

中国松属主要树种 栽培生理生态与技术

王九龄 尹伟伦 主编



CHEP
高等教育出版社



Springer
施普林格出版社

中国松属主要树种 栽培生理生态与技术

主 编	王九龄	尹伟伦
编著者	王九龄	尹伟伦
	王小平	智 信
	陈彩霞	刘晶岚



CHEP
高等教育出版社



Springer
施普林格出版社

图书在版编目(CIP)数据

中国松属主要树种栽培生理生态与技术 / 王九龄, 尹伟伦主编.
—北京: 高等教育出版社; 海德堡: 施普林格出版社, 2001.11
ISBN 7-04-009544-0

I. 中… II. ①王… ②尹… III. 松属—栽培—中国 IV. S791.24

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2001)第 023587 号

责任编辑 吴雪梅 封面设计 张楠
责任排版 李杰 责任印制 陈伟光

中国松属主要树种栽培生理生态与技术
王九龄 尹伟伦 主编

出版发行 高等教育出版社 施普林格出版社

社址 北京市东城区沙滩后街 55 号

电话 010-64054588

网址 <http://www.hep.edu.cn>

<http://www.hep.com.cn>

经销 新华书店北京发行所

印刷 北京民族印刷厂

邮政编码 100009

传真 010-64014048

开本 787 × 1092 1/16

印张 14.5

字数 400 000

插页 4

版次 2001 年 11 月第 1 版

印次 2001 年 11 月第 1 次印刷

定价 30.00 元

© China Higher Education Press Beijing and Springer-Verlag Heidelberg 2001

版权所有 侵权必究

前 言

松属树种的种类很多,主要分布于北半球北极圈以南、赤道以北的广大地区。我国是松树分布的中心地区之一,原产的和引进的种、变种有四五十种。松树常形成大面积的天然针叶林或针阔混交林,或作为主要树种被广泛用于人工造林。以松树为主要树种的森林,不仅可以直接生产木材和其他林产品,而且能够改善生态环境,维护生态平衡,在发展国民经济和提高人民生活中具有不可替代的作用。

建国以后,随着国民经济建设的蓬勃发展,我国的森林资源受到严重破坏,包括松林在内的天然林不断被采伐利用;但同时松属树种的造林规模也迅速扩大,对种子和苗木的需求与日俱增。

一般地说,松树比较容易繁殖,大多数树种育苗并不困难,但某些松树因其种子具有深休眠的特性而给育苗带来不便。因此,深刻了解松属主要树种种子休眠的特点,并在此基础上进一步开发解除种子休眠的有效方法,是加快苗木繁殖和实现壮苗丰产的首要前提。

为了对我国松属主要树种种子休眠特性及其解除方法进行比较全面系统的研究,我们于1992年以《白皮松特性及其造林技术的研究》为课题,申报了高等学校博士学科点专项基金,随后又于1994年以《松属树种种子休眠机理的研究》为课题,申请了国家自然科学基金,并幸运地获得了资助。以后,研究工作即按计划开展起来,并在科研经费并不充裕,参研人员不断流动,以及各项任务繁重的情况下,分别于1995年底和1998年底结束,前后历时约7年之久。这就使我们的研究工作从种子生理生态领域扩展到了植株的栽培生理生态领域。

林木种子休眠是植物长期适应外界环境条件以保持物种延续和发展而形成的一种与栽培生理生态密切相关的特性,这一特性虽然有利于植物的生存和繁衍,但同时又给林业生产带来困难和不便。因此,研究林木种子休眠特性和解除休眠的方法,具有重要的学术理论价值和生产实践意义。以松属一个属为单位研究不同树种种子的休眠特性、解除机理和催芽方法,以及地理变异格局,可以看作是一种颇有新意的尝试,在国内外还没有可供借鉴的先例。为此,在研究工作中,首先,我们根据条件与可能从南北方常用造林树种中选定红松、西伯利亚红松、白皮松、华山松等12个树种及某些树种的若干种源,收集这些树种的种子作为试验材料,跳出前人仅以单个树种为对象进行研究的作法,增加同属不同种之间的可比性。其次,改变过去某些研究工作忽略以林学理论为依据的作法,从供试种子的采集、处理和贮藏,直到各项指标的调查、测定和分析,都注意把试验建立在应用林业科技知识的基础上,以消除试验材料异质对种子休眠特性的影响,提高试验数据的精确性和可靠性。再次,整个试验研究均严格按照统一的工作方法进行,同时又对重点树种和非重点树种区别对待,照顾到某些树种研究的特殊需要。第四,考虑到地理起源对种子的形态特征、生长发育,乃至休眠特性带来的影响,对重点树种实行按地点定母树分时期采种,以便揭示地理环境因素引起的遗传变异规律。最后,利用已有的科研成果和先进生产经验,采取“撒大网,摸规律,抓重点”的办法,即通过广泛进行各种种子处理方法试验,从中选择有希望的处理方法再作进一步探索,研究其解除种子休眠的理论,并开发出快速有

