

种子休眠机理研究概述*

唐安军, 龙春林**, 刀志灵

(中国科学院昆明植物研究所, 云南 昆明 650204)

摘要: 种子休眠是植物本身适应环境和延续生存的一种特性, 是种子植物进化的一种稳定对策。野生植物特别是原产温带的植物, 其种子大多有深而长的休眠期。关于种子休眠的概念有多种, 这些概念引出了许多学说、假说和模型。种壳障碍、胚形态发育不完全和生理后熟以及种子中含有化学抑制剂等, 都可导致种子休眠。根据不同的分类标准可将种子分成不同类型, 一般将种子分为强迫休眠和机体休眠; 机体休眠又可分为外部休眠、内部休眠和综合休眠。植物种类不同休眠特性也不同; 同种植物的种子来源于不同的居群和植株时, 若采集时期不同, 其休眠也可能不同; 甚至在同一果实中的不同种子, 休眠特性亦可能有差异。影响休眠性状表达的基因既有核基因, 也有质基因, 休眠通常表现为一种受多基因控制的数量性状。种子休眠具有重要的生态学意义, 能有效地调节种子萌发的时空分布。研究种子的休眠特性和机理及其解除方法, 有助于农业生产和植物多样性保护。

关键词: 种子休眠; 休眠原因与休眠类型; 休眠概念与学说; 休眠机理

中图分类号: Q 945

文献标识码: A

文章编号: 0253 - 2700(2004)03 - 0241 - 11

Review on Development of Seed Dormancy Mechanisms

TANG An-Jun, LONG Chun-Lin, DAO Zhi-Ling

(*Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650204, China*)

Abstract: Seed dormancy of many plants is a kind of specialization that has adapted them to the environment and to continue to live, and also is a evolutionary stability strategy. Seeds of wild plants, especially, which live temperate zones, have very long and deep dormancy. There are lots of concepts of seed dormancy, and these concepts induce many theories and hypotheses and models. Husk obstruction, morphological embryo hypoplasia, physiological after-ripping, and chemical inhibitors in seeds all make seeds to be dormant. According to various criterions, seed dormancy could be classified into various categories, but dormancy was generally classified into exogenous, endogenous, and combinational dormancy. Causes of dormancy were complicated, and the seeds of different plant species had different characteristics of dormancy. There was variation in seed dormancy among the seeds from the same species because of various populations and individuals, periods for collecting and locations of mother plants. Moreover, there

* 基金项目: 中国科学院知识创新工程重要方向性项目 (KSCX2 - SW - 117)、国家科技部基础性工作专项重点项目 (2001DEA10009)、国家自然科学基金 (30170102)、云南省自然科学基金 (2001C0058M, 2001PY017)

** 通讯作者 long@mail.kib.ac.cn

收稿日期: 2003 - 10 - 23, 2003 - 12 - 10 接受发表

作者简介: 唐安军 (1978 -) 男, 在读硕士研究生, 主要从事种子生理生态和植物资源学研究。

was difference among the seeds from the same fruit. Seed dormancy were generally quantitative traits influenced by a large number of genes including nuclear and plasmagene. Seed dormancy benefited regulating spatio-temporal distribution of seed germination. Studies on characteristics of seed dormancy and mechanism and on releasing methods of dormancy are very useful to agricultural production and plant-diversity conservation. This report summed up the research advances of mechanisms of seed dormancy in recent years.

Key words: Seed dormancy; Categories of seed dormancy; Concepts and theories of seed dormancy; Mechanism of seed dormancy

这里所说的种子,是指种子植物重要的有性传播单位,一般包括真种子(由受精胚珠发育而成)和具有真种子的干闭果,如颖果,瘦果和坚果。

种子休眠通常是指具有生活力的种子在适宜的萌发条件下仍不萌发(发芽)的现象。许多种子休眠的特性是其在长期演化过程中形成的对不良环境的适应。休眠程度反应了种子萌发对环境(包括温度、水分、光照与氧等)需求的幅度;能发芽的环境范围越宽,表明种子休眠程度越浅;反之,范围越窄,休眠程度越深。活种子能否萌发取决于种子本身的休眠程度以及环境条件。学者们从不同的角度划分种子休眠的类型,目前公认的有4种类型:生理休眠、形态休眠(胚后发育)、形态生理休眠和强迫休眠(赵可夫等,1999)。

种子休眠特性与机理的研究是种子种质工作中的一个重要研究方面。种子休眠机理的研究为种质资源的保存及农林业生产用种的贮藏、育种实践等提供重要的理论依据。对种子休眠概念的解释,随着时间的推进和研究的不断深入而发展。诸多学者相继从种皮的透性、种皮的机械阻碍作用、果肉或种皮内的抑制剂的抑制作用、激素的选择性作用及种子基因调控等方面进行了大量的研究,结果表明,种子休眠在许多情况下表现为一种数量性状(比尤利和布莱克,1989)。迄今为止,虽然在理解和解释控制种子休眠及其解除的机理方面,已经取得显著的进展,但问题还远远没有得到解决,仍需进一步研究。

