

烟水对云南松及地盘松种子萌发的影响

左加根^{1, 2}, 付国江^{1, 2}, 陶江辉^{1, 2}, 何照云^{1, 2}, 薄开猛^{1, 2}, 姚增玉^{1, 2*}

(1. 西南林业大学 林学院, 昆明 650224; 2. 西南林业大学西南山地森林资源保育与利用教育部重点实验室, 昆明 650224)

摘 要: 为探究烟水处理对云南松及其变种地盘松种子萌发、胚生长及生理指标的影响, 明确二者响应差异及烟水作为模拟火信号刺激林木生长发育的可行性, 该研究以不同浓度的烟水进行种子处理, 分析其萌发特性、胚生长状况及相关生理指标的变化。结果表明: (1) 烟水处理对两种种子的萌发及生理指标均具有显著浓度效应 ($P<0.05$), 呈低促高抑趋势。(2) 二者发芽指标均在 0.5%浓度时到达峰值, 此时云南松发芽率与发芽势较对照(蒸馏水处理)分别提高 22.80%和 62.54%, 地盘松则分别提高 12.50%和 110.83%。(3) 胚生长最优浓度存在物种差异, 云南松下胚轴与胚根长在 1%浓度时最大(较对照提高 31.96%和 67.89%), 地盘松则在 0.25%浓度时最佳(较对照提高 18.18%和 60.77%)。(4) 低浓度烟水还可增强 α -淀粉酶、蛋白酶、脂肪酶活性, 提高可溶性糖和可溶性蛋白含量, 降低丙二醛含量, 改善种子代谢和抗氧化能力。(5) 云南松种子对烟水的敏感性高于地盘松种子。综上所述, 低浓度的烟水可通过增强贮藏物质转化并调控抗氧化系统促进萌发与胚生长, 可作为安全可控的模拟火信号应用于苗木培育。

关键词: 云南松, 地盘松, 烟水, 种子萌发, 生理响应

中图分类号: Q945.34 **文献标识码:** A

Effects of smoke water on seed germination of *Pinus*

yunnanensis and *P. yunnanensis* var. *pygmaea*

ZUO Jiagen^{1, 2}, FU Guojiang^{1, 2}, TAO Jianghui^{1, 2}, HE Zhaoyun^{1, 2}, BO Kaimeng^{1, 2},
YAO Zengyu^{1, 2*}

(1. College of Forestry, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China; 2. Key Laboratory of Southwest Mountain Forest Resources Conservation and Utilization of Ministry of Education, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China)

Abstract: To explore the effects of smoke water treatment on the seed germination, embryo growth, and physiological indices of *P. yunnanensis* and its variety, *P. yunnanensis* var. *pygmaea*, as well as to clarify their response differences and the feasibility of smoke water as a simulated fire signal to stimulate tree growth and development, seeds of two pines were treated with smoke water of different concentrations and changes in their germination characteristics, embryo growth status, and related physiological indices were analyzed. The results were as follows: (1) The germination and physiological indices of both seeds depended significantly on the concentration

基金项目: 云南省农业联合专项(202301BD070001-152); 校级科研专项(110825065)。

第一作者: 左加根(1999—), 硕士研究生, 研究方向为森林培育, (E-mail)guduyu@swfu.edu.cn。

***通信作者:** 姚增玉, 博士, 研究员, 主要从事林业废弃物资源化利用研究, (E-mail)yaozengyu@swfu.edu.cn。

of smoke water ($P<0.05$), showing a trend of promotion at low concentrations and inhibition at high concentrations. (2) The germination indices of both species peaked at 0.5%, where the germination rate and germination potential of *P. yunnanensis* increased by 22.80% and 62.54%, respectively, while those of *P. yunnanensis* var. *pygmaea* increased by 12.50% and 110.83%, respectively, compared with the control (distilled water treatment). (3) Two species differed in the optimal smoke water concentration for embryo growth. The longest hypocotyl and radicle of *P. yunnanensis* were found at 1% (increased by 31.96% and 67.89%, respectively, compared with the control), while those of *P. yunnanensis* var. *pygmaea* were found at 0.25% (increased by 18.18% and 60.77%, respectively, compared with the control). (4) At low concentrations, the smoke water enhanced the activities α -amylase, protease, and lipase, increased soluble sugar and soluble protein content, and reduced malondialdehyde content, improving seed metabolism and antioxidant capacity. (5) *P. yunnanensis* seeds showed higher sensitivity to smoke water than *P. yunnanensis* var. *pygmaea* seeds. In conclusion, the smoke water promotes the seed germination and embryo growth at low concentrations by enhancing the conversion of storage substances and regulating the antioxidant system, and thus can be applied as a safe and controllable simulating fire signal in seedling cultivation.

