

种子感光的机理及影响种子感光性的因素^①

¹ 杨期和 ² 宋松泉 ¹ 叶万辉^② ² 殷寿华

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热带植物园 云南勐腊 666303)

摘要 种子的萌发或休眠均取决于萌发时种子内所建立起来的 Pfr 含量和 Pfr/ (Pr+ Pfr) 比值。种子内的 Pfr 水平受到诸多因素的影响。光中性种子在成熟时已存在适合萌发的 Pfr 水平; 需光种子在不同程度地接受白光或红光照射后, 方可达到适宜的 Pfr 水平; 忌光种子萌发要求的 Pfr 水平较低, 因此萌发需要较长时间的黑暗。种子的感光性不是绝对的, 母株的生长条件、种子本身的成熟度、贮藏状况、光质、光流量、光周期、萌发温度、O₂ 供应及某些化合物的处理等都可使种子的感光性发生改变。

关键词 种子, 休眠, 萌发, 感光性

Mechanism of Seed Photosensitivity and Factors Influencing Seed Photosensitivity

¹YANG Qi_He ²SONG Song_Quan ¹YE Wan_Hui^② ²YIN Shou_Hua

¹(South China Institute of Botany of CAS, Guangzhou 510650)

²(Xishuangbanna Tropical Botanical Garden of CAS, Mengla, Yunnan 666303)

Abstract Germination or dormancy of seeds depends on the content of Pfr and Pfr/ (Pr+ Pfr) ratio established in photosensitive seeds. The level of Pfr in seeds is affected by multiple factors. The non-photoblastic seeds contain appropriate Pfr level when ripen and the light_favored seed does after being irradiated with white light or red light to some degrees, but light_inhibited seeds can germinate only when they contain low Pfr after long duration in darkness. The seed photosensitivity is not absolute and influenced by the environmental conditions of mother plant, maturation degrees, storing status of seed itself, spectral composition, fluence rate, photoperiod, germination temperature, O₂ supplying state and treatments with chemicals.

Key words Seed, Dormancy, Germination, Photosensitivity

种子萌发需要合适的温度、水分和氧气, 三者缺一不可, 有些种子萌发时也受光照的影响(潘瑞炽和董愚得, 2000)。早在 18 世纪后期 Senebier (1782) 和 Ingenhouse (1789) 就已发现光会抑制种子的发芽, Caspary (1786) 报道 *Tillea aquatica* 种子在光照下才会达到最高发芽率; 到了 1926 年, 各方学者已测知至少有 930 种植物种子的萌发与光有关, 其中 672 种可受光的促进发芽 (Pons, 2000; 郭华仁, 2000)。也不是所有的植物种子都表现出光敏感性 (photoblastism), 但小粒种子很普遍。Flint 和 Mcallister (1937) 发现短时间的光照时, 660

① 国家重点基础研究发展规划项目(编号: G2000046803)及广东省科技百项工程项目(编号: 2K B06801S)资助。

② 通讯作者。Author for correspondence. E-mail: why@scib.ac.cn

作者简介: 杨期和, 男, 汉族, 1969 年出生, 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。叶万辉, 教授, 中国科学院华南植物研究所博士生导师, 从事生理生态学和保护生物学方面的研究工作。

收稿日期: 2002-07-01 接受日期: 2002-10-11 责任编辑: 孙冬花

nm 的红光可打破休眠, 而 730 nm 的远红光使种子休眠, 它们的研究导致了光敏素的发现, 而且两种光照的作用可以逆转, 起初的研究是以莨苳种子为材料, 迄今为止在许多植物种子均发现有相同的现象。光被叶绿素吸收, 做为一种能量而转化; 而被光敏素吸收, 是做为一种信号控制光形态的发生, 但光本身并不能直接控制种子的萌发过程 (Bewley and Black, 1982; Kendrick and Kronenberg, 1994; Pons, 2000)。

具有正常生活力的种子由于光照条件不适宜 (在可见光或远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); 有些种子萌发时需要光, 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或需暗性种子 (dark seed; negatively photoblastic seed; light_inhibited 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)。迄今为止, 发现的喜光种子包括月见草、柳叶菜、石龙芮、千屈菜、水生景天、大多数桑寄生科和苦苣苔科、许多附生植物和禾本科牧草等植物种子; 忌光性种子包括伐塞利阿花属的若干种、田基麻科以及多数百合科植物、黑种草、葱属、鸡冠花、西瓜、苋科等植物种子; 光中性种子包括很多栽培植物, 如牵牛花、向日葵、茶、樟、甘蓝、胡瓜、禾谷类和许多豆科、茄科等植物种子 (傅家瑞, 1985; 潘瑞炽和董愚得, 2000)。

