

YUANYI ZHIWU DE SHENGZHANG FAYU YU TIAOKONG

园艺植物的 生长发育与调控

刘魁英 □ 编著

园艺植物的生长发育与调控

刘魁英 编著

中国林业出版社

内容简介

本书共分 16 章,系统阐述了休眠、营养生长、顶端优势、矮化、亲和、生根、童期、花芽分化、性别、脱落、单性结实、果实膨大、直感、成熟、色泽、风味等 16 个园艺植物生长发育过程的形态特征、生理特征、内源激素特征和遗传特征,概括了遗传、栽培和生态等因素对这些生长发育过程的影响,介绍了物理调控与化学调控的方法,从理论与实践两个方面解读了园艺植物的生长发育与调控,是从事园艺植物生产、教学和科学研究的重要参考书,可以作为研究生的教材或参考书。

图书在版编目(CIP)数据

园艺植物的生长发育与调控 / 刘魁英编著. —北京:中国林业出版社, 2013. 12
ISBN 978 - 7 - 5038 - 7338 - 6

I. ①园… II. ①刘… III. ①园林植物 - 植物生长 - 研究 IV. ①S688. 01

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2014)第 001474 号

中国林业出版社·自然保护图书出版中心

策划编辑: 张 锴

责任编辑: 张 锴 周军见

出版发行 中国林业出版社(100009 北京市西城区德内大街刘海胡同 7 号)
电话: (010)83280498

网 址 <http://lycb. forestry. gov. cn>

印 刷 三河祥达印装厂

版 次 2013 年 12 月第 1 版

印 次 2013 年 12 月第 1 次

开 本 787mm × 1092mm 1/16

印 张 23. 75

字 数 570 千字

定 价 58. 00 元

前 言

植物的生长发育是基因属性通过酶的控制和代谢的调控而呈现在形态结构上的差异和生理功能上的表达，基因规定了表达的可能，而实现其形态结构和生理功能的综合反应则是建立在植物本身对环境条件的适应、营养物质的平衡以及内源激素的调控基础之上。虽然植物激素的作用机理还不十分清楚，但植物激素及其衍生物对生长发育的调控已经被广泛地应用于生产。许多园艺植物属于多年生植物，具有生命周期和年周期的特点，不同的年龄周期表现出不同的生长和发育节奏。为了达到生产上索取最大经济效益的目的，往往需要调控植物的生长发育节奏，利用物理方法或化学方法控制植物的生长发育。植物生长调节剂调控植物的生长发育是根据植物激素在植物体内时间和空间上的不均匀分布原理(如果激素在植物体内分布是均匀的，器官就不能够发生)，利用植物生长调节剂分子活性官能团与内源激素具有相似化学结构，这个活性官能团作用于靶细胞(作用中心受体)调控酶的活性来调节生物化学反应，最后表现在生理功能或形态结构上的差异。

植物的生长发育是受内源激素调控的，这种调控作用是遵循激素的平衡原理和分布不均匀原理的。所谓激素的平衡原理是指植物的生长发育是内源激素共同作用的结果，这种共同作用在相同器官是相对稳定的，不同器官发生所需要激素的种类和浓度比例是不同的，我们把这种不同器官对不同激素的种类和含量比例的稳定性称为激素平衡作用。激素分布的不均匀原理是指植物内源激素在植物不同器官内的种类和含量是不同的，否则新器官是不会发生的。

植物的生长发育还需建立在营养平衡的基础上，即某种营养水平的过高或过低都不利于新生器官的发生，只有营养平衡时植物激素才能达到调控的作用，这就是植物营养平衡优先的调控原理。

农业的可持续发展和标准化生产已经成为我国农业发展的基本国策，利用化学调控植物的生长发育似乎不符合无公害生产，化肥和植物生长调节剂这些现代科学技术带来的文明，已经成为造成农产品质量低下、环境污染和危害人体健康的元凶，纯天然成为人们欢迎的时髦农产品，这恐怕是人们对化肥和植物生长调节剂的误解。实际上农产品质量低下是化肥和生长调节剂使用不当造成的，氮肥使用过多不仅苹果的品质差，不耐贮藏，而且浪费能源，破坏土壤结构，造成硝酸盐积累，欧美和西方发达

国家的农业生产也并没有拒绝化肥和植物生长调节剂的使用，而根据果树的树体营养状况施肥，是不会造成苹果的品质差的。早在 20 世纪 70 年代欧美国家几乎找不到一片因施肥不合理造成果实品质低劣的果园。我国农民为了迎合市场对果实某些商品指标的要求，片面地追求果品产量或果实大小，反复地使用或超过合理剂量几倍甚至十几倍应用生长调节剂，还有的使用已经明令禁止在果实上使用的生长调节剂，造成果实发育畸形，品质下降，甚至残留物超标，严重影响了果品的市场，干扰了正常生长调节剂的使用。果实品质低下的原因并不在于是否使用化肥和生长调节剂，关键是使用的技术不当所致。植物激素对人和动物是安全无害的，一方面植物激素是植物体内固有的天然化合物，例如 IAA、GA、CTK、ABA 等几乎在所有的的高等植物中都能检测到，人们在长期的生活中并没有因食用植物的果实或叶片造成植物激素中毒或引起身体不畅，即使是人工合成的植物生长调节剂并不属于以杀伤有害生物为目的的化学药剂，其毒性也是相对很低的；另一方面植物激素在植物体内的分布浓度非常低，低的毒性、低的浓度对人体的影响几乎到了可以忽略不计，关键是能否正确地使用植物生长调节剂，盲目使用和完全制止使用植物生长调节剂都是不科学的。如何规范植物生长调节剂的使用，制定相应的技术规范，特别是绿色食品和出口果品的生产如何使用植物生长调节剂，已经成为果树、蔬菜和花卉等园艺植物生产调控生长发育的技术关键。本书试图通过阐述果树、蔬菜和花卉等园艺植物生长发育生理过程和影响因素，介绍物理的和化学的调控方法，为规范植物生长调节剂的使用技术提供理论依据；物理调控是采用修剪、摘心、拉枝、授粉、摘叶、套袋等非化学方法改变植物的姿态、结构，进而影响内源激素的分布或代谢产物的运输，达到调控生长发育的目的；而化学调控的方法多数是利用植物激素或生长调节剂的活性官能团作用于中心受体来调控酶的活性来影响生物化学反应的方向或速度，最后表现在生理功能或形态结构上的差异，物理调控园艺植物的生长发育具有较高的食品安全价值。

