

高等农业院校試用教材

植物生理学

下 册

北京农业大学編

农学类各专业用

275

农业出版社

高等农业院校試用教材

植 物 生 理 学

下 册

北京农业大学編

农学类各专业用

农业出版社

高等农业院校试用教材

植物生理学

下册

北京农业大学编

农业出版社

高等农业院校试用教材

植物生理学

下册

北京农业大学编

农业出版社出版

北京老钱局一号

(北京市书刊出版业营业许可证出字第 106 号)

新华书店上海发行所发行 各地新华书店经售

中华书局上海印刷厂印刷装订

统一书号 K 13144.122

1961 年 8 月上海制型

1961 年 9 月初版

1962 年 5 月上海第三次印刷

印数 22,271—37,270 册

开本 787×1092 毫米

十六分之一

字数 172 千字

印张 八又八分之三

定价 (9) 八角二分

目 录

第六章 植物的生长与发育	175
§6.1 植物生长与发育的概念.....	175
§6.2 植物生长的一般特征.....	179
§6.3 植物生长的周期性.....	183
§6.4 植物各部分生长的相互关系.....	186
§6.5 植物的运动.....	196
§6.6 植物生长激素与人工合成的生长刺激剂.....	200
§6.7 植物发育的一般特征.....	214
§6.8 无机与有机的营养条件对生殖发育的影响.....	218
§6.9 温度、光照等外界气候条件对植物生殖发育的影响.....	220
§6.10 春化现象与光周期现象中的内部生理过程.....	229
§6.11 植物的有性生殖过程.....	236
§6.12 延存器官形成的条件。营养体与生殖体的相互关系.....	239
第七章 植物的光合作用	243
§7.1 光合作用的重要性.....	243
§7.2 光合作用的测定方法.....	244
§7.3 植物的叶绿体色素.....	248
§7.4 光合作用中植物对光能的利用.....	258
§7.5 光合作用的化学机制.....	261
§7.6 细菌光合作用和化能合成作用.....	270
§7.7 外界条件对光合作用的影响.....	273
§7.8 提高光能利用率的农业措施.....	282
第八章 有机物的运输与成熟时期有机物的转化	286
§8.1 植物体内有机物的运输.....	286
§8.2 延存器官成熟时的生理生化变化.....	293
§8.3 外界条件对有机物运输及延存器官成熟时期生物化学变化的影响.....	299

的生长发育就是有机体的再生产过程，包括躯体的增长与个体的繁殖。人类的农业生产就是建立在这个再生产的过程上，我们时常把生长看作是有机体或其个别部分数量的增多，长度与重量的增加等等，偏重在有机体再生产中量上的一些变化；而把发育看作是它的质变部分，涉及形态的建成，分化的加深，由营养体向生殖体或繁殖体的转变，等等。这样地把植物形态变化的两个方面分别看待，在分析某些生理问题时，有其便利处。例如，在探讨两种培养条件对细菌生长的影响中，我们从细菌数目的增加上就可以解决问题。又如只有把植物的发育与生长过程适当地加以区别，我们才能了解到植物的达到开花结实往往需要与一般生长不同而且较为严格的条件。虽然如此，在全面地分析植物形态转变的意义与解决实际生产问题中，却不能把两者截然区别开来。因为这样作往往得不到正确的判断，与解决的办法。例如，在大田中单纯从植株高度的增长，而不考虑株形、色泽等性状的改变就很难判断作物生长得是否健壮。外界的许多因素（水、肥、光等）都可以影响植株的伸长。植株的伸长可以是生长优势的反映，也可以是瘦弱的表现。农业生产上判断庄稼生长的好坏不仅要看数量的增加，特别要注意作物一些性状的表现。有经验的农民及时地从远处了望成片作物生长的形势，从近处观察植株的姿态，各部位间的均衡，再进一步追究茎干的健壮与分支的程度，叶片的数目、形状与色泽，以及根系的分布与动向，等等。植物的生长发育，从萌发到收获，是在全生长期中顺序进行的，随时都要受到气候、土壤等自然变化的条件的影响，因之在田间就非常有必要对它的生长发育作全面与动态的观察。例如，看水稻是否生长得清秀老健，才能更好地判断生产措施是否适当，营养的要求是否满足等。

第六章 植物的生长与发育

§ 6.1 植物生长与发育的概念

植物的生长与发育就是有机体的再生产过程，包括躯体的增长与个体的繁殖。人类的农业生产就是建立在这个再生产的过程上，我们时常把生长看作是有机体或其个别部分数量的增多，长度与重量的增加等等，偏重在有机体再生产中量上的一些变化；而把发育看作是它的质变部分，涉及形态的建成，分化的加深，由营养体向生殖体或繁殖体的转变，等等。这样地把植物形态变化的两个方面分别看待，在分析某些生理问题时，有其便利处。例如，在探讨两种培养条件对细菌生长的影响中，我们从细菌数目的增加上就可以解决问题。又如只有把植物的发育与生长过程适当地加以区别，我们才能了解到植物的达到开花结实往往需要与一般生长不同而且较为严格的条件。虽然如此，在全面地分析植物形态转变的意义与解决实际生产问题中，却不能把两者截然区别开来。因为这样作往往得不到正确的判断，与解决的办法。例如，在大田中单纯从植株高度的增长，而不考虑株形、色泽等性状的改变就很难判断作物生长得是否健壮。外界的许多因素（水、肥、光等）都可以影响植株的伸长。植株的伸长可以是生长优势的反映，也可以是瘦弱的表现。农业生产上判断庄稼生长的好坏不仅要看数量的增加，特别要注意作物一些性状的表现。有经验的农民及时地从远处了望成片作物生长的形势，从近处观察植株的姿态，各部位间的均衡，再进一步追究茎干的健壮与分支的程度，叶片的数目、形状与色泽，以及根系的分布与动向，等等。植物的生长发育，从萌发到收获，是在全生长期中顺序进行的，随时都要受到气候、土壤等自然变化的条件的影响，因之在田间就非常有必要对它的生长发育作全面与动态的观察。例如，看水稻是否生长得清秀老健，才能更好地判断生产措施是否适当，营养的要求是否满足等。

