

蔷薇种子的休眠及解除方法

周志琼,包维楷

(中国科学院成都生物研究所,生态恢复重点实验室,成都 610041)

摘要: 分析了蔷薇(*Rosa* L.)种子休眠原因、解除休眠方法以及环境条件对休眠与萌发的影响。蔷薇种子休眠的主要原因有瘦果果皮和种皮的限制作用,胚生理休眠以及果肉、瘦果果皮、种皮和胚中的抑制物质。解除休眠的方法包括去除瘦果果皮限制、解除胚的生理休眠、去除抑制物质等。种子发育过程中及成熟后,环境因子,如温度、水分和光照,对种子休眠和萌发有影响。此外,微生物、果实采集时间也对种子休眠及萌发有较大影响。蔷薇种子的休眠机制复杂,且种间差异很大。

关键词: 蔷薇; 种子休眠; 萌发; 环境因子

中图分类号: Q945.35

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2009)06-0621-08

Dormancy and Breaking Dormancy Methods of Rose Seeds

ZHOU Zhi-qiong, BAO Wei-kai

(ECORES Lab, Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China)

Abstract: The reasons of dormancy, methods of breaking dormancy, and the effect of environment factors on dormancy and germination of *Rosa* seeds were analysed. There were some reasons caused *Rosa* seeds dormancy, such as the restriction of pericarp and testa, physiological dormancy in embryo and inhibitory substances in pericarp, testa and embryo. Therefore, breaking dormancy methods in some *Rosa* plants were also reviewed, including derestriction and removing inhibitory substances, etc. The environment factors, such as temperature, water and light had important effects on seed dormancy and germination during development and ripening stages. Otherwise, microbial action and the time of hip collection affected seed dormancy and germination of *Rosa* plants. The dormancy mechanism of *Rosa* seeds was complex, and had great differences among various *Rosa* species.

Key words: *Rosa*; Seed dormancy; Germination; Environmental factor

蔷薇属(*Rosa* L.)隶属于蔷薇科(Rosaceae)蔷薇亚科(Rosoideae),全世界约有 200 余种,广泛分布于亚、欧、北非、北美各洲的寒温带至亚热带地区。我国约有 95 种(其中 65 种为中国特有种),南北各地均有分布^[1]。蔷薇花芳香美丽,可以提取花精油^[2-3],是世界著名的观赏园艺植物;植株含有黄酮甙、淄醇、皂甙、单宁等多种生物活性物质,具有降血压、血脂、防治坏血病、强肾、消食以及增强人体免疫力等功效^[4];果实和花粉中含有丰富的维生素,以及糖、有机酸、氨基酸和微量元素等多种营养成分^[5]。蔷薇具有耐干旱和贫瘠的生态适应性,也

是干扰生境中的先锋植物。其种子具有较深的休眠,能形成持久种子库^[6]。在退化生态系统的恢复与重建过程中,一些乡土蔷薇物种比外来物种具有更强的生态适应性^[7-8]。

蔷薇具有重要的经济和生态价值。但蔷薇种子具有较深的休眠,不易从种子获得幼苗^[9]。因此打破蔷薇种子休眠,提高发芽率,对保护和开发利用野生蔷薇资源,改善和恢复退化生态系统植被具有重要意义。本文分析了蔷薇种子休眠的原因,解除休眠的措施以及环境因子对休眠和萌发的影响,为保护和开发利用野生蔷薇资源,改善和恢复退化

收稿日期:2009-02-16 接受日期:2009-06-22

基金项目:中国科学院知识创新工程西部行动计划项目(KSCX2-XB2-02);中国科学院山地生态恢复与生物资源利用重点实验室和生态恢复与生物多样性保育四川重点实验室资助

生态系统植被提供科学依据。

1 蔷薇种子的休眠机制

通常所说的蔷薇种子,实际上是指果皮(由花托发育而来)包被的蔷薇瘦果。种子具有很薄的,略透明的种皮,其外是木质化的坚硬瘦果果皮。蔷薇瘦果在成熟时常处于休眠状态,需要通过处理才能使种子萌发。解除休眠是一个复杂过程,包括果皮、种皮以及胚的多层次变化。不同物种,不同种子来源,其休眠的程度也存在差异,甚至同一灌丛的不同瘦果,种子的休眠程度也不相同。休眠程度较低种子,如玫瑰(*Rosa rugosa*)^[11],单叶蔷薇(*R. persica*),多花蔷薇(*R. multiflora*)^[12]和川滇蔷薇(*R. soulieana*)^[13],不经任何处理也能发芽,但发芽率低,发芽速度缓慢。总之,蔷薇种子萌发困难,要获得整齐快速的发芽效果,必须突破蔷薇种子自身特性的制约。

