

目 录

第一章 序言

1. 1	本书主题	1
1. 2	种子	1
1. 3	什么叫萌发	1
1. 4	如何测定萌发	2
1. 5	关于本书引用资料的一些说明	3
1. 6	植物名称	4
	一般性文献	4
	参考文献	4

第二章 种子的结构及其贮藏养分

2. 1	种子的结构	5
2. 1.1	种皮	5
2. 1.2	外胚乳与胚乳	6
2. 1.3	胚	8
2. 2	养料的贮藏	9
2. 2.1	贮藏物质的位置	10
2. 3	蛋白质	13
2. 3.1	豆类中贮藏的蛋白质	15
2. 3.2	禾本科植物的贮藏蛋白质	16
2. 3.3	蛋白体	19
2. 3.4	外源凝集素	20
2. 4	其它含氮的种子贮藏物质	20
2. 5	肌醇六磷酸盐(植酸盐)	20
2. 6	碳水化合物	21
2. 6.1	淀粉	22
2. 6.2	淀粉粒	23
2. 6.3	糖类	23
2. 6.4	其它多糖类	24
2. 7	油脂类(“类脂”)	25
2. 7.1	油体	27
	一般性文献	29
	参考文献	29

第三章 种子成熟过程的产物

3. 1	一般发育型式	32
3. 2	禾谷类谷粒(种仁)的发育	33
3. 2.1	形成淀粉的同化物的来源	34
3. 2.2	淀粉胚乳及糊粉层的发育	35

3. 2.3	淀粉的合成	39
3. 2.4	发育胚乳中蛋白质和 RNA 的合成	41
3. 2.5	磷酸盐的贮藏	43
3. 3	双子叶植物子叶中贮藏物质的形成	44
3. 3.1	非胚乳型豆科植物	44
3. 3.2	胚乳型豆科植物	51
3. 3.3	贮藏类脂的种子	52
3. 3.4	脂肪(油)的合成	52
3. 3.5	脂肪酸的合成	52
3. 3.6	甘油三酯(三脂酰甘油)的合成	55
3. 3.7	油形成的一般型式	56
3. 3.8	贮油体的发育	59
3. 3.9	脂质种子的蛋白质合成	59
3. 4	成熟种子的能量供应	60
3. 5	合成机构的去向	61
3. 5.1	干燥期间蛋白质合成装置的保存	64
3. 6	激素与种子发育	66
3. 6.1	赤霉素	66
3. 6.2	生长素	71
3. 6.3	细胞分裂素	73
3. 6.4	脱落酸	74
3. 6.5	激素在发育种子中的作用	75
	一般性文献	77
	参考文献	77
第四章 吸胀、萌发和生长		
4. 1	水分的吸收	84
4. 1.1	若干理论因素	84
4. 1.2	土壤间质势及种子-土壤的接触	85
4. 1.3	种子在培养皿中的萌发	90
4. 1.4	种子吸收水分的动力学	91
4. 1.5	浸种伤害和溶质渗漏	92
4. 2	胚根的扩展是由于细胞伸长还是细胞分裂?	95
4. 3	萌发的控制	96
4. 4	幼苗发育	97
	一般性文献	103
	参考文献	103
第五章 萌发与生长的生物化学		
5. 1	呼吸作用的途径和产物	106
5. 1.1	种子对氧气的需要	107
5. 1.2	萌发种子的呼吸作用	107
5. 1.3	呼吸滞缓阶段——可能的原因	109
5. 1.4	无呼吸滞缓阶段的种子	111
5. 1.5	在贮藏物质转化前的呼吸基质的来源	111

5. 1.6	线粒体活性和 ATP 合成	112
5. 1.7	还原力——吡啶核苷酸的合成和利用	118
5. 1.8	特殊的氧化系统	121
5. 2	蛋白质和核酸合成	121
5. 2.1	蛋白质合成的机理	122
5. 2.2	吸胀的胚和胚轴中的蛋白质合成	122
5. 2.3	信使 RNA —— 是贮存的还是合成的? 抑或两者均有?	123
5. 2.4	核蛋白体和转移 RNA 的合成	126
5. 2.5	贮藏组织中的 RNA 和蛋白质合成	129
5. 3	DNA 的合成、萌发和生长	132
5. 3.1	贮藏组织中的 DNA	136
	一般性文献	137
	参考文献	138

第六章 贮藏物质的转化

6. 1	贮藏碳水化合物的代谢	142
6. 1.1	淀粉的一般代谢	142
6. 1.2	蔗糖的合成	143
6. 2	禾谷类中贮藏碳水化合物的转化	143
6. 2.1	胚的贮藏物质	144
6. 2.2	胚乳的贮藏物质	145
6. 2.3	胚乳的溶解及糊粉层的作用	145
6. 2.4	淀粉水解产物的动向	150
6. 3	豆类中贮藏碳水化合物的转化	150
6. 3.1	非胚乳型豆类	150
6. 3.2	胚乳型豆类	152
6. 3.3	含甘露聚糖的非豆科植物种子	156
6. 4	类脂贮藏物的代谢	156
6. 4.1	一般代谢	156
6. 4.2	种子中脂肪的转化	157
6. 4.3	甘油及脂肪酸的动向	159
6. 4.4	乙醛酸循环体	161
6. 4.5	乙醛酸循环体的合成及降解	164
6. 4.6	分解产物的同化	167
6. 5	贮藏蛋白质的代谢	168
6. 5.1	一般的代谢	168
6. 6	禾谷类种子中蛋白质的水解	169
6. 6.1	释出的氨基酸的动向	169
6. 7	双子叶植物的蛋白质水解	171
6. 7.1	释出的氨基酸的动向	173
6. 8	蛋白酶抑制剂	176
6. 9	贮藏磷的代谢	176
6. 9.1	一般的代谢	176
6. 9.2	禾谷类中的磷代谢	176
6. 9.3	双子叶植物中磷的转化	178

6.9.4	种子贮藏养分的部位中核酸的转化	180
6.10	种子中贮藏物质转化的型式——实例	180
	一般性文献	190
	参考文献	191
第七章 贮藏物质转化的控制过程		
7.1	禾谷类种子中的控制过程	195
7.1.1	赤霉素和大麦糊粉层	195
7.1.2	赤霉素和 α -淀粉酶——“ α -淀粉酶的来历”	196
7.1.3	滞缓期中的变化	198
7.1.4	膜、多核蛋白体和 α -淀粉酶	199
7.1.5	α -淀粉酶的合成与释放	199
7.1.6	α -淀粉酶及其信使RNA——是否是GA作用的部位?	200
7.1.7	GA和 α -淀粉酶:在完整谷粒内的调节作用	201
7.1.8	酶水解产物对 α -淀粉酶合成的控制	203
7.1.9	大麦糊粉层中其它水解酶的调节作用	203
7.1.10	其它禾谷类中GA诱导的酶类	208
7.2	其它种子的控制过程	212
7.2.1	胚和胚轴的控制作用	213
7.2.2	胚和胚轴控制作用的机理	216
7.2.3	结论和评价	217
	一般性文献	219
	参考文献	220
主题索引		224

