

135158

种子萌发的幅射调控

T. T. Kozlowski 著, 管康林 译

在所有形式的幅射能中, 可见光在种子萌发的控制中起主导作用。但细小种子所得的温度更直接依赖于环境较之它们吸收的总幅射。另一方面, 种子的自然环境几乎是长期缺乏生物学上的高频率的活性幅射。可见幅射光对种子萌发的影响已是广泛研究的课题。本文的讨论将集中到光可能在自然条件下控制萌发的各种作用上, 对于光在萌发中的光化学作用和运转生化过程的某些研究也作必要的论及。

光在种子萌发中的作用的最初概念就是可能通过它的存在与否来控制萌发的。当发现光可能影响萌发不只是由于它的存在或不存在, 而且受三种参数, 即光强度, 光谱成份和光周期的影响时, 附加的资料都成了问题。这些发现给予种子萌发的光周期研究以很大的促进, 要弥补过去更多的遗漏, 必须小心地运用某些早期研究的基本结论。光的三种特性已发现在控制种子萌发中的生物学活性在很大程度上是不同的。总入射强度在一天过程中周期地改变, 极大地依赖于地理纬度和季节。任一时间的总入射强度到达种子的那部分和它的光谱能量分配将会大大地取决于小环境因子的削弱。地球上没有地方的太阳光是连续存在的。所以, 在自然环境中处理萌发时, 我们必需考虑到短于24小时的周期影响, 它们都是在24小时内周期性地重复。要了解三个参数的含意, 它们表示光环境特性全都是定量的。种子感应它们越多和调整它对它们的反应程度越高, 那么就会使它能够更精确地区别可能对于种的生存所必须的生境特征。

1. 定量方面

在自然条件下, 种子易于找到自身的所有的微小环境, 其中为土壤内部是完全缺光的一种生境。即使种子在有时遇到这种条件, 大多数仍能在缺光下萌发。有许多种子从未有过报导它对光的最微弱的反应并会在完全缺光时萌发, 如果供以它们萌发所遇到的任何其它需要的条件。另一方面, 许多种子以前被列为光不敏感或非光感应类别, 也终于发现它们在某种条件下对光的反应。几乎无例外, 这些种子揭示对光的潜在反应是典型的色素系统, 它显然普遍地包含在经常能够被光刺激的种子萌发的控制中。这是以植物光敏色素系统为媒介的反应。

a, 应力作用

在光潜在需要的许多条件下, 它的存在好像是与一个简单公分母相联系, 即生理学

应力。因此，在经典的光敏种子的材料中，Grand Raid 莴苣种子对光的敏感在20°C以上温度可以得到证明，可是在20°C和更低些温度下，暗萌发却像在光下一样迅速。在此，有许多类似情况，需光性在超适温下出现，即存在一种热应力。同样种子揭示它们对光的潜在敏感，在萌发抑制剂和香豆素存在下，甚至缺乏正常敏感性的温度（14°C）。在这样温度下香豆素高达80mg/升都不能引起光的明显抑制作用，但在暗中却完全被抑制。另一方面，在26°C时，光的充分促进作用可能被浓度低于15mg/升的香豆素所逆转。在14°C时，潜在需光本身在一种化学抑制的应力下表现出来，可是在26°C时，却存在一种热的应力，化学的应力在更低水平是有效的。Kahn 提供了进一步的例子，他指出当莴苣种子（Grand Rapids）放在21°C黑暗下，它们的高度萌发率（70—95%）可能被低的基质渗透压（—4至—7之间大气压）逐渐降低到零。这种渗透抑制可能被光逆转，光在这样温度下为经常萌发所不需要。久已所知，需光萌发通过移去胚周围的种皮几乎能够不变的大大降低或完全消失。莴苣（Grand Rapids）在26°C暗中萌发，通过胚的切除是从15%增到94%，但能被香豆素的抑制所降低。因此光的需要在26°C超适温下看来不是绝对的，而好像是由种皮引起的一种某些未知应力的结果。

b, 植物光敏色素的催化作用

Scheibe和Lang保留地指出光的促进作用是胚自身行使的。用半粒莴苣种子（含有胚轴和少量的基部子叶）在20°C下，他们证明（a）当植物光敏色素被红光活化要比被远红光钝化时的向地性弯曲现象速率为高，（b）光敏感的Grand Rapids和光不敏感的Great Lakes莴苣，两者都以相同方式对光反应，（c）红光和远红光之间存在渗透压力方面的作用差别是明显的，后者在黑暗控制下降低了速率。因此，很清楚光对种子的萌发促进作用由于增加胚的生长势来实现的。在应力存在下，胚引起的生长力是不足以克服种皮的扩张强度，除非他们被植物光敏色素活化所扩大。

