

植物种子皱缩的形成机理及研究概况

赵鑫, 张春宝, 张井勇, 闫昊, 赵丽梅*

(吉林省农业科学院, 长春 130033)

摘要: 植物种子的皱缩现象是种子劣化的一种形态。皱缩种子的产生, 不仅严重影响种子的外观品质, 还会使种子活力和发芽能力显著下降。目前, 皱缩种子的产生已经成为制约杂交大豆、杂交小麦和甜玉米等作物大规模制种的难题之一。然而, 在植物皱缩种子的形成机理及改良方法方面, 虽然有一些研究, 但缺乏系统性。本文对植物种子皱缩的发现和定义、评价方法、影响因素、形成机理和改良方法等进行系统归纳和总结, 以期为科研人员研究、解决这一问题提供参考和借鉴。

关键词: 植物; 皱缩种子; 研究概况

中图分类号: S330.2

文献标识码: A

文章编号: 1003-8701(2018)02-0021-05

A Review on Formation Mechanism of Shrinking Plant Seeds

ZHAO Xin, ZHANG Chunbao, ZHANG Jingyong, YAN Hao, ZHAO Limei*

(Jilin Academy of Agricultural Sciences, Changchun 130033, China)

Abstract: Shrinking seeds is a form of seeds deterioration in plants. The appearance of shrinking seeds not only influence exterior quality of seeds, but also lower seed vigor and germination ability. At present, shrinking seeds has already become constraints of large-scale of seeds production in hybrid soybean, hybrid wheat and sweet corn. There are some studies on formation mechanism and improvement methods of shrinking seeds, however, it is scattered and lack of systematic summary. The discovery and definition of shrinking seeds, as well as its evaluation methods, influence factor, formation mechanism and improvement methods were summarized in the paper to provide reference to help researchers to understand and resolve this problem.

Key words: Plant; Shrinking seeds; Review

植物种子皱缩是植物种子劣化的一种形态, 在花生^[1]、小麦^[2-4]、大豆^[5]、豌豆^[6-7]、玉米^[8]、拟南芥^[9]、棉花^[10]等植物中时常发生。皱缩种子的产生不仅严重影响种子外观品质, 还会使种子活力、发芽率、发芽势显著下降。目前, 植物皱缩种子的产生已经成为制约杂交大豆^[11]、杂交小麦^[12-13]和甜玉米^[14]等作物种子品质提高的难题之一。本文就植物种子皱缩的影响因素、形成机理和改良方法等进行归纳和总结, 结合近年来开展的相关研究, 以期为科研人员研究、解决这一问题提供参考和借鉴。

1 植物种子皱缩的发现和定义

收稿日期: 2017-11-23

基金项目: 国家重点研发计划(2016YFD0101502); 吉林省科技厅重大科技攻关项目(20170201001NY)

作者简介: 赵鑫(1984-), 男, 助理研究员, 博士, 主要从事作物生理生态研究。

通讯作者: 赵丽梅, 女, 博士, 研究员, E-mail: l_mzhao@163.com

关于植物种子皱缩的定义, 目前并没有公认、统一的说法。笔者结合皱缩种子的形态特征, 将植物种子皱缩做如下概括, 即植物种子皱缩是指植物种子在成熟期无法正常归圆, 致使种皮皱缩不平滑、粒型不规则的现象。

植物种子皱缩现象在自然界广泛存在并早已有之, 然而最早系统研究这一现象并总结规律的是现代遗传学之父—孟德尔。19世纪60年代, 孟德尔用豌豆做杂交试验时发现成熟豌豆种子粒型遗传的规律, 即圆形(RR, Rr)和皱缩(rr)种子的出现是受一对等位基因控制的单基因完全显性遗传^[15]。

后来在杂交小麦、杂交大豆、甜玉米、花生等作物上又陆续发现种子皱缩现象, 在研究其形成规律时, 发现除单基因完全显性遗传模式以外, 环境因素(过快脱水)^[16]、雄性不育基因^[17-18]、自然突变^[19, 9]、种子成分^[14]、淀粉酶的活性^[12]、土壤养分^[20]等因素都会引起植物种子的皱缩。由于植物

种子皱缩现象普遍是由胚乳缺失或过小造成的,因此许多学者又把种子皱缩称之为胚乳突变,将皱缩种子的载体称为胚乳突变体。

2 植物种子皱缩程度的测量和评价方法

种子饱满度是可以衡量植物种子皱缩程度的指标之一。种子饱满度不仅能综合反映植株生长发育的情况和抗病性、抗逆性的强弱,同时也是衡量籽粒商品价值的重要指标。种子皱缩会对种子的发芽率和后期苗势有显著负面影响^[21-22]。因此,各类作物的育种家对种子饱满度这一性状都非常重视,在选育过程中,都会考察种子饱满度。

