

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2026.09.014

引用格式:李欣雨,高雅楠,卢珊,等.刺五加不同产地种子生理差异的多维度解析[J].草地学报,2026,34(9):3292—3304

LI Xin-yu, GAO Ya-nan, LU Shan, et al. Multidimensional Analysis of Physiological Differences in Seeds of *Acanthopanax senticosus* from Different Origins[J]. Acta Agrestia Sinica, 2026, 34(9):3292—3304

刺五加不同产地种子生理差异的多维度解析

李欣雨¹, 高雅楠², 卢珊¹, 郑璐¹, 李欣¹, 郑春英^{1*}, 刘洋^{1*}

(1. 黑龙江大学 生命科学学院, 农业微生物技术教育部工程研究中心, 黑龙江省寒地生态修复与资源利用重点实验室, 黑龙江省普通高校微生物重点实验室, 黑龙江 哈尔滨 150080; 2. 中国科学院东北地理与农业生态研究所 大豆分子设计育种重点实验室, 黑龙江 哈尔滨 150080)

摘要:为阐明不同产地刺五加(*Acanthopanax senticosus*)种子萌发差异的生理机制,本研究以黑龙江省阿城区(AC)、木兰县(ML)、方正县高楞镇(GL)和通北县(TB)4个产地种子为材料,分析其表型性状、萌发率、沙藏过程中内源激素动态变化及代谢组特征。结果表明, GL产地种子萌发率和百粒重显著高于其他产地。激素水平上, GL种子沙藏末期油菜素内酯(Brassinosteroid, BR)含量最高, 脱落酸(Abscissic acid, ABA)含量最低。代谢组学结果显示, GL种子沙藏前富集糖类并下调胁迫相关代谢物, 沙藏后富集能量供应与物质合成相关代谢物。加权基因共表达网络分析(Weighted Gene Co-expression Network Analysis, WGCNA)表明, 沙藏前MEturquoise和MERed模块与百粒重显著正相关; 沙藏后, MEyellow模块与萌发率呈显著正相关, 明确了关键调控代谢物。综上, GL产地种子凭借优良表型、激素平衡与高效代谢表现出更强萌发潜力。研究为优化沙藏技术与提高人工繁育效率提供理论依据。

关键词:刺五加; 种子萌发; 内源激素; 代谢组学

中图分类号: Q945.6+5

文献标识码: A

文章编号: 1007-0435(2026)09-3292-13

Multidimensional Analysis of Physiological Differences in Seeds of *Acanthopanax senticosus* from Different Origins

LI Xin-yu¹, GAO Ya-nan², LU Shan¹, ZHENG Lu¹, LI Xin¹, ZHENG Chun-ying^{1*}, LIU Yang^{1*}

(1. College of Life Sciences, Heilongjiang University; Engineering Research Center of Agricultural Microbial Technology, Ministry of Education; Key Laboratory of Cold Region Ecological Restoration and Resource Utilization of Heilongjiang Province; Key Laboratory of Microbiology in Colleges and Universities of Heilongjiang Province, Harbin, Heilongjiang Province 150080, China; 2. Key Laboratory of Soybean Molecular Design Breeding, Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences, Harbin, Heilongjiang Province 150080, China)

Abstract: To elucidate the physiological basis underlying provenance-dependent variation in seed germination of *Acanthopanax senticosus*, seeds collected from four locations in Heilongjiang Province, China—Acheng District (AC), Mulan County (ML), Gaoleng Town of Fangzheng County (GL), and Tongbei County (TB)—were examined for phenotypic traits and germination performance, together with endogenous hormone dynamics during sand stratification and metabolomic profiles. The results showed that seeds from GL exhibited significantly higher germination rates and greater hundred-seed weight than those from the other provenances. In terms of hormonal regulation, GL seeds displayed the highest brassinosteroid (BR) content and the lowest abscissic acid (ABA) content at the late stage of stratification. Metabolomic analysis further indicated that prior to stratification, GL seeds were characterized by an accumulation of carbohydrates accompanied by reduced levels of stress-associated metabolites, whereas after stratification they preferentially enriched metabolites related to energy supply and biosynthetic processes. Weighted gene co-expression network analysis (WGCNA) revealed that the MEturquoise and MERed

收稿日期: 2025-12-08; 修回日期: 2026-01-28

基金项目: 省属高校基本科研业务费项目(2024-KYYWF-0084); 黑龙江省“双一流”学科协同创新成果项目(LJGXCG2025-P08); 黑龙江大学学业创新项目(No.20230202)资助

作者简介: 李欣雨(2000-), 女, 汉族, 黑龙江绥化人, 硕士研究生, 主要从事食品和药品生物活性挖掘与开发研究, E-mail: lixinyu2434@163.com; *通信作者 Author for correspondence, E-mail: zhengchunying68@163.com; 2021103@hlju.edu.cn

modules were positively associated with hundred-seed weight before stratification, while the MEyellow module was correlated positively with germination rate after stratification, highlighting key metabolite regulators. Collectively, these findings suggested that the superior germination potential of GL seeds was attributable to favorable seed traits, a more balanced hormonal status, and metabolically efficient reprogramming. This study provides a theoretical foundation for optimizing sand stratification practices and improving artificial propagation efficiency.

Key words: *Acanthopanax senticosus*; Seed germination; Endogenous hormones; Metabolomics

刺五加(*Acanthopanax senticosus*)隶属于五加科五加属,主要分布于我国东北地区。该植物含有的多种活性成分,具有显著生物活性,在神经保护、抗氧化、抗疲劳及抗肿瘤等方面发挥重要作用^[1]。当前野生刺五加遭到过度采挖,资源储量急剧下降。目前,刺五加已被《中国植物红皮书—稀有濒危植物》列为渐危物种,同时被《野生药材资源保护管理条例》列为国家三级保护野生药材^[2]。黑龙江省地处我国东北部,独特的寒温带气候与丰富的林下资源为刺五加生长提供了适宜条件。据研究,刺五加在黑龙江省的适生区域面积占全国总适生面积的49.3%^[3],使其成为该省蕴藏量最大、开发历史最长、应用范围最广且消耗总量最多的道地野生药材品种^[4],在刺五加资源保护与可持续利用中占据核心地位。

刺五加种子具有生理后熟特性,若不经处理便直接播种,种子发芽率一般低于10%^[5]。针对这一问题,韩承伟、刘俊义等学者通过试验证实,变温层积沙藏处理是打破刺五加种子休眠、提升萌发效率的有效技术手段^[6-7]。除人工调控措施外,种子自身质量是影响其萌发进程的关键内在因素。种子表型特征不仅反映植物对生境的适应策略,更是开展植物遗传变异与进化研究的重要指标^[8]。种子大小与粒重是衡量种子质量的核心指标,大粒种子通常积累更多淀粉、蛋白质等营养物质,可为幼苗早期生长提供充足能量,因此种子大小与萌发能力间的正相关关系已成为植物学研究中的共识性结论^[9]。王晓乐^[10]在对12种栎树(*Quercus*)的研究中发现,种子大小与萌发率呈显著正相关;同时,Gonzalez等^[11]通过对科氏维罗木(*Virola koschnyi* Warb)的研究发现,尽管种子大小对该物种的萌发率无显著影响,但大粒种子储备的更多养分能显著提升幼苗的生长势和生长活力,该研究进一步佐证了种子表型性状对植物早期发育的重要影响。

种子休眠与萌发受多种内源激素共同调控,深入揭示其作用机制与激素互作关系,对解析植物激素信号网络、阐明植物生长发育过程具有重要意义^[12]。一般认为,脱落酸(Absciscic acid, ABA)是维持休眠状态的主导性调控因子,其与赤霉素(Gibberellin, GA)间

的动态平衡共同决定种子的生理状态^[13-14]。此外,细胞分裂素(Cytokinin, CTK)、油菜素内酯(Brassinosteroid, BR)、水杨酸(Salicylic acid, SA)等激素也在种子萌发调控中发挥重要作用。袁红梅等^[15]研究表明,在盐胁迫条件下,外源BR处理可显著提高亚麻(*Linum usitatissimum* L.)种子的发芽势与发芽率;高玉民等^[16]发现,6-苄氨基嘌呤(6-benzylaminopurine, 6-BA)处理能够有效破除柴胡(*Bupleurum scorzonifolium*)种子休眠,降低萌发抑制物含量,从而提高种子萌发活力。王英与何立荣的研究进一步指出,低浓度SA对小麦(*Triticum aestivum* L.)种子萌发具有促进作用,而高浓度则产生抑制效应^[17-18];除此之外,早期研究发现,生长素(Indole-3-acetic acid, IAA)也可延缓小麦种子萌发并抑制其穗发芽^[19]。

