

植物、化学药剂和生长

[美] F. C. 斯图尔德 A. D. 克里科里安 著

科学出版社

植物、化学药剂和生长

[美] F. C. 斯图尔德 A. D. 克里科里安 著

郭季芳 邵莉楣 陶国清 陈维伦 译

祝宗岭 校

科学出版社

1978

内 容 简 介

这是一本简明的基础理论读物,是说明植物生长调节物质与植物生长的关系。书的主要内容是介绍那些天然的和人工合成的生长调节剂的生物学意义、植物细胞的全能性和这些药剂的调节作用、植物生长调节剂的研究历史和理论进展状况、静止细胞的生长诱导、植物中的生长调节系统、游离细胞系统中的生长调节效应和形态建成、与生长调节剂相类似的药剂、生长调节物质的主要作用、植物激素在植物体运输时的远距离作用、植物激素与动物激素的异同、生长调节剂和肿瘤的关系、有关植物激素的化学药剂在农业的滥用问题、以及关于生长调节剂的机理与遗传基因的关系等,而且都作了简明的叙述。此书可作为农业科学工作者与生物科学工作者的参考资料。

F. C. Steward and A. D. Krikorian
PLANTS, CHEMICALS AND GROWTH
Academic Press, New York, 1971

植物、化学药剂和生长

[美] F. C. 斯图尔德 A. D. 克里科里安 著
郭季芳 邵莉楣 陶国清 陈维伦 译
祝宗岭 校

科学出版社出版

北京朝阳门内大街137号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

1978年7月第 一 版 开本: 787×1092 1/16
1978年7月第一次印刷 印张: 10 1/2
印数: 0001—12,150 字数: 239,000

统一书号: 13031·771

本社书号: 1101·13—8

定价: 1.30 元

序

本书原来想以最初定名的《植物生长调节剂》这个一般性主题写成一本简明的技术性论文。然而,也许因为我们的目的是介绍这方面的有关原理,而不是写成另一本摘要来叙述调节植物生长的那些化学物质以及详述所调节的生长事实,所以这本书超出了原来的体裁。这样,本书的内容就比较广泛,我们希望它对于学生、教师、研究工作者和农学家等各方面的读者都将是有裨益的。

但是我们仍然决定要限制本书的篇幅,因为我们认为,人们不必通过认识每一种植物生长调节剂的各个细节,才能对它有一个全面的认识。这是因为生长调节剂的真相似乎是存在于它们同植物反应系统的所有其它基本特性的相互作用中。

我们不作什么辩解,便按照我们自己的方式来论述这个问题,这是因为我们认为人们对于植物生长调节剂与动物激素之间推测的相似性已经作了过多的论述。此外,植物毕竟不是动物,而对于植物的特殊性方面所作过的论述又太少了。任何一个仔细研究有机体的人都不会不注意到高等植物和动物的结构和生长的方式是很不相同的。因此,它们生长可被调节(无论是内源或外源)的方式有所不同,这是可以预料的,是不足为奇的。

最近使用化学制剂(无论它们是天然存在的还是人工合成的)来有意识地影响植物以改变它们的生长方式,这给了生物学家一种新的强有力的手段来阐明许多生长和发育问题,虽然它也被用于解决有益的以及某些不正义的目的。鉴于以上种种原因,研究生物学的学生或农学家,甚至一般的读者,都应该更多地了解化学生长调节物质在植物中的作用;对于那些赞成合成和应用调节物质的人更是如此。如果这本简明的读物能够对认识一个很艰难的问题提供一个新的人手点,那末我们的努力就是值得的了。

F. C. 斯图尔德

A. D. 克里科里安

目 录

序	i
绪论	1
1. 某些化学调节剂: 某些生物学反应	2
2. 细胞的全能性和它们的外源调节	8
2.1 “分工”	8
2.2 细胞生长和细胞分裂	10
2.3 细胞周期	13
2.4 细胞的个体发育	15
2.5 生长区	15
3. 生长调节物质的历史和现状概念	19
3.1 问题的由来	19
3.2 名词学的问题	26
3.3 生长素	29
3.4 细胞激动素	29
3.5 赤霉素	30
4. 静止细胞中生长的诱导	32
4.1 成熟细胞中生长的开始	33
4.2 生物鉴定法	34
4.3 生长刺激物质的天然来源	41
5. 几种生长调节系统	44
5.1 相生作用与相互作用	44
5.2 细胞在它们环境中的反应: “生化生态学”	50
6. 游离细胞系统中的生长调节效应: 形态建成	52
6.1 培养的细胞与组织的结构化的和非结构化的发育	52
6.2 非结构化系统的化学控制: 质疑	56
7. 具有生物活性的化合物的范围	59
7.1 吲哚类化合物	59
7.2 腺苷衍生物	60
7.3 萜烯及萜类化合物	62
7.4 “脱落素”或“休眠素”	68
7.5 其它的萜烯	70
7.6 内酯	70
7.7 氨基甲酸酯及其衍生物	70
7.8 取代脲类	71
7.9 三氮杂苯化合物	72
7.10 胍类衍生物	72

