

植物生长物质

李宗霆

Q976.38

前 言

植物生长物质种类繁多，且其对植物的生理生化以及发育的影响错综复杂，在短时期内不能做一个详尽的讨论。在我选择题材时，首先决定了两个基本原则：（一）理论与实用并重，同时把基本的研究与应用联系起来，以鼓励向这个方向发展；（二）包罗多方面的以及新的研究成果，以鼓励有新的构思。本着这两个原则，我选择了生长素做重点，做较详尽的分析与讨论，尤其是关于调节与控制，因为这可能与直接应用有关。此外，我选择植物酚类与其他几种新发现的天然存在的生长物质为题材，最后以植物生长调节剂在农业上的应用作为总结。

植物生长物质的研究应以实用为最终目标，植物生长调节剂的应用应以基本了解为依据。在植物生长素方面已经有过多年的研究，在植物酚类及其它生长物质方面，研究正待展开，但无论是在那一方面，了解都不很够，我们不但要继续进行应用方面的研究，同时要扩大视线，开拓新的领域。

李 宗 霆

一九八四年四月

0.77-11
5

目 录

生长素	(1)
(1) 发展简史	(1)
(2) 天然存在	(2)
(3) 测定方法	(2)
1、提取	(3)
2、初步纯化	(3)
3、分离	(3)
A、薄层层析	(3)
B、高效液相层析	(3)
4、鉴定	(6)
A、气液色谱法	(6)
B、荧光分光光度法	(6)
C、放射免疫法	(7)
D、颜色鉴定法	(7)
E、生物鉴定法	(7)
5、分析植物生长素的策略	(8)
(4) IAA的生物合成	(8)
1、IAA合成途径	(8)
2、IAA合成部位	(9)
3、调节	(9)
(5) 运输	(9)
1、IAA运输的极性	(9)
2、影响IAA运输的因素	(10)
3、IAA运输的抑止剂	(10)
4、生长素极性运输的假说	(11)
(6) 代谢	(11)
1、结合IAA	(11)
A、结合IAA的种类	(11)
B、结合IAA的生成速率	(13)
C、结合IAA的测定方法	(14)
D、调节	(15)
E、结合IAA在植物体内的可能作用	(20)
2、IAA的氧化	(20)
A、酶	(20)
a、鉴定和特征	(20)
b、分布	(22)

c、同工酶	(22)
B、研究方法	(25)
C、反应途径	(26)
D、调节	(29)
(7) I A A的作用机理	(36)
(8) 生长素的生理作用	(41)
(9) 人工合成的生长素	(44)
(10) 生长素在农业上的应用	(45)
1、促进植物的组织和细胞培养的生长及分化	(45)
2、促进生根	(45)
3、促进开花	(45)
4、疏果	(45)
5、促进结果和调节果实成熟	(45)
6、促进橡胶树的排胶	(45)
7、改变性别	(45)
8、延缓老化、落果与落叶	(45)
9、抑制马铃薯和洋葱发芽	(45)
(11) 展望	(45)
植物酚类	(46)
(1) 天然存在的酚类的种类及结构	(46)
(2) 酚类的生物合成和代谢	(51)
(3) 调节	(53)
(4) 酚类在植物体内的功用	(53)
1、影响I A A的代谢	(54)
2、影响乙烯的生物合成	(54)
3、影响生长	(54)
4、木质素的形成	(54)
5、防御机制	(54)
6、生态意义	(55)
7、在植物分类上的意义	(55)
新的植物生长调节剂	(56)
(1) 三十烷醇	(56)
(2) 油菜素甾体	(57)
(3) 多胺类	(58)
(4) 壳梭孢素	(62)
植物生长调节剂与农业——现况与将来	(63)
参考文献	(64)

生长素

(1) 发现简史

生长素的发现经历了三个重要阶段。

首先是在1880年，查理士·达尔文(Charles Darwin) 做了一个简单而很有意思的实验。他以 草属 (Canary grass) 植物幼苗为材料，观察到单侧照光时，幼苗有偏向光生长现象；把幼苗顶部遮住，下部进行单侧照光，植株生长正常；把幼苗下部遮住，顶部进行单侧照光，则可以看到植株的偏向光生长现象。他把幼苗的顶部切去2.5—4毫米，进行单侧照光，植株没有反应。从这些试验，他得出结论：当植物幼苗受到单侧照光，某种影响从植株顶部传送到下部，引起下部弯曲。后来的实验证明，这影响物质就是IAA。受到达尔文的试验的启示，不少研究工作者继续这一方面的试验，其中最成功的是F.W.Went。在1928年，Went把燕麦 (*Avena*) 幼苗的顶端切下来置于琼脂薄片上，经过1—4小时后，把幼苗顶端拿开，再把琼脂切成小方块，放到切去顶端的幼苗上部，结果幼苗能继续生长，与完整的幼苗一样。若把琼脂块放在幼苗的一侧胚芽鞘上，则出现弯曲生长，即由于具琼脂块的一侧比无琼脂块的一侧生长快的原因。由此证明，一种生长物质是在幼苗顶端生成，向下传递至琼脂块上，使顶端的幼苗同样具有相应的生理效应。整个实验的过程如图1所示。根据这个试验结果，Went拟定了燕麦胚芽鞘弯曲试验法。这个方法到现在仍然是最敏感的生长素生物鉴定法之一。在1934年，Kögl和Kostermans正式从酵母分离和鉴定了IAA。在1946年Haagent Smit等从未成熟的玉米种子里分离了IAA，这是在高等植物鉴定IAA的开始。

