

# 植物生理学译丛

第四輯

中国科学院植物生理研究所編



8.843083  
86  
(4)  
C.1

上海市科学技术编译館

**植物生理学译丛**

**第四辑**

中国科学院植物生理研究所编

\*

上海市科学技术编译馆出版

(上海南昌路59号)

商务印书馆上海厂印刷 新华书店上海发行所发行

\*

开本 787×1092 1/16 印张 5 1/2 字数 170,000

1965年12月第1版 1965年12月第1次印刷

印数 1-2,000

编号 16·348 定价(科七) 0.80元

## 目 录

|                           |                                    |    |
|---------------------------|------------------------------------|----|
| 植物抗旱性与生理作用.....           | W. S. Iljin.....                   | 1  |
| 植物細胞对可見光的感应(光合作用除外).....  | Н. I. Virgin.....                  | 10 |
| 代謝途徑的整合作用.....            | Н. E. Umbarger.....                | 17 |
| 关于光合作用中氨基酸形成的途徑問題.....    | Е. Г. Зак 和 А. А. Ничипорович..... | 30 |
| 韌皮部中有机物的代謝和运输.....        | А. Л. Курсанов.....                | 33 |
| 植物莖內溶质运输的有关超微結構与动态方面..... | R. D. Preston.....                 | 62 |
| 植物組織对水溶性物质的分泌.....        | Т. В. Кириллова.....               | 72 |
| 高等植物的赤霉素.....             | Г. С. Муромцев.....                | 79 |

# 植物抗旱性与生理作用

Iljin, W. S.

«Ann. Rev. Plant Physiol.» 1957, 8: 257~274 [英文]

## 引言

抗旱性一詞有不同的含义，測定抗旱性的方法也不相同。有些方法<sup>[2, 14, 26]</sup>是在實驗室里使植物失去水分，或者把植物放在相对湿度不同的小室里，从而測定植物失水到什么程度才不能恢复。另外一些方法是寻找植物的永久萎蔫点，即植物不能恢复膨压时的土壤含水量。上述两类方法都只能測定植物抗脱水，而不能測定植物的抗旱性。况且植物从萎蔫恢复到正常，并不表示已重建全部正常机能，我們将在本文中看到这一点。

有些人把在干旱生境里能正常发育、产量最高的作物定为抗性好<sup>[65, 94]</sup>。在这种情况下获得最好收成的方式无关重要。植物以不同方法对干旱作自行調节，例如把蒸騰作用限制到最低限度，或者从深层土壤吸收足够的水分<sup>[18, 66]</sup>。形态調节或者生理調节未必是所有旱生植物所必需具备的特点<sup>[11, 62, 65, 80]</sup>。研究植物对干旱的調节是极重要的，但只有少数植物具有这种能力。

在这个报告中将考虑干旱对某些生理过程的影响，对气孔机能、光合作用、呼吸作用、碳水化合物代謝、渗透效应、組織干燥等反应的影响。

## 植物含水量的变化

在整个植物生长期中植物含水量都发生日变化<sup>[7, 82, 51, 57]</sup>。在自然界里植物水分亏缺可达15~20%，有时达25~30%，甚至达40%（以总鮮重为基准）。在温暖干旱的空气里，植物蒸騰作用加强了，而从土壤中吸来的水分不足以补偿蒸騰所丧失的水分，就发生萎蔫，可能是暂时萎蔫，也可能是永久萎蔫。然而在潮湿气候里，例如苏联北部，植物在午間水分亏缺也可达28%<sup>[52]</sup>。

水分供应良好的植物，下午二时至四时含水量降至最低点，上午二时至六时含水量升至最高点<sup>[104]</sup>。

## 气孔运动

气孔对植物从空气中吸收  $\text{CO}_2$  并蒸发水分起

着重要的作用。气孔的运动受光和植物含水量的調节。叶为水饱和时，气孔的大小与光强度成正比<sup>[88]</sup>。而在某些植物里，例如咖啡，强光能引起气孔关闭<sup>[73]</sup>。一般說，失水达10%的植物（以鮮重为基准），就要引起气孔关闭<sup>[75, 76]</sup>；某些植物，例如巢菜属（*Vicia*）和菊属（*Chrysanthemum*）失水仅3~5%时，就引起气孔关闭。在不同种之間气孔运动的差异很显著，視其种、发育阶段、气孔內部生理过程等条件而变化。在同一棵树上，背蔭的叶子比向阳的叶子更敏感些。

气孔的运动随保卫細胞的结构及其由酶活动引起膨压的变化而定<sup>[29]</sup>。淀粉在关闭着的气孔的保卫細胞中累积，当受到光线和紧张度刺激时，因酶作用而变成糖。結果，細胞液濃度增加，保卫細胞体积增加，气孔开放。无光、缺水刺激过程相反，糖轉变为淀粉，压力降低，气孔关闭。

渗透压和淀粉含量在不同种間有差异，甚至同一个种也有变化。以  $\text{KNO}_3$  的克分子数表示細胞液濃度，在气孔开足的保卫細胞里可达3.0N，而表皮或叶肉的細胞液濃度，可只有0.4~0.6N。但是，在干旱大气里、或在无光处、或在傍晚时，保卫細胞可能和表皮或叶肉細胞有相近的渗透压。这些关于气孔生理的观察已为許多研究者所証实<sup>[65, 66, 89, 95]</sup>。

在气孔运动中酶促过程进行得十分緩慢，約經1.5~2小时<sup>[1, 29]</sup>。但是有迹象表明酶促过程是可以加速的<sup>[103]</sup>。气孔敞开的植物从潮湿大气中移至干旱大气中，失水极快，在3~5分钟內就萎蔫了，而其气孔仍旧完全敞开。在这种情况下，在气孔关闭之前，失水可高达30~40%。

保卫細胞的淀粉含量与气孔开度之間，不一定完全相关<sup>[103]</sup>。但是淀粉的分解是按阶段完成的，淀粉的消失并不表示淀粉已經完全轉化成糖类，也不表示已經达到最大渗透压。糊精先形成，而后轉化成双糖，最后轉化成单糖。

在保卫細胞里特别是磷酸化酶非常活跃<sup>[108]</sup>。

无机盐类的阳离子和阴离子对調节气孔活动是非常重要的因素<sup>[31a]</sup>。电解质溶液进入組織。刺激

淀粉轉化成糖,从而增加細胞的渗透压,并扩大气孔的开度。高渗溶液与低渗溶液都起作用。因此,把保卫細胞內充滿淀粉的不同种的表皮切片放在0.3~0.4N KCl溶液里,最初,保卫細胞呈現质壁分离;然而淀粉逐漸消失,渗透值增至1.3N,气孔在2~3小时內敞開。在0.05N KNO<sub>3</sub>低渗溶液里淀粉也会消失;气孔开度增加,但其过程需36小时之久。0.15~0.3N的溶液有較强的效应。溶液过稀过濃,其过程反遭抑制。水分的流通引起淀粉积聚并把盐分淋洗出去,結果发生气孔关闭。

等渗透度的不同阴离子钾盐产生同样效应。各种糖溶液并不使气孔开放;在高濃度里淀粉分解了,但气孔并不开放。

周期表中第一族的Li、Na、Cs、Rb的作用和K相似,就是說,这些化学元素有利于淀粉水解成糖,使渗透压大为增加。Li最活跃,Na、Cs、K和Rb的活性依次下降。第二族金属的作用极不相同。鉍的功能在極低的濃度时,与第一族各元素相似;0.0001克分子鉍溶液緩慢地刺激,淀粉逐漸水解、气孔逐漸开放,历时22小时之久。0.001或0.002克分子濃度作用得較快,而在0.05克分子濃度时,其过程在一小时內完成。鎂只略能影响开放,而鈣和鋇沒有作用。鉍的稀溶液能刺激淀粉消化和气孔开放。上述四元素中每个元素在高濃度时都能使淀粉消失,但不能使气孔开放,其作用象糖溶液,或者象失水一样。

第二族元素的Mg、Ca和Sr是第一族的拮抗者;在低濃度时使后者的作用失效。利用盐类,通过改变元素的濃度和元素之間的关系,能够控制气孔运动。

### 干旱对气孔功能的影响

遭受严重干旱的植物不能重建其正常功能,即使恢复紧漲,还是不正常的<sup>[81]</sup>。气孔可能稍稍开放或部分丧失开放功能,也可能死亡;例如矢車菊属的*Centaurea orientalis* 8%保持开放能力,73%关闭,19%死去。另一些种即使叶子看来十分正常,却有45%的气孔失去活力。用Darwin-Pertz的气孔計一再証实了这些观察<sup>[13]</sup>。

上文指出,植物失水刺激糖轉化为淀粉,并降低渗透压。但是萎蔫超过一定限度,保卫細胞里的淀粉象在叶肉組織里的一样都分解了。各种植物对干旱的反应不同,适应于潮湿生境的植物失水在15~30%之間(以鮮重为基准)时淀粉就完全分解。抗旱

性較强的植物,这种現象可能发生在失水50~60%之間时。此外,这两类植物消化淀粉的速度有显著的差异,前一类植物的消化过程要快些<sup>[32]</sup>。

一般說,把叶子浸在水里将刺激敞开着的气孔累积淀粉。事前萎蔫使淀粉累积速度减低。在某个实验里将萎蔫的叶子放在有塞子的燒瓶里防止进一步萎蔫。經過不同時間以后将叶子放在水里。沒有萎蔫过的叶子在四小时內形成一定量的淀粉;萎蔫过一小时的叶子需20个小时形成等量的淀粉;萎蔫过四小时的叶子需44个小时;而萎蔫过20或20小时以上的叶子完全不能形成淀粉<sup>[32]</sup>。

