

第十章 植物的生长生理



目次

1 种子的萌发	3 植物的生长
1.1 种子萌发的条件	3.1生长的概念
1.2 种子萌发的生理生化变化	3.2生长的原因
1.3 种子寿命	3.3生长的规律
1.4 种子劣变	3.4影响生长的因素
	3.5生长的相关性
2 细胞分裂、生长与分化	4 植物的运动
2.1细胞分裂的生理	4.1植物运动的类型
2.2细胞伸长的生理	4.2向性运动
2.3细胞分化的生理	4.3感性运动
2.4组织培养	4.4生理钟

1 种子的萌发

高等植物的个体发育:始于种子的萌发，终于种子形成。

种子萌发的标志：胚根突破种皮。

种子萌发前，其内部发生了深刻的代谢与生理变化。如呼吸、酶活性改变，物质的转变等。

1.1 种子的萌发条件

1.1.1 内部条件

种子具有发芽力并度过休眠期。

1.1.2 外部条件

水分:使胞质由凝胶变成溶胶,以加强代谢,有利于物质转化与运输,从而满足幼芽与幼根的需要;使种皮软化,  $O_2$ 容易透过,增强胚呼吸,胚易于突破种皮。

$O_2$ : 萌发过程旺盛的物质代谢与活跃的物质运输均需强烈的有氧呼吸来保证。

温度: 种子萌发包括一系列生理生化过程,这些过程是由酶催化的,故需要适宜的温度才能萌发(表1)。

表1 几种农作物种子萌发的温度三基点(°C)

作物种子	最低	最适	最高
小麦	3~5	15~31	30~43
大麦	3~5	19~27	30~40
玉米	8~10	32~35	40~45
水稻	10~12	30~37	40~42
棉花	10~13	25~32	38~40
花生	12~15	25~37	41~46
甜瓜	10~19	30~40	45~50

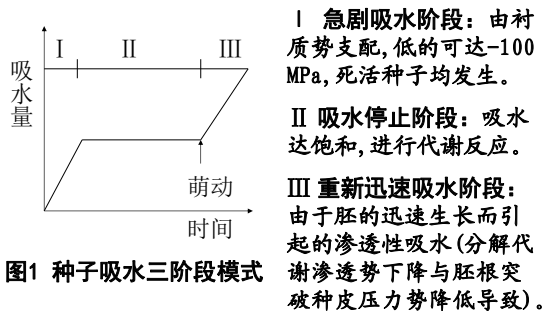
光照:光对大多数植物种子的萌发无影响。

但有些种子萌发需光,如莠苣、烟草、拟南芥等,这些种子称为需光种子或喜光种子;

另有些种子萌发不需要光,光有抑制作用,如黄瓜、番茄、西瓜、曼陀罗、西葫芦、黑种草属种子等,这些种子称为需暗种子或喜暗种子。

## 1.2 种子萌发的生理生化变化

### 1.2.1 种子的吸水过程(图1)



### 1.2.2 呼吸作用的变化与酶的形成

呼吸的变化可分为四个阶段(见P238,图9-1):

第一阶段: 急剧上升。呼吸迅速上升, 可能与TCA等过程的呼吸酶活化有关。

第二阶段: 滞缓。呼吸停止上升, 平稳不变, 因种皮限制 $O_2$ 进入种子, 以无氧呼吸为主。

第三阶段: 再急剧上升。呼吸再次迅速上升, 与胚根突破种皮增强 $O_2$ 供应及胚轴合成新的线粒体和呼吸酶系统有关。

第四阶段: 显著有下降。呼吸迅速下降, 与储藏物质耗尽有关系。

萌发过程代谢酶的活性增强。它们的形成有两条途径:

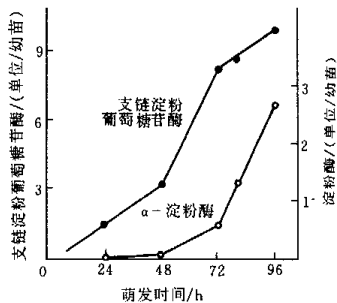


图10-1 萌发的豌豆种子中, 支链淀粉葡萄糖苷酶和 $\alpha$ -淀粉酶的形成情况

① 由钝化型转变为活化型(通过水合作用而活化)。如支链淀粉葡萄糖苷酶。

② 重新合成。如 $\alpha$ -淀粉酶。

前者出现早, 后者出现迟(图)。

### 1.2.3 有机物的转变

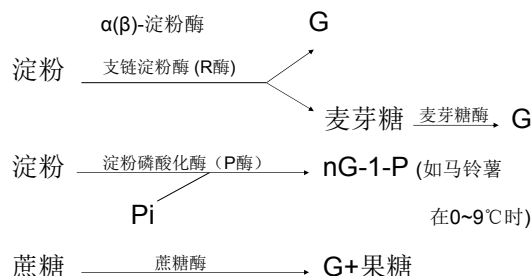
种子中储存着大量的淀粉、脂肪和蛋白质, 种子萌发时, 在酶的作用下, 它们被水解为简单有机物, 并运送到正在生长的幼胚中去, 作为幼胚生长的营养物质。

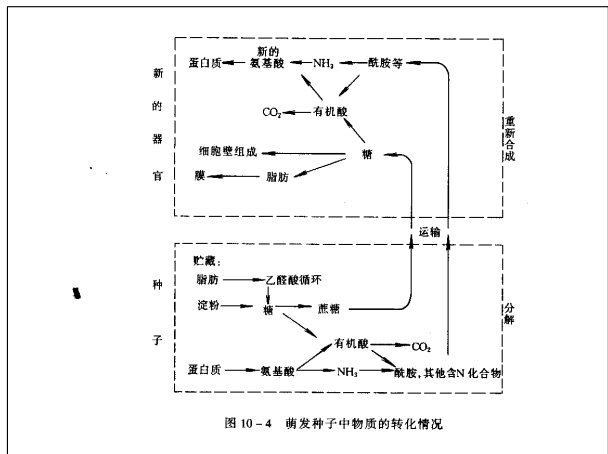
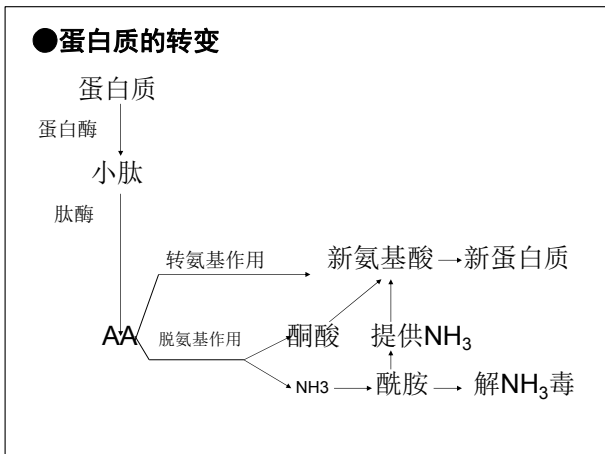
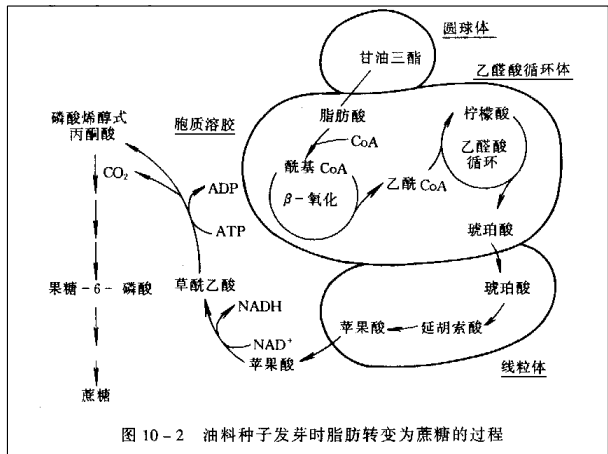
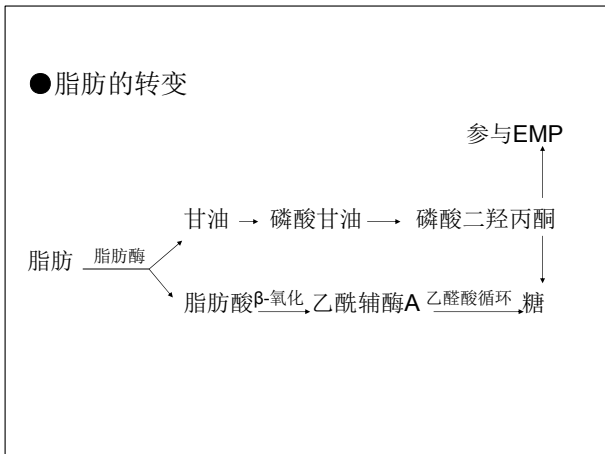
不同类型的种子, 3类物质的含量不同, 见表2:

表2 不同作物种子储存的主要有机物(%)

作物种子	淀粉	脂肪	蛋白质
小麦	72.0	1.4	12.0
水稻	73.0	2.0	10.0
玉米	76.0	4.0	8.0
高粱	74.0	4.0	10.0
芝麻	11.0	58.0	22.0
向日葵	14.0	51.0	23.0
花生	16.0	46.0	30.0
大豆	30.0	20.0	39.0
豌豆	58.0	1.0	24.8
蚕豆	49.0	0.8	18.2

### ●碳水化合物的转变





### 1.3 种子的寿命

#### 1.3.1 概念:从采收至失去发芽力的时间.

自然条件下,不同种类种子寿命不同:

柳树种子12小时;

杨树种子几周;

一般农作物1~3年;

蚕豆、绿豆可达6~11年;

莲子几百年、甚至上千年(辽宁普兰店东郊发现了“千年古莲”)。

#### 1.3.2 延长种子寿命的措施

●一般原则:是低温、低湿(干燥)、低氧,以降低呼吸消耗,从而延长寿命。

●但很多热带果树种子如荔子、龙眼、芒果、椰子特别,它们不耐低温干燥,这类种子称为顽拗性种子(Refusing to obey or be controlled, even after being punished)。自然条件下寿命短只有几天,如果保持一定湿度与适宜温度可延长至几个月或更长。

## 1.4 种子劣变（老化）

1.4.1 概念：种子成熟后储藏过程中活力降低的过程。

1.4.2 原因：不清楚。可能与膜结构、亚细胞结构破坏、酶活性丧失有关。

提高种子活力是农业上需要解决的一个问题。国内外有用PEG（聚乙二醇）处理提高种子活力的报道，原因是可以控制吸水量，有利于修复种子在储藏中的损伤。GA也可提高种子活力。

## 2 细胞分裂、生长与分化

细胞的分裂是指一个细胞分裂成两个细胞，可增加细胞数量；

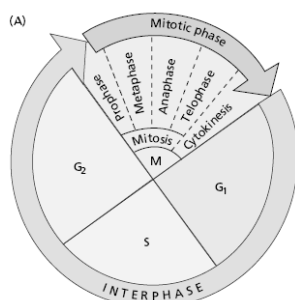
细胞生长是指细胞体积扩大，主要是伸长（不可逆）；

细胞分化是指细胞形态结构与功能的特化。

细胞的分裂、生长与分化是组织、器官、植物体生长与发育的基础。

## 2.1 细胞分裂的生理

### 2.1.1 细胞周期：细胞生长与分裂的周期



严格的定义：一次细胞分裂结束到下一次细胞分裂结束的时间，包括间期和分裂期（图）。

FIGURE 1.26 (A) Diagram of the cell cycle. (B)

### 2.1.2 影响细胞周期长短的因素

**CDK(内因)**：不同种类植物细胞周期不同，同种植物细胞周期比较稳定。近年研究表明控制细胞周期的关键酶是周期蛋白依赖激酶（cyclin-dependent kinases, CDK），它们通过与周期蛋白结合后，再通过磷酸化或去磷酸化来调控细胞周期。已发现几种CDK与cyclin（G1 cyclin,  $C_{G1}$ ；有丝分裂Cyclin,  $C_M$ ），其调节模式如图：

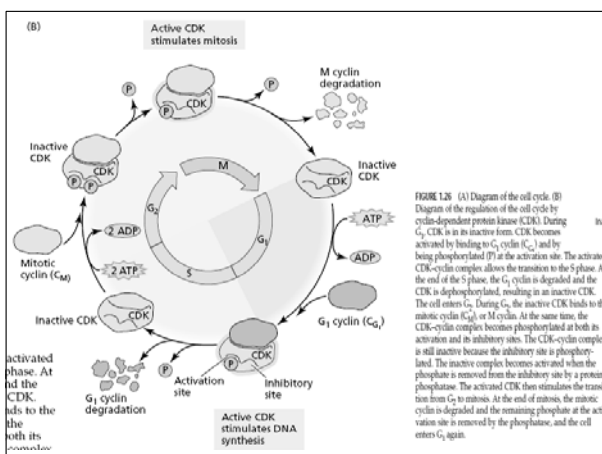
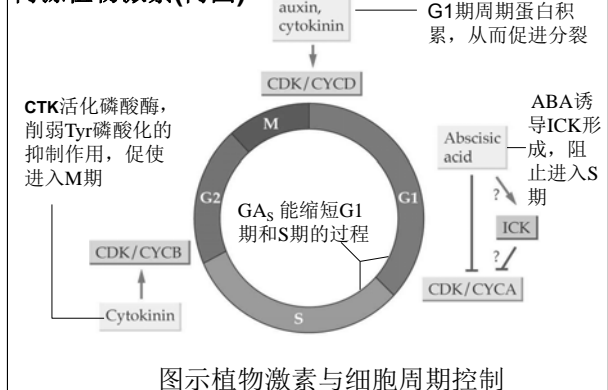


FIGURE 1.28 (A) Diagram of the cell cycle. (B) Diagram of the regulation of the cell cycle by cyclin-dependent protein kinase (CDK). During  $G_1$ , CDK is in its inactive form. CDK becomes activated by binding to  $G_1$  cyclin ( $C_{G1}$ ) and by being phosphorylated (P) at the activation site. The activated CDK-cyclin complex allows the transition to the S phase. At the end of the S phase, the  $G_1$  cyclin is degraded and the CDK is dephosphorylated, resulting in an inactive CDK. The cell enters  $G_2$ . During  $G_2$ , the inactive CDK binds to the mitotic cyclin ( $C_M$ ) or M cyclin. At the same time, the CDK-cyclin complex becomes phosphorylated at both its activation and its inhibitory sites. The CDK-cyclin complex is still inactive because the inhibitory site is phosphorylated. The inactive complex becomes activated when the phosphate is removed from the inhibitory site by a protein phosphatase. The activated CDK then stimulates the transition from  $G_2$  to mitosis. At the end of mitosis, the mitotic cyclin is degraded and the remaining phosphate at the activation site is removed by the phosphatase, and the cell enters  $G_1$  again.

