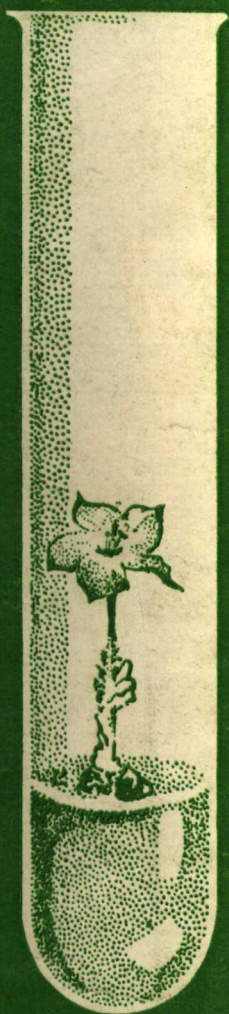


植物的生长和分化的控制

(第 二 版)

(英) 沃 菲 林 普 著



河北省科学院生物研究所译

卷 首 语

在我院进口的原版业务书中，我们认为P.F. Wareing和I.D.J. Phillips所著“植物的生长和分化的控制”一书较为实用。该书既论述了植物生长和分化的基本规律；又论述了各种控制因素，如植物激素的作用、光、温度……等等；也介绍了有关组织培养的知识；所以对从事植物的研究工作人员来说，不失为一本较好的参考书，我们决心把它翻译出来，既是自己的需要，也是为了兄弟单位的方便。

参加翻译的人员有倪广平、陆维新、高铭先、靳庆生、汪婉芳、胡乾尧、司世林、彭玉林、邹岳奇、黄庆祥、周梅芳等。由倪广平总校，并由汪婉芳、胡世宽、胡乾尧、邹岳奇等同志再加细校和润饰，尽量做到名词上前后一致。但由于各人文笔不尽相同，不可能各章语调全部一样。另外本书系内部资料性质，没有正式出版。为了印刷上的方便，除尽量保留原书图表外，其中一些照片由于制版上的困难，只好暂免了。好在本书外文影印本也即将发行，读者可以参阅。

由于我们水平有限，错误难免。希望有关专家和科技人员给我们指正。

河北省科学院生物研究所

一九八一年六月

目 录

第二版绪言.....	(3)
第一版绪言.....	(4)
一、高等植物的生长.....	(7)
二、生长和分化的模式.....	(22)
三、植物生长激素和它们的新陈代谢.....	(41)
四、植物生长激素的作用机理.....	(60)
五、整株植物的激素控制.....	(82)
六、分化研究的无菌培养方法.....	(114)
七、对定向光和重力的生长反应.....	(127)
八、光敏素和光形态发生.....	(144)
九、开花生理学——Ⅰ.光周期.....	(159)
十、开花生理学——Ⅱ.温度及其他因素.....	(182)
十一、休眠.....	(201)
十二、衰老和脱落.....	(220)
十三、发育的控制.....	(239)
结束语.....	(264)

第二版绪言

自从这本书第一版以来，差不多已有十年了，随着我们对于植物发育的知识和了解的逐步增加，有必要对本书进行广泛的修订了。

在这一版里，大部分章节都进行了改写并补充了最新的资料，而且还增加了“光敏素和光形态发生”一章，对材料也作了广泛的重新安排，以便作一个更有逻辑更加连贯的介绍。

我们得到了我们的同事Dr. M. A. Hall和Dr. P. F. Saunderson以及J. Heslop-Harrison和J. Zeevaert教授的帮助，他们审阅了修订稿的不同章节并提出了有益的、建设性的批评意见。对此我们表示感谢。

第一版绪言

不论植物还是动物的发育现象，存在一些生物学上最富有挑战性的尚未解决的问题。和生物化学及分子生物学最新的进展比较，它是一个遗留下来的不能说我们已经取得重大突破的领域。尽管如此，在过去三、四十年时间里，对高等植物生长和分化的生理学了解还是不断地增长的。所以，在这个领域里，现在已有很多非常确实的知识。普遍都认为：一些植物生长和分化的生理学知识对所有植物科学的学生来说是重要的。植物生理学教科书中通常都包括论述这个主题的章节。在现代植物形态和结构的教学中比过去更为突出发育途径，很少有人尝试把形态学和生理学的研究途径汇集在同一卷书里，我们已作了这样的尝试。除非我们打算把这两种途径彼此之间连系起来，否则，用形态学和解剖学来说明生长和分化必然在实质上主要停留在描述上。而我们的目的应清楚地去了解奠定和控制这些结构变化的过程。相反地，如果不反过来与植物发育过程相连系，生理学和生物化学的研究往往是不合适的和失去生物学意义的。

确实，我们发现在开头几章里集中讨论发育的结构方面较为方便，尽管如此，我们还是试图通过全书，把我们整个的研究放在器官和组织的生长和分化以及作为整体植株的主要发育变化上。于是，在对植物激素的化学和生物化学给予简略的说明之后，我们回过来考虑植物激素在各种水平上控制生长和分化的作用。然后，我们考虑调节整体植株发育的主要阶段转换的因素，即控制开花、休眠和衰老的因素。

