

第十一章 植物的成熟与衰老

第一节 种子的发育

第二节 果实的发育

第三节 植物的休眠

第四节 植物的衰老

第五节 植物器官的脱落



植物受精后:

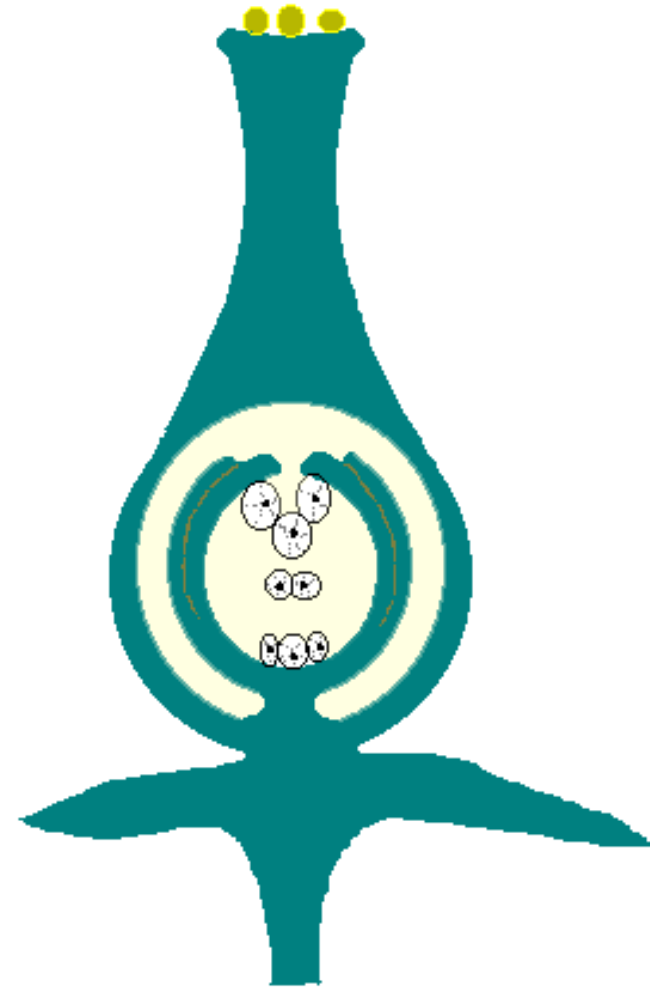
受精卵 **发育成** 胚

中央细胞 **发育成** 胚乳

胚珠 **发育成** 种子

子房壁 **发育成** 果皮

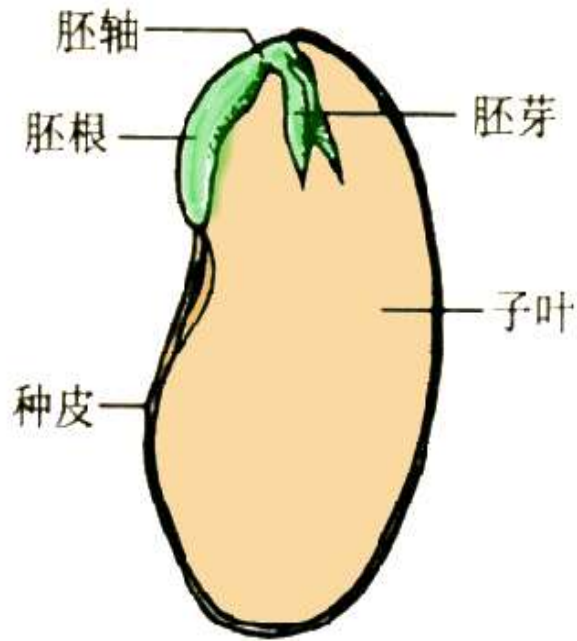
子房及 **发育成** 果实
花的其他部分



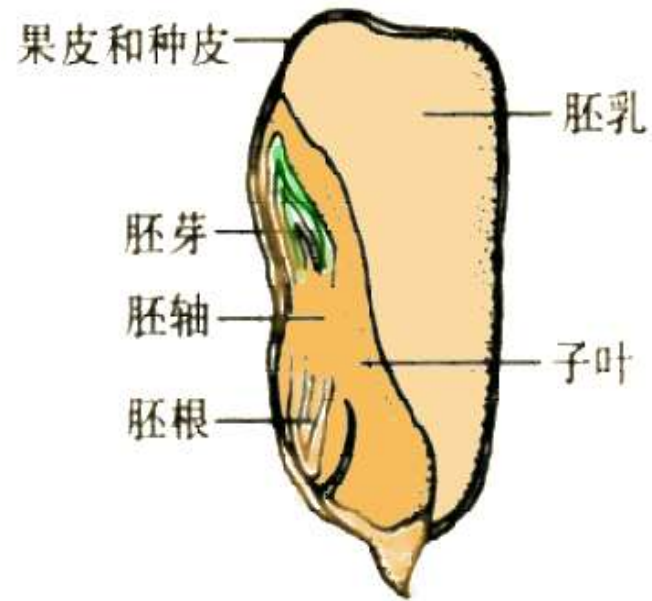
第一节 种子的发育

一、种子的发育过程

1. 胚乳的发育



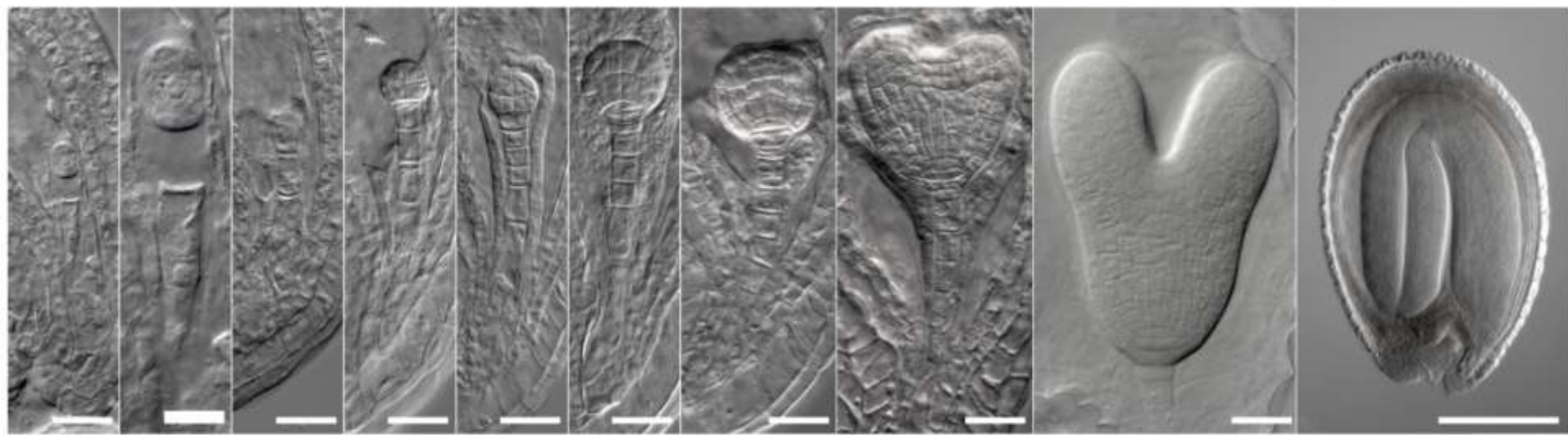
双子叶植物种子



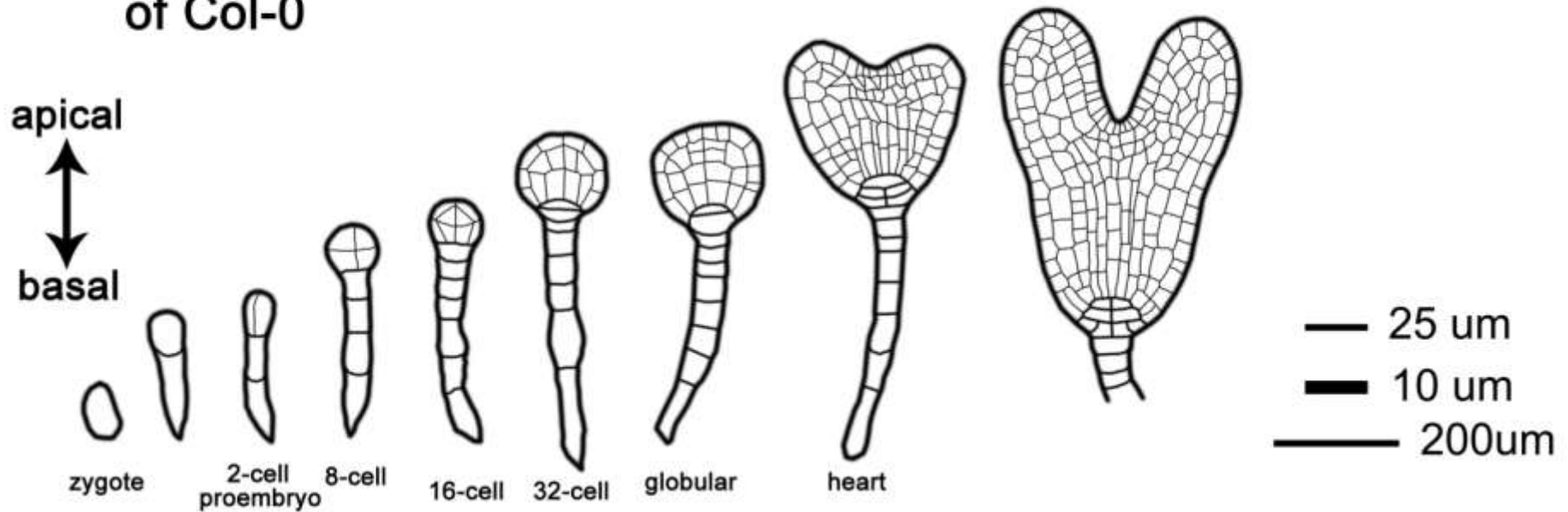
单子叶植物种子

2. 胚的发育

DIC显微镜



Embryo Development
of Col-0



