

第九章 生命周期：环境影响和适应性

1 引言

前几章我们讨论了成熟植株对环境的生理反应。但是，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（大致定义为子叶存在的阶段）、营养生长期（通常指初生到成熟的过程）和生殖生长期。本章讨论植物一生中主要的生理生态变化。这些包括发育（如器官形成和发生）、物候学（如植物经历几个明确可分的发育时期）以及植物各器官物质分配的变化。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。本章主要讨论植物的发育及与发育阶段转变有关的一些过程。

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、CO₂、水及无机养分进行自养。这一节中，我们将讨论某些植物种子识别幼苗环境是否合适的机制。例如，种子如何获取所需的光、养分和水。

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。这些机制在一些物种（如荒地植物）中很明显，但在其它一些物种（如许多热带林木）中却不存在。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（光温体系或特定的化合物）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。打破这类休眠通常需要几周或几个月。有些种子脱离母体后就可破除休眠（初生休眠），但当环境条件不利于萌发时，一些非休眠种子也可诱导休眠（次生休眠或诱导休眠）。不同休眠类型之间的转变见图 9-1。

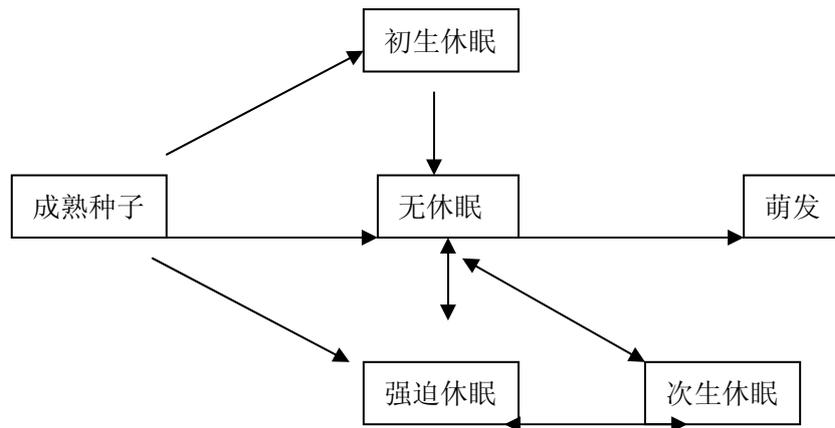


图 9-1 种子成熟后休眠中的变化示意图

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 9-2）。

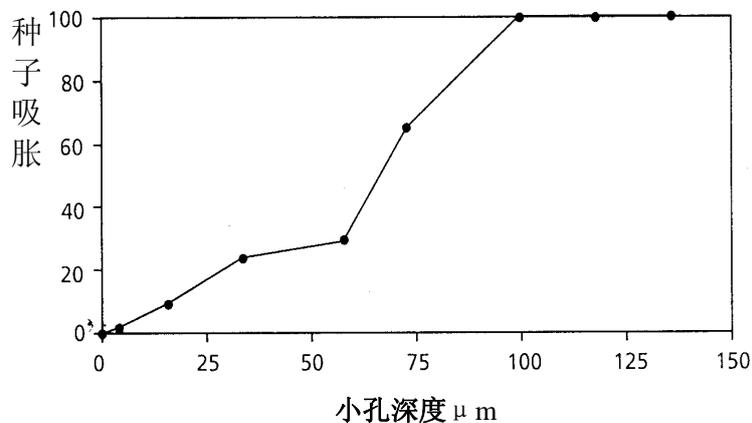


图 9-2 小冠花种皮的不透水性

种子埋于土中，由于微生物的活动，种皮发生软化；也可能是由于物理过程而引起软化，如种子暴露在温差很大的土壤表面（如沙漠）。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。种子短时间暴露在很高温度的环境中，如火，可引起休眠同步打破，这可解释一些物种在大火过后，发生大量萌发的现象。另外，种子对火的反应还可能涉及到某些化学信号。

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。

2.2 种子萌发抑制剂

干旱气候的特点是少雨且以突然下雨为主。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（成熟的珠被）或种皮中形成水溶性的抑制剂。一场小雨并不能除去这些抑制物，因此萌发也不可能发生（图 9-3）。一场大雨或连续降雨后，抑制剂被冲洗掉，种子就可以萌发；期间，幼苗就可获得足够的水分来满足这些转变，并完成它的一生。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。中等的雨量也不会引起种子萌发，种子可能又会形成抑制物；因此，只有连续的降雨才会真正诱导萌发。

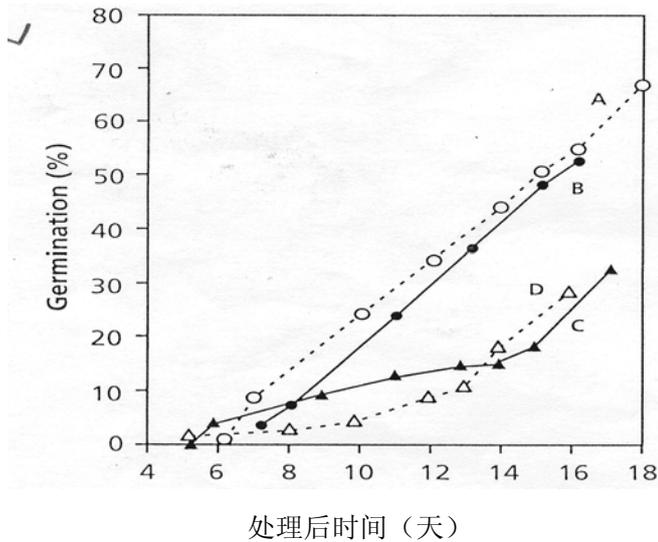


图 9-3 雨滴处理对落芒草发芽的影响。A, B, C, D 分别表示 93, 72, 48, 24 小时处理

萌发抑制物在阻止鲜果种子萌发中也起着重要的作用。许多果实中高浓度的抑制剂起着重要的作用，但 ABA 在这儿也起着必不可少的作用，这在马铃薯 ABA-缺失突变体的种子萌发中已有报道。

2.3 硝酸盐的影响

许多种子的萌发需要硝酸盐的刺激（图 9-4）。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，尤其是在草本和其它一些荒地植物。当母体植株长在富氮的场所，种子就积累硝酸盐，而后就会丧失需硝酸盐引发萌芽的机制。为什么草本和荒地植物要用硝酸盐作为一种环境信号呢？

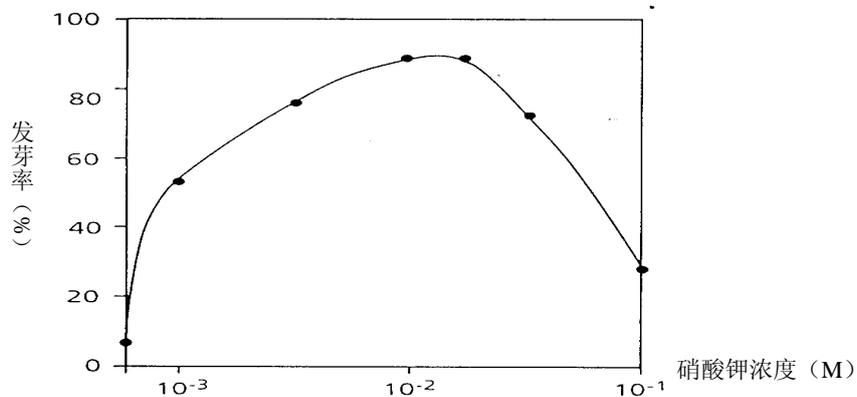


图 9-3 硝酸钾浓度与柳叶菜 (*Epilobium montanum*) 种子发芽率的相关图

硝酸盐的需求可作为一种差别检测机制起作用，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。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。

