

植 物 激 素

罗 士 章 等 編

上海水產学院

4. 22 1963

圖書館生书章

上海科学技术出版社

植物激素与发育

任 錫 畴

引 言

1. 植物开花所要求的环境条件
 1. 光周期
 - 一、植物按光周期性的分类
 - 二、光周期中光和暗的作用
 2. 春化
 - 一、植物个体发育过程中对低温的要求
 - 二、春化作用的原理
 3. 光周期与春化作用之間的关系
- II. “开花激素”概念之由来
 1. 自光周期現象发现后,碳氮平衡学說的基础动摇
 2. 証明植物經光周期誘导而产生的开花能力可以傳遞的一些实验
 3. 說明“开花激素”在植物体内移动的一些試驗
 4. 春化作用的效果似乎也可以傳遞
 5. 各种类型植物开花是否具有共同生理基础的問題
 6. 根据实验所推定的“开花激素”的特性
- III. 植物生长激素及其他化学調剂对植物开花的影响

1. 生长素对植物开花的影响

- 一、用生长素誘导开花的实例
- 二、生长素对光周期誘导开花的影响
 - (1) 短日性植物
 - (2) 长日性植物
- 三、天然生长素水平与开花之間关系的一些推論
- 四、生长素对春化作用的影响

2. 赤霉素对植物开花的影响

- 一、对要求低温植物开花的影响
- 二、对要求一定光周期植物开花的影响
- 三、赤霉素与“开花激素”之間的关系
 - (1) 柴拉軒的假說
 - (2) Brian 所修訂的假說

3. 其他化学調剂对于植物开花的影响

- 一、短日性植物(蒼耳)开花过程中的阶段
- 二、各种化学調剂对开花过程的影响

IV. 植物激素对花性別表现的影响

附 注

参考文献

引 言

多少年来人们一直在问：为什么各种植物有其一定的开花时令，春桃秋菊，夏荷冬梅，年复一年，永远不移？为什么一年生植物能够在其生长的当年开花结实，而二年生植物又非到第二年春夏不能开花？为什么温暖地区春种禾谷类作物，在春播之后能够在同一季里抽穗；而冬种作物又必须行秋播后在地里越冬，到第二年春暖才能抽穗？为什么多数热带植物终年开花，而又无所谓营养生长和生殖生长的节奏？而且人们也一直希望洞悉植物发育所要求的环境条件，将植物生长和发育所要求的条件加以区分，以便有可能按照人们的意图来控制植物的生长和发育。

近几十年来，由于植物发育生理学科的发展，以及各种植物发育习性资料的大量累积，已经逐渐明确：植物生长和生殖的节奏，是由于植物生长和发育所要求的某些环境因素有规律地交替所造成的。实验证明若干种植物由营养生长转向生殖生长（在形态上表现是花芽发韧），都要求一定的环境条件。这些条件与植物生长和其他营养功能所要求者迥然不同。如有些植物要求每天有一定长度的光期和暗期的交替，才能分化花芽和形成花。植物开花所要求的这种一定长度时间的光暗交替的条件，后来便叫做植物的光周期感应性，或简称光周期性。又如二年生植物的开花，除要求一定光周期之外，还要求在适当的光周期之前，先通过一种低温条件，然后植物才能感受光周期而开花。这种低温的作用便叫做春化作用。

然而通过适宜的外界环境条件，植物内部究竟起了些什么重要的反应或变化，足以使分生组织转而分化花芽？换言之，究竟什么是调节植物花芽发韧的内在因素呢？这是一个难以解答的问题；虽然三十多年来在这方面已进行了大量的研究工作，但直到今天这个问题仍然悬而未决。最早认为调节植物花芽发韧的内在因素是植物碳素营养和氮素营养之间的一种平衡。这种平衡假定可以利用施加氮肥来控制；当土壤中氮肥过多则刺激营养生长而抑制开花。这个根据营养平衡来控制开花的概念迅速为人们所接受，而一时成为流行的学说；而且很快地就累积了各种植物营养生长和生殖生长植株所含碳氮比值的大量分析资料。然而，当这种资料逐渐增多，便可看出在一个很大的碳氮比例的幅度内，植物都可以开花。今天看来原无足奇，因为这些碳素与氮素化合物总量的比例，很少能说明植物真正的生理条件，如象微量的生长激素所能准确地调节植物生长那样。而且后来实验证明植物花芽的发韧，并不因碳氮比值的改变便能引致，如长日性和短日性植物在长日条件下所表现的不同情况就是很好的例子。因此植物开花受其所含碳氮比值控制的概念，是缺少根据的（见本章 II, 1.）。