近年来,基于气相色谱-质谱联用技术(gas chromatography-mass spectrometry, GC-MS)的代谢组学可分析出不同化学类型的代谢物,包括糖类、氨基酸、有机酸和脂肪酸等^[20-21]。尽管前人对刺五加种子的休眠与萌发已有初步研究,但对于不同产地种源在表型、内源激素动态与初级代谢物之间的内在联系,以及它们如何协同作用最终影响萌发差异,仍缺乏系统性的阐释。因此,本研究以采集自黑龙江省4个不同产地的刺五加种子为材料,在系统比较其表型性状与萌发率差异的基础上,动态监测沙藏过程中关键内源激素的含量变化,并结合代谢组学技术,全面分析沙藏前后种子初级代谢物的组成差异。进一步利用加权基因共表达网络分析(Weighted Gene Co-expression Network Analysis, WGCNA)挖掘与核心表型性状显著关联的关键代谢物与激素。本研究旨在从激素与代谢调控网络的层面,揭示不同产地刺五加种子萌发差异的内在生理机制,为选育优良种质资源、优化种子处理技术以突破产业瓶颈提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

1.1.1 种子 四份刺五加种子分别来源于我国黑

龙江省哈尔滨市木兰县、哈尔滨市方正县高楞镇、黑河市通北县以及哈尔滨市阿城区,经黑龙江大学刘洋副教授鉴定为五加科植物刺五加的成熟种子。

1.1.2 药物与试剂 蒸馏水;甲醇(色谱级,货号: CAS 67-56-1, SK chemicals 公司);L-2-氯-苯丙氨酸(货号: CAS 103616-89-3, Aladdin 公司);氯仿(货号: CAS 67-66-3, 天津市科密欧化学试剂有限公司);甲氧胺盐酸盐(货号: CAS 593-56-6, 上海笛柏生物科技有限公司);吡啶(货号: CAS 110-86-1, Aladdin 公司);BSTFA(货号: CAS 22561-30-2, Macklin 公司);正己烷(货号: CAS 110-54-3, Aladdin 公司);乙腈(色谱级, 货号: CAS 75-05-8, Dikma 公司);甲酸(色谱级, 货号: CAS 64-18-6, CNW Technologies 公司)。

1.1.3 主要仪器 高速微量冷冻离心机(型号: L-CM-1524R, 北京兰杰柯科技有限公司);超高效液相仪(型号: ExionLC™ AD UHPLC System, SCIEX 公司);质谱仪(型号: QTRAP 6500+, SCIEX 公司);气相色谱质谱联用仪(型号: GC-2030AM, 岛津仪器有限公司);超声仪(型号: YM-080S, 深圳市方奥微电子有限公司);浓缩仪(型号: CV-600, 北京吉艾姆科技有限公司)。

1.2 方法

1.2.1 种子沙藏实验 将 4 个地区的刺五加种子进行变温沙藏处理,沙藏方法参考任艳君等^[22]的方法,各产地种子分别取 250 g,温水浸泡 12 h 后,装入网袋中,加入 1 L 质量分数为 0.3% 的多菌灵溶液进行消毒处理。沙子提前置于烘箱中,在 120℃ 条件下高温灭菌 2 h;冷却至室温后,用蒸馏水调制成湿沙。将湿沙装入容器,随后将种子埋入其中,种子与沙子的体积比为 1:3,进行变温沙藏处理:0~120 d 保持 20℃,120~180 d 调整为 4℃。

1.2.2 种子萌发实验 选取沙藏处理后 4 个产地的刺五加种子,各挑选 300 粒籽粒饱满、无破损的完好种子。种子经清水浸种 12 h 后,用清水冲洗干净,均匀摆放于铺有 2 层滤纸的育苗盘内,每盘 100 粒,设置 3 次重复。向育苗盘中加入清水,随后将育苗盘置于光照培养箱中进行发芽培养。培养温度控制在 24~25℃,光照周期为 14 h 光照:10 h 黑暗,光照强度 4000 lx。培养期间每日补充清水,补水时使用移液枪沿育苗盘边缘缓慢加水,使滤纸保持湿润状态,水位控制在没过种子高度约 1/2 处^[23],保证培养期间水分条件处于非限制状态。当胚根长度大于 2 mm 时统计为萌发^[24],每天观察记录种子萌

发情况 1 次,记录萌发种子数,发芽率(%)=萌发种子数量占供试种子总数的百分比,根据关越等^[23]的研究方法,将发芽观察期限设定为 20 d,且 20 d 后未见其余种子有萌发迹象。

1.2.3 刺五加种子表型性状测定 每个产地采用随机抽样法选取沙藏前 10 粒无破损、形态完整的种子。使用精度为 0.01 mm 的数显游标卡尺进行测量,对每粒种子分别测定长度和宽度,每个指标重复测量 3 次以减少随机误差,最终取 10 粒种子的算术平均值作为该产地种子长度和宽度的代表值。每个产地同样采用随机抽样法选取 3 组刺五加种子(每组 100 粒,去除空瘪粒),使用精度为 0.0001 g 的高精度电子天平分别称重,以 3 组测量值的算术平均值作为该产地种子百粒重的测定结果。

1.2.4 刺五加种子中初级代谢产物的提取和测定 参考高雅楠等^[25]的方法,每个处理设 6 个生物学重复,将 90 mg 种子样品与钢珠混合,向其中加入冷甲醇 540 μL 和 60 μL 内标(L-2-氯-苯丙氨酸, 0.3 mg·mL⁻¹)冰箱冷冻 2 min(-80℃),研磨四次(60 Hz, 30 s)。取出后超声处理 30 min,再加入 300 μL 氯仿和 600 μL 水,充分混匀后收集上清液并干燥。向干燥后的样品中加入 200 μL 甲氧胺盐酸盐吡啶溶液(15 mg·mL⁻¹),置于震荡培养箱中疳化 90 min;接着加入 200 μL N,O-双(三甲基硅基)三氟乙酰胺(N,O-bis(trimethylsilyl)trifluoroacetamide, BSTFA, 含 1% 三甲基氯硅烷(Trimethylchlorosilane, TMCS))与 40 μL 正己烷,70℃ 条件下反应 60 min;室温静置 30 min 后,进行 GC-MS 代谢组学分析。

1.2.5 刺五加种子内源激素的测定 取适量的样本,每个处理设 3 个生物学重复,用液氮冷冻研磨 2 次(50 Hz, 30 s)。将每个个体样本的 100 mg 分量转移到离心管中。加入 1000 μL 提取溶剂(乙腈-甲醇, 1:1, 含有内标, -40℃ 预冷)。样品于冰浴中涡旋振荡 60 s,随后在冰水浴中超声处理 10 min;接着置于 -40℃ 静置 2 h,再于 4℃ 下以 12 000 r·min⁻¹ 离心 15 min。取 900 μL 上清液挥干后,加入 90 μL 50% 甲醇水溶液复溶,漩涡振荡 60 s,超声混合 120 s,再次漩涡振荡 60 s;之后于 4℃ 下以 12 000 r·min⁻¹ 离心 10 min,重复离心 1 次。取 70 μL 澄清上清液转移至自动进样管,用于 UPLC-MS/MS 分析。采用 ExionLC™ AD UHPLC 系统(SCIEX)进行 UHPLC 分离,配备 UPLC Kinetex C18 色谱柱(2.1 mm×100 mm, 2.6 μm)。

1.2.6 WGCNA 分析 采用加权基因共表达网络分析(Weighted Gene Co-expression Network Analysis, WGCNA)筛选沙藏前后刺五加种子中的关键模块和核心代谢物。加权基因共表达网络分析通过 WGCNA R 包(v. 1.68)完成。模块与主要代谢物含量的相关性分析,采用模块特征代谢物间关系的计算值与皮尔逊相关系数(Pearson's correlation coefficient)进行求解。将 WGCNA 分析结果导入 Cytoscape 软件,即可获得各模块的代谢物网络图。

1.2.7 统计分析 使用 Agilent GC-MS 5975 软件处理数据,并采用 Excel 软件进行数据预处理。将预处理完毕的数据导入 SIMCA 14.1 软件进行 OPLS-DA 多元统计分析,得到各变量对分组贡献得分(VIP 值)大于1的代谢物。利用 IBM SPSS Statistics 27.0 做独立样本 *t* 检验以及单因素方差分析,得到组间变

化显著($P < 0.05$)的代谢物,试验测定的指标均以平均值(Mean)表示,使用 Origin 2024 和 Adobe Illustrator 2024 软件以及云平台网站进行绘图和图片处理。

2 结果与分析

2.1 不同产地刺五加种子性状差异比较

不同产地刺五加种子萌发与形态性状存在显著差异(图1, $P < 0.05$)。GL 产地种子萌发率最高(26.30%),显著高于 TB(21.70%), ML(19.00%)和 AC(14.70%),整体呈 GL > TB > ML > AC 的递减趋势;其中 GL 产地萌发率较 AC 提高约 78.9%,较 TB 提高约 21.2%。形态上,ML 产地种子长度与宽度最大(6.30 mm, 2.92 mm),AC 最小(5.34 mm, 2.44 mm);TB 与 GL 在长度、宽度上差异不显著。

