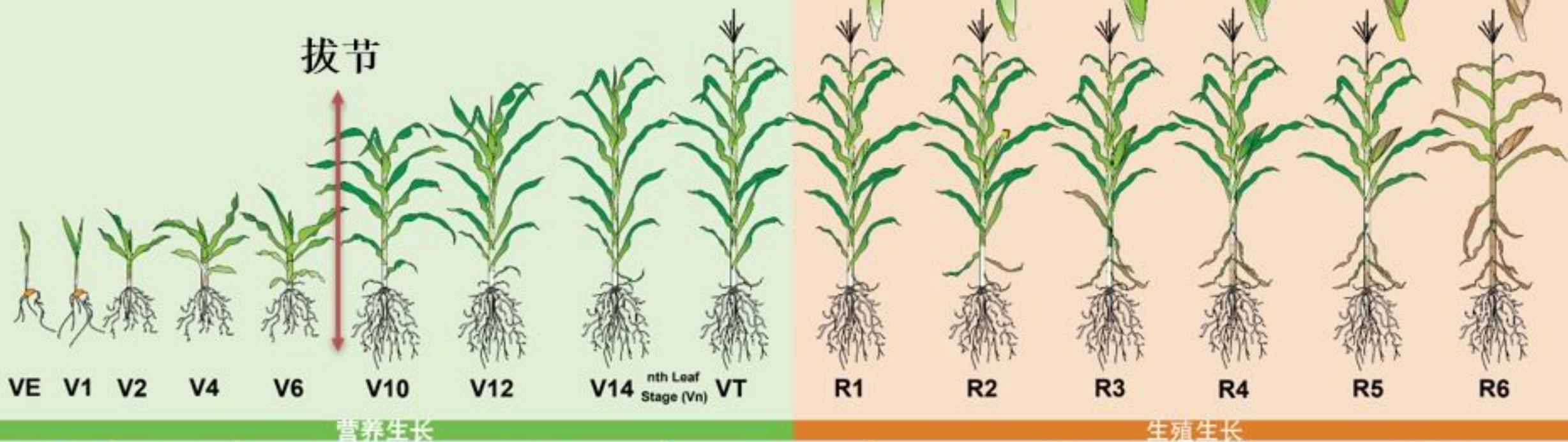


# 生殖生理

- 第一节 幼年期与花熟状态
- 第二节 成花诱导生理 ※
- 第三节 花器官形成生理
- 第四节 受精生理

# 玉米的生长和发育



国际	V3	V6	V12	VT	R3	R6
国内		拔节期	大喇叭口期	抽雄期	乳熟期	完熟期
判断标准	第三叶完全展开	第六叶完全展开，雄穗生长锥开始伸长	第十二叶完全展开，雌穗进入小花分化期	吐丝前雄穗的最后一个分支可见	玉米籽粒变黄色，胚乳呈乳状至糊状	植株籽粒干硬，籽粒颜色层，乳线消失

