

杉木种子空瘪涩粒成因的综合分析*

管康林

(浙江林学院林学系, 临安 311300)

摘要 对杉木种子胚胎发育过程各阶段与胚胎败育的空瘪涩粒出现时期作了相应的概念划分。对空瘪涩粒的成因从遗传性、自交不孕与低孕、不良气候因素和涩粒的生理生化方面进行了分析,并且确认高涩粒率的发生是一个复杂的胚胎发育生理问题。它与遗传、授粉和环境因素有关。

关键词 杉木; 种子胚胎; 发育; 败育(遗传学)

中图分类号 S718.43; Q945.65

杉木 (*Cunninghamia lanceolata*) 种子园的主要任务在于为杉木营林提供高产优质种子。自 70 年代以来,杉木种子园在无性系良种筛选和营建管理等方面做了大量工作^[1,2]。一般来说,杉木球果出籽率是 4%~5%,其中健全粒种子只有 30%~50%,其他是异常种子,即空瘪涩粒。特别是涩粒种子外表与健全粒相似,内含褐色物质,约占总种粒的 30% 以上,严重地影响了种子产量与品质。

对杉木的涩粒成因已有所研究,但是仍然不甚清楚。近几年,我们在杉木发育生理方面进行了研究^[3,4]。本文就有关文献资料和自己的工作对杉木种子园球果胚胎发育过程中的败育与空瘪涩粒成因进行综合分析讨论。

1 胚胎发育与早期败育

1.1 胚胎发育阶段与败育籽粒名称的划分

蒋怒和余象煜等曾报道了杉木开花结实的胚胎发育动态^[5,6]。为了文章概念统一,我们先把胚胎发育阶段与败育籽粒名称进行比较划分:①早期败育。它包括未授粉胚珠和受精后原胚期败育,即 6月下旬出现的为后来明显可见的空粒和未成形的褐色点。②中期败育即幼胚败育。原胚发育经过一个多胚选择期而后只有一个生活力强的胚获得发育。这个发育阶段是在 6月下旬至 7月中旬,是瘪粒和半涩粒的主要发生期。③后期败育。后胚发育从幼胚开始分化到各个器官形成,包括分生组织的发育,茎端的分化及子叶的形成,大约需要 10 d 后

收稿日期: 1996-09-21

* 浙江省科学技术委员会资助项目

作者简介: 管康林,男,1935年生,教授

胚败育与涩粒形成关系密切, 主要发生在 8 月。④ 胚的成熟 胚的各器官形成后, 胚体增大, 其内部组织发生分化, 胚乳充实而达到胚成熟, 大约要 60 d 这时期涩粒也会发生, 数量不多。

1.2 早期败育

浙江杉木雌球花 3 月下旬开放, 接受花粉。从授粉到受精大约需 60 d 以上。从发育球果结构看, 中等球果的苞鳞有 50~70 片组成, 上下两端较小而中部较大。基部约有 15~20 片苞鳞, 上部有 5~7 片不育种子的称不育种鳞, 中部孕育种子的称可育种鳞。然而, 这些无种子苞鳞, 在雌球花开放时大多含有 3 粒白色胚珠, 但基端几片不一定有。这两端苞鳞约占总鳞的 1/4, 未能发育成种子属于早期败育。

符梅忠等观察表明胚珠早期败育, 即在球果苞鳞基部内仅残留萎缩成小褐色点。他们认为球果开花时, 基部苞鳞几乎紧闭, 顶端几张也是紧包的, 所以, 难以得到花粉, 可能是造成籽粒早期败育的根本原因^[7]。蒋恕、叶培忠和郑郁善等人的研究指出杉木早期败育有一层种皮, 里面有一层退化的珠心薄膜或少许胚乳残留物属空粒和瘪粒^[5,8,9]。它们大多是由于未授粉或授粉未受精所致。

