

响叶杨(*Populus adenopoda*) 种子的形成及其寿命*

吴琼美 樊汝汶

(林学系)

摘 要

用显微技术及软X射线摄影,定位观察响叶杨种子发育过程中的形态变化与胚胎发育的对应关系。根据观察、试验的结果,讨论了环境条件与种子寿命的关系;还测定了响叶杨种子寿命的变化规律及其影响因素,探索延长该种子寿命的方法。

响叶杨是我国开花最早的杨树。雌、雄花成熟期相近,每年大量结实,种粒细小,无休眠习性,成熟种子飞散落地后很快萌发。幼苗嫩弱,一遇逆境,随即夭亡,种子生命力难于保存,推广繁殖及种子交换有一定困难,被列为种子寿命短暂的代表种之一。为探明响叶杨种子寿命短促的生物学原因,我们观察了该种子的胚胎发育过程,并探讨了在不同贮藏条件下延长种子寿命的方法。

材料和方法

1974年起,在本院树木园选择正常结实的栽培植株进行定株观察。对种子成熟过程的形态变化及种子寿命进行了定期测定;并将单株采集的种子置于不同温度、相对湿度条件下贮藏。应用林木种子检验方法,定期检测发芽能力,实测种子寿命,寻找其间差异。试验重复四次。

1981年,在原有基础上应用胚胎学研究法连续观察^[2]。在固定解剖材料的同时,应用软X射线摄影术对固定枝条拍摄透视照片,观察种子发育中的动态变化。花序发育前期及果实生长后期每五天拍摄一次,盛花期每天拍摄两次,其他各阶段每天拍摄一次。对形态变化和胚胎发育同时进行观察。

* 陈幼生副教授参加了部份工作,并始终给予热情指导,谨此致谢。

结 果

一、种子的形成

响叶杨为单性花，雌雄异株，雄花于小孢子母细胞时期越冬，雌花于珠心原始体时期越冬。一月中旬叶芽呈圆锥形，花芽呈卵圆形。二月十一日，雄花序的芽鳞张开，苞片伸长，露出于芽鳞外，整个花序呈棕褐色绒毛状（图版 I：1）。这时花药中有小孢子母细胞，也有小孢子四分体，而更多的是单核花粉的收缩期（图版 I：2，c、d）。二月廿四日前后，雄花序继续伸长，花药发育膨大，花粉粒变得充实饱满，花粉粒由单核分裂成二核花粉，形成具有生殖核和营养核的结构（图版 I：2，e）。三月五日前后，雄花序花轴伸长，花序结构显得松散，花药丰满，生殖核分裂为两个精核，出现了少量的三核花粉（图版 I：3，f）。至三月九日前后，花药开裂，花粉散落。这时花粉粒中既有三核花粉，也有二核花粉，但以二核花粉居多。撒粉后，雄花序干枯，三月十日以后陆续掉落。雄株继而开始展叶，无论雌株、雄株在嫩叶基部有两颗红色腺体，幼叶背面有白色绒毛。

雌花芽早春二月前外形变化不大。在雌花序苞片外露期间，雌花芽仍为芽鳞包被于孢原细胞时期。二月廿四日前后的切片中，孢原细胞（图版 II：1，a）经分裂分化形成大孢子母细胞和珠心细胞（图版 II：1，b）。从外部形态上观察，其发育过程似乎比雄花慢；三月六日雌花序才从苞片中伸出（图版 II：2），而珠心内已是大孢子时期。三月六日至十一日前后，大孢子通过连续三次有丝分裂形成二核、四核、八核胚囊；在外观上，雌花序迅速伸长（图版 II：3，c、d），随后雌配子体成熟。三月八日前后（图版 II：3）柱头二裂、伸展，稍发亮，经人工授粉四小时之后，在柱头压片上观察到花粉粒已开始萌发。这与同属的小叶杨相似^[3]。三月十六日前后完成双受精过程^[2]。受精后，子房膨大，果序伸长（图版 III：1）。合子经短暂休眠后，开始分裂。三月廿二日左右，果序继续伸展，子房内已是球形胚阶段（图版 III：a）。三月廿七日前后，开始子叶的分化（图版 III：2 b、c）。至四月二日，子叶占整个胚体的二分之一。四月六日前后，胚体增大，充满整个胚囊腔。四月十日前后，果序充分伸展（图版 IV：1，2）胚根分化完善，胚芽也已形成（图版 IV：4，e、f、g）。珠被发育为种皮，其种皮仅由 4—5 层细胞组成。软 X 射线跟踪摄影照片中测出的自受粉起到种子形成果穗外形的增长过程，如表 1 所示。