这就提出了胚增长能力是它含有活化植物光敏色素的一种功能的可能性，任何种子没有光帮助能够萌发是因为它含有足够量的先存的活性植物光敏色素。这些可能性从光的敏感性可能诱导光不敏感的莴苣种子和光敏感性很弱的番茄种子所证明的结果得到支持。尽至缺乏任何类型应力，莴苣通过超适温的暗萌发，以及反复或延长暴露远红光，推测二者都降低了活性植物光敏色素的含量。然而，先存的活性植物光敏色素至少在二方面与新形成的光活性植物光敏色素不同。第一，它表现对单一的，相当短的，尽至是高度的远红光照射不敏感；第二，钝化作用光谱是在716—718mm，而不是在730mm。尽管这些指示，及到目前要说到在萌发过程中胚的生长需要活化的植物光敏色素如何一般，它是否是这种生长所必要的或只是刺激作用都还为时尚早。

c, 光需要的生物学意义

土壤中的大部分种群可能处于没有自然光透入的深度。因为土壤中的光敏感种子，它们都处于这样深度，缺光意味着限定的复杂环境，它们可能将围绕着相当窄的合适条件萌发。较不利环境的小因素会漏掉，适合的各种因子受到更严格的限制。从直观看，光的缺乏增加需光种子对环境的敏感性是很显然的。况且，知道应力条件，如低土壤水位，毒性或抑制物质的存在将会扩大。

其它光敏感种子的萌发光是不可缺少的，在光缺乏的任何自然条件下，不可能萌

发。这些种子提供萌发的可能机会，或者在它们到达光不能透过的土壤深度之前，或者在它们偶然重返表面。重返表面的可能性在一种自然的不稳定趋向土壤中会更大，如流砂以及栽培的人工扰乱。在二者中，种子埋得越深，不能再萌发的可能性亦更大。所以，光萌发的敏感性可能在这种特殊场所保存植物生命起着重要作用。例如单籽蒿（*Artemisia monosperma*）特别能适应它的自然场所经常移动砂的条件，它的种子在所有条件下都是绝对依赖光的萌发。光萌发敏感性在杂草保存中起着重要作用，已确认在耕作地的杂草种子的萌发中，大多数为光敏感类型。Wesson 和 Wareing 的研究确信地表明这种看法，种植过几年的牧场土壤中的杂草种子的萌发，在它遭到耕种扰乱时就显著地增加，但只有当光没有完全从土壤表面排除时才能实现。Sauer 和 Struik 从最近扰乱的落叶林，针叶树造林地，草原牧场和玉米耕地的土壤中的先锋树种的萌发所得到的某些类似的结果。在短暂光照之后比没有光照的萌发增加 3—5 倍，的确，这些结果对 Warrington 关于杂草的萌发和保存需要日变温的重要结论产生了某些怀疑，因为这是建于实验基础上的，那里的光与变温结合较之恒温更为强烈。

种子埋藏在受经常翻动的土壤深度也是有明显意义的，这样条件变得愈苛刻，则种子和它的营养贮存越小。一般认为光刺激萌发在细小种子更为普遍。因为，大多数大种子在缺光下像它存在一样能够萌发。这可能由于种子越细小，表面积的比例会越大。因此，胚可能引起的增长力和种皮张力的阻抗之间的平衡克服，必然有利于向后者移动。

