

種子貯藏生理—種子壽命與退化

台灣大學農藝學系

曾美倉

一、種子壽命(Seed longevity)

1. 種子壽命期限

由考古學上發掘出來的種子壽命，羽扇豆(*Lupinus arcticus*) 有 10000 年，埋藏在加拿大西北部 yukon 地區泥碳沼澤中。蓮、荷種子埋於中國東北湖底下有 120~400 年，以後用放射線碳測出約有 1000 年之久。其他埋在地下的如丹麥，瑞典出土的藜科植物 *Chenopodium album* 及石竹科的 *Spergula arvensis* 都有 1700 年的壽命。至於乾燥貯藏的種子如合歡屬的 *Albizia julibrissin*，在 1700 多年後依然有活性 (表 1)。法國巴黎博物館中 100-160 年前收集的種子，許多種尚有存活力，其中豆科決明子(*Cassia multijuga*)貯存 158 年後尚有 100% 的發芽率(表 2)。Beal 於 1879 年開始在美國 Michigan 州立大學，將種子埋於濕沙中進行貯藏試驗。結果玄蔘科毛蕊花屬的 *Verbascum blattaria* 100 年後依然維持 42% 的存活率；柳葉菜科月見草屬的 *Oenothera biennis* 80 年後尚有 10% 存活率(表 3)。穀類種子、禾草、豆草及雜草種子埋於土中進行的 30 年貯藏試驗結果，30 年後全部都不存活，其中禾穀類種子 1 年內全部不發芽。20 年後禾草種子發芽率 1% 以下，豆草種子 10% 以內，雜草種子 *Ranunculus repens*(毛茛科)約 50%，*Chenopodium album* (藜)，*Rumex crispus* 30% 左右，*Lychnis alba*(石竹科)，*Polygonum persicaria*(蓼科)僅 2%(Lewis, 1983)。可見植物種子的壽命期限因物種而異，且有相當大之變異，貯藏適宜壽命可長達千年以上。正如各貯藏試驗有結果不同，主要原因除種子本身活力外，貯藏條件不同(如乾土埋藏，或濕土埋藏)為最主要原因。

Roberts(1973)，依種子之貯藏特性分為正貯型(Orthodox seed)及異貯型(Recalcitrant seed, unorthodox seed)兩種。正貯型種子壽命長，種子可以乾燥至 5% 水分含量以下而不受損傷，且能在 0℃ 下貯藏。異貯型種子壽命短，乾燥

到 30% 以下的水分時會種子受損傷，且不能在 0℃貯藏，故種子不易貯藏，因高水分含量容易感菌及退化，貯藏在 0℃以下則細胞膜內水結冰。

表 1. 考古學上出土種子的壽命

物種	地點	年限	種子活性	備註
乾燥貯藏				
<i>Albizzia julibrissin</i> 豆科合歡屬	中國	1793	活性	
<i>Cassia multijuga</i> 豆科決明屬	法國巴黎	158	活性	
<i>Canna compacta</i> 美人蕉	阿根廷	600	活性	
土壤埋藏				
<i>Lupinus arcticus</i> 羽扇豆	加拿大 Yukon	10000	活性	採種地質推定
<i>Nelumbium nucifera</i> 蓮	中國	150- 1000	活性	放射性 C 年度確認
<i>Chenopodium album</i> 藜	日本 丹麥	3000 1700	活性 活性	放射性 C 年度確認 考古學決定
<i>Spergula arvensis</i> 石竹科	丹麥	1700	活性	考古學決定

仿 Bewloy & Black(1985)

表 2. 巴黎自然博物館乾燥保存種子的發芽率。

物種	收集年	發芽率(%)		壽命 (年)
		1906	1934	
<i>Stachys nepetifolia</i> 唇形科水蘇屬	8291	10	0	77
<i>Mimosa glomerata</i> 含羞草	1853	50	50	81
<i>Meliloyus Lutea</i> 草木犀屬	1851	30	0	55
<i>Cytisus austriacus</i> 金雀兒	1843	10	0	63
<i>Trifolium arrvense</i> 車軸草屬	1838	20	0	68
<i>Cassia bicapsularis</i> 決明屬	1819	30	40	115
<i>Cassia multijuga</i> 決明子	1776	-	100	158

Becquerel (1934) (取自 Bewlry and Black 1986)

2. 正貯型種子的壽命

此型種子活力的維持以及壽命影響最大的因子為種子水分含量及貯藏溫。種子水分含量每降低 1%，壽命延長 1 倍；貯藏溫度每下降 5℃，壽命延長 1 倍(Harrington 1973)。此型種子採收後需快速乾燥，將水分降至 14% 以下才能保存種子活性。如欲長期貯藏，尚需乾燥至 5~6%(Harrington 1973)。在自然環境下，利用濕沙進行 100 年的種子埋藏試驗，結果玄蔘科的 *Verbascum blattaria* 100 年後依然維持 42% 的存活率(表 3)。Toole et al.(1946)進行 100 多種雜草種子的 40 年埋土貯藏試驗結果，認為種子埋藏於土中可以延長壽命，但有硬實之種子不見得壽命較長(表 4)。

表 3. 埋藏土壤中的種子壽命 (W.J. Beal 1879 開始試驗)。

物種	壽命 (年)
<i>Agrostemma githago</i> 石竹科麥仙翁屬	5
<i>Amaranthus retroflexus</i> 莧屬	40
<i>Brassica nigra</i> 黑芥	50
<i>Capsella bursa-pastoris</i> 薺菜	35
<i>Euphorbia maculata</i> 大戟屬	5
<i>Lepidium virginicum</i> 獨行菜屬	40
<i>Polygonum hydropiper</i> 蓼屬	50
<i>Trifolium repens</i> 車軸草屬	5
<i>Oenothera biennis</i> 柳葉菜科月見草屬	80 (10%)
<i>Verbascum blattaria</i> 玄蔘科毛蕊花屬	100 (42%)

Kivilaan & Bandurski (1981) (取自 Bewlry and Black 1986)

3. 異貯型種子的壽命

此型種子需在較高濕度下貯藏才能保持活性，因此其壽命都較短。異貯型種子大多為熱帶潮濕地區的多年生植物，種子經乾燥後壽命很快就會消失。除表 5 所列榛木(*Corylus avellana*)，栗子(*Castanea creanata*)，紅櫟(*Querus borealis*)，胡桃(*Juglans nigra*)，橡膠樹(*Hevea brasiliensis*)，可可椰子(*Cocos nucifera*)，咖啡(*Coffea arabica*)，*Cola nitida*，可可樹(*Theobroma cacao*)，茭白，菰(*Zizania aquatica*)，外其他七葉樹屬(*Aesculus*)，柳屬(*Salix*)，胡桃屬(*Juglans*)等種子都是。另外柳葉菜科，芡實(*Trapa natans*)，澤瀉(*Alisma plantago-aquatica*)

等水生植物的種子如經乾燥也很快的降低活性。檸檬以前都認為是異貯型種子，現在證明屬正貯型種子。雖然一般熱帶樹木種子不適合於低溫貯藏，但婆羅樹(*Shorea robusta*)種子收穫後在 25~30℃時，10 天內活性消失，而 10~20℃貯藏，則可以維持 2 個月的活性。異貯型種子之貯藏特性至今尚不清楚。有些種子如曝露空氣中幾個月內就消失活性，如：柳，白楊，北美白楊(cottonwood)，榆。糖槭樹(*Acer ascccharinum*)種子在自然條件下只有幾天的壽命。茭白種子在一一般條件貯藏下將很快消失活性，必須存於水中、低溫下才能長期保存。

