

星油藤种子萌发的生态学特性研究

焦冬英^{1,2}, 谭运红¹, 唐寿贤¹, 刀详生¹, 蔡志全^{1*}

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南 勐腊 666303; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 对星油藤(*Plukenetia volubilis* L.)成熟种子特征及影响种子萌发的因素进行了研究。结果表明,星油藤种子的萌发对温度非常敏感,低温(15℃)下种子的萌发率极低;在25℃~35℃的适宜温度下,2周内种子全部萌发,25℃/15℃的变温没有显著提高种子的萌发率。光照不是星油藤种子萌发的必要条件,但能使种子在变温条件下萌发率降低。种子经极度脱水(1.55%)和液氮处理24 h后,在合适温度(30℃)下仍能全部萌发。常温环境(25℃~35℃,适宜水分)下星油藤种子就可以非常好地萌发,这也是原产地热带雨林林下幼苗更新良好的原因,因此,星油藤适宜采用种子育苗。

关键词: 星油藤; 种子; 萌发; 温度; 光照; 含水量

中图分类号: Q945.34

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2011)06-0529-07

doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2011.06.007

Ecological Characteristics of Germination of *Plukenetia volubilis* Seeds

JIAO Dong-ying^{1,2}, TAN Yun-hong¹, TANG Shou-xian¹, DAO Xiang-sheng¹, CAI Zhi-quan^{1*}

(1. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla 666303, China; 2. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: The characteristics of mature seeds and the effect factors of temperature, light and moisture content on seed germination of *Plukenetia volubilis* were studied. The results showed that the germination of *P. volubilis* seeds was extremely sensitive to temperature with very low germinate rate at 15℃, while all seeds could germinate within two weeks under 25℃-35℃. The temperature fluctuation (25℃/15℃) did not increase markedly seed germination rate. The illumination was not necessary condition to seed germination, but light decreased seed germination rate under temperature fluctuation (25℃/15℃). All of seeds could germinate at normal temperature (30℃) even with extremely low relative water content (1.55%) and treated with liquid nitrogen for 24 hours. *P. volubilis* seeds could germinate well with suitable moisture content at 25℃-35℃, it was reason that *P. volubilis* seedlings had good restoration under provenance of tropical rain forest. So *P. volubilis* was suitable for seed breeding.

Key words: *Plukenetia volubilis* L.; Seed; Germination; Temperature; Light; Moisture content

植物种子的形成、传播和萌发规律与物种的生物地理分布、生活史的进化密切相关^[1]。种子萌发是植物适应环境变化以维持自身繁衍的重要过程,关系着物种的繁殖、种群的维持和扩展。许多重要经济植物被成功开发利用,关键在于克服了繁殖器官形成与传播、种子萌发与幼苗定居中出现的障碍或阻力^[2-3]。在种子植物的生活史中,种子萌发阶段

是植物对环境胁迫抵抗力最弱的时期,任何不利于种子萌发的因素都会直接影响到植物种群新个体的产生与补充,影响到种群的稳定性^[4-6]。温度、光照和水分是影响种子萌发的主要环境因子,各环境因子对种子萌发的影响因种而异^[7]。开展重要经济植物种子萌发特性的研究能帮助我们了解其生长发育规律和繁殖特性。