Key words: *Pinus yunnanensis*, *Pinus yunnanensis* var. *pygmaea*, smoke water, seed germination, physiological response

林火作为生态系统的 1 个重要因子,对森林并非完全有害,相反很多植物的更新与火因子有关(谷会岩, 2017)。在林火频发区域,火后环境释放的高温与烟雾被认为是驱动种子萌发的核心要素,二者通过物理与化学 2 种机制调控种子的休眠解除与萌发进程(Moreira et al., 2010)。高温可使种鳞开裂和种皮破裂,促进密封于球果中的种子落地并提升其透水性,加速种子吸胀,在林业生产中,高温处理较难实现,且存在安全隐患(Auld et al., 2010)。而烟水作为 1 种可量化、易操控的模拟材料,已成为火因子领域(尤其是烟雾效应)的重要研究载体。烟水作用于植物时呈现出类似激素的浓度效应,即低浓度促进、高浓度抑制,这已在稗(*Echinochloa crus-galli*)、番茄(*Solanum lycopersicum*)、莴苣(*Lactuca sativa*)等多种植物中得到证实(Calabrese & Agathokleous, 2020)。在生理方面,烟水中的活性物质(如氮氧化物、karrikinolide 等)能增强种皮半透膜的渗透性、调节赤霉素(GA)与脱落酸(ABA)含量,进一步提升水解酶活性,促进贮藏物质分解与转化,为种子萌发提供充足的物质与能量。例如:莴苣种子经烟水处理后 ABA 含量降低,酶活性显著增强,并伴随着种子萌发率增加(Shubhpriya et al., 2019);烟水增强 GA 的信号通路,增强淀粉动员效率,有效促进豆类 and 玉米(*Zea mays*)种子萌发及幼苗生长(Sunmonu et al., 2016)。

云南松(*Pinus yunnanensis*)属于高大乔木,是中国西南地区重要的用材树种,其不仅在水土保持和荒山造林中发挥着关键作用,还具有显著的经济价值,其变种地盘松(*P. yunnanensis* var. *pygmaea*),虽呈灌丛状,但抗性强,在困难立地造林中发挥重要作用(廖声熙, 2008; 邓喜庆等, 2013)。然而,1~3 年的云南松、地盘松生长缓慢,形成“蹲苗”现象,导致种群自然更新受阻,也导致造林成活率与保存率低,人工更新困难(李莲芳等, 2009)。云南松、地盘松分布区域是我国林火高发区,在长期适应火干扰的过程中演化出一系列独特

的生存策略,如球果延迟开放、树皮厚、高温促进萌发、蹲苗和火后幼苗加速生长等现象,以维持其在易火生境中的种群延续,并形成一定的火依赖性(Su et al., 2015; 司宏敏等, 2019; 龙左卿等, 2021; 苏文华等, 2023)。

人为管理的加强使林火发生频率大幅下降,这可能会对火依赖型的云南松、地盘松的生态适应和更新产生影响,目前针对云南松、地盘松与火相关特性的研究多集中于高温方面,对烟雾(烟水)的研究尚属空白。本研究通过不同浓度烟水处理云南松及地盘松种子,旨在解析烟水对其萌发特性及生理调控的作用机制,明确二者对烟水的响应差异,并评估烟水作为火模拟信号刺激火依赖树种生长发育的可行性。

1 材料与方 法

1.1 试验材料

云南松、地盘松球果采自于云南省昆明市东川区,稻草购于昆明市。

1.2 试验方法

烟水的制作参考 Gupta (2020) 的方法,使用 50 g 干稻草燃烧产生的烟雾通入 250 mL 的蒸馏水中,将得到的溶液进行过滤得到烟水原液。

将烟水原液按比例稀释至原液浓度的 0.25%、0.5%、1%、2%、4%、8%,以蒸馏水(0%)为对照,共设置 7 个烟水浓度的处理;云南松与地盘松种子经 0.5%高锰酸钾溶液消毒 30 min 后,使用蒸馏水将其冲洗干净,用滤纸吸干种子表面水分,分别在不同浓度烟水中黑暗浸泡 24 h,去除漂浮于液面瘪粒后播种于垫有滤纸的直径 12.5 cm 的培养皿中,每皿播种 25 粒。云南松、地盘松每个处理各播 21 皿(其中 18 皿用来测量种子的生理生化指标,3 皿用来测定种子发芽率、下胚轴及胚根长),每皿初始添加 5 mL 对应浓度烟水溶液,之后每 7 d 换一次滤纸,更换滤纸后所有处理均添加 5 mL 的蒸馏水,培育期间保持滤纸湿润,在 25 °C 的恒温培养箱中遮光培育。

1.3 指标测定

每日统计发芽种子数(以胚突破种皮 ≥ 2 mm 为萌发标准),日发芽数达到最高峰时开始测定发芽势(云南松、地盘松种子均在第 7 d 日发芽数达到最大),试验于第 21 d 终止,终止标准为连续 3 d 发芽率不超过 1%,此时统计发芽率,并使用游标卡尺(精度为 0.01 mm)对胚轴和胚根进行测定。

种子开始露白时随机取云南松、地盘松种子各 10 粒剥离种壳进行生理指标测定(播种第 4 天测定)。采用 H_2SO_4 -苯酚比色法测定可溶性糖含量和淀粉含量;采用考马斯亮蓝法测定可溶性蛋白含量;采用硫代巴比妥酸法测定丙二醛含量;采用 3,5-二硝基水杨酸法测定 α -淀粉酶活性(李合生, 2000);采用 Folin-酚法测定蛋白酶活性(穆赢通等, 2024);采用酸碱滴定法测定脂肪酶活性(高奇等, 2011)。

