

第十一章 植物的生殖生理

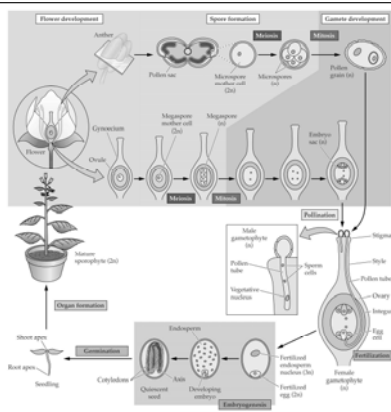


目录

- 1 概述
- 2 幼年期
- 3 春化作用
- 4 光周期
- 5 花器官形成及其生理
- 6 受精生理

1 概述

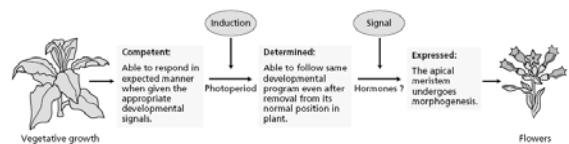
高等植物的个体发育始于种子萌发，终于新种子形成。



The life cycle of a flowering plant

营养生长向生殖生长的过渡是个体发育的关键时期，其标志是花原基或花序原基的分化。完成过渡的步骤：

- 度过幼年期，建立成花诱导(开花诱导)的感受态(Ripeness to respond or competence);
- 成花诱导(低温、光周期)，进入花发育途径;
- 成花诱导后，一般能成花，但有的可能还需适宜的环境条件(如日长)或内源激素信号。



2 幼年期 (Juvenility/Juvenile phase: As opposed to the mature or adult phase)

2.1 概念：指植物幼小的、不能诱导开花的时期。此时期为花诱导感受态建立期，不具备生殖能力。

2.2 幼年期长短因植物种类而异

大多数木本植物：1~40年，平均5~20年(某些灌木1年，竹子20~30年，山毛榉40年)。

草本植物：几天~几星期(水稻1个月左右，7.0叶前后，天仙子10~30天)。

少数几种植物：很短，几乎无，因种子已具备花原基。如日本牵牛、花生。

2.3 幼年期形态与生理特征:不同于成年期

2.3.1 形态特征:叶片形态、生长习性等不同
于成年期。

2.3.2 生理特征:不能开花、切段发根能力强、
生长速度快、光合与呼吸强度大、核酸与蛋白
质代谢强等。

表11—1 常春藤的幼年期和成年期的特征比较

| 特征 | 幼 年 期 | 成年 期 |
|------|----------------|-------------------|
| 叶形 | 三裂或五裂掌状叶 | 完整的卵圆形叶 |
| 叶序 | 互生叶序 | 旋生叶序 |
| 花色素苷 | 嫩叶及茎有花色素苷 | 没有花色素苷 |
| 毛 | 茎被短柔毛 | 茎无毛 |
| 顶芽 | 枝条无限生长, 无顶芽 | 枝条有限生长, 具鳞叶的顶芽 |
| 生气根 | 有 | 无 |
| 生长习性 | 攀缘及斜向生长 | 直生 |
| 发根能力 | 强 | 弱 |
| 开花 | 不开花 | 开花 |

2.4 调节幼年期措施

2.4.1 缩短:连续长日,桦树由5~10年缩短到
1年;GA可终止杉科、柏科和松科的幼年期。

2.4.2 延长:GA可延长常春藤、甘薯、柑橘、
李等植物的幼年期;ABA可抵消GA 的作用,看
来内源激素的平衡介导此过程。

3 春化作用(Vernalization/“Springization”)

3.1 概念:低温促使植物开花的作用。

“春化”的由来:温度对禾谷类作物开花的影响很早
就受到人们的注意。1918年德国人J.G Gassner (加
斯纳)将小麦和黑麦区分为秋播的“冬性”品种与春
播的“春性”品种。如将冬小麦改在春季播种,它便
不能正常开花结实。但如将冬小麦萌发时进行1~2℃
低温处理,则春播时,能像春小麦一样正常开花结实。
1928年前苏联李森科将Gassner的研究应用于农业生
产:在苏联许多地区冬季严寒,种植冬小麦不能成功,
李森科采用春播前将吸胀萌动的种子进行低温处理的
办法,可使冬小麦和春小麦一样,在当年夏季抽穗开
花,他把这一措施叫做“春化”。

我国北方农民很早就知道,春季补种冬小
麦,将不会正常开花结实,因为麦种未经头年
秋末冬初的一段低温。在实践中,他们也找出
解决这个问题的办法,如“闷麦法”与“七
九小麦”。

“闷麦法”:把萌发的冬小麦闷在罐中,放0~
5℃低温处处理40~50天。

“七九小麦”:即在冬至那天起将种子浸在井水
中,次晨取出阴干,每9日处理一次,共7次。

现在“春化”一词不仅限于种子对低温的
要求,也包括其它时期植物对低温的感受。

3.2 需要进行春化的植物类型

●冬性一年生植物:如冬小麦、冬黑麦等冬性谷类
作物。低温对大多数冬性一年生植物开花只起促进
作用,并不是必需的;但低温对少数冬性一年生植
物(如长茅麦)开花是必需的。

●大多数二年生植物:如萝卜、白菜、芹菜、甜菜、
天仙子等。它们以营养体越冬,需几天~几周低温
方能诱导开花,低温是开花所必需的。

●某些多年生植物:如牧草、菊花、一些木本植物
等。菊花往往因营养繁殖而被忽视,但它必需经过
一次低温处理,营养繁殖携带有春化效果。



Figure 22-6 A 41-month sugar-beet plant kept vegetative by never being exposed to low temperature. (Photograph courtesy of Albert Ulrich; see Ulrich, 1955. The technician at the Earhart Plant Research Laboratory at the California Institute of Technology is Helene Fox.)

未经低温的41月龄甜菜(二年生植物)依然保持营养生长状态,巨大的“茎”实为块根。



0 days of vernalization at 4°C 100 days of vernalization at 4°C

春化处理缩短拟南芥晚花品种的营养生长期

需要进行春化的植物在春化后,还要在较高温度下,并且多数还要在长日条件下才能开花(菊花需短日下才能开花)。因此,春化过程只是对开花起诱导作用(促进或决定开花)。

春化作用是温带植物发育过程中表现出来的特征。在温带地区,由于日照的影响,季节的温度变化十分明显,所以,许多温带植物表现出发育过程中需要低温的特性。但对低温的要求因植物种类或品种不同而异。按发育对温度的要求,我国小麦栽培品种有冬性、半冬性与春性之分。

水稻、棉花等喜温作物开花,对低温没有严格要求,并不存在春化现象。

3.3 春化作用的特性

3.3.1 春化时期:一般吸胀或萌发的种子、幼苗、成株均可接受春化;少数植物不能在种子萌发状态进行春化,而只能在幼苗长到一定大小后才能通过春化,如胡萝卜、甘蓝、月见草。

3.3.2 春化部位:茎顶端生长点或胚的分生组织细胞。以营养体感受低温的植物(芹菜、甜菜、菊花等)在茎顶端生长点。种子吸胀萌发时,感受部位在胚。

3.3.3 春化温度与时间:

春化温度因植物种类而异,一般零下几度~15℃均有效,但适宜的温度范围是0~10℃,对大多数要求低温的植物来说,1~2℃是最有效的春化温度。

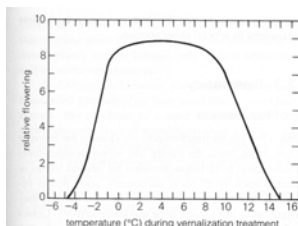


Figure 22-7 Final relative flowering response as a function of temperature during vernalization. The data represent response of most Petkus rye seeds to a 6-week period of treatment. (From Salisbury, 1963; see also Purvis, 1961.)

