

甜玉米种子活力影响因素分析及 调控研究进展

李 武^{1,2,3}, 张小兰^{1,2}, 索海翠^{1,3}, 李智军^{1,2,3}, 韩福光^{1,2},
曾 晶³, 谢 景³, 王科翰¹, 郑锦荣^{1,2,3}

(1. 广东省农业科学院作物研究所, 广州 510640; 2. 广东省农作物遗传改良重点实验室, 广州 510640;
3. 广东金作农业科技有限公司, 广州 510640)

摘 要: 针对甜玉米种子发育、贮藏及萌发3个重要阶段, 分别综述影响种子活力形成、活力维持及活力表达的关键因素及其生理生化机理, 探讨甜玉米种子活力的调控策略, 为我国甜玉米品质育种及其种业发展提供理论和技术支持。

关键词: 甜玉米; 种子活力; 生理生化机理; 种子处理技术

中图分类号: S513

文献标识码: A

Progress in the Analysis and Control of Influencing Factors of Sweet Corn Seed Vigor

LI Wu^{1,2,3}, ZHANG Xiao-lan^{1,2}, SUO Hai-cui^{1,3}, LI Zhi-jun^{1,2,3}, HAN Fu-guang^{1,3},
ZENG Jing³, XIE Jing³, WANG Ke-han¹, ZHENG Jin-rong^{1,2,3}

(1. Crops Research Institute, Guangdong Academy of Agricultural Sciences, Guangzhou 510640;

2. Key Laboratory of Crops Genetics & Improvement of Guangdong Province, Guangzhou 510640;

3. Guangdong Golden Crops Agricultural Science & Technology Company, Guangzhou 510640, China)

Abstract: This paper reviewed the key factors which affected the formation, maintenance and expression of sweet corn seed vigor, and their physiological and biochemical mechanism, during different physiological stages of seed development, storage and germination, and also discussed the seed technology strategy to improve seed vigor of sweet corn, and eventually in order to provide theoretical and technical support for the development of sweet corn quality breeding and seed industry in China.

Key words: Sweet corn; Seed vigor; Physiological and biochemical mechanism; Seed treatment technology

甜玉米是我国发展势头好、发展潜力巨大的粮食与果蔬兼用型农作物^[1]。近年来,甜玉米种植规模保持逐年稳增态势,出口量不断大幅度上升,新品种育种进一步提速,产后加工规模不断壮大,种植收益保持利好势头^[2]。

目前,甜玉米种子市场价格昂贵,单粒播种是科学栽培方式的发展方向,高活力的甜玉米种子能在实现单粒精量播种的同时实现节本增产^[3]。有关甜玉米种子活力低下的报道较多^[4~6],国产甜玉米种子活力与发达国家相比差距仍较大。

通常,种子活力即是指种子处在健壮状态下,能在较广的环境因子范围内,迅速整齐出苗并长成正常幼苗的潜在能力^[7,8],通常以种子发芽率、发芽势、发芽指数、活力指数等指标作为种子活力参数^[9,10]。种子活力是种子生命过程中十分重要的特性之一,它与种子发育、种子贮藏及种子萌发等生理过程有着密切的联系。本文综述甜玉米种子发育成熟、种子贮藏寿命及萌发等生理过程种子活力差异的诱导因素及其生理生化机理,分析甜玉米种子活力变化

收稿日期: 2014-03-20

基金项目: 广东省农业科技研究团队项目(2011A020102010)、广东省科技计划项目(2009B080701103)、广东省省级产业技术研究与开发专项资金项目(粤财工[2010]533号)、广州市行业工程技术研究中心建设项目(穗科信条[2010]13号)

作者简介: 李 武(1981-),男,重庆开县人,博士,助理研究员,主要从事作物栽培生理研究。E-mail: liwujiayou@126.com
郑锦荣为本文通讯作者。E-mail: zhengjr2013@163.com

可能的的主要调控模式,为我国甜玉米品质育种及其种业发展提供理论和技术支持。

1 种子活力的变化历程

甜玉米种子活力在种子发育过程中,种子发芽率、发芽势、发芽指数、活力指数等种子活力参数变化呈逐渐增加的趋势,直至种子进入生理成熟期达到最高^[11];当种子成熟脱水至含水量降低到一定程度时,细胞质玻璃态的转变温度升高,进入玻璃化状态^[12],种子活力水平得以持久维持;当吸水萌发时,种子发生一系列生理生化变化和形态变化,种子迅速整齐出苗并长成正常幼苗的潜力通过发芽率、发芽势、发芽指数、活力指数等活力参数得以表达。因此,甜玉米种子活力变化伴随发育、贮藏及萌发过程,主要经历活力形成、活力维持、活力表达3个阶段。

