

# 水稻种子活力的研究进展

张安鹏<sup>1,2</sup> 钱前<sup>1</sup> 高振宇<sup>1,\*</sup>

(<sup>1</sup>中国水稻研究所 水稻生物学国家重点实验室, 杭州 310006; <sup>2</sup>沈阳农业大学 农学院, 沈阳 110161; \*通讯联系人, E-mail: gaozhenyu@caas.cn)

## Research Advances on Rice Seed Vigor

ZHANG Anpeng<sup>1,2</sup>, QIAN Qian<sup>1</sup>, GAO Zhenyu<sup>1,\*</sup>

(<sup>1</sup>State Key Laboratory for Rice Biology, China National Rice Research Institute, Hangzhou 310006, China; <sup>2</sup>Agronomy College, Shenyang Agriculture University, Shenyang 110161; \*Corresponding author, E-mail: gaozhenyu@caas.cn)

**Abstract:** It has always been one of common concerns to improve grain yield of rice, one of the most important cereal crops. Seed vigor has been an increasingly important agricultural trait as direct-seeded rice technology is widely applied in some Asian countries and regions. The concepts of seed development, germination and seed vigor were introduced. And the influencing factors of seed vigor, physiological and biochemical factors and genetic mechanism were analyzed. The research progress of QTL/gene mapping in rice seed vigor was introduced and the prospect was predicted, which is of great significance to crop breeding aiming to improve the seed vigor.

**Key words:** rice; seed vigor; physiological and biochemical mechanism; QTL mapping; gene mapping

**摘 要:** 水稻作为重要的禾谷类作物之一, 如何提高其产量一直备受人们关注。随着直播技术在亚洲一些国家和地区广泛应用, 水稻种子活力这一农艺性状显得尤为重要。本文对种子的发育和萌发过程和种子活力的概念加以说明, 同时分析了水稻种子活力的影响因素、生理生化机制和遗传机理, 介绍了水稻种子活力 QTL/基因定位的研究进展并提出了展望, 对指导以改良种子活力为目标的作物育种具有重要意义。

**关键词:** 水稻; 种子活力; 生理生化机制; QTL 定位; 基因定位

中图分类号: S511.01

文献标识码: A

文章编号: 1001-7216(2018)-03-0296-08

水稻免耕直播近年来已成为广大农村水稻栽培的主要方式。直播技术对种子的要求高, 需要选用在各种逆境环境下仍具有高活力的种子。另外, 在我国东北和南方稻区, 机插秧比例呈上升趋势, 规模化的工厂化育秧要求种子去休眠的整齐度一致。因此, 种子活力日益受到育种家和农民的关注。种子活力是衡量种子质量的关键指标。种子活力的遗传分析和生理生化机理的研究, 对育种实践和农业生产有着重要的指导作用。

### 1 种子的发育萌发过程和种子活力概念

种子基本上都会经历发育和萌发两个过程<sup>[1]</sup>。发育过程包括胚形态的发生和成熟时期<sup>[2]</sup>。萌发则包括三个阶段: 一、快速吸水, 代谢加强; 二、缓慢吸水, 水分处于平衡状态, 合成 mRNA, 对赤霉

素、脱落酸和生长素等激素进行调节<sup>[3-5]</sup>, 细胞分裂, 胚根伸长, 萌动发生; 三、加速吸水, 胚根和胚芽的生长速度加快, 完整幼苗的雏形出现<sup>[6]</sup>。种子活力是种子生理学的一个新领域, 等同于 1876 年 Nobbe 提出的“生长力”一词。1950 年, 国际种子检验协会第一次讨论了如何定义种子活力。1976 年, 种子活力被定义为种子在发芽和出苗期间各种活性强度和不同特性的整体表现。1980 年, 北美官方种子分析家协会把种子活力定义为在田间环境条件下种子能够迅速整齐出苗以及幼苗能够正常生长的潜力<sup>[7]</sup>。

### 2 水稻种子活力的影响因素及其生理生化机制

种子活力是一个综合性状<sup>[8]</sup>, 不仅取决于自身

收稿日期: 2017-11-19; 修改稿收到日期: 2018-03-19。

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31471167)。

的遗传因素,发育期间所处的环境条件和种子成熟后的贮藏条件也会对种子活力造成极大影响<sup>[9-11]</sup>。遗传条件是决定种子活力大小的内部因素<sup>[12]</sup>。王洋等<sup>[13]</sup>根据太湖流域的生态特点,选用297个地方粳稻品种和2个对照品种,对它们的种子活力各项指数进行分析,发现品种间存在着真实的遗传差异。佟汉文等<sup>[14]</sup>通过对湖北地区3个小麦试点的16个小麦新品种的种子活力指数的结果分析,发现品种间的遗传差异对种子活力的影响要比地点间的差异大。成广雷等<sup>[15]</sup>研究发现,不同基因型玉米的种子活力面对临界胁迫时的表现差异较大,在相同贮藏条件下,基因型是影响种子活力的决定性因素。方玉梅等<sup>[9]</sup>对水稻不同杂交组合后代的种子活力进行了研究,发现选用相同父本、不同母本的杂交后代的种子活力差异显著,而选用不同材料作为父本、同一材料作为母本所得到的杂交后代种子活力基本相当,说明杂交水稻种子活力组合间的不同主要由母体遗传造成。

