

DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.2016.40662

李康, 李丹青, 张佳平, 夏宜平. 鸢尾属植物种子休眠研究进展[J]. 植物科学学报, 2016, 34(4): 662~668

Li K, Li DQ, Zhang JP, Xia YP. Review on seed dormancy in *Iris*[J]. Plant Science Journal, 2016, 34(4): 662~668

鸢尾属植物种子休眠研究进展

李康, 李丹青, 张佳平, 夏宜平*

(浙江大学园林研究所, 杭州 310058)

摘要: 鸢尾属(*Iris L.*)花卉具有较高的观赏性, 极具开发利用价值, 且主要以种子繁殖后代; 但多数种子具有休眠特性, 给育种工作带来了困难。其休眠原因包括种皮机械阻碍和种子中萌发抑制物存在等内外多重因素, 单一或交互作用影响种子萌发。种子休眠解除的方法主要有环境条件处理、机械处理、化学试剂或激素处理等。本文对鸢尾属植物种子休眠原因、休眠解除方法及其机理等作了系统概述, 旨在为鸢尾属花卉资源的合理开发利用及种质创新提供理论依据。

关键词: 鸢尾属; 种子休眠; 休眠解除; 萌发

中图分类号: Q945.6⁺⁵; Q949.71^{+8.28} 文献标识码: A 文章编号: 2095-0837(2016)04-0662-07

Review on Seed Dormancy in *Iris*

LI Kang, LI Dan-Qing, ZHANG Jia-Ping, XIA Yi-Ping*

(Institute of Landscape Architecture, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China)

Abstract: With high ornamental importance, the genus *Iris* is of great exploitation value. *Iris* mainly propagates by seeds; however, the seeds of most species exhibit dormancy characteristics, which makes them difficult to breed. Many causes account for this dormancy, including mechanical obstruction of the seed coat and the presence of germination inhibitors in the seed, thus affecting seed germination singly or interactively. Seed dormancy release methods typically include environmental, mechanical, chemical or hormone treatment. Here, we systematically review seed dormancy and its methods and mechanisms in *Iris* to provide a theoretical basis for the rational utilization and germplasm innovation of this genus.

Key words: *Iris*; Seed dormancy; Dormancy release; Seed germination

鸢尾属(*Iris L.*)为鸢尾科多年生草本植物, 广泛分布于北温带^[1]。我国鸢尾属植物资源丰富, 约占世界总数的1/5, 主要分布在西南、西北及东北地区^[2]。鸢尾属植物常以花色艳丽、花型奇特、绿期较长、品种丰富而著称, 极具观赏价值和应用前景。鸢尾属植物以种子繁殖后代, 相比无性繁殖, 种子繁殖等方式不仅繁殖系数高, 且能提高繁殖成功率^[3], 但由于其种子大多

具有休眠特性且彼此差异很大^[4,5], 为园艺育种工作带来很多困难。关于这方面的研究, 我国起步较晚, 且多集中于21世纪初, 研究内容也不够全面, 特别是缺少种子休眠解除机理方面的研究。因此, 笔者对鸢尾属植物种子休眠方面的研究进行了系统概述, 旨在为鸢尾属植物的科学的研究及生产实践提供借鉴, 为该属植物的资源保护、引种栽培等提供理论参考。

收稿日期: 2016-01-29, 退修日期: 2016-03-03。

基金项目: 浙江省花卉新品种选育重大科技专项重点项目(2012C12909)。

This project was supported by the Major Science and Technology Projects of New Cultivars Breeding in Zhejiang Province (2012C12909).

作者简介: 李康(1990-), 男, 硕士研究生, 研究方向为鸢尾属花卉的组织培养及遗传育种(E-mail: kangzailoveyou@163.com)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: ypxia@zju.edu.cn)。

1 鸢尾属植物种子休眠的原因

种子休眠是指在一定时间内，具有活力的种子在适宜的外界条件下却不能萌发的现象^[6]。导致种子休眠的原因通常包括萌发抑制物存在、种胚发育不完善等内因，或环境条件限制、种皮机械阻碍等外因^[7]。和大多数单子叶植物一样，鸢尾属植物种子休眠的原因主要有：种皮机械阻碍、种子中萌发抑制物存在、种胚发育不完善以及外界环境条件限制等。休眠特性对于鸢尾属花卉，尤其对于生长在干旱等恶劣环境下的中亚鸢尾(*I. bloudowii* Ledeb.)和膜苞鸢尾(*Iris scariosa* Willd. ex Link)等物种来说，是一种完善的保护机制，对于物种的延续和保存具有重要意义^[8,9]。