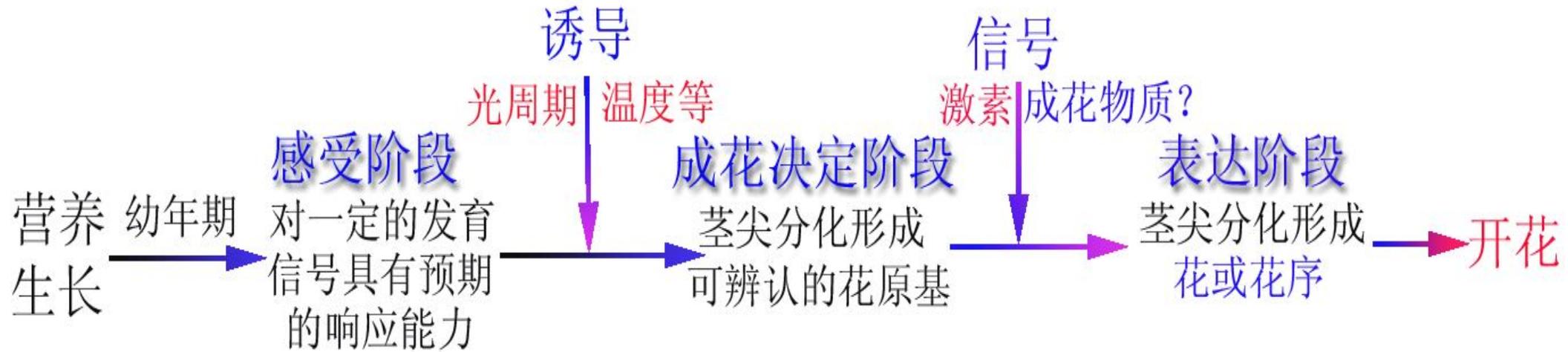
**成花过程包括三个阶段：**

**成花诱导：** 某些环境刺激诱导植物从营养生长向生殖生长转变 — **决定花分化的可能性**

**成花启动：** 分生组织经过一系列变化分化成形态上可辨认的花原基

**花器官的形成 — 决定花器官的数量和质量**

# 植物营养生长到开花的模式图：



植物从营养生长到花形成过程的简单模式图

# 第一节 幼年期与花熟状态

幼年期 —— 花熟状态（开花之前必须达到的状态）  
适宜的温度与日照长度 → 植物开花

控制植物开花的三个重要因素：

幼年期、温度、日照长短

## 第二节 成花诱导生理 ※

一、春化作用 ※

二、光周期 ※

三、成花诱导的途径

# 一、春化作用

## (一) 春化作用及植物对低温反应的类型

前苏联的Lysenko将吸胀萌动的冬小麦种子经低温处理后春播，可在当年夏季抽穗开花。

将这种方法称为**春化**，指冬小麦春麦化了。

**春化作用 (vernalization)**：低温促进植物开花的作用。

需春化的植物：

大多数二年生植物： 如萝卜、胡萝卜、白菜、  
芹菜、甜菜、荠菜、天仙子等；

一些一年生冬性植物： 如冬小麦、冬黑麦等；

一些多年生草本植物： 如牧草。

春化过程只对植物开花起诱导作用

## 植物对低温的要求：

相对低温型：低温处理促进植物开花，如冬性一年生植物，种子吸涨后即可感受低温

绝对低温型：若不经低温处理，植物绝对不能开花，如二年生植物，营养体达到一定大小才能感受低温。

## (二) 春化作用的条件

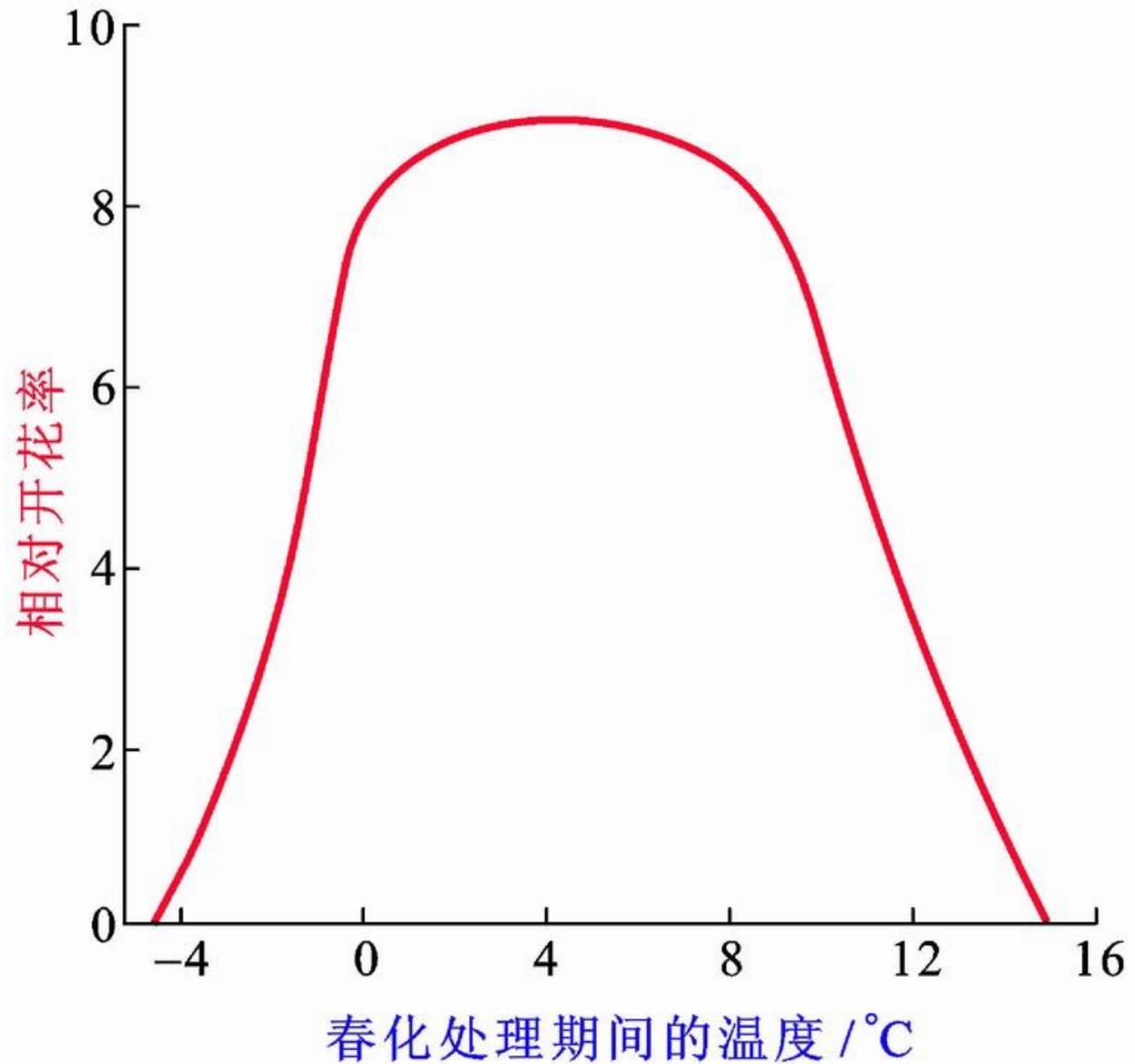
### 1、低温和时间

最有效的春化温度：

1~7°C

但只要有足够的时间，

1~7°C范围内都同样有效。



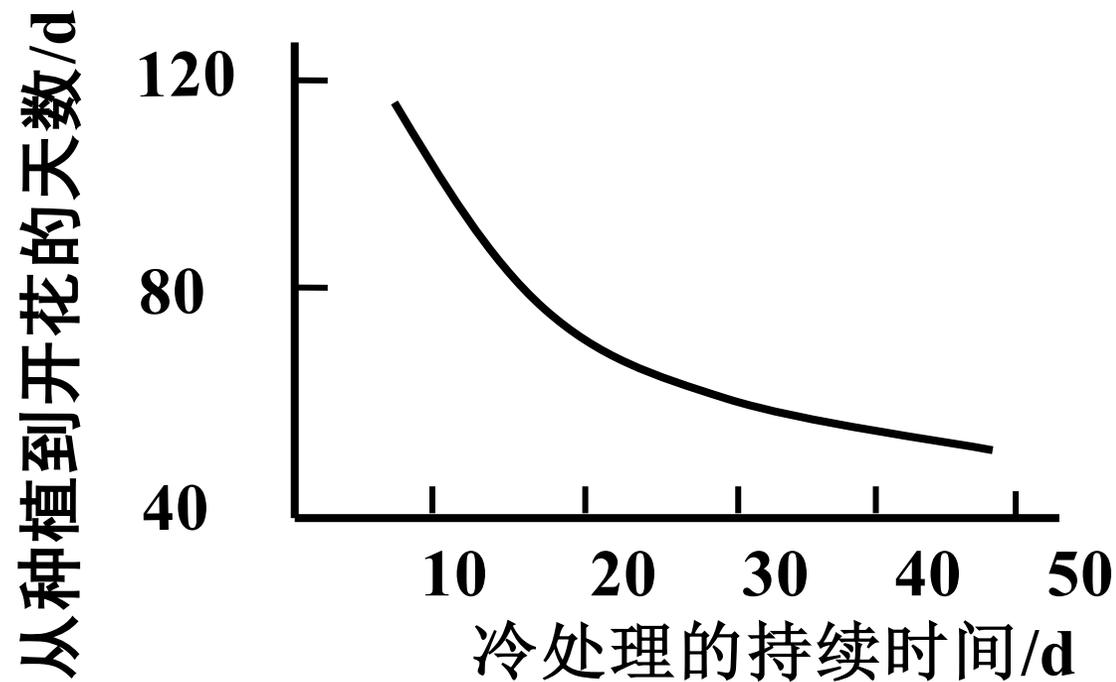
根据原产地不同，将小麦分为三种类型：

冬性、半冬性和春性

各类型小麦通过春化需要的温度和天数

类 型	春化温度范围/ °C	春化时间/d
冬 性	0~3	40~45
半冬性	3~6	10~15
春 性	8~15	5~8

在一定时间内，春化的效应随低温处理时间的延长而增加。



冬黑麦种子低温处理时间对开花的影响

**去春化作用：**在春化过程结束之前，如置入高温条件下，春化效果被消除的现象。有效温度一般为25-40℃。

**再春化现象：**去春化的植株重返低温条件下，可再度被春化，且低温的效果可以累加。

春化过程一旦结束，**春化效果非常稳定**且能保持，高温处理不能去除春化的效果。

## 2、需要充足的氧气、适量的水分和作为呼吸底物的糖分

植物在缺氧条件下不能完成春化；

体内糖分耗尽的小麦胚不能感受春化；如果添加2%的蔗糖后，则可感受低温而接受春化。

### 3、光照

春化之前，充足的光照可促进二年生和多年生植物通过春化（营养的储备）。

大多数植物在春化之后，还需在长日条件下才能开花。

**菊花**则是需春化的**短日植物**。

## （三）时期、部位和刺激传导

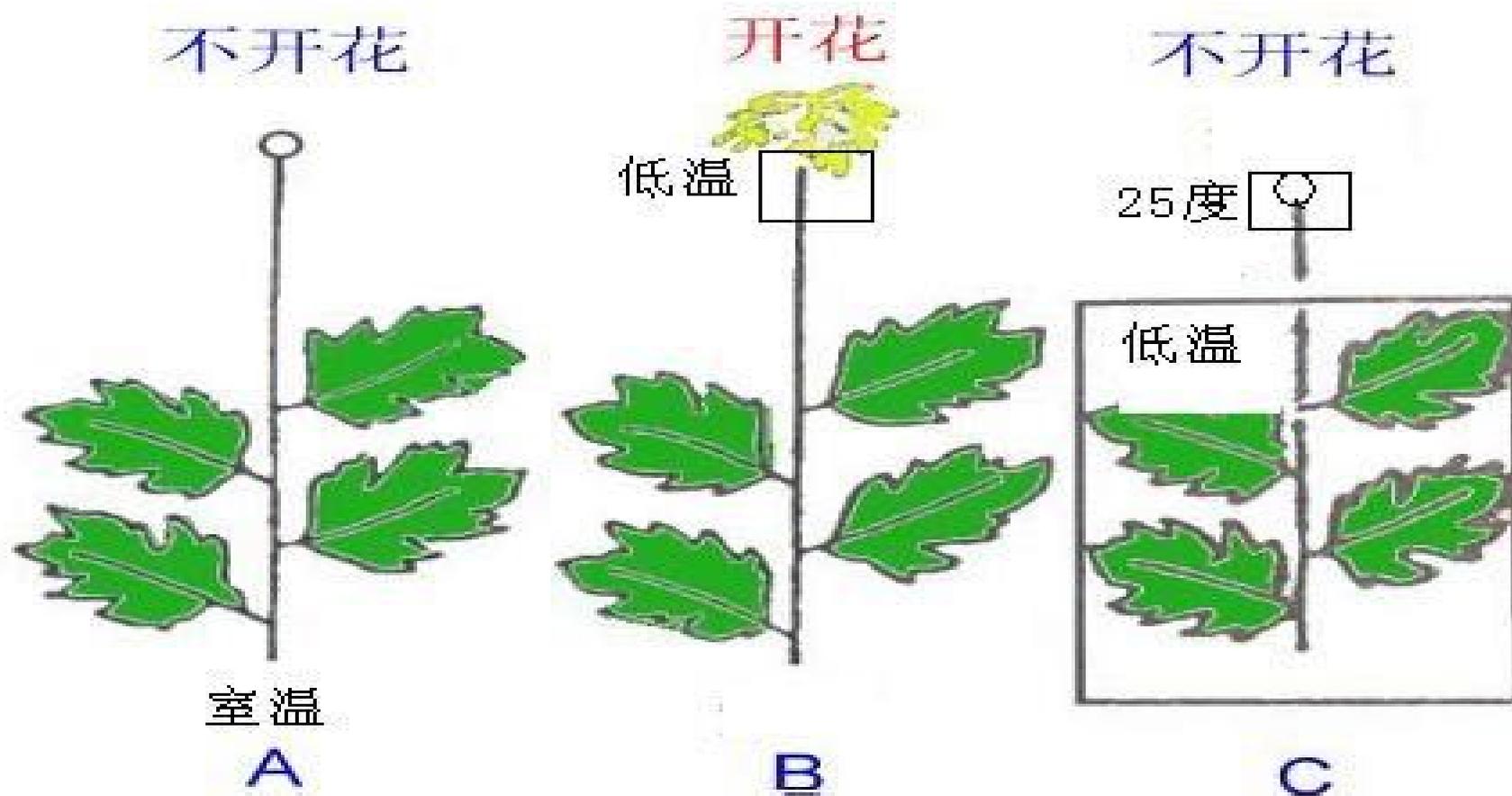
### 1、时期

大多数一年生植物（冬小麦）在种子吸胀后即可接受低温诱导，在种子萌发和苗期均可进行。而需低温的二年生植物（胡萝卜、月见草等）只有绿苗达到一定大小才能通过春化。

### 2、部位

感受低温的部位：**茎尖端的生长点**

# 如何用实验证明？—芹菜



茎尖生长点在春化作用中起作用

### 3、刺激传导

许多实验证明，在春化过程中形成一种刺激物质——**春化素**，但至今尚未分离出这种物质。

多数植物感受低温诱导后产生的春化效应，可通过**细胞分裂**传递。

嫁接试验证明春化素的存在和传导——**天仙子**。有些植物的春化素不能传导——**菊花**。

## （四）春化过程中的生理生化变化

1、呼吸速率 — 春化处理的较高

### 2、核酸代谢

在春化过程中核酸（特别是RNA）含量增加，代谢加速，而且RNA性质有所变化。

### 3、蛋白质代谢

可溶性Pr及游离AA含量（Pro）增加。

## 4、GA含量增加

一些需春化的植物（如天仙子、白菜、胡萝卜等）未经低温处理，若施用GA也能开花。