表 4. 雜草種子 40 年埋土貯藏試驗結果。

物種	存活率 (%)
<i>Datura stramonium</i> 曼陀羅	90
<i>Phytolacca americana</i> 商陸科	90
<i>Solanum nigrum</i> 龍葵	80
<i>Convolvulus sepium</i> * 旋花科	40-50
<i>Abutilon theophrasti</i> 苘麻, 錦葵科	40-50
<i>Verbascum thapsus</i> 毛蕊草, 玄參科	40-50
<i>Onopordum acanthium</i> 大翅薊, 菊科	40-50
<i>Rudbeckia hirta</i> 金光菊屬	30
<i>Potentilla norregica</i> 薔薇科	30
<i>Lespedeza intermedia</i> * 胡枝子屬, 豆科	30
<i>Ipomoea lacunosa</i> * 甘藷屬	30
<i>Robinia pseudoacacia</i> 刺槐, 豆科	30
<i>Nicotiana tabacum</i> 菸草	10-20
<i>Ambrosia artemisifolia</i> 豚草, 菊科	10-20
<i>Oenothera biennis</i> 月見草	10-20
<i>Trifolium pratense</i> * 車軸草, 豆科	10-20

* 硬粒種子

Toole et al. (1946)

異貯型種子的形態和正貯型種子不同，大部分種子在果實中成熟，種皮不透性且周圍都是果肉或果汁(Chin et al. 1989)。生理成熟期的種子水分含量較高為 50~70%，而正貯型種子僅為 30 - 50%，種子也比正貯型大很多，但其胚一般較小，僅為正貯型之 15%大小，故很難保存種子(表 6)。同時異貯型種

子都有休眠期，並且一直往發芽系方向發育(Berjak et al. 1990)。某些種子不屬正貯型也不是異貯型，歸之為中間型，如 柑橘類、咖啡和 木瓜等 種子就是。

表 5. 異貯型(Recalcitrant)種子的貯藏條件及壽命。

物種		壽命長短	貯藏條件	壽命消失條件
<i>Corylus avellana</i>	榛木屬	6 mo	1°C PE 袋	乾燥
<i>Castanea crenata</i>	栗屬	6 mo	0 - 3°C	0°C; 水分多或過乾燥
<i>Quercus borealis</i>	櫟	20 mo	5°C 密閉	20-40%含水量
<i>Juglans nigra</i>	胡桃	4 y	3°C 戶外埋藏	乾燥
<i>Hevea brasiliensis</i>	橡膠樹	4 mo	7-10°C PE 袋	20%含水量
<i>Cocos nucifera</i>	椰子	16 mo	高濕度	乾燥
<i>Coffea arabica</i>	咖啡	10 mo	25°C 92-98RH	8-35%含水量, 10°C
			活性炭中	
<i>Cola nitida</i>	可樂	5 mo	濕度堆積	乾燥
<i>Theobroma cacao</i>	可可	8-10 w	21-27°C 種子	13°C, 乾燥
			保存於果內	
<i>Zizania aquatica</i>	茭白	14 mo	1°C 水中	乾燥

仿 King & Robert (1979)

表 6. 正貯型及異貯型之種子大小、1000 粒重及水分含量。

物種	種子大小	1000 粒重	水分含量
	長×寬(mm)	(g)	(%)
異貯型			
Artocarpus heterophyllus 波蘿蜜	35 x 24	8,520	52
Theobroma cacao 可可	25 x 25	1,995	36
Durio zibethinus Murr. 榴蓮	42 x 25	14,783	50
Nephelium lappaceumn 紅毛丹	28 x 16	3,555	49
正貯型			
Hibiscus esculentus 木槿	6 x 4	146	18
Vigna sesquipedalis 豇豆屬	12 x 5	192	16

仿 Chin et al. (1989)

二、影響種子壽命的因素

1. 內在因素

種子本身的物理及生理狀況影響壽命。如種子破損、裂開、擦傷等都比完整未受損者容易退化。甚至種子外表無損害但有生理上之損傷導致退化。例如種子發育期由於要素(N, K, Ca)缺乏而減少壽命；缺水或溫度過高(Jusfice and Bass 1978)也會減少壽命。不同批或同批種子中，未成熟粒或較小粒種子的貯藏壽命也較短，硬實種子有較長的壽命。

2. 相對濕度(Relative humidity, RH)和溫度

影響壽命最大因素為相對濕度(RH)及溫度。當 RH 為 80% 及 25-30°C 下，多數種子的活性很快會消失，但 50%RH 及 <5°C 時可以有 10 年以上之壽命(Toole, 1950)。溫度和 RH 對種子壽命之影響是相互關連的。早期 Toole(1957)認為一般種子安全貯藏條件為：60% RH，21°C；70%RH，4-10°C。但如超過 10 年的長期貯藏時，必須為 5°C 及 45-50% RH。Bass(1967)的報告，1-3 年之安全貯藏條件為 $RH + ^\circ F = 120$ 或稍大，但溫度不能超過一半。Harrington(1973)認為 $RH + ^\circ F < 100$ 時，就是安全的貯藏條件。

3. 種子水分含量

Harrington (1972)的種子最適貯藏要訣為：種子水分含量每減低 1%，壽命延長 1 倍；溫度每降低 5°C 時壽命延長 1 倍。Roberts(1973)修正為：種子水分每下降 2.5%，壽命延長一倍；溫度每降低 6°C 壽命延長一倍。符合此要訣之種子水分需在 5~14% 範圍。超過 14% 則種子呼吸作用增加、發熱、病菌感染，因而快速損壞種子活性。低於 5% 水分時會破壞細胞膜結構而加速退化。故一般認為種子水分在 5~6% 時表現最長的壽命。

由於種子的吸濕特性，會使其在不同相對濕度下維持其平衡水分含量(表 7)。種子在不同相對濕度下之平衡水分含量曲線為一 S 型曲線(圖 1)，有三個相(Phase)：phase 1 為種子化學結構上的水分，除非破壞組織不會流失，1~6% 之水分屬之。phase 2 比 phase 1 的水易於流失，此段的種子平衡水分含量和相對濕度成直線相關，在曲線上越上面部位的水分越容易乾燥流失，含此水

分之種子貯藏較不安全；曲線下方部位水分連鍵較強，不易乾燥流失，貯藏也較安全。phase 3 的種子，水分很易流失，乾燥時水分快速下降，如不乾燥而貯藏種子時，活性很快就消退。

