

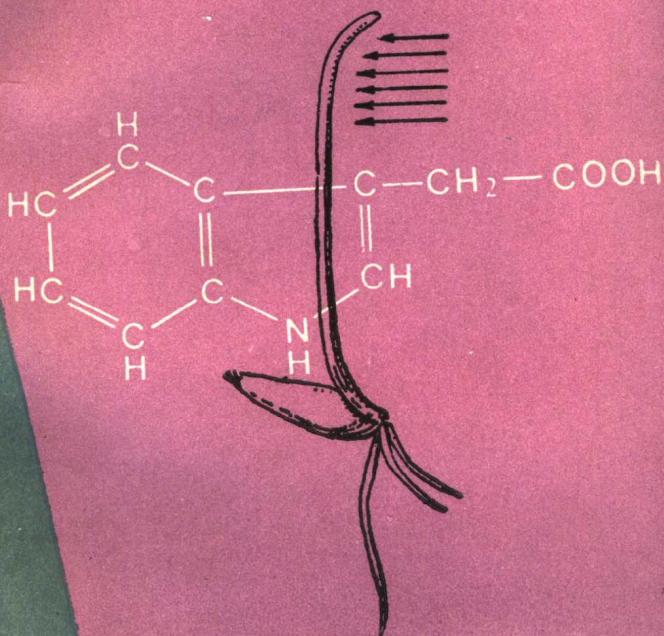
中学生课外读物

现代科学技术丛书



植物激素

邵莉楣 郝迺斌



人民教育出版社

中学生课外读物

现代科学技术丛书

植物激素

邵莉楣 郝迺斌 编著

人民教育出版社

内 容 提 要

本书简明地介绍了植物激素与植物生长调节剂，使读者系统地了解植物激素对植物生长发育的调节作用，以便有的放矢地在生产中应用。本书的主要内容是：植物激素发现的历史；植物激素的生物合成部位与生物合成途径；植物激素在植物体内的运输与对源库的调节作用；植物激素在植物生长发育中的调节作用；植物激素的作用方式；植物生长调节剂的种类与作用；植物生长调节剂的应用。本书可供中学和大专学生课外阅读，也可供中学生物教师、植物、农林、园艺、花卉等科技人员以及植物生理学爱好者参考。

中学生课外读物
现代科学技术丛书

植物激素

邵莉楣 郝适斌 编著

*

人民教育出版社

新华书店北京发行所发行
北京市房山区印刷厂印装

*

开本 787×1092 1/32 印张 4.75 字数 97,000

1986年9月第1版 1987年7月第1次印刷

印数 1—3,000

书号 7012·01115 定价 0.62 元

引 言

你可曾注意到，植物界尽管是那么姿态万千，但是，只要你仔细剖析一下，就会发现无论是一株小草，还是一株几十米高的大树，所有的被子植物都是由根、茎、叶、花、果实和种子构成的。它们的整个生活周期都必须经过种子萌发、器官分化、开花、结果、成熟和衰老这样几个阶段。这样，植物才能世代相传。植物这样一个复杂的生长发育过程，是由什么在操纵着呢？近代科学实验证明：植物除了受外界环境条件如水分、阳光、土壤、温度等的影响和内部的遗传因素(基因)的控制以外，还要受到某些代谢物质的作用。这些代谢物质对植物体的几乎全部的植物生理活动起着调节控制的作用。这些代谢物质不同于植物体内固有的糖、蛋白质、脂类、核酸、酶类、有机酸和维生素。在单个的植物体中，它们的含量虽然极微，往往要以纤克^①来计算，但是却都有着重要的功能。它们在植物体的某个部位合成以后，不仅能够就地发挥作用，而且往往需要输送到一定的作用部位，在该部位起调节生长发育的作用。这些代谢物质就称为植物激素。