在另外几个实验里<sup>[38]</sup>,将表皮組織切片放在相对湿度不同的小室里。相对湿度在99~94%之間时,淀粉逐漸消化,渗透压和气孔开度都增加,但是相对湿度在100%时沒有变化。渗透压在相对湿度为100%时相当于0.12~0.15克分子CaCl<sub>2</sub>,而在較低相对湿度时相当于0.3~0.4克分子CaCl<sub>2</sub>,范围一直达2.0克分子。干燥能刺激淀粉加速分解。先形成高分子量的多糖类,继而形成双糖类和单糖类。

干燥的刺激,例如影响多糖类裂解,不是短時間的,而是在組織与水接触之后繼續存在一段時間。要是将表皮放在92%相对湿度內一会儿,然后放入100%相对湿度內,淀粉逐漸消失,渗透压增加,同时气孔开度增加,若組織連續保存在100%相对湿度內,这些变化就都不发生<sup>[31]</sup>。

在另外几个实验里,将表皮放在0.2~2克分子不同濃度的蔗糖溶液里两小时,然后移入水中。溶液濃度在0.2~0.3克分子范围內时,气孔关闭,淀粉分解很少,而溶液濃度在0.75~1.5克分子范围內时,气孔敞開,淀粉显著地分解。

将完整的叶子放在有塞的燒瓶里以控制相对湿度,經不同時間,然后浸入水中,获得了类似的结果。萎蔫輕微而且处在刚开始的时候,淀粉并不分解,气孔开度沒有变化,渗透压也不增加,要是干燥显著并延續一段較長時間,那么就有了引起这些过程的刺激。

### 綠色組織里的碳水化合物代謝

許多研究者已經观察到:随着土壤水分的下降<sup>[59, 83, 106]</sup>或者把盐溶液(NaCl)加入土壤,淀粉从萎蔫叶中消失<sup>[68, 69, 71]</sup>。同时糖类累积起来了<sup>[17, 36, 47, 69]</sup>。当供以水分后,例如在灌溉时,若失水不太严重,則将重新形成淀粉<sup>[99]</sup>。干旱刺激淀粉

酶<sup>[83]</sup>和磷酸酶<sup>[84]</sup>的活性,不仅在保卫細胞里如此,而且遍及全張叶子。

把中生植物和旱生植物作比較,可看到在这两类植物之間存在着差別<sup>[36]</sup>。前者对萎蔫較为敏感,只要少量失水和短時間刺激,淀粉就分解。旱生植物較能耐受失水,反应迟鈍,需較强的刺激。

失水加速分解,抑制同化作用。在一个实验里把植物放在黑暗里,让它们失去淀粉。然后摘下叶子,切成两半,一半放在有塞子的燒瓶里,保持其膨脹,让另一半萎蔫到一定程度。在光下把这些叶子放在水里,或者放在1%葡萄糖溶液的urface,很快地重新緊張起来。在这些条件下,两类叶子很快地累积淀粉,但是在萎蔫过的半叶里合成活动受到一定程度的抑制。在萎蔫叶子里淀粉形成較慢,量也較少,萎蔫严重时不再能恢复合成能力。中生植物比旱生植物对失水更敏感些。山柳菊属(*Hieracium*)只要失水11%,合成活动便减弱。

在另一个实验里,借助于黑暗失去淀粉的叶子,置于不同濃度蔗糖溶液表面,溶液里加过0.06克分子葡萄糖,以促进淀粉的合成。在这个实验里,采用来自不同地区的四十种植物的叶子。濃溶液减弱了合成活动,但并未使它完全消除。0.3~0.4克分子濃度抑止湿生植物合成淀粉,0.5~0.6克分子濃度抑制中生植物合成淀粉,而对旱生植物則需1.1~1.4克分子濃度。

植物累积碳水化合物由好几个因素决定。增加有效氮的供应能刺激对碳水化合物的利用,要是再加上有充足的水分可以利用,就促进新器官的形成与生长。另一方面,要是沒有充足的水分,生长就受到抑制,多糖类就会累积起来<sup>[10, 105]</sup>。叶內碳水化合物裂解可能伴有根內碳水化合物的沉积<sup>[17, 23, 47]</sup>。不能說失水引起植物各部分的淀粉都裂解或消失,而只能說在大多数植物的叶子里发生。这个問題需要进一步研究。

測定揭露了生长在干旱生境里的植物,比生长

在潮湿生境里的植物含有較多的糖。在捷克斯洛伐克和法国作的122种植物的研究,得到了如表1所示的結果。在每一类型內存在着明显的变异,但是平均起来,这些差异便消失了。这些变异表明:不能說所有旱生植物都能生产大量的糖,只能說这类植物的大部分有这种能力。肉质植物含糖量低。乔木和灌木的糖几乎是草本植物的三倍。

同一个种因生境湿度而能大大改变其含糖量。一个种生长在潮湿环境、适度干旱环境、或者干旱环境中可有显著的差异。在上述三种环境里酸模(*Rumex acetosa*)的含糖量分别为0.69%, 1.04%, 3.53%;无花果(*Ficus carica*)的含糖量分别为1.62%, 4.35%, 7.05%;洋常春藤(*Hedera helix*)的含糖量分别为2.93%, 3.92%, 7.7%。

在控制条件下减少植物里的水分,能够增加植物含糖量。例如,酸模属的三个种在失水20%以后,再隔几小时,糖濃度增加了49~96%。把旋复花属植物*Inula viscosa*放在一系列不同的水分条件下36个小时,叶子呈现出0.015, 0.021, 0.042, 0.053克分子糖濃度。在潮湿大气里的叶子只含双糖类,而在干旱大气里的叶子既有双糖类,又有单糖类<sup>[35]</sup>。

## 光合活动

干旱影响光合作用,首先是气孔开度的縮小限制了对CO<sub>2</sub>的吸收,其次是綠色組織光合活动的降低。

把新鮮植物和气孔关闭的萎蔫植物比較,可以看到在两者之間光合速度<sup>[30, 32, 44]</sup>存在着显著的差异。失水达到或超过16~47%,使速度下降20%;但是在失水量与光合强度之間好象沒有密切的相关。从萎蔫恢复过来的植物不能正常地进行同化作用,其能力下降59~35%。

对土壤水份良好(36.4%)的盆栽两年生苹果树中止供水<sup>[83]</sup>,使土壤含水量緩緩下降至15.2%。气孔关闭,光合速度先下降19%,以后下降50%,到萎蔫时下降85%。供水后恢复膨压,光合作用恢复到常态的75%。过一个星期,苹果树已經完全复原。

用大胡桃树作同样的实验<sup>[58]</sup>,降低土壤水分就降低光合速度,但是,供水以后,大胡桃树不恢复常态。馬鈴薯发生同样的反应<sup>[9]</sup>。若將馬鈴薯萎蔫24个小时,然后澆水,在四小时内完全恢复。若將馬鈴薯萎蔫72个小时,那末其恢复需要48个小时。

表1 生境与含糖量

| 植物类型     | 种数 | 含糖量的范围*    | 平均含糖量* |
|----------|----|------------|--------|
| 肉质植物     | 8  | 0.46~0.98  | 0.72   |
| 草本中生植物   | 22 | 0.47~2.55  | 1.25   |
| 草本旱生植物   | 26 | 1.23~3.73  | 2.64   |
| 中生的乔木和灌木 | 38 | 1.48~8.21  | 3.60   |
| 旱生的乔木和灌木 | 27 | 3.80~11.56 | 6.89   |

\* 以干重計算的含糖量百分比

在蕎麥<sup>[97]</sup>、松樹<sup>[50]</sup>、番茄、豆科植物<sup>[106]</sup>，失水都減弱光合作用。在玉米，光合速度下降至正常的37%<sup>[98]</sup>。

沒有氣孔的植物，例如蘚類和地衣，其光合作用亦減弱<sup>[86]</sup>。海藻墨角藻屬 (*Fucus*) 的三個種風干15分鐘之後，放在水里5小時<sup>[69]</sup>，發現第一個種恢復正常光合作用的97%，第二個種72%，第三個種42%。干燥超過15分鐘，光合作用減弱更多。其他種類的海藻，在失水以後，也對光合作用的減弱敏感。

氣孔運動在光合作用中是很重要的因素。在氣孔開度、光合作用與蒸騰作用之間有一定的關係。這個關係在不同的生境里是有變化的。中生植物在其大氣潮濕的正常生境里，比旱生植物在其正常生境里，蒸騰得少些<sup>[32, 43, 44]</sup>。每同化1毫升CO<sub>2</sub>，前者失水7~11克而後者失水19~84克。中生植物生長在干旱地區，其數值比旱生植物的數值高得多。鐵綫蓮狀馬兜鈴 (*Aristolochia clematitis*) 在潮濕地區每同化1毫升CO<sub>2</sub> 蒸發11克水，而在干旱地蒸發351克。另一個種在這兩個地區分別蒸發水分30克，130克。再有一個種分別蒸發水分41克和415克。然而，三種旱生植物在干旱生境里分別只蒸發水分35克，56克，64克。

要是生長地區太干旱，旱生植物的光合作用會減弱。例如歐洲針茅 (*Stipa pennata*) 在正常生境里吸收59毫升CO<sub>2</sub>，而在十分干旱的生境里只吸收17毫升。另外兩種草本植物在上述條件下，吸收的數值分別為103克、48克和138克、90克。