图示不同低温处理6周对一种黑麦开花的影响

最短春化时间(引起反应的时间):
4天~8周

饱和春化时间:
3周(冬小麦)~
3月(天仙子)

就同一植物而言,在一定期限内,春化效应随低温处理时间的延长而增加(图)。

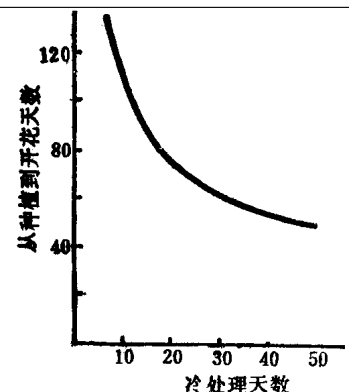


图 9.19 冬黑麦种子低温处理时间对开花的影响

3.3.4 去春化作用

在春化过程结束之前或刚结束时,把植物放在较高温度下,低温效果会被消除,叫去春化作用.一般去春化的温度为25~40℃,冬小麦在35℃下4~5天即可解除春化.

缺氧、SD处理也可去春化,去春化后可重新春化。

去春化作用应用举例:

越冬贮藏的洋葱鳞茎在春季种植前先用高温处理以解除春化,便可以防止生长期开花而获得大鳞茎。

当归为二年生药用植物,我国四川省某些地区种植的当归当年收获的块根质量差,在第二年栽种时又容易因抽薹开花而降低块根品质。如在第一年冬季将块根挖出,贮藏在高温下,即可减少次年的抽薹率,而获得较好的块根。

3.3.5 春化与呼吸

春化需糖、 O_2 与水。缺少糖(呼吸底物)、 O_2 (如在 N_2 气中)、水(干种子),春化均不能进行。说明春化过程与呼吸代谢密切相关。

3.3.6 春化效应的传递——春化素假说

德国人梅尔彻斯和兰(Melchers and Lang)等曾做过许多嫁接试验,研究春化效应的传递。他们将二年生植物天仙子已春化的枝条(或一片叶子)嫁接在未春化的同一品种植株上,结果未春化的植株开了花。许多类似试验,无论长日,短日、日中性植物的未春化植株都可被春化枝条诱导开花。说明在春化的植株中产生某种开花刺激物,能传递到未春化的植物而引起开花。

1939年Melchers根据这些试验结果提出了春化素假说:即植物受到低温处理后,可能产生某种特殊物质,它可通过嫁接传导,诱导未春化的植物开花。他称这种物质为春化素。但春化素至今未能分离出来,且在某些植物中,如菊花嫁接试验并不能证明开花刺激物从已春化植株传递到未春化植株中。因此是否存在春化素尚无定论。

3.3.7 春化作用与赤霉素

许多需低温和长日照的植物,在施用赤霉素后,可以在不经春化及不经长日照条件下抽薹开花(表、图)。而这些植物在不适于开花的条件下,如不用赤霉素处理,则表现为丛生状态,不能抽薹和开花。因此,有人认为赤霉素就是低温春化过程中形成的一种开花刺激物。

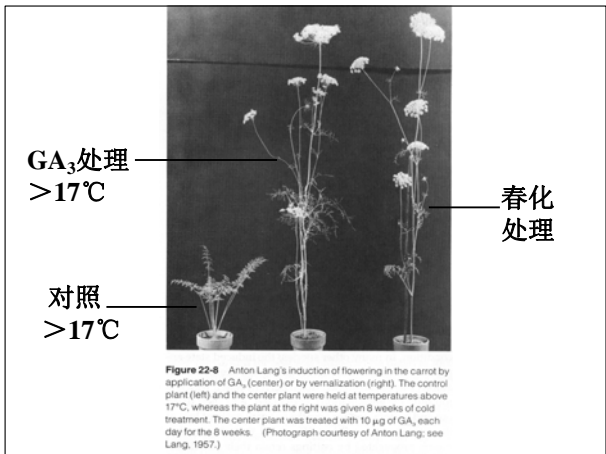


表 9.1 非诱导条件下对GA₃起反应的植物种

| 长日植物 | 需低温的植物 |
|------------------------------------|-----------------------------------|
| 菠菜 (<i>Spinacia oleracea</i>) | 芹菜 (<i>Apium graveolens</i>) |
| 一年生天仙子 (<i>Hyoscyamus niger</i>) | 燕麦 (<i>Avena sativa</i>) |
| 莴苣 (<i>Lactuca sativa</i>) | 甜菜 (<i>Beta vulgaris</i>) |
| 罂粟 (<i>Papaver somniferum</i>) | 勿忘草 (<i>Myosotis alpestris</i>) |
| 矮牵牛 (<i>Petunia hybrida</i>) | 甘蓝 (<i>Brassica oleracea</i>) |
| 萝卜 (<i>Raphanus sativus</i>) | 胡萝卜 (<i>Daucus carota</i>) |
| 金光菊 (<i>Rulbekia bicolor</i>) | 毛地黄 (<i>Digitalis purpurea</i>) |
| 高雪轮 (<i>Silene armeria</i>) | 二年生天仙子 |
| 苣荬菜 (<i>Cichorium endivia</i>) | 紫罗兰 (<i>Matthiola incana</i>) |

但更多的人持反对意见，认为春化与赤霉素形成之间并不存在因果关系。原因：

很多情况下，施用赤霉素不能诱导需春化植物开花；

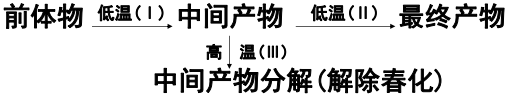
在对赤霉素起反应的植物中，对赤霉素的反应不同于春化反应。受赤霉素处理的丛生状态植物，茎先伸长并形成营养枝，花芽以后出现，而春化引起正常抽条时，花芽的形成和茎的伸长差不多同时出现。

因此，赤霉素在春化过程中究竟起什么作用，它是否为成花刺激物，仍有待研究。

3.4 春化作用的机理及生理生化变化

3.4.1 机理

● 梅尔彻斯 (Melchers) 和兰 (Lang) 假说：基于天仙子的嫁接试验及高温去春化试验。Melchers 和 Lang 1965 年提出了春化作用由两个阶段组成的假说。图示如下：