种子对光的反应除受遗传因子控制外, 还往往因母株生长状态、种皮完整性、成熟度、干藏后熟、氧分压、温度、酸度、硝酸盐等化合物处理而改变 (傅家瑞, 1985; Casal and Sanchez, 1998); 光照本身的因素如光强 (photo flux density, 简称 PFD), 光质 (spectral composition) 和光照时间 (duration of exposure) 等也影响种子的休眠和萌发 (Pons, 2000; Mandik and Pyšek, 2001)。按照植物种子休眠与萌发的光作用简单地将种子分成若干类型是不科学和全面的, 本文重点就种子感光机理及感光性的影响因素做简要概述。

1 种子感光的机理

1.1 光敏素

种子萌发的需光性和忌光性主要是由于种胚内存在一种调控物质——光敏素 (Phytochrome), 广泛存在于植物体中的绿色组织中, 是植物光形态建成的光受体。种胚中的光敏素是种子成熟过程中和种子吸水后的几个小时内合成的。随着研究的深入, 越来越多的不同类型的光敏素被发现, 除了光敏素 A 和 B 外, 还发现了光敏素 C、D、E 和 F (童哲等, 2000), 最近由拟南芥中分离出来 5 个光敏素基因为 *phyA*、*phyB*、*phyC*、*phyD*、*phyE*。*PhyA* 基因在黄化组织表达, 合成不稳定的光敏素会在黑暗中累积。其它四个 *phy* 基因在暗中及光照下, 以很低量表达, 基因产物在光中是稳定的 (Casal and Sanchez, 1998)。

目前所知的光敏素有两个组成部分: 蛋白质 (为一个 120~ 130 kD 的脱辅蛋白) 和四吡咯发色团 (tetrapyrrole chromophore), 发色团具有独特的吸光特性, 但它作用的基础是与蛋白质结合。色素集团吸光后双键位置会改变, 从而存在两种不同状态, 即红光吸收状态及远红光吸收状态。第一种状态对红光 (660 nm) 有最大的吸收称之为红光吸收型 (Pr form), 而第二种状态对远红光 (730 nm) 有最大吸收, 称之为远红光吸收型 (Pfr form), 远红

光型为具生理活性的光敏素。暗中生长的幼苗,体内的光敏素较不稳定,此光敏素被称为光敏素 I,包括光敏素 A;而稳定形态发现于绿色幼苗内,称为光敏素 II,包括光敏素 B、C、D 和 E 等(Casal and Sanchez, 1998)。

1.2 光敏素对种子萌发的调控作用

1.2.1 两种光吸收状态的相互转化

红光吸收型 Pr 和远红光吸收型 Pfr 在不同光谱作用下可以发生相互转换。远红光虽然可以逆转红光的促进发芽作用,但是有时间性(董哲等, 2000),莴苣种子照射红光 1 min 后,立即照射 4 min 的远红光,可以完全抑制发芽,红光后拖延一段时间才照射远红光,抑制的能力减弱,拖延时间越长,远红光的作用越小,拖延 8 h 后,远红光全无逆转红光效果的能力,这是因为红光已启动种子的发芽步骤,无法回复了。

1.2.2 光敏素的生理反应

不同植物种子的光敏素经不同强度不同时间的照射后会有不同的生理反应,可根据所需的红光能量——光流量(flucence, 也称光子通量)来区分。这些生理反应根据受光后可否有回复性可分为三种形式:极低光流量反应(very low fluence response VLFR):光流量在 1~100 nmol/m² 以下,红光启动的生理反应不受远红光照射而回复。对于远红光处理可将 97% 的 Pfr 转成 Pr, 剩余之 3% 的 Pfr, 已高于极低光流量反应所需的量,而能促进种子发芽,如一些田间杂草红根藜等。这类种子有些在绿光、月光甚至星光的照射下都能得到足够的 Pfr, 从而萌发(Hartmann *et al.*, 1998; Pons, 2000)。一些植物种子在低温黑暗条件下,会迅速诱导 VLFR 机制,自然条件下种子经埋土后,往往形成这种机制(Scopel *et al.*, 1991)。低光流量反应(low fluence response LFR):光流量在 1~1000 μmol/m² 以上,所启动的生理反应可受远红光回复,为典型的红光与远红光反应,其生理作用为在大部分的种子发芽时,照光可促进种子发芽,如莴苣种子及大多数需光性种子。高光流量反应(high fluence response HIR):光流量高于 1 mmol/m²,需长时间的曝光,启动的生理反应不具有回复性。在自然环境下,植物是长时间曝于相当高光子通量的日光下,使光形态发生的过程达到最大的表现,如莴苣、野芥(*Sinapis arvensis*)和 *Plantage major* 种子(Frankland, 1981)。其中,LFR 的生理反应主要为 phyB 型的光敏素所引发;VLFR 的生理反应主要为 phyA 型的光敏素所引发(Casal and Sanchez 1998; Pons, 2000)。

