

## 地涌金莲种子形态生理休眠及激素的动态变化

唐安军\*

重庆师范大学生命科学院, 重庆401331

**摘要:** 珍稀植物地涌金莲在野外能产生大量的种子, 但成熟的种子散布后不能顺利地转化为幼苗。在暖层积(25 °C)过程中, 蘑菇形的小胚逐渐分化与生长, 6个月后, 胚已形态成熟且能很好地萌发; 同时, 胚内激素ABA含量不断下降, GA<sub>4</sub>含量显著增加, 且与胚的形态成熟和萌发力的增强密切相关。这些结果充分证实地涌金莲种子具有形态生理休眠——在很大程度上限制了野外种子萌发。此外, 种子不萌发可能与生境长时间干旱胁迫有关。

**关键词:** 地涌金莲; 暖层积; 脱落酸, 赤霉素; 形态生理休眠; 种子萌发

## Morphophysiological Dormancy and Changes of Endogenous ABA and GA<sub>4</sub> Contents in Seeds of *Musella lasiocarpa*

TANG An-Jun\*

College of Life Sciences, Chongqing Normal University, Chongqing 401331, China

**Abstract:** Rare *Musella lasiocarpa* can naturally produce many seeds that don't develop into seedlings after shedding. The mushroom-shaped small embryos without obvious differentiation would gradually differentiate and grew in the process of warm stratification at 25 °C. After 6-month warm stratification, the embryos matured and could germinate well. At the same time, endogenous ABA constantly decreased and however, GA<sub>4</sub> markedly increased over time, which was significantly associated with embryo growth and germinability ( $R^2=0.97$ ). Thus, the results fully confirmed that seeds of this species are morphological dormancy, which restricts the germination of *M. lasiocarpa* seeds to a great extent in the wild. Also, the phenomenon that the seeds cannot germinate in the habitat is closely related with long drought stress in a dry season.

**Key words:** *Musella lasiocarpa* (Franch.) C.Y. Wu ex H.W. Li; warm stratification; abscisic acid; gibberellin; morphophysiological dormancy; sexual regeneration

地涌金莲[*Musella lasiocarpa* (Franch.) C.Y. Wu ex H.W. Li]是芭蕉科(Musaceae)地涌金莲属的唯一物种, 主要分布在云南丽江、楚雄、大理和四川攀枝花等地的少数偏远山区(Liu等2002, 2003; Long等2008; 田美华和唐安军2012)。地涌金莲是一种多用途的多年生草本植物, 既可用作青饲料, 又可入药(Liu等2003; Long等2008)。除此之外, 地涌金莲株型美观, 花期长, 假茎上的苞片金黄色或红色, 非常美丽, 被视为观赏植物中的奇葩, 倍受国内外园艺学家和百姓的青睐(Yang等2009; 田美华和唐安军2012)。因此, 将其规模化培育并投花卉市场, 已成必然趋势。但是, 该物种的分布范围狭窄, 野生种群数和个体数均很少(Yang等2009), 难以满足规模化开发的需求。过去, 该植物曾经被认为处于野生灭绝状态, 仅存栽培个体(Xue等2007)。然而, 广泛的野外调查证明地涌金莲并没有“野生灭绝”(罗支铁等2001; 潘庆杰等2007; Yang等2009)。不

过, 在野外调查时发现, 地涌金莲的有性更新极差, 虽然能产生大量的种子, 但几乎没有发现实生苗, 极度地依赖无性繁殖(未发表的资料)。

在自然条件下, 为什么地涌金莲种子难以萌发而形成幼苗呢? 为了阐明其原因及其调控机理, 诸多学者进行了探讨。Graven等(1996)发现地涌金莲种子很难萌发; 坚硬且较厚的种皮是不透水的, 但水分可以通过种皮和种盖间的离层进入种子内部; 但是, 即使去除种盖, 种子萌发率依然很低。田美华和唐安军(2012)指出, 解除休眠的种子能在适宜的条件下萌发。然而, Xue等(2007)利用石蜡切片和扫描电镜研究了地涌金莲种子和雌配

