

第7章 植物生长与物质分配

陈进红



本章主要内容

1. 生长的基本概念
2. 个体和器官水平上的生长分析
3. 植物**RGR**变异的生理基础
4. 贮藏、分配
5. 环境条件与生长分配
6. 与生长速率遗传变异有关的适应性
7. 植物信息与生长、分配

1 生长的基本概念

植物生长是光合作用、物质长距离运输、呼吸作用、水分和矿质营养等许多生理过程相互作用的结果。

发育 (development): 指细胞、器官及植物个体发生的大小、形态、结构和功能上的变化，包括**生长和分化**两个方面。

生长 (growth): 是指干物质、体积、长度或面积的增加，即在发育过程中，细胞、器官及有机体的数目、大小与重量的不可逆增加，即**发育过程中的量的变化**。

分化 (differentiation): 是指来自同一合子或遗传上同质的细胞转变成为形态上、机能上、化学组成上异质细胞的过程。即**发育中的差异性生长**就是分化。

1 生长的基本概念

- 干物质和其它参数的增加可能不同步。
 - 例1: 晚上常发生叶片伸展和根系伸长, 但此时由于碳用于呼吸而消耗, 使植株干物质整体上反而降低;
 - 例2: 块茎干物质增加时, 体积可能没有发生变化。
- 处于生长的器官必然有细胞分裂, 但这个过程本身并不引起生长。
- 细胞伸长及细胞质和细胞壁的物质积累决定体积或干物质的增加 → 真正引起生长
- 研究植物生长的生态生理特性, 就必须了解生长的细胞学基础。这一研究领域发展很快, 令人关注, 但许多问题迄今仍不明确。

2 个体和器官水平上的生长分析

- 可以根据植物干物质总量增加和与获取地上部或地下部资源有关的器官间的分配，进行植物生长分析。资源分配模式对植物生长速率具有决定性的作用。
- 单个器官或细胞水平上也能进行植物生长研究。利用这一方法，可以说明为什么植物叶片比其它器官长得更快或更大。

两种方法互为补充。大多数研究者倾向于只利用其中的一种，但要充分评价植物的功能，应把两者结合起来，以阐明决定植物生长潜力的特性。

植物生长分析常用指标缩写及其单位

Abbr.	Meaning	Preferred Units
A	CO ₂ 同化率	$\mu \text{ mol CO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$
[C]	碳浓度	mmolCg^{-1}
LAR	叶面积比	m^2kg^{-1} (总叶面积与总生物量之比)
LMA	单位叶面积叶片质量	kgm^{-2}
LMR	叶质比	gg^{-1} (叶重与总重之比)
LR _a	叶呼吸速率	$\mu \text{ mol CO}_2\text{m}^{-2}(\text{叶面积})\text{s}^{-1}$
LR _m	叶呼吸速率	$[\text{nmol CO}_2\text{g}^{-1}(\text{叶片质量})\text{s}^{-1}]$
NAR	净同化率	$\text{gm}^{-2}\text{day}^{-1}$

植物生长分析常用指标缩写及其单位

Abbr.	Meaning	Preferred Units
NP	营养生产力	$\text{g(植物质量)}\text{mol}^{-1}$ (植物营养) day^{-1}
PNC	植物营养浓度	$\text{mol(营养)}\text{g}^{-1}$ (植物质量)
RGR	相对生长率	$\text{mgg}^{-1}\text{day}^{-1}$
RMR	根质比	gg^{-1} (根生物量与总生物量之比)
RR	根呼吸速率	$\text{nmol CO}_2\text{g}^{-1}$ (根系质量) s^{-1}
SLA	比叶面积	m^2kg^{-1} (每单位叶片质量的叶面积)
SR	茎呼吸速率	$\text{nmol CO}_2\text{g}^{-1}$ (茎质量) s^{-1}
SRL	比根长	mg^{-1} (每单位根质量的根长)
SMR	茎质比	gg^{-1} (茎生物量与总生物量之比)

2.1 整株生长

植物生长的快慢可用生长速率表示。分为：

绝对生长速率 (AGR: Absolute Growth Rate)：指单位时间内的绝对增长量。

$$AGR = \frac{dQ}{dt}$$

相对生长速率 (RGR: Relative Growth Rate)：指单位时间内的增加量 (dQ/dt) 占原有基数 (Q) 的百分率。

$$RGR = \frac{dQ/dt}{Q}$$

2.1.1 高叶面积比促进植物生长

$$RGR=LAR \cdot NAR$$

$$(\Delta M/M \cdot \text{day} = A/M \times \Delta M/\text{day} \cdot A)$$

- LAR: 叶面积比, 单位总物质上的叶面积
- NAR: 净同化率, 单位叶面积上干物质的增加速率

LAR: 叶面积比

LAR: 单位干物质重的叶片面积

$$\text{LAR} = \text{SLA} \cdot \text{LMR}$$

$$(A/M = A/M_L \times M_L/M)$$

SLA: 比叶面积, 指单位叶片质量的叶面积

LMR: 叶质比, 指分配到叶片中的物质比率

NAR: 净同化率

- **NAR: 是指单位叶面积上干物质的增加速率。**即单位叶面积光合作用获取碳的速率 (A) 和叶片、茎及根系呼吸作用 (LR, SR和RR) 消耗碳的速率 (也用单位叶面积表示) 差值。如果用碳的摩尔数表示, 那么光合作用和呼吸作用的净平衡还须除以干物质中增加的新形成物质的碳浓度 [C]。同时还须减去单位时间内由于挥发和溢泌作用损失的碳 (用单位叶面积表示)。在忽略**挥发和溢泌作用** (尽管在某些环境条件下可能有重要的生态意义) 的条件下, 净同化率可表达为:

$$\text{NAR} = \frac{[A_a - LR_a - (SR \cdot SMR/LAR) - (RR \cdot RMR/LAR)]}{[C]}$$

RGR的不同表达方式

- $RGR = LAR \cdot NAR$
- 根据以上LAR、NAR的表达，RGR也可用下式表示：

$$RGR = \frac{A_a \cdot SLA \cdot LMR - LR_m \cdot LMR - SR \cdot SMR - RR \cdot RMR}{[C]}$$

这一表达式广泛用于鉴定最佳养分供应条件下与植物RGR遗传变异有关的性状，也用于鉴定由光、温度或养分供应等环境引起的变异。

2.1.2 植株养分浓度越高，生长越快

- 植物养分浓度（主要是植物氮浓度，PNC）和养分生产力（主要为氮生产力，NP）决定植物生长。
- $RGR = NP \cdot PNC$
- 在养分不受限制的条件下生长，不同植物的氮生产力显著不同。氮生产力较高与：
 - ① 供应光合组织的氮相对较多
 - ② 光合作用过程中叶片氮的高效利用
 - ③ 呼吸作用过程中碳的较少使用 } 有关

2.2 生长的细胞学基础

2.2.1 细胞分裂和细胞扩展: Lockhart方程

- 器官的生长是由细胞分裂 (division)、细胞扩展 (expansion) 和细胞物质积累 (deposition) 决定的。细胞分裂不能使体积增大, 且本身不促进生长, 但细胞分裂是随后进行的细胞扩展的基础。细胞分裂和细胞扩展的过程彼此并不独立。
- 细胞一旦分裂, 便可伸长并扩展, 产生大于某一屈服临界值 (yield threshold) (Y , MPa) 的膨压 (turgor pressure) (ψ_p , MPa)。在细胞扩展的能力范围内, 该屈服临界值在正常条件 (非胁迫) 下约为膨压的15-50%。

Lockhart方程

用单位体积 (V , m^3) 的体积增量 (dV , m^3) 估计相应的生长率 (r , s^{-1}), r 与膨压和屈服临界值的差异成比例。相应的细胞伸展率 ($dV/V \cdot dt$, s^{-1}) 用简化的Lockhart方程描述:

$$r = dV / (V \cdot dt) = \phi (\psi_p - Y)$$

上式中, ϕ 是**细胞壁屈服系数 (cell wall yield coefficient)** ($\text{MPa}^{-1}\text{s}^{-1}$), 是一个取决于细胞壁物理特性的比例常数。因此, 植物细胞的扩展是一个受膨压驱动的过程, 细胞扩展的程度和方向受原初细胞壁物理特性的控制。

- 细胞壁屈服系数 ϕ 和屈服临界值 Y 反映细胞壁的伸展性, 这是由细胞壁的**生物化学和生物物理特性**决定的。膨压 P , 或更确切地说是 P 与 Y 间的差异, 使细胞扩展。细胞吸收离子以保持膨压, 随着细胞体积的增加膨压略有下降。

2.2.2 细胞壁酸化和去钙降低细胞壁刚性

- 细胞壁是含有大量带电荷和不带电荷多聚体牢固相联的**凝胶**。带电荷分子，包括带负电荷的束缚阳离子的**多聚半乳糖醛酸**。
- **纤维素微纤丝**由许多约有50个纤维分子组成的纤维束组成，使细胞壁具有张力强度。**糖蛋白**的增加进一步增强了细胞壁强度。正在**扩展的细胞**中，**微纤丝趋于横向排列**而非径向排列，从而有利于细胞纵向扩展。
- **半纤维素**（即带有葡萄糖或相似主链的多糖）可与**纤维素微纤丝**间以**氢键**相结合。每条纤维素微纤丝结合许多半纤维素分子，使微纤丝被完全包被，构成一个三维网。
- 细胞壁上有许多能解离联结**非纤维素多聚体糖残基共价键**的**酶**，还有一些酶能解开**相似多聚体的末端**。

细胞壁伸展的分子机制的模型

1989年Fry提出了说明细胞壁伸展的分子机制的模型(右图)。认为初生壁中半纤维素含量多于在所有纤维素微纤丝上形成单层包被的需要量,所以每个半纤维素分子只能形成局部结合区,因而这一阶段处于松弛状态,随着细胞的生长,半纤维素分子被绷紧,最终氢键断裂,这时还未找到微纤丝的半纤维素分子占领破坏的结合区,形成壁不可逆延伸。Expansin一方面具隐蔽的糖基转移酶作用,切开和重新形成锁结构,另一方面打开半纤维素与纤维素微纤丝之间的非共价键(氢键)(李雄彪和吴琦,1993; Cosgrove,2000b)。

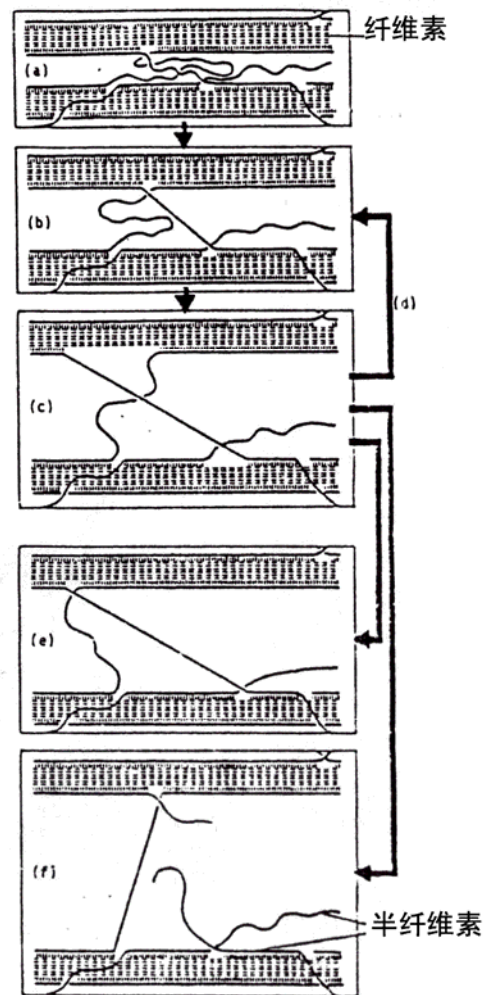


图 2 半纤维素伸展行为示意图

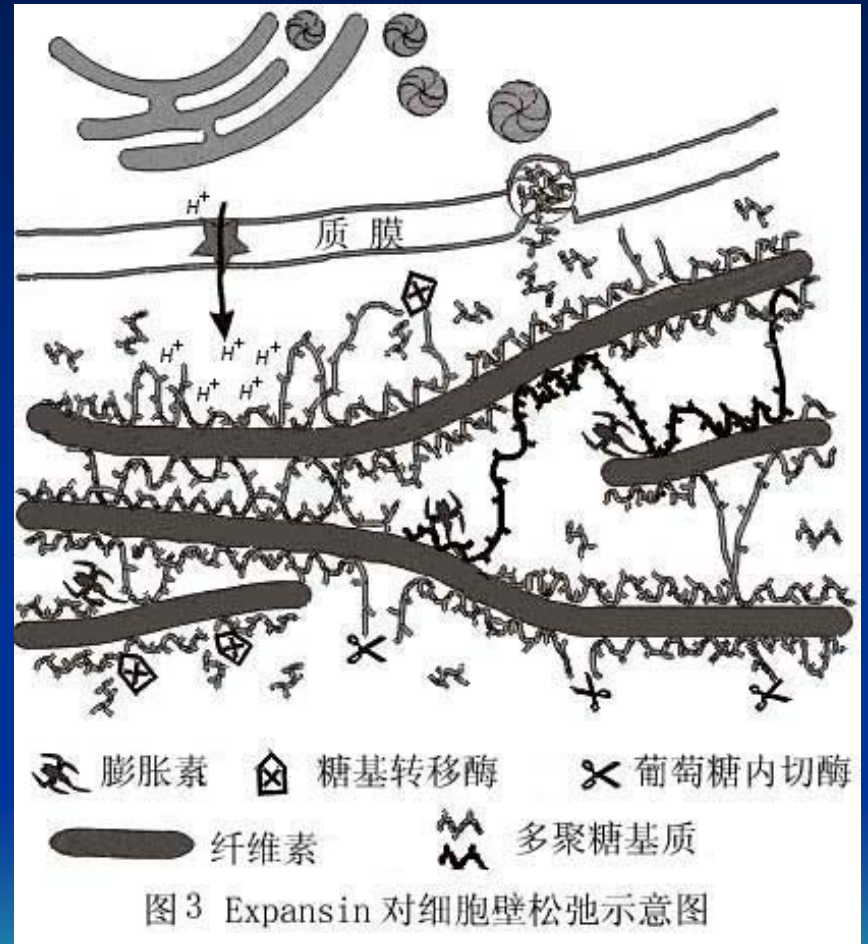
酸化和去钙降低细胞壁刚性

- 细胞壁上的单个纤维素大分子由非纤维素多糖交联，细胞伸展要求承载的交联能被酶改变，即键首先被打开，使细胞伸展，此后新的交联形成。催化这一反应的酶是**木葡聚糖内转糖基酶（xyloglucan endotransglycosylase, XET）**。**钙—果胶质复合物**也提高**细胞壁的刚性**。**质子和钙在打破交联中都有重要作用**。如在叶片的光诱导生长（向光性）中，首先是细胞溶胶中的质子进入细胞壁。遮荫促进茎秆伸长起因于细胞壁中钙的去除。通过特定蛋白质（**膨胀素：expansins**）的活化，细胞壁的**低pH值诱导细胞壁大分子间氢键的断裂**。水解酶尤其是XET催化纤维素分子间一些**交联半纤维素的裂解**。钙通过束缚果胶质增强细胞壁刚性。

Expansin对细胞壁的松弛作用

Expansin在细胞壁中的纤维素微纤丝和基质多糖交叉处，以一种可逆（非水解）方式作用于微纤丝表面的基质聚合物，使多聚体网络间的非共价键（氢键）断裂，促使聚合物滑动，从而引起细胞壁的伸展如右图 (Mason and Cosgrove,1995; McQueen-Mason and Cosgrove,1994; Li and Cosgrove,2001) (引自 <http://www.bio.psu.edu/expansins>)

参见：陈爱国,陈进红.
Expansin的研究进展. 植物学
通报, 2003, 20 (6): 752-758



光的影响

- 光诱导促进叶片的生长是由细胞壁的酸化作用引起的，它早于红光受体（光敏色素）和蓝光受体对光的光识别。酸化作用增强细胞壁的伸展性。
- 茎细胞也可通过光敏色素对光的识别而对光发生反应，红光抑制茎伸长而远红光则促进茎伸长。
- 趋光反应使胚芽鞘趋光生长，原因是：与光源最近的细胞相比，离光源最远的细胞其细胞壁的酸化作用较强。酸化作用的差异是由于远基细胞和近基细胞生长素活性的差异造成的。

激素的影响

- **赤霉素**也促进细胞伸长。
 - 莠苣下胚轴中，赤霉素的这种影响与细胞壁中钙的去除有关，而与细胞壁的酸化作用无关。
 - 对赤霉素敏感的大麦矮化株中，赤霉素诱导特殊的XET，该酶能催化叶片细胞伸展中联结键的断裂。
- **细胞分裂素**促进叶片伸展，而**脱落酸 (ABA)**降低叶片伸展，但这可能不是由于细胞壁的酸化作用。细胞分裂素和脱落酸对根的伸长没有影响或有相反的作用（即细胞分裂素抑制根系生长而ABA促进根系生长）。

小结

- 上述事例说明，细胞通过改变细胞壁特性对光和激素，或有时为两者的互作产生反应，反过来则：
 - 影响叶、茎或根的细胞生长。
 - 影响细胞壁的交联，并进而影响 ϕ 或 Y 的遗传或环境因子，
 - 影响细胞伸展率和器官生长的程度。
- 环境因子，包括光、水分胁迫、洪涝和土壤板结，通过影响细胞壁伸展性而影响叶片和茎的生长。

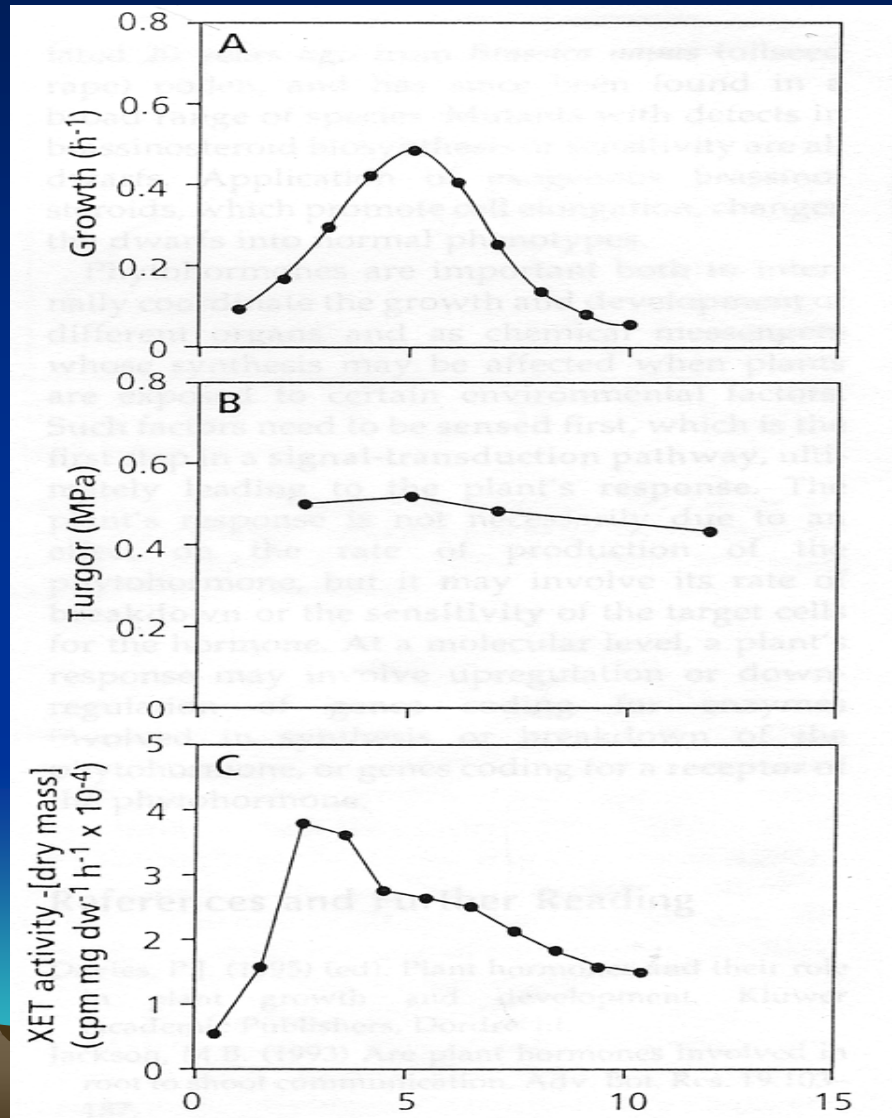
- 随着细胞衰老，细胞壁的伸展性下降，衰老细胞的细胞壁不再对细胞壁酸化作用产生反应。这与：
 - ①化学成分的改变（如较多半乳糖的掺入）有关。
 - ②细胞壁成分间酚交联的构成可能也起作用，这与刚性的细胞壁蛋白质（伸展蛋白）所起的作用一样。



2.2.3 分生组织的细胞伸展受细胞壁伸展性 而不是受膨压控制

- 根尖单细胞的生长速率变化很大
 - 对生长根的单细胞的膨压测定表明，沿着正在生长的根方向，膨压的变化很小。因此，是细胞壁机械特性的变化，而不是膨压的变化，直接控制着根系伸展率。