第一章 序 言

1.1 本书主题

本书主要讨论萌发种子的生理生化现象,讨论那些与萌发相关的活动如养分的转化以及幼苗的早期生长。显然,为了要了解这些问题,我们必须懂得一些种子发育方面的情况,因为它们将决定以后发生的一系列变化。第一卷仅包括以上课题。第二卷将论及控制萌发的内外因素、种子的休眠、种子的活力、种子的生态学和种子的萌发。

1.2 种 子

植物下一代的独立生活是从种子开始的。种子是一个雏型的新植物,作为一种传播的单位,它在结构上和生理上具有各种特点,并富有贮存的养料供种胚在独立生活前使用。胚胎时期的植物,外面有种皮保护,代谢活动处于最低潮,只有经过一定时间或受到某种外界的特殊刺激,才会复苏;新的个体在一定的时间与空间得到传播。

种子为了执行它在植物生活史中独特的职责,它具备了某些生理生化特性,其中最明显最突出的,恐怕就是大多数植物的种子再干也不会死。种子的含水量甚至可降到重量的10%,这时,它的许多细胞器变得紊乱和不活泼了。处于这种静止状态的种子能够抵御不良环境的变化,但一旦条件许可,它的代谢活动和生长发育就能完全恢复。因此,关于种子,可能会提出一个重要而基本的问题:种胚及一些有关组织为什么和植物其它部分的组织不同,能忍受干燥而不死呢?可惜至今尚难以回答。

种子离开母体时,它所含蛋白质、碳水化合物和脂肪等营养贮藏物的浓度,远比植物体任何其它部分为高。正是利用了这个特点,动物把种子作为特别重要的食料。人类文化的发展是从栽培可食种子的植物开始的,特别是禾谷类——近东与欧洲的大麦及小麦,亚洲的水稻和美洲的玉米。虽然这个说法还有争议,但大家都知道,在农业上利用植物实际上全靠种子,因为它们可以贮藏、运输、繁殖,而最重要的是能够发芽!

提到禾谷类,顺便指出,通常把传播单位统称为种子,实际上许多根本不是真正的种子,而是只包含一粒种子的果实。例如谷粒,果皮薄而干,甚至和里面的外种皮粘在一起。但如莢苳和向日葵则并不粘连。这些“传播单位”在生理学及生物化学上都叫种子。本书中,除了禾谷类种子我们叫颖果或谷粒外,一般都统称种子。

由于上述生物学和农学方面的原因,加强了对种子生理生化的研究,这是不奇怪的。本书将讨论有关这方面的近代研究成果。

1.3 什么叫萌发?

有活力的种子,当其受潮吸水后,开始进行呼吸、蛋白质合成及其它代谢活动,经过一

定时期,种胚突破种皮,露出胚根,这就是种子的萌发。显然,在萌发之前,必须满足它各方面的需要:多数情况下要有足够的氧气以便进行需氧呼吸,为了使各种过程都能以适当的速度进行,还必须有合宜的温度。当然,有许多植物的种子即使这些要求都已经满足而仍不能萌发。这是由于在正常情况下胚根穿透周围组织的连续变化中,种子内部存在着一种或几种障碍。要克服这些障碍,可以在萌发前给予光照或低温等外界刺激,或者就让种子本身经过一定时间慢慢发生微妙的变化。这种即使条件合适也不能萌发的状态就叫休眠。但是,一旦萌发,依靠贮藏养料的转化与支持,幼苗即继续生长;最后胚芽向上长出地面,在有光的地方能够开始它的自养生活。

以上讨论的含意就是本书所用的萌发的定义。萌发包括了从种子吸水开始,到胚根或下胚轴顺利地穿出种皮为止的一系列变化过程。我们把萌发以后的事都归入幼苗生长部分。因此,按照我们的定义,贮藏养分的转化严格地说并不只属萌发的范畴。但是,由于它和萌发的种子关系特别密切,所以最好还是这样来考虑。

1.4 如何测定萌发

从上所述,我们可以理解萌发就是种胚露出种子。因此,就种子个体而论是发芽能力的有无问题——种子是否能够萌发。以群体来说,那就可标明发芽能力或萌发力的程度,这只是指种子在适宜条件下萌发的最高百分数。它和发芽速率不一定相同,后者是在特定条件下经过一定时间后的发芽百分数,这种特定条件可能适合但也可能不适合,例如某些化学药剂或某种温度的处理等。下面是一种常用的测定方法,文献中发现许多例子,作者们把经过时间 t 之后的最终发芽百分数来表明他们的发芽试验结果。当然,发芽速率是指与发芽所需时间为倒数的另一常用指标,它可适用于一粒种子、一批种子或其中一部分(如50%)种子。现在我们已经看到,上面所说的萌发,实际上可分为生物化学准备过程和发芽本身两个部分。最终发芽百分数只提供达到萌发阶段的种子比例,但并不说明达到这个阶段所需的时间。

Kotowski^[11]曾为一组种子设计了一个表示种子群体平均发芽速率的公式,即速度系数(C_v)(严格地说并不是测量发芽速度,而是测定发芽速率):

$$C_v = \frac{\sum G_n}{\sum (G_n \cdot D_n)} \cdot 100$$

式中 G_n = 在第 n 天萌发的种子数; D_n = 播种天数。对此算法曾有一些评论。例如 Heydecker^[9] 指出,这公式不能说明萌发的“分布”,即全部种子同时萌发,或种子中萌发迟早不一,却都可用同一平均速度来表示。但是 Kotowski 系数可以改成测定萌发的分布(“萌发的均匀度”) (见^[3])。为了减少少数迟发种子对平均速率的影响,另一设计是用概率图纸点出相对时间内的种子萌发累计数(见例^[13])。

为了能同时表明萌发速率和最终萌发数,有些人曾试图把这两个参数结合起来得出一个数值。Czabator^[7] 从 $C = Pmt^{-1}$ 可以算出“萌发值” C ,式中 P 是萌发高峰时的百分率,就是萌发和时间关系曲线上的转折点。 m = 最终萌发百分率, t = 测试时间。Goodchild 和 Walker^[8] 指出这方法的主要缺点是 C 只代表萌发速率的平均值,而且从几个不同的曲线可以得到相同的数值,例如,假如在不改变 mt^{-1} , P 或 C 的情况下,到达 P 的时间可以是

