



萨日娜, 蔡军火, 游欣, 等. 石蒜种子萌发过程及生理研究[J]. 江西农业大学学报, 2024, 46(3): 682–690.

SA R N, CAI J H, YOU X, et al. Study on germination process and physiology of *Lycoris radiata*[J]. Acta agriculturae universitatis Jiangxiensis, 2024, 46(3): 682–690.

石蒜种子萌发过程及生理研究

萨日娜¹, 蔡军火^{1*}, 游欣¹, 温婷¹, 姜雪茹¹, 魏绪英², 钟良涛¹

(1. 江西农业大学 园林与艺术学院, 江西 南昌 330045; 2. 江西财经大学 艺术学院, 江西 南昌 330032)

摘要:【目的】探究石蒜种子萌发过程中的形态与生理变化规律, 为其优质种苗的繁育提供理论基础及高效繁殖技术。【方法】以成熟新鲜的石蒜种子为研究材料, 在观测其萌发第0、7、14、21、28、35天形态变化的基础上, 采用考马斯亮蓝G-250法、蒽酮比色法、酶联免疫法测定种子内的可溶性蛋白质、可溶性糖和淀粉、内源激素(GA₃、ABA、IAA、ZR)等内含物。【结果】(1)石蒜种子的萌发方式为子叶留土型, 依据形态变化特征, 可将其萌发过程划分为未萌发期(0 d)、露白期(7~14 d)、子叶伸长期(8~14 d)、根快速生长期(15~21 d)、分根期(22~28 d)和真叶形成期(29~35 d)6个时期, 持续时长约35 d。(2)在种子萌发过程中, 淀粉、可溶性蛋白、可溶性糖、内源ABA的含量及GA₃/ABA比值总体均呈“下降”趋势, IAA和ZR的含量却呈“上升”趋势, GA₃含量则“先降后升”; 其中, 子叶伸长期和根快速生长期是内源激素变化的拐点时期。(3)种子的萌发进程与ZR、IAA的含量变化呈极显著正相关, 而与GA₃、ABA的含量变化则呈显著负相关。高含量的IAA和ZR、低含量的ABA和GA₃有利于胚乳内淀粉的水解, 从而促进种子的萌发。【结论】石蒜种子的萌发是一个动态耗能过程, 主要依赖胚乳内的淀粉和可溶性糖提供能量。同时, 种子的萌发也受到内源激素ZR和IAA的正向调控及GA₃/ABA的负向调控。

关键词: 石蒜; 种子萌发; 淀粉; 可溶性糖; 可溶性蛋白质; 内源激素

中图分类号: S682.2⁹ 文献标志码: A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):

文章编号: 1000-2286(2024)03-0682-09



Study on germination process and physiology of *Lycoris radiata*

SA Rina¹, CAI Junhuo^{1*}, YOU Xin¹, WEN Ting¹, JIANG Xueru¹,
WEI Xuying², ZHONG Liangtao¹

(1. College of Landscape Architecture and Art, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China;
2. College of Art, Jiangxi University of Finance and Economics, Nanchang 330032, China)

Abstract: [Objective] Explore the morphological and physiological changes in the germination process of *Lycoris radiata* seeds, and provide scientific theoretical basis and efficient reproduction technology for the breeding of high-quality seedlings. [Method] Using mature and fresh *L. radiata* seeds as the research material, the morphological changes were observed on days 0, 7, 14, 21, 28, and 35 during germination. Based on these observations, soluble proteins, soluble sugars and starch, endogenous hormones (GA₃, ABA, IAA, ZR) were

收稿日期: 2023-12-23 修回日期: 2024-02-02

基金项目: 国家自然科学基金项目(32360420、31960327)和江西省花卉产业技术体系专项(JXARS-17)

Project supported by the National Natural Science Foundation of China (32360420, 31960327) and the Flower Industry Technology System of Jiangxi province (JXARS-17)

作者简介: 萨日娜, 硕士生, orcid.org/0009-0001-4057-6085, SaRina0318@163.com; *通信作者: 蔡军火, 教授, 博士, 主要从事球根花卉的开花调控与应用研究, orcid.org/0000-0002-7731-4492, Cjhuo7692@163.com。

©《江西农业大学学报》编辑部, 开放获取 CC BY-NC-ND 协议

measured by coomassie brilliant blue G-250, anthrone colorimetry, enzyme-linked immunosorbent assay, respectively. [Result] (1) The germination mode of *L. radiata* seeds is hypogeal germination, and based on morphological changes, the germination process can be divided into six stages: non-germination stage (0 d), germination stage (7-14 d), cotyledon elongation stage (8-14 d), rapid root growth stage (15-21 d), root separation stage (22-28 d), and true leaf formation stage (29-35 d). The entire germination process lasts approximately 35 days. (2) In the process of seed germination, the content of starch, soluble protein, soluble sugar, endogenous ABA and the GA_3 /ABA ratio generally showed a "decrease", while the content of endogenous IAA and ZR showed an "increase", while the content of GA_3 "decreased first and then increased". Among them, cotyledon elongation and rapid root growth period are the inflection points of endogenous hormone changes. (3) There was a very significant positive correlation between the germination process and the content changes of ZR and IAA, significant negative correlation with the content change of GA_3 and ABA. This indicates that high levels of IAA and ZR, and low levels of ABA and GA_3 are beneficial for the hydrolysis of starch within the endosperm, thereby promoting seed germination. [Conclusion] The germination of *L. radiata* seeds is a dynamic energy-consuming process, which mainly relies on the starch and soluble sugars within the endosperm to provide energy. Additionally, the germination of the seeds is positively regulated by endogenous hormones ZR and IAA, and negatively regulated by GA_3 /ABA.

