

第六章 植物的生长发育及其调控

主要教学内容:

植物激素和生长调节剂的概念和生理作用；植物生长调节剂及其应用。种子萌发与幼苗生长；植物生长的相关性和周期性。植物组织培养的原理。春化作用与光周期现象，种子与果实的发育和成熟、衰老及调控；植物生长发育中的基因表达与调控

重点和难点: 重点掌握植物激素的含义和作用；光和温度对植物生长的影响；春化作用与光周期现象；难点是植物的生殖衰老及其调控。

教学方式

课堂讲授 3 学时，实验 3 学时。教师多媒体讲授，动画讲解光周期、植物组织培养和基因表达调控。

第一节 植物激素对生长发育的调控

■ 植物生长物质包括植物激素和植物生长调节剂。

一、植物激素

■ 植物激素是在植物体内合成的，对植物生长发育有显著调节作用的微量有机物，

1. 概念：指在植物体内合成的、通常从合成部位运往作用部位、对植物的生长发育产生显著调节作用的微量有机物。
2. 特点：① 内生的；② 能在植物体内移动；③ 低浓度就有显著调节作用。
3. 类型：长素类、赤霉素类、细胞分裂素类、脱落酸和乙烯。

其中种数最多的激素是赤霉素，分子结构最简单的激素是乙烯。不同的激素其生理功能具有各自的特点，但也有些相似的地方。如生长素、赤霉素和细胞分裂素都具有促进生长、延缓衰老的作用，而脱落酸和乙烯都有抑制生长、促进衰老的功能。植物激素的生理功能是多种多样的，涉及到植物生长发育的各个方面。

(1) 生长素类

1) 分布：生长素在植物体内分布广，但主要分布在生长旺盛和幼嫩的部位。如：茎尖、根尖、受精子房等。

2) 生理作用：①促进植物生长生长素能促进营养器官的伸长，在适宜浓度下对芽、茎、根细胞的伸长有明显的促进作用。不同器官适宜的激素浓度不一样，浓度增大反而会起抑制作用。一般茎端最高，芽次之，根最低。

②生长素还能促进细胞分裂、果实发育和单性结实、保持顶端优势、愈伤组织的产生，子房膨大和无子果实，插枝生根、器官脱落等有关。

(2) 霉素类

1) 分布：赤霉素普遍存在于高等植物体内，赤霉素活性最高的部位是植株生长最旺盛的部位。营养芽、幼叶、正在发育的种子和胚胎等含量高，合成也最活跃。成熟或衰老的部位则含量低。

赤霉素在植物体内没有极性运输，体内合成后可做双向运输，向下运输通过韧皮部，向上运输通过木质部随蒸腾流上升。

2) 生理作用

①促进细胞分裂和茎的伸长 这是赤霉素最显著的生理效应，尤其对矮生突变品种的效果特别显著。原因是矮生品种如玉米和豌豆系单基因突变使植物缺少赤霉素的产生能力。对以叶茎为收获目的的植物象芹菜、莴苣、韭菜、苕麻茶叶等应用后可以提前收获并增加产量。且无高浓度抑制问题。（与 IAA 明显不同）

②促进抽苔开花 日照长短和温度高低是影响一些植物能否开花的制约因子。如芹菜要求低温和长日照两个因子均满足才能抽苔、开花，通过 GA₃ 处理，便可诱导开花，替代了植物需要的低温和长日照。对于花芽已分化的植物，GA 具有显著的促进作用（针叶树种）。

③打破休眠 GA 能有效的打破许多延存器官（种子、块茎）的休眠，促进萌发。如当年收获的马铃薯芽眼处于休眠状态，0.1~1PPM 的赤霉素浸泡 10~15 分钟，即可打破休眠，一年两季栽培。

