

〔日〕藤伊 正 著



植物的休眠与发芽

科学出版社

12104/115

植物的休眠与发芽

〔日〕藤伊 正 著

刘瑞征 译



科学出版社

1980

255348



北林图 A00050186

内 容 简 介

本书是日本东京大学出版会为青年人出版的生物学丛书之一。它阐述了有关高等植物的休眠和发芽的生理生化基础理论。主要包括休眠的生物学意义、休眠类型、休眠和发芽的机理以及休眠和发芽萌动期的生物化学变化等内容。其中,对植物激素和光敏素在休眠和发芽中的作用机理作了重点的阐述和分析。本书在评述当前的研究状况和各种学术见解的同时,提出了进一步深入研究的课题和方向。可供生物科学和农林方面的科研、教学和生产工作者以及有关专业的大学生参阅。

藤伊 正 著

植物の休眠と発芽

東京大学出版会, 1975

植物的休眠与发芽

〔日〕藤伊 正 著

刘瑞征 译

*

科学出版社出版

北京朝阳门内大街 137 号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1980 年 10 月第 一 版 开本: 787 × 1092 1/32

1980 年 10 月第一次印刷 印张: 3 1/4

印数: 0001—5,470 字数: 59,000

统一书号: 13031 · 1345

本社书号: 1868 · 13—10

定 价: 0.30 元

前 言

今天在地球上生存的生物,可以认为是自生命起源以来,出色地适应了地球上环境变迁的生物。因此,如果说在这漫长岁月中,由于生命与环境之间的相互作用,而以各种各样形式刻划在现今生物的可看见的特性之中,是不过分的。在生物的个体或代谢水平上所看到的“计时机理”就可表明这一点。生物在其生活周期内,凭借着它们的内在因素与环境因素之间的相互依赖关系而得以维持生命,繁殖后代。

许多植物在其整个生活周期中,至少一次甚至数次地产生表现休眠状态的器官。休眠器官的形成和休眠状态的维持,不仅是被动地适应不利于有机体代谢活动的环境条件,而且在许多场合是受参与发生过程的内在因素积极控制的。这些休眠器官处于形态上未分化、生理上活性极微弱的状态。但是可以认为,它不仅是适应不利于维持生命的环境条件,而且是能以控制生活周期不可逆地进行的器官;同时是蕴藏着重新开始新的生活周期或生活阶段的能力器官,这一点是有重要意义的。因此,理解休眠和发芽的生理,对理解生活周期的内在和外在控制机理上也必然有重要的意义。

休眠和发芽现象不仅在植物生理学上是很有意义的重要问题,而且在植物生态学上以及在农业方面也具有重要意义。

目前从各个角度都在进行大量的研究。但是本书不去过多地记述这些研究成果，而是尽力选择我认为是有关这些现象的实质性的、基础性的见解予以介绍。因此，读者可以以本书作为指南去理解当前的研究成果，并希望抓住有待今后研究的课题从各个领域开展研究。

休眠和发芽现象是普遍存在于动物和低等植物以至高等植物之中的现象，但本书主要阐述的是关于高等植物的休眠和发芽。

著 者

1975年3月

目 录

前言	iii
1 休眠	1
1.1 休眠的生物学意义	1
1.2 冬芽的休眠类型	2
1.3 种子的休眠类型	4
1) 种皮对水分的不透性与休眠 2) 种皮对氧气和二氧化碳的不透性与休眠 3) 胚的未熟与休眠 4) 胚的代谢抑制与休眠 5) 多种因素所引起的休眠 6) 二次休眠 7) 上胚轴休眠	
1.4 休眠的诱导	10
1.5 内源激素对休眠的诱导与解除	14
1) 赤霉素解除休眠的机理 2) 脱落酸诱导休眠的机理	
1.6 休眠的生物化学	26
1) 贮藏物质的转移 2) 磷化合物的代谢 3) 核酸和蛋白质的合成	
2 发芽	32
2.1 发芽概述	32
2.2 控制发芽的环境因子	33
1) 水分 2) 温度 3) 气体 4) 光照	
2.3 发芽抑制物质与植物激素对发芽的影响	51
2.4 发芽的生物化学	54
1) 发芽的萌动期 2) 发芽的初期代谢	