种皮的光洁或皱缩程度是种子饱满度直观、形象的含义,因此,种子的表面积应当是理想的饱满度衡量指标,但种子的表面积至今没有准确、便捷的测定方法。而对种子饱满度的定量描述是研究其遗传规律、生理过程和改良方法的前提条件。严威凯^[23]研究种子吸水后体积膨胀幅度与目测饱满度的关系,指出二者之间的吻合程度很差。在测定过程中,皱缩种子吸水 48 h 后,仍然未能达到最大体积,而饱满的种子也仍然有较大的体积增加幅度;而千粒重与目测饱满度的关联度也很低,说明二者之间虽然相互关联,但并不是相互决定的因素,因为无论种子是大是小,都可以是饱满的或皱缩的。

Salminen 等^[24]在研究小黑麦种子皱缩问题时提出充实指数的概念。随后,张晓龙等^[25]在小麦育种研究中,将充实指数作为衡量种子饱满度的方法。但是,现实中更加关注的是收获、风干后的种子的皱缩程度。因为籽粒在充分脱水后,无论饱满度有多高,种子的体积都不可能达到灌浆过程中的最大籽粒体积。而充实指数恰恰反映的是一个现实的种子与其生长发育过程中最大体积的比值。因此,充实指数无法准确、可靠地反映出脱水后种子的皱缩程度^[26]。

严威凯^[23]在研究衡量种子饱满度的几种测定方法之后,又提出“水介容重”和“气介容重”两种衡量种子饱满度的指标。所谓水介容重,是指样本重量(g)与水介容积(mL)之比,单位是 g/mL。该指标将种子籽粒间隙的介质换成水,通过测定容积,其结果能准确地反映出一定数量种子的容积。经验证,该方法利用水的黏滞特性及种子比重与水浮力的关系,算出的结果能够比较准确地测定出植物种子的饱满程度,并且还能够得到种

子比重的值。另一方面,所谓气介容重,即常规容重,是仅次于水介容重的饱满度指标。在种子量较少,无法破坏性测定,样本需要保留时,是最简单、可靠的种子饱满度指标。

因为无论是水介容重还是气介容重,都只是衡量种子饱满度的间接关联指标,无法直接用来描述种子饱满度。因此,程顺和等^[26]用现实中干种子的长、宽、高模拟饱满种子的体积,在分析大量数据的基础上,构建了计算种子饱满度的模型,即所谓的 D 值。

3 植物种子皱缩的影响因素

植物种子皱缩现象在自然界普遍存在,很多学者都对此现象做过研究,然而得出的结论却相差很大。就种子皱缩的形成原因而言,诸如籽粒形成期的高温干旱、土壤缺钙、自然突变基因、种子成熟期淀粉酶的活性等都被认为是导致植物种子皱缩的原因。

3.1 栽培环境

植物生长环境的高温、干旱等极端气候的剧烈转换及土壤养分等因素都会引起种子皱缩问题的发生。这类由栽培环境的变化引起的种子皱缩问题,多见于与大豆有关的报道之中。彭玉华等^[5]指出原产于中国北方地区的很多大豆品种及中间材料,在黄淮海地区及南方地区种植时,在种子成熟脱水后普遍产生种子皱缩现象,对种子活力有很大的负面影响;同样,原产于北美及其他寒冷地区的大豆遗传材料在夏季温度较高的亚热带地区都普遍会发生种子皱缩。究其原因,可能与鼓粒后期大豆植株的持水能力发生变化有关。日本 hattori 等和 Ichikawa 等在这方面也有很多报道^[27-28],在日本的山形县、北海道等地,由于成熟期的大豆在含水量还很高的时候,突然遭遇剧烈的高温干旱,引起脱水过快,发生种子皱缩。

3.2 自然突变

由自然突变引起的种子皱缩是目前报道最多的。在花生、玉米、水稻、向日葵、拟南芥等植物中,由自然突变引起的种子皱缩被广泛报道,经过人为定向选择,育成一系列皱缩突变体。在花生中,骆兵^[29]使用花生皱缩突变体 05D677 与几种普通花生品种比较后发现,05D677 的干物质积累速率极显著低下,而 DXP 合成酶基因表达量的下降可能是其深层次原因;玉米中的 ae1 突变体^[30]、sh2 突变体^[31]、bt1 和 bt2 突变体^[32]都具有皱缩表型;水稻中,Yano 等^[33]利用化学诱变剂处理水稻种子,

