

赵明, 张红香, 颜宏, 等. 种子贮藏物质与萌发的关系[J]. 土壤与作物, 2018, 7(2): 189–200.

ZHAO M, ZHANG H X, YAN H, et al. Relationship between seed storage reserve and seed germination[J]. Soils and Crops, 2018, 7(2): 189–200.

种子贮藏物质与萌发的关系

赵明^{1,2}, 张红香¹, 颜宏², 邱璐²

(1. 中国科学院东北地理与农业生态研究所 吉林省草地畜牧重点实验室, 吉林 长春 130102;

2. 东北师范大学 生命科学学院, 吉林 长春 130024)

摘要: 种子萌发是植物生长的关键初始阶段, 种子贮藏物质在种子萌发过程中起到重要作用, 萌发过程中贮藏物质代谢也因物质类型和物种不同而异。本文评述了种子中三大贮藏物质, 糖类、蛋白质和脂肪及其代谢产物在种子中的作用和对种子活力及萌发的影响, 阐述了不同类型种子萌发过程中的贮藏物质代谢过程, 以及逆境(如温度、干旱、盐碱胁迫)条件下, 贮藏物质在萌发胁迫耐受方面所起的作用, 同时对该领域未来的研究方向进行了展望。

关键词: 种子萌发; 种子贮藏; 生理代谢; 胁迫耐受

中图分类号: Q945.79

文献标识码: A

文章编号: 2095–2961 (2018) 02–189–12

DOI: 10.11689/j.issn.2095–2961.2018.02.012

Relationship between seed storage reserve and seed germination

ZHAO Ming^{1,2}, ZHANG Hongxiang¹, YAN Hong², QIU Lu²

(1. Jilin Provincial Key Laboratory of Grassland Farming, Northeast Institute of Geography and Agroecology,

CAS, Changchun 130102, China; 2. College of Life Science, Northeast Normal University, Changchun 130024, China)

Abstract: Seed germination is the key initial stage in plant growth, and seed storage reserve plays a key role in seed germination. Reserve metabolism of stored seeds during germination differs in reserve types and species. In this review, we focused on three metabolism reserves – sugars, protein and fat in stored seeds, and summarized the roles of the three reserves and their effects on seed vigor and germination. Moreover, we illustrated the metabolism processes of storage reserves during germination in different species, and emphasized their roles in tolerating adverse conditions such as extreme temperatures, drought, saline and alkaline stresses. Future research avenues were also proposed.

Key words: seed germination; seed storage; physiological metabolism; stress tolerance

0 引言

种子萌发是高等植物生长发育的起点。在个体水平方面, 种子萌发决定着幼苗定居和植株生长^[1]。在种群水平上, 萌发决定着种群的大小和适合度^[2]。从群落和生态系统的角度来看, 萌发的时空选择决定着不同物种的竞争水平和群落结构^[3]。因此, 种子萌发成为作物学、植物学和生态学等学科的重要研究内容。

为了完成萌发, 种子需要有充足的物质基础为细胞、组织、胚发育及幼苗生长的整个代谢过程做准备^[1]。种子萌发过程中, 转化和利用贮藏的物质是种子萌发的必经阶段, 在此过程中种子经历了一系列重要的生理活动(图1), 因此研究种子中营养物质含量及其生理代谢对揭示种子萌发的“黑箱”具有重要的意义。种子中的贮藏物质包括蛋白质、脂肪、淀粉、矿物质及萜类等, 他们与种子的很多理化性质密切相关。糖类、蛋白质和脂肪是主要的能量物质, 与种子的关系最为密切。如蛋白质与种子的千粒重、密

收稿日期: 2017–09–27; 修回日期: 2017–12–07.

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(41751055); 国家重点基础研究发展计划“973计划”(2015CB150800).

第一作者简介: 赵明(1992–), 女, 黑龙江双鸭山人, 在读硕士, 主要从事植物生理与草地生态研究. E-mail: zhaoming0762@163.com.

通讯作者: 张红香(1981–), 女, 辽宁瓦房店人, 博士, 副研究员, 主要从事种子生态学、草地生态学研究. E-mail: zhanghongxiang

@iga.ac.cn.

颜宏(1972–), 女, 吉林长春人, 博士, 副教授, 主要从事植物抗性生理生态研究. E-mail: yanh603@nenu.edu.cn.

度和容重呈显著负相关关系，糖类与种子的千粒重、密度和容重呈正相关关系，油质种子含油分越多其密度越小^[5]。在种子萌发过程中，这些贮藏物质被降解为小分子物质以满足种子萌发过程中对物质和能量的需求，并且维持萌发过程中的渗透平衡^[6]。

在逆境和胁迫条件下，种子萌发和幼苗生长受到抑制，贮藏物质在此过程中也起到重要作用，如：可溶性糖，不仅是其他有机物质合成的能量来源，也可作为渗透调节物质，保护酶类^[7]和信号物质，调控幼苗对环境的适应^[8]。可溶性蛋白含量的提高或某些蛋白质组表达量的上调，可以使种子保持较低的渗透势，保证种子正常吸水萌发^[9]。脂肪酸代谢加强，不饱和脂肪酸的产生可以阻止水分透过细胞膜，因此，在寒冷的环境下使得种子脂膜流动性增加，维持种子正常的生长代谢^[10]。

本文从国内外有关糖类、蛋白质和脂肪的作用及含量对种子萌发的影响，及萌发过程中各类贮藏物质的含量变化以及三类贮藏物质对萌发胁迫响应的作用进行总结与分析，旨在为国内相关研究提供信息，并对该领域未来的研究方向进行展望。

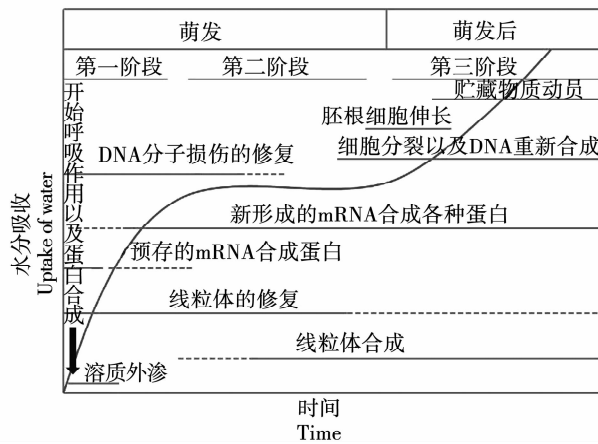


图1 种子萌发过程中吸水及生理代谢的经典模型^[4]

Fig. 1 A typical model of water uptake and physiological metabolism during seed germination^[4]

1 糖类与种子萌发

糖类在种子中的存在形式是多种多样的，按其在水中溶解度的不同可分为可溶性糖和不溶性糖。可溶性糖主要有葡萄糖、果糖、蔗糖、麦芽糖、水苏糖及棉子糖等，不溶性糖主要为淀粉^[5]。干种子中主要的贮存糖为淀粉，因此糖含量也主要以淀粉为主。不同物种的种子中淀粉含量不同，如淀粉类种子高粱中淀粉含量为69.4%^[11]，蛋白质类种子如豆类淀粉含量一般为50%左右，脂肪类种子如油松种子淀粉含量为20.4%^[12]，草本植物如掌叶大黄种子淀粉含量为32.9%^[13]。