### 内源植物激素(内因)



图示植物激素与细胞周期控制

**温度:**细胞周期是一个与代谢有关的过程,因而温度影响细胞周期.例如:

碗豆根尖	15℃时, 25.5h
	30℃时, 14.4h
向日葵根尖	10℃时, 46.6h
	20℃时, 12.5h
	30℃时, 6.3h
	35℃时, 6.4h

### 2.1.3 生理生化变化

**DNA:**细胞分裂过程最显著的生化变化是DNA含量的变化,当细胞核体积增到最大体积一半的时候,DNA含量急剧增加,并维持在最高水平,分裂中期以后DNA含量大大下降,一直到末期(P244,图9-6)。

**RNA和蛋白质的含量:**从G1期就开始增多,S期显著上升,G2期后期再次增多,尤其是RNA。表明与分裂有关的基因大量表达、蛋白质代谢旺盛。

**呼吸速率:**分裂期低,对氧的需求很低,而G1期和G2后期高,需氧很高。尤其G2后期吸氧多是相当重要的,它贮存相当多能量供有丝分裂期用。

### 2.1.4 细胞器的分裂

细胞分裂除质核分裂外,其它细胞器也要准备一套,有的可能是在新细胞中合成,也有的可能也进行分裂,如质体。

### 2.2 细胞伸长的生理

细胞分裂以后,便开始生长,主要是伸长,进入伸长期的细胞的主要特点是体积增大(扩大几十~上百倍)与液泡化。体积增大主要是靠压力势的降低而吸水,而 $\psi_s$ 变化不大,在扩大过程中,发生与之相适应的生理生化变化。

#### 2.2.1 生理生化变化

**呼吸上升:**当细胞伸长时,细胞的呼吸速率提高2~6倍,细胞生长需要的能量便得到保证。

**某些酶活性上升:**胞壁水解酶、二肽酶、磷酸化酶、参与EMP、TCA的酶。

**蛋白质积累,纤维素、半纤维素、果胶质剧烈上升。**

由此可见,生理生化变化是细胞伸长的基础。

#### 2.2.2 细胞壁结构与伸长机理假说

##### ●初生壁的化学成份

纤维素

半纤维素

果胶质

蛋白质(结构蛋白、酶蛋白)

## ●细胞壁的结构

### 基本结构物质是纤维素

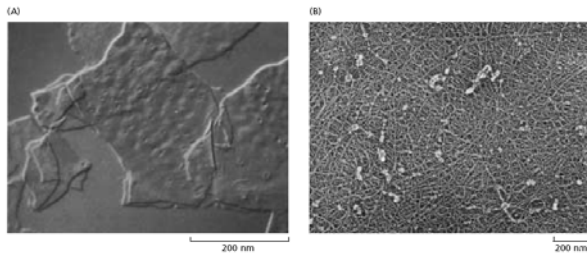
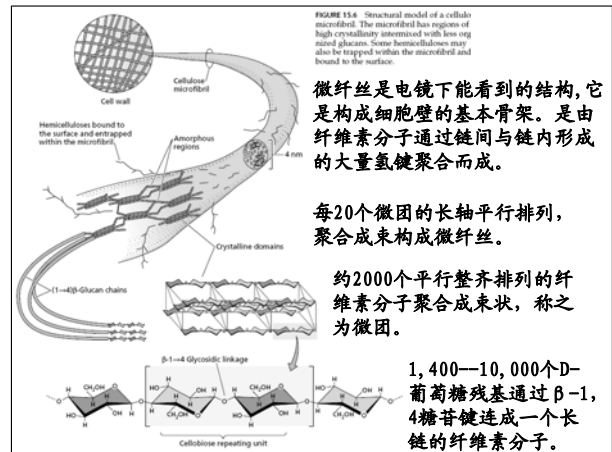


FIGURE 15.2 Primary cell walls from onion parenchyma. (A) This surface view of cell wall fragments was taken through the use of Nomarski optics. Note that the wall looks like a very thin sheet with small surface depressions; these depressions may be pit fields, places where plasmodesmatal connections between cells are concentrated. (B) This surface view of a cell wall was prepared by a freeze-etch replica technique. It shows the fibrillar nature of the cell wall. (From McCann et al. 1990, courtesy of M. McCann.)



### 细胞壁结构经纬模型

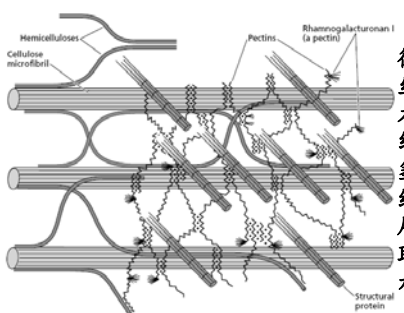
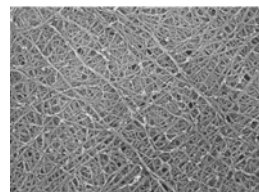
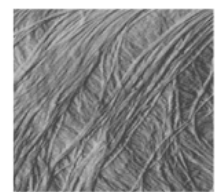


FIGURE 15.4 Schematic diagram of the major structural components of the primary cell wall and their likely arrangement. Cellulose microfibrils are coated with hemicelluloses (such as xyloglucan), which may also cross-link the microfibrils to one another. Pectins form an interlocking matrix gel, perhaps interacting with structural proteins. (From Brett and Waldron 1996.)

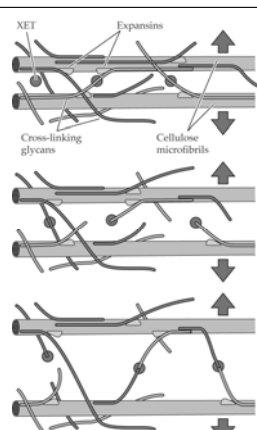
细胞伸长时期即为初生壁的形成时期。当细胞的伸长接近停止时,才开始在初生壁内产生次生壁。次生壁中还有木质素、栓质等。初生壁与次生壁的微纤丝排列结构不同,前者网状交织,后者平行排列。图示如下:



初生壁



次生壁



### 细胞伸长机理假说

细胞伸长时,微纤丝交织点断裂,细胞壁松弛(木葡聚糖内转葡萄糖基酶XET切断微纤丝交织点之间的木葡聚糖链, $\beta$ -1,4葡萄糖苷酶水解纤维素, $\beta$ -半乳糖苷酶水解果胶质,膨压素破坏氢键),通过合成作用与渗透吸水而使细胞扩大。

## 2.3 细胞分化的生理

### 2.3.1 分化与极性:

●极性:指器官、组织甚至细胞在不同轴向上存在的形态结构和生理生化上的梯度差异性。例如枝条形态学上端总是长芽,下端总是长根。

细胞极性表现为细胞内物质(如代谢物、蛋白质、激素等)分布不均匀,建立起轴向,两极分化,因此细胞不均等分裂(不是指染色体,而是指细胞质的构造和物质)。在整个生长发育期间,细胞不均等分裂现象屡见不鲜。例如合子在第一次分裂形成小的茎细胞及大的顶端细胞、气孔发育、根毛形成和花粉管发育等。极性是分化的第一步。

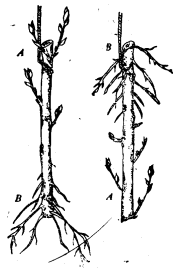


图8-20 柳树枝条上根的产生，不管发生再生作用时茎的位置如何，根总是在茎的形态学下端(B)产生  
A，形态学上端；B，形态学下端

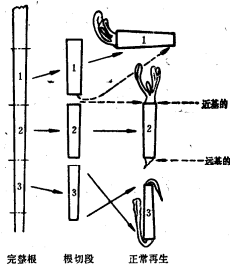


图8-21 蒲公英根部的极性现象

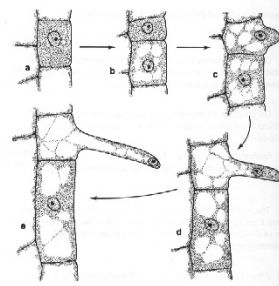


Figure 16-24 (a) An unequal cell division of a young epidermal cell precedes formation of a root hair and an ordinary epidermal cell. (b) This division forms a trichoblast (smaller upper cell) and an atrichoblast (larger lower cell). (c, d, and e) The trichoblast develops into a root hair. (From Jensen and Sainsbury, 1972.)