发芽率(%) = (发芽种子总数/供试种子总数) $\times 100$

发芽势(%) = (日发芽数达到峰值时发芽种子总数/供试种子总数) $\times 100$

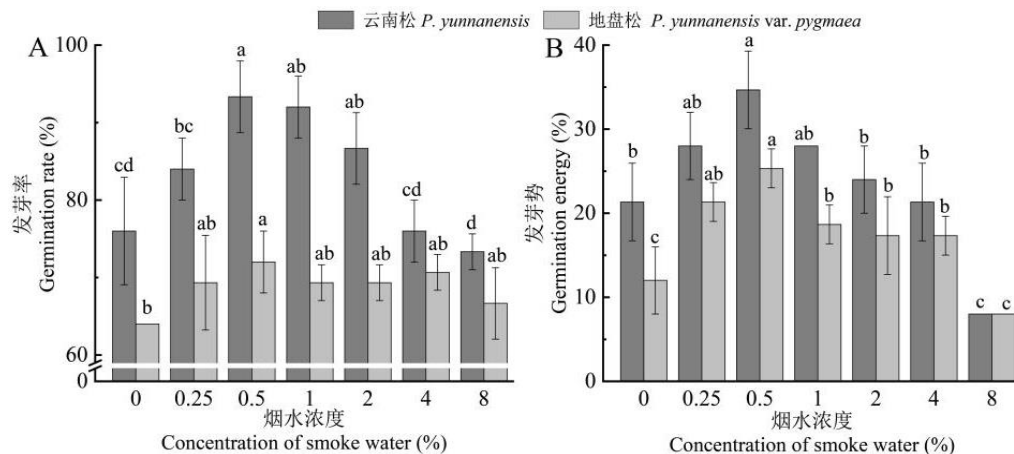
1.4 数据分析

采用 SPSS26 进行单因素方差分析和邓肯(Duncan)多重比较分析进行显著性差异检验。

2 结果与分析

2.1 烟水浓度对种子萌发的影响

烟水处理对云南松和地盘松种子的萌发具有显著的浓度效应 ($P<0.05$)。在 0.5%烟水浓度下,两类种子的发芽率及发芽势均达到峰值,且均显著高于对照($P<0.05$),此浓度下,云南松发芽率和发芽势较对照分别提高 22.80%和 62.54%,地盘松发芽率和发芽势较对照分别提升 12.50%和 110.83% (图 1: A、B)。当浓度增至 4%时,云南松发芽率大幅降低,在 8%浓度时较对照表现出抑制作用;地盘松在 8%浓度下发芽率虽略高于对照,但差异不显著 ($P>0.05$)。发芽势在 0~2%浓度范围内,二者响应模式相似,但当浓度升至 4%时,云南松发芽势降幅大于地盘松,到 8%时二者发芽势相同。



不同小写字母间表示同一指标在不同烟水浓度下差异显著 ($P<0.05$), 下同。

Different lowercase letters indicate significant differences in the same index under different smoke water concentrations ($P<0.05$), the same below.

图 1 烟水浓度对云南松、地盘松种子发芽率 (A)、发芽势 (B) 的影响

Fig. 1 Effects of smoke water concentration on germination rate (A) and germination energy (B) in seeds of *Pinus yunnanensis* and *P. yunnanensis* var. *pygmaea*

2.2 烟水浓度对云南松、地盘松胚轴及胚根生长的影响

胚生长的最优浓度存在物种差异: 云南松下胚轴和胚根长在 1%浓度时达最大值, 且显著高于对照 ($P<0.05$), 较对照分别提高 31.96%、67.89%, 地盘松下胚轴和胚根长则在 0.25%浓度时最优, 较对照分别提高 18.18%、60.77%。与云南松相比, 地盘松胚的生长受烟水浓度影响幅度较小, 整体变化趋势较为平缓。其中, 地盘松下胚轴除 0.25%处理组外, 其他浓度处理间无显著差异 ($P>0.05$), 胚根长各处理组间均无显著差异 ($P>0.05$)。

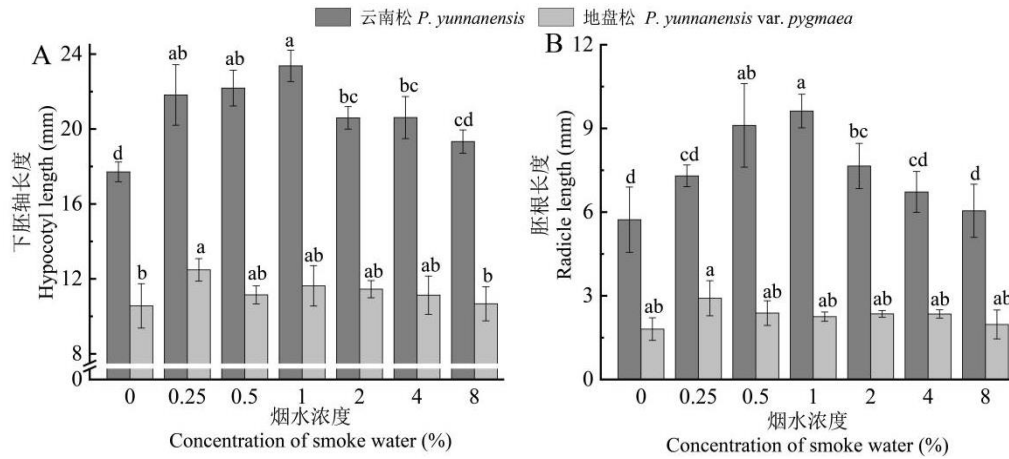


图2 烟水浓度对云南松、地盘松下胚轴长 (A) 及胚根长 (B) 的影响

Fig. 2 Effects of smoke water concentration on hypocotyl length (A) and radicle length (B) of *Pinus yunnanensis* and *P. yunnanensis* var. *pygmaea*

