

# 植物激素在种子休眠中的调节作用\*

傅家瑞

## 一 前 言

植物的休眠是发育过程中的暂停现象，是一种有益的生物学特性。赵同芳(1960)提出：休眠是一种“生命的隐蔽”现象，是生物经过长期演化过程而获得的一种适应性。

很多果树、林木和某些农作物的种子，在采收后不能立即萌发，给生产带来一定的困难。对于休眠特性的充分认识，可为人工控制休眠促进萌发提供理论根据。田间杂草的种子具有复杂的休眠特性，萌发期参差不齐，由于陆续出土而给庄稼带来很大的危害，认识它们的休眠规律将有助于防除，提高作物产量。休眠期短的作物种子，在阴雨连绵的天气下，容易在母株上发芽，影响品质和产量，也是农业生产中的一个重要课题。因此，种子休眠问题不但具有理论上的意义，而且也有重大的实践意义。

赵同芳曾对种子休眠问题作了较全面的评论(1960)。近年来，此项研究工作较多地着重在植物激素的调节作用上。因此，作者试图综合有关方面的部分文献，评论植物激素在种子休眠中的调节作用。

## 二 问题的提出

休眠的产生与解除究竟是什么原因引起，长期以来存在各种看法。

在早期的研究工作中，着重阐明外界条件和种子形态结构上的种种原因对种子休眠产生的作用。1922年，Molisch提出肉质果中存在的抑制物阻止未成熟种子发芽的概念。随后得知非肉质果中也存在发芽抑制物，并且先后分离出某些抑制物。从那时起，逐渐地积累了很多实验结果，足以说明发芽抑制物是广泛地存在的。可是，在那个时候，种子休眠的原因更多地被认为是由于种皮的作用。

到了六十年代，人们以相当大的注意力研究生长调节物对种子休眠与萌发的控制。Villiers和Wareing(1960)在研究欧洲白蜡树(*Fraxinus excelsior*)种子的基础上，提出了发芽促进物与抑制物之间相互作用的概念。Amen发展了这个假说，并

---

\* 1974.1.4接稿

提出了一般性的模式图,他指出休眠状态决定于抑制物与促进物的平衡。

对植物生长发育起着重要作用的植物激素,在种子休眠中的作用也是不容忽视的。虽然激素调节休眠的实验材料目前多限于某些植物种类,规律性的认识还不够;可是,从矛盾统一的观点看,以发芽抑制物与促进物的相互作用及其变化发展为基础来认识种子休眠与萌发,似乎是一个值得重视的研究方向。

### 三 内源激素与低温解除休眠的种子

植物激素对休眠的调节作用,在要求低温解除休眠的种子中研究较多,现以欧洲白蜡树为主要例子进行讨论。Villiers和Wareing(1965)用纸层析法研究了白蜡树的休眠种子,发现种子在吸胀后,胚乳及胚的水溶性部分出现Rf 0.5—0.8的发芽抑制区,当给予低温或用水漂洗以解除休眠时,抑制活性并不减少,但在预冷种子胚的水提取液中,却出现促进休眠胚发芽的 Rf 0.1—0.4区段。他们认为这种促进物可能是胚能在抑制物存在下萌发的一个生理原因。Kentzer(1966)的工作支持抑制物与促进物相互作用的概念。他用燕麦胚芽鞘检定种子提取液中的生理活性物质,发现Rf 0.7—0.9抑制区,而经低温处理后,抑制活性有某种程度的下降,同时出现Rf 0.2—0.4促进区。另外,他还进行薄层层析,以莠苳下胚轴作生物鉴定,发现预冷种子的提取物中有类GA活性区,这个活性区可能就是Villiers等所观察到的发芽促进物。Szalai和Nagy(1968)用多种生物鉴定法测得白蜡树种子在层积贮藏中抑制活性的下降,但类GA物无数量上的变化。上述的各个实验由于方法不同,结果不完全一致,但仍能表明,在白蜡树的休眠胚中含有抑制物与促进物。

Sondheimer等(1968)以专门测定ABA的旋光分散法来研究美洲白蜡树(*F.americana*)种子,得知休眠胚在低温下,其ABA含量与非休眠的花白蜡树(*F.ornus*)种子同样地有下降变化。因此,单独地减少ABA含量也不能充分说明休眠与非休眠种子的区别;而必须包括发芽促进物的增加。