1.2.3 光敏素的光平衡

由于 Pfr 与 Pr 的吸收光谱虽然不同,但大抵上皆有所重叠,特别是在红光的范围,因此在某特定的光波下两个形态的色素会不断地互相逆转(Casal and Sanchez, 1998),即一部份 Pfr 转成 Pr, 同时间另一部份的 Pr 转成 Pfr; 虽两个方向的速率不等,但是最后会达到平衡的状态即光平衡,通常以 $\phi([Pfr]/[Pfr+Pr])$ 来表示(Kendrick and Kronenberg, 1994; Pons, 2000)。

用很窄的光线来照射种子的各部位,只有胚轴(即胚根与下胚轴)部位才能感受发芽的刺激,而照射子叶无效,因此光敏素存在于胚轴而非子叶,种子的光平衡值很大程度上指的也就是胚轴的光平衡值。种子在不同光源下达到的光平衡值是不同的,菜豆种子下胚轴置于不同光源下所达到的光平衡值在日光、叶片下和钨丝灯下分别为 0.54、0.2~0.04 和 0.44,而尾穗苋在日光灯和蓝色灯下的光平衡值分别为 0.78 和 0.22(郭华仁, 2000)。

1.2.4 种子萌发的光敏素要求

种子萌发所需 Pfr 水平和 ϕ 值高低因物种不同可能有很大

大的差别,如番茄、黄瓜、尾穗苋(*Amaranthus caudatus*)和 *Nemophila insignis* 种子在黑暗中萌发的 φ 值分别为 0.22~0.4、0.02 以上、0.1~0.15 和 0.45 以上;即使是同一种植物的种子, Pfr 值不同, 萌发率也会有差异(郭华仁, 2000)。

通常需光性强的种子,如莠苣,所需要的 φ 值和 Pfr 最小值较高;然而如弯叶画眉草(*Eragrostis curvula*)所需 φ 值较低,因此即使照远红光,所得到的 2%~3%的 Pfr 也能足使部分种子(40%)发芽。一些可在黑暗下发芽的光中性的种子,如胡瓜与某些番茄、莠苣品种,若短暂的照射远红光,会成为需光性,再用红光照射才会发芽。这些光中性种子在种子形成过程,已具备了 Pfr 或者 Pfr 的前体(该前体在吸水后即可转成 Pfr)。当种子照射远红光,会驱使原有的 Pfr 转成 Pr,在自然状态下叶冠下充满了远红光,类似的状况也可能发生在野生植物的种子(Pons, 2000)。

2 影响种子感光性的因素

2.1 种子本身的成熟度和后熟期间的影晌

种子需光性与成熟度和后熟期有关(Andersson and Milberg, 1998; 郭华仁, 2000)。需光性的牛蒡种子的感光性随其成熟程度而增加,但过一定时期后又降低。需暗种子的感光性也依种子成熟度和外界环境条件而异。苋科植物刚成熟的种子对光最敏感,强光和长时间的光照抑制此类种子的萌发。在合适的时期采集黄花杓兰种子,在光下能萌发,但采收种子太迟种子萌发较困难(黄家林和胡虹, 2001)。

有些光敏感种子(需光或感光),采收后经过一定长时间的后熟,光敏感性会消失,如需光种子 6 月采收后立即在光下及暗处催芽,发芽率分别为 88% 和 1%,说明需要光照;经过 11 个月的贮藏,光下和暗处发芽率分别为 88% 和 78%,说明需光种子对光的要求随后熟延长而减少。忌光种子也有类似的趋势,如伐塞利亚花种子经 6 年贮藏后,50% 感光性消失。但有些种子的感光性可长期保持,如水浮莲种子经过 8 年贮藏后仍然具有需光特性;由筒状花冠发育而来的滨藜种子也可较长时间保持忌光性。另外,后熟期间的环境条件也会影响到种子的光敏感性,如美洲豚草种子在低温层积(4~15 周)过程中,照光的种子比处在黑暗中的种子萌发迅速(赵笃乐, 1995b)。刚成熟从母株上脱落的种子和种子库中贮藏的种子感光性是不同的。在土壤中埋藏的 *Datura ferox* 种子有 VLFR 反应,但室内干藏种子则无(Scopel *et al.*, 1991; Botto *et al.*, 1998)。有些植物种子对光的反应有明显的季节性变化,贮藏种子经过一定的季节变化,所以在不同的季节其感光性不同(郭华仁, 2000; Pons, 2000)。

2.2 吸水状况

水环境或水势为另一影响光诱导种子发芽的因素(Pons, 1991; 2000; Freitas and Takaki, 2000)。干种子没有光效应,种子只有在吸水状态才能表现出光效应(赵笃乐, 1995a; Casal and Sanchez, 1998)。种子需要吸收一定量的水分才能萌发,吸水量必须超过某个最低值才能萌发。超过此最低值,含水量越高,对光照中的 R/FR 要求越低。研究表明:在催芽时由于水分不足或种子处于高渗溶液中,能诱导感光性的产生,使种子不论在光下或在黑暗中发芽率均下降(赵笃乐, 1995a),萝卜品种 *Raphanus sativus* L. cv. *redondo gigante* 种子是光中性种子,但在水分胁迫下,白光会抑制萌发,水势低于 0.77 MPa 种子萌发会受到抑