Keywords: *Lycoris radiata*. ; seed germination; starch; soluble sugar; soluble protein; endogenous hormone

【研究意义】石蒜 [*Lycoris radiata* (L'Her.) Herb] 又名彼岸花、曼珠沙华^[1], 是石蒜属植物中分布范围最广的种, 观赏与药用价值较高^[2]。但因自然繁殖系数相对较低, 目前仍以无性分球繁殖为主^[3]。因此, 探索和分析种子萌发过程中的各项生理生化指标, 对其推动产业化生产具有重要意义。【前人研究进展】种子的萌发和休眠机制是植物应对外界环境的重要生态特性, 在萌发前需要大量吸水, 萌发过程起于胚突破种皮时至胚根出现时止。有研究^[4]表明, 石蒜属植物种子属于典型的顽拗性种子, 不耐贮藏且对脱水极其敏感, 收获种子后应立即播种。其发芽的最佳温度为 25 ℃, 低于 15 ℃发芽率显著下降^[5]。萌发方式与毛百合 (*Lilium dauricum*) 种子较为相似, 均为子叶的伸长生长将胚芽、胚轴和胚根推出种皮^[6]。此外, 子叶在原生鳞茎形成过程中对营养物质的转移、分配具有重要作用^[4]。不同浓度的赤霉素 (gibberellic acide, GA_3) 浸种处理对换锦花 (*Lycoris sprengeri*) 和中国石蒜 (*Lycoris chinensis*) 种子具有明显的促进作用, 以 0, 20, 50 mg/L GA_3 溶液处理效果最佳^[7]。种子的萌发过程也受一系列内源因子和外源环境因素的精密调控, 特别是受到各种内源激素的精确调节^[8]。其中, 脱落酸 (abscisic acide, ABA) 含量会随着种子萌发进程而逐渐降低^[9], GA_3 通过拮抗性抑制 ABA 从而打破休眠^[10]。玉米素核苷 (trans-zeatin-riboside, ZR) 多为促进因素与萌发率呈正相关^[11], 低浓度生长素吲哚乙酸 (indoleacetic acide, IAA) 促进种子的萌发^[12], 而高浓度的 IAA 则使种子维持休眠状态^[13], 种子休眠解除后 IAA 含量显著增加^[14]。激素之间互相作用, 从而达到调节种子萌发的作用, 进而调控细胞的伸长与发育过程。与此同时, 种子胚乳内蕴含丰富的营养物质如淀粉、可溶性糖等, 它们通过不断分解、合成的方式参与种子的发芽过程^[15]。在中国石蒜种子萌发过程中, 淀粉的分解转化为其萌发提供了充足的营养能量^[16]。随着萌发时间的不断延长, 白皮松 (*Pinus bungeana*) 种子中贮藏的可溶性糖含量降低, 主要被用于合成胚轴伸长所需的物质以及呼吸代谢消耗^[17]。而胚内贮藏的大量蛋白质在酶的作用下被不断分解成氨基酸并输送至胚根, 以保证种子萌发的营养需求^[18]。

【本研究切入点】目前, 有关石蒜属植物种子的研究主要涉及其生物学特性^[5]、萌发^[7]和贮藏生理^[19]等方面。对该属植物种子萌发机理的探讨还不够深入, 种子萌发整齐性较差^[20]、发育成花周期较长^[4]等问题尚未解决, 也未见聚焦其萌发过程中的形态及生理变化的研究。【拟解决的关键问题】本研究拟以石蒜种子为研究对象, 系统研究其萌发进程的阶段划分及内含物和内源激素的动态变化, 旨在进一步揭示石蒜种子的休眠与萌发机制, 为其产业化扩繁提供技术支撑和理论基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试石蒜栽植于江西农业大学校园内第五教学楼前(115.83°N, 28.76°E)。于2022年10月31日采集健康、成熟的果实,取出新鲜饱满的种子,均匀混合后放入自封袋中,置于4℃冰箱内避光贮存、备用。

1.2 试验设计

采取单因素试验设计,设5个处理组(种子萌发第7天“Ⅱ”、14天“Ⅲ”、21天“Ⅳ”、28天“Ⅴ”、35天“Ⅵ”)和1个对照组(种子未萌发0 d“Ⅰ”),共计6个处理组。

于2022年11月3日取出冰箱内4℃温度下的种子,100粒种子为1个重复,设4组重复,共计400粒。利用培养皿培养法^[21],培养皿内垫2层无菌滤纸,喷施纯水保持湿润。将种子经1% KMnO₄溶液消毒5 min后再用纯水清洗,置于培养皿内,移入人工气候培养箱进行发芽试验。温度设置为25℃,湿度55%,光照条件为12 h(黑暗)/12 h(光照),每日记录种子发芽情况,并及时清理霉变的种子。

1.3 测定项目及方法

1.3.1 样品采集

于种子发芽不同时间(Ⅰ~Ⅵ)采取种子鲜样,每次取样1 g,重复3次,投入液氮速冻后置于-80℃冰箱,用于后续生理指标的测定。

1.3.2 指标测定

可溶性糖(soluble sugar, SS)采用蒽酮比色法;可溶性蛋白(soluble protein, SP)测定采用考马斯亮蓝G-250法;淀粉(starch, ST)采用蒽酮比色法(苏州科铭生物技术有限公司检测试剂盒);脱落酸(abscisic acid, ABA)、玉米素核苷(trans-zeatin-riboside, ZR)、赤霉素(gibberellic acid, GA₃)、生长素吲哚乙酸(indole acetic acid, IAA)含量由中国农业大学化控中心采用酶联免疫吸附分析法(enzyme-linked immunosorbent assays, ELISA)。

