

参赛队员姓名： 晁楚言

中学： 上海中学国际部

省份： 上海市

国家/地区： 中国

指导教师姓名： 徐麟、廖辉

指导教师姓名： 上海中学国际部、中国科学院分子植物科学卓越创新中心

论文题目： 爬山虎攀爬形态建成的机制研究及植物茎尖向地性的发现

爬山虎攀爬形态建成的机制研究及植物茎尖向地性的发现

晁楚言

摘要：茎的向光性和负向地性是植物地上部形态塑造的关键因素。然而逻辑上向光性会使墙面攀援植物顶端远离墙面，导致攀援失败。因此，爬山虎成功攀援垂直墙面的背后一定存在着未被发现或未被理解的机制。本研究通过一系列的实验发现爬山虎顶芽存在与根类似的向地性，并在向光性和向地性的共同作用下，产生茎顶端弯钩以及弯钩内外侧不对称的震荡生长，从而在保护幼嫩顶芽的同时实现贴壁生长。研究发现，爬山虎与普通植物类似，茎顶端存在向光性使其向着墙壁外侧方向生长。同时爬山虎顶芽也存在着通常植物不具备的向地性，从而导致向外生长的茎尖向下弯曲，形成顶端弯钩。顶芽去除实验进一步表明，爬山虎顶芽是感受重力并产生向地性的关键器官，而细胞学观察表明顶端分生组织以及随后的第1-5节节间细胞含有丰富的淀粉颗粒，可能是顶芽感受重力的重要细胞器。同时顶芽上包裹的硕大托叶具有硕大的保卫细胞，且保卫细胞中富含淀粉粒，可能也具有感受重力的能力。进一步的研究表明，爬山虎顶端弯钩在向地性和向光性的引导下以及生长惯性的作用下，内外侧不对称震荡性伸长，从而塑造了爬山虎顶端贴墙壁摆动向上生长的形态建成。本研究不仅揭示了爬山虎贴墙壁向上攀爬的机制，也首次发现了植物茎尖具有向地性及其可能的机制，为理解植物适应环境和演化机制提供新的视角。

关键词：爬山虎 攀援 茎尖 向光性 向地性

目录

1. 研究背景.....	4
1.1 植物的向光性.....	4
1.2 根的向地性和茎的负向地性.....	5
1.3 攀援植物的攀爬机制.....	6
1.4 科学问题和研究目的.....	7
2. 材料和方法.....	8
2.1 爬山虎材料的获取和种植.....	8
2.2 爬山虎的向光性研究.....	8
2.3 光谱的测定.....	8
2.4 爬山虎的向地性研究.....	8
2.5 顶芽的去除.....	9
2.6 样品包埋和振荡切片.....	9
2.7 淀粉体染色.....	9
2.8 显微镜观察.....	10
2.9 爬山虎顶端内外侧伸长长度的测定.....	10
3. 实验结果.....	11
3.1 爬山虎的形态观察.....	11
3.2 爬山虎的顶芽具有向光性.....	12
3.3 爬山虎顶端具有向地性.....	15
3.4 爬山虎顶端的向地性是由顶芽感受和决定的.....	17
3.5 决定爬山虎茎顶端向地性的可能平衡细胞.....	19
3.6 爬山虎茎顶端第 1-5 节节间都可以感受重力指导顶端向地性.....	22
3.7 爬山虎贴墙攀爬的形态建成机制.....	27
4. 讨论.....	29
5. 参考文献.....	32
6. 致谢.....	34

1. 研究背景

1.1 植物的向光性

植物趋光生长是一种植物适应环境的策略，它在植物不具备行动能力的情况下，通过感知光源方向调整生长方向，进而实现光合作用最大化。早在 140 年前，达尔文等科学家就认识到这些现象，并尝试对产生这种现象的机制进行研究（Darwin, 1881）。后期的科学家通过百余年的努力，对植物趋光生长产生的机制有了越来越深刻的认识。趋光现象的最初定义是模糊的，后来随着科学家的深入研究将植物对于光线的响应分为完全可逆转的向阳性(heliotropism)，如向日葵花序轴随太阳的转动，以及不可逆的向光性（phototropism），如茎尖弯曲朝向光源方向生长（Briggs, 2014）。

20 世纪初，Boysen-Jensen(1911)、Went(1926)、Cholodny (1927) 以及 Kogl 和 Haagen-Smit (1931)等科学家通过一系列研究发现植物的向光性是由于茎尖（胚芽鞘尖）受到光的不对称刺激后生长素在茎尖的不对称分布引起的。能够促进地上部器官细胞伸长的生长素更多地积累在茎轴弱光的一侧，因而引起弱光一侧细胞更快地伸长，从而导致茎尖向强光一侧弯曲。然而直到 20 世纪末，科学家才首次鉴定到感受光信号控制植物向光性的受体向光素（Phototropin）。向光素是一类含有能够结合生色团黄素单核苷酸（(Flavin mononucleotide, FMN) 的 LOV 结构域，而 FMN 可以吸收蓝紫光来调节向光素的活性，从而将光信号传递给下游分子，并最终改变生长素在茎尖的不对称分布，引起茎尖向光源弯曲（Huala et al., 1997; Christie et al., 1998;

Motchoulski and Liscum, 1999)。

1.2 根的向地性和茎的负向地性

重力是地球上除光之外另一个塑造植物形态的关键环境因子。一般而言植物的根和茎都受到重力的调控。通常情况下，植物的根部会感受重力向地心方向生长，这一现象被称为向地性；而植物的茎则相反，它们感知重力后则向重力方向相反的方向生长，这一现象被称为负向地性。根茎对于重力作出相反的生长响应对于植物至关重要，特别在对于土壤中的种子萌发到成苗这一阶段，这种相反的生长反应保证了根能够深入土壤吸取水和养分，同时也保证了茎能够突破土壤接触到阳光以尽快的光合作用。在植物的生长过程中，茎的负向地性进一步保障了植物能够与其他植物竞争，或突破障碍物遮挡，获得更多的阳光，而根的向地性则进一步保障了根能够深入土壤，获取更多的水分和养料。因此根的向地性和茎的负向地性对于植物同样至关重要。研究发现，植物茎和根感受重力的细胞是不同的。达尔文在其《植物运动的能力》一书中就指出，根感受重力向下运动的组织是根冠，并将根冠称为植物根的大脑（Darwin, 1881）。而地上部，如茎和下胚轴，感受重力的组织则是内皮层。研究表明，人为破坏根冠的小柱细胞或者小柱细胞发育异常会导致根的向地性丧失（Hart, 1990; Blancaflor et al., 1998; Tsugeki and Fedoroff, 1999; Wang et al., 2005），而丧失内皮层或者内皮层紊乱突变体茎的负向地性消失（Fukaki et al., 1998; Fujihira et al., 2000）。在根冠的小柱细胞和茎部内皮层细胞中，通常能观察到富含淀粉体。在生长方向与重力不一致时，这些淀粉体沿着

新的重力方向沉淀。最新研究显示，淀粉体的沉淀会使得定位于淀粉体质体膜的 LAZY 家族蛋白靠近沉淀方向的细胞质膜，并由于电荷的作用转移至最近的细胞质膜，从而触发下游信号（Nishimura et al., 2023），导致生长素的非对称流动，从而导致重力方向上下侧细胞不对称伸长，最终形成根向重力方向弯曲，而茎向重力方向相反的方向弯曲这一现象（Morita and Tasaka, 2004）。

1.3 攀援植物的攀爬机制

攀援植物一般不具有坚挺的高度木质化茎干，需要借助其他植物或者物品攀援向上，以获得更多的阳光。根据攀爬方式，攀援植物分为缠绕攀援、卷须攀援、根刺攀援和吸附攀援等，但是对于它们攀援机制的研究主要聚焦于攀援器官，如茎蔓、卷须、吸盘、棘刺以及不定根等（Burriss et al., 2018; 李睿等, 2001）。然而，茎尖是引导植物生长方向的决定性器官，但是茎尖的形态建成和运动规律并没有在植物攀援机制的研究中见诸报导。

爬山虎（*Parthenocissus tricuspidata*）又名地锦、爬墙虎、波士顿常春藤，是最为常见的攀援植物，它是葡萄科地锦属多年生落叶藤本植物，在住宅绿化、城市景观、生态环保、植化仿生等各个方面具有重要的应用价值（Hellebaut et al., 2022; 付彦荣等, 2006; 张毅功等, 2005）。普遍认为，它之所以能够快速攀爬完全得益于其攀爬器官卷须吸盘（Burriss et al., 2018）。爬山虎具有肿胀的球状茎卷须顶端，一旦茎卷须接触到墙壁表面，球状顶端将经历一系列变化将球状顶端里地粘液释放，形成吸附与墙壁的木质化吸盘，实现与墙壁表面的永久性附着

(Bowling and Vaughn 2009; Kim 2014)。

1.4 科学问题和研究目的

爬山虎的茎卷须的生成长远远晚于叶片的发育而并非在爬山虎的顶端形成，所以这时如果其茎顶端由于向光性等原因偏离墙壁的方向外伸展的话，即使由于茎负向地性的存在，茎卷须也无法接触到墙面，更无法将茎固定到墙壁上了。因此，保障茎的顶端贴壁生长是爬山虎能够沿垂直墙壁攀爬的先决条件。然而如果爬山虎顶端失去向光性，也不利于爬山虎的向上生长并获得尽量多的阳光。所以从逻辑上看，爬山虎的顶端生长和攀爬形态建成不仅至关重要，而且应该隐藏着未被阐明的机制。

本研究通过一系列的研究表明，爬山虎顶芽确实存在向光性，但同时也存在未被观察到的相对通常植物较特殊的向地性。顶芽在向光性和向地性的作用下形成弯钩，且弯钩在向地性和向光性的双重作用下，形成了弯钩内外侧不对称震荡伸长的模式。这种震荡生长不仅保证了弯钩形成处的贴壁生长，同时也有利于保护脆弱的顶芽在前进过程中免于受到潜在障碍物的伤害。本研究不仅揭示了爬山虎攀爬的奥秘和顶端攀爬形态的重要，更重要的是还首次发现了茎尖的向地性现象及其形成的可能机制，为理解植物的适应性提供了新的视角。

2.材料和方法

2.1 爬山虎材料的获取和种植

本研究所使用的实验材料为爬山虎 (*P. tricuspidata*)。室外所用的爬山虎为长年生在建筑物外墙, 未经专门打理。室内实验用爬山虎购买自淘宝, 栽培在盛满营养土的花盆 (高 20 cm, 直径 25 cm), 放置于阳台生长。等新芽长至 20 cm 时开始室内实验。