植物的生长发育是园艺生产中重要的调控内容，现代分子生物学利用扩增技术和模式植物从分子水平研究了基因结构与植物生长发育的对应关系，为基因工程改良品种奠定了理论基础，然而目前的技术水平还不能利用栽培手段人为控制某些基因的表达，生长发育的调控只能借助栽培技术调控某些关键酶的活性来影响代谢途径或形态建成，从而调控植物的生长发育，尽管这种影响非常有限，可能只在短时间内对生长发育产生影响，远不能从遗传属性上改变生长发育特性，但是这种微弱的影响一定程度上能够达到调控生长发育的目的，显然这些栽培技术的调控原理是依据植物的生理生化特征与内源激素特征，涉及休眠、顶端优势、生长、矮化、亲和、生根、脱落、童期、花芽分化、直感、成熟、色泽和风味等多种生理现象。虽然其中许多研究已经在分子生物学取得进展，但这些现象的生理机制大多数还处于假说阶段。但果树的经济效益较高，特别是大多数果树为营养繁殖和多年生特点为实验研究提供了相对一致

的实验材料，使生长发育的调控在果树、蔬菜和花卉等园艺植物上的应用最为广泛，研究得也比较深入。为此我们将分别讨论果树、蔬菜和花卉等园艺植物的生长发育生理、影响因素以及调控技术。

开篇之际，非常谢中国工程院院士束怀瑞教授为本书作序！并为本书提出了许多宝贵的修改意见。由于本书涉及文献太多，难以全面收集一一阅读，特别是有些最新的观点和最新的研究成果没有收录在内，加之本人的水平有限，难免错误或遗漏，尚请广大读者惠于指正。

编著者
2013 年 4 月

目 录

序 前 言

第一章 休 眠	(1)
第一节 休眠的生理	(1)
第二节 影响休眠的因素	(12)
第三节 休眠的调控	(23)
第二章 营养生长	(33)
第一节 营养生长的生理	(33)
第二节 影响营养生长的因素	(42)
第三节 营养生长的调控	(48)
第三章 顶端优势	(54)
第一节 顶端优势的生理	(54)
第二节 影响顶端优势的因素	(63)
第三节 顶端优势的调控	(64)
第四章 矮 化	(68)
第一节 矮化的生理	(68)
第二节 影响矮化的因素	(88)
第三节 矮化的调控	(91)
第五章 亲 和	(99)
第一节 亲和的生理	(99)
第二节 影响亲和的因素	(107)
第三节 亲和的调控	(109)
第六章 生 根	(117)
第一节 生根的生理	(117)
第二节 影响生根的因素	(125)
第三节 生根的调控	(128)
第七章 童 期	(135)
第一节 童期的生理	(135)
第二节 影响童期的因素	(140)
第三节 童期的调控	(142)
第八章 花芽分化	(149)
第一节 花芽分化的生理	(149)

第二节	影响花芽分化的因素	(169)
第三节	花芽分化的调控	(182)
第九章	性 别	(194)
第一节	性别的生理	(194)
第二节	影响性别的因素	(203)
第三节	性别的调控	(205)
第十章	脱 落	(208)
第一节	脱落的生理	(208)
第二节	影响脱落的因素	(217)
第三节	脱落的调控	(221)
第十一章	单性结实	(227)
第一节	单性结实的生理	(227)
第二节	影响单性结实的因素	(235)
第三节	单性结实的调控	(237)
第十二章	果实膨大	(243)
第一节	果实膨大的生理	(243)
第二节	影响果实膨大因素	(260)
第三节	果实膨大的调控	(264)
第十三章	直 感	(271)
第一节	直感的生理	(272)
第二节	影响直感的因素	(276)
第三节	直感的调控	(277)
第十四章	成 熟	(281)
第一节	成熟的生理	(281)
第二节	影响成熟的因素	(301)
第三节	成熟的调控	(303)
第十五章	色 泽	(311)
第一节	色泽的生理	(311)
第二节	影响色泽的因素	(325)
第三节	色泽的调控	(332)
第十六章	风 味	(339)
第一节	风味的生理	(339)
第二节	影响风味的因素	(357)
第三节	味感的调控	(362)

第一章 休眠

植物个体在发育过程中，任何具有分生能力的组织器官暂时停止生长和代谢处于暂时不活跃的状态，仅维持微弱生命活动时期的现象称为休眠。不仅种子存在休眠现象，正在生长的芽和根也存在休眠现象。休眠是一种相对现象，并非绝对停止一切生命活动，它是许多植物生长发育中一个周期性阶段，是以减少生长活动为下一个生命周期作物质准备的发育现象。如果没有经过休眠这个生理过程，就不能顺利地进行下一个周期的生命活动，生长发育就不正常进行。例如北方的树木在秋季落叶，芽生长停止以适应外界不良环境进入休眠状态，这是对寒冷条件的适应反应，翌年春天气转暖又开始萌芽和生长；又如柳树在华南地区不落叶也不能良好的休眠，生长势是极弱；温室中的葡萄提前解除休眠则花芽分化不完全，所以芽休眠是一种有益的生物学特性。根据 Lang 的分类方法把休眠分为内因休眠(endo-dormancy)、相关休眠(para-dormancy)及生态休眠(eco-dormancy)(Lang 等, 1987)。

第一节 休眠的生理

对于多年生的园艺植物来说休眠包括种子休眠和芽休眠两种，其机理具有许多相似之处，但又各有特点。种子休眠是胚休眠，而芽(bud dormancy)和根的休眠是植物生长点或花序原基的休眠，是芽或根生长的暂时停顿现象，芽休眠是一种良好的生物学特性，能使植物在恶劣的条件下生存下来。