环境因素同样对种子活力有较大影响。在适温环境下生长的日本晴种子要比在低温下生长的平均寿命短<sup>[16-17]</sup>。许多实验室对种子活力和成熟度进行了研究,发现两者之间存在紧密关联<sup>[18-22]</sup>。Guan等<sup>[23]</sup>对甜玉米种子的时间序列分析发现种子干质量比其他活力参数对种子活力的影响更大。随着种子的生长,蛋白质和淀粉等物质不断积累,发芽率提高,种子活力增强,当种子生长至一定程度时达到最高峰,此时的种子发芽率和种子活力均达到最大值<sup>[7]</sup>。当种子活力到达最大值以后,其他活性因子如维生素E、寡聚糖、核酸、挥发性物质和蛋白因子等会导致种子活力不可逆的下降<sup>[24]</sup>。如果种子在脱水阶段失水过多,细胞内就会发生有害的生理变化,溶质结晶;离子平衡和酸碱平衡被破坏;蛋白质不可逆变性;生物膜的降解和代谢活动不正常进行,从而导致种子受到脱水伤害<sup>[25]</sup>。播种后,肥料施用量对种子活力也具有影响,Troyjack等<sup>[26]</sup>通过对氮肥施用量对玉米种子活力的影响进行研究,发现施N量为36.4 kg/hm<sup>2</sup>时,玉米种子活力最高。种子在储藏过程中各种代谢活动仍持续进行,温度和湿度对种子活力的影响最大<sup>[27]</sup>。张玉兰等<sup>[28]</sup>研究表明,适度降低水稻种子的含水量有利于保持种子活力。张兆英等<sup>[29]</sup>对白术、黄芩和远志三种药用植物设计了不同的贮藏条件,结果发现随着种子含水量的升高,三种植物的种子活力都降低。张凤等<sup>[30]</sup>对大豆种子活力进行了研究,得出中等和低含水量有利于种子活力的保持的结论。人们一般采用低温

和超干两种方法来维持种子活力<sup>[31]</sup>。Yamane等<sup>[32]</sup>通过对抗旱水稻和常规水稻种子活力各项指标的对比,发现在旱直播及土壤缺磷条件下,抗旱水稻种子活力显著高于常规品种,直接影响到后期水稻产量。

膜脂过氧化作用和自由基增生是造成种子活力下降的两个重要原因<sup>[7]</sup>。种子劣变时,脂质发生过氧化,膜透性增加,细胞内溶质向外渗出,合成能力下降,各种激素发生改变,超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化物酶(POD)活性降低,造成对自由基及过氧化物的清除能力减弱,自由基积累,对膜磷脂分子的不饱和脂肪酸造成破坏,膜原有的保护功能降低,有毒物质如丙二醛(MDA)等的积聚,造成种子活力下降。不饱和脂肪酸与氧气可以在脂氧合酶(LOX)的催化下反应生成脂肪酸过氧化物酶,LOX活性增加时,不饱和脂肪酸降低,脂肪酸氧化和自由基生成,种子劣变速度加快<sup>[33]</sup>。

基因组学的发展推动了种子活力的研究。在大肠杆菌中重组表达胚胎晚发育丰富蛋白(LEA)提高了细胞对各种非生物胁迫(高盐、渗透、冷、热和紫外线辐射等)的耐受性,在体外LEA可以维持乳酸脱氢酶在包括热、冻融和干旱等非生物胁迫下的稳定性,表明LEA与多种非生物胁迫抗性相关<sup>[34]</sup>。Catusse等<sup>[35]</sup>利用蛋白质组学方法对甜菜种子活力的蛋白差异和表达特异性进行了分析。Châlain等<sup>[36]</sup>发现甲硫氨酸亚砷还原酶(MSRs)可以通过调节拟南芥种子氧化修复增加种子寿命。对转基因水稻种子老化与萌发率关系的研究表明,miR164c上调会降低种子的耐老化能力,而miR168a的上调对种子活力的保持是有利的<sup>[37]</sup>。拟南芥种子中含有棉子糖、水苏糖和毛蕊花糖等低聚糖,这些都与种子活力显著相关,同时,过表达ZmGOLS2和ZmRS或单独过表达ZmGOLS2均可显著增加低聚糖的含量,种子活力也得以增强<sup>[38]</sup>。植物中存在一类与种子活力密切相关的小热休克蛋白(sHSP)。Kaur等<sup>[39]</sup>研究发现胞质sHSP OsHSP18.2能够通过减少种子中有害的活性氧积累来提高水稻种子活力。Cheng等<sup>[40]</sup>研究发现凝集素受体蛋白激酶有助于种子萌发和水稻的先天免疫,敲除OslecRK基因会抑制 $\alpha$ -淀粉酶基因的表达,从而降低种子活力。当加速衰老时,胚中会过度积累含异天冬氨酸的蛋白,OsPIMT1通过修复包含异天冬氨酸的有害蛋白,提高种子的生命力<sup>[41-42]</sup>。磷脂酰肌醇激酶(PI3K)在正常植物生长和应激反应中起重要的作用,有研究证

实, 磷脂酰肌醇激酶通过调节 NADPH 氧化酶活性来控制水稻种子的萌发<sup>[43]</sup>。

### 3 水稻种子活力的遗传分析和 QTL 定位

种子活力是一个复杂的农艺性状, 受多种因素的影响。种子活力有多项指标, 包括种子的平均发芽率、发芽指数和活力指数<sup>[44-45]</sup>、幼苗期的根长(seedling root length, SRL)、苗长(seedling shoot length, SSL)、鲜质量(seedling wet weight, SWW)和干质量(seedling dry weight, SDW)等<sup>[46-47]</sup>。这些性状都是由多基因控制的数量性状, 同时受种子自身发育状况、收获磨损情况和储藏条件等各种环境因素的影响, 因此, 对其开展遗传分析相对比较困难。随着现代分子生物学的发展, 数量性状位点(quantitative trait loci, QTL)分析成为研究复杂性状的有效方法<sup>[48-50]</sup>并应用于水稻种子活力的研究。

