

种子脱水耐性与糖的关系*

杨期和¹ 宋松泉² 叶万辉¹ 殷寿华²

(1. 中科院华南植物研究所, 广州 510650)

(2. 中科院西双版纳植物园, 勐腊 666303)

摘 要 糖类在植物种子中的累积随种子的发育阶段和种子类型不同而不同, 并与种子脱水耐性的变化相联系。许多正常性植物种子的发育伴随着某些糖的累积, 这些糖的累积已被认为在种子脱水耐性获得中起重要作用。但糖对种子脱水耐性的影响不是单独的, 而是与 ABA 和蛋白质等物质协同作用。种子脱水耐性不仅与糖的种类和含量有关, 而且与种子所处的生理状态和发育进程有关。本文综述了种子脱水耐性与糖关系的研究进展。

关键词 糖; 脱水耐性; 种子; 种子类型; 发育阶段

RELATIONSHIP BETWEEN DESICCATION - TOLERANCE AND SUGARS IN SEEDS

YANG Qi - He¹ SONG Song - Quan² YE Wan - Hui¹ YIN Shou - Hua²

(1. South China Institute of Botany of CAS, Guangzhou 510650)

(2. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden of CAS, Mengla 666303)

Abstract Accumulation of sugars in plant seeds varies with developmental stages and seed categories and relates to seed desiccation - tolerance. Some certain sugars accumulate following with development of many plant seeds, which is considered to play an import role in acquisition of desiccation - tolerance. But effects of sugars on seed desiccation - tolerance are not independent but interact with those of ABA, proteins *et al.* The desiccation - tolerance is correlated to not only categories and content of sugars, but also to physiological status and developmental courses. The research advances on relationship between seed desiccation - tolerance and sugar is reviewed in this paper.

Key words sugar; desiccation - tolerance; seed; seed category; developmental stages

Roberts(1973)根据种子的贮藏特性,将种子分为正常型种子和顽拗型种子, Ellis等(1990)后来又认为介于正常型和顽拗型之间存在第三种类型即中间型。正常型种子在母体上发育成熟时, 大约有90%~95%的原始水分散失, 并可在离开母体后继续脱水, 在干燥状态下可长期贮藏; 顽拗

型种子一般不经历种子成熟脱水过程, 脱离母体时含水量较高, 对脱水高度敏感; 中间型种子能忍耐一定程度的脱水, 但过低的含水量在低温时易受伤害^[1]。

脱水对细胞的伤害是多方面的, 如蛋白质的变性、细胞膜的破坏、细胞区隔化消失、离子强度

* 基金项目: 国家重点基础研究发展规划项目(编号:G2000046803)及广东省科技百项工程项目(编号:2KB06801S)资助。

第一作者简介: 杨期和(1969—), 男, 博士研究生, 主要从事种子生理生态方面的研究。

收稿日期: 2002-06-20

和 pH 值改变、代谢紊乱和膜脂过氧化等^[2-3], 种子对这些伤害会产生不同的防御反应, 能忍受一定程度的脱水。种子忍耐低含水量的程度, 取决于种子的脱水耐性。脱水耐性是指种子能够忍受快速干燥、终止代谢活动并在相继的复水后仍能存活的能力^[4], 它是种子在发育过程中获得的一种综合特性, 有其内在的物质基础。尽管目前对种子脱水耐性的机理仍不清楚, 但近年来这一领域的很多研究表明种子脱水耐性的获得与种子组织内累积的糖有关^[4-6]。

种子中所含糖的种类有多种: 多糖(主要是淀粉)、寡糖(包括水苏糖、毛蕊草糖、棉籽糖、半乳糖等)、二糖(主要是蔗糖和麦芽糖)和单糖(葡萄糖、果糖和甘露糖等)。它们在植物种子中的种类和含量因植物种类和发育时期而异^[7]。

1 糖参与种子脱水的证据

很早就发现极度耐脱水的酵母细胞、真菌孢子及沙漠复苏植物的叶子中存在大量可溶性糖^[8]; 在 20% PEG 溶液中分别添加葡萄糖和蔗糖后, 细胞膜流动性得以保持, 而添加蔗糖后膜流动性保持得更好, 这意味着糖类在种子耐脱水性中起着某种程度上的保护作用; 将编码海藻糖合成酶的基因导入到烟草中, 烟草内海藻糖的含量明显高于对照, 经同等条件干燥及复水后, 对照幼苗严重损伤死亡, 而转基因幼苗则完全恢复紧张度并开始生长^[9-10]。