(2) 天然存在

十几年来，由于实验技术的不断完善和改进，IAA在不同植物体普遍存在得到了证实，目前大家公认IAA是高等植物的主要的天然生长素，其含量因植物种类及部位而异，下面是几个例子(表1和表2)。

IAA是植物体内天然存在的生长素，其分布主要在生长点、幼叶和幼茎等嫩组织。必

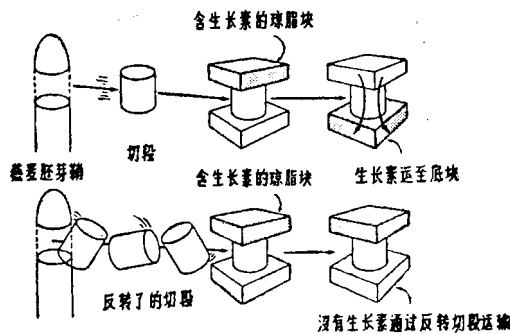


图1 Went的燕麦胚芽鞘试验证明内原生长素向下运输

须注意到结合的IAA的含量，因为结合的IAA可能是游离IAA的来源。

表1 不同植物种类IAA的含量

植物名称	IAA含量(微克/公斤鲜重)	备注
玉米地上部分	24	(Bandurski 和 Schulze)
燕麦地上部分	16	(Bandurski 和 Schulze)
烟草叶片	40—300	(Wightman)

表2 玉米幼根不同部位IAA的含量 (Rivier和Pilet 1974)

玉米根部位 (距根尖, 毫米)	IAA含量 (微克/公斤鲜重)
0—0.5 (根冠)	356
0.5—1.0 (分生组织)	180
1.0—4.0 (伸长区)	76

(3) 测定方法

1、提取:

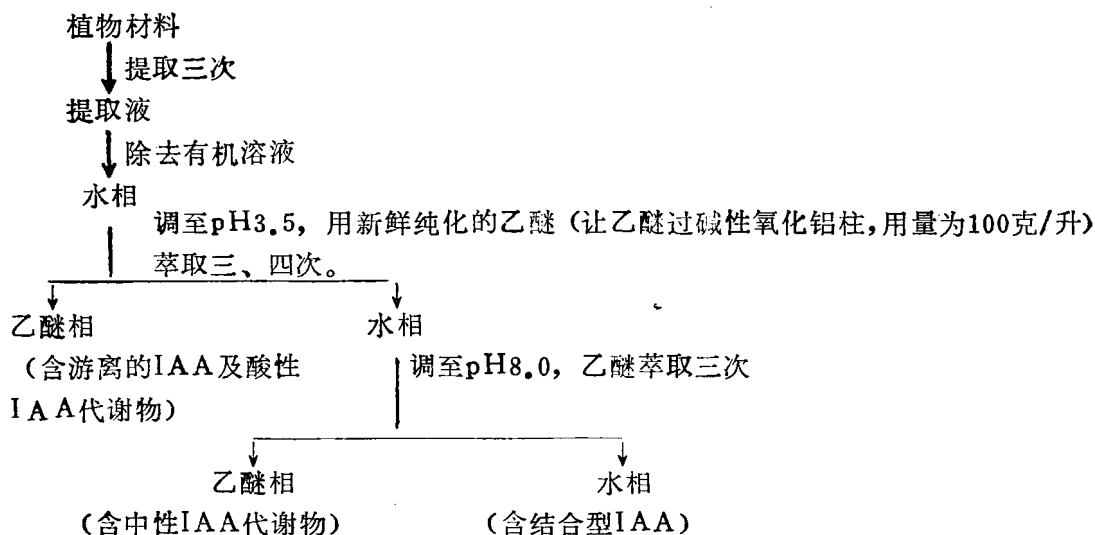
取材的部位一般选用含IAA较多的尖端组织。提取溶剂可用下述二种极性强的有机溶剂:

- ①80%甲醇水溶液
- ②50%丙酮水溶液

由于IAA极易氧化，在提取过程必须加入适当的抗氧化剂 (Antioxidant)，通常是加进0.02%的二乙基二巯基氨甲酸纳(sodium diethyldithiocarbamate, 简称DDC)。

提取要快，以减少氧化损失。

提取步骤如下：



2、初步纯化

用柱析法进行纯化。一般用下列两种柱：①Sephadex G—25 (以0.1M NH₄Cl pH7.5洗脱液洗脱)，②DEAE—Sephadex A—25 (以20% MeOH pH3.0洗脱液洗脱)。其他的方法尚多，不能一一列举。

3、分离

A、薄板层析

溶剂的配合有很多种，但需要注意：为了防止IAA氧化，在加样前，先在样点上加入1 μ g DDC，然后便可进行加样。同时，展开剂中也要加入另一种抗氧化剂，4—甲基2,6—二特丁酚，(4—methyl—2,6—di—tert—butylphenol 简称BHT) 1ml (浓度为50mg/10ml正丁醇)

显色剂可用对一二甲氨基肉桂醛 (*p*-dimethylaminocinnamaldehyde)。先溶解1克于50ml的HCl (6N) 中，加50ml的95%乙醇，冷藏备用，用时取20ml用80ml的95%乙醇稀释。

B、高效(压)液相层析(HPLC)

高效液相层析是分离IAA的极有效的手段。现在先概括介绍这个方法的一般情况。

高效液相层析与传统的液相色谱分析法相比有下列的特点：

- 一、具直径小(2—5mm)而且可以重复使用的分离柱。
- 二、固定相的材料变化极大，可因需要而特别制备。
- 三、流动相压力较高。
- 四、可用较少的样品。
- 五、使用敏感度高的检测器，连续测定微量的样品。

六、自动化的仪器。

七、分析时间短。

八、分析效果好。

高效液相根据不同的分离原理可分为：

a、吸附色谱法 (Adsorption Chromatography)

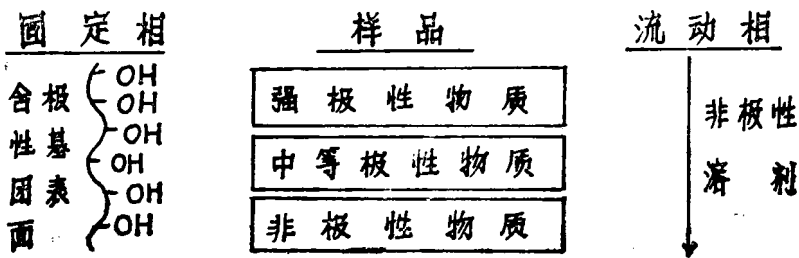
根据不同物质对固定相吸附能力大小不同，通过不断加入流动相产生重复的吸附与分离将不同物质分离开来。

b、分配色谱法 (Partition Chromatography)

本法是根据样品在固定相与流动相的溶解度的不同而分离的。可分为正相色谱法 (Normal Phase Chromatography) 和反相色谱法 (Reverse Phase Chromatography) 二种。

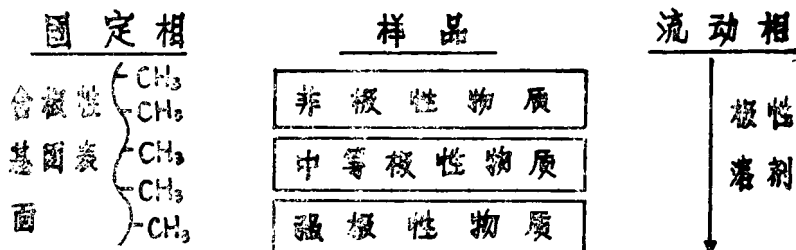
①正相色谱法 (Normal Phase Chromatography)

固定相的表面含极性基团，流动相为非极性溶剂。因此，样品中极性很强的物质移动最慢，非极性物质移动最快。



②反相色谱法 (Reverse Phase Chromatography)

目前多用此法来进行分离。与正相色谱法相反，固定相具有非极性基团表面，流动相则是极性溶剂。因此，强极性物质移动最快，非极性物质移动最慢。



c、离子交换色谱法 (Ion-Exchange Chromatography)

固定相表面有与样品相反的极性，流动相用缓冲溶液，其酸度与极性决定分离时间与效果，这个方法也用于IAA的分离。

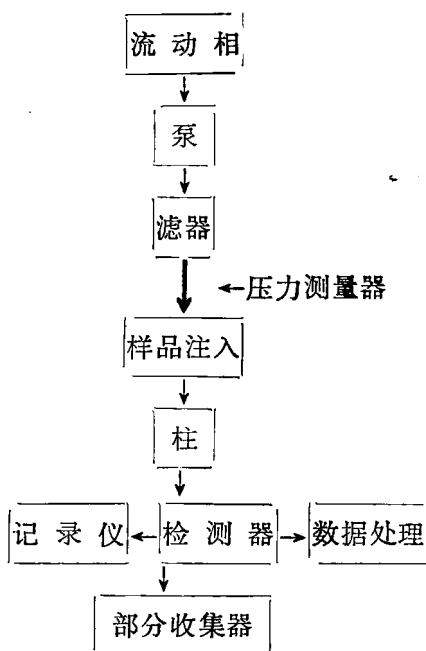
d、体积排阻色谱法 (Size Exclusion Chromatography)

