

作物种子生理学

美国俄勒冈州立大学农学院教授

浙江农业大学种子科学中心客座教授

邹德曼博士 主讲

浙江农业大学农学系种子教研组整理

1984年10月

前 言

今年春季，美国俄勒冈州立大学种子生理学家邹德曼教授 (Prof. Te May Ching) 应邀来我校讲授《作物种子生理学》，为期一个月。讲授内容主要包括农作物种子的发育生理、贮藏生理、萌发生理、种子休眠特性、化学组成和种子活力等部分。除课堂理论教学外，还安排八次实验课，定期测定经过人工加速老化处理的八种主要农作物种子的活力，使学员们掌握了测定种子活力的几种主要方法。

邹德曼教授在讲学过程中，始终以饱满的精神和认真的态度，用简洁流利的词句和生动有趣的讲解，系统地阐述了当前世界上关于作物种子生理的先进理论和研究动态，并引证了大量科学数据，介绍了各种论点；其中有许多资料是邹教授本人三十多年来致力于种生理生化方面的科研成果。由于教学内容比较充实，取材新颖，条理清晰，论点明确，深入浅出，富有启发性，从而大大提高了学员们对种子生理这门学科理解的深度和广度。

为了使全国各地农业院校担任种子课程的教师，农业科研单位和种子公司的科技人员以及对种子科学感兴趣的广大读者能学习这次讲学的全部内容，我们征得邹教授本人的同意，由我校种子教研组教师将听课笔记进行分工整理，汇编成册。书稿完成后，未经本人审阅，内容如有不妥之处，希读者指出，以便改正。

浙江农业大学农学系

1984年10月

目 录

第一讲 引言

一、种子概述	(1)
(一) 种子的定义	(1)
(二) 种子植物的种类	(1)
(三) 作物种子的重要性	(1)
二、种子的有趣问题	(1)
(一) 种子形态分化的差异	(1)
(二) 种子大小的差异	(1)
(三) 种子寿命的差异	(2)
(四) 种子化学成分的差异	(2)
(五) 种子的特性	(2)
三、本课程的范围和目的	(2)
(一) 作物种子生理学的定义	(2)
(二) 种子生理学和其他学科的关系	(2)
(三) 本课程的目的	(2)

第二讲 种子发育

一、种子发育过程中的形态变化	(4)
(一) 单子叶植物种子	(4)
(二) 双子叶植物种子	(7)
二、种子发育过程中的生理变化	(7)
(一) 营养物质的传递——蚕豆、玉米	(7)
(二) 种子成熟的模式——扫帚草	(8)
(三) 种子成熟的指标	(9)
1. 果实的颜色	(9)
2. 种子的含水量	(9)
3. 种子的最大干重	(10)
4. 黑色层的形成	(10)
5. 最高发芽率和幼苗活力	(10)
6. 生化指标	(10)
三、种子发育过程中的生化变化	(11)

(一) 普通模式——油菜	(11)
(二) 生化合成途径	(11)
1. 碳水化合物	(11)
2. 脂类物质	(15)
3. 氨基酸	(16)
4. 蛋白质	(16)
5. 核酸	(17)
6. 非丁	(17)
(三) 主要化学成分的变化	(17)
1. 碳水化合物	(17)
2. 含氮化合物	(25)
3. 含磷化合物	(26)
(四) C、N、H ₂ O 的利用模式	(27)
(五) 能量及还原当量的供应	(29)
1. 磷酸腺苷的变化	(29)
2. 还原当量	(32)
(六) 激素分布和变化	(35)
(七) 种子发育的综合模式	(36)
四、种子生产的生态影响	(36)
(一) 水量	(36)
1. 影响条件	(36)
2. 胁迫结果	(37)
(二) 湿害	(39)
(三) 温度	(39)
(四) 酶的活力及稳定性	(40)
(五) 基因信息的传递	(41)
(六) 光及二氧化碳	(41)
(七) 营养物质	(41)
(八) 人为因素	(41)

第三讲 种子的化学成分

一、种子的主要化学成分	(42)
二、种子的用途	(46)
(一) 食用	(46)
(二) 种植用	(46)
(三) 工业用	(46)
(四) 种质资源	(46)
(五) 科研用	(46)

三、改变种子化学成分的新途径.....	(46)
(一) 环境诱导.....	(46)
(二) 遗传工程.....	(47)

