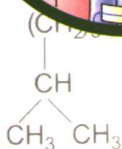
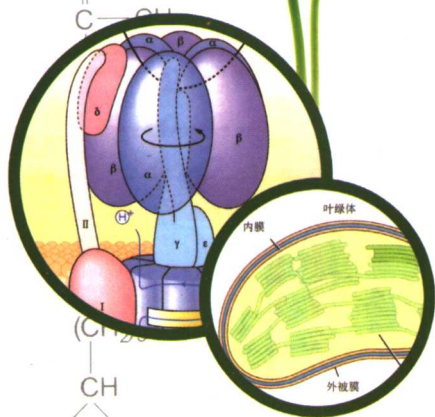
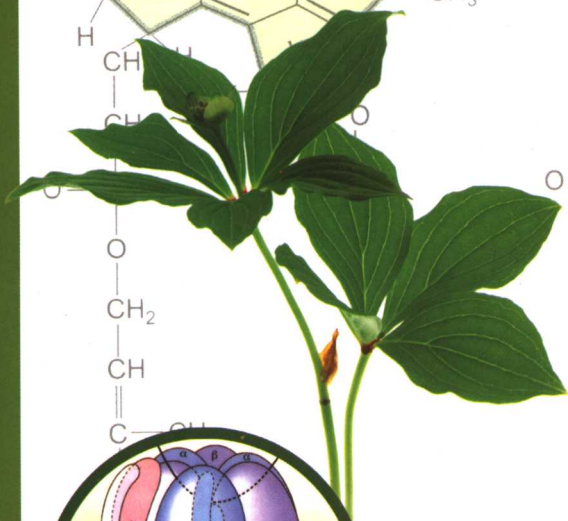
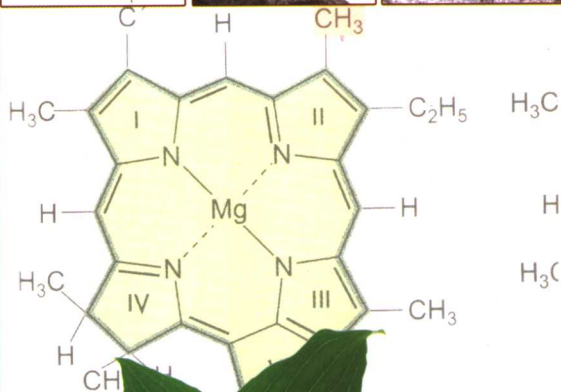
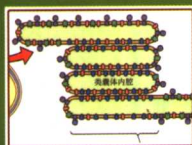


植物生理学

下册

丁国华 池春玉 编著
黑龙江教育出版社



叶绿素a

植 物 生 理 学

(下册)

丁国华 池春玉 编著

黑龙江教育出版社

图书在版编目(CIP)数据

植物生理学/丁国华,池春玉编著. —哈尔滨:黑龙江教育出版社,2006.7
ISBN 7-5316-4624-2

I. 植... II. ①丁...②池... III. 植物生理学-师范大学-教材 IV. Q945

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2006)第 077492 号

植物生理学

ZHIWUSHENGLIXUE

丁国华 池春玉编著

责任编辑	徐永进
封面设计	神龙公司设计中心
责任校对	夏 为
出版发行	黑龙江教育出版社 (哈尔滨市南岗区花园街 158 号,150001)
印 刷	哈尔滨太平洋彩印有限公司
开 本	850 × 1168 毫米 1/32
印 张	20.5
字 数	500 千
版 次	2006 年 8 月第 1 版
印 次	2006 年 8 月第 1 次印刷
书 号	ISBN 7-5316-4624-2/G·3524
定 价	36.00 元(上、下册)

前 言

“植物生理学”是高等师范院校生物类专业的主干专业必修课,其许多教学内容在中学生物教材中出现,因此加强“植物生理学”的教材建设和教学方法的研究,强调相关的教学内容,对培养合格的中学生物教师具有重要意义。“植物生理学”还与农业生产实践和人们的日常生活关系密切,对提高学习者的生活本领和生物学素质有重要作用。

