

文章编号: 1000-4025(2002) 06-1518-08

种子脱水耐性及其与种子类型和发育阶段的相关性^{*}

杨期和¹, 叶万辉^{1*}, 宋松泉², 殷寿华³

(1 中国科学院华南植物研究所, 广州 510650; 2 中山大学, 广州 510275; 3 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊 666303)

摘 要: 种子脱水耐性是种子发育过程中获得的综合特性, 是判断种子贮藏特性的一个重要依据。当种子获得脱水耐性时, 生理、形态和结构会发生相应的变化, 包括糖、蛋白质、脂类和抗氧化系统等保护性物质的合成, 各种保护性物质不是单独作用的, 而是协同调节种子的脱水耐性。不同的植物种子, 其脱水耐性不同, 并且随着种子的发育而变化。关于种子脱水耐性的获得, 主要有 2 种观点, 一种认为是数量性状, 另一种认为是突变性状。种子库收集种子保存时, 适时采集和适度脱水才能有效地延长种子的贮藏寿命。

关键词: 种子; 脱水耐性; 种子类型; 发育阶段

中图分类号: Q945.6; S330.3 **文献标识码:** A

Seed desiccation-tolerance and its relationship to seed types and developmental stages

YANG Qi-he¹, YE Wan-hui^{1*}, SONG Song-quan², YIN Shou-hua³

(1 South China Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; 2 Zhongshan University, Guangzhou, 510275, China; 3 Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303, China)

Abstract: The seed desiccation tolerance is integrative characteristic forming during the process of developing and an important criterion of determining seed storage characteristic. When seeds acquire the desiccation tolerance, their physiology, shape and structure change accordingly including composing of sugars, proteins lipids, antioxidant defence systems and other protective substances. Any protective substance does not function independently but cooperate with each other to modulate the desiccation toler-

* 收稿日期: 2002-01-10; 修改稿收到日期: 2002-04-17

基金项目: 中国科学院生物科学与技术研究特别支持费课题“鼎湖山亚热带季风常绿阔叶林物种多样性的维持机制研究”(ST Z97-1-05) 和中国科学院知识创新工程项目资助(KSCX2-3-04-05)

作者简介: 杨期和(1969-), 男(汉族), 博士, 主要从事种子生理生态方面的研究工作。E-mail: yangqihe@scib.

© 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net
* 通讯联系人。Correspondence to: YE Wan-hui. E-mail: why@scib.ac.cn.

ance. The desiccation tolerance of various species seeds is different and alternate with the process of developing. There are two views about seeds' acquiring desiccation tolerance: one considers it is a quantitative characteristic, the other considers a mutation characteristic. When seed bank collects and stores plant seeds, they must collect seeds in time and drying reasonably to prolong storage life of seeds.

Key words: seed; desiccation tolerance; seed storage characteristic; developmental stages

种质库保存的静止活植物种质主要是种子。由于成熟的种子较其它植物组织含水量要低, 代谢较弱且较耐脱水, 故大多数植物种子在干燥和冷藏条件下保存相当长时间后仍具有萌发生长能力, 因此较便于保存^[1]。根据联合国粮农组织(FAO)的报告, 目前全世界近 1 300 座种质库所保存的 610 多万份材料中, 种子材料约占 90%^[2]。至今种子保存已发展了常规种质库技术、超低温技术以及尚在研究之中的超干燥技术等, 各种技术的关键控制之一是种子含水量处理。许多种子通过含水量处理干燥到一定程度(含水量通常在 10% 以下), 低温密闭保存可延长贮藏寿命^[3~5]。

Roberts(1973)把种子贮藏特性分为正常型种子和顽拗型种子 2 种类型^[6], 后来又确认介于正常型和顽拗型之间存在第 3 种类型即中间型^[7]。正常型种子在成熟时含水量通常在 15% ~ 20%, 进一步脱水到含水量很低(< 5%)不会对种子造成伤害, 在干燥和低温状态下长期贮藏而不丧失活力, 如大多数农作物、蔬菜和果树的种子; 顽拗型种子成熟时含水量相对较高(30% ~ 60%), 不能耐受脱水或轻度脱水到较高临界含水量时, 生活力就丧失, 同时对低温高度敏感, 在 15℃ 以下就会发生低温伤害, 所以很难用常规方法对它们进行贮藏, 如热带植物可可、红毛丹、黄皮和龙眼等; 中间型种子的贮藏寿命在一定范围内随含水量下降而延长, 但含水量过低也会对种子造成伤害, 同时在低温条件下更不利于保存, 如咖啡、番木瓜、油棕等种子^[8,9]。因此种子脱水耐性是判断种子贮存特性的一个重要依据。

