

目 录

第一章	绪言	1
第二章	什么是萌发	6
2.1	导言	6
2.2	静止种子的萌发	8
2.3	休眠种子的萌发	18
2.4	比较和结论	31
第三章	种子休眠：正在发生变化的概念和学说	33
3.1	导言	33
3.2	休眠的概念和学说	33
3.3	总结评论	56
第四章	控制种子休眠类型的因素	58
4.1	导言	58
4.2	机体休眠类型的分类	59
4.3	种子的生理休眠和萌发控制中的温度及其他因素	68
4.4	生理抑制机理 (PIM) 与层积变化的本质	72
4.5	激素在打破种子休眠中的作用	80
第五章	赤霉素和种子萌发	84
5.1	引言	84
5.2	赤霉素在萌发中的作用	85
5.3	在种子中的合成和移动	93
5.4	对赤霉素的生化和生理反应	107
5.5	作用的最初的部位	115
第六章	细胞分裂素，具细胞分裂素活性的化合物和种子萌发	118
6.1	引言	118

6.2	天然发生的细胞分裂素	119
6.3	对种子萌发表现出有类细胞分裂素作用的其它化合物	126
6.4	在种子休眠和萌发中细胞分裂素/抑制剂的相互作用	132
6.5	细胞分裂素和种子休眠	140
6.6	细胞分裂素的合成和代谢	145
6.7	关于细胞分裂素参与种子萌发的结论	149
第七章	脱落酸与种子萌发	156
7.1	引言	156
7.2	休眠	157
7.3	激素的相互作用	161
7.4	ABA的分解代谢	162
7.5	胚胎发生	165
7.6	在非休眠种子中酶合成的调节	166
7.7	ABA的生物合成	169
7.8	水分逆境和ABA合成	170
第八章	乙烯和种子萌发	172
8.1	引言	172
8.2	休眠的种子	173
8.3	非休眠的种子	184
8.4	乙烯的作用机制	191
8.5	乙烯的合成	196
8.6	摘要和结论	198
第九章	光和种子萌发	200
9.1	引言	200
9.2	影响光敏感性的因素	201
9.3	光敏色素的作用	207
9.4	光调节萌发的适应特征	211
9.5	结论	214
第十章	需冷种子的后熟	215
10.1	引言	215
10.2	休眠的开始	220
10.3	休眠的解除	222

10.4	休眠和萌发	237
10.5	概括的讨论	240
10.6	结论	244
第十一章	种子质量与萌发	245
11.1	引言	245
11.2	种子质量的概念和理论	245
11.3	结束语	263
第十二章	逆境和种子萌发——一个农学的概述	266
12.1	引言	266
12.2	专有名词	266
12.3	水分太少和太多	271
12.4	逆境的机械原因	293
12.5	气体	295
12.6	温度	297
12.7	光	305
12.8	逆境的激素缓和作用, 莠苣种子热休眠的专门材料	307
12.9	电离辐射	309
12.10	毒素	310
12.11	有益的逆境	311
12.12	种子对逆境进行反应的生态学意义	313
第十三章	预处理, 萌发和种子的性能	316
13.1	引言	316
13.2	种子的生理预处理	319
13.3	用具有生物活性的化学药物浸泡种子	323
13.4	化学药物浸渍与生理预处理相结合	341
13.5	化学药物浸渍同颗粒拌种相结合	345
13.6	处理的意义和结论	347
第十四章	核酸与种子萌发	349
14.1	引言	349
14.2	休眠还是萌发	349
14.3	干种子中核酸的变化	351
14.4	在萌发早期核酸的合成	359

