

植物生長與光照

譯自：生物教育期刊(1981)15(2)

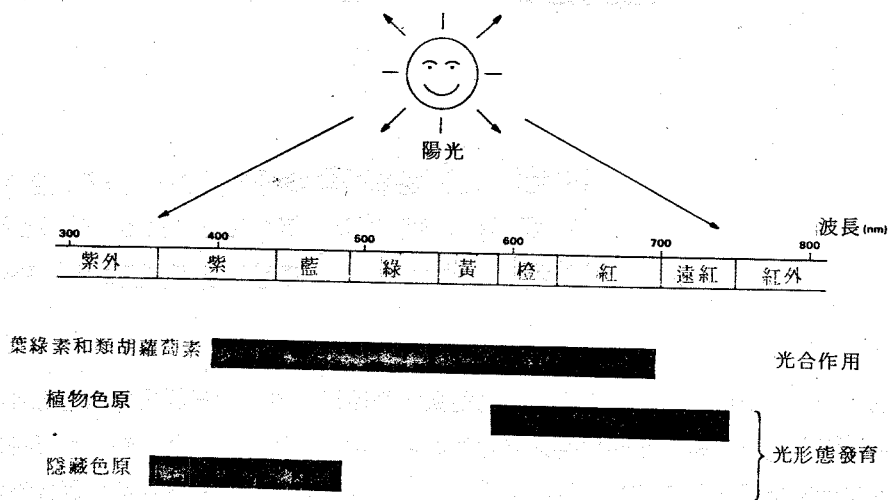
原著者：肯得利克(R.E.Kendrick)

譯者：童武夫 國立臺灣師範大學生物系

地球上的生命完全依賴太陽核融合所發射的能量，而得以維持。太陽能是以電磁射線的形式，由生態系中的植物和微生物，藉光合作用將之轉化而貯存、利用。所有的其他生物都是直接或間接地靠這些行光作用的有機體，供應能量來維持生命。綠色植物通常固定於一處生活，因此不能移動其個體以尋找食物。然而就如同動物有眼睛，能看到其環境經由光的反射而顯示的影像一樣，植物也能感覺光照，雖然它們沒有像動物眼睛那樣有組織的受光器，但它們可以查覺光的有無、光期的長短、光的強度、方向和光的性質。從植物本身的觀點而言，它們為生存而發展出一套能有效地利用光合射線的方法；環境中的光照性質及強度隨時可能改變，於是植物必須發展出對這種改變的感覺能力，以便配合環境變化，修正本身的生長發育（所謂 photomorphogenesis）。

許多耐陰植物具有紛雜、鑲嵌的葉片，就是修正生長以適應光照吸收的例證。即使是同一品種的植物，其葉片生長也一樣會有所修正；在向陽處的葉片厚而表面積小，陰暗處的葉子則薄而表面積大，以配合作最適量光照的吸收。這種生長分化密切地關聯到光合作用，及利用光照的效率性。光照環境變化的另一個影響因素，為一年四季所呈現的日夜長短可作為環境變化（如冬季的開始、夏季乾旱來臨）的可信訊號或標誌。早在 1920 年代 Garner 和 Allard 兩人對這種從植物觀察到的現象，稱為光周期（photoperiodism）。後來發現昆蟲、鳥類及哺乳類也具有類似的反應。植物和動物都發展出探測光照週期的色素系統，以預期季節的來臨。動物的光周期性可見於鳥類的遷移、兩性生殖習性的定期引發等現象。在植物界研究較多的是開花和休眠機制，如落葉樹的冬芽，鱗莖、球莖的產生等。日照的長短為較穩定的環境因素，可用於預測年的時分，而溫度則較具波動性。因此，生物多適從於光周期的變因，而不會被初春的數天高溫所矇騙。人為干擾植物光周期的例子，可在秋天見到。在近街燈的樹木，照光枝條上的葉片仍然保持綠色，而延遲落葉，就如同人為的夏季長日照。

光合作用牽涉到能量的獲得，故對植物已經發展出不同色素，而能吸收較大範圍的可利用光照並不值得驚訝。圖一所示即照射地球表面的可用射線及對光合作用有效的波長範圍。在此範圍內，葉綠素吸光的有效高峯是在光譜中的藍光及紅光區。參與感覺環境中光照的色素和大量能量的吸收無關，故在濃度及吸光範圍上都有所限制。原則上植物色原（phytochrome）吸收紅光及遠紅光，而隱藏色原（cryptochrome）則吸收紫光及藍光（圖一）。