1 脱水耐性

1.1 脱水耐性的概念

脱水耐性(也称耐脱水性、脱水耐力或耐干性)是种子发育过程中获得的一种综合特性^[10~12], 它指的是种子对低含水量或脱水的忍耐程度, 即植物种子在脱水后的活力或发芽力的变化情况, 其反面称为顽拗性或脱水敏感性。

1.2 脱水耐性的生理生化基础

种子在发育过程中不断获得脱水耐性, 这可能是发育时逐渐发生的生理和形态结构变化的结果, 其中包括后期阶段专一性保护物质的合成。已经观察到, 在正常性种子中, 当脱水耐性获得时, 一些物质被积累; 当脱水耐性丧失时, 这些物质被降解。这些与脱水耐性有关的保护性物质主要有糖、蛋白质和自由基清除系统等, 它们保护亚细胞结构和授与细胞的最大脱水耐性, 又称为保护系统, 至少包括 4 个方面的内容: (1) LEA 蛋白, 这些蛋白质可能起脱水保护剂和代替水的作用; (2) 非还原性糖的积累, 以维持干燥条件下膜和蛋白质的稳定性; (3) 脂类和抗氧化系统, 是脱水过程中防止、忍耐或修复自由基攻击的抗氧化剂和酶等; (4) ABA, 它调节 LEA 蛋白的合成。但这些保护机制都不能单独解释脱水耐性的原因, 它们在种子脱水过程中可能有同等重要的作用^[10~12]。

种子在发育过程中细胞、亚细胞结构和物质代谢水平的变化是脱水耐性形成的基础。种子脱水时, 种子内存在各种避免或抵御脱水伤害的方式, 包括提高其本身的成熟度; 增加贮藏物质, 寡糖和 LEA 蛋白含量; 细胞液泡化程度减少, 积累自由基清除剂、SOD 和 POD 等保护酶系统活性增加; ABA 调控贮藏蛋白的合成、防止提前萌发和诱导与脱水有关的 mRNA 和蛋白质合成; 回水后迅速修复等^[11~18]。

顽拗性种子在发育过程中含水量、呼吸速率一直保持较高的水平, 不溶性物质积累少, 空泡化(vacuolation)程度高; 胚根分生组织细胞没有明显的变化(细胞近球形, 细胞核大, 细胞质浓); 细胞内膜和线

粒体占细胞的比例大, 线粒体的脊多而且始终发育很好, 透明基质少, 一直到收获时呼吸速率都很高, 代谢活跃。正常性种子在发育过程中含水量逐渐下降, 呼吸速率达到高峰后逐渐降低, 细胞积累大量不溶性贮藏物质, 空泡化程度低, 成熟种子的胚根分生组织细胞近圆形, 细胞核变小, 细胞质电子密度大; 细胞内膜和线粒体占细胞面积比例随发育达到高峰后逐渐下降到很低; 线粒体脊在胚发育中期后逐渐退化, 透明基质增加, 代谢下降^[9~18], 可见种子脱水耐性与发育和代谢活性有密切关系^[19]。

1.3 脱水耐性形成的观点

目前关于种子脱水耐性的获得主要有 2 种观点: 一种是认为种子在发育过程中从不耐脱水至耐脱水的转变是个突变过程, 即发生在一般相当短的时间内^[20]; 另一种观点则认为, 种子的脱水耐性是个数量性状, 是在发育过程中逐渐形成的, 而且在种子生理成熟后可继续加强^[21]。此外, Koster 则认为脱水耐性是种子在脱水期间为防止细胞损伤而对脱水产生的适应性变化结果^[22]。但种子的脱水耐性出现在种子成熟之前, 因此脱水速度虽然确能影响种子脱水耐性的获得, 但脱水本身可能并不是发育中种子脱水耐性形成的前提条件, 比如缓慢干燥可促进某些种子成熟和诱导脱水耐性的形成^[20]。