植物的营养生长与生殖发育 各种植物由营养体生长逐渐转变到生殖体或繁殖体的形成再进到衰老一直到死亡，在不同的外界条件下这个个体发育的进程可以很不一样。有些植物会继续壮大它的营养体，迟迟不开花结实；而另一些植物，当植株很矮小时，就会因开花结实而过早的衰退。在自然界中，我们不难看到植物的营养生长与生殖发育过程可以有各种不同的配合。

生殖体的出现是植物个体发育上一个巨大的转变。植物在一生中随着躯体的增长，陆续有新的器官（如分蘖）与新的性状（如叶形的改变）出现。植物的每个器官都是在个体的生长与发育的进程中分别形成的。随着个体发育年龄的不同，依次发展出来的新生器官（如叶

片)在形态上与品质上都或多或少与先前的有不同处。这些变化也是植物内部代谢过程的数量变中的一些质变的外部表现。这些小的质变顺序前进终于导向生殖体的形成。而生殖体又要经过一系列的质变(如雄雌性器官的分化、授粉、受精等)才能导向籽实的形成,产生新生的一代。

正如恩格斯(自然辩证法 1955年版 中译本 176页)所说:“植物,动物,每一个细胞,在其生存的每一瞬间,即和自己同一而又和自己有区别,这是由于吸取和排泄各种物质,由于呼吸、由于细胞的形成和死亡,由于循环过程的进行,一句话,由于不休止的分子变化的总和,这些分子变化形成生命,而其综合的结果则一目了然地出现于各个生命阶段——胚胎生命、少年、性的成熟、繁殖过程、衰老、死亡。生理学愈向前发展,这种不断的、无限小的变化对于它就愈加重要,因而同一性内部的差别的考察就愈加重要,而那旧的抽象的形式的同一性观点,既把有机体当作单只和它自己同一的东西,看作常住不变的东西的观点,便过时了”。

从这个精辟的论断中可以看出:植物在生长发育的过程中,内部不断地在进行着质的变化。这种质变的基础是有机体与环境间经常在进行着的新陈代谢。有机体不能看作始终一样常住不变的东西,它随着各个生命阶段而有质上的区别。

植物生长发育的阶段性 由以上所述可见:植物的生长发育有其阶段性,乃是它的内部质变及其与外界的关系来决定的。认识到这些阶段的存在有便于更精细而深入地研究植物内部生理的变化,借之来解决生产中的问题。植物生长发育的阶段性应当按照毛主席在矛盾论中提出的原则^①:“……被根本矛盾所规定或影响的许多大小矛盾中,有些是激化了,有些是暂时地或局部地解决了,或者缓和了,又有些是发生了,因此,过程就显出阶段性来。如果人们不去注意事物发展过程中的阶段性,人们就不能适当地处理事物的矛盾。”植物的根本矛盾在于有机体与环境对立的统一,不断地新陈代谢。植物个体发育各阶段的矛盾则表现在它内部质变及其与外界关系的改变上。

不同植物的生长发育,特别是由营养体到生殖体在生理过程上所需要经过的一些阶段性的变化,虽然有其共同性,可是植物的寿命长短不一(短到几十天长到千年以上),开花的习性不尽相同(一稔与多稔),延存的方式有各种各样(根茎、叶的繁殖体与子实的生殖体),它们在生长发育中所需要经历的阶段以及每个阶段的内部变化与外界条件可以有大同小异之处,可以各自有其特殊性。这种特殊性可以从植物的系统发育、历史背景、地理起源与人工选择找到根源。例如,小麦与水稻的系统发育与地理起源显然有不少分别。冬小麦是在苗期先经过寒冷的冬季再进到初夏来开花结实的。北方水稻一般生长在比较温暖的季节里,秋季才能收获。它们的生殖发育所需要经历的一些阶段以及各阶段对外界条件的要求就可以不尽一样(详见本章§6·6)。有些从异地引种进来的作物(如北方的大蒜与甘薯),甚

① “毛泽东选集”第一卷。

至可以在多少世代中以鳞茎与块根来繁殖，不必一定作有生殖体的完满形成。在这种栽培情况下以及繁殖体的建成中，它所解决的矛盾就会与稻麦两样。有些野生植物（见第二章）在萌发时期就需要特殊的条件（诸如光照、浸水、低温、寄主的分泌等），才能在内部进行打破休眠的质变而开始萌发，缺乏这些条件，它们就会长年处在潜伏的状态。然而许多栽培作物的萌发就比较容易，无需乎解决这样的特殊矛盾。各种植物在萌发、成长、开花、结实等时期，所要求的外界条件与需要解决的矛盾不一样，乃是它们长期适应它所居住的环境，它们的生存有赖于这些条件的结果。如果不是这样，它就不能获得它的生存条件，不能在原有的生长地区与生长季节中开花结实，它就会失去生存的机会而被淘汰。

由此可见，植物生长发育的阶段性一方面有共同的规律；而同时也有它的特殊要求。农业生产的措施正是围绕这个重要质变的转折点来解决其中的主要矛盾。只有这样划分生长发育的阶段在生产实践中才有指导的意义。

植物个体发育的一些主要阶段如胚胎、幼年、成熟、繁殖、衰老等阶段，或者更仔细些说，如示谷类作物的发芽、分蘖、拔节、抽穗、开花、灌浆、成熟等阶段早已在农业生产中提出，并为大家所熟知的。尽管如此，我们对不同作物主要阶段的细微节目，内部的生理变化，及其与外界条件的关系却了解得很肤浅。相反地，我国广大农民在多年的生产实践与争取丰收中却在这方面累积有丰富的经验与深刻的认识，急需总结与提高。