1. 休眠的形态特征

植物种子、芽和根的休眠是生长发育过程中的一种暂停现象，是植物经过长期演化而获得的一种对环境及季节性变化的生物学适应性。无论种子休眠，还是芽或根的休眠，其形态上都表现为生长停止、呼吸降到最低的水平，基本没有生命活动。

● 种子的休眠 种子的休眠可分为原发休眠(primary dormancy)和次生休眠(secondary dormancy)，原发休眠也称初生休眠，是种子在采收前或脱离母体前因生理变化引起的休眠，而次生休眠是在采收后原来无休眠或解除休眠后由于高湿、低氧、高二氧化碳、低水势或缺乏光照等不适宜环境条件影响诱发的休眠。诱发进入次生休眠的种子可以有部分的原发休眠(原发休眠已部分解除)或没有原发休眠。如苹果低温层积原发休眠尚未完全解除，在 25℃ 下中断 20d 即可进入次生休眠；榛子采下有相当部分种子可以发芽，但经过干燥后进入次生休眠，需要用低温层积处理才能解除休眠。种子休眠对于多年生植物是一个非常重要的生理过程，有些植物种子休眠是由于种(果)皮坚硬、致密、不易透水透气等物理因素造成种皮或果皮结构上的障碍，机械地阻碍种胚的生长，在自然条件下通过机械磨伤、冻融交替、土壤微生物的活动之后才能解除休眠；也可能是种皮内含有某种生

长抑制物质转移到胚而使胚处于休眠状态，或是种皮透性差使种胚含有的抑制物质不能通过种皮而需要鸟类或哺乳动物消化道软化淋洗掉。还有些植物种胚发育不全，如银杏种子脱落时种胚只有成熟胚的 1/3 大小，采收后必须经过 4~5 个月的生长(曹帮华等，1995)，常绿果树的油棕种胚则需要几年才生长到应有的大小，是一种假休眠；苹果、梨、桃、樱桃等的种子是种胚生理上的休眠，虽然形态上已充分发育，但仍然需要在一定低温和湿度、通气条件下的后熟才能萌发生长，未经过充分后熟的胚不能发芽，或即使发芽，生长也不正常。苹果和梨等休眠的离体胚在发芽时表现为发芽率低，一般在适宜的温度下经两周发芽率 <30%，而通过休眠的种子 3d 内发芽率可达 95%~100%；未通过休眠的种子两片子叶变绿情况不对称，在培养皿内接近水的一片叶片变绿，主根生长不正常(表 1-1)，随着层积天数的增加，发芽率、子叶变绿情况和主根生长趋于正常。

表 1-1 不同层积时间的苹果种胚在 25℃ 下培养 9d 后的生长情况

层积周数	发芽 (%)	两子叶均变绿的胚 (%)	只一个子叶变绿的胚 (%)	主根平均长 (mm)
0	9	7	42	1.9
2	12	22	27	2.2
4	24	73	5	3.7
6	39	97	2	9.1
8	51	100	0	9.9
10	59	100	0	10.9
12	65	100	0	11.9
14	79	100	0	21.4

桃种子未充分后熟而发芽后的主要表现是上胚轴或新梢休眠，这种状态如不经过低温处理，节间在温室内生长可长达十年也不伸长，形成所谓的生理矮化苗，只有再经过低温才可正常生长。还有一类种子胚常需要两个低温期，第一次低温使根通过休眠萌发，经过一个暖期生长后再经低温才能使下胚轴通过休眠正常生长，Flemion(1937)称之为双重休眠(double dormancy)，山楂就属此类型。

很多植物种子的休眠与温度有密切的关系，改变温度能够导致休眠解除，Bewley 等(1982)认为这是细胞的突然变化改变了细胞的膜相，细胞膜在低温下呈凝胶状态，而在高温下呈流体状态，当细胞膜的状态发生变化时许多特性亦随之改变，从而影响膜的透性和酶的活性，这一情况促使与萌发有关的细胞生理过程发生变化。许多化学物质能解除种子的休眠，如乙醚、氯仿、丙酮和乙醇等。Taylorson 等(1979)指出这些化学物质是通过膜的作用而产生生理效应的，Raven 等(1982)指出大部分植物激素都是脂溶性的，当其由外部施给种子时也会影响到膜的特性。

• 芽的休眠 芽休眠的生理学特征与种子休眠不同，种子休眠结束启动营养生长，而芽的休眠结束往往启动新的器官产生，当然这种新器官的产生取决于休眠期间的物质积累能否满足形态建成的需要。Lang 等(1987)将果树的芽休眠分为预休眠(pre-dormancy)、内因休眠(endo-dormancy)和生态休眠(eco-dormancy)三种类型。预休眠是芽受其他器官的抑制或由于顶端优势作用造成从生长季节就开始，如果这些抑制器官的作用消失，如断枝或

落叶可解除休眠；内休眠是芽体内的生理活动，需要一定量的低温（7℃）累积才能打破；生态休眠是指晚冬初春期间外界环境中不适合的低温造成的强迫休眠，温度上升解除环境胁迫即可恢复生长。Saure 则将芽的休眠分为预休眠（pre-dormancy），真休眠及压抑性休眠三个阶段，冬季温暖地区以真休眠的结束决定果树芽的萌发，而冬季寒冷地区真休眠结束、压抑性休眠消失时果树才萌芽。Fuchigami 等（1987）对温带多年生木本植物的休眠提出一种生长阶段模式。从萌芽开始（zero growth stage, 0GS），新抽出的芽稍即处在预休眠相，春稍经过生长高峰（90GS），到营养生长停止，顶芽形成（180GS）之后，芽即进入深度的真休眠相（deep endo-dormancy）；枝稍落叶（270GS）开始接受低温芽进入真休眠的浅真休眠相（shallow endo-dormancy）；待芽满足低温需求（315GS）而低温仍继续时，芽即处于环境休眠相；待气温回升芽回到萌芽（0GS）原点。该模式强调各阶段都有不同深度，并在各休眠期内呈重叠或消长的变化。

