

茸毛赤 种子不同发育时期脱水耐性和发芽力的初步研究*

杨期和^{1,2} 殷寿华¹ 宋松泉¹ 夏永梅¹ 兰芹英¹ 何惠英¹

(1. 中科院西双版纳热带植物园种质库, 勐腊 666303)

(2. 中科院华南植物研究所生态中心, 广州 510650)

摘 要 茸毛赤 种子自花后 30 d 发育至 55 d, 发芽率、发芽指数和活力指数由 0 升至最大; 含水量逐渐下降, 但下降速率不等, 发育后期存在显著的成熟脱水期。花后 45 d 果实干重接近最大, 种子干重在 45 d 达到最大, 种子和果实的发育基本同步。自然风干 1d 后, 花后 40~ 50 d 的种子含水量下降 2%~ 4%。花后 40 d 的种子发芽力显著提高, 花后 45~ 50 d 的种子无明显变化, 继续干燥, 发芽率、发芽指数和活力指数均有不同程度的降低, 而花后 50 d 的种子直到含水量低至 4% 后才明显下降; 花后 35 d 和 55 d 的种子经过不同天数干燥后, 发芽力均下降。不同发育时期茸毛赤 种子耐脱水力有差别, 由强至弱依次为花后 50、45、55、40、35 d。用半致死含水量可准确地反映不同发育时期茸毛赤 种子的脱水敏感性的强弱。

关键词 茸毛赤 ; 种子; 发芽; 发育阶段; 脱水耐性

PRELIMINARY STUDY ON GERMINATION CAPACITY AND DESICCATION-TOLERANCE OF *THLADIANTHA CORDIFOLIA* VAR. *TOMENTOSA* SEEDS VARIOUS DEVELOPMENTAL STAGES

YANG Qi- He^{1,2} YIN Shou- Hua¹ SONG Song- Quan¹

XIA Yong- Mei¹ LAN Qin- Ying¹ HE Hui- Ying¹

(1. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, the Chinese Academy of Sciences, Mengla 666303)

(2. South China Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650)

Abstract Seed germination percentage, germination index and vigor index of *Thladiantha cordifolia* (Bl.) Cogn. var. *tomentosa* A. M. Lu et Z. Y. Zhang rose from zero to maximum value following with the seed developing time from 30 DAA (days after anthesis) to 50 DAA. During this period, the seed MC (moisture content) decreased gradually with different rates. Seed dry weight approached the maximum value and a significant dehydrating stage appeared at 45 DAA shown that they were in a physiological maturing process. When drying the seeds of 40~ 50 DAA with their moisture content slightly decreased by 2~ 4% after natural air-drying for one day, the germination capacity of seeds at 40 DAA was improved significantly and that of the seeds at 45~ 50 DAA had no obvious changes. The germination percentage, germination index and vigor index decreased to various degrees when desiccation kept on. However, germination capacity of 50 DAA seeds appeared no significant change

* 基金项目: 中国科学院知识创新工程项目资助(KSCS2-3-04-05)和中国科学院生物科学与技术研究特别支持费课题“鼎湖山南亚热带报风常绿阔叶林物种多样性的维持机制研究”(STZ97-I-05)。

第一作者简介: 杨期和(1969—), 男, 博士研究生, 主要从事种子生理生态方面的研究。

收稿日期: 2002- 03- 04

until the moisture content decreased lower than 4%. These results shown that the desiccation-tolerance of seeds were gradually formed and changed during developing process, an order of desiccation-tolerance from maximum to minimum of *Thladiantha cordifolia* var. *tomentosa* seed at different developmental stages were 50, 45, 55, 40 and 35 DAA. The Semilethal moisture content could indicate desiccation-sensitivity of *Thladiantha cordifolia* var. *tomentosa* seed at various developmental stages.

