DOI: 10. 11686/cyxb2025515 http://cyxb. magtech. com. cn
代明旭, 张国银, 吴征江, 等. 菊芋种子破除休眠方法的研究. 草业学报, 2026, 35(10): 129－143.
DAI Ming-xu, ZHANG Guo-yin, WU Zheng-jiang, *et al*. Methods for breaking seed dormancy in Jerusalem artichoke. Acta Prataculturae Sinica, 2026, 35(10): 129－143.

菊芋种子破除休眠方法的研究

代明旭, 张国银, 吴征江, 丁亦豪, 朱蕾, 杨桢, 蒙素滤, 赫子晗, 刘慧霞*
(西北民族大学生命科学与工程学院, 甘肃 兰州 730030)

摘要: 为探究破除菊芋种子休眠的方法, 在 25 ℃下, 将脱壳与带壳菊芋种子分别置于不同浓度(0、100、200、300 mg·L^{-1})的乙烯利(ETH)、吲哚乙酸(IAA)、α-萘乙酸(NAA)、赤霉素(GA_3)溶液浸润的纸床发芽, 筛选出破除休眠理想的调节剂及种子形态, 再用筛选出的调节剂和种子形态进行不同时间(1、2、3、4、5 h)浸种处理后在常规纸床发芽进行方法优化。结果表明, 脱壳是打破菊芋种子休眠的重要措施。IAA、NAA 均抑制菊芋种子萌发; GA_3对带壳菊芋种子无作用, 对脱壳种子的影响随着 GA_3浓度的升高呈先升后降的剂量响应, 200 mg·L^{-1}达峰, 但是发芽率只有 43%, 在生产中没有意义; ETH(100～300 mg·L^{-1})对带壳和脱壳菊芋种子萌发均有促进, 且在脱壳种子上表现最佳, 其最终发芽率达 56. 67%～63. 33%, 菊芋根长随 ETH 浓度先增后降。因此, 选用脱壳＋ETH 进行浸种进一步优化破除菊芋种子的方法, 结果显示 ETH 浸种显著增加了菊芋种子的各发芽指标($P<0.05$), 使菊芋种子初始发芽时间提前 1 d; ETH 浓度对脱壳菊芋种子发芽指数影响较大, 其随 ETH 浓度的升高逐渐增加, 浸种时间对发芽势影响较大, 随浸种时间的延长先增加后降低, 100～200 mg·L^{-1}浸泡 3～4 h 效果较好, 使脱壳菊芋种子累计发芽势＞70%, 发芽率＞78%, 其中 100 mg·L^{-1}浸种 3 h 达 81. 67%。所有浸种处理的根、苗长均在 3～4 h 显著提升, 但芽长无显著变化。由此得出, 菊芋种子休眠既有种壳阻止物理休眠, 又有种壳和种子本身所含生长调节剂调节失衡的生理休眠, 破除菊芋种子休眠最佳处理为: 脱壳＋ETH(100～200 mg·L^{-1})浸泡(3～4 h)。

关键词: 菊芋种子; 植物生长调节剂; 破除休眠; 发芽指标; 生长指标

Methods for breaking seed dormancy in Jerusalem artichoke

DAI Ming-xu, ZHANG Guo-yin, WU Zheng-jiang, DING Yi-hao, ZHU Lei, YANG Zhen, MENG Su-lyu, HE Zi-han, LIU Hui-xia*
School of Life Sciences and Engineering, Northwest Minzu University, Lanzhou 730030, *China*

Abstract: The aim of this work was to investigate methods for breaking seed dormancy in Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus*). Seeds of Jerusalem artichoke were left intact or dehulled, and then germinated at 25 ℃ on paper after imbibing for various lengths of time (1, 2, 3, 4, or 5 h) in solutions containing different concentrations (0, 100, 200, 300 mg·L^{-1}) of ethephon (ETH), indole-3-acetic acid (IAA), α-naphthylacetic acid (NAA), or gibberellin (GA_3). The overall goal was to identify the optimal conditions for breaking seed dormancy. Seed dehulling was found to be crucial for breaking dormancy. Treatment with both IAA and NAA inhibited seed germination, whereas treatment with GA_3 had no effect on intact seeds. Dehulled seeds exhibited a dose-dependent response to GA_3 in terms of germination percentage, which initially increased and then decreased as the GA_3 concentration increased. The peak germination percentage (43%) was achieved by imbibing dehulled seeds in GA_3 at 200 mg·L^{-1},

收稿日期: 2025-12-18; 改回日期: 2026-01-26
基金项目: 中央高校基本科研业务费项目(31920250005)资助。
作者简介: 代明旭(2005－), 男, 辽宁沈阳人, 在读本科。E-mail: 19997834875@163. com
*通信作者 Corresponding author. E-mail: liuhuixia2@aliyun. com

but this percentage was too low for production. Imbibing in ETH (100－300 mg·L^{-1}) promoted germination of both intact and dehulled seeds, with the latter showing final germination percentages of 56.67% to 63.33%. The root length of Jerusalem artichoke seedlings also showed a dose-response relationship with ETH, increasing initially and then decreasing as the ETH concentration increased. The method of dehulling seeds combined with imbibing in an ETH solution was further optimized to break seed dormancy. Imbibing dehulled seeds in ETH advanced the initial germination time by 1 day and significantly increased all germination indexes ($P<0.05$). The ETH concentration had a significant effect on the germination index of dehulled Jerusalem artichoke seeds, with the index gradually increasing as the ETH concentration increased. The imbibition time had a greater impact on germination potential, which initially increased and then decreased with prolonged imbibition time. The optimal treatment was imbibing dehulled seeds in ETH at 100－200 mg·L^{-1} for 3－4 hours; this yielded a cumulative germination potential of ＞70% and a germination rate of ＞78%. Among all treatments, imbibing dehulled seeds in ETH at 100 mg·L^{-1} for 3 hours yielded the highest final germination rate of 81.67%. The optimal imbibition time in terms of root and shoot lengths was 3－4 h, although imbibition time did not affect bud length. The results indicate that seed dormancy in Jerusalem artichoke is controlled physically by the seed coat and physiologically by the balance of growth regulators in the seed coat and the seeds themselves. Under these conditions, the optimal treatment for breaking the seed dormancy of Jerusalem artichoke was dehulling combined with imbibing in ETH solution (100－200 mg·L^{-1}) for 3－4 hours.

Key words: Jerusalem artichoke seeds; plant growth regulators; dormancy break; germination index; growth index

菊芋(*Helianthus tuberosus*)是一种耐盐碱、耐瘠薄、耐寒旱且抗病性强的多年生宿根菊科草本[1],能在干旱、高寒和高盐碱等恶劣环境生长,可降低土壤盐分含量;其根系发达、秸秆富含有机质,种植后可提升土壤透气性和肥力[2-3],目前已在江苏、青海、甘肃等盐碱地大规模种植[4]。菊芋块茎高水分、低热量,富含菊糖、蛋白质、必需氨基酸、维生素、矿物质、绿原酸及黄酮等营养物质[5-6],且可从中提取抗癌、抗肥胖、抗微生物等潜在活性物质[7]。菊芋茎秆富含蛋白质、可溶性碳水化合物、钙、磷、铁等营养素,是马、牛、羊等草食家畜的优质青饲料[8];工业中,菊芋也是生产生物燃料的重要原料[9-10]。因此,扩大种植规模、提高菊芋产量是中国菊芋产业发展的关键,但目前中国耕地面积已接近红线,为了确保粮食安全,主要粮食作物的种植面积不可能大批量地让位于菊芋。菊芋产业发展只能靠科学的生产管理和抗性品种选育提高单产和抗性,利用弃耕地、盐碱地和滩涂等非耕作边际土地种植等方式[11],不仅能提升粮食安全、饲料供给和保健食品原料产出,还能显著改善土地质量、促进碳减排和生物能源生产。

实际生产中,菊芋主要依赖块茎或匍匐茎的无性繁殖[12],但块茎储藏成本高、易腐烂[13],无性繁殖也无法将杂交获得的优良性状通过种子传递,且菊芋自交不亲和、结实率低,严重限制了其种植规模的扩大和性状改良。种子的有性杂交繁殖既能降低块茎储藏成本,又能加速菊芋的育种改良[14],但菊芋种子休眠性强,不能及时整齐的发芽,制约了其大规模的应用。因此,应破除菊芋种子的休眠,提高菊芋种子的发芽率和发芽整齐度,为有性杂交育种提供可靠的种子基础,进而推动菊芋产业的规模化发展。菊科植物休眠的主要原因是体内生长调节剂(激素)平衡失调:种子中脱落酸(abscisic acid, ABA)含量偏高、赤霉素(gibberellin, GA_3)和乙烯利(ethephon, ETH)含量偏低,以及吲哚乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)等激素的相互作用影响,导致休眠信号占优势。GA_3常打破胚休眠,ETH可缓解种皮障碍、生长素类物质对发芽的双重效应,而IAA等生长素类物质对种子发芽常表现出浓度依赖性的双重效应[15-16]。基于此,本研究选用4种常用的植物生长调节剂乙烯利、吲哚乙酸、萘乙酸(α-naphthylacetic acid, NAA)和赤霉素,对菊芋种子进行不同浓度、不同时间浸润纸床和浸种处理[17-18],旨在探索有效破除菊芋种子休眠的方法,提高其出苗率和建植率,为菊芋高产和抗性品种选育、种质资源的长期高效保存和开发利用奠定基础。

1　材料与方法

1.1　试验材料

供试菊芋种子由兰州大学赵长明教授提供，采集于兰州大学菊芋研究中心试验田的多个品种混合种子，基本情况如表1所示。

表1　供试菊芋种子基本情况

Table 1　Basic information of Jerusalem artichoke seeds for testing

长度 Length (mm)		宽度 Width (mm)		长宽比 Length-to-width ratio		千粒重 Thousand grain weight (g)		活种子占比 Living seed percentage (%)
均值 Mean value	变异系数 CV	均值 Mean value	变异系数 CV	均值 Mean value	变异系数 CV	均值 Mean value	变异系数 CV	均值 Mean value
6.384±0.064	0.055	2.409±0.038	0.086	2.666±0.043	0.088	7.881±0.061	0.022	>99

CV：Coefficient of variation.