2 脱水的生理作用

2.1 种子自然成熟脱水的生理作用

正常型种子的发育可以分为组织分化、细胞扩大和成熟脱水 3 个阶段。组织分化阶段从受精卵分裂开始到胚的形成, 同时受精极核发育成胚乳; 细胞扩大阶段主要是贮藏物质迅速积累使细胞体积增加; 脱水成熟阶段是用以描述贮藏物质积累中止及脱水开始为特征的种子发育过程, 当种子发育到生理成熟时进入成熟脱水阶段, 此时贮藏物质的积累停止, 含水量下降, 新陈代谢减弱, 种子进入代谢的不活跃或静止期, 完成从发育到萌发的转变过程^[9~14, 23]。一般认为顽拗性种子的发育没有成熟脱水阶段, 脱离母体后代谢仍相当活跃^[9~12]。

大部分种子需要经过成熟脱水阶段才具有萌发能力, 但是处于发育的离体种胚却可不经脱水干燥而早熟萌发 (precocious germination), 如蓖麻种子的离体胚在授粉 35 d 可 100% 萌发, 而整粒种子只在授粉 50 ~ 55 d 才具有萌发能力, 授粉 25 d 的蓖麻子离体胚干燥后再吸水, 具有较高的萌发力, 并有 33% 的可正常生长^[24]; 脱水对大麦和小麦谷粒萌发具有重要作用, 它们的未成熟种子如果脱水将萌发, 而新鲜的种子不萌发, 几种豆类和其它双子叶植物具有类似情况^[25]。这意味着种胚以外的环境 (包括胚乳、子叶和母株环境等) 使种胚处于发育状态而防止其萌发, 一旦成熟脱水 (或成熟前干燥) 或胚离体, 这种抑制作用就可减轻甚至解除^[23]。

因此对大多数种子来说, 成熟脱水是胚胎发育的正常末端事件, 它导致在发育和萌发之间插入静止期, 这从脱水干燥对蛋白质、RNA 合成、酶活性和激素 (如 ABA) 的影响等方面也可得到证明^[24]。此外, 种子发育到一定阶段后, 人为的轻度干燥, 也可能使部分种子由发育状态转变为萌发状态, 一些研究发现西瓜种子在花后 25 ~ 40 d, 轻微脱水也提高了发芽率^[26]; 夏清华等的研究表明未完全成熟的荔枝、黄皮种子经硅胶轻度脱水, 可提高其发芽率及活力指数^[27~28], 这种人为脱水的时机、速率与种子发育过程中自然成熟阶段的脱水速率有很大的相似性。

2.2 人为过度脱水干燥的生理伤害

不同发育阶段的种子其脱水耐性都是有一定限度的。轻度的脱水对早期脱水耐性弱的种子会造成一定程度的伤害, 对发育中后期脱水耐性较强的种子, 则有利于发芽力的提高或者对发芽力几乎无影响。根据种子的脱水耐性之强弱对种子进行适度的脱水处理, 有助于降低种子的代谢强度, 延长其贮藏寿命。

过度脱水对不同成熟度的种子都可能带来脱水伤害。过度脱水会引起组织细胞内发生一些有害的生理生化变化, 如溶质结晶和改变细胞内环境的离子浓度和酸碱度, 不可逆的蛋白质变性、细胞膜降解, http

细胞区隔化消失和代谢紊乱等^[10~12]。超微结构的研究表明^[15, 16]: 细胞膜是脱水伤害的主要位点, 在脱水引起的细胞膜伤害早期, 各种细胞溶质(离子、糖、氨基酸和蛋白质等)大量渗漏, 其渗漏速率和程度与脱水敏感性呈正相关, 这反映了膜的半透性部分丧失和功能失调; 脱水还引起膜上磷脂层改变物理特性, 如相变温度(T_m)的变化以及粘滞性的增加, 这可能是脱水导致磷脂的脱磷化和游离脂肪酸积累的结果; 此外, 脱水引起膜脂过氧化, 丙二醛含量增加, 因此有人认为自由基的氧化攻击可能是膜的理化特性发生变化的直接原因。顽拗性的 *Quercus robur* 种子胚轴在脱水时, 生活力丧失伴随着自由基的积累; 细胞质浓度增加, 水介质流动性随之下降, 代谢因此失衡并积累有毒物质; 细胞失去膨压导致出现萎缩, 质膜囊泡化, 导致溶泡或产生脂质体; 脂质相变, 膜系统伤害致使膜功能丧失^[15~18, 29]。