榛木种子在低温中解除休眠,GA活性略增(Frankland和Wareing,1966)。当种子移至暖处后,在开始生长之前,GA活性显著增加(Ross等,1968)。用薄层层析及气相层析分别测得内源GA的增加量高达64倍和79倍,并发现胚轴内GA浓度比子叶高百倍之多(Ross等,1971)。Ross等(1971)进一步试验得出,预冷榛木种子的萌发过程可为 $10^{-11}$ M ABA、CCG、Amo-1618、phosphon D、B-995及C-011所抑制,其GA的累积过程也显著地受到抑制。作者们认为,抑制GA合成也就抑制到预冷榛木种子的发芽。

縮写字:	GA 赤霉素	KN 激动素(动力精)	mRNA 信使核糖核酸
	GA <sub>3</sub> 赤霉酸	ABA 脱落酸	tRNA 轉移核糖核酸
	CCG 矮壮素	GK 細胞分裂素	rRNA 核糖核且白体核糖核酸
			DNA 脫氧核糖核酸

果皮的机械阻碍是蔷薇属种子的休眠原因之一,在它们的瘦果、种皮中,可找到相当高浓度的ABA,这些植物胚的休眠深度似乎与它们的ABA含量相一致(Jackson,1969)。

在低温下,胡桃种仁(Meherink等,1964)及桃籽种皮(Martin等,1969)中的抑制活性下降,下降的组成部分有ABA。苹果种子中也有ABA存在,可抑制小麦胚芽鞘的生长,在低温下抑制活性下降为零(Rudnicki,1969)。

综合上述结果,可见种子的休眠为内源抑制物与促进物的相互作用所调节。在某些情况下,ABA是抑制物的主要组成;而GA则能解除某些种子天然的休眠状态。

#### 四、内源激素与其他休眠类型的种子

不少感光性种子具抑制活性。香豆素抑制莴苣种子萌发的效应可为光所克服(Nutile,1945),而非感光性莴苣品种,在香豆素处理后却产生感光性(Evenari,1952),可见感光性与抑制物之间存在一定的关系。

水浮莲种子也是需光性种子(傅家瑞,1957)。它的提取液对莴苣种子及经照光后的水浮莲种子的萌发过程有抑制作用,其抑制活性区在Rf0.7—1.0。经照光后,种子的休眠状态解除,抑制区活性有所下降(傅家瑞等,1965)。

未经预冷的榉木种子有感光性,在暗处不能萌发。在它的瘦果中有一甲醇溶的抑制物(Black等,1959;Redmond等,1954),在暗处催芽时,果皮表现很强烈的抑制作用,必须照光才能消除。用水漂洗也可除去部分抑制物,使萌发所需照光量减少(Black等,1959)。过去曾认为榉木果皮的抑制效应是氧的吸收受到干扰。可是,完整种子在暗处即使给予任何浓度的氧亦无法诱导发芽,而裸胚却能在纯氮中萌发。因此,完整种子不能萌发不似由于胚的供氧不足所引起,而很可能是由于抑制物的存在干扰了对氧之吸收,提高了胚对氧的要求(Wareing,1965)。

某些要求干藏后熟的种子也被证明存在发芽抑制物。但对它们所引起的作用,还研究得较少。一些农作物如春大麦,在干藏中抑制活性下降。根据方平夷(1965)的报导,紫云英种子中的发芽抑制物,对水稻幼苗有明显的抑制作用。

近年,有人从水稻皮泰品种的休眠种子中分离出发芽抑制物,其中有香草醛,并认为它可能是强力抑制物的分解产物(Uotani,1972)。槭树休眠种子在纸谱上出现两个抑制区,用气—液相层析(GLC)测知其中之一是ABA。抑制物可抑制非休眠种子的萌发,而外源KN可提高发芽率,但GA<sub>3</sub>无效。因此,Webb和Wareing(1972)认为槭树休眠种子中存在抑制物—CK的相互作用。此外,山龙眼科的多种植物其种子萌发不佳,也是由于种皮与胚中含有能抑制莴苣及西洋菜种子萌发与幼根生长的物质(Brown等,1971)。

#### 五、外源激素对种子休眠与萌发的作用

应用外源激素促进种子萌发的研究较多,特别是GA<sub>3</sub>及KN。这两类激素已被认

为可引起多种类型休眠种子的萌发,其中包括要求低温的、感光的、以及干藏后熟的。这些激素对胚休眠及种皮强迫休眠的种子均同样有效。

GA能使感光性种子在暗处萌发,起着代替红光的作用。在莠苣种子中,照光后GA含量提高(Köhler,1964);而短暂红光效应可为GA所增强(Bewley等,1968)。GA<sub>3</sub>对多种植物种子有促进萌发效应,而GA<sub>4</sub>、GA<sub>7</sub>的活力更强,其有效浓度低于GA<sub>3</sub>(Ikuma等,1963)。

