

植物生理生态学

生命周期：环境影响和适应性

引言

- 植物遭受的环境胁迫和最适生理溶液，从幼苗至成熟阶段会有很大的变化。
- 种子发芽后，大多数物种都会经历几个明显的生命阶段：苗期、营养生长期和生殖生长期,植物一生中发生着生理生态变化,包括发育（如器官形成和发生）、物候学以及植物各器官物质分配。
- 植物阶段发育的模式和时间决定于环境条件及其对特定环境的适应。植物的发育模式通常也会发生变化，这些变化反应出植物对特定环境的特殊适应性。

2 种子休眠和萌发

- 种子萌发标志着植物从种子向幼苗这一生育阶段的转变。种子有丰富的营养储备，使其可在不依赖环境资源而生存。这在幼苗期发生了变化，此时植物进行光合自养，依赖环境提供的光、 CO_2 、水及无机养分进行自养。
- 大多数种子萌发需要水、氧气和适宜的温度。萌发是指胚的一部分，通常是指胚根突破种皮的过程。
- 休眠是指即使温度、水分、氧气等发芽条件满足种子仍萌发的一种状态。打破休眠和促进萌发的条件，通常完全不同于对植物自养生长阶段有利的那些条件。

- 种子萌发的时间对自然植物群体的存活是至关重要的，这种时间的选择，休眠机制发挥着主要的作用。休眠种子中，因一系列与发芽有关的过程被阻碍。这些阻碍及休眠本身，可被一些特定的因素或因素组合所解除。
- 某些情况下，控制光、硝酸盐或温度日变化等环境因子，可以使种子保持休眠状态（强迫休眠）。强迫休眠通常并不看成是一种真正的休眠机制，而是一种阻止萌发的机制。一旦环境条件有利于打破强迫休眠，萌发就可发生。当种子不能萌发，处于一种真正的休眠状态时，如给予一种可打破强制休眠的刺激，种子就可萌发。

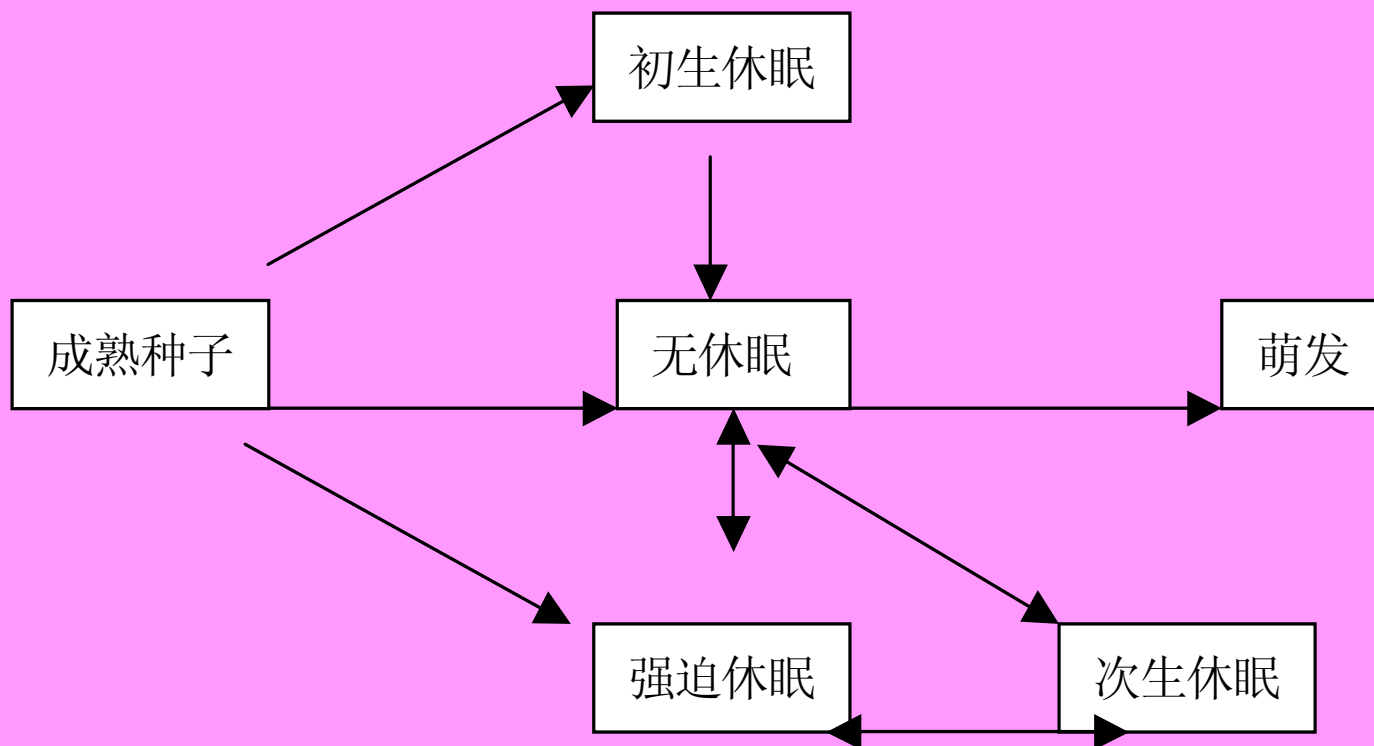
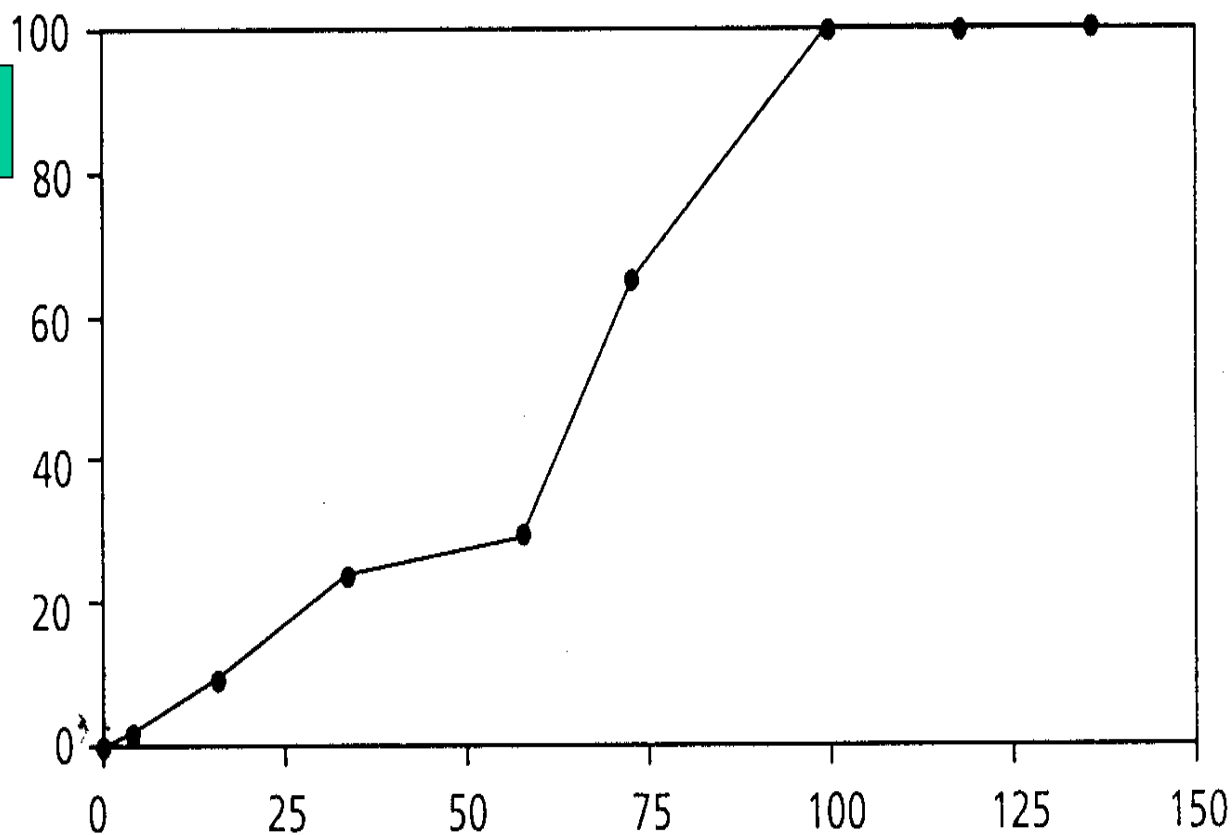


图 9-1 种子成熟后休眠中的变化示意图

•2.1 硬种皮

- 许多物种的硬种皮（如许多豆科种子种皮）因不透水而抑制萌发。只有当种皮明显软化时种子才会吸水(图)。
- 种子埋于土中，由于微生物的活动，种皮发生软化,或由于物理过程而引起软化。以上两种条件下，种皮破裂是渐进性的，因此种子萌发随着时间的推移而增加。
- 种皮中有一个表现“脆弱”的地方，即种阜，外界破坏首先从种阜开始，并由此吸收水分。种子硬皮造成的休眠，通常使作物种子的萌发变得很困难。利用机械（砂磨或破碎种皮）或化学（浓硫酸）的方法可以打破硬皮种子的休眠。