非胁迫条件下玉米根生长、膨压和XET (xyloglucan endotransglycosylase)活性的关系



- (A) 伸长率
- (B) 膨压
- (C) XET活性

分生组织的细胞伸展受细胞壁伸展性而不是受膨压控制

离根尖距离mm

2.2.4 屈服临界值 Y 和细胞壁屈服系数 ϕ 的物理和生化基础

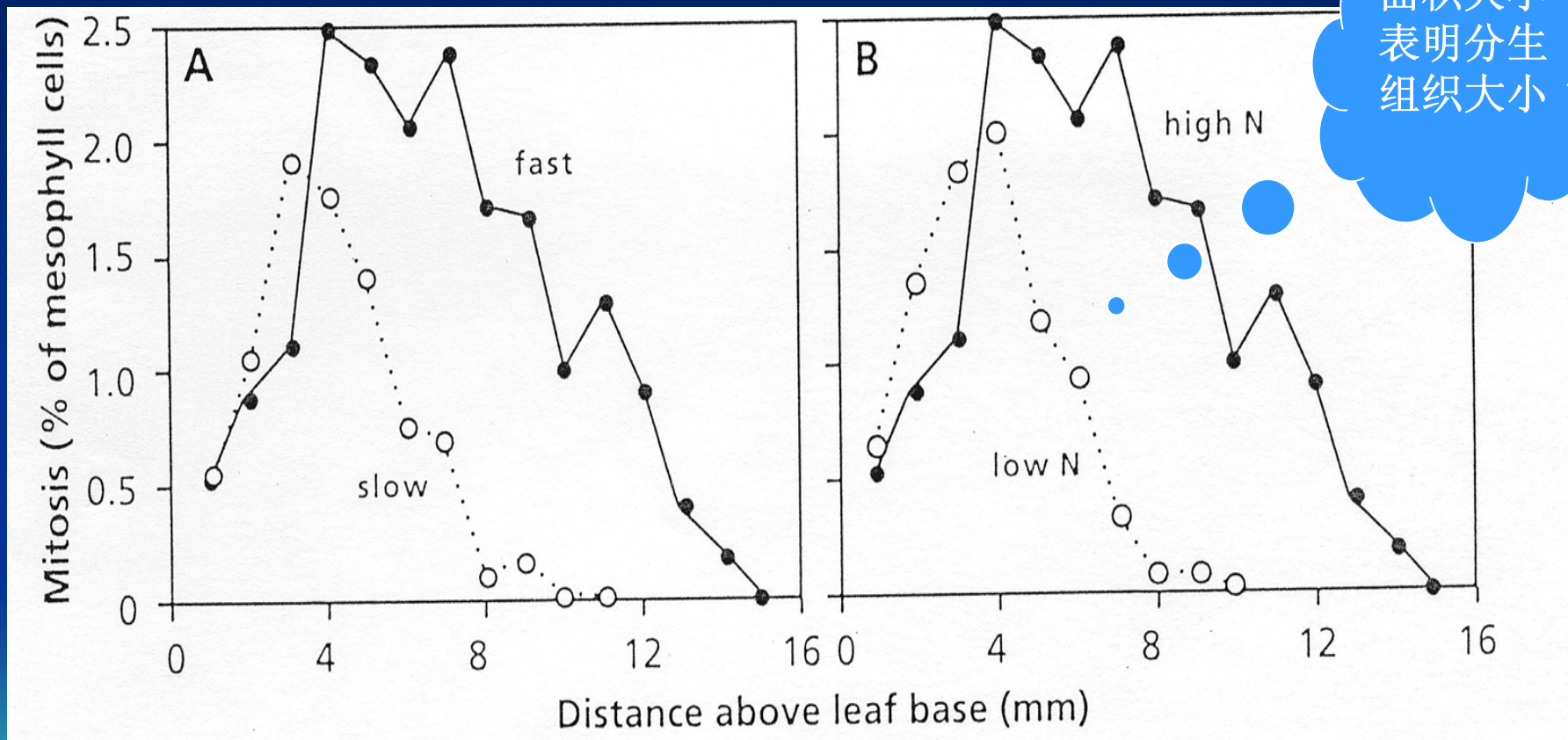
- 从物理学观点看，Lockhart方程中的参数 ϕ 和 Y 显然具有实际意义，利用测定生长区膨压的压力探针可进行验证。但Lockhart“参数”常以一种“变量”（即， r 与 p 之间的关系常为非线性关系）起作用。“参数”的确切意义是什么？
- 豇豆下胚轴中，细胞壁机械特性受生长素和赤霉素的影响。在内源赤霉素缺乏的片段，生长素只影响屈服临界值，但不影响屈服系数。因此，这些片段中，生长素的影响仅为正常赤霉素水平下的一半。结果表明，生长素对屈服临界值的下降作用与赤霉素无关，但只有在赤霉素存在时屈服系数才上升。
- 相同组织中，屈服系数和屈服临界值受细胞壁pH值的影响。
- ϕ 和 Y 也受高温和蛋白酶的影响，但作用方式不同。如80℃短暂处理影响屈服系数，但不影响屈服临界值；用蛋白酶处理影响屈服系数，但不影响屈服临界值。结果表明， ϕ 和 Y 受两类蛋白质的不同控制，两者在低pH值时活化。

- 迄今为止的推测是：**细胞壁松弛酶**在起催化作用。
- **屈服临界值的基础**可能是：细胞壁纤维素分子间的键结构在受酶的作用前，键必须处于张力状态。细胞壁伸展性的提高可能是细胞壁内酶裂解键的结果。**酶活性的提高使细胞壁松弛，膨压增加使细胞伸长更快。**
- 与细胞壁成分间键裂解有关的酶一般泛称为膨胀素。研究表明，木葡萄糖链可与纤维素形成很强的氢键，这样与纤维素分子粘结在一起，因此细胞壁松弛必须先使木葡萄糖链裂解。**XET能裂解木葡萄糖分子，从而使细胞壁松弛。**与松弛相反的是细胞壁加固，它可能是由于XET活性的降低。但其它过程也起作用。

2.2.5 分生组织大小与伸长速率

- 细胞扩展依赖于细胞壁伸展性的增加。细胞扩展越快，叶片伸展或根系伸长也越快。但较高的叶片伸展率或根系伸长率不总是因为较大的细胞壁伸展性。如果分生组织中更多的细胞以相同速率分裂和伸长，则将使伸展率更高。
- 生长差异可能与分生组织大小（即以相同速率分裂和伸长的细胞数）有关。高羊茅在高氮供应下，其生长与低氮条件下的相比，影响叶片伸长速率变异的主要因素是分生组织的大小（即以相同速率伸长的细胞数）。叶片伸长率相差50%的二种高羊茅在高氮条件生长，同一时间内伸长的细胞数不同，而伸展细胞的伸长率非常相似。

高羊茅伸长叶片距基部40mm纵切面中观察到的处于有丝分裂的叶肉细胞百分率



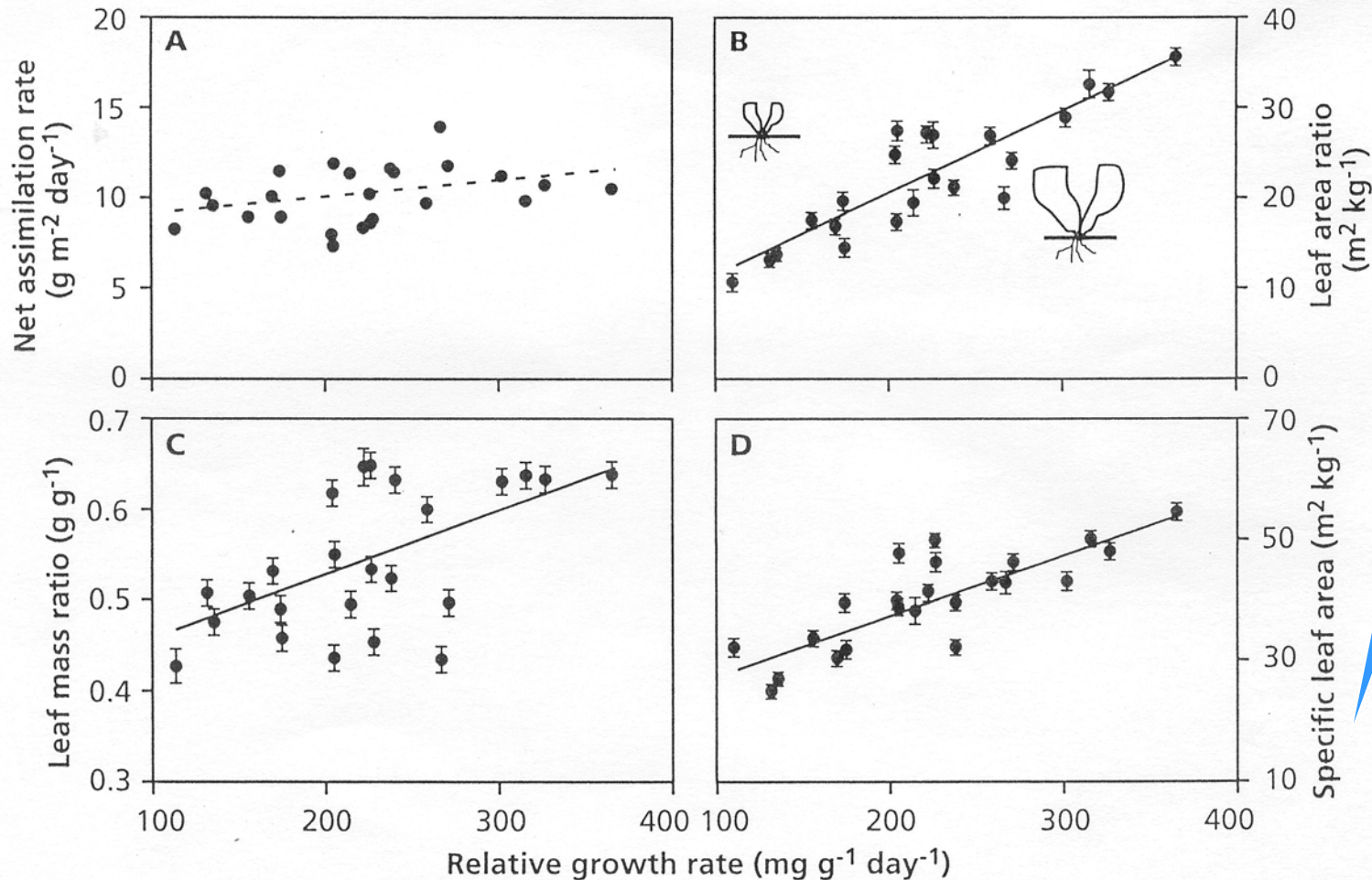
快速伸长种与慢速伸长种

快速种在不同氮水平下

3 养分供应充足条件下植物RGR变异的生理基础

- 与逆境条件下相比，适宜环境下生长的植物常具有较高的最大生长速率（ RGR_{max} ）。生长在营养缺乏、盐分和高山等环境下的植物，常表现为生长缓慢。
- 从方程 $RGR=LAR \cdot NAR$ 和 $LAR=SLA \cdot LMR$ 可清楚地看到，高RGR与高NAR（反映高光合速率和/或整株植物低呼吸速率）、高SLA（即单位叶片质量的叶面积大）和/或高LMR（即对叶片物质分配多）相关。
- 高RGR、高NAR、高LMR（三高）中究竟哪一个因子与高RGR的相关最大呢？

PGR与NAR、LAR、LMR、SLA的关系



3.1
SLA是
影响
RGR变
异的主
要因
子

充分吸收养分条件下，24种草本C3植物在不同RGR下的 (A) NAR、(B) LAR、(C) LMR和 (D) SLA的比较。虚线表示回归不显著；实线表示回归显著

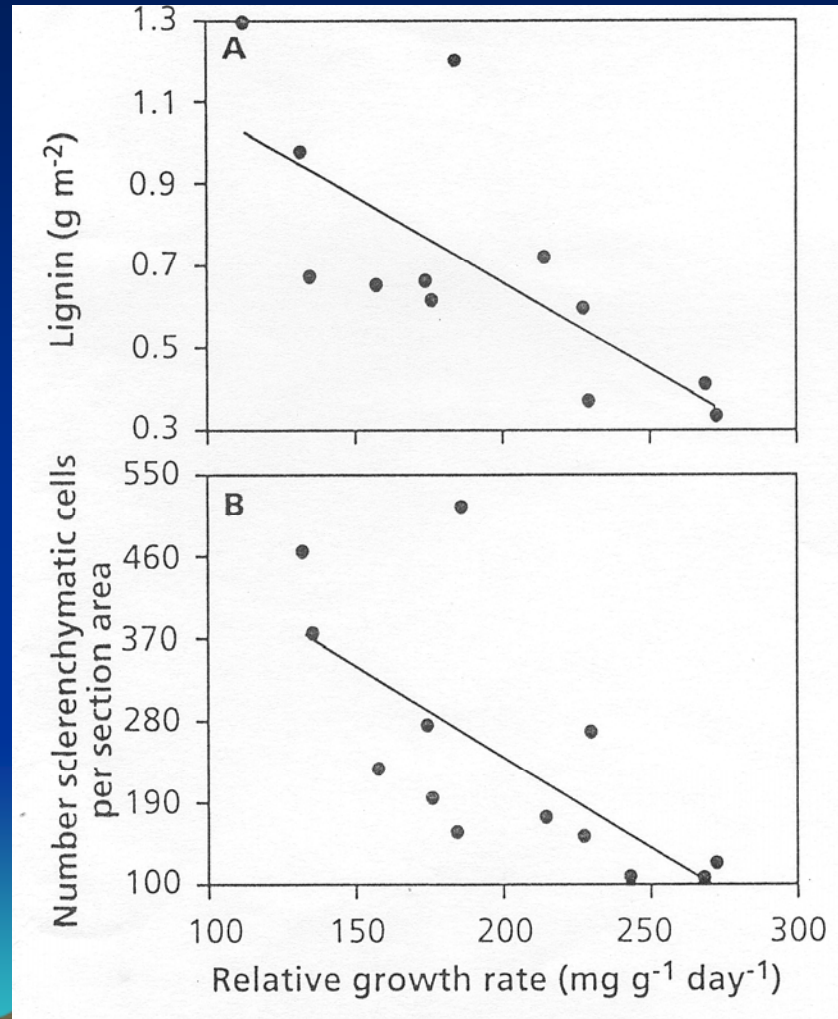
3.2 叶片厚度和叶质密度

- SLA或其倒数（单位叶面积的叶片质量，LMA， kgm^{-2} ）的变异一定程度上是由于叶片厚度（m）或叶质密度（ kgm^{-3} ）的变异引起的。
- $\text{LMA} = (\text{叶片厚度}) \cdot (\text{叶质密度})$
 - 荫生叶与阳生叶相比，叶片厚度是决定LMA变异的主要参数，它反映了阳生叶栅栏薄壁组织的厚度增加。
 - 高山植物与同类系的低地种类比，LMA的变异与叶片厚度的变异有关。
 - 来自养分缺乏和丰富地区的亲缘密切的植物种相比，LMA的变异是由于叶质密度不同引起的。

3.3 与叶质密度相关的解剖学和化学差异

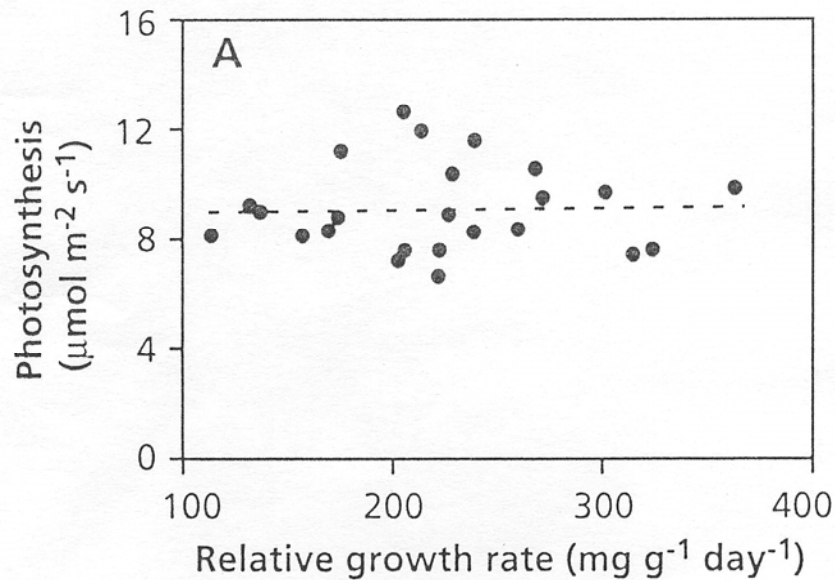
- LMA和叶质密度上的遗传差异与叶片解剖学和化学组成的差异相关联。
 - 低LMA的速生植物种具有相对大型的表皮细胞。这些细胞缺少叶肉细胞质的主要成分叶绿体，故质量密度低，这样造成速生种的叶质密度低。
 - 高LMA的缓生种，具有较厚的细胞壁，且厚壁细胞较多。这些细胞的特征是体积较小而细胞壁很厚，质量密度较大。与这些和其它解剖学上的差异相联系，缓生种叶片每单位叶片质量或叶面积含木质素和细胞壁成分较多

单位叶面积的木质素浓度 (A)，表皮厚壁细胞数 (B) 与相对生长速率



3.4 净同化率与光合作用和呼吸作用

- 净同化率 (NAR) 与光合作用的碳获得量及整株植物呼吸作用的碳消耗量之间的平衡相关。因此, NAR的变异可能是由于光合作用的变异、呼吸作用的变异或两者的共同作用。
- 草本植物的不同种中, NAR随RGR变化的趋势不明显。**单位叶面积的光合速率与RGR也不相关。**然而, 缓生种用于呼吸作用的碳消耗相对较多, 尤其是根系, 而速生种有较大比例的同化的碳用于新的生长, 尤其是叶片。仅次于LAR的变异 (SLA和LMR), 这种**呼吸消耗的碳的差异, 是与RGR遗传变异相关联的第二个重要的因子。**
- 如果用不同的树种比较, 速生先锋种的单位叶面积光合速率大于缓生顶极种。这些物种中, SLA和分配也显著不同。亲缘关系近或形态相似的种间缺少光合作用和RGR的相关性, 表明**光合速率的较大差异并不是引起RGR差异的主要原因。**



B *C. canescens*

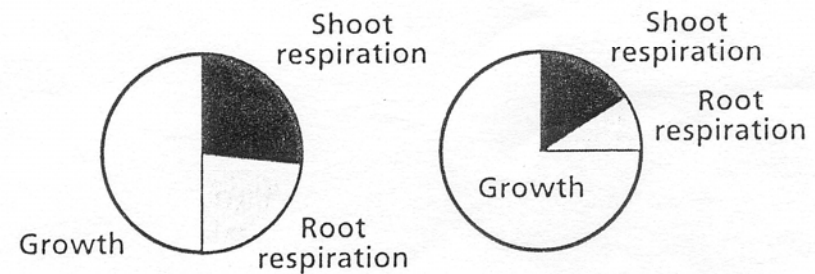
RGR ($\text{mg g}^{-1} \text{day}^{-1}$) 113

Photosynthesis ($\text{mg g}^{-1}(\text{plant}) \text{day}^{-1}$) 5.2

G. parviflora

365

16.3

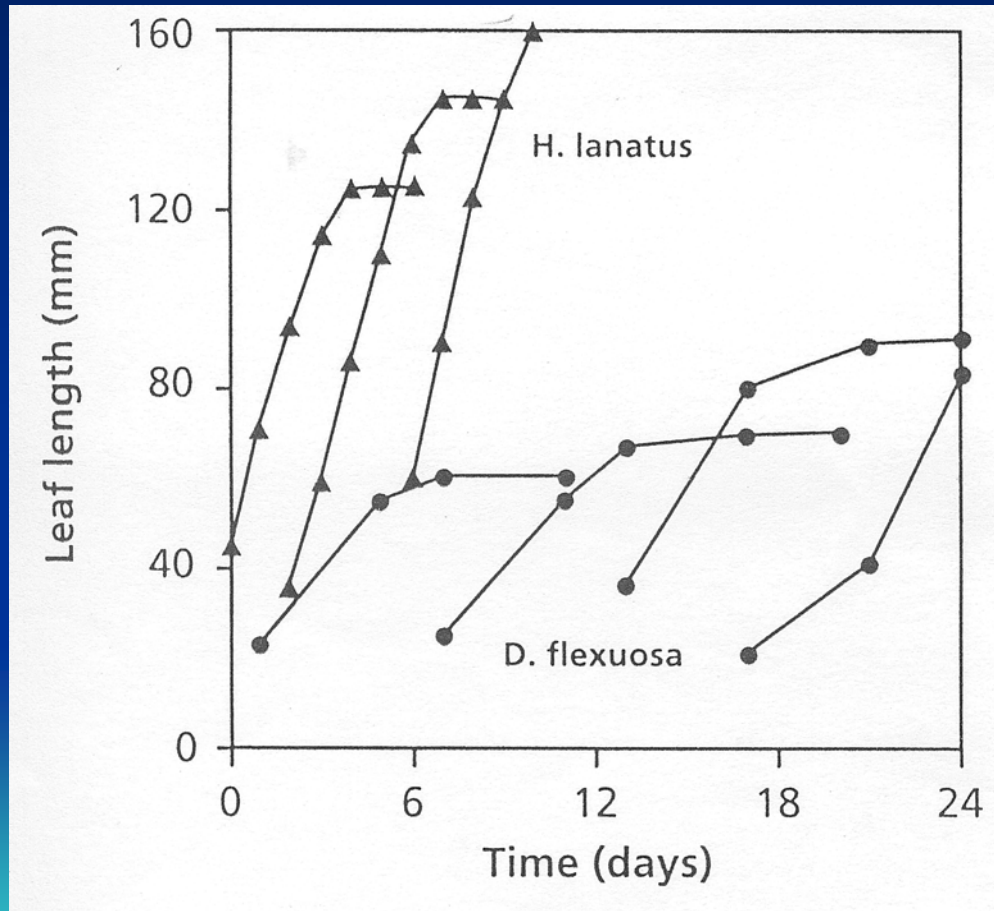


A, 快速生长和慢速生长的木本植物单位叶面积的光合速率;
 B, 慢速生长植物 (*Corynephorus canescens*) 和快速生长植物 (*Galinsoga parviflora*) 的碳素收支情况