育成一系列不同类型的胚乳突变体,其中的4种具有皱缩表型,并依据种子的糖分含量和皱缩形态命名为Su、shr-1s, shr-1a和shr-2突变体;向日葵中,Venegas-Caleon等^[34]利用叠氮化合物处理种子,在后代中筛选出具有皱缩表型的CAS-7突变体,该突变体由于缺乏叶绿体,在播种后会经历12 d的生长迟滞;拟南芥中,Focks and Benning^[35]发现了种子含油率很低且具有皱缩表型的wri1-1突变体;大麦中,Risø1508、seg突变体分别由于赖氨酸含量过高或籽粒充实度不够,导致皱缩种子大量产生^[36-37]。

4 植物种子皱缩的形成机理

按照植物皱缩种子形成的原因,大致上可分为二类。第一类是由物质代谢相关的基因突变、过量表达等引起的种子营养代谢失调型;第二类是因外界温湿度变化、土壤元素失衡等引起的种子发育进程受阻型。

4.1 种子营养代谢失调引起的种子皱缩

在第一类植物种子皱缩的类型中,由于某些酶活性下降或过量表达导致有机物代谢失调,引起库器官中淀粉、可溶性糖、游离氨基酸等小分子物质的过度消耗或过度积累。这个过程又分为2个亚类。第1亚类中,种子成熟后期,某些代谢酶的活性突然提高,导致成熟种子胚乳中的淀粉被提前过度消耗,引起胚乳过小,种子皱缩。第2亚类中,可溶性糖等小分子物质在胚乳中过度积累,形成较高的渗透压,引起光合产物的转运受阻。植物为了保护自身不受高渗透压伤害,使细胞内的膜面积扩大,但是扩大的幅度却明显小于种皮的膨胀程度,引起细胞蓄积过量水分^[38],当子叶脱水时,由于体积缩小幅度明显低于种皮,最终产生种子皱缩现象。小麦T型不育系,由于种子成熟过程中 α 淀粉酶的活性显著提高,引起胚乳中淀粉的过量消耗,导致皱缩种子的产生^[12];拟南芥wri1品系由于控制糖酵解过程中某些关键酶的转录因子基因发生变异,引起酶的活性降低,阻碍了脂肪酸前体物质的合成,导致脂肪含量比正常种子下降80%,可溶性糖却大量聚集,并最终引起皱缩种子的产生^[35, 91];豌豆r突变体、玉米ae突变体、水稻的su突变体等,由于基因突变,导致合成支链淀粉的系统受到干扰,直链淀粉无法被改造为支链淀粉,引起可溶性直链淀粉含量增加^[39, 19, 33];向日葵中,CAS-7品系中亚麻酸含量明显减少,亚油酸含量增加40%,引起脂肪含量减少

50%^[34]。

4.2 种子发育进程受阻引起的种子皱缩

在第二类植物种子皱缩的类型中,由于外界温湿度变化、土壤元素失衡等因素,引起种子发育进程受阻,导致有机物积累阶段光合产物供应不足、种皮韧性不够或种子成熟期过快失水,从而使种子饱满度受到影响。北方大豆引种南方,由于生育期变短,致使种子成熟期遭遇高温干旱,种子失水速度过快,导致种子皱缩^[5];日本北方地区,由于土壤中钙含量不足,致使大豆种皮韧度不够,导致种子皱缩^[40, 20];玉米Miniature1突变体中,由于细胞壁中的糖类转化酶活性丧失,导致己糖合成受阻,籽仁重量下降80%^[41];大麦seg突变体中,胚珠内的多处关键部位在种子生长进程中过早坏死,引起种子饱满度下降,百粒重减少30%以上^[37]。

5 植物种子皱缩问题的改善措施

在大豆、小麦和甜玉米等主要作物生产中,种子皱缩的大量产生不仅严重影响种子品质,还会增加选种成本,降低企业生产效益。因此,许多学者从种子皱缩的发生原因出发,研究并报道了改善植物种子皱缩问题的措施和效果。

5.1 遗传改良

种子皱缩的发生,很大一部分是由特定基因导致的物质积累障碍或过量消耗所引起。因此,通过导入外源优异基因,置换问题基因,是解决这类种子皱缩问题的有效方法。通过连续杂交、回交导入优良基因,小麦T型雄性不育系及其杂交种的种子皱缩和穗上发芽问题已经得到了有效缓解^[2, 17]。

