

目 录

一、引言——植物在发育中衰老和老化	1
(一) 衰老和老化	1
(二) 寿命与衰老	1
(三) 衰老的类型	5
(四) 种子植物生活周期的衰老过程	6
(五) 植物衰老中的控制过程	7
(六) 衰老与生长的相关	7
(七) 衰老与生存	9
参考文献	10
二、整株植物衰老	12
(一) 整株植物的衰老因子	12
1. 乙烯	12
2. 细胞分裂素和多胺	15
3. 自由基和活性氧	17
4. 光氧化	20
5. 光、暗与气孔关闭	22
(二) 细胞膜与衰老	23
1. 膜结构	24
2. 膜磷脂降解和膜完整性丧失	26
3. 膜脂的流动性和相转变	29
4. 膜蛋白和酶	32
5. 脂质过氧化	33
(三) 钙和钙调素	34
1. 钙在植物细胞中的分布和作用	35

2. 钙调素	37
3. 钙与衰老	37
(四) 能量代谢	39
1. 光合作用下降和叶衰老	39
2. 衰老组织的呼吸作用	44
(五) 衰老的遗传调节	45
1. DNA、RNA 和蛋白质水平的变化	45
2. 蛋白质合成的调节	46
(六) 一稔植物整株衰老的原因	47
1. 一稔植物的衰老死亡	48
2. 营养亏缺论	49
3. 植物激素调控论	50
参考文献	53
三、脱落	65
(一) 脱落过程	66
1. 离区和离层	66
2. 叶脱落	67
3. 花脱落	69
4. 果实和颖果脱落	70
(二) 脱落的细胞生物学	73
1. 滞后相时期的变化	73
2. 分离相时期的变化	74
(三) 细胞壁分解的生物化学	77
(四) 脱落的激素调节	80
1. 生长素	80
2. 乙烯	82
3. 脱落酸 (ABA)	85
4. 赤霉素 (GA) 和细胞分裂素 (CTK)	87
(五) 生长调节剂在生产上的应用	89
1. 防止落花落叶	89
2. 防止落果	89

3. 促进落叶、落花、落果	91
参考文献	93
四、种子衰老	97
(一) 种子衰老与种子生活力和活力的关系	97
1. 生活力丧失	97
2. 活力丧失	98
(二) 种子衰老时的形态和超微结构变化	101
1. 形态变化	101
2. 超微结构变化	102
(三) 种子衰老的生理生化	104
1. 膜系统的结构和功能的变化	104
2. 贮藏物质的变化	106
3. 合成能力的变化	108
4. 酶活性	110
5. 呼吸代谢	113
6. 激素的变化	115
(四) 种子衰老的实质	117
1. 染色体畸变和基因突变	117
2. 膜脂过氧化	120
3. 毒素的积累	124
(五) 影响种子衰老的因子	126
1. 种子的活力水平	126
2. 种子含水量和贮藏温度	128
3. 气体成分	129
4. 微生物	130
(六) 顽拗性种子的衰老	131
1. 脱水敏感性	131
2. 零上低温敏感性	134
3. 延缓顽拗性种子衰老的措施	135
参考文献	136
五、叶衰老	144

(一) 叶衰老期间的生理代谢变化	145
1. 光合作用和光呼吸	146
2. 光合酶和蛋白质	149
3. 叶绿体和叶绿素	151
4. 核酸	155
5. 呼吸代谢和能量供应	157
(二) 衰老叶中的拆卸过程	159
1. 叶绿体	159
2. 质外体	162
3. 原生质	163
4. 细胞和组织	164
(三) 叶衰老的遗传控制	165
1. 叶绿体基因组的活性和组织结构	165
2. 核基因组对叶绿体蛋白复合体合成的控制	167
3. 衰老的可逆性	169
(四) 叶衰老的激素调控	170
1. 细胞分裂素 (CTK)	171
2. 赤霉素 (GA) 和生长延缓剂	173
3. 生长素	175
4. 脱落酸 (ABA)	176
5. 乙烯	178
(五) 影响叶衰老的环境因子	180
1. 光	180
2. 温度	182
3. 水分	184
4. 营养物质	185
5. 病原体的侵入	187
参考文献	188
六、花衰老	201
(一) 花瓣衰老时的形态和超微结构变化	202
(二) 花瓣衰老期间的生理生化变化	205

