

# 滇重楼种子内源激素含量与种胚长度和萌发的关系

浦梅, 孙永玉, 高成杰, 李昆\*

(中国林业科学研究院资源昆虫研究所, 云南昆明 650224)

**摘要:** [目的] 通过研究滇重楼种子层积过程中不同阶段内源激素含量与种胚长度的动态变化情况来探讨种子休眠机理。 [方法] 应用酶联免疫吸附法测定不同阶段种子内激素含量。 [结果] 种子萌发过程中, 脱落酸 (ABA) 含量由  $54.34 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{FW}$  降至  $32.16 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{FW}$ , 赤霉素 (GA)、玉米素核苷 (ZR) 显著升高, 吲哚乙酸 (IAA) 含量波动较大, 但整体呈逐渐升高趋势, 随层积时间延长, 未萌发种子中 ABA 含量持续降低, GA 含量与 GA/ABA 值持续升高, 仍显著低于已萌动种子中激素含量 ( $p < 0.05$ ); 种子在层积 42 天后, 种胚开始膨胀, 胚率快速增加; 相关性分析结果, 内源激素含量及比值与种胚生长呈显著相关 ( $p < 0.05$ ), 其中, GA/ABA 值对种胚生长的影响最大。 [结论] 种子萌发过程中仅 ABA 含量降低不足以解除滇重楼种子休眠, 同期 GA 含量升高和 GA/ABA 值达到某一阈值时能有有效的解除滇重楼种子的休眠和促进胚的发育; 种子在层积 40 天左右后, 由于各项激素的综合作用, 滇重楼种子由休眠状态逐步转变为破除休眠状态和萌发状态。

**关键词:** 滇重楼; 种子; 层积; 内源激素; 胚率; 萌发

中图分类号: S567.2

文献标识码: A

## Relationship between Endogenous Hormone Content and Embryo Growth and the Seed Germination of *Paris polyphylla* var. *yunnansensis*

PU Mei, SUN Yong-yu, GAO Cheng-jie, LI Kun

(Research Institute of Resources Insects, Chinese Academy of Forestry, Kunming 650224, Yunnan, China)

**Abstract:** [Objective] To study the variation of embryo length and endogenous hormone content in seed during stratification so as to understand the dormancy mechanism of *Paris polyphylla* var. *yunnansensis* seed. [Method] The enzyme linked immunosorbent assay (ELISA) was used to measure the hormone contents of seed in various stages. [Result] The results showed that during the process of seed germination, the abscisic acid (ABA) content reduced from  $54.34 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{FW}$  to  $32.16 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{FW}$ , both the gibberellin (GA) and zeatin riboside (ZR) contents increased markedly, the indoleacetic acid (IAA) content fluctuated significantly, but increased gradually as a whole. With the extension of stratification time, the ABA content in the dormant seed reduced, while the GA content and the ratio of GA/ABA continued to rise, but they were still significantly lower than that in the germinating seed ( $p < 0.05$ ); the embryo began to swell 42 days after the seed was stratified, and the embryo rate increased rapidly; the correlation analysis showed that the endogenous hormone content and ratio was significantly correlated with the embryo growth ( $p < 0.05$ ), the impact of GA/ABA ratio on embryo was the largest. [Conclusion] The results suggest that reducing ABA content alone may not be enough to release the dormancy of *P. polyphylla*

收稿日期: 2015-11-09

基金项目: 国家林业公益性行业科研专项(201304202)和十二五国家科技支撑研究任务 2015BAD07B0105 资助

作者简介: 浦梅(1989—),女,硕士研究生,主要从事种苗培育。E-mail:pumei1201@126.com

\* 通讯作者。

var. *yunnansensis* during seed germination, and the increasing of GA content and the GA/ABA ratio reaching to a certain threshold may be able to release seed dormancy and promote the development of embryo effectively. Due to the combination of the various hormones, the seed gradually entered the dormancy breaking state and germination state after 40 days' stratification.