种子吸胀

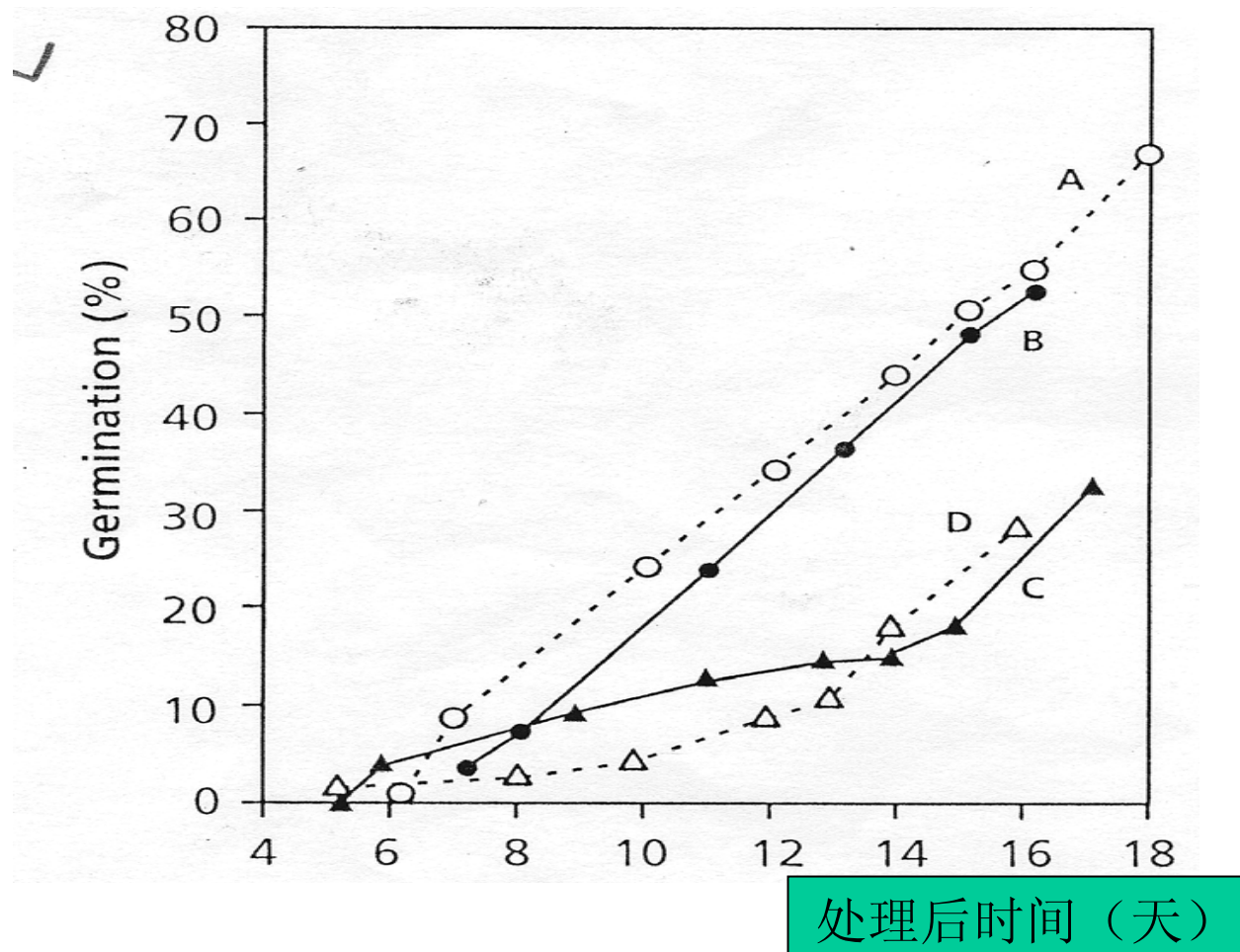


小孔深度 μm

小冠花种皮的不透水性

2.2 种子萌发抑制剂

- 干旱气候的特点是少雨且以突然下阵雨为主。雨后，生育期短的物种有可能大量萌发。这些种子是如何识别到环境条件有利于萌发和幼苗发育的呢？
- 许多物种在干旱条件下发芽都有一个共同的特点：在果皮或种皮中形成水溶性的抑制剂。上次小雨并不能除去这些抑制物，因此萌发也不可能发生。一场大雨或连续降雨后，抑制剂被冲洗掉，种子就可以萌发；
- 抑制萌发的物质可能是一种特定的有机化合物，也可能是积累的盐。连续的降雨诱导萌发。

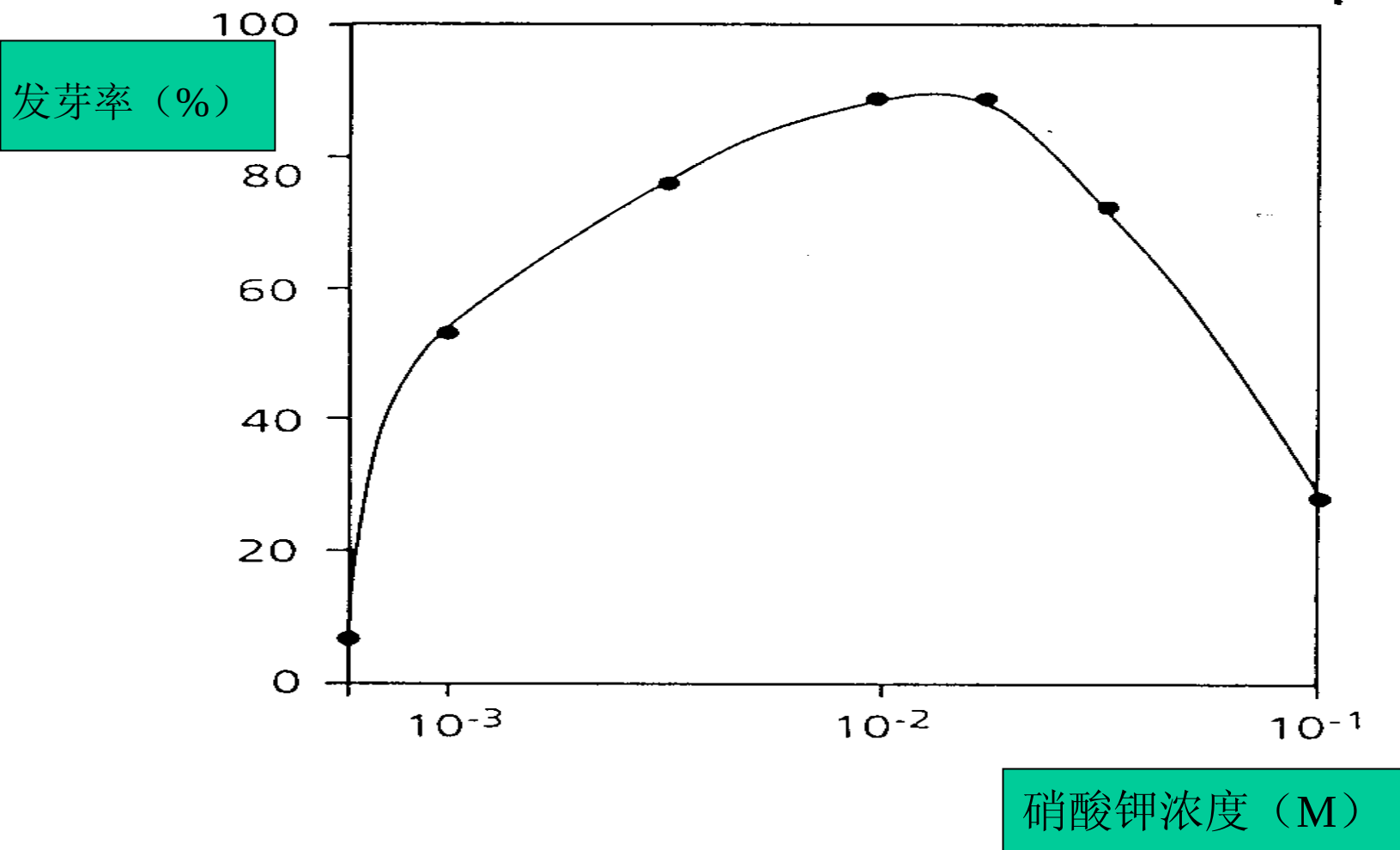


雨滴处理对落芒草发芽的影响。

A, B, C, D分别表示93, 72, 48, 24小时处理

2.3 硝酸盐的影响

- 许多种子的萌发需要硝酸盐的刺激（图）。
- 硝酸盐作为一种环境引发剂，其作用与蛋白质合成并无关系，因为种子中没有检测到硝酸还原酶的活性。确切地说，硝酸盐的作用是作为一种打破休眠的因子，尤其是草本和一些荒地植物。
- 为什么草本和荒地植物要用硝酸盐作为一种环境信号呢？硝酸盐的需求可作为一种差别检测机制，它与强制休眠中光、温度日变化的功能相同。在一个植物生物量很大土壤硝酸盐被大量消耗的土壤中，种子就处于低的硝酸盐环境，这样进入强迫休眠。当植物营养体受损时，矿化作用和硝化作用仍在继续，但植株吸收量下降。土壤硝酸盐含量增加到一定水平时，又可打破休眠。



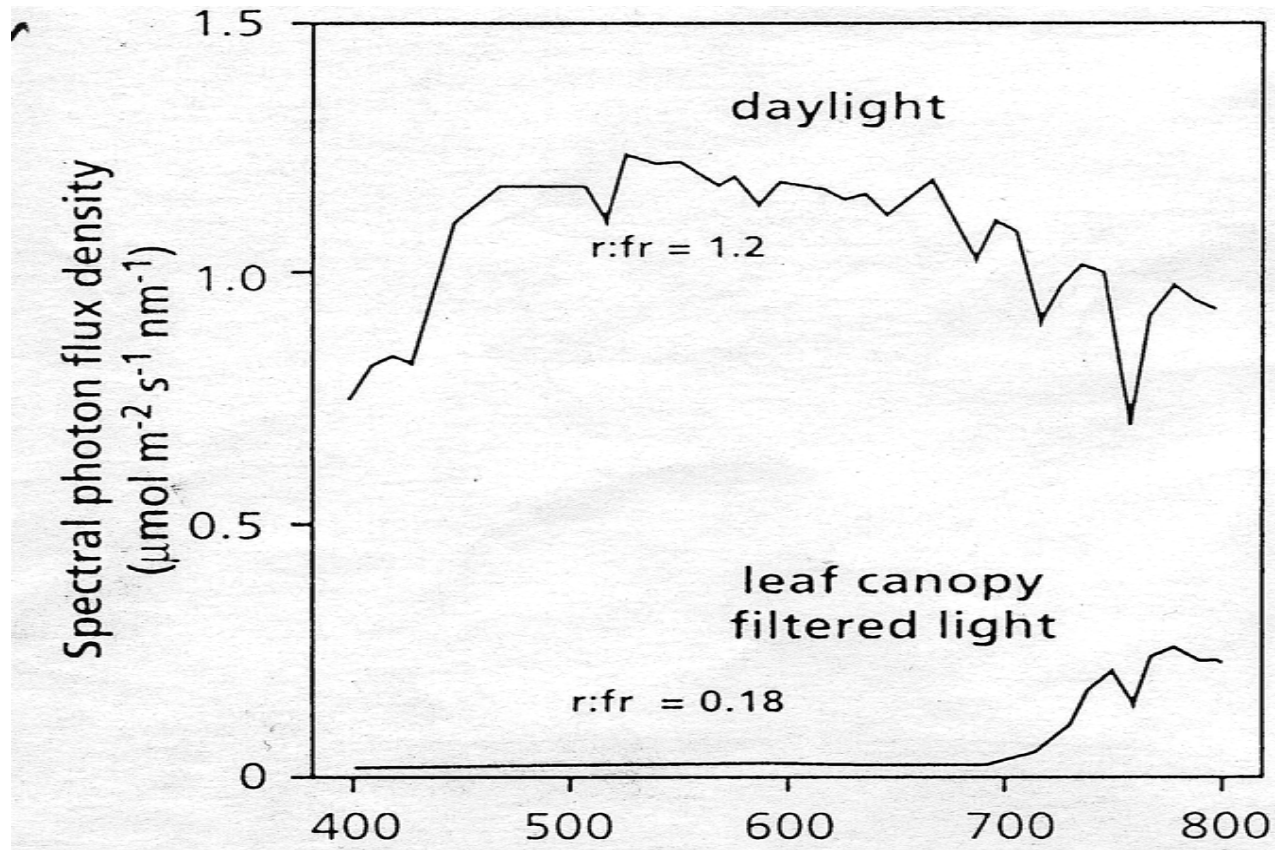
硝酸钾浓度与柳叶菜 (*Epilobium montanum*) 种子发芽率的相关图