1.2　试验试剂

采购自上海源叶生物科技有限公司。乙烯利（ETH，分析纯，85%）、吲哚乙酸（IAA，98%）、α-萘乙酸（NAA，生物试剂，98%）、赤霉素（GA_3，分析纯，90%）。

1.3　方法及步骤

试验于2025年在西北民族大学实验室进行。

1.3.1　供试种子预处理　将供试种子平均分成两份，对其中一份进行人工去壳处理。分别将去壳和不去壳的菊芋种子于3% 质量百分比浓度的高猛酸钾溶液中浸泡0.5 h进行表面消毒，用无菌水冲洗后用于发芽试验。

1.3.2　不同浓度生长调节剂浸润纸床发芽试验　将已表面消毒的去壳和不去壳菊芋种子分别置于根据预试验得出的不同浓度（100、200和300 mg·L^{-1}）的4种生长调节剂溶液（其中IAA、GA_3溶液配置前先用少量乙醇溶解）浸润后的纸床，以蒸馏水作对照，在（25±2）℃自然光照的培养箱中进行萌发试验[18]，每个处理3个重复，每个重复50粒种子。期间每天以称重法加无菌水以保持各处理生长调节剂的浓度恒定[19]，以萌发指标与生长指标选出破除种子休眠效果最好的处理进行下一步试验。

1.3.3　破除菊芋种子休眠的方法优化　因溶液浸润纸床萌发方法溶液浓度控制不便操作，实际生产中应用困难，故用以上筛选的破除菊芋种子休眠效果较好的生长调节剂以及调节剂浓度进行实际生产中常见的浸种处理，以便筛选出更适于生产实际的破除菊芋种子休眠的方法。分别将去壳与带壳的菊芋种子浸于无菌水和不同浓度（100、200和300 mg·L^{-1}）的1.3.2中筛选出的生长调节剂溶液中浸泡不同时间（分别为1、2、3、4和5 h）后捞出，吸水纸拭干表面，于1.3.2中相同环境条件下进行发芽试验，每个处理3个重复，每个重复50粒种子，每天称重法补充水分[19]以保持滤纸湿润。

1.3.4　指标测定方法　以种子着床24 h为萌发第1天，以根长度等于种子长度1/2为萌发标准逐日统计发芽数，直到培养皿中连续2 d没有新萌发的种子为止[20]，计算最终发芽率与发芽指数，以总发芽时间的1/2（T_{50}）计算发芽势；并于每个重复中随机选取5棵苗用直尺测定其根、芽及苗的长度。根长：根基点到根尖的长度。芽长：根基点到芽尖的长度。幼苗长＝根长＋芽长。

$$发芽率(\%)=发芽种子数/供试种子数\times 100$$

$$发芽势(\%)=T_{50}萌发种子数/供试种子数\times 100$$

$$发芽指数(\text{germination index, GI})=\sum_{t=1}^{n}\frac{Gt}{Dt}$$

式中：Gt为第t天实际发芽的种子数（或发芽粒数）；Dt为对应的发芽天数（即t d）；n为试验结束的总天数[21]。

1.4 数据处理及分析

采用Excel 2021收集与整理数据，采用IBM SPSS Statistics 27进行单因素方差分析，用最小显著性差异法(least significant difference，LSD)和邓肯法进行多重比较和显著性水平分析(P=0.05)。采用GraphPad Prism 9制图，采用Excel 2021制表。

2 结果与分析

2.1 不同浓度的4种植物生长调节剂浸润纸床对菊芋种子萌发时间和发芽率的影响

25 ℃培养箱内自然光照下，不同生长调节剂类型及其浓度浸润纸床条件下所有带壳与脱壳的菊芋种子都有吸胀，但发芽率及萌发时间因种子带壳与否、生长调节剂类型及浓度的不同而不同(表2和表3)。

表2 不同浓度的4种植物生长调节剂浸润纸床处理下带壳菊芋种子的逐日发芽情况

Table 2 Daily germination of Jerusalem artichoke seeds with shells under different concentrations of four plant growth regulators treated by paper bed (%)

生长调节剂种类 Growth regulators type	浓度 Concentration (mg·L^{-1})	萌发时间 Germination time (d)					
		1～8	9	10	11	12	13
NAA	100	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	200	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	300	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
IAA	100	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	200	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	300	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
ETH	100	0.00	0.00	0.00	0.00	1.67±1.67b	1.67±1.67b
	200	0.00	0.00	1.67±1.67a	5.00±0.00a	5.00±0.00a	8.33±1.67a
	300	0.00	1.67±1.67	1.67±1.67a	3.33±1.67b	3.33±1.67ab	6.67±1.67a
GA_3	100	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	200	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	300	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
CK	0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00

注：同列不同小写字母者表示不同处理间差异显著(P<0.05)。下同。

Note: Different lowercase letters in the same column indicate significant differences (P<0.05) among different treatments. The same below.

脱壳的菊芋种子在同一生长调节剂同一浓度溶液浸润纸床条件下的萌发时间和最终发芽率均优于带壳种子，带壳的菊芋种子只有在ETH溶液浸润的纸床上有萌发，对照和其他3个生长调节剂所有浓度溶液浸润纸床的带壳种子均未萌发；而脱壳种子除了在300 mg·L^{-1}NAA溶液浸润的纸床上无萌发外，其余处理条件下均有萌发。与带壳种子相比，同一生长调节剂相同浓度溶液浸润纸床条件下脱壳种子的最终发芽率提高了3.33%～56.67%，初始萌发时间提前了3～8 d。

另外，生长调节剂以及其浓度不同，其浸润纸床对菊芋种子破除休眠的效果不同。与各自的对照相比，所有浓度的ETH溶液浸润纸床显著提高了带壳和脱壳菊芋种子发芽率(P<0.05)，且随着ETH溶液浓度的增加，发芽率提高的程度因带壳和脱壳处理的不同而不同，其表现为随着浸润纸床ETH溶液浓度的增加，带壳菊芋种子的最终发芽率逐渐增大，其最大值为8.33%，而蒸馏水浸润纸床带壳种子最终没有发芽。脱壳的菊芋种子发芽率则趋于一致，为56.67%～63.33%，比对照提高了80%以上；ETH溶液还提前了菊芋种子初始萌发时间，表现为其浓度越高，带壳与脱壳菊芋种子初始萌发时间越超前，这在带壳菊芋种子上的表现尤为突出：如300 mg·L^{-1}ETH浸润纸床使得带壳菊芋种子初始萌发时间比100 mg·L^{-1}提前了3 d，为种子着床的第9天，而100 mg·L^{-}

^{1}ETH浸润纸床的种子初始萌发时间为种子着床的第12天；而脱壳的菊芋种子只有低浓度的100 mg·L^{-1}ETH溶液浸润纸床处理比其他2个处理的初始萌发时间推迟了1 d，带壳菊芋种子最终发芽率随溶液浓度增加呈先增加后降低的趋势，200和300 mg·L^{-1}ETH溶液浸润纸床的种子最终发芽率显著高于100 mg·L^{-1}（$P<0.05$），其发芽率为6.67%～8.33%。不同浓度的GA_3浸润纸床均不能使带壳的菊芋种子萌发，但随着浸润纸床GA_3浓度的增加，脱壳菊芋种子最终发芽率呈先增加后降低的趋势，200 mg·L^{-1}浓度时脱壳菊芋种子的最终发芽率显著高于对照（$P<0.05$），其发芽率增加了44.3%。任何浓度的IAA、NAA、GA_3以及蒸馏水浸润纸床均不能使带壳的菊芋种子萌发；任何浓度的IAA、NAA以及300 mg·L^{-1}浓度的GA_3浸润纸床均降低了脱壳菊芋种子的最终发芽率，推后了其初始萌发时间。