早在 1758 年(当时人类尚未发现植物激素)就有人观察到，如果在植物茎秆的中部进行环割，由于切割掉的一圈组织

① 1 纤克等于 10^{-9} 克。

包括输导系统中的韧皮部，势必阻碍叶片中合成的营养物质的运输，使营养物质不能向下输送到根部，只能积累在环割切口的上部（而不是靠近根的切口的下部）。这样，切口上部就会逐渐膨大起来，经过细胞分裂长出愈伤组织，从愈伤组织上又逐渐长出根来。这种现象引起人们很大的兴趣。1882年，有人推测植物体中一定产生了某些能够形成各种器官的“化学信使”，例如“成根素”，它在叶片中产生以后，经过茎向下输送，从而促使植物体的下部形成根。由于受当时种种条件的限制，人们尚不能揭开其中的奥秘。随着科学技术的发展，半个世纪以后，人们才通过对茎尖向光性的研究发现第一类植物激素，即生长素。以后，人们根据不同的植物生理现象，对植物的不同组织进行了提取、分离与检测，特别是借助近代的物理、化学精密仪器对植物组织进行了鉴定测试与分析。到目前为止，人们已经发现的植物激素有五大类，即生长素、赤霉素、细胞激动素、脱落酸和乙烯。

除了这五大类已被公认的植物激素以外，人们在低等植物及高等植物中还陆续分离、鉴定出不少具有生理活性的物质。例如，从蜜蜂采集到的芜菁花粉中，分离出甾类化合物——芸苔素内酯，它具有促进豆科植物幼苗细胞分裂和细胞伸长的作用。人们推测这种化合物与动物和人体中存在的甾类激素可能有关。根据雌（甾醛）激素对植物生长和发育的不同效应，芸苔素内酯有可能被认为是一种新的植物激素。又如，从植物体中提取出的多胺，也具有多种调节植物生理活动的功能。此外，人们还提取出愈伤酸、长孺孢醇、半支莲醛、菊芋素和月光花素等活性物质，但是，这些活性物质目前都还未

被公认为植物激素。

根据某些生理现象来发现新的植物激素一直是人们争取创新的问题，例如人们正在探索的具有启动开花功能的开花素，在马铃薯块茎形成时促进茎尖细胞侧向分裂的因子，控制植物性别表达的因子以及衰老因子等等。随着现代化分析仪器的不断更新，植物激素的发现一定会有新的突破。

植物激素这个名词，只限于天然产生的植物代谢产物。研究植物激素的目的，不仅在于揭示它们调节植物生长发育的规律性，更重要的是掌握了这些规律之后，如何使它们更好地为人类服务，即通过使用它们来控制植物的生长发育，使植物向有利于提高经济效益的方向发展。自从发现生长素以后，人们为了进一步有效地控制植物的生命活动，在模拟天然激素的研究中，合成了许多具有生理活性的化合物，我们统称这些化合物为植物生长调节剂。有的植物生长调节剂在农业与园艺上已经得到了广泛的应用。根据植物生长调节剂的作用方式，大致可以将它们分为两类：生长促进剂和生长抑制剂（包括生长延缓剂）。

植物生长调节剂不同于植物体内的营养物质，也不同于有机肥料。它们的分子量不大，使用后却具有促进、抑制或以其他方式改变植物某一个生理过程的功能。植物生长调节剂中也包括天然的植物激素，如赤霉素可以经过提取而得到，生长素和玉米素等可以人工合成。近年来，随着化学工业的发展，根据对植物激素的研究，人们合成出了许多种植物生长调节剂。植物生长调节剂除了可以单独使用以外，现在又逐渐发展为混合使用，以便使它们互相取长补短，更完善地发挥它

们的调节作用。这样，人们就可以通过化学途径来修饰农作物或园艺作物的生长发育，并且增加农作物的产量。植物生长调节剂的应用，除作用于植物体中的内源激素（天然存在的激素）以外，对于内源激素在植物体内的生物合成、在植物体内的运输方向以及各类内源激素之间的平衡关系都能够发生影响。植物生长调节剂的应用范围很广，目前在农、林、牧、园艺、花卉、育种等领域中都已经得到一定的效果，普遍地受到科技工作者与从事栽培、育种工作的同志重视。

