4-4 植物對環境刺激的反應

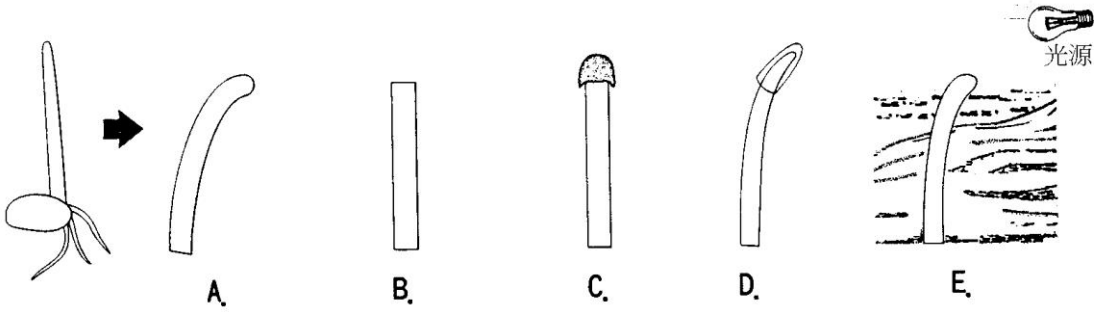
向性

一、 定義

1. 植物受刺激產生組織生長速度不均而引起局部彎曲的生長變化。
   →植物趨向刺激方向生長稱為正向性
   →植物背離刺激方向生長稱為負向性
2. 刺激來源不同植物會有不同的生長方向，故具有方向性。
3. 此為不可逆的生長反應。

二、 向光性

1. 研究史
   a. 十九世紀末，達爾文及兒子佛蘭西斯發現燕麥芽鞘側面照光時，會向光照方向生長，但將芽鞘頂端切除後，芽鞘就不會彎曲。
   →經一連串的實驗後，推論芽鞘照光後，頂端會合成某種物質向下運送，使芽鞘彎曲



A. 幼苗示意圖　B. 切除頂端的去頂芽鞘　C. 用不透光物蓋住芽鞘頂端
D. 用透光物蓋住芽鞘頂端　E. 幼苗埋入黑色細砂中，但露出芽鞘頂端部位

   b. 1913 年，丹麥科學家傑森將芽鞘頂端切除後，在不同部位放置雲母片，觀察芽鞘是否會照光彎曲。
   →影響芽鞘頂端生長方向的化學物質在照光側較少，背光側較多
   →背光側的細胞生長速度較快
   →芽鞘向光彎曲

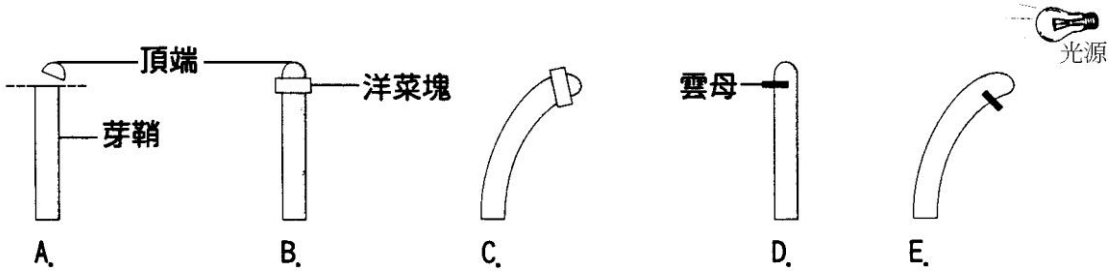


圖 8-32　博生—傑生的實驗示意圖：
A. 切下燕麥芽鞘頂端　B. 用洋菜塊把芽鞘頂端與去頂芽鞘隔離
C. 向光彎曲　D. 芽鞘左側（背光處）插入雲母片
E. 芽鞘右側插入雲母片

c. 1926 年，荷蘭科學家溫特將芽鞘頂端切除後，放置於洋菜膠上，使生長素從芽鞘擴散至洋菜膠中，再將洋菜膠切成小塊放置莖頂。

→將影響莖向光生長的化學物質命名為生長素

→確定生長素具有極性運輸

→光可以促進生長素向背光面移動

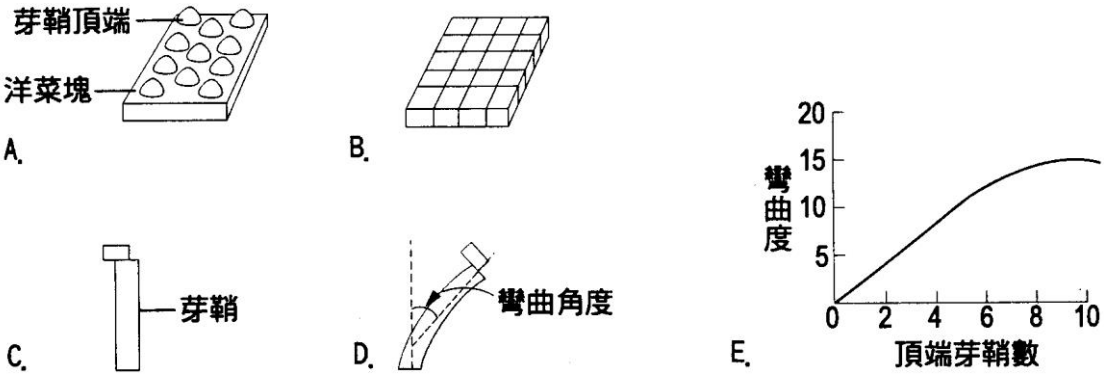


圖 8-34 溫特生長素定量的實驗示意圖（1926）：
A. 把切下來的燕麥芽鞘頂端放置於一片洋菜塊上
B. 除去芽鞘頂端，並把洋菜塊切成同樣大小的小方塊
C. 小洋菜方塊放置於去頂芽鞘左邊
D. 量取去頂芽鞘的彎曲角度
E. 把 A 處理（洋菜塊上芽鞘頂端數目的多寡）與 D 所結果作成曲線圖，以求得芽鞘彎曲角度與其頂端中生長素含量的相關性