14.5	水合作用-脱水作用实验	363
14.6	在休眠吸胀的种子中核酸的合成	364
14.7	结论	365
第十五章 贮藏的mRNA与种子萌发		366
15.1	引言	366
15.2	一般考虑	366
15.3	定义	369
15.4	建议	371
15.5	干种子中存在先成mRNA的证据	371
15.6	关于贮藏mRNA的进一步推论	378
第十六章 蛋白质合成与种子萌发		381
16.1	引言	381
16.2	细胞延长的开始时期, 蛋白质的合成是专一性的吗?	381
16.3	在萌发早期先成mRNA的功能	382
16.4	早期蛋白质合成的调节	383
16.5	未萌发胚内先成mRNA的特性	387
16.6	结束语	390
第十七章 萌发的代谢控制		392
17.1	引言	392
17.2	萌发时期透性、膜及机械限制	393
17.3	萌发时期的力能学	401
17.4	萌发早期的代谢活动	409
17.5	酶的活化与合成	415
17.6	结论	420
第十八章 休眠和磷酸戊糖途径		421
18.1	引言	421
18.2	假设的发展	422
18.3	种子包被结构的作用	426
18.4	呼吸抑制剂的作用	428
18.5	电子受体的作用	430
18.6	巯氢基及其有关化合物的作用	432
18.7	温度对吸胀种子的作用	435

18.8	温度对干种子后熟速率的作用.....	438
18.9	与PP途径有联系的酶的活性	440
18.10	大麦以外的其它植物中 PP 途径活性的增加和解除休眠 之间有关的直接证据	443
18.11	许多其它植物与大麦具有相似休眠机理的间接证据	444
18.12	做为萌发先决条件的PP途径的作用.....	449
第十九章	种子萌发时核酸和蛋白质的激素调节	451
19.1	导言.....	451
19.2	核酸的合成和功能.....	454
19.3	蛋白质的合成和活化.....	461
19.4	激素对核酸和酶活性的间接影响.....	468
19.5	结束语.....	473

第一章 绪 言

美国，圣克罗兹，加利福尼亚大学生物系 Thimann 实验室
Kenneth Thimann

种子的形成是一个不可思议的过程。新生命的开始所遵循的方式是这样的：雄核和雌核结合形成合子，三个其他的核则受到激发而靠近并结合，细胞分裂开始，胚柄发育，糖分子大量进入，高分子化合物生成，所有这一切看来都是为了爆发一个旺盛生长做准备，然而整个活动却令人费解地趋于停顿。水分蒸发或排出，呼吸作用实际上降低到几乎停止，胚外面的许多新形成的细胞死去。尽管在胚乳或子叶内是贮存丰富养料的仓库，胚却在其发育旺盛期即停顿下来。

像这样的明显突变在动物界，甚至在和植物有某些微妙相似之处的昆虫中间也是没有的。昆虫的休眠期也要在发育的很晚的时期才发生，而且是在比较高度分化的条件下才进行。甚至藻类和苔藓在这方面也没有明显的相似之处，这个过程仅仅是高等植物所特有的。毋需多说，许多动物，特别是鸟类，还有我们自己历来都是依靠这样形成的种子而生活的。因为培育和收获种子是人类从事农业的发端，而高等植物种子在一切进化中，特别是我们称之为文明的进化中发挥过重要作用，这种作用比我们通常所做的充分估计还远远大得多。

也许萌发过程虽然同样是戏剧性的，但不太感到奇怪。它在原理上是比较简单的：细胞吸水，酶活化，通过细胞色素系统产

生合成作用所需的代谢能量，然后开始生长。不像种子形成那样难以理解，种子萌发的研究方面是卓有成效的，虽然我们在基本原理方面还远远没有弄清。不过我们正开始认识种子萌发过程可能受到许多不同的方式所控制。凡是经受过英国潮湿的秋天，看到收获的麦穗在茎秆上开始萌发的人都知道有些植物种子的萌发过程是几乎不受什么控制的。只要水分要求得到满足，整个萌发过程就可以开始，中间没有后熟期。