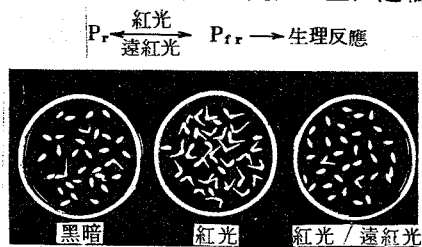
圖一 照射地球表面的的陽光所包含可見光部分的光譜。
黑框表示有效的光譜範圍。

植物色原和植物生長

植物色原為參與多種光形態發育 (photomorphogenesis) 反應的色素，它的存在是在 1950 年代初期，首先由 Borthwick 和 Hendricks 以及其他美國農業部工作同仁共同提出報告，直到 1959 年才在生理實驗的基礎上獲得證實。它是一種帶有色素體 (一種開鏈的四吡咯環，類似哺乳類膽囊中的膽色素) 的蛋白質，其色素體祇吸收約百分之一的可見光子。植物色原具有光變性 (就是有兩種分子狀態，可在受光時相互轉變，吸收紅光較強的一種稱 P_r ，吸收遠紅光較強的一種稱 P_{fr})，就是因為這種光變性可在光譜儀中測定，故可用於抽取和純化植物色原時的辨識方法。由於葉綠素在紅光區有很強的吸光性，而植物色原的濃度很低 (約為 10^{-6} mol / l)，因此可藉光譜儀來測定的組織，祇限於含葉綠素很低或通常生長在黑暗中的組織 (白化組織)。

近年來 Pratt 於納希威爾 (Nashville) 及喬治亞 (Georgia) 創先應用更新的檢驗法。這是以免疫技術為基礎，用純化的植物色原蛋白注入兔子體內所得到特定的抗植物色原抗體來辨識。這種檢驗法適於確定細胞內的存在位置，並可轉換成高靈敏性的放射性免疫法，即能測定光照生長之植物抽取液中的植物色原。雖然這種技術提供高度的靈敏性，可以確定其在細胞內的存在位置，但並不能用於區別 P_r 和 P_{fr} 。

植物色原的 P_{fr} 形式被認為具有生理作用，能引發如種子萌發的生理過程 (圖二)。苜蓿種子黑暗中浸潤後，以紅光照數分鐘即能引發萌芽，如果是一直保持黑暗則不能萌芽。如在紅光處理後立刻照射遠紅光，會有消除紅光作用

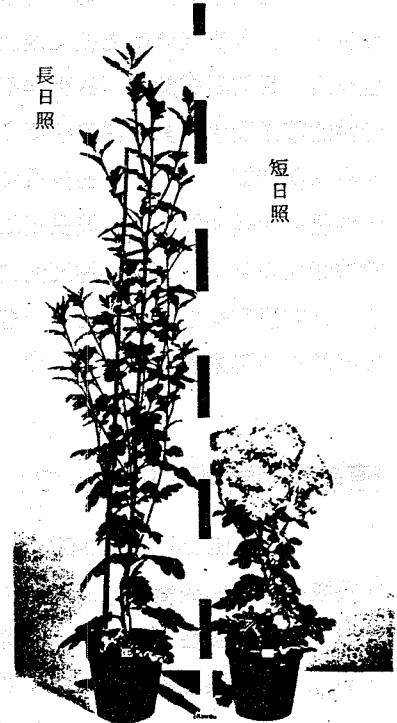


圖二 影響苜蓿種子萌發的紅光 / 遠紅光可逆性質。光照時間為三分鐘。

的效應。這種紅光／遠紅光所影響萌芽的現象是可逆的，可以多次重複，其萌芽反應總是由最後一次光照決定。另有些種子的萌芽會受光照抑制，其所牽涉到的色素也是植物色原。受植物色原影響的其他反應，可以在植物的各種發育階段觀察到。