第一阶段是预休眠阶段，主要是由于器官的相关抑制，如延伸生长茎尖或叶片的影响使侧芽进入休眠，新梢停长后结实削弱根系生长形成的反馈作用，使新梢的侧芽不易萌发等。属于相关休眠（para-dormancy），即导致生长控制的反应信息源起于该器官（或组织）以外的其他结构。

第二阶段是真休眠阶段，属于内因休眠（endo-dormancy），由芽内部因素控制，即使环境条件适合也不能生长，真休眠又可分成早期休眠、深眠期和后期休眠。

第三阶段是被迫休眠阶段，即生态休眠（eco-dormancy），芽本身具有正常生长的潜力而缺乏必要水、热、光、气等环境条件，落叶果树由于所处地区冬春季温度状况不同，树本身对冷温的要求量不同，而具体原因也不尽一致。

在冬季温暖地区，芽真休眠的结束决定果树的萌动，而冬季寒冷地区则芽真休眠结束，并且强迫休眠消失果树才萌芽。休眠的开始到结束是一个渐进的发展过程，早期的转变是对外界条件的要求逐步由宽变窄的过程，如原来适于生长的温度范围较宽，逐步变得只有一定温度下才能生长，而自然条件下又不出现这种严格的条件，从而进入休眠。后期的转变包括对外界条件的要求范围逐步由窄变宽，如最初只有在一定高温下才可恢复生长，逐步发展到在低温下也可恢复生长。Faust 又以能否接受催芽反应，将真休眠进一步分为深真休眠和浅真休眠两个阶段，深真休眠阶段无论何种处理均不能解除休眠，只有在浅真休眠阶段的芽休眠才能够被人为打破。

● 根的休眠 关于根的休眠研究资料很少，可能根的休眠在地下，研究不方便，而且研究意义也不是很大。从形态上看，根的休眠与芽的休眠极其相似，表现为生长的暂时停顿。苹果成年树根系一年内有 2~3 次生长高峰，休眠穿插在生长高峰之间。

2. 休眠的生理生化特征

● 种子的休眠 种子休眠的生理特征表现在呼吸上。Major（1968）首先提出 PPP 途径（磷酸戊糖途径）在解除种子休眠中的作用，而后经 Miklos（1976）等逐渐在大麦和燕麦种子试验中证实，逐渐提出代谢途径由糖酵解-三羧酸循环（EMP-TCA）转向磷酸戊糖途径（PPP）才是休眠解除的原因，以至于 Roberts 等人提出 PPP 解除休眠机制学说，认为休眠解除是糖代谢方式从 EMP-TCA 转向 PPP 的结果，休眠种子中不具备发芽种子中所存在的 PPP 途径，PPP 途径的产物（5-磷酸核酮糖）是 DNA 和 RNA 的结构物质。这个学说在草本植物中研究较多，木本植物种子的研究也有报道。赵永华等（2000；2001）指出 PPP 途径

的活化是西洋参种子解除休眠的关键，休眠的打破是糖代谢方式从 EMP/TCA 转向 PPP 途径的结果，呼吸抑制剂 NaN_3 促进西洋参种子破眠作用就是通过 PPP 途径的作用而实现的。王家源(2007)指出青钱柳(*Cyclocarya paliurus*)种子在层积初期糖代谢以 EMP-TCA 环途径为主，随着层积时间的增长，PPP 途径在糖代谢途径中的作用越来越大，并推测低温解除休眠的方式可能是低温促使过氧化物酶活性的增高及新的同工酶合成，使途径加速导致休眠解除和萌发加速。鉴于 PPP 途径的重要性，侯夫云(2005)还对 PPP 途径中两个关键酶 6-PGDH 和 G-6-PDH 基因进行克隆和功能分析，结果表明种子缺乏 PPP 途径就不能发芽，PPP 途径可以产生 DNA、RNA 的前身物质，而这些物质是种子发芽所必需的，这一途径的建立可能是种子休眠破除的原因。Robert(1973)指出解除休眠是一个有氧过程，对氧的需求解释为与 NADPH 的需要氧化有关，还原型辅酶 II (NADPH) 从还原态转化为 NADP，能使 PPP 途径顺利的持续进行，倘若种皮透气性不良，就有利于糖酵解途径种子不能萌发；如果种皮透性良好氧供应充分，PPP 途径则可以得到满足而顺利进行，于是种子就能发芽。Gaber(1967)用同位素示踪法研究大麦种子时得出，在吸水 8h 内从 EMP 途径转入 PPP 途径，是休眠种子转入发芽状态的关键所在。因此，种子从休眠到萌发，是 EMP-TCA 途径到 PPP 途径的转变。

生理休眠胚在低温下发生一系列生理变化，后熟完成可解除芽的休眠。苹果、桃、甜樱桃等休眠种胚的后熟，首先表现出大量的吸水膨胀，以后种子含水量趋于平稳，后熟结束准备发芽时又大量吸水，如果层积的前几周胚的水分含量不充分会推迟与后熟有关的代谢过程而延长了后熟期。因为吸胀可使胶体水合，酶被重新激活，溶质扩散，细胞膜重排，恢复半透性。在低温后熟期对氧的需求量低，呼吸率变化不大，只有在后期，随着胚的萌动，呼吸上升需氧量增加，将后熟中的苹果种子从 $8 \sim 5^\circ\text{C}$ 转移到 $15 \sim 20^\circ\text{C}$ 条件下可引起次生休眠，并使呼吸率急剧升高。高温下种子浸于水中并不导致呼吸增加，可能是由于种子低温下形成的有利发芽因素被高浓度 O_2 破坏，也可能是酚类物质被氧化抑制了发芽。种子吸胀后物质代谢的变化，在樱桃 4 个品种和核桃上的研究表明总糖含量增加，苹果胚中单糖、寡糖、淀粉等在后熟期中也是表现增加，酸樱桃、苹果贮藏的拟脂下降，转化为糖用于呼吸；苹果种子在后熟过程中总 N 量无变化，但是氨基酸和可溶性 N 增加，蛋白水解，同时合成新的蛋白质；蛋白酶在后熟中期活性高，酸性脂酶在中期的后段增高，随后碱性脂酶活性增高，酸性磷酸酶一直活性较强，而以中期、末期更强。葡萄糖根皮苷酶自中期开始到后期其活性逐步增强；