不相同的。Timson^[14]用 $\sum g_i(t-j)$ 试把萌发速率和最终萌发数结合起来，式中 g_i = 在间隔时间 i 内的萌发数（从0到 t ， i 是变化的）， t = 时间间隔总数， $j = i - 1$ ^[8]。结果也不令人满意，因为，譬如有两组种子，第一组在第一天有90%萌发，其余的10%在以后9天内萌发；另一组则100%都在第10天萌发，而前9天中没有一粒萌发，可是用上述公式计算时，这两组的数值却是一样的。

许多人为了要克服这些困难，试图把总萌发数、平均萌发速率和速率变化这三个因子合起来说明萌发现象。Goodchild及Walker^[8]发现最好用多变形回归线代替曲线拟合法，而Janssen^[10]设计了一种应用正常曲线中的平均萌发时间、标准误差和累计总数的方法。读者如有兴趣，可参考其它讨论记录萌发数据的文章^[12]。

必须指出，测算萌发种子数不一定都能说明情况。有些植物种类，胚根可能在其突破种皮之前就已开始生长。而在有些实验中，计算胚根开始生长的时间也许需要精确到几小时之内，而萌发过程可通过测定鲜重变化来了解。

文献中在表示萌发的时间因素时往往不很明确，一般萌发时间是从种子或其某部分开始与水接触算起的，有时叫它“吸胀时间”，但如果我们同意吸胀作用仅仅指吸水的最初阶段（第四章），这个提法显然不太合适。又譬如，将“萌发时间”用于离体子叶或离体胚乳也是不能解决问题的，因为离体培养中根本不存在一般的萌发现象。此外，按上述“萌发”的定义，严格地说，只在胚根或胚轴露出种子以前的几小时或几天才可算为萌发时间，而其后都属幼苗生长时间。但只要注明是播种后的或吸胀后的时间，这些小问题是不难解决的。

1.5 关于本书引用资料的一些说明

为了收集本书所用资料，我们查阅了大量已发表的文献——研究论文、综述和一般性的文章。每一章都参考了许多资料，所列参考文献仅属其中一部分。

我们试图以一种简便实用的方式记述萌发过程，但遇到了一定的困难。这里提出来并非为本书的缺点作辩解，而是希望大家从我们的经验中有所得益。当我们想要构成一个概观时，必须把不同实验室的工作进行一番比较。但我们在比较中遇到了以下的问题：（1）各人，有时甚至同一人实验所用的植物的种类不同，或品种不同。（2）即使是同一个种或品种，其种子的来源或收获期不同，其表现也可能不同。（3）有关某个种或品种的资料常常是不完整的。例如，某个种，可能对其贮藏物质的转化方面了解得有些，而积累方面少些；观察蛋白质分解用的是这个品种，淀粉分解是那个品种，而呼吸作用又是另一个品种；因此，贮藏物质积累和转化的全过程，必然是由不同种或品种的那些片段资料凑成的。（4）即使研究同一对象，每个人的试验条件也不一样。例如，研究离体子叶或胚乳中贮藏物的分解时，各人可在纸、砂、蛭石或浸没水中等含水量完全不同的情况下培养。要在如此不同的试验条件下作出有意义的生理生化比较也是困难的。（5）有时因资料中省略了某一“标志”，就难以把各组实验的生理时间过程联系起来。如果把胚根露出的时间、鲜重的增加、某种酶的出现、某一贮藏物的开始转化等情况都标明的话，报导的结果就容易比较了。

1.6 植物名称

全书植物名都使用英文名和学名。有时两者并用。我们认为,有些普通植物,若其英文名对非英语读者也不太陌生,就只用英文名,否则只用学名。不当之处,希根据植物名字辞典纠正。(文中英文名已译成中文名——译注)

一般性文献

1. Brown, R.: Germination. In.: Plant Physiology. Steward, F.C.(ed.). New York: Academic Press, 1972, Vol. VIC, pp. 3—48
2. Crocker, W., Barton, L.V.: Physiology of Seeds. Waltham, Mass.: Chronica Botanica, 1957
3. Heydecker, W. (ed.): Seed Ecology. Proc. 19th Easter School in Agr. Sci., Univ. Nottingham. London: Butterworths, 1973
4. Kozłowski, T.T. (ed.). Seed Biology. New York: Academic Press, 1972, Vol. I, II, III
5. Mayer, A., Poljakoff-Mayber, A.: The Germination of Seeds, 2nd ed. Oxford: Pergamon Press, 1975
6. Ruhland, W. (ed.): Encyclopedia of Plant Physiology. Berlin: Springer, 1960, Vol. XV/2

参考文献

7. Czabator, F.J.: Forest Sci. 8, 386—396 (1962)
8. Goodchild, N.A., Walker, M.G.: Ann. Botany (London) 35, 615—621 (1971)
9. Heydecker, W.: Nature (London) 210, 753—754 (1966)
10. Janssen, J.G.M.: Ann. Botany (London) 37, 705—708 (1973)
11. Kotowski, F.: Proc. Am. Soc. Hort. Sci. 23, 176—184 (1926)
12. Nicholls, M.A., Heydecker, W.: Proc. Intern. Seed Test. Ass. 33, 531—540 (1968)
13. Roberts, E.H.: In: Viability of Seeds. Roberts, E.H. (ed). London: Chapman and Hall, 1972, pp. 14—18
14. Timson, J.: Nature (London) 207, 216—217 (1965)

第二章 种子的结构及其贮藏养分

2.1 种子的结构

本章将概述种子结构的主要特征，为了要懂得下面章节中的问题，这是必须了解的。关于种子结构的详细叙述可查阅新近出版的文献^[1, 7]及植物形态解剖学专著。我们将特别着重说明种子内的贮藏养分，因为它们的积累部位显然与种子结构密切相关。

种子是由受精胚珠形成的。当受精胚珠发育时，以下各部分一般都能看到：(1) 种皮——由一或两层珠被形成；(2) 外胚乳——由珠心形成；(3) 胚乳——由一个雄的生殖核和两个极核融合形成三倍体的胚乳细胞核（裸子植物种子的“胚乳”是单倍体的雌配子体组织）；(4) 胚——由一个雄核和卵球（即卵）受精产生。这些不同成分继续发育的程度如何，或甚至它们之中是否全部保存下来，都会造成各种类型种子中一些根本性的结构差异（图2.1）。另外，许多植物的胚珠外组织，特别是子房壁（果皮）在种子形成过程中与种子紧密结合。我们也能看到即使同一植株上的种子，其结构也有不同，这是种子的多形性。有些植物的种子可出现大小不同、胚乳有无、种皮色泽不一和叶绿素多少的种种差异。产生这些差异的原因尚不十分了解。