最后，在最后一章里，我们考查了一些植物发育的基本问题，包括分化控制机理的本质。我们对于一些最重要的发育方面的了解还存在一个很大的差距，例如对于控制所有有机体发育特征的那些一定次序的，变化过程的本质。对于这些问题的讨论是必然的，主要是探讨性的。但是，最新的分子遗传学的思想以及来自微生物的研究中的基因的激活和阻遏的理论使我们能够用比以前更加准确的术语来阐述这个问题。

我们主要想用这本书向大学生们作植物生长和分化的介绍，同时我们打算尽可能地给论点提供证据时，尽量减少我们已经引用过的与个别研究有关的参考书。我们认为：作者的名字和时间的过于广泛的记事只能分散学生对主题的注意力。

我们深信：这本书提到的许多研究工作而没有提研究者的名可能不会受到责备。可是，为了帮助学生，我们提出了补充读物的表，学生可以从那儿得到详细的参考书目。

只是由于许多人以各种不同方式的热心帮助，这本书才得以出版，我们对他们的帮助表示十分感谢。我们要特别提到A.W. Galston教授，H. Heslop-Harrison教授，我们的主编G.F. Asprey和Dr. A.G. Lyon教授以及我们的同事Dr. M. Hall和Dr. P.F. Saunders。以上这些人都审阅了本书各章节并提出了许多有益的建议。但

书中可能出现的错误由我们负责。我们也要感谢M.Bigwood小姐,因为她在制作一些图时提供了技术援助。

第一章 高等植物的生长

绪 言

我们大家对于植物生活周期里所出现的从发芽到结实、衰老这种显著的变化是如此熟悉，以致我们认为发育现象是理所当然的倾向。由此，可能停止刺激我们的好奇心，尽管如此，从简单的胚胎结构导致成熟的更高级复杂的组织的植物序列变化存在一些最惊人的挑战性的卓越的生物学问题。在这本书里，我们首先涉及描述和检查所知道的关于基本的和控制植物发育的过程。

但是，在进行之前，有必要明确某些词，这些词常常不是以精确的概念来应用的。发育在广义上应用于有机体通过它的生活史时，整个一系列变化。但也同样应用于个别器官，组织甚至细胞。就像有机体从营养生长到开花的状态变化，发育是有机体形成过程中最清楚表明的变化。同样，我们可以讲叶子的发育是从一个简单的原基到一个复杂的成熟的器官。

植物发育包括生长和分化两个方面。生长这个词应用于发育期间产生的量的变化。而且可以把生长定义为在细胞、器官或整个有机体大小方面的不可逆变化。器官的外部形态是沿一定的轴分化生长的初步结果。可是，在发育期间，在不同器官里的细胞数目和排列不仅会表现量的差异，而且在细胞、组织和器官之间也会出现质的差异。对此应用分化这个词。在细胞和组织水平上的分化是大家所熟知的，也是植物解剖学研究的首要目的。可是，我们也可以讲植物体分化为苗和根。同样，可以把从营养生长到生殖的变化看作为另一个分化的例子。所以，我们将把十分广义的分化这个词应用到任何情境，在那儿，分生组织的细胞产生两种或两种以上类型的彼此有质的差异的细胞、组织和器官。

于是，我们可以说：生长和分化是两个主要的发育过程。通常，生长和分化在发育期间同时发生。但在一定条件下，我们可以获得没有分化的生长，就像愈伤组织的细胞团生长的情形一样（第六章）。

我们可以用若干不同的方法来研究发育问题，但基本上有两个主要类型的途径，即（1）形态学的和（2）生理学和生物化学的途径。发育的形态学和解剖学以前主要涉及描述在发育期间出现的可见变化，但是，最近兴趣主要直接应用实验技术，例如手术、组织培养、自动射线照射等等方法试图了解决定植物形态的因素和过程。然而，如果没有多方面的生物化学和生理学的基本过程以及决定形态变化的研究，就不能充分了解发育问题。这就是发育的最近方面，这些方面形成了这本著作的主要题目。

实验形态学家常常使用形态发生这个词，按照文字意义，这个词涉及有机体的形态

起源。可是，形态这个词应该理解为不仅是总的植物内部形态学，而且是整个组成，它作为存在的几种不同水平而能够识别。这样，我们可以识别（1）个别细胞的结构组成，如用电子显微镜看到的，（2）细胞组成组织，（3）在显微水平上的植物体组成。此外，在形态发生的研究中，我们不仅涉及到形态和结构的显著变化，而且还涉及到控制器官和组织发育的基本过程。就这些过程而论最终必须用物理和化学的词来解释，这种形态发生的方面就和发育生理学和生物化学相同。可是在目前，我们对形态发生的分子基础的知识是十分零碎的，我们对生理生化过程的调节，例如叶子的发生和发育就知道得很少。