1103370

• iii •

7.11 季铵型化合物	72
7.12 磷类	73
7.13 酚类	73
7.14 己糖醇类	75
7.15 氨基酸和肽类	75
7.16 生物碱	76
7.17 糖苷类	77
7.18 乙烯及释放乙烯的制剂	78
7.19 苯酞类	79
7.20 烷酯类	79
7.21 脂肪族醇	80
7.22 醛类	80
7.23 其它类化合物	80
8. 生长调节物质在做什么?	83
一般的探讨	83
• 8.1 控制生长和控制代谢的关系	85
8.2 胚胎学上的控制作用: 植物和动物对比	87
8.3 刺激和反应: 表现的水平	87
8.4 细胞的分室作用和集成作用	88
专门的探讨	89
8.5 腺苷化合物的作用	90
8.6 tRNA 中的腺苷细胞激动素	90
8.7 关于异戊烯部分	95
8.8 腺苷细胞激动素的前景	96
9. 生长调节作用的概念和解说	102
9.1 “植物激素”和“远距离作用”	102
9.2 作用部位的介绍	104
作用机理	106
9.3 关于细胞壁在生长调节中的概念	106
9.4 关于生长素和乙烯的概念	108
9.5 关于蛋白质和核酸的概念	110
9.6 关于光和光敏素的概念	114
10. 展望和问题	117
10.1 系统的复杂性: 它的多元反应	118
10.2 生长调节剂和肿瘤问题	121
10.3 影响植物生长的化学药剂: 它们的使用和滥用	123
10.4 结论	128
参考文献	130
索引	155

绪 论

本书所写的是关于化学药剂和植物;也包括生长的问题。既然它涉及到植物,所以应该能引起人们的兴趣。在西方工业化的社会里,人们对播种、收获和作物栽培等问题越来越疏远了;然而人们仍然像过去一样依赖植物来作为食物,并越来越依靠植物来净化空气,因为空气不仅在自然界的正常平衡中“被动物呼吸所毒化”,而且现在正被工业废物和作为能源的矿物燃料(石油、煤等)人为地污染。

在任何一项关于生长的研究工作中,都会遇到当代的基本生物学问题。尽管当前又再度掀起了关于即将在试管中制造出新生命的喧嚷,但生长仍没有重新创始。生物化学家可以巧妙地制造出复杂的分子和物质,如称为基因物质的合成,但生命需要分子的高度组织化,在这种高度组织化的情况下,这些分子的功能远远超过了任何预期的设想。至今,还没有化学方面简单的代替办法能像细胞那样,通过利用环境中简单的零散分子来制造出如此复杂的结构而进行生长。虽然我们现在还不清楚细胞、器官和有机体为什么生长,但是对于它们怎样遗传这个特性的细节确实知道得越来越多了。我们也很容易观察到它们是怎样生长的,这时它们把土壤和大气中的零散分子转变成为形态和功能。

在复杂的植物体的各部分之间的“分工”中,我们知道生长是由天然“生长调节物质”在内部调节的。这些物质不是植物结构的一部分,而是专门起调节作用的。我们也可以用植物从来没有接触过的各种各样的化学物质来干扰植物正常生长过程,改变它们的习性,控制病虫害和大大提高对人类有用的产物的产量。目前,生长调节剂的应用越来越标准化,并处于农业大规模生产的时代,人们需要不断地考虑到个别细胞和器官,从而了解植物个体是如何反应的,并且,更甚于此的是,去追踪作用分子一直到它们作用的最终部位。

无论是由于天然调节控制生长和发育的奇迹,还是由于滥用化肥、除草剂和杀虫剂所带来的危害,植物生长的化学控制吸引着人们的注意,并对于人类有着重大意义。

(陈维伦译)

