



野生黄花苜蓿种子生长发育动态分析

王树栓, 石凤翎*

草地资源教育部重点实验室, 内蒙古农业大学草业学院, 呼和浩特010019

*通信作者(shifengling@imau.edu.cn)

摘要: 比较黄花苜蓿种子不同发育阶段形态、生理特性以及种皮细胞层结构的变化, 同时结合主成分分析法得到影响黄花苜蓿种子发育成熟的重要因子。研究发现, 种子发育初期含水量丰富, 活力较低, 进入黄熟后期种子的生活力和千粒重最高, 硬实率为36.53%。发育至完熟期, 种子的硬实率增加到97.78%, 而近似体积、活力和千粒重均低于黄熟后期, 可溶性糖、可溶性蛋白和淀粉含量均在黄熟后期为最大值。随着黄花苜蓿种子的成熟度增加, 种皮细胞层分界线逐渐清晰, 栅栏层厚度逐渐增大。主成分分析显示, 含水量和种皮栅栏层厚度对种子发育和萌发有较大影响。

关键词: 黄花苜蓿; 生长发育; 成熟特性; 发芽率

Study on the growth and development dynamics of wild *Medicago falcata* seeds

WANG Shushuan, SHI Fengling*

Key Laboratory of Grassland Resources Education, College of Prataculture, Inner Mongolia Agricultural University, Inner Mongolia, Hohhot 010019, China

*Corresponding author (shifengling@imau.edu.cn)

Abstract: This study investigates the dynamic changes in morphological, physiological, and seed coat cellular structure indicators across different developmental stages of *Medicago falcata* seeds. By comparing these stages and applying principal component analysis, key factors influencing seed maturation were identified. Results show that in the early stages of seed development, seeds have high water content but low vigor. During the late yellow ripening stage, seed vigor and thousand-seed weight reach their peak, with a hardness rate of 36.53%. At full maturity, seed hardness increases to 97.78%, while volume, vigor, and thousand-seed weight decrease compared to the late yellow ripening stage. The contents of soluble sugar, soluble protein and starch were the highest in the late yellow ripe stage. As seeds mature, the cellular layers of the seed coat become more defined, and the palisade layer thickens. Principal component analysis indicates that water content and palisade layer thickness are significant factors in seed development and germination.

Key words: *Medicago falcata*; growth and development; mature characteristics; germination rate

黄花苜蓿(*Medicago falcata*)又名野苜蓿, 花呈黄色, 苹果扁长呈镰刀状, 成熟苹果为黑褐色, 其种子为卵状椭圆形, 着生在腹缝线上, 成熟种子种皮颜色通常为黄褐色或褐色, 千粒重为0.9~1.8 g

(王俊杰等2008)。种皮透性随着种子发育逐渐降低,

收稿 2024-09-18 修定 2025-03-21

资助 内蒙古自治区“揭榜挂帅”项目(2022JBGS0016)。

种皮颜色也随之加深, 通常情况下种皮颜色为褐色时标志着种子达到生理成熟(Lee等2019)。不同气候条件下该物种的生长发育规律存在差异, 在内蒙古东部地区, 黄花苜蓿通常在5月中下旬返青, 7月中上旬现蕾, 8月中旬达到盛花状态, 种子在9月中旬时基本成熟。而在黑龙江哈尔滨, 黄花苜蓿返青时间和开花时间均较早, 种子在7月底至8月初阶段基本达到完熟状态(崔大方等1992)。种子的生长发育要经过一系列复杂的形态和生理贮藏物质的变化, 发育成熟过程中每一个阶段都可能影响种子的生长, 以及收获时的品质和产量(杜昶等2023; 高荣岐和张春庆2009)。而发育过程中细胞的增殖和扩张决定了种子的大小, 豆科植物种子的主要营物质储存在子叶当中, 因此大粒种子的贮藏潜力高于小粒种子, 同时也具有更高的萌发能力和活力(Smýkal等2014; Hepworth和Lenhard2014)。

黄花苜蓿的野生特性较为明显, 因此在发育过程中通常伴随着硬实特性的形成, 经栽培驯化后硬实率仍高达30%~70% (罗中和崔乃然1984)。该特性能够避免植株的后代在不可预测的动态环境中萌发, 对于种质资源的保存和繁衍十分有利(Nikita等2024)。但在育种和田间栽培工作中, 硬实率过高的材料会导致出苗不齐或极难萌发造成资源浪费, 同时增加了种植成本(罗小燕等2017)。有研究表明成熟度、秋季再生的农艺性状与杂种优势和硬实的形成密切相关(Riday等2003; 杨期和等2006)。因此, 研究黄花苜蓿在发育成熟过程中形态、萌发能力和内含生理物质的动态变化可为提高其产量、确定籽粒品质的积累动态和最佳收获时期提供理论依据, 同时也为黄花苜蓿种质资源的利用和栽培技术的优化奠定基础, 将有助于提高黄花苜蓿的种用价值。

1 材料与方法

1.1 试验材料

野生黄花苜蓿(*Medicago falcata* L.)不同发育阶段种子于2023年采集, 采集地点为内蒙古农业大学东园区试验基地, 本研究所用黄花苜蓿于2023年6月中上旬达到盛花期, 9月中上旬种子基本成熟。

1.2 试验方法

1.2.1 样品采集

于盛花期选择开花第一天龙骨瓣未打开的花序进行挂牌, 每5 d取一次样。根据豆科牧草种子的发育情况可分为4个时期: 绿熟期(S1)、黄熟前期(S2)、黄熟后期(S3)和完熟期(S4) (毕云霞等2005)。

1.2.2 种子形态大小变化

每个时期随机选取30粒种子, 采用游标卡尺测量种子长度、宽度和厚度, 近似体积(长度×宽度×厚度), 并置于体视显微镜下拍照记录。参考《国际种子检验规程》测定黄花苜蓿种子含水量和千粒重(国际种子检验协会1980)。

1.2.3 种子活力变化

随机选取不同发育阶段种子50粒, 3次重复, 用解剖刀轻轻去掉种皮后沿种胚中央切开, 采用TTC染色法测定种子生活力; 种子电导率采用电导仪法测定(国际种子检验协会1980), 计算公式如下: 电导率($\mu\text{s}\cdot\text{cm}^{-1}$)=(样品电导率-对照电导率样品质量)/样品质量 (1)

