植物生理学

下册



需要全本请访问 www.ertongbook.com

植 物 生 理 学

下 册

[加] R. G. S. 比德韦尔 著

刘富林 译

344/27

北林图 A00046596

北京林业大学图书馆
1986 11.27
藏书

364480

高等教育出版社

China



植物生理学

下　册

[加] R. G. S. 比德韦尔 著

刘富林 译

高等教育出版社出版

新华书店北京发行所发行

二二〇七工厂印装

开本787×1092 1/16 印张19.5 字数447,000

1986年8月第1版　1986年8月第1次印刷

印数 00,001— 3,150

书号 13010·01112　定价3.65元

下 册 目 录

第四部分

成长中的植物——植物的行为 ……1

第十六章　对生长和发育的解释 ……1

引　言 ……1

生长及其测量 ……1

生长的参数 ……1

生长与发育对比 ……2

生长动力学 ……2

发育的测定 ……6

控制发育的种类 ……7

遗传控制 ……7

机体控制 ……9

生长素 ……9

赤霉素 ……10

细胞分裂素 ……11

乙烯 ……14

脱落酸 ……14

假定的生长物质 ……14

环境控制 ……15

控制的作用水平 ……16

遗传水平 ……16

生物化学水平 ……17

细胞水平 ……17

机体形成的水平 ……20

调节物的分布、形成、破坏和分区 ……20

过程的发端 ……21

节奏行为 ……23

附参考文献 ……24

第四部分的一般参考文献 ……24

第十七章　高等植物的有性生殖 ……26

配子体世代 ……26

心皮和卵 ……26

花药和花粉 ……27

性别决定 ……27

传粉作用和受精作用 ……28

花粉管生长 ……28

受精作用 ……29

胚的发育 ……30

生长能力 ……30

胚生长 ……30

体外胚生长 ……31

细胞和组织培养中的胚胎发生 ……32

植物细胞的全能性 ……33

发育进程的不可逆性 ……33

果实和种子形成 ……36

雌果 ……36

果实和种子的发育 ……36

果实的成熟 ……36

萌发 ……39

萌发的条件 ……39

贮藏物的动用 ……40

幼苗的营养 ……41

附参考文献 ……42

第十八章　生长的模式 ……43

幼苗的生长 ……43

光形态发生 ……43

组织培养中器官的发端 ……44

根生长 ……47

顶端分生组织 ……47

根生长的控制 ……48

组织分化 ……48

侧根 ……49

茎干生长 ……50

顶端分生组织 ……50

China

茎生长 ……51
叶原基 ……52
分化 ……53
叶片生长 ……57
花的发育 ……58
附参考文献 ……61
第十九章 空间组建 ……62
生长的方向 ……62
向性反应 ……62
向地性 ……62
重力的感受 ……63
对重力的反应机制 ……65
向光性 ……66
向光性的光感受 ……68
向触性 ……69
其它向性 ……70
形状 ……70
相关效应 ……70
其它因素 ……71
顶端优势 ……71
感性反应 ……72
偏上性 ……73
感热性 ……73
感夜性 ……73
感震性 ……76
诱捕陷阱 ……76
快速的叶片运动 ……78
转头运动 ……78
附参考文献 ……79
第二十章 时间的组建 ……80
引 言 ……80
时令的重要性 ……80
测时的方法 ……80
生物钟是怎样计时的 ……81
滴漏计 ……81
振荡器 ……81
相互作用 ……81
外在的节奏 ……82
开花的时令 ……84
光周期现象和春化作用 ……84
光周期现象的发现 ……84
夜中断和暗期测量 ……86
感受的地点 ……87
植物光敏色素 ……89
植物光敏色素的作用机制 ……92
植物光敏色素引起反应的范围 ……92
植物光敏色素在细胞中的部位 ……92
对植物光敏色素的作用试图作出的一些解释 ……93
活化的和钝化的植物光敏色素 ……93
一些近代概念 ……94
高能反应 ……95
开花和快速反应之间的关系 ……95
成花诱导 ……96
诱导和花的发育 ……96
成花刺激的感受和传递 ……97
抑制剂 …… 100
生长物质 …… 100
开花素 …… 102
茎干顶端的变化 …… 103
作为滴漏计时器的植物光敏色素 …… 104
节奏过程 …… 104
近似昼夜节奏 …… 104
近似昼夜节奏和光周期现象 …… 106
振荡计时器的本质 …… 107
春化作用 …… 108
冷诱导 …… 108
与其它因素的相互作用 …… 108
感受冷刺激的部位 …… 109
春化素和赤霉素 …… 109
春化过程的本质 …… 110
概要：开花和成花诱导 …… 111
附参考文献 …… 112
第二十一章 发育时的营养方式 …… 113
光合作用和营养 …… 113
幼苗内光合作用的开始 …… 114
成熟植株内的营养方式 …… 115

China 需要全本请访问 www.ertongbook.com

同化作用方式 …… 115
从叶片输出的方式 …… 116
果实形成 …… 118
木材形成 …… 119
营养运输的控制 …… 120
运输的控制 …… 120
养分向库运输 …… 120
顶端优势和营养 …… 122
运输的激素控制 …… 122
光合作用的激素控制 …… 124
附参考文献 …… 126
第二十二章 休眠、衰老和死亡 …… 127
休眠 …… 127
休眠的原因 …… 128
环境因素 …… 128
脱落酸 …… 128
ABA与其它生长物质的相互作用 …… 130
种子休眠 …… 133
种子休眠的类型 …… 133
需光 …… 133
温度 …… 134
种皮的影响 …… 135
其它因素 …… 136
营养器官的休眠 …… 137
生长和休眠 …… 137
其它因素 …… 137
相互作用的因素 …… 138
打破休眠 …… 139
衰老和死亡 …… 141
衰亡的方式 …… 141
衰老在代谢方面的表现 …… 142
衰老时营养的竞争 …… 143
生长因素的影响 …… 143
脱落 …… 145
附参考文献 …… 148
第二十三章 激素和生长物质的作用 …… 149
引言 …… 149
生长素 …… 149
合成、运行和钝化 …… 149
IAA 和乙烯的形成 …… 151
IAA 对特种酶的影响 …… 152
生长素和运输 …… 152
对细胞壁的影响 …… 153
对 RNA 和蛋白质合成的影响 …… 154
结构和活性 …… 155
受体和结合的地点 …… 156
赤霉素 …… 156
合成和分布 …… 156
伸长作用 …… 157
开花 …… 158
酶合成 …… 159
作用机制 …… 159
细胞分裂素 …… 159
分布 …… 159
效应 …… 160
防止衰老 …… 161
酶形成 …… 162
细胞分裂素是 RNA 的组分 …… 162
细胞分裂素的作用 …… 163
脱落酸 …… 165
脱落酸的效应 …… 165
脱落酸的作用 …… 165
乙烯 …… 166
乙烯的效应 …… 166
作用机制 …… 166
影响生长的其它物质 …… 166
激素的相互作用 …… 167
激素作用的概要 …… 169
附参考文献 …… 171
第五部分
特种生物的生理学 …… 173
第二十四章 树木生理学 …… 173
树木的特性 …… 173
同化作用 …… 173
木材形成 …… 175
激素 …… 175

