

滲調處理誘導發芽逆境耐受性

黃玉梅¹

近年來因全球氣候變遷，常有旱澇和極端溫度的災情發生，其中乾旱為非生物逆境中限制作物生長的主要因素之一，對糧食安全造成重大威脅 (Li *et al.*, 2009)。在作物生產過程中，種子發芽及幼苗生長階段對逆境最為敏感，逆境下種子因不適的環境無法順利進行發芽前的生理、生化反應，造成發芽低落、成苗率差，影響最終產量，快速發芽成為影響逆境條件下作物產量的重要關鍵。對成熟、不具休眠性、有活力的種子而言，能否發芽端視外在環境是否適宜，決定種子發芽的外在因素包括水分、氣體、溫度、光線。一般正貯型種子成熟乾燥後呈休止狀態，當外界的水分含量較種子內部高時，從開始吸水到胚根突出的過程，可分為浸潤 (imbibition)、活化 (activation) 及生長 (growth) 三階段；依種子水分觀點來看，浸潤階段是吸收水分的快速期，活化階段則為水分吸收的停滯期 (lag phase)，此時細胞內各種代謝開始活化，接著種子又快速吸水同時胚根突出種皮完成發芽，最終發育成幼苗 (郭，2015) (Daszkowska-Golec, 2011)。

種子滲調 (seed priming) 則是透過影響種子水分生理，將種子在限定的水分條件下浸潤吸水，使預先進行發芽的生理代謝反應，但胚根無法突破種皮發芽，並將種

子回乾 (dehydration ; drying-back) 至初始含水量使其回復保存力。經滲調處理的種子重新播種後，除了發芽迅速、整齊外，更可改善低活力種子品質，減輕種子的休眠性，促進種子於環境逆境下發芽等優點，且研究顯示在逆境下 (如缺水、低溫、高溫、或鹽分等) 滲調處理的效果比在合適的發芽環境下更為明顯 (Ibrahim, 2016)。本文探討滲調處理過程對種子逆境發芽耐受性之影響。

一、種子滲調處理與逆境

以鹽逆境來說，當 EC 值高於 3 dS m⁻¹ 即會影響種子發芽表現與植株生長，甚至於影響產量，於低鹽逆境下會導致種子休眠、降低發芽速率 (germination rate)；高鹽逆境則會抑制種子發芽及降低發芽百分率 (germination percentage) (Läuchli and Grattan, 2007)。鹽引起的滲透逆境使種子外的滲透潛勢下降，無法正常吸收水分；或因特定離子產生毒害而影響發芽，例如 Na⁺, Cl⁻ 會降低胚活性；另外也會造成種子代謝活性氧分子 (Reactive oxygen species, ROS) 的平衡被破壞，產生氧化逆境 (Daszkowska-Golec, 2011)。

學者指出以無機鹽如低濃度的 NaCl、KCl、KNO₃ 與 CaCl₂ 等溶液，或是與逆境相關之植物荷爾蒙如：離層酸 (Ascorbic

¹ 種苗改良繁殖場種苗經營課 研究員

acid : ABA)、激勃素 (Gibberellic acid)、水楊酸 (Salicylic acid) 以及部分有機化合物例如氯化膽鹼 (Choline chloride)、聚乙二醇 (Polyethylene glycol) 對種子進行滲調處理，可有效提升種子於鹽逆境下之發芽率及幼苗存活率 (Ibrahim, 2016)。滲調處理可提昇種子發芽及其後植株對逆境之耐受性，如經生理食鹽水滲調的小麥種子，除了在鹽逆境下發芽良好外，在整個生長季節也更耐逆境，部分植株對逆境之耐受性甚至被證明延續到下一代 (Iqbal and Ashraf, 2007)。

種子在滲調過程增加脯氨酸 (proline)、可溶性糖等的含量調節細胞的滲透勢，因而增加對鹽逆境的抗性。利用塩類溶液進行滲調，可促進對 K^+ 和 Ca^{2+} 離子累積，減少 Na^+ 和 Cl^- 離子的累積，緩解鹽逆境對種子萌發和幼苗生長的不利影響 (Ashraf and Foolad, 2005)。樹豆以 KNO_3 或 $CaCl_2$ 滲調增加逆境下蛋白質、游離氨基酸 (free amino acids) 和可溶性糖的量； KNO_3 滲調胡瓜種子增加脯氨酸累積，活化抗氧化系統；番茄種子以 $NaCl$ 滲調活化並增加激勃素的生合成；利用 $NaCl$ 、 KCl 和 $CaCl_2$ 滲調甜椒種子顯著增加脯氨酸含量 (Ibrahim, 2016)。

