

学术交流丛书

种子劣变生理

〔美〕 M.B.McDonald, Jr 编著
C.J.Nelson

刘宏宇 牛应泽 译

李尧权 审校

一九九〇年八月

Physiology of Seed
Deterioration

种子劣变生理

M.B.McDonald, Jr

编辑

C.J.Nelson

刘宏宇

合译 李尧权 审校

牛应泽

1 9 8 8 年

种子劣变生理

〔美〕 M.B.McDonald, Jr. 编著
C.J.Nelson

刘宏宇 牛应泽 译
李尧权 审校

四川农业大学学报编辑室出版

787×1092 毫米 32 开本 印张 4.5 字数 100 千字
1990 年 8 月印刷 印数 1~2000 册 单价:2.15 元
内部资料性图书准印证 雅地文新字第 023 号

序 言

农业在许多方面都归功于成功的作物生产。今天，农业实业界是由在世界经济中具有重大影响的工业组成。这些工业对从化肥生产、农药的发展与利用、仪器制造到迅速发展的生物技术等广阔的领域里成为领导支柱。由于杂交玉米生产的成功早在三十年代就发展起来的种子工业成为“绿色革命”的主要先导之一，其重要性并不亚于其它行业。自那时起，在公共研究机构和教育机构的合作与支持下，种子工业一直都负责直接为农民提供优质种子，负责良种的培育与推广。

种子工业的成功与种子质量的控制是至关重要的。由于种子的最终目的是繁殖一株健康、有活力的植株，所以种子公司和农学家们都很关注影响种子质量的因素，这些因素既包括种子成熟的环境条件，收获技术，贮藏加工过程的条件，也包括亲本的遗传组成。任何不利的处理都能导致种子质量的降低和增加种子劣变。

从经济角度来说，种子劣变是农业生产的一个主要问题。仅就美国而言，1984年种子销售额超过20亿美元，据估计，这20亿美元中，约有25%或者说约5亿美元是用于种子质量差造成的损耗。全世界这种损失就更为可观了，特别是在那些不发达国家以及在种子成熟和贮藏期常为高温、高湿的地区。虽然这种损失的重大是十分明显的，而其中种子劣变的整个重要性却更加清楚，这是因为我们已认识到，在生产、贮存、运输期间，由于种子损伤和微生物对饲料和食用籽粒的侵蚀引起的劣变，每年的损失可超过8亿美元

(Salunkle 等 1985 年)。

关于种子劣变的总的表现已有很好的论述 (Delouche 和 Baskin, 1973 年)。典型的表现是幼苗生长或活力降低, 易感染微生物, 出苗不整齐, 最终导致产量下降, 不论种子劣变的这些生物体反应如何, 我们应记住, 每一生理效应都是由细胞水平的、密切协调的个体反应来控制的。因此, 尽管还不能解释其劣变的确切机理, 但可推测种子劣变首先是细胞生理/生化的有害变化的结果。

种子劣变的机理已成为近年试验观察, 至少两次学术会上 (美国园艺协会, 1980; 美国植物病理协会, 1983 年) 讨论的焦点。例如, 已经得知, 种子劣变是受种子遗传组成、种子发育期间的环境和种子生化成分影响的结果, 这些方面都正从组织或细胞水平进行着研究, 并不断取得进展。

许多研究表明, 种子的易劣变性在遗传上是连锁的。在一定环境条件下, 种间, 实际上在栽培品种间种子劣变的程度和速度都存在明显差异。在各种因素中, 贮藏环境的温度和相对湿度是最重要的, 因为它们影响种子的含水量。本书第一章对这些因素及其相互作用进行论述。

种子劣变生理学不再局限于根据标准技术的研究方法。由于遗传和生化特性与此过程密切相关, 为了弄清关键的反应整个范围必须按照分子生物学的方法。另外, 用生物工艺技术可望对此问题有准确的遗传学的解决。这些目标使我们开阔了新的视野, 指出了必需深入地从问题的生理、生化, 特别是从细胞水平上进行研究的重要性。