光周期 …… 175
水分 …… 176
温度 …… 176
同化作用 …… 176
反应木和定向运动 …… 176
树形 …… 177
树冠形状 …… 177
斜向性 …… 178
多年生植物生长的结果 …… 178
多年生植物组织的代谢 …… 178
休眠 …… 178
落叶前养分的"抢救贮存" …… 179
树木群落 …… 179
附参考文献 …… 181
第二十五章 海藻生理学 …… 182
引言 …… 182
海藻的生产力 …… 182
天然食物链 …… 182
藻类的经济利用 …… 182
海藻的生理适应性 …… 184
光合作用 …… 184
季节性生长 …… 184
养分的吸取 …… 184
对环境因素的反应 …… 187
光 …… 187
温度 …… 188
干燥作用 …… 188
pH …… 189
盐度和渗透势 …… 189
波浪的作用 …… 189
藻类代谢和生物化学特色 …… 190
化学分类学 …… 190
色素 …… 190
小分子 …… 190
贮藏化合物 …… 191
石灰质藻 …… 192
防污 …… 192
信息素 …… 192
附参考文献 …… 192
第二十六章 寄生植物和病害 …… 194
引言 …… 194
侵染 …… 194
致病生物 …… 194
抗病 …… 195
免疫 …… 196
对侵染的刺激 …… 197
侵入 …… 197
毒素 …… 197
生长物质 …… 198
对寄生现象的生理反应 …… 198
呼吸作用 …… 198
光合作用 …… 199
氮素代谢 …… 199
运输 …… 199
生长物质和形态反应 …… 199
对环境的反应 …… 203
伤害 …… 204
宿主-寄生物的相互作用 …… 204
附参考文献 …… 205
第二十七章 共生现象 …… 206
共生现象的种类 …… 206
共生群丛 …… 207
菌根 …… 207
兰花 …… 209
地衣 …… 209
地衣群丛 …… 209
代谢的相互作用 …… 211
水分关系 …… 213
色素 …… 213
藻-无脊椎动物共生 …… 213
固氮共生 …… 214
附参考文献 …… 215
第六部分
植物的分布和群落生理学 …… 217
第二十八章 逆境的植物生理学 …… 217
引言 …… 217

逆境的影响 …… 217
逆境的类型 …… 218
对逆境的抗性，回避和忍耐 …… 218
抗性的测定 …… 219
干旱 …… 219
对干旱的回避和忍耐 …… 219
脱水的后果 …… 220
耐干旱机制 …… 220
热害 …… 221
耐热害的限度 …… 221
耐热害的机制 …… 221
低温和冻害 …… 222
寒害和冻害 …… 222
抗冻害的理论 …… 223
抗冻锻炼 …… 223
辐射 …… 224
土壤条件 …… 224
海拔 …… 225
污染 …… 225
附参考文献 …… 228
第二十九章　植物分布的生理因素 …… 229
引言 …… 229
生态的生理因素 …… 229
影响植被的因素 …… 231
植被的类型 …… 231
历史的因素 …… 231
地理的因素 …… 231
降雨 …… 231
相对湿度 …… 232
温度 …… 232
风 …… 234
周期性和季节的长短 …… 235
影响植物区系的因素 …… 235
气候因素 …… 235
自然地理因素 …… 236
污染 …… 237
竞争 …… 238
演替 …… 240
竞争的生理机制 …… 241
附参考文献 …… 242
第三十章　植物和人类 …… 243
引言 …… 243
人类对自然环境状况的影响 …… 243
相互作用的水平 …… 243
环境的改变 …… 244
农业的改变 …… 244
环境管理 …… 246
生产力和农业 …… 247
生长因素的利用 …… 247
时限 …… 250
环境控制 …… 251
“玉米地里太阳的劳动成果” …… 254
供特殊需要的植物的适应性和发育 …… 257
植物和污染 …… 258
植物生理学家的任务 …… 259
附参考文献 …… 259
植物名称索引 …… 261
普通索引 …… 267
译后记 …… 302

第四部分　成长中的植物
——植物的行为

第十六章　对生长和发育的解释

引　言

生长和发育在许多不同的水平上，即从生物物理的和生物化学的到机体的许多活动中，具有惊人的协调性，其结果便产生整个有机体。原因很复杂，而且有许多途径可达到这一地步。有些最新的课本和专著，根据发育的机制和动力的观点来 论述其理由。 当我们碰到发育机制问题而加以论述时，我们将强调植物及其行为。本章内我们将 探讨生长和发育的 概念及其一般控制途径。接着从第 17 章到 22 章，将详细地讨论植物在生长和发育中的各种情况。然后，在第 23 章，我们将根据机制的观点，总结第四部分，评述主要的几类植物生长物质及其作用模式和对过程的控制类型。

但是，不可能包括发育及其控制的所有方面——关于这一主题的原始文献是大量的，还有许多尚未被发现。我们对发育的理解进展很快，但有许多领域依然是争论的课题，或老实说尚不知道。正因为这样，我们不得不遗留许多有待回答的问题。的确，甚至我们需要问什么问题，也肯定不下来。

生长及其测量

生长的参数　在字典里给生长下的定义是“进展到或达 到完全的大小或 成熟度；发育；体积的逐渐增加”。我们人为地分为生长和发育的概念，保留生长这一术语，指的是体积的增加，忽视了任何定性的概念，如“完全的大小”或“成熟度”，显然，它们对增加的过程无关。不过，即使是体积的增加这种简单的概念也很不通，因为已有好几种测量它的途径。生长是通过长度、宽度或面积的增加来测量；也往往可以通过体积、质量或重量（鲜重或干重）的增加来测量。它们中的每一个参数都有些不同，而在进行生长的有机体内，在参数之间很少存在简单的关系。这是因为生长总是以不同的、可能是彼此无关的速度，向不同的方向进行，所以，不会持久地保持简单的线性-面积-体积的比例。

给生长和体积下定义的这样一个困难问题，进一步被下述事实所强调：在进行某类生长时，

很可能其中的一个参数增加，而别的参数则减少。例如，当种子萌发时，一开始就吸水，但是并不象我们平常所认为的伴以任何明显的生长。体积和鲜重是增加了，但并未增加干重。然后幼苗大大增加长度（它生长着），但是却净减了干重！然而，从任何合理的定义来看，生长是发生了。