第四讲 种子贮藏

一、种子安全贮藏条件.....	(48)
(一) 温、寒带植物种子.....	(48)
(二) 喜湿种子.....	(48)
(三) 热带、亚热带和水生植物种子.....	(48)
二、影响种子贮藏的因素.....	(48)
(一) 基因因素.....	(48)
1. 种子化学成分.....	(49)
2. 种子构造.....	(49)
(二) 水分.....	(49)
(三) 温度.....	(50)
(四) 贮藏大气.....	(50)
(五) 种子成熟度.....	(50)
(六) 病虫害.....	(50)
(七) 化学药品.....	(50)
三、种子安全贮藏技术.....	(50)
(一) 干燥到安全含水量.....	(50)
(二) 防水抗潮包装.....	(50)
(三) 空调设备.....	(51)
四、种子老化和变质的影响和机理.....	(51)
(一) 氧化作用.....	(51)
1. 双硫键的形成.....	(51)
2. 维生素C氧化.....	(51)
3. 脂肪酸氧化.....	(51)
(二) 大分子的降解及变质.....	(56)
1. DNA的降解.....	(56)
2. RNA的降解.....	(57)
3. 蛋白质变性.....	(58)
4. 细胞分裂指数变化.....	(58)
(三) 酶活性变化和细胞器的钝化.....	(58)
1. DNA降解酶.....	(58)
2. RNA降解酶.....	(58)
3. 酸性磷酸酯酶.....	(60)
4. 线粒体的活性.....	(62)

第五讲 种子休眠

一、原生休眠和次生休眠	(66)
二、休眠的种类和打破方法	(66)
(一) 强迫休眠	(66)
1. 硬皮种子	(66)
2. 种皮不透水或不透气	(66)
(二) 生理休眠	(69)
1. 胚休眠	(69)
2. 种子含有抑制物质	(69)
(三) 综合休眠	(70)
三、种子休眠的机理及原因	(70)
(一) 硬皮	(70)
(二) 抑制物质	(71)
(三) 膜的组织	(72)
(四) 缺乏生长激素	(74)
(五) 光敏素的变化及增量	(74)
(六) 代谢作用的调控	(74)
(七) 能量变化	(75)

第六讲 种子萌发

一、形态变化	(77)
二、生理生化变化	(79)
(一) 种子成熟时期脱水的后果	(79)
1. 酶类钝化	(79)
2. RNA水解酶类增加	(79)
3. 复合体的形成	(79)
4. 解偶联呼吸	(86)
5. 敏感生化物质的水解	(86)
(二) 重新水合和修复而活化的系统	(80)
1. 吸水曲线	(80)
2. 早期代谢途径	(81)
3. 修复	(82)
4. 复合体水解	(83)
(三) 分解代谢	(85)
1. 淀粉种子	(85)
2. 脂肪种子	(89)
3. 蛋白质种子	(91)

(四) 合成代谢.....	(92)
1. 普通合成代谢模式.....	(92)
2. 萌发初期基因的表达.....	(92)
3. A T P 及还原当量的供应.....	(93)
4. 新细胞和细胞器的合成.....	(95)
三、影响田间成苗的因素.....	(96)
(一) 品种.....	(96)
(二) 品质.....	(96)
(三) 栽培措施.....	(97)
(四) 环境条件.....	(98)

第七讲 种子活力

一、活力的定义.....	(99)
(一) 遗传性活力.....	(99)
(二) 生理性活力.....	(99)
二、高活力的结果.....	(99)
(一) 增加产量.....	(99)
(二) 缩短开花期.....	(100)
(三) 增加植物分枝或分蘖.....	(100)
(四) 增强对病虫杂草的竞争能力.....	(100)
(五) 加强抵抗逆境能力.....	(100)
(六) 提高田间出苗率.....	(100)
(七) 增加根瘤数目.....	(100)
(八) 提高种子耐藏性.....	(100)
三、影响活力的因素.....	(101)
(一) 遗传性.....	(101)
(二) 生产措施.....	(101)
(三) 精选、加工和贮藏.....	(101)
(四) 种子处理.....	(101)
四、种子活力测定的方法.....	(102)
(一) 物理方法.....	(102)
1. 种子大小与重量的测定.....	(102)
2. 负电性测定.....	(102)
3. X—射线照相法.....	(102)
4. 机械损伤测定.....	(102)
5. 自由基的测定.....	(104)
6. 出苗力量的测定.....	(104)
7. 乙烯量的测定.....	(104)

8. 酶产生量测定.....	(105)
(二) 生理方法.....	(105)
1. 电导率测定.....	(105)
2. 呼吸作用的测定.....	(107)
3. 幼苗生长率的测定.....	(107)
4. 发芽指数的测定.....	(107)
5. 活力指数的测定.....	(108)
6. 贮藏养料用尽法测定.....	(108)
7. 贮藏养料转运率测定.....	(108)
8. 发芽生长指数的测定.....	(108)
(三) 逆境试验.....	(108)
1. 低温发芽(冷冻试验).....	(108)
2. 高温浸种.....	(108)
3. 砖粉试验.....	(109)
4. 真空试验.....	(109)
5. 盐水浸种.....	(109)
6. 人工老化试验.....	(109)
(四) 生化方法.....	(109)
1. 四唑试验(TTC法).....	(109)
2. 泡种液之糖量测定.....	(111)
3. 蛋白质合成量测定.....	(111)
4. 葡萄糖之用量测定.....	(113)
5. 线粒体量及活性测定.....	(114)
6. ATP的含量和能荷的测定.....	(115)
7. 酶的活性测定.....	(115)