环境条件在细胞水平上影响种子劣变的机理还未搞清楚。但已提出这样的假说: 种子的劣变是由于膜组织、核苷酸合成、DNA 状态、蛋白质的完整性等进行活跃的有害变

化的结果。为更好地弄清种子劣变的这些特点，付出了主要的研究力量，本书第二、三、四章对研究结果进行了报道。

或许种子劣变的一个最重要、也常被忽略的原因是微生物在此过程中的影响。种子的劣变与微生物的侵蚀总是相联系的，但微生物在种子劣变中是原因或结果的相对作用还没搞清楚。在第五章中广泛地讨论了这个问题。最后，对种子劣变的结果清楚的指出，许多独立的生理和环境因素是相互影响劣变过程的。有时，它们可能共同起作用，而有时则为累加效应。在第六章中集中这些参数于一个预测模型中，在给定的环境条件下，这个模型可定量预测种子的劣变。

此专集——《种子劣变生理》是美国农学会在内华达州拉斯维加召开的一九八四年年会论文集的产物，这个论文集由 C—4 分会，种子生理、生产、工艺和 C—2 分会，作物生理及新陈代谢两个单位联合资助的，作为论文集的创办人和本专集的编辑者，我们在此十分感谢作者给予的巨大帮助、合作以及为此提出的建议，并且十分感谢两个分会会员的支持。

C—4 主席 M.B.McDonald

C—2 主席 Curtis J.Nelson

(1984—1985)

目 录

第一章	种子成功贮藏的原则.....	(1)
	种子寿命.....	(1)
	种子寿命的断言.....	(2)
	记载的种子寿命.....	(7)
	种子埋藏和其它寿命试验.....	(9)
	预测种子寿命	(16)
	生活力测定	(18)
	生活力的评价	(19)
	染色技术	(21)
	电导测定	(22)
	酶 法	(23)
	影响种子寿命的因素	(24)
	种子含水量和贮藏温度	(24)
	贮藏大气	(25)
	遗 传	(25)
	种子劣变理论	(29)
	贮藏物质消耗	(29)
	化学成分的变化	(29)
	膜的变化	(29)
	酶的变化	(30)
	遗传损伤	(30)
	结 论	(30)
	概 要	(31)
第二章	种子中膜的变化与发芽的关系	
	及贮藏中劣变造成的紊乱	(32)
	干燥种子	(34)

	吸水阶段	(35)
	劣变种子的渗漏——老化进程的效应 ...	(38)
	膜劣变的原因——过氧化作用	
	和自由基	(43)
第三章	种子劣变过程中的核苷酸变化	(54)
	引起劣变的因素	(54)
	ATP 的测定	(56)
	腺苷酸补救途径	(58)
	从新合成途径	(62)
	磷酸化作用	(63)
	嘌呤环的更新	(66)
	鸟核苷酸的生物合成	(66)
	嘧啶代谢	(68)
	对腺苷三磷酸的作用	(69)
	修复过程	(71)
	今后的方向	(72)
	小 结	(73)
第四章	种子劣变过程中的核酸与蛋白质代谢	(75)
	无生活力种子胚中 DNA	
	的完整性的丧失	(77)
	DNA 损伤对生活力丧失的作用	(79)
	老化与大分子的含量	(81)
	多聚核糖体	(82)
	mRNA 的含量与活性	(83)
	mRNA 产物的数量变化	(86)
	体内翻译的数量变化	(90)
	讨 论	(92)

第五章	微生物与种子劣变	(95)
	劣变什么时候发生	(96)
	与种子有关的微生物	(97)
	环境与种子劣变	(98)
	种子的感染.....	(102)
	微生物怎样破坏种子.....	(103)
	对微生物的抗性与劣变.....	(106)
	小 结.....	(107)
第六章	种子劣变的定量.....	(108)
	对劣变定量的方法探讨.....	(109)
	种子存活曲线.....	(109)
	原初种子质量的估计.....	(112)
	贮藏期间含水量和温度的效应.....	(115)
	生活力方程.....	(117)
	生活力方程的局限性.....	(119)
	活力与生活力的关系.....	(122)
	种子活力对作物产量的影响.....	(129)
	小 结.....	(134)

第一章 种子成功贮藏的原则

Eric E Roos

假如不能将种子从一个季节贮藏到另一个季节，很难想象我们将会如何生存。世界上大部分农业都基于一个简单原则：一旦种子被收获和干燥以后，它们能在不同的贮藏条件下保持不同时间的生活力。单纯从经济角度来看，如果种子公司不能为下一季留种，那就很难平衡供求。类似地，植物育种家要求长期贮存以使育种材料能保存至 10 年或更长的时间，这是基因库能达到的极限。在基因库中，原种能无限贮存是其最终目标。而另一方面，种子在土壤里长期存活，则给农民减少或除去田间杂草带来极大困难。