1. 呼吸代谢	206
2. 碳水化合物和其他生物大分子	211
3. 水分关系	216
4. 细胞膜	219
(三) 花瓣色彩和香气的变化	222
1. 花色	222
2. 花香	226
(四) 花瓣衰老的调节	230
1. 乙烯	230
2. 乙烯抑制剂和拮抗物	235
3. 其他植物激素	241
4. 基因表达和蛋白质合成	242
5. 其他花部	246
6. 授粉	247
7. 环境胁迫	250
参考文献	257
七、果实完熟	268
(一) 成熟与完熟	268
(二) 果实完熟过程中的各种变化	270
1. 色彩的变化	270
2. 香和味的变化	278
3. 果实的软化	282
(三) 果实完熟与呼吸	290
1. 呼吸跃变	290
2. 跃变型果实和非跃变型果实	291
3. 呼吸与乙烯生产	294
(四) 完熟过程中的代谢概况	299
1. 呼吸跃变的代谢源	299
2. 非跃变型果实的完熟动向	302
3. 呼吸跃变的可能作用	304
(五) 完熟的调节	305

1. 关于调节机理的假说	305
2. 完熟果实的基因表达	307
3. 完熟的激素调节	312
(六) 环境条件对完熟的影响	316
1. 温度	316
2. 空气成分	316
3. 大气压力	319
小结——代全书结语	320
参考文献	321

一、引言——植物在发育中衰老和老化

(一) 衰老和老化

高等植物在其生活周期中经历着从幼年、成熟和衰老的发育变化。这里所说的“衰老”(senescence)是指植物个体发育的最后阶段,是导致死亡的衰退过程。而“老化”(ageing)则是指发育过程中发生的不包括死亡的那些衰退过程(Medawar, 1957)。例如,随着年龄增加,树木生长速率逐年减小、顶端优势逐渐衰减以及茎的负向地性方向性逐渐丧失等;又如,种子在贮藏过程中生活力衰退劣变,导致发芽率、幼苗生长势和植株生产性能下降等,这些都是老化现象。衰老过程可以认为是生命自然终结的老化现象。

在衰老的时间进程中,还经历着一系列在组织或细胞水平上与机体形成相对应的系统拆卸过程;在器官衰老中还存在分解产物运转等过程。一般说来,衰老意味着生理机能的终结。例如授粉后花的衰老,结实后整株植物或某些组成部分的衰老。这些都意味着衰老的起始是由遗传因子控制的。当然,衰老也可被某些外界因素如环境胁迫和病原菌侵入等所诱导。

(二) 寿命与衰老

植物的寿命自然地与衰老相关联。各种植物寿命长短相差极大。短命的如拟南芥菜(*Arabidopsis thaliana*),从萌发、开花到枯萎只有30天左右;一些生长在沙漠中的短命植物只有几个



图 1—1 银杏 (*Ginkgo biloba*) 树龄约 2000 年, 被称为“天下第一银杏树”

(莒县县志办陈有志 1989 秋摄)

星期的寿命。长寿的如某些多年生树木活几十几百年并不稀罕, 有些植株已活了千年以上, 至今还未到生命的尽头。如: 生长在美国加利福尼亚州白山上的个别刚毛球松树 (*Pinus aristata*), 据树木年代学和 ^{14}C 测定, 树龄约为 4915 岁。它可能是地球上目前已知的最古老的活物种。它的树枝相当短, 并有许多枯枝, 呈明显老化现象 (Leshem 等, 1986)。美国红杉国家公园内的一株巨杉 (*Sequoiadendron gigantea*) 已经有 3500 年树龄 (丘山, 1990)。我国山东莒县浮来山上一株银杏树, 据县志记载已存活了 2000 年左右, 至今还枝叶茂盛, 郁郁葱葱 (图 1—1)。泰山普照寺内一株古油松, 距今已有 1500 多年 (裴敦和, 1990)。杭

州西湖原法相寺后一株香樟已有 1000 年以上树龄，称为“唐樟”（昆平和陈培德，1981）。

如果将植物从种子发芽至死亡的时间间隔称为寿命的话，那末某些无性系物种就无法用寿命两字来表述其存活年限了。例如，生长在美国草原上的一些牧草无性系，可能是从冰河期生存至今，至少 15000 年以上（Stebbins，1957）。用个别植株通过嫁接繁殖的某些葡萄无性系，已度过几个世纪（Thimann，1980）。用组织培养法培育植物的器官和组织，可使它们保持分裂生长许多年。例如组织培养离体番茄根，竟存活了 10 年以上（White，1943）。