当我们考虑发育的生理学时，发现了进一步的两条途径。一方面，我们获得了关于作为控制生长和分化的内部因素的激素作用的大量知识，另一方面，环境因素的深远重要性，如昼长和温度，在调节植物生活史里一些主要阶段中已经清楚地得到了证明。虽然有相当证据说明，若干环境影响是间接通过在植物内激素的分布和作用的水平的。

不言而喻，植物体在任何阶段是品种的遗传潜在能力和环境的外部因素互相作用的结果。这样，我们不能说植物的某些特征是由遗传决定的，而其他一些特征则是由环境决定的，所以植物的所有特征都受到遗传和环境的影响。可是，说植物之间的一些差异主要是遗传决定的，而另一些差异则是由于环境因素决定的，这种说法是合乎情理的。这样，在植物体内，影响叶绿素生物合成的突变可以引起叶绿素的缺乏，另一方面，植物生长在黑暗环境里也可能缺乏叶绿素，于是，植物白化。但必须再一次强调：正常绿叶的发育既需要适当的遗传因素，也需要某些环境条件，包括光。

当我们讲品种的遗传潜在能力时，不仅必须包括位于细胞核中的基因，而且必须包括细胞质的因素。植物的某些特征，包括一些叶绿体的特性，表明了细胞质的遗传。我们不应该对这个事实感到过于惊奇，因为现在已经很好地证实叶绿体含有DNA并可能是自我复制的细胞器。但在本书里，我们主要不是涉及形态发生的传递方面，但在这个问题的所有讨论中，这是一个基本假定。在最后分析中，发育包括贮藏在基因里的信息的表达。

生长的局限性

有机体的重要特征之一就是能够从它们的周围环境中吸收比较简单的物质，并利用这些物质来合成各种各样的构成细胞的复杂物质。我们用生长所要表达的意思基本上就是生活物质数量上的增加。在细胞水平上，生活物质的增加往往导致细胞大小的增加，最后引起细胞分裂。在最简单形式的单细胞有机体，例如细菌、单细胞藻类和原生动物里，就可以看到生长的这两个方面的情形。在这些有机体里，生长导致每个细胞扩大，然后分裂并反复进行这个过程。

当我们考虑多细胞有机体，例如高等植物的生长，情形就复杂得多。诚然，在高等植物里，生长毕竟还是依赖每个细胞的扩大和分裂，但不是植物体的所有细胞都对整个有机体的生长有所帮助，因为生长局限于一定的胚性区域，即分生组织。这种生长区的限制可能和这个事实有关，即成熟的植物细胞一般都包着一层厚的、坚硬的壁。当然，许多机械组织和维管组织的细胞是死细胞。这些事实可能会反映协调生长，既包括细胞

分裂又包括细胞增大，器官，例如茎，一旦处于一定的分化阶段，生长就困难了。后来，我们看到大多数活的植物细胞在一定的条件下仍然保持分裂的能力，但是，除非它们是具有较薄的壁的细胞，能够恢复到胚性或分生组织状态，否则，即使这些细胞发生分裂，子细胞也必然不增加大小。由于存在严格的局限的胚性区域。所以，高等植物不同于动物，它们的生长典型地发生在整个有机体。

高等植物和动物之间的这种差异毫无疑问和两种营养方式的基本差异有关。因为植物必须从土壤里吸收水份和无机盐。自养的陆生植物必然有根并且是固着的，而大多数动物必须把饲料作为它们的食物。因此，不论它们是吃草的动物还是吃肉的动物，它们必须是可动的。以饲料为食的动物要求可动性，又反过来要求它们应具有灵活的身体。而植物体能变得坚硬得多。直立生长的植物，尤其是大森林树木也确实需要这样坚硬。植物体的这种劲直和坚固依赖于比较厚的和坚牢的细胞壁的存在。例如，不论在叶子的活细胞中，还是在茎的机械组织的死细胞中，细胞壁都比较硬和坚牢。当然，主要由活细胞构成的那些细胞的刚性依赖细胞的紧张度而不是简单地依靠细胞壁的机械性质，但即使在这些组织中，为了达到膨胀状态，细胞壁是主要的要求。在另一方面，在水生植物里，无论它们是低等植物还是被子植物都可以从周围的水中吸收养分直接进入体内。因此，它们可能成为自由漂浮的植物，其机械组织比起陆生植物，通常发育得较差。

在植物体里，可以识别若干不同类型的分生组织。轴器官、茎和根有顶端分生组织，就是说，长度的生长限制在顶端区域，新的组织添加到植物体的近极面上。因此，把这种生长模式说成是外着的。茎和根的顶端分生组织通常永久地保持胚性并且能长期地生长（在一些树木里，可长达几百年）。因而，我们可以把这些分生组织描述成为无限的分生组织。