本章对种子寿命、测定生活力的一些办法、影响生活力的因素以及劣变的理论都进行了一般的简述和讨论，后面几章将对其中一些题目进行更详尽的论述。

种子寿命

1987 年 Brown 和 Escombe (1897) 在伦敦皇家学会宣读了一篇论文，文中对于种子生命特性进行的推测指出：

“在生物学家中，关于休眠种子、孢子等的原生质状态问题存在很大分歧，在这种状态，生命的所有一般迹象在颇长时间里都不能被觉察到。

一种观点认为，在静止期间，细胞基本元素仍进行着微弱的但不容易被察觉到的变化，并伴随着同外界大气的气体交换，而且，即使正常的呼吸暂停，也可设想，有微弱的内

部变化在进行，这是由于原生质的某些物质的相互作用，以及那些可能与外界气体基质毫无关系的反应，这种反应常不很确切地谓之分子内呼吸。

另一种观点则认为，处于休眠状态的种子原生质的所有新陈代谢都完全停止了，随着时间推移，会逐渐失去内部对外部条件的调节力。

因此，对第一种观点，休眠原生质的机制只是减慢到一个不定程度；而另一种观点则认为是完全停止了一定时间，当外界条件适合时再复苏。”

如果第一种观点，即减慢新陈代谢是正确的，就可能：
(1) 测定干种子的代谢作用率；(2) 预测种子生活力长短。如果事实上代谢作用是停止的，则二者皆不可能测定。为这两个测定，科学家们进行了近百年的努力。本章将讨论其中一些工作，首先探讨关于种子寿命的各种主张。

种子寿命的断言

种子寿命已成为科学家和一般人的许多研究中的题目。藏于埃及金字塔 3000 多年前的种子仍能发芽使人们异常振奋，1843 年 11 月 11 日《园艺家编年史》报道了 M. F. Tupper 先生关于一粒“木乃伊”小麦 (*Triticum aestivum* L.) 种子发芽成株，并结了 17 粒种子 (Bewley & Black, 1982)。Tupper 先生从 Bettigrew 先生那里得到 12 粒种子，而后者又是从古墓发现者 Gardiner Wilkinson 爵士那里得来。有趣的是这个消息告诉了种子经营者一个有用的事实，种子保存在干燥条件下可以维持其生活力。英国生产的种子之所以能同法国种子竞争，就是因为种子“成熟时

处于干燥的气候环境，并贮存于干燥建筑里。”

晚近，Justice 和 Bass (1978) 讨论了一个关于 2000 年之久的小麦种子的消息。这次，一个名叫 Oscar Johnson 的瑞典人声称从埃及古墓中得到了种子，并大约在 1957 年发了芽，长出了三株相当健壮的植株。然而，后来发现 Johnson 的小麦是现在埃及栽培的栽培品种。

Justice 和 Bass (1978) 报道了在美国马里兰州的 Beltsville 对来自 Alishar 遗址小亚细亚出土的木乃伊小麦和大麦(*Hordeum-vulgare* L.) 籽粒的测定。这些籽粒至少是公元前 700—1200 年以前的，甚至可能是公元前 3000 年的。这些谓之木乃伊的籽粒仍保持着大麦和小麦的形状，但结构与木炭相似，完全不能萌发。

最长寿命的种子(表 1—1)断定为北极羽扇豆种子，据估计约超过一万年(Porsid 等, 1967)。这些种子是由加拿大育空(Yukon)①一位名叫 Harold Schmidt 的矿井工程师在 1954 年 7 月砂金开采时发现的。种子位于育空非冰川中心更新世永久冰冻带深埋的旅鼠穴中。种子被发现 12 年后，加拿大国家博物馆人员得到了种子，并将其贮存于干燥地方，这个样本约有 24 粒大种子，其中约一半“处于相当好的保存状态，种皮硬且具光泽，尤如该种新采摘的种子”。将保存得最好的种子播于湿滤纸上，其中 6 粒种子在 48 小时内发了芽，这些样本的时期不太清楚，但可以根据对阿拉斯加中部发现的小啮齿动物类似的穴、巢的¹⁴C 测定进行估计，其中一个测定表明北极地松鼠(*Sciurus* spp.)的遗骸约有 14860 ± 840 年之久。