参考书.....	90
附表.....	91
结语.....	95

1 休 眠

1.1 休眠的生物学意义

像动物那样具有个体运动能力的生物，当遭遇不良环境时，可以转移到安全场所逃避灾难；而植物是固定在土壤上生活的，不可避免地要受到环境因素的强烈影响。一般热带植物遇到冬季的低温容易发生原生质破坏而枯死，而温带和寒带的植物即使处于冬季低温之下也能保全生命。植物的越冬有两大类型。一个类型像许多二年生植物那样，冬季形态与夏季形态基本上相同；虽然到冬季其生长速度减缓，也有时停止，但其生长点始终保持着生长能力，若是冬季比较温暖还可继续生长，尽管生长极微。这样的植物，往往植株整体（连同生长点在内）具有较强的抗寒性。另一个越冬类型像许多树木那样，冬季植株与夏季植株有明显的形态变化，冬季其生长点停止活跃的生长，在芽鳞的包围之中形成冬芽而进入休眠期，这是抗寒性很强的越冬植物。前者是被动地接受环境因素的影响，后者更多地受积极内因的支配。另外有的植物以种子形态越冬。还有很多植物以鳞茎、球茎、根茎等具耐寒性的形态在地下越冬。

许多植物在休眠期表现的耐寒性比在活跃的生育期要强。据此可以认为，休眠的重要生物学意义之一是获得耐寒

性。休眠芽为甚么具有比生育期组织更强的耐寒能力呢？关于这种现象的生化基础还几乎没有研究过，但有一点是清楚的，即休眠器官之具有耐寒性，主要在于其原生质的性质。当然，芽鳞和种皮等组织也发挥了机械保护作用，在冬季风寒中阻止了表面的水分丢失，使冬芽维持适当的水分，这些对增强抗寒性也有间接的作用。

休眠器官凭借其构造和原生质特性而具备了抵抗不良环境的能力，并且当恢复适宜的环境条件时，又能表现出高度的生理活性而重新开始新的生活周期。显然，休眠器官对维持生命和繁荣后代来说具有深刻的意义。

1.2 冬芽的休眠类型

许多牧草在冬季仍继续进行生长发育，到气温降到 0—5℃ 以下，生长发育即暂时停止。此外，像欧洲狗舌草(*Senecio vulgaris*)、鹅肠繁缕(*Stellaria neglecta*)和荠菜等植物以及某些一年生杂草，也同样地只在严寒时节停止生长。这样的休眠是由于温度和光照等环境条件不适于生长发育而引起的，我们称之为强迫休眠。

但是，一般来说，由于不良外界环境直接引起休眠的植物是比较少的。许多植物的遗传机理中已经配备了控制休眠的计时装置，当发育进行到一定的阶段，它们自动地进行控制而使发育停止；一段时间之后又向解除休眠的方向发展，而使发育重新开始或进入可重新发育的状态。这种休眠类型是在冬芽、鳞茎、球茎、根茎和种子中常见的。实际上，在温度、光照

等条件还适合于生长的夏季或秋季，冬芽已开始形成。还往往看到，刚收获的种子即便处于适合生长的条件下也不发芽，需经过几个月的干燥储藏或经低温处理之后才能发芽。这种休眠类型，其原因显然在于冬芽或种子等休眠器官本身，我们称之为自发休眠。

如前所述，大部分树木（首先是针叶树）在形成休眠芽后进入休眠期。但我们知道，休眠芽在刚开始形成时，如果叶子被打掉或者被昆虫侵食，则芽又转入生长。这种情况下，显然芽还没有处于自发的休眠状态，也没有进入因温度和光照等条件不适合而导致的强迫休眠状态，可以认为树叶的存在阻止了芽的生长。从休眠芽的发育过程来看，这个时期的休眠可称为夏休眠或前休眠。其后，休眠芽逐渐进入冬休眠（或叫真休眠），这时休眠芽已经处于自发休眠状态，假若打掉树叶，芽也不会生长，直至第二年春天具备适宜的生长条件之前，一直都停止生长。

冬季结束之时，冬芽虽解除了休眠，但是温度、光照等外界条件如不适宜于生长，则芽仍继续保持休眠状态。这时的休眠是一种强迫休眠，被称为后休眠。此时只要提供适宜的生长条件，即可立刻开始生长发育。

可以认为，自发休眠和强迫休眠是在生理上有本质差异的两种类型。遗憾的是目前我们还难于准确掌握休眠器官的休眠性质和深度，但可以找到两种休眠类型共同之处，即二者都处于生理活性极其低落的状态，都暂时停止了生长。因此，可以给休眠下一个定义：休眠是由器官内在生理因素或环境