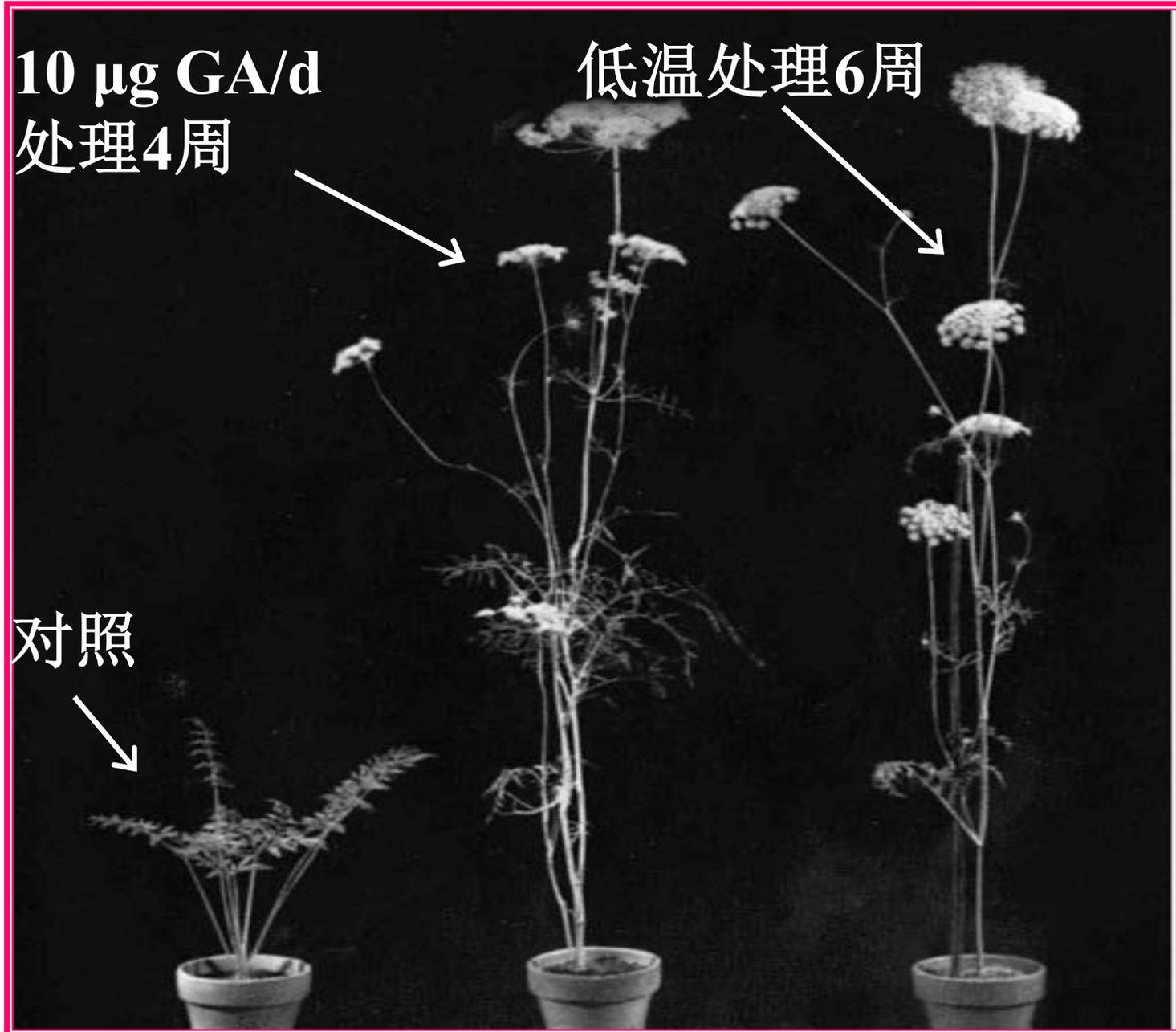
GA以某种方式部分代替低温的作用。

GA处理	春化处理
先抽苔后开花	花芽的形成与茎的伸长几乎同时出现

10  $\mu\text{g GA/d}$   
处理4周

低温处理6周

对照



GA对胡萝卜  
开花的影响



## （六）春化作用在农业生产中的应用 ※

### 1、人工春化，加速成花

（1）“闷麦法” — 春天补种冬小麦

（2）春小麦低温处理 — 早熟，躲开干热风，利于后季作物的生长

（3）加速育种过程— 冬性作物的育种

## 2、指导引种

引种时应注意原产地所处的纬度，了解品种对低温的要求。如北种南引，只进行营养生长而不开花结实。

## 3、控制花期

低温处理可使秋播的花卉改为春播，当年开花  
收获营养器官的植物，可高温处理解除春化

## 二、光周期 ※

### （一）光周期的发现

某些植物在完成春化作用后，只有在**高温**和**特定的光周期**处理以后，花芽才能分化。

**光周期**（**photoperiod**）：一天之中白天和黑夜的相对长度。

1920年，美国科学家Garner和Allard发现光周期影响植物的开花。

美洲烟草在美国华盛顿夏季长日照下，株高达3-5m不能开花；但生长在冬季温室中，株高不及1m即可开花。



光周期现象（photoperiodism）：植物对白天和黑夜的相对长度的反应。

## （二）光周期的反应类型 ※

- 1、短日植物 (short-day plant, SDP)
- 2、长日植物 (long-day plant, LDP)
- 3、日中性植物 (day-neutral plant, DNP)

# 三种典型的光周期反应类型

	短日植物	长日植物	日中性植物
开花对日长的要求	日长 < 临界日长	日长 > 临界日长	‘任何’日长
常见植物	大豆、菊花、苍耳、晚稻、高粱、大麻、日本牵牛、美洲烟草等	小麦、大麦、黑麦、燕麦、油菜、菠菜、甜菜、天仙子、胡萝卜、芹菜、洋葱、金光菊等	番四季豆、棉花、蒲公英、四季花卉以及玉米、水茄、黄瓜、茄子、辣椒、稻的一些品种等
开花季节	秋季	春末夏初	四季

# 光周期反应的其他类型--双重日长(dual daylight)类型:

类型	长-短日植物 (long-short day plant, <b>LSDP</b> )	短-长日植物 (short-long day plant, <b>SLDP</b> )	中日性植物 (intermediate-day plant, <b>IDP</b> )
花诱导	长日照	短日照	一定长度的日照
花器官 形成	短日照	长日照	
常见 植物	大叶落地生根、 芦荟等	风铃草、白三叶 草、鸭茅等	甘蔗(11.5~12.5h)

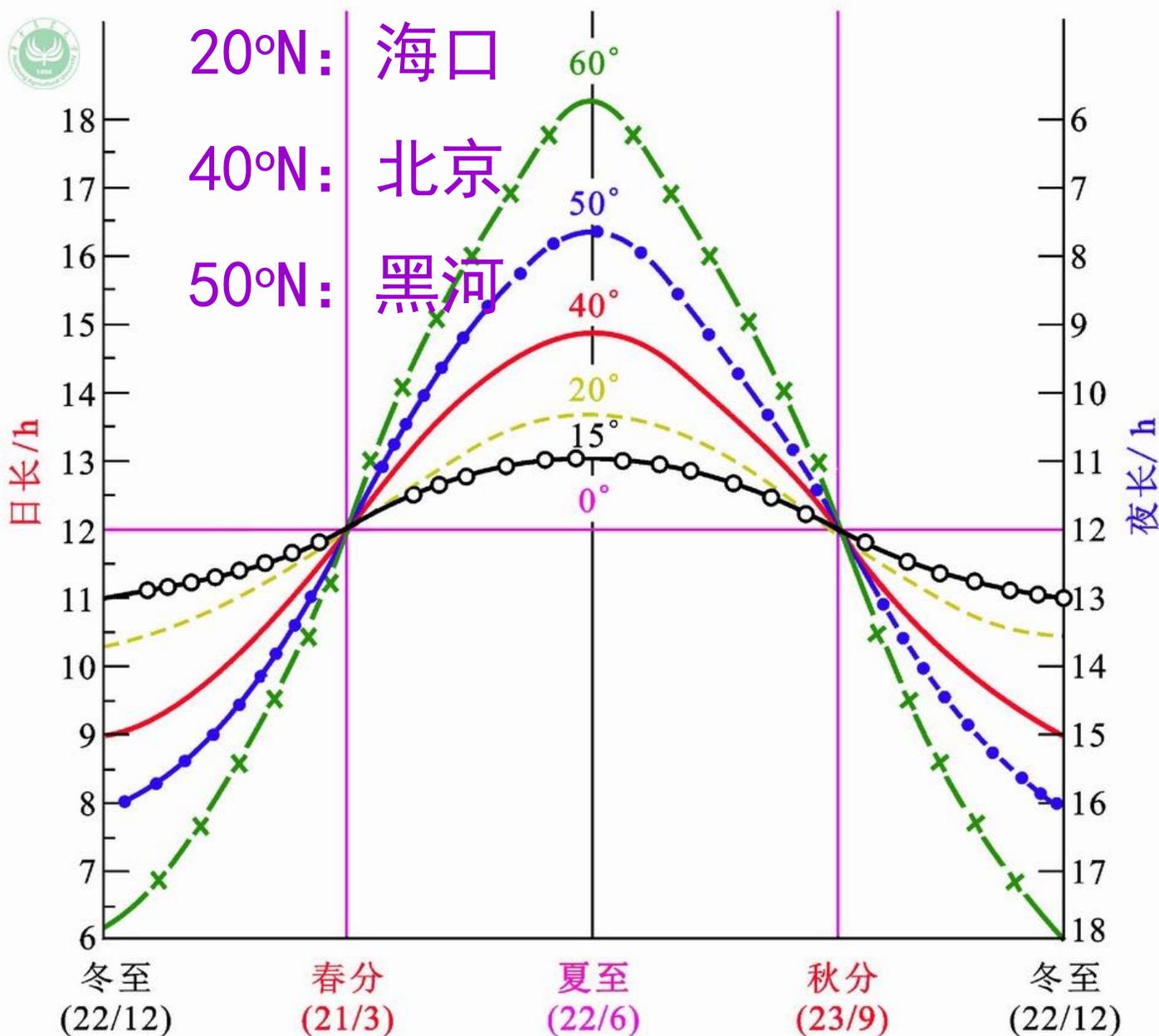
### (三) 临界日长

**临界日长** (critical daylength) : 诱导SDP开花所需的最长日照, 或诱导LDP开花所需的最短日照。

LDP开花所需的日照长度**并不一定长于**SDP所需的日照长度, 而**主要取决于超过或短于临界日长的反应**。

季节的特征：  
温度的高低、  
日照的长短

北半球，纬度越高，  
夏季日照越长，冬季  
日照越短。



秋季（短日照）和自然长日照下气温合适，影响植物开花。

LDP和SDP在我国的分布是：

在低纬度地区（南方）无长日条件，只有SDP；

在高纬度地区（东北），生长季节日照长，只有LDP；

在中纬度地区（北方、湖北），LDP和SDP都有

LDP在日照较长的春末夏季开花；

SDP在日照较短的秋季开花。

## （四）光周期的诱导

光周期诱导（photoperiodic induction）：适宜的光周期处理促使植物开花的现象。

在光周期诱导中三个最主要的因素是：临界日长、诱导周期数、光的性质

# 1、诱导周期数——植物达到开花适宜的光周期数

植物名称	周期诱导的天数	植物名称	光周期诱导的天数
<b>短日植物</b>		<b>长日植物</b>	
苍耳	1	菠菜	1
牵牛	1	白芥	1
晚稻	1	拟南芥	4
苕麻	7	天仙子	2-3
菊花	> 12	甜菜	15-20