最近在加拿大极北部所发现的、埋在啮齿类动物洞穴的冰中已经超过一万年的羽扇豆种子仍然能够萌发，是与上述情况相反的一个极端例子（Porsild等，1967）。因为那些种子只有在种皮受到适当擦伤后才能萌发，这是种皮强迫休眠的一个最有力的例子。另外有些例子如莲子，在休眠几百年后仍能萌发。还有许多其他类型的萌发控制，如光敏感的、光抑制的与抑制剂有关的，与时间有关的、与胚有关的和要求营养的等等，成为本书相当一部分内容的基础。

世界严重地认识到粮食生产和人口之间的平衡日趋脆弱，可以肯定没有比这个更严重的问题了。就种子萌发而言显然是农业的关键问题之一，因此，我们对此懂得越多，我们掌握粮食生产的方法越可靠。这个问题的特别重要性虽然不太清楚，而且具有较深的哲理，但可以断言萌发乃是在生命产生后又暂时停止的系统中的生命恢复过程。除所有重要过程全部停顿之外，人们还怎样解释为什么种子能够持续贮藏几十年，在个别情况下甚至几百年呢？显然这里有一个休眠程度问题，就像人的睡眠有深有浅一样，但是对持续几百年的最深度的休眠来说，确实必需要求生命真正停顿。只要你曾经研究过围绕干种子及其恢复活跃生长时所发生的一些现象，就可以知道不存在一个令人满意的依赖于代谢的“活”的定义。

最近看到的对种子形成研究的全面回顾文章(Dure, 1975)鼓舞了在这一领域中的希望,这个领域将得到更活跃的研究。人们不禁会想,当种子形成问题将来变得可以理解的时候,它是否会成为像种子萌发问题那样一个多种论题的研究对象,如果将来发现种子形成是一种比较统一的控制机理,可能是不会令人惊奇的。的确,种子形成的最后步骤几乎可以肯定是普遍一致的,因为这必然是暂时停顿水分供应,以及将已经存在的水分排出,而当人们考虑到像葡萄和柑桔那样的种子是深埋于含水组织内时,这种含水量相对缺乏的情况确实是令人惊叹的。我们很难简单地用不透性来加以解释,什么样的种皮材料竟如此难以透过,以致经过二、三年的储藏(用现代化装备可使许多水果存活)而不让一些水分通过呢?

这样一些问题对有经验的研究人员来说可能似乎是浅显的想法,但在让人们去考虑多种类型的种子和果实方面毕竟还有些价值。为了发展种子形成和萌发的理论和构图(现在时兴地称为“模型”),人们必须准备去考虑许多希奇古怪的现象。我们常说大自然喜爱变异,但是,说起来容易,要把它包括到我们的日常思维中就难得多了。

萌发的类型和外界条件对这一过程的影响显然是很多的。我自己对这个领域的贡献——现在是过时多年了——局限于光对萌发的控制(不管是促进还是抑制),以及处于哪两类控制之间的一些相似类型。对于莴苣(*Grand Rapids lettuce*)(种子萌发通过光敏素系统而被光促进)和 *Phacelia* 属(种子萌发被光抑制)来说,尚未发现有受控于种子内部抑制物质的证据,虽然在十年或二十年前这个想法是广泛得到承认的。因为去掉种皮的侧面部分,甚至去掉很大一部分也没有什么作用,但是,除去全部种皮,或仅仅剥去覆盖胚根的那一小片,却会引起完全萌发。将去掉种皮

