

第8章 生长与分配

1 前言：什么是生长？

植物生长是许多生理过程相互作用的结果，包括光合作用、长距离运输、呼吸作用、水分关系和矿质营养等。前已述及，这些生理过程可能受植物生长速率的调控，那么这里所讲的植物生长，其确切含义是什么呢？生长是指干物质、体积、长度或面积的增加，通常指细胞的分裂、伸长和分化。然而，干物质和其它参数在增加上也许不同时进行。例如，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。另一方面，块茎的干物质增加时，体积上可能没有发生变化。因此，在讨论“生长”时，必须明确“生长”这一术语的含义。处于生长的器官必然有细胞分裂，需要强调的是，这个过程本身并不引起生长。此外，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。要研究植物生长的生态生理特性，就应了解它的细胞学基础。尽管这是一个令人关注的且快速发展的领域，但正如本章所介绍的，许多问题迄今仍不明确。

本章也将回答为什么一些植物比另一些植物生长快的问题。植物生长速率是其遗传背景和生长环境互作的结果。植物是自然选择的产物，自然选择产生了特性多样的基因型，使之能在一定的环境下生长。这些特性常称为“对策”。用“对策”这一术语，以说明这些特性在生态环境中的功能和解释在生态与进化环境中植物的表现。本章将讨论遗传和环境因子的植物生长影响。一个主要因子似乎是物质分配模式：植物所需的物质输送到叶片、根系或茎吗？植物所需的物质是分配到有资源需求的组织，或为未来的生长提供有效原料而储存起来呢？

2 植物整株和单个器官的生长

可以根据植物干物质总量增加和与地上部或地下部对资源需求有关的器官间分配，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的原因。这二种方法是互为补充的，尽管大多数研究者倾向于只利用其中的一种。为了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。

2.1 整株植物的生长

生长分析可以很好地揭示植物依赖于基因型或环境的功能。采用何种生长分析取决于考虑的关键生长因子是什么。最普遍的是把叶面积和净同化率作为自变量。但正如在矿质营养一章中所讨论的，植物的养分浓度和营养生产力也可作为自变量。

2.1.1 高叶面积比促进植物生长

首先，把植物叶面积作为相对生长率（RGR）的自变量，RGR 是指植物单位物质增加量与原有物质质量的比率。RGR 可分解为二部分，即叶面积比（LAR）和净同化率（NAR）。LAR 是指单位总物质质量上的叶面积，NAR 是指单位叶面积上物质质量的增加速率。表 1 列出了一些缩写的含义及其单位。

$$RGR = LAR \cdot NAR \quad (1)$$

LAR 和 NAR 各自可分解为不同的部分。LAR 等于比叶面积（SLA）和叶质比（LMR）的乘积。SLA 是指单位叶片质量的叶面积，LMR 是指分配到叶片中的物质比率。

$$LAR = SLA \cdot LMR \quad (2)$$

NAR 是指单位叶面积上干物质的增加速率，主要由单位叶面积（A）光合作用获取碳的速率和叶片、茎及根系呼吸作用（LR，SR 和 RR）消耗碳的速率相减后的净值决定，也用单位叶面积表示。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就必须除以干物质中增加的新形成物质的碳浓度[C]。这个平衡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。为方便起见，这里忽略挥发作用和溢泌作用，尽管它们在一些环境条件下可能具有重要的生态意义。挥发损失和溢泌作用将在其它章节中讨论。净同化率的简化方程为：

$$NAR = \frac{[A_a - LR_a - (SR \cdot SMR/LAR) - (RR \cdot RMR/LAR)]}{[C]} \quad (3)$$

下标 a 表示以叶面积表示的速率，这是一种 CO₂ 同化率的常用表示方法（见光合作用一章）。当然，茎和根的呼吸与叶面积不直接相关，而相反与不同器官的干物质相关。这用茎呼吸速率（SR）和根呼吸速率（RR）分别与 SMR/LAR 和 RMR/LAR 相乘来解决，SMR 和 RMR 是茎质比和根质比，是物质分别分配到茎和根中的部分（表 1）。净同化率从收获数据中相对容易估计，但要阐明生理和生长之间的关系，净同化率不是一个很适宜的参数。而应集中于一些基本过程：

如光合作用、呼吸作用和分配。

从以下的方程式，可求出相对增长率：

$$\text{RGR} = \frac{A_a \cdot \text{SLA} \cdot \text{LMR} - \text{LR}_m \cdot \text{LMR} - \text{SR} \cdot \text{SMR} - \text{RR} \cdot \text{RMR}}{[C]} \quad (4)$$

该方程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。

表 8-1 植物生长分析常见的有关缩写及其单位

缩写	含义	单位
A	CO ₂ 同化率	μ mol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹
[C]	碳浓度	mmolCg ⁻¹
LAR	叶面积比	m ² kg ⁻¹
LMA	单位叶面积叶片质量	kgm ⁻²
LMR	叶质比	gg ⁻¹
LR _a (LR _m)	叶呼吸速率	μ mol CO ₂ m ⁻² (叶面积)s ⁻¹ [μ mol CO ₂ m ⁻² (叶片质量)s ⁻¹]
NAR	净同化率	gm ⁻² day ⁻¹
NP	营养生产力	g(植物质量)mol ⁻¹ (植物营养)day ⁻¹
PNC	植物营养浓度	mol(营养)g ⁻¹ (植物质量)
RGR	相对增长率	mgg ⁻¹ day ⁻¹
RMR	根质比	gg ⁻¹
RR	根呼吸速率	nmol CO ₂ g ⁻¹ (根系质量)s ⁻¹
SLA	比叶面积	m ² kg ⁻¹
SR	茎呼吸速率	nmol CO ₂ g ⁻¹ (茎质量)s ⁻¹
SRL	比根长	mg ⁻¹
SMR	茎质比	gg ⁻¹

2.1.2 养分浓度高的植物生长是否较快？

在另一种研究方法中，植物养分浓度（主要是植物氮浓度，PNC）被认为是一种主要变量，这如同矿质营养一章中讨论的那样。PNC 和营养生产力（主要为氮生产力，NP）决定植物生长。因此，可得到：

$$\text{RGR} = \text{NP} \cdot \text{PNC} \quad (5)$$

正如矿质营养一章中所指出的，当植物在养分不受限制的条件下生长时，不同植物的氮生产力显著不同。氮生产力较高与光合组织中氮供应相对较多、叶片光合作用的氮利用率较高以

及呼吸作用二氧化碳的利用率相对较低有关。

2.2 细胞的生长

要阐明生长分析的细胞学基础，应对生长过程（细胞分裂、细胞伸展、物质积累）作更深入的研究。

2.2.1 细胞分裂和细胞伸长：Lockhart 方程

与其它器官一样，叶片和根系的生长是由细胞分裂、细胞伸展和细胞物质积累决定的。细胞分裂不能使体积增大，且细胞分裂本身不促进生长，但细胞分裂是随后进行的细胞伸展的基础。

细胞分裂和细胞伸展的过程彼此并不独立。细胞达到一定大小时，便可能分裂，随即细胞伸展，伸展到一定大小时再分裂。这对细胞可能分裂的发育阶段产生了限制。细胞伸展速度下降不可避免地会导致单位叶片或根细胞数目减少，使叶片或根系减小。例如，新形成的分生叶细胞与表皮叶细胞不同。假设只有当细胞体积增加一倍后才进行细胞分裂，且细胞在分裂点有 240 小时进行重复的有丝分裂。如果细胞每 10 小时体积增大一倍，那么细胞分裂为 24 次，细胞数达 2^{24} 个。但如果环境因子使细胞体积的增大速率减慢至每 12 小时体积才增大一倍，那么细胞分裂仅为 20 次，产生 2^{20} 个细胞。细胞数目的减少使叶面积明显减小。

细胞一旦分裂，便可伸长并扩展，产生大于一定屈服临界值（ ψ_p , Mpa）的膨压。在细胞伸展的能力范围内，该屈服临界值在正常条件（非胁迫）下约为膨压的 15~50%。相应的生长率（ r , s^{-1} ）用单位体积（ V , m^3 ）的体积增量（ dV , m^3 ）估计， r 是与膨压和屈服临界值的差异成比例的。相应的细胞伸展率（ $dV/V \cdot dt$, s^{-1} ）用简化的 Lockhart 方程描述：

$$r = dV / (V \cdot dt) = \phi (\psi_p - Y) \quad (6)$$

上式中， ϕ 是细胞壁屈服系数（ $Mpa^{-1}s^{-1}$ ），是指取决于细胞壁物理特性的正比常数。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起初细胞壁物理特性的控制。如果细胞在一个方向上比另一个方向上扩展的多，则该方向细胞壁的伸展性较大。用 Lockhart 方程的简单分析是基于水流和溶质流入量不受限制的假设。这一假设对生长于适宜条件下的植物是符合的。后面将讨论这一假设在环境胁迫条件下是否仍然适用。

细胞伸展和细胞分裂是密切相关的，因而整个叶片和其它器官长度或体积的增加可用相似的方程进行分析。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。

膨压是严格受调控的，尤其是那些正在生长的细胞。细胞膨压的严格调控很可能是由于细胞质膜上的活化伸展通道引起的，当细胞膨压下降时，活化伸展通道关闭，而当膨压上升时张开。然而，在不少实例表明，膨压的梯度变化并未导致膨压得到重新调节。这也许反映出植物种类间和/或特定组织行为上的差异。这些结果也表明，生长并不真正是以 Lockhart 方程提出的那种简单方式由膨压控制的。高于膨压临界值，细胞扩大速率由一些代谢反应控制，这些反应使细胞壁多聚体合成和/或伸展。在细胞内部，需要充足的溶质来产生并维持膨压至临界值以上。

2.2.2 细胞壁酸化作用和钙的去除降低细胞壁刚性

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。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。糖蛋白的增加进一步增强了细胞壁强度。半纤维素（即带有葡萄糖或相似主链的多糖）可与纤维素微纤丝相结合，相互间以氢键结合。每条纤维素微纤丝结合有许多半纤维素分子，使微纤丝被完全包被，构成了一个三维网。此外，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萄糖内转葡萄糖基酶（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（伸展子）的活化，细胞壁的低 pH 值诱导细胞壁大分子间氢键的断裂。水解酶尤其是木葡萄糖内转葡萄糖基酶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。

叶片生长的光诱导增强早于红光感受体（光敏色素）和蓝光感受体的识别，它是由细胞壁的酸化作用引起的，酸化作用增强细胞壁的伸展性。茎细胞也可通过识别光敏色素而发生光反应，红光抑制茎伸长而远红光则促进茎伸长。像远红光一样，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，赤霉素诱导特殊的木葡萄糖内转葡萄糖基酶，该酶能催化叶片细胞伸展中联结键的断裂。与赤霉素相似，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）。

趋光反应使胚芽鞘趋光生长，原因是与较靠近基部的近基细胞相比，离光源最近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。上述事例说明，细胞通过细胞壁特性的变化对光和激素，或有时为两者的互作产生反应，这反过来则影响叶、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，如缺氧、水分胁迫和光确实以这种方式影响叶或茎的生长。

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。这与化学成分的改变（如较多半乳糖的掺入）有关。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。许多环境因子，包括水分胁迫、洪涝和土壤板结，通过影响细胞壁伸展性而影响叶片生长。

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有很大的变化（图 8-1）。测定正在生长的根单细胞的膨压表明，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。