serk1 serk2 serk3 triple mutant shows embryo defects



WT *serk1 serk2 serk3*

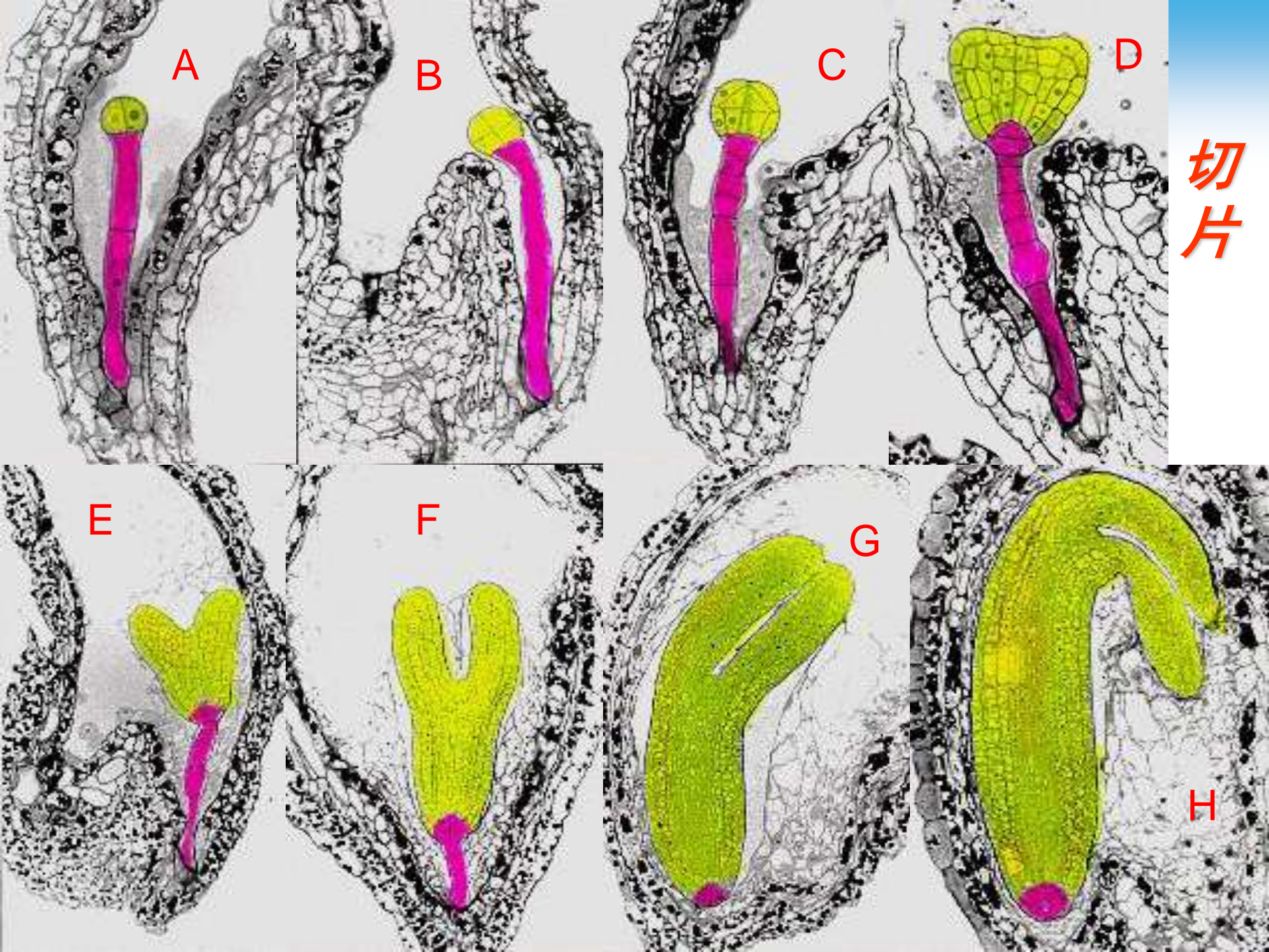


Torpedo-stage embryos

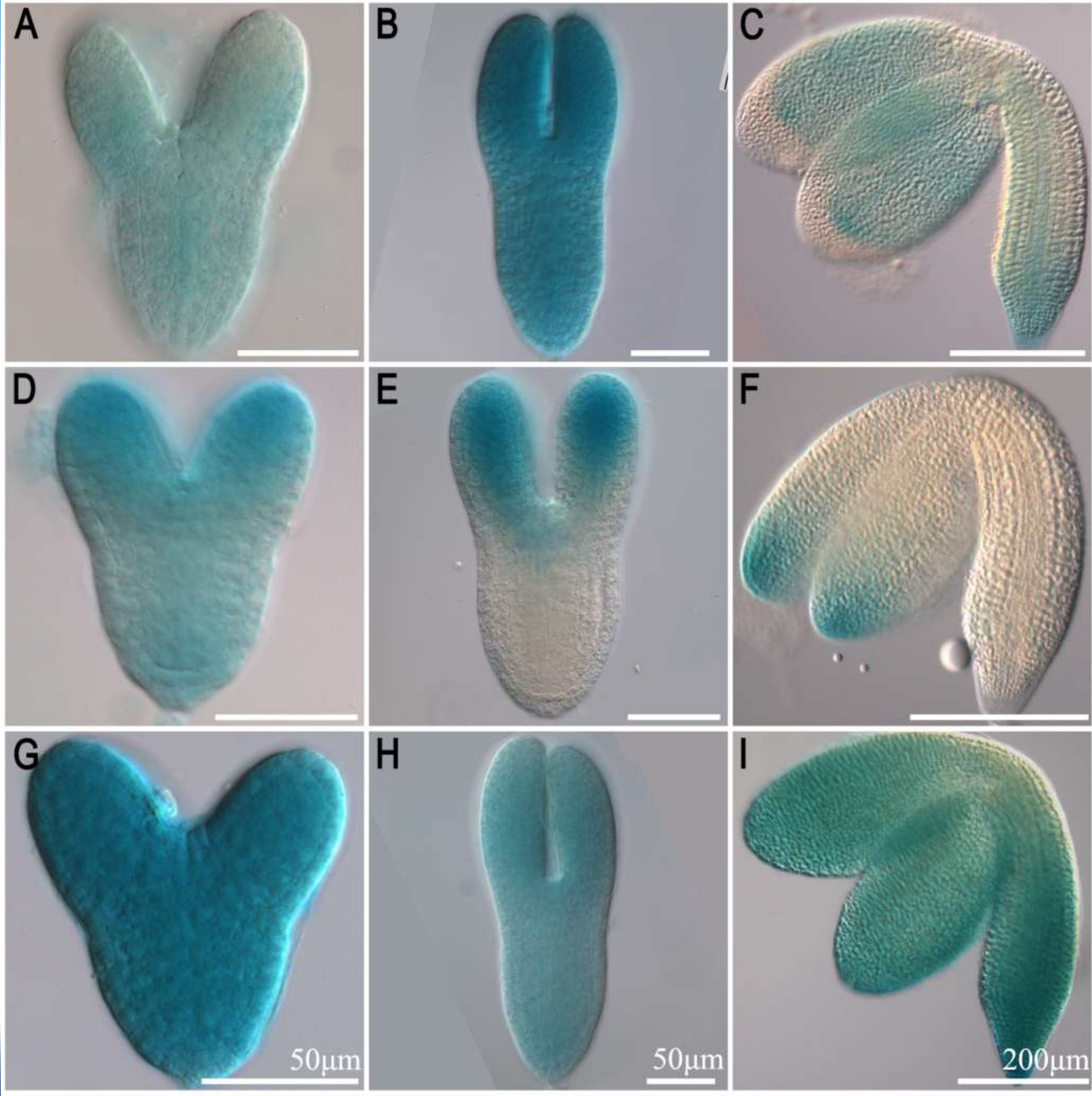
WT *serk1 serk2 serk3*



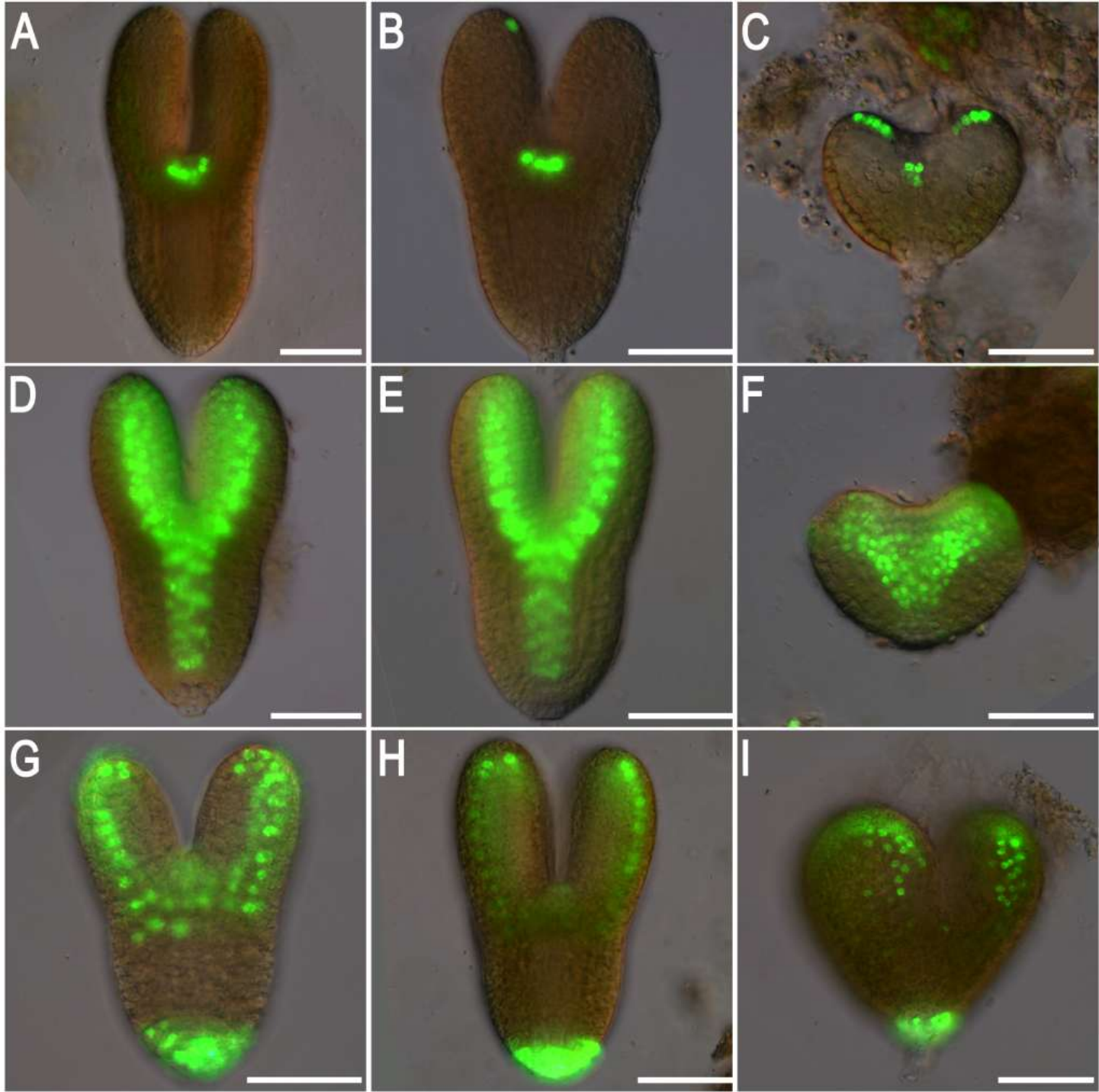
Mature embryos

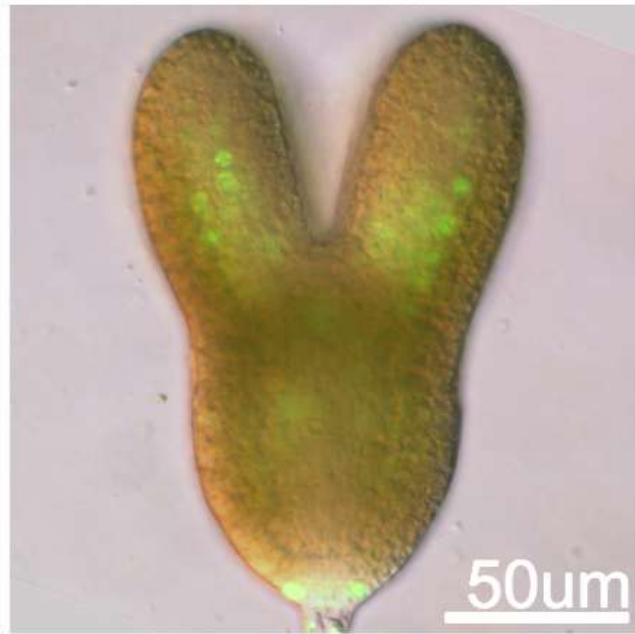
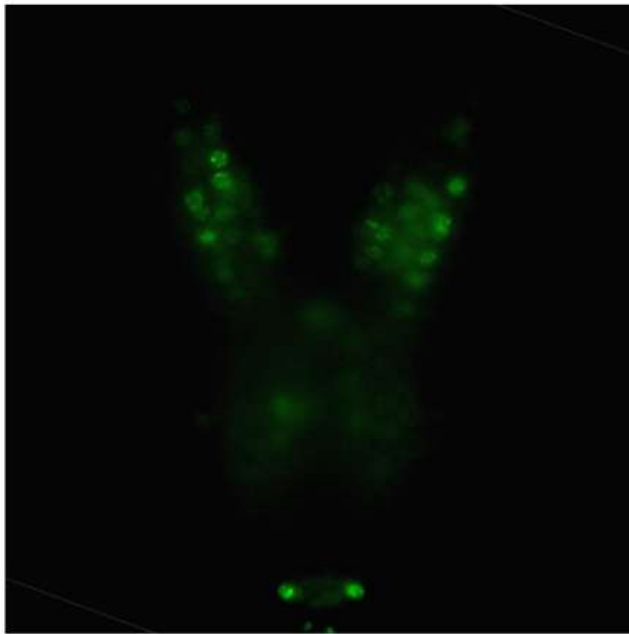
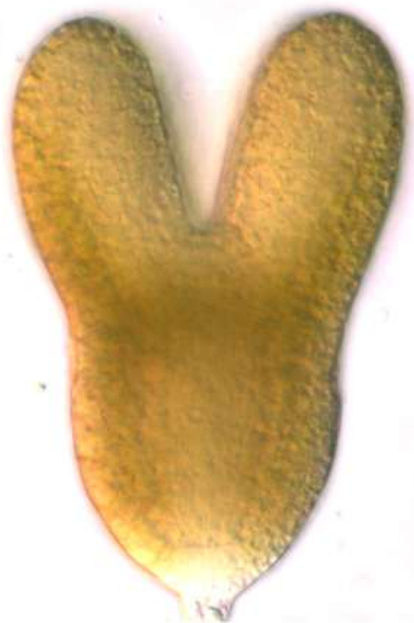
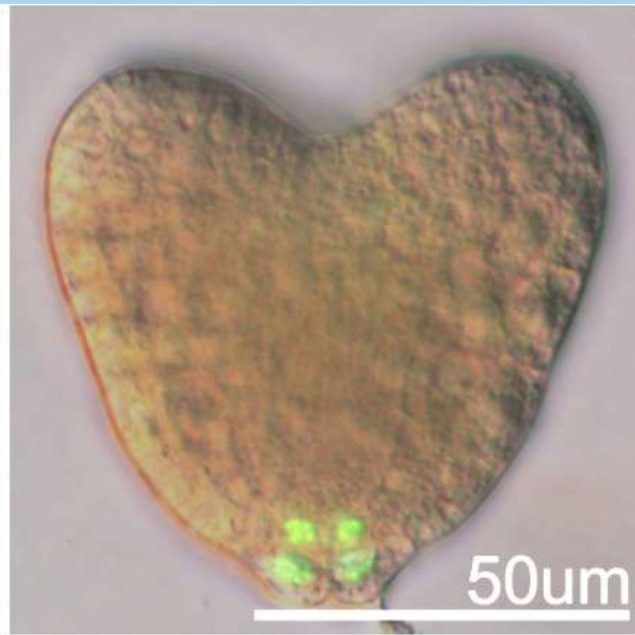
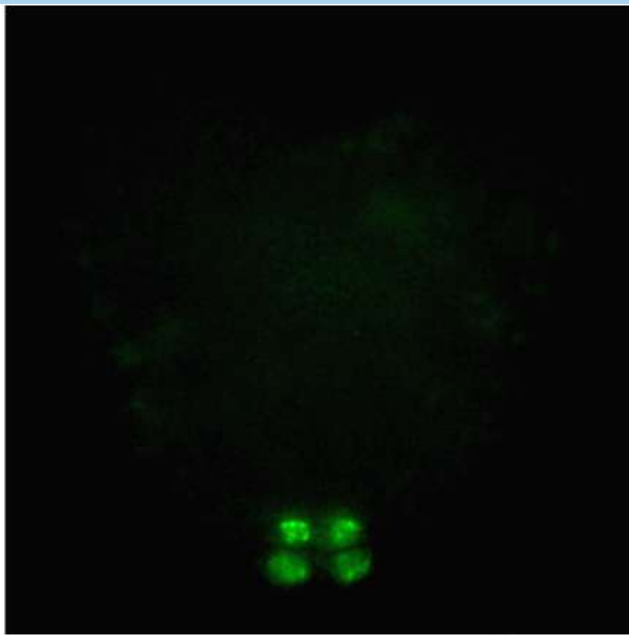