效的催芽技术,或改进原有的催芽技术。

多年试验研究取得的主要结果可以简略概括如下:(1)通过对外种皮构造及其通透性、胚的发育、内源激素含量等方面的测定和分析,基本上搞清了供试松属主要树种及某些树种的不同种源种子休眠的原因,并以此为依据对这些树种种子进行了休眠类型分类;(2)主要从达到一定速率的水合作用,使细胞膜系统得以重建和修复,分析各种源激素含量变化及其共同作用,打破原有激素平衡状态,以及改善种皮的透性,增强水解酶活性和与代谢有关的酶系统被活化等角度进行研究,基本上揭示了松属供试主要树种和某些树种的种源种子休眠解除的机理;(3)主要通过利用常规浸种水温、控制室温和光照条件,以及采用各种化学药剂处理种子等途径进行研究,基本上找出了供试主要树种及某些树种的若干种源种子的适宜发芽条件和有效催芽技术,其中适用于种子具深休眠特性的个别树种的催芽方法和技术有所创新。

本书除了包含松属种子的休眠特性和地理变异的研究成果外,还涵盖了松属一些树种的分布与地理变异、母树结实规律、苗木生长特性、光合作用生理与生长的关系、水分代谢生理、抗旱机理等方面的研究成果。这将对这些树种造林地的选择、引种的适生范围、栽培技术措施的确定及栽培生理理论的丰富都有重要的理论价值和指导生产的重要意义,可供科学研究和生产技术人员参考。

在试验研究过程中,得到了东北林业大学帽儿山林场和凉水林场,黑龙江省大兴安岭地区林木种子站,辽宁省森林经营研究所,山西省林业科学研究所、吕梁地区林业局、晋中地区林业局、太行森林经营局、和顺县林业局、蒲县林业局,陕西省蓝田县林业局,甘肃省林业厅林木种子站、小陇山林业试验局榆树和左家林场,山东省林业厅林木种子站,广东省英德林业苗圃、台山红岭种子园,中国林业科学研究院林业科学研究所和生态环境研究所,北京市林业局、北京市十三陵林场,以及北京林业大学生物中心的大力支持,同时还得到了东北林业大学丁宝永教授、张彦东教授,中南林学院陈永密教授,华南农业大学徐英宝教授,西南林学院谭宏超教授,甘肃农业大学姚秀林教授、杨德基副教授、蒋志荣副教授,辽宁省森林经营所张放研究员,河南省汝阳县林业局安根法局长,新疆维吾尔自治区林业厅李照祥高级工程师,中国林业科学研究院腰希申研究员、王文芝研究员,北京市林业局于志民副局长、张延达站长,以及北京林业大学王沙生教授、高荣孚教授、李凤兰教授、王瑞勤教授、蒋湘宁教授、郑彩霞副教授和孙时轩教授、宋廷茂教授、王建中教授及造林学教研室许多老师的热情帮助。值此本书即将付梓之际,谨以参加研究工作全体同志的名义向他们表示衷心的感谢。

最后,需要说明的是,由于工作时间有限,书中肯定存在着这样或那样的不足,我们诚恳地希望有关专家和广大读者给予批评指正。

王九龄 尹伟伦

2001年2月15日

Preface

Distributed mainly in the areas to the south of the Arctic Circle and to the north of the equator in the Northern Hemisphere, pine family is very big and has many categories. China is one of the central areas of the natural habitat of pines with 40 ~ 50 species, including the original, introduced and variant species. They constitute large areas of coniferous forests or mixed coniferous and broadleaf stands, or are widely used as major species for afforestation. Pines not only provide timber and other forestry products but also can improve ecological environment and maintain ecological balance, thus indispensable in developing economy and improving people's lives.

After the founding of the People's Republic of China, as a result of the rapid development of economy, its forest resources were seriously damaged, including such natural forests as pines, which were continuously felled and utilized. But on the other hand the afforestation of pine species has been extended greatly and the need for the seeds and the seedlings of pine has also increased rapidly.

In general, pines can reproduce easily and the seedling-raising technology for most pine species is available. But the deep dormancy of the seeds of some pine species retards their reproduction. Therefore, researches on the characteristics of seed dormancy of those species to work out ways to effectively break dormancy are essential to speeding up reproduction and increasing the production of best seedlings of pines.

In order to conduct systematic researches on the dormancy mechanism of the major pine species in China and the solutions to the problem, we applied respectively for the Specialized Fund for the Doctorate Disciplines of the Institutions of Higher Learning in 1992 on the basis of The Research on the Traits of *Pinus bungeana* and its Afforestation Technology, and the National Natural Science Fund in 1994 on the basis of The Research on the Characteristics of Seed Dormancy of Pines. With the above grant, the researches started on schedule and, in spite of limited funds, frequent transference of the researchers and heavy workload of many other demands, were completed in 1995 and 1998 respectively.