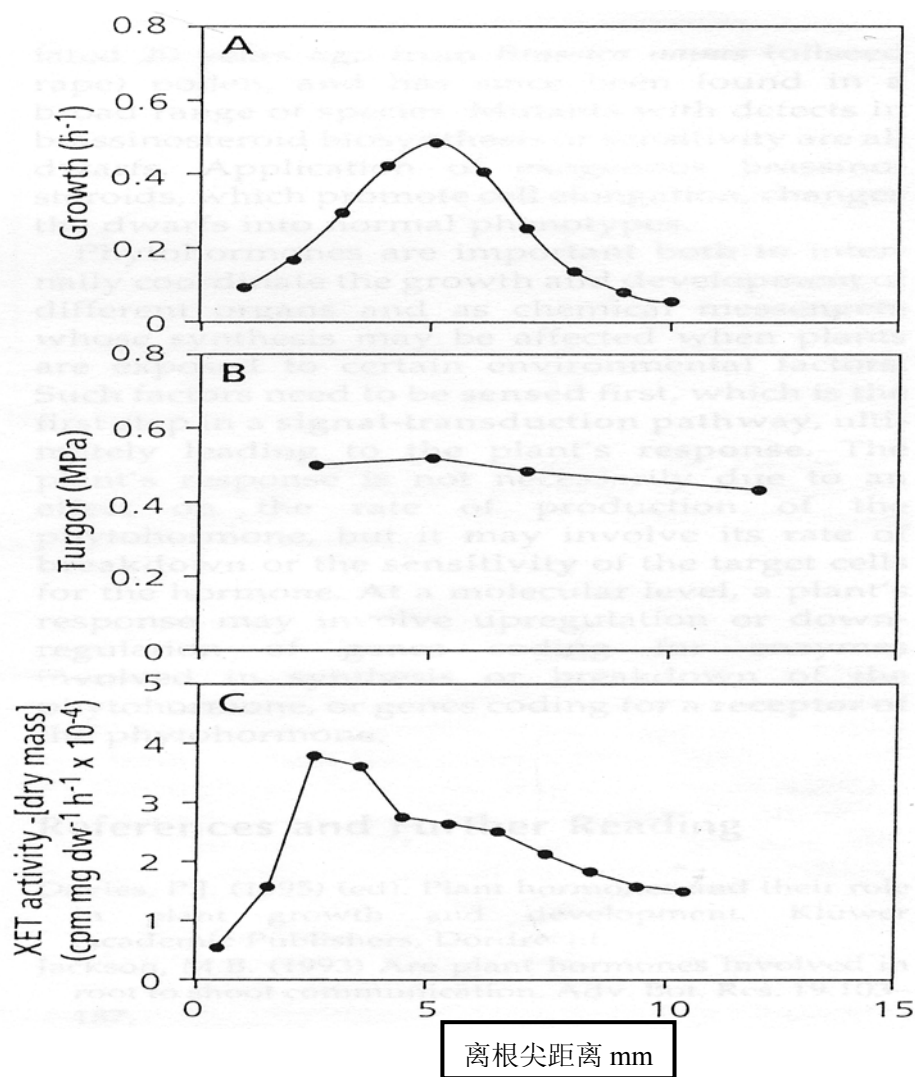


图 8-1 非胁迫条件下玉米根生长、膨压和木葡萄糖内转葡萄糖基酶 (XET) 活性的比较。(A) 伸长率; (B) 膨压; (C) XET 活性。

从这些细胞中去除少量汁液显示出, 细胞伸展过程中水势的渗透势组分变得更负, 降幅近 15%。这一变化要小于细胞伸展过程中细胞体积的变化, 主要是 K^+ 浓度下降 (约 50%) 引起的。其它溶质的浓度不变, 表明扩展细胞对溶质的吸收率与对水的吸收率相同。目前, 对影响根系细胞壁特性的过程, 了解得很少。可能与叶片相似, 其中细胞壁的酸化起主要作用, 另一方面, 如同在下胚轴伸长中起作用的那样, 钙可能也起作用。

随着细胞伸展，细胞中积累较多的细胞壁物质，这样在细胞伸展阶段细胞壁厚度大致保持不变。细胞伸展到最终大小后，细胞壁物质仍可进一步积累，从而使细胞壁变厚。

2.2.4 屈服临界值和细胞壁屈服系数的物理和生化基础

从物理学的观点上看，Lockhart 方程中的参数：细胞壁屈服系数 ϕ 和屈服临界值 Y 显然具有实际意义。利用测定生长区膨压的探针进行实验，也可以对它们进行示范。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。这些“参数”的确切意义又是什么呢？

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。这二个参数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，这二个细胞壁机械特性受二类蛋白质的不同控制，两者在低 pH 值时活化。

迄今为止，我们能推测的是：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。酶活性的提高将使细胞壁松弛，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。XET 也能重构木葡萄糖粘连，而恢复细胞壁的程度（图 8-1）。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。

2.5 分生组织大小的重要性

如前所述，细胞扩展依赖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。但由于细胞壁伸展性较大，较高的叶片伸展率或根系伸长率不是不变的。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。事实上，生长变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,图 8-2A）的变异有关。大酥油草在高氮供应下，其生长与低氮条件下相比，影响叶片伸长变异的主要因子是分生组织的大小（即以相同速率伸长的细胞数）。叶片伸长率相差 50%的二种大酥油草基因型在高氮条件生长，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（图 8-2B）。

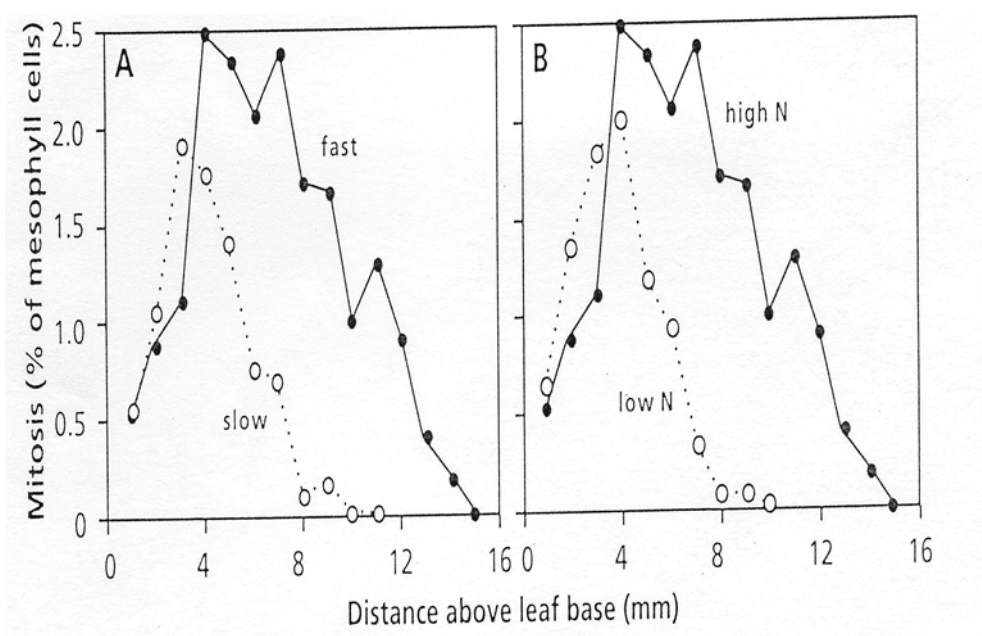


图 8-2 高羊茅伸长叶片距基部 40mm 纵切面中观察到的处于有丝分裂的叶肉细胞百分率。A，快速伸长和慢速伸长基因型的分生组织大小比较；B，氮供应量对快速伸长基因型叶片分生组织的影响

3. 养分供应充足的条件下植物 RGR 变异的生理基础

与不适宜环境下相比，适宜环境下生长的植物常具有较高的最大生长速率 (RGR_{max})。例如，在生长在营养缺乏、盐分和高山等环境下的植物，常表现为生长缓慢。从方程 1 和 2 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。那么，哪一个因子与高 RGR 的相关最大呢？

3.1 SLA 是与 RGR 变异相关的主要因子

大量研究表明，在温带，起源于养分缺乏环境下的低地植物种，与遗传上低生长速率相关的主要特性是低 SLA，不论是单子叶植物还是双子叶植物均有同样的规律。同样的结论也能从许多木本植物上获得。低 SLA 减少截获光的有效叶面积，提高光合作用对碳的获得，因而降低

RGR。尽管该结论逻辑上与方程 4 相同，但也许并不能阐明低生长速率的确切机制。深入了解机制，需要对 2.2 部分中已讨论的过程作透彻的分析。

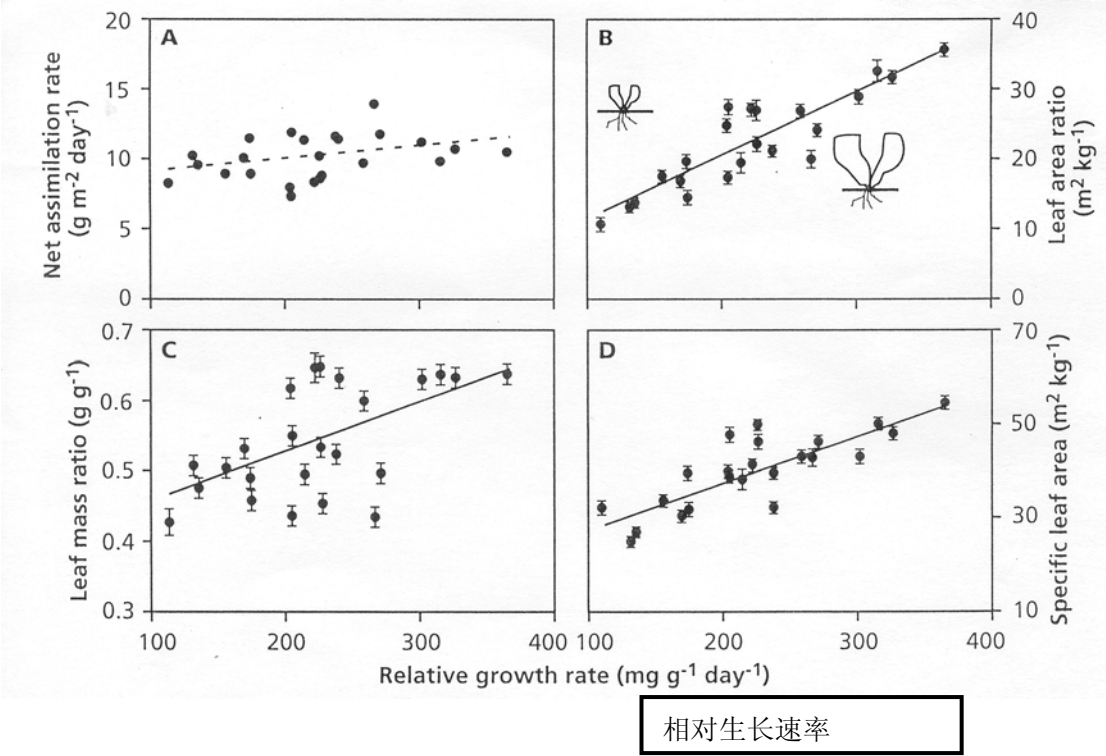


图 8-3 充分吸收养分条件下，24 种草本 C₃ 植物在不同 RGR 下的 (A) NAR、(B) LAR、(C) LMR 和 (D) SLA 的比较。虚线表示回归不显著；实线表示回归显著

草本 C₃ 植物种间的大量比较研究表明，RGR 与 LAR、LMR 和 SLA 呈显著正相关，但与 NAR 不相关（图 8-3）。用不列颠群岛和西班牙北部 80 种叶片习性和生活型差异很大的木本植物作比较，也表明 RGR 与 LAR 密切相关。当生产力水平较高的栽培树种与低生产力水平的种相比时，RGR 变异主要与 SLA 而不是与非光合作用有关。此外，生产力较高的树木叶片和桠枝整天具有较高的光吸收量。一些研究中，RGR 也可能与 NAR 呈正相关，但其相关性和 RGR 与 SLA 的相关性相比，显得较弱，且不一致。

单子叶植物的 LMR 与 RGR 不相关，但双子叶植物的 LMR 可能与 RGR 的一些变异有关。这反映出植物系统发育上的限制：LMR 的变化要求遗传变异比种、属或甚至科内存在着的更大。

与生长较慢的植物种相比，速生种分配到茎的物质相对较少，包括干物质和氮。生长较慢

的种在茎生长上的高分配反映了资源从生长到储存的转抵换。

在大量比较研究中，NAR 和 RGR 在双子叶植物中常为不相关，而在单子叶植物中表现相关。SLA 变异对单子叶植物 RGR 的影响显然比 NAR 变异更强。同属的一年生和多年生草本植物成对比较表明，最大 RGR 始终与一年生生活型相关。因为一年生植物来自多年生的祖先，因此有人认为，提高基因型 RGR 的形态变化会在不同属中重复发生，且近代植物的 RGR 较高。