后来由于观察到，植物通过光周期诱导而产生的开花能力可以传递，如实验证

明植物感受光周期的器官是叶片,而反应的部位是距离叶片颇远的顶端分生組織,而且嫁接試驗更进一步証明这种开花能力的傳遞性,因而认为适当的环境条件与植物最終开花反应之間,还可能通过一种内在的調节因素,而这种因素似乎具有激素的性质。换言之,即认为适合植物发育的环境条件可能使植物体内产生一种促进开花的物质或激素,而这种物质才是引起花芽分化的内在因素。

虽然上述开花能力可以傳遞的一些事实只有用假定的“开花激素”才能較好地加以解釋,可是想从开花的植物体内直接分离出这种物质并加以驗證却一直未能成功。因此,究竟有无“开花激素”存在,或甚至是否应当設想有这类物质存在的問題,学者之間頗多爭論。近几年来,由于发现赤霉素能誘导长日性植物在絕对的短日条件下开花,而且自高等植物体内提出的类似赤霉素对长日性植物的开花也有同样的誘导作用,所以虽然有理由相信赤霉素还不就是想象中的“开花激素”(見下文),但已足以說明植物由营养生长轉向开花,可以受一种特定化学物质的控制。从现有的一些实验資料看来,假定的开花刺激物质只能通过生活細胞傳遞而不具扩散的性质;所以若果有“开花激素”存在的話,它可能是一种与既知的一些植物激素性质有所不同的新型物质。

由于直接提取“开花激素”一直未获成功^(註一),为了探索植物开花的生化原理,若干年来学者們便轉而寻求其他比較間接的門徑。这些門徑可以大別为两类:(1)研究业經誘导的与未經誘导的植株之間的生化差异,以及其与开花誘导过程之間的关系;(2)研究植物生长激素与其他化学調剂剂对开花誘导的影响,作为研究开花生理的另一綫索。

有关第一类的大量研究工作說明:通过光周期誘导和春化誘导,植物的若干成分与生理作用如碳水化合物、氮素物质、色素、維生素以及光合作用、呼吸作用、酶的活力等等都有量的或者一定程度的质的变化。然而却无法肯定地說明,这些变化与开花誘导之間的因果关系;因为难以断定所观察到的这些变化,究竟是开花誘导的原因或是其后果。在这些工作中,代謝变化与开花之間联系比較紧密的一个例子是 Gregory 等(1954)用短日性植物厚叶草 (*Kalanchoe blossfeldiana*) 所做的研究。他們发现这种植物具有与許多多汁植物不同的代謝作用;即在暗期中它能固定較大量的 CO_2 , 将 CO_2 的碳素化合为有机酸,而于光下以酸的脫羧作用,将 CO_2 释放出来。Gregory 等利用紅外吸收技术測定 CO_2 的吸收和释放,发现光周期誘导大大促进了这种特殊类型的代謝。經過 15~20 个短日周期之后,綠色植物 CO_2 交換的正常方式几乎完全顛倒;即在黑暗中吸收 CO_2 , 而在光照下将 CO_2 释放出来。由于这种 CO_2 交換的方式,是随光周期誘导而逐渐发展起来的,而且为抑制光周期誘导作用的那些方法(如用光打断长暗期)所阻止,則这两种現象之間有紧密的关联似乎十分可能。Kunitake 等(1957)用标记的 CO_2 所做的实验,也証实通过短日光周期誘导,的确能增加厚叶草 CO_2 暗固定与代謝的水平。分析业經誘导的植株,发现其 CO_2 暗固定而生成的各种产物的量虽然也都普遍有所增加,可是放射性的分布百分数,却并未显示出与未經誘导的植株者有任何明显的不同。由于缺少 CO_2