虽然水稻种子活力的 QTL 分析屡见报道, 但由于不同实验室所用的试验材料和实验条件不同, 得到的结果也不尽相同(表 1)。中国农业科学院作物科学研究所利用粳粳交(密阳 23/吉冷 1 号)的 F<sub>2:3</sub> 群体鉴定了 14℃ 低温下水稻的种子活力相关 QTL, 并推断耐寒基因与水稻种子活力密切相关<sup>[51]</sup>。Song 等<sup>[44]</sup>利用亲本大关稻和 IR28 构建的重组自交系群体对种子的萌发率、发芽率和发芽指数进行了 QTL 定位, 发现定位结果与种子大小、种子形状和种子休眠的 QTL 定位结果一致。南京农业大学洪德林课题组选取 540 份水稻品种(419 份来自中国, 121 份来自越南)组成的自然群体进行了种子活力的全基因组关联分析, 共关联到控制根长、苗长和地上部干重性状的 27 个位点, 其中 11 个位点与前人的研究结果一致, 16 个为尚未报道的新位点, 并且配制了 15 个双亲的杂交组合用以提高种子活力<sup>[52]</sup>。2012 年, 他们共检测到水稻种子发育各时期的 28 个加性效应 QTL 和 9 对上位性 QTL; 2013 年, 又检测到 34 个与种子活力紧密连锁的微卫星(SSR)标记。对比两年数据的较发现, 有 20 个加性效应 QTL 在两年内均能检测到, 其中 5 个 QTL 为新位点; 利用筛选出的 4 个 RIL, 通过自由杂交组合配置回交群体, 筛选出 19 个与水稻种子活力相关的优异等位基因<sup>[53]</sup>。华中农业大学作物遗传改良国家重点实验室利用珍汕 97 和明恢 63 构建了 RIL 群体, 对水稻种子的发芽率、干重和根系活力等进行了 QTL 分析, 发现淀粉酶活性、还原糖含量和根系活力相关 QTL 与种子活力 QTL 位点结果一致<sup>[54]</sup>。

QTL 的精细定位方面, 中国科学院植物分子生理学重点实验室漆小泉研究组利用水稻粳粳交组合的 RIL 群体定位到 8 个种子活力相关 QTL, 并将其中水稻第 1 和第 5 染色体的两个主效 QTL *qSV1* 和 *qSV5c* 分别缩小至 1.13 Mb 和 400 kb 的物理区间内<sup>[55]</sup>。Abe 等<sup>[56]</sup>在水稻第 3 染色体的长臂端定位到一个控制幼苗株高的 QTL, 预测候选基因为 GA20 氧化酶基因(*OsGA20ox1*)。南京农业大学作物遗传与种质创新国家重点实验室利用粳稻品种春江 06 和籼稻品种台中本地 1 号配组, 对自然贮藏和人工老化过程中的种子活力开展 QTL 分析, 在水稻 12 条染色体上共检测到 19 个与种子活力相关的 QTL, 并将 *qGP9* 定位在水稻第 9 染色体两个 STS 标记之间 92.6 kb 的物理距离内<sup>[57]</sup>。

中国水稻研究所水稻生物学国家重点实验室利用籼稻品种 93-11 和光温敏不育系品种培矮 64S, 采用单粒传法构建了 132 个株系组成的 RIL, 定位到 57 个与种子活力相关的 QTL。Zhang 等<sup>[58]</sup>用目标片段来自培矮 64S 的重组自交系与 93-11 连续回交, 利用构建得到的回交群体将水稻第 1 染色体上的控制种子活力的苗长主效 QTL *qSSL1b* 精细定位在两个分子标记之间约 80.5 kb 的物理距离内, 预测了候选基因。Li 等<sup>[59]</sup>以珍汕 97 为背景, 构建了包含 143 个株系的染色体片段代换系, 通过 QTL 分析检测到 4 个与种子萌发相关的位点, 并将 *qGR2* 精细定位在水稻第 2 染色体 10.4 kb 的范围内。

一些已克隆的基因也被证实可影响水稻的种子活力。*OslecRK* 基因位于水稻第 4 染色体的 47 kb 定位区间内, 它在萌发和开花时表达, 营养生长期不表达, 且主要在水稻胚芽、胚根以及穗中表达, 在胚芽鞘、根、叶以及茎中不表达, 该基因的敲除会降低种子的活力<sup>[40]</sup>。*OsFbx352* 是一个具有 F-box 结构域的蛋白, 可能参与 E3 泛素连接酶复合体的形成, *OsFbx352* 的表达受脱落酸(ABA)诱导上调, 葡萄糖对水稻种子萌发有抑制作用, 但 *OsFbx352* 通过影响 ABA 的合成和代谢, 降低 ABA 的水平, 从而对葡萄糖诱导的种子萌发抑制起调节作用<sup>[60]</sup>。从热激处理的水稻黄化苗中分离出编码 II 类小热激蛋白(sHSP)的全长 cDNA 克隆, 命名为 *Oshsp18.2*, 其表达蛋白是一种老化反应蛋白, 起着分子伴侣的作用, 可以通过限制活性氧(ROS)的积累来保护和稳定细胞内环境, 在改善非生物胁迫下的种子发育、延长种子寿命和提高种子活力上起重要作用<sup>[39, 61]</sup>。*OsPIMT1* 基因则主要在成熟种子的胚中表达, 胚乳中的表达量较低。该基因受胁迫诱导

表 1 已报道的水稻种子活力相关 QTL/基因

Table 1. Some of reported seed vigor genes or QTLs.