Lewak(1977)根据水分、 O_2 物质代谢和激素含量的变化以及 DNA、RNA 的变化，将苹果种子后熟期分为三个阶段：前 20d 为第一阶段，特点是吸水多，需 O_2 少，代谢活动弱，某些酶 2 周后才有活动，例外的是酸性磷酸酶活性高，触酶到此期末才开始升高。生长促进型激素的量无明显变化，ABA 下降，可能还有其他抑制物下降。但 HCN 出现高峰，但未见抗氰呼吸，可能与苹果后熟过程有关。此期可看作是解除原发休眠机制的时期，是使种子代谢活跃的准备时期。第二阶段从后熟期 20 ~ 60d 左右，是后熟种子的萌发催化期或萌动期。它的适温为 15°C ，水解和降解过程为主，酸性脂酶、过氧化物酶(POD)和酸性磷酸酶活性高，贮藏的拟酯下降，拟脂体解体，蛋白酶活性最高。可溶性蛋白和游离氨基酸含量最高，RNA 猛增，ABA 减少， GA_4 和 CTK 最高，根皮苷增多而扁桃苷下降，呼吸产生的能量增多是本期开始的主要标志。第三阶段到开始生长，为萌发的

合成代谢期。水解酶活性比前一期弱。只有碱性酯酶不同，它的活动适温较高，该酶活性与生长有关而与解除休眠关系不大。RNA 的合成一直保持较高水平。核仁增大，淀粉在本期末降解，蛋白质合成量大增。完成了胚根开始生长的最后准备，具有生活植物的全部基本能力，可以出现生长。这一阶段与内源激素动态不一定有直接关系。因这时内源激素无明显变化，外用激素效果也不明显。

关于胚休眠和解除休眠的机理仍处在假说阶段，传统的假说都是根据低温对于胚的代谢或内源激素变化而建立的。Lewak(1985)认为低温、绝氧等因素引起细胞膜透性的改变导致了代谢和生长物质的变化，表现在种子吸胀、萌动和生长的三个阶段交错重叠进行的，完成整个休眠过程。在湿润低温条件下很难将解除休眠与萌动、生长分开，因为这三者是交错重叠进行，其中出现的某些变化可能是萌动的变化，而不是解除休眠的变化，如苹果胚内氨基酸在低温下提高与休眠无关而与胚的吸胀或发芽有关。苹果胚在 20℃ 并未解除休眠，但与 5℃ 下的胚一样可看到 POD 活性提高。显然 POD 的活性变化与解除休眠是无关的。关于呼吸的研究也有不同的报告(Côme 等 1982)，用苹果胚的研究发现休眠胚与非休眠胚在胚根伸长前的整个时期内呼吸活性一样，以后则是非休眠的胚其胚根的“生长”使呼吸比休眠的胚更强，并不是非休眠状态使呼吸增强。曾有研究核酸代谢与休眠的关系，虽然尚未能证明核酸代谢与苹果胚休眠有关，但在榛子和梨种子休眠的研究中已证明核酸代谢能力的增强与解除休眠有关(Khan, 1977)，表明了基因的调控作用。休眠会影响萌动，而萌动又限制了生长。区分萌动与生长的标准是胚根是否伸出种皮，根在种皮内为可逆反应，脱水不死，复水又伸长，胚根伸出种皮后脱水则胚根死亡，这种不可逆的生理转变将萌动与生长分开。如果未能充分解除休眠则萌动不充分，从而生长不正常，萌动愈不充分则幼苗生长的愈不正常。这就解释了层积不充分的种子虽然可以发芽但生长不正常的原因。所有解除休眠的处理都可促进萌动的正常完成。相反，导致次生休眠的条件，也使胚不能完成萌动阶段的变化。因此，要了解种子休眠及解除休眠的机制，必须同时了解控制萌动本身的机理。用湿润和低温处理休眠的胚或种子的方法，难以区分这三个阶段。然而在低温条件下贮藏的果实，其种子未必充分吸胀，虽然此时需要低温的时间比层积的要长，但它可以只解除休眠而无萌动和生长过程。用这种方法可以测定解除休眠、萌动和生长的最适温度，也可解释在不同温度下胚的各种表现的原因。将种子从刚采下的果实中取出后，立即放入冷的饱和的空气中，也可以只解除休眠而无萌动过程，但这点较难办到，于绝氧条件较高的温度(20℃)中，可经较短时间(21d)即解除休眠而无萌动和生长过程。从这方面研究代谢和激素平衡的变化，有可能更好地阐明休眠和解除休眠的机理。

许多研究已证明子叶和胚轴间有生理上的相关性，去掉桃胚的全部子叶，可改善桃休眠胚的发芽，可不用低温处理而使之正常萌发。苹果的休眠胚去掉大部分子叶可使之萌发，但不能完全解除休眠，萌发速度较慢，以两个子叶各留一小部分发芽较好。榛子和苹果也有类似现象。子叶影响胚轴，而胚轴可影响子叶贮藏物的水解。胚休眠可能受这种相关制约，解除休眠在于改变这种关系，使之失去相关制约的能力，诱导进入次生休眠则重新建立或加强了这种关系。这种关系可能与激素调节有关。因此，这点可能就是用整个胚或种子的研究不易得到完满解释的又一原因。苹果种子休眠主要是胚根，它受子叶控制。诱导胚根进入或解除休眠的机制可能影响了由子叶到胚根的信息传递，或者是影响了胚根分生组织对由子叶来的信息(刺激或抑制)的感受能力，也可能两方面情况都有。

● 芽的休眠 植物在生长发育进程中常常穿插进或长或短的休眠期,落叶果树芽内休眠期变化与休眠种子的变化有相似之处,表现为各种酶的活性降低。果树的芽进入休眠后,无论在形态、生理生化、营养物质方面,还是在内源激素以及多胺等方面,都与胚休眠一样会发生一系列变化,芽体生长虽然停止,但生命活动仍在继续;芽内的可溶性糖、淀粉、蛋白质及氨基酸含量发生变化,体内贮藏的碳水化合物是树体抵御冬季严寒、冬季休眠消耗、萌芽和春季萌动生长的物质基础。