图示幼年的根表皮细胞不均等分裂成大小不同的两个细胞，分别发育成根毛与表皮细胞。

### 2.3.2 影响分化的因素

●糖浓度影响木质部和韧皮部的分化。如用丁香茎髓的愈伤组织进行组织培养，培养基中除了必要的养料和生长素外，糖(蔗糖或葡萄糖)的浓度控制着木质部和韧皮部的形成。

在低糖浓度时，形成木质部；  
在高糖浓度时，形成韧皮部；  
在中等糖浓度(2.5~3.5 g/L)时，木质部和韧皮部都形成，而且中间有形成层。

### ●植物激素在细胞分化中也起着重要的作用

例如，在CTK与IAA浓度均不高的情况下，二者的比值决定分化方向：

CTK / IAA比值高时，促进枝条的形成；  
CTK / IAA比值低时，则促进根的形成；  
CTK / IAA比值为1时，则不分化。

在丁香髓愈伤组织培养基中加入生长素和椰子乳提取液的混合物，可以诱导愈伤组织分化出木质部。

### ●光对植物组织的分化也有影响

无光时植物表现出黄化现象，黄化幼苗的组织分化很差，薄壁组织较多，输导组织和纤维等机械组织很不发达，植株柔嫩多汁。

### 2.4 组织培养

#### 2.4.1 概念

在无菌条件下，用人工配制的培养基培养离体植物组织(器官、组织、细胞或原生质体)的技术。

#### 2.4.2 组织培养的理论依据

植物细胞具有全能性。所谓细胞全能性(totipotency)，是指植物体的每个细胞都携带着一套完整的遗传信息(基因组)，并具有发育成完整植株的潜在能力。因为每个细胞都是来自受精卵，所以带有与受精卵相同的遗传信息。

细胞全能性由德国植物学家Haberlandt于1902年提出。

20世纪30年代用离体番茄根培养成功；

1958年Steward 和 Reinert 从胡萝卜细胞获得了完整的植株；

1964年 Guha等从曼陀罗花药得到了单倍体植株。

这样,植物细胞全能性的学说得到了充分的实验论证。

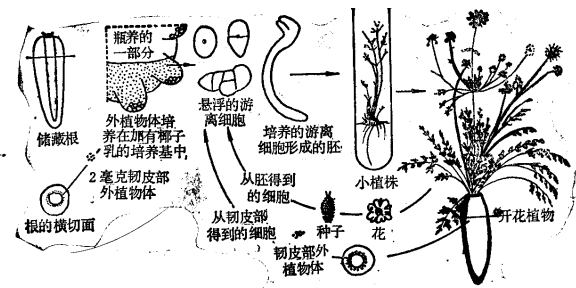
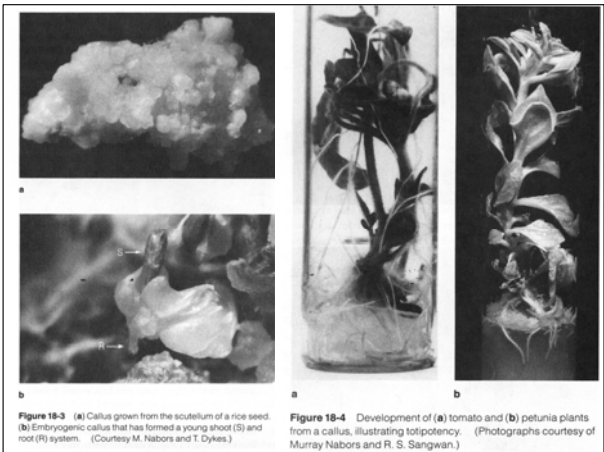


图 8.10 胡萝卜植株生长周期的示意图, 连续的生长周期通过从韧皮部或从胚得来的游离培养的细胞连接起来的 (Steward等,1964)



2.4.3 组织培养的条件

①培养基（由5类物质组成）：

无机营养物质:包括大量元素和微量元素。

碳源:一般用蔗糖,其质量浓度是20~40g/L。蔗糖除作培养物的碳源外,还有维持渗透压的作用。

维生素:硫胺素必需,烟酸、维生素B6(吡哆胺)和肌醇对生长只起促进作用。

生长调节物质:2,4-D、NAA、激动素、玉米素或6-苄基腺嘌呤等,根据不同培养目的而添加。

有机附加物:氨基酸(如甘氨酸),水解酪蛋白、酵母汁、椰子乳等,可促进分化。

总的来说,不同植物材料和不同目的所需配方有些不同。现有培养基种类很多,可参考有关专著。

表8-5 MS和N<sub>6</sub>培养基的成分

组 成	MS		N <sub>6</sub>	
大量元素的盐类	mg/L	mmol	mg/L	mmol
硝酸铵(NH <sub>4</sub> NO <sub>3</sub> )	1 650	20.6	463	5.8
硝酸钾(KNO <sub>3</sub> )	1 900	18.5	2830	28.0
氯化钙(CaCl <sub>2</sub> ·2H <sub>2</sub> O)	440	3.0	166	1.1
硫酸镁(MgSO <sub>4</sub> ·7H <sub>2</sub> O)	370	1.5	165	0.75
磷酸二氢钾(KH <sub>2</sub> PO <sub>4</sub> )	170	1.25	400	3.0
微量元素的盐类	mg/L	μmol	mg/L	μmol
碘化钾(KI)	0.83	5.0	0.8	4.8
硼酸(H <sub>3</sub> BO <sub>3</sub> )	6.2	100	1.6	26.0
硫酸锰(MnSO <sub>4</sub> ·4H <sub>2</sub> O)	22.3	100	4.4	19.7
硫酸锌(ZnSO <sub>4</sub> ·7H <sub>2</sub> O)	8.6	30	1.5	5.2
钼酸钠(Na <sub>2</sub> MoO <sub>4</sub> ·2H <sub>2</sub> O)	0.25	1.0		
硫酸铜(CuSO <sub>4</sub> ·5H <sub>2</sub> O)	0.025	0.1		
氯化钴(CoCl <sub>2</sub> ·6H <sub>2</sub> O)	0.025	0.1		
螯合剂EDTA(Na <sub>2</sub> EDTA)	37.3	100	37.3	100
硫酸亚铁(FeSO <sub>4</sub> ·7H <sub>2</sub> O)	27.8	100	27.8	100
维生素、生长调节物质、有机附加物	mg/L		mg/L	
肌醇		100		
烟酸		0.5		0.5
盐酸硫胺素		0.1		1.0
维生素B <sub>6</sub>		0.5		0.5
甘氨酸		2.0		2.0
吲哚乙酸(IAA)		1~30		0.2*
激动素		0.04~10		1.0*
2,4-D				2.0*
蔗糖		30g/L		50g/L
pH		5.7		5.8