1.4 数据处理与分析

利用Excel 2019进行数据整理,采用SPSS 22.0软件对测试数据进行统计分析,对结果进行方差分析和多重比较分析,用Origin 2021软件进行绘图。

2 结果与分析

2.1 石蒜的种子萌发形态

根据石蒜种子萌发进程中的形态变化,可以将其划分为以下6个时期(图1)。

(Ⅰ)种子未萌发期(0 d):石蒜种子呈圆形,革质、黑色种皮且较薄;(Ⅱ)露白期(1~7 d):种子萌发前迅速吸水,种皮逐渐膨胀软化、破裂,胚根开始突破种皮;(Ⅲ)子叶伸长期(8~14 d):胚轴的胚根端缓慢生长,而子叶端却快速伸长出现根毛,子叶联结部分开始逐渐转变为绿色,具备光合能力;(Ⅳ)根快速生长期(15~21 d):萌发的第3周,幼苗基部开始出现根,且根端开始快速伸长,子叶基部逐渐膨大,形成子叶鞘;(Ⅴ)分根期(22~28 d):子叶联结处行使光合作用,并不断转运胚中的营养物质,子叶鞘处不断膨大且伴有不定根生成,开始形成初生鳞茎;(Ⅵ)真叶形成期(29~35 d):子叶鞘部分明显膨大,真叶开始伸出子叶鞘,形成第1片真叶,且真叶开始逐渐肥厚。



种子萌发时期及天数:Ⅰ:0 d;Ⅱ:7 d;Ⅲ:14 d;Ⅳ:21 d;Ⅴ:28 d;Ⅵ:35 d。

Period and days of seed germination:Ⅰ:0 d;Ⅱ:7 d;Ⅲ:14 d;Ⅳ:21 d;Ⅴ:28 d;Ⅵ:35 d.

图1 石蒜种子萌发过程及其形态变化

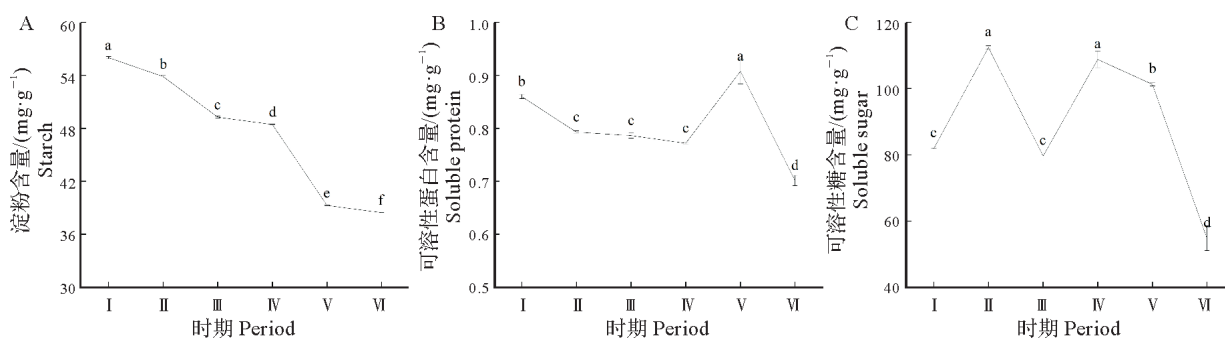
Fig.1 Morphological changes of *L. radiata* seeds during germination

2.2 石蒜种子的萌发生理

2.2.1 种子萌发过程中的营养物质变化

由图2A可知,在石蒜种子萌发过程中,淀粉含量呈持续下降趋势。未萌发(I)时淀粉含量最高为56 mg/g,各处理之间差异显著($P<0.05$)。萌发前期(I~IV)淀粉含量下降趋势较缓,而在后期(V)淀粉含量迅速降至39.26 mg/g,且与种子未萌发时相比淀粉含量下降了29.89%。在种子发芽过程中,种子(胚乳)内的可溶性蛋白质含量变化总体呈“降—升—降”趋势(图2B)。在种子萌发的中前期(I~IV),可溶性蛋白含量一直呈下降趋势;而在中后期(IV~V),可溶性蛋白含量则快速上升;至末期(VI),又急剧下降至最低水平(0.70 mg/g);这种变化主要与种子萌发前期胚乳内的营养物质(如:淀粉、蛋白质)被大量分解,可溶性营养物质增加;而在中后期,随着胚根、胚芽的生长,可溶性营养物质又被大量的消耗有关。

此外,在种子萌发过程中,可溶性糖的含量变化较为复杂,总体呈“升—降—升—降”趋势(图2C)。与种子未萌发时(I:81.90 mg/g)相比,露白期(II:112.41 mg/g)种子内的可溶性糖含量增加了37.25%达到峰值,随后又快速下降(III:79.63 mg/g);至胚根快速生长期(IV:108.79 mg/g),种子内的可溶性糖含量又大幅升高,随后又持续下降,至35 d时(VI),可溶性糖含量降至最低(54.75 mg/g),较I期相比,胚乳中可溶性糖含量下降了33.15%。



种子萌发时期及天数分别为 I:0 d; II:7 d; III:14 d; IV:21 d; V:28 d; VI:35 d。不同小写字母表示组间差异显著($P<0.05$)。

Period and days of seed germination are I:0 d; II:7 d; III:14 d; IV:21 d; V:28 d; VI:35 d, respectively. Different lowercase letters indicate significant differences between groups ($P<0.05$).