1.1 环境条件影响

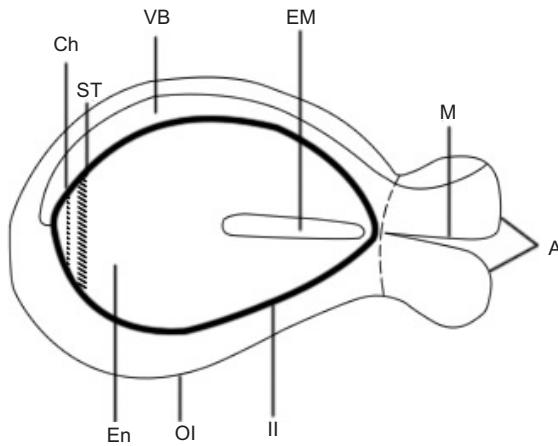
近年来的研究表明，影响鸢尾属植物种子休眠的环境因子主要是温度、湿度、光照及气体成分和含量等。各种环境因子相互作用构成种子萌发的微环境，而种子经过长期进化形成了对微环境的响应^[10]。Fuyura^[11]研究发现，长尾鸢尾(*I. rossii* Baker)种子在4℃下离体培养30 d后再置于25℃、16 h/d光照、3000 lx光强条件下的萌发率显著提高。还有研究发现，野鸢尾(*I. dichotoma* Pall.)种子好光性强，暗培养下其发芽率明显降低^[12,13]；溪荪(*I. sanguinea* Donn ex Horn.)种子萌发对光照不敏感^[14]；采用低温或变温层积处理可显著影响种子休眠，提高萌发率^[15-17]。

1.2 种皮机械阻碍

种皮结构可导致种子休眠，Blumenthal等^[18]描绘了鸢尾属植物种子结构，包括珠孔、假种皮、胚、胚乳等(图1)，他们认为种皮的机械阻力是其休眠的主要原因。郭冰冰^[19]对中国西北地区3种鸢尾属植物种子的研究发现，发芽孔端强烈的机械束缚、种皮透性差是导致种子休眠的一个重要因素。张丹等^[16]研究发现，细叶鸢尾(*I. tenuifolia* Pall.)去除种皮且去除珠孔端胚乳的种子比仅去除种皮的种子萌发率高50%，可见，珠孔端胚乳对胚根的束缚是导致种子休眠的重要因素。

1.3 萌发抑制物存在

由于种子内部存在萌发抑制物，它们严重限制了种子正常的生理代谢活动，从而抑制了种子萌发。研究发现，切除喜盐鸢尾(*I. halophila* Pall.)种



M: Micropyle (珠孔); A: Aril (假种皮); EM: Embryo (胚); VB: Vascular bundle (维管束); Ch: Chalaza (合点); ST: Suberized tissue(栓化组织); II: Inner integument (内种皮); OI: Out integument(外种皮); En: Endosperm (胚乳)。

图1 鸢尾属植物种子中部纵剖面示意图

(引自 Blumenthal 等^[18])

Fig. 1 Schematic drawing of median longitudinal section of an *Iris* seed (from Blumenthal et al.^[18])

子胚乳后可显著提高种子萌发率、促进萌发起始时间，且切除部分越多，萌发率越高，这充分说明喜盐鸢尾胚乳中存在萌发抑制物^[17]。国外相关研究也表明，有髯鸢尾(bearded irises)种子胚乳中的萌发抑制物阻碍种子萌发及幼苗生长，完全切除胚乳组织或将其抑制物淋溶到水中，可解除种子的休眠^[18,20]；假种皮鸢尾(aril irises)的萌发抑制物主要来自外珠被，胚乳的抑制物较少，但对胚的生长有毒害作用^[18]。另外，种子中的萌发抑制物常受外界环境的作用而被清除，被清除出来的抑制物可抑制周围其他植物种子的萌发，从而使前者在生存竞争中占据优势^[21]。也有学者发现，鸢尾(*I. tectorum* Maxim.)种子胚乳和种皮浸提液所含物质在种子萌发初期有抑制作用，而在中后期则表现为促进作用^[22]。因此，对于萌发抑制物的属性、作用机理等方面的研究有待进一步探讨。

1.4 种胚后熟未完成

许多鸢尾属植物种子虽然形态上已发育完善，但是由于其种胚结构尚未发育完善，即未完成生理后熟过程^[6,23]，这也是影响种子萌发的主要原因之一。这部分种子需要在一定条件下完成种胚后熟过程才能萌发。研究发现大苞鸢尾(*I. bungei* Maxim.)的种胚未发育完善，而经过清水浸泡结合高温变温处理使之完成后熟后，萌发率显著提高^[24]。

1.5 种子休眠受多因子协同作用

研究表明, 大多数鸢尾属植物种子的休眠都是由多种因素共同作用导致的, 而且各种因素之间相互影响(图2)。例如, 细叶鸢尾种子休眠是由珠孔端组织的机械阻碍和种皮中的萌发抑制物共同作用引起的^[16]。马蔺(*I. lactea* Pall. var. *chinensis* Koidz.)和大苞鸢尾的种子休眠是由种皮机械阻碍及其中的萌发抑制物、种胚的发育状况和外界环境共同作用导致^[24]。玉蝉花(*I. ensata* Thunb.)、西南鸢尾(*I. bulleyana* Dykes)、金脉鸢尾(*I. chrysographes* Dykes)及山鸢尾(*I. setosa* Pall. ex Link)种子休眠则与珠孔端胚乳机械束缚和胚乳中存在萌发抑制物有关^[25]。