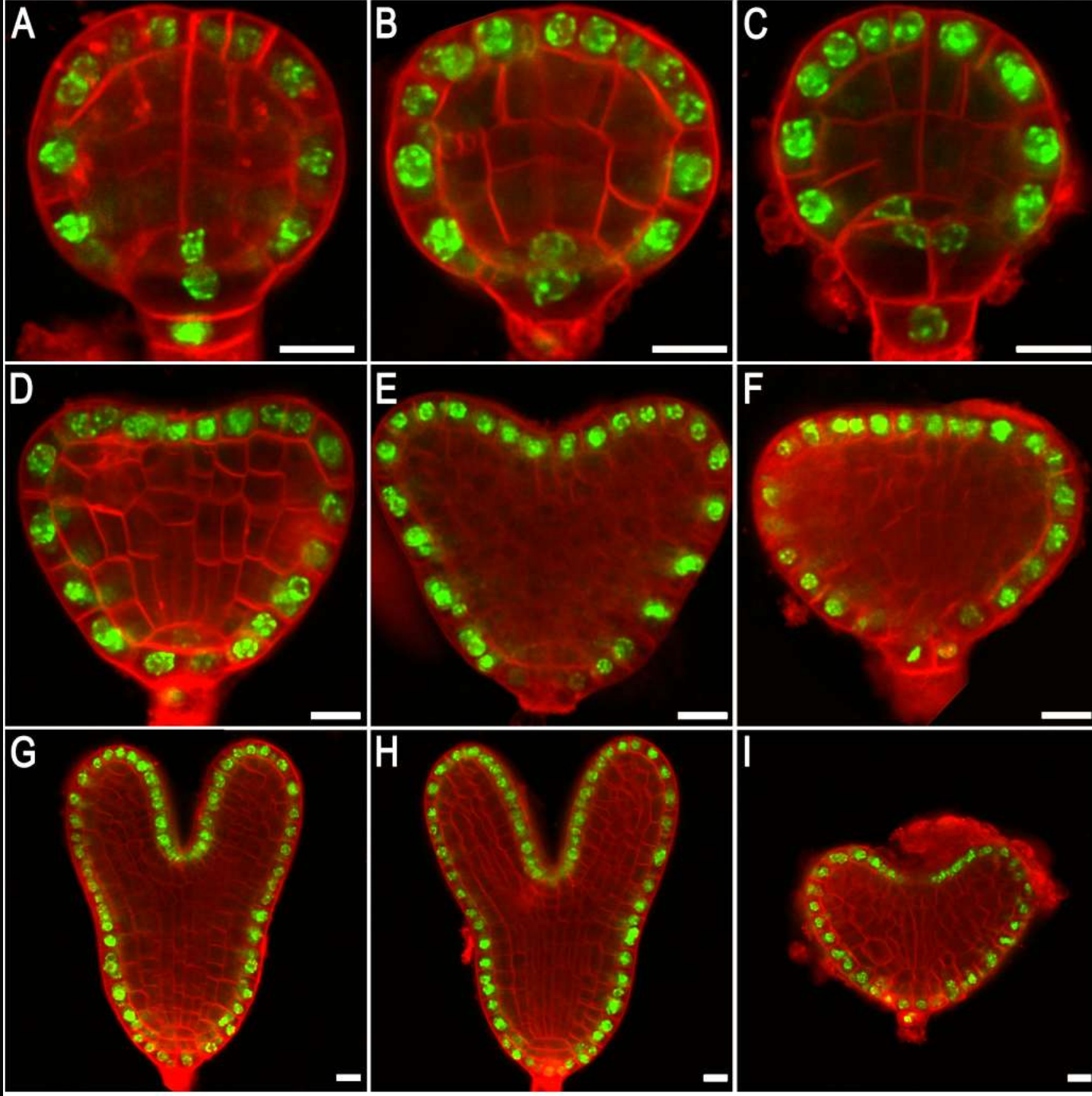
GUS染色
+
DIC显微镜



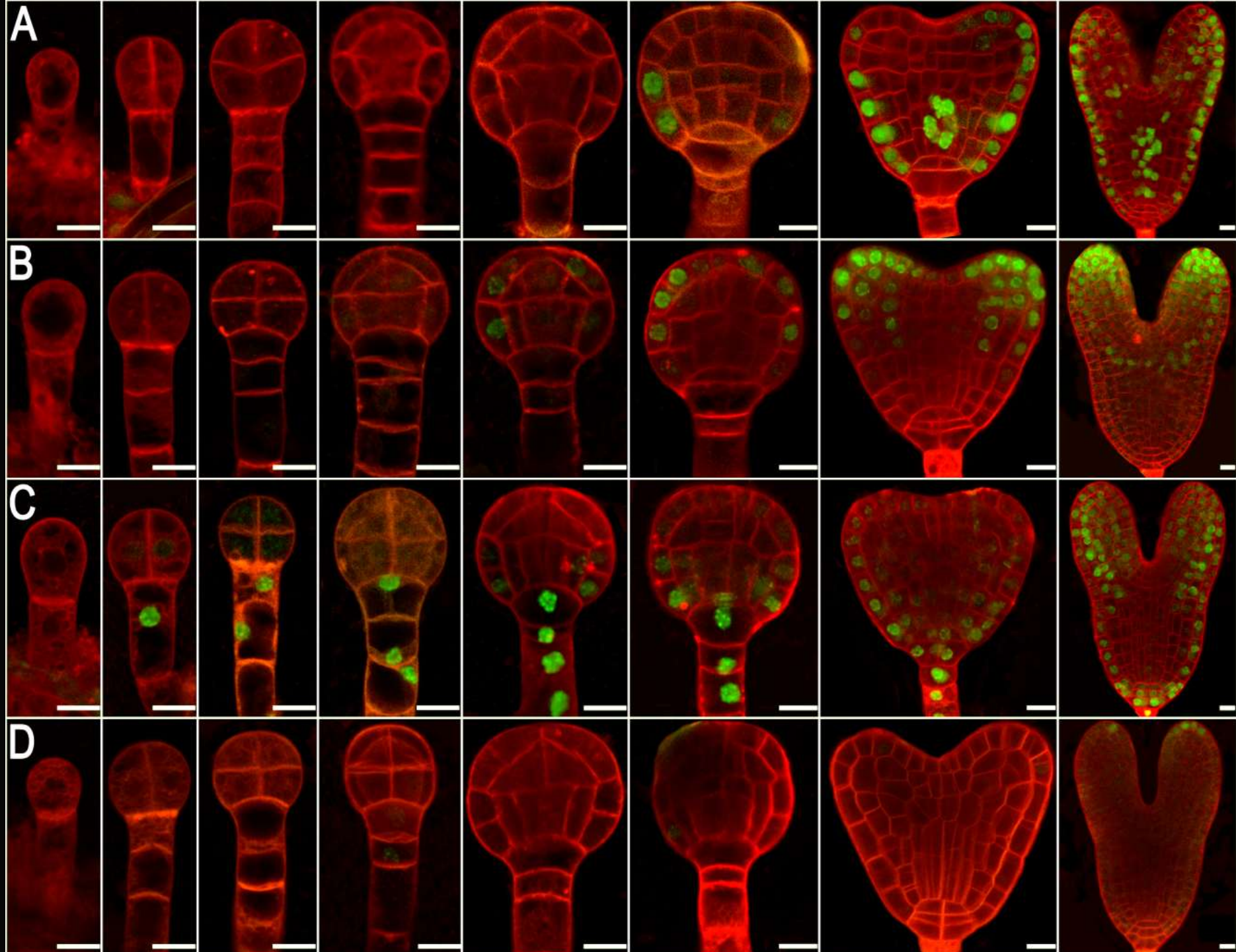
荧光显微镜
+
DIC显微镜







共
聚
焦
显
微
镜



二、种子成熟过程中的生理生化变化

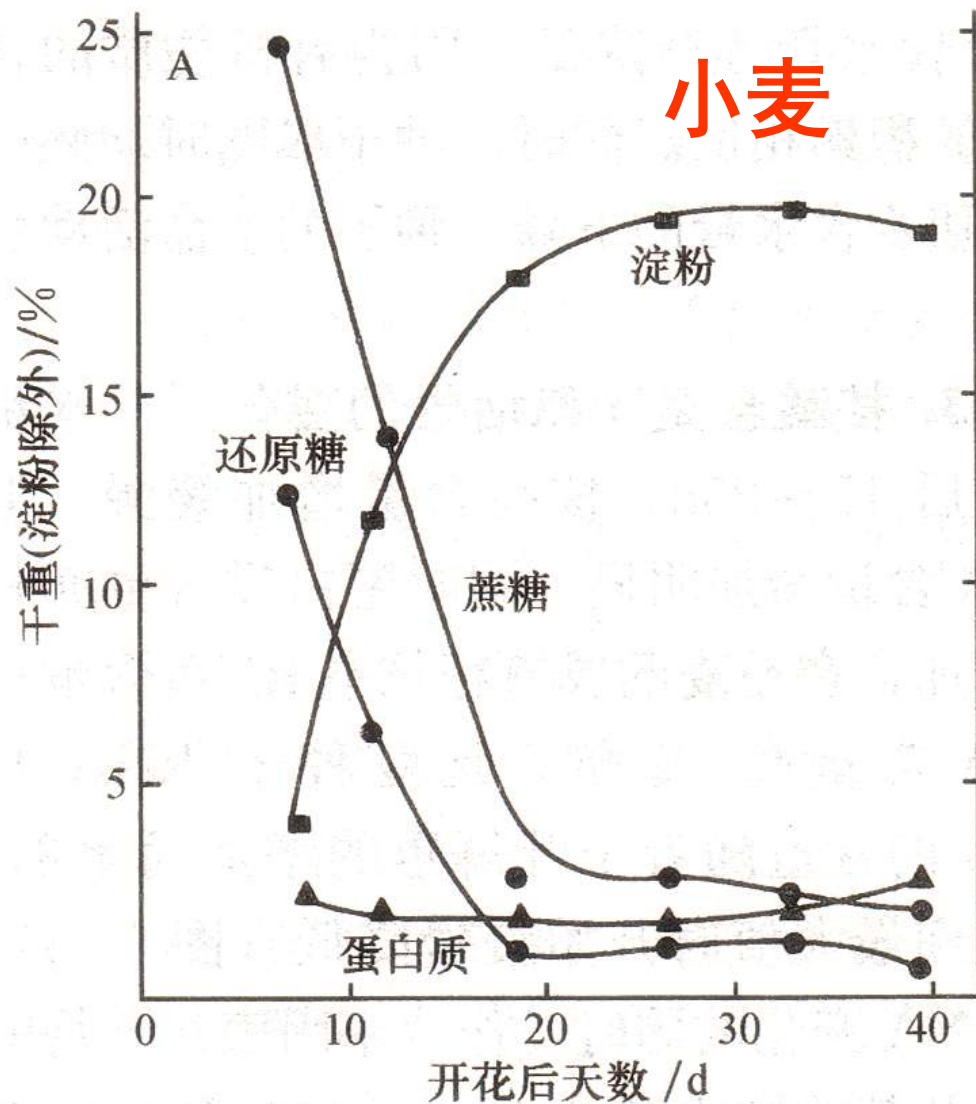
高等植物种子成熟过程：

- (1) 受精后合子经过有丝分裂，形成能够发育成新个体的胚。
(胚的发育)
- (2) 从营养器官运入的可溶性低分子化合物（如葡萄糖、蔗糖、氨基酸等），在种子内逐渐转化为不溶性的高分子化合物（如淀粉、脂肪、蛋白质等）贮藏起来。（有机物贮藏）