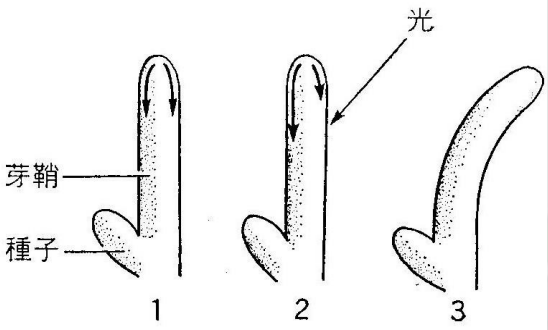
2. 成因：

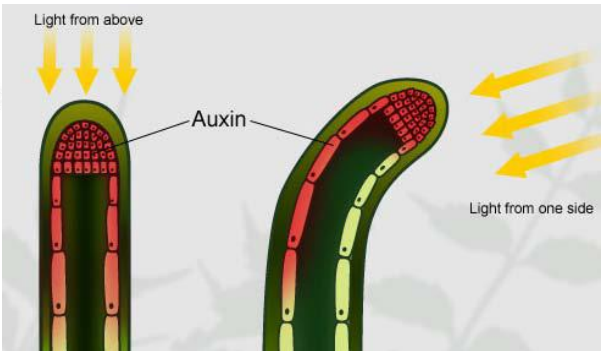
a. 植物的莖頂生長點產生生長素，藉由極性運輸向下運送，引起細胞延長。

b. 莖單側照光刺激藍光受器（向光素）使生長素移向背光側

→背光側生長素濃度高，細胞生長速度快

→向光側生長素濃度低，細胞生長速度慢

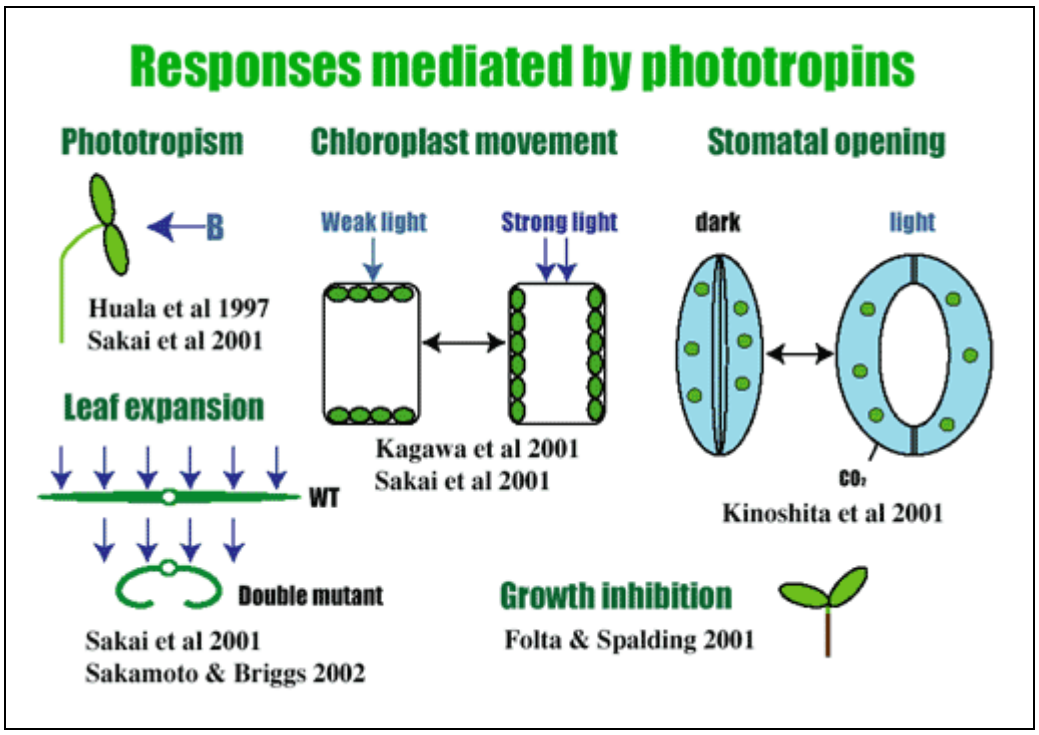




c. 引發向光性的有效光以藍光（360～500nm）為主。

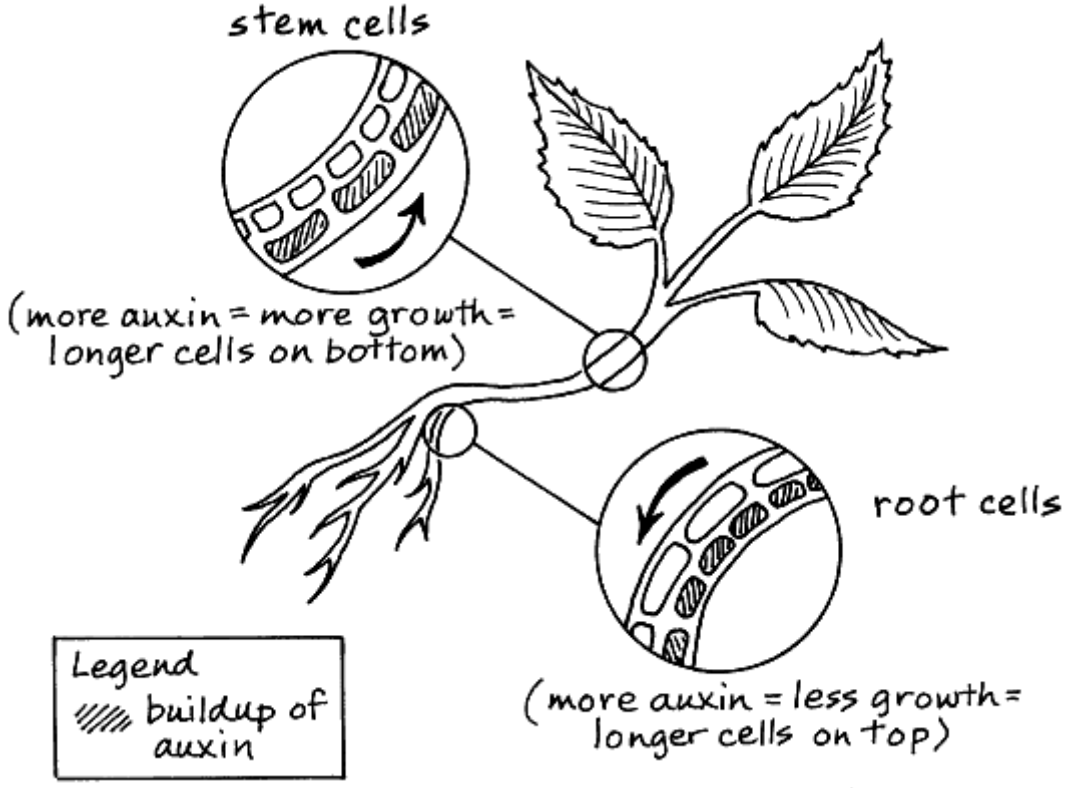
※向光素（phototropin）

1. 為感光蛋白之一，主要吸收藍光及紫外光。
2. 功能：與向光性、葉綠體移動、氣孔開閉有關。



三、 向地性

