

常温低湿储藏对烤烟种子活力和萌发特性的影响

李振华¹ 林永杰² 刘一灵³ 孙娜娜² 陈尧¹ 龙明锦¹

(1. 贵州省烟草科学研究院, 贵阳 550081; 2. 云南农业大学 烟草学院, 昆明 650201;
3. 贵州大学 烟草品质研究重点实验室, 贵阳 550025)

摘要 利用发芽试验、胚根表观性状扫描、电导率和抗氧化酶活性的测定, 在常温低湿黑暗条件下, 对种子活力和抗氧化能力进行研究。结果表明: 新采收、储藏 2.5 年和储藏 4.5 年的种子发芽势和发芽率均无显著差异 ($P>0.05$); 储藏 2.5 年的种子水溶液电导率和抗氧化酶活性与新采收种子无显著差异, 而储藏 4.5 年的种子电导率显著升高, 抗氧化酶活性显著降低 ($P<0.05$); 储藏 2.5 年的种子胚根长度、胚根表面积和胚根体积显著大于新采收和储藏 4.5 年的种子或无显著差异 ($P>0.05$)。可见在室温下, 通过控制种子入库含水量和种子库相对湿度, 使种子含水量保持在自由水临界点以下, 种子活力和抗氧化能力的变化是一个缓慢的过程。种子活力变化初期, 表现为胚根生长潜力的下降, 幼苗表型也将变弱, 同时种子发生膜脂过氧化; 但胚根生长能力的丧失还需要一个较长的阶段, 所以在种子活力变化初期发芽势(率)并不会明显下降。

关键词 烤烟; 种子储藏; 种子活力; 抗氧化酶

中图分类号 S 572

文章编号 1007-4333(2014)01-0080-07

文献标志码 A

Variation on seed vigor and germination of tobacco stored at room temperature and low humidity situation

LI Zhen-hua¹, LIN Yong-jie², LIU Yi-ling³, SUN Na-na², CHEN Yao¹, LONG Ming-jin¹

(1. Guizhou Tobacco Research Institute, Guiyang 550081, China;

2. College of Tobacco Science, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China;

3. Guizhou Key Laboratory for Tobacco Quality, Guizhou University, Guiyang 550025, China)

Abstract Germination, radicle phenotype indexes, electrical conductivity and antioxidant enzymes were used to study the change of seed vigor and antioxidant abilities stored in dark, room temperature and low humidity seed bank. The results showed that there were no significantly differences on the germination potential and germination percentage among seeds stored for 0, 2.5 and 4.5 years. The electrical conductivity and antioxidant enzymes had no significant difference between seeds stored for 0 and 2.5 years ($P>0.05$), however, conductivity increased significantly and antioxidant enzyme activity descended significantly in seeds stored for 4.5 years ($P<0.05$). Radicle length, surface area and volume of seeds stored for 2.5 years were significantly more than that of fresh seeds and seeds stored for 4.5 years or have no difference at all ($P>0.05$). So, degradation of seed vigor and antioxidant capacity would be a slow process when the relative humidity of seed bank and the initial seed water content were appropriately adjusted at room temperature under which the free-water content of those seeds just below the threshold. Initially, radicle growth potential of the seeds reduced significantly and germination phenotypes were generally weak. In the meantime, seeds membrane lipid was also experienced of peroxidation. However, since losing of radicle growth potential was a long process, energy for germination and percentage of seeds would not reduce immediately at the early germination stage.

