



普通高等教育“十一五”规划教材

种子学

张红生 胡 晋 主编



科学出版社
www.sciencep.com

内 容 简 介

本书较系统全面地介绍了种子科学技术的基本原理、研究成果和最新进展,内容包括种子的形成和发育、种子的形态构造和化学成分、种子的休眠与萌发、种子的寿命和活力,以及种子的加工、贮藏和检验等。全书既考虑了内容的系统性,有利于当前的教学需要,又注重概括提炼,兼顾种子科学研究的未来发展。

本书可作为高等农林院校植物生产类及种子相关专业本科生和研究生的教材,也可供广大种子科技工作者及农业科研和技术人员学习参考。

图书在版编目(CIP)数据

种子学/张红生,胡晋主编.--北京:科学出版社,2010.8
(普通高等教育“十一五”规划教材)
ISBN 978-7-03-027890-6

I. ①种… II. ①张…②胡… III. ①作物-种子-高等学校-教材
IV. ①S330

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2010)第 107893 号

责任编辑:丛楠 甄文全 / 责任校对:张琪
责任印制:张克忠 / 封面设计:耕者设计工作室

科学出版社 出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

双青印刷厂印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2010年8月第一版 开本:787×1092 1/16

2010年8月第一次印刷 印张:16 1/2

印数:1—3 000 字数:390 000

定价:32.00元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

前 言

种子是裸子植物和被子植物特有的繁殖体，它由胚珠经过传粉受精形成。在农业生产上，种子是最基本的生产资料。种子学是研究植物种子的特征特性和生命活动规律的基本理论及农业生产应用技术的一门应用科学技术。种子学在现代农业生产中发挥着重要的作用，可以为植物生产、种子繁殖、加工处理、贮藏和检验提供科学理论与技术基础。因此，种子学是植物生产类专业的一门重要课程。

本书在作者长期教学、科研的基础上，广泛收集了国内外大量文献，比较全面系统地介绍了种子学研究的成果和进展。内容包括绪论、种子的形成发育和成熟、种子的形态构造和分类、种子的化学成分、种子的休眠、种子萌发、种子寿命、种子活力、种子加工与贮藏、种子检验，共 10 章。每章内容既阐述基本原理，又介绍国内外最新研究成果和实用技术；既考虑内容的系统性，又注重概括精练；既照顾当前的教学需要，又着眼种子科学未来的发展。因此，本书可作为高等农林院校植物生产类及种子相关专业的教材，也可供种子科技工作者及农业科研和技术人员学习参考。希望本书的出版能为我国农业生产及种子事业的发展，以及提高我国种子学的教学、科研水平起到一定作用。

本书第一章由张红生、胡晋执笔，第二章由张红生、王州飞执笔，第三章由宁书菊执笔，第四章由孙黛珍、王曙光执笔，第五章由何丽萍执笔，第六章由赵光武执笔，第七章由刘丕庆执笔，第八章由王州飞、朱昌兰执笔，第九章由孙群执笔，第十章由胡晋、王州飞执笔。书中有关种子学遗传基础部分内容由邢邯、赵晋铭执笔，有关计算机应用部分由钱虎君执笔。最后，全书由张红生负责修改校正，由盖钧镒院士审阅。

本书的出版得到了科学出版社的大力支持和帮助，在此深表谢意！国内外相关的专著、综述和研究论文为本书的编写提供了大量的素材，在此对其作者表示崇高的谢意！在本书编写过程中，得到了南京农业大学有关领导、专家的关心和支持，在此表示衷心的感谢！

随着科学技术的发展，特别是分子生物学、基因组学和蛋白质组学等学科的迅速发展，种子学研究成果也日新月异；加之编者水平有限，编写时间仓促，书中难免存在不足甚至错误之处，敬请读者批评指正。

编 者

2009 年 12 月 28 日

目 录

前言

第一章 绪论	1
第一节 种子的含义	1
一、真种子	1
二、类似种子的果实	1
三、营养器官	2
四、植物人工种子	2
第二节 种子学的内容和任务	2
第三节 种子学的发展	3
第四节 种子学在农业生产中的作用	5
小结	5
思考题	5
第二章 种子的形成发育和成熟	6
第一节 种子形成发育的一般过程	6
一、受精作用	6
二、种子的形成发育	11
第二节 主要作物种子的形成和发育	16
一、主要农作物种子的形成和发育	16
二、主要蔬菜种子的形成和发育	20
三、其他作物种子的形成和发育	21
第三节 种子发育的异常现象	21
一、多胚现象	22
二、无胚现象	22
三、无融合生殖和无性种子	23
第四节 种子的成熟及其调控	24
一、种子的成熟阶段	24
二、种子成熟过程中的变化	26
三、种子成熟的调控	37
四、环境条件对种子成熟的影响	40
小结	43
思考题	43
第三章 种子的形态构造和分类	44
第一节 种子的一般形态构造	44
一、种子的外表性状	44
二、种子的基本构造	45
第二节 主要作物种子的形态构造	50
一、主要农作物种子的形态构造	50