## 2、光强

光周期诱导的光强很微弱，50~100lx。日出、日落前后太阳在地平线下6度时开始和停止。

## 3、光质—红光对开花最有效

## （五）临界暗期与暗期间断

**临界暗期**：指昼夜周期中LDP能够开花的最长暗期长度或SDP开花所需的最短暗期长度。

SDP实际上是长夜植物，LDP是短夜植物。

试验证明，植物开花决定于暗期的长度而不是光期的长度。

# SDP的习性

# 光的状况

# LDP的习性

光

暗

营养生长



开花

开花



营养生长

营养生长



开花

开花



营养生长

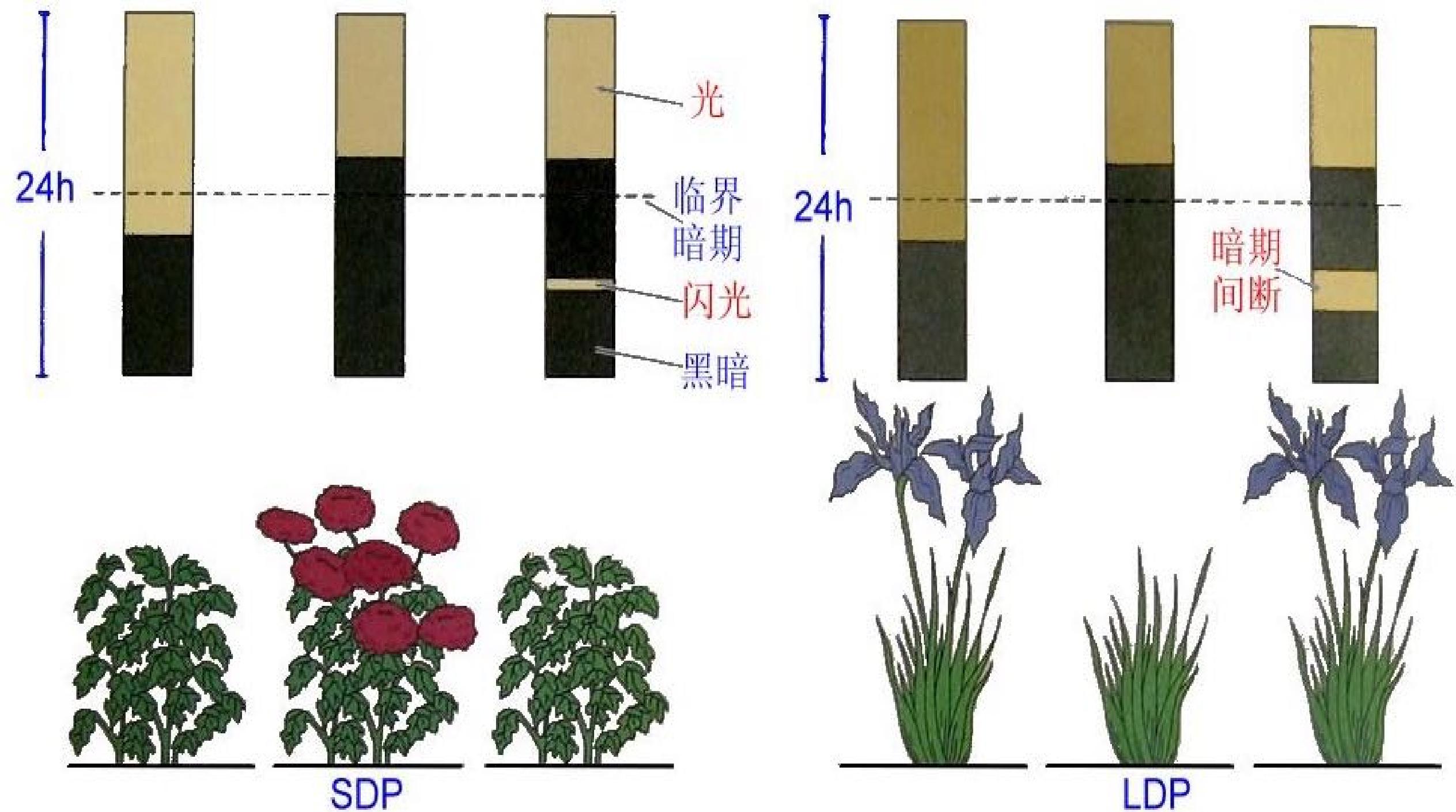
光期间断

开花



营养生长

临界暗期长度



暗期的长度决定植物是否发生花原基，  
而光期长度决定了花原基的数量。

短日植物的成花反应需要长暗期，但光期过短能不能成花？

光期的作用与光合作用有关，与成花诱导本身也有关。

暗期间断的效果取决于最后一次照射的是红光还是远红光。

SDP，红光阻止开花，远红光促进开花；

LDP，红光促进开花，远红光阻止开花。

红光-远红光可逆反应的存在，表明光敏色素系统参与了成花诱导过程。



## (六) 成花诱导(自学为主)

### 1、花诱导的作用光谱

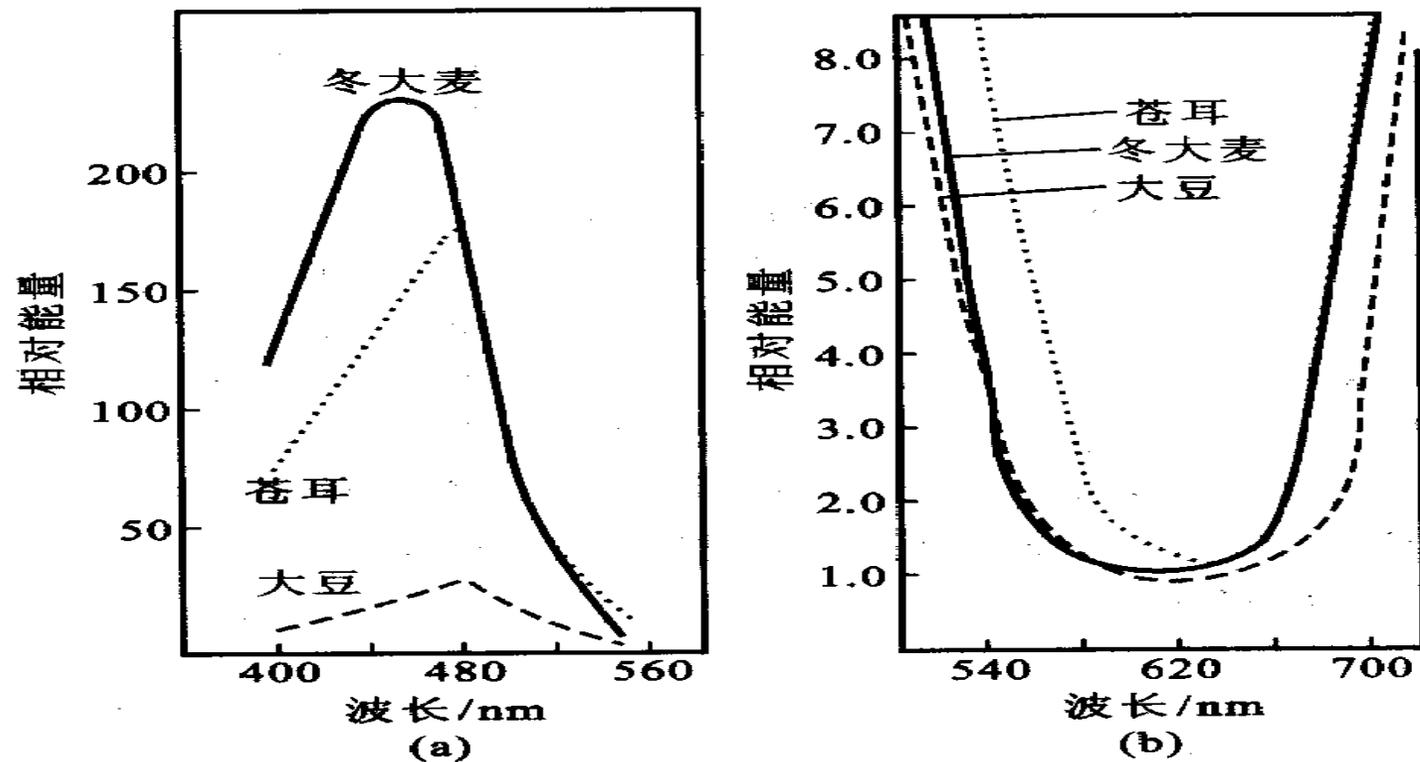


图 8-11 短日植物和长日植物开花暗期间的作用光谱  
： 400~560 nm； b. 540~700 nm

抑制SDP和促进LDP开花的作用光谱相似，最大作用位于600~660nm之间，最小作用靠近480nm。

红光对植物开花最有效，蓝光效果最差。

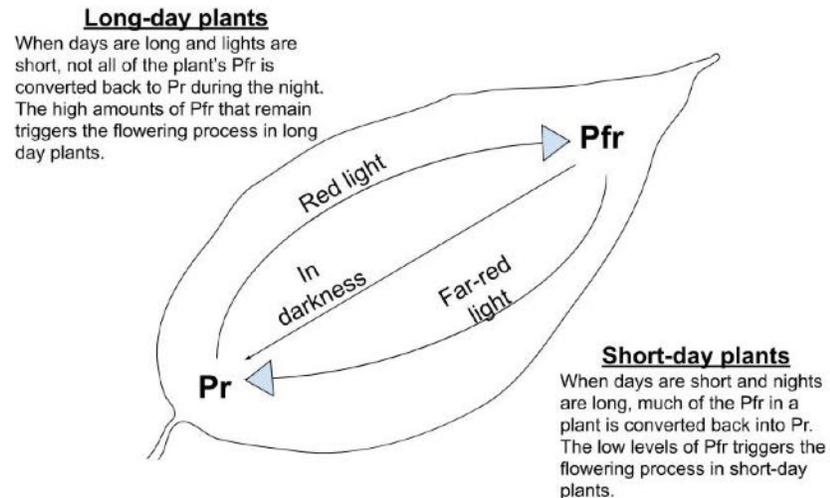
花诱导的作用光谱与光敏色素的吸收光谱一致。

## 2、光敏色素与成花诱导（滴漏式假说） ※

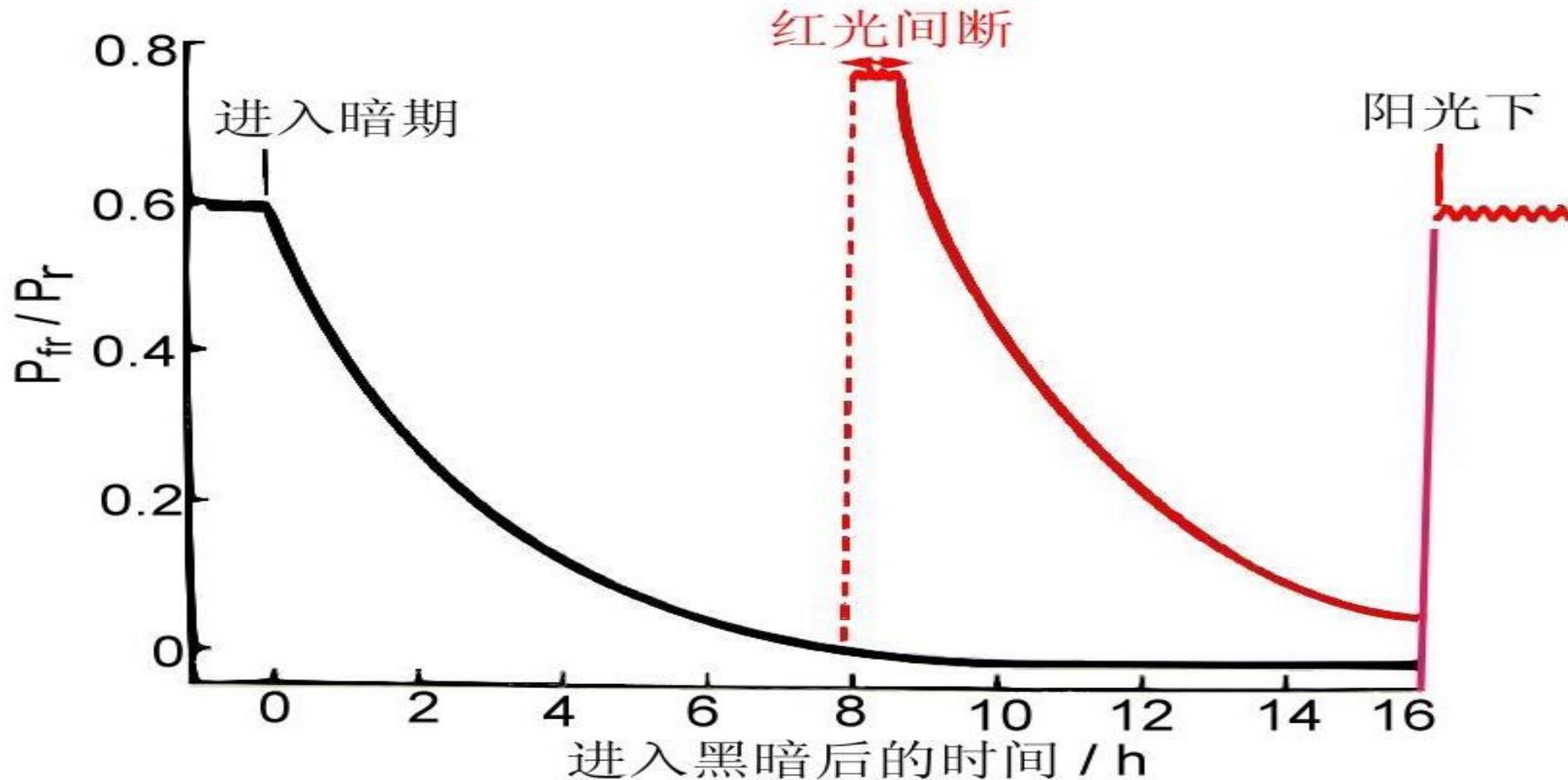
光敏色素控制植物开花取决于 $P_{fr}/P_r$ 的相对比值。

SDP（长暗期），开花需要较低 $P_{fr}/P_r$ 比值；

LDP（短暗期），开花需要较高 $P_{fr}/P_r$ 比值。



## 暗期和暗期间断对 $P_{fr}/P_r$ 比值的影响：



在16h暗期中 $P_{fr} / P_r$  比值的可能变化

在光期结束时， $P_{fr}$ 占优势，进入暗期时， $P_{fr}$ 暗逆转或降解，当 $P_{fr}/P_r$ 比值降低到低于临界值时，促进SDP开花。

用红光间断暗期， $P_{fr}$ 水平提高， $P_r$ 水平下降， $P_{fr}/P_r$ 比值升高，SDP开花受到抑制，LDP开花受到促进。

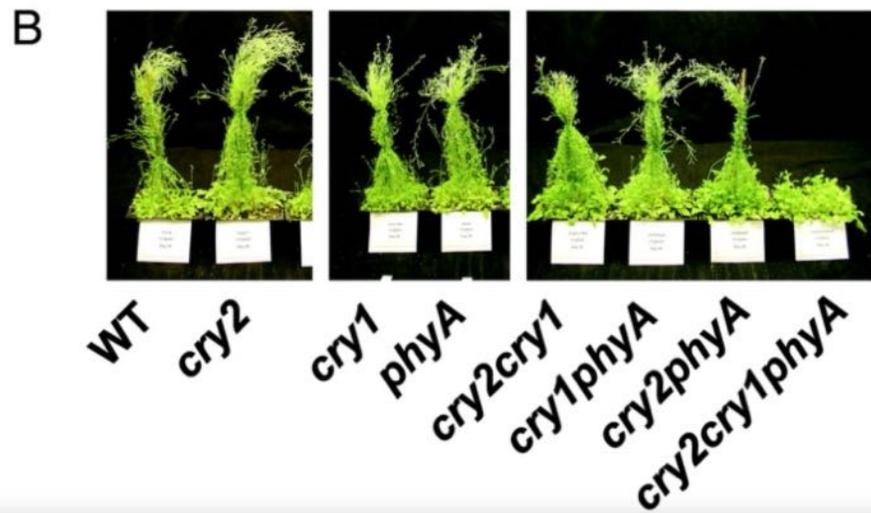