2.3 烟水浓度对云南松、地盘松种子酶活性的影响

烟水处理对2种种子内 α -淀粉酶、蛋白酶、脂肪酶活性具有显著的浓度效应($P<0.05$)。云南松、地盘松种子的 α -淀粉酶活性均在烟水浓度0.25%时达到最大值(图3: A), 蛋白酶活性均在烟水浓度为0.5%时达到最大值(图3: B), 脂肪酶活性分别在1%(云南松)和0.25%(地盘松)浓度时达到最大值(图3: C), 且均显著高于对照组($P<0.05$)。达到峰值时, 云南松、地盘松 α -淀粉酶活性较对照分别提高11.00%、10.93%, 蛋白酶活性较对照分别提高113.09%、124.67%, 脂肪酶活性较对照分别提高40.42%、18.27%。高浓度的烟水对酶活性产生抑制: 云南松和地盘松 α -淀粉酶活性分别在2%和1%浓度时开始低于对照, 到4%浓度时均显著低于对照($P<0.05$, 图3: A); 二者蛋白酶和脂肪酶活性均自2%浓度起急剧下降, 至8%浓度时, 蛋白酶活性均与对照无显著差异($P>0.05$), 脂肪酶活性则均显著低于对照($P<0.05$, 图3: B、C)。

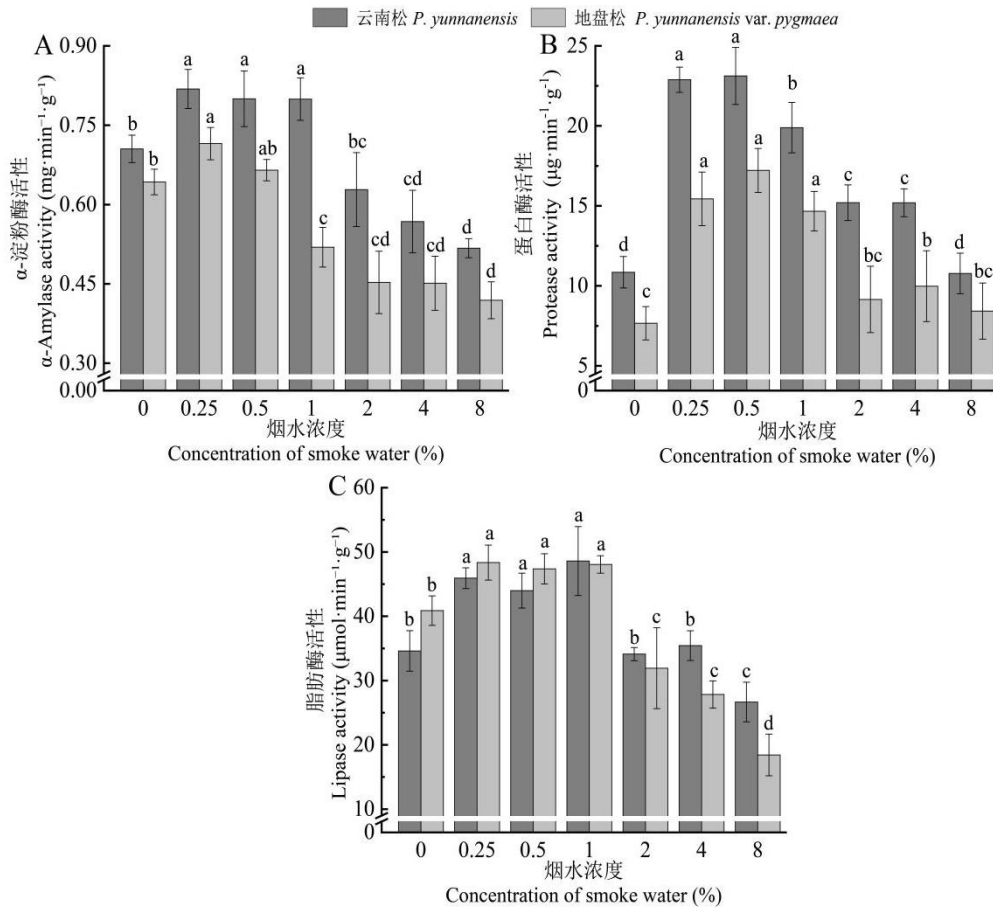


图 3 烟水浓度对云南松、地盘松种子 α -淀粉酶 (A)、蛋白酶 (B)、脂肪酶 (C) 活性的影响

Fig. 3 Effects of smoke water concentration on activities of α -amylase (A), protease (B) and lipase (C) in seeds of *Pinus yunnanensis* and *P. yunnanensis* var. *pygmaea*

2.4 烟水浓度对可溶性蛋白、可溶性糖含量的影响

烟水处理对 2 种种子可溶性蛋白、可溶性糖含量具有显著的浓度效应 ($P < 0.05$)。云南松、地盘松种子可溶性蛋白含量均在烟水浓度 0.5% 时达到最大, 较对照分别提高 14.84%、15.32%, 且均显著高于对照 ($P < 0.05$, 图 4: A); 云南松、地盘松种子可溶性糖含量分别在浓度 0.5% 和 0.25% 时达到最大, 相较于对照分别提高 38.14%、36.10%, 均显著高于对照 ($P < 0.05$, 图 4: B)。云南松、地盘松种子可溶性蛋白含量分别在 1% 和 4% 浓度时开始大幅下降, 到烟水浓度为 8% 时, 两类种子内的可溶性蛋白含量与对照组均没有显著差异 ($P > 0.05$); 云南松可溶性糖含量自 4% 浓度起大幅下降, 但 8% 浓度时仍显著高于对照 ($P < 0.05$), 而地盘松可溶性糖含量在 0.5% 浓度后急剧降低, 1% 浓度时已与对照无显著差异 ($P > 0.05$), 后续浓度处理间波动平缓。