许多研究已表明, 脱水耐性强的正常性种子和不耐脱水的顽拗性种子所含糖的种类和数量差别很大, 而且脱水耐性的变化与发育阶段和成熟程度存在显著的相关性。从许多种子积累的糖数量上看, 正常性种子在脱水耐性的形成过程中, 种子的非还原性糖, 特别是寡糖大量累积^[5,11], 而一些不耐脱水的顽拗性种子在胚胎发育后期糖(特别是寡糖)积累少^[12]。从种子累积的糖的种类上看, 在成熟的正常性种子中, 蔗糖的含量为可溶性碳水化合物的 15% ~ 90%, 单糖的含量极微^[7]; 而许多顽拗性种子在发育后期可累积蔗糖, 但不累积寡糖^[6,13]。白芥(*Sinapis alba*), 大豆、油菜和玉米的成熟种子在脱水的早期蔗糖和寡糖的含量增加, 并与脱水耐性的开始相联系; 在不耐脱水阶段, 葡萄糖、甘露糖、果糖和半乳糖占优势, 蔗糖和寡糖的含量低得多^[14]。在成熟的油菜、大豆和白芥种子中, 刚刚在种子脱水前和在脱水过程中, 淀

粉含量的显著下降与脱水耐性的获得相一致^[14]。

糖与种子脱水耐性的关系主要来自于寡糖的累积及消失和种子脱水耐性的消长模式相一致。较有力的证据来自 ABA 不敏感的拟南芥突变体(*abi3-4, abi3-5*) 和 ABA 不敏感和缺乏的双突变体(*abi3-1, abi1*), 与野生型相比, 它们分别具有低得多的脱水耐性或者不耐脱水; 含有相对高的总糖含量(单糖和二糖)和低得多的寡糖含量(棉子糖和水苏糖)。实际上野生型的寡糖/单糖比率比不耐脱水的双突变体高大约 400 倍^[14]。

2 糖的种类和含量与发育阶段和种子类型的关系

在种子成熟脱水过程中伴随着可溶性糖的积累是正常性种子在发育过程中的重要特征, 它们在脱水过程中的作用越来越引起人们的注意^[14-17], 越来越多的研究表明糖的积累是种子发育和成熟过程中形成脱水耐性的重要原因之一。通过对许多植物种子脱水耐性与种胚中所含糖类相关性研究, 发现在不同植物种子中均存在一定的差异, 特别是正常性和顽拗性种子显著不同^[11,16]。

还原性糖和种子脱水耐性负相关, 一般认为高水平的还原糖与种子衰老、贮藏、劣变、脱水伤害有关, 特别是单糖^[16,18]。还原性糖如葡萄糖、果糖、半乳糖、麦芽糖、麦芽三糖、麦芽四糖在成熟种子中通常不存在或含量很低^[19]。非还原糖与种子的耐脱水性密切相关, 如高浓度的蔗糖、棉子糖、水苏糖、海藻糖、肌醇及半乳糖环多醇等非还原糖与种子的耐脱水性多呈正相关^[12,20]。

2.1 糖的种类和含量与发育阶段的关系

当种子或者花粉成熟时, 单糖的含量下降和寡糖的含量增加; 当种子萌发和花粉管伸长时则发生相反的变化^[7]。种子获得脱水耐性的过程中, 可溶性糖累积^[12]。随着种子的发育, 胚轴耐脱水能力的不断提高, 蔗糖和水苏糖等非还原性糖含量增加, 还原性糖下降, 还原性糖/非还原性糖比值降低^[3]。白芥、大豆、油菜和玉米的成熟种子在脱水的早期蔗糖和寡糖的含量增加, 并与脱水耐性的初始获得相联系; 在不耐脱水的阶段, 葡萄糖、果糖、半乳糖、麦芽糖和甘露糖的含量占优势, 蔗糖和寡糖的含量很低^[14]。蔗糖和寡糖的合成可能由预先存在的单糖转化而来, 也可能来自淀粉的分解。在成熟的油菜、大豆和白芥种子