2 胚胎中期败育与空瘪涩粒

何福基的工作表明早在 6 月底原胚细胞和 7 月初的幼胚期就出现败育, 其中幼胚形成前败育最多, 约占涩粒率的 70%~80%^[10]。符梅忠观察到空瘪粒仅有外皮和一层褐色褪化的珠心薄膜或存在干涸的原胚和少量胚乳^[7]。郑郁善认为中期败育的涩粒是不到一半的干涸褐色物质, 属半粒涩粒^[9]。总之, 中期败育, 即幼胚期败育是空瘪涩粒同时发生时期。

3 胚的后期败育与涩粒

蒋恕等认为含单宁种子与有胚种子的差异只是在受精作用之后, 胚胎发育过程中发生的, 原因不清^[5]。叶培忠等观察表明健全种子有正常胚、胚乳和种皮结构, 具有发芽能力, 而后期败育的涩粒种子, 其外形、大小和质量与健全粒相似, 但在解剖构造上差别很大, 具有种皮、含单宁物质的胚乳和残存的胚柄下连接败育的胚^[8]。

郑郁善等认为后期败育的涩粒充满干涸的褐色物质, 有别于中期败育的干瘪涩粒^[9]。它们在发生时间和质量上都不一样。符梅忠认为涩粒是胚发育后期形成, 即 8~9 月籽粒增重高峰期至成熟前形成^[7]。关于后胚败育形成涩粒的高峰期各种报道有些差别, 这可能与各自的观察材料不同有关。

4 胚胎发育与空瘪涩粒的成因分析

4.1 遗传性

何福基对杉木种子园 50 个家系的种子解剖计数涩粒率表明家系间的差异极显著。如 414 号等 7 个家系, 不管各年天气如何, 涩粒率都相当稳定, 变动系数都在 6.2%~9.7% 之间^[10]。郑郁善等在研究无性系筛选性状时指出 45 个无性系单株产量、空涩粒率、优良粒率、中期败育率和后期败育率都存在显著差异, 如建 85 洋 44 和三 14 等属于低涩粒率^[11]。陈晓阳等对 45 个无性系的球果解剖性状作年度间相关分析表明, 可育种鳞、不可育种鳞和种子生产潜力

2 a 的相关系数分别为 0.57, 0.55 和 0.62, 均达到了极显著水平^[12]。由此可见, 球果解剖性状特别是出籽率、可育种鳞数受遗传控制较强, 也是影响种子产量的一个因素。

1995年, 我们对 16个无性系单株采果解剖观察, 发现它们之间的可育种鳞、出籽率和涩粒率有明显差异。可育种鳞平均 33.8片, 不可育的 23片分别占总鳞的 59.5% 和 40.5%。其中, 60号高产无性系的可育种鳞为 67.9%, 而中产无性系 61号为 52.9%。它们的出籽率分别是 6.4% 和 5.5%, 空涩粒率是 25.8% 和 36%。由此认为 60号无性系的球果性状比 61号无性系优良 (表 1)。当然, 球果的各类优良遗传性状并非都同时存在, 而且会受到环境的影响。

表 1 不育种鳞和可育种鳞的性状比较

Table 1 Traits of sterile and fertile seed-scale of cone

无性系号	不育种鳞数与形状		可育种鳞数与形状	大籽粒	小籽粒
	上部	下部	中部	($> \frac{1}{2}$ 正常粒)	($< \frac{1}{3}$ 正常粒)
60	4.0	11.4	34.6	98.8	5.0
61	6.3	17.3	29.4	77.1	11.1
	扇形	半扇形	扇形	每鳞分别有	
	败育胚珠呈黑色点粘着		含空瘪涩饱粒	2.85	0.14
			不育小粒不粘着	2.62	0.37

从表 1 可以看到 2 类种鳞 (苞鳞) 与其发育与败育籽粒性状。值得注意的是茎部苞鳞还有 5~10 片未被计入, 因为它们要更小些又无明显胚珠残存物, 内含黑色点增大直到可脱落的空瘪粒出现, 便把它划入可育种鳞范围。由此推想下部苞鳞内的胚珠发育态也有从不完全到完全的变化过程。加之, 下部苞鳞授粉困难, 胚胎早期败育是必然的。败育留下粘着的黑色单宁物与苞鳞紧包有关。中部可育种鳞两边会受球果的发育环境影响而变化。所以, 表 1 中的 60 号无性系和 61 号无性系各年份和各部位的球果的 2 类种鳞数是有变化的。这也是研究者所关注的。中部可育种鳞, 每片大多含有 3 粒发育种子, 包括空瘪涩饱粒 (表 1)。其中, 未成形小空粒出现多少, 各年份有变化。大小空粒都是未受精的产物, 其差别原因不清。