3.2 叶片厚度和叶质密度

SLA 或其倒数的变异（单位叶面积的叶片质量，LMA， kgm^{-2} ）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。

$$\text{LMA} = (\text{叶片厚度}) \cdot (\text{叶质密度}) \quad (7)$$

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。此外，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。然而，比较来自养分缺乏和丰富地区的亲缘密切的植物种，发现 LMA 的变异是由于叶质密度不同引起的。此外，叶质密度也可以部分解释荫生叶和阳生叶之间以及差异很大的木本植物之间 LMA 的变异，这在比较同类系低地和高山植物种时更为明显。

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（图 8-4）。

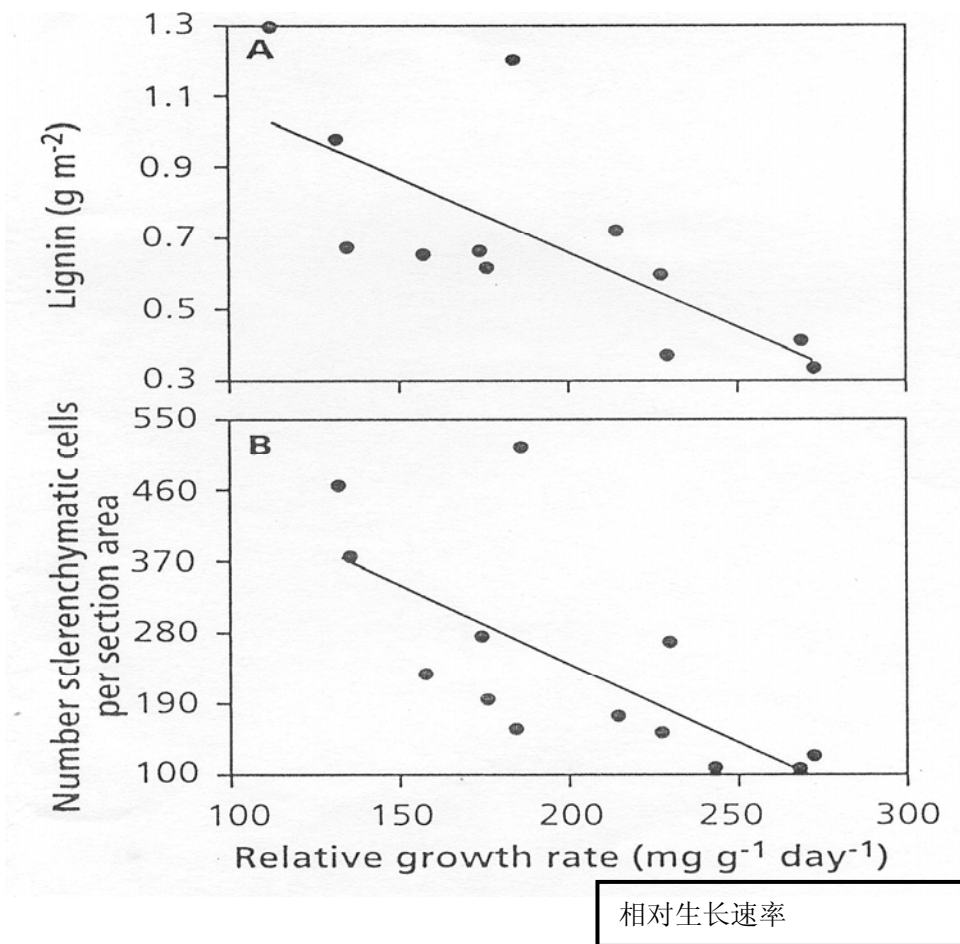


图 8-4 单位叶面积的木质素浓度 (A)，与表皮相关的厚壁细胞数 (B)

3.4 净同化率、光合作用和呼吸作用

前已提及，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 (图 8-5A)。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 (图 8-5B)。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。

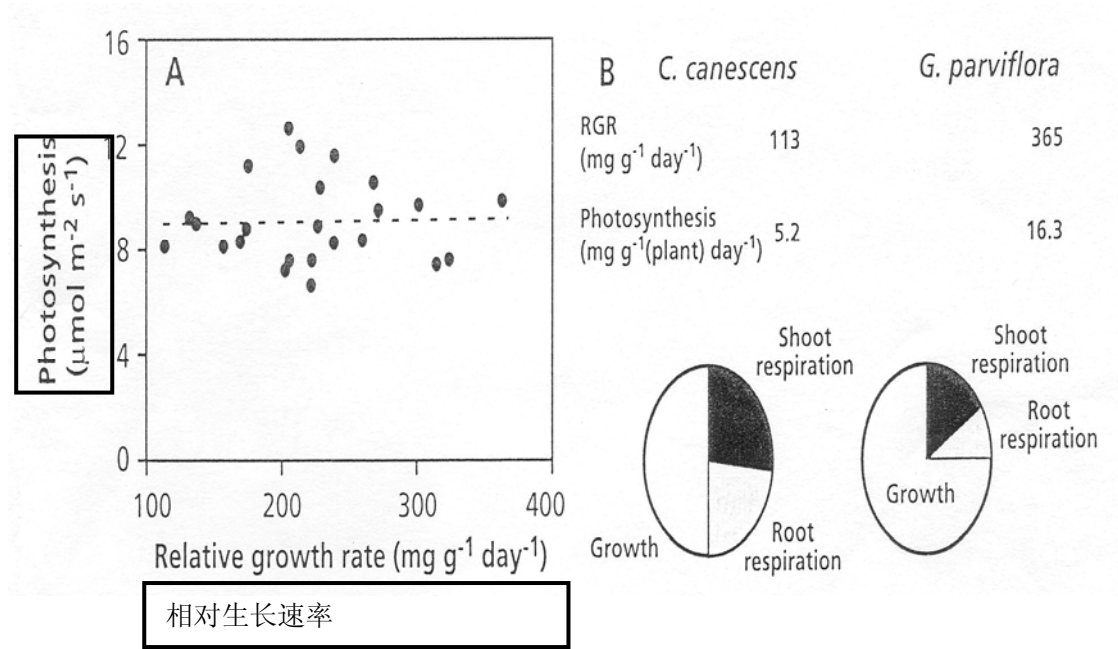


图 8-5 A，快速生长和慢速生长的木本植物单位叶面积的光合速率；B，慢速生长植物（*Corynephorus canescens*）和快速生长植物（*Galinsoga parviflora*）的碳素收支情况

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（图 6）。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？这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。

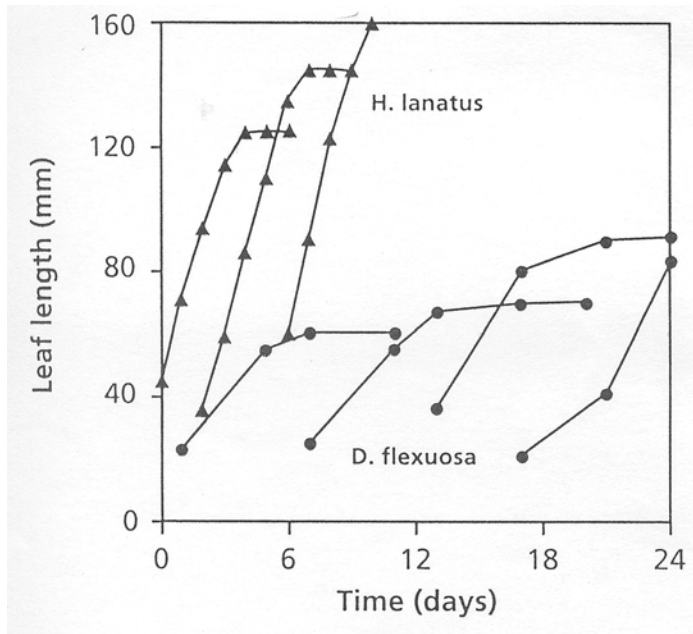


图 8-6 慢速生长植物(发草, *Deschampsia flexuosa*, 圆点)和快速生长植物(绒毛草, *Holcus lanatus*, 三角形)的叶片伸长速率

3.6 RGR 和单位质量活性

前述生长分析清楚地表明, 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 CO_2 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量)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)。这通过基于面积的碳获得测定值乘以 SLA 得到, 例如:

$$\text{NAR}_m = \text{NAR}_a \cdot \text{SLA}$$

因为 SLA 与 RGR 具有强相关性, 故 RGR 也与 NAR_m 显著正相关(图 8-7A)。缓生种 NAR_m 低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 $\text{RGR}_{\max}$ 强相关(图 8-7B, C)。这样很可能是, 生长速率变异的原因是多种的。 $\text{RGR}_{\max}$ 与单子叶植物和双子叶植物叶片和根系的单位质量活性呈正相关(图 8-7A-C)。相反, $\text{RGR}_{\max}$ 与单子叶植物分配到根系和叶片的生物量不相关(图 7D), 但双子叶植物中 $\text{RGR}_{\max}$ 随分配到根系的生物量的增加而减少(图 8-7E)。

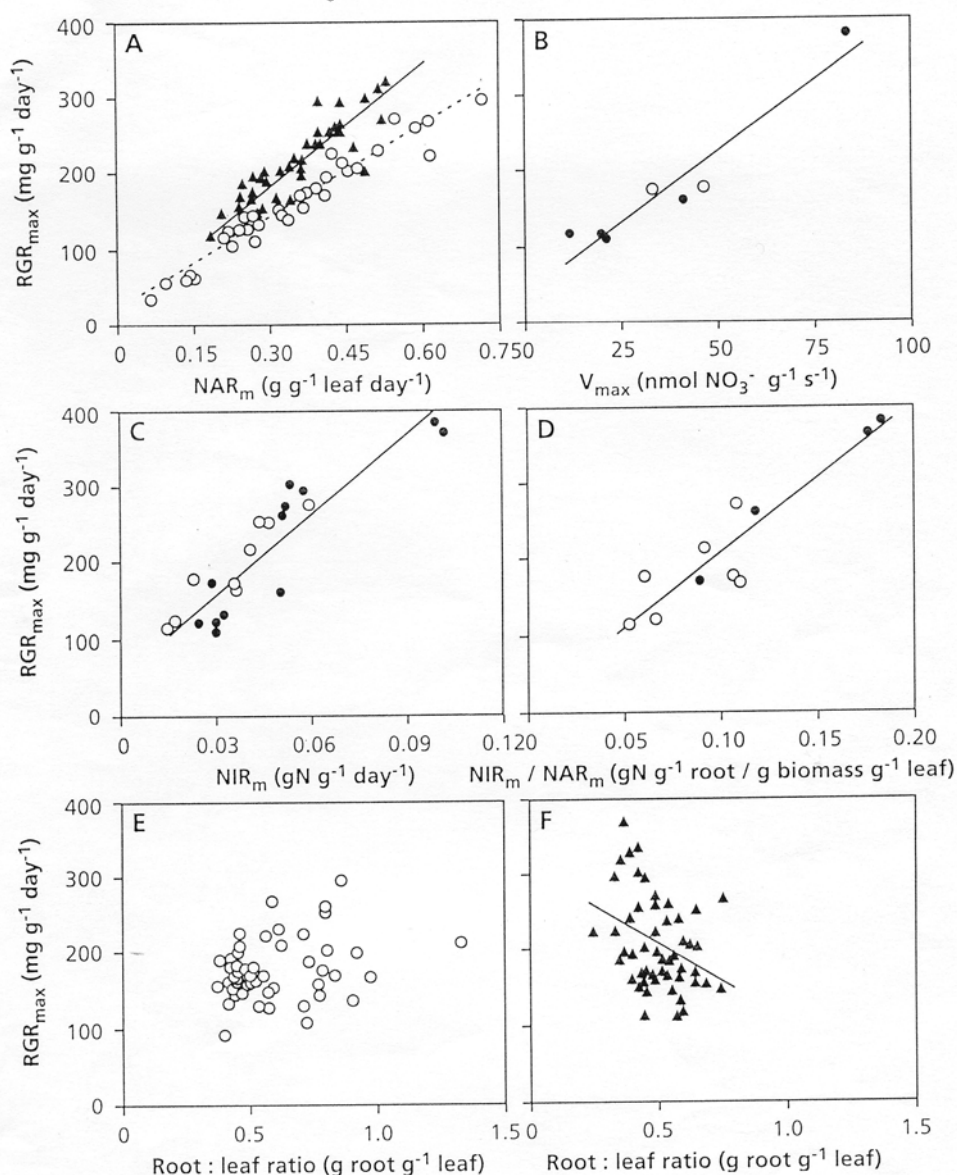


图 8-7 最大相对生长速率 (RGR_{max}) 与下列性状的关系: A, 单位重量净同化速率 (NAR_m); B, 单位重量最大氮素吸收速率 (V_{max}); C, 单位重量比氮流入速率 (NIR_m); D, NIR_m/NAR_m 比例; E, 根系和叶片生物量分配比例, 51 种单子叶植物; F, 53 种双子叶植物。