收稿日期: 2011-03-23

接受日期: 2011-06-04

基金项目: 中国科学院优秀青年基金项目(KSCX2EWQ17); 国家自然科学基金面上项目(31170641) 资助

作者简介: 焦冬英(1984~), 女, 硕士, 主要从事资源植物学研究, email: jaodongying09@126.com

* 通讯作者 Corresponding author, email: czg@xtbg.org.cn

星油藤(*Plukenetia volubilis* L.)又名印加果,是大戟科(Euphorbiaceae)的一种木质藤本植物,主要分布于秘鲁的热带雨林中。果实为蒴果,具有 4~6 个菱角,每个菱角有 1 粒种子。种子含有大量的不饱和脂肪酸,约占脂肪总含量的 92% 以上;其中,亚麻酸的含量达 50% 以上^[8-10]。同时,其种子也富含氨基酸、生育酚、甾醇等生物活性物质^[9-11],在高档食用油、制药、保健、化妆品等工业中展现出喜人的前景^[12-14]。星油藤于 2006 年从国外引入中国科学院西双版纳热带植物园并成活。目前对星油藤种子萌发的生态学特征研究还未见报道。本研究初步探讨星油藤种子萌发的适宜温度、光照及萌发障碍等,对揭示种子的萌发条件与过程和阐明星油藤繁殖的生态学机理具有重要意义。同时,也为人工繁育星油藤和开发利用提供依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料

星油藤(*Plukenetia volubilis* L.)的成熟果实于 2010 年 2 月初采自西双版纳热带植物园引种栽培的植株。果实采回后随机选取 24 个果实,以精确到 0.01 mm 的游标卡尺测量果实直径、果皮厚、种子长宽及种皮厚。将果皮、种皮和种仁称取鲜重后,置于 GZX-9140MBE 型鼓风干燥箱中 60℃ 恒温干燥 48 h 至恒重,称取干重,重复 4 次,计算果实各部分的含水量。其余果实去果皮,随机选取 500 粒种子称重,重复 4 次,并计算千粒重。种子含水量(%) = [(烘前试样重 - 烘后试样重) / 烘前试样重] × 100%。

1.2 种子萌发的温度与光照处理

设置 5 个恒温: 15℃、20℃、25℃、30℃、35℃,以及人工变温(7:00-21:00, 25℃ 14 h; 21:00-7:00, 15℃ 10 h)共 6 个水平。光照设置交替光照(7:00-21:00, 20 μmol m⁻²s⁻¹光照 14 h; 夜间 21:00-7:00, 黑暗 10 h)和全黑暗 2 个水平。试验在 HPG-280B 型光照培养箱中进行,在培养皿(120 mm × 15 mm)中加入 1% 琼脂为萌发基质,每培养皿播种 20 粒未经干燥处理的健康种子,每处理 5 个重复。

1.3 种子的吸水、脱水和耐低温试验

以 1% 琼脂为萌发基质,每培养皿内播种 20 粒种子,每处理 4 个重复,种子分别在 15℃、30℃ 下,吸水 120 h,每隔 20 h 取出部分种子烘干,并计算其相对含

水量。同时在 30℃ 下,分别于吸水 12 h、24 h、48 h、96 h 取出部分种子进行萌发试验,统计其萌发率。

另外,取完整、健康种子在培养皿中用硅胶脱水,每隔 1 d 取出部分种子烘干并计算其相对含水量;同时将轻微(脱水 1 d)和极端脱水(脱水 8 d)下的部分种子放入液氮中处理 24 h。处理的种子均在 30℃ 的 1% 琼脂培养皿中萌发,统计其萌发率。

1.4 数据分析

以胚根伸出种皮 0.5 cm 作为种子萌发的标准。温度试验的各处理每隔 1 d 观察萌发情况,其余均只在实验结束时检查。对于未萌发的种子,放回原实验条件继续观察,直至萌发或霉烂。萌发率(%) = 萌发种子数 / 供试种子数 × 100%。对种子萌发率用单因素方差分析(One-Way ANOVA)和独立性 *t* 检验进行统计分析。