绝大多数植物是靠种子繁殖的，种子是植物生活周期中的一个重要阶段。了解种子寿命长短在农林生产中极为重要。大量资料表明，种子的寿命很长，有些种子的寿命比人的寿命长得多。据报道，种子寿命在 10 年以上的有 70 多科，700 多种植物；寿命在 100 年以上的有 60 多种；500 年以上的有 20 多种。这些种子中的老寿星们，虽然跨过了几个世纪还有一定的生活力（刘长江，1983）。阿根廷 Santa Rosa de Tastil 印加人坟墓中发现的密序美人蕉（*Canna combata*）种子， ^{14}C 测定年龄为 620 ± 60 年（Lerman 和 Cigliano，1971）。1968 年将其发芽，生长极为缓慢，根系表现异常的向地性，呈老化种子发芽的典型症状（Sivori 等，1968）。我国辽宁省普兰店附近河谷中发现的印度莲（*Nelumbo nucifera* Gaertn）种子， ^{14}C 测定年龄为 1024 ± 210 年（Libby，1951），1953 年经中国科学院北京植物园催芽、播种、成长，并在 1955 年开花（刘长江，1983；赵同芳，1984）；这可能是当今已知种子寿命的最长记录。有些种子的寿命却很短，如兰花种子细如尘埃，随风飘扬，只有几小时寿命；杨树柳树成熟种子的寿命也只有十几天。许多热带植物如可可、咖啡、金鸡纳树、古柯、荔枝等种子脱离母体后迅速劣变，贮藏时需调节温度湿度才能延长它们的寿命（Kramer 和 Kozlowski，1979）。关于

种子的寿命，傅家瑞（1985）曾有较详细的论述。

植物的寿命并不限于整个植株或群体；器官、组织、细胞以及亚细胞组分也各有其生命间期（life-span）。各种生物体周转（turnover）的时间可用半衰期（ $t_{1/2}$ ）即个体死亡达半数的时间来表示。半衰期是生物体复杂程度（以熵 $^{-1}$ 来表示）的函数，它们间的关系大致如图 1—2 所示。代谢底物半衰期为 10—100 分钟，酶约可以保持 5—500 小时；细胞器以线粒体和叶绿体为代表可持续 10—100 天；植物细胞大约能持续 10—1000 天；大多数植物机体可保持 1—500 年；植物物种半衰期范围差异很大，约 1000—10000 世纪；最后，植物区系可达 10^7 — 10^8 年。总之，生物单位复杂性程度越高，预期的半衰期也越长。老化和衰老是生物体周转过程中的一个基本要素。

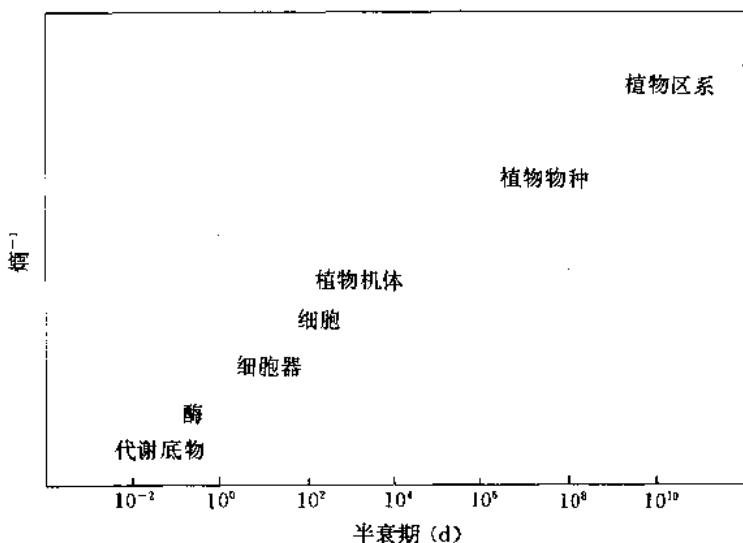


图 1—2 各种生物体（群）及组分半衰期范围示意图
(Leopold 和 Kriedmann, 1975)

(三) 衰老的类型

自然界中，植物种类繁多，衰老类型也是多种多样的。Leopold (1961) 曾提出植物衰老的四种类型 (图 1—3)：①整株衰老：由于系统生理机能丧失，整株植物衰老死亡；季节性或一年生草本植物多属于此。②地上部衰老：由于一定季节的到来，地上部衰老死亡，而后由地下部生长更新；例如许多多年生草本和球茎类植物就是这样。③落叶衰老：由于季节性胁迫造成所有叶子衰老脱落，而茎和根仍保持生活力；落叶木本植物便有这种年变化。④渐进衰老：叶子和老的器官组织逐渐衰老退化或脱落死亡，新的器官和组织逐渐取而代之；大多数多年生木本植物便是如此。从这些类型可以看出植株衰老与叶片衰老间的复杂关系。这些衰老的不同类型可能是植物体内同一种生理信号在定量上的表达。