综上，在菊芋种子带壳的条件下，仅有生长调节剂ETH溶液浸润纸床对菊芋种子休眠的破除和萌发有促进作用，促进效果随ETH浓度的升高而增加，初始萌发时间随着ETH浓度的升高而提前，但破除休眠的种子数较少。而在脱壳条件下，与对照组相比，任何浓度的IAA、NAA以及高浓度的GA_3浸润纸床对菊芋种子的萌发均为抑制作用，仅ETH和中、低浓度GA_3对菊芋种子的萌发有促进作用，初始萌发时间随着ETH浓度的升高而提前，随着GA_3浓度的升高而推后，且ETH的促进作用显著强于GA_3（$P<0.05$）。

2.2 不同浓度的4种生长调节剂浸润纸床对菊芋种子发芽势和发芽指数的影响

因带壳菊芋种子在生长调节剂浸润纸床条件下总发芽时间为13 d，其初始萌发时间为从第9天开始，超过了其统计时间（1/2总发芽时间），因此所有带壳种子的发芽势为0（图1）。脱壳菊芋种子只有在对照、3个ETH浓度和2个较低浓度的GA_3处理下测到了发芽势，其发芽势均呈逐渐增加的趋势，且显著高于对照（$P<0.05$）；且ETH对脱壳菊芋种子发芽势的影响显著大于GA_3（$P<0.05$）。

表3　不同浓度的4种植物生长调节剂浸润纸床处理下脱壳菊芋种子的逐日发芽情况

Table 3　Daily germination of Jerusalem artichoke seeds without shell treated with four plant growth regulators at different concentrations in paper bed (%)

生长调节剂种类 Growth regulators type	浓度 Concentration (mg·L^{-1})	萌发时间 Germination time (d)											
		1～2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
NAA	100	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	6.67±1.67f	8.33±1.67ef	11.67±1.67d
	200	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	3.33±1.67fg	3.33±1.67ef	6.67±1.67de
	300	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
IAA	100	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	3.33±1.67fg	3.33±1.67ef	8.33±3.33de
	200	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	6.67±1.67f	10.00±2.89e	11.67±4.41d
	300	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.67±1.67ef	3.33±1.67de
ETH	100	0.00	0.00	6.67±4.41b	15.00±2.89b	18.33±1.67b	23.33±1.67b	31.67±3.33bc	40.00±2.89b	46.67±1.67b	51.67±1.67b	56.67±1.67a
	200	0.00	5.00±2.89a	11.67±1.67a	18.33±1.67ab	23.33±1.67a	30.00±2.89a	36.67±4.41ab	48.00±1.67a	55.00±0.00a	61.67±1.67a	63.33±1.67a
	300	0.00	6.67±1.67a	13.33±1.67a	21.67±3.33a	25.00±2.89a	33.33±1.67a	41.67±1.67a	45.00±2.89ab	51.67±1.67ab	58.33±4.41ab	60.00±2.89a
GA_3	100	0.00	0.00	1.67±1.67c	5.00±2.89c	10.00±0.00c	16.67±1.67c	20.00±2.89de	20.00±2.89d	26.67±4.41d	26.67±4.41d	28.33±3.33c
	200	0.00	0.00	0.00	1.67±1.67c	6.67±1.67c	20.00±5.00bc	26.67±4.41cd	33.33±3.33c	36.67±1.67c	41.67±1.67c	43.33±1.67b
	300	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.67±1.67f	1.67±1.67e	5.00±2.89fg	10.00±5.77e	11.67±4.41d
CK	0	0.00	0.00	0.00	5.00±0.00c	10.00±2.89c	10.00±2.89d	15.00±2.89e	15.00±2.89d	20.00±0.00e	26.67±1.67d	30.00±2.89c

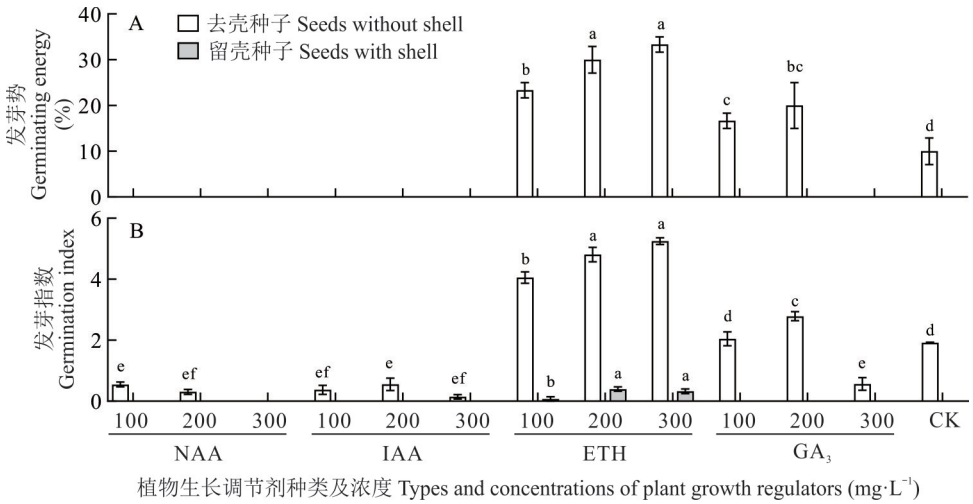


图1 不同浓度的4种植物生长调节剂对菊芋种子发芽势及发芽指数的影响

Fig. 1 Effects of four plant growth regulators at different concentrations on germination energy and germination index of Jerusalem artichoke seeds

数据为平均值±标准误(n=3),不同字母表示处理间差异显著($P<0.05$)。下同。The average±standard error (n=3). Different lowercase letters indicate significant differences ($P<0.05$) among treatments. The same below.

虽然在3个ETH浓度下的带壳种子和300 mg·L^{-1}NAA以外的所有生长调节剂和浓度下脱壳种子的处理中均测到菊芋种子的发芽指数,但ETH处理的带壳菊芋种子的发芽指数低于脱壳菊芋种子,而脱壳菊芋种子的发芽指数也只有3个浓度的ETH和200 mg·L^{-1}的GA_3处理下显著高于对照($P<0.05$),100 mg·L^{-1}的GA_3处理下与对照差异不显著外,其余处理的发芽指数均显著低于对照($P<0.05$)。

2.3 不同浓度的4种生长调节剂浸润纸床对菊芋种子幼苗及根、芽长度的影响

由图2可知,对于带壳菊芋种子,只有ETH的3个浓度处理有种子萌发,测到了根、芽以及幼苗长度,且根、芽及幼苗长度在各处理间无显著差异。脱壳的菊芋种子除了300 mg·L^{-1} NAA浸润的纸床上未测到根、芽和幼苗长度,其余处理间因生长调节剂类型及浓度的不同存在差异,其具体表现为:与对照相比,各浓度GA_3溶液显著增加了脱壳菊芋种子根长($P<0.05$),而对其芽长影响不显著;各浓度ETH溶液显著增加了脱壳菊芋种子芽长($P<0.05$),对根长的影响不显著;各浓度的GA_3和ETH溶液均显著增加了脱壳菊芋种子的苗长($P<0.05$),但根、芽和苗长在不同浓度的ETH和GA_3间的变化并不显著;而对于NAA和IAA,均只有100 mg·L^{-1}浓度时根、

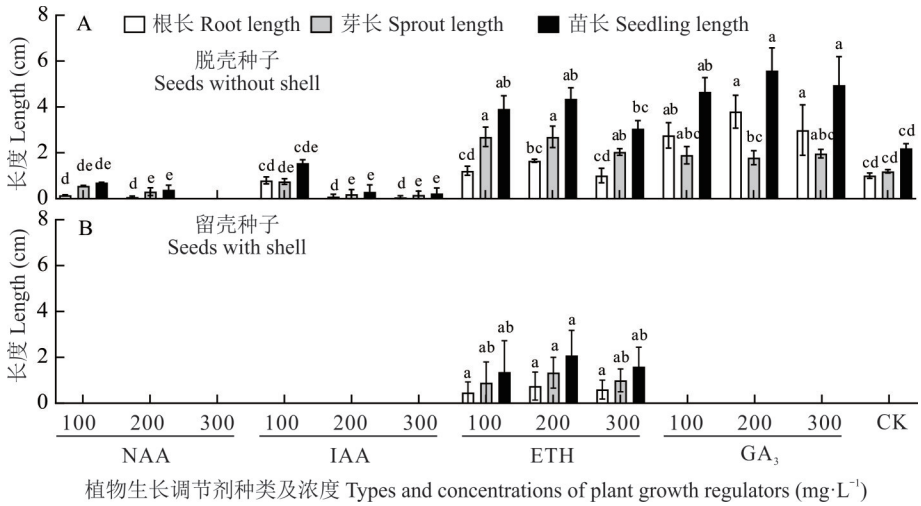


图2 不同浓度的4种植物生长调节剂浸润纸床对萌发菊芋种子根、芽和幼苗长度的影响

Fig. 2 Effects of four plant growth regulators at different concentrations on root, sprout and seedling length of Jerusalem artichoke