d, 能量和时间的相互作用

光的萌发促进作用几乎已经不变地追溯到植物光敏色素的作用上来。光敏色素的特征之一会被相当低的光能所饱和，只要它的光谱成分是合适的。这说明这样事实，通常用一小点光（相当低度的短暂照射）能刺激萌发。如千屈菜（*Lythrum Salicaria*），某种烟草和单籽蒿种子都是极为光敏感的。这就产生了关于这种敏感性在自然条件下生存的意义，那里相当高的能量都是表面的可供态。在这方面，两种事实必需记取。第一，自然光含有促进的红光和抑制的远红光的光谱带，它们影响着光敏色素的活化和钝化。因而，在自然界被活化的光敏色素的量是有赖于它们的净效率。第二，土壤透光度是很低的。因而，尽至充足阳光长期照射可能只让相当浅度的土壤饱和。的确，它可以达到某种深度，最低有效的暴露可能变得比每日有效长度还要长。在这种情况下，需要更多天数的昼夜循环，其数量决定于主要光周期。这就产生了一种明显的对长日的光周期反应。

不同定量的需光状况是由这些萌发种子不甚依赖于入射光的实际持续期的总能量所提供的。提高强度可导致相应短的为充分刺激需要的暴光期，但超过某一强度，这种相互作用不再有效，暴露时间不再能无损失地减少刺激。在实验室试验中这些种子的萌发随光照时间延长而增加直到反应达到饱和，进一步照光，变成无效。当这些种子置于不足以引起充分刺激的持续光照周期中，如果总照射时间被暗间隔分成几部分，它的刺激作用将会显著增加，因而，要以同样总能量来延长光照周期。*Kalanchoe blossfeldiana*，光华柳叶菜（*Epilobium Cephalostigma*）和欧地笋（*Lylopus europaeus*）是这种反应的典型。相反地，通过连续照射种子得到的充分刺激可以同样用小部分能量，通过一系列的短照射，应用适当间隔达到。这样一种对间歇反应已经被 Isikawa 等人在柳叶菜属，

金丝桃属和单籽蒿种子中得到详细的研究。很清楚，这些种子不需要存在连续光照，每种照射发生一系列的暗反应，都不明显地受光的存在与否的影响。这些暗反应都受低温的抑制。重要的问题是为什么光反应色素系统，它们很可能就是植物光敏色素，必须反复被激发。Borthwick和Cathey已观察到光周期控制菊花开花的类似现象。他们的结论是光敏色素需要再活化，因为在每次照射之后，活化的植物光敏色素部分被钝化（热量上的，或通过生理上的作用）。Isikawa和yokohama提出了一个说明他们结果的不同假设。他们认为那些能够被光活化的光敏色素量是受限制的，它与它的前体存在动态平衡。增加的量只有平衡被光敏色素的光活动所破坏时，能够释放出来，而它后来在萌发中利用。Koller 等人在很宽的温度范围内研究了这一类似现象，它基于物质和它的前体之间的平衡反应，也提出一个模式。它们的模式比之 Isikawa和yokohama 的更为一般化，因为该物质不一定需要植物光敏色素，却如同像一种与活化植物光敏色素能够相互作用的物质。这种物质的平衡浓度是温度的函数，通过反应达到的比例常数。在适温较之超适温下前者较高，后者较低。根据这个模式，可给态的植物光敏色素作用物质可能是限制因子，而植物光敏色素是常限制因子。从功能观点看，这些萌发种子是受所需光照控制的，光照超过某些临界期，可能萌发达到自然现存昼长中遇到的这种需要程度。如果按其它它们需要一种暴光比通常的日照长度更长些的事实，那不同于以前类型的种子，它们只有暴露在所需的光周期之后才会萌发，不管光达到那里是强或是弱。

2. 周期性方面

前面叙述过自然条件下的二种类型的光照反应，特别是这种亚微气候，可能引起充分刺激的某些光周期循环需要。一种反应类型，能量是综合的，只有当入射光强度变得足够低时，这种作用可能成为光周期的。即使分成几次光照也一样，不管怎样，光强度不变，光的总反应似乎是与总能量成比例。当间歇暗期变得过长时，反应逐步降低。这种反应型种子，充分刺激的能量必需有更长的，要超过每日的有效长度的累积期。在另一种反应类型中，时间是综合的，即使在幅射强度不受限制时，周期可能超过每日的有效长度。这也可以看作为萌发对光周期的一种反应，它与前一种不同，是不以光的强度为条件。“时间综合”种子的附加特性，来自这样的事实，合适的暗间隔期和二个连续照射之间的时间有赖于暗反应的比例常数。因而，如果暗期超过合适期长度，萌发反应在过长暗期中会受补充光照而增加，最好它放在暗期中间。Kaller 的分析表明合适的暗间隔延续期的方法和所需的饱和光照的次数二者可能都受温度的影响。类似的反应显然未能在“能量综合”的种子中予测到。