Key words *Thladiantha cordifolia* var. *tomentosa*; seeds; germination; developmental stages; desiccation-tolerance

种子发育一般分为三个主要时期:1)受精、细胞分裂和组织分化期;2)贮藏蛋白质、类脂和淀粉大量积累的干重增长期;3)脱水成熟期。成熟脱水是指种子生长达最大值后,逐渐脱水而趋于成熟的过程,使种子水分减少,鲜重降低,干重则达到一个比较恒定的水平^[1,2],同时种子内部的生理代谢由发育程序向发芽程序不可逆转化。成熟脱水对于正常性种子完成生活史是必需的,低含水量的种子在贮藏过程中可抵御恶劣的环境条件,使种子得以存活和确保繁衍^[3]。正常性种子经过成熟干燥之后,种胚进入静止状态,直至吸胀后而开始发芽。顽拗性种子在发育过程中不经历明显的成熟脱水期,种子成熟后仍然保持较高的含水量,种胚代谢较旺盛^[4,5]。种子忍耐低含水量的程度取决于其脱水耐性,脱水耐性是种子发育过程中获得的一种综合特性。种子在不同成熟阶段脱水耐性不同,种子发芽力亦有所不同^[6-11]。了解形成至成熟过程中不同发育阶段的种子对不同水分处理的敏感度、种子含水量变化与发芽力形成规律,对种质资源库有效采集高质量种子、制定种质保存的含水量策略具有重要意义。茸毛赤(*Thladiantha cordifolia*)在滇南主要分布于低山开阔的沟谷疏林下溪边灌丛中,具有较高的药用价值。在滇南热带雨林中,还存在很多珍稀的葫芦科植物种质资源,探讨茸毛赤种子的萌发生理,可为其它野生葫芦科植物人工种植提供借鉴,有利于发展地区经济。本文研究了茸毛赤(*Thladiantha cordifolia* Cogn. var. *tomentosa* A. M. Lu et Z. Y. Zhang)种子从花后 30 ~ 55 d 一些生理特征的变化,比较了不同发育时期种子脱水敏感性和发芽力的差别,对种子耐脱水性的形成作了探讨。

1 材料和方法

1.1 材料

供试验用的茸毛赤种子于 2000 年 5 ~ 7 月采自中国科学院西双版纳热带植物园沟谷雨林。从开花后 30 d 开始,每隔 5 d 采集一次,直至果实完全成熟,从植株上脱落。

1.2 脱水方法

室内晾干后立即测定种子初始含水量,再经自然干燥及硅胶脱水,再采用硅胶脱水 2 ~ 4 d,将种子处理至不同含水量梯度。

1.3 种子含水量测定

采用种质库常规测定方法(103 ± 2℃、17 ± 1 h 的烘箱测定)。种子含水量以鲜背景计算。

1.4 种子发芽

种子萌发在发芽箱中进行。温度 30℃,每日 14 h 光照,光照度 1 500 ~ 2 000 lx。每个处理为 40 粒种子,3 次重复。发芽基质为琼脂。在实验中,当胚根伸出且达 5 mm 以上即视为发芽。如果种子均已萌发或未萌发种子全霉烂,发芽实验即结束。

2 实验结果

2.1 茸毛赤果实种子在发育过程中的性状变化

茸毛赤自花后 30 d 至完全成熟,果皮由绿色变成黄绿色,最后变为黄色、黄白色,种皮由乳白色→白色→黄白色,最后变成黑色。果实为长圆柱形,极少数呈圆锥形,在发育过程中果实由小变大,增粗变长(表 1)。种子在花后 45 d,干重达到最大值,种子干物质含量和 50 d 时差异甚小;果实在花后 50 d 干重达到最大值,但花后 45 d 与 50 d 很接近,花后 45、50 和 55 d 时果实干物质含量也无明显差别,可见种子和果实的成熟基本同步。

2.2 茸毛赤种子发育过程中含水量、发芽率、发芽指数及活力指数的变化

表 1 茸毛赤瓟果实和种子发育过程中的一些性状变化

Table 1 Changes of some properties in developing seeds and fruits of *Thladiantha cordifolia*