2 结果和分析

2.1 果实及种子特征

从表 1 可见,星油藤果实直径为 36.26 ~ 43.16 mm。果皮分为内外两层,内果皮木质化坚硬且较厚,外果皮疏松易吸水且较薄,该结构既有效保护了发育期的种子又减少了成熟种子水分的急剧丧失,果实可宿存枝头 1~2 个月而保证种子的正常活力。种子长椭圆形,棕黑色;种子长 19.17 ~ 22.87 mm,宽 15.2 ~ 18.94 mm,种子千粒重均值为 1254 g。种子含水量约为 10.7%,低于果皮含水量(13.1%);种仁的含水量为 10.3%,略小于种皮含水量(*t* = 5.5, *P* > 0.05),果实从外至内各部分的含水量依次减小。种子占果实生物量的 55.9%,种仁占种子生物量的 65.8%。成熟的星油藤种子具有千粒重大和含水量不高、胚乳丰富等耐储藏的特点。

2.2 温度和光照条件对萌发的影响

较高温度下(25℃ ~ 35℃),星油藤种子在 2 周内全部萌发。随着温度的升高,种子的萌发速率增加。萌发第 7 天时,各温度处理间的萌发率差异显著(ANOVA, *F* = 27.3, *P* < 0.05),高温(30℃、35℃)条件下种子的萌发率均达到 81.7%,25℃ 下为 20%,白天 25℃/夜晚 15℃ 的变温条件下仅为 5%,而低温(15℃、20℃)条件下没有种子萌发。在萌发试验的 31 d 中,15℃ 低温下,前 26 d 没有萌发,到 30 d 后有极少量(5%)的种子萌发(图 1A)。在 20℃ 下,只有 20%

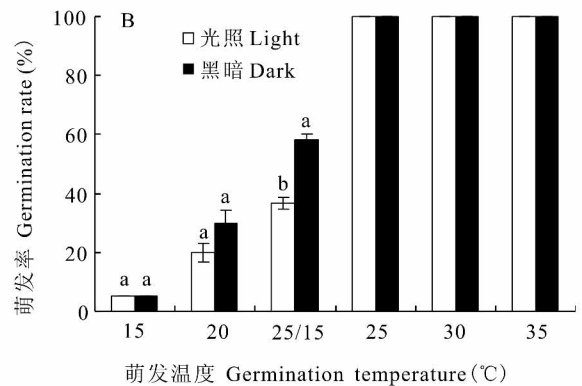
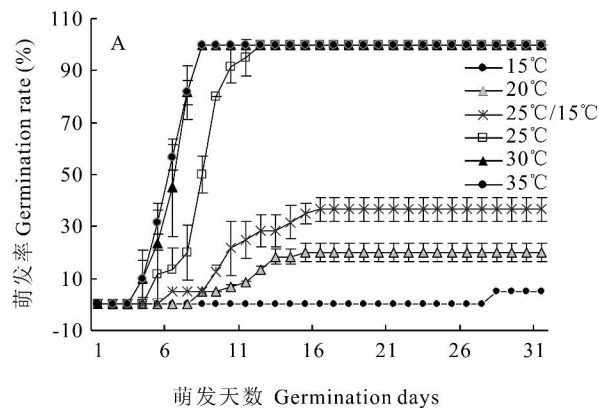
表 1 星油藤果实及种子特征

Table 1 The characteristics of *Plukenetia volubilis* seeds and fruits

特征 Characteristics	Mean \pm SD
果实直径 Fruit diameter (mm)	39.1 \pm 1.95
果皮厚度 Peel thickness (mm)	3.98 \pm 0.38
果皮含水量 Peel moisture content (%)	13.1 \pm 1.85
种子千粒重 1000-seed weight (g)	1254 \pm 13.7
种子长度 Seed length (mm)	20.7 \pm 0.78
种子宽度 Seed width (mm)	16.8 \pm 0.76
种皮厚度 Seed coat thickness (mm)	0.47 \pm 0.04
种子含水量 Seed moisture content (%)	10.7 \pm 0.93
种皮含水量 Seed coat moisture content (%)	11.4 \pm 0.52
种仁含水量 Seed kernel moisture content (%)	10.3 \pm 1.19
种子占果实生物量比 Seed / fruit biomass ratio (%)	55.9 \pm 0.62
种仁占种子生物量比 Seed kernel / seed biomass ratio (%)	65.8 \pm 0.04