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，另外一些特殊有机化合物，如拮抗化学物质也起作用。

一些化合物，如烟雾对萌发有诱导效果。De Lange 和 Boucher (1990) 发现植株燃烧放出的烟雾会刺激 *Audouinia capitata* 种子萌发。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。冷烟中的化学物质可促进正常情况下很难萌发的种子的发芽（图 9-5）。其中有几种如乙烯、氨基酸及辛酸等化合物起着重要的作用。很显然，烟雾中的化学物质能够启动萌发，且这类物质并不局限在耐火植物。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。

一些物种对烟雾中化学物质具有一定的反应能力，但这些物种并不属于耐火植物。事实上，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，可用来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。

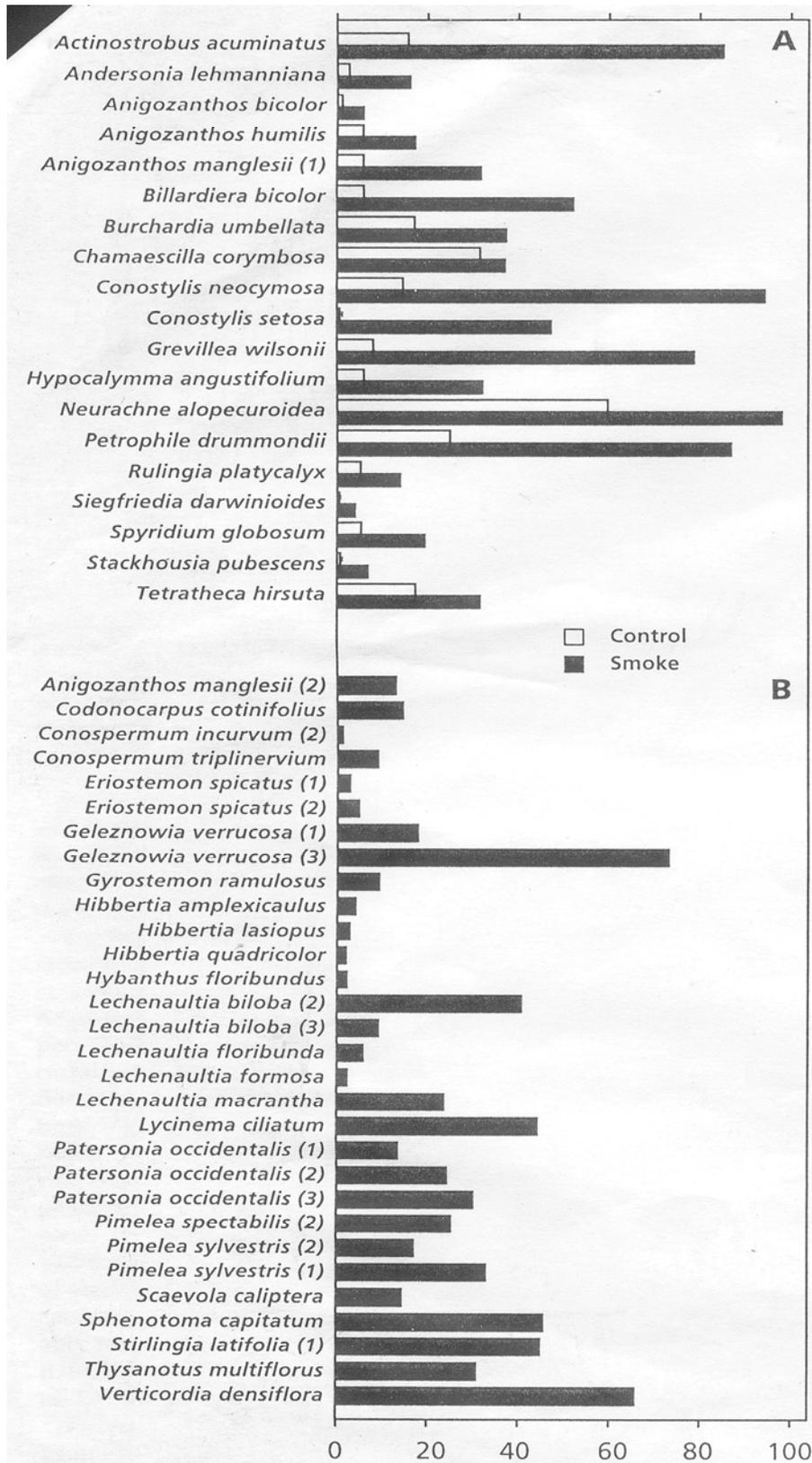
2.5 光的影响

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。种子对光的反应很大程度上取决于其它环境因子的刺激作用，如温度、水势和硝酸盐。这些反应也取决于影响休眠的早期环境条件，如温度。

自然条件下光有许多种，种子利用其中几种来调节休眠。目前已明确的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，在光不能抵到的土层中不能萌发。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。短时间露置可触动萌发，同时伴有营养体的损坏或完全消失。这就为幼苗形成创造了更加有利的条件。



平均发芽率%

图 9-5 西澳不同植物的温室发芽率；A，对照（空心）和烟雾处理（实心）差异显著的植物；B，不显著的种

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 9-6），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 9-7）。这些种子如一直在冠层下的土壤表面，它们的萌发就会受到抑制。因此，种子受荫后立即照光是很重要的。种子会不断露出土面，土中种子对光照的需求进一步促进休眠，它们的萌发率要比处于土表面的种子低。枯枝尤其是干的枯枝，也会降低红光与远红光的比率，进一步降低种子萌发率。

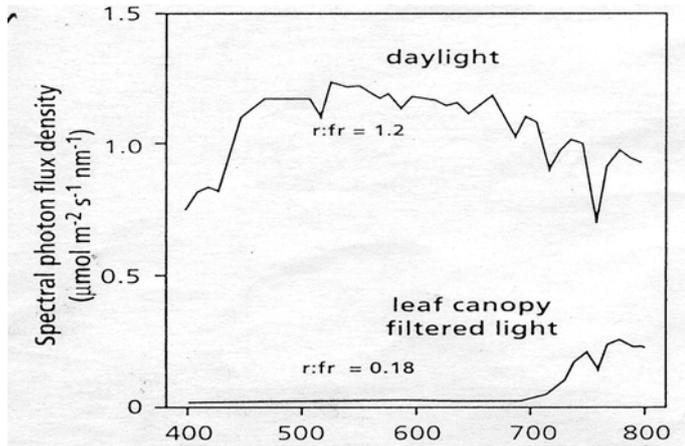


图 9-6 太阳光及经冠层过滤后的光的能量分布

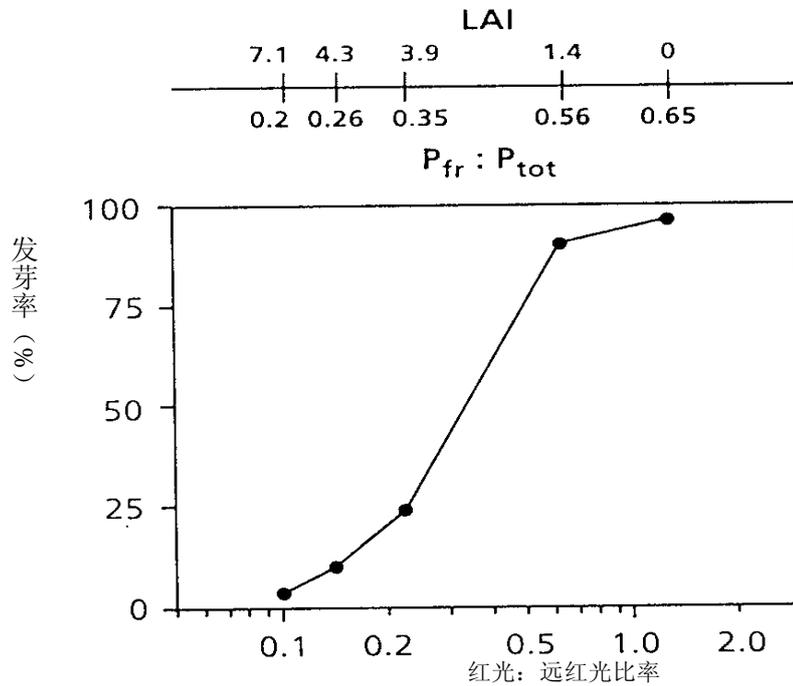


图 9-4 欧白芥不同密度造成的入射光不同红光与远红光比对车前发芽率的影响

光本身的感受以及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。 P_{fr} 型光敏色素的量也受非饱和区的光量决定。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。因此，红光与远红光比率低促进种子萌发仅限于某些物种，并且为特定的条件。