中,刚刚在种子脱水前和脱水过程中,淀粉含量的显著下降与脱水耐性的获得相一致^[14]。花生种子胚轴中主要的寡糖是水苏糖,由 25DAP (Days after pegging, 果针入土后的天数) 的零增至 65DAP 的 6.12mg/g; 而胚轴中的主要还原性糖麦芽糖随种子成熟其含量逐渐下降。子叶中的可溶性糖的变化趋势与胚轴相同^[15]。35DAP 花生种子经缓慢干燥处理后 6d, 胚轴寡糖含量显著增加; 65DAP 种子脱水处理 10d, 蔗糖含量增加一倍^[15], 这也表明非还原性糖的增加是种子应付脱水伤害的防御性反应。顽拗性的黄皮种子, 在发育前期子叶中含有较高的葡萄糖和麦芽糖, 而果糖、蔗糖和水苏糖含量较低, 当种子成熟时, 即花后 74d 的胚轴, 葡萄糖、麦芽糖显著减少, 而蔗糖、寡糖(棉子糖与水苏糖之和) 及寡糖/蔗糖(O/D) 的比值均明显提高; 随着种子的萌发, 蔗糖、寡糖消失^[21]。种子在不同发育阶段脱水耐性不同, 有其内在的生理物质基础, 在发育过程中种胚内所含糖的种类和数量的变化, 是种子脱水耐性变化的重要原因之一。

花后 67d 的黄皮种子最耐脱水, 但花后 67d 的种子蔗糖含量、寡糖含量及寡糖/蔗糖却并非最高, 而花后 74d 种子胚轴的蔗糖含量、寡糖含量及 O/D 均较花后 67d 的高, 但其种子并非最耐脱水与 Leprieux 等的结果不同, 很可能由于种子已启动萌发(指顽拗性种子发育后期的胎萌, 这是顽拗性种子发育的典型特征), 淀粉水解自然导致蔗糖、寡糖等可溶性糖含量的继续增加^[21], 所以种子脱水耐性不仅与可溶性糖的积累有关, 而且亦与种子所处的生理状态有关。

随着种子的萌发, 大豆、菜豆及玉米等种子由耐脱水渐渐转变为不耐脱水的同时, 胚轴中的寡糖消失^[16], 二者极为一致; 而萌发进程不同的黄皮种子虽然蔗糖含量的变化呈现相同的趋势(即蔗糖含量逐渐减少, 寡糖消失), 但其种子的脱水敏感性并不呈现类似的变化规律。萌发 4d 的黄皮种子比萌发其它天数的种子表现为更耐脱水, 很可能与种子萌发的进程有关。由于萌发 4d 的种子初始萌发率已达 100%, 表明种子萌发启动已经完成, 而萌发 4d 以前的种子初始萌发率尚未达 100%, 萌发超过 4d 耐脱水性已开始下降甚至消失, 说明萌发种子的脱水耐性主要与种子的萌发进程有关, 而与种子的蔗糖、寡糖含量及寡糖/蔗糖比无关^[21]。

2.2 糖的种类和含量与种子类型的关系

不同植物的成熟种子, 种胚中所含糖的种类和数量不同, 脱水耐性亦不同。

玉米和其它禾本科植物种子中, 可溶性糖以蔗糖为主^[17], 棉籽糖和水苏糖分别是禾本科和豆科种子除蔗糖以外的主要碳水化合物, 种子在发育过程中形成脱水耐性与它们的合成积累有关, 而在萌发时脱水耐性的失去则与它们的消失相联系, 在成熟种子中, 蔗糖、棉子糖和水苏糖被认为能给脱水耐性的种子提供耐脱水的机制^[22]; 一些研究表明禾谷类种子胚中棉子糖的积累与脱水耐性、耐高温干燥、贮藏性能成正相关^[19, 23]。大豆种子发育过程中脱水耐性的获得和水苏糖等寡糖的积累、萌发时脱水耐性的丧失和水苏糖等寡糖的消失有关^[11, 16], 除了蔗糖外, 豆类植物的种子中累积了大量的水苏糖, 同时, 在有些情况下还累积毛蕊花糖^[17]。花生胚轴在获得耐脱水性的同时蔗糖、水苏糖等非还原糖含量增加, 还原糖如麦芽糖含量下降, 还原糖/非还原糖比值降低^[15]。南非干旱岩石地区的双子叶植物 *Myrothamnus flabellifolia* 和草本植物鼠尾粟 (*Sporobolus stapfiannus*) 中也检测到高含量的水苏糖, 约占总干重的 2% ~ 5%^[24]。海藻糖并不普遍存在于维管植物中, 但它是 70 多种低等植物的主要碳水化合物。在体外情况下, 海藻糖能有效地保护低水势下的膜结构和功能, 也可能是构成脱水耐性的另一种寡糖^[8]。一些种子虽含少量棉籽糖和水苏糖, 但所积累的大量半乳糖基环多醇和少量的游离环多醇也具有棉籽糖类寡糖的功能^[24], 如蓖麻种子中主要是肌醇半乳糖苷, 荞麦主要是荞麦醇, 它们在脱水中起稳定大分子和膜的作用^[19], 与寡糖的脱水保护作用相似; 成熟的黄羽扇豆和白羽扇豆种子含有相近水平的半乳糖基环多醇(约占总可溶性糖的 14%), 这些糖和蔗糖的积累与脱水耐性和萌发力大小相一致^[24]。