性状 Character	QTL/基因 QTL/Gene	染色体 Chr.	参考文献 Reference	性状 Character	QTL/基因 QTL/Gene	染色体 Chr.	参考文献 Reference
发芽指数 Germination index	<i>qG11</i>	1	[53]	种子休眠性	<i>OslecRK</i>	4	[40]
	<i>qG1-1</i>	1	[64]	Seed dormancy	<i>qSD7-1/q</i>	7	[65]
	<i>qG13</i>	3	[53]		<i>Sdr4</i>	8	[66]
	<i>qG17</i>	7	[53]		<i>OsFbx352</i>	10	[60]
	<i>qG1-7</i>	7	[64]	根长 Root length	<i>qSV1</i>	1	[55]
	<i>qG18</i>	8	[53]		<i>qSRL2</i>	2	[58]
	<i>qG110</i>	10	[53]		unnamed	2	Gramene
	<i>qG1-11</i>	11	[64]		<i>qSRL3</i>	3	[58]
发芽势	<i>qGP3</i>	3	[53]		<i>qSRL5</i>	5	[58]
Germination potentiality	<i>qGP5</i>	5	[53]		<i>qSV5c</i>	5	[55]
	<i>qGP10</i>	10	[53]		unnamed	5	Gramene
发芽率 Germination rate	<i>qGR1</i>	1	[53]		<i>qSV6a</i>	6	[55]
	<i>qGR-1</i>	1	[64]		<i>qSV6b</i>	6	[55]
	<i>qGR-2</i>	2	[64]		<i>qSRL7</i>	7	[58]
	<i>qGR3-1</i>	3	[54]		unnamed	7	Gramene
	<i>qGR3-2</i>	3	[54]		<i>qSV8-2</i>	8	[70]
	<i>qGR3-3</i>	3	[54]		<i>qRL8c</i>	8	[71]
	<i>qGR5</i>	5	[53]		<i>qSRL10</i>	10	[58]
	<i>qGR5-1</i>	5	[54]		<i>qRL-10</i>	10	[71]
	<i>qGR5-2</i>	5	[54]	鲜质量	unnamed	1	Gramene
	<i>PI3K</i>	5	[43]	Seedling wet weight	unnamed	1	Gramene
	<i>OsMT2b</i>	5	[62]		unnamed	1	Gramene
	<i>qGR6-1</i>	6	[54]		unnamed	2	Gramene
	<i>qGR6-2</i>	6	[54]		<i>qSWW4</i>	4	[58]
	<i>qGR7-1</i>	7	[54]		unnamed	4	Gramene
	<i>qGR7</i>	7	[53]		<i>qSWW5</i>	5	[58]
	<i>qGR8</i>	8	[53]		unnamed	6	Gramene
	<i>OsPIMT1</i>	8	[41]		<i>qSWW7</i>	7	[58]
	<i>qGP9</i>	9	[57]		unnamed	7	Gramene
	<i>qGR10</i>	10	[53]		<i>qSWW8</i>	8	[58]
	<i>qGR-11</i>	11	[64]		<i>qSWW12</i>	12	[58]
苗长 Seedling length	unnamed	1	Gramene	干质量	unnamed	1	Gramene
	<i>qSSL1b</i>	1	[58]	Seedling dry weight	<i>qTDW1-1</i>	1	[54]
	<i>qCSH1</i>	1	[67]		<i>qTDW1-2</i>	1	[54]
	<i>qCSH2</i>	2	[67]		unnamed	2	Gramene
	<i>qSL3-2</i>	3	[68]		<i>qTDW3-1</i>	3	[54]
	<i>qPHS4</i>	4	[56]		<i>qSDW3</i>	3	[58]
	<i>qSV5a</i>	5	[55]		<i>qSDW4</i>	4	[58]
	<i>qSV-5</i>	5	Gramene		<i>qTDW5-1</i>	5	[54]
	unnamed	5	[52]		<i>qTDW5-2</i>	5	[54]
	unnamed	7	[69]		unnamed	5	[72]
	<i>qSV8</i>	8	[55]		<i>qTDW6-1</i>	6	[54]
	<i>qSV11</i>	11	[55]		<i>qTDW6-2</i>	6	[54]
	<i>qSL11</i>	11	[68]		<i>qTDW9-1</i>	6	[54]
	<i>qCSH12</i>	12	[67]		<i>qSDW9</i>	9	[58]
低温发芽势 Germination vigor at low-temperature	<i>qLTG3-1</i>	3	[63]	耐热性 Heat tolerance	<i>Oshsp18.2</i>	1	[61]

表达, 氧化胁迫可使其表达量增加3倍, 冷胁迫和盐胁迫也可导致 *OsPMT1* 表达量增加2倍。*OsPMT* 还受脱落酸的诱导, 但对水杨酸和茉莉酸处理并不响应; 当加速衰老时, 胚中会过度积累富含异天冬氨酸的蛋白, *OsPMT1* 通过修复有害的异天冬氨酸富含蛋白, 从而提高种子的生命力<sup>[41-42]</sup>。*OsRac-1* 能从细胞质转运到质膜, 在 NADPH 氧化酶的形成过程中起着关键作用, 磷脂酰肌醇 3-激酶 PI3K 能促进 *Rac-1* 向质膜的运输, 从而调控 NADPH 氧化酶活性, 进而加速水稻种子的萌发过程<sup>[43]</sup>。*OsMT2b* 基因编码由 84 个氨基酸组成的蛋白产物, 可负调控水稻根中的细胞分裂素含量, 可能通过调节水稻根和胚中的细胞分裂素含量来控制水稻根的发育和种胚的萌发<sup>[62]</sup>。

#### 4 研究展望

种子活力是衡量种子质量的关键指标, 受到多种因素的影响, 包括自身遗传因素、种子生长的环境条件、成熟程度、收获时的机械损伤以及贮藏条件等<sup>[73]</sup>。为了提高种子活力, 我们可以选取具有优良特性的材料配制杂交组合, 同时在中代中加强选择具有优良表型的个体, 根据基因型选取具有高种子活力的材料<sup>[12]</sup>。种子活力在种子生理成熟期达到最大值, 因此, 为了保证收获的种子具有最大活力, 需要严格控制种子的收获期。同时, 在种子的贮藏过程中, 保证外界环境处于适宜状态并及时进行调节, 可有效减缓种子活力降低的程度<sup>[31]</sup>。

国内外已有不少实验室对水稻种子活力性状开展了遗传研究, 但还存在一定的局限性。譬如, 环境条件和实验材料的单一性; 只对种子萌发某个时期的发芽率加以分析, 而未对种子萌发的完整过程进行检测; 从分子水平对种子活力的研究相对较少; 已克隆的种子活力相关基因相对不足等。因此, 有必要在多种环境条件下对同一群体或在相同环境下对不同群体的种子活力进行分析, 从而解决环境和实验材料的单一性问题。同时, 设计多重实验, 在种子萌发的不同时期考查种子活力相关表型, 并与相应的基因型分析结合, 为种子活力基因的定位克隆和分子标记辅助选择育种提供依据。此外, 发芽率、电导率、CAT 活性和  $H_2O_2$  含量等都可以在一定程度上反映种子活力, 一些快速非损伤的方法如便携式激光散斑技术、测定单粒种子氧气消耗、高光谱成像技术、非损伤红外热成像法和非损伤微测技术等也逐步被开发应用于种子活力测定<sup>[74]</sup>。