(一) 储藏物质的变化

1. 糖类的变化——淀粉含量增加

淀粉种子（禾谷类种子和某些豆类种子）成熟过程中，**可溶性糖含量逐渐降低，淀粉的积累迅速增加。**



2. 脂肪的变化

脂肪种子发育初期含大量的可溶性糖与淀粉，随种子发育迅速下降，粗脂肪含量急剧增加。碳水化合物转化为脂肪。

脂肪种子：大豆、花生、油菜、蓖麻、向日葵等

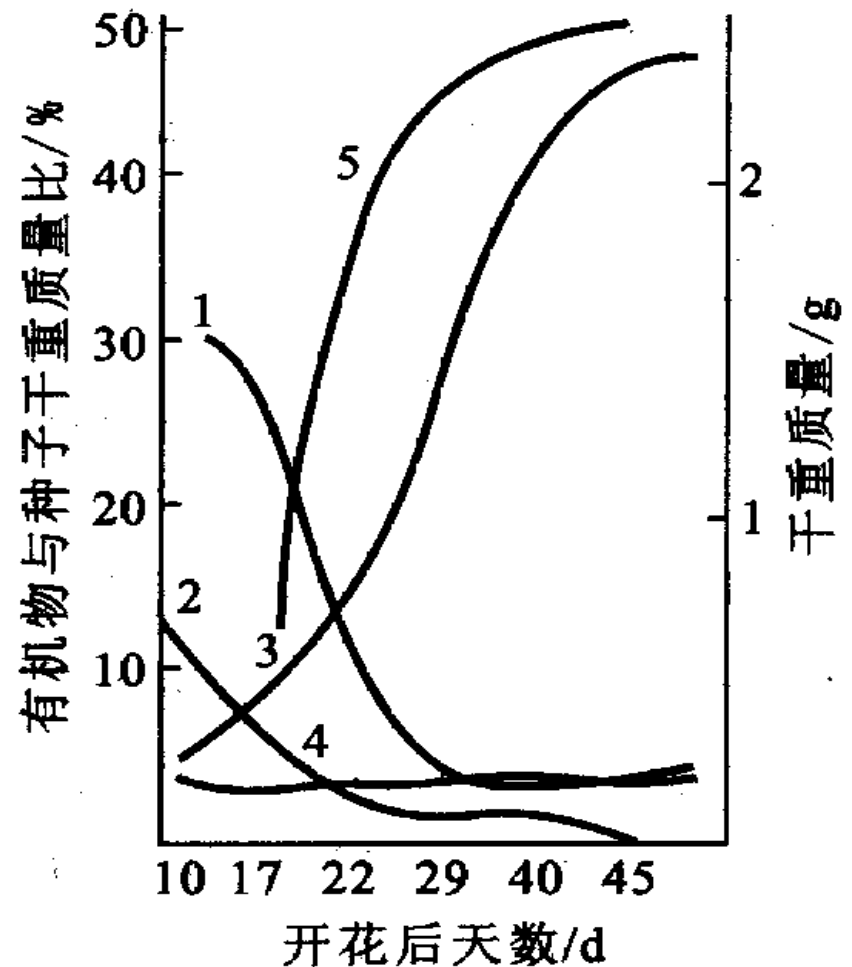


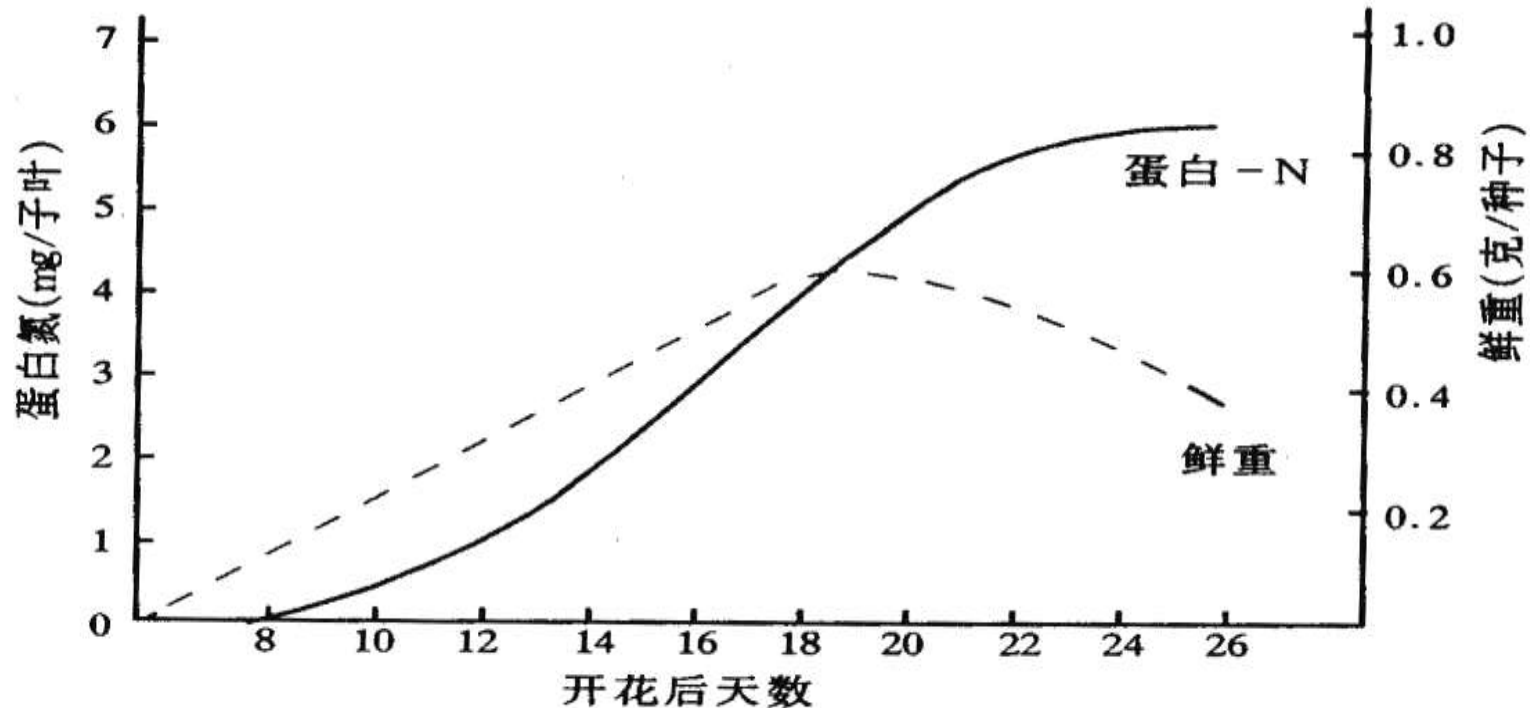
图 9-3 油菜种子成熟过程中各种有机物变化情况

1. 可溶性糖; 2. 淀粉; 3. 千粒重;
4. 含 N 物质; 5. 粗脂肪

3. 蛋白质的变化

蛋白质种子中的蛋白质来源于叶片或其他器官。

首先，氮素以**氨基酸或酰胺**的形式运至荚果，合成蛋白质，暂时贮藏；然后，暂存的蛋白质分解，以酰胺态运至种子，**转变为氨基酸，再合成蛋白质**，用于贮藏。



4 . 非丁的变化

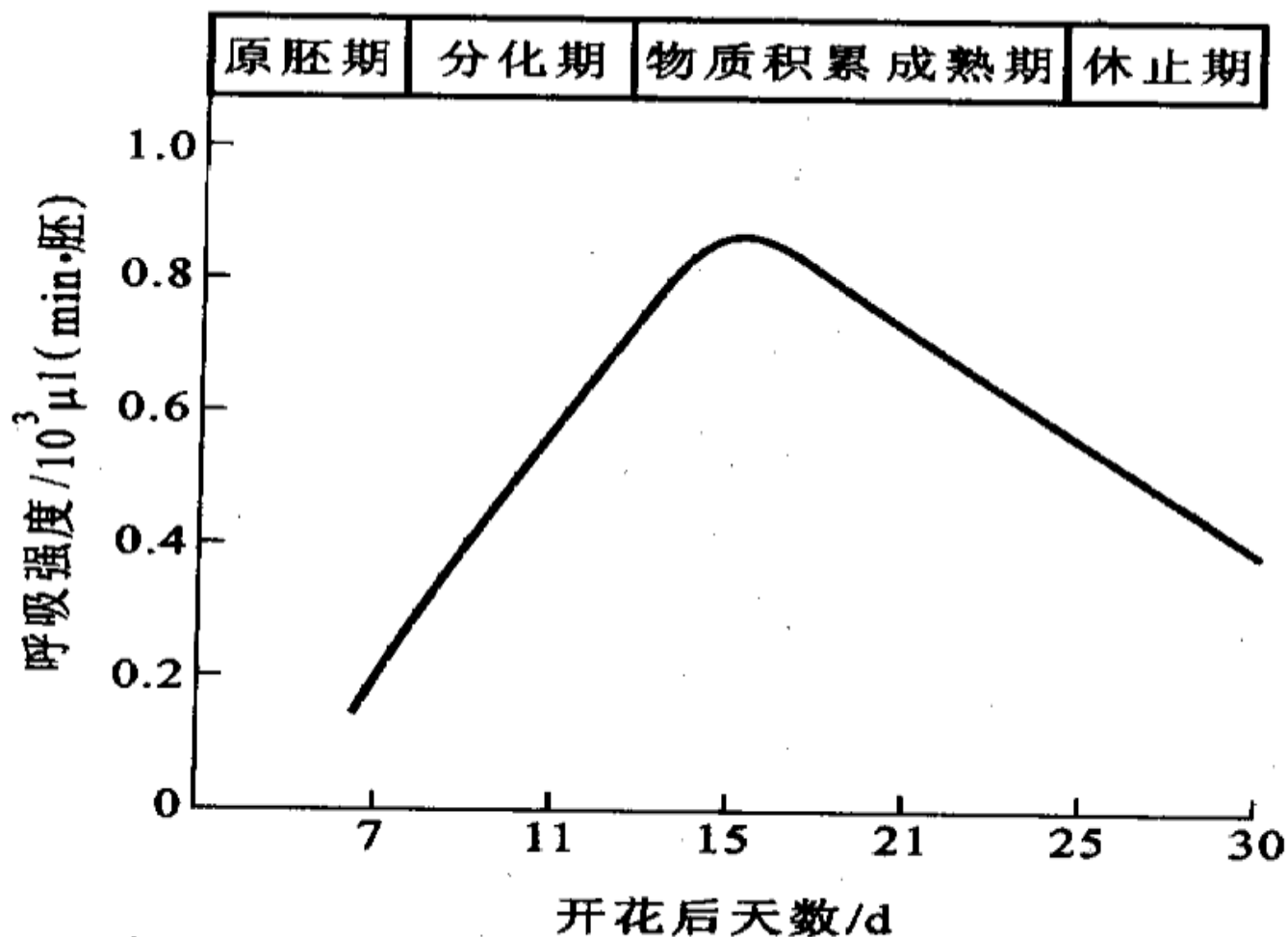
