

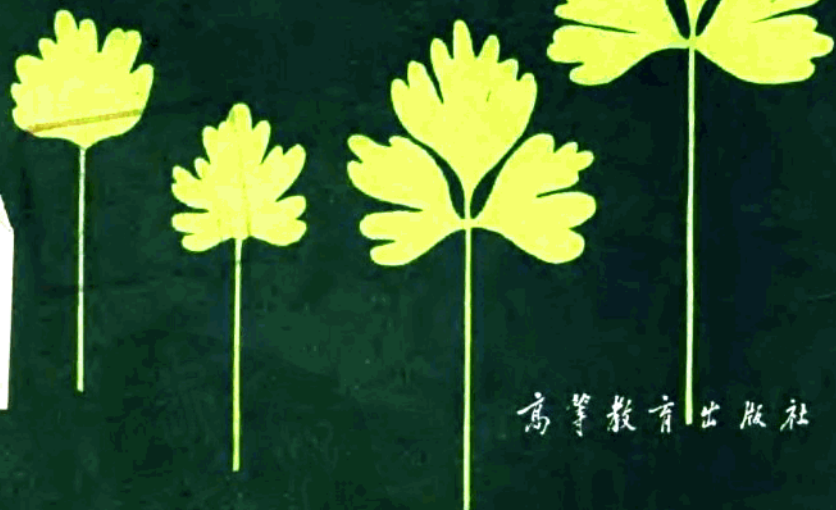
ZHIWU SHENGLIXUE

高等学校教材

植物生理学

(第二版) 下册

潘瑞炽 董愚得 编



高等教育出版社

高等学校教材
植物生理学
(第二版)下册
潘瑞炽 董恩得 编

高等教育出版社出版
新华书店北京发行所发行
人民邮电出版社印刷厂印装

开本 787×1092 1/16 印张 9.75 字数 224,000
1984年3月第2版 1984年8月第1次印刷
印数 00,001—12,360
书号 13010·0984 定价 1.25 元

目 录

第三篇 植物的生长和发育1	二、种子的寿命.....46
第六章 植物生长物质1	三、种子萌发的生理生化变化.....47
第一节 生长素类.....2	第二节 细胞的生长和分化.....52
一、生长素的发现.....2	一、细胞分裂的生理.....53
二、生长素在植物体内的分布和传导.....4	二、细胞伸长的生理.....53
三、生长素的生物合成和代谢.....5	三、细胞分化的生理.....57
四、生长素的作用机理.....8	四、组织培养.....57
五、人工合成的生长素类及其应用.....11	第三节 植物的生长.....60
第二节 赤霉素类.....13	一、植物生长大周期.....60
一、赤霉素的结构和分布.....14	二、外界条件对植物生长的影响.....61
二、赤霉素的生物合成.....15	第四节 植物的生长相关性.....65
三、赤霉素的作用方式和应用.....16	一、根和地上部分的相关性.....65
第三节 细胞分裂素类.....18	二、主茎和分枝的相关性.....67
一、细胞分裂素的结构和分布.....18	三、营养器官和生殖器官的相关性.....68
二、细胞分裂素的作用方式.....20	四、再生作用和极性.....68
三、细胞分裂素的生理作用和应用.....21	第五节 植物生长周期性.....69
第四节 脱落酸.....23	一、生长的昼夜周期性.....69
一、脱落酸的化学结构和分布.....24	二、营养生长的季节周期性.....70
二、脱落酸的作用方式.....24	三、生理钟.....70
三、脱落酸的生理功能和应用.....25	第六节 植物的运动.....71
第五节 乙烯.....27	一、生长运动.....71
一、乙烯的分布与生物合成.....27	二、紧张性运动.....75
二、乙烯的作用方式.....28	小结.....76
三、乙烯的应用.....28	第八章 植物的生殖生理77
第六节 生长抑制剂.....31	第一节 外界条件对花诱导的影响.....77
一、三碘苯甲酸.....31	一、低温和花诱导.....77
二、整形素.....31	二、光周期和花诱导.....81
三、马来酰肼.....32	三、春化和光周期理论在农业上的应用.....91
四、矮壮素.....33	四、诱导开花的成花素假说.....92
五、其他生长抑制剂.....34	第二节 花器官形成的生理.....93
第七节 除草剂.....36	一、花分化初期茎生长点的形态及生理变化.....93
一、除草剂的类型.....36	二、开花的碳氮比理论.....94
二、几类重要除草剂的应用和它们的作用机理.....36	三、花器官形成所需的条件.....94
小结.....42	第三节 植物性别的分化.....95
第七章 植物的生长生理43	一、雌雄个体的代谢差异.....96
第一节 种子的萌发.....43	二、外界条件对植物性别形成的影响.....96
一、影响种子萌发的外界条件.....43	第四节 受粉生理.....97

一、花粉寿命和贮存	97	二、冷害的生理	127
二、柱头的受粉能力	98	第二节 植物的抗旱性	130
三、花粉在柱头上的萌发和受粉后雌蕊的代谢变化	98	一、干旱对植物的伤害	131
四、外界条件对受粉的影响	100	二、干旱使植物致死的原因	132
第五节 受精生理与单性结实	100	三、作物抗旱性及其提高的途径	132
一、花粉的萌发、花粉管的生长和进入雌蕊柱头	100	第三节 植物的抗热性	133
二、受精时的代谢变化	101	一、高温对植物的危害	133
三、单性结实	101	二、内外条件对耐热性的影响	136
小结	103	第四节 植物的抗涝性	137
第九章 植物的成熟和衰老生理	104	一、湿害	137
第一节 种子成熟时的生理生化变化	104	二、涝害	137
一、主要有机物的变化	104	第五节 植物的抗盐性	138
二、其他生理变化	106	一、盐分过多对植物的伤害	138
三、外界条件对种子成熟过程和化学成分的影响	107	二、作物的耐盐性及其提高的途径	138
第二节 果实成熟时的生理生化变化	108	第六节 植物的抗病性	139
一、果实的生长	108	一、病害对作物生理生化的影响	139
二、呼吸峰	108	二、作物抗病的生理基础	140
三、果实成熟时的生理生化变化	110	小结	141
四、果实成熟时蛋白质和激素的变化	111	第十一章 环境污染对植物的危害	142
第三节 种子和延存器官的休眠	113	第一节 大气污染对植物的危害	142
一、种子休眠的原因和破除	113	一、二氧化硫	142
二、延存器官休眠的延长	115	二、氟化物	144
第四节 植物的衰老和器官的脱落	115	三、氯气	144
一、植物的衰老	115	四、光化学烟雾	145
二、器官的脱落	118	第二节 水和土壤污染对植物的危害	147
小结	120	第三节 植物在环境保护中的作用	147
第四篇 植物对不良环境的反应	121	一、净化环境	147
第十章 植物的抗性生理	121	二、环境监测	148
第一节 植物的抗寒性	121	小结	148
一、冻害的生理	121	主要参考文献	150

