

植物种子休眠的原因及休眠的多形性^{*}

杨期和¹, 叶万辉^{1*}, 宋松泉², 殷寿华²

(1 中国科学院华南植物研究所, 广州 510650; 2 中国科学院西双版纳植物园, 云南勐腊 666303)

摘要: 概述了植物种子休眠的原因及种子休眠的多形性。种壳障碍、胚形态发育不全和生理后熟以及种子中含有化学抑制剂都可导致种子休眠。根据不同的分类标准可将种子休眠可分成不同类型, 但通常将休眠分为外源休眠、内源休眠和综合休眠。影响休眠的因素是复杂的, 植物种类不同, 休眠特性不同; 同种植物的种子, 来源于不同居群和植株, 在不同时期采集, 位于母株不同位置, 其休眠有可能不同; 甚至同一果实中的不同种子, 休眠特性都会有差异。影响休眠性状表达的基因既有核基因, 又有质基因, 休眠通常表现为一种受多基因控制的数量性状。种子休眠的多形性有利于调节种子萌发的时空分布。

关键词: 种子; 休眠原因; 种子休眠类型

中图分类号: Q945.35; S330.2 文献标识码: A

Summarization on causes of seed dormancy and dormancy polymorphism

YANG Qi-he¹, YE Wan-hui^{1*}, SONG Song-quan², YIN Shou-hua³

(1 South China Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Guanyzhou 510650, China; 2 Xishuangbanna tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla Yunnan 666303, China)

Abstract: Causes of seed dormancy and polymorphism of dormancy were summarized in this paper. Husk obstruction, morphological embryo hypoplasia, physiological after-ripping, and chemical inhibitors in seeds all induced 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 was difference among the seeds from the same fruit. Seed dormancy were generally quantitative traits influenced by a large number of genes including nuclear gene and plasmagene. The seed dormancy polymorphism benefited regulating spatio-temporal distribution of seed germination.

Key words: seed; causes of dormancy; types of seed dormancy

休眠是许多植物种子的一种特性, 休眠程度反映了种子萌发的环境需求(包括温度、水分、光照与氧)的宽窄; 能发芽的环境范围越宽, 表明种子休眠性越浅, 反之, 范围越窄, 休眠性越深; 这4个环境的可能范围下种子完全不能萌发的就是处于完全的休眠。活种子能否萌发取决于种子本身的休眠程度以

* 收稿日期: 2002-09-29; 修改稿收到日期: 2003-03-07
基金项目: 国家重点基础研究发展规划项目(编号: G2000046803), 广东省科技百项工程项目(编号: 2KB06801S), 中国科学院生物科学与技术研究特别支持费课题“鼎湖山亚热带季风常绿阔叶林物种多样性的维持机制研究”(STZ97-1-05)和中国科学院知识创新工程项目资助(KSCX2-3-04-05)
作者简介: 杨期和(1969-), 男(汉族), 现为中国科学院华南植物研究所博士研究生, 从事种子生理生态方面的研究工作。
* 通讯联系人, Correspondence to: YE Wan-hui.

及环境条件. 种子发芽必须经过吸收水分、代谢过程活化、胚生长三个阶段. 不休眠的种子是能够迅速通过发芽三阶段的, 如果任何一个阶段陷入了停顿, 都能引起种子休眠. 在自然环境下, 种子休眠代表着一种重要的保护模式, 目的在阻止种子在不适宜的时期萌发, 确保幼苗存活; 换言之, 种子若在温湿等条件不当的季节萌发, 会导致幼苗的死亡. 因此大多数温带和寒带植物的种子在夏末和秋季散落之后, 尽管温度、湿度和光照均适合于种子发芽, 但仍保持休眠, 直到来年春季才萌发^[1~3]. 但对于农业生产、果园育苗和造林而言, 休眠的种子若缺乏事先处理或处理的时间、方法不当, 将有可能使育苗数量短缺, 造林预定方案延迟, 带来重大损失^[4, 5].

1 休眠的概念

种子休眠 (seed dormancy) 是具有正常活力的种子在适宜的环境条件 (光照、温度、水分和氧气等) 下仍不能萌发的现象^[2, 6~8]. 休眠一般指的是环境条件完全满足萌发的需要, 但水合种子还是不能对这些适宜的条件起反应. 它和处于静态的 (quiescent) 种子是不同的, 静态种子通常是指处于干燥状态或处于不利条件下不能萌发的种子, 这些种子一旦吸水或转移至适宜条件就能萌发^[9], 但也有学者将种子在不利条件下不能萌发称为强迫休眠^[8~10].