脱水速度也非常重要, 特别是在胚发育早期干燥速度应缓慢, 因为发育过程中的种子通常不耐快速脱水^[30], 一般经历 4~5 d 的脱水过程(每天减少 10%), 否则种胚致死, 例如, 真空干燥能使种子含水量快速下降, 但是采用真空干燥的木菠萝离体胚轴的含水量下降到 44% 时就全部死亡, 而采用鼓风干燥和硅胶干燥的离体胚轴的临界含水量分别为 26% 和 16%^[31]; 玉米和大豆种子在自然成熟脱水之前的大部分时期, 经快速脱水后不能萌发, 但若用饱和盐溶液缓慢脱水则可以保持 100% 的发芽率^[32]。

3 不同类型的种子脱水耐性不同

不同的植物种子其脱水耐性往往不同。成熟的正常型种子能耐干燥到 5% 或更低含水量, 如花生、油菜、小麦、高粱、菜豆等种子含水量降到 5% 以下贮藏 9 年后活力并无显著下降^[2, 4, 5]。大多数或者所有中间型种子能耐干燥到 10%~12.5% 含水量, 但进一步干燥会降低生活力, 如咖啡、油棕和番木瓜(*Carica papaya*) 等植物的种子^[33]。顽拗型种子, 干燥到 15%~20% 含水量时即死亡^[34], 如成熟的 *Palmetto*(*Euterpe edulis* Mart.) 种子初始含水量约为 45%, 当含水量下降至 33% 时, 发芽率才下降, 致死含水量为 18%; 乌拉圭印加豆(*Inga uruguensis*) 种子初始含水量约为 58%, 含水量降低至 35% 时, 种子活力显著下降, 降至 20% 左右已很少能萌发^[35]; 荔枝(*Litchi chinensis*) 种子含水量降至 28%, 基本上已丧失发芽力^[27]; 海南红豆(*Ormosia pinnata*) 含水量在 50%~53% 时, 活力较好, 而降至 45% 以下则全部致死^[36]; 小花坡垒(*Hopea parviflora*) 和 *Hopea ponga* 种子分别下降至 26% 和 28% 以下则完全失去发芽力^[37]。用核磁共振法检测表明: 正常型种子的自由水完全可以失去, 束缚水得以保留, 而顽拗型种子水分呈现均一状态, 干燥时缓慢失去, 看不出自由水和束缚水的区别, 因此 2 种不同类型的种子表现了不同的脱水耐性^[38]。

种子的脱水耐性与其优势内含物种类有关(Vertucci & Farrant, 1995)。许多研究表明, 油料种子可忍耐极度的脱水, 如油菜种子含水量降低至 1.5% 以下, 仍保持种子活力, 且贮藏寿命延长; 淀粉类种子耐脱水能力在种间差异很大, 如高粱、大麦和小麦种子脱水能力较强, 而水稻种子耐脱水能力差; 蛋白质种子如大豆种子的耐脱水性在品种间存在很大差异^[10]。有些研究表明种子贮藏时含水量不能低于其标准或临界含水量(critical moisture, 一般不低于 5%)^[39], 但目前还发现对一些植物种子进行超干(含水量在 5% 以下)后贮藏, 种子耐贮藏性显著提高^[2, 4, 5]。

很多热带植物的种子属于顽拗型种子, 如龙脑香科(Dipterocarpaceae)、无患子科(Sapindaceae)、棕榈科(Palmae)、芸香科(Rutaceae)、桑科(Moraceae)等植物中的许多种类; 亚热带和温带的少数植物种子属于顽拗型种子, 如壳斗科(Fagaceae)植物; 而寒带植物的种子都是正常型的, 因此在自然界中, 不同种子的脱水敏感性与贮藏特性似乎存在一定的梯度变化。但有时并不是绝对的, 如印度楝(*Azadirachta indica*) 种子, 在不同的生境中表现出不同的脱水耐性^[40~42], 有的生境中表现为正常型, 而在另外一些生境中表现为顽拗型, 因此即使是同一植物种子, 在不同的生境中脱水耐性也可能有很大的差异。不同种类的顽拗型种子顽拗性程度不同, 所以 Berjak & Pammenter(1994)又将顽拗型种子分为低度、中度和高度顽拗性种子^[32], 在许多情况下也是由于不同种子存在强弱不等的脱水耐性所致。