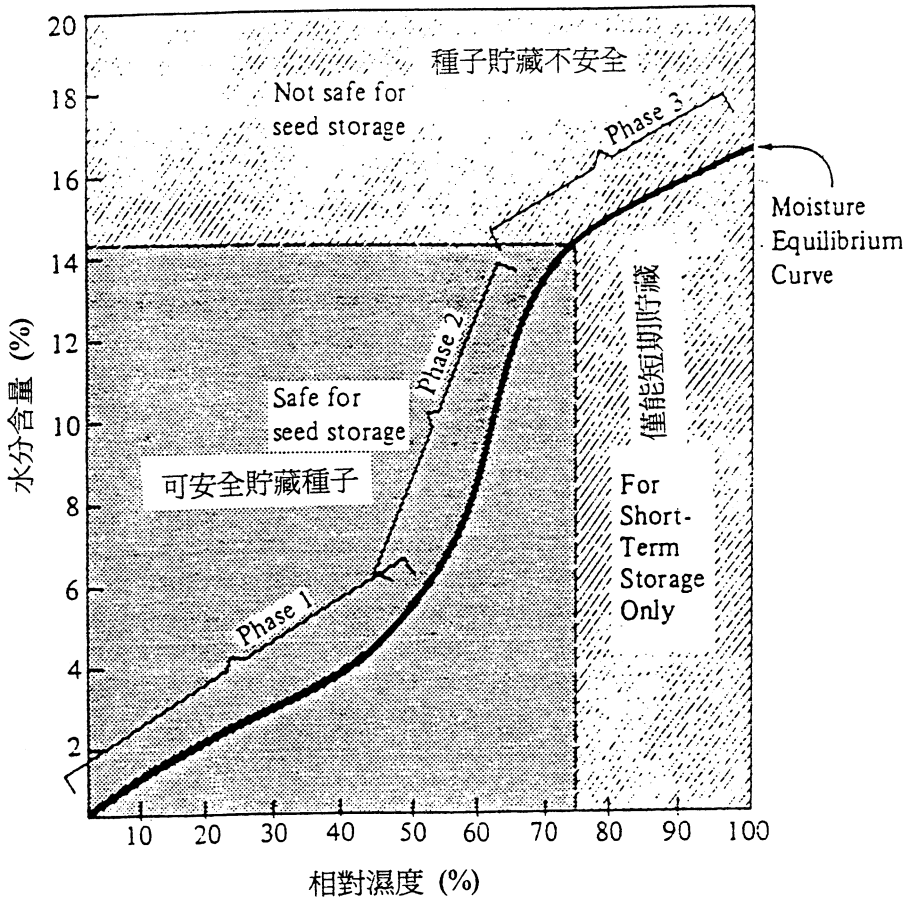


圖 1. 種子平衡水分含量曲線，說明種子含水率與相對濕度的關係
(仿 Copeland and McDonald 1995)

4. 溫度

0-5°C 低溫為一般理想之貯藏條件，雖然溫度 0°C 以下時，細胞間隙水可能會冰凍而破壞膜，使得種子退化，但種子水分含量為 14% 以下時則不會結冰，故乾燥種子可以在 0°C 以下貯藏以延長壽命。不過如貯存在冷藏庫時，種子將會吸濕使含水率增加，故需在較低的相對濕度或密封條件下貯藏以免水分增加而使種子退化。一般相對濕度增高時種子水分增多，使得水解酵素活性增

加，呼吸作用增大而增加游離脂肪酸(fatty acid)，而高溫則促進各種酵素作用及代謝反應的速率，使得種子加速退化。故含水率是影響種子壽命的關鍵因素，而高溫可以使高水分的種子加速退化，但對低水分種子壽命的影響卻較小。低水分種子可以在 25°C 以上地方貯藏，但高水分種子則必須在 10°C 以下貯藏才安全。

表 7. 主要作物相對貯藏力(Relative storability index)。

1=貯藏 1-2 年發芽率為 50%； 2=貯藏 3-5 年發芽率為 50%；
3=貯藏 5 年以上發芽率為 50%；

作物	相對貯藏力指數	作物	相對貯藏力指數	作物	相對貯藏力指數
玉米	1	大麥	2	燕麥	2
真珠粟	1	蕎麥	2	青花菜	2
果園草	1	紅花三葉草	2	胡蘿蔔	2
大豆	1	亞麻	2	胡瓜	2
萵苣	1	油菜	2	菠菜	2
香菜	1	水稻	2	黑麥草	2
百慕達草	1	燕菁	2	地毯草	3
棉	1	小麥	2	苜蓿	3
落花生	1	高麗菜	2	甜菜	3
黑麥	1	甜玉米	2	白三葉草	3
高粱	1	南瓜	2	番茄	3
向日葵	1	百喜草	2	苕子	3
洋蔥	1	埃及三葉草	2	野牛草	3

仿 Justice & Bass (1978)

5. 遺傳因素

許多種類的種子，在遺傳上或化學成分上就適合於長期貯藏。長壽種子的種皮堅硬、不透性，如美人蕉(*Canna*)，豆科的百脈根屬(*Lotus*，烏腳擬三葉草)和羽扇豆(*Lupinus*)的種子壽命都可達 500 年。其他有硬粒種子之種類如合歡屬(*Albizia*)、決明屬(*Cassia*)、草海桐科(*Goodia*)和三葉草(*Trifolium*)種子等 100 年後尚可發芽 (Harrington, 1972)。而農藝及園藝作物種子的壽命都不是很長，一般認為油分含量高之種子比含量低的種子不易貯藏，但以全部化學成分比較

也可能發生誤導，事實上種子的幼植物(胚)部位上的油分含量才是重要，例如小麥種子的油分含量為 3%，但胚部位則為 27%。另外不同物種雖然有相同之化學成分，但因遺傳潛力相異而有不同的貯藏力(storability)。依作物種類遺傳因素影響種子貯藏力的大小，可將作物種子的相對貯藏力指數概分為三級。指數 1 表示貯藏 1-2 年後尚有 50%發芽率；指數 2 表示貯藏 3-5 年後尚有 50%發芽率；指數 3 表示貯藏 5 年以上尚有 50%發芽率(表 7)。遺傳因素影響種子貯藏力不只在物種間存在，同一作物，也因品種不同而有不同的貯藏力。

6.微生物(microflora)發生

在田間，當相對濕度為 90~95%或種子水分含量達 30~35%時容易感染田間真菌(field fungi)，真菌感染的種子在貯藏期間容易退化。而倉庫真菌(storage fungi)在相對濕度 65~90%，溫度 30~33℃貯藏時最易發生。在 0~55℃也會發生，但 RH<65%，含水率穀類<13%，油料類種子<7-8%時倉庫真菌就不會發生。主要的倉庫真菌有 *Aspergillus* 和 *Penicillium* 兩種。真菌最易侵害種子的胚部位，不僅使種子退化也會產生代謝毒素使種子組織壞死。

7.機械傷害

種子生產過程中受到機械的輕微傷害，雖然不很嚴重，但對以後種子之貯藏壽命影響比經濟上來得大。其中以胚部位的傷害對種子壽命影響最大。種子機械傷害部位也較易感染真菌使種子退化。硬粒創傷也易使種子受機械傷害而發生退化。棉花種子常因去棉纖維的時候受機械傷害導致貯藏力降低。

8.種子成熟度

溫度、水分、品種和養分狀況會影響種子的成熟，因而也影響種子的貯藏力。種子貯藏力最大之時期為生理成熟期。許多植物如禾本科，有許多花序，各花序或每一花的發育程度都不同，因此收穫的種子有不同的成熟度及貯藏力。除種子成熟度外，種子的植株養分狀況也會影響種子壽命。如胡蘿蔔及甜椒的植株缺 N，K，Ca 時產生的種子壽命較短，但缺 P 並不表現貯藏力下降(Harrington 1960)。