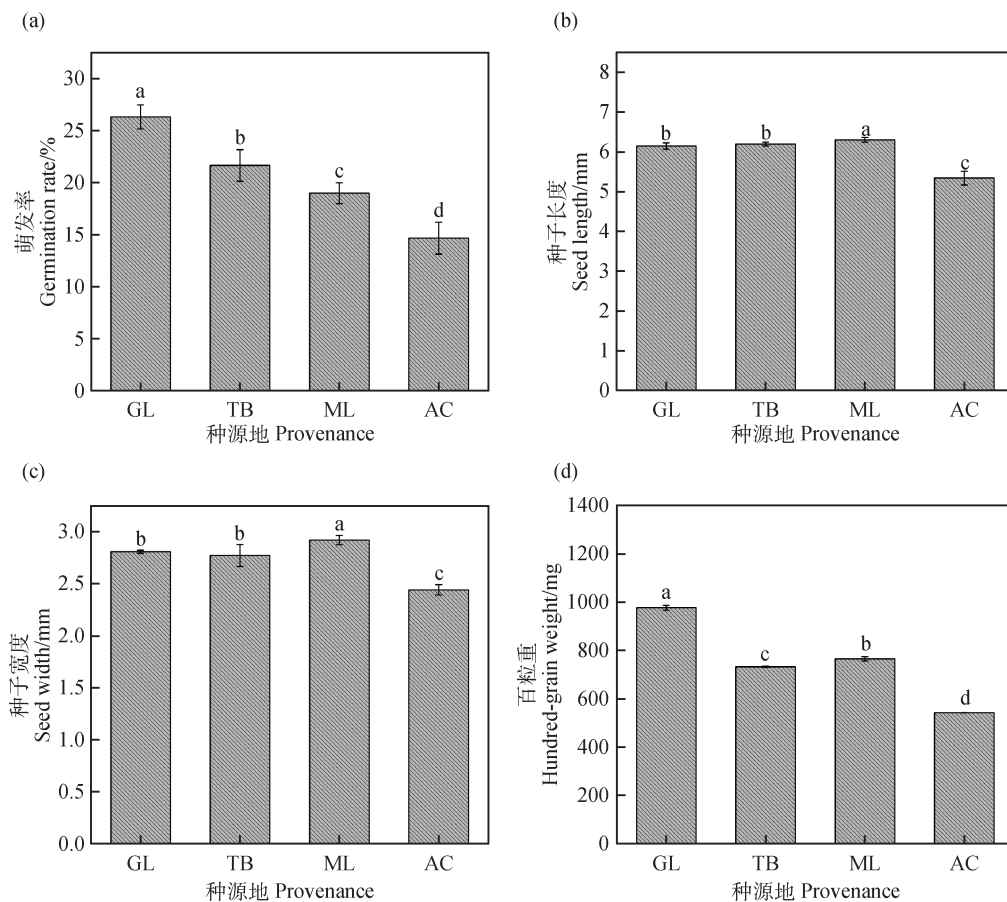


图1 不同种源地刺五加种子的萌发率及表型性状

Fig. 1 Germination rate and phenotypic traits of *Acanthopanax senticosus* seeds from different provenances

注:(a)不同种源地刺五加种子的萌发率柱状图($n=3$);(b)不同种源地刺五加种子长度柱状图($n=10$);(c)不同种源地刺五加种子宽度柱状图($n=10$);(d)不同种源地刺五加种子百粒重柱状图($n=3$)。GL, TB, ML, AC 分别代表高楞镇、通北县、木兰县、阿城区;不同小写字母表示差异显著($P < 0.05$)

Note: (a) Bar chart of the germination rate of *Acanthopanax senticosus* seeds from different provenances ($n=3$); (b) bar chart of seed length of *Acanthopanax senticosus* from different provenances ($n=10$); (c) bar chart of seed width of *Acanthopanax senticosus* from different provenances ($n=10$); (d) bar chart of hundred-seed weight of *Acanthopanax senticosus* from different provenances ($n=3$). GL, TB, ML, and AC represent Gaoleng Town, Tongbei County, Mulan County, and Acheng District, respectively. Different lowercase letters indicate significant differences ($P < 0.05$)

在种子质量方面, GL百粒重最高(976.80 mg), 显著高于 ML(765.20 mg), TB(732.40 mg) 和 AC(542.00 mg); 其中 AC 最低, 较 GL 下降约 44.5%, TB 较 GL 下降约 25.0%。综上, GL 产地种子综合表现最佳, 具有更高萌发潜力与更优种子品质。

2.2 不同产地刺五加种子沙藏期间内源激素含量的动态变化

为系统解析内源激素在刺五加种子沙藏过程中的调控机制, 本研究测定了 6 种关键激素的动态变化, 以揭示其与种子品质及萌发率之间的内在联系(图 2)。图 2a 显示, 沙藏初始阶段(0 d), GL 产地种子中 6-BA 含量相对较高, 为 $0.1008 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$; 沙藏 180 d 时, TB 产地种子中 6-BA 含量最高($0.0177 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)。图 2b 显示, 各产地种子中 BR 含量的波动幅度较大。沙藏 60 d 时, ML 与 TB 产地分别达到峰值 $0.5258 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ 和 $0.3535 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$, 随后逐渐下降; 而 GL 产地在沙藏 90 d 之前呈逐步上升趋势; 沙藏末期(180 d), GL 产地 BR 含量最高, AC 最低。与此同时, 各产地刺五加种子的 KT 含量呈“先波动后

稳定”的变化趋势(图 2c)。沙藏初始(0 d)时, 所有产地 KT 含量均处于较低水平; 0~20 d KT 含量快速升高, GL 与 TB 产地于 20 d 时达到较高值, 分别为 $0.0331 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ 和 $0.0314 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$; 沙藏至 180 d 时, AC 产地 KT 含量最低, 为 $0.0104 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ 。图 2d 展示了沙藏期间 IAA 含量的变化。沙藏 0 d 时, 各产地种子的 IAA 含量普遍较低, 其中 ML 产地最高, 其次为 TB, GL, AC。沙藏 120~180 d 期间, AC 产地种子的 IAA 含量出现明显升高, 成为该阶段含量最高的产地; 其余产地则维持在平稳且相近的水平。图 2e 表明, 沙藏 60 d 时, 4 个产地种子的 SA 含量快速升至峰值, 随后急剧下降, 120 d 时同步回落至低谷, 后期小幅回升。沙藏末期(180 d), AC 产地种子的 SA 含量最高($0.3873 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$), ML 次之($0.1778 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$), GL 与 TB 含量接近, 分别为 $0.0459 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ 和 $0.0620 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ 。图 2f 显示, 沙藏 20 d 时, 所有产地种子中 ABA 含量降至最低值, 随后快速上升; 60 d 时, 除 AC 产地外, 其余产地种子的 ABA 含量均达到峰值; 至沙藏末期, 各产地种子的 ABA 含量由高到低依次为 AC, ML, TB, GL。

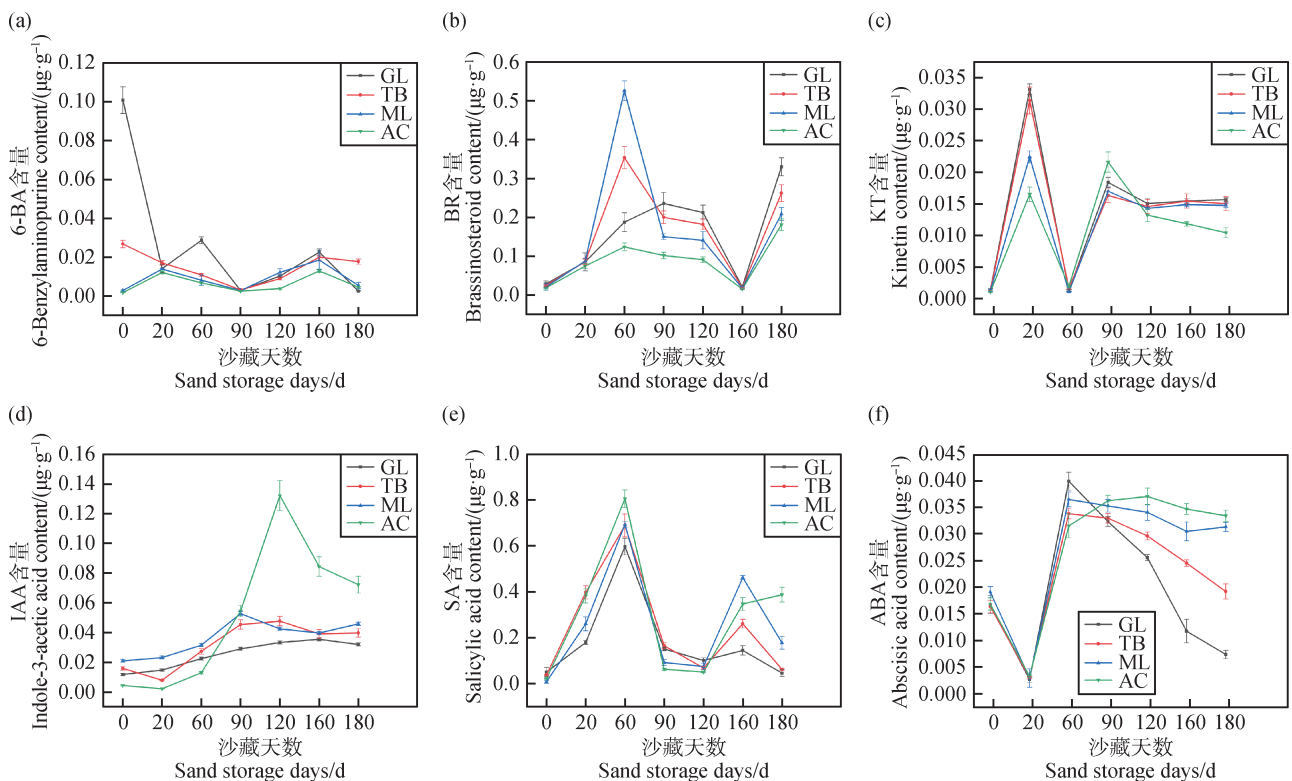


图2 不同种源地刺五加种子沙藏过程中内源激素含量

Fig. 2 Endogenous hormone contents in *Acanthopanax senticosus* seeds from different provenances during sand stratification
注: 每个产地设 3 个生物学重复 ($n=3$)