4 植物种子在不同发育阶段脱水耐性不同

种子并非在发育和成熟的所有阶段都耐干燥。脱水耐性在种子不同的发育阶段有所变化,因植物种类不同而有很大差别^[10~28]。

许多植物种子的脱水耐性随成熟度的增加而升高。菜豆(*Phaseolus vulgaris*)^[43]和白芥(*Sinapis alba*)^[44]种子在发育中期从不耐干燥转化为耐干燥;花生种子在果针入土后的 40 d 未获得耐脱水能力,胚轴快速干燥后的萌发率及相对生长速度在果针入土后的 40~65 d 迅速增加,65 d 胚轴完全获得了耐脱水能力^[45];授粉 25 d 以前蓖麻种胚是不耐脱水的,而授粉后 25 d 的胚获得了耐脱水干燥的能力^[24]; *Quercus robur* 种子在发育过程中,种胚的脱水耐性随种子成熟度的增加而升高^[45];花后 10 周的 *Acer pseudoplatanus* 种子的脱水耐性较弱,而花后 20 周和 23 周较强^[47];未成熟种子挪威槭树(*Acer platanoides*)种子含水量降低至 20% 以下时会受到明显的干燥损伤,群体成熟期的种子含水量降低至 12%~15% 则生活力则降低,而在群体成熟之后 3~4 周,含水量下降到 5% 以下,生活力才会显著降低^[8]。目前已有很多研究证明,处在发育和成熟阶段过程中的种子不具备最大的脱水耐性,灌浆完成后的种子才具有最大的脱水耐性^[49~50],如水稻种子在群体成熟后的 2~3 周,母株上的种子含水量下降到 32% 左右脱水耐性最强^[39]。脱水耐性的获得通常在成熟脱水前及成熟脱水过程中^[11],许多植物种子最耐脱水的阶段在时间上或多或少与种子的生理成熟期即达最大干重的时期相一致^[9~14],有些正常型种子只有在最大干物质积累后的一些时间才能达到最大^[51]。

但海榄雌(*Avicennia Marina*)种子,在获得萌发力之后,种子进一步成熟,种胚的脱水耐性没有变化^[8]。还有些植物种子,成熟种子的脱水耐性反而低于未成熟的,甚至还有一些植物种类的种子在发育中期以前就能忍受脱水^[48]。成熟的大叶楠(*Machilus kusanoi* Hay.)种子,脱水耐性反而低于不成熟的种子^[8];番茄(*Lycopersicon esculentum*)和甜椒(*Capsicum annuum*)在成熟期含水量下降至 52%~55% 时,其耐干燥能力达到最高值,而这些植物在种子含水量为 42%~48% 时才完全成熟^[50];从半熟的果实(黄色)中剥离的小果咖啡和中果咖啡的种子的耐干燥能力比从成熟果实(红色)或未成熟的果实(绿色)中剥离的种子的耐干燥能力要强得多^[8];从黄绿色的果实上采集的印度楝(*Azadirachta indica*)种子含水量降到 7.1% 时,发芽率和初始含水量时无显著变化,可达 80% 以上,而从黄色的果实上采集的种子含水量下降到 8.1% 时,发芽率下降了 16%^[40];黄皮种子的胚轴在生理成熟前可耐一定程度的脱水,轻微脱水可提高发芽力,而在生理成熟之后不耐任何程度的脱水^[12]。

种子处于过熟期(over-maturation stage),脱水耐性有可能反而降低,花后 67 d 的黄皮种子耐脱水力最强,花后 88 d 果实成熟时最弱^[26];花后 84 d 的荔枝种子较耐脱水,花后 98 d 当果实成熟时采收种子的耐脱水力却较弱^[27]。Eeswara(1998)认为印度楝种子在黄绿色时就可采集,如果推迟采集,种子在高温高湿的环境中多持续一段时间,这种植物的种子本身代谢又活跃,反而引起种子的老化丧失脱水耐性,这与咖啡种子吸水 3~7 d 后会丧失脱水耐性^[7]的机制是一致的^[40]。Ellis & Hong(1994)认为在种子成熟以后收获的种子可能会提高种子对极度干燥的敏感性,如种植粳稻时,遇到高温又延迟收获,就会使种子的耐干能力下降,其耐干程度低于在成熟期收获的种子。因此高温条件下发育的种子或在高温条件下老化的种子表现出一些类似中间型种子的特征^[8]。

