

第九章 植物的生长生理

第一节 植物细胞的生长与分化

第二节 植物的组织培养

第三节 种子的萌发

第四节 植物的生长

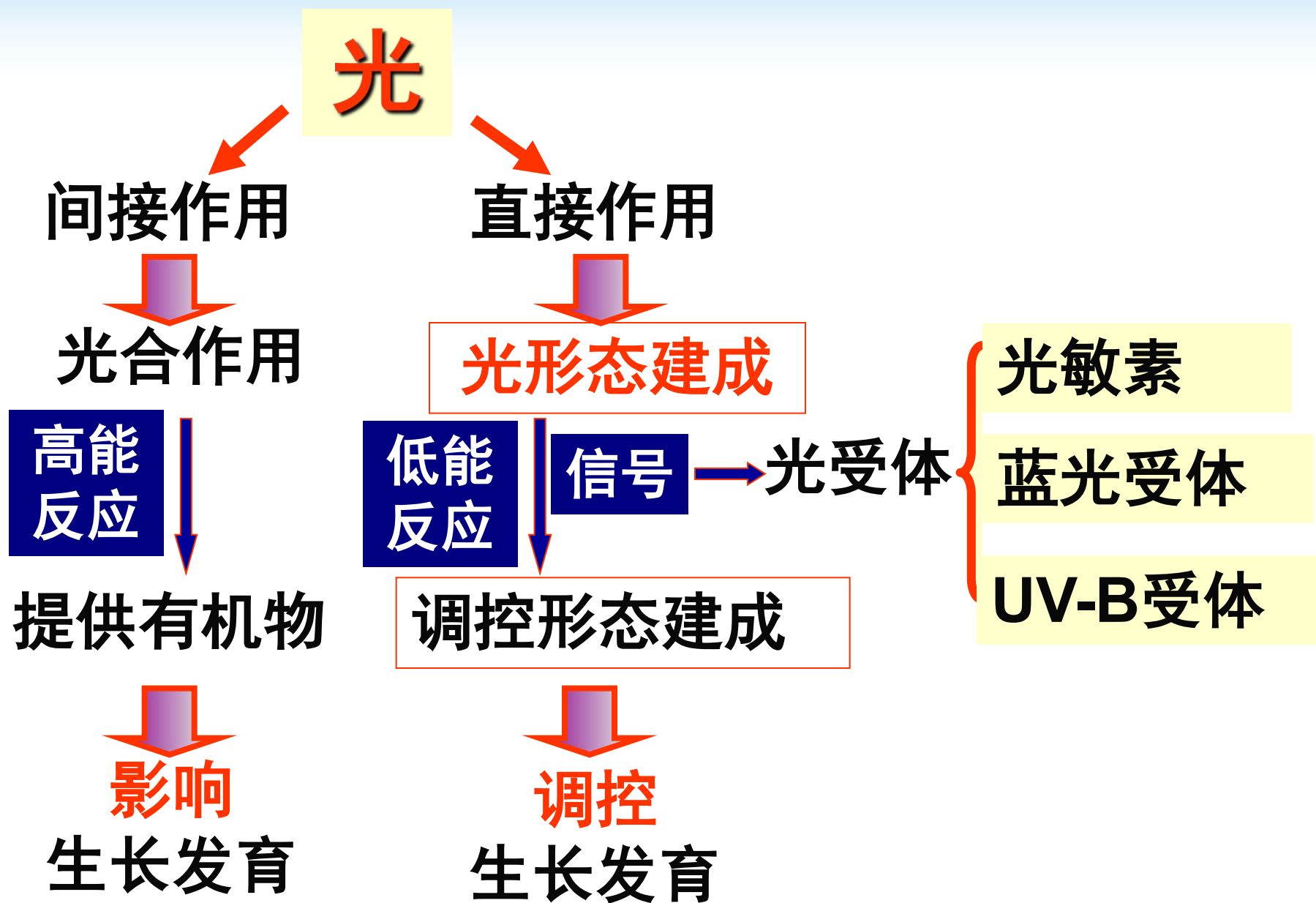
第五节 植物的光形态建成

第六节 植物的运动

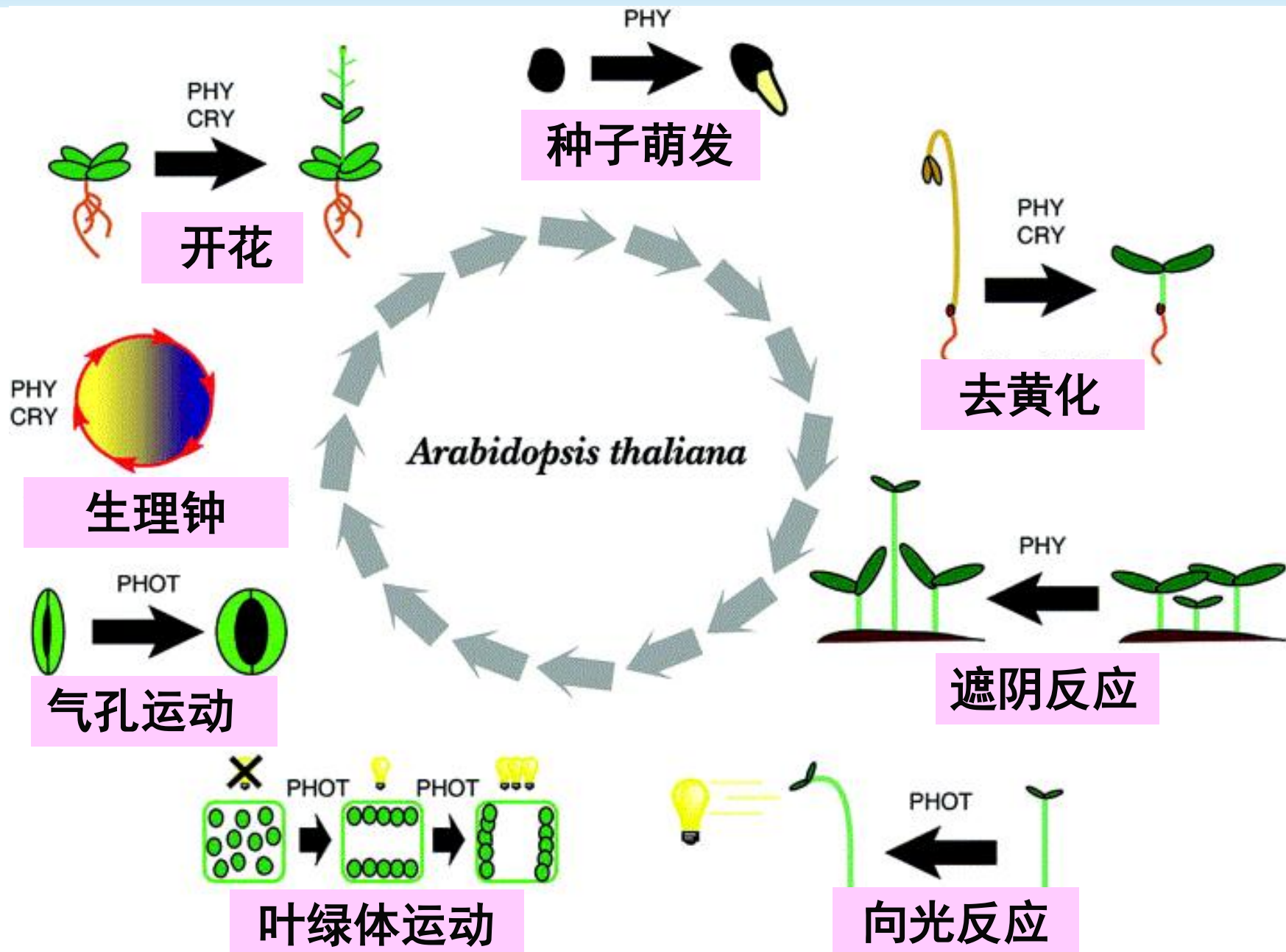
第七节 生物种



第五节 植物的光形态建成

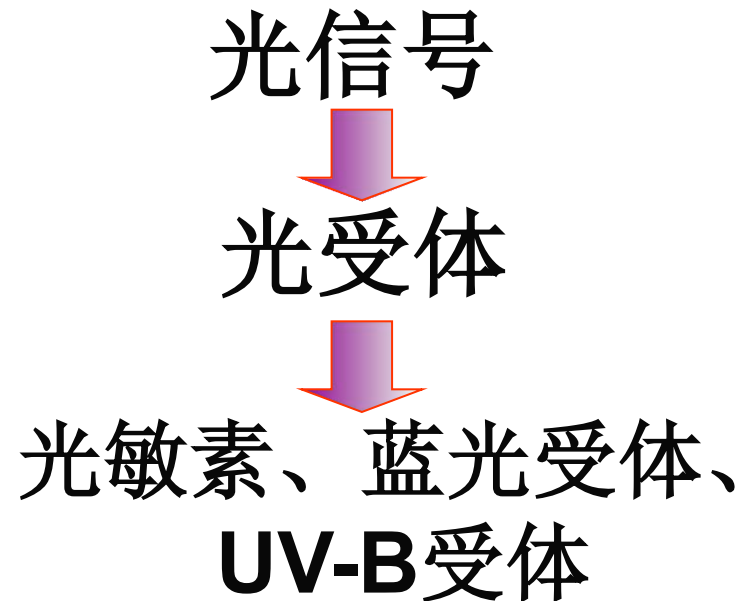


植物光形态建成



植物光形态建成：依赖光调节和控制的植物生长、分化及发育的过程。

种子萌发
植物生长
叶芽与花芽的分化
开花诱导
器官衰老与脱落



一、光敏素

（一）光敏素的发现

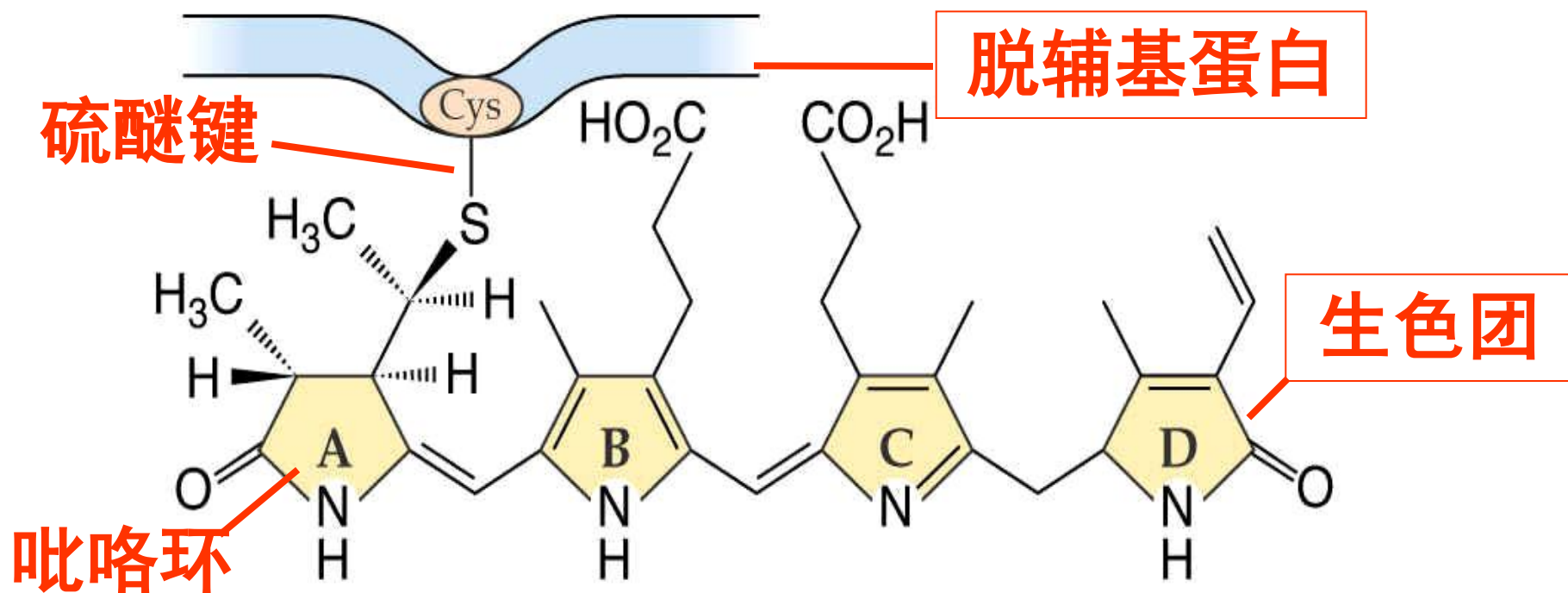
- 20世纪初，德国植物生理学家Sachs观察并描述了**黄化现象**。
- 1938年Hammer和Bonner发现**弱光**打断短日照植物暗期长度、**阻止短日照植物开花**。
- 1945年美国学者Borthwick和Hendricks发现**红光与远红光**中断短日植物暗期后的开花反应及其逆转效应。
- 1964年**光敏素**发现。