2.4 其它化学信号

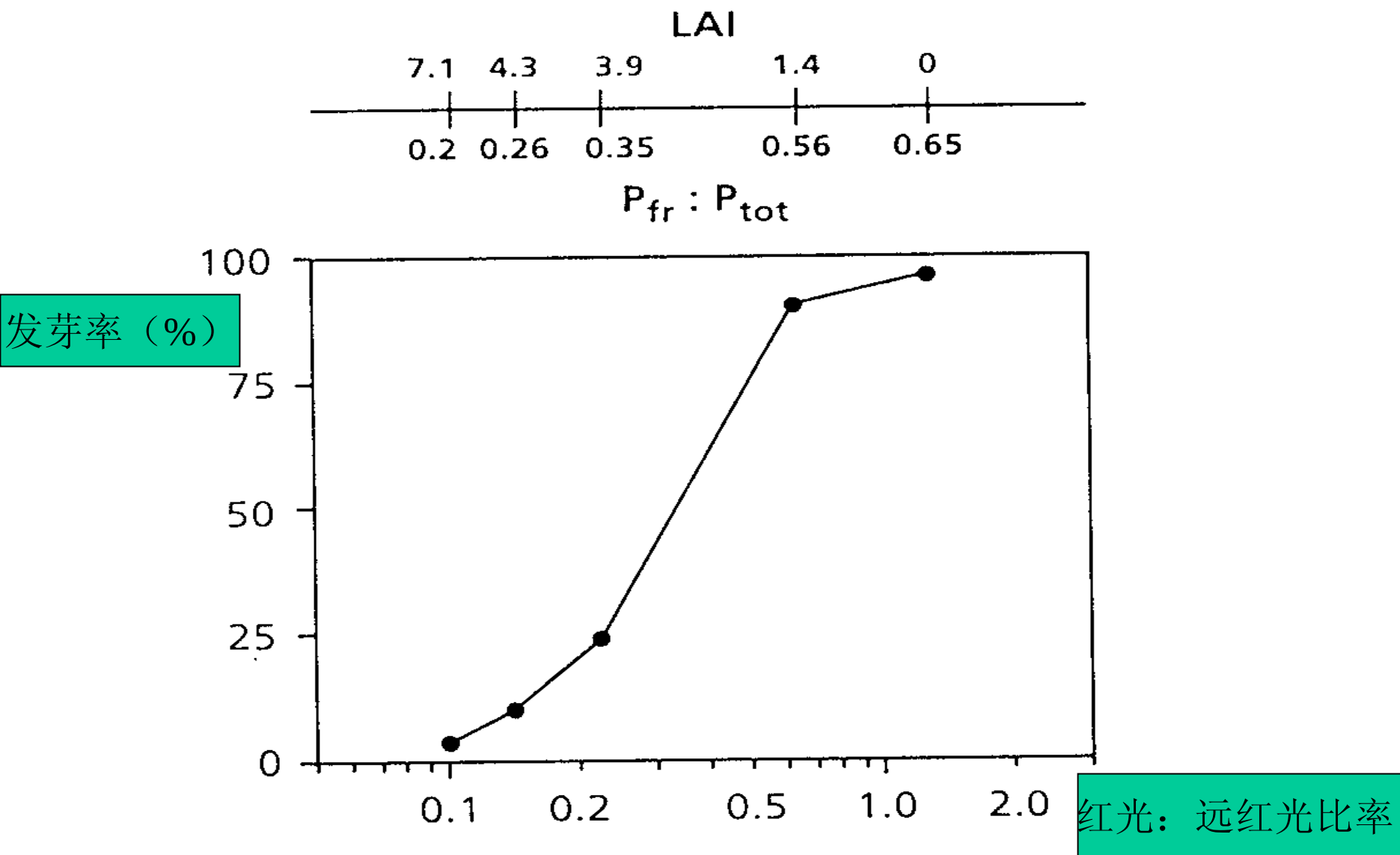
- 自然界的各类化合物对种子萌发均有诱导或抑制影响。土壤种子萌发的抑制通常不单是光或温度不适造成的。气体条件，如低氧和高二氧化碳等也起着重要作用。
- 一些化合物，如烟雾对萌发有诱导效果。在加利福尼亚荒地和英格兰沼泽及西澳地区，许多物种的种子露置在野生植物燃烧后放出的烟雾中，会迅速萌发。显然，烟雾中的化学物质能够启动萌发。这类烟雾化合物目前已商品化，用于提高西澳地区难萌发种子的发芽率和促进种子萌发以修复矿山。
- 烟雾中的一些化合物（如氨基酸和辛酸）在未发生燃烧的土壤中也存在，这表明种子利用化学信号作为一种机制，可用于检测植株发生的主要变化，正如种子对硝酸盐的反应能力一样。

2.5 光的影响

- 光是决定种子休眠的一个重要因素。种子对不同波长的光有反应。这些反应可以分为两种主要类型：短期和长期照光的反应。
- 自然条件下光有许多种，种子利用其中几种来调节休眠。光反应有三种主要作用。
 1. 深层土壤中种子萌发需光刺激。这些种子只有暴露在光下才会发芽。小种子中，这种萌发抑制机制很普遍。
 2. 消除土壤的干扰后，进一步打破种子休眠需要光。只有当翻耕土壤，种子露出土表接受阳光才会萌发。
 3. 植被扰乱后，由冠层改变的昼间光谱组成对种子的萌发也很重要。冠层下部与上部相比红光较少（图），红光与远红光的比率低，这就迫使许多物种的种子进入休眠（图）。



太阳光及经冠层过滤后的光的能量分布



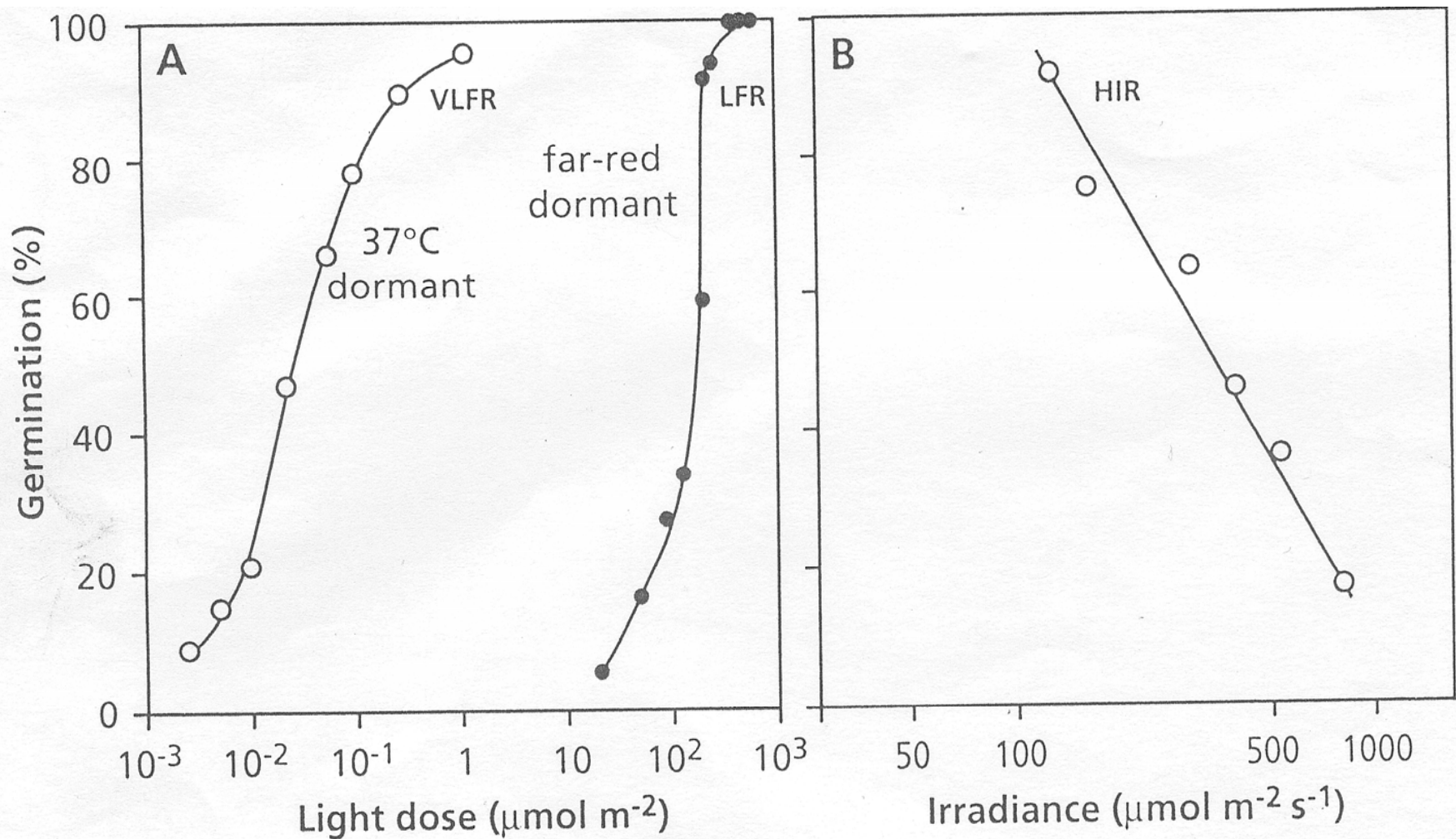
欧白芥不同密度造成的入射光不同红光与远红光比对车前发芽率的影响

光敏色素系统

- 对不同光谱成分的反应都涉及到光敏色素系统。休眠机制涉及到光敏色素的种子，打破休眠需要最少量的吸收远红光型 (P_{fr}) 光敏色素。红光与远红光比率高的光可促进 P_{fr} 型光敏色素的形成，而当种子露置于红光与远红光比率低的光下， P_{fr} 型光敏色素很少形成。
- 萌发所需的 P_{fr} 型的量决定于环境条件和种子休眠状况，物种间也存在着很大差异。
- 种子露置于光谱成分适宜的光下之后，如萌发被其它一些环境因子所抑制，则需要重新见光打破休眠。这是由于 P_{fr} 在暗中分解的缘故，这一机理也可用来解释为什么种子成熟时不需光，而脱落入土的种子则需光诱导萌发。

光的抑制作用

- 前述的光反应是指典型的低能反应（LFR），即反应只需较低的光量一些种子在特定的条件下打破休眠需光量很少（图）。这种反应称为极低能反应（VLFR）。
- 最近已分离出不同类型的光敏色素。利用缺失突变体，研究过这些光敏色素在植物发育中的作用。VLFR需光敏色素A，LFR需光敏色素B。
- 大部分种子萌发受光的抑制。这种抑制效应随辐射增强而增加，最大有效波长为710-720nm。这类反应称之为高辐射反应（HIR）。对光具有负效应的种子，即种子萌发见光受阻，其HIR强。
- 冠层下，种子由于受有效波长的日光照射，光敏色素的光稳态平衡和HIR对种子都很重要。因此，冠层的抑制效应要比单独光谱成分作用的效应要强。

