

DOI:10.11686/cyxb2025373

<http://cyxb.magtech.com.cn>

陈娜, 覃滢卜, 彭德力. 藏东南山地特有种杂色钟报春种子萌发的生态适应策略. 草业学报, 2026, 35(7): 165—174.

CHEN Na, QIN Ying-bo, PENG De-li. Ecological adaptation strategies of seed germination in *Primula alpicola*, an endemic alpine species in the southeastern Xizang Plateau. Acta Prataculturae Sinica, 2026, 35(7): 165—174.

藏东南山地特有种杂色钟报春种子萌发的生态适应策略

陈娜¹, 覃滢卜¹, 彭德力^{1,2*}

(1. 云南师范大学生命科学学院, 云南 昆明 650500; 2. 云南师范大学生物质能可持续发展与利用教育部工程研究中心, 云南 昆明 650500)

摘要:以藏东南山地特有种杂色钟报春为试验对象, 系统探究了其种子休眠与萌发特性。通过外源赤霉素(GA_3)添加、干燥后熟和低温层积处理研究种子休眠解除方法, 并分析了休眠解除过程中种子萌发对不同温度(恒温: 1、5、10、15、20、25、30 °C; 变温: 5 °C/1 °C、15 °C/5 °C、25 °C/15 °C)和光照条件(12 h 光照/12 h 黑暗和持续黑暗)的响应。结果表明: 新成熟种子萌发需要较高温度(>20 °C), 在低温(1~15 °C)下萌发率显著降低, 且萌发对光照有明显需求, 尤其在低温条件下, 而且添加外源 GA_3 能显著促进萌发。干燥后熟与低温层积均能有效打破种子初始休眠, 但是低温层积效果更佳。随着休眠逐渐解除, 种子萌发的温度范围变宽(5~30 °C), 基础萌发温度(T_b)逐渐降低, 从 -2.092 °C(低温层积3个月)降至 -4.035 °C(低温层积6个月), 而萌发最适温度(T_o)和最高温度(T_c)无明显变化。休眠解除后, 种子萌发对光照的需求降低。本研究证实杂色钟报春种子在成熟散播时具有 2 型浅型生理休眠。初始萌发依赖于较高温度, 环境条件不满足时表现为条件休眠。越冬过程逐渐解除休眠, 使种子获得在较低温度下萌发的能力, 从而能在春季融雪后快速萌发, 延长幼苗生长季, 提高存活率。这种萌发行为是高山植物对短生长季环境的关键适应策略。

关键词: 杂色钟报春; 休眠; 萌发; 低温层积; 干燥后熟

Ecological adaptation strategies of seed germination in *Primula alpicola*, an endemic alpine species in the southeastern Xizang Plateau

CHEN Na¹, QIN Ying-bo¹, PENG De-li^{1,2*}

1. School of Life Science, Yunnan Normal University, Kunming 650500, China; 2. Engineering Research Center of Sustainable Development and Utilization of Biomass Energy, Ministry of Education, Yunnan Normal University, Kunming 650500, China

Abstract: This study investigated the seed dormancy and germination ecology of *Primula alpicola*, an endemic alpine species from southeastern Xizang, to understand its adaptive strategies in alpine environments. The scientific problem addressed was the germination constraints faced by seeds in cold climates with short growing seasons. We aimed to determine the type of seed dormancy and evaluate how environmental factors such as temperature, light, gibberellin (GA_3), dry after-ripening, and cold stratification affect dormancy release and germination. Experiments tested the effects of exogenous GA_3 , dry after-ripening, and cold stratification on breaking dormancy, along with germination responses under various temperature regimes (constant: 1, 5, 10, 15, 20, 25, and 30 °C; alternating: 5 °C/1 °C, 15 °C/5 °C, 25 °C/15 °C) and light conditions (12 hours light/12 hours dark vs. continuous darkness).

收稿日期: 2025-09-15; 改回日期: 2025-10-16

基金项目: 国家自然科学基金项目(32060079)资助。

作者简介: 陈娜(2000—), 女, 云南昭通人, 在读硕士。E-mail: 2012828189@qq.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: pengdeli@ynnu.edu.cn

Results showed that fresh seeds exhibited non-deep physiological dormancy (type 2), requiring temperatures above 20 °C for germination, which was strongly light-dependent, especially at low temperatures. GA₃ significantly promoted germination, both dry after-ripening and cold stratification alleviated dormancy, with cold stratification being more effective. As dormancy was released, the germination temperature range widened (5–30 °C), the base germination temperature (T_b) decreased from -2.092 °C (after 3 months cold stratification) to -4.035 °C (after 6 months), while the optimal (T_o) and ceiling (T_c) temperatures remained unchanged, and light dependence diminished. These findings indicate that *P. alpicola* seeds initially rely on high temperatures for germination, with unfavorable conditions inducing conditional dormancy. Overwintering dormancy loss enables germination at lower temperatures, facilitating rapid seedling establishment after snowmelt. This strategy prolongs the growth period and enhances survival, representing a key adaptation to short alpine growing seasons.

Key words: *Primula alpicola*; dormancy; germination; cold stratification; dry after-ripening

种子休眠与萌发是植物生活史中的关键环节,直接影响种群的更新和分布^[1]。根据Baskin等^[2]提出的种子休眠分类系统,休眠类型包括生理休眠(physiological dormancy, PD)、形态休眠(morphological dormancy, MD)、形态生理休眠(morphophysiological dormancy, MPD)、物理休眠(physical dormancy, PY)和联合休眠(PY+PD)。在高山生态系统中,超过70%的植物种子在成熟时呈现休眠状态^[3–4],其中生理休眠最常见,尤其是浅型生理休眠(non-deep PD)^[5]。这类休眠的种子在成熟散播时不萌发或仅在某些条件下萌发(如需高温萌发),干燥后熟(dry after-ripening, DAR)可以打破休眠。根据休眠逐渐释放过程中萌发温度条件的变化,又可以将浅型生理休眠分为6种类型:随着种子休眠的释放,一些物种萌发的最高温度升高(type 1)或最低温度降低(type 2),一些物种表现为最高萌发温度升高且最低萌发温度降低(type 3),一些物种仅在较高的温度萌发(type 4)或较低的温度萌发(type 5),还有一些物种萌发温度范围没有变广,但整个温度范围内的萌发率都增加了(type 6)^[2]。