长日照种子

时间综合型种子的特性已把它们归属于“长日照种子”。这个概念从在过长暗期中作简短照射的促进作用获得支持，因为它与光打破长日照植物在短日照下开花的处理基本相类似。例如秋海棠（*Begonia evansiana*）种子就是这种情况，它的萌发被12小时或更长，一直连续光照的光周期所促进。光周期太短（8小时）以致不能促进，只有当暗期用短暂光照中断时变得促进。类似反应在桦树种子中观察到，那里的抑制程度与

暗期长度有关，但与光期的光量关系不大。但这种反应与光周期控制开花的反应本质上是不同的。一个显著的方面是它的温度依赖性。长日照的临界需要表现在低温上。在适中温度时，这种需要也可能在短日照下，尽至在一个单一的，短暂的暴露红光之后得到满足。在高温时，无需光照几乎能达到最大萌发。缺乏暗期的抑制作用显然是另一种主要差别。

b, 短日照种子

光周期控制萌发和开花之间的类似已扩大到某些种子的萌发被短日光周期促进的发育，而逐渐被每日光照的延长所抑制。Kadman和Zahavi用反枝苋 (*Amaranthus retrofractus*) 种子的研究表明萌发强烈地被短日照所促进，而这种促进作用的介质是植物光敏色素。延长暴露红光产生两种抑制效应。它抑制暗萌发部分种群的萌发。它也降低需光部分种群对后来用红光的短暂照射的促进作用的反应，除非后者以暗间隔把它分开。根据这些结果，他们认为大多数短日照种子的光周期反应可能是循着以下几项程序：暗萌发被延长的远红光所抑制，在每次开始时，萌发受红光活化的植物光敏色素所刺激，同时，它直接被短暂的远红光在逐步降低对红光的敏感性之后所逆转，而这种敏感性又在以后间断的暗期过程中逐步恢复。这些看法通过分析光在 *Atriplex dimorphostegia* 萌发中的作用得到支持，它表现出典型的短日光周期以及同类型的抑制通过延长光照证明存在于反枝苋之中。Hendricks 研究了光在草地早熟禾 (*Poa Pratensis*) 和 *Amaranthus arenicola* 种子萌发中的反作用，表明抑制萌发的最大光谱是720mm。在600—670mm 范围内照射的最大值的位置和量是不变的，它本身足以维持植物光敏色素为主的活化形式。

c, 延长光照的抑制作用

延长光照所引起的抑制作用机理还远不清楚。正像前边所提及的暗萌发部分种群含有一种形式的活性光敏色素。由此看来，有可能通过延长光照对暗萌发部分所起的抑制作用并对后来促进光照的敏感性和对先前幅射的促进作用的抑制，它们都是以同一系统为媒介的。Chen和Thiman的资料支持了这一点，它表明光抑制 *Phacelia tanacetifolia* 的萌发，像超过适温一样能够通过胚乳尖的移去得到克服，而是通过降低物质的渗透势来恢复。Mc Donough 的工作表明连续光照抑制作用的一种明显的潜在反应，在低(渗透)水位影响下变得明显。黄瓜萝卜和向日葵种子在暗中萌发像在连续光照下一样的好，却强烈地被在甘露醇浓度中的光所抑制，它对暗萌发几乎无任何影响。当复盖幼根的种皮尖被移去时，抑制被部分解除。他没有详细说明要特别小心防止蒸发引起基质的浓度的增加，可能在光下比暗处更高些。部分去种皮的促进作用可以从穿孔半渗透的种皮获得结果。

延长光照抑制种子萌发的作用光谱分析，也像其它光形态发生过程一样，不足提供明显的证据，它们是以光敏色素为介质或某些其它色素系统为介质。这不能排斥由于光敏色素的二端形式的重叠吸收光谱的可能结果，延长光照必然导致它们之间的循环，所以，最后所有可利用的光敏色素通过一种长命的中间物可以转变成无活性的次产物。短日照种子的光周期反应有时也像长日照种子一样强烈地有赖温度。例如荒漠天仙