Key words tobacco; seed storage; seed vigor; antioxidant enzymes

收稿日期: 2013-07-02

基金项目: 贵州省地方标准制修订项目(201243); 贵州省烟草专卖局(公司)青年学者自主项目(201231)

第一作者: 李振华, 博士研究生, 助理研究员, 主要从事烟草种子科学与工程研究, E-mail: lixing_19841014@126.com

种子活力主要由胚的生长潜力决定,其萌发能力获得和保持的一个关键因素是储藏过程中mRNA的质量,另外蛋白质的内稳态和DNA完整性对种子萌发表型也十分重要^[1]。Dickson等^[2]表明种子活力是由微效多基因控制的数量性状,具体表现在发芽率、苗长、根长、鲜干重、低温发芽能力、耐储藏性、抗老化等诸多方面。除遗传特性决定外,种子活力还受母体植株生长发育状况,种子成熟度、采收后的储藏条件等因素影响^[3]。目前,关于种子活力丧失的机制尚不清楚,活性氧(ROS)的积累被认为是主要因素^[4];但是除毒害作用外,ROS也是种子萌发重要的正向调控因子,Barba-Espín等^[5]和Leymarie等^[6]研究表明在种子休眠释放和萌发过程中ROS是重要的信号分子,Gomes等^[7]认为ROS在胚乳松弛和储藏物动员方面有重要作用。Bailly等^[8]表明在种子中ROS超过信号阈值范围才会向毒害分子转变,而抗氧化酶SOD、POD、CAT、GR、APX等在ROS清除和数量保持方面具有十分重要的作用,Kibinza等^[9]研究表明CAT是种子经老化后再引发处理活力从新获得的关键酶。

种子老化广泛存在于储藏过程中,甚至是刚收获的种子就已经开始衰老^[10]。影响种子衰老的因素包括品种的遗传特性、种子的生长发育状况和采收后的储藏环境等。Ellis等^[11]研究了多达23种作物种子的储藏技术,并于1980年提出了种子寿命方程式: $v = (K_i - p)/10^{K_E - C_W \log_{10} m - C_H t - C_Q f^2}$ 。揭示了影响种子储藏寿命的几个主要因子:即种子含水量(m),储藏温度(t),种子质量(K_i)与储藏时间(p),其中种子含水量与储藏温度是关键因素^[12]。Hay等^[13]研究表明种子含水量受储藏环境的影响,当空气相对湿度≤20%时,种子含水量≤7%,水分存储形式为束缚水;空气相对湿度≥80%时,种子含水量≥12%,其中包含了大量的自由水。

国内外,关于室温储藏,低温储藏,超干燥储藏等方面均有相关报道。但通过控制种子入库含水量和种子库相对湿度研究种子活力和萌发表型的报道甚少,前期本课题组的研究结果表明在黑暗、室温、相对湿度<40%条件下,种子至少可安全储藏3年,但当时仅通过发芽势(率)研究了种子生活力的变化^[14]。本研究以3个品种新采收、储藏2.5年和储藏4.5年的种子为试验材料,进一步研究常温低湿环境下种子活力、萌发表型和抗氧化酶活性的变化,

探讨种子活力和抗氧化能力的关系,以期为种子室温储藏技术的发展提供理论依据和技术支持。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验材料为品种K326、南江3号和贵烟4号,种子采收年限为2008、2010和2012年,产地均为贵州省贵阳市开阳县贵州省烟草科学研究院龙岗试验基地。蒴果收获后,自然条件下晾干,脱粒,通过风选和水选去杂去劣,在<40℃条件下烘干,含水量控制在7%左右时,用布袋包装干燥过的种子然后进行储藏。种子库储藏条件为:黑暗,室温(<25℃),空气相对湿度<40%^[14]。

1.2 试验方法

1.2.1 试验设计

选取3个有代表性的烤烟品种作为试验材料,每个品种按收获年度设3个处理,每个处理设3次重复。每个重复取10g种子,然后用四分法进行分样。样品用于种子发芽势(率),种子水溶液电导率,种子抗氧化酶,种子胚根表观性状指标的测定。

1.2.2 种子发芽试验

参照《烟草种子检验规程》(YC/T 20—1997)^[15]进行种子发芽试验,用蒸馏水浸湿无菌滤纸,然后随机抽取烟草种子100粒,均匀点播于预先制作好的纸床上。采用人工气候培养箱,在26℃,相对湿度>85%,光照黑暗12 h交替条件下培养14 d。以胚根与种子等长为萌发的标准,记录萌发个数,计算发芽势和发芽率。