近年来，由于米丘林、李森科等人的倡导，不少的科学研究业已指出：植物生长发育所必需顺序经过的阶段最终是建立在分生组织内部的质变上（详见后文）。这种内部的质变并不一定立即现出外部形态的变化，可是它却对以后的生理过程与形态建成有深刻的影响。这种质变并且多少带有不可逆的性质。分生组织经过这种质变就将之传给它所衍生的组织中。后来的组织可以无需再经历同样的质变，而是在原有的质变基础上向新的质变发展。每个主要的生长发育阶段，以细胞内部的质变为基础，在机能与形态上时常出现着新形态的建成，新老器官的交替与消长，生长中心与物质运输方向的转移，以及对外界条件要求与内部生理反应的改变等。例如，在萌发阶段中就不难找到上述的这些变化。

此外，我国广泛的生产经验也屡次地指出：植物在生长发育阶段中对外界条件的要求并不是一成不变的。因为果真是那样固定不移，我们就很难想象同一作物（如水稻）在我国南北各地种植可以有那样多的品种，它的个体发育对外界条件的要求可以有那样多的差异。国内许多地区的试验证明：不少作物在与其原生长季节极其不同的外界条件下（如冬小麦的夏播），也可以完成它的生殖发育终于达到开花结实。由此可见，能够深刻地了解植物生殖发育中内部的生理过程及其与外界条件的辩证关系，就更有可能人为地对作物的发育过程按照生产的企图更好地加以控制。

栽培作物生长发育的特点 栽培作物的生长发育与一般野生植物相比，虽然大致相同却更有其特异处。它们一方面受着自然条件变化的影响而在很大程度上却又受着人为的控制。这首先是因为栽培作物是由人类按照不同的生产目的，从自然界植物资源里选择、培育

与杂交中創造出来的。其次，它是在与其原来的自然环境大不相同的人工栽培条件下来生长发育的。根据长期的栽培經驗，人們在摸索它們在这种复杂的情况下，生长发育特性的过程中，才逐渐找到适当的管理措施来控制它的生产进程，从而获得某些部位特别发达的經濟产量。栽培作物的收获对象是多种多样的：有的是生殖器官（如花、果实与种子），有的是繁殖器官（如块根、鳞莖等），而有的就是它的营养体本身、它的枝条或叶片（如麻秆、甘蔗、茶叶、烟草、蔬菜等）。因之，以营养体为收获对象的蔬菜就要抑制它的生殖发育防止它的开花結果，而以生殖体为对象的稻麦就要它的穗大粒多。按照作物的种类与生产对象的不同，农业生产上就因时因地制宜而采取多样相应的措施。这些作物离开人們的照顾，再回到自然的野生状况中去，它們，从人类栽培的目的來說，就不再是个有效的生产者；对其本身來說，它們因失去了已經适应的栽培条件，甚至难于生存下去。由此可見，我們不仅需要探討一般植物生长发育的規律，更要研究作物在农业措施八字宪法下生长发育的規律。由于农业生产的措施、作物品种与要求的产量等，不断地在提高着，我們也就愈有必要从实践中总结它們的生长发育的規律再用来指导实践。

作物生长发育的进程与农业措施的关系 植物的再生产过程使得植物即是农产品的生产者，又是农产品的本身。因之，这个生产者效率的高低、产量的多少，就需要从它采取怎样的程序与多快的速度来进行判断。农业的产量就是在大田生长期間，在自然的影响与人为的作用下，靠植物的生长发育与代謝活动，按照一定的程序建立起来的。在粮食作物的一生中，前期是营养体与群体結構的建成先是根系的，随着是枝叶的，营养面积得到最大限度的发展与最为有利的分布。而后期才逐渐轉移到生殖体或繁殖体的建成。只有作物个体与群体的各个部分能够維持协调的生长与适当的消长关系时，才能与外界条件不断地保持平衡，达到稳健的結構，才能充分地利用自然条件有利的因素，与有效地抵抗其不利方面，而最后把全期积累的干物质尽量地轉移給待收获的生殖器官，贡献出人們所需要的产品。（虽然粮食作物軀体的每个部分在不同程度上都能加以利用，从經濟上来看，生殖体部分还是最主要的。）

近年来在总结我国农业生产长期的优良传统与群众的丰富經驗中，还指出：我国农民对多种作物在一年四季中大田的配置（輪作、間作等）对生产資料的經濟利用，对控制作物个体与群体中各部分的协调以及对它在各生长期中各部消长的关系上，已然建立了相当完整的生产体系与成套的管理措施。这些措施乃是“順天时，量地利”，考虑到品种的特性，针对着栽培的作物在前期的准备，对当前的需要，与对后期的影响，来执行的。例如，在北方的春季干旱的情况下，我国农民对許多一年生作物就特別注意水肥的管理来控制地上与地下部分的相互关系（詳見土壤营养一章）。随着夏季生长盛期的来临，营养体的旺盛生长，群体結構的稳健形成与生殖体的順利过渡就成为主要的矛盾（參見第7章）。到了最后的成熟期則着重在生殖体的建成与干物质的积累与轉移上。

§6.2 植物生长的一般特征

比起植物的无机营养与有机营养来,植物的生长是一个更为复杂的生理过程。它需要多方面因素的配合,各种营养协调得宜才能顺利地生长。其中任何一个环节失调就会引起生长的停滞。这主要表现在植物的生长对外界条件的要求,比起一些单纯的生理过程如呼吸作用更为严格(见第二章),这也是各种作物有它的地区性与季节性的原因之一。

虽然植物的生长建立在无机的与有机的营养的基础上;反过来看,植物的生长也在决定着有机物在植物体内的转化与运输以及水分与矿质的吸收与分配。在第5章中,我们看到:根系是一方面在生长,一方面才能在土壤中进行大量水分与矿质的吸收。同时,活跃的生长区域正是这些吸收进来的一些主要的矿质与水分大量集中的所在,更是有机体转移与合成的中心。