阶段1：低温下，春化作用的前体物转变成不稳定的中间产物，该中间产物易受高温破坏或钝化，故高温下春化作用不能完成。

阶段2：在20℃下，中间产物转变为热稳定的物质，即春化作用的最终产物。

● 基因去甲基化假说 (1993)

澳大利亚Peacock实验室发现：用DNA去甲基化试剂5—氮胞苷处理拟南芥晚花型突变体及冬小麦，具有加速开花的作用，而对早花型突变体及春小麦无效。

据此提出：植物春化作用的分子基础可能是低温促使基因去甲基化，使促进春化过程进行的基因得以表达。

● 春化作用及其基因表达

遗传学分析表明：

冬小麦至少由4个基因控制着春化特性，它们是 *Vrn 1*，*Vrn 4*，*Vrn 3* 和 *Vrn 5*，分别定位于 5A，5B，5D 染色体长臂和7B染色体短臂上；

拟南芥有 *fy*、*fpa*、*fve*、*fca*、*fe* 等5个对春化敏感的基因 (其中有的是与光周期互作的基因)；

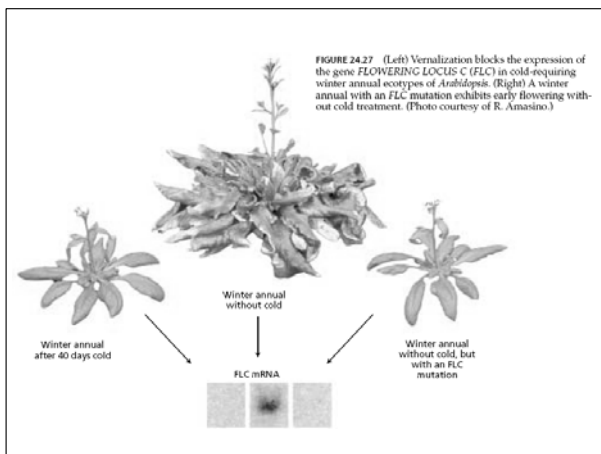
豌豆至少有8个基因控制这种需要春化的长日性植物的开花过程。

中科院植物所种康实验室获得一些春化相关的cDNA克隆，认为其中Ver 203很可能是控制春化过程进行的关键基因之一。

对冬小麦生长点春化过程的代谢变化研究表明：春化作用中期对核酸及蛋白质抑制剂很敏感，蛋白质组分的PAGE分析及mRNA体外翻译实验证实在这时期有新的mRNA及蛋白质的形成。目前观察到与春化作用相关的特异蛋白的大小为17kD、22kD、27kD、38kD和52kD。

在拟南芥中已克隆到一个开花抑制基因**FLC**，能被低温进行表观遗传修饰而关闭。

In winter-annual ecotypes of *Arabidopsis* that require both vernalization and long days to flower, a gene that acts as a repressor of flowering has been identified: **FLOWERING LOCUS C (FLC)**. *FLC* is highly expressed in nonvernalized shoot apical meristems (Michaels and Amasino 2000). After vernalization, this gene is epigenetically switched off by an unknown mechanism for the remainder of the plant's life cycle, permitting flowering in response to long days to occur (Figure 24.27). In the next generation, however, the gene is switched on again, restoring the requirement for cold. Thus in *Arabidopsis*, the state of expression of the *FLC* gene represents a major determinant of meristem competence (Michaels and Amasino 2000).



● 生理生化变化

在春化过程中植物体内发生了一系列生理生化变化，包括呼吸途径、呼吸酶、核酸代谢、蛋白质代谢等的变化。

呼吸途径：糖酵解途径和五碳糖途径都可进行。这两种呼吸途径提供了为春化所需的ATP和NADPH。

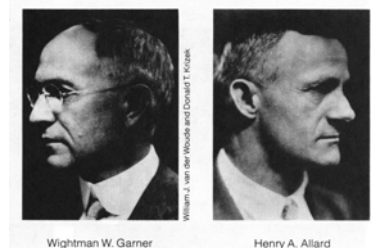
呼吸酶：在春化过程中还观察到冬性禾谷类作物体内氧化酶系统的变化，在前期，细胞色素氧化酶起主导作用，经15—20天低温处理后，这类酶的活性逐渐降低甚至消失，而抗坏血酸氧化酶和多酚氧化酶活性显著提高。这些酶系统活性的交替说明春化过程中呼吸代谢过程的复杂性。

核酸代谢、蛋白质代谢：在低温诱导下，植物体内核酸和蛋白质代谢也发生很大变化。经低温处理的冬小麦RNA含量比在常温下的高。有人认为在春化过程中某些特定的基因被活化，促进了特定的mRNA和新的蛋白质合成，从而完成了春化过程，进一步导致花芽分化。

GA：小麦、油菜、燕麦春化后，GA增加，外施GA能代替低温促进它们开花。

4 光周期

4.1 概念：白天和黑夜的相对长度叫光周期。植物对光周期的反应叫光周期现象。



4.2 光周期反应类型

根据植物开花对光周期的反应,可将植物分为三种主要类型:

4.2.1 长日植物:日长超过某一临界值时才能开花的植物。如萝卜、冬小麦、冬大麦、燕麦、甜菜、菠菜等。

4.2.2 短日植物:日长短于某一临界值时才能开花的植物(不能太短)。如大豆、菊花、苍耳、美洲烟草、日本牵牛等。

4.2.3 日中性植物:开花不受日长影响的植物。如:番茄、黄瓜、四季豆、菜豆等。

除上述基本型之外,还有许多其他类型:

中日性植物:甘蔗只在12.5h下才开花,长、短于此值均不开花。

长短期植物:花诱导需长日、成花需短日。如大叶落地生根。

短长期植物:花诱导需短日、成花需长日。如风铃草。

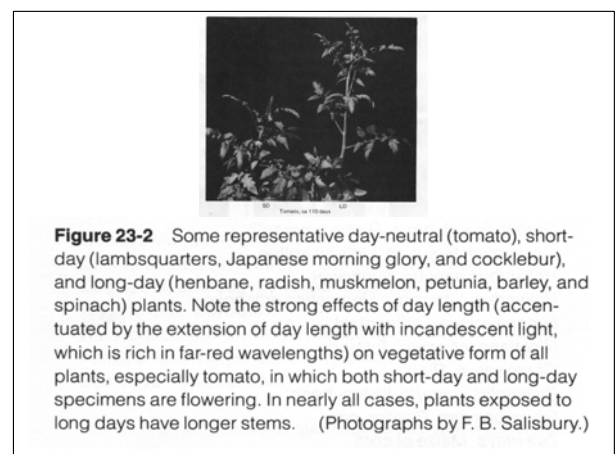
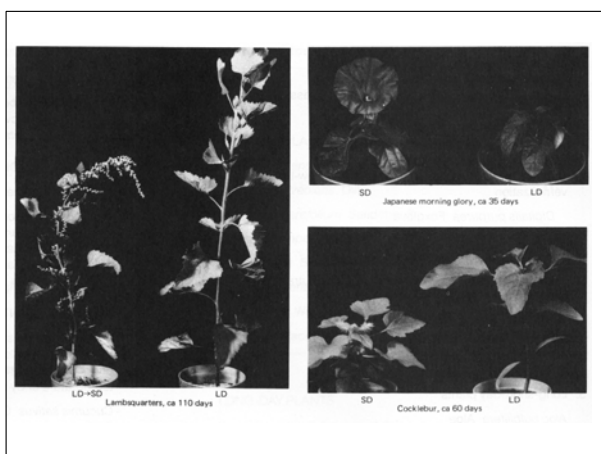
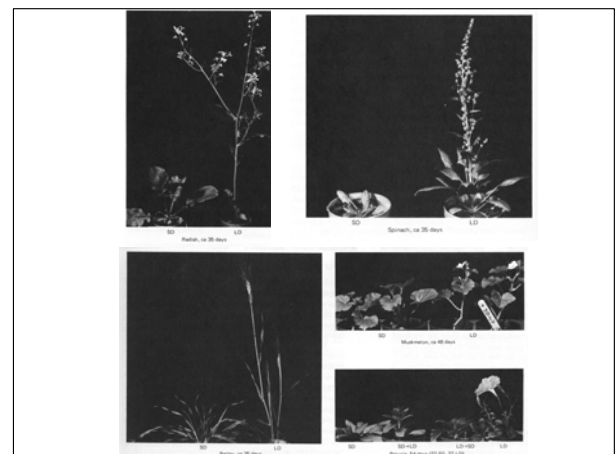
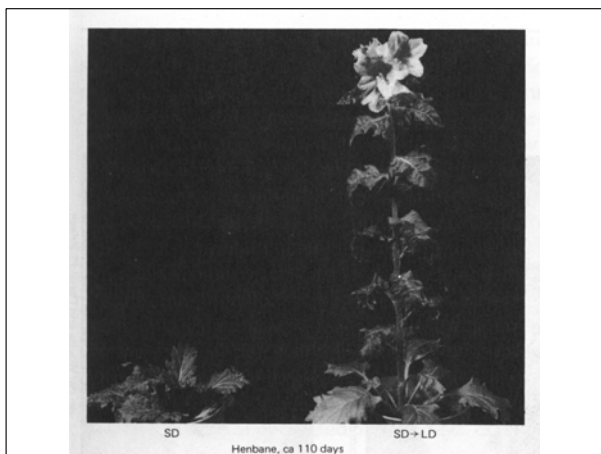
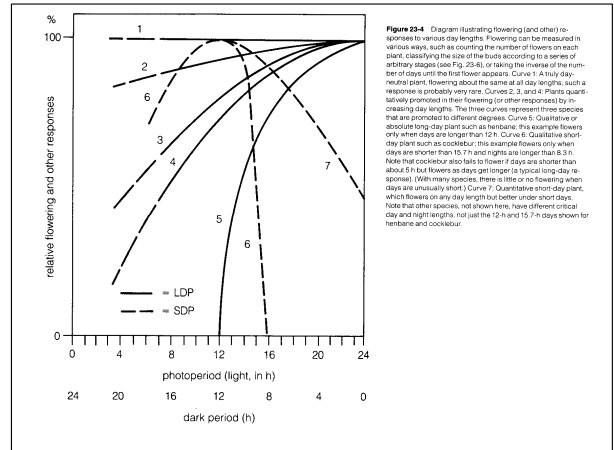


Figure 23-2 Some representative day-neutral (tomato), short-day (lamb'squarters, Japanese morning glory, and cocklebur), and long-day (henbane, radish, muskmelon, petunia, barley, and spinach) plants. Note the strong effects of day length (accentuated by the extension of day length with incandescent light, which is rich in far-red wavelengths) on vegetative form of all plants, especially tomato, in which both short-day and long-day specimens are flowering. In nearly all cases, plants exposed to long days have longer stems. (Photographs by F. B. Salisbury.)

注意几点：

●光周期反应类型不是绝对的，有的植物在不适宜的光周期下，经过长期的诱导也能开花，如农垦58。而且反应类型有较大的可塑性，如日本牵牛高温下为短日植物，低温下则为日中性；甜菜通常为长日植物，但低温（10~18℃）下为短日植物（8小时能开花）。

●判断反应类型时应以临界日长为准则：即诱导短日植物开花所需的最长日照或诱导长日植物开花所需的最短日照。而不能以12h时为准或日照长短为准。如：苍耳（SDP）临界日长为15.5h，天仙子（LDP）临界日长为11h。



●临界暗期更重要。短日植物实际为长夜植物，长日植物实际为短夜植物。实验证据如下：

大豆（SDP）：

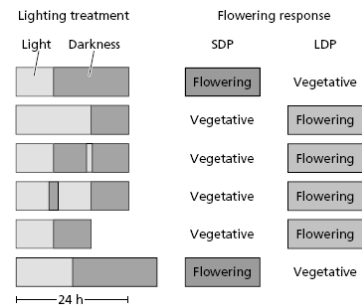
日长 4h + 夜长 4~20h → 夜长 < 10h 不开花
夜长 > 10h 开花

日长 16h + 夜长 4~20h → 夜长 < 10h 不开花
夜长 > 10h 开花

天仙子（LDP）：

日长 12h + 夜长 12h → 不开花

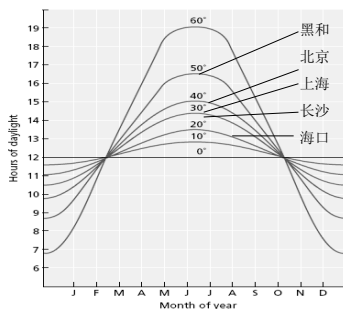
日长 6h + 夜长 6h → 开花



Effects of the duration of the dark period on flowering. Treating short- and long-day plants with different photoperiods clearly shows that the critical variable is the length of the dark period.

暗期间断光强为太阳光的十万分之一或满月光强度的2~3倍。

●某一地区植物的光周期反应类型与其分布纬度有很大关系。



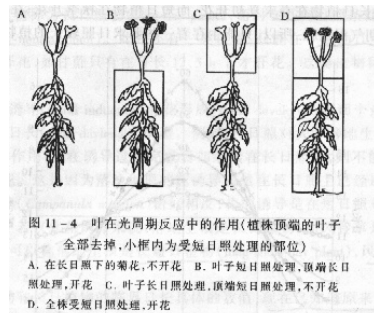
在高纬度地区（我国东北），由于短日照时期气温已低，所以，只能生存着一些要求日照较长的植物。