报春花科(Primulaceae)包含22属近1000种植物,全世界分布,主产于北半球温带,其中报春花属(*Primula*)是最大的属,约500种,是世界广布属^[6]。横断山区和东喜马拉雅是报春花属现代分布中心和多样化中心,拥有最丰富的报春花物种^[7],许多种类是高山生态系统的代表性物种。因此,该属物种是研究植物对高山环境生态适应策略的理想材料。研究表明,报春花属物种在秋季种子成熟散布时,不会立即萌发,具有延迟萌发机制^[8],如具有初级休眠、萌发需要高温或光照^[9–10],这些机制可以阻止种子立即萌发;干燥后熟或赤霉素(gibberellin, GA₃)处理也能显著提升萌发率^[11–14]。越冬处理后种子休眠解除,光/高温需求性降低,种子在春季大量萌发^[5,15–16]。因此,报春花属种子成熟散布时通常具有浅型生理性休眠^[10,17–18],一些物种为type 2型,如巨伞钟报春(*Primula florindae*)^[19];一些物种为type 3型,如偏花报春(*Primula secundiflora*)、钟花报春(*Primula sikkimensis*)^[20]和霞红灯台报春(*Primula beesiana*)^[21]。

杂色钟报春(*Primula alpicola*)是多年生草本植物,主要分布于西藏东南部海拔3000~4600 m的区域^[22],是研究高山植物种子萌发生态适应机制的理想对象。该物种以其花色多态性(黄、紫、白)和二型花柱(distyly)的繁殖系统著称,是研究同域物种共存和繁殖策略分化的理想材料^[23]。目前,对该物种的研究主要围绕其传粉生态学展开,重点探讨花部性状的变异及其生态学意义。例如,已有研究重点关注了其与近缘种巨伞钟报春之间的传粉昆虫共享及由此产生的生态位分化^[24–25]。通过野外埋藏试验,研究人员发现杂色钟报春的种子具有休眠—无休眠—休眠的季节性循环特征,以适应季节变化明显、生长季较短的高山气候条件,该循环能够保证种子在最适宜的季节萌发,而在其他季节处于休眠状态,从而增加幼苗存活的机会^[15,26]。但浅型生理性休眠共有6种类型,这些研究并没有探讨具体属于哪种类型,也未探讨休眠解除后种子对不同温度(特别是恒温)和光照处理方式的响应以及最佳的萌发条件。在前人研究的基础上,本研究重点探讨以下两个问题:1)杂色钟报春种子成熟散布时对不同温度、光照和GA₃处理有何萌发响应? 2)实验室模拟越冬(低温层积、干燥后熟)后,种子对不同温度、光照处理又有何萌发响应? 通过解决以上问题,阐明其休眠类型及萌发条件响应,不仅可以为物种的保护与栽培提供理论依

据,更为关键的是,在全球气候变化背景下,精准解析其萌发温度阈值与生态适应策略,还可以为构建物种分布模型、预测高山植物对气候变暖的响应与进化轨迹提供不可或缺的生态学依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验所用种子于 2021 年 10 月采自色季拉山(29°36′59.09″ N, 94°41′49.29″ E; 海拔 4299 m)的天然种群。种子采集后立即置于纸袋中,在室温下进行清理工作,一周内进行新成熟种子(新鲜种子)萌发试验。

1.2 方法

1.2.1 新鲜种子对不同温度和光照的萌发响应 不同温度条件对新鲜种子萌发的影响:设置 7 个恒温处理(constant temperature, CT),温度梯度分别为 1、5、10、15、20、25 和 30 °C,以及 3 个变温处理(alternating temperature, AT),温度组合为 5 °C/1 °C、15 °C/5 °C 和 25 °C/15 °C(在 24 h 周期内,高温时段持续 12 h,低温时段持续 12 h),模拟生长季温度变化对种子萌发的影响。为探究光照条件对种子萌发的影响,设置了光照组:12 h 光照/12 h 黑暗(变温条件下,高温时段伴随光照,低温时段处于黑暗环境,光照强度为 2500 lx)和处理组(黑暗组:24 h 持续黑暗,下同)。

1.2.2 新鲜种子对赤霉素(GA₃)的萌发响应 不同浓度赤霉素对新鲜种子萌发的影响:在 15 °C/5 °C 和 25 °C/15 °C 两个变温条件下,设置了 3 个 GA₃ 浓度梯度:0(对照)、20 和 200 mg·L⁻¹。同时也设置了光照组和黑暗组。

1.2.3 休眠打破处理后种子对不同温度和光照的萌发响应 干燥后熟(DAR):将新鲜种子装入透气性良好的纸质种子袋中,置于实验室常温环境下(温度 13~22 °C,相对湿度 25%~55%)进行贮藏,设置 3(D₃)和 6 个月(D₆)两个储藏时长,然后将种子取出,分别开展与新鲜种子相同温度和光照的萌发试验。其中,未经后续处理的新鲜种子(0 个月)数据作为干燥后熟 3(D₃)和 6 个月(D₆)的对照组。

低温层积(cold stratification, CS):试验旨在模拟种子在自然越冬过程中的低温环境。将新鲜种子播种在 1% 水琼脂培养基(每 L 蒸馏水中含 10 g 琼脂)的培养皿中。将其置于 1 °C 黑暗条件下进行低温层积,设置 3(C₃)和 6 个月(C₆)两个层积时长。层积结束后,分别将种子转移至与上述新鲜种子相同的培养条件下进行萌发试验。同样,未经后续处理的新鲜种子数据作为低温层积(C₃和 C₆)的对照组。

1.2.4 试验操作过程及方法 以上每个处理设置 3~4 个重复,每个重复组随机选取 10~15 粒健康、饱满的种子,播种在直径为 9 cm 的铺有 1% 水琼脂培养基的塑料培养皿中。光照处理培养皿不做包裹,黑暗处理的培养皿用双层铝箔完全包裹。将培养皿放入透明的塑料袋中密封保存,以维持恒定的湿度条件^[17]。随后,将培养皿随机放置于设定好相应温度的人工气候培养箱(ZGZ-100A-L,上海)内的架子上。为消除培养箱内部可能存在的温度或者光照对试验结果的影响,每天检查时会对所有培养皿的位置进行系统性轮换,以保证试验的可信度。对于在光照下培养的种子,每日定时观察并记录萌发情况,当胚根突破种皮且肉眼可见时,视为萌发,并移除已萌发的种子,以避免其对未发芽种子造成潜在的竞争或抑制效应。而对于黑暗处理的种子,为避免光照干扰,仅在光照组结束萌发试验时统一检查。在试验结束时,对仍未萌发的种子采取切胚(cut embryo test)活力检测。若种子饱满且有白色的胚和胚乳,视为有活力;反之,若出现霉变、组织坏死或软化,则视为无活力^[27]。