2.2 爬山虎的向光性研究

将盆栽爬山虎放置于遮光暗室内的垂直弱光下 (10 瓦节能日光灯, 高度距离爬山虎 3 米), 使叶芽直立向上生长。室内温度 25-27°C, 湿度 50-70%, 光周期 16 小时光照/8 小时黑暗。待叶芽长至 3-5 cm, 用 15 瓦节能日光灯放置于直立叶芽水平方向 30 cm, 光周期保持 24 小时光照不间断。24 小时内观察叶芽偏转方向。

2.3 光谱的测定

为了测试墙面的反射光的强度和光谱, 本研究使用了美国光谱科技公司的 Fieldscout 照度仪以及美国海洋光学公司的光谱仪。

2.4 爬山虎的向地性研究

爬山虎的向地性研究在室外开展。将爬山虎从墙面扯下并人为改变其生长方向, 如使其向下垂直、使其沿水平地面生长、用胶带固定使其沿水平天花板下方生长等, 并观察其顶端弯钩形态变化。为了去除光对爬山虎茎顶端向地性的影响, 短期顶端向地性的研究在阳光下的阴影处进行。墙壁上扯下的爬山虎枝条用胶带固定好姿态后, 便用遮光布全面包围起来 (顶端还需保证不因接触到遮光布而受到影响, 所

以其实还要给茎顶端留下足够空间），并用胶带将缝隙封闭，确保没有光的泄露。此外，实验从 18:00 开始，第二天 10:00 结束，这个时间段大部分时间为夜晚，也进一步保证没有光的影响。拍照时直接将遮光布去掉。

2.5 顶芽的去除

为检验顶芽在爬山虎茎尖向地性中的作用，顶芽需被用剪刀小心剪去。为了去除顶端分生组织后方不同的节间，不同长度的顶芽将被小心剪除。剪除的顶芽也会放在体式显微镜下进行解剖和检查被去除了多少节间，对应爬山虎顶端的向地性被记录和观察。

2.6 样品包埋和振荡切片

取 5 g 琼脂糖放入盛 100 ml 纯净水的锥形瓶中，微波炉中煮沸 1 分钟，倒入透明塑料槽状模具中。待温度降至 50 °C 左右(稍微烫手但还未凝固)，将爬山虎顶端迅速放入其中并轻轻拨动和振荡，使样品和琼脂糖充分接触。待琼脂糖稍微凝固后，用刀片修剪样品块成 1 cm 左右大小梯形，并使样品尽量处在样品块中央。样品块修好后将大头端用 502 速干胶水粘到振荡切片机（Leica VT1000 S）载物台上，将半片剃须刀片固定在切片臂上，然后进行振荡切片（切片厚度为 50 μm ）。切片小心用镊子夹起放到 6 孔板进行染色观察。

2.7 淀粉体染色

配制 I2-KI 染色液（2%碘，5%碘化钾（wt/vol），20%水合氯醛，全为重量体积比）和脱色液（三氯乙酸、苯酚、乳酸按照重量 1:1:1 配制）。将样品用 I2-KI 溶液染色 1-2 分钟，用镊子小心取出后用脱色

液脱色 5 分钟，然后置于载玻片，盖好盖玻片观察。

2.8 显微镜观察

本研究的细胞学观察是在尼康显微镜（Nikon Eclipse Ni-E）下进行的，在使用 40x 水镜头物镜时，在载玻片和镜头之间滴一滴纯净水，并在使用后擦去。在观察顶芽、顶芽托叶和茎顶端分生组织时，使用的是奥林巴斯体式显微镜（Olympus SZX7）。茎顶端分生组织的剥离也是在该体式显微镜下用眼科镊子和眼科手术刀小心进行的。

2.9 爬山虎顶端内外侧伸长长度的测定

在顶芽基部和卷须节用记号笔标记好，每隔 1 小时侧面拍照一次，并比照标尺测量内外侧生长长度。

3. 研究结果

3.1 爬山虎的形态观察

为了找到爬山虎攀爬机制的切入点，本研究首先仔细观察了爬山虎的形态特征。爬山虎在墙壁上的分布十分均匀，几乎未有未覆盖区或重叠的现象。爬山虎叶片互生，枝条偶然交叉但叶片互不遮挡，且全部朝向向阳的同一侧，角度高度一致（图 1）。这些现象表示爬山虎有着灵敏的阳光感应力，并据此做出适应环境的最优响应。



图 1. 爬山虎 (*P. tricuspidata*) 在墙壁上的均匀分布。

爬山虎的生长方向主要决定了其分布，而指导植物生长方向的关键器官是茎尖。因此，本研究对茎尖进行了细致的观察。与普通植物不同，爬山虎茎尖翻向墙壁外侧朝下，并因此与茎杆在顶端形成弯钩（图 2A）。弯钩部分包括向下的顶芽、顶芽上方 2-3 节茎节、弯曲部分和贴墙的 1-2 节可见茎节。开始具有吸附功能的卷须吸盘出现在顶芽之后的第 5 节，一般在弯钩顶芽相对的贴墙茎杆下方，距离顶芽总距离 5-6 cm。而开始有吸附功能的卷须长度只有 1-2 cm 左右，所以如果没有弯钩，且顶芽向远离墙面的方向生长，那么卷须无法触及并

吸附墙面。因此，爬山虎顶端的弯钩贴壁形态是爬山虎能够攀援的关键。

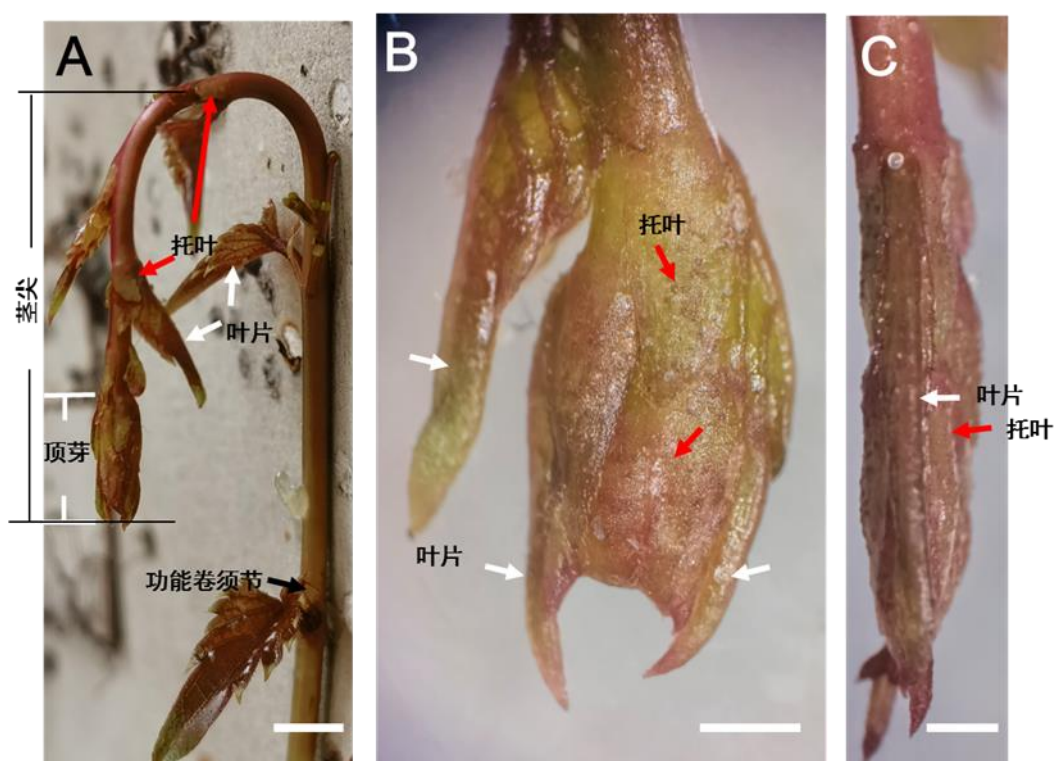


图 2. 爬山虎顶端的基本形态。A.爬山虎头部依附墙壁形成的弯钩。B.爬山虎顶芽正面（平行于墙壁面）。C.爬山虎顶芽侧面（垂直于墙壁面）。红色箭头指示托叶，白色箭头指示叶片。标尺在 A 中为 5 mm，在 B 中为 2 mm，在 C 中为 1 mm。

爬山虎顶芽是一个扁平的结构，宽面平行于墙面，其宽度是侧面宽度的 5 倍左右，是顶芽邻接茎秆直径的 3 倍左右（图 2B, C）。顶芽侧方是窄小的叶片，正面和背面（宽面）覆盖着宽大的托叶（图 2B）。顶芽之后的托叶不再变大（图 2A），表明托叶发育速度远快于叶片，在顶芽时已经发育完成。这种特殊的托叶发育模式暗示托叶在爬山虎顶芽发育的早期可能扮演特殊的作用。

3.2 爬山虎的顶芽具有向光性

从逻辑上来看，墙面的反射光线强度应该远低于墙面接受的光线

强度，如果爬山虎顶芽具有向光性，将使得爬山虎顶芽向着远离墙面的方向生长。测定了墙壁反光和墙壁迎光的光强后，结果显示墙壁的反射光强度确实远远低于墙壁受到照射的迎光（图 3A）。鉴于光谱的组成也可能影响顶芽的向光性，本研究也使用了光谱仪测定了墙壁反光和墙壁迎光的光谱。结果显示两者光谱在可见光区域非常相似，只是墙面反射光的光谱在红光和远红光波段的相对强度较高（图 3B），而这一结果也与墙面吸收光线后可能导致墙面发热的现象是一致的。鉴于引起植物向光性的光受体向光素 PHOT 感受的是蓝光和紫外光（Huala et al., 1997; Christie et al., 1998; Motchoulski et al., 1999），光谱的结果进一步表明爬山虎顶芽如果有向光性的话必然会向远离墙面的方向偏离。

