

# 作物之生長調控

陳宗禮<sup>1</sup>

## 摘 要

栽培作物的目的是為了滿足人類的需求，其最終目標在於生產能廣為消費者所接受的高品質農產品，生產者從中可以獲取最高的利益。作物的產能受作物本身、生長的土壤環境、氣候環境、栽培者的管理技術、社經因子以及各因素之交互作用決定。土壤的物理、化學及生物特性可直接或間接影響到根系的生長發育、水分吸收、養分吸收，進而影響到作物的產量與品質。植物根部吸收養分是一種變動複雜的過程，養分的吸收主要取決於根表面無機養分的濃度、根本身的吸收能力以及植物對無機養分的需求量。養分可透過質流、擴散作用及根截取被吸收到根部。溫度與光線是環境因子中決定作物生長發育最重要且關鍵的因子，溫度決定代謝速率，影響一般的生理作用，因此每一種作物皆有最適當的生長溫度，不適當的溫度降低生長及代謝活性。光線不僅直接影響光合作用，導致作物生產力不同，同時也調節作物的生長發育，改變形態及影響開花，溫度與光線交互作用影響作物的生長。由於作物的生長發育受環境因子調控，作物會因應環境的變化產生適應性改變，減少逆境傷害。作物的生長是透過土壤、環境、植物與人交互作用所產生的結果，要得到最佳產能必需評估量化各項因子及其交互作用的影響程度，因此透過調控栽培環境、改變作物的生理特性、採用改良的栽培技術與品種，可營造適合作物生長的環境，達到高產的目標。

關鍵詞：作物生長、養分吸收、環境影響因子、逆境適應反應

## 前 言

發育是指建立一個生物體的過程，一般所指的發育包括生長與分化兩種過程，所以植物的發育是指植物建立根、莖、葉、花、果實、種子的過程中所有發生事件的總合結果，研究植物生長發育時，我們不僅描述有哪些變化產生，更重要的是我們會去分析產生這些變化的過程，了解其作用和機制以便應用於控制管理植物的生長發育。例如我們會去探索植物如何生長，哪些因子會影響生長，生長現象如何精確地量測，不同器官組織在生長過程相互的依存關係，了解這些植物生長發育的基本知識後，進一步發展有效管理與控制植物的生長與發育，以達

---

<sup>1</sup> 國立中興大學農藝學系

到我們栽培作物的目標。以花卉植物而言，我們會探討植物如何形成花，哪些因子控制花的形成，如何調節與控制花芽形成以達到我們栽培花卉植物的目的。

栽培作物的主要目的是為了滿足人類的需求，其最終目標在於生產能廣為消費者所接受的高品質農產品，生產者從中可以獲取最高的利益。為了確保所栽培的作物生長健壯，展現其應有的產量與品質，甚至於激發其最大生產潛能，達到最佳的投資報酬率，針對我們所栽培的作物必須設計與發展一套精準的標準作業流程，其方法就是建立一套作物整合管理系統，營造最適合作物生長的物理性、化學性以及生物性環境。作物生長受作物本身、生長的土壤環境、氣候環境以及栽培者的管理技術決定，近年來透過選用改良的品種、合宜的土壤水分與營養管理、精確有效地病蟲草害綜合管理以及改良的栽培技術，這些都是在栽培生產過程中人為可以調節控制的技術因子；在集約的農業栽培系統中，有時也透過調節環境因子，如溫度及光的控制，營造更適合作物生產的環境，由於人為管理技術的改善，使得現代農業的生產效率提高，產品品質明顯提升。

## 根系生長與營養吸收

植物體是由根、莖、葉、花、果實、種子等器官所組成的個體，其中根為分布在地下的器官，其他器官則分布在地上部。根生長的環境為土壤介質，提供最適當最好的培養基是保證作物生長健康的基礎。土壤環境的優劣由土壤的物理特性、化學特性以及生物特性決定，土壤環境的好壞可直接或間接影響到根系的生長發育、水分吸收、養分吸收，進而影響到作物的產量與品質。