收稿 2013-11-11 修定 2014-01-20

资助 重庆市科委科技项目(cstc2013jcyjA00002)和重庆师范大学校级科技项目(2011SLX34)。

\* 通讯作者(E-mail: tanganjun@mail.kib.ac.cn; Tel: 023-65910315)。

子体的发育过程,发现合子逐渐退化,因此,他们认为成熟的地涌金莲种子是无活力的,其雌性不育是地涌金莲“野生灭绝”的主要原因。这或许与其试验取材有关,但是,这亟需深入研究涌金莲种子及其胚的结构特性和萌发模式,深化人们对地涌金莲种子特性的认识。

影响种子形成幼苗的因素是多样的,除了水分、温度、光照、动物取食等因素外,种子休眠常导致种子在脱离母体后不能成功地转化为新生命个体(唐安军和龙春林2008)。一般地,成熟的具有活力的种子在正常适宜的环境中不萌发的现象,称之为种子休眠(Bewley 1997)。Baskin和Baskin(2004)提出了一个等级性的种子休眠系统,包括物理休眠、形态休眠、生理休眠、形态生理休眠和复合休眠,其中形态生理休眠和生理休眠还可以细分为若干类别和水平,例如,依据冷(暖)层积、GA<sub>3</sub>处理及其组合对种子休眠解除的效应,形态生理休眠被划分为非深度简单型、中度简单型、深度简单型、深度简单上胚轴型、深度复杂型等8个水平。形态休眠或形态生理休眠的种子在萌发前,必须进行生长,甚至进行分化与生长(Baskin和Baskin 1998; Baskin和Baskin 2004; Forbis等2002; Ali等2007)。种子生理休眠与萌发常与内源化学物质(如GA、ABA、细胞分裂素、乙烯、NO等)的调控作用密切相关(Bewley 1997; Finch-Savage和Leubner-Metzger 2006; Baskin和Baskin 2004; Grareber等2012; Arc等2013)。在休眠的激素平衡模型中,ABA(萌发抑制子)和GA(萌发促进子)是共同且拮抗地调控休眠的起始、维持和终止(Amen 1968; Warening和Saunders 1971)。乙烯和NO通过降低种子对ABA的敏感性而促进种子萌发(Beaudoin等2000; Bethke等2006; Arc等2013)。而且,在冷(暖)层积处理过程中,种子内源ABA和GA等活性物质被合成或分解代谢,其含量常是动态变化的;同时,休眠逐渐被解除(Grareber等2012)。

然而,目前我们对地涌金莲种子休眠的原因及其调控机理知之甚少,更不清楚其野生种群自然有性更新受阻的作用机制。鉴于此,本研究深入分析地涌金莲种子在层积过程中胚的结构变化过程,及其与ABA和GA<sub>4</sub>含量变化的联系,以促进人们对地涌金莲种子特性的认识和资源的可持续利用。

## 材料与方法

### 1 种子材料

2010年10月底,在云南省楚雄州元谋县凉山(101°58'061"E, 25°39'755"N,海拔高度约1 631 m),从约60棵植株上采集了大量成熟的地涌金莲[*Mussella lasiocarpa* (Franch.) C.Y. Wu ex H.W. Li]种子。采集时,成熟的浆果有的已开裂,种子呈黑色。在实验室里,将种子剥出,洗净,晾干,然后装入纸袋,存放于室温[(20±3) °C],备用。

### 2 种子活力检测

随机取60粒新鲜的种子,剥离其胚,3个重复,参照宋松泉等(2005)的染色方法进行染色和活力评价。

### 3 种子萌发与暖层积处理

将新采集的种子或用水浸泡48 h(对照),或用水GA<sub>3</sub>浸泡48 h,然后将这些种子分别置于4个恒温(15、20、25和30 °C)和2个变温(25 °C/15 °C与30 °C/20 °C,白天/黑夜)下进行萌发检测(人工气候箱的型号为RTOP-268D,浙江托普仪器有限公司)。GA<sub>3</sub>的浓度分别是100、200和500 mmol·L<sup>-1</sup>。在每个温度下,将25粒种子放入直径为9 cm玻璃培养皿中,内置两层蒸馏水润湿的滤纸,4个重复。光周期是12 h·d<sup>-1</sup>,光照强度约60 μmol<sup>-1</sup>·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>。以胚根突破种皮且其长度≥2 mm作为萌发的标准,萌发试验的持续时间为30 d。