1. 定義：植物受重力影響，植物的根朝向地面生長、莖背離地面方向生長。
2. 重力感受部位：位於莖、根冠細胞中的特化澱粉體，又稱為平衡石。
3. 成因：平衡石受重力影響沉降到細胞下側，使生長點產生的生長素往近地側輸送的較多。
   a. 近地側高濃度的生長素促進莖細胞的延長→莖出現負向地性。
   b. 近地側高濃度的生長素抑制根細胞的延長→根出現正向地性。



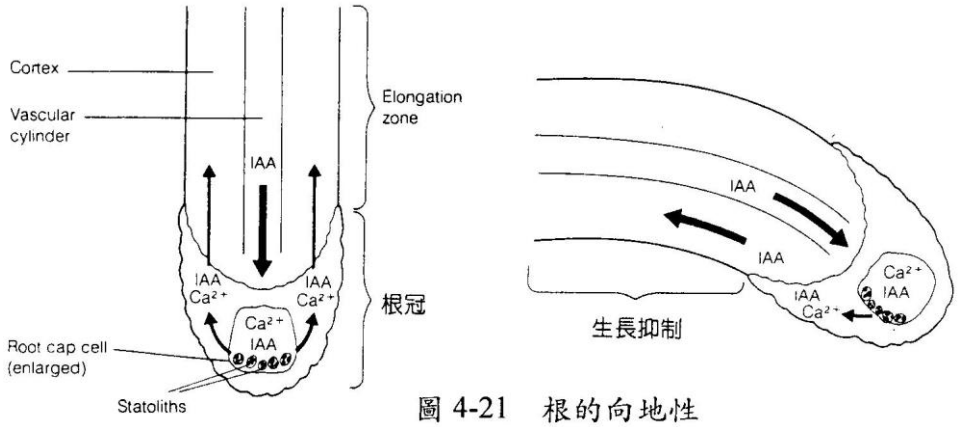


圖 4-21 根的向地性

四、 向觸性

1. 定義：植物接觸物體或機械性刺激時，表現出接觸側及非接觸側的生長差異。
2. 成因：當植物與環境中的固定物接觸時，碰觸面的細胞生長較慢，另一面的細胞生長較快，因此彎曲圍繞物體生長。
3. 重要性：可使爬藤植物依附在其他物體上，以獲得支撐及占據有利位置以吸收陽光。



