

实用种子生理学

郑光华 史忠礼 编著
赵同芳 陶嘉龄

农业出版社



实用种子生理学

郑光华 史忠礼 编著
赵同芳 陶嘉龄

农业出版社

实用种子生理学

郑光华 史忠礼 编著
赵同芳 陶嘉龄

* * *

责任编辑 徐建华

农业出版社出版(北京朝阳区枣营路)

新华书店北京发行所发行 通县向阳印刷厂印刷

850×1168mm 32开本 15.75印张 8插页 401千字

1990年9月第1版、1990年9月北京第1次印刷

印数 1—930册 定价 11.35元

ISBN 7-109-01344-8/S·956

序 言

据考古学家证实,约在公元前6750年,人类就开始种植谷物。与此同时或更早一些,人类就开始贮存谷物种子做为食用和种用。我国在发掘半坡村仰韶期遗迹中查明,距今5000年前的我国先民已在室内窖藏粮食。随着人类社会的进化,农业生产的发展,我国黄河流域的农业生产者,对作物种子的采收与保存积累了许多宝贵经验。例如《齐民要术》(成书于公元533—544年间)中即记述了这些方面。其中选留作物种子与窖藏中的防虫较为突出。粮食(特别是禾谷类)经日晒后趁热入仓保管杀虫法,经现代科学验证后,在全国推广施用。不但节约了大量用于杀虫药的费用,而且减少污染,有益健康。但对于种子生理的研究则始于近代。历史不过百年。

种子生理的研究历史虽短,但利用现代物理与化学以及生物科学的先进技术,所取得的成果是十分可喜的。对绝大多数种子的形态结构、休眠特性、寿命长度以及贮藏条件和保存种质资源的方法都有较完善的了解。这些成果为丰产优质和扩大植物资源的利用,创造了显著的经济效益。在种子萌发方面,用光、温、激素等处理和用渗透调节剂等方法提高了田间出苗与成苗率,也提高了幼苗的抗逆性,在种苗繁育和提高单位面积产量方面都表现了显著成效。

在种子科研中尚待解决的问题仍有不少。有的问题本质上是生命科学的基础。例如种子寿命迄今所知有千年以上者(如古莲子)。这类种子的生理活动必定十分微弱与缓慢。在这种情况下它们如何利用有限的贮存物质去保持代谢途径的运转,仍在未知

中。国际上有的专家认为干燥的种子中不进行呼吸作用。这种论断显然又不符合“停止呼吸是生命终结”的普遍现象。休眠的动物，心跳次数由一分钟数十次减为2、3次，但决非完全停止。激素在若干类种子中的质与量是控制休眠与萌发的阀门。但它们之间相互促进和制约仍不甚了解，甚至尚存有争议。例如脱落酸。我国近十多年来在这方面研究成果不少，但横向联系不多。种子在衰老过程中会发生染色体(DNA)的畸变，影响种质的保存。有的认为采用液态氮超低温可供长期保存种质，但因经历的时间短而难于定论。

鉴于种子生理日益得到重视，所以作者依个人工作经历并参考有关资料编写成书，不足之处尚请指正。

赵同芳

一九八八年

目 录

第一章 绪论	郑光华 赵同芳	1
一、种子及种子生理之重要		1
二、种子生理学的历史、现状及其发展趋势		4
三、种子的种类及其结构		10
四、种子生理学与其他学科之间的关系		16
第二章 种子发育生理	史忠礼	18
一、种子发育成熟过程中的生理变化		18
二、种胚发育过程中的生化变化		20
三、种子发育成长过程中营养物质的变化		28
四、植物激素与种子发育和发育模式		44
五、种子发育的控制		52
第三章 种子活力	郑光华	64
一、历史及现状		64
二、概念与定义		67
三、活力的作用及其效果		74
四、活力的组分和影响活力的因素		77
五、种子老化、劣变的实质		83
六、活力的测定		91
七、活力的控制		135
八、种子活力的利用问题		139
九、种子生活力的快速测定		141
第四章 种子休眠	赵同芳 郑光华	158
一、概述		158
二、种子休眠的类型与成因		160