芽及苗长与对照无差异，其他2个浓度处理的根、芽及幼苗长度均显著低于对照（$P<0.05$）。这说明ETH各浓度溶液通过促进芽生长增加了脱壳菊芋种子苗长，而GA_3各浓度溶液则通过促进根生长促进了脱壳菊芋种子苗长。

综上，脱壳、ETH溶液浸润纸床发芽可显著（$P<0.05$）破除菊芋种子休眠，提高发芽率，促进幼苗生长。因此，后续研究选择使用不同浓度的ETH溶液和脱壳的菊芋种子。

2.4 不同浓度ETH溶液浸泡不同时间对脱壳菊芋种子萌发时间和发芽率的影响

浸种后脱壳菊芋种子萌发时间和发芽率因ETH浓度和浸泡时间的不同而不同（表4）。就萌发时间而言，ETH浸种提前了脱壳菊芋种子的初始萌发时间，浸种时间影响了脱壳菊芋种子的萌发周期，其具体表现为ETH浸种使脱壳菊芋种子初始萌发时间均比对照提前1 d，均在种子着床的24 h内，对照的初始发芽时间为种子萌发的第2天。对照和ETH溶液浸种4和5 h的脱壳菊芋种子发芽结束时间均比浸种1～3 h的提前1 d，为种子萌发时间的第9天，而浸种1～3 h的为种子萌发时间的第10天。所有浸种处理的菊芋种子T_{50}的发芽率（发芽势）均大于最终发芽率的一半。

ETH溶液浸种的脱壳菊芋种子逐日累计发芽率显著大于对照（$P<0.05$）。其中：对照、ETH溶液短时间浸泡（1～2 h）菊芋种子的整个萌发周期以及ETH溶液长时间（3～5 h）浸泡的菊芋种子萌发周期的前期（1～5 d），逐日累计发芽率随着ETH溶液浓度增加逐渐升高，且逐日绝对发芽率最高的时间随ETH浓度和浸种时间的延长逐渐提前，蒸馏水浸种1和2 h的种子绝对发芽率最高的是第5天，浸种3 h的是第4天，其余处理均在萌发的第3天出现最大值。所有ETH溶液长时间（3～5 h）浸种的菊芋种子萌发后期（5～10 d）累计发芽率虽然在各处理间差异不显著，但随浓度增加和浸种时间延长均呈先增加后降低的趋势，其中100 mg·L^{-1}ETH浸种3和4 h值较大，分别为81.67%和78.33%。

2.5 不同浓度ETH浸泡不同时间对脱壳菊芋种子发芽势和发芽指数的影响

脱壳菊芋种子发芽势、发芽指数均随ETH浓度增加和浸种时间延长呈先增加后降低的趋势（图3），均显著大于对照（$P<0.05$）。ETH浓度对发芽势和发芽指数的影响幅度小于浸种时间，具体表现为：相同浸种时间下，除了对照，不同ETH浓度间的发芽势和发芽指数差异不显著，而相同ETH浓度下，不同浸种时间，除了200和300 mg·L^{-1}ETH浸种的脱壳菊芋种子发芽势在处理间差异不显著，其他处理的发芽势和发芽指数的峰值均显著大于相同浓度的ETH浸种1 h（$P<0.05$）。另外，发芽势和发芽指数出现峰值的处理不同，发芽势在低浓度100 mg·L^{-1}浸种3和4 h，而发芽指数则在较高浓度200和300 mg·L^{-1}ETH浸种4 h。

最终发芽率较高的分别为100 mg·L^{-1}ETH浸种3和4 h，其值分别为81.67%和78.33%。发芽势和发芽指数较大值集中在各浓度ETH溶液浸种3、4和5 h处理。

2.6 不同浓度ETH浸泡不同时间对脱壳菊芋幼苗、根、芽长度的影响

由图4可知，同一溶液浓度下，根长随着浸泡时间的延长均呈先增加后降低的趋势，其峰值大都集中在2或3 h，且大都显著大于浸种1和5 h（$P<0.05$），说明无论ETH浓度如何，浸种时间过长或过短都影响脱壳菊芋种子幼苗的根长；相同浸种时间下，只有2 h浸种的脱壳菊芋种子幼苗根长在所有ETH浓度间差异不显著，其他4个浸种时间的脱壳菊芋种子幼苗根长均随ETH浓度增加呈先增加后降低的趋势，但根长达到峰值时的ETH浓度不同，浸种1 h的种子根长达最大值的ETH浓度是200 mg·L^{-1}，此时的根长显著大于对照（$P<0.05$），但与其余两个浓度ETH溶液浸种的幼苗根长差异不显著。浸种3、4和5 h的脱壳菊芋种子根长达最大值的ETH溶液浓度均为100 mg·L^{-1}，且只有浸种4 h的种子幼苗根长在100和200 mg·L^{-1}间差异不显著，其他同一浸种时间内，100 mg·L^{-1} ETH溶液浸种的脱壳菊芋种子的根长均显著大于其他两个浓度（$P<0.05$），说明低浓度（100 mg·L^{-1}）ETH中短时间（2或3 h）浸种可以促进脱壳菊芋种子幼苗根的生长。脱壳菊芋种子芽长在ETH浓度和浸种时间间变化无规律可循，除了200 mg·L^{-1}ETH溶液浸种3 h的种子芽长显著大于对照处理浸种2 h、300 mg·L^{-1}浸种1和5 h的处理外（$P<0.05$），其余各处理间差异不显著。ETH浓度和浸种时间对脱壳菊芋种子苗长的影响与对根长的影响趋势基本一致。这一结果说明，浸种时间对脱壳菊芋种子幼苗生长指标的影响大于ETH浓度，两者通过影响脱壳菊芋种子幼苗的根长而影响幼苗的长度。

表 4　不同浓度乙烯利溶液浸泡不同时间对脱壳菊芋种子发芽情况的影响

Table 4　Germination status of Jerusalem artichoke seeds without shell soaked in ethephon (ETH) solutions of different concentrations for varying durations (%)

乙烯利浓度 Concentration of ETH (mg·L^{-1})	浸泡时间 Soaking time (h)	萌发时间 Germination rate (d)									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
0	1	0.00	1.67±1.67f	5.00±2.89h	6.67±3.33h	16.67±6.01d	23.33±9.28e	28.33±4.41d	31.67±1.67f	36.67±1.67h	38.33±1.67e
	2	0.00	5.00±0.00ef	10.00±0.00gh	18.33±1.67gh	28.33±1.67cd	33.33±3.33cde	35.00±5.00d	36.67±4.41ef	38.33±3.33gh	40.00±5.00e
	3	0.00	6.67±1.67def	15.00±2.89fgh	25.00±2.89gf	28.33±4.41cd	31.67±1.67de	33.33±3.33d	36.67±1.67ef	40.00±2.89fgh	41.67±1.67e
	4	0.00	8.33±1.67cdef	20.00±0.00efg	25.00±2.89fg	31.67±1.67dd	33.33±1.67cde	38.33±1.67bcd	41.67±1.67def	43.33±1.67efgh	43.33±1.67efgh
	5	0.00	10.00±2.89bcdef	23.33±4.41def	31.67±3.33efg	31.67±3.33cd	35.00±5.00cde	36.67±3.33cd	43.33±1.67cdef	45.00±2.89defgh	45.00±2.89defgh
100	1	1.67±1.67a	5.00±0.00ef	23.33±4.41def	33.33±1.67def	43.33±3.33bc	50.00±5.77bcd	55.00±7.64abc	55.00±7.64bcde	56.67±6.01cdefg	60.00±5.00bcd
	2	3.33±3.33a	8.33±1.67cdef	33.33±7.26abcd	41.67±7.26bcde	50.00±5.00ab	53.33±4.41abc	56.67±4.41ab	58.33±4.41abcd	60.00±5.77bcdef	61.67±4.41abcd
	3	3.33±1.67a	11.67±1.67abcde	36.67±1.67abc	46.67±3.33abcd	61.67±1.67a	73.33±1.67a	75.00±2.89a	76.67±1.67a	80.00±0.00a	81.67±1.67a
	4	5.00±3.33a	15.00±2.89abcd	38.33±1.67abc	50.00±2.89abc	63.33±4.41a	71.67±4.41ab	71.67±4.41a	73.33±6.01ab	78.33±3.33ab	78.33±3.33ab
	5	5.00±2.89a	18.33±3.33ab	41.67±1.67ab	53.33±1.67abc	65.00±2.89a	66.67±3.33ab	68.33±1.67a	71.67±3.33ab	73.33±4.41abc	73.33±4.41abc
200	1	3.33±3.33a	8.33±1.67cdef	26.67±3.33cdef	38.33±1.67cdef	51.67±1.67ab	56.67±3.33ab	58.33±4.41a	60.00±2.89abcd	60.00±2.89bcdef	61.67±1.67abcd
	2	5.00±2.89a	10.00±0.00bcdef	35.00±0.00abcd	45.00±2.89abcde	51.67±1.67ab	55.00±0.00ab	58.33±1.67a	58.33±1.67abcd	61.67±1.67abcde	63.33±3.33abc
	3	6.67±4.41a	13.33±3.33abcde	38.33±3.33abc	48.33±1.67abc	63.33±7.26a	65.00±8.66ab	70.00±7.46a	71.67±8.81ab	73.33±9.28abc	76.67±6.01abc
	4	8.33±4.41a	16.67±1.67abc	41.67±1.67ab	51.67±1.67abc	66.67±6.67a	70.00±8.33ab	71.67±6.67a	73.33±8.33ab	75.00±7.64abc	75.00±7.64abc
	5	6.67±3.33a	18.33±4.41ab	43.33±1.67ab	56.67±1.67ab	65.00±2.89a	66.67±1.67ab	66.67±1.67a	70.00±2.89ab	71.67±1.67abc	71.67±1.67abc
300	1	5.00±2.89a	10.00±0.00bcdef	30.00±2.89bcde	41.67±1.67bcde	53.33±3.33ab	56.67±3.33ab	58.33±1.67	60.00±2.89abcd	61.67±1.67abc	63.33±1.67ab
	2	6.67±3.33a	11.67±1.67abcde	38.33±1.67abc	46.67±1.67abcd	51.67±1.67ab	58.33±1.67ab	60.00±2.89a	63.33±4.41abc	65.00±2.89abcd	66.67±4.41ab
	3	8.33±4.41a	15.00±2.89abcd	41.67±4.41ab	50.00±2.89abc	65.00±0.00a	70.00±2.89ab	70.00±2.89a	73.33±4.41ab	73.33±4.41abc	75.00±5.00ab
	4	8.33±4.41a	18.33±1.67ab	43.33±1.67ab	55.00±2.89ab	63.33±1.67a	66.67±1.67ab	70.00±0.00a	71.67±1.67ab	73.33±1.67abc	73.33±1.67abc
	5	5.00±2.89	20.00±0.00a	46.67±1.67a	58.33±8.33a	60.00±7.64ab	61.67±9.28ab	65.00±10.00a	66.67±9.28ab	68.33±10.93abc	68.33±10.93abc