1.2.3 种子电导率测定

种子电导率测定参照江绪文等^[16]在菠菜种子上使用的方法。每个处理选取种子0.5 g,用双重蒸馏水洗净种子表面,灭菌吸水滤纸吸干表面浮水,放入100 mL烧杯中,加入50 mL双重蒸馏水,于26℃恒温下浸泡20 h,然后用DDS307+型电导仪测定浸泡液电导率;再沸水浴60 min;冷却后,测定绝对电导率,并计算相对电导率,相对电导率=浸泡液电导率/绝对电导率。

1.2.4 种子萌发表观性状指标的测定

发芽14 d后,每个处理取已萌发的幼苗,灭菌吸水滤纸吸干表面浮水,用万分之一天平测定幼苗和胚根的鲜重。然后随机选取10根幼苗,用WinRHIZO系统进行根系扫描和图像分析,测定幼苗的胚根长度、表面积、体积,然后计算平均值。

1.2.5 种子抗氧化酶活性测定

种子蛋白、SOD、POD、CAT 等酶活性的测定均参照南京建成试剂盒实验方法进行, 取烟草种子 0.1 g, 吸胀 3 h 后用滤纸吸干种子表面水分, 加入 0.9 mL 生理盐水(其中 SOD 加入 pH 7.0~7.4 的磷酸缓冲液), 在冰水浴条件下粉碎制成匀浆, 2 500~3 500 r/min 4 °C 条件下离心 20 min, 取上清液, 以双重蒸馏水为对照, 用 TU-1901 紫外可见光分光光度计进行样品比色。

1.3 数据处理

采用 Excel 2007 进行数据初步整理, 然后采用 SPSS 16.0 进行指标间的方差分析。

2 结果与分析

2.1 常温低湿储藏对不同品种烤烟种子活力指标的影响

种子活力相关指标方差分析结果见表 1 和 2, 由表可知, 品种 K326 和南江 3 号新采收、储藏 2.5 和 4.5 年的种子水溶液电导率无显著差异。贵烟 4 号储藏 4.5 年的种子水溶液电导率和绝对电导率显著大于储藏 2.5 年和新采收的种子($P < 0.05$)。3 个品种新采收的种子、储藏 2.5 年和 4.5 年的种子相对电导率、发芽势、发芽率均无显著差异($P > 0.05$)。以上结果说明在无光, 温度 <25 °C, 空气相

表 1 常温低湿储藏对烤烟种子活力指标的影响

Table 1 Variation on seed vigor stored in room temperature and low humidity

%

储藏年份 Store years	发芽势 Germination potential			发芽率 Germination rate		
	南江 3 号	K326	贵烟 4 号	南江 3 号	K326	贵烟 4 号
新种子 0 year	98.00±1.00 a	95.33±1.16 a	91.33±6.43 a	98.00±1.00 a	92.67±4.16 a	94.67±4.04 a
2.5 年 2.5 years	95.33±3.06 a	97.67±1.53 a	97.33±0.58 a	95.67±3.22 a	98.00±1.00 a	98.67±0.58 a
4.5 年 4.5 years	95.00±2.65 a	94.33±3.06 a	96.67±2.08 a	95.67±1.53 a	94.67±1.53 a	97.00±1.00 a

注: 平均值土标准偏差后面不同的字母表示在 0.05 水平上存在显著差异。下表同。

Note: Means±SD for each treat that have different letters are significantly different at $P < 0.05$. The same as below.

表 2 常温低湿储藏对烤烟种子电导率的影响

Table 2 Variation on electric conductivity stored in room temperature and low humidity