子 (*Hyoscyamus desertorum*) 的萌发, 在 25—35°C 的同样被连续的和暗间歇光照促进。在 10°C 时二者均无效, 但这些极限之间, 只有为间断光所促进。

迄今, 关于光周期控制种子的萌发还不甚清楚, 它似乎与光周期控制开花或其它形态发生过程的任何类似或许只是表面的。植物光敏色素存在这二个过程中, 但它的活性形式或促进长日照植物的开花和抑制短日照植物的开花, 在萌发中, 它的存在对于长日照种子和短日照种子同样是必要的。短日照种子和长日照种子的反应机制之间似乎也很少有共同性, 除光敏色素的光活化作用需要在某种条件重现外。

d, 光周期控制的生物学意义

光周期控制种子萌发能有保存种的作用。按功能观点, 所需的昼长要大于某最低值可能起着一种控制长日照植物开花的作用, 萌发在那种季节中可能受到限制。无论怎样, 光周期需要的长日照种子, 如毛桦 (*Betula Pubescens*) 对温度的依赖显然将允许它们实际上在一年的任何时候萌发如果温度是合适的。只有当温度亚合适时, 长日照需要就会接近限制值。光周期控制在某种温度下的有效丧失, 因而降低它作为季节感受意义的保存价值。它的价值或许在别处。一种可能性是基于这样事实, 种子最通常的亚微环境是在土壤中。自然昼长在深处变得非常稀薄, 因为土壤中的光路长度和它的表面与太阳一天位置的变化反射有关。因此, 一定有某种深度的种子, 只要温度合适就会萌发。在浅处, 萌发很少严格地依赖温度的最合适条件, 但是幼苗到达土壤土面的距离较短, 所必需的适合温度可能也相应的少。类似的原理适用于短日照种子情况, 像加拿大铁杉 (*Tsuga Canadensis*)。随着土壤深度的降低, 它们的萌发将逐渐变得更加依赖于季节。这对于栖居在土壤水分接近表面的地方的可能优越性, 看来, 某些季节较其它季节为少。那里的短日照种子, 如荒漠天仙子, 在高温下会丧失萌发, 它在自然栖居的大量萌发, 看来发生在晚春雨后或初秋, 后者虽不是经常的, 但十分强烈。

e, 非光周期种子

迄今, 光周期敏感种子根据它们可能在自然界碰到的反应条件划分为三类。但必需加入第四类, 因为缺乏更好术语, 可指名为非光周期种子, 属于这类的种子, 它们在完全缺光下获得很好的萌发, 而却被连续光照抑制。Mancinelli 等人认为这些种子能够在缺光下萌发, 因为它们含有以前形成的活性光敏色素, 它不被短暂的远红光照射所逆转的一种形式存在。抑制作用显然是由于这种形式的光敏色素对延长的远红光或白光照射的感受性。表现有这种反应的种子也必然会被间歇光所抑制, 如果暗期是相当短的话。在生理学上, 这些种子完全与长日照种子而不是短日照种子相对立的, 因为, 它们不需要任何光。从功能观点看, 这些种子不能使它暴露在亚最低夜长度中或土壤深处萌发。这种反应可以看作是季节指示剂的生存价值, 基于这种情况的限制, 那里的合适萌发季节为中冬。否则, 萌发可能发生在很宽的季节上 (秋天或春天), 在那季节里保存的机会完全改变。所以, 这种机制似乎与土壤浅处的保护性萌发有关, 如果没有同样的限制可应用到土壤深层。根据这种机制, 种子必须有充足的贮存营养来源, 而栖居在浅处是不利于保存的。*Calligonum Comosum* 和药西瓜 (*Citrullus Colocynthis*) 就是具有这种反应的种子并满足了这种需要, 二者都是大种子和栖居在荒芜的砂壤中, 按予计揭开了药西瓜的负光周期反应。*Calligonum* 没有测定。

