

183951

种子的休眠与萌发

管康林

种子的休眠与萌发在种子生物学研究上占有相当重要的地位，它涉及的内容也非常广泛与深入。一颗种子，它携带着亲本的基因，是一种潜在的生命机体。所以，在某种意义上，种子本身可看作是一种形式上的休眠，它介于二个世代交替的一个连续的周期现象。休眠的名词概念比较混乱，但总的来说，种子的休眠有外界不利条件引起的诱发性休眠和内在固有特性引起的原发性休眠^[3]。前者一旦满足于萌发的外界条件，种子就会萌发。后者即便提供萌发所必需的条件也不会萌发，于是把它叫做真休眠。萌发必然出现在休眠被解除之后，这样，凡有生命的种子在适宜的温度，水分或光照条件下，均能吸胀萌发。萌发的重要标志就是胚根和幼芽突破种皮。

种子生物学特性的研究已有一个世纪的历史了。种子的贮存与寿命是这个领域早期研究者最感兴趣的一个课题，至今仍为人们所研究。1961年Barton^[1]在《种子的贮存与寿命》一书中对此有过很好的总结。现在种子生物学研究在细胞和分子水平上所取得的成就，给种子的休眠与萌发的机理带来了更多的了解；同时，随着种子生态学的深入研究，已找到影响种子休眠与萌发的内外因子。其中，种子萌发的光周期现象和光敏色素的作用都已揭示了一些新进展。还有遗传基因，代谢途径和激素等诸因子在控制休眠和萌发中的作用机理和应用研究，正在方兴未艾。以上这些研究都有其特定的理论意义和实践价值。

目前种子生物学方面的研究文献和专著不少，^[1-7]很难作全面综述。本文限于对以下几个问题作些探讨，供有关方面参考。①种子休眠的发生与类型。②休眠种子的细胞结构与生理状态。③休眠解除时的呼吸代谢途径。④植物激素和光敏色素在种子休眠与萌发中的作用。⑤种子萌发的光辐射调控。

一、种子休眠的发生与类型

种子的休眠状态是物种固有的遗传性和它对环境的一种反应性，各类种子休眠发生的机理尚不清楚，但已知与胚、胚乳的生理后熟、内生抑制物的积累和种皮的不透性有关。种子休眠类型多种多样，归纳起来有以下几种：①种胚发育未完全，②种胚或胚乳在生理上未完成（包括物质转化和酶系统不完备等方面），③存在萌发抑制物，④种皮的不透性和硬壳的机械抗性。

(1) 种胚发育未完全.

有些种子外观虽已成熟，但胚细胞分化还未完成。兰科植物，银杏和冬青等属于这类型。低温处理能加速胚的发育破除休眠。有些则要求高温湿润贮藏来完成。伞形花科的牛防风 (*Heracleum sphondylium*) 种子，胚发育是不完全的，需要一个时期的低温后熟^[33]。它在 2°C 中经过 6 周后，有 25% 种子达到生理成熟并萌发生长。三个月才能完成 100% 的生理后熟。未处理的胚，仅有一个雏形，长度为 0.41 毫米，经处理而发育完成后，长度增至数毫米，干重增加 25 倍，这是由胚乳供给的物质。人参种子在成熟时的胚仍微小，约比胚乳短 20 倍，需要低温 (2—4°C) 或湿润 20°C 下 4 个月才能使胚达到完全发育的程度。但在自然条件下，则需长达 18—22 月方能发芽^[18]。这个过程完成得很缓慢，可能与人参果肉、内果皮和胚乳中含有抑制物质脱落酸有关，使胚的生长和分化受阻^[19]。另有些种子胚的发育是完成的，在吸胀时，胚继续增大到一定大小后萌发。黑栎树 (*Fraxinus nigra*) 和海松 (*Pinus koraiensis*) 种子为这种类型^[3]。但以上这二种类型是很难辨别的，像欧洲白蜡树 (*Fraxinus excelsior*) 种子^[34]，胚形态学上是完全的。它在吸胀后较原来长度和干重都增长二倍。在 18—20°C 下胚的生长很快，即使充分增长的胚仍保持休眠状态，除非放置在 5°C 低温下几个月。所以，后熟所需条件并非完全一样。

(2) 种胚或胚乳在生理上未完成

有些种子胚虽发育完成，即使排除种皮的阻碍作用也不萌发，这就是指种子还需生理后熟。例如蔷薇科中的苹果、梨、杏、山李等种子，一般需要低温与湿润环境中贮藏数周到几个月才能够萌发^[15]。所谓生理后熟就是种子内在物质和酶系统发生应有的变化。如莠苣、大麦、椴木、它们中的有些是由于贮存物质转化所必需的水解酶和呼吸氧化还原酶不具活性而造成休眠^[9]。有些种子在游离脂肪酸含量很高尚未转化时，就不能萌发。有的因生长素从胚乳向胚的供应受到阻碍而引起休眠，如花生。也有些种子进入深休眠后，一旦要求萌发，就要在一定条件下完成它生理上的物质与酶活性的转化过程，其中包括萌发抑制物和促进物的转化。

热带植物种子，油棕有个胚乳营养转化的生理后熟，去壳未能加速萌发，只有用萌发种子的含脂肪酶的提取液处理吸胀种子才有效地促进萌发^[17]。柚木种子有二个月的种胚后熟休眠，为了打破休眠和保存活力，可用低温贮存或低温层积处理^[38]。我们观察到滇南秋天成熟的团花种子有 3—5 个月的休眠期。通过低温 (8°C) 湿层积 60 天能明显地破除休眠，在一定条件下，赤霉素，激动素的作用甚为显著，但必需克服种壳的不透性，使它渗入。由此推测团花的休眠可能是存在与种壳透性或抑制物有关的生理后熟的兼性休眠。水稻种子的休眠，如 IR₆ 它被高温日晒或赤霉素处理获得部分解除^[22]。有人认为^[35] 水稻休眠与种壳透性有关，它阻碍了气体交换和内在的氧化反应过程。在后熟过程中增加种壳透性，氧分压是控制水稻种子休眠的主要因子。