储藏年份 Store years	水溶液电导率/(μS/cm) Solution electrical conductivity			绝对电导率/(μS/cm) Absolute conductivity			相对电导率/% Relative electric conductivity		
	南江 3 号	K326	贵烟 4 号	南江 3 号	K326	贵烟 4 号	南江 3 号	K326	贵烟 4 号
新种子 0 year	60.83± 3.00 a	54.10± 2.55 a	45.40± 4.44 b	129.20± 0.82 a	140.27± 33.55 a	115.67± 2.45 b	47.08± 2.10 a	40.14± 10.00 a	33.58± 0.89 a
2.5 年 2.5 years	58.27± 0.68 a	51.70± 0.36 a	44.07± 7.34 b	123.80± 3.20 a	124.30± 3.04 a	114.00± 10.83 b	46.42± 1.61 a	37.37± 1.37 a	39.21± 9.85 a
4.5 年 4.5 years	61.20± 2.61 a	51.00± 1.41 a	47.43± 0.86 a	131.87± 5.06 a	138.43± 4.05 a	141.27± 1.57 a	47.08± 0.88 a	41.05± 1.48 a	39.24± 3.07 a

对湿度 $<40\%$ 条件下, 种子耐储藏性因品种存在一定差异, 但 3 个烤烟品种的种子衰老均是较缓慢的。储藏期间种子水溶液电导率的变化要明显早于发芽势(率), 以上结果说明在 2.5 年内种子活力, 4.5 年内种子标准发芽势(率)不会显著下降。

2.2 常温低湿储藏对不同品种烤烟种子萌发表型的影响

幼苗鲜重、胚根鲜重、长度、表面积和体积方差分析结果见表 3 和 4, 储藏 2.5 年 K326 种子的幼苗鲜重和胚根鲜重显著大于储藏 4.5 年和新采收的种

子,胚根长度与新采收种子无显著差异,但是显著大于储藏4.5年的种子($P<0.05$),储藏2.5年和新采收的K326种子胚根体积显著大于储藏4.5年的种子。储藏2.5年与新采收的贵烟4号种子胚根的表面积无显著差异,但是显著大于储藏4.5年的种子。以上结果说明,储藏2.5的种子萌发表型有优于新采收的种子和储藏4.5年的种子,这是因为种子采

收后,储藏期间可能还存在一个后熟的过程,所以储藏1~2年的陈种子萌发表型要优于新采收的种子,在其他一些植物上发现经室温干燥储藏后种子萌发率显著增大^[17]。但随着储藏时间的延长,种子活力开始下降,储藏4.5年的陈种子虽然发芽势和发芽率没有发生显著变化,但胚的生长发育能力可能已经开始减弱。

表3 常温低湿储藏对烤烟种子胚根和幼苗鲜重的影响

Table 3 Variation on seedling and radicle fresh weigh stored in room temperature and low humidity g/100株

储藏年份 Store years	幼苗鲜重 Seedling fresh weight			胚根鲜重 Radicle weight			
	南江3号		K326	贵烟4号		南江3号	
						K326	贵烟4号
新种子 0 year	0.153±0.062 a	0.154±0.013 b	0.206±0.002 a	0.060±0.008 b	0.066±0.006 a	0.081±0.001 a	
2.5年 2.5 years	0.162±0.022 a	0.232±0.083 a	0.212±0.055 a	0.080±0.013 a	0.073±0.009 a	0.083±0.003 a	
4.5年 4.5 years	0.142±0.028 a	0.160±0.010 b	0.201±0.017 a	0.066±0.011 b	0.075±0.006 a	0.076±0.006 a	

表4 常温低湿储藏对烤烟种子胚根表观性状的影响

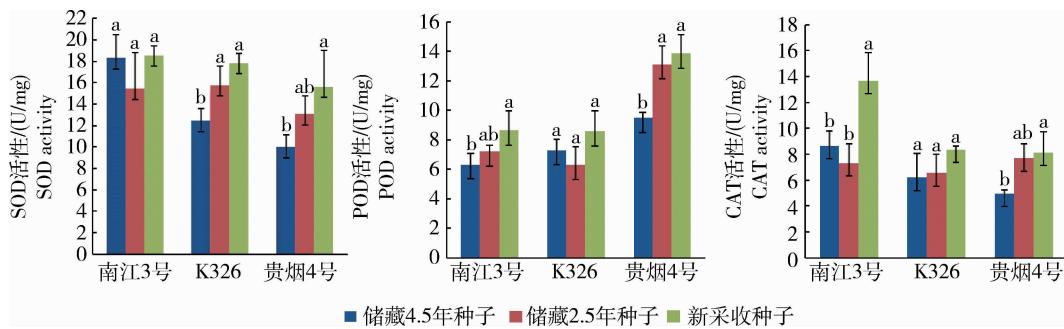
Table 4 Variation on seedling phenotype index stored in room temperature and low humidity

