

Seeds

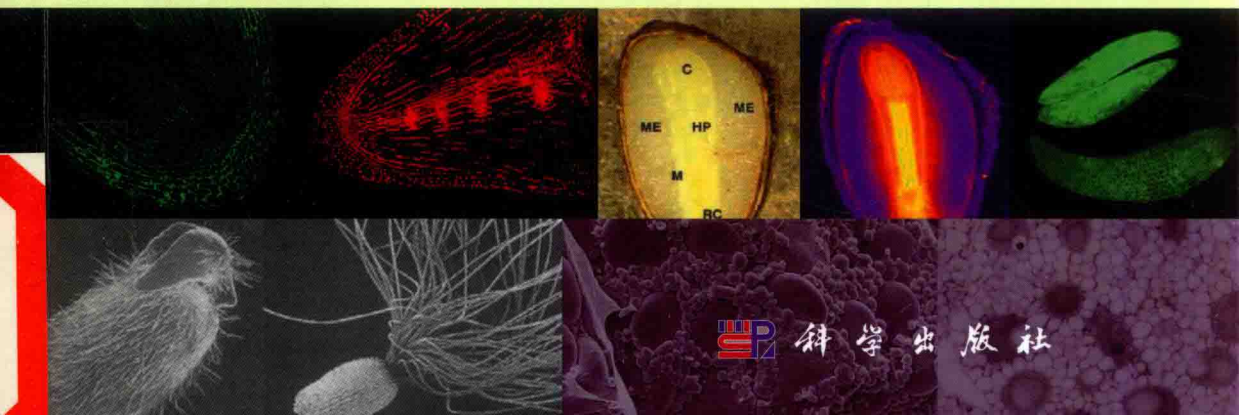
Physiology of Development,
Germination and Dormancy

种子发育、萌发 和休眠的生理

(第三版)

J.Derek Bewley
Kent J. Bradford
Henk W.M. Hilhorst
Hiro Nonogaki

莫蓓莘 / 译



Seeds

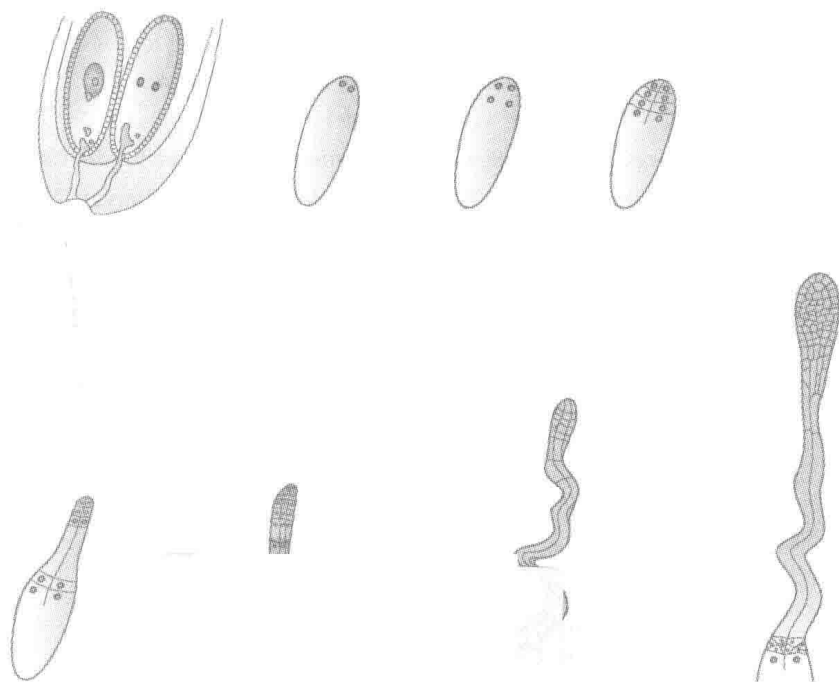
Physiology of Development,
Germination and Dormancy

种子发育、萌发 和休眠的生理

(第三版)

J. Derek Bewley
Kent J. Bradford
Henk W. M. Hilhorst
Hiro Nonogaki

莫蓓莘 / 译



科学出版社
北京

图字: 01-2016-9607 号

内 容 简 介

本书在第二版的基础上, 补充了领域内最新的研究进展, 全面且系统地介绍了种子发育、萌发和休眠的生理。既含有比较基础的种子生物学知识, 有助于领域内的初学者能较好地理解, 也详细介绍了一些能体现目前种子生物学前沿水平的研究结果, 使领域内的专家们受益。