柱中固定相组成一定大小的孔度，根据所需分离物质分子的大小不同，在柱中移动速度不同行进分离。

e、离子对色谱法 (Ion-pair Chromatography)

这个方法用来分析高度离子化的物质，这些物质用普通的吸附或分配色谱法分离有困难，同时这些物质在水溶液中的溶解度又低，用普通离子交换色谱法分析也有困难。这个方法是在流动相中加入另一种离子，使其与样品离子结合，产生中性的离子对，以便分离。

HPLC的分离过程如下：



现详述这一过程：

流动相可以是一种溶剂，流动相若采用二种以上（最新式的HPLC具有四个泵。因此，可用四种不同的溶剂）溶剂进行洗脱时，可根据需要将这些溶剂在不同时间以不同比例进行搭配，即梯度洗脱 (Gradient elution)，这样就有利于物质的分离。现在较新的仪器是通过电脑选择流动相中不同溶剂的适当搭配。流动相溶剂的选择必须考虑到以下几点：

①样品的溶解度。

②流动相、样品和检测器的一致性。

③流动相的粘度。

④系统效率：一般要求整个分离过程不超过10分钟，时间过长，说明系统的效率不高，需要进行改良。

由于HPLC的柱径很小，且内含的颗粒很细，因此需要通过泵将流动相泵入柱中。为了保证柱不受污染，在泵的后面加上一块滤器，有的还在柱前设加一小柱，以除去杂质。在泵后设置测量压力的仪器，当压力超过定值时，便需检查某一部分是否有堵塞。

HPLC的柱径大小目前常用的有二种：一种是分析用的柱，内径为2.6毫米，另一种是制备性的柱，内径为4.6—5毫米。

固定相的选用是一个复杂的问题，要由许多条件来决定，例如样品的性质与复杂性，分

离方法的选择等等。以分子量 $< 2,000$ 的样品为例。可溶于有机溶剂的样品可分为两类：一类为强极性样品（可溶于 MeOH 或 CHCl_3 ），用正相（如Bondapak CN或 NH_2 ），流动相为 CH_3CN ， H_2O ， CHCl_3 。或用反相（如Bondapak C_{18} ），流动相为 MeOH ， H_2O 。另一类为非极性样品。用吸附相（如Corasil），流动相为 n -heptane， CHCN 。或用反相（如Bondapak C_{18} ），流动相为 MeOH ， H_2O 。

可溶于水的样品也可分为两类：一类为阳离子类，用阴离子交换柱；一类为阴离子类，用阳离子交换柱。流动相都用磷酸缓冲液， $\text{pH}3.0-7.5$ 。

检测器的种类有：（1）紫外光/可见光检测器。其中又可分两种：一种是只有固定波长，另一种是波长可调的。（2）荧光检测器（Fluorescence Detector），检测灵敏度远比紫外光检测器高，且有选择性，（3）电化学检测器（Electrochemical Detector）。

高效液相分离IAA的一个例子：

固定相采用反相法：以 $\text{ODS}-\text{C}_{18}-10$ ，十八硅烷基（Octadecylsilyl，结构式为 $3\text{Si}-\text{CH}_2(\text{CH}_2)_{16}-\text{CH}_3$ ），

流动相用： $\text{MeOH}-\text{H}_2\text{O}-\text{乙酸}$ 或 $\text{CH}_3\text{CN}-\text{H}_2\text{O}-\text{乙酸}$ ：其搭配比例为 $29:70:1$ 。流速为 $1.0\text{ml}/\text{min}$ ，泵压为 1000 磅/英寸时。也可用离子交换色谱柱，溶剂可用磷酸缓冲液或低浓度乙酸。

检测器可用：①UV（紫外光）检测器，波长为 280nm 。②荧光检测器，用二种滤光片，一种为激发型，波长是 280nm ，另一种是发射型，波长为 338nm 。或③电化学检测器，灵敏度为 50pg 。