种子成熟过程中,由茎叶运来的有机物大多数是与磷酸结合的,如**磷酸蔗糖**。磷酸蔗糖在种子中转变为淀粉时要脱下磷酸,可是游离的磷酸却不利于淀粉的合成。

因此要使游离出来的无机磷酸转化为结合态的磷,其主要途径是**磷酸与肌醇及钙、镁结合为肌醇六磷酸钙镁**,即**非丁**,或称**植酸钙镁**。

非丁是禾谷类等淀粉种子中磷酸的贮备库与供应源,当种子萌发时非丁分解释放出Pi、Ca、Mg,供胚生长之用。

(二) 其它生理生化变化

1. 呼吸速率的变化——与有机物积累速率呈平行关系。



水稻胚发育过程中的呼吸速率

2. 种子含水量的变化

种子成熟后期含水量下降，与干物质的积累相反。由活跃态转入休眠状态。

种子脱水



3. 内源激素的变化

不仅激素含量和种类均有变化，内源激素的顺序出现及其有规律的变化可能与激素的功能有关：
首先出现CTK，可能调节籽粒形态建成的细胞分裂过程；
其次是GA与IAA，可能调节有机物质向籽粒运输与积累的过程；
最后是ABA，可能与控制籽粒的休眠过程有关。



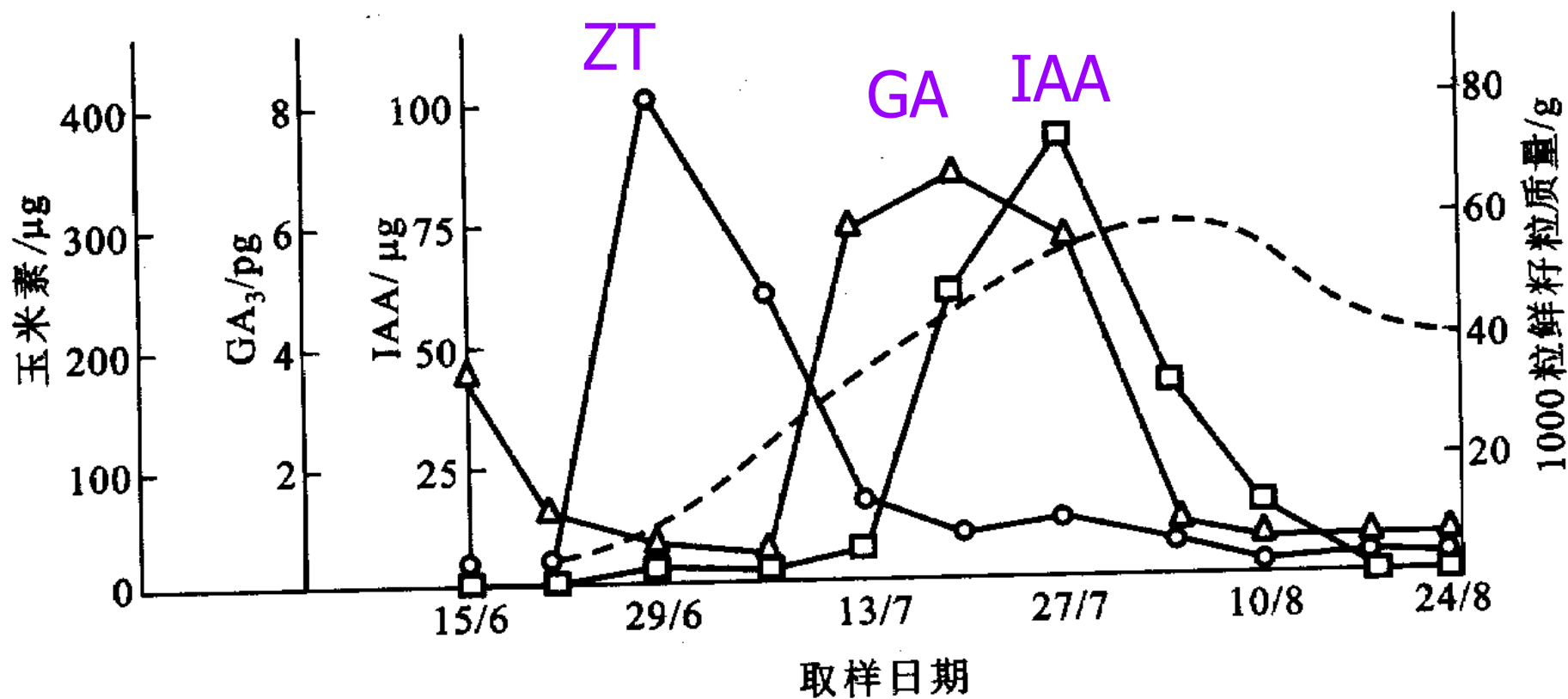
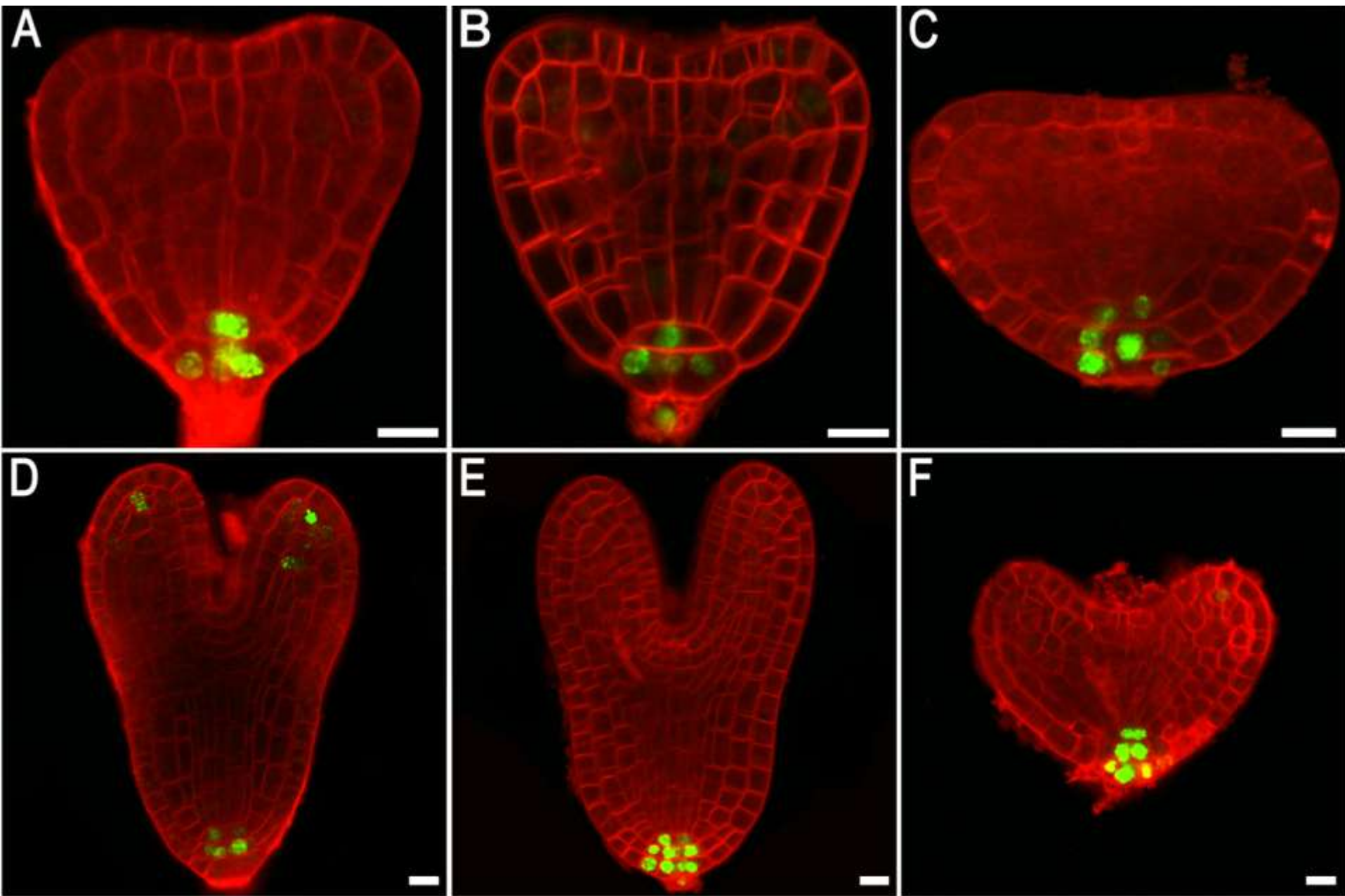