的种子能够萌发。变温条件下,只有约 1/3 的种子能够萌发,25℃ 下种子能全部萌发,进一步说明低温抑制了星油藤种子的萌发,并延长其萌发时间。星油藤适宜的萌发温度是 25℃ ~ 35℃。25℃/15℃ 变温条件下,光照显著降低了种子的萌发率($t = 5.4$,

$P < 0.05$);而其它温度下,光照条件对种子的萌发率没有显著影响(图 1B),因此,光照不是星油藤种子萌发的必要条件,但光照在一定程度上会抑制种子的萌发。

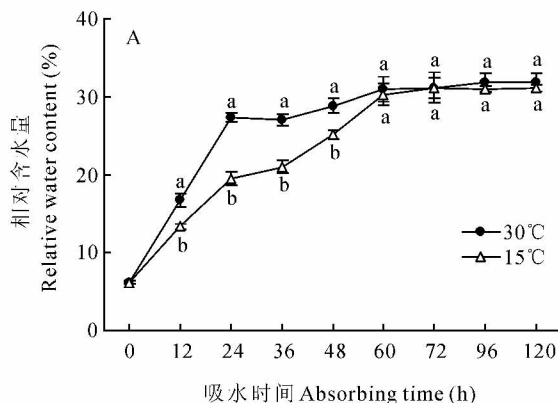
图 1 温度(A)和光照(B)对星油藤种子萌发率的影响。柱上不同字母表示差异显著($P < 0.05$)。Fig. 1 Effects of temperature (A) and light (B) on germination rate of *P. volubilis* seeds. Different letters above column indicate significant difference at 0.05 level.

2.3 种子水分条件对萌发的影响

在吸水试验早期(< 60 h),高温(30℃)下的星油藤种子比低温(15℃)的具有更高的相对含水量,但在后期它们的相对含水量没有显著差异(图 2A)。

这表明不同温度下星油藤种子萌发率的差异不是来自低温对种子含水量的影响,低温可能只是直接影响种子的生化活性而导致种子萌发率的降低。30℃下星油藤种子在吸水 96 h 时达饱和,不再从外

界吸收水分;15℃下种子吸水 72 h 时即达饱和含水量,但 15℃下种子的饱和含水量稍小于 30℃的。30℃下,饱和吸水的种子(吸水 96 h)萌发较早,但萌发率大大降低,第 3 天的萌发率是各吸水条件下的最高,为 37.5%,到第 7 天时萌发率达 62.5%且不再增加,显著低于其它种子含水量下的萌发率(100%) (图 2B)。当种子吸水达到萌发临界含水量时,种子从静止状态转向活跃状态,其内部物质转化和呼吸作用逐渐增强,当浸种时间过长时,种子会因氧气不足使物质转化和呼吸作用受阻,最终导致萌发率



下降。说明当种子本身的含水量达到萌发临界值后,过多的水分不利于种子的萌发,水分过多的危害大大超过水分欠缺的危害。在适宜温度(30℃)下,经过不同程度脱水的星油藤种子在第 9 天的萌发率均达到 100%,即使相对含水量极低(1.55%)的星油藤种子也能全部萌发(图 3A),表现出耐脱水的种子特点。另外,轻微脱水和极端脱水的星油藤种子经液氮处理 24 h 后在正常温度下的萌发率均能达到 100% (图 3B),表现出耐低温储藏的种子特点。