表 1 发育期间果穗增长过程

项 目 \ 日 期	3 日	8 日	3 月 13 日	3 月 18 日	3 月 23 日	3 月 28 日	4 月 2 日	4 月 7 日
果穗长(厘米)	2.48	5.60	9.00	11.56	13.62	14.5	14.4	
平均每天增长量(厘米)		0.62	0.68	0.51	0.41	0.18		
增长率(%)		125.40	60.71	28.44	17.82	6.46		

从表 1 可见，从受粉开始到花粉管进入胚囊的阶段，即从三月十三日到三月十八日，果穗生长最快，平均每天增长 0.68 厘米，到合子分裂、胚分化时期，生长速度减缓，直至子叶形

成之后，生长量很小，渐趋稳定。由此可见植物体内部组织的分化、生长与外表形态的变化是相对应的。

四月廿日之后，种子发育完成，进入成熟前养份积累时期。果穗及果实外形不再增大，败育种子也能从射线照片上清晰看出（图版Ⅳ：2，b）。种子已接近成熟。四月廿二日左右种子脱落（图版Ⅳ：3，c、d）。

根据解剖切片观察，在胚囊发育过程中，伴随着种子的传播工具——“种缨”发育。在胚囊发育期间，胎座表皮细胞已开始突起并延伸，到球形胚时期，即包围整个胚珠；到种子成熟时，成为种子基部附带的长毛。这种由胎座表皮细胞发育成的单细胞白色纤维状物，结构疏松似棉毛，其体积为种子的十倍以上，重量仅为种子重量的十分之一，因而能携带种子随风飘扬，四处传播。

成熟的响叶杨种子，在气干状态下呈匙形。种子长径为1.5—3.5毫米，以2.5—3毫米居多；短径在1—2毫米，以1—1.5毫米为主。种粒厚0.5毫米。种皮纸质。千粒重1—1.5克，每斤种子40至50万粒。

二、种子的寿命

种子寿命是指种子的生活力在一定环境条件下所能保持的期限^[4]。在农业上，以群体的半活期为该种子的寿命。响叶杨种子向来被认为是寿命短、采集难的代表种。为确切掌握其规律，我们实测了种子在不同环境条件下生活力的丧失过程。

（一）自然成熟、脱落于裸地的种子

这类种子是指充分成熟、蒴果开裂、没有任何人为管理措施干预而自然飞散落地的那些种子。由于这些种子已在母树上得到充足的养份，物质积累达到最高水平，种子具有最强的活力，落地后只要得到适宜的水分、温度，种子极易萌发。据几年来在南京地区观察，响叶杨种子成熟时常有阴雨天气，气温较高，水份充足，因而种子落地后24小时胚根即开始突破种皮，根尖环毛迅速生长，将幼嫩小苗固着于地面，这时如果林地土壤疏松、湿润，幼苗就得以生长，并可望长成幼树。但实际上，多数幼苗在自然条件下常处于逆境，不能满足生长的需要；土壤板结、林地裸露干湿无常，都会导致幼苗干枯死亡。而这一现象持续的过程又只有3—5天。一九八〇年，我们曾在响叶杨林下调查幼苗萌发及保存情况：种子脱落后第三天，在一平方米的样方内共有幼苗265株；经过三个晴天，幼苗开始干枯、死亡；十天无一幸存。这表明，在自然条件下要以种子的形式延续生命的可能性是很小的。待到种子成熟、脱落后再收集也是不可能的。

（二）人工采集，普通干藏

我们应用物候观察的方法，掌握种子成熟的时间，上树采集果穗。经阴干、脱粒、净种、筛选取得响叶杨净种。随即用纱布袋盛装置室内通风、干燥处。对所处环境的温度、湿度不加人为控制，令其与自然条件相一致。逐日实测种子的含水量，抽样测定种子的发芽率，在同一方法和一致的条件下测定种子的自然寿命。由表2看出，自采集、处理后，种子的含水量迅速下降，十天之后，其含水量即与所处环境达平衡。其平衡含水量随大气相对湿度的变化而波动。当含水量降至一定水平，大气湿度又相对稳定时，种子发芽能力也保持相对的稳定。如在采集处理后的第11天到第23天时，含水量在10%左右。其间经历十二天，相应的发芽率也稳定在一定的水平上。而当含水量回升到15%以后，发芽能力又迅速下降。从