首先,芽休眠过程中可溶性糖、淀粉、蛋白质及氨基酸含量发生变化。Young(1989)通过在苹果上试验发现,木质部汁液中的可溶性糖会在休眠结束时向发育中的芽聚集。高东升(1999)对休眠桃树枝条及花芽中碳水化合物的含量变化作了测定,发现自然休眠期间桃树一年生枝条中淀粉和总糖含量变化平缓;休眠结束后糖含量迅速上升,淀粉则是下降态势,花芽中碳水化全物含量亦有相似变化。Khanizadeh 等(1994)于休眠开始时期测定了苹果花芽中氨基酸的含量,发现处于生长发育阶段的苹果花芽中极性氨基酸,尤其是亲水性和带电荷氨基酸含量增加,疏水性氨基酸减少。说明极性氨基酸在苹果花芽休眠中所起的作用可能与其他极性物质相同,并且生长发育阶段的亲水性。疏水性和带电荷氨基区含量符合二项分布。Siminovitach 等(1963)报道指出苹果花芽中的可溶性蛋白质含量在休眠期中会有所增加,以适应较低的温度。

其次,芽休眠过程中 SOD、POD、CAT、酚氧化酶(POX)等酶活性发生变化。在种子形成初期,磷酸酶、转氨酶、谷酰胺合成酶和精氨酸酶活性增加,而成熟时这些酶活性下降,到胚休眠期结束时,种子即表现出由基因控制的休眠,这种休眠只能通过后熟才能解除。在自然休眠的初期,CAT 酶活性较强,至深休眠期酶活性降低,一直持续下降至解除休眠期,一旦休眠完全解除,CAT 酶活性才有所上升。Wang 等(1991)用 TDZ 处理苹果(*Mulus domestica* Borkh. cv. York Imperial)打破其芽休眠,调查与之相关的 CAT、POD、POX 活性并做电泳寻找其同功酶谱。在萌芽期间 CAT 的活性及其同功酶组成数量(numbers of isoenzymic components)逐渐增加,而在芽开始生长后减少。在休眠期内 POD 活性最高,而在芽膨大期 POD 活性下降,萌芽时再升高,展叶时又下降;通过凝胶电泳发现了几种 POD 同功异构酶。在苹果芽不同的生长阶段均发现了相同的组成,除了一种 POD 同功酶—— P_3 在 TDZ 处理后 12d 消失。在苹果芽生长过程中 POX 的活性与 POD 呈负相关。王连荣等(2006)研究温室早露蟠桃休眠期根系酶活性表明,在休眠期 15℃ 土壤温度处理根系内 IOD 活性保持较低水平;15℃ 处理根系内 SOD 活性变化幅度大而对照处理变化平稳;12 月 30 日前,15℃ 处理和对照根系内 IPD 活性变化趋势相似,12 月 30 日后,15℃ 处理 IOD 活性迅速降低,而对照保持较高的 POD 活性,表明在桃树芽休眠期,15℃ 土壤温度处理比对照有利于根系的生长。

再者,芽休眠过程中脂类物质也发生变化。Wang 等(1990)分析几种构成芽细胞膜成分脂肪酸在苹果芽休眠过程中的消长规律,指出红元帅苹果的芽在进入真休眠期间,磷脂与亚油酸(linolenic acid, 18:2)的含量会逐渐上升,并在 2 月上旬达到最高,此时亚麻酸(linolenic acid. 18:3)则不变,亚麻酸与亚油酸的比例是 1:1。当芽需求的低温得到满足以后,亚油酸大幅减少,亚麻酸则大幅增加,表示亚油酸去饱和酶(linoleic acid desaturase)活性增加,亚油酸被降解为亚麻酸。到萌芽前 18:3/18:2 的比值会提升到 2:1,此时芽细胞中 PC (phasphatidyl choline)的含量要比其他磷脂高到 50% ~ 80%,所有芽中磷脂的含

量也在萌芽前较休眠期间倍增。由于亚油酸转换成亚麻酸时需要大量的还原能及 O_2 ，而去饱和酶(desaturase)在 H_2O_2 存在下无法活化，因此脂肪酸在进行饱和反应时需要同时进行消除过氧化氢的反应。果树芽中有几组酶系统可以消除 H_2O_2 ，其中较大量的有抗坏血酸自由基还原酶(ascorbate free radical reductase)、抗坏血酸酶、过氧化氢酶(CAT)、超氧化物歧化酶(SOD)、触酶(catalase)以及 POD 等。此外还有谷胱甘肽还原酶(glutathione reductase)以及去氧抗坏血酸还原酶(dehydroascorbate reductase)等酶。

用 CTK 或人工合成的细胞激动素类似物苯基噻二唑基脲(TDZ)、硝基胍(nitroguanidins)等物质都可用来打破苹果腋芽的预休眠，在解除预休眠的同时，脂类物质也发生变化，细胞膜上半乳糖磷脂(galactophospholipid)及不饱和脂肪酸与饱和脂肪酸的比例会发生改变。此时游离固醇类(free sterol)与磷脂(phospholipid)的比例会减少，油菜甾醇与豆甾醇复合物对谷甾醇的比例会增加。当芽的需冷量即将满足时，芽轴中的脂酶活性急剧增加。Liu 等认为脂酶活力在解除休眠中的作用是完整的，而且脂酶在导致膜脂组成的变化中的作用与水向自由态的转变是一致的。可见芽在解除休眠恢复生长的过程中，细胞膜的结构也同时发生变化，使溶质与水分进入细胞质的通透性增加。膜脂的物理状态在决定植物组织的生理功能方面具有重要作用。

