

大專用書

植物生長與發育

朱德民編著

國立編譯館主編

大 專 用 書

植物生長與發育

朱 德 民 編 著

國 立 編 館 譯 主 編

中華民國七十七年元月初版

植物生長與發育

版權所有
翻印必究

定價：精裝新台幣貳佰叁拾元
平裝壹佰玖拾

主編者：國立編譯館

編著者：朱 德 民

出版者：國立編譯館
印 行

館 址：台北市舟山路二四七號

電 話：三二一六一七一

印製者：三軍大學印製廠

序 言

植物生長與發育為植物生理學的一部分，但所涉及的範圍相當廣泛。植物生長與發育各個過程相當複雜，不但有時間上的關係也有空間的關係。許多過程相互控制，彼此影響。不過就整個植物生長和發育過程而言，似乎是以植物荷爾蒙為中心控制調配各種代謝過程而引起一連串的反應。

近年來由於植物荷爾蒙或化學生長調節素應用在農業及園藝生產上甚具效果，化學調節素應用的價值逐漸被肯定，遂而引起人們對植物生長與發育研究的重視。

由於植物生長與發育的複雜性，因此要給予一個較為完整的概念相當困難。有關植物生長和發育的西文書籍在街坊上雖有數種，但中文書籍卻僅有台灣大學高景輝、湯文通所著「植物生長與分化」一書。

Wareing, P.E. 和 I.D.J. Phillips 所著「Growth and Differentiation in Plants」一書編寫簡潔，分格明晰，適合大學同學研讀。作者仍不自量力利用課餘時間以此書為主要骨架，配合參考一些其他中西文書籍、文獻以及自己授課的講義，編著此書。

本書共分十五章，從細胞構造分裂，各器官的發育，荷爾蒙如何控制生長、開花、結果、老化、休眠等問題都包括在內。最後舉例說明一些化學生長調節素在農業及園藝上應用，以供為參考。

本書的撰寫承蒙吾師 盧英權教授鼓勵及惠賜卓見，銘感良深。著者學疏識淺，疏漏謬誤之處，在所難免，尚祈海內碩學，毋吝教正。

2 植物的生長與發育

，至為感盼。

朱 德 民

於台中市
國立中興大學
農藝研究所

植物的生長與發育

目 錄

第一章	植物的發育	1
第二章	植物生長分化的型式	25
第三章	植物生長荷爾蒙及其代謝	51
第四章	植物生長荷爾蒙作用的機制	83
第五章	植物荷爾蒙控制植物的生長	117
第六章	植物的組織培養	155
第七章	生長運動	173
第八章	光敏素	201
第九章	開花生理 I. 光週期性	219
第十章	開花生理 II. 溫度和其他因子	251
第十一章	果實之生理	277
第十二章	休 眠	311
第十三章	老 化	341
第十四章	發育過程中遺傳因子的表現	367
第十五章	化學生長調節素在農業上的應用	391

第一章 植物的發育

1.1	發育	2
1.2	生長	3
1.2.1	生長的部位	3
1.2.2	細胞分裂與細胞液胞化	4
1.2.3	細胞壁的生長	6
1.2.4	生長的典型曲線	9
1.3	生長分析	12
1.3.1	生長分析的應用	12
1.3.2	生長分析的公式	12
1.4	分化	15
1.4.1	細胞不均等分裂	15
1.4.2	細胞的極性	17
1.4.3	極性的細胞分裂	21

1.1 發育

一個生物體，例如植物的種子經過發芽，生長至形成植株開花結果，其生命的過程中必須經過許多的發育（development）過程。

什麼是「發育」？簡單地說是一個生物體形成時所發生的一連串變化。這種變化包括質和量的變化。量的變化即是所謂的生長（growth），質的變化即為分化（differentiation），所以發育包括生長和分化二個過程。

就發育的層次而言，這種變化不僅包括生物整個個體的生長和分化，同時也包括其組織和細胞的生長與分化。植物的細胞首先進行分裂生長，逐次的分化以形成各種不同型式的組織，再由各種不同型式的組織組成器官，再由器官的生長分化而形成一個完整的植物體。

就發育的時間而言，不僅包括細胞的分裂、生長及成熟，植物的生長由營養時期進入生殖時期的生長和分化都包括在內；所以就植物生長、分化而言，其包括的範圍相當廣泛。生長和分化為植物發育過程中二個主要的過程，在發育過程中，通常生長和分化同時發生，但在某些情況下只有生長沒有分化。例如癒合細胞（callus cell）的生長，只有生長沒有分化。