本书可供种子科技工作者特别是从事种子生理研究和种子检验的工作者参考, 也可供植物学专业的教学工作者和科技工作者参考。

图书在版编目(CIP)数据

种子: 发育、萌发和休眠的生理: 原书第三版 / (加) J.D.比利 (J. Derek Bewley) 等著; 莫蓓莘译. —北京: 科学出版社, 2017. 7

书名原文: Seeds. Physiology of Development, Germination and Dormancy (Third Edition)

ISBN 978-7-03-053333-3

I. ①种… II. ①J… ②莫… III. ①种子 IV. ①Q944.59

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2017) 第 130594 号

责任编辑: 郭勇斌 彭婧煜 欧晓娟 / 责任校对: 李 影

责任印制: 张 倩 / 封面设计: 黄华斌

Translation from English language edition:

Seeds

Physiology of Development, Germination and Dormancy, 3rd Edition

by J. Derek Bewley, Kent Bradford, Henk Hilhorst and Hiroyuki Nonogaki

Copyright © Springer Science+Business Media, LLC 2013

This imprint is published by Springer Nature

The registered company is Springer Science+Business Media, LLC

All Rights Reserved

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>

新科印刷有限公司 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2017 年 7 月第 一 版 开本: 720×1000 1/16

2017 年 7 月第一次印刷 印张: 22 1/4

字数: 432 000

定价: 128.00 元

(如有印装质量问题, 我社负责调换)

作者介绍

J. Derek Bewley: 博士，加拿大圭尔夫大学分子与细胞生物学系教授

Kent J. Bradford: 博士，美国加利福尼亚大学戴维斯分校植物科学系
种子生物工程中心教授

Henk W. M. Hilhorst: 博士，荷兰瓦格宁根大学瓦格宁根种子实验室
瓦格宁根植物生理实验室教授

Hiro Nonogaki: 博士，美国俄勒冈州立大学园艺系教授

前 言

《种子》（第三版）相比 20 多年前出版的第二版有些变化。因 Michael Black 将自己的时间和精力倾注在其他科学领域和教育事业上所以不再是合著者。我们感谢他对第三版修订工作的鼓励，以及同意我们使用他为第二版撰写的内容。我们同样感激参与本书出版发行的工作人员对本书再版发行的支持和所付出的努力。

自从本书第二版出版以来，随着分子和细胞生物学等领域新技术的不断产生，植物学研究在很多方面得到了非常迅速的发展。这些使我们对种子发育和萌发的生理有了更深入的理解。此外，有关种子休眠的机制及如何应对环境等方面的研究也涌现出非常多的成果，所以在第三版中扩充了这方面的内容，书名也相应增加了“休眠”一词并将种子的传播和储藏过程发生的生理变化也作为“种子发育”的一个部分。因为新版中涵盖了更多新的内容，为了使本书在顺序上更具有逻辑性，我们重新编排了章节的结构，力求将种子生物学各部分内容的全貌和重点呈现出来，并增加了生态学和农学方面的内容。因限于篇幅不能更加详尽地介绍种子生物学的各个方面，但我们相信读者通过本书可以全面了解种子的生物学机制，如果希望获得更多的信息可查阅本书提供的参考文献。关于种子生物学的相关文献非常多，本书只能引证部分密切相关的文献，许多同样重要的文献无法一一引用。一方面，本书含有新近的研究成果，也有 50 年前甚至更早期的研究成果，这些早期的成果经过长时间的考证，对我们理解种子生理依然十分重要；另一方面，本书很多章节也吸纳了第二版出版时完全未知的知识。我们力求平衡基础知识和前沿进展在本书中所占的比例，以便种子生物学领域的初学者和专家均能从本书获得所需的信息。

感谢多位作者同意我们使用他们已发表或未发表的研究成果，感谢几位同事对本书撰写及校正工作的无私帮助。

目 录

前言

第 1 章 种子的结构和组成	1
1.1 引言	1
1.2 种子的结构	2
1.2.1 胚	3
1.2.2 非胚性的贮藏组织	5
1.2.3 种皮	5
1.3 种子的贮藏物	6
1.3.1 糖类	8
1.3.2 油脂（中性脂肪）	12
1.3.3 蛋白质	14
1.3.4 植酸钙镁	20
1.3.5 其他组分	21
参考文献	23
第 2 章 种子的发育与成熟	25
2.1 受精	25
2.2 胚胎发生和贮藏组织的形成	26
2.2.1 胚胎组织	26
2.2.2 胚乳	29
2.2.3 种皮	31
2.3 种子发育的调节	33
2.3.1 植物激素	33
2.3.2 胚胎极性和模式	35
2.3.3 发育期间脱落酸的浓度及种子对脱落酸的敏感性	38
2.3.4 种子成熟的调控	41
2.3.5 胚乳发育的表观遗传调控	43
2.3.6 种皮发育及其与胚乳和胚的相互作用	44
2.3.7 体细胞胚胎发生和单性生殖	46
2.4 发育期间的萌发力	48