1.1 果肉中存在抑制物质

蔷薇果是由花托发育而来的假果,含有 5~20 个瘦果。蔷薇果脱落后,果肉在潮湿环境中迅速腐烂分解,在干燥环境中,瘦果将在蔷薇果中停留几个月。蔷薇果果肉中含有浓度较高的抑制物质,可以穿透瘦果进入种子,调节种子的休眠与萌发^[14]。Semeniuk 等对 *R. nutkana* 的研究表明,在蔷薇果中过冬的种子比剥离种子层积所需的时间更长,发芽率更低,这可能是蔷薇果肉中的抑制物质进入种子所致^[15]。我们的研究表明,5 种蔷薇:多苞蔷薇(*R. multibracteata*)、川滇蔷薇、黄蔷薇(*R. hugonis*)、腺梗蔷薇(*R. filipes*)、绢毛蔷薇(*R. sericea*)果肉和瘦果的水浸提液对油菜种子萌发具有一定的抑制作用,且果肉浸提液的抑制作用更强(未发表资料)。

1.2 果皮的影响

大多数蔷薇瘦果具有厚而坚硬的果皮,且在水中浸泡不能膨胀,人们普遍认为坚硬果皮的机械阻力,以及不透水性或透气性,是种子休眠的主要原因。关于蔷薇瘦果果皮的透水性,有不同的研究报道。Gudin 等认为内果皮是不透水的,对种子萌发形成物理障碍^[16]。但大多数的研究表明其果皮具有透水性。徐本美对 7 种蔷薇瘦果研究表明,未经处理的果皮具有透水性,但经裂口处理后,种子吸水量和吸水速度明显增加^[17]。Svejda 的研究表明,完整和切割的瘦果的吸水有显著差异^[18]。吸水

100 h 后,完整瘦果重量增加了 43%,而切割的增加 112%,但前者主要是果皮和种皮重量增加,而后者是种子重量。Tincker 等的研究表明果皮的透气性不是影响其发芽的主要原因,将完整和去掉部分果皮的瘦果放入 100% 氧气环境 6 个月,发芽率没有显著差异^[18]。

果皮厚度对休眠和萌发有一定影响,对同一物种,果皮越厚,休眠程度越高^[19],对不同物种,果皮厚度与休眠程度不成正比,休眠还受其他因素,如瘦果内抑制物质的影响^[22]。一些瘦果果皮中含有种子萌发抑制物质^[14,20-22]。完全切除果皮后,种子发芽率显著提高,萌发时将果皮放回培养皿,种子萌发受到抑制,表明果皮中存在抑制物质^[14,23]。Bo 等报道栽培蔷薇‘Crimson Glory’果皮中含有浓度较高(0.85 $\mu\text{g g}^{-1}$ FW)的脱落酸(ABA)^[21]。总之,果皮对种子休眠的调节作用受多方面因素共同影响,主要包括限制水分或空气进入、产生机械阻力以及抑制物质或阻碍抑制物质的排出等。

1.3 种皮的影响

种皮是包裹在胚外部的一层薄而透明的膜,对胚的发育不存在机械阻力,主要通过抑制物质影响种子的萌发和休眠。完全除去多苞蔷薇果皮后的种子发芽率(<5%)与对照(0%)没有显著差异,但去除种皮后其发芽率显著提高(大于 30%),表明种皮抑制了种子萌发^[24]。Bo 等报道栽培蔷薇‘Crimson Glory’种皮中 ABA 含量(1.38 $\mu\text{g g}^{-1}$ FW)高于果皮(0.85 $\mu\text{g g}^{-1}$ FW)和胚(0.18 $\mu\text{g g}^{-1}$ FW)^[21],种皮通过高含量的 ABA 对萌发产生抑制作用。*R. rugosa* 种皮中也含有抑制种子萌发的 ABA^[20]。

1.4 胚的影响

蔷薇成熟种子具有明显形态成熟的胚,且胚根、胚芽和子叶等分化完全,不具有形态休眠^[25]。但大多数的蔷薇种子仍需要一定时间的低温层积才能打破休眠,表明胚本身具有生理休眠。低温层积是最为常用的解除蔷薇种子休眠的方法,只要层积足够的时间,大部分种子都会萌发^[26]。低温层积的温度和时间对休眠解除有很大影响。一般来说 5℃ 左右是低温层积的最佳温度^[27-29]。《国际种子检验规程》提出蔷薇属种子需在湿润发芽床上预先冷冻 12 个月^[7],而一般的蔷薇种子萌发至少需要层积 3 个月甚至更长的时间^[11,14],可见胚的休眠程度高。此外,胚中含有抑制物质(ABA)也是导致种子