表 8. 25℃室溫，各種相對濕度下，主要作物的平衡水分含量

園藝種子							農藝作物							
物種	% RH						物種	% RH						
	10	20	30	45	60	75		15	30	45	60	75	90	100
蠶豆	4.2	5.8	7.2	9.3	11.1	14.5	大麥	6.0	8.4	10.0	12.1	14.4	19.5	26.8
皇帝豆	4.6	6.6	7.7	9.2	10.0	13.8	蕎麥	6.7	9.1	10.8	12.7	15.0	19.1	24.5
豇豆	3.0	4.8	6.8	9.4	12.0	15.0	玉米	6.4	8.4	10.5	12.9	14.8	19.1	23.8
甘藍	3.2	4.6	5.4	6.4	7.6	9.6	亞麻	4.4	5.6	6.3	7.9	10.0	15.2	21.4
白菜	2.4	3.4	4.6	6.3	7.8	9.4	燕麥	5.7	8.0	9.6	11.8	13.8	18.5	24.1
胡蘿蔔	4.5	5.9	6.8	7.9	9.2	11.6	落花生	2.6	4.2	5.6	7.2	9.8	13.0	-
芹菜	5.8	7.0	7.8	9.0	10.4	12.4	水稻	6.8	9.0	10.7	12.6	14.4	18.1	23.6
甜玉米	3.8	5.8	7.0	9.0	10.6	12.6	黑麥	7.0	8.7	10.5	12.2	14.8	20.6	26.7
胡瓜	2.6	4.3	5.6	7.1	8.4	10.1	高粱	6.4	8.6	10.5	12.0	15.2	18.8	21.9
茄子	3.1	4.9	6.3	8.0	9.8	11.9	大豆	4.3	6.5	7.4	9.3	13.1	18.8	-
萵苣	2.8	4.2	5.1	5.9	7.1	9.6	小麥	6.8	8.5	10.1	11.8	14.8	19.7	25.0
芥菜	1.8	3.2	4.6	6.3	7.8	9.4								
黃秋葵	3.8	7.2	8.3	10.0	11.2	13.1								
洋蔥	4.6	6.8	8.0	9.5	11.2	13.4								
碗豆	5.4	7.3	8.6	10.1	11.9	15.0								
甜椒	2.8	4.5	6.0	7.8	9.2	11.0								
蘿蔔	2.6	3.8	5.1	6.8	8.3	10.2								
菠菜	4.6	6.5	7.8	9.5	11.1	13.2								
南瓜	3.0	4.3	5.6	7.4	9.0	10.0								
番茄	3.2	5.0	6.3	7.8	9.2	11.1								
西瓜	3.0	4.8	6.1	7.6	8.8	10.4								

Harrington (1960)

三、種子貯藏(Seed storage)

1.空調貯藏(conditioned storage)：需注意溫度及相對濕度之調節。

(1).一般經濟作物種子貯藏時應考慮之因素：

A.那一類種子:

- 種子和穀粒價格差異如何?
- 貯存時的種子價格和貯藏力。
- 種子容重量：容量才能反應貯藏成本。
- 處理過的種子在未來市價的變化：當一般穀子或必須倒掉。
- 種子的貯藏量(容積)。

B.貯藏期限

種子冷藏庫之維護、電力等都需成本，較低涼、乾燥地區成本低，高溫、潮濕地區成本高，故應考慮貯藏期限。一般約保存 2 年左右。

C.貯藏種子的品質

低品質種子在空調貯藏下較高品質種子容易退化。(圖 2)

D.貯存期間種子重量的減少

高水分種子貯存在 40% RH 空調室時，水分會降至 10%，因而種子重量減輕，種子密度增加(單一容積之種子數多)。

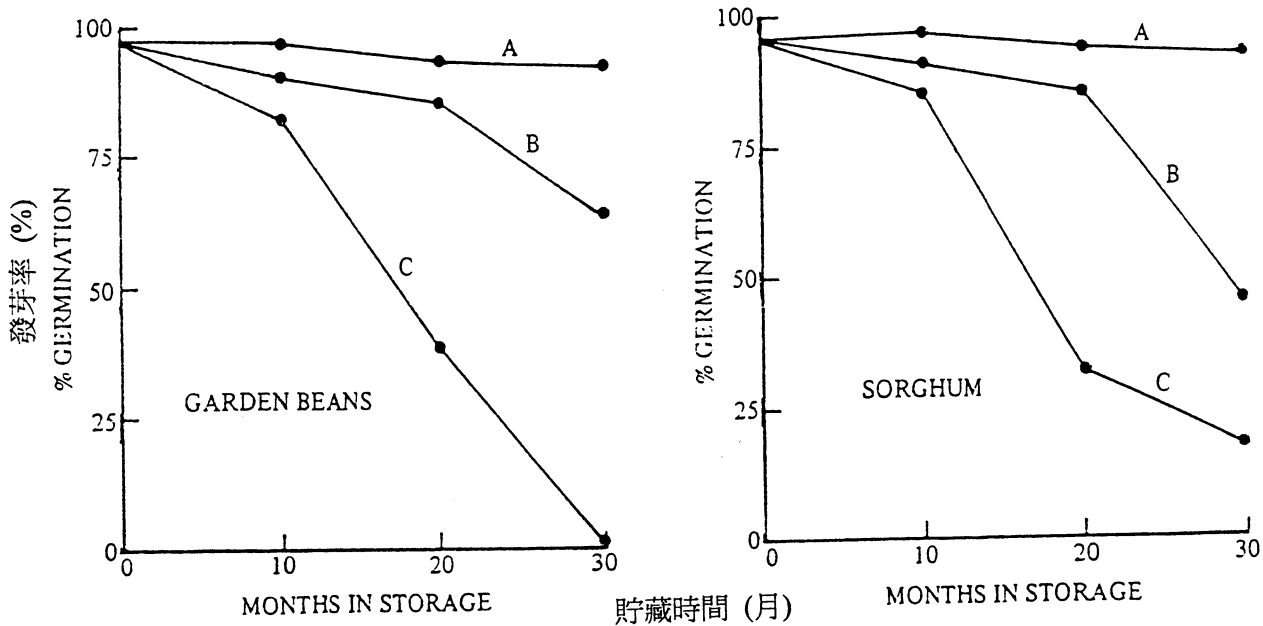


圖 2. 三批不同活力的菜豆及高粱種子在室內之貯藏壽命。(仿 Delouche(1973))

(2).貯藏條件：

A.一般穀類作物(大麥、小麥、玉米、高粱、水稻等)：

貯存 1 年：種子水分 12~13%，一般室溫。

貯存 2 年：水分<10%，溫度<20℃。

B.溫帶禾草，及豆類作物

貯存 1 年：種子水分 10~11%，一般室溫。

貯存 2 年：水分<10%，溫度<20℃。

C.大豆、落花生

貯存 1 年：種子水分 11~12%，溫度<20℃。

D.種原保存

長期貯藏(基礎保存)：-15~-20℃，30±3%RH (農試所 -12±2℃)

中期貯藏(活用保存)：1±2℃，40±3%RH。

短期貯藏：10±2℃，40±3% RH。

2.超低溫貯藏.(cryogenic storage)

利用液態氮超低溫(-196℃)貯藏，(種子實際貯存於-150℃內)。低成本、維護容易、安全。多利用於種原的長期保存。大部分作物種子(正貯型)都可利用液態氮的超低溫貯藏。

3.密封(閉)貯藏(hermetic storage)

將種子用錫罐密封貯藏，許多商業種子採用此法包裝。最主要為防潮，以維持種子活性。密封貯藏的種子水分含量必須比一般包裝低 2-3%。溫帶地區冬季低溫乾燥(65%RH 以下)，13% 水分之種子會繼續下降水分，而不易有病菌感染導致老化，故澱粉類種子水分大於 12%，油脂類種子大於 9%時，則密封貯藏反而比一般貯藏容易退化(Harrington 1973)。密封貯藏常將罐中空氣抽出，此因低水分種子在 O₂ 條件貯藏時反而由於脂質過氧化作用而容易劣變。另有將低含水率種子進行真空包裝(in vacuo)，有些報告認為真空包裝可以延長種子壽命(Justice and Bass 1978)。

4.容器貯藏(containerized seed storage)

利用各種鹽類飽和溶液來控制相對濕度(表 8)再貯藏種子。常用的種子乾

燥劑(Silica gel-cobalt chloride)，當相對濕度超過 45%時，會由藍色變為粉紅色。每 10kg 種子放 1kg 乾燥劑，可使容器內相對濕度保持在 45%以下，可以安全貯藏幾年，為最簡便之貯藏方法，因不需設備，成本低，防蟲、防水、防霉，但需經常注意乾燥劑的效果(藍色)。