植物荷爾蒙在逆境下調節作物的生理反應適應不利的環境，扮演非常重要的角色，綜合學者研究指出：直接利用激勃素 (GA_3) 滲調小茴香和高苣種子，可提高抗氧化酶的活性，降低細胞膜的傷害提高種子的耐性。激勃素激活離層酸分解代謝酶，抑制離層酸的活性，在發芽過程中減

少離層酸積累而促進種子發芽；另以水楊酸 (Salicylic acid) 滲調蠶豆種子可誘導過氧化氫酶 (catalase)、過氧化酶 (peroxidase)、抗壞血酸過氧化酶 (ascorbate peroxidase) 和穀胱甘肽還原酶 (glutathione reductase) 在鹽逆境下的活性，以改善逆境下種子發芽能力與幼苗發育 (Ibrahim, 2016)。

二、滲調處理影響逆境耐受性之基因表現

滲調處理之所以可增加種子於逆境下的耐受性，與其能影響種子內的 DNA 及蛋白質表現有關，逆境通常會造成種子與植株的 DNA、蛋白質受損以及活性氧物質 (Reactive oxygen species : ROS) 增加。滲調處理可以促進 DNA 修復與調控相關酶基因之表現，例如苜蓿種子內的 *MtTdp1 α* 、*MtTdp1 β* 、*MtTop1 α* 及 *MtTop1 β* 基因；另外與轉錄相關的轉錄延伸因子基因 (例如阿拉伯芥的 *AtTFIIIS*、苜蓿種子內的 *MtTFIIIS*) 和 DNA 連接酶基因 (阿拉伯芥內的 *AtLIG6*、*AtLIG4*) 亦會因滲調處理而增加表現。同時滲調處理亦會增加抗氧化蛋白質生合成或提升其活性，像是鹼基切除修復 (base excision repair, BER) 基因 (例如苜蓿種子內的 *MtOGG1*, *MtFPG*)，可移除氧化自由基；與 ROS 代謝相關之酶 CAT, SOD, GR 及 GPX 等也會因滲調處理而增加其表現或活性，維持植物體內代謝 ROS 之平衡。滲調處理時，滲透調節相關基因 (如 *Em6*、*RAB18*) 與種子吸水與發芽相關基因 (如甘藍種子內的 *BnPIPI1*, *Bn γ -TIP2*) 表現也會增加，而提升對逆境的耐受性 (Wojtyla et al., 2016)。

研究成果

表一．在環境逆境下種子滲調處理對發芽與幼苗生長之影響

逆境因子	作物種類	滲調後之發芽與生長
滲透逆境 / 鹽逆境	芥菜、油菜、鸚嘴豆、紫花苜蓿、水稻、黑麥、菠菜、白花三葉草、硬粒小麥、綠豆	提升發芽速率與發芽率 種苗具較佳的生長量與生長勢 種苗具較多光合色素含量 增加種子存活率 增加抗氧化酶活性
水分逆境 / 乾旱	水稻、高粱、大麥	提升種子發芽百分率 使種苗生長較佳 提升淨光合作用速率
低溫逆境	辣椒、菠菜	有較佳發芽百分率 胚根生長較佳
毒害金屬離子	水稻、白花三葉草	增加光合色素的含量 促進種苗生長 降低植株體內金屬離子累積

(引用自 Wojtyla *et al.*, 2016)

三、滲調處理誘導發芽逆境耐受性

種子滲調處理對提昇發芽種子的逆境耐受性，學者以乾旱逆境為例，如圖 1(Wojtyla *et al.*, 2016) 所示：滲調處理將種子置於次逆境 (低的水分潛勢) 條件下緩慢吸水，過程中種子進行 DNA 修復、抗氧化相關機制，如抗氧化防禦系統和滲透調節、增加脯氨酸累積、調節內生荷爾蒙等，並於種子發芽前即產生與逆境相關之 DNA 及蛋白質，種子保存滲調處理時所誘發的耐逆境反應，當播種發芽時再次遭遇逆境，可縮短對逆境反應的時間，避免對植株產生較大的傷害。滲調回乾貯藏時間有長有短，但幼苗仍可顯現對抗逆境的耐受性，表示種子保存滲調處理時誘發對抗逆境的反應，此現象稱為「滲調記憶 priming