休眠的原因^[21]。

1.5 种子休眠与萌发过程中的激素变化

植物激素如脱落酸(ABA)、赤霉素(GA)和细胞分裂素等对种子的休眠与萌发起主要调控作用。休眠解除过程中往往伴随着激素水平的变化。但对暖温层积和低温层积过程中瘦果的激素变化还不十分清楚。Julin-Tegelman 和 Tillberg 研究了 *R. rugosa* var. *rubra* 在解除休眠与萌发过程中内源激素的变化^[28,30-31]。Tillberg 报道休眠的未吸水瘦果含有发芽抑制物质 ABA(2.7 $\mu\text{g g}^{-1}$ FW),但在层积后 2 d 其含量急速下降并保持不变,表明 ABA 可能是调控种子休眠的重要激素。吲哚-3-乙酸与 ABA 的变化具有相似趋势^[31]。种子萌发时,萌发能力增强,吲哚-3-乙酸的含量降低,吲哚-3-乙酸也可能是调节蔷薇种子休眠与萌发的重要激素。瘦果中以游离态和化合态存在的细胞分裂素类物质在低温层积过程中出现了一个显著的短暂高峰期。化合态的细胞分裂素类物质在发芽的前几天也出现一个高峰期^[30]。

1.6 二次休眠

蔷薇种子具有二次休眠的特点。低温层积打破种子休眠后若不立即播种,或播种后发芽的温度过高,就会导致二次休眠^[32]。Stewart 等对 5 种蔷薇“补偿温度”(即萌发温度和诱导二次休眠的临界温度,在此温度下种子不萌发,不发生后续过程,休眠不改变)的研究表明,不同物种间的“补偿温度”差异大,最高为 29.4℃,最低为 12.8℃。若在后熟过程中,种子间断放置在高于补偿温度环境下,发芽率降低。频率和温度越高,降低发芽率的效果越明显,需要更长时间完成后熟过程的物种也更敏感^[33]。此外,Semeniuk 等报道种子低温层积的时间若超过实际需要时间,发芽温度的范围会大大扩展,种子在低温层积过程中发芽,或者在导致二次休眠以上的温度下也可以发芽^[32]。干燥是导致二次休眠的另一个环境要素,但目前相关研究较缺乏。

1.7 种子的休眠类型

对种子休眠类型进行分类,有助于寻求打破休眠的技术方法,理解种子休眠机理。目前,普遍采用 Baskin 等修订俄国科学家 Nikolaeva 的分类系统^[25]。根据该分类系统,由于蔷薇种子的种皮有透水性和形态成熟的胚,不属于物理休眠、形态休眠

和形态生理休眠,应属于不同程度的生理休眠。Zhou 等分析了川滇蔷薇和多苞蔷薇的种子休眠类型,分别为“非深度生理休眠”和“中度生理休眠”^[13,24]。蔷薇种子休眠程度差异较大,少数休眠相对浅^[13,34],大多数的种子,仅去除坚硬瘦果果皮不能提高发芽率,3 个月以上的低温层积才能打破休眠^[6,11,14],表明大部分蔷薇种子具有“中度生理休眠”或“深度生理休眠”,而少部分为“非深度生理休眠”。

2 解除休眠的方法

蔷薇种子的休眠类型为生理休眠,而生理休眠是胚活力降低和种皮抑制双重因素共同作用的结果^[25,35]。要解除蔷薇种子休眠,必须突破这两方面的障碍。目前采用的解除蔷薇种子休眠的主要方法是去除蔷薇瘦果果皮障碍或胚的生理休眠,或同时削弱两者的影响,对于大多数的蔷薇种子,特别是休眠较深的,第三种方法更为有效。

2.1 解除瘦果果皮的影响

削弱瘦果果皮影响的方法主要有机械切割^[13,24]、硫酸腐蚀^[13,24,34]、纤维素酶分解^[36]以及微生物作用^[37]等。硫酸腐蚀是最常用的方法,其浓度和腐蚀时间对萌发具有重要影响。少数休眠程度较低的种子在削弱瘦果果皮影响后发芽率显著提高。Bhanuprakash 等报道 75% 硫酸处理 15 min 能显著提高栽培种‘Happiness’种子的发芽率^[34]。Zhou 等用浓硫酸分别腐蚀 *R. soulieana* 种子 1、2 和 3 h 后,其发芽率和发芽速度都显著提高,以腐蚀 2 h 的效果最好,发芽率约为 75%^[13]。利用纤维素酶(1% 崩潰酶 Driselase)处理 *R. multiflora* 种子 12~60 h 后,发芽率显著提高近 80%。崩潰酶通过分解瘦果果皮的纤维,使果皮裂开,去除坚硬果皮对种子萌发的限制^[36]。Morpeth 等使用堆肥催化剂促进微生物生长,使 *R. corymbifera* ‘Laxa’ 的发芽率从 3% 提高到 95%^[37]。但对于大多数的蔷薇种子,仅削弱瘦果果皮的影响不能有效地提高发芽率^[11,14,24,38],说明坚硬的瘦果果皮并不是种子萌发的唯一限制因素。