2 鸢尾属植物种子休眠解除的方法及应用

通过物理或化学方法打破种子休眠的过程称为休眠解除, 通常包括环境条件处理、机械处理、化学试剂或激素处理等。针对鸢尾属植物种子休眠特性, 其休眠解除的方法通常有: 去除珠孔端种皮、淋洗、低温层积、化学物质处理和电离辐射等^[26]。

2.1 环境条件处理

环境条件的改变对种子休眠解除会产生较大影响^[27]。鸢尾属植物大多原产北温带, 其休眠解除需经过一个低温过程来完成种子的生理后熟。玉蝉

花和燕子花(*I. laevigata* Fisch.)种子经低温层积处理后, 发芽率均显著提高, 达到90%左右^[28]。马蔺种子经过室外埋土越冬处理比室温储藏发芽率提高了近一半, 达到34%^[29]。西南鸢尾种子在5℃湿沙中层积处理1~6个月, 其萌发率由18.3%提高到48.9%^[30]。低温层积处理不仅能提高种子萌发率, 还可使种子提前萌发^[31]。

作为对自然界温度变化的响应, 变温层积处理可通过促进种胚后熟、改变种皮透性等方式打破种子休眠^[8,26,32]。玉蝉花、北陵鸢尾(*I. typhifolia* Kitag.)、单花鸢尾(*I. uniflora* Pall. ex Link)、细叶单花鸢尾(*I. uniflora* Pall. ex Link var. *caricina* Kitagawa)、矮紫苞鸢尾(*I. ruthenicar* Ker-Gawl.)等种子在变温下的萌发率都高于恒温^[12,33]。而野鸢尾种子在30℃/20℃、8 h光照/16 h黑暗条件下, 发芽率、发芽势及发芽指数均达到最高^[13]。此外, 土壤条件、CO₂浓度等的变化也会对种子休眠解除产生较大影响。

2.2 化学试剂处理、机械和水处理

化学试剂处理指通过化学溶液浸泡而改变种皮的物理性状, 使种皮软化、破裂以增加种皮透性, 从而加快物质交换, 提高种子萌发率^[34]。有研究指出, 细叶鸢尾、马蔺和变色鸢尾(*I. versicolor* L.)种子分别用浓H₂SO₄、NaOH及KNO₃溶液浸泡处理后, 萌发率显著提高^[16,35,36]。