Note: Each provenance includes three biological replicates ($n=3$)

2.3 不同产地刺五加种子沙藏前代谢物组成与差异分析

上述研究结果表明, GL产地刺五加种子的表型性状与萌发能力均显著优于其余3个产地的刺五加种子。为阐明其内在代谢调控机制, 本研究采用GC-MS

代谢组学技术, 系统鉴定出4个产地刺五加种子沙藏前后的初级代谢物组成。沙藏前, 从4个产地刺五加种子中共鉴定出50种初级代谢物, 并对检测数据进行了OPLS-DA多元统计模型分析(图3a, 3b, 3c)。OPLS-DA得分图横坐标代表组间差异, 纵坐标代表

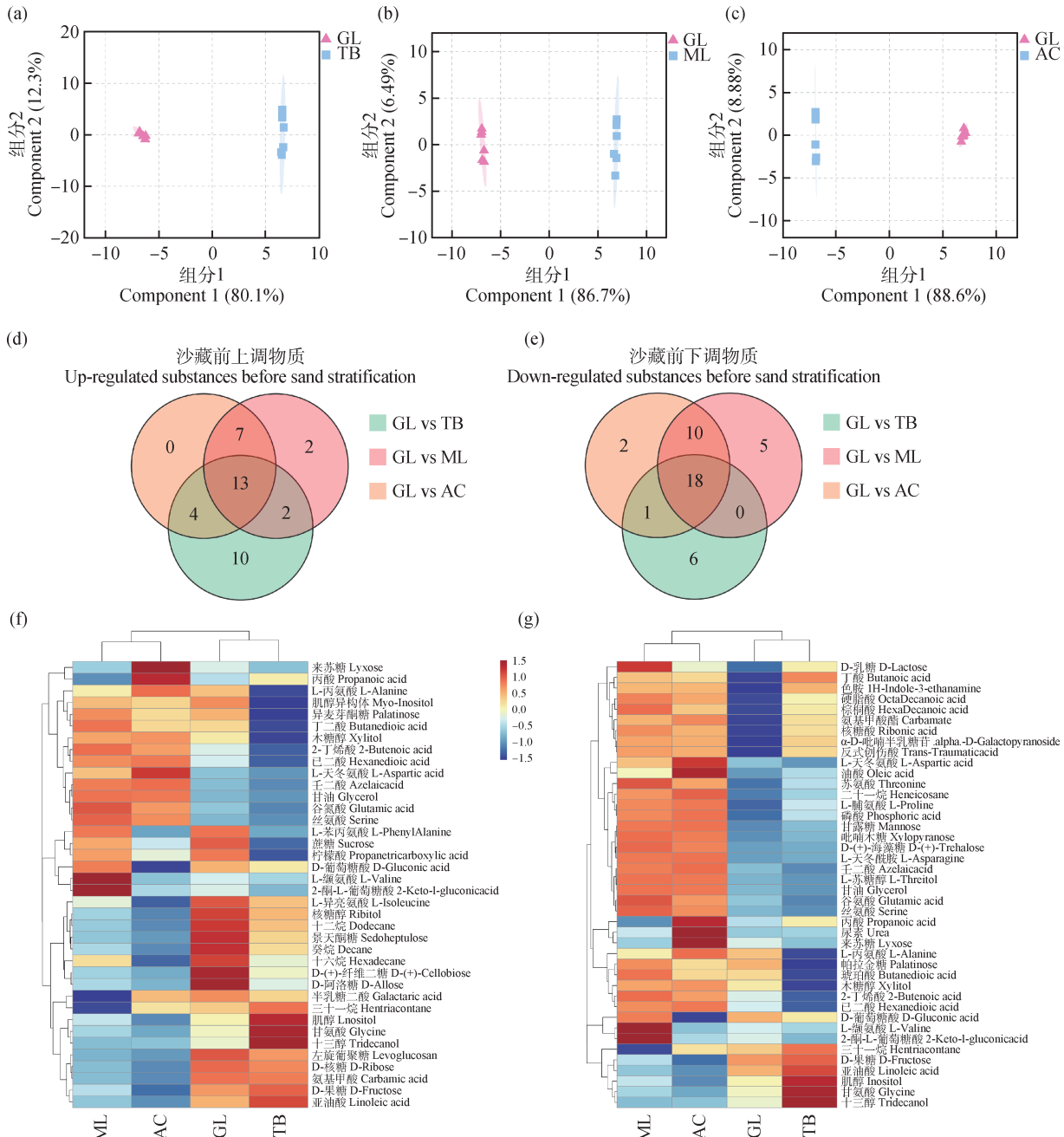


图3 不同种源地刺五加种子沙藏前代谢物差异

Fig. 3 Differences in metabolites of *Acanthopanax senticosus* seeds from different provenances before sand stratification

注: a-c为沙藏前GL产地分别与TB, ML, AC产地刺五加种子代谢物的OPLS-DA得分图; d-e为沙藏前GL产地相较于TB, ML, AC产地刺五加种子上调、下调代谢物的Venn图; f-g为沙藏前GL产地与其余产地刺五加种子上调、下调代谢物的聚类热图。每个产地设6个生物学重复(n=6)
Note: (a-c) OPLS-DA score plots of metabolites in *Acanthopanax senticosus* seeds from the GL provenance compared with those from the TB, ML, and AC provenances before sand stratification; (d-e) Venn diagrams of upregulated and downregulated metabolites in *Acanthopanax senticosus* seeds from the GL provenance relative to those from the TB, ML, and AC provenances before sand stratification; (f-g) Cluster heatmaps of upregulated and downregulated metabolites in *Acanthopanax senticosus* seeds from the GL provenance compared with those from the other provenances before sand stratification. Each provenance includes six biological replicates (n=6)

组内样本间差异,结果表明 GL 产地与其余 3 个产地刺五加种子的初级代谢物组间差异显著,组内样本重复性良好。

为精准筛选差异代谢物,本研究以 t 检验 $P < 0.05$ 为阈值,分析沙藏前 GL 与 TB, ML, AC 产地刺五加种子的差异代谢物。图 3d 结果显示, GL 产地种子相较于 TB, ML, AC 产地显著上调的代谢物分别为 29, 24, 24 种, 三者共有的上调代谢物 13 种。聚类热图分析(图 3f)共鉴定出 GL 产地种子特异性上调代谢物 38 种;在上述 13 种高表达代谢物中,纤维二糖、阿洛糖、核糖醇、景天庚酮糖、肌醇、左旋葡聚糖、癸烷、十二烷、十六烷的 VIP 值均大于 1。此外, GL 产地种子相比 TB 存在 10 种特有上调代谢物,其中天冬氨酸、木糖醇及己二酸 VIP 值大于 1,可作为区分两产地的特征性差异代谢物。

图 3e 显示了沙藏前 GL 产地种子相较于其余 3 个产地显著下调的代谢物分布特征:相较于 TB, ML, AC 产地分别下调 25, 33, 31 种, 三者共有的下调代谢物为 18 种。相关差异代谢物的聚类热图如图 3g 所示,共鉴定出 GL 产地种子中特异性下调代谢物 37 种;在其相较于其余 3 个产地均显著低表达的 18 种代谢物中, 8 种代谢物的 VIP 值大于 1, 分别为甘露糖、木吡喃糖、脯氨酸、苏氨酸、十六烷酸、亚油酸、创伤酸及磷酸。其中, GL 产地相较于 ML 产地存在 5 种特有的下调代谢物, 其中 3 种物质的 VIP 值大于 1, 分别为 L-缬氨酸、丁二酸和 D-葡萄糖酸;而相较于 TB 产地存在 6 种特有的下调代谢物, 其中 4 种物质的 VIP 值大于 1, 分别为肌醇、亚油酸、甘氨酸及十三醇。