(二) 光敏素的光学和生物化学性质

光敏素：①能够接受光周期信号；②可溶于水；③色素蛋白。

由**生色基团(色素)**和**脱辅基蛋白**共价结合而成

(A) Phytochrome chromophore



光敏素的两种存在形式

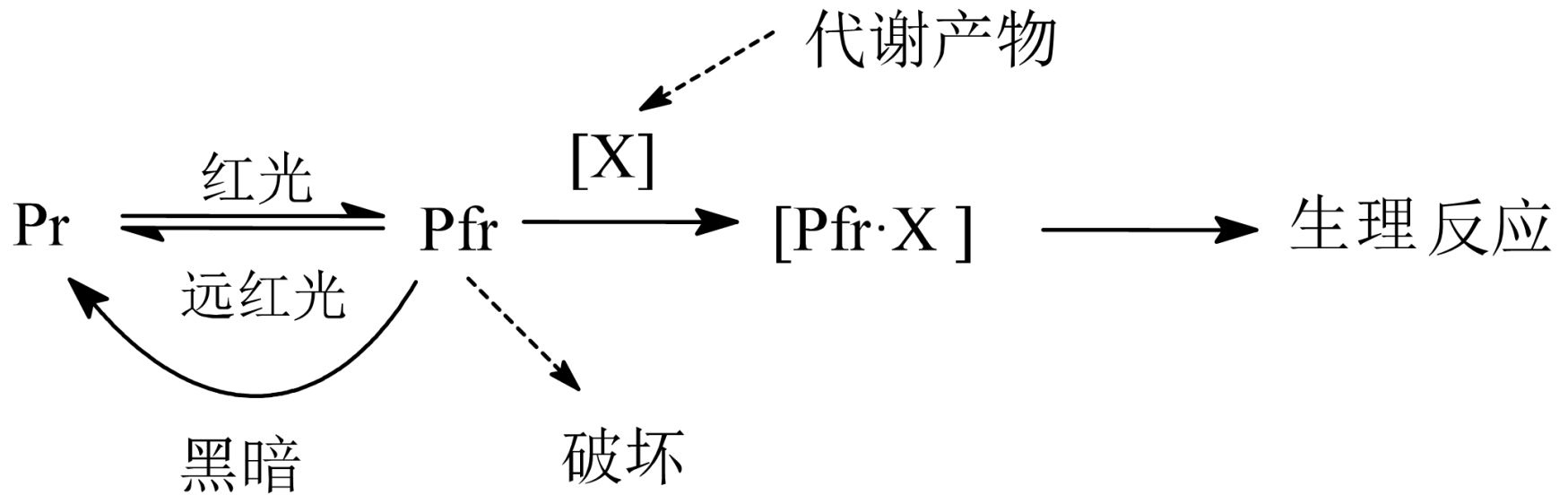
- 红光吸收型(Pr)
- 远红光吸收型(Pfr)

两种存在形式可以相互转化：

(生理失活型) Pr $\xrightleftharpoons[\text{远红光(730nm)、黑暗}]{\text{红光(660nm)}} \text{Pfr}$ (生理激活型)



光敏色素的光化学转换:



Pr是生理失活型，经红光照射后可转变为生理激活型的Pfr；Pfr经远红光照射或再黑暗中又可逐渐转变为Pr。Pfr一旦形成，即和某些物质X反应，生成[Pfr·X]复合物，经过一系列信号放大过程，产生一系列的生理反应。

(三) 光敏素在细胞和组织中的分布

分布广泛：

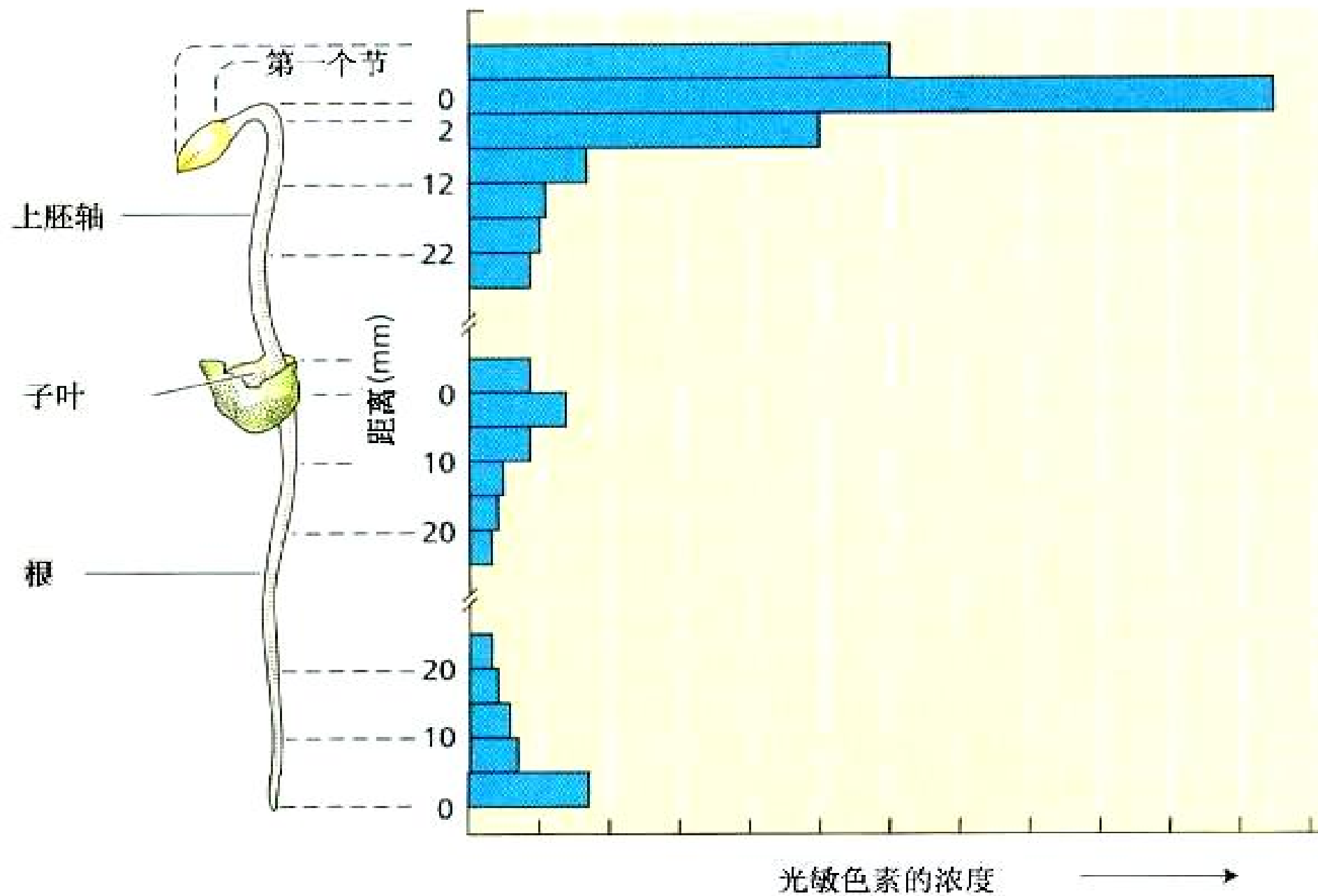
- ①广泛存在于藻类、苔鲜、地衣、蕨类、裸子植物和被子植物中。
- ②在高等植物中的各个器官均有分布。

含量：

黄化幼苗>绿色幼苗

分生组织和根尖含量较高

亚细胞定位：光敏素主要分布在膜系统上。



（四）光敏素的生理功能

生理作用相当广泛：种子萌发，叶片、叶柄和茎的伸长，子叶扩大，叶绿体和叶片运动，成花诱导。

表 9-4 高等植物中光敏素控制的某些生理作用（潘瑞炽，2004）

1. 种子萌发	6. 小叶运动	11. 光周期反应	16. 叶片脱落
2. 弯钩张开	7. 膜透性改变	12. 花诱导	17. 块茎形成
3. 节间延长	8. 向光敏感性	13. 子叶张开	18. 性别表现
4. 根原基起始	9. 花色素形成	14. 肉质化	19. 单子叶植物叶片展开
5. 叶分化与扩大	10. 质体形成	15. 叶片偏上生长	20. 节奏现象