随机选取各发育阶段种子50粒, 每处理5次重复。将种子均匀摆放在放有两层滤纸的培养皿中, 于第3天计算发芽势, 第7天计算发芽率、硬实率、发霉率、发芽指数和活力指数, 计算公式如下:
发芽率(GR) (%)=发芽种子数/供试种子数×100 (2)
硬实率(HR) (%)=未吸胀种子数/供试种子数×100 (3)

发霉率(MR) (%)=发霉种子数/供试种子数×100 (4)
发芽势(GP) (%)=第3天发芽种子数/供试种子数×100 (5)

1.2.4 种子生理贮藏物质含量

生理贮藏物质含量的测定均参考李合生(2000)。可溶性糖采用蒽酮硫酸比色法测定, 淀粉含量使用提取可溶性糖的固体继续测定, 可溶性蛋白含量采用考马斯亮蓝G-250方法测定。

1.2.5 种皮显微结构

分别取绿熟期、黄熟前、黄熟后和完熟期的种子, 通过石蜡切片和电镜扫描方法对种脐结构、种皮表面及结构进行显微观察。石蜡切片操作如下: 挑选大小均匀的黄花苜蓿种子, 使用轮转式切

片机做常规石蜡切片,厚度为4~8 μm)。切片干燥后进行脱蜡、透明、复水、染色,并用中性树胶封片,置于显微镜下进行观察。

1.2.6 数据分析

利用Excel 2010和SPSS 26.0进行原始数据处理和分析,采用Origin 2024软件绘制图形。

2 实验结果

2.1 不同发育阶段种子的形态变化

S1时期种子和种荚的各部分组织较为幼嫩,种皮透性大,颜色呈淡绿色(图1),种径也随着种子发育不断增大(图2-A)。进入S2时期后种皮的颜色转变为深绿色,种皮表面仍较为湿润有光泽,此时近似体积增大到 2.4 mm^3 ,显著高于S1。开花后的30~35 d为黄熟后期,该时期下种荚颜色为黄褐色,种皮也逐渐褪绿转变为淡黄色或黄绿色。黄熟后期黄花苜蓿的种皮未完全硬化,种径和近似体积与黄熟前期相差较小。进入S4,种皮和种荚颜色均呈褐色,种皮表面干燥皱缩,该时期种子硬度极高,近似体积显著低于S2和S3两个时期(图2-B)。

2.2 不同发育阶段种子含水量和千粒重变化

种子鲜重、干重、含水量的变化反映着发育

期间其内部水分和干物质的动态积累及消耗,是种子成熟的重要标志。S1~S3时期,种子鲜重和干重持续升高,并在第35天到达最高值,随后进入S4时期,鲜重急剧下降,干重的变化则相对稳定(图3-A)。含水量随着种子发育成熟不断降低,S4时期种子的含水量与S1相比降低了54.89% (图3-B)。

种子千粒重在不同发育阶段呈现先增长再降低的变化规律(图4)。随着种子形态建成,千粒重在S3时期达到最大(2.29 g),进入完熟期后(S4)种子经历脱水和代谢消耗,因此S4时期的千粒重(1.34 g)显著低于其他发育阶段。

2.3 不同发育阶段种子活力变化

活力是检验种子质量的重要综合指标,可以直接影响种子萌发和幼苗的生长发育。黄花苜蓿种子发育初期生活力基本为0(图5-A),随着发育天数的增加,活力也日渐增高。S1至S2时期种子的生活力直线上升,在S3时期达到峰值(90.99%),随后急剧下降,S4时期种子的生活力与S3相比下降了34.99%。

种子浸出液电导率也可以作为间接指标反映种子活力。电导率随着发育时期的推进,呈现持续下降趋势(图5-B)。S1时期为种子发育初期,细胞



图1 黄花苜蓿不同发育时期种子形态变化

Fig. 1 Changes in seed morphology of *M. falcata* at different developmental stages

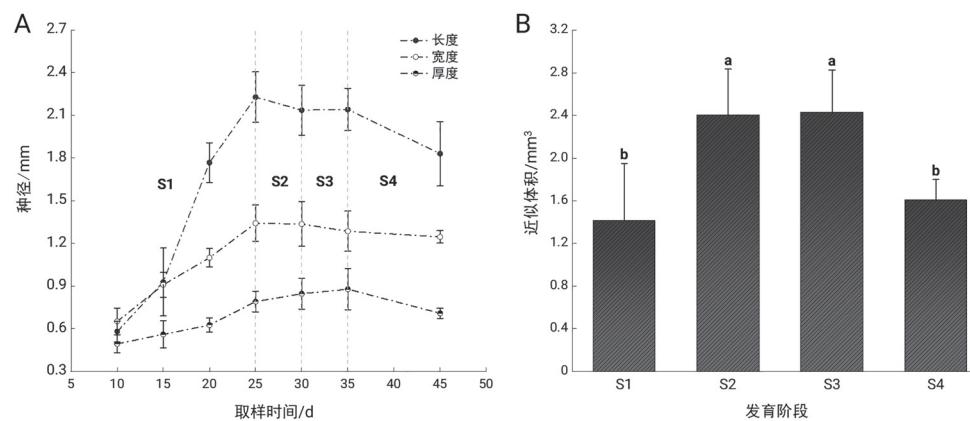


图2 黄花苜蓿不同发育时期种子大小动态变化

Fig. 2 Dynamic changes in seed size of *M. falcata* at different developmental stages