**Keywords:** *Paris polyphylla* var. *yunnansensis*; seed; stratification; embryo proportion; endogenous hormone; seed germination

滇重楼 (*Paris polyphylla* var. *yunnansensis* (Franch.) Hand. - Mazz.), 又名蚤休、独角莲、七叶一枝花等, 是延龄草科 (Trilliaceae) 重楼属 (*Paris* L.) 植物, 其根茎含有的 44 种甾体皂甙占总化合物的 80% 以上<sup>[1]</sup>, 具有祛痰、抗菌、镇痛、镇静活性, 以及抗癌和止血的药理作用<sup>[2]</sup>, 为《中华人民共和国药典》(2010) 规定的中药材重楼的基源植物之一。滇重楼种子具有深度简单双重休眠<sup>[3]</sup>、培育周期长的特点, 严重影响了其药材供应。国内学者对滇重楼种子内源激素与种子休眠及萌发的关系进行了一些研究, 认为滇重楼种胚发育进程缓慢, 种胚发育过程中脱落酸 (ABA) 的含量下降<sup>[4]</sup>; 内源 ABA 与 GA<sub>3</sub> 是影响种胚休眠和发育的重要因素, ZR 可能对 ABA 有拮抗作用, 能促进 ABA 的降解<sup>[5]</sup>; GA/ABA 比值的增大与滇重楼种胚发育过程具同样的趋势, 得出提高 GA/ABA 值很可能是打破滇重楼种子休眠的有效方法<sup>[6]</sup>。前人的研究主要根据层积时间来划分取样阶段, 未能系统的研究滇重楼种子萌发过程中内源激素含量与种胚长度和萌发的动态关系, GA/ABA 比值有效促进滇重楼种子萌动的阈值和范围也鲜见报道。

本研究以滇重楼种子萌发过程中不同形态来划分测定阶段, 研究滇重楼种子萌动和内源激素含量的动态变化, 确定其萌发过程中 GA/ABA 的关键阈值及关键时期, 以期深入研究滇重楼的催芽机理, 为加速滇重楼种子萌发、缩短其苗木培育周期提供理论依据和技术数据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料与处理

试验用的滇重楼种子于 2014 年 11 月采自云南省普洱市景东县滇重楼种植地, 为 8~9 年生植株所结果实, 平均每果含饱满种子  $435 \pm 14$  粒, 种子百粒质量为  $12.45 \pm 1.88$  g。

有关试验在云南省昆明市中国林业科学研究院资源昆虫研究所实验室进行。首先, 将采集到的滇

重楼果实放在阴凉通风处, 待果实完全开裂后, 取出种子在清水中浸泡 3~5 d, 每天换洗一次, 待红色假种皮变软后, 搓揉漂洗种子, 去除红色假种皮, 再将种子取出晾干, 随后用  $50 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$  的赤霉素浸泡 24 h, 再取出晾干后按 1:5 的比例拌入经高温灭菌处理过的湿沙中, 放入人工气候箱进行层积催芽。人工气候箱的条件设定为: 温度  $18^\circ\text{C}$ , 湿度 70%, 周期性光照 ( $1500 \text{ lx}, 12 \text{ h} \cdot \text{d}^{-1}$ )。

### 1.2 试验方法

种子取样时期划分参照雷泞菲<sup>[7]</sup>的划分方法, 根据沙藏种子形态和不同的生理活动期, 将其划分为浸种前种子 A1、吸水膨胀 15 d 种子 A2、吸水膨胀 30 天种子 A3、萌动期种子 A4 (42 d, 胚根膨大, 未突破种皮)、萌动期种子 A5 (54 d, 胚根已突破种皮)、萌发种子 A6 (76 d, 胚根长度大于 0.5 cm 视为萌发) 以及苗期种子 A7 (82 d, 根长大于 1.5 cm) 等阶段期, 并在层积过程中分别取各阶段种子, 经液氮冷冻后放入  $-80^\circ\text{C}$  冰箱中保存以备测量。未萌动种子激素测定: 取萌发率达 50% 时同期处理未萌动的种子 (B0)、萌发率达到 80% 时同期处理未萌动的种子 (B1), 萌动期种子 A4 (42 d, 胚根膨大, 未突破种皮) 进行测定。具体测定指标为百粒鲜重、种子纵径、横径和内源激素, 内源激素种类为 ABA、IAA、GA 和 ZR, 分别计算胚率 (胚率 = 胚长/胚乳长) 和内源激素比值 (IAA/ABA、GA/ABA、ZR/ABA)。胚长与胚乳长在 KEYENCE VHX-1000 超景深三维显微镜下测量; 种子纵径和横径用桂林量具厂产分辨力 0.01 mm 电子数显卡尺测量; 内源激素测定采用酶联免疫吸附测定方法 (ELISA), 由中国农业大学植物生理与生物化学国家重点实验室协助测定。

