

(綜) (述)

种子活力与植物激素

傅家瑞

(生物学系)

一、前言

种子是农林业生产中最基本的生产资料之一，有了优质种子才能提高再生产的水平。优质种子的一个基本条件是：必须具有很高的活力。优质种子的获得不仅涉及种子的形成、成熟、休眠、萌发生长等一系列的发育过程，而且关系到种子的贮藏条件。因为种子的活力在成熟时达到高峰(Pollock等, 1973)，随着贮藏，在各种因子的影响下逐渐衰老，活力下降，直至死亡(Delouche等, 1973)。

60年代以来，科学工作者积累大量资料，证实植物激素与种子的形成、休眠与萌发过程存在密切关系。作者(1974)曾对种子休眠中的植物激素调节作用给予综述，近年来国际上对这个问题有所进展(Khan, 1975)。鉴于种子既是植物个体发育的一个相对静止阶段，却又可以单独地进行整个生活史，以种子作为研究对象，能够揭露出生物学一般性的理论问题。

二、种子活力概述

国际上很早就把种子活力作为一个重要的品质指标。50年代初，在国际种子鉴定协会成立了种子活力检验委员会。Woodstock(1965, 1969)认为活力应理解为：种子处于健壮状态下，能在较广的环境因子范围内迅速萌发，整齐度高。换言之，活力高的种子萌发时对环境条件的要求较宽，而活力低的种子则很苛求。Ching(1973)从生化基础出发指出，种子的衰老主要表现在酶、蛋白质、线粒体、核糖体及膜系统的缺陷产生上，并提出ATP与活力的密切关系。

1. 种子活力下降的原因

活力高的种子，在同样的条件下，尤其是不良条件下，比活力低的种子可获得较好的收成。在种子衰老过程中，活力下降的最终表现是产量的下降，可是在发芽率发生下降之前，幼苗生长率已出现减弱，意味着种子内部衰老过程已在进行中。

对衰老的机理目前存在多种看法，有的认为与膜及大分子的损伤和膜的完整性丧失

简写字： GA赤霉素 GA₃赤霉酸 CK细胞分裂素 ABA脱落酸 KN激动素 BA苯基腺嘌呤

有关(Aspinell和Paleg,1971)。由于膜的损伤,透性增大,溶质外逸增多(Takayanagi等,1968)。细胞的超微结构发生一系列变化,其中以线粒体的反应较敏感,衰老时内膜出现不完整性,发生肿胀的嵴(Roberts,1972)。衰老种子在萌发中,细胞内质网发生暂时性的肥大(Berjak和Villiers,1971)。生活力下降的种子,在吸水后其衰老现象更加显露出来。Villiers(1973)报导,衰老的胚吸水后,液胞膜破裂,线粒体及质体首先解体,接着是核膜解体,然后质膜与细胞壁分离,在脂肪体膜破裂后,脂质溶合成一大团,另外从溶酶体渗出水解酶到胞质中。在电镜下均可观察到这些变化。

Abdul-Baki(1969)指出,大麦、小麦的种子与幼苗合成能力的下降是一个早期的危险信号,表示种子的活力已开始下降。

另外一些人认为,毒质积聚是种子活力下降的原因。Floris(1970)将衰老的小麦胚移植到幼胚乳中,或将幼胚移植到衰老的胚乳中,均见活力下降,表明幼嫩组织一旦与衰老组织接合,则衰老组织中所产生的毒性代谢物也会影响到幼嫩组织,降低其活力。由于毒质的积累,破坏了萌发过程的诱发机理。Narasimhareddy等(1977)认为活力的丧失与抑制物的存在以及类赤霉素物的缺乏有关。活力强的花生种子,赤霉素(GA)含量高,而无活力的花生种子,抑制物积累多。

Harrington(1973)认为诱发种子萌发的植物激素如GA、CK及乙烯,它们的产生能力的丧失是衰老的基本过程。这一能力的丧失可能是由于蛋白质变性而使酶受到破坏,亦可能是由于自由基的活动,或者由于DNA-RNA模板机理的衰败而不能合成酶所引起。