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。很明显，需光打破种子休眠并不是物种固有的特性。

需光不明显的种子，可能还是有一种由光敏色素调控的休眠机制。这类种子成熟时含大量的 P_{fr} ，因此，在黑暗中也可萌发。

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。这里所说的总光量涉及整个发芽阶段。一些种子在特定的条件下打破休眠需光量很少 (3-4 个数量级) (图 9-8)。这种反应称为极低能反应 (VLFR)。对莴苣种子进行预处理，这两种反应均可在同一种子中出现。土壤中种子的这两种反应随季节发生转变。自然条件下，发生极低能反应可能与土层受破坏种子短期曝光有关。

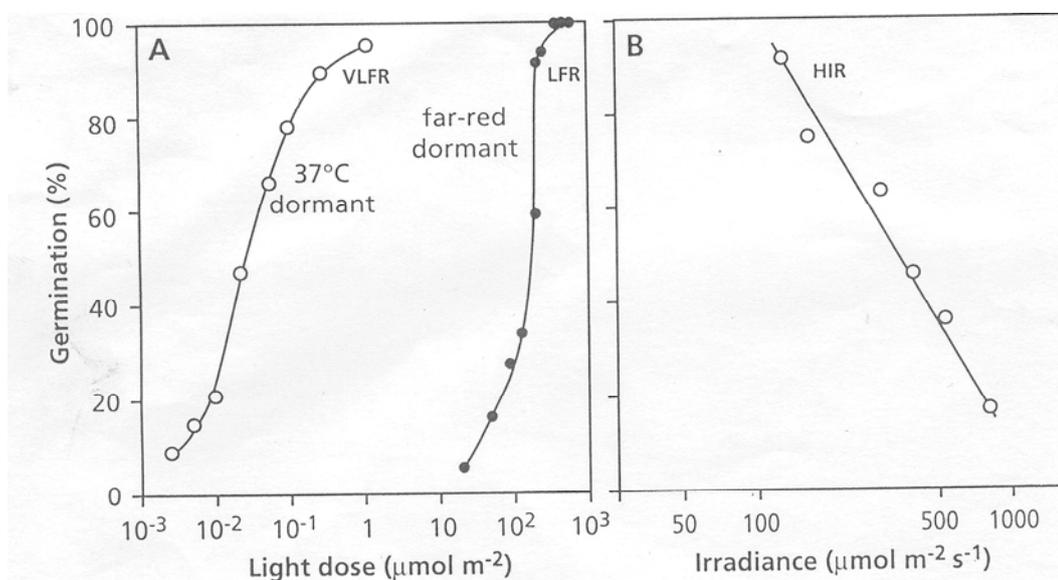


图 9-8 莴苣种子发芽的三种光反应。A, 37°C和远红光预处理种子对红光反应分别表现为极弱荧光反应 (VLFR) 和弱荧光反应 (LFR); B, 对日长的反应表现为强辐射反应。

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。

大部分种子萌发都受光的抑制。显然只有在长时间受光下才发生。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）。 P_r 和 P_{fr} 之间的转变部分与 HIR 有关，其中的一些机理尚不清楚。对光具有负效应的种子，即种子萌发见光受阻，其 HIR 强。短期低辐射不会抑制萌发，有时甚至还会刺激萌发。因此，种子的萌发并不总是受光抑制。

种子对短期见光条件的反应已有很多研究。但是，自然条件下的种子大部分都经历了长时间的光照。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设想中单独光谱成分作用的效应要强。

强辐射产生的 HIR 抑制土表种子的萌发。土壤上层几微米表土中的需光种子，由于光的渗入，萌发受到限制，但限制程度不是很强。多种光反应的组合可引起上层表土中种子的萌发，该土层中水分适宜，幼苗可伸出土表。

2.6 温度影响

温度影响种子休眠表现在以下几个方面：

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 9-9）。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。

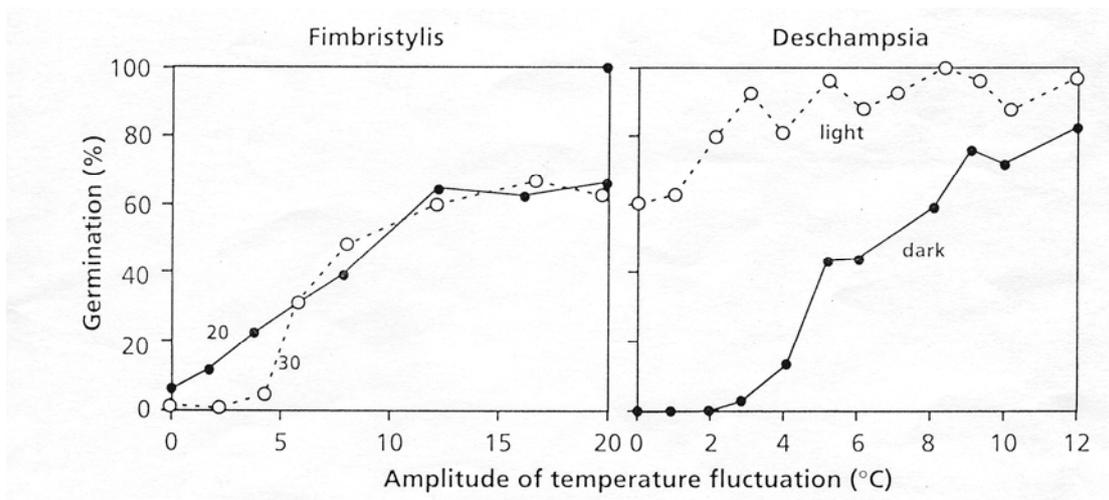


图 9-9 发芽对周日温度变化范围的反应。左，在平均温度为 20°C 和 30°C 下需光的稻田杂草飘拂草；右，光和暗下的发草

大多数小粒沼泽植物种子对昼夜变温也有反应，这表明深层种子缺少水分。因此，这些种子对变温的反应功能可作为测定水深的机制。

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。由于种子萌发的上限和下限临界温度的变化，从而引起萌发温度范围的变异。

3. 未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. 夏季一年生植物及其它物种，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9-10）。休眠的这种季节性变化制约着春季种子的萌发，而春季是温带气候种子生长的最适宜季节（图9-11）。

