

水毛花种子萌发特性的差异及休眠解除方法

袁 涵^{1,2} 钟爱文^{1,2*} 刘送平¹ 彭焱松¹ 徐 磊¹

¹中国科学院庐山植物园, 江西九江 330000; ²南昌大学生命科学学院, 南昌 330031

摘 要 水毛花(*Schoenoplectiella triangulata*)是一种广泛应用于湿地植被恢复中的挺水植物, 探究不同地区水毛花种群种子的萌发特性与休眠特性对其种质收集和科学利用至关重要。该研究测定了水毛花种子形态特性、萌发特性的种群间差异, 并对其休眠机制进行探索, 结果显示: (1)水毛花的种子存在生理休眠, 其形态、千粒质量和吸水特性在种群间存在显著差异。(2)光照和变温条件有助于水毛花种子的萌发。(3)低温沙藏、低温水藏和常温沙藏有助于水毛花种子休眠的解除; 氟啶酮和赤霉素处理均有助于打破水毛花种子的休眠, 但在不同地区水毛花种群间存在差异。(4)不同地区水毛花种群间种子形态特性、萌发特性以及休眠特性的差异与采集地的环境因子相关。该研究结果表明水毛花种子应用于湿地生态修复时应考虑种源的问题, 在播种前对其进行适当处理可以提高发芽率和生态修复成效。

关键词 莎草科; 水毛花; 种子萌发; 种子休眠; 层积

袁涵, 钟爱文, 刘送平, 彭焱松, 徐磊 (2024). 水毛花种子萌发特性的差异及休眠解除方法. 植物生态学报, 48, 638-650. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0523

Differences in the germination characteristics of *Schoenoplectiella triangulata* seeds and methods for breaking seed dormancy

YUAN Han^{1,2}, ZHONG Ai-Wen^{1,2*}, LIU Song-Ping¹, PENG Yan-Song¹, and XU Lei¹

¹Lushan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Jiujiang, Jiangxi 330000, China; and ²College of Life Sciences, Nanchang University, Nanchang 330031, China

Abstract

Aims *Schoenoplectiella triangulata* is an emergent plant species widely used in wetland vegetation restoration. It is important to study the germination and dormancy characteristics of *S. triangulata* seeds from different populations for germplasm collection and scientific utilization.

Methods In this study, differences in the morphological characteristics and germination characteristics of *S. triangulata* seeds were investigated, and the mechanisms of seed dormancy were explored.

Important findings (1) The seeds of *S. triangulata* showed physiological dormancy (PD), and there were significant differences in morphology, PD, 1 000-grain mass and water absorption characteristics among populations. (2) Light and variable temperature were conducive to seed germination of *S. triangulata*. (3) Sand storage at low temperatures, water storage at low temperatures and sand storage at normal temperatures helped to break the dormancy of *S. triangulata* seeds. Both fluridone and gibberellin treatments also helped to break the dormancy of *S. triangulata* seeds, but these effects varied among different populations. (4) Among different populations of *S. triangulata*, seed morphological characteristics, germination characteristics and dormancy characteristics were correlated with environmental conditions of the collection site. These results indicate that provenance should be considered when *S. triangulata* seeds were applied in wetland ecological restoration and that proper seed treatments before sowing could improve seed germination and the effectiveness of ecological restoration.

Key words Cyperaceae; *Schoenoplectiella triangulata*; seed germination; seed dormancy; stratification

Yuan H, Zhong AW, Liu SP, Peng YS, Xu L (2024). Differences in the germination characteristics of *Schoenoplectiella triangulata* seeds and methods for breaking seed dormancy. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 48, 638-650. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0523

收稿日期Received: 2022-12-31 接受日期Accepted: 2023-10-07

基金项目: 科技合作专项项目——省院及省校科技合作(重点项目) (20212BDH80012)和江西省重点研发计划(20192BBFL60018)。Supported by the Special Project for Science and Technology Cooperation—Key Project of Science and Technology Cooperation Between Provincial Institutes and Universities (20212BDH80012) and the General Project of Jiangxi Province Key R&D Plan (20192BBFL60018).

* 通信作者Corresponding author (zhongaw@lsbg.cn)

湿地生态系统在自然和人类活动干扰下一直处于动态平衡。随着人类活动范围的扩大,越来越多的湿地生态系统在逐步退化,在干扰频率较严重的地方,植物种群支离破碎,面临局部区域灭绝的风险(De Vitis et al., 2014),因此湿地植被的恢复显得尤为重要。与个体植株相比,植物种子具有更强的耐受能力,利于其逃避干扰、病害和捕食所带来的损害,且能随水流传播。因此,种子库在植被群落构建和植被遭受损坏后的自然恢复中起着关键作用(朱虹宇, 2022)。

种子萌发是植物生长繁殖和群落更新演替的重要环节。在长期的生存进化过程中,不同种群的植物受到不同环境条件的选择以及基因交流的限制,产生了遗传性状的分化,形成了适应各自生境的特征(Bucharova et al., 2017; Hamidzadeh et al., 2021),因而同一物种不同种群间种子的大小与生理状态都存在较大差异,进而会影响种子的萌发以及休眠状况。例如,在对我国甘肃安西荒漠自然保护区的裸果木(*Gymnocarpus przewalskii*) 3个种群的种子研究中发现,种子的长宽比、质量、吸水率、萌发势和发芽率等方面的变异系数都较大(李树森等, 2020)。在种子休眠打破方法上,对全国各省区18个种群的苘麻(*Abutilon theophrasti*)种子进行温水浸种处理,发现不同种群发芽率以及萌发时间存在显著差异,最高和最低分别为89.95%和41.5% (孟帅帅等, 2021)。这些种子的差异大多与地理环境因素相关,然而关于地理环境因素对不同种群种子萌发与休眠差异影响的研究却很少。

在湿地植被恢复中应用率很高的水毛花(*Schoenoplectiella triangulata*)是莎草科多年生草本、湿地挺水植物,具有适应性强、根茎发达的优良特性,且具极高饲料和园林造景的潜在价值。虽然水毛花应用前景高(Reznicek, 1990),但其种子的萌发极易受到温度、光照、水分、埋土深度、土壤

酸碱度等环境因素以及自身形态特性、生理特性等因素的影响,出现种子休眠、萌发困难等问题(唐金刚等, 2013)。受环境和遗传因素影响,其不同地区种群间的种质资源存在较大差异(Bhatt et al., 2020),严重制约这一重要资源的开发利用。因此了解不同地区的水毛花种群的种子萌发变异性对于科学有效的种质收集以及进行植物群落恢复和保护至关重要;探究水毛花种子的休眠特性,提高水毛花种子的萌发效率,对其在园林中的应用具有重要意义。

目前国内外对水毛花的研究主要集中于药用成分研究以及水质净化作用研究,如何解除其种子休眠并提高其种子萌发的研究少之又少。本研究以采集自不同地区种群的水毛花为实验材料,探究不同地区种群的种子萌发机制与休眠机制,以期发现野生种群建群中存在的问题,为植物种质资源的科学收集、保存以及在园林中的应用提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 实验材料

实验所需的所有种子采自中国科学院庐山植物园鄱阳湖分园的同质园(29.67° N, 116.89° E)中的水毛花植株。2019–2020年从5个不同地区(表1)引种幼苗或植株,移栽至同质园。引种幼苗或植株时,在每个地区水毛花大量集中分布区域选择6个样点,每个样点边缘间隔不小于5 m,每个样点随机采取6株能够代表该样点水毛花群落整体生长状况的幼苗或植株带回同质园。每个样点采集的6株幼苗或植株均匀种植在装满1/2土壤的塑料水盆(内径86 cm, 高40 cm)内。在2021和2022年8–11月种子成熟后,将每个样点采集的6株植株所产生的种子采集并混匀,阴干后装入种子袋中备用。每个样点产生的种子作为一个重复,每个地区产生的所有种子视为一个种群。2021年产生的种子用于种子形态特征测定,2022年产生的种子用于种子萌发特性和休眠特性的实验。

表1 水毛花种源地信息

Table 1 Provenance site information of *Schoenoplectiella triangulata*

原生地 Site of collection	种群编号 Population ID	位置 Location	经纬度 Latitude and longitude	年平均气温 Mean annual air temperature (°C)	年降水量 Annual precipitation (mm)
海南 Hainan	HN1	海口昌旺 Changwang, Haikou	19.80° N, 110.25° E	25.4	1 639
	HN2	海口羊山 Yangshan, Haikou	19.94° N, 110.31° E	25.4	1 639
贵州 Guizhou	GZ1	草海 Caohai	26.89° N, 104.23° E	10.5	950
	GZ2	草海 Caohai	26.99° N, 104.24° E	10.5	950
江西 Jiangxi	JX	上饶余干 Yugan, Shangrao	28.91° N, 116.49° E	19.0	1 700

1.2 种子形态特征

本实验所用种子取自每个种群中5个结种率较高的重复组, 每个重复组随机选取100粒饱满、阴干的成熟种子, 利用天平称量, 取平均值乘以10即得到种子千粒质量。

从每个种群的上述5个重复中各随机选取10粒饱满、阴干的成熟种子, 共计50粒种子, 利用体视解剖镜测量每一粒种子的长、宽、厚(mm), 并拍照记录种子颜色、形状等外形特征。