KN可促进某些种子的萌发。对莠苣种子虽能增强红光敏感性,但不能完全代替红光的作用(Miller,1958)。天然抑制物如香豆素、黄原酸素(Xanthatin)及未成熟小麦谷壳中的抑制物可完全抑制莠苣种子的萌发,而这些抑制作用均可为KN所解除。对于非感光性莠苣种子,KN的解除作用发生于光下或暗处;而对于感光性莠苣种子,则解除作用只见于光下。因此,Hendricks和Borthwick(1964)认为CK与抑制物之间不但存在对抗作用,而且CK—抑制物的相互作用和光敏素系统之间也存在相互关系。

ABA能抑制多种植物种子的萌发。但种子从ABA溶液中取出并用水漂洗后,仍可迅速萌发,可见ABA的抑制作用是暂时性的。Khan等(1967,1970)指出,为ABA抑制的莠苣、大麦、苍耳及梨等种子的萌发,可被CK所逆转,其中包括KN、玉米素及茶基腺嘌呤。玉米素是天然的CK,在解除ABA抑制上较KN的活性为强。Kollman等(1972)发现在金狗尾草种子中,CK与抑制物之间也存在对抗作用。而GA则否。但当CK加上GA时,比单用CK更为有效。用层析、纸上电泳及生物测定内源抑制物,似为ABA。

很久已知乙烯能促进多种植物种子的萌发,在很多植物的发芽种子中能产生乙烯。在非休眠品种的花生种子发芽时,其胚轴活跃地产生乙烯,而休眠品种在吸胀时只产生少量的乙烯。如果用乙烯处理,可使花生休眠种子提高发芽率(Ketring等,1969,1970)。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效应。Ketring等(1972)又指出,乙烯与抑制物(ABA)的相互作用调节着花生休眠种子的萌发。此外,GA<sub>3</sub>能刺激莠苣种子中乙烯的合成。乙烯促进新鲜莠苣种子的萌发,而CO<sub>2</sub>不能解除之。

## 六 在种子休眠中植物激素的相互作用

几种激素的相互作用常是实现萌发所必需的。Khan(1968)根据大量的试验结果,假设CK起着“解抑作用”,而抑制物起着“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“原发作用”。

莠苣种子对GA的调节作用具有高度专一性(Kahn等,1957)。在暗处,莠苣种子要有GA存在才能萌发。ABA抑制GA诱导的萌发,这一抑制作用在光下可为CK所解除,但不为多量的GA所解除(Khan,1968)。如果在暗处,又无GA的存在,CK就不能解除ABA的抑制(Khan,1967;Miller,1958)。因此,Khan(1971)推

论 GA 或类 GA 化合物可在光下产生，而非感光性莨苳种子却含有内源 GA，可以调节萌发过程。

Khan和Waters(1969)根据目前的试验结果得出假设，并以图解来阐明GA、CK及抑制物是种子休眠与萌发的调节者，它们之间的相互作用决定种子的休眠与萌发。图解中提出8个组合，反映不同的激素状况和种子生理状况(图1)。当GA不存在时，不论CK或抑制物是否存在，或者虽然GA存在，但抑制物存在而CK不存在，种子均进入休眠状态。当GA存在而抑制物缺乏时，CK是否存在均可萌发，如果抑制物及CK均存在，由于CK的作用，种子仍能萌发。从图解中看出，GA在调节种子萌发中起“原发作用”，抑制物起“抑止作用”，而CK则起“解抑作用”。这一假说的要点是，休眠的产生不仅由于抑制物的存在，而且也是因GA或CK的缺乏。Khan(1971)认为在不同的时期中，种子内的各种激素分别处于生理有效浓度或生理无效浓度。生理浓度的变化依赖于很多的代谢因子和外界条件。