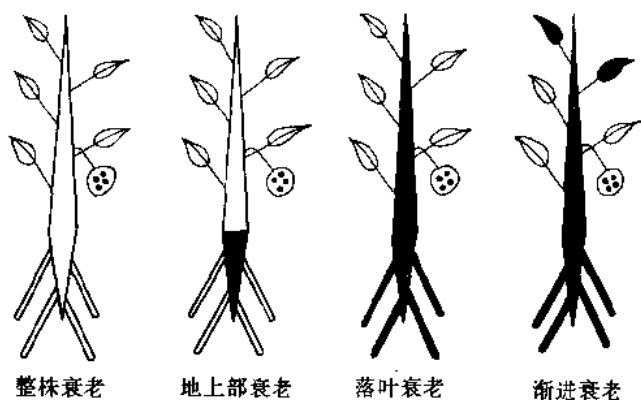


图 1—3 植物中衰老发展的几种类型
(据 Leopold, 1961)

(四) 种子植物生活周期的衰老过程

与人类生活和经济活动关系最密切的植物绝大多数是种子植物。本书亦以讨论种子植物的衰老现象为主。种子植物的衰老常与其开花结实习性相联系。一般说来，一年生和二年生以及某些多年生（如竹类和龙舌兰属）植物，在其生活周期中一旦开花结实，整株植物便开始衰老死亡，这种现象称为一稔衰老（monocarpic senescence）。而多年生草本和木本植物则经过重复开花结实而后衰老死亡，称为多稔衰老（polycarpic senescence）。

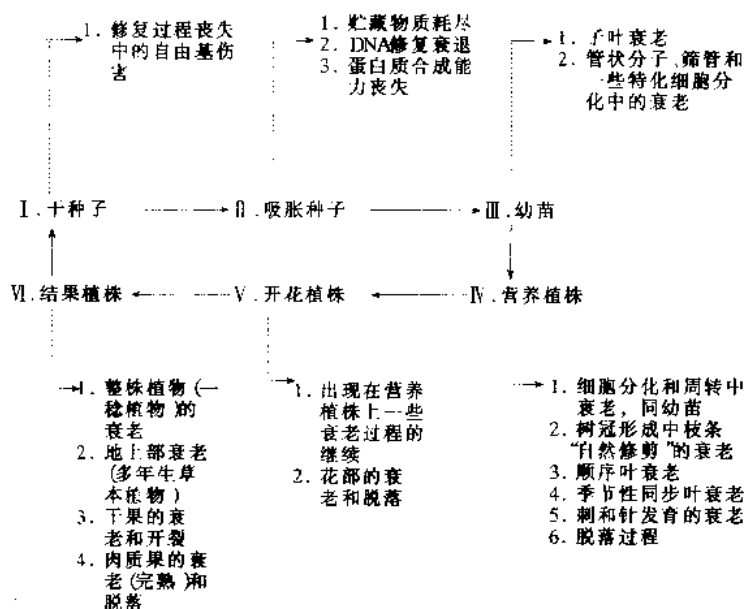


图 1—4 种子植物生活周期各时期相关联的衰老现象概要图解

(Woolhouse, 1978)

其实衰老过程发生在所有植物生活周期的各个时期中 (Woolhouse, 1978)。图 1—4 列举了有花（显花）植物的生活周

期。实线箭头表示从上一代到下一代一个周转中连续发生的各个时期；虚线箭头则表示与每个时期相关联的衰老现象。这个图解为我们提供了一个讨论的框架。为便于叙述，本书也将按整株衰老、脱落、以及种子衰老和叶、花、果等器官衰老的顺序分章讨论。

细胞衰老在植物中也是普遍存在的，常发生在树皮和刺的形成、韧皮部和木质部和心材的分化以及根毛根冠的周转中（Sexton 和 Woolhouse, 1984）。细胞衰老的出现，在植物生长发育中极为重要，例如，木质部中导管分子的早期衰老死亡，使植物体内水分运输功能得以完成。叶、花、果实的脱落，也归因于离层特定细胞的衰老（Woolhouse, 1984）。这些都将插入有关章节中一并讨论。