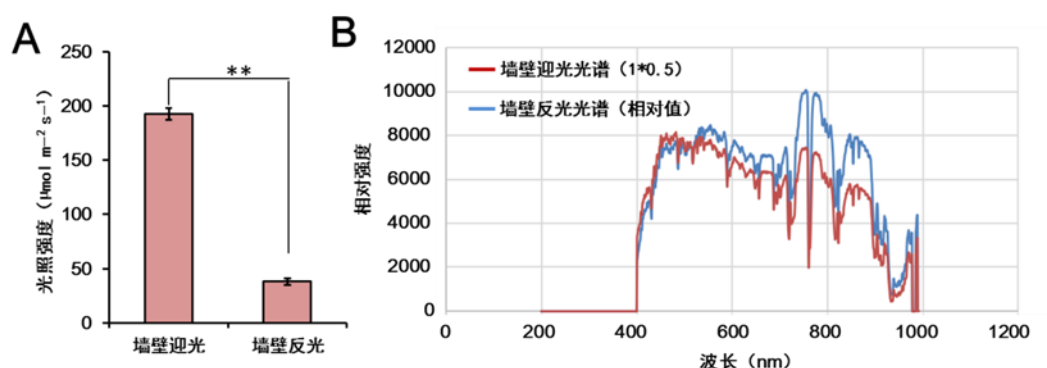


图 3. 实验用爬山虎所攀爬墙壁的光学特征（测试当天为多云天气）。A.墙壁迎面光强和反射光强。B.墙壁迎面的光谱和反射的光谱构成。

为了验证爬山虎顶芽是否具有向光性，实验中种植在花盆中的爬山虎被移入了室内弱光下。在弱光下，新长出的嫩芽竖直向上生长。当用节能日光灯一侧照射时，顶芽 24 小时内明显转向光源一侧（图 4），表明爬山虎顶芽确实具有向光性。这一结果说明爬山虎在感受光的机制上与其他植物相比是保守的，也与其顶端弯钩朝向偏离墙的方向一

致（图 2A）。

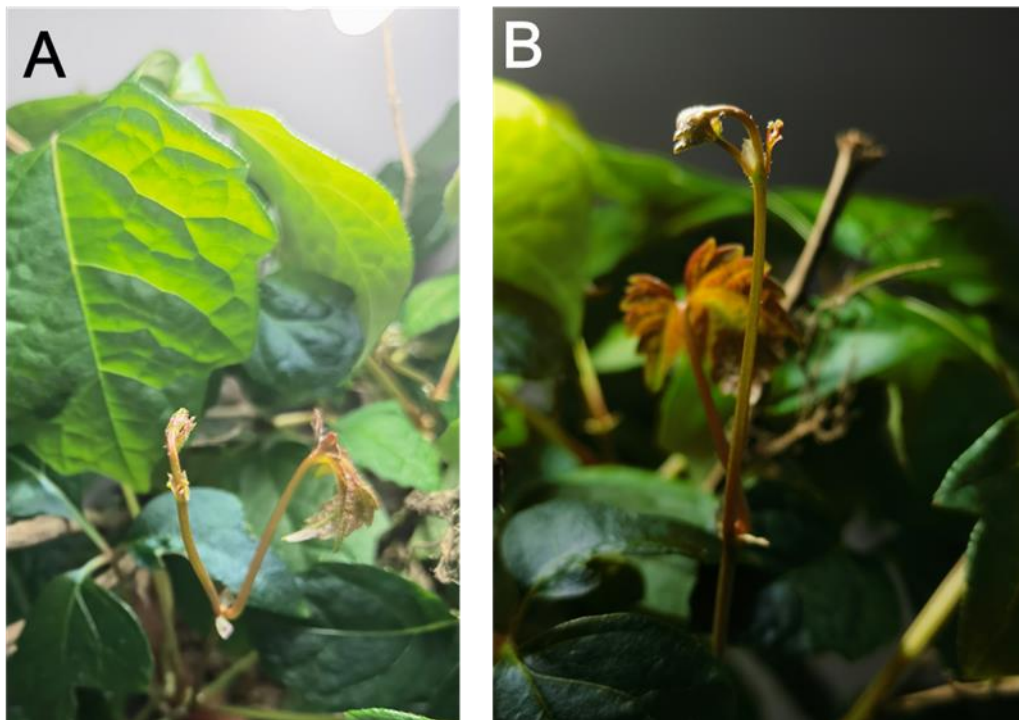


图 4. 爬山虎茎尖的向光性。A.顶生直立芽和嫩叶光照 24 小时后向光弯曲。B.光源方向移动后顶芽和嫩叶也都随着光源移动。

与爬山虎顶端具有向光性结论一致的是，实验中有观察到室外爬山虎在白天顶芽明显更远离墙面，而到了晚上顶芽则靠近墙面（图 5A，B），两者之间的角度甚至高达 90 度（图 5C，D）。这一结果表明，白天的外界光线可以在顶芽向光性的效应下引导顶芽向远离墙面的方向生长。然而无论是白天还是晚上，顶芽总是朝着斜向下或者垂直向下的形态，这说明除了向光性，必然有其他环境因子影响了顶芽的行为，并在这种综合响应下才最终建成攀爬的弯钩形态。

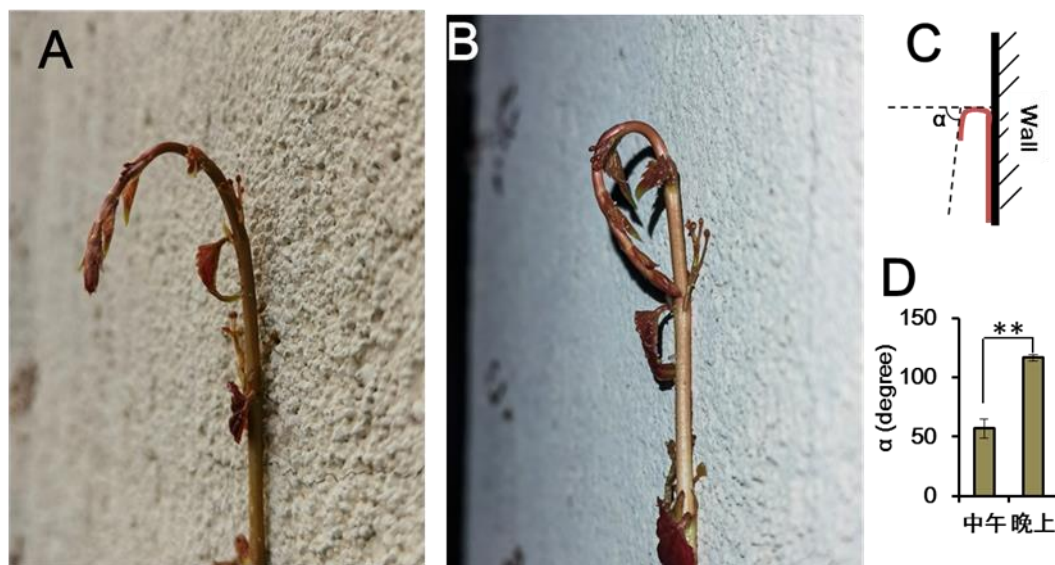


图 5. 爬山虎顶端弯钩中午和晚上的形态变化。A.爬山虎顶端弯钩 11:00 时弯钩的状态。B.爬山虎顶端弯钩 20:00 时弯钩的状态。C.测定爬山虎顶端与墙面垂线之间夹角度数 (α) 的示意图。D.中午和晚上爬山虎顶端与墙面垂线之间夹角度数 (α) 的统计。**表示统计结果极显著。统计方法为双尾 student's *t*-test。

3.3 爬山虎顶端具有向地性

与根冠引导的根的向地性不同，植物的茎具有负向地性，这样才能保障植物的枝叶向上生长，捕获更多的阳光。而爬山虎顶芽向下生长的现象说明到爬山虎茎尖可能具有类似于根的向地性。为了验证这一猜想，实验中爬山虎的空间走向被重新固定，并在一周后进行顶端的形态变化观察。与垂直向上攀爬的爬山虎枝条形成的几乎 180 度转弯的顶端弯钩不同（图 6A），沿水平墙壁下方水平生长的爬山虎枝条顶端形成一个垂直向下的直角弯钩（图 6B），沿垂直墙壁向下垂直生长的爬山虎枝条顶端形成一个朝向墙外侧斜向下倾斜大钝角（图 6C），而沿水平地面上方水平生长的爬山虎枝条顶端大部分保持水平，没有形成弯钩（图 6D）。

如果爬山虎顶端具有向地性，这些现象很容易得到解释。例如，当爬山虎沿水平墙壁下方水平生长时，下方较强的光线引导顶端向下，

向地性也引导顶端向下，因此顶端最终垂直向下（图 6B）；当爬山虎沿垂直墙壁向下生长的时候，墙壁外侧较强的光线引导顶端向外，而重力引导顶端向下，最终形成了斜向下的顶端（图 6C）；而当爬山虎沿水平地面上方生长时，上方较强的光线引导顶端向上，但重力引导顶端向下，最终两者的平衡使得顶端沿水平方向生长（图 6D）。有意思的是，在水平墙壁下方生长的枝条，大部分仍能够附着墙壁生长，暗示弯钩后方发育较为成熟的茎秆可能与普通植物的茎秆类似具有负向地性。

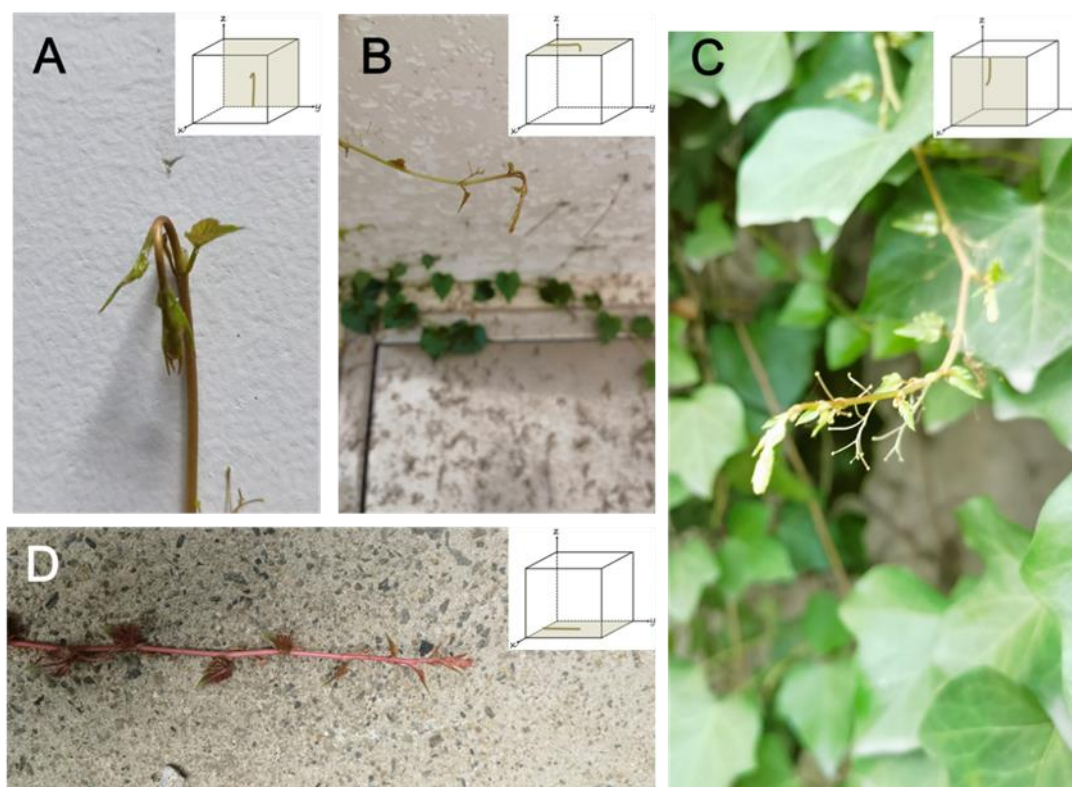


图 6. 爬山虎沿不同墙面生长时顶端状态。A.爬山虎沿垂直墙壁向上生长时顶端垂直向下，形成弯钩状态。B.爬山虎沿水平墙壁下方生长时的顶端垂直向下，形成直角。C.爬山虎在人为干预下沿墙面向下垂时，顶端远离墙壁向斜下方生长。D.爬山虎沿地面生长时，顶端沿水平方向生长。每张图的右上角三维直角坐标系显示墙面（浅绿色面）和爬山虎（深绿色线）的空间位置关系。z 轴显示上下，x-y 平面为地面。