3.5 RGR和叶片伸长及叶片出生速率

- 速生禾本科植物的RGR、SLA较高与叶片伸长较快有关。目前，有关叶片伸展差异和伸长细胞细胞壁特性变异间的相关程度，还不很清楚。
 - 细胞壁酸化或细胞壁中钙的去除在起作用吗？
 - 快速伸长的叶片细胞对pH值或钙的变化是否更为敏感？
 - 是否反映了分生组织大小的差异呢？
- 已有研究表明，速生禾本科植物（绒毛草，*Holcus lanatus*）的下一叶在前一叶达最终大小前便开始生长。这与缓生禾本科植物（如发草，*Deschampsia flexuosa*）的模式显著不同，后者下一叶直到前一叶生长停止才开始伸长。这与顶端优势类似吗？或许如此，但由于目前对顶端优势现象还缺乏了解，进行这种比较不能得出很好的解释。

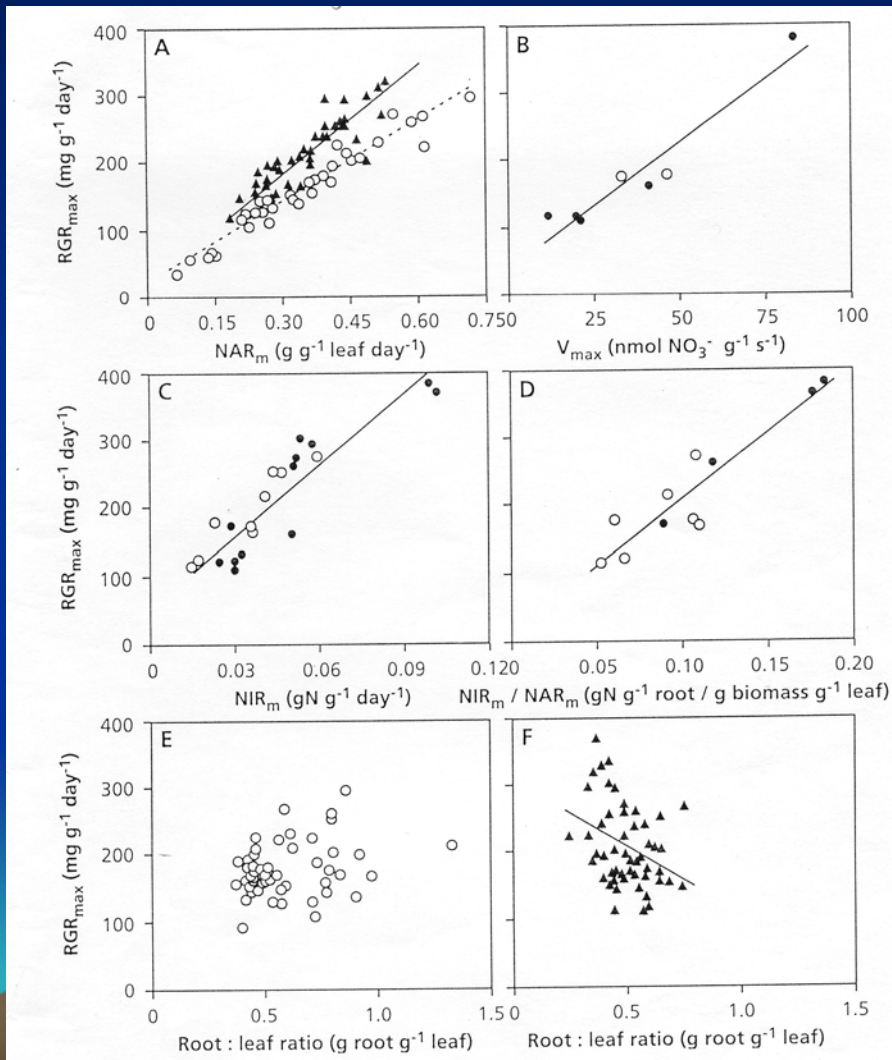
慢速生长植物(发草, *Deschampsia flexuosa*, 圆点)和快速生长植物(绒毛草, *Holcus lanatus*, 三角形)的叶片伸长速率



3.6 RGR和单位质量活性

- SLA对RGR变异的“解释”比用单位叶面积测量的NAR和光合作
用多得多，叶面积测量法是描述环境调控光和CO₂截获量
的最佳方法。然而，植物生长的经济分析（返回到叶片或
根系中的一些生物质）能更好地表示单位质量的资源截
获量（光合作用或养分吸收）（基于面积的碳获得测定值
乘以SLA）： $NAR_m = NAR_a \cdot SLA$
- SLA与RGR具有高度相关，因此，RGR也与NAR_m显著正相关。
缓生种低NAR_m部分反映为其根系呼吸作用需要较高的碳量。
硝酸盐吸收的V_{max}和硝酸盐吸收的净速率都与RGR_{max}高度相
关。因此，**生长速率变异的原因很可能是多方面的**。
 - RGR_{max}与植物叶片（包括单、双子叶）和根系的单位质量活性呈正相
关。
 - 相反：
 - RGR_{max}与单子叶植物分配到根系和叶片的生物量不相关，
 - 双子叶植物中RGR_{max}随分配到根系的生物量的增加而减少。

图7 RGR_{max} 与若干性状的关系



- A, 单位重量净同化速率 (NAR_m)
- B, 单位重量最大氮素吸收速率 (V_{max})
- C, 单位重量比氮流入速率 (NIR_m)
- D, NIR_m/NAR_m 比例
- E, 根系和叶片生物量分配比例, 51种单子叶植物
- F, 53种双子叶植物。

3.7 RGR与植物性状

- RGR_{max}与植物性状相关性的分析表明，SLA是关键性状，它使植物吸收光的叶面积和单位生物量进入叶片的CO₂增多。然而，其它一些性状也与RGR_{max}呈正相关（如单位质量的光合作用和养分吸收量），但也有一些性状与RGR_{max}呈负相关（如用于维持组织和根系呼吸作用的叶片量）。结果表明，许多植物性状与速生（高SLA，单位质量的光合作用和养分吸收强度）相关，但也有一些性状与缓慢生长（用于细胞壁和纤维的分配更多）相关。这说明，促进速生的特性和促进持续性的特性间存在着一种平衡关系。
- 缓生植物分配至富碳化合物如木质素较多，矿质积累较少，故与速生种相比，其体内碳浓度较高。虽然这个因子并不主要，但对缓生潜力也是有作用的。
- 不同种的溢泌和挥发明显有差异，但它们的数量在解释RGR变异上意义可能较小。

4.贮藏、分配

- 植物可通过一些途径将部分物质贮藏到贮藏器官中，这些贮藏物质对以后的生长是有效的。
- 贮藏的主要器官包括叶、茎、根或特化的贮藏器官。
- 植物贮藏碳和氮，但植物种类间贮藏物的数量、种类和贮藏的器官有很大不同。



4.1 贮藏的概念

- **贮藏**：植物积累并能在以后用于生物合成的物质，通常有三类：
- ①**积累**。积累是指不直接促进生长的物质成分的增加。当物质的生产超过生长和维持植物所需时便进行积累。
- ②**贮藏物形成**。贮藏物形成是指贮藏物质的代谢调控合成，这些物质不直接促进生长。储存物形成直接和生长、防御进行资源的竞争。
- ③**再循环**。再循环是指那些对生长和防御具有生理功能且在以后可中断并供应进一步生长的化合物再利用。

积累

- **积累**，也称**过渡性储存**，是引起植物化学成分（如叶绿体中淀粉含量的日变化）或液泡中硝酸盐的短期波动的主要原因。
 - 光合作用中碳获取具有明显的日变化，但积累使碳水化合物在24小时的循环中从叶片的输出率保持相对稳定。
 - 当环境条件对光合作用比对养分获取更有利时，碳水化合物也会发生积累。这是淀粉晴天时积累而阴天时减少的原因。
 - 在有效氮过剩或氮供应超过植物的利用能力时，会发生氮积累，也称为奢侈消耗
- 积累可以解释储存中的许多短期变化，但对于说明长达数周到数年的变化就显得较为次要。在较长时间尺度上，植物根据要求调整光合作用和养分吸收能力，从而使碳和养分贮藏的长期不平衡降至最小。

贮藏物形成

- 贮藏物形成是将新获得的碳和养分由生长或呼吸转向贮藏。当植物对碳和养分需求较高及营养生长较慢时，便会发生贮藏物形成；营养生长迅速时，贮藏物的形成和生长之间产生竞争。
- 嫁接试验清楚地表明了贮藏和生长间的竞争。
主根贮藏力很强的甜菜根系，嫁接到相同种的多叶品种Chard的幼苗上，根系生长变慢。相反，Chard根系的贮藏力较弱，当嫁接大甜菜上时，甜菜根系的生长加快。贮藏物使植物对当时光合作用或从土壤中吸收养分的依赖性降低，当植物生长对物质的需求较大而当时叶片或根系较小时，如早春，贮藏物可随时为植物生长提供营养。
- 贮藏物使植物在遇火、食草动物取食或其它干扰叶片或根系受灾难性损失后得到恢复。
- 贮藏物能使植物从营养生长转入生殖生长，甚至是年内任何时候当环境条件不利于植物获取养分时，也可发生这种转变。

再循环

- 随叶片衰老后的养分再循环，使原先叶片所含的约一半N和P被重新利用，但对于生长所需的碳源来说，重要性相对较低。
- 贮藏的养分是以后叶片发育的营养来源。如北极和高山植物新生长所需30-60%的氮、磷来自重新转移的养分。植物在大雪覆盖下，尽管土壤温度很低，限制了根系对土壤养分的吸收，但贮藏物形成和再循环仍能使植物快速生长。



4.2 贮藏物的化学形态——碳水化合物

- **碳水化合物**以可溶性糖（主要为**蔗糖**）、**淀粉**或**果聚糖**的形式贮藏，不同植物有所差异，果聚糖（聚果蔗糖）仅在少数种中发现，即 *Asterales*、*Poales*和 *Liliales*，
- 贮藏能力取决于特化器官的产生，如根状茎、块茎、鳞茎或主根。
- 贮藏的一个重要价值在于**贮藏结构**的产生，另外就是贮藏物本身。
- 比较生长在炎热的澳洲大陆属于Epacridaceae的92个种（15个属），表明“种繁种”与“营养体繁殖种”相比，前者根系中的淀粉含量为 $2\text{mgg}^{-1}\text{DM}$ ，低于后者的 $14\text{mgg}^{-1}\text{DM}$ ，而地上部淀粉含量两者无差异。
- 随着植物年龄的增加，贮藏碳水化合物的能力增强，根系呼吸速率大幅度下降。胡萝卜幼根通过交替型呼吸途径消耗大量碳水化合物，而老根贮藏碳水化合物的能力较强，不再采用这种途径。这表明，碳水化合物的贮藏不是一定以营养生长为代价的，但在交替型途径的呼吸中碳的消耗量减少。

4.2 贮藏物的化学形态—氮

• 形式:

— 土壤硝态氮对植物供应达到相当的高水平时，氮以硝态氮的形式贮存（尤其是速生种的叶柄和中轴）。

— 有效氮含量中等或低水平时，氮以氨基酸（常为蛋白质中没有的类型）、酰胺（天冬酰胺和谷氨酰胺）或蛋白质（通常为酶，如Rubisco，有时为特殊的贮藏蛋白质）的形式贮藏起来。

- 蛋白质形式的氮贮藏涉及到蛋白质合成的其它作用，但对细胞渗透势没有影响。此外，蛋白质也许起催化或结构作用，同时也是氮的一种贮存形式。叶片中含有大量的Rubisco，其中一些可能是非活性的，对光合作用不起作用。严格意义上讲，Rubisco不是一种贮藏蛋白质，除非它作为一种输送到植物其它部位的氨基酸源。

- 含氮化合物的贮藏有时候被认为是“奢侈消耗”的结果。但这是一种误解，因为缺氮植物也有氮的贮藏，以后用于生殖生长。

4.2 贮藏物的化学形态--磷

- 磷的贮藏形式
 - 无机磷酸盐（正磷酸或聚磷酸盐），
 - 有机含磷酸盐化合物（如肌醇六磷酸，即肌醇六磷酸盐）

4.3 一年生植物的贮藏和再动用

- 一年生植物将获得的物质（碳和养分）分配到贮藏的比例相对很小，这些物质的作用是促进植物的快速生长。一年生植物通常寿命较短，大量种子干物质迅速形成以确保群体生存和避免养分供应低的时期。
- 种子充实期间，茎中贮藏的碳水化合物被动用，光合器官中的氮也被利用，蛋白质水解成氨基酸，经韧皮部输出。叶片衰老时，叶片中的物质逐渐分解并输出。植物中这是一种调控过程，与动物中随细胞年龄增加而发生非调控性崩解是完全不同的，它保证了先前用于营养结构的物质再动员用于正在发育的生殖器官。在种子充实的某些阶段，一些根和生殖器官也表现有氮的净损失和养分吸收的下降。

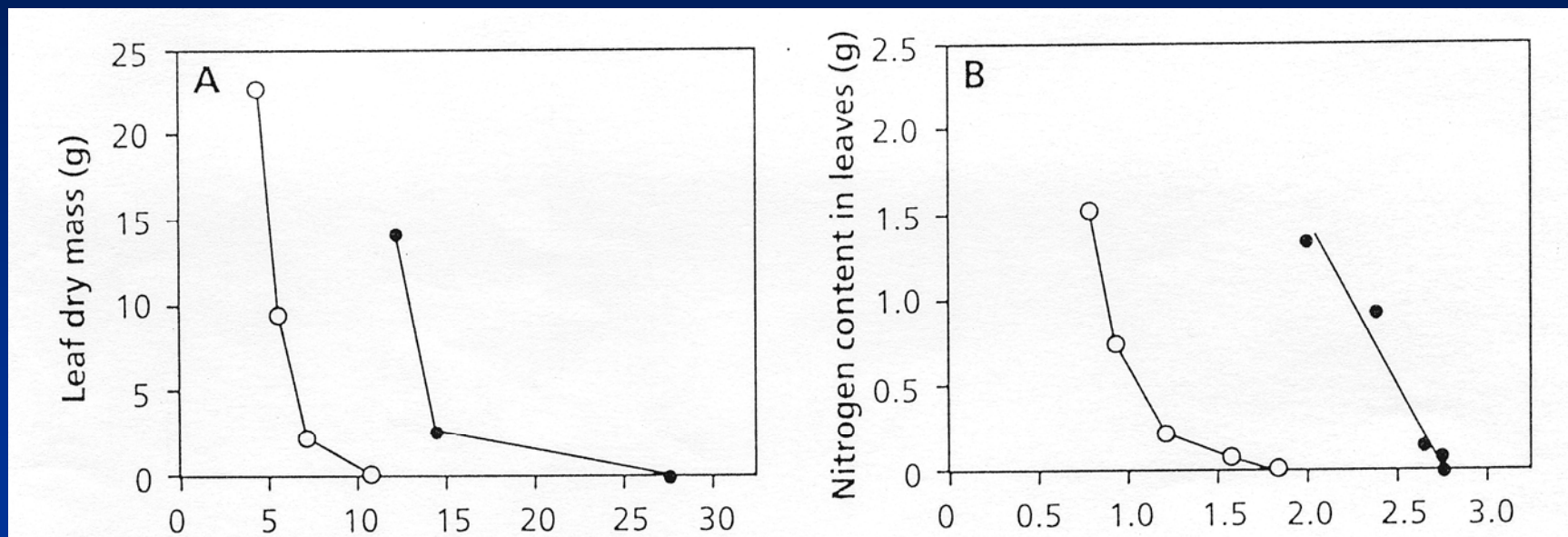
小麦开花后9-15天期间衰老颖片、叶、茎、根中的氮（主要以蛋白质水解后的氨基酸和酰胺）净输出量和籽粒的净积累量

器官	氮含量的变化 ($\mu\text{g}^{-1}\text{day}^{-1}$)
颖部	-192
叶	-335
茎	-193
根	-132
整株	-852
颖果(麦粒)	+850

4.4 二年生植物的贮藏

- 二年生植物具有特殊的生命史，使之能在资源间歇性有效的地方和环境条件的轻度变化会打破一年生或多年生植物平衡的地方，充分利用生存环境。与多年生植物一样，二年生植物在第一年中分化贮藏器官，第二年把全部有效资源用于生殖生长，采用的模式与一年生植物相似。
- 贮藏器官既贮存碳水化合物又贮存氮。碳或氮贮藏物的增加对提高种子产量有意义吗？
 - 二年生蓟 (*Arctium tomentosum*) 贮存于主根中的碳水化合物对维持根系呼吸作用十分重要，但用于新叶生成的比例小于0.5%。贮藏的碳水化合物只对第一片叶的生长是主要的，此后叶片的生长不依赖碳贮藏物。
 - 用于新叶生长的氮要占从贮藏根中再动员氮的近一半。根系中的贮藏氮占次年所需氮总量的20%。遮荫条件下，这个比例可高达30%。种子产量与次年初的植物总含氮量呈极显著相关。遮荫条件下，种子中的氮量与上一年末贮藏氮的量相似，但在照光条件下正常生长的植物，其种子中的氮量约为上年末贮藏氮的二倍。这表明，氮贮藏远比碳水化合物贮藏重要。

两年生草本植物蓇次年生长初期主根中碳水化合物含量、叶干重和氮含量的关系



根中可溶性碳水化合物含量

根中氮含量

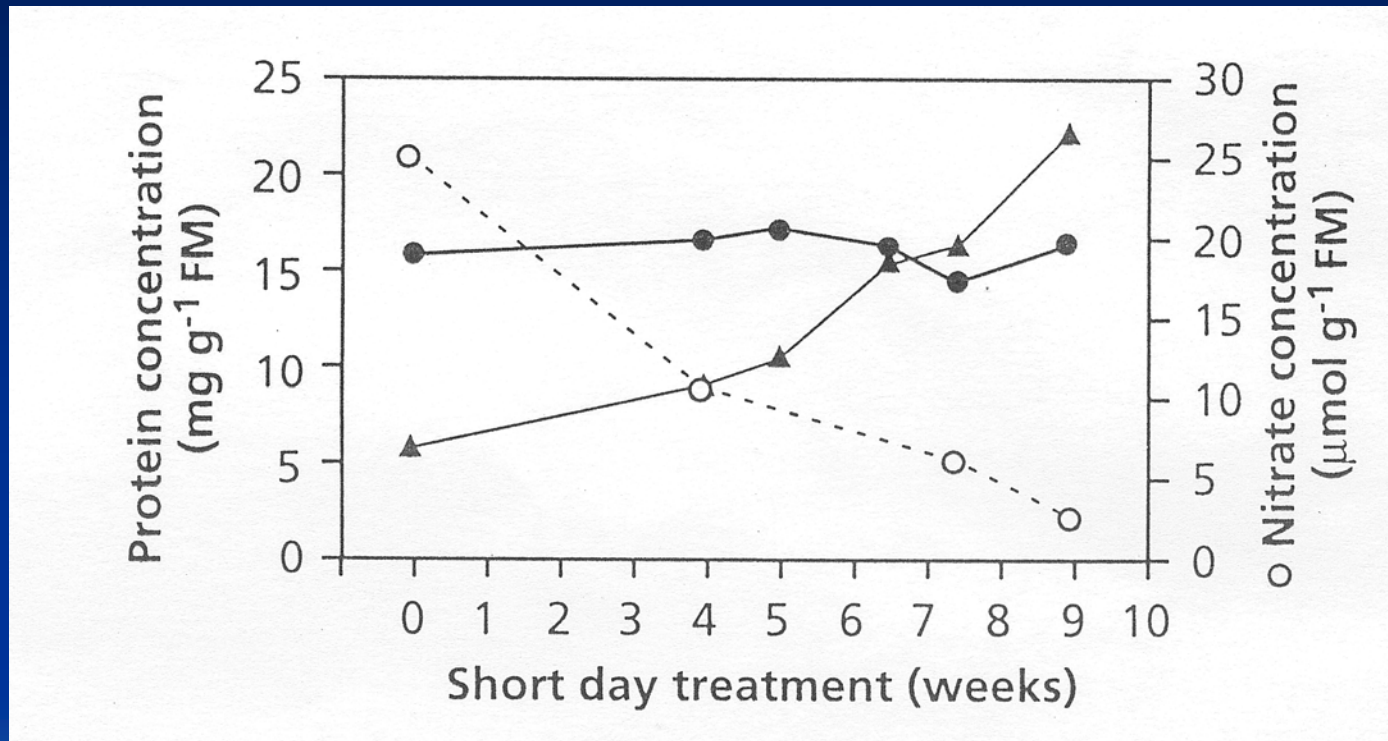
A, 主根可溶性碳水化合物含量随时间减少与叶干重随时间增加的关系;
B, 主根氮含量随时间减少和叶片氮含量随时间增加的关系。