种子是否休眠, 可用一些方法进行判断. 一种是取两份粒数相同的种子, 一份用 TTC 等方法测定生活力, 另一份在适宜条件下做发芽实验, 如果生活力显著大于发芽率, 则说明种子处于休眠状态; 另一种是发芽结束时, 取未发芽的种子用 TTC 法染色, 如果未发芽种子染成红色, 则表明种子休眠. 一些植物, 如热带一些顽拗性植物 (如龙脑香科) 种子、柳属 (Salix) 和栽培的许多作物种子没有休眠, 成熟脱落之后在适宜的条件下就能萌发, 但许多植物通常有或强或弱的休眠特性^[9, 12]. 种子休眠的分类方法有多种, 根据种子休眠产生的时间可分为初生休眠 (primary dormancy) 或先天性休眠 (innate dormancy, 收获时即已具有的休眠现象) 和次生休眠或二次休眠 (secondary dormancy, 原来不休眠或解除休眠后的种子由于高湿、低氧、高二氧化碳、低水势或缺乏光照等不适宜环境条件的影响诱发的休眠); 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) 以及两大类间的各种组合; 根据休眠的机制可分为物理休眠、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^[2, 4, 11~13].

2 休眠的原因

种子休眠的原因大致可归为两大类: 第一类是内源因素即胚本身的因素, 包括胚的形态发育未完成; 生理上未成熟; 缺少必须的激素或存在抑制萌发的物质. 用低温层积、变温处理、干燥、激素处理等方法可解除. 第二类是外源因素即胚以外的各种组织, 即种壳 (种皮、果皮或胚乳等) 的限制, 包括种壳的机械阻碍、不透水性、不透气性以及种壳中存在抑制萌发的物质等. 用物理、化学方法破坏种皮或去除种壳即可解除^[2, 12]. 由内源因素引起的休眠通常称为胚休眠, 由外源因素引起的休眠称为种壳休眠^[2, 12, 13]. 种子休眠是由种子本身的特有的结构和特性所决定, 但环境因素也影响种子的休眠, 如未休眠的苍耳 (*Xanthium strumarium*) 离体胚置于潮湿的粘土或其它低氧气压条件下会休眠; 低浓度的氧气也诱导非休眠的苹果种子的胚休眠^[1, 9, 12]. 这些已解除休眠且吸足水分的种子在不适的环境放置过久后, 再移到原本适宜发芽的环境下, 却不再能萌发, 又进入休眠状态, 这种因环境而导致的休眠称为次生休眠. 许多有休眠性的种子, 休眠性被解除后, 由于在加工储藏的过程因干燥过度, 或发芽条处理不当, 温度过高等, 皆有可能造成次生休眠^[13, 14].

2.1 胚休眠的原因

胚休眠即胚部本身所引起的休眠性, 即使剥除种壳, 分离出离体胚, 种子还是不能萌发. 胚休眠可以分成形态的、生理的或是两种方式同时存在所引起的休眠^[2, 13]. 此类休眠最常见于木本植物, 尤其是蔷薇科的, 草本植物也常有之, 如野燕麦 (*Avena fatua*)、*Aristida contorta* 和 *Bouteloua curtipendula* 等^[9].

2.1.1 形态的胚休眠 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, 这种休眠称为形态的胚休眠或未成熟胚的休眠 (rudimentary embryo dormancy). 形态的胚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, 但是胚发育却仍不完整, 甚至分化尚未开始, 因此播种后在短期内无法萌发^[9, 13, 15].

这类种子在发芽前需先经相当长时间的湿润期, 让胚部在种子内逐渐发育完全后, 才能获得发芽力, 但还不一定可以顺利地发芽; 另有一些虽然胚部已完整的分化发展, 但是形体较小, 播种后胚部先在

种壳内慢慢地发育生长,等到相当大后胚根才突出种壳,完成萌发. 这类种子播种吸水后,虽然经过一段时间,表面上没有发芽的迹象,实际上胚部仍在发育. 如台湾红豆杉,果实在 11 月假种皮转红后采收,此时种子胚尚未发育完全,必须再经过一段暖温层积时间给予发育生长,研究发现在这段暖温期间种子胚增长为原来的 1.5~1.7 倍;欧洲赤松(*Pinus sylvestris*)和欧洲云杉(*Picea abies*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、人参(*Panax Ginseng*)、西洋参(*Panax quinquefolium*)、银杏(*Ginkgo biloba*)和玉兰(*Magnolia dunudata*)等种子从母体脱落时,种胚尚小,需经数月才能充分成长,才能萌发;在棕榈科、葱木科、罂粟科、报春花科、木兰科和毛茛科等植物种子常出现这种现象,油棕(*Elaeis guineensis*)甚至需要几年的后续发育. 表现形态休眠的种子比较频繁地遇见在热带地区,在温带植物也有发现,如乌头属(*Aconitum*)的某些种^[5,9~13].