2. 种子活力的测定

Abdul-Baki等(1973)指出,脱氢酶和谷氨酸脱羧酶的活性与种子活力存在高度相关。Moore(1969)认为这些指标可用作评价种子活力的生化测定。汤佩松等(1964)在研究杨树种子中得知脱氢酶活性的丧失与发芽率的下降速度相平行。在赵同芳(1960)的综述中也提到苹果酸脱氢酶活性与种子活力存在相关性。

谷氨酸脱羧酶(GADA)是能反映种子活力的一个指标。Grabe(1974)报导了玉米幼苗活力与谷氨酸脱羧酶活性下降呈正相关性,他认为GADA水平与耐贮力及产量潜力的关系密切。因此,具有较高GADA活性的种子,就会给予较高的产量与较大的耐贮力。Linko(1961)也指出,谷氨酸脱羧酶活性是小麦贮藏状态的一个指标。目前认为,GADA法对玉米、小麦、水稻等种子活力的测定具有相当准确性(Copeland,1976)。

根据脱氢酶的作用而建立的氯化苯基四唑(TTC)法是目前较广泛应用的检验种子活力的方法。此法既快速简便,且能直接测出个别种子的活力,并可绕过种子与环境的相互作用,也不受休眠所干扰。此法起始于Lakon(1949),它的原理是:在活组织的呼吸过程中,由于脱氢酶活动而释放的氢原子能与TTC分子反应,产生不溶于水的红色甲臍。根据种子染色部位和染色程度,可鉴定出种子活力大小(Moore,1973)。

利用萤光法可以鉴定某些作物品种间种子的活力。郑光华等(1964)用萤光法检验了25种园林植物的种子,并认为此法对大多数种子均有相当可靠度。此外,剥胚法也是一个较好的检验生活力的方法。郑光华等(1975)改革了剥胚法,发展为切割子叶快速发芽法,

适用于测定柑桔种子活力。同时也适用于苹果、白蜡、松树等种子(郑光华, 1978)。

用人工加速衰老法可以预测种子的耐藏能力。就是人为地给予种子以十分恶劣的贮藏条件以加速种子的衰老过程(一般是用高温、高湿的贮藏条件)。人为衰老过程与天然衰老过程在性质上基本一致,只是在速度上有差别(Delouche等, 1973)。因此,可以在短时间内从种子的发芽率及生长率,观察到种子的活力高低。

在种子长期贮藏前,须先测定其活力,鉴定其耐藏潜能是否良好,然后才进仓库。应用人工加速衰老技术进行检验也可以说是种子贮藏中的一个重要措施。

三、种子发育过程中植物激素的调节作用

1. 种子形成过程中植物激素的变化

大量实验证明,在未成熟种子中含有多种植物激素,且随种子的发育进程而发生变化。例如在菜豆的未成熟种子中,GA₁、GA₄、GA₃以游离型存在,而在成熟种子中则以糖酯的结合型存在(Yamane等, 1975)。在成熟的禾谷类种子胚乳及某些双子叶植物种子中,游离型生长素消失,代之而存在的是它的酯及结合型(Bewley等, 1978)。

在小麦种子形成过程中,出现几种植物激素的消长变化且与种子干重积累相关(Wheeler, 1972)。生长素含量高峰出现在花后35天,玉米素含量高峰出现在花后14天,而GA₃在开花时含量很高,花后7天显著下降,花后35天出现第二个高峰。

生长素、GA及CK是促进种子发育的植物激素,而ABA则是胚生长的抑制物,可防止未成熟种子在母株上萌发(胎萌现象),在成熟种子中则控制休眠的延续。在种子成熟后,ABA会降解为红花菜豆酸与双羟红花菜豆酸(Milborrow, 1974)。