(3) 存在抑制物质

大量工作证明由于存在种子和果实萌发抑制物而引起种子休眠。早在 1949 年 Evenari^[36] 就有关发芽抑制问题收集过 180 篇文献做过系统的评论。他列举了 100 多种植物种子及其所在部位具有抑制物。当然，那时很少了解抑制物的化学成分与生理作用机理。自 60 年代后，由于激素的分离和鉴定技术的发展，确定了脱落酸 (ABA) 和乙烯的

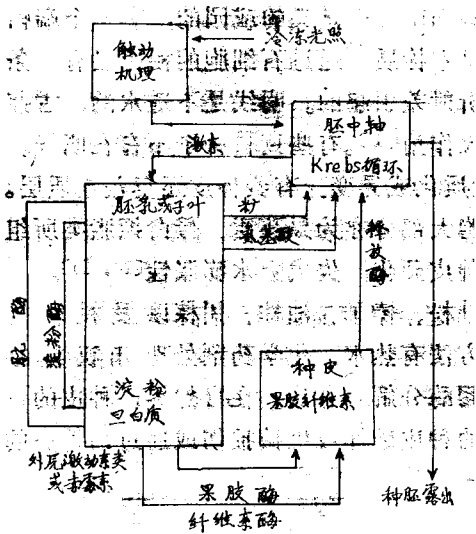


图1 种子萌发的控制论图解

生理作用，而对激素与休眠的关系也有了新的认识。对此，我们从1971年 Wareing^[10]在“激素和休眠”一文中可以得到清楚的了解。他在文章开头，还简要地回顾了50年来在芽和种子休眠问题上出现过的各种的理论解释。

Amen^[9]是激素控制论者，对种子休眠提出了一个模式，这个模式的基点就是建筑在一种促进剂（赤霉素、激动素）和抑制剂（如香豆素，ABA）之间在生理作用上的调节，当复合体的平衡有利于抑制方面时，就发生休眠。休眠的解除要接受环境的一种刺激，例如光，淋洗，冷冻季节，这些因子被叫做触发剂起着触发动力的作用，种子接受后，把它传递到化学信息（一种激素）中去，后者使潜在的酶系活化起来，最后恢复全部代谢活性。休眠种子的这种控制论的特征可试用图1来解释。作者认为这个方案对于无论那类型的种子休眠似乎都是适用的，虽然触发动力的性质以及抑制作用的类型和位置可能因植物种类不同而很不一致。

休眠种子和休眠芽的抑制物的研究，自60年代以来，国内学者也做了一些工作。这里包括象傅家瑞所论证的水浮莲休眠种子的抑制物和它的光解除特性，吕忠恕对杨树休眠芽的 β -抑制物的鉴定工作和史忠礼的池杉种子抑制物质的研究等等^[23-27]。最近，王文章^[28]报导了红松种子的休眠和它层积后的解除与内在的一种抑制物的变化有关。他们进一步用现代技术——气相色谱和紫外分光光度计鉴定到这种抑制物就是ABA^[29]。

(4) 种皮的不透水性和硬壳的机械抗性

种皮对许多种子的萌发有很大的影响。种皮具有透性，它好似渗透栅，干予水分的吸收和氧气的进入。凡有生命的种子在合适萌发条件下不能吸胀一般称为不透水性种子或叫硬实种子。不透水性是豆科大多数种子共同特征。美人蕉科、藜科、旋花科、牻牛儿苗科、锦葵科、茄科，漆树科和鼠李科部分种子亦有^[37]。硬实种子不透水性是物理的外致休眠。它亦可能与其它休眠类型相结合。例如，大多数需光种子休眠也是由于种皮强制性引起的，种皮阻碍了气体交换；胚并不休眠或休眠不深，虽然内生抑制剂是存在的，它也是通过种皮的作用所产生的^[10]。种皮的不透水性既是遗传的又是环境因子影响的。种皮或种壳不透性的形成允许种子延长生命，是一种潜在的保存，以便它们在时间和空间上的传播，甚至巧妙地通过动物，鸟类吃食传播。所以，有人利用羊群来传播新西兰丘陵牧区的白色三叶草种子^[37]这是具有特定生态学意义的。

影响种子不透水性的内在机理，显然与种皮本身的细胞结构与功能有关。可是至今，对硬实形成的解剖学与生理学知识仍然有限。近来，Rolston对种子不透水性问题有些评述^[37]。从种皮解剖看，外珠被不透水性的一个共同特性是具有大石细胞的栅

栏组织层，也叫表皮，柱状细胞或马氏细胞。这些细胞外端是尖的或圆的，有一个端帽胞壁增厚的特征。在豌豆中，位于大石细胞外端呈木栓质。通过石细胞的栅栏层有一条或二条明线，这是由于它的化学成分变化，因光折射差引起的。明线是不透水的，古莲子种皮的栅栏组织层也有明线，对种子保存起很大作用^[1]。有些豆科种子不存在明线。不透水性种子的种脐，种阜的栅栏组织也多半木栓质化或异变。有些种皮还复盖蜡质层。从化学成分看，角质层是蛋白质，种皮的栅栏细胞大部分亦为果胶质、蛋白拟脂类所组成，如果成熟种子被强烈脱水，成为不可逆性使种皮硬化，失去吸水膨胀性^[13、14]。

硬壳种子，其壳对胚还有机械障碍作用，如杜松、榛子、油棕、川楝以及桃、杏等。破除种皮或种壳的不透性和机械障碍常用的方法有热水、化学药剂处理和机械损伤，此外还有采用辐射和酶学（半纤维素酶和果胶酶分解）方法。在自然界，种皮的自然软化，主要通过土壤的湿度和温度的波动引起的种皮破坏或机械损伤或通过鸟兽类的消化道，特别是微生物的侵蚀作用。

