



Plant Photomorphogenesis

- ◆ 在影响植物生长发育的外界条件(光、温度、重力、水、矿质)中，光的作用是最大的，光对植物的作用主要有两个方面：1)光是绿色植物的光合所必需的(提供能量、酶的活化)；2)光调节植物的生长发育，以使之更好地适应外界环境。这种依赖光控制细胞分化、结构和功能的改变，最终汇集成组织和器官的建成，称为光形态建成 photomorphogenesis. 或称为光控发育、又称为光范型反应。相反，在暗处生长的植物表现出各种黄化特征，茎细而长，顶端呈钩状弯曲，叶片小而呈黄白色，这种现象称为暗形态建成 skotomorphogenesis.
- ◆ 在光形态建成中，光只是作为一种信号，去激发受体，推动细胞内一系列反应，最终表现为形态结构的变化。光形态建成所需的能量较低，多数反应所需光强比光合作用的光补偿点还低10个数量级



5 minutes dim
red light per day

Total
darkness

Continuous
white light

§ 1 植物体内的光控发育现象

1. 光和种子的休眠与萌发

1907, Kinzel报道, 在964个植物种中, 672个在光下增强发芽率, 14个反应不敏感, 258个受抑制。

近来人们分析了142个非栽培品种, 107个受促进、3个受抑制、32个不敏感。对于大多数栽培品种, 由于长期人工选择的结果, 其休眠、萌发对光不敏感。

在光对种子萌发的实验中, 最著名的是莠苳种子的萌发实验。

莠苳种子是需光种子, 把种子放在暗处吸水12小时后, 用660nm红光或730nm远红光照射后, 放在暗处观察50小时后的发芽率, 发

光处理	暗处萌发率
R	72%
R-FR	13%
R-FR-R	74%
R-FR-R-FR	8%
R-FR-R-FR-R	75%





2. 植物生长的调节

- 1) 暗处生长的幼苗，缺光而成黄色，称黄化苗 etiolated plant，黄化苗生长快而弱。此时若施以光照，则黄化苗会形成叶绿素而变绿，同时幼苗生长变慢而壮，机械组织发达。这里起作用的光主要是红光和兰光，而远红光作用与黑暗一样，会促进伸长生长。

在实践中可见，密林中光线以远红光为主，因此促进茎的伸长生长。林业上经常用密植的方法得到结节少、高而直的林木。

- 2) 对分蘖的调节

红光促进分蘖、远红光抑制分蘖，因此若谷物太密，照到基部的光就主要是远红光，从而减少分蘖。若谷物太稀，则照到蘖节上的光就主要是红光，从而增加分蘖。

附：不同条件下，R/FR 变化

日光	1.19
落日	0.96
月光	0.94
冠层下	0.13
土壤下5mm	0.88

3. 叶绿体的向光性运动

在藓类、被子植物中、叶绿体的向光运动作用光谱以兰光为主。对某些兰藻(转板藻)来说，除兰光外，红光也有作用。

4. 花色素苷和其它类黄酮物质的合成

花色素苷合成的作用光谱为红光、远红光和兰光

5. 光与植物的周期性——光周期现象

植物体通过测定白天和黑暗的相对长度而控制生理反应的现象称为光周期现象。如：

A. 种子萌发：有的需长日，有的需短日

B. 茎叶生长：有的长日促进分蘖、有的需短日

C. 根和贮存器官的形成：

a) 扦插：长日促生根

b) 马铃薯块茎：短日促进

c) 木薯、小萝卜：短日促进；洋葱、鳞茎：长日促进

6. 近似昼夜节律性

7. 光与花诱导

§ 2 植物光控发育的受体

◆ 三类：

1. 红光-远红光受体(光敏素)
2. 蓝光/紫外-A受体
3. 紫外线B区受体

一 光敏素

(一)光敏素的发现

1. 1936 Lewis Flint 发现莴苣种子的萌发受红光的促进，而远红光抑制萌发。
2. 1952，H Borthwick, S Hendricks等发现，在用红光、远红光反复处理时，最后为红光时莴苣种子萌发、而远红光则强烈抑制萌发。
3. Butler WL等人首次从黄化苗中检测、分离并初步纯化了光敏素，并证实了其两种形式相互转化的特性。

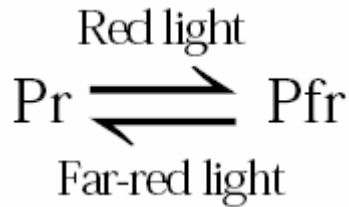
(二) 光敏素的分布

1. 光敏素分布在植物各个器官中，黄化幼苗中含量较高（光可分解光敏素）
2. 在分生组织中光敏素含量较高
3. 在细胞中，光敏素主要分布在膜系统、胞质溶液和细胞核等部位。

(三) 光敏素的光化学和生物化学特性

1. 光敏素可在Pr与Pfr之间相互转化

在黄化苗中，光敏素是以红光吸收形式（P_f）存在的，因为光敏素在暗中是以Pr形式合成的，Pr呈兰色，在红光下转变为远红光吸收形式（P_{fr}），P_{fr}呈兰绿色，后者吸收远红光而转变成Pr



从二者的吸收光谱看，在红光区，二者的吸收是重合的，因此Pr即可吸收红光变成P_{fr}，P_{fr}也可吸光变成Pr，最终在红光下P_{fr}约占85%，Pr约占15%。而在远红光区，二者的吸收重叠少，最终在远红光下，Pr占97%，P_{fr}占3%