其他研究者也獲得了類似的結果<sup>[91]</sup>。旱生植物由於大量氣孔有利於更多的CO<sub>2</sub> 進入葉內，每蒸發一個單位水分所生產出的有機物較多<sup>[96]</sup>。比較中生草本植物和旱生草本植物<sup>[60]</sup>，可以看出後者有較強的光合作用。許多研究者<sup>[18]</sup>說：旱生植物的柵狀組織和葉綠體發育較好，故能更好地吸收CO<sub>2</sub>。有人根據光合作用和蒸騰作用都或多或少地依賴於表皮對氣體的透性的假定，在這兩個過程之間尋找恒定的關係。但是，這兩個過程對環境條件的反應并不相似，例如，空氣為水蒸氣飽和時，蒸騰作用被抑制，可是對CO<sub>2</sub> 的吸收，並沒有影響。氣孔開度、光強度、光質，溫度和葉的含水量是以不同程度影響這兩個過程。

幼年蘋果樹的蒸騰作用和光合作用<sup>[25]</sup> 因干旱而減弱，但是，前者減至常態的50%，後者減至25%。洋常春藤 (*H. helix*) 和鳳仙花屬植物 *Impatiens*

*pariflora* 的蒸騰作用減至5~15%，然而光合作用沒有變化<sup>[8]</sup>。在馬鈴薯和洋白菜的實驗里<sup>[93]</sup>，適宜的土壤和空氣水分，刺激氣孔開放、蒸發和光合作用；在干旱的條件下，雖然蒸騰作用增加，但光合作用降到很低的數值。

把天竺葵屬 (*Pelargonium*)<sup>[79]</sup> 先放在暗處，因而不含光合產物，然後把它的葉子暴露在光里；氣孔逐漸張開，光合速度增大，兩條曲線相互平行。桂櫻 (*Prunus lauro-cerasus*) 葉的光合作用和氣孔開度之間，也有很好的相關<sup>[51]</sup>。

二氧化碳進入葉子不僅取道氣孔，在氣孔關閉的時候顯然還可通過表皮進行<sup>[67]</sup>。把具有單面氣孔或雙面氣孔的不同品種的葉子加以仔細比較<sup>[20]</sup>，看出氣孔敞開的葉面的同化作用，比沒有氣孔的葉面的同化作用要活躍些。發達的角質層會完全阻止光合作用。角質層薄的葉子不管氣孔開還是關，能夠同化得一樣好<sup>[16, 26, 83]</sup>。

## 呼吸作用

正如上文所說，植物大量失水引起多糖類裂解成比糖更簡單的別種化合物。淀粉可能消失而糖并未累積起來。可能的產物是走向呼吸的最終產物，即水和二氧化碳途中的中間物質。

老一些的研究者，以種子和幼苗的研究為主要依據，證明呼吸的減弱伴隨著組織含水量的下降。但是，用綠葉和莖這樣的器官，結果相反。濕生植物或中生植物的種，在萎蔫的時候，呼吸作用顯得增加<sup>[33]</sup>，而旱生植物沒有得到這樣結果。因此，這個問題需要進一步研究。

下列數據證明匍枝毛茛 (*Ranunculus repens*) 反應很顯著。

|                |   |    |    |    |    |    |
|----------------|---|----|----|----|----|----|
| 失水為含水量的%       | 7 | 22 | 28 | 29 | 34 | 36 |
| 呼吸作用加強，為對照植物的% | 7 | 27 | 45 | 65 | 66 | 74 |

別的種反應一樣，呼吸增強從26~30%直到40~50%。觀察到旱生植物的反應很不一樣，呼吸作用很少或者沒有變化，在失水20~52%之後，呼吸作用有時降低有時增高。

絕對值的比較說明在呼吸作用中旱生植物比中生植物用去較少量的有機物。因此，在呼吸作用所消耗的碳水化合物數量，按(C<sub>6</sub>H<sub>10</sub>O<sub>5</sub>)<sub>n</sub> 化學式計算，旱生植物在24小時內可能失去干重的4.0~9.0% (平均5.7%)，而中生植物失去7.7~15.4% (平均10.5%)。這些計算是以200多個測定為根據的。不能肯定所有旱生植物都比中生植物有更低的呼吸

率,只能說它往往如此。

因呼吸作用每天消失的有机物能多达干重的2~10%<sup>[33]</sup>。大部分测定是在中等温度下做的,但有些是在高温下做的。呼吸作用在作物生产中是一个很重要的因素,因为如果一公顷生产的植物干重是10吨,那么,每天的损失可达500公斤或500公斤以上。

干旱气候給植物造成了极不利的状况。气孔可能整天关闭着,結果光合作用只能以低速度进行。缺水能引起高速度失水和萎焉,由此降低了同化活力,并通过呼吸作用刺激有机物裂解。日夜連續高温也刺激有机物的消耗。由于这些不利条件的結果,干重不会有任何增加,甚至可能減輕。逐日測定田間小麦干重(每天取1,000个样本)說明,在很温暖的干旱气候里整个植物的干重有所減輕,以致作物的产量减少。呼吸强度在午間达最高点,清晨处于最低点。

在成熟期种子的呼吸速度逐渐降低;幼小种子呼吸速度特別高。小麦种子以多糖类干重为基础計算失重百分率,得到24小时內的呼吸速度为下列百分值:21.0、19.1、14.5、14.1、13.2、11.1、8.3、7.0、6.0、5.8、4.5、4.2、3.7、2.4、2.2、2.0、1.0。成熟度和周圍温度对种子呼吸产生深刻的影响<sup>[33]</sup>。

其他研究者也观察到萎焉叶子呼吸作用增强。

用来測定光合作用的盆栽苹果树,也用来測定呼吸作用<sup>[33]</sup>。这些树,由于未給水分,最初表现出呼吸作用下降,以后上升并超过对照,达对照的162%,給土壤加水,呼吸逐渐下降。松属一个种(*Pinus nigra austriaca*)叶子<sup>[76]</sup>在实验室内逐渐干燥,起先呼吸也較慢,但在含水量下降至68%时,CO<sub>2</sub>的产生有所增加。在空气相对湿度为70%下干燥的叶子,比在相对湿度95%下干燥的叶子,CO<sub>2</sub>的产生受到較大程度的抑制。

如把烟草叶<sup>[6]</sup>从植株上采下后,因萎焉而增强呼吸作用,但是失水多了以后,呼吸作用降低。大麦幼苗的呼吸作用的比較示出,土壤水分較大的那些幼苗,呼吸最弱,随着土壤含水量减低,呼吸速度增加。这个加速的节奏昼夜維持着。

把天门冬属(*Asparagus*)的莖在真空中干燥,呼吸增加的速度和失水量成正比。

Montfort 和 Hahn<sup>[70]</sup> 推荐在植物干燥以前即开始測定呼吸速度直到干燥,作为測定抗旱性的方法。

上述实验說明供以大量水分的植物器官,对失水作出加速呼吸作用和异化作用的反应。在某些例子里最初减低呼吸速度,这可能与气孔关闭有关。接着速度增加,达到正常的160或170%。当自由水含量减少,只留下束縛水的时候,呼吸速度变低。

可以很容易地注意到,成熟的种子呼吸作用的下降伴有含水量的下降,这可从下列数据看出<sup>[33]</sup>:

含水量,%(以鮮重为基准)

67 54 50 46 36 31 26 23

干重每日損耗,%

3.6 1.9 1.8 1.2 0.55 0.32 0.18 0.06

## 渗透压

Pringsheim<sup>[77]</sup> 最早用南瓜幼苗观察了干旱与渗透压之間的关系。生长在低湿度下的幼苗增强了渗透压和抗旱性。

Fitting<sup>[91]</sup> 在非洲撒哈拉大沙漠里做过許多渗透压測定。对蒸騰沒有保护的植物有特別高的渗透压,使这些植物能更好地利用土壤水分。虽然Fitting所作的理論性結論受到批判,但他的观察已被許多研究者所証实<sup>[4, 35, 45, 46, 63, 64]</sup>。在某些基础工作中可以見到这些研究的梗概<sup>[12, 66, 100]</sup>。温带植物平均有10个大气压的渗透压,在美国 Arizona 沙漠里的植物平均有20个大气压的渗透压。高达50个大气压的数值是少見的,观察到的最高值是生长在碱土上的密叶濱藜(*Atriplex confertifolia*)达202.5个大气压。一般說,乔木和灌木的渗透压比草本植物高。渗透压在整个24小时周期間发生变化;清晨最小,午后最大。

当水分状况对整个植物是适宜的时候,不能发现叶、莖、根的渗透压之間有可察觉的差別<sup>[35, 45, 46]</sup>。表2和3說明根与叶之間渗透压的变化。这些植物在三个生境里:(a)沼澤地带,(b)草地,(c)空曠草原里經過一段潮湿时期和一段干旱时期。从下列測定中可以看出这些地带的土壤水分和空气湿度是不同的。在每一地带測定五个典型种。

表2 潮湿期間的渗透压

| 地 | 带   | 根           | 叶           |
|---|-----|-------------|-------------|
| 沼 | 澤   | 0.12~0.20 N | 0.15~0.20 N |
| 草 | 地   | 0.15~0.30 N | 0.15~0.30 N |
| 空 | 曠草原 | 0.40~0.45 N | 0.40~0.90 N |