■CK, 自然光照; ●。遮光处理, 光照为CK的20%

4.5 多年生植物的贮藏

- 多年生植物贮藏养分和碳水化合物的能力很强，但降低了营养生长早期的生长潜力。然而，一旦资源被贮藏起来，能使这些植物在早期便开始生长并且在环境条件对CO₂同化或养分吸收不利情况下继续生存。贮藏物使多年生植物的叶片快速发育。
- 冻原苔草 (*Eriophorum vaginatum*) 在生长季节体内的氨态氮和有机磷含量变化幅度达近4倍，在初夏为叶片生长提供了所需的全部养分，而此时北极土壤大部分尚处于冻结。实验发现，根系与土壤分开的植物，它们的生长速度并不比整个生长季节根系长在土壤中的植物低，前者完全依赖贮藏的养分。
- 与一年生的大豆一样，一些多年生草本植物也可积累特殊的贮藏蛋白质（如蒲公英和七叶树的主根）。贮藏蛋白质比贮藏氨基酸与酰胺具有优势，可在较低细胞水势中贮藏，从而降低了受冻害的危险。接近脱叶时，叶片再生期间，贮藏蛋白质再动用（如苜蓿主根），数量上达可溶性蛋白质库的28%。脱叶后数周，贮藏蛋白质可再度占可溶性蛋白质库的30%以上。
- 木本植物常出现特殊贮藏蛋白质，尤其在根系、树皮和木材组织中，可达总可提取蛋白质的25~30%。秋天杨树在木材的射线薄壁组织细胞中积累糖蛋白，而到春天消失。杨树贮藏蛋白质的合成是由短日条件诱导的，最可能受植物光敏素系统的调控。

长日下 (16h) 生长的黄杨经短日照 (8h) 处理后对周皮 (▲)、
叶片 (●) 蛋白质浓度和叶片硝酸盐浓度 (○) 的影响



生长和贮藏的成本：最优化

- 贮藏成本包括：
 - 贮藏物质运输到贮藏部位及从中输出的直接成本，
 - 特殊贮藏物质化学转化的成本
 - 为贮藏和保护构建的特殊细胞、组织或器官所需的成本。
 - “机会成本”：即由于可能用于结构生长的物质转为代谢物而使生长减慢造成的成本。
- 贮藏细胞和组织的构建并不一定是随着贮藏产物的积累而同时进行的，这样使评价营养生长和贮藏是否是竞争过程显得困难。如果贮藏物质来源于叶蛋白质（如Rubisco）的再循环，这种蛋白质在生长季节的代谢中起作用，那么贮藏与生长不竞争。同样，贮藏物的利用与生长不产生竞争，则机会成本可以忽略不计。如果在营养生长最旺盛的时期内碳水化合物积累，特别在植物受光照强度的限制时，贮藏和营养生长之间也没有竞争。

5 环境条件与生长分配

- **生长变慢**是对资源供应和获得的减少的直接反映，还是在某一资源严重限制所有生理过程之前植物对特殊信号的预示和反应？换言之，是生长的**源控制 (source controlled)** 还是特殊信号调节库活性（生长）进而控制资源的获得率（**前馈控制 (feedforward control)**）？
（**是因还是果？**）
- 当今农业和生态学上的所有植物生长模型都假设源控制是植物对环境反应的主要机制。如果这个假设不正确，那么明确是否是植物的前馈反应使植物对环境反应有不同的定性预测，就显得非常重要。

5.1 光辐射对生长的影响

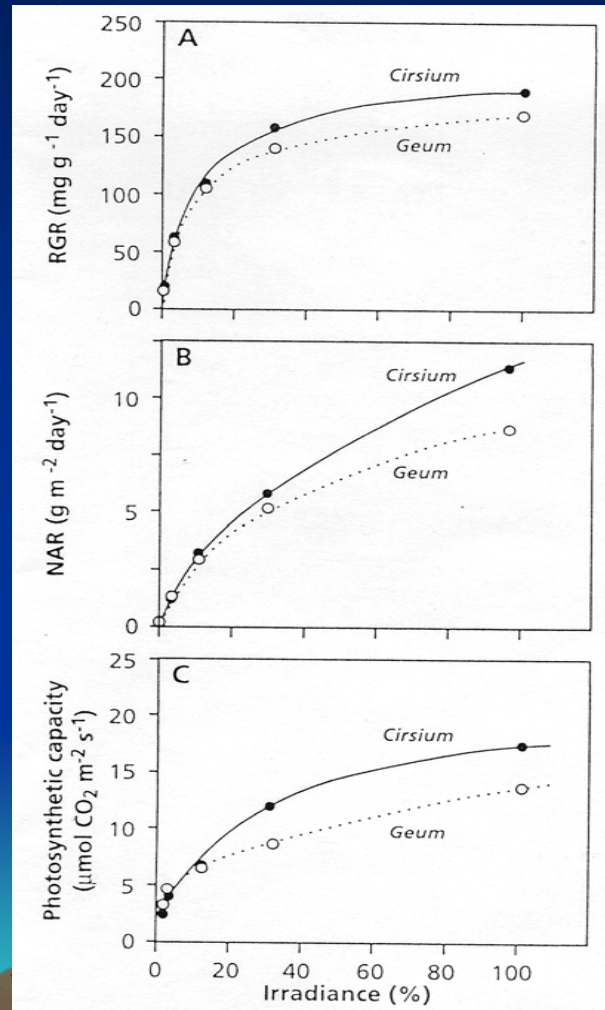
5.1.1 荫暗处的生长

5.1.1.1 对生速率、净同化率和比叶面积的影响

- 生长于遮荫处的植物用于叶面积建成的光合产物和其它资源相对较多，即具有高LAR值。
- 叶片相对较薄，具有高SLA值和低叶质密度。这与单位叶面积相对少而小的栅栏叶肉细胞有关。
- 叶片单位鲜重的叶绿素含量较高，单位叶面积的叶绿素含量与阳光叶相似，但单位叶绿素的蛋白质相对较少。



不同光强下避荫植物(蓟, *Cirsium palustre*)和耐荫植物(路边青, *Geum urbanum*)的RGR, NAR和光合能力



光强对喜阳植物向日葵和耐荫植物凤仙花生长的影响

生长参数	植物	光照强度				
		100	50	22	10	5
净同化率 ($\text{gm}^{-2}\text{day}^{-1}$)	凤仙花	8.7	7.4	4.4	2.9	1.7
	向日葵	9.7	7.9	4.1	2.9	0.7
比叶面积 (m^2kg^{-1})	凤仙花	32	42	53	71	80
	向日葵	26	32	43	41	36
叶质比 (gg^{-1})	凤仙花	0.41	0.43	0.44	0.45	0.45
	向日葵	0.61	0.57	0.54	0.47	0.46
叶面积比 (m^2kg^{-1})	凤仙花	13.2	18.0	23.5	32.0	36.0
	向日葵	16.4	19.0	22.0	19.0	17.0
相对生长率 ($\text{mgg}^{-1}\text{day}^{-1}$)	凤仙花	114	133	104	91	61
	向日葵	157	144	90	53	13

5.1.1.2 对遮荫的适应

植物对光环境的适应分为三种途径：

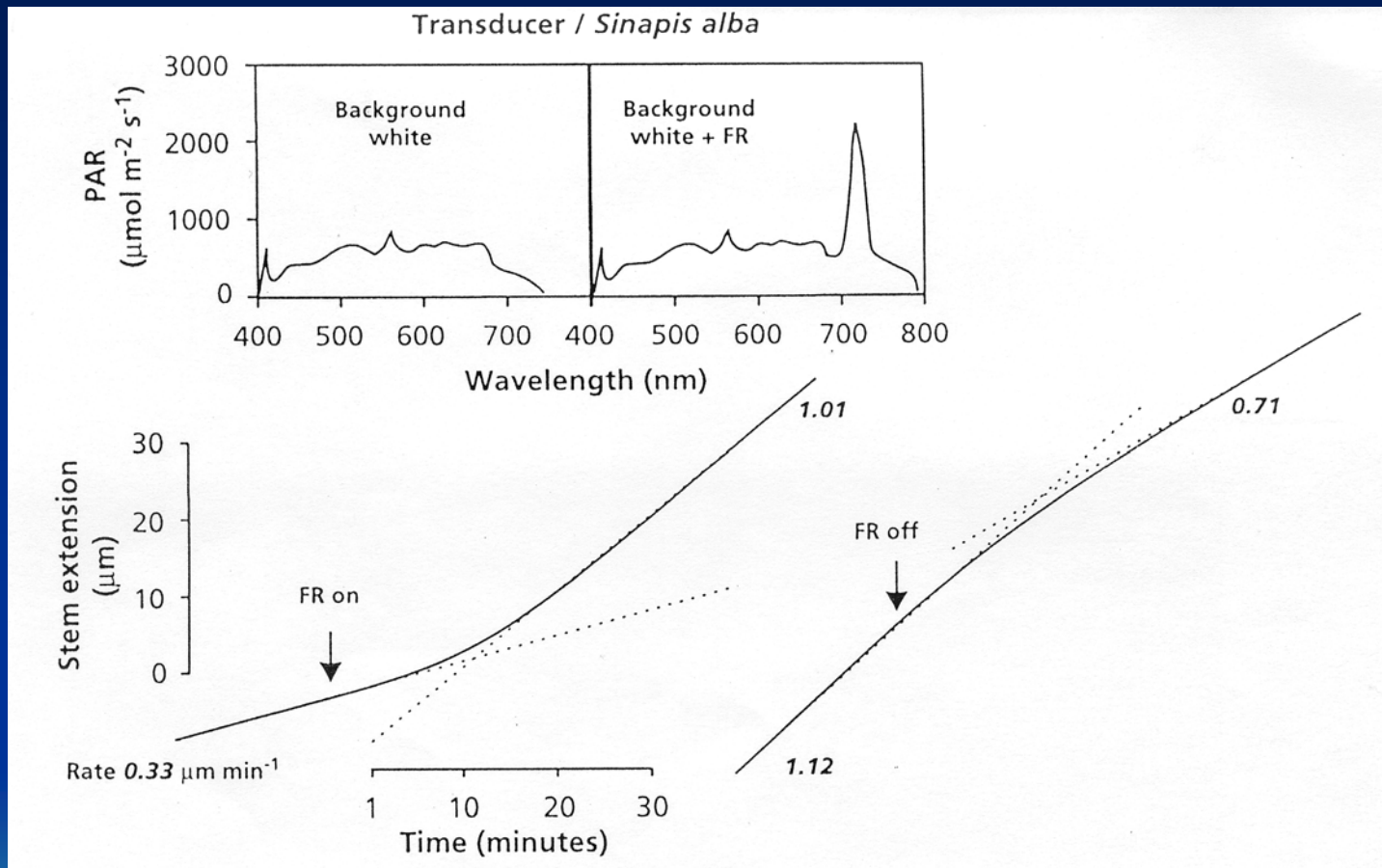
- ①**避荫植物**，或专性阳生植物：很多杂草和绝大多数作物
- ②**耐荫植物**，或阳生、荫生兼性植物：多数下层林木
- ③**喜荫植物**，或专性荫生植物：藓类、蕨类、石松和许多热带雨林的高等植物（如蓬莱蕉和*Philodendron*的幼株）



5.1.1.3 茎和叶柄的伸长：趋光生长

- **避荫植物**生长于遮荫处，茎和叶柄的伸长显著增强，而分枝减少（顶端优势增强），总叶面积及叶片厚度降低，SLA上升。遮荫对叶片冠层的影响可以分为两个方面：
①光照减少的影响，②红光/远红光之比变化的影响
- **耐荫植物**在遮荫处生长，茎伸长并不增加，取而代之的是叶面积增大。叶片厚度降低比避荫植物更为明显，但单位叶面积的叶绿素含量往往增加。叶绿素含量提高使这些植物的（如*Hedera spp.*，常春藤及热带雨林的底层林木）叶色呈深绿色。极少数耐荫植物（如水杨梅属植物）单位鲜重的叶绿素含量也提高，但同时SLA上升，结果单位叶面积的叶绿素含量并不提高（有时甚至下降），因而叶色不呈深绿色。
- **喜阳植物**对红光/远红光变化的茎伸长反应比耐荫植物更强烈

用位置感应传导器连续测定茎伸长速率



在10-15min内能观察到R/FR变换对茎伸长速率的影响

5.1.1.4 光敏素的作用

- R/FR受体涉及光敏素系统。
- R/FR对豇豆茎伸长的影响与赤霉素的影响相似。其原因很可能是，光敏素的影响是通过赤霉素含量或敏感性的提高来调节的，并且其影响完全是针对细胞延伸生长而不是对细胞分裂的。光敏素反应清楚地表明，荫生植物的许多光反应是激素调节（库控制sink-controlled）的，而不是对光照强度的直接反应。

5.1.1.5 光敏素和隐光素：对细胞壁弹性参数的影响

- 红光和蓝光都抑制茎伸长，两者都影响细胞壁特性，但不影响细胞渗透势和膨压。
- 茎伸长是细胞延伸生长 ($dv/v \cdot t$) 的结果。而细胞延伸与细胞壁屈服系数、膨压和屈服临界值相关。
- 红光对茎伸长的抑制主要通过降低细胞壁屈服系数 (Φ)，而蓝光的抑制主要是通过提高屈服临界值 (Y)。这表明，遮荫对生长的影响是通过前馈反应，而不是通过光合产物的直接供应 (源控制) 达到的。

黑暗、红光和蓝光对黄化豌豆 (*Pisum sativum*) 茎细胞壁特性的影响

参数	黑暗	红光	蓝光
伸长率 (μms^{-1})	9.2	3.3	3.0
膨压 (MPa)	0.53	0.59	0.58
渗透势 (MPa)	0.84	0.82	0.83
屈服临界值 (Y) (MPa)	0.05	0.16	0.33
屈服系数 (Φ) ($\text{Pa}^{-1}\text{s}^{-1}$)	19.1	7.8	15.6

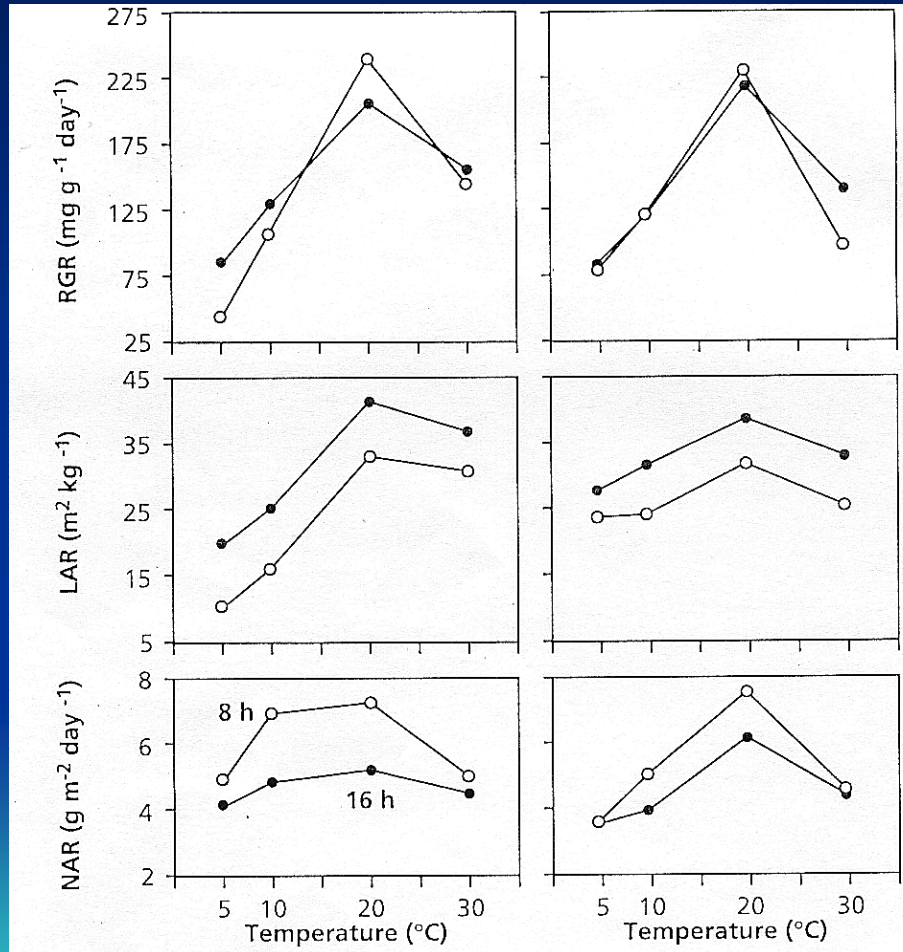
5.1.1.6 光照强度的影响

- 尽管光谱组成在一些植物中也有影响，但**光照强度是决定避荫植物LAR和SLA的主要因子**。遮荫条件下，随着茎的伸长，避荫植物在损耗叶质比的情况下对光谱组成产生应答。而耐荫植物则趋于把相对更多的物质用于叶片，这首先是由于对光照强度的应答。
- 尚不明确的是：这些对光照强度的应答是否是光合产物供应增加了生长所需原料的直接结果。很有可能是通过糖感受系统进行调节的。

5.1.2 光周期的影响

- 光周期长度影响长日和短日植物的成花反应，也影响营养体的发育。这些影响是由光敏素系统调节的，且与植物接受的光照强度的影响不同。
- 对于温带植物而言，对低温的适应（低温锻炼）很重要，尤其是木本植物。适应过程中光周期长度是一个重要信号。鸭茅（*Dactylis glomerata*）的挪威生态型在长期长日低温下与在短日低温下相比，干物质产量提高，而气温较高的葡萄牙生态型，光周期的影响很小。挪威生态型在低温长日下产量较高反映出由于LAR较高而使RGR也较高，高LAR本身也反映了SLA较高。长日下，两种生态型在所有温度下净同化率均降低。
- 有证据表明，赤霉素含量提高和/或赤霉素敏感性的提高影响禾本科植物在长日下的生长。光周期也影响植物的化学组成，但与植物接受的光照强度无关。随着光周期延长，干物质中总氮含量下降，这可能是由于长日下NAR降低引起的，硝态氮含量也下降。

两种不同来源的鸭茅在四种温度和两种日长条件下的苗期生长情况



Norwegian

Portuguese

5.2 温度对生长的影响

- 温度影响植物酶促反应及与膜有关的一些过程的范围，是影响植物分布的一个主要因子。不同反应的活化能明显不同。
- 生长、发育和分配受不同种类、不同方式的影响。根系生长的最适温度低于地上部分。因而，春天根系生长早于叶片。
- 温度也影响根系对养分和水的吸收。
- **温带植物**根系生长的最适温度在10-30℃之间，但在约0℃时根系生长仍能进行；**亚热带植物**根系生长的最适温度较高，低于10-15℃时根系生长可能停止；**热带植物**遇12℃或更低温度时可能要受伤害。那么低温到底是怎样影响根、叶生长和对根、叶分配模式的呢？从当今全球气温升高的角度看，这是一个很重要的问题。

5.2.1 低温对根系功能的影响

- 低温下，植物的根系分布范围变小，伸长区的膨压则无影响。玉米伸长速率的降低是与壁伸展性，尤其是细胞壁屈服系数有关。降低伸长可很快引起根尖后一些小细胞数量的增加。这些小细胞的扩展则依赖根系处于较有利的温度条件。
- 要使根系在低温下保持原来的功能，根系细胞膜必须保持流动性和半透性。根系膜脂类组成影响膜流动性和膜结合蛋白质间的相互作用，从而影响离子和水的运输。适应寒冷气候的植物具有较高水平的不饱和磷脂，使膜在低温下保持流动性。
- 根系中水分流动的主要阻力可能来自外皮层和内皮层。水分在到达木质部导管前，在外皮层或内皮层中必须经过共质体。通过一些特殊的水分通道蛋白（water-channel proteins），水分单向流动进入细胞膜。因此，温度对根系水分吸收速率的影响，可能反映了温度对水分通道蛋白的直接影响和膜流动性的间接影响。