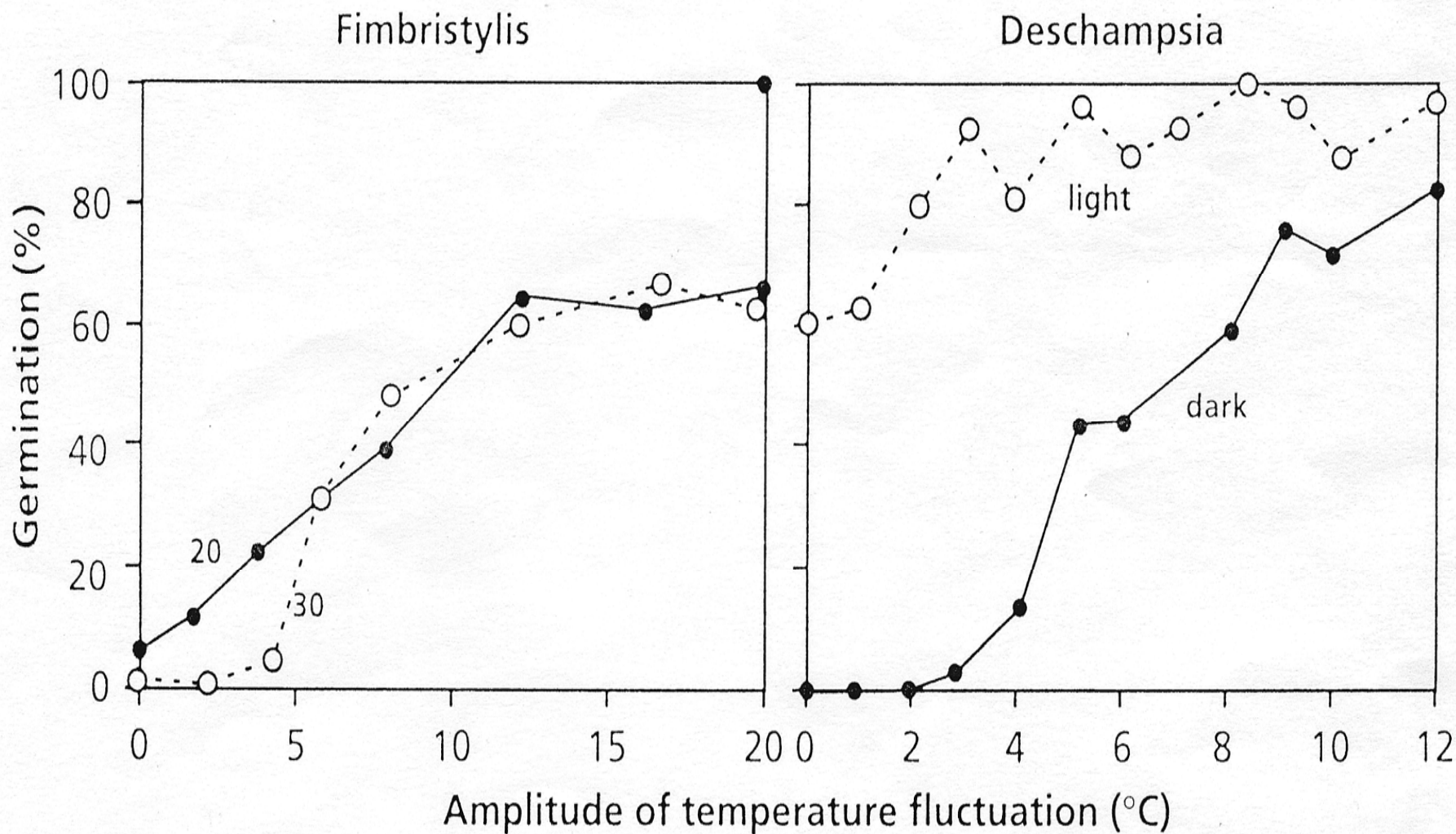


莒苳种子发芽的三种光反应

A, 37°C和远红光预处理种子对红光反应分别表现为极弱荧光反应 (VLFR) 和弱荧光反应 (LFR) ; **B**, 对日长的反应表现为强辐射反应。

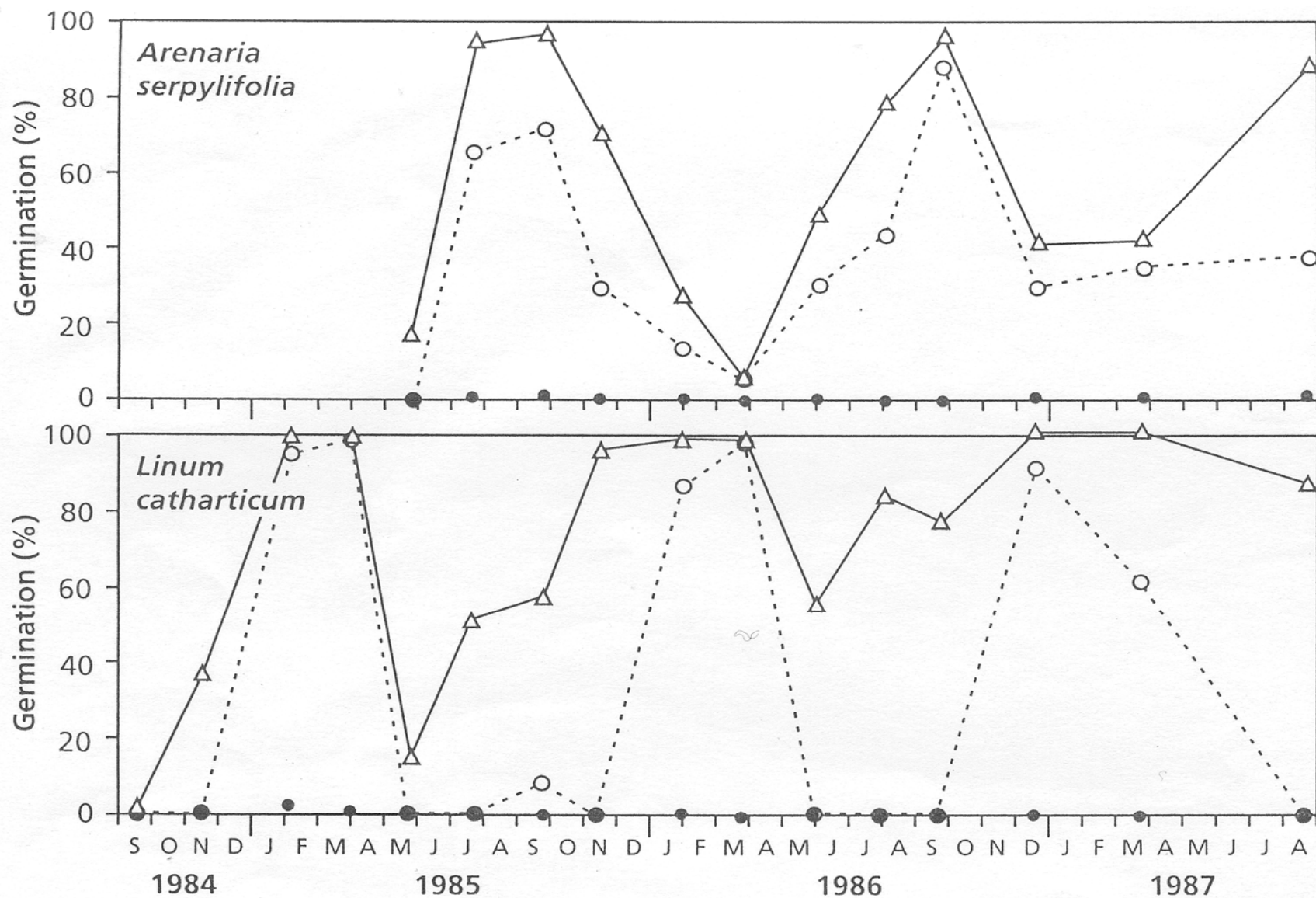
2.6 温度影响

- 1.温度昼夜变化控制着许多种子的休眠
- 强迫休眠可为温度变幅增加所缓解,这类反应与绝对温度无关,说明反应是温度变动引起的(图)。这一机制限制深层土壤中种子的萌发,因深层土壤中温度变异小。贫瘠土壤中,种子感受的温度变幅要比冠层下的种子大。因此,感受温度变幅的能力,可以用来检测土层深度和植被之间的差距。



发芽对周日温度变化范围的反应。
左，在平均温度为20℃和30℃下需光的稻田杂草飘拂草；
右，光和暗下的发芽

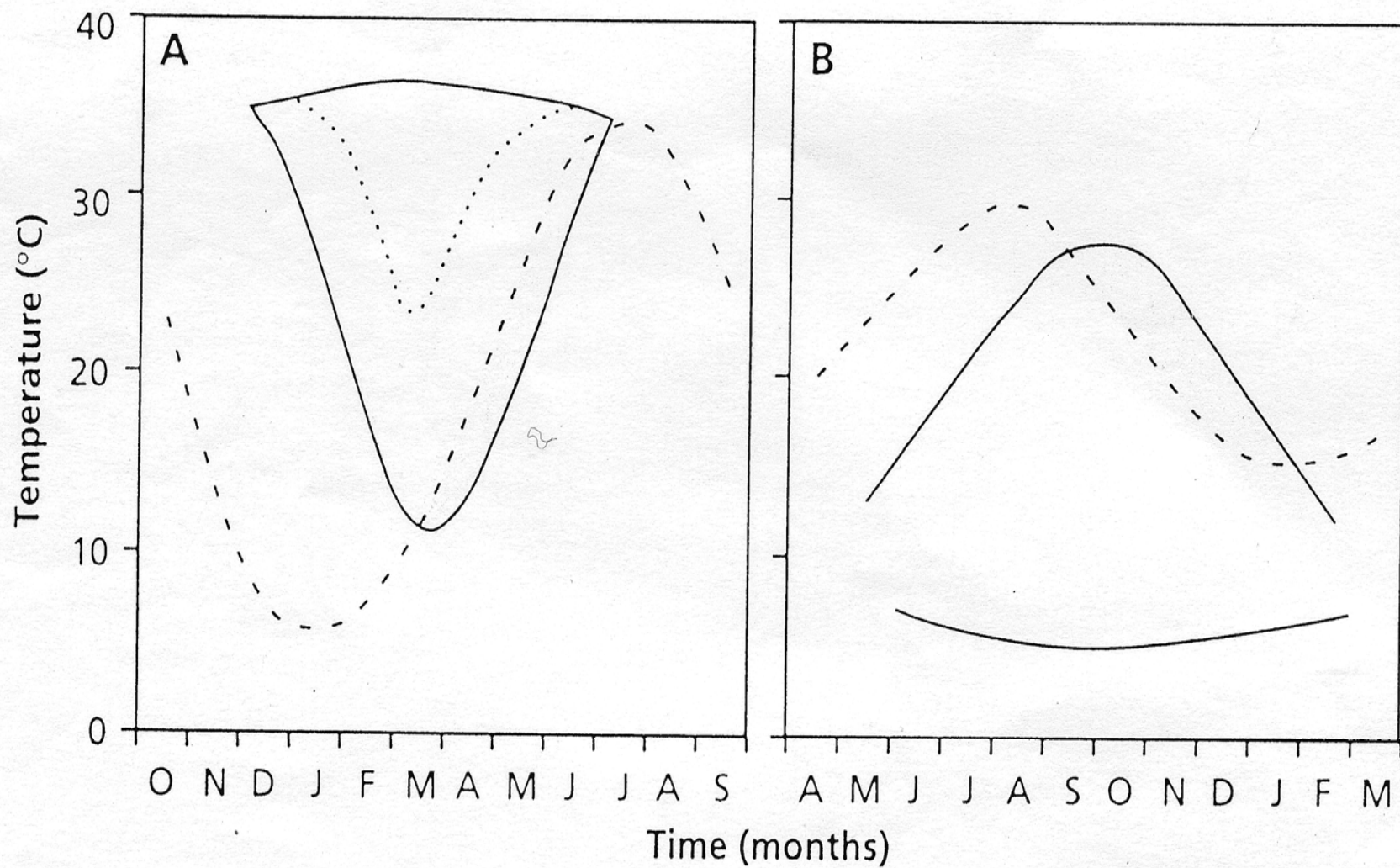
- 2.种子萌发的温度范围是种子休眠程度的一个指标。
- 若温度范围窄，则种子休眠程度强；宽则休眠程度低或无休眠。
- 3.萌发种子露置时的温度是决定缓解或诱导真正休眠的主要因素。
- 在温度呈季节性变化的气候条件下，主要有两类反应：：
- A, 夏季一年生植物，秋天形成种子春天萌发。吸胀种子长期（1-4个月）露置在低温（近4℃）下可打破休眠；这一过程称层积作用或冷驯化。在许多物种中，次生休眠很大程度上受夏季高温的诱导，从而导致休眠程度发生很大的季节性变化（图）。
- B, 冬季一年生植物。相对较高的温度可解除休眠。在这种情况下，低温会诱导休眠。这种季节性的休眠，限制种子在秋天萌发。