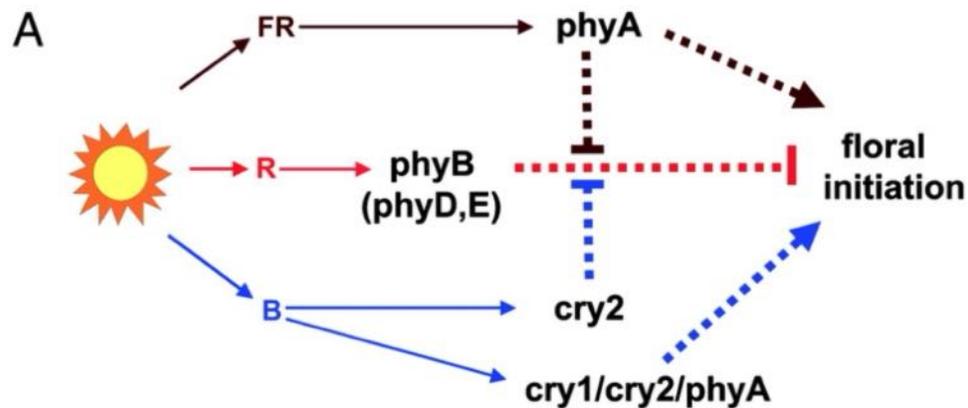
# Regulation of photoperiodic flowering by *Arabidopsis* photoreceptors

Todd Mockler, Hongyun Yang, XuHong Yu, <sup>+3</sup>, and Chentao Lin [Authors Info & Affiliations](#)

February 10, 2003 | 100 (4) 2140-2145 | <https://doi.org/10.1073/pnas.0437826100>

10,039 | 201

PDF/EPUB



作者：朱汉斌 来源：中国科学报 发布时间：2022/10/13 18:20:28

选择字号：小中大

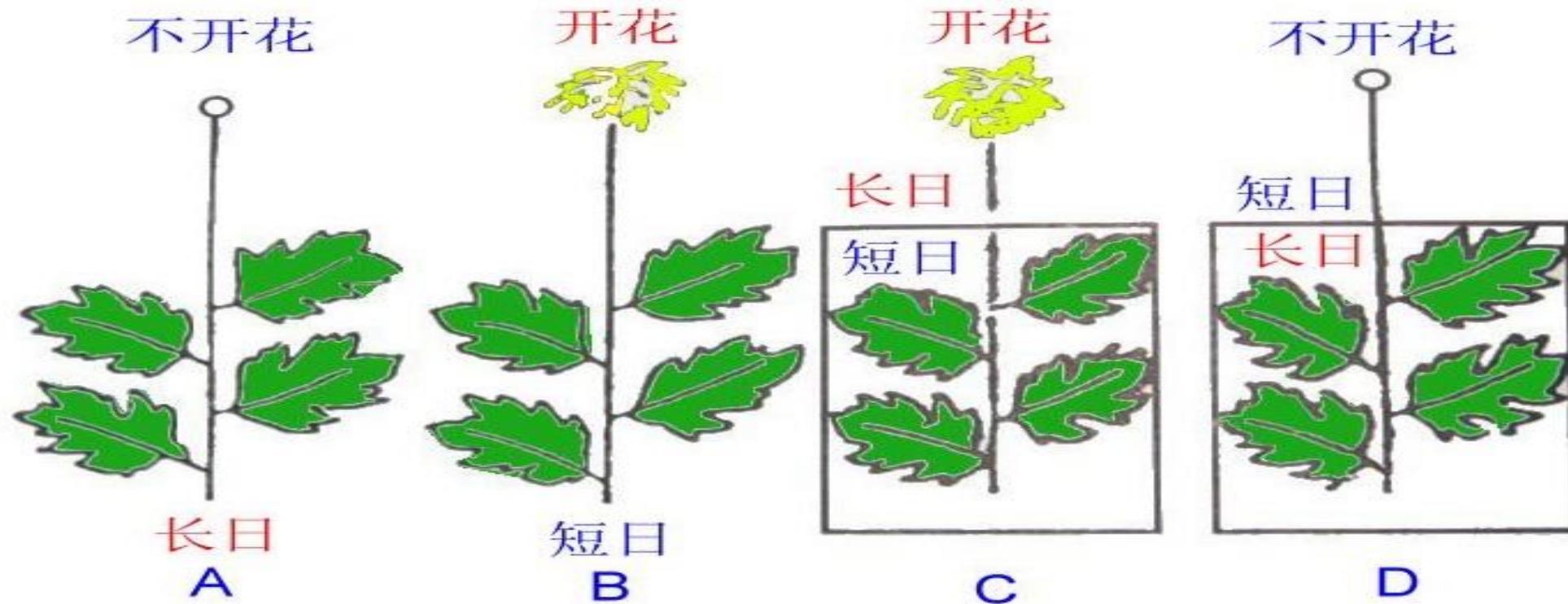
## 光周期开花研究获突破性进展

10月4日，美国科学院院刊（PNAS）在线发表了广州大学教授孔凡江/刘宝辉团队最新研究成果。他们系统解析了光敏色素A（phytochrome A, phyA）介导光周期信号调控夜间复合体（Evening complex, EC）的蛋白稳定性，从而控制开花时间的分子机制。

据悉，这是孔凡江/刘宝辉团队继发现EC的重要成员J（ELF3同源蛋白）和LUX在调控在大豆光周期开花和光周期敏感性的重要作用之后，再次鉴定了调控EC复合体的蛋白活性的成员phyA，从而进一步确立了EC复合体是大豆光周期开花和光周期现象的核心地位。

UV-B受体通过抑制作用，参与了植物的成花诱导

# (七) 光周期刺激的感受和传导



叶片在光周期反应中的作用

感受光周期的部位：**叶片**

## (八) 温度和光周期的关系

温度不但影响光周期通过的迟早，还改变植物对光周期的要求。

如SDP，低温处理可使其在长日条件下开花。豌豆、黑麦等在较低的夜温下失去对日照长度的敏感性而呈现日中性植物的特性。

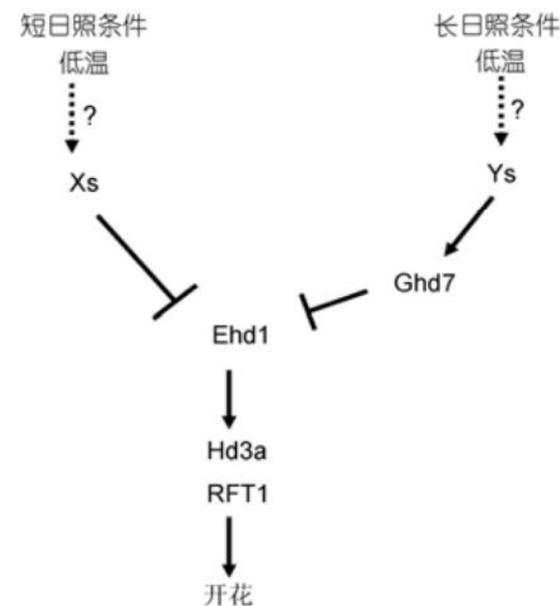


图5 不同光周期条件下温度调控水稻开花的模型

短日照低温条件下，未知蛋白(Xs)可能通过抑制 *Ehd1* 及其下游 *Hd3a* 和 *RFT1* 基因的表达来推迟水稻开花，长日照低温条件下，*Ghd7* 表达的上调可能受到未知蛋白(Ys)调控，进一步抑制下游 *Ehd1* 和 *RFT1* 的表达，推迟水稻开花

# (九) 光周期诱导开花的机理(自学)

## 1 成花素假说

成花素(florigen)由形成茎所必需的GA和形成花所必需的开花素(anthesins)组成。两者结合才表现出活性。GA是长日植物开花的限制因子，开花素是短日植物开花的限制因子。