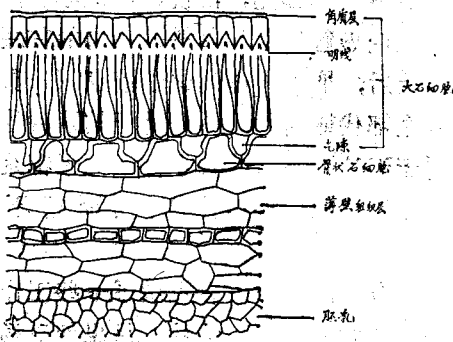


图2 饲料三叶草的种皮纵切面

二、休眠种子的细胞结构与生理状态

电子显微揭示^[39]成熟种子胚细胞器是充分发育的，结构组成在干燥过程中被降解。内质网不是消失就是破裂成短碎片。高尔基体的原生质体不再出现。类脂体沿着质膜排列，而单核蛋白体遍布细胞与内质网的消失有关。线粒体仍然存在、但皱脊不多。休眠与非休眠种子情况相似。在湿冷破除休眠过程中最明显的变化是增加核仁大小和显著量的RNA合成。休眠的欧洲白蜡树种子在20°C下吸胀类脂体随幼根尖细胞淀粉的出现而被溶化。内质网作为一种平行膜体系带有许多连通的核蛋白体再次出现。线粒体数目增加，体积有规则地增大，内部结构逐步发展。^[40]因此，它的氧化各种物质的有效功能，也只有在萌发过程中增加。

种子呼吸速率常作为休眠深度的一种指标。非休眠种子一旦吸胀萌动，贮藏物质立即水解，呼吸强度很快上升^[20、22]。对于湿冷层积种子在冷处理过程中，呼吸速率逐步上升，在休眠破除时才有明显增加，伴随着内部发生物质的转化。Stokes^[33]指出牛防风胚在2°C冷处理过程中贮藏物质从胚乳转到胚。9星期后，胚增大2倍，干重增加12倍，胚乳干重相应减少。如果种子湿藏在15°C下，这种变化不会发生，种子仍处休眠状态。可是欧洲白蜡树只有贮存在温暖条件下，子叶的蛋白才发生水解，随之胚的蛋白质增加。如果种子在吸胀后立即贮存在低温下，它的蛋白质不发生变化。由此看来，贮存物质的动员似乎不是破除休眠的主要阶段，即使种子内部发生了脂类分解，淀粉形成和糖分增加，如果所供的温度不合适，也不能解除休眠^[41]。

磷代谢。种子所含的磷化合物包括核苷酸、核酸、磷脂、糖磷酸和植磷（Phytin）。Oleny等^[42]发现樱桃种子在5°C湿冷后熟过程中，出现子叶贮藏物质向胚轴转移，同

时，胚轴的总磷增加。磷的累积是通过中间产物如糖磷酸和高能核苷酸进入核酸。种子在常温下，正常的代谢和合成不能出现这种功能，无机磷在细胞中积累。他们认为磷代谢的阻碍与休眠条件有关。如欧洲榛 (*Corylus avellana*) 在萌发前需要一个短期的 5°C 冷处理，在 5°C 下饲喂放射性 $8-^{14}\text{C}$ 腺嘌呤给子叶，使其进入腺苷磷酸和腺苷二磷酸，这也表明休眠破除可能与磷酸代谢有关，把增加的能量供给胚生长^[43]。然而，这还不能说它是休眠的最初阻碍而后引起更多的基本机制的变化。

核酸与蛋白质合成。在某种意义上，休眠是由于蛋白质合成过程中RNA活性的下降和抑制所致。例如马铃薯的休眠芽里没有进行RNA合成，若给予解除休眠的处理则RNA合成开始进行。用放线菌素D处理则又使解除休眠后提取的RNA合成受到抑制。这表明马铃薯芽的休眠解除显然与mRNA合成的抑制机制的解除有关^[44]。小麦虽然用放线菌素D处理后，mRNA的合成也受到抑制，但并不阻止发芽的初期过程和它的蛋白质合成。这种情况，可以解释为种子中已经具备了发芽所必需的mRNA并使发芽所需的酶类能够合成，发芽过程也得进行^[45]。

Khan^[47]认为苍耳种子蛋白质的合成本身并不意味着休眠的解除，但多少会消除mRNA合成的抑制作用，因为内生抑制物参予抑制遗传物质。虽然用激动素可克服内生抑制物的影响，他认为除内生激素相互作用外，还与光、温因子作用遗传物质的抑制或解

抑制物来调节休眠有关。他的工作又证明^[48]梨胚核酸合成能力随冷处理次数增多而有所提高、所有核酸部分都增加，特别是tRNA和RNA-DNA分子结合比例的显著增加，说明了互补部位的增减与休眠和解休眠之间的重要相关性。

Jarvis^[49]等对 p^{32} 掺入组织中的RNA测得，表明欧洲榛在休眠解除过程中，胚RNA合成是增加的(图3)。并且还表明最初的变化是看到DNA模板活性增强，继而看到RNA聚合酶的活性增加。因此，非休眠种子小麦的萌发似乎不依赖于新mRNA的合成而仅仅有赖于先存的mRNA。这样种子经吸胀后，以确保萌发。可是在休眠种子中，mRNA

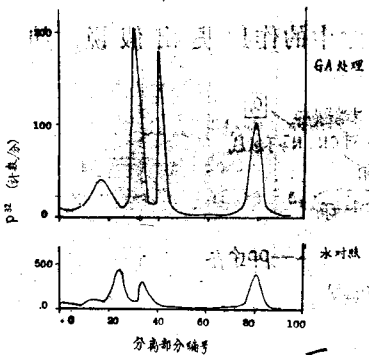


图3 赤霉素对欧洲榛离体胚中RNA合成的影响，用 p^{32} 将胚处理24小时，对标记的RNA进行聚丙烯酰胺凝胶电泳分离。

的缺乏或某种特殊的mRNA的缺少在基因组合转录水平上可能提供一种控制萌发的有效途径。在完全休眠的吸胀种子中，经处理的各类蛋白质合成，无论是结构的和酶学的能够发生。那么，mRNA一定是存在的和活性的，如果休眠是由于抑制了mRNA的遗传活性，它必定是某种比较特殊类型的mRNA合成。当前要解答这种特殊的mRNA是何物，由它所诱导的关键酶类是什么酶，还是很困难的。但可以肯定，这种特殊mRNA的合成是受ABA这样的内源激素控制的。