附录

作物种子生理学实验指导提纲(测定和提高种子活力的方法)	
实验一 用加速老化法制备不同活力的种子.....	(116)
实验二 种子发芽速率和幼苗生长试验.....	(116)
实验三 土壤中低温试验.....	(117)
实验四 四唑测定.....	(118)
实验五 水合作用和脱水作用.....	(119)
实验六 激素浸种.....	(119)
实验七 电导率测定.....	(120)
实验八 酸性磷酸酶提取和测定.....	(121)

作物种子生理学

第一讲 引言

一、种子概述

(一) 种子的定义

种子可从不同的角度下定义，但我个人认为，“种子是成熟的胚珠，包括三个部分：外有保护组织即种皮；内有贮存养分的构造，如单子叶植物种子的胚乳，双子叶植物种子的子叶或外胚乳；还有最重要的部分——胚”。胚可以继续生长，在合适的条件下，生长成为幼苗，幼苗不断生长发育、开花，结果，又重新形成种子。胚象一个微型电脑，贮存很多的信息，指导种子的生长发育。水稻只能长成水稻，而不会长成小麦；玉米只能长成玉米，而不会长成大豆。这就是由于胚细胞内部贮存的信息在指导的结果。

(二) 种子植物的种类

根据生物学家的记载，世界上共有种子植物二十五万五千种，其中被子植物约二十五万种，裸子植物约五千种；种的下面还有品种，为数就更多了。目前还有很多“人造种”，如小黑麦，就是人造的新种，由小麦和黑麦二个属之间杂交的结果而得。所以，种的数目会不断增加，品种也就愈来愈多。这么多的种子，当然不可能全部进行研究，但其中列为作物的种子，当然是有限的，所以这里主要讲作物的种子。

(三) 作物种子的重要性

世界上消费量最大的种子是稻米、小麦和玉米。动物可以消费玉米、小麦等，以提供肉类给人类；棉花可以提供纤维，供给人类穿的原料；大部分的作物种子可以直接或间接地供给人类食用，其中最重要的是作为粮食，保证我们日常生活的需要。

种子是农业生产的起点，也是终点。种子是过去辛勤劳动的结果，给人们带来的报酬。可以说，种子是过去的收获，未来的希望。如果没有种子，没有足够好的种子，也就没有将来的希望。所以增加种子产量，提高种子品质，这就是我们种子工作者的责任。

二、种子的有趣问题

(一) 种子形态分化的差异

有些种子成熟时，形态上已分化完成，具有明显的特点；如禾本科的大麦、小麦、玉米、水稻等到成熟时，已分化成胚芽鞘、胚芽、胚轴、胚根、胚根鞘、幼叶和胚乳等部分。但有些种子虽然已成熟，仍未分化，如兰科植物的种子，象一片很小的叶子，中间有一个没有分化的胚，由几百个细胞组成，仅仅是一团分生组织；经1~2个月培养后，胚才分化。所以种子分化程度各有不同。

(二) 种子大小的差异

种子大小差异很大。烟草种子平均每粒只有0.08毫克，而油棕的种子每颗可达9公斤，

需生长六年之久。

(三) 种子寿命的差异

种子寿命有的很长，象睡莲科的莲子(又称莲实)是一种硬皮种子，埋在土层数米下的深处，经发掘出来，用同位素 ^{14}C 测定，其寿命已超过千年以上。小麦也可达到很长的寿命。据报道杂草种子有的可活一百年之久。美国密西根大学一百年前开始杂草种子埋藏试验，用100种杂草种子，每种1000粒、装在玻璃罐中，埋在地下。每年拿出一些做发芽试验，已有一百年了，还有三种杂草种子仍能发芽。苜蓿种子可活70年，禾本科如稻、麦等在干燥条件下，可贮藏7~8年。但种子中水分太高，就保存不久。牧草种子保存好的也可达7~8年，有些敏感的只1~2年。杨柳的种子(柳絮)，几个小时内如果未能落到潮湿的土面上，很快就死亡。所以种子寿命长短很不一致。目前，杂交稻种子，水分为12—13%，可在低温(15℃)下贮藏一年。但在广东等地保存，不能超过九个月。所以杂交水稻生产上最大的问题是种子的贮藏条件；在南方潮湿高温地区，只要改善贮藏条件，就可大大延长寿命。

(四) 种子化学成分的差异

各种作物的种子可以分成淀粉类、油质类、蛋白质类三大类。蛋白质类种子含蛋白质高，当肉类供应不够时，可以吃蛋白种子补充。蛋白种子常含20—30%蛋白质，还含40—50%的淀粉。淀粉种子含淀粉60—80%，如水稻、小麦、大麦、玉米。油质类种子如油菜、包心菜、花椰菜、莴苣的种子，含脂肪比较丰富。