A: 不同取样时间下种子长、宽、厚度变化; B: 不同发育阶段下种子近似体积变化。不同小写字母代表差异显著, 下图同此。

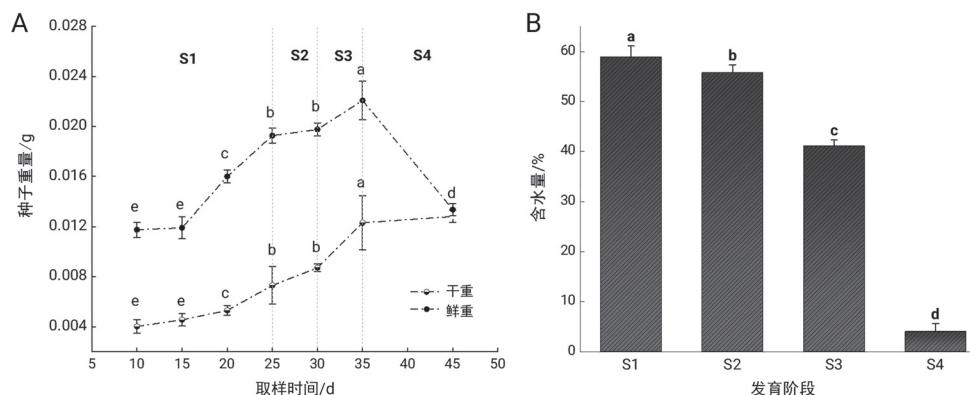


图3 黄花苜蓿不同发育时期种子重量及含水量变化

Fig. 3 Changes in seed weight and moisture content of *M. falcata* at different developmental stages

A: 不同取样时间下种子干重、鲜重变化; B: 不同发育阶段下种子含水量变化。

膜结构尚未发育完成, 其保护功能较弱, 因此发育初期种子的电导率最高($1.55 \mu\text{s}\cdot\text{cm}^{-1}$), 而随着种子生长发育, 其细胞膜结构完整性增大, 种子浸出液电导率便随之降低, 进入完熟期(S4)种子浸出液电导率为 $0.51 \mu\text{s}\cdot\text{cm}^{-1}$, 表明完熟种子在抵御细胞膜伤害时拥有更好的保护能力。

2.4 不同发育阶段种子萌发能力变化

S1时期下种子的发芽率和发霉率分别为72.22%和44.44%, 硬实率为0(图6)。S3时期种子发芽率较绿熟期降低了19.89%, 此时种子发芽率、硬实率和发霉率分别为7.73%、36.53%和4.26%, 该时期下种子出现硬实特性; 随着种子发育成熟, 进入S4

时期种子的硬实率高达97.78%, 此时种子物理休眠水平极高, 种子萌发困难, 发芽率基本为0。

2.5 不同发育阶段种子生理贮藏物质含量变化

可溶性糖等是种子发育期间所需的重要营养贮藏物质, 用于生理代谢和能量消耗。种子发育初期(S1)贮藏物质积累量较高, 如图7所示, S1至S2期间各物质含量直线下降, S2时期可溶性糖含量($16.05 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)和可溶性蛋白含量($12.28 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)达到最低值; S2~S4时期可溶性糖和可溶性蛋白含量呈现直线上升趋势, 完熟种子(S4)可溶性糖和可溶性蛋白含量分别为 49.98 和 $34.35 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 。

淀粉是种子内部主要的不溶性糖物质, 淀粉

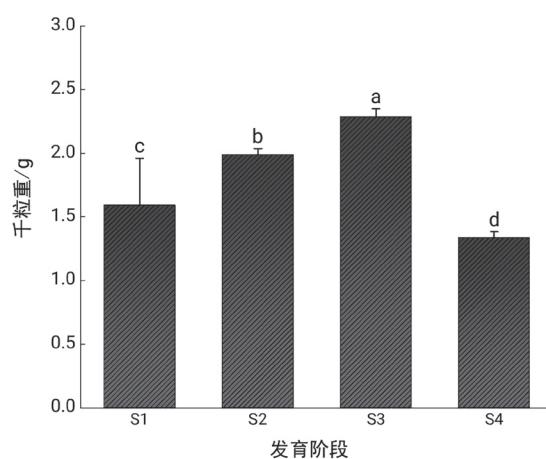


图4 黄花苜蓿不同发育时期种子千粒重变化
Fig. 4 Changes of thousand seed weight of *M. falcata* at different developmental stages

含量和可溶性糖含量的变化规律一致,即随着种子发育成熟呈现先降低后升高趋势。S1时期种子的淀粉积累量较高($21.06 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$),随着种子发育,淀粉作为大分子营养物质逐渐降解,S2时期种子淀粉含量下降至 $8.22 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$,随后不断升高,S3和S4时淀粉含量分别为 12.81 和 $20.64 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 。

2.6 不同发育阶段种皮结构变化

不同发育阶段种皮的细胞层厚度、排列结构以及层数均发生了明显变化。绿熟期和黄熟前期各细胞层之间的分界线较为清晰,均由四层细胞

构成。S1时期种子角质层厚度为 $2.89 \mu\text{m}$,栅栏层此时排列疏松,厚度为 $11.29 \mu\text{m}$ (图8-A); S2时期栅栏层细胞间隙减小,厚度增大到 $11.36 \mu\text{m}$,骨状石细胞清晰可见(图8-B);进入S3期薄壁细胞消失,栅栏层和骨状石细胞排列整齐,细胞间缝隙均减小,栅栏层厚度增大(图8-C); S4时期种子达到完熟状态,该时期种子栅栏细胞排列极为致密,栅栏细胞间几乎没有空隙,该时期下种皮角质层低于S1和S2时期,但栅栏层厚度($16.91 \mu\text{m}$)显著高于其他时期(图8-D)。

2.7 种子生长发育指标主成分分析

由表2可知,前两个主成分的特征值分别为6.357和3.014,累积贡献率为85.19%,因此在黄花苜蓿种子生长发育品质性状中可以保留PC1(principal component 1)和PC2(principal component 2),能够反映检测样本总变量的基本信息。第1主成分的贡献率为57.8%,主要综合了硬实率、含水量和可溶性蛋白等组分,其中含水量在PC1的绝对值最高(-0.389),其次为栅栏层厚度(0.384)。第2主成分的贡献率为27.4%,主要综合了近似体积和生活力等组分,生活力在PC2的绝对值最大(0.543),其次为近似体积(0.480)。