研究發育方法有幾種，但在基本上以二種方式進行：

(1)形態上。

(2)生理或生態上。

形態上的研究重點在於發育中一些外形和內部可見的變化。常用的方法如組織培養、放射性追蹤法、顯微解剖法等。有關此一方面的研究，一般稱之為形態發生（morphogenesis）。以形態上的觀念研究發育，也可以說是發育形態學（development morphology）的範圍。

但是研究植物形態發育時，只憑外形探討尚嫌不足，應該同時包括細胞和組織的形狀結構，以及整個植物體之間的結構。

除了觀察植物外形外，同時要瞭解發育過程中生理及生化的反應，特別是應該瞭解控制生長和分化的基本因素是什麼？控制的機制是什麼？有關這些問題的探討必須藉著生理及生化的研究，否則對植物生長和分化無法徹底的瞭解。

1.2 生長

何謂「生長」？即發育過程中量的變化。更精確地說，生長是植物體發育過程中增加體積或重量的一種變化，此種變化為不可逆的。生物學家認為生長包括下列幾種意義：

- (1) 增加乾重。
- (2) 原生質倍增。
- (3) 細胞倍增。
- (4) 體積不可逆的增加。

上列幾種的意義，各有特色，但是沒有一個定義能夠涵蓋所有的生長意義。所謂生長只是表示乾重的增加，這種說法很難令人滿意。例如種子在黑暗中生長成為幼苗，雖然可以增加體積及鮮重，但是其乾重反而減少。以原生質倍增及細胞倍增表示生長的意義甚為適當，但是在實際測定上相當困難。體積的測定雖較容易，但必須要注意測定時材料的膨潤狀態（turgid）。

1.2.1 生長的部位

在植物體中並非每一個部位都具有生長的能力，生長只限於某一部位，即所謂的分生組織（meristem tissue）。此一組織的細胞能

夠不斷地進行細胞分裂和擴大。

分生組織按其在植物體內的分佈的位置可分為二型：

(1)頂端分生組織 (apical meristem)：通常位於莖頂或根尖的區域生長點，細胞分裂可以增加莖和根的長度。

(2)側生分生組織 (lateral meristem)：此可分化成為維管形成層及木栓形成層，以增加莖、根的寬度。

有些植物尚有中間分生組織 (intercalary meristem)，位於已經分化的組織之間。中間分生帶的位置不一，節間、節基部及葉片基部都有存在。最常見的在禾本科 (Gramineae) 植物之節間、葉鞘之基部都有中間分生帶。另外一些植物如花生的子房柄，高粱的穗梗中都可發現。

分生組織分生能力之間有很大的差異。一般莖頂和根尖的分生組織通常能維持長久的生命能力，有些樹木甚至可達百年之久，此種類型的分生組織稱為無限型分生組織 (indeterminate meristem)；另一方面，如葉片、果實其生長期有一定，其分生組織又稱為有限型分生組織 (determinate meristem)。

1.2.2 細胞分裂與細胞液胞化

植物的生長主要是由於細胞不斷地分裂及細胞擴大所造成的。細胞數目的增加及細胞形狀的擴大兩者之間並無明顯的時空界限。一般在莖頂及根尖最頂端部位，細胞分裂相當旺盛，在頂端之後幾厘米部位細胞則快速增大外形，此一現象在根尖表現的最為明顯。在葉片和果實生長過程中，發育早期細胞分裂作用佔優勢，細胞分裂停止後，再擴大細胞的形狀。

細胞分裂為發育中一個相當重要的過程。體細胞的分裂大體上可分為五期，即前期 (prophase)、中期 (metaphase)、後期 (an-

aphase)、末期(telophase)和休止期(interphase)。細胞分裂不僅包括細胞核內遺傳物質的分裂，也包括細胞內各種不同的胞器(organelle)，如粒線體(mitochondria)和顆粒體(plastids)的複製。

在根尖或莖頂進行細胞分裂的細胞，一般形狀較小，有明顯的細胞核，缺少液泡，細胞壁薄。細胞分裂的結果產生二個子細胞，形狀只有母細胞的一半，這些子細胞再逐次擴大。通常在莖頂或根尖進行分裂的細胞有一定的數目，並非所有的子細胞均保持繼續分裂的能力。在藻類、蘚苔植物莖頂含有一個頂端細胞(apical cell)，頂端細胞分裂後產生一個新的頂端細胞及一個子細胞。子細胞通常經過幾次分裂最後失去分裂的能力而變成爲分化組織；但是新的頂端細胞永久保留分生的能力。高等植物的情形比較複雜，通常有幾個始源細胞(initial cell)永遠保持分生的能力。目前尚無法瞭解爲何頂端或始源細胞能夠永遠保持這種分生能力。