这是两个极端的例子，但是中间情况是会发生的，其中很难靠直觉来判断是否发生了生长一类例子是由于吸水而体积增加，这可能是永久的，或是暂时的；一类例子是细胞分裂，由此新产生大量细胞，但形状或类型并无任何大的改变。第一种例子与其说是生长，不如说是生理现象；后一类例子可以认为是发育（见下一节）。看来，目前没有可被接受的途径来脱离这种困境，因为生长、发育和体积的简单变化（由于吸收水分或其它惰性物质）常常巧合在一起。这些过程总是渐渐地相互变化，并且能分别进行，或通过任何组合一起进行。

因此，当我们用**生长**这个术语时，我们必须给它下个定义。这往往是无意之中这样打比方的：我们以孩子的“成长”（即他身长增长）来说明。当一个孩子长大成青年时，他便“停止生长”（这往往是一种错觉——在腰身和重量方面，他还会继续生长，同时还有希望长智慧）。直到最后我们才说他“**老了**”。每次用**生长**这个词，包含着不同的概念，并且有明确的定义。所以在植物生理学中，在我们应用时，必须给这一术语下定义为重量或长度或一些别的可测参数的增加。此外，我们可利用“增加”或“伸长”之类的名词来躲开争端，它不带有生理学上的生长含义。当我们直觉地感到一般所理解的生长并不发生时，仍旧必须正确地利用这些术语；例如由于细胞吸水而增加重量，但这不是细胞分裂或别的变化。

生长与发育对比　给发育下个定义，就是：常常（但不是永远）趋向于更高的、更有序的或更复杂状态的有序变化（ordered change）或有序进展（ordered progress）。因此，可以无生长而只进行发育和无发育而只进行生长，但两者又往往结合成一个过程。特别是不加给新物质去影响变化，使某种程度的静态刚性（rigidity）阻止一种形式发展成另一种形式时，情况确实如上所述，在这里，两者是同一过程的组成部分，没有相伴的生长（concomitant growth），发育便不能进行。这就强调指出如何区别和理解促进生长和发育的原因问题——它们或则可以区分和辨别出来，或则它们可能只是由一种刺激所造成的。这又进一步提出生长的数学分析问题，也就是生长的有序进行以不可预测的方式被发育的情况搞混乱了。这将在下一节加以讨论。

发育的含义就是变化，而变化可能是渐进的，或是很突然的。某些重要的发育过程，象发芽、开花或衰老是在植物的一生或生长情况中突如其来产生的重要变化。在植物一生的部分或整个时间中，其它发育过程是相当缓慢地或渐进地继续着。第四部分的大多数篇幅将对下列发育问题加以讨论：植物生长的**哪一部位**在进行发育，进行**何**种生长（即由发育造成的形态和成分变化），及其**程度如何**。

生长动力学　有人早就认为，如果器官或生物体的生长真的可用数学公式或模型来描述，那末就可解释生长的模式。这样的模型（不需要用它来描述生物体的整个生长）如果是不完全的，它常常可检验有关未知因素或设想因素的假说，而如果模型是完全的，那末就常常可通过实验来检验其本身的正确性，在这些实验中，特殊紊乱对模型和生命系统的影响是可以比较的。遗憾的是，生长和发育过程是如此复杂，以至要列出具备这些性能的令人满意的公式，还须在遥远的将

China

来。

用数学术语来描述生长，已经作过许多努力。在某些方面，其中的许多尝试并不是很成功的，因为它们只能精确地描述短时间的生长，而且往往在这个时间内没有重要的发育变化。象这样的模型不可能增加我们对发育原因的知识。但是，最近已精细地阐明了重要农作物生长的若干数学模型。它们把环境参数（光、温度、水分等等）应用到植物各个部分（根、叶、茎）的简单生长模型中去。还应用每一部分对所有别的部分（或各部分相互依赖）的作用。有一些很有趣的植物生长模型已拟订出来，它们把实际的生长与正进行发育的植物各部分的生理或生化性能（例如光合作用、呼吸作用、运输）联系起来。这些模型被大量地用来制订育种方案，以期所获得的植物能很好地适应于特殊的环境参数，并拟订出最有效地应用肥料和水分的计划。但直到目前，对它们还没有找到一种重要的途径，以便使我们理解发育及其控制，但是随着这些模型的改善和精制，这样的一天或许是会来到的。

然而，对简单的生长加以概要的数学分析是有价值的，因为这样做可清楚地表明控制生长（但不是分化）的某些因素的本质。一年生植物的典型生长情况，如图 16-1 所示。这可以分为三个时期：(1) 对数或指数期（logarithmic or exponential phase）；(2) 线型期（linear phase）；(3) 生长率衰落期（phase of declining growth rate），或称之为衰老。生长率如图 16-2 所示。在指数期，生长率继续增长，到线型期保持恒定，而在衰老时下降到零。图 16-1 和图 16-2 中所列是理想化的曲线；由于环境的变化和发育的情况所造成的不规则部分，已人为地消除。许多植物的生长曲线还表现出极不相同的形式。这个或那个时期被强调，或被略去，而生长率时常有很大波动，导致曲线弯曲、平稳的线段，以及很陡的坡段。但是，这些变化一般是由于发育的情况造成，所以很难以简单的数学术语来说明。

对数期的分析比较简单。如果在一个菌落或生物体的每个细胞（或其固定的部分）每隔一定时间都一分为二，而子细胞又长成象原来细胞那样大小，那末群体或生物体是按复利定律（compound interest law）增长的：

$$M t_2 = M t_1 e^{r(t_2 - t_1)}$$

式中 M = 质量，t_1 = 开始时间，t_2 = 最后时间，e = 自然对数的底数，而 r = 生长率。可将此方程式改写如下：

$$2.303 \log(\text{体积的增加}) = r \times \text{间隔时间}$$

而绘成生长的对数图，如图 16-3 a所示的直线。

在培养正生长的单细胞有机体时（如细菌），或一群细胞向各个方向增生时，便有上述情况发生。在细菌的培养中，无论是某种或某些营养用完时，或是形成有毒副产物时，显然上述情况便终止。然后培养体立刻进入衰老期，而且不再有线型期出现。一块组织或一株植物的情况要复杂得多。随着细胞群体的增长，培养基中的养分进入细胞群中心的量越来越少，面外围细胞便妨碍中间细胞的分裂。然后，增长率下降，这可能与某种几何函数（例如，细胞群的面积）成比例。再则，在最后生长还受基质的短缺或形成终产物的限制，从而衰老期便开始。

