

种子生理



现代植物生理学丛书

傅家瑞 编著

科学出版社

种 子 生 理

傅家瑞 编著

科 学 出 版 社

1 9 8 5

内 容 简 介

本书为《植物生理学丛书》之一,系以作者本人工作为基础,参考国内外文献编写而成。

全书从生理生化角度论述了种子的形成(禾谷类种子、双子叶植物种子及油性种子的形成;激素与种子形成等);种子的萌发(萌发条件,萌发过程中有机物质的转变,贮藏蛋白质磷酸的代谢等);种子的后熟生理(温度的作用及低温后熟中的生理生化变化等);种子的休眠(光、发芽抑制物与发芽促进物对休眠的作用等)及种子的寿命与贮藏(影响种子寿命的因子,种子的老化及劣变过程等)。

可供生物科学、农业科学工作者及大专院校生物系、农林院校师生等参考。

种 子 生 理

傅家瑞 编著

责任编辑 梁淑文

科学出版社出版

北京朝阳门内大街137号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1985年6月第一版	开本:850×1168 1/32
1985年6月第一次印刷	印张:13 3/8
印数:精1—3,100	插页:精2
平1—3,350	字数:346,000

统一书号:13031·2896

本社书号:3940·13—10

定价:平 装 3.80 元
布 脊 精 装 4.60 元

种 子 生 理

前 言

种子是植物个体发育中的一个阶段，从它的形成、休眠至萌发，是一个奇异的、独特的历程。

从受精卵分裂便开始种子的形成历程。随着细胞的生长，有大量糖分子及其他物质进入，并在种子中构成各种聚合物积累起来，经过一段旺盛生长后，则宣告暂停。此时种子大量脱水，呼吸下降，胚的外围细胞大量死亡，而胚也处于静止状态，生活历程进入隐蔽阶段。

种子从母体及其产生的环境中脱离出来，通过短暂的传播，在适宜的环境中萌发、生长、形成新植株。种子的隐蔽阶段存在多样性，是从种子形成到萌发中间的一段奇特的插曲。处在静止状态的胚可以在非专性的诱发因子(如水分)作用下，迅速地转变为活跃状态，即从低代谢水平转变为适当代谢水平或正常代谢状态，顺利地萌发。另一些类型的种子，由于休眠的存在，诱发因子是特异性(专性)的，如感光性种子要求一定的光照。休眠状态的种子可以长期贮藏而保持其生命力，它们具有高度的抵抗不良环境的能力，这是一种很重要、很独特的适应性。野生植物的种子可以埋在土中若干年，直至适宜的条件到来，才又重新进行营养生长与生殖。因此，在自然状态下，种子休眠现象是发育的一个必然阶段。在人们长期栽培选择下，种子休眠性起着变化，往往有所减弱，而种子休眠特性又反过来影响到人类实践。

种子萌发是植物进入营养生长阶段的关键第一步。在形态上，萌发是由静止状态的胚转变为活跃生长的幼苗；在生理上，萌发是受阻抑的代谢生长过程获得恢复，遗传程序发生变化，出现新的转录部分；在生化上，萌发是氧化与合成途径顺序的演变，营养生长的生化途径得以恢复。Thimann 等(1977)提出的假说是，水

解酶的活化是萌发的关键。可是, Jann 和 Amen (1977) 则认为植物激素是萌发的原初因子, 它在转录的变异中, 或在翻译的活化中, 或在膜透性的改变中起着转换因子的作用。

在萌发过程中, 细胞的各种多聚化合物在酶的作用下转变为小分子物质, 一方面为胚生长提供养分, 另一方面又能改变细胞的渗透势, 促使胚根伸长和突破种皮。胚的生长意味着蛋白质合成过程的出现, 在这里, 核酸与蛋白质均是萌发的分子基础。各种酶、蛋白质和核酸, 有的在种子形成过程中合成并贮存在干燥的种子中, 也有的在萌发时才重新合成。在萌发过程中, 植物激素起着广泛的调节控制作用, 如水解酶的活化是在赤霉素 (GA) 的调控下进行。Khan (1977) 认为, 种子休眠与种子萌发的观点现渐趋于统一, 对于大多数在外表上看来不同的观点, 可以解释为在细胞膜水平上发生植物激素的居间调控作用, 激素在那里起动一些特定的物理或代谢变化, 从而起动休眠的诱导或解除。关于诱导休眠与解除休眠的本性问题, Khan (1977) 概括为: 种皮的阻碍作用, 抑制物的存在, 激素的选择作用, 光敏素的效应, 氧化途径的改变以及大分子基础等几个方面。尽管种子休眠机理的研究有所发展, 但对解决实质问题还为时尚早。