二、主要蔬菜种子的形态构造	58
三、其他作物种子的形态构造	63
第三节 种子的植物学分类	67
一、根据胚乳有无分类	67
二、根据植物形态学分类	68
第四节 种子形态构造的遗传基础	70
小结	71
思考题	71
第四章 种子的化学成分	72
第一节 种子的主要化学成分及其分布	72
一、种子的主要化学成分	72
二、农作物种子主要化学成分及其分布	73
三、蔬菜作物种子主要化学成分及其分布	75
四、其他作物种子主要化学成分及其分布	75
五、影响种子化学成分的因素	77
第二节 种子水分	78
一、种子中水分的存在状态	78
二、种子的临界水分和安全水分	78
三、种子的平衡水分	78
第三节 种子的营养成分	81
一、糖类	81
二、脂质	84
三、蛋白质	86
第四节 种子的生理活性物质	88
一、植物激素	89
二、酶	91
三、维生素	92
第五节 种子的其他化学成分	93
一、矿物质	93
二、色素	93
三、种子毒物和特殊化学成分	94
第六节 种子化学成分的遗传基础	97
一、种子化学成分的遗传特点	97
二、主要作物种子化学物质的遗传基础	98
小结	100
思考题	100
第五章 种子的休眠	101
第一节 种子休眠的原因和机理	101
一、种子休眠的意义	101
二、种子休眠的类型	102
三、种子休眠的原因	103
四、种子休眠的机理	108
五、种子休眠的遗传机制	111

第二节 不同作物种子的休眠·····	112
一、禾谷类种子的休眠·····	112
二、豆类种子的休眠·····	114
三、其他种子的休眠·····	116
第三节 种子休眠的调控·····	119
一、延长种子的休眠期·····	119
二、缩短种子的休眠期·····	119
小结·····	122
思考题·····	122
第六章 种子萌发 ·····	123
第一节 种子萌发的过程及类型·····	123
一、种子萌发的过程·····	123
二、种子萌发的类型·····	125
第二节 种子萌发的生理生化及遗传基础·····	127
一、细胞的活化和修复·····	127
二、种胚的生长和合成代谢·····	128
三、贮藏物质的分解和利用·····	128
四、呼吸作用和能量代谢·····	133
五、种子萌发的遗传基础·····	134
第三节 种子萌发的环境条件·····	134
一、水分·····	135
二、温度·····	136
三、氧气·····	138
四、光·····	139
五、其他条件·····	139
小结·····	140
思考题·····	141
第七章 种子寿命 ·····	142
第一节 种子寿命的概念及其差异·····	142
一、种子寿命的概念·····	142
二、种子寿命的差异·····	142
第二节 种子寿命的影响因素·····	143
一、影响种子寿命的内在因素·····	143
二、影响种子寿命的环境条件·····	145
第三节 种子衰老及其机理·····	147
一、种子衰老的形态特征·····	147
二、种子衰老的生理生化特征·····	148
三、种子衰老的遗传基础·····	150
四、陈种子的利用·····	150
第四节 种子寿命的预测·····	150
一、根据温度和水分预测种子寿命·····	150
二、修正后的种子寿命预测方程和列线图·····	152
小结·····	156

思考题.....	156
第八章 种子活力	157
第一节 种子活力的概念和意义	157
一、种子活力的概念.....	157
二、种子活力的重要意义.....	158
第二节 种子活力的生物学基础	160
一、影响种子活力的因素.....	160
二、种子活力与种子劣变的关系.....	163
第三节 种子活力测定	165
一、种子活力测定概述.....	165
二、常用的种子活力测定方法.....	166
三、种子活力测定技术的发展趋向.....	170
小结.....	171
思考题.....	171
第九章 种子加工与贮藏	172
第一节 种子加工	172
一、种子清选.....	172
二、种子干燥.....	177
三、种子处理.....	180
第二节 种子贮藏	182
一、种子的呼吸作用和后熟作用.....	182
二、种子入库及贮藏期间的变化.....	185
三、主要农作物及蔬菜种子贮藏方法.....	191
第三节 种子加工与贮藏的计算机管理	196
一、种子加工的计算机管理.....	196
二、种子贮藏的计算机管理.....	198
小结.....	201
思考题.....	202
第十章 种子检验	203
第一节 种子检验的概念和意义	203
一、种子检验的概念.....	203
二、种子检验的重要意义.....	204
第二节 种子检验的内容和程序	205
一、种子检验的内容.....	205
二、种子检验的程序.....	206
第三节 扦样	206
一、扦样原则.....	206
二、仪器设备.....	207
三、扦样方法.....	209
四、混合样品的配制.....	211
五、送验样品的分取.....	211
六、送验样品的包装和发送.....	211
七、样品的保存.....	212