2.4.1 发育过程中的萌发力	48
2.4.2 早熟萌发：胎萌及穗发芽	51
2.4.3 收获前干燥对萌发力的影响	53
2.5 成熟干燥和萌发模式的转换	55
2.5.1 脱水耐受性的获得	55
2.5.2 与干燥相关的防护机制	56
2.5.3 复水期间的基因表达变化	61
2.6 晚熟和种子干燥	63
2.6.1 生理成熟与收获成熟	64
2.6.2 种子发育和种子品质	66
2.6.3 成熟干燥和干燥种子的生物物理特性	68
参考文献	74
第3章 贮藏物的合成	77
3.1 谷类同化物和籽粒灌浆	77
3.1.1 贮藏物合成的营养来源	77
3.1.2 种子发育期的营养输入	79
3.1.3 影响种子产量和品质的因素	83
3.2 贮藏组织中贮藏物的沉积	87
3.2.1 淀粉合成	89
3.2.2 非淀粉类多聚碳水化合物的合成	93
3.2.3 三酰甘油的合成	95
3.2.4 贮藏蛋白的合成	102
3.2.5 植酸钙镁的合成	111
3.2.6 非贮藏化合物成分的改良以提高营养价值	113
参考文献	115
第4章 萌发	118
4.1 种子萌发的定义和一般特征	118
4.2 萌发率的测定	119
4.3 吸胀作用	124
4.3.1 从土壤中吸水	124
4.3.2 阶段Ⅰ：吸胀作用和吸胀损伤	126
4.3.3 阶段Ⅱ：迟滞期	132
4.3.4 阶段Ⅲ：萌发的完成	132
4.3.5 吸胀动力学	133

4.4 呼吸作用：氧气消耗和线粒体形成	134
4.4.1 途径和产物	134
4.4.2 吸胀和萌发中的呼吸作用	135
4.4.3 线粒体的形成和氧化磷酸化	136
4.4.4 低氧条件下的呼吸作用	138
4.5 RNA 和蛋白质的合成	141
4.5.1 干燥种子和萌发中种子的转录组	141
4.5.2 处于萌发过程种子的蛋白质组	144
4.6 萌发的完成	146
4.6.1 胚的生长势与限制胚根伸出的外周组织	146
4.6.2 DNA 合成和细胞分裂（细胞周期）	152
4.7 种子引发	154
参考文献	157
第 5 章 贮藏物的动员	161
5.1 幼苗的生长模式	161
5.2 贮藏物的动员	164
5.3 贮藏寡糖的分解代谢	165
5.4 淀粉分解代谢的途径	166
5.4.1 蔗糖的合成	168
5.5 谷物中贮藏淀粉的动员	168
5.5.1 糊粉层中 α -淀粉酶及其他水解酶的合成和释放	169
5.5.2 淀粉分解及水解产物的利用	170
5.5.3 淀粉动员的激素调节	171
5.5.4 糊粉层及其他组织的细胞程序性死亡	177
5.6 双子叶植物中贮藏糖类的动员	178
5.6.1 无胚乳豆类的贮藏淀粉	178
5.6.2 有胚乳豆类的半纤维素的贮藏	179
5.6.3 其他含半纤维素的种子	181
5.7 贮藏三酰甘油的动员	182
5.7.1 油体中三酰甘油的动员	185
5.7.2 乙醛酸循环体的功能与形成	186
5.7.3 三酰甘油分解代谢产物的利用	190
5.8 贮藏蛋白的动员	191
5.8.1 萌发期间的蛋白质动员	191

5.8.2 谷物萌发后的蛋白质动员	192
5.8.3 双子叶植物萌发后的蛋白质动员	195
5.8.4 蛋白酶抑制物	199
5.8.5 双子叶植物幼苗对氨基酸的利用	199
5.9 植酸钙镁的动员	202
5.10 双子叶植物贮藏物动员的调控	203
5.10.1 具胚乳双子叶植物种子的贮藏物动员调控	204
5.10.2 无胚乳双子叶植物种子的贮藏物动员调控	206
参考文献	212
第6章 休眠和萌发调控	215
6.1 休眠的生物学意义	216
6.2 休眠的分类	217
6.3 休眠的机制	218
6.3.1 胚内部抑制萌发的因素	218
6.3.2 胚外周层对萌发的阻碍	221
6.4 胚发育不完全的原因	224
6.4.1 休眠种子的能量代谢	224
6.4.2 休眠的遗传调控	226
6.5 启动休眠的环境因素	227
6.6 休眠的解除	230
6.6.1 激素信号的感知、传递及对休眠和萌发的作用	231
6.6.2 后熟作用	239
6.6.3 低温	241
6.6.4 温度对休眠的其他影响	243
6.6.5 光照	244
6.6.6 含有非渗透性种皮种子的休眠解除	250
6.6.7 利用化学物质解除休眠	252
参考文献	256
第7章 休眠和萌发的环境调控	260
7.1 种子传播和土壤种子库	260
7.1.1 土壤种子库	262
7.2 萌发的环境调控	263
7.2.1 水分	263
7.2.2 温度	270