因为植物种子在不同发育阶段其脱水耐性是不同的,所以对种子进行贮藏研究时,要注意种子的收获或采集时期。一般要求在种子较耐脱水时,即它们潜在寿命达到最大时。故在种子的发育期间检测其含水量和干重通常有助于确定收获时间,如果采种是在脱水耐性较弱时进行的,即使是正常型种子或中间型种子,对干燥损伤也很敏感,因此用未达到一定成熟度或过度成熟的正常型种子作为样品进行检测,就有可能对种子的脱水耐性做出错误甚至完全相反的结论,容易将正常型种子误判为中间型或顽拗型种子,同样用未成熟的中间型种子作为样品进行检测,容易将中间型种子错判为顽拗型种子。了解

种子的脱水耐性在发育过程中的变化后, 在种子发育的特定时期进行适度的脱水处理后可使种子贮藏生命得到最大限度的延长, 因此合理适度的脱水或干燥程度和速度对种子的贮藏具有十分重要的意义。

6 结 论

总之, 种子的脱水耐性受细胞自身的保护系统所调控, 以避免细胞膜、蛋白质和细胞质等成份受到脱水伤害^[10~12]。种子表现为细胞、亚细胞结构和物质代谢水平发生变化以适应脱水。这一保护系统包括受 ABA 调控的 LEA 蛋白、非还原性糖的积累和脱水过程中防止、忍耐或修复自由基攻击的抗氧化剂和酶等^[10~26]。这些保护机制都不能单独解释耐脱水性的原因, 它们在脱水过程中可能有同等重要的作用^[10~28], 因此必须深入研究各种机制之间的相互关系以及这些保护系统在不同类型种子和不同成熟阶段的变化有助于来了解种子的脱水耐性, 从而在种子发育和成熟过程的适当阶段采集种子并对种子含水量进行适当处理, 最大限度地延长种子的贮藏寿命。

参考文献:

- [1] 中国科学院生物多样性委员会. 生物多样性译丛(一)[M]. 北京: 科学技术出版社, 1992: 95– 121.
- [2] 陈叔平, 卢新雄. 作物种质资源保存论文集[M]. 北京: 中国农业科技出版社, 1996: 1– 2.
- [3] 石思信. 植物种子的低温和超低温(– 196 °C)保存[J]. 种子, 1998, 1: 48– 50.
- [4] ELLIS R H, Hong T D. Survival of dry and ultra-dry seeds carrot, groundnuts, lettuce, oilseed, rape, and onion during five years' hermetic storage at two temperatures[J]. **Seed Sci. and Technol.**, 1996, 24: 347– 358.
- [5] ZHENG Guang-hua, JING Xin-ming. Ultra-dry seed storage cuts cost of gene bank[J]. **Nature**, 1998, **393**(21): 223– 224.
- [6] ROBERTS E H. Predicting the storage life of seeds[J]. **Seed Sci. & Technol.**, 1973, 1: 499– 514.
- [7] ELLIS R H, Hong T D, ROBERTS E H. An intermediate category of seed storage behavior? . Coffee[J]. **J. Exp. Bot.**, 1990, 41: 1 167– 1 174.
- [8] HONG T D, ELLIS R H. A protocol to determine seed storage behaviour[A]. In: Engels J M, Toll J, eds. IPGRI Technical Bulletin No. 1[C]. International Plant Genetics Resource Institute, Rome, Italy, 1996: 1– 51.
- [9] CONNOR K F, BONNER F T. The effects of desiccation on seeds of *Acer saccharinum* and *Aesculus pavia*: recalcitrance in temperate tree seeds[J]. **Trees**, 2001, 15: 131– 136.
- [10] 任晓米, 朱 诚, 曾广文. 与种子耐脱水性有关的基础物质的研究进展[J]. 植物学通报, 2001, **18**(2): 183– 189.
- [11] 黄祥富, 傅家瑞, 黄上志. 种子脱水耐性的生理机制[J]. 种子, 1998, 3: 33– 36.
- [12] BRYANT G, KOSTER K L, WOLFE J. Membrane behaviour in seeds and other systems at low water content: the various effects of solutes[J]. **Seed Science Research**, 2001, 11: 17– 25.
- [13] BERJAK P, PAMMENTER N W, VERTUCCI C W. Homoiohydrous (recalcitrant) seeds: developmental status, desiccation sensitivity and the state of water in the axes of *Landolphia kirkii* Dyer[J]. **Planta**, 1992, 86: 249– 261.
- [14] ELLIS R H, HONG T D, ROBERTS E H. The development of desiccation tolerance and maximum seed quality during maturation in six grain legumes[J]. **Ann. Bot.**, 1987, 53: 23– 29.
- [15] FARRANT J M, PAMMENTER N W, BERJAK P, *et al.* Subcellular organization and metabolic activity during the development of seeds that attain different levels of desiccation tolerance[J]. **Seed Sci. Res.**, 1997, 7: 135– 144.
- [16] HORBOWICZ M, BRENAC P, OBENDORF R L. Fagopyritol B1, O- α -D-galactopyranosyl-(1 $\rightarrow$ 2)-D-chiro-inositol, a galactosyl cycitol in maturing buck wheat seeds associated with desiccation tolerance[J]. **Plan-**