5.2 调整土壤养分

通过调整土壤养分构成,也可以改善种子皱缩问题。日本学者相泽直树在这方面有过不少研究。在日本山形县、北陆地区及北海道部分地区,由于成熟期的大豆在含水量还很高的时候,突然遭遇剧烈的高温干旱,引起脱水过快,经常发生种子皱缩问题。相泽直树等通过向土壤中追施硫酸钙,有效地缓解和改善了种子皱缩的发生^[20, 40]。

5.3 化学药剂浸种

通过种子包衣、化学药剂浸种等措施,虽然不能减少皱缩种子的发生,但是能将皱缩种子带来的负面作用有效降低。甜玉米由于种子胚乳缺失或比例过小,经常发生种子皱缩问题,而皱缩种

子的产生严重影响甜玉米的种子活力和苗率苗势,通过甘油、丙酮或丁二酸,结合杀菌剂在播种前浸种可以显著提高甜玉米的苗率苗势,最大改善幅度可达7.7%^[42, 14]。

5.4 调节源库关系

源强库弱引起的贪青晚熟、结实率过少,也是种子皱缩的产生原因之一,通过去叶、稀植等手段减源增库可以有效降低皱缩种子的发生。赵鑫等^[11]报道,通过对中低异交率的大豆不育系进行稀植或去叶处理,有效提高了不育系的结实率,种子皱缩的比例也随之下降。

5.5 及时收获

北方大豆引种南方后,往往会产生大量皱缩种子^[5],笔者分析这很可能是由于生育期变短,开花提前,致使大豆在成熟期遭遇高温干旱天气,引发种子脱水过快所致。因此,植物种子在成熟期应该及时收获,避免高温干旱天气带来的不利影响。

参考文献:

- [1] 崔光军.花生突变体种子皱缩形成机理及其遗传研究[D].泰安:山东农业大学,2010.
- [2] 蒲传永,胡昌川,游文平,等.小麦杂种优势利用的前景[J].种子,1999(6):35-37.
- [3] 李长明.小麦籽粒皱缩的生理机制研究[J].种子,1987(2):19-28.
- [4] 张晓龙.小麦品种籽粒灌浆研究[J].作物学报,1982(8):87-93.
- [5] 彭玉华,胡水秀.北方大豆种质引种南方后种子皱缩的研究[J].大豆科学,1997(16):343-347.
- [6] Bhattacharyya M K, Smith A M, Elis T H N, et al. The wrinkled-seed character of pea described by Mendel is caused by a transposon-like insertion in a gene encoding starch branching enzyme[J]. Cell, 1990(60): 115.
- [7] Bhattacharyya M, Martin C, Smith A. The importance of starch biosynthesis in the wrinkled seed shape character of peas studied by Mendel [J]. Plant Molecular Biology, 1993(22): 525-531.
- [8] 陈威,陈宗良,宋伟彬,等.玉米胚乳突变体 *Wrk1* 基因定位及候选基因预测[J].玉米科学,2013,21(1):27-31,38.
- [9] Cernac A, Benning C. Wrinkled 1 encodes an AP2/EREB domain protein involved in the control of storage compound biosynthesis in Arabidopsis [J]. Plant Journal for Cell & Molecular Biology, 2004, 40: 575-585.
- [10] 丁芬玲.新疆范围内影响棉花种子饱满程度的原因分析[J].农业与技术,2016,36(16):26.
- [11] 赵鑫,彭宝,张井勇,等.异交率对大豆不育系种子质量的影响及调控方法[J].大豆科学,2017,36(4):487-493.
- [12] 李正德,王成社,杨天章,等.小麦T型雄性不育系及其杂交种种子皱缩问题的研究[J].西北农业大学学报,1987,15(2):1-9.
- [13] 刘仲齐,饶世达,蒲宗君.核质因素对T型杂种小麦种子质量及其稳定性的影响[J].西南农业学报,1999,12(1):26-31.
- [14] 樊龙江,颜启传,徐媛,等.利用种子处理技术提高超甜玉米田间出苗率研究[J].浙江农业大学学报,1997,23(1):100-104.
- [15] 禹宽平.分子生物学解开了孟德尔豌豆种子皱缩之谜[J].生物学通报,1993(4):14-15.
- [16] 李卫,彭玉华.失水速度对大豆质量和活力的影响[J].湖北大学学报(自然科学版),1998,20(2):199-201.
- [17] 陈庆富,张庆勤.黔型小麦雄性不育系及恢复系的改良[J].种子,1994(1):3-5.
- [18] 刘仲齐.小黑麦籽粒皱缩的生理机制[J].种子,1985(5):40-42.
- [19] 李详.玉米 *ae/wx* 和 *sh1* 突变体胚乳基因表达谱的变化和淀粉生物合成的研究[D].泰安:山东农业大学,2008.
- [20] Alsawa N, Shimada S, Kobayashi H. Effects of calcium fertilization on occurrence of wrinkled seeds in soybeans [J]. Japanese Journal of Crop Science, 2008,79: 81-85.
- [21] 陈惠哲,朱德峰,林贤青,等.杂交稻种子饱满度对发芽率、成苗率及秧苗生长的影响[J].福建农业学报,2004,19(2):65-67.
- [22] 孙星,谷杰,刘勤,等.种子饱满度及含水量对水稻种子发芽率的影响[J].江苏农业科学,2014,42(11):96-97.
- [23] 严威凯.小麦种子饱满度指标的比较研究[J].作物学报,1989,15(3):278-282.
- [24] Salminen S O, Hill R D. Rate and duration of dry matter accumulation in relation to Kernel shriveling in triticale[J]. Canadian Journal of Plant Science, 1978, 58: 13-19.
- [25] 张晓龙,游文平,吴国海,等.测定小麦种子饱满度的新方法[J].作物学报,1983(9):123-128.
- [26] 程顺和,杨士敏,张伯桥,等.普通小麦种子的饱满度与充实指数[J].江苏农业科学,1993(9):7-10.
- [27] Hattori M, Sato T, Ichikawa T, et al. Studies on factors causing soybean wrinkled seeds under field condition[J]. Abstracts of Meeting of the Csj, 2007:224.
- [28] Ichikawa T, Hattori M, Asano H, et al. Studies on Factors Causing Wrinkled Seeds in Soybean: 1. Characteristics of wrinkled seeds[J]. Hokuriku Crop Science, 2005, 40: 128-130.
- [29] 骆兵.利用花生突变体分析调控子仁饱满度的生理因素及其基因的研究[D].泰安:山东农业大学,2013.
- [30] Vineyard M L, Bear R P. Amylose content [J]. Crop News Letter, 1952, 26: 5-7.
- [31] Laughnan J R. The effect of the *sh2* factor on carbohydrate reserves in the mature endosperm of maize [J]. Genetics, 1953, 38: 485.
- [32] Cameron J W, Teas H J. Carbohydrate relationships in developing and mature endosperms of brittle and related maize genotypes [J]. American Journal of Botany, 1954, 41: 50-55.
- [33] Yano M, Isono Y, Satoh H, et al. Gene analysis of sugary and shrunken mutants of rice, *Oryza sativa* L. [J]. Japanese journal of breeding, 1984, 34: 43-49.
- [34] Venegas-Caleon M, Martinez-Force E, Garce R. Lipid charac-

- terization of a wrinkled sunflower mutant[J]. *Phytochemistry*, 2008, 69: 684–691.
- [35] Focks N, Benning C. A Novel, Low-Seed-Oil Mutant of *Arabidopsis* with a Deficiency in the seed-specific regulation of carbohydrate metabolism[J]. *Plant Physiology*, 1998, 118: 91–101.
- [36] Thomas H, Grieson D. *Developmental Mutants in Plants*[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1987: 95–118.
- [37] Felker F C, Peterson D M, Nelson O E. Anatomy of immature grains of eight maternal effect shrunken endosperm barley mutants[J]. *American Journal of Botany*, 1985, 72: 248–256.
- [38] Hedley C L, Smith C M, Ambrose M J. An analysis of seed development in *Pisum sativum* II. The effect of the r-Locus on the growth and development of the seed [J]. *Annals of Botany*, 1986, 58: 371–379.
- [39] Wang T L, Hedley C L. Seed development in peas: knowing your three “r” s (or four, or five)[J]. *Seed Science Research*, 1991(1): 3–14.
- [40] Alsawa N, Shimada S, Suzuki M. Effects of calcium fertilization and treatments at seed filling period on occurrence of wrinkled seed in soybeans[J]. *Japanese Journal of Crop Science*, 2004, 73: 78–79.
- [41] Cheng W H, Taliercio E W, Chourey P S. The miniature seed locus of maize encodes a cell wall invertase required for normal development of endosperm and maternal cells in the predice [J]. *Plant Cell*, 1996(8): 971–983.
- [42] 徐建明. 丁二酸浸种对超甜玉米出苗率的影响[J]. *种子*, 1989(3): 50.

(责任编辑:王 昱)