将种子置于25 °C(由人工气候箱控制,RTOP-268D,浙江托普仪器有限公司)下进行层积处理(温度波动±1 °C)。将3份珍珠岩和1份河沙混匀,加入适量的水,使其湿润,然后将此混合物平铺于塑料箱内(50 cm×30 cm×20 cm),约5 cm厚,将种子置于沙面,盖上湿润的混合物(约5 cm)。重复以上操作,一个塑料箱内共放置2层种子,共用2个塑料箱。在1、3、5和6个月后取样,分离胚,并测量其纵向长度。同时,分别在3个恒温[20 °C、30 °C、30 °C/20 °C(白天/黑夜)]和1个变温25 °C/15 °C(白天/黑夜)下进行萌发检测(相对湿度80%),每个温度条件下检测100粒(4×25粒=100粒)。每天观察期萌发情况,适时添加蒸馏水以保持滤纸湿润;其他的光照条件、萌发标准和持续时间如上所述。

### 4 胚的长度测量、石蜡切片与显微观测

定期取暖层积(25 °C)的种子30粒,分离胚,在

解剖镜下,用种子测微尺(精度为0.1 mm,由夏威夷大学Alvin Y. Yoshinaga博士提供)测量胚的纵向长度。

另外,随机取上述暖层积的种子20粒,分离其胚,立即放入FAA固定液[70%乙醇:冰醋酸:甲醛水溶液=5:5:90 (V/V/V)]中加以保存。随后,依据常规石蜡切片法进行脱水、透明、透蜡、包埋、切片、染色等系列操作(林加涵等2000)。用石蜡包埋整个胚,切片厚8 μm(美国Vibratome转轮切片机M3500,型号为ES-YQ-010)。然后,在显微镜下观测并拍照(德国蔡司显微镜,型号为Zeiss Axioskop 40 FL)。

## 5 胚内源激素ABA和GA<sub>4</sub>的HPLC检测

### 5.1 激素的提取方法

参照雷泞菲等(2009)的方法,并稍加改动。取-80℃冰箱中保存的未层积的和暖层积一定时间的胚,在液氮中研磨,然后冻干。称取0.200~0.400 g冻干样品3份,加入预冷的80%甲醇,在弱光冰浴中研磨成匀浆,放入4℃冰箱中过夜浸提15 h,期间摇动数次。

随后,在4℃下离心(3 000×g) 10 min,倾出上清液;再用预冷的80%甲醇浸提残渣2次,每次3 h,然后同上离心,合并所得上清液。将上清液于28℃下进行真空冷冻离心浓缩除去甲醇,然后加入8 mL醋酸铵(0.1 mol·L<sup>-1</sup>)复溶,离心(27 000×g) 20 min。将所得上清液依次用聚乙烯吡咯烷酮柱(PVP, SIGMA)和DEAE Sephadex A-25 (SIGMA)纯化,然后用C18 Sep-pak 小柱(Column) (Classical, Waters) 分别收集碱性类激素和酸性类激素。再用50%甲醇洗脱,然后通过冷冻离心浓缩除去洗脱液。

激素标准样品(ABA和GA<sub>4</sub>)为Sigma产品,用作流动相的乙腈和甲醇为色谱纯,其他试剂为分析纯,试验用水为超纯水。

### 5.2 激素的测定方法

**5.2.1 仪器与试剂** 分离和纯化所用的仪器主要是真空冷冻离心浓缩系统(RCT-60, France)、冷冻干燥机(FD-1, 北京博康技术有限公司)和高速冷冻离心机(MSE 50T.C, UK)。植物激素检测仪器包括Agilent 1100高效液相色谱仪(HPLC)、G1314A紫外检测器和Waters Spherisorb® ODS2 5 μm分析柱

(4.6 mm×250 mm)。

**5.2.2 色谱条件** 赤霉素(GA<sub>4</sub>)的测定色谱条件:流动相为乙腈、水、醋酸(1%)的混合溶液;洗脱时,起始用20%乙腈和10%醋酸溶液,洗脱15 min后,乙腈浓度为35%;流速是1 mL·L<sup>-1</sup>,检测波长为208 nm。

脱落酸(ABA)的测定色谱条件:流动相为乙腈、水、醋酸(1%)的混合溶液;洗脱时,起始用100%的三乙胺溶液,洗脱6 min后,乙腈的浓度由0变为15%;洗脱12 min后,乙腈浓度改为21%;22 min后,乙腈浓度为61%;流速为1 mL·L<sup>-1</sup>;检测波长为270 nm。