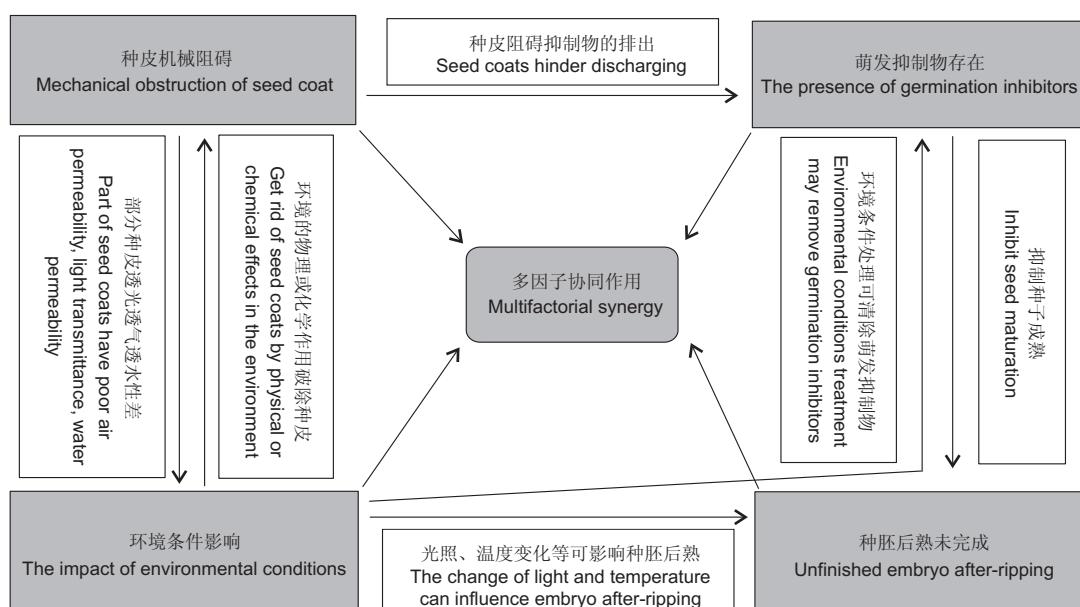


图2 鸢尾属植物种子休眠因素间的相互关系

Fig. 2 Relationships among the causes of seed dormancy in *Iris*

通过机械处理可打破种皮因机械阻碍而引起的休眠, 如伍碧华等^[37]将扁竹兰(*I. confusa* Sealy)及其杂交种的种子去除种皮后进行离体培养, 萌发率达到100%, 并发现珠孔端种皮对种子萌发存在明显的机械阻碍作用。自然界的植物种子在成熟过程中, 种皮可能遭到动物啃食、风吹雨淋或土壤颗粒摩擦等外界环境作用, 这在一定程度上促进了种子萌发^[8]。另外, 采用机械处理和水处理相结合的方法, 在对种皮摩擦或剥除的基础上进行浸种和淋洗, 对种子休眠解除的效果更加明显^[26]。有学者认为将鸢尾属植物种子珠孔端种皮切除后再进行淋洗是休眠解除最有效的方法^[20]。

2.3 植物激素处理

植物激素处理也是解除种子休眠的重要方法, 因为激素是调节种子休眠与萌发的关键因子, 其与种子休眠及萌发的关系一直是种子生理生化研究的热点^[23,38,39]。在许多植物种子中, 休眠与萌发就是一个激素平衡的调节过程^[40]。研究证明, GA₃能取代一些种子对低温后熟、光暗处理和干藏后熟等条件的需求^[41]。三因子调节学说认为, GA₃、CTK 和 ABA 分别在种子萌发中起到原发、许可与抑制的作用, 这3种激素相互作用, 决定着种子的休眠与萌发^[42]。GA₃对喜盐鸢尾种子萌发有显著影响, 随着GA₃浓度的升高, 萌发率呈先升高后降低的趋势, 当浓度为200 mg/L时, 萌发率达到

