植物生理学讲座

科学出版社

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。

本卷系第四卷——生活周期的控制，从分子及细胞水平概括地介绍和分析了植物生活周期的控制问题。其中大量地涉及有关植物激素、光敏素及其他化学物质在控制机构中的作用。内容包括：生活周期的基本过程、形态建成的控制和生活周期的调节机构等三个部分。

本书可供植物学、生理学、农学、林学、药学等方面的研究工作者及高等院校的师生参考。

古谷雅树　宫地重遠　玖村敦彦　编集
植物生理学講座 Ⅳ．生活環の制御
朝倉書店，東京 1972

植物生理学讲座 第四卷
——生活周期的控制——
〔日〕古谷雅树　宫地重远　玖村敦彦　主编
王永潮　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

1976 年 4 月第一版　开本：787×1092　1/32
1976 年 4 月第一次印刷　印张：10 1/2
印数：0001—7,220　字数：235,000

统一书号：13031·404
本社书号：609·13—8

定价：1.10 元



China

执 笔 者

古谷雅树（东京大学理学院植物学教研室）
谷藤茂行（北海道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）
竹内郁夫（京都大学理学院植物学教研室）
长谷荣二（东京大学应用微生物研究所）
三原佐代子（东京大学应用微生物研究所）
市村辉宜（东京大学应用微生物研究所）
柴冈弘郎（东京大学理学院植物学教研室）
泷本敦（京都大学农学院应用植物学教研室）
宇佐美正一郎（北海道大学理学院植物学教研室）
藤伊　正（东京大学理学院植物学教研室）
中岛秀明（名古屋大学理学院生物学教研室）
尾田义治（东北大学农学研究所）
今关英雅（名古屋大学农学院生物化学控制研究站）

序

“生活周期的控制”这种提法，迄今为止在日语和欧美语中，大概都是很陌生的。但是植物和动物不同，无论在单倍体世代或双倍体世代中，个体发生都表现出复杂的生活周期。因此，了解各个种类所表现的生活周期是怎样进行的，如何从一个生活周期过渡到另一个生活周期，这对于植物生命本质的理解极为重要。这里不仅涉及到生长生理学和环境生理学的问题，也必然涉及到有机体的控制问题——这方面的研究，在广阔的生命科学的各领域中正在迅速发展着。为了使主题思想明确起见，没有使用“发育生理”，而采用了这一新颖的标题。

一个生活周期的进行，也就是生命本身的生存发展，是极其复杂的现象。为了剖析控制生活周期进行的机理，本书试将个体发育分成细胞的增殖（1.1节）、生长（1.2节）、分化（1.3节）几个基本过程来予以讨论。实际上，引起发育是由几个基本过程组合起来实现的，可是究竟是什么指挥机构使各种不同机理所控制的各基本过程，得以开展统一的个体发生，这是迄今还完全不了解的。但象藻类（1.4节）和菌类这类结构简单的植物，有关参与控制生活周期的因素，现已逐渐阐明。

自从有生命起源以来，生物只能在一定的环境条件的范围中生活，这种生活条件的幅度是极其狭窄的，但随着地球历史的发展，地球表面的条件也发生了巨大的变化。生物如果不能应付经常新生的条件，它们就不能生存下去，这就形成了生物进化，也就是成为创建新的生活周期的原动力，但本讲座

完全没有涉及到这个问题。此外，因为地球以一年的周期公转，环境发生了春、夏、秋、冬四季的变迁；由于以24小时周期的自转，发生了温度和阳光的昼夜交替。对于此种环境的变化，感觉和运动能力发达的动物，因能迅速地觉察险情，逃避到安全的地方，以保存其生命；另一方面，营地表固定生活的植物，由于不能移动，便发展了以休眠这种低级活性状态度过不利环境的生活方式（3.1节）。植物和环境之间的相互作用尚不仅如此。虽然动物的发育过程受基因控制的程度很大，而植物在控制生活周期中，能够积极利用由于地球的公转、自转而产生的环境条件的周期性的变化。亦即生长、分化和形态建成受环境因素，特别是受光和温度的支配程度很大，再者由于处在昼夜的明暗交替的现象中，似乎光周期性特别显著（第2.2节）。

植物和动物相比个体的统一性要差得多，然而决不能说成，由于对环境的依赖方面多，植物的控制机理都是被动的，完全缺乏主动性。通过种种现象来看，无疑地在植物内部有节奏性的存在，植物以自身的时钟机理，对同一外界刺激可以产生截然不同的反应，以保持体内的协调（3.2节）。此外，我们已经知道随着时间、年龄的增长，所发生的现象（3.3节）以及受到损伤时迅速发生反应，以保存个体的机理。

总之，在本卷与其说是努力叙述植物的生活周期控制的全貌，不如说是选择了当前认为重要的知识，并努力予以正确地介绍。关于这个领域的研究已逐渐有了头绪，使用这种形式把一些问题加以归纳，可能是有意义的工作，并且期望以此为指针，成为各个领域入门的开端。总之，可以说这个领域将来是有发展的、巨大的宝库之一。

古谷雅树

1972年4月

China 需要全本请访问 www.ertongbook.com

目　　录

序…… f

1.生活周期的基本过程……(谷藤) 1

1.1 细胞分裂的控制 …… 3

1.1.1 细胞周期 …… 4

1.1.2 DNA 和染色体的复制…… 6

1.1.3 DNA 合成的控制 …… 15

1.1.4 有丝分裂器 ……19

1.1.5 与分裂开始有关的控制机理 ……22

1.1.6 由非增殖性细胞向增殖性细胞的转换诱发分裂的诸因素…… 25

1.1.7 与分裂的进行过程有关的问题 ……28

1.1.8 分裂和能量 ……(和田)31

参考文献 ……32

1.2 细胞生长的机理 …… 36

1.2.1 生长现象的观测 ……36

1.2.2 细胞生长的原动力 ……38

1.2.3 细胞壁的生长 ……44

1.2.4 细胞生长的控制 ……55

参考文献 ……57

1.3 细胞分化 ……(竹内)59

1.3.1 细胞分化的标准 ……59

1.3.2 细胞分化的稳定性 ……63

1.3.3 细胞分化的过程 ……66

1.3.4 细胞分化的诸因素 ……69

1.3.5 结语 ……74

China

参考文献 ……75
1.4 藻类的生活周期……(长谷、三原、市村)75
1.4.1 无性生殖的控制 ……76
1.4.2 有性生殖的控制 ……90
1.4.3 结语 …… 106
参考文献 …… 106
2.形态建成的控制 ……(古谷) 112
2.1 不定根的形成……(柴冈) 113
2.1.1 在蒂曼和凯夫利之前 …… 113
2.1.2 蒂曼和凯夫利之后的成根素理论 …… 114
2.1.3 多因子控制理论 …… 116
2.1.4 多因子控制理论以后的成根素理论 …… 118
2.1.5 影响不定根形成的因素 …… 121
2.1.6 不定根形成的几个阶段 …… 129
2.1.7 尚未进行的重要工作 …… 135
参考文献 …… 135
2.2 花芽的分化 ……(瀧本) 138
2.2.1 光周期反应类型 …… 139
2.2.2 促进花芽形成物质的存在 …… 139
2.2.3 暗反应和成花素 …… 140
2.2.4 成花素的移动和寿命 …… 150
2.2.5 抑制成花物质 …… 153
2.2.6 芽中的变化 …… 155
2.2.7 植物年龄和花芽分化 …… 156
2.2.8 结语 …… 157
参考文献 …… 158
2.3 光形态建成 ……(古谷) 160
2.3.1 红光和远红光引起的可逆反应 …… 163
2.3.2 光敏素 …… 168
2.3.3 蓝光和近紫外光对菌类的作用 …… 175

China

2.3.4 蕨类植物的初期发生中蓝光的作用 …… 180
2.3.5 结语 …… 187
参考文献 …… 188
2.4 春化 ……(宇佐美) 189
2.4.1 一般性质 …… 190
2.4.2 春化和植物激素 …… 193
2.4.3 春化和代谢 …… 198
2.4.4 春化的若干问题 …… 201
参考文献 …… 204
3.生活周期的调节机理 ……(古谷) 206
3.1 休眠和解除休眠……(藤伊) 207
3.1.1 休眠的生物学意义 …… 207
3.1.2 芽的休眠形态 …… 208
3.1.3 芽休眠的诱导 …… 210
3.1.4 冬芽的休眠解除 …… 212
3.1.5 激素对休眠的控制 …… 215
3.1.6 种子的休眠和发芽 …… 218
3.1.7 低温处理解除种子休眠 …… 221
3.1.8 限制萌发的因素 …… 223
3.1.9 种子的休眠和抑制萌发物质 …… 231
3.1.10 休眠以及解除休眠和物质代谢 …… 233
3.1.11 休眠和呼吸 …… 237
参考文献 …… 238
3.2 内生节奏和生理钟 …… (中岛) 238
3.2.1 内生节奏的一般性质 …… 240
3.2.2 内生节奏和代谢 …… 251
3.2.3 结语 …… 260
参考文献 …… 262
3.3 生理的年龄 ……(尾田) 262
3.3.1 什么是个体的成熟 …… 264

China

3.3.2 叶的生理年龄和机能 …… 265
3.3.3 分枝性和生理年龄 …… 270
3.3.4 分生组织的生理年龄 …… 274
3.3.5 再论个体成熟和生理年龄 …… 278
3.3.6 结语 …… 283
参考文献 …… 284
3.4 损伤的生理……（今关）285
3.4.1 损伤的类型 …… 286
3.4.2 损伤的本质和生理响应 …… 290
3.4.3 植物的生化响应 …… 294
3.4.4 代谢活性的变动 …… 306
参考文献 …… 312
译后记 …… 316
索引 …… 317

1. 生活周期的基本过程

生活周期是指个体发生和生殖的交互返复的同时传递生命的全过程。其中有关将种的特征从一个世代传递到下一个世代的生物信息的传递机制，由于分子遗传学的惊人发展结果，最近已经弄得相当清楚了。但是，关于以生殖为开端的个体发育过程中的控制机理，还有很多地方是不了解的。因此，阐明个体发育中的控制机理是现代生命科学提出的重大课题之一，可以说是，现在是作为一个有兴趣的问题，在各个领域中开始了广泛的研究。

以病毒以及细菌开始的单细胞个体生物，细胞的增殖即为个体的增殖，所以不认为这里有个体发生的过程，而多细胞个体的生物必然有形态建成的现象。多数动物个体的建成只在双倍体世代中进行，单倍体世代中只以精子和卵存在，但是，与此相反，在植物界特别是藻类和菌类中了解得很清楚，个体发育在单倍体世代和双倍体世代中都能进行。

一个个体发育和下一个个体发育之间，以生殖细胞作为生命的渡桥。连结世代之间的生殖过程，普通是由单个细胞进行的，这一过程中有时也出现不具细胞壁的生殖细胞，如红藻类和粘菌类可发现变形虫样的细胞，其他如二毛菌类(Dicontomycophyta)、虫藻类、真菌类、褐藻类和绿藻类产生具鞭毛的、游泳于水中的生殖细胞。

通过这种复杂的生活周期，生命维持机构真正地显示出生命的本质特征，可以说生命本身就是完美的综合现象。那末应该用什么方法来阐明控制生活周期进行的机理呢？

China

作为对博物学的探索，是精细地观察周围的事物，将其原封不动地当作一个整体，来理解它所具有的复杂性和条件，进而构成理论，不论东方或西方，从古至今，学问都是用这种方法延续下来的。但是，从观察周围的事物出发，进而高度地抽象，最后找到一般的课题，可以说这种方法不一定有希望获得成功。莫如说，近代科学通过牛顿以来的进步，是最好的启蒙，全部舍掉自然现象中直接经验的东西，把这些东西还原成几个基本要素来研究，由此产生的领域得到显著的发展，这是历史的事实，从这个意义上来说，生命在自然现象中是要素论的方法最不适宜的对象。但尽管是生命现象，在本讲座的第一卷光合作用，第二卷代谢生理的领域中，仅以物质和能量作为前提的方法，导入此种领域是较快地做到了。然而，在植物生理学的各个领域中所讨论的发育生物学的现象，也可以说是对要素论的方法是最不适宜的对象。不待言，作数量研究的要素论的思想方法不是万能的，理解发育现象时认识类型这种思想方法十分重要。但对复杂的发育现象，仅仅是观察描绘下来，不一定是洞察其本质的捷径，作为近代生命科学的一个领域，在可能范围内，首先从要素论的立场出发，阐明发育的机理，以此当作入门不是没有意义的。

那末，个体发育中的基本过程是什么？不待言，根据各种不同的探索方法，答案可以是不同的。例如，从细胞水平上考虑时，生活周期的基本过程首先是细胞的增殖，细胞增殖后才有细胞的生长、分化。由于发生现象的特征是许多基本过程同时并进，并且保持整体的谐调，所以要分成几个基本过程来讨论，也许会丢掉某些控制机理。可是，若把整体作为整体来对待，肯定难以超越伽利略和牛顿所突破的难关。

象动物这种统一性强的生物的发育把它分解成几个基本过程来研究困难是很多的，幸而植物在这点上，由于有下述若

China需要全本请访问 www.ertongbook.com

干理由，能够比较容易地在细胞水平上，独立地研究它的基本过程。例如，由于顶端的生长，产生轴状的结构，分别在不同的空间部位发生细胞的增殖、分化、生长等(第 3 卷，图 1.4)，由于把环境中物理的、化学的条件作为信号来利用，能够只引起特定的基本过程发生(本卷，第 2 章)。此外，通过本卷能够看到各种各样的例子。

本章从剖析生活周期的控制机理入手，来学习有关细胞分裂、生长、分化等基本过程的已知知识，来探讨问题之所在。所以，用藻类为例，作为对有关生活周期进行的控制问题上的生理学的探讨。

1.1 细胞分裂的控制

生活周期中细胞增殖是由分裂引起的，细胞是借什么机构分裂，以及其分裂受什么机构的抑制，这个重大问题，很久以来尽管许多研究者参与了研究，用电子显微镜作了显微结构的观察，用射线自显影术和生物化学这些近代技术进行了探讨，可以说只是逐渐有了头绪。

有关细胞分裂机理问题，可进一步分成几个问题来讨论。多细胞生物的细胞分为两个类群，一为保持经常分裂能力的增殖性细胞集团；另一类为已经分化，并且不具分裂能力的非增殖性细胞。新生的细胞属于哪一种类型，应该是决定于细胞中存在的有关控制机理。其次，为了方便起见，将与分裂本身有关的控制机理分成两段，一是到分裂开始前的一段；一是分裂活动和分裂终止的一段。此外，与生殖有关的减数分裂是普通体细胞转化而来的呢？或者好象是附加了某些东西而获得的印象？但“引起减数分裂的机理是什么”这个问题，因为已经有了很好的论述[1-3]，限于篇幅而只得割爱了。

China

追踪最近研究的进展时，了解到生物化学方面的研究所占的比重增加了。由于细胞同步分裂系统的使用，而使用生化方法研究分裂以及分裂前过程成为可能。自然的同步分裂的例子在花粉母细胞和初期的胚乳组织当中可看到，但除开这少数例外，其它几乎都没有。同步分裂系统是以细胞培养技术的发展为基础，经人为的处理而获得的。迄今为止所建立的这类系统，以动物细胞占绝大多数，此外细胞的增殖也反映出是癌细胞的重要特性之一。关于细胞增殖的最近研究状况，大部材料是动物细胞，在本项中尽可能采用高等植物的研究，但限于上述理由，也不得不多介绍一些有关动物细胞的研究。

1.1.1 细胞周期

若单细胞生物的营养供给无问题时，原则上分裂和生长可以反复进行。高等植物的根端和茎端的分生组织是增殖细胞集团。但分裂产生的子细胞的发展具有一个分歧时刻，即一部分转化为非生殖性的永久组织细胞；另一部分转化为还保有分裂能力的细胞。新生的子细胞再分裂成两个细胞的期间，称之为细胞周期(或称分裂周期)，把非增殖性细胞所表现的非增殖期也包含在内，则称之为生活周期。

1.1.1.1 高等生物的细胞周期

分裂期(mitotic phase)就是指伴随着细胞结构发生明显变化的同时，分成两个子细胞的过程，在细胞周期中是很短的时期，此外的时间称为分裂间期。从形态学的观察出发，认为是处在休止期的间期，但从代谢的角度观察时，实际上比分裂期更为活跃。作为遗传信息表现具体现象的蛋白质合成和信使 RNA (mRNA)的合成，以及核糖体 RNA(rRNA) 和转移

China

RNA(tRNA)的合成等在间期也是活跃的。1953年,Howard和Pelc[4]用射线自显影技术已经阐明,核DNA的合成也正好在间期的中间。从DNA合成的观点出发,将间期分成三个时期,即DNA合成期(S期),到DNA合成开始为止的时期(G_1期),DNA合成终了后到细胞分裂的时期(G_2期)。各期的持续时间依细胞的种类、环境条件等有所变化,但一般说来,表现出该种的特有类型(图1.1)。

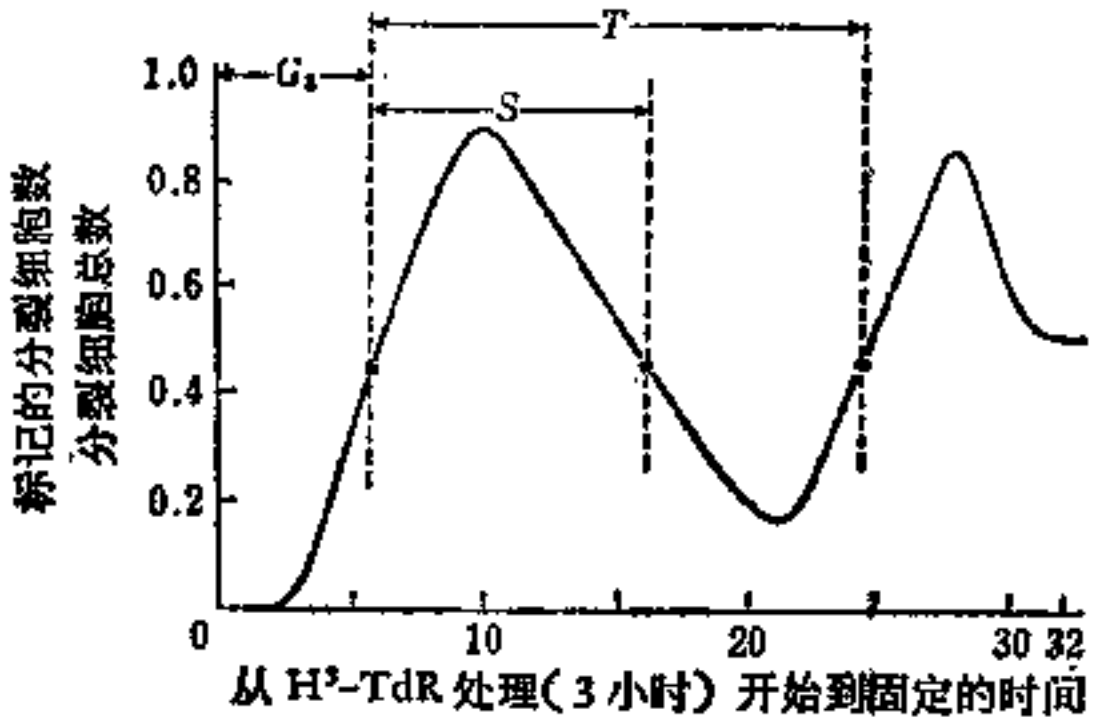


图 1.1 蚕豆根端细胞的细胞周期(引自Evans和Scott)[5]
将根浸入H^3-TdR(胸腺嘧啶核苷)中3小时,从处理开始到32小时的不同时间固定根端,进行射线自显影。各标本中只观察分裂期细胞,取得标记细胞的频率。从H^3-TdR的处理时间开始到标记的分裂细胞出现的时间,表示G_2期的长度。实际上,以标记的分裂像频率的50%点作为G_2期的平均时间。最初的峰,其曲线上升部的中点和曲线下降部的中点之间的时间为S期的平均时间,第1个峰和第2个峰的上升曲线的中点之间的长度,相当于一次细胞周期的全期间T。并且,在此标本中,分裂像的频率大约为全细胞的10%。这里确定了M的期间为$T\times 1/10$。蚕豆,$T=19.3$,$G_2=4.9$,$S=7.5$,$M=2.0$,$G_1=T-(G_2+S+M)=4.9$小时。

1.1.1.2 非增殖性细胞的实态

根据分化组织中的细胞机能,即与蛋白质合成有关的机能来说,非增殖性细胞核DNA所负担的任务,如果认为是起

China

着作为保证 mRNA 合成的模板作用，这种看法是恰当的。因此，DNA 在原则上是不倍增的。非增殖性细胞由于某些刺激重新进入细胞周期的情况是有的，这时，一般是先有 DNA 的合成，而后进入细胞分裂。由此可见，这种非增殖性细胞是处在 G_1 期[6]。但是有的报告指出[6,7]，也有不经 S 期就重新进入分裂的细胞。虽然是 G_2 期但成为非增殖性的事实，表明了尽管完成了 DNA 的复制，细胞也不一定进入分裂。

1.1.2 DNA 和染色体的复制

1.1.2.1 分裂间期细胞核的染色体结构

这里略去了核结构的全面说明，只提出与分裂关系密切的染色质丝(chromatin fiber)。

1. 染色质丝

根据组织化学和显微光谱学的研究，认为染色质丝的主要成分是 DNA 和组蛋白（碱性蛋白），从豌豆的发芽胚[8]和仔牛胸腺核[9]中提取出的染色质，确定了它的化学组成（表 1.1）。

表 1.1 分离染色质的化学组成

材　　料	DNA (%)	RNA (%)	碱性蛋白(%)	非碱性蛋白(%)
豌豆幼胚	24	12	27	37
〃	31	18	33*	18
仔牛胸腺				
异染色质	39	1	39	21
常染色质	32	4	29	35

* 组蛋白。

另一方面，根据电子显微镜的观察，确定了染色质的最小

China

单位实体和它的粗细。但在用超薄切片法的阶段，从主张直径约50Å (1 Å＝10^{-8}厘米)到500 Å 的人都有，持有各种不同见解[10]。最近开展的所谓界面展开法，即将材料薄薄地在水和空气的界面中展开，这方面的研究取得显著的进展。Birnstiel 和 Hyde[11] 拍摄了从豌豆提取的染色质的电子显微镜照片，报告其粗细为35—45 Å。另外 Ris[12]主张，蝾螈的红血球染色质的粗细为200—250 Å 的纤维卷曲成的螺旋状。但认为这是一根100 Å 的纤维局部的曲折而形成二重的结构。DuPraw[13]认为蜜蜂胚的染色质也同样是平均为230—250 Å 的纤维丝，但牵引的部分变得很细，用胰蛋白酶处理后残留下23—26 Å 的丝，再用 DNA 酶（DNA 水解酶)进行消化，根据这些实验结果，主张染色质丝的基础是组蛋白结合到 DNA 双螺旋分子 (Watson-Crick 分子) 之上的丝，它再卷曲为230—250 Å 粗细的螺旋(图 1.2,*a*)。

2．异染色质和常染色质

根据细胞的种类，染色质丝在核内不一定是均匀分散的。虽然在光学显微镜水平，多区分为碱性染料浓染的部分，即异染色质和染色淡的常染色质部分。面电子显微镜观察时[14]，前一种染色质凝集缩短；面后者松弛扩展。此种结构特点的意义是在遗传密码转录过程中，两者有所不同。即在异染色质部分合成 mRNA 的活性低[14]。这就表明 DNA 作为起着转录模板作用时，染色质丝必须扩展。这也适用于两栖类卵母细胞中灯刷状染色体的绳索状的形成[15] 和昆虫唾液腺染色体的膨大化的情况[16]。在间期和分裂前期的核中所见的浓染部分，到分裂中期染色质组成染色体结构时，则通常与其他常染色质部分不能区分。

3．染色质丝和核膜的结合

过去对染色质在间期和前期与核膜相结合的情况就有人

China

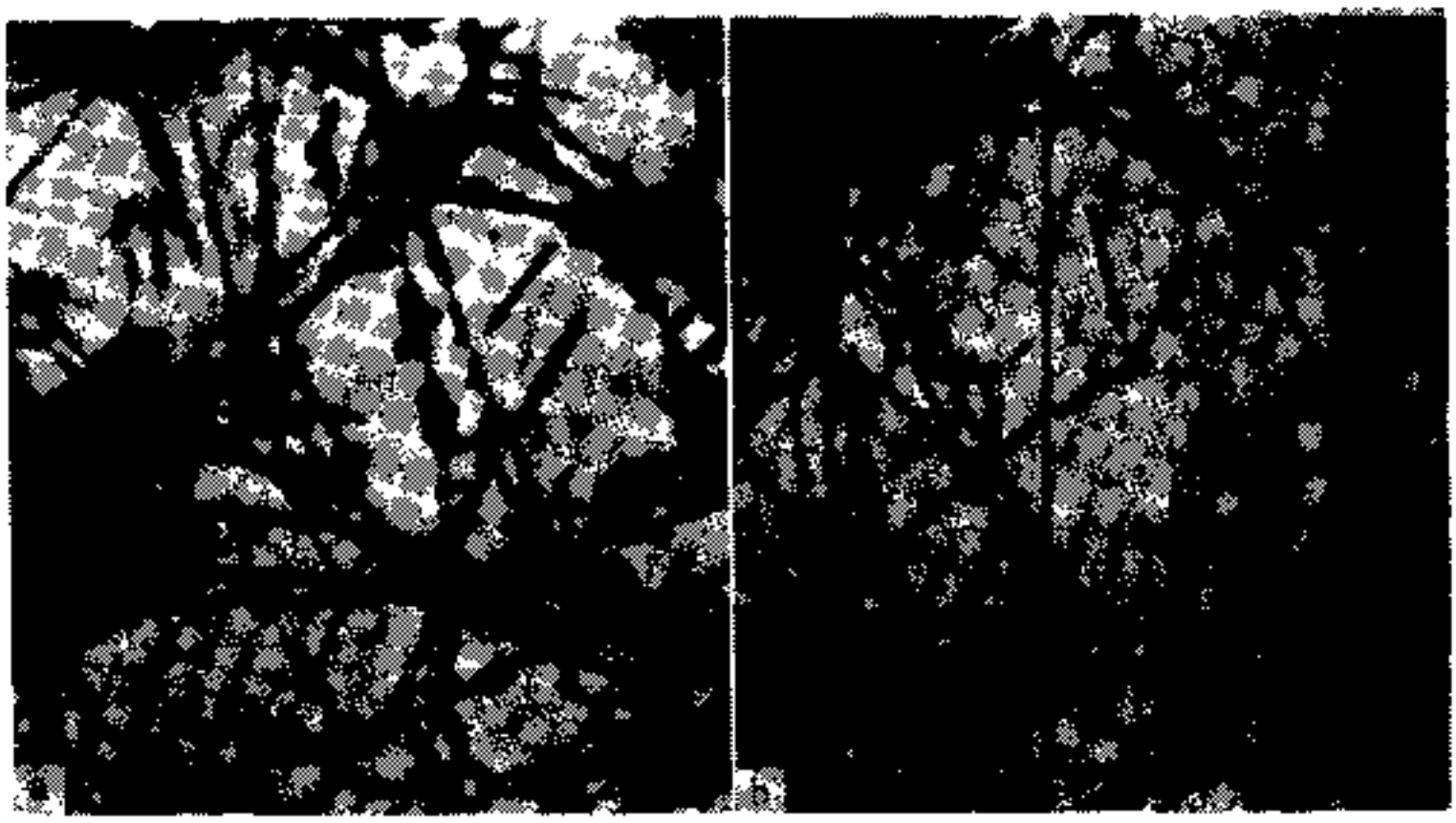


图 1.2　蜜蜂的间期核的染色质丝(引自 DuPraw[13])
a. 表明直径 230—250 Å 的染色质丝是核染色质的主要成分；
b. 表示 230—250 Å 的染色质丝附着于核膜。

报道过[17,18]。但是，不用说光学显微镜，就是用电子显微镜观察时，囿于以切片为材料，证明结合的普遍性是十分困难的。最近由于DuPraw[13]用界面展开法，将核展开，显示出染色质丝附着在核膜以及膜孔的环部(图 1.2 *b*)。

1.1.2.2　分裂期染色体的结构

1．光学显微镜水平的构成单位

在分裂前期变成粗面短的染色质块，在中期变得最粗，染色体的缩短也达到极限。染色体是以核蛋白为主体的染色线卷曲成螺旋形，周围围以基质形成的(图 1.3)。一根染色体究竟是由几根染色线所组成，很久以来就是一个争论的问题，因为在前期染色体已经纵裂为 2，所以前期、中期的染色体是由两根染色单体所组成。而各个染色单体是由两根半染色单体合在一起的。虽然很少直接看到这种结构[19]，但用胰蛋白酶处理的染色体像可以显示出来[20]。在后者的情况下，可以

China需要全本请访问 www.ertongbook.com