2.4 不同产地刺五加种子沙藏后代谢物组成与差异分析

采用 GC-MS 代谢组学分析技术,从 4 个产地沙藏后的刺五加种子中共鉴定出 62 种初级代谢物,并对相应 GC-MS 数据进行了 OPLS-DA 多元统计模型分析(图 4a, 4b, 4c)。分析结果表明,沙藏后 GL 产地刺五加种子与其余 3 个产地的刺五加种子的初级代谢物组成仍存在显著差异。以 t 检验 $P < 0.05$ 为筛选阈值,系统鉴定沙藏后 GL 产地与其余产地刺五加种子中的差异代谢物。研究发现, GL 产地种子相较 TB, ML, AC 显著上调代谢物分别为 29, 31, 18 种, 三者共有上调代谢物为 11 种。聚类热图结果(图 4f)进一步表明, GL 产地种子中特异性上调代谢物为 39 种;在其相较其余三产地均显著高表

达的 11 种代谢物中, VIP 值大于 1 的关键差异物质为 D-海藻糖、L-天冬氨酸、L-苯丙氨酸、甘油酸、乳酸、草酸、丙二酸和奎宁酸。此外, GL 产地种子与各产地间的特征性上调代谢物存在差异:相较于 ML 产地,特征上调代谢物为 α -L-塔洛吡喃糖、D-果糖、L-丙氨酸和 L-苯丙氨酸;相较于 TB 产地,为 D-甘露糖、蔗糖、L-赖氨酸、L-脯氨酸和苹果酸;相较于 AC 产地,为 D-葡萄糖和半乳糖醇,且上述特征上调代谢物的 VIP 值均大于 1。

图 4e 显示了沙藏后 GL 产地刺五加种子相较于其余 3 个产地显著下调的代谢物分布特征:相较于 TB, ML, AC 产地,分别下调 10, 26, 31 种代谢物,上述 3 个产地与 GL 共有的下调代谢物为 6 种。相关差异代谢物的聚类热图如图 4g 所示,共筛选出 GL 产地种子中特异性下调代谢物 39 种。在 GL 产地相较于其余 3 个产地均显著低表达的 6 种代谢物中, 3 种物质的 VIP 值大于 1, 分别为 D-半乳糖酸、L-谷氨酸及丁二酸。其中, GL 产地种子相较于 ML 产地特有的下调差异代谢物中有 4 种物质的 VIP 值大于 1, 分别为 β -D-吡喃葡萄糖、L-丝氨酸、苹果酸及 L-单棕榈酸甘油酯;相较于 AC 产地有 9 种, 分别为 D-阿洛糖、 α -D-吡喃甘露糖、D-呋喃果糖、L-阿拉伯醇、苯丙氨酸、丝氨酸、L-异亮氨酸、磷酸以及生物碱类物质。

2.5 基于 WGCNA 的刺五加种子沙藏前后代谢物、激素与表型性状关联分析

基于沙藏前刺五加种子的初级代谢物及激素含量数据,采用 WGCNA 动态树剪切算法(Dynamic Tree Cut)进行共表达模块划分,经相似模块合并后,最终获得 6 个具有独立生物学意义的共表达模块,分别以 MEgreen(绿色)、MERed(红色)、MEturquoise(青绿色)、MEbrown(棕色)、MEblue(蓝色)、MEyellow(黄色)标记,模块划分结果如图 5a 所示。为明确这 6 个模块与刺五加种子核心表型性状(长度、宽度、百粒重、萌发率)的调控关联,进一步构建模块-性状 WGCNA 关联热图(图 5c)。关联分析表明:MEbrown 模块与种子长度($R = -0.99, P = 0.01$)呈极显著负相关,与种子宽度($R = -0.96, P = 0.04$)、百粒重($R = -0.82, P = 0.02$)均呈显著负相关;而 MEturquoise 模块($R = 0.84, P = 0.02$)和 MERed 模块($R = 0.68, P = 0.03$)则与种子百粒重呈显著正相关,上述关联均满足 $P < 0.05$ 的统计学显著标准。

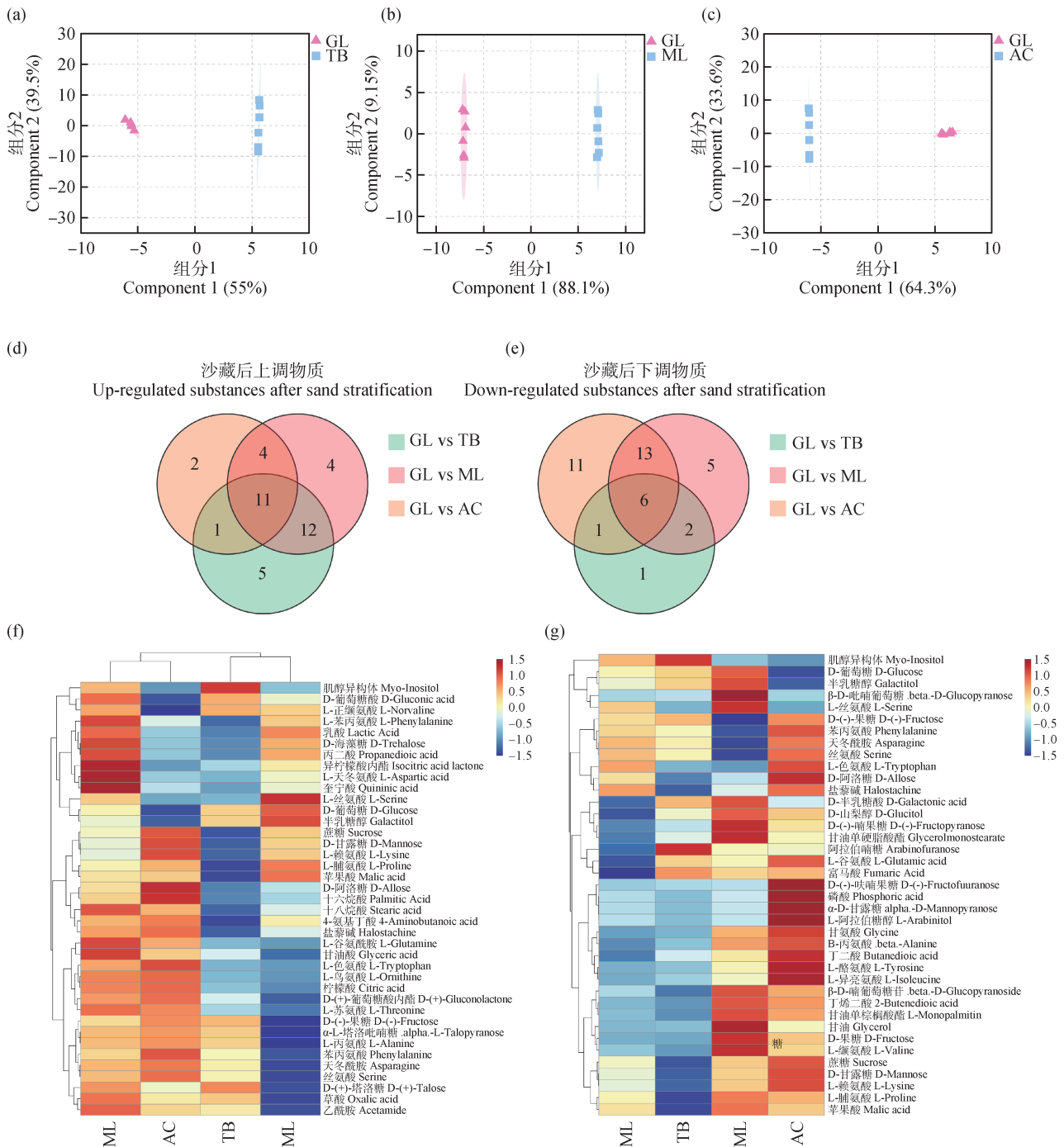


图4 不同种源地刺五加种子沙藏后代代谢物差异

Fig. 4 Differences in metabolites of *Acanthopanax senticosus* seeds from different provenances after sand stratification

注: a-c为沙藏后GL产地分别与TB, ML, AC产地刺五加种子代谢物的OPLS-DA得分图; d-e为沙藏后GL产地相较于TB, ML, AC产地刺五加种子上调、下调代谢物的Venn图; f-g为沙藏后GL产地与其余产地刺五加种子上调、下调代谢物的聚类热图。每个产地设6个生物学重复($n=6$)

Note: (a-c) OPLS-DA score plots of metabolites in *Acanthopanax senticosus* seeds from the GL provenance compared with those from the TB, ML, and AC provenances after sand stratification; (d-e) Venn diagrams of upregulated and downregulated metabolites in *Acanthopanax senticosus* seeds from the GL provenance relative to those from the TB, ML, and AC provenances after sand stratification; (f-g) Cluster heatmaps of upregulated and downregulated metabolites in *Acanthopanax senticosus* seeds from the GL provenance compared with those from the other provenances after sand stratification. Each provenance includes six biological replicates ($n=6$)

针对沙藏后刺五加种子的初级代谢产物及激素含量数据,采用相同的WGCNA动态树剪切算法进行共表达模块划分,经相似模块合并后得到4

个具有独立生物学意义的共表达模块,以MEbrown(棕色)、MEturquoise(青绿色)、MEblue(蓝色)、MEyellow(黄色)为标识(图5b)。基于此

构建的模块-性状关联热图(图 5d)显示:MEturquoise 模块($R=-0.91$, $P=0.01$)和 MEbrown 模块($R=-0.63$, $P=0.03$)均与种子萌发率呈显著