第四节 净度分析	212
一、净度分析的目的与意义	212
二、净种子、其他植物种子和杂质区分总则	212
三、净度分析方法	213
四、结果报告	217
第五节 种子发芽试验	217
一、发芽试验的意义	217
二、发芽试验的设备和用品	217
三、发芽试验的方法	218
第六节 真实性和品种纯度鉴定	222
一、真实性和品种纯度鉴定方法	222
二、室内鉴定	223
三、田间小区鉴定	228
第七节 种子水分测定	229
一、种子水分测定的重要性	229
二、种子水分测定的标准方法	229
三、电子水分仪速测法	232
四、采用整粒种子样品测定水分的烘箱法	234
第八节 种子生活力测定方法	234
一、种子生活力测定的意义	234
二、四唑染色法测定程序	235
第九节 种子健康测定	241
一、种子健康测定的重要性	241
二、测定程序	242
第十节 种子重量测定	244
一、种子重量测定的必要性	244
二、测定方法	244
三、结果报告	245
四、规定水分千粒重的换算	245
第十一节 种子检验的计算机管理	245
一、在种子样品接收登记方面的应用	245
二、在品种真实性检索方面的应用	245
三、在种子检验数据处理方面的应用	245
四、在图形设计打印上的应用	246
五、在各种档案建立方面的应用	247
六、在检验室日常管理工作的应用	247
小结	247
思考题	247
主要参考文献	248
附录 植物拉丁学名称	253

第一章 绪 论

【内容提要】 种子学是研究植物种子的特征特性和生命活动规律的基本理论及在农业生产上的应用的一门应用科学技术。生物科学和农业科学领域相关学科的发展及农业生产经验的积累促进了种子学的发展。种子科学技术成果在农业生产上的应用推动了农业生产的现代化。

【学习目标】 通过本章学习，了解种子学发展历史，明确种子学在农业生产中的作用。

【基本要求】 理解种子概念；掌握种子学的内容和任务。

第一节 种子的含义

种子在植物学上是指由胚珠（ovule）经传粉受精后发育而成的繁殖器官。在农业生产上，种子是最基本的生产资料，其含义要比植物学上的种子广泛得多。凡是农业生产上可直接作为播种材料的植物器官都称为种子。为了与植物学上的种子有所区别，后者称为农业种子更为恰当，但在习惯上，农业工作者为了简便起见，统称为种子。目前世界各国所栽培的作物，包括农作物、园艺作物、牧草和森林树木等种类，播种材料种类繁多，大体上可分为真种子、类似种子的果实、营养器官和植物人工种子。

一、真种子

真种子是植物学上所指的种子，它们都是由胚珠发育而成的，如豆类（除少数例外）、棉花、油菜及十字花科的各种蔬菜、麻类（黄麻、亚麻、蓖麻）、烟草、芝麻、瓜类、茄子、番茄、辣椒、苋菜、茶、柑橘、梨、苹果、银杏及松柏类等。

二、类似种子的果实

这一大类在植物学上称为果实，大部分为小型的干果，其内部含有一颗或几颗真种子。某些作物的干果，成熟后不开裂，可以直接用果实作为播种材料，如禾本科作物的颖果（小麦、玉米等为典型的颖果，而水稻与皮大麦果实外部包有稃壳，在植物学上称为假果），向日葵、荞麦、大麻、苧麻等的瘦果，伞形科（如胡萝卜和芹菜）的分果，山毛榉科（如板栗和麻栎树）和藜科（如甜菜和菠菜）的坚果，黄花苜蓿和乌足豆的荚果，蔷薇科内果皮木质化的核果等。

在这些干果中，以颖果和瘦果在农业生产上最为重要。这两类果实的内部均含有一颗种子，在外形上和真种子也很类似，所以往往称为“子实”，意为类似种子的果实。禾谷类作物的“子实”有时也称为“谷实”，而“子实”及真种子均可称为籽粒。

三、营养器官

许多根茎类作物具有自然无性繁殖器官，如甘薯和山药（薯蕷）的块根，马铃薯和菊芋的块茎，芋和慈姑的球茎，葱、蒜、洋葱的鳞茎等。另外，甘蔗和木薯用地上茎繁殖，莲用根茎（藕）、苧麻用吸枝繁殖等。上述这些作物大多能开花结实，并且可供播种，但在农业生产上一般均利用其营养器官种植，以发挥其特殊的优越性。一般在进行杂交育种等少数情况下，才直接用种子作为播种材料。

四、植物人工种子

植物人工种子是将植物离体培养中产生的胚状体（主要指体细胞胚）包裹在含有养分和具有保护功能的物质中而形成，在适宜条件下能够发芽出苗，长成正常植株的颗粒体，也称为合成种子（synthetic seed）、人造种子（man-made seed）或无性种子（somatic seed）。人工种子与天然种子非常相似，都是由具有活力的胚胎与具有营养和保护功能的外部构造（相当于胚乳和种皮）构成的适用于播种或繁殖的颗粒体。

天然种子的繁殖和生产受到气候季节的限制，并且在遗传上会发生天然杂交和分离现象，而人工种子在本质上属于无性繁殖。因此，人工种子具有许多优点：①可用于自然条件下不结实或种子很昂贵的特种植物以快速繁殖；②繁殖速度快，如用一个体积为12L的发酵罐，在20多天内可生产由胡萝卜体细胞胚制作的人工种子1000万粒，可供几十公顷地种植；③可固定杂种优势，使 F_1 杂交种多代使用。