另一方面，植物的其他部分，尤其是叶、花和果实显示出相当不同的生长模式，在整个器官达到成熟之前，它们只在一般有限时期是胚性的。于是，这些器官的生长区域有时被称为有限的分生组织，在这些器官中，生长模式类似于动物，因为第一：有一个有限时间的胚性期，第二，在这些器官中生长比在茎和根中的生长更普遍。

由于无限分生组织的存在，和形成分枝的能力，而每条枝又具有顶端分生组织，因此，植物体不像动物体那样严格和确定的形态。的确，植物体的一般形态类似于腔肠动物的集群（珊瑚虫），而不像单个的高等动物。另一方面表明，叶和花这样显示有限生长的器官，一般表现出更确切的形态，而且各部分都可以有相当精确的数目，例如花瓣。

除了把分生组织分为无限的和有限的之外，我们也可以将它们用其他不同方法分类。例如，我们可以把茎、根的顶端分生组织和由形成层和木栓形成层构成的侧生分生组织区分开。在有些植物里，具有嵌入已分化组织区域之间的居间分生组织（intercalary meristem），一个熟知的这类分生组织的例子在牧草内能见到，那里，在上部分化之后，节间和叶鞘在基部继续生长。某些上述分生组织的结构将在第二章作更加详细的叙述。

细胞分裂和细胞的液泡化

多细胞植物的生长既包括由于细胞分裂而出现的细胞数目的增加，也包括细胞大小的增加。生长的这两个方面没有明确的空间界限。可是，在苗和根的顶端区域里，向着这两个器官的最末端，发生着极其强烈的细胞分裂，而在细胞大小上，最迅速增加的区域是在距顶端后面几毫米的层带内（图1—1）。在有限生长的器官里，例如叶

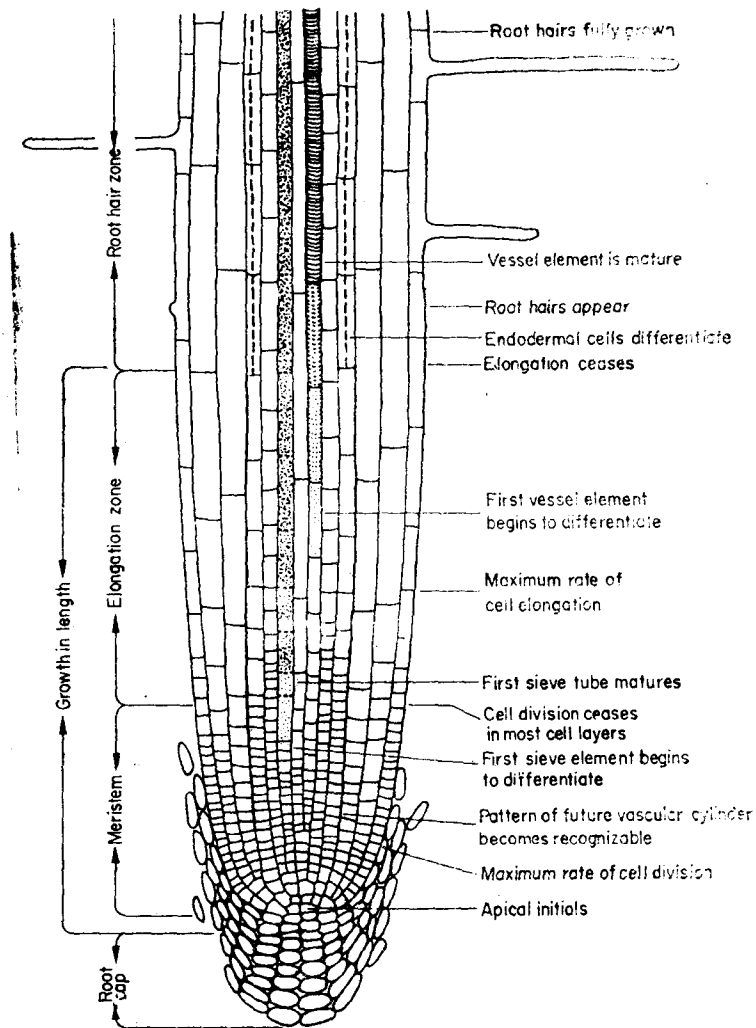


图1.1: 根生长区简图（纵剖面）。活的根的细胞数目比图里所示的一般要多得多。（翻印自：P.M.Ray, *The Living Plant*, Holt, Rinehart & Winston, New York and London, 1963）

和果实,生长的这两个方面趋向于按时间分开。因此,先是一个细胞分裂占优势的早期,随后进入细胞停止分裂和大小迅速增加的时期。这种细胞大小的增加大部分是由于液泡化,也就是由于水份的吸收,结果细胞质就变成了贴着细胞壁的薄层。

在分裂占优势的根和茎的尖端区域里,细胞是比较小的,而且在细胞质的中央有显著的球状核,细胞质非液泡化并往往染色较深,细胞壁薄。有丝分裂(细胞核也因此而分裂)的详细过程在这里就不叙述了。分裂的结果,二个子细胞的每一个只有母细胞一半大,然后,这些细胞继续增大,但是这种细胞生长包括细胞质和细胞壁物质的合成,而不包括液泡化。