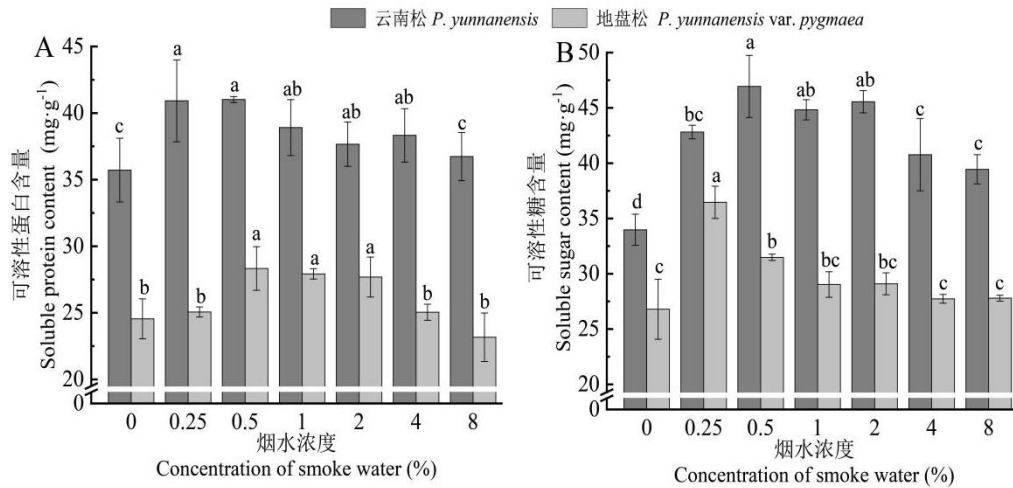


图 4 烟水浓度对云南松、地盘松种子可溶性蛋白 (A)、可溶性糖 (B) 含量的影响

Fig. 4 Effects of smoke water concentration on contents of soluble protein (A) and soluble sugar (B) in seeds of *Pinus yunnanensis* and *P. yunnanensis* var. *pygmaea*

2.5 烟水浓度对丙二醛含量的影响

烟水处理对 2 种种子丙二醛含量表现出显著的浓度效应 ($P<0.05$)。当烟水浓度为 1% 时, 云南松、地盘松种子的丙二醛含量最低, 较对照组分别下降 36.84%、15.69%, 且均显著低于对照组 ($P<0.05$, 图 5); 随着烟水浓度升高, 二者丙二醛含量均呈现回升趋势, 云南松种子的丙二醛含量在烟水浓度为 2% 时开始大幅回升, 而地盘松在 4% 时大幅回升, 且两类种子的丙二醛含量在烟水浓度 4% 和 8% 时与对照均无显著差异 ($P>0.05$)。

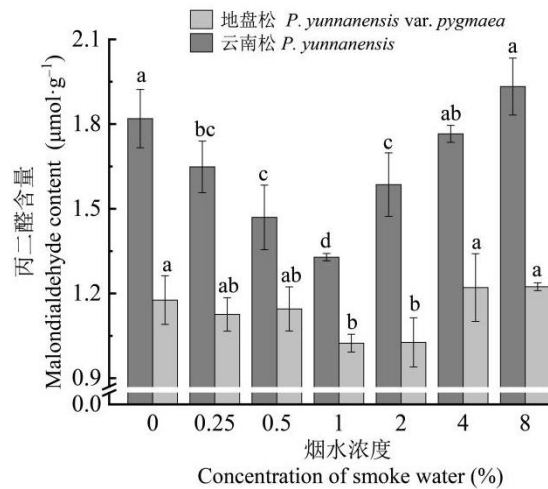


图 5 烟水浓度对云南松、地盘松种子丙二醛含量的影响

Fig. 5 Effects of smoke water concentration on malondialdehyde content in seeds of *Pinus yunnanensis* and *P. yunnanensis* var. *pygmaea*

3 讨论

种子萌发需消耗大量物质和能量, 其来源主要依赖脂肪、蛋白质和淀粉等贮藏物质的分解, 因此水解酶(脂肪酶、蛋白酶、淀粉酶)活性与萌发状况密切相关(王艾平和徐芬芬, 2016)。具体而言, 淀粉酶催化胚乳、糊粉层中的淀粉分解为可溶性糖 (Zeeman et al., 2010), 脂肪酶则将脂肪水解为甘油、脂肪酸并进一步转化为糖类, 二者作用下使种子内可溶性糖含量提升, 从而为其提供更多的能量及碳源(袁伟伟等, 2010)。同时, 蛋白酶活性增强促使蛋白