测量生长的方法 植物生长的测量一向都是从它的器官(分支)增加的数目,从体积、重量,或面积的增加来着手的。比起农民在判断庄稼生长得好坏时查形观色来,很嫌不足。最近,在总结生产经验作田间作物生长的观察中也渐次注意到植株的形态与色泽的一些变化,如叶片与茎秆间所持角度随不同情况而变化的测定等。

在生长的测量中,由于对象与目的不同,所用的方法也不一样。一般说,短期探讨茎或根的生长,测量它的长度增加就够了;而长期的测定就需要顾及它的分支。在测量幼嫩器

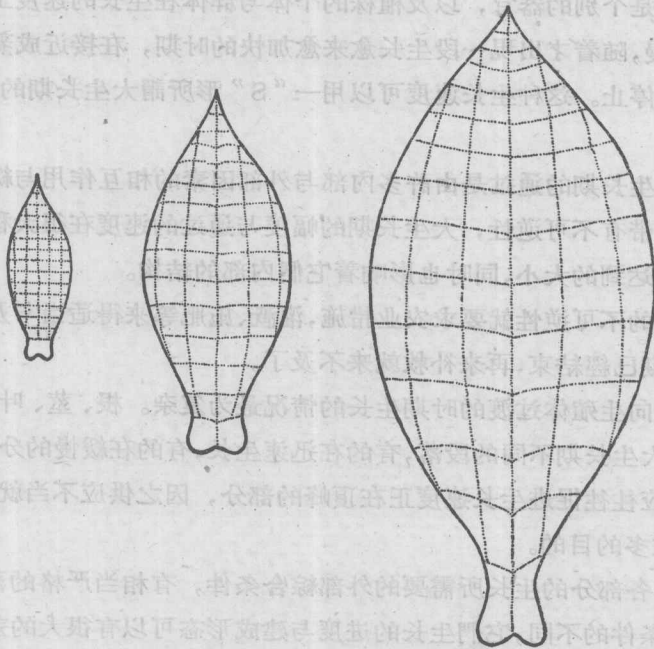


图6.1 用划格法来测量叶片的生长

官的生长,用划格法,在器官的表面上用墨笔划出等距离的格式来,从生长所引起的格式間距离的改变就可以判断这器官的不同部分生长的进度(图 6·1 及 6·3)。

在叶子的生长中,面积的增加比較重要。对比較規則与简单的叶形來說,叶子的面积可以从它的长度与宽度或者从它的鮮重来估計。

对于单細胞的生物如小球藻或細菌來說,測量它們的生长速度最方便的一个方法就是在显微镜下檢查它的細胞数目增多的情况。

檢查果实、块莖等器官的生长,用鮮重或体积的增加比較适宜。这两者的測定最好能够在不妨害它的正常生长与不离体的情况下进行,馬鈴薯的称重就可以做到这点。在必須用于重来表示它的生长时,須要多次取样来追循一个器官生长的进度。这样作在取样上容易引起誤差,需要注意。

定期摄影是研究生长过程的好办法。用摄影机定期地給植物拍照,事后在照片上进行測量,或用电影机投射在銀幕上,这样,便可將緩慢的生长动态加速的表演出来。这样就可不必花費巨大的劳动去观察植物生长的細微进程,然而却得到更为精确的結果。摄影法的优点是非常准确,并且完全不触及正在生长的器官,因此也就不致于妨碍其生长过程,尤其是最近可以用紅外綫来摄影,更免去了因曝光而影响生长的缺陷,可以准确地測量黄化植株在黑暗中生长的情况。

生长的速度与大生长期 高等植物的生长是生活原生质总量的增加、細胞增多与加大,以及分化定型的結果。这种变化帶有不可逆的性质。

不論是細胞还是个别的器官,以及植株的个体与群体在生长的速度上都表現出下列的特征:初期生长緩慢,随着才出現一段生长愈来愈加快的时期,在接近成熟的尾期生长速度逐漸減緩終于完全停止。这种生长速度可以用一“S”形所謂大生长期的曲綫表达出来(图 6·2)。

生长速度与大生长期的通过是由許多内部与外部因素的相互作用与綜合效应来决定的。植物的生长既帶有不可逆性,大生长期的幅度与通过的速度在很大程度上决定着植株或其个别部分所能达到的大小,同时也影响着它們内部的結構。

植物大生长期的不可逆性就要求农业措施,灌溉、施肥等来得适当与及时,器官的形态已經建成,大生长期已經結束,再来补救就来不及了。

植物在营养体向生殖体过渡的时期生长的情况最为复杂。根、莖、叶、穗的生长同时在进行,但是各自在大生长期不同的段落,有的在迅速生长,有的在緩慢的分裂,而有的則已接近成熟,水肥的供应往往促进生长速度正在頂峰的部分,因之供应不当就会造成莖、叶的徒长而达不到穗大粒多的目的。

虽然植物及其各部分的生长所需要的外部綜合条件,有相当严格的范围。即使在这个范围以内,随外界条件的不同,它們生长的进度与建成形态可以有很大的差异。例如,許多沼生植物(如水稻)在水中生长出来的根系与在旱地生长出来的在长度与分枝程度均有显著