在白垩土草地中埋藏不同时间后出土的种子在实验室条件下的发芽。

蚤缀 (*Arenaria serpyllifolia*)，一年生冬季植物；

亚麻 (*Linum catharticum*)，春季发芽的两年生植物。实线，暗处发芽；虚线，光下发芽。



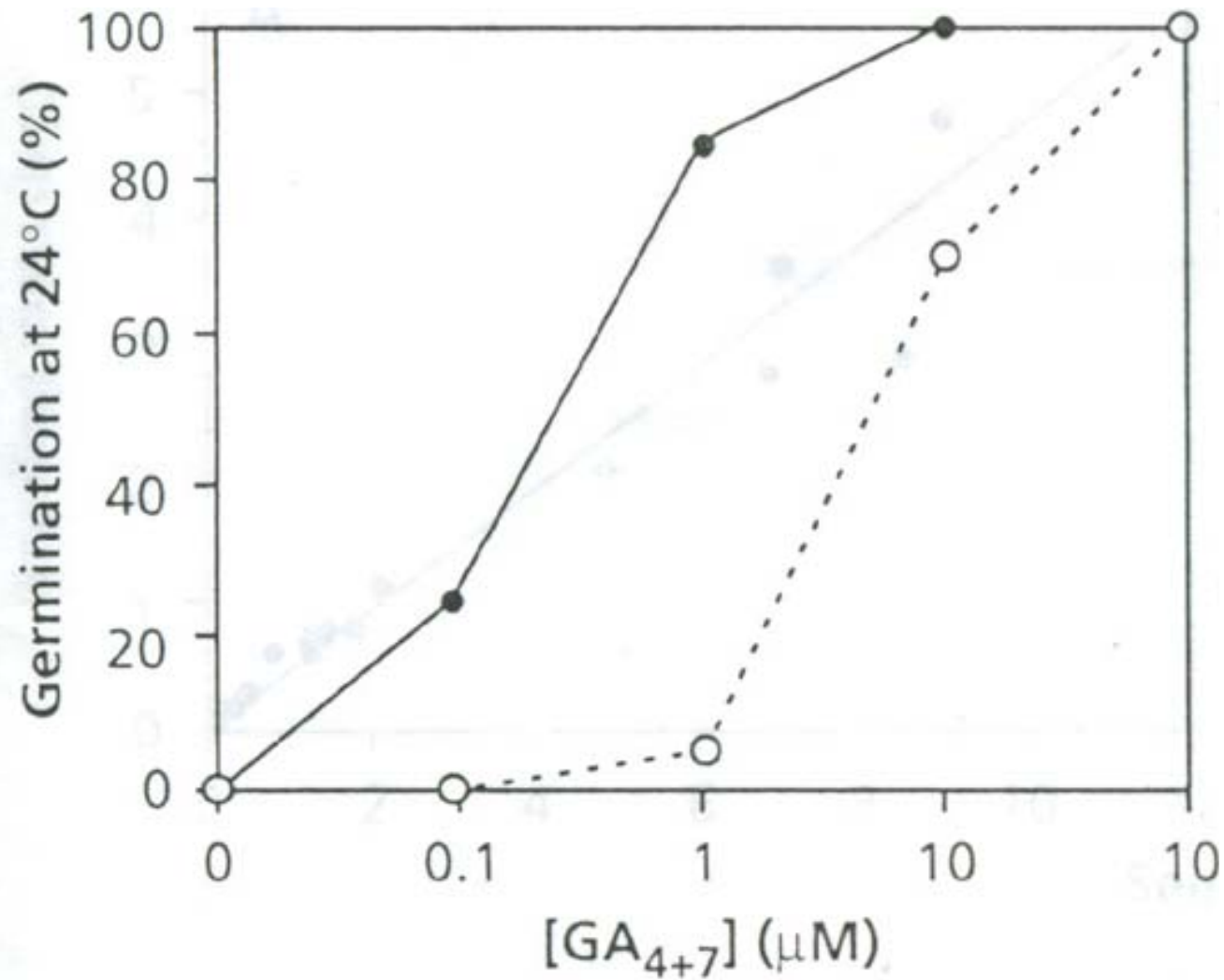
自然条件下发芽对温度反应范围的变化。

破折线表示田间的平均日最高温度；

连续线表示光下发芽的温度范围；点线表示暗处发芽的最低温度

2.7 休眠生理学

- 有关休眠机制已有许多研究，尤其是种子休眠的调控和植物激素对萌发的作用。但直到激素合成缺失突变体或降低激素敏感性的突变体获得后，才有很大进展。
- 种子在母体上发育期间，其脱落酸（ABA）含量增加。脱落酸与抑制早熟萌发、贮藏蛋白质的合成、抗旱性形成及初生休眠的诱导有关。
- 初生休眠的诱导和解除涉及到ABA含量和激素敏感性的变化。赤霉素（GA）也与解除休眠有关。生理休眠的解除一般伴随着GA敏感性增加，而强迫休眠的解除则涉及GA的重新合成（图）。GA诱导水解酶的合成，这些酶水解贮藏的碳水化合物，尤其是胚乳细胞壁富含的半乳甘露聚糖。细胞壁水解减少胚乳层的阻力，使胚根能突破种皮而萌发。
- 土壤中种子次生休眠的诱导会使GA的敏感性下降。GA敏感性的变化体现在对环境刺激的敏感性反应上，环境刺激物促进GA的合成，从而打破强迫休眠。



赤霉素浓度对拟南芥GA缺乏突变体在暗处24℃下发芽的影响

2.8 种子发芽和休眠生态学的几个问题探讨

- 控制休眠的环境因子可能会产生的生态影响,这些环境信号使种子萌发具有一定的时间性,从而使幼苗的存活及此后的生殖生长有最佳的条件。
- 从萌发信号的作用上看,一般演替早的物种在光、昼夜变温、硝酸盐及其它化合物的干扰下发育最佳。缺少这些信号,这类物种的种子就长期保存在土壤中,且可以保存十至上百年,直至下一个干扰产生。相反,演替迟的物种具有常规形成的短命种子,且其休眠机制差。因此,这些物种在种子库中比较少。
- 种子库中的种子生活力随着时间的推移而下降。

表 10-1 控制休眠的许多机制中可能的生态学信号

休眠类型	环境因子	生态学作用
强迫休眠	光	距离探测
		检测土层深度
	昼夜温差	距离探测
		检测土壤和水层深度
生理休眠	硝酸盐	距离探测
	种皮中的抑制剂	检测可利用水
	烟雾信号	对火产生反应
	季节性温差	检测季节适应性
	硬种皮	对火产生反应
		及时传递危险信号

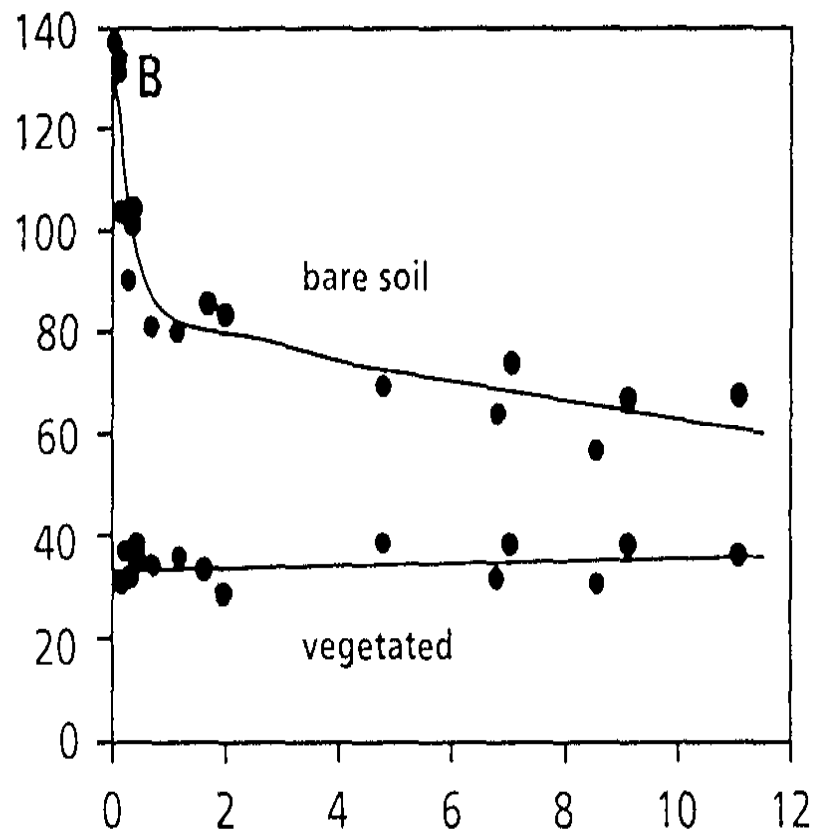
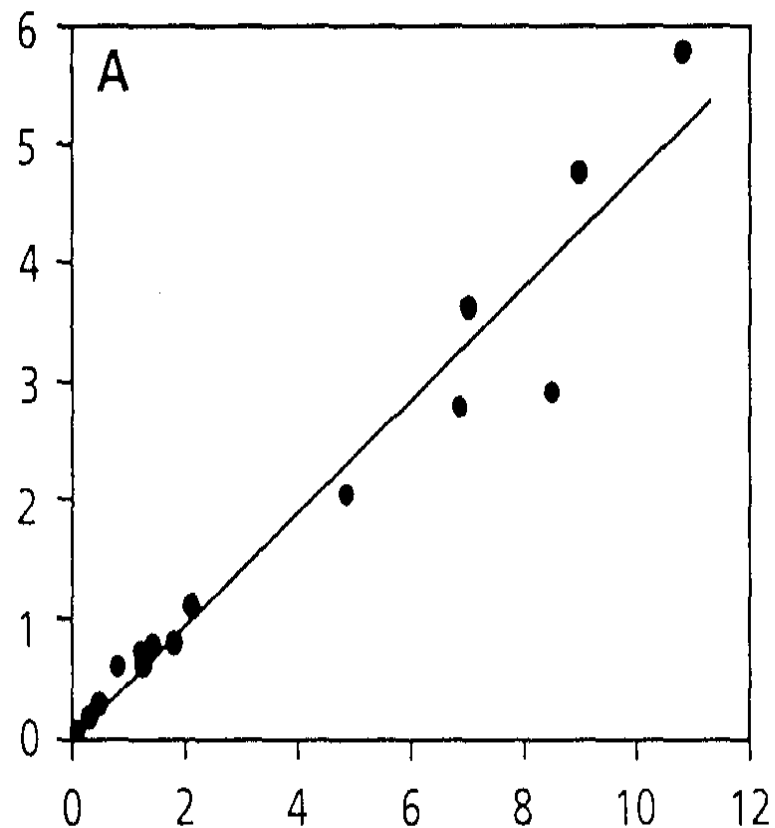
3 发育阶段

- 幼苗期，植物生长迅速，但对环境胁迫和竞争的反应最为脆弱。
- 青年期，形成防御和贮藏源；
- 生殖生长期(激素代谢调控)，形成生殖器官
- 在这些发育阶段中，植物对环境的反应不同，物种的阶段转变时间和激发物也大不相同。一年生植物生殖生长阶段转变很快，而多年生植物营养生长期长，有时需很多年。
- 它们的生理差异是什么？如何适应环境？