1.3 数据分析

本研究的评估指标为萌发率(germination percentage, GP)、平均萌发时间(mean germination time, MGT)、萌发速率(germination rate, GR),计算公式如下所示:

$$GP = \sum G_i / N$$

$$MGT(d) = \sum (i \times G_i) / \sum G_i$$

$$GR = 1/t_{50}$$

式中: i 表示萌发的天数,从播种当天开始计算, G_i 表示第 i 天萌发的种子数量, N 表示种子总数量(新鲜未萌发有活力种子数量+腐烂种子数量+萌发种子数量), $1/t_{50}$ 表示萌发率达到最终萌发率的 50% 时所需时间(天数)的倒数^[24]。

为了计算种子萌发的三基温,本研究利用 Origin 2021 软件中的韦伯函数(Weibull function)进行曲线模拟达到萌发率 50% 时对应的天数(t_{50})^[28]。在亚适温($T < T_o$)和超适温($T > T_o$)条件下,对不同温度的萌发速率(GR)进行线性回归模拟,回归直线与 X 轴的交点即为种子萌发的最低温度(T_b)和最高温度(T_c),两条回归直线交点为种子萌发的最适温度(T_o),线性回归方程斜率的倒数为萌发积温值^[20]。当环境温度到达种子需要的基础温度(T_b)和积温($\theta, ^\circ\text{C}\cdot\text{d}$)时,种子可以萌发。萌发积温是指在高于 T_b 的恒温条件下,从试验开始到累计萌发率达到 50% 所需积累的热量,以摄氏度·天($^\circ\text{C}\cdot\text{d}$)表示,计算公式为:

$$\theta_{50} = (T - T_b) \times t_{50}$$

式中: T 表示实际温度, t_{50} 表示萌发率达到最终萌发率的 50% 时所需时间。所有处理的萌发试验周期均统一为 36 d,并于试验结束时进行萌发率的统计。

为了比较不同条件下种子的萌发特征,使用 SPSS 广义线性模型(generalized linear model, GLM)进行统计分析比较,具体包括:1)不同温度和光照条件下,新鲜种子的萌发差异;2)不同赤霉素浓度(0、20 和 200 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$) 在两种变温(15 $^\circ\text{C}/5^\circ\text{C}$ 和 25 $^\circ\text{C}/15^\circ\text{C}$)及不同光照条件(光照/黑暗)下对新鲜种子萌发的促进作用及其差异;3)低温层积和干燥后熟对种子萌发的促进作用及其差异。使用 Bonferroni 校正数据后进行成对比较 t 检验,以比较相关响应变量的平均值差异。所有图和表的数据均以均值±标准误差(standard error, SE)表示,所有统计分析用软件 SPSS 20.0 进行,所有的图表用 Origin 2021 制作。

2 结果与分析

2.1 温度和光照对新鲜种子萌发的影响

光照条件下,新鲜种子在较高温度(25 和 30 $^\circ\text{C}$)下萌发良好(>90%,图 1),在 20 $^\circ\text{C}$ 和 25 $^\circ\text{C}/15^\circ\text{C}$ 温度下萌发率仅约为 40%,15 $^\circ\text{C}/5^\circ\text{C}$ 和 5 $^\circ\text{C}/1^\circ\text{C}$ 两个温度下的萌发率仅达到 10%,15 $^\circ\text{C}$ 的萌发率仅为 5%,10、5、1 $^\circ\text{C}$ 条件下没有萌发。黑暗条件下,新鲜种子的萌发率远不如光照条件(图 2 和图 3),25 $^\circ\text{C}$ 的萌发率不到 90%,25 $^\circ\text{C}/15^\circ\text{C}$ 的萌发率不到 25%,有些温度下甚至不萌发(1、5 和 15 $^\circ\text{C}$ 以及 5 $^\circ\text{C}/1^\circ\text{C}$ 和 15 $^\circ\text{C}/5^\circ\text{C}$)。

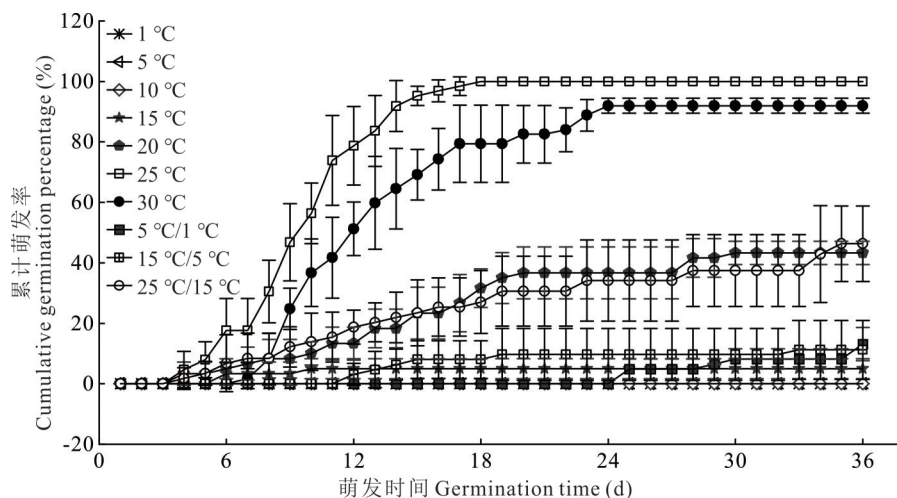


图 1 光照条件下温度对杂色钟报春新鲜种子累积萌发率的影响

Fig. 1 Effect of temperatures on cumulative germination percentage for fresh seeds of *P. alpicola* under light conditions