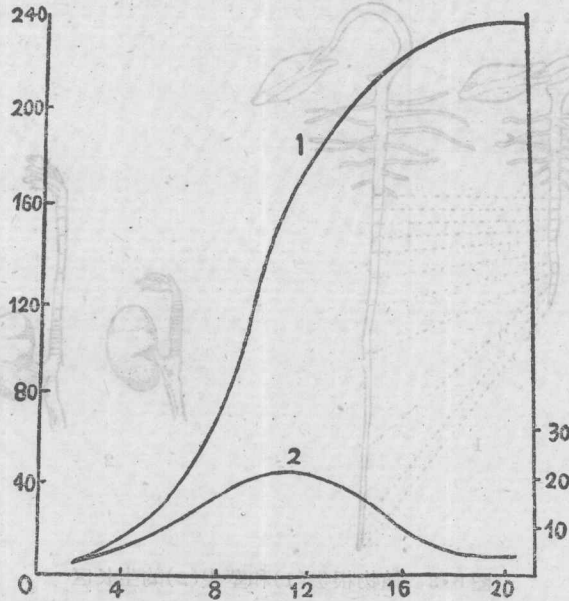


图 6.2 茎的生长曲线

1. 总长度; 2. 每天增加的长度。

差别。陆生植物(如番茄)在复盖遮阴的情况下培育出来的弱秧茎秆细而长,叶子大而薄,但在田间的强烈阳光下,大生长期的幅度小而且很快地就结束了。这样就形成的茎秆短而粗,叶子小而厚。同一作物在两种不同的条件下所建成的形态往往适应于原有的条件下发挥它的功能。随着生长季节的转移与生产措施的改变,一旦遇到外界条件发生剧大的变化时,如旱生稻苗的灌水,与温室幼苗向大田移植,都会因有机体与原有的环境所保持的平衡遭到破坏而在功能上受到阻抑。从此可见,在生产中前期的管理必需为植株在适应后期的生长条件上充分准备。

高等植物的生长区域 高等植物的生长另一特点就是在它的一生里有些特殊的生长区域,其中的分生组织始终维持着胚胎状态,可以继续生长,因而在多年的老树上都会有幼嫩的新枝。

在植物体内同时进行生长的部位并不是各自为政,互不相干,而是紧密的彼此促进或相互制约,其中有主次依从的分别。最主要与显著的生长部位就是茎与根的尖端。茎尖的生长锥几乎可以维持不定期的生长,继续产生新的茎节与枝叶。在一穗植物中,只是在生长锥中分化出花序以后,生长才逐渐停滞。茎尖的生长区域可以分布到几个节间,比较起必须克服土壤阻力的根尖生长区来要长得多,从图 6.3 划格法的测定上可以看出来。虽然如此,由于根的分枝多,根在生长中的总长度却远超过茎,根的分生组织往往分生速度与频率却要比茎大得多。

从茎尖的初级生长衍生出来的一些组织,有的长成为定型的结构,但有些仍然保持分生

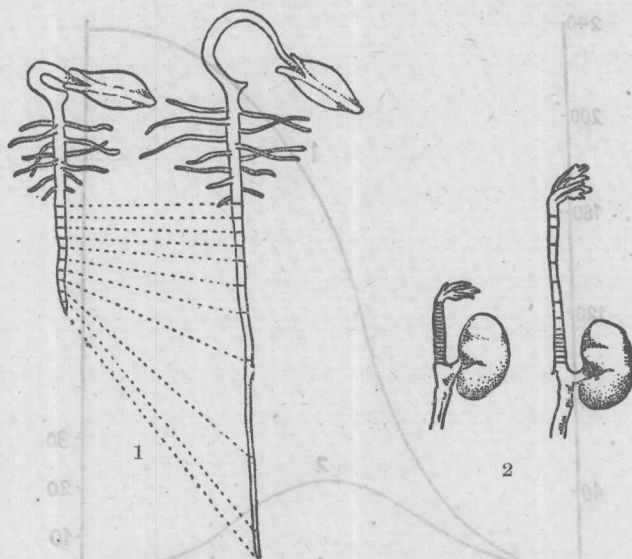


图 6·3 植物根尖(1)和茎尖(2)的生长区

状态,間插与分隔在长成組織之間,还可进行多种方式諸如基生、側生、間生的次級生长(图 6·4)。一般說来这些次級生长是从属于尖端的生长,但在不同的生育时期也可以占主要的地位。有些生长区域如腋芽的分生組織是潜伏与后备的,只有在特殊的情况下,如主芽被切去后,才进行生长。此外,象玉米等禾谷类作物莖干的間生长,只有在莖干倒伏后才开始活跃而把它举起起来(图 6·5)。

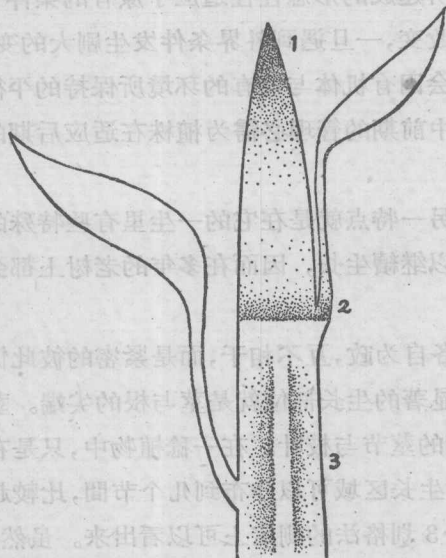


图 6·4 植物生长区域的图的图解(小黑点最密处是最幼嫩的細胞,沒有小黑点的部分細胞生长将近完成)

1. 頂端生长; 2. 基生长; 3. 側生长。

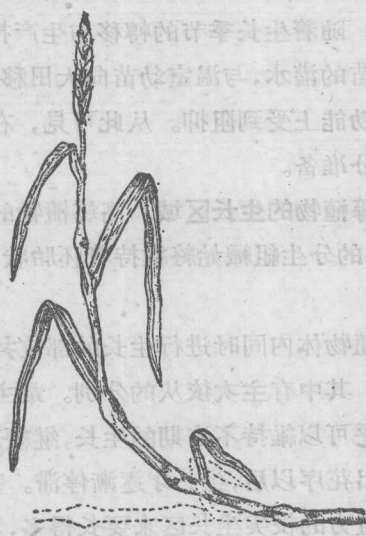


图 6·5 倒伏后玉米莖的背地性生长

高等植物的再发本领很强,每个植株,当其一部分(根或茎)被切除时,往往可以再发损失的部分复原为一个整体。同样地,几乎从植株营养体上切除根、茎、叶任何一部分甚至是一小块分生组织都有复原与发展出整个植株的潜势,在适当的培养条件下,就可以发挥出来。正是利用植物的再发本领,我们可以切割根、茎、叶等部分来作扦插与繁殖。