（五）植物衰老中的控制过程

衰老是植物及其器官生长发育过程中一个正常的和不可避免的阶段，它必然受着各种内外因子的影响和控制。了解这些因子和它们的作用，对制订人工调控衰老的技术措施有重要的指导意义。图 1—5 列举了与整株或各器官衰老有关的重要控制因子，包括各种激素、器官间的相互影响以及若干外部条件（Wang 和 Woolhouse, 1982）。但除了激素水平上的调节外，对衰老控制作出一般性的概括是困难的，因为不同物种的行为大不相同。衰老的自然调节和人工调控，将是本书各章的重要内容之一。

（六）衰老与生长的相关

高等植物的各个器官都有其自身发生发展和衰老死亡过程。植物又是个统一的整体，各部分间存在着必然的联系。某一部分的衰老常受到另一部分的影响和控制。例如叶子的顺序衰老，主

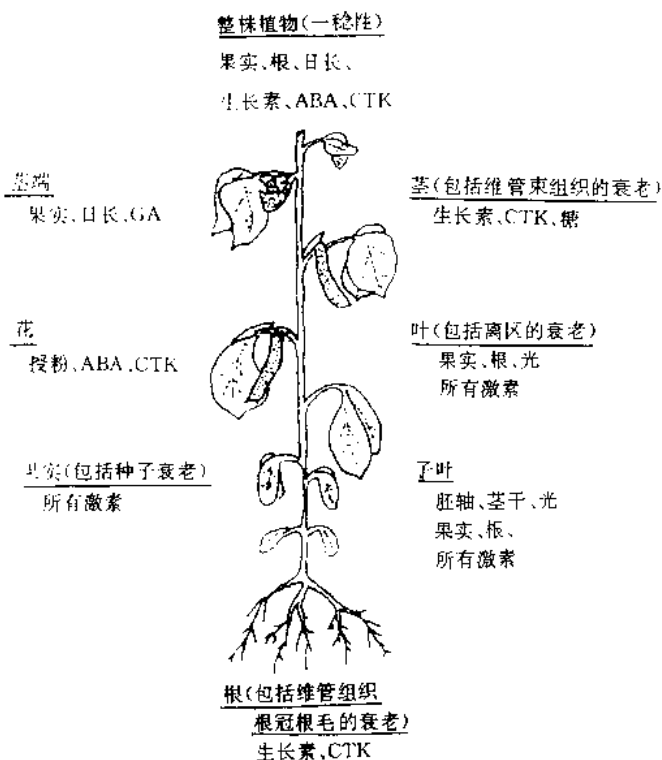


图 1—5 控制植物整株和各器官组织衰老的主要因子

(Wang 和 Woolhouse, 1982)

要是它所处位置的直接结果。双子叶植物腋生枝的扩大，单子叶植物的幼叶从老叶叶鞘向外生长，均可触发老叶的衰老。造成叶子的这些顺序事件可简单归因于物理的强制因素；一般幼叶占据冠层的上部，可通过光的截留使下部叶片进入渐进衰老的模式。

衰老期间，营养物质由老叶向年幼组织转移。Molisch 早在 1938 年就观察到叶片的衰老可被活性生长区如茎端或果实所促进。移去这些生长区可延缓附近叶子的衰老。一稔植物移去果实

明显延缓整株衰老。这是相关控制最明显的例证。在一些木本植物中，幼叶和其他一些部分可控制顶芽的衰老和脱落。豌豆幼苗的优势芽可引起阻遏芽的衰老。这种效应是由生长素调节的。另一方面，植物一些部分也可防止另外一些部分的衰老，例如生根的叶子不易衰老。又如受精会造成一些花部（如花瓣）的衰老，但同时又能保持一些其他部分（如花萼）的存活。说明器官的衰老是在整体控制下进行的，并不是单纯由该器官的内在特性所决定（Nooden 和 Leopold, 1978）。诸如此类的相关是营养物质或激素或两者共同作用的结果。后面有关章节还要详细讨论。

（七）衰老与生存

一般动物学家认为，个体死亡主要表现一种负向价值。群体中老弱者消失导致群体规模某种缩小，基本上不给其他个体带来好处。如果撇开任何社会学意义而只从生理学来说，那末一位知名度极高的学者死亡，也只不过是人群中少了一个个体而已（Thimann, 1980）。植物界却呈现出一幅不同的图画。植物个体和器官的衰老死亡，在生态适应、自然选择和内部生理机制恢复等方面，都可能有明显的积极意义。