花后天数 Days after anthesis		30	35	40	45	50	55
果实 Fruit	果色 Color of fruit	淡绿色 Light green	绿色 Green	黄绿色 Yellow-green	黄绿色 Yellow-green	黄色 Yellow	黄白色 Yellow-white
	果实鲜重 FW of fruit (g)	23.29	27.31	33.52	33.51	32.79	30.51
	果实干重 DW of fruit(g)	2.28	3.32	5.16	6.61	6.63	6.62
	果实干物质含量(%) Content of dry Substance of fruit	9.79	12.16	15.40	19.74	20.21	21.70
	果长(cm) Length of fruit	4.59	5.19	5.35	5.36	5.38	5.38
	果宽(果径)(cm) Width of fruit	2.92	3.19	3.19	3.19	3.20	3.20
	种子颜色 Color of seed	乳白色 Milk white	白色 White	白色 White	黄白色 Yellow-white	褐黄色 Brown-yellow	黑色 Black
种子 Seed	种子鲜重(克/千粒) FW of seed(g/1000 grain)	8.42	11.03	13.68	13.89	13.90	12.84
	种子干重(克/千粒) D W of seed(g/1000 grain)	5.58	7.12	9.98	11.03	10.33	10.31
	种子干物质含量(%) Content of dry Substance of seed	66.27	64.55	72.95	79.41	74.32	80.30

Note: FW, Fresh weight; DW, Dry weight; All values are the means of fruit or seeds(three replicates)

茸毛赤瓟种子在发育过程中,含水量是逐渐下降的。花后 30 和 35 d 茸毛赤瓟种子含水量较高(分别为 33.75% 和 35.50%),花后 35~40 d 和 50~55 d,种子含水量明显下降,分别下降了 8% 和 6%,而在其它阶段变化很小。因此茸毛赤瓟种子在发育过程中,含水量下降速率是不等的。花后 45 d 种子达到生理成熟,花后 55 d 种子含水量显著低于 45 d,可见在种子发育过程中,有显著的成熟脱水过程。

花后 30 d 的种子尚不能发芽,在花后 3 d 种子已有发芽能力,花后 40 d 种子发芽力有所提高,花后 45、50 d 种子发芽率、发芽指数和活力指数已接近最大值,花后 55 d 种子发芽力达到最大值(图 1,2)。

2.3 不同发育时期茸毛赤瓟种子对脱水的反应。

花后 30 d 采收的茸毛赤瓟种子脱水前后均不能发芽(图 1);花后 35 d 的种子含水量由 36% 下降至约 20% 时,发芽率降低了近一半,当含水量降

到 8.23% 时,种子已完全失去发芽力;花后 40 d 的种子脱水 3%~4% 后,发芽率提高了 20%,发芽指数和活力指数也有极显著的提高,当含水量降至 10% 以下,种子极少数能萌发;花后 45 d 的种子脱水后含水量降至 20% 时,发芽率几乎无变化,含水量降到 10% 左右时,发芽率由 90% 降低到 30%~50%;花后 50 d 的种子含水量由 26% 降至 10% 左右,发芽力无显著变化,含水量继续降低至 4% 时,发芽率仍高达 53%;花后 55 d 的种子,含水量由约 20% 下降至 12% 时,发芽率减少近一半,发芽指数和活力指数也显著降低(图 3)。因此在花后 50 d 内,随着种子的发育,茸毛赤瓟种子的脱水耐性越来越高,花后 35 d 时,种子的脱水耐性最低,50 d 的最强;但花后 55 d,果实完全成熟时,脱水耐性反而下降。

不同发育时期的种子在脱水处理过程中,种子活力与含水量的变化有显著的相关关系(图 3 和表 2)。用最小二乘法拟合曲线,根据回归方程

计算种子发芽率降低至初始发芽率一半时其含水量(半致死含水量)数值(表2),结果发现半致死含水量 $M_{35} > M_{40} > M_{55} > M_{45} > M_{50}$,这与脱水耐性

的高低刚好相反,半致死含水量越高表示种子越不耐脱水,因此用种子半致死含水量反映的脱水耐性与前面的结论是完全一致的。

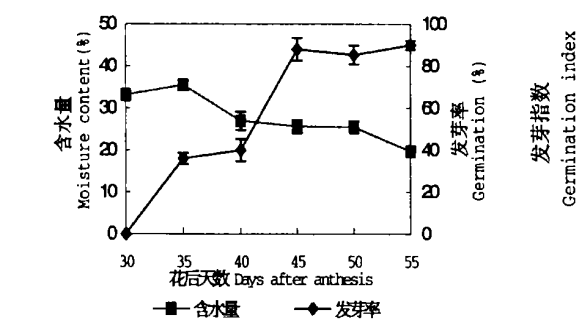


图1 不同发育暑期茸毛赤腮种子的含水量和发芽率
Fig. 1 Moisture content and germination percentage at seed various developmental stages