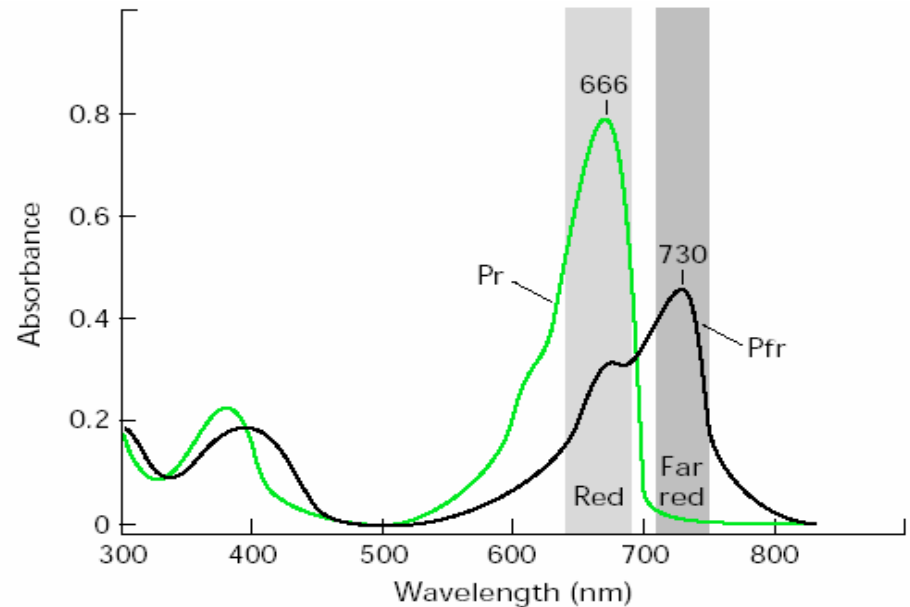


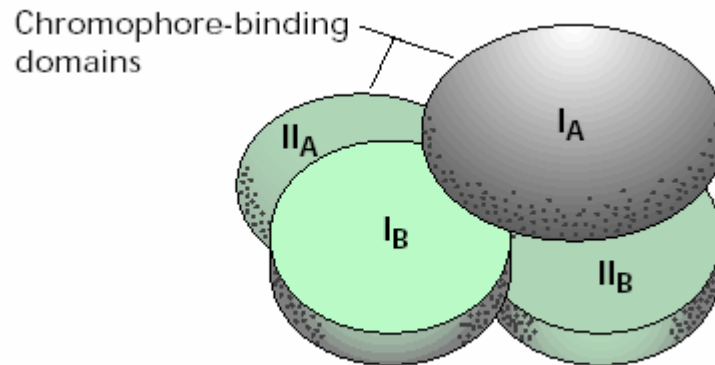
Figure 17.3 The absorption spectra of the Pr (green line) and P_{fr} (solid line) forms of phytochrome overlap. (After Vierstra and Quail 1983.)

2. Pfr是光敏素的生理活性形式

实验证明，一些反应与植物体内Pfr/Pr的量，或Pfr/(Pfr+Pr)的量有关。

(四) 光敏素的结构

光敏素是由2个相同的二聚体组成，每个单体由**脱辅基蛋白**和**生色团**两部分组成



生色团是一个开链四吡咯环，在质体中合成，形成后在胞质中通过硫脂桥与脱辅基蛋白的cys残基相连，形成全蛋白；

Pr与Pfr的结构区别，主要在于生色团的C15与C16间双键的旋转：Pr为顺式的，吸收红光后变为Pfr, Pfr为反式的。另外，脱辅基蛋白在对蛋白酶和磷酸激酶的敏感性上有所不同。