ta, 1998, 205: 1– 11.

- [17] DAVID W, STILL, DAVID A, *et al.* Development of desiccation embryogenesis in rice (*Oryza sativa*) and wilds rice (*Zizania palustris*) [J]. **Plant Physiol.**, 1994, 104: 431– 438.
- [18] DASGUPTA J, BEWLEY J D, YEUNG E C. Desiccation-tolerant and desiccation-intolerant stages during the development and germination of *Phaseolus vulgaris* seeds [J]. **J. Exp. Bot.**, 1982, 33: 1 045– 1 057.
- [19] LEOPOLD A C. Coping with desiccation [A]. In: Asher B L, Cumming J R, eds. Stress responses in plants: adaptation and acclimation mechanisms [J]. New York: Wiley-Lis, 1990, 57.
- [20] BLACKMAN S A, WETT LAUFER S H, OBENDORF R L, *et al.* Maturation proteins associated with desiccation tolerance in soybean [J]. **Plant Physiol.**, 1991, 96: 868.
- [21] SUN W Q, LEPOLOD A C. Acquisition of desiccation tolerance in soybeans [J]. **Physiol Planta**, 1993, 87: 403.
- [22] KOSTER K L. Glass formation and desiccation tolerance in seed [J]. **Plant Physiol.**, 1988, 88: 829.
- [23] KERMODE A R, BEWLEY J D. The role of maturation in the transition from seed development to germination . responses of the immature castor bean embryo isolation from the whole seed, a comparison with premature desiccation [J]. **J. Exp. Bot.**, 1988, 39: 487– 497.
- [24] 吕小红. 种子成熟脱水干燥的生理生化作用 [J]. 种子, 1990, 3: 77– 80.
- [25] 宋松泉, 傅家瑞. 成熟脱水对种子发育和萌发的作用 [J]. 植物学通报, 1998, 15(2): 23– 32.
- [26] WELBAUM G E. Water relations of seed development and germination in muskmelon (*Cucumis melo* L.) . Development of germinability, vigour and desiccation tolerance [J]. **J. Exp. Bot.**, 1989, 40: 1 355– 1 362.
- [27] 夏清华, 陈润政, 傅家瑞. 不同发育时期荔枝种子的生理研究 [J]. 中山大学学报, 1993, 32(1): 80– 84.
- [28] 金剑平, 傅家瑞, 姜孝成. 不同发育时期黄皮种子脱水敏感性的研究 [J]. 热带亚热带植物学报, 1994, 2(2): 58– 64.
- [29] VERTICCO C W. Levels of recalcitrance in seeds [J]. **R. Bras. Fisiol. Veg.**, 2000, 12(Edi ção Especial): 7– 21.
- [30] FRANCIS RH, ARI K. Water loss and viability in *Zizania* (Poaceae) seeds during short-term desiccation [J]. **American Journal of Botany**, 2000, 87(11): 1 707– 1 711.
- [31] FU J R, XIA Q H, TANG I F. Effect of desiccation on excised embryonic axes of three recalcitrant seeds and studies on cryopreservation [J]. **Seed Sci. & Technol.**, 1993, 21: 85– 95.
- [32] 彭业芳, 傅家瑞. 种子水分脱落酸对种子发育的调节作用 [J]. 植物生理学通讯, 1992, 28(5): 387– 392.
- [33] BERJAK P, PAMMENTER N W. Recalcitrant is not an all-or-nothing situation [J]. **Seed Sci. Res.**, 1994, 4: 263 – 264.
- [34] VERTUCCIO C W. The effects of low water contents on physiological activities of seeds [J]. **Physiologia Plantarum**, 1989, 77: 172– 177.
- [35] BILIA D A C, MARCOS-FILHO J, NOVENBRE A D C L. Desiccation tolerance and seed storability of *Inga u- ruguensis* (Hook. et Arn.) [J]. **Seed Sci. & Technol.**, 1999, 27: 77– 89.
- [36] 刘文明, 宋学之. 海南红豆种子生理特性及萌发影响因素的研究 [J]. 林业科学研究, 1990, 3(4): 351– 357.
- [37] RAJESWARI DAYAL B, KAVERIAPPA K M. Effect of desiccation and temperature on germination and vigour of the seeds of *Hopea parviflora* Beddome and *H. ponga* (Dennst.) Mabb [J]. **Seed Sci. & Technol.**, 2000, 28(2): 497– 506.
- [38] 姜孝成, 杨晓泉. 正常型种子和顽拗性种子中水分状态的差异 [J]. 湖南师范大学自然科学学报, 1996, 19(3): 54 – 58.
- [39] ROBERTS E H, ELLIS R H. Water and seed survival [J]. **Ann. Bot.**, 1989, 63: 39– 52.
- [40] EESWARA J P, ALLAN E J, POWELL A A. The influence of storage of seed maturity, moisture content and storage temperature on the survival of neem (*Azadirachta indica*) Seed in Storage [J]. **Seed Sci. & Technol.**, 1994, 22(2): 235– 242.