Seed dormancy is one of the physiological and ecological characteristics of the trees resulting from the plants' adaptation to their environmental conditions in order to keep the continuation and development of the species. The feature benefits the survival and reproduction of the plants but poses particular difficulties for forestry production, and thus the researches in this field are of great importance in both theory and practice. To study the dormancy mechanism of different species and the ways to break it and accelerate germination, as well as their geographical variation patterns based on pine genus as a unit was new to us, and furthermore there were no precedents to follow both at home and abroad, which presented great challenges. First, we chose 12 species which are commonly used for afforestation in the northern and southern areas of China, such as *Pinus koraiensis*, *P. bungeana*, and *P. amurica* etc, as well as the provenances of some species, and

collected their seeds as experimental materials, so the experiments allowing comparisons between different species of the same genus were superior to the previous ones, which focused only on a single species. Second, the whole process of the experiment, from seed collecting, treatment and store to investigation, measurement and analysis of every indicator, was based on the application of scientific knowledge in forestry, thus eliminating the effects of different qualities of experimental materials on the traits of dormancy and enhancing the accuracy and reliability of the experimental data, which was intended to overcome the drawbacks of ignoring the basic theories of forestry in some of the early researches. Third, the research was conducted strictly in accordance with the uniformed procedure, and at the same time the major and minor tree species were treated distinctively to meet the special needs of the research of certain species. Fourth, in view of the effects of the geographical origin on the characteristics of morphology, growth, reproduction and the traits of dormancy of seeds, the seeds of major species were collected in different sites and time from specific seed trees to explore the regularity of heredity and variations resulting from the geographical - environmental factors. Finally, based on the existing scientific achievements and advanced technology, by adopting various ways of seed treatment, the promising methods were selected for further investigation in order to study the theories in seed dormancy termination, develop new technology of stimulating germination and improve the conventional technology in this field.

The research has the following results:

1. Discovered the causes of dormancy of the experimented seeds through measuring and analyzing the structure and permeability of outer skin of seeds, the development of the embryo, and the content of endogenous hormones etc. and based on the above discovery classified the types of dormancy.
2. Revealed the mechanism of breaking dormancy through rebuilding and restoring the system of cell membrane by means of hydration which has reached a certain rate; analyzing the content change of endogenous hormones and their interactions; and breaking the original balance of the hormones, improving permeability of seed skin, strengthening the activeness of hydrolase and activating enzyme systems related to metabolism.
3. Determined the suitable conditions for germination and developed effective stimulating germination technology of the experimented seeds through utilizing standard water temperature for seed immersion, controlling illumination and temperature, and subjecting the seeds to chemical treatment. Progress has also been made in the development of stimulating germination methods and technology on the seeds of some species characterized with deep dormancy.

In addition to the papers on dormancy of pine seeds and geographical variations, this publication also includes selectively a few treatise on other topics of pine genus in consideration of the scarcity of the literature in those fields, which may be used as reference by the interested researchers.

The research received invaluable help from many organizations and people. First, we would like to express our gratitude to the following organizations: Maoershan Forest Farm and Liangshui Forest Farm of Northeast Forestry University, Daxinganlin Tree Seed Center in Heilongjiang

Province, Liaoning Research Institute of Forest Management, Shanxi Forestry Research Institute, Forestry Bureaus in Luliang and Jinzhong Districts, Taihang Forest Management Bureau, Forestry Bureaus in Heshun and Pu Counties, Forestry Bureau in Lantian County of Shanxi Province, the Tree Seed Center attached to the Forestry Department of Gansu Province, Yushu and Zuoqia Forest Farm of Xiaolongshan Forestry Experimental Bureau, the Tree Seed Center attached to the Forestry Department of Shandong Province, Yingde Seedling Farm in Guangdong Province, Hongling Seed Orchard in Tai Mountain, the Forestry Academic Institute of China, Beijing Municipal Forestry Bureau, Shisanling Forestry Farm and Beijing Forestry University.

Thanks are also due to all those who helped. Among them are: Ding Baoyong, Zhang Yandong, Cheng Yongmi, Xu Yingbao, Tan Hongchao, Yao Xiulin, Yang Deji, Jiang Zhirong, Zhang Fang, An Genfa, Li Zhaoxiang, Yao Xishun, Wang Wenzhi, Yu Zhimin, Zhang Yanda, Wang Shasheng, Gao Rongfu, Li Fenglan, Wang Ruiqin, Jiang Xiangning, Zheng Caixia, Sun Shixuan, Song Tingmao, and Wang Jianzhong.