实测情况看出，收集的种子如采用普通干藏的方法，其寿命可达30天左右，比脱落于裸地而不加管理措施的种子寿命可延长几倍。同时也看出，种子含水量与种子发芽率的保存关系极大。

表 2 普通干藏的响叶杨种子发芽率与含水量变化过程*

采集后天数	1	3	5	7	9	11	13	15	18	23	29	32	33
含水量(%)	48.0	16.8	15.6	12.6	11.4	10.8	11.2	9.9	10.5	10.8	15.3	15.7	15.0
发芽率(%)	95	92	85	84	82	68	70	63	61	61	60	30	5

* 选用1974年测定的数据。在往后几年测定中也显出相似的规律。

(三) 密封真空干燥处理，室温贮藏

将精选过的种子置于干燥密闭的容器内，使之与外界大气隔绝，不受外界相对湿度的影响。种子的含水量稳定在容器内干燥剂所能控制的范围内。做法是：先将种子预干，使含水量降至7.5%，用纱布袋包装后贮于真空干燥器内；干燥器下部放置无水氯化钙，以继续降低种子含水量；并用真空泵抽气，降低容器内压力，减少空气。随后将容器置于室内自然温度条件下，分期抽样检查种子发芽率。这一处理收到较好效果：种子贮藏一年后，含水量降为4%，发芽率仍保持95%；存贮二年之后，种子仍有发芽能力。经幼苗测定，在种子发芽后十天内，幼苗保存率达85%。

(四) 聚乙烯薄膜包装，低温贮藏

我们将一批含水量为8.3%、发芽率为90%的种子，用双层聚乙烯薄膜包装、封口，置于普通冰箱中，温度控制在0℃左右，以形成密闭、低温的贮藏条件。据贮藏375天后测定，含水量增高到11.7%，发芽率下降为60%，发芽十天后幼苗保存率仅为36%。这种方法，由于袋内没有控制湿度的条件，因而在低温环境中种子含水量随着上升。种子含水量提高，导致种子寿命缩短。

由此可见，不同贮藏方法对响叶杨种子发芽能力具有不同的影响。为此，我们又将发芽率为95%的一批种子，贮放在0—3℃及25℃两种温度下，并按其不同含水量分别实测发芽能力的丧失情况，结果如表3所示。

表 3 不同贮藏条件下响叶杨种子的发芽能力

温 度		0—3℃			25℃		
发芽率 (%)	含水量 (%)	7.1	8.7	15.9	6.0	8.4	15.2
	17	79	68	69	79	67	0
	33	75	65	41	59	48	0
	116	48	31	0	0	0	0

由表3可见，在25℃温度下贮藏的种子，其发芽能力在一个月后全部丧失。其中含水量

为6%的种子还能保存59%的发芽能力，而含水量为15.2%的则完全丧失发芽能力。这种贮藏温度和普通干藏的条件相似，对延长寿命效果甚微；在低温（0—3℃）下，可相对延长保存期，但必须严格控制贮藏环境的相对湿度。

以上各种试验表明，延长响叶杨种子寿命的方法，以真空密封干燥贮藏为最好。含水量为4%的真空干燥条件比普遍的干燥冷藏更为理想。仅有低温条件，不降低含水量，是不能延长种子寿命的。降低含水量虽有保存种子发芽能力的作用，但也有一定的限度；只注意这一条件而忽视温度条件的控制，也不可能收到良好的效果。图1为根据各种测定结果绘制的响叶杨种子存活曲线，供参考。

