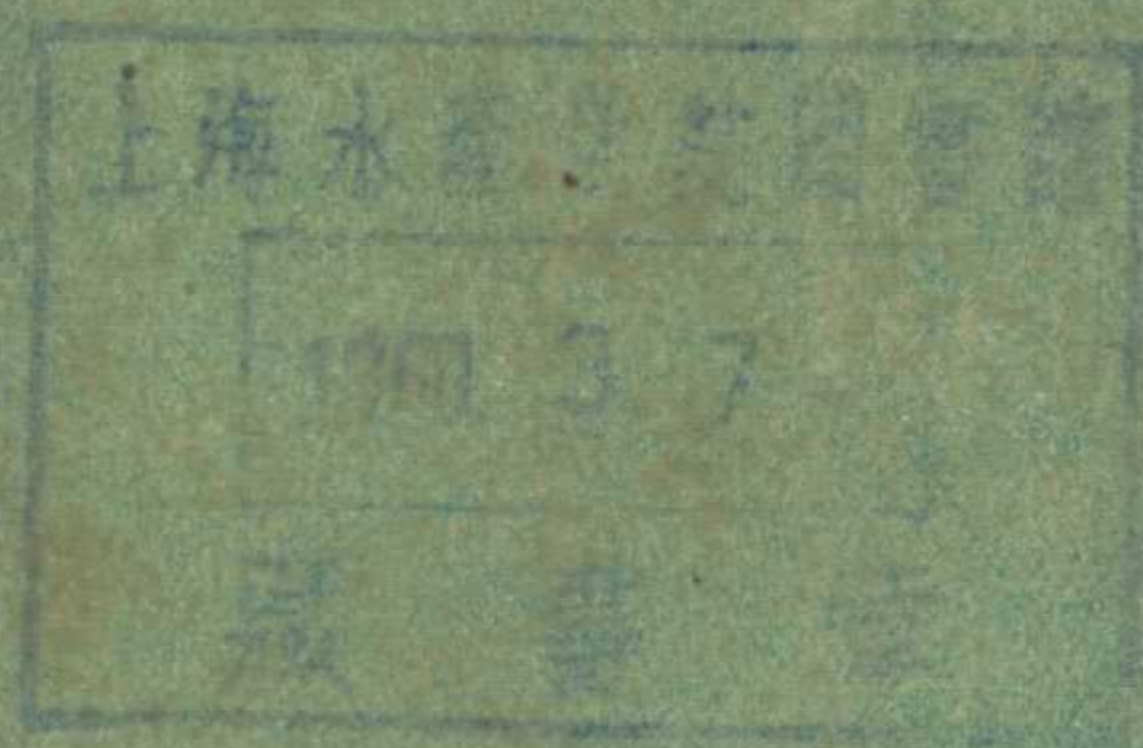




W. 克罗凯尔 著
L. V. 巴尔顿

种子生理学

科学出版社



W. Crocker and L. V. Barton
PHYSIOLOGY OF SEEDS
Chronica Botanica Co. U. S. A.
1957

內 容 簡 介

本书有不少来自实践的新穎資料。此外，本书引用的文献很多，在1,100篇以上，这是本书的一个重要特点。

全书分17章，内容包括种子解剖学、种子的形成、种子的化学成分、种子的水分生理、呼吸作用、影响发芽的因素、种子的休眠、种子的貯藏与寿命、种子发育与萌芽时的代謝及能量变化、春化、胚培养、种子传病問題。本书根据1957年版本譯出，可供植物生理工作者、农业工作者、林业工作者和粮食工作者参考。

种 子 生 理 学

[英] W. 克罗凱尔 L. V. 巴尔頓 著

张永平 龔立三 叶乃器 卢天恩 譯

*

科学出版社出版 (北京朝阳門大街117号)