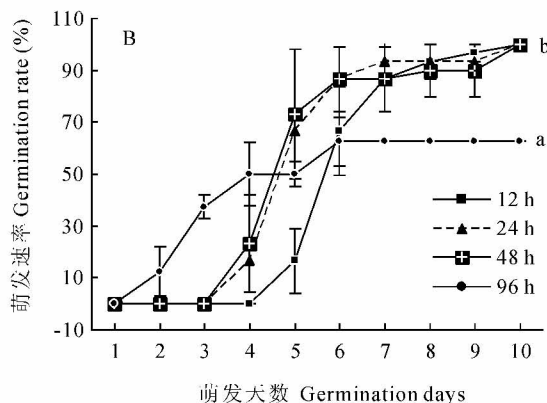


图 2 星油藤种子吸水后的相对含水量(A)及在 30℃下的萌发率(B)。不同温度间不同字母表示差异显著($P < 0.05$)。

Fig. 2 Relative water content (A) of *P. volubilis* seeds after water absorption and germination rate (B) at 30℃. Different letters between different temperatures indicate significant difference at 0.05 level.

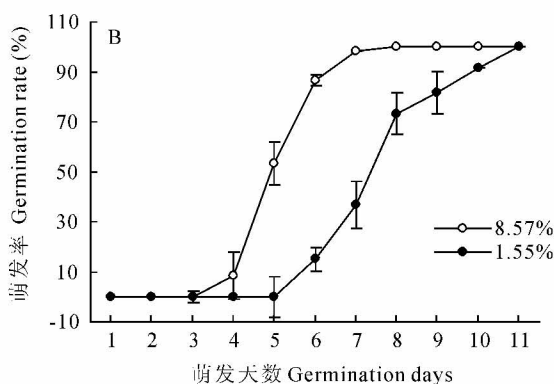
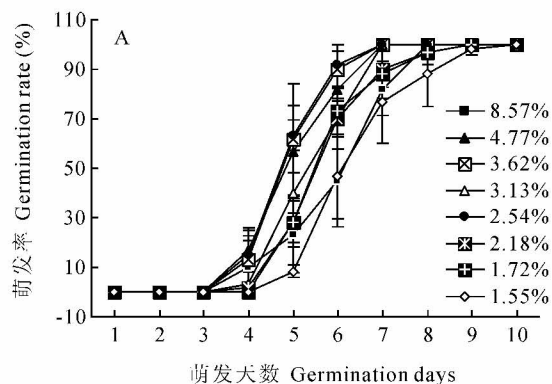


图 3 不同含水量(A)和经液氮处理 24 h 后(B)的星油藤种子在 30℃下的萌发率

Fig. 3 Germination rate of *P. volubilis* seeds at 30℃ with different moisture content (A) and treated with liquid nitrogen for 24 h (B), respectively

3 讨论

根据种子的贮藏行为, Ellis^[15]将种子分为 3 大类:顽拗性种子、中间性种子、正常性种子。正常性种子从母株上脱落时含水量较低,进一步干燥到 1%~5%的含水量时在低温下仍能保持种子的活性。顽拗性种子在含水量降低时则迅速失去活

性^[7,16]。中间性种子能耐受一定程度的脱水,相对含水量或温度的降低都会导致种子的死亡^[15,17],如中间性种子胡椒(*Piper nigrum*)和中粒种咖啡(*Coffea canephora*),成熟时含水率较高,当种子含水率下降到较低时(约 10%),其发芽力几乎完全丧失^[17]。星油藤种子在脱水到 1.55%和低温储藏后,在适宜条件下仍能全部萌发,具有正常性种子的一些特点。

有研究表明,较高的粗脂肪与含水量比率有助于种子营养物质和能量的高效贮存,从而提高种子活力和延长种子寿命^[18]。星油藤种子富含的脂肪、蛋白质储存物质以及脂溶性抗氧化剂(如生育酚)可能与种子的耐脱水和耐低温性有关^[19]。星油藤种子较大,成熟时含水率较低(旱季),种胚发育完全,子叶形态清晰可见,胚乳丰富且富含油脂,适宜环境条件下能迅速萌发。星油藤果实可宿存于枝头1~2个月且终年有成熟种子形成,避免了种子大量落地萌发,出现苗间及幼苗与母体间的资源竞争,既增加了适合种子萌发的时空范围,利于占领有利生态位,又减小了环境变化对植物生殖成功的不利影响,保证了种群的延续,这是一种有效的生态对