高活力的种子具有较高的生产潜力和生长优势。提高水稻种子活力, 可以提高发芽率、发芽势和发芽指数, 增加幼苗的整齐度和成苗率, 增强植株的健壮度, 从而最终实现高产<sup>[75]</sup>。前人的研究成果给我们以借鉴, 我们科研人员需要在此基础上更深入地发掘出更多的种子活力相关基因和收集更丰富的优异种质资源, 为我国乃至世界的水稻增产贡献力量。

#### 参考文献:

- [1] Catusse J, Job C, Job D. Transcriptome- and proteome-wide analyses of seed germination. *Comp Rend Biol*, 2008, 331(10): 815-822.
- [2] Bewley J D. Seed germination and dormancy. *Plant Cell*, 1997, 9(7): 1055-1066.
- [3] Da S E, Toorop P E, van Lammeren A A, Hilhorst H W. ABA inhibits embryo cell expansion and early cell division events during coffee (*Coffea arabica* 'Rubi') seed germination. *Ann Bot*, 2008, 102(3): 425-433.
- [4] Nakashima K, Yamaguchi-Shinozaki K. ABA signaling in stress-response and seed development. *Plant Cell Rep*, 2013, 32(7): 959-970.
- [5] Zhu G H, Ye N H, Zhang J H. Glucose-induced delay of seed germination in rice is mediated by the suppression of ABA catabolism rather than an enhancement of ABA biosynthesis. *Plant & Cell Physiol*, 2009, 50(3): 644-651.
- [6] Yang P F, Li X J, Wang X Q, Chen H, Chen F, Shen S H. Proteomic analysis of rice (*Oryza sativa*) seeds during germination. *Proteomics*, 2007, 7(18): 3358-3368.
- [7] 孙群, 王建华, 孙宝启. 种子活力的生理和遗传机理研究进展. *中国农业科学*, 2007, 40(1): 48-53.  
Sun Q, Wang J H, Sun B Q. Advances on seed vigor physiological and genetic mechanisms. *Sci Agric Sin*, 2007, 40(1): 48-53. (in Chinese with English abstract)
- [8] 高厚玉, 景立权, 陈龙, 居静, 王云霞, 朱建国, 杨连新, 王余龙. 自由空气中  $CO_2$  浓度和温度增高对水稻种子活力的影响. *中国水稻科学*, 2016, 30(4): 371-379.  
Gao H Y, Jing L Q, Chen L, Ju J, Wang Y X, Zhu J G, Yang L X, Wang Y L. Effects of elevated atmospheric  $CO_2$  and temperature on seed vigor of rice under open-air field conditions. *Chin J Rice Sci*, 2016, 30(4): 371-379. (in Chinese with English abstract)
- [9] 方玉梅, 宋明. 种子活力研究进展. *种子科技*, 2006, 24(2): 33-36.  
Fang Y M, Song M. Research progress of seed vigor. *Seed Sci&Technol*, 2006, 24(2): 33-36. (in Chinese)
- [10] 刘毓侠, 王铁固. 种子活力研究进展. *玉米科学*, 2012, 20(4): 90-94.  
Liu Y X, Wang T G. Research progress of seed vigor. *J Maize Sci*, 2012, 20(4): 90-94. (in Chinese with English abstract)
- [11] 张红生, 胡晋. 种子学. 北京: 科学出版社, 2010.  
Zhang H S, Hu J. Seed Science. Beijing: Science Press, 2010. (in Chinese)

