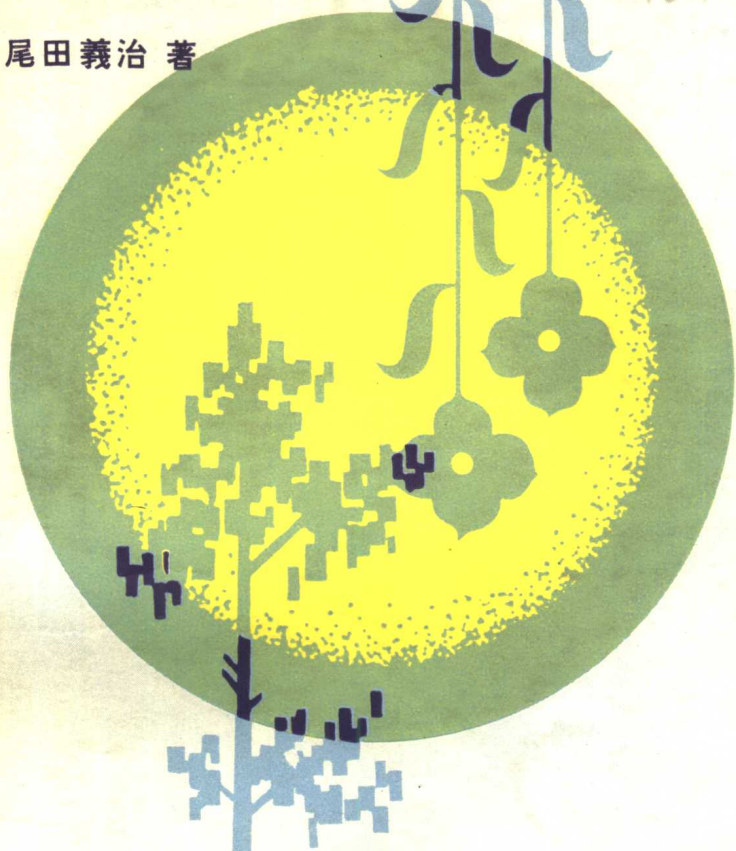


〔日〕尾田義治 著

501933 C

2



植物光形态建成

科学出版社

植物光形态建成

〔日〕尾田義治 著

刘瑞征 译

科学出版社

1981

内 容 简 介

本书是日本东京大学出版会出版的一套生物学丛书之一。其内容有：1. 光周期的发现及其意义；2. 从光周期现象到植物光敏素的发现；3. 菌类的光形态建成；4. 植物的光形态建成；5. 光周期与计时机理；6. 植物的短日性与长日性等。本书作者由浅入深地介绍了有关植物光形态建成方面的研究发展过程、基本理论和发展方向。

本书可供具有高中文化水平的生物学爱好者、生物学科的科技人员、中学生物学教师以及大专院校师生阅读。

尾田義治

植物の光形態形成

日本東京大学出版会 1976

植 物 光 形 态 建 成

〔日〕尾田義治 著

刘瑞征 译

责任编辑 王伟济

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

*

1981 年 10 月第 一 版 开本：787×1092 1/32

1981 年 10 月第一次印刷 印张：4 3/8

印数：0001—5,300

字数：84,000

统一书号：13031·1696

本社书号：2319·13—8

定价：0.60 元

目 录

1	序言	1
2	光周期的发现及其意义	5
2.1	发现的经过	5
2.2	用大豆品种鉴定光周期现象	10
2.3	光周期现象与温度	13
2.4	作为生活类型的短日性与长日性	18
3	从光周期现象到绿色植物光形态建成系统的发展 ...	24
3.1	红光与远红光可逆系统	24
	成花反应中的光中断效应及其作用光谱——红光与远红光可逆反应系统的鉴定——植物光敏素的发现——植物光敏素的作用机理——植物光敏素的分布——植物光敏素反应的局部效应及其传递	
3.2	高能反应	49
3.3	蓝光与向光性	55
4	菌类的光形态建成	59
4.1	研究的历史背景	59
4.2	半知菌类孢子形成的光控制系统	62
	诱导孢子形成的近紫外区和蓝光区光诱导系统——孢子形成的蓝光区光阻抑系统——蓝光与近紫外光可逆反应系统, 即真菌色素系统的发现	
4.3	担子菌子实体形成中的光反应系统	75
	子实体原基形成的光诱导系统——子实体原基分化的光诱导系统——担子器核融合的光诱导系统	