### 1.3 数据分析

用 Excel 2007 和 spss17.0 软件对层积过程中种子形态和内源激素含量及比值进行描述性统计及方差分析, sas8.1 软件对内源激素及比值之间与胚率进行相关性分析<sup>[8]</sup>。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同时期种子4种内源激素含量与激素总量变化及其同异性研究

从表1中可看出,滇重楼种子萌发过程中,激素总量、吲哚乙酸(IAA)、GA以及玉米素核苷(ZR)含量都呈总体增加趋势,ABA含量则呈降低趋势。层积至42 d时,种子胚根膨大、未突破种皮,ABA、IAA、GA、ZR四种激素总量增加了25%,层积至82 d时,种子根长大于1.5 cm,激素总量增加了59%。ABA和IAA的含量波动较大,GA和ZR含量变化比较平缓,含量也相对较低。种子在层积催芽过程中,ABA含量呈显著下降趋势,层积催芽之前,滇重楼种子中的ABA含量最高(54.34 ng·g<sup>-1</sup>·FW),随着层积时间的延长和形态特征的变化,ABA含量显著下降,虽然在种子萌动期含量有所回升,但ABA含量的变化趋势依然是随着层积时间的延长而下降的,并在根长大于1.5 cm时达到极小值(34.57 ng

·g<sup>-1</sup>·FW),这时ABA含量是种子层积催芽之前的0.64倍。IAA含量的变化幅度相对较大,在整个层积催芽期间,呈现先降低后上升再降低再上升的变化趋势,种子吸胀30 d时,IAA含量显著降低,由32.21 ng·g<sup>-1</sup>·FW降到15.70 ng·g<sup>-1</sup>·FW,层积至42 d时,种子进入萌动期,IAA含量显著增加,在胚根突破种皮后有所降低,之后随着根长的增加再次升高,至根长大于1.5 cm时,IAA含量达到极大值(98.82 ng·g<sup>-1</sup>·FW),此时IAA含量为最初的3倍之多。ZR含量在种子吸胀30 d时,含量显著增加,进入萌动期后含量增加幅度较大,由7.59 ng·g<sup>-1</sup>·FW上升到10.59 ng·g<sup>-1</sup>·FW;种子胚根膨大之前,ZR和GA含量变化走势与ABA相反,而胚根突破种皮后,ZR和GA与ABA含量变化趋势一致。GA在种子萌发过程中含量虽有所增加但也远远低于ABA含量,层积至54天时,胚根突破种皮,GA含量达到峰值,为13.80 ng·g<sup>-1</sup>·FW,在根伸长阶段含量稍有降低。

表1 不同时期4种内源激素含量与激素总量变化

取样阶段	时间/d	激素总量/ (ng·g <sup>-1</sup> ·FW)	ABA含量/ (ng·g <sup>-1</sup> ·FW)	IAA含量/ (ng·g <sup>-1</sup> ·FW)	GA含量/ (ng·g <sup>-1</sup> ·FW)	ZR含量/ (ng·g <sup>-1</sup> ·FW)
A1	0	95.95 ± 1.82 <sup>f</sup>	54.34 ± 1.32 <sup>a</sup>	32.21 ± 0.36 <sup>d</sup>	3.42 ± 0.05 <sup>f</sup>	5.97 ± 0.19 <sup>e</sup>
A2	15	89.08 ± 1.48 <sup>e</sup>	50.06 ± 0.85 <sup>b</sup>	27.90 ± 0.71 <sup>e</sup>	4.77 ± 0.17 <sup>e</sup>	6.35 ± 0.14 <sup>d</sup>
A3	30	75.62 ± 0.45 <sup>d</sup>	47.45 ± 0.80 <sup>c</sup>	15.70 ± 0.52 <sup>f</sup>	4.87 ± 0.08 <sup>e</sup>	7.59 ± 0.18 <sup>b</sup>
A4	42	120.98 ± 0.90 <sup>c</sup>	38.30 ± 1.23 <sup>e</sup>	65.21 ± 1.35 <sup>b</sup>	7.17 ± 0.25 <sup>d</sup>	10.30 ± 0.26 <sup>a</sup>
A5	54	133.55 ± 3.84 <sup>b</sup>	42.03 ± 2.07 <sup>d</sup>	67.13 ± 1.30 <sup>b</sup>	13.80 ± 0.27 <sup>a</sup>	10.59 ± 0.23 <sup>a</sup>
A6	76	87.82 ± 5.99 <sup>e</sup>	32.16 ± 0.65 <sup>g</sup>	40.90 ± 5.76 <sup>c</sup>	7.88 ± 0.14 <sup>c</sup>	6.88 ± 0.16 <sup>c</sup>
A7	82	152.38 ± 1.81 <sup>a</sup>	34.57 ± 1.97 <sup>f</sup>	98.82 ± 1.84 <sup>a</sup>	8.65 ± 0.14 <sup>b</sup>	10.33 ± 0.24 <sup>a</sup>