(五) 光敏素作用的细胞和分子机制

两种假说：

1.膜假说——快反应

2.基因调节假说——慢反应



1. 膜假说

该假说认为光敏素位于膜系统上,当发生光转换时,光敏素可能会调节**膜上离子通道**和**离子泵**等来影响**跨膜的离子流动**。

快速反应现象：如含羞草、合欢叶片运动、叶绿体运动等



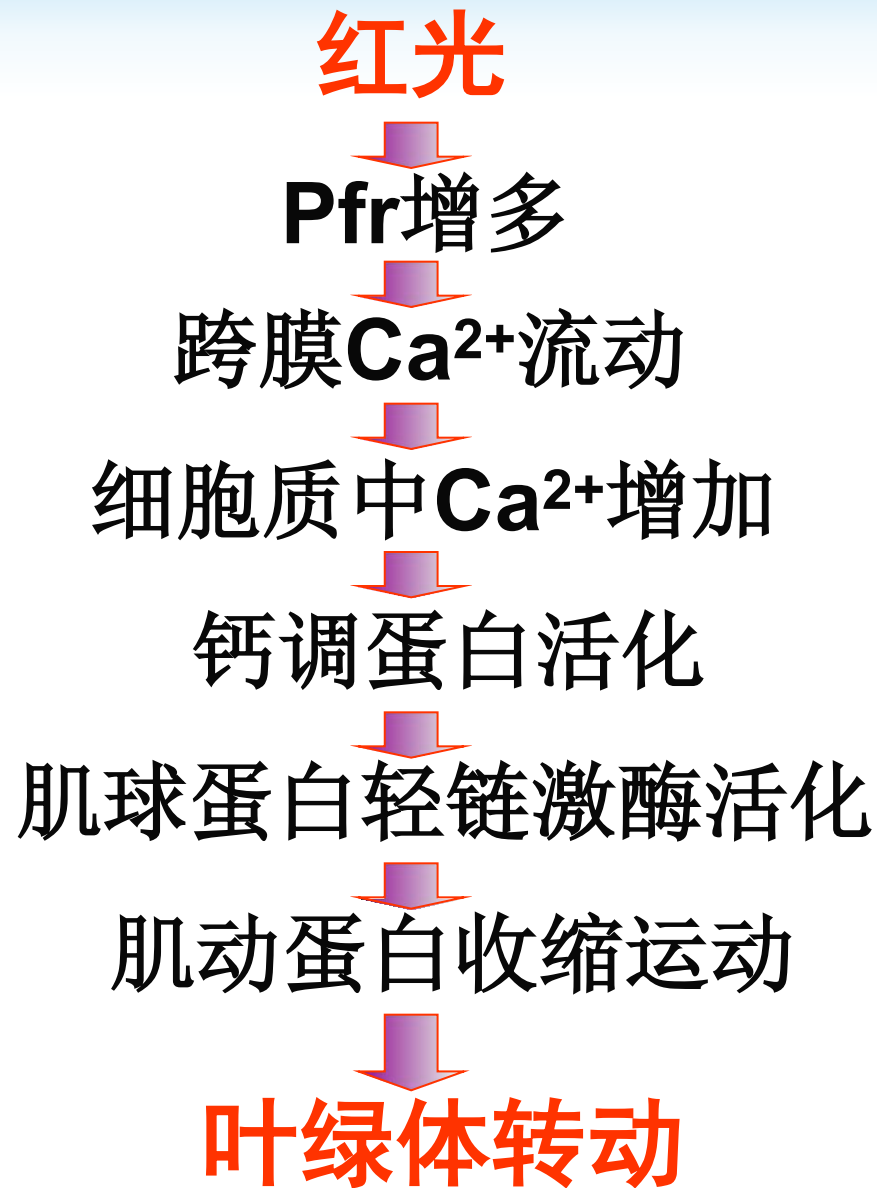
实验证据：

①转板藻属细胞用红光照射**30s**后,在**3min**内可检测得到 **Ca^{2+} 积累速度增加2~10倍**,这一效应可**被远红光抵消**。

②在球子蕨属孢子萌发中,当给孢子提供外源 **Ca^{2+}** 时,孢子在光诱导下细胞内**总 Ca^{2+} 浓度增加**,这种刺激**为随后的远红光处理所逆转**。



光敏素调节叶绿体运动途径：



2. 基因调节假说

该假说认为光敏素对植物生长发育的调节是通过**影响基因表达**实现的。

慢速反应现象：如种子萌发、开花反应、酶蛋白的合成等

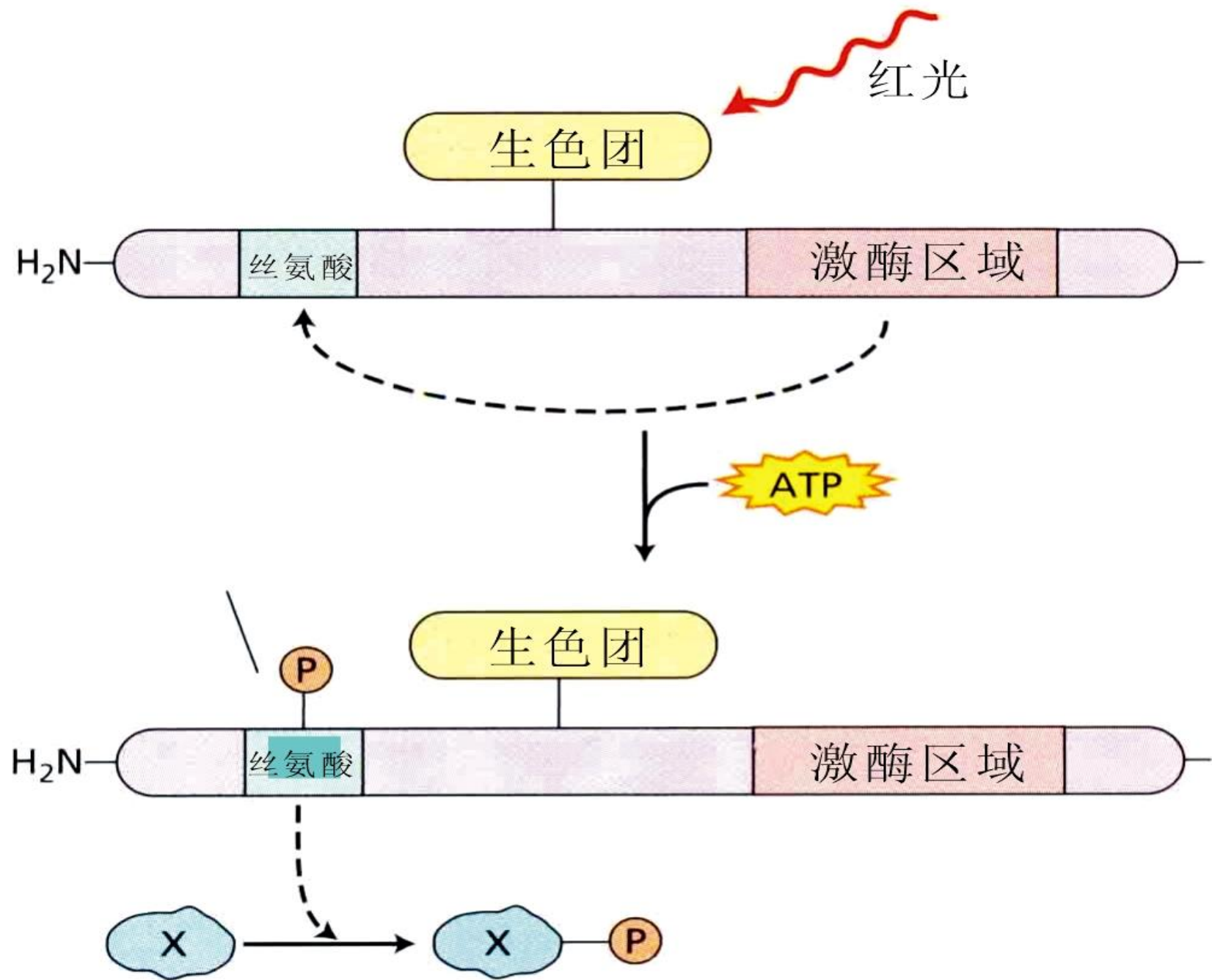


实验证据：

①研究证明,光敏素是苏氨酸/丝氨酸激酶。

②目前已知有**60**多种酶受光敏素调控。







邓兴旺

邮 箱： deng(AT)pku.edu.cn

职 称： 教授

中组部“千人计划”引进高层次人才，美国科学院院士，耶鲁大学冠名终身教授 (Daniel C. Eaton Professor)

传 真： +86-10-62751076

联系电话： +86-10-62983832

地 址： 北京市海淀区颐和园路5号，北京大学生命科学学院,北京,中国 School of Life Sciences, Peking University, Beijing, China

COP1

1、植物光形态建成的调控机制

光是对于植物发育最重要也是最基本的生长信号。本课题组多年来以拟南芥为模式植物，通过遗传筛选获得因子COP/DET/FUS。它们的突变体在暗中可以完成不同程度的光形态建成。近十年的研究结果表明这些因子组成一个复合体，即COP1复合体，CSN复合体 (COP9 signalosome, CSN)，CDD (COP10, DDB1 and DET1)复合体。它们通过调节泛素化途径来调控光信号传导。最近的研究表明，三个复合体的协同作用依赖于CULLIN4 E3 连接酶 (Suppressor of phytochrome A, SPA)所组成的系列复合体。同时，研究表明光信号中的重要转录因子具有广泛的调控能力。目前在此基础上，我们将继续综合运用遗传学、生物化学、分子生物学、细胞生物学等解析光信号的传导通路。