第三篇 植物的生长和发育

在前面两篇里,我们曾经讨论了各种新陈代谢过程,如水分代谢、矿质营养、光合作用、呼吸作用以及植物体内有机物的转化和运输,植物就在这些过程的基础上发芽、长根、长叶,使植物体长大,并开花和结果。因此,新陈代谢是植物生长和发育的基础。

通常认为,生长(growth)是植物体积的增大,它是通过细胞分裂和伸长来完成的;而发育(development)则指在整个生活史中,植物体的构造和机能从简单到复杂的变化过程,它的表现就是细胞、组织和器官的分化(differentiation)。在植物体的发育过程中,由于部分细胞逐渐丧失了分裂和伸长的能力,向不同方向分化,从而形成了具有各种特殊构造和机能的细胞、组织和器官,如根、茎、叶、花、果实等。

植物的生长和发育的研究,在农业生产实践中是十分重要的。例如在插枝生根中,首先就有一个从插条基部已分化的细胞脱分化(dedifferentiation)产生愈伤组织,而后又有一个从愈伤组织中,从未分化的细胞分化出根的问题;同样,在花药培养中,也有一个从花粉细胞脱分化产生愈伤组织,并诱导愈伤组织发育成完整植株的问题。此外,栽培粮食作物(小麦、水稻、玉米等)都是收获种子的,就要使作物适时开花,早熟高产;在生产上收获营养体的作物(如麻类、甘蔗、甜菜)及各种蔬菜(白菜、萝卜、芹菜等),要控制开花过程,使之不开花或延迟开花,以提高营养体产品的质量;这些都是一些和生长发育有关的问题。

植物的运动是植物对不断改变着的环境条件的一种重要的适应。大多数运动是以生长为基础的,所以本篇中也将扼要加以介绍。

由于植物生长物质对植物生长和发育起着重要的调节和控制作用,所以,本篇首先讲授植物生长物质的问题。

第六章 植物生长物质

植物生长物质(plant growth substances)是一些调节和控制植物生长发育的物质。植物生长物质分为两类:一类叫做植物激素(plant hormones 或 phytohormones);另一类叫做植物生长调节剂(plant growth regulators)。植物激素是指一些在植物体内合成,并经常从产生之处运送到别处,对生长发育产生显著作用的微量有机物;而植物生长调节剂是指一些具有植物激素活性的人工合成的物质。由于植物生长调节剂是随着植物激素的研究而发展起来的,它的生理生化特性与相应的植物激素生理生化特性有密切关系,所以,本章以植物激素类别为线索进行讲述。

植物激素的研究是在本世纪三十年代从生长素的研究开始的,五十年代又确定了赤霉素和细胞分裂素,六十年代以来,脱落酸和乙烯又被列入植物激素的名单中。目前,大家公认的植物激素有五类,即生长素类、赤霉素类、细胞分裂素类、乙烯和脱落酸。前三类都是具有显著的促进生长发育的物质,脱落酸实际上是一种抑制生长发育的物质,而乙烯则主要是一种促进器官成熟的物质。

四十年来,人们模拟这些天然植物激素的分子结构,已经人工合成并筛选出一些与植物激素有类似分子结构和生理效应的有机物,例如吲哚丁酸。此外,还人工合成和筛选了一些结构与天然激素完全不同,但具有类似生理效能的有机物,例如矮壮素、三碘苯甲酸、马来酰肼、敌稗等,使植物生长调节剂的种类大大增加了,有些生长调节剂的生理效能比天然植物激素的还好。

应用植物生长物质,可以加速插枝生根,加速植株生长,促进种子、块根、块茎等生芽或抑制它们的发芽(贮藏的需要),矮化作物防倒伏,改变作物株型便于密植高产,诱导植物开花,防止落花落果,形成无籽果实,果实催熟,杀除田间杂草等。

应该指出,植物生长物质在生产上应用的效果是多方面的,如前所述,既能防止植物落花落果,又能疏花疏果;既能促进发芽,又能抑制发芽等,这些都是由于植物生长物质的种类或浓度的不同的结果,并没有什么神秘。在加速植物生长方面,也还是以水、肥和管理为基础,决不能认为植物生长物质可以代替水肥管理,不能把植物生长物质看作是万应灵药。如果施用不当,不仅不能收到预期的效果,还会造成生产上的损失。

第一节 生长素类

一、生长素的发现

生长素(auxins)是最早发现的一种植物激素。达尔文(Charles Darwin)在1880年首次进行了胚芽鞘的向光性实验。他发现金丝雀蓍草(*Phalaris canariensis*)胚芽鞘在单方向照光下向光弯曲。但是,如果切去胚芽鞘的尖端或在尖端套以锡箔小帽,那么即使单方向照光,胚芽鞘也不会向光弯曲,相反,如果鞘尖受光照射而胚芽鞘下部不受光照射,胚芽鞘还是会向光弯曲。因此,他认为幼苗在单方向的照光下,某种影响会从上部传递到下部,这样就引起胚芽鞘的背光面和向光面生长快慢不同,使胚芽鞘向光弯曲。在三十年以后发现,如果把燕麦胚芽鞘的尖端切去,在切面上放一片白明胶薄片,再将尖端放在白明胶的上面,用单方向照光,胚芽鞘仍能产生向光弯曲。这样就证实了达尔文所谓的影响为一种物质的传递。