策^[720]。星油藤种子萌发迅速、耐脱水、四季结果的特点与其这种宿存的生态策略相一致,种子育苗是星油藤行之有效的繁育手段。

温度是影响星油藤种子萌发的关键生态因子。低温可能主要通过影响星油藤种子的生理生化特性而使其萌发率极低。25℃/15℃的变温不能显著提高种子的萌发率,但其在萌发早期的低温驯化或许可以增强种子萌发后幼苗的生长力和对逆境的抵抗力,从而有效提高幼苗移栽成活率和早期营养的有效吸收^[21]。高温时星油藤幼苗的生长受到抑制(图4),可能是因为高温抑制了根系生长、增加了呼吸消耗,减少了根系对水分养分的吸收,从而导致幼苗生长受阻^[22]。



图4 不同温度下星油藤幼苗的生长

Fig. 4 Growth of *P. volubilis* seedlings under different temperature

种子萌发对光照条件的不同反应是植物在长期进化过程中对生存环境产生的生态适应^[723]。在热带森林中,大部分植物种子的萌发对光照要求不严格,光照或黑暗条件下均可萌发。如绒毛番龙眼(*Pometia tomentosa*)种子在光照和黑暗条件下都能很好地萌发^[24], Kyereh 等^[25]认为光对种子萌发的影响主要体现在高光条件下种子温度的升高导致种子含水量的下降,进而影响种子的萌发。如光照抑制沙芥(*Pugionium cornutum*)种子的萌发,主要是由于强光照伴随的高蒸腾、较低沙层含水量的干旱环境不利于种子的萌发^[26]。虽然大多数木质藤本

为喜光植物^[27],但一些木质藤本种子也能在林下荫处萌发并存活^[28]。对热带森林40多种木质藤本种子野外萌发的观察发现,只有少数几种木质藤本需要依赖强光更新^[29]。作为一种木质藤本植物,星油藤的种子萌发不需要光照条件,且其幼苗能在低光下存活和生长^[30-31],表现出耐阴种的特性。不经任何处理,常温条件下星油藤种子就可以非常好地萌发,与同样分布于热带湿性季节性雨林的坡垒(*Hopea hainanensis*)和绒毛番龙眼^[2432]相似;这也与原产地亚马逊热带雨林林下幼苗更新良好的事实相符合^[29]。星油藤一年四季开花结果,种子的散落

期分布全年,它在森林里能够顺利完成天然更新,对热带雨林原生境的依赖性较弱。星油藤种子具有千粒重大、萌发迅速等顽拗性种子和成熟时含水量不高、寿命较长、耐脱水和耐低温等非顽拗性种子的一些特点^[33-35],对其种子长期保存的方法要求不严格^[36]。在此前提下,就地活体保存和迁地保护都是该物种种质资源保存行之有效的办法。