## 2 开花抑制物假说

植物本可以开花，由于非诱导条件下产生抑制物阻碍开花，诱导条件使抑制剂不能产生或使其降解而开花。

## 3 碳氮比假说

植物经光周期诱导后明显提高了叶片和茎尖的糖类水平，进而引起茎尖端由营养生长向生殖生长转变。

## （十）光周期理论在生产实际中的应用 ※

### 1、指导引种 — 必须考虑植物能否及时开花结实

不同纬度之间引种时，应考虑品种的光周期特性是否适合引进地区的日照条件。

## 2、控制开花

### (1) 人工控制光周期，促进或延迟开花

如菊花 — SDP，10月开花；SD处理，六、七月开花；暗期间断，春节开花

杂交育种，控制花期，解决父母本花期不遇。

### (2) 调节营养生长和生殖生长

SDP烟草、麻类，南种北引，生育期延长，提高产量。

### 3、利用作物光周期特性，南繁北育，缩短育种周期



南繁基地——海南



北育基地-青海

7月，青海的油菜花异常斑斓

# 第三节 花器官形成生理

## 一、花器官形成所需的条件

### (一) 内因

#### 1、营养状况

营养是花芽分化以及花器官形成与生长的物质基础。  
如C/N过小，营养生长过旺，影响花芽分化。

#### 2、内源激素

GA可抑制多种果树花芽的分化；CTK、ABA和乙烯则促进果树的花芽分化

## (二) 外因

### 1、气象条件

#### (1) 光 — 时间长，强度大，有利花的形成

花开始分化后，照光时间长，强度大，形成的有机物多，对花形成愈有利。雄蕊发育对光强较敏感。

#### (2) 温度 — 高温，有利于花器官的形成

花粉母细胞减数分裂时期受低温危害较严重。

## 2、栽培条件

### (1) 充足的水分

不同植物的花芽分化对水分的需求不同。

### (2) 适宜的肥料 — N、P、K均衡供应

### (3) 适宜的栽培密度

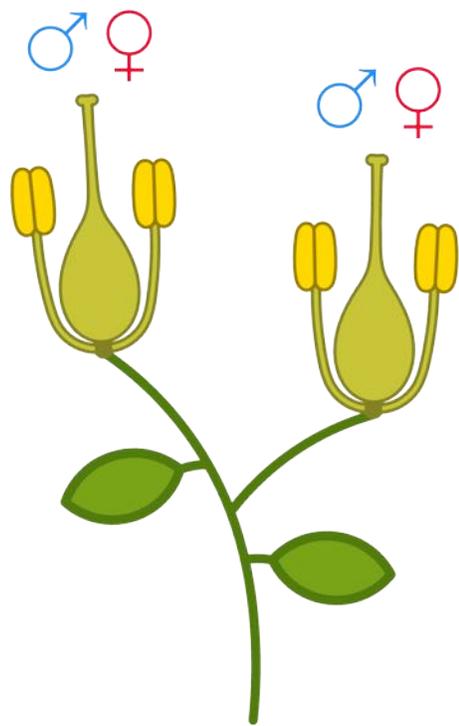
## 二、植物性别的分化

### (一) 多样性

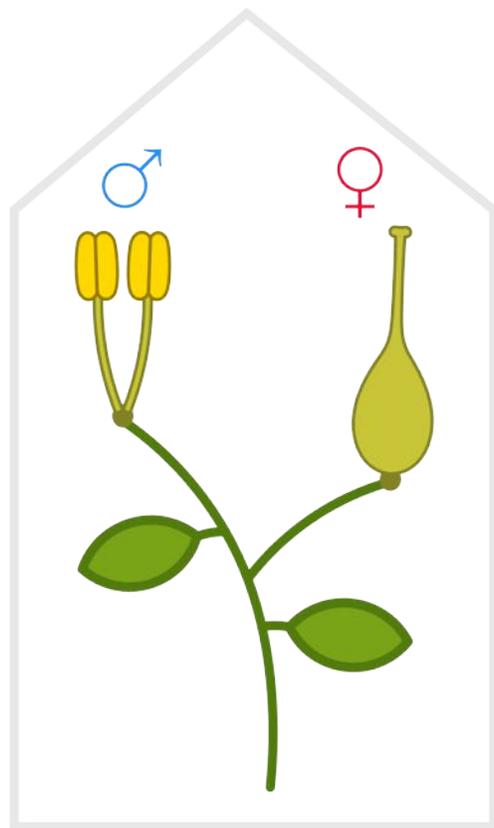
**雌雄同花植物：** 同一朵花内具有雌蕊和雄蕊（两性花）  
如水稻、小麦、棉花等

**雌雄异株植物：** 雌花或雄花（单性花）在不同的植株上  
如银杏、大麻、菠菜、芦笋等

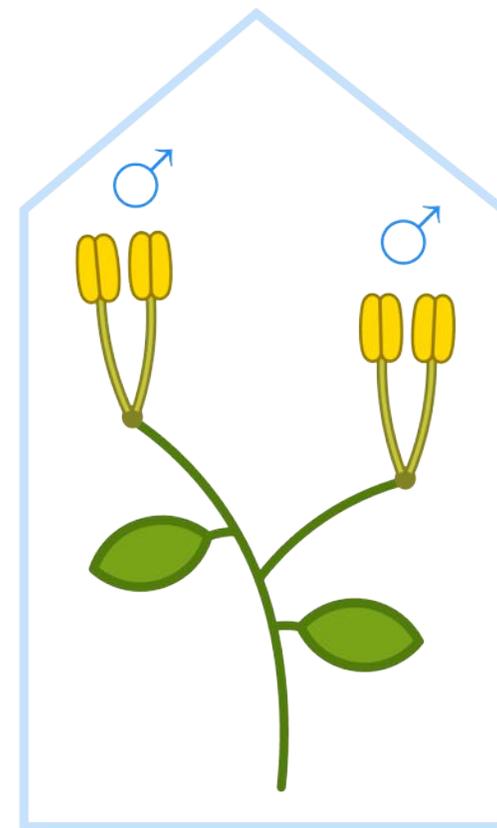
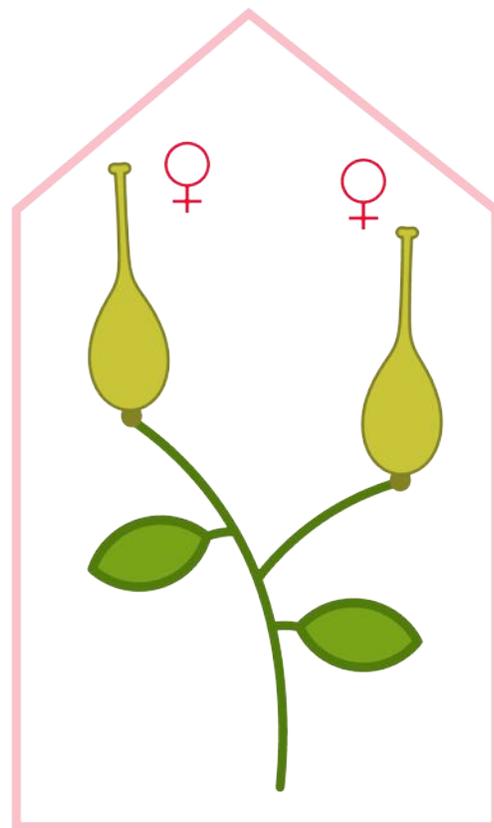
**雌雄同株植物：** 雌、雄蕊同株却不同花  
如玉米、黄瓜、南瓜、蓖麻等



雌雄同花植物



雌雄同株植物



雌雄异株植物

## (二) 雌雄个体代谢差异

- 1、呼吸速率雄株大于雌株
- 2、过氧化氢酶活性雄株大于雌株
- 3、叶组织还原能力雌株大于雄株
- 4、玉米雌穗IAA高，雄穗GA高

## (三) 外界条件对植物性别形成的影响

### 1、光周期

短日照使SDP多开雌花，LDP多开雄花；长日照使LDP多开雌花，SDP多开雄花。

### 2、温周期

较低的夜温与较大的昼夜温度有利于许多植物的雌花分化。

### 3、营养条件

C/N低，提高雌花分化的百分数。N肥多、水分充足的土壤促进雌花的分化。

### 4、伤害——促进雌花分化

如番木瓜雄株受伤后产生雌株；黄瓜断茎后长出的新枝也全开雌花。

## 5、植物激素

IAA和ETH增加雌株和雌花

CTK有利于雌花形成

GA增加雄株和雄花

三碘苯甲酸和马来酰肼抑制雌花

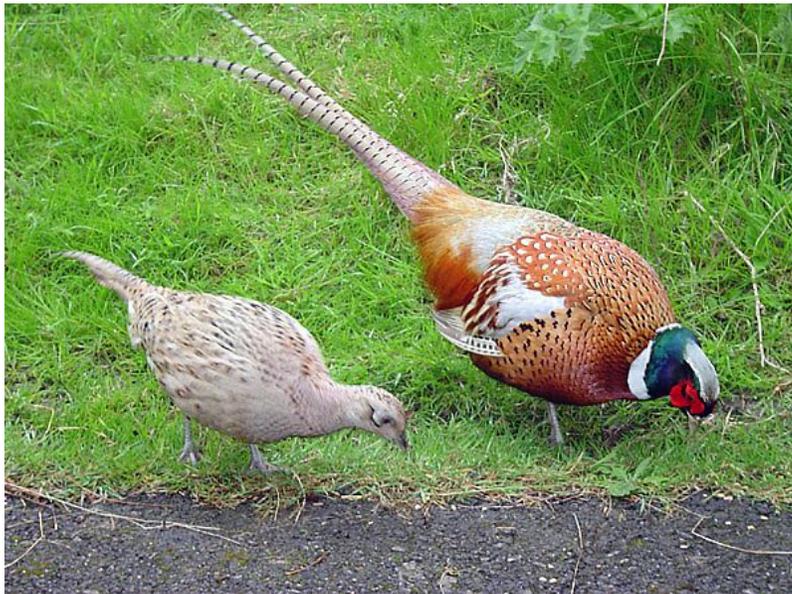
矮壮素抑制雄花形成

烟熏植物为什么能增加雌花？

烟中有效成分：ETH和CO。

CO抑制IAA氧化E活性，减少IAA的破坏，提高IAA含量。

IAA和ETH促进雌花分化。



雌雄两态



## 雌雄个体差异

Carpels, which produce  
ovules containing  
female gametophytes

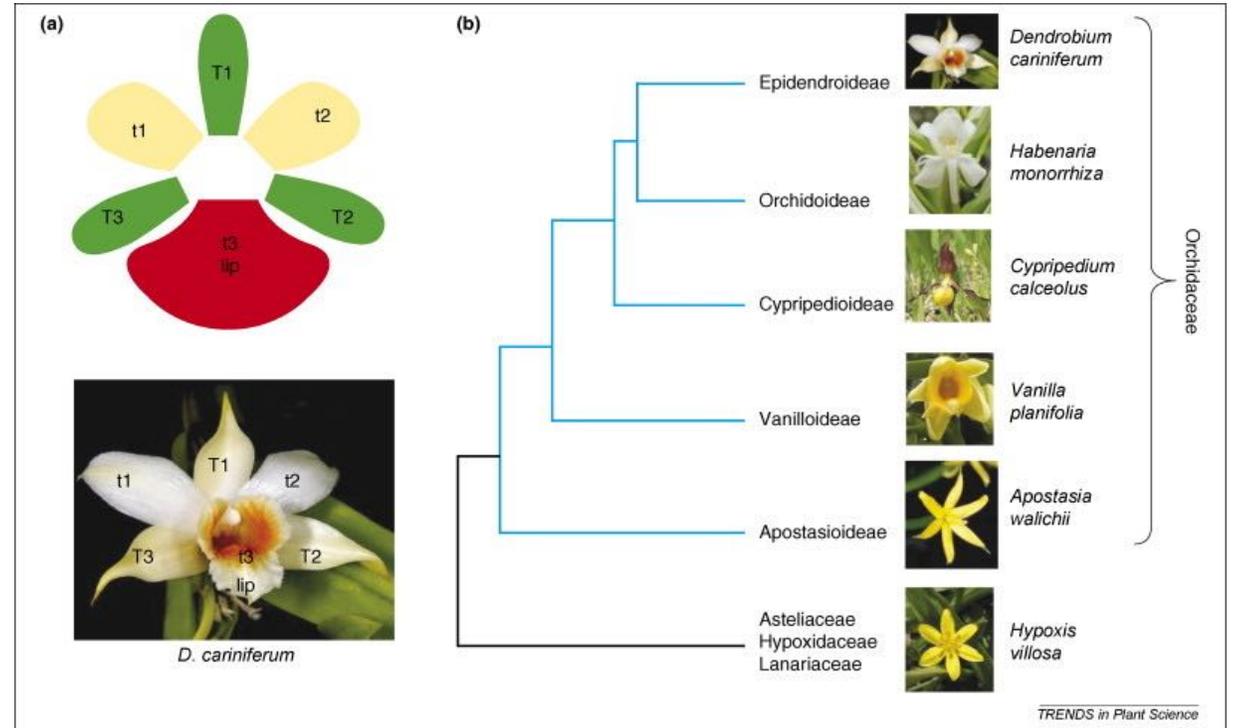
Stamens, which produce  
pollen grains containing  
male gametophytes