1.1 糖类在种子发育和萌发中的作用

大多数种子在成熟脱水之前都经历了从不耐脱水到耐脱水的转变过程。在种子逐渐成熟过程中，快速脱水会对细胞产生一定的压力，引起细胞组织内发生一些有害的生理生化变化，其中蔗糖和寡糖含量可以影响种子成熟过程中脱水耐受性的获得。种子开始吸水后，细胞的生理活动逐渐增强，呼吸强度明显增加，必须有充足的能量供给。在种子萌发初期，三羧酸循环的效率较低，能量供给主要靠糖酵解和磷酸戊糖途径，碳水化合物是细胞能量的重要来源，还可作为渗透物质维持脂膜结构的完整性，同时作为植物的信号分子促进细胞增殖和器官的生长^[8]，因此糖类与种子活力和萌发过程有着密切的关系。碳水化合物中的葡萄糖是最直接的利用物质^[14]，是仅次于ATP的直接能源物质。种子中的蔗糖是一种重要的运输糖，它可作为能源物质及直接信号物质激活特定的生长过程和代谢响应^[15]。较高的蔗糖含量对于维持细胞的渗透调节有重要意义，并且有利于吸胀过程^[16]。

1.2 淀粉和可溶性糖对种子萌发的影响

在种子萌发过程中, 淀粉和可溶性糖可以为种子萌发和胚生长提供能量。研究表明种子中可溶性糖含量降低, 种子的萌发率或萌发速率随之降低。如脂肪类种子油菜种子中渗出的可溶性糖含量越多, 其发芽率和发芽势降低越多^[17], 但种子浸出液可溶性糖含量受细胞内葡萄糖利用率的影响较大^[18]。对葡萄糖和种子萌发之间的关系研究表明: 葡萄糖含量与种子萌发呈正相关关系^[19]。除此之外, 蔗糖与棉子糖的比值和种子活力存在显著负相关关系^[20], 其中棉子糖和水苏糖是影响种子脱水性形成的重要因子, 而脱水速度不同的种子, 其萌发率与蔗糖和水苏糖含量有关, 因此寡聚糖含量的升高有利于种子正常的发育与成熟, 进而影响后期的萌发过程^[21]。淀粉与种子萌发的关系研究发现: 淀粉含量与最终萌发率没有相关性, 但会影响萌发速率^[22]。如淀粉类种子水稻品种 R7954 的淀粉含量高于品种 R54, 其发芽速率也显著高于品种 R54^[23]。无论哪种类型的种子, 内在贮藏糖类对其种子萌发能力获得的影响都是一个连续的过程, 即从种子成熟过程中脱水耐受性的获得开始直至萌发过程中对淀粉、蔗糖及葡萄糖等含量的利用都会影响种子的萌发。但不同物种在萌发初期可能利用的糖类型不同^[24], 可能用可溶性糖来涵盖各物种种子萌发与糖的关系更为准确。而淀粉与萌发的关系不仅在于淀粉自身的含量, 淀粉分解酶分解淀粉的速度也影响着种子对淀粉的利用^[25]。

1.3 淀粉和可溶性糖在种子萌发过程中的变化

一旦种子开始吸水, 细胞生理活性就会逐渐加强。成熟的干种子中蔗糖含量很高; 在吸胀期和萌发期种子中, 蔗糖快速分解为小分子物质被利用, 其含量会显著降低^[24]。研究表明: 大麦种子在吸胀4 h后, 葡萄糖的吸收效率明显增加, 这是对较强的新陈代谢做出的应答^[18]。以往的研究表明: 种子萌发过程中可溶性糖含量的变化趋势有两种情况: 对于淀粉类种子(如玉米^[26]、高粱^[11]), 萌发过程中可溶性糖含量都呈现增加的趋势; 对于脂肪类种子如油松种子^[12]则呈现先降低后升高的趋势。这两种结果在其他类型的种子中也存在, 如草本植物黄精种子在吸水萌发过程中可溶性糖含量呈现升高趋势, 即在种子萌发之前达到最大值^[27]; 而对灌木锦鸡儿属植物的研究则与脂类种子相似^[28]。

在萌发过程中, 淀粉含量基本呈现降低趋势, 即种子萌动之后(再次大量吸水期)淀粉含量迅速下降。产生这种变化的原因可能是其萌发时淀粉酶的活性增强, 胚乳中的淀粉被分解为机体利用的小分子物质, 因此淀粉含量降低, 可溶性糖的含量增加, 为种子萌发呼吸代谢提供物质和能量来源。

2 蛋白质与种子萌发

蛋白质是生物体的重要组成成分。根据种子萌发过程中蛋白质的功能不同可将其分为: 贮藏蛋白及结构蛋白、催化蛋白等^[29]。不同物种种子中的蛋白质含量也有明显差异, 淀粉类种子粗蛋白含量约为10%~20%, 蛋白质类种子蛋白质含量为25%~35%, 草本豆科植物如黄花草木樨种子中的蛋白含量可达51.1%^[30], 脂肪类种子如油松种子为25.4%。

2.1 蛋白质在种子中的作用

在萌发阶段, 种子吸水的同时, 进行各种酶系统的激活和膜的修复等活动。这些过程都需要贮藏蛋白或其降解产物的参与, 并且其降解的氨基酸产物也可通过糖异生途径供种子萌发所需, 因此在种子萌发过程中蛋白质承担着不可替代的作用^[31-33]。其中醇溶蛋白以多聚体或聚集体形式贮存^[34], 在水稻中这种蛋白质在胚乳形成时积累, 并在幼苗生长早期作为氮源、碳源和硫源被利用^[35]。对于林木物种, 这种蛋白质在萌发期间被利用^[22,24]。而有些物种如花生, 其种子中贮藏的蛋白为球蛋白, 在种子萌发过程中球蛋白的降解和利用使种子活力提高, 为幼苗生长提供能量和营养^[36]。另外, 种子中的可溶性蛋白也是重要的渗透调节物质, 它们的增加和积累可提高细胞的保水能力, 对细胞的生命物质及生物膜起到保护作用, 因此经常被用作筛选抗性的指标^[37]。

2.2 蛋白质对种子萌发的影响

种子形成过程中, 胚乳或子叶内蛋白质的合成与萌发密切相关, 其中胚蛋白的降解被认为是引起和加

剧种子活力衰退的重要原因^[38]，人们对蛋白质的含量、降解速度与种子萌发的关系进行了深入的研究，但并没有得出一致的结论。如对油料种子花生的研究发现，其贮藏蛋白含量高低与种子萌发没有相关性^[39]，但高活力种子在萌发时贮藏蛋白的降解速度比中等活力种子的降解速度快，并且降解量较大^[40]。对蛋白质类种子如大豆的研究也证明了这一点^[41]。而对淀粉类种子如小麦的研究却表明：蛋白质含量高，种子萌发迅速，幼苗生长旺盛^[6,42]。虽然对于蛋白质含量与种子萌发之间的关系并没有得出相同的结论，但对种子萌发过程中蛋白的降解速度与萌发的关系研究得出较一致的结论，即蛋白降解速度快萌发率或萌发速率高，因此可以用蛋白的降解速度或萌发过程中可溶性蛋白的含量来表征与萌发的关系。

2.3 蛋白质在种子萌发过程中的变化

蛋白质是种子中氮的主要贮藏形式，参与种子萌发过程中各种生理生化反应。研究发现，不同物种萌发过程中可溶性蛋白的变化有两种趋势，即在萌发前期呈增加趋势而后降低。如蛋白类种子大豆在萌发9 h~12 h时可溶性蛋白出现峰值，随后开始降低^[43]；淀粉类种子大麦在萌发过程中球蛋白或醇溶蛋白呈现先增加后降低的趋势^[44]。其他物种如对草本植物甘草的研究中也有相似的结论^[45]。但脂肪类种子如油松种子在萌发过程中可溶性蛋白含量呈逐渐降低的趋势^[12]。有关刺萼龙葵种子的研究发现，在其萌发的第2 d可溶性蛋白含量最低为 $79.2 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ ，从第3 d开始升高随后又降低^[46]。出现这种变化可能是由于种子在吸胀初期细胞膜系统修复不完全，内含物会透过膜发生外渗现象，因此会导致可溶性蛋白迅速降低，当吸胀一段时间后，细胞膜修补过程完成，膜恢复其正常功能，就会阻止外渗，同时各种水解酶类在水的作用下由束缚态转为游离态，导致可溶性蛋白增加。此后进入活跃期，代谢较强，种子要为胚根的伸长提供物质和能量储蓄，因此在酶的作用下，体内贮藏蛋白开始发生水解，为不断生长的胚轴以及新蛋白的合成提供物质和能量。