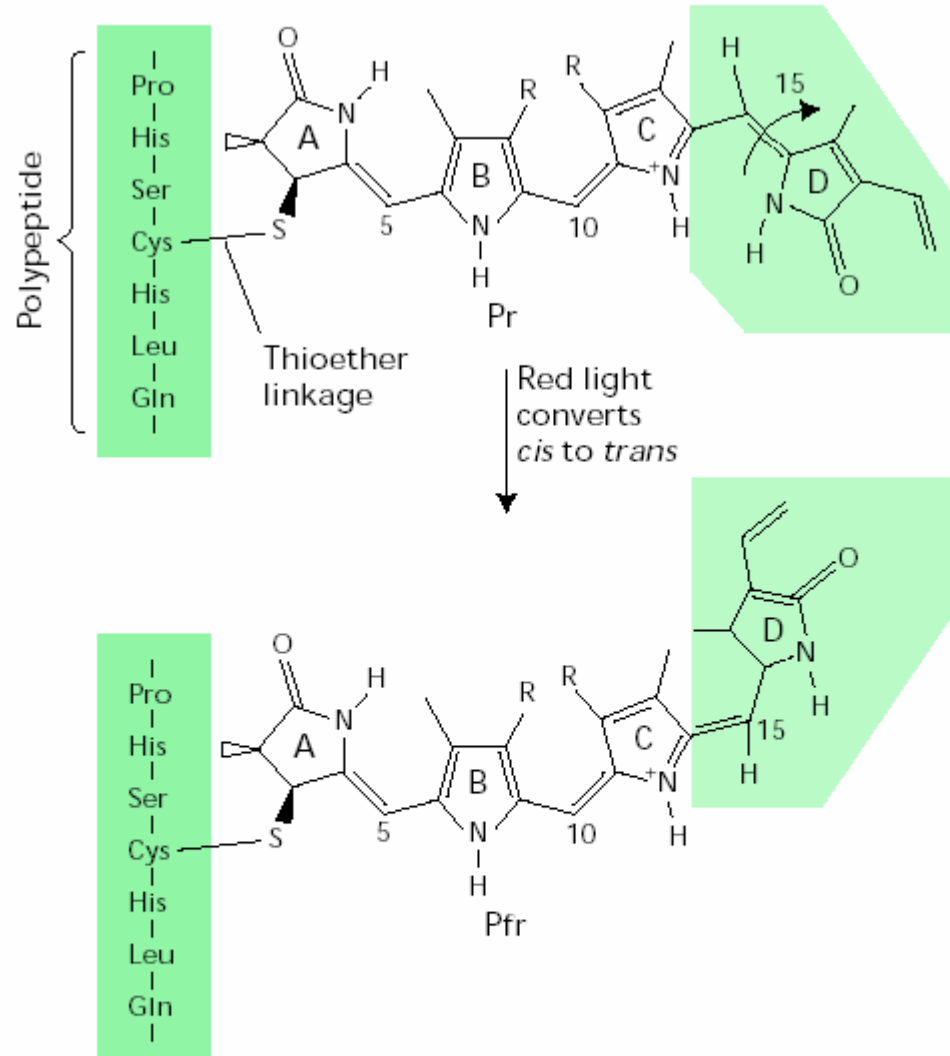


Figure 17.4 Structure of the Pr and Pfr forms of the chromophore (phytochromobilin) and the peptide region bound to the chromophore through a thioether linkage. The chromophore undergoes a *cis-trans* isomerization at carbon 15 in response to red and far-red light. (After Andel et al. 1997.)

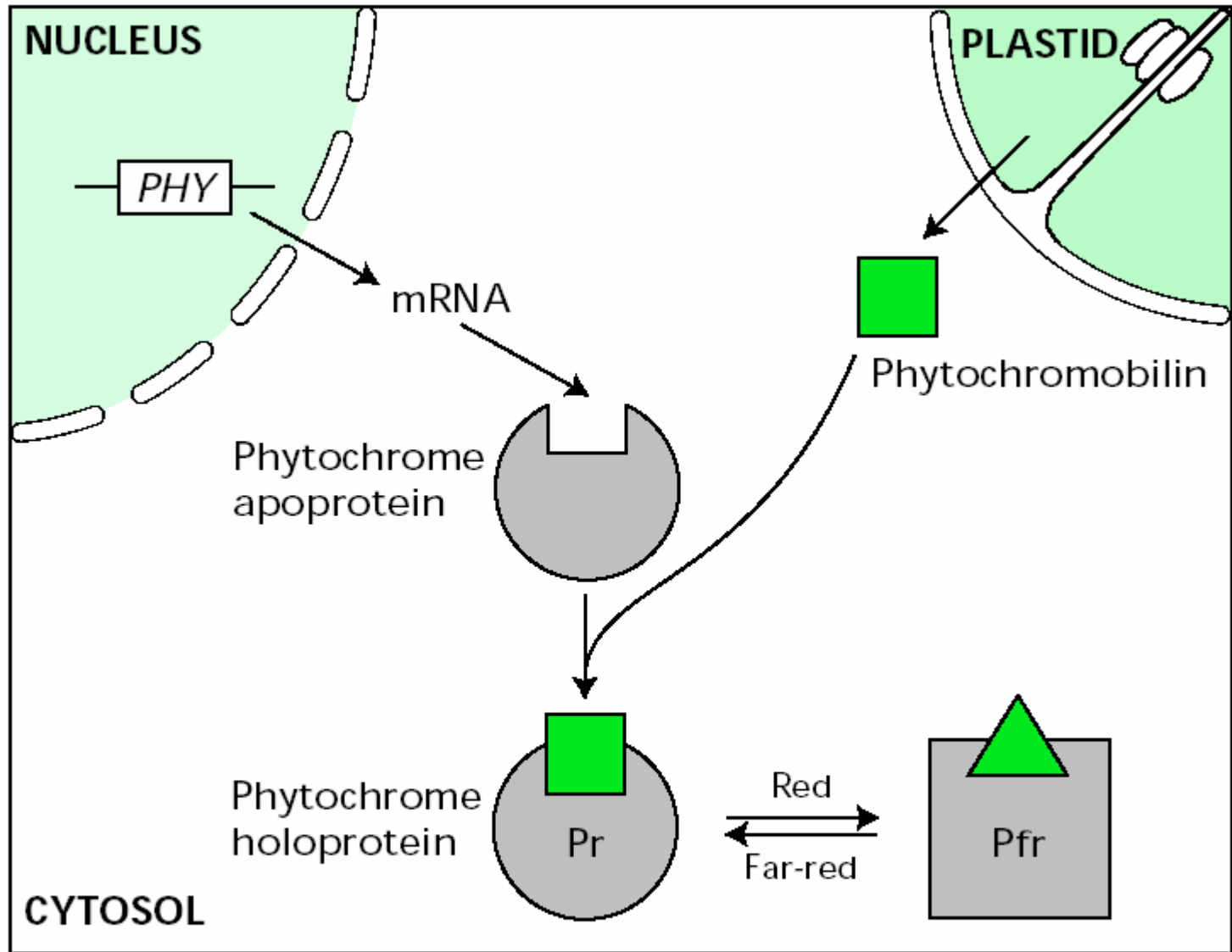


Figure 17.6 Phytochromobilin is synthesized in plastids and released into the cytosol, where it assembles with the phytochrome apoprotein. (After Kendrick et al. 1997.)