表3 干旱期间的渗透压

| 地 带     | 根           | 叶           |
|---------|-------------|-------------|
| 沼 澤     | 0.13~0.21 N | 0.29~0.49 N |
| 草 地     | 0.26~0.35 N | 0.32~0.65 N |
| 空 曠 草 原 | 0.40~0.62 N | 0.50~0.90 N |

由表中可以看到,在根与叶的渗透压之間,存在着大的差异,干旱增强,渗透压随着增加。在不缺水的情况下,根和叶渗透压趋向一致,但在干旱期间差别很大,叶的反应比根的反应大,因为叶子失水更多。其他研究过的种显示类似的差异。对盆栽植物也得到类似的差异。

用小麦所做的一组实验中,将土壤水分维持在最有利于生长的情况下,而叶子处于不同的大气湿度中。结果,根的渗透值多少相似,而空气的干旱使叶子渗透压逐步增加。

在另一组用大盆的实验中,开始时土壤含水量是田间持水量的 72%, 57%, 44% 和 34%。小麦根渗透值分别为 0.19, 0.26, 0.30, 0.45 N, 而小麦叶渗透值从在有利的大气湿度条件下为 0.20 N 变动到叶子供水极受限制的干旱条件下为 0.78 N。

当某一植物整体內的渗透压几乎相等的有利条件下,其嫩叶和老叶里的渗透值都低。但是,当下层叶子完全被其他植物遮蔽,而上层叶子暴露在邻近植物平均高度之上的时候,那么就有显著的差异。因此,多枝千屈芽 (*Lythrum virgatum*) 的下层叶子有 0.53 N 渗透压,而上层叶子有 1.12 N。而且叶子顶部与基部的渗透值,不同于叶子中部与边缘的渗透值。在宽叶香蒲 (*Typha latifolia*) 一张叶子里,浸在水里的部分为 0.23 N, 而刚高出水面的部分为 0.30 N, 高出 125 厘米的部分为 0.64 N, 高出 250 厘米的部分为 0.80 N。

根的反应也类似,要是各层土壤含水量不同,那么渗透值和土壤深度相关。并非所有植物对中等含水量以同样方式起反应。旱生植物比中生植物有较大的渗透值。在一组对比中,其差异分别为 0.59 N 和 0.39 N, 在另一组里,分别为 0.61 N 和 0.48 N。

对渗透压在植物生活里的作用还不十分了解。所发现的渗透值不能使植物器官免于自然条件下的干燥。相对湿度 92~70% 构成大多数植物细胞的液泡失去其全部水分的极限,在这种状况下细胞容易死亡。表 4 说明各种生态类型组织的渗透值和死

表4 渗透值和致死的相对湿度

| 渗 透 值       | 致 死 湿 度 % |
|-------------|-----------|
| 0.20 N      | 99        |
| 0.26~0.35 N | 97~96     |
| 0.45~0.55 N | 91~92     |
| 0.65~1.00 N | 90~88     |

亡时的相对湿度。

较高渗透值有利于抵抗干燥。另一个因素是细胞的大小与形状。渗透值低范围为 0.2~0.3 N 的大细胞,在大气相对湿度 93% 时死亡,而此时小细胞仍能存活。渗透值在 0.85~1.0 N 范围内的小细胞,在相对湿度 90~88% 时可以存活。

增加渗透压能更好地为根供应土壤水分,对植物內向缺水部分运送水分也有利。不同植物对于干旱的反应不同。Gasser 用了 96 种生长在干旱条件下的植物做的实验<sup>[22]</sup>,表明其中 69 个种渗透压增加,增加范围在 15~2.23% 之間。在一定条件下,旱生植物可以有比中生植物更低的渗透值<sup>[28]</sup>。一个种在环境条件变化时,能大幅度地变更渗透值<sup>[45, 46]</sup>。在所有植物种間,渗透值不是抗旱性的必要标准。它只是抗旱自卫手段之一,这是每个种在不同程度上所固有的。

### 细胞对干燥的抗性

细胞遭受干燥而死亡的主要原因是细胞的结构和每个细胞內存在着决定原生质体的收缩和扩张的大液泡<sup>[34, 37, 40, 41, 42]</sup>。如果细胞大,液泡也相应地大,而且细胞质膜十分脆弱,细胞就容易被破坏,细胞抗性就要减弱。

许多研究者已经注意到,生活在干旱生境里的植物,其细胞比生活在潮湿生境里的植物细胞小<sup>[49]</sup>。生长在干旱地区的植物比生长在潮湿地区的植物倾向于有较小的细胞,因此导致抗性加强<sup>[107]</sup>。

能适应干旱的苔类、地衣、藻类、和其他低等生物,其细胞的体积较小,有些细胞只有 50 或 300 至 700 立方微米大小。此外,不适应于干旱的高等植物细胞的体积有 2~3 百万立方微米大小。在干燥的时候,小细胞体积缩小 1.8~2.0 倍而大细胞缩小 5~10 倍。由于这个道理大细胞比小细胞受到了更大的干扰。当细胞受到干燥时,水从液泡中消失,其对面的胞壁彼此靠攏;这样处理的细胞,可能隔开。大细胞细胞壁間彼此的调整大于小细胞细胞壁間的调整。细胞的形状也是一个因素。球形和立方形

細胞比起長形細胞來，其相對面的細胞壁離得更開些<sup>[34, 37]</sup>。

適應於乾燥的某些旱生苔類細胞，大大地延長，並具有狹長細胞腔；細胞相對面的兩壁幾乎接觸到了。這些細胞失水時，幾乎沒有形狀的變化。

把一個乾燥了的細胞移入水中，液泡吸水，增加其體積，細胞質膜伸張，原生質體擴大。要是組織失水量不太大，原生質仍舊呈半流體狀，就能恢復膨脹，細胞繼續活着。要是乾燥太嚴重，其結果原生質變濃，流體性減少，粘性逐漸增大，因此很難恢復最初狀態。在水進入細胞質膜以後，用顯微鏡檢查，可以看到細胞迅速膨脹，但原生質體仍舊在細胞中央收縮着；產生一種叫做假質壁分離的現象。原生質體可以一點一點地吸水，變成球形，並向胞壁擴展。這個過程可以進行得很快，也可以很慢，要看乾燥程度而定，有時只要幾秒鐘，多則要一個小時或兩小時半。在膨脹的時候，原生質體可能破裂，而後液泡分散，因此細胞死於潮濕，而非死於乾燥。細胞質膜的迅速伸張，能將原生質體裂成碎片，由此促使細胞死亡。上面描述過的所有這些現象，在顯微鏡下可以看得很清楚，特別是在具有有色胞液的細胞里<sup>[40]</sup>。Parker<sup>[74]</sup> 注意到浸在水里的乾燥松葉，有顯著的假質壁分離現象。

可以用比較濃的糖或鹽溶液來延緩細胞迅速膨脹，以保護細胞免於致死，為此目的以蔗糖最適用。植物組織在不同相對濕度的小室里乾燥之後，可以放入和小室空氣的蒸氣壓相近的溶液里。可以把這些組織任意地轉移入濃一點或稀一點的溶液里。

要想逐漸乾燥組織，最好在中等相對濕度的大氣里開始，逐步過渡到較低相對濕度的大氣里。倘若乾燥得太猛，原生質體可能被破壞。在細胞失水後，可以按相反程序使細胞逐漸恢復水分。在 80% 相對濕度大氣里乾燥的組織，要是直接放回水里，將被殺死。要是逐步通過這些溶液，就能存活。用這個方法，可以使含大液泡的高等植物細胞乾燥到相當於 50% 相對濕度大氣的含水量，甚至更低些。

各種植物忍耐乾燥的能力，彼此顯然不同。有些種的細胞在乾燥到含水量相當於 50~55% 相對濕度大氣含水量以後，還能活 2~3 小時，有些種的細胞能活幾小時，另一些種的細胞能活幾天，甚至幾個星期。在蔗糖溶液里質壁分離的細胞，貯藏在小室里，對乾燥可能顯出高度的抗性。有些細胞在濃硫酸上方乾燥幾個星期，甚至幾個月之後，還能恢復。但另外一些細胞，過了幾小時就死去了。所有

植物都能忍受一些乾燥，有些能在嚴重乾燥下生存，另一些卻被干死。這些植物可能忍受的乾燥的持續期和乾燥程度都不同。富含原生質而液泡較小的細胞，受乾燥的干擾最輕，能抵抗損害。休眠器官、或者貯藏器官和生殖結構，如孢子、合子和種子，一般缺乏液泡，而充滿了貯藏養料，如碳水化合物、蛋白質、油類等。借這種方式，植物能渡過干旱時期，因而保存了生命。

高等植物的芽是很能抗旱的。它們的細胞幾乎沒有液泡。當它們發育的時候，液泡形成了，同時對干旱的抗性也減低了。發芽種子的情形類似<sup>[66]</sup>。

羊齒植物和某些被子植物的營養器官能在干旱狀態下活着，而且能在水里恢復，如 *Nothochlaena maranthe*, *Ceterach officinarum*<sup>[78]</sup>, *Larreatridenta*<sup>[3]</sup>, *Chamaegigas interpidus*<sup>[24]</sup>, *Carexphysodes*, *Myrothamus flabellifolia*<sup>[101]</sup> 和若干種 *Barbectenia*<sup>[6]</sup>。上列植物中有兩個種，其抗性原因已經研究過。*N. maranthe*<sup>[39]</sup> 含有容易吸收中性紅的大液泡的細胞，液泡不會乾燥，仔細操作能把液泡完整地與細胞分開。同樣的液泡能在 *C. officinarum*<sup>[78]</sup> 細胞里找到。這些植物的原生質，由於液泡的堅固性而免於被破壞。