\* 诱导愈伤组织时加入2,4-D,诱导分化时加入IAA和激动素

②其它条件

无菌培养:外植体用氯化汞、次氯酸钠或过氧水消毒,培养基用高压灭菌,在超净工作台上接种。

适宜的温度:一般是25~27℃,但组织不同而略有差异。例如,培养喜温植物的茎尖,温度可以提高到30℃。花与果实的培养最好有昼夜温差,昼温23~25℃,夜温15~17℃。

光照:对光照的要求,也因组织不同而异。茎尖、叶片组织培养要光照,以便进行光合作用;花、果培养要避免直射光,以散射光或暗中培养较宜;根组织培养通常在暗处进行。



#### 2.4.4 脱分化与再分化

●**脱分化:**原已分化的细胞(外植体)失去原有的形态和机能,又回复到没有分化的状态.脱分化的结果是形成无组织的细胞团或愈伤组织.在愈伤组织诱导中,外源激素常常是必须的.如菊芋需加生长素,大豆需加细胞分裂素,胡萝卜、烟草需加生长素与细胞分裂素.外源激素引起内源激素平衡的改变可能是愈伤组织形成与分化的原因。

●**再分化:**愈伤组织经过继代培养后,又可产生分化现象.这些由脱分化状态的细胞再度分化形成另一种或几种类型的细胞的过程,称为再分化。

#### 2.4.5 组织培养的优点及应用

●**组织培养的优点:**可研究外植体(被培养部分)在不受植物体其他部分干扰下的生长和分化的规律,并可以用各种培养条件影响它们的生长和分化,以解决理论上和生产上的问题。

●**组织培养的特点是:**取材少,培养材料经济;人为控制培养条件,不受自然条件影响;生长周期短,繁殖率高;管理方便,利于自动化控制。

●**实际应用:**

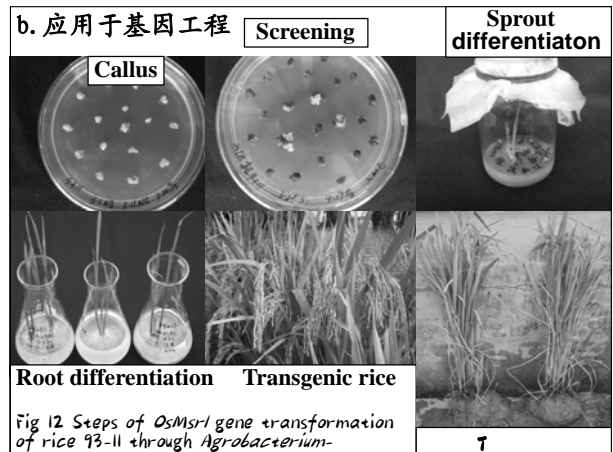
#### a. 无性系快速大量繁殖

该技术已广泛应用于花卉(如兰花)、蔬菜、果树和林木生产,有的已发展为工业化生产和商品.据报道,已有上百种植物(包括兰花)通过组织培养可得到再生植株。

例1:甘蔗以前每亩需用0.5~1吨种蔗,这是很不经济的,且运输也麻烦,现在均采用茎尖组织培养生产试管苗来繁殖,大大节省了成本,提高了效率;

例2:森林植物园的桉树叶片中含香料.通过组织培养可迅速繁殖,以满足市场需求;

例3:人工种子:可用于快速繁殖和固定杂种优势。



#### c 药用植物的工业化生产

如人参,薯蓣,甘草,贝母等均已培育成功,有望进行工厂化生产。

#### D 无病毒植株的获得

已知马铃薯退化的原因是由病毒感染种薯引起,但很多病毒不能侵染马铃薯的茎尖.因此用茎尖(<0.5 mm)培养可得到无病毒植株。

#### e. 体细胞杂交与突变体筛选.

远缘体细胞杂交有强大的杂种优势.已得到烟草与马铃薯,马铃薯与番茄等的杂种植株,通过对杂种植株进行形态,染色体数目和同工酶谱的分析,初步证明了再生植株的杂种性质.问题:杂种细胞的不稳定遗传性。

突变体筛选:通过理化诱变的方法,改变植物细胞的遗传性状,选择出各种类型的突变细胞系.(如提高固定CO<sub>2</sub>能力,降低光呼吸,提高抗逆性,提高组份含量等)。

### 3 植物的生长

#### 3.1 概念:

植物体体积的不可逆增加过程。

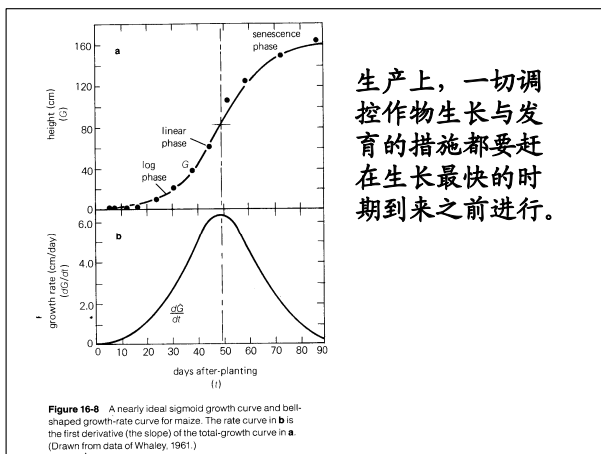
#### 3.2 生长的原因:

细胞的分裂与扩大。

茎与根的顶端分生组织、形成层与居间分生组织终生保持分裂能力，故植物一生能不断生长。

#### 3.3 生长的规律:

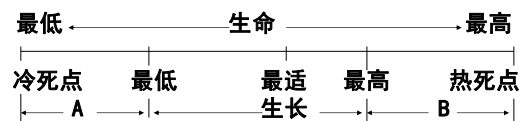
植物的生长表现出“慢-快-慢”的基本规律，呈“S”形生长曲线。可分为三个阶段即：对数生长期（生长速率由小到大）、直线生长期（生长速率最大且稳定）和衰老期（生长速率下降），通常称为生长大周期。



#### 3.4 影响生长的因素（以茎为例）

##### 3.4.1 温度

●三基点:生长需一个合适的温度范围,有三个基本点,图示如下:



图示生长的温度三基点与生命的最低点最高点的关系  
短期内A、B温度不会致死

不同植物三基点不同，与原产地关系密切，原产寒带、温带，三基点低，原产热带、亚热带，三基点高。

● 最适温度（生理最适温度）：生长最快的温度。

最适温度对健壮来说并不是最适宜的，因生长太快，消耗太多，植株瘦小，不利于抵抗不良环境。

● 协调的最适温度：对健壮来说需比最适温度稍低的温度，称为“协调的最适温度”。

●昼夜温差与温周期现象：植物的生长，需要一定的昼夜温度变化，往往是较高的日温和较低的低温，这种现象叫做温周期现象。

原因：低夜温减少呼吸消耗，有利于积累和生长；低夜温下，有利于根形成较多CTK，运至整株而起作用。

马铃薯、甜菜在夜温低的条件下有利于积累淀粉或糖份。（马铃薯种薯用秋天凉爽季节形成的块茎做种）。

### 3.4.2 光照

● 间接作用: 光是光合作用的必要条件. 没有光, 自养的植物便失去生长的物质基础. 这个间接反应是一个高能反应.