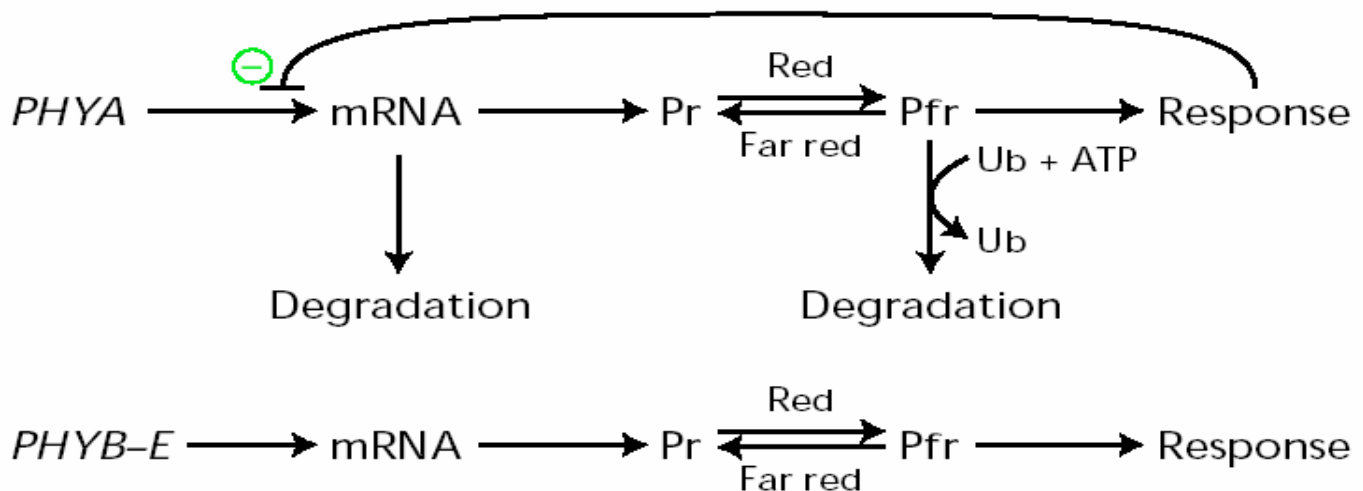
(五) 光敏素的类型

目前已鉴定出两种不同的光敏素，PhyI和PhyII，在黄化苗中PhyI比PhyII高9倍，而在绿色植株中二者含量相当。PhyI易被光解，而PhyII较稳定。

(六) 光敏素由多个PHY基因编码

目前已在拟南芥中发现了5个编码光敏素的基因，分别是*PhyA*, *PhyB*, *PhyC*, *PhyD*, *PhyE*。

*PhyA*是唯一编码PhyI的基因，而*PhyB—E*共同编码PhyII，因此PhyI也称PhyA，PhyII也称PhyB。



(七) 光敏素引起的一些反应

1. 植物的避荫性
2. 某些种子的萌发
3. 某些昼夜节律运动
4. 双子叶植物顶端弯钩的打开
5. 花诱导
6. 节间伸长
7. 叶分化与扩大
8. 花色素形成
9. 质体形成
10. 肉质化
11. * * * *

(八)光敏素调节的反应类型

1. 极低辐照度反应(very low fluence response, VLFR)

- 1) 可被 $1\sim 100\text{nmol/m}^2$ 的光所诱导
- 2) 值为0.02时就满足反应条件，红光反应不能被远红光所逆转
- 3) 遵守反比定律
- 4) 例子：
 - 红光刺激暗中生长的燕麦胚芽鞘的伸长生长
 - 红光刺激拟南芥种子的萌发

2. 低辐照度反应(low fluence response, LFR)

- 1) 可被 $1\sim 1000\ \mu\text{mol/m}^2$ 的光所诱导
- 2) 红光/远红光反应相互逆转
- 3) 遵守反比定律
- 4) 例子：所有常风的红光—远红光逆转反应
 - 莴苣种子的萌发
 - 转板藻的叶绿体运动

3. 高辐照度反应(high irradiation response, HIR)

- 1) 反应需持续强的光照，光照时间越长，反应程度越大
- 2) 不遵守反比定律
- 3) 红光反应不能被远红光所逆转
- 4) 例子：
 - 双子叶植物花色素苷的形成
 - 莴苣幼苗上胚轴弯钩的打开
 - 芥菜、莴苣幼苗下胚轴的伸长