参考文献

- [1] Ford R H, Sharik T L, Feret P P. Seed dispersal of the endangered Virginia round-leaf birch (*Betula uber*) [J]. For Ecol Manage, 1983, 6(2): 115-128.
- [2] Yin X W (殷现伟), Chang J (常杰), Ge Y (葛滢), et al. A comparison of dormancy and germination of seeds between an endangered species, *Changium smymioides*, and a non-endangered species, *Anthriscus sylvestris* [J]. Biodiv Sci (生物多样性), 2002, 10(6): 425-430. (in Chinese)
- [3] Chen F J (陈发菊), Liang H W (梁宏伟), Wang X (王旭), et al. Seed dormancy and germination characteristics of *Manglietia patungensis*: An endangered plant endemic to China [J]. Biodiv Sci (生物多样性), 2007, 15(5): 492-499. (in Chinese)
- [4] Hamilton M B. Tropical tree gene flow and seed dispersal [J]. Nature, 1999, 401(6749): 129-130.
- [5] Manfred J, Lesley P, Birgitte S. Habitat specificity, seed germination and experimental translocation of the endangered herb *Brachycome muelleri* (Asteraceae) [J]. Biol Conserv, 2004, 116(2): 251-267.
- [6] Mills M H, Schwartz M W. Rare plants at the extremes of distribution: Broadly and narrowly distributed rare species [J]. Biodiv Conserv, 2005, 14(6): 1401-1420.
- [7] Baskin C C, Baskin J M. Seeds: Ecology, Biogeography and Evolution of Dormancy and Germination [M]. San Diego: Academic Press, 1998: 1-666.
- [8] Hamaker B R, Valles C, Gilman R, et al. Amino acid and fatty acid profiles of the inca peanut (*Plukenetia volubilis* L.) [J]. Cereal Chem, 1992, 69(4): 461-463.
- [9] Cai Z Q (蔡志全). Advance in research on a special woody oilseed crop, *Plukenetia volubilis* [J]. Chin Oil Fat (中国油脂), 2011, 36(10): 1-6. (in Chinese)
- [10] Cai Z Q (蔡志全), Yang Q (杨清), Tang S X (唐寿贤), et al. Nutritional evaluation in seeds of a woody oil crop *Plukenetia volubilis* Linneo [J]. Acta Nutr Sin (营养学报), 2011, 33(2): 193-195. (in Chinese)
- [11] Follegatti-Romero L A, Piantino C R, Grimaldi R, et al. Supercritical CO₂ extraction of omega-3 rich oil from Sacha Inchi (*Plukenetia volubilis* L.) seeds [J]. J Supercrit Fluid, 2009, 49(3): 323-329.
- [12] Simopoulos A P. Omega-3 fatty acids in health and disease and in growth and development [J]. Amer J Clin Nutr, 1991, 34(3): 411-414.
- [13] Balk E M, Lichtenstein A H, Chung M, et al. Effects of omega-3 fatty acids on coronary restenosis, intima-media thickness, and exercise tolerance: A systematic review [J]. Atherosclerosis, 2006, 184(2): 237-246.
- [14] Jacobson T. Role of n-3 fatty acids in the treatment of hypertriglyceridemia and cardiovascular disease [J]. Amer J Clin Nutr, 2008, 87(6): 1981S-1990S.
- [15] Ellis R H, Hong T D, Roberts E H. An intermediate category of seed storage behavior [J]. J Exp Bot, 1990, 41(230): 1167-1174.
- [16] Pammenter N W, Berjak P. A review of recalcitrant seed physiology in relation to desiccation-tolerance mechanisms [J]. Seed Sci Res, 1999, 9(1): 13-37.
- [17] Yang H G (杨华庚). Characteristics of germination of *Piper nigrum* and *Coffea canephora* seeds stored at an ambient temperature [J]. Chin J Trop Agri (热带农业科学), 2006, 26(6): 7-12. (in Chinese)
- [18] Luo Y (罗圆), Ou X K (欧晓昆), Su W H (苏文华), et al. Relationship of morphological characters, crude fat of *Jatropha curcas* (Euphorbiaceae) seed with environmental factors [J]. Acta Bot Yunnan (云南植物研究), 2009, 31(6): 537-542. (in Chinese)
- [19] Kermod A R, Finch-Savage B E. Desiccation sensitivity in orthodox and recalcitrant seed in relation to development [M]. Oglm: CABI Publishing, 2002: 149-184.
- [20] Wu D (吴冬), Huang M B (黄妹博), Li H Q (李宏庆). Dimorphic seed germination, plant growth difference, and ecological adaptability of *Xanthium italicum* [J]. Acta Ecol Sin (生态学报), 2009, 29(10): 5258-5264. (in Chinese)
- [21] Liu J S (刘纪生), Zhang P (张鹏), Shen H L (沈海龙), et al. Factors influencing seed germination of *Oplopanax elatus* Nakai [J]. Chin Bull Bot (植物学通报), 2005, 22(2): 183-189. (in Chinese)
- [22] Xu L (徐立), Li Z Y (李志英). Physiological and biochemical responses of cucumber (*Cucumis sativus* L.) under prolonged high temperature [J]. Chin J Trop Crop (热带作物学报), 2009, 30(9): 1238-1245. (in Chinese)
- [23] Zeng Y J (曾彦军), Wang Y R (王彦荣), Zhang B L (张宝林), et al. Eco-adaptability studies of seed germination in species of *Reaumuria soongorica* and *Oxytropis aciphylla* [J]. Acta Pratacult Sin (草业学报), 2000, 9(3): 36-42. (in Chinese)
- [24] Wen B (文彬), Yin S H (殷寿华), Lan Q Y (兰芹英), et al. Ecological characteristics of seed germination of *Pometia tomentosa* [J]. Guihaia (广西植物), 2002, 22(5): 408-412. (in Chinese)
- [25] Kyereh B, Swaine M D, Thompson J. Effect of light on the germination of forest trees in Ghana [J]. J Ecol, 1999, 87