(五) 种子的特性

种子可用以做各种科学研究，收获后可以妥善长期保存，作为试验材料。种子的胚细胞具有全能性，可以通过各种培养方法使长成一棵完整的植株。

三、本课程的范围和目的

(一) 作物种子生理学的定义

作物种子生理学是研究种子在各个生理阶段的变化模式和机理，特别是在发育、贮藏、休眠、发芽和出苗等阶段。

(二) 种子生理学和其它学科的关系

种子生理学需各方面的学科作基础。例如研究种子的生理代谢过程需从植物生理学中引进一些基本概念；进行种子生理问题的探索，必需依靠统计学作为结果分析的手段；要深入了解和控制种子的生理特性，又必需熟悉遗传学的基本原理，作为具体实践中的指导。种子生理学这门学科的本身也具有很大的实践意义。例如对于苗圃工作者来说，就应该了解种子休眠和发芽的规律，才能培育好苗，以便提供给森林生产、庭园布置和果木栽培管理等方面利用。种子生理学还为种子收获、包装、运输等生产环节提供技术情报，以便保证其安全进行；此外并可应用于培育优良品种、食品加工和杂草控制等方面(参见图1—1)。

(三) 本课程的目的

本课程主要希望能达到以下四方面的目的：

1. 对作物种子和种苗生长发育的状况作全面的论述，以便提高种子和作物的生产力。
2. 将种子品质(遗传组成、活力、营养价值等)和生产条件互相联系，从而使作物品质能获得改进。

3. 综述种子贮藏和不同类型种子休眠的影响因素，以便保持种子的品质，有利于保证全苗。

4. 激发学者从事种子科学研究的兴趣。

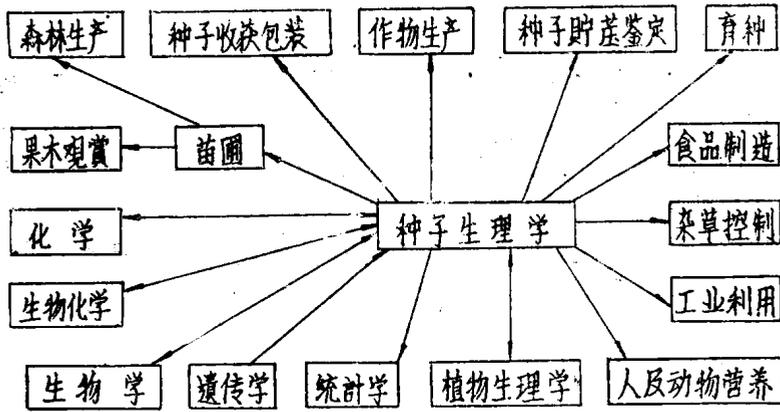


图1—1 种子生理学和其它学科的关系

第二讲 种子发育

种子是由雌性卵细胞和雄性精细胞结合后发育而成的。一般来说，要雌雄性细胞结合才能产生种子。但也有例外，有一种情况称为无配生殖（Apomixis）就不需要雌雄结合。有些种类的二倍体细胞也能发育成种子，有些经激素刺激后就能促进种子形成。所以认为雌雄细胞结合才能产生种子，只是指大多数情况而言。

种子分为裸子植物和被子植物种子。我们所研究的作物种子都是被子植物的种子。种子发育是非常重要的，它是新植物个体的开始，所以我们要从头讲起。

一、种子发育过程中的形态变化

（一）单子叶植物种子

单子叶植物可用禾本科为代表，其种子的生命周期（图2—1）是从种子开始，经发芽长成幼苗，幼苗生长发育产生二性花，雄蕊上的花粉传到雌蕊柱头上发芽进入子房，经双受精作用，再发育成新的种子。通常是70%以上的植物都经双受精而产生种子的。

单子叶植物中禾谷类胚的分化是很完全的。

这里特别要提一下输导组织，在种子的各部分中不是都有木质部和韧皮部的，一般输导组织都是通到合点为止。在胚的基部有胚柄，胚柄细胞是由特别的转运细胞（图2—2）所组成，这种细胞能合成激素，是有效地供给养料的转运站，它具有特别的功能和形态。

这种转运细胞的壁是原生的，细胞膜弯曲弯曲，面积很大，10倍于一般的细胞膜。在膜的周围有很多的线粒体，数目可达数千

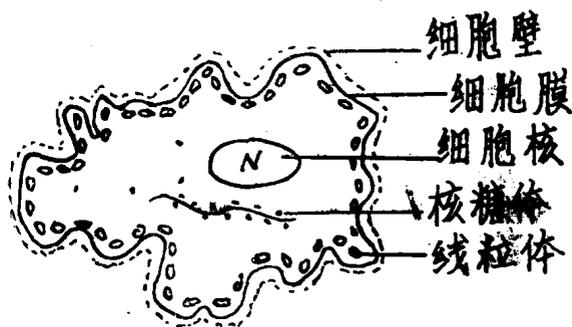


图2—2 转运细胞示意图

个，能满足转运养料时能量的需要。转运细胞的膜能伸缩活动，这一切都有利于输送养料到胚中去。所以胚柄细胞很重要，不但胚柄，沿胚囊壁的细胞都具有转运细胞同样的功能。

单子叶植物的子房壁和珠被发育成果皮和种皮，胚乳的外层为糊粉层，含有线粒体，胚乳的其余细胞完全无线粒体。所以在TTC染色时，糊粉层能染成粉红色的，而胚乳细胞是不染色的，当然胚细胞是染色的。