hy5



(六) 光敏素蛋白基因

光敏素蛋白的基因是多基因家族。

拟南芥光敏素蛋白基因：

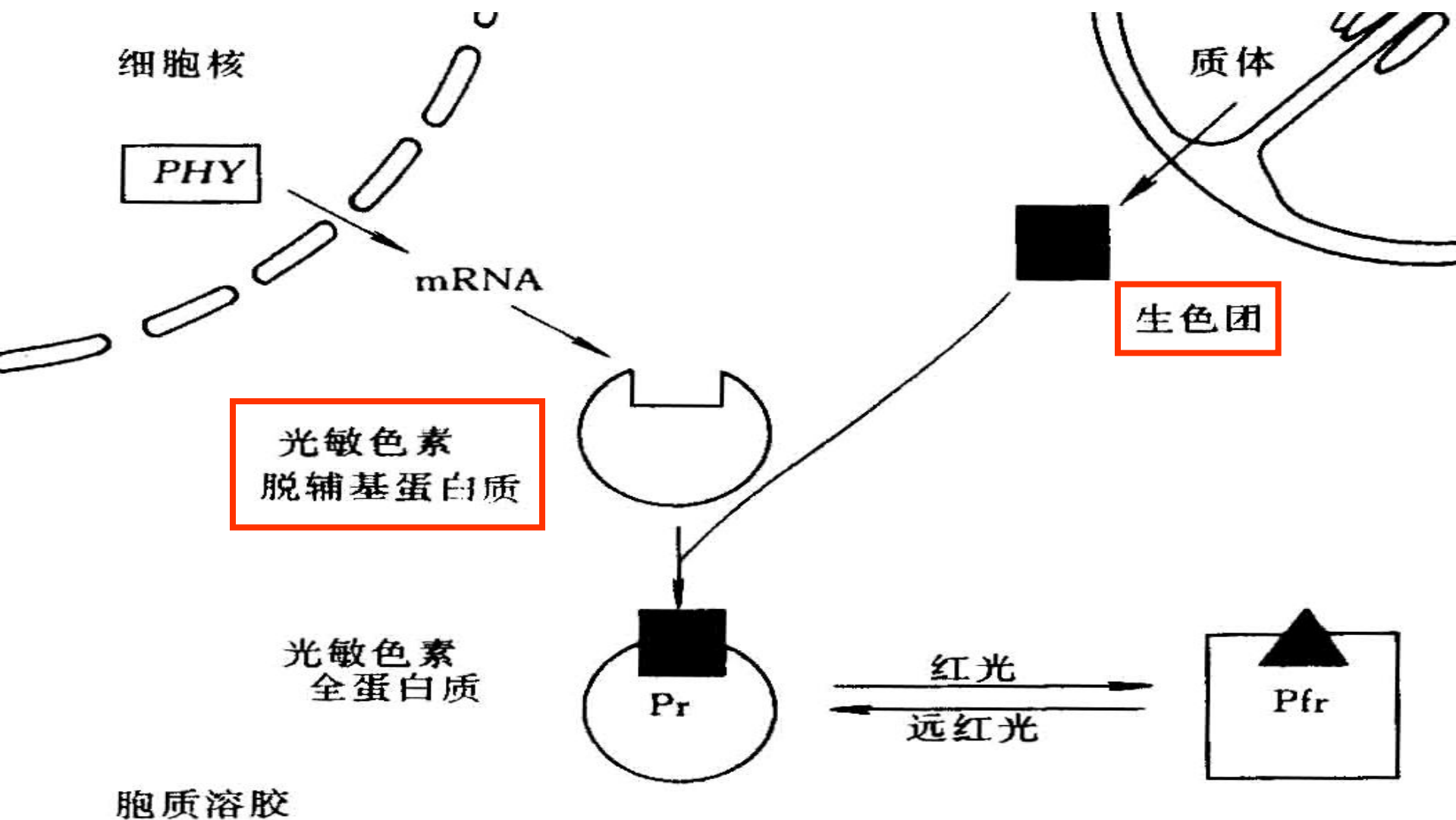
PHYA、*PHYB*、*PHYC*、*PHYD*、*PHYE*

分为两个类型：

类型I： *PHYA*，存在于黄化苗中、见光易分解。

类型II： *PHYB*、*PHYC*、*PHYD*、*PHYE*，存在于绿色幼苗中、光下稳定。

光敏素的**生色基团**是在黑暗条件下、在质体中合成的，然后被运输到细胞质中，与*PHY* 编码的**脱辅基蛋白**装配成光敏素。



二、蓝光受体和UV-B受体

(一) 植物的蓝光反应和蓝光受体

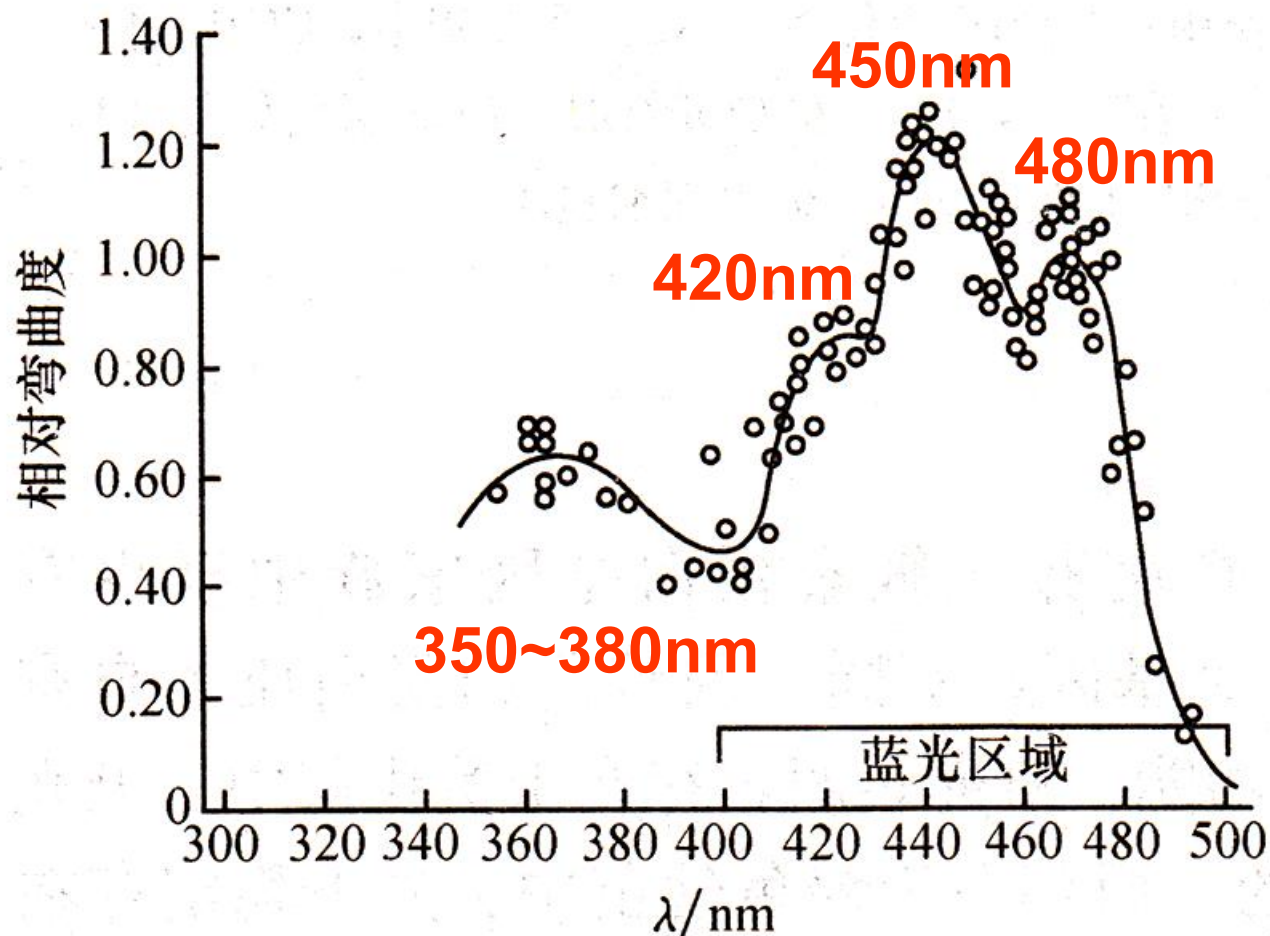
蓝光反应: 植物形态建成反应是受**蓝光**、**近紫外光(UV-A)**调节。