4.2 自交不孕现象

70 年代, 当时的南京林学院在福建洋口林场进行人工杂交试验, 证明杉木自交不孕和自交可低孕性^[13]。符梅忠等的调查表明瘪粒在树冠的中下部比上部为多, 涩粒均以下部为多, 健全粒以中部为多。他们根据杉木雌球花分布规律及瘪涩粒在树冠各部位的分布情况, 认为自交带来不孕形成瘪涩粒是存在的^[7]。何福基认为异花授粉杉木的自交结果, 有害的隐性基因纯结合的机率增加就会出现涩粒等不良性状^[10]。胡适宜认为自交不亲和, 常因柱头阻碍花粉管的穿入, 不能实现正常的受精作用而导致不孕^[14]。

在自然界, 植物的自花不孕和自花可孕都是存在的, 一切要以充分的实验为依据。杉木是雌雄同株单性花, 树冠各部位的花粉性状与活力是有差别的。有关资料也表明杉木自花不孕与可孕现象都有发生^[13]。据我们观察雌球花枝在开花前后套袋过久, 幼果变小, 苞鳞未能完全闭合而内在蔗糖和脯氨酸含量下降, 导致了授粉不孕现象。所以, 在做套袋自交试验时要小心。

关于树冠上中下部球果的空瘪涩粒的差异,也不能都归结于自交不孕所致。表 2所示 3个无性系株的上中下部的不育种鳞和可育种鳞数之间都相近,但空瘪涩粒率却有明显的规律性变化,即从上至下逐渐递增。另一方面,我们观察到上部空间的花粉粒密度要比中下部低,而上部球果胚珠的授粉率要比中下部高(表 3)。如何解释这些现象?我们认为上部侧枝生长健壮,阶段发育成熟,大多首次结果,且光照充足,空气流通;中部侧枝大多断枝再发,生长不壮;下部侧枝阶段发育年幼,而且光照不足。这些都说明上中下部所处的条件不同,导致树冠上部球果空瘪涩粒率要比下部的低,而饱粒率高。

表 2 树冠不同部位的球果生物学性状

Table 2 Biological traits of cone at different height of the crown

无性系号及 球果部位	球果质量 g·个 ⁻¹	不育种 鳞 %	可育种 鳞 %	空瘪率 %	涩粒率 %	饱粒率 %	出籽率 %	
49	上	10.2	29.7	70.3	16.0	33.6	50.4	6.76
	中	9.5	30.4	69.6	22.5	46.5	31.0	5.36
	下	10.1	31.7	68.3	24.0	53.2	22.8	4.45
60	上	11.5	30.8	69.2	23.4	19.1	57.5	5.62
	中	9.1	34.4	65.6	36.9	20.6	42.5	4.61
	下	10.7	33.5	66.5	37.4	27.1	35.5	4.67
61	上	14.2	41.2	58.8	26.2	14.7	59.1	4.41
	中	15.5	48.4	51.6	38.5	27.4	34.1	4.03
	下	16.2	42.9	57.1	33.7	56.3	16.6	4.02

表 3 树冠不同部位的球果有效授粉率

Table 3 Effective pollination percentage of cones at different positions of the crown

无性系号	授粉率 %		
	上部	中部	下部
49	66.5	31.4	42.9
60	81.0	51.4	30.8

4.3 不良的气候因素

何福基证实了 1978年浙江的杉木种子园涩粒率偏高与当年夏季非常干旱有关,并通过浇水试验降低了涩粒率^[10]。迟健认为在 7~10月杉木种子增重时期,浙闽湘粤各地产区都有干旱季节出现,过长的干旱对种子发育不利^[2]。马常耕的资料表明种子园种子的发芽率、涩粒率和千粒重 3个性状在不同年份和地区变异幅度大,发芽率最高,涩粒率次之,千粒重最小。这反映出生态因子对前 2个性状的变异有更大影响^[15]。吴琼美对杉木传粉生物学的观察表明,晴朗、干燥的天气伴随一定的风力是花粉传播的必要条件,并与传粉后幼果的发育、胚珠所接受花粉多寡及种子发育有密切关系^[16]。