对读者来说，只要记得，种子大小和形状的变化范围极大：从像孢子那样小的兰科种子，到我们熟悉的豌豆、菜豆、谷类、莴苣、番茄等作物种子，直至大如椰子和重达15公斤的巨大的复椰子（*Lodoicea*）种子。

2.1.1 种皮

种皮一般是一层硬皮。有时由内珠被形成一层较薄的内种皮。种皮的解剖学曾引起极大注意，种属间的种皮解剖差别常用来作为分类的依据。种皮有内外角质层，是脂肪性的还是蜡质的，厚壁保护细胞是一层或多层，这些性状在生理学上都很重要（图2.2）。这类特征使种皮具有对水和/或气体（包括氧气）的某种程度的不透性，从而对种子的内部组织和器官在代谢与生长方面产生一种调节作用。有时，种皮的粘性有利于水分保持及种子的传播。

除了种皮的色泽（有时是杂色斑纹的）和质地之外，另一明显特征是种脐。这是种子与珠柄连结处的一个疤痕。其颜色往往与种皮的其余部分不一样，形状大小也随植物种类而不同。许多种子在种脐的一端有一小孔，名叫珠孔。少数植物的种皮附有毛或翅，它们有助于种子的传播，（如：柳叶菜属 *Epilobium*，杨柳属 *Salix*，百合属 *Lilium* 中的一些种类）。许多种子的种皮上还有附属物，例如种脐上的疣状突起种阜；它在控制水分进出方面可能是很重要的。另一种附着物叫假种皮，它和珠孔长在一起，例如蓖麻籽上看到的一种叫种阜。假种皮有各种其它形状——结节状、带状、脊状或杯盘状；其色泽常较鲜明。大家所熟悉的一种假种皮就是肉豆蔻（*Myristica fragrans*）种子的“衣”，它可作调味香料。实际上假种皮常含有植物其它部分所没有的特殊化学成分。一个有趣的例子是，稀有植物奇异果（*Thau-*

matococcus) 的假种皮具有一种特别甜的蛋白质。假种皮的成分对引诱动物传播种子可能是很重要的。

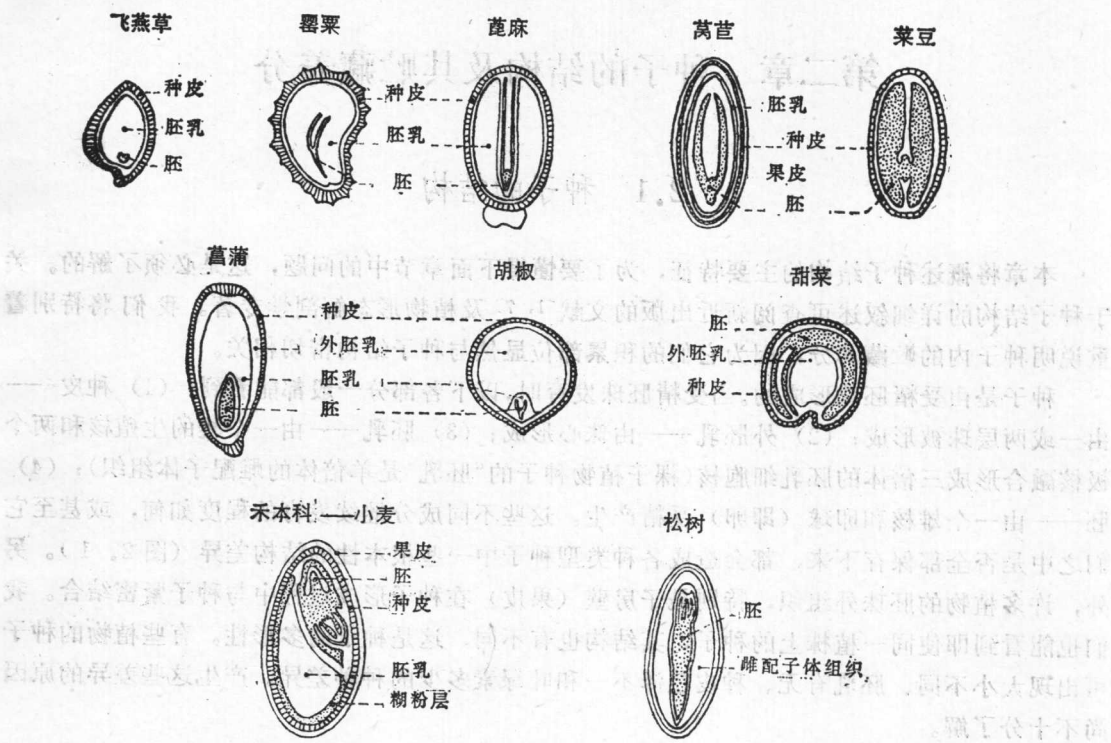


图 2.1 种子结构。示胚、胚乳和外胚乳间的相应比例

许多植物的“种子”显然没有上述“种皮”的特征，这是因为它的外皮实际上并非种皮而是果皮（图 2.2C）。许多这类“种子”经生理生化方面的研究证实它们确实是果实。向日葵（*Helianthus annuus*）和莴苣（*Lactuca sativa*）都是连萼瘦果（瘦果的一种），禾谷是颖果（果皮和发育不全的种皮粘在一起的瘦果），而栲树（*Fraxinus*）和榆树（*Ulmus*）是有翅的瘦果，叫翅果。少数种类如文殊兰（*Crinum*），种子的外“种皮”既非来自珠被，也非果皮，而是从胚乳外层形成的。

2.1.2 外胚乳与胚乳

外胚乳在绝大部分种子中，发育初期之后不复存在，但丝兰、咖啡等少数种类，则逐渐变成种子养料的主要贮藏组织。这些种子实际上没有胚乳，可是有些种类也会有相当数量的胚乳（图 2.1）。