北京市書刊出版业营业許可証出字第061号

中国科学院印刷厂印刷 新华书店总經售

*

1959年6月第一版

書号：1760 字数：275,000

1959年6月第一次印刷

开本：850×1168 1/32

(京) 0001—4,000

印张：10 1/2 插頁：2

定价：(10) 1.80 元

目 录

序	1
俄譯本序	4
第一章 种子解剖学	6
参考文献	12
第二章 种子的产生	13
一. 有性种子的形成	13
(一) 影响种子产生的因素	13
1. 花的形状	13
2. 昆虫	16
3. 遗传因素	16
4. 环境因素	17
5. 营养条件的影响	18
6. 病的影响	20
7. 化学的作用	20
(二) 杂交种子	22
控制种子的形成	23
二. 无性种子的形成	24
三. 无胚现象	28
参考文献	30
第三章 种子的化学成分 I	33
(一) 贮存于种子中的醣类	40
(二) 淀粉	41
1. 淀粉粒	42
2. 淀粉的化学性质	42
(三) 半纤维素	45
(四) 蛋白质	47
1. 种子中的蛋白质及含氮贮藏物质	47

2. 氨基酸.....	50
3. 貯藏期間种子中蛋白質的变化.....	51
4. 蛋白質分子中的鍵.....	52
5. 种子中的貯藏蛋白質.....	52
6. 蛋白質的分类.....	53
7. 蛋白質的顏色反应.....	55
8. 色层分析.....	55
9. 蛋白質的某些生理作用.....	55
参考文献	56
第四章 种子的化学成分 II	59
(一) 油类种子.....	59
(二) 甘油三酸酯.....	60
1. 油类的特殊反应.....	60
2. 甘油三酸酯的分类.....	63
3. 种子油及脂肪的用途.....	64
4. 酸敗.....	66
5. 气候与植物的分类关系对脂肪与油类性质的影响.....	67
6. 种子中的磷脂.....	67
7. 种子脂肪与油类中的非皂化部分.....	69
8. 維生素 E	70
(三) 种子与种苗的生长素含量.....	70
(四) 种子与种苗的維生素含量.....	73
参考文献	76
第五章 种子与水分的关系	80
(一) 种皮的透性.....	81
(二) 半透膜.....	83
(三) 溫度效应.....	86
(四) 种子結構和化学成分.....	87
(五) 种子的品种.....	89
(六) 人造膜.....	90
(七) 浸种的后效.....	91
参考文献	94
第六章 呼吸作用	97

(一) 影响种子呼吸的因素·····	97
1. 种皮·····	98
2. 水分含量·····	99
3. 温度·····	101
4. 氧和二氧化碳浓度·····	102
5. 光·····	103
6. 胚和胚乳呼吸性质的区别·····	103
7. 种子年龄·····	104
8. 休眠·····	104
9. 真菌和细菌的影响·····	106
10. 种子的化学成分·····	107
(二) 呼吸商·····	108
(三) 呼吸酶·····	110
参考文献·····	112
第七章 影响萌发的因素 I ·····	115
(一) 温度对无休眠期种子的效应·····	115
(二) 成熟度·····	120
(三) 种子的大小·····	125
(四) 共生与萌发·····	127
(五) 月光的影响·····	129
参考文献·····	130
第八章 影响萌发的因素 II ·····	133
(一) 化学物质·····	133
1. 气体·····	133
2. 无机盐类·····	133
3. 有机物质·····	134
4. 生长物质·····	134
5. 化学物质对休眠种子的影响·····	136
6. 秋水仙碱·····	137
7. 青霉素·····	137
8. 滴滴涕·····	137
9. 种子糖衣丸·····	137
(二) 重水·····	138