每个重复组随机选取500粒饱满、阴干的成熟种子, 称量初始质量, 置于蒸馏水中, 25 °C保存, 每2、4、6、8、24、36、48 h取出, 擦干表面水分, 称量至恒质量。根据以下公式计算种子的吸水率(C_i)和吸水速率($V_{i,i+1}$)。

$$C_i = (M_i - M_0) / M_0 \times 100\%$$

$$V_{i,i+1} = (R_{i+1} - R_i) / t$$

式中, M_0 为种子干质量; M_i 为种子湿质量; R_i 和 R_{i+1} 为两个相邻测试时间的平均吸水系数; t 为间隔时间(h); 吸水速率的单位为 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 。

1.3 种子萌发特性

本研究中所有种子萌发实验均采用水培法。

为探究光照对水毛花种子萌发的影响, 从每个种群4个结种率较高的重复组中随机选取成熟、饱满的种子500粒, 共计2 000粒种子用于实验。将5个种群不同重复组的种子分别置于10个表层铺有双层湿润滤纸的培养皿中, 每个培养皿50粒种子。种子进行两种光照处理: 光强为3 000 lx的8 h光照16 h黑暗处理和全黑暗处理。每个光照处理再进行5种变温处理: 15/10 °C、20/15 °C、25/20 °C、30/25 °C、35/30 °C。光照下每天记录萌发的种子数量, 黑暗环境3天测1次, 尽量避免光照带来影响。本次萌发实验为期50天, 整个实验期间保持滤纸湿润。

为探究温度对种子萌发的影响, 从每个种群4个结种率较高的重复组中随机选取成熟饱满的种子450粒, 共计1 800粒种子用于实验。将5个种群不同重复组的种子置于9个铺有双层湿润滤纸的培养皿中, 并置于16 h光照、8 h黑暗的培养箱中, 每个培养皿50粒种子。将种子分别进行恒温处理(15、20、25和30 °C)和变温处理(15/10 °C、20/15 °C、25/20 °C、30/25 °C和35/30 °C), 光照时高温, 黑暗时低温。每天记录一次发芽的种子数量。本次萌发实验为期40天, 整个实验期间保持滤纸湿润。

发芽率(GR)和萌发指数(GI)计算公式如下:

$$\text{GR} = N_1 / N \times 100\%$$

$$\text{GI} = \sum \text{Gt} / \text{Dt}$$

式中, N 为供试种子粒数, N_1 为全部正常发芽粒数, Gt 为实验发芽开始到结束期间内每日发芽数, Dt 为发芽日数。萌发时滞(GD)即从萌发实验开始到第1粒种子发芽所持续的时间(d)。

1.4 种子休眠特性

打破休眠的物理方法采用低温层积法。将采集的种子储藏于以下6种环境中: 室内常温干燥环境(常干), 室内常温水浸(常水), 室内常温湿沙藏(常沙), 4 °C低温干燥环境(冷干), 4 °C低温水浸(冷水), 4 °C低温湿沙藏(冷沙)。其中, 常温与低温做对比, 干燥、水浸和沙藏三者做对比。在6种储藏处理中, 将种子置于培养皿中, 封口膜密封, 减少水分散失, 常水、常沙、冷水和冷沙及时加水; 分别在第2、4、6个月时从6组重复中各取未萌发50粒种子, 共计300粒种子进行萌发实验。每天记录一次发芽的种子数量, 本次萌发实验为期30天。用1.3方法计算GR、GI和GD。

打破休眠的化学方法采用激素处理方法。赤霉素(GA_3)和氟啶酮(FL)可显著打破莎草科植物嵩草(*Carex myosuroides*)、风车草(*Cyperus involucratus*)、碎米莎草(*Cyperus iria*)和球穗扁莎(*Pycnus flavidus*)等植物种子的休眠, 提升其发芽率(李欣勇等, 2021a, 2021b); 唐金刚等(2013)采用0–300 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 GA_3 溶液浸种对水毛花种子发芽率的提升无显著效果; 而周芝琴等(2013)用激素处理的种子进行萌发实验, 发现激素对种子萌发有显著促进作用。因此, 本研究使用50 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的FL溶液和100、200、300 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 GA_3 溶液培养种子, 以蒸馏水培养作为对照, 每种处理6个重复。萌发实验为期30天, 每天记录一次萌发的种子数据。用1.3方法计算GR、GI和GD。

1.5 数据分析

所有数据的统计分析均在Excel和SPSS软件上进行, 用Origin 2017和Chiplot软件作图。数据符合方差齐性和正态分布, 采用单因素方差分析对水毛花种子的长、宽、高和不同温度、光照和化学处理下的发芽率、萌发指数和萌发时滞进行差异性分析; 采用广义线性模型分析种子的收集种群、存储方式、存储温度以及存储时间对种子发芽率的影响; 采用

Pearson相关系数对植物种子的形态特性、萌发特性与环境因子进行相关性分析; 采用聚类分析对植物种子形态特性以及各温度下萌发状况进行遗传关系远近的分析。统计数据均为平均值 \pm 标准误(mean \pm SE), 显著度为0.05。

2 结果

2.1 种子形态特征

水毛花的种子为三棱形, 深棕色, 表面凹凸(图1)。不同地区种群的水毛花种子的宽、高和千粒质量部分地区存在显著差异, 而种子长仅在海南与贵州, 海南与江西种群间存在显著差异(表2)。水毛花种子质量从大到小依次为海口昌旺(HN1) > 上饶余干(JX) > 贵州草海1 (GZ1) > 贵州草海2 (GZ2) > 海口羊山(HN2)种群。综合长、宽、高和千粒质量数据, 其中水毛花中种子最饱满的为HN1种群, 但JX种群种子最厚, 最不饱满的为GZ2种群。并且种子在低温或常温条件下存储一段时间后未见胚的生长。

不同地区种群水毛花的吸水率随着时间的延长呈现先快后缓的递增趋势。其中浸种0–2 h吸水速率最快, 为快速吸水期, 由快到慢依次是JX、HN2、HN1、GZ2、GZ1, 后趋于平缓。GZ1、GZ2和HN1在24 h后吸水率增长趋于平缓, 并且GZ1、GZ2和HN1、HN2于48 h后达到吸水饱和。JX水毛花在浸种2–96 h吸水率一直处于缓慢增长, 120 h后饱和, 且其吸水率在5个生境中一直居于最高。JX、GZ1、GZ2、HN1、HN2水毛花最大吸水率分别为25%、14.3%、16.6%、10.9%和8.9% (图2)。

不同地区的水毛花种子的种皮颜色随着吸水时间的延长而逐渐加深, 吸水达到饱和2天后种子开始萌发。不同地区的种子在吸水率变化上存在显著差异, 说明不同地区种群种子在休眠与萌发特性上

存在较大差异。

2.2 种子萌发特性

不同光照条件下种子萌发结果显示, 光照条件促进水毛花种子萌发, 不同地区种群发芽率对温度的响应有差异; 黑暗条件下各种群水毛花几乎不萌发(表3)。本研究结果表明, 水毛花的种子萌发是需要光照的。

恒温不利于水毛花种子的萌发, 各种群发芽率皆低于5%。而变温有利于水毛花的种子萌发, HN1与HN2升高最多, 其种子萌发最佳变温为20/15 °C, 发芽率高达32.5%、52%; JX水毛花与GZ1最佳萌发变温为25/20 °C, 而GZ2在各种恒温与变温条件下发芽率低或均极少萌发(图3A)。且HN1和JX幼苗较其他种群萌发幼苗粗壮。水毛花发芽率和萌发指数呈现先增后减的趋势, JX与GZ1种子在25/20 °C发芽率最高, HN1与HN2种子在20/15 °C发芽率最高, 高达6.6%、15.9%, 而GZ2在各温度条件下都几乎无萌发(图3B)。各种群的水毛花种子变温与恒温相比萌发时滞差异不大。萌发时滞随着萌发变温的递增呈现先短后长的递减趋势, 在25/20 °C达到最短15天, 在35/30 °C变温时萌发时滞又延长, 其中JX水毛花正好相反, 在35/30 °C达到萌发时滞最短为5天; 恒温下萌发时滞呈现递减趋势, 即温度越高, 萌发所需时间越短(图3C)。

2.3 种子休眠特性

对水毛花种子的种群、存储方式、存储时间、存储温度进行广义线性分析(表4)显示, 种子的收集种群、存储方式、存储时间以及存储温度对种子发芽率的双向交互作用均具有显著影响。

2个月的低温层积有助于水毛花种子休眠的打破(图4)。与常干(对照组)相比, 常沙、冷水、冷沙层积方式可以显著打破HN1、HN2和JX 3个种群的

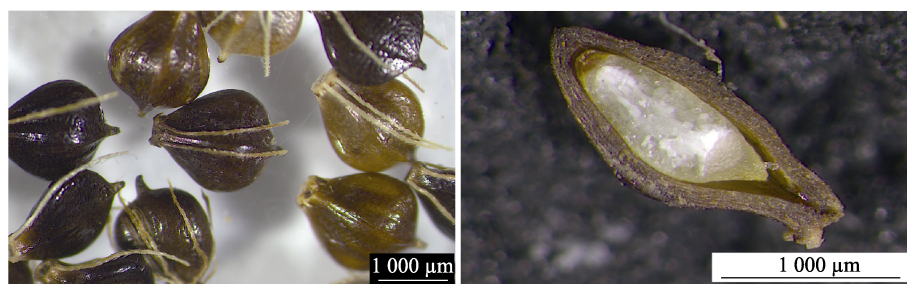


图1 水毛花江西种群种子形态特征。

Fig. 1 Seed morphological characteristics of *Schoenoplectiella triangulata* in Jiangxi.