植物各部位的生长间随生育期的不同而有先后缓急之别,经常出现新老器官的交替、生长中心的转移与物质重新分配的情况^①。幼嫩器官在急剧生长时,物质势必要由其他部分供应而大量增加。等到长成时,重量保持相对的平稳。而当器官衰退时,物质又大量输出来供应新生器官的需要而自身趋于死亡。

在一稔植物中,生殖体与营养体的新旧交替最为明显,即使是在营养体中特别是在营养亏缺的情况下,新叶与老叶的交替也可以清楚地看到。作物进入不同的生育期往往就是新旧器官交替的转折点,前期的生长与后期的生长休戚相关,前期为后期准备下条件。

§6.3 植物生长的周期性

植物的生长不仅有一定的生长区域,在时间上也有快慢的不同,有一定的周期。周期性可说是植物生长在时间上的节奏。这种节奏时常与周期性的宇宙过程有密切关系,如季节的更替,日夜的循环都在生长的周期性上留下了它们的痕迹。周期性是植物在系统发育中长期适应的结果。在个体发育上,这种周期性往往与其生殖器官或繁殖器官的形成有关。

植物生长的季节周期性 植物生长的季节周期性总是和它原产地的四季变化相符合。乍看起来,春季的萌芽、盛夏的生长、秋冬的落叶、休眠等现象,主要受四季的温度、水分等条件的控制。实际上,这是植物在长期的历史发展中,对于相对稳定的季节变化所形成的主动的适应。这种周期性的生长现象,虽然有时候还需要一定环境条件的诱导,但它同时也成了植物遗传性的构成部分。例如,树木秋冬的休眠无疑是对冬季寒冷的适应,但早在秋末时分,它们便停止了生长,叶子脱落,而幼嫩的枝条便进入了所谓“秋熟过程”:枝条和越冬芽中的贮藏物质增多,淀粉向糖和脂肪的转化,组织的含水量减少,原生质的胶体性质的改变,以及枝条表面的保护组织大为增厚。所以等到严寒真正到来时,树木早已做好了一切必要的准备而安然地渡过了冬天。已经证明,有些寒带树木的落叶和枝条的秋熟,虽然是对低温的防御,但却不是低温直接引起的,乃是秋季日照长度缩短的作用。逐渐缩短的日照成了严冬即将来临的信号,诱致植物对低温发生种种生理上的适应。例如,有些行道树对每天的光照

① 植物的器官(根、茎、叶、芽、花、果)间经常有物质转移与重新分配新旧交替,此兴彼衰,先仆后继,沈括(1031—1095)梦溪笔谈中已经注意到,他提到采草药时,“大率用根者,若有宿根,须取无茎叶时采,则津泽皆归其根。欲验之,但取芦根,地黄辈观:无苗时采则实而沈;有苗时采,则虚而浮。其无宿根者,即候苗成而未有花时采,则根生已足而又未衰,如今之紫草,未花时采,则根色鲜泽,花过而采,则根色黯恶,此其效也。用叶者,取荣者,取叶初长足时。用芽者,自从本说(取芽初萌苗时)。用花者取花初敷时,用实者成实时采,皆不可限以时月。”

时数很敏感,在秋季日漸短夜漸加长的条件下,受到誘导而走进休眠。但是有时街旁的路灯夜晚照到树上延长了光照时数,会使树木不停止生长,未走进休眠,严冬来临,会准备不及而被冻死。

同样,在中亚細亚,撒哈拉等沙漠地带,每当干热的夏季到来的,植物早已进入了“夏眠”而避免了高温干燥的危害。大蒜、橡胶草(*Parthenium*)都是在夏季休眠的例証。观赏植物中的一品冠或称仙客来(*Cyclamen*)在夏季将要来临以前,叶子就开始脱落而进入休眠状态。但这种夏季休眠只发生在那些每年出现夏季干旱的地方。其他地方的植物没有这种特性,遇到严冬的干燥和高温不会进入休眠,因而招致死亡。

上面的例子可以証明落叶休眠等周期性的生长现象是植物对不良条件的适应,而这些特性已或多或少地被遺傳性固定下来而成为植物的一种内部規律性。因此,处于深沉休眠中的植物,就是給以最适当生长的条件亦无法将它“喚醒”。反之,有时最适于生长的条件亦无法改变植物固有生活节奏而阻止它进入休眠状态。这些现象也应该从历史的方法寻求答案。

离层的形成与器官的脱落 我們已經知道,正常的器官脱落,如休眠前的落叶,成熟后的落果等,都是对植物种的保存和繁衍有利的特性。多年生的落叶树早在枝叶脱落以前就发生了許多生理上的变化。随着叶子的衰老,其中的原生质与色素开始解体,除了鈣盐以外,大部分氮、磷鉀都随着有机物运走,最后只剩下一个纖維素的骨架。值得注意的是在器官脱落前都形成离层,离层是分枝器官与主干交接处的几层特殊的分生組織,它分布在叶柄,花柄(或将来的果柄)甚至某些枝条的基部(图 6·6)。离层在器官未长成前就已出现,并在器官

成长中进行几次分裂但形成以后可长期潜伏,維持原状不发生变化,而只是在器官脱落以前,其中的細胞才进一步成熟与衰退变得中空与脆弱,細胞間的果胶质解体,細胞彼此分离,而器官也沿着这层細胞与莖干分离开来。在莖干的断口处細胞进一步木质化而将断口封閉。有些植物如凤仙花里没有明显的离层,但在脱离以前基部的組織也发生了类似的变化。另一些植物,如烟草的叶子根本不形成离层,枯萎后也不脱落。