图 9-5 小麦籽粒发育时期,玉米素(o)、GA(Δ)、IAA(\square)含量(以 1 000 粒籽粒计算)的变化
虚线表示千粒重的变化

生长素在胚胎中的分布 (DR5::NLS-YFP)



四、影响种子发育的环境因素

(一) 温度

温度主要影响有机物质的运输与转化。 温度适宜有利于干物质的积累，促进成熟。

温度**过高**呼吸消耗大，籽粒不饱满。

温度**过低**不利于有机物质运输与转化，种子瘦小，成熟推迟。

昼夜温差较大有利于干物质积累。



(二) 光照

光照强，叶片**同化物多**，输入到籽粒的多，产量高，利于种子发育。

(三) 空气湿度

湿度高——**晚熟**；**淀粉含量高**；

湿度低——**早熟**；**蛋白质含量高**；

湿度**过低**——**减产**；**种子瘦小**

(四) 土壤含水量

土壤干旱——严重影响**灌浆**，造成籽粒不饱满；

土壤水分过多——**根系缺氧**，光合下降，影响种子发育。



(五) 矿质营养

氮肥——提高禾谷类种子**蛋白质含量**；

氮肥过多——引起贪青晚熟，**油料种子则降低含油率**；

磷、钾——有利于成熟，提高油料种籽的**含油率**。



第二节 果实的发育

- 一、肉质果实的**生长曲线**
- 二、果实发育过程中的**生理生化变化**
- 三、影响果实发育的**环境因素**
- 四、果实成熟的**激素调节**



果实是由包裹胚珠的组织发育长大而成的整个构造。根据其包含组织的不同可分为**真果**和**假果**。

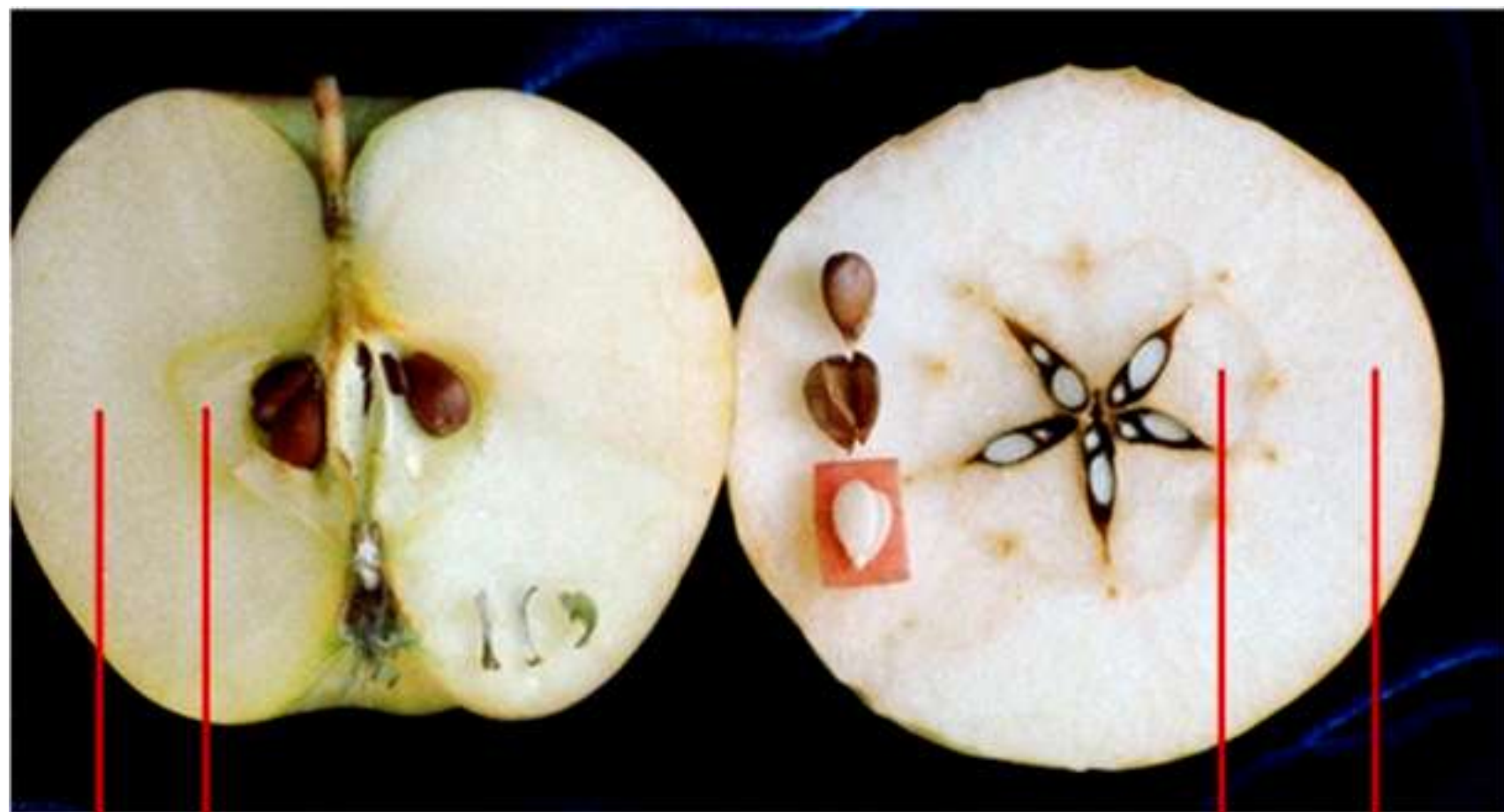
真果——纯由子房长大形成的果实。
(如番茄、桃等)

假果——由子房、花托、花萼或花序轴等部分共同发育而形成的果实。
(如**苹果**、梨等)