④促进雄花分化和提高结实率 对雌雄同株异花植物，使用 GA 后雄花比例增加，如黄瓜。还可提高苹果的座果率，20~50PPM 赤霉素喷施可防止棉花脱落。

⑤促进单性结实 如用 200~500PPM 的赤霉素水溶液喷洒开花一周后的果穗，便可形成无子葡萄，无核率达 60~90%。

（3）分裂素类

1) 分布：细胞分裂素普遍存在于旺盛生长的、正在进行分裂的组织或器官、未成熟种子、萌发种子和正在生长的果实。

运输无极性，可随木质部蒸腾流向上输送。

2) 生理作用

①促进细胞分裂，细胞分裂过程包括细胞核分裂和细胞质分裂两方面，通常认为生长素主要促进核的有丝分裂，细胞分裂素促进细胞质的分裂。故缺乏细胞分裂素时易形成多核细胞。

②促进芽的分化 植物组织培养试验发现 CTK/IAA 比例可对愈伤组织根芽分化起到调控作用。高比值有利于芽的分化，反之则有利于根的形成。比值适当愈伤组织保持生长而不分化。

③促进细胞扩大 用 CTK 处理菜豆、萝卜的子叶可见细胞明显地扩大。

④促进侧芽发育，解除顶端优势 CTK 作用于腋芽可促进维管束分化有利于营养物质的运输，从而促进腋芽的发育。

⑤延缓叶片衰老 离体叶片上如涂抹 CTK 则涂抹部位可在较长时间内保持鲜绿，因而 CTK 具有延缓叶片衰老的作用。CTK 移动性差，涂抹后可从周围吸取营养，以保持其新鲜度，而使周围组织迅速衰老。因此 CTK 若处理水果和鲜花则有保鲜保绿的作用。还有解除需光种子的休眠等作用。

（4）脱落酸

1) 分布：高等植物各器官和组织中都有脱落酸，其中以将要脱落或进入休眠的器官和组织中较多，在逆境条件下 ABA 含量会迅速增多。

2) 生理作用

①促进休眠：外用 ABA 时，可使旺盛生长的枝条停止生长而进入休眠，种子休眠与种子中存在脱落酸有关，如桃、蔷薇的休眠种子的外种皮中存在脱落酸，所以只有通过层积处理，脱落酸水平降低后，种子才能正常发芽。

②促进气孔关闭：ABA 可引起气孔关闭，降低蒸腾，这是 ABA 最重要的生理效应之一。ABA 是植物体内调节蒸腾的激素，也可作为抗蒸腾剂使用。

③抑制生长：ABA 能抑制整株植物或离体器官的生长，也能抑制种子的萌发。ABA 的抑制效应则是可逆的，一旦去除 ABA，枝条的生长或种子的萌发又会立即开始。

④促进脱落：ABA 是在研究棉花幼铃脱落时发现的。ABA 促进器官脱落主要是促进了离层的形成。

⑤增加抗逆性：一般来说，干旱、寒冷、高温、盐渍和水涝等逆境都能使植物体内 ABA 迅速增加，同时抗逆性增强。如 ABA 可显著降低高温对叶绿体超微结构的破坏，增加叶绿体的稳定。

（5）乙烯

1) 分布：一般情况下，乙烯就在合成部位起作用，其生物合成过程一定要在具有完整膜结构的活细胞中才能进行。乙烯在植物体内易于移动。

2) 生理作用

①改变生长习性：乙烯对植物生长的典型效应是：抑制茎的伸长生长、促进茎或根的横向增粗及茎的横向生长。

②促进成熟：催熟是乙烯最主要和最显著的效应，因此乙烯也称为催熟激素。乙烯对果实成熟，有显著的效果。

③促进脱落：乙烯是控制叶片脱落的主要激素。这是因为乙烯能促进细胞壁降解酶--纤维素酶的合成，并且控制纤维素酶由原生质体释放到细胞壁中，从而促进细胞衰老和细胞壁的分解，引起离区近茎侧的细胞膨胀，从而迫使叶片、花或果实机械地脱离。