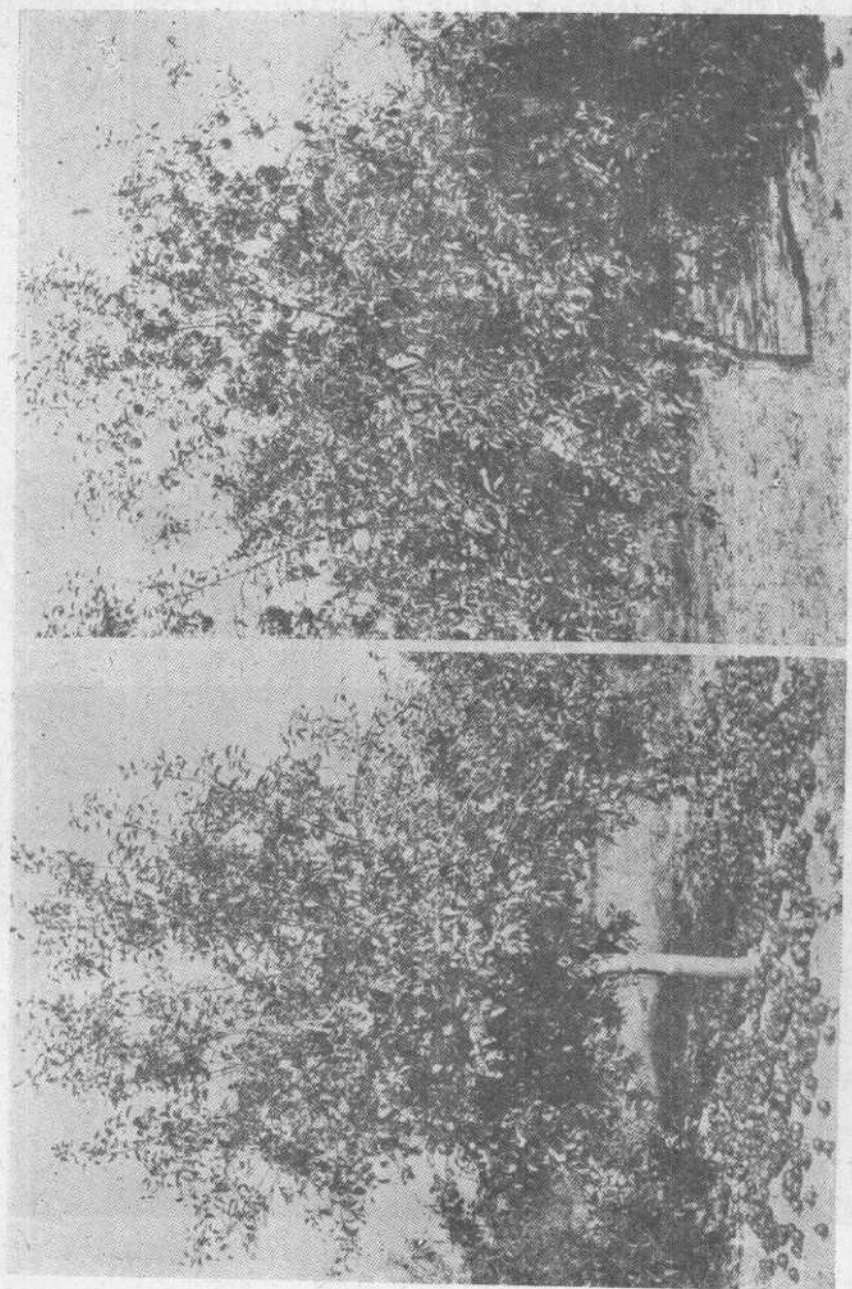


图 1.2 用苯乙酸防止苹果的脱落 左: 没有喷药的树; 右: 喷药的树(照片由美国农业部提供)

前,就对“生长和形态”的规律性和不正常现象提出过恰当的论述。人们只要看一下如下的演变,即从 Goethe (1952) 的外形描述形态学,通过 Sachs 依据当时的物理化学水平 (Sachs, 1887) 所尝试作的因果关系的解释,这导致 Goebel 对发育问题更令人难忘的实验探讨[见他的 *Einleitung in die Experimentelle Morphologie der Pflanzen* (1908)],就可以看到事情的进展。但是尽管在这些比较老的工作中对形态变化做了很细心的观察和常常是明确的叙述,但他们缺乏一些化学技术,这些技术已产生了现代丰富和详尽的、然而时常是不调和的观察结果。

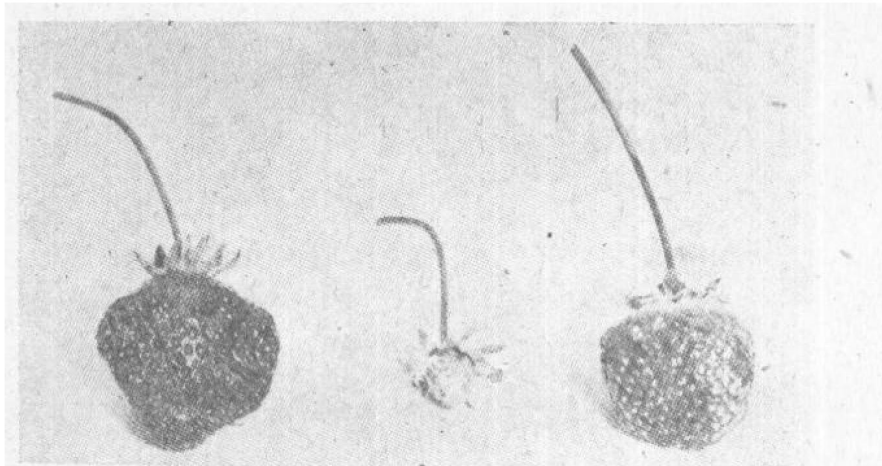


图 1.3 萘乙酸诱导草莓的单性结实 左: 正常对照; 中: 羊毛脂处理的已去除瘦果的草莓; 右: 羊毛脂加萘乙酸 (100ppm) 除去瘦果后 (照片由 Dr. J. P. Nitsch, C.N.R.S., Gif-Sur- Yvette 提供; Nitsch, 1950)