5 再谈光周期反应——着重于成花诱导	83
5.1 何谓光周期现象	83
对光周期现象有效的光强度——光周期的感应性——感应光 期长度, 还是感应暗期长度——何谓短日效应与长日效应	
5.2 光周期的建立与“太阳钟”三要素	92
5.3 光周期与计时机理	93
内生昼夜节奏与振荡器——比宁 (Bünning) 模式——“日出” 信号, 或“日落”信号——比宁模式的发展和深化——滴漏型 与植物光敏素系统	
5.4 再论从“太阳钟”的色彩看成花诱导	108
何谓短日性与长日性——远红光(FR)在长日植物上的作用与 植物光敏素系统——短日条件诱导长日植物成花与植物光敏 素系统——在 24 小时周期和各种光质条件所构成的光期之 后的暗期过程中植物光敏素系统的行为——短日性和长日性 的成花诱导中植物光敏素系统的反应型式——短日性和长日 性植物对波长依赖性与植物光敏素系统的存在型式	
5.5 地理分布与短日性和长日性造成的生活类型	126
6 结语	130
参考文献	133
译后记	135

1 序 言

众所周知，地球上的一切生物都是依靠来自太阳上的原子核反应所产生的光能与热能而维持其生命的。

太阳光并非原样不变地射到地球上。首先，太阳光在通过很厚的外大气圈时，被那里存在的物质所吸收，然后再重新放射出来，接着通过地球大气层，其特定的波长区域被大气层所含的臭氧、二氧化碳、水蒸气等所吸收。于是，就象图 1 所表示的那样，通过所谓“大气之窗”射到地球表面的光，主要是 300—800nm^① 波长的光。

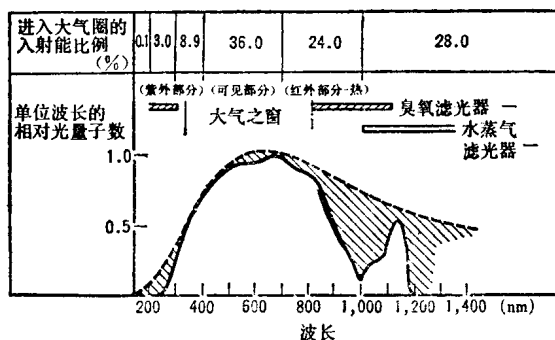


图 1 来自太阳的光量子谱从太阳射到地球大气圈上层的光量子以虚线表示，射到地球表面的以实线表示。

① $1\text{nm} = 1\text{m}\mu = 10^{-9}$ 米，即为毫微米。——译者注

不消说,在地球上生物尚未出现,特别是光合生物尚未出现之前,大气层所含的气体组成与现在是不同的,因之射到地球表面的太阳光的波长组成肯定也是不同的。

关于光与生物的关系问题,这里首先要考虑的恐怕应当是生命起源的问题。地球自其诞生以来已经经过了45亿年。地球诞生的初期,周围的大气层与现在的不同,大概与宇宙空间的元素分布相近,主要是氢、氦等。但是,不久就被地球内部喷出的以气体为主的成分所取代。关于这些气体在多大程度上处于与氢结合的状态,是有许多争论的。但是认为,由于受到太阳光的照射,有使氧化型气体增加的趋势。这时可能几乎不存在游离的氧,而主要是氢、水蒸气、甲烷、氨和二氧化碳等成分。

对于这些物质进行反应而形成简单的有机物来说,某种能量是必需的。紫外线以及自然放电提供了这种能量,尤其是在当时不存在游离氧的大气层,不能阻止短波长的紫外线通过,分子活化是比较容易的。