根据胚乳的发达与否，种子可分为胚乳型或非胚乳型（或称有蛋白质的和无蛋白质的，这都是老名称，不宜用于淀粉质或主要是油质的胚乳）。必须指出，有些种子即使有胚乳但只含一层或几层细胞，就不能算胚乳型（如图 2.3B 中的莴苣）。比较发达的胚乳内贮藏着营养物质，熟知的例子包括禾本科植物、胡卢巴（*Trigonella foenum-graecum*）、蓖麻（*R. communis*）（图 2.4C）及椰枣（*Phoenix dactylifera*）。在这些情况中，子叶相当小，要不就是吸器状器官。种子发育期间，胚乳包围了胚（兰科除外，它没有胚乳），并直到种子充分长大，一直保持为一种较大的组织（如 *Pisum*）；但是当胚生长加速，胚乳可被吸收或

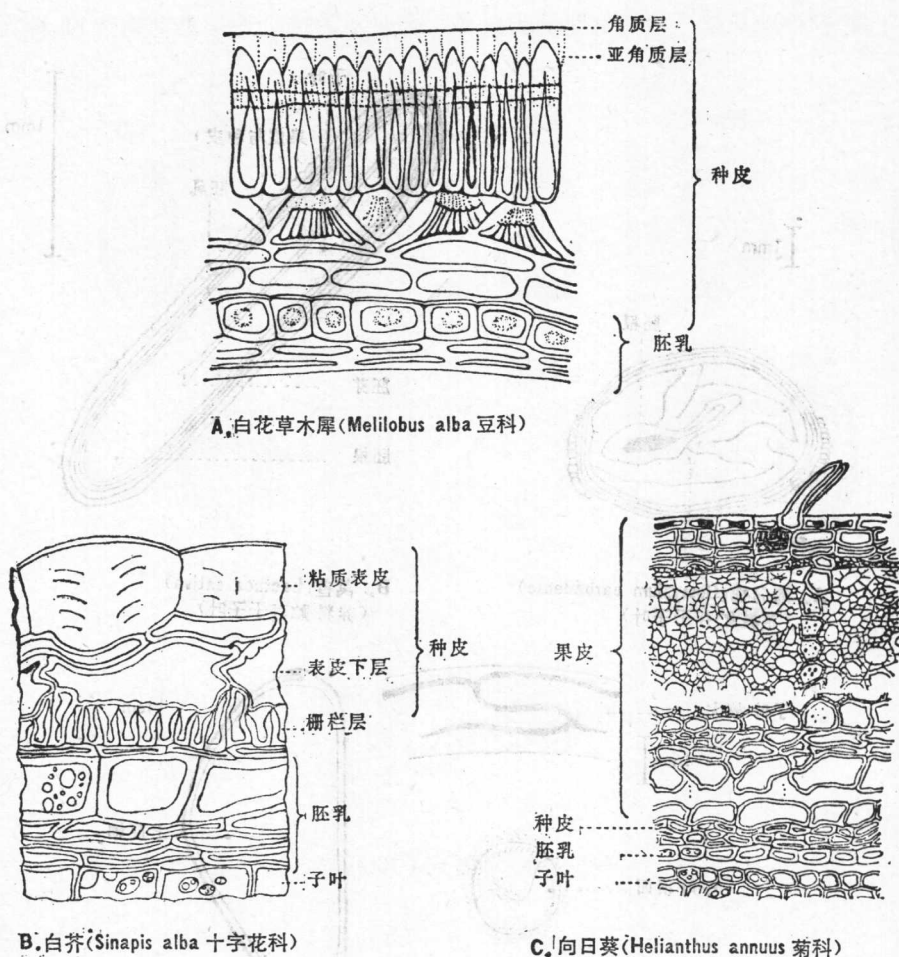


图 2.2 A—C 种皮。(A)豆类的厚种皮，(B)粘性的十字花科种皮，(C)向日葵果皮。
 (A)引自 Hamly, 1932[32]；(B)(C)引自 Vaughan, 1970[7]。

消耗成一薄层组织，而胚就占满整个种子（图 2.4B 中红花菜豆）。又例如在胚乳型的种子中，不像以上情况，胚乳的发育是不均匀的。例如禾谷类，胚乳偏在一边发育，结果在成熟的“种子”（颖果）中，它完全位于胚的一边（图 2.5）。有些种子（如常春藤 *Hedera helix*）外种皮长进去而形成具内凹的胚乳；禾谷类颖果上的沟看来就是这种类型的简单形式。

禾本科及一些其它植物（如胡卢巴 *Trigonella*、荞麦 *Fagopyrum*），胚乳的特点是外面有一层糊粉层。当“种子”开始成熟时，胚乳表面的细胞垂周分裂，形成长方形小细胞。这样的细胞可以有一层或多层，它们的细胞壁变得相当厚，能产生叫糊粉粒的蛋白体，并且最重要的是，不像谷粒中的其它充满了淀粉的死胚乳细胞，它们是保持着活性的细胞。

前面曾说过，真正的胚乳是由胚珠的两个极核和一个雄核结合成的，因此它至少是三倍体组织。但在许多植物中，常在不同细胞内发现有不同等级的倍性，这是因胚乳发育期间有核融合的结果。最后还要提一下松柏类（如图 2.4D 中的松 *Pinus*），它们的所谓胚乳是单倍体，是从大配子体组织形成的。虽然它和真正的胚乳起着同样的贮藏养料作用，但是应该知道它们的起源是根本不同的。