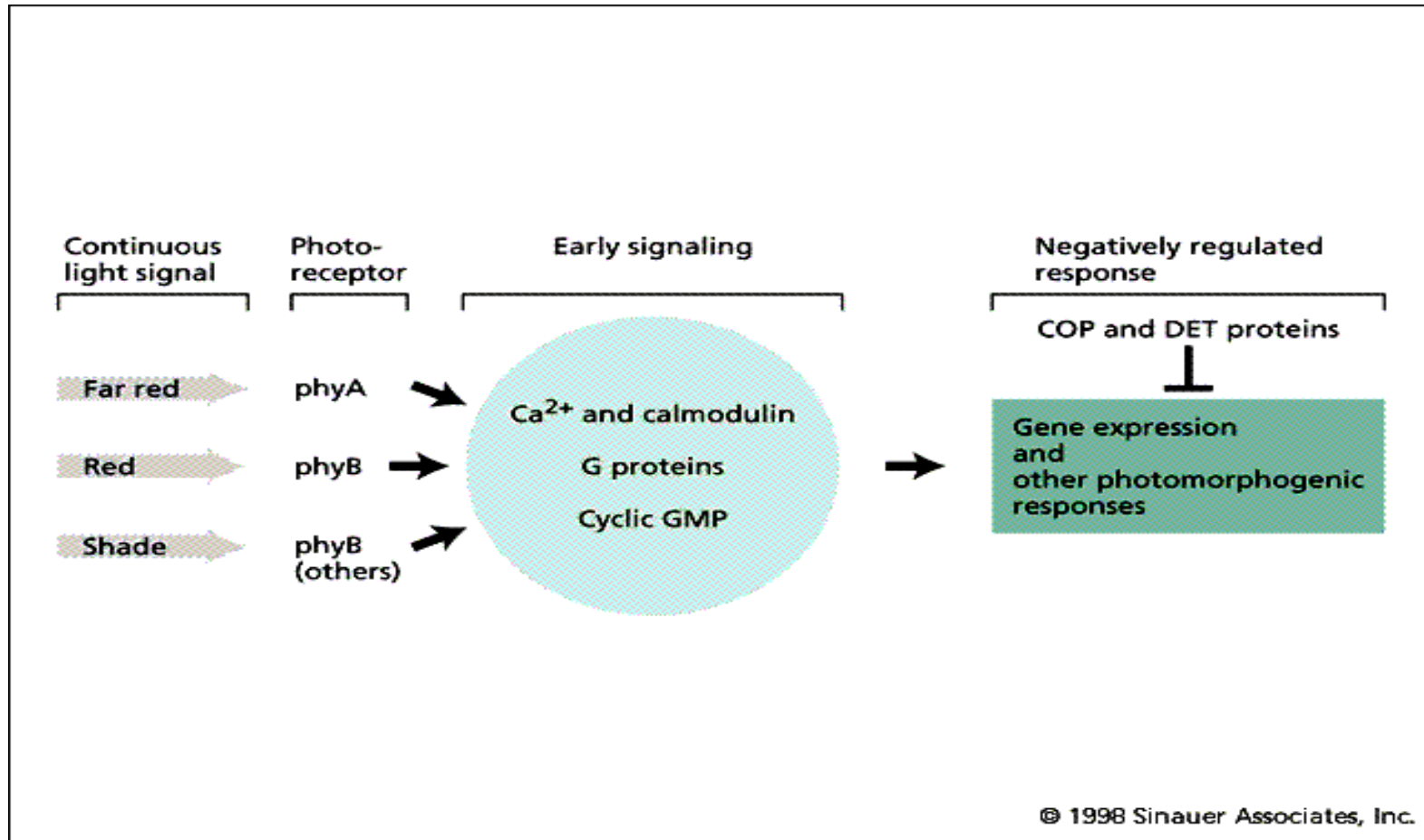
(九) 光敏素的作用机理

1. 膜假说

光敏素可迅速改变膜电势，影响离子的流动，引起快速反应

证据：棚田效应：离体绿豆根尖在红光下诱导膜产生少量正电荷而吸附在带负电的玻璃表面，而远红光照射则逆转这种现象。

2. 基因假说



二 蓝光/紫外-A受体

一、UV共分为3区，

UV - A (320 - 400nm)、 UV - B (280 - 320nm) UV—C
(200 - 280nm)