在本世纪五十年代由实验证明,把水加到二氧化碳与氢的混合气体中,用回旋加速器加速的 α 粒子进行轰击,可以产生乙酸那样的有机化合物;在三角瓶中加入甲烷、氨、氢和水,然后进行放电,可以生成甘氨酸、谷氨酰胺等氨基酸以及丙酸等有机物。因此了解到,形成生命第一步的氨基酸这类有机物的产生是比较简单的;并且最初的高温、高压等条件和过去认为非靠漫长岁月里的偶然性不能产生的某些条件,现在也认为是容易形成的。这些论据引起了人们注意。

此后,人们靠改变气体组成和能量条件,不仅可以制造构成蛋白质的 20 种氨基酸,而且也可以制造构成核酸的四种碱基和核糖等。虽然关于生命发生的有机物合成阶段方面仍存在许多不清楚的问题,但不管怎样,关于必需放射线能量(特别是紫外线)这一点,意见是一致的。太古时期地球上的放射线就是生物得以产生的原动力。

进一步说,在地球的某处,大概是在水中,具有自我繁殖能力的生物一旦发生,就必然会引起有机物的缺乏。在这种地方可能出现高效率地利用紫外线和可见光线的能量来合成有机物的所谓“光合”生物;进而产生在同化二氧化碳的同时放出“游离氧”的绿色植物,其氧分子被释放到大气中。这种作为光合产物的氧分子的释放,反过来起着阻止太阳光中紫外线射到地球表面的作用,使得生命免于被紫外线破坏的危险。于是,从前只能在水中生存的生物,到这时才能广布于陆地之上,并随之出现了利用氧分子进行高效率能量代谢的生物。

因此,光在生命发生上;在生物进化初期,光合系统利用光能合成有机物并释放氧以及进一步发展到靠氧进行能量代谢上;在生物界的物质代谢系统的进化上;都起了重要的作用。

通过“大气之窗”射到地面的光,主要是 300—800nm 波长的光。在植物利用这些波长的光进行的光化学反应系统当中,我们了解得最清楚的是光合作用。这一反应系统是靠叫做光自养性的具有叶绿素的植物,把太阳光能转变成生物体易于利用的化学能,即 ATP (三磷酸腺苷) 与 NADPH_2 (还原型辅酶 II) 的反应。光合作用系统的暗反应所创造的同化

产物，为不能进行光合作用的所有生物(包括人类在内)提供了营养来源。这一光合作用系统，从二百多年前就已引起许多科学家的关注，对于它的反应机理已进行了大量研究。

另一个很早就知道的现象，是当植物在黑暗中生长时就会出现所谓“黄化现象”，即茎的幼嫩节间显著伸长，叶几乎不生长，细胞内叶绿体的片层结构变得不发达，也看不到叶绿素的生成。因此，当谈到光的有无对植物的形态建成有很大影响时，不消说，制造生长发育所必需的营养源的光合作用系统的有无，是具有重大意义的。但是，在黑暗下引起黄化现象的原因，如果只是由于不进行光合作用，即仅仅归因于营养源的话，那么，具有足够贮藏物质的种子以及马铃薯一类的贮藏茎所长出的幼芽，即使置于黑暗之下，仍应发育成正常的形态，然而实际上，也同样表现出黄化现象。

另外，某些植物，如果不给与光照，就不能进行种子发芽、组织分化以及花芽分化等。在黑暗下所导致的这些形态异常，可以由于给予光照而消除。这种情况所需要的光能，与光合作用所需的光能相比是极低的。这种光的作用，是给予植物一个改变发生及分化模式的信号，因此，它与把光能转换成化学能的光合系统中的光的作用，有本质的区别。

一般把这种由低能量光所调控的形态建成叫做光形态建成。近年来已经相继查明，这种光形态建成系统极其广泛地存在于菌类、藻类直至高等植物。

这里将首先就这样的反应系统是怎样被发现的，其研究过程的历史背景及其主要问题加以叙述。

2 光周期的发现及其意义

2.1 发现的经过

通往光形态建成系统研究的道路,可以说是从1920年美国农业部贝尔茨维尔(Beltsville)农业研究所的加纳(W. W. Garner)和阿拉德(H. A. Allard)发现日照长度对烟草新品种“马里兰马默思”(Maryland Mammoth)的花芽分化(成花)起着重要作用而开始的。

温带植物在变化的四季中生长发育,不得不使其生理活性与季节的变动同步。在秋天形成的种子,如果立即开始发芽,刚刚长出的幼芽会由于冬季很快到来而不能生长,最终归于夭亡。同样,乔木和灌木在临近寒冬时,为了保护其芽中的生长点和幼叶,也必须作越冬的准备。落叶树靠木栓层遮盖其叶落之后的离层,以具有防水性的芽鳞包裹其休眠芽,并靠减少水分提高渗透压等方法作好越冬准备。可见,植物必定具有种种应付季节变化的调节机构。那么,植物是如何“知道季节”的呢?