We consider the publication of this collection our responsibility and would appreciate both suggestions and criticism from our readers for its improvement.

目 录

1 松属主要树种种子休眠的原因、机理与解除	(1)
1.1 松属树种种子休眠特性及催芽技术研究进展	(1)
1.2 国内外红松种子休眠原因及催芽方法研究概况	(11)
1.3 松属主要造林树种种子休眠的原因	(15)
1.4 红松种子休眠的原因	(33)
1.5 红松种子休眠解除的机理	(43)
1.6 红松种子的催芽方法	(60)
1.7 西伯利亚红松种子休眠的原因和机理	(64)
1.8 华山松种子休眠的原因和机理	(73)
1.9 白皮松种子维持休眠的原因	(77)
1.10 白皮松种子休眠形成的机理	(87)
1.11 白皮松种子解除休眠的方法	(96)
1.12 白皮松种子解除休眠的机理	(105)
1.13 黑松与赤松种子休眠的原因和机理	(114)
2 松属主要树种的分布与地理变异	(121)
2.1 红松种子形态特征的种源变异	(121)
2.2 白皮松的地理分布规律	(125)
2.3 白皮松分布区的气候区划	(131)
2.4 白皮松种子及球果形态特征的地理变异	(138)
2.5 白皮松种子外种皮结构的种源变异	(143)
2.6 白皮松不同种源种子的发芽条件及地理变异	(145)
2.7 白皮松种子休眠特性与地理气候因子的关系	(150)
2.8 白皮松种子内源激素含量的种源变异及其与地理气候因子的关系	(156)
2.9 白皮松种子休眠特性的种源变异	(163)
2.10 白皮松种子生化组成的地理变异	(168)
3 松属主要树种的栽培生理	(171)
3.1 白皮松母树的结实规律	(171)
3.2 白皮松播种苗的生长规律	(178)
3.3 白皮松的光合生态特性	(185)

3.4 白皮松和油松的栽培生理	(190)
3.5 华山松的栽培生理	(195)
3.6 樟子松的栽培生理	(201)
Summary of the Book	(206)
参考文献	(215)

CONTENTS

Chapter 1 Causes, Mechanism and Termination of Seed Dormancy of the Major Species of <i>Pinus</i>	(1)
1.1 An Introduction to the Studies on the Characteristics of Seed Dormancy of <i>Pinus</i> and the Techniques of Accelerating Germination	(1)
1.2 An Introduction to the Studies on Seed Dormancy and the Pregerminating Techniques of <i>Pinus koraiensis</i> in China and Abroad	(11)
1.3 The Causes of Seed Dormancy of the Major Afforestation Species of <i>Pinus</i> in China	(15)
1.4 The Causes of Seed Dormancy of <i>Pinus koraiensis</i>	(33)
1.5 The Mechanism of Dormancy Removal of <i>Pinus koraiensis</i> Seed	(43)
1.6 Method of Accelerating Germination of <i>Pinus koraiensis</i> Seed	(60)
1.7 The Causes and Mechanism of Dormancy of <i>Pinus sibirica</i> Seed	(64)
1.8 The Causes and Mechanism of Dormancy of <i>Pinus armandis</i> Seed	(73)
1.9 The Mechanism of Dormancy Maintenance of <i>Pinus bungeana</i> Seed	(77)
1.10 The Mechanism of Dormancy Formation of <i>Pinus bungeana</i> Seed	(87)
1.11 Method of Breaking Dormancy of <i>Pinus bungeana</i> Seed	(96)
1.12 The Mechanism of Dormancy Removal of <i>Pinus bungeana</i> Seed	(105)
1.13 The Causes of Seed Dormancy of <i>Pinus thunbergii</i> and <i>Pinus densiflora</i>	(114)
Chapter 2 The Distribution and Geographical Variations of Major Species of <i>Pinus</i>	(121)
2.1 Provenance Variations of the Morphological Characteristics of <i>Pinus koraiensis</i>	(121)
2.2 The Geographical Distribution Patterns of <i>Pinus bungeana</i>	(125)
2.3 The Climatic Regionalization of the Distribution Area of <i>Pinus bungeana</i>	(131)
2.4 Geographical Variations of Morphological Characteristics of <i>Pinus bungeana</i> Seeds and Cones	(138)
2.5 Provenance Variations in Seed Coat Structure of <i>Pinus bungeana</i>	(143)
2.6 Germination Requirements and Geographical Variations of <i>Pinus bungeana</i> from Different Provenances	(145)
2.7 Characteristics of Seed Dormancy of <i>Pinus bungeana</i> and Their Relations to Geographical-Climatic Factors	(150)
2.8 Geographical Variations of Endogenous Hormone Content of <i>Pinus bungeana</i> Seeds of Different Provenances and Their Relations to Geographical-Climatic Factors	(156)