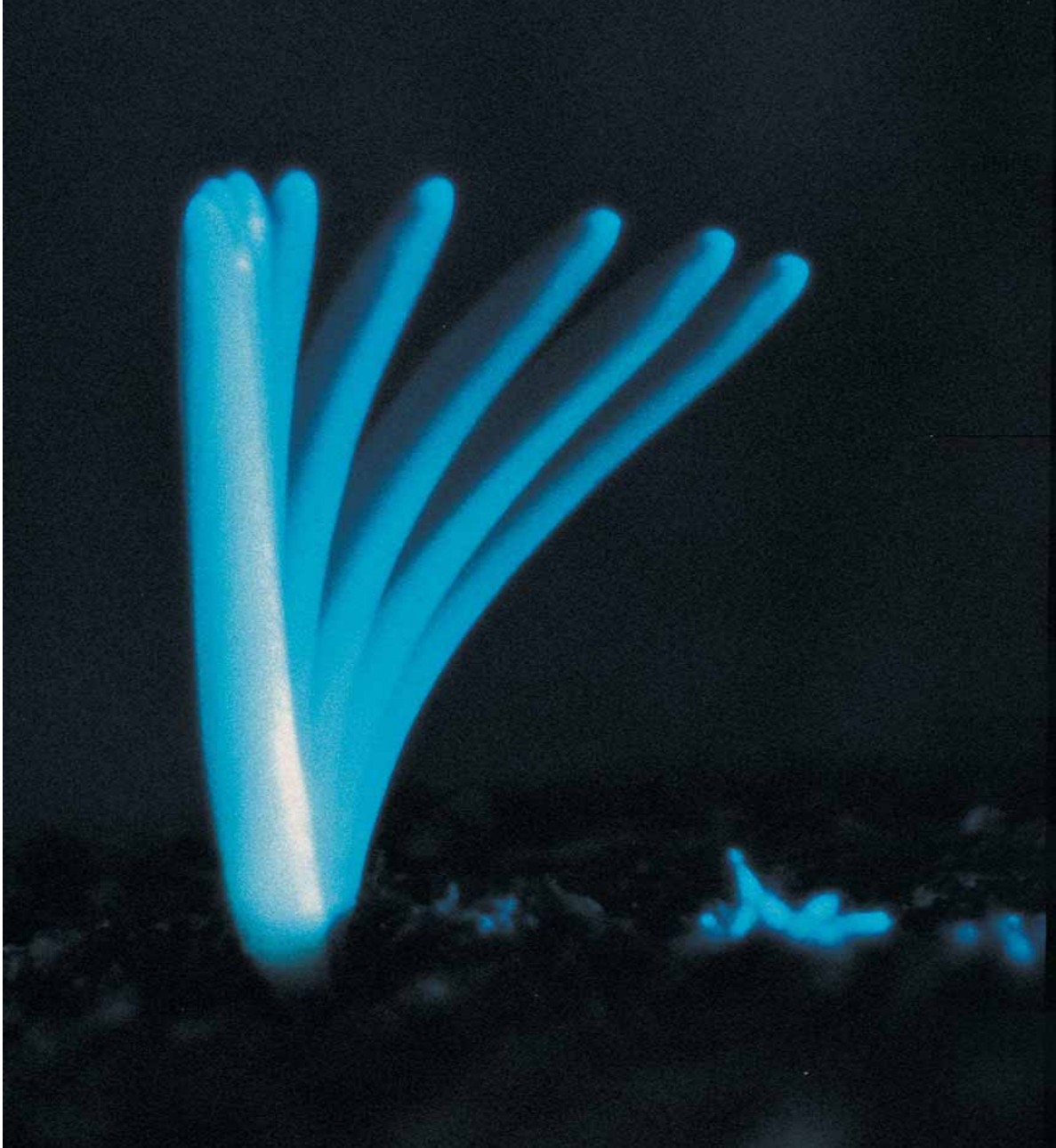
其中UV-C不能穿透臭氧层，部分UV - B和全部UV - A可穿透臭氧层而到达地面，影响植物发育生长

二 植物的蓝光反应：

1. 植物的向光性
2. 对植物的逐光性
3. 叶绿体的运动
4. 气孔的开放
5. 下胚轴生长的抑制
6. 叶绿素和胡萝卜素的合成
7. 对花色素首的形成等
8. 膜去极化