的 *Phacelia* 属或喜林草属 (*Nemophila*) 的种子浸入高渗溶液会重新产生光的抑制作用 (Chen和Thimann, 1965, 1966; Nabors和Lang, 1971)。对这两类种子施用赤霉素几乎引起完全萌发不受光的影响, 所以在一种情况下赤霉素的作用和光一样, 在另外一种情况下却和黑暗一样。对莴苣种子注射蛋白酶或纤维素酶这样一些水解酶也相当有效, 可使 60% 左右的种子在黑暗中萌发 (Ikuma和Thimann, 1963)。因为已知赤霉素的作用是活化谷类种子 (对光不敏感的) 内水解酶的形成, 我的学生和同事 Hiroshi Ikuma 和 Shepley Chen 和我持同一结论: 所有这些事实可用一种理论给以解释, 即水解酶的活化是萌发的关键。高分子化合物转变为小分子具有两种相当不一样的作用, 而两者的原因却是相同的: 一方面它们可以作为“可塑性”物质被胚利用以增加体积, 另一方面它们可以增加种子的渗透物质含量, 增加水势, 使胚根获得冲破种皮机械障碍的力量。我高兴地看到, Russell Jones 的精细结构研究 (1974) 支持这样一种观点: 必须削弱种皮的机械性质来除去限制这些种子生长的因素 (他的材料认为必要的酶是由种皮本身产生, 而不是如我们所设想那样是胚内产生)。上述供给营养和增加渗透物含量这种双重原理究竟在多大程度上适用于其他类型的萌发控制, 有待今后的工作来证明。看来这似乎是大自然的典型手法: 广泛采用的那些过程和通过进化而被保留下来的那些过程正是那些发挥双重功能的过程。

这也是一个明显的事实, 在植物生命活动初期居于优势地位的水解酶类, 在最后的那些阶段里也应该是成为起因的因素。清楚不过的是, 这些酶在衰老过程中也是占优势的。叶子衰老的特点首先是蛋白质水解, 而果实的衰老则涉及贮藏性多糖和细胞壁水解两个方面。

编者给我很大荣誉, 让我写这篇导言, 这显然是非常重要的

一个主题。他在这个领域内的工作是闻名的，并且至少是一个领域内的先驱，所以没有别人比他更胜任汇总这本书的工作了。包括许多作者的这个名单也是有吸引力的，论题是由许多有经验的研究人员完成的。在阐明这个过程的不同方面时，我们不仅对萌发问题本身，而且对有花植物生命的其他许多基本现象的知识开阔了我们的认识。这些发现几乎不可能不会在农业和园艺上得到有益的应用。

第二章 什么是萌发?

美国, 温斯顿·萨勒姆, 韦克林业大学生物系
Rebecca C. Jann和Ralph D. Amen

2.1 导 言

人们可能会认为“什么是萌发”的问题早已得到解决, 如果还没有解决, 现在也能够容易地回答了。然而, 萌发过程的严格解释仍然难以捉摸。本章不打算对种子萌发方面的文献作详尽的综述, 各专题的细节将留给下面各章。我们则试图将经过选择的研究发现和我们还不了解的推测综合在一起, 将它们整理为合乎逻辑的和前后一致的图式。希望这些未获解答的问题会导致有成效的研究。

种子*的成熟常随胚停止生长而达到顶点。对于某些所谓“胚没有成熟”的种子, 生长可能到静止状态或休眠状态时仍在继续。我们需要详细分析生长开始停止时分生组织的生理状况和解剖学特点, 以及了解开始恢复生长时这些组织的状态(细微构造和代谢活性), 但是不容易得到这方面的资料, 因此不得不作些推测。