三、休眠解除时的呼吸代谢途径

种子萌发后的呼吸代谢途径，主要是遵循EMP-TCA环和细胞色素电子传递链的一条路线运行的。对于休眠种子，如菜豆则表明TCA循环不活跃，归结于代谢阻碍^[11]。但欧洲榛休眠种子显示有活跃的乙酸盐代谢作用而证明了存在TCA循环的运行和它的生物合成^[43]，这就有二种情况。然而，人们感兴趣的问题却在于了解休眠种子的解除和萌发初始阶段的代谢途径的变化上，并以此来控制种子的休眠与萌发。

近些年来，许多材料（如莠苳、大麦、燕麦、水稻和菜豆）表明休眠种子的解除和萌发的初始阶段的大部分呼吸作用是通过磷酸戊糖途径（PPP）进行的^[51、52]。所以，有人^[32]认为种子的休眠在某些情况下，取决于EMP和G6P利用的PP途径之间的平衡与调节，然而大量的证据指出，特殊的电子受体：NAD或NADP在控制途径方面有很重要的作用。PP途径的调节主酶G6PD，它的活性调节因子是NADP，但糖酵解的脱氢酶和TCA环的线粒体酶则主要依赖于NAD去接受电子。为此，PP途径的实际调节是决定于NADP的氧化还原系统。所以，汤佩松、郑光华认为杨树休眠种子PP途径的中断是由于NADPH₂再氧化能力的丧失所致，当加入NAD、NADP均能恢复刚失去发芽力不久的种子去氢作用。这里与休眠解除的作用机理有否相同之点，尚不清楚^[30、31]。

Roberts^[51、52]对PP途径及呼吸抑制剂在休眠解除中的作用提出假说，如图4所

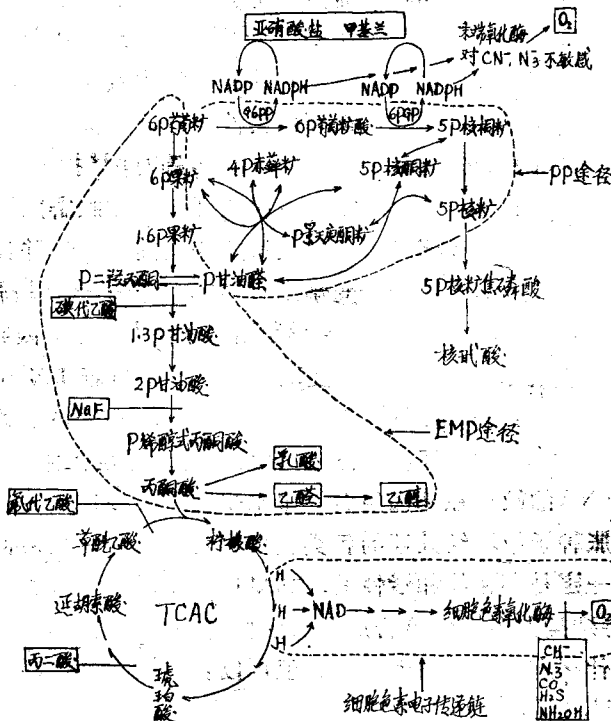


图4 呼吸代谢途径，示受呼吸抑制物影响及其反应的图解，方框中的物质刺激休眠大麦种子的萌发。

示。这个假设的论据是多方面的，其中包括EMP和PPP活性有关的 C_6/C_1 比值的變化。PP途径的氢氧化酶对末端氧化酶抑制剂不敏感以及呼吸抑制剂和亚硝酸盐、甲基兰在休眠解除中的作用等情况。例如Simmonds等的工作表明^[50]，休眠燕麦种子 C_6/C_1 值为0.76—0.91而后熟种子为0.54—0.59。这就说后者的PP途径活性比前者高。他们还发现用赤霉素使燕麦休眠胚的 C_6/C_1 比值降到0.64—0.65而促进萌发。丙二酸呼吸抑制剂亦能使 C_6/C_1 比值有所降低引起休眠解除。这方面的工作很多，已作为证明PP途径活性的重要指标。Roberts^[52]认为种子萌发初始需要运行PP途径。但这个途径的有关氧化酶却对常规末端氧化酶抑制剂—KCN, NaN_3 , CO, H_2S 和 NH_2OH 相当不敏感。他指出任何增加PP途径活性的处理（如图4所示），均可达到减弱种子休眠，这在休眠大麦中已证实，其它种子如水稻就有差异。但一般地说，当增加种子氧分压（如去皮）或利用呼吸抑制剂去降低EMP途径的竞争时都能增加PP途径的活性，以解除休眠。赤霉素的作用是激活了构成PP途径的二个主要脱氢酶—6PGD和G6PD与它的辅酶—NADP和NADPH的氧化还原系统。

亚硝酸盐和甲基兰是有效的解休眠剂^[52]。它们作为氢的受体参加PP途径首先氧化NADPH而不是NADH。硝酸盐也是一种解休眠剂，在植物体中，似乎主要氧化NADH而不是NADPH。在大麦、水稻中，亚硝酸盐比之硝酸盐在解休眠中更为有效。三羧酸循环和糖酵解抑制剂—氟化物，碘乙酸、丙二酸在不同程度上刺激休眠种子萌发。这也表明与PP途径相联系的氧化作用不可能通过常规氧化酶运行的。