④促进开花和雌花分化

乙烯可促进一些植物开花，还可改变花的性别，促进黄瓜雌花分化，并使雌、雄异花同株的雌花着生节位下降。乙烯在这方面的效应与 IAA 相似，而与 GA 相反，现在知道 IAA 增加雌花分化就是由于 IAA 诱导产生乙烯的结果。。

六、植物激素间的相互作用和调节

植物激素对植物生长发育过程的调节与控制，在大多数情况下，不是各自单独的发挥作用，而是通过复杂的途径综合和协调地调节着植物的生长发育进程。植物激素间的相互作用表现在协同、拮抗、反馈、连锁方面

二、植物生长调节剂

1. 概念：凡是在低浓度下对植物的生长发育具有调节作用的外源有机化合物。

2. 特点：① 人工合成的；② 与植物激素具有相似作用。

植物生长调节剂包括生长促进剂、生长抑制剂、生长延缓剂等，种类很多，在农业及园艺上有着广阔的应用前景，已受到人们的普遍重视。但是，在应用中应注意适量适时，掌握正确的方法，避免产生不利影响。

第二节 植物的营养生长及其调控

一、种子的萌发

1. 概念：可从不同角度来理解萌发概念。从形态角度看：具有生活力的种子吸水后，胚生长突破种皮并形成幼苗的过程。从生理角度看：无休眠或解除休眠的种子吸水后由静止状态转为生理活动状态引起胚生长。从分子生物学角度看：水分等因子使种子的某些基因和酶活化，引发一系列与胚生长有关的反应。

2. 种子萌发时需要的外界条件

(1) 足够的水分

(2) 充足的氧气

(3) 适宜的温度

(4) 适当的光照(需光种子)