7.2.3 光照	276
7.2.4 硝酸盐	280
7.2.5 氧气和其他气体	281
7.2.6 其他化学物质	283
7.3 次生休眠与季节变化	286
7.3.1 休眠循环	286
7.3.2 休眠循环的机制与模型	288
7.4 植物的生命周期、分布及来源对萌发的影响	290
7.4.1 植物的分布	290
7.4.2 季节性因素和开花时间的相互作用对休眠的影响	291
参考文献	293
第8章 寿命、储藏和劣变	295
8.1 古老种子	295
8.2 种子的储藏寿命	299
8.2.1 种子储藏期间生活力损失的模式	299
8.2.2 温度、含水量和种子寿命	303
8.2.3 储藏期间种子生活力的其他影响因素	306
8.3 种子储藏与保存	308
8.3.1 短期储藏	308
8.3.2 种质资源的长期保护：异地种子基因库	310
8.3.3 种质资源的长期保护：原产地种质多样性中心	312
8.4 种子劣变的机制和结果	313
8.4.1 储藏种子的劣变机制	314
8.4.2 储藏对萌发的影响	317
8.5 干燥种子的后熟机制	318
8.6 顽拗性种子	319
参考文献	322
索引	325
译后记	341

第 1 章 种子的结构和组成

【摘要】种子的大小和形态各异。成熟的种子含有胚，胚是植物的下一代，被包裹在保护性的结构（种皮和/或果皮）内部；对于营养物质不贮藏在子叶中的物种而言，胚被内胚乳、外胚乳或雌配子体等贮藏组织包围。多数种子贮藏大量聚合物，主要是糖类、油脂和蛋白质及少量富含磷酸盐的植酸钙镁。淀粉是葡萄糖的聚合物，也是最常见的贮藏糖类，主要以淀粉粒的形式存在于细胞质中；半纤维素的含量次之，一般为甘露聚糖，贮存在细胞的次生壁中。种子贮藏的油脂是由甘油和 3 个特异的脂肪酸酯化而成的三酰甘油，贮存在油体中。贮藏蛋白分为 3 种类型，即清蛋白、球蛋白和醇溶蛋白，均存在于蛋白贮藏液泡内。这些贮藏物是人类和动物食物的主要成分，作物中贮藏蛋白的产量也是农业的基础。

【关键词】种子结构，胚，胚乳，种皮，贮藏物

1.1 引 言

为什么我们会对种子如此感兴趣？原因在于种子对物种繁衍的重要性。对于人类而言，如果没有植物的持续生长和繁殖，人类将缺少食品、衣物，甚至住房。种子是人类及家养动物的主要食物来源，其营养价值在于种子发育和成熟过程中合成及贮藏的蛋白质、淀粉和脂质。最初在中东、亚洲和南美洲等地，远古时代的祖先们在狩猎过程中学会了收集种子，并在肥沃的区域进行耕种，由此逐渐发展成为定居农业的基础。数千年来，人类在不断地挑选高产的植物种子，现代人对植物育种和遗传学的理解也逐渐加深，这些都促进了种子食物质量和产量的发展。可供食用的种子主要来源于禾谷类和豆类，其全球年产量已经接近 30 亿吨。我们的食物结构中约有 3/4 的食品直接来自种子，许多重要的膳食成分也由种子加工而成。

种子的大小和形态各异，最小的兰花种子的质量只有 10^{-9} kg，而海椰子的种子重达 25 kg。种子有共性，也有一些独有的特性，这些独有的特征可作为分类的依据。种子均含有胚（embryo），胚是将要发育成下一代的幼小植物体，由受精后的胚珠（ovule）逐渐发育而来。种子是新植物体传播的载体（dispersal unit），草本和禾谷类植物的种子常常由子房壁（ovary wall）和花外器官（extrafloral organs）紧密联系组成更为复杂的传播单位。因此，种子在高等植物的生活史中占据非常关