为了进一步证实爬山虎顶端具有向地性，研究中把正常向上攀爬的爬山虎枝条翻转向下，使爬山虎顶芽处于水平方向，观察顶芽的运

动。为了排除光的影响，翻转的枝条被放入完全遮光的黑暗环境内开展实验。仅仅两个小时后，爬山虎顶端便有了明显的向下倾斜，而 16 小时后，顶端已经基本完全向下（图 7）。这一结果明确表明，爬山虎茎顶端具有向地性。与之相反的是，弯钩后方的茎会偏上生长（图 7），表明发育晚期的茎丢失了向地性，并且反过来获得了负向地性。



图 7. 爬山虎顶端具有向地性。将沿墙壁向上攀爬的爬山虎扯下让它垂直向下，同时让顶端接近与地面平行。0、2、16 小时后分别拍照，观察顶端的方向。为了避免光的影响，枝条用遮光布全面围住严密遮光。白色箭头显示向上的方向。

3.4 爬山虎顶端的向地性是由顶芽感受和决定的

根的向地性是由根冠的小柱平衡细胞感受的，然而一般植物的茎尖并没有类似于根冠的结构，爬山虎茎顶端的向地性的感受与根的向地性的感受和调节机制可能是完全不同的。一般植物的茎也可以通过内皮层平衡细胞感受重力，然而植物内皮层平衡细胞感受重力之后引起的是负向地性，所以爬山虎顶端的向地性的重力感受机制与普通植物茎的重力感受机制可能也是完全不同的。所以为了研究爬山虎攀爬的机制，需要首先确定爬山虎顶端感受重力的部位。

由于爬山虎顶端具有巨大的扁平顶芽，据推测，顶芽可能是感受

重力并引起顶端向地性的器官。为了证实这一点，实验中的爬山虎的顶芽被去除。结果显示，将顶芽去除后，无论是水平的顶端，垂直向下的顶端，还是弯钩向上的顶端，在黑暗中 16 小时都仍然保持着原来的状态（图 8），说明顶芽去除后顶端失去了向地性，也就是说顶芽就是爬山虎顶端向地性的感受器官。

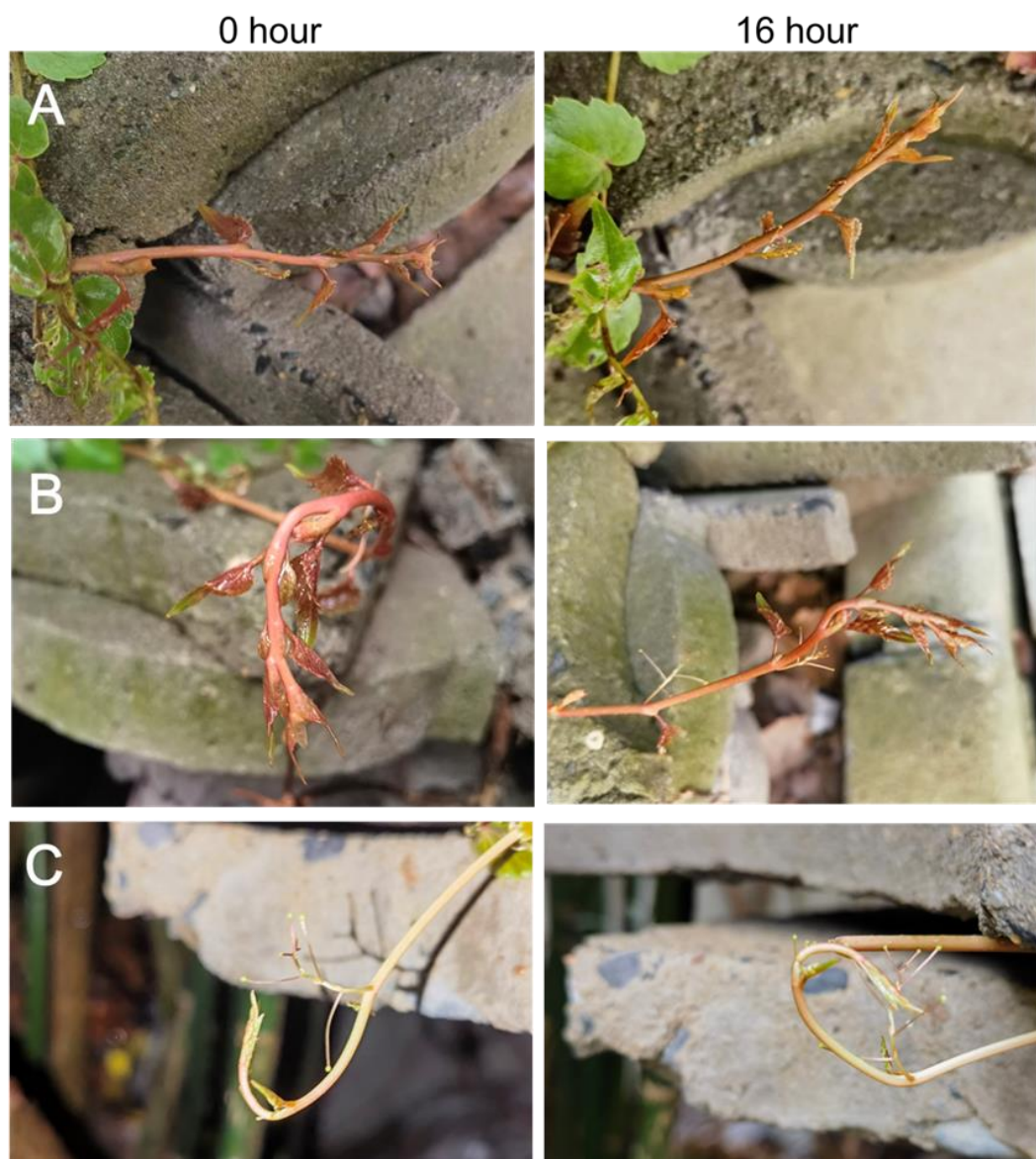


图 8. 爬山虎顶芽是决定顶端向地性的关键。A. 将沿地面生长的无顶端弯钩爬山虎去除顶芽后沿水平方向悬空，顶端失去向地性，基部展现处负向地性。B. 将具有顶端弯钩爬山虎沿水平方向悬空，使顶端向下，摘去顶芽后顶端失去向地性，基部展现出负向地性。C. 将具有顶端弯钩爬山虎顶端斜向下悬空后去除顶芽，16 小时后弯钩形态未变，基部展现出负向地性。

去除了顶芽的爬山虎顶端虽然丧失了向地性，但是顶端后面的茎秆仍然向上抬起（图 8），表明发育后期的爬山虎茎秆不仅具有负向地性，其重力感应也与顶端向地性的重力感应是完全独立的。这一现象也为观察到的水平墙面下方水平生长的爬山虎弯钩向下却仍然能够附着在墙面上生长提供了解释。

3.5 决定爬山虎茎顶端向地性的可能平衡细胞

鉴于顶芽是决定爬山虎顶端向地性的关键器官，实验中对爬山虎的顶芽进行了解剖和观察。顶芽一般包含 8 对托叶，说明顶芽包括茎顶端分生组织和 8 节未完成分化的茎节。在这 8 节茎节中，托叶在尺寸上都远大于叶片（图 9A），进一步说明了托叶的发育速度快于叶片。在体式显微镜下剥去所有托叶和叶片后露出茎顶端分生组织、叶原基和托叶原基，可观察到托叶原基开始已经比叶原基更为宽大了（图 9A）。

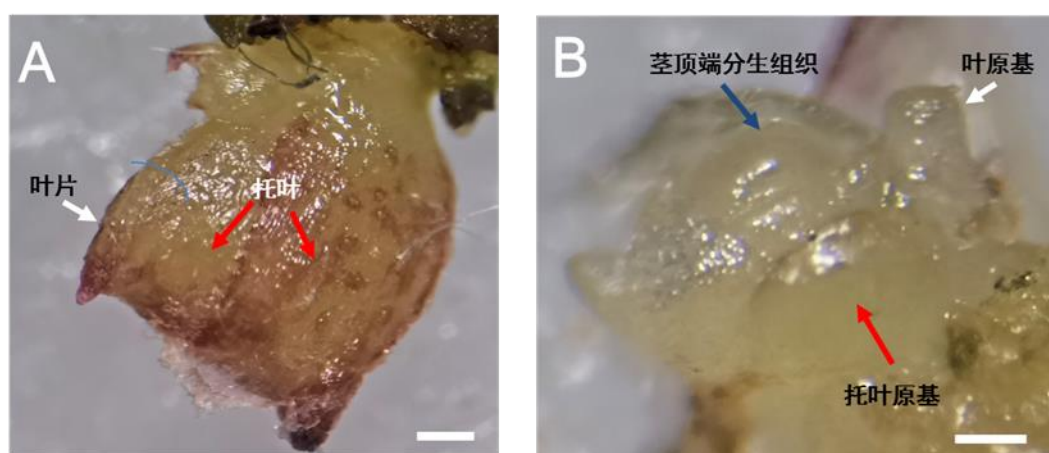


图 9. 爬山虎顶芽的解剖。A. 顶芽处托叶大于叶片，且具有边缘红色的点状突起。B. 茎尖端分生组织与叶原基和托叶原基。A 图中比例尺为 200 μm ，B 图中比例尺为 100 μm 。