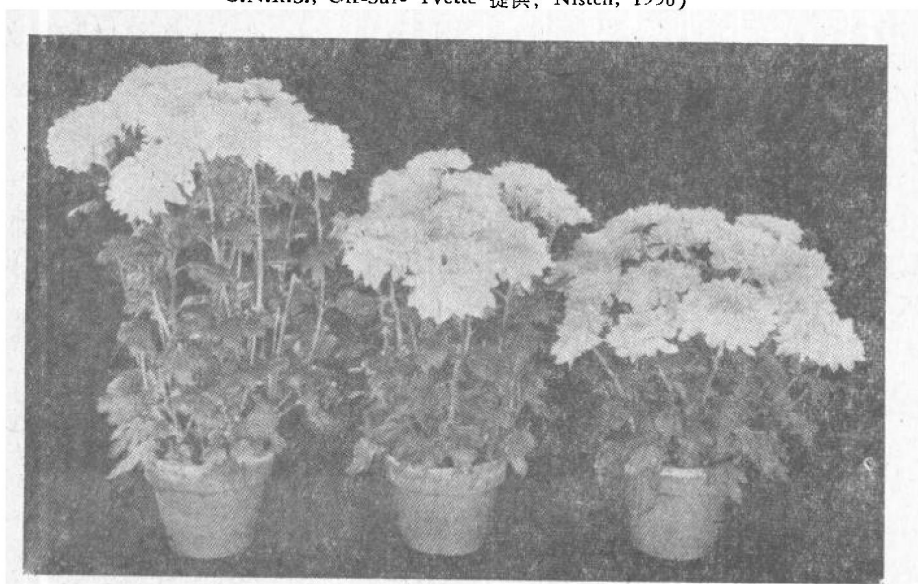


图 1.4 使用 B-9 或阿拉尔 (Alar) 使菊花茎矮化 左: 对照植株; 中: 植株喷以 2,500 ppm B-9; 右: 植株喷 5,000 ppm B-9 (照片由美国农业部提供)

现在的学生面临着名目繁多的反应。这里包括各种向性 (向光性和向地性; Curry, 1969; Audus, 1969) 和向药性; 感性反应 (Ball, 1969); 生长和发育中的节奏现象 (Bünning, 1967; Cumming 和 Wanger, 1968; Hamner, 1963; Wilkins, 1969); 由于细胞分裂和扩张

所引起的器官的生长,侧生器官的发生和叶序的问题 (Richards 和 Schwabe, 1969); 开花的诱导 (Lang, 1965) 和像芽、块茎、鳞茎等多年生营养器官的形成 (Gregory, 1965; Vegis, 1964; Wareing, 1969a); 如形成层活动中生长的周期性; 光 (Hillman, 1967, 1969; Mohr, 1969) 和温度对于生长和形态 (Chouard, 1960; Hartsema, 1961; Picard, 1968) 的调节效应; 影响营养生长、开花 (Evans, 1969a), 性别(见 Dzhaparidze, 1967; Heslop-Harrison, 1956, 1964) 和结果之间的平衡以及随后影响种子形成、休眠和萌发的许多因素 (Mayer 和 Poljakoff-Mayber, 1963; Nikolaeva, 1969)。而且除了以上列举的正常发育形式所引出的问题之外,还从畸形或异常的发育中提出了另一些问题,如和共生固氮有关的根瘤 (Raggio 和 Raggio, 1962); 由于暴露于不适当的温度 (Hartsema, 1961; Luyten 等, 1926) (图 1-5) 所引起的茎尖的异常生长,它可以导致有规律的、但异常的叶序和某些花的一样异常的生长(如鳞茎植物的花); 最后是生长的一些病理学表现,像那些由细菌、昆虫、真菌、病毒所引起的畸胎瘤、虫瘿、“扫帚病”和肿瘤,或者甚至在某些杂种中(见 Braun, 1969a), 由于遗传的失调所引起的现象。所有这些形态发生上的反应都有着化学上的原因(见图 1.6)。

面临这种情况,存在的趋势曾是去创造符合于生物学反应的化学物质,以至现在我们有种类繁多的物质,它包括历史上很重要的生长素、赤霉素、细胞激动素、开花素、催花素、春化素、休眠素或离层素和近代更为散乱的整形素类。除了为数很多的天然生长物质之外,还有无数的也可调节植物生长和习性的人工合成的化学物质。所有这些随着生产力巨大发展的时期而出现的,但不可否认,现在也是一个很紊乱的时期。

本书所评论的实验结果主要和显花植物的生长有关。作这种选择不应忽视从其它方面的工作已获得的知识。像细菌、酵母等微生物及真菌、藻类、苔藓和蕨类植物对于研究生长及其调节的许多方面的便利之处是不言自明的,并且有关这些有机体的文献很多。用更高度组织化的显花植物进行的工作存在着它本身的特殊困难,但因为这种工作关系到对和人类及他的环境很重要的显花植物的生长,所以对它也存在着特殊的要求。

(陈维伦译)