Höfler<sup>[27]</sup> 所做的、十分豐富的研究，包括各種蘚類在不同的相對濕度的小室里，乾燥了 24~48 個小時，然後放入水中。發現每個不同的種有不同程度的抗性。那些生長在干旱地帶的種，有很高的抗性，能忍得住在濃硫酸上方乾燥。那些生長在潮濕生境里的種，暴露在 5% 硫酸上方的空氣里，就要死去。幼嫩部分比成熟的或老的部分呈顯較大的耐力。

不同工作者的研究指出，受到乾燥的原生質所發生的基本結構的變化。粘性減小<sup>[54, 81, 87]</sup>，透性增加<sup>[54, 81]</sup>。人工振動也產生同樣效應<sup>[48]</sup>。

基於 Iljin 所提出的假設，即原生質結構變化是由機械作用引起的，Stocker 等人<sup>[48, 81, 82, 90, 92]</sup> 解釋原生質結構里連續的變化如下：他們假定<sup>[21]</sup> 原生質是由液泡相互約束的微團組成。機械的振動，破壞了微團間的聯繫，降低了原生質的粘性，既增加了細孔的大小，也增加了細孔的透性，並增強蒸騰作用。刺激呼吸和有機化合物分解的酶被釋放出來。葉綠體受損害，光合作用被抑制，pH 下降。水合能力增加，而原生質帶上負電荷。pH 值的減小降低了原生質的電位差，使微團更加靠攏了。Levitt<sup>[53]</sup> 曾在本雜誌里對這個假設作了評價。

Levitt 对另一个抗旱性的假說也作了評論和分析,这个假說是以胶体吸收束縛水为根据的,好几个研究者支持这个假說<sup>[16, 72, 97, 102, 105]</sup>。

### 参 考 文 献

- [1] Alvim, P. T., *Plant Physiol.*, **27**, 206~9 (1952).
- [2] Arvidsson, I., *Oikos*, **1**, 1~181 (1951).
- [3] Ashby, E., *Ecology*, **13**, 182~88 (1932).
- [4] Bartel, A. T., *J. Agr. Research*, **74**, 97~112 (1947).
- [5] Bolli, M., *Am. J. Botany*, **13**, 194~230 (1926).
- [6] Boss, G., *Ber. deut. Wetterdienst*, **35**, 194 (1952).
- [7] Briggs, L. J., and McLane, J. W., *Botan. Gaz.*, **53**, 229~35 (1912).
- [8] Brilliant, A. W., *Compt. rend.*, **178**, 2122~25 (1924).
- [9] Chapman, H. W., and Loomis, W. E., *Plant Physiol.*, **28**, 703~16 (1953).
- [10] Clements, H. F., *Research Studies State Coll. Wash.*, **5**, 1~16 (1937).
- [11] Cook, O. W., *Ecology*, **24**, 169~82 (1943).
- [12] Crafts, A. S., Currier, H. B., and Stocking, C. R., *Water in the Physiology of Plant* (Chronica Botanica Co., Waltham, Mass., 242 pp., 1949).
- [13] Darwin, F., and Pertz, D. F. M., *Proc. Roy. Soc. (London)*, [B] **84**, 136~54 (1911).
- [14] Dexter, S. T., *J. Am. Soc. Agron.*, **34**, 1125~34 (1942).
- [15] Dugger, W. M., *Plant Physiol.*, **27**, 489~99 (1952).
- [16] Duisberg, P. C., *Plant Physiol.*, **27**, 769~77 (1952).
- [17] Eaton, F. M., and Ergle, D. R., *Plant Physiol.*, **23**, 169~87 (1948).
- [18] Eckhart, F., *Physiol. Plantarum*, **5**, 52~69 (1952).
- [19] Fitting, H., *Z. Botan.*, **3**, 209~75 (1911).
- [20] Freeland, R. O., *Plant Physiol.*, **23**, 595~600 (1948).
- [21] Frey-Wyssling, A., *Submikroskopische Morphologie des Protoplasmas und seine Derivate* (J. Springer, Berlin, Germany, 256 pp., 1938).
- [22] Gasser, R., *Ber. schweiz. botan. Ges.*, **52**, 47~110 (1942).
- [23] Granfield, C. O., *J. Agr. Research*, **67**, 33~46 (1943).
- [24] Heil, H., *Beih. Botan. Centr.*, 1 Abt., **40**, 41~50 (1924).
- [25] Heinicke, A. J., and Childers, N. F., *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.*, **33**, 155~59 (1936).
- [26] Höfler, K., *Ber. deut. botan. Ges.*, **60**, 94~107 (1942).
- [27] Höfler, K., *Ber. deut. botan. Ges.*, **63**, 3~10 (1950).
- [28] Höfler, K., Migsch, H., and Rottenberg, W., *Forschungsdienst*, **12**, 50~61 (1941).
- [29] Iljin, W. S., *Beih. Botan. Centr.*, **32**, 15~25 (1914).
- [30] Iljin, W. S., *J. Ecol.*, **4**, 65~82 (1916).
- [31] Iljin, W. S., *Jahrb. wiss. Botan.*, **61**, 670~712 (1922).
- [31a] Iljin, W. S., *Biochem. Z.*, **132**, 494~542 (1922).
- [32] Iljin, W. S., *Flora*, **116**, 360~78 (1923).
- [33] Iljin, W. S., *Flora*, **116**, 379~403 (1923).
- [34] Iljin, W. S., *Jahrb. wiss. Botan.*, **66**, 947~64 (1927).
- [35] Iljin, W. S., *Planta*, **7**, 45~58 (1929).
- [36] Iljin, W. S., *Planta*, **10**, 140~84 (1930).
- [37] Iljin, W. S., *Protoplasma*, **10**, 379~414 (1930).
- [38] Iljin, W. S., *Jahrb. wiss. Botan.*, **72**, 220~51 (1931).
- [39] Iljin, W. S., *Protoplasma*, **13**, 322~30 (1931).
- [40] Iljin, W. S., *Protoplasma*, **19**, 414~42 (1933).
- [41] Iljin, W. S., *Bull. Torrey Botan. Club.*, **80**, 166~77 (1953).
- [42] Iljin, W. S., *El Agua y los Procesos Vitales de la planta* (MAC, Caracas, Venezuela, 1955).
- [43] Iljin, W. S., and Alexeev, A. I., *Trav. soc. imp. naturalistes Russ.*, **47**, 1~16 (1916).
- [44] Iljin, W. S., and Sabinina, M., *Trav. soc. imp. naturalistes Russ.*, **47**, 17~44 (1916).
- [45] Iljin, W. S., and Soboleva, O. I., *Trav. soc. imp. naturalistes Russ.*, **47**, 45~58 (1916).
- [46] Iljin, W. S., Nazarova, P., and Ostrovskaja, M., *J. Ecol.*, **4**, 160~73 (1916).
- [47] Julander, O., *Plant Physiol.*, **20**, 573~99 (1945).
- [48] Kahl, H., *Über den Einfluss von Schüttelbewegungen auf structur und Funktion des pflanzlichen Plasmas* (Doctoral thesis, Darmstadt, Germany, 1944).
- [49] Kolkunov, W., *Mem. Polytech. Inst. Kiev*, **5** (1905).
- [50] Kozlowski, T. T., *Light and Water in Growth and Competition of Piedmont Forest Tree Species*. (Doctoral thesis, Duke Univ., Durham, N. C., 1947).
- [51] Kramer, P. J., *Plant and Soil Water*