苹果





中部的果肉由子房发育而来

大部分果肉由花筒发育而来

一、肉质果实的生长曲线

(一) 生长曲线

单S型曲线：苹果、番茄、梨、豌豆、草莓、白兰瓜。

双S型曲线：桃、杏、李、樱桃等

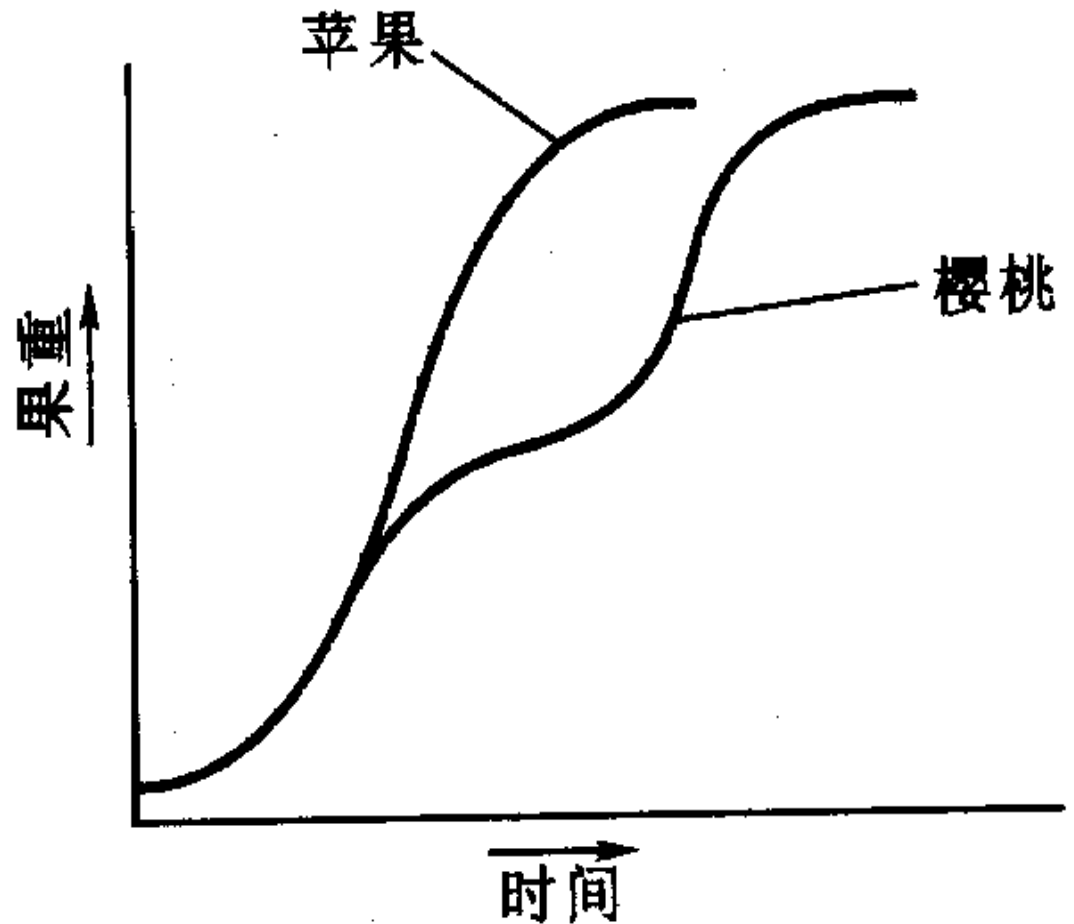


图 9-6 果实的生长曲线

(二) 激素与果实生长

内源植物激素的变化与外源生长物质的处理都对果实的生长和发育有深刻的影响。

子房的发育一般是发生在授粉受精后。

受精后的胚和胚乳很快成为生长素产生的中心。此外还发现GA、CTK、ABA、ETH等。不同果实的生长可能由不同的激素调节。



单性结实： 不经受精作用而形成无籽果实的现象。

IAA——番茄、草莓、茄子等

果实生长的不同阶段，会有不同的激素代谢变化以及对激素的不同反应敏感性。



(三) 种子与果实生长

种子数目与果实的大小以及种子的分布和果实的形状有显著关系。

种子——产生激素的中心，使胚珠、子房与营养器官之间形成一个较高的代谢梯度，使营养物质从营养器官向生殖器官转移。

种子形成促进果实生长



二、果实发育过程中的生理生化变化

(一) 果实发育过程中有机物质的积累和转化

1. 糖类
2. 有机酸
3. 维生素
4. 色素
5. 单宁
6. 芳香物质



1. 糖类

果实中的糖类分为**贮藏性糖**和**结构性糖**，贮藏性糖主要包括**可溶性糖**和**淀粉**，结构性糖主要是指**果胶类物质**（构成细胞壁）。

影响果实的口感



2、有机酸

果实成熟过程中:

有机酸

转化为糖

呼吸氧化为 CO_2 和 H_2O

被 K^+ 、 Ca^{2+} 等中和

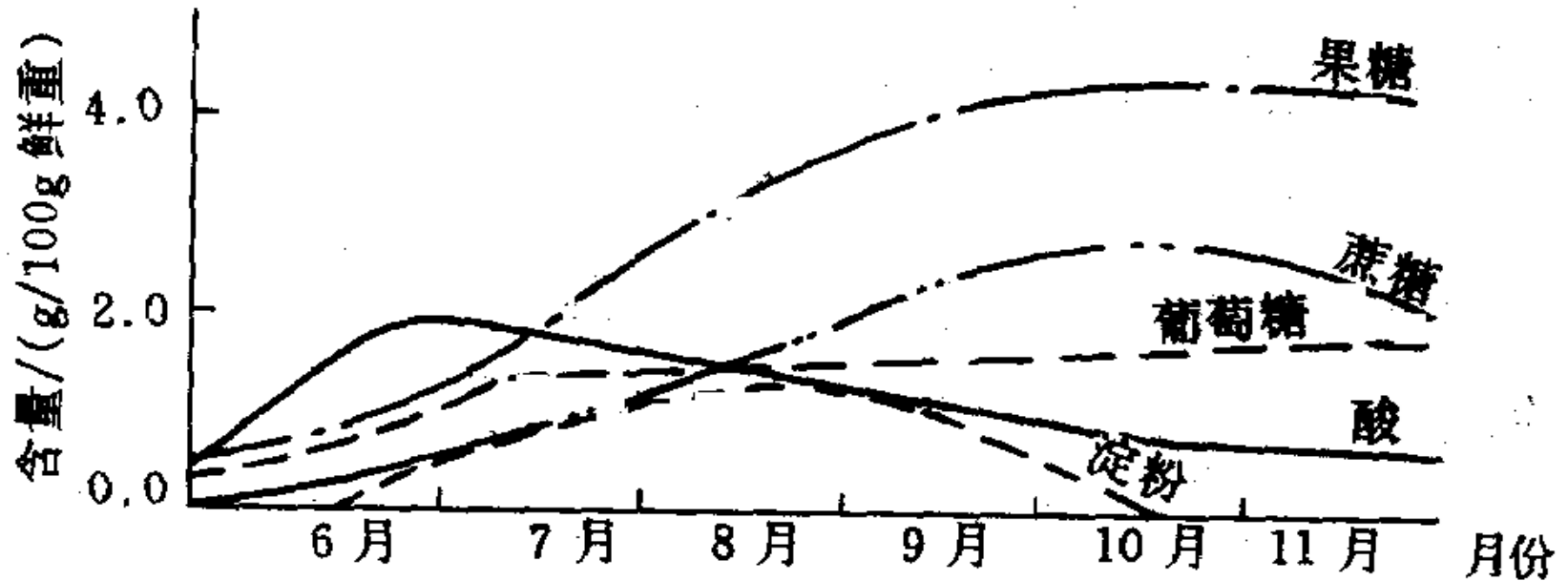


图 12 - 10 苹果成熟期有机物质的变化

柠檬因其味极酸，肝虚孕妇最喜食，故有“**益母果**”之称。柠檬有“柠檬酸仓库”之美誉。



果皮半红就可以摘



三年以上的苗才能结果

刺梨



3. 维生素

维生素C（抗坏血酸）

在成熟过程中含量下降

以100g鲜重计算,鸭梨1~4mg,香蕉1~9mg,白兰瓜10mg,番茄8~33mg,红辣椒128mg,而毛花猕猴桃达1000mg,刺梨可高达2000mg。

猕猴桃 猕猴桃科猕猴桃属



4. 色素

脂溶性色素——质体中(叶绿素和类胡萝卜素)

水溶性色素——液泡中(主要是花色素)





深色的水果

5. 单宁

果实中广泛存在单宁物质，在**柿子**、**香蕉**等果实未成熟时含有很多，难以食用，成熟后单宁被**过氧化物酶氧化**或转变为不溶性物质，涩味消失。

6. 芳香物质

具有香味的物质——**脂肪族的酯**和**芳香族的酯**，及一些特殊的**醛类**。

(**香蕉**——**乙酸戊酯**，**葡萄**——**邻氨基苯甲酯**。)



(二) 果实的呼吸跃变

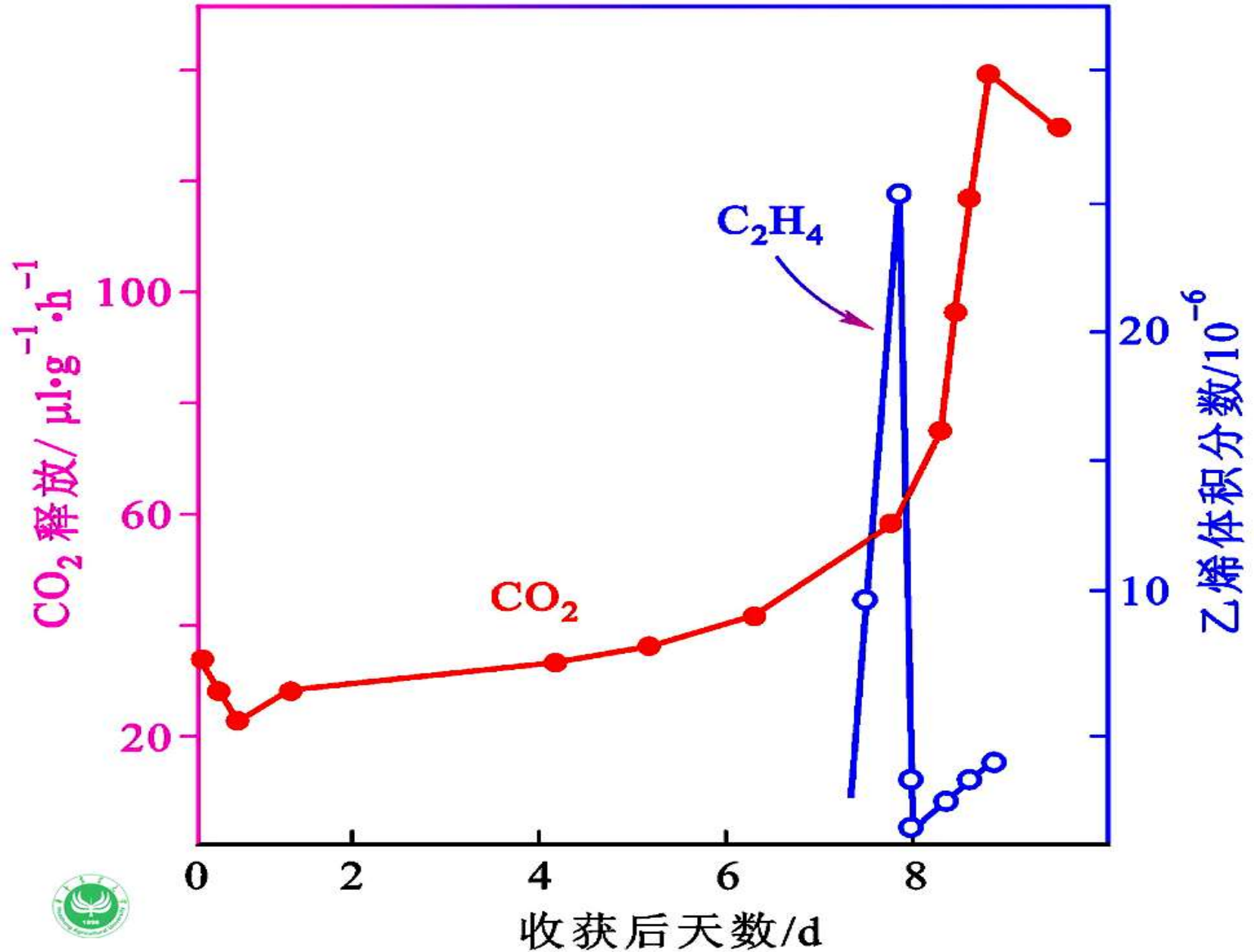
呼吸跃变：果实在**成熟之前**发生的呼吸速率突然升高的现象。

跃变型果实：苹果、香蕉、桃、梨、杏、芒果、番木瓜等

非跃变型果实：草莓、葡萄、柠檬、柑橘、黄瓜、凤梨等



呼吸跃变是由于果实中产生**乙烯**的结果



跃变果与非跃变果的主要区别在于对乙烯的反应上。

跃变果：乙烯可引起呼吸跃变与**乙烯的自我催化作用**，一旦发生，即可自动进行下去，即使乙烯除去，反应仍进行，与乙烯使用的浓度无关。

非跃变果：任何时候对乙烯都会反应，呼吸反应大小与所用乙烯浓度的高低成比例，但乙烯处理**不能触发果实内源乙烯的产生**，一旦除去乙烯，影响就消失。



三、影响果实发育的环境因素

1. 温度
2. 光照
3. 气体组分
4. 矿质营养
5. 湿度



(1) 温度： 温度不仅通过影响有机物质的运输与转化影响果实的发育，**温度过高或过低**均不利于果实的生长，而且发育期间的温度条件直接影响果实的发育过程。**昼夜温差大**有利果实发育和品质的提高。