至于PP途径在种子早期萌发中的功能，至今仍然不清楚。葡萄糖降解通过这个途径导致于中间产物的产生，它们对于许多重要物质的合成所需的。例如，4—磷酸赤藓糖为合成莽草酸所需要的化合物，它随后挨次形成芳香族氨基酸、酚化合物、黄酮、木质素和生物碱。5—磷酸核糖焦磷酸，它来自5—磷酸核糖是形成核苷酸和核酸的关键中间产物。除此之外，这个途径还为许多还原合成反应提供NADPH。

其它呼吸途径，如乙醛在种子萌发早期阶段起什么作用尚不清楚。根据Kornberg^[63]的工作表明蓖麻胚乳中柠檬酸分解酶在种子早期萌发中受葡萄糖水平的控制而这种酶的出现又受激素的控制，由此可见乙醛酸循环不是萌发的一个早期代谢环，然而它在脂肪转变为碳水化合物在油料种子萌发后期无疑是重要的。因为乙醛酸循环它能提供一种机理，把不能运输到胚中的子叶脂肪转化为能够运输的蔗糖。

四、植物激素和光敏色素在种子休眠与萌发中的作用

脱落酸和赤霉素

脱落酸（ABA）抑制种子萌发而引起休眠的证据已被许多材料所揭露^[10]。这类种子通过浸泡、水洗或针刺种皮冲洗等方法，可以移走ABA，使其很快萌发，如豌豆^[54]和莴苣种子^[55]在吸胀过程中ABA迅速降低是观察到的。其中具有典型代表的一些沙漠休眠种子（如密叶滨藜 *Atriplex Confertifolia*），一旦遇雨滤出抑制剂（氯化钠）而萌发。需冷萌发的休眠种子，需要经过低温层积解除，过去只把它解释为胚的生理后熟。现在知道它们大多也是受内生ABA与GA或其它激素之间的平衡控制的。如欧洲榛、欧

洲白蜡树、美国白蜡树、毛桦种子都属于这种类型的。也就是说这类种子通过需冷层积解除休眠往往与ABA或其它生长抑制剂的含量降低相平衡发生的。它们的休眠多半也可以通过赤霉素所克服。

还有一类需光种子，包括莴苣在内，也存在抑制物，主要部位是种皮，胚通常不休眠或休眠不深，所以通过光照很快萌发，光照在此可能起克服种皮阻碍气体交换和降解抑制剂的作用^[10]。

赤霉素(GA)是种子萌发的活性刺激剂。无论需冷萌发或需光萌发的休眠种子均可被GA所克服。它的作用机理可以从Amen^[9]激素控制论图解得到解释(图1)。需光种子给予光照时，加入GA在克服种子休眠的作用中常常是加强的^[56]。我们的试验也表明休眠的团花种子，在用100ppm GA处理后给予光照较之对照在克服休眠上有很明显的加强作用。据知光照促进种子萌发亦与内在Pfr形成有关。可是植物光敏色素和GA之间对萌发产生加强作用，似乎认为光对种子萌发的刺激作用又可能以增加内源GA为媒介的。这样，也解释了需光种子能够在暗中被GA刺激萌发，即GA能代替红光作用的想法相一致。另一方面，种子经过层积，解除休眠，其内在GA的增加也是经常发生的，虽然它未必与休眠的结束完全一致。如欧洲榛种子的GA增加只有在冷处理后的种子放置于萌发温度下才出现^[57]。但不管怎样，由冷引起的内生GA的增加是成为参与解除休眠的证据。

细胞分裂素(CK)和乙烯

GA与ABA在许多种子休眠中的拮抗作用是肯定的，但也发现种子萌发在多数场合下，它们之间不呈拮抗作用。为此，Khan^[58]提出了休眠发芽三因子调节学说，即GA、CK与ABA或香豆素等发芽抑制物质间的拮抗作用在莴苣等许多种子上普遍证实，但在谷类作物种子上却没有这种效果。从湿冷打破后熟型欧洲榛、枫、苹果树木种子的休眠看，它是与ABA的减少和GA、CK增加有关，这就进一步证实了这个假说。再者，促进发芽的红色光能提高光发芽种子内的CK含量都表明了它在萌发中的生理作用^[51]。

应用CK在休眠和萌发控制中与ABA或GA比较通常显出低活性。当它与其它促进剂，如GA、光和乙烯结合时活性是显著的。CK在种子休眠中的作用研究得不多，主要缺乏合适的技术。有资料^[59]认为树木种子层积过程中，CK含量随时间增加，可能是一种后熟功能作用。光反应种子的CK变化，已发现钝叶酸模^[60]和大爪草种子^[61]经光照增加Pfr之后，CK也增加了。莴苣种子的类似研究未能证明在红光照射或GA利用之后，增加CK，但会发生某些相互变化^[62]。外用CK也未促进这类种子的萌发，但它在光和其它刺激物质存在下，会增加萌发中的相互作用和拮抗萌发抑制作用。休眠被高温诱导，常叫做热休眠，能被CK解除，但在乙烯存在时，其作用更为显著^[63]。除CK和乙烯外，一定量的CO₂可能为合适反应所必需的^[64]。芹菜种子热休眠可以部分被CK和一种释放的乙烯物质所克服，但要达到最大反应，某些量的GA是必需的^[65]。

乙烯对种子休眠的影响几乎半个世纪前已观察到的。但它的作用实质性知识发展得很慢。随着气相色谱应用，乙烯的释放在许多种子萌发过程中得到发现。休眠种子放出的乙烯要比非休眠的少。某些乙烯释放是在幼根伸出之前，而这类种子产生乙烯刺激本身萌发^[12]。乙烯能单独作用，但像CK一样，萌发刺激通常与光或CO₂相互作用时增加^[66、67]。

乙烯也能克服莴苣种子热休眠。高温可能会降低乙烯产生^[68]，同样，CO₂和CK可以增加乙烯释放^[67]。乙烯在光敏感中的作用可能有赖于某些Pfr的存在。它在种子萌发过程中的释放，推测是代谢的起点^[12]。