第二节 种子学的内容和任务

种子学（seed science）是研究种子的特征特性和生命活动规律的基本理论及在农业生产中应用的一门科学技术。随着种子科学研究的深入和应用技术的快速发展，通常将种子学扩展为种子科学和技术（seed science and technology）。

种子学是建立在其他自然科学基础上的独立科学体系，如植物学（包括形态、解剖、分类、生理生态、胚胎等）、化学（主要是有机化学和生物化学）、物理学、生物统计学、遗传学、分子生物学、植物病理学、农业昆虫学、微生物学等。同时，种子学的理论知识又是许多其他学科的重要理论基础（图1-1）。

从狭义上讲，种子学是植物学的一个分支，它从生物学角度阐明植物种子形成和发育等各种生命现象的变化及其与环境条件的联系，包括种子发育成熟、形态特征、化学成分、生理生化、种子寿命、休眠与发芽、种子活力等内容。从广义上讲，种子学除上述内容外，还包括种子的应用技术，如种子生产、种子加工（清选、干燥、处理和包衣）、种子鉴定、种子检验、种子贮藏和种子管理等。可见，广义的种子学包括种子科学理论和应用技术两个方面的内容，种子科学理论是种子应用技术的基础，而种子应用技术又将种子科学理论与农业实践紧密联系起来。因此，种子学是植物生产类专业的一门重要专业基础课，是广大种子科技工作者及农业技术人员必须掌握的一门直接为农业生产服务的应用技术。

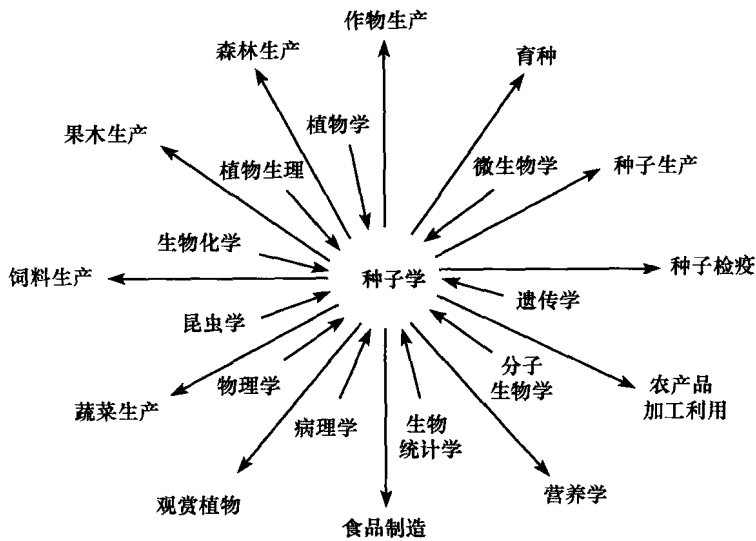


图 1-1 种子学与其他学科的关系

种子学的主要任务是为植物生产和种子检验、种子贮藏、种子加工处理和种子繁殖生产提供科学理论依据与先进技术，最大限度地提高作物生产及种子生产的产量和质量。种子学的任务具体可归纳为以下几个方面。

(1) 根据种子生理生化特性和遗传机理与生态关系，阐明各种作物种子形成发育、成熟、休眠、萌发特性和激素调控机理，从而为作物生产和种子生产提供有效的调控管理技术措施。

(2) 根据种子的形态特征、化学成分、水分特性、呼吸代谢和活力特性，为种子的合理和安全加工技术提供理论依据和实用技术，并为种子利用、营养价值及加工工艺提供参考依据。

(3) 根据种子的形态结构、理化特性、生命活动和寿命的特点，阐明其贮藏特性，制订出种子合理、安全的包装和贮藏管理措施。

(4) 根据种子的形态特性、细胞遗传、生化和分子生物学特性，制订和采用合理、先进的方法和技术规程，对各种作物类型和品种（包括转基因品种）的真实性、纯度和种子质量进行检验，以判断种子的优劣，评定其等级和种用价值，确保农业生产丰收。

(5) 根据种子是有生命的生物有机体和作为播种材料的特性，制订合理的管理措施，确保全面利用优良品种的优质种子，推动农业生产可持续发展。

第三节 种子学的发展

种子学是一门后起的学科。19 世纪初，欧洲各国的自然科学迅猛发展，在生物学、农学、森林学和畜牧学等飞跃发展的基础上，种子科技知识才相应地不断积累，日趋完

善。1876年奥地利科学家 Nobbe 在德国首次发表了种子科技方面的巨著《种子学手册》，该书被公认为当时种子文献中的权威著作。自该书出版后，种子学开始以一门新兴学科的面貌出现在生物科学和农学领域，因而 Nobbe 被推崇为种子学的创始人。在此前后，许多杰出的科学家对种子科学作出了非常重要的贡献，如 1859~1887 年 Sachs 研究了种子成熟过程中营养物质积累变化，1874 年 Haberlandt 研究了种子寿命，1891 年 De Vries 揭示种子后熟与温度的关系，1894 年 Wiesner 对种子萌发进行了研究，1898 年 Nawashin 对被子植物双受精的研究。