在整个种子生活历程中, 其活力有一个从低到高, 又从高到低的转变过程。活力是种子品质的一个基本特性, 并且与人类的生产实践存在十分密切关系。种子活力大小涉及种子使用的价值, 即决定着在单位面积上播种数量多少, 萌发后幼苗的生长势, 对不良环境的抵抗力, 以及产量的高低等。种子的形成过程, 种子的贮藏过程, 以及休眠和萌发过程都与活力密切相关, 对种子生理的深入认识将有助于提高种子活力, 解决种子工作中的矛盾。

细胞结构的完整性是种子活力的基础。由于膜的伤损, 各种细胞器的畸变与解体, 各种大分子与酶的破坏, 毒质的积聚等原因, 种子发生老化劣变, 活力下降甚至消失。这涉及 DNA-RNA 模板机理, 也与诱发种子萌发的激素产生能力的丧失有关。既然激素可能在转录与翻译水平上起着活跃的作用, 就必然影响到各

• x •

种与活力有关的酶系统活动和内部代谢过程。为此, Harrington (1973)强调激素产生能力的丧失是老化的基本过程。

种子生活历程既是植物个体发育的一个特定阶段,又可以单独地进行整个生活史,即从种子成熟开始经历活力的逐步下降、衰老以至死亡。由于它本身的代谢特点以及它与环境的相互作用较整体植物为容易控制与研究,因此以种子为研究对象,可以较好地揭示生物学一般性的理论问题和基本规律。

在种族的延续上,种子既是这一代的终了,又是下一代的开始,是遗传的“送信人”,是研究遗传信息的保存与传递的好材料。为了长期保存遗传信息(基因),近年来国际上积极建设现代化的种子库,将各种各样的种子长期地保存起来,构成了所谓“基因银行”。这一发展趋势标志着种子研究更被人类所重视。

种子离开母体后,直接与环境发生相互作用,生态因子对它起着很深远的影响,这便涉及种子的贮藏,播后的田间萌发条件等问题。种子形成期对外界条件的反应也是十分敏感的,禾谷类、豆类的产量构成依赖于种子的发育,而种子活力大小往往决定着下一代种子产量的阈值。

*

*

*

本文所用的缩写符号

IAA: 吲哚乙酸,生长素 (Indole acetic acid, Auxin)

GA: 赤霉素 (Gibberellin; GA, 赤霉酸 Gibberellic acid)

CK: 细胞分裂素 (Cytokinin)

ABA: 脱落酸 (Absciscic acid)

DNA: 脱氧核糖核酸 (Deoxyribonucleic acid)

RNA: 核糖核酸 (Ribonucleic acid)

ATP: 腺苷三磷酸 (Adenosine triphosphate)

ADP: 腺苷二磷酸 (Adenosine diphosphate)

NAD: 辅酶 I, 二磷酸吡啶核苷酸 (Diphosphopyridine nucleotide)

NADP: 辅酶 II, 三磷酸吡啶核苷酸 (Triphosphopyridine nucleotide)

KN: 激动素 (Kinetin)

参 考 文 献

- [1] Harrington, J. F., 1973, Seed Ecology, W. Heydecker (ed.), p. 251—263, Butterworths, London.
- [2] Jann, R. C., Amen, R. D., 1977. *In: The Physiology and Biochemistry of Seed Dormancy and Germination*, A. A. Khan (ed.), p. 7—28, Elsevier/North Holland Biomedical Press.
- [3] Khan, A. A., 1977. *In: The Physiology and Biochemistry of Seed Dormancy and Germination*, A. A. Khan (ed.), p. 29—50 Elsevier/North Holland Biomedical Press.
- [4] Thimann, K. V., 1977. *In: The Physiology and Biochemistry of Seed Dormancy and Germination*, A. A. Khan, p. 1—4. Elsevier/North Holland Biomedical Press.