* 这里所用“种子”这个术语是指种子植物重要的有性传播单位, 一般包括真种子和具有单种子的干闭果, 如颖果、瘦果和坚果。

一颗有生活力的种子可能不会萌发，因此我们需要给萌发力下一个定义。本质上，萌发力就是胚恢复前些时候停顿下来的生长（即细胞分裂）的能力。调节萌发过程的因素就是萌发因子。在这方面，我们发现通过胚不难将两种形式的生长活动的中止区分开来。我们将由不利环境条件所引起的生长停顿称为静止，而将有活性的内源抑制剂所引起的生长停顿称为休眠。静止的种子容易受到非专一性的触发因子，如足够的水分和适宜的温度的作用能使种子萌发。然而，休眠的种子即使是在有利于生长的正常条件下也不萌发。休眠种子需要特殊的环境刺激，这种刺激不是恒定不变的，但具有触发萌发过程的作用。特殊的触发因子是和抑制条件有关的周期性的环境因素。种子休眠的一般抑制机理包括种皮的不透性、后熟要求、对光敏感等。相应的触发因子是机械破坏种皮、层积、重复变化温度、用氧化剂处理、红光照射等。模拟冬季即在接近零度的温度下进行层积湿藏几周或几个月，然后转到和春季一样的温度就导致萌发。光敏性种子对红光的反应可能是模仿它在自然条件下需要一定的光周期以形成适当水平的 P_{fr} 。开始萌发时的环境要求常常和萌发后期和苗期的环境要求有很大不同，对于休眠种子的萌发这种环境要求可能有高度的特殊性。

在这里萌发力的首要问题是：能萌发的静止种子和不能萌发的休眠种子的生理和（或）生化区别究竟是什么？如果我们把萌发看作是生长活性的恢复，我们就需要确定在生长停止期间有哪些活性处于停顿。这可能包括细胞分裂和蛋白质合成，简而言之，就是DNA的复制和转录。因此，成熟种子中胚的生长停顿或减慢首先涉及各种合成活性。氧化代谢休止或受抑的程度常常是不定的，或者对各种种子是不同的。

在形态学上，萌发是由胚转变为幼苗。在生理学上，萌发是

恢复早些时候受抑或停顿的代谢和生长，是打开基因组转录的开关。在生物化学上，萌发是氧化和合成途径的顺序分化。因此，萌发本质上是将胚轴恢复到由于静止或休眠期而暂时停止了的状态，开始进行新的遗传程序（恢复基因组的差异转录）。以下是萌发独有的生理和（或）生化过程，我们着重谈可以区分休眠胚和静止胚的那些事例。

因为静止种子和休眠种子一般都是很干燥的，在具有萌发力的种子恢复生长活动的时候吸水当然是很重要的。在进行水合作用期间首先发生的一些生化活动必定包含水解。在吸水时水解作用的活化是通过早已存在的水解酶而实现的。其他水解酶的重新合成必然涉及活化蛋白质的合成机构和相应的氧化代谢。为了阐明萌发过程，应该集中解决氧化途径和合成途径的顺序性和同步性问题。最初的一些作用可能是嫌气的，对萌发可能不太重要（即可逆的），而后来的一些作用则决定种子能否通过最后能导致萌发的过程。

首先我们将简单叙述关于静止种子萌发事例的一些研究：解剖学变化、遗传的转录和转译、代谢和激素。然后我们再在休眠种子中找相同的事例。不幸的是静止种子与休眠种子的研究工作是不一样的。因此在进行比较的时候显然会有很大差距。

2.2 静止种子的萌发

2.2.1 解剖学

Klein和Ben-Shaul(1966)首先对双子叶种胚（利马豆）作了综合性的细微构造研究，他们的结论是，在吸水的最初几个小时胚轴细胞与正在发育的未成熟胚相似，而不是和活跃生长的幼苗相似。在他们的显微相片上细胞经常是成对出现，两者之间