表2 水毛花种子形态和千粒质量的种群间差异(平均值±标准误)
Table 2 Differences in the morphology and 1 000-grain mass of *Schoenoplectiella triangulata* seeds among populations (mean ± SE)

种群编号 Population ID	长 Length (mm)	宽 Width (mm)	高 Height (mm)	千粒质量 Thousand grain mass (g)
HN1	2.12 ± 0.12 ^a	1.57 ± 0.11 ^a	0.81 ± 0.08 ^b	1.24 ± 0.03 ^a
HN2	1.94 ± 0.11 ^b	1.47 ± 0.09 ^b	0.71 ± 0.07 ^d	0.85 ± 0.02 ^d
GZ1	1.89 ± 0.16 ^c	1.44 ± 0.09 ^c	0.75 ± 0.06 ^c	1.04 ± 0.06 ^{bc}
GZ2	1.86 ± 0.11 ^c	1.23 ± 0.14 ^d	0.63 ± 0.09 ^e	0.99 ± 0.03 ^c
JX	1.84 ± 0.24 ^c	1.48 ± 0.10 ^b	0.86 ± 0.09 ^a	1.04 ± 0.03 ^b

HN1, 海口昌旺种群; HN2, 海口羊山种群; GZ1、GZ2, 贵州草海不同种群; JX, 上饶余干种群。同列不同小写字母表示差异显著($p < 0.05$)。
HN1, Changwang population in Haikou; HN2, Yangshan population in Haikou; GZ1 and GZ2, different populations in Caohai, Guizhou; JX, Yugan population in Shangrao. Different lowercase letters in the same column indicate significant differences ($p < 0.05$).

水毛花种子休眠, 进而提高种子发芽率, 显著降低萌发时滞和缩短种子萌发周期, 但不同地区种群的种子休眠的最佳打破方式不同; 而低温层积对GZ1和GZ2两个种群水毛花种子休眠的打破无显著效果。

存储时间对大部分种群水毛花种子萌发影响显著(图5)。GZ1、GZ2种群随着存储时间增长发芽率降低, 趋于0; 其他种群种子在各种层积方式下存储两个月时, 发芽率最高, 后逐渐降低。存储方式对种子萌发也有显著影响, 其中冷沙、冷水和常沙3种存储方式储藏后发芽率最高, 达50%以上。温度对水毛花种子的萌发也有显著影响, 其中发芽率冷沙小于常沙, 冷水高于常水, 冷干高于常干(图4)。不同地区种群种子的发芽率差异显著, HN1和JX两个种群的水毛花种子在6种存储方式下存储两个月, 其发芽率有显著提高, HN2种群的种子在冷沙、冷

水、常沙和常水存储条件下存储两个月发芽率也得到了显著提高; 但GZ1、GZ2种群的种子在6种存储条件下发芽率皆不高。

FL处理可以有助于部分种群水毛花种子休眠的解除。与对照组对比, FL处理可打破HN1、JX和GZ1的水毛花种子休眠, 显著提高种子发芽率, 但发芽率低于50%; 但是其对于HN2、GZ2的作用不显著。FL处理后萌发的幼苗呈现白化状态(图6D), 且不久后死亡, 无法移栽土培。

GA₃处理有助于部分种群水毛花种子休眠的打破。GA₃处理可打破HN1和JX的水毛花种子休眠, 显著提高种子发芽率, 提升种子活力; 但是对于HN2、GZ1和GZ2的作用不显著。GA₃处理后萌发的幼苗形态比正常水培幼苗细长并且颜色较浅(图7D), 移栽土培时易死亡。

3 分析与讨论

在长期进化和适应过程中, 植物会形成不同适应策略以适应异质化生境, 提高适合度(Lorres et al., 2017)。种子形态的多态性、萌发需求和休眠解除上的差异性 是植物应对不同环境的生存策略(Sun & Li, 2020)。因此探究不同地区的水毛花种子的形态生理特性、萌发特性以及休眠特性的差异, 为科学选择并收集种质资源提供依据, 对于利用种子进行湿地植被恢复以及在园林上应用都具有重要意义。

3.1 不同地区种群水毛花种子的形态与生理存在差异性

种子的表型可塑性反映了植物的遗传变异及其

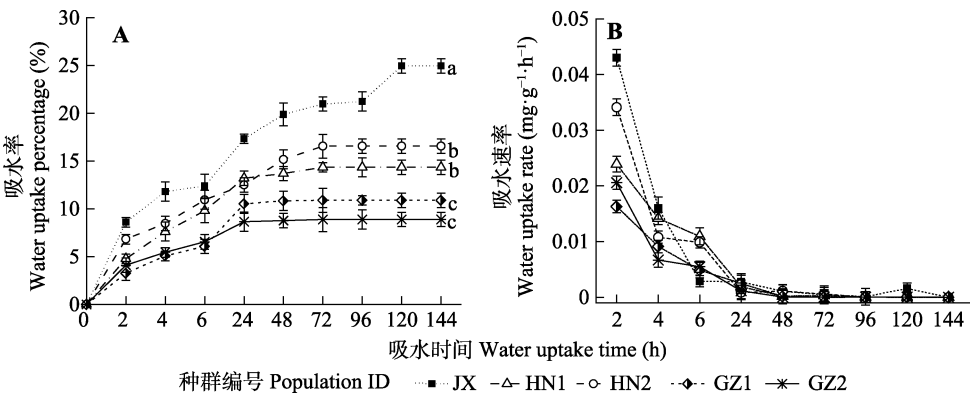


图2 不同地区种群水毛花种子吸水率和吸水速率变化(平均值±标准误)。不同小写字母表示差异显著($p < 0.05$)。HN1, 海口昌旺种群; HN2, 海口羊山种群; GZ1、GZ2, 贵州草海不同种群; JX, 上饶余干种群。
Fig. 2 Water uptake percentage and water uptake rate of *Schoenoplectiella triangulata* seeds from different populations (mean ± SE). Different lowercase letters indicate significant differences ($p < 0.05$). HN1, Changwang population in Haikou; HN2, Yangshan population in Haikou; GZ1 and GZ2, different populations in Caohai, Guizhou; JX, Yugan population in Shangrao.

表3 不同温度及光照条件对水毛花种子萌发的影响(平均值±标准误)

Table 3 Effects of different light and temperature conditions on the germination of *Schoenoplectiella triangulate* seeds (mean ± SE)

温度 Temperature (°C)	光照条件 Light condition	发芽率 Germination percentage (%)				
		HN1	HN2	JX	GZ1	GZ2
15/10	光照 Light	8.50 ± 1.50 ^{Ba}	9.50 ± 2.50 ^{Ca}	0 ± 0 ^{Ba}	0 ± 0 ^{Ba}	0 ± 0 ^{Aa}
	黑暗 Dark	0 ± 0 ^{Ab}	0 ± 0 ^{Ab}	0 ± 0 ^{Aa}	0 ± 0 ^{Aa}	0 ± 0 ^{Aa}
20/15	光照 Light	32.50 ± 5.50 ^{Aa}	53.00 ± 8.50 ^{Aa}	6.00 ± 5.00 ^{Aa}	1.50 ± 0.50 ^{Ba}	0 ± 0 ^{Aa}
	黑暗 Dark	0 ± 0 ^{Ab}	1.00 ± 0.50 ^{Ab}	0 ± 0 ^{Ab}	0 ± 0 ^{Aa}	0 ± 0 ^{Aa}
25/20	光照 Light	7.75 ± 3.25 ^{Ba}	22.00 ± 4.00 ^{Ba}	10.0 ± 8.00 ^{Aa}	9.00 ± 1.00 ^{Aa}	0 ± 0 ^{Aa}
	黑暗 Dark	0 ± 0 ^{Ab}	0 ± 0 ^{Ab}	0.50 ± 0.25 ^{Ab}	0 ± 0 ^{Ab}	0 ± 0 ^{Aa}
30/25	光照 Light	3.50 ± 2.50 ^{Ca}	3.50 ± 4.50 ^{Da}	2.00 ± 1.50 ^{Ba}	7.50 ± 4.50 ^{Aa}	0 ± 0 ^{Aa}
	黑暗 Dark	0 ± 0 ^{Ab}	0 ± 0 ^{Aa}	0.50 ± 0.50 ^{Aa}	0.50 ± 0.50 ^{Ab}	0 ± 0 ^{Aa}
35/30	光照 Light	0 ± 0 ^{Ca}	3.50 ± 2.50 ^{Da}	0.75 ± 0.50 ^{Ba}	1.00 ± 0.50 ^{Ba}	0.75 ± 0.50 ^{Aa}
	黑暗 Dark	0 ± 0 ^{Aa}	0 ± 0 ^{Aa}	0 ± 0 ^{Aa}	0 ± 0 ^{Aa}	0 ± 0 ^{Aa}
15	光照 Light	0 ± 0 ^{Ca}	1.50 ± 1.25 ^{Da}	0 ± 0 ^{Ba}	0 ± 0 ^{Ba}	0 ± 0 ^{Aa}
	黑暗 Dark	0 ± 0 ^{Aa}	0 ± 0 ^{Aa}	0 ± 0 ^{Aa}	0 ± 0 ^{Aa}	0 ± 0 ^{Aa}
20	光照 Light	1.75 ± 0.75 ^{Ca}	2.75 ± 1.25 ^{Da}	0.75 ± 0.50 ^{Ba}	0.50 ± 0.50 ^{Ba}	0 ± 0 ^{Aa}
	黑暗 Dark	0 ± 0 ^{Aa}	0 ± 0 ^{Aa}	0 ± 0 ^{Aa}	0 ± 0 ^{Aa}	0 ± 0 ^{Aa}
25	光照 Light	2.50 ± 1.00 ^{Ca}	0.50 ± 1.00 ^{Da}	0.50 ± 1.00 ^{Ba}	0.25 ± 0.50 ^{Ba}	0 ± 0 ^{Aa}
	黑暗 Dark	0 ± 0 ^{Aa}	0 ± 0 ^{Aa}	0 ± 0 ^{Aa}	0 ± 0 ^{Aa}	0 ± 0 ^{Aa}
30	光照 Light	0 ± 0 ^{Ca}	0 ± 0 ^{Da}	0 ± 0 ^{Ba}	0 ± 0 ^{Ba}	0.25 ± 0.50 ^{Aa}
	黑暗 Dark	0 ± 0 ^{Aa}	0 ± 0 ^{Aa}	0 ± 0 ^{Aa}	0 ± 0 ^{Aa}	0 ± 0 ^{Aa}