这些相关性是由于速生植物将相对较多的物质分配到代谢活性成分而非细胞壁及储存的叶片和根系。因而，它们具有单位质量光合能力高的叶片以及单位质量氮吸收能力强的根系。这是单位质量净碳获取（叶片光合作用量减去植物总呼吸量， NAR_m ）和根系模式（即由于 RGR_{max}

不同引起的叶分配方式)的共同作用下单位质量根系活力(NIR_m)的平衡。令人关注的是,一些研究表明, NIR_m 与 RGR_{max} 的相关性要强于与 NAR_m 的相关。该论据来源于 RGR_{max} 与单位质量特殊离子吸收速率和单位质量净同化率的比率呈正相关。

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 CO_2 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_{ma} 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)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。这些双向性说明,促进速生的特性和促进持续性的特性之间存在着一种平衡关系。

由于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

本章到现在为止,仅讨论了营养生长期资源到植物结构各组成部分的分配。然而植物也有途径将一些资源贮藏到贮藏器官中,这些贮藏物对以后的生长是有效的。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,贮藏的主要器官包括叶、茎、根或特化的贮藏器官。本节中,首先将讨论贮藏的概念及其化学性质,然后再探讨一年生、二年生和多年生植物贮藏的差异。

4.1 贮藏的概念

贮藏定义为植物积累并能在以后动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，也称过渡性储存，是造成植物化学成分（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。尽管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整个 24 小时的循环中从源—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。此外，氮积累也称为奢侈消耗，在有效氮过剩或氮供应超过植物生长对氮的利用能力时发生。虽然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了。在较长时间水平上，植物的光合作用和养分吸收能力根据要求进行了调整，这样使碳和养分贮藏的长期不平衡降至最小。

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，贮藏物形成和生长间会产生竞争。嫁接试验清楚地表明了贮藏和生长间的竞争。例如，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。此外，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。

随叶片衰老后的养分再循环，使原先叶片所含的约一半氮和磷被重新利用，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

上一节阐述了植物对碳和养分贮藏的调控有几个不同的类型，即积累、贮藏物形成和再循

环。然而，上述每个过程中贮藏物的化学和位置可能相似。

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），表明种子繁殖的种（“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。令人感兴趣的是，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。

当土壤的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。

磷主要以无机磷酸盐（正磷酸或聚磷酸盐），另外还以有机含磷酸盐化合物的形式（如肌醇六磷酸，即肌醇六磷酸盐）贮存。

4.3 一年生植物的贮藏和再动用

一年生植物将获得的资源（碳和养分）分配到贮藏的比例相对很小，这些资源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。植物中这是一个的调控过程，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和养分吸收的下降（表 8-2）。

表 8-2. 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

除了蛋白质首先用于植物营养生长期在最初的代谢中起作用外，大豆也有特殊的营养贮藏蛋白质。这些液泡糖蛋白在维管束鞘及相关的叶肉细胞和叶表皮中大量积累。下胚轴中，贮藏蛋白质积累在表皮和维管束组织中。随着这些器官的成熟，贮藏蛋白质被水解，释放出氨基酸。大豆中，营养贮藏蛋白质的数量和编码这种蛋白质的 mRNA 的水平取决于氮对植物的供应水平。机械损伤、缺水、韧皮部输出阻塞和茉莉酮酸处理都可使大豆和拟南芥（*Arabidopsis thaliana*）叶片积累蛋白质。

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。但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。这些数据表明，氮贮藏远比碳水化合物贮藏重要（图 8-8）。

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，能使这些植物在季节性气候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。当一年生植物依靠刚获得的碳和养分进行生长发育时，贮藏物使多年生植物的叶片快速发育。

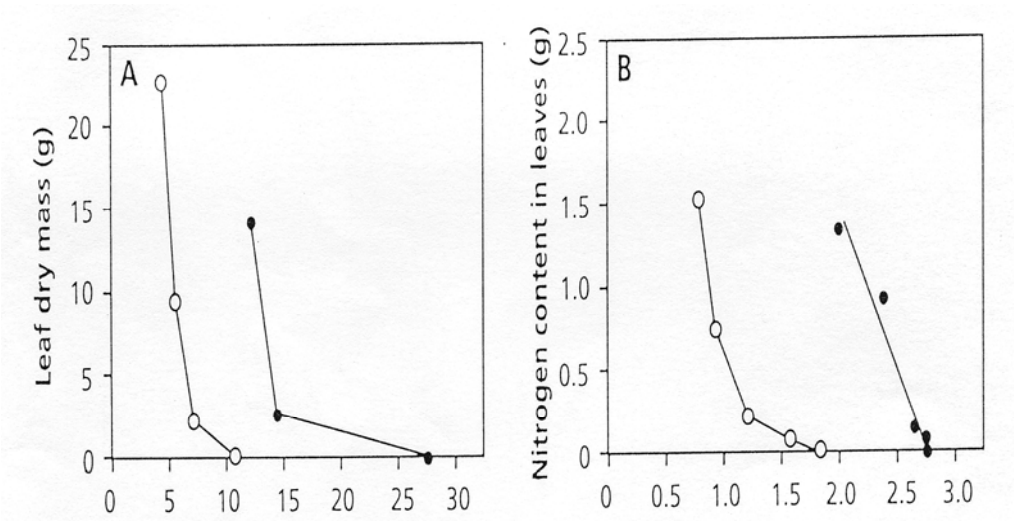


图 8-8 A，两年生草本植物次年生长初期主根可溶性碳水化合物含量随时间减少与叶干重随时间增加的关系；B，主根氮含量随时间减少和叶片氮含量随时间增加的关系。实心，种在大田处于自然光的对照植物；空心，种在光照仅为对照 20%的植物

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，它们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。在实验中发现，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（图 8-9）。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。

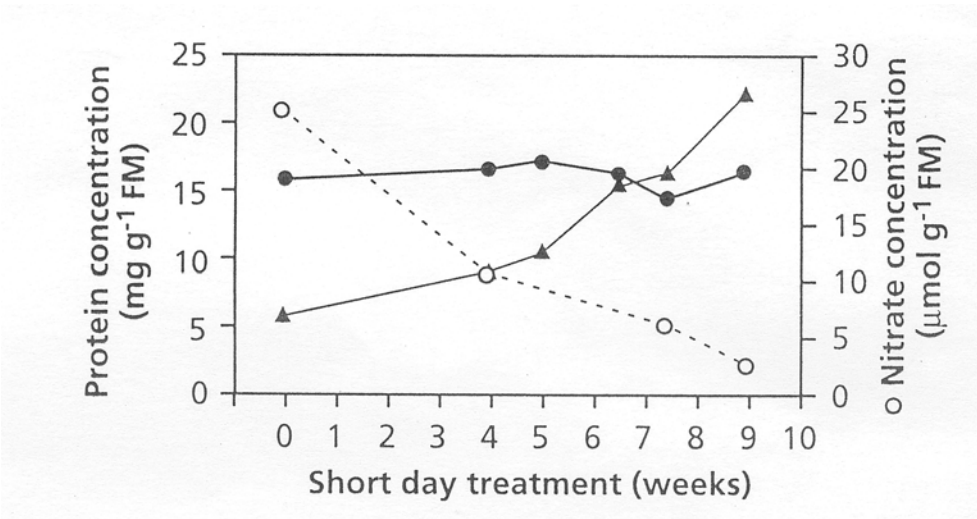


图 8-9 长日下（16 小时）生长的黄杨经短日照（8 小时）处理后对树皮（三角形）、叶片（实心圆）蛋白质浓度和叶片氮浓度（空心圆）的影响。

4.6 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以及为贮藏和保护构建的特殊细胞、组织或器官所需的成本。此外也包括“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 环境影响

前几节，已讨论了有利环境条件下不同种生长速率不同的遗传原因。然而，对植物生长最适宜的自然条件毕竟是很少的，因此，通过了解植物生长对环境因子变化的应答，包括水分供应、光照、氧气供应和温度，从而明确其模式和机制，具有重要的意义。植物可驯化适应不同的环境，即它们对环境的反应具有遗传上的差异。本节将讨论驯化和适应两方面。

植物通常通过降低生长速率和改变分配应答亚最适条件，最大限度地减少单因子对生长的限制。经济分析的观点认为，如果分配方式调整使所有资源等同限制生长，则植物能将生长成本降到最小（从而使生长速率最大）。因此，可以预期，当光照明显限制生长时，植物对叶片的分配较多，而当水分或养分受限制时，对根系的分配较多。通过适应和驯化，最终的净效果是根系和地上部的功能平衡，地下部分获得的资源与地上部分的资源接近平衡：

$$\text{根质量} \cdot \text{NIR}_m = k \cdot \text{叶质量} \cdot \text{NAR}_m \quad (9)$$

上式中， NIR_m 是单位根质量的离子净流入量； NAR_m 是净同化率，这里以单位叶质量而不是单位叶面积表示； k 是方程中因 NIR_m 输入量而引起的养分浓度。碳限制条件下的养分积累和养分或水分限制条件下的碳水化合物积累显示，植物从未获得过最佳的功能平衡。

生长无疑是明确植物对环境反应的最重要过程，因此需要明确植物生长对环境反应的机制。生长变慢是对资源供应和吸收降低的直接反映，还是在若干单一资源严重限制所有生理过程前植物对特殊信号的接受和反应？换言之，是生长源控制还是特殊信号调节库活性（生长）进而

控制资源的吸收率（前馈控制）？例如，如果生长对源强度降低直接产生反应，光和 CO₂ 有效性低将首先反映在光合作用上，降低对生长的碳供给；与此相似，水或氮的短缺将限制植物对它们的吸收，从而使水势或氮供应直接决定生长率。另一方面，如果不利的环境条件被接受并引起直接降低生长率的信号，那么将引起前馈反应，使植物在经历严重的资源不平衡前降低非限制资源的吸收率。

不利环境条件使生长减慢。例如，不利的地下环境条件常引起脱落酸、细胞分裂素和赤霉素含量平衡的改变。前馈反应将不良环境对植物生长的生理冲击降至最低。本章此后几节，将讨论环境对资源获得（源控制）的直接效应与经前馈反应调节的效应的相对重要性。所有当今农业和生态学上的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 光照对生长的影响

光照强度是影响植物生长的一个主要生态因子。植物通过遗传上的适应性和表现型上的驯化对不同光照强度产生反应。总光照强度和光周期、光谱组成、光照方向（向光性）都影响植物发育。光的这些影响将在本节讨论，而紫外光（UV）的影响已在光照和温度的影响一章作过讨论。氮分配的不同水平取决于入射光，这在介绍细胞分裂素影响氮的分配后进行讨论。

5.1.1 荫暗处的生长

由叶片冠层引起的遮荫显著降低光谱波长为 400–700nm 光合活性区强度。此外，光谱组成也发生了变化。

5.1.1.1 对生长带率、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。其叶片相对较薄，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，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。

表 3 总结了对低光照的形态驯化和适应。耐荫植物凤仙花与避荫植物向日葵相比较，遮荫与阳光充足相比，凤仙花的 RGR 值降低幅度较小。这是由于凤仙花在遮荫处 SLA 大量增加而 LMR

降低较少，使LAR 值下降较多。LAR 降低的调控尚未完全明确，但这种下降有助于植物吸收更多在遮荫条件下限制生长的资源。表 3 也表明，一般低光照下，耐荫的凤仙花 RGR 值比遮荫的向日葵高。但这是两种差异极大的极端例子。低光照强度下，一般耐荫植物的 RGR 并不比避荫植物高得多（图 8-10）。这些模式表明，分配及叶片应答遮荫的形态变化使植物对限制生长因子（光照）的吸收达到最大，这种遮荫驯化在荫暗适应的种更为明显。