离层形成的原因还不太清楚,但已經有一些事实可以証明,离层的形成与所属器官的生命活动有密切关系。例如,秋末的初霜若来势很猛而把尚未脱落的叶片迅速杀死,都么,离层細胞的解体就会中止。而叶片也将干燥在植株上。这种情况对于树木的越冬和来年的生育是不利的,如果受到輕微霜害,

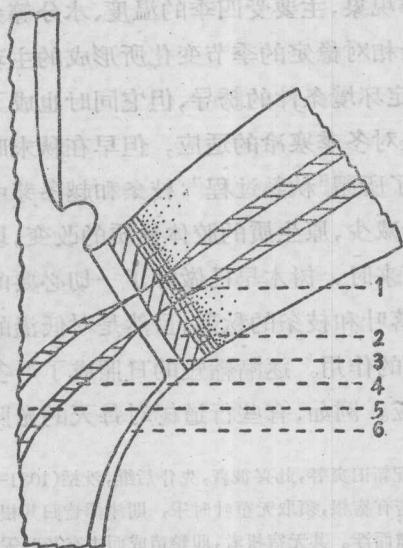


图 6·5 离层示意图解

1. 离层; 2. 初生保护层; 3. 次生保护层;
4. 纖維; 5. 維管束; 6. 周皮

病虫害,或因营养失调使花果发生萎缩,而未终止该器官的生命活动,则离层的形成和器官的脱落就会加速完成。其它如温度、水分,以及低浓度的麻醉剂和乙烯气体等均能影响离层的形成。

生活条件的恶化,往往使器官的脱落一反往日的常规,在不应当脱落的时候脱落了。例如,果树常因病虫害而提早落叶,减少了光合产物的积累,使来年产量降低。而许多大田作物和果树蔬菜的落花落果更是生产中长久以来存在的问题。我国棉花的蕾铃脱落率一般在60%左右,大豆的落花落果率高达90%,果树的落花落果现象也很惊人,一般都在90%以上,特别是“采前落果”,更易带来重大损失。此外,豆类、茄果类和瓜类的蔬菜,也普遍存在着花果早落的问题。大白菜在冬季贮藏中的落叶(俗称脱帮),能使产量损失一半左右。生产上的这些急待解决的问题,刺激了植物生理学,使脱落问题的研究成为植物生理学的重要课题之一。

引起器官早脱落的原因很复杂,花果的脱落与落叶就有很大的差别。一般来说花果的脱落与有机食物(主要是水化合物)和生长素类物质的供应关系最为密切(详见本章延存器官形成的条件节)。

有时候为了某种特殊要求,反而要促进器官的脱落。如棉花的叶子妨碍机械化收获,因此在收获前常用石灰氮、氯酸镁等脱叶剂加速叶子的脱落。

生长的昼夜周期性 同样地,环境条件的昼夜变化,特别是温度和光线条件的昼夜差异,也深刻地反映到植物的生长过程和其他生理过程的昼夜节奏上。例如,生长速度夜间与白天不一样,随着温度、光照等条件而有周期性的起伏。在人工气候室作的试验表明,植物在白天与夜晚进行着不同的代谢过程,需要的条件也不一样。例如,番茄在白天温度较高($23-26^{\circ}\text{C}$)而夜间温度较低($8-15^{\circ}\text{C}$)的情形下,生长得最好,果实产量也最高(图6.7),番茄虽然是喜温作物,但白天与夜晚都放在 26°C 以上的高温下,反而生长得不好,果实的形成受到抑制,甚至完全停止。番茄和辣椒长期处在较高的夜温下,会使生长减慢以至死亡。可见较低的夜温对于植物是有利的。

但是如果在夜间补充光照,那么夜间低温的好处也就消失了。可见植物不是单纯地要求低温,而是在夜间缺乏光照时要求低温。有人把植物的正常生长发育需要一定的昼夜温度变化称为温周期现象。看来,番茄似乎是在进行着两类不同的生理过程:其一是在光照和 26°C 的适温中进行的;另一类是在黑暗中和 $15-20^{\circ}\text{C}$ 的适温下进行的。只有两类条件全部得到满足

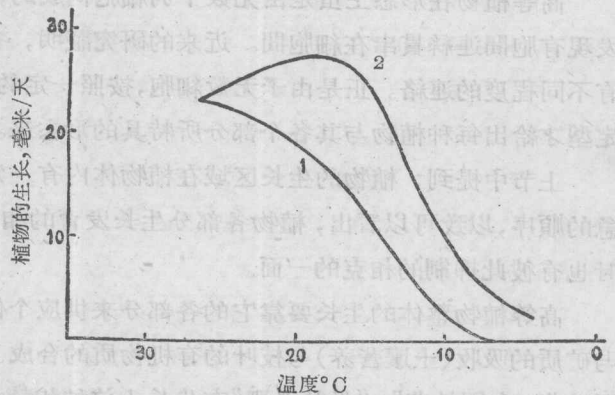


图6.7 昼夜温度不同对番茄生长的影响

1—昼夜温度恒定; 2—白天温度 26.5°C ,晚上温度变化。

时,番茄才能正常地生长和结实。一些试验证明,植物的生理活动的确具有明显的昼夜节奏,而且也要求昼夜的温度变化。例如,橡胶草积累橡胶的最适温度是白天 26.5°C , 夜间 7°C , 如果一直保持在 26.5°C 或 7°C 的固定温度下,便不能形成橡胶。在苏联,洛尔赫品种的馬鈴薯形成块莖的初期,淀粉合成的最适温度在白天是 40°C , 而夜间为 $10-20^{\circ}\text{C}$, 夜间的高温会延迟馬鈴薯块莖的形成,并出现类似的病毒病的退化现象,甚至白天的低温也不能免除这种现象。根据鲁宾(В. А. Рубин)的意见,这种生理机能的昼夜周期性是通过酶促过程的昼夜节奏而实现的。例如,甜菜叶内的蔗糖的合成与水解一般是白天以合成活动为主,而夜间以水解为主,但是将生长了 55 天的甜菜进行夜间加光白天遮暗的处理,将昼夜颠倒过来,并不立即影响转化酶活动的固有节奏,白天虽然遮光,但仍然以合成活动为主;夜里虽然加光,也仍然以水解活动为主。只有长期处在不正常的光照条件下,酶促活动的这种固有的节奏才遭受严重的破坏。这样,我们也容易理解,当把植物放在暗室或经常有灯光照明的房间内,在温度、湿度、光照等都保持稳恒的条件下,植株的生长以及其它生理活动如水分、矿质的吸收,呼吸和叶子的启闭等为什么还继续表现出昼夜起伏的原因。