不同大写字母表示同一种群在相同光照、不同温度条件下发芽率差异显著;不同小写字母表示同一种群在相同温度、不同光照条件下差异显著($p < 0.05$)。HN1, 海口昌旺种群;HN2, 海口羊山种群;GZ1、GZ2, 贵州草海不同种群;JX, 上饶余干种群。

Different uppercase letters indicate significant differences in germination rates among temperature conditions under same lighting condition of the same population; different lowercase letters indicate significant differences among lighting conditions under same temperature condition of the same population ($p < 0.05$). HN1, Changwang population in Haikou; HN2, Yangshan population in Haikou; GZ1 and GZ2, different populations in Caohai, Guizhou; JX, Yugan population in Shangrao.

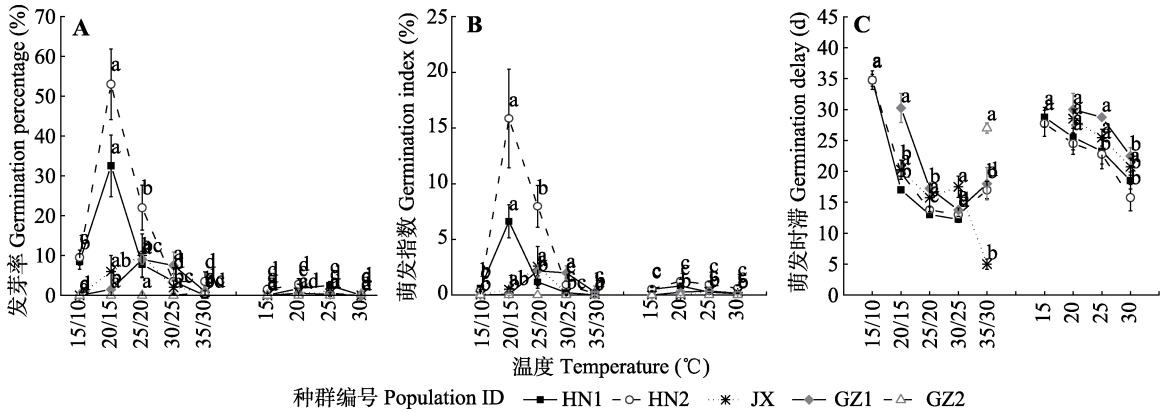


图3 不同温度条件下水毛花种子萌发动态(平均值±标准误)。不同小写字母表示不同种群间差异显著($p < 0.05$)。HN1, 海口昌旺种群;HN2, 海口羊山种群;GZ1、GZ2, 贵州草海不同种群;JX, 上饶余干种群。

Fig. 3 Germination dynamics of *Schoenoplectiella triangulate* seeds under different temperature conditions (mean ± SE). Different lowercase letters indicate significant differences among different populations ($p < 0.05$). HN1, Changwang population in Haikou; HN2, Yangshan population in Haikou; GZ1 and GZ2, different populations in Caohai, Guizhou; JX, Yugan population in Shangrao.

表4 基于广义线性分析的种群、存储方式、存储时间、存储温度及其交互作用对水毛花种子萌发的影响

Table 4 Effects of population, storage manner, storage time, storage temperature and their interaction on the germination of *Schoenoplectiella triangulate* seeds based on generalized linear analysis

因子 Factor	Wald's χ^2	df	p	因子 Factor	Wald's χ^2	df	p
种群 Population (P)	664.030	4	<0.001	M × Te	88.044	2	<0.001
存储方式 Storage manner (M)	190.189	2	<0.001	M × Ti	170.335	6	<0.001
存储温度 Storage temperature (Te)	142.543	1	<0.001	Ti × Te	58.457	3	<0.001
存储时间 Storage time (Ti)	515.916	3	<0.001	P × M × Te	107.331	8	<0.001
P × M	193.495	8	<0.001	P × M × Ti	165.427	24	<0.001
P × Te	139.538	4	<0.001	P × Ti × Te	109.271	12	<0.001
P × Ti	553.715	12	<0.001	M × Ti × Te	65.653	6	<0.001

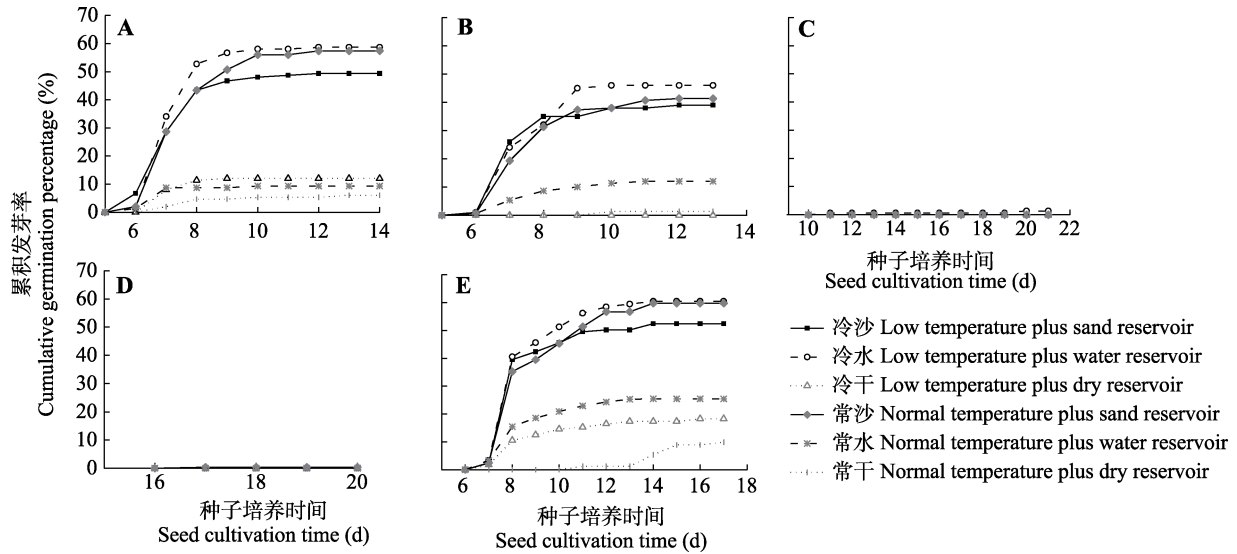


图4 存储条件对水毛花种子的累积发芽率的影响。A, 海口昌旺种群。B, 海口羊山种群。C、D, 贵州草海不同种群。E, 上饶余干种群。

Fig. 4 Effects of storage conditions on the cumulative germination percentage of *Schoenoplectiella triangulate* seeds. A, Changwang population in Haikou. B, Yangshan population in Haikou. C, D, Different populations in Caohai, Guizhou. E, Yugan population in Shangrao.

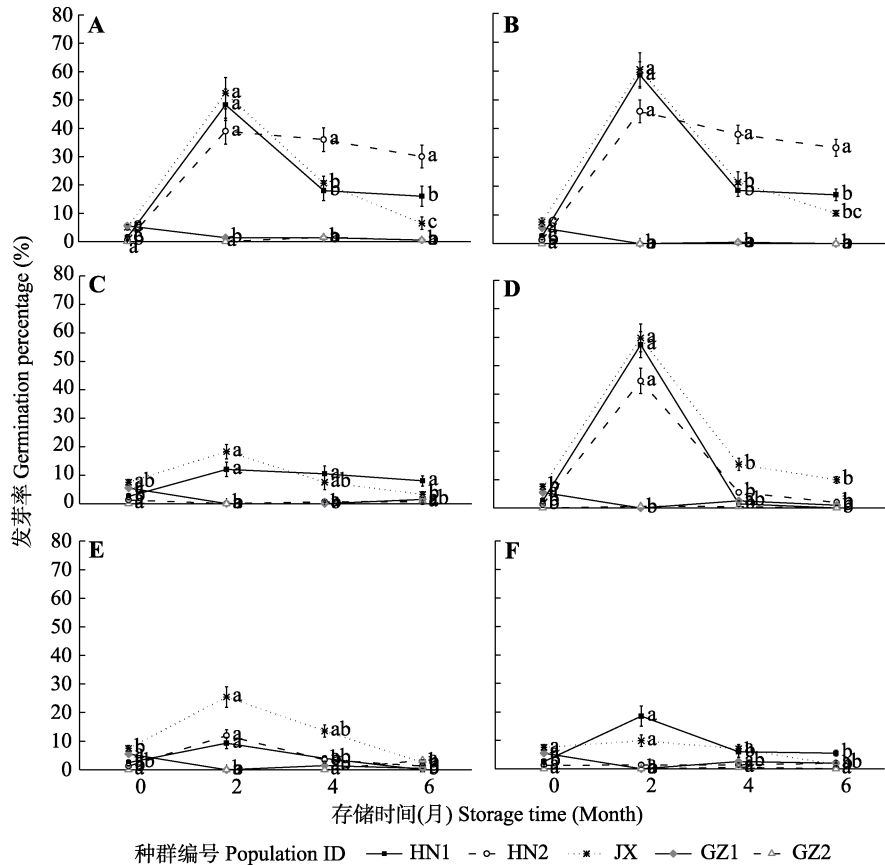


图5 存储时间对水毛花种子发芽率的影响(平均值±标准误)。A, 冷沙。B, 冷水。C, 冷干。D, 常沙。E, 常水。F, 常干。不同小写字母表示不同存储时间间差异显著($p < 0.05$)。HN1, 海口昌旺种群; HN2, 海口羊山种群; GZ1、GZ2, 贵州草海不同种群; JX, 上饶余干种群。