1 种子休眠的类型

根据休眠的机制可将种子休眠类型分为物理休眠、化学休眠、生理休眠等;根据休眠的程度又可分为浅休眠、中等程度休眠和深休眠等。根据休眠因素所在种子中的解剖位置可分为外源休眠(种壳休眠)、内源休眠(胚休眠)以及二者的各种组合(杨期和等,2003a)。根据休眠原因的起源,又可分为强迫休眠(条件休眠)和机体休眠(原发性休眠)。强迫休眠,指种子由于缺乏适当的条件而不萌发。这种休眠类型最普遍的原因是成熟种子的低含水量。然而,引起最大兴趣的是第二种形式——机体休眠,这和种子本身的性质有关,因植物种类和萌发的严酷条件而异。机体休眠类型可分为三组:外部(源)、内部(源)和综合休眠。

1.1 外部(源)休眠

在外部休眠类型中,萌发迟滞的某些情况与种皮的各种物理或化学性质有关,其中包括气体的透性。这类休眠可用各种物理因素予以打破。

物理休眠或硬实性在自然界是比较普遍的,如蝶形花科(Papilionaceae)、锦葵科(Malvaceae)、藜科(Chenopodiaceae)、百合科(Liliaceae)等植物的种子。种皮坚硬的种子

称为硬实 (hardseed)。硬实中种皮具有发达的角质层和广泛发育的栅栏状细胞与骨状石细胞 (特别是种脐的细微结构), 透水和透气性极弱, 导致发芽缓慢和发芽不整齐, 如野欧洲白芥 (*Sinapis arvensis* L.) 的休眠是完全分化了的, 但是胚被妨碍氧扩散的种皮包被 (比尤利和布莱克, 1989)。硬实百分率因植物种类、成熟度、成熟条件和贮藏时间而有很大变化。种子成熟时空气湿度低导致硬实性大大增加。这种种子要经过各种化学和物理处理才能迅速吸水。最有效的办法之一是温度处理 (包括加温、寒冷处理、剧烈的温度变化或快速的用开水浸种), 提高温度或变温也可使硬实的蝶形花科 (Papilionaceae) 植物易于吸水 (秦淑英等, 2001)。

不过单纯的机械休眠和化学休眠很少能观察到, 总是发现它们和其他类型的休眠结合在一起。机械休眠是因为存在坚硬的果皮或者是它的内部结构 (如硬核)。化学休眠大部分发现于热带和亚热带地区的植物, 以抑制剂阻碍种子在不利的时期发芽 (Hilhorst, 1995)。

1.2 内部 (源) 休眠

内部休眠是最普遍而且不易克服的, 主要决定于胚本身的解剖、形态或生理特点。据此确定了形态休眠、各种类型的生理休眠和形态-生理休眠, 后面两种还有深度差别, 换言之, 即生理抑制机理 (PIM) 强度的区别。内部休眠的第二个特点是, 只有能引起生理变化的那些因素才能打破它, 诸如一定温度的层积, 光照条件, 生长促进剂的应用等。

有些植物的果实已经成熟, 自然脱落, 但种胚尚未发育完全, 需要经过一段时间的成长, 种胚才能发育完全, 这种休眠称为形态休眠或未成熟胚的休眠 (rudimentary embryo dormancy)。形态休眠是指虽然种子本身的发育已达到最高的干重, 并且已可能干燥离开母体, 但是胚发育却不完整, 甚至分化尚未开始, 因此播种后在短期内无法萌发 (Hilhorst, 1995; 杨期和等, 2003a)。形态休眠或未成熟胚的休眠在许多科的植物中都经常遇到, 如棕榈科 (Palmae)、木兰科 (Magnoliaceae)、毛茛科 (Ranunculaceae) 等 (Khan, 1977)。油棕 (*Elaeis guineensis* Jacq.) 甚至需要几年的后续发育。这些种子的生物学特性研究得很不够, 只知道在它们的胚没有发育完全之前是不能萌发的。表现形态休眠的种子比较频繁地出现在热带地区。但是, 在温带地区也有发生, 例如乌头属 (*Aconitum*) 的某些种 (Hilhorst, 1995)。

1.3 综合休眠 (形态-生理休眠)

在大多数情况下, 胚的发育不全是与存在生理抑制机理相联系的, 这就引发了形态-生理休眠类型, 如苹果 (*Malus pumila* Mill.)、红豆杉 (*Taxus chinensis* (Pilger) Rehd.) 和红松 (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) 的种子结合了未成熟胚休眠和生理休眠两种。这种综合休眠类型在有典型低温季节的温带和亚热带地区分布较多 (尹黎燕等, 2002)。

种子的生理休眠是由于胚的活力降低, 再加上种皮引起的对气体交换的限制所形成的双重抑制机理, 或者是生理抑制机理 (PIM), 使休眠的程度进一步加深。根据 PIM 强度, 生理休眠可分为三类: 浅的、中等的和强的生理休眠 (叶常丰和戴心维, 1994)。

大多数温带地区植物的新采集的种子都有典型的浅休眠。特别是在各种栽培植物如小麦 (*Triticum aestivum* L.)、大麦 (*Hordeum vulgare* L.)、向日葵 (*Helianthus annuus* L.)、莴苣 (*Lactuca sativa* L.)、青檀 (*Pteroceltis tatarinowii*) 等植物中, 可以看到这种情况。这些