因素造成的生理活性很低而停止生长的状态。

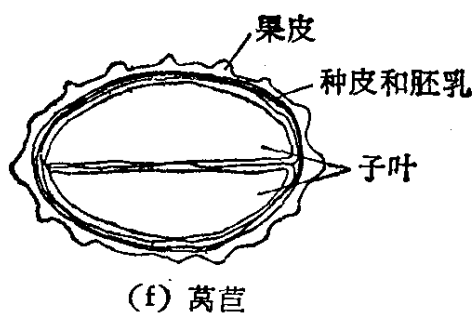
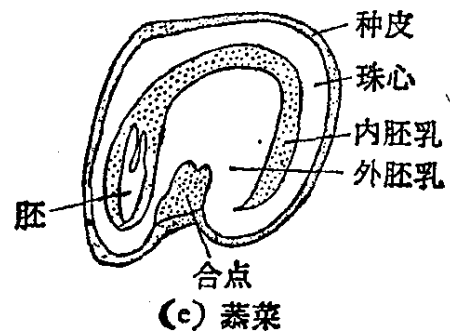
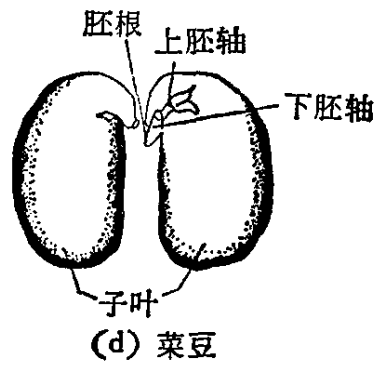
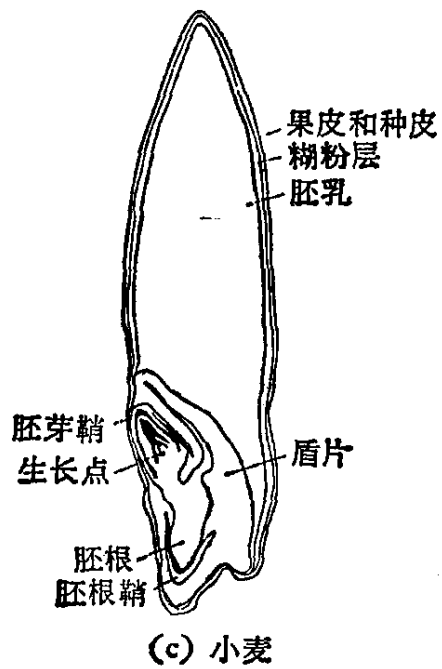
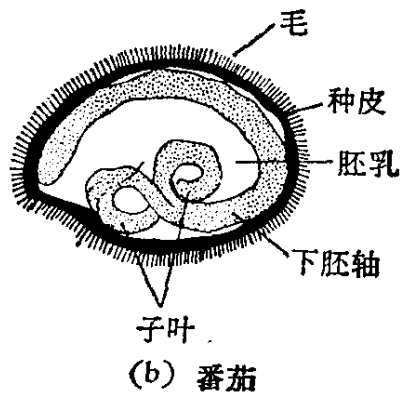
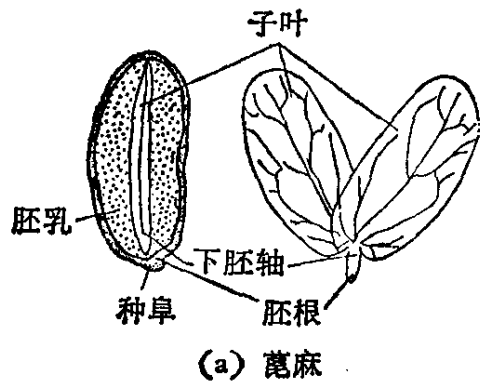
1.3 种子的休眠类型

从形态上看，种子是由胚和包围着胚的一些构造组成的器官。某些植物有很发达的胚乳，外面包有从珠被发育而来的种皮。很多植物的种子脱离果实而自成一个单位，还有一些植物的种子包含在果皮之中。