Fig. 5 Effects of storage time on the germination percentage of *Schoenoplectiella triangulate* seeds (mean \pm SE). A, Low temperature plus sand reservoir. B, Low temperature plus water reservoir. C, Low temperature plus dry reservoir. D, Normal temperature plus sand reservoir. E, Normal temperature plus water reservoir. F, Normal temperature plus dry reservoir. Different lowercase letters indicate significant differences among different storage time ($p < 0.05$). HN1, Changwang population in Haikou; HN2, Yangshan population in Haikou; GZ1 and GZ2, different populations in Caohai, Guizhou; JX, Yugan population in Shangrao.

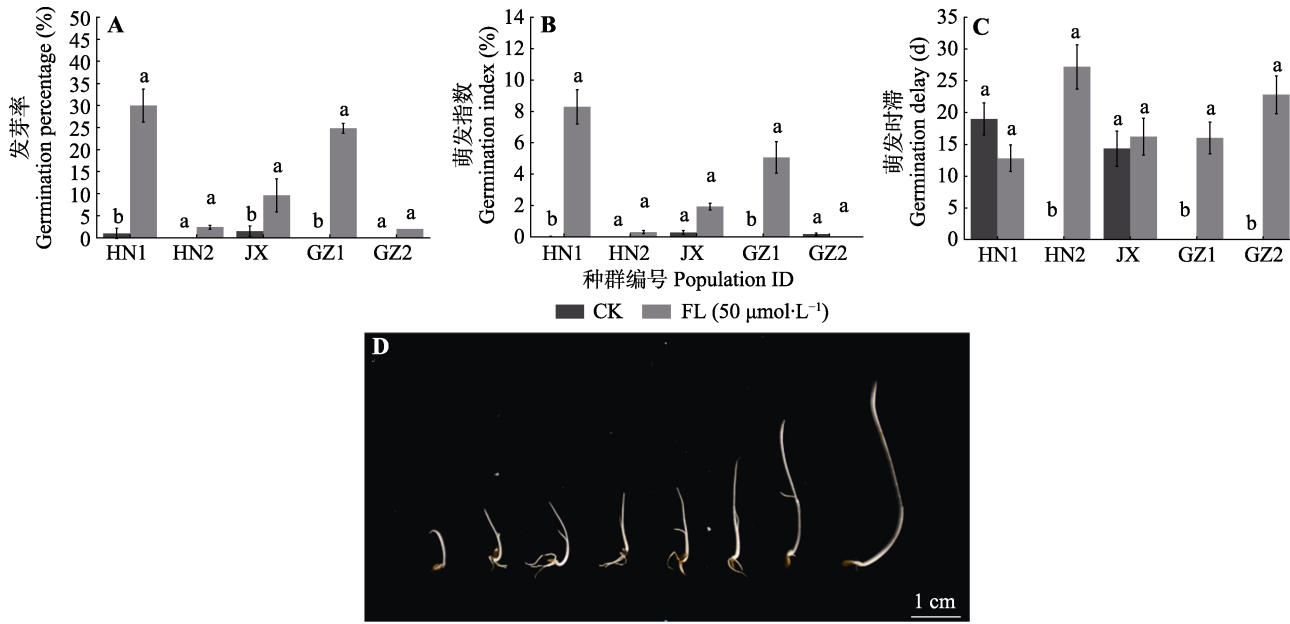


图6 氟吡酮(FL)对水毛花种子萌发的影响(平均值 \pm 标准误)。A, 发芽率。B, 萌发指数。C, 萌发时滞。D, 幼苗形态, 从左到右依次为FL处理JX种子萌发后第2、4、5、6、7、9、11、14天幼苗形态。不同小写字母表示不同处理间差异显著($p < 0.05$)。HN1, 海口昌旺种群; HN2, 海口羊山种群; GZ1、GZ2, 贵州草海不同种群; JX, 上饶余干种群。CK, 对照。

Fig. 6 Effects of fluridone (FL) on the germination of *Schoenoplectiella triangulate* seeds (mean \pm SE). A, Germination percentage. B, Germination index. C, Germination time-lag. D, Seedling morphology (from left to right, on day 2, 4, 5, 6, 7, 9, 11 and 14 after JX seeds treated by FL germinated). Different lowercase letters indicate significant differences between different treatments ($p < 0.05$). HN1, Changwang population in Haikou; HN2, Yangshan population in Haikou; GZ1 and GZ2, different populations in Caohai, Guizhou; JX, Yugan population in Shangrao. CK, control.

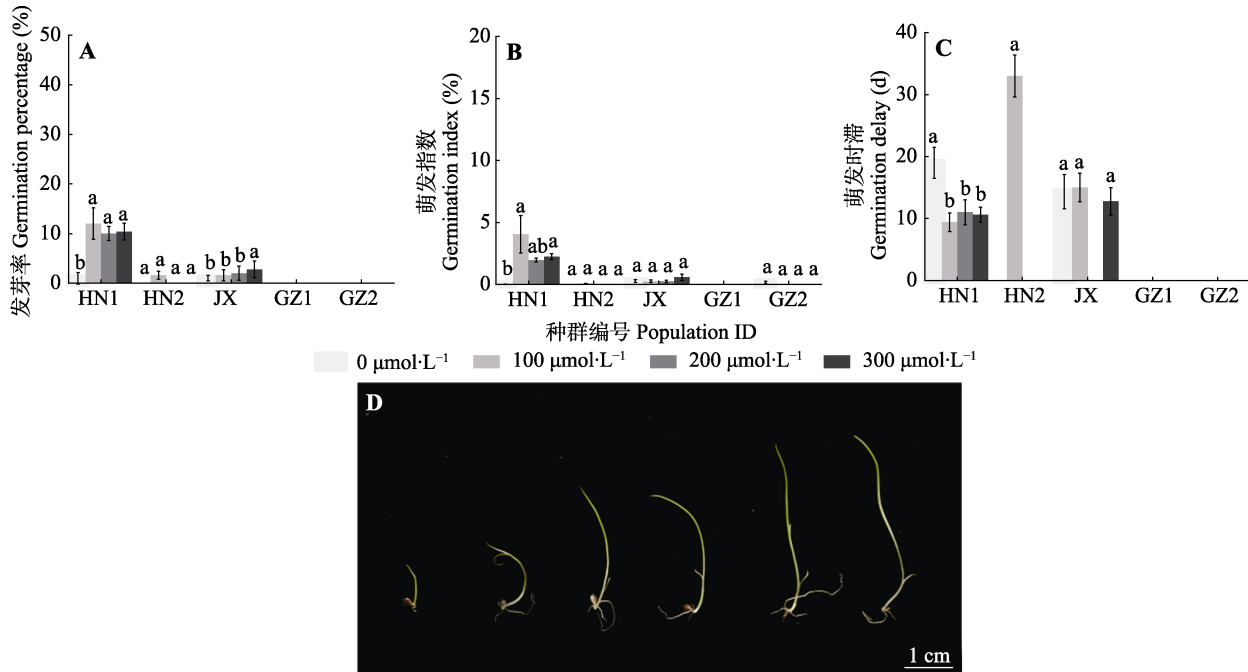


图7 赤霉素(GA_3)对水毛花种子萌发的影响(平均值 \pm 标准误)。A, 发芽率。B, 萌发指数。C, 萌发时滞。D, 幼苗形态, 从左到右依次为JX种子萌发后第2、4、6、8、10、12天幼苗形态。不同小写字母表示不同处理间差异显著($p < 0.05$)。HN1, 海口昌旺种群; HN2, 海口羊山种群; GZ1、GZ2, 贵州草海不同种群; JX, 上饶余干种群。

Fig. 7 Effects of Gibberellins on the germination of *Schoenoplectiella triangulate* seeds (mean \pm SE). A, Germination percentage. B, Germination index. C, Germination time-lag. D, Seedling morphology (from left to right, on day 2, 4, 6, 8, 10 and 12 after JX seeds treated by GA_3 germinated). Different lowercase letters indicate significant differences among different treatments ($p < 0.05$). HN1, Changwang population in Haikou; HN2, Yangshan population in Haikou; GZ1 and GZ2, different populations in Caohai, Guizhou; JX, Yugan population in Shangrao.