储藏年份 Store years	胚根长度/cm Radicle length			胚根表面积/(10 ⁻¹ cm ²) Radicle surface area			胚根体积/(10 ⁻³ cm ³) Radicle volume		
	南江3号 K326 贵烟4号			南江3号 K326 贵烟4号			南江3号 K326 贵烟4号		
新种子 0 year	2.48± 0.16 a	2.30± 0.24 ab	2.75± 0.16 a	3.70± 0.28 a	3.12± 0.21 a	4.06± 0.16 ab	4.37± 0.38 a	4.3± 0.56 a	5.1± 0.00 a
2.5年 2.5 years	2.33± 0.18 a	2.58± 0.19 a	2.62± 0.13 a	3.60± 0.30 a	3.74± 0.29 a	4.20± 0.12 a	4.43± 0.40 a	4.3± 0.35 a	4.6± 0.10 a
4.5年 4.5 years	2.52± 0.15 a	2.15± 0.14 b	2.68± 0.12 a	3.66± 0.13 a	3.54± 0.41 a	3.90± 0.13 b	4.23± 0.21 a	3.6± 0.29 b	4.9± 0.17 a

2.3 常温低湿储藏对不同品种烤烟种子抗氧化酶活性的影响

种子吸胀3 h 抗氧化酶 SOD、POD、CAT 活性测定结果见图1,南江3号新采收、储藏2.5年和储藏4.5年种子的SOD活性均无显著差异;新采收种子POD活性与储藏2.5年的种子无显著差异,但是显著高于储藏4.5年的种子;新采收种子CAT活性显著高于储藏2.5和4.5年的种子($P<0.05$)。K326新采收种子和储藏2.5年种子SOD活性显著高于储藏4.5年的种子;但POD和CAT活性无显著

差异。贵烟4号新采收种子SOD活性与储藏2.5的种子无显著差异,但是显著高于储藏4.5年的种子;新采收和储藏2.5年种子POD活性显著高于储藏4.5年的种子。新采收与储藏2.5年种子CAT活性无显著差异,但是显著高于储藏4.5年的种子。以上结果说明在常温低湿环境条件种子抗氧化酶活性在2.5年内变化不显著,但4.5年时种子抗氧化酶活性已经降低,说明种子已经开始劣变,种子活力将逐渐降低。



平均值±标准偏差上面不同的字母表示在 0.05 水平上存在显著差异。

Means±SD for each treat that have different letters are significantly different at $P<0.05$.

图 1 常温低湿储藏种子吸胀阶段抗氧化酶活性差异

Fig. 1 Variation on antioxidant enzymes activity stored in room temperature and low humidity

3 讨 论

3.1 储藏环境与种子寿命

种子在储藏过程中需不断分解自身物质来维持生命,随着储藏时间的延长,种子生活力逐渐丧失,但下降初期发芽势和发芽率变化不明显。朱诚等^[18]和孙红梅等^[19]研究表明种子含水量与储藏温度是影响种子生活力的关键指标,Pukacka 等^[20]研究表明高温和(或)高湿环境会加快种子的劣变, Castellion 等^[21]研究表明降低温度和(或)湿度种子的储藏寿命将显著延长。可见,控制温度和(或)湿度对延长种子寿命的作用十分明显。在室温储藏方面,Rao^[22]等研究表明,自然条件下种子生活力的衰变不仅取决于初始含水量,更主要取决于储藏期间含水量的变化,绝大多数时间将种子含水量控制在 4% 以下,种子的生活力可保持 78.5 个月。胡群文等^[23]研究表明水稻种子室温储藏的适宜含水量是 5.0%~6.0%;而本研究通过控制入库前种子的含水量<7% 和入库后空气的相对湿度<40%,依据 Hay 等^[13]和 Manz 等^[24]的研究结果,在整个储藏过程中水分存储形式可能主要为束缚水,说明在自由水临界点以上,即使在室温下种子的生活力下降也比较缓慢。许美玲^[25]研究表明经超干燥的种子适宜储藏条件为 4~8 ℃>干燥器,在自然条件下超干燥过的种子衰老迅速,1 年后大部分种子已经丧失活力。综上所述:在种子储藏过程中控制空气相对湿度比控制温度可能更有效,自由水可能是引起种子衰老的重要外因,种子储藏的关键是遏制自由水的出现,同时防止种子库温度发生较大的波动。