由于细胞分裂区域的细胞数目有保持十分恒定的倾向(至少超过有限的时期),所以很显然,在这个区域形成的子细胞并不是都保持无限的进一步的分裂能力。比较靠单个顶端细胞生长的植物也许能最能说明这种情况。例如某些藻类、苔藓植物和一些蕨类植物,在这些植物中,可以清楚地看到顶端细胞分裂形成的两个子细胞中,一个位于外部成为新的顶端细胞,另一个位于近极面产生已分化的原植体或苗的组织。这后一个子细胞通常进行几次进一步的分裂,但最后衍生的细胞失去了分裂能力。顶端的细胞仍然持久地保持分生组织的状态,而衍生的细胞中,只有有限的几个能进一步分裂。在更复杂的裸子植物和被子植物的顶端区域里,情况也必定是相似的。那里,通常只有若干个原始细胞,即保持分生组织的和进行反复分裂的细胞。但是,更难于识别子细胞中,哪个注定保持分生组织状态,哪个产生成熟的组织。在原始区域里的细胞为什么持久地保持胚性的或分生组织状态,而近极面上的衍生细胞只能进一步分裂有限的几次,这是一个使人感兴趣的问题,到现在还没有解决。

在离顶端(苗或根顶端)的一定距离,液泡化的过程开始出现,作为这个过程的结果,葱的根细胞长度可能从17微米增加到30微米,体积增加30倍。在其它组织,在液泡化期间,细胞体积可以增加到150倍。似乎是,细胞伸展时,这样大量地吸收水份,主要是通过渗透作用来调节。而且,如果我们应用关于细胞吸收水份的通常概念,那末,一般来说,细胞吸收水份的能力是细胞的水势(ψ)决定的,水势等于液泡溶液的渗透势(π)加上壁压或膨压(p),即 $\psi = P + \pi$ 。现在已弄清楚,水份的吸收可能包含渗透势的变化或壁压的变化或两者都有变化。生长期间,对液泡溶液渗透势的研究没有得到渗透势变化的证据。的确,因为液泡溶液在生长期间变得很稀薄,由于渗透作用,大量外加的活性物质,例如糖、盐、有机酸等,必须进入液泡,只是为了保持渗透势值的稳定。在有些器官里,液泡的渗透势在生长期间,实际上可能上升。于是在水百合(*Victoria regia*)的叶柄(在24小时内,长度可能从9cm增加到68cm)里,渗透值可能产生少于它伸展期原始值的一半。另方面,有许多证据说明,在有液泡的细胞中,由于这时细胞壁可塑性的增加,壁压减小。在液泡化期间,由于增加了可塑的伸展性,细胞壁进行不可逆的伸长。

虽然在液泡化期间,大部分细胞体积的增加是由于水的吸收,但在这一时期,新的细胞质和细胞壁物质的合成仍在积极进行。因此,细胞干重大大增加(图1.2)。在液泡化开始之前,已经发生的细胞生长过程在后期继续进行。此外,细胞分裂和细胞液泡

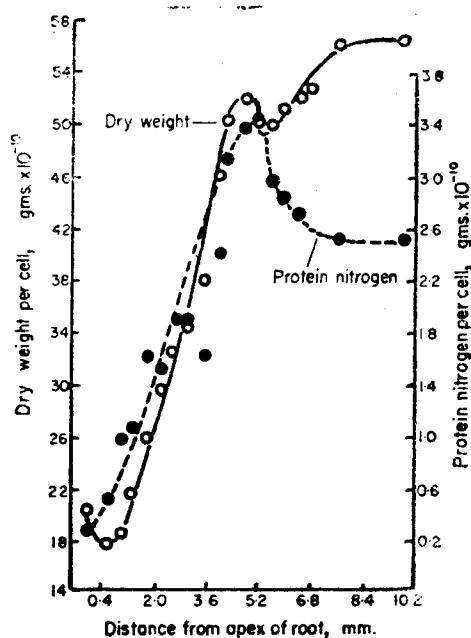


图1.2: 细胞的干重和蛋白质含量随着距离豌豆根尖的距离的渐渐增加而发生的变化。改制自: R. Brown and D. Browdbent, J. Ex P. Bot. I. 245—63, 1950)

化的区域没有明显的界限, 同时许多种植物的苗和根中, 在已经开始大量液泡化的细胞里出现了细胞分裂 (图1.3)。在受到损伤的组织中, 有液泡的细胞也可能发生分裂。