目 录

引 言	1
第一章 植物激素发现的历史	1
第二章 植物激素的生物合成部位与生物合成途径	11
第三章 植物激素在植物体内的运输与对源库的调节作用	26
第四章 植物激素在植物生长发育中的作用	38
第五章 植物激素的作用方式	72
第六章 植物生长调节剂	84
第七章 植物生长调节剂的应用	111

第一章 植物激素发现的历史

一 生长素

现代植物激素的研究开始于《物种起源》一书的作者达尔文(Darwin)对胚芽鞘向光弯曲现象的观察。1880年,达尔文研究了光照对藜草和燕麦幼苗胚芽鞘生长的影响,发现藜草幼苗对它尖端所吸收的单侧光(从一边照射过来的光)有向光弯曲的反应。如果用锡箔罩子把胚芽鞘顶尖罩上,或者切去鞘尖,就不再产生向光弯曲的反应了。达尔文用这些简单而有创造性的实验证明,当幼苗暴露在单侧光的下面时,某种物质就从胚芽鞘的顶尖传递下来,从而使下部生长区发生弯曲。在后来的五十年中,有许多科学工作者开展了对禾谷类作物胚芽鞘的研究,并设计了不少关键的实验(图1)。在这一系列简单而精确的实验基础上,荷兰科学家考格(Kögl)于1934年从人尿和燕麦胚芽鞘中分离出了吲哚乙酸(图2)的结晶。以后,不少的科研工作者又在不同的低等植物和高等植物组织中分离出了这种物质。因为吲哚乙酸具有促进生长的功能,所以人们把它定名为生长素。

吲哚乙酸是高等植物体内主要的生长素之一。天然存在的生长素还有另外几种,它们是具有生长素活性的吲哚化合物,例如吲哚乙腈、甲基吲哚乙酸酯等。因此,我们一般称为

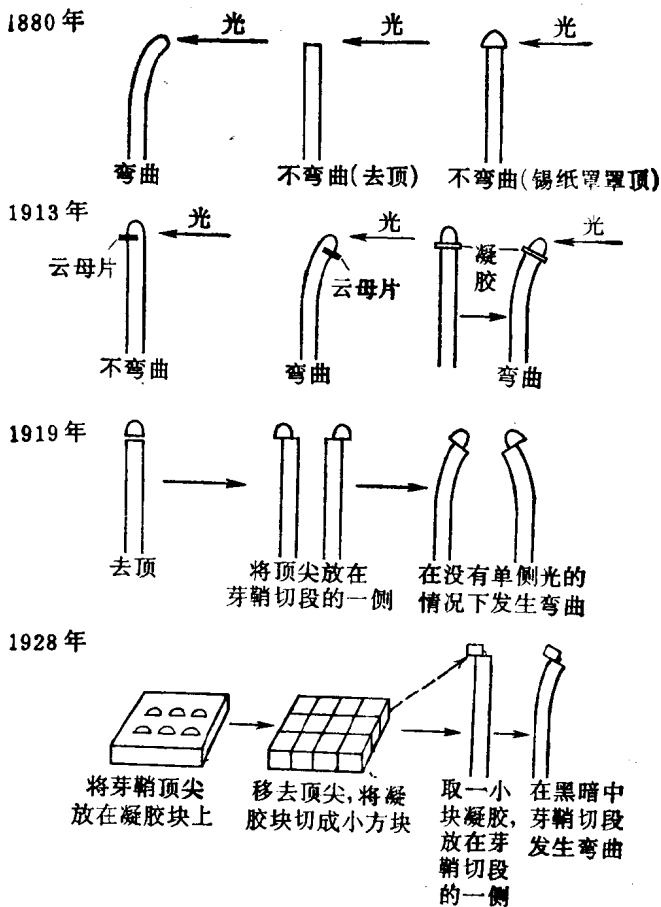


图1 生长素发现过程中的一系列简单而精确的实验

1880年, 去掉胚芽鞘顶尖或用锡纸罩盖住顶尖, 在单侧光下没有发生向光弯曲。1913年, 将云母片插入胚芽鞘顶尖, 插在背光的一面没有发生向光弯曲, 插在对光的一面则发生向光弯曲。1919年, 把切下的胚芽鞘顶尖重新放回去, 在没有单侧光的情况下, 将顶尖单侧地放在切口处, 引起弯曲。1928年, 将切下的胚芽鞘顶尖放在事先制成的凝胶块上, 生长素从胚芽鞘顶尖扩散到凝胶块中。取一小块凝胶, 放在胚芽鞘切口的一侧, 也会引起弯曲。

