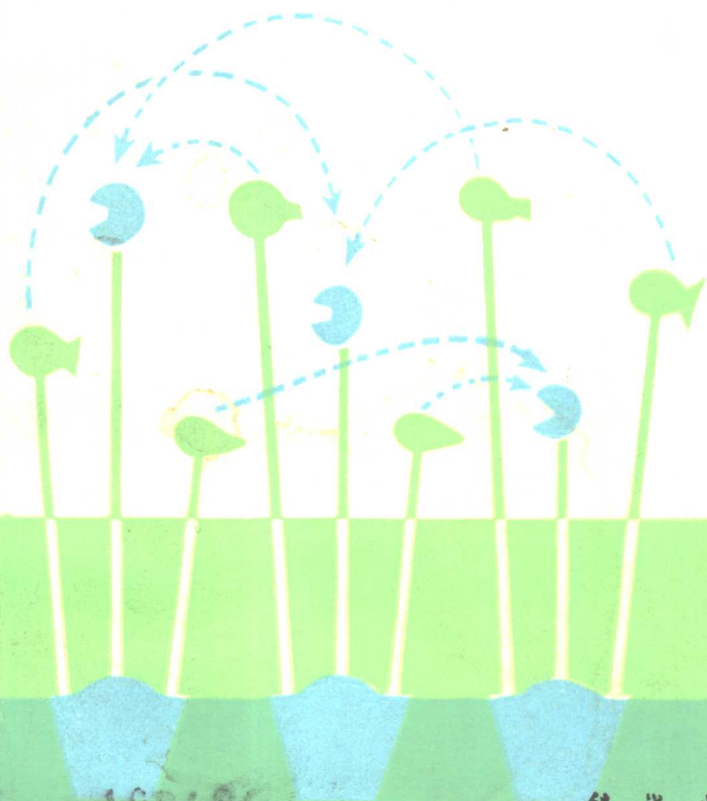


植物生殖生理学

〔日〕 加藤幸雄 著
志佐 诚



103486

科学出版社

植物生殖生理学

〔日〕加藤丰雄 志佐 诚 著

周永春 刘瑞征 译

科 学 出 版 社

1 9 8 7

内 容 简 介

植物生殖生理学是植物生理学的一个分支,是研究生殖器官的形成及其作用的科学。本书第一版(1962年版)主要以生长素研究为主。此后由于分子生物学的急速发展及电子显微镜的应用极大地丰富了植物生殖生理学的内容,作者在原书的基础上于1975年出版了增订版,它既包括激素方面的研究又从分子生物学角度来解释生殖生理现象。1982年又对个别内容作了修改后,出版了此新版本。本书即根据1982年版翻译的,全书共分为六章,分别阐述成花及性别生理,授粉生理,胚囊及受精前后的生理,不育性生理,结实生理,细胞分裂素类物质的作用,生殖器官的培养等。

本书可供从事生物学,农、林学研究的科技工作者及大专院校生物系,农、林院校等师生参考。

加藤幸雄 共著
志佐 诚

新·植物生殖生理学

诚文堂新光社,东京,1982

植物生殖生理学

〔日〕加藤幸雄 志佐 诚 著

周永春 刘瑞征 译

责任编辑 梁淑文

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

1987年6月第 一 版 开本: 787×1092 1/32

1987年6月第一次印刷 印张: 16³/₄

印数: 0001—3,650 字数: 378,000

统一书号: 13031·3518

本社书号: 4286·13—10

定价: 3.95 元

序 言

生殖生理学的范围

生殖生理学是相对于营养生理学而言的，它是关于生殖器官的形成及其作用的生理学。与生殖器官形成过程有关的营养阶段，当然也可以包括在成花生理问题之内。生殖生理学究竟包括哪些问题，各人有各人的见解，但笔者在本书中是把目前研究得最多的成花生理、授粉受精生理、果实形成生理和生殖器官的人工培养作为生殖生理学这个范畴的问题来处理的。果皮的颜色、花的色素等问题，在目前虽被列为狭义生殖生理学问题，但在将来也许会成为重要问题。成花、抽苔、开花、幼胚成熟、种子形成、果实成熟等的促进与抑制，性别表现的转变，打破不亲和性，诱导不育性，诱导单性结实，倍数性的利用，延长花粉寿命，防止落果（落花），调节果实大小，调节果色，提高果实所含成分的量与质等生殖生长的化学调控，也作为生殖生理的内容进行着研究（西，1966），这些被认为是园艺学中的问题。这些园艺学的特殊问题可以大致划分而归纳到上述四个问题中，可以说这也是生殖生理学领域最引人注目的问题。关于这些内容，由于已有各论予以详述，因此本书中省略了。