2 发育阶段种子活力差异诱导因素及机理

2.1 基因型

种子活力的形成主要受遗传控制,与基因型密切相关^[13,14]。时小红^[15]研究发现,一些基因型的自交系或杂交种可以在未完全成熟前达到较高的发芽率和发芽势。也有研究表明,玉米种子活力是一种具有杂种优势表现的性状,发芽率、发芽势等种子活力各种指标还表现出正向杂种优势^[16]。这说明玉米种子活力的形成受到基因型的影响,不同品种间存在差异。有报道显示,玉米生育期长短一致的情况下种子活力高低与种子大小有关,大粒品种活力指数显著高于小粒品种,其实质便是种子内部主要受遗传控制的贮藏物质在起作用^[17]。

2.2 外界因子

种子活力形成还与种子发育的外界条件有关。就子粒不同生长部位而言,从受精卵开始,胚就受到来自母株所处的周围环境条件的影响。实际上,外来的影响早已发生在抽穗期开花、授粉之际,比如不同时期的抽穗或同一穗上不同部位上着生的小花,其形成、发育的子粒在活力水平上表现出不同程度的差异,其原因主要由于各自所处的环境条件不一样。玉米果穗中上部位的种子发芽率高,活力好,幼苗生长比较健壮^[18];至生理成熟最高峰之后,先成熟的种子会在果穗上自然老化,若遇到不良环境条件而没有及时采收更会加速种子老化劣变而降低种子活力。

种子发育成熟期间母株外界的气候因子、栽培措施及采收期等对种子活力水平有很大的影响。不

仅收获前的气候是影响种子贮藏性最明显的因素,而且不同收获时间对种子发芽力和活力更有较大影响,即种子采收成熟度与种子活力密切相关^[19]。甜玉米收获过早,光合作用合成的养分向子粒输送停止,胚还没有完全达到成熟,子粒干物质含量更低,本身就皱瘪的甜玉米子粒更加皱瘪;收获过迟,在南方如果遇上高温、台风季节,在北方遇到多雨时期,植株易倒伏,种子易霉变或在田间提前发芽。甜玉米的收获不宜过早也不宜过迟,否则发芽势、发芽率、顶土能力、成苗率、苗整齐度等综合指标下降,会直接影响其种子活力。王振华等^[20]以3个早熟su1甜玉米自交系为材料分析乳熟后甜玉米种子百粒重、发芽率和活力的变化,指出最佳采种期应以抽丝后50 d为宜。沈雪芳等^[21]研究则表明,普甜玉米自交系种子于授粉后25~30 d收获,杂交组合F₁种子于授粉后30~35 d收获发芽率最高。不同基因型或品种及不同生态条件下成熟度选择的标准还有待进一步研究,尤其有些基因型可以在未达到生理成熟条件下获得较高的种子活力,最佳收获时期应根据不同基因型的品种类型和不同生态条件来决定。此外,甜玉米在收获后带穗轴晾晒至干燥到安全贮藏水分再脱粒可以保证种子有较高活力。

2.3 生理生化机理

有关玉米(包括甜玉米)种子活力形成的生理生化基础研究主要涉及种子营养成分的积累、激素水平变化、酶活性变化、呼吸作用和ATP含量变化等方面。其中,种子营养成分的积累是活力形成的重要基础,相关研究主要涉及以下两类营养成分,①糖分:种子发育伴随着棉子糖、水苏糖及毛蕊花糖等棉子糖半乳糖苷系列寡糖的累积,这些糖的累积已被认为在种子脱水耐性获得、种子活力、糖的运输等过程中起重要作用^[22]。王州飞研究发现,甜玉米种子还原糖含量与种子活力呈负相关,通过建立甜玉米种子还原糖含量与种子活力的时间序列回归方程能预测不同发育阶段种子的活力高低。甜玉米糖分随发育进程的推进存在一定的规律性和不同基因型的差异性^[23,24]。②蛋白质:刘军等^[25]认为,种子发育过程中HSPs可能对耐脱水性、胚发育、活力等有重要意义。一般认为,种子活力形成与蛋白合成能力有关,其中LEA蛋白与种子脱水敏感性密切相关^[26]。

3 贮藏阶段种子活力差异诱导因素及机理

3.1 基因型

种子贮藏过程中的种子活力能否维持与基因型

有关。有研究表明^[27],甜玉米种子发芽率与种子渗透液电导率呈显著负相关。种子贮藏过程中,随着时间推移种子内积累各种有毒物质如丙二醛(MDA),与种子发芽率呈显著负相关,且不同品种经贮藏后种子内MDA积累量存在差异,不同品种发生贮藏劣变的难易程度不一致而导致种子活力维持能力差异较大^[28]。一般干燥玉米种子以玻璃化状态的形式存在,玻璃化状态是种子劣变的生物物理学障碍。不同基因型或品种之所以在贮藏过程中种子活力维持能力存大差异,因受遗传主要控制的高浓度糖及其他生物大分子是种子成熟干燥过程中细胞质粘度增高的主要原因,也是种子玻璃化状态形成的原因。