注: a、b、c、d、e、f、g, Duncan grouping 表示值, 字母相同者为差异不显著。

### 2.2 未萌动种子内源激素含量及比值比较

从图1可以看出,随着层积时间的延长,未萌动的种子的ABA含量也呈逐渐降低趋势,由54.34 ng·g<sup>-1</sup>·FW降至31.16 ng·g<sup>-1</sup>·FW,但仍显著低于已萌动种子的38.30 ng·g<sup>-1</sup>·FW;GA含量逐渐增加,由3.42 ng·g<sup>-1</sup>·FW逐渐升高至5.50 ng·g<sup>-1</sup>·FW,显著低于萌动种子的7.17 ng·g<sup>-1</sup>·FW;IAA和ZR的含量都低于萌动种子的含量,IAA含量先降低后升高,ZR含量先升高后降低。

激素作为一种信号分子,对种子休眠与萌发的调控并不是单独起作用的,激素之间的相互作用也能够影响种子的休眠与萌发。对比分析不同阶段激素比值动态变化发现,随着层积时间的延长,未萌动种子的GA/ABA比值升高,由0.16上升到0.18,但仍低于同期已萌动种子的比值,且二者间差异性显著;IAA/ABA先降低后升高,ZR/ABA先升高后降

低,但其比值都显著低于萌动种子的1.70和0.27。

### 2.3 滇重楼种子萌发不同阶段的形态变化

种子解剖结果表明,层积前种子内种胚包裹在胚乳中,胚率约为9.58%;种子吸水膨胀期种胚增长比较缓慢,经过30 d种子胚率为12.48%。种子进入萌动期之后,胚率明显增加,层积至54 d,胚根突破种皮,种子胚率为56.80%,根长大于1.5 cm时的胚率达77.51%。从表2可看出,滇重楼种子百粒鲜重在层积前为6.91 g,种子在吸胀阶段大量吸水,在层积开始的15 d内,种子重量增加至9.11 g,增加了32%,为开启后续生理活动做准备,之后种子百粒鲜重增加较缓慢,种子萌发时,百粒鲜重为9.76 g,之后随着主根的伸长,百粒鲜重明显增加。对种子纵径和横径的测量表明(见表2),种子在层积开始后迅速吸胀,种子纵径在种子层积至15天时,由5.49 mm增加至6.25 mm,增加了14%,种子横径由

