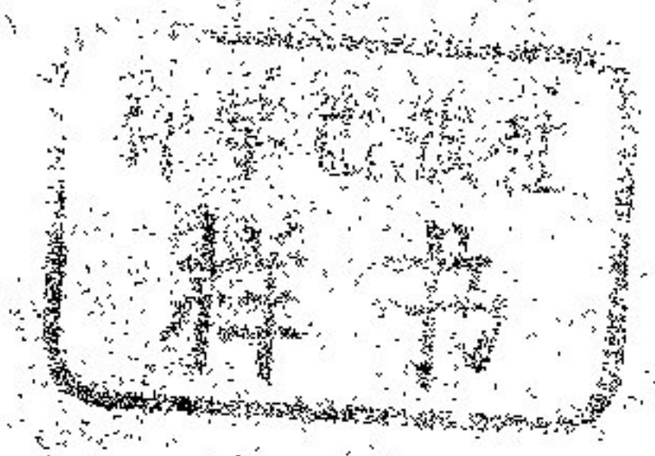
植物生理学讲座



科学出版社

China 需要全本请访问 www.ertongbook.com

内 容 简 介

日文《植物生理学讲座》共五卷。第一卷为光合作用；第二卷为代谢生理；第三卷为生长与运动；第四卷为生活周期的控制；第五卷为物质交换与运输。

本卷系第三卷——生长与运动，共分七章。前三章介绍了细胞壁发生的生理学意义、细胞壁的结构与化学成分，比较详细地说明了细胞壁物质的生物合成途径。第四章对各种生长调节物质的研究历史、化学结构、生理功能、作用机理以及最新进展等作了详细介绍。后三章介绍了植物的向性、感性、趋性运动。

本书可供植物生理学、植物生物化学、农业科学工作人员和大专院校生物科学专业师生阅读参考。

古谷雅樹　宮地重遠　玖村敦彦 編集
植物生理学講座　Ⅲ．生長と運動
朝倉書店，東京 1971

植物生理学讲座　第三卷
生长与运动
〔日〕古谷雅树　宫地重远　玖村敦彦 主编
麻平湖　周永春 译

科学出版社出版
北京朝阳门内大街 137 号
中国科学院印刷厂印刷
新华书店北京发行所发行　各地新华书店经售

1977 年 10 月第 一 版　开本：787×1092　1/32
1977 年 10 月第一次印刷　印张：10
印数：0001—6,090　字数：223,000

统一书号：13031·594
本社书号：871·13—8

定 价：1.00 元



执 笔 者

长尾昌之　（东北大学）
古谷雅树　（东京大学理学院植物学教研室）
和田俊司　（东北大学理学院生物学教研室）
樋口隆昌　（京都大学木材研究所）
柳岛直彦　（大阪市立大学理学院生物学教研室）
增田芳雄　（大阪市立大学理学院生物学教研室）
仓石　晋　（东京大学师范学院生物学教研室）
胜见允行　（国际基督教大学师范学院生物学教研室）
大熊和彦　（日本苏打生物科学研究所）
今关英雅　（名古屋大学农学院生物化学研究站）
松中昭一　（农业技术研究所）
田泽　仁　（大阪大学理学院生物学教研室）
柴冈孝雄　（东北大学理学院生物教研室）
大泽文夫　（名古屋大学理学院分子生物学研究站）
太和田胜久　（九州大学理学院生物学教研室）

China

序

生长是生物所特有的现象之一。具有复杂机构的高等植物也是由单细胞的合子开始，进行生长而形成的。在单细胞植物中，我们知道，大多数也表现出非常复杂的形态。例如绿藻类的蕨藻属、伞藻属等都是明显的例子。即使是细菌那样的机构简单的生物，也是经过反复分裂、生长而繁殖起来的。

什么样的现象叫做生长，看来谁都很明白，但是要给它一个精确的定义却非常难。在所谓的生长当中或许包含着细胞原生质的增加，细胞分裂、伸长、增大，重量增加，组织以及器官建成等形形色色的现象，或许只包含其中几项。那么把什么样的过程看作是生长呢？又以什么样的标准进行测量呢？这在研究人员来看并不一定是固定的。仅把可以进行量的测定的体积、重量等不可逆的增加叫做生长，而把组织、器官建成等质的变化叫做发育或分化的情况，很少加以区别。而且两者通常是相伴随有密切关系的现象，要在它们之间划一条截然的界限，一般说是困难的。因此，所谓生长这个词，多数情况以包含两者的广泛含义更为恰当。本书中也是以广义来看待生长问题的。