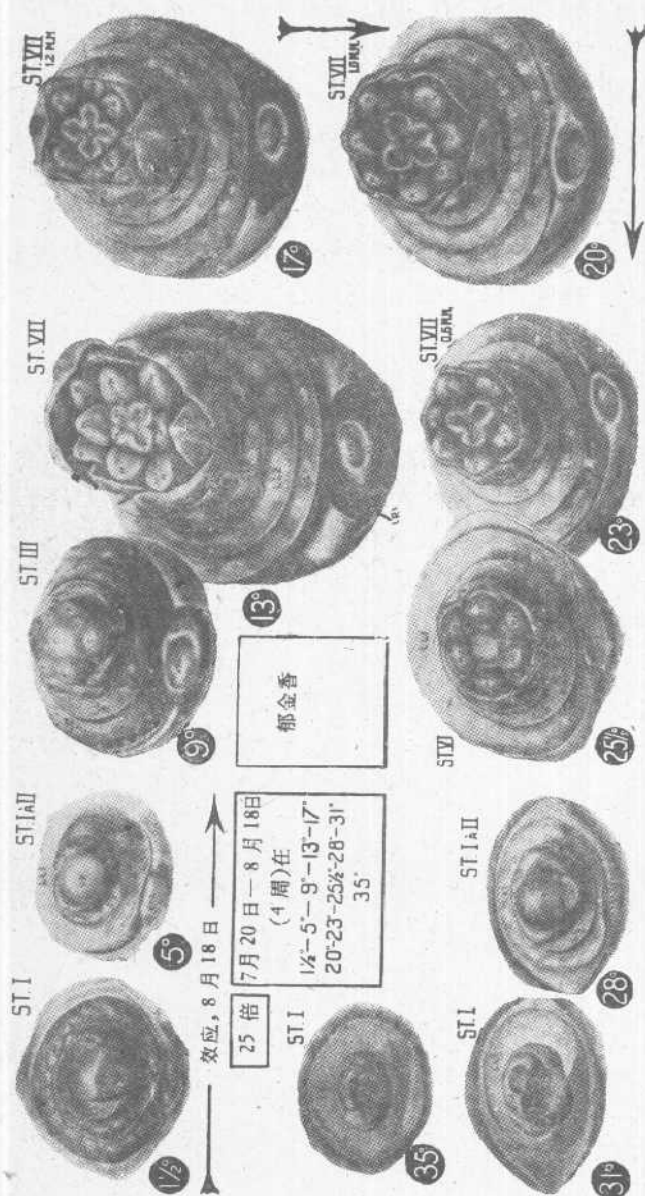


图 1.5 温度对郁金香花发育的影响 此图表示在温度从 1.5° 到 35°C 贮藏 4 周之后的顶端变化 正常花在 23—25°C 下发育; 在 9—13°C 产生异常的四数花; 在 17—20°C 形成中间类型的花; 在低温, 即 1.5°C 和高温即 31° 及 35°C, 生长点保持营养生长状态; 在 5° 和 28°C 生长点接近于花的发生; 在 9°C 只形成花瓣。这个系列强调了花的发育需要一系列不同的与温度有关的形态发生刺激因素(照片由荷兰瓦根宁根农业大学提供; Luyten 等, 1926)