3.2 种子活力与幼苗健康

Moncaleano-Escandon 等^[26]表明评价种子质量的优劣应包括以下几个方面的内容:1)萌发的速率和一致性。2)幼苗的表型及抗逆性。3)目标性状产量和质量。4)子代成熟的一致性。电导率和幼苗表型是评价种子活力与幼苗健康的重要指标,本研究通过种子水溶液电导率、胚根重量、胚根长度、胚根表面积、胚根体积和幼苗重量等指标来综合评价储藏过程中种子活力的变化,较传统的标准发芽试验^[2,27]更加准确地反映了储藏过程中种子的生理变化。另外,目前国内通过胚根表观性状来评价极小粒种子活力的报道还较少,这是因为极小粒种子胚根较小,难以量化评价,本研究通过胚根扫描成像技术检测了种子胚根的多项指标。Grant 等^[28]和 Kucera 等^[29]表明胚根突破胚乳是种子萌发的关键,这也进一步说明胚根质量是种子活力评价的重要指标。由于本研究是对 2008、2010 和 2012 年采收的种子进行的储藏研究,不同年份种子储藏特性可能存在一定差异,但种子活力是典型的数量性状,受环境影响较小^[2],Roberts^[30]等也认为在稳定储藏环境下,种子群体中个体死亡频率服从负积累正态分布,而且在相同储藏环境中一个物种内所有种子批或品种有相同的衰退率^[12]。另外本研究 3 个品种活力和抗氧化能力丧失规律基本上是一致的,说明遗传背景相同的种子活力和抗氧化酶衰变的规律是相似的。

3.3 种子活力与抗氧化能力

种子活力的保持、降低和丧失与抗氧化代谢有关^[31-32],其中 CAT 是种子经老化后再引发活力重塑的关键酶^[9]。在干种子中,种子处于休眠或静止

状态,抗氧化酶活性偏低^[33];种子吸胀后ROS将显著增加^[34],种子抗氧化代谢系统被重新激活进而清楚ROS,所以本研究选择吸胀3 h的种子为试材进行抗氧化酶活性测定。McDonald^[35]和Sun等^[36]表明即使含水量非常低的种子中膜脂过氧化仍然会存在,说明干种子中ROS已经开始慢慢的积累,Graeber等^[37]表明储藏过程中增加的ROS可以解除种子的休眠,促使种子从休眠向萌发阶段过渡,但超过信号阈值范围就会向毒害分子转变^[8]。说明介于种子休眠与萌发过程中ROS与其清除系统存在着一种动态的平衡。

胡群文等^[23]研究表明自然条件下水稻种子含水量在5.0%~6.0%时APX和CAT酶活性保持较稳定。本研究表明种子含水量在7%左右时,抗氧化酶SOD、POD、CAT活性的变化是缓慢的。说明在一定含水量范围内,种子抗氧化酶将保持较高的活性,从而保护种子尽量免受氧化损伤。综上所述,烤烟种子储藏过程中主要的生理机能可能如下:1)短期内种子继续脱水完成后熟。2)当自由水含量降低或者散失时,种子进入休眠或静止状态,只通过微弱的呼吸作用来维持生命。3)ROS积累,种子逐步衰老,为了适应环境,种子内部建立抗氧化系统抵御环境压力。4)随着储藏时间的延长,DNA和RNA完整性降低,种子蛋白质变性,抗老化能力逐渐丧失。5)种子膜结构损坏,膜通透性增大,当水合作用发生时胞内物质外渗比率增加,种子活力下降。6)胚根生长潜力丧失,种子发芽势和发芽率降低。而这些生理过程受到品种遗传特性、光照、温湿度、通气性等影响,其中自由水可能是关键指标,另外外界温度较大的波动也可能会加速种子的老化。