制(Freitas and Takaki, 2000)。莴苣 *Grand rapids* 品种的种子在清水中催芽后, 20 °C 下暗发芽率为 85.5%, 短暂照射红光后萌发率达 97.5%; 但如果用 0.1 mol/L 聚乙二醇(PEG)处理种子, 暗发芽率只有 11.3%, 但光下发芽率达到 81%, 表现出强感光性。同样品种的莴苣种子在吸收大量水分时, 萌发得到促进, 在含水量低时萌发受到抑制。牛至种子以 PEG6000(渗透势为 -1.2 MPa) 的渗透液处理, 比较红光、远红光照射及黑暗下发芽的表现, 红光照射的种子其发芽率由 90% 下降至 35% 以下, 照远红光的种子由 65% 下降至零发芽率, 而在黑暗下则由 20% 降至零(Pons, 1991), 表示含水量较低时会降低种子对光照的反应。由此项结果可知埋土后熟种子需在适当水份水势下发芽, 而因土壤干燥会诱导埋土种子的休眠性, 这种诱导休眠作用与埋土种子土中种子库持续性有关。

种子感光性随吸水时间而变化。如莴苣种子吸水 8 h, 光的催芽作用逐渐有所增强, 而在 8 h 后能缓慢下降; 72 h 后, 光的催芽作用很弱, 必须给予较强的光照才能促进萌发。莴苣种子吸水后 8~10 min 开始便具有感光性。不同植物种子达到最大感光性所要求的吸水时间不同, 如莴苣为 8 h, 藜苋为 48 h, 而火炬松为 64 d。有些种子的感光性表现为双峰曲线, 例如烟草品种 *Dukuma* 的第一感光高峰在吸水后 36 h, 在 48 h 感光性下降到最低点, 在 72 h 出现第二个高峰, 然后又下降(赵笃乐, 1995a)。

2.3 感光种子萌发过程中光照的影响

2.3.1 光流量 光流量即光强 × 光照时间与感光种子的萌发存在密切关系。种子萌发时对光流量的反应有三种类型即 VLFR、LFR 和 HLR。有些种子对光极为敏感, 较小的光流量即可获得最高发芽率, 如烟草种子 100% 萌发的需光流量仅为 $100 \text{ k} \cdot \text{s}^{-1}$ 。但有些种子的感光性较弱, 萌发需要较强的光照条件, 如柳叶菜萌发要求 $864 \times 10^5 \text{ k} \cdot \text{s}^{-1}$ 。据研究, 某些种子在一定光强、光照时间和温度范围内, 只要光流量相同, 便可获得相近的发芽率。例如水浮莲种子, 35 °C 下用 20 W(350 lx) 荧光灯连续照光 42 h 可使种子基本上全部萌发, 而用 100 W 钨丝灯(10000 lx) 照光 13~15 h 亦可全部萌发, 两种处理的光流量是大致相等的。根据喜光特性将种子分为 4 种类型: 短时间照光下(1000 lx, 1 min) 可获得高发芽率, 如烟草种子; 稍长时间的照光下(1000 lx, 1 h) 可获得高发芽率, 如车前草属种子; 更长时间照光下(1000 lx, 24 h) 可获得高发芽率, 如柳叶菜属种子; 间歇照光可获得高发芽率, 如金丝桃属种子。Pons(1986) 研究牛至(*Origanum vulgare*) 和阔叶车前(*Plantago major*) 种子在不同照光时间的发芽反应, 牛至种子在短暂红光处理即可达到高发芽率, 而阔叶车前种子则需较长红光处理才可达到最大发芽率。同时两者在红光照射 24 h 后亦达到最高发芽率(Pons, 1991)。

2.3.2 光质 Flint 和 McAlister(1937) 发现 660 nm 之红光为促进种子发芽最有效的光线, 蓝光和绿光对有些种子的萌发也是有效的, 而 730 nm 之远红光会抑制种子发芽(Pons, 2000)。 *Cecropia obtusifolia* 和南美樱桃(*Muntingia calabura*) 种子在日光下和红光含量较高的光照下能萌发, 但在红光含量低的光照下很少萌发, 但一些榕树种子在日光和红光含量低的光照下也能萌发, 远红光也有较高的发芽率, 只是全黑暗下才不萌发(V zquez_Yanes et al, 1996; Leite and Takaki, 2001)。当外界环境改变时, 如因林冠的叶层吸收了红光造成照射到土中的红光/远红光比值(R/ Fr 比值) 较低, 而不同的林冠层密度不同, 透光性因而也不同, 遮荫越强, 发芽率越低, 甚至会休眠(Frankland and Poo, 1980; Pons, 2000; Leite and