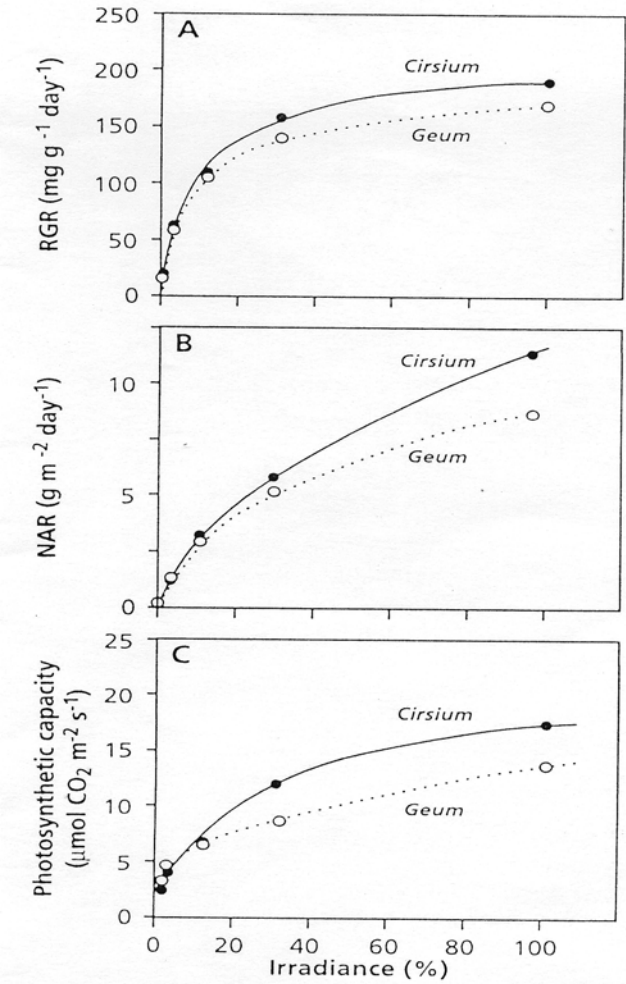


图 8-10 避荫植物(蓟, *Cirsium palustre*)和耐荫植物(路边青, *Geum urbanum*)不同光强下的相对生长速率 (RGR)，净同化率 (NAR) 和光合能力 (C)

表 8-3. 光照强度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	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

*: 二种植物的日入射光强度相似: $40\text{--}45\text{molm}^{-2}\text{day}^{-1}$ 。

其中一种植物的 LMR 随着光照强度的下降而上升, 而另一种却相反; 总的趋势是随着光照强度的下降 LMR 上升。

光照很弱的条件下, 如在稠密的冠层下, 许多避荫植物无法生存, 尽管它们在短期生长实验中可能表现出正的 RGR 值 (表 8-3)。因此, 肯定有其它因子影响着适应阳生和适应荫生的植物种分布。是什么其它植物特性在避荫和耐荫植物种类的分布中起作用呢? 首先, 叶片寿命很重要。耐荫植物具有叶片寿命长的趋势, 这增加了潜在的光合同化量。在遮荫处生长时, 速生热带树比生长较慢的树木表现出较高的叶面积比和较低的根质比, 同时死亡率也较高。与避荫植物相比, 耐荫植物在病原菌侵染和食草动物取食的化学防御上有较多的分配, 使叶片的损失降至最低。此外, 茎秆伸长速率的加快使避荫植物变得脆弱。

叶片的阳生或荫生特性是在叶片分化期决定的, 有一些种如许多树木, 在叶片分化的很早阶段便决定了。例如, 落叶树在新叶长出前的上一年, 由于冠层相同部位的叶片受光环境的影响, 已经决定了阳生或荫生特性。一些参数 (如 SLA) 可能在成熟叶片上仍有变化, 但其它一些参数如细胞大小和数量则较为稳定。然而, 即使是这些参数, 对于功能期长的常春藤叶片而言, 还是有一定的弹性。常春藤叶片能在表面增加一层栅栏薄壁组织增加光照的吸收量。

5.1.1.2 对遮荫的适应

植物除对特殊光环境的驯化外，也具有特殊的适应性，也就是说，有一些植物具有限制其在特殊光照环境条件分布的遗传组成。简单地讲，分为三种“植物途径”。

①避荫植物，或专性阳生植物

②耐荫植物，或阳生、荫生兼性植物

③喜荫植物，或专性荫生植物

很多杂草和极大多数作物均为专性阳生植物。专性荫生植物包括一些藓类、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）。高等植物中，专性荫生植物在温带很罕见，在此将不作讨论。多数下层林木是兼性植物而非专性荫生植物。

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以下两个组分：光照减少的影响和红光/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。

红光/远红光比率（R/FR）是指波长为 655–665nm 的光照和波长为 725–735nm 光照的比率。对许多源自阳光充足环境的植物（如无毛柳叶菜、白芥、千里光）、来自光照中等条件下的植物（如小荨麻）和来自遮荫环境下的植物（森林下层遮荫）（如水杨梅属植物、刺果番荔枝、麦瓶草）的比较表明，阳生植物比荫生植物对 R/FR 变化的反应强。R/FR 改变对茎伸长的影响可在 10–15 分钟内被记录下来，正如图 8–11 白芥所表明的。

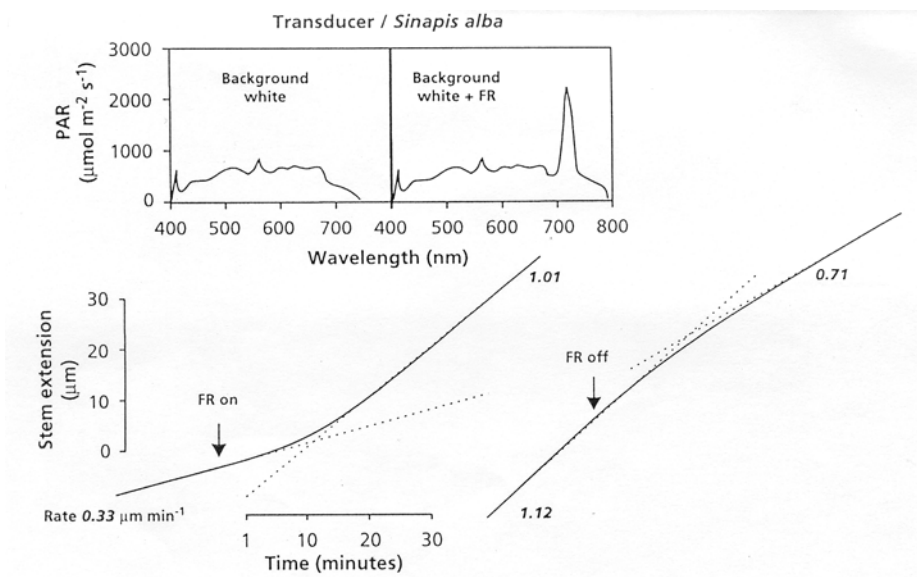


图 8-11 用位置感应传导器连续测定茎伸长速率。

5.1.1.4 光敏色素的作用

R/FR 受体涉及光敏色素系统。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）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。蓝光感受体（隐光素）是感受蓝光的。红光和蓝光都影响细胞壁特性，但不影响细胞渗透势和膨压（表 8-4）。如前所述，茎伸长是细胞延伸生长（ $dv/v \cdot t$ ）的结果，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作用主要通过降低细胞壁屈服系数（ Φ ），而蓝光的抑制作用主要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达到的。

表 8-4. 黑暗、红光和蓝光对黄化豌豆 (*Pisum sativum*) 茎细胞壁特性的影响*

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

黑暗条件下, 光敏色素 P_{fr} 构型回复到 P_r 构型.

5.1.1.6 光照强度的影响

光照强度是决定避荫植物 LAR 和 SLA 的主要因子, 尽管光谱组成在一些植物中也有影响。首先是随着茎伸长的增强, 在损耗叶质比情况下, 避荫植物对遮荫下的光谱组成产生应答。耐荫植物在遮荫下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材料的直接结果。非常有可能是通过糖感受系统调节的。

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, 也影响与生殖生长无直接相关的营养体的发育。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是不同的。

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 (图 8-12)。长日下叶片趋于变薄, 细胞较长。来自不同纬度的一个植物种群体, 普遍表现为在光周期反应上有差异, 这说明光周期需求的变化在进化调整上相对比较容易, 从而在不同的纬度得到不同的选择。

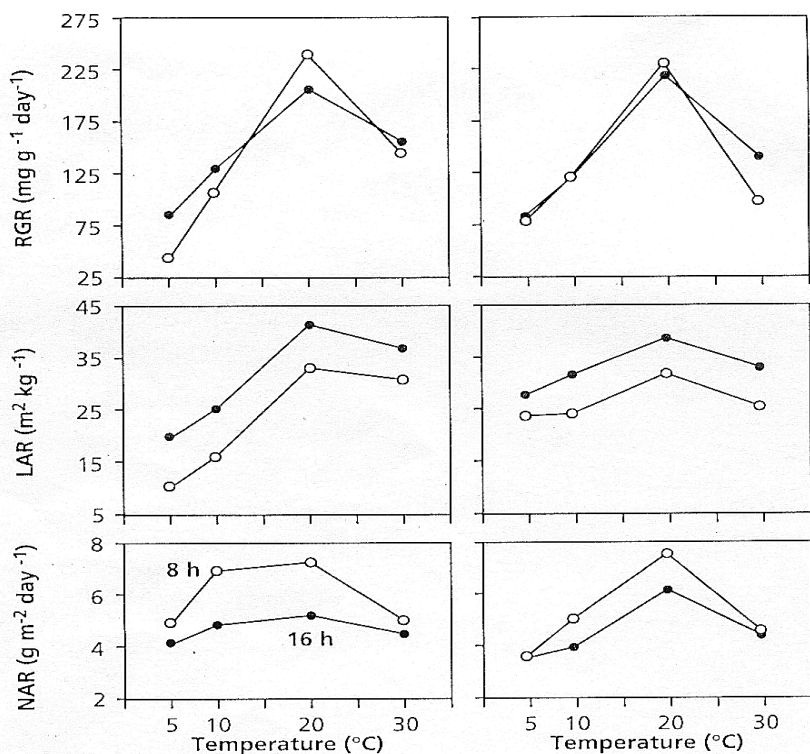


图 8-12 两种不同来源的鸭茅在四种温度和两种日长条件下的苗期生长情况

有一些证据表明，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。

5.2 温度对生长的影响

温度影响植物酶促及与膜有关的一些过程的范围，它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°C 之间，但在约 0°C 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°C 时根系生长可能停止。热带植物遇 12°C 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。

为了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（如果有的话）。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。通过特殊的水分通道蛋白质，水分单向流动进入细胞膜。因此，温度对根系水分吸收率的影响，可能反映了温度对水分通道蛋白质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，增大大豆根系温度，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。

这就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以及温度对养分吸收的影响并非由于分配模式的改变吗？现有证据确实支持这种观点。然而，低根系温度下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 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作用部分的分配模式，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（图 8-13）。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是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。