种子表现出暂时不能萌发,或多或少的降低萌发能力。在许多情况下,只有在很窄的范围内,或者在经过温度或光照的转换后才能萌发。擦伤或甚至破除种皮,浅休眠种子可能萌发并长出正常的幼苗。而且,如果胚不能克服外种皮的阻碍作用,那么也说明它的活性降低了。浅休眠通常是在种子干藏过程中,或者经过短期潮湿的预冷处理,或者低温层积和变温层积,或者由于使用了各种生长促进剂而逐渐消失的(张义,2001)。

有些植物的种子萌发,在一定温度时受控于光。种子的感光性是一种复杂而有趣的现象,并构成一个独立的问题。但是,这种情况本质上是浅生理休眠的一个特例。吸水种子需要照光的情况决定于萌发期间的光强和温度。在休眠不深的情况下,感光性都是在干藏过程中消失的(Finneseth 等,1998)。光的作用可以被冷层积、各种促进剂和擦伤外皮等所代替。浅生理休眠,可以用各种氮化合物(如硫脲)和细胞分裂素处理给以解除。但是,赤霉素类物质发挥的作用显著得多(Naidu 等,2000)。

关于中等或深休眠种子的萌发情况要复杂得多。表现中等生理休眠的类型,以其生物学性质而论,是各种各样的。从这些种子中剥出的胚,呈正常生长,如果偏离正常条件,特别是新采集的种子有时表现生长异常。另一方面,表现中等休眠的种子需要足够长的冷层积。干藏在某种程度上能减弱休眠,而用赤霉素处理在一定条件下可促进发芽(Naidu 等,2000)。

在带有 PIM 休眠的形态-生理休眠中,下胚轴的生长常常延缓。这种休眠可能是中等的,例如龙牙楸木(*Aralia elata* Seem),它们在 4 个月 18℃~20℃的层积,然后 4 个月 0℃~3℃的层积作用下能萌发。但是,在温度连续变化的条件下,如在 15℃~20℃一天,再经过 0℃~3℃两天,4 个月就完全萌发。层积处理的同时加以激素作用,效果会更好。有的植物是上胚轴休眠,如牡丹(*Paeonia suffruticosa* Andr.)种子就是典型的上胚轴休眠,当种子生根后,若不变换条件,则一直保持生根生长,并长出许多侧根(Geneve,1998)。

大多数种子都是综合休眠,有各种内部休眠和外部休眠类型的组合,如在山楂属(*Crataegus*)、蔷薇属(*Rosa*)等属中经常可以看到生理休眠结合硬的内果皮的延缓作用。山茱萸(*Cornus officinalis*)种子的休眠属于因种皮不透性及胚后熟双重原因引起的综合休眠。拟南芥种子是种皮休眠和胚休眠结合的双重类型(Debeaujon & Koornneef,2000)。古莲种子是种皮硬实性和生理休眠的双重休眠(孙明义等,2002)。为克服综合休眠需要进行复合的前处理。

由于抑制萌发的各种原因之间的组合多种多样,对综合休眠进行明确的分类是困难的,需要一种比较合理的方法来划分综合休眠的类型。应该强调,不仅在不同的植物之间,而且在一个种的内部,甚至个别种子之间也可以找到休眠深度和类型方面的差异。这些差别可能与植物的地理起源、种子的成熟度,以及贮藏的性质和持续时间有联系。

2 种子休眠的机理

多年来吸引学者关注的关于种子休眠的学说,是围绕这样一些观察与实验分析结果建立的:(1)种皮的阻碍作用和透性变化;(2)存在和缺乏抑制剂;(3)激素的选择作用;(4)光敏色素的活化和钝化形态;(5)分子变化。

2.1 种皮的阻碍作用和透性的变化

长期以来, 认为种子的休眠程度与种皮的不透性或硬种皮有关。近年来越来越多的研究指出, 种皮的阻碍作用可能是由于种皮的物理或化学特性引起, 可导致对水、气体或溶质的透性改变 (任祝三和阿伯特, 1992)。

胚由于种皮的不透水而难以得到水分, 无疑是关系到休眠和寿命的重要问题, 用不同方法除去种皮能增加萌发。但是, 用以除去或削去种皮的措施, 如机械的或化学的擦伤、加热、冰冻、酶消化、有机溶剂处理等虽然增加了透水性, 也会引起其它变化。例如增加了对光和温度的敏感性、对气体的透性、除去抑制剂和促进剂、伤害组织等, 所有这些既对代谢也对休眠产生很大影响。但是, 外种皮超微结构是怎样响应休眠处理以及在萌发初阶段导致种子硬实对水和气体等透性改变的原因与机理, 依然还不十分清楚 (Manning & Staden, 1987)。