(三) 压力	139
(四) 电流及其类似的效应	140
1. 倫琴射綫效应	140
2. 阴极射綫	142
(五) 放射性物质的效应	142
1. 鈾化合物	142
2. 鐳	143
3. 原子射綫	143
参考文献	144
第九章 种子休眠 I	147
(一) 休眠术语的意义	147
(二) 潮湿种子的休眠	149
(三) 再度休眠	150
(四) 干燥貯藏期間的后熟作用	151
(五) 光和种子休眠	156
(六) 缺氧和种子休眠	158
(七) 硬壳种子和休眠	159
参考文献	164
第十章 种子休眠 II	167
(一) 低温潮湿預备处理的效应	167
(二) 二年种子	172
种皮无透性而胚又休眠的种子的萌发	172
(三) 上胚軸休眠	173
胚根和上胚軸綜合休眠	174
(四) 未通过后熟的种子发出的矮生苗	174
(五) 种子生活力速測法	175
参考文献	177
第十一章 种子貯藏和寿命	179
(一) 寿命和貯藏	179
(二) 短命种子	180
(三) 种子在土壤中的寿命	181
(四) 种子貯藏	183
(五) 化学物質对种子在貯藏期間保持品質的影响	188

(六) 出庫后种子品質的保持·····	189
(七) 种子年齡和貯藏条件对产量的影响·····	191
(八) 种子变質的原因·····	191
参考文献·····	193
第十二章 种子发育和萌发期間的物質代謝和能量轉化 I ·····	195
(一) 种子发育期間所发生的化学变化·····	195
1. 淀粉种子·····	195
2. 油料种子·····	199
(二) 种子在后熟、春化和萌发期間所发生的化学变化 ·····	205
参考文献·····	213
第十三章 种子发育和萌发期間的物質代謝和能量轉化 II ·····	216
(一) 萌发期間所发生的代謝变化·····	216
1. 淀粉种子·····	216
2. 油料种子·····	221
(二) 萌发的能学·····	226
参考文献·····	230
第十四章 种子发育和萌发期間的物質代謝和能量轉化 III ·····	232
(一) 种子的水解酶·····	232
1. 基因和酶的专性·····	233
2. 酶作用的动力学·····	234
(二) 醱酶·····	235
1. 淀粉酶·····	235
2. 其他醱酶·····	238
3. 細胞溶酶·····	238
4. 分泌醱酶的細胞·····	239
(三) 蛋白酶·····	240
1. 蛋白酶的研究史和实际应用·····	240
2. 蛋白酶的分类·····	241
3. 各种条件对种子和幼苗內蛋白酶作用的影响·····	243
4. 蛋白酶的作用的測定方法·····	245
5. 蛋白酶的合成作用·····	246
(四) 种子的酯酶·····	247
(五) 脂肪酶·····	248

1. 史料·····	248
2. 蓖麻子脂肪酶·····	249
3. 大豆脂肪酶·····	250
4. 棉子脂肪酶·····	250
5. 脂肪酶的合成作用·····	251
(六) 卵磷脂酶·····	252
(七) 过氧化氢酶·····	253
参考文献·····	254
第十五章 春化处理·····	258
(一) 引言·····	258
(二) 温度因素对春化作用的影响·····	259
1. 关于低温范围·····	259
2. 关于高温范围·····	261
3. 光线·····	261
(三) 其他因素对春化作用的影响·····	262
1. 氧气·····	262
2. 药品·····	262
3. 变种·····	262
4. 后来生长条件对春化处理效果的影响·····	262
(四) 发育中的种子或胚的春化处理·····	263
(五) 春化对所产生的植物的影响·····	264
1. 形态学方面的影响·····	264
2. 化学物质方面的影响·····	264
3. 生理学方面的影响·····	266
(六) 解除春化作用·····	266
(七) 测试春化种子的方法·····	267
(八) 春化处理的实践意义·····	267
参考文献·····	269
第十六章 胚的培养·····	272
(一) 引言·····	272
(二) 离体胚的生长类型·····	273
(三) 离体胚的营养·····	275
(四) 胚培养对遗传与植物育种的关系·····	280