§ 6.4 植物各部分生长的相互关系

在系统发育中,植物的进化由简单到复杂,由低级到高级,到了高等植物已经在形态上分化出根、茎、叶、花、果等部分来,而每部分在生理机能上的专化也愈来愈为精细。高等植物在它的各个部分精细的分工的情况下就势必有密切的合作,才能维持整体的协调与适应外界的变化多端。

在个体发育中,有机体如何由一个受精卵发育为一个植株,活的原生质如何建成为一个象高等植物这样经常活动,协调得宜的系统乃是生长发育中的基本问题。整体的生长与各部分的按部就班的分化,必须有严格的控制与协调才能作到。

高等植物在形态上虽是由无数个细胞构成的,但是这些细胞并不是各自孤立的,经常发现有胞间连丝贯串在细胞间。近来的研究证明,各种组织随其执行机能与生理的需要而有不同程度的連絡。正是由于无数细胞,按照一定的模式,沿着不同方向分裂,增长与分化定型才给出每种植物与其各个部分所特有的形态来。

上节中提到:植物的生长区域在植物体内有一定的布局,有主次依从的关系与先后缓急的顺序,以致可以看出,植物各部分生长发育的相互关系中有相互促进的相生的一面,同时也有彼此抑制的相克的一面。

高等植物整体的生长要靠它的各部分来供应个体营养的各种需要。主要有根系的水分与矿质的吸收(土壤营养)与枝叶的有机物质的合成。从主要营养物质的供求关系来看,“根深叶茂,本固枝荣”、“母壮儿肥”在生长上这种相辅相成的关系是显而易见的。但在营养物质供应的关系上,特别是在供不应求或营养失调的情况下,在生理上也会出现相互制约的现

象,如枝叶的贪青引起果实的晚熟,生殖体在形成时,营养体生长的减退等。即在生殖体之間也有类似的相互抑制的现象。許多草花(如香豌豆,石竹花等)一旦頂端花朵开放后,立即摘去,不让它繼續結实,則下部的花芽还可以繼續地开放。如果任其結实,植株就中止开花。在群体中,营养条件不足时,也会出现个体間相互制約的现象。

植物各部分在建立它們的特殊形态中,在执行它們专化的机体时,各自要进行一些不同的生理过程,产生各种的代謝产物。同时这些生理过程与代謝产物也随着各部分所遭遇的外界条件不同(如地上光照与地下水分的差异)而有所改变。从种子萌发,土壤营养以及发育的各章中都可見到:植物各部分常是靠着在一定条件下各自产生代謝产物来彼此相互影响。例如,根系合成的一些有机物质就可以对枝叶发生深刻的生理效应。正如下节将要提出的:由軀体一部分供应的一些代謝产物往往就是其他部分在生长发育中所不可缺少的。

有些部分在生理上的相互关系显然不能用大量的营养物质的相互調济来解釋,如同受精的卵发育成为胚胎时包围在室外边的子房膨大为果实的促进作用就是一个显著的例証。因为胚胎与果实的发育同样地要消耗大量的营养物质。它們之間的相輔相成的关系首先要从受精过程以及胚胎的发育时子房膨大的刺激作用。这种刺激作用大概是通过微量的生理活性物质所謂激素一类的物质分泌来完成的。同样地,靠着这类物质来达到各部分在生长上的相制相克的效应,在植物里也是屡見不鮮的。如有些休眠的延存器官果肉种皮等部分有发芽抑制剂的存在就是一例。在不同生育时期,植物的某些部分(如幼嫩尖端或生殖器官)在生长上占有优势,可以向其他部分“調配”营养物质,甚至导致那些部分的衰退,也有人主張是由于这些活跃的生长中心有微量激素的分泌对其他部分的抑制作用。

为要深入地探討在活植物体中各部分生长的相关性是通过那些代謝过程与合成的产物来作到的,对象高等植物这样一个自足自給的生命系統,不加以变革与扰动而想探明其究竟,就現下的技术水平來說,尚难于着手。倘若把植物的一部分从植株上切离出来加以人工培养或用环割切除的手术与整体局部地加以隔离就能比較容易地暴露出各部分間相互依賴的关键所在,并可分析出这部分在生长中所能合成以及所需要的各种物质。这样虽然会在不同程度上破坏了整体的活动与带来了原先沒有人为“膺象”,但若适当加以运用,組織的无菌培养与植株的环割試驗依然是探討器官相关性中最常用的与最有力的工具。

近来也有試驗証明:植物不同个体間与不同植物間在生长发育上的相互影响如受精过程,病菌的感染过程等也时常是通过一些微量活性物质的分泌来达到的。

在植物各部分生长上的相互影响中,除开依靠各种物质的傳遞来发挥作用外,是否还会通过其他方式,例如辐射、电磁場等,虽然也曾提出过一些試驗証据,尚难作确切的論断,有待繼續的研究。

植物各部分間生长的相互关系,不仅經常随着发育的进程与内部的协调而有所改变,同时在有机体不断地与外界保持平衡中也需要有所調整。利用适当的灌溉、施肥、耕耘、密植、修剪等操作来調节各部分間生长上的相互关系,在农业生产上非常重要。因为这种相互关