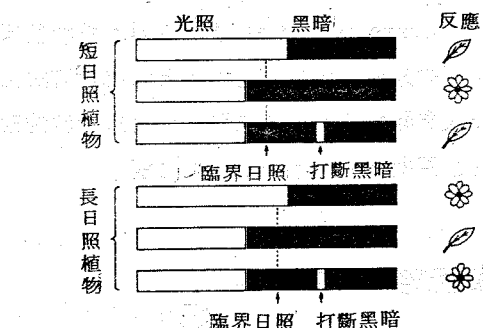
從種子萌芽到成為自立的綠色光合植物期間，完全依賴種子中貯存的有限養分。萌芽中的幼苗首先會全力用於增長，以期在貯存的養分用完前獲得光照。在中餐館所吃的豆芽，就是黑暗生長的白化幼苗。這種幼苗的下胚軸特長、缺乏葉綠素、胚頸呈鉤狀以保護發育不良的頂端分生組織及初葉，一旦獲得光照，經由植物色原的作用，整株幼苗的發育立即改變；增長停止、胚頸開張、初葉生長，而能在貯存的營養用竭之前，呈現綠色而行光合作用。

植物的開花反應，可分為三種類型：短日照植物（如菊花、牽牛花），在日照較短的秋季開花（圖三）；長日照植物（如禾草、穀類植物、茄科的矮牽牛），在日照較長的春末或夏季開花；和日照無關的植物（如玫瑰、番茄），祇要有適當溫度，在任何季節皆可開花。這種光周期的反應，表示植物具有測定光照時間的能力。根據研究結果顯示，植物能夠測定每天黑暗的長短。以短日照的牽牛花為例，它能在每天10小時光照、14小時黑暗的條件下開花，但在16小時光照、8小時黑暗條件則不開花。每天增加6小時日照並不阻礙開花所必需，祇要在14小時黑暗期中間給予數分鐘光照，就能有效地抑制開花（圖四）。如果觀察以不同波長光照行黑暗打斷的效果，則發現紅光最有效，且此效果能被遠紅光所消除。這些現象說明了葉所含的植物色原參與了時間的測定過程。光周期的原理已被人類所應用。由於日照長短是藉植物色原而感覺，祇需低強度的光照即可滿足加長日照時間的效果，也可利用黑色膠布遮蓋植物以縮短日照時間。園藝學者常利用這種簡易方法來處理植物的生長，例如使通常在秋季開的菊花，能在各種季節裏的任何預定時期開花。



圖三 菊花的光周期反應。

從上述各種反應之討論，我們可藉紅光照射的有無以查知植物色原的作用。為何它會是具有紅光／遠紅光可逆性的色素呢？這個問題的重點在於自然環境中光譜性質的變異。圖五所示為光照在向陽處及林地內的光譜分布。向陽處的光照有利於葉綠素的吸收，而林地內的光照，其紅光和遠紅光之比率有極顯著地降低。因此，能感受此紅光和遠紅光比率的植物色原，便成為察覺林地內光照變化的理想色素。來徹斯特（Leicester）大學的Smith教授及其同仁曾指出，許多植物生長速率和紅光／遠

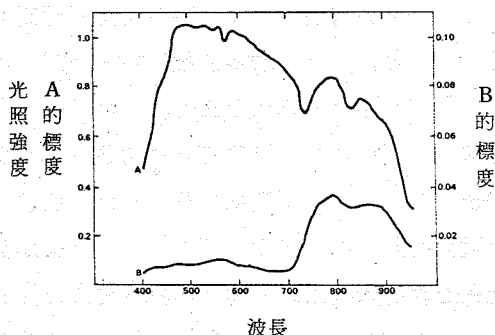


圖四 打斷黑暗對植物開花的影響。在黑暗期中給予數分鐘光照，能有效地影響植物的開花。

紅光量子比率的關聯性（比率愈低，則生長速率愈高）

。由紅光／遠紅光比率的改變而引起生長速率的變化，其間祇有 15 分鐘的適應期。在實驗中，不改變用於光合作用的光照，祇要增加和光合作用無關的遠紅光，就能明顯地影響生長。在植物群集中，這種反應有利於植物競爭藉以生存的光照。

除了光譜中紅光區的植物色原效應外，藍光也會影響生長。許多研究者認為藍光是藉另一類色素系統來產生作用。目前對這類色素的瞭解不多，是否跟牽涉到向光性的藍光吸收色素（隱藏色原）一樣，則還不能確定。在萌芽時期，許多幼苗的生長會受到紅光照射的抑制，這種抑制是光照強度和波長所組成的綜合反應。在持續性光照條件下，藍光和遠紅光的效果最佳，這種反應稱為高能量效應（high irradiance reaction）。此效應和低能量的紅光／遠紅光可逆性，都是植物色原的作用特性，雖然植物色原所造成高能量效應的機制仍未獲得滿意的解釋。