Takaki, 2001)。即使同一植物群落中, 由于植物长叶和落叶有季节性, 所以透光性也不同。

种子在土壤中的位置不同, 接受到的光照也不同, 不仅是光照强度发生改变, 最重要的光质也产生了变化。由于较低波长的光对于土壤穿透性不高(Bliss and Smith, 1985), 对于埋土种子发芽影响亦很大。*Digitalis purourea* 属需光性种子在埋土 10 mm 发芽率仍保持很高, *Cecropia obtusifolia* 亦属需光性种子但在埋土 4 mm 以下发芽率下降, 而尾穗苋属嫌光性种子在埋土 4 mm 以下发芽率由土表发芽率 0 增加到 90% 左右。森林中树木自然倒塌或伐林形成林窗以后, 许多埋藏在土壤中的种子在此萌发; 人们耕作土地的过程中, 使土壤下层的种子移至上层而得以发芽, 很大程度上都是光质改变的结果(Brokaw, 1985; Pons, 2000)。

2.3.3 光周期 需光种子往往具有光周期性。例如, *Tibouchina pulchra* 和 *T. granulosa* 种子要在 8 h 的光周期下, 才能获得高发芽率(Leite and Takaki, 2001); 未经层积处理的加拿大铁杉种子对光周期的反应很显著, 且萌发的适宜光周期随温度而变化, 在 16.5 °C 中, 8 h 及 12 h 的光周期可萌发良好; 在 21.5 °C 中, 只有 8 h 的光周期最为合适; 在一系列的溫度中, 黑暗或 16 h 光周期均不利于萌发(赵笃乐, 1995a)。对于长日性种子而言, 延长每天光照时数或连续光照下种子萌发迅速, 花旗杉种子, 在 14 °C 或 20 °C 中, 16 h 或 24 h 光周期可加速未经层积种子的萌发; 而在 26 °C 中, 同样处理却无效。高凉菜种子萌发要求 12 h 以上的光周期 6 次, 如果每天给予 4~ 8 h 光照, 则不能满足萌发要求, 可是如果将每天光照时间分为若干次, 就可以大大提高促进萌发的作用(赵笃乐, 1995a)。长日性种子通常需要在较长的光照条件下才能萌发良好, 表明其一般分布在较空旷的自然生境如大的林窗中(Leite and Takaki, 2001)。长日性种子通常在春季萌发, 而短日性种子秋季萌发的居多, 这主要是因为春季日照较秋季长, 这也是植物种子对自然生境的适应。

2.4 温度对种子感光性的影响

不同的光敏素反应具有不同的温度效应参数, 因此种子感光性也常受温度的影响(Baskin and Baskin, 1997; Leite and Takaki, 2001)。在种子吸水过程中, 会有新的光敏素合成, 其合成速度受温度的影响, 并且温度还会影响到 Pfr 的暗逆转过程以及 Pfr 的破坏过程, 因此影响到光敏素的总量、Pfr/Pr 的总比值, 以及所形成的 [Pfr_X] 水平及其生理效应, 所以种子的光敏感性会受到萌发温度的影响(赵笃乐, 1995b)。

需光的莨苳种子在 10~ 20 °C 范围内, 可以在黑暗中顺利萌发, 与光照处理无异。但随着温度上升, 暗发芽率显著下降, 在 25~ 30 °C 范围内, 只有在光下才可以很好地发芽; 超过 35 °C, 光下也不能发芽。两种苋科(*Amaranthus*) 杂草种子族群(AMARE I 及 AMARE II), 在低温时发芽所需光强较高, 而温度较高时则较低(Gallagher and Cardina, 1998a; 1998b)。与上述类型相反, 毛桦种子在较低温度(15~ 20 °C)下为需光, 在较高温度下(25 °C)变为对光不敏感, 有无光照都可很好地萌发。具缘毛虎尾草的种子, 在高温下光促进其萌发, 而在低温下光反而抑制其萌发。这是因为种子在不同温度下, Pfr 逆转有差异, 种子打破休眠所需的最低 Pfr 值和对光质的反应也不同(Pons, 1986)。一些植物种子在恒温时, 在光照下才能发芽, 而变温时可在暗处萌发, 也有可能是变温通过改变种皮的伸缩性而提高种皮的透水、透气和改善代谢有关。