关于植物生长的因果关系的研究，从上一世纪的两大生物学家达尔文(Darwin) 和 Sachs 的见解中，已可看出它的苗头。在十九世纪末叶，他们谈到了生长为移动性的内在刺激或体内物质所控制的看法。达尔文是由向性研究中得出这一看法的。虽然在向性这一问题上 Sachs 与达尔文有不同见解，但他表示，花和根等器官建成可能分别与其特有的移动性“器官建成物质”有关。从那以后大约半个世纪内，各国都获得了很多研究成果，从而发现了植物生长素类的生长激素，这使得植物生长及运动生理学的研究进入了一个新的阶段。此

后，其他的生长激素和各种生长调节物质陆续被发现，化学物质的生长调节问题便成了生长生理研究学者的中心课题。

生长是从个体到细胞甚至组成细胞的重要因子的各种水平上值得研究的现象，但不管在哪种情况下，都要以它们自身作为研究对象。因而这种研究必须以其结构不遭受损伤为前提。尽管有这样的限制，生长生理学仍然不断获得进展，已经有了很多重要的发现，并且继续有所发现。尤其是最近，随着微生物遗传学、生物化学、分子生物学等领域中的惊人进展，开辟了以分子水平探讨生长生理学问题的途径。虽然在这方面的研究还仅仅是处于序幕，但已经获得了不少有意义的资料。我们期待着今后的发展。当我们获得从细胞到个体的各个水平上的资料与结论时，这些成果就将给生长生理学带来划时代的进展。

我们可以看到植物也进行各种各样运动，虽然一般不象动物那么明显。对植物的运动可以根据下列几种观点进行分类：(1) 植物个体或其一部分自由进行移动，或者植物体的一部分部分的进行运动；(2) 引起运动的刺激存在于体内或者存在于体外；(3) 运动的方向与刺激方向之间有无关系；(4) 运动是由运动部位的生长差所引起的还是由膨压变化所引起的，根据这些将运动区分为(1)自由运动(或移动运动)和局部运动；(2) 内因运动和刺激运动；(3) 向性运动、趋性运动和感性运动；(4) 生长运动和膨压运动等。从这些组合我们可以看出，植物运动有各式各样种类。其中，在植物中最常见的是生长运动。所以，植物的运动生理学与生长生理学之间有着极为密切的关系。正如我们已说过的那样，向性生长运动的研究成了生长激素发现的开端，这也是我们把生长与运动合起来编入本卷的原因所在。

长尾昌之

1971 年 10 月

需要全本请访问 www.ertongbook.com

目　　录

序 …… i

1. 细胞壁的发育生理学意义 ……（古谷） 1

1.1　轴性生长与细胞壁 …… 1
1.2　植物细胞的生长与细胞壁 …… 4
1.3　植物细胞的增殖方向与细胞壁 …… 7
1.4　分化与细胞壁 …… 8
1.5　结语 …… 9
参考文献 ……10

2. 细胞壁的结构和化学成分 ……（和田） 11

2.1　细胞壁成分的分离 ……12
2.2　复合结构 ……16
2.3　果胶质 ……19
2.4　半纤维素多糖类 ……22
2.5　细胞壁蛋白质 ……28
2.6　细胞壁的分化 ……32
参考文献 ……33

3. 细胞壁物质的生物合成 ……（樋口） 36

3.1　二磷酸核苷糖类的代谢 ……36
3.2　纤维素的生物合成 ……39
3.3　半纤维素的生物合成 ……45

China

3.4 木质素的生物合成 ……54
参考文献 ……78

4. 生长调节物质 ……82

4.1 植物激素的概述 ……(柳息) 82
4.1.1 概要 ……82
4.1.2 问题的所在 ……82
4.1.3 菌类中的激素调节 ……87
4.1.4 植物激素对微生物的作用 ……92
4.1.5 结语 …… 100
参考文献 …… 102
4.2 生长素 ……(增田) 103
4.2.1 生长素的研究历史 …… 103
4.2.2 生长素的化学 …… 105
4.2.3 生长素的化学结构及其作用 …… 112
4.2.4 生长素的生理作用 …… 114
4.2.5 生长素的作用机理 …… 121
参考文献 …… 124
4.3 细胞激动素 ……(仓石) 130
4.3.1 细胞激动素的研究历史 …… 130
4.3.2 细胞激动素的生理作用 …… 131
4.3.3 细胞激动素的生物检定法 …… 134
4.3.4 细胞激动素的结构与作用 …… 135
4.3.5 细胞激动素的存在 …… 137
4.3.6 细胞激动素的作用机理 …… 139
参考文献 …… 140
4.4 赤霉素 ……(胜见) 141
4.4.1 赤霉素的种类 …… 141
4.4.2 赤霉素的生物合成与分布 …… 145