键的位置。新植物体形成的时间、位置及幼苗（seedling）的生活力在很大程度上由种子的生理和生化特征决定，种子对环境的反应及内部的贮藏物质是决定这些特征的关键因素。在种子发育成独立的自养植物体之前，它需要利用贮存的营养物质完成早期的生长活动。除了营养繁殖之外，大部分农作物的繁育都依赖种子的萌发（germination）。因此，人类对植物的开发和利用也在很大程度上取决于种子内部的各项活动。

种子具有很高的生物学和经济价值。本书将介绍种子的生长发育、萌发、休眠（dormancy）及其调控，幼苗生长早期贮藏物的利用等生理过程，同时涵盖种子对环境的反应和种子改良、贮藏、利用等重要问题。围绕重要经济作物种子的研究使我们对种子生理的认识取得了巨大进展；对模式植物种子的研究，也使我们在细胞和分子水平对种子生理活动有了更深入的了解。最常用的模式植物是拟南芥（*Arabidopsis thaliana*），其基因组序列和众多突变体已经成为非常宝贵的研究材料。当然，对其他野生植物种子的研究也拓宽了我们对种子在自然环境下的性状和表现的了解。

1.2 种子的结构

种子植物（spermatophyte）[包括被子植物（angiosperm）和裸子植物（gymnosperm）]的种子由受精的胚珠发育而来，该过程将在 2.1 节和 2.2 节详细讨论。在发育的某些阶段，被子植物的种子包括以下几个部分：①胚，由存在于胚囊（embryo sac）中的卵细胞核和从花粉管中释放的一个精细胞核结合形成；②胚乳（endosperm），由胚囊中央细胞的两个极核与从花粉管中释放的另一个精细胞核融合而成；③外胚乳（perisperm），由珠心（nucellus）发育而成；④种皮（testa/seed coat），由胚珠外围的一层或两层珠被（integument）发育而成。所有种子均包含胚（有时胚发育不良），多数种子有特征显著的种皮，而内胚乳和外胚乳的保留程度存在明显的种间差异。有些种皮仅以基本的形式存在，外周的主要结构是果皮（fruit coat）。果皮由子房壁（ovary wall）发育而成，因此这类植物的传播载体并不是严格的植物学意义上的种子，而是果实（表 1.1）。在裸子植物的种子中，不存在由精细胞核和受精极核融合发育而成的三倍体胚乳，其内部的贮藏组织为雌配子体（megametophyte，图 1.1），类似被子植物的胚乳，但属于单倍体结构。

在极少数情况下，种子内部的胚由无性繁殖产生，如单性生殖（apomixis，2.3.5 节），因此基因仅来源于二倍体的母本。通常这种单性生殖和有性生殖产生的种子难以区分，蒲公英及其他一些菊科植物已完全或几乎完全依靠单性生殖进行繁殖。

以下具体阐述种子每一部分的结构。

表 1.1 新生命的传播载体是种子还是果实？—— 一些实例

种子	果实（果实类型）
芸薹属植物（如油菜种子、芥菜和卷心菜）	岑树、枫树和榆树（翅果）
巴西坚果	荞麦、银莲花和水杨梅属植物（瘦果）
蓖麻子	禾谷类（颖果）
咖啡豆	榛树、胡桃和橡树（坚果）
棉花	生菜、向日葵及其他菊科植物（连萼瘦果）
豆类（如豌豆）	
南瓜属植物（如黄瓜和葫芦）	
番茄	

1.2.1 胚

胚由胚轴体（embryonic axis）和一片或多片子叶（cotyledon）组成。胚轴体由胚根（radicle）、下胚轴（hypocotyl）和胚芽（plumule）共同构成。其中，下胚轴与子叶相连，胚芽具有第一片真叶原基和生长点。这 3 种结构一般在双子叶植物（dicot）的种子中比较容易辨认（图 1.1，图 2.2），但在单子叶植物（monocot），尤其是禾本科（Gramineae）植物的种子中难以辨别。单子叶植物的种子，子叶极度简化成为盾片（scutellum，图 1.1，图 2.3）；子叶基部的鞘延长，形成胚芽鞘（coleoptile）覆盖在第一片真叶外；在玉米等植物中，下胚轴演变成中胚轴（mesocotyl），其下部形成胚根鞘（coleorhiza）覆盖在胚根上。

胚的形状及与种子中其他结构相对大小的关系因植物的种类而异。无论是单子叶植物还是双子叶植物，与无胚乳种子的胚相比，有胚乳种子的胚在种子中占据的空间要小得多（图 1.1）。有胚乳种子的子叶因其贮藏的营养物质少，通常薄而扁平，如蓖麻子；而在无胚乳种子中，如许多豆类，子叶是贮藏营养物质的主要结构（胚性贮藏组织），其质量几乎是整个种子的全部质量（图 1.1）。无胚乳种子，如一些南瓜属植物和豆科植物的子叶出土型（epigeal type，图 5.1）幼苗，种子萌发后子叶伸出地面并开始光合作用，因此其贮藏物质比子叶留土型（hypogeal type，图 5.2）的种子少。很多寄生植物的种子缺少子叶，相反，许多松柏类（conifer）植物的种子包含多个子叶（图 1.1）。