有些种子表现休眠的另一特点是种皮不透气而透水。在这方面有名的例子是苍耳 (*Xanthium strumarium* Patr.) , 它的异形种子表现不同的萌发能力。另外一些关于种皮限制向胚供氧的熟知例子, 是燕麦 (*Avena fatua*)、三裂叶豚草 (*Ambrosia trifida*) (傅家瑞, 1992)。种皮也起物理阻碍作用, 由于限制了胚的扩展。在这种情况下, 胚的扩展能力和种皮强度之间的平衡决定休眠是否被解除。蔷薇科 (Rosaceae)、核果类种子以及茶 (*Camellia sinensis* Ktze.) 种子皆是此类休眠的典型例子。可以用光、激素、氧、渗透剂和有机溶剂等各种处理从某个方向打破平衡, 这一点在实际工作中很有意义。

有些种子的休眠可能和种皮不透光有关。当在种皮上打孔或除去种皮时, 拟南芥 (*Arabidopsis thaliana* Heynh.)、欧洲桦 (*Betula pubescens* L.) 等种子即解除休眠。还有一些与种皮和细胞膜联系在一起的其它因素可能影响休眠解除, 这些因素是溶质的差异透性、阴离子和阳离子的区别交换、种皮和膜的结构和化学特性。研究指出, 壳梭孢素能解除一些种子的休眠, 对此做出的解释是, 壳梭孢素能在细胞膜的水平上, 活化一种依赖于能量的质子排出机理, 而这种机理是受激素调节的。这种机理可能还存在于植物的其它器官中 (中山包, 1988)。

2.2 存在和缺乏抑制剂

许多研究指出, 种子休眠可能是由于在种子的不同部位存在抑制剂, 已经从果皮、种皮、胚乳和胚中分离出与萌发和生长有关的抑制剂。针对果肉果汁的抑制作用所进行的许多早期研究指出, 抑制剂可能和萌发控制有关, 如番茄 (*Lycopersicon esculentum* Mill.) 种子在果实内不能萌发, 并非由于不利的渗透条件和缺乏氧的供应, 而是存在着生长抑制物质, 如醛类、酚类、有机酸、脱落酸、生物碱等。有的种壳中不止含有一种抑制物质, 如甜菜 (*Beta vulgaris* L.)、西洋参 (*American ginseng*) 种子中含有多种有机酸、亚胺以及高浓度的离子 (韩宝瑞等, 2000; Wood 等, 2000)。黄玉国和王文章 (1990) 对刺楸 (*Kalopanax septeml.*) 种子研究的结果表明, 刺楸干种子中存在两种抑制物质, 即脱落酸 (ABA) 和香豆素 (C), 在种子层积的不同阶段又相继有 GA_3 、IAA 和 Z 出现, 并在层积后熟过程中呈现有规律的变化, 并且还发现激素相对水平与胚生长发育存在高度的一致性。

自从 20 世纪 60 年代以来, 关于抑制物质 (抑制剂) 的作用机理, 有学者根据前人的研究结果和自己的实践, 提出了不同的假说或学说。代谢途径调控学说认为抑制物质如 KCN、 NH_4OH 等抑制过氧化氢酶、6-磷酸葡萄糖脱氢酶系、NAD 磷酸化激酶等酶的活

性,进而抑制 DNA、RNA 的合成,阻碍细胞分裂的进程,最终导致胚的各部分不能生长(汤青林和宗明,2000)。激素调控学说(又称三因子学说),认为抑制物质可抵消促进细胞分裂和生长发育的物质——激素的作用,而且还认为导致种子休眠不仅是由于抑制物质的存在,也可能是由于缺乏赤霉素和细胞分裂素,其中赤霉素为主要的调节因子,只有当脱落酸存在时,细胞分裂素的存在才是必需的(中山包,1988;傅家瑞,1985;Khan 主编,1989)。当然,上述几种学说或观点可能不具普遍性,因此对抑制物质的作用机理还有待深入研究和探索。

2.3 激素的选择性作用

相同或不同植物的种子可能含有不同水平的赤霉素、细胞分裂素和抑制剂,表现出不同的休眠深度:从没有明显的休眠到绝对休眠。因此,我们不能期待种子对应用赤霉素和(或)细胞分裂素作出相同的反应。现已证明,在相当大的萌发温度范围内,解除休眠和改善萌发都需要细胞分裂素,细胞分裂素可以减轻高温引起的休眠(Naidu 等,2000)。关于其它植物组织的资料也证明,在高温条件下 ABA 超过正常水平,而细胞分裂素则低于正常水平(Sankhla & Mathur, 1968)。在这种情况下细胞分裂素可能会和抑制剂的比例恢复到去除休眠的有效水平,从而打破休眠。

另外一个概念,即关于需层积种子的激素变化和作用的阶段概念(Khan, 1977),可以看作是关于激素的选择作用概念的一个分支。按照这个概念,层积或后熟的每个阶段都影响一个独特的代谢过程,或者包括解除休眠所需激素的变化在内的几个代谢过程(Ceccherini 等,1998)。第一个阶段的特点是 ABA 消失;代谢活跃的第二个阶段是和 GA 与细胞分裂素的最高活性相一致;而第三个阶段则涉及种子萌发开始有关的变化。激素在后熟期间有阶段而又有重叠的变化,并不一定排除激素调节萌发过程的作用和相互作用的可能性。