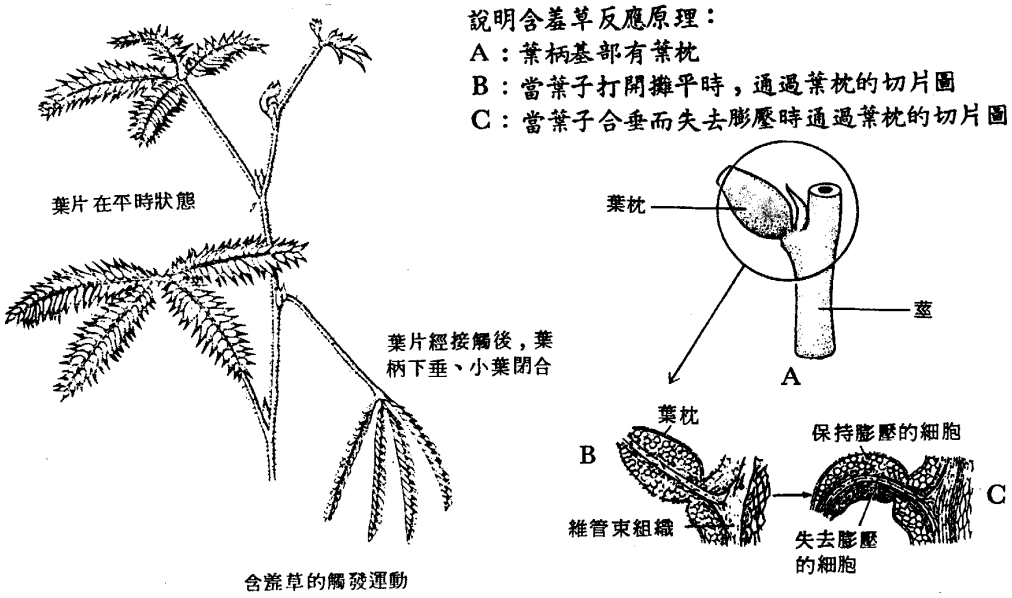
傾性

一、 特徵：

1. 植物受刺激後，局部細胞產生膨壓變化。
2. 傾性運動快速、短暫，可逆且可重複發生，運動方向與刺激方向無關。

二、 觸發運動：以含羞草為例

1. 複葉受機械性刺激，小葉與葉柄基部間的葉枕細胞產生膨壓變化。
2. 小葉基部上側葉枕細胞鉀離子移出，膨壓下降。
   小葉基部下側葉枕細胞鉀離子移入，膨壓上升。
   →小葉向上閉合
3. 經一段時間後，鉀離子主動運輸至上側葉枕細胞內累積，膨壓升高。
   鉀離子擴散離開至下側葉枕細胞，膨壓降低。
   →小葉重新張開
4. 此種反應可減少強風吹襲或蟲啃咬的傷害。

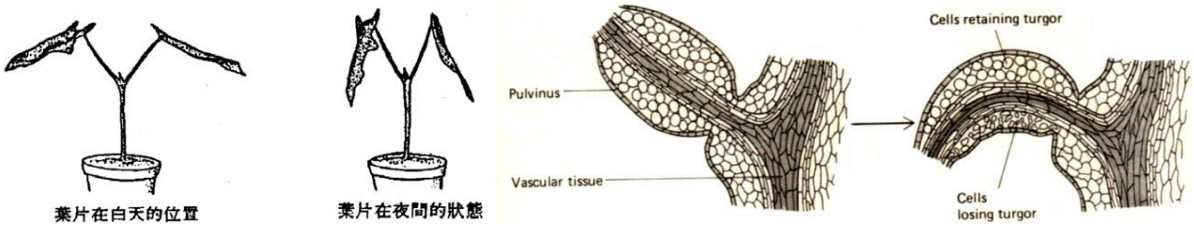


三、 捕蟲運動：以捕蠅草為例

捕蟲葉上的感應毛受碰觸→捕蟲葉的葉枕細胞膨壓變化→捕蟲葉閉合。

四、 睡眠運動：以含羞草、酢漿草為例

1. 白天：葉枕上方細胞的膨壓較小、下方細胞的膨壓較大→葉片上揚平展。
2. 夜晚：葉枕上方細胞的膨壓變大、下方細胞的膨壓變小→葉片下垂閉合。

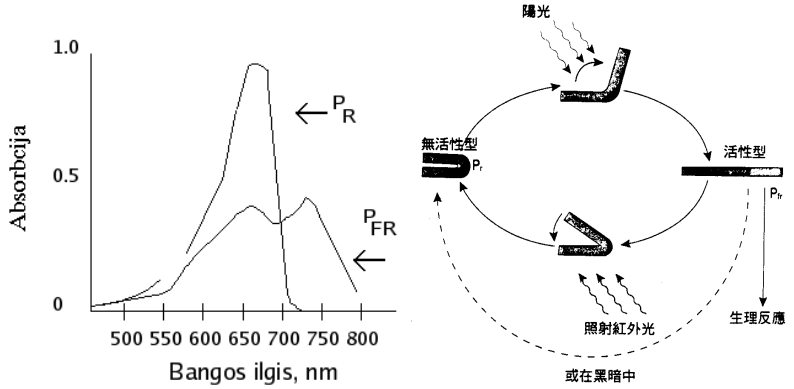


五、 追日運動

1. 植物受藍光刺激→葉柄或花梗細胞的膨壓改變→葉片或花隨陽光移動。
2. 葉的追日運動可使葉整天面對太陽，增加光合作用效率。
   花的追日運動可增加溫度，吸引昆蟲授粉。