### 一、作物根系的功能

分布在土壤介質中的根系最主要功能為吸收水分以及吸收截取存在土壤粒子與土壤溶液中的無機養分，葉片雖然亦具有吸收水分及無機養分的能力，但其效率與吸收量並不如根來的重要。根系分布在土壤中，具有固著地上部的功用，可支持地上莖部直立。有些作物的根可以儲藏高量的有機產物，提供人類主要利用的原料；根系普遍具有生合成能力，可以合成一些植物生長調節劑，運移至地上部後，可影響地上部器官的生長與分化；另外有些作物的根可以做為繁殖及傳播的器官。

### 二、作物根系的生長

作物根系是指根的全部，原始的根系存在種子內部的幼根，具有根尖頂端分生組織，其上依序為根的延長區、分化區及成熟區，根毛及側根主要在延長區之後的位置產生，根毛由根表皮細胞形成，側根則由分化成熟的維管束周鞘形成，側根的生長與分化決定根系的分布與大小。作物根系的大小與分佈主要受作物種

類不同的遺傳控制，當然土壤環境的物理、化學及生物特性亦影響根系的生長發育。土壤物理特性包括土壤質地、構造、組成粒子的內聚力、附著力、土壤孔隙度、土壤密度及土壤顏色等，土壤的物理特性不同影響土壤的化學組成、pH 值、陽離子交換能力、氧化還原狀態、通氣性、土溫、土壤保水能力、水的傳導度等化學特性，兩者同時影響根圈環境的細菌、放射菌及真菌等生物的生長。根系就在這樣的環境下進行水分及無機養分的吸收。

### 三、土壤-植物的無機養分的流動

土壤與植物體的系統中無機養分的流動係植物根部、土壤微生物相、化學反應以及移動途徑交互作用的動態結果。一般植物吸收無機養分主要取決於根表面無機養分的濃度、根本身的吸收能力以及植物對無機養分的需求量。在這個動態系列過程中，首先附著在土壤粒子表面的無機離子必須交換至土壤溶液中，以達到無機養分能持續供應；接著含無機離子的溶液必須能順利地移動到根表面，由根部細胞吸收；吸收進入根部細胞的無機養分由胞外及胞內途徑進入根部中柱，經由維管束系統運送到植物體的其他部位，提供細胞進行各種不同的代謝反應與利用。其中無機養分由土壤轉移至植物所牽涉的過程及影響因子如表一。

表一、養分由土壤轉移至植物的過程及影響因子

Table 1. Processes and factors involved in nutrient transfer from soil to plant.

過程(Process)	影響因子(Factors)
根系的發育	根長、根系分布、根形態、半徑及根毛
養分吸收	根表面養分濃度、吸收的動力學
土壤移動到根部	蒸散作用、濃度差
根部的釋放作用	土壤溶液的消耗、根分泌物、土壤化學組成、pH 值、酵素
伴生生物的釋放作用	菌根的感染、細菌

植物要吸收足夠的無機養分除了供給足夠的營養礦物元素以提高土壤溶液離子濃度外，也牽涉到植物根系的發育，根與土壤粒子及土壤水溶液接觸的面積愈大，表示吸收無機養分的面積愈大，然後經由養分吸收動力學決定吸收的速率，根吸收的養分可透過質流、擴散作用及根截取，從根表面吸收到細胞內，若吸收運送途徑屬於胞內途徑，須經由膜上攜帶蛋白、通道蛋白或運轉蛋白進行主動或被動吸收。由於無機養分主要溶解在土壤水溶液中以供根部吸收，因此水分必須控制在根可吸收的有效水範圍內，存在土壤中可供根部吸收的有效水介於田間容水量(-0.005 ~ -0.03 MPa) 至永久萎凋點 (-1.5 ~ -2.0 MPa)之間，由此可見植