单子叶种子受精时的生理情况可以燕麦为例：授粉后5分钟花粉粒就开始萌发，10分钟后花粉管就进入柱头的一半、15分钟到达子房，30分钟时开始碰到雌配子，大约4个小时就完全结合了。所以说受精作用很快。水稻则更快，2—3分钟花粉就开始萌发，30分钟到达子房，1.5小时就完成受精作用。同时合子的分裂也很快，一般情况下胚乳细胞先分裂，接着胚细胞也开始分裂。

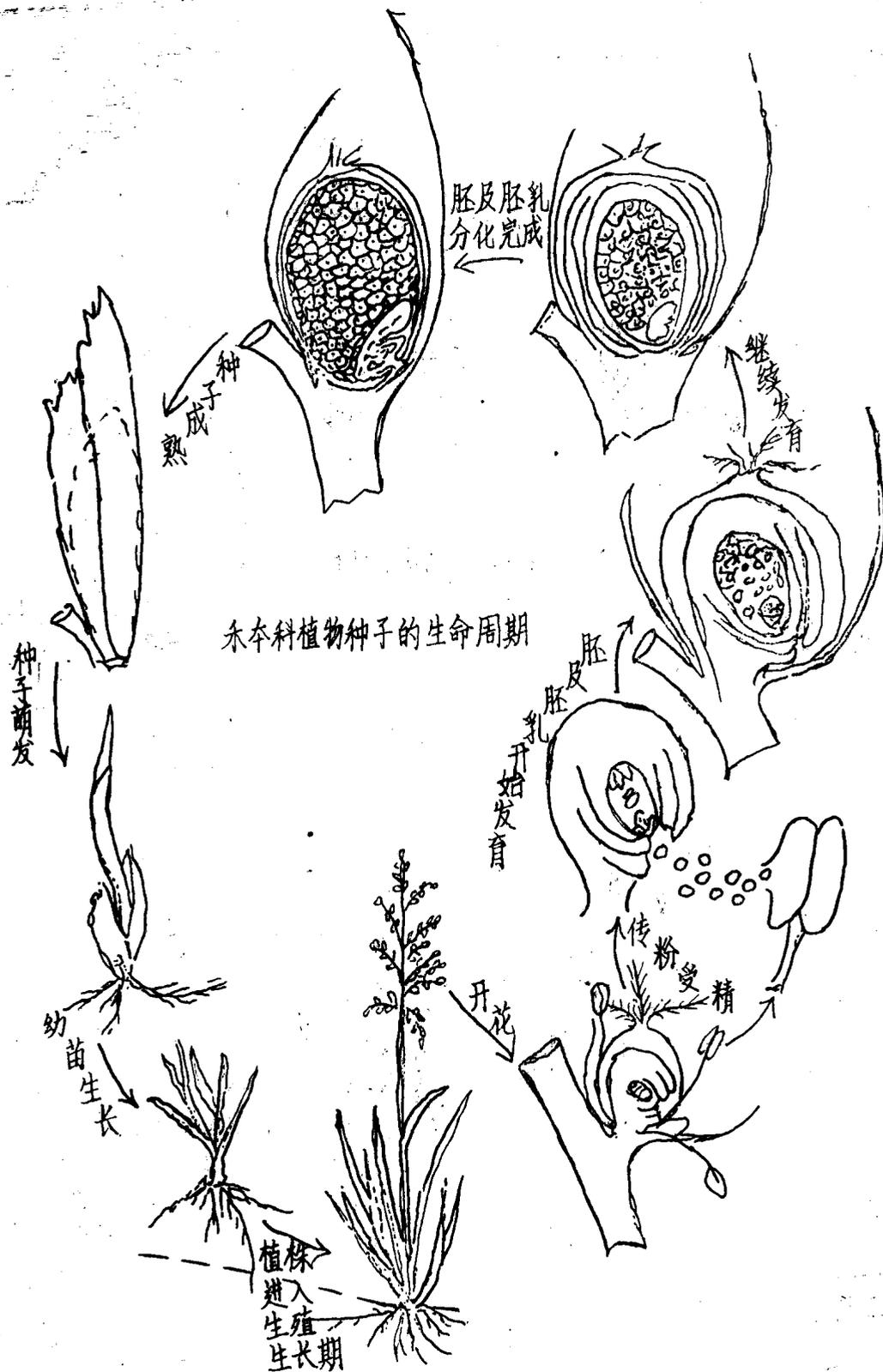


图2—1 禾本科植物种子生活周期

单子叶植物花粉的寿命是很短的。水稻只有5分钟，所以授粉要快。对花粉寿命的影响温度很重要。水稻开花温度最好20—30℃，如温度高到40℃，花粉就会干死。所以授粉最好