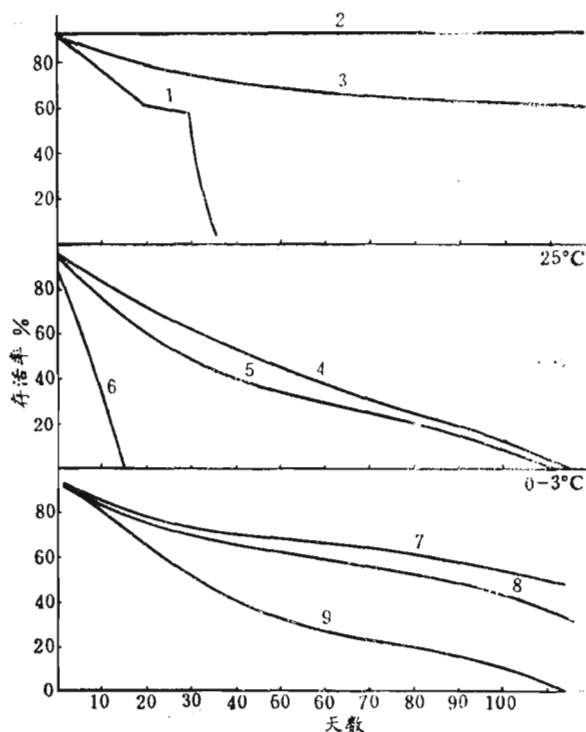


图1 响叶杨种子存活曲线

- 1—人工采集，普通干燥；
- 2—密封真空干燥处理，室温贮藏；
- 3—薄膜包装，低温贮藏；
- 4—25℃恒温，含水量6.0%下贮藏；
- 5—25℃恒温，含水量8.4%下贮藏；
- 6—25℃恒温，含水量15.2%条件下贮藏；
- 7—0~3℃低温，含水量7.1%；
- 8—0~3℃低温，含水量8.7%；
- 9—0~3℃低温，含水量15.9%。

讨 论

自然界中种子类别繁多。种子寿命长短不一，多数只能存活1—2个生长季节，长者能达几百年甚至几千年。杨树种子是被大家公认的“短命种子”，成熟种子无休眠习性，在自然条件下只能存活几天；即使人为加以保护，其寿命也远较其他树种为短。从胚胎发育看来，这与杨树种子孕育时间短、养份积累少有关。常见的杉木种子的发育，从受精到种子成熟五个月左右^[5]，刺槐种子发育需四个月左右^[6]，松树一般经历三个年度^[7]，而响叶杨由于自配子体发育完备，经传粉、受精到种子成熟脱落只有五十天左右。这在乔木树种中为数是不多的。

响叶杨先花后叶。三月廿日左右，正是幼果迅速发育时间，而叶芽也同时膨大，在种子发育过程中，伴随着幼叶的生长。四月十日前后，种子形态发育完备，需继续积累养分时，嫩叶生长极快。生殖生长与营养生长同时并进，必然会造成养分的积累与供应的矛盾。种子活力的增强，需要依靠它在成熟脱落前几天的物质积累，否则幼苗生长差，播种后幼苗保存率低。由表4可见，同一树上的种子采收时间前后仅差5天，幼苗保存率却相差四倍多。同时，由于养料积累少，种子的耐贮性也差。当然，要确认这一点，还需要做组织化学的研究，但从加强种子经营工作来说，对于杨树这类树籽的采集，必须掌握最恰当的采种时间，采集充分成熟的种子，唯此才能获取活力最高的种子。

表4 响叶杨种子采集期与幼苗保存率的关系

采种日期	发芽率(%)	十天后幼苗保存率(%)
4月13日	98	20
4月14日	96	40
4月16日	95	60
4月17日	95	94

种子的寿命与种子固有遗传特性有关，而这些特性的形成又是与生长环境相适应的结果。响叶杨种子成熟于初夏，这时的温度、湿度适于种子萌发。从种子形态上看，响叶杨种皮纸质，仅由4—5层细胞组成^[2]，保护性能差，对外界条件敏感，生活力易衰败。从种子萌发速度可看出种子内的生活力的差异。由表5可见，种子在4月21日成熟。在成熟前几天

表5 响叶杨种子从置床到萌发所需时间 (1980年)

测定日期	4月17日	4月19日	4月21日	5月25日	6月5日
置床到萌发所需时间(小时)	96	48	24	36	48
发芽率(%)	12	63	95	41	14

采集的种子，发芽率低，发芽所需时间长；而在25日以后采集的种子，发芽速度渐次变慢，发芽率也下降，唯有4月21日采集的种子，发芽时间最短，发芽率最高。前者是由于种子未

充分成熟，后者则是由于种子趋于衰败生活力下降的缘故。至六月五日，种子已濒临死亡，平均发芽时间达48小时。在寿命测定中看出，干燥、低温有利于延长寿命，但任何一种措施都难以完整保存种子的活力。因此在生产上应选择最好的贮藏条件，在一定期限内，最大限度地保存种子的活力。可以认为，在目前条件下含水量4—5%、温度0—3℃是保存响叶杨种子的理想条件。