温度也会影响种子的休眠程度, 如高温干燥能促进种子后熟, 低温层积可解除休眠。

这些效应可归因于温度对休眠解除的影响, 增加种子对光度的敏感性。如以 -1.2 Mpa 水溶液(PEG6000)进行 5°C 低温层积处理苋科杂草种子, 可增加其在黑暗中的发芽率, 并在低光度($3.0\ \mu\text{mol}/\text{m}^2$)及 30°C 下就有高发芽表现。有些种子越冬(overwintering)或低温(chilling)处理, 种子在黑暗条件下的发芽率明显提高, 有些原来需要较高红光含量光照的种子经此处理之后, 在低红光含量的光照下也能萌发(Pons, 1986)。许多植物种子的休眠状态在一年当中存在着季节性变化, 秋季萌发需要光, 而冬季则不需要, 这是由于气温的季节性变化影响种子萌发时对光的要求(Chen and Kuo, 1999), 这些效应影响埋土种子周年性发芽反应, 如土壤种子库中的北美山梗菜(*Lobelia inflata*)种子能在土壤中存活多年, 但只在秋末和冬季光照下才萌发(Baskin and Baskin, 1997; Gallagher and Cardina, 1998b; Pons, 2000)。

2.5 果皮结构、种皮结构及供氧状况对种子感光性的影响

一般说来, 改善种子的供氧状况, 可在一定程度上消除或减弱种子的感光或忌光性(Pons, 1986; 赵笃乐, 1995a; Gutterman, 2000)。例如纤毛虎尾草种子, 发芽时需要光照, 但将其放在纯氧中, 黑暗条件下也能正常发芽; 若将其离体胚放在正常条件下, 也可以在暗中发芽, 但如果用湿滤纸将离体胚包起来, 则必须在光下才能发芽。果皮和种皮的结构及其所含色素, 通常会吸收一些光, 从而改变光强和光质也影响种子的感光性, 果皮和种皮比较薄, 结构疏松, 容易透光和透气, 在较弱的光照下能萌发, 反之, 在较强的光照下才能发芽(Cresswell and Grime, 1981; Widell and Vogelmann, 1988; Pons, 2000; Mand k and Py)ek, 2001)。

Atriplex sagittata 种子萌发时, 光照对其影响与果实的形态有关, 单果达 $3.8\ \text{mg}$ 的种子在绿光下能萌发, 而 $0.8\ \text{mg}$ 和 $1.5\ \text{mg}$ 则不能萌发(Mand k and Py)ek, 2001)。又如暗发芽泛喜草属种子, 若在胚根附近的种皮上开一个小孔, 则光照下也能发芽, 但若用滤纸再将小孔盖上, 又恢复为光抑制发芽的种子。同样莴苣种子除去种皮, 种子的需光性也随之消失。在叶绿素含量丰富的绿色果壳中成熟的种子的感光性往往比在叶绿素含量少的黄色果壳中成熟的要强(Cresswell and Grime, 1981)。

2.6 化学物质对种子感光性的影响

一般认为赤霉素等可代替需光性种子对光之需求使之在黑暗中发芽, 然而两者之间的关系则众说纷纭; 光的作用在于促进赤霉素的生物合成, 从而诱导萌发; 赤霉素也可直接促进拟南芥种子的萌发; 李凤玲等(2000)认为光对拟南芥种子萌发的促进主要是提高了种子对GA反应的敏感性而不是增加GA的生物合成。使用GA合成抑制剂 paclobutrazol(PBZ)可抑制GA合成, 降低种子在低光流量照光下的发芽率(Gallagher and Cardina, 1998b)。除赤霉素外, 细胞分裂素、ABA和内源性的乙烯等都会影响种子的光敏感性(Casal and S nchez, 1998)。赤霉素在种胚中合成然后转移至胚乳中, 活化甘露聚糖水解脱酶, 使种皮软化, 有利于胚根伸出, ABA阻止细胞的延伸, 细胞分裂素刺激细胞分裂, 但种子在光照条件下ABA含量降低, 细胞分裂素增多, 所以Pfr能调节种子内GA、ABA和CK等激素含量, 从而促进种子萌发(Thomas *et al.*, 1997; S nchez and Miguel, 1997; Casal and S nchez, 1998)。反过来, 由于反馈作用的存在, 用这些激素物质处理种子, 也会对种子的Pfr产生影响, 改变种子的光敏感性。

用含氮化合物处理某些喜光种子可代替它们对光的需求, 如 NO_3^- 、 NO_2^- 、 NH_4^+ 和尿素对这些种子萌发有促进作用。硝酸盐和变温条件结合作用可取代光照, 据研究, 硫脲、氯烯丙酯硫脲、硫氰酸铵、硫氰酸钾等可促进需光莨苳种子暗中发芽。对黄花杓兰种子, 有机氮比无机氮更有利于种子的萌发 (Williams, 1983; 黄家林和胡虹, 2001)。含氮化合物之所以能取代光, 很可能是因为氮化合物是光反应产物的缘故。土中硝酸盐类含量亦与种子发芽有关, 而 GA 对于 VLFR 种子在低光流量照光下扮演极重要之角色 (郭华仁, 2000)。