3.2 环境因子

种子贮藏过程中的活力变化主要受贮藏条件的影响,因为含水量和贮藏温度综合决定种子细胞质是否处于玻璃化状态,更是影响种子贮藏中种子活力能否维持的最主要因素^[29]。乐素菊等^[30]发现,在室温条件下贮藏,超甜玉米种子活力及田间出苗率迅速下降,贮藏8个月后种子基本失去活力;在石灰条件下贮藏,能有效降低种子的含水量,种子活力缓慢下降;在5~10℃的低温条件下贮藏,能较长时间保持种子活力和提高田间出苗率。近年来,有关种子活力方面研究主要集中在种子超干贮存技术及其机理研究上^[31]。有证据显示,含水量为3.85%的甜玉米种子能表现出较好的抗老化和劣变能力,超干处理降低种子的含水量,同时也可以大大降低MDA的积累,从脂质过氧化角度证明了种子的低含水量可以使种子的贮藏性能增强,确保种子活力维持^[32]。

3.3 胞质玻璃化维持种子活力的机理

通常种子在低温低湿条件下长期贮藏,细胞质可能处于玻璃化状态,粘度很高且分子运动速率很低,因而可以稳定细胞的结构和抑制许多贮藏中的劣变反应而维持种子活力,且种子劣变速率受玻璃化转变的动力学控制^[33]。有关胞质玻璃化有利维持种子活力的作用机理,Sun概括为:①胞质玻璃化降低脱水过程中分子结构和细胞结构的变化,可以稳定生物结构;②玻璃化时的粘度高可以固化细胞成分,防止有害化学反应的发生和扩散以及结构化学位点的改变;③玻璃化的形成能有效防止胞质结晶和pH值突变对种子的伤害,并在研究玉米、豌豆和大豆种子老化的加速和物理学模型的计算结果中证实,种子长期贮藏的最高温度与 T_g 值具有一致性,两者呈显著正相关,即 T_g 值越高,种子的耐藏性越好,而且一旦种子丧失玻璃化状态后,劣变就会迅速

发生。

4 萌发阶段种子活力差异诱导因素及机理

4.1 遗传因素

不同基因型甜玉米种子活力存在显著差异^[34],种子活力的表达主要受遗传控制。从种子活力指标遗传效率来看,叶春萼和张全德^[35]以5个超甜玉米自交系和4个普通玉米自交系为亲本,研究了 sh_2 基因及微效多基因对玉米种子发芽性状的遗传效应,结果表明,发芽势的遗传以直接显性效应为主,发芽率以直接显性效应、母体效应为主。发芽势的遗传率由直接遗传率、细胞遗传率、母体遗传率组成,总遗传率为78.4%。发芽率的遗传率以直接遗传率和母体遗传率为主,达73.5%,正、反交差异显著说明母体效应是影响种子发芽性状的重要遗传因素。王青峰等^[36]也发现,超甜玉米可将自身种子活力遗传特性高效率地传给子代。

4.2 种子处理

遗传因子在很大程度上决定了甜玉米种子活力的同时,萌发时外界条件的影响很大。近年来,从种子引发、化学药剂处理、种子包衣等种子处理方面开展了提高甜玉米种子活力和田间出苗率的技术研究。引发处理:种子引发能通过控制种子缓慢吸水 and 逐步回干而导致种子生化物质的数量变化,改善膜的完整性,增加种子发芽的生理活性,从而显著提高甜玉米种子活力^[37]。化学药剂浸种处理:程昕昕和刘正^[38]以超甜玉米种子为实验材料,探讨不同的营养元素对种子活力及抗氧化指标的影响,结果表明, Mn^{2+} 、 Zn^{2+} 、 K^+ 营养元素处理过的种子发芽势与对照相比均达到了显著差异;在0.1~10 mmol/L的范围内, K^+ 处理过的种子发芽率显著高于对照, Mn^{2+} 、 K^+ 浸种的种子发芽指数和活力指数均升高, Zn^{2+} 浸种的种子发芽指数和活力指数均降低;适量的营养元素处理可以提高植物幼苗SOD、POD、CAT等抗氧化酶活性,降低MDA含量。还有其他浸种药剂的相关报道,如0.50~2.00 mg/L三十烷醇^[39]、0.05~1.00 mg/L芸苔素^[40]等能提高细胞的活化和修复能力或贮藏物质的降解与合成能力,从而提高种子活力。包衣处理:种子包衣处理利用粘着剂或成膜剂,将杀菌剂、杀虫剂、微肥、植物生长调节剂、着色剂或填充剂等非种子材料包裹在种子外面,能提高甜玉米种子活力,促进幼苗生长^[41,42]。