4、鉴定

A、气液色谱法（GLC）

是鉴定IAA的最好方法。鉴定前，必须将IAA衍生化，使其气化点降低。衍生化的选择是根据不同的检测器来决定的。

检测器有以下几种：

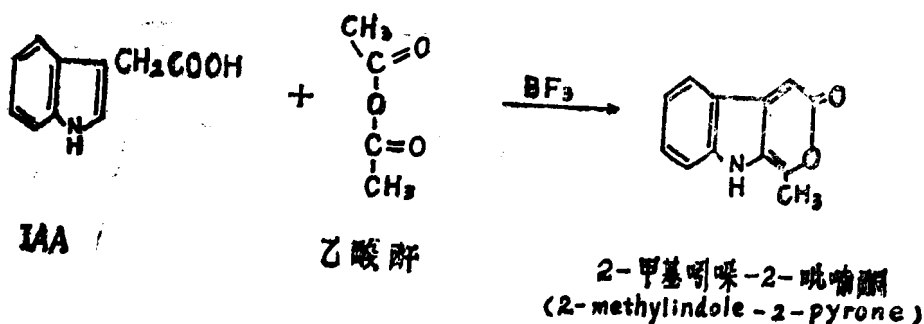
（1）火焰电离检测器（FID）是最常用的。敏感度 1ng 。IAA的衍生化可用硅烷试剂来进行，用BSA（bis-trimethylsilylacetamide）或BSTFA（bis-trimethylsilyl trifluoroacetamide）使之变成IAA三甲硅烷酯（TMSi-IAA，即trimethylsilyl ester of IAA）。

（2）电子捕获检测器（ECD）灵敏度更高，IAA必须成为卤化衍生物（halogenated derivative）。

（3）质谱仪（MS）是最有专一性的检测器。

B、荧光分光光度法

首先使IAA形成一种具有更强荧光和更为专一的产物（如图所示）。灵敏度可高达 1ng ，且制备样品的时间较短（八小时可完成）。



C、放射免疫法

具有较高的专一性和灵敏度。

其原理是： $\text{Ag}^* + \text{Ab} \rightleftharpoons \text{Ag}^* \cdot \text{Ab}$

(一定量) +

Ag (不同浓度的标准溶液以及样品)



Ag 、 Ab

将抗原 (Ag) 用放射性同位素标记, 加入抗体 (Ab) 以及一定量的无标记抗原。一定量的标记抗原和非标记抗原与抗体发生竞争结合, 将反应后的溶液用 $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 沉淀, 测定结合的 Ag^* 和游离的 Ag^* 的含量 (此二种量与加入的非标记 Ag 的含量有关), 描出标准曲线, 便可测出样品的 IAA 含量。

步骤:

(1) 制造抗原

由于 IAA 分子量小, 不足以引起免疫反应, 故需将 IAA 与蛋白质相结合, 形成抗原 (Ag)。

(2) 免疫反应

将此抗原打进动物体中 (一般为 4—5 次), 一个月后即可完成。

(3) 示踪元素的合成

一般可用 $[1-^{14}\text{C}] \text{IAA}$, $[2-^{14}\text{C}] \text{IAA}$ $[^3\text{H}] \text{IAA}$ 等。

(4) 抗体的分离

(5) 试出适当的鉴定条件

D、颜色鉴定

是一种较古老的方法, 灵敏度低。但研究 IAA 代谢时可用此法。TLC 的显色也多用此法。

E、生物鉴定

现代鉴定激素的方法多是利用物理化学分析技术。但是, 古老的生物鉴定法仍具有一定的功效, 靠 HPLC 分离鉴定的激素物质是否在植物体内具生理功能, 还需经生物鉴定来验证。赤霉类的激素, 迄至今日已有 62 种, 它们的分子结构都极为相似, 物理化学方法往往不易将它们分离, 因此, 目前多数还是用生物鉴定法测定植物体内具生理功能的总赤霉

素量。

测定生长素含量的生物鉴定法有多种，现在举两个常用的例子：

a、燕麦第一节间直线生长鉴定法。

燕麦暗中培养约3天，切下第一节间4毫米切段，浸在含不同浓度的标准IAA溶液和含IAA的样品溶液中20—24小时，测定节间的伸长长度，描出不同浓度IAA所对应的伸长效应，从此标准曲线中查出样品中所对应的IAA浓度。此法的灵敏度为 $3 \times 10^{-8}M$ ，对IAA反应的线性范围是 $3 \times 10^{-8} \sim 5 \times 10^{-6}M$ 。

b、豌豆第三节间生长鉴定法。

将豌豆暗中培养至看见第三个节间，生长点未伸长时，切下第三节间上部1cm切段，同样分别浸在不同浓度的IAA和含IAA样品溶液中，经一段时间后，测出其伸长长度，描出标准曲线，从中查出样品的IAA量。此法的灵敏度为 $10^{-7}M$ ，对IAA反应的线性范围是 $10^{-7} \sim 10^{-4}M$ 。

5、分析植物生长素的策略

提取、分离与测定生长素的方法各有多种，每一过程都有选择性。因此，必须根据实验室的条件，所用的植物种类和试验的需要来做决定。例如GC—MS不是每一种研究单位有的。但可用其他方法，如HPLC，用原理不同的各种分离及检测器，也可得到可靠的结果。