- 1998, 26: 299– 308.
- [41] GAMENE C S, KRAAK H L, VAN PIGLEN J G, *et al.* Storage behavior of neem (*Azadirachta indica*) seeds from Burkina Faso[J]. **Seed Sci. & Technol.**, 1996, 24: 441– 448.
- [42] NAYAL J S, THAPLIYAL R C, RAWAT M M S, *et al.* Desiccation tolerance and storage of neem (*Azadirachta indica* A. Juss.) Seeds[J]. **Seed Sci. & Technol.**, 2000, 28, 761– 767.
- [43] BRENA C P, HORBOWICZ M, DOWNER S M, *et al.* Raffinose accumulation related to desiccation tolerance during maize (*Zea mays* L.) seed development and maturation[J]. **J. Plant Physio.**, 1997, 150: 481– 488.
- [44] FISCHER W, BERGFELD R, PLACHY C, *et al.* Accumulation of storage materials, precocious germination and development of desiccation tolerance seed maturation in mustard (*Sinapis alba* L.)[J]. **Botan. Acta** 1988, 101: 344– 354.
- [45] 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[J]. 植物生理学报, 1998, 24(2): 165 – 170.
- [46] FINCH-SAVAGE W E. Seed development in the recalcitrant species *Quercus robur* L.: germinability and desiccation tolerance[J]. **Seed Sci. Res.**, 1992, 2: 17– 22.
- [47] VALDES V M, GRAY D. The influence of stage of fruit maturation on seed quality in tomato (*Lycopersicon lycopersicum* (L.) Karsten)[J]. **Seed Sci. & Technol.**, 1998, 26: 309– 318.
- [48] BLACKMAN S A, OBENDORF R L, LEOPOLD A C. Desiccation tolerance in developing soybean seeds: The role of stress protein[J]. **Physiologia Plantarum**, 1995, 93: 630– 638.
- [49] SHEPHARD H L, NAYLOR R E L, STUCHBURY T. The influence of seed maturity at harvest and seed vigor in *Sorghum*[J]. **Seed Sci. & Technol.**, 1996, 24: 245– 259.
- [50] FARRANT J M. A comparison of mechanisms of desiccation tolerance among three angiosperm resurrection plants[J]. **Plant Ecology**, 2000, 151: 29– 39.
- [51] VERTUCCI C W, FARRANT J M. Acquisition and loss of desiccation tolerance[A]. In: Kigel J, Gad Galili, eds. Seed development and germination[A]. New York, Basel, Hong Kong: Marcel Dekker, 1995, 237– 271.