(五) 离体胚的休眠和春化·····	282
参考文献·····	285
第十七章 种子传病·····	288
(一) 种子传播的病原菌的发生·····	288
(二) 种子传播的病原菌的若干实例·····	290
(三) 种子传播的病害防治法·····	293
1. 洗滌种子·····	295
2. 热处理·····	295
3. 杀菌剂和杀虫剂·····	296
4. 植物激素的影响·····	299
(四) 消毒处理对种子及其萌发的影响·····	300
猝倒病·····	301
(五) 消毒防治种子传播病害的影响因素·····	302
(六) 抗生素·····	304
(七) 各种种子处理对贮藏期间的种子生命力的影响·····	305
(八) 病原菌的寿命·····	306
(九) 消毒处理的后效·····	307
参考文献·····	308
索 引·····	313

序

我們曾企图写出一本广泛包罗有关种子及萌发知識的、中等篇幅的书。所以,与其說本书是一篇論文,毋宁說它是一个大綱还要来得恰当些。在这方面的經典著作一般都是卷帙浩瀚的,其中有些著作写于很多年以前,当时在这方面的知識还积累得不多,另一些著作則仅仅涉及种子或发芽問題的某些方面。它們是:Nobbe 的 *Handbuch der Samenkunde*, 1876, 661 頁; Detmer 的 *Vergleichende physiologie des Keimungsprocesses de Samen*, 1880, 565 頁; Harz 的 *Landwirtschaftliche Samenkunde*, 1885, 1362 頁; Wittmack 的 *Landwirtschaftliche Samenkunde*, 1922, 581 頁; Lehmann 及 Aichele 的 *Keimungsphysiologie der Gräser*, 1931, 678 頁。由于需要,并沒有打算給某些章节予以历史性的叙述,即使談及时,亦只引用了少量的文献。就是如此节省篇幅,本书还引用了 1,100 篇以上的文献。虽然想使本书广泛包括有关种子与萌发的基本知識,但限于篇幅,有許多很值得注意的問題,例如种子的传播也只好割爱。

Pearson 与 Harper 在“世界的飢餓”一书(康乃尔大学 1945 年出版)中說,以干重計,种子(谷粒)占世界粮食的 80%,粮食中的 75% 直接被人类所食用。用作食物以及各种其他工业的种子以及种子产物,具有重大意义,大大超过了用于播种目的的意义。因此,在适当的地方本书也談到了种子及种子产物的經濟意义。

本书是从种子与萌发問題研究者的观点写成的。书中指出了沒有解決的問題,強調了解决这些問題时所获得的新成就。这些与已建立的知識的关系已被发展。本书对所有从事种子与种子工艺学并且对基本原理有兴趣的工作者是有价值的。

似乎簡單并被过去实验所解决的种子生理学中的問題,也許

需要利用优良的生理学方法与新的生物化学方法（这些方法现在正在迅速发展）重新加以研究。

最近有关浸泡对种子之伤害作用的研究说明了这一点。通常都认为，对浸泡十分敏感的种子（如大豆及其他豆类），会由于浸泡时缺少氧气而受害。Albaum 等（Amer. Jour. Bot. 29: 388, 1942）指出，在浸泡的 24 小时中，氧化燕麦粒比通空气更能伤害胚（这种伤害表现在后期生长）。本书作者之一曾重复过并予以证实对燕麦及某些其他种子所做出的这些结果。对长豆（pole bean）来说，在 24 小时的浸泡中，氧化会造成很大伤害。浸泡时通空气也会造成伤害，但如通以氮、氢或二氧化碳，则伤害依次较轻。实际上，浸泡时如以二氧化碳处理，似乎优于直接播于土中。但对燕麦来说，二氧化碳便没有这种有利效果。