5.極乾燥貯藏 (ultra-dry seed storage)

種原長期保存技術通常採用 IBPGR(International Board for Plant Genetic Resources)推薦的 $5 \pm 1\%$ 種子水分含量在 -18°C 以下溫度條件，密封貯藏 (IBPGR 1976)。不過依種子活力方程式預測種子儲存壽命時，種子含水量在 11%以下，臨界含水量以上時種子壽命與含水率的對數呈直線相關。臨界含水量因物種而異，如豌豆為 6.2%，水稻為 4.43%，油菜 2.82%，萵苣 2.56%。一般而言，作物種子之臨界含水量在 7-10%RH 下的種子平衡含水量(Ellis et al. 1989; Ellis et al. 1990)。如是以極乾燥(含水率 $<5\%$)種子貯藏時應可以更加延長種子壽命。Eillis et al.(1993)將 17 種十字花科種子放在 18°C ，6-7%RH 下乾燥使種子含水量低至 1.2-4.3%，然後密封貯藏於 $5-10^{\circ}\text{C}$ 條件下。25 年後，10 種發芽率維持不變，6 種反而因休眠性解除提高發芽率，說明極乾燥種子貯藏在種原長期保存上是可行的。最近 FAO/IPGRI(International Plant Genetic Resources Institute)的種原長期貯藏之種子含水率也推薦用 3-7% (FAO/IPGRI, 1994)。在胡蘿蔔，落花生，萵苣，油菜及洋蔥的 5 年貯藏試驗結果， 20°C 低溫條件下含水率 2.0-3.7%和 5.5-6.8%都能維持高的發芽率，而在 20°C 室溫條件，雖然發芽率減退，但 2.0-3.7%極乾燥種子的發芽率顯著的比 5.5-6.8%乾燥種子為高(表 9) (Ellis et al., 1996)。故認為缺乏低溫貯藏設備時可以採用極乾燥種子貯藏，如果有低溫貯藏設備則現有 IBPGR(1976)(18°C ，5%含水率，密封)及 FAO/IPGRI(1994)(20°C ，3-7%含水率，密封)推薦的貯藏條件依然是最佳的。然而 Vertucci & Roos(1990)認為每一貯藏溫度都有其最適之種子水分含量，並且最適水分含量因貯藏溫度下降而提高(Vertucci & Roos, 1993)。豌豆種子在 $5-65^{\circ}\text{C}$ 及 1-90%RH 不同組合條件下貯藏，2 年結果的種子老化程度証明了此種現象， 65°C 時最適含水率為 1.5%(乾基)， 15°C 時則為 10.1%。當含水量低於最適含水率時種子老化速率反而加快(Vertucci et al., 1994) (圖 3)。

表 9. 乾燥及極乾燥種子在低溫(-20℃)及室溫(20℃)貯藏 5 年後的發芽率(%)

物種	貯藏溫度 (°C)			
	-20		20	
	水分含量 (%)		水分含量 (%)	
	2.0 - 3.6	5.5 - 5.8	2.0 - 3.6	5.5 - 5.8
萵苣	97	96	82	65
胡蘿蔔	79	79	72	68
落花生	92	96	93	78

Eillis et al. (1996)

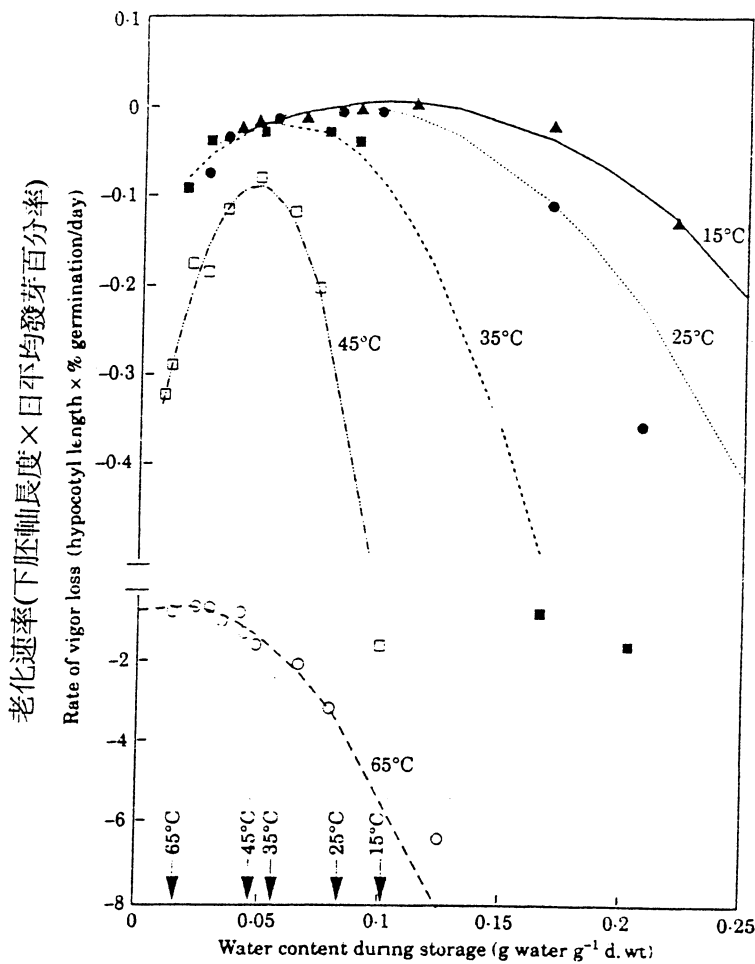


圖 3. 黑暗及各種貯藏溫度下，豌豆種子老化速率與水分含量的關係 (仿 Vertucci et al. 1994)

四、種子的劣變, 退化 (Seed deterioration)

美國 1984 年種子銷售額達 20 億美元，估計大約有該金額的 25%(約 5 億美元)，由於種子品質太差而損失(McDonald and Nelson 1986)。目前全世界種子產值估計約 500 億美元，其中國際種子貿易額約 300 億，美國等 16 個主要國家佔 2/3 約 210.2 億美元，以美國最多為 45 億，荷蘭最少為 3 億美元(Le Buance 1996)。如是則單以美國每年由於種子品質太差而損失的金額大約有 10 億美元以上，故全球由於種子退化的損失相當大，特別是熱帶高濕區、低開發國家，因種子在高溫、高濕下退化更快。

Delouche(1973)認為：(1).種子退化是難以改變的過程。所有有生命的生物都會老化、死亡，種子亦然，但可以用適當的貯藏條件來減緩退化速率。(2).種子退化是一種不可逆的過程，種子一旦開始退化就不能恢復，即低活勢種子不可能恢復成高活勢種子。許多種子處理可以改進田間的萌芽力，只是使種子發揮其最大潛力而已，基本上生理品質並沒有改進。(3).種子退化依品種、種子批而異，種子退化程度品種間有相當大的差異，同一品種不同批間的貯藏力也不同，甚至同一批不同個粒間也不同。

(一)、種子退化的徵狀

貯藏期間種子品質分佈的改變如圖 4，貯藏時間增長，高品質種子比例減低，高、低品質分佈曲線改變，分佈範圍變大。

1.種子形態改變

豆類種皮顏色可做為種子退化的指標，三葉草、落花生、大豆等種子退化時種皮變深暗色。種皮顏色改變是由於高溫、高濕下氧化作用的結果(Hughes and Sandsted 1975)。萵苣種子退化時子葉會產生紅色壞疽組織(Bass 1970)。