根据这种看法，似乎光周期控制生存的主要功能是它作为土壤深度计的潜在能力，并很有意义的发现种子的光周期反应和它生长的地理纬度之间是没有明显的关系。

3. 质量方面

迄今就萌发的活性而论，似乎限制于已知的某种程度吸收的植物光敏色素的光谱范围。然而，光敏色素以二种相当长命的，可互相转变形式存在，其中仅一种有生物学活性。每种都有它自己的特殊吸收光谱，但二种光谱重叠几乎全在可见光范围内。按照这个重叠，甚至连生物学活性最钝光源也要取决于光敏色素二种形式的平衡吸收所引起的所谓光定态。当使用不纯的或广谱性光源时，存在同样情况，在不同的光定态中必然是集合入射的全体光谱。但是，一般似乎有理由认为入射光谱不太专一，它的生物学活性依据光敏色素活性将是与它那里的无活性的吸收峰（红光）与活性形式的吸收峰（远红光）的光谱的能量含量成比例。这只是近似情况，因为每种光谱的入射能量的绝对水平必须考虑到。例如，若光源的短波比长波能量更丰富，光敏色素的主要吸收峰的相对能量对光敏色素状态较之短波内的第二次吸收峰的影响会更少。太阳光的情况不是这样，以前提的假设作为初次相近值似乎是满意的，这里有点值得考虑的，种子萌发和自然的太阳光谱能量分配所发生性质变化的关系，那是由于特殊吸收的结果。一种栖居是在土壤内部。Wells研究了生态条件中的种子萌发对红光敏感的可能作用，认为土壤的透射比将主要决定于绕射，后者是与波长的四次幂成反比。所以，透过土壤的光是有丰富的长波。655mm/450mm通过5毫米厚的砂层传递百分比是2.5，当厚度加倍其值增为6。735mm/685mm的相应比例从1.2增到1.6。他认为这些结果表明萌发对红光促进作用的敏感性的适应值，因为这种光透得较深。这种适应允许种子几乎在可见光渗透的最深处萌发，减少早期干燥的危险。735mm/685mm的比例随深度增加是很缓慢的，以致在光总能量变得太低而无效以前不能逆转。Wells没有报告任何实验，它可以用来表明生理活性光透过的实际深度。Koller等人用需光种子单籽蒿研究了这个问题并发现当光源（白炽光和荧光混合）在泸光器水平上供给约1.5%完全太阳光时，萌发是被2毫米厚的干砂泸过的光所促进。当光源是太阳光，砂是干砂时明显的有效水平将会在相当深处碰到。另一种栖居是在植物蓬下研究，那里，因叶绿素对红光的特殊吸收导致于留下较之红光有相当丰富的远红光的光谱。Cumming研究了入射光中的红光与远红光光能(R/FR)的各种比例对光控制黎属(Chenopodium Spp)种子的萌发影响。在渥太华的初夏中午，这个比例露天是1.31，大豆植物荫蔽处为0.7，在一个硬木荫蓬下和在密集直立红三叶草内20英吋处分别为0.14—0.12。黎属的五种萌发然后在合适的30°C和亚合适15°C的黑暗中，连续光照以及每日持续暴露8小时或16小时，其光含有R/FR比为1.31（与开放相同），或0.14（类似植物荫蔽）时测定。光的促进作用都较高或与R/FR高比例相等。类似研究被Taylorson和Borthwick进行，所用的光实际上是通过新鲜烟草，玉米，大豆过泸的。透过的红光比远红光少得多。开初用红光照射对某些木本种子萌发的促进作用可能是逆转的，而无先前促进的抑制效应。对透过叶片的延长效应未能加以研究。Cumming的资料表明黎属种子的萌发随着每日人工光照的增加而降

低，所用 R/FR 比例有高有低。当光照连续时，尽管 R/FR 比例是高的，萌发一直比暗控制为低。只使每日照射 16 小时，用低的 R/FR 比例照射种子萌发，在大多数情况下亦要比暗条件下低。根据我们观察延长光照是二者新形成的和预先形成的植物光敏色素的一种有效抑制者，特别在远红光很丰富时。从生态学观点看，延长光照也是更有意义的调控，种子通常都以此存在于自然之中。无论如何，这些结果似乎证明这样结论，通过植物荫蓬过浓的光谱成分稍有改变，足以对种子的光敏色素系统产生不同影响，因此，影响它们的萌发反应。

译自《Seed Biology》，V 2，P35—52，1972。