从最近的结果看来，很明显，要真正理解浸泡对种子的效果，首先需要从生理学角度重新研究在各种条件下浸泡的效果。当这些重要条件已建立起来，那么它们对种子中的各个过程和酶系统的影响，可用 Albaum 等所采用的生物化学方法来确定。这些研究者发现，浸泡时被氧化的燕麦粒表现出：蛋白质的消化和运动（从贮藏器官到种菌的轴器官）较差。萌发时发生的变化是很多而且复杂的，因此，在解释伤害因素到底仅仅影响一个过程（process）抑或一个系统（system）时必须慎重。伤害种子原生质的因素，将使萌发种子中的一切生命过程迟缓。在生物化学著作中，往往有这个缺点：在解释一个伤害因素或有利因素的影响时，总是基于它对某个被研究的过程有什么影响，但却没有考虑到它对许多尚未研究的过程可能有什么影响。

人们曾企图解释种子休眠或延迟萌发现象，似乎认为所有种子的休眠只有一个原因。早先，当刺激素生理学概念流行时，都习惯假定：除了那些壳不透水的种子之外，在所有种子中，只需要一种释放出的刺激素（release stimulus）去克服休眠。现在，一般都倾向认为：所有种子的休眠都由于具有抑制物质所致。从第九、十两章中可知，种子休眠有几个类型，并且这些不同的类型可以被

許多种处理所克服。有些处理需要数週到数月,并且在处理期間,在胚及胚乳中,会发生許多重要而且易測量的代謝变化。我們實驗室已研究出使令难发芽的許多种子后熟和萌发的方法,但还没有找到解释所有种子难发芽的唯一理論。

作者十分感謝 Bettie M. Brooks 夫人,由于她始終不断帮助我們打印原稿、整理章节、图及表以及校正;感謝 L. P. Miller 博士,由于評閱了有关种子化学及代謝各章;感謝 L. P. Flory 先生及 William G. Smith 先生,由于他們代为拍照及整理底片。作者还要感謝下列先生,由于他們允許从其原著中摘录某些图表: R. Koblet 博士,图4;生化雜誌,图5; E. H. Toole 博士,图6; J. van Overbeek 博士,图7。所有这些在本书每个图上都有詳細註明。书中对允許引用图表的各个出版者都表示謝意。

巴 尔 頓 (Lela V. Barton)

1952 年,夏。

(張永平譯)

俄 譯 本 序

W. Crocker 及 L. V. Barton 著的“种子生理学”是有关种子休眠与发芽问题的最新著作。按照其中一个作者的话说,本书是企图在不多的篇幅中涉及许多问题的一个尝试。但本书不能说是种子学教科书。本书作者在美国 Boyce Thompson 植物研究所从事种子研究多年,积累了很多实际资料;在编写本书时,采用了许多这类资料。

本书的主要价值在于它充满了实际资料,并且大量引用了新的文献(达 1,100 多篇文献,大部分是美国的)。作者一方面一般地叙述了种子及其发芽的现代知识,另一方面,又不断地把读者的注意力引向急待解决的问题上去,同时又强调指出把这些问题与已建立的概念联系起来的关系。

不过,也许就是由于叙述的简要,书中的材料是很不均匀的;种子生理学研究中的某些重要问题一般都没有涉及。例如,几乎没有提到有关发芽抑制剂的工作,有关由于胚发育不全而发芽困难的问题,也几乎没有叙述种子形态学及解剖学,虽然这种知识是最适宜不过的,因为种子的各个构造(种皮、胚乳)在发芽困难方面都具有重大意义。与 1950 年出版的 W. Crocker 著“植物的生长”俄译本*中相应各章比较,种子休眠与寿命诸章的叙述未免过于扼要了。最后,书中的图表很少,而图表在材料的掌握上是有帮助的。

目前,由于绿化、创立护田林带以及往新区引种植物等工作的兴起,已引起大家对种子发芽(特别是发芽困难)生理学的注意。在许多研究所、试验站中,正在成功地研究着发芽生理学的各个方面。因此,可以想象,这种书在目前是十分需要的,并将受到科学