- Relationships (McGraw-Hill, New York, N. Y., 340 pp., 1949).
- [52] Krasnoselski-Maximov, T. A., Ber. deut. botan. Ges., **43**, 527~37 (1925).
- [53] Levitt, J., Ann. Rev. Plant Physiol., **2**, 245~69 (1951).
- [54] Levitt, J., and Scarth, G. W., Can. J. Research, C **14**, 285~305 (1936).
- [55] Linsbauer, K., Flora, **109**, 100~43 (1917).
- [56] Linsbauer, K., Planta, **3**, 527~61 (1927).
- [57] Livingston, B. E., and Brown, W. H., Botan. Gaz., **53**, 309~30 (1912).
- [58] Loustalot, A. J., J. Agr. Research, **71**, 519~32 (1945).
- [59] Magness, J. R., Regeimbal, L. O., and Degman, E. S., Proc. Am. Soc. Hort. Sci., **29**, 246~52 (1933).
- [60] Malkina-Krupnikova, T. A., Botan. Exptl., **8**, 35~105 (1951).
- [61] Maskell, E. J., Proc. Roy. Soc. (London), B **102**, 488~533, (1928).
- [62] Maximov, N. A., The Plant in Relation to Water (Allen and Unwin, London, England, 451 pp., 1929).
- [63] Maximov, N. A., and Zernova, L. K., Plant Physiol., **11**, 651~54 (1936).
- [64] Mayer, H., Verhandl. Zoo.-botan. Ges. Wien, **93**, 120~33 (1953).
- [65] Meyer, K., Pflanzenbau, **7**, 173~76 (1931).
- [66] Miller, E. C., Plant Physiology (McGraw-Hill, New York, N. Y., 1201 pp., 1938).
- [67] Mitchell, J. W., Botan. Gaz., **98**, 87~104 (1936).
- [68] Molisch, H., Ber. deut. botan. Ges., **39**, 339~44 (1921).
- [69] Montfort, C., Ber. deut. botan. Ges., **55**, 85~95 (1937).
- [70] Montfort, C., and Hahn, H., Planta, **38**, 503~15 (1950).
- [71] Neger, T. W., Ber. deut. botan. Ges., **30**, 179 (1915).
- [72] Newton, R. A., J. Agr. Sci., **12**, 1~19 (1922).
- [73] Nutman, F. J., Ann. Botany, **17**, 611~14 (1953).
- [74] Parker, J., Botan. Gaz., **114**, 189~98 (1952).
- [75] Pisek, A., and Berger, E., Planta, **28**, 124~55 (1938).
- [76] Pisek, A., and Winkler, E., Planta, **42**, 253~78 (1953).
- [77] Pringsheim, E., Jahrb. wiss. Botan., **43**, 89~114 (1906).
- [78] Rouschal, E., Jahrb. wiss. Botan., **87**, 436~523 (1938).
- [79] Scarth, G. W., and Shaw, M., Plant Physiol., **26**, 207~25 (1951).
- [80] Schimper, A. F. W., Plant-Geography upon a Physiological Basis (Clarendon Press, Oxford, England, 839 pp., 1903).
- [81] Schmidt, H., Protoplasma, **33**, 25~43 (1939).
- [82] Schmidt, H., Diwald, K. A., and Stocker, O., Planta, **31**, 559~96 (1940).
- [83] Schneider, G. W., and Childers, N. F., Plant Physiol., **16**, 565~83 (1941).
- [84] Sisakian, N. M., and Kobiakova, A., Biochimia, **5**, 225~33 (1940).
- [85] Spoehr, H. A., and Milner, H. W., Proc. Am. Soc. Hort. Sci., **81**, 37~78 (1939).
- [86] Stålfelt, M. C., Botan. Notiser (Lund), 176~92 (1939).
- [87] Stålfelt, M. C., Physiol. Plantarum, **7** (2), 354~73 (1954).
- [88] Stålfelt, M. C., Physiol. Plantarum, **8**, 572~93 (1955).
- [89] Steinberger, A. L., Biol. Centr., **42**, 402~15 (1922).
- [90] Stocker, O., Planta, **35**, 445~66 (1948).
- [91] Stocker, O., Ber. deut. botan. Ges., **67**, 289~99 (1954).
- [92] Stocker, O., and Bogen, H. J., Planta, **36**, 298~340 (1948).
- [93] Stocker, O., Leyerer, G., and Vieweg, G. H., Wasserhaushalt und Assimilation, p. 45~77 (Wasser und Boden, Hamburg, Germany, 1954).
- [94] Stocker, O., Rehm, S., and Schmidt, H., Jahrb. wiss. Botan., **91**, 1~53 (1943).
- [95] Strugger, S., and Weber, F., Ber. deut. botan. Ges., **44**, 272~78 (1926).
- [96] Thoday, D., J. Ecol., **19**, 297~303 (1931).
- [97] Traub, H. P., Slattery, M. C., and McRary, W. L., Am. J. Botany, **33**, 699~705 (1940).
- [98] Verduin, J., and Loomis, W. E., Plant Physiol., **19**, 278~93 (1944).
- [99] Wadleigh, C. H., Gauch, H. G., and Davies, V., Proc. Am. Soc. Hort. Sci., **43**, 201~09 (1943).
- [100] Walter, H., Die Hydratur der Pflanze und ihre Physiologisch-oekologische Bedeutung (G. Fischer, Jena, Germany, 174 pp., 1931).
- [101] Walter, H., Ann. Rev. Plant Physiol., **6**, 239~52 (1955).
- [102] Whitman, W. C., Botan. Gaz., **103**, 38~63 (1941).

(下接第 16 頁)

# 植物細胞对可見光的感应

(光合作用除外)

Virgin, H. I.

«Progress in Photobiology, Proc. 3rd Internl. Congr. Photobiol.» 1961, 15~26 [英文]

生活有机体經常被比作工厂。在綠色植物工厂中,太阳光能是驱动机器(綠色的叶綠体)的主要动力,植物靠了它就能制造各种碳水化合物,而碳水化合物又能在以后轉变成其他各种化合物。

工厂里的机器需要加以保养才能正常地工作,并应經常整頓,且不断地适应各种临时发生的需要和情况。为此就需供应工厂中各不同部門以能量。对綠色植物來說也是这样。光合作用以及植物体的建成虽是主要的耗能过程,亦就是,工厂的主要操作,但圍繞着它还有不少其他耗能較少但仍然很重要的过程,以使一些条件尽可能有利于这一主要过程的運轉。其中很多过程也需光能才可进行,虽在有些情况下光与其說是反应的能源,倒不如說是起了激发机制(trigger mechanism)的作用。本文重点将主要放在上述的若干其他耗光能过程(主要是可見光譜中藍光部分所引起的那些过程)方面。

基本的物理定律指出,光如果不以某种方式被照射系統吸收,就不能引起任何效应。由于植物細胞富含各种能吸收白色日光(植物的天然光源)中各种波长的光的色素,所以可以想象到,光通过各种色素对它的吸收,就可引起許多反应。各种色素又常同各种特殊的化学系統相联系,因而我們还可預期,光质不同的入射光可以引起各种不同的需光反应。

在白光照射下,所有反应都能同时进行;但用单色光或光譜中狭小区域的光时,就可区分出不同的需光反应来。借此可确定有关过程的作用光譜;根据作用光譜还可推論出和反应有关的色素或色素系統。高等植物体中的各种光过程(photoprocesses)似乎在很大程度上受五种光化学反应所調节,这五种光化学反应大体上是同时进行的,但彼此有些相互依賴。由于光合作用是主要的反应,所以所有其他反应在一定程度上都依賴于这一过程的产物。此外还有证据指出,过去被认为彼此独立进行的一些反应,其間亦存在着某种联系。在此可把高能反应同

低能反应加以区别。如果以未过滤的日光來說,那么高能反应是在大于約 100 呎烛光时进行的;低能反应所需光强則低得多。高等植物体内主要的高能过程自然是光合作用,它需有 100 至 1000 呎烛光的光强才能产生可測知的物质。大多数情况下补偿点約为 100 呎烛光的光强,低于此点时即使仍进行光合作用,亦无物质的淨生产。表 1 系就我們所知列出了主要的光化学反应,这些反应在研究綠色植物时应加以注意。

表中第一个过程为由叶綠素  $a$  前身原叶綠素合成叶綠素  $a$ 。大家知道,植物在黑暗中并不形成任何綠色色素,虽然所有放在黑暗中的綠色植物,其体内总是含有少量原叶綠素。原叶綠素在光下就迅速轉变为叶綠素  $a$ <sup>[1]</sup>;已知对这一过程有效的光正是原叶綠素所吸收的光。这就是說,这一过程的作用光譜很象是原叶綠素的具有两个高峰的吸收光譜——一个高峰在藍光部分,一个高峰在紅光部分。就是前体原叶綠素的形成,一定程度上似乎也依賴于一种光反应,所有紅光及远紅光在此都起着某种作用<sup>[2,3]</sup>。

第二个过程是植物主要的光过程即光合作用。这一反应中叶綠素类为主要的受体,虽然其他一些色素吸收的能量在轉移至叶綠素  $a$  后亦能被利用<sup>[4]</sup>。

其次一类反应是藍光所引起的。这类反应中光受体看来是位于細胞质本身(虽然还未充分証明),而在上述反应(叶綠素形成及光合作用)中,光受体則位于叶綠体或以后能轉变为叶綠体的小体,即所謂前质体中。在这一类的各种反应中,首要的是向光性現象。这一現象是性质尚不清楚的某种黃色色素吸收了藍光而引起的一长系列反应的可見結果及最后步驟。向光性(嫩枝弯向或弯离光源)必然起始于細胞;已知单个細胞具有若干种同向光性过程相联系的反应。在光的影响下細胞质稠度或粘度的变化以及原生质流动的改变已有較多研究,本文将予特

表1 高等植物的主要光化反应<sup>[18]</sup>

| 光 过 程         | 反 应 或 感 应                                                                               | 产 物                               | 光 受 体                                            | 作用光谱高峰,毫微米                                                                           |
|---------------|-----------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------|--------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------|
| 能 量 轉 变       |                                                                                         |                                   |                                                  |                                                                                      |
| 叶綠素合成         | 原叶綠素的还原                                                                                 | 叶綠素 a<br>叶綠素 b                    | 原叶綠素                                             | 藍 光: 445<br>紅 光: 640                                                                 |
| 光 合 作 用       | H <sub>2</sub> O 分解为 2[H]<br>及 $\frac{1}{2}$ O <sub>2</sub> ,                           | 还原剂 [H]                           | 叶綠素类                                             | 藍 光: 435                                                                             |
|               | 同时 [CO <sub>2</sub> ] 受还原                                                               | 磷酸化化合物                            | 类胡萝卜素类                                           | 紅 光: 675                                                                             |
| 調 节 生 长       |                                                                                         |                                   |                                                  |                                                                                      |
| 藍光反应类         | 1. 向光性<br>2. 原生质粘度<br>3. 光复活 (Photo-<br>reactivation)                                   | 氧化态生长素, 生长<br>素系統及/或細胞的<br>其他一些組份 | 1. 类胡萝卜素及/或<br>黄素<br>2. 未知<br>3. 吡啶核苷酸,核黄<br>素等等 | 1. 近紫外光: 370<br>藍光: 445 及 475<br>2. 未知<br>3. 未知                                      |
| 紅光, 远紅<br>光反应 | 1. 种子的发芽<br>2. 幼苗生长及營養生长<br>3. 花色苷合成作用<br>4. 叶綠体各种感应<br>5. 异养生长<br>6. 光周期現象<br>7. 染色体感应 | 生物化学完全未知                          | 可能是四吡咯                                           | 1~6. 为紅光(660)<br>誘导; 为远紅<br>光(710 及 730)<br>逆轉<br><br>7. 为远紅光誘导,为<br>紅光逆轉,詳細光<br>譜未知 |