1928年荷兰人温特(F. W. Went)把一些切下的燕麦胚芽鞘的尖端放在3%的琼胶薄片上,一小时后,移去鞘尖,再把琼胶切成小块(图6-1)。他发现如果将这些琼胶小块放置在切去鞘尖的燕麦胚芽鞘上,这个胚芽鞘的生长就和完整的胚芽鞘的生长完全一样;相反,如果放置一块未放过鞘尖的琼胶小块,切去尖端的胚芽鞘就很少伸长(图6-2)。他首次分离鞘尖产生的与生长有关的物质。1934年荷兰人郭葛(F. Kögl)等分离出了纯粹的激素,经鉴定是吲哚乙酸

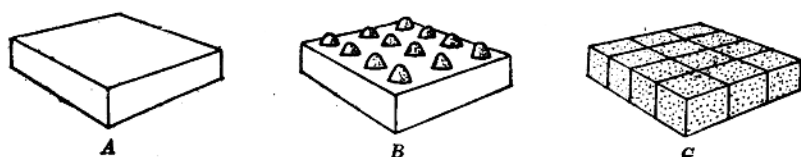
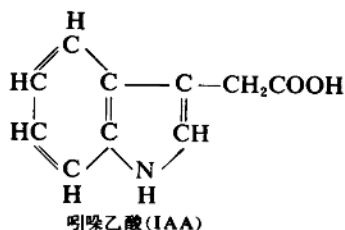


图 6-1 由胚芽鞘尖端收集生长素的步骤

A. 琼胶薄片; B. 鞘尖放置在琼胶薄片上; C. 把琼胶切成小块

(indole acetic acid, 简称 IAA), 其分子式为 $C_{10}H_9O_2N$, 结构式为:



现已证明吲哚乙酸是植物中普遍存在的生长素①。

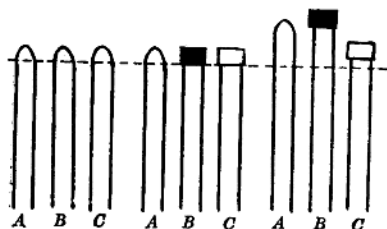


图 6-2 含有生长素的琼胶小块对燕麦胚芽鞘生长的作用

A. 对照; B. 含有生长素的琼胶小块放置在去鞘尖的胚芽鞘上; C. 纯粹琼胶小块放置在去鞘尖的胚芽鞘上。右边三个图(A, B, C)胚芽鞘相对长度不同, 说明不同处理的作用

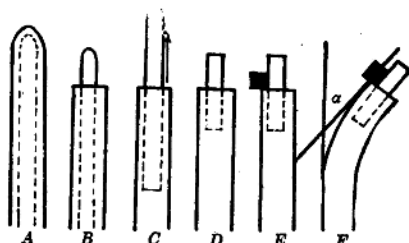


图 6-3 燕麦试验法

A. 初生完整的胚芽鞘; B. 切去鞘尖; C. 拔出初生叶, 使琼胶块不致因初生叶的伸长而移动位置; D. 切去初生叶的尖端; E. 琼胶小块置于胚芽鞘的一边; F. 两小时后, 生长素由琼胶传导入胚芽鞘的一边, 引起胚芽鞘的弯曲

燕麦试验法(Avena test)的步骤如图 6-1 及图 6-3。实验证明, 在 $0^\circ - 20^\circ$ 的范围内, 弯曲度和生长素含量成正比(图 6-4)。生长素浓度可用燕麦胚芽鞘的弯曲度来表示。所谓一个燕麦单位就是使燕麦胚芽鞘弯曲 10° (在 $22 - 23^\circ\text{C}$ 和 92% 的相对湿度下)的 2 立方毫米琼胶小块中的生长素含量。燕麦试验法要求的条件(如温度、湿度、黑暗等)都比较严格, 以后又提出较简便的生物鉴定法, 如胚芽鞘切段法(在生长素的作用下, 切段长度的增加和使用的生长素的浓度加大成正比例)和豌豆劈茎法(将黄化的豌豆茎用刀劈成对称的两半后, 放置水中, 劈茎的两臂向

① 生长素类是指包括吲哚乙酸在内的具有和吲哚乙酸同样的生理作用的化合物, 如吲哚丁酸、2, 4-D、萘乙酸等的总称。但是, 通常说的生长素就是吲哚乙酸。

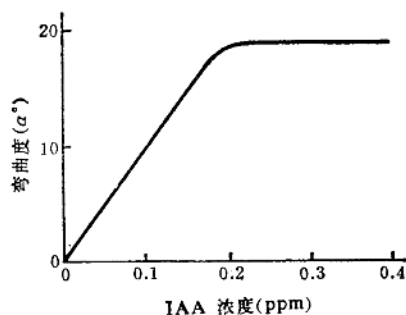
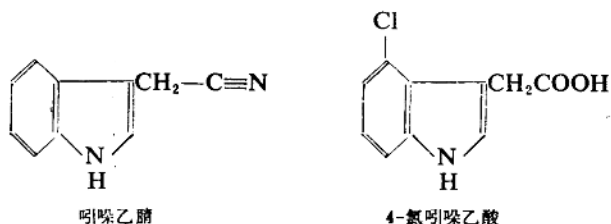


图 6-4 燕麦胚芽鞘弯曲度与生长素浓度的关系

外弯曲，而浸在生长素溶液里的劈茎则向内弯曲。生长素的浓度和劈茎两臂向内弯曲的程度成正比)等。

这些生物鉴定法可以帮助我们发现新的生长素类。目前已发现的天然生长素类，除吲哚乙酸外，还有吲哚乙腈(indoleacetonitrile)和 4-氯吲哚乙酸(4-chloroindoleacetic acid)等。其结构式如下：