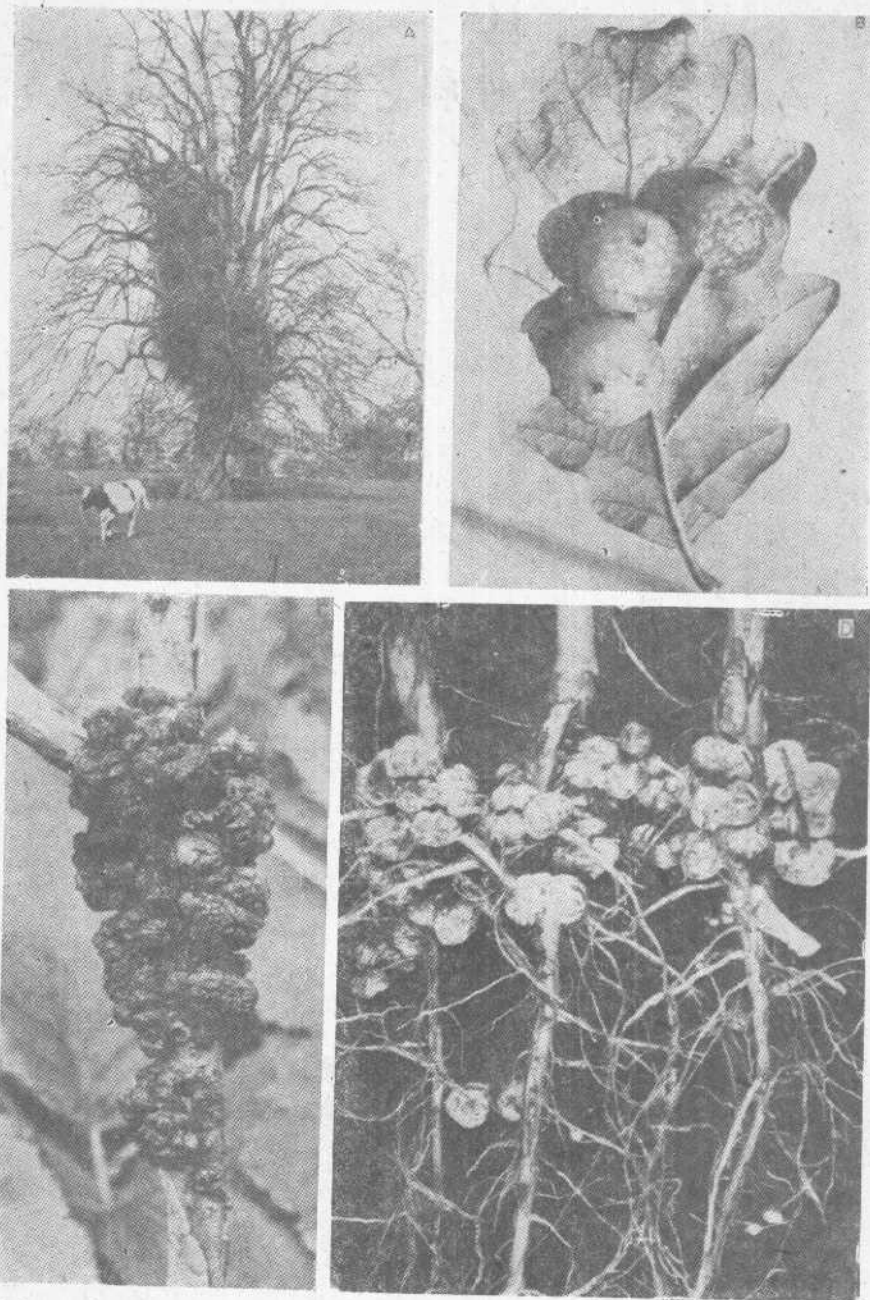


图 1.6 生长的某些异常的表现 A. 椴树 (*Tilia*) 的“扫帚病”; B. 由瘿蜂引起的栎树 (*Quercus*) 叶脉上的虫瘿; C. 由瘿虫 (gall midges) 引起的悬钩子 (*Rubus*) 的虫瘿; D. 大豆 (*Glycine max*) 的根瘤 (照片 A—C. 由 M. J. D. Hiron 提供, Darlington, 1968; D. 由美国密尔沃基的根瘤细菌固氮酶肥料 (Nitragin) 公司提供)

2. 细胞的全能性和它们的外源调节

2.1 “分 工”

开花植物化学调节的可能性需要和它的生长发育的方式联系起来考虑。像任何有性繁殖的有机体一样,开花植物的个体起源于一个单细胞——受精卵或合子(见图 2.1)。合子的核中具有固定的全部遗传信息,它的细胞质中有“机器”使之转录而起作用。没有后者,前者是无效的。在合子形成的时候,虽然它封闭在胚囊中,但它和母体无结构上的联系(图 2.2),在这个意义上可以说单细胞合子是游离的,然而它不同于单胞藻那样的自由生活的自养绿色植物的细胞,因为它不能在无机的环境中完全孤立地存在。在它具有自养能力以前,受精卵借助于一系列复杂的代谢物进行异养营养,并接受一些刺激促使它发