有一薄壁。这说明，细胞在最后的细胞分裂完成之后和普遍形成细胞壁之前很快就进入静止期。

在吸水的最初几个小时，Klein和Ben-Shaul(1966)发现有许多液泡，似乎由充满着无定形物质和一个单层膜所包被；24小时后液泡显现成空的，有时被数量较少而体积较大的液泡取代。在莴苣胚的类似结构中可以看到，在种子形成时有蛋白体沉积在液泡中(Srivastava和Paulson, 1968)。双色高粱 *Sorghum bicolor* 的蛋白体贮藏着不溶性酶和其他蛋白质，带有可溶性酶的球状体可能有助于分泌水解酶、氨基酸和磷酸(Adams和Novellie, 1975)。在胚轴细胞中的内质网(ER)，最初倾向于形成长而连续的、相互贯通的管子，在整个细胞质中的分布不均匀，主要是在核的周围，以及在细胞周缘类脂小滴附近，但是在一、二天后内质网似乎变短，分布也较均匀(Klein和Ben-Shaul, 1966)。最近证明蓖麻胚乳中的乙醛酸体是由ER形成的(Gonzalez和Beever, 1976)，而黄瓜子叶中的乙醛酸体或者最终改变其中的酶而变成过氧化物体(Berke和Trelease, 1975)，或像在过氧化物体发育时有选择性地被破坏掉(Kagawa和Beever, 1975)。

24小时后分散高尔基体变得普遍，质体开始发育内部结构，线粒体内的脊增加(Klein, 和 Ben-Shaul, 1966; Srivastava和Paulson, 1968)。大麦盾片早在吸水12小时就开始木质化(MacLeod和Palmer, 1969)。

在吸水期间的另一主要变化是形成多核糖体。在干种子中核糖体在空间上看起来是和mRNA分隔的(Marcus, 1969)，可能是包被在蛋白质壳中(Ching, 1972)。核糖体和mRNA结合需要ATP，并且可能是酶促反应(Marcus, 1969)。在最初4天，当游离的核糖体(可能是经过干燥期保存下来的)被分解

时, 束缚在膜上的核糖体却在合成(Payne和Boulter, 1969)。

在静止种子萌发时胚细胞开始分裂的情况是不一样的, 如蚕豆在胚根出现之前细胞就开始分裂了(Walton, 1966); 而另外一些植物, 如萝卜 (*Raphanus sativa*), 细胞延长就足以使胚根突破种皮, 以后才开始细胞分裂 (Moreland等, 1974)。Tepper等 (1967) 的结论是, 花白蜡树 (*Fraxinus ornus*) 胚的细胞分裂、延长和分化都和萌发、生长一起发生, 因为间隔时间很短, 难于分别确定它们的作用。

早先指出的形态建成和生物化学之间的差距 (Amen, 1968) 仍然很大, 但是, 现在我们对两者的相互依赖关系作一些可以验证的假设的可能性是大大地增加了。在所做的细微结构观察中对萌发生理有重要意义的是, 由 ER 组成其他细胞器, 细胞器的分化和发育, 特别是新的线粒体、质体和多核糖体群的发育。

2.2.2 遗传学

现在普遍接受的观点是, 多细胞系统的分化是通过细胞系(子细胞)基因组的相异转录而发生的。因此, 我们能够得出结论, 胚的生长发育停顿涉及基因组许多过去是活化的那部分被阻遏, 恢复生长则涉及它们的重新活化和(或)基因组的无活性部分的活化。在胚的生长发育不同阶段出现不同的酶和同工酶支持上述结论。由 Chrispeels 和 Varner (1967) 所阐明的大麦种子系统是这方面的一个典型例子。他们证明在萌发前胚乳中存在 β -淀粉酶, 在萌发时从新合成 α -淀粉酶。

上一节中已经指出, 在吸水期间核糖体和已经存在的 RNA 重新结合; 所以最早的蛋白质合成是“老”的遗传信息的转译。但是, 在吸水的初期转录也开始了, 在吸水开始后的18小时, 小麦的 mRNA 合成速率达到起始值的20倍 (Spiegel等, 1975)。在吸水开始后的24小时内有不同的 RNA 分子、新的同工酶、新的核

糖体和线粒体；胚轴制造核糖核酸酶去破坏老的遗传信息(Ching 从不同来源做的摘录, 1972)。当萌发进行的时候, 胚转录或转译各种遗传信息, 虽然明显地会有所重叠。