图2 石蒜种子萌发过程中营养物质含量变化

Fig.2 Changes in nutrient content during germination of *L. radiata*

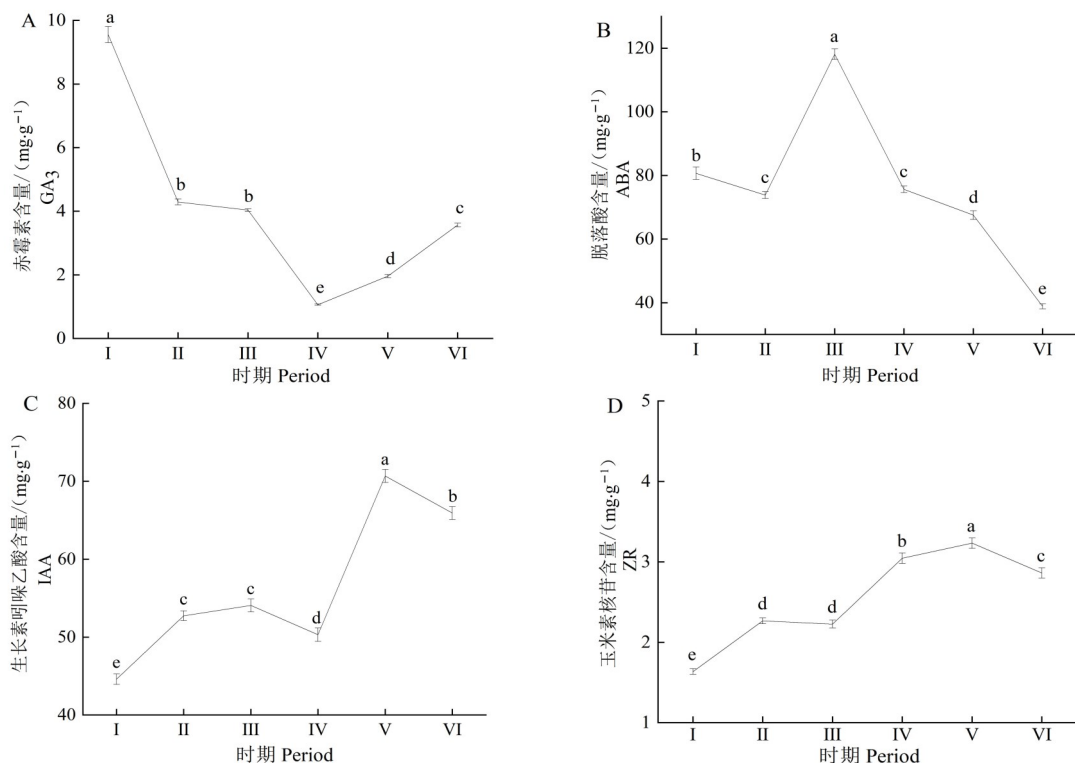
2.2.2 种子萌发过程中主要内源激素的含量动态变化

在石蒜种子萌发进程中,内源 GA_3 含量呈“降—升”变化趋势(图3A),峰值出现在第0天(I期),ABA含量变化则呈“先升后降”趋势(图3B),拐点出现在“第14天(III期)”;而IAA和ZR的含量变化均呈“升—降—升—降(M型)”的趋势(图3C和图3D),且峰值均出现在第28天(V期),但二者第一次的谷值出现时期不同(IAA较ZR略推迟)。

其中,胚乳内的 GA_3 含量以种子未萌发时(I)的含量最高(9.55 ng/g),而以根快速生长期(IV:第21天)最低(1.06 ng/g),均显著高于或低于其他5个时期。ABA含量则以子叶伸长期(III:第14天)的含量最高(118.10 ng/g,较I期上升了31.69%),而以真叶形成期(VI)的含量最低(38.85 ng/g,较I期下降了51.85%)。

胚乳内的IAA和ZR含量均以分根期(V)的含量最高,分别为70.68 ng/g和3.23 ng/g,且均以种子未萌发时(I)的含量最低,分别为1.06 ng/g和1.63 ng/g,显著低于其他5个时期。

从图4A和图4B得知,在石蒜种子萌发进程中, GA_3 /ABA和 GA_3 /IAA的变化曲线相似,均呈先降后升的“U”字型趋势;而ZR/ABA与IAA/ABA的比值变化曲线也基本一致,总体呈先升后降再升的“N”字型趋势(图4C和图4D)。其中, GA_3 /ABA和 GA_3 /IAA的变化拐点均出现在“根快速生长期(IV)”,而ZR/ABA与IAA/ABA的曲线拐点主要出现在“子叶伸长期(III)”。这表明,子叶伸长期和根快速生长期是内源激素急剧变化的2个时期,也是种子萌发最为重要的2个关键时期。