种子的休眠与冬芽和其它器官的休眠有很多类似之处，但由于胚周围的复杂构造，它的休眠表现出在树木冬芽的休眠中看不到的几种类型。完熟种子的组织处于高度脱水状态，因此当种子解除自发休眠之后，即使给它提供适宜的温度和光照等环境条件而不供给水分的话，仍不能生长发育。可以认为这时是处于后休眠状态。

种子既有上述的复杂结构，各种组织之间又有各种各样的关系。因此，要使处于后休眠的胚进行正常的发育，它所要求的适宜条件也比较复杂，对环境的要求也因后休眠的深度不同而有显著的变化。

种子的休眠大致可分为两类：(A) 可以从胚周围的结构中去探求休眠原因者，(B) 可以从胚本身去探求休眠原因者。前一类又有几个类型：(1) 由种皮对水分的不透性而造成的休眠，(2) 由种皮对氧气和二氧化碳的不透性而造成的休眠。后一类又有几种类型：(3) 由于胚不熟所造成的休眠，(4) 由胚的代谢阻抑所造成的休眠。并且，种子的休眠也不一定由单一原因造成，因此还有：(5) 由几种原因共同起作用所造成



种子的构造 (迈耶和迈贝, 1963)

的休眠。此外还有(6)已处于萌芽状态的种子遇到不适合的环境条件而再次进入休眠状态,即所谓的二次休眠。

1) 种皮对水分的不透性与休眠

豆科、藜科、锦葵科和牻牛儿苗科(Geraniaceae)的植物,其种子具有不透水的种皮,在转入可发芽状态之前相当长一段时间保持着休眠状态。众所周知,莲的种子因种皮具有特别强的不透水性,在几百年的长时间中以休眠状态保持着生命。

种子外侧往往有厚而坚硬的细胞,上附有蜡质或角质,具有疏水性质。豆科种子的种脐具有随湿度变化而启合的阀门功用,可以防止水分进入种子内部。让种子在干燥空气条件下暴露于碘蒸气中,则种脐附近的内部组织明显染色;相反,在潮湿空气中则基本上不染色。可以认为,这就是由于种子具有在干燥空气中种脐迅速开启(从而易于丢失内部水分)而在潮湿空气中迅速闭合(从而阻碍吸水)的特性所致。

对这种靠种皮而保持休眠的种子,采取种皮机械损伤、种皮剥除或用浓硫酸等药剂处理,可以改变种皮性质而破除休眠,使之易于发芽。在天然情况下,砂粒造成种皮损伤或土壤微生物侵蚀种皮外层等过程,都会提高种子对水分的透过性能。

2) 种皮对氧气和二氧化碳的不透性与休眠

苍耳的一个果实中有两个种子,其上位种子处于休眠状

态,而下位种子处于非休眠状态。现已了解,这种差别是由于种皮对氧气和二氧化碳的透过性不同而引起的。种皮的不透氧性可以减低胚的生理活性,使胚处于休眠状态。可以用种皮机械损伤、种皮剥除或提高外界氧分压的方法解除休眠而使种子易于发芽。

用西葫芦种子作材料测定种皮对氧气和二氧化碳的透过性,看到种皮外侧细胞的不透性比内侧细胞更强,并且对氧的不透性比对二氧化碳更强。

应当将休眠和发芽期间种皮对氧的不透性与胚的呼吸活动联系起来考虑,对呼吸活性有影响的吸涨温度对休眠当然也有重要的作用。苹果种子的种皮对氧气具有不透性,在常温下不能供给胚以高呼吸活性所需的充足氧气。它完全可能是这样一种情况,即种子吸水能力与向胚供氧能力之间在时间上发展不一致,以及由此而造成的生长部位新组织形成能力的表达与贮藏部位消化能力的表达之间在时间上的不一致。由此,维持着种子的休眠状态,或者导致二次休眠。

3) 胚的未熟与休眠

许多种子在传播季节即已具备了分化完全的胚,如果吸水并遇到适宜的环境条件,胚即开始生长而发芽。

但是,草莓、毛茛(*Ranunculus acris*)、欧洲白蜡树(*Fraxinus excelsior*)等植物的种子在脱离母株时胚仍处于未成熟状态,形态发育不全,需要在种子落下之后经过数周或数月才能达到胚的完全成熟,在此期间胚处于休眠状态。这种休眠是由