3.1 幼苗期

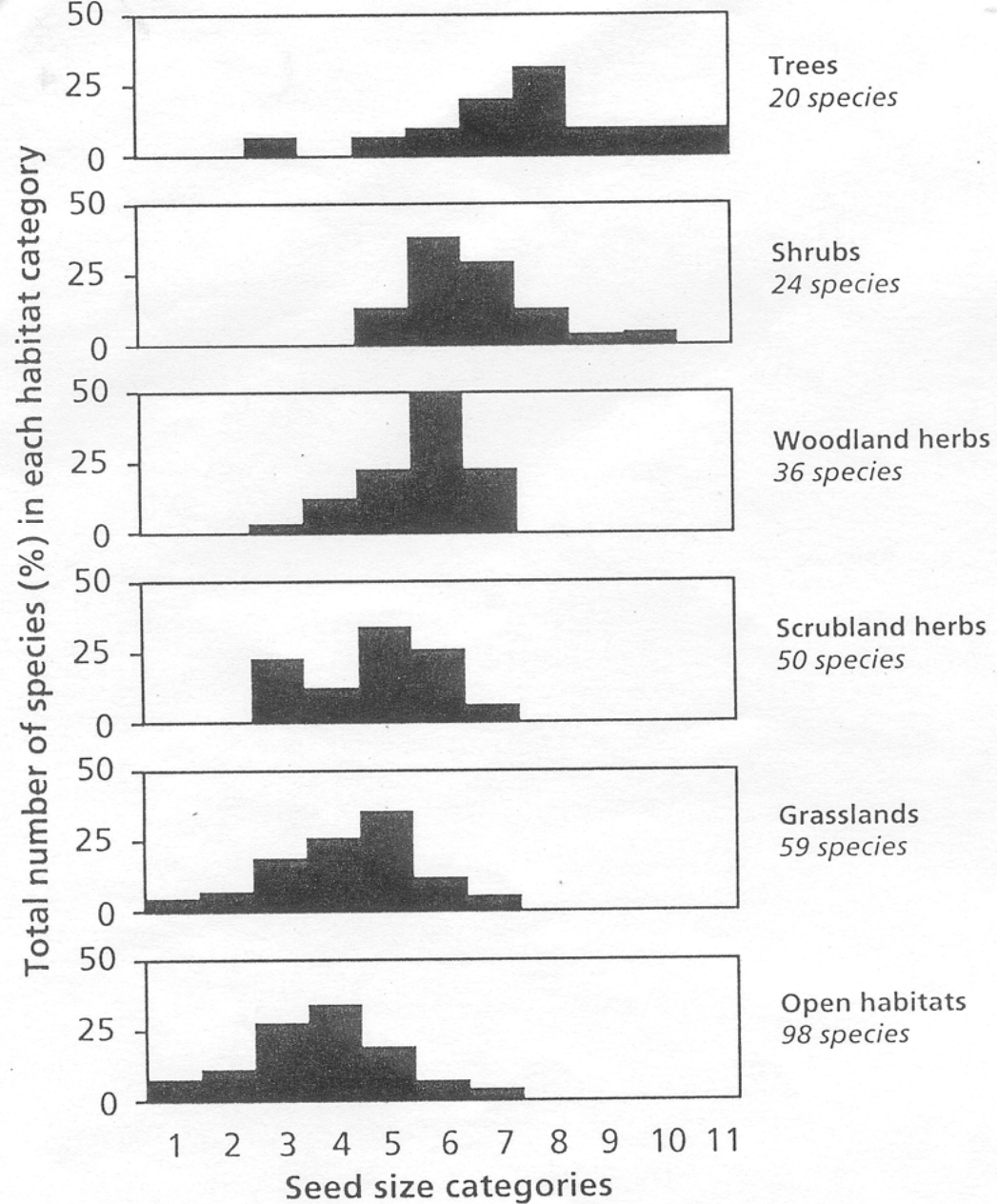
- 幼苗对生物和非生物胁迫很敏感。由于根系小，幼苗在较轻的胁迫下就会受害，这样，对根系快速伸长的选择作用很强。大多数植物死亡发生在幼苗阶段，这是由环境胁迫、竞争、病菌及杂草互作效应引起的。大多数物种以贮藏或防御上最少的分配达到适应环境的需要。
- 种子大小对幼苗的绝对生长率和最初大小起主要作用（图）。种子小,用于幼苗初始生长和生活的贮藏物少（图）。、灌木及林区草，幼苗阶段经强烈竞争，通常形成较大的种子。，对于特定的生殖分配，种子大小和种子数量之间明显存在着一定的平衡，小种子有利于密集植被中生存的物种。
- 大粒种子的贮藏物对维持其呼吸是必需的。种子大小与遮荫下植物存活之间存在着显著负相关（图9-15）。

幼苗生物量 (mg)



种子生物量 (mg)

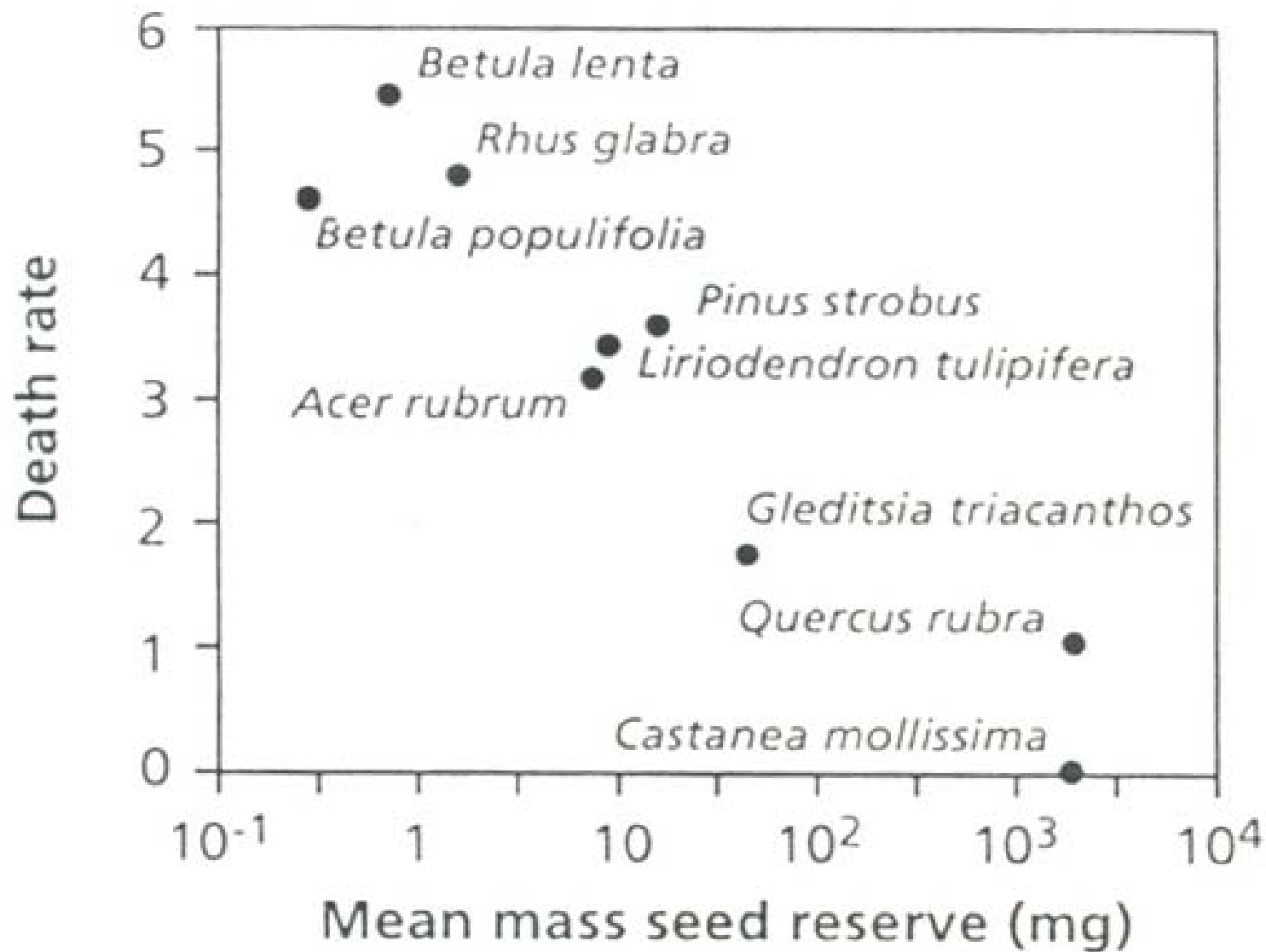
草原多年生植物种子的生物量与幼苗（出苗时间 $<12\text{h}$ ）生物量、生长在温室有植被和裸土的幼苗相对生长率间的相关性



不同生态组群植物种子大小的频率分布

•3.2 青年期

- 植物从贮藏物质最少的幼苗阶段逐渐向青年期过渡，青年期积累一些贮藏物使植物能抵抗不良的环境条件。青年期的长短及贮藏物积累的多少，植物间存在着很大差异。极端的情况是，白藜发芽后，在子叶阶段即可诱导开花；而一些树木在进入生殖阶段需要生长十几年。这种生殖阶段的转变一般是由激素调控的。
- 一年生植物分配给库的营养物相对较少，而多年生植物则主要是贮藏养分和碳水化合物，大部分养分分配给库而不是分配给叶，这可部分地解释多年生植物生长率慢的原因。



九种北美树种的死亡速率与种子贮备物之间的关系

3.2. 1二年生植物进入生殖生长的条件

- 二年生植物在贮藏库积累有足够的养分转入生殖生长阶段前，一直进行营养生长。与一年生植物比较，二年生植物一年中大部分时间都在生长和积累养分，因此它们能形成更多的种子。二年生植物若贮藏物量少，不足以诱导开花，如在低光照或养分少的情况下，其生长期会超过两年（表）。通常，发育阶段之间的转换与植株大小（相对植物年龄）的关系更为密切。因此，二年生植物这一概念并不确切，以单稔多年生植物称之更为合适，它是指一旦过渡至生殖生长阶段，生命循环就结束的植物。

