

种苗学

梁玉堂 主编

中国林业出版社

种 苗 学

梁玉堂 主编

中国林业出版社

图书在版编目(CIP)数据

种苗学/梁玉堂主编.-北京:中国林业出版社,19

95.6

ISBN 7-5038-1491-8

I. 种… II. 梁… III. 苗木-育苗 IV. S723.1

中国版本图书馆CIP数据核字(95)第09222号

中国林业出版社出版发行

(100009 北京西城区刘海胡同7号)

山东泰安师专印刷厂印刷

1995年6月第1版 1995年6月第1次印刷

开本:787×1092毫米 1/16 印张:23.5

字数:510千字 印数:1—1530册

定价:18.80元

前 言

森林是地球陆地生态系统的主体。发达的林业是国家富足，民族繁荣，社会文明的重要标志之一。我国是少林国家，为了保护环境和保证木材供应的需要，开展了大规模的植树造林工作，取得了显著成绩。但是，植树造林成活率、保存率低，人工林质量较差，仍是造林工作中存在的主要问题。原因是多方面的。其中，种苗质量差是一个重要方面。良种壮苗是造林的物质基础，它直接影响造林的数量和质量。只有培育出大量优质壮苗，才能保证完成造林任务，提高造林成活率，培育出优质高产的人工林。苗木培育要选用良种，达到壮苗丰产。为使种苗生产和科研工作水平获得进一步提高，必须重视和依靠科学技术。

《种苗学》是高等农林院校林学、林师、水保、治沙、园林、花卉等专业的主要专业课之一。为提高教学质量，急需一部内容丰富、水平较高，又具地区特色的《种苗学》教材。教材建设是高等学校的一项基础工作。一部优秀教材的出版，必将会大大提高教学质量，促进人才的培养。

基于教学以及生产和科研的需要，我们编写了《种苗学》一书。全书共二十章，前十七章为总论，分别叙述了林木结实规律，林木种子生产、质量检验、贮藏与催芽，壮苗丰产的基本理论，育苗基地的建立和经营，土壤耕作，播种苗、营养繁殖苗、移植苗的培育和草本花卉育苗、容器育苗、工厂化育苗等的理论和技术问题，以及苗木调查和出圃等。同时，对新技术的应用，种苗研究方法等，设章专述。后三章为各论，按树种名称、概述、生物学特性、育苗方法及其评估和选择等内容，分别介绍了56种树种（用材和水保树种19种，经济树种18种，木本花卉19种）的育苗技术。本书内容较丰富，尽量吸取了近年来的林业科研成果和先进生产经验，力求做到理论联系实际，书后附录了较多的参考文献，以便读者查阅。

本书由山东农业大学林学院和内蒙古林学院林学系多年从事《种苗学》教学、科研工作的教师梁玉堂等六位同志分工编写，最后由主编统一修改定稿。在编写过程中，得到各单位领导的大力支持，山东农业大学教材科夏波科长为本书出版，做了大量工作。在此，表示衷心的感谢。

本书编写时间较短，作者水平所限，错误之处在所难免，敬希读者批评指正。

梁玉堂

1994年11月25日于泰安

主 编 梁玉堂

副主编 曹帮华 杜 盛

编写人 (按章节排序)

曹帮华 第一章、第二章、第三章、第四章、第五章、第八章、第十三章、第十四章

赵兰勇 第四章、第十一章、第十五章、第二十章

杜 盛 第六章、第七章、第九章、第十一章、第十七章、第十八章(樟子松、桧柏、沙棘、花棒)、第十九章(文冠果)

梁玉堂 第十章、第十八章(落叶松、雪松、松树、杉木、水杉、侧柏)、第十九章(核桃、油茶、银杏、竹子)

李荣晨 第十二章

龙庄如 第十六章、第十八章(毛白杨、黑杨、白榆、刺槐、泡桐、臭椿、楸树、悬铃木、白蜡树)、第十九章(香椿、桑树)

李宪利 第十九章(苹果、桃、葡萄、梨、猕猴桃、杏、李、山楂、棒、枣、板栗)

目 录

前言	
第一章 林木开花结实的理论与实践	1
第一节 林木开花结实生理	1
第二节 林木开始结实的年龄	9
第三节 林木结实间隔期	12
第四节 影响林木开花结实的因素	14
第五节 提高种实产量和质量的途径	18
第二章 林木良种生产	20
第一节 林木良种基地的建立与经营	20
第二节 种源区划与种子调拨	24
第三节 种实的采集	27
第四节 种实的调制	32
第三章 林木种子质量检验	36
第一节 林木种子质量检验的意义和重要性	36
第二节 林木种子质量检验的步骤与内容	36
第三节 林木种子质量检验的指标与测定方法	39
第四节 种子活力	46
第四章 种实的贮藏	53
第一节 种实贮藏的意义	53
第二节 种子的寿命	53
第三节 种实的贮藏原理	55
第四节 种实的贮藏方法	61
第五章 林木种子的休眠与催芽	64
第一节 种子的休眠	64
第二节 种子发芽过程中的生理代谢	69
第三节 种子催芽的实质	72
第四节 种子催芽的方法及技术要点	74
第六章 林木壮苗丰产的基本理论	82
第一节 苗木的种类及其年龄	82
第二节 壮苗及其评估标准	83
第三节 壮苗丰产的基本原理	86
第四节 壮苗丰产的综合措施	89
第七章 育苗基地的建立和经营	92