植物光敏色素 (Phytochrome) (以下简称光敏素)

早在1952, Borthwick和Hendricks^[69]报告了需光莴苣萌发过程对特定光谱的要求, 莴苣种子的萌发为红光所促进, 而为远红光所抑制, 当用红光 (R) 和远红光 (Fr) 交替进行光照时萌发反应决定于最后一次照射的光波长。随后也证明这种光照的类似可逆效应也存在开花过程。这一现象引起了研究者的兴趣。现在知道这种光敏素是一种色素蛋白, 它以二种可互变的形式存在, 即以Pr和Pfr表示的二种形式。它们在溶液中分别在660nm和730nm附近有个吸收高峰 (图5)。

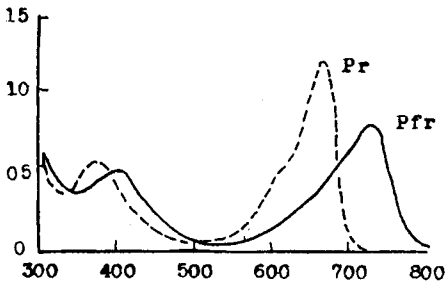


图5 二种形式的光敏色的吸收光谱

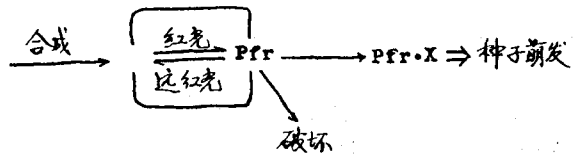


图6 光敏素作用的简单模式

光对需光种子萌发的原发效应是通过光敏素为介质来实现的^[70]。种子内的光敏素呈一定比例的Pr和Pfr形式存在, 这种比例是种子在成熟过程中对合适的光照反应时形成的。它们在干燥种子中的可逆转变是很缓慢的, 微小的。当种子重新吸胀后, 亚细胞成分变得水合, 以使组织具备潜在代谢活性, 这时光敏素又成为光可转变的, Pr和Pfr的不同比例可以对相应的辐射产生反应而形成^[69]。它可能是某些膜的成分^[70]。光敏素参与种子休眠与萌发的作用机理还是不清楚的。Pr和Pfr之间的转变是比较复杂的, 某些中间产物已鉴定到, 它是一种Pfr·X复合物^[70]。这种复合物才能引起生理效应, 譬如参与种子萌发, 光形态发生过程和催化各种代谢反应。我们可以用图6来表示。这个图解与以往不同之点, 把Pfr看成不是生理功能的直接作用者, 它要与[X]物质结合, 形成一种Pfr·X复合物才具生理效应。X为未知代谢产物, 它可能是ATP, ADP或某些酶化合物例如像一种固定膜上的ATP酶。

现在所知Pfr不仅存在于需光种子中, 而且也存在于非需光种子以至于负光萌发种子中。它萌发所需的Pfr水平很低, 暗条件是维持Pfr低水平并有利通过某些生化过程^[70]。不过后一类以前认为在暗萌发的种子和幼苗中只存在Pr, 这就不好解释这种暗萌发的正常行为并能被连续的远红光照射所阻止。事实上, 某些暗萌发种子如黄瓜、五月皇后 (莴苣品种名) 和老枪谷 (Amaranthus caudatus) 都有相当比例的Pfr在暗中仍不断得到再生。这种有点非正统观念的假说, 已被Spruit设计得很敏感的分光光度计测定了^[71]。

试验表明在暗吸胀的五月皇后中, Pfr 占总光敏素的40%, 老枪谷占25%, 黄瓜占75%。这些Pfr可能大部分是种子在成熟时留下的。有资料^[72]提到当种子在成熟时自然脱水到少于10%含水量时, 光敏素不再可能完成光转变。任何Pfr只有在部分水合条件下才能形成^[73], 譬如为光转变所需的莴苣水合量是15%^[74]。

五、种子萌发中的光辐射调控

Kinzel^[13]曾试验过964种植物中, 表明需光的种子为672种, 忌光的258种, 其余为不受光影响的中性种子。现在这类资料可继续提供, 但因筛选方法不同, 各类的划分也会改变。这在我们热带树木种子的需光性研究中, 也注意到这个问题, 其中发现了一些较典型的需光种子, 如团花, 八宝树, 四藪木, 文丁果和激沫花等。它们在暗条件下是绝对不萌发, 如八宝树种子萌发所需的人工光照诱导时数每天不能少于2小时^[21]。这类种子不同于为光促进萌发的光反应或光敏感种子。光对种子萌发的影响当然不只是由于它的存在或不存在, 而且受三种参数即光强度, 光谱成分和光周期的影响。它们的作用是相互的。种子萌发的光周期现象和光周期的控制是有其特定的生态适应意义的。

光周期反应

现在知道种子对光照反应有二种类型, 特别在土壤亚微气候条件下, 可能会引起充分刺激的某些光周期循环需要。一种反应型, 能量是综合的^[76]。在光强度不变时, 即使把它分成几次照射, 光的总反应似乎与总能量成比例。当间歇暗期变得过长时, 反应逐步降低。这类种子, 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。另一种反应型种子, 时间是综合的^[77], 即使在辐射强度不受限制时, 日照周期可能要超过通常的日长度。这可看作为光周期的一种反应, 它与前一种不同, 是不以光照强度为条件。但它的暗间隔期和二个连续照射之间的延续期有赖于暗反应在过长暗期中会受补充光照而增加, 最好把它放在暗期中间。时间综合型种子的特性已把它归属于长日照种子^[78]。

可是, 有许多种子的萌发是被短日光周期所促进而逐渐被每日光照的延长所抑制^[78, 79]。Kadman-Zahavi^[80]用反枝苋 (*Amaranthus retroflexus*) 种子的研究表明萌发强烈地被短日照所促进。滨藜属 (*Atriplex dimorphostegia*) 种子的萌发也表现出典型的短日照光周期特点^[81]。还有一类种子在完全缺光下获得很好萌发而却被连续光照抑制, 它被称为“负光周期种子”。Mancinelli^[82]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素, 它是不被短暂的远红光照射所逆转的一种形式存在。