根出叶的矛叶薊在二月份从大田移至长日培养室后的开花概率

处理	开花率 (%)	筛选前的平均时间 (天)
无养分	25	45
有养分	80	40

3.2. 2 青年期和成年期的性状差异

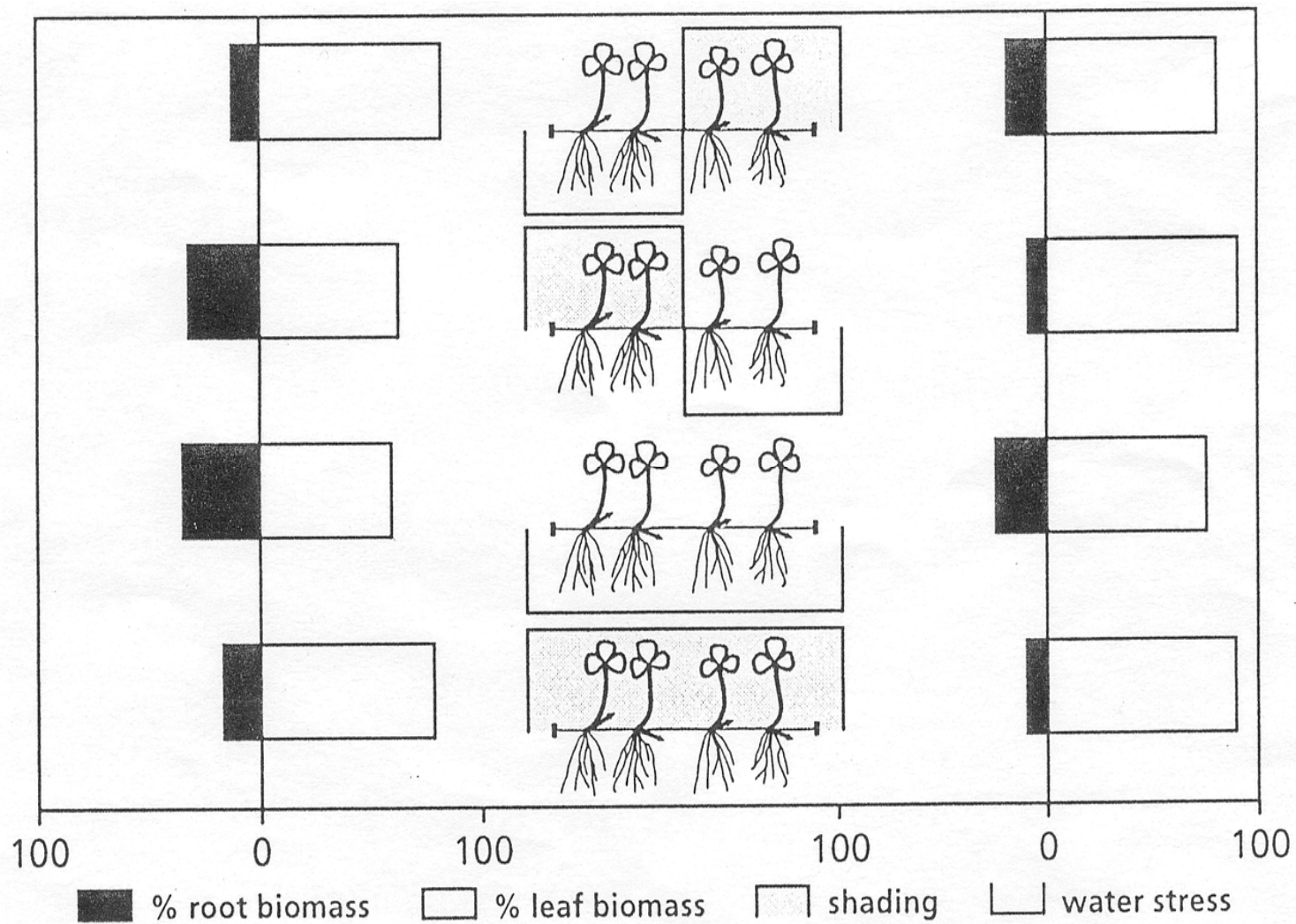
形态与功能上的差异;
金合欢:青年期的叶片具有较高的光合速率及呼吸速率, 但水分利用率及叶片保水能力低。青年期叶片的这些特性促进生长, 而假状叶的形成(成年期)更有利于对环境胁迫的耐性

夏威夷不耐荫林木 Koa 的成年期假状叶、青年期二回羽状叶的解剖结构和化学成分及其气体交换特性

参 数	青 年 期 二 回 羽 状 叶	成 年 期 假 状 叶
CO ₂ 同化的光饱和点 (μ m o l m ⁻² s ⁻¹)	11.1	12.1
CO ₂ 同化的光补偿点 (μ m o l m ⁻² s ⁻¹)	0.8	0.5
气孔导度 (m o l m ⁻² s ⁻¹)	0.4	0.3
蒸腾强度 (m m o l m ⁻² s ⁻¹)	7.5	6.9
水分利用率 [m m o l C O ₂ (m m o l H ₂ O) ⁻¹]	1.3	1.5
光饱和点时的内部 CO ₂ 压 (P a)	28.2	27.4
碳同位素分配 (%)	19.7	18.0
叶片水压 (M P a)	-1.2	-0.9
叶片中氮含量 ((m m o l g ⁻¹)	2.1	1.7
光合氮利用率 [m m o l C O ₂ (m o l N) ⁻¹ S ⁻¹]	0.24	0.20
碳/氮 (m o l m o l ⁻¹)	19.3	24.6
每单位面积上叶片生物量 (k g m ⁻²)	0.14/0.10*	0.24/0.51*

3.2.3无性繁殖

- 许多植物，如草本和根芽类树木，有多个结构单位组成，每个单位都有芽和根系统,可以营无性繁殖,这是一种生长方式，无需经生殖和形态建成就可形成生理上独立的个体。
- 在有性繁殖不可能的条件下，无性繁殖是一种维持特定基因型的有效机制。但平衡的结果是，在长期的进化中，无性系缺乏遗传多样性。
- 无性系作为一种机制，植物藉此可以在不同的环境下生长。例如，无性繁殖新长出的植株，可利用母体的养分进行营养生长。（图）。
- 无性繁殖体之间可进行营养物质的交换。环割中断韧皮部运输，只剩完整的木质部运输,遮荫的无性繁殖体尽管韧皮部连接完整，形成的芽和根仍比对照少，而生长在旱地的繁殖体不受此影响。这一试验证实，碳水化合物可以从见光的繁殖体运至遮荫的繁殖体。
- 产生营养繁殖的发育过程在植物种间存在着差异。



两种三叶草根和地上部生物量的分配百分率

3.2.4 热带树木叶片发育延迟转绿的原因

- 许多热带雨林中的耐荫物种在叶片伸长期，最初形成的叶片有白色、红色、蓝色和淡绿色，即叶片中叶绿素含量低。转绿延迟在耐荫植物中很典型。转绿是所有绿叶具有的特征，即使是在成熟植株上，从青年期向成年期转变，叶片转绿模式也存在着明显差异（表4）。
- 叶片在光补偿点下表现为转绿延迟，直至叶片充分伸展。当叶片充分伸展后，由于与叶绿素发育有关的代谢活动速度高，暗呼吸速率也就很高。叶绿素的完全发育在叶片完全伸长后可能还需30天。
- 转绿延迟存在一种代价：在叶片伸展期，转绿延迟的物种光照吸收量只占最大值的18-25%。转绿延迟有何优点呢？
- 转绿延迟是幼叶减少食草动物侵食的机制。因此，转绿延迟虽表现出潜在碳的损失，但降低了由食草动物引起的碳损失。

完全伸展后 4-6 天和完全伸展前 3 天期间幼叶的被取食率*

物种	叶片数	伸展期	伸展后
赛金莲木 (<i>Ouratea lucens</i>)	274	3.08	1.63
牛栓藤 (<i>Connarus panamensis</i>)	179	0.22	0.03
木瓣树 (<i>Xylopia micrantha</i>)	90	0.57	0.01
<i>Desmopsis panamensis</i>	262	0.75	0.27
番茄枝 (<i>Annona spraguei</i>)	204	0.37	0.08

*观察值用每天被取食的百分率表示，且在 $P < 0.01$ 水平下均显著

在遮荫和见光环境下白化幼叶和绿色幼叶假定的碳预算量

环境	叶色	CO ₂ 同化 (碳获取)	取食 (碳损失)	净碳量* 获取/损失
见光	绿色	高	高	+++
	白色	低	低	—
遮荫	绿色	低	高	——
	白色	低	低	—

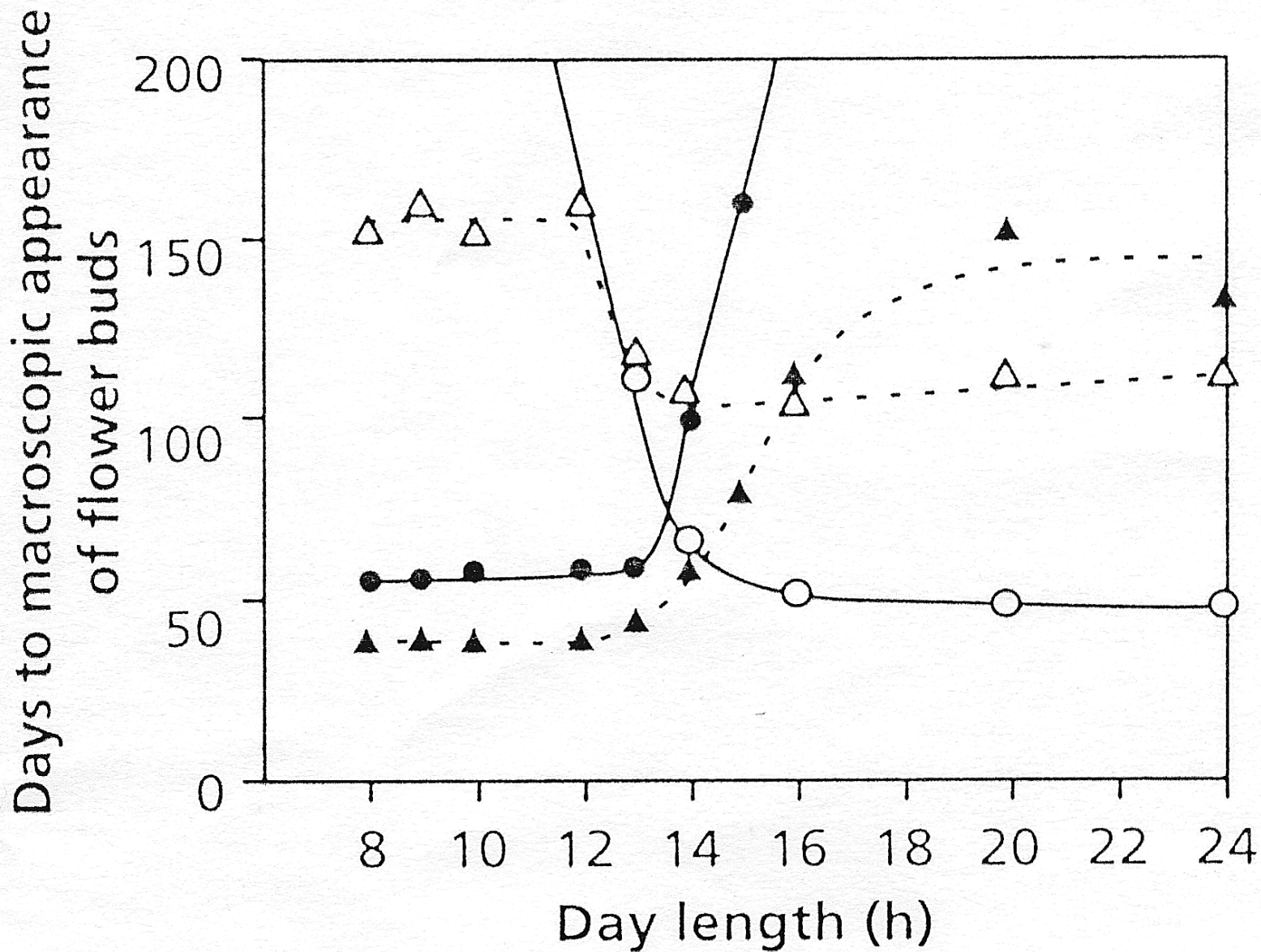
*正号表示此期获取的净碳量，负号表示损失的净碳量

•3.3 生殖生长

- 一些植物在白昼长的春季开花，而有些植物在白昼短的秋天开花。
- 植物如何识别春季和秋季呢？这取决于物种本身，植物可利用日长或温度作为环境信号。起源于温带地区的许多植物利用日长和温度的组合信号可区分春季和秋季。对植物定时机制的理解，可以有铲调节其营养生长和生殖生长，从而使植物的生长发育进程满足人们的需要。