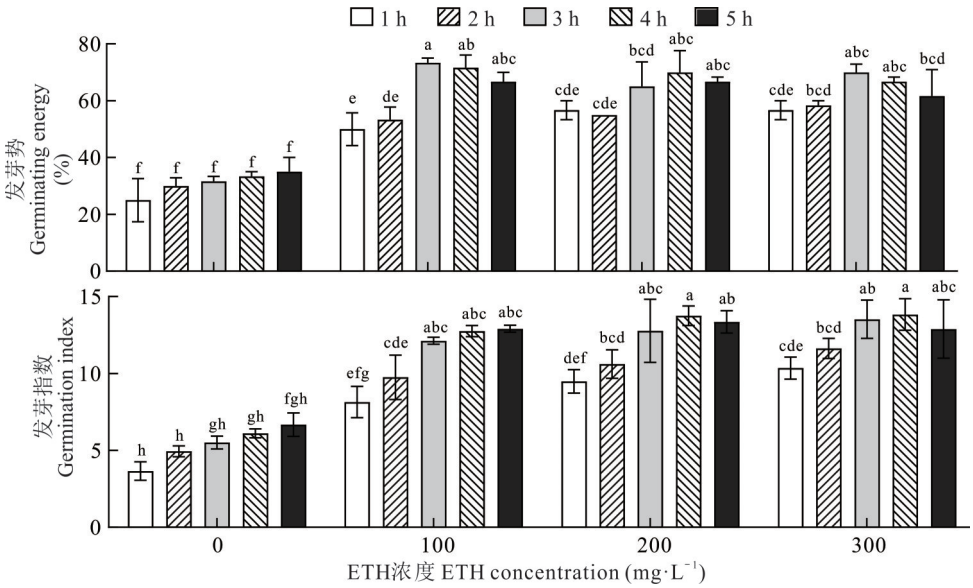


图 3　不同浓度 ETH 溶液浸泡不同时间对脱壳菊芋种子发芽势及发芽指数的影响

Fig. 3　Effects of different concentrations of ethephon (ETH) solutions on germination energy and index of different durations of soaking on Jerusalem artichoke seeds

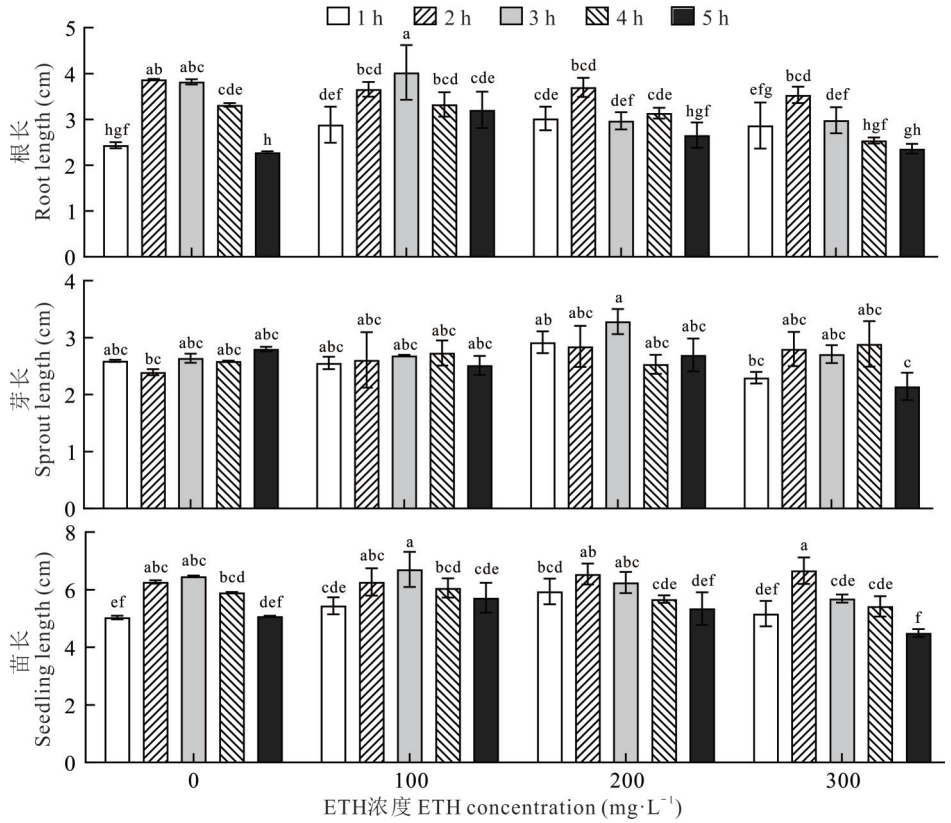


图 4　不同浓度 ETH 溶液浸泡不同时间对脱壳菊芋种子芽、根、幼苗长度的影响

Fig. 4　Effects of different concentrations of ethephon (ETH) solutions on root, sprout and seedling length of Jerusalem artichoke

3　讨论

3.1　脱壳破除菊芋种子休眠的效果

种壳在多数植物中扮演休眠调控的角色,通过物理阻隔、机械约束以及生化物质抑制等多重机制维持种子休眠,保证种子在自然环境中的存活与分布[22]。不同植物种壳调控机制不同,破除休眠的方法和效果也就不同。本

研究发现生长调节剂浸润纸床时，所有菊芋种子均出现吸胀现象，但带壳种子仅在ETH溶液浸润的纸床上有零星发芽，而IAA、NAA和GA_3溶液和蒸馏水浸润的纸床上均未见发芽种子。脱壳菊芋种子除了在300 mg·L^{-1} NAA溶液浸润纸床未见发芽外，其他处理均有种子发芽，但发芽率因调节剂类型和浓度的不同而不同。ETH溶液浸润纸床不仅使脱壳菊芋种子的发芽率比带壳种子提高了7倍，还显著增加了发芽势、发芽指数以及幼苗的根长、芽长和整体苗长($P<0.05$)，说明壳层严重阻碍了菊芋种子的萌发，导致休眠，且壳层的阻碍作用并不是单纯的物理阻碍，还有壳层本身所含抑制萌发的生化物质的作用。这一结果与在野牛草(*Buchloe dactyloides*)[23]、朴树(*Celtis sinensis*)[24]、红豆杉(*Taxus wallichiana* var. *chinensis*)[25]等种子上的研究结果相似，其原因是种子通过种皮物理阻碍和种壳中积累的大量抑制萌发的活性物质阻碍胚轴吸水和相关酶的激活，复合抑制了菊芋种子的萌发，而脱壳处理可通过去除壳层的这些抑制因子，显著促进种子的萌发。

因此，在实际生产中，针对带壳休眠的种子可采用轻度机械脱壳或化学方式改变壳层特性，以破除休眠并显著提高发芽率，为作物早期育苗环节提供稳定、高效的技术支撑，助力提升育苗质量与培育效率。