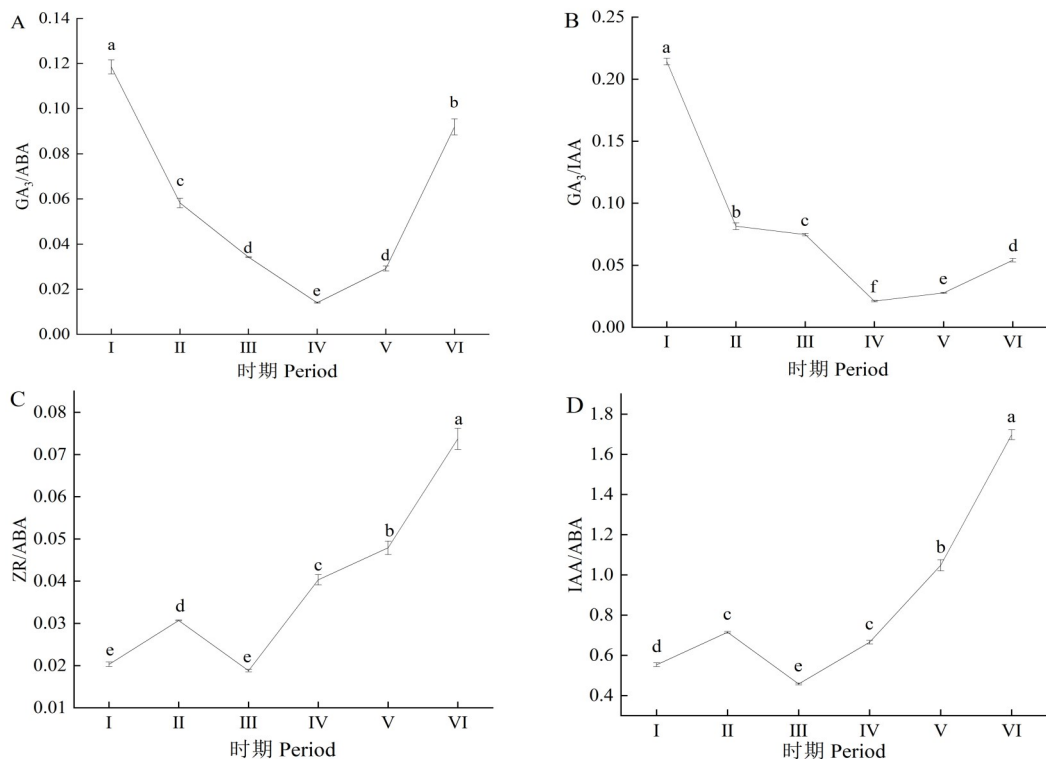


种子萌发时期及天数分别为 I : 0 d; II : 7 d; III : 14 d; IV : 21 d; V : 28 d; VI : 35 d。不同小写字母表示组间差异显著 ($P < 0.05$)。

Period and days of seed germination are I: 0 d; II: 7 d; III: 14 d; IV: 21 d; V: 28 d, respectively; VI: 35 d. Different lowercase letters indicate significant differences between groups ($P < 0.05$).

图3 石蒜种子萌发过程中的内源激素含量变化

Fig.3 Changes in endogenous hormone content during the germination of *L. radiata*



种子萌发时期及天数分别为 I : 0 d; II : 7 d; III : 14 d; IV : 21 d; V : 28 d; VI : 35 d。不同小写字母表示组间差异显著 ($P < 0.05$)。

Period and days of seed germination are I: 0 d; II: 7 d; III: 14 d; IV: 21 d; V: 28 d, respectively; VI: 35 d. Different lowercase letters indicate significant differences between groups ($P < 0.05$).

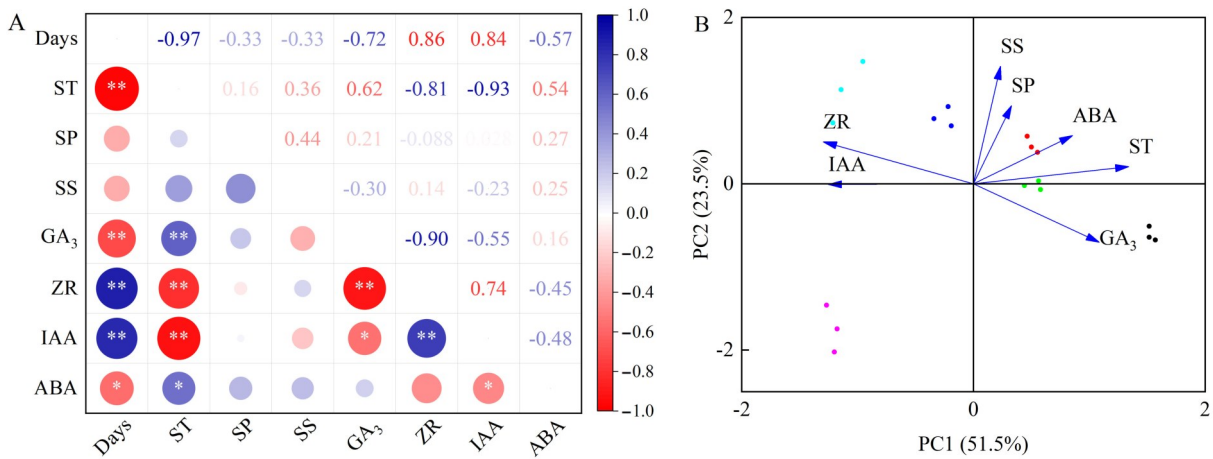
图4 石蒜种子萌发过程中的内源激素比值变化

Fig.4 Changes in endogenous hormone ratios during the germination of *L. radiata*

2.2.3 石蒜种子萌发过程中各生理指标相关性分析及主成分分析

在本试验中,种子的萌发天数与ZR、IAA的含量呈极显著正相关,而与GA₃、淀粉含量呈显著负相关性,与ABA含量呈负相关性;ZR与IAA含量呈极显著正相关,而与GA₃、淀粉含量极显著负相关。另外,IAA与GA₃、ABA含量变化均呈显著负相关,与淀粉呈极显著负相关。这说明,高含量的IAA和ZR、低含量的ABA和GA₃有利于石蒜种子的萌发,同时有利于淀粉的水解。