**5.2.3 计算方法** 选用外标法进行定量测定。两种激素的计算方法如下:

$$\text{内源激素含量}[\text{ng}\cdot\text{g}^{-1}(\text{FW})] = (\text{V}\times\text{C}\times\text{S})/(\text{A}\times\text{W})$$

其中, V: 样品提取液体积(mL); C: 标样浓度; S: 样品峰面积; A: 标样峰面积; W: 样品鲜重[g (FW)]。

## 6 数据统计分析

种子萌发率(%)是以最终萌发率±标准差表示;胚的长度(mm)以平均数±标准差表示。此外,用统计学软件SPSS16.0对萌发率和胚长度分别进行单因子方差分析(One-way ANOVA)、最小显著差异法(LSD)分析和Duncan多重比较(差异显著性水平定为P=0.05)。而且,利用多重线性回归分析(multiple linear regression)探讨了内源激素与胚的长度变化之间的关联度。

## 实验结果

### 1 新鲜种子的活力与萌发率

经1% TTC染色后,56个胚被染成红色,3个胚仅部分染红,另有1个胚呈白色,即93.3%的胚具有活力。

在4个恒温(15、20、25和30℃)和2个变温(25℃/15℃与30℃/20℃,白天/黑夜)下,无论是经GA<sub>3</sub>处理,还是对照,种子都没有萌发。

### 2 种子结构和暖层级对胚分化的影响

成熟的地涌金莲种子可以分为两室:较大的室主要有胚和胚乳,较小的室主要有合点团;胚小,胚乳极大,种皮可分为内种皮和外种皮两部分,种皮的珠孔区发育成种盖(图1-A)。蘑菇型的胚很



小, 约1~2 mm, 其下端扩展膨大的部分称之为“吸根”, 上端柄状部分呈现出胚根-胚轴的轴线特征(也称之为上胚轴-下胚轴-胚根轴线)(图1-B), 位于珠颈内(图1-A)。

在成熟的种子里, 胚没有完成分化, 在暖层积过程中, 细胞渐渐地分裂、分化和生长, 成熟后可在适宜的条件下萌发(图1-B~F)。暖层积1个月后, 胚发生了明显的分化, 上胚轴的顶端分生组织已清晰可见(图1-C); 3个月后, 其上胚轴顶端分生组织更加明显(图1-D); 5个月后, 已分化出2片小叶(图1-E); 6个月后, 第2片叶已明显变大(图1-F)。

### 3 暖层积对种子生长和萌发的影响

在暖层积过程中, 地涌金莲种子的胚不仅进行了组织分化, 而且明显生长。经过6个月的暖层积后, 胚的长度由1.15 mm (对照)增长到1.93 mm (表1)。而且, 胚的萌发能力也发生了显著变化。6个

月后, 在变温30 °C/20 °C下, 种子的萌发率最高, 达到83% (表1), 在20 °C、30 °C和25 °C/15 °C下, 种子萌发率分别是47%、64%和71%。此外, 在5个月月后, 在20 °C、30 °C、30 °C/20 °C和25 °C/15 °C下, 种子萌发率较低, 分别是6%、15%、27%和19%。

### 4 激素ABA和GA<sub>4</sub>含量的动态变化

在暖层积过程中, 地涌金莲种子的胚的激素ABA和GA<sub>4</sub>的含量分别发生了明显的变化, ABA含量在层积过程始终呈下降趋势, 而GA<sub>4</sub>含量先增加, 然后降低(图2)。初始时, 胚的ABA和GA<sub>4</sub>的含量分别是776.15 ng·g<sup>-1</sup>和183.15 ng·g<sup>-1</sup>; 暖层积3个月月后, ABA的含量下降到351.61 ng·g<sup>-1</sup>, 相反, GA<sub>4</sub>的含量增加到720.45 ng·g<sup>-1</sup>; 6个月后, ABA和GA<sub>4</sub>的含量分别是192.86 ng·g<sup>-1</sup>和317.66 ng·g<sup>-1</sup>。多重线性回归分析结果表明, 这两种内源激素与胚的生长及萌发是密切相关的( $R^2=0.97$ )。