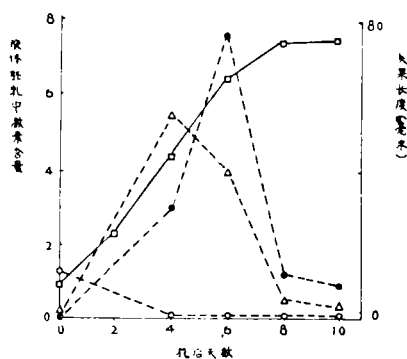


图1 豌豆种子早期发育中子房壁生长与激素含量变化

在豌豆开花后,子房壁的生长速率与种子中植物激素全量变化密切相关(图1)。随着子房的发育,ABA很快降低至极微量,继GA含量高峰的出现,生长素含量高峰也出现(Eeuwens等, 1975)。

邓锡青(1966)应用GA₃可显著促进人参与三七种子的胚胎分化过程。

2. 种子休眠与萌发中的植物激素相互消长变化

在种子休眠与萌发中,同样存在植物激素的消长变化。糖槭(*Acer saccharinum*)种胚的休眠状态须经6周低温处理才能解除(Wareing等, 1973)。当种子放在5℃中,发芽率随低温时间延长而提高,同时内源CK也发生相应的变化,在处理20天后,CK活性出现高峰,然后又随低温期延长而下降,在萌发种子中检验不出CK活性;在20℃中的种子,长时间不萌发,也检验不出CK活性。Webb等(1972)还研究了糖槭在5℃及20℃下GA含量变化,在5℃中的种子,游离型GA活性增加,40天达高

峰，而在50天降至很低水平；在20℃中的种子，相应的变化甚少。在低温预冷中，ABA含量迅速下降，而在20℃中ABA下降甚微。他们认为发芽促进物与ABA含量变化是预冷处理解除休眠的主要原因，未经低温处理的种子，由于缺乏内源CK及GA，不能萌发，低温处理加强促进物的合成，或者使促进物从结合态释放出来，从而促进萌发。

很久已知乙烯能促进多种植物种子的萌发，而在不少植物的萌发种子中能产生乙烯(Wareing等, 1971)。在非休眠的花生种子萌发时，其胚轴能活跃地产生乙烯，而休眠品种在吸水后只能产生少量乙烯。花生种子的萌发和乙烯的产生可为ABA所抑制，而KN能解除ABA效应，促进种子产生乙烯。应用乙烯亦可解除ABA的抑制效应。因此，Ketrings等(1972)指出，乙烯与抑制物(ABA)的相互作用调节着花生休眠种子的萌发。

Khan(1968)根据大量的试验结果，假设CK起着“解抑作用”，而抑制物(如ABA)则起着“抑止作用”。GA与萌发过程的关系比其他激素均较广泛，因此，Khan(1971)认为它在发芽中起着“原初作用”。应用Khan(1975)的假说，可以对一些矛盾的事实给予科学的回答。植物激素之间的相互作用起着调控萌发的诱发机理，以抑制物(ABA等)为一方，与以GA、CK和乙烯为一方，构成辩证的统一体。

3. 种子活力变化中的植物激素

在种子形成过程中以及从休眠状态转变为萌发过程，植物激素含量发生消长变化，说明在种子的整个生活史中经常地受到激素的调节。因此，种子活力也必然处在植物激素的调节中。

油料种子如花生、棉籽及油菜等，生活力的下降与产生内源乙烯的能力相关。健康的花生种子在萌发24小时内，当胚轴及胚根的长度达到3毫米前，产生乙烯量达到高峰；棉籽则在胚根伸长至10毫米左右时，乙烯释放量达高峰(Ketring等, 1974)。当花生种子贮藏不良条件中时(相对湿度100%)，经过11.5个月，发芽率显著降低，与此同时，活力的降低与乙烯产生量的降低相关；而贮藏良好条件中时(相对湿度10%)，发芽率高，活力高，释放乙烯量也高(图2)。

当油菜种子衰老时，伴随活力的下降，内源乙烯含量也减少(Takayanagi等, 1971)。新鲜的油菜种子在萌发中能迅速放出大量乙烯，播后3天内基本结束。天然衰老的油菜种子(贮藏期4年)在吸水的第2天才开始释放乙烯，播后5—6天才达到高峰，乙烯释放量低于新种。如果将陈种再用人工衰老法处理，则释放乙烯过程既延迟且减量；经人