Petals, forming the corolla

Sepals, forming the calyx

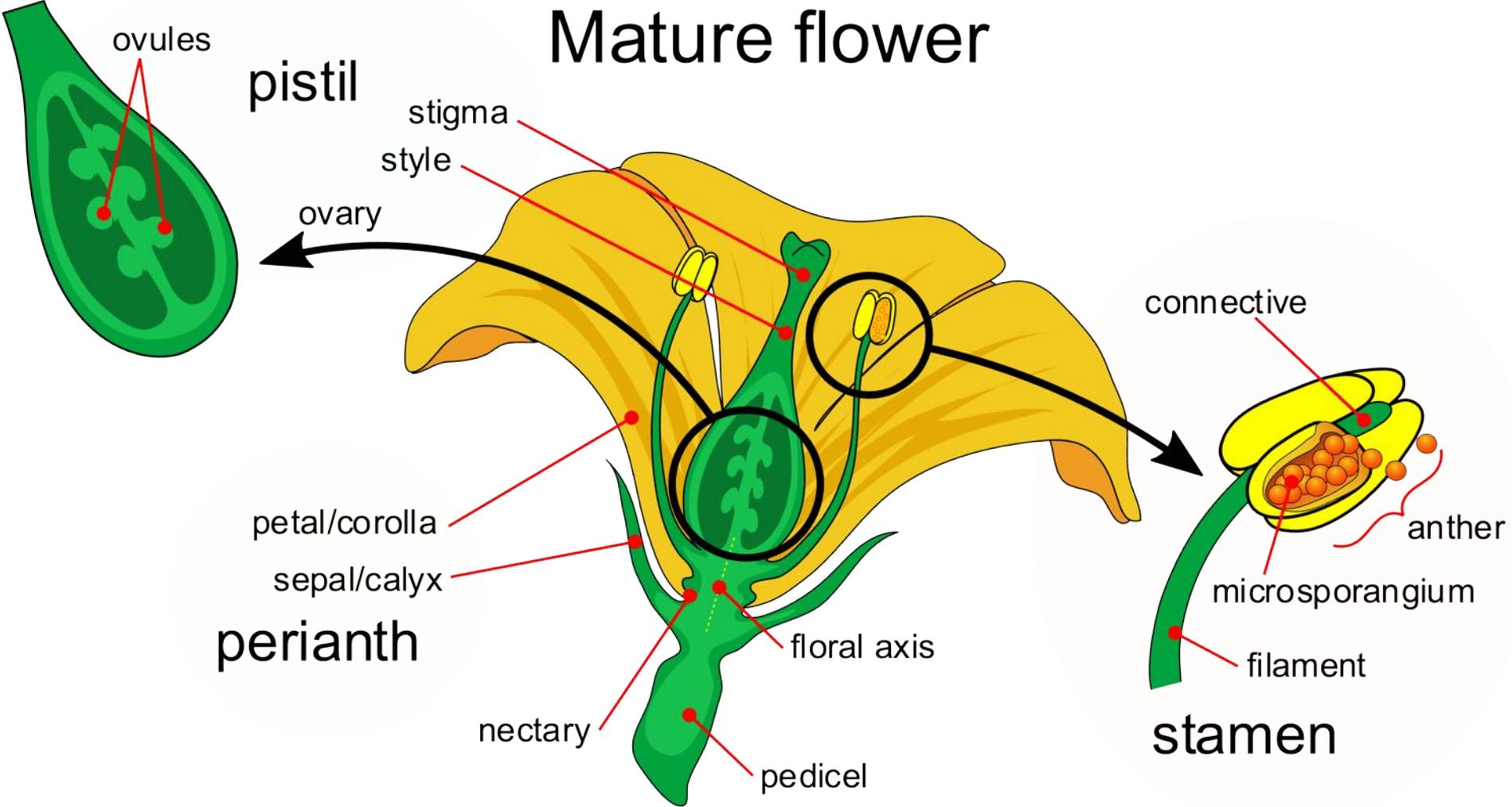


《植物生殖型态学》研究的重要内容



An important indicator of plant evolution

# 第四节 受精生理



# 高等植物的有性生殖过程

花的形成和开放

传粉和受精

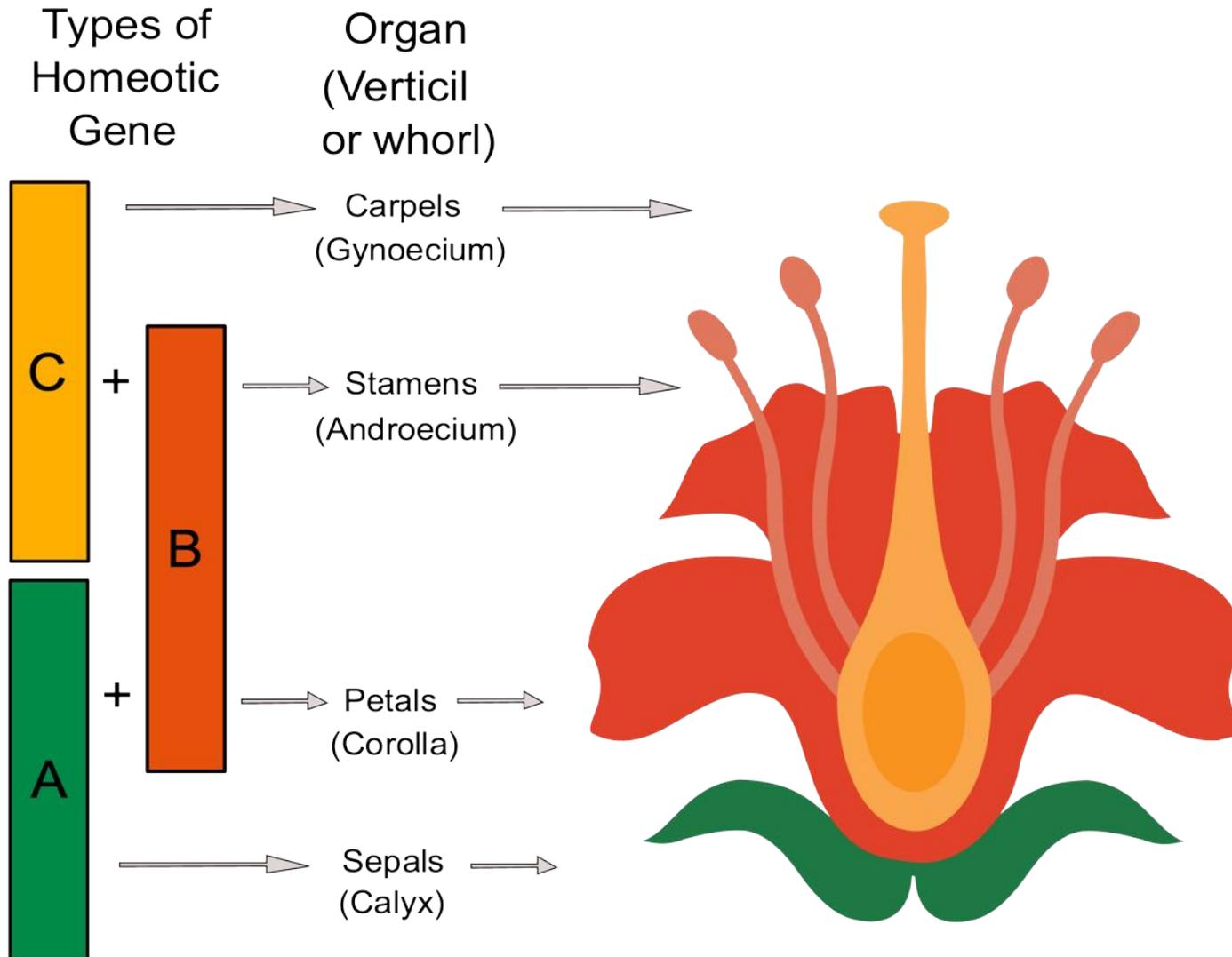
胚乳的发育

果实和种子的形成及成熟



# 被子植物花发育的ABC模型

E. Coen和E. Meyerowitz在1991年提出



**nature**

[Explore content](#) [About the journal](#) [Publish with us](#) [Subscribe](#)

[nature](#) > [review articles](#) > [article](#)

Published: 05 September 1991

## The war of the whorls: genetic interactions controlling flower development

[Enrico S. Coen](#) & [Elliot M. Meyerowitz](#)

[Nature](#) 353, 31–37 (1991) | [Cite this article](#)

7316 Accesses | 2043 Citations | 17 Altmetric | [Metrics](#)

### Abstract

The analysis of mutations affecting flower structure has led to the identification of some of the genes that direct flower development. Cloning of these genes has allowed the formulation of molecular models of how floral meristem and organ identity may be specified, and has shown that the distantly related flowering plants *Arabidopsis thaliana* and *Antirrhinum majus* use homologous mechanisms in floral pattern formation.