① * 育空(Yukon)—加拿大西北部地区

表 1-1 寿命 100 年或 100 年以上的种子

种 名	寿 命	推测方法	备 注
北极羽扇豆	10000+	啮齿类遗骨的 ¹⁴ C追踪	Porsild 等,1967
木乃伊小麦和大麦	2000-3000+	埃及古墓	Barton,1961,Bewley 与 black,1982,Justice 和 Bass,1978
印度莲子	3075	结合独木舟 ¹⁴ C追踪	Libby,1954;Wester, 1973;Odum,1965
藜	1700	考古追踪土壤样本	Odum,1965
大爪草	1700	考古追踪土壤样本	Odum,1965
各种杂草种子(36种)	110-600+	考古追踪土壤样本	Odum,1965
印度莲子	120-1080	¹⁴ C追踪, 地理和历史记载	Godwin 和 Willis, 1964;Libby,1951; Chga,1923;Ohga,1927
姜芋	530-620	伴随物的 ¹⁴ C追踪	Lerman 与 Ciliano,1971; Sivori 等,1968
印度莲子	237	博物馆样本	作者不详,1942
多型苜蓿	200	砖坯	Spira 和 Wagner,1983
大 麦	200	TZ 反应*	Spira 和 Wagner,1983
Walva par-vifloral (锦葵属) 小花锦葵	183-200	TZ 反应	Spira 和 Wagner,1983

* TZ 反应即 TTC 法—译者。

续表 1-1 寿命 100 年或 100 年以上的种子

种 名	寿 命	推测方法	备 注
车轴草	193	TZ 反应	Spira 和 Wagner, 1983
墙生藜	183	TZ 反应	Spira 和 Wagner, 1983
白 藜	143	TZ 反应	Spira 和 Wagner, 1983
多对叶 决 明	158	博物馆样本	Becguere, 1934
红合欢	147	博物馆样本	作者不详, 1942
大麦和 燕 麦	123	建筑物基石	Aufhammer 和 Simon, 1957
天仙子	116	博物馆样本	Odum, 1965
双蒴决明	115	博物馆样本	Becquere, 1934
	105	博物馆样本	Ewart, 1908
(豆科) Hovea Linear is (Sm) R.Br	105	博物馆样本	Ewart, 1908
圆叶锦葵	100	埋藏种子	Kivilaan 和 Bandurski, 1981
蛾毛蕊花	100	埋藏种子	Kivilaan 和 Bandurski, 1981
毒鱼草	100	埋藏种子	Kivilaan 和 Bandurski, 1981
红三叶草	100	博物馆样本	Youngman, 1951
湿 地 百脉根	100	博物馆样本	Youngman, 1951

似乎无什么希望证实上述种有几千年寿命的断定。然而，Odum (1965) 用考古学鉴定土壤样本的方法，对大量普通杂草籽粒可存活至 1700 年之久的判断似乎得到了有力的证据。在一系列的观察和试验中，Odum 从挪威、瑞典的一些寺院和其它建筑物及道路等下面挖掘了一些土壤，并将其铺于专门温室内。他观察到了发芽的幼苗，并按种进行分类，最老的有生活力的种子为藜和大爪草 (*Spergula arvensis* L.)，估计为 1700 年。这些种子是在丹麦 Vestervig 考古发掘地 120—140 厘米深的铁器时代土层中发现的，年代估计在公元前 100—公元 400 年之间。研究的其它种来自不同地点，年代从 35—600 年以上都有。

我们很难否认 Odum 的结果，特别是由于土壤确实取自这些建筑和道路下面，而又完全可以查实这些建筑的日期。同时，鉴于对各种发掘种子进行的试验(见下)，事实证明各种杂草有 100 年或更长的生活力。

对种子寿命引起争论的断定之一是圣莲或称印度莲子 (*Nelumbo nucifera* Gaertn.) 的寿命。种子是 Ohga (1923) 在靠近满州里南部普兰店(泡子)村一自然干涸湖床的泥碳层挖掘到的。挖出后几天，种子放入水中在 15—20℃ 条件下 8 个月，没有可见变化。他又将种子取出，用锉子刺破种皮，浸水四天后，所有种胚毫无例外地开始突破种皮露出新芽。最初，他估计种子大约有 120—400 年之久 (Ohga, 1926; 1927)。但用 ^{14}C 追踪这些种子的结果认为约有 1040 ± 210 年 (Libby, 1951)，这就引起了更多的争论。后来，在同一样本上又有测定认为是 100 ± 60 年 (Godwin & Willis, 1964)。Wester (1973) 考察了有关这些莲子的可能年龄的证据后，同意其年龄超过一千年。在