蓝光受体: 1.**隐花色素**、2.**向光素**。



1. 隐花色素

隐花色素作用光谱的特征：在**近紫外**光波段有一吸收峰,在**蓝光**部分有三个吸收峰,呈“**三指**”状。



分布：

隐花色素也广泛地存在于高等植物中。

隐花色素的蓝光效应：

- ①抑制生长
- ②促进分化
- ③抑制黄化现象的产生



2. 向光素

向光素是在研究植物向光反应中发现的。

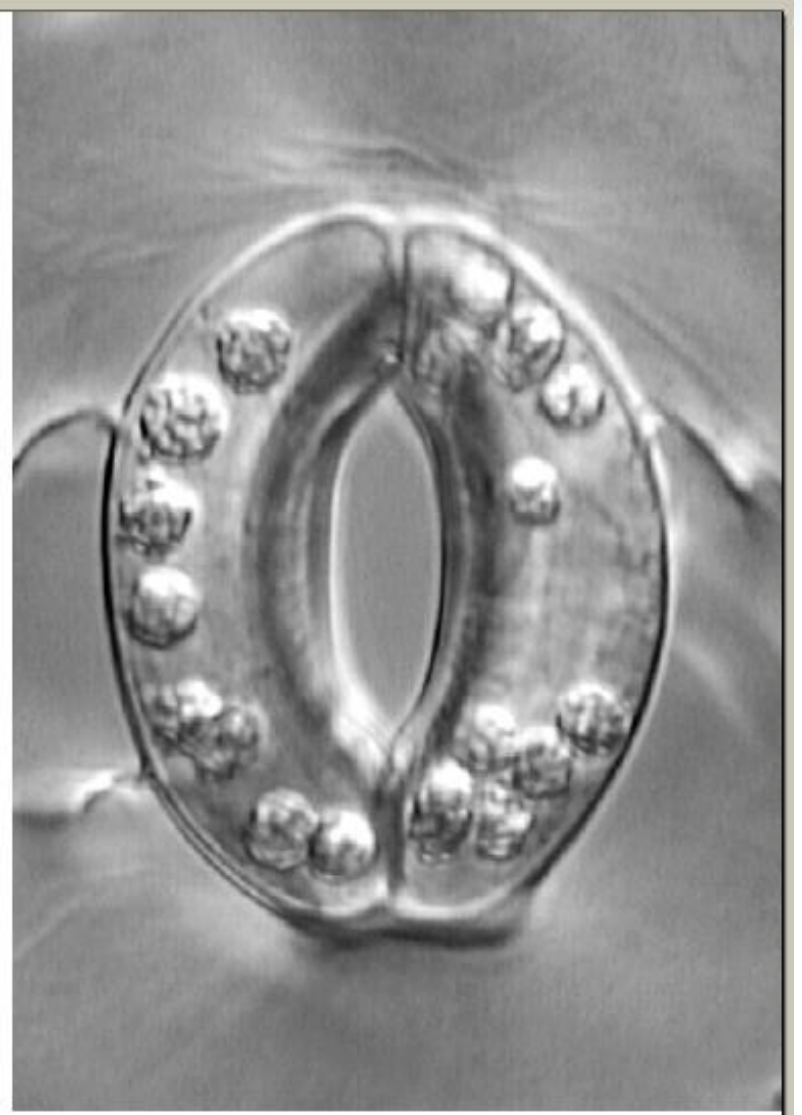
向光素**主要调节植物的运动**,如光反应、气孔运动、叶绿体运动等。



蓝光调节气孔开放



黑暗

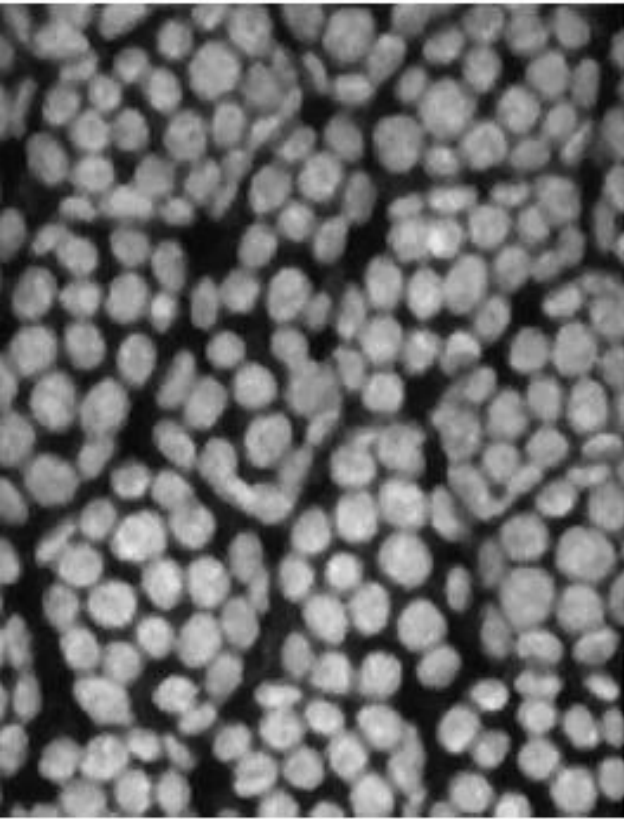


蓝光

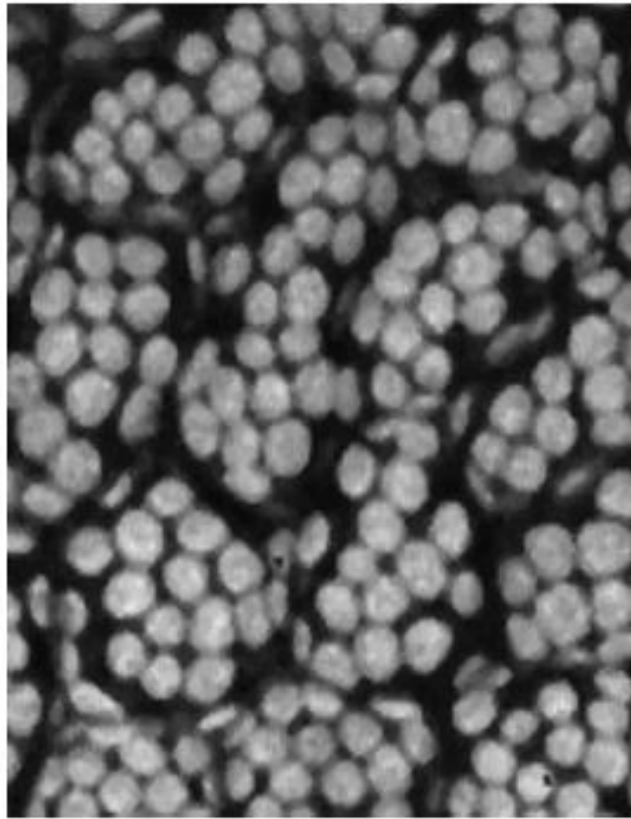
蓝光促进叶绿体运动

CHLOROPLAST MOVEMENTS -*LEMNA*

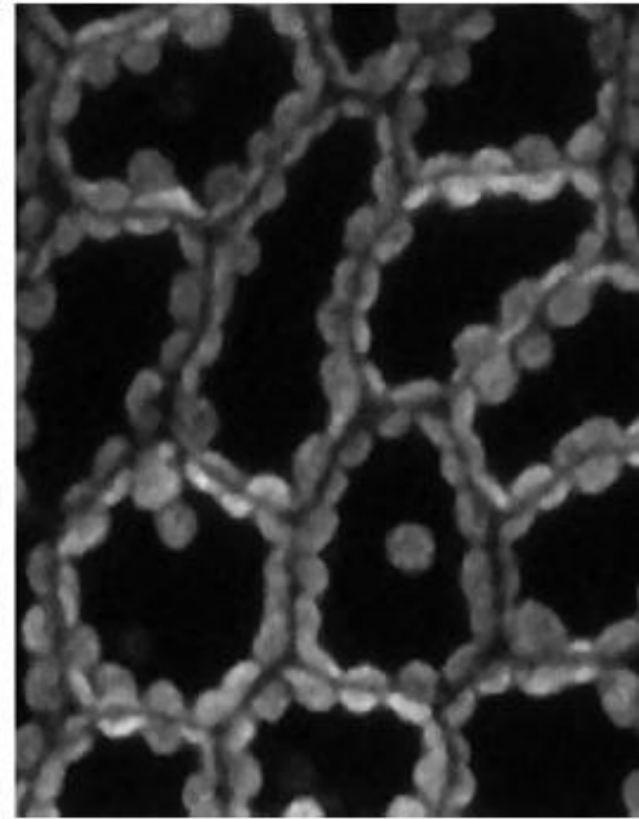
DARK



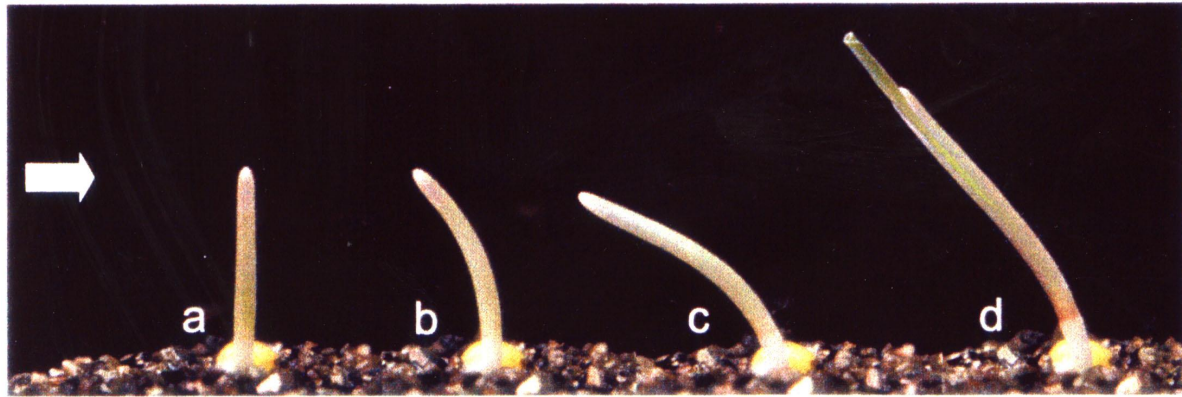
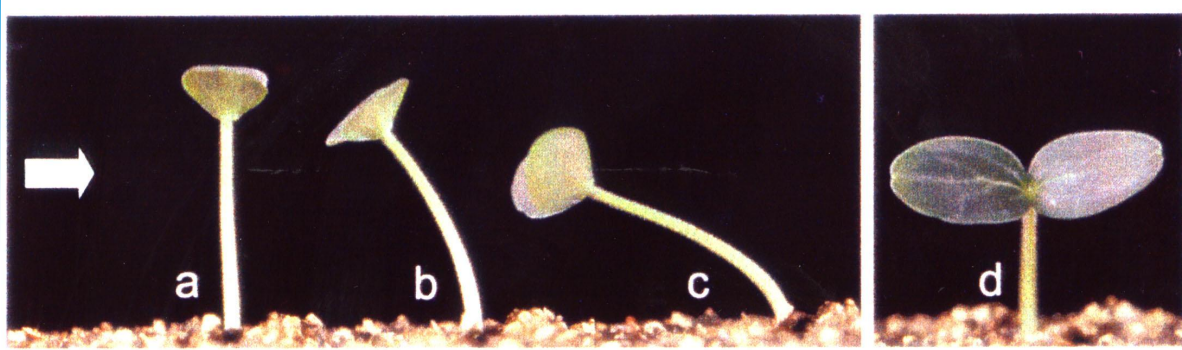
WEAK BLUE LIGHT



STRONG BLUE LIGHT



向光反应



(二) 紫外线B受体

紫外线B受体吸收光谱为280~320nm(UV-B)

生理作用：

- ①抑制生长、促进分化。
- ②引起植物子叶展开、下胚轴缩短。
- ③抑制茎节间延伸生长。



第六节 植物的运动

植物运动： 高等植物的**某些器官**在一定范围内发生有限的位置变化。

按照与外界刺激的关系划分：

- ①向性运动
- ②感性运动



一、向性运动

向性运动：指植物器官由环境因素单方向刺激所引起的定向运动。

植物的向性运动是**生长引起的、不可逆**运动。



包括三个步骤:

第一步是刺激的感受,植物体中感受器接受环境中单方面的刺激;

第二步是刺激的传导,感受器接受的刺激转换成一种信号,继而把信号传递到产生运动的器官;

第三步是运动反应,生长器官接收信号后,发生不均等的生长,表现出向性运动。



根据刺激因素划分：

- ①向光性
- ②向重力性
- ③向化性
- ④向水性



(一) 向光性

向光性：植物感受单方向光信号刺激而发生弯曲生长的现象。

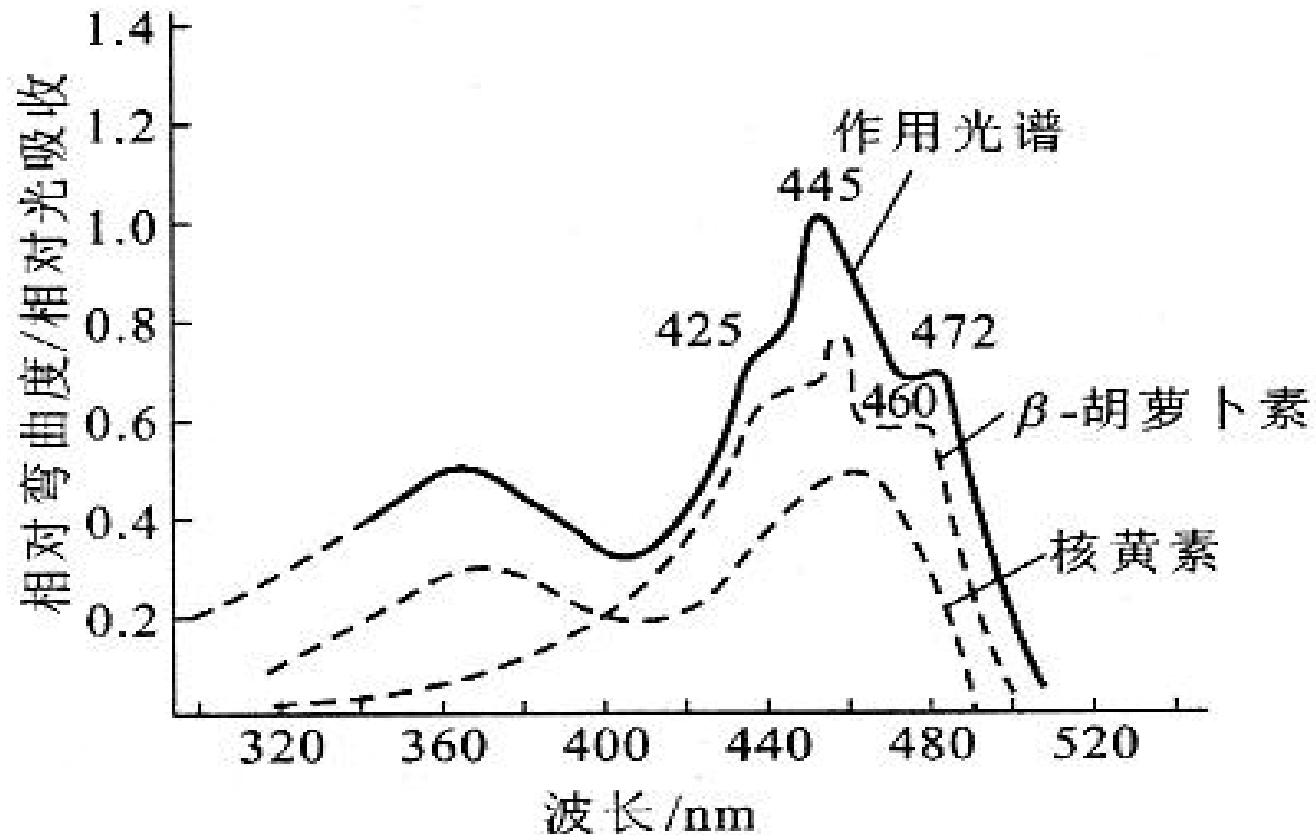
①**正向光性：**如茎、叶等向着有光方向生长。

②**负向光性：**器官生长背离光射来的方向。

③**横向光性：**器官生长方向与照射来的光垂直。

(如叶片通过叶柄扭转使其处于对光线适合的位置)