种子萌发时蛋白质的分解是分步进行的。首先要进行贮藏蛋白的可溶化，即非水溶性的贮藏蛋白分解成水溶性的相对分子质量小的蛋白质，因此在研究种子萌发过程中蛋白的含量变化时，以可溶性蛋白为研究对象较普遍。在种子萌发过程中也有对粗蛋白含量变化进行实验探究，得出以下两种结论：如对于淀粉类种子高粱和蛋白质类种子豌豆、绿豆和小扁豆的研究中，粗蛋白含量呈降低趋势^[47-48]；但对于狭叶羽扁豆种子来说，蛋白含量呈增加趋势^[49]，由于在狭叶羽扁豆种子的萌发实验中蛋白质含量以萌发过程中干物质重量为参照基数，种子在萌发过程中干物质含量降低，因此蛋白质的相对百分含量可能变大。总体来说无论哪种贮藏类型的种子，在萌发过程中，蛋白质含量总体呈降低趋势。

3 脂肪与种子萌发

自然界中，绝大多数植物种子中都含有脂肪，特别是油料种子，如油松种子脂肪含量为 52.1% ^[12]，蛋白类种子如大豆中为 $17\% \sim 20\%$ ，淀粉类种子中含量较少为 $2\% \sim 3\%$ ^[5]，草本植物如苔草种子为 $21\% \sim 30\%$ ^[50]。

3.1 脂肪在种子中的作用

脂肪是高能量贮藏物，是种子中最经济有效的贮藏物质形式，它贮藏的能量比相同质量的蛋白质或糖几乎高一倍^[5]。脂肪在脂肪水解酶的作用下分解为甘油和脂肪酸，产生的脂肪酸通过乙醛酸循环、三羧酸循环再通过糖酵解的逆转转化为蔗糖供植物体利用，而甘油也可转化为丙酮酸进入三羧酸循环。同时脂肪还是衡量种子活力高低的重要指标，若酸价升高说明脂溶性维生素被破坏，种子活力就可能降低，碘值的降低也同样代表着种子活力的降低。因此脂肪是种子中不可或缺的营养物质。

3.2 脂肪对种子萌发的影响

植物种子中一般不饱和脂肪酸含量较高。目前对于脂肪含量与种子萌发的关系并没有得出一致的结论。方升佐等^[51]对青檀种子活力的研究表明，脂肪的含量与种子萌发之间呈正相关关系，即脂肪含量越高种子萌发率越高。陈建华等^[52]对棉花种子活力的研究中也证明了这种关系。但也有研究表明脂肪含量与种子萌发没有相关性^[53]。人们也对脂肪的产物脂肪酸进行了研究，发现脂肪酸的升高不利于种子活力

的提高,如 Hoffpauir 等人^[54]发现随着棉花种子中游离脂肪酸的升高,其发芽率下降。黄雪彦等^[55]对玉米的研究也得出一致结论。另有研究发现,不饱和脂肪酸氧化分解的产物丙二醛积累越多,种子活力越低,而不饱和脂肪酸的减少与种子萌发率的降低之间有显著的相关性^[56]。由于不同物种之间的差异较大,因此单从脂肪含量来判断与种子萌发的关系并不具有代表性,而从脂肪代谢的角度如不饱和脂肪酸或其氧化产物丙二醛的含量来分析种子萌发特征更重要^[57]。

3.3 脂肪在种子萌发过程中的变化

种子萌发过程中,脂肪为其生理代谢提供能量。在萌发过程中不同类型植物种子利用脂肪的情况有所不同,但总体来说其含量变化仍呈现降低趋势。如脂肪类种子白苞猩猩草在萌发 12 h 内脂肪含量迅速下降,12~24 h 下降较平缓,而后下降速率又开始增快^[58]。蛋白质类种子狭叶羽扇豆在萌发第 1 d 脂肪含量略有增加,但随后开始降低^[49];淀粉类种子高粱在萌发过程中脂肪含量呈降低趋势^[47]。草本植物沙葱^[59]在萌发初期(露白之前)脂肪含量变化不明显,萌发后的 0~6 d 会显著下降,6~8 d 会略有增加。不同物种在种子萌发的整个过程及其后期脂肪的变化不同,可能是萌发期间动员的物质快慢不同导致的,在萌发初期有些物种脂肪含量有增加的现象可能是由于胚萌发过程中其他物质转化为脂质用于合成膜脂,而此时主要消耗的能量物质并非脂肪,因此其含量会有所增加^[60]。在萌发初期有的物种脂肪含量会有所降低,可能是萌发初期胚乳代谢尚未开启,细胞修复不完全,脂肪外渗所导致的含量下降,也有可能萌发初期种子主要利用的营养物质为脂肪。总体而言,对于脂肪类种子,萌发过程中脂肪含量处于降低趋势,而蛋白类和淀粉类种子则呈现先增加后降低的趋势。

4 贮藏物质与种子萌发的胁迫响应

在环境胁迫下,种子萌发生理代谢必然会发生变化,其中种子中的贮藏物质与萌发的胁迫响应息息相关。一般情况下,种子萌发应对胁迫的物质代谢响应总体上是一致的,即水解作用增强,合成作用减弱,使得种子内部的蛋白质、淀粉被水解为可溶性蛋白、氨基酸以及可溶性糖等,通过渗透调节来应对胁迫生境,以及能量供应、信号转导等^[61]。在目前全球气候变化和人为干扰加剧的大背景下^[62-63],温度升高,降雨格局变化,极端气候事件增加,干旱程度加深,次生盐碱化加重。因此温度、干旱和盐碱胁迫成为影响植物种子萌发的 3 个主要胁迫因素。

4.1 贮藏物质与萌发的温度耐受响应

温度是影响种子萌发以及植物生长的重要环境因子,种子的萌发生长需要适宜的温度,高于或低于最适温度都会影响其物质及生理代谢。不适宜温度对种子萌发的影响主要是通过破坏细胞膜系统,改变酶活性,使得物质代谢、呼吸代谢异常,有毒物质积累,最终影响种子的萌发与生长^[64]。研究表明,低温胁迫时可溶性糖类可进行溶质的积累,参与渗透调节^[65-66]。不同物种对温度胁迫的萌发生理响应不同,对于温度胁迫较敏感的银杏种子,低温抑制了萌发过程中淀粉和蛋白质的水解,使得可溶性糖和游离氨基酸含量都低于正常情况^[67]。而对于有一定抗温度胁迫能力的物种如结缕草种子和玉米种子,在低温条件下,可溶性蛋白的含量比适宜温度下高。紫花苜蓿种子可溶性糖含量随着温度的降低呈先增加后降低趋势^[68-70]。脂肪分解产物丙二醛也是研究温度胁迫响应普遍被采用的指标, Martireau 和 Specht^[71]认为高温胁迫对植物的伤害之一是脂膜通透性的增加以及膜损伤,而丙二醛是脂膜过氧化过程中的产物之一,在高温或低温胁迫时丙二醛的含量一般都呈增加趋势^[72],但它是否可以作为植物耐热性筛选的指标之一并没有达成一致意见。