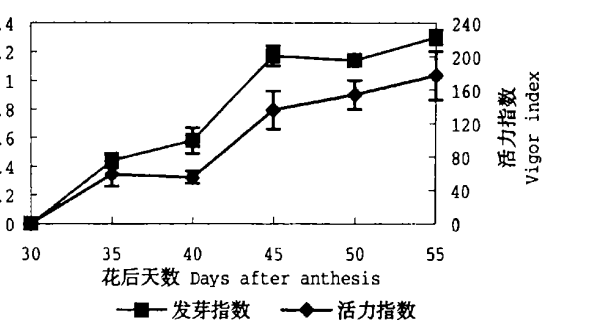


图2 不同发育时期茸毛赤腮种子的发芽指数和活力指数
Fig. 2 Germination index and vigor index at various seed developmental stages

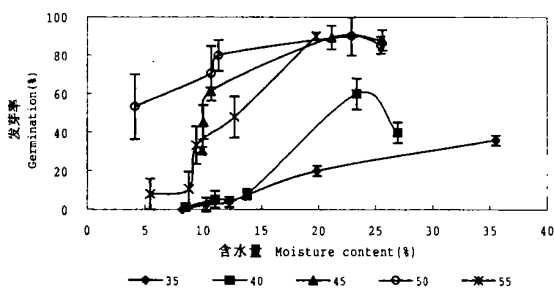


图3 脱水对茸毛赤腮种子发芽率的影响
Fig. 3 Effect of desiccation on germination percentage of *Thladiantha Cardifolia* seeds

表2 不同成熟阶段赤腮种子的脱水敏感性分析

花后天数 DAA	回归曲线方程 Regress curve equation	R ² 值 R ² value	半致死含水量 Semilethal moisture content
35	$G = -0.023M^2 + 2.38M - 19.29$	0.99	19.29
40	$G = -0.017M^2 + 7.05M - 56.29$	0.82	14.12
45	$G = -0.354M^2 + 15.34M - 74.24$	0.88	10.02
50	$G = -0.122M^2 + 5.20M + 33.3$	90.96	1.87
55	$G = 0.066M^2 + 4.28M - 19.92$	0.95	12.92

3 结论与讨论

茸毛赤腮种子在花后 30~45 d,干重逐渐增加,是种子发育过程中的干重增长期;在花后 45~55 d,种子鲜重逐渐降低,干重基本上无变化,表明种子在花后 45 d 已达生理成熟。种子在花

后 30~55 d,含水量逐渐降低,在 35~40 d 和 50~55 d 两个阶段含水量下降速率大于其它阶段,种子在发育过程中含水量下降速率是不等的。花后 45 d 后,种子含水量显著降低,因此种子在生理成熟前后存在明显的成熟脱水期。在种子发育过程中,种子的发芽力是逐渐提高的,成熟种子发

芽力显著高于未成熟种子,种子达到生理成熟之后,发芽力仍继续增大,其它一些植物种子也是如此,但有些禾谷类种子在完熟后采集发芽率反而有所下降^[6,8,9]。此外,茸毛赤廔种子的发育和果实基本同步,而黄皮种子比果实早成熟两周^[10]。

Roberts 把种子贮藏特性分为正常型种子 and 顽拗型种子两种类型^[12],后来又确认介于正常型和顽拗型之间存在第三种类型即中间型^[13]。正常型种子在成熟时含水量很低(15% ~ 20%),进一步脱水到含水量很低甚至 5% 以下,一般也不会对种子造成伤害,在干燥和低温状态下长期贮藏而不丧失活力;顽拗型种子成熟时含水量相对较高(30% ~ 60%),不耐受脱水或轻度脱水到较高临界含水量时,生活力就丧失;中间型种子的贮藏寿命在一定范围内随含水量下降而延长,但含水量过低也会对种子造成伤害,同时含水量在低温条件下更不利于保存^[13]。因此种子脱水耐性是判断种子贮存特性的一个重要依据。花后 50 d 的茸毛赤廔种子含水量由 25.46% 降至 10.69%,发芽率并无显著差异,只有含水量降至 4.12% 时,发芽力才显著下降,因此茸毛赤廔种子不可能是顽拗性种子,但是否为正常性或中间性种子尚需进一步的贮藏实验证明。与一些栽培植物如花生、莴苣、胡萝卜和油菜的种子等相比^[14],茸毛赤廔种子脱水耐性是较低的。