三、环境条件对种子休眠的影响	131
四、解除种子休眠的方法与机理	182
五、种子休眠性状的遗传与应用	210
六、结束语	212
第五章 种子萌发	史忠礼 214
一、种子的吸胀作用与生理代谢活动	214
二、种子萌发成苗	221
三、种子萌发期间的呼吸强度和呼吸商	223
四、种子萌发期间的呼吸途径与能量转变	229
五、种子萌发期间的物质代谢	240
六、萌发抑制物质与植物激素对种子萌发的影响	260
七、控制种子萌发的生态条件	263
八、促进种子发芽的技术措施	277
九、主要农林种子发芽条件与方法	289
第六章 胚的培养	史忠礼 304
一、胚培养的意义与应用	304
二、胚培养的发展	307
三、培养的离体胚生长	309
四、胚培养技术	310
五、胚培养的营养条件	314
六、胚乳培养	318
七、人工合成种子	325
第七章 种子的寿命	赵同芳 329
一、种子寿命的长度	329
二、植物种与品种间的种子寿命差别	333
三、收获前外界因素对种子寿命的影响	334
四、种子水分与寿命	337
五、温度对种子寿命的影响	342
六、各种气体保藏对种子寿命的影响	344
七、结束语	346
第八章 植物遗传(种质)资源及种子贮藏	陶嘉龄 348

一、导言	348
二、什么是遗传资源	350
三、植物遗传资源保护的重要性	352
四、中国的植物遗传资源在世界上的地位	357
五、遗传资源在育种中的作用及意义	360
六、国际植物遗传资源委员会与遗传资源保护工作	362
七、保存遗传资源的不同方法	371
八、种子的贮藏特性	382
九、影响种子贮藏寿命的种子内在因素	397
十、影响种子贮藏的外因	404
十一、种子衰老的生理及生化基础	410
十二、长期贮藏种子的科学技术	417
十三、种子贮藏寿命的预测	423
十四、高 K_i 值的重要性	430
十五、顺次测定法的使用	431
十六、种质保存的盈利例证	433
十七、结束语	434
第九章 种子处理	郑光华 441
一、种子处理的含义及其内容	441
二、种子处理的特点及其重要性	442
三、我国古代种子处理的传统经验	443
四、种子处理的种类	446
五、一些主要常用的种子处理方法及发展中 的种子处理新技术	446
附录	486

第一章 绪 论

一、种子及种子生理之重要

种子是植物界演化最高阶段的种子植物生活史中的一个时期，它比其他任何一个时期更能抵抗不良的环境。从植物学的角度来说，种子既是作为延存的器官，又是作为新生命开始阶段的幼小植物体，作为物种延续的新老世代交替的桥梁，以其具有完善的保护结构和有助于远距离散播的各种附属物以及内潜隐蔽生命，以停顿生长的种子休眠方式渡过逆境，从而保证了种的延续和传播。种子在外观上处于静止状态，而内潜生机活力和亲本的种质。正因为它具有某种诱人思索的神秘而吸引人们对其探索的兴趣，人们对种子的神秘感表现有宗教的色彩。如古希腊人和古罗马人均把种子拜为“谷物女神”，英语谷物“cereals”一词就是从谷物女神“Ceres”演化而来。其实，人们对种子之所以如此重视之实质乃在于它作为传种接代的材料是人类从事农林生产的最为基本的生产资料。“没有种子就没有农业”这是丝毫不夸大的事实与真理。没有种子，土地就要荒芜，饥饿就势必威胁人类的生活与生存，“好种长好稻，坏种长青草”之类古来盛传之农谚也充分说明种子质量的好坏是密切地关系到农林生产的成败的。

种子既是作为生产资料，同时又是人们从事生产的最终目的物。众所周知，种子是人类生存所依的食粮，世界粮食的80%是直接取自植物的种子。何况又是食油和医药等众多工业的原料。棉花也是种子生产的副产品。实际上，棉纤维就是棉籽的附着物，是外珠被的表皮细胞延伸而成的。从刀豆种子中提取脲酶，从玉米

嫩粒中提取细胞分裂素。啤酒来自大麦更是众所周知。显然，种子的地位是以其在国计民生中的重要性所决定的。

人们为了更好地生产和利用植物种子，也就必要对种子生物学特别是种子生理加以研究，掌握规律，并加以控制和利用。种子生理就是研究种子形成、发育、成熟、采后调剂、加工、贮藏、休眠与萌发以至成苗过程的一系列生理生化特性、规律，并使之与农林园艺生产和植物引种驯化相联系而服务于国计民生的一门学问。