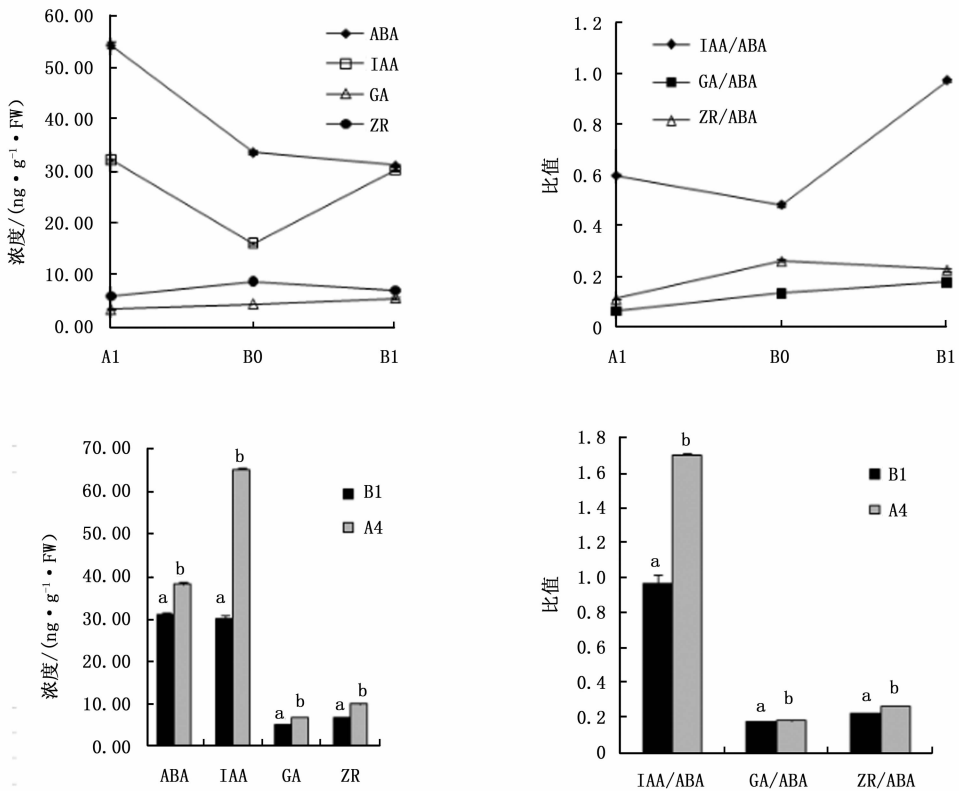


图1 未萌动的种子与萌动种子内源激素含量和比值的变化比较

表2 不同时期种子激素含量与种子形态

取样阶段	时间/d	百粒鲜重/g	种子纵径/mm	种子横径/mm	胚率/%
A1	0	6.91 ± 0.03	5.49 ± 0.04	4.10 ± 0.05	9.58 ± 0.25
A2	15	9.11 ± 0.15	6.25 ± 0.01	4.84 ± 0.00	10.98 ± 0.40
A3	30	9.16 ± 0.17	6.26 ± 0.08	4.87 ± 0.04	12.48 ± 0.48
A4	42	9.38 ± 0.00	6.27 ± 0.07	4.89 ± 0.04	14.20 ± 1.60
A5	54	9.50 ± 0.13	6.27 ± 0.05	4.88 ± 0.03	56.80 ± 1.03
A6	76	9.76 ± 0.02	6.28 ± 0.01	4.89 ± 0.04	68.80 ± 3.11
A7	82	10.95 ± 0.00	6.27 ± 0.06	4.89 ± 0.04	77.51 ± 2.35

4.10 mm 增加至 4.84 mm,增加了 18%,之后种子大小增加缓慢,进入萌动期后,种子大小基本不再变化。

### 2.4 不同萌动阶段 4 种内源激素的比值变化研究

GA/ABA 与 GA 走势基本相同(图 2,表 1),层积之前,GA/ABA 比值最低 0.06,但随着种子一系列生理活动的开始,GA/ABA 比值迅速增加,并在胚根突破种皮后达到最大值 0.32,是最初的 5 倍之多,之后滇重楼种子萌发及主根伸长阶段比值有所降低。IAA/ABA 比值走势与 IAA 含量走势稍有不同,在滇重楼种子层积之前,IAA/ABA 的值为 0.59,随着种子吸水膨胀,比值降低到最小值 0.33,吸胀完成后,IAA/ABA 比值急剧上升,在胚根膨大时达到 1.70,在种子胚根突破种皮至萌发的过程中稍有降