2.2 GA_3 处理对新鲜种子萌发的影响

GLM 分析结果表明,新鲜种子的萌发受到赤霉素浓度的显著影响($P < 0.05$,图 2)。不加赤霉素时,两个温度下的萌发率都较低(<50%);黑暗条件不萌发(15 $^\circ\text{C}/5^\circ\text{C}$)或者萌发率显著低于光照条件(25 $^\circ\text{C}/15^\circ\text{C}$)。添加赤霉素时,种子的萌发率显著增加,200 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 的赤霉素对种子萌发的促进作用最大;萌发率在光照和黑暗条件下没有显著差异。

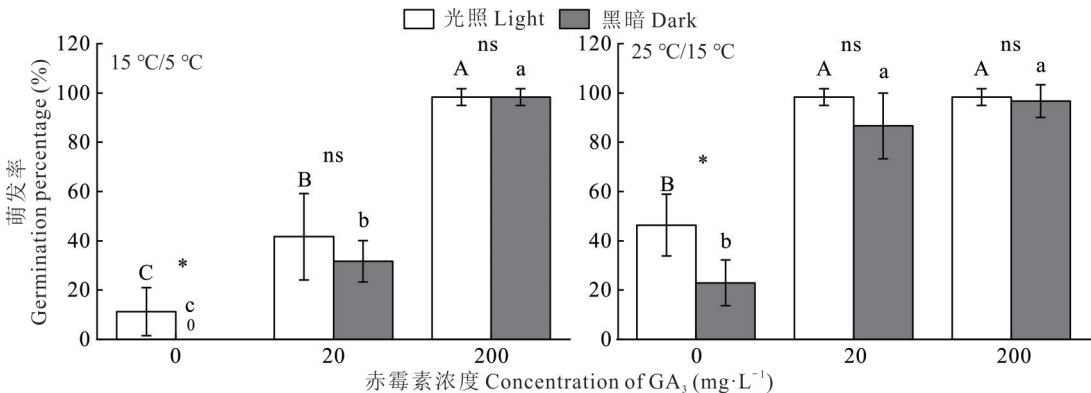


图 2 赤霉素和光照条件对新鲜种子萌发率的影响

Fig. 2 Effect of gibberellin (GA₃) and light condition on final germination percentage of fresh seeds

不同大写字母表示光照条件下赤霉素浓度间差异显著($P<0.05$),不同小写字母表示黑暗条件下赤霉素浓度间差异显著($P<0.05$),相同赤霉素浓度条件下,*表示不同光照条件间差异显著($P<0.05$),ns表示无显著性差异。Different capital letters indicate significant differences among gibberellin concentrations ($P<0.05$) under the light conditions. Different lowercase letters indicate significant differences among gibberellin concentrations ($P<0.05$) under the dark conditions. For the same gibberellin concentration, significant differences between light conditions are indicated by * ($P<0.05$), while no significant difference is denoted as ns. 0 表示该处理没有萌发,下同。0 indicates that the treatment did not germinate, the same below.

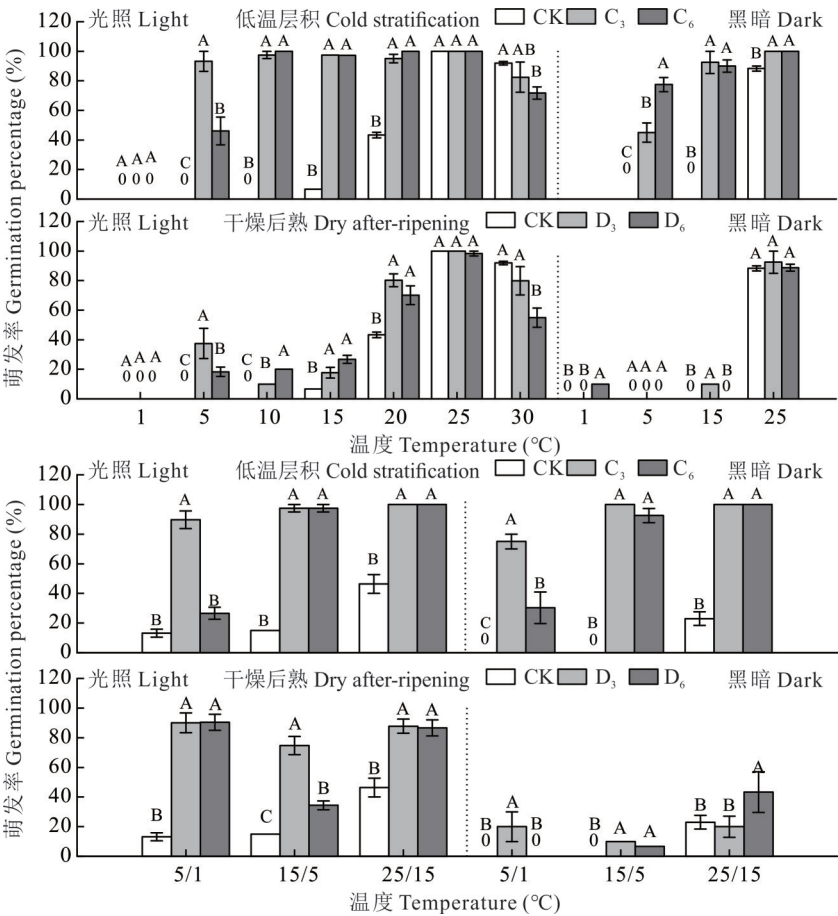


图 3 恒温/变温条件下干燥后熟和冷层积处理在不同光照条件下对种子萌发率的影响

Fig. 3 Effects of dry after-ripening (DAR) and cold stratification (CS) on final germination percentage under constant/alternating temperatures and light/dark conditions

CK: 新鲜种子对照组 Fresh seeds (control group); C₃, C₆: 种子在 1 °C 黑暗条件下分别冷层积 3 和 6 个月 Seeds cold-stratified at 1 °C for 3 and 6 months under dark condition, respectively; D₃, D₆: 种子在室温条件下分别干燥后熟 3 和 6 个月 Seeds dry after-ripened at room temperature for 3 and 6 months, respectively. 下同 The same below. 不同大写字母表示相同温度下不同处理时期的萌发率差异显著($P<0.05$)。Different capital letters indicate significant differences ($P<0.05$) in final germination percentage among different treatments at the same temperature.