已经研究过的大多数顽拗性种子组织中, 明显缺乏蔗糖或棉籽糖或水苏糖^[25], 如正常性大豆种子与顽拗性欧洲白栎 (*Quercus ruba* L.) 种子的可溶性糖组分与含量比较, 发现两类种子在发育后期均可累积等量的蔗糖, 唯一的区别只是顽拗性种子缺乏水苏糖^[6]。茶种子胚轴中蔗糖的含量占总糖量的 45%, 但对脱水极敏感; 发育和成熟的海榄雌种子中也含有高水平的可溶性糖, 特别是水苏糖, 但这些种子在整个发育期间对脱水

高度敏感,有可能是海榄雌种子没有足够的蔗糖来防止脱水伤害^[26]。15℃湿藏的黄皮种子,种子活力下降及脱水敏感性增加,虽然蔗糖含量升高,但寡糖及 O/D 均下降,表明虽然较高含量的寡糖可以保护脱水对细胞的伤害^[12],但种子必须同时具有较高含量的寡糖,否则较高的蔗糖在脱水时会对细胞形成更大的伤害^[27],所以湿藏的种子脱水敏感性增加主要与种子胚轴中糖(主要是蔗糖与寡糖)的代谢有关^[21]。这主要因为棉子糖和水苏糖可以防止脱水过程中蔗糖结晶,使之玻璃化,而有利于保护种子^[28]。

正常性种子和顽拗性种子比较,前者种胚所含的非还原糖的种类和数量要多于后者,特别是寡糖,正常性种子有大得多的水苏糖/蔗糖和(水苏糖+棉子糖)/蔗糖比率,这也说明植物种胚中所含糖的种类和数量对种子脱水耐性的形成有显著影响,同时不同糖相互之间的比例也制约种子脱水耐性的强弱。

3 糖对种子脱水耐性的作用机理

糖(主要指可溶性寡糖)对种子脱水耐性的作用机理主要表现在以下几个方面:

3.1 水分替代作用

单糖属于还原性糖,它的存在是代谢旺盛的标志。在极度干燥的条件下,单糖参与了一种称为 Maillard 反应的非酶化反应,这种反应需要氨基基团的参加,从而导致蛋白质的变性。棉子糖半乳糖苷系列寡糖的存在抑制了干燥状态下二糖(蔗糖)的结晶,增强了二糖对膜系统及蛋白质的保护^[29]。水分不仅是一种溶剂,而且是细胞的稳定因子,膜及大分子的稳定性完全依赖于亲水与疏水的相互作用,特别是膜的液晶态依赖于水分的存在。在脱水过程中,糖在膜上大分子表面代替水分子,使膜在脱水状态下稳定,防止渗漏,是膜系统的有效保护剂^[16,28,30]。

脱水可使磷脂双分子层膜相互叠加或堆积,由液晶态转变为凝胶态,从而导致膜系统化学紊乱与膜的渗漏。糖羟基可作为水的替代物分布在膜、酶和蛋白质及其它大分子中。当脱水的细胞失水时,二糖(海藻糖或蔗糖)可以取代水分子与膜脂的极性头端结合,充当了膜脂极性头端之间的衬片,避免了膜脂的叠加与堆积,从而稳定了膜结构^[30-31]。