20 世纪是种子科学迅猛发展并推动世界各国种子工作及农业生产前进的重要时期。1931 年国际种子检验协会 (ISTA) 颁发了世界第一部国际种子检验规程，促进了国际种子的贸易和交流。1934 年日本科学家近藤万太郎的《农林种子学》问世，对种子界的影响很大。1953 年 Crocker 和 Barton 的《种子生理学》被认为当代种子生理学第一部巨著。在我国，1961 年叶常丰编写的《种子学》、《种子贮藏与检验》，1985 年傅家瑞的《种子生理学》，1993 年毕辛华和戴心编主编的《种子学》等著作对我国种子科学的普及和发展起了积极的作用。在 20 世纪 60~80 年代，种子生理方面的研究也取得了很多成就，如光敏色素的发现，种子休眠的内源激素学说和呼吸代谢途径学说，赤霉素和壳梭孢素对种子萌发生理的独特效应，以及种子各种处理和播种技术等。

随着科学技术的发展和进步，尤其是分子生物学、分子遗传学、基因工程等学科的突飞猛进，促进了种子科学和技术的发展。在种子科学方面，种子休眠、萌发的生理生态及机理，种子生命活动及劣变过程中的亚细胞结构变化和分子生物学，种子活力的分子基础，种子代谢和发育，顽拗型种子的特性，种子寿命的预测及种质资源保存等方面的研究均达到了一定的深度。在种子技术方面，种子引发、种子超干贮藏、种子超低温贮藏、人工种子的研究方兴未艾，受到各国科学家的日益关注和重视。

目前，许多研究机构已成为对种子学的发展具有突出贡献并具权威性的单位，如英国的里丁大学农学系、英国皇家植物园、美国马里兰州贝尔茨维尔的美国国家种子研究实验室、美国艾奥瓦州立大学种子科学中心、美国俄亥俄州立大学农学系、美国柯林斯堡的国家种子贮藏实验室、美国加州大学戴维斯分校种子生物技术中心、荷兰瓦赫宁根大学种子科学中心、以色列希伯来大学、巴黎第六大学植物生理与应用实验室、日本的山口大学农学院、马来西亚的马来大学农学系等。同时，国际种子检验协会、美国官方种子分析家协会 (AOSA) 和国际种质资源研究所 (IPGRI) 对推动世界各国种子科技工作的发展也都起到了极为重要的作用。

1953 年，我国的种子学课程在浙江农学院（浙江农业大学前身）创设，是种子专业研究生的一门重点课程，1955 年开始作为该校农学专业本科生的必修课。叶常丰先生是这门课程的创始人。由于我国种子工作发展的需要，他主编的种子学教材《种子学》、《种子贮藏与检验》、《作物种子学》成为当时全国种子工作者的必需参考书和在职进修干部的课本。20 世纪 70 年代这门课程被规定为全国农业院校农学专业学生选修课。目前，全国农业院校普遍设置了种子学课程，这对推进我国的种子科研工作和农业生产发挥了重要的作用。

第四节 种子学在农业生产中的作用

种子是农业生产最基本的生产资料，是农作物高产、多抗、优质的内在因素。农业生产不论采用何种先进工具或现代化技术，都必须通过种子才能发挥增产的作用。优质的种子必须纯净一致、饱满完整、健康无病虫、活力强，这就需要加强种子生产、加工贮藏、种子检验等工作。

在农业生产实践上，种子在形成发育和成熟期间能否正常生长，一方面取决于田间的栽培管理，另一方面与当时的气候条件有密切关系。不当的农业生产管理，往往会发生结实率低、籽粒瘦小畸形、发芽率不高、活力不强等不正常现象，以致严重地影响种子的产量和品质。科学的种子加工与贮藏管理可以延长种子的寿命，提高种子的播种品质，保持种子的活力，为作物的增产打下良好的基础。反之，轻则使种子生活力、活力下降，重则整仓种子发热、霉烂、生虫，给农业生产带来巨大损失。种子检验是确保种子质量的重要环节。通过种子检验，对种子质量作出正确的评价，防止伪劣种子进入市场；对检测有问题的种子，采用适当的处理措施，改善和提高种子质量；通过种子检验，掌握种子水分、杂质和病虫等情况，制定科学、安全的种子贮藏措施和运输方法。因此，种子学可为上述工作的开展提供理论基础和技术支撑。

1995年，我国开始创建种子工程，并于2000年实施了《中华人民共和国种子法》。实施种子工程和种子法的目的是建立起适应社会主义市场经济体制、现代化种子产业发展体制和法制管理体制，实现种子生产专业化、育繁推销一体化、种子商品化、管理规范化和种子集团企业化。种子工程包括新品种选育和引进、种子繁殖和推广、种子加工和包装、种子推广及销售和宏观管理等五个方面，种子法则涉及种质资源收集和利用、新品种选育和引进、品种适应性区域试验、新品种审定和管理、原种繁殖、良种生产、种子加工精选、种子包衣、种子挂牌包装、种子贮藏保管、种子收购销售、种子调拨运输、种子检疫、种子检验和种子管理等内容。种子学为种子工程和种子法的实施提供了保障，对我国农业的快速、健康、可持续发展具有重要的促进作用。