4.2 贮藏物质与萌发的干旱耐受响应

干旱作为世界三大自然灾害之一,严重影响植物生长发育,造成农业产量下降^[73-75]。干旱主要通过改变植物的初级代谢和细胞结构,来加重对细胞能量供给和氧化还原平衡的影响^[76-78]。植物可以通过复杂的调节过程来应对干旱胁迫,涉及到对水通量的调控和对渗透物质的生物合成途径进行细胞渗透调节^[61]。在种子萌发过程中植物对干旱的胁迫响应一般相同,即随着干旱胁迫的增强,可溶性糖和可溶性蛋白的含量会有不同程度的升高,如栓皮栎种子、高粱种子等^[79-80]。可溶性糖和可溶性蛋白是很重要的

渗透调节物质,其含量增加有利于细胞维持一定的膨压,使细胞内的水势维持在一定的水平。干旱胁迫也会诱导一些逆境蛋白的产生,增强原生质的水合度,还可以恢复一些蛋白质的活性,对膜结构也有一定的保护作用。

4.3 贮藏物质与萌发的盐碱耐受响应

盐分影响种子萌发是通过渗透效应^[81]、离子毒害或者它们之间的共同作用^[82]。渗透效应主要是间接地降低环境中的水势,导致细胞吸水比率降低,造成细胞生理性干旱,影响酶的合成和蛋白质的分解进程,从而破坏种子内的新陈代谢和生化反应^[83],减弱或抑制了发芽和细胞的伸长^[84]。另一方面,较高的细胞内 Na^+ 和 Cl^- 浓度会抑制细胞分化和扩大等重要的新陈代谢过程,在高盐浓度下会导致细胞中毒^[85]。有研究表明,在胁迫条件下植物进行渗透调节的主要物质为糖类^[86],其中可溶性糖是主要的调控物质。因此,萌发过程中可溶性糖含量的变化,在一定程度上可以反映出植物的耐盐性,即在盐碱胁迫条件下,可溶性糖含量升高,说明植物的耐盐性强。如对于淀粉类种子玉米来说,随盐浓度的增高(最低 NaCl 浓度处理为 $25 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$),萌发后的淀粉含量呈增加趋势,而淀粉转化率、蔗糖和可溶性糖含量呈下降趋势,并且发芽率与淀粉转化率显著正相关关系^[87]。对于蛋白类的大豆种子来说,在中性盐($\text{NaCl}:\text{Na}_2\text{CO}_3 = 1:1$)和低浓度的碱性盐($\text{NaHCO}_3:\text{Na}_2\text{CO}_3 = 1:1$,盐浓度 $\leq 60 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)胁迫时子叶中蔗糖、麦芽糖含量呈增高趋势,而高浓度的碱性盐(盐浓度 $\geq 90 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)胁迫下,蔗糖、葡萄糖含量呈现降低趋势^[88]。对于一些盐生植物如盐地碱蓬,盐碱胁迫处理下可溶性糖呈上升趋势,可溶性蛋白变化较平缓^[89],而盐蒿种子可溶性糖含量和蛋白含量均会增加^[90]。在盐碱条件下,可溶性蛋白含量的增加可能是种子产生了较多的酶物质进行生化反应来抵抗逆境,并且强碱条件下产生的有害物质也需要酶类的清除以保护种子萌发不受损伤^[91],因此在盐碱条件下可溶性糖和可溶性蛋白含量的升高,可以增加渗透调节,维持细胞内的生理生态平衡。

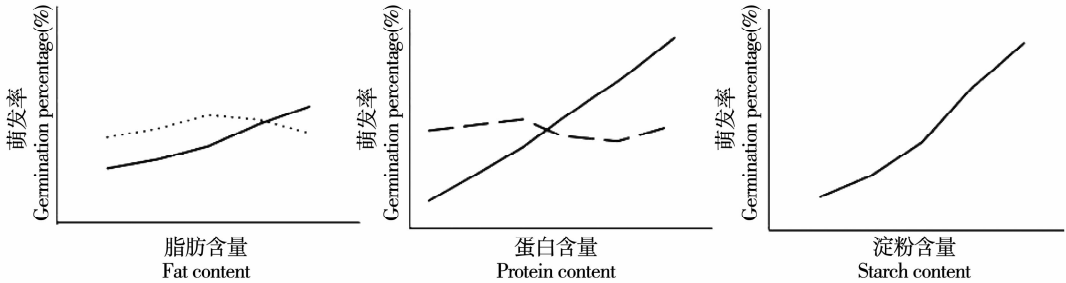


图2 三类贮藏物质与种子萌发率关系的模式图

Fig. 2 A schematic diagram of relationship between seed germination percentage and the three storage materials

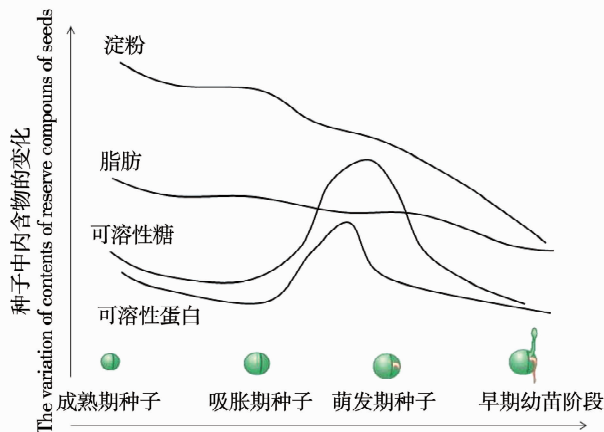


图3 种子萌发过程中贮藏物质变化的模式图

Fig. 3 A schematic dynamics diagram of seed storage materials during germinations

5 总结与展望

总体上, 目前国内外关于种子萌发的研究主要集中于外界环境如温度^[92]、光照^[93]及土壤含水量等^[94]对种子萌发及生理的影响, 以及内在调控因素如激素、蛋白水平和基因水平的萌发机制等^[38, 95-96]。无论外界环境因素还是内在调控机制对萌发的影响, 其实质都是通过调节种子的萌发生理代谢实现的, 如高温会加快贮藏蛋白质的降解, 导致种子发芽提前^[97]。根据萌发的分子调控机制, 徐恒恒等^[98]还提出了种子萌发的能量刺激假说, 即在种子吸胀最初期, 其萌发的最初能量来源是由预存的线粒体呼吸作用产生的。另有研究发现种子中的 ROS (活性氧) 作为信号分子参与调控种子萌发, 其实质也是对种子中的贮藏物进行动员^[99]。

种子中糖类是主要能量物质, 淀粉和可溶糖含量高的品种, 一般种子活力或萌发能力强。除了提供能量, 蛋白质和脂肪还具有结构性、渗透调节等功能, 因此蛋白和脂肪含量与种子萌发的关系结果表现不一致 (图 2)。对于有的物种或品种, 蛋白和脂肪含量越高, 种子活力或萌发能力越强。对于另外一些物种或品种, 则蛋白和脂肪含量与萌发没有相关性。不同物种的种子中三类物质的含量比例不同, 因此经济作物种子被分为淀粉类种子、蛋白类种子和油脂类种子^[5]。不同贮藏物质比例的种子萌发特征是否不同? 或者说种子中贮藏物质含量及比例是否影响萌发很少被研究。

种子萌发的生理代谢是一个极其复杂的过程, 目前对于种子萌发过程中的生理代谢研究主要是某些激素、DNA 及 RNA 等信号分子对萌发的调控或萌发过程中物质合成以及分解的调控^[100-101]。根据大多数物种种子萌发过程中对贮藏物质的利用情况, 我们绘制了种子贮藏物质在萌发过程中的含量变化示意图 (图 3)。对于大多数物种来说, 种子萌发过程中贮藏物质的利用情况为, 淀粉不断降低, 可溶性糖、可溶性蛋白先升高后降低, 而脂肪一般在萌发后幼苗阶段发挥作用。然而不同物种的种子及不同类型的种子可能会有很大的不同。以往研究主要以单一物种或单一贮藏物质变化为核心^[102-104], 多物种综合分析三类贮藏物质含量和比例与萌发的关系、萌发过程中贮藏物质动态以及物质代谢机制并不清楚, 有待于深入探讨。