- (5): 772-783.
- [26] Song Z W(宋兆伟), Hao L Z(郝丽珍), Huang Z Y(黄振英), et al. Effects of light and temperature on the germination of *Pugionium cornutum* (L.) Gaertn. and *Pugionium dolabratum* Maxim. seeds [J]. *Acta Ecol Sin*(生态学报), 2010, 30(10): 2562-2568.(in Chinese)
- [27] Putz F E. The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama [J]. *Ecology*, 1984, 65(6): 1713-1724.
- [28] Nabe-Nielsen J. Growth and mortality rates of the liana *Machaerium cuspidatum* in relation to light and topographic position [J]. *Biotropica*, 2002, 34(2): 319-322.
- [29] Chen Y J(陈亚军), Chen J W(陈军文), Cai Z Q(蔡志全). Lianas and their functions in tropical forests [J]. *Chin Bull Bot*(植物学通报), 2007, 24(2): 240-249.(in Chinese)
- [30] Mendoza N P. Obtención de los ácidos grasos del aceite de la *Plukenetia volubilis* L. "Sacha Inchi" para la utilización en la industria y estudio fitoquímico cualitativo de la almendra [D]. Lima-Perú: Universidad Nacional Mayor de San Marcos, 2008: 1-79.
- [31] Cai Z Q. Shade delayed flowering and decreased photosynthesis, growth and yield of Sacha Inchi (*Plukenetia volubilis*) plants [J]. *Ind Crop Prod*, 2011, 34(1): 1235-1237.
- [32] Wen B(文彬). On the compound quantitative characteristic trait of seed recalcitrance [J]. *Acta Bot Yunnan*(云南植物研究), 2008, 30(2): 76-88.(in Chinese)
- [33] Chin H F, Krishnapillay B, Alang Z C. Cryopreservation of veitchia and howea palm embryos: Non-development of the haustorium [J]. *Cryo-Lett*, 1988, 9(6): 372-379.
- [34] Farnsworth E A. The ecology and physiology of viviparous and recalcitrant seeds [J]. *Ann Rev Ecol Syst*, 2000, 31(1): 107-138.
- [35] Wen B(文彬), Lan Q Y(兰芹英), He H Y(何惠英). Effects of illumination, temperature and soil moisture content on seed germination of *Hopea hainanensis* [J]. *J Trop Subtrop Bot*(热带亚热带植物学报), 2002, 10(3): 258-262.(in Chinese)
- [36] Engelmann F. Plant cryopreservation: Progress and prospects [J]. *In vitro Cell Dev Plant*, 2004, 40(5): 427-433.