別討論。藍光对會受紫外光照射的細胞还具有一种复活效应 (reactivation effect)。这一过程的作用光谱表明了正是吡啶核苷酸或核黄素的吸收作用<sup>[5]</sup>。

最后可看到还有为可見光谱长波区的光所引起的一长系列的反应。由于它們能干預植物发育的許多重要方面, 所以这类反应正愈来愈吸引植物生理学家們的注意。这些現象的有趣特点在于, 它們表現可逆性, 即, 由紅光引起的那些反应能被其后远紅

光的照射所取消。这些反应中有一种是这样: 远紅光似乎能增加 X 射綫誘致的染色体畸变頻率, 而紅光則使这一作用逆轉<sup>[7]</sup>。这些主要光感应的作用光谱見图 1。表 2 示几种重要感应所需光强的一些数值范围 (从全日光往下直至黑暗)。从表 2 可以知道, 活的綠色植物細胞能对极大范围的光强都起感应; 可以說, 光强从零起直至全日光都能影响植物的形态建成。

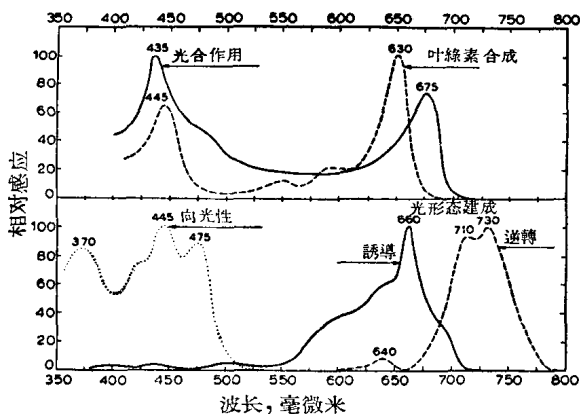


图1 植物主要光反应的作用光谱<sup>[18]</sup>

嫩枝和花朵一般都弯向日光, 这很久以前似乎就已被观察到了。可以看到, 放在窗口的盆栽植物迟早会把它們的叶子朝向日光。达尔文首先对这种向光性現象作了科学的研究, 但研究最为精辟的是本世紀初荷兰的植物生理学家。从那时起特别的兴趣會集中在禾草幼苗最先从土壤中钻出的包裹着第一个叶子的所謂胚芽鞘的那个部分的特性上面。可以說, 植物体上任何一个部分都没有象这一小小的只有 3~4 厘米长的蒼白色圆柱形器官那样被如此透彻和仔細地研究过。

胚芽鞘的一个显著特点是, 它对光极其敏感, 并依所照射的光能的量而弯向或弯离光源。向光性这

表2 引起生物学反应的光强范围<sup>[18]</sup>

輻照 (Irradiance) (log 微瓦/厘米<sup>2</sup>)

|    |                                                   |
|----|---------------------------------------------------|
| 5  | 6 月份晴天中午日光 (10,000 呎烛光)                           |
| 4  | 小麦光合作用饱和 (2,000 呎烛光)                              |
|    | 阴天中午日光 (100~1,000 呎烛光)                            |
| 3  | 光合作用补偿点                                           |
| 2  | 开花的光周期控制                                          |
| 1  | 黄昏之末 (0.4 呎烛光)                                    |
| 0  |                                                   |
| -1 | 花芽诱导的限界 (0.01~0.1 呎烛光)                            |
|    | 满月时光 (最高为 0.02 呎烛光)                               |
|    | 视锥细胞视觉或色视觉的限界                                     |
| -2 | 可测知的叶绿素合成的限界 (红光)                                 |
|    | 燕麦尖端向光性的开始 (蓝光)                                   |
| -3 | 豆钩 (bean hook) 感应的开始 (红光)                         |
| -4 |                                                   |
| -5 | 已适应黑暗的眼睛其视杆细胞视觉的限界                                |
| -6 |                                                   |
| -7 |                                                   |
| -8 | 燕麦第一节间及豆下胚轴的光形态建成作用 (photomorphogenesis) 的开始 (红光) |

一现象是所有正在生长的地上部所具有的一种突出的特点。根尖有时亦表现同样的感应,但如果它们有反应,它们常常是弯离光源的。有关这一现象的文献极多,所报道的研究包括了所有各种创造性地设计的光照试验。向光性现象并不只限于高等植物,因为类似的感应在整个植物界都可发现到。若干低等真菌类孢子囊柄的弯曲亦曾被广泛研究过。

很早就知道,弯曲乃是器官受光照及未受光照各侧诸细胞不同伸长的结果。植物器官是不是作为一个单位来感应,或弯曲是不是由于那些单个受光照细胞光-生长反应的结果的问题,直到 1911 年左右才由荷兰植物生理学家 Boysen-Jensen 予以解决; Paal, Stark 及其后 1928 年 Went 等人明确证明,弯曲系由于一种化学物质的存在所引起。就是说,器官本身的生长是由于一种生长促进物质的作用,这种物质在胚芽鞘的顶端不断形成而由该处向下移动。在它向基部移动的过程中,它作用于所通过的那些细胞。这样,光对胚芽鞘以及一般地说对嫩枝的效应(如果这里只限于指向光性这一现象来说的话)包含着对生长物质液流的影响,亦就是(在弯向光源的情况下)生长物质沿着被照射器官的未受光一侧移动较沿着照光一侧的为多。这种对细胞生长普遍地起作用的因素,它的发现在植物生理学领域中引起了惊人的研究活动。但生长物质液流是如何被影响的,这还没有研究明白;它在今天植物生理学

中是个很实际的问题。

现在我们对关于光在这一过程(指向光性现象——译者注)中的主要作用知道了些什么呢?如果说所知不多,那将是个大谎,因为这一课题的有关文献是十分丰富的;但尽管如此,实际上我们仍不明确吸收光的是什么物质。早知这一反应只在蓝光中进行。如果胚芽鞘或嫩枝单侧受到一束红光的照射,则胚芽鞘(或嫩枝——译者注)的生长虽可能有所改变,但它并不弯曲。由此可得出结论,植物体内一定含有一种同光的吸收有关的黄色色素。为了寻求这种色素究竟是何物,虽曾做了很多试验,问题却仍未解决<sup>[8]</sup>。现状可以说就是如此。不久发现该过程的作用光谱很象某些类胡萝卜素的光谱;根据这一事实,可得结论,即类胡萝卜素是该过程的光受体,因为器官中含有这类化合物。其后的试验证明,有些器官即使类胡萝卜素含量很少或没有,也还是发生向光性反应,因而它们必定含有别的吸收光的物质。现在知道这种物质是核黄素,它存在于所有活细胞中,并发现它的吸收光谱同向光性感应的作用光谱是类似的。上二类物质(指类胡萝卜素及核黄素——译者注)在活体外的吸收光谱高峰位置是不同的,但还不能确切知道它们在活体内时的高峰位置。也许所有这二类物质吸收的光对向光性感应都是有效的。由于至少有两种反应很可能通过不同的吸收机制在同时进行,所以要获得这一过程的真正吸收光谱就较困难。

光刺激的可见结果必定具有一种源于细胞的原因,这自然是不辩自明的。但它却是必须牢记于心的一个重要事实。直到我们有可能查明光对单个细胞的初级效应以后,我们才能明白作为这一可见反应基础的更深入的机制。植物细胞就其能对可见光以如此不同的方式进行感应这一点来说,它是无可匹敌的。我们可用试验证明,光照可通过改变酶活性、离子吸收以及生长促进物质的含量而改变总的代谢。光照还影响细胞质粘度、原生质膜的透性、细胞质环流以及其他很多因子。

当要发现这类变化同向光性那样可见的变化所表现出来的那些感应之间是否具有可能的联系时,人们就不得不回到该过程的作用光谱上来。根据至今所搜集到的试验结果,已至少可以了解到,正同透性和粘度以及在一定程度上亦同原生质环流和叶绿体运动的变化一样,细胞质本身的变化是长波紫外光及以 5,000 埃左右为限界的可见光谱蓝色部分所引起的。由于这类变化进行很快,有时在照光开始

后几秒钟或几分钟内就发生，所以这些效应总是在激素的重新分配和含量变化之前先出现；而激素的重新分配和含量变化在嫩枝、胚芽鞘以及能表现可见的向光性感应的类似器官照光后是可以加以测定的。但这当然并不一定意味着原生质变化同生长物质分配之间有任何更多的联系。不过我的看法是，这些不同现象似乎是有联系的。