代謝新途徑的証明，所以仍然不清楚 CO_2 暗代謝与开花誘导过程之間关联之点何在。

第二类的工作是基于一个事实，即动物激素的活力具有高度专一性，但植物激素却并非如此；譬如生长素便能影响植物的許多生长过程。由于直接探索“开花激素”未获成就，学者們才想到試驗其他既知的植物生长激素，試看其对于植物开花是否也有一定的作用。到目前为止，已經广泛地研究了两大类植物激素，即生长素与赤霉素对开花的作用。通过大量的工作，說明生长素并不就是“开花激素”，但它对于植物开花有一定的影响。赤霉素看来也不就是“开花激素”，因为前者具有扩散的性质而后者只能通过生活細胞傳运；而且嫁接試驗証明，长日性植物和短日性植物可以相互誘导，說明其所含开花刺激物质是相同的，但赤霉素仅能誘导长日性植物开花，对短日性植物則无效。然而，赤霉素总算是迄今为止，在所发现能誘导植物于絕對非誘导性条件下开花的唯一化学物质。現在已經肯定有类似赤霉素广泛存在于植物界；而且从高等植物中抽提的类似赤霉素也同样具有誘导若干种长日性簇生植物如天仙子 (*Hyoscyamus niger*)、小花水茴草 (*Samolus parviflorus*) (Lang 等, 1957) 等抽苔、开花的效力，說明赤霉素似乎起到参与植物抽苔、开花的內部調节作用，而对簇生植物来讲，则是其开花的限制因素。

其他化学調节剂对植物开花的影响也进行了一些工作，其中最有效果者在于有可能估計各种化学药剂作用的时间，即可以測知一种化学药剂是与开花过程中那一阶段相联系 (参閱 Salisbury, 1961)。春化誘导和光周期誘导的意义似乎是植物开花所包含种种过程的适当平衡。在誘导条件下，这些过程正常进行；而在非誘导条件下，則过程被扰乱，結果便不能开花。因此通过这类物质对开花过程的研究，当有助于探索植物开花的生理机制。

I. 植物开花所要求的环境条件

1. 光 周 期

最先发现光周期現象的是 Garner 和 Allard (1920)。他們在实验中观察到美洲烟草 (*Nicotiana tabacum* var. Maryland Mammoth) 与其他烟草不同，在夏季长日照条件之下它不能开花；而只有采用了人工縮短日照时间的办法，这种植物才能在夏季开花。这个事实說明，一昼夜間黑暗期和光照期长短 (簡称日照长短) 的比例，对植物开花有决定性的影响。

一、植物按光周期性的分类

許多种植物的开花都要求一定的光周期，根据其对日照长短的不同要求可以将植物分为三类：第一类是与美洲烟草相似的一些植物，只有当日照长度縮短 (或者说暗期的长度增加) 到一定的水平后它們才开花 (註二)。这类植物叫做短日性植物，包括若干种春季或秋季开花的观赏植物如菊属、鼠尾草属、大波斯菊属、一枝黄

花属、报春花属等；第二类叫做长日性植物，只有当日照长度达到或超过一定的起码限度它才开花(註二)。这包括环球温暖地区所有夏季开花的植物，如禾谷类的春性品种、甜菜、萝卜、莴苣、马铃薯等；余下的植物归入第三类，叫做中日性植物。这类植物在任何日照长度之下都能开花，但其开花受其他气候因素的限制。例如番茄、黄瓜、辣椒、蒲公英、蕎麦等以及许多种热带植物，这些热带植物没有开花的节奏，即一年四季都可开花，正如其叶的终年生长一样。

植物按光周期性分类与按科属等的自然分类法毫无相似之处，而且绝对不能根据其近亲植物的习性来推定一种植物的光周期性。即使同种植物的不同品种，如前所述烟草的例子，对日照长短的反应也常显示出很大的差别。世界上植物种类的分布，根据其光周期性大致可以决定，这对于植物地理学家是相当重要的。

二、光周期中光和暗的作用

光周期现象最显著的特点之一是，若干种植物只要很少几个适当长度的昼夜交替周期(註三)，便能使其由营养生长转向开花；以后无论日照长度如何，开花都能继续。将植物置于有利于其花芽发轫的光周期条件之下，以引致开花，叫做光周期诱导。