4.3 生理生化机理

细胞的活化和修复能力与种子的活力存在密切

关系^[43]。膜系统的完整性是影响种子活力的因素之一。有证据显示,种子活力与种子吸胀期间的泄漏物的多寡密切相关^[44~46]。研究表明,甜玉米萌发时吸胀过快,膜系统的修复易受影响^[47],甜玉米种子萌动后种子浸出液电导率亦是评价种子活力的重要指标。陈鹏等认为,种子浸出液的电导率不能用来衡量甜玉米种子活力的大小,而种子MDA含量与甜玉米种子活力呈显著负相关。

呼吸作用和能量代谢能力与种子的活力也存在较大联系。有证据显示,越是种子活力高、物质转化快、幼苗萌发及幼苗生长速度快的玉米种子其体内的ATP含量越高^[48]。贮存物质供给和利用能力的源库关系与种子活力关系更密切。①种子胚乳“源”的强度:首先,甜玉米的种子活力与胚乳遗传背景密切相关。有研究表明,3个自交系的多种胚乳类型的近等基因系中自交系Ia5125平均发芽率是46%,而Ia453是81%^[49]。通常在甜玉米中,胚乳的突变基因(shi)取代糖基因,造成其胚乳变小,皱缩增加,贮藏物质积累不足,导致种子活力下降^[50,51];其次,通常劣变种子吸水时,膜造成永久性损伤,种子大量可溶性营养物质以及生理上重要物质(如激素、酶蛋白等)渗漏,导致种子新陈代谢的正常过程受到严重影响,最终影响种子活力,一般以可溶性糖含量作为评估甜玉米种子活力的最佳指标。②种子胚“库”的活性:sh₂甜玉米种子活力低下与种子小盾片或胚轴对碳水化合物代谢、利用功能紊乱有关^[52],种胚脱氢酶活性是评估甜玉米种子活力的重要指标。刘军等^[53,54]发现,萌发期间中低活力种子胚蛋白的降解比高活力对照种子慢,萌发前期胚蛋白合成能力也较低;吸胀24 h不同活力胚的蛋白合成能力差异显著,可以作为衡量种子活力的指标;进一步研究还发现,高活力玉米种子胚热激蛋白的合成率最高,高活力种胚合成的热激蛋白在量上高于低活力种子。③源库关系:甜玉米糊粉层内容物渗漏严重,种子自身可吸收利用的贮存物质少,加之盾片细胞贮存物质消耗较慢,种子吸收利用能力也较弱,最终导致甜玉米种子活力低下^[55]。

5 种子活力调控策略

甜玉米种子活力不仅由遗传特性决定,还与种子发育成熟、种子贮藏寿命及萌发等生理过程有着密切的联系,因此,甜玉米种子活力的调控策略可从遗传因素以及其种子活力形成、活力维持及活力表达3个阶段外界因子着手。

5.1 种子活力遗传改良

甜玉米不同基因型种子活力及其相关参数存在较大差异,可以遗传给子代,并存在杂种优势。目前,在甜玉米种子活力性状的生理和分子研究基础上,进一步通过比较国内外常规玉米、甜玉米资源中与种子活力相关的种子贮藏成分(蛋白、淀粉、脂肪、可溶性糖的含量和种类)、抗逆蛋白、抗氧化系统、DNA修复系统、抗逆转录因子等差异,获得控制甜玉米种子活力性状关键基因或QTL^[56],通过利用分子标记辅助育种技术或者转基因(过表达或敲除)等手段,选育出具有高活力种子的甜玉米新品种。

5.2 种子成熟度控制

影响活力的糖分、蛋白质等关键种子成分能受采收成熟度等外界条件的调控而具有可塑性,而种子中贮藏物质的成分和比例能决定细胞质玻璃化状态而影响种子活力的维持,还能通过影响种子萌发过程中物质和能量的供给而影响萌发过程中种子活力表达。通过选择最佳采收成熟度等,以利于种子发育过程中影响种子活力形成的关键种子成分的积累,确保有关种子活力的重要物质基础建成。

5.3 贮藏条件调节

受含水量和贮藏温度综合调控并与质脂过氧化高度负相关的细胞质玻璃化状态在种子贮藏过程中对其活力的维持非常重要,种子劣变速率受玻璃化转变的动力学控制。通过控制适宜含水量、贮藏温度等贮藏条件,减轻质脂过氧化程度而维持细胞质玻璃化状态,确保种子贮藏过程中结构和功能的稳定。