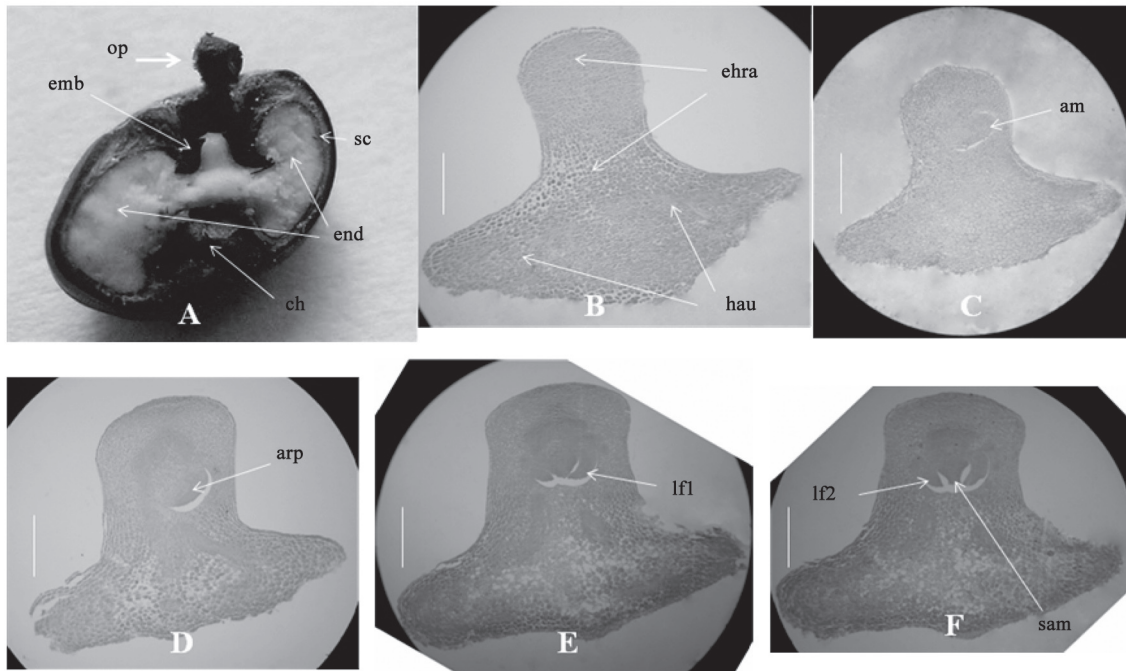


图1 地涌金莲种子的纵切图和暖层积(25 °C)后胚的正中纵切图

Fig.1 A longitudinal cutting of the seed (A) and median longitudinal sections of the embryo from *Musella lasiocarpa* seeds which were warm stratified (25 °C) for different periods (B~F)

A: 种子的纵切图, 示意种子各主要结构; B~F为暖层积(25 °C)后胚的正中纵切图, 其中, B: 对照; C: 1个月; D: 3个月; E: 5个月; F: 6个月。比例尺大小分别是, B和C: 0.3 mm; C和D: 0.4 mm; E和F: 0.6 mm。图中缩写词意义如下, am: 上胚轴的顶端分生组织; ch: 合点团; ehra: 上胚轴-下胚轴-胚根轴线; emb: 胚; end: 胚乳; hau: 子叶的吸根部分; lf1: 第一片叶; lf2: 第二片叶; sam: 茎尖分生组织; sc: 种皮。

表1 暖层积(25 °C)对胚的长度和种子萌发率(萌发温度为30 °C/20 °C)的影响

Table 1 Effects of warm stratification (25 °C) on embryo length and germination percentages of *Musella lasiocarpa* seeds that were incubated at 30 °C/20 °C

层积处理时间/月	胚的长度/mm	种子萌发率/%
0 (对照)	1.15±0.07 <sup>d</sup>	0
1	1.22±0.06 <sup>d</sup>	0
3	1.37±0.09 <sup>c</sup>	0
5	1.75±0.21 <sup>b</sup>	27±2.2
6	1.93±0.13 <sup>a</sup>	83±1.7

同一列中的不同小写字母表示具有显著性差异( $P=0.05$ )。

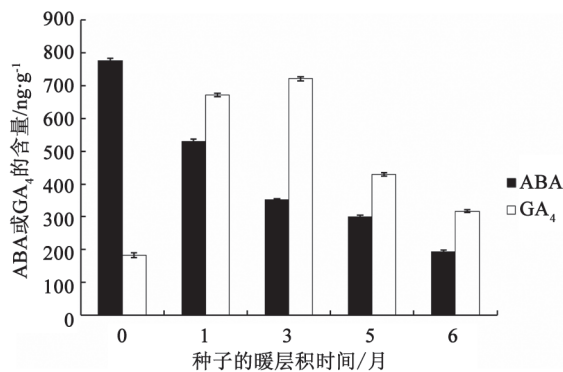


图2 地涌金莲的胚内激素ABA和GA<sub>4</sub>含量在暖层积(25 °C)过程中的变化。

Fig.2 Content changes of endogenous ABA and GA<sub>4</sub> in embryos of *Musella lasiocarpa* seeds which were warm stratified at 25 °C for different periods