China

4.4.3 赤霉素的生理作用 …… 146
参考文献 …… 156
4.5 脱落酸 ……(大熊) 159
4.5.1 脱落酸发现的历史 …… 159
4.5.2 脱落酸的化学 …… 160
4.5.3 脱落酸的定性定量及其在植物界的分布 …… 161
4.5.4 与脱落酸有关的天然化合物以及脱落酸代谢 … 163
4.5.5 脱落酸的生物合成 …… 165
4.5.6 脱落酸的合成 …… 166
4.5.7 脱落酸的结构与活性 …… 166
4.5.8 脱落酸的生理作用光谱 …… 168
4.5.9 脱落酸的生物化学机能及作用机理 …… 171
参考文献 …… 172
4.6 乙烯 ……(今关) 175
4.6.1 乙烯的物理、化学性质 …… 175
4.6.2 乙烯的生理作用 …… 176
4.6.3 乙烯的生成机理和生物合成 …… 186
参考文献 …… 193
4.7 除草剂 ……(松中) 195
4.7.1 除草剂的种类 …… 196
4.7.2 除草剂的作用机理 …… 196
4.7.3 除草剂的选择性机理 …… 209
4.7.4 除草剂在植物生理学上的应用 …… 216
参考文献 …… 219
5. 向性反应 ……(田泽) 222
5.1 向光性 …… 222
5.2 向地性 …… 242
参考文献 …… 257

China

6. 感性反应 ……(柴冈) 260

6.1 所谓感性 …… 260
6.2 受环境因素变化制约的运动…… 261
6.3 单一刺激引起的感性运动 …… 279
参考文献 …… 286

7. 趋性反应 ……(大泽、太和田) 289

7.1 趋性的种类 …… 289
7.2 趋性的具体例子…… 290
参考文献 …… 297

译后记 …… 298
索 引 …… 300

1. 细胞壁的发育生理学意义

多细胞生物的个体发育通常是从无性（单倍体）世代的孢子、有性(二倍体)世代的合子(受精卵)这样的单个细胞开始的。孢子或合子进行细胞分裂、生长和分化而展开了个体发育的进程。这个进程是生物的"种"所固有的。在这个进程中，最明显地表现出种的特征。植物由于它的每个细胞都具有细胞壁，所以轴状机构表面看去呈静止状态，只有当我们深入内部从空间上来捕捉个体发育这一最活跃的现象时，才可看到它的显著特征。

1.1 轴性生长与细胞壁

与动物细胞不同，植物细胞一般有以碳水化合物的微结晶为主要成分的坚固结构包裹在细胞质膜的外围。由于具有细胞壁，植物细胞的形态就不可能象变形虫那样自由地改变，当细胞聚集而建成为组织和器官时，它在空间的配置也不可能互相改变。因此，在植物中完全看不到动物发育初期那样的形态建成运动。植物细胞壁一旦形成，就不论细胞存活与否，永远保持着它形成时的那种样子。因此，植物的机构，无论是细胞也无论是个体，在很大程度上取决于细胞壁的形态。

如果观察植物发育的初期，就会看到新生细胞如同我们垒砖造房一样，在已有的细胞上进行堆砌而建成着个体。这时，如果象霉菌菌丝体或苔藓和蕨类的原丝体那样，主要是顶端细胞朝一定方向分裂产生新细胞时，植物体就成为细胞排

China

列成行的轴状机构(图 1.1)。如细胞向两个方向扩展就产生平面机构(图 1.2)；三维堆积迭加就成为立体机构。



图 1.1　铁线蕨原丝体的单向生长[7]

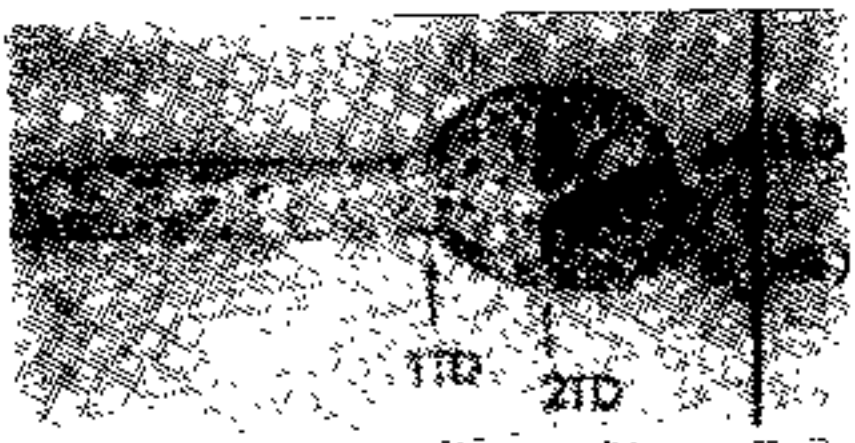


图 1.2　铁线蕨原丝体双向生长的开始[7]

