



漫话顽拗性种子

撰文·供图
文彬





1. 假海桐种子：长宽约2.5厘米，高约2厘米
2. 肉托竹柏：近球形，直径约1.2厘米（不含假种皮）
3. 茶树果实：每个果实含1~3粒种子。种子长约1.5厘米，宽约1.2厘米，高约1厘米
4. 鸡毛松种子：近球形，直径约1厘米（不含假种皮）
5. 大籽买麻藤种子：梭形，长约3厘米，直径约1.5厘米
6. 小粒咖啡果实和种子：种子长约1厘米，宽约0.6厘米，高约0.4厘米





顽拗性种子的概念

顽拗性种子（recalcitrant seeds）和正常性种子（orthodox seeds）都是1973年英国种子生物学家埃里克·罗伯茨（Eric H. Roberts）为介绍种子生命力方程（seed viability equation）而引入的概念，是基于种子寿命对贮藏环境（如温度、湿度和氧气浓度）的反应而对种子贮藏行为所做的分类。前人大量的实践表明，种子含水量和贮藏温度是影响种子贮藏寿命的两个重要因素。在此基础上。1963年，美国种子生物学家詹姆斯·哈林顿（James F. Harrington）把这些总结为一个经验公式，即哈林顿经验公式（Harrington's Thumb of Rule）：种子含水量每降低一个百分点，贮藏寿命增加1倍；贮藏温度每降低5° C，种子寿命增加1倍。1972年，罗伯茨在他的专著《种子生活力》（*Viability of Seeds*）中用数学模型来表述这一经验公式，即种子生命力方程。次年，在国际种子检验协会主办的种子科学专业期刊《种子科学与技术》（*Seed Science and Technology*）的创刊号上，罗伯茨发表了一篇题为《预测种子的贮藏寿命》（*Predicting the storage life of seeds*）的文章。文中为了方便表述，他把种子贮藏行为符合种子生命力方程的定义为正常性种子，不符合的称为顽拗性种子。

因此，正常性种子能够被脱水到很低的含水量（一般为水分占种子鲜重的2%~5%，依种而异）而生命力不受伤害，并且在一个比较宽的范围内种子的寿命随着种子含水量和贮藏温度的降低而以一种可定量、可预测的方式延长，实际上就是按种子生命力方程描述的方式延长了寿命，如水稻、小麦、大豆等。判断种子贮藏行为类型的基本办法是进行多个含水量、多个温度和多个贮藏期的多因素组合的种子贮藏实验，而判定一种植物的种子属于正常性种子必须满足两个条件：①成熟的种子脱水到低含水量还能够存活，当含水量高于这个水平时，只要在风干范围内，种子寿命与含水量呈现负对数关系；②在种子含水量恒定的情况下，在一定的温度范围内（至少是在-20℃到90℃范围内），种子寿命与温度之间是一种负的半对数关系。种子的脱水耐性是在发育过程中逐步获得的，即便是正常性种子在生理成熟前也没有脱水耐性或者脱水耐性较差，而种子萌发启动后又逐渐失去脱水耐性，因此，在实际工作中会出现因为操作不当、使用了不成熟的种子或者已经启动萌发的种子而把正常性种子误判为顽拗性种子的情况。

与正常性种子不同，顽拗性种子对贮藏环境的反应不符合种子生命力方程的相关描述。这类种子具有对低温和脱水敏感、寿命短的特点，如荔枝、龙眼、芒果等。常规种子库用来延长正常性种子贮藏寿命的脱水、密封和低温处理不仅不能延长顽拗性种子的寿命，反而会加快顽拗性种子的死亡。顽拗性种子一般脱水到含水量20%~30%就死亡，有些植物的种子在轻微的脱水后就明显受害，极少数又需要脱水到含水量15%才会完全死亡，如*Acer pseudoplatanus* L.和*Acer saccharinum* L.，其致死含水量与物种生活的原生境有关。顽拗性种子的低温敏感性也与其起源有关，热带起源的顽拗性种子的寿命只有几周到几个月，温度低于10℃甚至15℃就受害，温带起源的顽拗