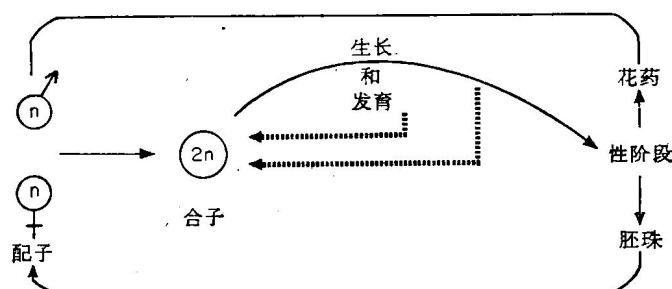


图 2.1 被子植物的生活周期

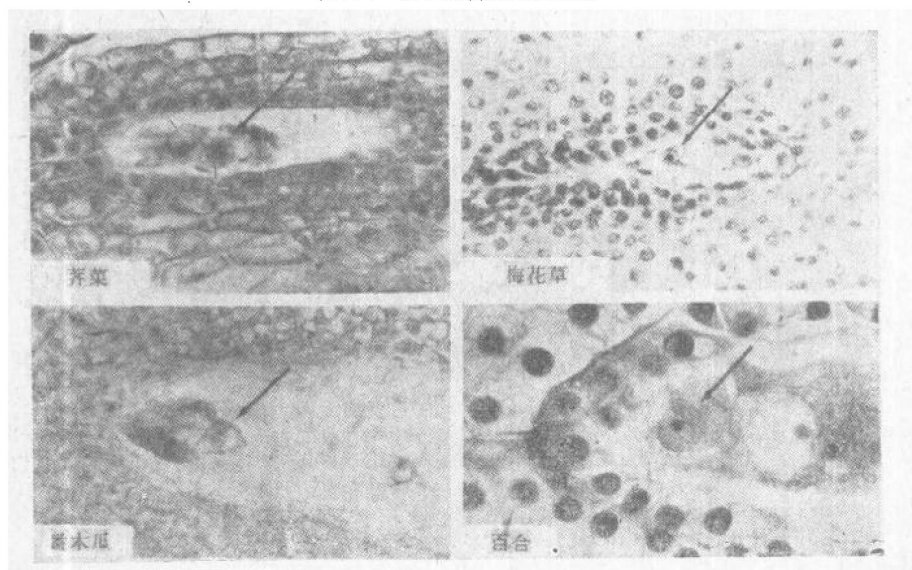


图 2.2 某些代表性的胚囊 箭头所指的是它们的合子

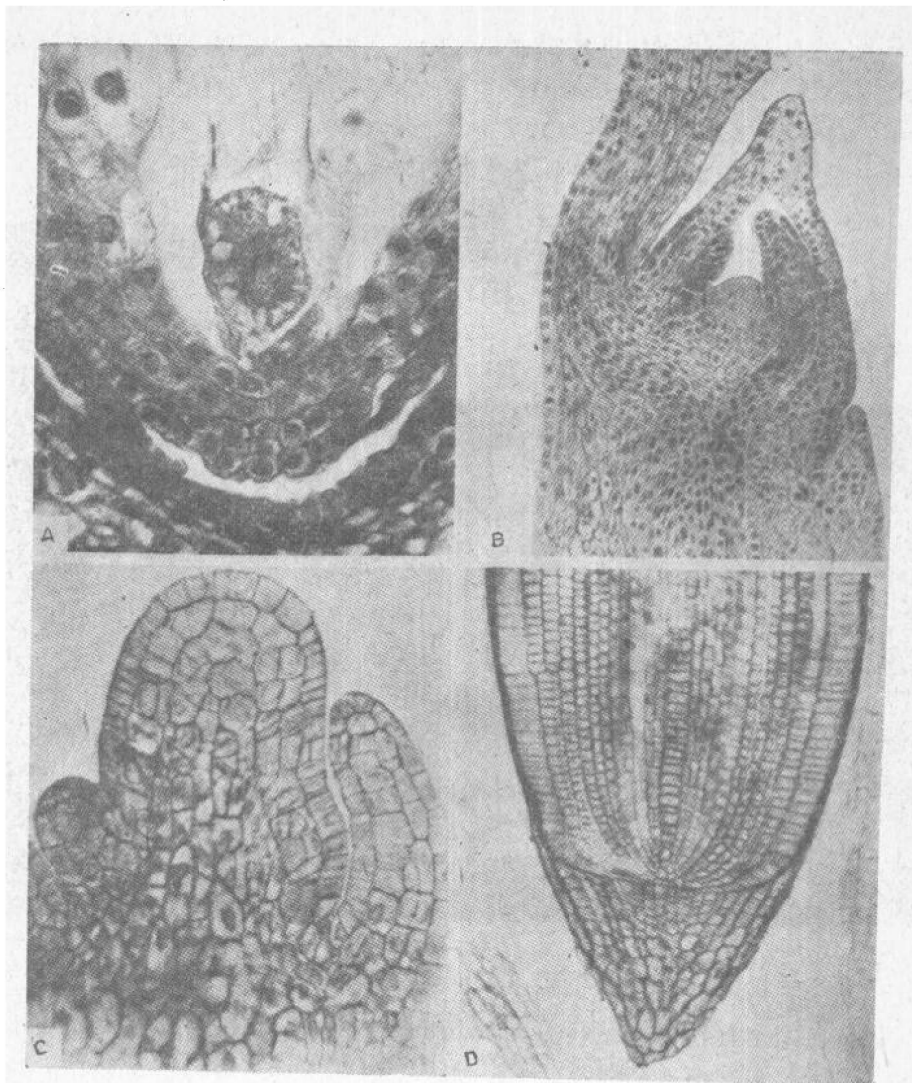


图 2.3 胚胎发育和器官形成 A. 胚囊中处于两个细胞阶段的燕麦 (*Avena*) 的原胚; B. 燕麦胚的茎尖, 叶原基包在胚芽鞘中; C. 从胚芽鞘中伸出后的茎尖; D. 初生根, 可见到根端的根冠和成带现象 (A—D. 由伊利诺斯大学 O. T. Bonnet 博士提供; Bonnet, 1961)

育成胚 (Wardlaw, 1965a)。当达到这一点时, 它的器官就表现出特殊的功能, 出现了“分工”(见图 2.3)。这种分工(或者说指定给有规定形态的专门器官的功能)发生时, 合子所接受的全部遗传信息或细胞质最终转录和使用那种信息的能力并没有不可逆地丧失。这是因为在很多情况下, 从成熟的植物器官或组织分离的已成熟的活细胞又可以像合子那样行动, 并像胚那样生长 (Halperin, 1969; Reinert, 1968; Steward 等, 1969, 1970; Torrey, 1966)。因此高等植物达到功能和形态的多样性, 更多的是通过对活细胞的排列而不是从本质上或以不可逆的方式来改变它们。高等动物器官中细胞的特化在发育中出现得比较早, 更为彻底, 并肯定更难逆转 (Davidson, 1969; Gurdon, 1968)。虽然 Gurdon 的工作证明在蛙的整个发育过程中细胞核可以保持它们的遗传能力, 还需要证明的是它们的细胞质是否保持着卵中所有固有的特性 (Gurdon, 1968)。

高等植物和温血动物明显不同的是, 高等植物的细胞所接触和利用的外界条件的变

化要大得多(见图 2.4)。温血动物中靠血液的成分,靠将体温和含水量严格控制在一个很狭窄的范围之内,以及由抗体-抗原关系表现的对“外源物质”的严密的防护方法所体现的内部环境的恒定性(称为体内平衡),在植物体内是没有可以与之比拟的。这些事实强调了植物中生长的化学调节具有很多原有的差别和甚至未揭露的可能性。