基于农业以及人类健康对营养物质的利用方面考虑, 以往研究对象的选取主要集中于经济作物种子, 进而对它们的优势营养含量进行研究, 以利于人类的生产实践, 但对于野生物种的研究却比较少。在长期的自然演变过程中, 不同物种种子营养物质含量与进化的关系如何? 不同物种种子贮藏物质组分和含量差异是否因为进化地位的差异? 野生植物种子中贮藏物质含量与萌发的关系是否能揭示其对所处环境的适应机制? 这些问题都没有得到解答, 这些研究将对植物系统发生学和进化生物学及生态学具有重要贡献。

野生物种所具有的潜在价值是不可估量的, 比如野生种的药用价值、饲料价值、香料及油料等价值。因此未来开展大量野生物种种子的贮藏物质与萌发关系的研究, 不仅具有理论意义, 同时具有一定的实践意义。

参考文献 (References):

- [1] NONOGAKI H, BASSEL G W, BEWLEY J D. Germination—still amysterys [J]. *Plant Science*, 2010, 179 (6): 574-581.
- [2] LAI L M, TIAN Y, WANG Y J, et al. Distribution of three congeneric shrub species along an aridity gradient is related to seed germination and seedling emergence [J]. *AoB Plants*, 2015, 7: plv071.
- [3] BLISS S A, ZEDLER P H. The germination process in vernal pools: Sensitivity to environmental conditions and effects on community structure [J]. *Oecologia*, 1998, 113 (1): 67-73.
- [4] BEWLEY J D. Seed germination and dormancy [J]. *Plant Cell*, 1997, 9 (7): 1055-1066.
- [5] 胡晋. 种子生物学 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2006, 50.
HU J. Seed biology [M]. Beijing: Higher Education Press, 2006, 50.
- [6] BEWLEY J D, BLANK M. Seeds: Physiology of development and germination [M]. New York: Plenum Press, 1985.
- [7] JOHNSON T R, KANE M E, PÉREZ H E. Examining the interaction of light, nutrients and carbohydrates on seed germination and early seed-

- ling development of *Bletia purpurea* (Orchidaceae) [J]. *Plant Growth Regulation*, 2011, 63 (1): 89–99.
- [8] SMEEKENS S, MA J, HANSON J K, et al. Sugar signals and molecular networks controlling plant growth [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2010, 13 (3): 273–278.
- [9] TADA Y, KASHIMURA T. Proteomic analysis of salt-responsive proteins in the mangrove plant, *Bruguiera gymnorhiza* [J]. *Plant and Cell Physiology*, 2009, 50 (3): 439–446.
- [10] KAYMAK H C. Seed fatty acid profiles: Potential relations between seed germination under temperature stress in selected vegetable species [J]. *Acta Scientiarum Polonorum – Hortorum Cultus*, 2014, 13 (2): 119–133.
- [11] YANGR Q, WANG P, ELBALOULA M F, et al. Effect of germination on main physiology and biochemistry metabolism of sorghum seeds [J]. *Bioscience Journal*, 2016, 32 (2): 378–383.
- [12] 陈丽培, 沈元宝. 油松种子萌发初始阶段物质代谢的研究 [J]. *北京林业大学学报*, 2010, 32 (2): 69–73.
CHEN L P, SHEN Y B. Material metabolism of *Pinus tabulaeformis* seeds during initial germinating stage [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2010, 32 (2): 69–73.
- [13] 刘何春, 谭亮, 徐文华, 等. 大黄种子中蛋白质、多糖和淀粉含量的测定 [J]. *光谱实验室*, 2013, 30 (6): 3114–3121.
LIU H C, TAN L, XU W H, et al. Determination of the concentrations of protein, polysaccharides, starch detected in rhubarb seeds [J]. *Chinese Journal of Spectroscopy Laboratory*, 2013, 30 (6): 3114–3121.
- [14] OKAMOTO K, AKAZAWA T. Enzymic mechanism of starch breakdown in germinating rice seeds: 9. *DENOVO* synthesis of β -amylase [J]. *Plant Physiology*, 1980, 65 (1): 81–84.
- [15] CHIOU T, BUSH D R. Sucrose is a signal molecule in assimilate partitioning [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1998, 95 (23): 4784–4788.
- [16] PASTORINI L H, BACARIN M A, TREVIZOL F C, et al. Production and non-structural carbohydrates content in potato tubers obtained in two planting times [J]. *Horticultura Brasileira*, 2003, 21 (4): 660–665.
- [17] 王煜, 田廷亮, 扶惠作, 等. 油菜种子老化过程中的生理生化变异 [J]. *中国油料*, 1994, 16 (3): 11–14.
WANG Y, TIAN T L, FU H Z, et al. The physiological and biochemical changes in rapeseeds in ageing procedures [J]. *Oil Crops of China*, 1994, 16 (3): 11–14.
- [18] ABDUL-BAKL A A, ANDERSON J D. Viability and leaching of sugars from germinating barley [J]. *Crop Science*, 1970, 10 (1): 31–34.
- [19] 朱丽伟. 杂交水稻种子成熟过程活力、生理生化和耐藏力的变化及脱水剂应用效果的研究 [D]. 杭州: 浙江大学, 2015.
ZHU L W. Changes of vigor, physiology, biochemistry and storability during hybrid rice seeds maturity and the effect of dehydrating agent application [D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2015.
- [20] VANDECASTEELE C, TEULAT-MERAH B, PAVEN MM, et al. Quantitative trait loci analysis reveals a correlation between the ratio of sucrose/raffinose family oligosaccharides and seed vigour in *Medicago truncatula* [J]. *Plant Cell and Environment*, 2011, 34 (9): 1473–1487.
- [21] LEHNER A, BAILLY C, FLECHEL B, et al. Changes in wheat seed germination ability, soluble carbohydrate and antioxidant enzymes activities in the embryo during the desiccation phase of maturation [J]. *Journal of Cereal Science*, 2006, 43 (2): 175–182.
- [22] WANGT, SISTRUNK L A, LESKOVAR D I, et al. Characteristics of storage reserves of triploid watermelon seeds: Association of starch and mean germination time [J]. *Seed Science and Technology*, 2011, 39 (2): 318–326.
- [23] SUN J, WU D X, XU J Y, et al. Characterisation of starch during germination and seedling development of a rice mutant with a high content of resistant starch [J]. *Journal of Cereal Science*, 2015, 62: 94–101.
- [24] ARAGAO V P M, NAVARRO B V, PASSAMANI L Z, et al. Free amino acids, polyamines, soluble sugars and proteins during seed germination and early seedling growth of *Cedrela fissilis Vellozo* (Meliaceae), an endangered hardwood species from the atlantic forest in Brazil [J]. *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, 2015, 27 (2): 157–169.
- [25] HAGER A S, MÄKINEN O E, ARENDT E K. Amyolytic activities and starch reserve mobilization during the germination of quinoa [J]. *European Food Research and Technology*, 2014, 239 (4): 621–627.
- [26] 马永强, 韩春然. 玉米萌发过程中淀粉的变化 [J]. *粮食加工*, 2007, 32 (3): 42–44.
MA Y Q, HAN C R. Changes of starch in corn during germination [J]. *Grain Processing*, 2007, 32 (3): 42–44.
- [27] 张玉翠. 黄精种子的萌发特性及生理研究 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2011.
ZHANG Y C. Study on the germination characteristics and physiologies of *polygonatum sibiricum* [D]. Yangling: Northwest A&F University, 2011.
- [28] 周正立, 王琳, 于军, 等. 锦鸡儿属两种植物种子萌发生理研究 [J]. *西北植物学报*, 2011, 31 (12): 2509–2515.