尽管常规的无性繁殖乃至先进的生物技术可以获得大量的繁殖个体以供栽培生产，但由于各种植物个体繁殖性能的差异性存在，迄今作为农林园艺大面积生产实用的繁殖材料仍然还是天然的种子，何况难以完全取代种子在植物引种驯化、种质资源收集、保存工作中所占据的重要地位。显然，这是由于种子所具有其结构与功能对环境适应相一致的某些独特的生物学特性所决定的。诸如：种子是高等植物界最为主要的一类种质资源，现代化的植物种质资源保存库是以保存种子的种质为主体，因而一般称之为种子库，种子的种质相对地容易通过人为的调控设施而得以长期保存，也便于收集和引种过程中的携带与运输。已有大量的研究证明，多数植物种子的基因和活力以适当的低含水量在低温或超低温条件下能保存得很好，而且按理论的推算，至少可保存几十年甚至千年之久；作为有性过程产物的种胚既有利于对引种的新生存条件的适应，也便于人们进行适应性的选择。因此，植物引种驯化一般都从种子开始。作为种源，应该选用发育良好的种子，以具有旺盛的活力，使其发芽迅速而整齐，幼苗茁壮而抗逆力强。在地区间交换、调运时以及暂时的贮藏直至长期的种质保存过程中，都得及时测定，监测并掌握活力的动态。再如播种前预措种子之是否得是关系到出苗好坏、播种成败的关键之一。各种类型的休眠种子必须加以妥善处理以破除休眠。要克服杂种胚败育就必须进行胚培养。如此等等表明，作为活植物基因库的植物园以及其他有关从事植物引种驯化的机构在收集、引种栽培和种质资源保存过程

中,总是不可避免地要遇到这些实际问题。因而种子生理很自然成为植物引种驯化和种质资源领域里的一个具有特色的组成部分。

如果说,植物生理学是植物栽培学的基础的话,那么种子生理学应是植物栽培学更为关键的基础部分。因为它紧密关系到植物栽培,农林生产最关键和核心的问题,即播种的成苗和种子的收成。优质的种子应同时具有丰产而优质的基因和旺盛的高活力水平。从农业生产的角度着眼,种子生理学的基本任务也就是围绕着这个目标如何获得高额的收成与优质的种子,同时应是如何最有效地发挥种子增产,增收的效益。具体说如何掌握和运用好有关各种作物种子形成、发育和成熟过程中的细胞、形态以至一系列生理生化变化的规律,采取必要的技术措施以提高结实率、籽粒饱满度以及种用和商用价值。掌握和运用种子活力原理,采取科学的贮藏技术和准确可靠监测活力变动的方法,以防止贮藏期间的老化与劣变,为播种提供优质种子,播前采用各种行之有效的处理以提高种苗活力,达到早苗、齐苗和健苗的目的。

种子既然作为一个独立存在的幼小植物体,当应作为研究植物生命科学的理想材料。显然,一个种胚从休眠到萌发、成苗要度过异养到自养的阶段,从中经历着极为复杂的一连串类似发生在植物体内的生理生化过程。因而研究种子生理包括从亚细胞分子水平到籽粒、苗株都应视为植物生理学的范畴。事实证明,涉及种子生理的许多问题的阐明、突破与发现,其意义和作用远已波及植物生理学以至生物学领域。如下述光敏色素是个例子。再如汤佩松教授早期在从事种子萌发过程中的呼吸作用研究时,发现在高浓度 CO_2 情况下,仍有“剩余氧化”存在现象,则为以后对抗氰途径的揭示和多途径代谢理论提供了线索。又如近年来已有大量的研究资料表明,利用液氮超低温技术保存种子种质和保持活力的效果甚为理想,尽管就其长远效果因其仅处于试验阶段尚难定论,但种胚细胞能忍受绝对温度的事实已是存在,这意味着在超低温条件下,这种隐蔽的生命已不是维持在低微的水平,而是处于