2.1.2 生理的胚休眠 生理的胚休眠是指一批胚部发育完全的种子,种子在任何环境下仍然无法发芽的休眠形态,其原因是由于胚的活力降低,胚部本身的生理障碍所引起的,要求在一定条件下完成生理后熟才能萌发. 这种裸露的胚置于潮湿的萌发基质上,即使条件适宜,仍保持休眠状态^[9,13].

胚生理休眠有的是整个胚的休眠,但有些是胚的局部休眠,如牡丹(*P. suffruticosa*)、百合(*Lilium* spp.)、*Cimicifuga* spp、*Paeonia* spp、莢蒾(*Viburnum* spp.)以及加拿大细辛(*Asarum canadense*)等植物是上胚轴休眠;蓼属(*Polygonatum*)、延龄草(*Trillium* spp.)、铃兰(*Convallaria* spp)、*Caulophyllum thalictroides*和多花鹿药(*Smilacina racemosa*)等是上胚轴和胚根休眠^[9,15]. 牡丹种子属典型的上胚轴休眠类型,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. 虽然中胚轴和上胚轴有所膨大,但上胚轴却不会生长出芽^[12~15].

休眠不仅表现在由于胚轴的缺陷,离体胚不能萌发,而且也表现在子叶的代谢阻抑上. 如切除大麦的盾片可解除胚休眠;新采收的条纹苍耳种子,胚呈休眠状态,在光下暴露时,离体子叶不能形成叶绿素,也不能展开,而从采收后一年的种子上剥离的子叶既能伸长,也能产生绿色,因为此时种子休眠已解除,表明休眠的子叶及胚轴中存在着代谢缺陷. 种子胚休眠的另一种表现形式是,虽然离体胚也能发芽,但生长缓慢,产生了生长缓慢的幼苗,有的甚至不生

根,而在早期切除子叶,则能产生正常的植株,这些证据充分表明,在许多情况下,子叶存在抑制剂能抑制休眠胚轴的生长. 切除一片或两片子叶可以解除 *viburnum trilobum*、欧洲卫茅(*Euonymus europaeus*)、岑树(*Fraxinus excelsior*)、欧洲白蜡树、榛(*Corylus avellana*)、桃(*Prunus persica*)和苹果(*Malus sylvestris*)等种子的胚轴休眠. 在一些植物种胚中,已经分离出抑制剂,在已鉴定的抑制剂中,主要是脱落酸(ABA). 在某些情况下,胚休眠的程度与脱落酸浓度之间存在正相关性. 总得来说,胚的生理休眠主要是因为抑制剂(主要是 ABA)浓度过高,而促进剂如赤霉素(GA)、细胞分裂素(CK)和生长素(IAA)等浓度过低所致^[17~20].

2.2 种壳休眠的原因

种壳休眠是指种子的包覆组织所导致的休眠性. 所谓包覆组织,泛指散播单位中,胚部以外的各种结构(也称为胚的外围结构),可能是指胚乳、种皮、果皮、内外颖甚至于花被等或这些组织的综合体,依植物而异^[19]. 种壳休眠习惯上称为种皮休眠(seed dormancy or seedcoat-imposed dormancy),但植物解剖学上的种皮不包括种皮以外的包覆组织,因此称为种壳休眠更为准确. 种壳引起种子休眠的原因,因植物而有所不同,可再细分为物理性的、化学性的以及机械性的等三类;种壳休眠的原因也可能是多重的,就是包覆组织具有上述三种方式的两种以上特性. 类别虽然颇多,不过有共同的特性,就是若将胚从包壳剥离出来,种胚就可以发芽^[9,13].