小 结

种子学是植物生产类专业的一门专业基础课。随着生产经验的积累及现代科学技术的发展，人们对种子的发育成熟、休眠、萌发、寿命、加工处理、贮藏及种子检验等方面有了深入的了解和研究，极大地推进了种子学的发展，进而为农业生产提供了基础理论依据和先进的实用技术。

思 考 题

1. 农业种子有哪些类型？
2. 种子学包含哪些主要内容？
3. 种子学的主要任务有哪些？

第二章 种子的形成发育和成熟

【内容提要】从生物学的观点看，作为播种材料的植物种子事实上是已经在母株上度过了它的初期生长发育阶段的新个体。在种子形成和发育阶段，种子从母株吸取养料，长成相当完备的植物基本构造。当它落在适宜的环境中，能正常发芽生长，自营独立生活，以完成传播种族、繁衍后代的生物学任务。

【学习目标】通过本章学习，明确种子形成发育及其成熟过程，解决实际生产中遇到的问题。

【基本要求】理解种子形成发育的一般过程；了解种子发育过程中的异常现象及其原因；掌握种子成熟过程及其影响因素。

第一节 种子形成发育的一般过程

种子的形成和发育过程是指从卵细胞受精成为合子开始，经过多次细胞分裂增殖和基本器官的分化成长，直到种子完全成熟所发生的一系列变化。被子植物的合子形成后，一般需通过短期休眠，才进行细胞的分裂分化，在形态上和生理上经过复杂的变化，最后发育成为种胚；同时极核受精后发育成胚乳，胚珠组织发育成种皮。种子的发育是植物个体发育的最初阶段，它的可塑性最强，对外界环境条件非常敏感。这一阶段发育的好坏，不仅影响种子本身的播种品质，同时也可能影响到下一代的生长发育，有时还能使作物的种性也发生一定程度的改变。

在农业生产实践上，有时会发生结实率低、籽粒瘦小畸形、发芽率不高、活力不强等不正常现象，以致严重地影响种子的产量和品质。而这些现象的发生与受精过程及种子在发育过程中所接触到的各种环境因素有密切关系。

一、受精作用

(一) 雌雄配子的发育及其分子基础

1. 雌雄配子的形成过程

雄配子的形成过程：雄蕊的花药中分化出孢原组织，进一步分化为花粉母细胞($2n$)，经过减数分裂形成四分孢子(n)，从而发育成4个小孢子(microspore)，并进一步发育成4个单核花粉粒。在花粉粒的发育过程中，经过一次有丝分裂，形成营养细胞和生殖细胞；而生殖细胞又经过一次有丝分裂，才成为一个成熟的花粉粒，其中包括两个精细胞(sperm cell)(n)和一个营养核(vegetative nucleus)(n)。这样一个成熟的花粉粒在植物学上称为雄配子体(male gametophyte)(图2-1)。