龙眼不带假种皮的种子（上）、果实（左下）、带假种皮的种子（右下）。种子近球形，直径约0.8厘米（不带假种皮）

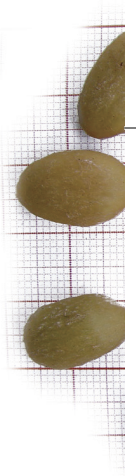


可可果实：每个果实含多数种子。种子近球形，直径约1.5厘米

性种子可以耐受-2℃的低温，寿命可以达到2~3年。因此，根据脱水耐性、低温耐性和贮藏寿命，顽拗性种子有低度、中度和高度顽拗性之分。

在脱水过程中，顽拗性种子对水分丢失的反应是一条典型的S型曲线：新鲜的种子失去少量的水分时只会导致一小部分的种子丧失生命力；当脱水到某个较低的含水量时会造成种子大量死亡，这个含水量值叫作“最低安全含水量（lowest safe moisture content）”或“关键含水量（critical moisture content）”；继续脱水则只有少数种子存活。最低安全含水量也是常用的判断种子顽拗性程度的指标。不同植物的种子，最低安全含水量变化很大，比如，海榄雌的最低安全含水量是61.5%，可可的最低安全含水量为23%，而且同一种植物不同的品种，甚至不同的种子批和同一种子批在经历了不同的采后处理之后，其最低安全含水量也有变化。另外，脱水方式、脱水速率和脱水时的环境温度对最低安全含水量也有影响。一般说来，在不引起低温伤害的温度下快速脱水可以把顽拗性种子脱水到较低的含水量而保持较高的活力，胚和胚轴因为便于快速脱水因而比整粒种子耐脱水。

由于当时知识水平的限制，罗伯茨提出的是一个二元的分类系统，要么是正常性种子，要么就是顽拗性种子，但实际上种子的贮藏行为类型远不是非此即彼这么简单。后来发现有一些种子的贮藏行为特点既不符合典型的正常性种子，也不符合典型的顽拗性种子，比如柚子、咖啡、油棕等，这就导致了一些新的种子贮藏行为类型的提出，其中比较被认可的是英国种子生物学家理查德·埃利斯（Richard H. Ellis），德兰·丹·洪（Tran Dan Hong）和罗伯茨于1991、1992年提出的中间型种子（intermediate seeds）的概念。中间型种子的主要特点是，在7%~10%含水量（在20℃和40%~50%空气相对湿度下的平衡含水量）以下范围内干贮种子的寿命与含水量呈正相关。因此，这类种子可以脱水到较低的含水量（水分占比鲜重的7%~10%，依种而异），但是又不能脱水到正常性种子的标准，即水分占比鲜重的2%~6%，否则种子会快速死亡，而且热带起源的中间型种子可能对10℃及以下的低温敏感。因此，常规条件下热带起源的中间型种子的最佳贮藏条件是约10℃和10%~11%的含水量，在这样的条件下咖啡和番木瓜可以贮藏5~6年而萌芽率不发生变化；温带起源的中间型种子则可以保存在低一些的温度，比如5℃到-20℃，种子在不受伤害的状态下获得更佳的贮藏效果。



许多植物的种子，当其成熟、从母株上脱落的时候，已经错过了当年的生长季节，需要等待下一个生长季才能萌发成苗，客观上就存在一个贮藏的过程，只是等待时间长短和等待过程中的环境条件各不相同，因此，种子的贮藏行为是对其植物原生活环境适应的一种表现，比如顽拗性、中间型和正常性种子可以耐受的空气相对湿度下限分别是>95%，40%~50%和10%~12%。由于植物的生活环境是复杂多样且渐变的，种子的脱水耐性、低温耐性和贮藏寿命也是渐变的数量性状。现在，大家已经普遍认识到种子顽拗性是一种复合数量性状，包含种间、种内和个体发育三个层面。正常性种子、顽拗性种子和中间型种子，这些种子贮藏类型并不是相互割裂的，而是渐变的、相互过渡的，存在一个种子顽拗性的连续谱。“顽拗性种子”和“正常性种子”不是两个相互对立的事物，而是分别位于一个连续谱的两个端点，只不过为了便于工作和交流还需要使用这些术语。目前大家普遍