现在差不多可以肯定，对长日性植物来讲，长日照是其开花所必需的诱导条件，而暗期并非必要；因为事实证明在连续光照之下它也会开花，而且花期一般都提早，说明暗期似乎只是起着抵销了光诱导的作用，和大大地推迟了开花的日期而已。这可从 Gregory 用菠菜和甜菜所做的试验看出。他将供试植物培植于开花所要求的临界日长以上不同日照长度条件之下，则开花所需日数随夜间的增长而增加，在临界日长(白昼 13 小时，黑夜 11 小时)条件之下，便不开花。黑暗对开花的这种抑制作用，也为随后若干类似的试验所证实。例如，倘若将长日性植物培植于人工短昼和短夜(短于临界长度)的有规律的交替条件之下，它也能正常地开花；说明假定黑夜够短的话，长日便并非必需。除此之外，用极短暂的弱光将长暗期打断，也可打消暗期的作用而令植物开花。这样看来，长日性植物开花便好像是两种对抗过程，即光的促进作用和随暗期增长而逐渐增加的黑暗的抑制作用，两者抵销的结果。

短日性植物的开花则必须有一定起码长度的连续暗期；对于某些较敏感的植物，倘若暗期中被短暂的弱光所打断也会完全阻碍开花。例如 Harder 和 Bode 的工作：9 小时白昼和 15 小时黑夜能诱导厚叶草开花；但在黑夜的中途只照射一分钟人工弱光(700 Lux)，便会使开花数目减至不及对照十分之一；而同样的中途加光时间，但用的是强光(12,000~15,000 Lux，相当于日光)，便完全抑制其开花了(见 Andus, 1959)。

根据连续暗期不可被光所打断的必要性看来，说明诱导短日性植物开花的，似乎也仅仅是黑暗，正如长日性植物开花仅要求光一样。不过若果没有光合作用所提供的养料，则生长便不能无限期地继续，没有生长也便不可能有发育；因而一定

起碼长度的日照对植物发育也是間接必需的(参閱 Whyte, 1947 第7章; Hamner, 1940)。然而这样說, 还不免把問題过分簡單化了。在长暗期之前, 要求起碼强度和时间的光期, 为誘导开花所提供的的作用, 或不仅止于为植物一般生长提供碳素的作用而已。

2. 春 化

一、植物个体发育过程中对低温的要求

除光周期之外, 植物开花所要求的决定性环境因素便是温度。在某些植物个体发育的一定时期, 必須通过适当的低温阶段, 然后植物才具有感受光周期而开花的能力。最熟悉的例子, 便是温暖地区禾谷类作物如小麦和燕麦等有春性品种和冬性品种之分。春种作物在春季播种, 当年夏季便可抽穗开花; 而冬种则否。冬种作物必須在秋季播种, 在土壤中越冬, 到第二年春暖时才能抽穗开花。若果在春季播种, 它便仍然要到第二年春暖时才能开花結实。

二、春化作用的原理

許多学者都力图闡明冬性作物春播当年不抽穗的原因。有些人认为冬性作物必須經過一定时期的休眠, 而春性作物是勿須的; 有些人认为冬性作物由营养生长轉向抽穗, 必須先經過寒冷; 又有些人认为冬性作物本身所需的生长期就长, 若行春播则生长期不足, 当年夏季自然不能抽穗。所有这些設想都不正确, 一直到 1928 年李森科 (Т. Д. Лисенко) 研究出著名的人工春化法, 才发现了植物冬性的本质。春化的方法很简单, 先将种子浸水, 使其含水量达到饱和吸水量的 50%, 随后置于低温下 (10°C 以下, 最好是 $2\sim 0^{\circ}\text{C}$) 經過适当长的期限 (30~60 天, 視作物品种而异), 然后于春季播种, 則其习性便一如春种作物; 而且又能保持冬性品种的优良品质。

春化法的原理, 在于已开始萌动的种子受一定外界环境条件的影响, 在植物組織内部便发生轉向生殖生长的生理过程。完成春化所要求的首要条件是充分地长时期的低温, 同时也必須使种子保持适当的水分和通气。后来李森科根据其对作物春化的研究, 創立了著名的阶段发育理論。他认为种子植物有其特定的一系列发育阶段(經李森科确定的发育阶段有二, 即春化阶段和光照阶段); 而且这些阶段有其一定的順序, 在植物整个发育过程中, 任一阶段都不能遺漏或顛倒。