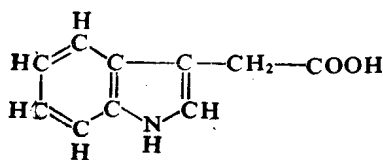


图2 吲哚乙酸(吲哚-3-乙酸)(IAA)的结构式

生长素的，是指包括以吲哚乙酸为主的一类化合物。生长素不仅可以以吲哚乙酸或以其他吲哚化合物的游离分子状态存在于植物组织内，也可以和一个氨基酸分子或者一个糖分子结合，从而以复合物的状态出现。生长素一旦形成复合物以后，便会被贮存在植物组织内，如贮存在种子、芽或块茎中，并且失去其促进生长的活性，此时的植物体往往处于休眠的状态。在快速生长或脱离休眠状态的组织中，生长素又会从复合状态转变为游离分子的状态，从而又能够发挥它的作用。

二 赤 霉 素

1926年，日本的黑泽英一(Kurosawa)在我国台湾省观察到，当水稻感染赤霉菌而患恶苗病之后，患病的水稻植株往往比周围健康的植株高出50%以上，从而引起水稻的徒长与黄化，并使水稻的结实率大大降低，甚至不结实而死亡。根据这种现象，黑泽将赤霉菌培养基的滤液喷施到水稻与玉米的幼苗上，发现这些幼苗虽然没有感染上赤霉菌，但是经过喷施滤液以后，表现出同样的病症。1935年，日本的薮田贞次郎(Yabuta)分离并鉴定了这种活性物质的结晶，发现这种物质

原来是一种混合物，由于这种物质首先是从赤霉菌的培养基中得到的，所以就取名为赤霉素。由于当时正处在第二次世界大战之中，这类物质一直未受到国际上的重视。自1950年起，西方的科学家们对赤霉素的研究产生了很大的兴趣，他们用培养真菌生产抗生素的方法，进行了大量的研究。1954年，他们分析出第一种赤霉素的化学结构并得到了纯结晶。1960年，麦克米朗(MacMillan)等在未成熟的红花菜豆种子中分离出了赤霉素，这是在高等植物中鉴定出的第一种赤霉素。后来发现，植物的未成熟种子是天然存在的赤霉素的最好来源。人们根据赤霉素能够明显地促进植物茎伸长的特性(图3)，找到了一些适合于作赤霉素生物鉴定的矮生植物，如矮生玉米、矮生豌豆等。这一发现大大推进了对赤霉素的生理效应及其在农业应用上的试验研究。到目前为止，人们在微生物

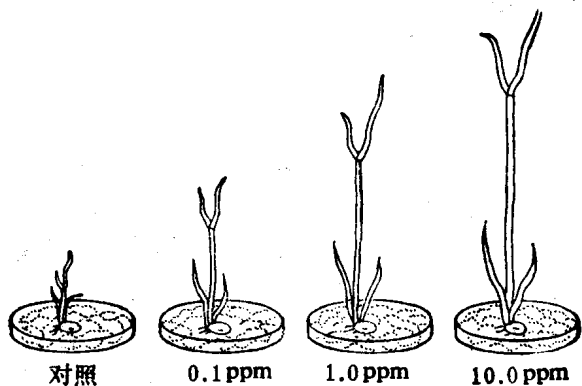


图3 赤霉素促进植物茎伸长的特性
(不同浓度赤霉素对水稻幼苗第一节间伸长的影响)