圖五 七月時分陽光的光譜分布。
A. 陽光直射的向陽處，
B. 陽光被遮蓋的林地內。

植物色原如何作用？

1967 年 Hendricks 和 Borthwick 基於許多快速的生物反應，而認為植物色原基本上是作用於膜，藉膜通透性的改變來控制反應。這種觀點在此後十年中普遍受到植物生理學者所接受，但其支持的證據大都為間接性。最近的研究常使用抽取、溶解於緩衝液的方式，探討植物色原如何影響膜的問題。研究者尋找膜上的可能接受位置，以確定植物色原是附著膜上或是嵌在膜內的蛋白質。如今我們已獲得一些有關植物色原的性質及其光化學反應，特別是對快速的生物反應了解最多。最重要的目標是了解其作用機制，即生理學和化學的會合點。唯有達到這種程度，我們方能完全了解植物細胞內膜變化的機制。植物色原的作用模式之一，就是認為 P_{fr} 可在膜中形成管道，利於離子通透而造成膜潛能（membrane potential）的改變。植物色原管道可直接或間接地改變膜潛能，而影響離子或化合物如激素的通透性，或使之由膜上的位置游離出來。這種改變可以再影響到膜潛能、代謝作用，以及一些跟膜有關特定細胞內位置的變化所引發的改變。如此，這種植物色原作用的通用模式，可用以說明植物色原所控制的多方面生理功能。

隱藏色原和向光性

向光性的研究比植物色原早得多，達爾文在 1880 年出版的“植物運動的能力”一書中就已提到。雖然很早就已開始研究，但其吸收藍光的色素仍然使科學家感到迷惑，最近這種色素被稱為隱藏色原。其問題是在對向光性有效的光照，在吸收光譜的藍光及紫外光範圍內呈現多數高峯。此吸收光譜

和黃素、類胡蘿蔔素有些相似，但都不完全符合。根據常識判斷，造成這種混淆不清的原因，可能是生體內色素分子會受其分子環境的影響，而修飾其吸光性質所致。然而最近的研究結果則認為黃素較可能是隱藏色原，其證據來自多種植物的生體中氧化、還原反應，以及膜的抽取研究；經過氧化、還原而改變的吸收光譜和向光性的作用光譜相互一致，而且認為細胞色素 b 的還原可以由黃素的吸光而造成。雖然對隱藏色原本身及其作用機制的了解有限，但對高等植物向光性所引起彎曲生長的反應過程，則有清楚的認識。其訊號是經由激素傳達於生長的細胞中，即生長素向莖部背光面輸送而發生作用，這使莖部背光面長時間維持細胞壁的彈性，造成兩面不等的生長，而彎向光照。

對光生長發育之學習活動

從生物系學生的觀點而言，植物的光生長發育研究，不但在植物生理學、植物生化學及植物生態學上有其重要性，而且可用以鉤劃出光生物學及發育生物學的一般原則。再者，種子及幼苗為方便的實驗材料，可讓學生在實驗室中自己確定植物色原及隱藏色原的存在。

參考資料

1. Bjorn, L.O. (1976) *Light and Life*, London: Hodder and Stoughton.
2. Brownlee, C., Roth-Bejerano, N., and Kendrick, R.E. (1979). The molecular mode of phytochrome action. *Science Progress (Oxford)*, 66, 217-229
3. Hall, D.O. and Rao, K.K. (1977). *Photosynthesis*. Studies in Biology, No. 37, 2nd edn. London: Edward Arnold.
4. Hillman, W.S. (1979) *Photoperiodism in Plants and Animals*. Carolina Biology Readers, No. 107, Burlington, North Carolina: Carolina Biological Supply Company.
5. Kendrick, R.E. and Frankland, B. (1976) *Phytochrome and Plant Growth*. Studies in Biology, No. 68, London: Edward Arnold.
6. Whatley, J.M. and Whatley, F.R. (1980), *Light and Plant Life*. Studies in Biology, No. 124, London: Edward Arnold.