我们也观察到气候对花粉撒布和授粉的影响。阴雨时花粉很少飞散,几乎等于零。晴天无风时树冠上部的花粉约有 300粒·cm⁻²,较下部低 3.1倍。在有微风时,各部位花粉量增加约 50%,上部授粉率可达 66%~81%。1993年,横畈杉木种子园花期多雨,较之 1995年正常气候的坐果率降低 15.0%,出籽率减少 2.2%,空瘪涩粒率增加 21.0%。

表 4 是 1994 年和 1995 年不同气候条件下的 3 个无性系球果籽粒发育情况。1994 年春季花期低温受害,坐果率只有 30.0%,球果变小,不育种鳞增加而可育种鳞减少 10 多片。同时,空瘪涩粒率显著增加。1993 年花期多雨,我们在浙江林学院内试验地进行了在自由授粉基础上外加人工辅助授粉的试验,结果列表 5 当天晴时,采下雄球花枝对着要授粉的雌球花轻拍撒花粉。当年 11 月初采果考种观察表明,经人工辅助授粉可减少空瘪涩粒率 28.0%~31.0%,增加饱粒率 30.0%~34.0%,而且出籽率和发芽率也相应增加。

表 4 不同年份球果籽粒的发育情况

Table 4 Effect of different years on seed development of cones

无性系号	年份	不育种鳞数		可育种鳞数	各类种子比值		
		上部	下部	中部	空瘪粒率 %	涩粒率 %	饱粒率 %
49	1994	8	27	42.2	17.9	34.3	47.8
	1995	10	23	53.0	9.1	21.6	69.3
60	1994	10	18	52.5	17.6	37.6	44.7
	1995	5	16	67.2	7.2	17.4	73.4
61	1994	9	17	50.0	15.0	42.2	42.3
	1995	5	18	60.0	6.9	28.7	64.3

说明: 1994 年花期低温冻寒, 1995 年气候正常

表 5 人工辅助授粉对球果籽粒的发育影响

Table 5 Effect of artificial pollination on improving seed quality

无性系号	授粉方式	空瘪粒数	涩粒数	饱粒数	总粒数	出籽率 %	发芽率 %
34	自由授粉	23	31	44	98	5.2	42
	外加人工	14	28	59	101	6.3	64
43	自由授粉	18	26	37	81	4.7	45
	外加人工	12	20	51	83	6.1	56

此外,杉木种子园光照不足会减少林木花芽分化,也会影响球果的正常发育,增加种子空瘪涩粒。位于阳坡山顶的植株比北坡山麓的开花结果多,千粒重高,空瘪涩粒低^[2,8]。一般,林分郁闭度不能超过 0.6~0.7。由于树冠郁闭过大,林内光照不足,会减少枝叶的光合作用速率与光合产物的积累,也会影响对球果养分的供给,使病虫害容易发生,增加种子空瘪涩粒率。

4.4 涩粒与健全粒的生理生化差异

近年来,郑郁善等对涩粒成因进行了生理生化的分析探讨。一方面对涩粒和健全粒种子内的生化成分进行比较,发现涩粒种子的有机酸和单宁含量显著高于健全种子,而蛋白质、淀粉、可溶性糖和氨基酸含量都明显低于健全种子。内源激素检查表明,涩粒中的赤霉素和吲哚乙酸全部被分解,脱落酸有积累。另一方面,对枝叶进行了氧化还原酶类和微量元素的分析,发现了与涩粒形成的相关现象。他们经统计分析后认为枝叶中多酶氧化酶活性与种子涩粒率成正相关;过氧化氢酶含量与涩粒率存在负相关;过氧化物酶与涩粒率存在显著的负相关。此外,还有枝叶中的单宁含量与涩粒呈正相关,pH 值过高可导致涩粒形成。铜、锌、硼可减少涩粒形成^[10]。