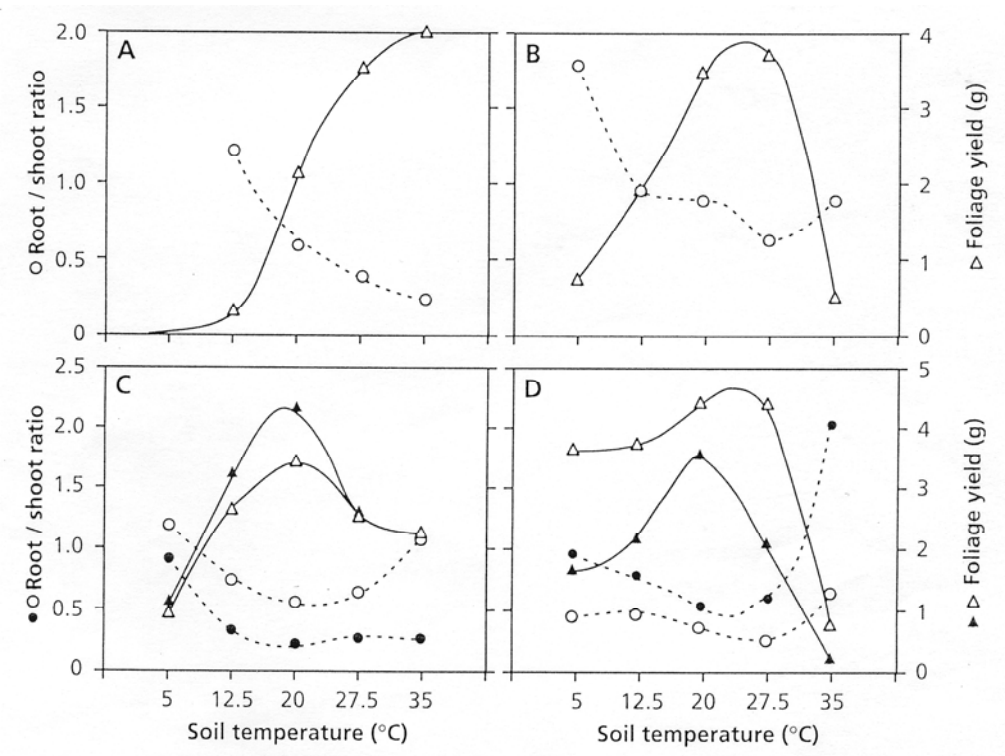


图 8-13 根系温度对根及地上部生物量的影响；A，亚热带植物；B，温带植物；C，冷温带植物；D，冬季一年生植物。

温度对养分有效性也有间接影响，低温下养分的矿化程度降低（如在北极和高山环境）。

5.3 土壤水势和盐分对生长的影响

对低水势的敏感性，植物的许多生理过程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受到抑制，如叶细胞伸长和蛋白质合成。低土壤水势下，叶片伸展率降低，而根伸长率受影响要小得多（图 8-14）。淡土植物（如玉米）的根系在 NaCl 浓度较高时伸长便受抑制。令人关注的是，这种抑制作用与生长点膨压的失去无关，而与屈服临界值压的上升有关。现有证据表明，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。

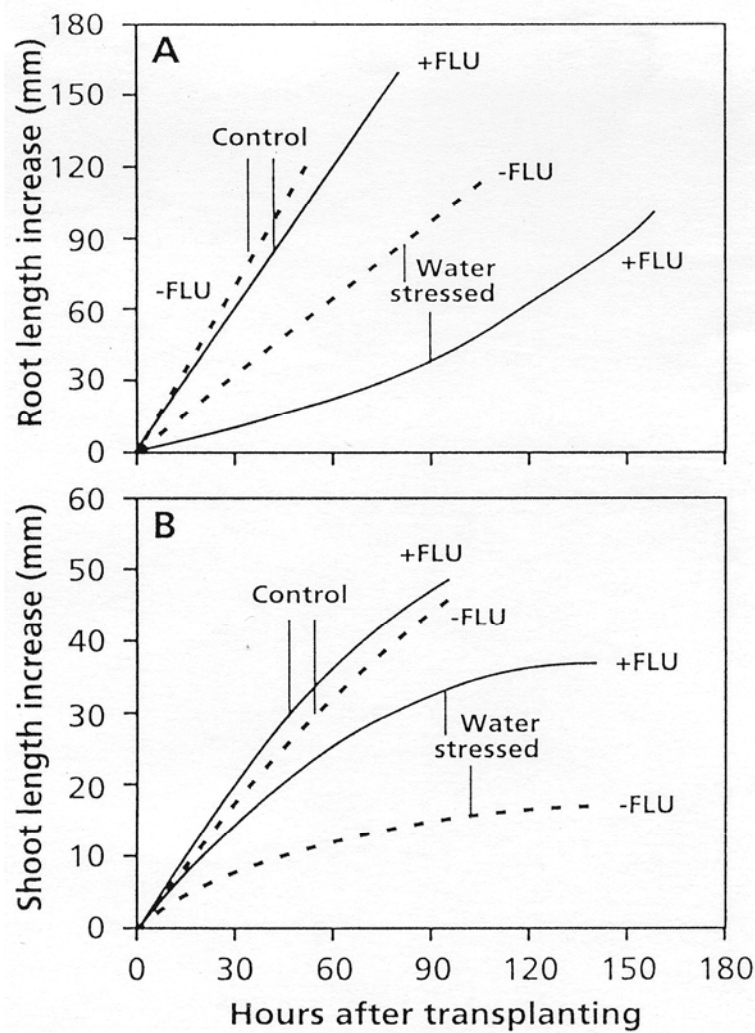


图 8-14 供水充足和缺水条件下玉米苗初生根和地上部的伸长及 fluridone（ABA 合成抑制剂）的影响；A，苗在水中浸 36h 后移栽至 -1.6Mpa 的根系生长；B，苗在水中浸 60h 后移栽至 -0.3Mpa 的地上部生长

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。然而常常未发现有膨压的失去现象，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？

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在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晌必然是干燥土壤引起的，并不需要改变地上部的水分状况。

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脱落酸（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（图 8-15）。ABA 通过提高屈服临界值 γ 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。

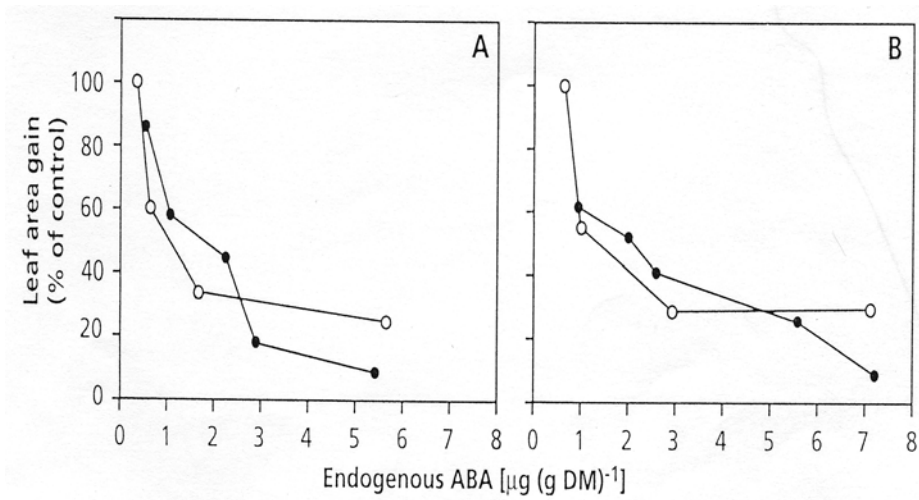


图 8-15. 抗盐的 *Brassica napus* (A) 和不抗盐的 *Brassica carinata* (B) 受内源 ABA 影响的叶片伸展。植物在营养液（图中实线）或加有速溶盐分（主要为 NaCl） 5.2g l^{-1} 的培养液中生长(图中虚线)。内源[ABA]的变化是由于盐分处理和加入 ABA 的结果：对照为 0、1、10 和 $80\mu\text{M}$ ，而盐分处理的为 0、1、10、20 和 $80\mu\text{M}$ 。

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，XET 被认为是与细胞壁松弛有关的酶。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意义上还是绝对意义上都可增加，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，叶片中有特殊的己糖激酶感知己糖含量并影响编码光合作用有关酶的抑制程度。

正如在植物呼吸作用一章对呼吸酶所讨论的，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

图 8-16 总结了水分胁迫对根系激素产生、叶片伸展和根系生长的假定模式。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。

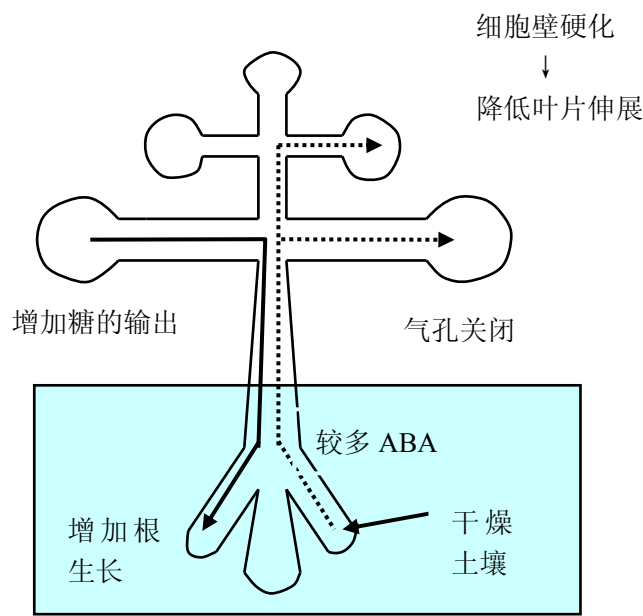


图 8-16 说明水分胁迫对植物生长和物质分配影响的假定模式。

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。只要光合作用所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

已有文献阐明，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。

本节将重点讨论氮短缺的影响，因为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 8-17）。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液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。

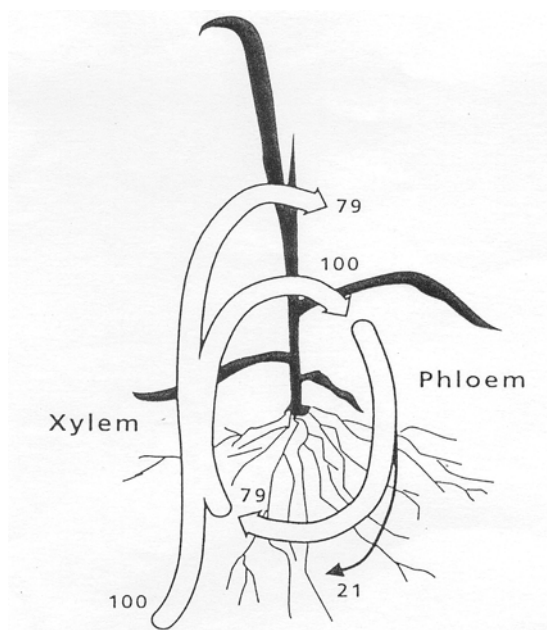


图 8-17 小麦营养生长期氮的循环。

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有作用。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。

对生长在氮素供应受限制的植物，如在根中注入一种合成的细胞分裂素——苄基腺嘌呤，可维持体内的细胞分裂素水平（表 8-5）。令人感兴趣的是，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。

表 8-5. 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 ($\text{pmol g}^{-1}\text{FM}$) 和相对生长率 (RGR, $\text{mg g}^{-1}\text{day}^{-1}$) 的影响

处理	细胞分裂素		生长 (RGR)	
	地上部	根系	地上部	根系
充足养分	110	160	220	160
稀释溶液				
无 BA	25	23	150	180
加 BA	100	140	190	160

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。

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，这样降低了蛋白质合成、细胞分裂和生长叶片伸展的速率（图 8-18）。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。丰富的碳水化合物可有效地输送到根系。在根中，它们使那些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。

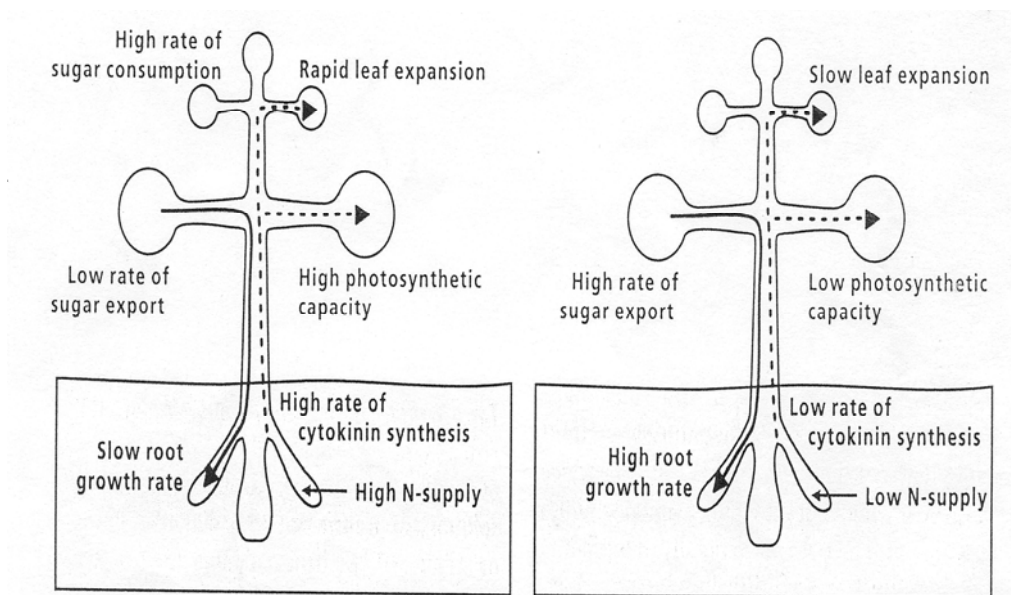


图 8-18 氮供应影响植物生长和生物量分配的假设性模型。左图：感受足量氮素的根合成大量细胞激动素，经木质部运输至叶片，增强光合能力和叶片扩展。大量光合产物在叶内消耗，少量运输至根系。右图：感受氮素供应不足的根合成少量细胞激动素，这样运输至叶片的量也较少，光合能力和叶片扩展减少，光合产物仅少量在叶片中消耗，叶片的糖浓度高，大量被运输至根系。叶片中高水平的糖抑制编码光合酶的基因。