在高等植物胚发育的最早期，构成胚的所有细胞都进行分裂。不久胚发生分化，凡不是生长点部分就看不到细胞分裂了。生长点位于植物体的尖端——茎尖和根尖，从尖端分化建成新个体，因而，在多细胞结构的情况下都将产生轴性机构。随着生长的进程，叶腋内茎生长点外生性地、根鞘内侧根生长点内生性地进行分化；在分化开始次生生长点也进行轴性生长，其方式和从胚产生的生长点完全一样。只要个体生命不停止，就会陆续产生很多生长点而反复进行着轴性生长(图 1.3)。

这样进行顶端生长而形成轴状机构的发育方式，从藻类、菌类以至种子植物都是由有细胞壁的细胞形成的，这是所有生物的共同特点，可以说是极为普遍的现象。所谓发育，最典型的特征是随着时间的进程而变化，从最幼嫩的尖端向衰老

China需要全本请访问 www.ertongbook.com

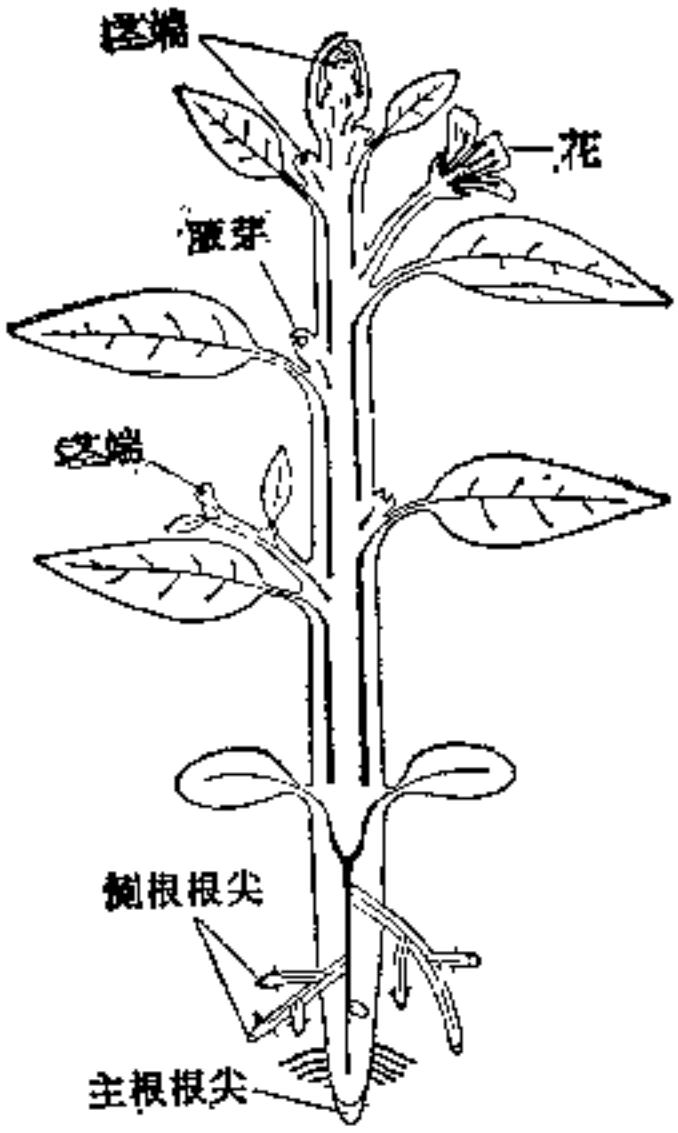


图 1.3　种子植物的轴状机构(H. J. Fuller 和 O. Tippo, 1949)