2.2.1 物理性的种壳休眠 物理性的种壳休眠(或结构上的休眠)通常指由于种子的包覆组织太紧密,密封性好,含有蜡质、胶质、粘质或革质化,使水分和氧气不易进入,二氧化碳和其它一些化学抑制性物质不能迅速排出而导致休眠;对于感光性种子,种壳也可减少甚至完全阻止光线到达胚部,使种子无法在适宜的水、气、光条件而萌发. 许多植物种子有物理性的种壳休眠特性,但发生最多的和休眠程度最深的通常在硬实中,所以物理休眠通常也被称为硬实性,在自然界是比较普遍的. 这种现象对于有些科较典型,如豆科、锦葵科、旋花科等,其它如藜科、鼠李科、百合科、茄科、壳斗科、无患子科、田麻科、棕榈科、美人蕉科、禾本科、葫芦科、Geraniaceae、Anacardiaceae、Nymphaeaceae、Sterculiaceae 等也或有之^[21~25].

种皮坚硬的种子称为硬实(hardseed). 硬实种皮具有发达的角质层和广泛发育的栅状细胞和骨状

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(*Synapis arvensis*)的休眠种子是完全分化了的,但是胚被妨碍氧扩散的种皮所包被^[9].大部分硬实种子如菜豆(*Phaseolus lunatus*),即使在珠孔处也被覆结构致密的种皮,通常水气都不能通过种皮,但苍耳种子透水却不透气^[6].硬实性因植物种类、成熟度、成熟条件和贮藏时间而有很大变化.种皮厚薄程度因树种不同,相同树种生长在不同的环境条件,种皮结构也有差异^[25],如中亚的决明(*Cassia*)硬实率为10%~30%,而Batumi的决明只有2%~3%,但皂荚(*Gleditsia sinensis*)、刺槐(*Robinia pseudoacacia*)、马占相思(*Acacia mangium*)和其它一些树种则高达80%~100%.许多豆科植物种子在刚成熟时硬实率低,而过熟的种子通常硬实率较高.成熟时空气湿度低导致硬实性大为增加;对硬实性的植物种子进行脱水处理,通常容易提高其硬实率^[9, 26].

种壳导致的种子物理性休眠期可以从几天到上千年^[6].小麦和柑桔属(*Citrus*)因种皮的不透性致使种子萌发推迟数天(通常也认为种子是处于轻度的休眠之中),甘草(*Glycyrrhiza uralensis*)和黄芪(*Astragalus mongholicus*)以及某些豆科植物等种子种皮的不透性很强,可使萌发推迟数月甚至数年,如洋槐(*Robinia pseudoacacia*)种子中,有20%的因种皮不透水至少可保持休眠两年,而大约1.5%的种子可保持休眠14年;而埋存于地下的古莲种子休眠可达几百年甚至上千年,坚硬的种壳是导致其长休眠的重要原因^[27, 28].

2.2.2 机械性的种壳休眠 有些植物种子的种壳虽然不至于防止吸水,但是吸水后的种子却由于包覆构造太坚强,而胚芽或胚根的生长力不足以穿透种壳,因而种壳是以机械的力量阻碍胚的扩展,限制种子发芽^[13],种子最终能否解除休眠取决于胚的扩展力与种皮强度之间的对比.蔷薇科、核果类种子以及茶种子皆是此类休眠典型的例子.以尚未裂果的成熟种子为例,种子的含水量因外界相对湿度的高低而迅速地增减,显示种壳不限制水分的进出.这类种子剥去硬壳后两周内可以完成发芽,若不剥壳,则播种后需要四个月以上的时间才可以发芽;在发芽孔四周用砂布磨薄,也可以缩短发芽所需时间^[13].

2.2.3 化学性的种壳休眠 许多植物种子的种皮或胚乳内含有一些酚类、醛类和脱落酸(ABA)等化学物质,称为抑制剂,抑制种子的发芽.在不同植物种子的种壳中,抑制剂的种类往往不同,榛(*Corylus*

avellana)、桃(*Prunus persica*)、野蔷薇(*Rosa canina*)和美国白蜡树(*Fraxinus americana*)种壳中的为ABA,沙枣(*Elaeagnus angustifolia*)和牛奶子(*Elaeagnus umbellata*)种子中的可能为香豆素,有的植物种壳中的抑制物不止一种,如甜菜(*Beta vulgaris*)种子中含有多酚类、亚胺以及高浓度的离子^[9, 26, 29].