第一节	育苗基地的区划	91
第二节	固定苗圃的建立和经营	93
第三节	临时苗圃的选择和应用	99
第八章	苗圃土壤肥力的维持与提高	101
第一节	苗圃土壤肥力因素和肥力条件分析	101
第二节	提高土壤肥力的物理措施	101
第三节	提高土壤肥力的生物措施	105
第四节	提高土壤肥力的化学措施	110
第九章	培育播种苗的理论和技術	118
第一节	播种苗的年生长规律	118
第二节	培育播种苗的主要技术环节	121
第三节	问题和讨论	135
第十章	培育营养繁殖苗的理论和技術	138
第一节	树木营养繁殖的意义和分类	138
第二节	采穗圃的建立和经营	141
第三节	插条育苗	143
第四节	插根育苗	156
第五节	嫁接育苗	158
第六节	苗木微体快速繁殖	165
第七节	其它营养繁殖育苗法	172
第八节	问题和讨论	177
第十一章	培育移植苗的理论和技術	179
第一节	培育移植苗的意义	179
第二节	苗木移植成活原理	180
第三节	移植苗的培育技术	180
第四节	移植苗质量评估	183
第五节	问题和讨论	183
第十二章	苗木调查和出圃	185
第一节	苗木调查	185
第二节	苗木出圃	190
第三节	苗木贮藏与包装运输	192
第十三章	容器育苗	195
第一节	概述	195
第二节	容器育苗技术要点	196
第十四章	工厂化育苗	201
第一节	工厂化育苗的意义和特点	201
第二节	工厂化育苗的工艺流程	202
第三节	工厂化育苗的主要技术环节	204

第十五章	草本花卉育苗技术	207
第一节	播种育苗	207
第二节	扦插育苗	209
第三节	分生繁殖	209
第十六章	几项技术在育苗中的应用	211
第一节	概述	211
第二节	塑料薄膜覆盖栽培	211
第三节	自动间歇喷雾装置	214
第四节	生长调节物质的应用	215
第五节	除草剂的应用	218
第六节	稀土的应用	220
第七节	吸水剂的应用	221
第八节	微量元素的应用	223
第九节	接种菌根菌	225
第十节	计算机技术在育苗中的应用前景	227
第十七章	种苗研究法	230
第一节	研究课题的选定	230
第二节	种子和苗木的研究途径与方法	232
第三节	种苗学的主要研究课题举例	239
第十八章	主要用材和水保树种育苗	243
	落叶松(243)、雪松(244)、松树(246)、樟子松(248)、杉木(250)、水杉(253)、侧柏(254)、桧柏(256)、毛白杨(257)、黑杨(262)、白榆(264)、刺槐(266)、臭椿(270)、泡桐(272)、楸树(276)、悬铃木(278)、白蜡树(279)、花棒(281)、沙棘(282)	
第十九章	主要经济树种育苗	284
	苹果(284)、桃(288)、葡萄(291)、梨(296)、猕猴桃(298)、杏(301)、李(303)、山楂(304)、柿(307)、枣(310)、板栗(313)、核桃(315)、油茶(317)、银杏(319)、香椿(320)、桑树(321)、竹子(323)、文冠果(324)	
第二十章	主要木本花卉育苗	327
	月季(327)、牡丹(329)、梅花(332)、腊梅(334)、碧桃(336)、樱花(338)、海棠(339)、紫叶李(340)、榆叶梅(341)、紫薇(342)、紫荆(343)、木槿(344)、连翘(346)、紫藤(347)、玫瑰(349)、杜鹃花(350)、桂花(352)、山茶(353)、栀子(354)	
	主要参考文献	356