2.9	Provenance Variations in the Characteristics of Seed Dormancy of <i>Pinus bungeana</i>	(163)
2.10	Geographical Variations of Chemical Composition of <i>Pinus bungeana</i> Seed ...	(168)
Chapter 3	Studies on Cultural Physiology of the Major Species of <i>Pinus</i>	(171)
3.1	Seed Bearing Patterns of <i>Pinus bungeana</i>	(171)
3.2	The Growth Pattern of <i>Pinus bungeana</i> Seedling	(178)
3.3	Photosynthetic Characteristics of <i>Pinus bungeana</i>	(185)
3.4	Studies on Cultural Physiology of <i>Pinus bungeana</i> and <i>P. tabulaeformis</i>	(190)
3.5	Studies on Cultural Physiology of <i>Pinus armandi</i>	(195)
3.6	Studies on Cultural Physiology of <i>Pinus sylvestris</i> var. <i>mongolica</i>	(201)
	Summary of the Book	(206)
	References	(215)

1

松属主要树种种子休眠的原因、机理与解除

松属是我国乃至世界上主要的常绿造林树种,而且在造林工程中几乎都是使用实生苗,它们的种子在育苗过程中皆存在着不同程度的休眠特性。因此,打破种子的休眠是松属树种育苗工作中的技术难题,引起了不少国内外学者的研究兴趣。林业生产中也探索了不少各式各样的解除松属种子休眠的技术。但前人的研究内容多为涉及一两个树种或一两个方面的研究,而生产技术上的探索也是局限于个别树种的单项技术,缺乏多树种的对比研究,更显不足的是对休眠机理的多树种对比研究及打破休眠机理的系统研究。总之,本章将较系统深入地报道松属多树种休眠机理和解除休眠机理,以及解除种子休眠技术的研究成果。

1.1 松属树种种子休眠特性及催芽技术研究进展

广义地说,凡种子具有生活力而停留在不能发芽的状态中称为休眠。种子休眠分两种情况:一种是种子本身还未完全通过生理成熟阶段,即使给予适当的发芽条件仍不能萌发,主要是由内在因素造成的,一般称之为生理休眠;另一种是种子已具有发芽能力,但由于未得到萌发所必需的基本条件,而被迫处于停止状态,这种情况称为强迫休眠。通常所说的种子休眠是指生理休眠。正是在这个意义上,Viliers(1972)定义休眠是由种子内部结构和成分的因子引起的发育停顿。

种子休眠是长期自然选择的结果,即植物在系统发育过程中形成的抵抗不良环境条件的适应性。一般而言,种子发芽的难易与它长期经历的环境条件有密切关系,如在温暖多湿的热带地区,种子一般具有容易发芽的特性,而在干湿冷热交错出现的地区,种子往往需要通过一定的休眠期后才能萌发。种子的休眠特性无疑对植物个体的生存、延续和进化有积极的作用,但也不可避免地给农林业生产带来一定的困难和不便。因此,研究林木种子休眠的原因、机理和催芽技术,在理论上和实践上都具有重要的意义。

多年以来许多学者对种子休眠特性进行了大量的研究,作出了很多有益的结论,提出了不少精辟的见解。早在20世纪30年代,日本人Tozawa和美国人Barton及Crober就对红松(*P. koraiensis*)种子的休眠萌发问题进行了研究;我国谭志一、高荣孚于20世纪80年代初研究了红松种子休眠与脱落酸及外种皮的关系;张良诚等对红松种子后熟生理进行

了探讨;李晓洁等对白皮松(*P. bungeana*)种子发芽习性及其种源变异进行过研究,尚杰等也对白皮松种子萌发过程中的有机代谢进行过研究;李晓洁等对华山松(*P. armandi*)种子发芽习性的地理变异也进行了研究;周学权研究了油松(*P. tabulaeformis*)种子萌发过程中核酸和蛋白质的变化;宋红等对樟子松(*P. sylvestris* var. *mongolica*)种子萌发也进行了研究;高秀英等对云南松(*P. yunnanensis*)、油松、华山松、白皮松和红松种子中脱落酸含量与休眠萌发的关系进行了研究。