光週期性

一、 定義：每日光照與黑暗交替的長短相對變化，可影響植物開花與否。



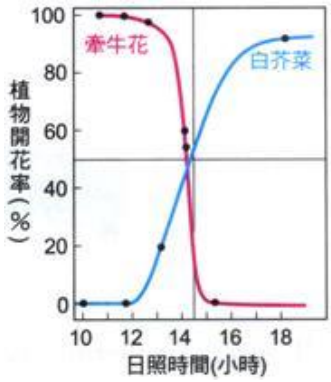
二、 光週期受器：光敏素。

1. 為藍綠色的色素蛋白，含量少，但存在於植物全株的細胞膜上。
2. 主要吸收光譜：紅光及遠紅光。
3. 分子形式：

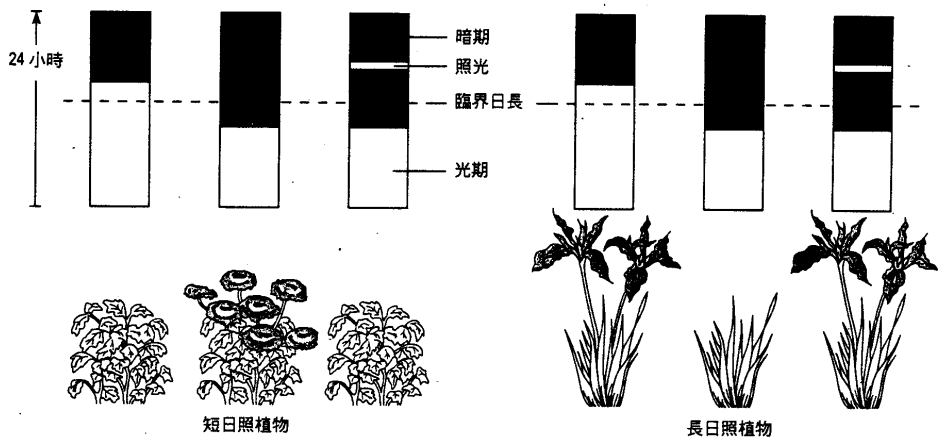
Pr	吸收紅光（660nm）→快速轉變為 Pfr 1. 黑暗期時，光敏素轉變為形式→促進短日照植物開花 2. 光敏素剛合成時的形式 3. 此種構型不具有活性
Pfr	吸收遠紅光（730nm）→緩慢轉變為 Pr 1. 此構型具有活性，可促進或抑制植物的生理作用 2. 影響植物開花：促進長日照植物開花、抑制短日照植物開花 3. 影響種子萌發：促進需光種子萌發、抑制厭光種子萌發 4. 影響光形態發生：促進葉綠素合成、葉擴張、打破休眠。 →又稱去白化作用

三、 光週期的開花調控

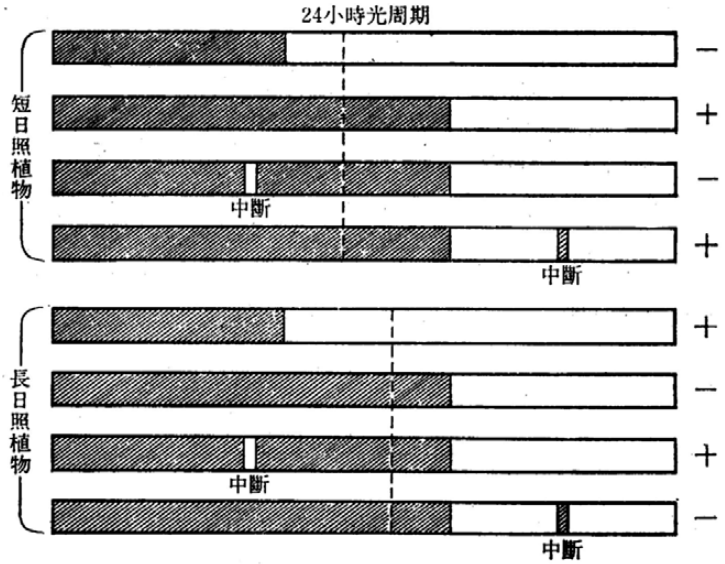
1. 早期研究認為日照時間長短會影響植物開花行為，故將植物分為短日照植物、長日照植物及中性日照植物。
2. 當光週期的處理使開花率達 50%時的日照時數稱為臨界日照、黑暗時數稱為臨界夜長。
   →臨界日照＋臨界夜長＝24 小時
   →不同植物有不同的臨界夜長，如皆為短日照植物的菊花為 8 小時、大豆為 10 小時。



3. 1938 年，漢納及鮑納提出真正影響植物開花行為的是連續黑暗的時間長度而非光照時間。



▲圖 10-4 短日照植物日照短於臨界日長方開花，而暗期中照光則不開花。長日照植物日照長於臨界日長方開花，而暗期中照光（閃光）仍可開花。



光周期中黑暗期對植物開花的重要性
虛線表示臨界日照，(+)表開花，(−)表不開花。

4. 光週期對開花的影響

植物種類	長日照植物 （短夜植物）	中性日照植物	短日照植物 （長夜植物）
開花條件	連續黑暗＜臨界夜長	植株成熟即開花	連續黑暗＞臨界夜長
例子	白芥菜、玉米、甜菜、菠菜、蘿蔔、鳶尾	蒲公英、蕃茄、豌豆、胡瓜、南瓜、向日葵	羊帶來、菸草、菊花、大豆、聖誕紅、草莓