細胞分裂後開始進行擴大，細胞擴大主要是細胞液胞化(cell vacuolation)的結果。這種液胞化的結果相當驚人，例如洋蔥根的长度由 $17\mu\text{m}$ 增加至 $30\mu\text{m}$ 時，體積可增加30倍；有一些組織液胞化的結果可以增加體積達150倍之多。細胞液胞化主要是細胞內液泡增大，減少細胞質。液泡增大是由於細胞大量吸收水分所造成的。

細胞吸水能力是受細胞水分潛勢(water potential, ψ)所控制。細胞水分潛勢是由細胞滲透潛勢(osmotic potential, ψ_{π})和膨壓潛勢(turgor potential, ψ_p)所決定：

$$\psi = \psi_{\pi} + \psi_p$$

增加細胞水分的吸收必須改變細胞滲透潛勢或膨壓，或是二者同時發生改變；但在細胞生長過程中發現細胞內滲透潛勢變化不大，因此增

加細胞水分的吸收必須改變細胞的膨壓。欲改變細胞膨壓則必須改變細胞壁的構造和性質。許多證據指出，生長過程中細胞壁可塑性（*plasticity*）增加，由於細胞壁可塑性的增加，可以造成細胞不可逆的伸長。

雖然大部份細胞擴大是由於增加水分的吸收，但是在這一段擴大時期，新的細胞質和細胞壁的合成亦在進行，如此細胞可以增加其乾重。這種乾重的增加在細胞液胞化之前就開始一直繼續進行。

此外生長包括許多需能過程（*energy-requiring process*），如蛋白質合成過程，所以在伸長組織中發現具有很高的呼吸作用速率。生長尚需要適當碳水化合物化合物的供應，作為能量供給的來源。

1.2.3 細胞壁的生長

我們知道植物的生長主要是由於細胞不斷的分裂與細胞擴大伸長。細胞擴大伸長最明顯的變化為細胞體積的增大，這種體積增大是一種不可逆的變化。細胞體積的增大，一方面由於細胞大量的吸收水分，另一方面合成新的物質，二者相互配合而造成了細胞的伸長。大部份的細胞伸長時期新物質的合成較水分吸收為慢，有時在某些條件下植物細胞能夠生長至相當的程度而不增加新物質的合成。由此可以看出細胞水分吸收，即細胞液胞化，在細胞伸長中佔有相當重要的地位。

在細胞液胞化過程中，細胞的膨壓為主要的推動力，這種膨壓是水分子對細胞壁所產生的靜水壓力（*hydrostatic pressure*）。植物體也因為細胞膨壓的緣故，使植物產生機械性的力量支持植物向上或向下的生長。細胞生長中膨壓作用於細胞壁可逆性增加，再加上細胞壁新物質的合成，如此使細胞伸長。是故在討論細胞生長時不能不考慮到細胞壁的生長。

電子顯微鏡研究高等植物細胞壁發現細胞壁是以纖維細束 (cellulose microfibrils) 為構造的主要骨架，纖維細束主要是由纖維素 (cellulose) 所組成。纖維素是由許多葡萄糖 (glucose) 分子以 $\beta,1-4$ 鏈結方式而形成一種長鏈結構的多醣體；許多纖維素聚集形成纖維細束。纖維素長鏈之間以規則平行方式排列，部份成為結晶狀 (crystalline) 構造，此結晶狀構造稱為微束 (micelles)；約由 400 個纖維細束再結成纖維束 (macrofibrils)，其直徑約為 $0.5\mu\text{m}$ ，在高倍顯微鏡下可以觀察得到。

纖維細束被嵌在由非纖維性多醣類所形成的基質 (matrix) 中。此一基質是由五碳醣中阿拉伯膠糖 (arabinose)、木質糖 (xylose) 及六碳醣中葡萄糖 (glucose)、半乳糖 (galactose)、甘露糖 (mannose) 等所形成的聚醣所組成，也是一般所謂的亞纖維素 (hemicellulose)。在這些分子間空隙，多數為水分和果膠質 (pectic substance) 所填塞。在初生壁 (primary cell wall) 尚有構造性的蛋白質，此種蛋白質含有很高比例羥脯胺酸 (hydroxyproline)。