物的營養管理必須密切配合水分管理才可以達到目標。

#### 四、根系生長的調控

植物的生長發育受溫度、光照、水分及無機養分的供給等因子影響，植物在過量或缺乏的無機養分環境中，其生長與發育會隨著調整以適應養分供給條件的變化，這些調節與改變是透過養分的分配、器官的形態發育、生理及代謝的調整來達成。Hermans et al. (2006) 以阿拉伯芥為材料，置於缺氮、缺磷、缺鉀或缺鎂的培養機中調查生長 6 週的阿拉伯芥植株地上部及地下部鮮重，結果顯示缺氮或缺磷的植株，根莖比明顯提高，而且缺氮或缺磷的地上部葉累積較多的澱粉及醣類，缺鉀或缺鎂的植株根莖比並沒有明顯增加，但地上部新葉的醣類、澱粉也有累積的現象。植物在缺氮、缺磷條件下，因為運送至根部的醣類增加，除提供較多的碳水化合物供根部生長外，蔗糖因具有促進細胞分化及成熟作用，六碳糖則有利於細胞分裂及伸長，再加上改變生長素及細胞分裂素的配置，有效促進根長、根半徑及側根形成與發育，因此根系大小明顯提高。植物在無機養分缺乏的情況下，可透過自身基因表現、代謝生理變化及養分的分配調整，改變根系的生長發育，以適應養分缺乏的環境。

### 莖葉的生長

莖葉是組成植物個體地上部的主要器官，莖葉生長的週遭環境為大氣環境，因此生長環境的氣象因子，如溫度、光線直接影響莖葉的生長發育。莖部主要除了提供葉片分布著生的主稈外，也做為葉部所形成的同化產物運輸到根部，以及根部運送無機養份到地上部的通道。至於葉片則為植物體最主要的同化器官，植物自營生長所產生的有機化合物絕大部分在葉片形成，為植物個體的供源器官。莖葉生長發育除受生長環境之氣象因子影響外，也受到地下根部無機養分及水分吸收供應的影響。

#### 一、環境與莖葉生長

作物栽培環境優劣決定個體生長發育是否正常，生長環境因子包括氣象因子如溫度、光線、水分和土壤環境因子如土壤物理、化學及生物特性，環境因子決定作物的生長與產量表現。莖葉生長是否正常健康可由形態發育表現判斷，更精確地可以經由植株養分狀態分析判斷，若根部土壤環境管理得宜，根部吸收的水分、無機養分足夠，則可以供應莖葉正常生長發育的需求。在水分、無機養份供應充足的情況下，地上部莖葉生長良否則受溫度、光線及 CO<sub>2</sub> 同化速度決定。

溫度是決定生長季的主要環境因子，除影響生長季節外，溫度亦決定代謝速率的快慢，其中溫度係數  $Q_{10}=(v_2/v_1)^{(10/T_2-T_1)}$ ， $Q_{10}$  指每增加 10°C，反應速率的增

加率，一般  $Q_{10}$  在一定溫度範圍內介於 1~6 之間，除低溫受限外，隨著溫度上升反應速率增加。由於溫度影響反應速率，因此一般的生理作用隨溫度而異，例如一般 C3 型植物最適合之光合作用溫度為 25°C，C4 型則為 35°C，主要是因為兩者光合作用的生化代謝差異所致。每一種作物最適當的生長溫度範圍不同，一般在 20~30°C 最適當，若溫度太高則可能造成高溫逆境，生長及產量明顯降低。