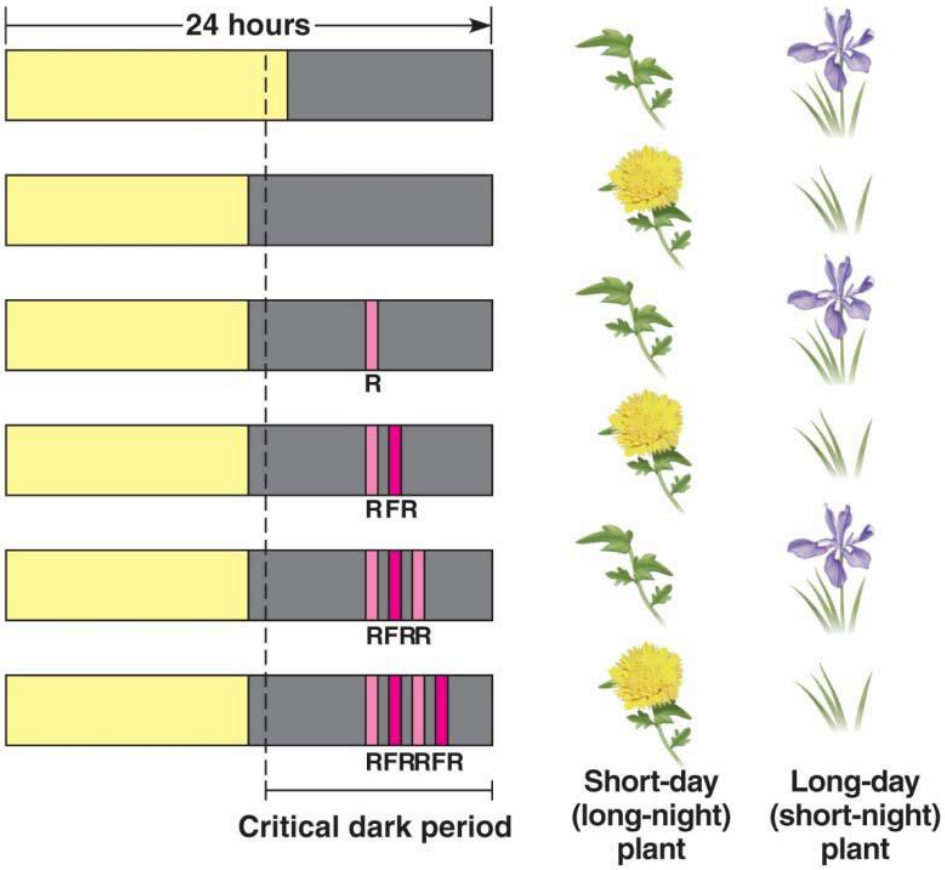
5. 光照控制

a. 不同形式的光敏素比值會影響植物開花：

$\frac{Pfr}{Pfr+Pr}$ 低	促進短日照植物開花
$\frac{Pfr}{Pfr+Pr}$ 高	促進長日照植物開花

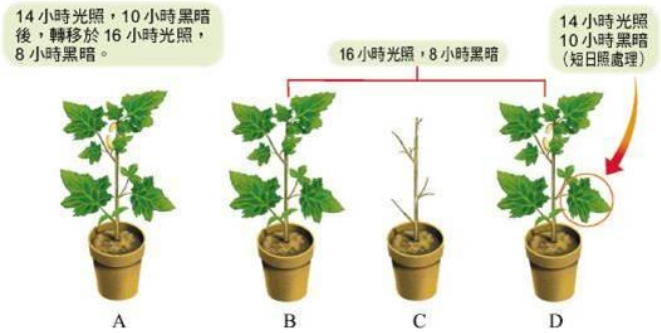
b. 植物開花與否由最後一次的光照處理決定。

光照處理	光敏素形式	長日照植物	短日照植物
最後照射紅光（中斷黑暗）	Pr→Pfr，使 Pfr＞Pr	開花	不開花
最後照射遠紅光（中斷光照）	Pfr→Pr，使 Pr＞Pfr	不開花	開花