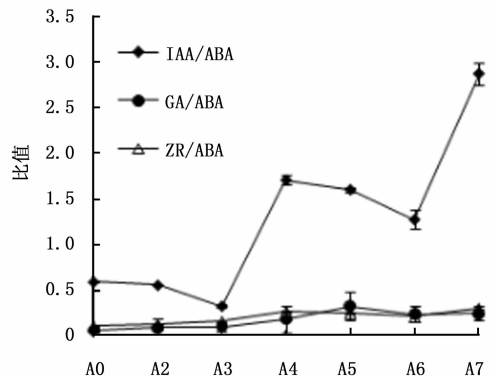


图2 内源激素比值动态变化

低,在根伸长时又上升,达到最大值 2.86。ZR/ABA 比值总体呈现先上升后降低再上升的趋势,在胚根突破种皮阶段比值较高,为 0.27,种子萌发过程中

比值降低,随着主根伸长回升,达到最大值0.29。

## 2.5 种子内源激素与种子胚率的相关性研究

层积催芽过程中滇重楼种子中4种内源激素含量及其比值与种子各阶段胚率的相关分析结果如表3所示,内源激素含量及其比值与胚率的相关性都达到显著水平( $P < 0.05$ ),说明激素含量及激素间相对关系影响了滇重楼种子种胚的生长,ABA含量与其它激素含量及胚率都呈显著的负相关,说明

ABA对种胚的生长起抑制作用,而IAA、GA、ZR含量与胚率呈正相关;激素含量之间的相关系数比较发现, $R_{ABA} > R_{GA} > R_{IAA} > R_{ZR}$ ,GA对种胚的生长有明显的促进作用, $R_{GA/ABA}$ 与胚率之间的相关系数最大,呈极显著正相关( $R = 0.8309$ ),大于GA与胚率之间的相关系数。说明GA与ABA之间的动态平衡对种胚生长的影响要高于GA对其的影响。

表3 种子内源激素、比值与种子胚率的相关性

	ABA	IAA	GA	ZR	IAA/ABA	GA/ABA	ZR/ABA	胚率
ABA	1.0000							
IAA	-0.6306**	1.0000						
GA	-0.5529**	0.6308**	1.0000					
ZR	-0.5422*	0.8178**	0.7545**	1.0000				
IAA/ABA	-0.7435**	0.9805**	0.5924**	0.7719**	1.0000			
GA/ABA	-0.7660**	0.7092**	0.9537**	0.7332**	0.7210**	1.0000		
ZR/ABA	-0.8394**	0.8823**	0.7200**	0.9012**	0.9102**	0.8260**	1.0000	
胚率	-0.7863**	0.6752**	0.6876**	0.4479*	0.7427**	0.8309**	0.6878**	1.0000

注:“\*”表示显著相关( $P < 0.05$ ),“\*\*”表示极显著相关( $P < 0.01$ )。

## 3 结论与讨论

滇重楼种子在萌发过程中,激素总量显著增加,但ABA含量呈下降趋势;其萌动种子的胚率形成与内源激素尤其是ABA、GA及GA/ABA呈较强的相关性,GA/ABA与胚率的相关系数最高,为0.8309。与同期未萌动种子相比,滇重楼种子胚根突破种皮的关键期(层积处理40~55d),GA含量显著增加,ABA含量呈降低趋势,GA/ABA也达到最大值0.30左右,说明在滇重楼萌发过程中,仅ABA含量降低不足以解除其种子的休眠,同期GA含量升高和GA/ABA值达到某一阈值时才能有效解除滇重楼种子的休眠和促进种胚的发育。沙藏层积处理下,滇重楼种子发芽的关键期在处理后的40~55d左右,此时由于各项激素的综合作用,滇重楼种子由休眠状态逐步转变为破除休眠状态和萌发状态。

对植物的自然休眠的研究显示,内源激素参与了生理休眠的诱导<sup>[9]</sup>、维持与终止<sup>[10]</sup>。激素作为一种小分子信号物质,在浓度很小甚至趋近于零时仍有非常重要的作用<sup>[11]</sup>。其中,ABA对种子休眠起正调节作用,GA对种子萌发起正调节作用,二者存在拮抗效应。本研究结果显示,滇重楼种子萌发过程中ABA含量逐渐减少,这与紫椴<sup>[12]</sup>、青钱柳<sup>[13]</sup>、红豆杉<sup>[14]</sup>等深休眠种子的研究结果相似。滇重楼种