最近的研究中 (Priestley & Posthumus, 1982), 普兰店种子中有四粒 (收集于 1951 年) 发了芽。两粒种子用 C 追踪鉴定为 340 ± 80 和 430 ± 100 年。

在另一研究中, Ohga 发现了在东京附近 Kcmigawa 湖底面 6 米下与独木舟遗骸一起的三粒有生活力的莲子 (*Nelumbo nucifera*) (Wester, 1973)。Libby (1954) 和 Godwin 及 Willis (1964) 用 C 追踪鉴定独木舟大约有三千以上。种子本身的实际年龄又成为一个疑问。

另一个根据 C 追踪技术判断种子寿命的例子是 Sivori 等 (1968) 发现了在胡桃 (*Juglans australis*) 坚果中贮存的有生活力的姜芋 (*Canna compacta* Rosc.) 种子。坚果是在阿根廷 Santa Rosade Tastil 古墓发掘出的响尾蛇式项链上的部分。遗址周围的木炭和骨头用 C 追踪定年约为 530 年。坚果壳用 C 追踪鉴定的结果为 620 ± 60 年 (Lerman & Cigliano, 1971)。

记载的种子寿命

除以上依据有关材料和周围环境进行追踪鉴定对种子寿命的判断外,也有几篇很好的文献记载报告证明种子寿命为 100 年或更长 (表 1—1)。

在 1843—1855 年期间, Robert Brown (Barton, 1961) 对大不列颠博物馆 Hans Sloane 收集物中的几粒种子进行了测定。当时用的莲子已有 150 年之久。1926 年, Ohga(秩名, 1934)参观伦敦, 用同一收集物的 12 粒种子进行发芽, 未获成功。但 Ramsbottom (秩名, 1942) 使可能是同一收集物中的一粒种子成功的发了芽, 估计为 237 年或

250 年之久。

在最近, Spira 和 Wagner (1983) 报道, 对从加利福尼亚和北墨西哥历史建筑的土墙中取出的几个种的种子进行了发芽和生活力测定。种子由 G.W.Hendry 和 M.P.Kelley 约于 1925 年从砖里取出, 并放在小玻璃瓶里置于室温下贮藏了近 50 年。这些瓶是从 Margaret (Kelley) Bellue 那里得到, 1980 年进行发芽, 大约测定了 40 个种, 发现 7 个种有一粒或以上的活种子(用 TTC 测定)。实际上只有一粒多型苜蓿 (*Medicago polymorpha* L.) 种子 (约有 200 年) 随子叶的伸展产生了胚根。

Becquerel (1934) 报道了于 1776 年收集, 贮存于巴黎国立自然博物馆 158 年之后的两粒多对小叶决明 (*Cassia multijuga* A.Rich) 种子发了芽。此外, 已有 115 的双荚决明 (*C.bicapsularis*L.) 也发了芽。

在 1940 年 9 月一次空袭酿成的大火过后, 大不列颠博物馆的合欢子 (*Albizia julibrissin* Durazz.) 标本由于偶然落到水中而发了芽 (秩名, 1942)。这些种子于 1793 年收集于中国, 因此, 迄至发芽已有 147 年之久。有趣的是, 三粒播种种子有两粒又由于 1941 年 5 月的另一次空袭而损失。

对普通农作物最长寿命的报道可能是 Aufhammer 和 Simon (1957) 的报道, 这些种子密闭在玻璃管中藏于纽伦堡市剧院基石达 123 年之久。燕麦种子发芽率为 21%, 大麦仅 12%, 而小麦种子未发芽。

Kivilaan Bandurski (1981) 报道了比尔 (Beal) 种子埋藏的百年试验表明, 3 个种发了芽。有趣的是, 其中两个种, 圆叶锦葵 (*Malva rotundifolia* L.) 从 1899 年以来, 毒鱼草 (*Verbascum thapsus* L.) 从 1914 年以来几年都未发