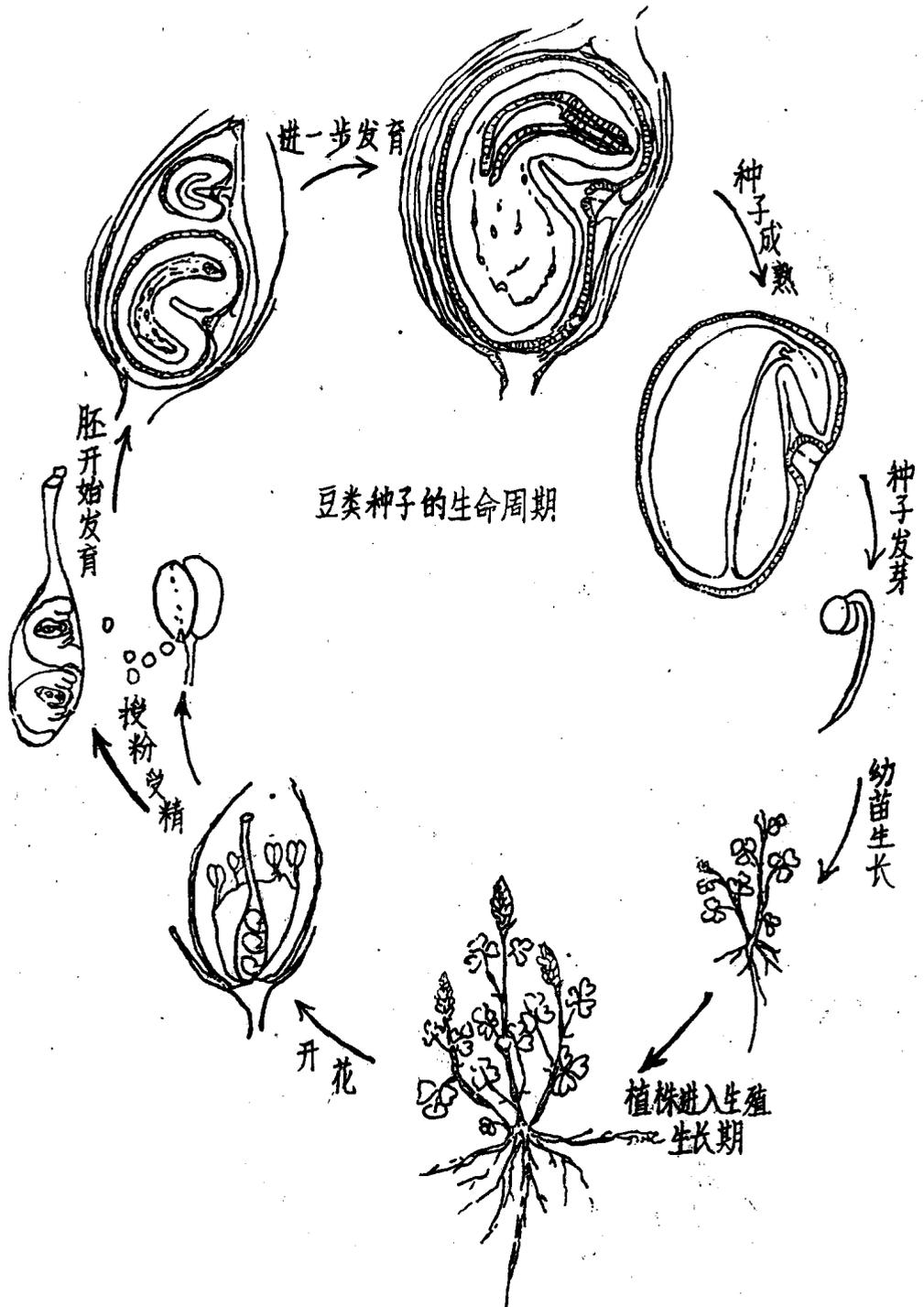


图2—3 红三叶草生活周期

在上午9—10时进行。另外相对湿度(RH)也很重要,以60—70%为好,相对湿度过高,花粉太重不易授粉。相对湿度过低(20—30%)则花粉不易发芽。一般水稻整穗的开花时间,早稻为4—5天,中稻6—7天,晚稻7—8天。这样就可以进行多次授粉。

(二) 双子叶植物种子

双子叶植物和单子叶植物一样,它的发育过程也是从种子到种子,可用豆类种子作为模式(图2—3)