对环境的适应策略,在野生植物资源开发和选种育种等方面有较大研究价值(李永霞等, 2022)。种子里胚胎周围的母体组织,如种皮的差异、种子内的物质含量差异等会影响种子的萌发(Joseph et al., 2010; Hammami et al., 2020)。种子萌发需要启动多重代谢途径,为种子萌发做准备,这个过程需要大量能量和中间物质(薛梅真等, 2018)。种皮的厚度以及种皮外的硬质角质会影响种子的透气性,阻碍内外水分、氧气等物质的交流;种子内物质(如淀粉、蛋白质、可溶性糖、植物激素和酶等)含量的差异,也可能在萌发差异中发挥作用(谢坤秀等, 2022)。淀粉、蛋白质、可溶性糖等物质在各种酶的催化下发生代谢反应,为种子萌发提供能量;植物激素则可在打破种子休眠上起调节作用(Lando et al., 2020)。本研究结果显示,不同地区的水毛花种群的种子大小和吸水性存在较大差异,并且对种子萌发影响显著,种子的饱满程度与发芽率成正比。

种子萌发极易受外界光照、温度等环境因子的影响。光照促进或抑制种子萌发的现象受种子内的光敏色素调控(Vicente et al., 2020)。种子内的光敏色素是其在成熟过程中或吸水后合成的,它存在两种形态——远红光吸收态(Pfr)和红光吸收态(Pr)。而种子萌发主要由Pfr含量和Pfr/(Pr + Pfr)比值决定(张敏等, 2012)。沉水植物苦草(*Vallisneria spiralis*)的种子可在黑暗条件下萌发,发芽率随光照强度增加而增高(王瑞等, 2021),而莎草科挺水植物风车草的种子在黑暗条件下不萌发(李欣勇等, 2021b),本研究的结果发现水毛花种子在黑暗条件下其发芽率近乎为0,而在光照条件下其发芽率大幅度提高,表明光能驱动水毛花种子的萌发。温度是影响种子萌发最重要的因素之一。温度会影响种子内酶的活力,温度过高或过低都会使种子内生理活动出现异常,如内源生长调节物质含量变化、糖代谢减慢等,从而阻碍种子的发育和萌发(罗艳等, 2021)。在适应环境过程中,植物会形成最佳萌发温度。本研究结果显示不同地区水毛花种群的种子最佳萌发温度差异较大。

本研究结果显示水毛花种子的形态特性、萌发特性在不同地区种群间存在明显差异,通过对种子的长、宽、高、千粒质量、吸水率以及不同变温条件下发芽率等指标进行聚类分析(图8),结果显示HN1、HN2相似性最近,GZ1、GZ2相似性最近,而JX与GZ1、GZ2相似性最近,也证明了种子的形态

特性与萌发特性与采集地的地理环境相关。

不同地区种群之间种子萌发的差异是复杂的,不能简单地用种子植株采集地的温度、降水等单一条件来解释(Zhang et al., 2022)。因此本研究将采集地的环境因素经度、纬度、年平均气温、年降水量,种子的形态长、宽、高、千粒质量、吸水率以及5个变温下的发芽率进行Pearson相关性分析(图9),结果证明不同地区水毛花种群的种子长、种子宽均与纬度呈显著负相关关系,同时各地区的种子发芽率与纬度也呈负相关关系,并且萌发温度越低,差异性越显著;种子的宽、高、吸水率与经度呈正相关关系,而种子发芽率与经度相关性不显著;种子的长、宽、高、吸水率与发芽率、采集地的年降水量以及年平均气温呈正相关关系,但发芽率随萌发变温的升高显著性会降低,并且萌发温度在30/25℃、35/30℃时发芽率与年降水量、年平均气温的相关性不显著性;且种子的质量与采集地相关性不大。不同地区的水毛花种群的种子形态特征、发芽率与采集地信息呈现相关性,这也与张祖新(2020)的研究结果较为一致。Imbert (2002)认为

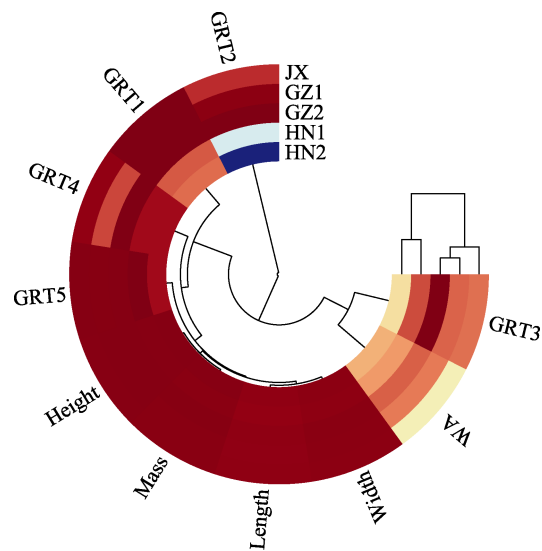


图8 水毛花不同地区种群种子的聚类分析。Length、Width、Height、Mass、WA为种子的长、宽、高、千粒质量、吸水率; GRT1、GRT2、GRT3、GRT4、GRT5依次为5个变温下发芽率。HN1、HN2、GZ1、GZ2、JX同表1。

Fig. 8 Cluster analysis of *Schoenoplectiella triangulata* seeds from different populations. Length, Width, Height, Mass, and WA are the length, width, height, 1 000-grain mass, and water absorption rate of seeds, respectively; GRT1, GRT2, GRT3, GRT4 and GRT5 are the germination percentages under five variable temperatures, respectively. HN1, HN2, GZ1, GZ2 and JX were the same as those in Table 1.

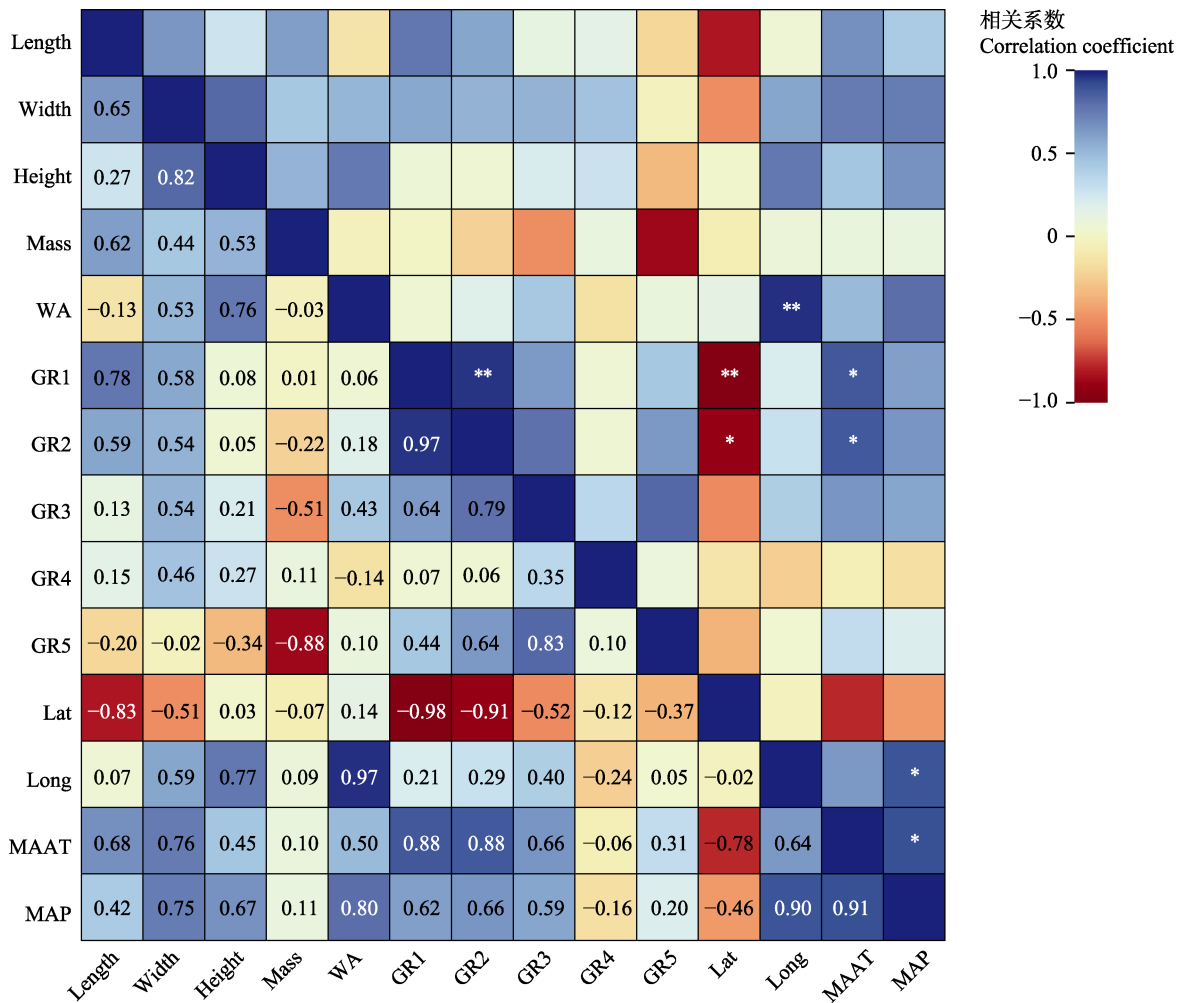


图9 不同地区种群水毛花种子的形态特性、发芽率与环境因子的相关性分析。GRT1、GRT2、GRT3、GRT4、GRT5依次为5个变温下发芽率; Lat, 纬度; Length、Width、Height、Mass、WA依次为种子的长、宽、高、千粒质量、吸水率; Long, 经度; MAAT, 年平均气温; MAP, 年降水量。*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$ 。

Fig. 9 Correlation analyses among morphological characteristics, germination percentage and environmental factors of *Schoenoplectiella triangulata* seeds from different populations. GRT1, GRT2, GRT3, GRT4, GRT5, the germination percentages under five variable temperatures, respectively; Lat, latitude; Length, Width, Height, Mass, and WA are the length, width, height, 1 000-grain mass, and water absorption rate of seeds, respectively; Long, longitude; MAAT, mean annual air temperature; MAP, mean annual precipitation. *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$.