种子生长发育中形态和生理各指标的相关性也存在差异(图9)。种子发芽率与电导率、可溶性蛋白、栅栏层厚度等指标的相关性较大,种子生活

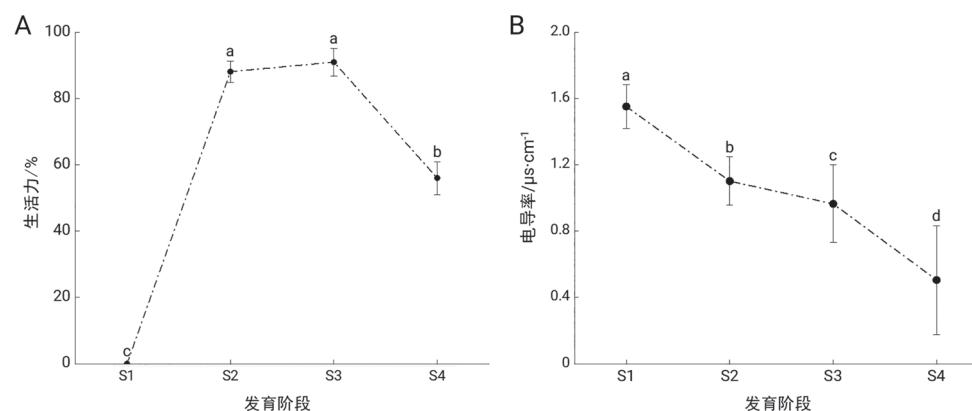


图5 黄花苜蓿不同发育时期种子活力变化
Fig. 5 Changes in seed vigor of *M. falcata* at different developmental stages

A: 不同发育阶段下种子生活力变化; B: 不同发育阶段下种子浸出液电导率变化。

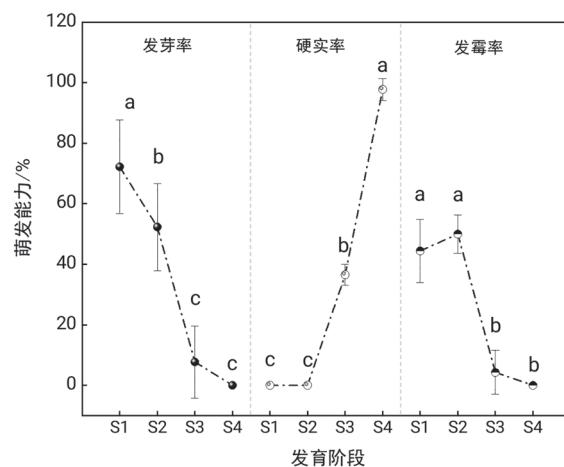


图6 黄花苜蓿不同发育时期种子萌发能力变化

Fig. 6 Changes in seeds germination ability of *M. falcata* at different developmental stages

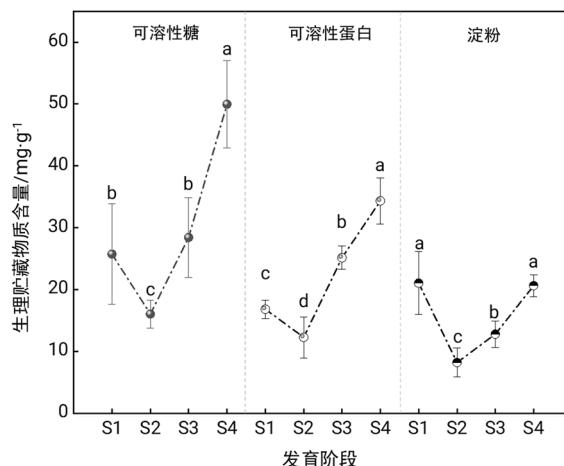


图7 黄花苜蓿不同发育时期种子生理贮藏物质含量变化

Fig. 7 Changes in seeds physiological storage substance content of *M. falcata* at different developmental stages

力与淀粉含量、千粒重等相关性较大。此外, 种子含水量与其硬实率相关性极强。

3 讨论

种子是植物生存和繁衍的基本单位, 其生长发育过程中的生理动态变化对植株的产量、品质以及生态系统的稳定性具有重要意义(Bert等2008)。种子的生长发育实际上是形态建成以及干物质积

累的过程, 发育过程中的形态和生理指标的变化与种子质量有密切联系, 能够作为种子发育成熟的指标(Wang等2021)。黄花苜蓿种子在发育成熟过程中伴随着颜色、形状、大小和重量的变化, 在达到种熟后种子的形态基本固定。而生理成熟指种子成熟过程中, 生理贮藏物质积累量趋于稳定, 并保持在一定范围内, 且种胚具有发芽能力(高荣岐和张春庆2009)。发育过程中形态和生理指标的变化与种子质量有密切联系, 可以作为种子发育成熟的指标。在黄花苜蓿种皮逐渐褪绿变为褐色时, 成熟度也随之变化, 因此种子颜色的差异通常反映了成熟度的变化, 而种子成熟度又是影响种子活力的重要因素。

多数作物在发育初期的种皮颜色为绿色, 发育后期逐渐褪绿转变为黄色或褐色(宋健等2019)。李海贤(2006)研究表明, 扁豆(*Medicago ruthenica* L.)荚果在发育过程中, 果皮颜色由浅绿色逐渐变深, 成熟时果皮颜色呈现为褐色, 荚果含水量日均降低3%左右。董玉林(2007)对‘蒙农’红豆草(*Orobrychis viciifolia* ‘Mengnong’)种子的发育特性进行研究发现, 花后第6天到第24天的荚果颜色同样由浅绿色逐渐转变为黄褐色, 至完熟期时呈灰褐色, 发育过程中, 含水量平均每天下降6.61%。野生黄花苜蓿种子在形成初期种皮和子叶并未发育完全, 胚处于分化阶段, 此时种皮幼嫩呈鲜绿色, 随着种子生长发育, 种皮形态逐渐建成, 种径和近似体积也随之增大, 种皮颜色逐渐加深。进入黄熟期, 种子处于脱水阶段, 因此含水量急剧下降, 进入完熟期后种子含水量不到5%, 近似体积和千粒重也达到最低。有报道称, 大粒种子更有利于种子萌发和后续幼苗建成, 而籽粒较小的种子则不利于在含水量较低的土壤中发育(李一政等2022)。

种子活力能够反映种子生产潜力和生长优势, 同时直接影响种子的建立性能和最终的作物产量(Fu等2017)。高活力牧草种子具有良好的发芽和出苗能力, 同时也具有更强的抗逆性和耐贮藏性(吕燕燕等2018; 陶奇波等2023)。王伟杰等(2022)探讨了不同成熟度玉米(*Zea mays*)种子生理特性与种子活力的关系, 表明环境因素对种子生长发育的至关重要。适宜的环境条件可以促进种子活力,