本书总结了编者多年的教学经验,在编写上力求体现植物生理学学科的最新发展,突出与中学生物相关的教学内容,充实与农业生产实践和人们日常生活密切联系的事例分析。为方便教学,本书分上下两册,上册包括绪论在内共八章,下册五章。每章之前列出了该章的知识重点和难点,每章的结尾附加了一定量的复习思考题。此外,本书还在历年实验教学的经验基础上,选编了25个实验,分别附加在相应的各章之中。

本书的编写还参考和引用了当前公开出版的比较有影响植物生理学教材的一些内容,在此深表感谢。

本书在编写过程中得到了学校领导和同事的许多帮助和支持,其中彭一良老师帮助绘制了二十余幅插图,在此表示感谢。由于编者水平所限,存在一些错误和不妥,敬请各位读者批评指正。

编者

2006年6月24日

目 录

下 册

第八章 植物生长物质	(1)
第一节 生长素类	(3)
第二节 赤霉素类	(17)
第三节 细胞分裂素类	(25)
第四节 脱落酸	(32)
第五节 乙烯	(39)
第六节 植物激素间的相互关系	(44)
第七节 其它植物生长物质	(47)
复习思考题	(57)
实验 8-1 生长素对根、芽生长的不同影响	(57)
实验 8-2 赤霉素对 α -淀粉酶的诱导形成	(59)
实验 8-3 细胞分裂素对萝卜子叶的保绿作用	(61)
实验 8-4 乙烯对果实的催熟作用	(62)
第九章 植物的营养生长	(63)
第一节 种子的生理	(64)
第二节 植物生长的细胞学基础	(77)
第三节 植物生长的基本特性	(91)
第四节 影响植物生长的环境条件	(105)
第五节 植物运动	(111)
复习思考题	(121)
实验 9-1 种子活力的快速测定	(122)
第十章 植物的生殖生理	(126)
第一节 春化作用	(127)
第二节 光周期现象	(137)
第三节 花器官形成及性别分化	(158)

第四节 授粉受精生理	(168)
复习思考题	(183)
实验 10-1 微量元素硼对花粉萌发和花粉管生长的影响	(184)
第十一章 植物的成熟和衰老生理	(186)
第一节 种子的发育和成熟生理	(186)
第二节 果实的生长和成熟时的生理生化变化	(193)
第三节 植物的衰老生理	(198)
第四节 器官脱落生理	(210)
复习思考题	(215)
实验 11-1 DNS 比色法测定还原糖	(215)
第十二章 植物的逆境生理	(218)
第一节 逆境生理概论	(218)
第二节 冷害生理与植物抗冷性	(229)
第三节 冻害生理与植物抗冻性	(235)
第四节 热害生理与植物抗热性	(243)
第五节 旱害生理与植物抗旱性	(248)
第六节 涝害生理与植物抗涝性	(257)
第七节 盐害生理与植物抗盐性	(261)
第八节 病害生理与植物抗病性	(267)
第九节 抗虫生理与植物抗虫性	(274)
第十节 环境污染伤害生理与植物抗性	(276)
复习思考题	(285)
实验 12-1 电导法测定植物组织抗逆性	(286)
实验 12-2 植物组织游离脯氨酸含量的测定	(290)
实验 12-3 植物组织中丙二醛含量的测定	(293)
实验 12-4 超氧化物歧化酶活性的测定	(295)
全书参考文献	(299)

第八章 植物生长物质

·知识要点·

植物激素的概念;植物激素的生理作用及作用机理;植物生长调节剂的概念及其在农业生产上的应用。

·知识难点·

生长素、赤霉素、细胞分裂素、脱落酸和乙烯的作用机理。

植物生长物质(plant growth substances)是指具有调节植物生长发育的一些生理活性物质。植物生长物质包括植物激素和植物生长调节剂两大类。

植物激素(plant hormones 或 phytohormones)是指在植物体内合成的,并能经常从产生部位输送到其它部位,对生长发育产生显著作用的一类微量($< 1\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)有机物。