种子形态差异可能源于种子个体发育的限制, 种子个体发育的限制与头部花轴形态相关(van Mölken et al., 2005; 秦启娟等, 2022), 但对于水毛花的种子形态的发育限制还有待研究。

3.2 不同地区水毛花种群种子的休眠类型与休眠打破方法的差异

种子休眠是由环境和遗传决定的复杂行为, 是植物为了适应环境变化所产生的应对策略(王因花等, 2022)。由Nikolaeva所建立并由美国著名种子生态学家Baskin和Baskin所修订的休眠分类系统将植物种子休眠分为物理休眠(PY)、生理休眠(PD)、形态休眠(MD)、形态生理休眠(MPD)以及复合休眠

(PY+PD) 5种类型(Baskin & Baskin, 2004, 2014)。本研究中不同地区的水毛花种群的种子在休眠类型上无显著差异, 但在打破休眠方式上存在细微差异。水毛花种子可以在不破坏种皮情况下吸收一定水分, 因此水毛花的种子不存在物理休眠。种子的种胚随存储时间增长无显著发育, 因此水毛花的种子不存在形态休眠。HN1、HN2、JX、GZ1种群的水毛花种子可以通过变温条件、低温层积、FL、GA₃处理打破休眠, 从而使种子发芽率显著提升, 因此存在PD。GZ2种群的水毛花种子在各种处理下都几乎不萌发, 可能与种子形态或生理限制有关。

种子的萌发是经多种酶催化后发生一系列物质

转化和能量传递(Kucera et al., 2005)而产生的, 因此温度对其的影响极大。本研究结果也显示, 变温条件下水毛花种子发芽率显著高于恒温, 是由于变温可以加速酶的催化作用, 并且促进种壳软化, 有利于胚突破种皮, 从而促进种子萌发(李欣勇等, 2021a)。低温层积是通过温度大幅度骤变来降低种子内部脱落酸等抑制种子萌发的物质含量, 进而打破生理休眠促进萌发。而本研究中的低温水藏、低温沙藏条件一方面降低了脱落酸等物质的含量, 另一方面软化种皮, 加速物质流通, 两者共同促进种子萌发。低温沙藏、低温水藏、常温沙藏3种层积方式确实显著提升水毛花发芽率, 与刘贵华等(2005)的研究结果基本一致, 但是低温沙藏、低温水藏、常温沙藏存储方式不适合种子的长期储存, 这3种存储方式下, 种子活力降低速度快, 并且遇到合适温度极易萌发。

激素可以通过调节种子内部萌发抑制物质和萌发促进物质的含量比例, 增加赤霉素等萌发促进物质的含量, 降低脱落酸等萌发抑制物质的含量, 进而解除休眠, 促进萌发(Lando et al., 2020)。常用的化学激素包括赤霉素、细胞分裂激素、萘乙酸、乙烯利、氟啶酮、褪黑激素等等。化学激素氟啶酮可破除因存在脱落酸而抑制种子萌发的休眠, 通过阻碍脱落酸合成、促进赤霉素合成解除休眠, 可以打破碎米莎草、球穗扁莎、风车草等莎草科植物种子休眠(李欣勇等, 2020, 2021a, 2021b), 显著促进萌发; 而化学激素赤霉素可使莎草科植物萤蔺(*Schoenoplectiella juncooides*)的种子内存在的萌发抑制物钝化或失效进而促进萌发, 唐金刚等(2013)采用0–300 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的GA₃溶液浸种对水毛花的种子发芽率的提升无显著效果, 其原因可能是浓度过低。因此本研究采用50 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的FL溶液和0–300 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的GA₃溶液培养种子, 结果显示50 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的FL可打破HN1、JX、GZ1的种子休眠, 提升其发芽率, 但FL处理后幼苗为白化苗; 300 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的GA₃可打破HN1、JX的种子休眠, 显著提升其发芽率, 但无法提升HN2、GZ1、GZ2水毛花的种子发芽率, 幼苗细弱且绿色较浅。其原因可能是FL和GA₃溶液在调动种子萌发相关激素的同时, 损伤了叶绿素, 破坏了叶绿素的合成途径, 具体反应机制还有待研究(Hamadina & Hamadina, 2018; 罗忍忍等, 2022)。不同地区种群休眠的打破方法上

存在一定差异, 与种子的形态特性或母本植物采集地环境相关。

4 结论

综上, 湿地挺水植物水毛花为萌发喜光性植物, 种子存在生理休眠, 不同地区种群间的种子形态特性、萌发特性以及休眠打破上存在显著差异。在形态特性上, 各种群的水毛花种子大小依次为: HN1 > JX > GZ1 > GZ2 > HN2, 其中JX种子吸水率最高, 为25%; 在萌发特性上, 不同地区的水毛花种群的种子萌发的最佳温度差异显著, HN1、HN2最佳萌发温度为20/15 °C, JX、GZ1最佳萌发温度为25/20 °C, GZ2在各温度条件下基本无萌发; 在休眠打破方法上, 低温沙藏、低温水藏、常温沙藏3种层积方式可打破水毛花种子休眠, 显著提升其发芽率; FL可打破HN1、JX、GZ1的种子休眠, GA₃处理则可打破HN1、JX的种子休眠, 显著提升其发芽率; HN1、JX、HN2、GZ1种群存在PD, GZ2种群种子可能存在形态或生理限制。而不同地区的水毛花种群的种子形态特性、萌发特性以及休眠特性与采集地的环境息息相关。种子的长、宽以及发芽率与纬度呈负相关关系, 且设置的萌发温度越低, 这种差异性越显著; 种子的长、宽、高、吸水率、发芽率以及采集地的年降水量与年平均气温呈正相关关系, 但随所设置萌发温度的升高, 发芽率显著性降低, 并且萌发温度在30/25 °C、35/30 °C时发芽率与年降水量、年平均气温的相关性不显著; 种子的质量与采集地无相关性。

致谢 感谢中铁十局集团第五工程有限公司技术开发项目(2019-003)资助。

参考文献

- Baskin CC, Baskin JM (2014). *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. 2nd ed. Academic Press, London.
- Baskin JM, Baskin CC (2004). A classification system for seed dormancy. *Seed Science Research*, 14, 1-16.
- Bhatt A, Bhat NR, Al-Nasser A, Carón MM, Santo A (2020). Inter-population variabilities in seed mass and germination of *Panicum turgidum* and *Pennisetum divisum* on the desert of Kuwait. *Journal of Arid Land*, 12, 144-153.
- Bucharova A, Michalski S, Hermann JM, Heveling K, Durka W, Hölzel N, Kollmann J, Bossdorf O (2017). Genetic differentiation and regional adaptation among seed origins