自李森科发表春化法之后, 便引起了学者們广泛的注意, 以后若干研究結果証明, 利用低温处理以改变植物的开花习性并不限于禾谷类作物或种子处理。其他許多种二年生植物的花芽发軔也都要求先通过适当的低温条件。如芹菜、胡蘿卜等除非植株本身或种子事先經受几星期时间的低温, 否則便繼續維持其营养生长状态, 不能开花。甜菜、甘藍、蕪菁等开花也要求低温春化, 不过这几种作物的种子, 对低温的感应能力很差, 所以在春化处理中, 需用幼苗而不用种子。这些二年生作物的幼苗, 經過低温处理之后, 便可提前于栽培的当年开花(参閱 Whyte, 1947

第 18、19 章; Chouard, 1960)。

3. 光周期与春化作用之间的关系

现在有理由确信, 春化作用与光周期现象之间有密切的关系。Gregory 和 Purvis 用黑麦作的极为重要的工作已经可以说明对于小穗的发韧和成熟, 光周期与低温春化之间有极其错综的关系。在有关的研究工作中, 他们辛勤地解剖了不同发育时期数以若干千计植物的生长点, 证明小穗发育的各个阶段(即花的发韧, 成熟以及自鞘中伸出)可能是分别地受温度或光处理所支配(见 Audus, 1959)。

实验证明, 对冬黑麦小穗的发育来讲, 低温春化并不是一个必不可少的步骤; 因为这种作物, 即使培植于温暖的温室过冬, 其小穗仍能在第二年夏天正常地成熟。这就说明已经初步发芽的种子在寒冷的冬季土壤中所起的一些内部变化, 利用冬季短日对生长植株的影响也能引致。然而未经春化的冬黑麦于春季播种虽然最后也能分化花芽, 可是在夏季较晚时期产生的小穗不克自鞘内伸出而死于其中。这种小穗不克出现的现象是由于短日所引起, 因为短日抑制了“拔节”或小穗的伸长。长日对小穗的伸长则有促进作用。春黑麦和业经低温春化的冬黑麦, 其小穗在生长季节的初期便已发韧, 所以夏季的长日能促其抽穗。以一定时期的短日条件处理未经春化的冬性品种, 可以加速其小穗的发韧, 而且倘若随后给予长日条件, 则这些品种也可能在当年抽穗。

有些植物对光周期的感应性, 可为不同的温度处理所根本改变。例如草莓当温度高于 14°C 时表现为短日性植物, 最适的日长为 8 小时, 而日照长度超过 12 小时便不开花。当温度低于 14°C 时, 则其开花习性又属中日性, 而且甚至在连续光照之下也能开花(Went, 1954)。对于这些植物来讲, 温度因素与日照长度之间的关联就更加紧密了。

II. “开花激素”概念之由来

1. 自光周期现象发现后, 碳氮平衡学说的基础动摇

自从光周期现象被发现后, 学者们便想用光周期诱导的结果, 来证实碳氮比控制植物开花的学说。结果发现长日照使长日性植物和短日性植物所含碳氮比值都增加了, 然而这种条件却只能促进长日性植物开花且反而抑制短日性植物开花; 因而对碳氮平衡学说发生疑问。诚如 1939 年 Murneek 所说: 所有支持碳氮比学说的实验证据, 都是根据发育后期植物体成分分析的结果, 所以虽然 Klebs 等人发现已经开花结果的植物(试验材料仅限于长日性及中日性植物)有较高的碳氮比值; 但不能指出植物开始由营养生长转向生殖生长必需什么样的碳氮平衡(见 Whyte, 1947, 第 2 章)。后来知道, 在生殖后期, 碳氮比值的增大只不过是伴随开花而生的若干现象之一而已, 碳氮比本身与开花并无因果关系。