按照 Kochankov 等(1998)的观点,生长素(IAA)参与了休眠调节。潘瑞炽(2000)的研究说明,气态乙烯在解除种子休眠方面也可能有重要作用,特别在逆境条件下,外源乙烯或乙烯利的作用是特别明显的。在解除莴苣、苍耳等种子的休眠方面,细胞分裂素和乙烯或乙烯利有增效作用或协同作用(Khan, 1977)。

自 20 世纪 80 年代以来,人们利用赤霉素与 ABA 的缺失和不敏感突变体做了大量的工作,认为 ABA 在初生休眠的发生中起着原初作用,而 GA 涉及诱导萌发,ABA 的作用可被 GA 所拮抗。ABA 和 GA 的水平或对这些激素的敏感性,以及它们的定位将决定休眠的程度(Hilhorst, 1995)。需要低温后熟解除休眠的种子多数有内源激素的平衡和消长变化,激素的平衡由抑制剂占优势向刺激剂占优势的变化是打破休眠的决定因素(宋松泉和傅家瑞,1993)。

2.4 光敏素的活化与钝化形态

Flint 和 McAlister (1937)所作的一些早期研究,确定了促进萌发的作用光谱波长大约是 630 ~ 680 nm,抑制萌发的波长大约是 730 ~ 760 nm。与这种生理作用相关联的光受体称为“光敏素”(潘瑞炽和董愚得,1995)。起初的研究是以莴苣(*Lactuca sativa* L.)种子为材料,而后在许多植物种子均发现具有相同的现象。光被叶绿素吸收,作为一种能量而转化;而被光敏素吸收,是作为一种信号控制光形态的发生,但光本身不控制种子的萌发过

程 (Bewley & Black, 1982; Pons, 2000)。具有正常生活力的种子由于光照条件不适宜 (在可见光或红光下呈现休眠现象) 而不能正常萌发, 这种现象称为光休眠 (photodormancy); 有些种子萌发时需光, 在暗处就不能萌发, 这种休眠称为暗休眠 (dark dormancy)。有暗休眠的种子都是光敏感种子, 称为喜光性种子或需光性种子 (light seed; light-favored seed; positively photoblastic seed); 相反, 因光的存在而助长或诱导休眠的种子称为忌光性种子 (dark seed; negatively photoblastic seed); 还有一类种子有无光照存在都可以顺利萌发, 为光不敏感种子或光中性种子 (non-photoblastic seed), 如牵牛花 (*Ipomoea Pharbitis* Nil (L.) Choisy)、向日葵 (*Helianthus annuus* L.) 和许多豆科植物种子 (傅家瑞, 1985; 潘瑞炽, 2000)。但是, 按照种子休眠与萌发的光作用而简单地将种子分成若干类型, 是不科学、不全面的 (杨期和等, 2003b)。

关于与休眠有关的生物活性化学物质的合成、活化或破坏是受光诱导的观点, 由于发现了光敏素蓝色蛋白的活化型 (Pfr) 和钝化型 (Pr) 而得到强有力的支持。Pfr 在控制萌发中的作用是一个活跃的研究领域。看来呈现正光敏性 (光促进) 的种子主要吸收白光的红光谱区而发生反应, 而负光 (光抑制) 种子主要感受远红光区的光。在这两种情况下的红/远红光可逆性已经得到证明 (Finneseth 等, 1998)。

为弄清光敏种子休眠诱导和解除机理, 在代谢水平上和分子水平上做过一些试验。这些研究包括 RNA 合成, DNA 合成, 蛋白质合成, 多聚核糖体形成, 乙酰胆碱合成, 酶的变化和戊糖磷酸途径的变化 (Hampton 等, 1999), 这些研究已经深入到休眠的本质, 为研究休眠的机理奠定了坚实的基础。

2.5 分子变化

1961 年, Monod 和 Jacob 及其同事, 在巴黎巴斯德研究所从事的不朽工作是使休眠及其解除的遗传和分子控制研究大大地向前推进了。他们研究成果表明, 在一个可诱导系统内的调节基因的产物抑制着其它基因。但是, 当调节基因的产物与一种适当的代谢产物发生作用时, 这种产物即钝化而不能起作用; 而且, 结构基因的产物能通过共同的操纵子识别结构基因 (Tao & Khan, 1974)。

用需低温种子所做的一些研究表明, 转录控制和 RNA 与种子休眠有关的调节基因有关。在榛 (*Corylus heterophylla* Fisch. ex Bess.) 的种子中, 应用赤霉素能解除休眠并导致与 DNA 有关的 RNA 合成增加。而且这些研究表明, 像赤霉素这样的一些植物激素可能有提高 DNA 模板转录效力的作用。Villiers (1968) 用 ABA 对欧洲白蜡种子做的一些研究提示休眠和转录有关, 在这种情况下 ABA 起阻遏作用。体内和体外试验暗示, ABA 阻遏基因组, 细胞分裂素和赤霉素则有选择性地将基因组去阻遏而解除休眠。

在转录水平上的分子变化与休眠的调节有复杂关系。在梨 (*Pyrus pyrifolia* (Burm. f.) Nakai) 胚内, 用焦磷酸盐交换试验测定的氨基酸 tRNA 合成酶活性因种子进行冷处理而增加 (Tao & Khan, 1974)。对休眠使用激动素或赤霉素, 都提高合成酶的活性; 联合使用这两种激素更能提高合成酶的活性。对经过处理的胚, 若使用 ABA, 则抑制这种活性。因为在低温期间给予 6-甲基嘌呤显著地抑制这种酶, 所以暗示在解除休眠期间氨基酸 tRNA 合成酶活性增加, 可能是由于遗传材料的去阻遏引起 RNA 转录增加, 接着合成酶的转译增加 (Tao & Khan, 1974)。这些结果很好地协调了在休眠解除调节作用中的转录和转译过

程。Morris 等 (1991) 对 ABA 敏感的小麦种子的研究表明: 在吸水的休眠种子中, 一些对 ABA 敏感的基因表达被延迟了。

Holm 和 Miller (1972) 为光敏杂草种子的休眠控制提出了一个很有意思的分子/代谢概念。这些研究者证明了红光、乙酰胆碱、赤霉素和腺苷酸对这些种子发芽有促进作用。他们提出, Pfr 可能引发乙酰胆碱将赤霉素从结合态解放出来或引起赤霉素合成, 赤霉素又导致环腺苷酸产生, 然后这种腺苷酸引起萌发。可是环腺苷酸在解除休眠方面的生理作用还不清楚。

分子生物学的发展为种子休眠机理的研究开辟了新途径。目前在种子休眠的特定阶段或种子经特定处理后, 用聚丙烯酰胺凝胶电泳等方法检测基因产物的变化, 从而研究种子休眠的机理。分子标记被用于与休眠诱导、维持和释放相联系的生理反应的量化研究 (刘永庆, 1995)。研究休眠的分子技术有多种, 包括 ABA 突变体的利用、分子标记、转基因技术、用反义 RNA 阻止基因的表达、cDNA 克隆技术等。分子研究可把那些表面上相关或不相关的现象联系起来, 从较多的因素中确定与休眠相关的基因, 并从分子水平上阐明休眠机理。对于许多作物而言, 其野生型通常比栽培种类具有更强的休眠特性, 利用野生型和栽培型进行杂交有利于进行数量性状定位分析 (Edwards & Gwei-Kassby, 1995)。

此外, 人们从休眠的种子中获得了一些被 GA 和 ABA 所调控的 mRNAs 的 cDNA 克隆, 这将有助于人们更深入地了解这些基因产物表达的调控以及它们在这些过程中可能的作用, 从而进一步揭示种子休眠解除的分子机制 (Nicolas 等, 1996)。Toyomasu 等 (1995) 从莴苣中分离出两个 cDNA 克隆, 以此来研究休眠释放中基因转录的变化。LEA 基因, 是仅仅在胚休眠过程中表达的一组基因, 其表达受 ABA 调节, 同时也说明基因的表达反过来也受激素的影响 (Vaughton & Ramsey, 2001)。种子休眠的基因调控是复杂的, 采用转录子组 (transcriptome) 和蛋白质组 (proteome) 技术, 是识别这些基因的最有效的方法 (Koorneef 等, 2002)。但种子休眠的基因识别、定位及这些基因的表达方式和遗传方式等方面, 还很不清楚, 需要进一步的研究与探索。

3 种子休眠的生态学意义

种子休眠是植物在长期的系统发育过程中形成的抵抗外界不良环境条件以保持物种不断发展与进化的生态特性, 是调节萌发的最佳时间和空间分布的一种机制。休眠种子萌发的过程在多个季节或者称为萌发异型 (germination heteromorphism) 的现象 (亦称萌发多态性) 是很普遍的, 进化稳定对策理论模型预测, 当子代的存活率存在着季节性差异时, 植物种子萌发多态性将是有利的, 因为萌发异型允许母株将子代分散在多个季节甚至多年里萌发 (为防止损失而两头下注), 从而减少了子代的风险 (Cohen, 1996; Rees, 1994)。在不同的生境中, 种子的休眠特性不同, 因此在不同空间萌发也有差异。光打破休眠的种子, 只能在数毫米的表土内萌发; 光敏感性强的休眠种子, 林冠下层的光照不足以解除休眠, 而空旷处则不然; 需低温打破休眠的种子, 在气候温暖的热带地区是很难自然萌发的, 因此种子的休眠性调整了植株的空间分布。

4 结束语

种子休眠是植物对环境的一种适应, 对农业生产、造林和苗圃经营者而言, 又是一项重大的挑战。首先采回的种子必须先进行休眠解除, 然后才能在苗床上发芽, 且进行预处理过程中, 要时常注意处理方法是否正确和条件是否适宜。在实际工作中, 不同的休眠必须采用不同的方法来打破。对许多植物来说, 由于种子休眠是综合休眠, 打破其休眠也可能需要采用复合的方法; 结构休眠可以用割伤、磨破或部分切除等来解除休眠, 或用强酸(如硫酸)、氧化剂(如 H_2O_2) 等处理; 种壳休眠可利用低温层积等方法加以解除; 未成熟胚休眠可利用温暖层积解除休眠, 而生理休眠是综合休眠, 打破其休眠也必须用复合的方法; 通常对于一种植物而言, 打破休眠的方法有多种。