吲哚乙腈是 1952 年发现的，在十字花科植物中含量较多；4-氯吲哚乙酸是 1963 年从未成熟的豌豆种子里提取出来的。

二、生长素在植物体内的分布和传导

生长素在高等植物中分布很广，根、茎、叶、花、果实、种子及胚芽鞘中都有。它的含量甚微，每克鲜重植物材料，一般含 10—100 纳克生长素。生长素大多集中在生长旺盛的部分（如胚芽鞘、芽和根尖端的分生组织、形成层、受精后的子房、幼嫩种子等），而在趋向衰老的组织和器官中则甚少。从图 6-5 可以看出，生长素在胚芽鞘和根顶端最多，距顶端越远，含量越少。正在生长的叶片中，也产生生长素。叶中产生的生长素可传导出，影响附近的组织。

生长素具有极性运输(polar transport)的特性，即生长素只能从植物体的形态学上端向下端运输，而不能倒转过来运输；同时，这种生长素的极性运输可以逆浓度梯度进行。如把含有生长素的琼胶小块放在一段切头去尾的燕麦胚芽鞘的形态学上端，把另一块不含生长素的琼胶小块接在下端，过些时间，下端的琼胶中即含有生长素。但是，假如把这一段胚芽鞘颠倒过来，把形

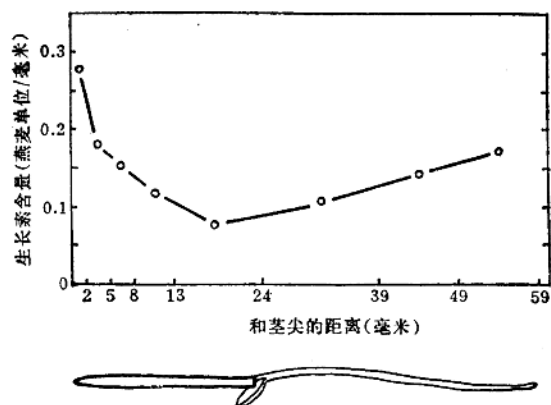


图 6-5 黄化的燕麦幼苗中生长素的分布

态学的下端向上,作同样的试验,生长素就不向下运输(图 6-6)。

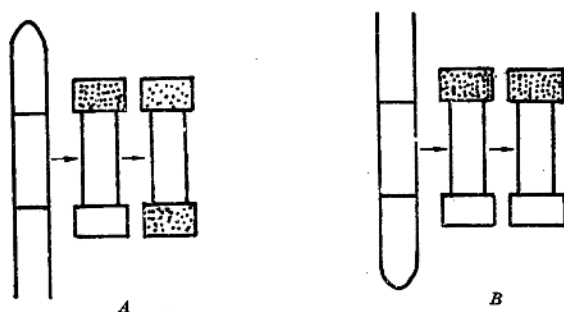


图 6-6 生长素的极性运输

A. 胚芽鞘形态学上端向上; B. 形态学下端向上

生长素的运输在胚芽鞘内是通过薄壁组织,而在茎中是通过韧皮部,在叶子里是通过叶脉。运输的速度在胚芽鞘和茎内大约为 1—1.5 厘米/小时(燕麦胚芽鞘为 1.2 厘米/小时)。生长素的极性运输是一种主动的运输过程,因为其运输速度比物理的扩散约大 10 倍;同时,在缺氧的条件下会严重地阻碍生长素的运输。生长素可以逆浓度梯度运输,也说明了这一点。

三、生长素的生物合成和代谢

在植物体内,吲哚乙酸是由色氨酸通过两条途径合成的。一条是首先氧化脱氨形成吲哚丙酮酸,再脱羧形成吲哚乙醛,最后将醛基氧化而形成吲哚乙酸。另一条是首先脱羧形成色胺,然后氧化脱氨形成吲哚乙醛,最后再转变为吲哚乙酸。

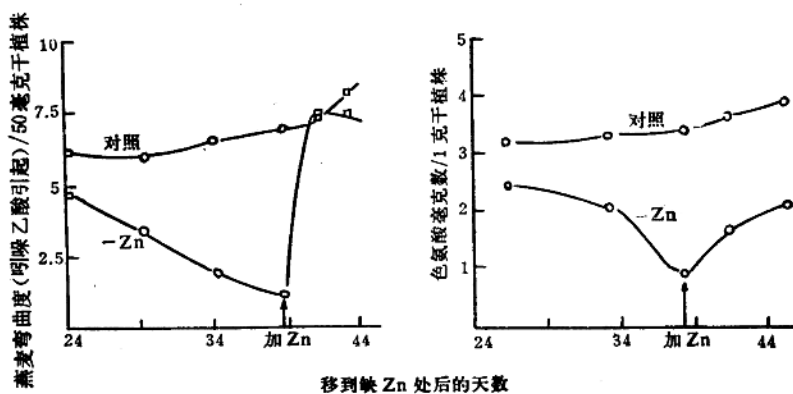
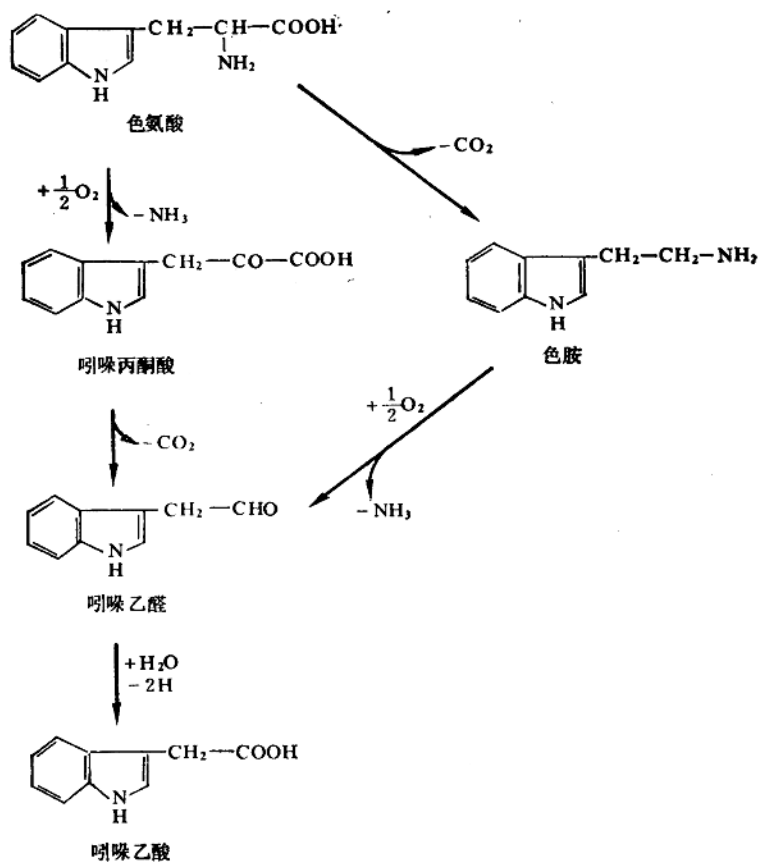
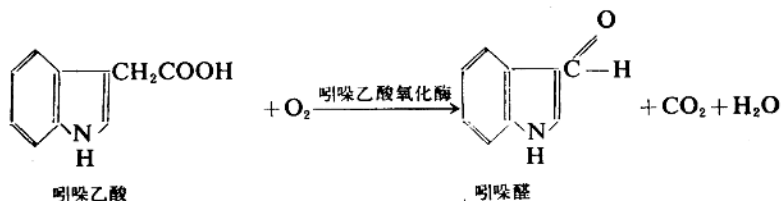