1.1.1 种子休眠原因

引起种子休眠的因素很多,大致可归纳为种皮障碍、种胚发育状况和种子内含物状况等3个方面。

1.1.1.1 种皮障碍

种皮障碍导致种子休眠的情况主要包括3个方面,即种皮的不透水性、不透气性和机械约束作用。

长期以来不少学者认为种子的休眠程度与种皮不透性或种皮坚硬有关。一些研究指出,种皮的阻碍作用可能是由于种皮的物理特性引起的,物理特性不良导致对水、气体或溶质的透性改变,如豆科植物的硬实就是常见的例子。李正理等采用离体胚培养方法研究表明,是坚硬的外种皮导致了红松种子休眠;谭志一等的试验表明,夹裂外种皮的红松种子有相当高的萌发率,说明红松种子的休眠与外种皮的透性有直接的关系。他们还认为红松种子休眠的主要原因可能是外种皮的机械障碍或透气性差造成的;浅川登彦通过对红松种皮透水性的研究认为,外种皮对种子吸水的阻碍作用是引起休眠的主要原因;李近雨对核桃种子的研究表明,种壳的机械约束是种子发芽慢的主要原因;孙秀琴等对元宝枫种子休眠生理的研究表明,其果皮和种皮对种胚的吸氧量的阻滞作用及对种胚膨胀的物理机械性限制是影响种子休眠的主要原因;史忠礼对具有综合型休眠特性的南方红豆杉种子进行了研究,认为其种皮坚硬和透水性差是引起休眠的原因;陈润政等对格木种子进行了研究,发现其种皮坚韧且覆盖有厚的皮层,同时将一批格木种子浸泡了17个月,均未见吸水膨胀,认为这一特性是格木种子不易萌发的原因;王九龄等对紫椴种子的研究表明,其种皮结构致密,角质层发达,栅状组织紧实,阻止水分和气体的透入,是造成休眠的一个原因;周佑勋等对华南五针松的研究结果表明,其外种皮透水透气性差对种子的萌发有很大的影响。张良诚等认为,红松外种皮是限制氧气进入种胚的主要障碍;赖力等通过对红松种子呼吸的测定指出,种皮的透气性障碍可能是诱导休眠的主导因素,而王怡陶通过测定红松种子的吸水过程和种子的耗氧量,认为红松外种皮在一定程度上限制氧气的进入,但透水透气性差不是导致休眠的主要原因;王文章等的研究证明,红松种子的萌发与种皮的机械阻力和透气性均无关。

上述研究表明,绝大部分研究者认为种皮障碍具有抑制或限制种子萌发作用,但就某一具体树种而言,也有少数研究结果提出相反的结论。这除了与试验方法、研究手段有关外,或许还与种子的地理起源、成熟度、采种后的贮藏状况以及种子生活力等的异同有关。

很多研究一般只采用夹裂外种皮、去外种皮、去内外种皮等处理方法研究种子的休眠特性,但为了更进一步地说明种皮与种子休眠的关系,还应从种皮结构与透性的关系入手。像对紫椴的研究那样,说明种皮外层呈角质状,细胞小而排列紧实,胞壁加厚,而中层

为致密的厚壁状组织,栅状组织上部约 1/3 形成一完全不透光的区域,证实种皮的这种构造与豆科植物硬实的种皮结构相似。又如元宝枫在电镜下种皮的厚角组织细胞有大量的果胶质和大石细胞,细胞壁上的微团在轴面上的方向呈有规律的鱼鳞坑状,种皮的这种结构阻碍气体交换,降低氧的透过率,影响种子萌发所需要的能量来源和有机物的生物氧化。但对种皮对种子萌发的影响机理仍不十分深入。因此,为进一步揭示种皮与休眠的关系,应注重对种皮结构的研究。

此外,为了更加深入地研究种皮与休眠的关系,还应考虑不同种源种子种皮特征的变异,如果能把同一种内不同种源的自然分布状况与种子(特别是种皮)形态结构特征和休眠萌发特点结合起来比较研究,则能从宏观上,即物种适应环境、遗传变异的层次上揭示植物种子休眠萌发特性与自然环境特点的关系。一些研究人员曾对松属某些树种作过一些这方面的研究,如李晓洁曾对白皮松和华山松种子的发芽习性及其种源(地理变异)进行了研究。结果表明白皮松 4 个不同种源在种子大小、千粒重方面存在显著差异,休眠深度也明显不同。干冷生境下的白皮松种子休眠较深,比湿润温暖生境种源种子更能抵抗水分逆境。对 6 个华山松种源的研究结果也表明,它们之间存在着种粒大小和休眠深度方面的差异。Mc. Williams 等认为,对种群间种子休眠习性差异的最可能的解释是为了适应当地生境,使种子对发芽条件的要求发生了相应的进化性变异。他们发现较干旱地区的种子趋向于具有更深的休眠特性。Morley 和 Cook 也得出了种子休眠变异与分布区气候变异相关的结论。

1.1.1.2 种胚发育状况

有些植物的种子,如银杏、白蜡、人参和毛茛等,除胚以外的部分都已达到成熟阶段,但种胚仍需从胚乳或其他组织中吸收养分进行细胞组织的分化或继续生长,直到完成生理成熟才可能重新萌发。胚发育不完全在棕榈科、木兰科、毛茛科等植物中都可经常遇到(Grushvsky, 1961),它们在胚没有发育完全之前是不能萌发的。这个过程在种子脱离母体之后,通常需要几天至 3~4 个月的温暖层积。还有的植物是上胚轴休眠,是形态-生理的上胚轴深休眠。