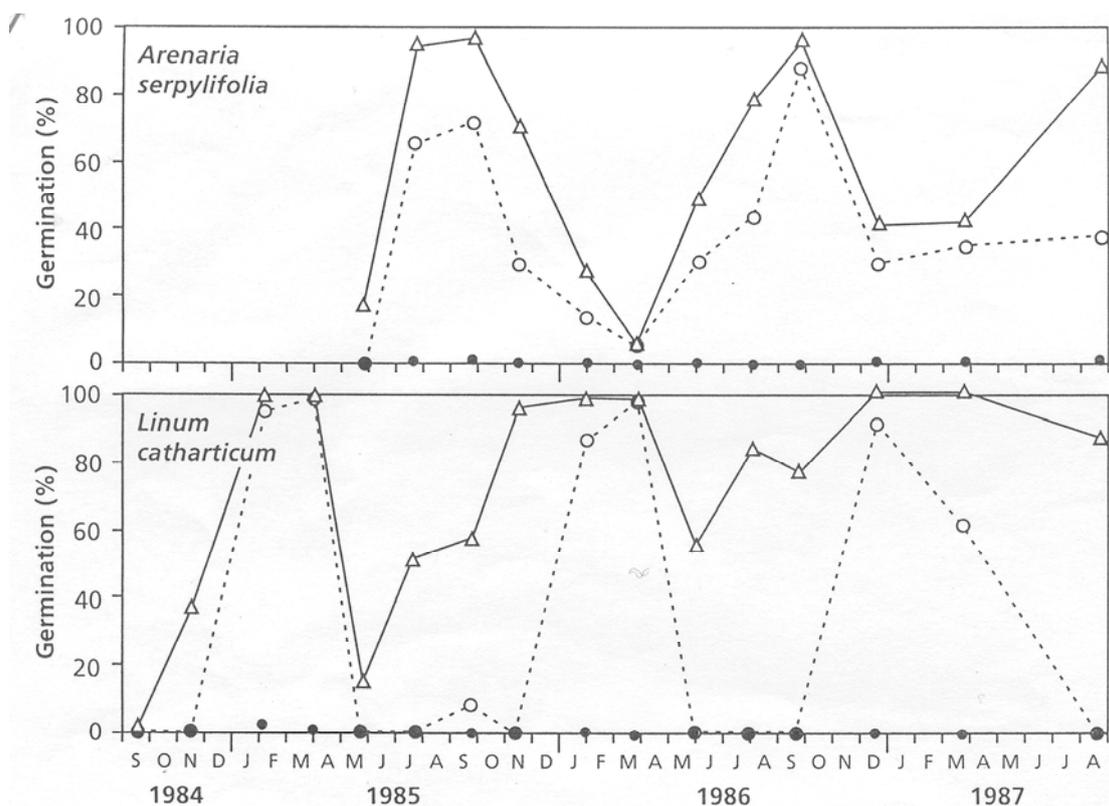


图9-10 在白垩土草地中埋藏不同时间后出土的种子在实验室条件下的发芽。蚤缀 (*Arenaria serpyllifolia*)，一年生冬季植物；亚麻 (*Linum catharticum*)，春季发芽的两年生植物。实线，暗处发芽；虚线，光下发芽。

B. 冬季一年生植物。相对较高的温度可解除休眠，抑或种子萌发没有限制。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，而秋天是许多起源于地

中海气候物种生长的最适季节。

如果强迫休眠阻碍萌发，种子可经过几次休眠诱导或缓解循环打破休眠（如土中的需光种子）。

有趣的是，水分供应使冬季成为冬季一年生植物最适宜的生长季节，且秋季最适于萌发，而休眠则由温度控制。许多季节性气候，如地中海气候及温带气候都与水分密切相关，但是，温度作为湿季开始的一个预测值要比水分强。夏季一年生植物，冬季低温可解除休眠，因而可作为一种信号；而夏季的高温则是自养植物生长的最佳条件。

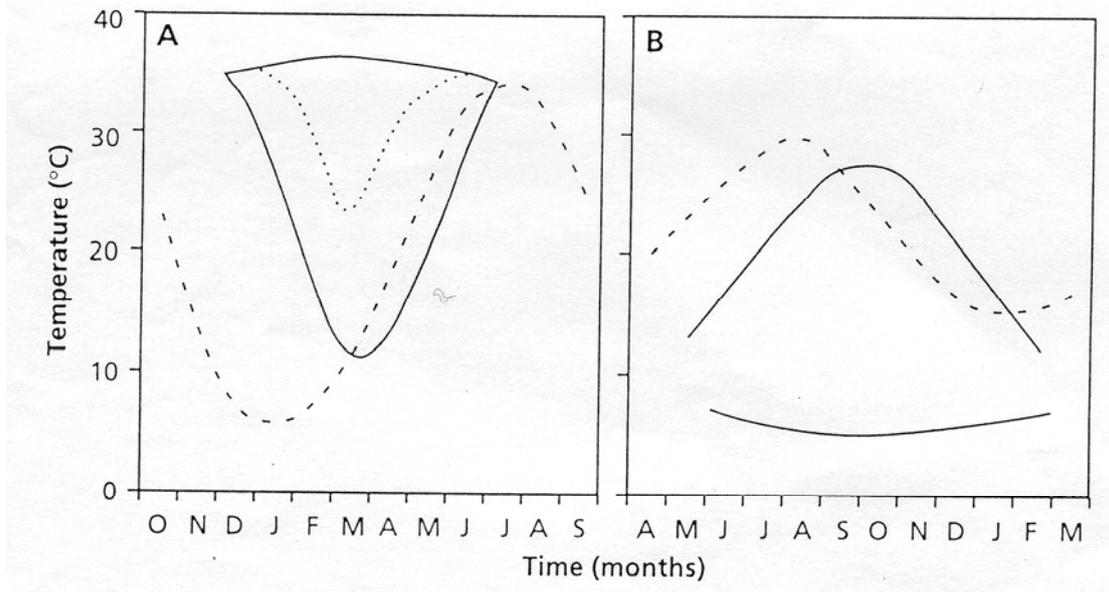


图 9-11 自然条件下发芽对温度反应范围的变化。破折线表示田间的平均日最高温度；连续线表示光下发芽的温度范围；点线表示暗处发芽的最低温度

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。基于这类研究，已提出了一些引人注目的观点，并可能应用于许多种子。

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 9-12）。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。质膜上激素受体受膜的状态（与温度有关）影响，因此，这一点至少可以部分地解释温度对休眠的影响。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。

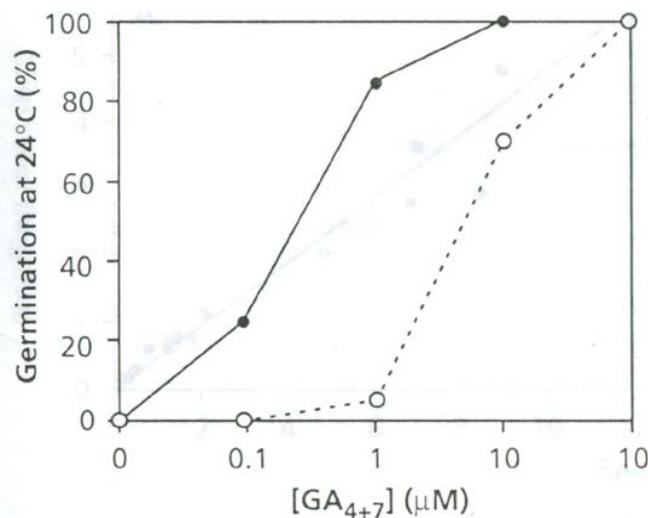


图 9-12 赤霉素浓度对拟南芥 GA 缺乏突变体在暗处 24°C 下发芽的影响

2.8 种子发芽和休眠生态学问题的总结

本章描述了控制休眠的环境因子可能产生的生态影响。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。表 9-1 概括了这些萌发信号。从这些萌发信号可看出，一般演替早的物种在诸如光、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，但是，种子库作为发芽物质的主要来源相当普遍。

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
	硝酸盐	距离探测
	种皮中的抑制剂	检测可利用水
生理休眠	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

大多数物种在发芽后都要经历几个不同的发育阶段。幼苗期，植物生长迅速，但对环境胁迫和竞争的影响表现最为脆弱。随后幼苗期逐渐向青年期过渡，此时，许多物种分配重要的防御和贮藏源。最后，通过激素触发的剧变而进入生殖生长期，此时，一些茎分生组织形成生殖器官，而不再形成营养器官。在这些发育阶段中，植物对环境的反应也不同，物种的阶段转变时间和激发物也大不相同。例如，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。两年生植物一般在两年内完成整个生命周期，但如果环境条件不利，时间会延长。这些具不同阶段发育的植物，它们的生理差异是什么？两年生植物又如何适应环境呢？