使用的是一个包含正常性种子、顽拗性种子和中间型种子三类，然后顽拗性种子和中间型种子各自又细分为热带起源和温带气源两个亚类的种子贮藏类型的分类法。

顽拗性种子的低温和脱水敏感性及短寿命的特点，与其细胞生物学和生物化学特性有关。这类种子在整个发育过程中都对脱水敏感，发育后期不经历成熟脱水，从母体植株脱落时仍然保存旺盛的代谢活动，含水量高，胚细胞仍然含有大量的线粒体，核糖体和液泡，而淀粉粒、蛋白体较少。在生物化学层面上，种子的保护性小分子和胁迫相关蛋白积累不足，特别是胚胎后期丰富蛋白（Lea蛋白）含量较低。在分子层面上，种子顽拗性是由多基因决定的，同时又在很大程度上是受种子脱落前（先天）的和种子脱落后（后天）的环境调节，而且是可以人工修饰的。

顽拗性种子的分布、谱系和进化

据估计，地球上现存的种子植物中3%~20%的种类生产顽拗性种子。不同的研究者给出的数据相差很大，这主要是因为他们各自的工作地域、参考的样本和推算的方法不同造成的。皇家植物园邱园（Royal Botanic Gardens, Kew）的种子信息数据库（Seed information database）是目前记录种子贮藏行为信息最丰富的数据库，该数据库中顽拗性种子的比例约为3%。但是，该数据库因为收录了大量的千年种子库（Millennium Seedbank）库存种子的信息，而这些种子是在被预判为正常性种子后才被收集起来做长期保存的，所以该数据库中顽拗性种子的比例被严重地拉低了。顽拗性种子并非均匀地分布在地球上，而是集中分布在热带地区，特别是热带地区的湿润森林中。据估计，中美洲植物生产顽拗性种子的物种比例最高，达60%，马来西亚等地这一比例为40%~50%，而英国和爱尔兰植物区系中生产脱水敏感性种子的比例只有1.2%，厄瓜多尔为10%。笔者估计，西双版纳生产顽拗性/中间型种子的物种比例约为30%。







1. 大粒咖啡果实和种子：种子长约1.8厘米，宽约1.2厘米，高约0.5厘米
2. 柚子种子：种子长约1.5厘米，宽约1厘米，高约0.3厘米
3. 油棕果实：每个果实含3粒种子。种子长约1厘米，宽约0.3厘米，高约0.2厘米


1


2


3


4


5


6

1. 云南七叶树种子：近球形，直径约5厘米
2. 毛坡垒果实，去翅的果实即种子：种子椭球形，长约1.5厘米，直径约1.2厘米
3. 羯布罗香，去翅的果实即种子：种子椭球形，长约2.5厘米，直径约2厘米
4. 董棕种子：半球形，长约2厘米，宽约1.3厘米，高约1.2厘米
5. 假槟榔果实：每个果实含1粒种子。种子近球形，直径约1厘米
6. 王棕植株：其种子近球形，长约1.3厘米，直径约1厘米



虽然每年都有许多关于顽拗性种子的报道，但并没有一个完整的顽拗性种子的统计数据。邱园的种子信息数据库也是目前记录顽拗性种子最多的数据库，共620种，分属于71科，237属（2008年5月发布）。根据该数据库，拥有生产顽拗性种子的物种比例高且数量多的前10个科分别是龙脑香科、壳斗科、棕榈科、樟科、楝科、无患子科、桃金娘科、桑科、豆科、山榄科。除壳斗科和豆科兼具温带特征外，这10个科都是物种丰富且热带特征明显的类群。温带生产顽拗性种子的物种数很少，主要是壳斗科、槭树科和七叶树科的一些植物。关于正常性种子和顽拗性种子，哪一类原始些，哪一类进化些，存在不同的观点。由于已知的生产顽拗性种子的植物分属许多不同的科，这些科之间的亲缘关系又比较疏远，而且许多科甚至属内同时包含有正常性种子、顽拗性种子和中间型种子，更多的人倾向于认为顽拗性是一种进化性状，顽拗性种子是由正常性种子丢失一些基因演化来的，而且是在不同的类群中独自演化的结果，并可能存在反复。