“停止”的状态。显然，若对超低温的种子生理研究透彻，其对医学、宇宙航行以至整个生物科学发展的贡献当必是不可估量的。

二、种子生理学的历史、现状及其发展趋势

种子以其在农林生产上和人们生活中的特殊重要而受到人们极大的重视。大量的史料表明，种子与人类的历史和文化紧密联系，种子学实为人类灿烂文化和知识宝库中的一个不可分割的组成部分。

先民之初，从游牧狩猎转为定居即建立农业之时，人们要从事野生植物的迁地栽培和周期性的耕种，必须依赖于种子。随着作物的人工栽培，自然会遇到采种，保存和播种工作中的许多问题。根据史料考证，从我国西安出土的5000多年前“半坡村仰韶期”遗址中发现当时的居民已在室内挖有贮粮地窖。远在公元前3—4世纪的希腊人Theophrastus和迦太基人Mago已开始对种子的若干生物学特性有所观察与了解，并探索播前的处理技术，开始积累具有一定科学性的资料。

我国具有悠久的农业历史，又是世界上最大的植物起源中心之一。我们的祖先在开发利用野生植物资源，创造和改良栽培植物品种，从事植物栽培生产的漫长岁月中，也在种子方面积累了极为丰富的经验和知识。早在2400多年前的《周礼》古书中就有种子方面的论述。《汜胜之书》与《齐民要术》是我国1—6世纪据当时黄河中游农业生产而写成的实践综述。内容有农、林、牧、副等各方面。其中有关作物采种，留种技术及保藏种子的方法都有十分宝贵的资料。在《汜胜之书》中记有豆类与麦类的采种经验。例如采豆种于“荚黑而茎苍”时收割，迟则荚裂粒落。另有“麦种候熟可获，择穗大疆者，斩、束、立场中之高燥处，曝使极燥”。关于麦种的虫害防治则采用“取于艾杂藏之，麦一石（约合现代12 l），艾一把。”该书“洩种篇”还记述将种子裹上粪肥以作种肥之用，实则当今盛行

之“丸化”技术之萌芽。《齐民要术》中对于防虫则采用日晒后趁热入仓。即“窖麦法，必须日晒令干，及热埋之”。这个方法经过50年代全国科研与粮食保管单位共同验证，它不但防治虫害，而且有利于保持种用和食用品质，从而在全国范围内推广应用，对于保管禾谷类作物尤为适宜。对保藏种子的适宜条件也有所记述，例如当时已知板栗不耐干燥，需湿沙混藏，并且要防冻。“栗：初熟，出壳，即于屋里埋著湿土中。埋必须深，勿令冻澈。若路远者，以韦(皮革)囊盛之。停二日以上，见乃日者，则不复生矣；至春二月，悉芽生而种之。”虽然没有明确地了解种子有休眠特性，但实际经验也提出了这方面的问题。如对桃子的播种，“(桃子)熟时，合肉埋粪土中。直置凡地则不生，生宜不茂”。对蔬菜作物的留种也有十分细致的观察与体会。例如“收瓜子法：常岁岁先取‘本母子’瓜、截取两头，止取中央子。‘本母子’者，瓜生数叶便结子；子复早熟”。即瓜蔓上最先结的果留种，去掉两端，只留中间一段的种子。它们发育好，成熟度高，做种出苗壮，早产。

自《齐民要术》成书到现在已经1500多年了。总结农业生产的书籍，历代都有，比较著名的如《农政全书》，《花镜》等。可见我国农业技术的发展过程，许多是很值得我们用科学方法去总结与应用的。

近代种子科学的研究，有较详细记载的，应追溯到19世纪的后期，具有代表性的著作应首推德国人Nobbe(1876)著《种子学手册》(Handbuch der Samenkunde)和Detmer(1880)著《种子萌发的比较生理学》(Verleichende physiologie des Keimungs Processes der Samen)。这两部巨著可谓已集当时种子生理及种子学各个领域研究成果之大成。从19世纪50年代至20世纪初叶的半个世纪期间，种子生理学虽属奠基阶段，但西方学者在大量研究实践中已取得不少卓越的成就，其中以Sachs(1859, 1860, 1862, 1865, 1887)和Pttetter(1872, 1880)最为出色。他们已从酶学和物质转化、代谢的角度探讨种子成熟、休眠和萌发过程中的