但是，多数高等植物对于这种生长模式，并不能持续很久。它们很快到达分生生长进程。生

China 需要全本请访问 www.ertongbook.com

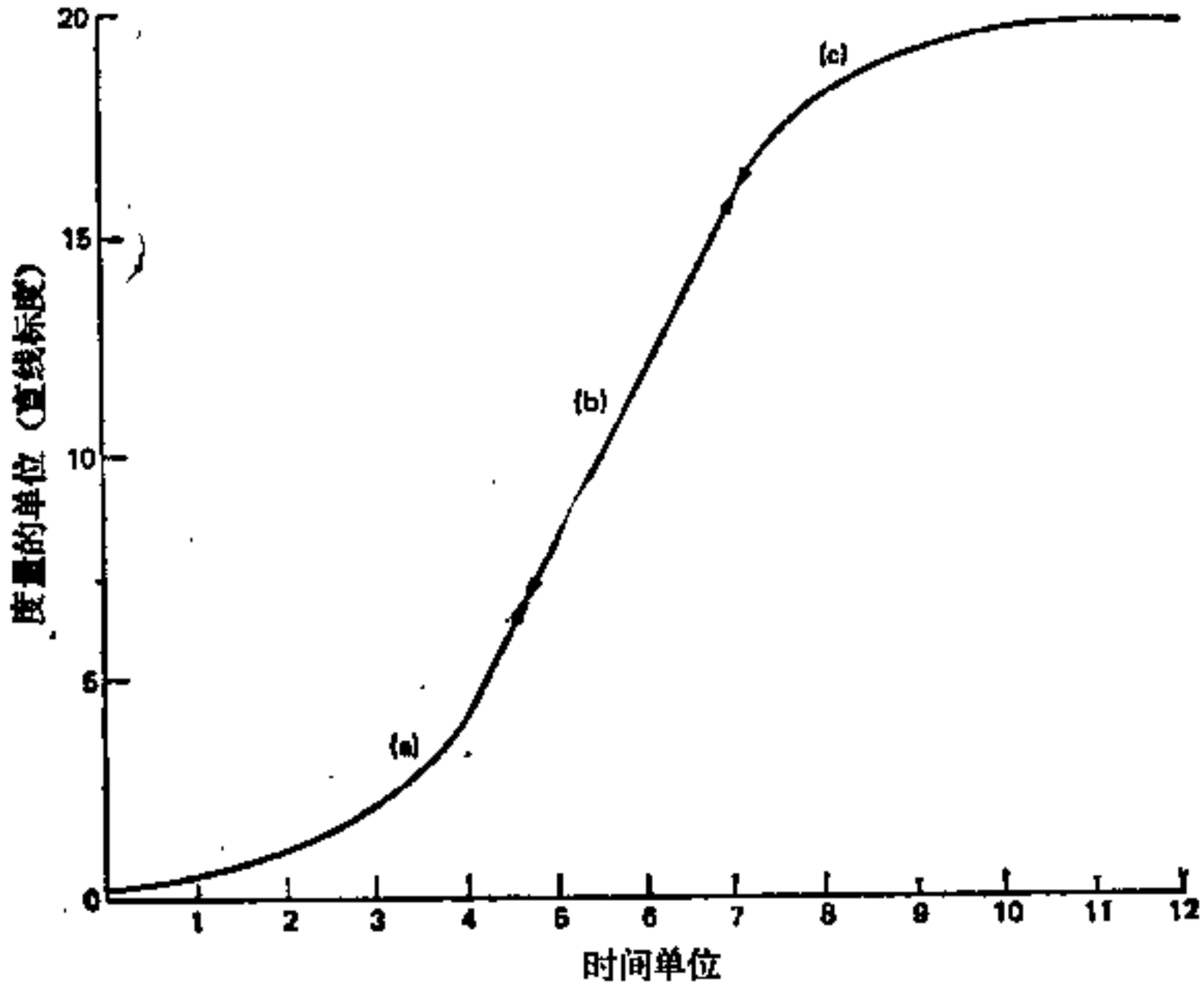

图 16-1 一条理想的生长曲线
(a)对数期；(b)线型期；(c)生长率衰落期

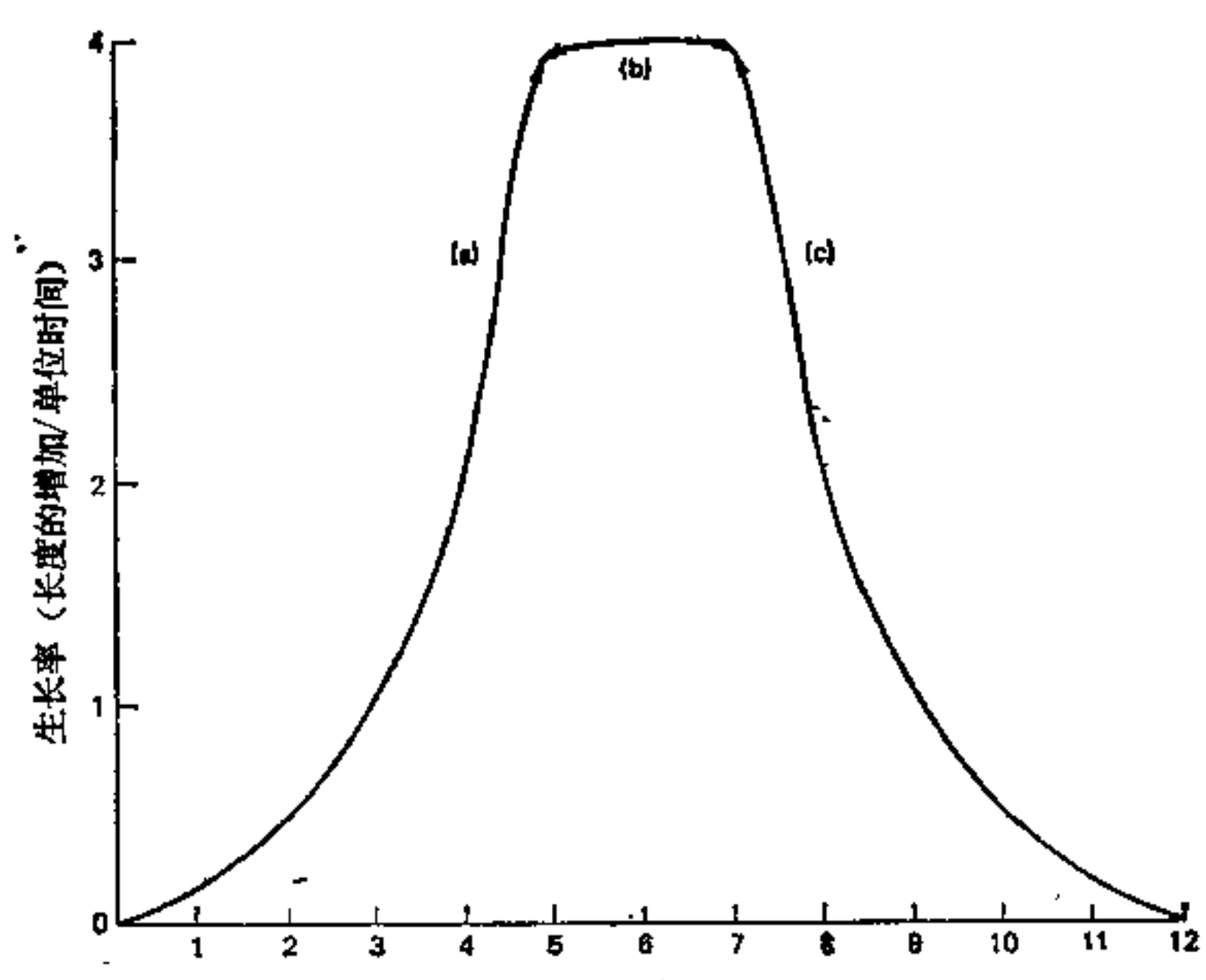

图 16-2 由图 16-1 导出的生长率曲线
(a)指数生长期；(b)线型生长；(c)生长率下降

注：这是一条理想曲线。许多植物的线型期都很短，不需要出现生长率的峰，而有些植物可能表现变了形的曲线，具有好几个峰和线型期。

China

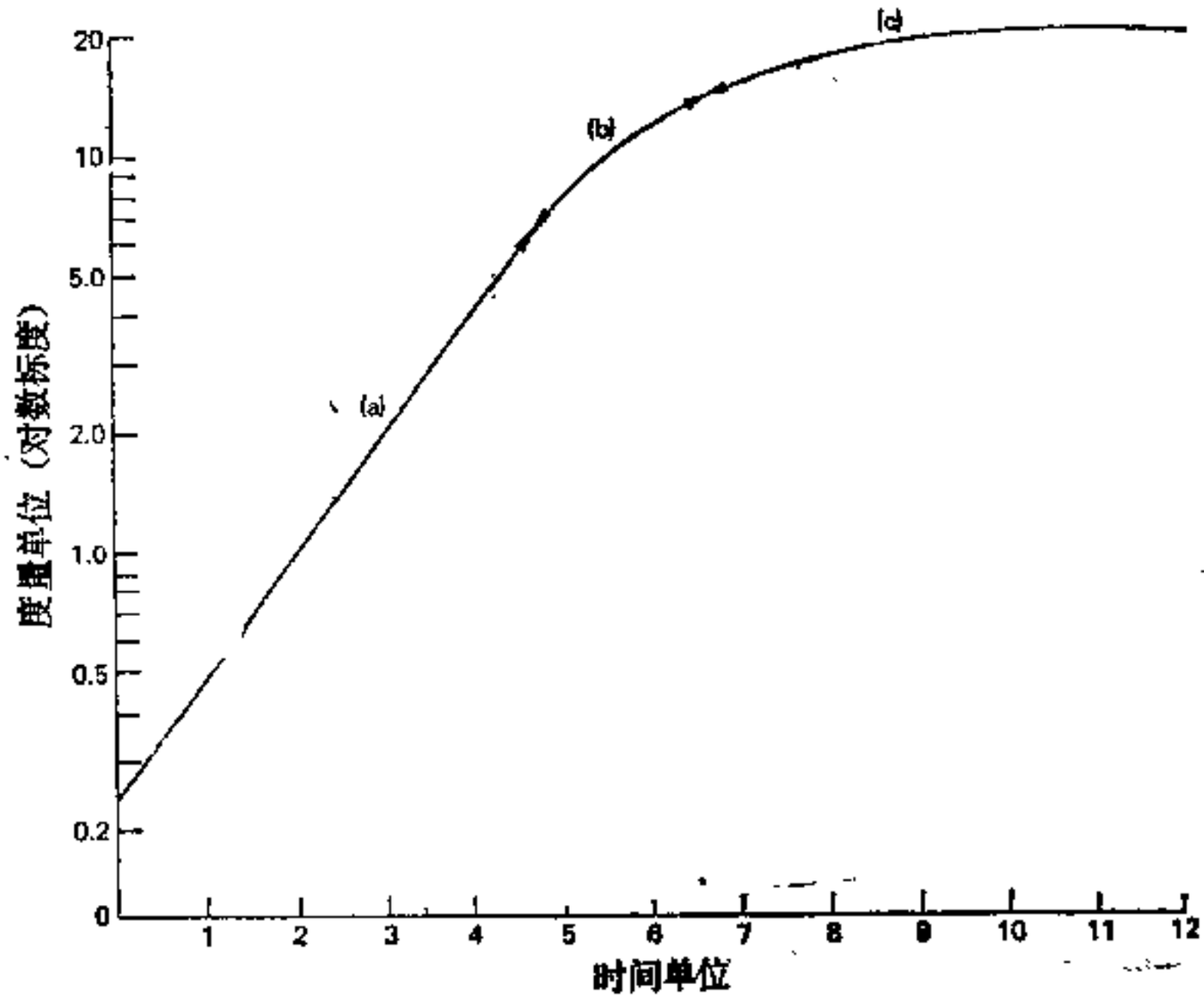

图 16-3　图 16-1 中的生长曲线的对数图
(a)指数期；(b)线型期；(c)生长率下降

长只能在分离的地方进行，而且主要是线型生长(one-dimensional growth)，即纵长增生。显然，体积不变的一片或更多片的分生组织所进行的生长，导出线型函数。也就是说，生长率是恒定的，与有机体的体积无关。这是生长的线型期，它在 19 世纪被德国生理学家 J.Sachs 认为是主要的生长期(图 16-1—16-3 中的 b)。这种生长的表示式如下：

$$Mt_2 = Mt_1 + r(t_2 - t_1)$$

它不包含最初和最后大小的项，所以不能由此求得预测值。

有些生长曲线类似闭合的自身催化单分子反应的动力学表达式，而上述的反应是这样的：其中的一种产物能加速或催化此反应。这种反应的表达式为

$$\log\frac{Mt}{M - Mt} = K(t - t_{\frac{1}{2}})$$

式中 Mt＝时间 t 的质量，M＝最后的质量，而 $t_{\frac{1}{2}}$是达到最后体积的一半所需的时间。这种关系所产生的曲线近似生长曲线(图 16-4)。因为它将有机体的现时体积与最后体积联系起来，所以曲线常常可预测或阐明生长。此表达式可改写成：

$$\frac{dm}{dt} = Km(M - m)$$

式中 m 代表现时的体积，而 M 代表最后的体积。当 m 很小，随 m 的增长，生长率(dm/dt)迅速增长，上式即能预测这种高生长率。但是，当有机体达到最后体积($m = M$)时，生长率即下降到零。