第一章 林木开花结实的理论与实践

第一节 林木开花结实生理

一、林木开花结实过程

林木开花结实是一个生殖过程,它依次经历三个重要的发育时期。

(一)花芽分化

开花结实是林木重要特性之一。花芽分化是完成开花的条件,是林木开花结实的基础。林木生长到一定年龄,在适宜的外界条件下(如一定的光周期、温度、营养条件等),植物的感受器官——叶(感受光周期)和茎生长锥(感受低温),感受了调节发育的刺激,使茎的顶端分生组织发生一系列细胞学的变化,茎生长锥在形态上也发生相应的变化,不再形成叶原基和腋芽原基,而是由叶芽的生理和组织状态转变为花芽的生理和组织状态,产生花原基或花序原基,逐渐形成花或花序的各个组成部分,分化成花和花序,这个过程称之为花芽分化。花芽分化有不同的阶段。在芽轴上,无论其尖端或侧面,开始可辨认出花或花序原基时叫花的发端;随后花器官各部分原基陆续分化和生长叫花的发育;待部分或全部花器官分化完成叫花芽形成;而把外界或内部一些条件对花芽分化的促进作用称为花诱导。花芽分化又区分为形态分化和生理分化。通常把组织状态的分化完成,亦即雌蕊、雄蕊的出现叫形态分化;而把出现形态分化之前生长点内部叶芽的生理状态(代谢方向)到花芽的生理状态(代谢方向)的这种生理上的转变,叫生理分化。据此,成花的步骤可看成:诱导——生理分化——形态分化。

植物细胞全能性(植物的体细胞都包含着—个完整有机体的全部基因,在适当的条件下,有形成一个完整植物的能力)说明,同种植物的所有细胞所携带的遗传信息是相同的,只是由于所处的条件(外部或内部)不同,一部分遗传信息被活化启用,另一部分遗传信息没有表达的机会,就分化成不同的细胞、组织和器官。花发端的本质也是基因选择性表达的结果。从生理生化角度看,整个成花过程可看作是一种特殊生长程序的实现,它是由内因直接决定的,外界条件可影响这个过程。花诱导使顶端分生组织改变分生方式朝成花方向发展,但这个过程因植物种类而异。光周期敏感植物始于叶片接受刺激,导致生长点内成花基因的活跃。木本植物对光周期不敏感,诱导始于何时、何部位及诱导时有何变化尚不清楚。

花芽分化不仅是生理学,而且是形态学上引人入胜的问题。从植物解剖的角度,芽的生长点可分为几个区。最上部为原套,又可分为表皮原和亚表皮原两层细胞。原套下为副原套,由1~4层细胞组成,其下为原体即中心分生组织区(如图1-1)。进入生殖生长阶段,顶端分生组织经历了明显的形态学变化,比较其营养茎端和生殖茎端外部形态可以发

现,前者在发生叶原基前多为丘状,而后者在形成花部原基之前变得比较宽平,这是由于分裂活动增强的结果。特别是原体活动加强,消除了原体和周围组织区的界限和差别,形成了一个分生组织套区。这时原体就相当于等待分生组织,所谓“等待”就是等到生殖生长时,才开始加速细胞分裂的频率。套区的形成是生殖生长开始的标志,茎端这种形态变化可作为早期预测诱导开花

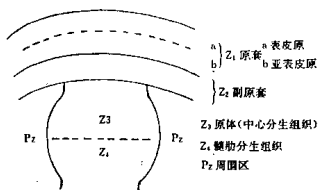


图 1-1 生长点内分区模式图

的重要依据。套区分生组织的活动不再会使茎端伸长,而是全部用来分化花部器官的原基。由于茎轴不再延长,花部原基的发生是比较紧密的,即间隔时间比叶原基分化时大大缩短。因此,生殖茎端的形成,标志着细胞将向成熟细胞方向发展,也就意味着顶端生长的结束。因而可以认为生殖茎端是营养基端在个体发育一定时期的一种变态,正如花被认为是一种变态的枝一样。

多年生木本植物每年从叶芽形成新梢和叶片,从花芽形成花及果实。能否形成花芽以及形成花芽和叶芽间的比例关系,是决定林木种实产量的主要因素之一。花芽分化受到营养条件、植物生长调节物质、环境条件以及植株各器官相互作用等因素的影响。研究花芽分化规律,掌握花芽分化的生理机制,进而达到控制花芽分化,对林木结实产量和质量的提高具有重要意义。

大多数木本植物都在上年完成花芽分化,如苹果的花芽常常在上年的初夏产生;日本柳杉在开花前一年的秋季已完成花芽分化。但据日本桥诘的观察,赤松、黑松花芽分化是在同一年春季开花之前完成的,而华南的许多树种,如八角、黑荆树、台湾相思、榕树、桉树等,在一年之中可多次形成花芽并多次开花。

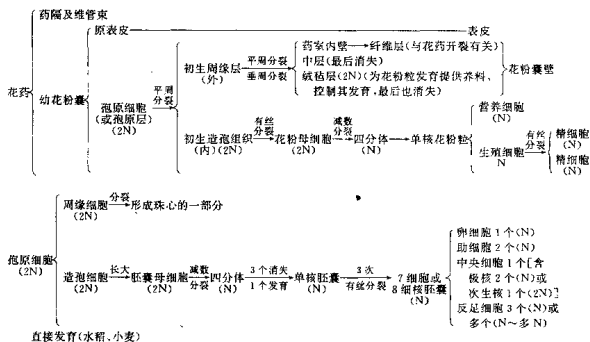
花芽分化的持续时间也因树种而异。如英国欧洲赤松花芽分化,雌花为 8 月上旬至 8 月下旬,雄花为 8 月中旬至 8 月下旬;美国湿地松花芽分化,雌花为 6 月下旬至 7 月,雄花为 8 月下旬。多数前期生长型的针叶树花芽分化期都在营养生长趋于缓慢的 6 月至 8 月,而且形成单性花的树种雌花总比雄花形成的早,花芽分化也快。