在中纬度地区（我国北方），长日植物和短日植物都有，长日植物在春末夏初开花，而短日植物在秋季开花；

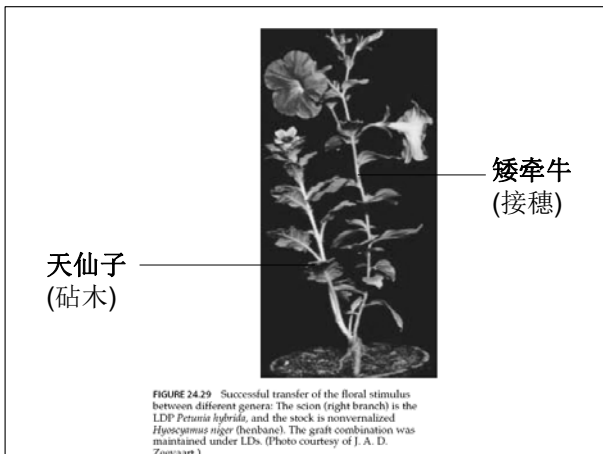
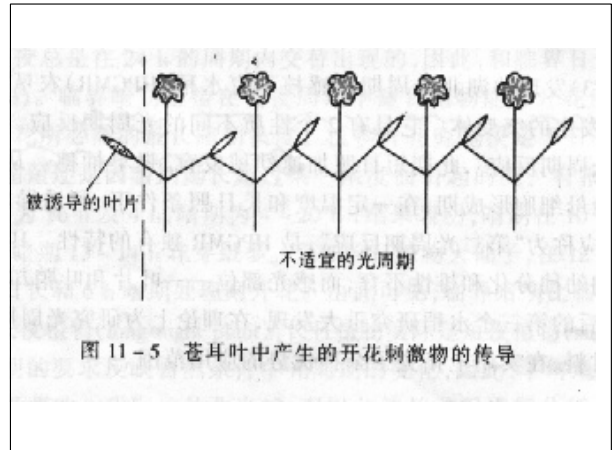
在低纬度地区（如我国南方），没有长日条件，所以只有短日植物；

4.3 光周期刺激的感受与传导

4.3.1 感受部位：叶片（不是生长点）（图）



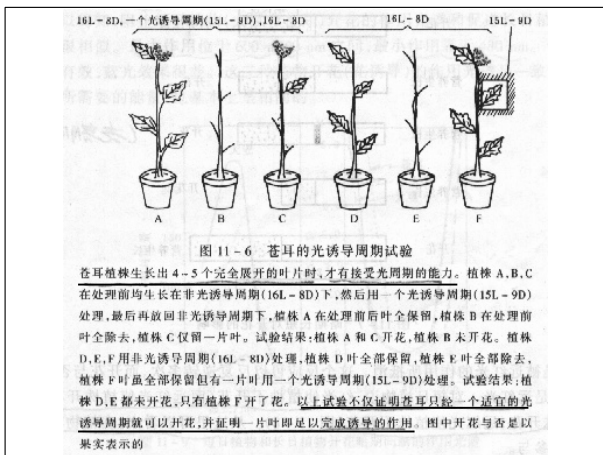
4.3.2 传导:叶片感受光周期后形成开花刺激物,开花刺激物可以传导到顶端发生作用,也可在株间传递(图),不同植物的开花刺激物相同,通过韧皮部运输。关于开花刺激物的本质目前还不清楚。



4.4 光周期诱导

植物感受到适当数目的适宜光周期后,便可在不适宜的光周期条件下开花,这种现象叫做光周期诱导。

不同植物所需的诱导光周期数不同,如短日植物苍耳、日本牵牛只需一个诱导光周期就可开花;长日植物毒麦、菠菜、油菜也只需一个诱导光周期;大豆为3天;大麻为4天、高粱约12天、甜菜15~20天;大多数需几天、十几天、至20余天。

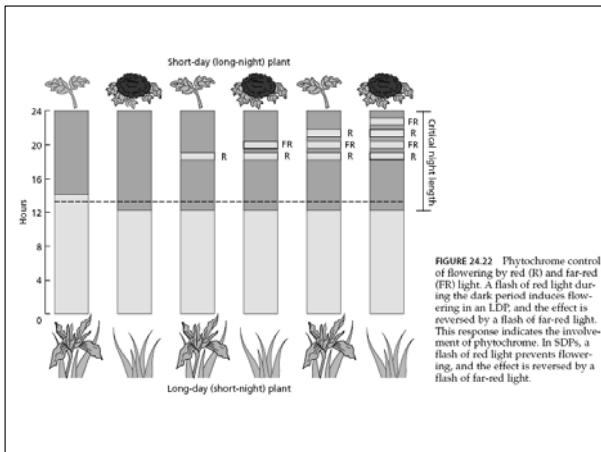


4.5 光敏素参与花诱导

暗期中断试验发现:无论是抑制短日植物开花还是诱导长日植物开花,均是红光最有效,且红光效应能被随后的远红光抵消,可反复多次,开花与否决定最后一次照光性质。

对SDP来说,红光抑制开花,而远红光诱导开花;对LDP来说,红光诱导开花,远红光抑制开花。

说明光敏素参与花诱导(图)。



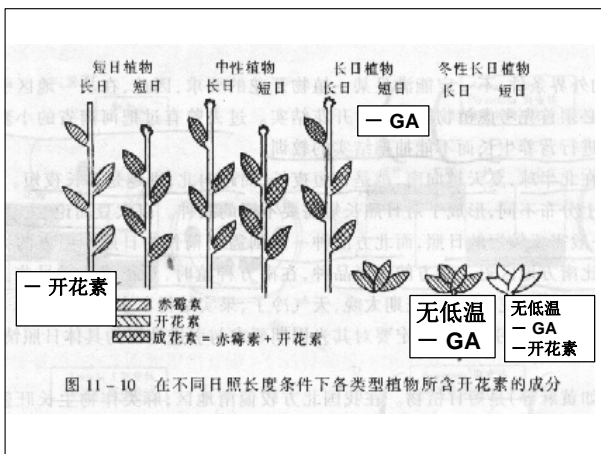
4. 6 光周期诱导开花的假说

4. 6. 1 成花素假说

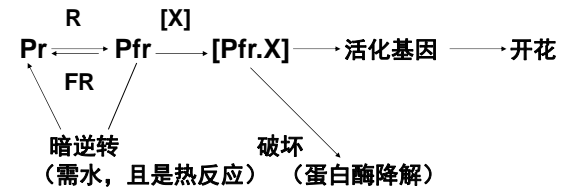
通过嫁接试验及 GA_3 可代替LD使LDP在短日下开花,可代替低温使冬性长日植物在非春化条件下开花, Chailakhyan提出成花素假说:

成花素 = 赤霉素 + 开花素

图示如下:



4. 6. 2 光敏素假说



[X]为代谢产物, 由于[X]的性质及 Pfr / Pr 比值不同, $[Pfr.X]$ 可能催化不同的反应.

4. 6. 3 C/N理论(Klebs 20世纪初提出)

观点: C/N大, 则开花;

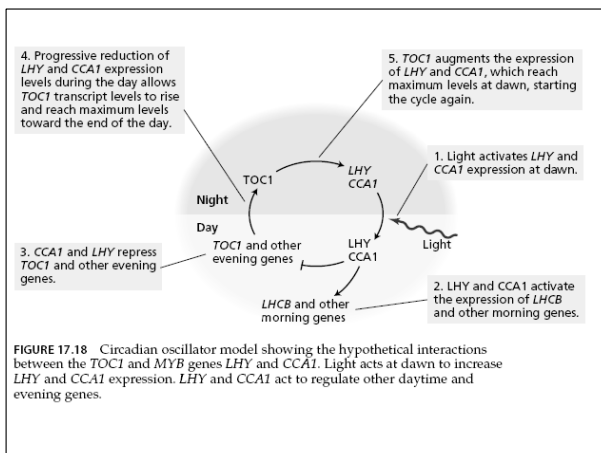
C/N小, 则不开花.