China

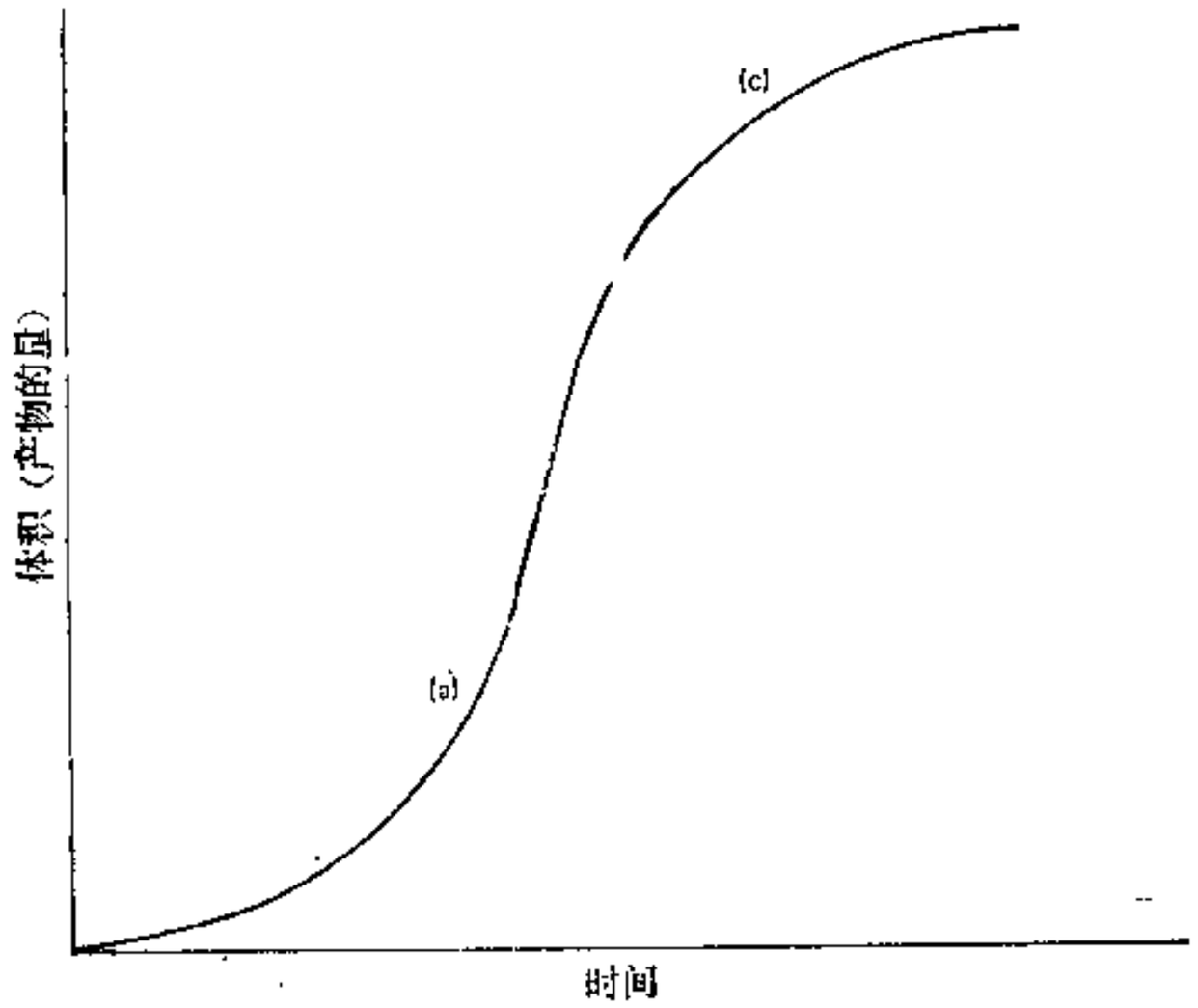

图 10·4　闭合的自身催化单分子反应图
(a)　生长率的指数增长期；
(c)　生长率的指数减少期

遗憾的是，这一表达式与植物生长曲线之间的相同点，并不能非常清楚地阐明生长过程。我们知道，生长受许多反应（而不是一种反应）的限制。此外，人们不管怎样仔细地继续加给全部可能的反应物（也就是说，通过改进生长条件，并使其保持尽可能完善），生物体总是有其固有的体积限制，这就使其最后的体积不能达到方程式所预测到的大小。人们不能依靠超量的喂食使老鼠养到与象一样大，或则使雏菊（*Bellis*）长到栎树那样高大！而且方程式不能预测线型生长。

种类繁多的数学式已被推导出来，它们既能模拟整株植物的部分生长曲线，也能模拟某些特殊器官（的部分生长曲线）。但是到目前为止，它们并没有大大地使我们理解控制发育的各过程。另一方面，它们大大地有助于用来阐明生长因素和营养元素在生长植物中的作用。当一种主要因素是限制因素时，你就会直觉地认为生长受其供应的限制。同样，如果它过量存在，你就认为生长率达到某一最大值。但是，这一主要因素的供应往往只能在这些限制因素之间的很狭范围内变动，或则两种或几种因素可能同时以不同方式变化。而且只有根据数学模型（它往往必须为一定情况提出来的）对生长所作的精确的数学分析，才能可靠地测定上述的一种或几种因素的真正作用。这种处理往往很困难，有时是无用的。但是，植物生理学家千万不要放弃尝试。近来已有很大进展，而如果对生长和发育的理解是完全的话，那么最后必然能用数学术语来加以描述。

发育的测定　发育是不易定量测定的，因为它总是通过若干分离的过程才发生的。这就作出究竟困难如何的估计。例如，一株植物可能开花，也可能不开花。如果［象郁金香（*Tulipa*）］它只产生一朵花，就无法回答开多少花的问题。同样，在何时发育的问题也往往很难回答，因为

China

发育过程在其外表呈现之前早就开始。最后，发生了什么样的问题主要是一个定性问题，众所周知，它很难用定量的术语来估计。

因此，对发育的自然界和实验室的观察，必须常常以平均反应或反应的程度来表示。这就是说，大量的个体反应或例子必须用统计学分析，以便肯定所观察到的和实验诱导的差异的意义。由于这种原因，在发育研究中，实验设计和实验方案变得比植物生理学的几乎所有任何其他方面更为重要。

控制发育的种类

遗传控制 最终负责细胞活动、生长和发育的全部信息，都储存在细胞的遗传补体（genetic complement)中。这种信息大多储存在细胞核中，但是有些特性是由细胞质遗传的，这说明有些遗传物质存在于细胞核外。特别是某些细胞器，如叶绿体和线粒体具有一定程度的遗传独立性，据已经知道有些遗传信息储存在其中。在细胞分裂时，每个细胞得到原来遗传信息的全部补体(complement)，问题在于选择那些信息。在发育着的有机体生活周期的任何给定时间中，所有进行分裂、生长或发育的细胞都必须选择适当的信息，以便植物每一部分的每一器官都是按其固有的方式发育。一切不相干的或不需要的信息就被略掉(也就是说被抑制或储存，所以这是未被选取的信息)。

有两点需讨论：适当的基因或信息组装 (information package) 的表达，和细胞执行的能力。信息的表达包括基因的活化(activation)，以便制造 mRNA，而 mRNA 能为所需的特殊酶的合成编程序(见第 3 章)。显然，发育要求基因必须按适当的顺序活化，也就是它们必须编成程序，以便发育的每一步能使下一步活化。