2.微細構造(ultrastructure)改變

大部分種子(小麥、碗豆、松)退化時，幼胚的脂質體(Lipid bodies)會結合一起，原生質膜會縮收。

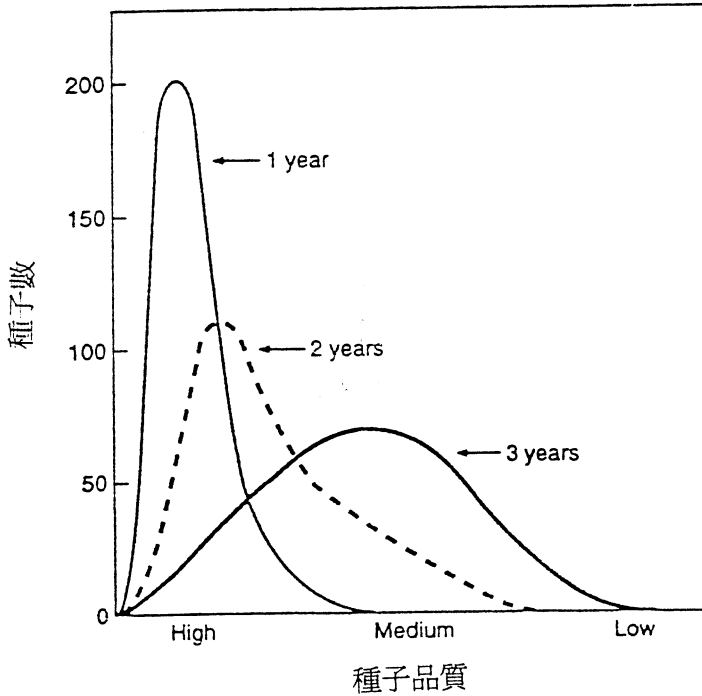


圖 4. 大豆種子三年貯藏中品質下降假設曲線
(仿 McDonald and Wilson(1980))

3.細胞膜(Cell membranes)破裂

退化種子的細胞組成分活性減退，當浸潤時會滲漏出。正常、活力好之種子有許多細胞組成物，許多滲出之化合物是維持種子內在滲透壓所必須，它是吸收水分使胚根膨壓突破種皮萌芽所必須的。滲出之物質致使病菌繁生。種子物質之滲漏是由於細胞膜破裂，使得膜磷脂(membrane phospholipids)消失。種子退化致使磷脂減少之現象，在胡瓜(Koostra and Harrington 1969)、豌豆(Powell and Matthews 1981)、大豆(Priestley and Leopold 1983)、蕃茄(Francis and Coolbear 1984)，和向日葵(Halder et al. 1983)等種子都可發現。退化種子磷脂減失是由於磷脂酵素活性和油脂過氧化作用的關係。但亦有報告認為磷脂只有在高相對濕度下才會減少(加速老化下減少特別多)，而在長期貯藏並不會少(Koostra and Harrington 1969)。這是由於磷脂酵素是水解酵素，在種子水分高時活性大。

4. 酵素活性(enzyme activity)消失

測定種子退化最敏感的是種子發芽時物質崩解和生物合成新組織時的酵素活性。酵素如澱粉酵素(amylases)，蛋白酵素(proteinases)，細胞色素氧化酵素(cytochrome oxidase)，甘油醛磷酸脫氫酵素(glyceraldehyde phosphate dehydrogenase)等。常用的 TTC(tetrazolium test)活力測定法就是測定 dehydrogenase 的活性，另如穀氨酸脫羧化酵素(glutamic acid decarboxylase, GADA)活性測定亦是。不過也有報告認為有些退化或熱傷害種子，依然有高的酵素活力。

5. 呼吸作用(respiration)減少

種子退化時呼吸作用變弱，終於導致不發芽。種子發芽初期呼吸作用量和以後的幼苗活力相關(Woodstock and Feeley 1965)。種子退化和 O_2 消耗量有關。呼吸商(Respiratory quotient, RQ)為產生 CO_2 量除於 O_2 消耗量，退化種子具高 RQ(>1.5)。

6. 種子滲漏物(seed leachates)增加

退化種子浸於水中時，滲漏物會增加，可利用導電度(electrical conductance)法測出，也可測定滲漏物質的可溶性糖含量(Abdul-Baki and Anderson 1970)。

7. 游離脂肪酸(free fatty acid)含量增加

磷脂水解產生甘油(glycerol)和脂肪酸(fatty acid)，特別是種子水分增加時，作用更快。棉花種子的游離脂肪酸含量大於 1%時就不會發芽。種子受微生物、霉菌、真菌等之侵入時，種子內之游離脂肪酸會增加。

8. 退化種子的發芽表現

(1)萌芽延遲，(2)幼苗生長速率小，(3)發芽率降低，(4)可發芽的環境條件變狹(受限制)，(5)田間萌芽力消失，幼苗成活率低，(6)發芽及幼苗生長時對不良環境的抗(耐)性降低，(7)由於胚部分器官退化，產生不正常幼苗。如胡瓜種子經老化處理後，下胚軸柄(hypocotyl peg)發育不良，不能突出種皮萌芽。(8)退化嚴重時種子死亡，不能發芽。

(二)、種子退化原因

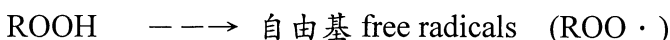
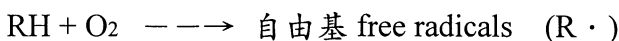
種子退化原因相當複雜，是由多方原因造成的。

1.脂質過氧化作用(lipid peroxidation)

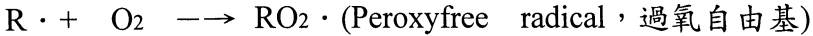
脂質自動氧化會產生自由基(free radicals)，開始時種子細胞膜系內不飽和脂肪酸(RH)如油酸(oleic acid)和亞油酸(linoleic acid)自動氧化產生自由基($R\cdot$)，同時自由基 $H\cdot$ 和羥基($ROOH$)結合而留下一個過氧自由基($ROO\cdot$)自由基有一個未配對的電子，故它是電子供體也是電子受體，在生化反應中極為活躍，因此一但自由基出現，它與電子配對的分子起反應時會產生另一新的自由基。自由基可與 O_2 結合產生氫化過氧化物(hydroperoxide)及繼續產生自由基。最後自由基相結合，結束反應(圖 6)。此時磷脂質(Phospholipids)的膜系損傷，酵素鈍化。

脂質自動氧化在所有細胞都會生，但當細胞吸水時，水成為化合物和大分子(酵素)間之緩衝物，使酵素不起作用。在高溫及 O_2 濃度增加時，會加速脂質自動氧化作用的發生。Harrington (1973)認為只有種子水分在 6%以下時才會產生脂質自動氧化劣變，當種子水分含量小於 6%時，包圍大分子(如酵素)的單層水膜成為不連續，使得酵素等大分子可與脂質直接接觸引起脂質自動氧化，產生自由基和過氧化氫。水分含量為 6~12%時可維持種子活性，而>12%時應是其他原因產生劣變。脂氧合酵素(Lipoxygenase)這種酵素因能催化使 O 分子加入不飽和脂肪酸，故也可以增生自由基，但需在種子水分大於 14%時作用才最大，所以自動氧化應只在低水分下才會發生。故脂質過氧化作用在吸濕加速老化時是由於脂氧合酵素(Lipoxygenase)所引起，而長期貯存老化則是由於自動氧化(autoxidation)引起。可見 O_2 對貯藏種子有害，也說明密封貯藏是有道理的，而脂質過氧化作用會破壞細胞膜系的完整性。