不同波长的光所引起的向光性反应不同：**蓝紫光最强，黄光最弱。**



燕麦胚芽鞘的向光性的作用光谱和
 β -胡萝卜素的吸收光谱

植物向光侧和背光处生长速度不同的机理：

Cholodny-Went 学说：

这个学说认为在单侧光的照射下，引起生长素的不均匀分布，在背光侧多，向光侧少，使背光侧生长速度大于向光侧，所以茎向光弯曲。

Went用燕麦试法测定燕麦胚芽鞘的生长素含量，发现背光侧生长素含量占总活性的**65%**，向光侧占**35%**。



抑制剂学说：

20世纪80年代，有人用现代物理学方法测定向光侧和背光侧的生长素含量，发现它们之间没有差异，但发现在**向光侧**有**抑制剂**的存在。

因此指出，植物向光反应的原因可能是光照引起**生长抑制剂的不均匀分布**，向光侧合成生长抑制剂，或抑制了向光侧的生长。



(二) 向重力性

向重力性：植物的不同器官所表现出的沿重力线方向生长的特性。

①**正向重力性：**如根顺着重力作用方向生长。

②**负向重力性：**如茎背离重力作用方向生长。

②**横向重力性：**如地下茎沿水平方向生长。

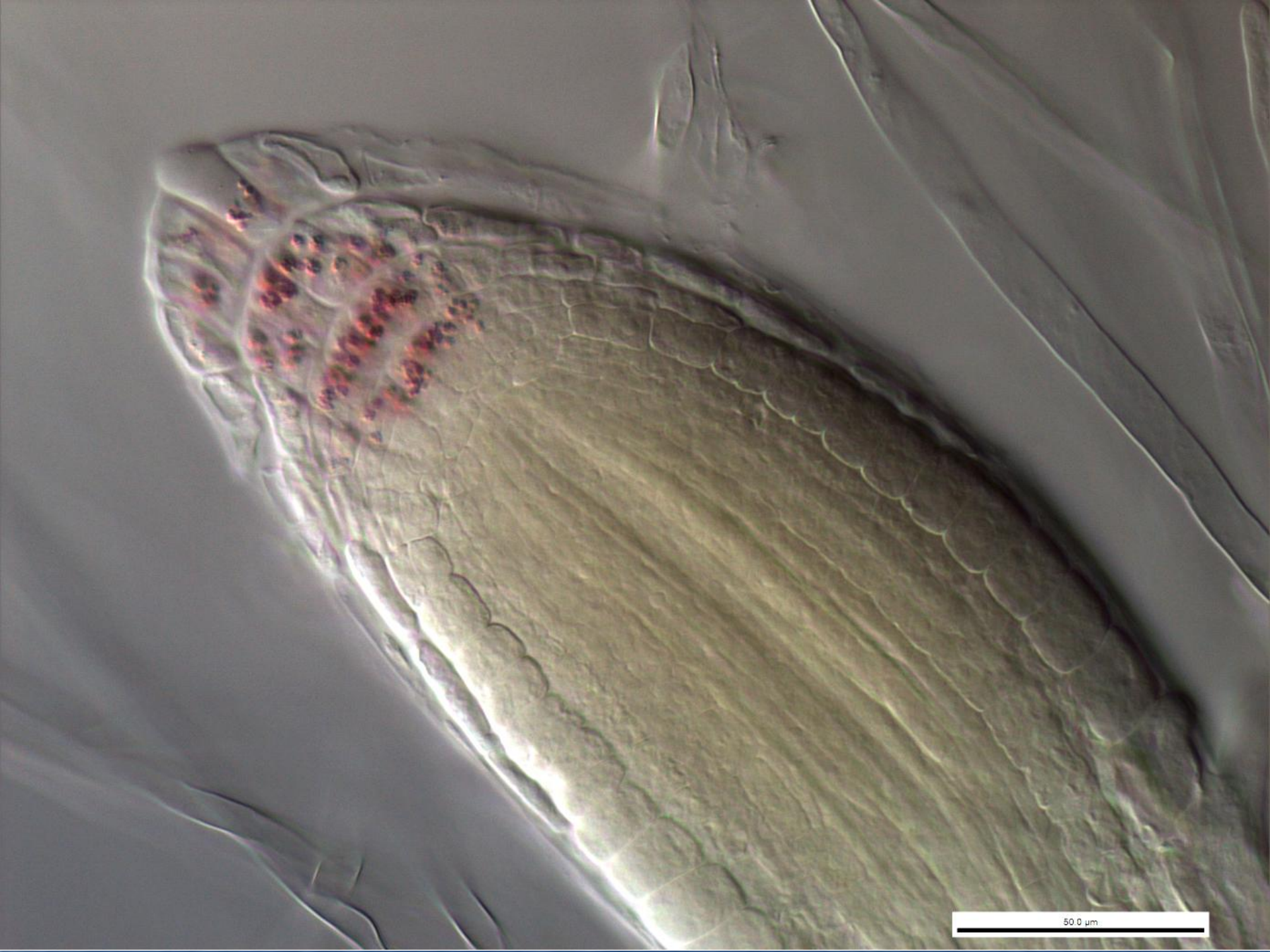


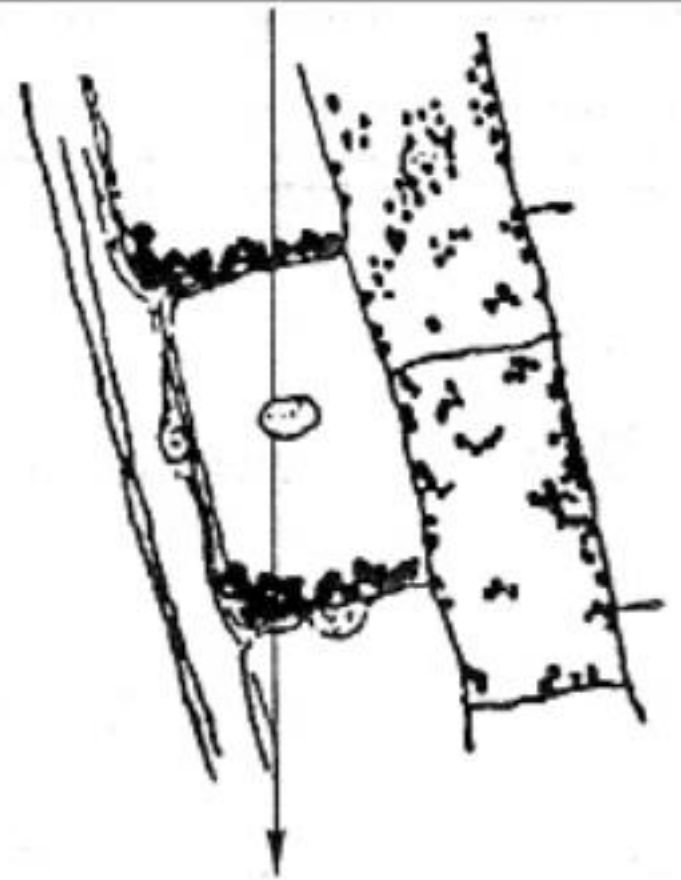
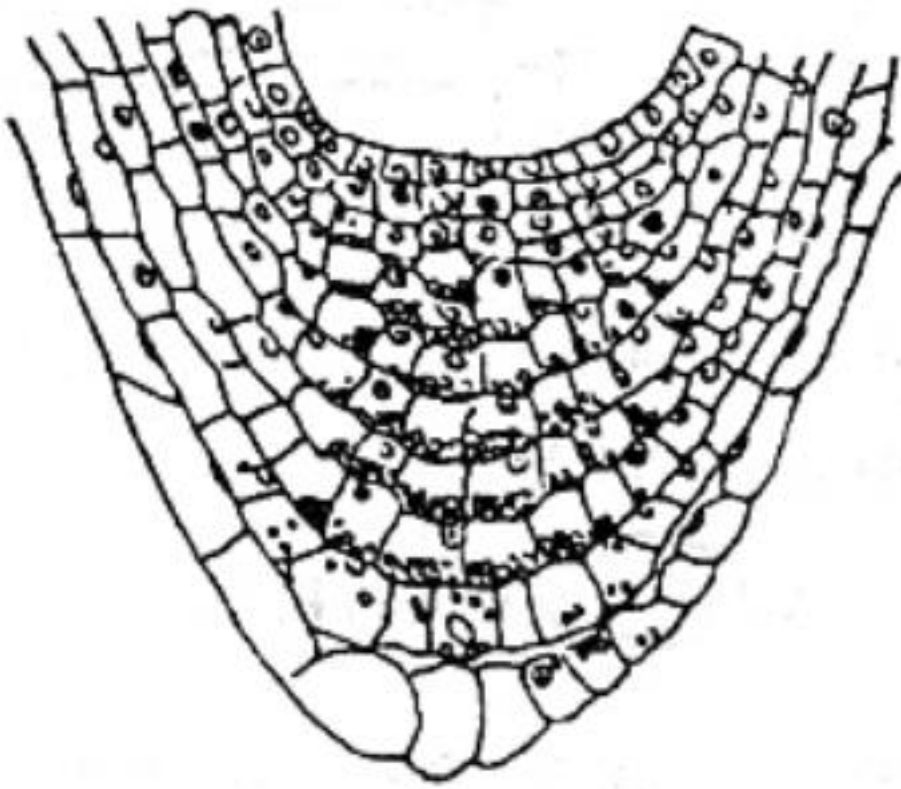
植物的向重力性现象长期以来一直用平衡石学说来解释。

平衡石（**statolith**）原指甲壳类动物的某器官中起平衡作用的砂粒。

植物器官中的淀粉体（**amyloplast**）具有平衡石的作用。







两栖焊菜(*Rorica amphibia*)根冠中(左图)和
紫鸭跖草茎淀粉鞘中(右图)的淀粉粒

(淀粉鞘: 维管束周围的1或2层细胞)



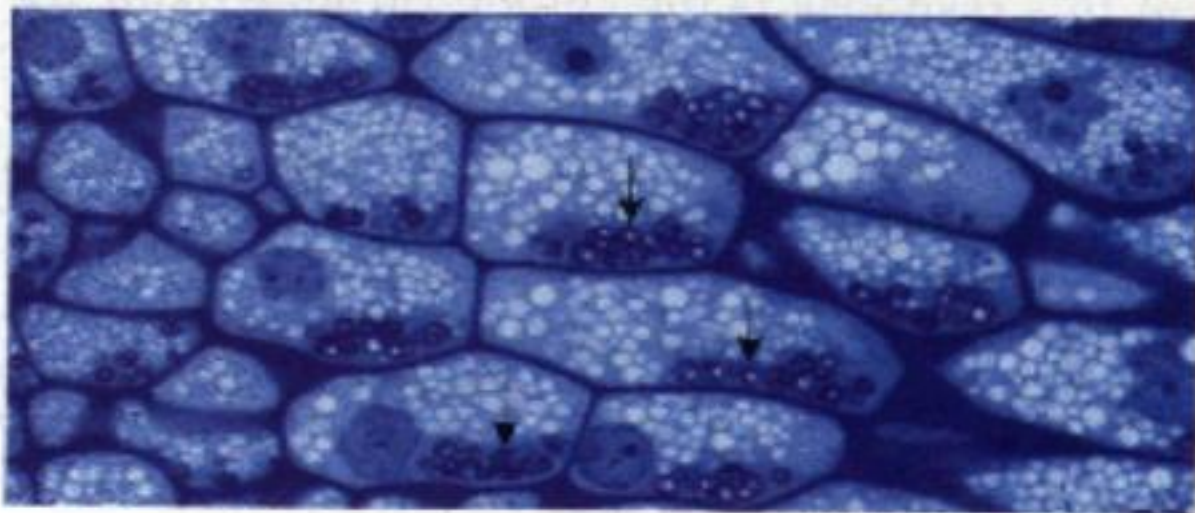
植物的平衡石

是指淀粉体 (amyloplast)
分布

根部：在根冠中

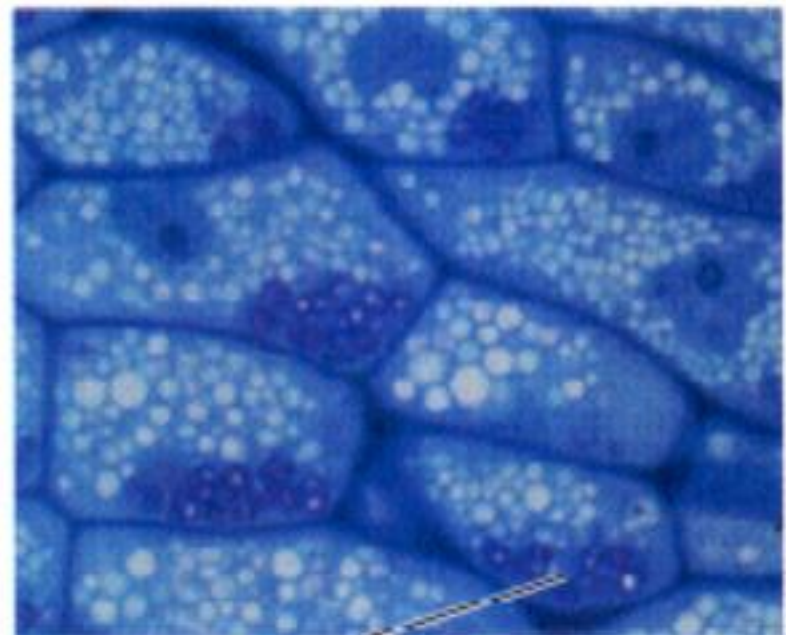
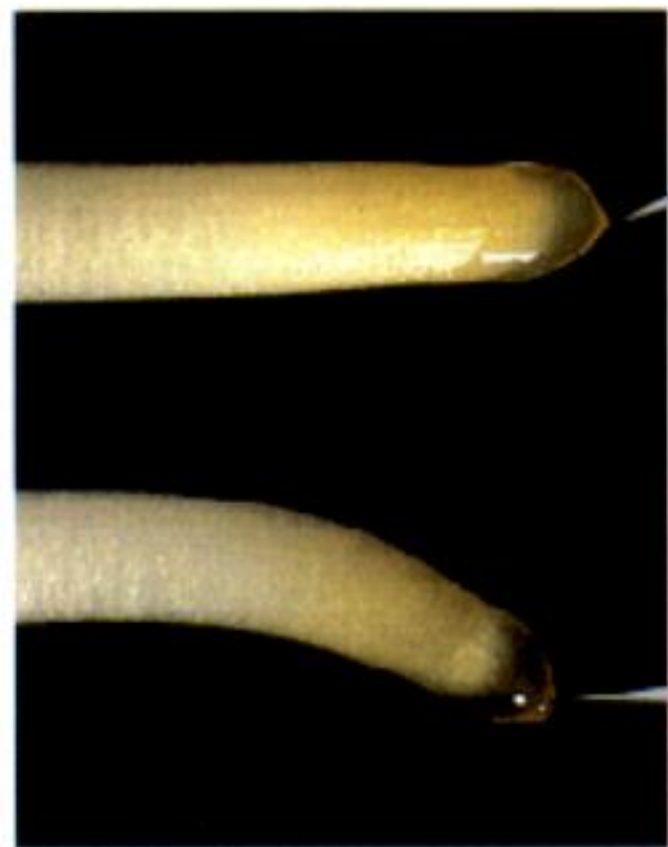
茎部：在维管束周围的1~2层
细胞（也称淀粉鞘）