爬山虎顶芽托叶超大的尺寸、快速的发育模式以及它们类似于根冠保护和包裹生长点的作用说明它们可能是顶芽感受重力的器官。在

爬山虎的托叶上具有很多较大的红色突起物（图 9A；图 10A），而将托叶剥离后用光学显微镜观察可以发现，这些红色突起物是由多个细胞组成的吸光度较大的结构（图 10B）。植物感受重力的平衡细胞一般都具有淀粉体，所以为了探究顶芽托叶是否是顶芽感受重力的器官，托叶被使用了淀粉粒的 KI-I₂ 染色。染色结果显示，这些突起的地方确实能够被 KI-I₂ 染液染成蓝黑色，表明这些结构含有淀粉体（图 10C），支持了它们可能作为感受重力平衡细胞的猜想。

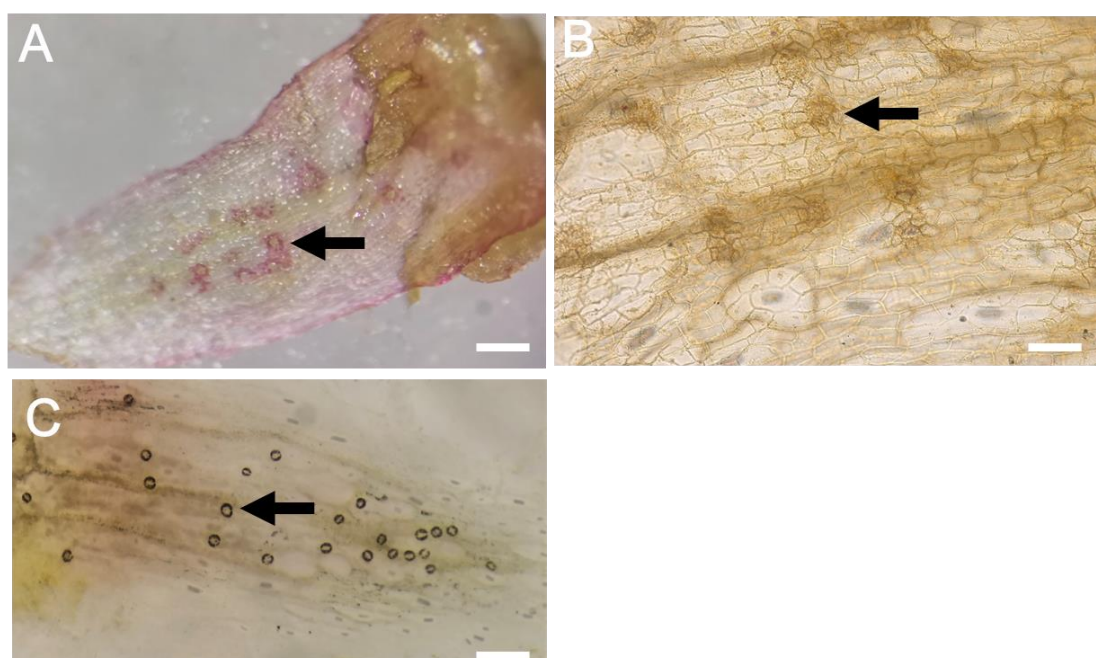


图 10. 爬山虎顶芽处的托叶。A. 体式显微镜下顶芽托叶的照片。B. 光学显微镜下顶芽托叶。C. 体式显微镜下顶芽托叶 KI-I₂ 的染色照片。箭头指示的是托叶上点状突起。A、C 图中比例尺为 400 μm ，B 图中比例尺为 200 μm 。

将顶芽托叶含有淀粉体的细胞进行进一步的光学显微镜观察显示，这些细胞其实是一些较大的保卫细胞（图 11A）。保卫细胞含有淀粉早有文献报导，但一般被认为和气孔开闭有关（Santelia and Lunn, 2017）。然而，如果说被层层包裹的顶芽托叶发育出富含淀粉体的保卫细胞是为了调控气孔开闭，逻辑上是很难被理解的。值得一提的是，

利用 KI-I₂ 染液对成熟叶片旁边的老托叶进行淀粉粒染色时发现，虽然老托叶仍然能够染到淀粉粒，但着色明显较浅（图 11B），可能是由于淀粉体较少或较小引起的。对顶芽托叶和成熟托叶进行切片之后再 KI-I₂ 染色进一步证实了在顶芽托叶保卫细胞含有的淀粉体远多于老托叶保卫细胞（图 11C, D）。不仅如此，成熟叶片保卫细胞也包含淀粉体，但叶片保卫细胞的大小远小于托叶的保卫细胞。顶芽硕大的托叶、托叶硕大的保卫细胞及其富含的淀粉体暗示着这些保卫细胞可能具有平衡细胞的作用。

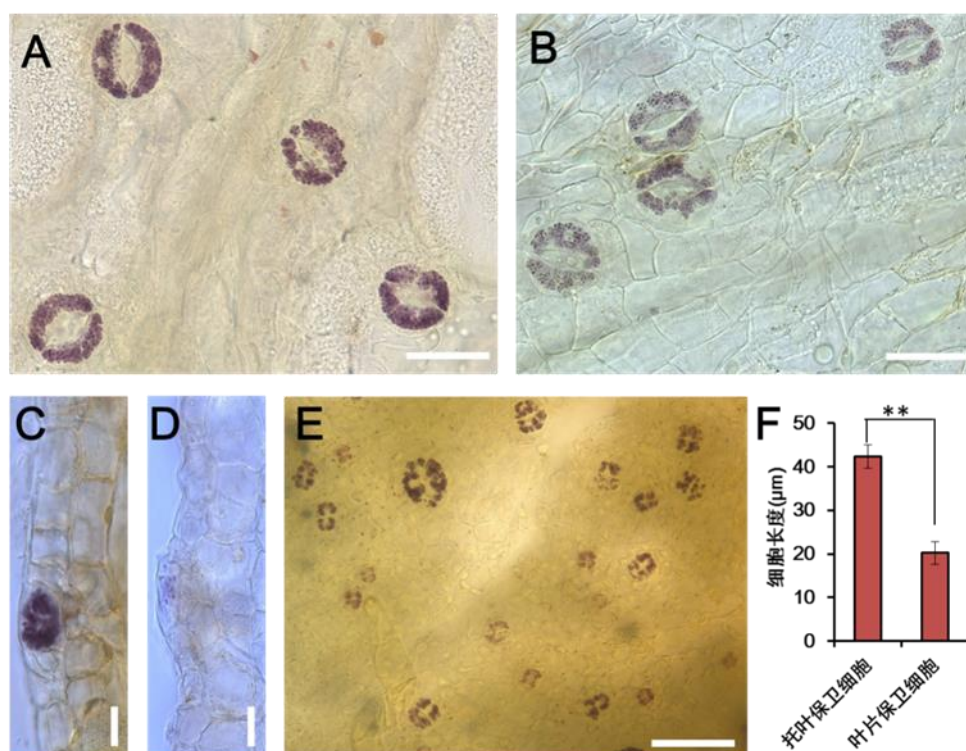


图 11. 爬山虎托叶和叶片 KI-I₂ 染色。A. KI-I₂ 染色显示顶芽处托叶保卫细胞富含淀粉体。B. 老托叶保卫细胞也含淀粉体，但颗粒较顶芽托叶处小。C. . KI-I₂ 染色的顶芽托叶纵切。D. KI-I₂ 染色的老托叶纵切。E. 叶片保卫细胞 KI-I₂ 染色。F. 托叶和叶片保卫细胞大小统计。A、B、E 图中比例尺为 50 μm，C、D 图中比例尺为 20 μm。**, student's *t*-test 统计差异极显著。

然而，顶芽托叶保卫细胞作为感受重力的平衡细胞这个假说可能

有点复杂。假设顶芽托叶保卫细胞就是平衡细胞，那么重力信号必须先是从托叶保卫细胞传递给托叶其他细胞，然后再传递给茎，最后才能产生茎两侧细胞的不对称伸长和茎的弯曲。这一过程在逻辑上是可能的，但机制较复杂。为了探究是否有别的可能，实验中对顶芽进行了纵切，并对切片进行了淀粉粒的染色。染色后，茎顶端分生组织以及随后的节间中部的细胞内可以观察到大量的淀粉粒，而皮层、外皮层细胞却没有淀粉粒(图 12)，暗示这些细胞可能具有感受重力的能力。

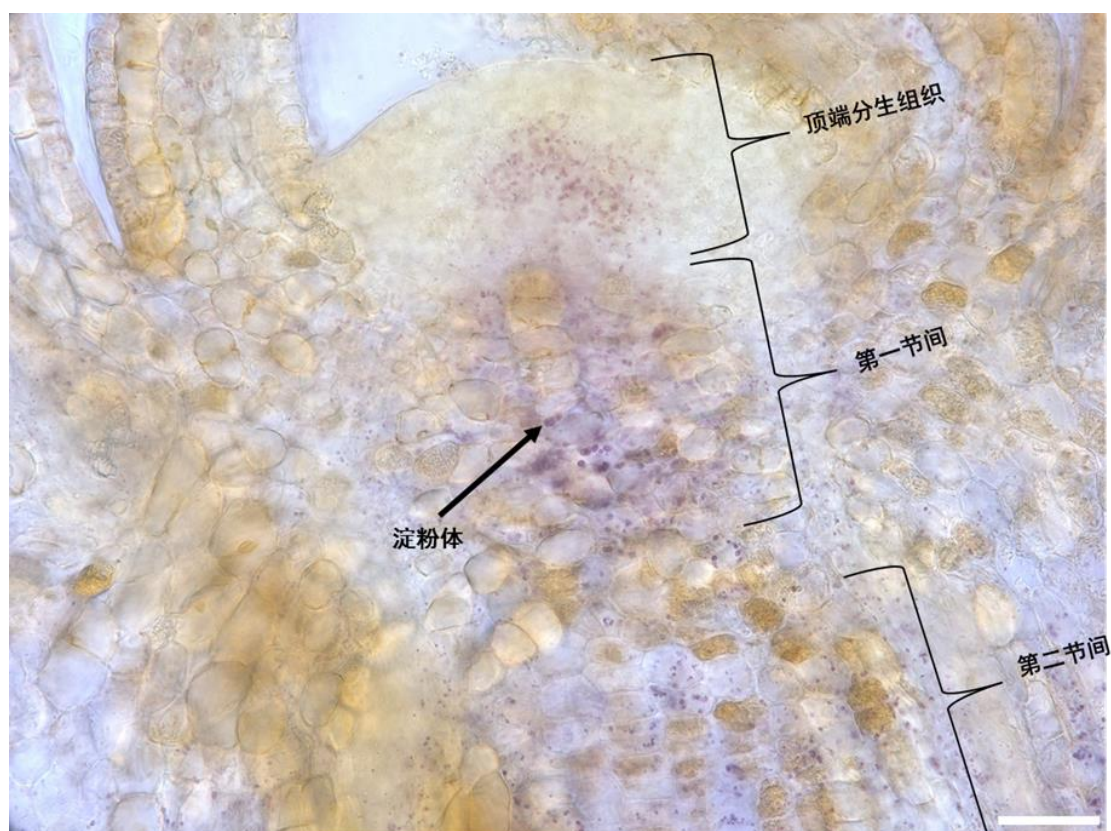


图 12. 爬山虎顶芽纵切片 KI-I2 染色显示茎顶端分生组织及其下方第一和第二节间细胞含有淀粉体。图中比例尺为 50 μm 。

3.6 爬山虎茎顶端第 1-5 节节间都可以感受重力指导顶端向地性

为了探究是否所有的茎节间中部的细胞都具有淀粉粒，我进一步观察了顶芽其他节间的 KI-I2 染色。结果显示，淀粉粒在第 1-5 节间

的细胞都有明显分布，其中以第 1-4 节间最多（图 12；图 13），从第 5 节间开始淀粉粒明显减少（图 14）。到了第 6 节间靠近第 5 节间的地方偶尔能够在个别细胞中被观察到，而第 6 节间靠近第 7 节间的地方以及第 7 节间后则完全无法被观察到（图 15）。这说明茎顶端分生组织及其后的第 1-5 节具有淀粉粒的细胞有可能就是爬山虎顶端感受重力的平衡细胞。