4 结 论

在室温状况下($<25^{\circ}\text{C}$),控制种子入库含水量($<7\%$)和种子库湿度(空气相对湿度 $<40\%$),保证种子水分含量在自由水临界点($<7\%$)左右或以下,种子的衰老是个一个缓慢的过程,2.5年内种子活力和抗氧化能力不会发生显著变化,4.5年内种子发芽势(率)不会显著降低。胚根生长潜力是种子活力的关键,胚根表观性状可以较准确的表征种子活力的差异。种子老化初期,胚根生长潜力会显著降低,胚根表型也将减弱;受环境压力影响,伴随着ROS的积累种子膜结构破损,通透性增大,当发生水合作用时膜内物质外渗比例将增加;但胚根生长

潜力的丧失与膜结构的损坏还需要一个较长的时间段,所以种子活力下降初期的发芽势(率)变化不明显。

参 考 文 献

- [1] Rajjou L, Duval M, Gallardo K, et al. Seed germination and vigor[J]. Annu Rev Plant Biol, 2012, 63: 507-533
- [2] Dickson M H. Genetic aspects of seed quality[J]. Hortic Sci, 1980, 15: 771-774
- [3] 孙群,王建华,孙宝启.种子活力的生理和遗传机理研究进展[J].中国农业科学,2007,40(1):48-53
- [4] Bailly C. Active oxygen species and antioxidants in seed biology [J]. Seed Sci Res, 2004;14:93-107
- [5] Barba-Espín G, Diaz-Vivancos P, Job D, et al. Understanding the role of H_2O_2 during pea seed germination: A combined proteomic and hormone profiling approach [J]. Plant Cell Environ, 2011, 34: 1907-1919
- [6] Leymarie J, Vitkauskaité G, Hoang H H, et al. Role of reactive oxygen species in the regulation of *Arabidopsis* seed dormancy [J]. Plant Cell Physiol, 2012, 53: 96-106
- [7] Gomes M P, Garcia Q S. Reactive oxygen species and seed germination[J]. Biologia, 2013, 68(3): 351-357
- [8] Bailly C, El-Maarouf-Bouteau H, Corbineau F. From intracellular signaling networks to cell death: The dual role of reactive oxygen species in seed physiology[J]. Cr Biol, 2008, 331: 806-814
- [9] Kibinza S, Bazin J, Bailly C, et al. Catalase is a key enzyme in seed recovery from ageing during priming[J]. Plant Sci, 2011, 181: 309-315
- [10] Zhao H C, Zhu T, Wu J, Xi B S. Effect of simulated microgravity on aged pea seed vigour and related physiological properties[J]. Colloid Surface B, 2003, 27: 311-314
- [11] Ellis R H, Hong T D, Roberts E R. Improved equations for the prediction of seed longevity[J]. Ann Bot-london, 1980(45): 13-30
- [12] 李振华,龙明锦.中国烟草种子生产技术研究进展[J].种子, 2011, 30(11): 60-65
- [13] Hay F R, Mead A, Manger K, et al. One-step analysis of seed storage data and the longevity of *Arabidopsis thaliana* seeds [J]. J Exp Bot, 2003, 54: 993-1011
- [14] 陈丽莉,李振华,龙明锦,等.常温低湿跨年度储藏对烤烟种子发芽特性的影响[J].种子, 2012, 31(11): 79-82
- [15] 中国烟草总公司科学技术部. YC/T20-1994, 烟草种子检验规程[S].
- [16] 江绪文,任长华,胡江漫,等.水引发处理对菠菜种子萌发及活力的影响[J].中国农业大学学报,2011,16(2):43-51
- [17] Karlsson L M, Milberg P. Comparing after-ripening response and germination requirements of *Conyza canadensis* and *C. bonariensis* (Asteraceae) through logistic functions[J]. Weed Res, 2007, 47: 433-441

