弛,但累积过量会对种子萌发产生抑制作用^[35]。本研究中O₂·⁻含量随层积时间逐渐下降,可能与其在超氧化物歧化酶(SOD)催化下转化为H₂O₂和氧气(O₂)有关。

4 结 论

圆齿野鸦椿种子在自然沙藏层积的150 d即完成胚后熟发育,其发育可分为前期(层积的0~30 d)、中期(层积的60~90 d)和后期(层积120~150 d)3个阶段,其中层积60~90 d是胚后熟发育的关键时期。储藏物质的降解和转化为圆齿野鸦椿种胚发育提供了充足的能量,IAA、H₂O₂、IAA/ABA和GA/ABA的升高,ABA、JA和O₂·⁻含量的减少为圆齿野鸦椿种胚后熟发育创造了有利的内条件。本研究结果可为圆齿野鸦椿种子休眠机制研究和其种苗繁育提供重要理论依据。

参考文献 References:

- [1] 汤良杰,罗伟,陈胡兰.野鸦椿属植物的化学成分及药理作用研究进展[J].林产化学与工业,2023,43(2):153-170.
TANG L J, LUO W, CHEN H L. Research progress of chemical constituents and pharmacological effects of *Euscaphis* plants [J]. Chemistry and industry of forest products, 2023, 43(2): 153-170.
- [2] 陈景新,倪林,王钦,等.圆齿野鸦椿果皮成分及抑菌活性研究[J].天然产物研究与开发,2019,31(11):1934-1940.
CHEN J X, NI L, WANG Q, et al. Study on the anti-fungal constituents from the pericarp of *Euscaphis konishii* Hayata [J]. Natural product research and development, 2019, 31(11): 1934-1940.
- [3] 陈景新,詹玉莹,陈燕,等.圆齿野鸦椿枝条化学成分及其抗炎活性研究[J].林产化学与工业,2019,39(6):88-94.
CHEN J X, ZHAN Y Y, CHEN Y, et al. Chemical constituents and anti-inflammatory activity from the twigs of *Euscaphis konishii* Hayata [J]. Chemistry and industry of forest products, 2019, 39(6): 88-94.
- [4] 满兴战,谭洋,裴刚.中国野鸦椿属植物化学成分及药理活性研究进展[J].天然产物研究与开发,2019,31(4):723-730.
MAN X Z, TAN Y, PEI G. Research progress on chemical constituents and pharmacological activities of *Euscaphis* plants from China [J]. Natural product research and development, 2019, 31(4): 723-730.
- [5] 游双红,涂淑萍,钟诚,等.变温层积过程中圆齿野鸦椿种胚形态及生理生化变化[J].江西农业大学学报,2014,36(3):582-586.
YOU S H, TU S P, ZHONG C, et al. Changes in embryo morphology, physiology and biochemistry of *Euscaphis konishii* seeds in variable temperature stratification [J]. Acta agriculturae universitatis Jiangxiensis, 2014, 36(3): 582-586.
- [6] 阳先波,姜雪茹,吴慧平,等.不同始温浸种对圆齿野鸦椿休眠种子萌发特性的影响研究[J].江西农业大学学报,2022,44(4):929-937.
YANG X B, JIANG X R, WU H P, et al. Effects of soaking seeds at different initial temperatures on germination characteristics of *Euscaphis konishii* dormant seeds [J]. Acta agriculturae universitatis Jiangxiensis, 2022, 44(4): 929-937.