## 讨 论

珍稀植物地涌金莲是二倍体(Isobe和Hashimoto 1994), 能产生大量的种子, 但是种子萌发困难, 这使得用种子培育地涌金莲变得十分困难, 在很大程度上制约了地涌金莲的育种。成熟的地涌金莲种子的种皮较厚且坚硬, 但能透水, 因此不具有物理休眠; 胚形如蘑菇, 长约1.15 mm, 胚长度与种子长度的比值约0.182。

在暖层积过程(25 °C)中, 胚不断地发生组织分化和生长(图1和表1)。初始时, 胚的内部缺乏明显的叶原基和根原基等组织分化, 事实上是一个未成熟的胚(图1-B)。在暖层积不同时间后, 胚逐渐发生组织分化, 并不断生长变大(图1-C~F), 5个月后, 有部分种子可以萌发, 6个月后, 胚的长度达

1.93 mm, 而且种子在30 °C/20 °C下的萌发率达83% (表1)。可见, 胚的形态成熟和进一步生长, 是种子得以萌发的先决条件。Baskin和Baskin (2004)指出, 在形态休眠的种子中, 胚较小, 分化的胚须生长后才能萌发, 未分化的胚只有完成分化且生长到一定临界长度, 种子才能萌发。陈坤荣等(1998)发现, 珙桐(*Davidia involucreta*)种子在层积过程中逐渐完成形态后熟是休眠解除的基础。孙昌高等(1987)利用石蜡切片法观察了玉兰(*Magnolia denudata*)种子的胚的形态结构, 发现在种子成熟时的胚处于球形胚或更早阶段, 经过约4个月的冬季室温(-2~15 °C)层积后, 胚逐渐发育成熟, 据此认为玉兰种子休眠的直接原因是胚的形态休眠。此外, Hidayati等(2000)发现, 忍冬科(Carifoliaceae)接骨木属(*Sambucus*)金叶接骨木(*S. canadensis*)、欧接骨木(*S. pubens*)和红果接骨木(*S. racemosa*)的胚虽已分化, 但萌发之前仍在种子内继续生长至一定长度, 由此他们认为这3个物种的种子都具有形态休眠。与之相比, 地涌金莲种子明显具有形态休眠, 且可被暖层积打破。

一般地, 种子激素含量的动态变化与休眠发生、维持和解除态密切相关(Kucera等 2005)。雷泞菲等(2009)发现珙桐(*Davidia involucreta*)种子中内源激素ABA、GA及IAA等的含量及其比值变化显著影响着休眠状态与萌发过程。在暖层积过程中, 胚的ABA和GA含量发生了显著改变(图2)。Chen等(2008)发现, 在冷层积(4 °C)或暖层积(变温30 °C/20 °C)过程中, 杨梅(*Myrica rubra*)种子内的ABA含量仅是初始的1/8, 而GA<sub>4</sub>含量显著增加。在本研究中, 暖层积6个月后, 地涌金莲种胚ABA含量由初始时的776.15 ng·g<sup>-1</sup>降低到192.86 ng·g<sup>-1</sup>, 这可能与ABA的分解代谢和(或)滤出有关; 相反, GA<sub>4</sub>含量由初始的183.15 ng·g<sup>-1</sup>上升到720.45 ng·g<sup>-1</sup>, 然后降低到317.66 ng·g<sup>-1</sup>, 仍然远高于初始水平, 这可能是生物合成或其他物质转化的结果。暖层积6个月后, 胚的ABA与GA<sub>4</sub>的比值由初始时的4.24降低到0.61。多重线性回归分析表明, ABA和GA<sub>4</sub>含量变化与胚的生长及休眠状态变化密切相关( $R^2 = 0.97$ )。由此可知, 地涌金莲种子具有生理休眠的成分。而且, 由于这种休眠可被6个月的暖层积解除, 所以, 依据Baskin和Baskin (2004)提出的