植物激素这一名词最初是从动物激素借用过来的。尽管动物激素与植物激素具有某些相似之处,但是由于动物、植物的基本结构和生长方式大不相同,它们的作用方式和生理效应差异显著。例如,动物激素具有很强的专一性,并有产生激素的特殊腺体和明确的“靶”器官,且表现出单一的生理效应。而植物既没有产生激素的特殊腺体,也没有明显的“靶”器官。植物激素能在植物体的任何部位起反应,且同一种激素可有几种不同的生理功能,不同的激素还有相互重叠的功能。

从以上植物激素的概念我们可以知道,植物激素具有以下三大特点:第一,内生性(又称内源激素)。是植物生命活动过程中的

正常代谢产物。第二,具有可移动性。由某些器官获组织产生后可运到其它部位而发挥调控作用,运转的方式与速率随激素的种类而异,也随植物与器官的特性而异,在特殊的情况下植物激素在合成部位也有调控作用。第三,微量高效的调节性。这类物质既不是植物体的结构物质,也不是营养物质。仅以低浓度对代谢过程起调节作用,通常植物激素在极低的浓度($1\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)下就产生明显的生理效应。

植物激素的研究是在 20 世纪 30 年代从生长素的研究开始的,50 年代又确定了赤霉素和细胞分裂素,60 年代以来脱落酸和乙烯又被列入植物激素的名单中,目前,大家公认的植物激素共有五大类,包括生长素类、赤霉素类、细胞分裂素类、脱落酸和乙烯。一般来说,生长素类、赤霉素类、细胞分裂素类是促进生长发育的激素,乙烯主要是一种促进器官成熟的激素,脱落酸是一种抑制生长发育的激素。近二十年还发现,至少有油菜素甾体类、多胺、茉莉酸类和水杨酸类等天然物质对植物的生长发育发挥着多方面的调节作用。植物在上述激素的综合影响下发生强烈的生理、生化与形态反应。

植物生长调节剂(plant growth regulators)是指人工合成的具有类似植物激素生理活性的一类有机化合物。这类物质能在低浓度($1\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)下对植物生长发育表现出明显的促进或抑制作用,包括生长促进剂、生长抑制剂、生长延缓剂等。植物生长调节剂分为两类,一类是分子结构和生理效应与植物激素类似的有机化合物,如吲哚乙酸、吲哚丁酸等;另一类是结构与植物激素完全不同,但具有类似生理效应的有机化合物,如萘乙酸、矮壮素、三碘苯甲酸、乙烯利、多效唑等。在未来的现代农业,植物生长物质将与化肥、农药一起成为必需的三大类物质。

除了植物激素外,植物体内存在着的一些次生化合物是天然的生长抑制物质。如酚类物质中的酚酸、肉桂酸族,苯醌中的胡桃醌等,它们对植物的生长发育起着抑制作用。

第一节 生长素类

一、生长素的发现与化学本质

生长素(auxins, AUXs)是最早发现的一种植物激素。1880年,英国的达尔文父子(Charles Darwin)研究了金丝雀藜草(*Phalaris canariensis*)可向光弯曲生长,即向光性现象。达尔文父子的工作标志着植物激素研究的开端。达尔文父子在进行金丝雀藜草胚芽鞘的向光性实验时,发现在单侧光的照射下,胚芽鞘会向光弯曲;如果切去胚芽鞘的尖端或在尖端套以锡箔小帽,即使是单侧光照胚芽鞘也不会向光弯曲;如果用单侧光只照射胚芽鞘尖端而不照射胚芽鞘下部,胚芽鞘仍会向光弯曲。据此达尔文父子在1880年出版的《植物运动的本领》一书中指出:胚芽鞘产生向光弯曲是由于幼苗在单侧光照下,产生某种影响,从上部向下部传递,造成背光面和向光面生长快慢不同。

20世纪初,丹麦的博伊森-詹森(Boysen-Jensen)和匈牙利的帕尔(A. Paal)两位科学家通过实验证明:达尔文的所谓“影响”是可以透过凝胶片的,胚芽鞘顶端可以扩散的化合物具有促进生长的效应。

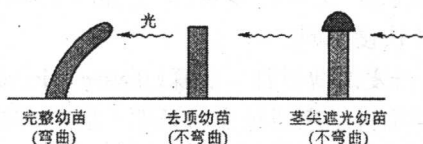
1928年荷兰的温特(Went,当时他作为研究生在其父亲的实验室里工作)用琼脂收集自燕麦胚芽鞘尖端输出的生长物质,然后把琼脂切成小块,放在去顶胚芽鞘的一侧,该胚芽鞘即使在黑暗中也会向没有琼脂块的一侧弯曲,其弯曲程度在一定限度内与收集的生长物质的量呈正相关;如果将这些琼脂小块放置在切去鞘尖的燕麦胚芽鞘上,这个胚芽鞘的生长就会和完整的胚芽鞘的生长完全一样,相反如果放置的是一块未放过鞘尖的琼脂小块,切去尖端的胚芽鞘就很少伸长。根据这个原理,温特创建燕麦试法,定量测定生长素含量,推动了植物激素的研究。由上述实验证明,促进

生长的影响可以从鞘尖传到琼脂,再传到去顶的胚芽鞘,这种影响确是化学本质,从而证实了达尔文的设想。温特将其称为生长素。生长素“auxin”(希腊词)表示“增加”的意思。

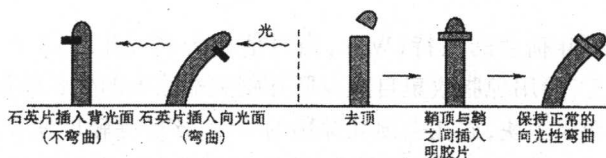
1934年,荷兰的科戈(Kogl)等人首先从人尿中提取出了吲哚乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)结晶,其分子式是 $C_{10}H_9O_2N$, 分子量为 175.19。几乎同时,IAA 也从酵母抽提物中得到分离(图 8-1)。

生长素是指包括吲哚乙酸在内的具有和吲哚乙酸同样的生理作用的化合物。或是对在作用上或结构上类似于吲哚乙酸的一类物质的统称。现已证明,吲哚乙酸是植物中普遍存在的生长素,由于它是第一个被发现的植物内源激素,也是第一种生长调节剂,因此,人们习惯上把 IAA 代表生长素。高等植物体内的天然生长素除了 IAA 外,还有 4-Cl-IAA(4-氯吲哚乙酸)、PAA(苯乙酸)等(图 8-2)。

A. Darwin 的向光性实验(1880)



B. Boysen-Jensen 的实验(1913)



C. Paal 的实验(1919)



D. Went 的实验(1928)

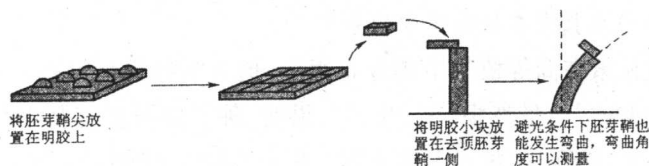


图 8-1 生长素发现的一些关键性试验

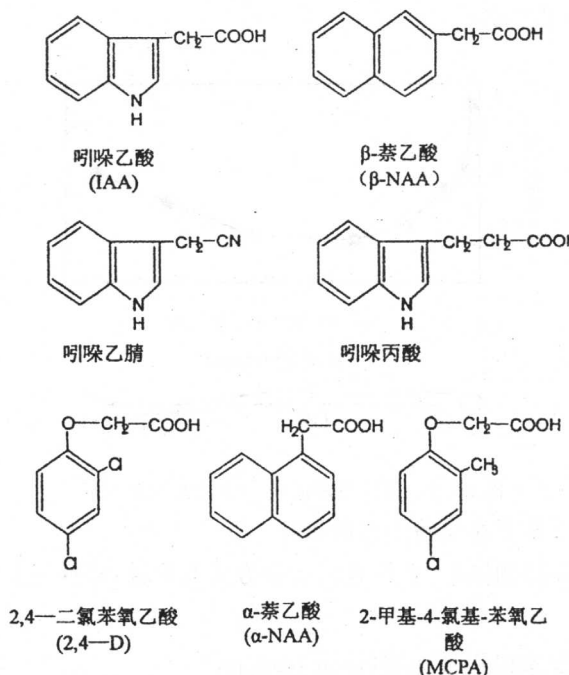


图 8-2 几种生长素类化合物的分子结构

二、生长素在植物体内的分布与运输

(一) 生长素在植物体内的分布

生长素在高等植物中的分布很广,但含量甚微,通常在 $10 \sim 100\text{ng} \cdot \text{gFW}^{-1}$ 。虽然根、茎、叶、花、果实、种子以及胚芽鞘中都存在生长素,然而,生长素大部分集中在生长强烈、代谢旺盛的部位,例如胚芽鞘、幼嫩的果实与种子、芽与根尖的分生组织、形成层,禾谷类的居间分生组织等。衰老的组织或器官中生长素的含量则明显降低(图 8-3)。

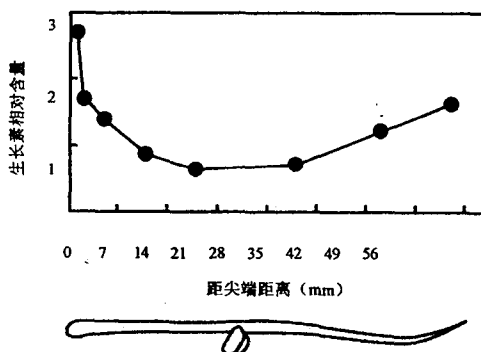


图 8-3 黄化燕麦幼苗中生长素的分布

(二) 生长素在植物体内的运输

在高等植物体中,生长素的运输方式有两种:极性运输和非极性运输。

1. 生长素的极性运输(polar transport)

(1) 生长素的极性运输

所谓极性运输是指生长素只能从植物体的形态学上端运向形态学下端,而不能向相反的方向运输的现象。植物体内赤霉素、细胞分裂素、脱落酸和乙烯这四种激素在运输上无此特点。生长素

的极性运输可通过实验证明,当把含有生长素的琼脂小块放在一段切去头尾的燕麦胚芽鞘的形态学上端,把另一块不含生长素的琼脂小块接在下端,不论是顺重力方向还是逆重力方向放置,过些时间,下端的琼脂中即含有生长素,即生长素均从形态学的上端运向下端。反之,如果将这一段胚芽鞘颠倒过来,把形态学的下端向上作同样的实验,不论是顺重力方向还是逆重力方向,生长素则不向下运输。

生长素的极性运输是一种主动运输过程。其原因有以下四点:第一,生长素的运输要消耗能量,由呼吸供给。当缺氧、高温、低温或呼吸抑制剂(如氟化钠、碘乙酸)存在时,均会抑制生长素的极性运输。第二,生长素能逆浓度梯度运输,即当基部生长素的含量高于顶端时仍可继续向基部运输。第三,生长素的极性运输速度比物理扩散约大 10 倍。第四,某些化合物可能成为生长素极性运输的抑制剂。如,2,3,5 - 三碘苯甲酸、萘基邻氨甲酰苯甲酸能抑制生长素的极性运输。

生长素在植物体内的极性运输仅局限于胚芽鞘、幼茎及幼根的薄壁细胞之间,运输距离短,单方向,运输速度仅约 $5 \sim 20 \text{mm} \cdot \text{h}^{-1}$;极性运输产生了 IAA 的梯度分布,引起极性发育现象,如向性、顶端优势和不定根形成等。IAA 极性运输是由某些载体介导的主动运输。

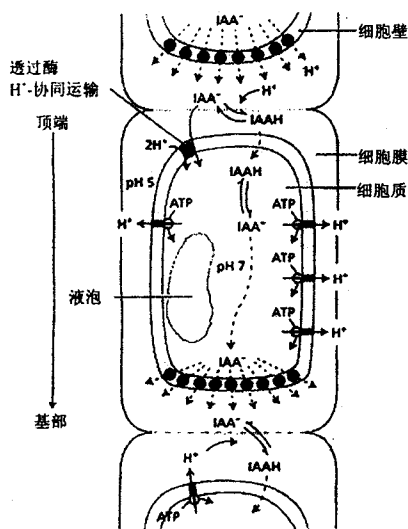


图 8-4 IAA 极性运输的化学渗透学说图解

(2) 生长素的极性运输机理

对于生长素的极性运输机理,目前还不十分清楚。其关键是生长素如何进入一个细胞,又如何离开这个细胞。目前主要用戈德史密斯(Goldsmith)提出的化学渗透学说(chemiosmotic theory)来解释。学说的要点是:细胞顶部的胞质溶胶中的 IAA⁻ 通过细胞下端质膜上的 IAA 输出载体输出到细胞壁,位于细胞壁中的 IAA⁻ 与胞壁中 H⁺ 结合成 IAAH。IAAH 又通过下一个细胞上端质膜中的 IAA 输入载体输入到下一个细胞胞质溶胶,并分解为 IAA⁻ 和 H⁺, IAA⁻ 继续由细胞的上端往下端移动,继而通过细胞的质膜 IAA⁻ 输出载体输出到细胞壁,而胞内的 H⁺ 则通过质膜上的 H⁺ - ATPase 输出到细胞壁,由此重复下去,顶部细胞的 IAA 就由植物的形态学上端向下端运输(图 8-4)。

2. 生长素的非极性运输

所谓的生长素的非极性运输,是指在植物体内生长素和其它同化产物一样,通过韧皮部进行的长距离运输方式,运输速度快,运输的方向取决于两端有机物浓度差等因素。萌发的玉米幼苗中,主要以 IAA⁻ 肌醇的形式运输,再由酶水解后释放出游离态 IAA。胚乳中的游离态 IAA 也进行非极性运输,但速率较结合态的慢(1:400)。

三、生长素的存在形式与代谢

(一)生长素的存在形式

生长素在植物体内的存在形式有两种,即游离型和结合型。

1. 游离型 IAA(自由型生长素) 不与任何物质结合,活性很高,是 IAA 发挥生物效应的存在形式。

2. 结合型 IAA(束缚型生长素) 我们把通过酶解、水解或自溶作用从束缚物释放出来的那部分生长素,称为束缚生长素。在多数器官中结合型生长素的含量高于自由生长素,二者之间可相互转化。例如,禾谷类种子由乳熟期到完熟期,大部分的生长素会转化为结合型;当种子萌发时,结合型生长素转化为游离型的生长素运入正在生长的胚中。依据与生长素结合的化合物的分子的大小,束缚生长素可分为两种:一种是生长素与氨基酸、单糖和肌醇等小分子结合形成的束缚生长素,活性极低或处于暂时无活性的钝化状态,是 IAA 的贮藏或运输形式。另一种是生长素与蛋白质等高分子化合物结合,或被胶体束缚,或结合于膜上,使之失活,成为一种带电性的束缚型生长素,不能在体内运转。

3. 束缚型生长素在植物体内的作用 第一,作为贮藏形式。吲哚乙酸与葡萄糖形成吲哚乙酰葡糖,没活性,主要存在于种子和贮藏器官中。种子发芽时释放出自由生长素,供发芽用。第二,作为运输形式。吲哚乙酸与肌醇形成吲哚乙酰肌醇贮存于种子中。发芽时更易于运输到地上部分。第三,具解毒作用。吲哚乙酸和

天门冬氨酸形成吲哚乙酰天冬氨酸,可以解除自由生长素积累过多时对植物体的伤害。第四,可防止氧化。束缚型的生长素较稳定,不易氧化,自由型的生长素容易被氧化。第五,可调节自由生长素含量。种子和营养器官中束缚生长素的含量是吲哚乙酸总量的50%~90%,依据植物体对自由生长素的需要程度,结合型的生长素通过与束缚物的合成或分解,将植物体内的生长素调节到一个适合的水平。

(二)生长素的代谢

生长素的代谢分为生长素的生物合成和生长素的降解。

1. 生长素的生物合成 生长素的合成途径主要有两条,即色氨酸途径和非色氨酸途径。两条途径可能并存于植物体中。

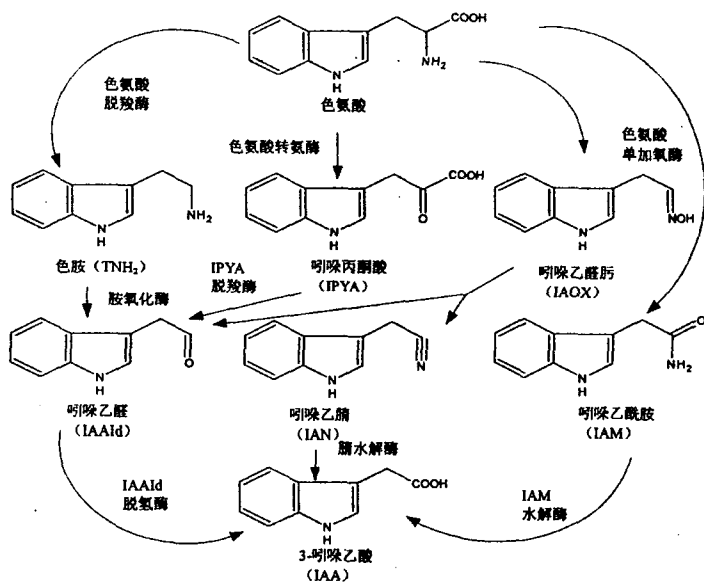


图 8-5 生长素的生物合成途径

(1)色氨酸合成途径 生长素的合成部位是植物体旺盛分

裂和生长的部位(嫩叶、茎端及生长的种子为主)。通常认为生长素的生物合成前体是色氨酸(tryptophan, Trp)。由于锌是色氨酸合成酶的组成成分,因此缺锌时由吲哚和丝氨酸结合而形成色氨酸的过程受阻,生长素的合成不足,从而引起植物的小叶病。色氨酸在转变成生长素时,其侧链需要经过转氨、脱羧和氧化等反应,其合成的途径主要有以下四条(图 8-5)。

①吲哚丙酮酸途径 色氨酸在色氨酸转氨酶作用下形成吲哚丙酮酸,然后在 3-吲哚丙酮酸脱羧酶作用下脱羧形成吲哚乙醛,最后由吲哚乙醛在醛氧化酶的作用下氧化成生长素。本途径是植物体内生长素的主要合成途径。

②色胺途径 色氨酸在色氨酸脱羧酶作用下脱羧形成色胺,然后在胺氧化酶的作用下形成吲哚乙醛,最后在醛氧化酶的作用下吲哚乙醛氧化成生长素。本途径在植物中占少数。

③吲哚乙腈途径 色氨酸首先转化为吲哚乙醛肟,然后在腈水解酶的作用下形成生长素。本途径在许多植物体中都存在,特别是十字花科植物。

④吲哚乙酰胺途径 色氨酸在色氨酸单加氧酶催化下形成吲哚乙酰胺,然后经吲哚乙酰胺水解酶作用形成生长素。本途径主要存在于形成根瘤和冠瘿瘤的植物组织中。

⑤非色氨酸途径 近年来的研究表明,生长素的生物合成途径具有多样性,除了色氨酸途径外,生长素的生物合成还有其它途径。例如,十字花科植物可以先由葡萄糖型油菜素转变成吲哚乙腈,然后再在腈水解酶的作用下转变成生长素。另外吲哚乙醇在吲哚乙醇氧化酶作用下可经由吲哚乙醛形成生长素。

2. 生长素的降解 生长素的降解有两条途径,即酶氧化降解和光氧化降解。

(1)生长素的酶氧化降解 本途径是生长素的主要降解过程。催化这一降解途径的酶是吲哚乙酸氧化酶(IAA oxidase),它是一