3.2 维持蛋白质(包括酶)的稳定性

糖可维持蛋白质的稳定性,如含碳水化合物残基的葡萄糖淀粉酶,纤维素酶和葡萄糖氧化酶的三级结构不受脱水影响。当用高碘酸氧化除去酶中 70% 的碳水化合物时,酶活性丧失 80%,加入 DextranT500 使碳水化合物恢复时,酶活性也得以恢复。磷酸果糖激酶在冰冻干燥时极不稳定,但蔗糖、麦芽糖和海藻糖对它的保护作用很有效,半乳糖和葡萄糖与 0.1 ~ 0.2 mol/L Zn^{2+} 共同存在时也有效,而冰冻保护剂如甘油、肌醇、脯氨酸和甘氨酸,单独或与 Zn^{2+} 共同使用都没有保护作用^[32]。后来发现在水分胁迫时海藻糖的羟基可与蛋白质的极性基团以氢键形式结合来代替水,从而防止蛋白质在脱水过程中变性以至凝集^[30-31]。

3.3 促进细胞质玻璃化而保持稳定

糖可促进细胞质在脱水过程中玻璃化而保持稳定^[15,28]。细胞脱水不仅影响到膜系统,也影响到细胞质。细胞质的极度干燥可以引致蛋白质的变性与溶质的结晶,造成整个细胞的伤害。而可溶性糖(主要指蔗糖)可促进细胞内容物的玻璃化,寡糖可提高细胞质的玻璃化转变温度(T_g)值,使种子或胚轴在较高温度范围内进入玻璃化状态,亚细胞溶液在低含水量和高糖水平时的玻璃化作用可能限制分子运动,维持生化活性的静态平衡,在干燥状态下保护亚细胞的稳定性,使细胞质得到保护^[16]。花生的耐脱水胚轴可溶性成分的模拟混合物的 T_g 比不耐脱水的 T_g 高,这与两者间寡糖的差异相一致^[15,28]。

玻璃化是一种极其高粘度的热力学不稳定固态,是由于种子组织中的低含水量及低温促进形成的,这两种因素现已被认为能延长种子的寿命^[20,28]。胞内玻璃化的高粘度减少了分子运动及阻止细胞质的扩散,防止了种子脱水老化期间有害的化学反应及结构化学位点的改变,填充细胞空间,防止细胞裂解。寡糖(棉子糖、水苏糖)抑制了种子脱水期间蔗糖的结晶,有利于玻璃化的形成。玻璃化的形成改变了分子与水之间的相互作用,促进了种子脱水耐性与贮藏能力的提高;捕获无序化的溶质,防止它们过分集中,避免离子强度或 pH 值的改变和细胞质结晶^[20,28,30]。

3.4 清除自由基和其它毒素

糖类除了以上三种主要方式保护细胞免受干燥损伤外,还存在其它作用方式如蔗糖、半乳糖环多醇等非还原性糖作为自由基清除剂清除干燥过

程中急剧增加的自由基^[34];寡糖等非还原性糖的合成有利于种子贮藏时产生的物质以无毒性和非还原性形式积累^[35];糖与高亲水性的 LEA 蛋白形成复合物协同控制水胁迫时的失水速度,作为水的缓冲剂起到保护种子的作用^[36]。因此可以认为正常型种子在成熟脱水过程中非还原性糖(蔗糖、寡糖、半乳糖环多醇等)的累积增加了膜和蛋白质的稳定,保持了膜和蛋白质在干燥状态下的功能,增强了清除自由基的能力,从而使种子能够抵御脱水的伤害,在干燥状态下保持高活力水平。

4 糖与其它物质的协同作用

糖对种子脱水耐性的影响不是单独的,而是与种子内其它物质相互作用和相互影响的。

当用 ABA 类似物处理植株或者用 ABA 和蔗糖离体培养未成熟种子,种子变为脱水耐性^[4]。如不同发育时期黄皮种子的胚轴,经梯度蔗糖及梯度蔗糖加 ABA(10 μ mol/L)预培养后,活力指数均有所提高;生理成熟期种子的胚轴经两种方法预培养后可降低胚轴的致死含水量,诱导胚轴的耐脱水性。其中,梯度蔗糖预培养的效果更好^[37]。萌发的黄瓜或凤仙花种子经 PEG 处理并回干,可导致蔗糖含量的增加和热溶蛋白的形成^[38]。因此糖对种子脱水耐性的影响与 ABA 和 PEG 是相关的。