- ZHOU Z L, WANG L, YU J, et al. Seed germination physiology of two species of *Caragana* Fabr. [J]. *Acta Botanica Boreali - Occidentalia Sinica*, 2011, 31 (12): 2509 - 2515.
- [29] ZHANG H, HE D L, LI M, et al. Carbonylated protein changes between active germinated embryos and quiescent embryos give insights into rice seed germination regulation [J]. *Plant Growth Regulation*, 2017, 83 (2): 1 - 16.
- [30] 赵海阳, 林年丰, 包海鹰. 黄花草木樨种子蛋白质含量测定及其提取工艺研究 [J]. *中医药大学学报*, 2013, 29 (3): 534 - 536.
ZHAO H Y, LIN N F, BAO H Y. Study on the determination of protein content and extraction process of honeysuckle seeds [J]. *Journal of Changchun University of Traditional Chinese Medicine*, 2013, 29 (3): 534 - 536.
- [31] ONOMO P E, NIEMENAK N, NDOUMOU D O, et al. Change in amino acids content during germination and seedling growth of *Cola* sp. [J]. *African Journal of Biotechnology*, 2013, 9 (35): 5632 - 5642.
- [32] ALHADI F A, AL - ASBAHI A A S, ALHAMMADI A S A, et al. The effects of free amino acids profiles on seeds germination/dormancy and seedlings development of two genetically different cultivars of Yemeni pomegranates [J]. *Journal of Stress Physiology and Biochemistry*, 2012, 8 (1): 114 - 137.
- [33] TAN - WILSON A L, WILSON K A. Mobilization of seed protein reserves [J]. *Physiologia Plantarum*, 2012, 145 (1): 140 - 153.
- [34] MITSUKAWA N, KONISHI R, KIDZU K, et al. Amino acid sequencing and cDNA cloning of rice seed storage proteins, the 13 kDa prolamin, extracted from type I protein bodies [J]. *Plant Biotechnology*, 1999, 16 (2): 103 - 113.
- [35] KIM W T, OKITA T W. Nucleotide and primary sequence of a major rice prolamine [J]. *FEBS Letters*, 1988, 231 (2): 308 - 310.
- [36] 刘军, 黄上志, 傅家瑞, 等. 种子活力与蛋白质关系的研究进展 [J]. *植物学通报*, 2001, 18 (1): 46 - 51.
LIU J, HUANG S Z, FU J R, et al. Advances on relation between seed vigor and proteins [J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2001, 18 (1): 46 - 51.
- [37] LI X J, YANG M F, CHEN H, et al. Abscisic acid pretreatment enhances salt tolerance of rice seedlings: Proteomic evidence [J]. *Biochimica et Biophysica Acta Proteins and Proteomics*, 2010, 1804 (4): 929 - 940.
- [38] SUN Q, WANG J H, SUN B Q. Advances on seed vigor physiological and genetic mechanisms [J]. *Agriculture Sciences in China*, 2007, 6 (9): 1060 - 1066.
- [39] 林鹿, 傅家瑞. 花生种子贮藏蛋白质合成和累积与活力的关系 [J]. *热带亚热带植物学报*, 1996, 4 (1): 57 - 60.
LIN L, FU J R. Relationship between the accumulation of storage proteins and formation of vigor of peanut seed [J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 1996, 4 (1): 57 - 60.
- [40] CHING T M. The physiology and biochemistry of seed development and germination [J]. Elsevier Biomedical Press, 1982: 487 - 506.
- [41] 郑文寅, 张文明, 姚大年. 大豆种子活力与贮藏蛋白关系的研究 [J]. *种子*, 2009, 28 (5): 39 - 42.
ZHENG W Y, ZHANG W M, YAO D N. Study on the relation on soybean seed vigor and storage protein [J]. *Seed*, 2009, 28 (5): 39 - 42.
- [42] 李武, 刘建华, 李高科, 等. 甜玉米种子活力差异近等基因系植株生育后期源库关系初探 [J]. *热带农业科学*, 2016, 36 (5): 44 - 49.
LI W, LIU J H, LI G K, et al. Preliminary study on source - sink relation between near - isogenic lines of sweet corn based on seed vigor differences at late growth stages [J]. *Chinese Journal of Tropical Agriculture*, 2016, 36 (5): 44 - 49.
- [43] 李淑艳, 王建中. 大豆种子萌发过程中蛋白质的变化 [J]. *中国种业*, 2009 (4): 41 - 43.
LI S Y, WANG J Z. Changes in proteins within germinating seeds of soybean [J]. *China Seed Industry*, 2009 (4): 41 - 43.
- [44] 王特, 薛永常. 国内外不同品种啤酒大麦萌发过程中蛋白质的变化 [J]. *中国食品添加剂*, 2011 (2): 105 - 110.
WANG T, XUE Y C. Studies on protein changes in domestic and imported brewing barleys during germination [J]. *China Additives*, 2011 (2): 105 - 110.
- [45] 高文远, 李志亮, 肖培根. 甘草种子萌发初期的酯酶与蛋白质研究 [J]. *中草药*, 1998, 29 (8): 553 - 556.
GAO W Y, LI Z L, XIAO P G. Studies on the esterase and protein in the seeds of Ural Licorice (*Glycyrrhiza uralensis*) during the process of primary germination [J]. *Chinese Traditional and Herbal Drugs*, 1998, 29 (8): 553 - 556.
- [46] 丛建民, 郭娇娜, 陈凤清, 等. 外来物种刺萼龙葵种子生物学研究 [J]. *中国农机化学报*, 2016, 37 (9): 188 - 194.
CONG J M, GUO J N, CHEN F Q, et al. Study on the seed biology of alien species *Solanum rostratum* Dunal [J]. *Journal of Chinese Agricultural Mechanization*, 2016, 37 (9): 188 - 194.
- [47] ELMAKIH B, BABIKER E E, TINAY A H E. Changes in chemical composition, grain malting, starch and tannin contents and protein digestibility during germination of sorghum cultivars [J]. *Food Chemistry*, 1999, 64 (3): 331 - 336.
- [48] EL - ADAWY T A, RAHMA E H, EL - BEDAWAY A A, et al. Nutritional potential and functional properties of germinated mung bean, pea and lentil seeds [J]. *Plant Foods for Human Nutrition*, 2003, 58 (3): 1 - 13.