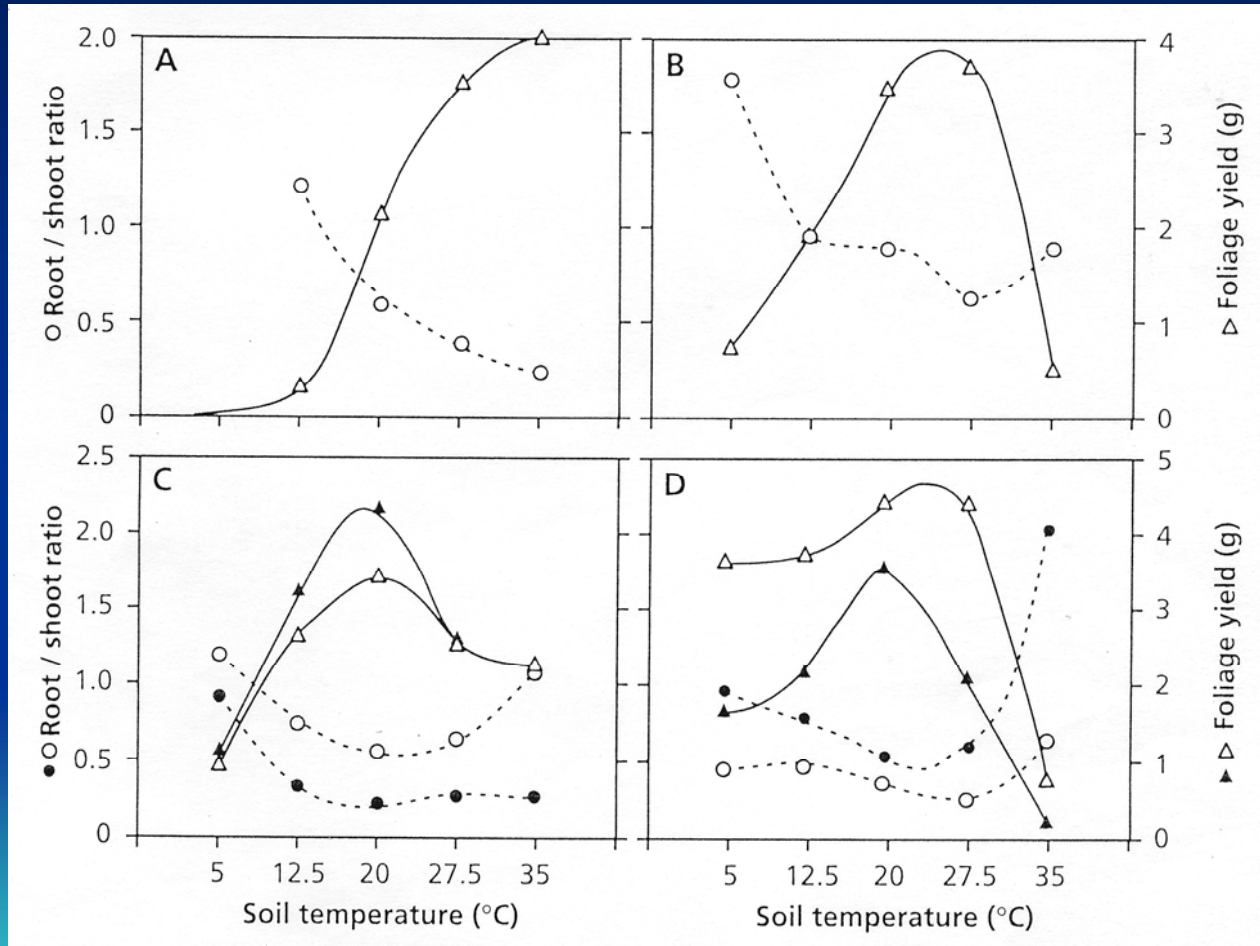
- 温度对根系吸水能力的影响主要是由于温度影响植物生长。在非最适生长温度范围内，增加大豆根系温度，同时使地上部温度保持恒定，结果是整株水势上升。温度对根系和叶片物质输送的相对影响，很可能反映了根系吸收水分的能力，这至少在最适温度范围内是这样的。
- 这是否意味着温度对分配模式的影响是由于根系温度对根系运输水分能力的影响，而并不是因为温度对养分吸收的影响改变了分配模式？现有证据确实支持这种观点。然而，低温下根系生长确实影响根系对硝态氮和氨态氮的吸收，这是生长速率下降的反应。也就是说，低温下根系养分吸收率下降的原因之一是植物对养分需求减弱。



5.2.2 低温与分配模式的变化

- 生长速率随温度的变化与植物碳平衡变化有关。不利温度条件下，通过改变物质对叶片和植物非光合器官的分配模式，可保持碳的正向平衡。因此，对不同温度的适应可影响单位叶面积的光合速率或植物的分配模式。从长期上看，温度对营养生长期物质分配的影响表现为：在最适温度下分配到根系的量较少，而在较高和较低温度下则增加。植物整株和仅根系发生这样的温度变化（地上部分温度不变），均已发现这种现象。
- 已有研究表明，于低最适范围内提高根系温度，增加根系对呼吸底物的需求，导致整株或地上部分的碳水化合物含量较低。然而，温度对根系呼吸作用的影响常是短暂的，1天内其值会恢复到对照水平。
- 温度显著影响根系对养分和水的吸收。尽管养分吸收取决于根系温度，至少在短期实验中如此，但长期温度对物质分配的影响不可能由于对养分吸收的影响。延长低温度处理根系，吸收系统将逐渐适应这种变化。有一些重要证据表明，低根系温度下，是生长调控着养分吸收速率而不是反过来养分吸收速率调控生长。通过植物的水分关系，根系温度的影响可由ABA调控，但需要进一步证实。

根系温度对根及地上部生物量的影响



A 亚热带植物

B 温带植物

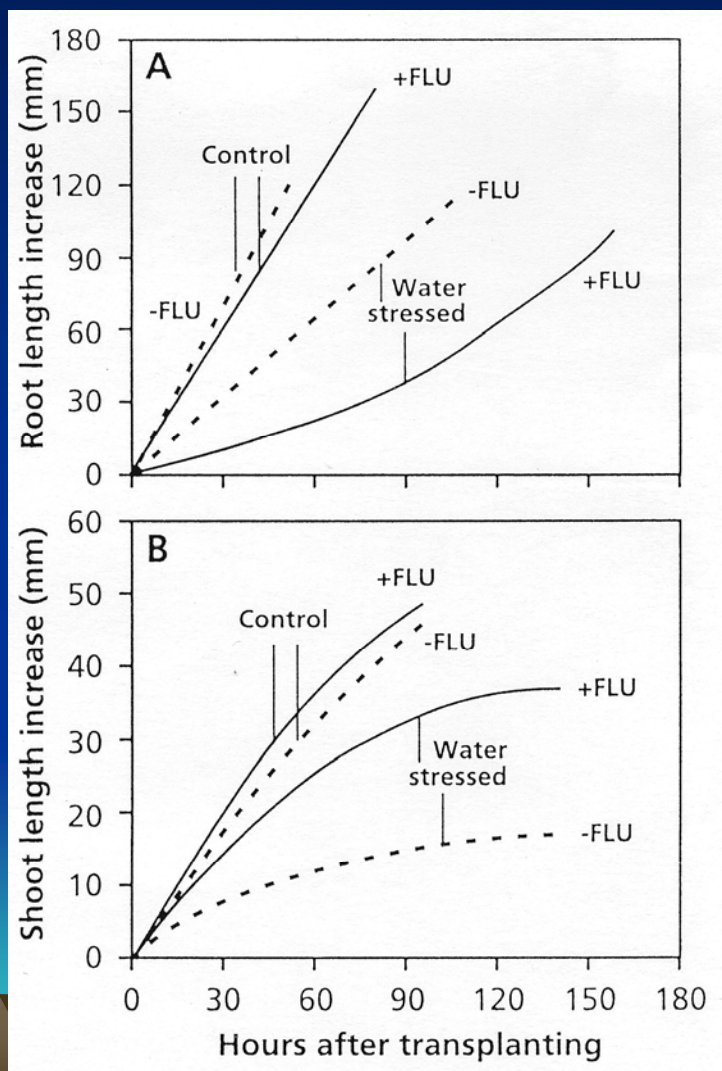
C 冷温带植物

D 冬季一年生植物

5.3 土壤水势和盐分对生长的影响

- 植物的许多生理过程对低水势的敏感性远大于气孔导度和光合作用。低土壤水势下生长减慢主要是由于一些比较敏感的过程（如叶细胞伸长和蛋白质合成）受到抑制。低土壤水势下，叶片伸展速率降低，而根伸长速率影响很小。淡土植物（如玉米）的根系在NaCl浓度较高时伸长便受抑制，这种抑制与生长点膨压的失去无关，而与屈服临界值压的上升有关。有证据表明，玉米根伸长的盐分诱导抑制作用与细胞壁酸化能力的下降无关。
- 如果伸长细胞的屈服能力提高，尽管根细胞膨压（短暂）下降，低土壤水势下细胞仍能维持伸长。屈服能力的提高是由以下两个过程引起的，一是低土壤水势下植物根系伸展的量和活性的提高，二是细胞壁扩展感受性的提高。
- 这可能引导人们相信，叶片伸展降低是由于叶细胞膨压失去的结果。然而常常未发现膨压的失去现象，叶片生长减慢是由于来源于与干燥土壤接触的根系发出的（化学）信号使叶片细胞壁硬化。化学信号是如何起作用的呢？

足水和缺水条件下的玉米苗初生根和地上部的伸长及fluridone (ABA合成抑制剂)



A, 苗在水中浸36h后移栽至-1.6Mpa的根系生长

B, 苗在水中浸60h后移栽至-0.3Mpa的地上部生长

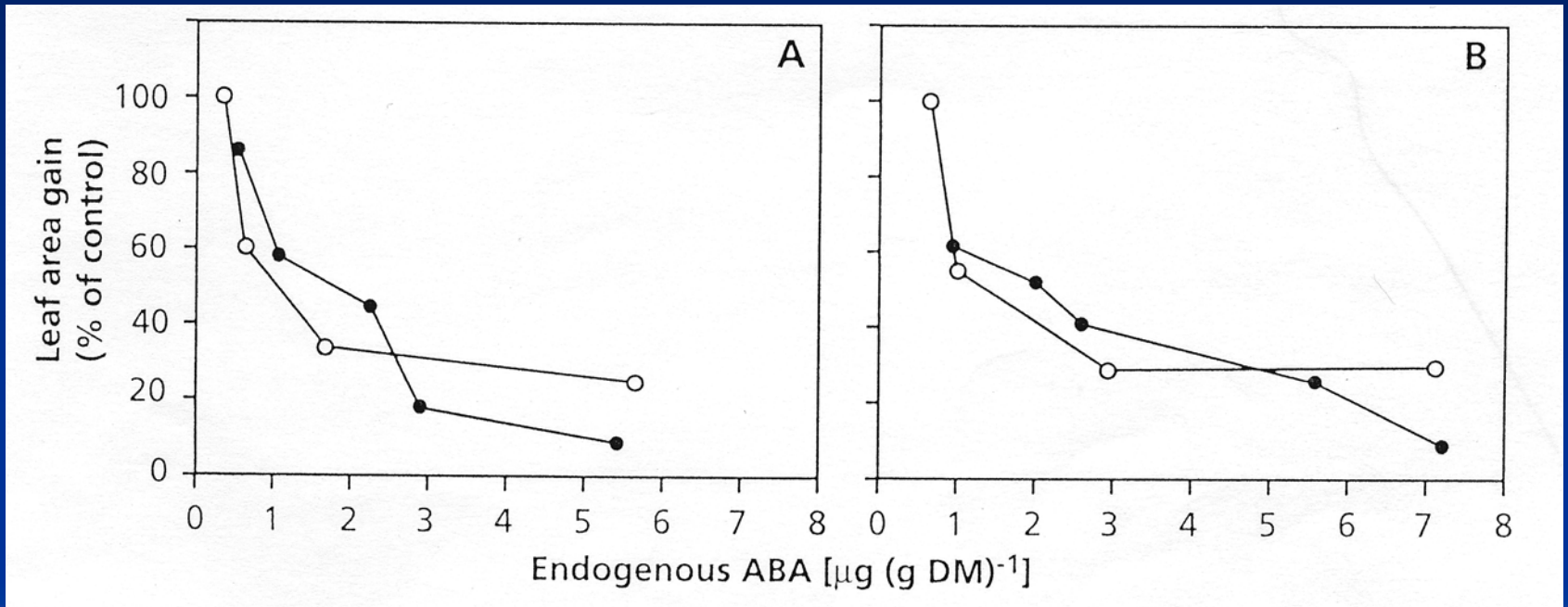
5.3.1 根系识别干燥土壤然后发送信号给叶片吗？

- 为了解答这个问题，Passioura (1988) 将一根压力导管置于长于干燥土壤的小麦幼苗根系周围。随着土壤水分减少，导管中流体静压力上升，使地上部分的水分关系与充分灌溉下的植株相似。处理小麦与压力室外的植株相似，叶片生长减缓。另外的证据已从小苹果树 (*Malus × domestica*) 的试验中得到，其根系生长于两个分离的容器中，其中一个装有湿润土壤，而另一个装有干燥土壤。尽管其中一个容器中的根系继续保持与对照植株相似的水分关系，但另一个容器中的干燥土壤限制了叶片伸展和萌发。叶片生长的恢复取决于与干燥土壤接触根系的胁迫程度。因此，对小麦幼苗和苹果树叶片的影响必然是干燥土壤引起的，并不需要改变地上部分的水分状况。
- 随着土壤干燥对气孔导度的影响加重，水压信号及来自根系的化学信号可能在干燥土壤对叶片生长的影响中起作用。因而，缺水引起植物生长减慢具有多信号传导途径。

5.3.2 ABA和叶细胞壁硬化

- **水分胁迫对叶片生长的影响是由植物激素ABA调控的。**土壤干燥和盐分胁迫增加叶片的ABA含量。
- **土壤水势下降对地上部的影响要大于对根系的影响。**这是由于与根系相比，ABA对叶片生长的抑制较强。ABA是否由于水分胁迫造成细胞壁酸化和酸诱导性细胞壁松弛的下降，如果是其影响程度又如何，尚需要研究佐证。目前已经明确的是，植物处于水分胁迫时叶片细胞壁变硬，另外，叶片的内源ABA含量较高，生长减慢。ABA可能通过影响乙烯的生物合成而影响根系和叶片生长。
- **盐敏感种对ABA含量和叶片伸展的反应比抗盐种强。**ABA通过提高屈服临界值 Y 和降低细胞壁伸展性 ϕ 而使叶细胞壁硬化。细胞壁中的碳水化合物和蛋白质成分都受影响。

抗盐的 *Brassica napus* (A) 和不抗盐的 *Brassica carinata* (B) 受内源ABA影响的叶片伸展。



植物在营养液（图中实线）或加有速溶盐分（主要为NaCl） 5.2g l^{-1} 的培养液中生长（图中虚线）。内源[ABA]的变化是由于盐分处理和加入ABA的结果：对照为0、1、10和 $80\mu\text{M}$ ，而盐分处理的为0、1、10、20和 $80\mu\text{M}$ 。

5.3.3 对根伸长的影响

- 受中度水分胁迫的根系，发生细胞壁松弛，其伸展生长率提高，细胞壁松弛可能是由于ABA诱导下XET活性提高。水分胁迫下细胞壁松弛能力提高已广为所知，可能是植物在干燥土壤上充分利用降雨的一种生长适应。像在叶片中一样，渗透胁迫对玉米根细胞壁膨压没有影响，但可使渗透溶质浓度提高到细胞水势和根环境水势之差得到恢复的程度。
- 降低根系周围的水势也增加糖分向根系的运输，这可能是由于叶片生长减慢的结果。因为光合作用比叶片生长所受的影响小，糖分运输无论从相对量还是绝对量都可增加，至少在胁迫初期如此。然而，尚未解决的问题是，**糖分浓度提高是怎样影响根系生长的？**所需的糖感受机制可能与已讨论过的叶片中的相似，叶片中有特殊的已糖激酶感知已糖含量并影响编码光合作用有关酶的抑制程度。
- 根系中基因转录受糖分含量的影响，但影响根系生长的基因仍在寻找之中。对于一处根细胞糖含量提高如何刺激另一处根系的生长，其糖的传导途径至今还不甚清楚。显然，这是对分子生态生理学家的挑战！

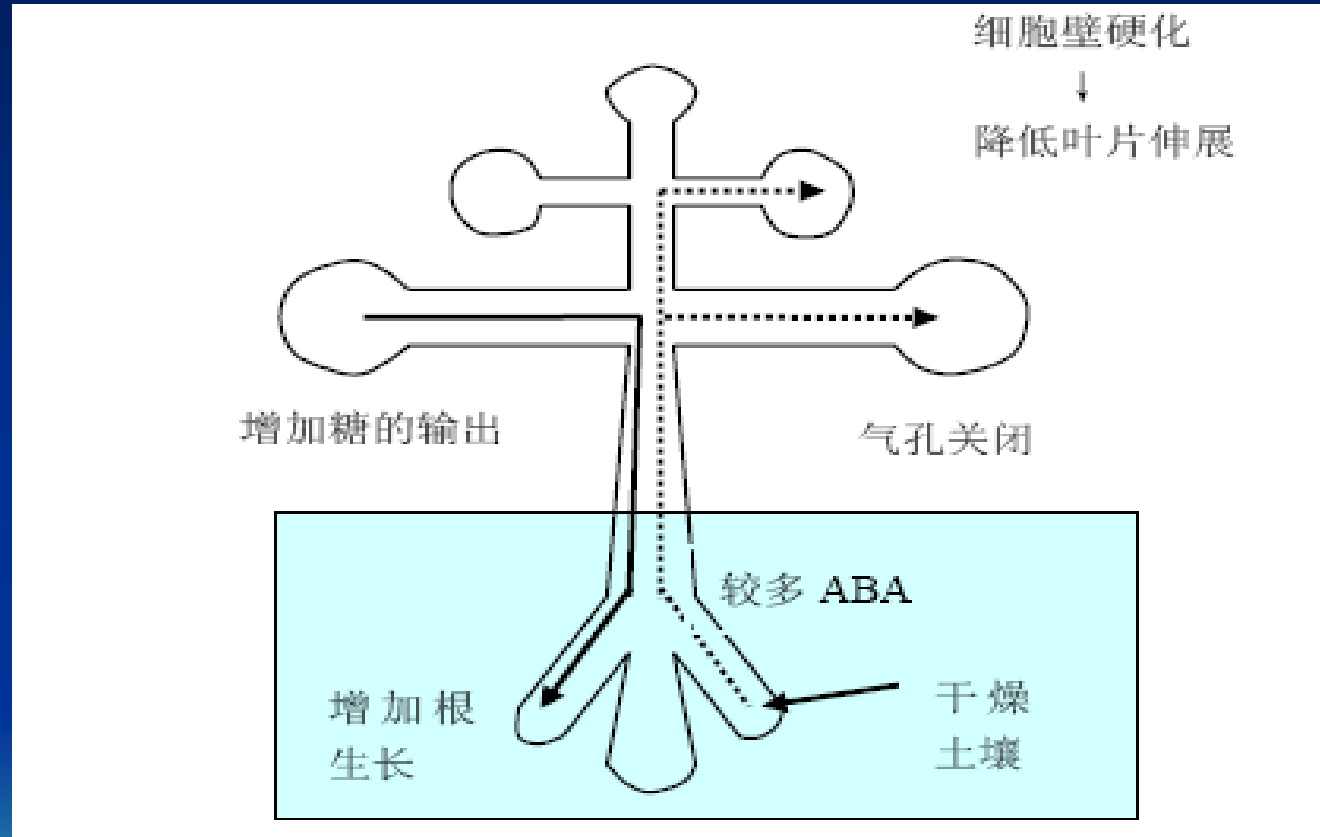
5.3.4 水分胁迫对生物量分配的假定模式

- 无论信号传导的确切途径怎样，当根伸长很少受抑制或甚至是促进时，叶面积扩展受抑制的整体影响是：由于土壤水势降低而引起LAR和/或LMR下降及根质比（RMR）的提高。RMR提高使呼吸消耗增加，使受干旱植物生长减慢，单位蒸腾量的干物质产量也下降。



水分胁迫对植物生长和生物量分配影响的假定模式

- 根系感受干燥土壤增加ABA的输出量，并通过木质部运输到叶片。
- ABA降低气孔导度和正生长细胞的细胞壁伸展性，使蒸腾速率、光合速率和叶片伸展降低。
- 只要光合作用受影响小于叶片伸展，同化物向根系的输出量增加。
- 同化物输入量的增加，加上ABA使正在生长的根细胞壁松弛，它们的共同作用促进根系生长。



5.4 限制养分供应时的生长

- 当氮或磷供应短缺时，植物分配到叶片的生物量相对较少，而对根系的分配较多。与受水分胁迫的影响一样，养分短缺也影响植物。在缺水、缺肥二种情况下，生物量优先输往获得限制性资源的植物器官，这以减少向需要这些资源的植物器官的分配为代价。当植物生长于低光照条件时，发现有相反和相等的功能性反应。
- 氮不足对生物量分配的影响大于其它养分。磷也具有相似影响，可能通过影响氮的吸收起作用。硫酸盐也具有这种影响，但其它养分的影响模式尚未清楚。氮供应低时叶片伸展率下降。与生长在最适养分供应下的植物相比，氮供应限制下生长的植物叶片较小，这主要是由于氮不足影响了分生组织的大小和细胞数量。生物量分配模式的改变是如何产生的呢？

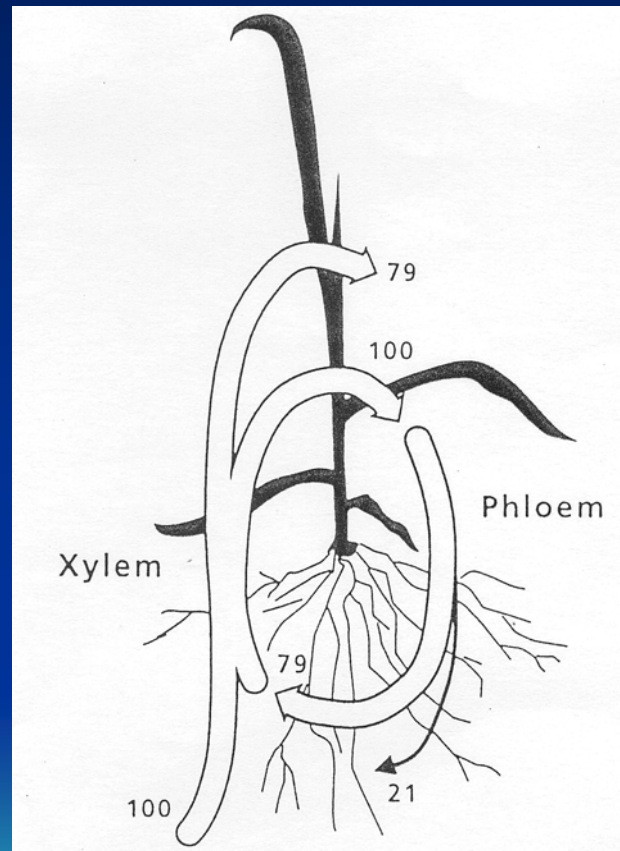
5.4.1 根系和叶片之间氮的循环

- 处于营养生长的植物，无论在最适条件下还是在氮供应受限制条件下生长，从根系经木质部运输到叶片的大多数氮将经韧皮部输运至根系。这样一种根系和叶片之间氮的持续循环，使氮到叶片的运输本身极不可能成为控制因子。因此，应当寻找伴随氮供应变化的信号。