负相关,其中 MEturquoise 模块达到极显著水平;MEyellow 模块则与萌发率呈显著正相关($R=0.56$, $P=0.02$)。

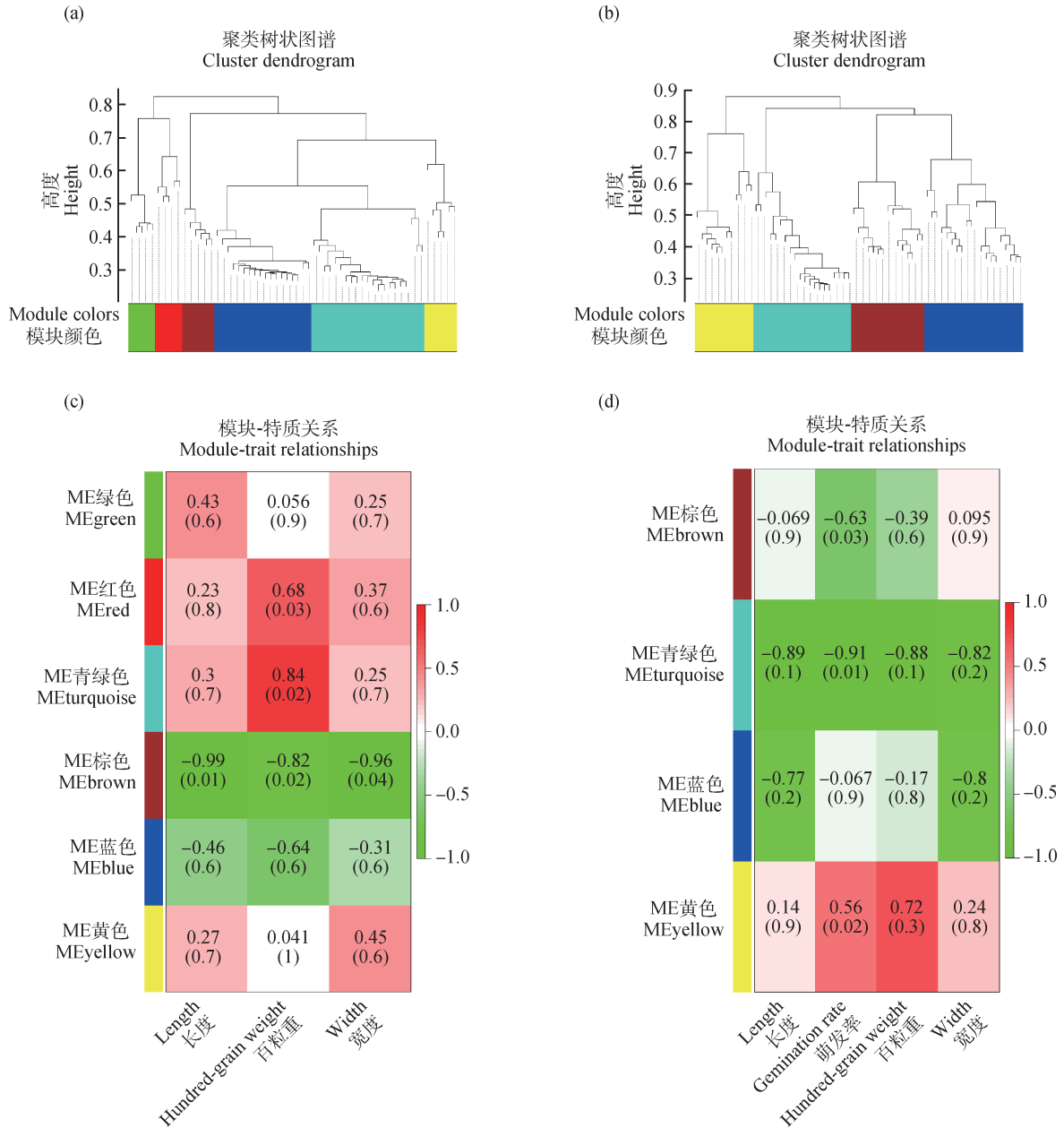


图 5 不同种源地刺五加种子沙藏前后 WGCNA 聚类树与模块-性状关联热图

Fig. 5 WGCNA dendrograms and module-trait relationship heatmaps of *Acanthopanax senticosus* seeds from different provenances before and after sand stratification

注: a-b 为沙藏前后刺五加种子代谢物-激素 WGCNA 共表达模块聚类树状图; c-d 为沙藏前后刺五加种子 WGCNA 模块-性状关联热图; 热图中数值为模块与性状的 Pearson 相关系数, 括号内为对应的 P 值, $P<0.05$ 表示模块与性状的关联达到显著水平

Note: (a-b) Dendrograms of co-expression modules identified by WGCNA of metabolites and phytohormones in *Acanthopanax senticosus* seeds before and after sand stratification; (c-d) WGCNA module-trait relationship heatmaps before and after sand stratification. Values in the heatmap represent Pearson correlation coefficients between modules and traits, with corresponding P values in parentheses; $P<0.05$ indicates a significant module-trait correlation

3 讨论

刺五加种子休眠期长、发芽困难, 沙藏处理是

促进其解除休眠和提高萌发率的重要措施^[22,26]。种子性状受遗传与环境共同影响, 并会进一步影响种群更新^[27]。在本研究中, 贮藏物质差异可能是产地

间萌发差异的重要基础,研究显示,GL产地种子的百粒重和萌发率均为最高,AC则均为最低,说明较重且饱满的种子往往对应更好的萌发表现,这与既往研究结论相符^[28-29]。值得注意的是,ML产地种子的长、宽虽然大于GL,但百粒重更低,表明其单位体积干物质积累可能偏低,种子外形尺寸由种皮与胚乳、胚的协同生长共同决定,因此外形增大并不必然意味着贮藏组织干物质等比例增加^[30];除此之外,种子干重随灌浆持续升高,在生理成熟时达到最大,含水率自此持续下降;若采收时成熟度偏低、含水率偏高,可能导致干物质尚未达到峰值,从而表现为重量降低^[31]。

围绕产地间表型与萌发率差异,本研究从沙藏过程中激素动态入手,研究表明,沙藏初期,ML产地种子内 IAA 含量较高,同时该产地种子的长度与宽度也相对较大。该现象表明,IAA 水平的升高可以促进种子形成过程中细胞分裂与伸长^[32]。沙藏后期 AC 产地种子的 IAA 含量明显升高,萌发率却最低,提示 IAA 与萌发的关系并非正相关。在对蒺藜状苜蓿(*Medicago truncatula*)与羊草(*Leymus chinensis*)种子萌发的研究中发现,IAA 对萌发常表现为低浓度促进、高浓度抑制的特点,且不同植物种类对 IAA 浓度的响应敏感性存在显著物种间差异^[33-34]。细胞分裂素在种子萌发过程中主要通过促进细胞分裂与组织分化,从而促进胚与幼苗的生长^[35]。本研究中,GL 种子在沙藏过程中 6-BA 与 KT 水平相对更高,其萌发率也更高,这与张旺凡^[36]研究相符;同时,沙藏 0~20 d 期间各产地种子中 KT 含量均出现阶段性升高,其中 GL 与 TB 最为明显,说明此时期两个产地能够迅速启动种子萌发,促进胚轴细胞分裂并缩短休眠时间^[37]。在其他物种中也观察到类似现象,例如毛竹(*Phyllostachys edulis*)种子从浸种到露白阶段内源细胞分裂素含量显著升高,并被认为是有助于胚根突破种皮^[38]。除此之外,GL 种子在沙藏末期 BR 含量保持较高水平,而 BR 被认为可减弱 ABA 的抑制效应并促进萌发相关过程^[39]。ABA 是抑制萌发的关键激素,在本研究中,沙藏末期种子中 ABA 含量表现为 GL 产地最低、AC 最高,与二者萌发率差异一致,说明 ABA 含量的降低是萌发启动的重要条件。SA 参与逆境应答,可通过影响渗透调节与抗氧化过程促进萌发^[40]。本研究中,各产地种子的 SA 含量在沙藏 60 d 均出现峰值,随后迅速回落并在后期维持较低水

平,提示 SA 主要发挥阶段性的调节功能,且其作用集中在沙藏中期。总体来看,GL 在沙藏末期表现为促萌发相关激素水平较高而 ABA 水平较低,从而更有利于萌发。

代谢物变化进一步解释了激素差异在物质层面的结果。糖类、氨基酸和有机酸等初级代谢物为萌发提供能量和底物,并参与渗透调节与信号传递过程^[41]。本研究中沙藏前 GL 产地种子多种糖类相关物质相对较高,提示其在萌发前具有更充足的底物条件;该现象与前人研究的规律一致^[42]。与此同时,GL 产地种子沙藏前脯氨酸及部分游离氨基酸积累水平较低,该特征提示其胁迫相关代谢可能相对较弱^[43];而游离氨基酸含量较低也可能意味着其被更多用于贮藏蛋白合成或以其他形式进行氮素储存^[44]。除此之外,GL 种子中较低的脂肪酸含量,可能与其细胞膜系统在休眠期间具有更好的稳定性有关^[45]。沙藏处理后,GL 产地的种子中海藻糖、天冬氨酸、苯丙氨酸等物质含量显著增加。海藻糖常与抗逆和种子活力维持有关^[46]。天冬氨酸与氮代谢相关,苯丙氨酸是酚类物质合成的重要前体,二者的积累有助于萌发阶段的物质供应与抗氧化防护^[47-48]。