将耐脱水胚轴可溶性糖成分的模拟混合物与 2S 蛋白纯品共混合后进行 DSC 分析,发现共混物在水活度 0.32 时呈玻璃化状态,其 T_g 值介于糖混合物的玻璃化转变温度与 2S 蛋白结晶温度之间,证明了可溶性糖在干燥条件下与热稳定蛋白—2S 蛋白结合,并以玻璃化的形式消除了 2S 蛋白的干燥结晶现象,从而避免了由脱水导致的蛋白质变性^[15,28]。寡糖类物质在脱水过程中蔗糖可稳定膜系统,避免由脱水引起的蛋白质变性,寡糖类非还原性糖的存在可使蔗糖在较高温度范围内进入玻璃化状态,有利于避免脱水对细胞的伤害^[16]。糖还可与高亲水性的 LEA 蛋白形成复合物协同控制水胁迫时的失水速度,作为水的缓冲剂起到保护种子的作用^[36]。这表明糖与某些抗脱水的蛋白质与协同作用的。

5 糖对种子脱水耐性的人工诱导

糖可诱导种子脱水耐性的形成和提高。适宜

水平的可溶性糖有助于耐脱水性的提高^[30,31]。如蔗糖的预处理可增强橡胶及其它种类的种胚的脱水耐性^[39,3]。在等渗条件下,在油棕多胚培养基中添加果糖、半乳糖、蔗糖和葡萄糖进行预培养,可使油棕多胚在干燥脱水后恢复生长。此外,添加麦芽糖、棉籽糖、山梨糖和乳糖也有一定的效果^[21]。生理成熟期的黄皮胚轴经梯度蔗糖预培养后可诱导出一定的脱水耐性,表现为致死含水量降低^[37]。5%~10%的蔗糖和脯氨酸预处理芒果种子离体胚轴,也可在一定程度上提高胚轴的脱水耐性^[48]。

6 总结

近几年许多研究已表明,正常型种子在胚胎发育晚期及成熟过程中积累的非还原性糖与胚胎对干燥脱水的耐性增加有关,人为脱水可诱导一些非还原性糖的合成,使种子获得耐脱水性。虽然在一些顽拗型种子中也存在非还原性糖,但这类种子在转向萌发时脱水素的合成降低或不能合成^[41],积累的蔗糖和寡糖类物质在脱水过程中不发挥“替代水”及“形成玻璃化”的作用。普遍认为非还原性糖对种子的耐脱水性以及再水合过程中细胞的修复起着重要的作用,缺少这类非还原性糖,特别是一些寡糖(包括棉籽糖、水苏糖、半乳糖等)使种子对脱水敏感。但处在发育和成熟过程中的黄皮种子也积累大量的可溶性糖^[42];拟南芥突变体经 ABA 处理后可获得脱水耐性,但糖分组成却无变化;大豆幼胚轴经 ABA 诱导出脱水耐性后蔗糖含量反而减少,水苏糖含量也非常低^[43],主要是因为种子脱水耐性不仅与糖的种类和含量有关,而且与种子所处的生理状态和发育进程有关。这也表明种子所含的糖分对种子脱水耐性的影响机制是复杂的。

种子在发育和成熟过程中以及种子脱水前后,种子发生了一系列的生理生化变化,除了糖的变化之外,还包括蛋白质、脂类和抗氧化系统等^[4]。显然种子脱水耐性的获得不仅仅是某种单一因子的作用,而是涉及多种因素的复杂过程。如种子在成熟脱水时,细胞内液泡化程度的下降;不溶性贮藏物的积累;DNA、染色质构象的变化;细胞内代谢的关闭程度;抗氧化系统、LEA 蛋白、蔗糖、寡糖、半乳糖环多醇等非还原性物质的积累等等都与种子的脱水耐性有关,缺少一种或几种机制都可使不同种子具有不同的耐脱水性^[44]。