● 直接作用: 光影响形态建成. 为低能反应.

### 3.4.3 水分

细胞分裂和伸长都必需在水分充足条件下才能进行. (因为生长是各种代谢与生理功能的综合表现. 虽说水分不足, 某些生理代谢过程能够进行, 但要生长, 必需代谢旺盛. 这就必需充足的水分).

干旱时, 生长减慢, 植株显著矮化.

水稻孕穗期干旱, 幼穗水分流向老叶, 影响颖花分化, 包穗, 结实不良, 产量锐减;

水稻灌浆期干旱, 影响干物质积累, 尤其是千粒重, 产量降低.

### 3.4.4 植物激素

#### 3.4.5 机械刺激

机械震动、弯曲、风吹都可抑制茎的生长。原因是促进乙烯、ABA生成, 降低 $GA_3$ 含量。比如强风地区植物矮小而粗壮。

### 3.5 生长的相关性

高等植物是多器官的有机体, 各个器官和各个部分之间生长与发育虽然各具相对独立性, 但也存在相互依赖与相互制约的关系。这种植物体的一部分对其它部分生长与发育的调节作用, 称为相关现象。相关现象表明器官间或各部分之间存在物质与信息的交流。

#### 3.5.1 主茎与分枝、主根与侧根的关系

植物顶芽长出主茎, 侧芽长出分枝。通常主茎的顶端生长很快, 而侧枝或侧芽生长很慢或潜伏不长。这种顶端生长占优势的现象叫做顶端优势。

不同植物顶端优势强弱不同, 如松柏、玉米、向日葵、烟草等植物的顶端优势强, 稻、麦等植物的顶端优势弱。

生产上常利用顶端优势原理控制生长。如棉花打顶整枝、果树修剪都是破坏顶端优势来合理分配养料, 以保证果枝得到足够的营养。花卉栽培时也可用打顶或去蕾的办法来控制花的数目和大小。

主根对侧根的生长也有抑制作用。如将主根根尖去掉, 则有利于侧根生长。园艺上和蔬菜栽培上常常砍掉主根, 以促进侧根生长, 形成合理根系, 以充分吸收耕层水肥。

解释：现在比较广泛接受的学说是生长素的极性运输假说。即：顶端产生的生长素往下运，使侧芽生长素浓度增加，因芽对生长素敏感，超过 $10^{-6}\text{M}$ ，就起抑制作用。

证据：

去顶，则侧芽生长。

去顶，在顶上放含生长素的琼脂块，侧芽抑制。

另外，研究表明：激动素可解除IAA的抑制作用，从而，解除顶端优势，而赤霉素则可加强顶端优势。

### 3.5.2 地上部分（冠）与地下部分（根）生长的关系

地上部分（冠）与地下部分（根）的生长相互依赖、相互促进：地上部分提供光合产物（糖）与氧气等给根，以满足其生长需要；根提供矿物质、水分、多种氨基酸和细胞分裂素等给地上部分，以满足其生长需要。