生殖生理学既有理科的植物生理的一面，又有农学的应用植物学的一面。可以说，前者是质的、总论的，后者是量

的、各论的。但不管怎么说，生殖生理学是把重点放在前者，是作为农学的基础并作为通向这些领域的桥梁而起作用的。生殖生理学或多或少具有双重性质，因而不仅需要追求其实用的一面，还需要在某种程度上查明其理论基础。

安田贞雄著述了作为植物生理学一个分科的生殖生理学，讨论了关于作为栽培学要素的生殖生理学与作为育种学要素的生殖生理学内容。

一般来说，在植物生理学教科书中都是把生殖生理学作为一个很小的附属部分来对待的，大多被列入生长与分化部分。例如J. Bonner和J. E. Varner著的《植物生物化学》（“Plant Biochemistry”，1965），生殖生理仅占全书36章中的一章（而且还是同种子发育与萌发部分并列写的），而果实成熟却很受重视，占了整整一章。

生殖生理学对纯植物生理学的贡献

普通植物生理学对生殖生理学的作用无需多说；生殖生理学对普通生理学的贡献也不少。例如组织培养中经常使用的起促进生长作用的椰子乳，其应用即始于胚胎培养（Blakeslee一派，特别是van Overbeek等）；玉米素也是生殖生理学者发现的（Letham, D. S., 1964）。现在所谓光形态建成的生理学领域，可以说也是源于光周期的研究。

我们可以把高等植物的生殖生理学分成三个时期来考虑。

第一个时期：双受精的发现。从十九世纪中期到1930年左右大约70年，从达尔文(Darwin)的一系列研究（1857，1876）经Nawaschin（Навашин，1898）而达到细胞遗传

学的全盛时期。

第二个时期：激素调控。从1930年到1955年左右大约20年是植物激素学时期。

第三个时期：核酸学的研究。从1955年到现在大约15年是分子生物学时期。

这完全是我们个人的意见。比较地把它当成一门学问来对待是十九世纪末以后。Sprengel (1793) 查明了昆虫与花蜜和授粉间的关系，其后达尔文 (1858, 1876) 对生殖生理学的重大贡献是著名的。另一方面，由Noll (1902) 对黄瓜的研究开始了单性结实的研究。因此，恰当地说，只是从这些研究之后，生殖生理学作为一门学问才初具轮廓。不管怎么说，到1940年左右，生殖生理学已包括在植物学或普通植物生理学之中了，这一点是无可置疑的。这时也是生殖器官、生殖现象的形态学研究全盛时期。在这个时期，虽然也进行了花粉呼吸这类的研究，但却很少是自觉从生殖生理学角度出发的，而只是把它作为普通生理学的研究材料而已（以上详见安田贞雄所著《生殖生理学》）。

如果就第一个时期中我们所能看到的研究而言，其中之一无疑是Garner和Allard (1920) 关于光周期的研究，即所谓植物的开花受一天中的日照长度支配这一简单事实。但是，可以说，其机理至今仍有待充分查明。

似乎也可以说，现在是这样一个时期，即凡被认为是生殖生理学上重要的问题都是从现象论上提出来的。花芽分化、光周期、自交不亲和现象、单性结实、孤雌生殖、生理落果、花粉管生长、胚胎培养等都是。

第二个时期是生长素万能时期。当然，这一时期现在也还在继续着。笔者认为可以推举Nitsch的论文作为这一时期的代表性综述 (Nitsch, J.P. 1952, Plant hormones in

the development of fruits. *Quat. Rev. Biol.*, 27: 33—57)。

我们所著的书(志佐、加藤:植物生殖生理学)也主要是以此为核心的。目前,关于生长素的作用机理尚无确定的看法,但尽管这个问题还未完全搞清,也还是可以进行生殖生理学方面的研究。例如,细胞壁的松弛(cell wall loosening)是伸长生长的直接原因,且不管其机理如何,由于伸长是确实的,这就有可能说明与生殖生理有关的现象。当然,从根本上说,由于机理没有搞清,也就不可能真正搞清这些现象。

虽然已知性别问题与生长素代谢有密切关系,但即使搞清生长素导致伸长的机理,也不可能解决与性别的关系问题。并且,利用现有的分子生物学知识也不能说已得到了一些十分令人满意的解答,这可能完全是有待今后解决的问题。