平衡石受重力影响下，
下沉在细胞底部



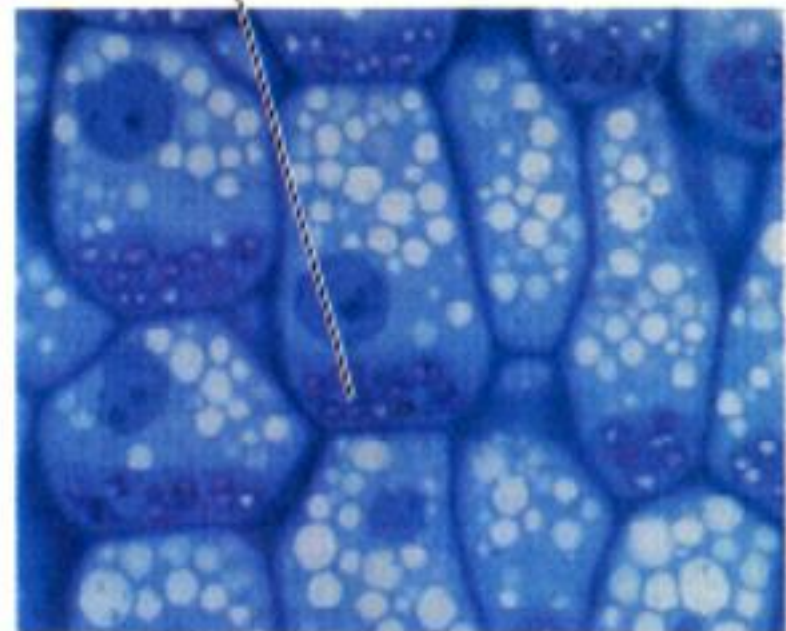
25 μ m

平衡石



Statoliths

2 μm



Ca²⁺在向重力反应中的作用

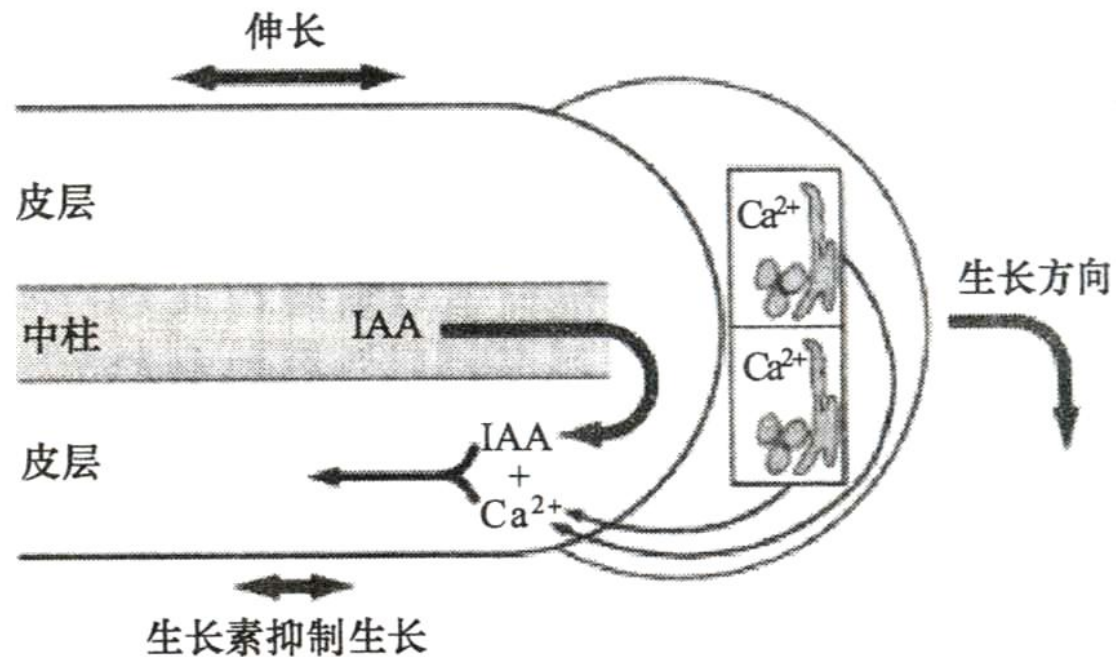
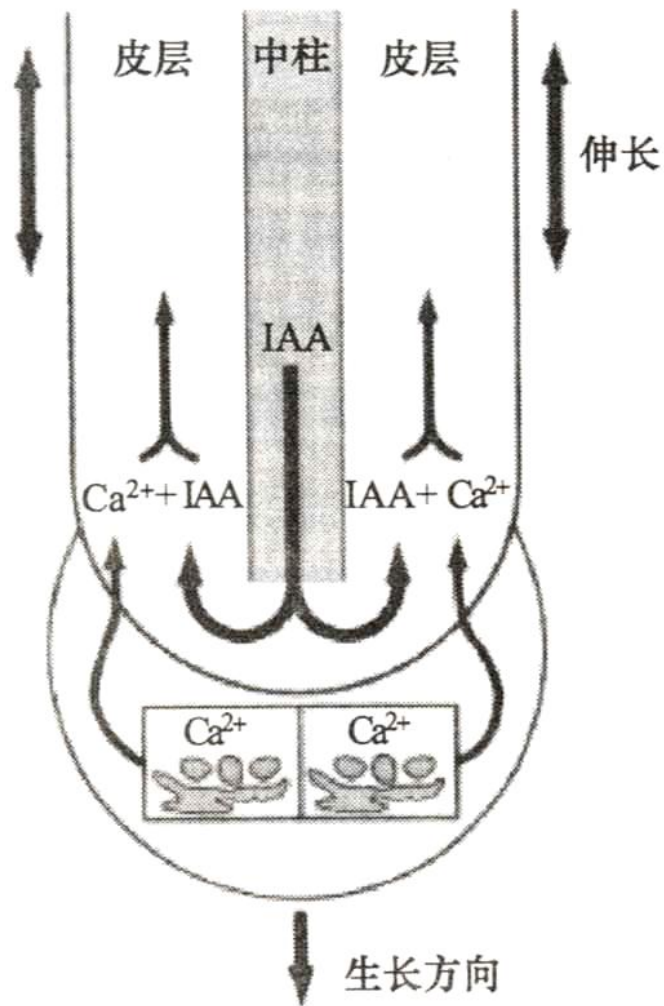
- 1、根横放时，根冠的淀粉体（平衡石）受到重力影响，“沉降”到细胞下侧的内质网上，产生压力；
- 2、诱发内质网释放Ca²⁺到细胞质中；
- 3、Ca²⁺和钙调素结合，呈激活状态；
- 4、激活细胞下侧的钙泵和生长素泵。
- 5、引起细胞下侧生长素和Ca²⁺的积累。



因为**根对生长素最敏感**，下侧生长素过多会抑制伸长区下侧伸长，而上侧生长素较少，生长快。所以根就向重力方向弯曲生长。

茎相反，对生长素敏感性小，高浓度生长素促进茎细胞下侧生长快，上侧生长慢，向上弯曲。





根向重力性的Erans-Moore模型

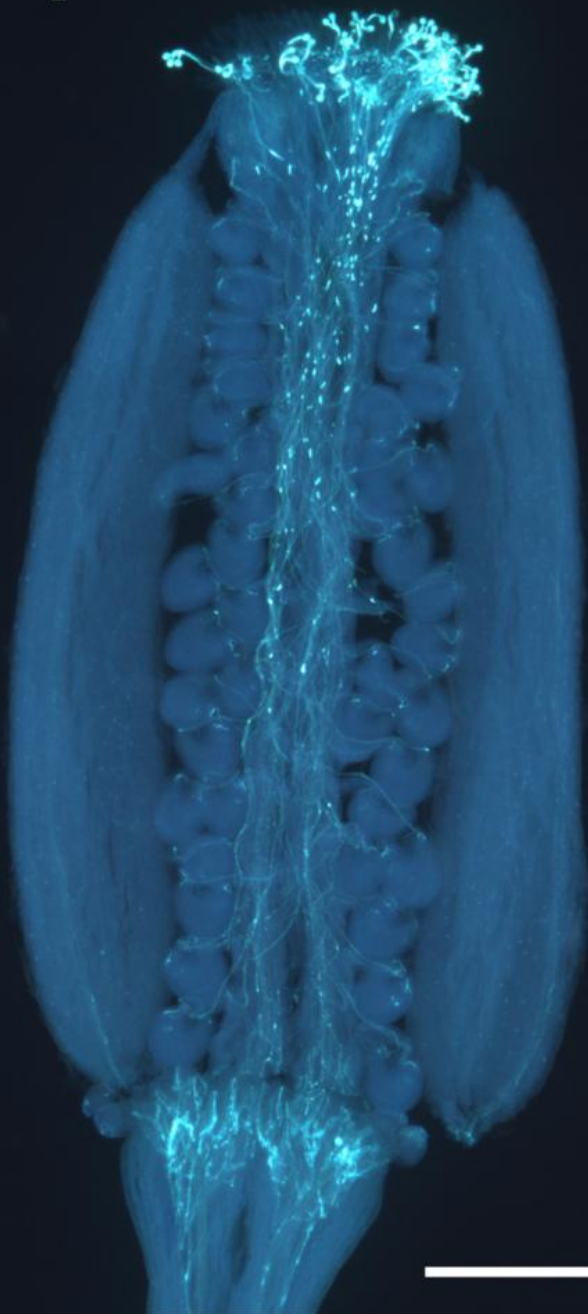
根处于水平方位时，平衡石位移，而后刺激 Ca^{2+} 流向根下侧，高浓度 Ca^{2+} 导致高浓度IAA，抑制根下侧伸长。