由于整个顶芽包含了顶端分生组织和第 1-8 节节间，而第 6-8 节节间几乎不含淀粉粒，所以第 6-8 节节间可能不是爬山虎顶端向地性所必需的。为验证此猜想，不同长度的爬山虎顶芽被剪除，以观察它们对于顶芽向地性的影响。不过由于顶芽每节节间长度实在是太短，无法找到每节节间都有准确剪断的顶芽，最终找到的基本都是在第 3 节节间和第 6 节节间剪断的顶芽。观察对应顶芽的向地性发现，剪除了顶芽第 1-3 节节间的顶端仍然具有一定的向地性，虽然它们的向地性与未剪除的相比有所减弱（图 16A；图 7）。相比较而言，在第 6 节节间剪断的顶芽的向地性完全丧失，它们顶端弯钩的状态在 16 小时内没有观察到明显变化，只是弯钩后方的茎表现出了较强的负向地性（图 16B）。这些结果与观察到的淀粉粒在不同节间细胞的分布高度吻合，也与爬山虎顶端的向地性与其后方的茎的负向地性的转换高度一致。

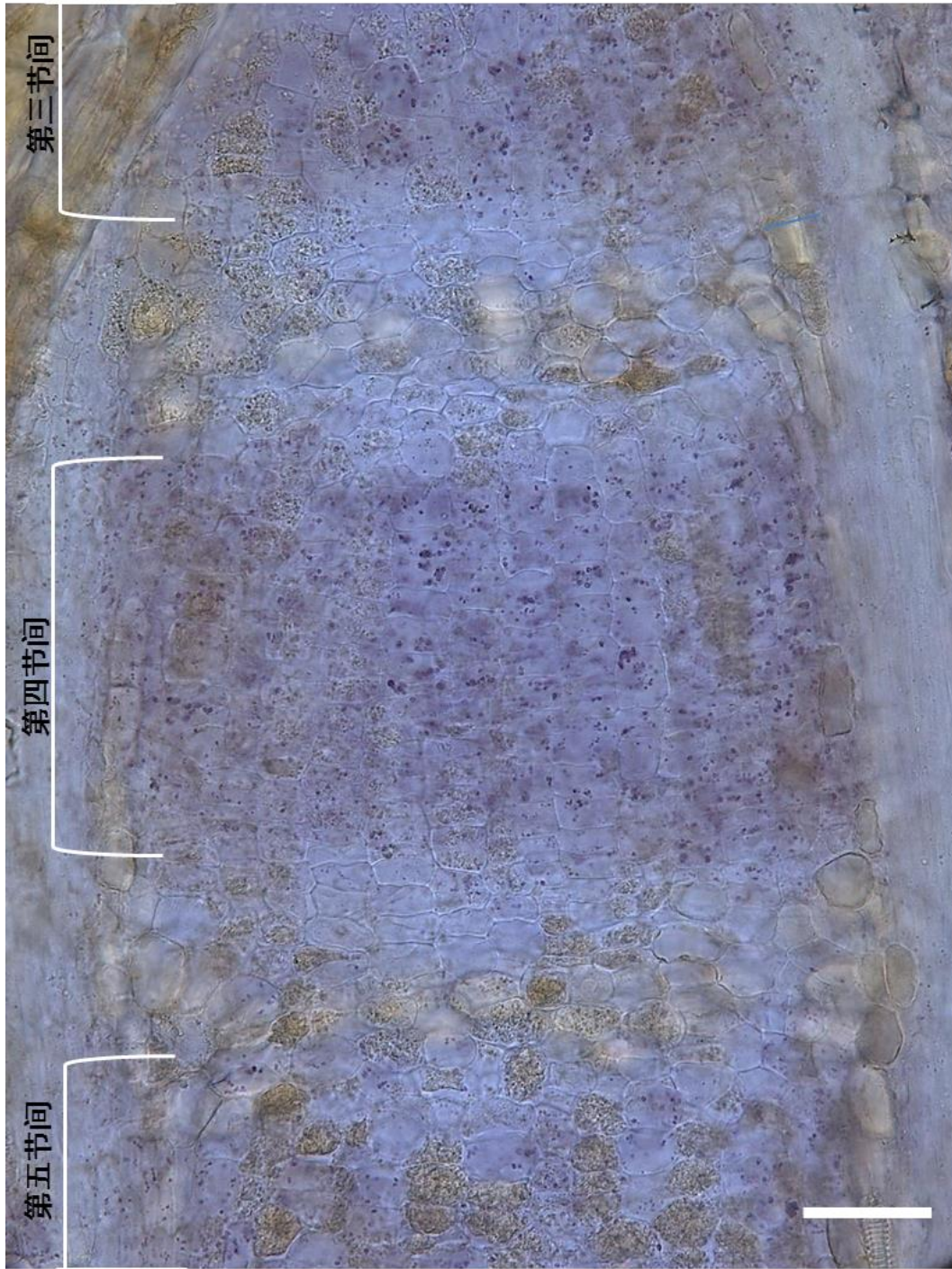


图 13. 爬山虎顶芽纵切片 KI-I2 染色显示茎顶端分生组织及其下方第三、第四、第五节间细胞也含有淀粉体。图中比例尺为 50 μm 。

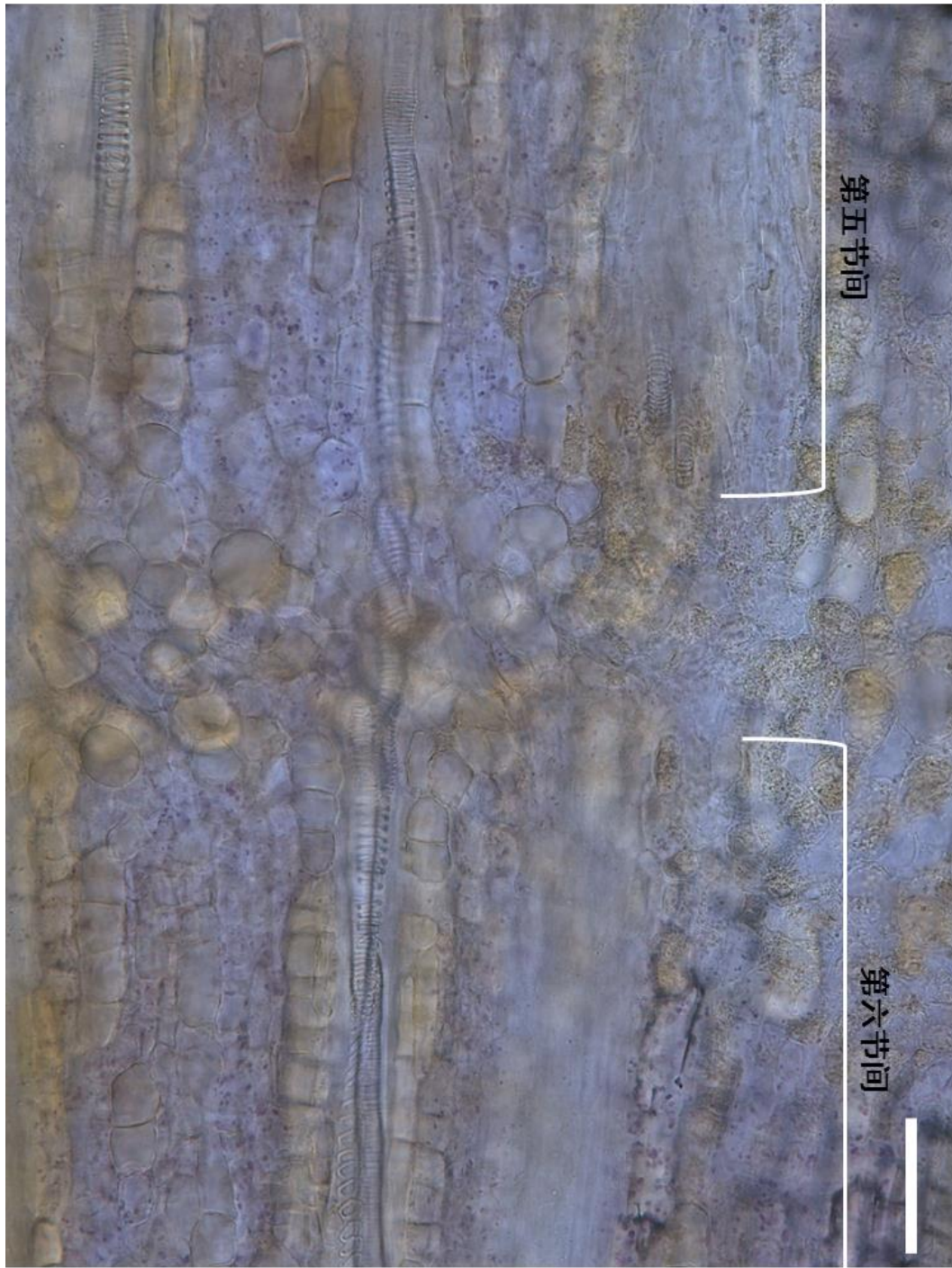


图 14. 爬山虎顶芽纵切片 KI-I2 染色显示茎顶端分生组织及其下方第五节间、靠近第五节的第六节间细胞也含有淀粉体。图中比例尺为 50 μm 。

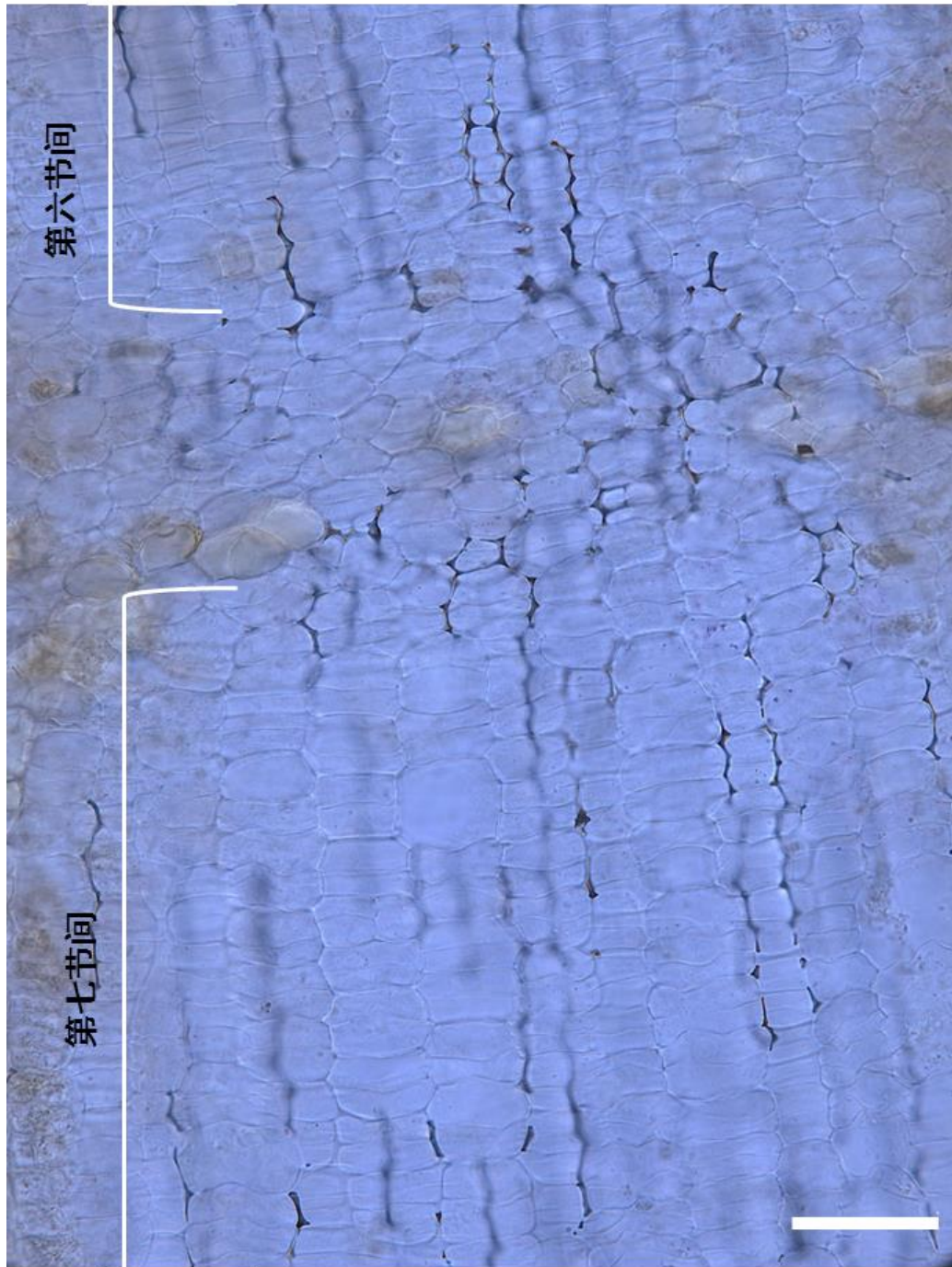


图 15. 爬山虎顶芽纵切片 KI-I2 染色显示茎顶端分生组织及其下方靠近第七节间的第六节间、第七节间细胞没有淀粉体。图中比例尺为 50 μm 。



图 16. 爬山虎顶芽的顶端分生组织和第 1-4 节节间是顶端向地性必需的，第 6-8 节节间是非必需的。A. 去除顶芽第 1-3 节后向地性减弱，但仍然具有向地性。B. 去除顶芽第 1-5 节后顶端向地性消失。

3.7 爬山虎贴墙攀爬的形态建成机制

顶芽在向地性和向光性的作用下可能导致顶端弯钩内外侧的震荡生长。为检验此假说，实验中测量标记了的顶芽和弯钩基部之间的