在巴西坚果中，可食用的果仁（胚）大部分是异常肥大的下胚轴，这是该植物贮存营养物质的场所。

多胚现象（polyembryony）指的是多个胚同时存在于一粒种子内，出现在高山早熟禾（*Poa alpina*）、柑橘属（*Citrus* spp.）和仙人掌属（*Opuntia* spp.）等植物的种子中。多胚现象成因众多：可能是一个受精卵分裂形成多个合子（zygote）

的结果，或者由一个或多个胚囊中的助细胞（synergid）发育而成，或者因为一个珠心存在多个胚囊，还可能是各种单性生殖的结果。在亚麻等植物中，由多胚现象形成的胚是单倍体。

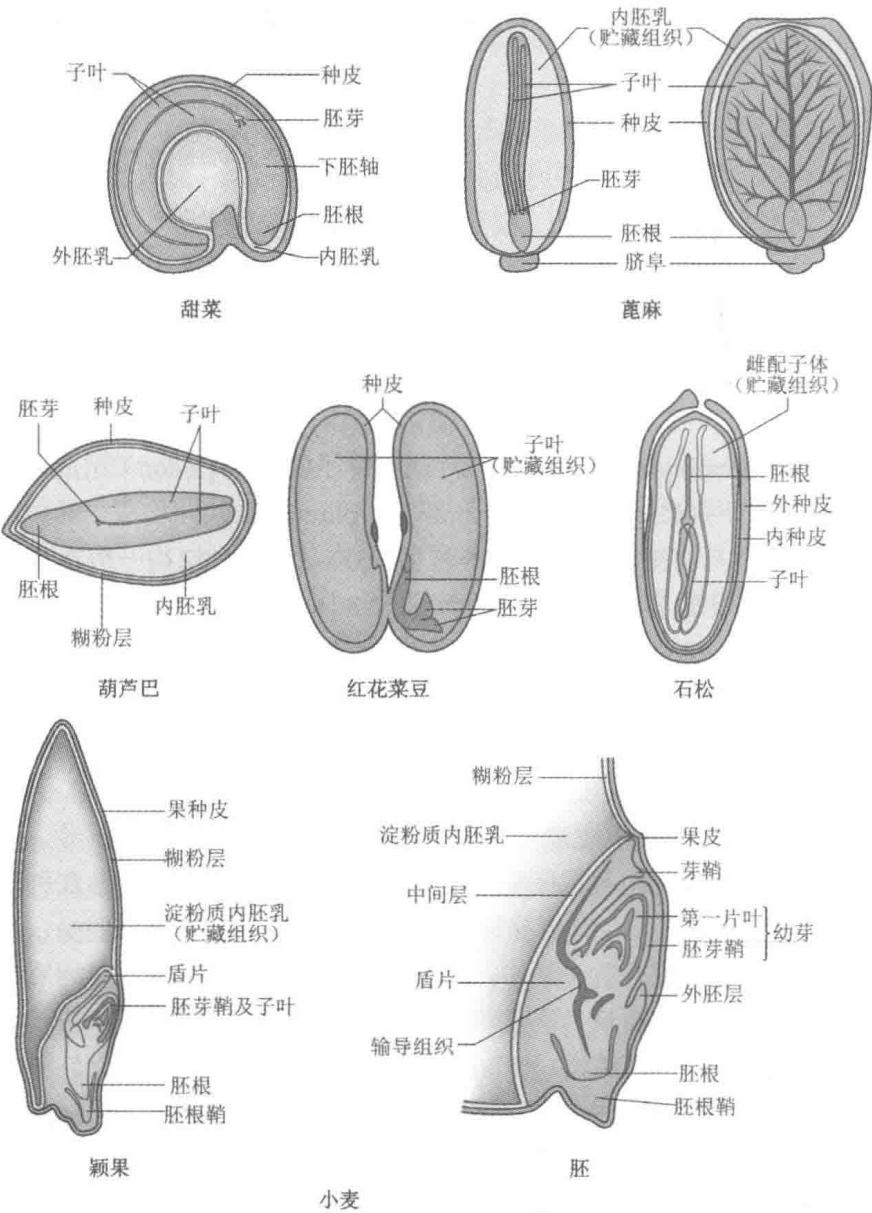


图 1.1 4 种双子叶植物种子、裸子植物种子和单子叶植物的籽粒（颖果）的结构示意图

显示种子内部组织和器官的相对位置（图片未按比例绘制）

当种子离开母体时，并不是所有种子都含有成熟的胚。如岑树、胡萝卜

(图 6.2b) 和猪草 (hogweed)，它们的胚最后的发育阶段是在种子被传播之后。兰花种子含有微小的且发育不成熟的胚，没有贮藏物质，也无胚乳 (图 6.2a)。因此，兰花种子的进一步发育和萌发需要先与土壤真菌或其他微生物建立共生关系。