在成熟过程中, 种子的各种休眠类型出现的时间有早晚, 换言之, 种子的休眠是在发育过程中不断形成和逐渐变化的(杨期和等, 2003a)。一些研究表明, 种子提早采收可避免硬实种皮的形成或化学抑制物质的大量产生, 降低种子的休眠程度; 提早采收亦能干扰种子内部抑制物质的生化合成, 降低其浓度, 缩短发芽时间; 但提前采收可能导致种子不发芽或发芽率偏低(Vaughton & Ramsey, 2001)。因此, 对具有休眠特性的种子的采收, 须注意观察与试验, 如观察果实颜色变化, 发芽率测试等, 找出最佳采收时间。而休眠本身也是对不良环境的适应。因此, 对于整个植株逆境下生长, 是否可以从种子休眠机制得到启发, 通过某种物质的加入或者其他方式提高植株的抗逆性。可见, 深入研究种子的休眠特性的形成和变化机制, 对适时采集和处理种子有着重大的实践意义。

〔参 考 文 献〕

- 比尤利 JD, 布莱克 M, 1989. 种子萌发的生理生化(第2卷): 生活力、休眠与环境 [M]. 何泽瑛等译, 南京: 东南大学出版社, 48—152
- 中山包 [日], 1988. 种子生理 [M], 马云彬译. 北京: 农业出版社, 221—225
- 叶常丰, 戴心维, 1994. 种子学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 169—180
- 傅家瑞, 1985. 种子生理学 [M]. 北京: 科学出版社, 219—256
- 傅家瑞, 1992. 种子生理 [M]. 北京: 农业出版社, 63—67
- 潘瑞炽, 董愚得, 1995. 植物生理学(第3版) [M]. 北京: 高等教育出版社, 281—284
- 潘瑞炽, 2000. 植物生理学(第4版), 北京: 高等教育出版社, 235—240
- Khan AA 主编, 1989. 种子休眠和萌发的生理变化 [M]. 洪铁宝等译, 北京: 北京农业出版社, 12—56
- Bewley JD, Black M, 1982. Physiology and biochemistry of seeds in relation to germination: viability, dormancy and environmental control [M]. Berlin: Springer-Verlag, 2: 258—374
- Ceccherini L, Raddi S, Andreoli C, 1998. The effect of seed stratification on germination of 14 *Cupressus* species [J]. *Seed Sci & Technol*, 26: 159—168
- Cohen D, 1996. Optimising reproduction in a randomly varying enving environment [J]. *J Ecology*, 84: 53—61
- Debeaujon I, Koornneef M, 2000. Gibberellin requirement for *Arabidopsis* seed germination is determined both by testa characteristics and embryonic abscisic acid [J]. *Plant Physiol*, 122: 415—424
- Edwards D, Gwei-Kassby YA, 1995. Douglas-fir genotypic response to seed stratification [J]. *Seed Sci & Technol*, 23: 771—778
- Finneseth CH, Layne DR, Geneve RL, 1998. Requirements for seed germination in North American pawpaw (*Asimina triloba* L.) Dunal, 26: 471—480
- Flint LH, McAlister ED, 1937. Wave lengths of radiation in the visible spectrum promoting the germination of light-sentitive lettuce seed [J]. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 96 (2): 1—9