雌配子的形成过程：在雌蕊子房里着生胚珠，在胚珠的珠心里分化出大孢子母细胞或胚囊母细胞，由一个大孢子母细胞($2n$)经过减数分裂，形成直线排列的4个大孢子

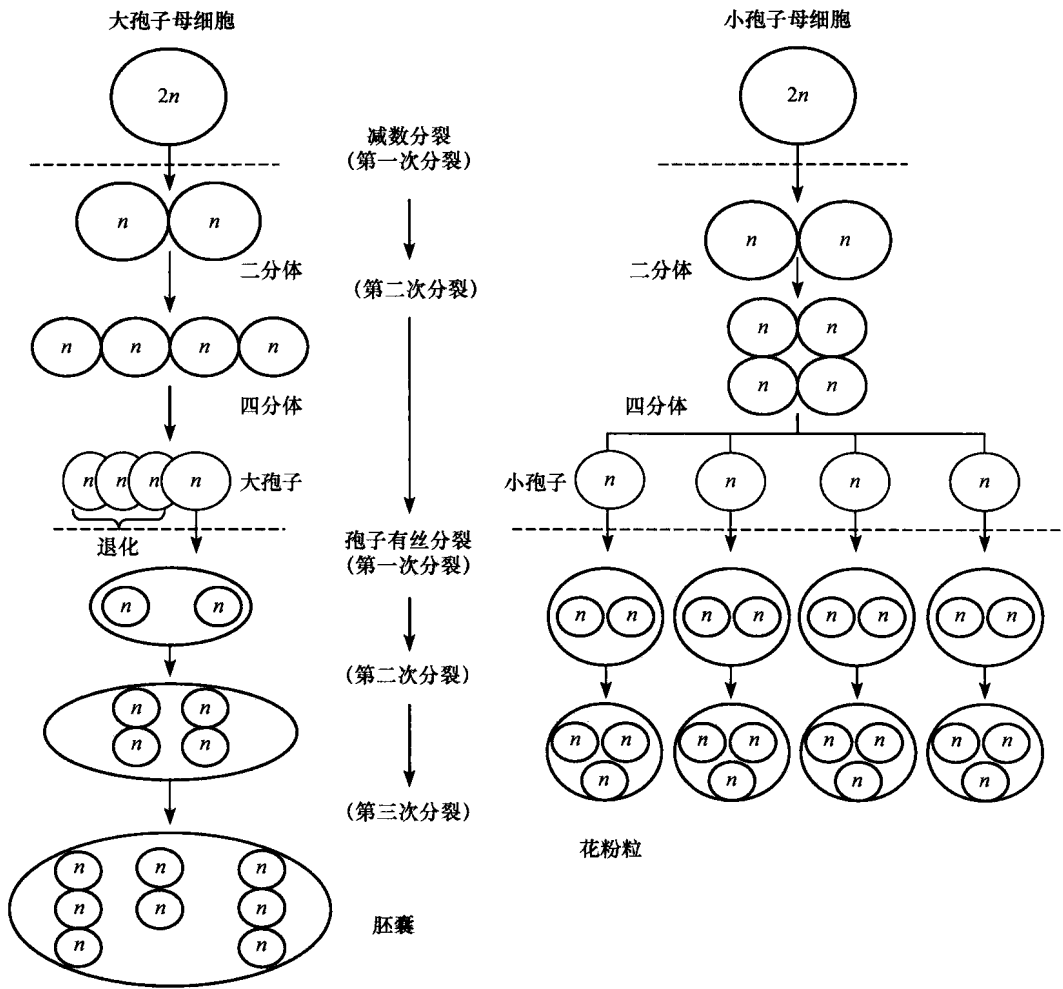


图 2-1 高等植物雌雄配子形成的过程 (季道藩, 1984)

(macrospore) (n), 即四分孢子。其中只有 1 个远离珠孔的大孢子继续发育, 最后成为胚囊 (embryo sac), 其余 3 个大孢子的养分被吸收而自然解体。继续发育的大孢子的核通过连续 3 次有丝分裂, 形成 8 个核 (n), 其中 3 个反足细胞 (antipodal cell)、2 个助细胞 (synergid)、2 个极核 (polar nucleus) 组成一个中央细胞, 另一个为卵细胞; 这样由 8 个核 (实际是 7 个细胞) 所组成的胚囊, 在植物学上称为雌配子 (female gametophyte) (图 2-1)。

2. 雌雄配子发育的分子基础

植物雄蕊中花药内雄配子发育的起始与成熟是由一系列基因所控制的。大量特异基因在花药和花粉发育的不同时期表达, 如编码脂转移蛋白、蛋白酶抑制剂、果胶酶、乳糖多聚糖酶等的基因在花药中特异性表达。有证据表明单倍体的配子体中有单倍体转录 (haploid transcription) 存在。例如, 玉米花粉内的 *Adh1* 基因是在花粉母细胞减数分裂、小孢子和花粉发育的特定时期转录活化, 它转录的 ADH 酶并不受双倍体基因型的影响。番茄雄蕊中的 *LAT51*、*LAT52*、*LAT56*、*LAT58*、*LAT59* 等基因在花粉母细

胞减数分裂后开始活化,直到散粉时基因表达量仍有增加;LAT59的功能可能是在花粉管生长时有降解果胶酶的作用。此外,在水稻花粉中表达的PS1基因,在烟草雄性细胞中特异性表达的NTM19、NTP303基因,以及拟南芥的TuA1基因在雄配子发育过程中的作用都已受到研究者的注意。

近年来已经利用与雌蕊发育有关的突变体研究其发育的分子机理,在雌蕊中有很多种与其他器官不同的mRNA,根据功能可将雌蕊特异性基因分为两类:一类是与防御功能有关的基因,这些基因的存在可保护植物的生殖器官不受病菌的侵染;另一类是水解糖苷键的酶的基因表达,通过酶消化多糖以帮助花粉管生长。已有研究发现,在拟南芥胚珠发育时表达的基因如*ats*、*sup*,小麦中的*msg*,拟南芥中的*Gf*均与大孢子发生相关。

(二) 授粉受精及其分子机理

1. 授粉

植物在受精前有一个授粉(pollination)过程,就是指成熟的花粉落在雌蕊的柱头上。根据花粉的来源不同,授粉方式有自花授粉、异花授粉和常异花授粉。自花授粉指同一朵花的花粉传送到同一朵花的柱头上,或同株花粉传播到同株的雌蕊柱头上,水稻、小麦、大豆、番茄等植物为自花授粉。自花授粉作物自然异交率一般低于1%,不超过4%。异花授粉指雌蕊柱头接受异株或异花花粉,玉米、黑麦、向日葵、苹果等植物为异花授粉。常异花授粉作物指一种作物同时依靠自花授粉和异花授粉两种方式繁殖后代,棉花、高粱、蚕豆、甘蓝型油菜等为常异花授粉作物。授粉的媒介有风、虫、水、鸟等。