(2) 光： 光照不足的果实重量、含糖量和着色率都低
(类胡萝卜素和花色素苷的合成需要光)

(3) 气体组分： 低 O_2 、高 CO_2 ，延迟呼吸跃变，延迟成熟；
高 O_2 、低 CO_2 ，促进呼吸跃变，加速成熟。

(4)矿质营养

氮和磷——蛋白质、氨基酸、核酸等的重要组成

钾和硼——对碳水化合物的合成运转起着重要作用

(5)湿度:

水分不足——果实生长慢、果小。

水分过多——引起落果。香味减少,甜度下降。



四、果实成熟的激素调节

乙烯是与成熟关系最为密切的激素

近年来采用乙烯(或乙烯利)催熟,已经给番茄、柿子和香蕉生产带来了巨大的经济效益。



其他激素也参与果实成熟的调节：

- ① **脱落酸**可通过刺激乙烯的产生促进果实成熟和衰老。
- ② **生长素**会影响果实成熟的启动时间。
- ③ **细胞分裂素**降低果实成熟度。
- ④ **赤霉素**的作用和细胞分裂素类似。

综合来看,果实成熟可能是**多种植物内源激素平衡作用**的结果。

第三节 植物的休眠

一、休眠的器官与类型

二、种子的休眠

三、芽休眠



休眠(dormancy): 植物的整体或某一部分生长暂时停顿的现象，是植物**抵制不良自然环境**的一种自身保护性的生物学特性。

种子休眠可避免**在母体上萌发**而造成产量损失。



红树 红树科红树属



在世界的**热带亚热带地区**，一些生长在陆地的**有花植物**，进入海洋边缘后，经过极其漫长的演化过程，形成了在**潮间带**生长的红树林

树叶里面含有各种各样的**排盐腺**、**泌盐结构**等，能够将植物体内过多的盐份排出体外。



拍摄于：
海南省东寨港红树林自然保护区



“呼吸根” 以助空气的渗入。
湿地的特色植物,**抵御海浪冲击**

种子在果子未脱离母树前即行发芽，称为**胎生树**





花



果



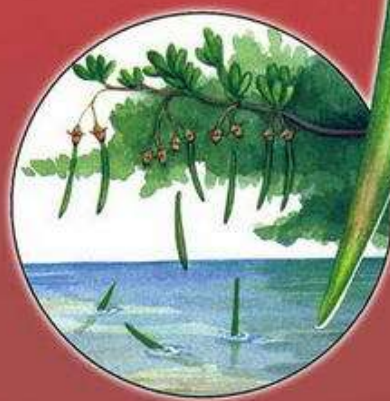
种子萌发形成胎生苗



胎生苗脱落



幼苗



红树植物的胎生过程

胎生



一、休眠的器官与类型

休眠的器官

- 种子：如一、二年生植物。
- 休眠芽：如多年生树木。
- 根系、鳞茎、球茎、块根、块茎等：如多年生草本。

无论是种子或其它休眠器官都有**较强的抗逆性**，使植物能躲避干旱、高温或低温等不良环境，以利于延续生命



休眠的两种类型：

绝对休眠(真正休眠)：一种自发性的休眠。这种休眠受内部系统支配控制,在休眠的中期阶段,即使提供适宜的生长条件植物也不会萌发。

相对休眠(强迫休眠)：当植物在生育期内遇到低温或干旱时,迫使其生长趋于缓慢或暂停状态;如此时给以适宜条件,植株又开始萌发抽枝,恢复生长。



二、种子休眠

(一) 种子休眠的原因

1. 种皮障碍

种皮坚硬、透水、透气性差，胚得不到水分或氧气。
如桃、李、花生、向日葵等。

破除方法：

(1) 细菌和真菌分泌酶类水解种皮的多糖和其它组成成分，
使种皮变软，透水、透气性增强。

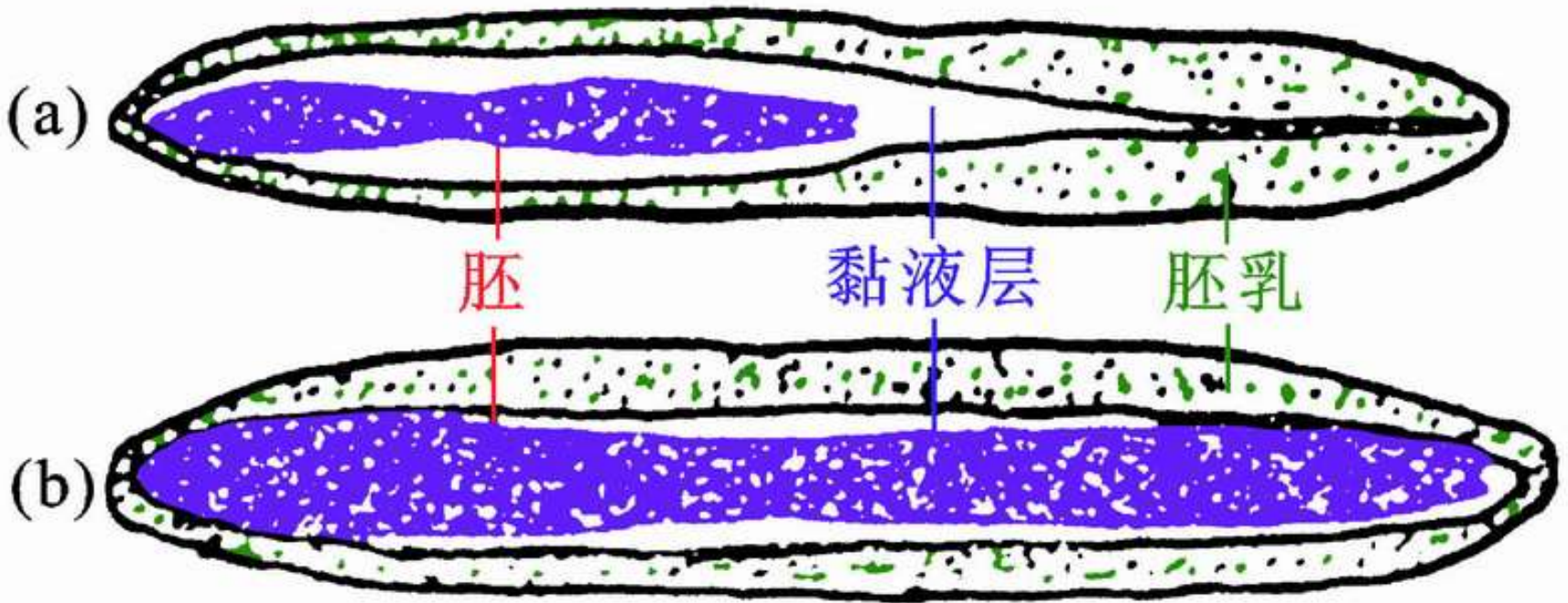
(2) 生产上采用物理、化学方法 如：磨擦、 98%浓硫酸
及2%氨水处理、去除种皮等。



2. 胚未发育完全

如银杏、白蜡、人参等。

破除：低温（ $\sim 5^{\circ}\text{C}$ ）处理。



a : 刚收获的欧洲白蜡种子

b: 层积6个月后的种子

3. 种子未完成成熟

后熟：指种子采收后需经过一系列**生理生化**变化达到真正成熟、具有萌发能力的过程。

后熟方法：

1) 低温后熟：某些树木种子（如蔷薇科植物和松柏类种子） $1-5^{\circ}\text{C}$ 层积处理1-3个月即可。

2) 干燥后熟：一些禾谷类植物种子晒干贮藏几周或几个月即可。

经过后熟，种皮透性加大，酶活性及呼吸作用增强。ABA下降，CTK和GA上升，大分子有机物转为可溶物。



4. 种子内含有抑制萌发的物质

有些植物的种子不能萌发，是由于种子或果实内含有抑制萌发的物质。

抑制物存在于：

果肉——梨、柑橘、甜瓜；

种皮——苍耳、甘蓝等；

胚乳——苹果、鸢尾；

子叶——菜豆。

抑制物质种类很多，因植物而异，如**ABA**、**水杨酸**、**香豆素**、**氨**、**氰化物**、**芥子油**、**植物碱**及**醛酚**等。

破除：**流水淋洗**，如沙漠里的植物，种子中含有抑制物，需要经雨水的冲刷才能萌发。



(二) 人工打破种子休眠的方法

自然条件下，处于休眠状态的种子经过冷（冻）暖交替、干湿交替、雨水冲洗、动物的消化和破坏，以及土壤微生物的作用而破除休眠。

1. **机械破损**——适用于有坚硬种皮的种子。
2. **低温湿沙层积法**——胚未发育完全的种子等，将种子埋在湿砂中置于低温（0~5℃）环境中，放置数月（1~3月）的处理。
3. **晒种或加热处理**——可促进后熟，提高发芽率。
4. **化学药剂处理**——浓硫酸、氨水等溶液浸泡。

5. **生长物质处理**——GA促进人参、银杏等需经过生理后熟的种子萌发。
6. **光照处理**——需光性种子。
7. **流水冲洗**——西瓜、番茄、甜瓜等含抑制物质而不能萌发的种子。
8. **物理方法**——X射线、超声波、高低频电流、电磁场处理种子。



三、芽休眠

- **芽休眠：植物生活史中芽生长暂时停顿的现象。**
- **芽是很多植物的休眠器官，多数温带木本植物，在年生长周期中明显地出现芽休眠现象。**



▲芽休眠不仅发生于植株的
顶芽、侧芽，也发生于**根
茎、球茎、鳞茎、块茎**。

➤芽休眠是一种良好的生物学特性，能使植物在恶劣的条件下生存下来。



(一) 芽休眠的原因

1. 光照

这是诱发和控制芽休眠**最重要的因素**。植物接受光照并诱导芽休眠的部位是**叶片**。但是，有些植物在无叶的情况下，芽或茎顶端分生组织也能接受光周期诱导而进入休眠状态。

对多年生植物而言，通常**长日照促进生长，短日照引起伸长生长的停止以及休眠芽的形成**。



2. 休眠促进物

促进休眠的物质中最主要是**脱落酸**，其次是**乙烯**、**氨**、**芥子油**、**多种有机酸**等。

短日之所以能诱导芽休眠，这是因为**短日照**促进了**脱落酸含量增加**的缘故。



(二) 芽休眠的调控

1. 芽休眠的解除

(1) **低温处理**：芽经春化作用后可萌发(休眠效应不能在植物体内传导)。

(2) **长日照处理**：短日照处理后的休眠可被长日照打破。

(3) **激素处理**：一定浓度GA溶液中浸泡处理。



2. 芽休眠的延长

诱导休眠：采取特殊措施诱导植物在休眠季节来临前**提前进入休眠状态**。

方法：缩短日照；低温处理；激素(ABA)处理；干旱处理等。