所以研究种子的脱水耐性时,不能孤立片面地来仅从与糖变化角度来考虑。只有将不同的机制结合起来,才可能准确把握种子脱水耐性的形成机制。

参 考 文 献

- Hong T D, Ellis R H. A protocol to determine seed storage behaviour. In: J M Engels, J Toll, vol. eds. IPGRI Technical Bulletin No. 1. Italy: International Plant Genetics Resource Institute, Rome, 1996. 1 ~ 51
- Ingram J, Bartels D. The molecular basis of dehydration tolerance in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1996, 47: 377 ~ 403
- 傅家瑞, 宋松泉. 种子耐脱水性的研究(综述). *热带亚热带植物学报*, 2001, 9 (4): 345 ~ 354
- Kermode A R. Approaches to elucidate the basis of desiccation - tolerance in seeds. *Seed Science Research*, 1997, 7: 75 ~ 95
- Ooms J J J, Leon - Kloosterziel K M, Bartels D, et al. Acquisition of desiccation tolerance and longevity in seeds of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiology*, 1993, 101: 607 ~ 617
- Sun W Q, Irving T C, Leopold A C. The role of sugars, vitrification and membrane phase transition in seed desiccation tolerance. *Physiol Plant*, 1994, 90: 621 ~ 8
- Vertucci C W, Farrant J M. Acquisition and loss of desiccation tolerance. In: M Negbi, J Kigel eds. *Seed Development and Germination*. Marcel Dekker, Inc. (Invited chapter). 1995, 237 ~ 271
- Crowe J H, Hoekstra F A, Crowe L M. Anhydrobiosis. *Annual Review of Physiol*, 1992, 54: 579 ~ 599
- Holmstrom K - O, Mantyla E, Welin B, et al. Drought tolerance in tobacco. *Nature*, 1996, 379: 683 ~ 684
- Han B, Hughes D W, Galau G A, et al. Changes in late embryogenesis abundant (Lea) messenger RNAs and dehydrins during maturation and premature drying of *Ricinus communis* L. seeds. *Planta*, 1997, 201: 27 ~ 35
- Blackman S A, Obendorf R L, Leopold A C. Maturation proteins and sugars in desiccation tolerance of developing soybean seeds. *Plant Physiology*, 1992, 100: 225 ~ 230
- Leprince O, Hendry G A, Mckersie B D. The mechanisms of desiccation tolerance in developing seeds. *Seed Science Research*, 1993, 3: 231 ~ 46
- Ooms J J J, Wilmer J A, Karssen C M. Carbohydrates are not the sole factor determining desiccation tolerance in seeds of *Arabidopsis thaliana*. *Physiol Plant*, 1994, 90: 431 ~ 6
- Bewley J D, Black M. *Seeds Physiology of Development and Germination*. 2nd. New York: Plenum Press, 1994, 117 ~ 145.
- 杨晓泉, 姜孝成, 傅家瑞. 花生种子耐脱水力的形成与可溶性糖累积的关系. *植物生理学报*, 1998, 24 (2): 165 ~ 170
- Koster K L, AC Leopold. Sugars and desiccation tolerance in seeds. *Plant Physiology*, 1988, 88: 829 ~ 832
- Kuo T M, VanMiddlesworth J F, Wolf W J. Content of raffinose oligosaccharides and sucrose in various plant seeds. *J Agriculture and food Chemistry*, 1988, 36: 32 ~ 36
- Leprince O, Vertucci C W, Hendry G A F, et al. The expression of desiccation - induced damage in orthodox seeds is a function of oxygen and temperature. *Physiologia Plantarum*, 1995, 94: 233 ~ 240.
- Horbowicz M, Obendorf R L. Seed desiccation tolerance and storability: Dependence on flatulence - producing oligosaccharides and cyclitols review and survey. *Seed Science Research*, 1994, 4, 385 ~ 405
- 任晓米, 朱诚, 曾广文. 与种子耐脱水性有关的基础物质研究进展. *植物学通报*, 2001, 18 (2): 183 ~ 189
- 陆旺金, 姜孝成, 金剑平, 等. 黄皮种子脱水敏感性与胚轴中可溶性糖含量的关系. *植物生理学报*, 2001, 27 (2): 114 ~ 118
- Chen Y, J S Burris. Role of carbohydrates in desiccation tolerance and membrane behavior in maturing maize seed. *Crop Science*, 1990, 30 (5): 971 ~ 975
- Black M, Corbineau F, Grzesik M, et al. Carbohydrate metabolism in developing and maturing wheat embryo in relation to its desiccation tolerance. *Journal of Experiment Botany*, 1996, 47: 161 ~ 169
- Greck R J, Brenac P, Clapham W M, et al. Soluble carbohydrates in white lupin (*Lupinus albus* Obendorf R L. cv. Ultra) seed matured at 13° and 28° C. *Crop Science*, 1996, 36: 1277 ~ 1282.
- Berjak P, Pammenter N W. Progress in the understanding and manipulation of desiccation - sensitive (recalcitrant) seeds. In: *Basic & Applied Aspects of Seed Biology*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1997. 689 ~ 703
- 宋松泉, 傅家瑞, 陈润政. 顽拗性种子的发育特性与脱水耐性. *种子*, 1995, 2: 1 ~ 7
- Caffery M, Fonseca V, Leopold A C. Lipid - sugar interactions. Relevance to anhydrous biology. *Plant physiology*, 1988, 86: 754 ~ 758
- Koster K L. Glass formation and desiccation tolerance in seeds. *Plant Physiology*, 1991, 96: 302 ~ 304.
- Dure III L, Crouch M, Harada J, et al. *Common amino*