光需要与光周期控制的生物学意义

土壤中的大部分种子可能处于没有自然光透入的深度, 光的缺乏增加需光种子对环境的敏感性是很清楚的。这些种子提供萌发的可能机会或者在它们到达光可能透过的土壤深度以前, 或者在它们偶然重返表面。光萌发敏感性在杂草种子的萌发中大多数为光敏感类型。Wesson^[83]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。一般认为光刺激萌发, 细小种子较大种子更为普遍。光对种子的萌发促进作用

是由于增加胚的生长势来实现，而这种胚的增长力可能是它含有活化的光敏素的一种功能^[87]。

光敏素的特征之一，会被相当低的光能所饱和，只要它的光谱成分是合适的。这里有值得探索的种子萌发和自然的太阳光谱能量分配所发生质的变化，那是由于特殊吸收的结果。一种是土壤环境。Wells^[84]研究了生态条件中的种子萌发对红光敏感的作用，认为土壤的透射率将要决定于绕射，后者是与波长的四级幂成反比。所以，透过土壤的光有丰富的波长。655nm/450nm通过5mm厚的砂层传递百分比是2.5，当厚度加倍，其值比增为6。735nm/685nm的相应比从1.2改变到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。

最近，Woolley^[85]等用分光光度计和生物学手段研究了二种土壤的光透射度和诱导莧苳种子在不同深度的萌发率，表明光通过2mm厚的玉米田砂土剩下不到1%，湿砂比干的穿透率大些，透射长波光要比短波光多。光穿透射土壤不遵照勒姆比(Lamber)光吸收定律。图7为几种厚度砂土的光透光度。虽然光敏感莧苳种子在2mm土层下，用4万勒克斯照射只需6分钟就诱导部分萌发，但实际需要10小时光照，方能达到接近土表的最高萌发率。种子处于6mm深度就不发生影响。由于大田土壤有裂隙，光线可以透入较深地方，种子也必需在裂隙2mm表面内受数日照射刺激萌发。

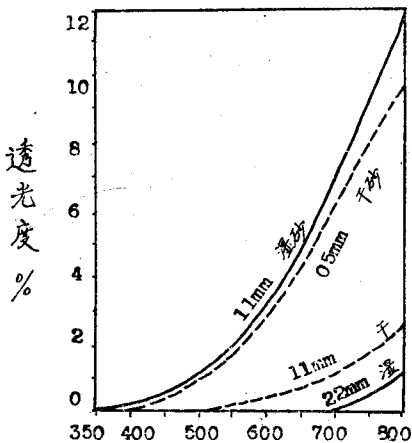


图7 高粱地砂土光的透光度
(砂粒直径0.3—0.5mm)

另一种是植物林下的环境，那里因叶绿素对红光的特殊吸收导致留下较红光有相当丰富的远红光光谱。Cumming^[86]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藜属某些种子的萌发影响。在渥太华的初夏中午，这个比值露天为1.31，大豆植物荫蔽处为0.7，在一个硬木荫蓬下和浓密直立红三叶草内20吋处分别为0.14与0.12。藜属的五种萌发在合适30°C和亚合适15°C的黑暗中，以连续的和每日8小时或16小时光照，所用光带R/FR比是1.31和0.14。从测定表明光的促进作用是一致的，但随每日人工光照的增加而萌发率有所降低，一般要比暗条件下低。据观察延长光照有二种有效新光敏色素抑制物形成，特别在远红光很丰富时。从生态观点看，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，这些结果说明，通过植物荫蓬过滤的光谱成分稍有改变，足以对种子的光敏素系统产生不同影响，因此影响到它们的萌发反应。关于林下种子萌发的生境影响，特别是光温因子，这对生产实践者并不生疏，但缺乏深入了解，我们如能对这些问题开展有关生理生态的研究，是有其一定的理论意义和实际应用价值的。

参 考 文 献

- [1] Barton, L.V. ed. 1961, Seed preservation and longevity, London.
- [2] Heydecker, W. ed. 1972, Seed ecology, London.
- [3] Kozlowsky, T.T. 1972, Seed Biology, Vol. 2, N.Y. Acad. p. 222—275.
- [4] Mayer, A.M. et al. 1975, The germination of seed, N.Y. 2nd. ed.
- [5] Chausst, R. et al. 1975, La germination des semences, Paris.
- [6] Sussman, A.S. et al. 1966, Spores, Their dormancy and germination, Harper, N.Y.
- [7] Forest service, US. Department of Agriculture, Seed of wood plants in the united states, Agriculture Handbook No450. Washington. D.C. 1974.
- [8] Addicott, F.T. et al. 1969, Physiology of abscisic acid and related substances, Ann. Rev. Plant Physiol, 20, 139.
- [9] Amen, R.D. 1968, A model of seed dormancy, The Bot. Rev., 34:1.
- [10] Wareing, P.F. et al. 1971, Hormones and dormancy, Ann. Rev. Plant Physiol., 22:261.
- [11] Mayer, A.M. et al. Control of seed germination, Ann. Rev. Plant Physiol., 25:167.
- [12] Taylorson, R.B. et al. 1977, Dormancy in seeds, Ann. Rev. Plant Physiol., 28:331
- [13] 巴尔顿著, 1959. 种子生理学, 科学出版社.
- [14] 中国科学院植物所北京植物园种子组编著, 1960, 种子工作手册, 科学出版社.
- [15] 赵同芳, 1960, 植物生理学通讯, 3:23.
- [16] 赵同芳, 1966, 植物生理学通讯, 4:23.
- [17] 华南亚热带作物所, 1960, 热带作物科学研究, 3:67.
- [18] 邓锡青, 1966, 植物生理学报, 3:18.
- [19] 吕文兴, 1980, 植物生理学通讯, 4:18.
- [20] 管康林等, 1965, 植物生理学通讯, 2:14.
- [21] 肖耀文, 管康林, 1980, 林业科技通讯, 5:1.
- [22] 管康林等, 1979, 中国农业科学, 3:23.
- [23] 傅家瑞, 1965, 植物生理学报, 2:143.
- [24] 吕忠恕, 1965, 植物生理学报, 2:153.
- [25] 方平夷, 1965, 植物生理学报, 2:385.
- [26] 史忠礼, 1980, 植物生理学通讯, 2:12.
- [27] 史忠礼, 赵同芳, 1973, 植物学报, 15:279.
- [28] 王文章, 1979, 植物生理学报, 5:433.
- [29] 王文章等, 1980, 中国科学, 9:898.
- [30] 汤佩松, 郑光华, 1964, 科学通报, 6:535.
- [31] 郑光华, 1979, 植物生理学通讯, 2:7.
- [32] 江刺洋司, 1977, 化学与生物, 15:623.
- [33] Stores, P. 1952, Ann. Bot. (London) 16:441.
- [34] Villiers, T.A. et al. 1964, J. Exp. Bot., 15:359
- [35] Roberts, E.H. 1962, J. Exp. Bot., 13:75.
- [36] Evenari, M. 1949, Bot. Rev. 15:153.
- [37] Rolston, M.P. 1978, The Bot. Rev. 44:356.
- [38] Muttiah, S. 1975, Sri. For. 12:25.
- [39] Hallam, N.P. et al. 1972, Planta. 105:293.
- [40] Viller, T.A. 1971, New Phytol. 70:751.
- [41] Nikolaeva, M.G. 1969, Nat. Sci. Found, Washington. D.C.