開始：



增殖：



終結：

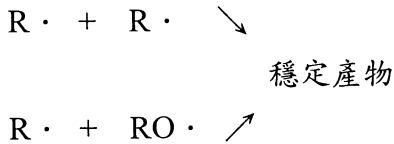


圖 5. 自動氧化(autooxidation)產生的自由基(free radical)連鎖反應。
(仿 Willson and McDonald 1986)

自由基也會使蛋白質變質及傷害染色體的 DNA，故貯藏久且老化的種子會發生遺傳突變，而大部分突變屬於染色體畸變(chromosomal aberration)，它會使發芽種子的體細胞分裂(mitosis)延遲及影響幼苗的正常發育(Murata et al. 1984)。故 Roos (1982)認為這種有絲分裂障礙對種原遺傳完整性並沒有影響。

脂質過氧化作用也會產生揮發性醛類(aldehydes, -CHO)，退化種子濕潤時，產生的揮發性醛類比新鮮種子多 20 倍。這些化合物可以促使真菌孢子發芽生長。分析揮發性醛類含量，也可做為種子活勢(vigor)之指標(Wilson & McDonald, 1986)。

欲使種子脂質過氧化作用達最少之方法為：

- (1).調修脂質(lipid modification)：育種家可以改變飽和／不飽和脂肪酸比，使飽和脂肪酸增加，就可以減少脂質過氧化作用的發生。如大豆缺脂氧合酵素(Lipoxygenase-deficient)品系之育成。
- (2).調整 O_2 分壓(oxygen pressure)：降低種子週圍的 O_2 量，可以減少起始自由基的發生，這也是密封容器貯藏種子可以長期保存的原因。
- (3).抗氧化劑(antioxidant)處理：Vitamin E (α -tocopherol 生育醇) 抗氧化劑是自由基的清道夫。估計 1 個 tocopherol 分子可以保護好幾千個脂肪酸分子

量免於氧化。Tocopherol 存在於種子油脂內，和油脂不飽和脂肪酸量成正相關。許多嘗試利用抗氧化劑來消除脂質過氧化作用都未成功，難的是這些化合物都是不溶於水。但 Woodstock et al. (1983)，以注入 tocopherol 的香菜及洋蔥種子，經冷凍乾燥後可以長期貯存。

- (4).吸濕／乾燥處理(hydration／dehydration treatments)：吸濕／乾燥處理，也就是萌爆(priming)處理，並不會延長種子壽命，但發芽時可以促進幼苗生長。其原理為當種子吸水時可以修補被自由基破壞的膜系和其他化合物。許多研究認為將劣變種子先經濕潤，即放在高濕或放在滲透器內吸濕，然後乾燥處理時，種子的表現會好些。這些處理方法就是修補脂質過氧化作用引起的膜系破壞，許多商業種子用此方法來控制品質。

2.官能構造(functional structures) 退化

種子退化時細胞膜失去透過性選擇，容許細胞質代謝物(cytoplasmic metabolites)漏出至細胞間隙。而膜官能退化是由於磷脂(phospholipids)被磷脂酵素水解和磷脂自動氧化的發生。粒線體(mitochondrial) 官能退化和官能改變也是種子退化主要原因，退化情形為：(1)粒線體失去膨脹—收縮能力，一直呈膨脹狀態。(2)粒線體膜退化致使官能消失而破裂。(3)粒線體退化，會使ATPase 增加和使呼吸作用必須的氧化磷酸化作用(phosphorylation)能力下降。ATPase 是 ATP 和 ADP 解體的催化劑，故 ATPase 增加使得粒線體內的能量都用完。ATP 也可以幫助使膨脹粒線體恢復收縮能力，免於老化，故如 ATP 消失退化的粒線體就會呈現瓦解。

3.核糖體(ribosomes)的異常

退化種子隨著官能退化而來的是核糖體的分解。聚核糖體(polyribosomes)一般都在新 mRNA (messenger RNA)合成先與舊 mRNA 分離，以使發芽中之幼苗合成新蛋白質。而死亡種子的聚核糖體不會分離，以致妨礙蛋白質的合成。種子老化程度可用蛋白質合成量的降低測出。種子長期貯藏也發現貯存性 mRNA 會消失(Osborne 1983)；亦即種子老化會降低新 mRNA 的形成。

4.酵素(enzyme)活性退化及效性消失

劣變種子因蛋白質的變性，酵素蛋白也發生變性，其觸酵素(catalase，過氧化氫酵素)，脫氫酵素(dehydrogenase)，穀氨酸去羧酵素(glutamic acid decarboxylase)等酵素活性都減退。酵素活性減退使得種子的呼吸力低，亦即ATP 能量變低，發芽種子的食物供應減少。

5. 水解酵素(hydrolytic enzymes)的形成及活動

種子發芽時需吸水到某一程度，這時水解酵素就活動了。當種子水分含量維持高含量時，正常發芽發生，但如水分未達發芽所需量時，將由於能量消耗及分解物質的累積，使得種子劣變。例如油料類種子由於脂質酵素作用，使得游離脂肪酸增多導致種子劣變。相關酵素如磷脂酵素(phospholipase)水解磷脂而使種子膜系結構破壞。磷脂酵素的活動，使ATP轉換成ADP，結果由於磷酸的酸性增加而損失能量。其他種子水分含量高時，活動的水解酵素有澱粉酵素(Amylases)和蛋白水解酵素(proteolases)。此種退化現象，僅出現在水分含量20%左右，時間很短，且劣變速度快。如種子水分小於20%，則主要由其他原因引起。

6. 發芽觸動機制(mechanisms for triggering germination) 崩解

發芽觸動機制的崩解也是種子退化原因之一。GA 和 cytokinins 可觸動酵素活性以使種子發芽。老化種子處理植物生長素時，可以促進發芽，例如部分老化的油菜種子經 ethylene 處理後，可得到正常的幼苗(Takayanagi and Harrington 1971)；GA 處理可以促進部分老化芥菜種子的發芽率和活力(Harrington 1973)，也可以保護種子使不致於老化(Petruzzelli and Taranto 1985)；GA 對大麥種子也有相同的效果(Huber and McDonald 1982)。

7. 遺傳劣變

許多物種都發現劣變種子會增加染色體異常，這是由於體細胞突變(Somatic mutation)的結果。Gustafsson(1937)發現X-ray處理過的種子或老化的種子，其染色體融合或切斷的比率比新鮮種子來的多。James(1960)也發現大麥種子有此種劣變現象，認為：種子老化時染色體的性質會慢慢改變，種子突變比例和老化程度呈正相關，種子活性也依種子老化而減退。退化種子的

胚，DNA 損傷及修復功能降低，因而影響轉錄和轉譯能力的下降，及錯錄錯譯可能性的增加，故會出現幼苗畸形、矮小等現象。

8.貯藏食物減少

過去都認為種子老化是由於貯藏食物消耗的關係。但事實上 1000~2000 年的種子依然保存有完整的食物，甚至種子喪失發芽力時，組織中仍有大量的貯藏養分。

9.分生組織細胞(meristematic cells)饑餓

和前項食物耗盡原理一樣，胚分生組織細胞雖然只有少數細胞，但會因缺少能量，食物而傷害或死亡，即分生組織細胞因消耗掉提供的能量，就無法轉換 ADP 成 ATP。

10.有毒化合物之累積

低水分含量種子在貯藏時，因降低呼吸作用及酵素活性可能導致有毒物質累積，而使種子活性降低。ABA 發芽抑制物質逐漸累積而使種子老化。其他有毒代謝物如酚類化合物(phenolic compound)和多胺(polyamine)之累積，也是種子劣變原因之一。

引用文獻

- 1.高橋成人, 1991a. 種子的世界(16) 農業及園藝, 66(5): 595 - 598.
- 2.高橋成人, 1991b. 種子的世界(17) 農業及園藝, 66(7): 817 - 820.
- 3.郭華仁。1995。種原庫的種子技術。作物種原保育技術研習會專刊。pp.122 - 149。
- 4.Abdul-Baki, A. A., and J. D. Anderson. 1970. Viability and leaching of sugars for germinating barley. Crop Science. 10: 31 - 34.
- 5.Bass, L. N. 1970. Prevention of physiological necrosis (red cotyledons) in lettuce seeds(*Lactuca sativa* L.). Journal of American Society of Horticulture Science. 95: 500 - 553.