目 录

前言.....	ix
第一章 种子的形成	1
一、禾谷类种子的形成.....	1
(一) 胚与胚乳的发育	1
1. 胚与胚乳形成中的形态	1
2. 胚与胚乳形成中的生理生化	2
3. 胚乳和糊粉层的发育	7
(二) 贮藏淀粉的形成	12
1. 同化物进入胚乳	12
2. 淀粉粒的发育	15
3. 淀粉的合成途径	17
二、双子叶植物种子形成中的物质转化.....	19
(一) 豌豆种子成熟的历程	19
(二) 豌豆种子发育四个时期的物质转化	25
三、油性种子的形成.....	25
(一) 油脂的生物合成	25
1. 脂肪酸的合成	28
2. 甘油三酯的合成	28
3. 油脂形成的三个时期	29
4. 种子发育中脂肪酸成分的变化	30
5. 贮存油脂的细胞器	31
(二) 油脂的积聚与酶的活性	31
1. 糖酵解 (EMP) 与磷酸戊糖循环 (HMP) 途径的酶活性	31
2. 异柠檬酸酶活性与乙醛酸的调节作用	34
3. 物质积累与呼吸代谢	35
四、能量供应与种子成熟.....	38

五、植物激素与种子的形成	40
(一) 赤霉素 (GA)	40
(二) 生长素	42
(三) 细胞分裂素(CK)	45
(四) 脱落酸(ABA)	46
(五) 植物激素在发育种子中的作用	46
六、种子物质积累与外界条件的影响	50
(一) 在种子形成中物质的积累	50
(二) 光、温对种子物质积累的影响	54
 第二章 种子的萌发	 66
一、种子活力——萌发的生理基础	66
(一) 种子活力的基本概念及其重要意义	66
(二) 种子大小和成熟度对活力的影响	70
(三) 机械损害对活力的影响	75
二、种子萌发的条件	76
(一) 水分、气体和温度的作用	76
(二) 外界条件对种子发芽力的影响	77
(三) 种子萌发的吸水过程	81
1. 种子吸水的三个阶段	81
2. 浸种的伤害与溶质的渗出	82
三、种子萌发中的呼吸作用	86
(一) 呼吸过程	86
1. 萌发中的呼吸四个时期	86
2. 呼吸基质的供应	88
(二) 线粒体活性与 ATP 的合成	90
1. 种子中的线粒体	90
2. 能荷	91
3. 还原能力——吡啶核苷酸的合成与利用	95
四、淀粉种子萌发过程的有机物转变	99
(一) 淀粉代谢的基本途径	101
(二) 禾谷类种子贮藏物的转变	102

1. 胚及胚乳中的物质转化	103
2. 胚乳的融解	105
3. 胚乳中酶的诱导	106
4. 同功酶	109
(三) 双子叶植物种子贮藏物的转变	111
五、油性种子萌发过程的有机物转变	116
(一) 脂质的一般代谢途径	116
(二) 从脂肪酸转变为蔗糖的过程	120
1. 异柠檬酸裂解酶及苹果酸合成酶的产生	122
2. 代谢过程的控制	122
(三) 脂质代谢分室进行	124
1. 脂质体与脂酶	125
2. 乙醛酸体及其酶系统	126
(四) 脂质降解产物的同化	130
六、贮藏蛋白质的代谢	130
(一) 禾谷类种子蛋白质的转变	130
1. 蛋白质的水解	130
2. 氨基酸的去向	131
(二) 双子叶植物种子蛋白质的转变	133
1. 蛋白质的水解	133
2. 氨基酸的去向	137
七、贮藏磷酸的代谢	138
(一) 禾谷类种子磷酸的转变	139
(二) 双子叶植物种子磷酸的转变	142
(三) 贮藏组织中核酸的动员	144
八、蛋白质和核酸的生物合成	146
(一) 核糖体与蛋白质的合成	146
(二) mRNA 与蛋白质的合成	148
(三) rRNA 和 tRNA 与蛋白质的合成	149
(四) DNA 的合成	151
九、种子播前的处理(预措)	152
(一) 渗透调节法的应用	152