质降解为小分子肽和氨基酸，为萌发提供氮源（张美月等，2022）。而水解酶受 GA 与 ABA 的调控，GA 能够诱导水解酶基因表达，增强酶活性，从而加速胚乳中贮藏物质分解（Rehman et al., 2018; 宋松泉等，2024），ABA 则通过拮抗 GA 信号通路，抑制水解酶合成（Bhushan & Kumar, 2018）。适宜浓度的烟水则可抑制 ABA 的合成与信号传递、同时激活并增强 GA 信号通路，从而提高水解酶的活性，动员贮藏物质的分解，为种子萌发提供充足的物质与能量（Amana et al., 2020）。本研究发现，低浓度烟水处理显著提高了种子内 α -淀粉酶、蛋白酶和脂肪酶的活性，并伴随着可溶性糖和可溶性蛋白含量的增加，而高浓度烟水处理下提升效果不明显或出现抑制作用，这表明低浓度烟水处理促进了种子贮藏物质的分解与转化，且符合烟水的浓度效应，这与烟水促进莴苣（Shubhpriya et al., 2019）和水稻（Muhammad et al., 2020）种子萌发的研究结果相似；本研究观察到的水解酶活性增强现象，其内在机制可能与烟水调节 GA 与 ABA 的含量有关。此外，低浓度烟水处理下，云南松、地盘松种子内的丙二醛含量均有所降低，该物质作为膜脂氧化的终产物，其含量降低表明细胞膜损伤减轻（王宇超等，2010），说明低浓度烟水对种子抗氧化系统具有调节作用，这与烟水改善小麦（*Triticum aestivum*）盐胁迫下抗氧化酶活性的机制相似（Shabir et al., 2022）。综上，低浓度的烟水可能通过调节云南松、地盘松种子的代谢（物质和能量分解与合成）与抗氧化系统共同促进种子萌发。

云南松更新过程中蹲苗是制约其成活率的一个重要因素。本研究发现，低浓度烟水处理显著促进了下胚轴和胚根的生长，其中云南松在 1% 烟水处理下胚轴和胚根长度分别较对照提高 31.96% 和 67.89%，地盘松在 0.25% 烟水处理下分别提高 18.18% 和 60.77%。这与施用 IAA、GA₃ 和 IBA 等生长调节剂加速云南松幼苗生长，进而缩短蹲苗期作用效果相似（郑书绿等，2015）。野外调查数据显示，自然状态下云南松发芽后的第 2 年和第 3 年的高增长量分别为 0.4~3.2 cm 和 0.7~3.0 cm（王文俊等，2017），而经林冠火后同时期的平均高增长量为 6.53 cm 和 7.77 cm，经地表火且使针叶变黄脱落的云南松幼苗同时期高增长量为 6.91 cm 和 4.6 cm（司宏敏等，2019）。表明火干扰后云南松蹲苗现象得到明显的改善，这进一步印证了烟可能是火后云南松加速生长的重要刺激因子。生产中直接利用计划燃烧刺激林木生长风险高、管控难，喷施生长调节剂则成本较高，而烟水易于获取、成本低廉，以其模拟火后烟雾效应刺激林木生长发育较计划燃烧安全性更高、可操作性更强，具有很好的应用潜力。

从物种差异来看，云南松与地盘松种子对烟水的敏感性不同，地盘松种子的发芽、生长、生理各项指标相较于云南松而言波动幅度更小，特别是对高浓度烟水，地盘松表现出更低的敏感性，这可能与云南松、地盘松更新方式、对火的对策与生长环境的差异相关。云南松作为高大乔木，更新以实生苗为主，其所在群落多发生地表火，松针具有点火时间短、燃烧时长和释放热量低的特点，属于“快速燃烧对策”，且球果延迟开放程度较低，地表火产生的烟雾向上扩散，可直接刺激树冠及树冠中尚存于开放球果中的种子（孟丽媛，2018; 周绍齐，2022）。而地盘松属于灌木，可以通过种子及萌蘖的方式进行更新，其群落以林冠火为主，松针点火及燃烧时间长、释放热量高，属于“高热量燃烧对策”，球果延迟开放程度远高于云南松，且种子能够承受更高温度，林冠火产生的热量能有效促使球果开裂释放种子（张辉红等，2018; 王兵等，2020），即使种子在火灾中失活，其地下萌蘖能力也能实现火后快速再生，相较于云南松而言对温度表现出更强的响应。此外，地盘松生存于海拔更高、温度更

低、降水更少、干扰更强的严苛环境（陈剑等，2021）。综上所述，地盘松可能在更新策略、燃烧特性、环境适应的协同作用下降低了对烟化学信号的敏感性。

4 结论

烟水处理对云南松和地盘松种子萌发、生长及各项生理指标均具有显著浓度效应。低浓度烟水（0.25%~1%）通过增强水解酶（ α -淀粉酶、蛋白酶、脂肪酶）活性、促进贮藏物质（淀粉、脂肪、蛋白质）分解为可供种子直接利用的可溶性糖、氨基酸等代谢产物，并减轻膜脂过氧化损伤（丙二醛含量降低），协同促进种子萌发与胚生长。其中，云南松、地盘松种子发芽指标在烟水浓度 0.5%时达到最大，云南松、地盘松分别在 1%和 0.25%烟水时胚生长最优；且云南松对烟水的敏感性高于地盘松。本研究虽证实烟水对云南松、地盘松种子萌发及生长具有促进作用，为二者苗木培育提供了一种安全、可控的火信号模拟技术，但仍需苗圃及田间试验进行验证，并且烟水调控的深层机制仍有待研究。