响叶杨种子体积小、重量轻，附生的“种缨”携带种子随风飘扬，一遇蒴果开裂，则满天飞絮。及时采种是生产上关键措施。在晴朗天气里，这一过程在廿四小时内即可完成。据观察，响叶杨种子的成熟脱落过程有其规律性，可概括为三个阶段：早期，脱落的种子多数为发育不良，未充分成熟，或受虫害的籽粒，瘦小干瘪，发芽率极低，据测定仅3%，采集这样的种子是没有生产意义的，但它预示着种子即将大量成熟；盛期，蒴果大量开裂，种子随风飘扬弥漫空中，这时的种子，种粒饱满，生命力强，发芽率高，一般都在90%以上；末期、在大量飞絮之后，还有少量果实残存树上，常能保存3—4天。这些果实是发育极差，有的只有“种缨”没有种子，尚存的少量种子质量也很差，发芽率最高只有3%。所以在采种工作中要抓紧时机，适时采集。

此外，响叶杨种子的成熟脱落时间还与当年天气条件有关。据几年观察，每当天气晴朗、空气相对湿度低时，蒴果开裂快；种子飞散时间短。反之如在即将开裂时遇上阴雨天气，则蒴果延缓开裂，已经开裂的也会重新闭合，待天气转晴再行开放；如遇连续阴雨，则会招致果穗落地，种子霉烂。由于各年具体天气不尽相同，因而种子的脱落期也不一致。据观察前后可相差7—8天(表6)。从物候学角度看，这几年成熟时间的差异可能与当年气温有关。每当三、四月积温高时，种子成熟期就相应的提前。如1974年3、4两月的积温为746.9℃，成熟期为4月17日；而1979年同期的积温为670.8℃，脱落期推迟到4月20日。

表6 响叶杨种子成熟时间 (南京)

年 份	1974	1975	1976	1979	1980	1981
成熟时期	4月17日	4月21日	4月26日	4月20日	4月21日	4月22日

总之，响叶杨种子的采收是一项时间性很强的工作。既受种子本身发育阶段的制约，又受天气条件的影响。所以我们认为要做好这一工作，一方面要进行生长发育过程的观察，另一方面要注意当年的天气条件。要建立一套严密的种子采收制度。

响叶杨种子的寿命并非一般所说的那么短。不过对播种而言，最好是随采随播，如不及时播种，要采取相应的措施。否则一个月后发芽能力急剧下降。从试验测定来看，可采取的措施有：降低含水量，将含水量降至4%左右可以保存一年，降低贮藏温度，将种子贮于0—3℃下，也可以保存一年。干燥低温，或干燥密闭贮藏都有助于延长子种寿命。

参 考 文 献

- [1] 农林部林业局, 1975, 我国主要造林树种, 农业出版社。
- [2] 樊汝汶等, 1982, 响叶杨 (*Populus adenopoda Maxim*) 种子发育的胚胎观察, 南京林产工业学院学报, 第 3 期。
- [3] 李文钊等, 1982, 小叶杨种子发育的胚胎观察, 林业科学, 第 2 期。
- [4] 浙江农业大学种子教研组, 1980, 种子学, 上海科技出版社。
- [5] 蒋恕, 1980, 杉木开花结籽的解剖学观察, 南京林产工业学院学报, 第 1 期。
- [6] 周琴宝, 1980, 刺槐的胚胎学研究, 南京林产工业学院学报, 第 3 期。
- [7] T. T. Kozlowski, 1972, *Seed Biology*, Vol. I.

THE DEVELOPMENT AND LIFE-SPAN OF THE SEED OF *POPULUS ADENOPODA MAXIM*

Wu Qiongmei & Fan Ruwen

(Department of Forestry)

Abstract

This paper deals with the homologous relationship between the change of the seed shape and embryo growth in the course of development of *Populus adenopoda Maxim.* seeds by means of the fixed position observation under microtechnology and X-ray photography.

Relations between the life-span of the seeds and their microenvironment have been discussed on the basis of the results of observation and experimentation. The regular pattern of the change and factors effecting the life-span of *Populus adenopoda Maxim.* have been determined and possible ways to prolong the life-span of the seeds discussed as well.