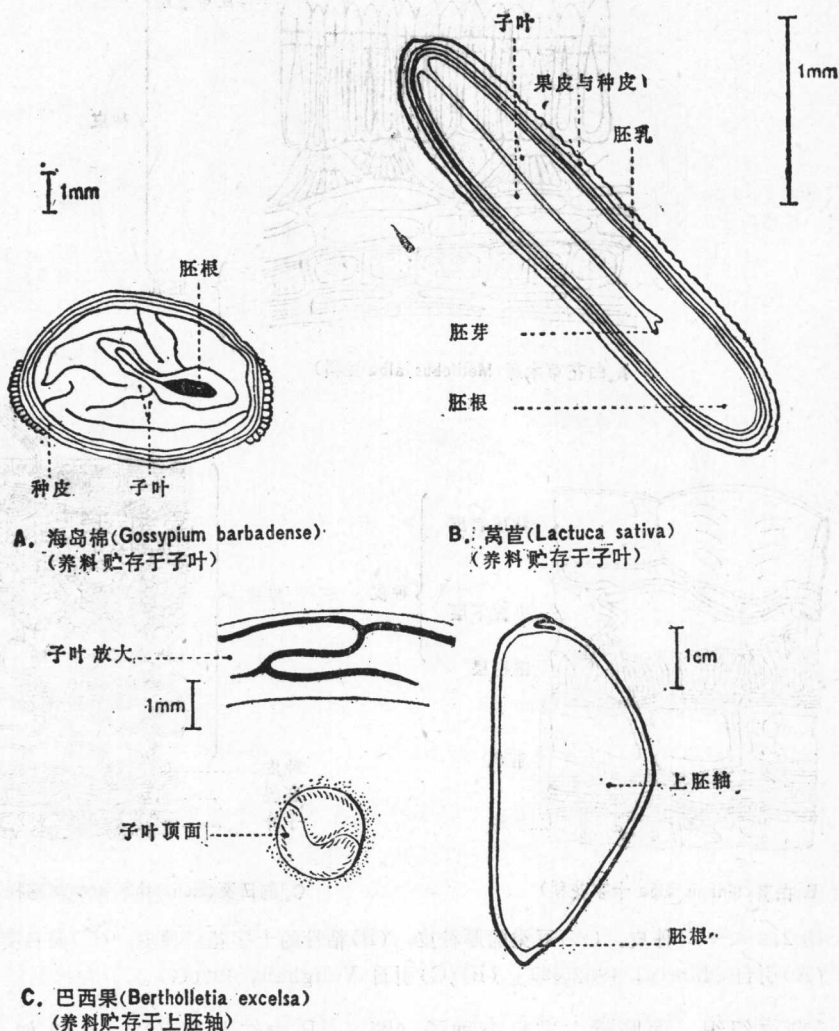


图 2.3A—C 种子结构。(A) 棉籽, (B) 莴苣瘦果, (C) 巴西果 (*Bertholletia excelsa*) 种子。

2.1.3 胚

胚包含长着一片或几片子叶的胚轴。胚轴由以下三部分组成：着生子叶的下胚轴、胚根（与下胚轴间的界线很难划分）和胚芽（带有第一片真叶的茎尖）。少数植物在子叶间有一节间叫中胚轴。这些部分在双子叶植物的胚中一般容易判别，但在单子叶植物中，特别是禾本科，则比较难认；它们的单独一片子叶大多变成吸器，即盾片。子叶基部的膜延伸为胚芽鞘，而有些植物的胚轴部分变成中胚轴。胚根鞘可解释为裹着内生胚根的胚轴基部。外胚叶可认为是子叶的叶舌（图 2.5）。

胚的形状及其在种子内的位置，在种间有极大的差异。这些特征已有深入的研究并已详细分类^[8]。图 2.1 举例说明了几个类型。

含胚乳较多的双子叶植物，与没有胚乳的种类相比，胚在种子内所占的部分当然较少。另外，胚乳型种子的子叶，由于不贮藏养料，常薄弱而呈叶片状（图 2.4C）。相反，非胚

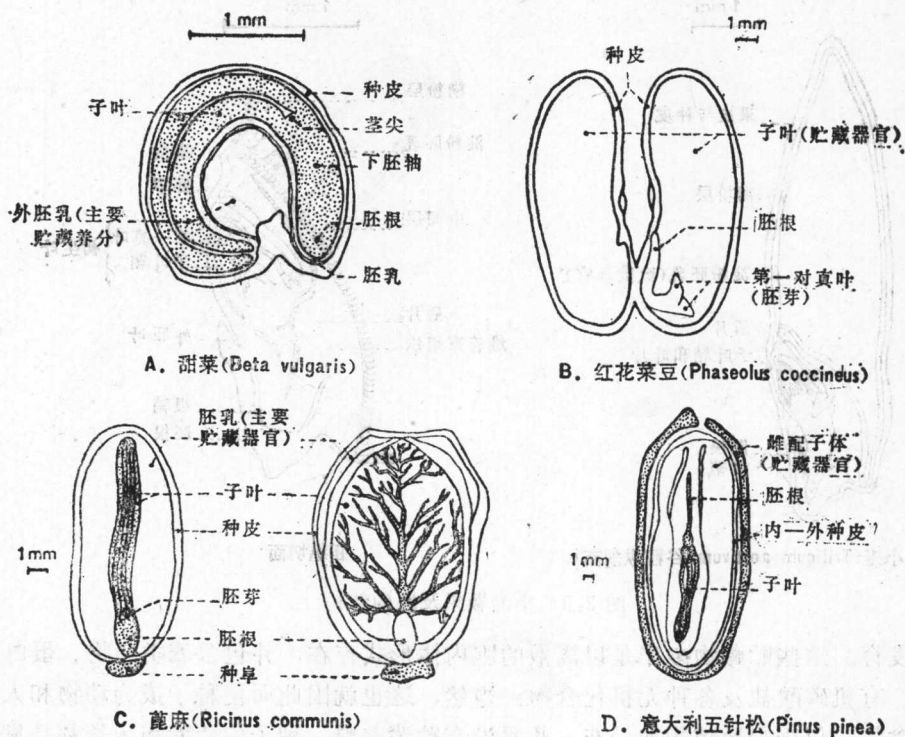


图 2.4A—D 种子结构。(A) 甜菜, (B) 红花菜豆, (C) 蓖麻, (D) 松。

乳型的种子子叶非常厚实,如在豌豆、蚕豆和菜豆中,子叶的量占种子的90%以上(图2.4B)。非胚乳型的子叶出土型(见4.4节)的植物(如苋苣、黄瓜),子叶变成叶片状但不像子叶留土型那样肥大。有些植物的子叶形状相当复杂,例如椴树(*Tilia*)的子叶是深裂的,*Myzodendron*呈凹杯状,核桃多皱褶等。少数植物,如巴西果(*Bertholletia excelsa*),子叶极度退化成为在胚轴肥大顶端的一个微小器官(图2.3C)。许多寄生植物的种子没有子叶。槭属一些种、荠菜(*Capsella bursa-pastoris*)以及猪毛菜属(*Salsola*)等,子叶内有叶绿体。

有些植物的种子有多胚现象,如亚麻(*Linum usitatissimum*)、柑桔属(*Citrus* spp)、岩高兰(*Empetrum nigrum*)、高山早熟禾(*Poa alpina*)以及仙人掌(*Opuntia*)。各种植物的多胚现象可能由以下原因之一造成:合子的卵裂;胚是由一个或几个助细胞发育的;每一珠心中有一个以上的胚囊以及各种类型的无配子生殖和不定胚。显然,有些多胚类型中有单倍体,如亚麻。

最后,我们应该指出,有些植物种子的胚严重退化或不成熟。兰花种子的胚很微小,分化极差而又无胚乳。另一些植物种子胚的发育虽比兰花好得多,但仍未成熟。例如桤属一些种(*Fraxinus* spp)及一种毛茛(*Ranunculus ficaria*);当种子(在桤属实际是翅果)脱离母体植物之后,胚还继续发育。