(二) 有机溶剂渗入法及生理活性物质的使用	154
第三章 种子的后熟生理	168
一、胚休眠与后熟	169
二、温度对种子的后熟作用	170
(一) 低温后熟解除种子休眠	170
(二) 昼夜变温与温度转变解除休眠	174
(三) 干藏与种子的后熟	176
(四) 影响后熟的一些外界条件	184
三、低温后熟中的生理生化变化	186
(一) 胚的生长	186
(二) 气体交换	187
(三) 代谢变化	188
(四) 内源激素水平的变化	193
四、磷酸戊糖途径(PP 途径)的休眠机理假说	194
第四章 种子的休眠	204
一、种子休眠的概述	204
(一) 种子休眠的适应意义	204
(二) 静止种子与休眠种子	205
(三) 种子的休眠类型	207
(四) 初生休眠与次生休眠	208
二、种皮效应	209
(一) 影响种皮不透性的因素	210
1. 不透性种皮的结构特性	210
2. 遗传因子与硬实的生成	211
3. 在种子成熟中的环境因子	212
4. 贮藏条件与硬实	213
(二) 种皮的机械阻碍与透气性低	214
(三) 解除硬实的方法	217
三、光与种子休眠	219
(一) 种子感光性的概述	219

(二) 影响种子感光性的因子	221
1. 母株的生长条件与采收后的处理	221
2. 吸水状况与光的效应	224
3. 光量与光周期在感光种子萌发中的作用	227
4. 温度与照光的相互作用	231
(三) 光敏素——吸光系统的基本特性	234
1. 光敏素的发现及其光谱学特性	234
2. 光敏素的化学性质及型的转换	239
3. 光敏素对种子萌发的调控作用	243
4. 光敏素作用的生态学意义	256
四、发芽抑制物与发芽促进物对种子休眠萌发的作用	258
(一) 发芽抑制物的研究	258
1. 发芽抑制物的存在	258
2. 抑制物与氧的关系	259
3. 抑制物的化学性质	261
4. 抑制物的生态学意义	265
(二) 几种休眠类型中的植物激素	266
1. 内源激素与要求低温解除休眠的种子	266
2. 内源激素与种子的感光性休眠	273
3. 其他类型的种子休眠与内源激素	278
(三) 乙烯与解除休眠的作用	279
1. 乙烯的生成与诱导萌发	279
2. 影响乙烯作用的因子	282
(四) 植物激素在调控种子休眠中的相互作用	286
1. CK 及其“解抑作用”	286
2. CK 和抑制物对抗作用的假说	289
3. GA 的调控作用	291
(五) 植物激素调控休眠的分子基础	292

第五章 种子的寿命与贮藏

311

一、种子寿命的概述

311

(一) 种子寿命的各种类型

311

(二) 土壤中种子的寿命	314
二、影响种子寿命的因子	316
(一) 种子含水量与寿命的关系	317
(二) 水分平衡	319
(三) 滞后现象	322
(四) 贮藏温度对环境湿度及种子含水量的影响	323
(五) 种子的干燥	325
(六) 在控制条件下种子的寿命	329
(七) 气体对种子寿命的影响	333
(八) 在贮藏中化学成分的变化	333
(九) 贮藏影响后代植株的表现	334
三、在贮藏中的种子老化与劣变过程	335
(一) 劣变的发生与活力的下降	335
(二) 人工加速老化测定与种子活力	338
(三) 种子劣变的生理生化	340
1. 呼吸作用的变化	341
2. 酶活性	344
3. 贮藏物质的变化	348
4. 合成能力的变化	349
5. 膜的变化与渗出物	355
6. 脂质的自动氧化	358
(四) 与种子劣变有关的形态和细微结构	359
(五) 种子劣变与修复机理	366
(六) 种子活力下降的原因	369
1. 核受到损害	369
2. 膜受到损害	371
3. 毒质的积累	372
4. 内源激素的变化	374
四、种子活力的测定方法	376
(一) 测定种子活力的一般方法	376
1. 冷冻试法	378
2. 砖砾试法	378