距离以测定弯钩内外侧的生长速率（图 17A）。结果显示，以一个小时为周期观测的顶端弯钩内外侧生长速度都是非线性的，并且都表现出 1 个小时生长快，1 个小时生长慢的快-慢震荡生长周期（图 17B）。有意思的是，弯钩内外侧生长每 2 个小时达到一次平衡（图 17B）。这说明向地性和向光性的作用两者可以使茎的内外侧生长达到平衡，在弯钩靠近墙的转弯处实现垂直向上的生长。

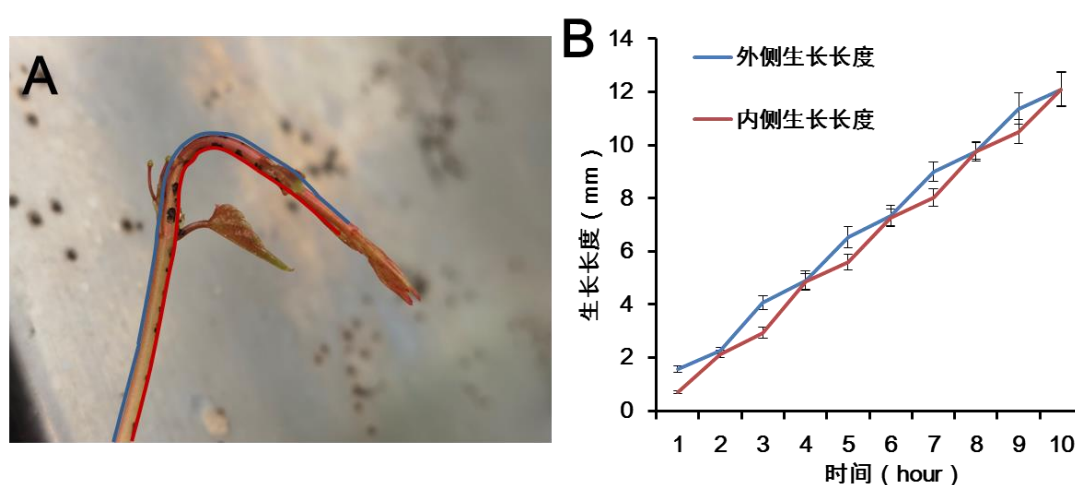


图 17. 爬山虎顶端内外侧的生长呈现周期性的震荡。A. 利用墨水标记测量爬山虎顶端生长速度的示意图。B. 爬山虎顶端内外侧每个小时的生长速度曲线。

结合所有的实验证据，可以构建一个爬山虎沿墙壁生长的生长模型（图 18）。爬山虎顶芽的向光性使得靠近墙壁一面的茎细胞伸长，进而形成顶端向偏离墙壁的外侧方向生长。而顶芽的向地性使得靠近墙壁一面的茎细胞伸长更长，最终形成了向下的弯钩。在向下的弯钩形成后，原来顶芽的背光一侧反过来变成了向光的一侧，从而顶芽的向光性也反过来促进远离墙壁一侧，也就是弯钩内侧的茎细胞伸长，使得顶芽向上翘起。这个过程中顶芽的向地性的作用方向开始与向光性相反，仍然使得靠近墙壁一侧，也就是弯钩外侧的茎细胞伸长。这

样，向地性和向光性的互相作用就可以保证贴靠墙壁的茎等速率的向上生长。此外，弯钩后方茎的负向地性进一步保障了茎的贴壁向上生长，然后再经过茎卷须吸盘的吸附，就可以在各种角度的墙壁贴壁生长和附着。

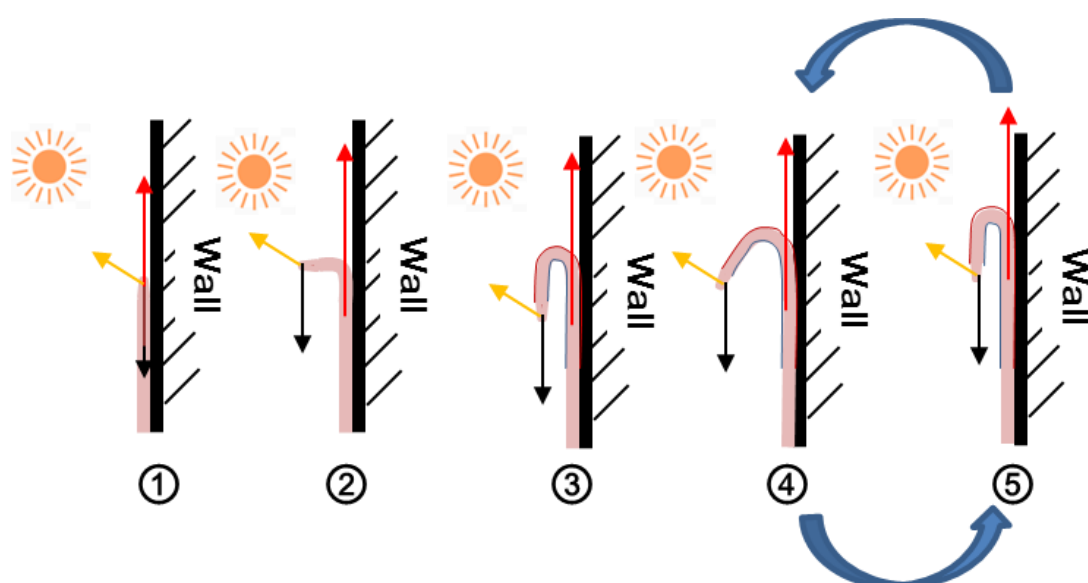


图 18. 爬山虎顶端在向地性和向光性的双重作用下，实现攀援墙壁的模型。正常生长的顶端，在顶芽向光性（黄色箭头）的作用下，顶端向背离墙壁的方向弯曲，然后在顶芽向地性（黑色箭头）的作用下向下弯曲，形成弯钩。此后，向光性和向地性相互博弈作用下，由于生长惯性，形成了爬山虎顶端内外侧震荡生长，形成茎向上的平衡生长。最后，顶端弯钩下方的茎在负向地性（红色箭头）的作用下，进一步保证茎的直立向上，实现沿墙壁生长的形态建成模式。