种子休眠分类系统及其解除条件, 我们认为, 地涌金莲种子具有简单的形态生理休眠。

芭蕉科(Musaceae)包括芭蕉属(*Musa*)、象腿蕉属(*Ensete*)和地涌金莲属(*Musella*) 3个属(Manchester和Kress 1993)。在观察分析石蜡切片时, McGahan (1961)发现野芭蕉(*Musa balbisiana*)种子的胚是成熟的, 已分化出1个叶原基、1个主根原基和几个不定根原基。之后, Stotzke等(1962)发现, 野芭蕉(*M. balbisiana*)种子的离体胚是不休眠的, 在无菌条件下能够萌发。不过, Nagano等(2008)发现, 成熟的紫蕉(*Musa velutina*)种子的胚没有分化出叶原基; 在含水量为75% (W/W)的蛭石中暖层积(25 °C) 8个月后, 也仅有部分种子分化完全, 因此, 他们认为紫蕉种子不萌发的直接原因是形态休眠。形态休眠包括3种类型, 即未完全发育型(rudimentary)、线性型(linear)和未分化型(undifferentiated) (Geneve 2003)。依此而论, Nagano等(2008)认为紫蕉种子是胚的未分化型形态休眠。同理, 地涌金莲种子具有胚未分化型形态休眠。可是, 目前仍不清楚究竟是什么原因阻断了地涌金莲种子的胚发育过程, 使其处于未分化状态。

本实验的种源地(生境)位于元谋县凉山乡, 地处干热河谷, 气候干燥炎热, 季节性干旱是其典型特征, 雨季(5或6月~10月)和旱季(11月~翌年4或5月)格外分明, 年平均温度约21.9 °C, 年降水量是642.2 mm, 其中雨季降水量约占90% (起树华和王建彬 2007)。在长的旱季里, 成熟的地涌金莲种子散布后, 很可能由于长时间的干旱胁迫, 导致胚不能继续生长与分化, 所以, 即使到了雨季, 形态生理休眠的种子也不能萌发。所以, 在全球气候变暖的背景下, 深入探讨地涌金莲种群动态、土壤种子库变化模式、种子寿命及其与水热变化的联系, 将能充分揭示地涌金莲种群的适应特性、进化变化及不同因子的作用机制。