3. 穿纸试法	379
4. 损耗试法	379
5. 人工加速老化试验	379
(二) 应用生理生化法测定种子活力	380
1. 酶活性的测定	380
2. 呼吸的测定	382
3. 葡萄糖代谢的测定	382
4. ATP 水平与种子活力	383
5. 种子渗出液的测定	383
6. 四唑 (TTC 法) 测定的原理与应用	384
展望	394
索引	403

第一章 种子的形成

一、禾谷类种子的形成

种子发育始于开花受精及形成合子。在被子植物的双受精中,精核与卵核结合形成 $2N$ 的合子,发育成胚;而由2极核与1精核结合形成 $3N$ 的胚乳核,发育成胚乳。在胚乳发育初期,缺乏形成细胞壁物质,因而胚乳核的分裂成为多核的液体胚乳,如椰子乳。玉米、花生、胡桃等在种子形成初期,虽然也含有相似的液体胚乳,但在种子形成后期,产生细胞壁,成为固体胚乳。很多双子叶植物,其胚乳为发育中的子叶所吸收,在种子萌发时便以子叶的贮藏物作为营养来源。另外一些植物,包括单子叶植物及部分双子叶植物,固体胚乳仍保存下来,在萌发时为胚提供营养物质。

(一) 胚与胚乳的发育

1. 胚与胚乳形成中的形态

禾谷类种子以玉米为例,胚乳的发育早于合子开始分裂。在初期,胚乳以游离核状态作为液体胚乳而存在。授粉后4—10天,消耗了珠心而形成固体的具细胞形态的胚乳。授粉后15—18天,胚乳基本停止生长,此时胚开始发育。在授粉后约45天,玉米胚生长达到最大度(图1.1)。

唐锡华等(1980)研究水稻胚的分化,阐明了珠心组织在开花后6—7天退化,同时胚中的DNA、RNA和蛋白质含量迅速增加,表明珠心组织的一些大分子物质转移到胚体。花后15天前后,稻胚发育趋于完成。