三 蓝光/紫外-A受体是一些黄素蛋白，可分为三类

1. 与向光性及气孔运动有关的phototropins
2. 与花诱导有关的cryptochrome
3. 与气孔运动及光保护有关的zeaxanthin

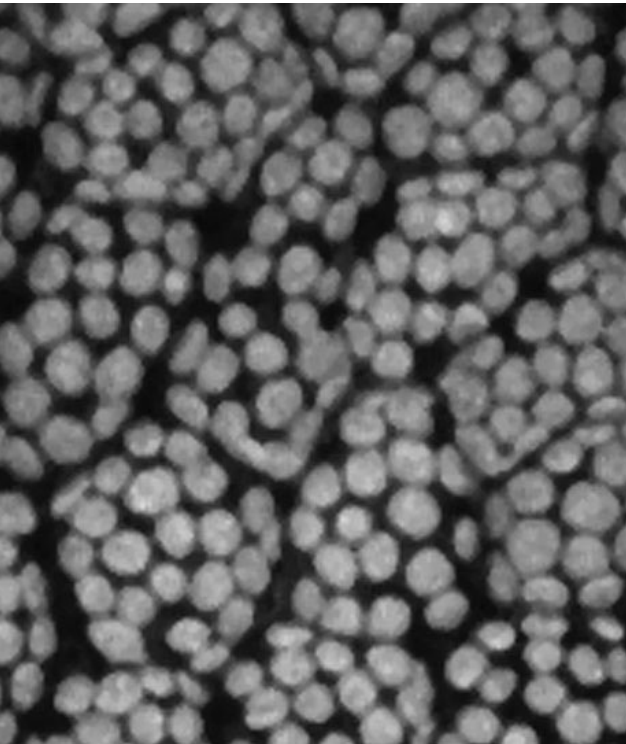


**PHOTOTROPINS
ARE
FLAVOPROTEINS
WITH SER/THR
PROTEIN
KINASES**

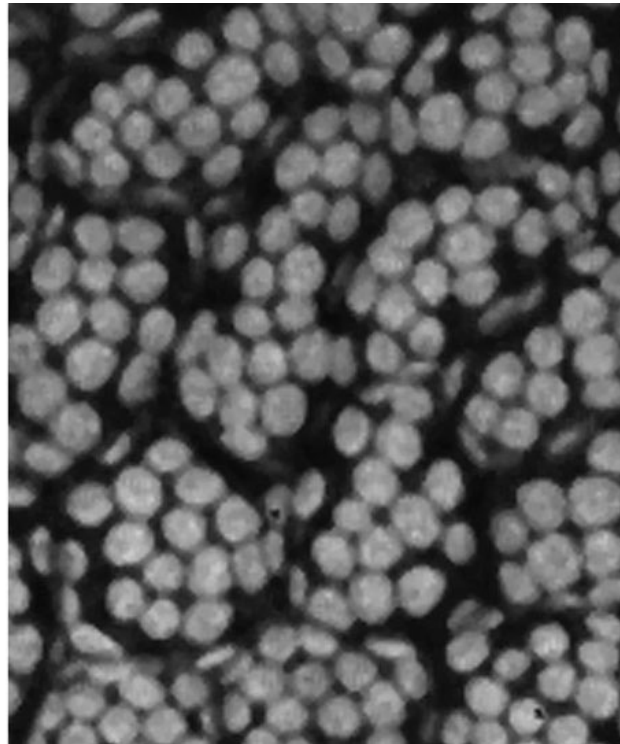
植物向光性运动

CHLOROPLAST MOVEMENTS -*LEMNA*

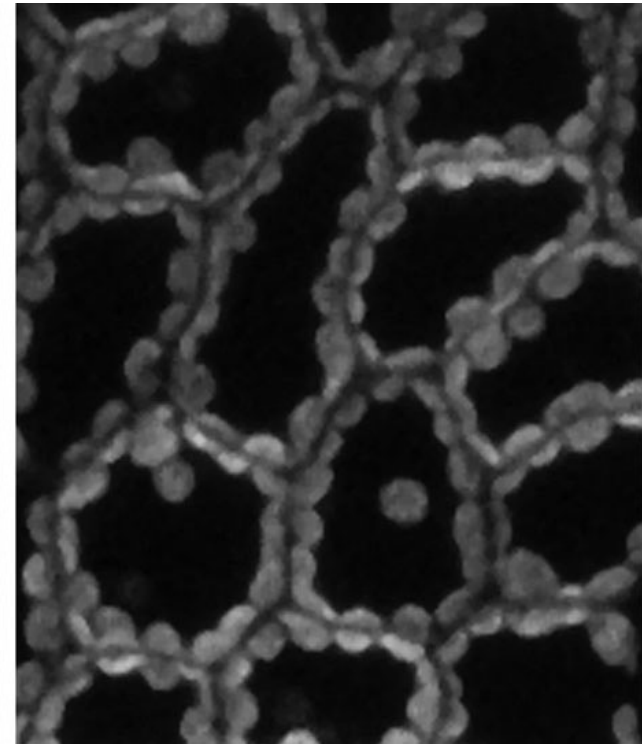
DARK