第三个时期是分子生物学时期。现代的确可以说是分子生物学时代。中心法则带来了巨大的影响,这对生殖生理学也不例外。在生殖生理学领域中,进入分子生物学水平的主要是(1)开花机理和(2)花粉及花粉管生理学。自交不亲和性的问题也进入了分子生物学水平。生物化学方法、电子显微镜方法、免疫学方法、放射性同位素、组织化学方法等被多方面地用于DNA→RNA及蛋白质问题的研究。充分地运用来自微生物、病毒以及动物研究的知识于植物生殖生理学的研究,可以说是有益的尝试。当我们这样回顾进步的踪迹时,大概可以意识到从第一个时期到第二个时期到第三个时期,在时间上是成几何级数加快的。生殖生理学的内容也是随着时代的进步、发展而变化的,但是现在的基调是只会加强不会削弱了。

目 录

序言	i
第1章 成花及性的生理	1
1.1 成花生理	1
1.1.1 植物的一生	1
1.1.2 营养生长与生殖生长	2
1.1.3 植物体的老化与生殖生长	4
1.1.4 日照长度、春化处理与花熟状态	6
1.1.5 光周期处理与物质代谢	14
1.1.6 花芽形成与激素的作用	17
1.1.7 成花刺激物质	28
1.1.8 成花素的合成与核酸代谢	31
1.1.9 开花激素与甾类化合物	47
1.1.10 春化作用	52
1.1.11 花的生长与运动	56
1.1.12 茎尖的组织分化与生理变化	64
1.1.13 花的香味与花色	65
1.2 性的问题	67
1.2.1 与激素的关系	69
1.2.2 肥料的影响	86
1.2.3 光的影响	87
1.2.4 温度的影响	87
1.2.5 病害、寄生和切断	87
1.3 结语	90
第2章 授粉生理	92
2.1 授粉	92

2.1.1	授粉的方法	92
2.1.2	柱头反应	95
2.1.3	柱头的伸长(玉米柱头伸长法)	96
2.2	花药的生长	98
2.3	花粉	98
2.4	花粉的形成	100
2.4.1	形成过程与物质代谢	100
2.4.2	花粉的成熟与绒毡层组织	118
2.4.3	萌发孔的形成	121
2.4.4	利用蕨类植物研究减数分裂	121
2.4.5	减数分裂的同步性	123
2.4.6	减数分裂所需时间	125
2.4.7	花粉核的分化与分裂	127
2.4.8	花粉壁的结构	129
2.4.9	花粉的化学组成	132
2.5	研究花粉管的方法	143
2.5.1	研究花粉生活力的方法	144
2.5.2	花粉的保存方法	145
2.5.3	花粉培养基	146
2.5.4	获得没有微生物污染的萌发花粉的方法	147
2.5.5	大量培养	148
2.5.6	速生花粉管	150
2.5.7	花粉及花粉管核的研究方法	153
2.5.8	荧光显微镜法	154
2.5.9	只使花粉管染色的方法	155
2.5.10	组织化学的方法	155
2.5.11	永久标本的制作	156
2.5.12	免疫电泳法	157
2.6	花粉管的显微结构	158
2.7	集体效应与钙对花粉萌发和花粉管伸长的影	

响	163
2.8 向化性	171
2.9 影响花粉管伸长的物质	176
2.9.1 硼的影响	176
2.9.2 钴的影响	180
2.9.3 氨基酸的影响	182
2.9.4 胺类的影响	184
2.9.5 脂肪酸的影响	184
2.9.6 动物激素的影响	188
2.9.7 植物生长素类的影响	188
2.9.8 提取液的影响	189
2.9.9 臭氧的影响	189
2.9.10 重水的影响	189
2.9.11 射线的影响	190
2.9.12 基因的影响	192
2.10 花粉管伸长与物质代谢	193
2.10.1 花粉固定CO ₂ 的能力	201
2.10.2 游离氨基酸	203
2.10.3 脯氨酸代谢	204
2.10.4 生长抑制物质	206
2.11 花粉管伸长与核酸代谢	209
2.12 结语	222
第3章 胚囊及受精前后的生理	223
3.1 卵细胞	228
3.2 助细胞	230
3.3 极核(中央核)	230
3.4 反足细胞	231
3.5 受精前后的变化	232
3.6 结语	247