3.1 幼苗期

种子发芽后，幼苗对生物和非生物胁迫很敏感。由于根系小，幼苗在较轻微的干旱下就易受害，这样，对根系快速伸长的选择作用很强。如幼苗密度高，则对光的竞争强，发芽阶段有 1-2 天的优势便可决定竞争的胜负。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。因此，幼苗是相对脆弱的阶段，对源（叶和根）的快速生长和超过邻近组织（茎），有很强的选择性。大多数物种以贮藏或防御上最少的分配达到上述目标。

种子大小对幼苗的绝对生长率和最初大小起主要作用（图 9-13）。经微小的竞争就可占

据较大领域的物种，一般产生的种子小而多，这样提高了种子抵抗干扰的概率，但减少了用于幼苗初始生长和生活的贮藏物（图 9-14）。而树木、灌木及林区草，幼苗阶段经强烈竞争，通常形成较大的种子。因此，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，小种子一般有利于密集植被中生存的物种。令人感兴趣的是，种子粒形小是区分普通草本和稀有草本的少数性状之一，这可能是因为稀有物种与其分布范围广有关。

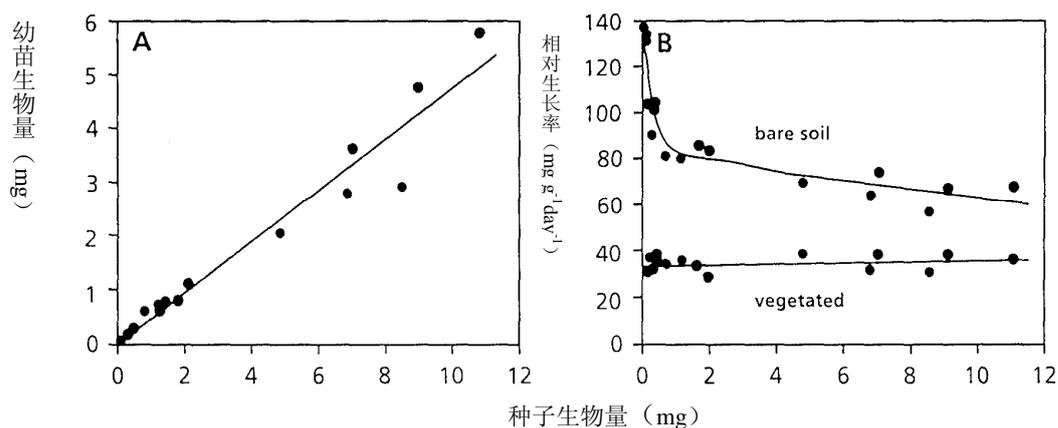


图 9-13 草原多年生植物种子的生物量与幼苗（出苗时间 < 12h）生物量、生长在温室有植被和裸土的幼苗相对生长率间的相关性

许多热带树木和一些温带树木，产生很大的非休眠种子，种子萌发长成幼苗，至分枝形成冠层，随后停止生长。这种幼苗库与荒地物种的种子库类似，它可在利于幼苗形成的环境来临时，重新恢复生长。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）。与快速生长的幼苗情况不同，幼苗库中幼苗叶片对抵御食草动物和病菌是极其有利的。这些幼苗在受扰乱后迅速恢复生长，与土壤中作为种子库生存的物种相比，它们具有较强的初始竞争力。

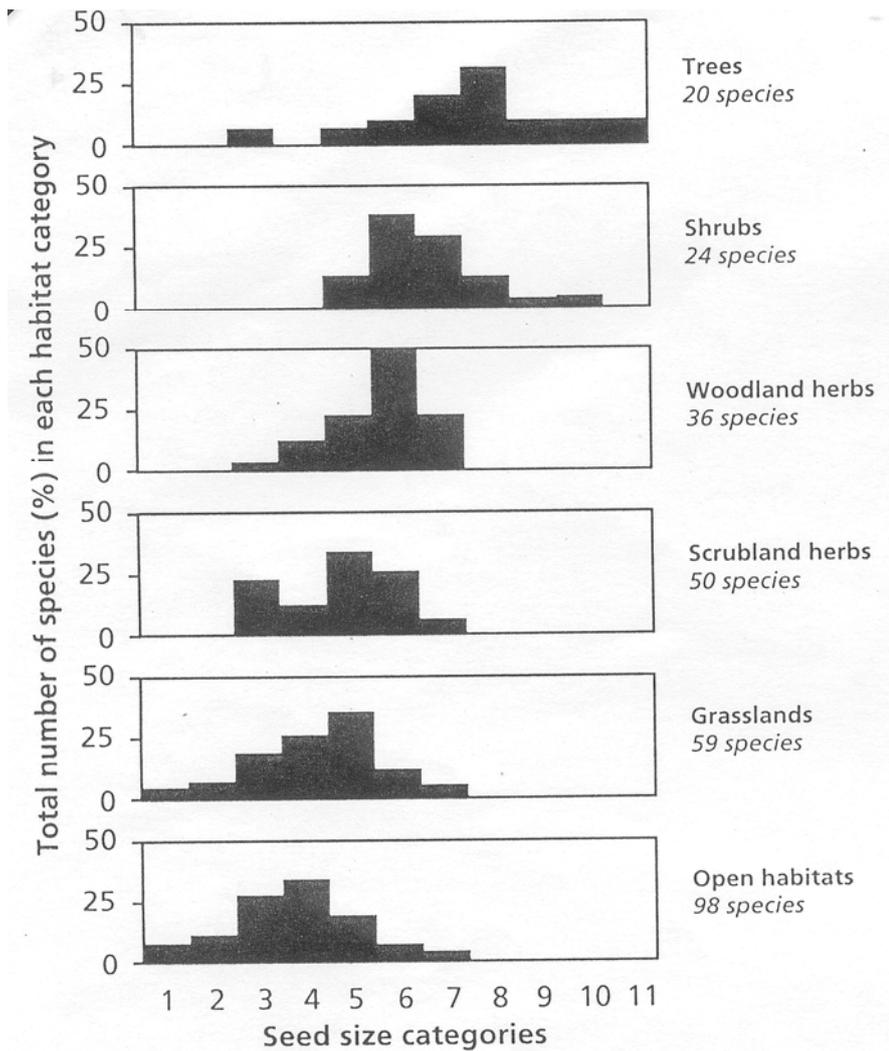


图 9-14 不同生态组群植物种子大小的频率分布

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能使植物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。而贮藏物质可使多年生植物在适宜季节的早期就开始生长，并在不利的光合或营养条件下也能存活。

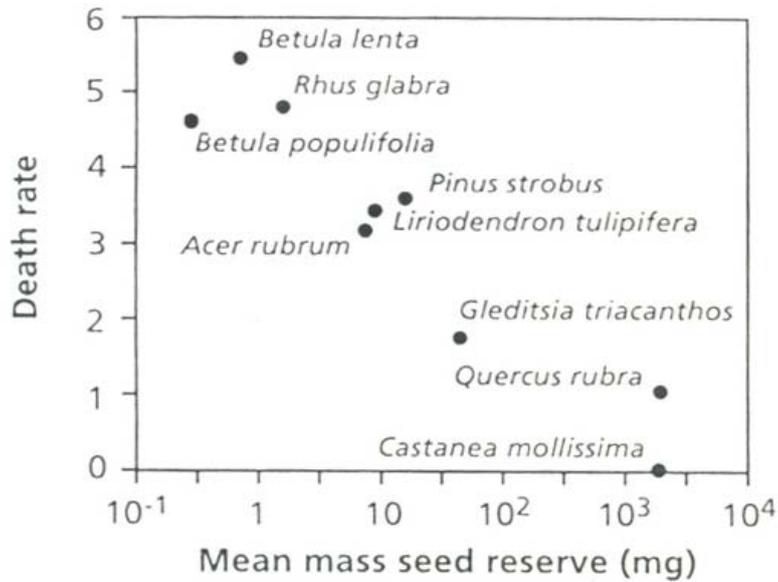


图 9-15 九种北美树种的死亡速率与种子贮备物之间的关系

3.2. 1 二年生植物的开花延迟

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，一直进行典型的营养生长。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 9-2）。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，取来代之的是单稔多年生植物，它是指一旦过渡至生殖生长阶段，生命循环就结束的植物。单稔多年生植物的营养生长阶段也可以很长（如棕榈和石花菜）。