- [12] Hodgkin T, Hegarty T W. Genetically determined variation in seed germination and field emergence of *Brassica oleracea*. *Ann Appl Biol*, 2010, 88(3): 407-413.
- [13] 王洋, 王盈盈, 洪德林. 太湖流域水稻种子活力和耐缺氧能力遗传变异研究. *南京农业大学学报*, 2009, 32(3): 1-7.  
Wang Y, Wang Y Y, Hong D L. Genetic variation of seed vigor and tolerance to anoxia among rice (*Oryza sativa* L.) varieties in Taihu Lake region. *J Nanjing Agric Univ*, 2009, 32(3): 1-7. (in Chinese with English abstract)
- [14] 佟汉文, 刘易科, 朱展望, 张宇庆, 陈冷, 高春保. 基因型和环境对小麦种子活力的影响. *麦类作物学报*, 2012, 32(6): 1167-1170.  
Tong H W, Liu Y K, Zhu Z W, Zhang Y Q, Chen L, Gao C B. Effects of genotype and wheat seed vigor. *J Trit Crops*, 2012, 32(6): 1167-1170. (in Chinese with English abstract)
- [15] 成广雷, 张海娇, 赵久然, 刘春阁, 王元东, 王晓光, 王荣焕, 陈传永, 徐田军. 临界胁迫贮藏条件下不同基因型玉米种子活力及生理变化. *中国农业科学*, 2015, 48(1): 33-42.  
Cheng G L, Zhang H J, Zhao J R, Liu C G, Wang Y D, Wang X G, Wang R H, Chen C Y, Xu T J. Vigor and physiological changes of different genotypes of maize seed (*Zea mays* L.) under critical stress storage conditions. *Sci Agric Sin*, 2015, 48(1): 33-42. (in Chinese with English abstract)
- [16] Ellis R H, Jackson M T. Seed production environment, time of harvest, and the potential longevity of seeds of three cultivars of rice (*Oryza sativa* L.). *Ann Bot*, 1993, 72(6): 583-590.
- [17] 周新国. 杂交水稻制种喷施穗萌抑制剂的效应初探. *杂交水稻*, 2003, 18(4): 37-38.  
Zhou X G. Effects of Suimengyizhiji on inhibiting germination of seeds on panicles in hybrid rice seed production. *Hybrid Rice*, 2003, 18(4): 37-38. (in Chinese with English abstract)
- [18] Fussell L K, Pearson C J. Effects of grain development and thermal history on grain maturation and seed vigour of *Pennisetum americanum*. *J Exp Bot*, 1980, 31(2): 635-643.
- [19] 毛培胜, 韩建国, 浦心春, 宋锦峰, 倪小琴. 高羊茅种子成熟过程中的活力变化. *中国草地学报*, 1997, 5(2): 36-41.  
Mao P S, Han J G, Pu X C, Song J F, Ni X Q. Change of seed vigor during maturation in tall fescue. *Chin J Grassl*, 1997, 5(2): 36-41. (in Chinese with English abstract)
- [20] 王显国, 韩建国, 陈志红. 新麦草种子成熟过程中活力变化的研究. *草地学报*, 2000, 8(4): 306-311.  
Wang X G, Han J G, Chen Z H. Research on vigor changes of new wheatgrass seeds during maturation. *Acta Agrest Sin*, 2000, 8(4): 306-311. (in Chinese with English abstract)
- [21] 张建成, 王辉. 不同成熟度花生种子发芽率及活力差异性研究. *种子*, 2005, 24(1): 3-4.
- Zhang J C, Wang H. Studies on the seed germination and viability of different maturation peanut. *Seed*, 2005, 24(1): 3-4. (in Chinese with English abstract)
- [22] Adam N M, McDonnald M B, Henderlong P R. The influence of seed position, planting and harvesting dates on soybean seed quality. *Seed Sci Technol*, 1989, 17(1): 143-152.
- [23] Guan Y J, Hu J, Wang Z F, Zhu S J, Wang J C, Knapp A. Time series regression analysis between changes in kernel size and seed vigor during developmental stage of *sh<sub>2</sub>*, sweet corn (*Zea mays* L.) seeds. *Sci Hort*, 2013, 154(2): 25-30.
- [24] 朱世杨, 郭媛, 洪德林. 水稻种子抗老化遗传分析. *遗传*, 2008, 30(2): 217-224.  
Zhu S Y, Guo Y, Hong D L. Genetic analysis on aging-resistant in rice seed. *Hereditas* (Beijing), 2008, 30(2): 217-224. (in Chinese with English abstract)
- [25] 李金华, 王丰, 廖亦龙, 刘武革. 水稻种子活力的生理生化及遗传研究. *分子植物育种*, 2009, 7(4): 772-777.  
Li J H, Wang F, Liao Y L, Liu W G. Advance on seed vigor physiological-biochemical and genetic mechanisms in rice. *Mol Plant Breed*, 2009, 7(4): 772-777. (in Chinese with English abstract)
- [26] Troyjack C, Pimentel J R, Íala T D P, Ruddy A V E, Lanes B A J, Felipe K, Manoela A M, Gustavo H D, Vin íus J S, Ivan R C, Luis O B S, Tiago Z A, Tiago P. Nitrogen fertilization on maize sowing: plant growth and seed vigor. *Am J Plant Sci*, 2018, 9(1): 83-97.
- [27] 汪晓峰, 丛滋金. 种子活力的生物学基础及提高和保持种子活力的研究进展. *种子*, 1997, 16(6): 36-39.  
Wang X F, Cong Z J. The biological basis of seed vigor and the research progress of improving and maintaining seed vigor. *Seed*, 1997, 16(6): 36-39. (in Chinese)
- [28] 张玉兰, 汪晓峰, 景新明, 林坚. 水稻种子含水量及其对贮藏寿命的影响. *中国农业科学*, 2005, 38(7): 1480-1486.  
Zhang Y L, Wang X F, Jing X M, Lin J. The effect of moisture content on storage life of rice seeds. *Sci Agric Sin*, 2005, 38(7): 1480-1486. (in Chinese with English abstract)
- [29] 张兆英, 秦淑英, 王文全, 韩婧. 不同贮藏条件对3种药用植物种子活力的影响. *安徽农业科学*, 2012, 40(9): 5157-5159.  
Zhang Z Y, Qin S Y, Wang W Q, Han J. Effects of storage condition on seed vigor of three medicinal plants. *J Anhui Agric Sci*, 2012, 40(9): 5157-5159. (in Chinese with English abstract)
- [30] 张凤, 刘美, 杨翠翠, 杨文思, 孙庆泉. 贮藏温度和种子含水量对大豆种子活力的影响. *山东农业科学*, 2014(8): 37-41.  
Zhang F, Liu M, Yang C C, Yang W S, Sun Q Q. Effects of storage temperature and seed moisture content on soybean seed vigor. *Shandong Agric Sci*, 2014(8): 37-41. (in Chinese with English abstract)
- [31] 杨永青, 汪晓峰. 种子活力与生物膜的研究现状. *植物学报*, 2004, 21(6): 641-648.