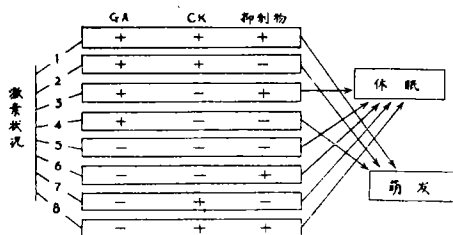


图1 种子休眠与萌发机理的模式图

图示在种子中存在8个激素状况，以“+”表示该激素存在生理活性浓度，以“-”表示不存在。〔根据Khan和Waters(1969)〕

### 七 激素的调节作用与核酸代谢

由于分子生物学的进展，目前已有不少事实说明激素在核酸代谢上有着显著的作用。在休眠种子中总的RNA合成低于非休眠种子。Khan(1968)等测出梨的休眠胚在低温下合成核酸能力逐渐增加。在休眠梨胚中，ABA抑制 $P^{32}O_4$ 进入tRNA、DNA-RNA及rRNA，这一效应可为KN及 $GA_3$ 所解除；其中 $GA_3$ 比KN更为活跃(Khan,1969)。进一步试验得知，ABA可大大地改变RNA中示踪的碱基成分，因而可以认为ABA能使染色体组的整个模式发生改变(Wareing和Saunders,1971)。

$GA_3$ 促进RNA合成的主要方式仍未清楚。在大麦胚乳 $\alpha$ -淀粉酶合成的作用中，可见 $GA_3$ 对核酸代谢及蛋白质合成有重要作用。从豌豆茎中提出的分离核，当 $GA_3$ 存在时，分离核在试管中支持RNA合成能力大大增加；而从小萝卜下胚轴中提取的染色质，当加入ABA时，染色质的支持RNA合成能力却大大减少。这可解

释为,在诱导休眠时,ABA促进了DNA的阻抑作用,而在解除休眠时,GA却能逆转这个作用(Wareing和Sannders,1971)。

在离体梨胚的标记RNA组分中,ABA能引起尿嘧啶核苷酸增加和鸟嘌呤核苷酸下降,这个作用可被KN逆转(Khan等,1970)。用KN和GA促休眠梨胚萌发时,染色质约束的RNA聚合酶活性增加(Khan,1972)。为KN诱导的RNA聚合酶活性可为ABA抑制,为GA诱导的则否。这表明在DNA转录RNA过程中,不同的激素起着不同的作用,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)。

Villiers(1968)用自记放射描迹法证明白蜡树种子胚中的 $^3\text{H}$ -胸腺嘧啶核苷和 $^3\text{H}$ -尿嘧啶核苷进入核酸的过程可为ABA所抑制,但ABA并不抑制 $^{14}\text{C}$ 前体进入旦白质。他认为ABA能抑制专性mRNA的产生,因而决定专性旦白质的合成。

假如休眠是受抑制物与 $\text{GA}_3$ 平衡所调节,而这些激素又是分别地控制DNA的阻抑与去阻抑。那么,在任何时间内,休眠状态的保持是否必须为抑制物与 $\text{GA}_3$ 平衡所调节,抑或存在“诱导”效应,即高水平的抑制物可引起DNA的阻抑,而一旦发生后就不必继续维持高浓度抑制物。在这个问题上,两种看法都有,目前还没有定论(Khan,1971)。

在低温解除休眠中,如果抑制物有一“诱导”效应,则在低温期中抑制物的水平与休眠变化之间并不必要存在密切关系,而是GA水平的上升(Khan,1971)。一些实验结果指出,在接近休眠期末,GA水平增加。但榛木种子预冷后转移至暖处,GA才有较大量的增加(Ross等,1968)。如果低温的主要作用是去除GA生物合成的阻塞,则GA活性增加只是解除休眠的结果,而不是原因。

Amen(1968)根据休眠状态受抑制物与促进物的平衡所调节的概念,提出种子休眠与萌发的调节系统模式图。他把外界条件(光、温等)以及刻伤、漂洗、干藏等人为措施,作为触发因子,而激素可能是发芽因子。触发因子改变抑制物—促进物复合体的相关平衡,使向促进发展。当触发媒介接受外界刺激,便“翻译”为化学讯息(激素),活化潜在的酶系统,恢复代谢活性。Amen认为这个图解可说明各种类型的种子休眠(图2)。在激素的调节下进行发芽时,作为发芽因子的抑制物—促进物复合体分别地作用于某些生理生化过程。他以感光性种子为例,抑制物—促进物与生物大分子的代谢过程相互关系见于(图3)。

Black等(1970)另外提出休眠与呼吸类型有关的见解。Roberts(1969)观察到大麦休眠种子的呼吸是以一低的磷酸己糖支路为特征。使用解除休眠的化学物质,如氰化物、氯霉素、硝酸盐等,可以提高磷酸己糖支路的呼吸强度,即将葡萄糖异化由糖酵解途径转变为磷酸己糖支路。用GA及呼吸抑制剂处理,也可以刺激磷酸己糖支路。因此,Black等(1970)认为休眠种子在通过后熟便发生呼吸代谢途径的改变。但是,迄今仍不明白,磷酸己糖支路的呼吸途径与增加发芽能力之间的关系究竟如何,将有待进一步的研究。