光線是另一項主要決定生長的環境因子，光照輻射的長短因緯度及季節而異，一般以緯度 20-30 度之亞熱帶地區，年日照時間最大。光線直接影響葉片的光合作用，結果導致作物的生產力不同，一般植物葉片所需的光照約 400-600  $\mu\text{E}$  即達到光飽和，但整株植物或群落的光飽和點明顯較單葉高，主要是因為光輻射能的利用效率不同所致，受植株的植冠構造影響。在水分供應充足，無機養份供應不受限的條件下，不同植物的生長速率不同，對光輻射能的利用效率也不盡相同，一般介於 4-10% 之間。由於植物對光輻射能的利用效率低，在一般光照下過量光能將對植物造成光氧化逆境，另外光輻射能也導致溫度上升，為了避免溫度及光能提供過量，可適度地改變栽培環境，以降低對植物的傷害。

## 二、逆境與莖葉生長

陸生植物的莖葉暴露在大氣環境中，莖葉所面臨的生物逆境包括缺水、鹽分、高溫、低溫、臭氧、紫外光、高光照及其他物理性逆境等，由於植物是固著性的生物體，當他們遭受逆境時不會移動逃避，因此自身會透過調節形態發育，調整生理及代謝反應以適應不適合的環境。前述根部即在無機養分缺乏的情況下會調整根莖比，根毛、側根形成增加以適應養分缺乏的條件即為例證。同樣地，莖葉在逆境下也會誘導一些形態發育的改變，例如過量 UV-B 或機械逆境也會造成葉片變小、加厚，莖部伸長受抑制，側枝形成增加等適應性反應，這些因逆境所誘導的型態改變，主要經由 (a) 改變細胞伸長，(b) 促進局部性的細胞分裂，(c) 改變細胞分化的狀態來達成。近幾年有關逆境生理的研究發現，一般逆境會造成普遍性的活化氧、氮族等具有高氧化能力的物質增加，植物為了避免這些物質造成氧化傷害，透過抗氧化酵素系統及抗氧化物形成等清除系統以維持體內活化氧族的平衡。

逆境所誘導產生的活化氧族，若缺乏足夠的抗氧化系統保護，活化氧族將對細胞造成傷害。氧化逆境所形成的活化氧族，包括單態氧、三態氧、羰基化合物、烷氧自由基、過氧化自由基及激發態羰基化合物，當單態氧或激發態羰基化合物回復到能階較低的狀態時會自動放出微弱的光，這是一種生物體自動發光的現象，處於氧化逆境的生物將會產生較多的自發性光子發射現象，目前的技術可以捕捉自發性光子發射強度，以影像表現，因此可以利用造影量化氧化逆境的程度，以監測植物體的健康狀態。

## 花的生長

植物由種子苗或無性繁殖苗開始種植後，先進行營養器官增殖的營養生長，然後再進行生殖生長。開花表示植物由營養生長轉變為生殖生長，花是顯花植物個體的一個顯著特徵，花芽的誘導與形成，對栽培生產花卉植物的花期調節，果樹生產的產期調節以及育種工作的研究人員而言是非常重要的。

### 一、花芽的誘導

營養生長期間植物莖頂分生組織持續分裂分化形成葉、莖原體，當植物由營養生長期轉變為生殖生長期時，最主要的變化為莖頂分生組織轉變為花芽分生組織。多年來研究人員一直致力於開花控制機制的研究，根據目前已知的研究證據顯示，花芽的誘導可經由不同途徑達成，包括透過(1)激勃素與生長調節劑途徑，(2)光週期途徑，(3)獨立(年齡、花熟期)途徑以及(4)溫度需求途徑。花芽誘導係受複雜的基因調節控制，不同途徑所調節的基因表現略有差異，以光週期誘導開花的途徑中，CO(CONSTANS)及 FT(FLOWERING LOCUS T)扮演著重要的角色。CO 編碼類似鋅手指的轉錄因子，FT 編碼大小為 20 kDa 的蛋白，FT 的表現受到 CO 的調控。