而另一方面, 实验证明植物经过适当光周期诱导而产生的开花能力, 可以在植

物体内或通过嫁接愈合組織而傳遞。这是激素作用的特点之一，因而便引起可能存在“开花激素”的概念。

2. 証明植物經光周期誘导而产生的开花能力 可以傳遞的一些实验

在光周期誘导中，綠色叶片是接受光周期作用的器官，以后才傳到植物的生长点而引起花芽分化。最先証明这个事实的是苏联学者 М. X. Чайлахян (柴拉軒) 和 В. С. Мошков。他們分別通过不同的試驗，而在 1936 年同时提出上述論断的报告。其后許多学者在对光周期的研究中都得到类似的結果。

柴拉軒用菊花(短日性植物)做試驗材料，将供試植株上半部的叶片全部切除，然后将材料分为四組，第一組培植于夏季长日条件之下，結果植株頂端都不形成花。第二組將带有叶片的植株下半部每天下午用暗箱定时遮光，使其保持于短日条件之下；而沒有叶片的上半部植株仍然处于长日条件之下，則結果所有植株的頂端都开花了。第三組上半部用同样的暗箱遮光保持短日条件，而带叶的下半部仍处于长日之下，結果統統沒有开花。第四組將整个植株控制于短日条件下，則其开花情况同第二組。这样就显然說明，短日光周期的作用是仅能由植物带有叶片的下半部接受，而且假定是，經由一种激素將这种开花能力傳至上面去叶部分的頂端，而在該处誘导植物开花。柴拉軒將这种假定的激素定名为“开花素”(見 Audus, 1959)。

同年 Мошков 报导用美洲烟草和莎門森烟草 (*Nicotiana tabacum* var. Sampson) 所做試驗，結果証明因光周期誘导而生的开花能力也易于通过嫁接愈合組織而傳遞。美洲烟草是一种短日性植物，而莎門森烟草則属中日性。將两种烟草都培植于长日或連續的照光条件下，則前者保持营养生长而后者开花。將前者植株去頂而接上后者的接穗，則美洲烟草便也能在长日条件之下抽出側枝，并且开花(見 Murneck & Whyte, 1948)。

証明光周期誘导开花的作用可以傳遞，以 Hamner 和 Bonner (1938) 用蒼耳 (*Xanthium pennsylvanicum*) 所做的試驗表現得最为鮮明。蒼耳是一种短日性植物，对光周期的反应比較敏感，只要通过仅仅一个短日光周期(即一个长夜和短日的昼夜交替)即可完成其光周期誘导，以后便可在长日(非誘导性的)条件下开花。若果在光周期誘导前將蒼耳植株的叶片完全切除，則在短日(誘导性的)条件下也不能开花；可是植株只要留有一个叶片的一小部份(1/8个叶片)，它仍然会开花(图 5-1)。因此可以推断，必然有某些生理过程或物质自叶中起源，随后傳至芽的分生組織，在該处起作用而引起花芽发軔。另一試驗是用分枝的蒼耳，將其中一个枝条保持于短日条件之下，則处于长日条件下的一个枝条也会开花；說明短日誘导的作用可以由一枝傳給另一枝。事先將处于短日条件下枝条的叶子切除，只留 1/8 片叶子，它仍然有誘导全株开花的能力。若果事先將短日条件下枝条的叶片全部切除，則全株便都不能开花了(图 5-2)。除此之外，用蒼耳做的嫁接試驗也表明这

种假定的开花刺激物质可以通过嫁接愈合组织而传递(图5-3)。Hamner 和 Bonner 想证明这种刺激物质能通过一种“扩散性的接触”，所以他们在嫁接部切面之间嵌入一层透视镜，以阻止其愈合；结果说明开花刺激物仍能透过。他们认为既然嫁接部并未愈合，则刺激物的传递只能是由于扩散作用，这就说明“开花激素”是具有扩散性质的物质。然而这个说法不久便被否定。Withow and Withow (1943) 重复了上述的工作，发现嫁接部细胞仍能透过透视镜而有少量愈合；所以不能据此而推定刺激物的传递是由于扩散作用。