3. 影响种子萌发的内因

4. 种子萌发时的生理生化变化

吸胀作用显著→呼吸剧烈增强，大量释放能量，各种酶迅速形成→有机物质急剧转化(淀粉、脂肪、蛋白质转化)→有机物转化的同时伴随着各种激素参与→新器官不断建成

二、植物的生长和运动

1. 生长的基本规律：慢-快-慢的 S 形曲线。根据 S 形曲线可将植物生长分为指数期：绝对生

长速率不断提高，而相对生长速率大体保持不变；线性期：绝对生长速率量最大，且保持不变，而相对生长速率却在递减；衰减期：绝对和相对生长速率均趋向于零值。

2. 植物生长的周期性

植物生长的周期性是指植株或器官生长速率随昼夜或季节变化发生有规律变化的现象。

(1)昼夜周期性：植物的生长速率随昼夜的温度、水分、光照变化而有规律的变化。通常把这种植株或器官生长速率随昼夜温度变化而有规律的变化现象称为温周期现象。

(2)季节周期性：指一年或多年生的植物，在一年中的生长，随季节变化所具有的一定周期性。

28 小时之间。

3. 植物的运动

植物的某些器官在内外因素作用下发生的有限位置变化，称为植物运动。

(1)向性运动：向性运动：指植物的某些器官由于受到外界环境的单向刺激而产生的运动。

向性运动是生长性运动、不可逆

向光性、向重性、向水性、向化性、向触性。

(2)感性运动：指由没有一定方向性的外界刺激所引起的运动，运动的方向与外界刺激的方向无关。

感夜性、感震性、感温性。

4. 植物生长的相关性

(1)地上部分和地下部分相关性

相互促进：根提供上部所需水、矿质营养；根能产生氨基酸、CK、GA、ABA；根能合成植物碱。

地上部分供地下部分所需的维生素，IAA，糖等

相互抑制：由于外界条件变化，会影响地上部分和地下部分生长的平衡。

地上部分和地下部分相关性常用根/冠比来衡量。根/冠比能反应植物生长状况，以及环境条件对地上部分和地下部分的不同影响。根/冠比大，有利植物生长。

(2)主茎与侧枝的相关性。

顶端优势：主茎顶芽生长占居优势，抑制侧枝侧芽发展的现象。当去除顶芽之后，侧芽才得以加速生长或者萌发。

植物的顶芽和侧芽，主根与侧根之间，由于它们发育的迟早和所处部位的不同，在生长势上有着明显的差异。一般是顶芽生长较快，侧芽则较慢，甚至潜伏不长。

产生原因：营养学观点：顶端垄断了大部分营养物质

激素观点：顶端产生的 IAA 向下运输而抑制侧芽生长

营养转移观点：由于 IAA 调节作用，将营养物调运至茎端

原发优势观点：器官发育的先后顺序可以决定各器官间的优势顺序。

(3)营养生长与生殖生长的相关性：

依赖性：营养生长是生殖生长的基础。花的分化必须是营养生长到一定阶段才能分化形成花。生殖生长所需的养料大部分由营养器官供应。

对立性：营养生长过旺，会影响到生殖器官的形成和发育。生殖生长过旺，会吸收较多营养物质，抑制了营养生长的生长。树的大小年现象就是由于营养生长和生殖生长不协调引起的。

第三节 光和温度对植物生长的影响

一、光

(一) 直接作用——对植物形态建成的作用

1. 光对生长的抑制作用

红光、蓝紫光抑制植物生长,紫外光抑制作用更明显。

2.光促进组织的分化

如黄化现象,红光下, Pfr 水平高, 不黄化; 暗中 Pfr 转变为 Pr, 植物黄化。

(二) 间接作用——光合作用的必要条件

不同波长的光作用效果不同。

红光促进叶子的伸长,抑制茎过度伸长,对黄化苗恢复正常形态起着最有效的作用;蓝紫光也抑制生长,阻止黄化;

紫外光对生长的抑制作用更明显。。

二、温度

由于温度影响光合、呼吸等代谢功能,所以影响细胞发育和植物生长。温度对植物生长最低、最适和最高温度三个基点。

不同植物种类、同一植物不同器官、不同生育时期生长温度的三基点者不一样。能使植物生长最健壮的温度叫协调最适温度。能常低于生长最适温度。

第四节 植物的生殖生长及其调控

一、 低温和花的诱导

1.春化作用: 低温促使植物开花的作用,称为春化作用。

春化的条件

①温度 -3—~10℃范围内有效,而以 1—2℃最有效

②其它: 水 O₂ 养料供应 去春化作用

2、春化作用的时期、部位和刺激传导

(1) 感受低温的时期和部位

时期: 种子萌发到幼苗生长期均可。

部位: 有细胞分裂的组织或即将进行分裂的细胞中。

(2) 春化效应的传递: 韧皮部传递

(3) 春化作用的刺激传导

以春化素 (vernalin) 形式传导。

3、春化作用的生理生化变化

春化处理的小麦种子呼吸速率升高;

在春化过程中核酸 (特别是 RNA) 在体内含量增加,代谢加速,而且 RNA 性质也有所变化;

低温处理的冬小麦种子中可溶性蛋白及游离氨基酸含量增加,其中脯氨酸增加较多;

春化处理作物体内赤霉素含量增加。

4、春化作用在农业生产上的应用

①提早成熟、加速育种: 农业上人工给予低温处理的种子,使之完成春化作用的措施称之为春化处理。闷麦法,萌动种子 0—50C 的温下, 40—50d, 育种中利用春化一年中可培育 3-4 代冬性作物,加速育种进程,春小麦进行春化处理,可适当晚播。避开“倒春寒”进早熟

②调种引种: 不同地区气温条件不同,南北纬度有低高之分,引种时要了解该品种 对低温的要求,如,冬小麦北种南引时低温不能满足,使之不能开花。

③控制花期: 低温处理可使秋播的一、二年生草本花卉改为春播,当年开花,去春化可控制某些植物开花,如,当归,二年生,当年产量和二年产量均差,可高温处理,所以,洋葱第一年鳞茎嫩小,第而年春季高温。