### 参考文献

- 陈坤荣, 李桐森, 田广红, 赵滇庆, 和丽岗(1998). 珙桐繁殖的生物学特性. 西南林学院学报, 18 (2): 68~73
- 罗支铁, 李小江, 刘建林(2001). 地涌金莲形态特征和每苞片内花果数及其排列方式的观察. 西昌师范高等专科学校学报, 13 (1): 20~23
- 潘庆杰, 李正红, 王雁, 田杰, 谷勇, 刘秀贤(2007). 地涌金莲野生与栽培种群遗传多样性RAPD分析. 林业科学研究, 20 (5): 668~672
- 雷泞菲, 彭书明, 牛蓓, 周嘉峪, 苏智先, 陈放(2009). 珍稀濒危植物珙桐种子休眠萌发过程中内源激素的变化. 广西植物, 29 (1): 66~69
- 起树华, 王建彬(2007). 元谋干热河谷气候生态环境变化的初步分析. 气象研究与应用, 28 (增刊2): 125~128
- 宋松泉, 程红焱, 龙春林, 姜孝成(2005). 种子生物学研究指南. 北京: 科学出版社, 58~59
- 唐安军, 龙春林(2008). 种子的休眠及其控制. 见: 宋松泉, 程红焱, 姜孝成(主编). 种子生物学. 北京: 科学出版社, 224~242
- 田美华, 唐安军(2012). 珍稀优良花卉地涌金莲的繁殖研究进展. 重庆师范大学学报(自然科学版), 29 (1): 87~90
- 孙昌高, 徐秀瑛, 梅捍卫, 陈润兴(1987). 玉兰种子在层积处理期间的形态变化. 种子, 27 (1): 22~25
- Ali N, Probert R, Hay F, Davies H, Stuppy W (2007). Post-dispersal embryo growth and acquisition of desiccation tolerance in *Anemone nemorosa* L. seeds. *Seed Sci Res*, 17: 155~163
- Amen RD (1968). A model of seed dormancy. *Bot Rev*, 34: 1~31
- Arc E, Sechet J, Corbineau F, Rajjou L, Marion-Poll A (2013). ABA crosstalk with ethylene and nitric oxide in seed dormancy and germination. *Front Plant Sci*, 4: 63
- Baskin CC, Baskin JM (1998). *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. San Diego: Academic Press
- Baskin JM, Baskin CC (2004). A classification system for seed dormancy. *Seed Sci Res*, 14: 1~16
- Beaudoin N, Serizet C, Gosti F, Giraudat J (2000). Interactions between abscisic acid and ethylene signaling cascades. *Plant Cell*, 12: 1103~1115
- Bethke PC, Libourel IGL, Jones RL (2006). Nitric oxide reduces seed dormancy in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 57: 517~526
- Bewley JD (1997). Seed germination and dormancy. *Plant Cell*, 9: 1055~1066
- Chen SY, Kuo SR, Chien CT (2008). Roles of gibberellins and abscisic acid in dormancy and germination of red bayberry (*Myrica rubra*) seeds. *Tree Physiol*, 28: 1431~1439
- Finch-Savage WE, Leubner-Metzger G (2006). Seed dormancy and the control of germination. *New Phytol*, 171: 501~523
- Forbis TA, Floyd SK, de Querioz A (2002). The evolution of embryo size in angiosperms and other seed plants: implications for the evolution of seed dormancy. *Evolution*, 56: 2112~2125
- Geneve RL (2003). Impact of temperature on seed dormancy. *Hort-Science*, 38: 336~341
- Graeber K, Nakabayashi K, Miatton E, Leubner-Metzger G, Soppe WJJ (2012). Molecular mechanisms of seed dormancy. *Plant, Cell Environ*, 35 (10): 1769~1786
- Graven P, Koster CG, Boon JJ, Bouman F (1996). Structure and macromolecular composition of the seed coat of the Musaceae. *Ann Bot*, 77: 105~122
- Hidayati S, Baskin JM, Baskin CC (2000). Morphophysiological dormancy in seeds of two North American and Eurasian species of *Sambucus* (Caprifoliaceae) with underdeveloped spatulate embryos. *Am J Bot*, 87 (11): 1669~1678
- Isohe M, Hashimoto K (1994). The chromosome count of nine taxa in

- Musa* and its allied genus *Musella*. Bull Hiroshima Bot Gard, 15: 7~11
- Kucera B, Cohn MA, Leubner-Metzger G (2005). Plant hormone interactions during seed dormancy release and germination. Seed Sci Res, 15: 281~307
- Liu AZ, Kress WJ, Long CL (2003) Customary use and conservational attention to *Musella lasiocarpa* (Musaceae): a monotypic genus endemic to China. Econ Bot, 57 (2): 279~281
- Liu AZ, Kress WJ, Wang H, Li DZ (2002). Insect pollination of *Musella* (Musaceae), a monotypic genus endemic to Yunnan, China. Plant Syst Evol, 235: 135~146
- Long CL, Ahmed S, Wang XR, Liu YT, Long B, Yang CY, Shi YN, Li XY, Guo R (2008). Why *Musella lasiocarpa* (Musaceae) is used in southwest China to feed pigs. Econ Bot, 62 (2): 182~186
- Manchester SR, Kress WJ (1993) Fossile bananas (Musaceae): *Ensete oregonense* sp. Nov. from Eocene of western north American and its phylogeographic significance. Am J Bot, 80: 1264~1272
- McGahan MW (1961). Studies on the seed of banana. I. Anatomy of the seed and embryo of *Musa balbisiana*. Am J Bot, 48 (3): 230~238
- Nagano S, Mori S, Oda M (2008). Effects of temperature and moisture content of the substrate during storage on embryo development and germination in seeds of *Musa velutina* Wendl. & Drude. J Hort Sci Biotech, 83: 33~36
- Wareing PF, Saunders PF (1971). Hormones and dormancy. Annu Rev Plant Physiol, 22: 261~288
- Xue CY, Wang H, Li DZ (2007). Female gametophyte and seed development in *Musella lasiocarpa* (Musaceae). A monotypic genus endemic to southwestern China. Can J Bot, 85: 964~975
- Yang CY, Huang Y, Long CL (2009). Isolation and characterization of 17 polymorphic microsatellite loci for *Musella lasiocarpa* (Musaceae). HortScience, 44 (7): 2041~2042