3.3.1 识别日长定时：长日植物和短日植物

- 环境信号在许多物种启动开花中起关键作用。短日可促进开花的秋季植物即短日植物和长日促进开花的春季植物即长日植物。在南方有短日生态型，而北方则有长日生态型。需一定日长或许是质的要求，这意味着植物见光时间少于1天就不能开花。也可能是量的要求，这意味着植物露置在适当日长下，开花更快（图9-17）。
- 通过用白光或红光中断暗期的试验很早就明确了是暗期长度决定着植物的日长反应。
- 成熟叶片才能识别光周期。老叶抑制开花诱导。如果将一种已受光周期诱导的植株嫁接至一未受光周期诱导的植株上，则两种植物均能开花，这表明，存在着一种信号可以从诱导植株转移至嫁接植株。赤霉素和乙烯可诱导一些长日植物开花，相反脱落酸则抑制其开花。短日植物矮牵牛中，ABA既可促进也可抑制开花，这要取决于ABA是在14小时暗期诱导之前还是之后加入。
- 由于光周期中断在不同的暗期对开花的诱导或阻止有不同的效果，植物中存在一个可调节的节律为24小时的生物钟。这一生理钟在一些夜间叶片合拢的植物中及其它许多生物过程中也起着作用。生物钟可能控制着植物对 P_{fr} 的敏感性。



荧光22℃下生长的四种植物花蕾发育与日长的关系。

实心圆，紫苏（定量性短日照植物）；实心三角，秋英（数量性短日植物）；
空心圆，天仙子（定量性长日植物）；空心三角，鞘蕊花（数量性长日植物）。

3.3.2 感温定时：春化作用

- 季节性气候中，日长的变化与温度的变化一致。整株植物或种子露置在一定温度下可诱导开花。有关温度诱导开花的研究成果大部分可归功于前苏联植物学家李森科（Lysenko）。低温引起的生理变化叫春化作用（vernalization，拉丁文意为春季）。
- 春化作用通常对于冬小麦及冬季一年生的作物是必需的，这些作物冬季以幼苗的形式存活。
- 春化作用要求营养体识别低温。冷处理可能诱导出一种物质，降解在秋季短日期间积累的化合物，而这种化合物抑制开花诱导，它可能是ABA。同时，植物会形成一种促进开花诱导的化合物，这种化合物最有可能是GA。
- 环境信号促进开花的生理生态学知识有实践上已有很多应用。通常，只在特定季节才可见的许多花，现在全年中都可见到。在生态学试验的基础上，荷兰花卉工业已成为园艺上一支蓬勃发展的主力军。

3.4 结实

器官间的养分分配

分配给生殖生长的物质在物种之间和不同环境条件下存在很大差异。

生殖生长的最适分配，这一过程直接控制着植物的适应性。植物在环境胁迫或与周围植物竞争得到养分后，留给生殖生长的养分相对就较少。当气候条件不利于授粉者或不利于植物形成花粉时，生殖生长分配比例低。种子形成既受授粉限制也受矿物质养分限制。物种间营养物质分配给生殖生长存在很大差异。通常，一年生植物和其它短命植物分配的比率要比长命多年生植物多，这表明生殖器官与促进成活或生长的营养性状间存在着一种平衡。

雌雄器官间的养分分配

- 养分分配给雌性器官，被认为是生殖生长中最有价值的分配，这是因为种子形成需要大量的碳及其它营养物质。雌雄异株植物的雌性个体在有效水低的情况下不形成，雄器官中氮含量是引起雌雄同株个体生长慢的原因。在营养生长阶段，车前草的雌雄同株表现型与只具雌器官的个体，生长速率和光合特性相同。自然条件下，生长在养分充足的地方时，雌株的生殖能力就会高出3-5倍。

源库关系

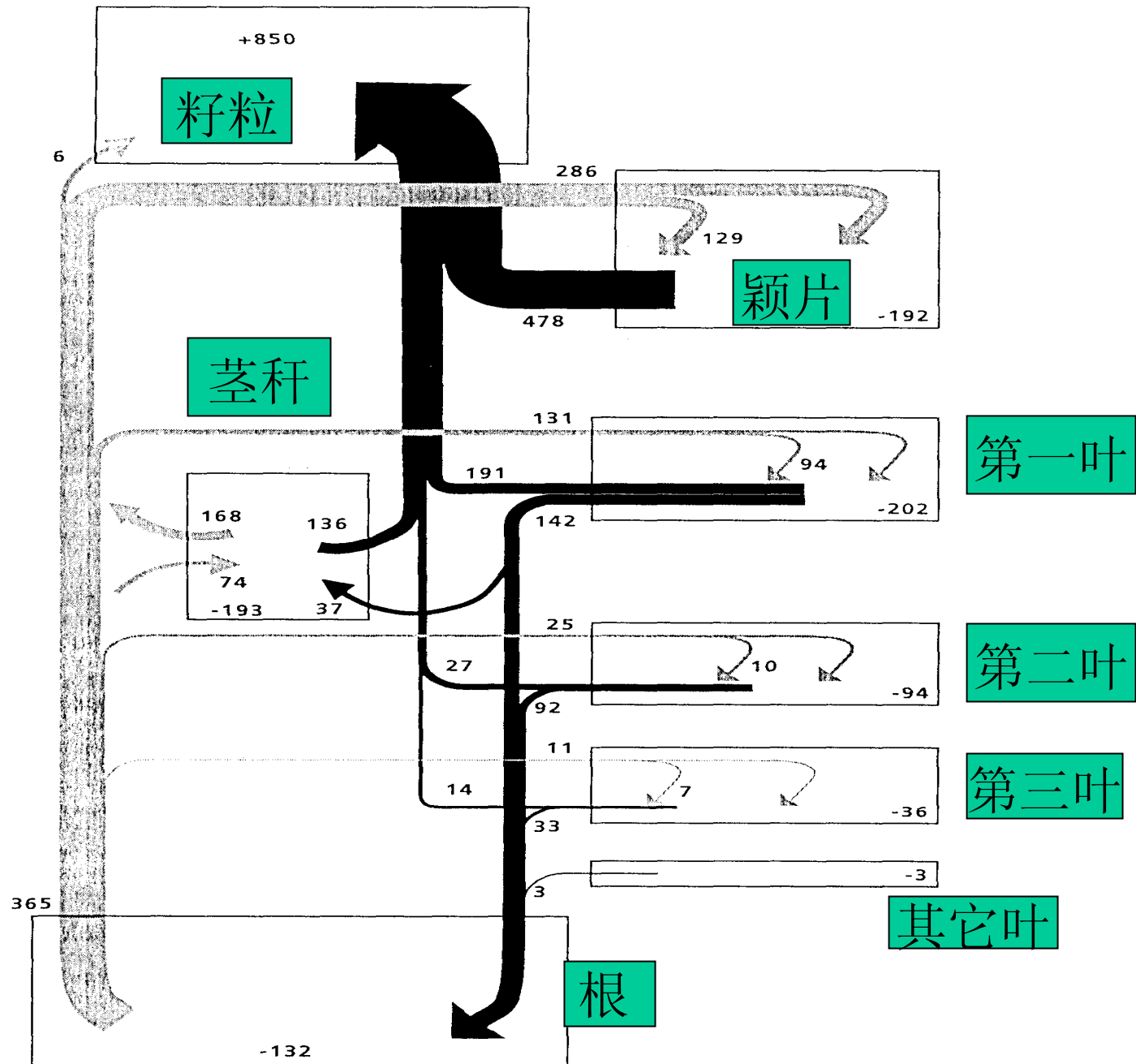
- 生殖生长消耗的能量有相当一部分由花期叶片的光合作用提供。禾谷类作物，籽粒形成需要的光合产物，有75%以上是花期旗叶提供的。旗叶光合速率高，则与其相邻的生殖器官库强。当营养叶被动物取食，旗叶中向营养器官转移的光合产物增加，而毁坏旗叶则其它叶片中的碳向花中运转增加。因此，支持生殖生长的每片叶的功能取决于整株植物对全碳的需求和供应。作物产量的最大进展来自高收获指数育种。禾谷类可通过筛选矮秆品种（GA敏感性或含量低）来获得。这样育成的作物光合能力并未提高。

衰老过程

- 开花后，由韧皮部运输的营养物质从衰老的叶和根中运往发育的果实。植物衰老是一种有序的受激素调控的发育过程：有序的细胞死亡。它是植物完整发育的一部分，受环境因素的影响。ABA和乙烯促进衰老，而GA和CTK延缓衰老。
- 叶片衰老期由一系列特定基因诱导和调控。叶片衰老早期的症状是叶绿素受损，从而引起叶片发黄。Rubisco和其它叶绿体蛋白质被蛋白酶水解，游离氨基酸经韧皮部输出。线粒体中的蛋白质在最后阶段水解，运输营养物质的导管组织最后衰老。核的降解活动也是衰老必经的过程，发生相对较迟。氮化物与其它经韧皮部运输的化合物一样，重新分配。

衰老与物质运输

- 通过韧皮部运输的动力，一些物质从衰老叶片转移至根部。
- 小麦营养器官中氮素的损失及氮从这些器官运至籽粒的路径见图。
- 氮经韧皮部和本质部在叶片和根中连续循环。氮从衰老叶片经间接方式运输至发育籽粒，表明可能存在着长距离运输方式。木质部汁液移至木质部导管，降低静水压梯度。



花后15天小麦植株中氮的运输

•3.5 种子落粒

- 通常种子通过物理（即硬种皮）或化学（如生氰糖甙等有毒物质或消化酶特定抑制剂）方法进行自我保护。
- 植物许多特性都与种子落粒性有关（如水生植物的飘浮特性，槲寄生种子的粘附物确保种子附着在寄主的枝条上，弹跳结构、羽毛及翅膀等利于随风传播的结构）。

•3.5.1 落粒机制

- 蹦裂或弹跳种子的落粒发生于许多植物中。这种落粒机制对农作物而言是不希望有的，因其会引起收获期间种子散落和损失。这种机制可使热带雨林中的豆科树木种子传播至远于50米的地方。
- 生殖结构不变干也会引起组织压力。组织压力也反应了组织的水分关系。也就是说，生殖结构中个体细胞的水分关系差异很大，从而引起组织压力。逆境或风引起临界值改变，从而引起生殖结构的破裂和种子飞出。

•3.5.2 相关的生活史

- 植物与脊椎动物的关系密切:脊椎动物以种子为食，消化并传播种子。
- 大约在300万年前，石炭纪现代苏铁科植物的祖先形成的鲜果是主要爬行动物的食物，并借其传播种子。
- 许多物种（如金合欢）形成富含液体的形态结构：假种皮或油质体，使种子可经蚂蚁传播。
- 蚂蚁将种子运至它们的巢穴，埋藏种子避免火烧。

结语

- 植物从发芽开始，无论是成株还是种子，都要持续感受环境信息。环境信息很多，起源于不同环境的植物利用不同的信息。在生长阶段后期，植物对营养生长向生殖生长转变的环境条件与开花时间的识别相似。
- 发育阶段也发生着有序的变化，环境因素起重要作用。例如，叶片衰老是细胞有序死亡进程中的一部分，低辐射和限制氮供应可促进衰老。叶片从青年期向成年期转换也是有序的。
- 一旦开花，植物就需要授粉动物来形成种子。植物通过嗅觉和视觉信号来吸引这些授粉者。随后形成的种子与母体紧密相连，但也存在确保种子散落较远距离的机制。其中一个生态生理机制就是植物种子的迁移。其它一些机制要求贮藏物质向油质体转移。蚂蚁既散播种子又掩埋种子，因此，种子在火灾中很安全。存活种子继续休眠直至感受到有利的环境信号，生命循环才继续。
- 植物在整个生命过程中都要感受环境信息，并需要这些信息来明确生命循环的几个步骤将发生什么。现在我们已对环境信号和植物反应有所了解。但还缺乏对连接环境信号和植物反应信号的传导途径的了解。