- A类基因的表达诱导萼片的发育。
- A类和B类基因共同表达诱导花瓣的发育。
- B类和C类基因共同表达诱导雄蕊的发育。
- C类基因的表达诱导心皮的发育。

# 一、花粉和柱头的生命力

## (一) 花粉的生活力

禾谷类作物花粉寿命很短：水稻花药裂开后，花粉的生活力在5min以后降低到50%以下；小麦花粉在花药开裂5h后结实率下降到6.4%。

果树的花粉寿命较长：苹果、梨可维持70-210天；向日葵花粉的生活力可保持一年。

## 花粉的贮存条件 — 降低呼吸作用：

- 1、湿度 — 较干燥的环境（相对湿度为30%~40%）
- 2、温度 — 贮存最适温度：1~5°C
- 3、空气中CO<sub>2</sub>和O<sub>2</sub>含量

增加空气中CO<sub>2</sub>，减少氧含量，可延长花粉的寿命

- 4、光线 — 以遮阴或黑暗处贮存较好

## （二）柱头的生活力

柱头的生活力较花粉的生活力长。水稻柱头的生活力能持续6~7天，但其受精能力在开花后日趋下降，以开花当日授粉较好。

## 二、外界条件对授粉的影响

外界条件对授粉的影响很大。早稻（自花授粉）的空粒率14~20%。玉米授粉不良则引起秃顶现象（异花授粉）。

- 1、温度 — 最适温度是30~35°C
- 2、湿度 — 太高或太低均不利于授粉

### 三、花粉和柱头的相互“识别”

花粉的识别物质：外壁蛋白中的**糖蛋白**

柱头的识别感受器：柱头表面的亲水性**蛋白质**表膜

**亲和**：花粉管尖端产生能溶解柱头薄膜下角质层的酶  
使花粉管穿过柱头而生长，直至受精；

**不亲和**：柱头的乳突细胞立即产生胼胝质，封闭花粉管尖端，阻碍花粉管继续生长，使受精失败。

不亲和花粉

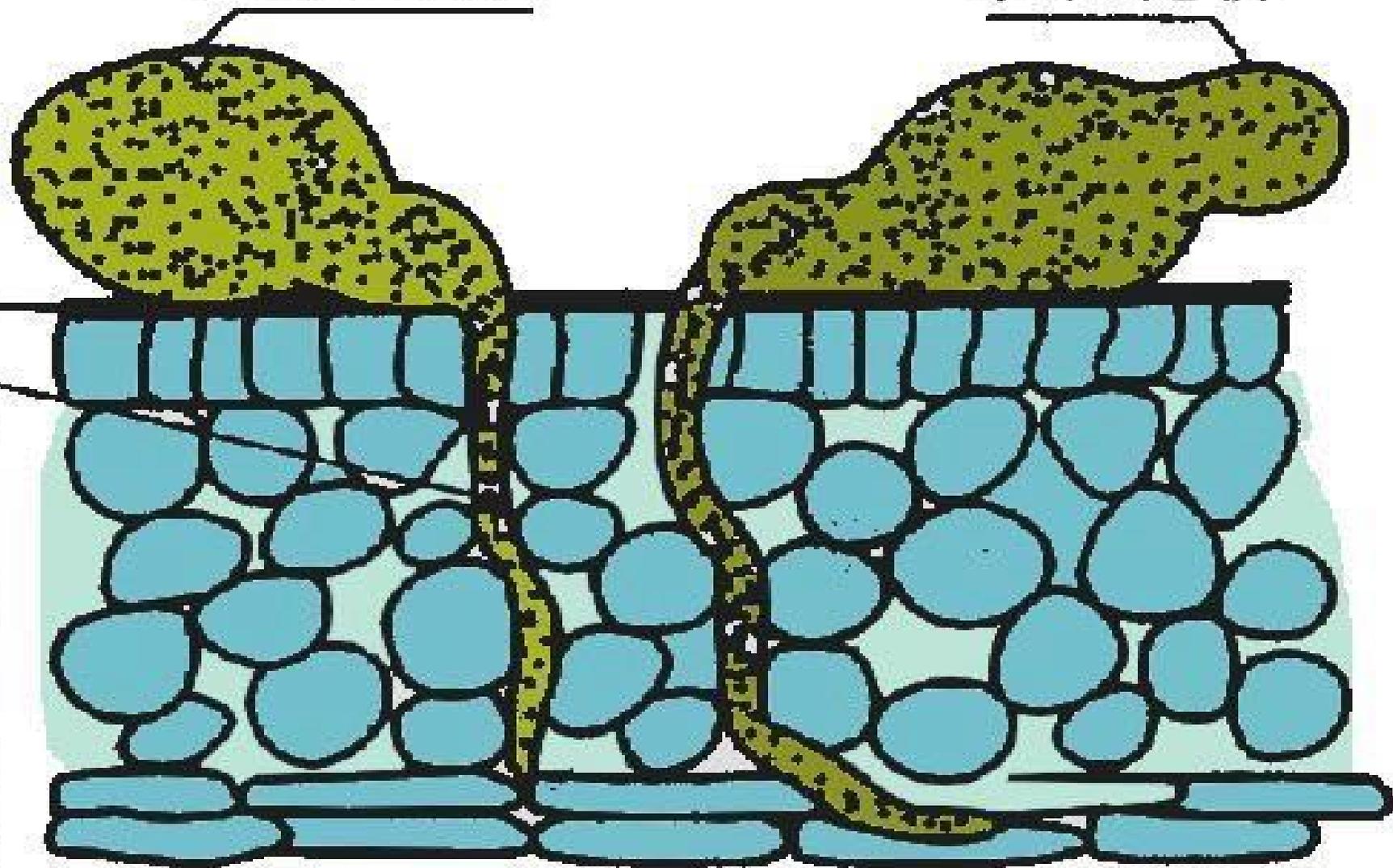
亲和花粉

柱头分泌物

胼胝质堵塞

泡状组织

引导组织



月见草亲和与不亲和花粉管在柱头上30min后的图解

# 克服不亲和性的途径：

## 1、花粉蒙导法

在授不亲和花粉的同时，混入一些杀死的但保持识别蛋白的亲合花粉，从而蒙骗柱头，从而达到受精的目的。

## 2、蕾期授粉法

雌蕊组织尚未成熟、不亲和因子尚未定型的情况下授粉，以克服不亲和性。

### 3、物理化学处理法

采用变温、辐射、激素或抑制剂处理雌蕊组织，以打破不亲和性。

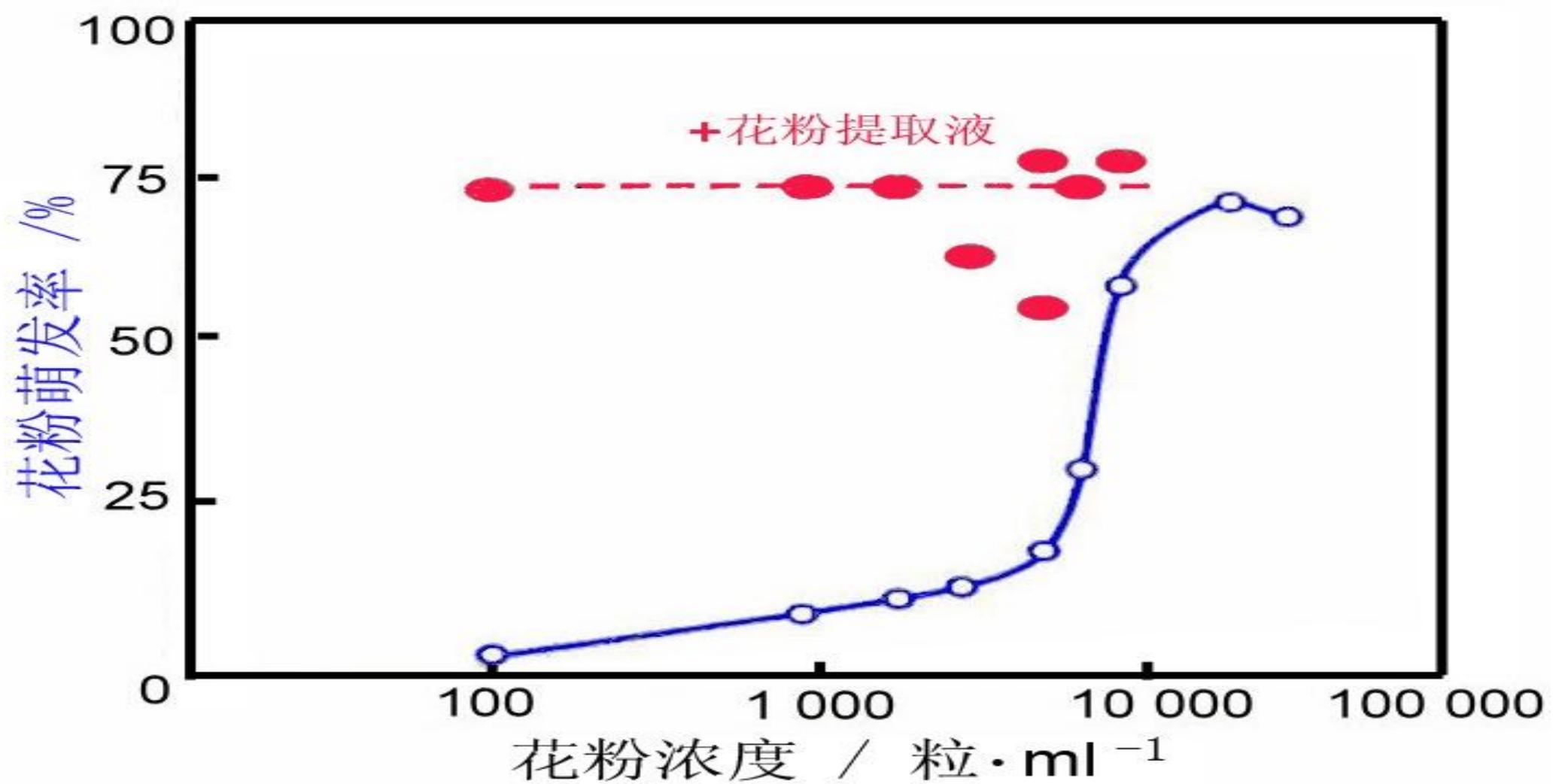
### 4、离体培养

### 5、细胞杂交、原生质体融合或转基因技术

## 四、花粉的萌发和花粉管的伸长

花粉萌发时，E活性增强，呼吸速率增加，蛋白质合成加快。

花粉中含有淀粉和脂肪，水势较低，从柱头吸水，花粉内壁通过萌发孔向外突出形成花粉管。



**群体效应：**单位面积内花粉的数量越多，花粉的萌发和花粉管的生长越好。

花粉为什么能向着胚囊定向生长？

由花粉管的向化性运动引起的。

雌蕊组织中向化性物质分布的浓度不同（如 $\text{Ca}^{2+}$ ），花粉管尖端朝着向化性物质浓度递增的方向定向延伸。

## 五、受精过程中雌蕊的生理生化变化 ※

- 1、呼吸速率增加 — 增加0.5-1倍
- 2、吸水和吸收无机盐的能力增加，糖类和蛋白质代谢加快
- 3、生长素含量大大增加
  - (1) 花粉的IAA扩散到雌蕊组织
  - (2) 花粉中含有使Trp转变为IAA的E
- 4、营养物质向生殖器官输送增强

## 小结:

**花芽分化**是植物营养生长向生殖生长转变的转折点,

其中**低温和光周期**是成花诱导的主要外界条件。

**成花诱导:** **春化作用** 类型 条件 刺激传导 生理生化变化

分子机理机制 应用

**光周期** 发现 反应类型 临界日长 光周期诱导

临界暗期与暗期间断 光敏色素与成花诱导

刺激传导 温度与光周期 机理 应用

**花器官形成**

**受精生理**