- [49] RUMIYATI, JAMES A P, JAYASENA V. Effect of germination on the nutritional and protein profile of Australian Sweet Lupin (*Lupinus angustifolius* L.) [J]. Food and Nutrition Sciences, 2012, 3 (5): 621–626.
- [50] 杨学军, 滕文军, 袁小环, 等. 苔草种子生物学特性和主要内含物与萌发关系研究 [J]. 种子, 2012, 31 (9): 52–54.
YANG X J, TENG W J, YUAN X H, et al. Study on relationship between biological characteristics, main components and germination of four *carex* specie seeds [J]. Seed, 2012, 31 (9): 52–54.
- [51] 方升佐, 朱梅, 唐罗忠, 等. 不同种源青檀种子的营养成分及种子活力的差异 [J]. 植物资源与环境, 1998, 72 (2): 16–21.
FANG S Z, ZHU M, TANG L Z, et al. A preliminary study on seed nutrient ingredient contents and seed vigor for various provenances of *Pteroceltis tatarinowii* Maxim [J]. Journal of Plant Resources and Environment, 1998, 72 (2): 16–21.
- [52] 陈建华, 杨继良, 杨伟华, 等. 棉花种子活力及其影响因素探讨 [J]. 棉花学报, 1995, 7 (3): 134–140, 133.
CHEN J H, YANG J L, YANG W H, et al. The study of cotton seed vigour and influencing factors [J]. Acta Gossypii Sinica, 1995, 7 (3): 134–140, 133.
- [53] 谢阳姣, 何志鹏, 林伟, 等. 汉桃树种子发芽影响因素研究 [J]. 种子, 2012, 31 (2): 108–110.
XIE Y J, HE Z P, LIN W, et al. Study on the factors affecting seed germination of *schefflera kwangsiensis* Merr. ex Li [J]. Seed, 2012, 31 (2): 108–110.
- [54] HOFFPAUIR C L, POE S E, WILES L U, et al. Germination and free fatty acids in seed stock lots of cotton seed [J]. Journal of the American Oil Chemists Society, 1950, 27 (9): 347–348.
- [55] 黄雪彦. 高油玉米和普通玉米单交种种子活力与种子杀菌剂处理研究 [D]. 南宁: 广西大学, 2003.
HUANG X Y. Studies on seed vigour and fungicide treatment of high oil and common maize hybrids [D]. Nanning: Guangxi University, 2003.
- [56] HAILSTONES M D, SMITH M T. Lipid peroxidation in relation to declining vigour in seeds of soya (*Glycine max* L.) and cabbage (*Brassica oleracea* L.) [J]. Journal of Plant Physiology, 1988, 133 (4): 452–456.
- [57] HILDEBRAND D F, RODRIGUEZ J G, BROWN G C, et al. Peroxidative responses of leaves in two soybean genotypes injured by two spotted spider-mites (Acari: Tetranychidae) [J]. Journal of Economic Entomology, 1986, 79 (6): 1459–1465.
- [58] SUDAC N K, GIORGINI J F. Seed reserve composition and mobilization during germination and initial seedling development of *Euphorbia heterophylla* [J]. Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal, 2000, 12 (3): 226–245.
- [59] 杨忠仁, 郝丽珍, 张凤兰, 等. 沙葱种子萌发特性及脂质代谢变化规律试验 [J]. 广东农业科学, 2013, 40 (1): 31–34.
YANG Z R, HAO L Z, ZHANG F L, et al. Dynamic change of germination character and lipid metabolism of *Allium mongolicum* regel seed [J]. Guangdong Agricultural Sciences, 2013, 40 (1): 31–34.
- [60] 李坤培, 郭惠阳. 甘薯种子萌发过程中营养物质的变化 [J]. 西南师范大学学报: 自然科学版, 1985, 4: 81–85.
LI K P, GUO H Y. Changes of nutritive materials in the germinal process of seeds of sweet potatoes (*Ipomoea batatas* Lam) [J]. Journal of Southwest China Normal University (Natural Science), 1985, 4: 81–85.
- [61] GOLLDACK D, LI C, MOHAN H, et al. Tolerance to drought and salt stress in plants: Unraveling the signaling networks [J]. Frontiers in Plant Science, 2014, 5: 151.
- [62] ALLAKHVERDIEV S I, SAKAMOTO A, NISHIYAMA Y, et al. Ionic and osmotic effects of NaCl-induced inactivation of photosystems I and II in *Synechococcus* sp. [J]. Plant Physiology, 2000, 123 (3): 1047–1056.
- [63] ZHANG H, WANG E, ZHOU D, et al. Rising soil temperature in China and its potential ecological impact [J]. Scientific Reports, 2016, 6: srep35530.
- [64] STECKEL L E, WAX L M. Temperature effects on germination of nine *Amaranthus* species [J]. Weed Science, 2004, 52 (2): 217–221.
- [65] JANICKE G L. Production and physiological responses of alfalfa to harvest management and temperature [D]. Oklahoma, OS, USA: Oklahoma State University, 1990.
- [66] CUNNINGHAM S M, VOLENEC J J. Seasonal carbohydrate and nitrogen metabolism in roots of contrasting alfalfa (*Medicago sativa* L.) cultivars [J]. Journal of Plant Physiology, 1998, 153 (1–2): 220–225.
- [67] 郁万文, 曹福亮, 汪贵斌, 等. 两种温度下不同品系银杏种子萌发生理的比较 [J]. 东北林业大学学报, 2008, 36 (3): 1–11.
YU W F, CAO F L, WANG G B, et al. Seed germination physiology of different ginkgo strains under two temperatures [J]. Journal of Northeast Forestry University, 2008, 36 (3): 1–11.
- [68] 崔国文. 低温胁迫对紫花苜蓿种子萌发期可溶性糖和淀粉的影响 [J]. 东北农业大学学报, 2009, 40 (1): 72–76.
CUI G W. Effect of low temperature stress on soluble sugar and starch of alfalfa at germination period [J]. Journal of Northeast Agricultural University, 2009, 40 (1): 72–76.
- [69] 刘颖, 沈益新, 顾洪如, 等. 两种结缕草品系对低温胁迫的生理响应研究 [J]. 草地学报, 2010, 18 (2): 228–232.