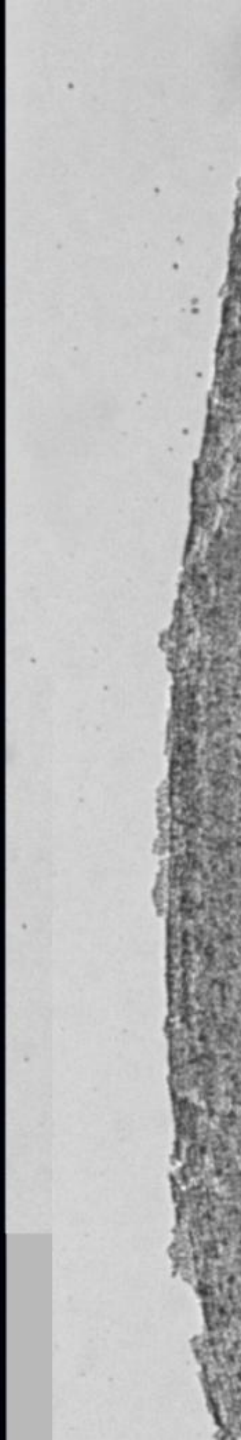
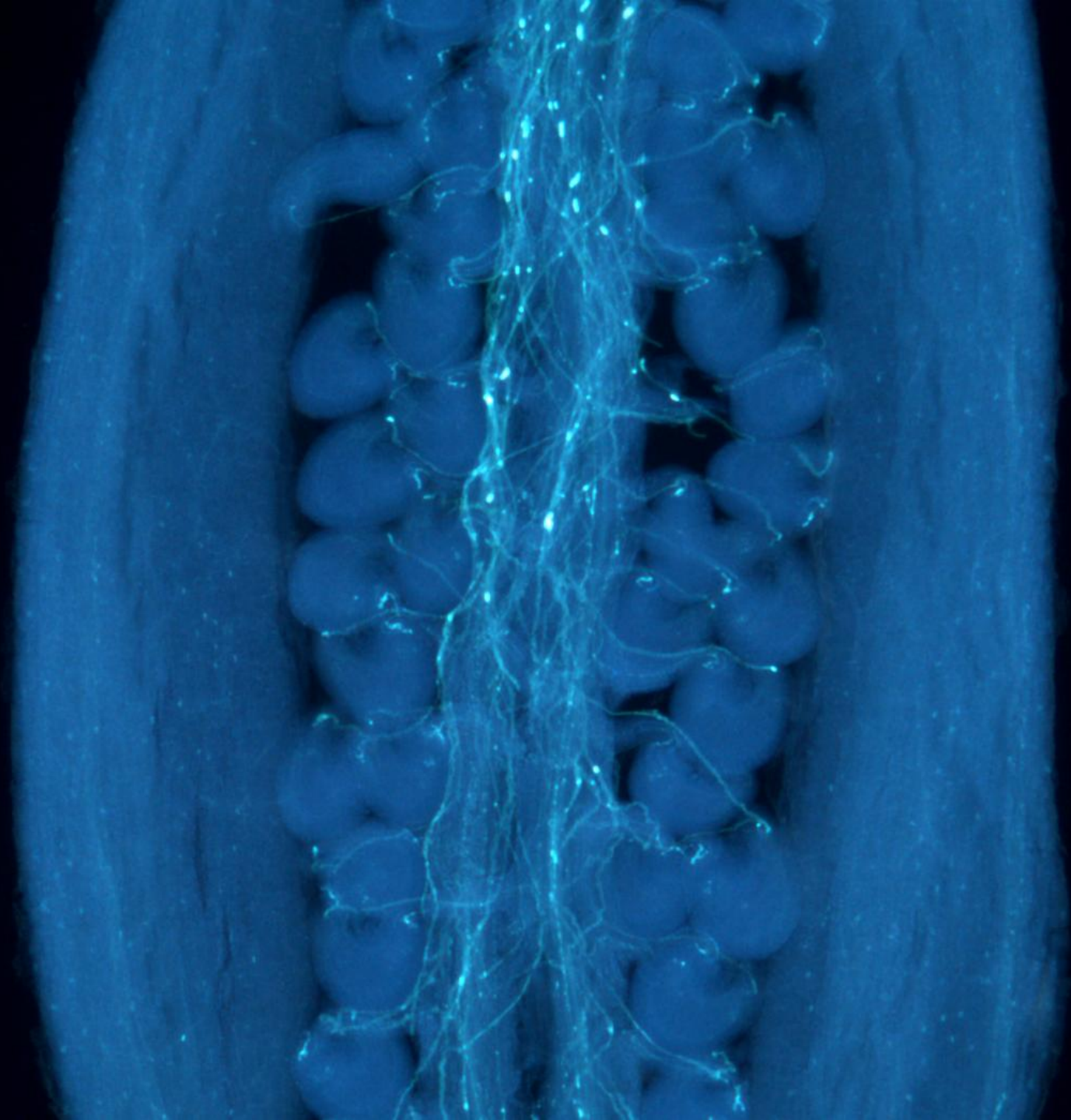
(三) 向化性

向化性： 由于某些化学物质在植物体内外分布不均匀引起的向性生长。植物根的生长就有向化性。

如：植物的**根系**总是朝着土壤中肥料较多且较湿润的地方生长；
花粉管的伸长生长总是朝着胚珠的方向进行。



A**B**



二、感性运动

感性运动：指由没有一定方向的外界刺激所引起的运动，运动的方向与外界刺激无关。

根据外界刺激的种类又可分为**感夜性**、**感热性**、**感震性**等。感性运动多数是由**细胞膨压的变化**所引起，因而也称为**紧张性运动**或**膨胀性运动**，如**感震性**、**感夜性**。



（一）感夜性

感夜性（nyctinasty）是由**昼夜交错、光暗变化**引起的**与生长无关**的运动。例如一些豆科植物（如大豆、花生、合欢、含羞草、酢浆草等）的叶子，**白天叶片张开，夜间合拢或下垂**。

三叶草、酢浆草的花和蒲公英等许多菊科植物的**花序**在晚上闭合，白天开放；月亮花、甘薯、烟草等植物花的昼闭夜开，也都是由光引起的感夜性运动。



感夜运动的产生原因：

叶片在白天合成**生长素**，主要运到叶柄**下半侧**，**K**和**Cl**也运输到生长素浓度高的地方，**水分**就进入叶枕，**细胞膨胀**，导致叶片高挺。到晚上，生长素运输量减少，进行相反反应，叶片就下垂。



（二）感震性

感震性运动： 由于机械刺激而引起的与生长无关的植物运动。

含羞草叶片的运动是典型的感震性运动。当含羞草部分小叶受到震动（或其他刺激如烧灼、电刺激）时，小叶也会成对地合拢。





刺激



信号传递机制： 感受刺激的细胞兴奋，引发动作电位 (action potential)，经维管束传递，信号到达动作部位后，使动作部位细胞膜的透性和离子浓度改变，从而造成膨压变化，引起感震运动。

(三) 感温性

感温性运动： 由于温度变化而使器官背腹两侧不均匀生长引起的运动。

。感温性运动是不可逆的生长运动。

如**番红花和郁金香花**的开放或关闭受温度变化的影响。在**温度升高时，花朵开放；温度下降时，花瓣合拢**。将番红花和郁金香从较冷处移至温暖处后，很快就会开花。



第七节 生物钟

一、生物钟的概念

植物的一些生理活动具有周期性或节奏性，这种周期性不受环境条件的影响，以近似昼夜周期的节奏(20-28h)自由运行，被称为**近似昼夜节奏运动**，亦称**生理钟**或**生物钟**（biological clock）。





图 7-34 红花菜豆幼苗初生叶在夜间的位置(左)和白天的位置(右)

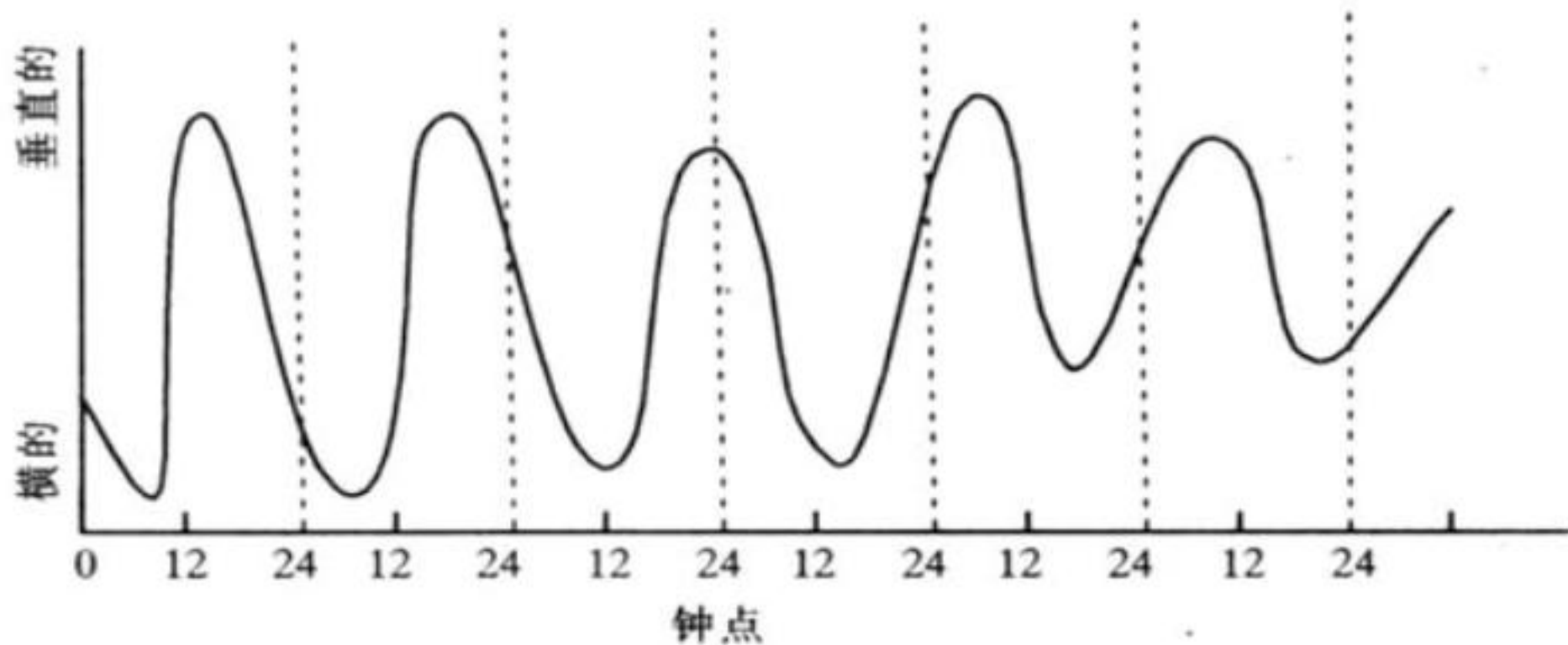


图 7-35 菜豆子叶在恒定的弱光和 20°C 条件下的运动

生物钟现象在生物界中广泛存在，植物、动物和人类都存在生理钟。

在植物中包括：

- ①叶片和花瓣的运动、
- ②气孔的开闭、
- ③花朵香气的释放、
- ④休眠以及许多代谢活动特别是与光合有关的活动



二、生物钟的生理作用

生物钟的存在允许生物进行测时和**预测环境的变化**,并作出相应的准备来适应环境。



三、生物钟的特点

1. **环境稳恒的条件下**（如无光），仍然继续显示。
2. 昼夜节奏**可**被环境条件**重拨**，适应季节和日长的变化。
3. 昼夜节奏的周期不随环境温度的频繁变化而改变。



四、生物钟的运转机制

生物钟有三个部分组成：

- (1) **计时装置或中央振荡器**，是生物钟的核心部分，控制循环的相位、周期长度和振幅。
- (2) 将环境信号（通常是光）传递给计时器的**输入系统**，如以光敏素和隐花色素作为光受体。
- (3) **信号输出途径**，在节奏周期的特定时间被中央振荡器激活，从而将节奏钟的信号与生理过程联系起来。