和高等植物中分离出的赤霉素已达 70 多种。各种赤霉素的
结构式的基本骨架均为赤霉烷，尽管它们的化学结构互不相
同，但是基本生理作用却很相似。

用工业方法合成赤霉素比较困难，这是因为工业生产容
易产生许多种同分异构体。因此，目前在研究与生产上所使
用的赤霉素主要是依靠培养真菌来获得的，提纯出来的主要
产品是赤霉素₃ (图 4)。植物体内的赤霉素同生长素一样也
有结合状态的，赤霉素分子与糖分子或蛋白质分子的复合物
也是没有活性的。

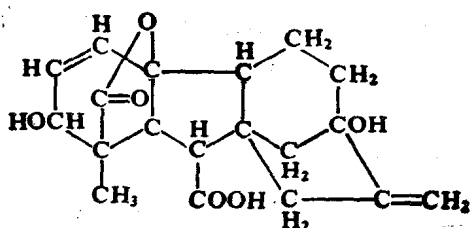


图 4 赤霉素₃的结构式

三 细胞激动素

早在本世纪 40 年代，人们在培养离体的曼陀罗幼胚时就
发现，如果在培养基中加入椰子乳或者大麦提取液，就能够使
胚生长得很好。因此，人们认为椰子乳或大麦提取液中可能
含有某些能够促进细胞分裂的物质。

1954 年，美国的米勒 (Miller) 等在进行植物组织培养的
研究时，偶然地使用老化的鲑鱼精子的脱氧核糖核酸 (DNA)

来培养烟草茎髓部的切段，发现老化的 DNA 中含有一种促进细胞分裂的物质。这种物质能使在原来培养基上不能分裂的切段的愈伤组织生长得很旺盛，即细胞能够连续地进行分裂。于是，他们就着眼于对老化的 DNA 的研究。经过多次试验，他们从高压灭菌后的酵母 DNA 中成功地提取出了一种能够诱导细胞分裂的物质，分离提纯出了这种物质的结晶之后，确定它是由有机的含氮化合物——嘌呤所构成的，其结构式是 6-咪喃氨基嘌呤(图 5)。因为它能够使一些容易形成多核的细胞也能够发生细胞质分裂，所以被命名为激动素。激动素是 DNA 的一种降解物质，并不是天然的植物生长调节物质，它在植物体内并不存在。

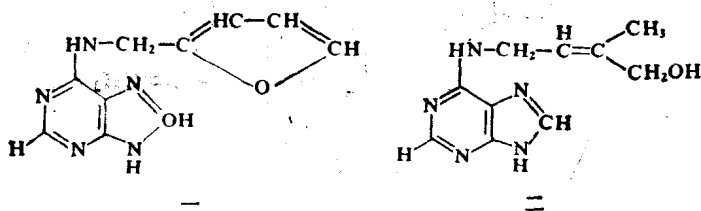


图 5 激动素和玉米素的结构式

一 激动素(KINETIN) 二 玉米素(ZEATIN)

1963年，澳大利亚的莱申姆(Letham)首次从未成熟的玉米胚乳中提取出了细胞激动素，得到了结晶，并且取名为玉米素。玉米素的活性比激动素高 10 倍以上，并且具有与激动素相类似的结构(图 5)。以后，人们又陆续从各种植物组织如大麦芽、大豆子叶的愈伤组织、向日葵根或叶的伤流液中发现了很多种具有激动素活性的物质，这些物质在化学结构上都

具有一个嘌呤核。迄今为止，人们发现的这类物质已有十多种，人们把它们归成一类，称为细胞激动素（也可称为细胞分裂素）。

在高等植物中分离出来的细胞激动素，有游离型的，也有同核糖结合在一起以核糖苷的形式存在着的。

四 脱 落 酸

植物体中存在着生长素这一事实，给研究植物生长的工
作带来了很大的推动。人们企图通过生长素的作用来解释大多数植物的生理现象。实际上，在植物生长发育过程中也存在着相反的现象，例如休眠、落叶和落果等。这就启发人们考虑到在植物调节正常生长发育的过程中，不仅存在促进生长的物质，也可能存在某些抑制生长的物质。植物的生理现象可能是由这两类物质保持相对的平衡，或是相互作用所引起的。在这种设想的指导下，通过大量的试验研究，人们终于发现了第四类植物激素——抑制生长的脱落酸。