在整个提取，分离，纯化和鉴定过程，IAA极易损失，为了测定其回收率，必须在此过程中加入标准IAA。一般是加入标记的IAA（ $[1-^{14}C]$ IAA）。需要说明的是，标记的IAA应取C—1位置的，因为IAA的羧基极易脱去。若无标记的IAA，也可用普通的IAA测定其回收率。与加入标记IAA不同，在进行样品的提取，分离，纯化和鉴定过程的同时，设加标准IAA的平行步骤。但由于此法不能将标准IAA直接加进样品中，因此不能估计IAA与样品中其它成份发生作用而引起的误差。

(4) IAA的生物合成

1、IAA合成途径

IAA的生物合成具有二种主要途径（图2），但都是以色氨酸作为原料。

一九八〇年有二篇报告（Hall；Nowacki及Bandurski），提及植物体内还存在其它不以色氨酸为原料的IAA合成途径。以发芽的玉米为材料，供给标记的色氨酸，发现新合成的IAA中，只有一部分具有放射性元素，这就说明除色氨酸外，还有其他来源。另有人也发现，在燕麦胚芽鞘顶上供给标记的色氨酸，下面用琼脂块吸收的极性运输的新合成IAA，都没有放射性，所以在玉米、燕麦幼苗中，色氨酸并非合成IAA的主要原料。

上述实验的结论不一致，主要原因可能是：

(1) 由于植物体表面受到细菌污染，而细菌可以以色氨酸为原料合成IAA，而过去

的实验过程并非是在无细菌条件下进行的。因此，人们往往会把细菌合成IAA的途径，误认为是高等植物的合成途径。

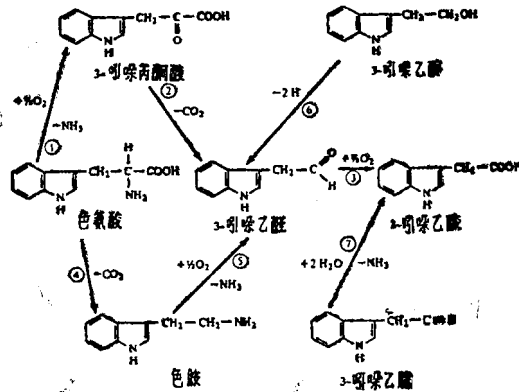


图2 生长素的合成途径。 ①. 色氨酸转氨酶 ②. 吲哚丙酮酸脱羧酶 ③. 吲哚乙醛脱氢酶 ④. 色氨酸脱羧酶 ⑤. 吲哚乙醛氧化酶 ⑥. 吲哚乙醇氧化酶 ⑦. 脱水酶

(2) 不同种类的植物体内可能不只具有以色氨酸为合成IAA的原料的途径。

(3) 同一种植物体内可能具有一个以上的合成IAA的途径。

(4) 植物体的不同部位，以及处于不同的生长时期，由于供应的原料不同，具有不同的合成IAA途径。有一报道说，植物老化时，体内的IAA反而更多，这可能是由于蛋白质分解，游离的色氨酸增加而引起的。

2、IAA的合成部位

目前还很难确定在自然环境下生长素的合成部位。因为测定合成部位新合成的游离IAA含量明显受三种因素影响。①合成的含量②向外运输或由外输入的含量③ IAA的代谢。一般说在生长着的嫩叶，形成层组织，未成熟的子房，以及发育的种子合成IAA较多。玉米在灌浆期IAA含量最高。未成熟的果实也具有高含量的IAA。其他如成熟的叶片、茎和根也能合成IAA。

3、调节

有关生长素天然合成的调节，几乎无资料可说，这方面的研究应该加强。

(5) IAA的运输

1、IAA的极性运输

如图1，F. W. Went的实验说明，IAA在茎部的运输是由顶部到基部。但有报道说，IAA不完全是由上到下的运输，有一小部分可以向上运输，其比率视植物种类而异。例如在甘蔗茎部从上向下：从下向上=170：1，在锦紫苏(Coleus)茎部是3：1。在根部

的运输也有极性，大部分是向着根尖，小部分向上，比例大约为30:1。

确定IAA的运输途径是相当困难的，一般采用三种研究方法：

①放射自显影法，即加放射标记的IAA一段时间后，观察显示放射性的部位。

②外科手术法 (Surgery)

③蚜虫蜜汁法 (Aphid-honeydew)，即让蚜虫吸取韧皮部筛管的汁液，然后分析液中的成份。

这三种方法都有缺点，试验结果没有得到一致的结论。有的试验植物韧皮部筛管内没有发现IAA，但有些实验却证明在伴胞中有IAA存在。

IAA运输的专一性。几乎所有具活性的生长物质，如 α -NAA, 2,4-D, Picloram等与IAA的运输很相似，在茎部都是由上向下运输的。 α -NAA的无活性异构体 β -NAA不存在极性运输。