1.2.2 非胚性的贮藏组织

大多数物种的二倍体外胚乳来源于母本胚珠的珠心组织，受精后外胚乳不能发育，或发育时间很短，且在胚形成过程中被迅速吸收。在甜菜、仙人掌，以及丝兰属 (*Yucca* spp.) 等植物的种子中缺乏内胚乳，外胚乳是贮存营养物质的主要结构。而在另一些植物种子中，内胚乳、外胚乳同时存在，如菖蒲属 (*Acorus* spp.) 和胡椒属 (*Piper* spp.) 植物的种子，前者的内胚乳比外胚乳发达，后者的外胚乳较内胚乳更发达。在甜菜种子 (图 1.1) 中，外胚乳和子叶都含有大量贮藏物，内胚乳则仅有一层细胞覆盖在胚根尖端。

根据成熟种子中有无发育良好的三倍体内胚乳，将种子分为有胚乳种子和无胚乳种子两大类。某些种子虽然有内胚乳，但在发育过程中胚乳大部分被分解，仅有部分残余 (如大豆和花生)，或者仅有一层或几层细胞的厚度 (如生菜和拟南芥) 这类种子也被视为无胚乳种子。在这类种子中，非胚乳结构 (如子叶) 成为主要的贮藏结构。有些种子的胚乳相对较大，并且是贮藏物的主要来源，如禾谷类、蓖麻、枣椰，以及葫芦巴、角豆和皂荚等有胚乳的豆类。禾谷类和有胚乳的豆类 (如葫芦巴) 种子成熟时，大部分胚乳细胞无活性，其细胞质在发育过程中被贮藏物取代，且伴随着细胞程序性死亡 (5.5.4 节)。不过，在胚乳的外周保留着一层活性组织——糊粉层 (aleurone layer)。糊粉层并不贮存营养物质，而是产生和释放溶解贮藏物所需的酶 (图 1.1, 图 5.5)。保水能力较强的胚乳有双重功能：一是调节萌发过程中胚的水分平衡，二是为幼苗的早期发育提供营养物质 (如葫芦巴)。椰子的胚乳结构则是一个特例，部分胚乳保持无细胞结构和液态状。

裸子植物的雌配子体为单倍体，在卵细胞受精后，母体的组织依然保留下来，环绕在胚的外周并成为主要的营养组织。

1.2.3 种皮

种皮的解剖结构多种多样，已经被应用于分类学中鉴定不同的种属。因此，关于种皮结构的内容十分复杂，只有专著方可详细论述。种皮对种子来说至关重要，因为它常常是介于胚和外界环境之间仅有的保护屏障 (某些植物中的果皮，甚至胚乳，也会起保护作用)。种皮之所以能作为保护屏障，归功于其内、外角质层 (cuticle) 的存在 (图 6.5)，其中，角质层常常充满了脂质和蜡状物质 (如木栓质) 及一层或多层厚壁保护细胞。次生细胞壁同样充满了脂质、蜡质或木质素 (lignin) 等物质，它的形成增加了种皮的机械强度，可以保护胚不受外力的机械损伤；多酚物质

的产生也阻止了昆虫的侵入。芝麻等植物种子的种皮中存在含晶细胞（草酸钙、碳酸钙、碳酸硅），可以起到防止昆虫摄食的作用。种皮的细胞壁也可能含有丰富的果胶质，在与水接触后以黏质形式将果胶质释放出来（如亚麻籽），在种子外围形成一道保水屏障，这些亲水性的黏质能帮助种子通过鸟类和动物的消化系统进行传播。这道保水屏障由于酚类物质的存在还可限制种子对氧气的吸收，种皮的其他结构也能限制种子内部组织（如胚和胚乳）与环境之间的气体交换。豆类等植物的种皮有极强的不透水性，限制内部组织的新陈代谢和生长发育。