图 6-7 锌对番茄植株中吲哚乙酸和色氨酸含量的影响

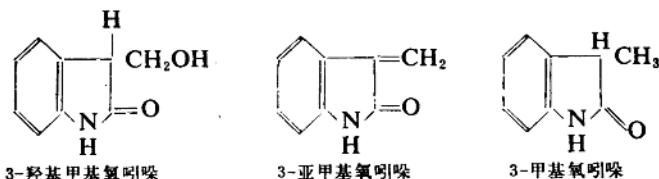
就可促进生长。这就说明生长素是由色氨酸转变来的。在所有植物中, 吲哚乙酸都可由吲哚丙酮酸途径产生, 仅有某些植物如燕麦、烟草、番茄和大麦中, 可以同时进行色氨酸途径。

试验指出, 在植物体中, 色氨酸是由吲哚和丝氨酸合成的。锌可能是色氨酸合成酶的辅酶。崔激(1948)证实, 缺锌植物的色氨酸含量显著减少, 加了微量锌以后几十小时内, 生长素和色氨酸就很快地增加(图 6-7), 这就证明缺锌阻止色氨酸的合成。

生长素在不断合成的同时, 也不断地被破坏, 与其他化合物结合, 或者被束缚在蛋白质分子上, 成为不活泼的化合物。由于吲哚乙酸氧化酶(IAA oxidase)的作用, 吲哚乙酸被破坏氧化后的产物是多种多样的, 由于在这个过程中使用 $1M$ 的氧, 将产生 $1M$ 的二氧化碳, 可以想像是一个侧链的氧化脱羧过程。这将会产生一种不活泼的物质吲哚醛(indolealdehyde)。

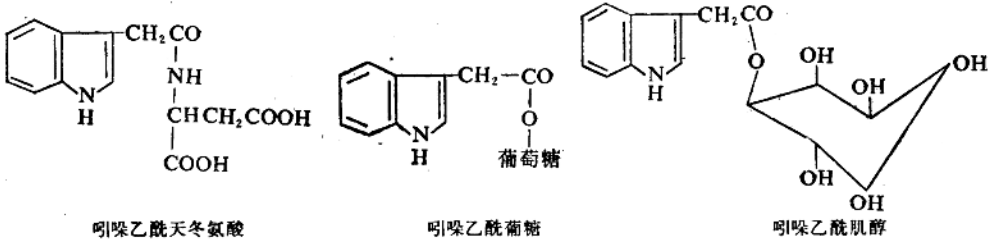


吲哚醛仅占被破坏的吲哚乙酸总量的5%左右。当前认为还有其他物质如3-羟基甲基氧吲哚(3-hydroxymethyloxindole)、3-亚甲基氧吲哚(3-methylene oxindole)和3-甲基氧吲哚(3-methyloxindole)等。



吲哚乙酸氧化酶需要两个辅基, 即 Mn^{++} 和酚。酚一般是一些单元酚, 例如香豆酸、阿魏酸等, 它们是 IAA 氧化酶的辅基, 所以抑制植物的生长。吲哚乙酸氧化酶的分布一般和生长速度有关。茎尖和根尖含吲哚乙酸氧化酶比老的组织少。距茎尖或根尖越远, 酶活性越高。在矮生植物里, 吲哚乙酸氧化酶活性比较大, 因而限制了植株的生长, 表现了矮生的特性。它和生长成反相关, 所以, 吲哚乙酸氧化酶的活动, 有助于组织成熟, 使生长终止。

生长素在植物组织内呈不同化学状态。人们把已提取(例如在乙醚中 0°C 黑暗里 2 小时)的生长素称为自由生长素(free auxin), 而惯常把受酶解、水解或自溶作用从组织里释放出来那部分生长素称为束缚生长素(bound auxin)。自由生长素具有活性, 而束缚生长素暂时失去活性, 释放出生长素后才呈现活性。束缚生长素是生长素与不同化合物结合形成的, 类型不同, 生理作用也有异。例如, 吲哚乙酸与糖结合形成吲哚乙酰糖基酯。具体来说, 吲哚乙酸与葡萄糖形成吲哚乙酰葡萄糖(indoleacetyl glucose), 与肌醇形成吲哚乙酰肌醇(indoleacetyl inositol)。它们在种子和贮藏器官中较多, 起贮藏作用, 经过酶作用后可释放出生长素。吲哚乙酸与肽结合为吲哚乙酰肽[譬如吲哚乙酸与天冬氨酸结合形成吲哚乙酰天冬氨酸(indoleacetyl aspartic acid)], 通常在生长素过量时形成, 是解毒产物, 具保护组织作用。