memory」，因此才能於再次遭遇逆境時以更快有效的方式應對，強化發芽及幼苗階段對逆境的抗性 (Wojtyla *et al.*, 2016)。

調整滲調溫度條件及滲調基質如：使用無機鹽或植物荷爾蒙等，使種子在滲調過程即誘導對抗逆境之生理反應，處理後確實可改善發芽時對逆境的耐受性。而針對不同的環境逆境則必須調整滲調條件，才能預先誘導種子做出正確的生理反應以對抗發芽逆境，播種後提高逆境下的發芽表現和幼苗生長。從表一得知滲調處理除了能增加種子於鹽逆境下的耐受性外，亦可改善因乾旱、低溫或高溫、毒害金屬等逆境下的發芽與種苗生長，亦可以使植株種苗具有較佳的生長勢，以及較佳的逆境耐受性。

四、結論

經滲調處理的種子播種後，除了發芽迅速、整齊外，更可提高發芽率，改善逆境下種子發芽能力與幼苗發育。種子在滲調過程增加脯氨酸 (proline)、可溶性糖等的含量調節細胞的滲透勢，因而增加對鹽逆境的抗性。滲調處理可以促進 DNA 修復與調控相關酶基因之表現，滲調中滲透調節相關基因與種子吸水與發芽相關基因表現也會增加，而提升對滲透逆境的耐受性。滲調可誘導種子逆境下的防禦機制，如抗

氧化防禦系統和滲透調節，增強對抗逆境的許多代謝過程，經滲調啟動的抗性機制，再藉由「滲調記憶 priming memory」而強化種子發芽及幼苗階段對逆境的抗性。由此可見滲調處理技術確實可改善植物對逆境的耐受性，提高逆境下的發芽表現和幼苗生長。唯需進一步探討合適的滲調材料、精確濃度，以確保逆境條件下成功的種子發芽和幼苗生長，以及與“滲調記憶”相關的生理、生化反應和關鍵基因的表現。

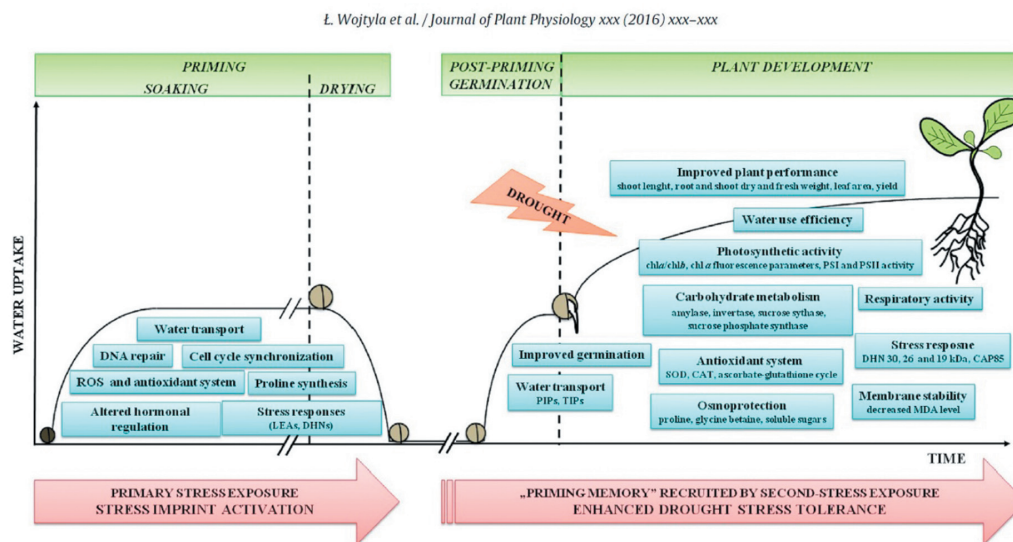


Fig. 1. Overview of major events associated with seed priming and improved drought stress tolerance during post-priming germination and plant growth. Molecular or biochemical changes activated during priming as a result of mild stress exposure are a part of “priming memory”/stress imprint recruited upon subsequent stress exposure.

圖 1. 種子滲調處理期間主要生理反應與播種後因滲調記憶提升發芽及幼苗生長對乾旱耐受性之示意圖 (引用自 Wojtyla et al., 2016)。