另外,在一定纬度的地区生长发育的植物,大部分每年都大致在同一时期开花,这一现象很早就为人们所熟知了。例如,在春天是紫罗兰、油菜籽开花,夏天是蔷薇开花,而到秋天

是菊花开花。但是，究竟是什么支配着植物的开花时间呢？在种子中是否藏有计时装置？植物从单纯的根、茎、叶营养生长到花芽原基形成何以必经一定的天数呢？是对在一定天数中取一定值的哪些环境因子作出反应而受到调控的吗？

1920年加纳和阿拉德在《农业研究杂志》（第18卷11期）上发表了题为“昼夜长短及其它环境因子对植物的生长与发育的影响”的论文。这篇论文给解答上述疑问提供了一个头绪，指出植物的开花期与昼夜时间比（即光周期）有关。这是一个划时代的发现。植物这种感应光暗周期的现象被叫做“光周期现象”。

此后，对这种现象进行了详细研究。业已查明，不仅植物的花芽形成与它有关，而且营养繁殖器官和休眠器官的形成以及控制生活周期的种种过程也与它有关。特别值得一提的是，由于光周期的发现，认识到了光作为“信号”的作用，这与转换光能为化学能的反应是完全不同的。另一方面，这一反应系统不仅成了发育生理学的基础，而且对作物栽培中许许多多实际问题的解决以及对植物地理学的发展，都作出了不少贡献。

学术上的一些重大发现，一般似乎可以说是偶然的。但正如古谚所说“罗马不是一日建成的”，伟大的发现无疑是平素的研究观察积累的结果。加纳等人的发现也是这样，他们并不是一开始就意识到植物开花与日照长短的关系而进行研究的。并且，在他们以前也并非完全没有这样的考察与试验。只是由于他们严密的试验、敏锐的洞察力以及不间断地进行

研究的热情，才导致了这一划时代的发现。

加纳当时是贝尔茨维尔农业研究所烟草研究室的主任技师，但在此以前他长年从事大豆栽培实验，取得了许多成绩。关于大豆的生理特性，特别是在大豆油脂含量与光强度的关系方面，他有着极深的造诣。

他们发现光周期现象，是从烟草的栽培试验开始的。在研究烟草栽培与环境因子，尤其是与光的关系中，进行了如下有趣的观察。当时在研究所实验地里试种的烟草中有一种叫“马里兰马默思”的新品种。这种品种株高可达4—5米。由于着生非常多的大型叶片，作为香烟的原料，得到很高的评价。但遗憾的是，在田间栽种时不结种子。该研究所在华盛顿地区的气候条件下，这种烟草还未开花，冬寒就已降临，烟草也因而死掉。在那里，获得种子的方法是在冬季到来之前，把茎切下来种在花盆里，从田间移到温室，切段发生新芽，形成花，不久结出种子。这是获得“马里兰马默思”珍贵品种种子的唯一方法。

但是，在一个偶然的时机，当他们把这个品种的盆栽实生苗放在冬季温室中时，植株开了花，到初春，在株高仅1米左右的植株上结了许多种子。他们很重视这一现象。最初，只有这种切段的萌芽和冬季实生苗才能开花结籽，因此他们考虑这是不是由于植物处于营养缺乏状态所致。于是他们故意使许多实生苗缺乏营养，并且仔细地在夏季栽培，但是始终也不开花。然而，当同样的实验在冬季放在温室中进行时，不拘营养条件如何，总是开花结籽。