表 9-2 根出叶的矛叶蓟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

注：对照在大田表现出 13% 的开花率

3.2. 2 青年期和成年期的性状

木本植物成熟时，青年期一组明显的形态和化学性状消失。青年期植物或通过针刺，或形成化学防御物质，对食草动物形成强的抵抗能力。许多木本植物的形态在青年期和成年期表现不同。例如，澳大利亚及其它地方，许多金合欢种的幼叶为二回羽状，而老叶则为“假状叶”。假状叶状的物种青年期持续时间长，且一般生长在湿润地带，而干旱或半干旱地区的金合欢，假状叶通常缩成很小的隆起。金合欢一般是斑纹状二回羽状叶和假状叶，在有利

的环境条件下，以二回羽状叶居多。耐荫林木 (*A.pycnantha*) 生长在遮荫条件下，9 个多月后，幼苗就形成大部分的青年期簇叶，且具有较高的成活率和叶面积比。当其生长在充足的阳光下，几个月后全变成假状叶。植物激素 GA 处理利于二回羽状叶的形成。

黑木是另一类具斑纹状叶的澳大利亚林木，与夏威夷不耐荫的相似，生长在极干旱的地方。这表明，金合欢的二回羽状叶是荫叶，而假状叶则是阳叶。为检验这一假设，测定了两种叶的气体交换 (表 9-3)。与成年期的假状叶相比，金合欢青年期的叶片具有较高的光合速率及呼吸速率，但水分的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，而假状叶的形成更类似于胁迫下缓慢生长的叶片。

表 9-3 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 ($\mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	11.1	12.1
CO ₂ 同化的光补偿点 ($\mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	0.8	0.5
气孔导度 ($\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	0.4	0.3
蒸腾强度 ($\text{m mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	7.5	6.9
水分利用率 [$\text{m mol CO}_2 (\text{m mol H}_2\text{O})^{-1}$]	1.3	1.5
光饱和点时的内部 CO ₂ 压 (Pa)	28.2	27.4
碳同位素分配 (‰)	19.7	18.0
叶片水压 (MPa)	-1.2	-0.9
叶片中氮含量 (m mol g^{-1})	2.1	1.7
光合氮利用率 [$\text{m mol CO}_2 (\text{mol N})^{-1} \text{ s}^{-1}$]	0.24	0.20
碳/氮 (mol mol^{-1})	19.3	24.6
每单位面积上叶片生物量 (kg m^{-2})	0.14/0.10*	0.24/0.51*

*其值分别指下层完全展开的叶片

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。正如生长和分配这一章所述，这种无性繁殖简单地被认为是一种生长方式，或者作为一种无需经生殖和形态建成就可形成生理上独立个体的机制。

在植物开花不频繁，幼苗形态建成很少发生的环境下，无性繁殖发育良好。例如，一种北极芦苇的无性繁殖体，据估计已存活了上千年，它是无性繁殖体经不断产生新分蘖而形成

的。在这种情形下，形成一个新分蘖所需的碳水化合物有性繁殖要比无性繁殖大 10000 倍，这是因为无性繁殖的幼苗形态建成率低。在美国中部落矶山上，白杨木的无性繁殖体据估计与更新世代同龄，它是由根芽形成。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。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。无性繁殖体在营养丰富的场所就形成更多的营养体，而移至贫瘠的地方则不能进一步营养繁殖。在相对不利的条件下，为支持受胁迫或毁坏繁殖体的生长，无性繁殖体之间可进行养分重新分配。白苜蓿的繁殖体在旱地和湿润地生长，后者有相对较多的根系形成。另一方面，将一繁殖体叶片置于强光和遮荫处理，强光下的繁殖体形成相对较多的叶片内容物（图 9-16）。

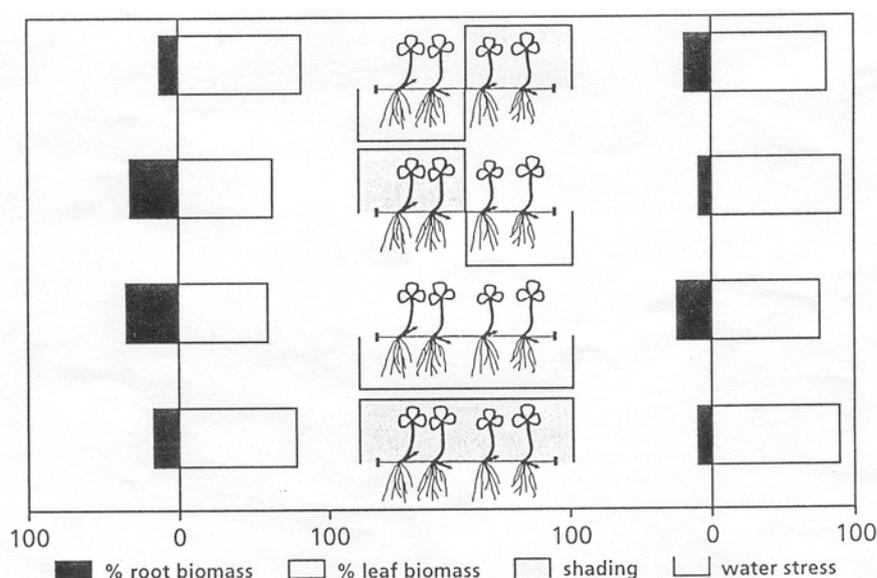


图 9-16 两种三叶草根和地上部生物量的分配百分率

有关白苜蓿的资料表明，无性繁殖体之间可进行营养物质的交换。为在另一种无性繁殖植物（silverweed）中得到验证，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。事实上，处理与对照植株从湿土中吸收的水分量相同。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。这些机制包括芦苇与草形成新的分蘖，一些灌木和树木形成的新芽，另一些灌木的母体茎秆上形成新芽，地下茎段或茎节形成的新芽，如许多地中海灌木埋在有机土层的下部枝条形成的根系。

3.2. 4 热带树木在叶片发育期延迟转绿

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，这表明叶片中叶绿素含量低。转绿延迟在耐荫植物中很典型，而在另一些植物中很少见。由于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。相反，正常绿叶在伸展末达到了最大的光合能力。

表 9-4 巴拿马热带雨林 175 个常见物种幼叶的颜色*

叶色	普通(%)	耐荫(%)
白色	0	8
红色	3	33
鲜绿色	3	41
延迟转绿色	7	82
绿色	93	18

*表示值为各类型中物种数

很明显，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%，而正常物种可占 80%。在光照下，下层林木的一个典型特征是：光合作用的量子需要量比正常绿叶少一半，这在很大程度上与它们吸收量低有关。与转绿延迟有关的有利条件是什么呢？

假设转绿延迟是幼叶减少食草动物侵食的机制。所有幼叶都缺乏由细胞壁加厚和木质化形成的韧性，而韧性的形成又不利于细胞伸展和叶片生长。韧性可阻止生物和非生物因子的影响，但幼叶的阻止性能差（表 9-5）。不具转绿模式的物种中，与叶绿体发育有关的氮及其它营养在积累，使食草动物更喜欢这些无保护的幼叶。

表 9-5 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 spragueii</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

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。高光照条件下由转绿延迟引起的损失可能很大。在低光照条件下，即光照只占全日照的 1%，荫生植物由食草动物所引起的损失可能更为严重（表 9-6）。