3.2 生长调节剂类型和浓度对菊芋种子休眠的破除效果

种子休眠是由抑制激素与促进激素间的拮抗平衡决定的，生长调节剂对种子休眠的解除呈剂量依赖性和种类协同效应特征[26-27]。因此，研究生长调节剂对种子休眠的作用，首先要关注调节剂的类型和使用浓度。本研究结果表明，生长调节剂浸润纸床对菊芋种子休眠破除效果与类型、浓度、种子带壳与否密切相关。

3.2.1 NAA、IAA的显著抑制效应 NAA、IAA溶液浸润纸床均未能使带壳菊芋种子萌发，且对脱壳菊芋种子萌发产生了抑制作用，表现为脱壳菊芋种子的发芽率、发芽势、发芽指数以及根、芽、苗的长度均显著低于对照($P<0.05$)。与NAA、IAA在苦瓜(*Momordica charantia*)[28]和黄瓜(*Cucumis sativus*)[29]种子上表现出浓度依赖的双相效应，低浓度促进或不影响种子萌发，过量则显著抑制种子萌发的研究结果有出入，这可能是本研究所设置的浓度过高且不同植物对IAA和NAA敏感度不同所致，关于低浓度NAA、IAA对菊芋种子萌发的影响有待于进一步研究。

3.2.2 GA_3的条件性促进效应 GA_3溶液浸润纸床不能使带壳菊芋种子萌发；对脱壳菊芋种子而言，其作用则呈先升后降的剂量响应，表现为过高和过低浓度GA_3抑制其萌发和幼苗生长，中等浓度GA_3促进了萌发，200 mg·L^{-1}时各发芽指标(发芽率、发芽势、发芽指数)和生长指标(根长、芽长、苗长)均达到峰值，且显著高于对照($P<0.05$)，且对幼苗胚芽伸长的促进作用大于胚根。此结果与向日葵(*Helianthus annuus*)[30]和红胡柴(*Bupleurum scorzonerifolium*)[31]种子的研究结果相似，说明适宜浓度的GA_3能够激活胚轴伸长和酶活性，促进芽的生长而突破种皮[32]，且GA_3的正向效应是有上限的。但阳艳芳等[33]对银缕梅(*Parrotia subaequalis*)种子的研究中高浓度赤霉素并未有抑制效果，这可能是不同植物对赤霉素的耐受性和植物种子的形态学特性(带壳与否)不同所致。

3.2.3 ETH最有破除效应 ETH是本研究中唯一一种溶液浸润纸床使带壳和脱壳两种形态的菊芋种子都萌发的调节剂，虽然ETH浸润纸床的带壳菊芋种子发芽率仅仅只有8.33%，但是使溶液浸润纸床处理的带壳菊芋种子实现了发芽率为0的突破。ETH浸润纸床时，随着浓度的增加，脱壳种子发芽率为56.67%～63.33%，呈先增后降，且对根生长的促进作用大于芽，根长随浓度增加呈先增后降的趋势，表明ETH主要通过促进胚根伸长来突破种皮，促进种子萌发而提升整体发芽活力。这说明ETH可通过促进种子胚胎的细胞分裂和胚根生长来促进种子萌发[34]。ETH对菊芋种子萌发作用的结果与在文冠果(*Xanthoceras sorbifolium*)[35]和青稞(*Hordeum vulgare* var. *nudum*)[36]种子的研究结果相似，但菊芋幼苗根生长的促进作用大于芽与其对青稞幼苗芽的生长促进作用大于根的结果却相反，其原因可能是种质或者生境不同所致。Ajmal等[37]研究表明，ETH的施用对多种不同生命形式的盐生植物种子的休眠解除并无任何显著影响，却可减弱盐分效应从而提高种子在高盐环境下的发芽率。这表明ETH促进种子萌发的原因因植物种和生境的不同而不同，推测是不同植物种或生境下植物中EHT的作用通路不一致。

相较于GA_3，ETH对脱壳菊芋种子萌发和幼苗生长起促进作用的浓度范围更广，对种子萌发和幼苗生长的

促进作用更大，促进的方式不同，ETH对根生长的促进作用更明显，对芽生长的促进作用较弱，而GA_3则对芽生长的促进作用大于根。

3.2.4 纸床法的核心结论与作用特点　综合来看，在调节剂浸润纸床试验中，脱壳是突破菊芋种子休眠的关键；在脱壳条件下，IAA与NAA均表现为对菊芋种子萌发产生抑制作用，不宜在菊芋种子破除休眠的工艺中使用。ETH（100～300 mg·L^{-1}）是破除菊芋种子休眠最有效的生长调节剂，能够显著提升发芽率（提高80%以上）并促进根系伸长（$P<0.05$）。GA_3只有适中浓度（200 mg·L^{-1}）时才可促进芽的伸长，但对发芽率的提升效果（43.33%）不如ETH。这与徐小玉等[38]对美女樱（*Verbena hybrida*）种子的研究结果一致。由此看来，不同调节剂破除菊芋种子休眠的机制不同，GA_3仅通过促进菊芋种子胚芽的生长，而ETH却是通过促进胚根生长和缓解种皮阻碍的双重作用来实现种子休眠的破除。综合考虑生长调节剂的有效浓度范围、发芽指标和幼苗生长指标得出，脱壳＋ETH（100～300 mg·L^{-1}）是当前条件下破除菊芋种子休眠最有效的组合。

3.2.5 纸床法的局限性与后续研究方向　ETH溶液浸润纸床法虽然可控性强、便于观察且能够精准模拟种子萌发环境并减少外界干扰，但却因纸床保水性差导致种子吸水不均、萌发时间不一致，需要频繁、严格地调控湿度[39]；此外，纸床发芽对种子数量和大小都有限制，难以满足大面积商业化生产的需求[40]。基于这诸多局限性，为了实现更简便、适合大规模应用的破除休眠技术，本研究转向直接浸种方式，进行菊芋种子休眠破除方法的研究。

在后续试验中，选取100、200和300 mg·L^{-1}共3个ETH浓度，设置不同浸泡时间（1、2、3、4、5 h）对脱壳菊芋种子进行处理，系统测定并比较各处理间发芽时间、发芽率、发芽势和发芽指数，进一步探索和优化菊芋种子破除休眠的工艺。这样既保留了ETH对根系和发芽的显著促进作用，又克服了纸床保水性差、操作繁琐的缺点，为加快菊芋育种和高效、规模化的育苗提供了更实用的技术方法。

3.3 不同浓度ETH溶液浸种不同时间对脱壳菊芋种子休眠的破除效果

脱壳能使菊芋种子直接暴露于溶液中，避免浸种时壳层的物理屏障和可能存在的化学抑制物对ETH和水分的渗透限制，从而使水分和ETH的渗透路径缩短，激素调控效率增高，因此，本研究选用了脱壳的菊芋种子进行ETH溶液浸种处理，结果表明，无论是蒸馏水还是ETH溶液，与浸润纸床相比，浸种均提高了脱壳菊芋种子的发芽指数和生长指数。这与外源激素溶液浸种脱壳核桃（*Juglans regia*）[41]种子和温水浸种杜仲（*Eucommia ulmoides*）[42]种子的研究结果一致，说明脱壳浸种更有利于破除菊芋种子休眠，促进其萌发。其原因可能是浸种使种子快速吸收水分和外源激素，溶出、稀释或者平衡了抑制因子，提高了相关酶活性，从而破除了种子休眠，促进了种子萌发[43-44]。

3.3.1 ETH溶液浸种对菊芋种子萌发效果的影响　浸种对菊芋种子休眠破除效果因ETH浓度和浸种时间不同而不同，具体表现为：与对照相比，ETH溶液浸种均提前了脱壳菊芋种子初始发芽时间（1 d），显著提高了种子发芽率、发芽势、发芽指数（$P<0.05$），但对根长、芽长和苗长影响不显著；长时间（4和5 h）浸种还缩短了脱壳菊芋种子的萌发周期（1 d）；不同ETH浓度和浸种时间对脱壳菊芋种子萌发指标的影响呈先升后降的趋势。这与在赖草（*Leymus secalinus*）[45]和萤蔺（*Scirpus juncoides*）[46]种子上的研究结果以及赤霉素浓度与浸种时间的组合在黄连木（*Pistacia chinensis*）[47]种子上的研究结果一致，说明ETH浓度与浸种时间对脱壳菊芋种子的作用符合浓度－时间交互效应，是种子萌发中常见的生理现象。其最佳组合为100～200 mg·L^{-1} ETH浸种3～4 h，菊芋种子的发芽势均≥60%，其中100 mg·L^{-1} ETH浸种3 h处理的最终发芽率最高，达81.67%，显著高于对照（$P<0.05$）。