茸毛赤廔种子在发育过程(开花至果实完全成熟)中,脱水耐性由弱变强,后又变弱。轻微脱水可显著提高花后 40 d 种子的发芽力,花后 45 ~ 50 d 的种子含水量轻度下降时,发芽率也略有升高,这与种子成熟过程中脱水可以促进种子的萌发^[2,3,7]机制是一致的。香瓜种子在花后 25 ~ 40 d,脱水也提高了发芽率,而在其它阶段,则无显著变化^[1];夏清华等研究表明未完全成熟的荔枝、龙眼和黄皮种子经硅胶轻度脱水,可提高其发芽率及活力指数^[10,11],所以适度的脱水对一定阶段的未成熟种子的萌发是有显著促进作用。但种子在发育过程中,不同阶段耐脱水性是不同的,授粉 20 d 前的蓖麻是不耐脱水的,而在 25 d 后的胚获得了脱水耐性^[2,15],荔枝、龙眼和黄皮种子在不同阶段脱水耐性不同^[10,11],花后 35 ~ 50 d 的茸毛赤廔种子脱水耐性逐渐增强,而 55 d 又下降。

一些研究已表明:种子处于过熟期(over-maturation stage),脱水耐性有可能反而降低。花后 67 d 的黄皮种子耐脱水力最强,花后 88 d 果实

成熟时最弱^[10];花后 84 d 的荔枝种子较耐脱水,花后 98 d 当果实成熟时采收种子的耐脱水力却较弱^[11]。Eeswara 认为印度棟种子在黄绿色时就可采集,如果推迟采集,种子在高温高湿的环境中多持续一段时间,这种植物的种子本身代谢又活跃,反而引起种子的老化丧失脱水耐性,这与咖啡种子吸水 3 ~ 7 d 后会丧失脱水耐性^[7]的机制是一致的^[16]。Ellis & Hong 认为在种子成熟以后收获的种子可能会提高种子对极度干燥的敏感性,如种植梗稻时,遇到高温又延迟收获,就会使种子的耐干能力下降,其耐干程度低于在成熟期收获的种子。因此高温条件下发育的种子或在高温条件下老化的种子表现出一些类似中间型种子的特征^[17]。茸毛赤廔种子在西双版纳一般在 5 ~ 9 月成熟,此期正是高温潮湿的环境,花后 55 d 采集的种子因自然老化而降低了脱水耐性。

关于种子脱水耐性的获得主要有两种观点:一种是认为种子在发育过程中从不耐脱水至耐脱水的转变是个突发过程,即发生在一般相当短的时间内^[18];另一种观点则认为,种子的脱水耐性是种数量性状,是在发育过程中逐渐形成的,而且在种子生理成熟后可继续加强^[19]。此外,Koster 则认为脱水耐性是种子在脱水期间为防止细胞损伤而对脱水产生的适应性变化结果^[20]。本研究表明茸毛赤廔种子脱水耐性是在发育过程中逐渐获得的,而后又有所变弱,是一种数量性状。

目前研究种子脱水敏感性主要是研究种子含水量降低到较低程度时,发芽率和活力指数的变化情况。由于茸毛赤廔种子脱水时发芽率的变化与含水量显著相关,因此用发芽率的变化来反映种子的脱水耐性是比较可行的。金剑平、傅家瑞等用种子发芽率下降一半时含水量的变化程度来计算黄皮种子的脱水敏感度,脱水敏感度用发芽率下降到一半时的含水量与初始含水量的比值来表示^[10]。Berjak 分别将顽拗性种子和正常性种子称为含水量不变的种子(homoiohydrous seeds)和含水量变化的种子(poikilohydrous seeds)^[21]。黄皮种子是顽拗性种子,在发育过程中含水量变化不大,特别是发育后期,含水量无明显差异,因而在一定程度上也是用种子发芽率下降一半时的含水量来表示种子的脱水敏感性。茸毛赤廔种子是在发育过程中含水量变化较大的种子,用种子半致死含水量数值来比较不同发育时期的脱水耐性,与前面的脱水耐性分析结论一致,因而是可行