2.3 干燥后熟和低温层积对种子萌发的影响

GLM 分析结果表明,在恒温 and 变温条件下,干燥后熟和低温层积处理对萌发率和平均萌发时间都有显著影响(图 3 和图 4,表 1 和表 2)。经过 3 和 6 个月干燥后熟处理后,光照条件下,大部分恒温(除了 25、30℃)和变温条件下种子萌发率高于新鲜种子。黑暗条件下,干燥后熟对种子萌发有促进作用,但效果不如光照条件下。经过 3 和 6 个月低温层积处理后,无论是在光照或是黑暗条件下,种子在 5~20℃ 条件下的萌发率显著提高,但在 30℃ 时萌发率较新鲜种子有所下降,25℃ 时无明显变化;同时平均萌发时间普遍缩短(图 3 和图 4)。

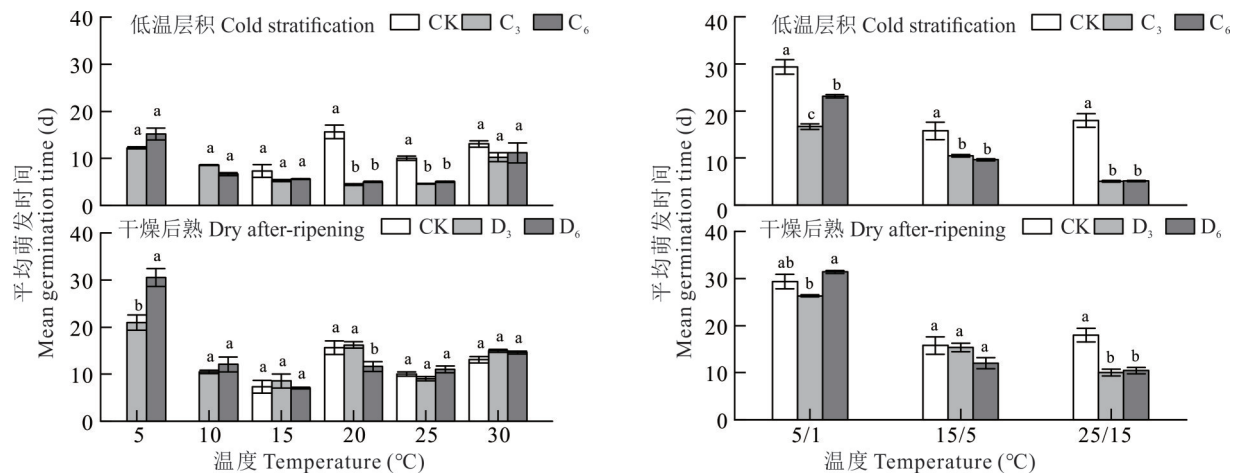


图 4 恒温/变温条件下干燥后熟和冷层积处理对种子平均萌发时间的影响(光照条件下)
Fig. 4 Effects of dry after-ripening (DAR) and cold stratification (CS) on mean germination time (MGT) under constant/alternating temperatures (light conditions)

不同小写字母表示在光照条件下,相同温度不同处理时期的平均萌发时间差异显著($P<0.05$)。Different lowercase letters indicate significant differences ($P<0.05$) in mean germination time among different treatment periods at the same temperature under light conditions. 广义线性模型仅显示光照条件下的数据,因为黑暗处理的试验方案(保持持续黑暗直至萌发过程结束时统计萌发情况)无法收集计算广义线性模型所必需的每日萌发数据。其中 5 和 10℃ 的新鲜种子萌发率为 0,平均萌发时间无法计算。Generalized linear model data are shown only for light conditions, as the requirement for uninterrupted darkness until the final count precluded daily monitoring and calculation of MGT. For fresh seeds at 5 and 10℃, where germination was 0, MGT is not applicable.

表 1 光照条件、休眠破除处理及其交互作用对杂色钟报春种子在恒温与变温环境下萌发率影响的广义线性模型分析
Table 1 Generalized linear model analysis of the effects of light condition, dormancy-breaking treatments, and their interactions on the final germination percentage of *P. alpicola* under constant and alternating temperature regimes

变异来源 Source of variation	恒温 Constant temperature		变温 Alternating temperature	
	df	P	df	P
光照条件 Light condition	1	<0.000	1	<0.000
低温层积 Cold stratification	2	<0.000	2	<0.000
干燥后熟 Dry after-ripening	2	<0.000	2	<0.000
光照条件×干燥后熟 Light condition×dry after-ripening	2	0.001	2	<0.000
光照条件×低温层积 Light condition×cold stratification	2	<0.000	2	0.001

注: 分别整合了所有恒温(1、5、10、15、20、25、30℃)和所有变温(5℃/1℃, 15℃/5℃, 25℃/15℃)条件下的数据,以检验各因素在不同类型温度环境下的整体效应。下同。
Note: The analysis integrated data from all constant temperatures (1, 5, 10, 15, 20, 25, 30℃) and all alternating temperatures (5℃/1℃, 15℃/5℃, 25℃/15℃) to test the overall effects of each factor across different temperature regimes. The same below.

2.4 休眠解除过程中种子萌发对温度的需求变化

由于干燥后熟对休眠打破有限,为保证模型的可靠性,本研究仅展示低温层积后种子萌发的三积温模型(最

低温度、最适温度和最高温度)(图 5)。低温层积 3 和 6 个月后,对种子萌发速率和萌发温度进行线性回归,建立种子的积温模型,结果显示:亚适温条件下,种子萌发速率与萌发温度呈显著线性正相关;超适温条件下,种子萌发速率与萌发温度呈显著线性负相关。随着低温层积时间延长,种子萌发基础温度(T_b)逐渐降低,从 $-2.092\text{ }^{\circ}\text{C}$ (C_3 , 3 个月)降低至 $-4.035\text{ }^{\circ}\text{C}$ (6 个月),但萌发最适温度(T_o)和最高温度(T_c)没有明显变化。

3 讨论

种子休眠和萌发调控策略是植物适应环境的关键策略,尤其在高山生态系统中,季节性气候变化剧烈,必须精准调控种子萌发时间以确保幼苗存活。本研究通过试验分析,揭示了杂色钟报春种子的休眠类型、光照、温度需求及其生态适应机制。