5.4.2 经木质部到叶片的激素信号

- 植物对低养分供应的反应与对水分短缺的反应相似，表现为叶片生长减慢，而根系生长仍保持或反而增强（图17）。这种反应通常用叶片和根系间的功能平衡来描述。即资源短缺条件下，资源不得不由根系吸收时，对根系生长有利，使之超过叶片生长。有趣的是，氮缺乏降低根系的水分传导率，但与叶细胞水势下降无关。取决于低养分浓度溶质输送的玉米叶片生长的快速下降（数小时内）与扩展叶细胞的细胞壁伸展性降低有关。高养分输送条件增强细胞壁伸展性。这种输送不影响叶细胞的渗透势或细胞增殖。
- 与处于水分胁迫下的植物相比，尚无证据表明处于受养分供应限制的植物中，ABA在根系和叶片间的信号传导中起作用。事实上，根系养分缺乏减少根尖细胞分裂素的合成，从而减少了对叶片的输送量。氮是产生这种影响的一个主要元素。生长在氮素供应受限制条件下的植物，输至叶片的细胞分裂素较少，从而使叶片生长减慢。由于细胞分裂素对叶片和根生长的影响方式不同因而低氮供应抑或促进根系生长，抑或无影响。

小麦营养生长期氮的循环



- 生长在氮素供应受制的植物，如在根中注入一种合成的细胞分裂素——苜蓿基腺嘌呤，可维持体内的细胞分裂素水平。这种处理使低养分供应下生长的植物叶片RGR达到与养分供应充分的植物一样高的水平，当然，这种效应只能持续数天，此后植物将开始萎蔫。外加细胞分裂素降低根系生长速率，使之与养分供应充分植株相近。
- 细胞分裂素对叶片代谢有哪些影响呢？
 - 首先，细胞分裂素促进许多与光合作用有关的蛋白质的合成。细胞分裂素对编码与细胞循环有关的蛋白质基因也有特殊的影响，因而促进细胞分裂。
 - 此外，细胞分裂素也促进细胞扩展。简而言之，细胞分裂素促进叶片细胞分裂和扩展，增强光合能力，延缓叶片衰老，因而增加叶片伸展。
- 因此，水分、温度和氮供应对生长的控制是通过激素信号（前馈控制），而不是通过对蛋白质合成所需底物有效性的直接影响（源控制）进行的。然而，养分短缺下调节生长的激素信号（细胞分裂素），是与水分胁迫和盐分（ABA）及光照不足（光敏素诱导的赤霉素变化）引起的激素信号是不同的。



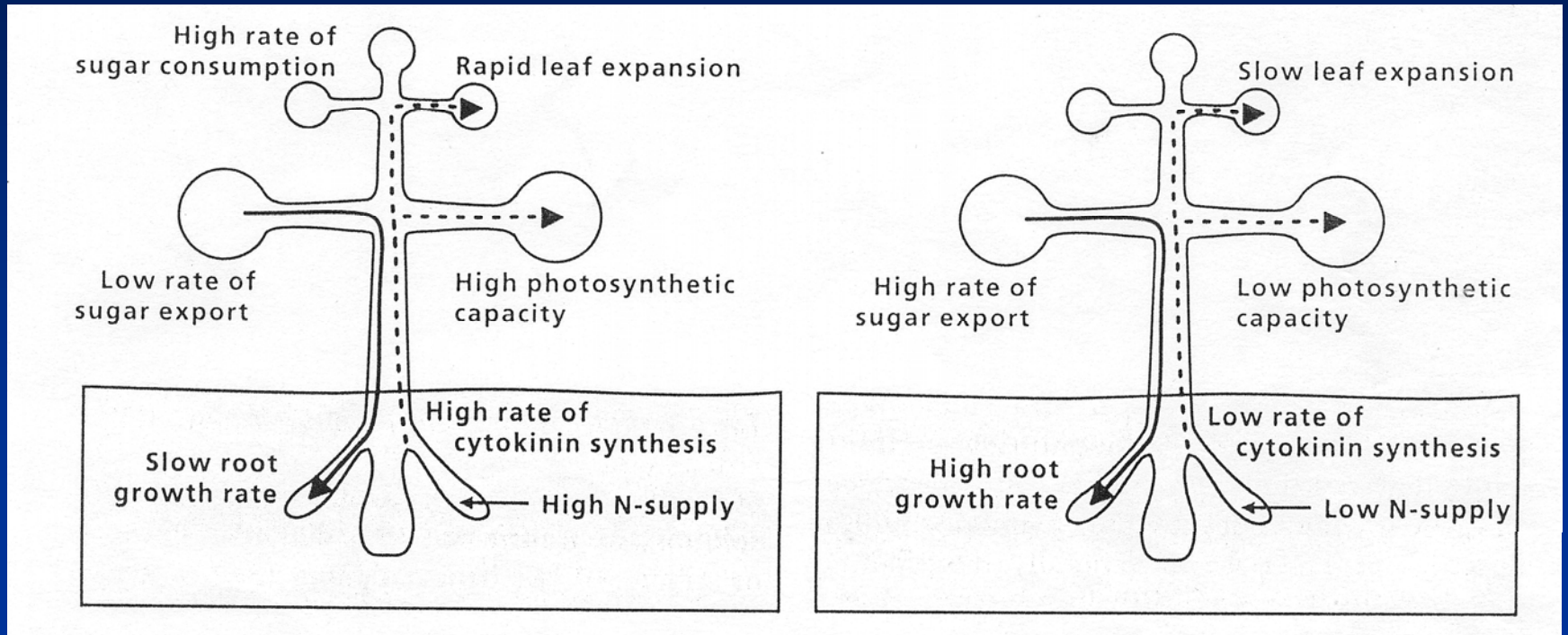
养分供应充足和营养稀释液中加 10^{-8}M 苄基腺嘌呤 (BA) 处理对车前细胞分裂素 (玉米素) 浓度和相对生长率的影响

处理	细胞分裂素 $\text{pmol g}^{-1}\text{FM}$		RGR $\text{mg g}^{-1}\text{day}^{-1}$	
	地上部	根系	地上部	根系
充足养分	110	160	220	160
稀释液-BA	25	23	150	180
稀释液+BA	100	140	190	160

5.4.3 从叶片到根系传输的信号

- 输送到叶片的养分少时，叶片可能向根系发送信号，引起根系生长加快。信号的实质是什么呢？也许是由韧皮部输出的碳水化合物的数量。当养分供应量少叶片生长减慢时，光合产物便积累。这些可能影响糖感应机制。编码光合作用酶的基因随即受抑制，导致光合作用下降。然而，叶片中碳水化合物含量的增加意味着更多的光合产物可有效地输送到根系。这些过程中，碳水化合物含量可起信号的作用，影响糖感应机制。但也可能不是抑制编码光合作用酶的基因，而可能是编码呼吸作用酶的基因的去抑制，也可能有其它途径。

5.4.4 来自叶片和根系的综合信号



植物对氮供应减少的最初反应是细胞分裂素合成和输出减少，从而降低了蛋白质合成、细胞分裂和生长叶片伸展的速率（图）。碳水化合物积累导致编码光合作用酶的基因受抑制和光合作用下降；碳水化合物大量输送到根系，使根中编码呼吸作用的酶（也可能其它酶）的基因去抑制。根系的生长速率可能与对照相同，或者加快。

- 这表明，氮短缺使分配至根系的生物量相对增加，主要是由于根系中细胞分裂素合成减少。随后，细胞分裂素又在传输中适应生物量分配上的变化，建立根系和叶片之间新的功能平衡。这意味着，根系对从叶片来的碳输入率直接调控很少，而是通过对叶片生长的影响进行间接调控，这种间接调控取决于根系细胞分裂素的供应水平。
- 缺乏对输入根系中碳的直接调控，其中可能需要一种既有功能产生ATP又使蔗糖氧化继续产生很少ATP的根系呼吸系统。但具有说服力的证据可能要从以缺少交替呼吸途径活力的基因型为材料的实验中获得。



5.4.5 氮供应对叶片解剖学和化学的影响

- 比较分别生长在最适和氮供应受限制的条件下的4种禾本科植物（早熟禾 *Poa annua*, *Poa trivialis*, *Poa compressa* 和 *Poa pratensis*），发现RGR和氮含量随氮供应降低而下降。RGR降低是由于LAR的下降，也即SLA和LMR两者下降的结果。这种变化对于生长最快的 *Poa annua* 影响最大。利用这4种植物的叶部横切面，分析了SLA降低的解剖学基础以及化学成分上的变化。氮短缺增加具有厚壁组织细胞的叶片组织比例，从约0.5%上升到6%，最显著的是由于这些厚壁组织细胞数目增加，叶脉分布面积成倍增加，约从4.5%升至9%，但表皮细胞的分布相对稳定，在25%左右，尽管表皮细胞变小，尤其是 *P. annua*。所有种及处理中，叶肉组织+细胞间空隙约占有效面积的60%左右。氮胁迫降低蛋白质含量，但增加（半）纤维素和木质素含量。
- 细胞分裂素与由于养分供应引起的这些解剖学及化学特征上的调控是否有关，尚未明确。然而，这些解剖学上的改变可能具有生态上的重要性，即厚壁组织和叶脉组织的增加为叶片提供了较好的保护。
- 氮缺乏对非结构性的次生代谢物如木质素和丹宁酸的分配也有重要影响。这些成分减慢残渣的分解速度，从而加剧环境中氮的缺乏。

5.4.6 光强对不同叶片中氮的分配

- 植物不同叶片的氮含量有很大的差异，这可能是由于氮从老叶、衰老叶片的撤量引起的。更令人关注的是，叶片根据光强调节氮的含量。例如，接受充分光照的冠层顶部叶片与近地表、受密集叶片遮荫的叶片相比，单位叶面积的氮含量较高。
- 为了评价叶片氮含量与叶片受光强度之间的功能意义，有必要回忆一下叶片氮含量与叶片受光强度之间的相关性。用于叶片氮含量的足够高时，才能充分发挥。因为顶部叶片受光强度高，但光合作用能力越强，但这种能力只有在受光强度高时才能充分发挥。因此，叶片氮含量在顶部叶片中可能具有较高的梯度。已开发出一些模型，用于评价叶片氮含量的梯度与均一分布相比所具有的作用。

- 植物随冠层光照梯度形成氮梯度的可能机制是什么？冠层高处的受较

强光照的叶片比冠层低处氮遮荫的叶片的可具有较高蒸腾速率。气孔运动，是原因因为速率。叶质部运输的细胞分裂素输入增加了氮结合到光合器官的量。

是光强影响气孔运动，较高的蒸腾速率。叶质部运输的细胞分裂素输入增加了氮结合到光合器官的量。

压差的较大，也较高的蒸腾速率。叶质部运输的细胞分裂素输入增加了氮结合到光合器官的量。

酸和根的器官的氮。更有可能的是，这样的假设，细胞分裂素输入增加了氮结合到光合器官的量。

化。如图所显示，已要有这样的假设，细胞分裂素输入增加了氮结合到光合器官的量。

蒸腾快的叶片的量细胞分裂素输入增加了氮结合到光合器官的量。
- 图8-19描述的机制使人们提出以下问题：植物在何种程度上实现氮对

不同叶片的不同分配从而使光合速率达到最大呢？要回答这个问题，

生态生理实验应与模拟方法相结合。
- 要评价植物是否实现了氮在不同叶片分配的最优化，首先需要明确：

(1) 冠层中的光梯度；(2) 光合作用与光照强度之间的关系；(3)

光合作用和叶片氮含量之间的关系。氮分配最优模式是整株植物光子

合速率最大化的模式。下结果总结如下：无论是单子叶植物还是双子

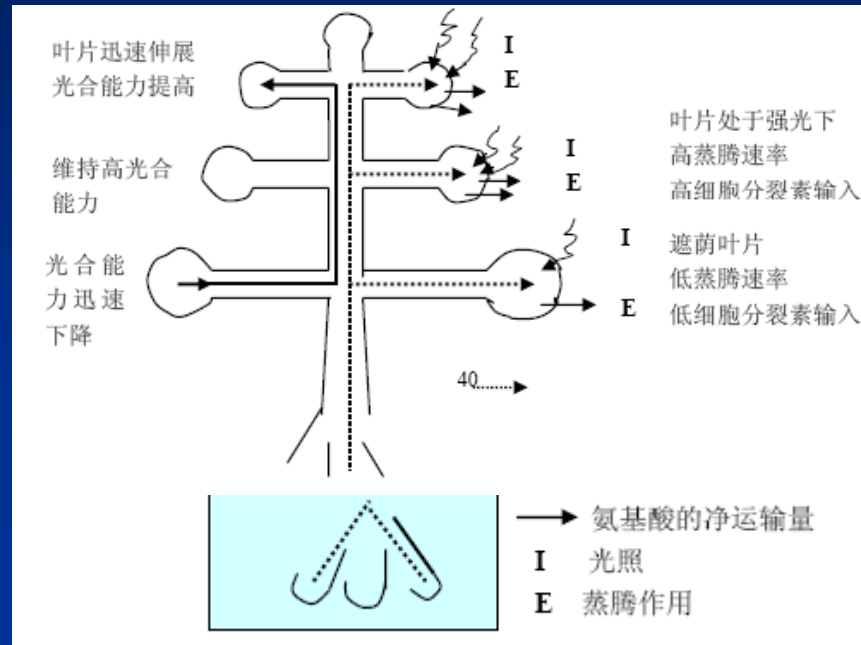
叶植物，或是C3还是C4植物，尽管都没有尚未达到冠层光合速率最

的叶片氮分配模式，但已经具有一种近乎最佳的氮分配模式。这种

式下，要比氮均一分配有更高的冠层光合速率。



植物在强光或弱光下氮在叶片中不同分配的假设性模式



冠层上部的叶片蒸腾作用较强，而较低部位较弱，使上部叶片的细胞分裂素输入量较大。细胞分裂素促进氮向光合器官输送。在缺乏大量细胞分裂素输入的情况下，通过木质部输入的大量氮化合物可再度经韧皮部输出。

5.5 土壤紧实度对植物生长的影响

- 土壤结构通过许多途径影响植物生长，主要降低叶片生长和改变根系形态。根系在易碎土壤中圆而光滑，而在紧实土壤和土壤较少时变得短而粗糙，对水和养分的供应造成潜在的不利影响。

5.5.1 对生物量分配的影响：与ABA有关吗？

- 生长于紧实土壤中的植物LMR降低，即使是在养分和水分充足情况下也是如此。有时候，土壤板结提高木质部溶液中的ABA浓度。ABA浓度增加随后可能造成气孔导度降低，但这仍需要证据。ABA是否也像水分胁迫下一样引起叶片生长减慢呢？对此是有疑义的，因为西红柿和玉米的ABA缺乏突变体表现出与野生类型完全相同的反应。

根系生长受限制对14日龄向日葵的干物质积累和生理特性的影响

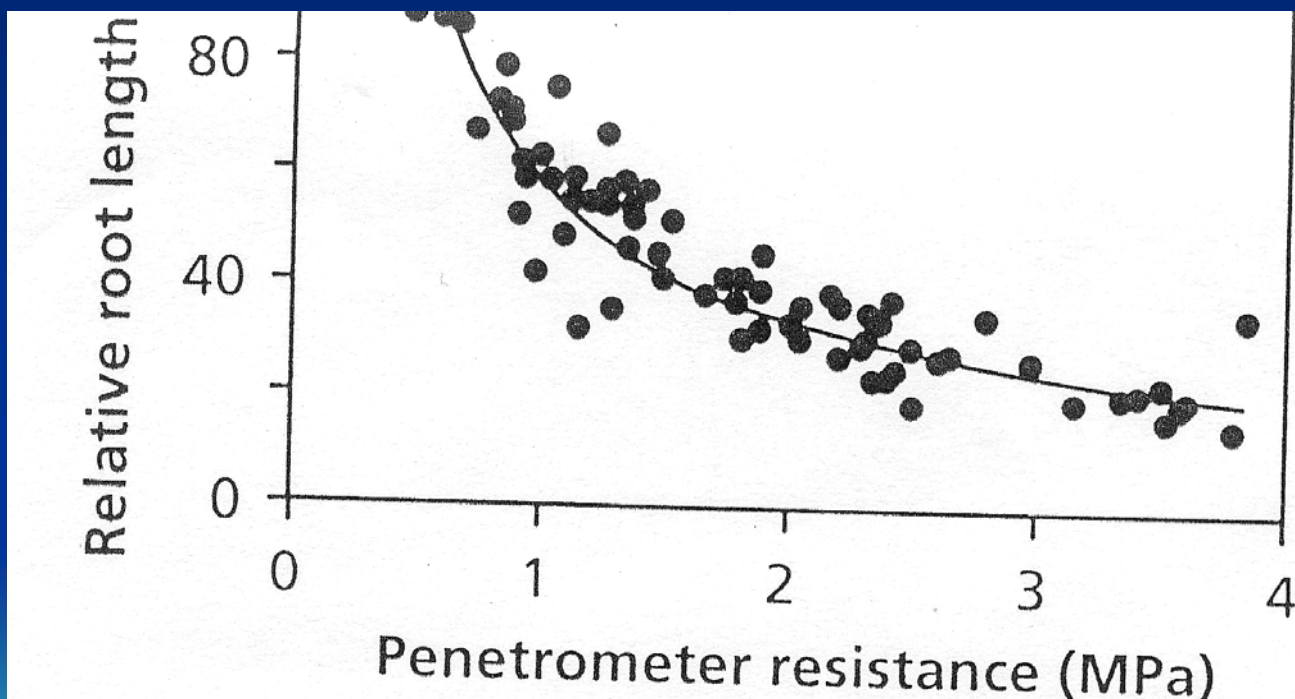
处理	鲜重 (mg)		RMR	蒸腾速率 (mm day^{-1})	K ⁺ 输送量 ($\text{pmol g}^{-1} \text{s}^{-1}$)	植物水势 (MPa)	木质部 [ABA] (nM)
	地上部	根系					
对照	163	9.5	0.055	0.054	97	-0.51	10
受限制	112	7.3	0.061	0.053	136	-0.51	70

*: 根质比 (RMR) 为鲜根重与整株鲜重的比值; K⁺ 输送量 (以单位鲜根重表示) 从木质部分泌液中K⁺ 的浓度和所占分泌液中的比例求得。植物在适宜的水分和养分供应条件下生长。

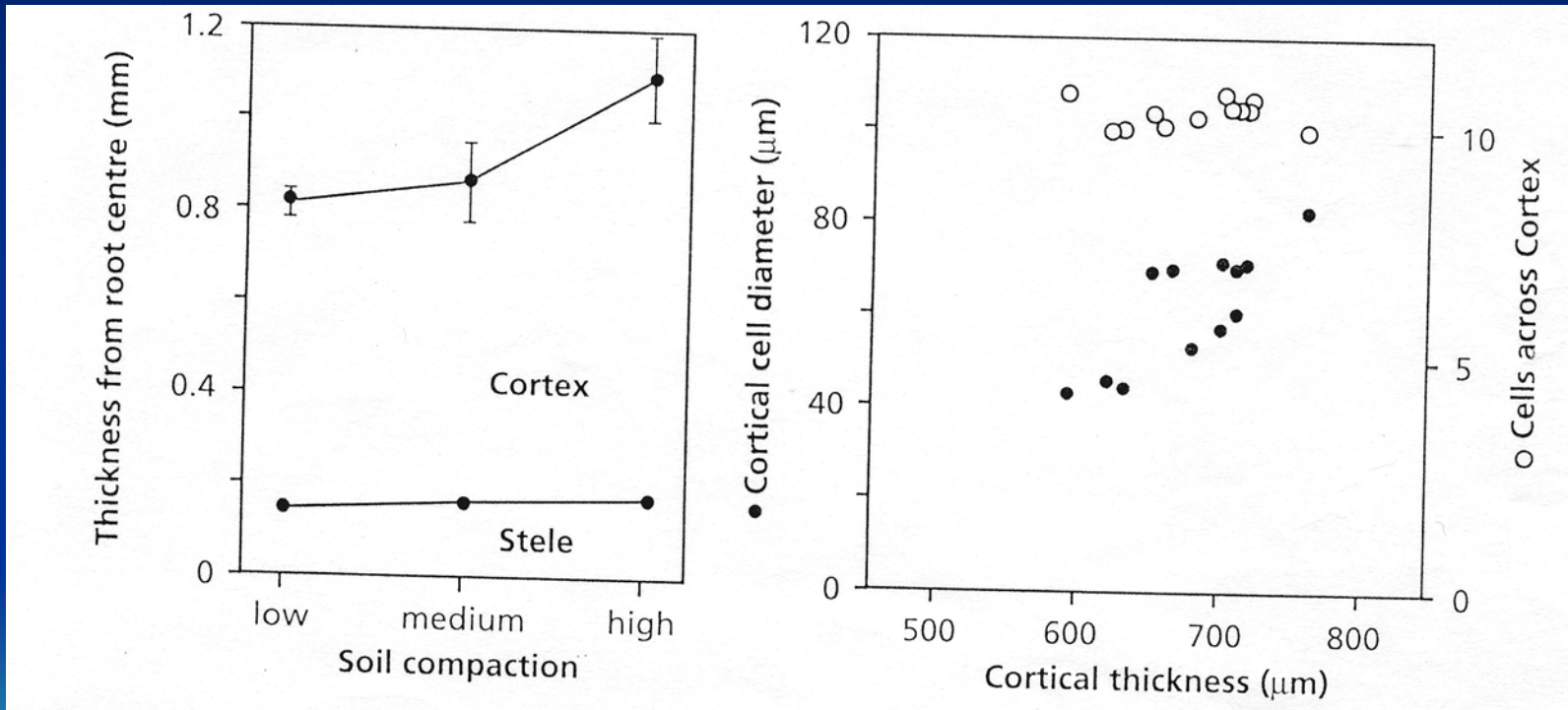
5.5.2 根长和直径的变化: Lockhart方程的修正

- **土壤机械阻力(阻抗)可能是限制根系生长的重要因子。** 乙烯形成增加表明,它引起根伸长的降低和根径、有时候还有皮层细胞数量的增加,分枝模式也发生变化。然而当乙烯产生受抑制时,土壤紧实仍造成相同的根系形态。因此,土壤紧实对根形态的影响可用物理影响来解释。
- 根系要伸长,土壤基质对根端横截面的机械阻抗必须小于根系自身伸展的力。扩展2.2中的方程6可得:成比例的根系伸长(r)是细胞扩展的结果,这与细胞壁屈服系数(ϕ , $\text{MPa}\cdot\text{s}^{-1}$)、膨压(ψ_p (2x), pa)、根屈服临界值(Y_r , MPa)和土壤屈服临界值(Y_s , MPa)相关:
- $$r = \phi (\psi_p (2x) - Y_r - Y_s)$$
- 最大的轴和径根生长压分别在0.24-1.45MPa和0.51-0.90 Mpa之间,因植物种而异。因为用活跃生长的根系直接测定土壤机械阻抗是不现实的,故开发了一种测量压力的透度计。测定时,用力将一根钢探针以 60° 或 30° 的角度(即半角为 30 或 15°)插入土壤。
- 根伸长主要是由根尖细胞分裂的速率及细胞伸长速率决定的。由于受机械阻抗的影响,细胞伸长受抑制,这样根伸长及总根长降低。根径由于皮层细胞的径向扩展而往往增加,根细胞中的溶质浓度也提高。厚而硬的根系是根径向扩展的结果,据研究认为,这给周围土壤施加了较高的压力,使位于根前面的土壤变形,有利于此后根穿透土壤。膨压测定结果表明,0.78 MPa的膨压对豌豆根尖便形成阻力,而0.55 MPa的膨压不阻碍根尖细胞。