(二) 开花

花原基形成之后,开始了花的各个器官的发育。花原基很小,一般肉眼看不见,典型的繁殖原基,其中心是一团未分化薄壁细胞,周围套覆着一薄层分生细胞,这些分生细胞最后形成一朵花的各个器官。如果是花序原基则形成各朵小花的原基。除花托外,花芽的各个部分分化顺序,通常由外向内进行。树木种类不同,稍有变化,但早分化的都是萼片原基。在小花分化过程中,雄蕊原基的分化要早于雌蕊原基的分化。球形雄蕊原基,不久顶端都形成膨大的花药原基,下面短小的柄分化成花丝,在花芽内,花药得到了充分发育,形成了花粉囊,囊内产生大量花粉,而花丝在开花时才迅速伸长。雌蕊原基经伸长,逐渐形

成花柱和子房。复雌蕊的发生,心皮原基常是各自突起,然后再以不同方式连接,最后才是柱头的增大以及胚珠珠心组织在子房内的发育。珠心是胚珠最重要的部分,其外发育珠被,珠被包围珠心,并在珠心顶端留有珠孔,是花粉管进入珠心的通道。胚珠基部发育成珠柄。由于胚珠各个部分生长速度不同,从而形成各种类型的胚珠。在珠被形成前或与此同时,珠心内部也发生了变化。珠心就是被子植物大孢子囊。最初珠心是一团相似的薄壁细胞,以后,通常是在靠近珠孔端的表皮下,逐渐形成一个与周围不同的细胞,即孢原母细胞,孢原母细胞进一步发育成胚囊母细胞,胚囊母细胞因植物种类不同,有不同发育形式,进一步发育,达到成熟。

现将花粉粒与胚囊的发育形成过程,表解如下:



当雌蕊和(或)雄蕊发育成熟时,花被(花萼、花冠)片由于不平衡生长而展开,露出雌蕊和雄蕊,这种现象称为开花。开花是植物生活史上一个重要时期。各种植物开花都有一定规律,研究掌握林木开花结实规律,不仅有利于栽培上采取相应措施,以提高种实产量和质量,而且便于人工有性杂交,创造新品种。

不同植物开花的年龄、季节和开花期的长短有很大差异。

一年生植物当年开花结果,二年生植物在生长到第二年才开花结果,一生中仅开花一次,花后结实产生种子后,植株就枯萎死亡。关于一次开花植物开花结实后引起营养体衰老死亡的原因,并未完全弄清楚,营养体与生殖体营养的竞争是一个重要方面,也可能是由于激素供应失去平衡或其它内部遗传因素导致衰老所致。对于多年生植物来说要复杂些,在达到开花年龄后,一般每年按时开花,并能延续多年,个别例外,如箭竹,终生只开一次花。多次开花植物中,开花虽不能引起植物衰老死亡,但由于开花时营养体仍然断续生长,因此如何协调营养生长与生殖生长关系是一个重要问题,而二者关系的实质至今不十

分清楚。多年生植物开始开花结实的年龄有很大差异，一般草本植物年龄短，而木本植物年龄较长，并且变幅很大，从2~3年至数十年不等。多年生植物开始开花结实所需时间对草本植物称为花前成熟期，对木本植物则称为幼年期。

植物的开花季节也因植物不同而异，受环境条件(如光周期、温度、水分等)和植物内在因素的影响。大多数植物早春到春夏之间开花；有些植物在盛夏开花，如茶、油茶及枇杷等；许多园艺植物的开花受季节的影响很小，几乎四季都能开花，如月季、天竺葵等。冬季和早春开花的植物，常有先花后叶的，如腊梅、迎春、梅、玉兰、杨树、榆树、沙棘等；也有花叶同放的，如朴树、胡桃、梨、李、桃等；但绝大多数为先叶后花。

植物的开花期长短也有不同。开花期是指一株植物从第一朵花开放到最后一朵花开放所经历的时间。短到几天，如苹果6~12天；长到几十天甚至几个月，如紫薇(百日红)的花期达3个多月；有些热带植物几乎全年开花。作为一朵花来讲，开放时间，也有长短的不同。短的仅“昙花一现”，小麦只能开5~30分钟；桃、梨约4~8天；某些热带兰花单花开放的时间，可长达80天以上，是开放期最长的例子。开花习性及花期长短，既是遗传性决定，也与原产地各种生态条件密切相关，是植物长期适应的结果。