- Yang Y Q, Wang X F. Advances on relationship between biomembrane and seed vigor. *Chin Bull Bot*, 2004, 21(6): 641-648. (in Chinese with English abstract)
- [32] Yamane K, Garcia R, Imayoshi K, Mabesa-Telosa R C, Banayo N P M C, Vergara G V, Yamauchi A, Cruz P S, Kato Y. Seed vigour contributes to yield improvement in dry direct-seeded rainfed lowland rice. *Ann Appl Biol*, 2018, 172(1): 100-110.
- [33] 马书燕, 李吉跃, 彭祚登. 人工老化过程中柔枝松种子酶活性变化的研究. *种子*, 2011, 30(5): 9-14.  
Ma S Y, Li J Y, Peng Z D. Study on the activity changes of enzyme in the seeds of *Pinus flexilis* James during artificial aging. *Seed*, 2011, 30(5): 9-14. (in Chinese with English abstract)
- [34] Wang Y X, Xiong G S, Hu J, Jiang L, Yu H, Fang Y X, Zeng L J, Xu E B, Xu J, Ye W J, Meng X B, Liu R F, Chen H Q, Jing Y H, Wang Y H, Zhu X D, Li J Y, Qian Q. Copy number variation at the *GL7* locus contributes to grain size diversity in rice. *Nat Genet*, 2015, 47(8): 944-948.
- [35] Catusse J, Strub J M, Job C, Dorsselaer A V, Job D. Proteome-wide characterization of sugarbeet seed vigor and its tissue specific expression. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105(29): 10262-10267.
- [36] Châtelain E, Satour P, Laugier E, Vu B L, Payet N, Rey P, Montrichard F. Evidence for participation of the methionine sulfoxide reductase repair system in plant seed longevity. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110(9): 3633-3638.
- [37] Qin M L, Luo F X, Liu L S, Zeng Z Y, Jiang X C. A Study on the relationship between the expression of miR164c and miR168b and seed vigor of rice. *Acta Laser Biol Sin*, 2013, 22(2): 166-173.
- [38] Li T, Zhang Y M, Wang D, Liu Y, Dirk L M A, Goodman J, Downie A B, Wang J M, Wang G Y, Zhao T Y. Regulation of seed vigor by manipulation of raffinose family oligosaccharides (RFOs) in maize and *Arabidopsis*. *Mol Plant*, 2017, 10(12): 1540-1555.
- [39] Kaur H, Petla B P, Kamble N U, Singh A, Rao V, Salvi P, Ghosh S, Majee M. Differentially expressed seed aging responsive heat shock protein OsHSP18.2 implicates in seed vigor, longevity and improves germination and seedling establishment under abiotic stress. *Front Plant Sci*, 2015, 6: 713-725.
- [40] Cheng X Y, Wu Y, Guo J P, Du B, Chen R Z, Zhu L L, He G C. A rice lectin receptor-like kinase that is involved in innate immune responses also contributes to seed germination. *Plant J*, 2013, 76(4): 687.
- [41] Wei Y D, Xu H B, Diao L R, Zhu Y S, Xie H G, Cai Q H, Wu F X, Wang Z H, Zhang J F, Xie H A. *Protein repair L-isoaspartyl methyltransferase 1 (PIMT1)* in rice improves seed longevity by preserving embryo vigor and viability. *Plant Mol Biol*, 2015, 89(4-5): 475-492.
- [42] Petla B P, Kamble N U, Kumar M, Verma P, Ghosh S, Singh V, Rao V, Salvi P, Kaur H, Saxena S C, Majee M. Rice protein *L-isoaspartyl methyltransferase* isoforms differentially accumulate during seed maturation to restrict deleterious isoAsp and reactive oxygen species accumulation and are implicated in seed vigor and longevity. *New Phytol*, 2016, 211(2): 627-645.
- [43] Liu J, Zhou J, Xing D. Phosphatidylinositol 3-Kinase plays a vital role in regulation of rice seed vigor via altering NADPH oxidase activity. *Plos One*, 2012, 7(3): e33817-e33827.
- [44] Wang E T, Xu X, Zhang L, Zhang H, Lin L, Wang Q, Li Q, Ge S, Lu B R, Wang W, He Z H. Duplication and independent selection of cell-wall invertase genes *GIF1* and *OsCIN1* during rice evolution and domestication. *BMC Evol Biol*, 2010, 10(1): 108-120.
- [45] 孙亚莉, 刘红梅, 徐庆国. 镉胁迫对不同水稻品种种子萌发特性的影响. *中国水稻科学*, 2017, 31(4): 425-431.  
Sun Y L, Liu H M, Xu Q G. Effects of cadmium stress on rice seed germination characteristics. *Chin J Rice Sci*, 2017, 31(4): 425-431. (in Chinese with English abstract)
- [46] Redoña E D, Mackill D J. Mapping quantitative trait loci for seedling vigor in rice using RFLPs. *Theor Appl Genet*, 1996, 92(3-4): 395-402.
- [47] Regan K L, Siddique K H M, Turner N C, Whan B R. Potential for increasing early vigor and total biomass in spring wheat II characteristics associated with early vigor. *Crop Past Sci*, 1992, 43(3): 541-553.
- [48] Huang X Z, Qian Q, Liu Z B, Sun H Y, He S Y, Luo D, Xia G M, Chu C C, Li J Y, Fu X D. Natural variation at the *DEP1* locus enhances grain yield in rice. *Nat Genet*, 2009, 41(4): 494-497.
- [49] Song X J, Huang W, Shi M, Zhu M Z, Lin H X. A QTL for rice grain width and weight encodes a previously unknown RING-type E3 ubiquitin ligase. *Nat Genet*, 2007, 39(5): 623-630.
- [50] Wang W Q, Liu S J, Song S Q, Møller I M. Proteomics of seed development, desiccation tolerance, germination and vigor. *Plant Physiol & Biochem*, 2015, 86(86): 1-15.
- [51] Han L Z, Zhang Y Y, Qiao Y L, Cao G L, Zhang S Y, Kim J H, Koh H J. Genetic and QTL analysis for low-temperature vigor of germination in rice. *Acta Genet Sin*, 2006, 33(11): 998-1006.
- [52] Dang X J, Thi T G, Dong G S, Wang H, Edzesi W M, Hong D L. Genetic diversity and association mapping of seed vigor in rice (*Oryza sativa* L.). *Planta*, 2014, 239(6): 1309-1319.
- [53] Liu L F, Lai Y Y, Cheng J P, Wang L, Du W L, Wang Z F, Zhang H S. Dynamic quantitative trait locus analysis of seed vigor at three maturity stages in rice. *Mol Breed*, 2014, 34(2): 501-510.
- [54] Cui K H, Peng S B, Xing Y Z, Xu C G, Yu S B, Zhang Q. Molecular dissection of seedling-vigor and associated physiological traits in rice. *Theor Appl Genet*, 2002, 105(5): 745-753.
- [55] Xie L X, Tan Z W, Zhou Y, Xu R B, Feng L B, Xing Y Z, Qi X Q. Identification and fine mapping of quantitative trait loci for seed vigor in germination and seedling