70日龄的玉米、棉花、小麦和花生植株相对根长与土壤机械阻力（以穿透阻力表示）之间的关系



生长在三种土壤紧密度的羽扇豆根系中柱和皮层的半径 (A)，皮层细胞数和直径以及皮层细胞平均直径



5.6 土壤淹水对生长的影响

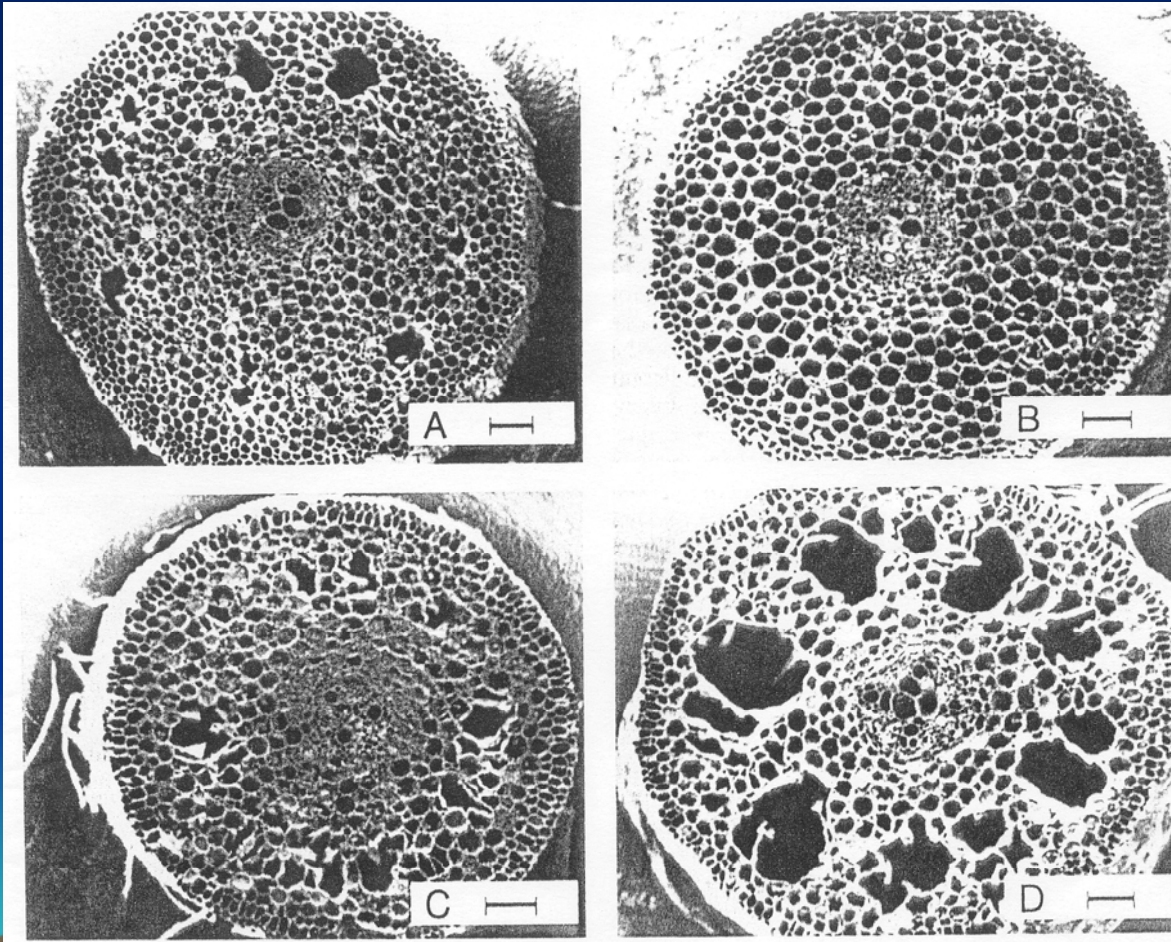
- 土壤淹水或洪涝导致土壤空隙被水占据，减少了土壤中的氧气，降低有氧呼吸。
- 淹水也影响根系的激素代谢。
 - 淹水导致根系中乙烯含量上升，原因是：
 - 淹水下扩散比通气下慢，降低了乙烯从根系排出的速度；
 - 淹水下乙烯的产生量也增加。



5.6.1 乙烯的关键作用

- 乙烯抑制根系伸长并诱发根系通气组织的形成（下图）。
 - 通气组织形成前，编码木葡聚糖内转糖基酶（一种细胞壁松弛酶）的基因转录加强，促进细胞壁的水解及皮层细胞的溶解。乙烯诱导的通气组织有利于根系和通气组织的气体扩散，从而提高氧气的储存能力。很多水生植物如水稻和 *Senecio congestus* 长有大量的通气组织，即使生长在排水良好的条件下也是如此。然而，中生植物如玉米和向日葵，通过细胞裂解形成的皮层通气组织，在通气良好的条件下很少形成，而在通气不良条件下则促进。
- 乙烯促进水稻胚芽鞘和中胚轴的伸长，使植株能更快地到达水面。这种“通气”反应是大多数耐淹种类的特征。
 - 耐淹植物酸模（*Rumex palustris*）淹水期间叶柄和叶片也有类似反应——快速伸长。但淹水敏感的 *R. acetosa* 对淹水的反应是地上部体内乙烯含量上升，而伸长率则没有增加。真是这种对乙烯的高度敏感性，而不是增加乙烯生成量，促进了耐淹植物 *Rumex* 叶柄的伸长。
 - *Rumex* 乙烯敏感性的提高与淹水下编码乙烯感受体的基因转录增强有关。高乙烯浓度以及高 CO_2 浓度、低乙烯浓度均增加乙烯感受体编码基因的转录。这表明，耐淹的 *Rumex* 是通过增加乙烯感受体数目而对淹水胁迫产生反应的，随之增加了乙烯敏感性，导致叶片伸长。

两个毛茛种侧根通气组织的电子扫描图



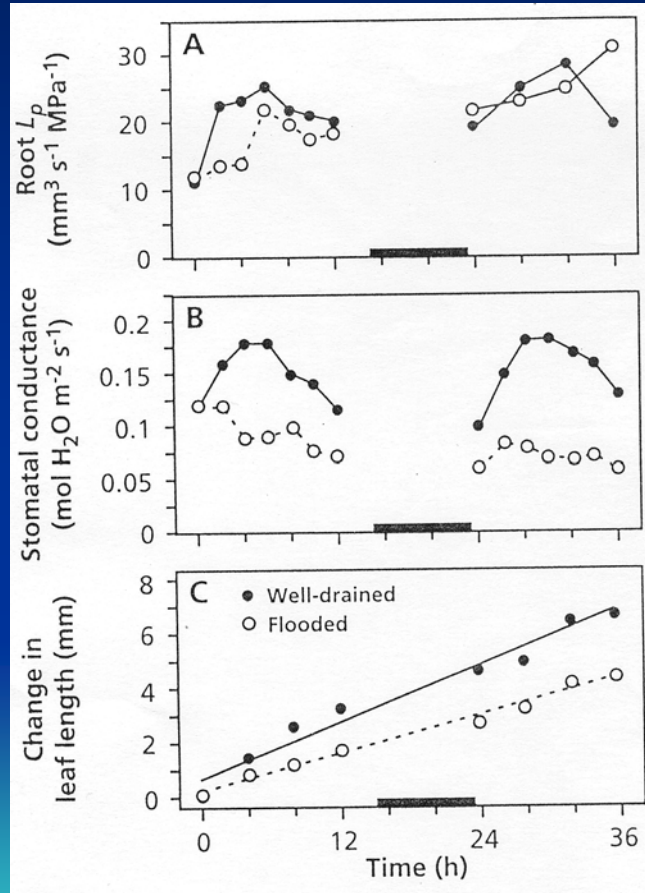
A, C: 分别为淹水敏感和耐性种在通气良好条件下的横切面;

B, D: 分别为淹水敏感和耐性种在渍水条件下的横切面

5.6.2 对水分吸收和叶片生长的影响

- 叶片生长和代谢对土壤受淹的反应与受干旱时相似。
- 淹水敏感的西红柿受淹后水分传导 ($LP, \text{mm}^3\text{s}^{-1}\text{Mpa}^{-1}$) 的日增量延缓。这也许是由于其根系细胞质膜中水分通道蛋白较少的结果，而水分通道蛋白较少则是由于维持其合成的代谢能缺少。气孔导度下降，叶片伸展率降低。如果以根系加压使较低的LP得到补偿，气孔导度和叶片伸展率仍较低（图8-23）。
- 正如植物处于水分短缺时一样，敏感植物对淹水的早期反应中，化学信号可能在起作用。ABA就是一种来自根系引起气孔关闭的化学信号。处于低氧条件下的根系，叶片细胞壁的伸展性也降低，与叶细胞壁酸化能力的下降相平行。但仍需阐明的是，化学信号和细胞壁酸化这二种现象是关联。

土壤淹水24h至36h对番茄水分传导 (A)、气孔传导 (B) 和叶片伸长 (C) 的影响



5.6.3 对不定根形成的影响

缺氧和生长素、乙烯或乙烯与生长素运输抑制剂共同处理对耐淹植物 *Rumex palustris* 不定根发生的影响

处理	不定根数量
通气 (对照)	4
缺氧处理	43
生长素	45
乙烯	44
乙烯+抑制剂	8

植物淹水后积累的乙烯，提高了组织对内源生长素的敏感性，从而使本来处于休眠状态的根原基发育

5.7 触碰和风对生长的影响

- 有一些植物当被接触时会“运动”。凤仙花（勿碰我）的所有叶柄和羽状叶均会对触碰产生反应，这是由于叶座中的离子运动引起的。
- 对触碰的运动反应与生长无关。但一些植物器官的生长对触碰有反应。如象攀延植物 *Clematis* 或 *Lathyrus* 的卷须，卷须的生长取决于触碰，不利于接触时或难以接触时卷须的生长加快，有时触碰后卷须生长减慢。卷须对触碰的另一个反应也许是伸长率的显著降低，如黄瓜的卷须。乙烯可能与这种生长反应有关，但其机理尚不清楚。
- 植物对触碰的敏感性早在约公元前300年便由Theophrastus发现，达尔文也发现了这种现象（1880），他用蚕豆的胚根尖端描述了这种现象。从那时起，已发现风、振动、降雨和湍流均影响植物的生理和形态，这些现象通常称作**触发形态发生**。风能使植物对其它形式胁迫的敏感性降低。
- 触发形态发生的一个极端形式是高海拔地区的树木表现出典型的“高山矮曲林”塑造形态（即风诱发的变形）。大林场或森林边缘的树木受风吹击影响，具有较厚较短的树干。一旦这些树木被砍伐移去后，那些较弱、较细小的树木容易被风折断、吹倒。

“触碰处理”对多年生黑麦草 (*Lolium perenne*) 触碰敏感和不敏感群体生长的影响

单位器官或植株干物质	敏感群体	不敏感群体
叶片	60	96
叶鞘	54	112
根	68	109
单位植株叶面积	55	94

* 植株触碰处理1周，数据以各自占对照的百分比表示。不敏感群体的影响均不显著，而敏感群体的影响都达显著水平。

- 将禾本科植物多年生黑麦草 (*Lolium perenne*) 和高牛毛草 (*Festuea arundinacea*) 置于 8.4ms^{-1} 的高风速中，与对照 1.0ms^{-1} 比，叶片伸展降低约25%，其中部分是可逆转的。受风吹的植物叶片较短且较少。尽管风速降低这些禾本科植物的叶温，但这种影响很小，不能说明对叶片伸长的影响。风速降低LAR，主要是由于SLA下降。这些禾本科植物的RGR也下降，尽管由于风速处理使NAR上升15%，而对RGR的影响程度不一样。对其它种类而言，有风处叶片呼吸作用增加及NAR上升也可能与有风条件下生长减慢有关。



- 触动形态发生的影响在同一种内不同基因型间可能存在着差异（表8）。*Stellaria longipes*的高山生态型以短而直立为特征，由于风的影响产生大量乙烯，抑制茎的生长。相反，*S. longipes*的草地生态型即使不受风胁迫也有很高的乙烯含量，且茎生长不受乙烯的抑制。这说明，高山生态型，*S. longipes*受风胁迫影响，乙烯使茎矮化，而对草地生态型，乙烯可能不影响或加快茎生长，与风胁迫无关。对高山植物而言，风是一个重要的选择力量，对草地植物而言，风与光相比就显得次要了。草地植物茎的迅速伸长十分重要，以避免被竞争者超越而遮荫。相反，受风胁迫而引起茎生长受抑制可防止未来的伤害。看来乙烯的量和对基因型对该植物激素在适应不同生态环境中发挥上的很重要的作用。正如在植物间互作一章中要进一步讨论的，这样的遗传差异很可能影响了基因型在不同环境上的生存适应。

- 拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 处于风、雨或触碰时会引起这样的反应：这些刺激因子迅速（10分钟之内）诱导一些触碰专一性（TCH）基因，其中三个基因编码调钙素与此有关的蛋白质，调钙素是一种钙结合蛋白，开启许多细胞过程。另外的一些TCH基因编码XET。Knight等（1991, 1992）利用水母中编码需钙发光蛋白的窒息基因（*apoaequorin gene*）的表达，表明触碰会立刻使细胞质中的自由钙含量提高。因此，钙是作为第二信使参与的，诱导TCH基因的表达。据猜测，伸展活性离子通道在触动和受风胁迫时打开，作为感受机制起作用。调钙素及其有关的蛋白质质量增加可能启动了许多钙调节的过程。例如，风诱导的调钙素形成降低拟南芥的叶柄伸长和吸干速率，改变胼胝质的沉积并诱导生长素促进生长及有丝分裂。XET编码基因的正向调节也许在决定细胞壁特性包括伸展性上起关键作用。

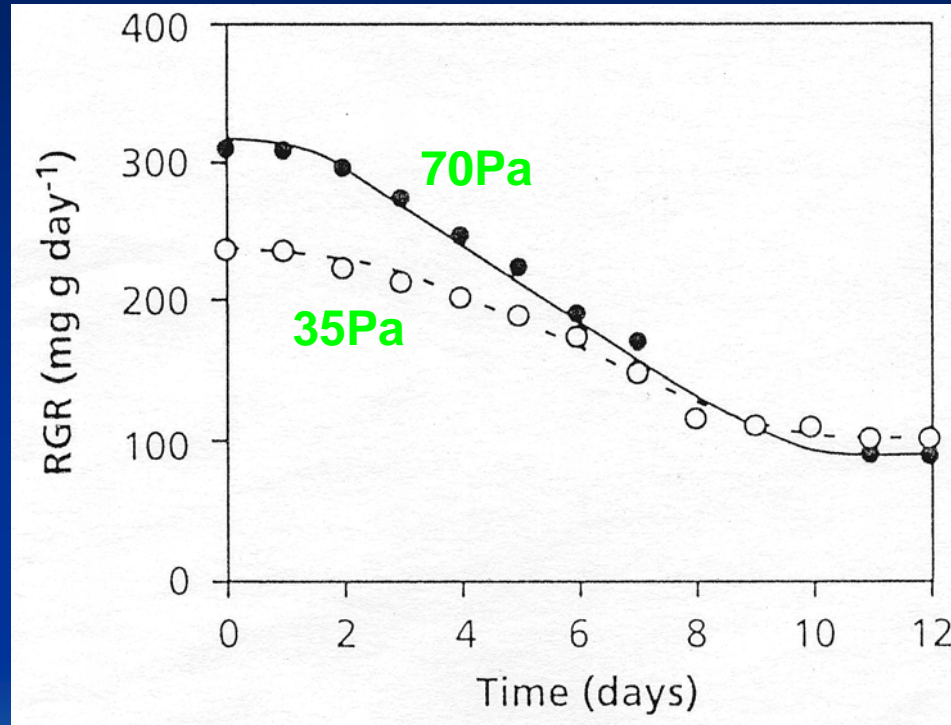
5.8 大气CO₂浓度升高对生长的影响

- 平均而言，在养分供应充足且无遮荫条件下的C₃植物，当大气CO₂浓度加倍升至700 μmol·mol⁻¹ (70Pa) 时，其最终干物质将增加47%。当库较多时，如分蘖或分枝，这种促进作用显著增强（达百分之几百）。但从短期试验中，光合速率促进程度一般相当小。要分析这种差异，可考查CO₂升高对植物生长描述方程中的每一个生长参数的影响是有帮助的（2.1.1）：

$$RGR = \frac{Aa \cdot SLA \cdot LMR \cdot LRm \cdot LMR \cdot SRm \cdot SMR \cdot RRm \cdot RMR}{[C]}$$

- 如果RGR和植物重量的最终增量小于光合速率提高所预期的量，则方程中一个或更多参数必定受大气CO₂浓度升高的影响。换言之，在70Pa CO₂中生长植物发生了的许多变化，可弥补A对pi曲线中光合速率较高的影响。这里讨论一下抵消初期促进光合作用的其它一些变化。

4周龄车前在35和70Pa CO₂下的相对生长速率



- 大量事例表明，植物处于高浓度 CO_2 下RGR将暂时升高，而后RGR将回复到对照水平（前图）。RGR的短暂提高是生长在高浓度 CO_2 下的植物最终干物质增加的原因。有一些种（驯化水平相仿）还表现RGR的持续升高。生长方程中哪一部分可说明这种驯化呢？
- 延长70Pa CO_2 的处理时间，发现SLA增加是主要因子。其原因之一是由于非结构性碳水化合物的积累。LMR、SMR和RMR未受影响或影响较小。如果它们受影响，那么是由于在高 CO_2 浓度下生长较快的植物更快地消耗了土壤的养分。
- 叶片呼吸作用受高浓度 CO_2 的抑制，至少在短期实验中如此。延长高浓度 CO_2 的处理时间，呼吸作用也受影响，但这种影响因植物种类而异。碳浓度随 CO_2 浓度的变化而变化，但无明显的趋势。从单片叶短期测定的结果不能简单地外推到整株植物的长期生长。
- 因为 C_3 植物的净 CO_2 同化率在35Pa CO_2 下处于 CO_2 非饱和状态， CO_2 浓度上升可提高光合速率。此外，正如在植物水分关系一章所讨论的，气孔对 CO_2 具有反应：当pa上升时，gc下降。因此，高 CO_2 浓度下蒸腾速率下降。光合速率提高和蒸腾速率下降相结合，使水分利用效率提高。对 C_4 植物而言， CO_2 分压为35Pa时， CO_2 净同化率实际上已饱和。然而， C_4 植物的气孔导度也提高，因而它们的水分利用效率也提高。