細胞壁的形成起源於細胞分裂時紡錘體 (spindle) 所形成的赤道板 (equator plane)。首先在赤道板附近有許多的囊泡 (vesicle) 出現，這些囊泡是由高爾基氏體 (golgi body) 所形成的，內含有許多醣類，這些囊泡相互融合而形成細胞板 (cell plate)，此為細胞壁合成的第一步。細胞板首先在細胞中央形成，再逐漸附加一些囊泡然後向外延伸擴展，最後與兩側細胞壁相連而形成二個子細胞的中膠層 (middle lamella)。兩個子細胞並以原生質連絡絲 (plasmadesmata) 相互連結其細胞質。

當中膠層形成後，層層的纖維素在中膠層兩側逐次堆積而形成初生壁。至於纖維細束於細胞生長過程中如何填加到細胞上，有二種說

說。一為套織式，即新的纖維細束編織於舊有細束之間；另一為添附式，新的纖維細束添加在已存的細束上。目前都認為添附式最有可能。此一說法乃是根據初生壁上纖維細束的排列方式而假定的。多數初生壁的纖維細束，最先與細胞伸長的長軸平行排列，在細胞壁伸長時，細胞纖維細束逐漸改變排列的方向，最後沿著細胞長軸垂直排列，如此在一細胞壁斷面由內層向外層觀察時發現纖維細束排列的位置由橫行逐漸成為縱行排列（圖 1.1）。不進行伸長的細胞在生長過程中纖維細束則以隨意方式排列。由此可以看見纖維細束排列方向在細胞生長形態形成上相當重要。

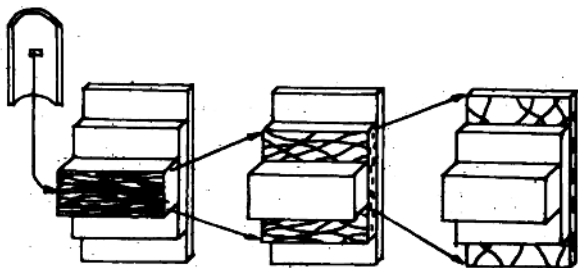


圖 1.1 細胞壁生長時纖維細束位置的變化（由左向進行）。

目前尚不清楚纖維細束的排列受何者控制。但一般發現纖維細束排列通常與一些微管物（microtubules）排列相平行。這些微管物直徑約 23 至 27 nm，呈管狀構造而位於細胞質周圍。若以秋水仙精（colchicine）處理可以打斷微管物亦可擾亂纖維細束的排列，但不阻止纖維細束合成細胞壁。有人認為微管物以一種未知的方式來控制纖維細束排列的位置。

微管物另一重要角色為決定細胞分裂時細胞板的位置。在靜止細胞中微管物位於細胞質的外周圍，當細胞將要進行分裂時，細胞核尚未進入前期，此時微管物突然消失，然後由許多管狀物組成帶狀結構

而出現於細胞質外層，此帶狀結構與細胞直軸呈垂直方向排列，其位置位於細胞中間部位，正恰圍繞細胞質外圍一周；同時細胞板形成與母細胞壁相融合之處恰是帶狀結構物的位置（圖 1.2）。故有些學者認為此一帶狀結構可以決定細胞板的位置與方向。

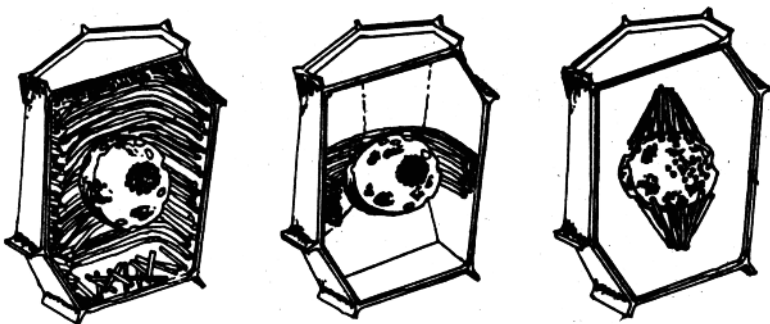


圖 1.2 細胞分裂時微管物的變化。

1.2.4 生長的典型曲線

生長為發育過程中量的變化，這種變化可以測定並用數據表示。最簡單的測定方法為測定植株的高度。雖然測定株高不會損傷植株，但只能測定植物的地上部而未考慮其植株粗細及分枝情形，對一些地下莖、地下根生長的植物沒有任何的意義。體積測定雖然可以應用，但這種測定並不容易，因此實際上使用的很少。至於乾重的測定，雖略有缺點但仍被常用。有關細胞的生長則利用細胞的體積、數目或以呼吸速率等表示。