2.2 养料的贮藏

种子的特点是含有较多的贮藏养料,在幼苗本身成为能营光合作用的自养植物体之前,

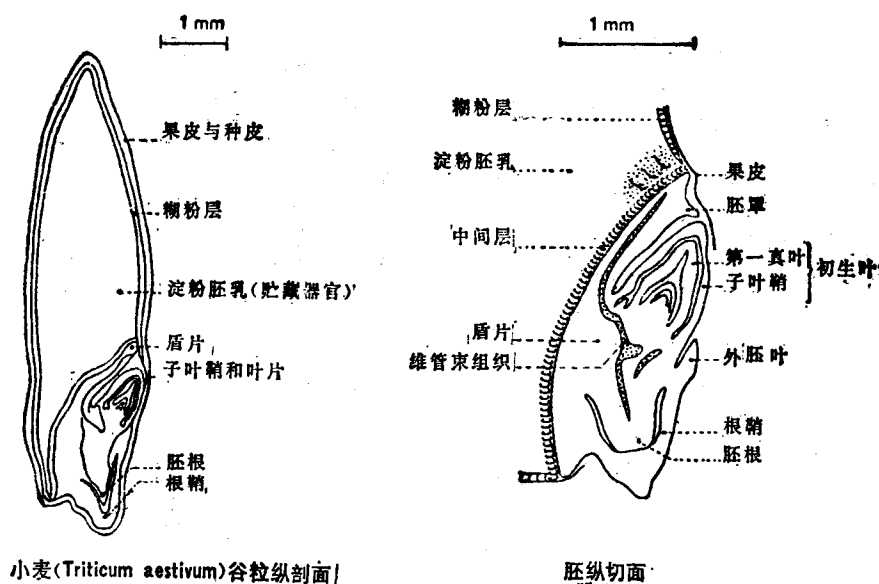


图 2.5 小麦颖果及胚的结构

靠它生长发育。这些贮藏物多半是以离散的胞内体形式存在，并包含着类脂物、蛋白质、碳水化合物、有机磷酸盐及各种无机化合物。当然，这也就因此而使种子成为动物和人类十分有价值的食物。仅极少数植物如兰花，几乎没有贮藏养料，种子的萌发和生长都是靠外界供给碳水化合物等有机物，估计常常是由它和腐生菌间的关系供给的。

贮藏养料的组分，种子间有很大差异。碳水化合物，主要是淀粉，在禾谷类及其它禾本科植物中占优势，虽然同时也存在蛋白质和类脂物。大部分植物的种子，其中许多是重要的农作物，贮藏的主要物质是脂类，如甘油三脂，但同样也还有相当多的其它贮藏物质，特别是蛋白质。另外一类种子，如豌豆、菜豆等豆科植物，蛋白质含量很高，淀粉含量甚至更高，而脂类甚少。有些种子中贮藏的碳水化合物是甘露聚糖（如胡卢巴 *Trigonella foenum-graecum*），或以游离氨基酸形式贮存氮（如 *Griffonia*）。除了主要的有机贮藏物质外，也常有肌醇六磷酸钙镁和水苏糖、蜜三糖等碳水化合物。

表 2.1 罗列了一些种子中贮藏养料的成分；详见 Crocker 与 Barton 的专著^[2]及其中的参考文献。然而应该了解，任何一个种的数据都不可能是固定不变的，因为在种子发育期间，母体植物所经历的环境条件和遗传因素，都会使其种子发生相当大的变异。杂交当然可以改变种子的成分；为了使种子含有更理想的碳水化合物、脂类或蛋白质的成分，以适合人类与动物对食物的需要，植物育种家们已经做出了成绩，并还在继续努力。

2.2.1 贮藏物质的位置

贮藏物质可贮存在胚内或胚外组织（胚乳或少数是外胚乳）中，或二者都有。许多植物，例如有些豆科植物的蛋白质与碳水化合物贮存在肥大的子叶内，在种子萌发和幼苗生长期，子叶或者留在地面下，如豌豆（*P. sativum*）、蚕豆（*V. faba*），或者当胚轴上长时，子叶被推出地面，如菜豆（*P. vulgaris*）。在黄瓜（*C. sativus*）、西葫芦（*Cucurbita pepo*）、莴苣属（*Lactuca*）、白芥（*Sinapis alba*）及芸苔属（*Brassica spp*）等许多植物的种子中，子叶也是脂类和蛋白质的贮存器官。这些植物的子叶略略肥大，但随着幼苗生长，它们就变

表 2.1 各类种子中贮藏养料的成份

植 物 种 类	成分百分率(干重)			主要贮藏器官
	蛋白质	脂肪	无氮抽提物 ^a (主要成分)	
玉米(<i>Zea mays</i>)	11	5	75(淀粉)	胚乳
甜玉米(<i>Zea mays</i>)	12	9	70(淀粉)	胚乳
燕麦(<i>Avena sativa</i>)	13	8	66(淀粉)	胚乳
小麦(<i>Triticum aestiva</i>)	12	2	75(淀粉)	胚乳
黑麦(<i>Secale cereale</i>)	12	2	76(淀粉)	胚乳
大麦(<i>Hordeum vulgare</i>)	12	3	76(淀粉)	胚乳
蚕豆(<i>Vicia faba</i>)	23	1	56(淀粉)	子叶
亚麻(<i>Linum usitatissimum</i>)	24	36	24(淀粉)	子叶
紫花豌豆(<i>Pisum arvense</i>)	24	6	56(淀粉)	子叶
豌豆(<i>Pisum sativum</i>)	25	6	52(淀粉)	子叶
花生(<i>Arachis hypogaea</i>)	31	48	12(淀粉)	子叶
大豆(<i>Glycine max</i>)	37	17	26(淀粉)	子叶
棉花(<i>Gossypium spp</i>)	39	33	15	子叶
油菜(<i>Brassica napus</i>)	21	48	19(淀粉)	子叶
西瓜(<i>Citrullis vulgaris</i>)	38	48	5	子叶
巴西果(<i>Bertholletia excelsa</i>)	18	68	6	胚根/胚轴
油棕(<i>Elaeis guineensis</i>)	9	49	28	胚乳
象牙椰子(<i>Phytelephas macrocarpa</i>)	5	1	79(半乳甘露聚糖)	胚乳
椰枣(<i>Phoenix dactylifera</i>)	6	9	58(半乳甘露聚糖)	胚乳
蓖麻(<i>Ricinus communis</i>)	18	64	微量	胚乳
松树(<i>Pinus pinea</i>)	35	48	6	大配子体