他们进而在这些实验中注意到，冬天能够开出很象样的花的植株，随着春天的到来，开出的花不大像样了，甚而变得只旺盛生长茎叶了。于是考虑到这种烟草的花芽分化是否与“冬季”有某种关系。换句话说，季节变换是否与这个烟草品种的成花有直接的因果关系。这便成了发现光周期现象的契机。这时，加纳想到了穆尔斯(C. A. Mooers)的大豆栽培实验中所获得的有趣的研究结果。那篇实验报告曾说，当把某一大豆品种分期依次进行播种时，到了晚秋却都同时开花结籽，而与播期完全无关。

这种不同时期播种但在晚秋都同时开花的现象，使得他们考虑是不是某种与晚秋有关的气候因子在植物的成花现象中起作用。从初秋到晚秋，所发现的环境因子的变化首先是气温下降，这是不是原因所在呢？对此进行了研讨。当初秋到晚秋把大豆放在相对高温的温室中栽培时，可以正常开花。因此了解到，秋天温度下降与成花没有直接关系。其次，从秋到冬，太阳光逐渐减弱，这与成花是否有关呢？他们用各种细网眼布覆盖植株以调节光量，研究对成花有何影响。结果发现，因覆盖而减少光量的植株与对照相比，茎变得细长、叶片变大、干物重显著减少、豆的产量减少、豆的成熟延迟一周左右，但是，开花期却完全相同，根本看不到光量对开花期有什么影响。

既然晚秋的温度下降和光量变化对烟草和大豆的成花并没有决定性的影响，那么，成花是随着季节变化中的什么因子而变的呢？这就必须探索另外的环境因子。

于是，便开始考虑到随季节变换而发生变化的白昼时间与夜晚时间，即日照长度的季节变化是否与成花有关。

他们回忆当时的情况说：“我们确实观察到的仅是如下两个事实：其一是新的烟草品种“马里兰马默思”不像其它烟草品种，它在华盛顿地区的室外条件下整个生长发育期间都持续地进行营养生长；其二是某种大豆从春季到初夏以一定时间间隔分期播种，最后都大致在同一时期开花。当然，我们并不是从一开始就认识到季节的变化与“马里兰马默思”烟草的成花确实有关。”

这样，在两年的栽培实验中，不可避免地经历了反复的枯燥的费时的试验，在矛盾和假说之间徘徊，后来终于转入了关于日照长度的季节变化与成花的关系的具体实验。

他们最初的实验是在 1918 年 7 月开始的，为了改变日照长度，采用了一种小型暗箱(阿拉德称之为“原始狗窝”，装有简单的换气装置)，把植物搬进搬出，注意调节一天之中的日照长度，观察其对成花的影响。实验材料用烟草和大豆。在最初的实验中日照长度为 1 天 7 小时，即每天午后四时放入暗箱，第二天上午九时取出，观察其结果。然后缩短日照长度，再进行观察。于是发现，大豆和烟草的成花期明显提早。

在第二年(1919 年)，用更多的实验材料进行了正式的研究。把日照长度定为 5、7、12 小时三种，以大豆四个品种[“曼德里”(Mandarin)、“北京”(Peking)、“东京”(Tokyo)、“比洛克西”(Biloxi)] 和菸草为主，加上野生菊(*Aster linariifolius*)、

菜豆、萝卜、胡萝卜、白菜、莴苣、紫罗兰、*Solidago juncea*(一种一枝黄花属植物)、美洲豚草(*Ambrosia artemisiifolia*)、米甘草(*Mikania scandens*, 菊科一年生植物)、白秋葵(*Hibiscus moscheutos*, 锦葵科多年生植物)等多种栽培或野生植物进行了实验。在这些实验的结果中,大豆四个品种的结果是他们研究的核心。它体现了在得到关于日照长度的季节变化与成花的关系的结论这一漫长而艰难的道路上的成果。因此,拟就其要点加以介绍。

2.2 用大豆品种鉴定光周期现象

首先,正如大家所知,在各种农作物中都有晚熟、中熟、早熟等品种。它们的播期与开花结实期都显著不同,这种特性成了栽培技术上的重要问题。用于实验的四个大豆品种表现了这种特性,它在实验上的全面性受到了重视。