- Geneve RL, 1998. Seed dormancy in commercial vegetable and flower seeds [J]. *Seed Technol*, **20**: 236—249
- Hampton JG, Martinelli AH, Farrant HMJ, *et al*, 1999. Seed technology-past, present and future [J]. *Seed Sci & Technol*, **27**: 681—702
- Han BR (韩宝瑞), Huang YG (黄耀阁), Li XG (李向高), 2000. Six kinds germination inhibitors in *American ginseng* pulp [J]. *Special Wild Economic Animal and Plant Research* (特产研究), **1**: 13—17
- Hilhorst RT, 1995. A critical update on seed dormancy I: Primary dormancy [J]. *Seed Sci Res*, **5**: 61—73
- Holm RE, Miller MR, 1972. Photosensitivity of several weed seeds [J]. *Weed Sci*, **20**: 209—211
- Huang YG (黄玉国), Wang WZ (王文章), 1990. Dynamic changes in endogenous hormones in the seeds of *Kalopanax septemlobus* during stratification and roles of hormones in the seed dormancy [J]. *Bull Bot Res* (植物研究), **10**: 121—129
- Khan AA, 1977. The physiology and biochemistry of seed dormancy and germination [M]. New York, Oxford: North-Holland Publishing Company Amsterdam, 6—68
- Kochankov VG, Grzesik M, Chojnowski M, *et al*, 1998. Effect of temperature, growth regulators and other chemicals on *Echinacea purpurea* (L.) Moench seed germination and seedling survival [J]. *Seed Sci & Technol*, **26**: 547—554
- Koornneef M, Bentsink L, Hilorst H, 2002. Seed dormancy and germination [J]. *Curr Opin Plant Biol*, **5**: 33—36
- Liu YQ (刘永庆), Luo ZM (罗泽民), Karssen CM, *et al*, 1995. A regulation role of gibberellin and abscisic acid on seed germination in tomato [J]. *Acta Hort Sin* (园艺学报), **95**: 267—271
- Manning, Staden V, 1987. The functional differentiation of the testa in seed of *Indigofera parviflora* (Leguminosae: Papilionoideae) [J]. *Ann Bot*, **59**: 705—713
- Morris C, Anderberg RA, Goldmark PJ, *et al*, 1991. Molecular cloning and expressin and abscic acid-responsive genes in embryos of dormancy wheat seeds [J]. *Plant Physiol*, **95**: 814—821
- Naidu CV, Rajendrudu G, Swamy PM, 2000. effect of plant growth regulators on seed germination of *Sapindus trifoliatus* Vahl [J]. *Seed Sci & Technol*, **28**: 249—252
- Nicolas C, Nicolas G, Rodriguez D, 1996. Antagonistic effects of abscisic acid and gibberellic acid on the breaking of dormancy of *Fagus sylvatica* seeds [J]. *Physiol Plant*, **96**: 244—250
- Pons TL, 2000. Seed responses to light [A]. In: Fenne M ed. *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities* (2nd edition) [M]. Oxford: CABI Publishing, 237—260
- Qin SH (秦淑英), Tang XG (唐秀光), Wang WQ (王文全), *et al*, 2001. Review of research on seed treatments of officinal plants [J]. *Seed* (种子), 37—39
- Rees M, 1994. Delayed germination of seeds: a look at the effects of adult longevity, the timing of reproduction, and population age/stage structure [J]. *American Naturalist*, **144**: 43—64
- Ren ZS (任祝三), Abbott RJ (阿伯特·利查德), 1992. Seed dormancy and germination in Mediterranean *Senecio vulgaris* L. [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), **14**: 80—86
- Rolston MP, 1978. Waterimpermeable Seed dormancy [J]. *The Bot Rev*, **44** (3): 365—396
- Sankhla HC, Mathur RL, 1968. Effect of growth regulating substance, inorganic fertilizers, seed oil cakes and soil PH on germination of cumin (*Cuminum cyminum* L.) seeds [J]. *Indian J Agri Sci*, **38**: 270—274
- Song SQ (宋松泉), FU JR (傅家瑞), 1993. Regulation of seed germination and dormancy [J]. *Chin Bull Bot* (植物学通报), **10** (4): 1—10
- Sun MY (孙明义), Zheng YH (郑玉红), Liu JX (刘建秀), 2002. A comparison on methods for breaking dormancy of *Zoysia japonica* Steud. Seeds [J]. *J Plant Res Environ* (植物资源与环境学报), **11** (1): 61—62
- Tang QL (汤青林), Song M (宋明), 2000. Development of causes and regulation of vegetable seed dormancy [J]. *Seed Sci & Technol* (种子科技), (3): 155—156
- Tao JL, Khan AA, 1974. Changes of physiological substance of plant during breaking seed dormancy [J]. *Biophys Res Commun*, **59**: 764—770
- Toyomasu T, Yamame H, Muro-Fushi N, *et al*, 1995. cDNA cloning and characterization of gibberellin-responsive genes in photoblastic lettuce seeds [J]. *Biosci Biotech Biochem*, **59**: 1846—1849

- Vaughton G, Ramsey M, 2001. Variation in summer dormancy in the lilioid geophyte *Burchardia umbellata* (Colchicaceae) [J]. *Amer J Bot*, **88** (7): 1223—1229
- Villers TA, 1968. Effect of regulators on seed germination [J]. *Planta*, **82**: 342—354
- Wood CB, Pritchard HW, Amritphal D, 2000. Desiccation-induced dormancy in papaya (*Carica papaya* L.) seeds is alleviated by heat shock [J]. *Seed Sci & Technol*, **10**: 135—145
- Yang QH (杨期和), Ye WH (叶万辉), Song SQ (宋松泉), *et al*, 2003a. Summarization on causes of seed dormancy and dormancy polymorphism [J]. *Acta Bot Boreal-occident Sin* (西北植物学报), **23** (5): 837—843
- Yang QH (杨期和), Ye WH (叶万辉), Song SQ (宋松泉), *et al*, 2003b. Mechanism of seed photosensitivity and factors influencing seed photosensitivity [J]. *Chin Bull Bot* (植物学通报), **20** (2): 238—247
- Yin LY (尹黎燕), Wang CY (王彩云), Ye YM (叶要妹), *et al*, 2002. Review of methods or studying seed dormancy of ornamental trees [J]. *Seed* (种子), **1**: 45—47
- Zhang Y (张义), 2001. Causes of dormancy and methods of breaking dormancy of peach seeds [J]. *J Hubei Agric Coll* (湖北农学院学报), **4**: 382—384
- Zhao KF (赵可夫), Feng LT (冯立田), Fan H (范海), 1999. Characteristics of seed dormancy, dormancy breaking and germination in halophytes [J]. *Chin Bull Bot* (植物学通报), **16** (6): 677—685