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。

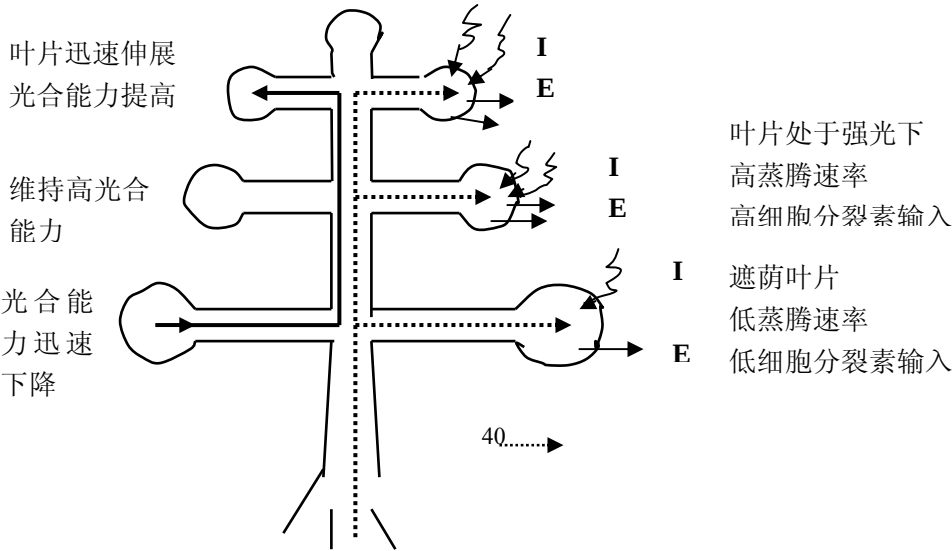
细胞分裂素与由于养分供应引起的这些解剖学及化学特征上的调控是否有关，尚未明确。然而，这些解剖学上的改变可能具有生态上的重要性，即厚壁组织和叶脉组织的增加为叶片提供了较好的保护。

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、衰老叶片中撤离引起的。更令人关注的是，叶片可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光合器官的相关性。用于叶片的氮越多，光合能力则越强，但这种能力只有在受光强度足够高时才能充分发挥。因为顶部叶片的受光强度高于底部叶片，因此叶片氮含量有梯度而非均一分布对植物而言可能是有利的。已开发出一些数学模型，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。



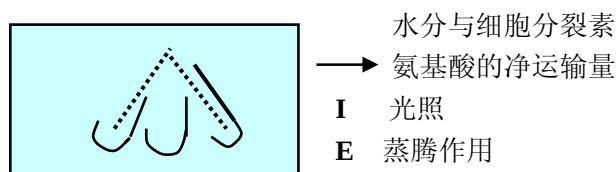


图 8-19. 植物在强光或弱光下氮在叶片中不同分配的假设性模式。

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。

植物随冠层光照梯度形成氮梯度的可能机制是什么呢？冠层高处受较强光照的叶片比冠层低处遮荫的叶片具有较高的蒸腾速率。原因之一是光强影响气孔运动，原因之二是冠层较高处的叶片与空气间的蒸汽压差较大，也有可能是因为顶部叶片温度较高，增加了叶片内部水蒸汽的分压。较高的蒸腾速率使木质部有较多的溶质流入量，包括氨基酸和根系产生的植物激素。较多的氮输入可能不是增加氮结合到光合器官的瞬间原因，因为经叶片木质部输入的氮远远多于生物合成所需的氮。更有可能的是，木质部运输的其它化合物控制着叶片中氮的同化。如图 8-19 所示，已有这样的假设，细胞分裂素运输到暴露于高光强、蒸腾快的叶片的量要比输送到冠层较下部、蒸腾慢的叶片中的量多。顶层叶片较高的细胞分裂素输入增加了氮结合到光合器官的量（图 8-19）。

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。氮分配的最优模式是整株植物光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 C_3 还是 C_4 植物，尽管都没有尚未达到冠层光合速率最高的叶片氮分配模式，但已经具有一种近乎最佳的氮分配模式。这种方式下，要比氮均一分配有更高的冠层光合速率。

5.5 土壤紧密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液中的 ABA 浓度。ABA 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。

表 8-6 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 (mmday ⁻¹)	K ⁺ 输送量 (pmolg ⁻¹ 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。

紧实土壤对长在其中的植物的影响与盆栽的植物 (即生长于盆中，这对于植物根系而言太小) 受空间限制的影响相似。无论怎样，盆栽植物的根系感受到的盆壁是“不可穿透的土壤”，使叶面积扩张降低，即使在水分和养分供应充足时也一样。盆栽向日葵木质部液中的 ABA 含量远高于对照 (表 8-6)，但对菜豆却没有这样的影响。因此，木质部中 ABA 含量增加的原因尚未清楚。ABA 可能在叶片中合成，经韧皮部输出到根系，因而在木质部中发现 ABA。

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, MPa⁻¹s⁻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:

$$r = \phi (\psi_p (2x) - Y_r - Y_s) \tag{10}$$

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（图 8-20）。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（图 8-21）。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。

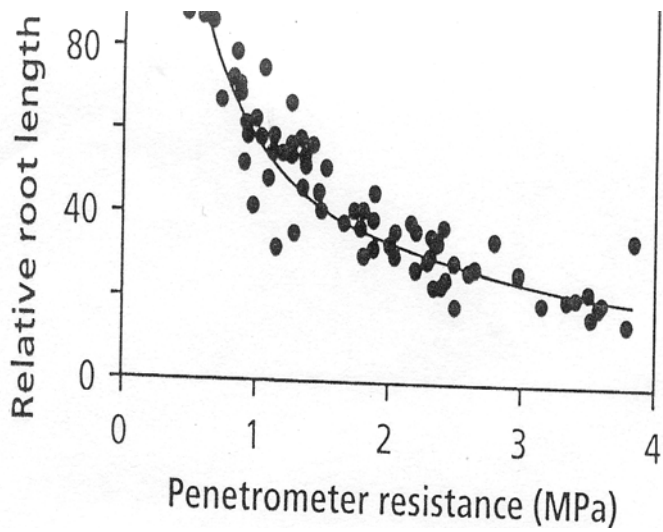


图 8-20 70 日龄的玉米、棉花、小麦和花生植株根相对长度与土壤机械阻力（以穿透阻力表示）之间的关系

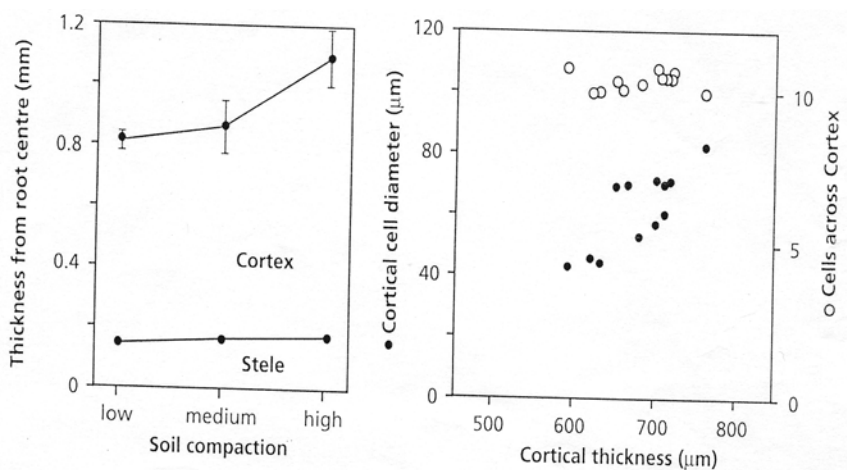


图 8-21 生长在三种土壤紧密度的羽扇豆根系中柱和皮层的半径 (A)，皮层细胞数和直径以及皮层细胞平均直径。

紧实土壤中较小的根系对养分和水的吸收是不利的，降低了植物生长和生产力。然而对叶片伸展的影响并不是由于植物水分或养分状况的原因。根系感受到土壤紧实，向叶片发出抑制信号，产生前馈反应。尚无结论性证据表明不同种在紧实土壤中的生长差异。但在同一土壤中不同种寻找紧实度较低地方的能力是不同的。根系大小也可能不同，因此在一定程度上植物能利用包括紧实土壤部分在内的不利条件。

5.6 土壤淹水对生长的影响

土壤淹水或洪涝导致平时充满空气的土壤空隙被水占据。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。根系中乙烯含量上升，主要是由于淹水下扩散要在比通气下慢，降低了乙烯从根系排出的速度，另外的原因是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 (图 8-22)。通气组织形成前，编码木葡聚糖内转糖基酶的基因转录加强，该酶是一种细胞壁松弛酶，与细胞壁的水解及最终一些皮层细胞的溶解有关。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。

乙烯也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，如耐淹植物酸模 (*Rumex palustris*) 淹水期间叶柄和叶片也有类似反应。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。这表明，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、低乙烯浓度等二种情况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。

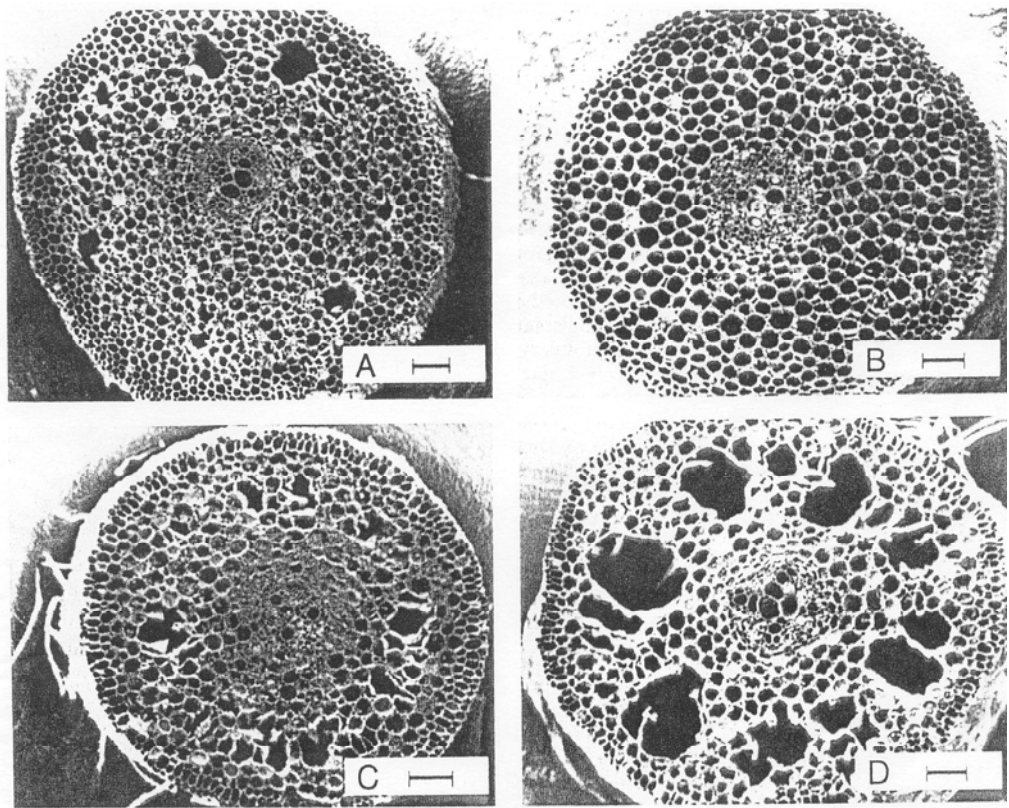


图 8-22 两个毛茛种侧根通气组织的电子扫描图。A，C：分别为淹水敏感和耐性种在通气良好条件下的横切面；B，D：分别为淹水敏感和耐性种在渍水条件下的横切面

水栗的根系对淹水表现出一种“通气”反应，其根系通过向上生长到达水面，而不是通常所见的向地性。

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 (L_p , $\text{mm}^3\text{s}^{-1}\text{Mpa}^{-1}$) 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，而后者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 L_p 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。