四、生长素的作用机理

生长素促进生长的作用,在于它促进了细胞的纵向伸长。植物细胞的最外部是细胞壁,若要增加体积,细胞壁就必须相应的扩大。

细胞壁具有伸展性(extensibility),伸展性可分为两个组成部分:弹性(elasticity)和可塑性(plasticity)。将燕麦胚芽鞘横置,在其尖端挂上一个重量,使之弯曲。当重量移去时,胚芽鞘只能部分恢复原状,而不能全部恢复。这种可逆的伸展能力叫做弹性,不可逆的伸展能力叫做可塑性(图 6-8)。如用生长素处理胚芽鞘,则可塑性增加,这就说明生长素具有增加细胞壁可塑性的作用。在不同浓度的生长素影响下,细胞壁的可塑性变化和生长的增加幅度很接近(图 6-9),这就说明生长是通过细胞壁可塑性的增加而实现的。

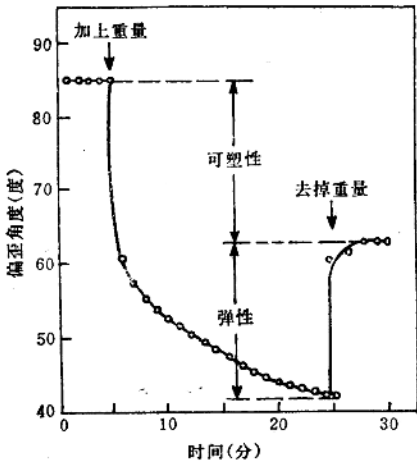


图 6-8 燕麦胚芽鞘的弹性和可塑性

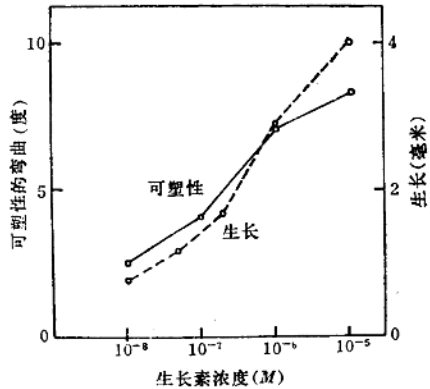


图 6-9 在生长素影响下, 燕麦胚芽鞘细胞壁可塑性变化与生长变化的关系

生长素为什么能使细胞伸长呢? 质膜上有质子泵, 生长素与质子泵结合, 使之活化。质子泵就把细胞质中的质子分泌到细胞壁, 使细胞壁环境酸化, 于是使对酸不稳定的键(H键或共价键)断裂, 或可使适宜于酸性环境的水解酶活性增加, 把固体形式的多糖转变为水溶性形式的糖, 因此, 细胞壁纤维素结构间交织点破裂, 联系松弛, 细胞壁可塑性增加。由于生长素和酸性溶液都可同样促进细胞伸长(图 6-10), 所以, 酸-生长学说(acid-growth theory) 可以部分解释生长素

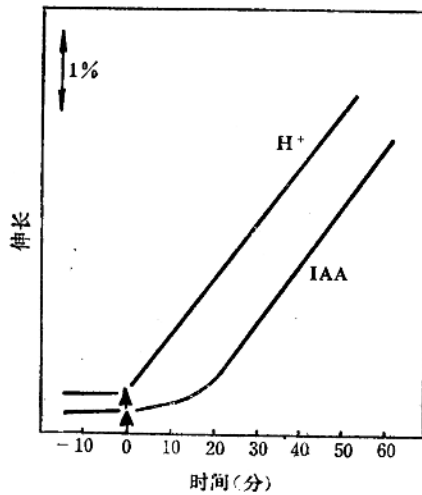


图 6-10 $10^{-5}M$ IAA 和 $10mM$ 柠檬酸缓冲液 (pH 为 3.0) 对燕麦胚芽鞘伸长的影响。切段在加入 IAA 后 10 分钟, 即开始迅速伸长; 不加 IAA 而使浸泡液呈酸性, 也促使芽鞘切段伸长

的作用机理。试验也证明, 生长素促使 H^+ 分泌速度和细胞伸长速度是一致的 (图 6-11)。

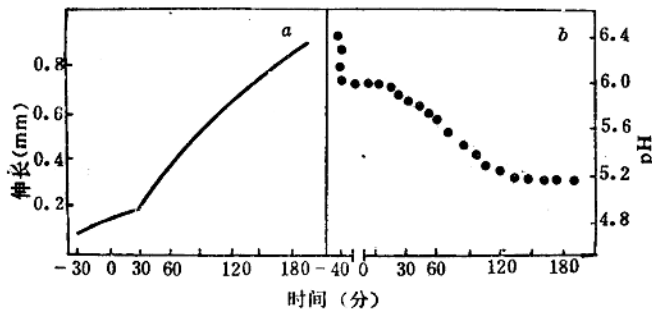


图 6-11 生长素 ($10^{-5}M$ IAA, 在 0 时加入) 对 (a) 燕麦胚芽鞘切段伸长和 (b) 芽鞘浸泡液的 pH 的影响

生长素除了促进细胞壁伸长以外, 也促进 RNA 和蛋白质的合成。试验指出, 以生长素处理豌豆上胚轴, 三天后, 顶端 1 厘米处的 DNA 和蛋白质含量比对照增多 2.5 倍, RNA 含量增多 4 倍。如果用 RNA 合成抑制剂放线菌素 D (actinomycin D) 处理, 则减少 RNA 合成速率, 如用蛋白质合成抑制剂环己酰亚胺 (cycloheximide) 处理, 则抑制蛋白质的合成 (图 6-12)。图 6-13 是生长素对蛋白质合成的作用图解。

总之, 生长素一方面使细胞壁疏松, 增加可塑性, 这样就增强细胞渗透吸水的能力, 随着液泡的不断加大, 细胞体积也加大; 另一方面生长素又促进蛋白质等物质的合成, 增加原生质体, 使原生质体的量随细胞体积加大而增多。