3.1 种子的休眠类型

本研究证实,杂色钟报春的新鲜种子表现出浅型生理休眠(non-deep PD),与 Wang 等^[15]和王国严^[26]的观点一致。首先,杂色钟报春的种子在吸水后重量增加,表明其具有可透水的种皮,不具有物理休眠^[29–30]。其次,新鲜的种子胚发育完全,不具有形态休眠和形态生理休眠^[31]。在 $15\text{ }^{\circ}\text{C}/5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 和 $25\text{ }^{\circ}\text{C}/15\text{ }^{\circ}\text{C}$ 下, GA_3 显著提高了新鲜种子的萌发率(图 2),一段时间的 DAR 和 CS 处理可以打破休眠(图 3 和图 4)。因此,这些结果表明杂色钟报春种子具有浅型生理休眠。此外,新鲜种子在较高温度下可以很好地萌发,但在较低温度下则不能,随着休眠的释放(DAR 和 CS 后),种子获得了在更低温度萌发的能力,萌发温度范围向低温方向变广,说明杂色钟报春种子成熟散布时具有 2 型浅型生理休眠(type 2 non-deep PD)^[2]。杂色钟报春与同域分布的巨伞钟报春的种子休眠类型一致,但不同于钟花报春等具有的 3 型浅型生理休眠^[19–20]。然而,不管是 2 型还是 3 型浅型生理休眠,均对萌发有较高的温度要求(图 3),秋冬季散播时,由于土壤温度较低,达不到萌发温度需求,无法立即萌发。当种子经过冬季积雪覆盖(CS 处理),种子的休眠逐渐被打破,种子获得在较低温度萌发的能力,使其可以在春季积雪融化后在较低温度下快速萌发,最大限度地延长了幼苗生长季节的长度^[21],保证了幼苗的存活率。这些研究表明报春花属高海拔分布物种在应对短暂生长季方面具有趋同的适应策略^[10,19–21]。

3.2 种子萌发对光照的响应

光是调节植物一系列过程的重要环境因素:光信号通过光受体作为环境信号在整个生命周期中起作用^[32]。在种子萌发过程中,光同样是一个重要的环境因素^[33]。光照能够显著提高杂色钟报春种子的萌发率,这个结果与之前对其他报春花属物种的研究结果一致^[10,19–21]。杂色钟报春的新鲜种子在黑暗条件下萌发率普遍低于光照条件下(图 1),说明杂色钟报春种子成熟散布时具有萌发光需求性。许多报春花属的种子具有较小的体积,萌发具有光需求^[34–36]。杂色钟报春种子小,散布后很容易埋藏在土壤中,光需求性也会阻止种子在秋冬季立即萌发。添加赤霉素、低温层积和干燥后熟后提高了种子在黑暗条件下的萌发率(图 2 和图 3)以及 $200\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}\text{ GA}_3$ 改变了杂

表 2 干燥后熟和低温层积处理对杂色钟报春种子在恒温与变温环境下平均萌发时间影响的广义线性模型分析(光照条件下)

Table 2 Generalized linear model analysis of the effects of dry after-ripening and cold stratification on the mean germination time of *P. alpicola* under constant and alternating temperature regimes (in light)

变异来源 Source of variation	恒温 Constant temperature		变温 Alternating temperature	
	df	P	df	P
低温层积 Cold stratification	2	<0.000	2	<0.000
干燥后熟 Dry after-ripening	2	0.118	2	<0.000

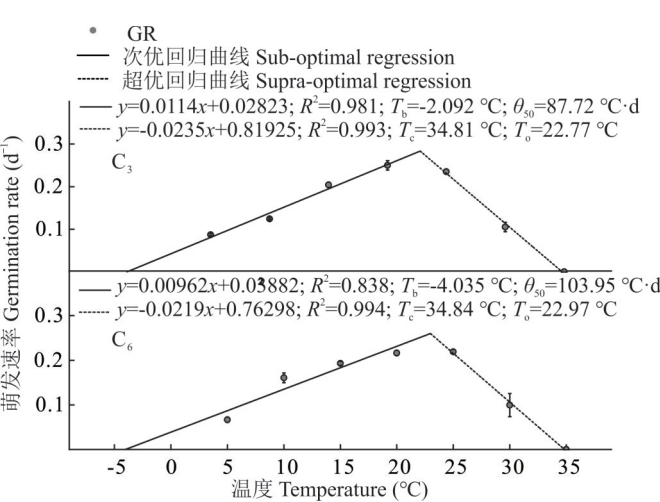


图 5 杂色钟报春种子萌发温度与萌发速率的线性关系
Fig. 5 Linear relationship between temperature and germination rate

T_b : 萌发最低温度 The base germination temperature; T_o : 萌发最适温度 The optimal temperature; T_c : 萌发最高温度 The ceiling temperature; θ_{50} : 萌发所需的积温 The thermal time required for germination.

色钟报春种子萌发的光需求,表明随着种子休眠的解除,光需求性逐渐降低。因此,杂色钟报春种子萌发对光需求性的季节性变化,一方面可以阻止散播后立即萌发,另一方面又可以促进种子在融雪后萌发,可以降低积雪或土壤覆盖的种子出苗失败的风险。

3.3 种子萌发对温度的响应

种子萌发是植物生长周期的起点,适宜的温度对种子萌发与幼苗的定植进程具有重要影响^[37-38]。温度通过调控种子体内的酶活性,改变代谢反应速率,从而影响萌发率^[39]。休眠打破之后,萌发的最低温(T_b)向更低的温度方向变宽,从 $-2.092\text{ }^{\circ}\text{C}$ (低温层积3个月)降低至 $-4.035\text{ }^{\circ}\text{C}$ (低温层积6个月),但萌发最适温度(T_o)和最高温度(T_c)没有明显变化。高山地区昼夜温差大、生长季短,种子需在早春积雪融化后(低温环境)快速萌发,这与生长在高海拔地区的其他高山植物种子萌发具有相似性^[3,40-41]。这一特性使种子能够在早春低温条件下率先萌发,充分利用融雪水分和充足光照,抢占生长先机,同时避开夏季干旱及与其他植物的竞争压力^[3,42]。在季节变化明显的高山地区,低温萌发能力可帮助植物适应不稳定的气候条件,通过分散萌发时间降低种群灭绝风险^[43]。此外,早春萌发还能有效规避高温季节活跃的病原菌和种子捕食者,显著提高幼苗存活率。从进化角度看,这种低温萌发特性是植物长期适应寒冷环境的产物,尤其在气候变化背景下,这种适应性可能为物种提供关键的生存缓冲,因此,最低萌发温度的降低不仅是植物生理调节的体现,更是其生态位拓展和种群延续的重要保障,对维持生态系统稳定性和物种多样性具有深远影响^[44-45]。