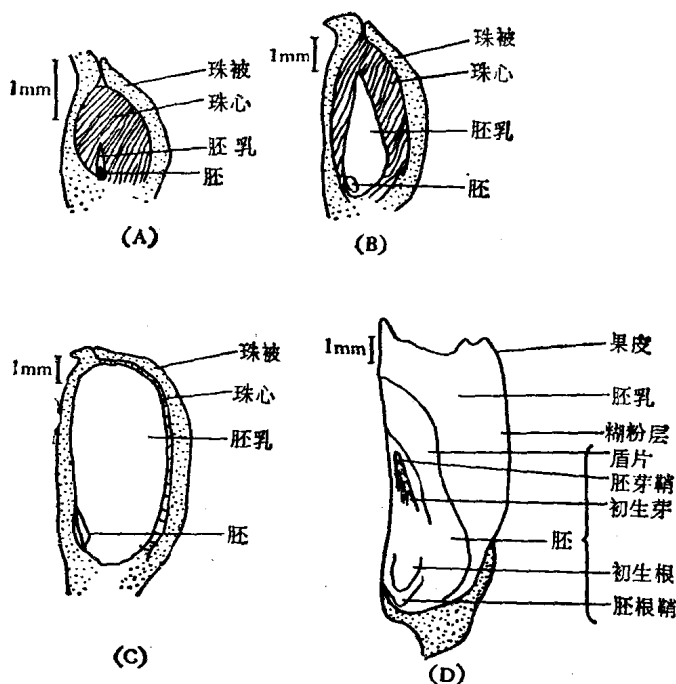


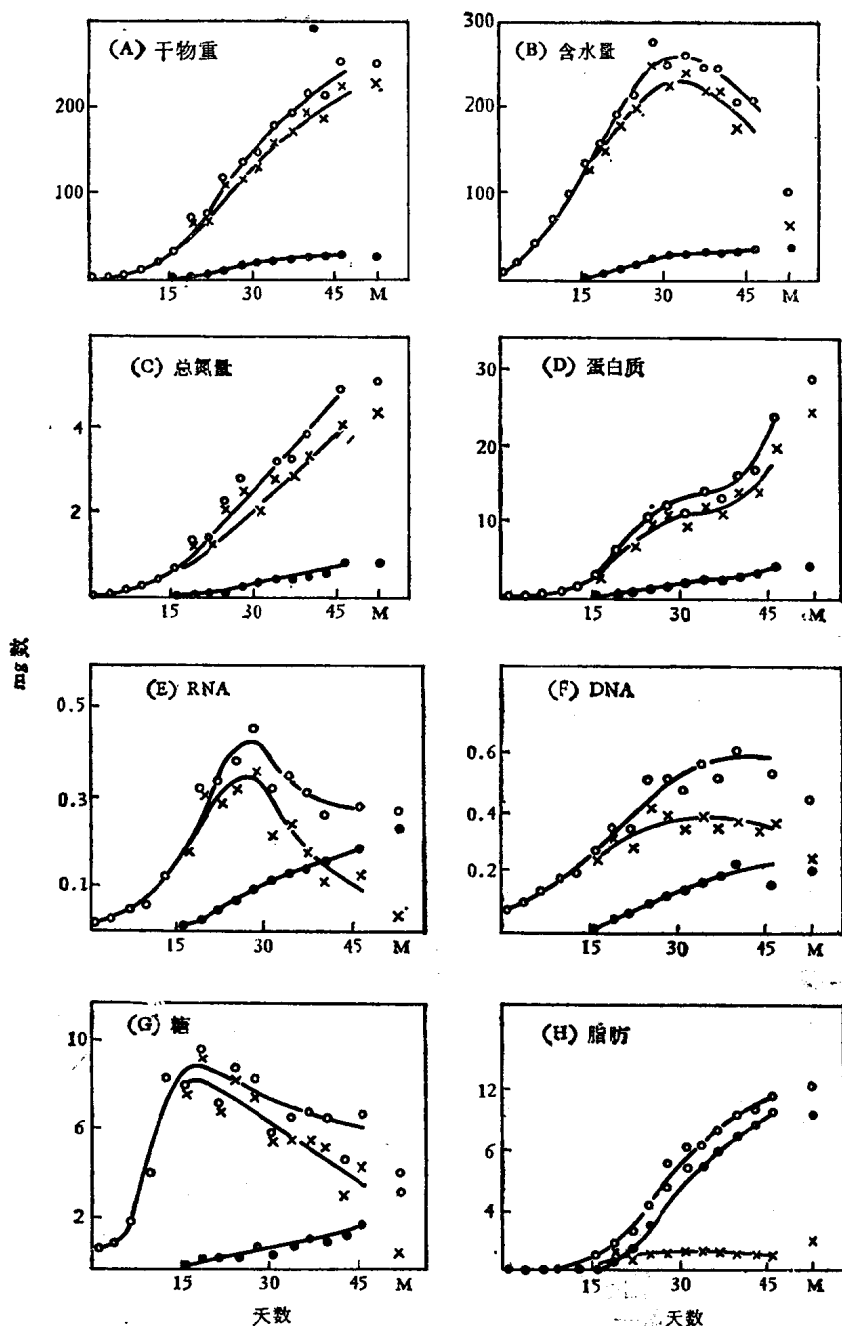
图 1.1 玉米种子的发育时期

(A) 授粉后 4 天; (B) 授粉后 10 天; (C) 授粉后 18 天; (D) 授粉后 45 天。

(Randolph, 1936, 载于 Noggle 和 Fritz, 1976)

2. 胚与胚乳形成中的生理生化

在形态上发生变化的同时,也起着相应的化学变化(图 1.2)。从干重看(A),胚乳占整粒种子干重的大部分,在花后 2 周,胚乳的贮藏物开始大量合成,重量显著上升,与此同时胚也开始生长。在花后 35 天,胚乳的含水量达高峰,然后下降直至接近成熟(B)。在整个发育过程中,胚与胚乳的总氮量均在不断增加(C)。在胚乳中的蛋白氮合成出现双峰曲线,第一个高峰与胚乳迅速生长期相合,即花后 15—25 天之间有一次上升期然后出现停滞期;花后 35 天出现第二个更明显的高峰(D)。在蛋白合成出现第二高



○—○ 整粒；×—× 胚乳；●—● 胚；M——成熟种子
图 1.2 发育中的玉米种子授粉 46 天内的发育过程胚与胚乳化学组成的变化(Ingle 等, 1965)