如图 16-5 所示，法国科学家 F. Jacob 和 J. Monod 提出了普遍机制，由此便可完成上述

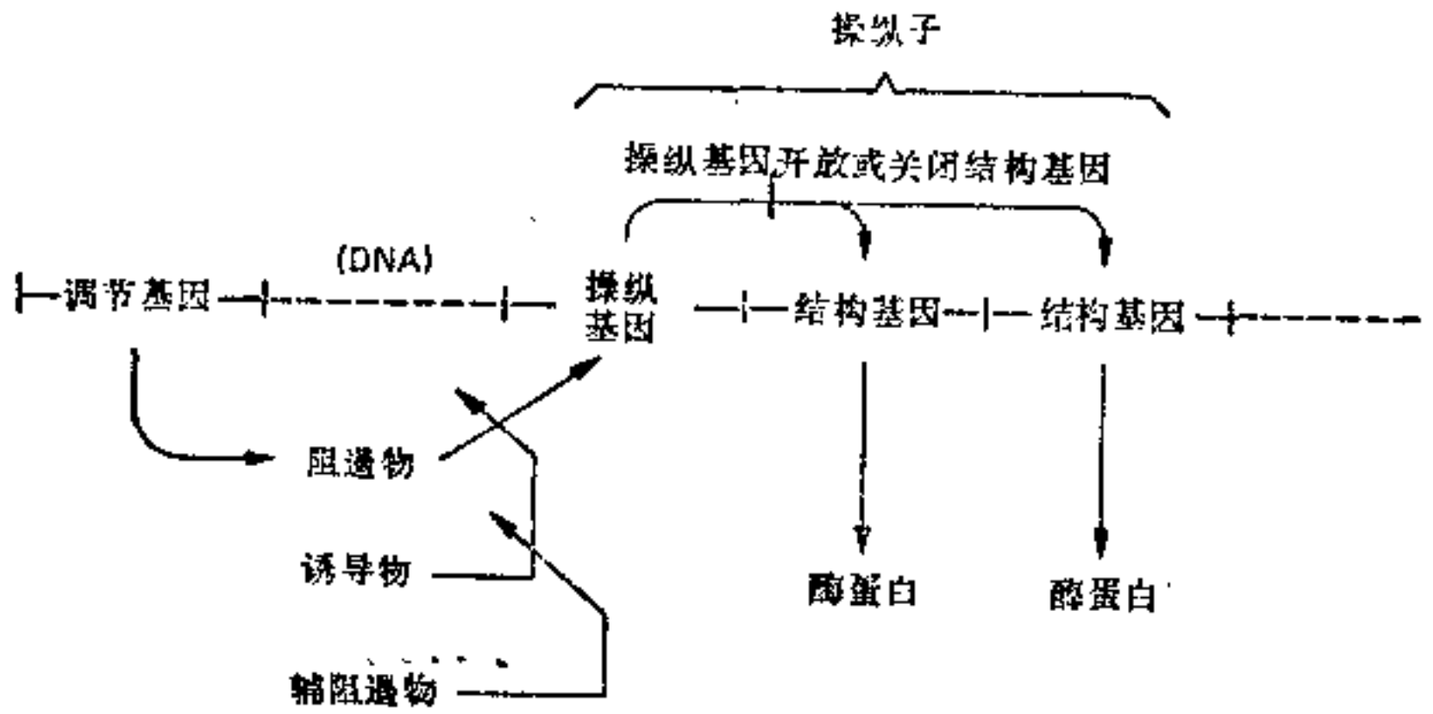

图 16-5 Jacob 和 Monod 所提出的控制蛋白质合成机制的模型

情况。简言之，他们提出结构基因(structure genes)（它为专门的酶编 mRNA 程序）是成群地

或单一地存在，其中每一结构基因与操纵基因(operator gene)组合，其功能在于使结构基因或则成活化状态[或叫做开放态(open state)]，或则成钝化状态[或叫做关闭态(closed state)]。在细胞内，结构基因和操纵基因的组合体叫做操纵子(operon)。独立的调节基因(regulator gene)(不成为操纵子的一部分)形成调节分子(一种蛋白质)，叫做阻遏物(repressor)，它使操纵基因保持关闭状态，从而使操纵子钝化。存在或加入被称为诱导物(inducer)的分子，它与阻遏物组合，或使其钝化，就能使操纵基因成开放状态，从而活化操纵子。还有一些叫做辅阻遏物(co-repressor)的其它分子，其作用在于通过活化阻遏物来关闭基因，因此操纵子就成关闭态，从而变成钝化。诱导物和阻遏物分子都是简单的代谢物，它们与特殊的反应或代谢程序有关。

不难想象，与生长有关的某些细胞代谢活动(例如，细胞壁的合成)所产生的分子，除了成为细胞壁合成的中间物外，还能起操纵子的诱导物作用，以便为 mRNA 的形成编程序，而 mRNA 是合成细胞质中的酶所需要的。这些分子还产生能诱导结构成分合成的中间物，等等。在一定的阶段，代谢活动的某种中间物或产物，还能对早期的与程序有关的操纵子起辅阻遏物的作用，从而终止生长过程。因此，各种不同的生长过程的简单分子或中间物，作为其给操纵基因编程序的结果，活化和阻遏的有序方式能保证生长和分化的有序过程。