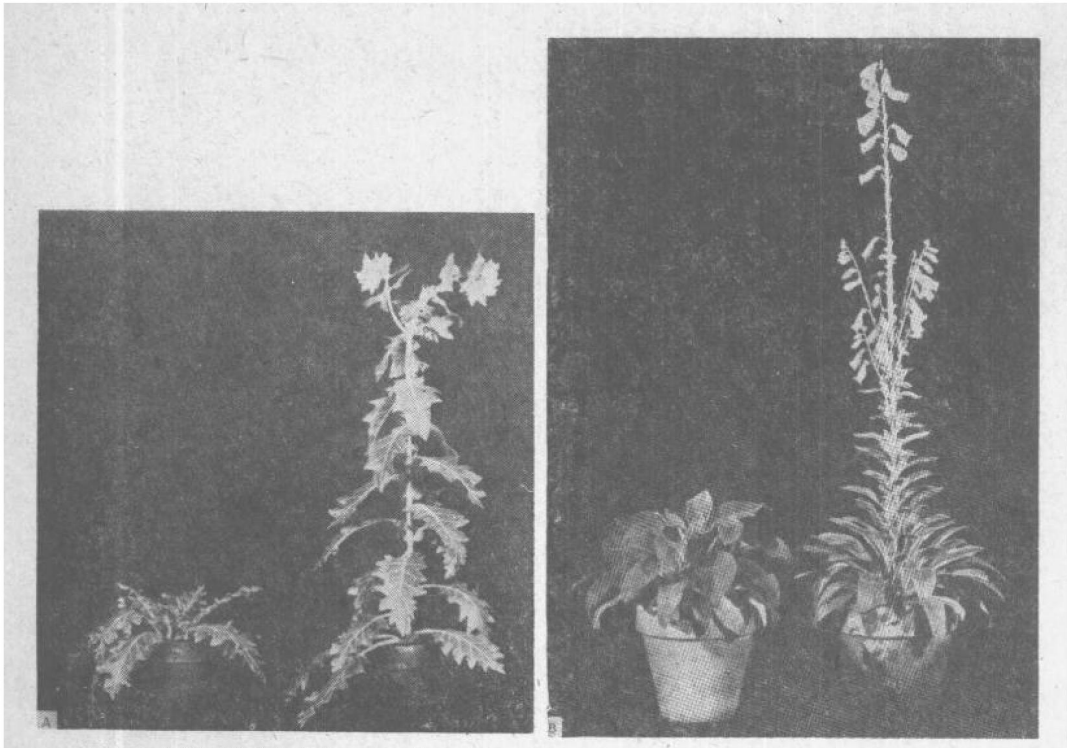


图 2.4 环境对发育的影响 A. 天仙子 (*Hyoscyamus niger*) 对光周期的反应 左: 植物培养在短日照(8 小时)下; 右: 植物培养在长日照(16 小时)下; B. 毛地黄 (*Digitalis purpurea*) 对温度和黑暗的反应。左: 植物培养在正常日照长度和暖和的温室中; 右: 植物培养在寒夜(50°F)和暖和的长日温暖条件下 (A. 照片由美国农业部提供; B. 照片由 Boyce Thompson 植物研究所提供; Arthur 和 Harvill, 1941/2)

植物体任何生活细胞通过均等分裂而保存合子遗传能力的这种固有潜力, 仍然可以在原处被外界因素所改变。这可以追溯到胚胎发生时很早就出现的极性(见 Maheshwari, 1950; Wardlaw, 1965a, 1968), 即茎和根之间形态和功能的互补性, 而且也包含正在发育的植物体中那些生长时作为初始细胞并由此形成发育器官原基的细胞所受到的限制和接受的刺激之中。因此, 生长和发育是通过控制本质上全能性细胞在原位上如何行动的那些物质和刺激所传导的“信息”的交换, 从内外进行调节的。事物的这种系统导致了天然出现的各类生长调节物质、导致了细胞对于这些物质的反应性和使用从外界起调节作用的合成类似物的可能性。

2.2 细胞生长和细胞分裂

生长的过程应当看成是由有差别的、多少可以分开的几个阶段所构成的。植物细胞通过均等分裂而增殖, 这时它们的主要细胞器发生自我复制是生长中第一个突出的阶段

或活动。某些人愿意将它说成是发育的一部分。通常继细胞分裂之后是细胞扩张,这个活动对植物说来比对动物更为典型。植物细胞使它们的内部体积增加很多,但是细胞物质按比例来说则增加很少,这是靠“将细胞质伸展成一薄层”,这样它作为自养生物可以与从中获得必要营养来源的外界环境保持有最大的接触面。于是液泡就产生了,并且当细胞获得和保持膨压还在扩张(见图 2.5)。因此,细胞分裂和细胞扩张有着十分不同的需要,



图 2.5 胡萝卜根次生韧皮部的静止细胞,可见到有空气间隙的细胞壁,很薄一层原生质和很大的中心液泡。× 6,000 (H. W. Israel 博士制)