胚膨胀至胚根突破种皮的过程中,GA含量急剧增加,胚率也明显增加,GA含量增加与滇重楼种胚的发育速度一致,这与孟繁蕴等<sup>[4]</sup>的研究结果也类似,GA的增加能够增强软化屏障组织水解酶的表达来降低胚根周围组织对根尖生长的机械阻力,有利于种子萌发<sup>[15]</sup>。Cadman<sup>[16]</sup>认为种子休眠的原因是ABA/GA值过高,种子休眠的解除是由于ABA/GA值逐渐减小导致,本研究也发现滇重楼未萌动种子中ABA含量低于萌动种子中的含量,GA/ABA比值也显著低于萌动种子,这与前人研究结果类似<sup>[6,14]</sup>。相关性分析结果显示,滇重楼种子GA/ABA比值对种胚生长的影响也要高于GA以及其它激素含量的影响效果,种子休眠与萌发不仅与激素本身的绝对含量有关,还与抑制剂与促进剂之间的平衡有关,因此,在种子层积过程中如何提高GA含量进而提高GA/ABA比值可能是促进滇重楼种子萌发的关键。ABA和GA有共同的前体甲羟戊酸,能够促进种子萌发的处理可能是使合成ABA的途径转换为合成GA的途径<sup>[17]</sup>。目前的研究主要集中在通过添加外源GA来促进种子萌发,但外源激素在种子后熟过程中具有严格的作用时期,使用不当会造成大量的种子霉烂<sup>[18]</sup>,因此,如何控制环境因素使滇重楼种子内甲羟戊酸更多地用于合成内源GA,还有待进一步的深入研究。

## 参考文献:

- [1] 陈昌祥,周俊,张玉童,等. 滇产植物皂素成分的研究[J]. 云南植物研究,1983,5(2):219.
- [2] 刘海,张婷,陈筱清. 云南重楼的甾体皂苷类成分[J]. 中国天然药物,2006,4(4):264-267.
- [3] 付长珍,郭宝林. 药用植物种子形态生理休眠研究方法概述[J]. 中国现代中药,2013(10):856-859.
- [4] 孟繁蕴,汪丽娅,张文生,等. 滇重楼种胚休眠和发育过程中内源激素变化的研究[J]. 中医药学报,2006,34(4):36-38.
- [5] 黄玮,孟繁蕴,张文生,等. 滇重楼种子休眠机理研究[J]. 中国农学通报,2008,24(12):242-246.
- [6] 陈疏影,尹品训,杨艳琼,等. 变温层积对解除滇重楼种子休眠及其内源激素变化的研究[J]. 中草药,2011,42(4):793-795.
- [7] 雷泞菲,彭书明,牛蓓,等. 珍稀濒危植物珙桐种子休眠萌发过程中内源激素的变化[J]. 广西植物,2009,29(1):66-69.
- [8] 杜荣骞. 生物统计学[M]. 北京:高等教育出版社,2014.
- [9] 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.
- [10] 颜启传. 种子学[M]. 北京:中国农业出版社,2001.
- [11] Kucera B, Cohn M A, Leubner-Metzger G. Plant hormone interactions during seed dormancy release and germination[J]. Seed Science Research, 2005, 15(4): 281-307.
- [12] 杨立学,王海南,张琳. 低温层积过程中紫椴种子内源激素含量的变化[J]. 经济林研究,2012,30(2):15-18.
- [13] 杨万霞,方升佐. 青钱柳种子综合处理过程中内源激素的动态变化[J]. 南京林业大学学报:自然科学版,2008,32(5):85-88.
- [14] 张艳杰. 南方红豆杉种子休眠机理的研究[D]. 南京:南京林业大学,2007.
- [15] 杨荣超,张海军,王倩. 植物激素对种子休眠和萌发调控机理的研究进展[J]. 草地学报,2012,20(1):1-9.
- [16] Cadman C S C, Toorop P E, Hilhorst H W M, et al. Gene expression profiles of Arabidopsis Cvi seeds during dormancy cycling indicate a common underlying dormancy control mechanism[J]. The Plant Journal, 2006, 46(5): 805-822.
- [17] Addicott F T, Lyon J L. Physiology of abscisic acid and related substances[J]. Annual review of plant physiology, 1969, 20(1): 139-164.
- [18] 李昭玲,童凯,闫燊. 变温层积过程中中华重楼种胚后熟生理生化的变化[J]. 中国中药杂志,2015,40(4):629-633.

(责任编辑:张玲)