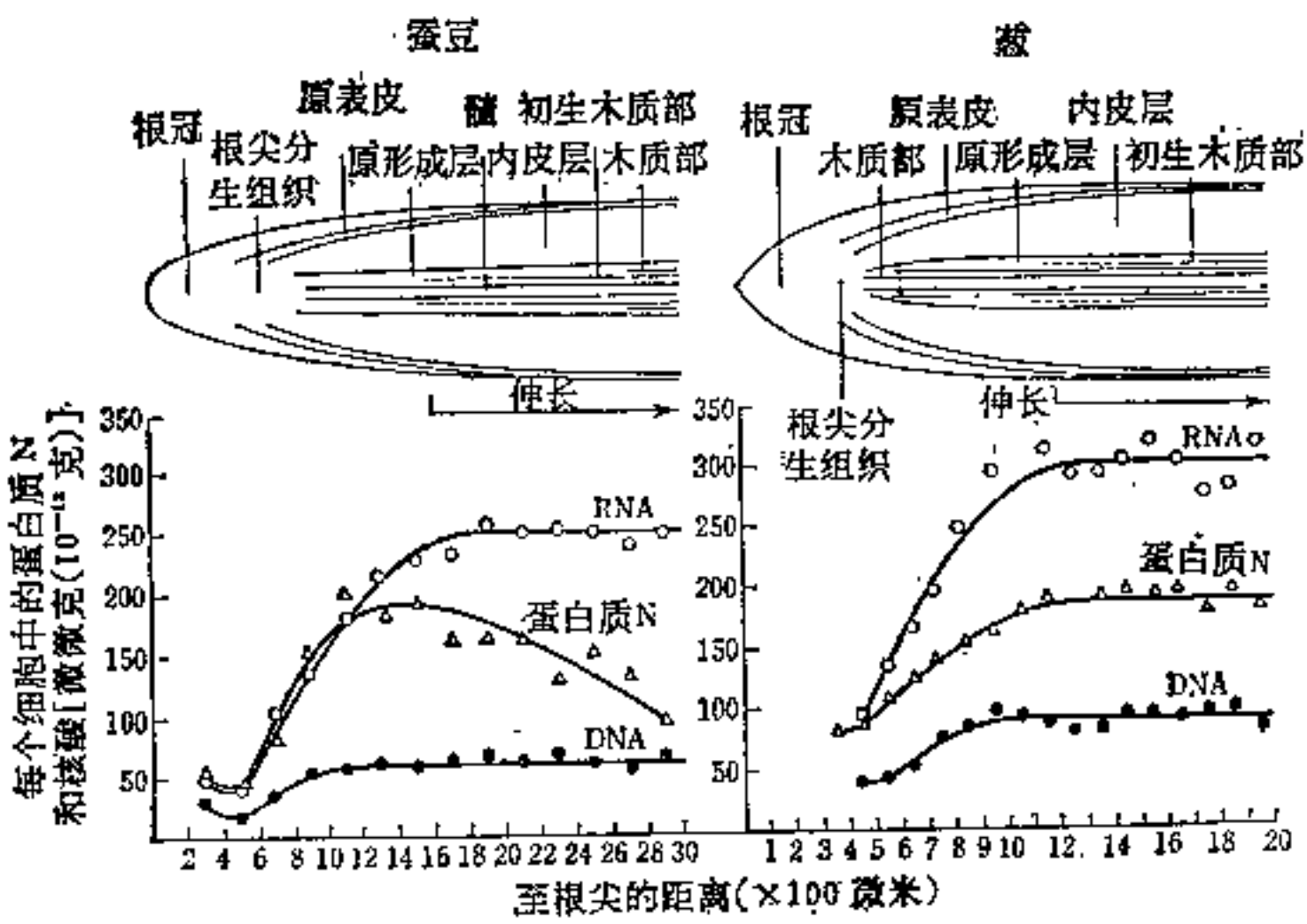


图 1.4　根尖结构及其主要组成的变化 (Jensen, 1958)[1]

China

的基部发展的过程，无需定时进行测定就可以沿轴同时观察到。例如，Jensen (1958)[1] 曾取根尖顺序做连续横切片测定核酸与蛋白质的合成，其结果相当于对某个细胞发育阶段进行了观测（图 1.4），这比在观测动物发育上具有不可想象的便利。

1.2 植物细胞的生长与细胞壁

植物细胞的生长是指细胞壁以内的容积进行不可逆的增

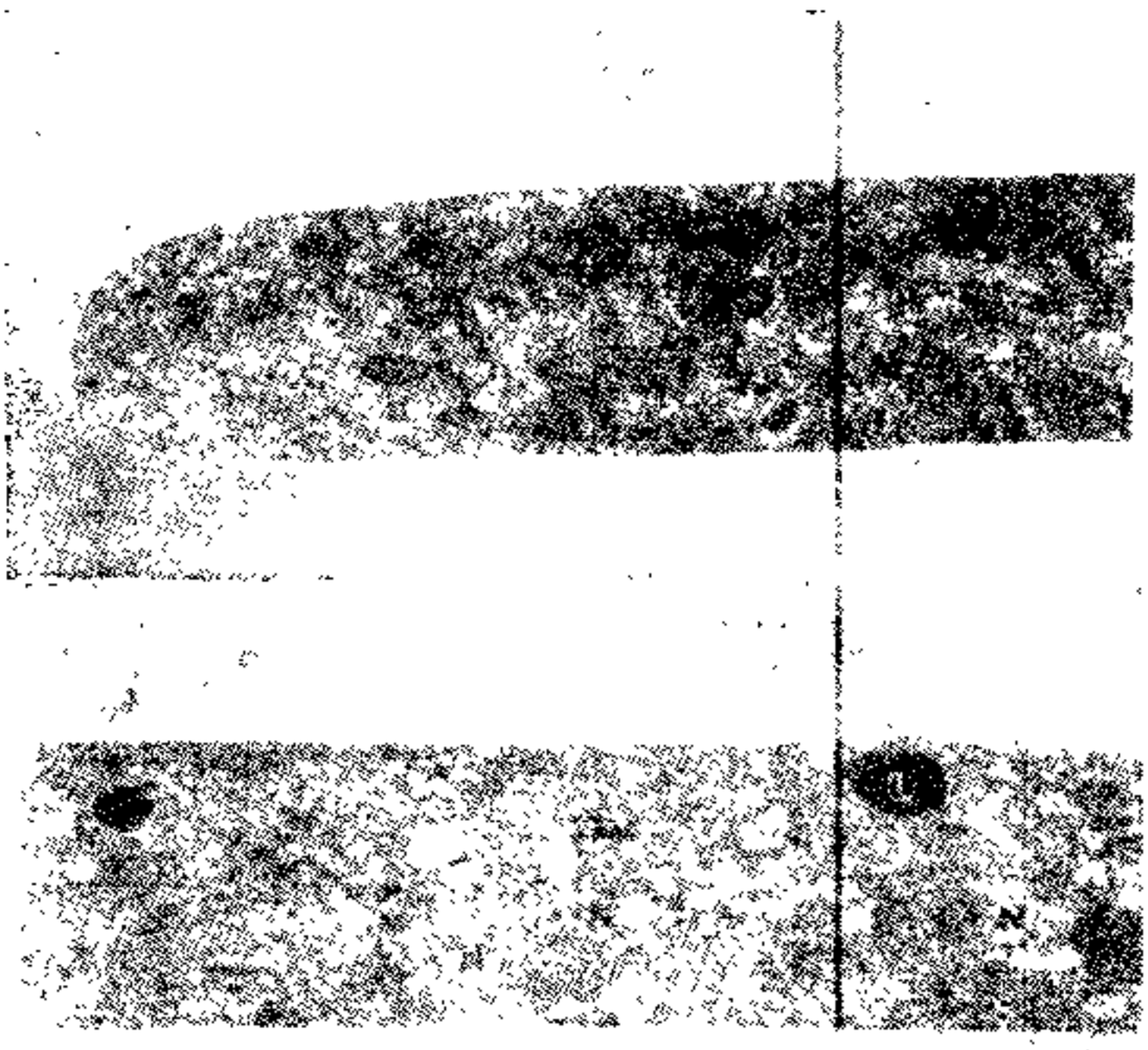
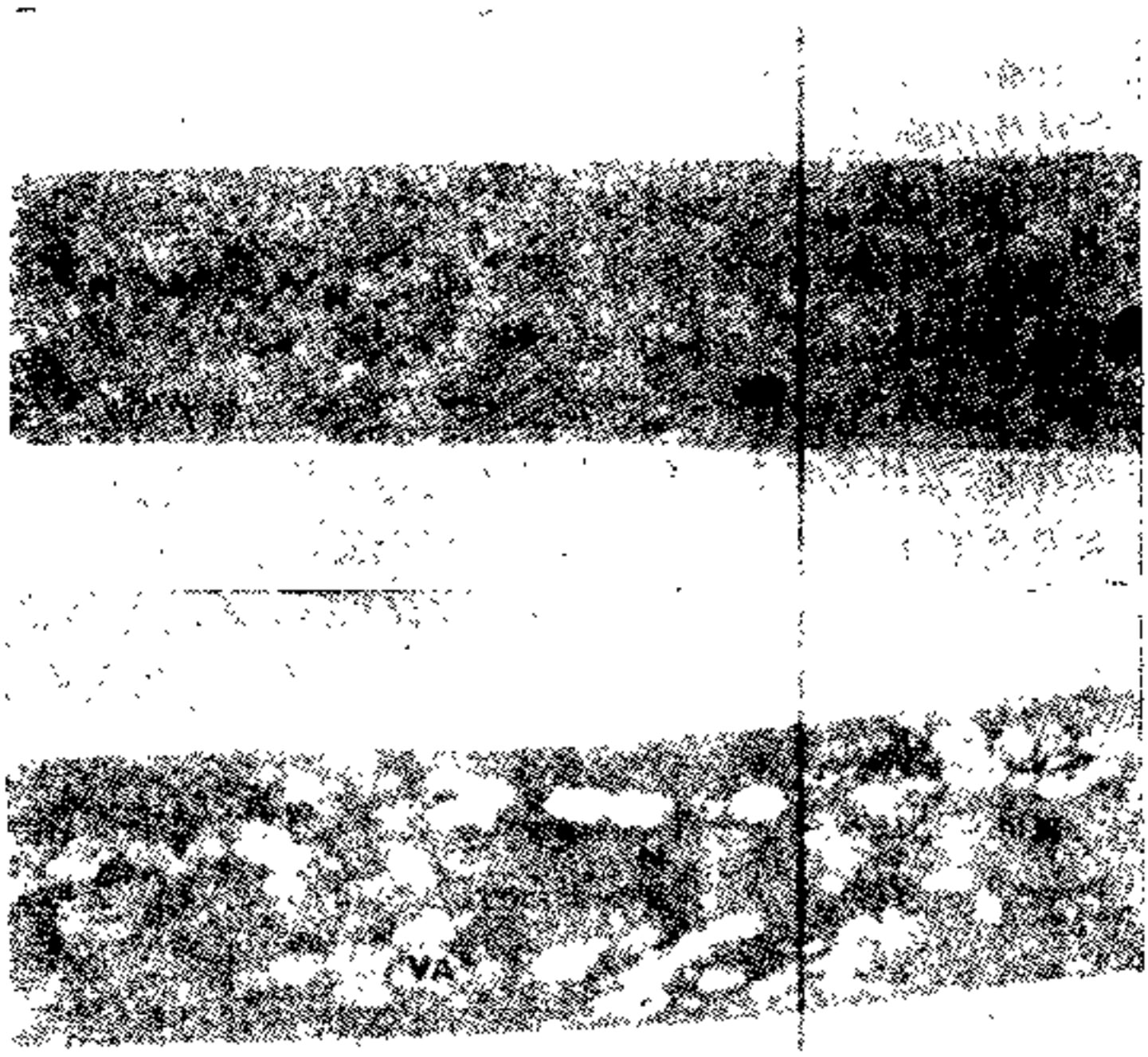


图 1.5 用电子显微镜观察绵腐霉菌

China

大。由于原生质的最外层是由半透膜组成，因此，如果没有任何阻碍的话，富含溶质的原生质就有不断吸水而使原生质膨胀的趋势，然而，细胞壁抵挡着原生质膨压，起着规范细胞自身大小的作用。成长细胞的膨压比真壁压约大 10%，细胞就以这样的状态维持着动平衡，这两种力量之差便是细胞壁伸长生长的动力(参阅第 4 章)。此外，细胞壁伸长的能力是决定生长速度的重要因素。目前，关于细胞壁的力学性质、特别是应力弛豫引起了重视[2]。例如，Maxwell 的模式中所显示的性质究竟与构成细胞壁的各种物质(参阅第 2 章)中的哪些



(*Pythium ultimum*) 菌丝尖端的纵切面[4]

相对应，如果我们能了解这一点，对于从分子水平来解开植物细胞生长的谜，可能会有很大帮助。假如由于木质化等促使细胞壁再次加厚以至失去力学上的延伸性质，细胞便不再能生长。但供给生长素就可以保持细胞壁的伸长能力(参考第4章第4.2节)。例如，切除黄化水稻胚芽鞘尖端，在生长素的产生及其极性传导停止之后数小时，在切剩下的胚芽鞘尖端，虽然可以再度形成生长素而恢复生长素流[3]，但胚芽鞘却永远停止了生长，这好象只在某段时间使水泥搅拌机停止转动，水泥就会永远凝固一样。这种性质暗示着细胞壁和生长素间的关系。在研究生长调节物的作用机理时，首先掌握细胞壁的各种物理化学性质也是重要的。

植物细胞在进行伸长生长时，并不限于细胞壁的所有部分都同样地延伸而增大体积，一般仅仅是在某特定部分进行新细胞壁的合成而生长，例如，根毛、花粉管、羊齿和苔藓的原丝体以及丝状的霉菌和藻类等的尖端生长都是典型的例子。作为生长动力的原生质膨压对细胞壁各个部位的压力应该都是一样的，为什么只有特定的部位才进行生长，这或是由于细胞壁发生了分化，或是由于细胞壁和原生质间的相互作用，其中必定有某些特殊机理。探索这些问题是极其有趣的，从这个意义出发，最近用电子显微镜研究尖端生长的超微结构变得甚为活跃(图1.5)。

然而，用放射自显影术观测燕麦的胚芽鞘幼嫩组织和蓝藻的茎细胞，看新形成的壁物质沉积的分布情况，得知它们大体上是全面均匀地进行沉积，这和尖端生长的细胞有显著不同。象这样来剖析生长问题往往是以细胞壁为基础的。

China

1.3 植物细胞的增殖方向与细胞壁

象植物这样由有细胞壁的细胞构成的生物（在第 1.1 节内已提过的），其细胞间的位置关系在个体发育时就已决定了。细胞如何聚集而完成形态建成的，这主要取决于细胞是以什么方向的分裂面（或纺锤体的方向）来进行分裂的。总之，向什么方向增殖新细胞以及细胞壁向什么方向伸长生长而引起了特异，这在植物发育的问题上同样极为重要。植物完全不同于动物那样在个体内可以有细胞的移动。由于植物细胞有细胞壁，相邻的细胞只要不进行分裂，就永远是相邻的。因而，如果分裂面的方向能够加以控制的话，就可以造出任意形状的植物体。事实正是如此，如取胡萝卜进行组织培养，在培养基内加入吲哚乙酸，细胞则呈单向排列地增殖，如果给与 2,4-D，则呈平面增殖[5]。又如，羊齿的原丝体在红光或弱光下，其顶端细胞仅在与生长方向相垂直的面上反复分裂形成丝状体；若在蓝光或强光下就进行二向分裂，这都是很早就知道的事实[6]。铁线蕨原丝体顶端细胞随光的波长、强度、照射时间以及光的方向等条件的改变，使其在任何时刻向任何方向进行分裂，这已成为可能的事了[7]（参阅第 4 章有关光形态建成的章节）。

细胞壁的存在不仅可以使我们正确地了解细胞增殖的历史过程，而且在有坚固结构的个体中，可依细胞所在的部位来判断该细胞的形态与机能。但是，如果从个体分离出来某个细胞的话，它的命运就完全不同了。自从 F. C. Steward 所作的著名实验以来，使人们相信：如果将所有植物的个别细胞分离出来，只要在十分完备的条件下，就有可能再度发生如胚所具备的分裂能力。细胞呈一排的暗绿卷柏的原丝体，仅尖

China

端细胞进行分裂，从第二到第五个细胞完全不分裂，这并不是除尖端以外的细胞不具备分裂能力，而是通常决定于细胞配列的位置。如若将尖端细胞（或与其相连的细胞）用外科手术切除，基部细胞立即同时开始分裂。但既使将基部若干细胞除去，也不致改变原丝体尖端生长的发育方式[8]（表 1.1）。因此在个体统一上，细胞在空间的配置具有极为重要的意义。但目前对支配这种现象的机理还不清楚。

表 1.1　暗绿卷柏五细胞期的原丝体的细胞切除手术[8]

实验时切除的细胞 顶端细胞 1 2 3 4 5	进行手术的个体数	手术之后，引起各原丝体细胞分裂的比例（%）				
		顶端细胞	第二个细胞	第三个细胞	第四个细胞	第五个细胞
对照	50	100	0	0	0	0
1	101	—*	94.0	26.7	50.4	75.0
1，2	78	—	—	66.6	65.4	39.7
1，2，3	69	—	—	—	84.0	40.5
1，2，3，4	50	—	—	—	—	100.0
5	49	100	0	0	0	—
4，5	50	100	0	0	—	—
3，4，5	69	100	0	—	—	—
2，3，4，5	78	100	—	—	—	—

* 表示该处细胞为手术所切除

1.4　分化与细胞壁

在植物个体发育中所看到的分化现象，无论是形态方面的还是机能方面的，或在从分子水平乃至器官水平，我们确实已了解到不少。其中尤为突出的可以说是细胞分化。而作为细胞分化，在植物中首先看到的是细胞壁结构的变化。原生质

China需要全本请访问 www.ertongbook.com