

Priming 처리에 의한 토마토 종자의 발아력과 Membrane Integrity에 미치는 영향

강점순* · 손병구 · 안종길
밀양대학교 원예학과

Effect of Seed Priming on the Germination Performance and Membrane Integrity of Tomato(*Lycopersicon esculentum* Mill.) Seeds

Kang, Jum Soon*, Beung Gu Son, and Chong Kil Ahn

Department of Horticulture, Miryang National University, Miryang 627-130, Korea

Abstract. The objective of this research was to determine the effect of seed priming on membrane integrity during priming and germination. Among the five chemicals, KNO_3 at 150 mM gave the shortest T_{50} (days required to reach 50% of the final germination percentage). Compared to unprimed, the seeds primed with 150 mM KNO_3 at 20°C for 4 days had reduced T_{50} values when germinated at 15°C. These results indicated that seed priming is an effective way for rapid and synchronized germination, especially at low temperature. Changes in conductivity of priming solutions during the 4-days period of priming were highly dependent upon the priming agents. Conductivity of the KNO_3 and K_3PO_4 solution slowly declined during the first 3 hours and then increased. Amount of amino acids, sugars and proteins exuded from seeds into KNO_3 solution were less than those into distilled water and K_3PO_4 . All the results suggested that the KNO_3 priming play a positive role in regulating the permeability of cell membranes.

Key words : protein, amino acid, sugar, germination, conductivity

*Corresponding author

서 언

현재의 작물생산 체계에서는 파종의 기계화와 육묘의 생력화를 위해 신속하고 규일한 발아가 요구된다. 이를 위하여 신속하고 강건한 유효를 생산할 수 있는 종자처리의 기술개발이 시급하다. 발아력을 증진시키기 위한 종자처리 방법에는 침지처리, 습도조절처리, priming, solid matrix priming 등이 이용되고 있으나, 그중 priming이 발아력 증진을 위한 보편화된 종자처리 법으로 제시되고 있다(Bradford, 1986; Khan, 1992). Priming 종자는 발아의 초기 단계를 향상시킬 수 있는 이점이 있어 산업화가 가능한 종자처리 분야이다.

종자 priming의 기본개념은 종자를 수분포텐셜이 낮은 심투용액에 침종하여 용액의 심투작용에 의해 종자의 수분흡수를 제한하여 수분흡수의 유도기 기간을 연장시키는 처리이다. 처리중인 종자는 유근돌출이 되지

않는 범위내에서 저장양분의 분해가 시작되고 대사물질이 활성화되어 발아감자력이 향상된다(Bray, 1995; Bray 등, 1989; Coolbear 등, 1984).

물질이동을 조절하는 세포막의 투과성 유지는 종자활력에 관여하는 중요한 요인이며(Coolbear 등, 1984), 세포막이 변성되면 대사작용의 저하로 종자활력은 감소된다(Fu 등, 1988). 세포막의 기능이 상실된 종자는 저장양분의 유출량이 증가하게 되고, 이는 곧 유해병원균침입의 영양급원이 되어 입자리를 저해하는 주된 원인이 된다. Priming 효과 중 하나가 세포막의 투과성 조절기능의 향상인데(Dearman 등, 1986), 지금까지의 대부분 연구들은 전기전도도 증감만을 측정하였을 뿐 유출되는 물질의 종류와 유출량을 제시하지 않았다.

따라서 본 연구는 토마토 종자의 priming 및 발아과정 중 전기전도도 변화 및 유출량을 조사하여 세포막의 기능성과 발아와의 관계를 구명하기 위해 수행되었다.

재료 및 방법

1. 공시 재료 및 priming 처리

실험에 공시된 품종은 ‘영주’(신젠타) 토마토였다. 적정 priming 처리제를 선발하기 위해 KNO_3 , KCl , $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, K_3PO_4 와 PEG 6000을 사용하였다. PEG는 Michel과 Kaufmann(1973) 방법에 따라 수분포텐셜을 -0.75 MPa 조절하였고, 무기염의 농도는 150 mM 용액을 조성하였다. Priming 조건은 20°C 에서 4일간 처리였고, 침지처리는 종류수로 20°C 에서 2일간 처리하였다. 무처리는 5°C 에 보관중인 종자를 사용하였다.