④冬作春播

二、光周期对花的诱导

1、光周期现象 (photoperiodism)

自然界一昼夜间的光暗交替称为光周期 (photoperiod)。昼夜的相对长度对植物生长发育的影响叫做光周期现象。

植物光周期反应类型

- (1) 短日植物 (short-day plant): 日照长度短于一定的临界值, 才能开花的植物。一定的日照范围内, 日照越短, 开花越早。相反, 则延迟开花, 或不开花。
- (2) 长日植物 (long-day plant): 日照必须长于一定临界值才能开花的植物。光照越长, 开花越早, 否则开花推迟, 或不开花。
- (3) 日中性植物 (intermediate-day plant): 开花对日照长短要求不严格, 在自然条件下就能开花的植物。如番茄、黄瓜、辣椒、茄子等。

临界日长 (critical daylength): 指诱导短日植物开花所需的最长日照时数, 或诱导长日植物开花所需的最短日照时数。秋季开花的植物多属于短日植物, 如大豆、玉米、高粱、菊花、烟草等。

临界暗期 (critical dark period): 在昼夜周期中短日植物能够开花所必需的最短暗期长度, 或长日植物能够开花所必需的最长暗期长度。例如: 冬小麦为 12 小时, 春季开花的植物多属于长日植物。

2、光周期诱导

光周期诱导: 光周期反应敏感的植物只要在一定时期中接受一定天数的光周期刺激, 就可以进行花芽分化的现象。

光周期效应: 植物一旦经过适宜的光周期处理, 以后即使处于不适宜的光周期下, 仍然可以保持刺激的效果。

(1) 光周期诱导中光期与暗期的作用: 暗期比光期更重要, 尤其是 SDP, 要求连续长黑暗, 若在暗期中, 那怕是短时间的被闪光所间断, 也将使暗期的诱导失效

(2) 光周期刺激的感受和传递: 感受光周期刺激的部位是成熟叶片, 而发生反应的部位是芽可见二者之间必有某种刺激信息的传导, 因而有人提出了开花刺激物学说。

3、光周期现象的应用

(1) 引种和育种应用

引种: 种子从异地引到本地种植

例: 长日植物, 北种南引, 生育期会延长, 所以应引早熟种。短日植物, 北种南引, 生育期会缩短, 所以应引晚熟种。

原因: 北半球生长季节越往南, 日短夜长, 而越往北, 日长越短。例如: 大豆从东北引到保定种植, 生育期缩短, 植株矮小, 便会开花结果, 产量低。所以应引晚熟种。