这些生理生化的检查是有意义的,但是,有些结论还是值得探讨。因为,任何一个生理指标,只能反映当时组织器官生理功能的一部分。例如,枝叶测定的酶类活性是在 4~5月,种子测定是在 11月,而涩粒的发生是在 8~9月。这种生理过程的相关如何调节呢?如果说多酶氧化酶是形成涩粒单宁的重要中继酶,应该在涩粒形成期间同时测定相应材料的酶活性的动态变化才可比较。还要尽可能寻找酶与酚基质发生反应的触发因子。因为,组织中的多酚酶类活性高并非就会产生醌类与单宁酸物质。

综上所述,杉木球果的空瘪涩粒形成,特别是高涩粒的发生是一个复杂的胚胎发育问题。授粉与受精是一个重要环节,后胚发育也是一个重要环节。它受到遗传、生理因子与环境因素的调节。至今,我们对它的了解还不多,这将有赖于胚胎细胞学与分子生物学的研究。

参 考 文 献

- 1 施季森. 杉木. 见: 沈熙环主编. 种子园技术. 北京: 北京科学技术出版社, 1992. 1~7
- 2 迟健. 初论杉木种子园的园址选择. 林业科学研究, 1988, 1(1): 57~65
- 3 管康林, 严逸伦, 郑钢. 杉木发育生理研究. 浙江林学院学报, 1994, 11(2): 105~115
- 4 管康林, 严逸伦, 郑炳松. 杉木花芽分化与含氮物质及其内源激素的作用. 浙江林学院学报, 1996, 13(3): 248~254
- 5 蒋恕. 杉木开花结籽的解剖学观察. 南京林产工业学院学报, 1980, (1): 109~115
- 6 余象煜, 李平, 顾建英, 等. 杉木的胚胎发育及淀粉动态. 杭州大学学报, 1984, 11(1): 110~114
- 7 符梅忠, 傅远志, 蒋国洪. 杉木籽粒败育的研究. 浙江林业科技, 1989, 9(2): 15~20
- 8 叶培忠, 陈岳武, 蒋恕. 杉木种子生活力变异的研究. 南京林产工业学院学报, 1981, (3): 22~32
- 9 郑郁善, 俞新妥, 罗水河, 等. 杉木种子园丰产的生理生化性状相关研究. 福建林学院学报, 1993, 13(2): 105~112
- 10 何福基. 杉木种子涩粒成因的初步研究. 种子, 1985, (6): 4~6
- 11 郑郁善, 俞新妥, 林开敏. 杉木种子园管理和建园无性系筛选的研究. 福建林学院学报, 1992, 12(3): 327~333
- 12 陈晓阳, 李文刚, 潘奇敏, 等. 杉木种子园球果解剖性状的研究. 北京林业大学学报, 1996, 18(3): 42~47
- 13 南京林业工业学院等. 杉木种子园结实状况分析. 南林科技, 1977, (3): 34~41
- 14 胡适宜. 被子植物胚胎学. 北京: 人民教育出版社, 1982. 128~129
- 15 马常耕. 杉木种子园种子生物学特性的地区及年度变异. 林业科学研究, 1989, 2(1): 59~66
- 16 吴琼美, 樊汝汶, 肖石海, 等. 杉木传粉生物学的观察. 南京林业大学学报, 1995, 19(1): 47~51

Guan Kanglin (Zhejiang Forestry College, Lin'an 311300, PRC). **Comprehensive Analysis on Causes for Hollow, Kernel and Woody Seeds of Chinese Fir Cones.** *J Zhejiang For Coll*, 1997, 14(1): 88~93

Abstract Definite divisions were made about the developing stages of Chinese fir seeds and about the periods in which hollow, kernel and woody seeds formed in embryo abortion. The causes resulting in hollow, kernel and woody seeds were analysed in heredity, self-infertility, bad climatic factors, and biochemical components in comparison between woody seeds and good seeds. High ratio of woody seeds, a complex problem of cone embryonic development, was related to heredity, pollination and environment.

Key words Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*); seeds; embryo; development (biology); abortion (genetics)