以往的研究顯示，葉片是主要接受外界環境因子產生花芽誘導訊號的器官，葉片所形成刺激開花的物質可經由維管束系統長程運送至莖頂或葉腋芽頂，使原本形成葉芽的莖頂端分生組織轉變分化形成花芽，這種刺激開花的物質稱為開花素(florigen)。最近的研究證明在長日下葉片 CO mRNA 累積轉譯為 CO 蛋白，長日下 CO 蛋白很穩定可活化下游 FT 及 TWIN SISTER OF FT(TSF)基因轉錄、轉譯為 FT、TSF 蛋白，在伴細胞形成的 FT、TSF 蛋白為訊號傳遞蛋白，透過細胞間的傳遞移動到篩細胞，在篩細胞中和一些蛋白結合避免被分解，然後經由篩管進行長程運送到莖頂分生組織。到達莖頂分生組織後，FT 和 TSF 會和 FD(FLOWERING LOCUS D)結合成複合體，FD 主要在莖頂表現，為一種 bZIP 的轉錄因子，複合體可誘導 SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CONSTANS (SOCl)轉錄形成花序分生組織，複合體可活化 APETALA 1 (AP1) 表現，AP1 為開花組織決定基因，促使莖頂分生組織分化為花分生組織，進一步形成花萼、花瓣、雄蕊及雌蕊等器官。

### 二、花芽調節

由於花芽可經由不同途徑誘導形成，因子之間做不同的組合會影響花芽誘導的效率。以光週期和溫度途徑而言，處理的溫度較低將延遲光週期誘導花芽形成時間。花芽誘導受光週期、溫度等外界環境決定，栽培環境的調控可以有效地調節開花，這兩項因子在設施栽培中屬於人為可操控的因子。另外生長調節劑途徑

也是屬於人為可以操控的栽培技術，透過適當生長調節劑的使用，已廣泛應用於開花的調節。同樣屬於化合物對花芽形成的影響為植株本身的健康營養狀態，早期認為碳氮率是控制開花的主要原因，雖然不正確，但母植株健康，營養充足，對花芽形成後花器官的生長發育確扮演非常重要的角色。花的發育主要由植株提供所需的養分，因此植株的健康管理為生產優質花卉的基礎。

## 結 論

栽培作物的主要目的為提供高產、高品質的農產品以滿足人類需求，為了確保栽培的作物生長健康，展現其應有的產量與品質，除了選用優良品種外，必須提供最適宜作物生長的環境。影響作物生長的環境因子包括氣象因子及土壤因子，土壤因子的整合性管理目標為營造最適宜作物根系生長的物理性、化學性及生物性環境，讓作物根系的生長充分表現其潛在能力。人為可以操控土壤環境的管理技術主要為水分及無機養分的管理，作物根系吸收水分及無機養分才可以正常地供應支持地上部生長所需，若水分及無機養份供應不足，作物本身會產生形態發育調整的適應性反應，導致生長的改變，影響產量與品質。氣象因子的栽培管理目標為營造最適宜作物地上部生長發育環境，在水分及無機養份供應無虞的情況下，地上部莖、葉、花的生長發育主要受氣象因子中溫度、光線及大氣中二氧化碳濃度影響，其中以溫度及光線的調控較容易。溫度決定生物化學的反應速率，光線的強弱則直接影響作物光合作用速率，兩者決定作物的生長發育速率以及最終的生產力。對開花植物而言，溫度及光線是決定花芽分化的重要氣象因子，調節控制栽培環境的溫度及光線，不但可以提供莖葉生長的適宜環境，也可以有效地調整開花。在自然環境中，作物可能面臨各種類型的生長逆境，如同根部的反應，莖葉的生長也會針對逆境產生型態發育的調整，導致生長發育改變影響產量與品質。利用植物對逆境會產生生理、生化變化的原理作為基礎，可以發展一些監測方法以檢定植物的健康狀態。作物的整合性管理主要以作物的生長發育為中心，配合提供最適宜的生長環境，再加上運用栽培技術進行有效管理，最後才可以生產出符合消費者需求的健康、高品質農產品。