WEAK BLUE LIGHT

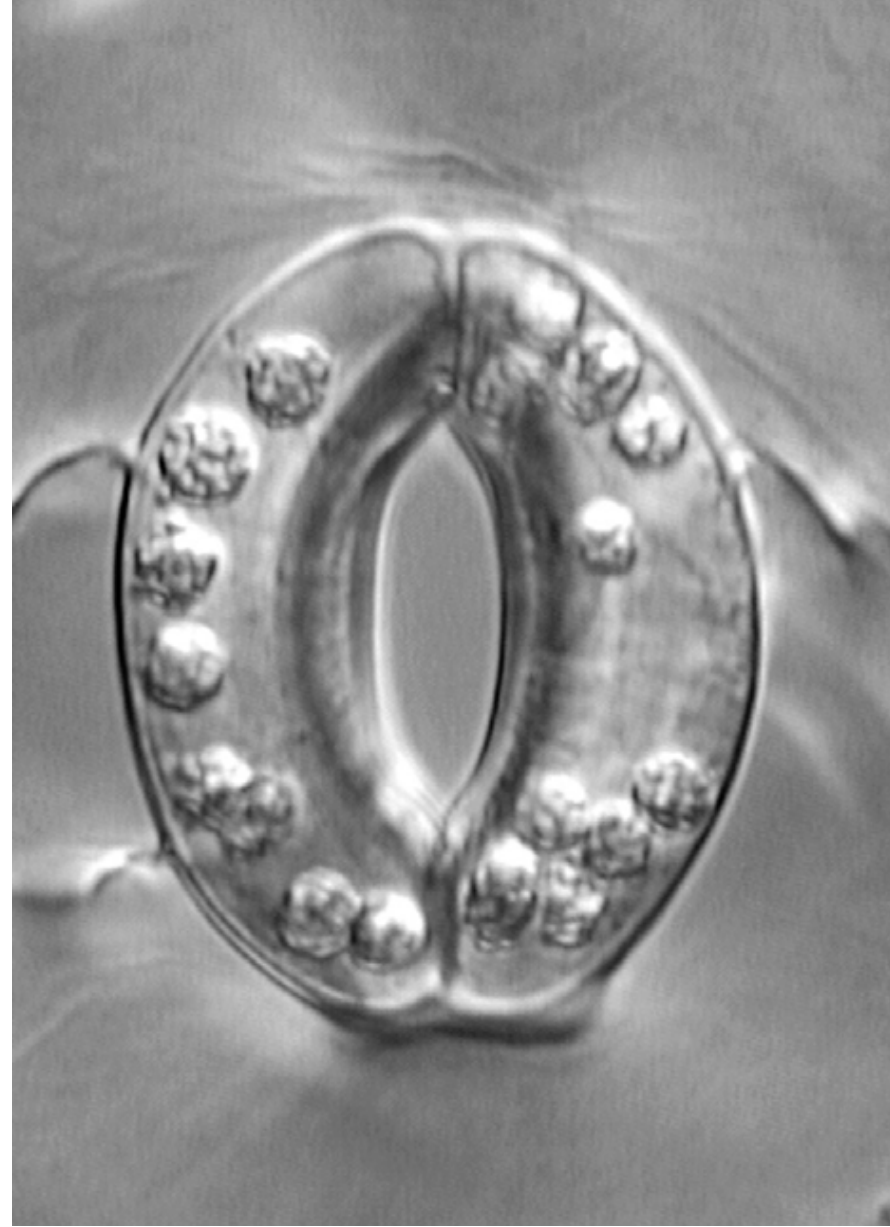


STRONG BLUE LIGHT

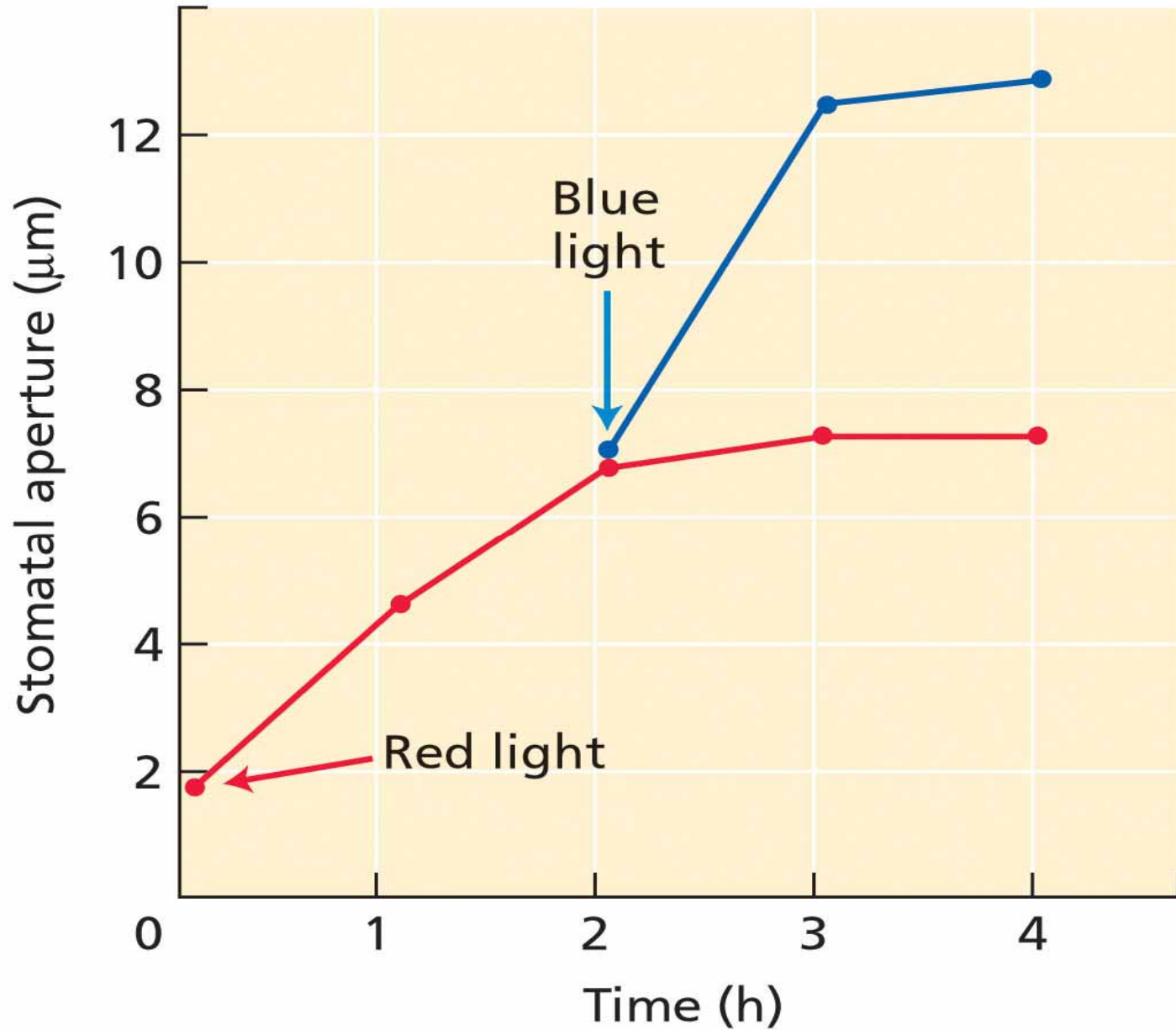




黑暗



蓝光



PLANT PHYSIOLOGY, Third Edition, Figure 18.10 © 2002 Sinauer Associates, Inc.

蓝光比红光对气孔的开放更有效

三 紫外线—B区受体

UV—B反应：

- ◆ 植株生长的抑制
 1. 植株矮化
 2. 叶面积减小
 3. 气孔关闭
- ◆ 叶绿体破坏、叶绿体色素含量下降
- ◆ 光合电子传递受阻
- ◆ 花色素苷、类黄酮物质的合成