顽拗性种子的适应性特点

与正常性种子相比，顽拗性种子一般较大、较重，脱落时的初始含水量较高。顽拗性种子在脱落时含水量的分布范围是36%~90%，中间型种子为23%~55%，正常性种子一般低于20%，但有些又可以到50%。许多顽拗性种子单粒超过0.5克，但顽拗性种子与正常性种子在种子大小方面又是相互交叉和重叠的，并没有一个明确的界限，根据种子大小和含水量判断种子的贮藏行为类型只有初步的参考价值。顽拗性种子具有较大的粒径，一方面是因为大的种子有利于种子水分的保持，即具有较大的脱水抗性，部分弥补其脱水耐性的不足；另一方面，大的种子含有较多的物质和能量，是与这些物种在其生态系统中的角色有关的。

许多顽拗性种子具有萌发迅速、无休眠，甚至胎萌的特点。如龙脑香科、无患子科的一些顽拗性种子采后两三天即可依靠自身的水分萌发，海榄雌等红树植物的种子在脱落之前就已经萌发（胎萌）。南非种子生物学家帕尔蒂卡·贝尔贾克（Partica Berjak）把顽拗性种子看作是萌发中的幼苗，而不是静止的种子，认为其顽拗性源于早在种子从母株上脱落之前萌发过程已经启动，这类种子到达生理成熟后即转向萌发，而不是像正常性种子一样转向成熟脱水。同时，这类种子通常种皮薄而疏软，通透性好，种子成熟时含水量高，仍保持很旺盛的代谢活动，ABA（脱落酸）含量偏低或胚对ABA不敏感，或二者兼而有之。不过，顽拗性种子无休



1



2



3



4



5

1. 竹节树种子：弯曲成盘状，直径约1厘米，高约0.5厘米
2. 琴叶风吹楠果实和种子：种子椭球形，去除假种皮后，长约2.5厘米，直径约1.8厘米
3. 大叶藤黄种子：椭球形，长约3.5厘米，直径约1.6厘米
4. 望天树，去翅的果实即种子：种子椭球形，长约2.5厘米，直径约1.8厘米
5. 箭毒木果实：每个果实含1粒种子。种子长约1.5厘米，直径约1厘米



眠的特征不是绝对的，原产于温带的壳斗科、槭树科、七叶树科的顽拗性种子ABA含量也高，且具有休眠特性。西双版纳热带雨林中的藤黄属、胡桐属、玉蕊属植物的种子也同时具有顽拗性和休眠特性，可能是跟西双版纳存在季节性的干旱有关。有人研究了886种植物种子的贮藏特性与休眠的关系，发现在无休眠的种子中脱水敏感性种子多，而在休眠种子中脱水敏感性种子很少；在156种顽拗性种子中有68.6%为无休眠的种子，19种中间型种子中73.7%为无休眠的种子，而711种正常性种子中68.5%为休眠种子。

顽拗性种子第一个来源地是热带、温带的各种湿性森林，特别是热带雨林，林下凉湿的生境给顽拗性种子提供了庇护。地球上的三大热带雨林分布区，即南美洲热带雨林、东南亚热带雨林和非洲热带雨林，是植物种类最丰富的地区，同时也是顽拗性种子种类最多、比例最高的地区。从热带雨林往南和往北两个方向随着纬度的升高，从平原向山地随着海拔的升高，以及从热带雨林到干旱半干旱地区的热带疏林随着降雨的减少，生产顽拗性种子的植物越来越少。在干旱地区、稀树草原和沙漠中绝大多数植物都生产正常性种子，不可能自然分布生产顽拗性种子的植物，但可能会有少量的中间型种子。顽拗性种子的另外一个来源地是各类湿生生境，包括淡水和海水生境，诸如湖泊、河流、河滩、海滩等。在这些地方种子成熟后直接落到有水的环境中，也没有水分胁迫，大漂、野生稻和大米草就属于这一类的生产顽拗性种子的植物。