4 结论

杂色钟报春种子秋冬季成熟散播时,具有2型浅型生理休眠(type 2 non-deep PD)。添加赤霉素、干燥后熟或低温层积都能打破种子初始休眠,但低温层积的效果更好。随着休眠逐渐被打破,种子萌发的温度范围逐渐向更低的温度方向变宽,且萌发光需求性降低。杂色钟报春种子的萌发时间受到季节温度变化的调节,其休眠与萌发策略是对高山环境的精准适应,这策略不仅保障了幼苗存活,还可能通过调控种群更新周期减少近缘种间的竞争。本研究能为高山植物的生态适应研究提供一定的本底资料,也能为杂色钟报春的保护与人工栽培提供理论依据。

参考文献 References:

- [1] Tang A J, Yan G R, Zhang Q Z, *et al.* Research on introduction and domestication of subalpine wild ornamental *Primula mallophylla* Balf. f. Chinese Wild Plant Resources, 2023, 42(S1): 108—112.
唐安军, 严光荣, 张琪梓, 等. 亚高山野生花卉川东灯台报春的引种驯化研究. 中国野生植物资源, 2023, 42(S1): 108—112.
- [2] Baskin J M, Baskin C C. A classification system for seed dormancy. Seed Science Research, 2004, 14(1): 1—16.
- [3] Baskin C C, Baskin J M. Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination (The Second Edition). San Diego: Elsevier Academic Press Incorporated, 2014.
- [4] Baskin C C, Baskin J M. Physiological dormancy in seeds of tropical montane woody species in Hawai'i. Plant Species Biology, 2020, 36(1): 60—71.
- [5] Schwenbacher E, Navarro-Cano J A, Neuner G, *et al.* Seed dormancy in alpine species. Flora, 2011, 206(10): 845—856.
- [6] Yang G L, Zhang J J, Mei L, *et al.* A dataset of the diversity and geographical distributions of wild *Primula* L. in China. China Scientific Data, 2023, 8(4): 394—402.
杨桂丽, 张佳佳, 梅丽, 等. 中国野生报春花属物种多样性与地理分布数据集. 中国科学数据, 2023, 8(4): 394—402.
- [7] Hu Q M. On the geographical distribution of the Primulaceae. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 1994, 2(4): 1—14, 115—116.
胡启明. 报春花科植物的地理分布. 热带亚热带植物学报, 1994, 2(4): 1—14, 115—116.
- [8] Song J S, Lee J S. Dormancy and germination characteristics of seed and plant of *Primula sieboldii*. Horticulture Environment and Biotechnology, 2002, 43(1): 91—94.
- [9] Marin M, Blandino C, Laverack G, *et al.* Responses of *Primula vulgaris* to light quality in the maternal and germination environments. Plant Biology, 2018, 21(3): 439—448.

- [10] Peng D L, Hu X J, Sun H, *et al.* Dry after-ripening, light, cold stratification and temperature effects on seed germination of *Primula poissonii* from Yunnan, China. *Seed Science and Technology*, 2019, 47(3): 301–306.
- [11] Lu J J, Tan D Y, Baskin C C, *et al.* Effects of germination season on life history traits and on transgenerational plasticity in seed dormancy in a cold desert annual. *Scientific Reports*, 2016, 6(1): 25076.
- [12] Shimono A, Washitani I. Seedling emergence patterns and dormancy/germination physiology of *Primula modesta* in a subalpine region. *Ecological Research*, 2004, 19(5): 541–551.
- [13] Rayburn A P, Davidson J B, Schupp E W. Effect of storage time, site and floral morph on seed germination of the threatened distylous primrose *Primula cusickiana* var. *maguirei*. *Plant Species Biology*, 2013, 28(2): 101–108.
- [14] Tian M H, Tang A J. Effects of storage temperature and pre-treatments on seed germination of *Primula mallophylla* and *P. sertulum* (Primulaceae), two narrowly-distributed endemic species from southwest China. *Seed Science and Technology*, 2023, 51(3): 371–377.
- [15] Wang G Y, Baskin C C, Baskin J M, *et al.* Timing of seed germination in two alpine herbs on the southeastern Tibetan plateau: the role of seed dormancy and annual dormancy cycling in soil. *Plant and Soil*, 2017, 421(1/2): 465–476.
- [16] Mondoni A, Daws M I, Belotti J, *et al.* Germination requirements of the alpine endemic *Silene elisabethae* Jan: effects of cold stratification, light and GA₃. *Seed Science and Technology*, 2009, 37(1): 79–87.
- [17] Cerabolini B, Andreis R D, Ceriani R M, *et al.* Seed germination and conservation of endangered species from the Italian Alps: *Physoplexis comosa* and *Primula glaucescens*. *Biological Conservation*, 2003, 117(3): 351–356.
- [18] Hitchmough J, Innes S, Mitschunas N. The effect of seed treatment and depth of sowing on seedling emergence in *Primula* species. *Seed Science and Technology*, 2011, 39(3): 539–551.
- [19] Qin Y B, Geng B Y, Yang L E, *et al.* Non-deep physiological dormancy and germination characteristics of *Primula florindae* (Primulaceae), a rare alpine plant in the Hengduan Mountains of southwest China. *PeerJ*, 2023, 11: e15234.
- [20] Peng D L, Yang L E, Yang J, *et al.* Seed dormancy and soil seed bank of the two alpine *Primula* species in the Hengduan Mountains of southwest China. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 582536.
- [21] Yang L E, Peng D L, Li Z M, *et al.* Cold stratification, temperature, light, GA₃, and KNO₃ effects on seed germination of *Primula beesiana* from Yunnan, China. *Plant Diversity*, 2020, 42: 168–173.
- [22] Editorial Committee of Flora of China. *Flora of China*. Beijing: Science Press, 1990.
中国植物志编委会. 中国植物志. 北京: 科学出版社, 1990.
- [23] Chen F H, Hu Q M. Systematic taxonomic study on the Primulaceae of China. *Bulletin of Chinese Academy of Sciences*, 1996, 11(6): 445–446.
陈封怀, 胡启明. 中国报春花科植物系统分类研究. 中国科学院院刊, 1996, 11(6): 445–446.
- [24] Qin Y B. Study on seed dormancy and germination strategies of three *Primula* species in the Hengduan Mountain area. Kunming: Yunnan Normal University, 2024.
覃滢卜. 横断山区三种报春花属植物种子休眠与萌发策略研究. 昆明: 云南师范大学, 2024.
- [25] Zhang J, Jiang X F, Chen L L, *et al.* Altitudinal variations of the reproductive strategies of *Primula florindae*. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2017, 37(7): 1404–1413.
张杰, 蒋显锋, 陈玲玲, 等. 巨伞钟报春繁殖策略随海拔梯度的变异. 西北植物学报, 2017, 37(7): 1404–1413.
- [26] Wang G Y. Responses of environmental changes in early life stages of four alpine herbs on the southeastern Tibetan Plateau. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences, 2018.
王国严. 藏东南四种高山草本植物的生活史早期阶段对环境变化的响应. 北京: 中国科学院大学, 2018.
- [27] Porceddu M, Mattana E, Pritchard H W, *et al.* Thermal niche for *in situ* seed germination by Mediterranean mountain streams: model prediction and validation for *Rhamnus persicifolia* seeds. *Annals of Botany*, 2013, 112(9): 1887–1897.
- [28] Brown R F, Mayer D G. Representing cumulative germination: 2. The use of the weibull function and other empirically derived curves. *Annals of Botany*, 1988, 61(2): 127–138.
- [29] Geng S B, Wei Y S, Liang Z S. The color of *Salvia miltiorrhiza* Bunge seed coat and requirements of moisture and heat for germination. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 2014, 23(10): 163–169.
耿守保, 魏永胜, 梁宗锁. 丹参种子的种皮颜色与萌发的水分和热量需求. 西北农业学报, 2014, 23(10): 163–169.
- [30] Hu X W, Wu Y P, Wang Y R, *et al.* Primary study of release method for Legume seed dormancy. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2009, 29(3): 568–573.
胡小文, 武艳培, 王彦荣, 等. 豆科种子休眠破除方法初探. 西北植物学报, 2009, 29(3): 568–573.