花是形成果实的基础，研究花的构造对种实生产十分必要。

一朵完全的花应具有以下几个部分：花梗、花托、花萼、花冠、雄蕊群和雌蕊群，如刺槐属、鹅掌楸属植物都是。木本植物的完全花花被多为分离，但也有些花被联合，如泡桐、滇楸等为合瓣花冠，女贞、柚木等为合瓣花萼。缺少完全花中一个或几个部分称为不完全花，如枫香、核桃等缺花冠；杨、柳、胡桃、杜仲等为无被花；桤木、白桦等为单性花(缺雄蕊或雌蕊)。不仅如此，乔灌木花的大小、色泽也很不一致。花形小的如垂柳、崖柏，很不显眼；大的如凹叶厚朴、木兰，硕大引人。花色白的如刺槐，黄的如连翘，绿的如乌桕，粉的如桃树，红的如木棉，多种多样。对种实生产来说，重要的是雄蕊和雌蕊，雌蕊的胚珠接受雄蕊的花粉形成种子，花被的作用是保护花蕊。有些树种的花被有特殊的色泽和香气，有利于招引昆虫，传授花粉。所以有被花一般是虫媒花，无被花一般是风媒花。

木本种子植物包括裸子植物和被子植物。裸子植物通常着球花，由环绕花梗的胚鳞组成。球花多单性，很少为两性。裸子植物不同树种间十分相似，都是围绕球花的中轴排列。被子植物的花不一样，各个树种间排列差别较大。有的树种每个花梗上着生一朵花，为单生花，如木兰属和鹅掌楸属；但大多数被子植物的花是群生或簇生，许多小花以小花柄着生于花序轴上，按一定次序排列，形成各种不同花序。花序对完成繁殖比单生花更为有利，是一种进化的表现。一方面，花轴上每一朵小花比一朵单生花节省材料；另一方面，许多小花形成密集的花序，目标更加明显；再者，传粉效率高。如昆虫飞过一次同时给许多花授粉，最后一花一果——能产生很多后代，保证了种族的繁荣。林木常见的花序有总状花序(刺槐、紫藤)、葇荑花序(枫杨、榛子)、穗状花序(紫穗槐、毛竹)、头状花序(悬铃木、枫香)、隐头花序(无花果、榕树)、伞房花序(梨、苹果)、伞形花序(刺楸、合欢)、圆锥花序(槐树、丁香)、聚伞花序(榆树、卫矛)等。

为了在花期正确估测种子产量，有必要弄清花与种实的关系。

按照植物花中雌蕊、雄蕊的有无可分为两性花和单性花，如果雄花和雌花在同一植株上，叫雌雄同株(如杉木、桤木)；不生于同一植株上的，叫雌雄异株(如柳树、银杏)；有些树

种(荔枝、臭椿)在同一植株上兼有2种单性花和两性花,功能上与雌雄同株植物相似,称为杂性同株。雌雄异株植物的雄株是不会结实的,而雌雄同株、雌雄异株中的雌株以及杂性同株都能产生种子。

有些雌雄同株树种(核桃、薄壳山核桃)在某些植株上,雄花在雌花之前开放,在另一些植株上,雌花却在雄花前开放,这种现象在有些具有两性花的树种(如紫穗槐等)上也是存在的。结果是它们的雄蕊散粉时,雌蕊尚未成熟,或者雌蕊已经成熟而雄蕊尚无散粉能力,从而有利于异花传粉。

(三)结实

开放后的花朵一般雌蕊已经成熟。从开花到结实还要依次经历传粉、授精以及种实发育几个阶段。这个过程顺利则产生高质量种子。

1. 传粉 雄蕊的花粉囊通过一定方式裂开后,散出成熟的花粉,借助于一定的媒介力量,被传送到雌蕊柱头上,这个过程叫传粉。

(1)花粉粒的发育:被子植物和裸子植物花粉发育过程十分相似。被子植物花粉粒形成于花药。在花药里,小孢子母细胞经过核减数分裂成许多小孢子进而发育成花粉粒。每个花粉粒起初包含一个营养细胞和一个生殖细胞。有些植物的生殖细胞可以再分裂为两个生殖核,因此花粉分为2核花粉和3核花粉两类。裸子植物花粉粒形成于小孢子囊,与被子植物一样,由小孢子发育成花粉粒。裸子植物的花粉粒成熟时,包含2个细胞(一个管细胞和一个生殖细胞)和2个原叶细胞残余。

花粉粒很小,直径介于5~200微米之间。花粉大小、形状因植物种类不同而异,但所有植物花粉粒生理作用都很相似。花粉粒的数量也因植物种类不同有很大差异。花粉的生活力也不相同,通常3核花粉(禾本科、菊科等)的生活力比2核花粉(桦木科、壳斗科等)低,寿命短。