进行这个实验的场所——华盛顿,处于北纬 $38^{\circ}53'$,在纬度上与 $38^{\circ}15'$ 的仙台相近。当把这四个大豆品种在 5 月中旬同时播种栽培时,“曼德里”(早熟种)、“北京”(中熟种)、“东京”(中熟种)及“比洛克西”(晚熟种)的现花日数(从发芽到开花的天数),如表 1 所示,在自然日照下分别平均为 27, 56.5, 69.5 和 100 天。即,早熟的“曼德里”开花最早,在 6 月中旬;而晚熟的“比洛克西”大约在 9 月初开花。在自然日照长度下,各品种的开花时间显著不同。但是,当缩短日照时数时,正如表 1 所示,如果日照长度分别为 5、7、12 小时,早熟种的现花

日数几乎不变,但中熟种明显缩短,大约为自然条件下的三分之一。晚熟种缩短的程度更出乎意料,在自然条件下从发芽到开花需要 100 天以上,而在这种条件下只需 20 几天。由此了解到,如进行这种缩短日照时数的“短日处理”,大豆的晚熟种和中熟种都会同早熟种差不多在同一时期开花。这也就查明了,从中熟到晚熟的各品种,其成花都受短日处理的明显影响。

表 1 各种日照时数下大豆品种的现花日数
(加纳和阿拉德, 1920 年)

日照时数(小时)	“曼德里”	“北京”	“东京”	“比洛克西”
5	23	23	24	27
7	21	21	24	26
12	(21)	(21)	(28)	(28)
自然日照长度(对照)	26(28)	62(51)	73(66)	110(90)

(5 月 17 日播种,括弧内 6 月 16 日播种)

从这种短日处理的实验结果,得到一个重要结论,即日照长度处理效果因不同品种而明显不同。把以上结果与田间自然条件下分期播种进行栽培所得到的实验结果作了比较。这个实验是与前述用暗箱进行的短日处理实验相配合的,即把前述四个大豆品种在田间分期播种进行栽培,调查其开花期,也就是尽可能在相同的栽培管理条件下,每隔三天播一次,详细调查其生长发育状态,特别是开花期的变化。

图 2 所表示的是这一实验的结果。这是一个证实光周期理论的极为重要的图。纵座标表示现花日数,横座标表示播期(以 4 月 30 日为基准)。从这个图中可清楚地看到,大豆的

各个品种随着季节的推移,即随播期的延迟,现花日数也逐渐缩短,这与短日处理的结果完全一致。在早熟种中几乎看不到

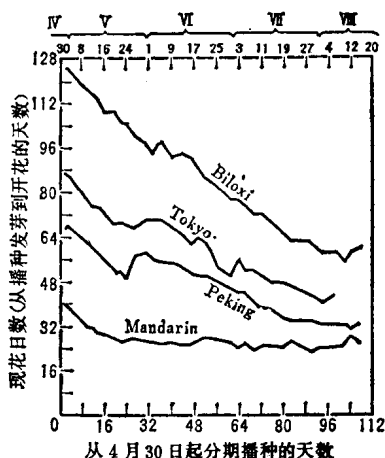


图2 四个大豆品种的播期与现花日数的关系[加纳和阿拉德, 1920年]

季节的影响,但晚熟种随播期的延迟,现花日数急剧减少。例如,晚熟种“比洛克西”在4月末播种,到开花需要长达125天的时间;在6月末播种,则缩短到大约70天;再进一步在7月末播种,只经60天就开花了。这就是说,在晚春长日条件下长出的植株,需要四个多月才能开花,而在盛夏短日条件下

长出的植株,大约两个月就可开花。但是,早熟种“曼德里”无论春播还是夏播,到开花所需的天数几乎没什么变化。

根据这样分期播种进行栽培的情况来看,到开花所需天数因大豆的品种而有显著不同。晚熟种到开花所需天数随着季节的推移而显著减少的情况,与短日处理实验的结果非常一致。由此得出结论:这种开花期的变化,其原因在于季节变换所带来的白昼时间,即日照时数的缩短。

加纳等人在华盛顿进行实验,这里日照时数的季节推移情况如下:4月末,日照时数大致是14小时;6月末“夏至”的最长日照时数是14小时30分;8月下旬又变成14小时