3.3.2 ETH溶液浸种对菊芋幼苗生长效果的影响　ETH溶液浸种对脱壳菊芋种子幼苗生长指标的影响主要取决于浸种时间，且苗长的变化主要通过对根长的影响来实现，因为其对芽长的影响不显著。表现为根长随浸泡时间的推移呈先增加后降低的趋势，其峰值大都出现在浸种3和4 h，但只有100 mg·L^{-1}溶液浸种3、4、5 h和200 mg·L^{-1}溶液浸种1 h处理的根长显著高于对照（$P<0.05$），其余处理间差异均不显著，且根长的提升趋势与发芽率的变化趋势基本一致，这与刘金海等[48]在杂交臂形草（*Brachiaria hybrid*）种子上的研究结果相似，Hayat等[49]在对向日葵种子的研究中也指出，乙烯可刺激胚轴产生活性氧（reactive oxygen species，ROS）进而解除向日

葵种子的休眠状态。说明ETH浸种主要是通过促进胚根的生长突破种皮,破除菊芋种子的休眠。

综上,ETH溶液浸种整体提前了脱壳种子初期萌发时间,显著提高了发芽势、发芽率、发芽指数($P<0.05$)以及根长和苗长;长时间(4~5 h)浸种还缩短了菊芋种子的萌发周期;ETH浓度和浸种时间对萌发指标和生长指标的影响呈先上升后下降的剂量-时间效应,最佳组合为脱壳+100 mg·L^{-1}ETH浸泡3 h,但100~200 mg·L^{-1}浸种3~4 h处理效果相近,考虑到生产的经济性和操作的方便性,建议实际生产中操作时使用100~200 mg·L^{-1}浸种3~4 h。

4 结论

菊芋种子休眠由种壳物理屏障及内部激素失衡共同导致。IAA、NAA抑制菊芋种子的萌发,GA_3对菊芋种子休眠的破除效果是有条件的,仅对脱壳种子有低效促进作用。ETH(100~300 mg·L^{-1})是唯一能同时促进带壳与脱壳种子萌发的调节剂,对脱壳后的菊芋种子促进效果最好,发芽率为56.67%~63.33%;GA_3通过促进胚芽的生长破除菊芋种子休眠,而ETH是通过缓解种皮障碍和促进胚根的生长破除菊芋种子的休眠。浸种法能显著破除菊芋种子的休眠,提升萌发初始时间,提高发芽指标,ETH浸种处理时,其中浸种时间的影响大于浓度。综合最优方案为:脱壳+ETH(100~200 mg·L^{-1})浸种3~4 h,发芽势均超60%,最终发芽率为78%~81%,适于生产应用。

参考文献 References:

[1] Kong T, Wu X Y, Liu L L, *et al*. Main ecological characteristics of Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) in aeolian sandy land. Chinese Journal of Ecology, 2009, 28(9): 1763-1766.
孔涛, 吴祥云, 刘玲玲, 等. 风沙地菊芋的主要生态学特性. 生态学杂志, 2009, 28(9): 1763-1766.

[2] Shao T Y, Gu X Y, Zhu T S, *et al*. Industrial crop jerusalem artichoke restored coastal saline soil quality by reducing salt and increasing diversity of bacterial community. Applied Soil Ecology, 2019, 138: 195-206.

[3] Li S. Effect and mechanism of jerusalem artichoke planting on coastal saline-alkaline land improvement. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2021.
李帅. 菊芋对滨海盐碱地的生态修复效果与机制研究. 南京: 南京农业大学, 2021.

[4] Shao T Y. Study on the effect and mechanism of jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) planting on microbiome and metabolome of saline-alkali soil. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2022.
邵天韵. 种植菊芋对盐渍土壤代谢及微生物组的影响与机制研究. 南京: 南京农业大学, 2022.

[5] Lu S P, Chen X W, Li L L, *et al*. Research progress on the active ingredients, nutritional value, and application in livestock and poultry production of Jerusalem artichoke feed. Chinese Journal of Animal Science, 2025, 61(2): 32-37.
路顺萍, 陈雪文, 李龙龙, 等. 菊芋饲料的活性成分、营养价值及其在畜禽生产中的应用. 中国畜牧杂志, 2025, 61(2): 32-37.

[6] Qiao Y F. Study on the efficient extraction of Jerusalem artichoke inulin and its probiotic intestinal function. Taiyuan: Shanxi Agricultural University, 2016.
乔月芳. 菊芋菊糖高效提取技术与肠道益生功能的研究. 太原: 山西农业大学, 2016.

[7] Tian M, Zong A Z, Liu L N. Research progress on characteristics and application of inulin from Jerusalem artichoke. Cereals & Oils, 2022, 35(7): 14-16.
田敏, 宗爱珍, 刘丽娜. 菊芋菊糖的特性及应用研究进展. 粮食与油脂, 2022, 35(7): 14-16.

[8] Zhao M L, Guo Y T, Wang X M, *et al*. Research on function components of Jerusalem artichoke and its application progress in livestock production. Feed Research, 2024, 47(6): 143-147.
赵孟良, 郭怡婷, 王鑫淼, 等. 菊芋功能成分及其在畜牧生产中的应用进展. 饲料研究, 2024, 47(6): 143-147.

[9] Zhou L K, Ge Q F, Teng H K. Progress in preparation of biobased compounds from energy plant Jerusalem artichoke. Chemical Industry and Engineering Progress, 2020, 39(7): 2612-2623.
周立坤, 葛庆峰, 滕厚开. 能源植物菊芋制备生物基化合物研究进展. 化工进展, 2020, 39(7): 2612-2623.

[10] Ro F, Probenzano E M, Kuzmanović L, *et al*. Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.): A versatile and sustainable crop for renewable energy production in Europe. Agronomy, 2019, 9(9): 528.

[11] Jin Z Y. Suitability and productivity evaluation of energy crop Jerusalem artichoke cultivation in marginal land of Shaanxi Province. Xi'an: Chang'an University, 2023.
金子悦. 陕西边际土地能源作物菊芋种植适宜性及产能综合评价. 西安: 长安大学, 2023.

[12] He T F. Study on the changes of chemical components of Jerusalem artichoke tubers in the saline habitat. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2021.
何腾飞. 盐渍生境下菊芋块茎发育期化学组分变化的研究. 南京: 南京农业大学, 2021.

[13] Yang S P, Du G L, Tian J, *et al*. First report of tuber soft rot of Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) caused by *Rhizopus arrhizus* in Qinghai Provinces of China. Plant Disease, 2020, 104(12): 3265.

[14] Lv S Q, Kou Y X, Zeng J, *et al*. Characteristics of sexual reproduction and possibility of artificial hybridization of *Helianthus tuberosus* L. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2018, 31(6): 1272－1278.
吕世奇, 寇一翾, 曾军, 等. 菊芋有性繁殖特性与人工杂交育种研究. 西南农业学报, 2018, 31(6): 1272－1278.

[15] Naoto S, Annie M. ABA metabolism and homeostasis in seed dormancy and germination. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(10): 5069.

[16] Wu Y, Zhou Y J, Hu H, *et al*. Advances in molecular mechanisms of seed dormancy and release. Seed, 2021, 40(5): 63－70.
吴玉, 周亚晶, 胡惠, 等. 种子休眠与解除的分子机制研究进展. 种子, 2021, 40(5): 63－70.

[17] Wróbel S, Kęsy J, Treder K. Effect of ethanol and plant growth regulators on termination of potato microtuber dormancy. Plant Breeding and Seed Science, 2015, 71(1): 23－36.

[18] Del Z B, Andrea A, Della M M, *et al*. The interplay of specific hormonal profile in fruit parts of sunflower inbred lines with contrasting dormancy levels during germination and dormancy breaking by exogenous application of plant growth regulators. Crop Science, 2023, 63(2): 852－866.

[19] Peng L, Yang B Y, Zhang G, *et al*. Seed germination and seedling growth physiological characteristics of *Polygala tenuifolia* Willd. under drought stress. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2018, 38(4): 741－749.
彭亮, 杨冰月, 张岗, 等. 干旱胁迫对远志种子萌发及幼苗生长和生理特性的影响. 西北植物学报, 2018, 38(4): 741－749.

[20] Zhang T, Deng G L, Liu J X. Effects of salt stress and drought stress on seed germination of *Chrysanthemum coronarium*. Seed, 2019, 38(7): 79－84.
张涛, 邓国丽, 刘金祥. 盐胁迫和干旱胁迫对小叶茼蒿种子萌发的影响. 种子, 2019, 38(7): 79－84.

[21] Yan X F, Liu J L, Bei Z L, *et al*. Characteristics of seed germination and seedling growth of *Caragana korshinskii* under different light intensities. Chinese Journal of Ecology, 2015, 34(4): 912－918.
闫兴富, 刘建利, 贝盏临, 等. 不同光强条件下柠条锦鸡儿的种子萌发和幼苗生长特征. 生态学杂志, 2015, 34(4): 912－918.

[22] Leadem C L. Dormancy-unlocking seed secrets//Landis T, Thompson J. National proceedings: Forest and conservation nursery associations－1997. Portland, Oregon, USA: Department of Agriculture Forest Service Pacific Northwest Research Station, 1997: 43－52.