关于种胚发育状况与种子休眠的关系也有一些研究报道。李正理等认为,黄连种子采收埋土后,需经 9~10 个月才能出土萌发,是由于种子在 4~5 月落叶时胚未生长,一般尚处在球形胚或心形胚早期,后经过较长时间的心形胚阶段,才变成鱼雷形胚,大约到翌年 1 月胚完全长成,所以黄连种子不易萌发是因为胚胎尚未成熟。孙昌高等对玉兰的研究表明,种子休眠的直接原因是胚未分化成熟,采收前仍处于球形或更早阶段。经约 4 个月层积处理,才分化成具子叶、胚根、胚芽的鱼雷形胚,并继续生长完成后熟作用。郭维明认为,水曲柳的胚是属于未发育完全,仍需要形态和生理后熟。王怡陶对红松种子休眠、后熟等方面的研究认为,红松种子休眠最主要的原因是未完成形态成熟和生理后熟。而赖力、李正理和郑然的研究表明,红松种胚不具后熟特性,其离体胚是不休眠的。

可见在红松种胚发育状况与休眠的关系问题上,研究者们得出的结论不尽相同。之所以得出不同的结论,我们认为不仅与试验方法、试验条件有关,而且也与试验材料有着极为重要的关系,如种源、采种时间(种子是否达到形态成熟)、采种后至试验前贮藏时间和条件等。只有在这些因素都大体相同的前提下,才有可能作出有说服力的结论,否则,难以说明种胚发育状况与种子休眠的关系。

1.1.1.3 内源萌发抑制物

许多研究很早就发现不少植物种子中存在着某些抑制发芽的物质,并从果皮、种皮、胚乳和胚中将此类物质分离出来(Evenari, 1949)。抑制物质的种类很多,其中很重要的是脱落酸和乙烯。此外,还有许多酚酸(咖啡酸、水杨酸和五倍子酸等)和其他酚类物质,以及一些有机酸(如苹果酸和柠檬酸)等。氰化氢、植物碱、芳香油类和不饱和内脂也都是较常见的抑制萌发物质。

尽管抑制种子萌发的物质是多种多样的,但在对种子内源萌发抑制物的研究却大都集中在 ABA 上,其中最早的报道之一是对桃树种子中的一种抑制物质的研究,证明在种子层积过程中其含量会逐渐降低,而用分离出来的这种物质处理桃树种子时又能使萌发受到抑制(Lipe, Crane, 1966)。Sondheimer 等(1968)曾用分光偏振仪对美国白蜡种子中 ABA 进行过鉴定和定量,发现休眠种子在 3 个月冷处理期间,ABA 含量下降了 68%,ABA 含量水平达到与不休眠的白蜡种子的含量相近的程度,足以破除休眠。种子 ABA 含量与其休眠深度之间的正相关关系还明显地表现在美国白蜡(Soneleheimerier, *et al*, 1968)、苹果(Rudnicki, 1969)、桃(Martin, *et al*, 1969)、糖槭(Webb, *et al*, 1973)上。郭维明等对水曲柳种子后熟期间内源抑制物的研究表明,种子 ABA 含量和其休眠程度密切相关。黄玉国和王文章的研究表明,在刺楸种子形态后熟期间,胚的生长和分化同 ABA 含量水平有很高的相关性。王成霖的研究表明,江南桉木种子的浸提液中含有类似 ABA 的抑制萌发物质,且是引起休眠的主要原因之一。

早在 20 世纪 60 年代初,张良诚等指出,红松种子中存在着对其他种子的萌发、生长有明显抑制作用的物质。王文章对红松种子的抑制物质进行的提取、分离和鉴定结果表明,主要抑制物是 ABA,其含量与种子休眠或萌发有着密切的关系。此后,陈杰等测定了红松种子中内源 ABA 的含量,证明干藏种子中 ABA 含量很高,层积后外种皮中的 ABA 含量大幅度降低,胚乳和胚中的也有所下降,认为红松种子内源抑制物 ABA 的下降与萌发率成正相关,当 ABA 含量低于某一阈值时,种子即可萌发。郑然也认为,红松胚乳和内种皮中导致休眠的主要抑制物是 ABA,而谭志一用气象色谱法测定经层积和水洗的红松种子中的 ABA 含量,发现两种方法都能使 ABA 含量降低到相近的水平,但是层积的种子可以萌发,而水洗的仍处于休眠状态,认为红松种子的休眠与 ABA 无直接关系。赖力等用外源 ABA 处理离体胚的研究证明,ABA 与红松种子的休眠无直接关系。