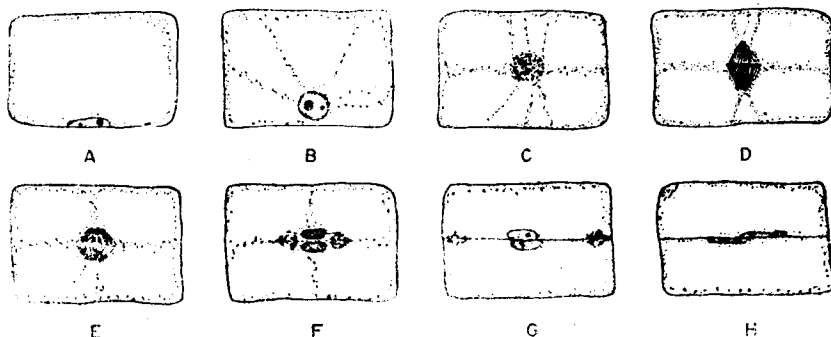


图1.3: 液泡化细胞的细胞分裂。A. 间期, B. 早前期, C. 前期, D. 中期, E. 后期, F和G. 末期, H. 在间期的两个子细胞 (据: E. W. sinnot and R. Bloch, Amer. J. Bot 28.1941)

在根尖，分裂和液泡化的区域的区分有时是较清楚的。同时在已液泡化的细胞中，分裂不是经常发生的。

因为生长包括诸如蛋白质合成的各种收能的，也就是需能的过程。所以，发现迅速伸长的根组织比以相同体积为基础的成熟组织，有较高的呼吸率是不足为奇的。虽然当成熟细胞的呼吸率以每个细胞来表达时，可能大于分生组织细胞。因为分生组织细胞比较小，而且含细胞质较少。此外，生长需要需氧环境和足够的碳水化合物的供应来作为能源和构成物质。

在细胞分裂和细胞伸展时，生长激素的作用将在后面讨论。

细胞壁的生长

细胞伸展时，细胞壁的面积可能增加很大，这个事实便提出若干问题。我们可能满以为，由于膨压作用，细胞壁延伸时，会减少厚度。但通常这种情形是不会现出的。所以，生长时，必然有新的物质添加到细胞壁上。至于，是通过壁的“内填”（intussusception）增加新物质还是通过“敷着”（apposition）把新物质添加至内表面，这个问题已经争论很长时间了。现在大多数证据支持第二个观点，至少对许多类型的细胞是如此。但是，也不能排除存在一些“内填”的可能性。可是，在进一步考虑细胞壁的生长问题之前，必须先考虑细胞壁的结构。

电子显微镜的研究已经表现：高等植物细胞壁的主要构成成分是由纤维素的微纤维（micro-fibrils）的框架构成的（图1.4）。微纤维的切面稍为扁平。框架阔10—30 nm，厚5—10 nm，长（最少）60 nm。微纤维的纤维素主要呈结晶状态，就是说，它的分子有规则地按格排列。其余则呈半结晶或准结晶状态。微纤维嵌入连续的基质里，基质主要由所谓半纤维素和果胶构成。半纤维素即非纤维素多糖，主要由戊糖、阿拉伯糖、木糖和已糖、葡萄糖、半乳糖和甘露糖残基组成；果胶含大量的丰乳糖醛酸残基。基质还含有少量的蛋白质和脂类。（第四章详细地叙述了细胞壁的组成）。

细胞壁的生长包含细胞壁由于受到膨压产生的应力而变形。壁伸长时，微纤维变成另一个方向，在典型的进行伸长的薄壁细胞里，微纤维最初朝横的方向，即与细胞的长轴成直角，但是，当细胞壁伸长了时，微纤维可能主要沿纵轴排列。可是，在生长中，新的横的微纤维添加到壁的内侧。这样，在细胞壁切面，我们可以看见：当微纤维从内侧到外侧通过时，有一个从横向到纵向的逐渐转变过程（图1.5）。

在液泡化期间，细胞壁可塑性的增加，（指的是早期）必然表明：在生长时期，各连接细胞壁不同组分的各种化学键，必须被破坏，这可能是由于水解酶的活性作用。

在许多类型的细胞里，在整个细胞壁上的生长是十分一致的，表现出“多网”生长模式。在其他情形下，如在根毛和花粉管中，细胞能由“尖端生长”而伸长，在这种情形下，已经发现，细胞的生长尖区域里，微纤维的方向是任意的（图1.4）。但是，在细胞壁伸长过程中，微纤维主要顺细胞轴的方向产生。（图1.4是关于藻类Valonia的初生壁，在显示尖端生长细胞的尖端区域也发现有相似的结构）。