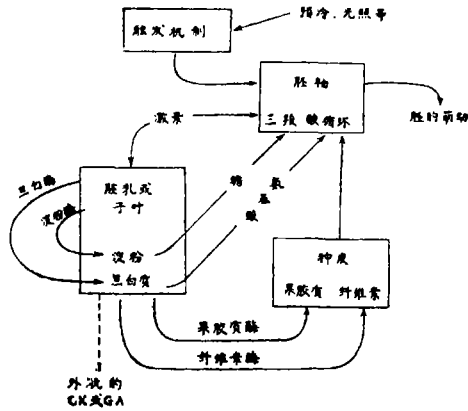


图2 种子的调节系统图解〔根据 Amen (1968)〕

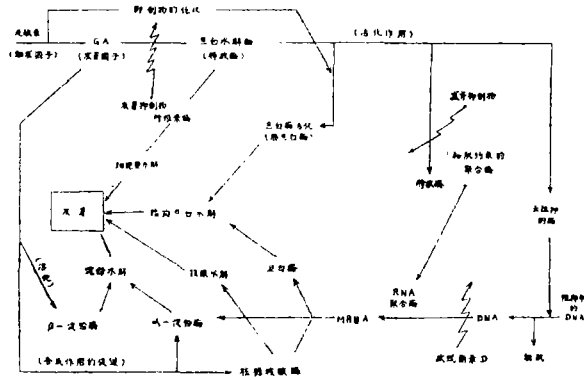


图3 在种子休眠结束时可能存在的生化途径 (感光性种子莠苣)〔根据 Amen(1968)〕

### 八、结束语与展望

目前，大量事实指出，种子及其他器官的休眠，在很大程度上受到激素的调节与控制。六十年代，我国吕忠恕等(1964)便报道了杨树芽的休眠程度主要决定于内源抑制物与促进物之间的相对比例。傅家瑞等(1965)从水浮莲种子发芽抑制物的研究中，也获得感光性休眠与内源调节物之间存在关系的看法。在要求低温解除休眠的芽与种子中已获得有说服力的事实，其休眠的调节过程关系到生长促进物与抑制物之间的相互作用。在休眠问题上激素调节的研究成果，将为激素调节其他生理过程(如开花、结实等)的研究铺平道路。

种子是高等植物的延存器官，是繁殖下一代的物质基础。在一定意义上讲，种子休眠与萌发也包括在良种的概念中。不少的果树和林木种子，在播前要求低温层

积贮藏,才能加速萌发。在自然状态下,就要通过寒冷的冬天。用外源GA或KN可代替低温层积,达到解除休眠提高发芽率的目的(Webb和Wareing,1972)。不少的农作物种子需要进行播前预措,以实现解除休眠促进萌发过程。此外,在种子成熟过程中,激素水平也起着有规律的变化,例如小麦在开花前后,GA、CK以及生长素含量都发生数量上的变化(Wheeler,1972)。种子成熟过程中激素的变化与种子品质是否有关,也是一个可供探讨的问题。

种子的休眠与萌发在内部受到各类型激素的调节。正如本文中所谈到的,有CK的“解抑作用”、抑制物的“抑止作用”以及GA的“原发作用”,说明激素是以多种途径来调节种子的休眠与萌发。这种见解已为很多事实所支持。可是,环境因子特别是光、温及水分,又经常地、深远地影响到各个代谢途径以及各种激素在质上和量上的变化。在某些种子中,种皮、果皮等的被复结构对休眠也有一定的作用。因此,决不能离开环境因子和有机体的代谢、形态结构而孤立地来认识激素的调节作用。

由于天然的内源激素含量甚微,在定量测定技术上还存在一定的困难。应用物理及化学的定量分析仍在初始阶段,而大部分的研究工作主要依赖于生物测定方法,因而精确的定量数据还较缺乏。为了开展激素的生理生化机理的研究,必须进一步建立精密的定量测定方法。

种子休眠与萌发,以及开花、结实等问题,是农业生产和生物学基本理论中的重要问题。对于这些生理过程,激素在其中起着重要的作用。可以预期激素的调节作用应是今后植物生理研究的一个重要方面。自文化大革命以来,我国植物激素的研究工作逐步深入广泛开展,在党的无产阶级革命路线指引下,我国人民将会作出更大的贡献,走前人所未有走过的道路!

## THE REGULATION OF PHYTOHORMONE ON SEED DORMANCY

Fu Jia-rui