5.4 种子处理技术

和普通玉米相比,甜玉米种子活力低下主要是其本身贮藏物如淀粉的不足、吸胀损伤及病菌感染等引起的源供应能力不足所致,种子引发技术和包衣技术能很好弥补这些缺陷;而不同种质甜玉米种子活力差异又与其贮藏物质利用率和酶活性相联系,并受外界条件如引发技术、包衣技术等的影响。通过采用特效包衣技术、引发技术等种子处理技术,提高胚乳中物质和能量供应能力及胚中物质合成利用能力,促进种子萌发过程中源库关系的协调发展。

参考文献:

- [1] 罗军,万忠,谭俊,等. 2013年广东甜玉米产业发展形势与对策建议[J]. 广东农业科学, 2014(5): 42-45.
Luo J, Wan Z, Tan J, et al. Development situation and countermeasures of Guangdong sweet corn industry in 2013[J]. Guangdong Agricultural Sciences, 2014(5): 42-45. (in Chinese)
- [2] 何淑群,万忠,罗军,等. 2012年广东甜玉米产业发展形势与对策建议[J]. 广东农业科学, 2013(12): 3-5.

- He S Q, Wan Z, Luo J, et al. Development situation and countermeasure on Guangdong sweet corn industry in 2012[J]. Guangdong Agricultural Science, 2013(12): 3-5. (in Chinese)
- [3] Gupta M L, George D L, Parwata IGMA. Effect of harvest time and drying on super sweet corn seed quality[J]. Seed Sci. Technol., 2005, 33(1): 167-176.
- [4] 孙海燕,张文明,姚大年,等. 甜玉米种子活力及其种子处理方法研究进展[J]. 种子, 2006(8): 35-38.
- Sun H Y, Zhang W M, Yao D N, et al. Research progress of sweet corn seed vigor and seed treatment[J]. Seed, 2006(8): 35-38. (in Chinese)
- [5] 赵福成,卢德生,朱正梅,等. 甜玉米种子活力研究进展[J]. 农业科技通讯, 2008(9): 7-9.
- Zhao F C, Lu D S, Zhu Z M, et al. The advances in seed vigor of sweet corn[J]. Bulletin of Agricultural Science and Technology, 2008(9): 7-9. (in Chinese)
- [6] 岳海旺,卜俊周,谢俊良,等. 甜玉米种子活力研究进展[J]. 河北农业科学, 2012(3): 60-62, 66.
- Yue H W, Bu J Z, Xie J L, et al. Advances on seed vigor of sweet corn[J]. Journal of Hebei Agricultural Sciences, 2012(3): 60-62, 66. (in Chinese)
- [7] 付永斌,任文义,赵子兵. 浅析玉米种子活力下降的原因[J]. 张家口农专学报, 2003(1): 19-20, 46.
- Fu Y B, Ren W Y, Zhao Z B. Analysis on reason of vitality descent of corn seed[J]. Journal of Zhangjiakou Agricultural College, 2003(1): 19-20, 46. (in Chinese)
- [8] 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(1): 48-53.
- Sun Q, Wang J H, Sun B Q. Advances on seed vigor physiological and genetic mechanisms[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2007(1): 48-53. (in Chinese)
- [9] 刘毓侠,王铁固. 种子活力研究进展[J]. 玉米科学, 2012(4): 90-94.
- Liu Y X, Wang T G. Research progress of seed vigor[J]. Journal of Maize Sciences, 2012(4): 90-94. (in Chinese)
- [10] 舒英杰,陶 源,王 爽,等. 高等植物种子活力的生物学研究进展[J]. 西北植物学报, 2013(8): 1709-1716.
- Shu Y J, Tao Y, Wang S, et al. Research progress on seed vigor biology of higher plant[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2013(8): 1709-1716. (in Chinese)
- [11] 王州飞. *sh2*甜玉米 F_1 种子活力形成、贮藏期间劣变及 F_2 子粒品质研究[D]. 杭州:浙江大学硕士论文, 2004.
- [12] Leopold A C, Sun W Q, Bernal-Lugo I. The glassy stage in seeds: analysis and function[J]. Seed Science Research, 1994(4): 267-274.
- [13] TeKrony D M, Hunter J L. Effect of seed maturation and genotype on seed vigor in maize[J]. Crop Science, 1995, 35(3): 857-862.