石蒜种子萌发过程中ST、SP、SS、ABA、GA₃、IAA、ZR指标数据主成分分析结果表明,对石蒜种子萌发进程的影响最大的指标(即第一主成分,贡献率为51.5%)是淀粉(0.502 1),其次为可溶性糖(0.705 7),即第二主成分,贡献率为23.5%。因此,淀粉、可溶性糖的含量是衡量石蒜种子萌发进程中的重要生理指标(图5)。



A、B分别为相关性和主成分分析。**表示在0.01水平(双侧)上显著相关,*表示在0.05水平(双侧)上显著相关。
A, B represents correlation and principal component analysis, respectively. **Indicating significant correlation at 0.01 level (bilateral), * indicating significant correlation at 0.05 level (bilateral).

图5 石蒜种子萌发过程中各生理指标相关性分析

Fig.5 Correlation analysis of various physiological indicators during the germination process of *L. radiata* seeds

3 讨论

3.1 石蒜种子萌发过程中营养物质的变化

种子的脱水耐性与其内在基础物质的积累密切相关^[22]。正常种子中的营养物质主要由碳水化合物、可溶性蛋白质和脂质构成;而顽拗性种子的主要贮藏物质是可溶性糖,淀粉是其碳水化合物贮藏物的唯一复杂形式^[23]。本试验结果显示,石蒜种子的主要贮藏物质是可溶性糖和淀粉,蛋白质含量极少,具有顽拗型种子的特性。

此外,在石蒜种子萌发进程中,胚乳内的可溶性蛋白质、淀粉和可溶性糖含量总体呈下降趋势,这与南京椴^[24](*Tilia miqueliana*)、川续断^[25](*Dipsacus asperoides*)种子在萌发过程中可溶性蛋白质含量递减;小麦^[26](*Triticum aestivum*)、鳃草^[27](*Zostera marina*)胚乳内淀粉的降解和七叶一枝花^[28](*Paris polyphylla*)种子可溶性糖含量下降的变化规律基本一致。其中,可溶性糖含量在种子萌发第7、21天时分别达到峰值。因为在种子萌发初期(0~7 d),胚芽的活动启动了胚乳中糖分的分解和代谢,可溶性糖含量快速升高;但随着胚芽和胚根的伸长(14~28 d),需要消耗大量的碳水化合物(主要是可溶性糖),造成胚乳中的可溶性糖含量快速降低,进而促使胚乳内的淀粉加速分解,从而使可溶性糖含量在种子萌发中期又快速升高。然而,胚乳内可溶性蛋白质的含量却在种子萌发的第28天显著增加,这可能与种子萌发后的胚芽生长促使了体内蛋白质的合成有关。

3.2 石蒜种子萌发过程中内源激素及比值的变化

内源激素在影响整个植物生命周期的各种过程中具有关键作用,包括种子成熟、萌发、成花转变及

对非生物和生物胁迫的响应^[29]。已有研究表明,ABA含量随种子休眠的解除而逐渐下降^[30],而ZR含量的增加则有利种子休眠的解除^[31-32]。本研究表明,在石蒜种子萌发过程中,IAA和ZR的含量总体呈上升趋势,ABA含量总体呈下降趋势,GA₃含量则呈“先降后升”的变化趋势。另外,石蒜种子的萌发过程与IAA和ZR含量呈极显著正相关,与ABA、GA₃含量呈显著负相关。这说明,在石蒜种子的萌发过程中,GA₃抵消ABA的抑制作用,ABA参与GA₃的生物合成;IAA和ZR也参与种子萌发过程中对ABA信号的调控。此外,本研究发现,GA₃在种子萌发过程中不会持续积累,初始含量较高与种子休眠的打破有关;而随后的快速下降很可能是GA₃的代谢加剧以促进种子萌发的结果。

ABA、GA₃的含量以及2种激素之间的平衡决定了种子是否会发芽或保持休眠^[33]。内源激素ABA含量、GA₃/ABA比值的下降与种子休眠的解除密切相关。本研究发现,石蒜种子萌发进程中,GA₃/ABA的比值总体呈下降趋势,且以种子萌发21 d时最低(1:72)。研究表明,休眠解除涉及GA₃的生物合成和ABA降解和转移,高含量的内源激素ABA/GA₃有利于种子维持休眠,相反低比值的GA₃/ABA有利于打破休眠和种子萌发。

4 结 论

石蒜种子含水量较高,且对脱水敏感,淀粉含量和可溶性糖含量也较高,而蛋白质含量较少,符合顽拗性种子的特性。与石蒜属其他植物一样,石蒜种子的萌发方式为子叶留土型。其萌发过程约需35 d,依据形态变化特征可将其划分为:未萌发期、露白期、子叶伸长期、根快速生长期、分根期和真叶形成期。在石蒜种子的萌发过程中,胚乳内的淀粉、可溶性蛋白、可溶性糖、内源ABA的含量及GA₃/ABA总体呈“下降”趋势,内源IAA和ZR的含量却呈“上升”趋势。这说明,石蒜的种子萌发过程是一个动态耗能过程,一定程度上受内源激素ZR、IAA的正向调控和GA₃/ABA的负向调控。

参考文献 References:

- [1] 温婷,吴靖,蔡军火,等.丛枝菌根真菌对红花石蒜植株及根际土壤养分影响[J].江西农业大学学报,2023,45(5): 1196-1207.
WEN T, WU J, CAI J H, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on plant and rhizosphere soil nutrients of *Lycoris radiata* [J]. Acta agriculturae universitatis Jiangxiensis, 2023, 45(5): 1196-1207.
- [2] 张瑶,蔡军火,魏绪英,等.红花石蒜开花过程中不同部位糖类和蛋白质含量变化[J].江西农业大学学报,2022,44(6): 1419-1427.
ZHANG Y, CAI J H, WEI X Y, et al. Changes of carbohydrate and protein contents in different parts of *Lycoris radiata* during flowering [J]. Acta agriculturae universitatis Jiangxiensis, 2022, 44(6): 1419-1427.
- [3] 赵天荣,施永泰,蔡建岗,等.石蒜属植物生长发育习性的研究[J].黑龙江农业科学,2008(5): 89-91.
ZHAO T R, SHI Y T, CAI J G, et al. study on the growth habit of *Lycoris* [J]. Heilongjiang agricultural sciences, 2008(5): 89-91.
- [4] 王华宇.中国石蒜种子特性和原生鳞茎形成的初步研究[D].南京:南京林业大学,2007.
WANG H Y. Studies on the seed character and probulb formation of *Lycoris chinensis* [D]. Nanjing: Nanjing Forestry University, 2007.
- [5] 齐凤坤,张越,林秀灵,等.两种石蒜属植物种子生物学特性与发芽研究[J].林业与环境科学,2022,38(2): 120-126.
QI F K, ZHANG Y, LIN X L, et al. Studies on seed biological characteristics and germination test of two *Lycoris* species [J]. Forestry and environmental science 2022, 38(2): 120-126
- [6] 张学方,刘晓东,刘宏伟.毛百合繁殖生物学研究(IV):种子萌发的动态形态解剖[J].东北林业大学学报,1994,22(5): 49-53.
ZHANG X F, LIU X D, LIU H W. Reproductive biology of *Lilium* (IV)-dynamic morphological anatomy of germination of the seed [J]. Journal of northeast forestry university, 1994, 22(5): 49-53.
- [7] 刘志高.三种石蒜属植物种子萌发特性研究[J].北方园艺,2011(17): 90-93.
LIU Z G. Study on germination characteristics of three species from *Lycoris* [J]. Northern horticulture, 2011(17): 90-93.

- [8] RIGHETTI K, VU J L, PELLETIER S, et al. Inference of longevity-related genes from a robust coexpression network of seed maturation identifies regulators linking seed storability to biotic defense-related pathways[J]. *The plant cell*, 2015, 27(10): 2692-2708.
- [9] 袁梦佳, 杨太新, 刘国库, 等. 柴胡种子发芽过程中生理指标动态变化的研究[J]. *时珍国医国药*, 2022, 33(1): 205-207.
- YUAN M J, YANG T X, LIU G K, et al. Dynamic changes of physiological indicators during germination of *Bupleurum chinensis* seeds [J]. *Lishizhen medicine and materia medica research*, 2022, 33(1): 205-207.
- [10] GE N, JIA S J, YANG L, et al. Exogenous gibberellic acid shortening after-ripening process and promoting seed germination in a medicinal plant *Panax notoginseng* [J]. *BMC plant biology*, 2023, 23(1): 67.
- [11] 刘瑜霞, 石开明, 林健, 等. 桉楠种子萌发过程中内源激素对温度变化的响应[J]. *中南林业科技大学学报*, 2020, 40(6): 89-95.
- LIU Y X, SHI K M, LIN J, et al. Response of endogenous hormone to temperatures changes during the seed germination of *Phoebe zhennan* [J]. *Journal of central south university of forestry and technology*, 2020, 40(6): 89-95.
- [12] 崔维佩, 唐桂英, 徐平丽, 等. 花生种子萌发过程中内源激素含量的变化[J]. *中国油料作物学报*, 2020, 42(5): 869-877.
- CUI W P, TANG G Y, XU P L, et al. Content changes of endogenous hormones in peanut seeds during germination [J]. *Chinese journal of oil crops sciences*, 2020, 42(5): 869-877.
- [13] 刘建利. 7种激素对蒺藜状苜蓿种子发芽的影响[J]. *干旱地区农业研究*, 2010, 28(2): 113-117.
- LIU J L. Effects of 7 plant growth regulators on seed germination of *Medicago truncatula* [J]. *Agricultural research in the arid areas*, 2010, 28(2): 113-117.
- [14] 岳贺伟, 李连珍, 王雨情, 等. IAA对黄精种子萌发及生理特性的影响[J]. *河南农业科学*, 2023, 52(3): 64-72.
- YUE H W, LI L Z, WANG Y Q, et al. Effect of IAA on seed germination and physiological characteristics of *Polygonatum sibiricum* Red. [J]. *Journal of Henan agricultural sciences*, 2023, 52(3): 64-72.
- [15] 郑冉, 吕丹, 罗红兵. 玉米种子发芽动态及生理变化研究[J]. *食品与发酵工业*, 2023, 49(16): 139-144.
- ZHENG R, LYU D, LUO H B. Germination dynamics and physiological changes of metabolism in maize seed [J]. *Food and fermentation industries*, 2023, 49(16): 139-144.
- [16] 巩楫, 王华宇, 杨亚珺, 等. 中国石蒜种子特性及形态解剖学研究[J]. *种子*, 2010, 29(6): 10-12.
- GONG L, WANG H Y, YANG Y J, et al. Studies on seed characteristics and anatomy of *Lycoris chinensis* [J]. *Seed*, 2010, 29(6): 10-12.
- [17] 郭聪聪, 沈永宝, 史锋厚. 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)*, 2023, 47(6): 25-34.
- GUO C C, SHEN Y B, SHI F H. Effect of temperature on stored substances metabolism and enzyme activity during germination of *Pinus bungeana* seeds [J]. *Journal of Nanjing forestry university (natural science edition)*, 2023, 47(6): 25-34.
- [18] 常馨月, 万路生, 杨小林, 等. 西藏巨柏种子萌发过程中生理指标的响应[J]. *种子*, 2023, 42(4): 102-107.
- CHANG X Y, WAN L S, YANG X L, et al. Response to physiological indicators during the germination of *Cupressus gigantea* seeds in Tibet [J]. *Seed*, 2023, 42(4): 102-107.
- [19] 戴智慧, 俞雷民, 陈越, 等. 换锦花种子的生物学特性和贮藏特性研究[J]. *中国野生植物资源*, 2015, 34(5): 19-22.
- DAI Z H, YU L M, CHEN Y, et al. Study on the biological characteristics and storage characteristics of *Lycoris sprengeri* seeds [J]. *Chinese wild plant resources*, 2015, 34(5): 19-22.
- [20] 李玉萍. 石蒜属植物的繁殖与鲜切花栽培技术的研究[D]. 南京: 南京林业大学, 2002.
- LI Y P. A study on the propagation, cultivation and quality of cut flowers of *Lycoris* Herb [D]. Nanjing: Nanjing Forestry University, 2002.
- [21] 沈起栋, 李欣音, 庞程, 等. 糖芥种子萌发特性的研究[J]. *种子*, 2021, 40(10): 110-113.
- SHEN Q D, LI X Y, PANG C, et al. Study on germination characteristics of *Erysimum bungei* [J]. *Seed*, 2021, 40(10): 110-113.
- [22] 宗梅, 蔡永萍. 种子脱水耐性与保护系统的相关性[J]. *园艺学报*, 2005, 32(2): 342-347.