[23] Zou J Z. Effects of buffalograss seeds soaking with exogenous hormones on germination and seedling growth and physiology. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2017.
邹竣竹. 激素浸种对野牛草种子发芽与幼苗生长生理的影响. 北京: 中国林业科学研究院, 2017.

[24] Qin Y F. Study on physiology biochemistry and germination of *Celtis sinensis* seed. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2013.
秦一芳. 朴树种子生理生化及萌发特性研究. 福州: 福建农林大学, 2013.

[25] Ma G Z. Study on the seed dormancy mechanisms and breaking dormancy technologies of *Taxus wallichiana* var. *chinensi*. Yangling: Northwest A&F University, 2023.
马港振. 红豆杉种子休眠机理及解除休眠技术研究. 杨凌: 西北农林科技大学, 2023.

[26] Xin X Y, Liu P. Research progress on molecular mechanisms of seed dormancy and germination regulated by plant hormones. Acta Agriculturae Zhejiangensis, 2023, 35(6): 1485－1496.
莘晓月, 刘鹏. 激素调控种子休眠与萌发分子机制研究进展. 浙江农业学报, 2023, 35(6): 1485－1496.

[27] Liu X, Hou X. Antagonistic regulation of ABA and GA in metabolism and signaling pathways. Frontiers in Plant Science, 2018, 9(1): 251.

[28] Li X, Wang Y D, Zhang W J, *et al*. Effects of different NAA, IAA, IBA treatment on seed germination of *Momordica*

charantia. Guangdong Agricultural Sciences, 2008(12): 47-48.
李旭, 王垠敦, 张卫君, 等. 不同NAA、IAA、IBA处理对苦瓜种子萌发的影响. 广东农业科学, 2008(12): 47-48.

[29] Hu F L, Wang X J, Chu P P. Effect of plant hormones on cucumber seed germination. Seed, 2016, 35(3): 42-44, 47.
呼凤兰, 王晓晶, 褚盼盼. 几种植物激素对黄瓜种子发芽的影响. 种子, 2016, 35(3): 42-44, 47.

[30] Liu J X, Shan J J, Wang P. Effects of maturity and growth regulators on ornamental sunflower of different genotypes. Anhui Agricultural Science Bulletin, 2022, 28(6): 102-106.
刘继霞, 山军建, 王平. 成熟度和生长调节剂对不同基因型观赏向日葵种子休眠期的影响. 安徽农学通报, 2022, 28(6): 102-106.

[31] Sun Y X, Wang H, Wang B S, *et al*. Study on the germination characteristics of *Bupleurum scorzonerifolium* seeds. Seed, 2025, 44(5): 43-51.
孙逸轩, 王瀚, 王宝顺, 等. 红柴胡种子萌发特性研究. 种子, 2025, 44(5): 43-51.

[32] Li B Z, Zhao X, An G Y. Recent advances in research of gibberellin. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2011, 27(1): 1-5.
李保珠, 赵翔, 安国勇. 赤霉素的研究进展. 中国农学通报, 2011, 27(1): 1-5.

[33] Yang Y F, Luo L K, Ding C, *et al*. Effects of gibberellin on seed germination and seedling growth of *Parrotia subaequalis*, a rare and endangered plant species. Chinese Journal of Ecology, 2024, 43(7): 2026-2032.
阳艳芳, 罗来开, 丁聪, 等. 赤霉素对珍稀濒危植物银缕梅种子萌发及幼苗生长的影响. 生态学杂志, 2024, 43(7): 2026-2032.

[34] Kowsalya K, Halka J, Anand M, *et al*. Unraveling the multifaceted role of ethephon in plant physiology: From seed germination to crop maturation and harvesting. Journal of Plant Biochemistry and Biotechnology, 2025, 34(3): 1-26.

[35] Wang Y T, Zhang J Y, Liu Z L, *et al*. Effects of exogenous hormone ethephon on seed germination of *Xanthoceras sorbifolium*. Journal of Northeast Forestry University, 2025, 53(8): 35-39.
王雨童, 张建瑛, 刘忠玲, 等. 外源激素乙烯利对文冠果种子萌发的影响. 东北林业大学学报, 2025, 53(8): 35-39.

[36] Zheng M Y, Zhou R, Xiong M X, *et al*. Influences of plant growth regulators on seed germination, seedling growth and drought tolerance of highland barley. Jiangsu Agricultural Sciences, 2023, 51(10): 105-112.
郑明阳, 周锐, 熊敏先, 等. 植物生长调节剂对青稞种子萌发、幼苗生长及耐旱性的影响. 江苏农业科学, 2023, 51(10): 105-112.

[37] Ajmal M K, Raziuddin A, Bilquees G, *et al*. Dormancy and germination responses of halophyte seeds to the application of ethylene. Comptes Rendus Biologies, 2009, 332(9): 806-815.

[38] Xu X Y, Zhang F Y, Cao Y. Effects of gibberellin and ethephon on seed germination and seedling growth of *Verbena hybrida*. Seed, 2014, 33(6): 72-74.
徐小玉, 张凤银, 曹阳. 赤霉素和乙烯利对美女樱种子萌发及幼苗生长的影响. 种子, 2014, 33(6): 72-74.

[39] Liu Z F. Seed science experiment guide. Beijing: Chemical Industry Press, 2011: 74-75.
刘子凡. 种子学实验指南. 北京: 化学工业出版社, 2011: 74-75.

[40] Zhu J B, Shan C G, Ni D P, *et al*. Advantages of the paper bed method of "backwash filter paper" in the determination of germination rate of small seeds. Seed Science & Technology, 2016, 34(10): 127-128.
朱京斌, 单成钢, 倪大鹏, 等. "倒扣滤纸"纸床法在小粒种子发芽率测定方面的优势研究. 种子科技, 2016, 34(10): 127-128.

[41] Ding W W, Guo S, Zhang R, *et al*. Effects of different treatments on seed germination and seedling growth of Wen 185 *Juglans regia* L. Seed, 2023, 42(2): 90-96.
丁文文, 郭松, 张锐, 等. 不同处理对"温185"核桃种子萌发及幼苗生长的影响. 种子, 2023, 42(2): 90-96.

[42] Wang N, Dong Y Y, Yuan M L, *et al*. Effect of warm water soaking on protective enzyme activity and endogenous hormones content of *Eucommia ulmoides* seed during different stages of germination. Bulletin of Botanical Research, 2020, 40(4): 523-529.
王宁, 董莹莹, 袁美丽, 等. 温水浸种对杜仲种子萌发过程中保护酶活性及内源激素含量变化的影响. 植物研究, 2020, 40(4): 523-529.

[43] Xu C, Chen M, Liu J H, *et al*. Effects of soaking temperature and time on seed germination of *Setaria sphacelata* cv. Narok. Grassland and Turf, 2020, 40(3): 75-79.
徐翠, 陈梅, 刘金海, 等. 浸种温度与时间对纳罗克非洲狗尾草种子萌发的影响. 草原与草坪, 2020, 40(3): 75-79.

[44] Dong L J, Chen S C, Shi A P, *et al*. The influence of different treatment methods on the germination of *Pistacia chinensis*

seeds. Forest Science and Technology, 2025(7): 73－76.
董利军, 陈仕昌, 石安平, 等. 不同处理方法对黄连木种子萌发的影响. 林业科技通讯, 2025(7): 73－76.

[45] Liu W, Chang B H, Xu Q F, *et al*. Effects of SA, ETH and IAA on breaking seed dormancy of *Leymus secalinus*. Acta Agrestia Sinica, 2021, 29(1): 195－201.
刘伟, 畅宝花, 许庆方, 等. SA, ETH和IAA处理对破除赖草种子休眠的影响. 草地学报, 2021, 29(1): 195－201.

[46] Liu Y, Zhang S X, Tang X J, *et al*. Studies on methods for dormancy-breaking of *Scirpus juncoides* Roxb. seeds. Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis, 2020, 42(6): 1099－1106.
刘亚, 张苏新, 唐兴佳, 等. 解除蔌蔺种子休眠方法研究. 江西农业大学学报, 2020, 42(6): 1099－1106.

[47] Zhao D, Fu Z L, Qi H. Germination characteristics and seedling cultivation research of *Pistacia chinensis* seeds. China Seed Industry, 2017(3): 34－36.
赵栋, 付作霖, 齐昊. 黄连木种子发芽特性及育苗研究. 中国种业, 2017(3): 34－36.

[48] Liu J H, Xu C, Luo Q, *et al*. Effect of ethephon on domestic *Brachiaria hybrid* seeds germination and seedling growth. Journal of Yunnan Agricultural University (Natural Science), 2022, 37(4): 679－683.
刘金海, 徐翠, 罗钦, 等. 乙烯利对国产杂交臂形草种子萌发及幼苗生长的影响. 云南农业大学学报(自然科学), 2022, 37(4): 679－683.

[49] Hayat E M B, Yasar S, Jérémie B, *et al*. Reactive oxygen species, abscisic acid and ethylene interact to regulate sunflower seed germination. Plant, Cell & Environment, 2015, 38(2): 364－374.