本研究通过 WGCNA 方法系统整合表型、激素及代谢物数据,验证三者间的共表达关联模式。结果表明,沙藏前 MEbrown 模块与种子长、宽、百粒重均呈显著负相关,其富集的油酸和尿素可能指示脂代谢异常与氮同化效率低下,从而抑制物质积累。与之相反,MEturquoise 模块和 MERed 模块与百粒重显著正相关,在这两个模块中,富集的代谢物以糖类为主,表明百粒重较高的样本更常伴随糖类底物富集的特征。沙藏后的 WGCNA 分析显示 MEturquoise 模块和 MEbrown 模块与萌发率呈显著负相关,这两个模块主要富集的代谢物为 ABA,SA 等抑制性激素以及 L-谷氨酸、D-葡萄糖醇、蔗糖等物质。其中部分糖类和氨基酸的积累可能与沙藏后种子抵抗逆境胁迫有关,这与 Zhang 等^[49]研究结果一致。MEyellow 模块与萌发率呈显著正相关,其特征物质包括 6-BA、天冬氨酸和苯丙氨酸等。6-BA 已知能够拮抗 ABA;L-天冬氨酸作为活跃的氮代谢中心,L-苯丙氨酸作为次生代谢重要前体,它们的富集共同指示了活跃的氮转运和旺盛的细胞合成代谢,为胚根的伸长和生长做好了充分的物质准备。

4 结论

本研究中 GL 产地的刺五加种子在萌发率、百粒重等关键指标上均优于其他产地。沙藏过程中细胞分裂素含量持续上升,脱落酸含量持续下降。沙藏前上调代谢物以糖类为主,沙藏后富集与抗逆及氮代谢相关的物质。WGCNA 进一步表明,沙藏前与百粒重正相关模块显著关联糖类,沙藏后与萌发率正相关模块显著关联部分激素和氨基酸等。这些结果从生理与代谢层面阐释了不同产地刺五加种子萌发差异的内在机制,为刺五加种质的科学选育提供了重要的理论依据。

参考文献

- [1] ZHANG X D, GUAN L J, ZHU L, et al. A review of the extraction and purification methods, biological activities, and applications of active compounds in *Acanthopanax senticosus* [J]. *Frontiers in Nutrition*, 2024, 11: 1391601
- [2] 全梓莹, 冯文斌, 曹贵阳, 等. 黑龙江道地药材刺五加药用价值与资源评估研究[J]. *中国中医药图书情报杂志*, 2025, 49(2): 29-33
- [3] TONG Z Y, FENG W B, CAO G Y, et al. Study on medicinal value and resource evaluation of genuine regional medicine *Acanthopanax senticosus* from Heilongjiang Province [J]. *Chinese Journal of Library and Information Science for Traditional Chinese Medicine*, 2025, 49(2): 29-33
- [4] 孟祥才, 孙成忠, 陈士林, 等. 渐危药用植物刺五加产地适宜性区划研究[J]. *中药材*, 2009, 32(8): 1195-1198
- [5] MENG X C, SUN C Z, CHEN S L, et al. Study on suitability regionalization producing area of vulnerable species *Acanthopanax senticosus* based on TCMGIS [J]. *Journal of Chinese Medicinal Materials*, 2009, 32(8): 1195-1198
- [6] 徐绍娣, 李辉, 张顺捷. 刺五加实生苗生产中存在问题与分析[J]. *中国林副特产*, 2017(5): 95-96
- [7] XU S D, LI H, ZHANG S J. Problems and analysis in the production of *Acanthopanax senticosus* seedlings [J]. *Forest By-Product and Speciality in China*, 2017(5): 95-96
- [8] 赵建卓, 王鑫, 周晓丹, 等. 刺五加种子采收和催芽处理[J]. *吉林林业科技*, 2016, 45(2): 48
- [9] ZHAO J Z, WANG X, ZHOU X D, et al. The recovery and bud forcing treatment of *Acanthopanax senticosus* seeds [J]. *Journal of Jilin Forestry Science and Technology*, 2016, 45(2): 48
- [10] 韩承伟, 明兆清, 闫思维, 等. 刺五加种子催芽处理方法的研究[J]. *中国林副特产*, 1994(1): 1-2
- [11] HAN C W, MING Z Q, YAN S W, et al. Study on the method of accelerating germination of *Acanthopanax senticosus* seeds [J]. *Quarterly of Forest By-Product and Speciality in China*, 1994(1): 1-2
- [12] 刘俊义, 薛茂贤, 程丽雅, 等. 刺五加种子育苗技术的研究[J]. *中国林副特产*, 1992(2): 5-6
- [13] LIU J Y, XUE M X, CHENG L Y, et al. Study on seed seedling raising technology of *Acanthopanax senticosus* [J]. *Forest By-Product and Speciality in China*, 1992(2): 5-6
- [14] 于香杰, 侯钰荣, 徐雪娇, 等. 冰草种质资源种子表型多样性及萌发特性分析[J]. *种子*, 2025, 44(8): 30-39
- [15] YU X J, HOU Y R, XU X J, et al. Analysis of seed phenotypic diversity and germination characteristics in *Agropyron cristatum* germplasm resources [J]. *Seed*, 2025, 44(8): 30-39
- [16] 刘艳江, 何选泽, 叶红环, 等. 合江方竹种子大小变异对萌发及幼苗生长的影响[J]. *种子*, 2022, 41(4): 111-115, 149
- [17] LIU Y J, HE X Z, YE H H, et al. Effect of seed size variation of *Chimonobambusa hejiangensis* on seed germination and seedling growth [J]. *Seed*, 2022, 41(4): 111-115, 149
- [18] 王晓乐. 12 种栎树种子性状与苗期性状特征研究[D]. 合肥: 安徽农业大学, 2024: 22
- [19] WANG X L. Study on seed characters and seedling characteristics of 12 oak species [D]. Hefei: Anhui Agricultural University, 2024: 22
- [20] GONZALEZ E J. Effect of seed size on germination and seedling vigor of *Virola koschnyi* Warb [J]. *Forest Ecology and Management*, 1993, 57(1/2/3/4): 275-281
- [21] 于文庚, 刘磊, 吴德鹏, 等. 脱落酸与赤霉素调控种子休眠萌发的研究进展[J]. *植物遗传资源学报*, 2025, 26(4): 611-621
- [22] YU W G, LIU L, WU D P, et al. Research progress of seed dormancy and germination regulation by abscisic acid and gibberellin [J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2025, 26(4): 611-621
- [23] 江玲, 万建民. 植物激素 ABA 和 GA 调控种子休眠和萌发的研究进展[J]. *江苏农业学报*, 2007, 23(4): 360-365
- [24] JIANG L, WAN J M. Advances in seed dormancy and germination regulated by plant hormones ABA and GA [J]. *Jiangsu Journal of Agricultural Sciences*, 2007, 23(4): 360-365
- [25] 宋松泉, 唐翠芳, 雷华平, 等. 种子休眠与萌发调控的研究进展[J]. *作物学报*, 2024, 50(1): 1-15
- [26] SONG S Q, TANG C F, LEI H P, et al. Research progress of seed dormancy and germination regulation [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2024, 50(1): 1-15
- [27] 袁红梅, 郭文栋, 赵丽娟, 等. 外源油菜素内酯对 NaCl 胁迫下亚麻种子萌发及幼苗生理特性的影响[J]. *东北农业大学学报*, 2019, 50(11): 11-16
- [28] YUAN H M, GUO W D, ZHAO L J, et al. Effect of exogenous brassinolide treatment on seed germination and seedling physiological characteristics of flax under NaCl stress [J]. *Journal of Northeast Agricultural University*, 2019, 50(11): 11-16
- [29] 高玉民, 张忠华. 6-BA 对柴胡种子萌发及幼苗生长的影响[J]. *农业科技通讯*, 2022(2): 136-138
- [30] GAO Y M, ZHANG Z H. Effects of 6-BA on seed germination and seedling growth of *Bupleurum chinense* DC [J]. *Bulletin of Agricultural Science and Technology*, 2022(2): 136-138
- [31] 王英, 何立荣. 水杨酸浸种对小麦种子萌发的影响[J]. *安徽农业科学*, 2017, 45(11): 39-40