大多数情况下, 酸有利于感光性种子发芽。稀酸处理柳叶菜、黄毛蕊花和千屈菜种子, 可促进种子黑暗条件下发芽。浓度相同时, 不同酸之间的效果不同, 如 $\text{HCl} > \text{HNO}_3 > \text{H}_2\text{SO}_4 > \text{CH}_3\text{COOH} > \text{C}_2\text{H}_2(\text{COOH})_2 > \text{H}_3\text{PO}_4$, 酸处理可软化一些种子的种皮增加透光和透气性, 在促进种子贮藏物质的转化上也起着一种催化作用, 光也起着同样的催化作用, 因此两者可相互补偿。此外, 其他一些处理也影响种子的感光性, 如一些种子经层积处理后, 感光性消失 (傅家瑞, 1985; Mand k and Pysek, 2001)。

2.7 母株的生长条件和种子成熟时在母株上的位置的关系

母株所处的外界条件往往影响种子的感光性。母株在不同的生境中, 其环境条件如土壤营养元素、光照、水分条件、地形地势等都可能对种子感光性产生影响 (Cresswell and Grime, 1981; Andersson and Milberg, 1998; Casal and Sanchez 1998; Gutterman, 2000)。需光性的马齿苋种子如在长日照下成熟, 其萌发过程缓慢。在 8 h 光周期中成熟的种子才能在光下顺利萌发 (萌发温度为 26 °C); 如果种子在成熟期间光周期为 11 h, 则只有在 35 °C 时光下部分萌发。生长在开阔地和林下的同一种植物, 它们所得到的光照是不同的, 林冠的叶片不但减弱了光照, 也改变了光质, 吸收大量红光, 使远红光的含量升高 (Pons, 2000)。而成熟期间光质也会影响种子的感光性。母株生长在高 R/FR 的光环境里, 种子中形成的 Pfr 含量也较高, 暗萌发率也较高, 如果生长在低 R/FR 的光环境里, 发芽率则较低 (Casal and Sanchez, 1998)。如拟南芥菜, 若母株生长在高 R/FR (红光/远红光) 地区, 种子可以在暗中全部萌发; 当 R/FR 降低时, 则种子只有在光照下萌发良好 (赵笃乐, 1995b)。母株的生长状况一定程度上取决于土壤营养状况和水湿条件, 在很大程度上也影响种子的大小和种子本身营养元素的含量, 目前已有许多研究表明不同大小的种子的光反应并不一致 (Williams, 1983; Gutterman, 2000), 所以母株生长的土壤营养条件也间接影响种子的光反应。种子在母株上的位置不同, 得到的光照也不同 (Gutterman, 2000)。

参 考 文 献

- 李凤玲, 陈季楚, 赵毓橘, 2000. 赤霉素和光对拟南芥种子萌发和幼苗生长的影响. 植物生理学报, 26 (2): 101~ 104
赵笃乐, 1995a. 光对种子休眠和萌发的影响(上). 生物学通报, 30 (7): 24~ 25
赵笃乐, 1995b. 光对种子休眠和萌发的影响(下). 生物学通报, 30 (8): 27~ 28
郭华仁, 2000. 光与种子发芽. <http://seed.agron.ntu.edu.tw/vtseed/gemin/ger7.htm>.
黄家林, 胡虹, 2001. 黄花杓兰种子无菌萌发的培养体研究. 云南植物研究, 23 (1): 105~ 108
傅家瑞, 1985. 种子生理学. 北京: 科学出版社, 219~ 256
童哲, 赵玉锦, 王台, 李念华, 毛居代·亚力, 2000. 植物的光受体和光控发育研究. 植物学报, 42 (2): 111~ 115