最高^[16]。对黄菖蒲(*I. pseudacorus* L.)种子采用GA₃处理时, 发现GA₃浓度为50 mg/L时, 发芽率达到最高(84.4%)^[28]。

2.4 电离辐射处理

电离辐射也是提高种子萌发率的一种方法, 早已应用于蔬菜等作物种子。种子在受到辐射的瞬间及辐射后, 会发生复杂的综合作用, 能促使种子内的生长酶活化, 从而激活植物体内原始的生活过程, 有助于促进种子发芽, 提高产量, 也可使种子恢复生命活力^[23]。但电离辐射也有可能引起种子突变, 且高剂量下可能引起种子显著的生理反常现象, 所以在采用射线处理种子时一定要慎重。马蔺种子用⁶⁰Co γ 射线辐射的基本剂量范围在0.2580~0.9030 C/kg, 当剂量为0.7740 C/kg时种子萌发率可达到最高(45%), 此时再辅以65°C热水浸泡, 种子萌发率可达到65%^[43]。

2.5 多因子协同处理

大多数种子的休眠都不是由单一因素控制的, 因此在实际休眠解除过程中宜采用综合方法来进行协同处理, 并针对不同的休眠原因采用不同的种子处理方法^[23](图3)。研究表明, 膜苞鸢尾种子去除种皮并浸水48 h后, 在25°C/10°C变温条件下萌发率可达到95.67%, 相比其他单因子处理, 种子萌发率显著提高^[44]; 将玉蝉花种子避光浸泡于不同浓度GA₃溶液中48 h, 用蒸馏水清洗后进行

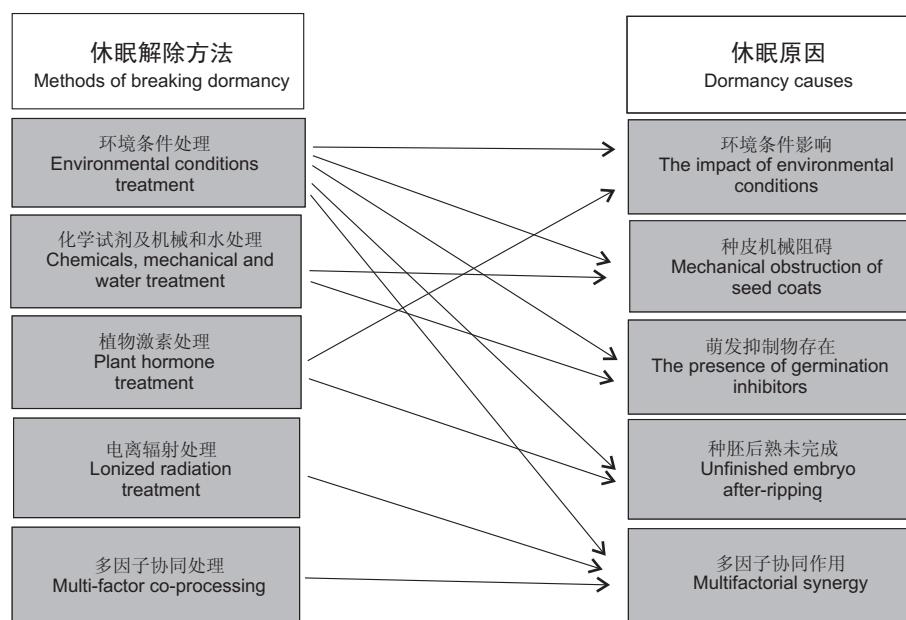


图3 种子休眠解除方法与休眠原因对应关系

Fig. 3 Relationships between dormancy causes and corresponding methods of seed dormancy breaking