- [14] 孙彩霞,沈秀瑛,谷铁实. 不同基因型玉米种子萌发特性与芽、苗期抗旱性的关系[J]. 种子, 2001(5): 32-33, 35.
- Sun C X, Shen X Y, Gu T S. Relationship between seed germination and its drought resistance of shoot-seedling in different genotype maize[J]. Seed, 2001(5): 32-33, 35. (in Chinese)
- [15] 时小红. 玉米不同成熟度种子活力相关性状的遗传机理研究[D]. 郑州:河南农业大学硕士论文, 2010.
- [16] 张书沛,王 玺. 玉米种子活力的杂种优势分析[J]. 玉米科学, 2008(3): 41-43.
- Zhang S P, Wang X. Analysis of heterosis on seed vigor of maize[J]. Journal of Maize Sciences, 2008(3): 41-43. (in Chinese)
- [17] 邢妍妍. 玉米种子活力形成及休眠机理研究[D]. 泰安:山东农业大学硕士论文, 2007.
- [18] 石海春,余小芳. 玉米果穗不同部位种子活力测定[J]. 中国种业, 2003(2): 28.
- Shi H C, Yu X F. Determination of seed vigor of different parts in maize ear[J]. Chinese Seed, 2003(2): 28. (in Chinese)
- [19] Cerabolini B, Ceriani R M, Caccianiga M, et al. Seed size and shape and persistence in soil: a test on Italian flora from Alps to Mediterranean coasts[J]. Seed Science Research, 2003(13): 75-85.
- [20] 王振华,刘 丽. *su1*型甜玉米种子乳熟后百粒重和活力变化的研究[J]. 东北农业大学学报, 2001(1): 8-10.
- Wang Z H, Liu L. Study on 100 kernel weight and seed vigor of *su1* type sweet corn seeds after milky rite[J]. Journal of Northeast Agricultural University, 2001(1): 8-10. (in Chinese)
- [21] 沈雪芳,王义发. 普甜玉米种子收获期与发芽率之间的关系研究[J]. 上海农业学报, 2002(2): 24-27.
- Shen X F, Wang Y F. Study on variation between harvest date of seed of sweet corn(*su1*) and germinating rates[J]. Acta Agriculturae Shanghai, 2002(2): 24-27. (in Chinese)
- [22] 张以顺,黄上志,傅家瑞. 种子中的棉子糖半乳糖苷系列寡糖研究进展[J]. 植物学通报, 2001(1): 16-22.
- Zhang Y S, Huang S Z, Fu J R. Progress in study on raffinose family oligosaccharides in seeds[J]. Chinese Bulletin of Botany, 2001(1): 16-22. (in Chinese)
- [23] 王州飞,胡 晋,王世恒,等. *sh2*超甜玉米乳熟期子粒重量和碳水化合物变化及与温度降雨量的回归分析[J]. 生物数学学报, 2005(4): 456-462.
- Wang Z F, Hu J, Wang S H, et al. Change of kernel weight and carbohydrate during milky maturity stage and their regression analysis with temperature and rainfall in *sh2* sweet corn[J]. Journal of Biomathematics, 2005(4): 456-462. (in Chinese)
- [24] 刘 萍. 中国鲜食甜、糯玉米品种试验产量与品质评价体系的建立[D]. 扬州:扬州大学博士论文, 2007.
- [25] 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(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(1): 46-51. (in Chinese)
- [26] 宋松泉,龙春林,殷寿华,等. 种子的脱水行为及其分子机制[J]. 云南植物研究, 2003(4): 465-479.
- Song S Q, Long C L, Yin S H, et al. Desiccation behavior of seeds and their molecular mechanisms[J]. Acta Botanica Yunnanica, 2003(4): 465-479. (in Chinese)
- [27] 程昕昕,刘 正. 贮藏因素对超甜玉米种子活力及抗氧化指标的影响[J]. 激光生物学报, 2011(6): 752-757.
- Cheng X X, Liu Z. Effects of storage factors on the super sweet corn seed vigor and oxidation index[J]. Acta Laser Biology Sinica, 2011(6): 752-757. (in Chinese)
- [28] Catusse J, Strub J M, Job C, et al. Proteome-wide characterization