种皮的颜色和质地因植物种类而异，但发育过程中可能受环境因素和基因的影响而改变，因此不能用于分类鉴别。种子成熟后从母体上脱落，种皮会遗留痕迹，称为种脐（hilum），这也是种子与珠柄（funiculus）连接的标志点。在许多种脐的一端能看到一个小孔，称为珠孔（micropyle）。种皮上可能有絮毛或翅状附属物，有助于种子的传播（如柳树、百合和柳叶菜属植物）；然而，更有利于种子传播的常见的结构由果皮变化产生。为了吸引鸟类和动物帮助传播种子（7.1 节），种皮的表层多肉且色彩鲜艳，这一部分被称为浆果皮（sarcotesta）；种皮内层结构坚硬，起保护作用（如苏铁科植物、紫杉、银杏）。

种脐延伸形成种阜（strophiole）和假种皮（aril），其中种阜可限制水分进出种子。二者通常含有多种化学物质（如油脂），可吸引蚂蚁，再通过蚂蚁的运输和消化过程传播种子（7.1 节）。在蓖麻及其他大戟科植物的种子中，假种皮和珠孔连在一起称为种阜（caruncle），它也可能含有油脂，有助于种子的传播。假种皮的形状多样，有瘤状、带状、脊状或杯状，且常有亮丽的颜色。假种皮还有一定的商业价值，如肉豆蔻（nutmeg）的假种皮是生产香料的重要材料，含有各种化学成分的种皮可以被磨制成不同的香料，并且以种子的名字命名。

1.3 种子的贮藏物

人类摄取的食物中，有 70% 直接来自种子，其中大部分是豆类和禾谷类种子，剩余的大部分来自以种子为食物的动物。由于种子在食品和工业中的巨大贡献，大量研究集中于栽培作物种子的化学组分、结构和营养成分，而我们对野生植物和栽培作物野生种的种子知之甚少。随着人们对新的食物来源，以及改良植物遗传多样性的兴趣日益提高，野生植物种子正受到越来越多的关注。

除了植物组织中常见的化学成分，种子中还贮存大量营养物质，供应幼苗早期的生长，主要是糖类（carbohydrate）、油脂和蛋白质。此外，种子中还有其他微量但十分重要的物质，有些不属于营养物质，甚至是有毒物质，如生物碱（alkaloid）、植物凝集素（lectin）、蛋白酶抑制物（proteinase inhibitor）、植酸钙镁（phytin）和棉子糖系列寡糖（RFO）。

种子的化学成分最终由遗传因素决定，因此在不同物种之间，以及不同品种和栽培品系之间的差异很大。在种子发育和成熟过程中，由于农业实践（如氮肥供应和播种时间）或环境因素的影响，种子的化学成分可能会发生改变，但这些变化程度通常都很小。通过杂交和筛选，植物育种者能够操控许多种子作物的组成，使其营养价值和产量提高。随着基因工程技术的发展，越来越多的植物学家致力于改良作物种子的质量和提高产量（第 3 章）。

很多禾谷类和豆类的现代栽培品种与早期品种或野生种相比，贮存了更多的营养物质。即便如此，植物种子中营养不足的问题仍然有待进一步研究和解决。例如，豆类和禾谷类种子的贮藏蛋白不能为人类、猪和家禽等单胃动物提供所有必需的氨基酸（amino acid）（1.3.3 节）。表 1.2 列举了部分栽培作物种子贮藏物的成分，也标明了其在种子中的主要贮藏部位。

表 1.2 部分重要农作物种子的可食用贮藏物

	组成成分的平均百分含量/%			主要贮藏部位
	蛋白质	油脂	糖类 ^a	
禾谷类				
大麦	12	3 ^b	76	胚乳
马齿玉米	10	5	80	胚乳
燕麦	13	8 ^b	66	胚乳
水稻	7	3	75	胚乳
黑麦	12	2	76	胚乳
小麦	12	2	75	胚乳
豆类				
蚕豆	23	1	56	子叶
四季豆	25	6	52	子叶
花生	31	48	12	子叶
大豆	37	17	26	子叶
其他				
蓖麻	18	64	可忽略	胚乳
油椰	9	49	28	胚乳
松树	35	48	6	雌配子体
油菜	21	48	19	子叶

注：百分含量为估计数值，且不同品种之间有差异，种子发育期间的自然因素也会对其产生影响。例如，有些大豆品种能产生超过 40% 的蛋白质和 20% 的油脂；在高氮肥及气候良好的情况下，小麦的蛋白质产出超过 16%。

a 主要是淀粉

b 禾谷类种子的油脂主要贮存在盾片中，少量在糊粉层中；燕麦的油脂也贮存于淀粉质胚乳中，部分品种的油脂含量达总重的 11%~18%

许多种子的贮藏物同时存在于胚和胚外组织中，但比例不同。例如，禾谷类的