现在还不清楚什么决定微纤维产生的横向排列。但已经发现微纤维通常处于和一些

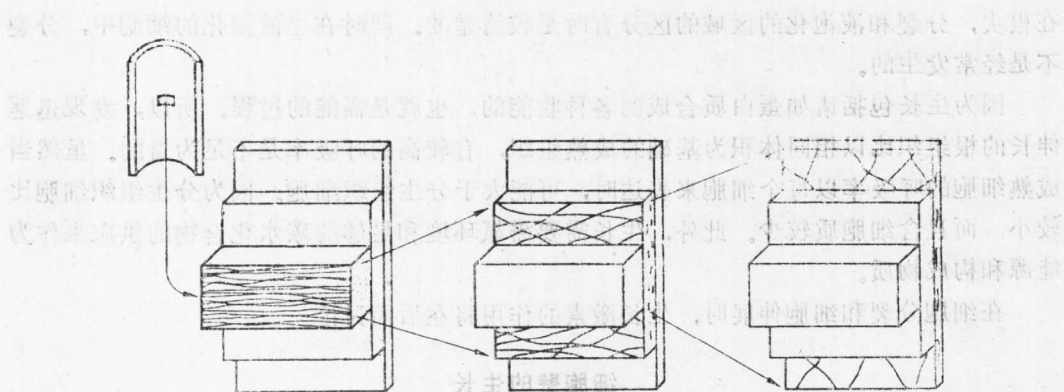


图1.5: 表示 (从左至右) 连续的细胞壁伸长阶段, 微纤维重新排列的细胞壁生长的多网概念 (据: P.A. Roelosen, Adv. Bot. Res. 2, 69—150)

微管平行的状态, 正如微管这个名字所提示的那样, 微管是伸长的直径为23—27nm的圆柱形结构, 在细胞质的边缘层可以看到 (图1—6)。此外, 用可以使微管分解的秋水

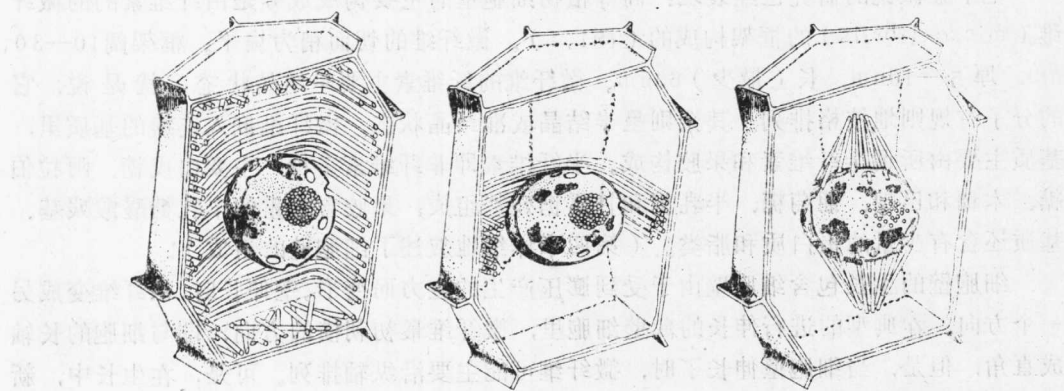


图1.6: 细胞分裂时, 微管变化图 (Dr. Mgron ledlbe tter提供, 复制自: Symposium Int. Soc. Cell. Biol. 6, 1967)

仙素处理, 也可以破坏微纤维的排列, 但不能防止它们的沉积作用。于是, 微管的取向可能以某种尚未了解的方式决定壁的微纤维的排列方向。

高尔基体在细胞壁合成中似乎也起作用, 因为高尔基体在细胞壁合成的活跃区域很明显, 尤其是在分裂之后细胞板的发育期间。(见下面)。此外, 由高尔基体形成的小泡已经表明含有一定的多糖物质, 有可能高尔基体担负对细胞壁基质的半纤维素和果胶的沉积作用。

新细胞壁的形成

细胞分裂包括两个子细胞之间新细胞壁的形成,这个过程随着在纺锤体的赤道平面中大量小泡的出现而开始。这些小泡显然是高尔基体形成的并可能含有多糖,由此,被(称为细胞板)新壁的第一阶段就是通过小泡的聚结而形成的。细胞板首先在细胞的中央形成,而它的边缘向外伸长。显然,由于来自高尔基体的小泡的添加,高尔基体处在细胞板的周围,直到细胞板和侧壁连接起来为止(图1—3)。

因为新壁是在纺锤体的赤道上形成的,所以纺锤体的取向决定了壁的水平面。最近电子显微镜对于小麦根和胚芽鞘分裂细胞的研究认为:在核进入前期之前,未来的纺锤体的取向是由细胞质里发生的某些变化来决定的。在静止细胞里,微管位于外层的细胞质,正好在质膜的内侧,在即将进行分裂,但细胞还没有进入前期的细胞里,方才描述的壁微管消失,由许多微管组成的带出现在纵壁附近的外层细胞质里,而且与细胞轴成直角。在细胞的中部区域,这条带看来正好沿壁的表面环绕(图1.6)。

在均等分裂的细胞里,先前期微管带的平面和位置与未来新壁的平面和位置相符合,但某些 *Phleum Pratense* 根的表皮细胞通过新横壁不对称定位进行不均等分裂(P317)。而在这样的细胞里,微管带仍然出现在细胞中区。因此,似乎是带并非主要涉及细胞板的位置,而是涉及纺锤体的取向,然而这是如何达到的还不清楚。