然而，地上部分与地下部分的生长都需要糖、矿物质与水分，当这些物质供不应求时，地上部分与地下部分便会表现出相互竞争、相互制约的关系。例如：

光照不足时，运到根的糖分少，有限的糖分优先满足地上部分生长，根/冠小。大田群体过大时，根系生长发育受影响大，容易早衰。

光照充分时，运到根的糖多，有利于根生长，根/冠大。

缺氮时，地上部分蛋白质合成少，对地下部分（根）供应的糖分多，从而有利于根的生长，根/冠大。

氮多时，地上部分蛋白质合成多，消耗许多糖，有利于地上部分生长而不利根的生长，根/冠小。

缺水时，对地上部分的影响比根大，根/冠大。

水分充足时，根系生长受限制，而地上部分可得到充分的水、肥，有利于地上部分生长而不利根的生长，根/冠小

### 3.5.3 营养生长与生殖生长的相关性

生殖器官生长所需的养分大部分由营养器官供应，营养器官生长不好，生殖器官生长自然也就不好。

营养生长过旺，消耗过多养分，茎、叶徒长，抑制生殖生长。如：“丰收禾低产谷”。

生殖生长过旺，如颖花过多，与营养器官竞争养分，会引起营养器官早衰。

生产上，需要协调好二者的关系。

## 4 植物的运动

高等植物因其扎根于土壤，整体不能自由移动，但其个别器官在空间可以产生位置移动，叫植物的运动。

植物器官通过运动，可使器官处于最佳位置，因此，具有重要意义。

主要类型：向性运动、感性运动、近似昼夜节奏运动。

**4.1 向性运动：**是由一定方向的外界环境刺激（如光、重力等）而引起的运动，运动方向取决于外界环境刺激的方向。

绝大多数向性运动都是生长性运动（太阳追踪是紧张性运动），是由于生长的不均匀引起的曲度变化；因此，切去生长区的器官以及停止生长的器官，都不会表现出向性运动。

向性运动包括3个步骤：感受（感受到外界刺激），转导（将感受到的信息传导到向性发生的细胞），反应（接受信息后，弯曲生长）。

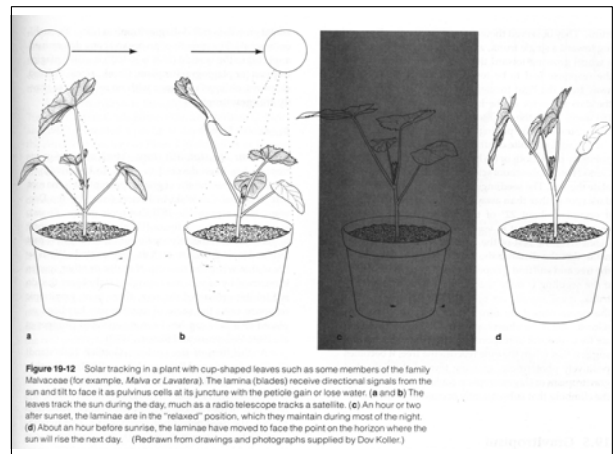
依外界因素的不同，向性运动又可分为向光性、向重力性、向化性、向水性、向触性等。

**4.1.1 向光性：**植物向光的方向弯曲的现象，称为向光性(Phototropism)。

●向光性在植物生活中的意义：使叶片能尽量处于最适宜利用光能的位置。例如：

播种时，芽不管当时在何位置，总是向上长；

某些植物生长旺盛的叶片，对阳光方向改变的反应很快，它们竟能随着太阳的运动而转动，如向日葵和棉花等。



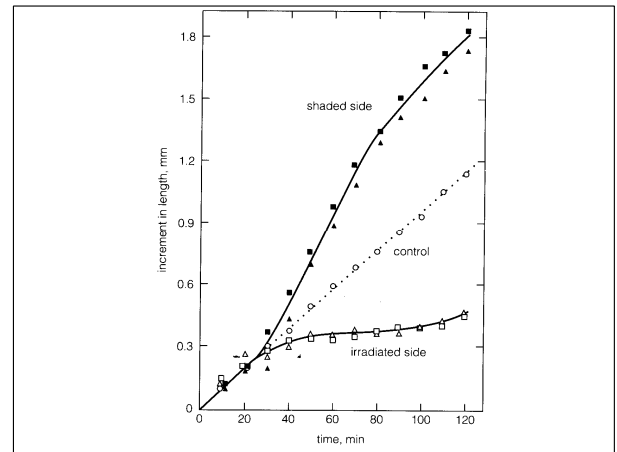
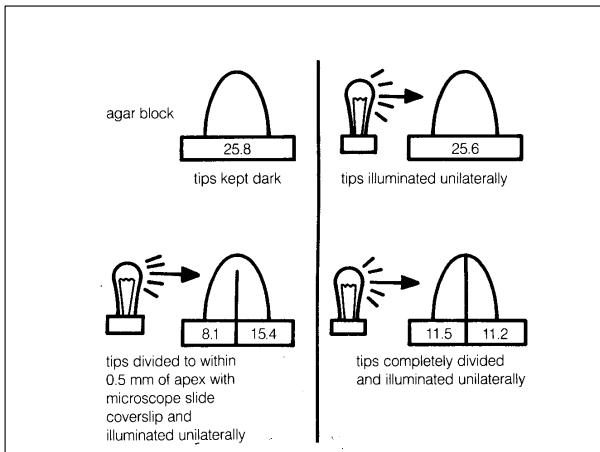
**Figure 19-11** A typical leaf mosaic exhibited by Boston ivy (*Parthenocissus tricuspidata*) growing on the side of a building. Note how almost every leaf is exposed to light. Leaf mosaics often develop in house plants that depend on light from one direction (as from a window).

●植物感受光的部位是茎尖、鞘尖、根尖、某些叶片或生长中的茎。

●向光性与光能量有关(强度×时间)

●向光性反应的光受体: 向光素 I 与向光素 II 。

●解释向光性的理论: 生长素分布不均(导致生长素分布不均的原因见P265)。



#### 4.1.2 向重力性(gravitropism)

- 概念: 植物在重力影响下, 保持一定方向生长的特性。
- 类型: 正向重力性(根) 负向重力性(茎)  
横向重力性(地下茎)
- 向重力性的生物学意义: 种子播到土中, 不管胚的方位如何, 总是根向下长, 茎向上长, 方位合理, 有利植物生长发育。禾谷类作物倒伏后, 茎秆向上弯曲生长, 保证植株继续正常生长发育。

●重力感受体: 现在认为感受重力的细胞器是平衡石。平衡石原指甲壳类动物的一种器官中管理平衡的砂粒, 起着平衡石的作用。

植物的平衡石是指造粉体。一个细胞内有4~12个造粉体, 每个造粉体内有1~8个淀粉粒, 外有一层膜。植物体内平衡石的分布因器官而异。根部的平衡石在根冠中, 茎部的平衡石分布在维管束周围的1~2层细胞(也称淀粉鞘)。平衡石的比重较大, 在重力影响下, 下沉在细胞底部(图9-24), 对原生质产生一种压力, 这种压力则是被细胞感受的刺激。

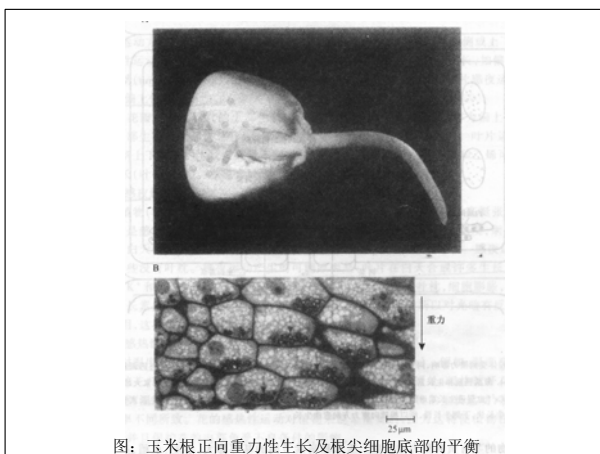


图: 玉米根正向重力性生长及根尖细胞底部的平衡

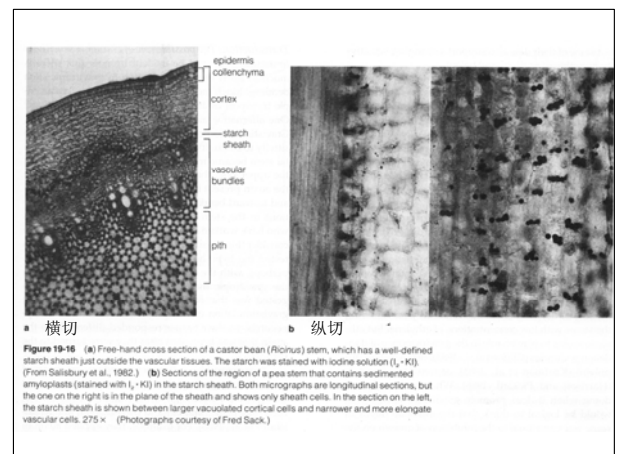
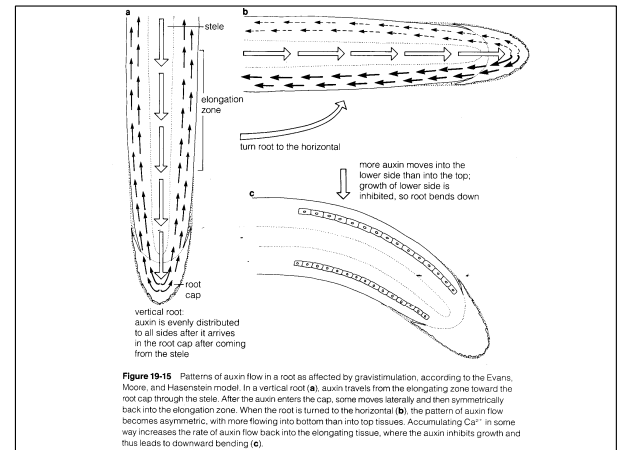


Figure 19-16 (a) Free-hand cross section of a castor bean (*Ricinus*) stem, which has a well-defined starch sheath just outside the vascular tissues. The starch was stained with iodine solution ( $I_2 + KI$ ). (From Salisbury et al., 1962.) (b) Sections of the region of a pea stem that contains sedimented amyloplasts (stained with  $I_2 + KI$ ) in the starch sheath. Both micrographs are longitudinal sections, but the one on the right is in the plane of the sheath and shows only sheath cells. In the section on the left, the starch sheath is shown between larger vacuolated cortical cells and narrower and more elongate vascular cells. 275 × (Photographs courtesy of Fred Sack.)