4°C层积处理, 30 d后萌发率从0提高到77.78%^[25]; 银苞鸢尾(*I. pallida* Lam)去除种皮后置于1 mg/L的GA₃培养基中, 8 d后萌发率达到100%^[45]。可见, 多因子协同处理不仅能提高种子萌发率, 而且对种子其他萌发指标也起到促进作用。

3 种子休眠解除机理研究

对植物种子休眠解除机理方面的研究多集中于粮食和蔬菜等作物。研究发现, 对种子进行机械或化学试剂处理, 可使种皮软化或破裂, 从而增加种皮透性, 加快物质交换, 并使胚根产生足够推力穿破种皮, 打破休眠^[46-48]; 适宜的电离辐射, 可增加细胞生物能, 促进种子发育, 从而打破休眠; 热处理可增加种皮透气性; CO₂能够影响某些植物种子内部乙烯的敏感性, 从而提高种子的萌发率^[49]; 植物激素能通过信号传导对种子内各种生理变化做出反应, 调节一系列蛋白质或酶的代谢, 从而调控种子的休眠和萌发, 例如, 高浓度的GA₃处理可诱导多种水解酶的合成, 为种子萌发提供营养^[50]; 环境条件的改变, 可通过调节信号分子ABA和GA₃的相对含量及敏感性变化, 导致种子细胞壁扩张, 最终胚根突破种皮^[38]。

然而, 关于鸢尾属植物种子休眠解除机理的研究却鲜有报道。研究证明, 清水浸泡可有效减少种皮内萌发抑制物含量, 适度高温可提高种子内各种酶的活性, 高温范围内的变温处理可使种子的呼吸耗能一直处于由低到高、再由高到低的循环过程, 由此减少种子贮藏物质的呼吸消耗, 促进气体交换, 从而提高其萌发率^[24]; 低温层积处理则是鉴于鸢尾属植物大多起源于寒冷的北温带, 通过模拟休眠种子的自然环境温度变化来刺激其完成后熟, 进入萌发阶段^[51,52]。虽然目前对于鸢尾属植物种子休眠解除机理方面的研究报道较少, 但其他植物种子的相关研究仍可起到一定的借鉴作用。

4 结论与展望

综上所述, 种子休眠与萌发的生理调控是一个相互贯通、相互影响和制约的过程^[53-55], 是植物推迟萌发至理想生长条件的一种适应机制, 而休眠与休眠解除均是内外因素相互作用的结果^[38,56]。从系统发育上看, 休眠种子中阻碍发芽的真正阶段可能是胚根细胞的伸长时期; 而从分子遗传上看,

休眠性状是可遗传的, 且大多是受多基因控制的数量性状^[57]。本文综述了造成鸢尾属植物种子休眠的主要因素以及休眠解除的各种方法和可能的机理。然而, 有关鸢尾属植物种子休眠是一个复杂的生物学现象, 还亟待今后从生理生化、系统演化、分子遗传等方面进行深入研究。

参考文献:

- [1] Wu ZY, Raven PH, Shehbaz IAA, Bartholomew B. Flora of China[M]. Beijing: Science Press, 1994, 24: 297-312.
- [2] 赵毓棠. 中国植物志: 第16卷, 第1分册[M]. 北京: 科学出版社, 1985: 134.
Zhao YT. Flora of China: Vol. 16 (1) [M]. Beijing: Science Press, 1985: 134.
- [3] 黄苏珍, 韩玉林, 谢明云, 郭维明, 顾姻. 中国鸢尾属观赏植物资源的研究与利用[J]. 中国野生植物资源, 2003, 22 (1): 4-7.
Huang SZ, Han YL, Xie MY, Guo WM, Gu Y. The study and exploitation of Chinese ornamental *Iris* resources [J]. Chinese Wild Plant Resources, 2003, 22 (1): 4-7.
- [4] Jorgensen CJC. Inhibitory effects of *Iris* seed extracts on germination of indicator plants[J]. B Am Iris Soc, 1965, 179: 27-33.
- [5] 郭晋燕, 张金政, 孙国峰, 石雷. 根茎鸢尾园艺学研究进展[J]. 园艺学报, 2006, 33(5): 1149-1156.
Guo JY, Zhang JZ, Sun GF, Shi L. Advances of horticultural study of rhizomatous *Iris*es [J]. Acta Horticulturae Sinica, 2006, 33 (5): 1149-1156.
- [6] Baskin JM, Baskin CC. A classification system for seed dormancy[J]. Seed Sci Res, 2004, 14 (1): 1-16.
- [7] Baskin CC, Baskin JM. Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination[M]. San Diego: Academic Press, 1998: 27.
- [8] 卓露, 管开云. 鸢尾属植物种子的休眠特性及打破休眠的方法研究进展[J]. 种子, 2014, 33(1): 53-57.
Zhuo L, Guan KY. Review on the causes of *Iris* seeds dormancy and the methods for breaking dormancy [J]. Seed, 2014, 33 (1): 53-57.
- [9] 周源. 七种鸢尾的抗旱性研究[D]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2006.
Zhou Y. Studies on the drought resistance of 7 *Iris* species [D]. Urumchi: Xinjiang Agriculture University, 2006.
- [10] 蒲云海, 刘贵华, 李伟. 竹叶眼子菜种子的萌发实验研究[J]. 武汉植物学研究, 2005, 23(2): 179-182.
Pun YH, Liu GH, Li W. Seed germination of *Potamogeton malaiianus* [J]. Journal of Wuhan Botanical Research, 2005, 23 (2): 179-182.
- [11] Fuyura H. Sowing method of rare native plants for *in vitro* culture. 1. *Iris rossii* Baker[J]. B Hiroshima Prefectural Agr Res Cen, 1999, 67: 41-49.
- [12] 张伟玲, 王玲, 卓丽环, 孙颖. 东北3种野生鸢尾种子生物