- [42] Oleny, H.O. et al. 1960, *Plant Physiol.* 35:970.
- [43] Bradbeer, J.W. et al. 1967, *New Phytol.* 66:5.
- [44] Tuan, D.Y.H. et al. 1964, *Plant Physiol.* 39:768.
- [45] Dure, L. et al. 1965, *Science.* 147:410.
- [46] Marcus, A. 1969, *Symp. Soc. Exp. Biol.* 23:143.
- [47] Khan, A.A. et al. 1966, *Physiol. Plant* 19:869.
- [48] Khan, A.A. et al. 1968, *Biochem. Biophys. Res. commun.* 33:391.
- [49] Jarvis, B.C. et al. 1968a, *Planta.* 83:257.
- [50] Simmond, J.A. et al. 1971, *Can. J. Bot.* 49:1823.
- [51] Roberts, E.H. 1969, *Symp. Soc. Exp. Biol.* 23:161.
- [52] Roqerts, E.H. 1972, In *seed ecology*. ed. Heydecker, W. p189—203.
- [53] Kormberg, H.L. et al. 1967, *Biochem. Biophys. Acta.* 26:531.
- [54] Tillberg, E. 1975, *Physiol. Plant*, 24:192.
- [55] Braun, J.W. et al. 1975, *Plant Physiol.* 56:731.
- [56] Vidaver, W. et al. 1974, *Plant Physiol.* 53:266.
- [57] Williams, P.M. et al. 1973, *Planta.* 110:303.
- [58] Khan, A.A. 1971, *Science*, 171:853.
- [59] Kopecky, F. et al. 1975, *Biol. Plant.* 17:81.
- [60] Van Staden, J. et al. 1972, *Planta*, 104:126.
- [61] Van Staden, J. et al. 1973, *J. Exp. Bot.* 24:662.
- [62] Van Staden, J. 1973, *Physiol. Plant.* 28:222.
- [63] Rao, V.S. et al. 1975, *Plant Physiol.* 56:263.
- [64] Keys, R.D. et al. *Plant Physiol.* 56:826.
- [65] Palevitch, D. et al. 1974, *J. Exp. Bot.* 25:891.
- [66] Olatoye, S.T. et al. 1972, In *seed ecology*. ed. Heydecker, W. p233.
- [67] Katch, H. et al. 1975, *Plant Cell Physiol.* 16:687.
- [68] Burdett, A.N. 1972, *Plant Physiol.* 50:201.
- [69] Borthwick, H.A. et al. *proc. Natl. Acad. Sci. (Wash)* 38:662.
- [70] Noggle, G.R. et al. ed. 1976, *Introductory plant physiology*. p569—572.
- [71] Smith, H. 1972, In *seed ecology*. ed. Heydecker, W. p221.
- [72] Kendrick, R.E. 1976, *Sci. Prog.* 63:347.
- [73] Kendrick, R.E. et al. 1974, *Planta.* 120:265.
- [74] Hsiao, A.L. et al. 1971, *Plant Physiol.* 47:186.
- [75] Spruit, C.J.P. et al. 1969, *Planta (Berl)*. 88:303.
- [76] Isikawa, S. 1962, *Jap. J. Bot.* 18:105.
- [77] Vartaja, O. 1956, *Can. J. Bot.* 34:377.
- [78] Isikawa, S. 1954, *Bot. Mag.* 67:51.
- [79] Black, M. et al. 1960, *J. Exp. Bot.* 11:28.
- [80] Kadman - Zahavi. 1960, *Bull. Res.ounc. Isr. sect. D9:1.*
- [81] Koller, D. 1971, *Isr. J. Bot.* 12:64.
- [82] Mancinelli, A.L. et al. 1966, *Bot Gaz.* 127:1.
- [83] Wesson, G. et al. 1965a. *J. Exp. Bot.* 20:402.
- [84] Wells, P.V. 1959, *Science*, 129:41.
- [85] Woolley, J.T. et al. 1978, *Plant Physiol.* 60:597.
- [86] Cumming, B.G. 1963, *Can. J. Bot.* 14:1211.
- [87] Scheibe, J. et al. 1965, *Plant Physiol.* 40:485,