- [7] 张莉梅,张子晗,喻方圆.低温层积过程中野鸦椿种子生理生化变化的研究[J].中南林业科技大学学报,2016,36(11):36-40.
ZHANG L M,ZHANG Z H,YU F Y.Biochemical and physiological changes of *Euscaphis japonica* seeds during the period of stratification[J].Journal of central south university of forestry & technology,2016,36(11):36-40.
- [8] 陈帅康,孙步功,郑小宝,等.红豆草种子物理-化学法协同破眠机设计与试验[J].江西农业大学学报,2024,46(4):1052-1065.
CHEN S K,SUN B G,ZHENG X B,et al.Design and experiment of a physical-chemical synergy dormancy breaking machine for sainfoin seeds[J].Acta agriculturae universitatis Jiangxiensis,2024,46(4):1052-1065.
- [9] BASKIN C C,BASKIN J M.Seeds:ecology,biogeography,and evolution of dormancy and germination[M].Burlington:Elsevier Science,2014.
- [10] 吴静,侯静,马秋月,等.4种槭树属树种种子休眠原因及解除方法[J].西南林业大学学报,2013,33(2):48-51.
WU J,HOU J,MA Q Y,et al.Seed dormancy mechanism of four *Acer* species and the methods for dormancy breaking[J].Journal of southwest forestry university,2013,33(2):48-51.
- [11] 陈疏影,尹品训,杨艳琼,等.变温层积对解除滇重楼种子休眠及其内源激素变化的研究[J].中草药,2011,42(4):793-795.
CHEN S Y,YIN P X,YANG Y Q,et al.Rule of breaking *Paris polyphylla* var.*yunnanensis* seed dormancy under fluctuating temperature stratification and content changes of endogenous hormone[J].Chinese traditional and herbal drugs,2011,42(4):793-795.
- [12] 陈伟,杨奕,马绍宾,等.滇重楼种子休眠类型的研究[J].西南农业学报,2015,28(2):783-786.
CHEN W,YANG Y,MA S B,et al.Study on dormancy type of *Paris polyphylla* var.*yunnanensis* seeds[J].Southwest China journal of agricultural sciences,2015,28(2):783-786.
- [13] 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.
- [14] 张莉梅,张子晗,刘源,等.低温层积过程中圆齿野鸦椿种子的生理生化变化[J].种子,2015,34(7):37-40.
ZHANG L M,ZHANG Z H,LIU Y,et al.The biochemical and physiological changes of *Euscaphis konishii* Hayata seeds during the period of stratification[J].Seed,2015,34(7):37-40.
- [15] 游双红.圆齿野鸦椿种子休眠机理及催芽技术研究[D].南昌:江西农业大学,2013.
YOU S H.The dormancy mechanism and stratification technique of *Euscaphis konishii* seeds[D].Nanchang:Jiangxi Agricultural University,2013.
- [16] 贺婷,游双红,涂淑萍.圆齿野鸦椿种子休眠原因研究[C]//中国观赏园艺研究进展,2015:427-431.
HE T,YOU S H,TU S P.Study on the reason for dormancy of *Euscaphis konishii* seeds[C]// Advances in ornamental horticulture research in China 2015:427-431.
- [17] 邹双全.圆齿野鸦椿研究[M].北京:科学出版社,2018.
ZOU S Q.Study on *Euscaphis konishii*[M].Beijing:Science Press,2018.
- [18] 杨捷频.常规石蜡切片方法的改良[J].生物学杂志,2006(1):45-46.
YANG J P.Improvement of traditional paraffin section preparation methods[J].Journal of biology,2006(1):45-46.
- [19] 王晶英.植物生理生化实验技术与原理[M].哈尔滨:东北林业大学出版社,2003.
WANG J Y.Experimental techniques and principles of plant physiology and biochemistry[M].Harbin:Northeast Forestry University Press,2003.
- [20] 吴颂如,陈婉芬,周燮.酶联免疫法(ELISA)测定内源植物激素[J].植物生理学通讯,1988(5):53-57.
WU S R,CHEN W F,ZHOU X.Enzyme linked immunosorbent assay for endogenous plant hormones[J].Plant physiology communications,1988(5):53-57.
- [21] 何利平.刺楸种子休眠原因及解除休眠的研究[J].山西林业科技,2003(4):22-24.
HE L P.Study on the dormancy of *Kalopanax septemlobus* seed and its break[J].Shanxi forestry science and technology,2003(4):22-24.