- [31] Yao L J, Zhang K L, Xiong Z M, *et al.* Research advances in seed morphophysiological dormancy. *Chinese Journal of Ecology*, 2019, 38(1): 247–255.
姚林君, 张克亮, 熊作明, 等. 种子形态生理休眠研究进展. *生态学杂志*, 2019, 38(1): 247–255.
- [32] Nishii K, Nagata T, Wang C N, *et al.* Light as environmental regulator for germination and macrocotyledon development in *Streptocarpus rexii* (Gesneriaceae). *South African Journal of Botany*, 2012, 81: 50–60.
- [33] Tang W, Guo H P, Baskin C C, *et al.* Effect of light intensity on morphology, photosynthesis and carbon metabolism of alfalfa (*Medicago sativa*) seedlings. *Plant*, 2022, 11(13): 1688.
- [34] Koutsovoulou K, Daws M I, Thanos C A. Campanulaceae: a family with small seeds that require light for germination. *Annals of Botany*, 2014, 113(1): 135–143.
- [35] Liu U, Cossu T A, Dickie J. Royal Botanic Gardens, Kew's Seed Information Database (SID): A compilation of taxon-based biological seed characteristics or traits. *Biodiversity Information Science and Standards*, 2019, 3: e37030.
- [36] Milberg P, Andersson L, Thompson K A. Large-seeded spices are less dependent on light for germination than small-seeded ones. *Seed Science Research*, 2000, 10(1): 99–104.
- [37] Müller F, Masemola L, Britz E, *et al.* Seed germination and early seedling growth responses to drought stress in annual *Medicago* L. and *Trifolium* L. forages. *Agronomy*, 2022, 12(12): 2960.
- [38] Liao D Q, Chen Y L, Qi J J, *et al.* Temporal transcriptomics reveal the molecular mechanism of dormancy and germination regulated by temperature in *Paris polyphylla* seed. *Horticultural Plant Journal*, 2023, 9(4): 848–866.
- [39] Luo Y, Liu Q Y, Lv Y B, *et al.* Photothermal sensitivity of phytochrome mutants during seed germination in *Arabidopsis thaliana*. *Chinese Bulletin of Botany*, 2024, 59(5): 752–762.
罗燕, 刘奇源, 吕元兵, 等. 拟南芥光敏色素突变体种子萌发的光温敏感性. *植物学报*, 2024, 59(5): 752–762.
- [40] Liu K, Baskin J M, Baskin C C, *et al.* Effect of storage conditions on germination of seed of 489 species from high elevation grasslands of the eastern Tibet Plateau and some implications for climate change. *American Journal of Botany*, 2011, 98(1): 12–19.
- [41] Shimono Y, Kudo G. Comparisons of germination traits of alpine plants between fellfield and snowbed habitats. *Ecological Research*, 2005, 20(2): 189–197.
- [42] Zhang T, Sun Y, Tian C Y, *et al.* Ecological and biological differences between spring and autumn plants of two desert ephemerals. *Journal of Plant Ecology*, 2007, 31(6): 1174–1180.
张涛, 孙羽, 田长彦, 等. 两种短命植物春萌秋萌个体生态生物学特征比较. *植物生态学报*, 2007, 31(6): 1174–1180.
- [43] Tudela-Isanta M, Ladouceur E, Wijayasinghe M, *et al.* The seed germination niche limits the distribution of some plant species in calcareous or siliceous alpine bedrocks. *Alpine Botany*, 2018, 128(1): 83–95.
- [44] Mondoni A, Rossi G, Orsenigo S, *et al.* Climate warming could shift the timing of seed germination in alpine plants. *Annals of Botany*, 2012, 110(1): 155–164.
- [45] Hirst M J, Vázquez-Ramírez J, Rendall A R, *et al.* Thermal germination niche: implications for seed-based restoration in climate-sensitive alpine environments. *Restoration Ecology*, 2025, 33(4): e70031.