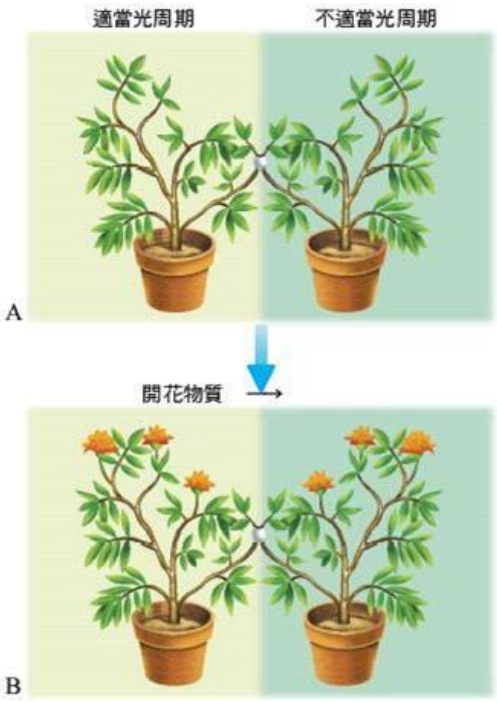
四、 光週期感受部位

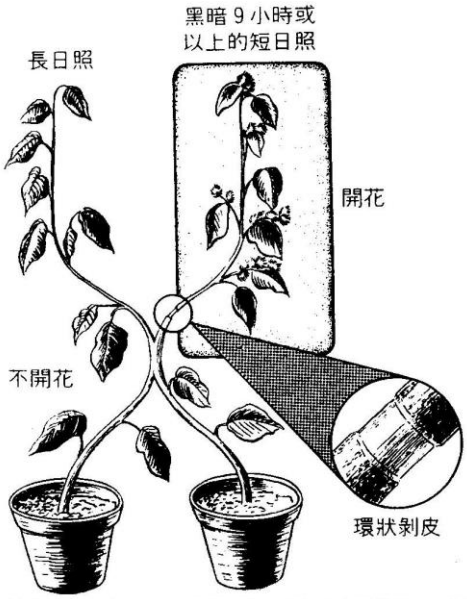
1. 將植物葉片去除後，即使給予適當的日照時間處理，植物仍不會開花。且整棵植株只有一片葉子接受正確的日照處理，植物仍會開花。
   →植物感受光週期的部位為葉



羊帶來（長夜植物）對光週期的反應：
A. 給予一次短日照處理，開花
B. 長日照處理，不開花
C. 除去所有葉片，並給予長日照處理，不開花
D. 一葉片以短日照處理，開花

2. 將兩棵植株相互嫁接在一起，其中一株進行適當的日照處理，則兩植株皆會開花。
   →葉會產生某種物質，並經由特殊方式傳遞給整棵植株





兩株菸草嫁接後，短日照處理的一株可以開花，若將之作環狀剝皮，則該株所生成的開花素就無法輸入長日照處理的一株，因而長日照的一株就不會開花。

3. 將長夜植物的菸草兩株嫁接在一起，一邊以長日照處理、另一邊以短日照處理，短日照處理的植株近嫁接處對莖作環狀剝皮，只有環狀剝皮處以上部位會開花。→造成開花的物質經由韌皮部運輸

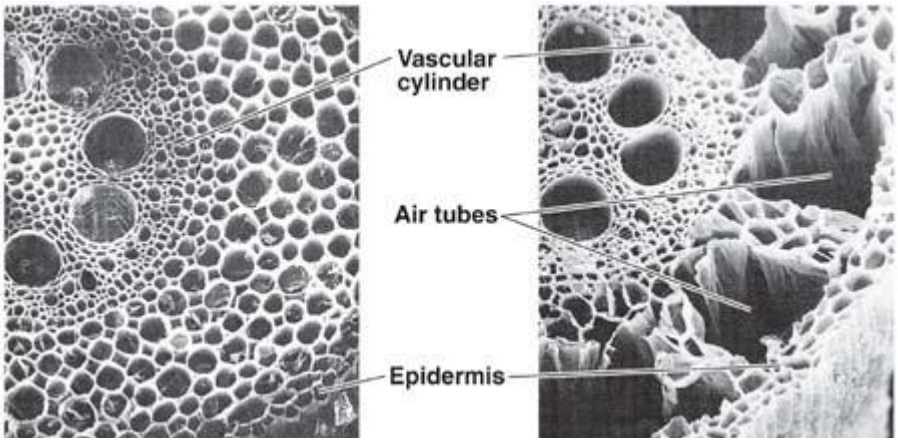
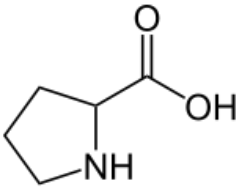
※開花素
1. 可調節植物開花的蛋白質激素。
2. 合成運輸部位：由葉片合成，經韌皮部運輸，可誘導花芽的形成。
3. 開花素不具物種專一性。

植物在逆境下的反應

一、 植物遭遇逆境的反應基本類型：
1. 逆境逃脫：以休眠方式度過逆境，生活史避開不利的環境。如沙漠植物在乾季以種子休眠，雨季後快速萌芽、生長及開花結果。
2. 逆境容忍：植物產生形態或構造適應逆境。如在乾旱地區的植物有厚的角質層、葉多毛、根系廣。
3. 基因調控：在逆境中植物的部份基因被活化或關閉。如植物在高溫環境會開始合成熱休克蛋白。

二、 植物在不同逆境中的反應

水分逆境	缺水逆境	1. 短期缺水 a. 葉肉細胞合成 ABA 使氣孔關閉。 b. 將胺基酸和其他溶質儲存於液胞中，提高溶質濃度。 c. 葉片缺水下垂，可減少水分蒸散。

<table>
<tr><td rowspan="2"></td><td></td><td>2. 長期缺水：生長減緩、新生葉片面積小、促老葉掉落。
3. 旱生植物
a. 葉片有絨毛或厚的角質層、氣孔凹陷、葉片面積小或退化，可減少水分散失。
b. 葉片肥厚可儲存水分。
c. 根系分佈深且廣，可增加水及無機鹽的吸收面積。</td></tr>
<tr><td>淹水逆境</td><td>1. 水分過多使根缺氧，會影響植物的呼吸作用及主動運輸。
2. 根缺氧時皮層會產生乙烯，促使部份細胞死亡而形成通氣管道。
3. 部份植物可促進不定根或呼吸根的生長、加速莖產生皮孔以適應淹水環境。