已经发现的果皮抑制剂有酚类的水杨酸、苯氧酸、肉桂酸,脱落酸等和苦杏仁苷.如最近发现流苏树(*Chinnanthus retusus*)种子有上胚轴休眠现象,而上胚轴休眠主要原因乃是种子胚乳内含有一些水溶性,且带有糖类的酚类物质,这类物质会减缓上胚轴细胞分裂的速度,使得上胚轴生长较胚根缓慢.结果当胚根突破种皮长出时,上胚轴仍被种皮所包裹,未见茎叶部分长出. Rosa 种子去壳后,胚可以发芽;若在发芽床上将果皮及种皮放在胚旁,许多胚都无法发芽;若将果皮置于胚上,则发芽几乎全部受阻.有些蔷薇科植物种皮中含有苦杏仁苷,这类物质受酶促分解后的产物,影响种子的萌发.这类种子通常在果皮腐烂或动物取食或在雨季经雨水淋洗之后,化学物质对种子的限制作用解除,种子通常就能萌发^[23].白蜡属(*Fraxinus*)树种、甜菜属(*Beta*)等的种子是典型的化学休眠.化学休眠的种子大部分发现于热带和亚热带地区的植物^[9, 13].

2.3 综合休眠

大多数植物种子都是综合休眠(亦称组合休眠或复休眠),有多种内部休眠和外部休眠类型的组合.如苹果、红豆杉(*Taxus chinensis*)和红松(*Pinus koraiensis*)种子结合了未成熟胚休眠和生理休眠二种,通常也称为形态-生理休眠,这种组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;欧洲白蜡树种子休眠是由于强的形态-生理休眠再加上弱的内果皮抑制;椴树(*Tilia amurensis*)种子是生理休眠加上硬实性,在水渗入到胚中之前不会发生层积变化,这一综合休眠类型较多,山楂(*Crataegus*)、蔷薇属(*Rosa*)植物与此相似.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类型,坚硬的果核内含树脂类物质,妨碍透水;果实收获时幼胚虽已分化有明显的子叶和胚轴,但其长度仅为种子长度的1/2~1/3,还需要较高的温湿度条件使之继续生长,直到长满种子长度,果核由膨压的力量撑裂,种子裂口;裂口后的种子还需再经历一段低温时期,完成生理成熟,到天气转暖时方能出苗^[30].拟南芥

(*arabidopsis*) 种子是种皮休眠和胚休眠的双重类型^[18]; 钟萼木 (*Bretschneidera sinensis*)、野牛草 (*Buchloe dactyloides*) 和结缕草 (*Zoysia japonica*) 种子也是种壳休眠和胚生理休眠的双重休眠; 古莲种子是种皮硬实性和生理休眠的双重休眠^[30~32]. 桃种子休眠的原因主要是内果皮障碍和种胚需要生理后熟等^[34]. 对这类种子必须首先解除种壳的限制, 然后经过低温层积和化学处理, 才能完全解除种子的休眠.

3 种子休眠的遗传学基础

不同种类、不同居群甚至不同母株的种子休眠特性都存在一定的差异, 同其它性状一样, 种子的休眠也是由遗传物质决定的, 也受环境因素的影响^[25]. 对燕麦 (*Avena sativa*) 和野燕麦 (*Avena fatua*) 等植物种子休眠的遗传机制研究表明, 不同的野生类型和栽培类型, 基因型有差异, 萌发和休眠特性亦有所不同; 休眠通常表现为数量性状, 受多基因 (三个主要基因) 控制, 环境因素也影响性状表达; 控制休眠的基因既有核基因, 也有质基因. 目前对种子休眠和萌发的遗传和环境控制研究较广泛的有拟南芥和西红柿、玉米、小麦、大麦和水稻等作物, 对这些植物的 GA 和 ABA 的敏感型和缺陷型突变体的研究已经表明 GA 和 ABA 在种子休眠控制中起着关键性作用, 而 GA 和 ABA 等激素合成受酶的调控, 酶的合成受基因控制. 如玉米和西红柿的胎萌突变品种, ABA 的含量远低于野生型, 主要是因为类胡萝卜素生物合成途径中某一反应步骤被抑制, 都会导致种子中 ABA 缺乏; 而在燕麦中, 有休眠特性的赤霉素的含量远低于无休眠的类型, 同样是因为赤霉素的生物合成受到抑制, 这很可能是因为基因编码的酶的合成发生了改变. 分子生物学的发展为种子休眠原因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来检测基因产物的变化, 从而研究种子休眠的机理. 研究休眠的分子技术包括 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的现象联系起来, 从较多的因素中确定与休眠有关的基因, 并从分子水平上阐明休眠机理. 对于许多作物而言, 其野生种类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^[34~36]. 对 ABA 突变体和野生型植株进行互交实验发现: 只由胚胎

本身产生的 ABA 才可引起休眠^[37]. 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^[38]. Morris (1991) 等对 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^[39]. Totyomasu 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^[40]. Lea 基因, 也称后期胚胎发育丰富基因, 它们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^[36, 37, 39, 40]. 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^[35], 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研究目前还刚刚起步, 尚需更深入更广泛的研究.