4.讨论

爬山虎不仅仅只是优良的景观植物和绿化植物，它同时也蕴藏着许多具有深度的生物学科学问题（Hellebaut et al., 2022；付彦荣等，2006；张毅功等，2005）。对于爬山虎茎卷须吸盘的研究不仅部分解释了爬山虎攀爬的秘密，同时能够促进科技的创新与发展（Burriss et al., 2018；Lee et al., 2019）。而本课题中则有注意到爬山虎的沿垂直墙壁攀爬的现象背后还未有被揭示的机制。

从理论上说，绝大部分植物都需要光合作用，因此为了使光合作

用最大化，原则上都应该进化出向着光源方向生长的特性，即向光性。然而这对于爬墙植物而言似乎存在一个悖论，因为如果它们具有向阳性，必然导致它们向远离墙面的方向生长，进而导致它们攀爬的工具，如爬山虎的卷须吸盘，无法接触墙面而附着在墙壁上生长。这显然又对这类植物更快更好地接触到阳光是不利的。

本研究从这个悖论出发，细致地观察了爬山虎顶端的形态特征，发现了爬山虎不同于普通植物的顶端特征，如巨大而扁平的顶芽、超前发育的巨大顶芽托叶、顶端弯钩等等（图 2；图 9）。并通过一系列实验和观察证实，爬山虎顶芽确实具有向光性，可以引导爬山虎顶端远离墙面（图 4；图 5）。但爬山虎顶芽同时也具有以前从未被注意到的向地性，而这种向地性引导顶芽向下弯曲，形成顶端弯钩（图 6；图 7）。顶端弯钩形成后，使得原本处于弱光的茎侧反过来暴露在强光下，而原来处于强光的茎侧进入了弱光侧。这个时候顶芽的向光性反过来使得顶芽向上折回，而它的向地性又使得它继续向下，并最终形成顶芽振荡生长的同时形成贴壁茎平衡向上的结果。这种向光性和向地性巧妙的平衡不仅避免了顶芽一直朝着远离墙壁的方向生长而导致不能向上攀爬，同时对于幼嫩的顶芽也是一种保护，使得攀爬前方遇到障碍物时（这在植物自然生存环境下，如山体，可能是无法避免的）不至于损害这个至关重要但容易受伤的部位。

本研究发现顶芽托叶、顶端分生组织以及顶端分生组织之后的第 1-5 节节间都具有含有大量淀粉粒的细胞，这些细胞可能在爬山虎顶芽向地性过程中起到感受重力的平衡细胞的作用。然而必须指明一点，

虽然顶芽托叶发育特殊，形态巨大，其保卫细胞也富含淀粉体且巨大，但它们是否就是感受重力的器官还是有待进一步确认。主要的原因就是保卫细胞含有淀粉体是很多植物都具有的现象(Santelia and Lunn, 2017)，以及如果以保卫细胞作为平衡细胞可能会给重力的信号传递带来困难。相比而言，顶端分生组织以及还未充分分化的茎节间细胞可能在爬山虎顶芽的重力感受方面起到更为直接的作用。当然，更有可能的是两者都能起到重力感受的作用。所有这些猜测都值得开展进一步的研究。

植物的根的向地性和茎秆的负向地性早在数百年前就已经被注意到，并且得到了详细的研究，目前对于它们的理解也非常深入，但茎尖的向地性还从没有见到过报导。本研究发现的顶芽向地性对于深入理解重力对于植物形态的塑造不仅提供了新的视角和认识，同时对于理解植物重力响应机制的进化也可能会产生新的影响。目前研究中还只观察到爬山虎一种植物具有这种现象，其他攀爬植物是否具有类似的机制还需要深入的研究。不过植物地上器官的向地性可能并非是孤例，例如垂柳的枝条、花生的子房都是向下生长，它们很有可能也具有类似的向地性响应机制，如果与爬山虎顶芽不完全一致的话。这些问题值得我们进一步的探索。

5.参考文献

- Blancaflor EB, Fasano JM, Gilroy S.** (1998) Mapping the functional roles of cap cells in the response of *Arabidopsis* primary roots to gravity. *Plant Physiol.* 116: 213-222.
- Bowling AJ, Vaughn KC.** (2009) Gelatinous fibers are widespread in coiling tendrils and climbing vines. *Am J Bot.* 96:719–727.
- Boysen-Jensen P.** (1911) La transmission de l'irritation phototropique dans l'avena. *Bull. Acad. R. Sci. Lett.* 3:1–24.
- Briggs WR** (2014) Phototropism: Some History, Some Puzzles, and a Look Ahead. *Plant Physiol.* 164:13-23
- Burris JN, Lenaghan SC, Stewart CN.** (2018) Climbing plants: attachment adaptations and bioinspired innovations. *Plant Cell Rep.* 37:565–574.
- Cholodny N.** (1927) Wuchshormone und tropismem bei den planzen. *Biol. Zentralbl.* 47:604–626.
- Christie JM, Reymond P, Powell GK.** (1998) *Arabidopsis* NPH1: A flavoprotein with the properties of a photoreceptor for phototropism. *Science* 282:1698-1701
- Darwin C** (1881) *The Power of Movement in Plants.* Da Capo Press, New York (Reprint Edition, 1966)
- Fujihira K, Kurata T, Watahiki MK, Karahara I, Yamamoto KT.** (2000) An agravitropic mutant of *Arabidopsis*, endodermal-amyloplast less 1, that lacks amyloplasts in hypocotyl endodermal cell layer. *Plant & Cell Physiol.* 41:1193-1199.
- Fukaki H, Wysocka-Diller J, Kato T, Fujisawa H, Benfey PN, Tasaka M.** (1998) Genetic evidence that the endodermis is essential for shoot gravitropism in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J.* 14: 425-430.
- Hart JW.** (1990) *Plant tropism and other growth movements.* London, UK: Unwin Hyman.
- Hellebaut A, Boisson S, Mahy G.** (2022) Do plant traits help to design green walls for urban air pollution control? A short review of scientific evidences and knowledge gaps. *Environ Sci Pollut Res Int.* 29:81210-81221.
- Huala E, Oeller PW, Liscum E et al.** (1997) *Arabidopsis* NPH1: A protein kinase with a putative redox -sensing domain. *Science* 278:2120-2123.
- Kim I (2014) Structural changes of adhesive discs during attachment of Boston Ivy. *Appl Microscopy.* 14:111–116.
- Lee C, Choi SE, Kim JW, Lee SY.** (2019) Boston Ivy Disk-Inspired Pressure-Mediated Adhesive Film Patches. *Small.* 16:e1904282
- Morita MT, Tasaka Masao.** (2004) Gravity sensing and signaling. *Curr Opin Plant Biol.* 7:712-718.
- Motchoulski A, Liscum E.** (1999) *Arabidopsis* NPH3: A NPH1 photoreceptor-interacting protein essential for phototropism. *Science* 286:961-964.
- Nishimura T, Mori S, Shikata H et al.** (2023) Cell polarity linked to gravity sensing is generated by LZ1 translocation from statoliths to the plasma membrane. *Science.* 381:1006-1010.
- Santelia D, Lunn JE.** (2017) Transitory Starch Metabolism in Guard Cells: Unique Features for a Unique Function. *Plant Physiol.* 174:539-549.

- Tsugeki R, Fedoroff NV.** (1999) Genetic ablation of root cap cells in Arabidopsis. *PNAS*. 96: 1294-12946.
- Wang JW, Wang LJ, Mao YB, Cai WJ, Xue HW, Chen XY.** (2005) Control of root capformation by microRNA-targeted auxin responsefactors in Arabidopsis. *Plant Cell* 17: 2204-2216.
- Went FW.** (1926) On growth accelerating substances in the coleoptile of Avena sativa. *Proc. K. Akad. Wet.* 30:10-19.
- 付彦荣, 孙振元, 赵梁军。(2006) 爬山虎属植物资源及其园林应用。《北京园林》。1: 20-24.
- 李睿, 金平斌, 钟章城。(2001) 攀援植物的行为及其适应方式和原则。《浙江大学学报(理学版)》。28: 698-703.
- 张毅功, 陆诗雷, 孙振元, 刘颖。爬山虎属植物利用研究。(2005)《资源科学》。5:141-145.

6.致谢

本论文的选题来源于我对于爬山虎的观察、好奇和思考。在研究开展的过程中，得益于中国科学院分子植物科学卓越创新中心的徐麟研究员和上海中学国际部廖辉老师给予了思路和方向上的指导。感谢中国科学院分子植物科学卓越创新中心的郑慧琼老师、清华大学陈浩东教授给予了淀粉粒染色技术的指导。感谢中国科学院分子植物科学卓越创新中心田赢奇老师在振动切片和显微镜观察方面给予的指导。感谢我的父母一直以来对我在生物学研究方面兴趣的鼓励和支持，也感谢他们对于我在研究材料和试剂方面的资助，以及在家中构建温室的支持。感谢廖辉老师和我的爸爸在我写作本文时给予的指导和帮助。感谢丘成桐中学生生物科学奖生物赛事及各位评审老师给予我这个学习的机会。

-----晁楚言

参赛选手简历：

晁楚言，男，2007年11月27日出生于美国印第安纳州西拉法叶，初中及现在一直就读于上海中学国际部。从小爱好科学研究，获得中国少科院“预备小院士”、“雏鹰杯”科创达人挑战赛二等奖、浙江省“科学玩家”挑战赛荣获“十佳科学玩家”称号、“中国学生好问题”大赛三等奖、上海市青少年科技创新大赛二三等奖共3次、第二届上海市青少年“碳”究环保创意项目征集活动二等奖、“上中杯”徐汇区青少年科技论坛二等奖2次。获得国家发明专利1项，计算机软件著作权1项。

辅导教师简历:

徐麟，博士，研究员，国家杰出青年基金获得者，专长于植物发育生物学和细胞生物学，主要研究方向为综合利用细胞生物学和分子遗传学研究植物器官再生和干细胞命运转换，相关研究结果在 *Nature Plants*、*Molecular Biology and Evolution*、*Current Opinion in Plant Biology* 等国际顶级期刊上发表。现任中国科学院分子植物科学卓越创新中心课题组组长，博士生导师。本科、硕士毕业于上海交通大学，博士毕业于法国斯特拉斯堡第一大学。获得国家杰出青年基金、优秀青年科学基金、中国科学院青年创新促进会优秀会员、中国植物生理与分子生物学学会第二届卫志明青年创新奖、“中科院上海分院系统杰出青年科技创新人才”称号等荣誉。

廖辉，上海中学国际部高中部生物老师，有多年生物教学和辅导学生参加科技比赛的经验，指导学生多次在生物方面获得国际、国内大赛奖项。