- [22] 刘佳,朱翔,王文祥,等.黄精种子休眠的研究进展[J].农学学报,2018,8(3):11-15.
LIU J,ZHU X,WANG W X,et al.Seeds dormancy of *Polygonatum sibiricum* red.:research progress[J].Journal of agriculture,2018,8(3):11-15.
- [23] 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, QI L M G, 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.
- [24] 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.
- [25] 朱建华. 作物发芽种子淀粉酶活性变化的研究[J]. 宁波职业技术学院学报, 2014, 18(3): 87-89.
- ZHU J H. Research on the changes of amylase activity during germination of some crops seeds[J]. Journal of Ningbo polytechnic, 2014, 18(3): 87-89.
- [26] DAMARIS R N, LIN Z, YANG P, et al. The rice alpha-amylase, conserved regulator of seed maturation and germination[J]. International journal of molecular sciences, 2019, 20(2): 450.
- [27] VERÓNICA L N, DIEGO B, LUIS B-A R. Dormancy cycling in *Polygonum aviculare* seeds is accompanied by changes in ABA sensitivity[J]. Journal of experimental botany, 2020, 71(19): 5924-5934.
- [28] ISHIBASHI Y A N, KASA S, SAKAMOTO M, et al. The interrelationship between abscisic acid and reactive oxygen species plays a key role in barley seed dormancy and germination[J]. Frontiers in plant science, 2017, 8: 275.
- [29] 莘晓月, 刘鹏. 激素调控种子休眠与萌发分子机制研究进展[J]. 浙江农业学报, 2023, 35(6): 1485-1496.
- XIN X Y, LIU P. Research progress on molecular mechanisms of seed dormancy and germination regulated by plant hormones[J]. Acta agriculturae Zhejiangensis, 2023, 35(6): 1485-1496.
- [30] KARSEN C M, LACKA E. A revision of the hormone balance theory of seed dormancy: studies on gibberellin and/or abscisic acid-deficient mutants of *Arabidopsis thaliana*[C]//Plant growth substances, 1985.
- [31] BIAN F Y, SU J R, LIU W D, et al. Dormancy release and germination of *Taxus yunnanensis* seeds during wet sand storage[J]. Scientific reports, 2018, 8(1): 3205.
- [32] JIA Z C, ZHAO B B, LIU S A, et al. Embryo transcriptome and miRNA analyses reveal the regulatory network of seed dormancy in *Ginkgo biloba*[J]. Tree physiology, 2020, 41(4): 571-588.
- [33] SHUAI H W, MENG Y J, LUO X F, et al. Exogenous auxin represses soybean seed germination through decreasing the gibberellin/abscisic acid(GA/ABA)ratio[J]. Scientific reports, 2017, 7(1): 12620.
- [34] WOJTYLA Ł, LECHOWSKA K, KUBALA S, et al. Different modes of hydrogen peroxide action during seed germination[J]. Frontiers in plant science, 2016, 7: 66.
- [35] 阳先波, 冉芳, 周宇曦, 等. 激素对圆齿野鸦椿种子萌发的影响[J]. 南方农业学报, 2024, 55(1): 160-168.
- YANG X B, RAN F, ZHOU Y X, et al. Effects of hormones on seed germination of *Euscaphis konishii*[J]. Journal of southern agriculture, 2024, 55(1): 160-168.

(责任编辑:刘玉香)



第一作者简介:孙胜,硕士生,获得江西省研究生创新专项资金项目资助,获得第二届江西省“花园杯”花境设计与营建竞赛三等奖,江西农业大学第十一届数字化作品创新设计大赛三等奖,校三等奖学金。



通信作者简介:姜雪茹,讲师,博士,硕士生导师,中国风景园林学会园林植物与古树名木专委会委员,江西省风景园林学会园林植物专委会副秘书长,江西省园艺学会会员,江西奉新花木科技小院(国家级)专家团队骨干成员。近年来,主要从事圆齿野鸦椿栽培与繁育方面的研究,主持江西省自然科学基金项目1项,江西省市厅级项目2项,校级教改课题2项,建设校级一流线上线下混合式课程1项,参与国家自然科学基金项目3项。以第一作者或通信作者发表论文和中文核心论文等16篇,授权国家发明专利1项,分别以第二、第三主编编写著作2部,以副主编编写国家十四五规划教材1部,参与制定行业标准1项。