3.7 生殖器官与传递细胞	248
第4章 不育性的生理	251
4.1 引起不亲和性的主要原因	251
4.1.1 嫁接	251
4.1.2 营养	252
4.1.3 温度	252
4.1.4 生理年龄	254
4.2 雄性不育	255
4.3 自交不亲和性	262
4.3.1 何谓自交不亲和性	262
4.3.2 表现自交不亲和性的植物	263
4.3.3 花粉核的状态与不亲和性的类型及发生抑制的 场所	265
4.3.4 S因子的作用时期	265
4.3.5 花粉形成中细胞质分裂的方式	267
4.3.6 抑制场所	269
4.3.7 自交不亲和性的进化	270
4.4 异长花柱现象与不育性	270
4.5 孢子体不亲和性	276
4.6 配子体不亲和性	280
4.7 柱头及花粉的分泌物质	281
4.8 花柱中的物质代谢	294
4.8.1 花柱的激素	294
4.8.2 花柱的物质代谢	297
4.9 克服自交不亲和性的方法	308
4.10 结语	316
第5章 结实生理	317
5.1 果实的生长	317
5.1.1 果实的定义和生长过程	317

5.1.2	果实生长的测定	320
5.1.3	取样方法	320
5.2	果实的形状和大小及其遗传	321
5.3	果实形成概要	323
5.4	几种物质的代谢	326
5.4.1	幼果中的蛋白质合成和酚类化合物	327
5.4.2	果实在生长期间的水分吸收和有机酸及淀粉的 合成	328
5.4.3	果实的成熟和乙烯的作用	329
5.4.4	水分吸收与维管束系统的发育	333
5.4.5	果实生长的小结	334
5.5	竞争现象	337
5.5.1	果实与营养器官的竞争	337
5.5.2	果实间的竞争	337
5.5.3	竞争的生理	338
5.6	细胞分裂素类物质的作用	339
5.7	赤霉素类物质	347
5.8	植物生长素类物质及其他	357
5.8.1	各种植物生长素及其作用	357
5.8.2	番茄子房检测法	362
5.8.3	作为“动员者”(mobilizer)的生长物质	364
5.9	关于单性结实的小结	365
5.9.1	遗传上的单性结实	366
5.9.2	环境因素引起的单性结实	366
5.9.3	化学处理导致的单性结实	366
5.10	落果现象及果实发育与抑制物质	367
5.10.1	落果现象与诱导物质	367
5.10.2	果实中存在的生长抑制物质	371
5.10.3	关于落果的小结	372

5.11	种子形成的生理学	374
5.11.1	珠心和珠被	374
5.11.2	胚乳	374
5.11.3	胚	375
5.11.4	贮藏物质的积累	375
5.12	无融合生殖及其意义	386
5.12.1	无融合生殖的种类和方法	386
5.12.2	单性生殖	391
5.13	药物对植物胚的形态建成的影响	393
5.14	果实的后熟生理	395
5.14.1	果实的后熟与乙烯	395
5.14.2	核酸代谢	397
5.14.3	蛋白质代谢	399
5.14.4	酶	400
5.14.5	有机酸代谢	402
5.14.6	脂类代谢	403
5.14.7	果胶物质的变化	403
5.14.8	控制后熟的激素	405
5.14.9	乙烯的合成过程	410
5.14.10	对乙烯的敏感性	412
5.14.11	控制后熟的主要因素	413
5.14.12	香味的变化	415
5.14.13	果色的变化	417
5.15	结语	418
第6章	生殖器官的培养	420
6.1	试管内成花与花芽培养	422
6.2	胚培养	434
6.3	从愈伤组织的细胞形成胚——胚发生实验 的途径	444

6.4	子房培养	451
6.5	胚珠和胎座的培养	454
6.6	果皮培养	459
6.7	花药和花粉母细胞的培养	461
6.8	胚乳培养	478
6.9	花轴的培养	480
6.10	结语	481
	后记	483
	参考文献	484

第1章 成花及性的生理

本章是关于成花生理学和性别决定的分析方面的研究综述。关于成花生理,在国外除 Hillman(1962)、Salisbury(1963)等的专题论文外,还有 Doorenbos和 Wellensiek(1959)、Cutter(1967)以及 Seavle(1965)、Kolli(1965)、Evans(1971)等人的综述;在日本有太田(1964, 1966, 1967)、沈本(1967, 1968)等的综述,其内容各具特色。