- establishment in rice. *J Integr Plant Biol*, 2014, 56(8): 749-759.
- [56] Abe A, Takagi H, Fujibe T, Aya K, Kojima M, Sakakibara H, Uemura A, Matsuoka M, Terauchi R. *OsGA20ox1*, a candidate gene for a major QTL controlling seedling vigor in rice. *Theor Appl Genet*, 2012, 125(4): 647-657.
- [57] Li C S, Shao G S, Wang L, Wang Z F, Mao Y J, Wang X Q, Zhang X H, Liu S T, Zhang H S. QTL identification and fine mapping for seed storability in rice (*Oryza sativa* L.). *Euphytica*, 2017, 213(6): 127-138.
- [58] Zhang A P, Liu C L, Chen G, Hong K, Gao Y, Tian P, Peng Y L, Zhang B, Ruan B P, Jiang H Z, Guo L B, Qian Q, Gao Z Y. Genetic analysis for rice seedling vigor and fine mapping of a major QTL *qSSL1b* for seedling shoot length. *Breed Sci*, 2017, 67(3): 307-315.
- [59] Li M, Sun P L, Zhou H J, Yu S B. Identification of quantitative trait loci associated with germination using chromosome segment substitution lines of rice (*Oryza sativa* L.). *Theor Appl Genet*, 2011, 123(3): 411-420.
- [60] Song S Y, Dai X Y, Zhang W H. A rice F-box gene, *OsFbx352*, is involved in glucose-delayed seed germination in rice. *J Exp Bot*, 2012, 63(15): 5559-5568.
- [61] Chang P F, Jinn T L, Huang W K, Chen Y, Chang H M, Wang C W. Induction of a cDNA clone from rice encoding a class II small heat shock protein by heat stress, mechanical injury, and salicylic acid. *Plant Sci*, 2007, 172(1): 64-75.
- [62] Yuan J, Chen D, Ren Y J, Zhang X L, Zhao J. Characteristic and expression analysis of a Metallothionein gene, *OsMT2b*, down-regulated by cytokinin suggests functions in root development and seed embryo germination of rice. *Plant Physiol*, 2008, 146(4): 1637-1650.
- [63] Challam C, Kharshing G A, Yumnam J S, Tyagi W. Association of *qLTG3-1* with germination stage cold tolerance in diverse rice germplasm from the Indian subcontinent. *Plant Genet Resour*, 2013, 11(3): 206-211.
- [64] Wang Z F, Wang J F, Bao Y M, Wang F H, Zhang H S. Quantitative trait loci analysis for rice seed vigor during the germination stage. *J Zhejiang Univ: Sci B*, 2010, 11(12): 958-964.
- [65] Gu X Y, Foley M E, Horvath D P, Anderson J V, Feng J H, Zhang L H, Mowry C R, Ye H, Suttle J C, Kadowaki K I, Chen Z X. Association between seed dormancy and pericarp color is controlled by a pleiotropic gene that regulates abscisic acid and flavonoid synthesis in weedy red rice. *Genetics*, 2011, 189(4): 1515-1524.
- [66] Sugimoto K, Takeuchi Y, Ebana K, Miyao A, Hirochika H, Hara N, Ishiyama K, Kobayashi M, Ban Y, Hattori T, Yano M. Molecular cloning of *Sdr4*, a regulator involved in seed dormancy and domestication of rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107(13): 5792-5797.
- [67] Han L Z, Qiao Y L, Zhang S Y, Zhang Y Y, Cao G L, Kim J, Lee K, Koh H. Identification of quantitative trait loci for cold response of seedling vigor traits in rice. *Acta Genet Sin*, 2007, 34(3): 239-246.
- [68] Cao L Y, Zhu J, Ren L F, Zhao S T, Yan Q C. Mapping QTLs and epistasis for seedling vigor in rice (*Oryza sativa* L.). *Acta Agron Sin*, 2012, 28(6): 809-815.
- [69] Anandan A, Anumalla M, Pradhan S K, Ali J. Population structure, diversity and trait association analysis in rice (*Oryza sativa* L.) germplasm for early seedling vigor (ESV) using trait linked SSR markers. *PLoS One*, 2016, 11(3): e0152406-e0152427.
- [70] 陈利华, 万杉. 不同温度条件下水稻种子活力QTL的定位分析. 植物科学学报, 2005, 23(2): 125-130.  
Chen L H, Wan S. Mapping of QTL controlling seed vitality in rice under different temperature conditions. *J Plant Sci*, 2005, 23(2): 125-130. (in Chinese with English abstract)
- [71] Sabouri A, Sabouri H, Ocampo M D. Genetic analysis seedling vigour under osmotic stress in rice by QTL mapping. *Russ Agric Sci*, 2012, 38(5-6): 423-429.
- [72] Huang Z, Yu T, Su L, Yu S B, Zhang Z H, Zhu Y G. Identification of chromosome regions associated with seedling vigor in rice. *Acta Genet Sin*, 2004, 31(6): 596-603.
- [73] 林英莉, 刘国戈. 浅析种子活力的影响因素. 种子世界, 2012, 12(6): 17.  
Lin Y L, Liu G G. Influencing factors of seed vigor. *Seed World*, 2012, 12(6): 17. (in Chinese)
- [74] 李俊周, 李梦琪, 刘磊, 刘娟, 杜彦修, 赵全志. 水稻种子H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>流速和种子活力的关系研究. 华北农学报, 2017, 32(4): 189-194.  
Li J Z, Li M Q, Liu L, Liu J, Du Y X, Zhao Q Z. Study on the relationship between H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> velocity and seed vigor of rice seeds. *Acta Agric Bor Sin*, 2017, 32(4): 189-194. (in Chinese with English abstract)
- [75] 王铁固, 张怀胜, 马娟, 余宁安, 陈士林. 玉米种子活力与产量的相关分析. 安徽农业科学, 2012, 40(10): 5848-5849.  
Wang T G, Zhang H S, Ma J, Ren N A, Chen S L. Correlation analysis between seed vigor and maize yield. *J Anhui Agric Sci*, 2012, 40(10): 5848-5849. (in Chinese with English abstract)