6. Berjak, P., J. M. Farrant, D. J. Mycock, and N. W. Pammenter. 1990. Recalcitrant (homoiohyous) seeds: The enigma of their desiccation sensitivity . Seed Science and Technology. 18 : 297 - 310.
7. Bewley J. D. and M. Black, 1986. Seeds, Physiology of development and germination. pp. 89 - 113. Plenum Press, New York and London.
8. Chin, H. F., B. Krishnapillay, and P. C. Stanwood. 1989. Seed moisture: Recalcitrant vs. orthodox seeds. In: Physiology of seed deterioration, eds. M. B. McDonald and G. J. Nelson, pp. 15 - 22. Crop Science Society of America, Madison, WI.
9. Copeland L. O. and M. B. McDonald, 1995. Seed Science and technology (third edition) pp. 181 - 220. Chapman & Hall, New York.
10. Delouche, J C. 1973. Precepts of seed storage . Proceedings of the Mississippi State Seed Processors Shortcourse, 1973 : 93 - 122.
11. Ellis, R.H., T. D. Hong and E. H. Roberts 1989. A comparison of the low-moisture-content limit to the logarithmic relation between seed moisture and longevity in twelve species. Annals of Botany, 63 : 601 - 611.
12. Ellis, R.H., T. D. Hong, E. H. Roberts and K. L. Tao. 1990. Low moisture content limit to relations between seed longevity and moisture. Annals of Botany, 65 : 493 - 504.
13. Ellis, R.H., T. D. Hong , M. C. Martin, F. Perez Garcia and C. Gomez-Campo. 1993. The long-term storage of seeds of seventeen crucifers at very low moisture content s. Plant Varieties and Seeds. 6 : 75 - 81.
14. Ellis, R.H., T. D. Hong, D. Astley, A. E. Pinnegar and H. L. Kraak, 1996. Survival of dry and ultra-dry seeds of carrot , groundnut, lettuce, oilseedrape, and onion during five years' hermetic storage at two temperatures. Seed Sci. & Technol. 24 : 347-358.
15. FAO/IPGRI. 1994. Genebank standards. FAO International plant genetic Resources Institute, Rome.
16. Francis, A., and P. Coolbear. 1984. Changes in the membrane phospholipid composition of tomato seeds accompanying loss of germination capacity caused

- by controlled deterioration. *Journal of Experimental Botany*. 35:1764 - 1770.
17. Francis, A., and P. Coolbear. 1984. Changes in the membrane phospholipid composition of tomato seeds accompanying loss of germination capacity caused by controlled deterioration. *Journal of Experimental Botany*. 35:1764 - 1770.
18. Halder, S., S. Kole, and K. Gupta. 1983. On the mechanism of sunflower seed deterioration under two different types of accelerated aging. *Seed Science and Technology*. 11:331 - 339.
19. Harrington, J. F. 1972. Seed storage and longevity. In: *Seed Biology*, Vol. 3, ed. T. T. Kozlowski, pp. 145 - 240. New York: Academic Press.
20. Harrington, J. F. 1973. Biochemical basis of seed longevity. *Seed Science and Technology*. 1: 453 - 461.
21. Huber, T. A., and M. B. McDonald. 1982. Gibberellic acid influence on aged and unaged barley seed germination and vigor. *Agromony Journal*. 74:386 - 389.
22. Hughes, P. A., and R. F. Sandsted. 1975. effect of temperatures, relative humidity, and light on the color of California Light Red Kidney bean seed during storage. *Horticultural Science*. 10: 421 - 423.
23. International Board for Plant Genetic Resources. 1976. Report of the IBPGR Working Group on Engineering , Design and Cost Aspects of Long-term Seed Storage Facilities. International Board for Plant Genetic Resources, Rome.
24. Justice, O. L., and L. N. Bass. 1978. Principles and practices of seed storage. USDA Agricultural Handbook 506.
25. Koostra, P. T., and J. F. Harrington. 1969. Biochemical effects of age on membranal lipids of *Cucumis sativus* L. seed. *Proceedings of International Seed Testing Association*, 34:329 - 340.
26. Le Buanec, B. 1996. Globalization of the seed industry: current situation and evolution. *Seed Science and Technology*. 24: 409 - 417.
27. McDonald, M. B., and G. J. Nelson, eds. 1986. *Physiology of seed deterioration*. Crop Science Society of America, Madison, WI.
28. Murata, M., E. E. Roos, and T. Tsuchiya. 1984. Chromosome damage induced by artificial seed aging in barley. III. Behavior of chromosomeal aberrations

- during plant growth. *Theoretical and Applied Genetics*. 67: 161 - 170.
29. Osborne, D. J. 1983. Biochemical control systems operating in the early hours of germination. *Canadian Journal of Botany*. 61:3568 - 3577.
30. Petruzzelli, L., and G. Taranto. 1985. Effects of permeations with plant growth regulators via acetone on seed viability during accelerated aging. *Seed Science and Technology*. 13:183 - 191.
31. Powell, A. A., and S. Matthews. 1981. Association of phospholipid changes with early stages of seed aging. *Annals of Botany*. 47: 709 - 712.
32. Priestley, G. R., and A. C. Leopold. 1983. Lipid changes during natural aging of soybean seeds. *Plant Physiology*. 63:726 - 729.
33. Robert, E. H. 1973. Predicting the storage life of seeds. *Seed Science and Technology*. 1: 499 - 514.
34. Roos, E. E. 1982. Induced genetic changes in seed germplasm during storage. In: *The Physiology and Biochemistry of Seed Development, Dormancy, and Germination*, ed. A. A. Khan, pp. 409 - 434. New York: Elsevier.
35. Toole, E. H. 1950. Relation of seed processing and of conditions during storage on seed germination. *Proceedings of International Seed Testing Association*, 16:214 - 227.
36. Takayanagi, K., and Harrington. 1971. Enhancement of germination rate of aged seeds by ethylene. *Plant physiology*. 47:521 - 524.
37. Vertucci C. W. and E. E. Roos. 1993. Theoretical basis of protocols for seed storage II. The influence of temperature on optimal moisture levels. *Seed Science Research*. 3:201 - 213.
38. Vertucci C. W., E. E. Roos, and J. Crane. 1994. Theoretical basis of protocols for seed storage III. Optimum moisture contents for pea seeds stored at different temperatures. *Annals of Botany*. 74: 531 - 540.
39. Vertucci C. W. and E. E. Roos. 1990. Theoretical basis of protocols for seed storage ..*Plant Physiology*. 94: 1019 - 1023.
40. Wilson, R. F. Jr., and M. B. McDonald. 1986. The lipid peroxidation model of seed aging. *Seed Science and Technology*. 14:269 - 300.

41. Woodstock, L. W., and D. F. Grabe. 1967. Relationship between seed respiration during imbibition and subsequent seedling growth in *Zea mays* L. *Plant Physiology*. 42:1071 - 1076.
42. Woodstock, L. W., and J. Feeley. 1965. Early seedling growth and initial respiration rates as potential indicators of seed vigor in corn. *Proceedings of the Association of Official Seed Analysis*. 55:131 - 139.