应该指出, 子叶中的遗传过程是和胚轴中的不同的。Dure (1975)曾经推测, 由于与母体植株的维管联系萎缩, 豌豆萌发的程序是由子叶转录的; 而程序是在吸水时活化。“子叶萌发程序”在逻辑上可能是这些胚器官的最后的遗传事例; 而正在萌发的花生子叶连续6天合成更多的RNA (Marcus, 1969), 绿豆在24小时和48小时后产生的RNA很清楚地不同于吸水后6小时所存在的RNA的 (Ching 引自 Biswas, 1972)。

为了完满回答“什么是萌发”的问题, 我们必须知道是否存在不同于胚胎发生和幼苗发育程序的萌发遗传程序。下述的一些有关RNA和代谢的材料最适合解释这个问题, 萌发实际上是几个不同遗传程序的依次活化。

2.2.3 代谢

在吸胀时呼吸作用几乎立即上升, 并连续上升约12小时。这种呼吸作用与蛋白质合成无关 (Abdul-Baki, 1969), 但是依赖于贮藏在胚轴中的基质。ATP的初期迅速产生可以是嫌气的, 然而在萌发后期是需氧的 (Roberts, 1964, 1969; Moreland 等, 1974)。在正常情况下虽然像2.2.1节已指出的那样在24小时以前线粒体的脊是稀疏的, 糖酵解和TCA循环至少在某种程度上是起作用的。在吸胀后的24小时内产生了一种乙醇脱氢酶的一种抑制剂, 意味着较少依靠于嫌气的糖酵解 (Ho和Scandalios, 1975)。

开始的呼吸基质可能是贮藏在干胚中的游离氨基酸和糖 (Spedding和Wilson, 1968; Ching, 1972)。后来从淀粉、脂类和蛋白质产生较多的六碳糖。在萌发的最初阶段之后贮藏在子叶和胚乳中的物质减少了, 因为这些物质被消化, 运到正在生长的

轴中，并且在那里被氧化和同化。在胚轴本身中水溶性糖可能随着迅速被消耗而减少，当幼苗具备光合能力几天之后水溶性糖的水平又上升 (Ching, 1972)。

在吸胀后约12小时氧的消耗速度、水分吸收速度和 ATP 水平一度有延缓或下降 (Ching, 1972; Moreland等, 1974)。在延缓期和随后发生的过程 (如细胞分裂或胚根出现) 之间的时间是因植物种类而异的，而对延缓期本身可作如下解释。(1) 前面已经指出 (Sussman和 Halvorsen, 1966; Amen, 1968)，控制萌发开始的因素 (触发因子) 不同于控制萌发后期所发生的酶活性的因素 (萌发因子)。在延缓期这段时间里，可能是一些触发性的刺激引出代谢反应，以及活化和合成一些萌发因子，通常是激素。为准备接受触发性刺激，种子代谢可能还需要一段预延缓期。(2) Vold和Sypherd (1968) 在干小麦的胚中发现一种核糖核酸酶，在吸胀期间这种酶分解预先存在的 RNA，而在延缓期后又合成另外一种核糖核酸酶。这说明在延缓期前后都发生遗传信息的转换。他们的材料也表明在延缓期后sRNA大量增加。并且明显地是发生在鲜重增加之前。因此，非常明白地说明延缓期是由于萌发因子在对遗传物质起作用——当老 RNA 和老的酶钝化和被消化掉的时候，新RNA活化，接着就产生新的酶。(3) 对延缓期所做的另一解释是，在吸水初期胚耗尽了呼吸基质，然后暂停以等待水解和葡萄糖生成作用提供更多的六碳糖。与此有关的一些解释包括渗透压、维管组织的发育、新线粒体、更多的辅酶和新酶的发育，以及酶和膜的结合等的变化。所有这些事例都服从激素类萌发物的基因调节作用。

高的氧分压和氧化剂能促进某种形式的非呼吸氧化而促进萌发过程 (Roberts, 1964, 1969; Chen, 1968)。如果我们知道萌发过程的这个阶段被氧化剂缩短是发生在延缓期前、中或后，