- ZONG M, CAI Y P. Correlation between desiccation tolerance and protective systems in seeds [J]. *Acta horticulturae Sinica*, 2005, 32(2): 342-347.
- [23] 宋松泉, 傅家瑞, 陈润政. 顽拗性种子的发育特性与脱水耐性[J]. *种子*, 1995(2): 1-7.
- SONG S Q, FU J R, CHEN R Z. The developmental characteristics of recalcitrant seeds in relation to and desiccation tolerance [J]. *Seed*, 1995(2): 1-7.
- [24] WU Y, SHEN Y B. Dormancy in *Tilia miqueliana* is attributable to permeability barriers and mechanical constraints in the endosperm and seed coat [J]. *Brazilian journal of botany*, 2021, 44(3): 725-740.
- [25] 吴文芳, 李隆云, 白志川. 川续断种子发芽过程中生理生化变化研究[J]. *江西农业大学学报*, 2012, 34(1): 82-86.
- WU W F, LI L Y, BAI Z C. A study on the change of physiology and biochemistry during the process of germination of *Dipsacus asperoides* seed [J]. *Acta agriculturae universitatis Jiangxiensis*, 2012, 34(1): 82-86.
- [26] YANG L, HONG X U, XIAO X W, et al. Effect of polyamine on seed germination of wheat under drought stress is related to changes in hormones and carbohydrates [J]. *Journal of integrative agriculture*, 2016, 15(12): 2759-2774.
- [27] 于兵, 杨启文, 张彦浩, 等. 赤霉素和弱酸对鳢草种子萌发和生理特性的影响[J]. *渔业科学进展*, 2023, 44(4): 26-34.
- YU B, YANG Q W, ZHANG Y H, et al. Effects of gibberellin and weak acid on seed germination and physiological characteristics of the eelgrass *Zostera marina* [J]. *Progress in fishery sciences*, 2023, 44(4): 26-34.
- [28] 苏海兰, 周先治, 李希, 等. 七叶一枝花种子萌发不同阶段贮藏物质及淀粉酶活性变化[J]. *福建农业学报*, 2017, 32(10): 1145-1149.
- SU H L, ZHOU X Z, LI X, et al. Carbohydrate content and amylase activity in germination seeds of *Paris polyphylla* Smith var. *chinensis* [J]. *Fujian journal of agricultural sciences*, 2017, 32(10): 1145-1149.
- [29] SHU K, LIU X D, XIE Q, et al. Two faces of one seed: hormonal regulation of dormancy and germination [J]. *Molecular plant*, 2016, 9(1): 34-45.
- [30] GRAPPIN P, BOUINOT D, SOTTA B, et al. Control of seed dormancy in *Nicotiana plumbaginifolia*: post-imbibition abscisic acid synthesis imposes dormancy maintenance [J]. *Planta*, 2000, 210(2): 279-285.
- [31] WANG Y M, WANG L J, YAO B, et al. Changes in ABA, IAA, GA₃, and ZR levels during seed dormancy release in *Idesia polycarpa* Maxim from Jiyuan [J]. *Polish journal environmental studies*, 2018, 27(4): 1833-1839.
- [32] TAN S S, JIA M, ZHANG X Y, et al. Comparative transcriptome analysis provides novel insights into phytohormone dynamic changes during seed germination in carrot (*Daucus carota* L.) [J]. *The journal of horticultural science and biotechnology*, 2023, 98(1): 45-56.
- [33] MACGREGOR D R, KENDALL S L, FLORANCE H, et al. Seed production temperature regulation of primary dormancy occurs through control of seed coat phenylpropanoid metabolism [J]. *New phytologist*, 2015, 205(2): 642-652.