脱落酸的分离鉴定是在两个不同的实验室里同时进行的。1963年，美国的埃笛考脱(Addicott)等人观察到棉花的幼铃在成熟以前有严重的生理脱落现象，他们从未成熟的棉铃中，提取出一种物质，这种物质可以促使棉花叶柄外植体(从完整植株上切下来的一部分，即离体植物)脱落(图6)，因此定名为脱落酸II。同年，英国的华林(Warcing)等人对木本植物假挪威槭的芽冬季休眠和春季萌动的现象进行了分析，发现了一种能引起脱叶、抑制生长和使芽进入休眠状态的物质，

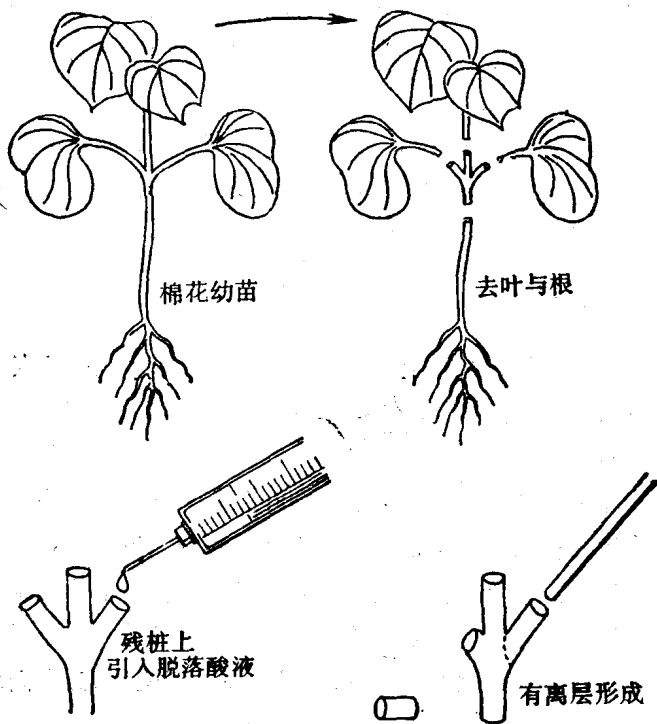


图6 脱落酸促使棉花叶柄外植体脱落

就取名为休眠素。后来的试验证明，以上两种物质虽然是从两种不同的植物材料中提取出来的，而且由它们引起的生理现象也完全不同，但是它们的化学结构却是相同的。为了避免名称上的混乱，1967年经国际学术会议协商，统一命名为脱落酸(图7)。脱落酸在植物体内分布较广。脱落酸可以分为顺式-脱落酸与反式-脱落酸两种，其中的反式-脱落酸没有活性。

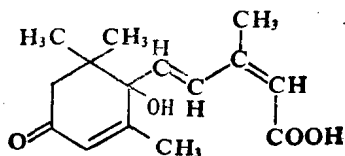


图7 脱落酸(ABA)的结构式(顺式)

人们在不同植物体内还提取出一些与脱落酸的生物合成有关的天然抑制物质，如菜豆酸、脱落酸基- β -D-吡喃葡萄糖苷、茶香螺酮和叶黄氧化素等，但它们的活性都比脱落酸小。

五 乙 烯

我国劳动人民早就知道，如果将果实摘下放在密闭的环境中，或者放在烟熏或焚香的室内，就可以将果实催熟。乙烯(图8)是一种气体。1901年，有人发现乙烯气能诱导豌豆横向生长，从而提出乙烯是照明煤气中使植物产生生理反应的活性组分。1935年，又有人提出水果变色的主要原因是乙烯起的作用，因此乙烯起着“成熟激素”的作用。由于当时人们还不了解乙烯是否具有植物激素的一个重要特征，即在植物体内能否移动这个问题，所以乙烯没有被列入植物激素之中。自六十年代气相层析在生物学上广泛得到应用以后，人们开始检验出植物体内普遍存在着微量的乙烯。乙烯除能够促进

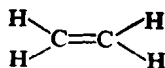


图8 乙烯(ETHYLENE)的结构式