(2)传粉:传粉有自花传粉和异花传粉两种方式。一朵花内雌雄蕊间的传粉叫自花传粉;同株和异株的两朵花间的传粉称为异花传粉。异花传粉有着杂交的效果,从生物学意义上讲,异花传粉要比自花传粉优越,是一种进化的方式。植物界适应异花传粉的表现包括雌雄异株,单性花,雌雄异熟,花柱异长,自交不亲和等。

异花传粉的媒介有:风媒,如:裸子植物、栎、杨树、桦木、核桃、板栗;虫媒,如:鹅掌楸、苹果、梨。传粉不仅受到昆虫、风的影响,而且还受到天气条件(温度、降雨等)的影响。林业生产上常采用人工辅助授粉的方法克服条件不足而使授粉得不到保证的缺陷。

2. 受精 传粉作用完成后,花粉经过在柱头上萌发、生长,进入胚囊,释放精子,与卵细胞互相融合。花内二性配子互相融合的过程,称受精作用。

(1)花粉粒在柱头的萌发:柱头具有较大的表面积,表面凹凸不平,形成乳突,分泌粘液,这些特性都有助于柱头承受和捕捉花粉,为花粉粒萌发提供了一个良好基质。落到柱头上的花粉粒是否能够萌发,首先决定于花粉粒与柱头间相互识别。当花粉得到雌蕊柱头的“认可”时,就可以萌发,相反,被“拒绝”则花粉不能萌发。这种花粉在柱头上不能萌发的现象称为不亲和性。

一般把不亲和性分为孢子体型不亲和与配子体型不亲和。前者指花粉在柱头上萌发后不能穿过角质层或穿过后被胼胝体所阻止;后者指花粉管能进入花柱,但在中途或

者进入胚珠之前被阻遏住。2核花粉植物多属配子体不亲和,3核花粉植物多属孢子体不亲和。近代研究指出,花粉与雌蕊间亲和或不亲和性基础在于双方某种蛋白质分子的相互识别。花粉与柱头间存在种、属间的识别,它们分别分泌由S—基因决定的识别蛋白所控制,并且多个位点系统间还有相互作用。不同种、属间S—蛋白结构不同,表现出了传粉授精的选择性。

当亲和性花粉受到柱头上物质刺激和滋养时,首先是吸水膨胀,使花粉内壁从萌发孔向外突出形成花粉管,称为萌发。具有多个萌发孔的花粉粒萌发时,也可能产生多个花粉管,但最终只有一个花粉管起作用。

(2)花粉管的生长:花粉粒萌发的标志是内壁从萌发孔突出和伸长,形成花粉管,花粉粒中细胞质和细胞器几乎全部流入管内,并集中于花粉管的亚顶端,其余部分只有贴壁的一薄层细胞质。若散粉时为2核花粉,生殖细胞则在花粉管内分裂一次形成2个精子。此时与3个花粉就没有什么区别了。

被子植物的花粉管穿入柱头后,沿着花柱向下生长进入子房室。在空心花柱中,花粉管沿着花柱道表面生长;在实心花柱中,花粉管在花柱内向胚珠推进时,通过的传递组织是由果胶质、半纤维素和纤维素组成的,花粉管生长时需经过酶的作用把它们溶解,花粉管经由细胞之间通过。

花粉管生长具有顶端生长的特点,伸长仅限于顶端3~5微米,且具有无限生长的能力;其生长长度决定于花柱长度。花粉管的生长伴随着强烈的呼吸作用,不仅耗去了花粉粒中的贮藏养料,而且也分解和吸收花柱细胞内、外的养料作为建造花粉管壁的原料和维持生命的能源。花粉管伸长方向具有向化性,越是靠近子房这种特性就愈加明显。但向化物质是什么至今众说纷纭。目前研究表明,助细胞与花粉管定向生长有关。当传粉后花粉管在雌蕊中生长时分泌赤霉素,传入胚囊后使一个助细胞崩溃,释放出大量 Ca^{2+} , Ca^{2+} 从助细胞的丝状器释出,并表现出一定的浓度梯度。

(3)受精:裸子植物花粉直接落到胚珠,花粉萌发后进入颈卵器(颈卵器是胚珠中一个多细胞的性器官)内一个精子与卵结合,另一个解体。裸子植物的每个胚珠有一个多细胞体即雌配子体,叫胚乳,外面被覆一层珠被。胚珠发育的后期,颈卵器在胚乳中开始分化。颈卵器数目因树木属和种而异,松属一般2~6个,红杉属多达60个,典型情况下,颈卵器完成发育常不到1周之后便受精;冷杉属、云杉属、落叶松属的受精时间则在这之后1个月或2个月;松属、雪松属则大约在授粉之后的13个月。多数情况下只有一个胚完全发育,位于胚乳之中;特殊情况下也有一个以上的颈卵器受精。受精时,胚珠已经长到接近成熟种子的大小。