- 学比较研究[J]. 种子, 2000, 25(12): 34-37.
- Zhang WL, Wang L, Zhuo LH, Sun Y. Comparative study on seed biology of three species of *Iris*[J]. *Seed*, 2000, 25 (12): 34-37.
- [13] 卢明艳, 毕晓颖, 郑洋, 关景洋. 野鸢尾种子萌发特性的研究[J]. 种子, 2009, 28(7): 90-93.
- Lu MY, Bi XY, Zheng Y, Guan JY. Studies on seed germination characteristics of *Iris dichotoma* Pallas[J]. *Seed*, 2009, 28 (7): 90-93.
- [14] Lee EJ, Koh JC. Improvement of seed germination in native *Iris sanguinea* Donn ex Horn[J]. *Korean J Hortic Sci*, 2002, 20 (4): 345-351.
- [15] Morgan MD. Seed germination characteristics of *Iris virginica*[J]. *Am Midl Nat*, 1990, 124 (2): 209-213.
- [16] 张丹, 张金政, 孙国峰, 李晓东, 何卿. 细叶鸢尾种子休眠原因及休眠解除的方法研究[J]. 草业学报, 2011, 20 (6): 109-117.
- Zhang D, Zhang JZ, Sun GF, Li XD, He Q. A study on the causes of *Iris tenuifolia* dormancy and the methods of breaking dormancy[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2011, 20(6): 109-117.
- [17] 卓露, 管开云, 李文军, 布海丽且姆·阿卜杜热合曼. 喜盐鸢尾种子休眠与萌发特初步研究[J]. 干旱区研究, 2014, 31(4): 739-743.
- Zhuo L, Guan KY, Li WJ, Buhairiqiem Abudureheman. A preliminary study on the dormancy and germination of *Iris halophila* seed[J]. *Arid Zone Research*, 2014, 31 (4): 739-743.
- [18] Blumenthal A, Lerner HR, Werker E, Poljakoff-Mayber A. Germination preventing mechanisms in *Iris* seeds[J]. *Ann Bot-London*, 1986, 58 (4): 551-561.
- [19] 郭冰冰. 中国西北三种鸢尾属植物的花卉生物学研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2007.
- Guo BB. Studies on biology of three *Iris* flowers in northwest China [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2007.
- [20] Arditti J, Pray TR. Dormancy factors in *Iris* (Iridaceae) seeds[J]. *Am J Bot*, 1969, 56(3): 254-259.
- [21] 傅家瑞. 种子生理[M]. 北京: 科学出版社, 1985: 265-267.
- Fu JR. Seed Physiology [M]. Beijing: Science Press, 1985: 265-267.
- [22] 余小芳, 周永红. 鸢尾种子休眠与萌发特性研究[J]. 种子, 2006, 25(10): 55-57.
- Yu XF, Zhou YH. Studies on the dormancy and germination characteristic of *Iris tectorum* Maxim. seed[J]. *Seed*, 2006, 25 (10): 55-57.
- [23] 侯冬花, 萨拉木·艾尼瓦尔, 海利力·库尔班. 种子休眠与休眠解除的研究进展[J]. 新疆农业科学, 2007, 44(3): 349-354.
- Hou DH, Salamu-Ainiwaer, Hailili-Kuerban. Studies on seed dormancy and dormancy breaking[J]. *Xinjiang Agricultural Sciences*, 2007, 44 (3): 349-354.
- [24] 李苗, 魏耀峰, 宋玉霞, 郭生虎, 马洪爱, 马学平. 两种鸢尾属植物种子萌发的初步研究[J]. 北方园艺, 2010, 34 (12): 80-83.
- Li M, Wei YF, Song YX, Guo SH, Ma HA, Ma XP. Preliminary research on the seed germination of two kinds of *Iris* plants[J]. *Northern Horticulture*, 2010, 34 (12): 80-83.
- [25] 路覃坦, 张金政, 孙国峰, 李晓东, 姜闻道, 于学斌. 4种中国野生无髯鸢尾种子休眠原因的研究[J]. 园艺学报, 2008, 35(10): 1497-1504.
- Lu TT, Zhang JZ, Sun GF, Li XD, Jiang CD, Yu XB. Dormancy causes of the seeds of four species of wild apogons iris in China[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2008, 35(10): 1497-1504.
- [26] 郭瑛, 高亦珂. 鸢尾属植物种子休眠原因及提高萌发率方法综述[J]. 种子, 2006, 25(2): 42-45.
- Guo Y, Gao YK. Review on *Iris* seed dormancy causes and methods of improving germination rate [J]. *Seed*, 2006, 25 (2): 42-45.
- [27] Huang ZY, Zhang XS, Zheng GH, Guterman Y. Influence of light, temperature, salinity and storage on seed germination of *Haloxylon ammodendron* [J]. *J Arid Environ*, 2003, 55 (3): 453-464.
- [28] 刁晓华, 高亦珂. 四种鸢尾属植物种子休眠和萌发研究[J]. 种子, 2006, 25(4): 41-44.
- Diao XH, Gao YK. Study on dormancy and germination of four *Iris* species seeds[J]. *Seed*, 2006, 25 (4): 41-44.
- [29] 刘德福, 陈世璜, 陈敬文, 敦特根, 占布拉, 杨尚明. 马蔺的繁殖特性及生态地理分布的研究[J]. 内蒙古农牧学院学报, 1998, 19(1): 1-6.
- Liu DF, Chen SH, Chen JW, Ao TG, Zhan BL, Yang SM. Reproductive characteristics, ecological and geographical distribution of *Iris lactea* var. *chinensis*[J]. *Journal of Inner Mongolia Institute of Agriculture and Animal Husbandry*, 1998, 19 (1): 1-6.
- [30] 肖月娥, 俞新平, 胡永红, 杨庆华. 西南鸢尾种子萌发特性初步研究[J]. 种子, 2008, 27(2): 18-20.
- Xiao YE, Yu XP, Hu YH, Yang QH. Study on the characteristics of seed germination of *Iris bulleyana*[J]. *Seed*, 2008, 27 (2): 18-20.
- [31] 沈云光, 管开云, 王仲朗, 冯宝钧. 四种国产鸢尾属植物种子萌发特性研究[J]. 种子, 2005, 24(12): 21-25.
- Shen YG, Guan KY, Wang ZL, Feng BJ. Studies on seed germination of four species of *Iris* in China [J]. *Seed*, 2005, 24 (12): 21-25.
- [32] 洪香香, 方升佐, 杜艳. 青檀种子休眠机理及发芽条件的探讨[J]. 植物资源与环境学报, 2002, 11(1): 9-13.
- Fu XX, Fang SZ, Du Y. A study on mechanism of dormancy and germination conditions of *Pteroceltis tatarinowii* Maxim. seed[J]. *Journal of Plant Resources and Environment*, 2002, 11 (1): 9-13.
- [33] 刘冰, 毕晓颖, 郑洋. 3种鸢尾属植物种子吸水及发芽特性