2、影响IAA运输的因素

A、光的影响

从早期Cholodny (1927) 与Went (1928) 的试验起，以后有很多关于光影响生长素运输的实验。Pickard和Thimann (1964) 用 $[1-^{14}C]$ IAA做实验，将暗中培养的玉米胚芽鞘切下，再把芽鞘基部切开，放在琼脂块上，顶部加上有放射性标记IAA的琼脂块。单侧照光，结果发现照光一侧的放射性标记IAA占25%，暗侧放射性标记IAA占75%。这说明光照使放射性标记IAA转到暗侧往下运输。但单侧照光对生长素运输的影响视植物部位而不同。在根和绿色的茎部，光都有促进IAA运输的作用 (Scott和Wilkins 1969; Koevening和Jacobs 1972)。

B、重力的影响

重力对生长素运输的影响，一向作为茎向上性与根向地性的解释，但并不如此简单，关于根向地性的解释一般有二种：

①认为根冠中存在的某种抑制物质在根横放时，扩散到另一侧，抑制这一侧的生长。

②认为IAA运输时，由于重力造成IAA在上、下两侧分布不均所致。最近Evans和Mlukey (1982) 的试验证明Cholodny-Went的假说不一定是正确的。

C、其它植物激素的影响

在植物老的部位的IAA比在嫩的部位少，且老部位运输IAA能力较弱，应用IAA或GA可以促进IAA的运输，但ABA和乙烯则有抑制作用。细胞分裂素可促进与抑制IAA的运输，视植物种类而不同。

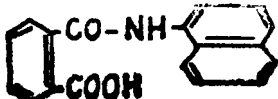
3、IAA运输的抑制剂

①三碘苯甲酸 (2,3,5-*Triiodobenzoic acid*简称TIBA), 结构式见右下图。

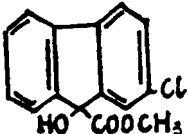
阻止IAA的运输效率达100%，不仅阻止纵向运输，也阻止横向运输，使植物体无向光性和向地性现象发生，效果很快。这可能是TIBA阻止IAA与膜上受体结合，使IAA不能发生作用的结果。



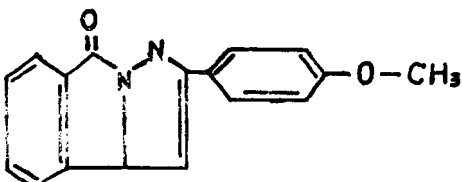
②N-萘基邻氨基羧基苯甲酸 (N-(Naphth-1-yl)phthalamic

acid简称NP A), 结构式为: 。作用很快, 效果与TIB A相同,

但NP A无极性运输, 传播较慢。有实验证明NP A也能结合到膜上, 但发现生长素在膜上的结合部位与NAP不同。因此, 还不敢肯定NP A的作用机制是否与TIB A相同。

③整形素 (Morphactins) 是茚-9-羧酸(Fluorene-9-carboxylic acid)的衍生物。结构式为:  可抑制生长素运输, 对植物萌发, 生长和细胞分裂都有影响。

④DPX1840, 即 3, 3a-2 氢-2-(对-甲氧苯)-8 氢-吡唑 [5, 1a] 异吲哚酮-8 (3, 3a-dihydro-2-(p-methoxyphenyl)-8H-pyrazolo [5, 1a]

isoindol-8-one), 结构式:  在豌豆, 黄

豆, 玉米基部抑制IAA运输达98%, 且作用很快(半小时内见效), 但在其它植物中有区别。

从抑制的效果来看, 这四种抑制剂抑制IAA的运输的能力大小顺序为: NP A > 整形素 > DPX₁₈₄₀ > TIB A。

4、生长素极性运输的假说

Rubery与Sheidrake (1974) 曾做过如下的建议, 这个生长素极性运输的假说曾由Goldsmith (1977) 做过综述。当IAA由上一细胞的下部渗透到下一细胞时, 因细胞壁是酸性的, IAA以非离子化的形态进入细胞, 细胞质酸度接近中性, IAA分子离子化, 无法渗透到细胞以细胞外, 因此IAA继续在细胞内累积。这些离子化的IAA可与专门化的IAA载体(蛋白质)结合而运出外。这些IAA载体只存在于每一细胞下端的质膜中, 因此IAA只能向下运输。这个运输的假说需要用ATP做能源, 把细胞内的H⁺送到细胞外。