双子叶种子的子房内大部有多个胚珠,随作物的品种和种类而不同。例如苜蓿有11—12个,蚕豆只有2—3个,美国有的大豆品种有6—7个,所以产量很高。

关于双子叶植物的输导组织,一般在果皮中同时存在木质部和韧皮部。而在种皮中只有韧皮部。果皮中的木质部通到种脐为止,不再通入种子内部。这是因为木质部主要是运输水分的,在种子发育过程中水分蒸发量很大,如果木质部通入种皮,水分就不易蒸发出去。韧皮部是输送养分的。种皮中有韧皮部,有利于把养分送到种子中去。双子叶种子也具有胚柄细胞,它同样具有最高的运输功能,最高的ATP合成,并能合成赤霉素。对种子发育非常重要。

双子叶植物开花温度也不能太高。特别是在温带,以20—25℃为好。超过35℃花粉就会死亡。相对湿度最好是60—70%,种子在受精后胚开始发育,细胞分裂非常快,例如24小时后胚细胞的数目为3个,48小时达45个,72小时为600个。胚乳也一样,24小时为12个,48小时就达到了120个。

大部分双子叶植物在胚长大后,胚乳就被吸收,因此这些植物的种子中无胚乳组织,但成熟时可见到胚乳的残留物,在双子叶种子中胚细胞较子叶小,但细胞核特别大,子叶细胞核较小而且被其他细胞器及贮藏物质挤得弯弯曲曲,在子叶和胚细胞中都含有各种细胞器如线粒体、核糖体、内质网等以及各种贮藏物质如蛋白质粒、淀粉粒等。

豆类子叶贮藏细胞一般为多倍体,有时可达到 $12n$ 。例如碗豆有14对染色体,那么它的子叶细胞就可达到 14×12 倍体。这是因为子叶细胞为贮藏组织,它不但贮藏养料,也贮藏DNA,种子发芽时,子叶中的DNA马上水解,供发芽时胚合成新的DNA和RNA的底物之用。

二、种子发育过程的生理变化

(一) 营养物质的传递——蚕豆、玉米

德国化学家Emmerling 1900年研究了蚕豆根、茎、叶、荚壳、种子中氮素的变化(图2—4)从中可见,蚕豆的根、茎、叶在开花前氮素很慢地增加。开花后,叶子和荚果中的氮素增加较快,以后慢慢平衡,最后下降。而茎在开花后氮素有较大的增加,以后马上转为缓慢增加,种子中的氮素则直线上升,到最后就停止增加。说明叶子和果皮(荚壳)开始为种子贮藏氮素,以后慢慢地转运到种子中去,而根茎则没有多少氮素转运到种子中去。种子中的氮素除了叶子和果皮中转运过去的外,大量的都是在种子发育过程中积累的。

玉米中营养物质的传递可从Daynorb等(1969)所得的结果中知道大概,如图2—5所示。可见玉米在生长前期总干重增加较多,到后期就不再增加了。果穗也一样,从七月份开始快速增加,到九月份达到高峰。和碗豆有所不同,由于玉米的茎较粗大,贮有大量营养物