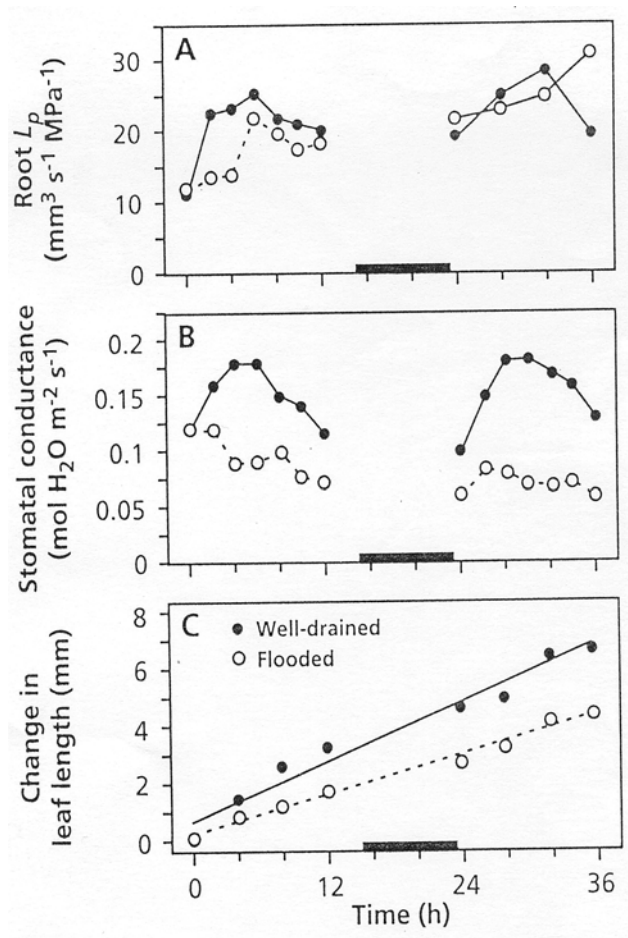


图 8-23 土壤淹水 24h 至 36h 对番茄水分传导 (A)、气孔传导 (B) 和叶片伸长 (C) 的影响

响

5.6.3 对不定根形成的影响

表 8-7 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

一旦土壤淹水的影响严重时, 一些耐淹植物就会形成新的通气的不定根的, 它们的空气通

道与地上部相连，可使氧气扩散到新根。内源生长素就是一种常对不定根形成起作用的激素，即使是淹水敏感的种也是如此。生长素在地上部基部积累，可能是由于生长素运输到根系是一种需能运输，淹水下这种运输受到抑制。耐淹植物 *Rumex palustris* 中乙烯和生长素共同促进不定根的形成（表 8-7）。然而，因为生长素运输抑制因子存在时，乙烯对不定根形成无影响，由此可见，乙烯必须通过生长素而起作用。由于生长素含量没有增加，故可得出结论：植物淹水后积累的乙烯，提高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”。除非刚被孩子们攻击过，否则凤仙花（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。

触动或抚动细小的叶片可引起植物生长减慢，一些学者努力进行的不破坏结构的生长分析常令人失望。尽管不是所有的种或一个种的所有基因型都表现出触发形态发生，但常低估了这种现象，一般情况下它与植物生长的降低有关（表 8-8）。触碰叶片也可影响叶片呼吸作用，一些种类蒸腾速率受影响达 56%之多，也影响化学成分，有时候即使这样的处理生长并未减弱。

表 8-8. “触碰处理”对多年生黑麦草（*Lolium perenne*）触碰敏感和不敏感的群体生长的影响

敏感群体	不敏感群体
------	-------

单位器官或植株干物质		
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 8-8）。*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. longipesr* 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 *S. longipesr* 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，受风胁迫而引起的茎生长受抑制可防止未来的伤害。看来乙烯的量和基因型对该植物激素的在适应不同的生态环境中发挥上很重要的作用。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（*apoequorin 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

平均而论，生长于高养分供应且无相邻植株遮荫的 C₃ 植物，当大气 CO₂ 浓度加倍升至 700 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ (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，光合速率促进的程度一般相当小。为了分析这种差异，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）：

$$\text{RGR} = \frac{\text{Aa} \cdot \text{SLA} \cdot \text{LMR} - \text{LRm} \cdot \text{LMR} - \text{SRm} \cdot \text{SMR} - \text{RRm} \cdot \text{RMR}}{[\text{C}]} \quad (11)$$

上式中，Aa 为单位叶面积的光合速率；RGR 是植物相对增长率；SLA 是比叶面积；LMR、SMR 和 RMR 分别为叶质比、茎质比和根质比；LRm、SRm 和 RRm 分别为单位叶片质量的呼吸速率、单位茎质量的呼吸速率和单位根系质量的呼吸速率；[C] 为植物生物量中的碳浓度。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 中生长植物发生了许多变化，可弥补 A 对 pi 曲线中光合速率较高的影响。对高 CO₂ 浓度的光合驯化已在光合作用一章进行了阐述。这里讨论一下抵消初期光合作用促进作用的其它一些变化。

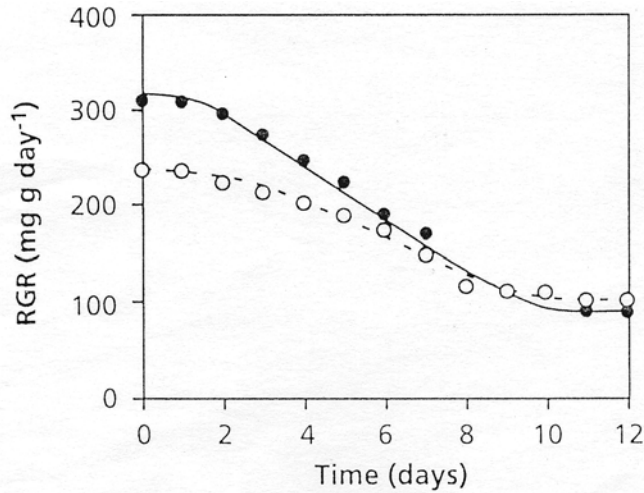


图 8-24 4 周龄车前在 35 和 70Pa CO₂ 下的相对生长速率

大量事例表明，植物处于高大气 CO₂ 浓度下 RGR 将暂时升高，以后 RGR 将回复到对照水平（图 8-24）。RGR 的短暂提高是生长在高 CO₂ 浓度下的植物最终干物质质量增加的原因。有一些种且表现 RGR 持续升高，但驯化水平相仿。生长方程中哪一部分可说明这种驯化呢？

延长 70Pa CO₂ 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 CO₂ 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 CO₂ 的抑制，至少在短期实验中如此。延长高浓度 CO₂ 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 CO₂ 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 C₃ 植物的净 CO₂ 同化率在 35Pa CO₂ 下处于 CO₂ 非饱和状态，CO₂ 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 CO₂ 具有反应：当 p_a 上升时，g_c 下降。因此，高大气 CO₂ 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 C₄ 植物而言，CO₂ 分压为 35Pa 时，CO₂ 净同化率实际上已饱和。然而，C₄ 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 CO₂ 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 CO₂ 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（Kimball 等，1993）。

不同类型植物可能对 CO₂ 浓度升高程度的反应不同。例如，C₄ 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，CO₂ 浓度升高并不是一直影响 C₃ 和 C₄ 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 CO₂ 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 CO₂，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℃而不是现今+15℃。CO₂ 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 CO₂ 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（表 8-9）。

表 8-9 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；频繁向外 扩展可变；常很小	相当稳定；处于或接近承 载能力；不向外扩展
群体规模	迅速生长发育 高生长速率	通常严重
种内和种间的竞争	生殖生长早	生长发育较慢
通过选择后的有利性状	一次繁殖	竞争能力强 生殖生长延迟，多次繁殖

	相对较短	较长
生育期		

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。

6.2 资源限制条件下速生和缓生种类的生长

前面已比较了有利条件下生长的植物。那么，在低养分浓度下速生和缓生种是怎样生长的呢？

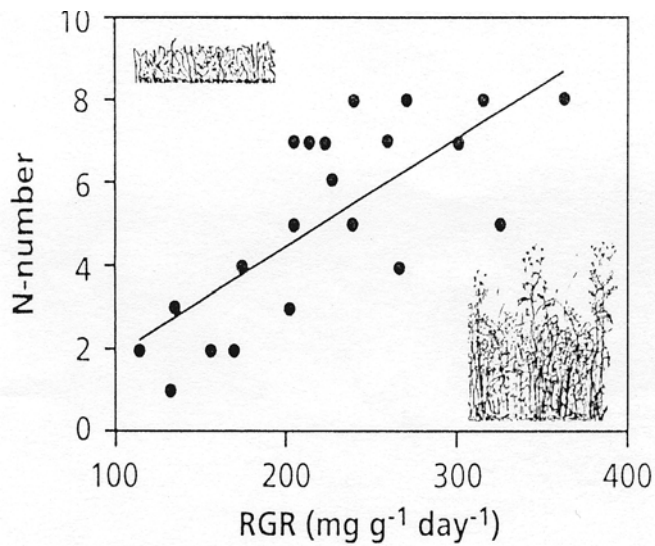


图 8-25 24 个草本 C_3 植物相对生长速率和这些种习性氮指数之间的关系

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(图 8-26)。

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。

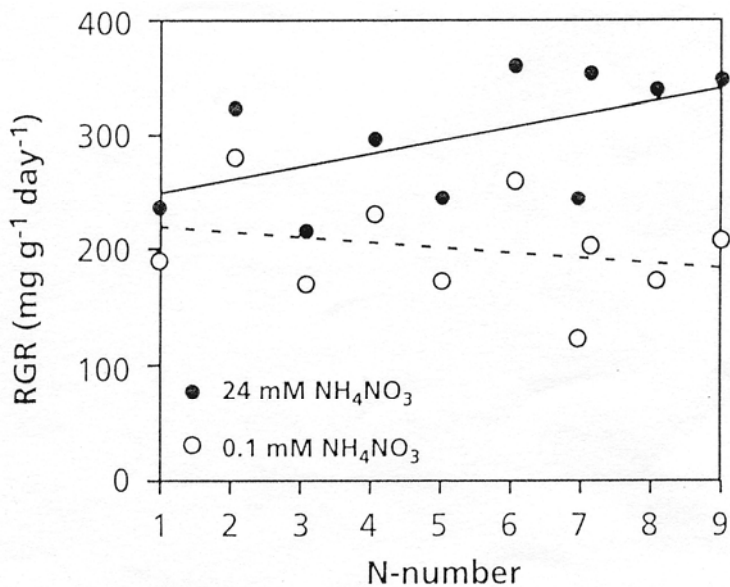


图 8-26 10 个一年生草本 C_3 植物在不同氮肥供应水平下的相对生长速率 (RGR)

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（表 8-10）。

表 8-10. 不同硝态氮浓度的营养液对缓生植物(*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>eschampsia</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

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藏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 RGR_{max} 本身，还是选择与 RGR_{max} 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（数量防护，见生态生物化学 3.2）。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、厚壁组织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 的变异密切相关的。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

前文已指出，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。然而如前所明确的，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。

从现有资料中可得出结论，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 8-11）。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 8-11 内在速生和缓生型草本 C_3 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)	相近	相近
(单位叶质量)	高	低
• 呼吸作用消耗碳 (占总固定碳的%)		
• 离子吸收率 (单位根质量)	低	高
化学组成:	高	低
• 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?

注: 除非特别注明, 差异是指养分供应充足下的植物。A? 指尚需进一步研究证实。

7 生长与分配: 关于植物信息的有关信息

本章及以前一些章节中的大量例子提供了植物是如何对其环境产生反应的信息。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 C_3 或 C_4 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。