- acid sequence domains among the LEA proteins of higher plants. *Plant Molecular Biology*, 1989, 12:475 ~ 486
30. Crowe J H, Crowe L M, Chapman D. Preservation of membranes in anhydrobiotic organisms: the role of trehalose. *Science*. 1984, 223: 701 ~ 703
31. Crowe J H, Crowe L M. Interaction of sugars with membranes. *Biochem Biophys Acta*, 1988, 947:367 ~ 84
32. Carpenter J F, Crowe L M, Crowe J H. Stabilization of phosphofructokinase with sugars during freeze - drying: characterization of enhanced protection in the presence of divalent cations. *Biochim Biophys Acta*, 1987, 923:109 ~ 115
33. 姜孝成, 傅家瑞, 宋松泉, 等. 种子的成熟脱水与耐脱水性. *植物生理学通讯*, 1995, 31(6):457 ~ 463
34. Smirnov N, Cumbes Q. Hydroxyl radical scavenging activity of compatible solutes. *Phytochemistry*, 1989, 28: 1057 ~ 1060
35. Obendorf R L. Oligosaccharides and galactosyl cyclitols in seed desiccation tolerance (Review Update). *Seed Science Research*, 1997, 7:63 ~ 74
36. Walters C, Ried J L, Walker - Simmons M K. Heat - soluble proteins extracted from wheat embryos have tightly bound sugars and unusual hydration properties. *Seed Science Research*, 1997, 7:125 ~ 134
37. 陆旺金, 傅家瑞. 黄皮胚轴耐脱水性的诱导. *中山大学学报*, 1997, 36 (4): 118 ~ 120
38. Blackman S A, Wettlaufer S H Obendorf R L, *et al.* Maturation proteins associated with desiccation tolerance in soybean. *Plant Physiology*, 1991, 97: 868 ~ 874
39. Dumet D, Berjak P. Desiccation tolerance and cryopreservation of embryonic axes of recalcitrant species. In: Ellis R H, Black M, Murdoch A J, *et al.*, eds. *Basic and Applied Aspects of Seed Biology*. Dordrecht: Kluwer Academic Publisher, 1997. 771 ~ 776
40. 王晓峰, 傅家瑞. 芒果离体胚轴的脱水及贮藏研究. *华南农业大学学报*, 1994, 15 (3): 88 ~ 92
41. Farrant J M, Pammenter N W, Berjak P, *et al.* Presence of dehydrin - like proteins in recalcitrant (desiccation - sensitive) seeds may be related to habitat. *Seed Science Research*, 1996, 6: 175 ~ 182
42. Jiang X C, Yang X Q, Fu J R. Carbohydrates and their role in the desiccation sensitive wampee (*Clausena lansium* (Lour.) Sreels). In: *Second International Conference on Seed Science and Technology (2nd ICSST)*, 1997
43. Blackman S A, Obendorf, R L, Leopold A C. Desiccation tolerance in developing soybean seeds: The role of stress proteins. *Physiologia Plantarum*, 1995, 93: 630 ~ 638
44. Pammenter NW, Berjak P. A review of recalcitrant seed physiology in relation to desiccation - tolerance mechanisms. *Seed Science Research*, 1999, 9: 13 ~ 37