- used for grassland restoration: lessons from a multispecies transplant experiment. *Journal of Applied Ecology*, 54, 127-136.
- De Vitis M, Seal CE, Ulian T, Pritchard HW, Magrini S, Fabrini G, Mattana E (2014). Rapid adaptation of seed germination requirements of the threatened Mediterranean species *Malcolmia littorea* (Brassicaceae) and implications for its reintroduction. *South African Journal of Botany*, 94, 46-50.
- Hamadina E, Hamadina MK (2018). Residual fluridone in humid tropical soils: carryover effects on germination and seedling growth of maize (*Zea mays* L.). *Resources and Environment*, 8, 38-42.
- Hamidzadeh MS, Alebrahim MT, Tobeh A, Mohebodini M, Werck-Reichhart D, MacGregor DR, Tseng TM (2021). Redroot pigweed (*Amaranthus retroflexus* L.) and lamb's quarters (*Chenopodium album* L.) populations exhibit a high degree of morphological and biochemical diversity. *Frontiers in Plant Science*, 12, 593037. DOI: 10.3389/fpls.2021.593037.
- Hammami H, Saadatian B, Hossein Hosseini SA (2020). Geographical variation in seed germination and biochemical response of milk thistle (*Silybum marianum*) ecotypes exposed to osmotic and salinity stresses. *Industrial Crops and Products*, 152, 112507. DOI: 10.1016/j.indcrop.2020.112507.
- Imbert E (2002). Ecological consequences and ontogeny of seed heteromorphism. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 5, 13-36.
- Joseph N, Siril E, Nair GM (2010). Imbibition duration, seed treatment, seed mass and population influence germination of annatto (*Bixa orellana* L.) seeds. *Seed Technology*, 32, 37-45.
- Kucera B, Cohn MA, Leubner-Metzger G (2005). Plant hormone interactions during seed dormancy release and germination. *Seed Science Research*, 15, 281-307.
- Lando AP, Viana WG, Silva RA, Costa CDD, Fraga HPF, Santos M, Mioto PT, Guerra MP, Steiner N (2020). The physiological relationship between abscisic acid and gibberellins during seed germination of *Trichocline catharinensis* (Asteraceae) is associated with polyamine and antioxidant enzymes. *Journal of Plant Growth Regulation*, 39, 395-410.
- Li SS, Huang HX, Liu QM, Du J, Han JF (2020). Analysis on seed characteristics of different populations of naked fruit trees. *Agriculture of Henan*, (8), 12-14. [李树森, 黄海霞, 刘青梅, 杜鹃, 韩俊芳 (2020). 裸果木不同种群种子特性分析. 河南农业, (8), 12-14.]
- Li XY, Huang Y, Jin X, Liu GD (2021a). Seed dormancy and germination characteristics of *Cyperus iria*. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 42, 2001-2007. [李欣勇, 黄迎, 金雪, 刘国道 (2021a). 碎米莎草种子休眠与萌发特性研究. 热带作物学报, 42, 2001-2007.]
- Li XY, Huang Y, Luo XY, Liu GD (2020). Seed dormancy and germination characteristics of *Pycreus globosus*. *Chinese Journal of Ecology*, 39, 4015-4021. [李欣勇, 黄迎, 罗小燕, 刘国道 (2020). 球穗扁莎种子的休眠与萌发特性. 生态学杂志, 39, 4015-4021.]
- Li XY, Huang Y, Zhang JW (2021b). Study on dormancy and germination characteristics of *Cyperus alternifolius* seeds. *Seed*, 40(5), 57-62. [李欣勇, 黄迎, 张静文 (2021b). 风车草种子休眠及萌发特性研究. 种子, 40(5), 57-62.]
- Li YX, Yan CL, Zhang YM, Yang XL, Zhao KT (2022). Seed phenotype and germination characteristics of different populations of *Cupressus gigantea*. *Seed*, 41(4), 81-85. [李永霞, 颜呈霖, 张一鸣, 杨小林, 赵垦田 (2022). 不同种群巨柏种子表型及萌发特性. 种子, 41(4), 81-85.]
- Liu GH, Yuan LY, Su RL, Li W (2005). Effects of storage conditions and duration on seed germination of six wetland perennials. *Acta Ecologica Sinica*, 25, 371-374. [刘贵华, 袁龙义, 苏睿丽, 李伟 (2005). 储藏条件和时间对六种多年生湿地植物种子萌发的影响. 生态学报, 25, 371-374.]
- Lorres M L, Weldy P, Levy M, Emery NC (2017). Spatiotemporal heterogeneity in precipitation patterns explain population-level germination strategies in an edaphic specialist. *Annals of Botany*, 119, 253-265.
- Luo RR, Wang RD, Cao L, Li LL, Li X, Yuan Y, Yan JR, Hou J, Hu JB (2022). Effects of plant growth regulators on physiological characteristics and related gene expression in melon seedlings under cold stress. *Journal of Henan Agricultural University*, 56, 411-419. [罗忍忍, 王瑞丹, 曹磊, 李丽丽, 李翔, 袁焯, 晏家茹, 侯娟, 胡建斌 (2022). 植物生长调节剂对冷胁迫下甜瓜幼苗生理特性及相关基因表达的影响. 河南农业大学学报, 56, 411-419.]
- Luo Y, Yu QZ, Wang XY, Chen P, Wang Q, Tang ZQ, Huang QD (2021). Effects of temperature on pollen viability and germination of cherry tomato. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 49(22), 53-58. [罗艳, 于琴芝, 王先裕, 陈鹏, 汪茜, 唐振权, 黄庆岛 (2021). 温度对樱桃番茄花粉活力及萌发率的影响. 安徽农业科学, 49(22), 53-58.]
- Meng SS, Huang ZF, Su JT, Chen ZX, Jiang CL, Ma ZQ, Huang HJ, Wei SH (2021). Seed germination of different populations of *Abutilon theophrasti*. *Plant Protection*, 47(4), 113-117. [孟帅帅, 黄兆峰, 苏杰天, 陈召霞, 姜翠兰, 马子晴, 黄红娟, 魏守辉 (2021). 苘麻不同种群的种子萌发特性. 植物保护, 47(4), 113-117.]
- Qin QJ, Yan JY, Wei Y (2022). Dormancy and germination characteristics of the dimorphic seeds of *Polygonum aviculare*. *Pratacultural Science*, 39, 1405-1411. [秦启娟, 严佳玥, 魏岩 (2022). 扁蓄二型性种子休眠及萌发特性. 草业科学, 39, 1405-1411.]
- Reznicek AA (1990). Evolution in sedges (*Carex*, Cyperaceae).

- Canadian Journal of Botany*, 68, 1409-1432.
- Sun Q, Li CJ (2020). Germination characteristics of *Cakile edentula* (Brassicaceae) seeds from two different climate zones. *Environmental and Experimental Botany*, 180, 104268. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2020.104268.
- Tang JG, Li WJ, Zhou CY, Chen X, Wu D, Luo SQ (2013). Study on 5 species of cyperceae aquatic plant seed germination in Caohai Lake, Weining County, Guizhou Province. *Seed*, 32(11), 52-54. [唐金刚, 李苇洁, 周传艳, 陈宵, 吴迪, 罗时琴 (2013). 威宁草海莎草科5种挺水植物种子萌发研究. *种子*, 32(11), 52-54.]
- van Mólken T, Jorritsma-Wienk LD, van Hoek PHW, de Kroon H (2005). Only seed size matters for germination in different populations of the dimorphic *Tragopogon pratensis* subsp. *pratensis* (Asteraceae). *American Journal of Botany*, 92, 432-437.
- Vicente MJ, Martínez-Díaz E, Martínez-Sánchez JJ, Franco JA, Bañón S, Conesa E (2020). Effect of light, temperature, and salinity and drought stresses on seed germination of *Hypericum ericoides*, a wild plant with ornamental potential. *Scientia Horticulturae*, 270, 109433. DOI: 10.1016/j.scienta.2020.109433.
- Wang R, He L, Zhang M, Cao T, Zhang XL, Liu Y, Ni LY, Ge G (2021). Factors on seed germination, tuber sprout and plant growth of *Vallisneria* species in China. *Journal of Lake Science*, 33, 1315-1333. [王瑞, 何亮, 张萌, 曹特, 张霄林, 刘颖, 倪乐意, 葛刚 (2021). 中国苦草属 (*Vallisneria*)植物萌发与生长的影响因素. *湖泊科学*, 33, 1315-1333.]
- Wang YH, Kong YG, Li QH, Wu DJ, Yan LP, Xu T, Lu YZ, Zhai GF (2022). Study on germination characteristics and dormancy breaking methods of *Tilia amurensis* seeds. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 38(29), 80-85. [王因花, 孔雨光, 李庆华, 吴德军, 燕丽萍, 许涛, 鲁仪增, 翟国锋 (2022). 紫椴种子萌发特性及休眠解除方法研究. *中国农学通报*, 38(29), 80-85.]
- Xie KX, Niu SN, Chi HK, Zhang PD (2022). Studies on morphological and germination characteristics of *Zostera marina* seed from different populations in Shandong Peninsula. *Periodical of Ocean University of China*, 52(4), 43-52. [谢坤秀, 牛淑娜, 迟会凯, 张沛东 (2022). 山东半岛不同种群鳗草种子形态学特征及萌发特性研究. *中国海洋大学学报(自然科学版)*, 52(4), 43-52.]
- Xue MZ, Li RF, Xin X, Zhang JM, He JJ, Chen XL, Chen JY, Lu XX (2018). Research on soluble sugar metabolic regulation during the initial period of seed germination in maize. *Journal of Maize Sciences*, 26(4), 91-98. [薛梅真, 李瑞芳, 辛霞, 张金梅, 何娟娟, 陈晓玲, 陈军营, 卢新雄 (2018). 玉米种子萌发初期可溶性糖代谢途径的调控研究. *玉米科学*, 26(4), 91-98.]
- Zhang M, Zhu JJ, Yan QL (2012). Review on influence mechanisms of light in seed germination. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 899-908. [张敏, 朱教君, 闫巧玲 (2012). 光对种子萌发的影响机理研究进展. *植物生态学报*, 36, 899-908.]
- Zhang R, Chen DL, Liu HZ, Guo CL, Tang L, Wang HG, Chen YH, Luo K (2022). Effect of temperature and water potential on the germination of seeds from three different populations of *Bidens pilosa* as a potential Cd hyperaccumulator. *BMC Plant Biology*, 22, 487.
- Zhang ZX (2020). *The Adaptability of Seed Germination and Seedling Establishment of Stipa breviflora in Different Populations*. Master degree dissertation, Lanzhou University, Lanzhou. [张祖欣 (2020). 不同种群短花针茅种子萌发与出苗适应性研究. 硕士学位论文, 兰州大学, 兰州.]
- Zhou ZQ, Li TS, Hu XW (2013). Seed dormancy and germination characteristics of four Cyperaceae species. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 33, 1885-1890. [周芝琴, 李廷山, 胡小文 (2013). 莎草科4种植物种子休眠与萌发特性的研究. *西北植物学报*, 33, 1885-1890.]
- Zhu HY (2022). *Effects of Temperature and Plant Traits on Seed Germination in Plants in an Alpine Meadow*. Master degree dissertation, Jiangxi Agricultural University, Nanchang. [朱虹宇 (2022). 温度和植物性状对高山草甸群落植物种子萌发的影响. 硕士学位论文, 江西农业大学, 南昌.]

责任编辑: 曾 波 责任编辑: 李 敏