^a 无氮抽提物包括蛋白质、脂肪、纤维(及纤维素)或灰分(矿物营养物)以外的物质, 因此一般成分是淀粉、游离糖和糊精。参照 Crocker 与 Barton, 1957[2] 及 Winton 与 Winton, 1932[74]

为可营光合作用的叶片状器官。如巴西果 (*B. excelsa*) , 胚轴本身就是主要贮藏区, 它的子叶很小而胚根或下胚轴则非常肥大, 含有许多油脂 (图 2.3C) 。

禾谷类及其它禾草类贮存的碳水化合物(淀粉)及蛋白质绝大部分在胚乳里。蓖麻 (*R. communis*) 和油桐属 (*Aleurites spp*) 等某些油料种子, 贮藏组织是胚乳。葫芦巴和椰枣的胚乳贮存甘露聚糖。有时, 由珠心形成的外胚乳积聚养料, 如丝兰 (*Yucca*) 中贮存脂肪和蛋白质, 咖啡 (*C. arabica*) 中贮存甘露聚糖。

然而应该知道, 贮藏物质通常或多或少存在于种子的各部分, 如苜蓿, 虽然大部分蛋白质和油脂贮存在子叶内, 但胚根或下胚轴也有。此外, 它的胚乳即使并非主要贮藏组织, 但却富有甘露聚糖, 也有蛋白体。禾谷类也一样, 蛋白质、油脂和碳水化合物的分布几遍及全谷粒。当然, 胚乳含有大量贮藏物质, 几乎全部淀粉与蛋白质都贮存在这里, 但碳水化合物(主要是双糖和三糖类)却存在于胚轴中。谷粒中的油, 大部分在邻近的盾片里, 少量在胚乳, 特别在其糊粉层中。淀粉和蛋白质大部分存在于豌豆、菜豆等豆类种子的肥大子叶里, 而蛋白质和碳水化合物也存在于胚轴中。虽然上面讲过蓖麻籽里绝大部分油和蛋白质是在胚乳内, 但胚里也有一些。

以上少数例子可阐明三点: (1) 有些贮藏养料可在种子的不同组织内找到; (2) 某一组

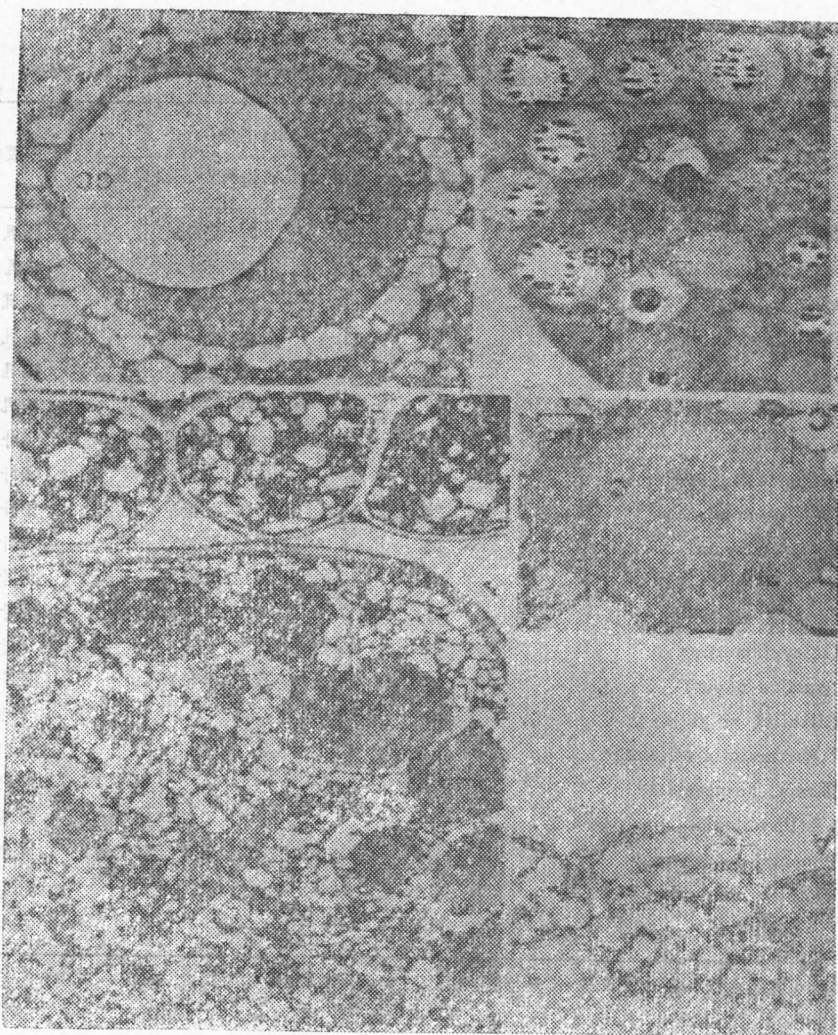


图 2.6A—E. 贮藏养料的组织学 1. (A)绿豆 (*Phaseolus aureus*) 的子叶细胞。引自 Harris 和 Chrispeels, 1975[33]。 (B) 和 (C) 电子显微镜照片: 笋瓜 (*Cucurbita maxima*) 子叶的叶肉细胞和表皮细胞 (B) 和蛋白体 (C)。引自 Lott 等, 1971[46]。 (D) 和 (E) 电子显微镜照片: 大麦 (*Hordeum vulgare*) 的一个含糖粉粒的糊粉细胞 (D) 和糊粉粒 (E)。引自 Jacobsen 等, 1971[40]。图中, C: 类晶体, G: 球状体, GC: 球体腔, PCB: 蛋白质碳水化合物化合物体, PB, pb: 蛋白体, PM: 蛋白基质, L 及 S: 油体, N 及 n: 细胞核, St: 淀粉粒。

织可含有全部或大部分该种子的特有贮藏物质; (3) 不同种类的贮藏物质可一起存在于同一组织里 (图 2.6, 2.7, 2.8)。

贮藏组织中贮藏物质的分布是不连续的。例如, 许多禾谷类的中心胚乳有紧密的淀粉粒和较少蛋白体; 而外围的细胞 (即亚糊粉细胞) 则有较小的淀粉粒和较多蛋白体^[28]。有些豆科植物子叶内的淀粉粒与蛋白体和/或油体交杂分布, 但有些部位仍可有或多或少的多糖类及蛋白质存在。

在那些胚或胚乳内积聚油的种子中, 蛋白质的含量往往也很高。任何一种植物种子, 在不同组织里的甘油三脂类存在着化学上的差异, 例如, 油菜籽 (*B. napus* cv Regina) 子叶和胚轴中甘油三脂的棕榈酸与芥酸的比例是不相同的^[9]。