注意: 对光周期要求严格的作物引种时, 一定要对其光周期的要求和引进地区的光周期进行分析, 并进行试验。

规律: 一般东西引种较南北引种容易成功, 但注意海拔高度。

育种: ①杂交育种, 解决雌、雄花期不遇, 可通过调整光周期

②短日植物育种, 例玉米, 可到海南岛育种, 可加快繁殖速度

(2) 控制花期

花卉应用: 人工控制光周期可促进或延迟开花。例: 菊花, 早晚遮光, 提早开花。

(3) 调节营养生长和生殖生长

收获营养体的抑制开花。例: 短日植物南种北引; 提早播种, 利用春夏季长日照

4、红光、远红光的可逆现象

抑制短日植物开花, 诱导长日植物开花, 都是红光最有效。

如果在红光照过之后立即再照以远红光, 就不能发生夜间断 (night break) 的作用, 也就是

被远红光的作用所抵消。在植物的花诱导上，与光敏色素有关。

红光、远红光的可逆现象

Pfr/Pr 高，LDP 开花；低，SDP 开花

三、光敏色素

1、概念

植物体中有一种吸收红光和远红光并可以相互转换的光受体，称为光敏色素。（两种存在形式的单一色素）

2、分布：高等植物体的所有器官。细胞中的膜系统

3、光敏色素的性质

光敏色素是一种易溶于水的色素蛋白，由蛋白质和生色团组成。生色团是一个开链的四个吡咯环。生色团有两种形态，可相互转化。生色团具有独特的吸光特性。

4、存在形式

吸收红光的状态(Pr)；

另一种是吸收远红光的状态(Pfr)，

光敏色素除了作为诱导植物开花的光受体外，在需光种子和光的形态建成等许多光反应中也起光受体作用。

第五节 植物的成熟、衰老及调控

一、种子的成熟及调控

(一) 生理生化变化

1、种子成熟期间的物质变化：

可溶性的低分子化合物（如葡萄糖、蔗糖、氨基酸）运往种子，在种子中逐渐转化为不溶性的高分子化合物（如淀粉、蛋白质和脂肪等），并积累起来。

2、呼吸速率变化：有机物积累迅速时，呼吸作用也旺盛，种子接近成熟时，呼吸作用逐渐降低。

3、种子含水量：随着种子的成熟而逐渐减少的。

4、激素变化：赤霉素和生长素含量增加，调节有机物向籽粒的运输和积累

(二) 外界条件对种子成熟和化学成分的影响

1.干燥与热风

(1) 造成籽粒瘦小，产量大减。

(2) 干旱也可使籽粒的化学成分发生变化。风旱不实的种子中蛋白质的相对含量较高。

2.温度

种子成熟期间，适当的低温有利于油脂的累积。在油脂品质上，种子成熟时温度较低而昼夜温差大时，利于不饱和脂肪酸的形成；在相反的情形下，利于饱和脂肪酸的形成。

3.营养条件

氮肥、钾肥、磷肥

二、果实的成熟及调控

(一) 果实生长的模式

1、果实生长的 S 型曲线（大部分果实）

2、果实生长的双 S 型曲线（一些核果等）

(二) 呼吸骤变

当果实成熟到一定程度时，呼吸速率首先是降低，然后突然增高，最后又下降，此时果实便进入完全成熟。这个呼吸高峰，便称为呼吸骤变（respiratory climacteric）（或称呼吸峰）。

原因：由于果实中产生乙烯

后熟作用：出现呼吸骤变期间果实内部的变化称为果实的后熟作用。

(三) 肉质果实成熟时的生理生化变化

(1) 果实变甜：淀粉转变为可溶性糖

(2) 有机酸减少

①有机酸的合成被抑制 ②部分酸转变成糖

③部分酸被用于呼吸消耗 ④部分与 K^+ 、 Ca^{2+} 等阳离子结合生成盐

(3) 果实软化

果肉细胞壁中层的果胶质变为可溶性的果胶。

果肉细胞中的淀粉粒的消失（淀粉转变为可溶性糖）

(4) 香气产生：①酯类（主） ②醛类

(5) 涩味消失

单宁被过氧化物酶氧化成无涩味的过氧化物，凝结成不溶于水的胶状物质。

(6) 色泽变艳

果皮中叶绿素被破坏，类胡萝卜素仍较多存在，呈现黄色，或者由于形成花色素而呈现红色。

三、植物的衰老及调控

(一) 概念

衰老（senescence）：生物体或其一部分的机能衰退并逐渐趋向死亡的现象。

(三) 植物衰老的原因

(一) 营养亏缺理论

生殖器官从其他器官获得大量营养物质，致使其他器官缺乏营养而死亡，称营养亏缺理论。

(二) 植物激素调控理论

认为植物衰老是多种激素综合作用的结果。

(四) 衰老的调控

1.衰老的遗传调控（使用基因工程）

2.植物生长物质对衰老的影响

3.环境因素对衰老的影响（光、水分、矿质营养、气体、不良环境条件）