被子植物则不同。通常情况下,花粉管经过珠孔进入胚囊,称为珠孔受精;也有少数植物的花粉管是从合点或珠被进入胚珠的,称合点受精。如榆树、胡桃、漆树等。花粉管伸入退化的助细胞之后,不久顶端破裂或开口,释放出全部内含物。其中一个精子首先与卵细胞结合,形成合子;发育成胚,通常只有一个胚发育,但某些树种也常有多胚。另一个精子与中央细胞中的2个极核融合,称为3核融合,发育成胚乳。雄配子体的2个精子与卵和中央细胞同时受精融合的现象,称为双受精现象,这是被子植物所特有的现象,也是被子植物在系统进化上高度发展的一个重要标志。精卵细胞结合,既恢复了各物种原有的染色

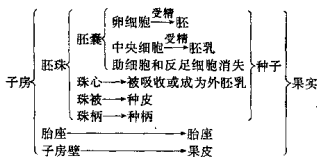
体数,保持了物种遗传的相对稳定,又出现了新的性状,产生出一定的变异后代,成为植物遗传学和育种学理论依据。

大多数被子植物从授粉到受精所需时间约 24~48 小时,某些树种需要时间甚至更短些,但也有较长的,如有的栎树可达 12~14 个月,温度是影响花粉管进度最重要的因素。

被子植物受精过程也表现出选择性。即虽然雌蕊柱头上可以留有不同植株和不同树种的花粉,但只有适合这一受精过程的花粉才能产生效果。因此,生产上常利用混合授粉、人工辅助授粉以提高产量,克服自交和远缘杂交的不亲和性,选择受精为生产实践带来好处和希望,也为选种和良种繁育奠定了基础。

值得一提的是花粉数量对保证受精作用的特殊意义。实验表明:花粉具有群体效应,花粉多而密集可以促进花粉萌发,大量花粉才能保证卵细胞对精子的感受性,提高结实率。较多花粉传授粉之后雌蕊代谢强度增加,有助于受精作用的完成,这种代谢强度的变化与落到柱头上的花粉数量呈正相关。

3. 结实 卵受精以后,大多数裸子植物球花的生长基本上是现有结构的继续生长和增大,裸露的胚珠直至发育成成熟的种子。被子植物子房发育成果实,里面的胚珠发育成种子,果实包被着种子。子房与形成果实、种子的关系可列表如下:



(1) 种实的形成:被子植物子房发育成果实,在林果生产上称为“座果”。而裸子植物雌球花发育实际上形成的是种子。我们通称为结实。有关果实的发育生理我们将在第二章加以介绍。开花是结实的前提,但开花数并不等于座果数,座果数也不等于成熟果实数,因为中间还有一部分花、幼果脱落,这种现象叫落花落果。

引起落花的原因是多方面的,如花器官在构造上有缺陷、雌蕊发育不全,胚珠的退化等;没有授粉或受精,或不能正常进行,也会引起落花;另外,土壤水分的缺乏,温度的过高过低,光照的不足也都易引起落花,所有的花全部产生果是不可能的。座果率的高低与树木本身特性也有关。

树木座果以后,在生长发育过程中,有一部分幼果要脱落。脱落的原因有生理、病虫、营养、气候等多方面,防止过多的落花落果,特别是防止采收前后落果,是种实生产上的重要问题。

(2) 种胚的发育:种子作为播种材料,种胚发育好坏是至关重要的,树木种子的胚,一般都是由受精卵发育面来的,但无融合生殖也可产生含有单倍体或二倍体的种子。珠心或珠被细胞也可直接发育成不定胚。

种胚是植物的雏形,被子植物种胚形成可分为4个时期。①原胚期,性细胞融合后经过的一个短暂静止(少数树木无静止期),以细胞快速分裂为特征;②胚分化期,以分化胚器官原基,细胞快速分裂和生长,以及DNA加速复制为特征,此时期胚干重及鲜重增长较快,淀粉、蛋白质和RNA合成迅速;这两个时期种子含水量可以达到80%左右;③贮藏物质积累期,此时期绿色部分制造物质加速运向种子,种子干重增在可达3倍以上,含水量可下降到50%左右;④成熟期,此时期种子脱水显著,核糖体解聚或消失,种子含水量降至10%~20%。相比之下,前3个时期比较稳定,而这个时期长短差异大,受气候条件影响明显。