2.2 解除胚生理休眠方法

干藏和低温层积(5℃左右)是解除胚生理休眠,实现后熟的最常用方法。对于休眠浅的种子,干藏和低温层积能显著提高种子的发芽率^[13,39]。

Zlesak 对 *R. 'Bucbi'*, *R. rugosa* 和 *R. setigera* 等的研究表明,干藏和低温层积能提高休眠较浅的蔷薇种子的发芽率,且低温层积比干藏能在更短的时间实现种子后熟^[39]。Zhou 等对川滇蔷薇的研究也有相似结果^[13]。层积温度、时间和介质对层积效果具有很大影响。5℃左右是层积的最佳温度^[15],层积时间在不同的物种间有差异。*R. wichuriana* 在 4.4℃层积 45 d 后发芽率达到 71%,而 *R. setigera* 'Serena' 层积 90 d 的发芽率为 80%^[33]。Anderson 等比较了层积介质对 8 种蔷薇种子萌发的影响,水苔效果最好(萌发率 17.5%),珍珠岩次之(13.5%),沙和蛭石近似(分别为 7.4% 和 7.8%),滤纸最差(0.9%)^[40]。对于休眠较浅的蔷薇种子,在低温层积前进行干藏,可以缩短层积时间,提高发芽率^[13,15,24]。但对于休眠较深的种子(如 *R. acicularis*, *R. blanda*, *R. bractata*),即使层积 6 个月其发芽率仍然低于 40%^[6,32-33]。

2.3 同时去除瘦果果皮和胚的限制

蔷薇种子休眠是胚活力降低和种皮抑制共同作用的结果^[25,35],因此同时除去两者的限制能在更短时间内有效打破休眠,提高发芽率。在低温层积前用硫酸腐蚀或进行暖温层积是常用的方法,可以缩短低温层积时间,提高种子发芽率(表 1)。蔷薇种子在低温层积前需要暖温层积的特点,有效推迟了野外条件下种子的萌发。由于蔷薇种子散布在 10 月以后,在第二年的夏秋实现暖温层积过程,因此萌发高峰在第三年春季^[6]。变温层积的温度和持续时间非常重要,对不同种各不相同。Svejda 报道 *R. rugosa* 经 20℃层积 60 d 后再在 3℃层积 90 d,其发芽率比只进行低温层积的种子要高,但暖温层积过长(超过 90 d),发芽率反而降低^[38]。变温层积中低温层积和暖温层积重复的次数对蔷薇种子发芽有深刻的影响。Junttila 报道,经 4℃层积 8 周,然后 20℃(昼)/15℃(夜)层积 4~6 周,1、2 和 3 个重复周期的发芽率分别为 23.3%、46.0% 和 53.6%^[27]。Svejda 等将瘦果先在 4℃层积 20 周,然后 20℃层积 8 周,再 4℃层积 12 周,结果在第 2 次低温层积后瘦果的发芽率从 43% 增加到 76%^[18]。

2.4 解除内源抑制物质的方法

解除内源抑制物质作用可以通过滤去抑制物质或通过加入外源激素两类方法进行。大部分的

蔷薇种子,在低温层积中抑制物质可以被滤去,土壤中的水分也可以滤去抑制物质^[20]。在层积过程中加入活性炭,发芽率比对照增加了两倍,这可能是因为活性炭吸附了抑制物质^[30]。Yambe 等将装有 *R. multiflora* 瘦果的有孔碟放置在含有活性炭的水面,可滤去瘦果中的抑制物质,显著提高发芽率,且发芽率随处理时间的延长而增加^[36]。研究表明虽然抑制物质存在于休眠的瘦果中,休眠解除后可能消失,但如果只是去除抑制物质,并不能有效地诱导发芽^[18,28,30],滤去抑制物质后仍需一个低温后熟过程。

利用外源激素 GA₃ 能打破激素间的平衡,提高发芽率,但不同物种间有差异。用 GA₃ 浸泡 *R. canina* 种子后播种,第二年春天的发芽率显著提高^[42],多苞蔷薇在层积过程中加入 GA₃ 提高了发芽率^[24]。Jackson 等用外源激素(GA₃)提高 *R. canina* 种子的发芽率^[20]。但用 100 mg L⁻¹ 的 GA₃ 浸泡 *R. davurica* 瘦果后层积处理,发芽率没有显著提高,有的处理反而降低^[43-44]。GA₃ 浸泡酸蚀的栽培种 'Happiness' 瘦果后发芽率也没提高^[34],而 GA₃ 浸泡 *R. dumetorum* 种子的发芽率提高^[45]。因此激素处理对种子发芽有种间差异。