## 引用文獻

- 柯南靖、林信山、郭欽聰。2003。植物健康管理之內涵與必要性。國際健康管理研討會專集。p.1-14。財團法人全方位農業振興基金會編印。
- 林信山、柯南靖、郭欽聰。2004。植物健康管理之真諦及價值。水稻健康管理研討會專集。p.3-16。行政院農業委員會農業試驗所編印。
- Corbesier, L., Jang, V. S., Fornara, F., Searle, Q. F. I., Giakountis, A., Farrona, S.,

- Gissot, L., Turnbull, C., and Coupland, G. 2007. FT protein movement contributes to long-distance signaling in floral induction of Arabidopsis. *Science* 316:1030-1033.
- Fageria, N. K., Baligar, V. C., and Jones, C. A. 1997. *Growth and Mineral Nutrition of Field Crops*. Marcel Dekker, Inc. New York.
- Havaux, M., Triantaphylides, C., and Genty, B. 2006. Autoluminescence imaging: a non-invasive tool for mapping oxidative stress. *Trends Plant Sci.* 11:480-485.
- Hermans, C., Hammond, J. P., White, P. J., and Verbruggen, N. 2006. How do plants respond to nutrient shortage by biomass allocation? *Trends Plant Sci.* 11:610-617.
- Lopez-Bucio, J., Cruz-Ramirez, A., and Herrera-Estrella, L. 2003. The role of nutrient availability in regulating root architecture. *Curr. Opin. Plant Biol.* 6:280-287.
- Potters, G., Pasternak, T. P., Guisez, Y., Palme, K. J., and Jansen, M. A. K. 2007. Stress-induced morphogenic responses: growing out of trouble? *Trends Plant Sci.* 12:98-105.
- Zeevaart, J. A. D. 2008. Leaf-produced floral signals. *Curr. Opin. Plant Biol.* 6:280-287.



# Regulation of Crop Growth

Chung-Li Chen<sup>1</sup>

## Abstract

The main aim of crop cultivation is to provide high yield, good quality, and healthy products to meet the demand of mankind and obtain maximum return profit by the producer. Crop productivity or yield is a function of environmental, plant, management, and socioeconomical factors and their interaction. The characters of soil physical, chemical, and biological directly or indirectly affect plant root growth, absorption of water and nutrients, and, consequently, plant growth and yield. Nutrient absorption by plant roots is a dynamic and complex process. The rate of nutrient absorption by a root depends on the nutrient supply to the surface, active absorption by roots, and plant demand for nutrients. Nutrients are transported to the root by mass flow, diffusion, and root interception. Temperature and solar radiation are important and often critical environmental factors for plant growth and development. Reaction rate in plant processes is a function of temperature. Each plant species has an optimum temperature range for growth and reproduction. Heat stress can result in reduced growth and other metabolic activities. Light not only affect photosynthesis and consequently crop productivity, but also regulate plant growth and development that result in stem length, leaf size and thickness, amount of branching, relative root size, and flowering. Some of the light-regulated processes are modified by temperature. Plant growth and development ultimately depend upon environmental variables, such as temperature, light, and availability of water and mineral nutrients. Plants constantly sense the changes in their environment and exhibit a broad range of morphogenic responses. The stress-induced morphogenic response is a general acclimation strategy, whereby plant growth is redirected to diminish stress exposure. Crop growth is the product of interactions involving climate, soil, plants, and people. Quantitative evaluation of these factors and their interactions should become increasingly important in evaluating systems that optimize yield. Most of the crop production factors can be modified in favor of higher yields by modifying the environment or the physiological characteristics of the crop and by developing cultural practices and cultivars to exploit a specific agricultural environment.

Key words: crop growth, nutrient absorption, environmental effect, stress response

---

<sup>1</sup> Department of Agronomy, National Chung-Hsing University