4 休眠的多形性及其生态学意义

种子休眠是一种重要的适应性, 它增加在不利环境下的存活. 在进化过程中出现的多种多样的休眠类型是植物种的某些分组的特征, 并且和生长地的气候条件是相适应的; 植物种子休眠的多样性亦是生物多样性的一个具体体现, 是植物适应生态环境、气候变化和温湿度差异等各种因素以保持自身的繁殖发展而形成的一种生物特性^[1]. 种子休眠不一定是一种或有或无的特征 (all-or-non phenomenon), 在许多情况下表现为一种数量性状, 随外界条件 (主要是温度)、种子发育成熟阶段和生境特点 (如海拔高度和纬度) 等而变化^[9]. 同种植物的不同个体、不同年份、同一母株的不同花序或相同花序内的不同位置的种子, 皆可能有不同的休眠特点, 因而导致由同一植株产生的一批种子, 其休眠性并非一致. 同种植物产生不同休眠性的种子, 与形态一样, 可以认为是多形性 (polymorphism 或 heteroblasty、heteromorphy) 的表现. 休眠的多形性保证野生种子在栖地上不同的时间发芽, 是相当有利的特性^[1]. 多形性常出现于菊科、十字花科、藜科、禾本科等, 其它科也可见到. 苍耳 (*Xanthium pensylvanicum*) 种子是最极致的休眠多形性, 苍耳一个果实由两粒种子组成, 上位种子休眠性强, 下位种子休眠性弱; 两粒种子分别播种, 所产生的一对种子也是上下有别. *Biden bipinnata* 所形成的瘦果, 外围的休眠性较高, 而内边的休眠性较低^[6, 9]. 所以植物种子的休眠特性是极其复杂的.

种子休眠是调节萌发的最佳时间和空间分布的

一个方法, 具有极其重要的生态学意义. 时间分布是通过扩大萌发时期来实现的, 这是因为许多植物种子休眠程度不同, 解除休眠所需要的时间长短亦不同. 休眠的深度可因品种、种源、采收年份及其它因子的影响而异, 这一习性有重要的生物学意义, 因为萌发时间分散有利于种的生存和传播^[35]. 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. 休眠的终止也是一些物理因子决定的, 例如水分、温度和光等, 这些因子的作用及它们之间的相互作用能够调整种子的萌发时间, 使之与季节的变化相适应, 因此控制萌发的分散性能够限制新的植株产生的时间, 使它在萌发成苗过程中最少受害^[36].

5 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是一项重大的挑战. 首先采回来的种子必须先进行打破休眠处理, 然后才能在苗床上发芽, 且在预处理过程中, 要时常注意处理方法是否正确和条件是否正常. 在实际工作中, 不

同的休眠必须采用不同的方法来打破, 结构休眠可利用割伤、磨破或部分切除等解除休眠, 或用强酸 (H_2SO_4)、氧化剂 (H_2O_2) 等处理; 种壳化学休眠可利用低温层积或胚乳去除方法解除休眠; 未成熟胚休眠可利用暖温层积解除休眠, 而生理休眠则利用低温层积. 对许多植物种子来说, 由于种子休眠是综合休眠, 打破其休眠也必须采用复合方法; 通常对于一种植物而言, 打破种子休眠的方法有多种^[2, 33].

种子的休眠是在发育过程中不断形成和逐渐变化的. 目前的一些研究表明种子提早采收有时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. 例如欧洲角木 (*Carpinus betulus*)、槭树类 (*Acer camp estre*)、欧洲白杨 (*Fraxinus excelsior*) 和一些豆科植物等, 当果实在夏末秋初仍为绿色时采收, 播种后第二年春天即发芽, 因为提早采收的种子其休眠作用尚未全部完成, 休眠性较低. 提早采收亦能干扰种子内抑制物质的生化合成, 使其浓度降低, 缩短发芽时间; 但提早采收的种子可能不发芽或发芽率偏低. 故采集有休眠性的植物种子, 应考虑进行提早采收的试验, 观察果实颜色变化, 采收时间和发芽率测试, 来决定是否可以提早采收^[41]. 因此深入研究种子休眠特性的形成和变化机制, 可以为适时采集种子和处理种子提供依据.

参考文献:

- [1] ALLEN P S, MEYER S. Ecological aspects of seed dormancy loss [J]. *Seed Sci. Res.*, 1998, 8: 183– 191.
- [2] LEADEM C L. Dormancy—Unlocking Seed Secrets [A]. In: Landis T. D, Thompson, JR., tech. coords. National Proceedings, Forest and Conservation Nursery Associations[C]. Gen. Tech. Rep. PNW-G TR-419. Portland, OR: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station: 1997, 43– 52.
- [3] VLEESHOUWERS L M, BOU WMEESTER H J. A simulational model for seasonal changes in dormancy and germination of weed seeds [J]. *Seed Sci. Res.*, 2001, 11: 77– 92.
- [4] NORTON C R. Seed technology. Aspect of woody ornamental seed germination [J]. *Acta Hort.*, 1987, 202: 23– 34.
- [5] YIN L Y (尹黎燕), WANG C Y (王彩云), YE Y M (叶要妹), et al. Review of methods for studying seed dormancy of ornamental trees [J]. *Seed (种子)*, 2002, 1: 45– 47 (in Chinese).
- [6] KHAN A A. The Physiology and Biochemistry of Seed dormancy and germination [M]. Amsterdam: North Holland Publishing Company, 1977: 1– 75.
- [7] 李家义, 支巨振, 黄亚军等. 国际种子检验规程[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1993: 105.
- [8] ZHANG X B (章晓波), NIA L (倪安丽), ZHANG W M (张文明) et al. Advances in researches on seed dormancy of officinal plants [J]. *Chinese traditional and herbal drugs (中草药)*, 1997, 6: 376– 378 (in Chinese).
- [9] 比尤利 J D, 布莱克 M. 种子萌发的生理生化, 第二卷, 生活力、休眠与环境控制[M]. 南京: 东南大学出版社. 1989: 48– 152.
- [10] BASKIN J M, BASKIN C C. Evolutionary considerations of claims for physical dormancy-break by microbial action and abrasion by soil particles [J]. *Seed Sci. Res.*, 2000, 10: 409– 413.
- [11] Baskin C C, Baskin J M. Dormancy types and dormancy breaking and germination requirements in seeds of halophytes [A]. In: Khan M A, Ungar eds I A, eds. Biology of salt tolerant plants[C]. Michigan: Chelsea. 1995: 23– 30.
- [12] GENEVE R L. Seed dormancy in commercial vegetable and flower seeds. *Seed Technol.*, 1998, 20: 236– 249.
- [13] HILHORST H W M. A critical update on seed dormancy. I. Primary dormancy [J]. *Seed Sci. Res.*, 1995, 5, 61– 73.

[14] HILHORST H W M. The regulation of secondary dormancy [J]. *Seed Sci. Res.*, 1998, 8: 77– 90.

[15] 山东农业大学种子教研室. 作物种子学[M]. 郑州: 河南科学技术出版社, 1988: 47.

[16] JING X M (景新明), ZHENG G H (郑光华), HONG D Y (洪德元). Characteristic of germination and storage of seed in cultural *paeonia suffruticosa* [J]. *Plant Physiology communications* (植物生理学通讯), 1995, **31** (4): 268~270.

[17] LE PAGE-DEGIVRY M T. Hormonal mechanism of dormancy induction in developing seeds [J]. *J. Crop Production*, 1998, 1: 203–222.

[18] DEBEAUJON I, KOORNNEEF M. Gibberellin requirement for Arabidopsis seed germination is determined both by testa characteristics and embryonic abscisic acid [J]. *Plant Physiol.*, 2000, 122: 415– 424.

[19] BENECH-ARNOLD R L M, GIALLORENZI C, FRANK J, *et al.* Termination of hull-imposed dormancy in developing barley grains is correlated with changes in embryonic ABA levels and sensitivity [J]. *Seed Sci. Res.*, 1999, 9: 39– 47.

[20] POWELL L P. The hormone control of bud and seed dormancy in woody plant [A]. In: Davis P J ed. *Plant hormone and the role in plant growth and development* [A]. The Netherlands Dordrecht Martinus Nijhoff Publisher, 1987, 539– 552.

[21] FU J (符 近), YOU R L (尤瑞麟), GU Z H (顾增辉). Seed dormancy in *Acacia mangium* [J]. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis* (北京大学学报), 1997, **33** (6): 756– 762 (in Chinese).

[22] XU K (徐 凯), SUN Q X (孙启祥), XIAO SH Y (肖圣元). Studies on dormancy and germination of China chestnut seeds [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin* (中国农学通报), 1998, **14** (1): 24– 28 (in Chinese).

[23] EVANS P M., SMITH F A. Patterns of seed softening in subterranean clover in a cool, temperate environment [J]. *Agronomy Journal*, 1999, **91** (1): 122– 127.

[24] GRAPPIN P, BOUINOT D, SOTTA B, *et al.* Control of seed dormancy in *Nicotiana glauca*: post-imbibition abscisic acid synthesis imposes dormancy maintenance [J]. *Planta*, 2000, **210** (2): 279– 285.

[25] ROLSTON M P. Water impermeable Seed dormancy [J]. *The Bot Rev*, 1978, **44** (3): 365– 396.

[26] WOOD C B, PRITCHARD H W, AMRITPHAL: D. Desiccation-induced dormancy in papaya (*Carica papaya* L.) seeds is alleviated by heat shock [J]. *Seed Sci. Res.*, 2000, 10: 135– 145.

[27] LI Y D (李曜东), WEI Y N (魏玉凝), XU B M (徐本美). Study on the ABA content and SOD activity in ancient lotus and modern lotus seeds [J]. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报), 2000, **17** (5): 439– 442 (in Chinese).

[28] QIN SH Y (秦淑英), TANG X G (唐秀光), WANG W Q (王文全), *et al.* Review of researches on seed treatments of officinal plants [J]. *Seed* (种子), 2001, 37– 39 (in Chinese).

[29] WANG M, VAN DER MEULEN R M, VISSER K, *et al.* Effects of dormancy-breaking chemicals on ABA levels in barley grain embryos [J]. *Seed Sci. Res.*, 1998, **8**: 129– 137.

[30] LI D Y (李德颖). A preliminary study on seed dormant mechanism in bafflegrass [J]. *Acta Horticulturae Sinica* (园艺学报), 1995, **22** (4): 377– 380 (in Chinese).

[31] LI T H (李铁华), ZHOU Y X (周佑勋), DUAN X P (段小平). A preliminary study of physiological dormancy character of *Bretschneidera sinensis* Hemsl [J]. *Journal of Central South Forestry University* (中南林学院学报), 1997, **17** (2): 41– 44 (in Chinese).

[32] SUN M Y (孙明义), ZHENG Y H (郑玉红), LIU J X (刘建秀). A comparison on methods for breaking dormancy of *Zoysia japonica* Steud. Seeds [J]. *Journal of Plant Resources and Environment* (植物资源与环境学报), 2002, **11** (1): 61– 62 (in Chinese).

[33] SURIYAPANANONT V. Breaking dormancy of native peach seeds [J]. *Acta Hort.*, 1990, 279: 481– 486.

[34] EDWARDS D G W, EL-KASSABY Y A. Douglas-fir genotypic response to seed stratification [J]. *Seed Sci. Technol.* 1995, 23: 771 – 778.

[35] KOORNNEEF M, BENTSINK L, HILHORST H. Seed dormancy and germination [J]. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 2002, 5: 33– 36.

[36] FOLEY M E, FENNIMORE S A. Genetic basis for seed dormancy [J]. *Seed Sci. Res.*, 1998, 8: 173– 182.

[37] DIAO F Q (刁丰秋), HUANG M J (黄美娟), WU N H (吴乃虎). Molecular regulation of higher plant embryogenesis [J]. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 2000, **42** (4): 331– 340 (in Chinese).

[38] LIU Y Q (刘永庆), LUO Z M (罗泽民), KARSSEN C M, *et al.* A regulation role of gibberellin and abscisic acid on seed germination in tomato [J]. *Acta Horticulturae Sinica* (园艺学报), 1995, **22** (3): 267– 271 (in Chinese).

[39] MORRIS C, ANDERBERG R A, GOLDMARK P J, *et al.* Molecular cloning and expression of abscisic acid-responsive genes in embryos of dormant wheat seeds [J]. *Plant Physiol.*, 1991, 95: 814– 821.

[40] TOYOMASU T, YAMAGUCHI T, YAMAME H, MURO-FUSHI N, *et al.* cDNA cloning and characterization of gibberellin-responsive genes in photoblastic lettuce seeds [J]. *Biosci. Biotech. Biochem.*, 1995, 59: 1 846– 1 849.

[41] VAUGHTON G, RAMSEY M. Variation in summer dormancy in the lilioid geophyte *Burchardia umbellata* (Colchicaceae) [J]. *American J. Bot.*, 2001, **88** (7): 1 223– 1 229.