Ca^{2+} 是植物细胞的第二信使，在调控芽休眠中也起着重要的作用。Jian 等(1997; 2000)发现杨树和桑树休眠的过程中，芽细胞内 Ca^{2+} 的亚细胞定位随日照时间的变化而变化，长日照下 Ca^{2+} 主要分布在液泡、细胞间隙和质体上，以及细胞壁和胞间连丝的入口处；经过一段时间的短日照后芽休眠开始，细胞间隙中的 Ca^{2+} 减少，细胞液和细胞核中提高，随着短日照天数的增加和休眠的发展，大量的 Ca^{2+} 向细胞液和细胞核转移；进入深休眠以后 Ca^{2+} 重新向细胞壁和细胞间隙中转移。在桃树上也发现类似的现象(Wang 等, 2008)， Ca^{2+} 起着传递短日照信号的作用(Love 等, 2004)。Pang 等(2007)研究发现 Ca^{2+} 通过 $Ca^{2+} - ATPase$ 、钙调素(Calmodulin)、钙调素结合蛋白、钙离子依赖的蛋白激酶(CDPK)等对葡萄的芽休眠进行调控。

3. 休眠的内源激素特征

● 种子的休眠 遗传学和生理学研究已经表明了 ABA 和 GA 等植物内源激素对控制种子休眠和萌动发挥着重要作用。Khan (1989) 提出种子休眠萌发调节的三因子学说，认为种子休眠与发芽主要由 GA、CTK 和发芽抑制物所调控，也就是说成熟种子能否萌发与种子内部激素的种类和含量存在直接的关系，GA 在调节种子萌发中起原初作用，抑制物阻碍萌发，而 CTK 则消除抑制物的影响。苹果种子休眠开始于种子成熟的初期，充分成熟时 GA 下降，此时 $GA_7:GA_4$ 达到 1:10，取出种子干燥后这种比例会颠倒过来。随着种子的成熟，ABA 在种皮、胚轴和子叶内同时积累，种子发芽率下降。现已证明玉米种胚的 ABA 是来自母体和种胚自身，果树 ABA 主要来自叶片，摘除子叶可以在一定程度上减少种皮、子叶和胚轴内 ABA 的含量，但只是在后期胚轴和种皮内 ABA 含量才明显低于对照，然而这种差异对种子的萌发率并无影响，也就是摘除叶芽也不能增加萌发率，对照和处理均为 0%，这可能是摘除叶子虽然减少 ABA，但仍未达到消除抑制生长的有效浓度范围，也许有其他抑制因素。苹果种子成熟时还伴有一些酚类物质质量的变化而影响 IAA 氧化酶活性，使种子中 IAA 水平下降，原因是根皮苷会影响 IAA 水平。种子在后熟期间内源激素就发生了变化，苹果、桃、甜樱桃、核桃(王勇等, 2003)、葡萄种子中均含有

ABA,但它不是唯一的抑制剂。在一些需低温解除休眠的种子中,其种皮含有酚类物质可阻碍 O_2 进入,苹果种子内的影响因子主要是根皮苷,随种子休眠解除,种皮根皮苷含量随之下降,而积累于胚内。它对种子萌发有双重作用,在后期它与其他调节物质可一起促进发芽。扁桃苷在蔷薇科植物种子中含量较高,它本身不影响苹果等种子发芽,但其代解产物 HCN 对呼吸有抑制作用,并影响正常代谢。蔷薇科植物有破坏扁桃苷的系统。苹果种子在层积 20d 后扁桃苷含量即开始大量下降。不同树种生理休眠的胚中含有 GAs 不同,苹果胚中的 GA_4 、 GA_7 较多, GA_9 少。 GA_4 在层积后 3 周上升,第 7 周恢复到原来的水平。而 GA_7 前 8 周无变动,结束时下降。榛子和樱桃属的种子在后熟中 GA 持续增高。CTK 在休眠的胚中含量很低,苹果层积 35d 内 CTK 呈增长趋势,以后逐步下降,结合态的 CTK 在后熟开始时最高,以后呈波动趋势。应当指出,同一种内源激素含量的变动受生物合成和降解以及游离态和结合态相互转变的影响。在种子不同组织和器官间的含量还受互相运转的影响。用 ^{14}C -ABA 1mg/L 处理后熟过的金冠苹果胚 14d,置于不含 ABA 的培养基中培养,胚发芽缓慢; ^{14}C -ABA 处理后再于 N_2 中处理 15d 则胚可很快发芽,分析胚中保留的游离态 ABA,两者相差不多,但前者含有结合态 ABA 比 N_2 处理的多出 2 倍以上。分析水淋洗液中洗出的物质,绝氧处理得到的总淋洗物为前者的 5 倍。淋洗出的 ^{14}C -ABA 放射活性为前者的 4.2 倍,其中游离态($\pm$)ABA 为前者的 1.4 倍,并有大量的结合态 ABA,说明 ABA 可被淋洗掉。此外用 N_2 绝氧处理的,淋洗物中还有红花菜豆酸和二氢红花菜豆酸等抑制物质。绝氧处理下的淋洗液中,极性强的化合物含量比通气下的高约 60 倍。这充分说明在绝氧条件下,膜透性大大提高了,ABA 的降解也是一个原因(Barthe 等,1988)。乙烯(Eth)在种子萌发过程中主要作用是增强种子的呼吸作用或增加水势,促进胚轴中胚根细胞的扩大,利于胚轴的伸长,同时也促进根毛的分化。在种子休眠过程中,虽然 Eth 能够促进一些物种解除休眠,但许多植物 Eth 处理并不够解除种子的休眠。虽然 Eth 能够阻止种子在光下萌发,但 Eth 处理不能完全解除休眠(Leubner 等,1998)。Eth 在不同休眠类型种子中释放量也存在一定的差异,非休眠种子的释放量较高,并且 Eth 释放量的峰值与种子萌发的完成基本一致,这说明 Eth 合成与分解的过程与 Eth 发挥生物功能的过程是相互联系在一起的。在烟草(*Nicotiana tabacum*)种子的萌发过程中,内源 Eth 能够诱导 ABA 敏感型 $Ip-1$, 3-葡聚糖酶($\beta Glu I$)基因的高水平表达,该基因的高水平表达有利于胚乳的破裂,促进种子的萌发,但 Eth 并不影响 $\beta Glu I$ 基因表达的时空模式(Beaudoin 等,2000)。Eth 与 ABA 相互作用能够打破种子休眠,有利于种子的萌发。组成型三重反应突变体 *ctr1* 和 1-氨基环丙基羧酸(ACC)处理的野生型种子对 ABA 的敏感性降低,有利于种子解除休眠,*ctr1-2* 突变体积累 GA 能够抵消体内 ABA 对休眠的诱导作用。另外,黑黄檀(*Dalbergia fusca*)种子的萌发率和萌发进程被 1mmol/L 和 2.5mmol/L ABA 显著抑制。而 1mmol/L ABA 对黑黄檀种子萌发的抑制作用能够被 0.1 ~ 10mmol/L CEPA 所拮抗(Ogawa 等,2003)。因此 Eth 是 ABA 诱导休眠、抑制种子萌发的拮抗剂。GA 和 Eth 在休眠上功能互补,外源添加 GA 能够恢复拟南芥 *gal-3* 的萌发,可能与 GA 能够诱导吸胀种子中 ACO 的表达直接相关,但过量的 Eth 也能够诱导拟南芥突变体 *gal* 种子在正常光照条件下萌发,在黑暗的条件下 Eth 并不能够恢复该突变体的萌发,这是 Eth 通过不同的途径促进 GA 的合成,但 GA 的合成又需要光照条件(Bleecker 等,1988; Koornneef 等,1994),所以在黑暗的条件下 Eth 不能够恢复突变体 *gal* 种子的萌发。对于