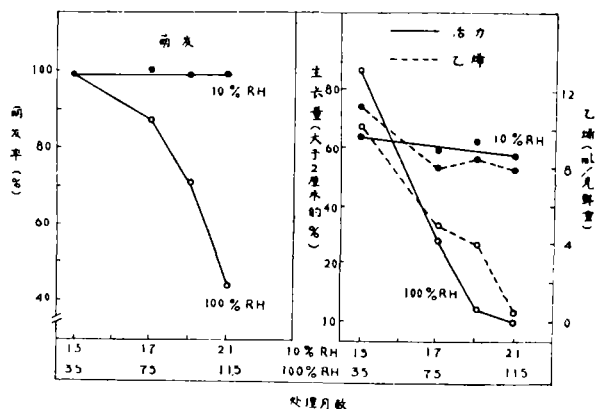


图2 經9.5个月“藏”在10%RH中的花生种子分别以10%RH及100%RH处理，发芽率、活力及乙烯产生的变化(三次重复，每次种子100粒)(Ketring等, 1974)

工衰老227天的油菜种子,既不能萌发也无乙烯释放。可见种子活力与产生乙烯能力之间存在相关性。

Ketring(1969)用 $5 \times 10^{-4} \text{M}$ GA_3 刺激花生产生乙烯量比对照提高40%,同时提高发芽率。用BA同样能诱导乙烯生成;反之,施用ABA则抑制乙烯产生,同时也抑制萌发(Ketring, 1971)。

大量实验证明,在种子中含有种类繁多的天然抑制物(赵同芳, 1960; 傅家瑞, 1974),这些抑制物的存在使种子处于休眠状态,一旦除去抑制物就可以重新萌发。如王文章(1978)用层析法证实红松种子中的抑制物,经低温层积后可以消除;傅家瑞(1965)同样地检验出水浮莲种子的抑制物,经光照后可以消除,种子能迅速萌发。Wareing等(1971)提出,活力的丧失与促进物和抑制物相互作用密切有关,而抑制物的积累与促进物的减少,往往与不可逆的代谢变化相连系。

四、植物激素相互作用的分子基础

种子生理学研究目前已深入到分子生物学水平。从种子形成到休眠、萌发过程均涉及到核酸、蛋白质及酶的代谢,植物激素在调节控制种子活力上,也与核酸的转录、翻译过程有关。下面举一些资料来阐明。

Khan等(1968)测出梨的休眠胚在低温下合成核酸能力逐渐增加。在休眠的梨胚中,ABA抑制 $^{32}\text{PO}_4$ 渗入tRNA、DNA-RNA及rRNA的过程,而可用KN及 GA_3 解除这种抑制(Khan等, 1969)。在离体梨胚的标记RNA组分中,ABA能引起尿苷及鸟苷减少,这一过程可被KN逆转(Khan等, 1970)。用KN及GA既可促进休眠梨胚萌发,也可提高RNA聚合酶活性(Khan, 1972),而ABA则抑制RNA聚合酶活性。这表明在DNA转录RNA过程中,不同的激素起着不同的作用,因而激素的相互作用可引起RNA转录上的定性和定量的变化(Khan, 1971)。

在浮萍试验中, Van Overbeck等(1967)观察到ABA和BA在 ^{32}P 渗入DNA及其他核酸组分的过程中存在对抗作用。其后, Stewart等(1972)又发现ABA抑制 ^3H -胸苷渗入DNA,抑制 ^{14}C -乳清酸渗入RNA及抑制 ^{14}C -亮氨酸渗入蛋白质,使这些过程的速度减慢。这些事实支持ABA作用于DNA及RNA水平上的见解。