### ●细胞感受重力后如何传导给生长着的细胞而引起不均匀生长呢？

生长素不均匀分布: 根尖横放后, 在重力刺激下, 根尖内的IAA分布是不均匀的, 背地面一侧少于向地面一侧, 这就是导致根尖向下弯曲生长(图)。



$\text{Ca}^{2+}$ 的作用: 试验表明,  $\text{Ca}^{2+}$ 在向重力性反应中起着重要的作用。

均匀地外施 $^{45}\text{Ca}^{2+}$ 于根上, 水平放置, 发现 $^{45}\text{Ca}^{2+}$ 向根的下侧移动。

将含有钙离子整合剂(如EDTA)的琼脂块放在横放玉米根的根冠上, 无向重力性反应; 如改用含 $\text{Ca}^{2+}$ 的琼脂块, 则恢复向重力性反应。

进一步研究发现, 玉米根内有钙调素, 根冠中的钙调素浓度是伸长区的4倍。外施钙调素的抑制剂于根冠, 则根丧失向重力性反应。

### ●有人综合提出向重力性的机理(图10-13)

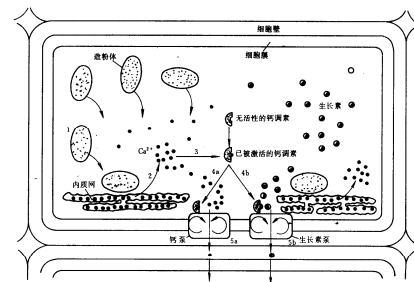


图 10-13 向重力性的机理  
1. 根冠的淀粉体受重力影响, 向下运动压在液泡膜上; 2. 液泡膜内网将  $\text{Ca}^{2+}$  释放出来; 3.  $\text{Ca}^{2+}$  与钙调素结合, 呈激活状态; 4. 激活钙调素和生长素酶; 5. 酶将  $\text{Ca}^{2+}$  运到细胞壁, 后者将生长素运到细胞壁; 生长素大部分分布在根的下侧,  $\text{Ca}^{2+}$  也促进生长素运到伸长区下侧, 这样, 下侧生长素过多, 抑制伸长区伸长, 而上侧生长素较少, 生长正常, 上侧生长快, 下侧生长慢, 所以根就向重力方向弯曲生长

●禾谷类作物的茎有负向重力性反应。玉米和高粱节间的基本部膨大, 小麦、水稻、燕麦的叶鞘基部膨大成假叶枕, 它们是感受重力的器官。当把这些植物的茎横放或植株倒伏时, 感受器官中的平衡石在2—10min内便沉降到细胞下侧, 15—30min内开始呈负向重力性反应, 下侧积累较多的生长素、赤霉素和乙烯, 生长快, 节间向上弯曲生长。

#### 4.1.3 向化性与向水性

向化性是由某些化学物质在植物周围分布不均引起的生长。植物根部生长的方向就有向化现象, 它们是朝向肥料较多的土壤生长的。水稻深层施肥的目的之一就是使稻根向深处生长, 分布广, 吸收更多养分。

向水性是当土壤水分分布不均匀时, 根趋向较湿的地方生长的特性。

**4.2 感性运动：**是由外界环境刺激程度改变(如光暗转变、触摸等)而引起的运动。外界刺激方向不能决定运动方向。分两类：

1) 生长性运动：由生长不均衡引起，是不可逆的运动，如偏上性、偏下性等；

2) 紧张性运动(turgormovement)：由细胞膨压变化产生，是可逆性运动，如气孔运动、叶片感夜运动、含羞草的感震性等。

**4.2.1 偏上性与偏下性：**叶片、花瓣或其他器官的上部生长比下部快，于是向下弯曲生长，称为偏上性。如果下部生长比上部快，则向上弯曲生长，称为偏下性。

叶片运动是因为从叶片运到叶柄上下两侧的生长素数量不同，因此引起生长不均匀。生长素和乙烯可引起番茄叶片偏上性生长(叶柄下垂)。赤霉素处理可引起偏下性生长。

#### 4.2.2 感夜性

许多植物(如大豆、花生、木瓜、含羞草、合欢等)的叶子(或小叶)白天高挺张开，晚上下垂合拢，这就是感夜性。蒲公英的花序在晚上闭合，白天开放；相反，烟草、紫茉莉的花晚上开放，白天闭合。这种由于光暗变化而引起的运动，也属于感夜运动。

植物之所以对光暗有反应，是因为光敏素的作用。

#### 4.2.3 感热性

植物对温度变化起反应的感性运动，称为感热性。例如，温度变化可使郁金香和番红的花开放或关闭。当我们把这些植物从较冷处移至温暖处，很快就开花。这种感热性运动是永久性的生长运动，是因花瓣上下组织生长速率不同所致。可保证植物在适宜的温度下进行授粉，并且保护花的内部免受不良条件的影响。又如水稻需在20℃以上才开花，25~30℃最适宜。

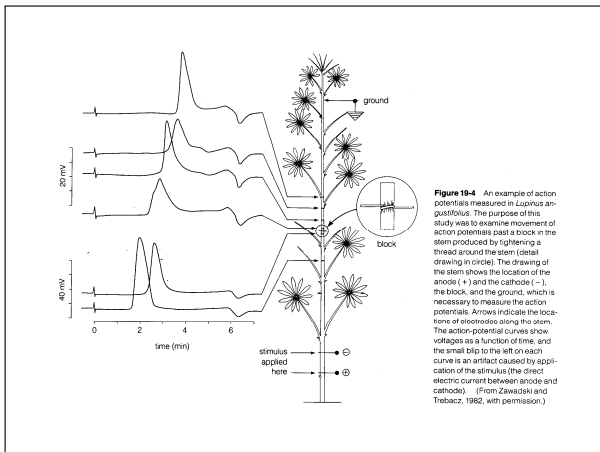
#### 4.2.4 感震性

在感性运动中，含羞草的运动是最引人注目的。它不仅具有感夜性，也具有感震性。即使在白天，当部分小叶遭受震动(或其他刺激如烧灼、骤冷、电刺激等)时，小叶也会合拢。如刺激较强，这种刺激可以很快地依次传递到邻近的小叶，甚至可传递到整个复叶，引起整株植物小叶合拢，复叶叶柄下垂。但经过一定时间，整株植物又可以恢复原状。由于这种运动由震动引起，所以称之为感震性。

含羞草叶子下垂的机理，是由于复叶叶柄基部叶枕附近运动细胞紧张度的变化引起的。

含羞草对震动的反应很快，刺激后0.1 s就开始，几秒钟就完成。上下传递速率极快。研究表明：含羞草受刺激时，会产生动作电位，类似动物神经细胞的动作电位，但比较慢。它们经过木质部和韧皮部的薄壁细胞，传递速度为2cm/s左右，而神经细胞的传递速度为10 m/s。





#### 4.3 近似昼夜节奏运动—生理钟：由植物内部测时系统控制的近似24h周期的昼夜节奏运动。

例如：菜豆叶的就眠运动（白天叶片水平，晚上下垂），由于这个周期不是准确的24h，而只接近这个数值，因此，这样的运动叫做近似昼夜节奏运动。

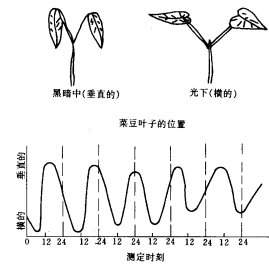


图 10-15 菜豆叶在不变化条件（微弱光及 20℃）下的运动  
高点代表垂直的叶（左上）；低点代表横的叶（右上）

- 不受环境条件的影响。因为这种运动即使在不变化的环境条件下（如恒温下，连续光照或连续黑暗），在一定天数内还仍然显示着这种周期性的、有节奏的变化（图9—29）。

- Q10在1.0~1.1之间，说明不是化学变化。

- 故认为是一种内生的测时机制在起支配作用，称为生理钟，由于这个周期不正好是24h，而只接近这个数值（22~28h），因此，这样的周期叫做近似昼夜节奏。

- 近似昼夜节奏的测时机理目前已有一些进展（见P271）。

- 近似昼夜节奏是广泛存在于生物界的一种现象，除了上述叶片感夜运动外，还有气孔开闭、蒸腾速率、细胞分裂、胞核体积、叶绿体形状和结构等。

- 生理钟有明显的生态学意义：菜豆叶子白天升起，有利于吸收阳光；有些藻类只在一天的同一时间里释放雌雄配子，这样就增加了结合的机会。

# The End