종자의 priming 처리는 내경 9 cm의 살레에 종자 1 g을 넣고 처리제 및 종류수를 15 mM 공급한 후 밀봉하여 20°C 암상태에서 처리하였다. Priming과 침지 처리 후 종자를 2분간 수세하여 실온에서 3시간 건조시킨 종자를 치상하여 발아력을 조사하였다.

2. Priming 및 발아 기간중 용액의 전기전도도 변화

Priming 과정중 용액의 전기전도도 조사는 살레에 종자 200립씩 넣고 150 mM 로 조성된 KNO_3 및 K_3PO_4 용액을 15 mM 씩 공급하여 0.25일, 0.5일, 1일, 2일, 3일, 4일 경과 후 EC Meter(VWR Scientific EC meter 1054)로 priming 처리제의 전기전도도를 측정하였다. 또한 발아기간중 전기전도도 측정은 200립의 종자를 치상하여 15 mL 의 종류수를 공급한 후 15°C 및 20°C 에서 발아시키면서 용액의 전기전도도를 측정하였다. Priming 기간중 종자내로의 이온 이동을 조사하기 위하여 발아촉진에 가장 우수하였던 처리제인 150 mM 의 KNO_3 및 비침투성 물질인 -0.75 MPa 의 PEG 용액으로 priming한 후 종자내의 K^+ 이온 함량을 원자흡광분광도계(Atomic Absorption Spectrophotometer, Shimazu AA-680)로 측정하였다.

3. Priming과 세포막의 기능 변화

Priming 처리제중 발아촉진 효과가 가장 우수하였던 150 mM KNO_3 와 가장 불량했던 150 mM K_3PO_4 용액으로 priming 처리 및 발아과정중 종자에서 유출되는 아미노산, 단백질, 가용성 당합량을 측정하였다. 단백질은 Bradford(1976), 아미노산은 Ninhydrin(Yemm과 Cocking, 1955), 가용성 당은 Anthrone(McCready

등, 1950)방법으로 측정하였다.

발아실험은 직경 9 cm의 살레에 흡습지(Whatman No. 2) 2장을 깔고 100립의 종자를 완전임의배치 3반복으로 치상하여 4 mL 의 종류수를 공급한 후 $15 \pm 1^\circ\text{C}$ 및 $20 \pm 1^\circ\text{C}$ 의 발아기에서 발아력을 검정하였다. 최종 발아율의 50%가 발아하는데 소요되는 일수(T_{50})는 Coolbear 등(1984)의 방식에 의해 계산하였다.

결과 및 고찰

1. Priming 처리제가 발아에 미치는 영향

Priming에 사용되는 처리제는 무기염과 화학적으로 비활성 물질인 PEG가 삼투포텐셜 조정을 위해 사용된다. 토마토 종자에서 발아력을 증진시킬 수 있는 적정 처리제를 선정하기 위해 5종의 무기염과 유기염으로 priming 처리하여 15°C 에서 발아율과 T_{50} 를 조사하였다(Table 1).

150 mM 의 KNO_3 처리제로 priming된 종자는 무처리나 다른 처리제에 비하여 유의적인 차이는 인정되지 않았으나 대체적으로 높은 발아율을 보였다. T_{50} 은 priming 처리제 종류에 따라 현저한 차이를 보였는데, KNO_3 로 priming은 T_{50} 이 4.7일로서 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, KCl , K_3PO_4 및 PEG에 비하여 초기발아 하였고, 무처리 종자보다는 T_{50} 을 8.0일 단축시켰다. 지금까지 priming 처리제로 널리 사용되어온 PEG는 높은 점성과 산소화산이 낮은 단점에도 불구하고 종자활력 증진에는 효과적이라고 하였으나(Akers 등, 1987), 본 실험에서는 KNO_3 가 발아력 증진 효과가 우수한 priming 처리제였다. 이는 priming 기간중 PEG보다 수분흡수가 원활하게 이루어져 생리적 발아를 위한 대사작용의 활성 증가에 기인된 것으로 생각된다(Frett 등, 1991; Haigh와 Barlow, 1987a).

Table 1. Comparison of potassium contents in each seed after priming as affected by various priming chemicals.

Seed treatment ^a	% DW	$\mu\text{g}/\text{seed}$
KNO_3 150 mM	3.13	75.3 ± 4.51
PEG -0.75 MPa	3.03	67.0 ± 4.54
Imbibed	2.70	62.0 ± 5.29
Unprimed	2.87	68.0 ± 2.64

^aSeed were dark-primed at 20°C for 4 days or imbibed in distilled water for 2 days. Unprimed seeds were those taken from the fresh seed package.

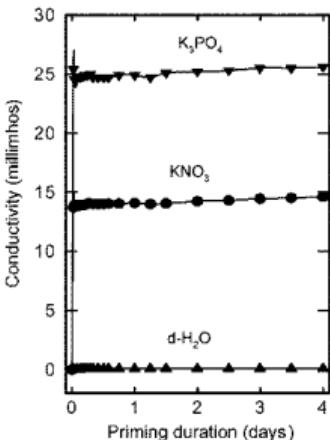
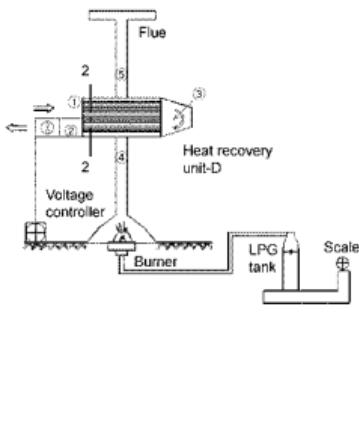


Fig. 2. Changes in conductivity of priming solutions of 'Youngsoo' tomato seeds. Seeds were dark-primed up to 4 days at 20°C in 150 mM of KNO_3 , K_3PO_4 and distilled water. Seed lots of 200 were placed in 9 cm petridishes with 15 mL solutions. Conductivity of solutions was measured every hour for the first 12 hours and then every 12 hours for 4 days. Initial readings of the KNO_3 , K_3PO_4 , and distilled water were, in $m\Omega$, 13.72, 25.4, and 0.0234, respectively.

Fig. 1. Effect of priming chemicals on germination percentage and T_{50} of 'Youngsoo' tomato seeds at 15°C. Seeds were dark-primed at 20°C for 4 days and dark-germinated for up to 18 days. Bar having the different letters within same germination temperature was significantly different by LSD 0.05.

2. Priming 과정 중 생리적 변화

토마토 종자의 빙아액에 그 효과가 우수하였던 KNO_3 (150 mM)와 빙아액의 효과가 불량하였던 K_3PO_4 (150 mM)로 priming 처리하는 과정 중 용액의 전기전도도를 측정한 결과는 Fig. 2와 같다.

Priming 처리 전 KNO_3 용액의 전기전도도는 $13.7 \text{ m}\Omega$ 였고, priming 처리하여 2~3 시간이 경과하면서 전기전도도가 약간 감소하였으나 그 후부터는 완만하게 상승하여 최종인인 4일째에는 $14.3 \text{ m}\Omega$ 로 측정되었다. 반면 K_3PO_4 용액의 전기전도도는 KNO_3 용액보다 높은 $25.4 \text{ m}\Omega$ 였고, priming 처리 후 2시간이 경과하면서 약간 감소되었다가 그 후부터 완만하게 상승하여 처리최종인인 4일째에는 $25.7 \text{ m}\Omega$ 의 전기전도도를

보였다.

침자종자는 $23.4 \mu\Omega$ 에서 처리최종인에는 $45.7 \mu\Omega$ 로 약간 상승하였다. 이러한 결과는 priming 처리하여 2~3시간내에 처리계의 K^+ 이온이 종자내로 이동하여 이 끌어들여, 처리일수가 경과함수록 전기전도도의 증가는 종자에서 저장양분이 유출된다는 것을 시사하고 있다.

토마토 종자의 빙아액에 효과적이었던 KNO_3 로 priming하여 K^+ 이온이 종자내로 이동여부를 조사하였다(Table 1). 무처리 종자는 종자당 K^+ 함량이 $68 \mu\text{g}$ 이었고, KNO_3 용액으로 priming 처리된 종자는 무처리 종자보다 $7.3 \mu\text{g}$ 높은 $75.3 \mu\text{g}$ 의 K^+ 함량을 보였다. 이와 같이 KNO_3 로 priming 처리된 종자에서 K^+ 이온농도의 증가는 priming 과정 중 KNO_3 에서 해리된 K^+ 이온이 종자내로 이동한 결과로 해석된다(Table 1).

Alvarado 등(1987)도 KNO_3 처리제로 priming 처리하면 종자 표면의 K^+ 농도가 무처리 종자에 비해 25%(Alvarado 등, 1987) 및 50%(Alvarado와 Bradford, 1988)까지 증가되었다고 하여 본 연구와 유사한 결과

를 보고한 바 있다. Priming 처리제로 사용되는 염류는 이온의 종류에 따라 발아촉진 효과가 달라지며 (Haigh와 Barlow, 1987a), KNO_3 처리제로 priming 처리는 단순히 수분포텐셜 조절에 의한 종자의 대사활성 촉진뿐만 아니라 부가적으로 종자내로 이동한 K^+ 이온이 발아기질로 이용되어 발아촉진을 유도한 것으로 풀이된다.

세포막의 주요 기능은 세포보호에 있으므로 세포막의 손상은 종자활력에 영향을 미친다. 낮은 수분포텐셜 용액에서 침종하여 수분흡수를 조절하는 priming은 세포막의 기능을 활성화하여 불량발아 조건인 저온에서 급속한 수분유입에 의해 유발되는 침윤강해를 경감시킬 수 있다(Bradford, 1986). 그러나 사용하는 처리제가 종자의 세포막을 파괴하고 종자조직으로 침투한 이온이 유근정단에 손상을 주어서는 안 된다. 반면 적정 priming 처리제는 세포막의 선택적인 투과조절 기능을 향상시켜 저장양분의 유출을 감소시킴으로서(Dearman 등, 1986) 종자활력이 증진된다. 따라서 priming 기간 중 세포막의 기능성을 조사하고자 종자에서 유출되는 단백질(Table 2), 아미노산(Table 3), 기용성 당(Table 4)의 함량을 측정하였다.

Priming 처리과정중 종자에서 유출되는 단백질을 측정한 결과 KNO_3 용액으로 priming한 처리와 침지처리 종자에서는 단백질이 유출되지 않았다. 그러나 발아

Table 2. Amount of proteins measured from the solution during priming.

Priming duration (day)	Priming chemicals		
	dH ₂ O	KNO ₃	K ₃ PO ₄
----- μg/100 seeds-----			
0.25	- ^z	-	46.6±0.03 ^y
0.5	-	-	141.0±0.05
1	-	-	173.3±0.04
2	-	-	194.3±0.05
3	-	-	202.6±0.05
4	-	-	187.3±0.06

^zTrace.

^yMeans of three replications ±SE

속도가 지연되었던 K_3PO_4 로 priming한 경우 처리 4 일째에 186 μg의 단백질이 유출되었다. 따라서 세포막의 기능성 저하가 발아속도가 지연되는 원인으로 작용한 것으로 판단된다.

Priming 처리중 종자에서 유출되는 아미노산 양은 priming 처리제의 종류에 따라 차이가 있었다. KNO_3 용액으로 priming 처리는 K_3PO_4 비해 아미노산 유출량이 적었다. 반면 발아속도가 지연되었던 K_3PO_4 용액으로 priming한 경우 처리 최종일에 KNO_3 보다 3.6배 높은 162 μg의 아미노산이 유출되었다(Table 3).

침지된 종자가 급속한 수분유입으로 인해 세포막이 파괴되는 침윤강해 현상은 저장양분이 유출되어 발아력이 저하된다. 이러한 현상은 활력이 높은 종자보다

Table 3. Amount of ninhydrin-positive amino acids measured from the solution during priming.

Priming chemicals	Priming duration (days) ^z					
	0.25	0.5	1	2	3	4
----- μg/ 100 seeds-----						
KNO_3 150 mM	28.2	31.0	40.1	45.1	41.3	44.0
K_3PO_4 150 mM	62.1	86.8	143.7	164.7	166.5	162.0
dH ₂ O	46.6	51.8	73.7	73.7	69.5	65.4
LSD.(0.05)	13.5	9.3	13.6	15.0	14.9	13.2

^zSeeds were imbibed in water or primed in each solution at 20°C for 4 days, during which an aliquot of the medium was assayed for ninhydrin-positive compounds at a specified time.

Table 4. Amount of sugars measured from the solution during priming.

Priming chemicals	Priming duration (days)					
	0.25	0.5	1	2	3	4
----- μg/ 100 seeds-----						
KNO_3 150 mM	32.5	39.5	40.4	45.7	41.6	47.3
K_3PO_4 150 mM	260.7	399.4	435.3	464.5	751.0	891.5
dH ₂ O	62.7	110.4	143.1	125.7	70.2	77.7
LSD.(0.05)	33.2	31.1	14.2	48.8	69.2	99.7

저활력 종자에서 발생되기 쉽다(Coolbear 등, 1984; Dearman 등, 1986).

KNO_3 로 priming 처리는 K_3PO_4 처리 및 침지처리 보다 가용성 당의 유출량이 적었으며, 이는 처리 전반에 걸쳐 지속되었다. 반면 K_3PO_4 는 처리 최종일에 KNO_3 보다 무려 19배 높은 844.2 μg 의 가용성 당이 유출되었다.

종자에서 단백질(Cocucci, 1977), 아미노산(Harman과 Mattick, 1976), K⁺(Simon과 Raja-Harun, 1972) 및 가용성 당(Abdul-Baki, 1980)의 유출은 호흡이나 대사작용에 필요한 기질의 감소를 의미한다. 따라서 KNO_3 는 세포막의 기능성을 향상시킬 수 있는 우수한 priming 처리제였다.

K_3PO_4 와 침지종자는 처리기간에 따라 유출양에 상당한 변화가 있었는데, 이것은 세포막의 손상으로 종자에서 용액으로 유출량의 증가에 그 원인이 있는 것으로 추정된다.

3. Priming 종자의 발아과정증 생리적 변화

Priming 처리된 종자는 치상하여 빌아과정증에 발아용액의 전기전도도 변화를 측정한 결과는 Fig. 3에 나타내었다. K_3PO_4 용액으로 priming 처리된 종자는 치상하여 6시간 후 330 $\mu\Omega$ (15°C) 및 270 $\mu\Omega$ (20°C)의 전기전도도를 보였고, 빌아일수가 경과할수록 전기전도도는 상승하였다.

반면 빌아속진 효과가 가장 좋았던 KNO_3 용액으로

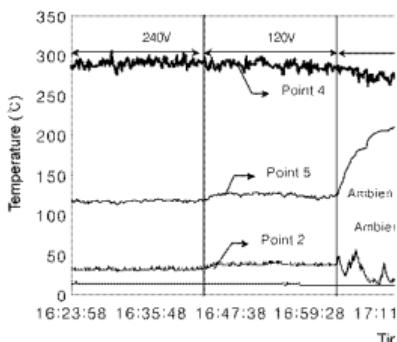


Fig. 3. Changes in conductivity of germination media for 'Youngsoo' tomato seeds dark-germinated at 15°C and 20°C up to 4 days. Seeds were dark-primed for 4 days at 20°C in 150 mM each of KNO_3 , K_3PO_4 or 2 days in water. Unprimed seeds were those taken from the fresh seed package. Seed lots of 200 were placed in 9 cm petridishes with 15 mL distilled water. Conductivity of the media was measured every 6 hour for the first 1 day and then at 1 day intervals for 4 days. Initial readings of the KNO_3 , K_3PO_4 , and distilled water were in 330 $\mu\Omega$, 60.2 $\mu\Omega$ and 38 $\mu\Omega$, respectively.

priming 처리된 종자는 K_3PO_4 로 priming 처리된 종자에 비해 전기전도도가 활선 낮은 60 $\mu\Omega$ 의 전기전도도를 보였다.

KNO_3 용액으로 priming 처리는 치과과정증 세포막

Table 5. Amount of ninhydrin-positive amino acids measured from the germination media during germination at 15°C and 20°C.

Priming chemicals	Days in germination					
	0.25	0.5	1	2	3	4
	g/100 seeds					
	Germinated at 15°C					
KNO_3 150 mM	25.6	37.1	35.8	26.6	40.9	37.1
K_3PO_4 150 mM	38.5	50.5	42.8	51.8	51.8	54.9
dH ₂ O	32.7	45.1	35.8	37.2	46.1	49.6
Unprimed	47.6	63.2	86.5	80.9	77.3	77.8
LSD.05	8.4	11.3	10.9	10.5	12.9	15.1
	Germinated at 20°C					
KNO_3 150 mM	25.1	28.6	29.2	26.5	34.9	31.8
K_3PO_4 150 mM	29.8	45.1	46.0	53.8	51.3	56.4
dH ₂ O	27.4	38.0	36.5	37.9	43.5	42.9
Unprimed	46.6	51.8	73.4	75.0	69.5	65.4
LSD.(0.05)	10.2	12.2	9.7	11.4	10.3	13.2

Table 6. Amount of sugars measured from the germination media during germination at 15°C and 20°C.

Priming chemicals	Days in germination					
	0.25	0.5	1	2	3	4
	μg/ 100 seeds					
			Germinated at 15°C			
KNO ₃ 150 mM	27.9	26.0	48.6	48.1	47.0	44.9
K ₃ PO ₄ 150 mM	73.5	81.8	88.0	99.9	86.8	91.2
dH ₂ O	56.0	73.2	80.1	99.2	73.9	73.1
Unprimed	83.2	122.1	148.1	132.7	119.4	106.4
LSD.05	14.4	12.3	12.0	15.9	16.9	15.8
			Germinated at 20°C			
KNO ₃ 150 mM	26.0	38.6	32.3	42.9	41.8	38.8
K ₃ PO ₄ 150 mM	73.8	68.8	65.9	90.5	92.3	78.7
dH ₂ O	41.5	49.4	58.7	88.9	73.7	67.4
Unprimed	62.7	110.4	142.9	125.7	70.2	91.5
LSD.(0.05)	17.4	17.1	12.1	15.0	11.3	15.4

의 기능성 유지에 효과적이었음을 알 수 있었고, 빨아시에도 그 효과가 지속되는지를 조사하였다(Table 5 및 Table 6).

Priming 기간중 아미노산 유출량이 낮았던 KNO₃ 처리는 빨아시에도 다른 처리에 비하여 유출량이 적었다. 따라서 KNO₃로 priming 처리된 종자는 priming 처리과정 뿐 아니라 빨아시에도 세포막의 기능이 유지되고 있음을 알 수 있었다.

Dearman 등(1986)은 세포막 기능이 회복된 priming 종자는 빨아시 무처리 종자에 비해 유출량이 감소된다 고 하였으며, 본 실험에서도 KNO₃ priming은 세포막의 기능이 향상되어 당 및 아미노산 유출량이 적었다.

빨아촉진 효과가 낮았던 K₃PO₄ 용액으로 priming 처리된 종자는 빨아시에는 무처리에 비해 아미노산 유출량이 적었는데, 이는 priming 기간중 대부분이 유출된 것으로 해석된다.

종자빨아시 가용성 당 유출량도 아미노산의 경우와 유사하였고, 20°C에서 치상된 종자보다 15°C에 치상된 종자에서 유출량이 많았다. KNO₃ 용액으로 priming 처리된 종자는 다른 처리에 비해 유출량이 적었으며, 무처리에서 가장 높게 나타났다.

Priming에 사용된 처리제의 종류에 따라서도 이러한 유출량에 차이를 보여, T₅₀ 단축에 효과적이었던 KNO₃에서 유출량이 가장 적었다. 이들의 특성은 priming 후 빨아 기간중에도 유지되었다. 처리제에 따른 유출량 차이는 각물에 따라 선택할 수 있는 처리제 종류와 수분압 조절에 의한 priming 효과 이외하

처리제의 순수 효과가 반영된 결과로 해석된다. 또한 K⁺는 스트레스 조건에서 세포막의 기능 조절에 관여하는 이온으로써 다른 이온의 전달뿐만 아니라 세포막에서 ATPase 활성을 촉진시키는 것으로 알려져 있는데, KNO₃ 용액으로 priming 처리는 단백질, 아미노산과 가용성 당의 유출(Table 2, 3, 4, 5 및 6)이 적고 빨아촉진 효과(Fig. 1)도 높았다. 따라서 단백질, 아미노산과 가용성 당의 유출이 적다는 것은 priming에 의해 세포막의 기능성이 향상되어 종자활력이 증진된다 는 것을 시사하는 것이다.

적  요

본 연구에서는 토마토 종자의 priming 및 빨아과정 중 세포막의 기능이 종자활력에 미치는 영향을 구명하고자 하였다. 토마토 종자의 적정 priming 처리제는 150 mM의 KNO₃였고, priming 처리된 종자는 빨아촉진에 유효하였으며, 그 효과는 저온에서 현저하였다. KNO₃로 priming은 처리과정 중 처리제에서 분리된 K⁺ 이온이 종자내로 이동하였다. Priming 처리과정 중 전기전도도는 빨아속도 단축에 가장 효과적이었던 KNO₃에서 처리개시 직후 약간 낮았다가 그 후 처리최종일 까지 일정한 수준을 유지하였다. 빨아기간중 용액의 전기전도도는 KNO₃ 용액으로 priming 처리된 종자에서는 낮았으나 K₃PO₄ 용액으로 priming 종자에서는 높게 나타났다. 빨아촉진에 가장 효과적이었던 priming 처리제인 150 mM의 KNO₃ 용액으로 priming 처리하

면 처리과정중 단백질, 아미노산, 가용성 당의 유출량은 K_3PO_4 및 침지종자에 비해 낮았으며, 그 효과는 발아시에도 유지되었다.

주제어 : 단백질, 아미노산, 당, 발아, 전기전도도

인용 문헌

- Abdul-Baki, A.A. 1980. Biochemical aspects of seed vigour. HortScience 15:765-771.
- Akers, S.W., G.A. Berkowitz, and J. Rabin. 1987. Germination of parsley seed primed in aerated solutions of polyethylene glycol. HortScience 22:250-252.
- Alvarado, A.D. and K.J. Bradford. 1988. Priming and storage of tomato seeds. I. Effects of storage temperature on germination rate and viability. Seed Sci. Technol. 16:601-612.
- Alvarado, A.D., K.J. Bradford, and J.D. Hewitt. 1987. Osmotic priming of tomato seeds: Effects on germination, field emergence, seedling growth and fruit yield. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 112:427-432.
- Bradford, K.J. 1986. Manipulation of seed water relations via osmotic priming to improve germination under stress conditions. HortScience 26:1105-1112.
- Bradford, M.M. 1976. A rapid and sensitive method for the quantization of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. Anal. Biochem. 72:248-254.
- Bray, C.M. 1995. Biochemical processes during the osmoprimering of seeds. p.767-790. In: J. Kigel and G. Galil(eds). Seed Development and Germination. Marcel Dekker, Inc. New York.
- Bray, C.M., P.A. Davison, M. Ashraf, and R.M. Taylor. 1989. Biochemical changes during osmoprimering of leek seeds. Ann. Bot. 63:185-193.
- Cocuci, S.M. 1977. Effect of ABA, GA3 and FC on the development of potassium uptake germinating radish. Plant Sci. Lett. 10:85-95.
- Coolbear, P., A. Francis, and D. Grierson. 1984. The effect of low temperature pre-sowing treatment on the germination performance and membrane integrity of artificially aged tomato seeds. J. Exp. Bot. 35:1609-1617.
- Dearman, J., P.A. Brocklehurst, and R.L.K. Drew. 1986. Effects of osmotic priming and ageing on onion seed germination. Ann. Appl. Biol. 108:639-648.
- Frett, J.J., W.G. Pill, and D.C. Morneau. 1991. A comparison of priming agents for tomato and asparagus seeds. HortScience 26:1158-1159.
- Fu, J.R., X.H. Lu, R.Z. Chen, B.Z. Zhang, Z.S. Liu, Z.S. Li, and D.Y. Cay. 1988. Osmoconditioning of peanut(*Arachis hypogea* L.) seeds with PEG to improve vigor and some biochemical activities. Seed Sci. Technol. 16:197-212.
- Haigh, A.M. and E.W.R. Barlow. 1987a. Germination and priming of tomato, carrot, onion, and sorghum seeds in a range of osmotica. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 112:202-208.
- Haigh, A.M. and E.W.R. Barlow. 1987b. Water relations of tomato seed germination. Aust. J. Plant Physiol. 14:485-492.
- Harman, G.E. and L.R. Mattick. 1976. Association of lipid oxidation with seed ageing and death. Nature 260:323-324.
- Khan, A.A. 1992. Preplant physiological seed conditioning. Hort. Rev. 13:131-181.
- McCready, R.M., J. Guggolz, V. Silviera, and H.S. Owens. 1950. Determination of starch and amylose in vegetables. Anal. Chem. 22:1155-1158.
- Michel, B.E. and M.R. Kaufmann. 1973. The osmotic potential of polyethylene glycol 6000. Plant Physiol. 51:914-916.
- Simon, E.W. and R.M. Raja-Harun. 1972. Leakage during seed imbibition. J. Exp. Bot. 23:1076-1085.
- Yemm, E.W. and E.C. Cocking. 1955. The determination of amino acids with ninhydrin. Analyst. 80:209-213.