参考文献：

- AMANA K, UR SR, MUDASAR MA, et al., 2020. Plant-derived smoke affects biochemical mechanism on plant growth and seed germination [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 21(20): 7760.
- AULD TD, O'CONNELL MA, 2010. Predicting patterns of post-fire germination in 35 eastern Australian Fabaceae [J]. *Austral Ecology*, 16(1): 53-70.
- BHUSHAN V, KUMAR PP, 2018. Regulation of seed germination and abiotic stresses by gibberellins and abscisic acid [J]. *Frontiers in Plant Science*, 9(1): 838.
- CALABRESE JE, AGATHOKLEOUS E, 2020. Smoke-water commonly induces hormetic dose responses in plants [J]. *Science of the Total Environment*, 765(1): 776-784.
- CHEN J, ZHANG SS, LUO T, et al., 2021. Distribution pattern of *Pinus yunnanensis* and *P. yunnanensis* var. *pygmaea* suitable growth areas and key ecological factors [J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 49(9): 8-14. [陈剑，张珊珊，罗婷，等，2021. 云南松和地盘松适生区分布格局及关键生态因子 [J]. *东北林业大学学报*, 49(9): 8-14.]
- DENG XQ, HUANG BL, WEN QZ, et al., 2013. Study on the distribution of *Pinus yunnanensis* forest in Yunnan [J]. *Journal of Yunnan University*, 35(6): 843-848. [邓喜庆，皇宝林，温庆忠，2013. 云南松林在云南的分布研究 [J]. *云南大学学报*, 35(6): 843-848.]
- GAO Q, ZHANG Y, LIU Z, et al., 2011. Quantitative determination of lipase activity in *Arachis hypogaea* seeds and its correlation with storage characteristics [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 37(9): 1676-1682. [高奇，张瑛，刘泽，等，2011. 花生种子脂肪酶活力定量测定及其与储藏特性的相关性 [J]. *作物学报*, 37(9): 1676-1682.]
- GU HY, JIANG KY, ZHANG YH, et al., 2017. Effects of heat shock on seed germination of three Pinaceae species in the Greater Khingan Range [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 37(19): 6581-6587. [谷会岩，蒋克研，张芸慧，等，2017. 热激对大兴安岭三种松科树种种子萌发的影响 [J]. *生态学报*, 37(19): 6581-6587.]
- GUPTA S, HRDLIKA J, NGOROYEMOTO N, et al., 2020. Preparation and standardisation of

- smoke-water for seed germination and plant growth stimulation [J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 39(1): 338-345.
- LI HS, 2000. Principles and techniques of plant physiological and biochemical experiments [M]. Beijing: Higher Education Press: 106-261. [李合生, 2000. 植物生理生化实验原理和技术 [M]. 北京: 高等教育出版社: 106-261.]
- LI LF, HAN MY, DUAN H, et al., 2009. Study on the effects of seedling age differences on the growth of *Pinus yunnanensis* artificial young forest in the planting year [J]. *Journal of West China Forestry Science*, 38(1): 8-14. [李莲芳, 韩明跃, 段辉, 等, 2009. 苗龄差异对云南松人工幼林林木造林当年生长影响的研究 [J]. *西部林业科学*, 38(1): 8-14.]
- LIAO SX, 2008. Study on landscape pattern, stand structure and near-natural management model of *Pinus yunnanensis* forest in central Yunnan [D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry: 1-154. [廖声熙, 2008. 滇中云南松林景观格局、林分结构及近自然经营模式研究 [D]. 北京: 中国林业科学研究院: 1-154.]
- LONG ZQ, JIANG ZY, ZHOU SQ, et al., 2021. Protection of pine cone scales for seeds under high-temperature combustion [J]. *Journal of West China Forestry Science*, 50(4): 113-117. [龙左卿, 蒋泽艳, 周绍齐, 等, 2021. 燃烧高温下松树球果鳞片对种子的保护 [J]. *西部林业科学*, 50(4): 113-117.]
- MENG LY, 2018. Effects of fire on the growth of *Pinus yunnanensis* seedlings [D]. Kunming: Yunnan University: 1-68. [孟丽媛, 2018. 过火对云南松种子苗生长的影响 [D]. 昆明: 云南大学: 1-68.]
- MOREIRA B, TORMO J, ESTRELLES E, et al., 2010. Disentangling the role of heat and smoke as germination cues in Mediterranean Basin flora [J]. *Annals of Botany*, 105(4): 627-635.
- MU YT, LÜ LJ, LI XJ, et al., 2024. Physiological and biochemical changes during stratification of *Paeonia lactiflora* seeds [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 32(11): 3451-3461. [穆赢通, 吕丽娟, 李晓杰, 等, 2024. 芍药种子层积过程中生理生化变化研究 [J]. *草地学报*, 32(11): 3451-3461.]
- MUHAMMAD J, MUHAMMAD J, UR SR, 2020. Smoke induced physiological, biochemical and molecular changes in germinating rice seeds[J]. *Pakistan Journal of Botany*, 52(3): 865-871.
- REHMAN A, REHMAN SU, KHATOON A, et al., 2018. Proteomic analysis of the promotive effect of plant-derived smoke on plant growth of chickpea [J]. *Journal of Proteomics*, 176: 56-70.
- SHABIR S, ILYAS N, ASIF SA, 2022. Deciphering the role of plant-derived smoke solution in ameliorating saline stress and improving physiological, biochemical, and growth responses of wheat [J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 41(7): 2769-2786.
- SHUBHPRIYA G, LENKA P, KULKARNI MG, et al., 2019. Role of smoke stimulatory and inhibitory biomolecules in phytochrome-regulated seed germination of *Lactuca sativa* [J]. *Plant Physiology*, 181(2): 458-470.
- SI HM, YU JE, WU XT, et al., 2019. Study on damage of two fire types to *Pinus yunnanensis*