1.1 成花生理

1.1.1 植物的一生

表现光周期的植物与要求低温的植物在其发芽后的某一期,无论是对光周期还是对低温都不感应,也不进行花芽分化。人们把这种状态叫做幼年期(juvenile phase)。山蓐菜(*Lunaria*)发芽后第7周、甘蓝发芽后第11周左右是幼年期。甜菜等幼年期不明显,矮牵牛、油菜等几乎没有幼年期。因此,即使在刚刚发芽之后,只要在适当的条件下就可长出花芽。但大多数植物都有相当长的幼年期,特别是树木。当芽或叶没有达到一定年龄之前,就不会对低温或光周期刺激作出反应。所谓叶龄是指生理年龄。完全展开叶感应性最高,嫩叶及老叶感应性低。

只要外界条件具备就能够进行花芽分化,这种状态叫做花熟期(ripeness to-flower)。在进入花熟状态以前是幼

年期。因此，从幼年期→花熟期→老化→死亡是植物的一生。对植物的一生已经分成为若干比较详细的时期进行着研究。一般是从发芽开始，分成感温期→感光期→花芽诱导期→花芽分化期→开花期→果实发育期→成熟期→老化期→死亡。但因植物不同，分期不明显的情况也不少。由于光和温度在所谓感光期、感温期以外也是重要因子，因此未必一定按这个顺序通过感温期和感光期。从成花生理学角度来看，植物的年龄只不过是一种时期的区别。

这些时期也可能随各种重要因子而改变。嫁接或修剪、化学药品，特别是激素处理等都可以大大地改变这些时期的时间关系。另外也可发生返幼现象。进入生殖生长的植物因环境改变而逆转到营养生长的事实常有报道。

也有一当达到花熟期，即使环境条件不适宜也仍然可以形成花芽的情况。矮牵牛如果长到17—30节左右，即使是在长日条件下也可形成花芽。但是，温度也有强烈影响，越是低温下越容易提早形成花芽〔Takimoto (泷本)，1947〕。

1.1.2 营养生长与生殖生长

多年生植物(例如果树)中，花芽的分化是在树木的生长几乎停止的时候开始的(图1.1)。在苹果和柠檬中，一般开花需要4—15年，如果进行环剥，在1—2年内即可形成花芽。由于植物受到伤害，其营养物的运输受阻而减缓了枝条的生长，因而提早了主干的花芽形成。把茎干折弯，生长则受到抑制，也可导致提早成花。

修剪也有同样的效果。

如果果树不加修剪任其生长就会变成隔年结果。成年树结果多，过多的养分被消耗，在开始花芽分化时就会营养不足，因而出现大小年。如果进行巧妙的修剪就可以防止这种

弊病。

在实验上使用减缓生长的方法,例如用石膏把萝卜的幼芽固定使生长被抑制,则可提早开花(Kojima 和 Maeda, 1958)。用抑制生长的物质、马来酰肼或高浓度(高渗透压)的糖液处理也同样可以提早开花。

温室中强烈熏蒸消毒或者摘心等处理虽然都抑制茎的生长,但是使花芽形成提早。一般地说,营养生长与生殖生长间有拮抗作用。荷兰的Wellensiek一派(1954)极力支持这种看法。

生长素对凤梨花芽形成的诱导作用可能是最强烈的了(Clark和Kerns, 1942)。对夏威夷荔枝花芽形成的诱导作用也一样(Shigeura, 1948)。这些处理虽然是暂时的,但包含着对营养生长(叶)的抑制。

在番茄中使用萘磷氨甲酰苯甲酸(naphthylphthalamic acid)可以增加花芽数,但这种处理是与低温处理同时进行的(使着生第一花的节位降低,总之是促进花芽形成),也是营养生长被抑制(Teubner和Wittner, 1955; Calvert, 1957)。

番茄去叶,特别是去掉幼嫩的生长的叶,可以提早形成花芽。早熟品种的番茄用这种摘心的方法不能提早形成花芽,但在晚熟品种中有效。这些观察是与番茄晚熟种营养生长旺盛因而有可能抑制花芽形成相一致的。上述促进花芽形

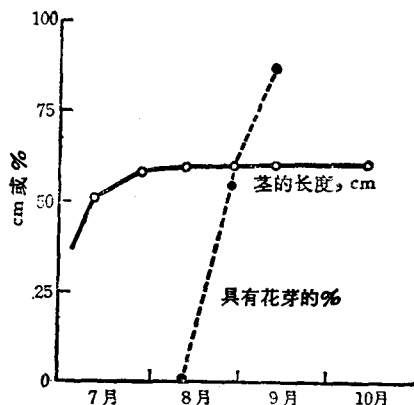


图1.1 醋栗茎的生长与具有花原基(%)的关系。茎生长结束后花芽形成(Nasr和Wareing, 1961)