生物有三种应对环境胁迫的方式，即耐性、抗性和避性。顽拗性种子总体上耐性不足，所以绝大部分生产顽拗性种子的植物都原产于温暖湿润的生境，但同样是顽拗性种子，不同的物种其种子在耐性、抗性和避性方面也存在种间差异。西双版纳地处热带边缘，受季风影响，有明显的雨季与干季之分，属热带季风气候。以西双版纳为例，望天树、绒毛番龙眼、竹节树等植物生产高度顽拗性的种子，虽然种子的脱水耐性很差，但是这些植物分布在湿性季节性雨林中，生长在水分最充足的沟谷地段，种子在雨季中期（七、八月份）成熟、脱落，避开了干旱胁迫，具有避性；大叶藤黄、小叶藤黄也分布在湿性季节性雨林中，生长在水分条件稍差的坡地，而且是在雨季末（九月份及以后）成熟，但是这些种子休眠，还可以耐受一定的脱水处理，加上小叶藤黄的种子具有坚硬的木质种皮保护，增加了对脱水的抗性；箭毒木和红光树生长在干性季节性雨林中，在雨季来临前（四、五月份）种子成熟，这两种植物的种子也可以耐受一定的脱水处理。因此，不同的生境中具有不同类型的顽拗性种子，种子对其生活环境具有高度的适应性。

生产顽拗性种子的植物，绝大部分都是乔木或灌木，通常都是成熟森林群落的顶级树种，

许多还是群落的建群种和优势种，对群落和生态系统的结构和功能维持发挥着独特的作用。比如望天树、绒毛番龙眼、箭毒木都是西双版纳热带雨林的耸出树种，木奶果、假海桐等是西双版纳热带雨林下层的优势树种，它们都生产顽拗性种子。在生态系统中，生产顽拗性种子的植物跟生产正常性种子的植物具有不同的物种维持方式。许多正常性种子从母株脱落后，可以被埋藏在土壤中若干年甚至几十年还保存生命力，称为持久土壤种子库，并在条件成熟的时候萌发成苗。而顽拗性种子则在脱落后不久就萌发，不能够进入土壤种子库，而是以幼苗的形式在林下存在，称为幼苗库。在荫蔽的森林下层，这些幼苗可以依靠种子阶段积累的养分存活若干年。一旦林窗出现，得到阳光的照耀，这些幼苗就会快速生长，填补林窗。

顽拗性种子的保存和物种保护

也许是因为脱水和冷冻处理是种子库延长种子寿命的基本方法，所以种子的脱水耐性和低温耐性受到了特别的关注并被深入研究。实际上，顽拗性种子对所有的非生物胁迫都缺少耐性，除经常提及的脱水耐性和低温耐性外，还包括对高温、盐碱和低氧的耐性，不过，它具有很强的生物胁迫耐性，即竞争力。种子只是植物生活史的一个阶段，从植物完整的生活史进行考察能够更加全面地反映种子顽拗性的生态学意义。生产顽拗性种子的物种很符合生态学中关于K对策者（K-strategist）的描述：植物个体高大，便于对阳光、水分和矿质养分的争夺，竞争力强，在群落中占有重要的地位；占据终年温暖湿润的栖息地；生产数量少但是个体大的种子；种子个体大，因而能够建立更茁壮的幼苗，长成为成年个体的概率高，无休眠、不耐低温、不耐脱水均是因为栖息地终年温暖湿润而不需要，而且无休眠还可以提早开始萌发生长，占据先机。因此，种子顽拗性是对特定生存环境的适应，是这类植物在物种繁多、竞争激烈的热带雨林中生存对策的一部分，具有十分重要的生态学意义。