- 研究[J]. 种子, 2012, 31(1): 34–37.
- Liu B, Bi XY, Zheng Y. Studies on soaking and germination characteristics of three *Iris* species seeds[J]. *Seed*, 2012, 31 (1): 34–37.
- [34] 杨期和, 尹小娟, 叶万辉. 硬实种子休眠的机制和解除方法[J]. 植物学通报, 2006, 23(1): 108–118.
- Yang QH, Yin XJ, Ye WH. Dormancy mechanism and breaking methods for hard seed[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2006, 23 (1): 108–118.
- [35] Sun YC, Zhang YJ, Wang K, Qiu XJ. NaOH scarification and stratification improve germination of *Iris lactea* var. *chinensis* seed[J]. *Hortscience*, 2006, 41 (3): 773–774.
- [36] Wees D. Stratification and priming may improve seed germination of purple coneflower, blue-flag *Iris* and evening primrose[J]. *Acta Horticulturae*, 2004, 629: 391–395.
- [37] 伍碧华, 颜济, 周永红, 左文霞. 种皮对扁竹兰鸢尾(*Iris confusa*)及其杂种种子萌发的抑制作用[J]. 四川农业大学学报, 1998, 16(3): 337–340.
- Wu BH, Yan J, Zhou YH, Zuo WX. Inhibitory affects of seed coat on seed germination in *Iris confusa* and its hybrid[J]. *Journal of Sichuan Agricultural University*, 1998, 16 (3): 337–340.
- [38] 杨荣超, 张海军, 王倩, 郭仰东. 植物激素对种子休眠和萌发调控机理的研究进展[J]. 草地学报, 2012, 20(1): 1–9.
- Yang RC, Zhang HJ, Wang Q, Guo YD. Regulatory mechanism of plant hormones on seed dormancy and germination (Review) [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2012, 20 (1): 1–9.
- [39] Hwm H. A critical update on seed dormancy. I . Primary dormancy[J]. *Seed Sci Res*, 1995, 5 (2): 61–73.
- [40] Ramon G, Leon-Gonzalez. Genetic and physiological characterization of seed dormancy regulation in common waterhemp [*Amaranthus tuberculatus* (Moq.) Sauer.] [D]. Iowa State University, 2005.
- [41] Bewley JD. Seed germination and dormancy [J]. *Plant Cell*, 1997, 9: 1055–1066.
- [42] Khan AA. Hormonal regulation of primary and secondary seed dormancy [J]. *Israel Journal of Botany*, 1981, 29 (1–4): 207–224.
- [43] 徐秀梅, 张新华, 王汉杰.⁶⁰Coy射线辐照对马蔺种子萌发的影响[J]. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2003, 27 (1): 55–58.
- Xu XM, Zhang XH, Wang HJ. A study on the germination of *Iris lactea* var. *chinensis* seeds under ⁶⁰Coy ray irradiation[J]. *Journal of Nanjing Forestry University: Natural Science Editoin*, 2003, 27 (1): 55–58.
- [44] 卓露, 管开云. 膜苞鸢尾种子萌发特性及打破休眠的方法[C]//中国植物学会. 中国植物学会八十周年学术年会论文摘要汇编. 南昌: 江西高校出版社, 2013: 193.
- Zhuo L, Guan KY. The germination characteristics and dormancy release methods of *Iris saccifera* Willd. ex Link seed [C]//Botanical Society of China ed. The Eightieth Anniversary Annual Conference Proceedings of Botanical Society of China. Nanchang: Jiangxi Universities and Colleges Press, 2013: 193.
- [45] Anzidei M, Schiff S, Bennici A. Trial on *in vitro* germination in *Iris pallida* Lam[C]//International Symposium: Improve the cultivation technology of medicinal plant, Trento, Italy, June 1994, 2–3. 1996: 559–561.
- [46] Boesewinkel FD, Bouman F. The seed: structure[M]//Johri BM ed. *Embryology of Angiosperms*. Berlin: Springer-Verlag, 1984: 567–610.
- [47] Slattery HD, Atwell BJ, Kuo J. Relationship between colour, phenolic content and impermeability in the seed coat of various *Trifolium subterraneum* L. genotypes [J]. *Ann Bot*, 1982, 50 (3): 373–378.
- [48] Tillman-Sutela E, Kauppi A. The significance of structure for imbibition in seeds of the Norway spruce, *Picea abies* (L.) Karst[J]. *Trees*, 1995, 9 (5): 269–278.
- [49] 李蓉, 叶勇. 种子休眠与破眠机理研究进展[J]. 西北植物学报, 2005, 25(11): 2350–2355.
- Li R, Ye Y. Progresses in seed dormancy and dormancy-breaking mechanisms[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2005, 25 (11): 2350–2355.
- [50] 何雪晖. 赤霉素在促进禾谷类种子水解酶合成和分泌中的作用机理[J]. 植物生理学通讯, 1981, 12(6): 12–17.
- He XH. The mechanism of GA in promoting the synthesis and secretion of cereal seed hydrolase[J]. *Plant Physiology Communications*, 1981, 12 (6): 12–17.
- [51] 孙跃春, 樊奋成, 张英俊. 预冷打破种子休眠的研究进展[J]. 种子, 2004, 23(10): 52–53.
- Sun YC, Fan FC, Zhang YJ. Review on precooler break seed dormancy[J]. *Seed*, 2004, 23(10): 52–53.
- [52] Guterman Y. Environmental factors and survival strategies of annual plant species in the Negev Desert, Israel [J]. *Plant Spec Biol*, 2000, 15 (2): 113–125.
- [53] 潘琳, 徐程扬. 种子休眠与萌发过程的生理调控机理[J]. 种子, 2010, 29 (6): 42–47.
- Pan L, Xu CY. Review on mechanisms of physiological modulation in the process of seed dormancy and germination[J]. *Seed*, 2010, 29 (6): 42–47.
- [54] Geneve RL. Seed dormancy in commercial vegetable and flower species[J]. *Seed Technol*, 1998, 20 (2): 236–250.
- [55] Koornneef M, Bentsink L, Hilhorst H. Seed dormancy and germination[J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2002, 5 (1): 33–36.
- [56] Finch-Savage WE, Leubner-Metzger G. Seed dormancy and the control of germination[J]. *New Phytol*, 2006, 171 (3): 501–523.
- [57] Meyer SE, Allen PS, Beckstead J. Seed germination regulation in *Bromus tectorum* (Poaceae) and its ecological significance[J]. *Oikos*, 1997, 78 (3): 475–485.