- of sugarbeet seed vigor and its tissue specific expression[J]. Proc Natl Acad Sci., 2008, 105(29): 10262-10267.
- [29] 杨学军,喻方圆. 细胞质玻璃化与种子耐藏性的关系[J]. 植物生理学通讯, 2007(2): 369-378.
- Yang X J, Yu F Y. Relationship between cytoplasmic vitrification and seed storability[J]. Plant Physiology Communications, 2007(2): 369-378. (in Chinese)
- [30] 乐素菊,张 璧. 贮藏条件对超甜玉米种子活力及田间出苗的影响试验初报[J]. 广东农业科学, 2001(6): 18-20.
- Le S J, Zhang B. Preliminary report on the effect of storage conditions in super sweet corn seed vigor and field emergence[J]. Guangdong Agricultural Science, 2001(6): 18-20. (in Chinese)
- [31] 陈志宏,李晓芳,负旭疆,等. 种子超干贮存研究进展[J]. 草业科学, 2011(2): 296-303.
- Chen Z H, Li X F, Yun X J, et al. Research progress on ultra-dry seed storage[J]. Pratacultural Science, 2011(2): 296-303. (in Chinese)
- [32] 陈 鹏,李玉红,王 绮. 不同含水量甜玉米种子抗老化作用及其机理[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2005(4): 79-82.
- Chen P, Li Y H, Wang Q. Studies on aging-resistance of sweet corn seeds with different moisture contents and its mechanism[J]. Northwest Science-Technology University of Agriculture(National Science Edition), 2005(4): 79-82. (in Chinese)
- [33] Sun W Q. Glassy state and seed storage stability: the WLF kinetics of seed viability loss at $T > T_g$ and the plasticization effect of water on storage stability[J]. Ann. Bot., 1997, 79: 291-297.
- [34] Zhao G, Yang L, Wang J, et al. In IFIP international federation for information processing[M]. Computer and Computing Technologies in Agriculture II, Volume 3, eds.D.Li, Z. Chunjiang. (Boston: Springer), 2009: 1729-1738.
- [35] 叶春萼,张全德. 超甜玉米种子发芽性状的遗传效应分析[J]. 浙江农业学报, 1998(3): 2-6.
- Ye C E, Zhang Q D. Genetic analysis of seed germinative traits in supersweet corn(*Zea mays* L.)[J]. Acta Agriculturae Zhejiangensis, 1998(3): 2-6. (in Chinese)
- [36] 王青峰,宫庆友,沈凌云,等. 超甜玉米种子活力研究[J]. 种子, 2007(6): 4-7.
- Wang Q F, Gong Q Y, Shen L Y, et al. Study of combining ability of seed vigor in supersweet corn[J]. Seed, 2007(6): 4-7. (in Chinese)
- [37] 张文明,梁振华,姚人年,等. 砂引发对甜玉米种子萌发及活力的影响[J]. 安徽农业科学学报, 2005, 3(2): 178-182.
- Zhang W M, Liang Z H, Yao R N, et al. Effects of sand priming to seed germination and vigor of sweet corn[J]. Journal of Anhui Agricultural University, 2005, 3(2): 178-182. (in Chinese)
- [38] 程昕昕,刘 正. 不同营养元素对甜玉米种子活力及抗氧化指标的影响[J]. 食品工业科技, 2012, 18: 121-123, 127.
- Cheng X X, Liu Z. Effect of different nutrient elements on the seed vigor and antioxidation index in sweet corn[J]. Science and Technology of Food Industry, 2012, 18: 121-123, 127. (in Chinese)
- [39] 褐维言,冯 斗. 三十烷醇浸种对超甜玉米种子萌发和幼苗生长的影响[J]. 福建农业科技, 2000(6): 7-8.
- Xuan W Y, Feng D. Effect of thirty alcohol soaking on super sweet corn seed germination and seedling growth[J]. Fujian Forestry Science and Technology, 2000(6): 7-8. (in Chinese)
- [40] 褐维言,冯 斗,陈念平. 芸苔素对超甜玉米萌发和幼苗生长的效应[J]. 种子, 2001(2): 26-27.
- Xuan W Y, Feng D, Chen N P. Effects of brassinolide on the germination of the super sweet corn and the development of the seedling[J]. Seed, 2001(2): 26-27. (in Chinese)
- [41] 励立庆,胡 晋,胡伟民,等. 抗寒剂包膜对超甜玉米幼苗素质和产量的影响[J]. 作物学报, 2004, 30(9): 955-958.
- Li L Q, Hu J, Hu W M, et al. Effects of seed film coating with cold-resistant agent on seedling quality and yield in supersweet corn[J]. Acta Agronomica Sinica, 2004, 30(9): 955-958. (in Chinese)
- [42] 吕学高,胡贤女,朱正梅,等. 不同种衣剂对超甜4号玉米种子发芽的影响[J]. 种子, 2010, 29(10): 94-96.
- Lü X G, Hu X N, Zhu Z M, et al. Effect of different seed coating on seed germination of supersweet No.4[J]. Seed, 2010, 29(10): 94-96. (in Chinese)
- [43] 赵光武. 甜玉米种子健康及活力研究[D]. 北京: 中国农业大学硕士论文, 2004.
- [44] Mann E N, De Resende P M, Mann R S, et al. Effect of manganese application on yield and seed quality of soybean[J]. Pesquisa Agropecuaria Brasileira, 2010, 37(12): 1757-1764.
- [45] 张 燕,方 力,李天飞,等. 聚乙二醇对烟草种子活力及幼苗保护酶活性的影响[J]. 云南农业大学学报, 2004(1): 36-40.
- Zhang Y, Fang L, Li T F, et al. Effects of seed soaking in PEG on seed vigor and protective enzyme activities of tobacco seedlings[J]. Journal of Yunnan Agricultural University, 2004(1): 36-40. (in Chinese)
- [46] Wang Y R, Yu L, Nan Z B, et al. Vigor tests used to rank seed lot quality and predict field emergence in four forage species[J]. Crop Science, 2004, 44(2): 535-541.
- [47] 何晓明,谢大森,林毓娥,等. 浸种处理对超甜玉米种子发芽率的影响[J]. 中国种业, 2002(4): 24.
- He X M, Xie D S, Lin Y E, et al. Effects of soaking treatment on seed germination of super sweet maize[J]. Chinese Seed, 2002(4): 24. (in Chinese)
- [48] 冯 波,董树亭,高荣岐,等. 不同粒型玉米种苗转化过程中的生理特性研究[J]. 玉米科学, 2003(1): 47-52.
- Feng B, Dong S T, Gao R Q, et al. Study on the physiology character of different grain type during seed-seedling transforming in maize[J]. Journal of Maize Sciences, 2003(1): 47-52. (in Chinese)
- [49] 陈 岩. opaque-2 玉米近等基因系构建与 opaque-2 突变基因的功能研究[D]. 北京: 中国农业科学院硕士论文, 2013.
- [50] 黄上志,傅家瑞. 种子的发育及其调控[J]. 种子, 1992(2): 39-42.
- Huang S Z, Fu J R. Development and regulation of seed[J]. Seed, 1992(2): 39-42. (in Chinese)
- [51] Lisha He. Respiration and carbohydrate metabolism during germination of *sh2* and *sh2* sweet corn seed[J]. Hort Science, 1992, 27(12): 1306-1308.
- [52] Styer R C, Cantliffe D J. Dependence of seed vigor during germination on carbohydrate source in endosperm mutants of maize[J]. Plant physiology, 1984, 76(1): 196-200.