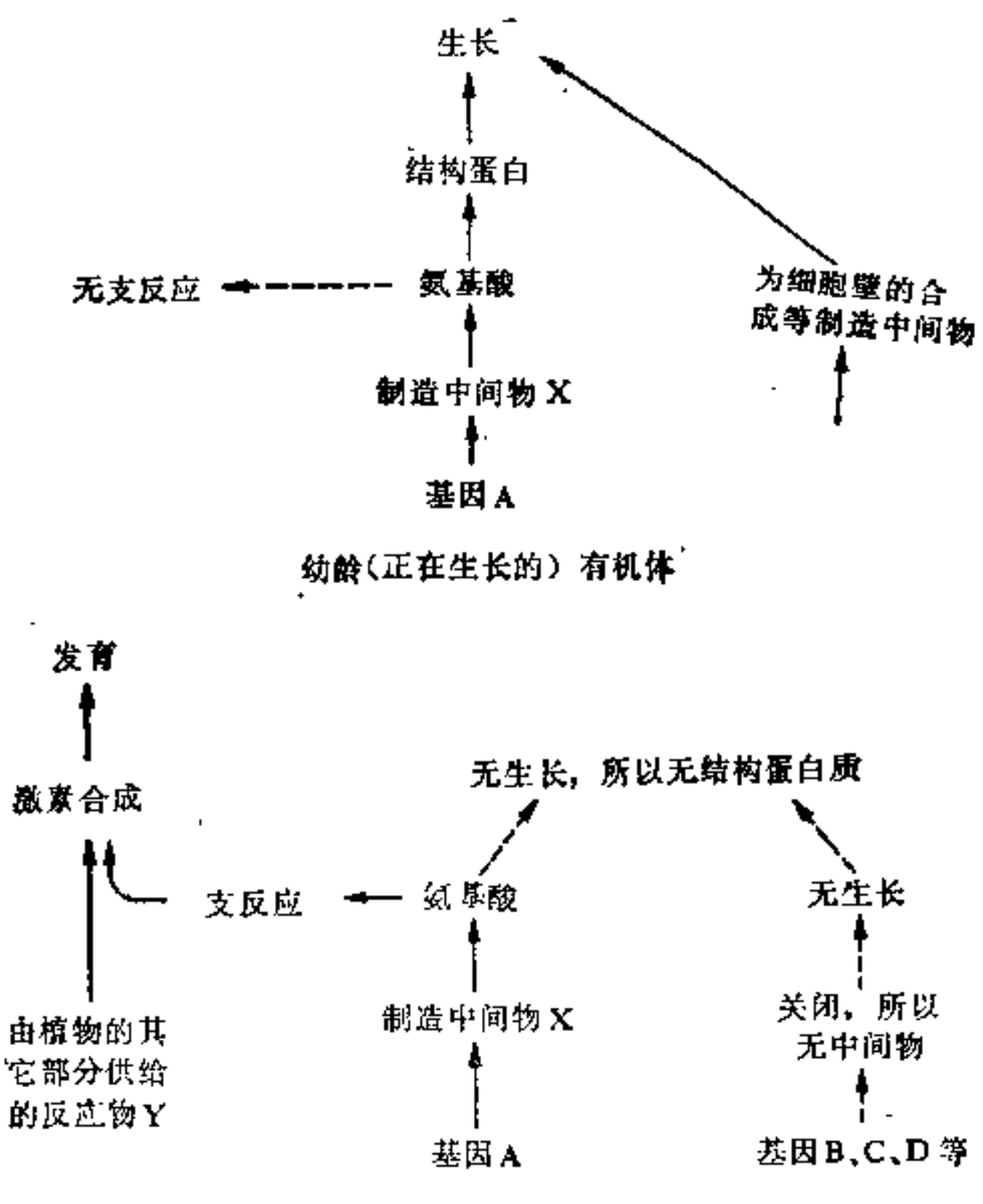

图 16-6 表明幼龄(正在生长的)有机体或完全长大了的(正在发育的)有机体内，同一细胞对单个基因(基因 A)的活化为何有不同反应的假定模型

必须强调指出，没有一种这样完善的程序已得到阐明，上面所述只是表明可能的机制。已经知道的是酶诱导和阻遏的特殊例子，特别是微生物代谢的控制，但是植物的生长和发育的编程序所依赖的真正机制则还不清楚。据认为，某些激素或类激素化合物(hormonclike compounds)能起到刺激酶的作用，还有一类蛋白质叫做组蛋白具有特殊的作用能力：阻碍或钝化基因或操纵子。但是它们究竟如何作用的详情细节，则尚不清楚。

控制或调节的一些程序受细胞对遗传信息反应能力的影响。因此，在细胞发育的一个阶段，一个特殊的操纵子或一组操纵子的活化，能导致一种方式的发育；在细胞生活史中的另一阶段，同一操纵子的活化可能导致完全不同的发育反应。由此便可推断，随着细胞或有机体的发育，对一个基因或一组基因指令的反应方式发生改变，如图 16-6 中所

China

示的例子。因此既没有必要对有机体发育中的每一阶段进行完全的编程序，也没有必要对细胞所携带的每一遗传信息都加以控制。而是只需要在给定的时间内，细胞能够对其起反应的那些基因就在此时处于受控条件下。必须认识到，前面的讨论完全是假定的；在遗传水平上发育程序的本质及其如何起作用，则还不知道。

机体控制 植物的大部分发育是由器官内产生的内部刺激因素(stimuli)所促进的，或由已经完成的机体组建(organization)产生的。例如，从正在发育的植物器官分离的细胞进行体外培养时，一般总是与在体内一样地分裂和生长。但是，在培养体中它总是徒长，产生不定形的细胞团块，而在完整组织中，它便能产生叶片、根或茎，这与细胞处于有机体内时所受支配的情况一样。因此，这种控制既是形成机体的生长原因，又是其结果。一些亲近的细胞或几组细胞（组织或器官）使得代谢物和其它化合物能转运，可见代谢反应会受到代谢物梯度的影响，而这种梯度通过细胞在有机体内的位置而决定于细胞代谢。

此外，发育受激素（hormone）的影响或控制——这些化合物是在有机体内某一位置合成的，并运往他处，在那里，它们以特殊的方式和很低的浓度下起作用，来调节生长、发育或代谢。激素的效应一般是间接的，它们在很少量的情况下就起作用。因此，代谢物、营养物质以及诸如对代谢有直接或间接关系的化合物（如诱导物或辅阻遏物），它们的影响并不能起到激素的作用。事实上，很难精确地为植物激素(plant hormone)下个定义。许多类激素物质可能在其合成的地方起作用，可能以非特殊的方式起作用，或可能（如同一些代谢物那样）作为诱导物或阻遏物在遗传水平上起作用。大家都往往愿意把这些天然的或合成的化合物叫做植物生长物质（plant growth substances），它们引发生长、发育或代谢反应。从下述意义上来看，这些物质一般不是代谢物，它们不是受其本身控制的途径上的中间物或产物，而且它们能在很低浓度下起作用。

现已知道若干类激素，其中有些是促进生长或发育的物质，另一些则是其抑制剂。此外，根据实验，假定存在若干种激素，显然这些实验的结果是不能加以说明的，因为还不知道传递刺激因素的东西。我们将概要地叙述主要的几类激素，至于其作用模型在此就不进行详细讨论。

生长素 19 世纪后半叶，达尔文(Charles Darwin)最早提出存在有影响燕麦胚芽鞘(oat coleoptiles)伸展的生长物质。本世纪 20 年代，荷兰的 Fritz Went 做了权威性实验，证明有一种扩散物质存在，它能刺激细胞扩大，到 30 年代，生长素（auxin）——吲哚-3-乙酸（indole-3-acetic acid)（简写为 IAA）的结构及特性都知道了。图 16-7 中所示是表示经典实验的图解，这些实验导致 IAA 的发现，与此一起的还有重要的天然和合成生长素的结构。

生长素的特点是在茎顶尖（位于或接近顶端分生组织）和幼组织（例如幼叶）中合成，沿茎向下运输，这样从顶芽到根往往形成一个梯度。其活性包括对生长的刺激（主要是细胞伸长）和抑制，而同一细胞或结构能表现相反的反应，这须决定于 IAA 的浓度。此外，不同的组织对浓度的反应差异很大——刺激根的浓度比刺激茎干要低几倍的量。这些事实的概括往往如图 16-8 所示。

作为这些活动情况的结果，植物内存在的IAA梯度，在植物不同的部分产生各种发育效应，从抑制侧芽或茎干到刺激茎干或根的伸长。此外，单独作用的或与别的激素协同作用的生长素，

China 需要全本请访问 www.ertongbook.com