通过种子萌发繁衍后代，是大多数植物实现自我更新、维持种群的主要方式，对许多植物来说甚至是唯一方式。同时，有性繁殖让来自父母双方的遗传物质结合，可以提高后代的环境适应能力。由于顽拗性种子寿命短、萌发快，而且对脱水、低温和高温都很敏感，只有在森林阴凉湿润的环境下才有机会萌发、成苗。离开森林阴凉湿润的环境，顽拗性种子很容易就失去活力死亡。这就导致生产顽拗性种子的物种也需要在森林阴凉湿润的环境更新，对其原生境有很强的依赖，很容易因为毁林开荒、生境片断化导致种群更新困难，成为受威胁物种。

顽拗性种子与我们的生产生活

顽拗性种子与人们的日常生活息息相关，为人类提供了许多宝贵的资源。很多具有重要经济价值的植物都生产顽拗性种子：热带水果，比如树菠萝、芒果、荔枝、龙眼、红毛丹、黄皮、山竹、椰子等；食品原料，比如可可；工业原料，比如橡胶；工业油料，比如风吹楠；优质热带用材，比如望天树、滇南胡桐和樟科木材等等。特别是一些生产顽拗性种子的耸出树种，其树冠伸出林冠层之外，树干高大、通直，木材密度大，而且枝下高很高，几十米以上才有分叉，是优良的用材树种。

引种的生产顽拗性种子的外来植物，因为种子大、不耐高温和脱水，自然传播能力有限，一般都需要人工抚育才能够萌发、成苗，不容易逃逸出人工环境发展为入侵种。但是，生产顽拗性种子的物种在环境优越的生境中是强有力的竞争者，如果被引入荫蔽的森林或者湿润的环境又很容易泛滥成灾，如朱砂根、大米草。相反，生产顽拗性种子的植物成为稀有濒危物种的潜在风险很高，一方面因为它们许多是高大的乔木，是优良的用材树种，导致人类的过度砍伐，另一方面是由于生境破坏和环境变化导致的自然更新困难。不幸的是，顽拗性种子的保存又是十分困难的。目前，绝大多数顽拗性种子只

能采用湿藏或半干藏的办法做短期的贮藏，解决生产实践中因为种子成熟期与播种期不一致需要短期贮藏或者因为种源地与播种地相距遥远需要长途运输的问题。顽拗性种子的长期贮藏仍然是亟待解决的重要科学问题。现阶段，生产顽拗性种子植物的种质资源的长期保存主要依靠植物园、树木园的活植物栽培，即活植物迁地保护。这样保存的植物存在植株个体少、遗传多样性低，管理成本高，依然暴露在自然灾害和人为破坏的威胁之下，因而安全系数低的问题。超低温保存被认为是唯一有希望长期保存顽拗性种子的方法，但目前顽拗性种子的超低温保存仍然处在试验和摸索阶段，主要是还没有一种可以普遍使用、适用于大多数顽拗性种子的方法。成功的例子还不多，主要是一些温带起源的顽拗性种子，热带种子中也有一些顽拗性程度较低的种类超低温保存成功，另外有一些成功保存了胚、胚轴、营养器官或者组织培养物。顽拗性种子依然是植物种质资源超低温保存需要研究的重点和难点。

作者简介

文彬，博士，中国科学院西双版纳热带植物园研究员，博士生导师，从事热带植物种子生物学、低温生物学和保护生物学研究。

（责编　桑新华）



很多具有重要经济价值的植物都生产顽拗性种子，比如热带水果中的山竹（左上）、红毛丹（右上）、黄皮（中）、番木瓜（左下）、树菠萝（右下）











1. 槟榔果实：种子扁球形，直径约2厘米，高约1.6厘米
2. 海芋果序：每个果实含1粒种子。种子近球形，直径约0.5厘米
3. 猪腰豆种子：种子肾形，长约9厘米，宽约5厘米，高约4厘米
4. 柬埔寨龙血树果序：每个果实含1粒种子。种子近球形，直径约0.6厘米
5. 疣柄魔芋果序：每个果实含1粒种子。种子长约1.2厘米，宽约0.6厘米，高约0.3厘米
6. 蛋黄果种子：长约4厘米，直径约1厘米
7. 棋子豆果实和种子：种子状如棋子，直径约3.5厘米，高约2厘米


2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17
6


7