3 环境条件对蔷薇种子休眠与萌发的影响

蔷薇种子的休眠与萌发不仅与其自身特征有关,同时也受环境因子的影响。任何种子的休眠都不是绝对的,当环境条件变化时休眠可能解除。温度、水分、光照和微生物的活动等对蔷薇种子的休眠和萌发有着深刻的影响。

3.1 温度对蔷薇种子休眠与萌发的影响

温度对蔷薇种子的休眠与萌发有重要意义。蔷薇种子需通过低温层积才能打破休眠。而解除休眠的种子适宜发芽的温度范围较广,很多种(*R. rugosa*, *R. soulieana*, *R. multibractata*)在 2~4℃层积时^[13,24,29],或雪初融(*R. acicularis*)^[6]的生境中也能萌发。温度对解除休眠种子的发芽率和发芽速度也有较大的影响。Yambe 等的研究表明蔷薇萌发的最佳温度为 10~20℃,低温降低发芽速度,高温也抑制发芽率^[46]。Zhou 的研究表明不同温度下蔷薇发芽率和发芽速度具有显著差异,但总的来说低

表 1 不同处理对蔷薇种子萌发率的影响

Table 1 Effects of different treatments on germination rate (GR) of rose achenes

植物 Species	H ₂ SO ₄		暖温层积 Warm stratification		低温层积 Cold stratification		培养温度 Incubation temperature (°C)	GR (%)	文献 Reference
	时间 Time (min)	浓度 (%) Concentration	时间 Time (d)	温度 Temperature (°C)	时间 Time (d)	温度 Temperature (°C)			
<i>R. setigera</i> 'Beltsville'					120	4.4	18.3 (29.4)	37 (43)	[33]
			15	23.9	120	4.4	18.3	75	[33]
<i>R. nutkana</i>					365	4.5	4.5	65	[15]
			128	18.5	128	4.5	18.5	72	[15]
<i>R. gallica</i> 'Ekta'					150	3	20~29	68	[38]
	60	98			150	3	20~29	70.6	[38]
	60	98	150	20	150	3	20~29	75.5	[38]
<i>R. rugosa</i>					150	3	20~29	32.4	[38]
			60	20	90	3	20~29	59.8	[38]
					70	4	—	10.3	[18]
			28	20	56	4	—	42.3	[18]
<i>R. acicularis</i>			—	—	365	5	5	57	[6]
			118	25	90	5	5, 20, 10/20	90	[6]
	60	98			365	5	5	58	[6]
<i>R. roxburghii</i>					120	1~5	—	18	[17]
	120	98			120	1~5	—	70	[17]
<i>R. longicuspis</i>					120	1~5	—	18.0	[17]
	120	98			120	1~5	—	59.7	[17]
<i>R. rubrifolia</i>					120	1~5	—	0	[17]
	120	98			120	1~5	—	28.6	[17]
<i>R. helenae</i>					120	1~5	—	25.7	[17]
	120	98			120	1~5	—	77.8	[17]
<i>R. dumalis</i> subsp. <i>corifolia</i>					168	5	—	0.3	[41]
			84	20	84	5	—	14.7	[41]
<i>R. rubiginosa</i>					168	5	—	0.2	[41]
			84	20	84	5	—	18.8	[41]
<i>R. soulieana</i>					84	5	10/20	50	[13]
			28	25	56	5	10/20	58	[13]
<i>R. mutibraceata</i>					84	5	10/20	0	[24]
	240	98			84	5	10/20	70	[24]
			28	25	56	5	10/20	50	[24]

温下种子的发芽率更高,发芽速度变慢^[13,24]。

生长发育期的温度对蔷薇种子休眠也有着较大影响。一般认为蔷薇种子的深度休眠与其成熟时的低温相关。von Abrams 等提出在较高温度下成熟的栽培蔷薇种子,休眠程度较低^[19]。但 Gudin 等的研究表明,夏天成熟的种子比春天成熟的种子

的发育速度更慢,内果皮更厚,休眠程度更高^[16]。*R. rugosa* 生长在温度较高的威尔士,其胚无休眠^[20],而生长在加拿大和瑞典的则有休眠,需经 3~4 周的低温层积才能萌发^[30,47]。低温下成熟的种子具有较深休眠可能是种子对环境的一种适应策略。

3.2 水分对蔷薇种子休眠与萌发的影响

水分也是影响种子休眠与萌发的重要因素。干藏和低温层积是种子实现后熟过程的两种最主要的方式。干藏对不同蔷薇种子萌发的影响有较大差异。干藏在一定程度上能解除休眠,提高发芽率,但效果不如低温层积。休眠程度较低的两个栽培种‘Bucbi’和‘George Vancouver’以及 *R. setigera* 种子干藏和层积后的发芽率和发芽速度没有显著差异;而 *R. rubiginosa* 和 *R. rugosa* 种子干藏后的发芽率和发芽速度显著小于层积处理的^[39]。我们的研究表明,干藏显著提高了休眠程度较低的川滇蔷薇种子发芽率和发芽速度,而对休眠较深的多苞蔷薇和黄蔷薇没有显著影响,但缩短了多苞蔷薇低温层积的时间^[13,24]。

休眠解除以后,水分条件严重影响着种子萌发。Zhou 等报道,随着水分胁迫的加重,种子的发芽率和发芽速度减小,川滇蔷薇在-1.20 MPa、多苞蔷薇在-0.86 MPa 下没有种子萌发^[13,24]。

3.3 光照对蔷薇种子休眠与萌发的影响

光照主要是作为一种信号刺激,而不是作为能量物质直接参与种子萌发,打破种子休眠。Flint 等指出,促进萌发的光波大约是 630~680 nm,抑制萌发的波长大约是 730~760 nm^[48]。与这种生理作用相关的光受体称为“光敏素”^[49]。Yambe 等报道蔷薇种子发芽具有由光敏色素调节的需光性^[50]。无论是在层积过程还是发芽过程中,光对打破川滇蔷薇和多苞蔷薇种子的休眠和发芽都没有显著影响^[13,24]。因此光照对蔷薇种子休眠与萌发的影响有待于进一步的研究。

3.4 微生物活动及果实采集时间对蔷薇种子休眠与萌发的影响

微生物活动对蔷薇种子的休眠与萌发有较大影响。Morpeth 等将无机肥与 *R. corymbifera* ‘Laxa’ 种子混合后进行变温处理,大大提高了发芽率^[37]。无机肥为微生物的大量繁殖提供了充足的营养,从而增强了微生物活动,加速了瘦果果皮的开裂,使胚更容易获得水分和氧气,同时胚、种皮和果皮中的抑制物质也更容易渗出。

蔷薇果的采集时间也影响蔷薇种子的休眠。蔷薇果肉中含有抑制物质,在干燥过程中,这些抑制物质可以渗透到瘦果甚至胚中。Semeniuk 等的研究表明,经历一个冬天的蔷薇果中的种子比在秋

天采集的种子具有更深的休眠^[15,20,51]。因此最好是在蔷薇种子刚成熟时就采收,去除蔷薇果皮,浸泡清洗后干藏,有利于提高种子萌发率。

4 结语

种子休眠是蔷薇属植物的普遍特征,主要与种子结构(瘦果果皮、种皮和胚)、自身激素水平和环境因子(如温度、水分、光照和微生物活动等)密切相关。在过去几十年中,人们不断探索打破蔷薇种子休眠和促进萌发的方法,但对于休眠较深的物种,其发芽率仍不理想。种子休眠的种间差异大,而目前研究的种类有限,这限制了对蔷薇种子休眠机制的全面认识。目前多数研究主要针对打破休眠,提高发芽率的技术措施,而对休眠机理的研究较少,从生理生化特别是从分子水平来研究蔷薇种子休眠的更少。蔷薇植物一般具有耐旱和耐贫瘠的生态适应性特征,是受干扰的生态系统的先锋植物,也是优良的退化生态系统的植被恢复物种,对种子休眠与萌发的研究是了解蔷薇植物在生境中的繁殖更新状况的重要内容。

因此未来的工作应着重在以下几个方面:(1)加强蔷薇种子休眠与萌发机理的研究。特别是应从生理生化及分子水平研究种子休眠与萌发的机理,如植物激素和抑制物质对蔷薇种子休眠与萌发的调控,如 ABA、GA₃ 和玉米素等的变化和作用。采用转录子组(transcriptome)和蛋白质组(proteome)等技术,识别调控种子休眠与萌发的基因,并进行定位,研究其表达和遗传方式。(2)扩展研究种类,特别是对中国特有种的研究。只有对尽可能多的蔷薇物种进行研究,才能更充分地认识蔷薇休眠与萌发特征。(3)加强种子生态学研究,为蔷薇规模化繁殖以及促进更新提供理论和技术依据。充分利用当地的野生蔷薇资源,特别是在中国的西南山区分布的野生蔷薇种类繁多,为研究蔷薇在自然状态下的种子休眠与萌发提供了天然基地。

参考文献

- [1] Wu Z Y, Peter H R. Flora of China Vol. 9 [M]. Beijing: Science Press, St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2003: 296.
- [2] Kim H J, Kim K, Kim N S, et al. Determination of floral fragrances of *Rosa hybrida* using solid phase trapping-solvent extraction and gas chromatography-mass spectrometry [J]. J Chromatog A, 2001, 902: 389-404.
- [3] Zhao X Y(赵秀英), Zhang Z J(张振杰), Zhang H L(张宏利), et al. Studies on chemical compounds of the essential oil from flowers of

- Rosa hugonis* Hemsl [J]. Acta Bot Boreal-Occid Sin(西北植物学报), 1994,14(5): 154-156.(in Chinese)
- [4] Chen F Z(陈封政), Zhao W Q(赵卫权), He Y H(何永华), et al. Chemical constituents from *Rosa soulieana* and *R. multibracteata* [J]. Chin J Appl Environ Biol(应用与环境生物学报), 2000, 6(4): 334-336.(in Chinese)
- [5] Cao Y L(曹亚玲), He Q H(何其华), Li C L(李朝鑫). Vitamin contents in the hips of 38 species of *Rosa* and their relation to division of sections [J]. Acta Bot Sin(植物学报), 1996, 38(10): 822-827.(in Chinese)
- [6] Densmore R, Zasada J C. Germination requirements of Alaskan *Rosa acicularis* [J]. Can Field-Nat, 1977, 9: 58-62.
- [7] Zhou Z Q(周志琼), Bao W K(包维楷), Wu F Z(吴福忠), et al. Differences in growth and reproductive characters of *Rosa hugonis* in the dry valley of the upper Minjiang River, Sichuan [J]. Acta Ecol Sin(生态学报), 2008, 28(4): 1820-1828.(in Chinese)
- [8] Zhou Z Q(周志琼), Bao W K(包维楷), Wu F Z(吴福忠), et al. Growth and reproduction of *Rosa multibracteata* population in Minjiang River dry valley [J]. Chin J Appl Ecol(应用生态学报), 2007, 18(7): 1407-1413.(in Chinese)
- [9] Xu D Y(许杜意), Deng G H(邓光华), Ge H(葛红), et al. Progress on seed dormancy cause and pregermination method of *Rosa* L. [J]. Jiangxi For Sci Techn(江西林业科技), 2008(1): 44-46. (in Chinese)
- [10] Lebris M, Champeroux A, Bearez P, et al. Basipetal gradient of axillary bud inhibition along a rose (*Rosa hybrid* L.) stem: Growth potential of primary buds and their two most basal secondary buds as affected by position and age [J]. Ann Bot (London), 1998, 81: 301-309.
- [11] Tincker M A H, Wisley M A. Rose seeds: their after-ripening and germination [J]. J Royal Hort Soc, 1935, 60: 399-401.
- [12] Ueda Y, Kurosawa T, Ogawa S, et al. Morphological character and germination in achenes of *Rosa persica* Michx [J]. Acta Hort, 2001, 547: 129-140.
- [13] Zhou Z Q, Wu N, Bao W K, et al. Post-dispersal factors regulating dormancy and germination of *Rosa soulieana* seeds [J]. Belg J Bot, 2008, 141(1): 103-111.
- [14] Buckley FC. Germination of Rose Achenes [M]. UK: The Amateur Rose Breeders Association, 1985: 47-62.
- [15] Semeniuk P, Stewart R N. Effect of temperature and duration of after-ripening period on germination of *Rosa nutkana* seeds [J]. Proc Amer Soc Hort Sci, 1966, 89: 689-693.
- [16] Gudín S, Arene L. Influence of endocarp thickness on rose achene germination: Genetic and environmental factors [J]. HortScience, 1990, 25(7): 786-788.
- [17] Xu B M(徐本美), Zhang Z M(张治明), Zhang H J(张会金). A study on dormancy and germination of seeds of *Rosa* spp. [J]. Seed(种子), 1993, 63: 5-9.(in Chinese)
- [18] Svejda F J, Poapst P A. Effects of different after-ripening treatments on germination and endogenous growth inhibitors in *Rosa rugosa* [J]. Can J Plant Sci, 1972, 52: 39-1058.
- [19] von Abrams G J, Hand M E. Seed dormancy in *Rosa* as a function of climate [J]. Amer J Bot, 1956, 43(1): 7-12.
- [20] Jackson G A D, Blundell J B. Germination in *Rosa* [J]. J Hort Sci, 1963, 38: 310-320.
- [21] Bo J, Huiru D, Xiaohan Y. Shortening hybridization breeding cycle of rose — A study on mechanisms controlling achene dormancy [J]. Acta Hort, 1995, 404: 40-47.
- [22] Jackson G A D. Hormonal control of fruit development, seed dormancy and germination with particular reference to *Rosa* [J]. Sci Monogr, 1968, 31: 127-156.
- [23] Yambe Y, Hori Y, Takeno K. Levels of endogenous abscisic acid in rose achenes and leaching with activated charcoal to improve seed germination [J]. J Japn Soc Hort Sci, 1992, 61: 383-383.
- [24] Zhou Z Q, Bao W K, Wu N. Dormancy and germination in *Rosa multibracteata* Hemsl. & E. H. Wilson [J]. Sci Hort, 2009, 119: 434-441.
- [25] Baskin J M, Baskin C C. A classification system for seed dormancy [J]. Seed Sci Res, 2004, 14(1): 1-16.
- [26] Hasek R F. Roses in: Larson R A. Introduction to Floriculture [M]. New York: Academic Press, 1980: 31-50.
- [27] Junttila O. Seed quality and seed production of woody ornamentals in Scandinavia [J]. Meld Fra Norges Landbruk, 1974, 53(12): 1-41.
- [28] Tillberg E. Levels of endogenous abscisic acid in achenes of *Rosa rugosa* during dormancy release and germination [J]. Physiol Plant, 1983, 58(3): 243-248.
- [29] Bruun H H. *Rosa rugosa* Thunb. ex Murray [J]. J Ecol, 2005, 93(2): 441-470.
- [30] Julin T. Levels of endogenous cytokinin-like substances in *Rosa rugosa* achenes during dormancy release and early germination [J]. Zeit Pflanzenphysiol, 1983, 111(5): 379-388.
- [31] Tillberg E. Levels of endogenous indole-3-acetic acid in achenes of *Rosa rugosa* during dormancy release and germination [J]. Plant Physiol, 1984, 76(1): 84-87.
- [32] Semeniuk P, Stewart R N. Temperature reversal of after-ripening of rose seeds [J]. Proc Amer Soc Hort Sci, 1962, 80: 615-621.
- [33] Stewart R N, Semeniuk P. The effect of the interaction of temperature with after-ripening requirement and compensating temperature on germination of seed of five species of *Rosa* [J]. Amer J Bot, 1965, 52(7): 755-760.
- [34] Bhanuprakash K, Tejaswini, Yogeasha H S, et al. Effect of scarification and gibberellic acid on breaking dormancy of rose seeds [J]. Seed Res, 2004, 32(1): 105-107.
- [35] Nikolaeva M G. Ecological and physiological aspects of seed dormancy and germination [J]. Bot Zhurnal, 2001, 86: 1-14.
- [36] Yambe Y, Takeno K, Saito T. Improvement of rose achene germination by treatment with macerating enzymes [J]. HortScience, 1992, 27: 1018-1020.
- [37] Morpeth D R, Hall A M. Microbial enhancement of seed germination in *Rosa corymbifera* Laxa' [J]. Seed Sci Res, 2000, 10(4): 489-494.
- [38] Svejda F. Effect of temperature and seed coat treatment on the

- germination of rose seeds [J]. HortScience, 1968, 3: 184-185.
- [39] Zlesak D C. The effects of short-term drying on seed germination in *Rosa* [J]. HortScience, 2005, 40(6): 1931-1932.
- [40] Anderson N, Byrne D H. Methods for *Rosa* germination [J]. Acta Hort, 2007, 751: 503-507.
- [41] Werlemark G, Carlson N U, Uggla M, et al. Effects of temperature treatment on seedling emergence in dogroses, *Rosa sect Caninae* (L.) [J]. Acta Agri Scandinavica Sect B-Soil Plant Sci, 1995, 45(4): 278-282.
- [42] Hoşafçlı H, Arslan N, Sarhan E O. Propagation of dog roses (*Rosa canina* L.) by seed [J]. Acta Hort, 2005, 690: 159-164.
- [43] Liu J S(刘继生), Zhang P(张鹏), Li X Y(李熙英), et al. The germination characteristic of *Rosa davurica* seeds [J]. J Agri Sci Yanbian Univ(延边大学学报), 2001, 23 (2): 135-137, 144. (in Chinese)
- [44] Zhang S F(张素芳), Hu S H(胡书红). A preliminary study on measures for enhancing germination of *Rosa* seeds [J]. J SW For Coll(西南林学院学报), 2007, 17(2): 94-96. (in Chinese)
- [45] Foster T C, Wright C J. The germination of *Rosa dumetorum* Laxa [J]. Sci Hort, 1983, 34: 116-125.
- [46] Yambe Y, Saito T. Effect of temperature on seed (achene) germination of *Rosa* spp. [J]. Environ Contr Biol, 1999, 37 (4): 261-264.
- [47] Svejda F J. Water uptake of rose achenes [J]. Can J Plant Sci, 1972, 52: 1043-1047.
- [48] Flint L H, Alister M E D. Wave lengths of radiation in the visible spectrum promoting the germination of light-sensitive lettuce seed [J]. Smithsonian Miscell Collect, 1937, 96(2): 1-9.
- [49] Pang R Z(潘瑞焯), Dong Y D(董愚得). Plant Physiology [M]. 3 ed. Beijing: High Education Press, 1995: 54-100. (in Chinese)
- [50] Yambe Y, Takeno K, Saito T. Light and phytochrome involvement in *Rosa multiflora* seed germination [J]. J Amer Soc Hort Sci, 1995, 120: 953-953.
- [51] Semeniuk P, Stewart R N. Effect of temperature on germination of seeds of four species of *Rosa* [J]. Amer Rose Ann, 1960, 39: 102-104.