* 1950 年莫斯科外文出版社出版。

研究机关与种子檢驗部門工作人員的热烈欢迎。

除了春化一章外,本书的翻譯是全面的。略去春化一章的理由是这样的:先不說发育这个問題已經超出种子生理学的范畴,由于这章的不完备以及作者对阶段发育理論的錯誤理解,它不会給讀者带来任何裨益的,何况它主要是根据苏联文献的英文摘要編成的,而讀者对原文的苏联文献一般都很熟悉。

翻譯时,在原文中所碰見的某些植物的拉丁名,已以俄文植物文献中所习用的同义語代替。

波普乔夫 (А. Попцов)

(张永平譯)

第一章 种子解剖学

植物种子的习性是长期发育的结果，也是植物发生的最高阶段。随着该习性产生的同时，才有了个体植物的再生能力以及种的延续，也才保证了种的繁殖与传布。首先在 R. B. Thomson (1927) 的研究中涉及到种子习性进化的专门性讨论以及有关该问题的文献。

随着胚珠内胚囊之卵核的授粉和受精，便开始一系列的变化。这些变化的结果就产生了种子。种子是由胚及珠被而成的成熟胚珠。种子最简单的定义是能产生种子植物非常复杂的再生体。很多种子还具有附加的结构，这就是含有大量的储藏物质的内胚乳。Brink 及 Cooper (1947) 曾经发表过一篇全面性的文章名叫“内胚乳在种子内的发生”。含有储藏物质的珠心组织 (nucellar tissue) 同样也是组成种子的一部分，当无内胚乳及外胚乳时，营养物质均积累于胚的子叶内。

被子植物的胚是由胚茎及 1—2 个(很少是多于 3 个)子叶与胚芽组成，胚茎的生长点可以产生明显的初生根，有些时候也称为胚根，在胚根中已经可以区分出根的形成组织与根冠，或者生长点也可以完全是聚集一些分生细胞，在种子萌发过程中这些分生细胞才生长并分化。胚芽在萌发前的分化程度也是不同的。在子叶或生长点之上产生的一个或几个初叶 (leaf primordia) 可能纯粹是一团分生细胞。

双子叶植物典型的胚具有两个子叶，有时也产生一个子叶的胚。这可能是由于其中的一个子叶发育不全或被抑制，抑或是两个子叶合并的结果。Dorety (1908) 曾进行过美国热带地方一种苏铁属——*Ceratozamia* 胚的有趣的生理学研究，这种胚仅有一个子叶。Dorety 进行解剖研究时，在该子叶侧部并未发现另一子叶的

外觀痕迹，但是輸導體系的某些特征曾表明另一子葉的發育是受到了抑制。在任何情況下，子葉是在種子的下邊產生的。這就使得 Dorety 相信重力可能是單子葉植物形成的重要條件。因此，她把新鮮水蘚的胚珠培養於旋轉器上的盆中。曾證明在旋轉器上發育的胚有兩個子葉，而栽培在溫室里的只有一個子葉。從而 Dorety 作出了如下的結論，重力是引起裸子植物子葉發育程度差異的基本原因，同時重力也可能是導致某些雙子葉植物中出現單子葉現象及真正單子葉植物的因子。

Coulter 及 Chamberlain (1903) 曾經指出過，種子胚的發育程度有特殊的變異性。例如禾本科 (*Gramineae*)，鳳仙花屬 (*Impatiens*)，南瓜屬 (*Cucurbita*) 及菱屬 (*Trapa*) 的胚，其胚芽具有幾個小葉，甚至還有側根形成，而一些寄生及腐生植物，如水晶蘭屬 (*Monotropa*) 及鹿蹄草屬 (*Pyrola*) 的胚僅僅有一團未分化的細胞。蘭科 (*Orchidaceae*) 的種子同樣也具有未分化胚的特徵。美國冬青的漿果由樹上脫落時，內胚乳的大小約等於 5×1 平方毫米，胚的體積並不超過內胚乳的 0.00004 倍。當時胚組織已經出現一定的分化，觀察到子葉的雛型，但無胚莖及胚芽 (Ives, 1923)。該胚直到萌發開始或恢復生長時是完全處於發育停頓的狀態。剛從樹上脫落的銀杏 (*Ginkgo*) 種子，其胚是非常不成熟的，但是在該情況下不用特殊的處理可以在種子內繼續發育，直到胚的完全成熟。