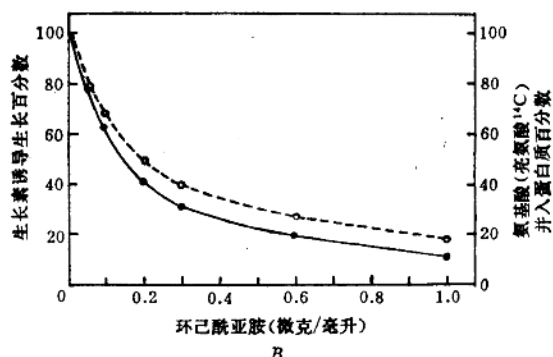
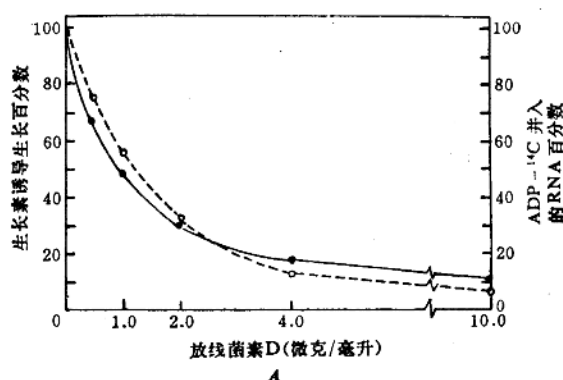


图 6-12 生长素诱导的生长和 mRNA 合成被放线菌素D(A)及蛋白质合成被环己酰亚胺(B)平行抑制作用。图中实线表示生长百分数,虚线表示合成百分数

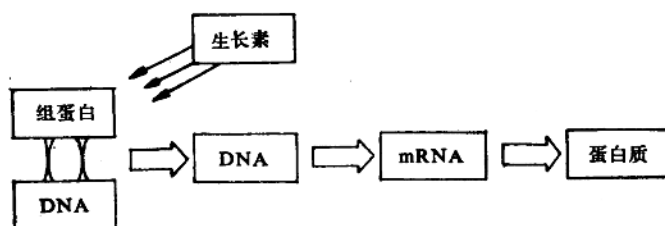
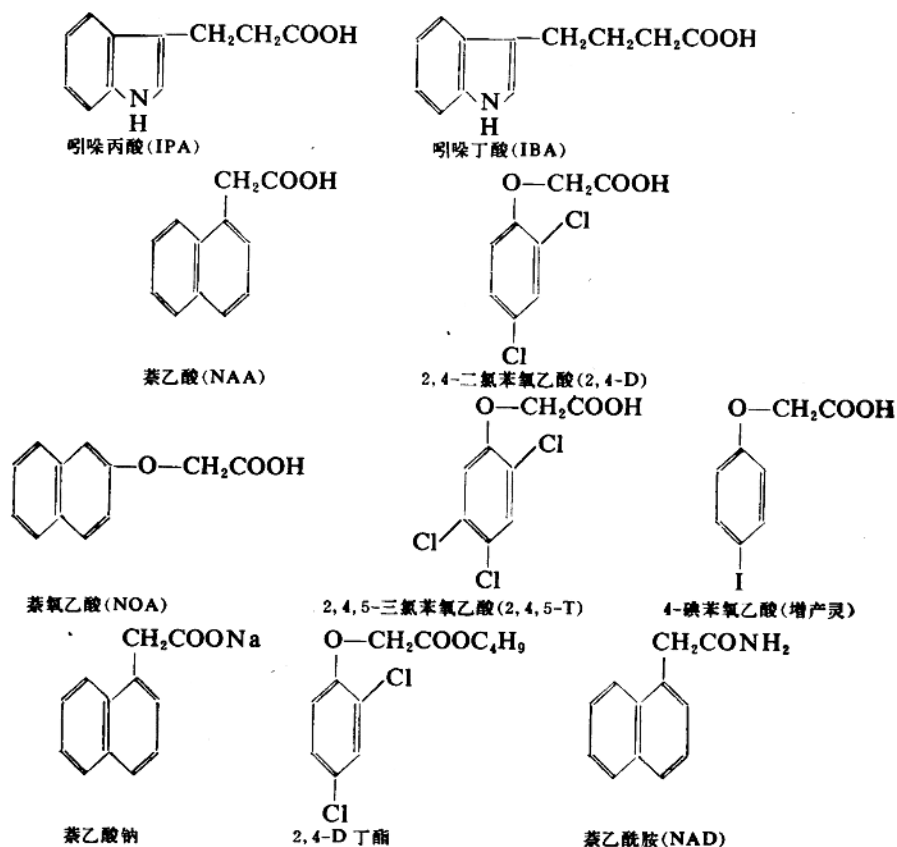


图 6-13 生长素释放合成 mRNA 的 DNA 模板

五、人工合成的生长素类及其应用

利用生长素的生物鉴定法,不仅可以研究植物体内各部位生长素的分布和含量,同时,也从人工合成的一些有机化合物中,筛选出多种与生长素有类似生理效应的植物生长调节剂。最早发现的是吲哚丙酸(indolepropionic acid, 简称 IPA)和吲哚丁酸(indolebutyric acid, 简称

IBA)。它们和吲哚乙酸一样都具有吲哚环,只是侧链的长度不同。以后又发现没有吲哚环而具有萘环的化合物,如萘乙酸(naphthaleneacetic acid, 简称 NAA)以及具有苯环的化合物,如 2,4-二氯苯氧乙酸(2,4-dichlorophenoxyacetic acid, 简称 2,4-D),也都有吲哚乙酸的生理活性。还发现和这些化合物有关的化合物,如萘氧乙酸(naphthoxyacetic acid, 简称 NOA)、2,4,5-三氯苯氧乙酸(2,4,5-trichlorophenoxyacetic acid, 简称 2,4,5-T)、4-碘苯氧乙酸(4-iodophenoxyacetic acid, 商品名增产灵)等和它们的一些衍生物(包括盐、酯、酰胺,如萘乙酸钠、2,4-D 丁酯、萘乙酰胺等)都有生理效应。



上述具有吲哚乙酸活性的化合物的化学结构虽不同,但有它们的共同之处。可归纳为四点:

1. 具有一个不饱和的芳香族环。
2. 环上带有酸性侧链。
3. 在环与侧链的羧基之间至少有一个碳原子。
4. 在环与侧链羧基之间应该有一定特殊的空间关系,例如羧基和环应成垂直角度等。

有些人工合成的生长素,如萘乙酸、2,4-D 等,由于原料丰富,生产过程简单,可以大量制造。此外,它们还不像 IAA 那样在体内受吲哚乙酸氧化酶的破坏,效果稳定。因此,生长素类在农业

上得到了广泛的推广使用。

应用生长素类于农业生产，要考虑植物器官种类和细胞年龄，因为生长素对细胞伸长的影响，随植物器官的不同而异。对离体根、芽和茎的研究指出，外加不同浓度的 IAA，可使这些器官有不同的反应(图 6-14)。 10^{-4} ppm IAA 促进根的伸长，但对芽和茎的伸长仅有很少反应或没有反应。随着浓度升高，开始抑制根生长的浓度，却强烈地促进芽的生长。茎生长的最适浓度约是 1ppm，但此浓度已抑制根和芽的生长。如果再提高 IAA 的浓度，茎、芽和根的伸长将全被抑制，甚至可导致植株死亡。此外，生长素的作用强弱与植物细胞的年龄也有很大的关系，正

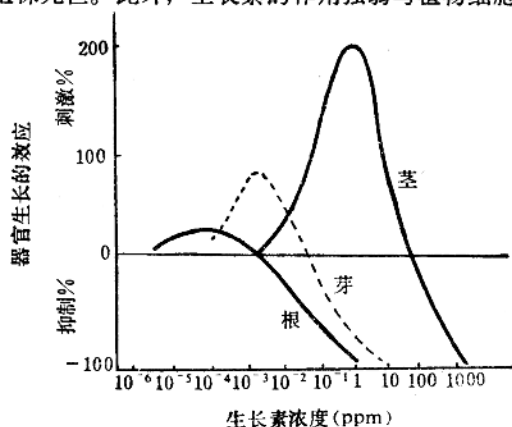


图 6-14 植物各器官生长速度与外源生长素浓度的关系

在生长的幼嫩的细胞，对生长素的反应最灵敏，长成的细胞就不灵敏。基于以上原则，可按照人们愿望灵活运用，在农业实践上可达到各种使用目的。

人工合成生长素类应用于农业生产，主要有以下几个方面：

(一) 促使插枝生根

生长素类可使一些不易生根的植物插枝顺利生根。当处理插枝基部后，那里的薄壁细胞首



图 6-15 小叶黄杨插枝生根

A. 对照; B. IBA 处理(粉剂 5,000ppm)

先脱分化,即细胞恢复分裂的机能,产生愈伤组织,然后还可能长出大量不定根。因此,生长素类有促使细胞分裂并通过再分化长出根的作用。人们很早就知道,如果在插枝上保留正在生长的芽或幼叶时,插枝基部便容易产生愈伤组织和根。这就是因为芽和叶中产生的生长素,通过极性运输并积累在插枝基部,使之得到足量的生长素。所以,在插枝基部外加生长素类,自然促进插条生根。促使插枝生根常用的人工合成的生长素是萘乙酸、2,4-D、吲哚丁酸等。至于使用哪种药剂和浓度最适宜,则因植物种类和方法而异。可以把插枝基部浸泡在溶液中,或蘸些粉剂(水溶液浓度一般在10—100ppm,粉剂在300—5,000ppm),然后扦插在沙床中。图6-15表示在5,000ppm IBA粉剂处理下,小叶黄杨(*Buxus microphylla*)插枝生根情况。

(二) 阻止器官脱落

生长素含量多的组织或器官,好像是一个营养物质输入“库”。生长素的这一作用很重要,因为这样就可以保证营养物质向着正在生长的组织或器官源源供应。在生产上用10ppm萘乙酸或1ppm2,4-D喷施棉株,就可保蕾保铃。

将锦紫苏属(*Coleus*)的叶片从叶柄上去掉,即使这个叶子是相当幼嫩的,留下的叶柄也会很快脱落。但如果将含有生长素的羊毛脂膏涂在叶柄的断口,叶柄就延迟脱落,这就说明叶片中产生的生长素有抑制叶子脱落的作用。施用生长素之所以使棉花保蕾保铃,就是因为提高了蕾、铃内生长素的浓度,防止离层的形成。

(三) 促进菠萝开花

生长素有促进菠萝开花的作用。用生长素诱导菠萝开花已在生产上大量采用。菠萝一般在定植二年植株中仅约有25%开花,其余都处于营养生长状态。此后,开花过程继续拖长到5年以内。研究证明,凡是达到14个月营养生长期的植株,在一年内任何月份,用5—10ppm的NAA或2,4-D处理,处理两个月后,大约就能100%开花。因此,用生长素处理菠萝植株,可使植株结果和成熟期一致,有利于管理和采收,也可使一年内各月都有菠萝成熟。

(四) 性别的控制

瓜类植物虽是雌雄异花,但其花原基在开始分化的初期却是雌雄不分的。以后根据雄蕊或雌蕊的发育程度,才决定成为雄花或雌花。生长素对黄瓜雌花的分化具有促进作用,经生长素处理后,雌花形成的频率就能提高。

此外,生长素还有延长种子或营养繁殖器官(如块根、块茎、鳞茎等)的休眠、控制腋芽生长、诱导子房长大产生无籽果实(单性结实)、疏花疏果及防止落花落果等作用。这些问题以后还要较详细地介绍。

第二节 赤霉素类

赤霉素(gibberellins)是日本人黑泽英一(1926)从水稻恶苗病的研究中发现的。患恶苗病的水稻植株发生徒长。这种徒长是由病菌分泌出来的物质引起的,这种病菌叫赤霉菌(*Gibberella fujikuroi*)。赤霉素的名称就由此而来。1938年日本人薮田贞次郎等从水稻赤霉菌中分离出赤霉素结晶,但这项研究在第二次世界大战爆发后即被迫停顿。战后,日本的赤霉素研究被介绍