- [53] 刘 军,黄上志,傅家瑞. 不同活力玉米种子胚萌发过程中蛋白质的变化[J]. 热带亚热带植物学报,1999(1):65-69 .
Liu J, Huang S Z, Fu J R. Changes of embryo protein in maize seeds with different vigours during dermination[J]. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 1999(1): 65-69. (in Chinese)
- [54] 刘 军,黄上志,傅家瑞. 不同活力玉米种子胚萌发期间热激蛋白的合成[J]. 植物学报,2000(3):253-257 .
Liu J, Huang S Z, Fu J R. Synthesis of heat shock protein in maize seed embryo with different vigor during germination[J]. Acta Botanica Sinica, 2000(3): 253-257. (in Chinese)
- [55] 王 仲,许文娟,谭晓丽. 甜玉米糊粉层及盾片影响种子活力的超微结构研究[J]. 中国农学通报,2007,23(7):168-170 .
Wang Z, Xu W J, Tan X L. Study of ultrastructure on effect of sweet corn aleur one layer and scutellum on seed vigor[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2007, 23(7): 168-170. (in Chinese)
- [56] Liu J B, Fu Z Y, Xie H L, et al. Identification of QTLs for maize seed vigor at three stages of seed maturity using a RIL population [J]. Euphytica, 2011, 178: 127-135.

(责任编辑:高 阳)

(上接第56页)

- [17] 慈佳宾,李继竹,刘振库,等. 抗微管除草剂对玉米单倍体加倍效果研究[J]. 玉米科学,2012,20(5):10-14 .
Ci J B, Li J Z, Liu Z K. Doubling effect of anti-microtubule herbicides on the maize haploid[J]. Journal of Maize Sciences, 2012, 20 (5): 10-14. (in Chinese)
- [18] 张如养,段民孝,赵久然,等. 不同基因型玉米材料的单倍体诱导和加倍研究[J]. 种子,2013,1:1-4 .
Zhang R Y, Duan M X, Zhao J R, et al. Research on haploid induction and doubling efficiency in maize[J]. Seed, 2013, 1: 1-4. (in Chinese)
- [19] 祁志云,杨 华,邱正高,等. 不同处理方法对玉米单倍体加倍效率的影响研究[J]. 南方农业,2013,7(8):61-63 .
Qi Z Y, Yang H, Qiu Z G, et al. A Study of the influence of different processing methods on maize haploid doubling efficiency[J]. South China Agriculture, 2013, 7(8): 61-63. (in Chinese)

(责任编辑:李万良)