表 9-6 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

至此，我们已讨论了由于缺乏叶绿素而引起的转绿延迟模式，然而，红色或蓝色的出现也表明有特定的色素存在，即花色素苷。早期假设这些花色素苷可提高叶片温度，现已被否定。鉴于下层林木生长环境光照很低，花色素苷防止紫外光损害的说法并不见得正确。用剪叶蚁作活体鉴定表明，这些花色素苷因具抗菌特性，所以可保护叶片。剪叶蚁收集叶片，并作为真菌底物贮藏在地下，而这些真菌则是剪叶蚁的食物。

3.3 生殖生长

我们知道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。人们对植物定时机制的理解，提高了对植物如何按时调节其营养生长和生殖生长的洞察力，这在温室工业上应用也有重要作用。

3.3.1 识别日长定时：长日植物和短日植物

在生长与分配这一章，我们讨论了营养生长如何受日长影响。环境信号在许多物种启动开花中起关键作用。日长在黄瓜、冬青、蕃茄、凤仙花等日中性植物中并不起作用。而在短日促进开花的秋季植物即短日植物（短日植物要求短于约 10-12 小时的日照）和长日促进开

花的春季植物即长日植物（长日植物要求大于 12-14 小时的日照）中起重要作用。短日植物包括菊科、大戟科、草莓、大豆、烟草等，都是研究短日植物的最佳材料。长日植物包括燕麦、大麦、倒挂金钟、多年生黑麦、草莓草轴草、小麦及黑天仙子等，这些都是较多用于研究的长日植物。一些物种在南方的分布极限有短日生态型，而在北方的分布极限则有长日生态型。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）。植物真正识别的是白昼长度还是暗期长度呢？

通过用白光或红光中断暗期的试验回答了这一问题。短期的暗中断会阻止或延迟短日植物的开花，而同样的处理会促进长日植物的开花。光期中断对短日植物和长日植物的开花均无影响。两种光周期中，很明显，暗期是植物识别的关键时期。但植物是如何识别暗期长度的呢？

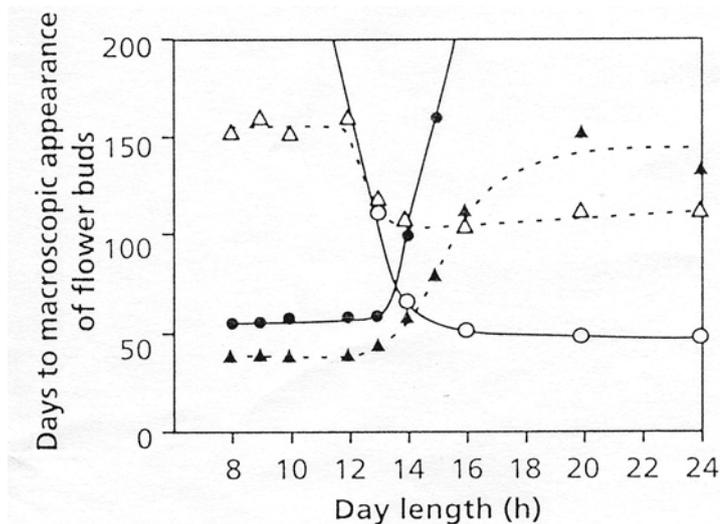


图 9-17 荧光 22℃下生长的四种植物花蕾发育与日长的关系。实心圆，紫苏（定量性短日照植物）；实心三角，秋英（数量性短日植物）；空心圆，天仙子（定量性长日植物）；空心三角，鞘蕊花（数量性长日植物）。

利用特定波长的光：660nm 的红光和 730nm 的远红光来中断暗期进行试验。一般简短闪光就足以达到效果，红光与白光具有相同的效应，且这种效应可被远红光逆转。这表明，光敏色素作为光受体与植物感受光周期有关。事实上，光敏色素也是在这些试验中首次被发现的。

成熟叶片才会识别光周期。只要一张叶片露置在诱导光周期下就足以引起开花。老叶的出现抑制了开花诱导。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。这种

信号可能是一种化合物或复合物，但其真正的天然成分并不清楚。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。短日植物藜中细胞分裂素的水平也受光周期诱导的影响。这些信号或许与典型的植物激素有关，但还不能用于解释所有已发现的现象。

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。如果温带植物具有识别长夜的能力异常的话，那么一些热带植物具有这种能力才算真正的异常。这里日长的变化很短，只要 20-30 分钟的变化就可诱导开花。

3.3. 2 植物能感受春季和秋季特定日长的差异吗？

由于春季和秋季有几天具有相同的日长，因而日长是一种错综复杂的信号。植物如何感受这两种季节的差异呢？曾一度认为，植物能感受日光的长短，但尚无试验证明存在这样一种机制。那么植物是如何做到这一点的呢？

除了日长以外，植物还需要两种环境信号。草莓和甜菜的开花诱导需要这些信号组合。秋天当日长降低至临界日长时可诱导花原基形成。冬季低温花原基的发育停止，只有当春季温度上升时才继续。

3.3. 3 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。许多春季开花的植物并不是长日植物；更确切地说，它们将温度作为一种环境信号。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俄罗斯植物学家李森科（Lysenko）。他认为，冬小麦露置在低温下可使植株开花，而幼苗露置在严寒的冬季下则不会开花。低温引起的生理变化叫春化作用（vernalization，拉丁文意为春季）。

不幸的是，Lysenko 并没有把他的重要发现用于正确的科学发展中。他认为种子表型的变化是遗传的，而没有把这种变化用于解释小麦成熟植株开花的原因。30 年代，受苏联政治家的支持和鼓励，Lysenko 坚持他的遗传学说，这在很大程度上阻碍该国遗传学及遗传学家的的发展。

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。春化作用也促进以丛生叶越冬的如毛地黄、锻花、胡萝卜、甜菜及报春花等两年生植物和以球茎、块茎及根茎越冬的植物的开花。

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。

3.3. 4 温度对植物发育的影响

前几节我们讨论了低温作为一种信号对两年生植物成花的诱导效应。而温度对植物的发育也有影响。Reaumur 引入热单元的概念来预测植物的发育。这一概念假设植物需要定量的积温来完成发育阶段。这一假设表明，以特定阶段所需时间的倒数来表示，作物发育的速率与温度成线性关系。虽然热单元的概念应用较广，但至今还没有生理基础。

3.3. 5 吸引授粉者

由昆虫、鸟或蝙蝠授粉的花朵需要吸引授粉者。花瓣的次生酚类物具有吸引力。这些紫外线吸收物，人类的肉眼见不到，但蜜蜂能识别。许多物种的花朵随着授粉，颜色会发生变化，因此，可把授粉者引至未授粉的花并提供花蜜。花颜色的变化可能是液泡 pH 值发生变化引起，而次生酚类物就分布在液泡中。授粉后，许多花就不再形成花蜜。授粉者很快就知道哪些花有花蜜。

花朵提供的蜜量取决于开花期的花数和花朵吸引的授粉者种类。例如，一般由天蛾授粉的长管红花，形成的花蜜要多于由小昆虫授粉的短管花，这意味着天蛾需求的能量要多 140 倍。花期形成许多花的物种，每朵花所产生的蜜一般要比花期只形成单朵花的物种少。通常，植物会形成足够的蜜来吸引授粉者，但又不让它们吃饱，因而促使这些授粉者光顾其它的花来满足它们的能量需求，从而增加花粉的传播率。

次生物作为一种可见信号对昆虫起作用。其它如特定的香气，只有在白天或黑夜特定的时间释放。这些香气对人类可能是一种嗅觉享受。佛焰花序随着温度升高，花中有气味的物质挥发。在植物呼吸作用一章中曾指出，抗氰途径的转变增加产热量，上述现象部分也是由于这一原因引起。呼吸危险期，生殖器官的呼吸速率接近极高，这种情况在天蛾飞翔肌中发现。温度上升高于环境温度近 10 度，有气味的胺挥发，就可吸引授粉者。在热量形成期，佛焰花序的呼吸大部分走抗氰途径。虽然这不是唯一的产热原因，但它显然是由于缺乏与质子偶联的电子流，而使底物中的能量以热能的形式释放。