ABA与CK和GA的相互作用也发生在“翻译”水平与酶的合成上。在禾谷类种子的糊粉层中, α -淀粉酶的合成及种子的萌发均可为ABA所抑制,而为KN所逆转,亦能被多量的GA稍微消除(Khan, 1971)。乙醛酸循环中的关键酶——异柠檬酸裂解酶与蓖麻种子胚乳的代谢关系甚大,此酶活性可为 GA_7 与 GA_3 所促进,而为ABA所抑制;ABA的抑制作用又可用 GA_3 解除(Marriott等, 1977)。可见酶的水平常由两种或两种以上的植物激素选择性地控制着。

五、结束语

从种子形成至休眠,又从休眠至萌发,其间必然经历若干阶段,在不同阶段中内源

激素变化水平及代谢过程又必然各有其特点。既然激素可能在转录与翻译水平上起着活跃的作用,就必然与种子内部代谢过程密切联系着,也必然影响到各种与种子活力有关的酶系统活动。因此,深入研究植物激素之间相互作用的规律性,弄清楚它们消长变化中的复杂性与阶段性,将有助于揭露种子活力变化的控制机理。这一理论的解决将是种子研究工作中的一个重大突破。

(1979年4月完稿)

主要参考文献

- [1] 王文章,红松种子抑制物质的初步研究,东北林学院学报,(1978),1,1—16.
- [2] 郑光华、葛察明,柑桔类种子生活力的快速测定,植物学报,17(1975),4,325—327.
- [3] 郑光华、阎庆山,用萤光法快速测定种子生活力的试验,植物生理学通讯,(1964),3,21—25.
- [4] 赵同芳,种子休眠生理概述,植物生理学通讯,(1960),3,23—30.
- [5] 湯佩松、郑光华等,啉吡核苷酸对杨树种子在生命力丧失过程中去氢酶活性消失的恢复作用,科学通报(1964),6,535—537.
- [6] 傅家瑞、范培昌,水浮莲种子中的发芽抑制物质与感光性休眠(一),植物生理学报,2(1965),2,143—152.
- [7] 傅家瑞,植物激素在种子休眠中的调节作用,中山大学学报,(1974),3,99—106.
- [8] Abdul-Baki, A. A., Anderson, J. D., Physiological and biochemical deterioration of seeds, *Seed Biology*, Ed. Kozlowshi, T. T., Academic Press, (1972), Vol. 2, 283-315.
- [9] Bewley, J. D., Black, M., *Physiology and Biochemistry of Seeds*, Vol. 1, Springer-Verlag, (1978).
- [10] Copeland, L. O., *Principles of Seed Science and Technology*, Burgess publishing Co., Minnesota. (1976).
- [11] Delouche, J. C., Baskin, C. C., Accelerated aging techniques for predicting the relative storability of seed lots, *Seed Sci. & Technol.*, 1(1973), 427-452.
- [12] Harrington, J. F., Biochemical basis of seed longevity, *Seed Sci. & Technol.*, 1 (1973), 453-461.
- [13] Ketribg, D. L, Germination inhibitors, *Seed Sci. & Technol.*, 1 (1973), 305-324.
- [14] Khan, A. A., Primary, preventive and permissive roles of hormones in plant systems, *Bot. Rev.*, 41 (1975), 391-420.
- [15] Taylorson, R. B., Hendricks, S. R., Dormancy in seeds, *Ann. Rev. Pl. Physiol.*, 28 (1977), 331-354.
- [16] Villiers, T. A., Ageing and the longevity of seeds in field conditions. *Seed Ecology*, Ed. W. Heydecker, Putterworths, (1973), 265-288.
- [17] Wareing, P. F., Saunders, P. F., Hormones and dormancy, *Ann. Rev. Pl. Physiol.*, 22 (1971), 261-288.

Seed Vigor in Relation to Phytohormones

Fu Jiarui

Adstract

The contents of various phytohormones are changing during the formation of seeds. The level of ethylene which is being liberated during the germination often represents the vigor level and the germinability. The aged seeds of rape produces less ethylene than freshly harvested seeds during the early stage of germination. The germination of dormant peanut seeds will be regulated by the interaction between ethylene and ABA. Another hormonal action model presented in the control of seed germination is the balance of the germination inhibitors, such as ABA, between the germination promoters, such as GA and CK. The hormonal effects at molecular level have been studied.