若干最为基本的生理生化变化规律。Beal(1879)和Ewart(1908)的种子寿命实验已成为具有深远影响的经典性工作; Ceislar(1883), Kinzel(1907)和以及后期的Flint等(1935)对光暗与种子萌发关系及作用光谱的发现则为本世纪60年代光敏色素的发现奠定了基础。美国1953年问世的《种子生理学》(Physiology of Seeds)一书被认为是近代种子生理学的第一部权威性论著。Crocker和Barton系统总结Beyce Thompson植物研究所近半个世纪来从事种子生理研究的成就与进展、并论述和汇总近一个世纪来有关种子生理的论著。种子生理当作一个学科的提出也从此发端。二次大战之后,随着物理、化学实验技术的进步和各有关学科的渗透,种子生理的各个领域得到蓬勃的发展,尤其在60--80年代期间已取得了不少的突破。特别应指出的是光敏色素的发现,种子休眠的内源激素和代谢途径调控理论,赤霉素(GA)和壳梭孢素(FC)对种子萌发生理的独特效应,活力的原理及其应用以及种子“渗透”技术和其他各种处理和播种的新技术等系列成就。70年代出版的《种子生物学》(T. T. Kozłowski, 1972: Seed Biology I-II)和《种子休眠与萌发的生理生化》(A. A. Khan, 1978: The Physiology and Biochemistry of Seeds Dormancy and Germination)以及80年代出版的《种子的生理生化》(J. D. Bewley et. al, 1982: Physiology and Biochemistry of Seeds I-II)等专著已基本上较全面而系统地反映了近代种子生理学各个方面的进展和成就,特别是本世纪60年代以来取得的突破和进展。

我国虽是举世闻名、历史悠久的农业古国,但由于历史条件种种因素的限制,近代农业科学技术的研究起步得晚,种子生理领域尤为如此。从文献查考,国人首先从事种子生理研究者是汤佩松教授,他于1931—1933年在美国哈佛大学生理实验室进行了以羽扇豆、玉米种子为材料的一系列呼吸、萌发生理的试验研究。其主要成就乃在于他首次成功应用 Warburg 微量呼吸仪于植物种子研究,查明种子呼吸作用的影响因子,应用 Arrhenius 公式求得

不同类型种子吸收 O_2 及释放 CO_2 的温度系数(μ)的差别。从比较其中酶系统的不同,并根据试验观察到的 CO 对种子呼吸的抑制以及光对此抑制的解除,他指出此种现象与呼吸酶有联系。实质上已肯定有细胞色素氧化酶的存在。同时他发现 CO 并不能完全抑制呼吸作用,即使在最高浓度时,仍有20—30%的“剩余呼吸”存在。他发现一些当时难以解释的现象和线索则为后来他和他的学生们在水稻种子萌发、呼吸代谢的系统研究中得出了植物呼吸代谢多途径,多头路线的理论。1934年前后李继桐教授等在清华大学进行银杏胚发育及其人工培养的系统研究,首次查明了胚发育生长的条件,并发现种子萌发迟缓的原因,并不在于胚发育的不成熟,而是由于未成熟胚乳须待后熟的缘故,这一创见当时跟汤佩松的工作一样很受重视,作为重要参考文献引入国外有关种子生理学的重要著作中。40年代期间,我国已有更多的植物学研究者在工作条件很差的情况下,进行了一些种子生理方面的研究,包括微量元素、激素在发芽,胚培养上的应用以及种子在贮藏中的物质转化等。进入50年代以后,我国种子生理工作在国内外已有的基础上开展了更为广泛而系统的工作。首先是本书作者之一赵同芳教授在中国科学院植物生理研究所,以稻、麦种子为对象进行了一系列有关贮藏,休眠生理的研究,用现代科学的方法证明“热进仓”这一古老经验的实际效果,并在此基础上对贮藏种子的安全含水量,品种间的休眠特性,后熟期等问题进行了系统研究,为改进种子和粮食贮藏技术提供理论依据。北京植物园种子工作者们在汤佩松教授和俞德浚教授的指导下,从50年代中期开始,结合植物种质资源的收集、保存、利用和引种驯化工作,在有关种子生命力控制的原理和方法,休眠类型及克服休眠,促进萌发的方法,逆境发芽生理,快速测定发芽力及活力测定的原理与方法进行了一系列的工作,取得不少进展,某些方面有新突破,并积累不少资料。浙江农业大学叶常丰教授领导的种子学教研室多年来在结合开设种子学,种子贮藏与检验专业课程,培养专业