- [18] 朱诚,曾广文,郑光华.超干花生种子耐藏性与脂质过氧化作用[J].作物学报,2000,26(2):235-238
- [19] 孙红梅,辛霞,林坚,等.温度对玉米种子贮藏最适含水量的影响[J].中国农业科学,2004,37(5):656-662
- [20] Pukacka S, Ratajczak E, Kalemba E. Non-reducing sugar levels in beech (*Fagus sylvatica*) seeds as related to withstanding desiccation and storage [J]. J Plant Physiol, 2009, 166: 1381-1390
- [21] Castellón M, Matiacevich S, Buera P, et al. Protein deterioration and longevity of quinoa seeds during long-term storage[J]. Food Chem, 2010, 121: 952-958
- [22] Rao K N, Babu D P, Bangarayya M. Tobacco seed storage; 1. An inexpensive method for long term seed storage[J]. Indian J Agr Res, 2003, 37(1): 9-16
- [23] 胡群文,辛霞,陈晓玲,等.水稻种子室温贮藏的适宜含水量及其生理基础[J].作物学报 2012,38(9):1665-1671
- [24] Manz B, Müller K, Kucera B, et al. Water uptake and distribution in germinating tobacco seeds investigated in vivo by nuclear magnetic resonance imaging [J]. Plant Physiol, 2005, 138: 1538-1551
- [25] 许美玲.烟草种子超干燥储藏及其相关技术研究[J].农业工程学报,2005,21(12):156-162
- [26] Moncaleano-Escandon J, Silva B C F, Silva S R S, et al. Germination responses of *Jatropha curcas* L seeds to storage and aging[J]. Ind Crops Prod, 2013, 44: 684-690
- [27] Maeda J A, Razera L F, Lago A A, et al. Discriminação entre lotes de sementes de girassol através do teste de envelhecimento rápido[J]. Bragantia, 1986, 45: 133-141
- [28] Grant R J S, Edwards M E, Dickson C A, et al. Tobacco transgenic lines that express fenugreek galactomannan galactosyl transferase constitutively have structurally altered galactomannans in their seed endosperm cell walls[J]. Plant Physiol, 2003, 131: 1487-1495
- [29] Kucera B, Cohn M A, Leubner-Metzger G. Plant hormone interactions during seed dormancy release and germination[J]. Seed Sci Res, 2005(15): 281-307
- [30] Roberts E H. Predicting the storage life of seeds [J]. Sci Technol, 1973, 1: 499-514
- [31] Goel A, Goel A K, Sheoran I S. Changes in oxidative stress enzymes during artificial aging in cotton (*Gossypium hirsutum* L) seeds[J]. J plant physiol, 2003, 160: 1093-1100
- [32] Pukacka S, Ratajczak E. Production and scavenging of reactive oxygen species in *Fagus sylvatica* seeds during storage at varied temperature and humidity[J]. J Plant Physiol, 2005, 162: 873-885
- [33] Vertucci C W, Farrant J M. Acquisition and loss of desiccation tolerance [C]. Kigel J, Galili G. Seed Development and Germination. New York: Marcel Dekker, 1995: 237-271
- [34] El-Maarouf-Bouteau H, Bailly C. Oxidative signaling in seed germination and dormancy [J]. Plant Signal Behav, 2008, 3: 175-182
- [35] McDonald M B. Seed deterioration: physiology, repair and assessment[J]. Seed Sci Technol, 1999, 27: 177-237
- [36] Sun W K, Leopold A C. The Maillard reaction and oxidative stress during aging of soybean seeds[J]. Physiol Plantrum, 1995, 94: 94-104
- [37] Graeber K, Nakabayashi K, Miatton E, et al. Molecular mechanisms of seed dormancy[J]. Plant, Cell Environ, 2012, 35: 1769-1786

责任编辑:袁文业