- 在**研究植物的整体生长**，而不是研究植物单个器官时，**其它因子可能也在起作用**。气孔导度降低使植物蒸腾作用下降。因此，当植物处于高浓度 CO_2 时，叶温可能升高且植物周围的空气蒸汽压可能较低。这二种影响抵消气孔导度下降的影响，使 CO_2 浓度升高对植物整体蒸腾作用的影响比以单叶测量的预期值要低。
- **不同类型植物可能对 CO_2 浓度升高程度的反应不同**。例如， C_4 植物在35Pa时，光合速率实际上已饱和，反应范围较小。令人惊奇的是， CO_2 浓度升高并不是一直影响 C_3 和 C_4 植物间的竞争性平衡，正如植物间相互作用一章所讨论的那样。
- **大气 CO_2 提高对生长也有间接影响**。杂质气体吸收红外辐射。如大气中没有水和 CO_2 ，那么土壤发射的所有红外辐射将在大气中损失殆尽，地球温度将为 -20°C 而不是现今 $+15^\circ\text{C}$ 。 CO_2 富集对全球温度升高的作用，在过去一个世纪中已被证实，尤其是在温带和南北极地区。这反过来影响了全球天气模式（降雨、暴风雨雪等）和植物生长。全球气温升高的程度并不象从大气 CO_2 浓度和其它排放气体浓度升高所预期的那么高，这可能是由于化石燃料燃烧散发的硫酸盐浮尘和农业发展排放的废料起有冷却作用。这些对气候的人为影响增加了气候的自然变化。



6. 与生长速率遗传变异有关的适应性

6.1 速生和缓生种

- 在不可预知的多灾环境中，“大灾难”如火、洪水或其它灾害的发生，使速生的短生育期种分布普遍。在灾害偶发且可预测的环境中，以长生育期的缓生种为主。除生育期长短外，生育期长和短的种类在其它许多特征上也有差异，概括地讲，可分为r-种和k-种，这里的r和k是逻辑生长曲线中的常数。这种划分方法以前用于区分植物和动物，曾被质疑过，但在明确差异很大的种类的生态表现可以提供有益的线索（下表）。



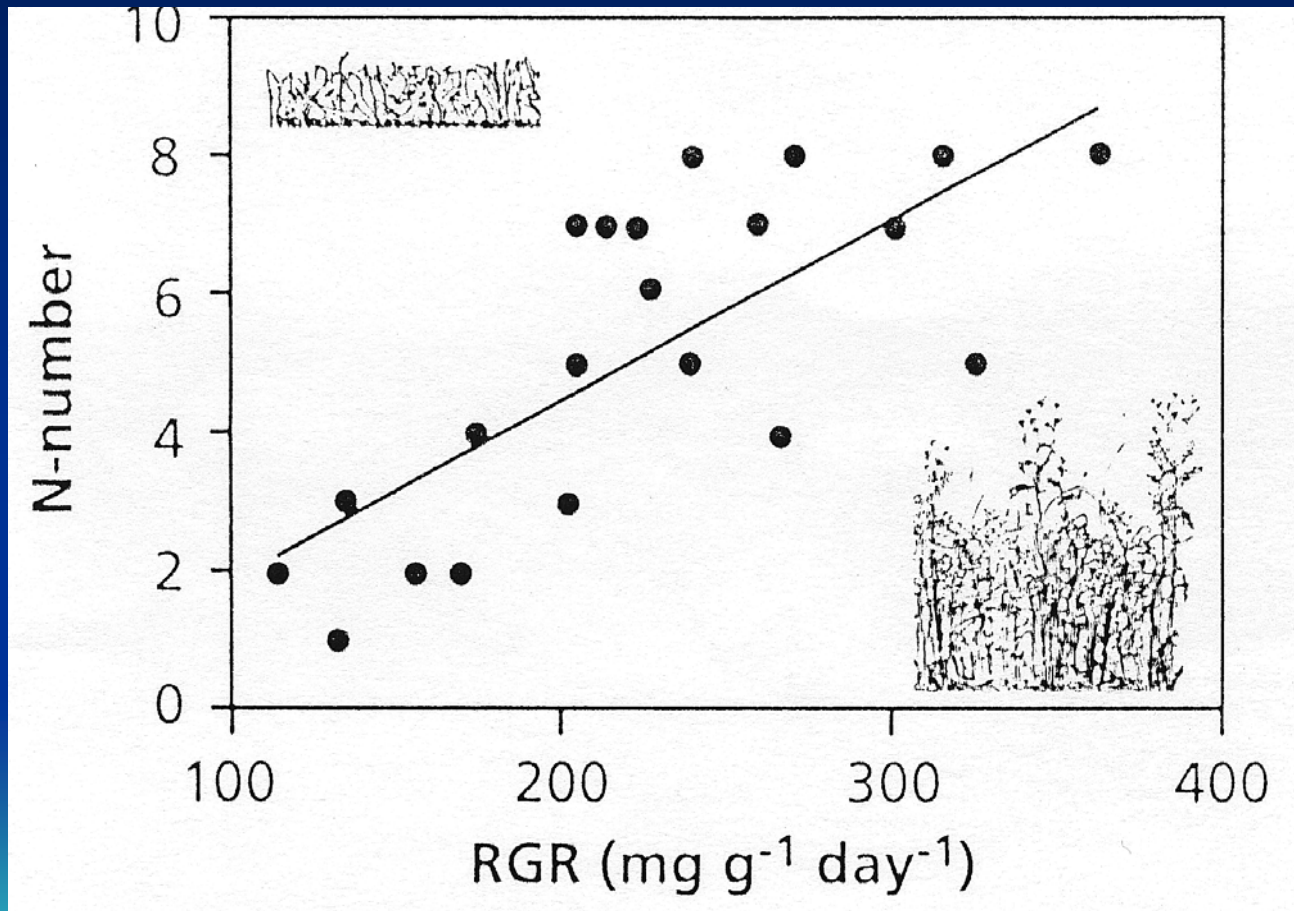
r-种和k-种的一些特征及其生长环境

	r-种	k-种
气候	可变和/或不可预测；不确定；常缺乏养分；与养分含量无关	相当稳定和/或可预测；较确定取决于养分含量
死亡率	可变；通常低于承载能力；	相当稳定；处于或接近承载能力；
群体规模	频繁向外扩展	不向外扩展
种内和种间的竞争	可变；常很小	通常严重
通过选择后的有利性状	迅速生长发育，高生长速率，生殖生长早，一次繁殖	生长发育较慢，竞争能力强，生殖生长延迟，多次繁殖
生育期	相对较短	较长

- Grime (1979) 认为存在有二种主要的选择因子类型：一是胁迫，即降低植物生长速率的环境因子，一是干扰，即破坏植物生物量的因子，从而延伸了这个概念。高胁迫环境包括水、养分和光的有效性低，或其它不利于生长的条件（低温、高盐度、低氧、重金属含量等）。干扰可能来自动物取食或象火或风等环境因子。Grime描述了植物的三种极端类型：竞争者、耐胁迫种和杂草。竞争者生存于低胁迫和低干扰条件下；耐胁迫种生存于高胁迫和低干扰条件下；杂草则生存于高干扰的非胁迫环境中。没有植物能生存于高胁迫和高干扰的环境。大多数植物实际上处于胁迫和干扰全程的中点，因而最有用的是利用比较意义上的方案，即一些种类比另一些更耐胁迫，一些种类比另一些更耐干扰。尽管这种划分方式也曾受强烈质疑，但已经意识到，低资源和胁迫环境中的植物，RGR值总是要比有利环境下的植物的低。
- 一种植物的生长潜力和其自然环境质量有密切关系（图8-25），这样引出了以下二个问题。首先，种类间生长速率的差异是怎样产生的？第二，植物生长潜力产生的生态优势是什么？事实上这二个问题密切相关。在评价一种植物内在RGR的生态意义之前，分析RGR的遗传变异的生理基础很重要。自然条件下植物的绝对生长速率与众多植物特性有关（如，种子大小，萌发时间或越冬后的植株大小）。考虑到植物内在RGR和许多环境因子密切相关，这里我们仅讨论对RGR变异有作用的那些特性。最后，将讨论各种特性和生长速率本身内在差异的生态意义。



24个草本C₃植物相对生长速率和这些种 习性氮指数之间的关系

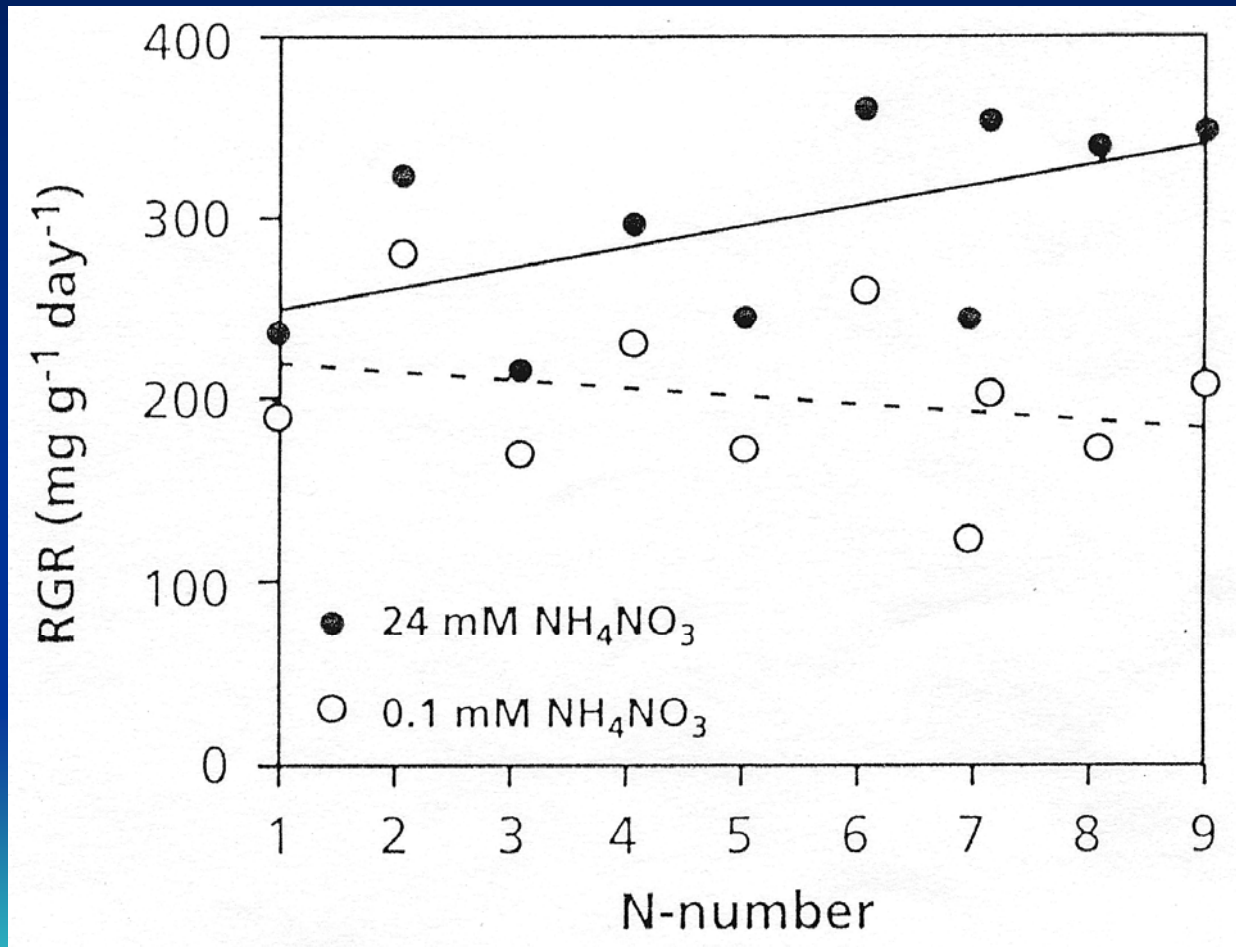


6.2 资源限制条件下速生和缓生种类的生长

- 6.2.1 养分供应受限制条件下的生长
- 当养分供应短缺时，尽管潜在速生种RGR降低要大于缓生种，但速生种生长仍较快（下图）。在养分胁迫下速生种和缓生种竞争时，也会发生相似的结果，这至少在实验持续时间就植物生命周期而言较短时是这样的。



10种一年生草本C₃植物在不同氮肥供应水平下的 (RGR)



不同硝态氮浓度对缓生植物 (*Deschampsia flexuosa*) 和速生植物 (*Holcus lanatus*) 一些生长参数的影响

参数	高[NO ₃ ⁻]		低[NO ₃ ⁻]	
	<i>Deschampsia</i>	<i>Holcus</i>	<i>Deschampsia</i>	<i>Holcus</i>
RGR (mgg ⁻¹ day ⁻¹)	97	172	47	66
NAR (gm ² day ⁻¹)	6.9	8.5	5.2	4.6
LAR (m ² kg ⁻¹)	13	20	9	14
SLA (m ² kg ⁻¹)	28	51	24	44

与缓生种相比，速生种在养分供应低时RGR较高，其原因主要与LAR (SLA) 的差异有关，这种情况与养分自由进入时相似。

6.2.2遮荫时的生长

- 热带树木间相比较，具有高LAR和低RMR的速生种受遮荫时保持较高的RGR，但也表现出较高的死亡率。这种趋势是由于缓慢生长的树木更能抵御动物取食和病原菌感染（具有密而硬的树叶），它们具有庞大的根系和高的木质密度。



6.3种生态优势与高或低的RGR值相关吗？

- 高RGR的生态优势是显而易见：快速生长使植物迅速占据空间，在资源有限时具有竞争优势。高RGR也使在短的生活史育期达到最大的产量，这对杂草特别重要。那么，缓慢生长的生存价值可能是什么呢？Grime和Hunt（1975）及Chapin（1980，1988）提出了许多解释，本节也将进行探讨。



6.3.1 各种假说

- 曾有人认为，缓生种对养分的需求适度，因此耗竭有效养分的可能性较小。但这并不是稳定的进化对策，因为养分吸收较快的相邻个体能吸收大多数养分（见Schulze和Chapin, 1987）。另外，这些适度需求不能说明缓慢生长作为对盐分环境或属于胁迫而不是资源低供应的环境条件的一种适应。
- 也有人认为，缓生种在逆境下其功能要比速生种更接近最适。这种解释认为，内在生长缓慢的种与速生种相比，前者在养分供应低时，分配或植物生理的其它方面更接近最适模式。然而，分配模式的信息表明，速生和缓生种在碳和氮的分配上均以尽量提高RGR的方式进行。



- 缓生种中，并入结构性生物量的光合产物和养分较少。这使它们有较多的贮物质可用于以后的生长，使其能在养分有效性低的期间保持生理上的完整性。然而，正如前面所讨论的，在这些不利条件下，生长受限制要早于光合作用，糖趋于积累。因此在养分短缺期间，缓生种依靠储存的光合产物是不可能成活下去的。目前也无令人信服的证据表明，缓生种具有更大的积累养分的能力，或许磷除外。
- 此外，还有人认为，在资源短缺的环境中高生长率是不能实现的，因此，潜在的高RGR是选择上的中性特性。然而，正如以上讨论的，即使在低资源环境下，速生种仍比缓生种生长快。这表明，潜在的RGR不是一个选择上的中性特性。即使在低资源环境下，速生种达到一定大小时生长更快，这在竞争力和适应性方面有优势。尽管很高的RGR不能达到，较高的RGR仍具有优势。



6.3.2是选择RGRmax本身，还是选择与RGRmax相关的性状？

- 在仔细分析各种有关生长潜力变异的假说基础上，可得出结论，潜在生长速率低并不具有生态优势。那么，为什么的缓生种在不利环境下比速生种分布更广呢？对于观察到的潜在生长速率上的差异，另一种解释是，与RGR相关的一个组分，一直是自然选择的目标。
- 最有可能被选择的是那些保护组织的特性。叶片上，这是与低SLA相关的，是由叶质密度的变异引起的（即单位鲜重的干物质量）。叶片生物量密度的变异主要是由于细胞壁厚度和厚壁组织的细胞数目和数量上重要的次生植物化合物浓度等变异引起的。这些特性的变异是与RGR的变异密切相关。养分受限制条件下，稀缺资源的储存至少与对它们的吸收一样重要。因此，养分严重限制下植物生长发育的预期方向是储存养分。确实，低生产力的植物由于叶片转换较少，因而养分损失有限而较为成功。对树木幼苗比较表明，相对生长速率和叶片功能期呈显著负相关。

- 叶片寿命怎样才能延长呢？这取决于影响叶片寿命的环境因子。通过增加叶片硬度和适口性差的成分，可减少被动物取食的威胁。高风速磨擦的影响能通过纤维和厚壁组织的增加而降低。单位细胞内细胞壁成分多可提高对践踏的抗性。叶片绒毛和上表皮蜡质结构可使蒸腾降低、水分利用率提高。上表皮蜡质也可促进抗病性并将盐分喷雾的有害影响降至最低。这些变化都延长叶片寿命，但也都降低SLA，从而减少植物生长潜力，不过对不利条件的适应性是有积极影响的。



- 有关根系转换的信息要比叶片上少得多，没有足够的信息能总结出有关与植物生长潜力相关的遗传差异。但现在已知，与速生种相比，缓生的禾本科植物其根生物量密度较高，这与在叶片中发现的相类似。这种高的根生物量密度与厚的细胞壁相关联。高的质量密度或许与低的根转换有关，但需要进一步研究。
- 是否有迹象表明，没有本节所讨论的叶和根这样的调节，不利条件下植物就不能生存呢？这需要在不同环境条件下以只有一个特定性状差异的植物为材料进行试验研究。然而这种等基因系难以获得，某一特性的变异可能会影响相关的性状。现有大多数生态信息支持这种观点，即SLA的降低提高了在更为胁迫的环境中生存的能力。



6.3.3 评价植物分布需要生态生理学方面的信息

- 植物生长潜力是解释种分布规律的对策之一。
- 已提出了各种假说，用于说明高或低 RGR_{max} 的生态优势。
- 在讨论 C_4 和CAM植物的生态和生理特性时，生物化学和生理上的详细信息对于充分评价不同环境下的植物机能和植物分布模式是必要的。
- 对RGR遗传变异进行深入的生理生态分析可使人们加深对这一特性的生态意义的了解。不是RGR，而是与这些组成相联系的一个或更多变异是自然选择的目标。这种自然选择不可避免地引起最大RGR和相关特性的变异（表11）。
- 这一分析也表明，全面的生态生理分析对于充分评价物种的对策是很有必要的。

表11 内在速生和缓生型草本C₃植物的典型特性

特征		速生种	缓生种
生境	养分供应	高	低
	潜在生产力	高	低
形态与分布	叶面积比	高	低
	比叶面积	高	低
	叶质比	较高	较低
	根质比	较低	较高
生理特性	光合作用 (单位叶面积) (单位叶质量)	相近 高	相近 低
	呼吸作用消耗碳 (占总固定碳的%)	低	高
	离子吸收率 (单位根质量)	高	低
化学组成	定量次生化合物的浓度	低	高
	定性次生化合物的浓度	可变	可变
其它	叶质密度	低	高
	根质密度	低	高
	叶片卷曲	高	低
	根系卷曲	高?	低?
	叶长	低	高
	根长	低?	高?

7 生长与分配：关于植物信息

- 植物对轻度胁迫的反应不仅仅是资源缺乏对生长速率的直接影响。复杂的生理调节使植物代谢中的主要干扰降至最低。根系感受到周围环境中水分或养分短缺，即向叶片、根系发送信号，以使不利影响降至最小的形式发生反应。
这是一种前馈反应：一种在很大的不良影响发生前某个生理过程受影响的预期性反应。与此相似，叶片感受低光照度，发出的信号产生前馈反应，将遮荫对生长的影响降至最低。

- 这些例子具有什么共同特点呢？它们表明，植物在不断地感知环境的改变，并利用这些信息调控生理过程与分配模式。这表明，通常环境对生长的影响是通过化学或水压信息（库控制）来达到的。假设所有植物都具有这种感知环境变化的能力，那么又是什么使各种植物有差异呢？可能是产生反应的方式不同，而感知环境改变能力的变异并不那么大。
- 杂草类植物对感受养分短缺的典型反应，是叶片伸展减慢将更多的资源输送到根系；这将促进叶片衰老，并动用老叶中的养分，用于新发育的组织。
- 自然界中，生长在养分缺乏的沙土上的植物，会用相同的信号减少新组织的产生，从而降低对叶片衰老和分配模式的急剧影响。感知到养分短缺后，一些植物相应地会显著降低叶片伸展，其它植物则使一些叶片脱落，而兼性的CAM植物则改C₃或C₄途径为CAM途径。避荫植物和耐荫植物感知到遮荫条件，但促进茎伸长的反应只在避荫植物中经常发生。



- 正是这种反应上的变异，而不是实际的感受机制本身，对于说明物种的生态多样性以及诸如演替和竞争这样的生态过程极为重要。忽视植物对环境信息反应过程的能力（且假设植物一直生长直至资源耗尽），可能会造成对竞争过程片面的理解。由于相邻植株间的相互作用，植物是怎样通过信息感受系统产生植物形态及功能上的持续改变，从而促进竞争成功？植物个体在何种能力范围内对其分配和发育进行调节以促进竞争结果的呢？



- 推动“Panglossian”的观点不是我们的目标，这在前言中提到过，正是由于一种植物在特定环境中表现出某些特性，因此这些特性一定是有利的，且是在那个环境下自然选择的结果。然而，我们希望强调的是，植物是信息获得的系统，而不被动反应的生物，这种特性不可忽视，正如在植物间相互作用一章中所要讨论的。
- 如果我们的目标是要明确不同环境下的植物功能，那么细胞和分子水平上的信息是至关重要的。特殊分子（激素）对环境的感受以及此后的信息传导和对细胞生长（如通过细胞壁酸化）的影响，使植物对环境（如遮荫）作出驯化反应。可以预期，在未来的年代里将取得巨大的进步，人们将深入阐明生态环境中植物的表现，并能应用这些信息为逆境条件选育出新的品种。

思考题

- 以某一生态因子为例，试析植物对生态因子的生长反应及其机理。