的。

本研究也表明野外采集种子保存时, 由于不同成熟度的种子总与一定的外部特征相联系, 可根据种子的形态特征(大小、形态和颜色等)来估测种子的成熟度; 种子脱水保存之前通常对种子活力进行检测, 但本实验结果表明并不是活力最高的种子脱水耐性就最强, 花后 55 d 的茸毛种子的发芽力最高, 但脱水耐性反而弱于花后 45~50 d, 种质保存时如何得到活力高与脱水耐性强的种子仍是一个需要深入研究的课题。

参 考 文 献

1. Welbaum G E, Tissaoui T, Bradford K J. Water relations of seed development and germination in Muskmelon (*Cucumis melon* L.). *Journal of Experimental Botany*, 1989, 40(221): 1355~1362
2. 黄祥富, 傅家瑞, 黄尚志. 种子脱水耐性的生理机制. *种子*, 1998, 3: 33~36
3. 姜孝成, 傅家瑞, 宋松泉, 等. 种子的成熟脱水与耐脱水性. *植物生理学通讯*, 1995, 31(6): 457
4. 傅家瑞. 顽拗性种子. *植物生理学通讯*, 1991, 7(6): 402
5. 梁永恒, 黄上志, 傅家瑞. 植物种质资源的保存. *植物生理学通讯*, 1999, 35(3): 244~248
6. Mayer A M, Poljakoff-Mayer A. The germination of seeds. New York: Pergamon Press Ltd, 1982
7. Kermode A R, Dumbroff E B, Bewley J D. The role of maturation drying in the transition from seed development to germination. VII. *Journal of Experimental Botany*, 1989, 40(221): 303~313
8. A A. 卡恩主编. 王沙生, 洪铁宝等译. 种子休眠和发芽的生理生化. 北京: 农业出版社, 1989. 34~37
9. Bewley J D. *Seeds: physiology of development and germination*. New York: Plenum Press, 1978
10. 金剑平, 傅家瑞, 姜孝成. 不同发育时期黄皮种子脱水敏感性的研究. *热带亚热带植物学报*, 1994, 2(2): 58
11. 夏清华, 陈润政, 傅家瑞. 不同发育时期荔枝种子的生理研究. *中山大学学报*, 1993, 32(1): 80~84
12. Roberts E H. Predicting the storage life of seeds. *Seed Science and Technology*, 1973, 1: 499~514
13. Ellis R H, Hong T D, Roberts E H. An intermediate category of seed storage behavior? I. Coffee. *Journal of Experimental Botany*, 1990, 41: 1167~1174
14. Ellis R H, Hong T D, Astley D, *et al.* Survival of dry and ultra-dry seeds of carrot, groundnut, lettuce, oilseed rape, and onion during five years' hermetic storage at two temperatures. *Seed Science and Technology*, 1996, 24: 347~358
15. 吕小红. 种子成熟脱水干燥的生理生化作用. *种子*, 1990, 3: 77~80
16. Eeswara J P, Allan E J, Powell A A. The influence of storage of seed maturity, moisture content and storage temperature on the survival of neem (*Azadirachata indica*) seed in storage. *Seed Science and Technology*, 1998, 26: 299~308
17. Hong T D, Ellis R H. A protocol to determine seed storage behaviour. In: Engels J M and Toll J eds. *IPGRIT Technical Bulletin No. 1*. Rome, Italy: International Plant Genetics Resource Institute, 1996
18. Sun W Q, Lepolod A C. Acquisition of desiccation tolerance in soybeans. *Physiol Planta*, 1993, 87: 403
19. Blackman S A, Obendorf R L, Leopold A C. Maturation proteins and sugars in desiccation tolerance of developing soybean seeds. *Plant Physiology*, 1992, 100, 225~230
20. Koster K L. Glass formation and desiccation tolerance in seeds. *Plant Physiology*, 1991, 96: 302~304
21. Berjak P, Farrant J M, Mycock D J, *et al.* Recalcitrant Seeds: the enigma of their desiccation sensitivity. *Seed Science and Technology*, 1990, 18: 297~310