</td></tr>
<tr><td rowspan="2">溫度逆境</td><td>高溫逆境</td><td>1. 高於 45℃的高溫環境會破壞葉綠素、酵素及細胞膜的穩定性，造成植物死亡。
2. 部份植物會產生熱休克蛋白，用以維持蛋白質及核酸結構不致變性。
→可經稍高溫處理誘導植物產生熱休克蛋白，此方式稱為熱馴化</td></tr>
<tr><td>低溫逆境</td><td>1. 小於 10℃的低溫環境中會使酵素活性及膜的流動性降低，葉片黃化和凋亡，甚至造成組織壞死。
2. 植物可利用絨毛構造減少水分散失，並能保溫。
3. 低溫適應
a. 增加 ABA 濃度，減緩植物生長或以休眠度冬。
b. 細胞膜中不飽和脂肪酸增加，提高膜的流動性。
c. 部份植物可產生抗凍蛋白，保護膜與酵素的結構，減緩冰晶對細胞的傷害。
d. 在細胞內累積大量溶質（如蔗糖），降低冰點。
→因此高山地區的高麗菜較甜</td></tr>
<tr><td>其他逆境</td><td>高鹽逆境</td><td>1. 高鹽環境中，土壤滲透壓過高會使根系不易吸收水分。
2. 部份離子濃度過高會造成植物細胞功能異常。
→過多的鈉離子會使細胞膜功能異常
3. 高鹽適應
a. 改變細胞內酶的含量及種類。
b. 合成脯胺酸以維持細胞膜的穩定性。

</td></tr>
</table>

		c. 將多餘鹽分儲存於老葉中，藉落葉排除。 d. 葉背具有鹽腺，可將鹽分排到葉子表面。
	重金屬逆境	1. 植物的細胞膜對於重金屬離子具有選擇性，故通常重金屬離子不會被吸收。 2. 高鹽適應 a. 部份植物可吸收重金屬離子累積於組織間，如某些豆科植物和十字花科植物。 b. 部份植物可製造有機酸與重金屬離子結合以減低傷害，如草酸可和鋁結合。

植物的防禦

一、 先天性防禦

1. 物理性防禦
   a. 莖或葉質地堅硬、具有毛或刺：可減少被啃食的機會。
   b. 表皮的角質層及臘質：防止病原體入侵。
   c. 累積木栓質或木質素在細胞壁：限制病原體生長、分裂或散佈。
   d. 分泌黏液或樹脂：限制昆蟲行動、加速傷口癒合、防止傷口感染。
2. 化學性防禦：植物合成具有特殊氣味或有毒的代謝物進行防禦。
   →此種代謝物又稱次級代謝物
   a. 洋刀豆可產生刀豆胺酸，可影響昆蟲的蛋白質合成，導致昆蟲死亡。
   b. 除蟲菊可提煉出除蟲菊精，具有殺蟲功能並能麻痺昆蟲的神經。
   c. 薄荷、檸檬、紫蘇等植物可合成揮發性油，使昆蟲產生忌避性。
   d. 約有 20～30%的植物含有生物鹼，生物攝食會中毒或死亡。
   →生物鹼：嗎啡、咖啡因

二、 誘發性防禦

1. 步驟
   a. 動物啃蝕或病原體入侵，病原體的脂多醣、蛋白或動物的唾液成份成為誘出物。
   b. 誘出物與植物細胞的受體結合，活化細胞內訊息傳遞路徑。
   c. 植物產生內生性細胞間訊息分子，如系統素、茉莉酸、水楊酸、乙烯等，並引發防禦反應。
2. 防禦範圍
   a. 局部性防禦：被入侵部位周圍產生的防禦，可減少傷害並防止感染擴散。
   b. 系統性防禦：藉由訊息分子（如水楊酸、茉莉酸）傳遞至全株，使未受傷的健康組織先產生防禦反應。
   c. 個體間防禦：揮發性的訊息分子（如甲基水楊酸、茉莉酸甲酯）可釋放到空氣中，促使未受害的植株啟動系統性防禦。

※水楊酸：

1. 作為傳訊分子，並參與植物防禦。
2. 調節植物生長發育，誘導植物細胞分化及葉綠體生成。
3. 乙醯水楊酸可治療頭痛，即為阿斯匹靈。

3. 對抗草食動物的防禦機制

唾液中的特定成份作為誘出物，被植物細胞受體辨識
↓
受傷植物細胞合成系統素，擴散至鄰近細胞
↓
系統素與受體結合，使鄰近細胞合成並釋出茉莉酸
↓
茉莉酸使細胞產生可抑制草食動物消化或吸收的蛋白質
（局部性防禦）
↓
茉莉酸藉由韌皮部運輸到全株
活化防禦基因、釋出揮發性物質吸引昆蟲天敵前來
（系統性防禦）
↓
揮發性物質可向鄰近植株發出警訊
（個體間防禦）

4. 對抗病原體感染的防禦機制

病原體表面的誘出物，被植物細胞受體辨識
↓
促傷口周圍的細胞死亡或在細胞壁累積木質素，減緩病原體散佈的速度
合成可以攻擊病原體的水解酵素或抗毒素，抑制病原體生長
↓
藉由水楊酸活化相關路徑，使全株產生防禦相關蛋白
↓
揮發性的甲基水楊酸可傳遞全株及鄰近健康植物，啟動系統性及個體間防禦

※系統素及茉莉酸：

1. 植物受傷時會將系統素前驅蛋白切割活化，經由細胞間隙運輸到韌皮部。
2. 系統素可和細胞膜上受體結合，引起細胞產生茉莉酸，茉莉酸可使細胞核內相關的基因活化，產生蛋白質抑制物。