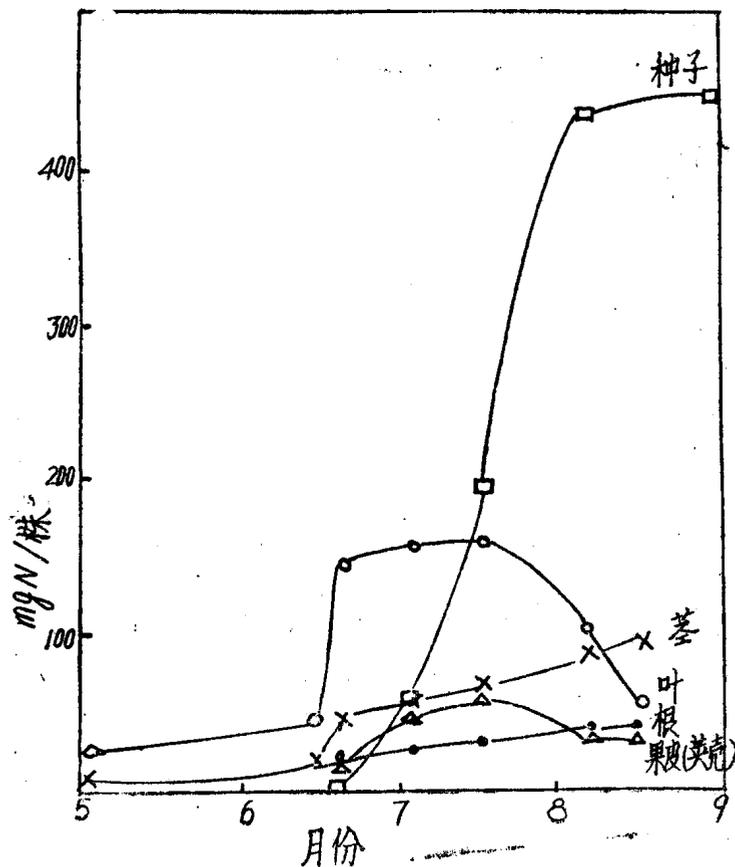


图2—4 蚕豆 (*Vicia faba*) 各部分氮素变化

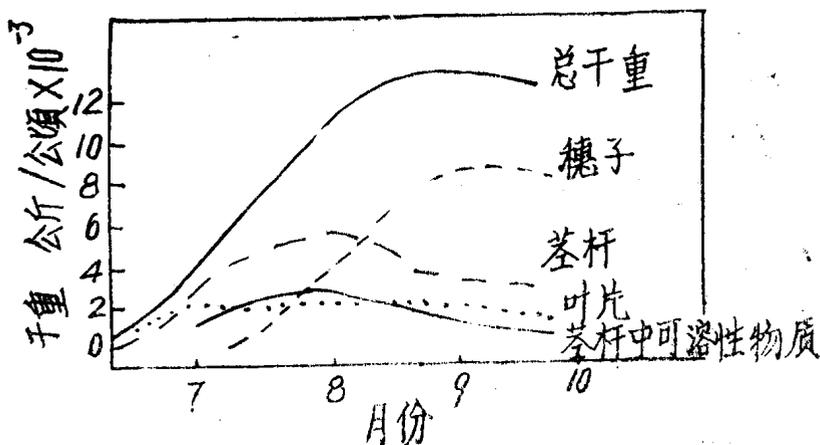


图2—5 玉米生育期干重变化

质，所以有较大部分转运到果穗中去，而叶子则很少有营养物质转运到果穗中去。果穗中大部分营养物质是在种子成熟过程中积累的。

(二) 种子成熟的模式——扫帚草

扫帚草种子为比较典型的种子成熟模式。扫帚草种子在生长发育成熟期间水分、发芽率、种子干重、幼苗干重的变化如图2—6所示。开花后发芽率、种子干重、幼苗干重都很快地增加，到第17天时达到一个高峰。以后就不再增加或略有下降。种子发芽在第三天就开始，以后一直增加。到第17天达到峰点。这时种子干重和幼苗干重也达到终点。种子含水量则相应快速下降。说明胚已达到真正的成熟，是真正的生理成熟指标。在17天前虽然发芽率已相当高，但其它指标还没有达到最高水平，不能算真正的成熟，所以说发芽率不是一个很好的成熟指标。要有几个指标同时达到最大值，才是真正的成熟。

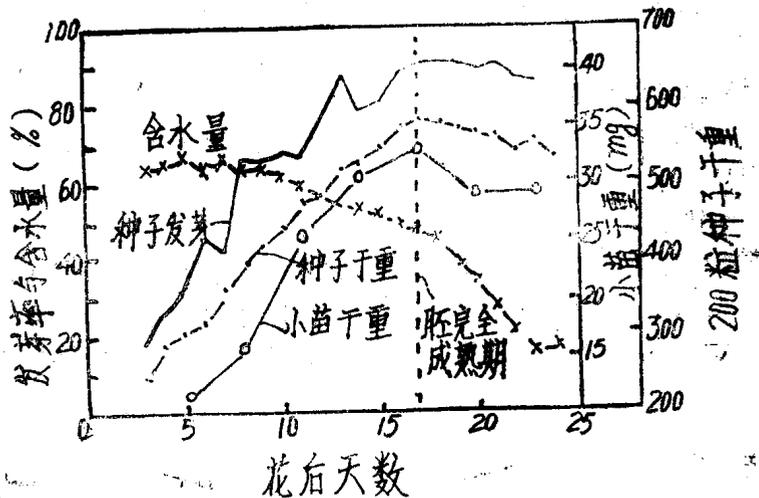


图2—6 扫帚草 (Broomgrass) 种子成熟的生理模式

种子含水量的下降有二个转折点。第一个是从第七天起，含水量有明显的下降。主要是由于淀粉含量增加，大分子合成的脱水作用。第二个则是在17天时，这时水分下降得更快，是成熟时的干燥。关于种子含水量减少的机制，可能是通过高呼吸作用的方式。这种呼吸作用只增加能量，失去水份。而不增加ATP，称为解偶联呼吸作用(uncouple respiration)，所以水分下降很快。

(三) 种子成熟的指标

1. 果实的颜色

果实的颜色只能大致上作为一个成熟指标。例如，水稻到绿熟期还不是充分成熟，到黄熟期达到了很高的发芽率，到了完熟期才是真正的成熟。一般水稻种子在黄绿熟期就收获了，认为此时发芽率已很高。其实不然，种子虽然达到了很高的发芽率。但其它如干重和水分等还要变化，还没有达到完全的成熟。大豆要到豆荚变黄时才可收获，绝不能在黄绿熟期收获。

2. 种子的含水量

种子含水量作为成熟指标要预先知道成熟时的含水量指标。可用快速测定的方法决

表2—1 各类作物成熟时的含水量指标

作物	含水量 %	
	温带	寒带
玉米	30—40	—
大小麦、燕麦	40—45	50—60
豆科牧草	35—36	—
普通牧草	40—45	—
大豆类	40—45	—