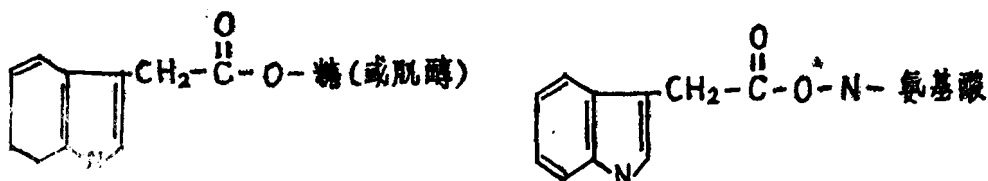
(6) IAA的代谢

生长素代谢的途径有二: 一是生成结合IAA, 一是氧化。

1、结合IAA

A、结合IAA的种类: 有两大类, 一类是与氨基酸结合, 如与谷氨酸, 天冬氨酸等结

合(左下图), 结合较强。另一类是与碳水化合物结合(右下图), 结合较弱。



大多数植物器官中, 结合IAA的量大于游离的IAA, 且不同生长时期结合IAA的量变化很大。

结合IAA最早发现的是天冬氨酸IAA (IAA-aspartate) (Andreae和Good 1955)。其后西德的Zenk (1962) 发现了IAA葡萄糖苷(IAA-glucose) 并发现NAA可以与氨基酸, 糖类结合。如表3所示, 在18种植物中游离NAA、NAA-葡萄糖和NAA-氨基酸的含量。1964年, Zenk用了75种双子叶植物, 38种单子叶植物, 11种裸子植物, 12种苔藓植物为材料, 也证明了上述结论。

表3 不同植物种类由NAA生成结合NAA的比较*(Zenk1962)

属与种	表示放射性强度的百分比		
	游离NAA	NAA-天冬氨酸	NAA-谷氨酸
<i>Mnium Affine</i>	9.2	0	8
地钱 <i>Marchantia Polymorpha</i>	94	4	2
卷柏 <i>Selaginella Martensii</i>	35	59	6
问荆 <i>Equisetum Arvense</i>	21	8	40
绵马 <i>Dryopteris Filix-Mas</i>	18	14	31
康藏黄麻 <i>Ephedra Gerardiana</i>	5.2	1.2	19
挪威云杉 <i>Picea Abies</i>	40	7	2.8
银杏 <i>Ginkgo Biloba</i>	31	2.2	39
假升麻 <i>Aruncus Dioicus</i>	18	5.2	30
硃砂玉兰 <i>Magnolia Soulangiana</i> 'Alexandriana'	3	97	0
大荨麻 <i>Urtica Dioica</i>	2	98	0
<i>Moricandia Ariosis</i>	17	54	2.9
老鹳草 <i>Geranium Eriostemon</i>	2.1	53	2.6
<i>Cicerbita Bourgaei</i>	9	80	11
乌头 <i>Aconitum Motdavicum</i>	17	74	9
黄花九轮草 <i>Primula Veris</i>	10	78	1.2
密生眼子菜 <i>Potamogeton Densus</i>	2	95	3
秋水仙 <i>Colchicum Neapolitanum</i>	2.3	7	70

*在 $5 \times 10^{-5} M$ NAA- ^{14}C 暗保温24小时, 煮沸, 80%乙醇溶液提取, 层析。

表4 不同植物种类及部位, IAA及结合IAA的含量
(Bandurski 及 Schulze 1977)

种	组织	IAA含量		
		游离IAA	IAA酯	肽合IAA
微克/公斤				
禾谷类				
燕麦	营养组织	16	5	69
燕麦	种子	440	7620	未测到
大麦	种子(已磨)	40	329	--
水稻	种子	1703	2739	--
黍	种子	366	3198	--
小麦	种子	123	511	--
玉米	营养组织	24	528	--
玉米	种子	500至1000	71600至78800	--
豆科				
大豆	种子	4	50	524
菜豆	种子	20	30	136
豌豆	营养组织	35	5	43
豌豆	种子	93	未测到	202
其它				
椰子	胚乳液	0	905	--
荞麦	种子	40	127	25
向日葵	种子	30	110	--
番茄	果实	微量	微量	--
啤酒酵母	包囊在内的细胞	290	未测到	--

最近Bandurcski和Schulze (1977) 报道了许多植物不同器官中游离IAA及二类结合IAA的量见表4。

B、结合IAA的生成速率

在植物体内结合IAA生成很快, 现在以玉米幼苗茎部试验结果做例子。将暗培养5天的玉米茎加入〔2-¹⁴C〕IAA, 3小时后发现在茎内游离IAA为总IAA吸收量的40%, 结合IAA为20%, 4小时后, 游离IAA量下降至10%左右, 而结合IAA高达50%。另外也观察到IAA的氧化速度远不如结合速度快, 但氧化物随着时间而累积在大分子的物质内(图3)。

不同植物种类结合IAA的生成速度也不同(表5)。