与环境温度相比，花的温度随阳光照射提高，这是高山和北极物种存在的普遍现象，且

与识别蓝光有关。只要风速不很高，环境温度上升几度就会提高花器的温度。阳光直射可能会以多种方式影响植物适应性。当植物密集时，光照受限制，形成的种子轻，但坐果不受影响。相同的处理会降低 snow buttercup 的坐果率和种子内容物。挪威高山 buttercup 的花随阳光直射度改变（中午达最大）旋转 50 个弧度。这种阳光直射使花的温度提高约 3.5 度。阳光直射随花的衰老而降低，至花瓣萎焉时完全停止，因此它对花后的一切无影响。花的束缚不会影响对授粉昆虫的吸引，也不会影响种子与胚珠的比率、种子内容物及种子不育率。如果阳光直射对某物种具有筛选优势，那也只是在特定的气候条件下发生。

3.4 结实

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，主要物质的净变异在 1-30%，平均值为 10%。生殖生长的最适分配，这一过程直接控制着植物的适应性，要少于在养分胁迫或在有利的环境条件下养分吸收的分配。这表明，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。一般野生植物形成的果实要比花少。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也反应出授粉较差。即使经人工授粉，果实与花的比率（坐果率）也可能比较低。另外，授粉增加，坐果较多，但受种子大小限制，这表明，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。例如，许多针叶松和其它一些树木在几年内繁殖一次。这种“大年”与林木生产的年份有关，并且经常与群体中的个体同步。大繁殖仅在贮藏物积累了几年后才发生。在种子形成多的年份，这种繁殖模式利于“困境”籽食动物的生存，而大不利的年份则限制籽食动物的群体增长。

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。这可以解释为什么雌雄异株植物的雌性个体在有效水低的情况下不形成的原因。然而雄器官也需要大量的物质。例如，线型伐塞利阿花既有雌株也有雌雄同株的个体。这种个体同时具有雌雄器官的功能，但生长比雌株慢，尤其是在养分低的情况下，这表明，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，当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。雌株每朵花中的生物量都要高出 3 倍，且氮含量也有很大差异，这是由于四强雄蕊中氮含量相对高于萼片和花瓣。雌株通过不再进行额外的营养生长来贮存氮，从而利用这些氮来进行生殖生长，这表明，补充营养是解释雌株表现型一致的主要机制。

分配给生殖生长的养分要定量很困难，因为花序通常能满足大部分碳的需求，且某些结构既可充当生殖器官又可充当营养器官。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。例如，花期光合作用可满足温度胁迫时生殖生长碳需求的 2-65%（平均 22%）。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。草本植物在生殖生长期，茎秆生长通常会增加，这样可提高授粉的概率，果实也可随风传播至很远的地方。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。

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。植物衰老并不是变得越来越老和破碎，而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。韧皮部汁液中钙含量很低，它不同于其它经韧皮部运输的元素。

通过韧皮部运输的动力，一些物质从衰老叶片转移至根部，即使是营养物质的净输出也并不奇怪。图 9-18 表示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。这表明，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。也就是说，移至筛管中的韧皮部汁液在某个地方进行韧皮部装载，从而引起膨压上升，而到另一地方进行韧皮部卸出，从而使膨压下降。木质部汁液移至木质部导管，降低静水压梯度。运输路径间会存在一些交换，尤其是在茎秆中，但这显然不足以中止植物的持续循环过程。

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），这些机制中一

些与植物生理有关，本节将例举几个。

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（*Tetradelphina moreliana*）种子传播至远于 50 米的地方。这是由荚果壁变干引起，干燥在荚的两伐间建立起压力。一旦压力超出临界值，荚就爆裂，种子飞出。

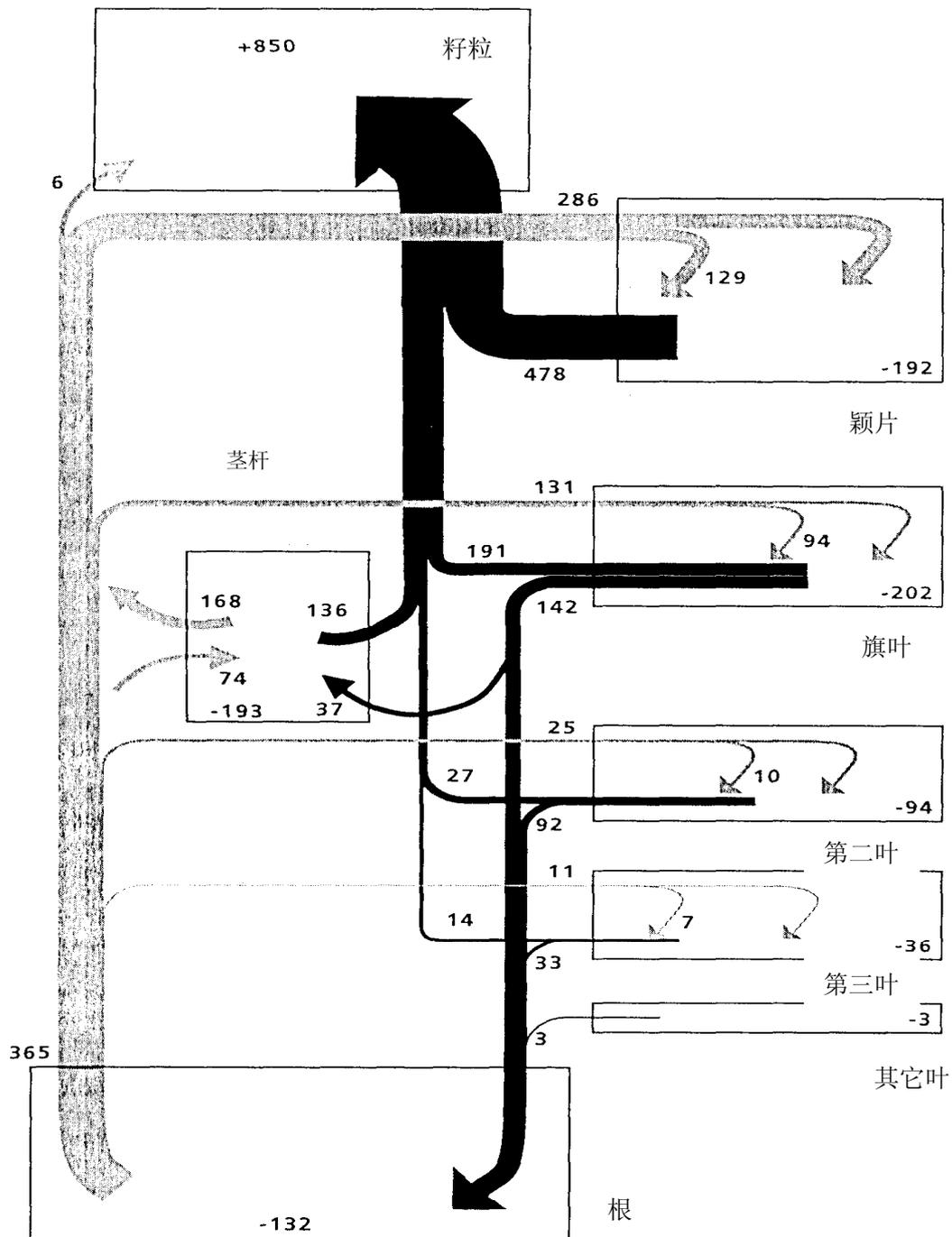


图 9-18 花后 15 天小麦植株中氮的运输

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

植物与脊椎动物有着古老而很不容易的联系，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。

4 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。种子需要适应幼苗生长的环境信息，并利用这些信息进行发芽或保持休眠。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。在两年生植物生殖生长阶段的转变中，日长和低温是主要的信号，辐射水平和营养持续供应也起作用。

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，但受辐射和植物水分状态的影响。

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。