當萌發時，上胚軸開始生成幼苗的莖，從下胚軸或胚根的生長點發育成根。子葉（是胚葉 seed leaf）位於胚軸的側部，作為營養物質儲藏或消化以及吸收的器官。當萌發時子葉可以出土或留於土壤中。出土的子葉常常變為綠色，同時可以進行光合作用。胚根與上胚軸是通過下胚軸連接起來，並且根據下胚軸本身的結構來看是由根過渡到莖的。

被子植物胚卵的受精是與產生在其他動植物中受精的基本過程相似，但是內胚乳的形成表現出受精及發育上的獨特性。侵入在胚珠內的花粉管，其中的第二個雄核與來自反足極核及珠孔極核形成的極核相結合，從而產生初生的胚乳核。因此初生胚乳核是由兩個極核與一精核構成。該現象曾經引起過人們許多關於胚乳組織的形態性質與三核接合中雄核的生理功用的臆測。近來的研究

(Brink 及 Cooper 1940) 曾經得到这样的解释, 认为第二个雄核的进入是有利于胚乳的杂种优势。Brink 同 Cooper (1940) 得到新的証明, 认为刺激生长的附加因素对种子的发育可能是很重要的。实际上所有的被子植物都存在着双受精作用。甚至那一类内胚乳不发育的兰科植物, 有时也发生第二个雄核与合併成的极核相結合。但是由于双受精而产生的内胚乳在成熟的种子里常常是缺乏的, 在很多場合下内胚乳在胚的发育过程中被用掉, 大多数的豆科植物便是这样。 以上所述是被子植物的胚乳形成。 在裸子植物中内胚乳組織是配子体, 并且是依靠胚珠本身的細胞分裂而产生。裸子植物所形成的胚珠并不包藏在子房內。但是种子具有坚硬的复盖物或种皮。

上面所涉及到的受精作用常常产生带有胚及内胚乳的完全种子, 而内胚乳的存在是某些种的特征。但是也有这种情况, 当内胚乳形成时, 种子似乎是很正常且飽滿的, 可是其中无胚存在。如所週知, 銀杏、小麦、黑麦、大麦、玉米、水稻、蓖麻以及某些繖形科种子中就存在着这种情况。該現象是由于各种不同的原因造成。发生双受精之后, 受精卵可能完全停止发育或者发育得很小, 同时已形成的組織也可能解体。某些作者曾提出卵細胞或内胚乳核的单一受精作用, 会造成种子內只发育胚或内胚乳。 只有胚的种子在清选种子材料时是不会被选上的。因为这些种子輕在清选中被淘汰了。具有发育良好的内胚乳而无胚的种子其重量仍是正常的。关于无胚种子的问题将在种子的形成一章中作进一步的敘述。

虽然种子的形成常常先发生受精作用随即产生受精卵及合併核的发育, 但是通常被認為是純粹营养的子房其他部分, 也可以产生具有胚及内胚乳的优良种子。蒲公英 (*Taraxacum officinale*) 植物可作为一例, 該植物的种子是由胎座組織产生的。 这种未受精而发育的种子就是所謂的无融合生殖 (apomixis)。 这一現象也将在下一章种子的形成中詳細討論。

很多干而不裂的果实也称为种子, 穎果、瘦果、双瘦果及胡桃便属于这类种子。 穎果是由单一的心皮发育而来, 同时只有一个