生长的测量

至此,我们大量论及了植物生长定量的和描述的这两方面。然而,定量地研究生长也是重要的,为了这个目的,我们需要有测量生长的方法。

正如已经看到的那样,在最后分析时,我们可能说,生长包含着生活物质质量的增加。然而,在这个过程中,要测量生活物质的这种增加而又不毁坏有机体未必是容易的。此外,如果我们只计算原生质体物质(细胞质和细胞核),就将忽略了比如形成植物体不可缺少的细胞壁物质的增加。

对这个问题能够采用不同的方法来研究,因为生长主要包括细胞数目的增加。我们可以利用这个标准来测量生长。这样,我们就能够通过计算单个细胞数目增加的方法来测量单细胞生物群体的生长。

在多细胞生物里,例如高等植物,生长仍然包括细胞数目的大量增加。显然,要测量这种增加,如果不是不可能的话,也是不方便。可是,伴随着细胞生长的这种细胞数目的增加,导致大小的增加,在根或未分枝的苗的情况下,在给定的时间间隔里,只是测量长度或高度的增加可能是方便的。可是,对于复杂的根系或茎轴系,这个方法通常是不合适的。因为,如果我们是研究整个植株的生长,我们就涉及到总的新组织形成的增加,研究植物干重的变化常常是最合适的,这样才能反映出植物合成的新的有机物质的真实量。可是,即使用干重的变化,也未必能很好地测量生长。因为植物组织由于贮藏物质如淀粉,脂肪的积累可能增加干重。尽管这些植物组织可能不生长。相反地,一粒正在发芽的种子,(虽然种子无疑正在生长)但是由于呼吸时消耗了贮藏物质,所以

干重全部失去。

微生物的菌落生长

在探讨高等植物的生长曲线之前, 研究单细胞生物, 例如用分裂或出芽来增殖的细菌或酵母菌落的生长或多细胞生物, 例如同样是用出芽方式来增殖的青浮草 (lemna) 的生长是有用的。

考虑到细菌落的生长是保持在恒定的营养和环境的条件下的。因此, 有一个恒定的细胞分裂的速度。同样, 假定细胞同步分裂, 就是说群落中的所有细胞同时分裂 (利用培养某些微生物可以得到同步分裂), 如果菌落里, 开始细胞数目是 n_0 , 在已知次数分裂之后, 细胞数目为 n , 则:

$$\begin{aligned}\text{在第一代末尾,} \quad n &= n_0 \times 2 \\ \text{在第二代末尾,} \quad n &= n_0 \times 2 \times 2 \\ \text{在第} x \text{代末尾,} \quad n &= n_0 \times 2^x\end{aligned}$$

这后一关系式指出: 在菌落中的细胞数目是按几何级数或指数增加的, 就是说, 在一个永久增长率增加, 同时, 如果我们以 n 对世代数标点, 就得到一条形如图1.7A的曲线。

我们能够把方程式 $n = n_0 \times 2^x$ 再改写成:

$$\log n = \log n_0 + X \log 2 \quad (1)$$

可以看到, 我们有一个表达菌落中细胞数目 n 和已经发生的代数 x 之间关系的方程式。但正常情况下, 我们需要 n 和时间 t 之间的关系。现在, 如果 t 是 x 代所花的时间, 一代的时间 (就是两次连续分裂之间的时间) 是 g , 则 $x = t/g$, 代入式(1), 我们得到:

$$\log n = \log n_0 + t/g \log 2$$

现在, $\log 2/g$ 是常数 (k)

$$\text{因此, } \log n = \log n_0 + kt \quad (2)$$

现在, 方程式(2)是 $y = a + bx$ 形式的线性方程式。式中, $\log n_0$ 相当于 a , k 相当于 b 。因此, 如果我们把存在于不同时间以后, 菌落中细胞数的对数对应于 t 座标, 我们就会得到一条直线。事实上, 我们发现这个关系存在于在恒定条件下各种生物中, 不论这些生物是用分裂生殖来增殖 (如细菌) 还是用出芽来增殖, 如酵母和青浮草 (lemna) (图1.7B), 我们说: 用这种方式生长的菌落是“对数地”或“指数地”增加。

如果我们考虑图1.7A所表示的这种类型的曲线, 给出在菌落中, 青浮草 lemnna “植物体”数目增加, 则在任何时间里, 菌落的生长率可用在一个很短的时间间隔 (dt) 里细胞数目的增加 (dn) 来表示, 或者, 我们能够说: 生长率 $= dn/dt$ 。

dn/dt 的值代表在任何指定的时间 (t) 里曲线的斜度, 从图可以看见: 斜度的值随时间逐渐增加。如果所有的细胞以相同的速度 r 来分裂, 那么, 很显然, 在任何时间 t , 菌落的生长率是和存在的细胞数成正比的。就是说: $dn/dt \propto n$ 。这样, 虽然细胞分裂的速度 (r) 保持恒定, 但是, 作为一个整体的菌落的绝对生长率并不是保持恒定的。因为当时间继续时, 在菌落中存在的细胞数目也增加。 r 值显然可以用 dn/dt (在一个指定的