- WANG Y, HE L R. Effect of seed soaking with salicylic acid on seed germination of wheat[J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2017, 45(11): 39-40
- [18] 何立荣, 王英. 水杨酸浸种对小麦种子萌发生理生化指标的影响[J]. 黑龙江农业科学, 2017(2): 37-39
- HE L R, WANG Y. Effect of salicylic acid soaking on the physiological biochemistry targets of wheat seed germination [J]. Heilongjiang Agricultural Sciences, 2017(2): 37-39
- [19] RAMAIIH S, GUEDIRA M, PAULSEN G M. Relationship of indoleacetic acid and tryptophan to dormancy and preharvest sprouting of wheat[J]. Functional Plant Biology, 2003, 30(9): 939-945
- [20] 赵燕妮, 张坤, 许牡丹, 等. 基于GC-MS代谢组学技术的不同品种猕猴桃果实化学成分差异性研究[J]. 陕西科技大学学报, 2022, 40(1): 45-50
- ZHAO Y N, ZHANG K, XU M D, et al. Study on the chemical constituents of different kiwifruit cultivars based on GC-MS metabolomics[J]. Journal of Shaanxi University of Science & Technology, 2022, 40(1): 45-50
- [21] 胡双燕, 陈敬忠, 孙庆文, 等. 基于GC-MS技术的大果木姜子代谢组学特征研究[J]. 中华中医药学刊, 2025, 43(8): 119-122, 298-303
- HU S Y, CHEN J Z, SUN Q W, et al. Study on metabonomics characteristics of daguomujiangzi (*Fructus cinnamomi*) based on GC-MS technology [J]. Chinese Archives of Traditional Chinese Medicine, 2025, 43(8): 119-122, 298-303
- [22] 任艳君, 郭晓瑞, 于子焯, 等. 变温层积不同阶段刺五加种子萌发生理及代谢特点[J]. 植物研究, 2024, 44(4): 576-589
- REN Y J, GUO X R, YU Z X, et al. Characteristics of temperature stratification on germination physiology and metabolism of *Acanthopanax senticosus* seeds at different stages[J]. Bulletin of Botanical Research, 2024, 44(4): 576-589
- [23] 关越, 吴梦娜, 唐琴, 等. 物理方法处理对刺五加种子萌发特性的影响[J]. 吉林农业, 2019(18): 52-54
- GUAN Y, WU M N, TANG Q, et al. Effect of physical treatment on germination characteristics of *Acanthopanax senticosus* seeds[J]. Agriculture of Jilin, 2019(18): 52-54
- [24] 崔立勇, 佟庆, 史伟国, 等. 光照对刺五加种子萌发和幼苗生长的影响[J]. 西北农业学报, 2015, 24(8): 157-164
- CUI L Y, TONG Q, SHI W G, et al. Effects of light intensity on seed germination and seedling growth of *Acanthopanax senticosus* [J]. Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica, 2015, 24(8): 157-164
- [25] 高雅楠, 王论言, 李欣雨, 等. 不同类型微塑料对黄芩生长生理及代谢的影响[J]. 农业环境科学学报, 2025, 44(8): 2120-2133
- GAO Y N, WANG L Y, LI X Y, et al. Effects of different types of microplastics on physiology and metabolism of *Scutellaria baicalensis* [J]. Journal of Agro-Environment Science, 2025, 44(8): 2120-2133
- [26] 崔立勇. 生境条件对刺五加生长发育和活性成分影响的研究[D]. 佳木斯: 佳木斯大学, 2015: 4
- CUI L Y. Research on the growth of *Acanthopanax Senticosu* habitat conditions and the impact of the active ingredient [D]. Jiamusi: Jiamusi University, 2015: 4
- [27] 唐洁, 陈建军, 李永进, 等. 湖南木荷不同种源种实及苗期表型性状研究[J]. 西南林业大学学报(自然科学), 2025, 45(6): 25-31
- TANG J, CHEN J J, LI Y J, et al. Study on phenotypic traits of seeds and seedlings among different *Schima superba* provenances in Hunan [J]. Journal of Southwest Forestry University (Natural Sciences), 2025, 45(6): 25-31
- [28] 张冠初, 丁红, 戴良香, 等. 不同粒重、粒型花生种子吸水规律及萌发特性的研究[J]. 核农学报, 2016, 30(2): 372-378
- ZHANG G C, DING H, DAI L X, et al. The study of water uptake and germination characteristic in different weight and shape of peanut seeds [J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2016, 30(2): 372-378
- [29] 陈惠哲, 朱德峰, 林贤青, 等. 杂交稻种子饱满度对发芽率、成苗率及秧苗生长的影响[J]. 福建农业学报, 2004, 19(2): 65-67
- CHEN H Z, ZHU D F, LIN X Q, et al. Effects of seed plumpness on germinating rate, seedling rate and growth of hybrid rice [J]. Fujian Journal of Agricultural Sciences, 2004, 19(2): 65-67
- [30] LI N, LI Y H. Maternal control of seed size in plants [J]. Journal of Experimental Botany, 2015, 66(4): 1087-1097
- [31] ELLIS R H. Temporal patterns of seed quality development, decline, and timing of maximum quality during seed development and maturation [J]. Seed Science Research, 2019, 29(2): 135-142
- [32] 王新宇. miR396b-RcGRF4/RcGIF2-RcYUC6模块通过调节生长素合成控制蓖麻种子大小[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2024: 15-16
- WANG X Y. The miR396b-RcGRF4/RcGIF2-RcYUC6 module controls *Castor seed* size by regulating auxin synthesis [D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2024: 15-16
- [33] 马红媛, 梁正伟, 黄立华, 等. 4种外源激素处理对羊草种子萌发和幼苗生长的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2008, 26(2): 69-73
- MA H Y, LIANG Z W, HUANG L H, et al. Effects of four kinds of exogenous hormones on the germination and seedling growth of *Leymus chinensis* [J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2008, 26(2): 69-73
- [34] 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
- [35] RIJAVEC T, DERMASTIA M. Cytokinins and their function in developing seeds [J]. Acta Chimica Slovenica, 2010, 57(3): 617-629
- [36] 张旺凡. 不同植物生长调节剂打破多花黄精种子休眠试验[J]. 中医药学报, 2008, 36(6): 43-44
- ZHANG W F. The different plant growth regulator breaks the multi-flowered sealwort seed dormancy experiment [J]. Acta

- Chinese Medicine and Pharmacology, 2008, 36(6): 43-44
- [37] FU Y F, MA L, LI J C, et al. Factors influencing seed dormancy and germination and advances in seed priming technology [J]. Plants, 2024, 13(10): 1319
- [38] 廖和, 阳乾程, 黄大勇, 等. 毛竹种子萌发过程中内源激素含量变化[J]. 种子, 2025, 44(2): 36-45, 56
- LIAO H, YANG Q C, HUANG D Y, et al. Changes in endogenous hormone content during the germination process of *Phyllostachys edulis* seeds [J]. Seed, 2025, 44(2): 36-45, 56
- [39] XIONG M, FENG G N, GAO Q, et al. Brassinosteroid regulation in rice seed biology [J]. Seed Biology, 2022, 1(1): 1-9
- [40] AZEEM M, QASIM M, WASEEM ABBASI M, et al. Salicylic acid seed priming modulates some biochemical parameters to improve germination and seedling growth of salt stressed wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. Pakistan Journal of Botany, 2019, 51(2): 385-391
- [41] FAIT A, ANGELOVICI R, LESS H, et al. *Arabidopsis* seed development and germination is associated with temporally distinct metabolic switches [J]. Plant Physiology, 2006, 142(3): 839-854
- [42] ZHONG L J, DONG H X, DENG Z J, et al. Physiological mechanisms of *Bretschneidera sinensis* Hemsl. seed dormancy release and germination [J]. Forests, 2023, 14(12): 2430
- [43] AHMED Z, AHMAD WARAICH E, AHMAD R, et al. Morpho-physiological and biochemical responses of *Camelina* (*Camelina sativa* Crantz) genotypes under drought stress [J]. International Journal of Agriculture and Biology, 2017, 19(1): 1-7
- [44] AMIR R, GALILI G, COHEN H. The metabolic roles of free amino acids during seed development [J]. Plant Science, 2018, 275: 11-18
- [45] WIEBACH J, NAGEL M, BÖRNER A, et al. Age-dependent loss of seed viability is associated with increased lipid oxidation and hydrolysis [J]. Plant, Cell & Environment, 2020, 43(2): 303-314
- [46] 贺泽华, 张文锐, 钟超, 等. 低温胁迫下外源海藻糖对花生种子活力的影响 [J]. 新农业, 2025(6): 30-33
- HE Z H, ZHANG W R, ZHONG C, et al. Effects of exogenous trehalose on seed vigor of peanut under low temperature stress [J]. Modern Agriculture, 2025(6): 30-33
- [47] GAUFICHON L, REISDORF-CREN M, ROTHSTEIN S J, et al. Biological functions of asparagine synthetase in plants [J]. Plant Science, 2010, 179(3): 141-153
- [48] 程淑婉, 程东海, 方炎明. 松树种子萌发过程中苯丙氨酸解氨酶的活力 [J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 1992, 16(2): 42-46
- CHENG S W, CHENG D H, FANG Y M. The activities of phenylalanine ammonia-lyase during the germination of pine seeds [J]. Journal of Nanjing Forestry University, 1992, 16(2): 42-46
- [49] ZHANG L N, CUI D, MA X D, et al. Comparative analysis of rice reveals insights into the mechanism of colored rice via widely targeted metabolomics [J]. Food Chemistry, 2023, 399: 133926

(责任编辑 闵芝智)