Eth 突变体, 高浓度的 GA 可使突变体 *ctr1* 种子的萌发恢复到野生型水平, 但 Eth 并不能够解除番茄突变体 *gib-1* 种子的休眠 (Groot 等, 1987; Rinne 等, 1998)。总之, Eth 通过与 ABA 或 GA 之间的相互作用能够促进种子的萌发, 减弱 ABA 对种子休眠诱导和萌发的抑制作用。此外各激素间还有互相协同、拮抗、诱导、反馈等作用, 所以对激素动态的分析, 既要分析其形态, 还要考虑相互关系。

● 芽的休眠 研究一直认为果树芽休眠的调控与植物激素的参与有关。毕桂红等 (1995) 在对苹果幼树内源 IAA、ABA 的周年变化进行测定时发现, 秋季落叶时 IAA 含量较低, 而 ABA 含量则在落叶后剧烈增加, IAA/ABA 比值于冬季休眠时最低。Crabbe (1994) 探讨激素调控休眠的机制时指出, 传统研究认为 ABA 是造成植物芽休眠的激素, CTK 具有解除休眠的作用, 今天看来这个推想已不尽正确。在某些情况下, 激素的确在解除休眠的过程中扮演着一定的角色, 夏末秋初的芽处于预休眠阶段, 摘心去除顶芽可使位于顶芽下部的第一个腋芽解除顶端优势的抑制萌动, 若再在剪口处理 IAA 又会使苹果的剪口下第一腋芽回到停滞状态。Crabbe (1994) 还发现在冬季温暖低温不足的地区, 果树多以水平整枝的方式来促进侧芽萌发, 因为扭梢等措施可阻碍 IAA 的极性运输, 减少枝条的休眠深度, 反之外加 IAA 的处理则有延迟萌芽的效应。植物生长抑制剂一直被看做是造成芽休眠的原因之一, ABA 会延迟苹果的萌芽。在杏树花芽中 ABA 含量最高的往往开花迟, ABA 浓度随树体萌发势增加而增加, 说明 ABA 含量愈多对低温需求量愈高, 萌芽愈迟, 这些反应似乎都与 ABA 有关, 但 ABA 在果树、蔬菜和花卉等园艺植物休眠上所起的作用仍受到质疑。Freeman (1981) 在试验中发现桃花芽内 ABA 含量并非形成休眠的基本因子。苹果芽内 ABA 含量在休眠期间下降, 且在低温需求量低的品种下降迅速, 可能是这些品种低温需求满足后 ABA 代谢能力得到加强的一种反应。ABA 可能对低温需求无任何影响。Or 等 (2000) 对葡萄 (*cv. Perlette Vines*) 在休眠各阶段的 ABA 含量做了测定。发现在休眠最深时 ABA 含量最高, 但 ABA 含量的下降与休眠的解除并不一致, 这说明 ABA 与果树芽休眠形成之间似乎并不直接相关。Saure (1985) 指出 CTK 可以拮抗顶端优势, 使生长稍上的腋芽解除休眠。Masia (1993) 对桃花芽中激素含量作了测定, 发现当低温需求量满足时玉米素含量增加, 同时可使芽萌动。用解除休眠的化学物质 DNOC (dinitro-o-cresol) 油, 氰胺 (hydrogen cyanamide) 处理苹果休眠芽, 然后测定汁液中山梨糖醇、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 、 K^{+} 和 ZT 型细胞激动素 (zeatin-type cytokinin) 的含量, 结果表明 CTK 的含量在喷施解除休眠剂之后快速增加, 恰在萌芽前或萌芽开始时达到顶点, 木质部中 CTK 的含量较其他年份提前 5 周上升。Cook 等 (1998) 对李树喷施 2% DNOC 油, 并将枝条分为基部的一半和末端的一半分别测定木质部汁液、树皮及其相连的芽、木质部中 CTK 含量, 结果发现枝条末端木质部汁液中 CTK 含量的上升比枝条基部快得多, 枝条末端的 CTK 含量在萌芽期达到顶峰, 其峰值较基都要高; 在树皮与芽内, 枝条末端的 CTK 含量最初高于基部, 但在芽将要萌动时, 枝条基部的 CTK 含量迅速上升并达到顶点, 峰值水平高于枝条末端。苹果休眠过程中花芽内源多胺 (polyamine) 的含量也会发生变化, 芽的低温需求满足时腐胺 (putrescine)、亚精胺 (spermidine) 和精胺 (spermine) 的含量明显上升。多胺的生物合成抑制剂 α -DFMA (α -difluoro methyl argincine, α -二氟甲基精氨酸) 或 α -DFMO (α -difluoro methyl ornithine, α -二氟甲基鸟氨酸) 也会抑制芽的萌发与生长, 且 DFMO 比 DFMA 抑制作用更强, 说明多胺能够解除休眠, 但在芽的低温需求满足后, 喷施 DFMA 和 DFMO