人材的同时,也开展了科研工作,取得许多成果。中山大学傅家瑞教授较早注意到种子的感光性休眠及种子活力问题,并在研究中取得系列成果与进展。浙江林业科学研究所林木种子休眠及萌发生理方面做了大量工作,掌握了从实验室到苗圃一整套快速育苗的成功办法。中国科学院上海植物生理所唐锡华教授领导的胚胎发育生物学的系列研究已取得不少成果与进展。南京、西双版纳、芦山、杭州等各地植物园也都开展了各具特色的种子生理研究工作,并取得不少成果。近年来,种子生理,种子学的研究更引起国人广泛重视,已有更多的科研、教学和生产单位从不同的角度和需要进行这一领域的科研活动,而且,在许多方面取得了令人注目的较新进展。如中国科学院植物研究所代谢组在种子萌发过程中酶的诱导和能量代谢方面和中国科学院华南植物所生理室在种子超氧化物歧化酶和抗老化的工作等。限于篇幅未能一一列举。但还应着重提出一点,即中国农科院品资所和北京市农科院蔬菜研究中心以及武汉、南宁、南京、杭州、哈尔滨等地有关农林部门单位已兴建各种型式和规模的现代化种子库,它必将成为开展种子生理和种子学研究的理想基地,势必为发展我国种子科学做出重大贡献。

从目前来看,种子生理研究的发展趋势主要沿两个方向:一是从整体向细胞、亚细胞、分子水平发展。诸如对种子休眠与萌发的控制机理的研究和老化与劣变机制的探讨等已从分子膜的水平上进行探索。另一方面则是从个体研究向群体与环境的关系方面发展,从而导致种子生理学向种子生态学的发展。1972年在英国 Nottingham 大学召开首次种子生态学的会议,集几十个国家有关种子生理、生化及种子工艺学、植物遗传学、生态学、农业与园艺、环境物理以及微生物和植物病理学等众多的专家学者交流商讨种子生态领域的各方面问题。发行论文集《种子生态学》(Seed Ecology)一书。

种子生态学的出现并非偶然,因为种子(胚)从它的发生、发

育开始到成熟、收获、贮藏直至播种、萌发成苗都与其周围的环境紧密地联系着，其中包罗地理、气象、土壤和生物学等各方面的环境因素。诸如农业生产要获得高产优质，既要研究种子发育的生理生态问题，也要研究播种育苗的逆境发芽生理问题。当然，还有收获、调制、贮藏等一系列的生态生理问题；要合理确定植物引种的种源就要研究种子种质的生态历史及其对地理的适应性问题；草场、草坪的栽培管理以及育林和田间杂草的防除都有许多涉及种子生态生理的问题，如种子休眠类型及破除的方法。近年来，国外在这些方面都有大量的工作，进展也较快。种子生态学是继50年代以后的活力热潮而出现的另一个新潮流。

再从另一角度去观察、分析国际种子生理学的动向，可将其归纳为5个主攻目标：一是种子萌发的“启动”机理；二是诱导种子休眠的信息及休眠调控的机理；三是长期保存种子种质和保持高活力种子的技术及其原理；四是活力测定的标准化；五是恢复与提高种子活力的有效措施。显然，五者有一共同目标，旨在如何最大限度地提高种子的增产潜力。

综上所述，种子作为一个独立的生命个体而存在，其内部进行着一系列极为复杂的生理生化过程，它们既受基因的控制，又受周围环境因素的影响。从某种程度上来说，种子的生命活动是可以人为加以控制的。尽管迄今还有许多难题尚未解决，但随着基础科学和技术科学的发展，特别是物理、化学和生物学的其他学科的渗透，当前生物技术发展很快，人工合成种子的出现和世界范围内对植物种质资源保存问题的日益突出，此当必对种子生理学的发展以巨大推动力。现代化种子库的不断涌现可为种子生理研究提供理想的基地和有利条件。而且，近年来对上述领域，特别是5个主攻目标越来越引起种子生理研究工作者的普遍重视，又已有相当的基础，可以预期在不远的将来，有可能取得更多的新突破，人们可以因此而随心地把握着种子生命活动，让种子更好地为人类造福。