- LIU Y, SHEN Y X, GU H R, et al. Study on physiological response of two *Zoysia japonica* Steud. lines to low temperature stress [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2010, 18 (2): 228 - 232.
- [70] 郝楠. 温度对不同玉米种子萌发及生理特性的影响 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2011.
- HAO N. Effect of temperature on seed germination and physiological character of different maize hybrid [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2011.
- [71] MARTINEAU J R, SPECHT J E, WILLIAMS J H, et al. Temperature tolerance in soybeans. I. Evaluation of a technique for assessing cellular membrane thermostability [J]. *Crop Science*, 1979, 19 (1): 75 - 78.
- [72] 隋益虎, 张子学, 邢素芝, 等. 温度对紫色辣椒新品系 YN99007 萌发及某些生理指标的影响 [J]. *种子*, 2005, 24 (1): 19 - 20.
- SUI Y H, ZHANG Z X, XING S Z, et al. Effect of temperature on some physiologic indexes and germination of purple chili line YN 99007 [J]. *Seed*, 2005, 24 (1): 19 - 20.
- [73] 赵倩, 卢杰春, 郑浩宇, 等. 红小豆萌发期耐旱种质筛选 [J]. *土壤与作物*, 2017, 6 (1): 39 - 44.
- ZHAO Q, LU J C, ZHENG H Y, et al. Selection of drought - resistant adzuki bean germplasm resources at germination period [J]. *Soils and Crops*, 2017, 6 (1): 39 - 44.
- [74] GODFRAY H C, BEDDINGTON J R, CRUTE I R, et al. Food security: The challenge of feeding 9 billion people [J]. *Science*, 2010, 327 (5967): 812 - 818.
- [75] AGARWAL P K, SHUKLA P S, GUPTA K, et al. Bioengineering for salinity tolerance in plants: State of the art [J]. *Molecular Biotechnology*, 2013, 54 (1): 102 - 123.
- [76] BAENA - GONZÁLEZ E, ROLLAND F, THEVELEIN J M, et al. A central integrator of transcription networks in plant stress and energy signaling [J]. *Nature*, 2007, 448 (7156): 938 - 942.
- [77] JASPERS P, KANGASJÄRVI J. Reactive oxygen species in abiotic stress signaling [J]. *Physiologia Plantarum*, 2010, 138 (4): 405 - 413.
- [78] MILLER G, SUZUKI N, CIFTCI - YILMAZ S, et al. Reactive oxygen species homeostasis and signalling during drought and salinity stresses [J]. *Plant Cell and Environment*, 2009, 33 (4): 453 - 467.
- [79] 李志萍, 张文辉, 崔豫川. PEG 模拟干旱胁迫对栓皮栎种子萌发及生长生理的影响 [J]. *西北植物学报*, 2013, 33 (10): 2043 - 2049.
- LI Z P, ZHANG W H, CUI Y C. Effects of PEG simulated drought stress on seed germination and growth physiology of *quercus variabilis* [J]. *Acta Botanica Boreali - Occidentalia Sinica*, 2013, 33 (10): 2043 - 2049.
- [80] GILLP K, SHARMA A D, SINGH P, et al. Changes in germination, growth and soluble sugar contents of *Sorghum bicolor* (L.) moench seeds under various abiotic stresses [J]. *Plant Growth Regulation*, 2003, 40 (2): 157 - 162.
- [81] CHEN W, FENG C, GUO W, et al. Comparative effects of osmotic -, salt - and alkali stress on growth, photosynthesis, and osmotic adjustment of cotton plants [J]. *Photosynthetica*, 2011, 49 (3): 417 - 425.
- [82] PAZ R C, ROCCO R A, REINOSO H, et al. Comparative study of alkaline, saline, and mixed saline - alkaline stresses with regard to their effects on growth, nutrient accumulation, and root morphology of *lotus tenuis* [J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2012, 31 (3): 448 - 459.
- [83] AL - HELAL A A, AL - FARRAJ M M, EL - DESCKI R A. Germination response of *Cassia senna* L. seed sodium salts and temperature [J]. *Journal of the University of Kuwait - Science*, 1989, 16 (2): 281 - 287.
- [84] FRICKE W, AKHIYAOVA G, WEI W X, et al. The short - term growth response to salt of the developing barley leaf [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2006, 57 (5): 1079 - 1095.
- [85] NEUMANN P. Salinity resistance and plant growth revisited [J]. *Plant Cell and Environment*, 1997, 20 (9): 1193 - 1198.
- [86] TSCHAPLINSKI T J, BLAKE T J. Water stress tolerance and late organic solute accumulation in hybrid poplar [J]. *Canadian Journal of Botany*, 1989, 67 (6): 1681 - 1688.
- [87] 张有福, 陈春艳. NaCl 和 Na₂SO₄ 胁迫下萌动的玉米种子发芽和淀粉转化的响应 [J]. *中国农学通报*, 2013, 29 (33): 74 - 78.
- ZHANG Y F, CHEN C Y. Response of NaCl and Na₂SO₄ stress on germination and starch conversion in germinating seeds of maize [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2013, 29 (33): 74 - 78.
- [88] 徐靖宇, 周妍, 徐明, 等. 盐胁迫对大豆萌发中可溶性糖含量影响的研究 [J]. *辽宁农业科学*, 2014, (6): 1 - 5.
- XU J Y, ZHOU Y, XU M, et al. Effect of saline stress and alkaline stress on content of soluble protein of root of *G. max* seedlings [J]. *Liaoning Agricultural Sciences*, 2014, (6): 1 - 5.
- [89] 代莉慧, 蔡禄, 周耀龙, 等. NaCl 和 Na₂CO₃ 胁迫对内蒙古河套灌区盐地碱蓬种子萌芽生理指标的影响 [J]. *种子*, 2013, 32 (7): 14 - 17.

- DAI L H, CAI L, ZHOU Y L, et al. Effects of NaCl and Na₂CO₃ stress on seed germination physiological parameters of *Suaeda salsa* in Hetao Irrigation Area [J]. Seed, 2013, 32 (7): 14 - 17.
- [90] 史宝胜, 刘冬云, 孟祥书, 等. NaCl、Na₂SO₄胁迫下盐蒿种子萌发过程中的生理变化 [J]. 西北林学院学报, 2007, 22 (5): 45 - 48.
- SHI B S, LIU D Y, MENG X S, et al. Physiological characteristic changes during the process of seed germination of *Artemisia halodendron* under NaCl, Na₂SO₄ stress [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2007, 22 (5): 45 - 48.
- [91] GHOUAM C, FORES K. Effect of salinity on seed germination and early seedling growth of sugar beet (*Beta vulgaris* L.) [J]. Seed Science and Technology, 2001, 29 (2): 357 - 364.
- [92] GALÍNDEZ G, SEAL C E, DAWS M I, et al. Alternating temperature combined with darkness resets base temperature for germination (T_b) in photoblastic seeds of *lippia* and *aloesia* (Verbenaceae) [J]. Plant Biology, 2016, 19 (1): 41 - 45.
- [93] LEE N, PARK J, KIM K, et al. The transcriptional coregulator leunig - homolog inhibits light - dependent seed germination in arabidopsis [J]. Plant Cell, 2015, 27 (8): 2301 - 2313.
- [94] TOPACOGLU O, SEVIK H, AKKUZU E. Effects of water stress on germination of *Pinus nigra* Arnold. seeds [J]. Pakistan Journal of Botany, 2016, 48 (2): 447 - 453.
- [95] RAJJOU L, DUVAL M, GALLARDO K, et al. Seed germination and vigor [J]. Annual Review of Plant Biology, 2012, 63: 507 - 533.
- [96] ZHANG W B, JIANG H W, QIU P C, et al. Genetic overlap of QTL associated with low - temperature tolerance at germination and seedling stage using BILs in soybean [J]. Canadian Journal of Plant Science, 2012, 92 (7): 1381 - 1388.
- [97] 陈禅友, 张凤银, 李春芳, 等. 温度与水分双重胁迫下豇豆种子萌发的生理变化 [J]. 种子, 2008, 27 (9): 51 - 56.
- CHEN C Y, ZHANG F Y, LI C F, et al. Physiological changes during asparagus bean seed germination under dual stresses of temperature and water [J]. Seed, 2008, 27 (9): 51 - 56.
- [98] 徐恒恒, 黎妮, 刘树君, 等. 种子萌发及其调控的研究进展 [J]. 作物学报, 2014, 40 (7): 1141 - 1156.
- XU H H, LI N, LIU S J, et al. Research progress in seed germination and its control [J]. Acta Agronomica Sinica, 2014, 40 (7): 1141 - 1156.
- [99] El - Maarouf - Bouteau H, Bailly C. Oxidative signaling in seed germination and dormancy [J]. Plant Signaling and Behavior, 2008, 3 (3): 175 - 182.
- [100] ALI - RACHEDI S, BOUINOT D, WAGNER M H, et al. Changes in endogenous abscisic acid levels during dormancy release and maintenance of mature seeds: Studies with the Cape Verde Islands ecotype, the dormant model of *Arabidopsis thaliana* [J]. Planta, 2004, 219 (3): 479 - 488.
- [101] 李振华, 王建华. 种子活力与萌发的生理与分子机制研究进展 [J]. 中国农业科学, 2015, 48 (4): 646 - 660.
- LI Z H, WANG J H. Advances in research of physiological and molecular mechanism in seed vigor and germination [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2015, 48 (4): 646 - 660.
- [102] LIU Y, SUN J Y, TIAN Z W, et al. Physiological responses of wheat (*Triticum aestivum* L.) germination to elevated ammonium concentrations: Reserve mobilization, sugar utilization, and antioxidant metabolism [J]. Plant Growth Regulation, 2017, 81 (2): 209 - 220.
- [103] SEPEHRI A, SAMAN M, BAYAT S. Effects of Na₂CO₃ on seed germination, seed reserve utilization and seedling growth in bitter vetch (*Vicia ervilia* L.) [J]. Legume Research, 2016, 39 (4): 565 - 571.
- [104] BICALHO E M, MOTOIKE S Y, DE LIMA E BORGES E E, et al. Enzyme activity and reserve mobilization during macaw palm (*Acrocomia aculeata*) seed germination [J]. Acta Botanica Brasilica, 2016, 30 (3): 437 - 444.