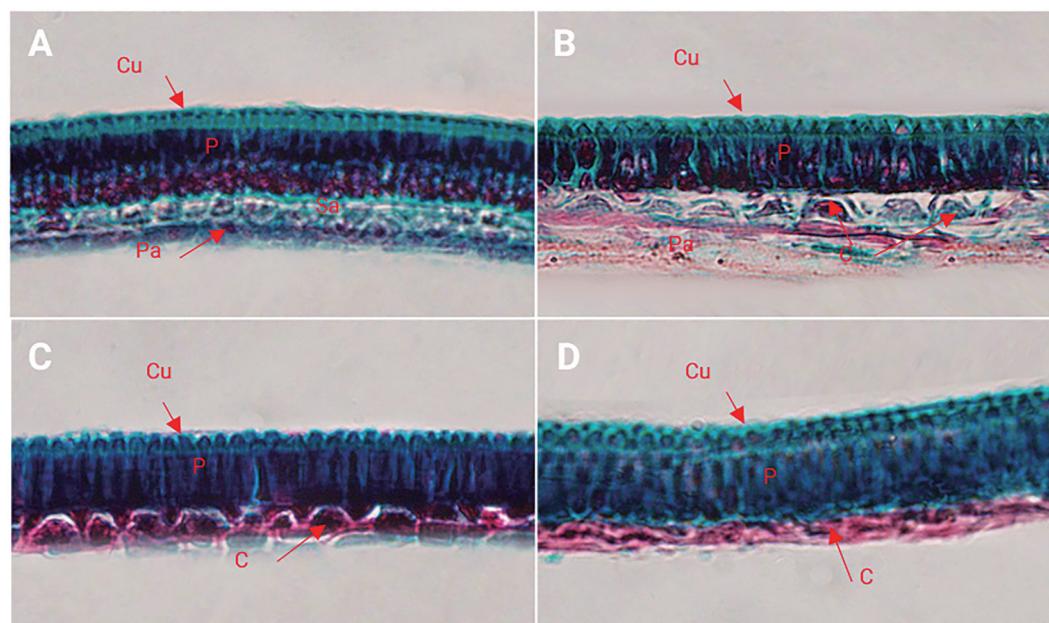


图8 黄花苜蓿不同发育阶段种皮的显微结构

Fig. 8 Microscopic structure of the seed coat at different developmental stages of *M. falcata*

A: 绿熟期(S1)种皮结构; B: 黄熟前期(S2)种皮结构; C: 黄熟后期(S3)种皮结构; D: 完熟期(S4)种皮结构; Cu: 角质层; P: 栅栏层; C: 骨状石细胞; Sa: 厚壁组织; Pa: 薄壁组织。

表1 不同发育阶段黄花苜蓿细胞层厚度

Table 1 Thickness of cell layer at different developmental stages of *M. falcata*

发育阶段	角质层/ μm	栅栏层/ μm	骨状石细胞/ μm	薄壁细胞/ μm
S1	2.89 \pm 0.25 ^a	11.29 \pm 0.60 ^b	—	8.39 \pm 0.30
S2	2.75 \pm 0.30 ^a	11.36 \pm 0.22 ^b	5.29 \pm 0.31 ^a	5.76 \pm 0.37
S3	2.08 \pm 0.18 ^b	12.11 \pm 0.44 ^b	5.33 \pm 0.51 ^a	—
S4	2.07 \pm 0.28 ^b	16.91 \pm 0.46 ^a	5.28 \pm 0.11 ^a	—

同列平均数下具有相同字母表示差异不显著。

而不良的发育条件则可能导致种子发育不良或增强种子休眠强度。黄花苜蓿种子在黄熟后期呈亮黄色或黄褐色,而在完熟期则变为褐色,前者的活力明显高于后者,这一现象与赵永泉等(2022)研究结果一致。绿熟期和黄熟前期阶段的种子组织幼嫩,含水量丰富,此时种子并未达到生理上的成熟,因此活力较低,种子萌发后无法正常生长,发霉率较高。黄花苜蓿种子硬实特性于黄熟后期形成,发育至完熟期时种子硬实率达到98%~100%,因此黄花苜蓿硬实特性是在种子发育进程中形态和生理变化达到一定程度才开始形成,而不是随着种子

发育逐渐增加。薛中强等研究发现黄熟后期至完熟初期是紫云英(*Astragalus sinicus*)硬实产生的临界点,硬实率伴随着种子成熟度的发展而增加(薛中强等1997)。潘睿(2005)探讨了豆科牧草黄花苜蓿和兴安胡枝子(*Lespedeza daurica*)的硬实特性,研究表明黄花苜蓿种子在开花后20 d的硬实率只有2%,花后45 d硬实率达85%,兴安胡枝子花后45 d硬实率为94%。

种子发育期间,生理贮藏物质的变化对于种子的生长和成熟同样至关重要,这些贮藏物质的变化涉及糖类、蛋白质和脂类等物质的积累和转

表2 主成分得分系数矩阵

Table 2 Principal component score coefficient matrix

特征向量	PC1	PC2
含水量	-0.389	-0.066
千粒重	-0.207	0.418
近似体积	-0.075	0.480
硬实率	0.378	0.047
发芽率	-0.322	-0.249
电导率	-0.342	-0.238
生命力	0.043	0.543
可溶性糖含量	0.351	-0.100
可溶性蛋白含量	0.365	0.029
淀粉含量	0.177	-0.404
栅栏层厚度	0.384	-0.026
特征值	6.357	3.014
贡献率/%	57.790	27.400
累积贡献率/%	57.790	85.190

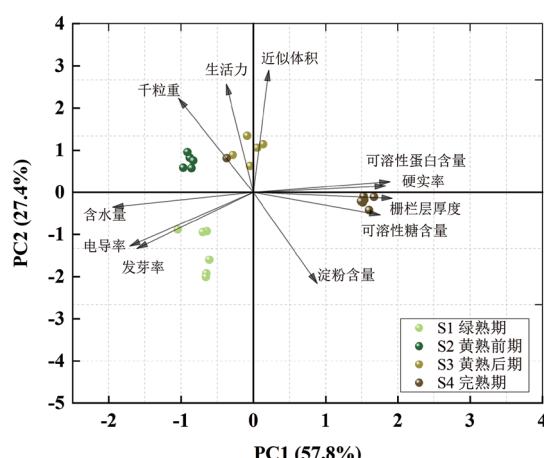


图9 黄花苜蓿种子生长发育指标主成分分析

Fig. 9 Principal component analysis of *M. falcata* seed growth and development indexes

变(马秋月等2021; 邱珊莲等2021)。冯景等研究表明银杏(*Ginkgo biloba*)种子在发育过程中胚乳内含物的变化能够影响种子的生理状态和幼苗的生长发育(雷蕾等2024; 冯景等2019)。另外有学者对无患子(*Sapindus mukorossi*)果实生长发育也进行分析,发现其生理内含物如油脂、皂苷等物质的含量同样随着果实成熟而发生规律变化,进一步表明这些生理物质在种子收获、贮藏以及萌发等阶段发挥着重要作用(徐圆圆等2022)。在豆科植物种

子发育初期,糖类主要以可溶性糖和淀粉的形式存在,是种子主要的储藏碳源。余玲等(2008)测定了紫花苜蓿(*M. sativa*)不同盛花后天数的可溶性糖含量,结果表明不同品种间变化规律相似,均表现为先升高后降低的趋势,而淀粉含量随着种子发育不断上升,花开50 d后达到最大值。黄花苜蓿种子在绿熟期至黄熟前期生理代谢活动旺盛,糖类物质消耗量大于积累量,因此种子在发育前期可溶性糖含量有降低趋势,之后随着种子成熟积累量升高。淀粉同样作为贮藏物质在后期分解流动,转运到种子的各个部位,为后期脂肪和蛋白的合成提供基础碳架(王蕾等2021)。随着黄花苜蓿种子发育成熟,淀粉含量逐渐增加,为种子的发育提供充足的能量来源,在完熟期淀粉含量达到最大。此外,某些植物还在种子内积累其他糖类如蔗糖和麦芽糖,这些糖类在种子萌发时同样会被转化为可利用的能量(王思思等2017; Yang等2023)。

黄花苜蓿种子发育初期的可溶性蛋白含量较高,此时这些蛋白质主要为种子提供氨基酸等重要分子,支持细胞生长和组织分化,同时分解种子内部生理贮藏物质,为种子的生长代谢提供能量和营养(Krishnan等2017; 张桂莲等2014)。随着种子逐渐发育成熟,部分可溶性蛋白转化为贮藏蛋白为种子的萌发和幼苗生长所需。种子在完熟期的可溶性蛋白含量达到最大,这也再次表明蛋白质等储藏物质在种子发育后期逐渐积累,为种子的贮藏和萌发提供必要的物质保障和功能支持,这一结果与梁薇薇等(2021)和邹雨婷等(2021)研究一致。生理贮藏物质也是种子萌发和解除休眠的重要能量来源,紫楠(*Phoebe sheareri*)种子和唐古特瑞香(*Daphne tangutica*)种子在休眠解除过程中的淀粉和可溶性糖含量逐渐降低,表明生理贮藏物质随着休眠的释放逐渐分解(柳苗等2023; 贾袭伟等2024)。黄花苜蓿种子在发育期间的可溶性糖、淀粉和可溶性蛋白的变化规律极为相似,均呈现先下降后升高的趋势,三类物质的含量均在完熟期达到最大,表明种子内含物不仅为其生长提供必要营养和维持活力,也与种子的休眠和解除密切相关。

黄花苜蓿种子的生长发育过程涉及形态、生

理生化特性以及种皮结构的动态变化。随着种子发育成熟,含水量逐渐降低,种子活力、近似体积、千粒重和生理贮藏物质均表现为先增大后减小的趋势,生活力、千粒重、可溶性糖、可溶性蛋白和淀粉在黄熟后期达到最大值。通过主成分分析发现,种子含水量和种皮栅栏层厚度是种子发育成熟的关键信号。在黄花苜蓿种子生长发育过程中,当种子含水量开始急剧下降时,种子进入完熟阶段,该阶段下种子会经历脱水以完成形态建立和种皮等硬组织的形成;当种子完全成熟后,种子形态和生理物质的变化也会趋于稳定,此时的硬实率也达到最大,其中以含水量和栅栏层的厚度变化最为明显,对种子萌发能力的贡献最大。而在农业生产中,较大的硬实率会增加种植成本,降低黄花苜蓿种子的种用价值,因此通过对种子生长发育的深入研究能够及时调整农业管理措施,如在活力较高硬实率较低的时期收获种子,提高该种质的利用价值。这对于农业生产和种质利用都具有一定的实际意义。

参考文献(References)

- Bi YX, Xu JX, Zhang LJ (2005). Cultivation and Processing Utilization Technology of Leguminous Forage Crops. Beijing: China Agriculture Press (in Chinese) [毕云霞, 许金新, 张利军(2005). 豆科饲料作物栽培与加工利用技术. 北京: 中国农业出版社]
- Cui DF (1992). Germplasm resources of alfalfa in Xinjiang. Xinjiang Agric Sci, (5): 226–228 (in Chinese) [崔大方 (1992). 新疆苜蓿属植物种质资源. 新疆农业科学, (5): 226–228]
- Dong YL (2007). Study on seed development and maturity characteristics and yield components of *Mengnong sainfoin* (dissertation). Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University (in Chinese with English abstract) [董玉林 (2007). 蒙农红豆草种子发育成熟特性及产量构成因子研究(学位论文). 呼和浩特: 内蒙古农业大学]
- Du C, Wang ZF, Wang JH (2023). Effect of seed oil accumulation on seed longevity in *Arabidopsis thaliana*. Acta Phytophysiology Sinica, 59 (2): 413–420 (in Chinese with English abstract) [杜昶, 王智锋, 王佳慧(2023). 拟南芥种子油脂积累对种子寿命的影响. 植物生理学报, 59 (2): 413–420]
- Feng J, Shen YB, Shi FH, et al (2019). Changes in endosperm contents during seed development of ginkgo. J Central South Univ Fore Technol, 39 (10): 30–39 (in Chinese with English abstract) [冯景, 沈永宝, 史锋厚等(2019). 银杏种子发育过程中胚乳内含物的变化. 中南林业科技大学学报, 39 (10): 30–39]
- Fu H, Cao DD, Hu WM, et al (2017). Studies on optimum harvest time for hybrid rice seed. J Sci Food Agric, 97 (4): 1124–1133
- Gao RZ, Zhang CQ (2009). Seed Biology. Beijing: China Agriculture Press (in Chinese) [高荣岐, 张春庆(2009). 种子生物学. 北京: 中国农业出版社]
- Hepworth J, Lenhard M (2014). Regulation of plant lateral-organ growth by modulating cell number and size. Curr Opin Plant Biol, 17: 36–42
- International Seed Testing Association (1980). International Rules for Seed Testing. Yan QB, Bi XH, trans. Beijing: Technical Standards Press (in Chinese) [国际种子检验协会(1980). 国际种子检验规程. 颜启博, 毕辛华, 译. 北京: 技术标准出版社]
- Jia XW, Ji XS, Guo XX, et al (2024). Effects of cold stratification and exogenous hormone addition on seed germination and physiological and biochemical characteristics of *Daphne tangutica*. Chin Trad Patent Med, 46 (2): 679–683 (in Chinese with English abstract) [贾袭伟, 久西加, 郭晓霞等(2024). 低温沙藏及外源激素添加对唐古特瑞香种子萌发及生理生化的影响. 中成药, 46 (2): 679–683]
- Krishnan HB, Natarajan SS, Oehrle NW, et al (2017). Proteomic analysis of pigeonpea (*Cajanus cajan*) seeds reveals the accumulation of numerous stress-related proteins. J Agric Food Chem, 65 (23): 4572–4581
- Lee J, Hwang YS, Kim ST, et al (2017). Seed coat color and seed weight contribute differential responses of targeted metabolites in soybean seeds. Food Chem, 214 (1): 248–258
- Lei L, Zhou XR, Wang WR, et al (2024). Research progress on physiological characteristics and molecular mechanism of low temperature tolerance germination of seeds. Plant Physiol J, 60 (4): 617–634 (in Chinese with English abstract) [雷蕾, 周熙荣, 王伟荣等(2024). 种子耐低温萌发生理特性及分子机制研究进展. 植物生理学报, 60 (4): 617–634]
- Li HS (2000). Principle and Technology of Plant Physiological and Biochemical Experiment. Beijing: Higher Education Press (in Chinese) [李合生(2000). 植物生理生化实验原理和技术. 北京: 高等教育出版社]
- Li HX (2006). Study on the seed development characteristics and seed yield components of *Melilotus officinalis* (dissertation). Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University (in Chinese with English abstract) [李海贤(2006). 扁蓿豆种子发育特性和种子产量构成因子的研究(学位论文). 呼和浩特: 内蒙古农业大学]

- 论文). 呼和浩特: 内蒙古农业大学]
- Li YZ, Sui C, Guo SJ, et al (2022). Research progress on hard seed traits of soybeans. *Jiangsu Agric Sci*, 50 (13): 77–82 (in Chinese with English abstract) [李一政, 隋超, 郭尚敬等(2022). 大豆硬实性状研究进展. 江苏农业科学, 50 (13): 77–82]
- Liang WW, Chen LX, Duan WB, et al (2021). Effects of phenolic acids on seed germination, seedling growth, and physiological characteristics of *Pinus koraiensis*. *Acta Ecol Sin*, 41 (4): 1583–1592 (in Chinese with English abstract) [梁薇薇, 陈立新, 段文标等(2021). 酚酸物质对红松种子萌发及苗木生长和生理特性的影响. 生态学报, 41 (4): 1583–1592]
- Liu M, Gao HD, Gao Y, et al (2023). Changes in physiological and biochemical characteristics of *Phoebe sheareri* seeds during dormancy release. *J Nanjing For Univ (Nat Sci Ed)*, 47 (2): 9–17 (in Chinese with English abstract) [柳苗, 高捍东, 高燕等(2023). 休眠解除过程中紫楠种子生理生化特征的变化. 南京林业大学学报(自然科学版), 47 (2): 9–17]
- Luo XY, Li XY, Zhang Y, et al (2017). Hard seed characteristics of leguminous forage seeds and methods of breaking dormancy. *Grassl Sci*, 34 (6): 1228–1237 (in Chinese with English abstract) [罗小燕, 李欣勇, 张瑜等(2017). 豆科牧草种子硬实特性及其破除方法. 草业科学, 34 (6): 1228–1237]
- Luo Z, Cui NR (1984). Germplasm resources of leguminous forage plants in Xinjiang. *J Bayi Agric College*, (1): 38–49 (in Chinese) [罗中, 崔乃然(1984). 新疆豆科牧草植物种质资源. 八一农学院学报, (1): 38–49]
- Lü YY (2018). Study on the mechanism of forage seed deterioration and vitality detection methods (dissertation). Lanzhou: Lanzhou University (in Chinese with English abstract) [吕燕燕(2018). 牧草种子劣变的机理及活力检测方法研究(学位论文). 兰州: 兰州大学]
- Ma QY, Wang YN, Li SS, et al (2021). Relationship between lipid accumulation, soluble sugars, and proteins during seed development of *Acer truncatum*. *Jiangsu Agric Sci*, 37 (4): 982–989 (in Chinese with English abstract) [马秋月, 王亚楠, 李淑顺等(2021). 元宝枫种子发育过程中油脂积累与可溶性糖、蛋白质之间的关系. 江苏农业学报, 37 (4): 982–989]
- Sajeev N, Koornneef M, Bentsink L (2024). A commitment for life: decades of unraveling the molecular mechanisms behind seed dormancy and germination. *Plant Cell*, 36: 1358–1376
- Pan R (2005). Study on the mechanism of hard seed formation in leguminous plants (dissertation). Changchun: Northeast Normal Univ (in Chinese with English abstract) [潘睿(2005). 豆科硬实种子形成机理的研究(学位论文). 长春: 东北师范大学]
- Qiu SL, Lin BM, Zhang SP, et al (2021). Dynamic changes in nutritional components during fruit development of *Myrsinaria cauliflora*. *J Zhejiang Agric*, 33 (10): 1844–1851 (in Chinese with English abstract) [邱珊莲, 林宝妹, 张少平等(2021). 嘉宝果果实发育过程中营养成分的动态变化. 浙江农业学报, 33 (10): 1844–1851]
- Riday H, Brummer EC, Campbell TA, et al (2003). Comparisons of genetic and morphological distance with heterosis between *Medicago sativa* subsp. *sativa* and subsp. *falcata*. *Euphytica*, 131 (1): 37–45
- Smýkal P, Vernoud V, Blair MW, et al (2014). The role of the testa during development and in establishment of dormancy of the legume seed. *Front Plant Sci*, 5: 351
- Song J (2019). Positional cloning and functional analysis of genes related to soybean seed coat color (dissertation). Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences (in Chinese with English abstract) [宋健(2019). 大豆种皮色相关基因的图位克隆及功能解析(学位论文). 北京: 中国农业科学院]
- Tao QB, Qie XH, Zhang Q, et al (2023). Research progress on methods for evaluating the viability of forage seeds. *Acta Pratacul Sin*, 32 (10): 200–225 (in Chinese with English abstract) [陶奇波, 郢西虎, 张倩等(2023). 牧草种子活力评价方法研究进展. 草业学报, 32 (10): 200–225]
- Wang JJ, Yun JF, Lv SJ (2008). Excellent characteristics and utilization value of *Medicago falcata* germplasm. *J Inner Mong Agric Univ (Nat Sci Ed)*, 29 (1): 215–219 (in Chinese with English abstract) [王俊杰, 云锦凤, 吕世杰(2008). 黄花苜蓿种质的优良特性与利用价值. 内蒙古农业大学学报(自然科学版), 29 (1): 215–219]
- Wang L, Huang JH, Wang JQ, et al (2021). Effect of changes in seed components during morphological dormancy on embryo development of *Fritillaria thunbergii*. *Mol Plant Breed*, 19 (5): 1674–1680 (in Chinese with English abstract) [王蕾, 黄俊华, 王佳琪等(2021). 大白花贝母形态休眠期种子内含物变化对种胚发育的影响. 分子植物育种, 19 (5): 1674–1680]
- Wang LR, Yang XN, Gao YS, et al (2019). Investigating seed dormancy in cotton (*Gossypium hirsutum* L.): understanding the physiological changes in embryo during after-ripening and germination. *Plant Biol (Stuttg)*, 21 (5): 911–919
- Wang S, Shen Y, Bao H (2021). Morphological, physiological and biochemical changes in *Magnolia zenii* Cheng seed during development. *Physiol Plant*, 172 (4): 2129–2141
- Wang SS, You MH, Liu JP, et al (2017). Major physiological and biochemical changes during seed maturation of *Hemarthria compressa*. *Chin J Grassl*, 39 (1): 71–78 (in Chinese with English abstract) [王思思, 游明鸿, 刘金平(2017). 豆科硬实种子形成机理的研究(学位论文). 长春: 东北师范大学]

- 等(2017). 薤草种子成熟时构件的主要生理生化变化. 中国草地学报, 39 (1): 71–78]
- Wang WJ, Chen BG, Zhang YH, et al (2022). Analysis of the relationship between physiological characteristics and seed vigor of corn seeds at different maturity stages. *Seed*, 41 (3): 68–73, 80 (in Chinese with English abstract) [王伟杰, 陈保国, 张远航等(2022). 不同成熟度玉米种子生理特性与种子活力的关系分析. 种子, 41 (3): 68–73, 80]
- Xu YY, Jia LM, Zhao GC, et al (2022). Growth and development characteristics of *Sapindus mukorossi* fruits and changes in internal contents. *J Northwest Bot*, 42 (12): 2061–2072 (in Chinese with English abstract) [徐圆圆, 贾黎明, 赵国春等(2022). 无患子果实生长发育及其内含物的变化特征. 西北植物学报, 42 (12): 2061–2072]
- Xue ZQ (1997). Research on the time and variation of hard seed formation in *Astragalus sinicus*. *Seed Technol*, (5): 30–31 (in Chinese) [薛中强(1997). 紫云英硬实产生时间和变化规律的研究. 种子科技, (5): 30–31]
- Yang QH, Yin XJ, Ye WH (2006). Mechanisms of hard seed dormancy and methods of breaking it. *Bull Bot*, 23 (1): 108–118 (in Chinese with English abstract) [杨期和, 尹小娟, 叶万辉(2006). 硬实种子休眠的机制和解除方法. 植物学通报, 23 (1): 108–118]
- Yang X, Zhao TY, Rao P, et al (2023). Morphology, sucrose metabolism and gene network reveal the molecular mechanism of seed fiber development in poplar. *Int J Biol Macromol*, 246 (8): 125633
- Yu L (2008). Physiological and biochemical studies on seed development of different varieties of *Medicago sativa* L (dissertation). Lanzhou: Lanzhou University (in Chinese with English abstract) [余玲(2008). 不同品种紫花苜蓿种子发育的生理生化研究(学位论文). 兰州: 兰州大学]
- Zhang GL, Yang DZ, Zhang ST, et al (2014). Effects of different maturity on seed germination and physiological characteristics of rice. *Plant Physiol J*, 48 (3): 272–276 (in Chinese with English abstract) [张桂莲, 杨定照, 张顺堂等(2014). 不同成熟度对水稻种子萌发及其生理特性的影响. 植物生理学报, 48 (3): 272–276]
- Zhao YQ, Su DBL, Tang F, et al (2022). Analysis of germination and vigor of *Medicago falcata* seeds at different maturity stages. *Grassl For*, 34 (2): 42–45 (in Chinese) [赵永泉, 苏德毕力格, 唐芳等(2022). 不同成熟度黄花苜蓿种子发芽力与活力分析. 草原与草业, 34 (2): 42–45]
- Zou YT, Zhu MW, Li YR, et al (2021). Dynamic changes in nutrient content and related enzyme activity during seed development of *Paeonia ostii*. *J Nanjing Fore Univ (Nat Sci Ed)*, 45 (5): 62–70 (in Chinese with English abstract) [邹雨婷, 朱铭玮, 李永荣等(2021). ‘凤丹’种子发育及其营养物质含量和相关酶活性的动态变化. 南京林业大学学报(自然科学版), 45 (5): 62–70]