缺陷: 只能解释长日植物的光诱导现象, 不能解释短日植物的光诱导现象. 因SDP延长光照, 无疑可提高C/N, 但抑制开花.

4. 7 关于植物测时的问题

详细机制依然不清. 但光敏素、隐花色素参与这一过程, 可能与生理钟基因相互作用而测时 (So far, three major clock genes have been identified in *Arabidopsis*: *TOC1*, *LHY*, and *CCA1*.) .

在近似昼夜节奏机制的研究中, 发现生理钟基因的编码蛋白 (为转录因子) 的降解周期是24h.



4. 8 春化和光周期理论在农业上的应用

4. 8.1 春化处理:冬小麦春化处理可解决春播问题(如罐埋法、七九小麦等);春小麦春化处理可提早成熟5~10天,避开干旱风的影响;在育种上,春化处理可加速育种进程。

4. 8.2 控制开花:菊花为短日植物,通过缩短或延长光照,可以在需要开花的任何时间开花(自然开花时间为10月);甘蔗为短日植物,通过暗期间断可抑制开花,增加产量。

4. 8.3 引种:植物起源不同,对日长的要求也不同,引种时要考虑引入地区的日照情况是否能满足植物发育的要求。如北京大豆品种南移,开花提前;而南方大豆品种北移,开花延迟,两种引种方式均不能增产。南麻北种,可以增加植株高度,提高纤维产量。

5 花器官形成及其生理

植物经过光周期或低温处理后,顶端生长锥会发生形态上的巨大变化,有的变长,有的变宽,总的来说是表面积扩大,分化出花原基。

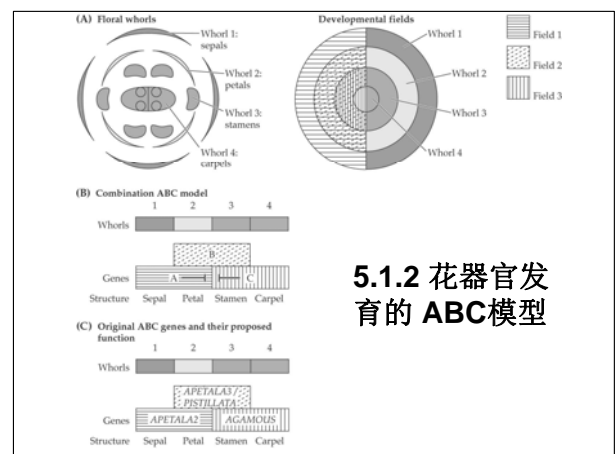
形态变化的同时,生理生化上也发生变化,如RNA及蛋白质含量增加。因此,花的分化与一些基因的表达关系密切。

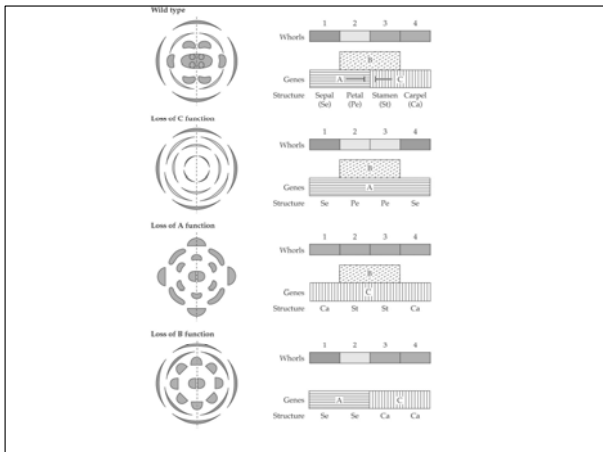
5. 1花形态发生的同源异型基因和ABC模型

5. 1. 1 同源异型基因

同源异型指属性相同的分生组织由于发生变异,最后生成不同的器官或组织。因而同源异型突变泛指分生组织的不正常发育,产生异位的器官或组织。引起这种突变的基因被称为同源异型基因。

例如拟南芥的一个同源异型基因AP3在发生突变的情况下,可导致花瓣原基不正常发育形成萼片;雄蕊原基不正常发育形成子房。最终结果是:突变体的花没有花瓣和雄蕊,与正常花相比,具有两层萼片(轮I和轮II)以及多个子房(轮III和轮IV)。





5.2 成化诱导有多条途径

- 光周期途径
- 春化/自主途径
- 糖类(或蔗糖)途径
- 赤霉素途径

教材第7版 P286

5.3 花器官形成所需的条件

5.3.1 气象条件

● 光: 一般来说, 光照时间长, 强度大, 有利于花的形成. 雄蕊发育对光强敏感, 如小麦花药发育处于花粉母细胞前夕, 遮光72h, 花粉全败育. HPGMR在育性敏感期遇SD时可育, 遇LD不育.

● 温度: 高温下, 水稻穗分化过程缩短, 低温下延长; 减数分裂期遇17~20℃低温(如寒露风), 小孢子会败育, 影响结实. 我国于上世纪80年代末, 也发现了小孢子发育对较高温也敏感的温敏不育系.

5.3.2 栽培条件

● 水: 水稻孕穗期对缺水很敏感, 缺水导致幼穗发育延迟, 引起颖花退化.

● 肥料: N肥过少, 影响颖花分化; N肥过多, 贪青徒长, 花发育不良; N肥适中, 配合P、K肥, 可使花分化快, 花多.

● 密度: 栽培密度越大, 退化的花就越多, 因为越密, 光照越不足, 形成糖分少, 分配到花器官的就少, 颖花发育受影响.

5.3.3 生理条件

体内养分多少决定花数目的多少. 生殖生长与营养生长有养分竞争的问题, 花与花之间也有养分竞争的问题, 如水稻上部花为强势花, 下部花为弱势花(退化率高).

6 受精生理

6.1 花粉的寿命与贮藏

6.1.1 不同植物花粉的寿命

花粉成熟脱离母体后, 在自然条件下尚能保持一段时间的活力. 植物不同, 差异很大:

一般作物花粉的生活力较短, 水稻约为几分钟(5min后降到50%), 小麦约为数小时(5h后授粉结实率降到6.4%), 玉米1—2天;

果树花粉的生活力较长: 梨、苹果可保持70—210天, 向日葵可保持一年.