胚在形态上没有成熟所引起的。

另外像欧洲白蜡树的种子，胚已经在形态上和组织上完成发育，虽然经吸涨后胚即生长，其长度和干重可增加将近一倍，但是如不经低温处理则仍继续处于休眠状态。

这种情况下胚的暂时生长是胚形成的最终阶段呢，还是发芽的初期过程呢？对此目前尚不能确定。除此之外，牛防风 (*Heracleum sphondylium*)、红松和一种金银花都表现出这种休眠现象。这些种子的休眠都可以从生理未熟的角度加以解释。

4) 胚的代谢抑制与休眠

许多昆虫的发育过程都有停育(即休眠)的现象，这不是为应付环境而出现的被动现象，而是发育过程中的一种积极现象，这是大家都了解的。昆虫这种休眠是受推进变态的内分泌的更替所控制的。从这个意义上来说，可以认为这种休眠乃起因于受较高级代谢所控制的特殊生理状态。为了在脱离休眠状态后即回复到可变态状态，当然就需要较高级的代谢控制，为此必须经过一段低温。

在植物的休眠现象中，为了解除休眠诱导发芽而必须经过光照(参照 2.2-4)或低温处理(参照 2.2-2)者是不不少的。这种类型的胚休眠与动物的休眠有极其相似之处，往往是受休眠器官所含的激素类或两、三种生长抑制剂所调节的。这种休眠，不论是动物或是植物，也不论是进入休眠或是解除休眠，都必然是受激素和更高级的调节机理所控制的。今天我

们已经掌握了若干有关的事实(参照 1.5)。

5) 多种因素所引起的休眠

不一定都是一种休眠类型对一种植物种子起作用, 已知许多情况下是由几种机理起作用, 而引起并维持休眠。所以, 需进行低温处理才能解除休眠的种子往往可以代之以光照处理; 而需要进行光照才能发芽的种子, 剥去种皮后不经光照也能发芽, 这种情况也是很多的。欧洲白蜡树的种子脱离母株时形态上已分化至可以发芽的程度, 它的胚经吸涨后可以生长到干重和长度都增加一倍的程度, 但仍处于休眠状态, 如果不经四个月的低温处理就不能发芽。并且, 有的种子因果皮不开裂而使胚的氧气供给减少, 胚的暂时生长也会受影响。对这类休眠可以作这样的解释, 即果皮对氧气的不透性、胚的未熟以及需要低温处理才能克服的代谢阻抑等因素, 共同导致了这种休眠。

6) 二次休眠

处于可正常发芽状态的种子, 为了应付暂时的不适宜的环境条件而进入休眠状态, 胚不能立即活化, 这种现象一般称为二次休眠, 也可以说是由不适宜的环境所引起的休眠。要解除二次休眠往往需采取低温或光照之类的处理。

苍耳的种子在 27℃ 以上如降低氧气供给即进入二次休眠, 即使将胚取出也不能诱导发芽。还有白芥 (*Sinapis alba*) 的种子, 如置于高浓度二氧化碳之中, 然后即使排除二氧化

碳,在相当长一段时间内仍不能发芽。

桃树一类的树芽也是这样,将芽经过低温处理之后置于比正常生长温度范围还要高的温度之下,便进入休眠状态,如再给予一定时间的低温处理则又能开始生长。

一般说来,二次休眠多半是在具有限制氧气供给的种皮或芽鳞,并置于高温的情况下发生的。可以认为,这是由于高的呼吸活性配上低的氧气供给量所产生的代谢阻抑所造成的。

7) 上胚轴休眠

就进入休眠和解除休眠而言,胚的大部分结构是以一个统一的有机体在一定程度上相互保持着一定关系而向前发展着,但在细节上各部分是可以各自发展的。所以存在着这种情况,即把那些尚未完全解除休眠的种子放在发芽条件下,则有些部分完全解除休眠而开始进行活跃的生长,而其它部分却还处于休眠之中。在橡树、牡丹等植物中所见到的“上胚轴休眠”即属此例。这类种子在秋季长出幼根,而上胚轴在未经低温处理之前仍继续休眠,需待越冬之后到下一年春季才能开始生长。又如君影草和 *Polygonatum falcatum* (一种黄精属植物)等植物的种子,经第一年冬季的低温之后解除幼根的休眠,经第二年冬季的低温之后才解除上胚轴的休眠。

1.4 休眠的诱导

诱导芽休眠的最重要的支配条件之一是日照长度。一般来说,长日促进营养生长,短日抑制伸长生长而促进休眠芽的