- forest and post-fire natural regeneration [J]. Journal of West China Forestry Science, 48(1): 7-11, 17. [司宏敏, 余娇娥, 吴雪涛, 等, 2019. 两种过火类型对云南松林损伤及火后自然更新的研究 [J]. 西部林业科学, 48(1): 7-11, 17.]
- SONG SQ, TANG CF, CHENG HY, et al., 2024. Research advances in seed germination regulation [J]. Science China: Life Sciences, 54(7): 1226-1253. [宋松泉, 唐翠芳, 程红焱, 等, 2024. 种子萌发调控的研究进展 [J]. 中国科学: 生命科学, 54(7): 1226-1253.]
- SU WH, SHI Z, ZHOU R, et al., 2015. The role of fire in the Central Yunnan Plateau ecosystem, southwestern China [J]. Forest Ecology & Management, 356(1): 22-30.
- SU WH, SI HM, ZHANG HH, et al., 2023. Comparison of fire-adaptive traits among four common pine species in Southwest China [J]. Acta Ecologica Sinica, 43(3): 1064-1072. [苏文华, 司宏敏, 张辉红, 等, 2023. 中国西南四种常见松树火适应性状比较 [J]. 生态学报, 43(3): 1064-1072.]
- SUNMONU TO, KULKARNI MG, STADEN JV, 2016. Smoke-water, karrikinolide and gibberellic acid stimulate growth in bean and maize seedlings by efficient starch mobilization and suppression of oxidative stress [J]. South African Journal of Botany, 102(1): 4-11.
- WANG AP, XU FF, 2016. Effects of acid rain stress on *Arachis hypogaea* seed germination and its physiological mechanism [J]. Journal of Henan Agricultural Sciences, 45(6): 30-33. [王艾平, 徐芬芬, 2016. 酸雨胁迫对花生种子萌发的影响及其生理机制 [J]. 河南农业科学, 45(6): 30-33.]
- WANG B, SHI GS, LI ZH, et al., 2020. Effects of resin content in cone scales on delayed cone opening of several pine species in Southwest China [J]. Forest Research, 33(3): 48-53. [王兵, 施国杉, 李昭华, 等, 2020. 中国西南几种松树球果鳞片松脂含量对球果延迟开放的影响 [J]. 林业科学研究, 33(3): 48-53.]
- WANG WJ, ZHANG W, LI LF, et al., 2017. Analysis of growth dynamics of natural regeneration seedlings and young trees of *Pinus yunnanensis* [J]. Journal of Fujian Forestry Science and Technology, 44(3): 75-81. [王文俊, 张薇, 李莲芳, 等, 2017. 云南松天然更新幼苗和幼树期的生长动态分析 [J]. 福建林业科技, 44(3): 75-81.]
- WANG YC, WANG DX, PENG SB, et al., 2010. Effects of drought stress on physiological characteristics of *Atriplex patens* [J]. Scientia Silvae Sinicae, 46(1): 61-67. [王宇超, 王得祥, 彭少兵, 等, 2010. 干旱胁迫对木本滨藜生理特性的影响 [J]. 林业科学, 46(1): 61-67.]
- XU HL, TIAN L, YANG XF, et al., 2024. New progress in research on smoke promoting seed germination [J]. Chinese Journal of Ecology, 43(7): 1941-1950. [许宏力, 田亮, 杨晓菲, 等, 2024. 烟促种子萌发研究新进展 [J]. 生态学杂志, 43(7): 1941-1950.]
- YUAN WW, TAN XL, ZHOU J, et al., 2010. Dynamic changes of lipase activity during seed germination and formation stages in rapeseed [J]. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 26(3): 482-486. [袁伟伟, 谭小力, 周佳, 等, 2010. 油菜种子萌发期和形成期脂肪酶活性的动态变化 [J]. 江苏农业学报, 26(3): 482-486.]
- ZEEMAN SC, KOSSMANN J, SMITH AM, 2010. Starch: its metabolism, evolution, and

- biotechnological modification in plants [J]. Annual Review of Plant Biology, 61(1): 209-234.
- ZHANG HH, HUANG BQ, YU T, et al., 2018. Comparison of natural regeneration ability of *Pinus yunnanensis* var. *pygmaea* after fire [J]. Journal of West China Forestry Science, 47: 47-51. [张辉红, 黄博强, 余婷, 等, 2018. 地盘松火后自然更新能力比较 [J]. 西部林业科学, 47(1): 47-51.]
- ZHANG MY, HAO ZH, YANG DL, et al., 2022. Effect of germination on nitrogen containing substances in sesame seeds [J]. China Oils and Fats, 47: 95(9) - 101. [张美月, 郝征红, 杨东霖, 等, 2022. 萌育对芝麻籽粒含氮物质的影响 [J]. 中国油脂, 47(9): 95-101.]
- ZHENG SL, BAO XX, LI LF, et al., 2015. Effects of hormone seed soaking on hypocotyl and root length of *Pinus yunnanensis* seeds during germination stage [J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 35(8): 59-63+68. [郑书绿, 鲍雪纤, 李莲芳, 等, 2015. 激素浸种对云南松种子发芽期的胚轴和根长的影响 [J]. 中南林业科技大学学报, 35(8): 59-63+68.]
- ZHOU SQ, 2022. Study on flammability strategies of *Pinus yunnanensis* communities in central Yunnan [D]. Kunming: Yunnan University: 1-57. [周绍齐, 2022. 滇中云南松群落的可燃性对策研究 [D]. 昆明: 云南大学: 1-57.]