裸子植物的松柏类中大多数是多胚性的胚胎发育过程,所以在胚胎分化期前后,尚有胚胎选择期,最后一般仅有一个胚成熟。

种胚发育过程中,也同时发生了一系列代谢及生理生化变化。表现在:①生理方面,主要是呼吸作用,最重要的是呼吸强度变化,从原胚期到成熟期逐渐升高,成熟时停止升高,至离层形成时大幅度减少。另外,酶活性逐渐增强,但不同时期酶的种类不同。②核酸的变化,种胚在分化发育时期,胚内总核酸含量增加迅速,到胚器官原基分化完成时,核酸(DNA、RNA)停止增加,趋于稳定,但不同器官原基中,核酸含量不同。③代谢物质的变化,淀粉在发育过程中作贮藏物质逐渐积累同时也不断被利用,在不同时期含量不同。蛋白质增加与RNA增加相平行,到种胚成熟时达到最多。脂肪在胚发育过程中,增加快,胚发育完成时仍在积累,不同种类种子中含量不同。④内源激素变化,生长素、赤霉素等内源激素在受精后不断增加,到成熟后逐渐下降。

总之,种胚的分化发育是遗传基因在内外条件影响和复杂而细微调控之下顺序表达的结果,分化进程与种胚代谢变化和生化特性局部差异密切相关,了解种胚发育生理生化基础,有利于种子生产和种子贮藏等工作顺利进行。这些研究成果也为探索种胚分化发育的分子基础及其种胚分化发育的调控提供了重要的基础。

二、林木开花结实的特点

林木指生长在森林中的树木个体。作为木本植物,不仅在寿命和组织质地上明显地区别于草本植物,而且林木在开花结实特点上与其它植物显著不同,主要表现在以下几个方面。

(1)被子植物和裸子植物有很大区别。被子植物具有真正的花(有雄蕊和心皮),胚珠包在心皮内;裸子植物胚珠裸露,花由雌球花和雄球花组成。

(2)从花原基形成一直到种子成熟要经历较长的发育时期。如农作物多数仅需几个月的时间,而树木都在1年以上,甚至几年。油松、马尾松等松属树种,球花发育成熟需几个月的时间,花粉到达卵细胞后,一般要经过一年左右受精,而种子成熟要到翌年秋季;有的树种如欧洲五针松甚至要到第3年秋季;这类树种从花原基形成到种子成熟的时间多达3~4年。栎类种子成熟期也较长,槲栎类一年成熟,而麻栎类要二年才成熟。

(3)树木达到性成熟开始开花结实的年龄,比其它植物晚,并且各树种间差异悬殊。

(4)多年生多次开花结实(竹子例外)。树木为多年生木本植物,要经历若干年的营养生长,然后才进入生殖生长时期;一旦进入开花结实期,以后就每年开花结实,在连续若干

年后才转入衰老死亡阶段。而竹子例外，如毛竹，其开花结实特性与多年生一次开花草本植物（龙舌兰等）一样，经过多年营养生长之后才开花，一旦开花结实后，植物就立即转入衰老死亡。一般一二年生草本植物生长几个月即开花，一生仅开花一次，开花结实后植株就枯萎死亡。

对于林业生产来说，重要的是了解各树种的结实年龄、结实间隔期以及影响林木种子质量的因素。这些内容将在以后几节逐一介绍。林木结实特性主要体现为开始结实的年龄和结实的间隔期。

第二节 林木开始结实的年龄

一、林木生命周期概述

林木一生中个体生长发育的变化过程，是从种子发芽开始，大体经历了从幼年期到成年期，随后进入衰老死亡期的发育过程，这个由生到死的个体发育过程，称为林木生命周期。从林木结实规律角度，这个过程可划分为四个时期。

（一）幼年期

从种子发芽开始到植株第一次开花结实止。

林木幼年期发育阶段年幼，可塑性大，对环境条件适应性强，枝条再生能力强，比较容易生根，枝条适于营养繁殖。

这个时期植株不能开花结实，一旦开花结实则标志着幼年期结束进入下一个时期。

（二）逐渐成熟期

从第一次开花结实开始到结实3~5年为止。

林木幼年阶段达到某一生理状态之后，就获得了形成花芽（性器官）的能力，从而达到性成熟，这一过程叫性成熟过程。进入逐渐成熟期的林木已能形成性器官与性细胞，开始开花结实，但仍以营养生长为主，是幼年期到成熟期（大量结实）过渡阶段。这一阶段母树的可塑性渐减。

这个时期结实量少，有时空粒较多，但种子可塑性大，是引种好材料。

（三）成熟期

从开始大量结实起到结实量显著下降为止。

这一时期，母树大量结实，种子质量好，产量高，是采种最佳时期，这一时期同时也是营养生长较旺盛时期，结果枝和根系生长都达到高峰，母树冠幅扩大。母树对养分、水分和光照的要求高，对不良外界环境条件抗性强。

这一时期，每年树木随着物候的变化，经过发芽、放叶、开花、结实、形成新的顶芽的 annual 周期的变化。木本植物具有生殖器官和营养器官同时发生的能力，因此可以年复一年开花结实。

这一时期母树的可塑性大大减弱，生物学特性较稳定。

（四）衰老死亡期

从结实量大幅度下降直至个体死亡。