無論是高等植物或低等植物其典型的生長曲線是一種斜體的 S 型曲線（圖 1.3）。以玉米株高生長為例，生長的曲線可分為四個時期，植物在生長前有一段調整階段（0~25 天），即稱為延緩期（lag phase），25 天至 50 天為指數生長期（exponential phase），在

10 植物的生長與發育

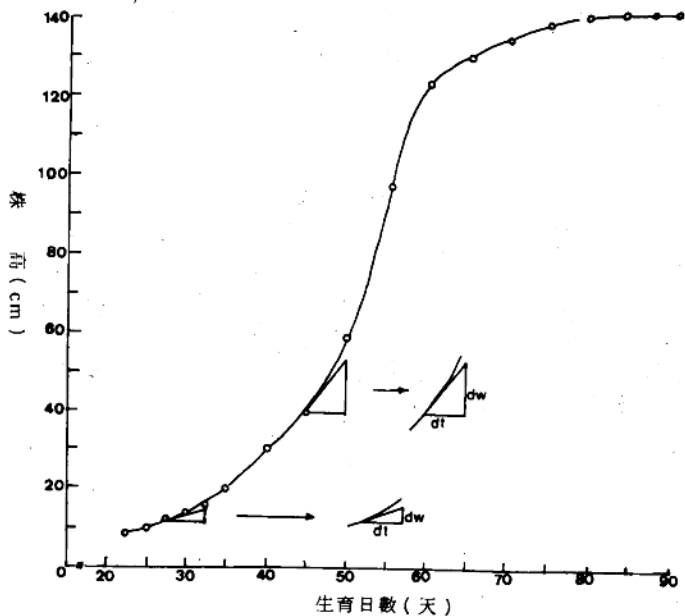


圖 1.3 玉米株高之生長曲線。

此一時期植物生長是永遠增加的；第三階段為直線生長期 (linear phase) (50 ~ 60 天)，這個時期生長速率是一定的，而且生長速率最大，又稱為最大生長速率期 (phase of maximum growth rate)；最後生長緩慢，植物進入老化期 (senescence phase) (60 ~ 90)。又單一細胞從幼小細胞發育至成熟亦具有相同 S 型變化。

在植物生長初期之後的指數生長期，在這個時期之內植物生長是永遠增加的，這是由於植物體內製成的物質可以再製造成更多的物質。1919 年 V.H. Blackman 認為這個時期的生長類似於銀行中以複利計息的存款方式，並可以以數學公式表示：

$\bar{W} = \bar{W}_0 e^{rt}$ (在此假定以植株重量為測定的標準)

\bar{W} : 為 t 時間後植株重量

\bar{W}_0 : 為植株開始時的重量

r : 在 t 時間內植物增加百分率

e : 自然指數

此公式可以改寫為 $\ln \bar{W} = \ln \bar{W}_0 + rt \ln e$, 配合 $y = a + bx$ 型式。假若以植株重量對數值與時間的關係作一圖表, 可以得到一個直線的關係。由上述公式可以看出, 植物最後重量是決定於:

- (1) 植株最初開始的重量。
- (2) 增加百分率 (r), 相當於銀行存款的利息。此也表示植物產生新物質的能力。
- (3) 時間的長短。

Blackman 稱植物產生新物質的能力為效率指數 (efficiency index)。效率指數可用許多方式表示, 目前應用較為廣泛的為相對生長速率 (relative growth rate, RGR)。

在上述公式中 e 為一常數 (2.7182), 因此 $\ln e = 1$ 。利用 $\ln \bar{W} = \ln \bar{W}_0 + rt$ 的公式可以計算 r 值。假若第一次取樣時 (t_1) 重量是 \bar{W}_1 , 第二次取樣時 (t_2) 重量是 \bar{W}_2 , 則在植物生長過程二個連續時期 t_1 和 t_2 之間, 其相對生長速率為:

$$RGR = \frac{\ln \bar{W}_2 - \ln \bar{W}_1}{t_2 - t_1}$$

事實上, 植物的生長呈現連續性變化, 並沒有時間上間隔, 所得生長曲線應該為一條光滑曲線。故利用數學積分法來計算植株單位重量內所增加的重量為: