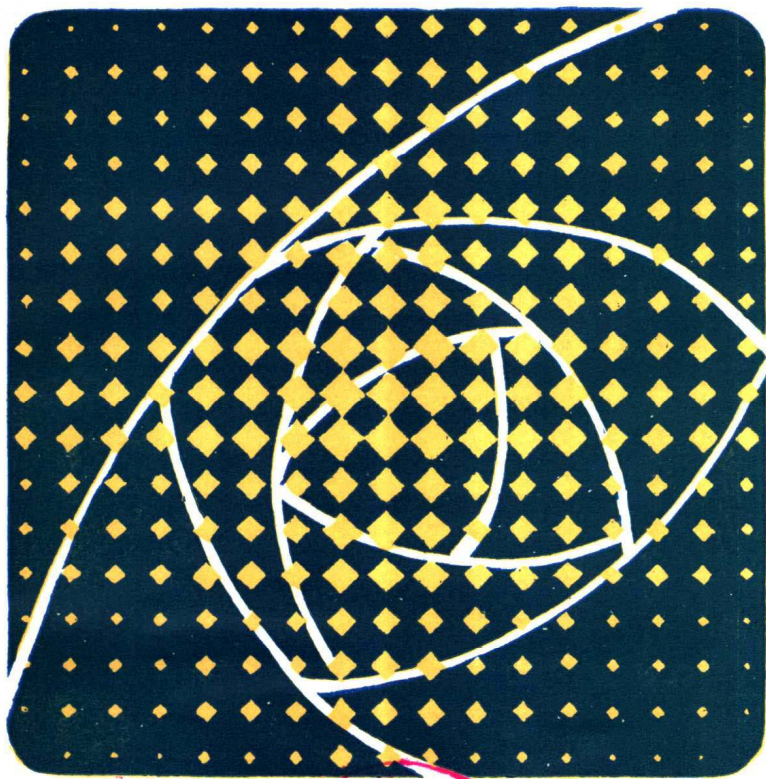


RIZHAOCHANGDU
YU ZHIWUDEKAIHUA



日照长度与植物的开花

江苏科学技术出版社

日照长度与植物的开花

L·T·埃文斯著

蒋福龙 译

高煜珠 校

日照长度与植物的开花

蒋福龙译

出版：江苏科学技术出版社

发行：江苏省新华书店

印刷：泰州人民印刷厂

开本 787×1092毫米 1/32 印张 3.125 字数 70,000

1982年2月第1版 1983年2月第1次印刷

印数 1—4,000册

书号：16196·110 定价：0.28元

责任编辑 陆宝珠

译 者 的 话

本书作者L·T·埃文斯博士出生于新西兰。他曾在加利福尼亚技术研究所工作，后来参加澳大利亚坎培拉的科学工业研究组织的植物工业部门工作，并为该部门的负责人。他对开花生理学的几个方面的研究卓有成就，此外，对于植物的光合作用和转移作用也有所研究。他的《日照长度与植物的开花》一书已编入本杰明模范生物学大纲。

该书将使读者了解很多开花的生理机制以及植物的一些特种反应的适应价值，启发人们领会许多生物学的主要问题，特别是象花这样复杂的立体结构，在遗传上是如何规定和如何重复形成的，以及植物是怎样能够准确地计量时间的，引导人们进一步去揭发生物学的微观世界的奥秘。

本书在翻译过程中，曾得到南京市植物研究所方文哲同志、江苏省电视大学英语教师郑祖扬同志的指教。最后由江苏农学院高煜珠教授进行了审校，在此深致谢意。

1982年8月

序

几乎象任何靠实验研讨的生物学领域一样，植物开花的生理学很快就变成有关的所有生物学家要解决的主要问题之一。诸如：植物是怎样适应它们周围环境的？植物是怎样计量时间的？植物的各种器官是怎样相互联系并形成一个整体的？或者，植物的这些器官的形态是怎样规定与控制的？事实上，这些问题业已通过属于控制开花机理的试验所阐明。

换言之，这些控制开花的根本机制，从植物开花行为的无比的变异中已可表达出来。这样的变异是重要的，因为它使得植物能适应与生长的各种各样的场所和气候密切有关的繁殖周期。植物生长的范围是如此之大，它们之中反应类型又如此巧妙，以致很容易错过对基本规律的观察。换句话说，如果我们只贯注于研究一般的规律，就会使我们忽视某种反应类型的适应价值。

在这本书中，我已试图澄清那些易于混淆之处，并联系到控制开花的一些香味和刺激物。尚待学生、农学家、园艺家以及园丁们进一步深入研究。

我要特别感谢珍妮·维克斯，因为她仔细地为我的手稿打字。还要特别感谢我的同事莱斯·巴拉德和罗德·金，因为他们为这本书作了有力的评论。一些作者和杂志允许我发表他们的插图，这里我也一并致谢。

L · T · 埃文斯

目 录

导言	1
一、光周期现象的发现及适应作用	3
发现	3
对日长和温度的反应：论题的变化	8
春化作用	9
光周期现象与适应作用	10
驯化的植物	12
二、试验的植物和系统	14
1. 短日植物	15
2. 长日植物	16
3. 单周期诱导——这是不典型的吗？	16
开花反应的测定	18
哪种器官感受日长？	21
光或暗，一种抑或兼有？	22
三、光——暗周期的传导者	24
作用光谱和色素	24
光敏色素的暗复原	26
光敏色素的转化	29
1. 短日植物	29
2. 长日植物	32
工作假说	35
四、内生的节律和其它光反应	36
昼夜节律	36
节奏的开花反应	38

其它的光反应	41
五、可传递的成花刺激物和抑制剂	43
光周期刺激物的转移	43
移动的时间和速度	44
就象刺激物一样也存在有可传递的成花抑制剂吗?	47
1.短日植物	47
2.长日植物	50
成花刺激物的嫁接传递	51
互补的成花刺激物	54
光周期刺激物与成花素二者是同一的物质吗?	56
六、对成花刺激物本质的探索	59
提取物及其分析	59
应用化合物及其作用的时间	60
1.生长素	62
2.赤霉素	63
3.细胞分裂素	64
4.脱落酸	65
5.乙烯	65
6.甾类化合物与多肽	65
七、在苗端发生了什么变化?	68
营养维	68
诱发作用:核糖核酸(RNA)的合成	70
组蛋白及其它蛋白质	72
脱氧核糖核酸(DNA)的合成与有丝分裂	73
成花诱发作用的几何学	74
八、花的发育	77
顶端外科学及其解释	78
性的表达	80
结论	82
参考文献	84
引用的参考资料	85

导 言

园艺家与自然学家们早已熟悉许多野生和栽培植物的开花,具有明显的季节性。这种自然现象对于环境的适应价值,也已被人们所认识。但阐述这种现象的生理学基础,还仅仅是近六十年来才开始的。

开花生理学的研究,涉及到许多生物学的主要问题。例如,有机体是怎样感应和适应周围环境的?植物的生长发育是整体性的,而又如何通过激素调节的?在形态发生中如何从一种器官转变为另一种器官的?这些就是以下要研究的问题。因此,开花生理学是生物学的很多微观世界,它吸引着人们用试验去研究。

这本书是以六十年前广为流传的日长对于植物的开花和发育的有效控制作用的发现开始的,这种控制如何随着温度而改变,从而给野生和栽培作物提供一个灵敏的适应机制的范畴,也作了讨论。在特别提到各种试验系统的功效以后,我们转而研究感受日长的叶中发生的各种过程的顺序。当最终导致开花时,这些过程就叫做光周期诱导作用,包括在光照和黑暗中光敏色素的转化,以及与其它光反应、内生节律之间的关系。光周期感应的结果,叶子可以输出一种或多种物质,如果这些物质以足够的数量到达苗端,植物便从长叶转化到开始花的分化。成花刺激物与激素是否是同一类物质,虽然我们尚不清楚,但确实了解它们在植物体内迅速地转移,并且通过嫁接还可以从一株植物转移到另一株植物。在我们

鉴定成花刺激物并评论其形成线索以前，我们对于叶中是否输出一种或多种物质，以及在非诱导日长下，是否输出开花抑制剂等问题的证明，也进行了讨论。

最后，我们阐述成花刺激物到达苗端后所产生的结果的本质，这个过程叫做花诱发作用。成花刺激物使苗端转到一个新的生理活动过程，同时，花器官的发育与原来反复成叶相比，几何构型有很大的差异。然而，日长的影响还不止于此。在很多植物中，日长继续控制花的形态发生，影响到花瓣的有无，是雄花还是雌花，是两性花还是单性花，是完全分化还是回复到营养生长。日长还控制生长的其它许多方面，例如发芽、块茎的形成和休眠等等。但是，日长与开花相联系的生理机制，具有充分的多样性，以强调植物对其环境的灵敏的适应性。

一、光周期现象的发现及适应作用

发 现

自 1879 年爱迪生发明了通用的电灯以后，贝利(Bailey)等人的“电化园艺”实验表明，在日落至日出期间用日光灯照明，延长自然光照，能使某些植物提前开花。当时，人们认为提前开花是由于光照的延长而使生长加快。当德国的克莱布斯(Klebs)使长生草属植物通过持续照明数天而开花时，使他意外地弄懂了日长的重要性。他断定，增加的光照起了加速的而不是营养的作用。但是他将这个问题搁了下来。

后来，用其它四种植物做试验，这些植物对于日长的反应与使得发现光周期现象的长生草属植物相反。冬天播于温室的蛇麻子和大麻植株那么早就开花，这使得巴黎的朱利恩·图诺伊斯(Julien Tournois)迷惑不解。在他的早期试验中，他曾排除温度、湿度和种源为引起开花的原因。1912年，他将几种植物，从播种开始，置于春天的自然光照下，或者给予持续照明，或者加以覆盖使光照时间缩短为 6 小时。结果，最后的一种处理，生长最慢，而开花最早。图诺伊斯初步断定，当蛇麻子和大麻接受的光量少时，开花就快，但他在后来的试验中发现，减少光强，对于它们的开花并没有多大影响。因此，他在1914年发表的最后一篇论文中断定，蛇麻子提前开花是由于暴露于短日或者相应的长夜引起的。几个月

以后，他在战争中死去了，因而未能进一步发展他的这个观点。后来，两个美国人 W·W·加纳 (Garner) 和 H·A·阿拉德 (Allard) 证明日长为控制开花的主要环境因子。

尽管美国很早就对有望的油料作物大豆产生了兴趣，可是为了使大豆适应高纬度地区栽培，农学家们曾遇到过困难，因为在那些地区，大豆秋天开花太晚，没有收成。在奥林顿和弗吉尼亚进行种植试验中，加纳与阿拉德惊奇地发现，从春到夏整个季节，每隔一定间距播种的 Biloxi 大豆，所有的大豆都趋于同期开花。显然地牵涉到一个季节性因子。然而关于光强和光谱成分的详细试验，排除了它们作为诱引开花的动因 (agent)。同时，他们还试图去解决为什么一种烟草的特殊变种在整个夏季不开花而一直生长，因而得名谓 **马里兰猛犸** (Mammoth)。他们发现，若将这种烟草的成株于冬天移于温室之中，或是冬天在温室中成长的幼苗，很快就会开花。起初，他们认为这是由于缺乏营养，光强弱，或者是由于移植的击伤。但是，进一步的研究排除了这些因素。加纳和阿拉德断定，唯一地只可能是季节性现象，它可能是白天黑夜的相对长度的变化的一种因子。但他们并未死守着这个结论；而是通过简单可行的方法，进行他们的试验。1918年7月10日着手，阿拉德将一盒北京大豆和三株持续营养生长的猛犸烟草，置于一个不透光的狗棚里 (图1)，每夜17小时；对照则完全置于夏季日长之下。结果，对照仍保持营养生长，而短日、长夜处理的大豆和烟草却按时开了花。

根据上述结果，图诺伊斯、加纳、阿拉德以及他们的同辈，那么明确地将日长视为控制开花的环境因子，是极为勉强的。他们选用了蛇麻子、大麻、猛犸烟草和大豆这四种短



图1 1918年阿拉德用作对大豆、烟草进行短日处理的狗棚

日植物，确实是很侥幸的。如前所说，长生草属植物由于延长日照而提前开花，似乎仅仅是由于增加了光照，那么，现在这四种短日植物对日照的戏剧般的反应，就很难用这样的方法来解释。尤其是当减少光强时并不影响开花。图诺伊斯做了他的判决性试验后，有力地得出了日长参与控制开花的结论，而加纳和阿拉德虽然还没有把握，然而事先已下了这个结论。

他们试验的成果之一，是认识到植物的生长和生殖发育，在很大程度上是彼此独立的。肯定地要比动物还明显。在有利的日长条件下，无论生长到任何程度，都可以象图诺伊斯的蛇麻子一样提前开花；在不利的日长条件下，则可以长得象加纳和阿拉德研究的猛犸烟草那样庞大而永不开花。

按照这种较好的农业适应目的研究的所有经济作物中，

在确定日长为开花的主要控制因素方面，最明确不过的是上述四种植物。光周期现象的发现，使得这些作物更好地适应广泛的种植条件。以大豆为例，人们按照对日长的反应选育大豆品种，使大豆种植在最北的州的纬度内，也能及时开花，为大豆发展为美国的一种主要作物铺平了道路。

阿拉德是一位目光敏锐，具有植物、昆虫和鸟类习性的渊博知识的自然科学家。他和加纳后来所做的关于日长效应的试验，应用了许多野生植物。在奥林顿，为了做这些试验，他们建起了一组通风而不透光的实验馆，在这些馆里，他们能随意缩短或延长光照长度。他们发现，许多秋天自然开花的植物，需要暴露在短于某个临界长度的光照下。他们称这些植物为短日植物（SDP）。不同的植物的临界日长变化很大，从大约16小时到12小时以下。有些植物如猛犸烟草，对短日的要求是绝对的；而其它植物，只不过是在短日下开花较快，被称为相对的短日植物。然而，不论哪一种短日植物，总是日照愈缩短，直至8小时，开花就愈快。

另一方面，许多春、夏开花的植物，例如萝卜、莴苣、木槿等植物，证明不是绝对的就是相对的长日植物（LDP）。对于这些植物，日照愈长，直至16个小时左右，开花就愈快。至于绝对的长日植物，则有一个临界的日长，范围从8至12小时，短于这个临界日长，就根本不会开花。

有少数几种野生的和栽培的植物，对日长反应不敏感，如乔布（Job）的泪珠草（薏苡属 *Coix*，见图2）。后来，阿拉德等人的试验揭露还存在一类植物，例如，野生的攀缘植物米甘草（*Mikania scandens*）和野生甘蔗（*Saccharum spontaneum*），这些植物开花，既不要求短日照，也不要求长日照，而仅要求中等长度的日照（如图2中的水稻）。

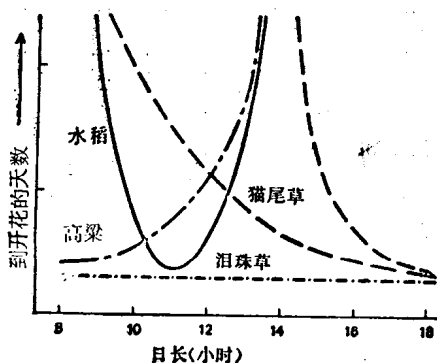


图2 几种禾谷类植物开花对于日长的反应

加纳和阿拉德发现一种薏苡属植物——泪珠草对日长的反应不敏感。加纳和埃文斯指出，猫尾草系长日植物，它的不同品种之间的临界日长是不同的。高粱属于短日植物，而水稻的一些品种为中日植物。

这些植物叫做中日植物。1923年加纳和阿拉德在他们的论文中也提到，日长不仅影响到开花的时间，而且还影响到许多植物发育的其它方面，象莖菜属植物成花的形态特征，木槿属植物的进入休眠，马铃薯、薯蓣属植物以及耶路撒冷菊芋的块茎形成，大戟属 (*Poinsettia*) 植物的色素沉积，漆树属和鹅掌楸树的脱落和落叶等等。在1920年的论文中他们曾推测，受日长控制的类似现象，亦即光周期现象，可能适用于较低等的植物、昆虫和鸟类。事实上，除了最低等的生物外，一切生物对日长都有反应，包括人类本身对其影响也不可避免。因此，六十年前的这些简单的试验，对于我们认识环境条件对于大多数生物如同生长活动的影响，具有深远的意义。人类也具有这种对于周围环境的类似反应，所以就更

加吸引人们从事光周期现象的研究。

为什么图诺伊斯、加纳和阿拉德接受日长的控制作用是那样困难，直至现在，要弄清我们已知道的这种普遍的影响也是困难的。日长的控制作用，如同最有规律的现象，实际上是完全可预测的季节性的要素，它似乎是一种带有微弱声音的环境信号的天然候选者。也许，摆在我们面前的真正的障碍是植物用什么方法准确地计量时间，通过什么机制补偿温度的变化。

对日长和温度的反应：论题的变化

将日长作为一种环境信号，便提出这样一个问题：植物怎样区分春天和秋天的昼夜等长的日子？一种解释是，植物仅对渐增渐减的日长具有反应的能力。在某种意义上，至少要有下面两类植物是这样。一类是秋季开花的植物。例如，捷克斯洛伐克的多斯特尔(Dostal)和葡萄牙的雷森德(Resende)首先研究的几种多汁植物 *Bryophyllum* (景天科) 和 *Kalanchoe* (落地生根属)，加利福尼亚的萨克斯(Sachs)调查的夜间开花的茉莉 (*Cestrum nocturnum*)，这些植物先要暴露到长日下，然后再到短日下才能开花(LSDP)。另一类是春季开花的植物。例如，巴黎的乔阿德(Chouard)栽培的川续断属 (*Scabiosa succisa*) 植物，荷兰的韦伦西克(Wellensiek)的风铃草 (*Campanula medium*)，新西兰的托马斯(Thomas)调查的白车轴草等，这些植物则要求相反的日长顺序，即先短日照，后长日照(SLDP)。

关于区别春、秋日长的问题，另一种解释是将温度和日长结合起来加以考虑。加纳和阿拉德在1923年的论文中，对

这个问题作了非常全面的论述。他们将春、秋开花的差异，归于在一定的日长下，秋天温度较高，而在春天升温缓慢。按照他们的观点，大多数短日植物在春天之所以不能开花，是因为温度升至植物开始生长时，日照已变得太长了。他们发现，秋季开花的短日植物，象北京的大豆，如果生长于温室之中，高于外面的地温时，就能够在春天开花。

然而，温度也能改变植物对于日长的反应。就暖夜而言，例如，草莓、柑橘和日本的晨景大花牵花(*Pharbitis nil*)是一些严格的短日植物，但是在低温下，这些植物可在任何日长下开花。同样，*Bryophyllum daigremontianum* (一种景天科植物)以及 *Cestrum nocturnum* (茉莉)等这些长——短日植物，如果夜间温度降至 12°C 或 12°C 以下，它们就会在长日下开花。对比之下，有一种芸香科(*Bouvardia humboldtii*)植物，高温时可在任何日长下开花，而在中等温度下只在长日下开花，低温时则不须日长也可开花。

春化作用

许多长日植物，只有当幼苗经受过 10°C 以下的长期低温才能开花。这就有效地使这些植物限于春天或初夏开花。植物在种子、实生苗、越冬苗或幼芽阶段，必须经受一段延续低温才能开花，这种现象就叫做春化作用。因为通过春化作用，使这些植物在春天到来时，能够适应长日的照射。不过，有些植物仅要求经历一个春化阶段，也就是需要经受一段延续的低温就能开花，对于日长却不敏感。植物感应低温的部位，限于胚的分生组织的细胞、生长点和幼芽。因此，落叶树的枝条、地下的种子以及鳞茎等，就是在缺叶的情况下，

也能感受冬天的来临。延续的低温在分生细胞中所引起的变化特性还不清楚。无论这些变化特性是什么，一旦春化阶段结束，当温度高得使春化作用不能继续进行时，这些变化特性能够通过细胞分裂的许多代保存下来。许多越冬的或多年生的禾谷类植物，经过春化作用后，要在长日下才能开花。一度春化之后，这些植物在温暖的短日下，能生长一年以上而无任何开花的迹象，但是只要将它们置于长日下就会很快开花。可见，只要经受低温的时间足以完全达到春化要求，它们先前的春化是“有记忆的”。

可春化的植物，对于低温的要求有很大差异，其范围大约在 10°C 以下1~16周，但已知，雪维菜的春化时间很短，只需一天；而另一极端是水杨梅 (*Geum urbanum*) 的腋芽要经过2~3个月的春化作用才能开花，其顶芽成花则要一年。通过这种方式，这种植物每年春天在其腋部开花，而顶部营养轴的春化作用所需的时间要比它在旷野里所经历的时间还长，因而保持它的多年性。

光周期现象与适应作用

先前讨论所接触到的，只是植物开花对于日长、温度及其两者的相互作用的反应的一小部分。乔阿德和他巴黎的同事特别致力于这种反应的多样性的研究，这从他1960年的评述报告中可以看出。已经有人绘制出很复杂的行为分类图表，其中的一部分发表在索耳兹伯里1963年的著作中。植物对日长反应的丰富的多样性，常使得生物学家因很难得出普遍性的结论而失望。但是，由于气候、生境的变化以及植物的不同分布，植物处于相当大的进化压力之下，因此，我们在研