- 潘瑞炽,董愚得, 2000. 植物生理学(第四版). 北京: 高等教育出版社, 235~ 240
- Andersson L, Milberg P, 1998. Variation in seed dormancy among mother plants, populations and years of seed collection. *Seed Science Research*, **8**: 29~ 38
- Baskin C C, Baskin J M, 1997. Role of temperature and light in the germination ecology of buried seeds of weedy species of disturbed forests. II. *Erechtites hieracifolia*. *Canadian Journal of Botany*, **74**: 2002~ 2005
- Bewley J D, Black M, 1982. Physiology and biochemistry of seeds in relation to germination: viability, dormancy and environmental control. Berlin: Springer-Verlag, **2**: 258~ 374
- Bliss D, Smith Y H, 1985. Penetration of light into soil and its role in the control of seed germination. *Plant, Cell Environ*, **8**: 475 ~ 483
- Brokaw N V L, 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology*, **66**: 682~ 687
- Botto J F, Sanchez R A, Casal J J, 1998. Burial conditions affect light responses of *Datura ferox* seeds. *Seed Science Research*, **8**: 423~ 429
- Casal J J, Sanchez R A, 1998. Phytochromes and seed germination. *Seed Science Research*, **8**: 317~ 329
- Chen P H, Kuo W H J, 1999. Seasonal changes in the germination of the buried seeds of *Monochoria vaginalis*. *Weed Research*, **39**: 107~ 115
- Cresswell E, Grime J P, 1981. Induction of a light requirement during seed development and its ecological consequences. *Nature*, **291**: 583~ 585
- Flint L H, McAlister E D, 1937. Wave lengths of radiation in the visible spectrum promoting the germination of light-sensitive lettuce seed. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, **96**(2): 1~ 9
- Frankland B, Poo W K, 1980. Phytochrome control of seed germination in relation to natural shading. In: De Greef J ed. Photoreceptors and plant development. Antwerpen: University Press, 357~ 366
- Frankland B, 1981. Germination in shade. In: Smith H ed. Plants and the Daylight Spectrum. New York: Academic New York Press, 187~ 203
- Freitas N P, Takaki M, 2000. Pelletization of seeds of *Raphanus sativus* L. cv. redondo gigante with graphite for germination under water stress conditions. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, **43** (5): 547~ 550
- Gallagher R S, Cardina J, 1998a. Phytochrome-mediated *Amaranthus* germination I: effect of seed burial and germination temperature. *Weed Science*, **46**: 48~ 52
- Gallagher R S, Cardina J, 1998b. Phytochrome-mediated *Amaranthus* germination II: Development of very low fluence sensitivity. *Weed Science*, **46**: 53~ 58
- Guttenman Y, 2000. Maternal effects on seeds during development. In: Fenner M ed. Seeds: the ecology of regeneration in plant communities (2nd edition). Oxford: CABI Publishing, 59~ 84
- Hartmann K M, Mollwo A, Telbe A, 1998. Photocontrol of germination by moon and starlight. *Z Pflkrankh PflSchutz*, **16**: 119~ 127
- Kendrick R E, Kronenberg G H M, 1994. Photomorphogenesis in plants (2nd ed.). Dordrecht: Kluwer Academic Publishers
- Leite I T A, Takaki M, 2001. Phytochrome and temperature control of seed germination in *Muntingia calabura* L. (Elaeocarpaceae). *Brazilian Archives of Biology and Technology*, **44**(3): 297~ 302
- Mandik B, Pyšek P, 2001. The effects of light quality, nitrate concentration and presence of bracteoles on germination of different fruit types in the heterocarpous *Atriplex sagittata*. *J Ecol*, **89**: 149~ 158
- Pons T L, 1986. Response of *Plantago major* seeds to the red/farred ratio as influenced by other environmental factors. *Physiologia Plantarum*, **68**: 252~ 258
- Pons T L, 1991. Induction of dark dormancy in seeds, its importance for the seed bank in the soil. *Functional Ecology*, **5**: 669~ 675
- Pons T L, 2000. Seed responses to light. In: Fenner M ed. Seeds: the ecology of regeneration in plant communities (2nd edition). Oxford: CABI Publishing, 237~ 260
- Sanchez R A, Miguel L de, 1997. Phytochrome promotion of mannan-degrading enzyme activities in the micropylar endosperm of

- Datura ferox* seeds requires the presence of the embryo and gibberellin synthesis. *Seed Science Research*, **7**: 27~ 33
- Scopel A L, Ballar C L, Sanchez R A, 1991. Induction of extreme light sensitivity in buried weed seeds and its role in the perception of soil cultivations. *Plant Cell and Environment*, **14**: 501~ 508
- Thomas T H, Hare P D, Van Staden J, 1997. Phytochrome and cytokinin responses. *Plant Growth Regulation*, **23**: 105
- Vazquez-Yanes C, Rojas-Archiga M, Sanchez-Coronado M E, Orozco-Segovia A, 1996. Comparison of light-regulated seed germination in *Ficus* spp. and *Cecropia obtusifolia*: ecological implications. *Tree Physiology*, **16**: 871~ 875
- Widell K O, Vogelmann T C, 1988. Fibre optics studies of light gradients and spectral regime within *Lactuca sativa* achenes. *Physiologia Plantarum*, **72**: 706~ 712
- Williams E D, 1983. Effect of temperature, light, nitrate and pre-chilling on seed germination of grassland plants. *Annals of Applied Biology*, **103**: 161~ 172

《植物学通报》编辑委员会

主 编 童 哲 顾问 匡廷云 袁隆平 陈俊愉 叶和春
TONG Zhe KUANG Ting_Yun YUAN Long_Ping CHEN Jun_Yu YE He_Chun

(以下按姓氏笔划排序)

副主编 王小菁 许亦农 李彦舫 种 康
WANG Xiao_Jing XU Yi_Nong LI Yan_Fang CHONG Kang

蒋高明

JIANG Gao_Ming

编 委 马庆虎 王 伟 叶庆生 白书农 辛志勇 吴 宁 李佳格 李思锋
李家洋 林金星 陈建群 陈梦菁 张大明 张 军 杨峻山 罗立新
罗 达 钟泽璞 费砚良 夏桂先 贾玉峰 黄宏文 靳晓白 葛 颂

编 辑 刘 晖 孙冬花 崔郁英