可见,ABA 对种子休眠是存在而且起抑制作用的,这种作用可能是直接的,也可能是间接的。如果仅从 ABA 的含量高低与种子是否萌发建立一种直接的因果关系,看来是难以成立的。而应联系其他种类的萌发促进物质和萌发抑制物质的综合状况加以分析,方可得出满意的答案。郑彩霞和高荣孚的研究表明,洋白蜡果翅和胚乳含有 ABA 等内源抑制物,但 ABA 并不是抑制洋白蜡种子萌发的主要物质,还有其他多种抑制物质可能与 ABA 联合或协同作用。因而,洋白蜡种子的休眠是多种抑制因子(包括 ABA)协同作用的结果。

此外,山茱萸种皮含有大量酚类物质影响氧的扩散,从而抑制种子的萌发。一定含量的短链脂肪酸导致燕麦的休眠。除 ABA 外,水曲柳种子中所含的亚油酸和油酸也具有抑制萌发的作用。这些都是多种物质共同作用从而控制种子休眠萌发的例子。

在许多情况下,影响种子休眠或发芽的原因,不仅是由于抑制物质的存在,而且也取

决于萌发促进物质的相对水平。在这方面,美国学者 Khan 提出了代表性的三因子学说,即内源激素均衡论,认为是不同激素之间相互制约的作用。

总之,在研究松属种子休眠原因方面,除了把重点放在内源萌发抑制物质方面,还应加强对种皮结构方面的研究。

1.1.2 种子休眠机理

在研究种子休眠原因的同时,学者们一直在寻求着到底是什么机制控制着种子的休眠和萌发。经过很多的研究和总结,提出了许多假说,如激素调控学说、代谢途径的调控、细胞膜的变化、代谢物的调控、基因表达调节和能量调节等,试图对种子休眠的机理进行解释。

1.1.2.1 激素调控

许多研究者注意到种子休眠、萌发与激素种类及激素水平的关系,认为有多种激素调控种子的休眠。属于抑制物质的如脱落酸(ABA),属于萌发促进物质的如赤霉素(GA)、细胞分裂素(CTK)和乙烯。按照这一观点,休眠的引起或保持是抑制物质的存在所导致的。只有在消除或减少抑制物到一定程度,或用萌发促进物质去克制抑制物质时,休眠才能得到解除。

Luckwii(1952)在对苹果种子研究后,首先提出内源抑制剂的平衡控制着种子休眠的看法。这个概念得到其他植物有关资料的支持。早期的研究表明,种子高水平的抑制剂含量和休眠有关,而促进剂的升高与休眠解除相关。Amen(1968,1971)认为,细胞分裂素、赤霉素和抑制剂的相互作用是种子休眠萌发的机理所在。Khan 提出的休眠模式中,推测赤霉素在萌发中起主要作用,而细胞分裂素和抑制剂主要起“容许”和“阻碍”的作用。因此,赤霉素的调节萌发过程在有萌发抑制剂存在时不能发生,除非存在有足够的细胞分裂素以克服其抑制作用。这个模式的前提是细胞分裂素和抑制剂相互作用在控制赤霉素的作用上具有支配作用。这是阻碍种子在不适宜环境下萌发的安全机理。

一些简单的实验表明,很多杂草和作物种子的萌发由于使用萌发抑制剂而受到抑制,特别是 ABA。通常这样的抑制作用能被细胞分裂素所逆转,如莴苣、大麦、蔷薇科种子及苍耳属种子等。一般赤霉素仅能部分地克服 ABA 诱导的休眠,或完全无效(Khan, Waters, 1969)。然而在大多数植物中,当细胞分裂素也同时存在时,赤霉素能完全逆转抑制剂诱导的休眠(Thomes, *et al*, 1975)。可以这样假设,单独的细胞分裂素不能克服种子中 ABA 的抑制作用,内源赤霉素的缺乏可能是萌发的限制因子,虽然乙烯也可能与此有关(Karssen, 1976b)。

关于细胞分裂素与种子萌发的作用机制, Burows(1975)认为其控制可能包括 3 个主要水平,即基因水平上的控制、翻译水平上的控制和蛋白质机能上的调节。有证据表明细胞分裂素影响不同植物组织细胞膜的透性(Eostwood, Laidman, 1969; Penot, Hourmant, 1974)。也有许多证据说明细胞分裂素能调节赤霉素的水平。

关于赤霉素在种子萌发中的作用曾作出一个统一的假设(Amen, 1968; Galston, Davies, 1968),即所有被 GA 促进萌发的种子,在萌发过程的第一阶段是 GA 诱导的酶作用结果使淀粉和其他物质降解。Jones(1972)指出,GA₃ 处理大麦能增加过氧化氢酶、苹果酸合成酶和异柠檬酸裂解酶的活性。

关于 ABA 在种子休眠中的作用机制, Dure(1975)等认为,其似乎对一些早期萌发阶段