把受光照细胞加以离心处理，最易说明光对原生质粘度的作用<sup>[10]</sup>。离心后细胞内与细胞质比重不同的内含物将根据它们的比重是否高于或低于细胞质比重而向细胞离心或向心的一端移动。在含有叶绿体的细胞中，叶绿体颗粒移向细胞的离心一端。依靠这一方法，通过利用适当大小的离心力，就可区别具有不同粘度细胞质的细胞。图2表示 *Helodea* (一种普通的水草) 叶子的两个部分，其中之一曾受离心处理，因而叶绿体发生了位移。放大倍数约为100倍。这里极大多数叶绿体都在细胞的离心一端聚集成群，而细胞其余部分看去相当空虚。为获得这样的位移所用的离心力大约为900g。

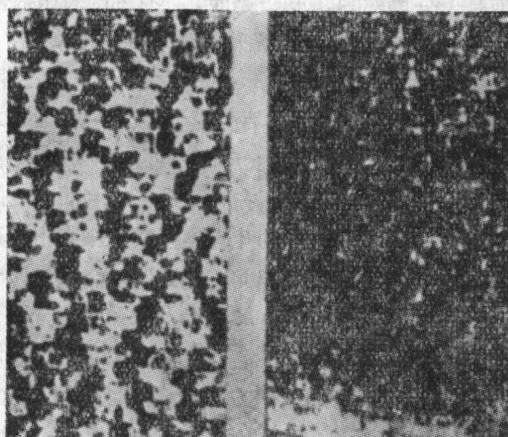


图2 离心作用对 *Helodea densa* 叶细胞的影响  
左：离心的；右：未离心的（原始资料）

通过在恒定离心力下测定90%左右细胞发生叶绿体位移所需的时间（分钟），就可得知原生质粘度的近似值。由于细胞质的结构特性，这种数值能相当正确地测定出来。细胞内含物并不是逐步移动的。当叶绿体在细胞内开始移动后，其进一步的位移在大约0.5分钟内就完成——如果它们能移动的话。另外，细胞质只是依附(lines)在细胞壁的内壁，这一事实亦有助于这种位移。如果一天中每隔一短时间进行离心处理一次，则可看到所需离心时间的长短是有所变动的。粘度在晚上表现最大值，而白天则为最小值(图3)。在陆生植物中能测得同样的

波动<sup>[17]</sup>，但因其细胞质的稠度随植株水分亏缺状况而变化，所以情况就更复杂些。

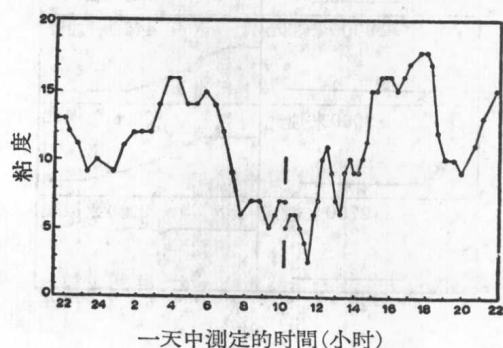


图3 原生质粘度的昼夜变化<sup>[10]</sup>

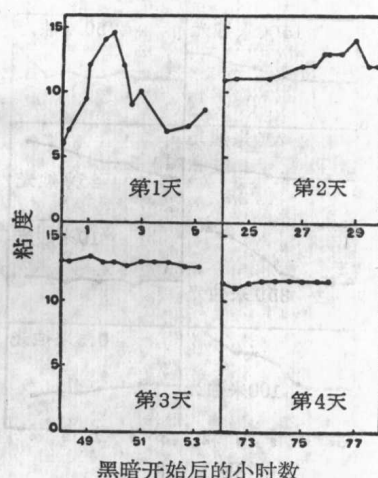


图4 原生质粘度在三天黑暗中的变化<sup>[10]</sup>

就是在持续光照的影响下，原生质的粘度亦是有变动的。所以在光照影响下不能得到稳定的粘度值。在天然的白昼影响下其变化表现了一定的24小时的节奏。不过，这种节奏在连续光照影响下似乎就消失了。在后一种情况下，同光周期变化相反，粘度值的变化并不显示受自身节奏调节的迹象。要在较长时间得到稳定的粘度值，唯一办法是把细胞放在黑暗中至少连续经过三天。经此黑暗时期以后，数值就比较稳定(图4)，虽然以此办法得到粘度的恒值后，细胞质对光的影响是极为敏感的(图5及6)。

如果我们首先看一看，在持续光照下最初几分钟内对不同光强的感应，就可发现感应随光强而异。除了在高强光下粘度值暂时增加（可能由于试验误差）外，最明显的效应是粘度的强烈下降。光强逐渐降低时，粘度的下降就变得不那么明显起来，在2,200米烛光（约200呎烛光）左右只引起其在起始

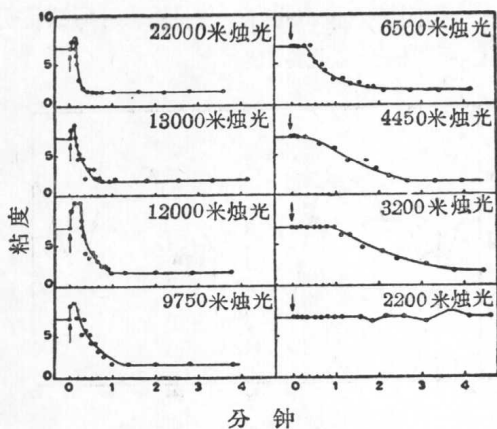


图5 連續光照对已稳定的原生质的效应<sup>[10]</sup>

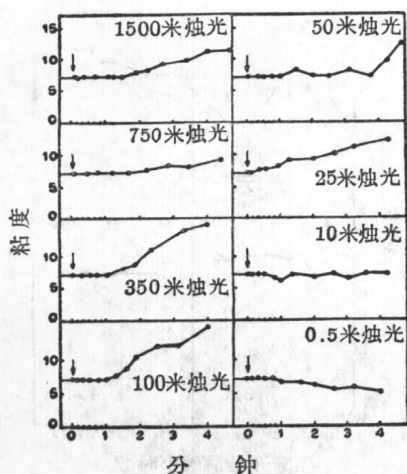


图6 連續光照对已稳定的原生质的效应<sup>[10]</sup>

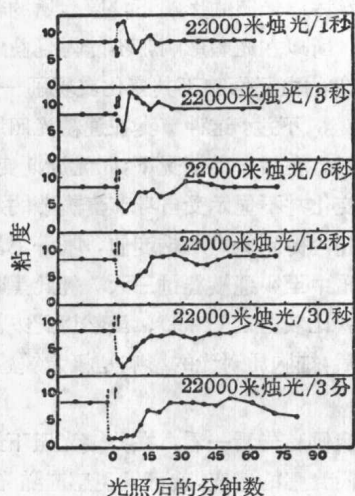


图7 短時間光刺激对已稳定的原生质的效应<sup>[10]</sup>

值附近的波动。在更弱光的影响下細胞质粘度最初是增大的;这种增大是在光强大約为 1,500~10 米烛光

光範圍內出現的。光强更低时又使粘度减小,同光刺激的最初效应(似指上述大于 2,200 米烛光光强下原生质粘度降低的效应,参考图 5 及 6——譯者注)相似。

假如不用持續光照,而是使細胞受光的短時間照射,則可看到粘度值表現特殊的波动。图 7 就是这种試驗的一例。这組資料是用一种光强 (22,000 米烛光) 按不同的較短的时间进行照射而得到的。所看到的这种变化同胚芽鞘經受一短暫光刺激后可被測知的光-生长反应十分相似,亦就是說,这些不同反应所需時間是很相似的。

利用类似上述的这些試驗可以測得发生一种感应所需的閾值。至今为止,用冬季培养的材料所測得的最高敏感性是引起一种感应所需的最低光量的閾值为 6 米烛光/秒;同时,如經很多小时的照光,則得到一种感应所需的絕對閾值可低至 0.001 米烛光。絕對能量单位的数值則尚未确定。这样,这些閾值同向光性現象上所用的,其大小是属于同一数量級的。就光对粘度及透性的影响而論,似乎光的效应是十分局部的。这就是說,只有細胞被照射部分才受到影响,并因而对光刺激表現出感应来。

图 8 中可看到 *Helodea* 的一片叶子,它在錫箔敞口部分會受到光照,然后受离心处理。在离心力影响下,叶綠体(其比重高于周圍細胞质)已移到細胞的离心一端。由于光照在此引起了細胞质粘度的降低,所以照光細胞中的叶綠体較其他細胞中的移动得为快。在照光及未照光細胞之間可以辨認出十分明确的界綫。单个細胞的照光及未照光部分亦可加以区分(图 9)。由于細胞对光照能如此明显地发生感应,所以可用这一方法測得光作用(light action)的作用光譜(图 10)。图 10 表示曾受等能量光譜(能量梯度从下而上)照射的一个 *Helodea* 叶子,光照后加以离心处理。所示結果是一个直接在叶上产生的作用光譜,乃是那些由于原生质粘度的降低而叶綠体已經移动的細胞所形成的。图象是由十个单次測量的照片連合組成。用这方法得到的光

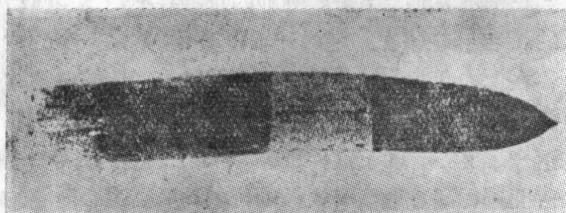


图8 *Helodea* 叶子的原生质的粘度的局部改变(对位于錫箔敞口的部分加以光照,然后离心处理)<sup>[9]</sup>