花粉的生活力也与外界条件有关。在高温条件下,花粉很易丧失生活力,如棉花开花时,遇到40℃以上的高温,花粉粒就不能萌发。极度干旱或特别潮湿情况下,花粉也容易丧失生活力。

6.1.2 花粉失活的原因及延长花粉寿命的贮藏措施

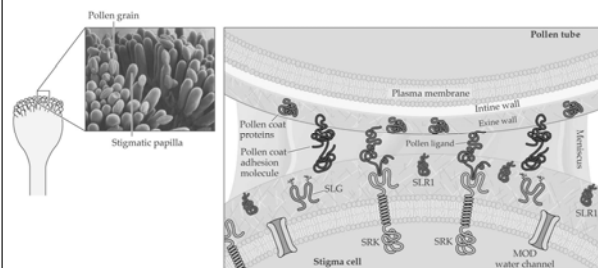
花粉因不断地呼吸消耗贮藏物质,酶活性下降,水分过度缺乏,泛酸下降等因素而使花粉失去活力。因此,降低代谢的措施可以延长花粉寿命。一般来说,适当的湿度(30~40%,禾本科的花粉要求40%以上相对湿度),低温(一般花粉贮藏的最适温度是1—5℃),低 O_2 ,高 CO_2 能延长花粉寿命,因均能降低代谢(呼吸)强度,此外避光也有利于花粉贮藏。

6.1.3 应用

为了杂交育种的需要,常常要采集花粉,如果亲本花期不遇,就必须将花粉收集起来备用。因此了解花粉的生活力及贮藏的条件具有重要的应用价值。

6.2 花粉和柱头的相互识别

6.2.1 识别的分子本质:花粉外壁蛋白质(水溶性)与柱头乳突细胞表面的蛋白质表膜(糖蛋白)之间的识别



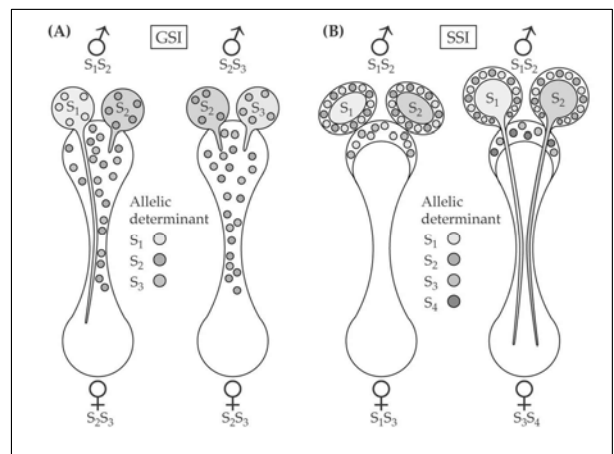
6.2.2 亲和反应:如果花粉与柱头是亲和的,则二者相互识别,花粉管尖端产生能溶解柱头蛋白质表膜下角质层的酶,柱头角质层被溶解,花粉管穿过花柱而生长。

6.2.3 排斥反应:如果花粉与柱头是不亲和的,则二者相互排斥,则柱头乳突细胞产生胼胝质(pianzhizhi),阻碍花粉管的穿过,或者在花粉管内产生胼胝质,阻碍花粉管生长。胼胝质为 β -1,3-葡聚糖。

6.3 自交不亲和现象

雌蕊柱头不能识别同一花中产生的花粉,但却可以识别同一种类其它植株的花粉,从而阻碍了自花授粉,这种现象叫做自交不亲和现象。是避免自花受精的机制之一。

大多数情况下,种内自交是亲和的,种间杂交是不亲和的,但植物界也普遍存在自交不亲和现象,对物种的进化有益。例如芸薹属植物就存在自交不亲和现象,由S基因控制。如果雌雄均有S基因表达,则花粉管生长受抑制,而无法完成受精过程。S基因编码糖蛋白。



6.4 克服不亲和的可能途径(自交不亲和与远缘杂交不亲和)

6.4.1 花粉蒙导法

在不亲和性花粉中混入一些杀死的亲和花粉,以蒙骗柱头,从而使不亲和性花粉萌发,克服杂交不亲和性,实现受精。可用甲醇或反复冷冻或黑暗中饥饿或 γ 射线处理以杀死蒙导花粉,但一定要保持蒙导花粉里的识别蛋白,否则无效。现在已利用此法培育出一些品种。例如,三角杨 \times 银白杨进行种间杂交,本是不亲和的,但在银白杨花粉中混入用 γ 射线杀死的三角杨花粉,然后再给三角杨授粉,就能克服种间杂交不亲和性,获得15%的结实率。

6.4.2 增加染色体倍性

双子叶植物中,四倍体常常会出现自交亲和的表现型,这种现象很早就出现在樱桃、牵牛及梨等植物中发现。也可以人工诱变获得四倍体。

6.4.3 高温处理

配子体自交不亲和植物如梨、樱桃、月见草、三叶草、樱草、百合、番茄、黑麦等可用32—60℃范围内的高温处理柱头的方法来打破不亲和性。有的是将柱头浸入热水,有的是将植株在某个(或几个)生长期放在高温下进行处理。

6.4.4 细胞杂交或原生质体融合

目前的技术可以分离出单个的雌雄配子,并进行体外杂交,获得二倍体,且二倍体植株是可育的。已成功的有十多个例子,多数是种内杂种,至于种间杂交成功的例子目前只在烟草属的种间和矮牵牛属的二个种间获得成功。

6.5 花粉的萌发和花粉管的伸长

花粉的萌发与种子的萌发相似,但更快。水稻、高粱和甘蔗等几乎是在传粉后立即萌发,玉米也只需5min左右,甜菜2h,棉花1-4h。

萌发过程:首先是吸水,随后酶活性、呼吸速率增强,蛋白质合成加快,结果长出花粉管并通过柱头、花柱向胚囊定向生长。

花粉萌发有“群体效应”。在人工培养花粉时,密集的花粉萌发和花粉管生长比稀疏的好。

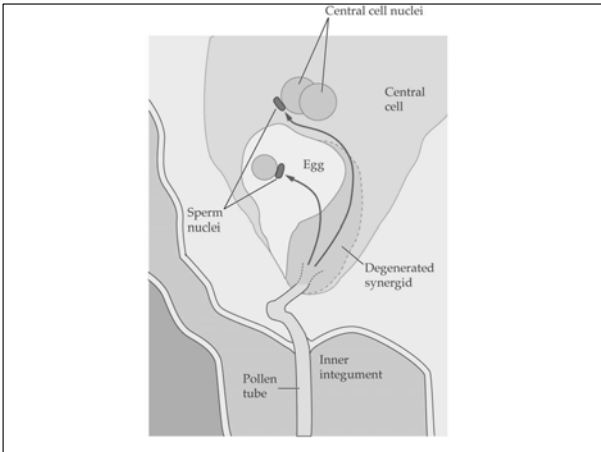
花粉管的伸长由膨压推动,具有定向生长的特性。定向生长有两种可能原因:

第一,向化性生长。由于花柱组织中存在 Ca^{2+} 梯度(从柱头到珠孔递增)由此引导花粉管定向生长。其中 Ca^{2+} 一是来源于助细胞自溶,二是来源于花粉管顶端分泌。

第二,向电性生长。水仙的花柱至胚珠之间存在着电场(约-100mV)效应;山茶和刺桐等的花粉在电场中是向正极生长。

至于花粉管进入胚囊的信号则可能来自助细胞,因为花粉管都是从一个败育的助细胞处进入胚囊,并在该处释放出2个雄配子。此外,助细胞中含有高水平的液泡 Ca^{2+} 。