适应意味着生存。植物为了适应环境胁迫谋求生存，往往通过衰老而获得成功。在“战略”上，植物往往利用程序衰老以避免季节性逆境的影响；在这里，叶子的衰老起着重要作用。衰老叶片内含物的及时降解、撤离和转运，有利于植株其他部分的生存。例如，落叶树脱叶休眠是冬季避寒的一种重要程序。稻麦等一年生作物整株衰老，剩下具有抗性结构的种子，得以渡过残酷的胁迫期而生存。

植物在遇到暂时性胁迫，如其他植株的荫蔽、缺乏必需的矿物质元素、极端温度、不合季节的水分供应以及机械创伤和病原菌侵入等情况时，衰老可以作为一种“战术”，对不利因素迅速作

出响应，使伤害局限在特定组织内或进行自我修剪（self-pruning），待环境条件改善后重新恢复生长。在这里，某些衰老的可逆性，即叶子的再绿能力是个重要特性。另外，当植物遭受到极端温度，不合季节的水分供应或掠夺式攻击（如放牧）时，一般都是幼小组织首先受害，这时老叶的复壮（rejuvenation）和再生长起着特别重要的作用。

但是另一方面，作物的产量往往取决于开花结实期的叶面积持续期和叶片的光合活性。而叶片衰老过程的出现，将影响叶片各种同化功能，从而影响果实和籽粒的形成和健壮状况。另外，种子贮藏过程中的劣变，切花和果蔬采后的早衰和贮运过程中的衰败等，均会造成巨大的经济损失。因此，认识衰老的内部机制，提高其与其他基本过程的联系，对农业科学研究和生产发展都有极为重要的意义。

参 考 文 献

- [1] 丘 山，北京：植物杂志，1990，（5）：44
- [2] 刘长江，北京：植物杂志，1983，（5）：16—17
- [3] 昆 平、陈培德，北京：植物杂志，1981，（3）：46
- [4] 赵同芳，贵州：种子，1984，（1）：78—83
- [5] 傅家瑞，种子生理，北京：科学出版社，1985，311—393
- [6] 裴敦和，北京：植物杂志，1990，（5）：封三
- [7] Kramer P J, Kozlowski T T, *Physiology of Woody Plants*, New York: Academic Press, 1979
- [8] Leopold A C, *Science*, 1961, 134: 1727—1732
- [9] Leopold A C, Kriedemann P E, *Plant Growth and Development* 2nd ed., New York: McGraw-Hill, 1975
- [10] Lerman J C, Cigliano EM, *Nature* (London), 1971, 252: 568—570
- [11] Leshem YY, Halevy AH, Frenkel C, *Processes and Control of Plant Senescence*, Elsevier Press, Amsterdam, 1986: 215
- [12] Libby W F, *Nature* 1951, 114: 291—296.

- [13] Medawar P B, *Men Cornell Agric Exp Sta* 1957: 163
- [14] Molisch H, *The longevity of plants* Trans Fulling EH, Science Press. Lancaster Pa 1938
- [15] Nooden L D, Leopold A C, In: *Phytohormones and Related Compounds*. A comprehensive treatise , Vol II .Eds: Letham DS, Goodwin PB, Higgins TJV et al, Elsevier, Amsterdam and New York: 1978: 329—369
- [16] Sexton R, Woolhouse H W, In: *Advanced Plant Physiology*. Ed: Wilkins M B, London Pitman. 1984: 469—497
- [17] Sivori E, Nakayama F, Cigliano E, *Nature* (London) 1968, 219: 1269—1290
- [18] Stebbins G L, *Variation and Evolution in Plants*. Columbia University Press. New York: 1957
- [19] Thimann K V, *Senescence in Plants*. CRC Press, Inc. Boca Raton , Florida, 1980
- [20] Wang T L, Woolhouse HW, In: *Growth Regulators in Plant Senescence*. Monograph 8, Eds : Jackson MB, Grout B, Mackenzie IA. British Plant Growth Reg .Group, Wantage, 1982: 5—25
- [21] White P R, *A Handbook of Plant Tissue Culture*. Jaques Cattell Press, Lancaster Pa, 1943
- [22] Woolhouse H W, *Bioscience*, 1978, 28: 25—31
- [23] Woolhouse H W, In: *Cell Aging and Cell Death*. Eds: Davies I, Sigeo D C. Cambridge University Press, London, 1984: 123—153