2. 受精

1) 被子植物的受精过程

雄配子(精子)与雌配子(卵细胞)融合为一个合子,称为受精(fertilization)。当花粉粒通过不同的途径传到雌蕊的柱头上以后,就从柱头所分泌的液汁吸取水分和养料,很快就开始萌发,长出花粉管,从花粉粒的发芽孔伸出来。这时花粉粒的外壁被挤破,而内壁则随着花粉管的伸长,从发芽孔延伸到柱头上,再从柱头钻进花柱,直到子房内部的胚珠中。在已成熟的花粉粒中,一般有2个核(有些作物如禾谷类及油菜等,当花粉粒成熟时含有3个核),其中一个称为管核(营养细胞),另一个为生殖核(生殖细胞)。花粉粒萌发时,生殖核就分裂为2个精核。当花粉管伸长时,管核在花粉管的先端移行,起先驱作用(图2-2,图2-3)。花粉管通过花柱进入子房的过程中,分泌各种酶,以分解所接触的养料和组织。这些组织都是由松散的多汁细胞组成,很容易被酶溶化而解体。花粉管进入子房内部,就沿着子房内胚珠的珠孔方向继续前进。子房腔内通常充满液汁,可使花粉管细胞保持膨压,虽经若干时日,亦不凋萎。通常落在柱头上的花粉粒数目很多,发芽以后花粉管的数目也很多,各条花粉管的生长快慢不一。其中最强壮、最活跃的花粉管首先到达珠孔,由珠孔穿过珠心层而进入胚囊,这时花粉管的先端破裂,管核消失,而由生殖核分裂所形成的2个精核(雄配子)就先后滑到胚囊中,其中一个与珠孔附近的卵细胞(雌配子)融合形成合子,另一个与胚囊中部的2个极核(或次生细胞)融合形成原始胚乳细胞。这两个融合过程称为双受精现象(图2-4),是被子植物所独有的有性生殖方式。

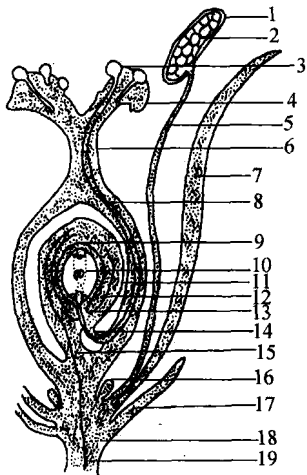


图 2-2 被子植物花器的纵剖面

1. 花药; 2. 未成熟花粉粒; 3. 已萌发花粉粒; 4. 柱头;
5. 花丝; 6. 花柱; 7. 花瓣; 8. 花粉管; 9. 合点;
10. 胚囊; 11. 珠心; 12. 内珠被; 13. 外珠被; 14. 珠孔;
15. 珠柄; 16. 蜜腺; 17. 萼片; 18. 花柄; 19. 维管束

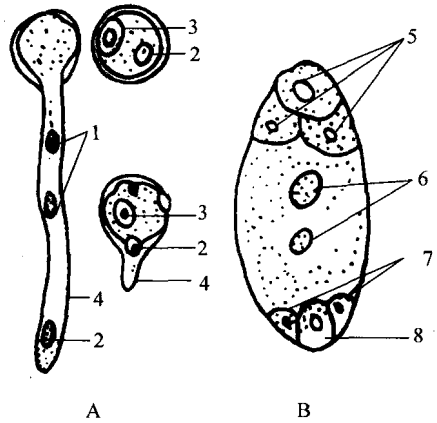


图 2-3 雄配子体 (A) 和雌配子体 (B)

1. 精核; 2. 管核; 3. 生殖核; 4. 花粉管;
5. 反足细胞; 6. 极核; 7. 助细胞; 8. 卵细胞

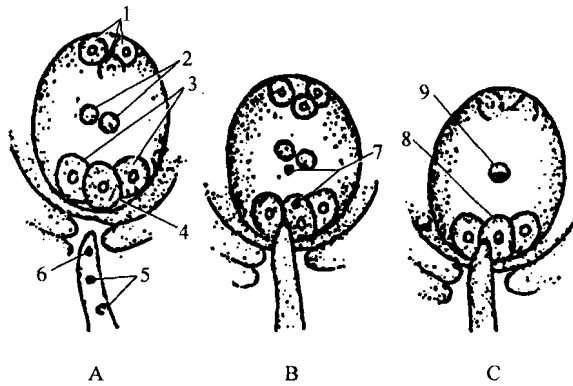


图 2-4 双受精

- A. 带有两个精细胞和管核的花粉管向珠孔接近; B. 精细胞接近卵和极核; C. 发生双受精
1. 反足细胞; 2. 极核; 3. 助细胞; 4. 卵; 5. 精细胞; 6. 管核; 7. 精核; 8. 合子 (受精卵); 9. 胚乳核

一般农作物从授粉到受精所需时间很不一致。这不但和作物类型有关，同时还在很大程度上受环境因素的影响。例如，小麦从授粉到受精的时间和当时气温有很大关系，当气温较低（10℃左右）时，约需 9h；气温升高达 20℃时，约需 5h；若再升高到 30℃，则仅需 3.5h。概括地说，一般作物在良好的天气条件下进行授粉，大约数小时即可完成受精；当外界环境不适时，可能会延长到数天，甚至始终不能受精，而导致母株上产生瘪粒和结实率下降。

在大多数情况下，花粉管进入胚囊必须通过珠孔，才能达到受精的目的，这种受精方式称为珠孔受精（顶点受精）。有时花粉管直接穿过合点而进入胚囊，称为合点受精（图