当花粉管到达子房后,被向化性物质引入珠孔;穿入已败育的助细胞的细胞质中,释放2个精子(两个精子大小、表面结构等有所不同),它们分别向卵细胞(n)和中央细胞(2n)移动,经过两相配对融合后完成双受精作用。



花粉也可在人工培养基上萌发并生长:

培养基中蔗糖浓度一般为10% (5-25%), 起营养与调节渗透势的作用;

硼 (培养基中加硼酸) 明显促进花粉萌发与花粉管生长;

Ca²⁺促进花粉管生长;

生长调节剂 (IAA、GA等)、适当的PH值是必要的。

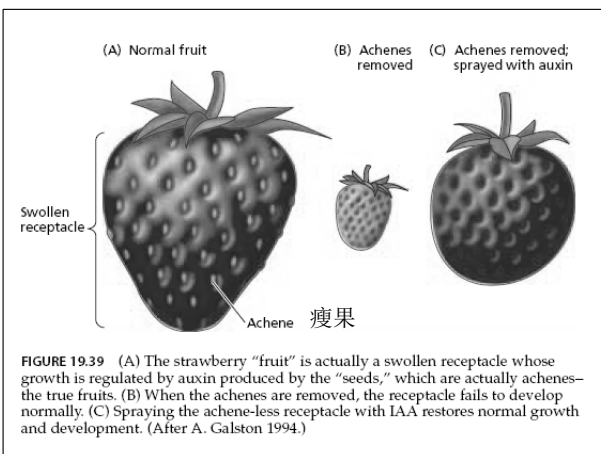
6.6 受精后雌蕊的代谢变化

授粉以后, 由于花粉和花粉管不断分泌一些物质 (包括各种酶类) 到雌蕊, 从而影响雌蕊的代谢. 授粉后, 雌蕊组织中的糖代谢、蛋白质代谢、呼吸作用、水分和无机盐的吸收能力都增强; 生长素含量大幅增加 (一是花粉释放生长素, 二是花粉释放生长素合成酶而合成), 使其成为营养中心, 大量营养被调运过来, 子房膨大。

生产上可用生长素处理未受精的子房, 促使其膨大, 得到无子果实。

例如: 用生长素处理未受精的番茄雌蕊, 可得到无子果实。我国北方冬季温室栽培番茄, 因温度过高常使花粉不育, 造成严重落花。用2, 4-D处理, 就可座果并形成无子果实。

生长素也可促进草莓肉质花托膨大 (图)



课堂练习

1. 我国劳动人民为解决冬小麦春播不能正常抽穗问题而创造的“七九闷麦法”, 实际上就是现在的: (单选)

- A. “冬化”法
- B. “腊化”法
- C. “加温”法
- D. “春化”法

【解析】D。

2. 不同种类的植物通过光周期诱导的天数不同，短的如苍耳、水稻、浮萍、油菜等完成光周期诱导，需要的最少光周期数目为：(单选)

- A. 1个 B. 2个 C. 4个 D. 6个

【解析】A。不同种类的植物通过光周期诱导的天数不同，如苍耳、日本牵牛、水稻、浮萍等只要一个短日照周期，其它短日植物，如大豆要2~3d，大麻要4d，红叶紫苏和菊花要12d；毒麦、油菜、菠菜、白芥菜等要求一个长日照的光周期，其它长日植物，如天仙子2~3d，拟南芥4d，一年生甜菜13~15d，胡萝卜15~20d。短于其诱导周期的最低天数时，不能诱导植物开花，而增加光周期诱导的天数则可加速花原基的发育，花的数量也增多。

3 利用暗期间断可以抑制短日照植物开花，选择下列哪种光最为有效(1分)

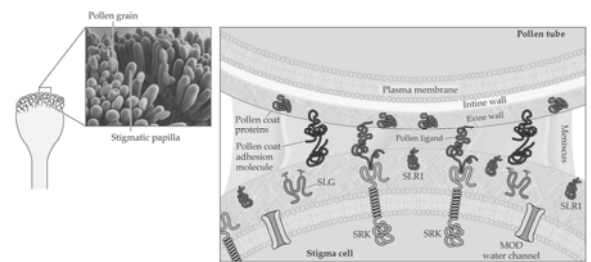
- A. 红光 B. 远红光
C. 蓝紫光 D. 绿光
E. 白光

【解析】A。暗期中断试验发现:无论是抑制短日植物开花还是诱导长日植物开花,均是红光最有效,且红光效应能被随后的远红光抵消,可反复多次,开花与否决定最后一次照光性质。

4.花粉粒与柱头识别时哪一项起着重要作用。(单选)

- A.果胶糖 B.纤维素 C.胼胝质
D.孢粉素 E.外壁蛋白

【解析】E。花粉粒与柱头的识别反应靠花粉壁上的外壁蛋白与柱头乳突细胞表面蛋白质间的相互作用实现。花粉壁的外壁蛋白是花粉与柱头相互识别中起主要作用的物质(见下图)。



花粉壁上的外壁蛋白与柱头乳突细胞表面蛋白质间的相互作用

5. 拟南芥花粉萌发过程中，用绿色荧光和红色荧光分别标记精细胞和营养核，在精细胞和营养核向花粉管顶端运输的过程中，多数情况下营养核会在前，精细胞在后。下列描述正确的是：(多选)

- A. 花粉管可看到两个绿色的精细胞
B. 这一现象与细胞骨架无关
C. 这一现象与营养核核膜表面蛋白有关
D. 如果负责这一过程的蛋白的编码基因突变(突变使蛋白无功能)，纯合突变体获得发育良好的种子比野生型少
E. 花粉管可以看到两个红色的营养核

【答案】ACD。

【解析】

花粉管内有一个营养核两个精细胞。以白花丹为例，其花粉器内的两个精细胞(sperm cell, SC)，一大一小，相互以胞间连丝连接，大的精细胞有一长尾，与营养核(vegetative nucleus, VN)相连，含线粒体较多，含质体少；小的精细胞无尾，含质体多，含线粒体少。发生双受精时，小的精细胞与卵细胞融合形成合子，而大的精细胞与中央细胞融合，形成初生胚乳核。两个互相连接的精细胞与营养核作为一个功能团，被称为雄性生殖单位(male germ unit, MGU)。因此 A 正确，E 不对。微管、微丝骨架系统在植物有性生殖的重要环节——花粉萌发、花粉管生长中具有重要的作用。在花粉管中，精细胞总是随着花粉管的生长而向管的前端移动，这主要是通过肌动蛋白-肌球蛋白动力系统起作用。在花粉管细胞质中纵向排列着丰富的 F-肌动蛋白纤维，它们与雄性生殖单位成员之间存在密切的联系。在精细胞表面及营养核表面都有微丝或肌球蛋白存在，肌球蛋白有多种异构体，它们具有不同的功能：肌球蛋白 I 参与精细胞与生殖细胞运动，而肌球蛋白 IV 和 V 与花粉管细胞器结合参与花粉管的伸长。因此 B 不对 C 对。