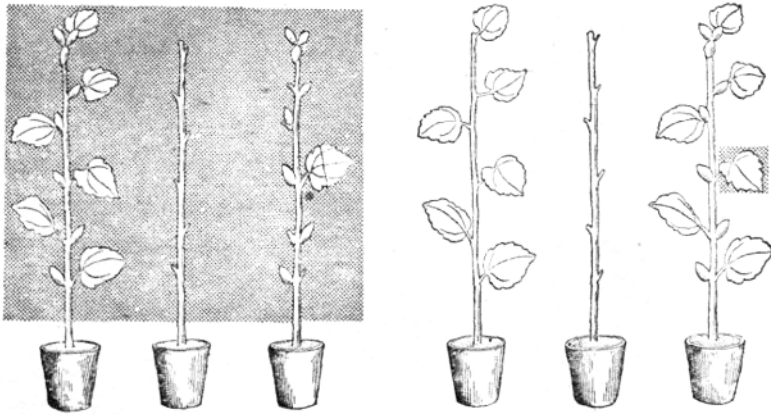


图5-1 在引起玉米花芽发粒的作用上，光周期诱导与叶的关系
注意：只要有一个叶片经过适当诱导，便能引起花芽发粒。
(根据 Eric Mose, 1952 插图)

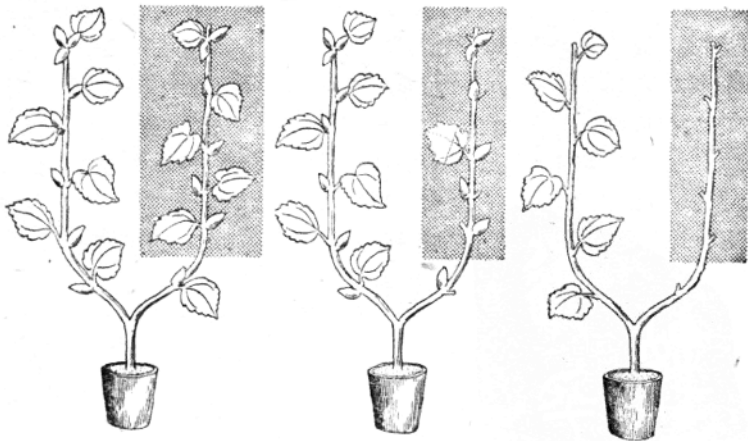


图5-2 “开花激素”从玉米经光周期诱导的枝条传递到未经诱导的枝条
说明“开花激素”起源于叶，阴影表示短日条件(根据 Eric Mose, 1952 插图)

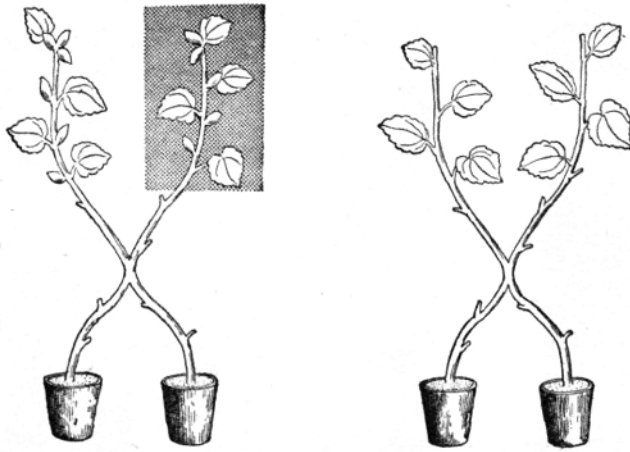


图 5-3 用经过光周期诱导的蒼耳植株与一未經诱导的植株嫁接說明“开花激素”可以通过嫁接愈合組織而傳遞。阴影表示短日条件
(根据 Eric Moss, 1952 插图)

3. 說明“开花激素”在植物体内移动的一些試驗

至于“开花激素”在植物体内的移动,实验証明它不仅正常地通过叶、叶柄和莖,也可以通过根的組織(Чайлахян, 1940; Stout, 1945);而且其运输是绝对非极性的。例如刺激物质可以从一个枝向下移运,然后轉而向上傳到另一枝的頂端。开花刺激物自叶片中輸出显然可以依靠叶肉进行,因为即使将叶片基部的主脉切断,但其輸出可以不受影响(Чайлахян, 1940)。在叶柄和莖中,开花刺激物质可能依靠韧皮部傳送。这种說法首先是根据两个实验观察:一个是对莖或叶柄施行环割、蒸汽处理、局部低温处理或麻醉剂处理,則刺激物质的傳遞能力便有所减低或甚至受到抑制。另一个实验是叶片对生的植物,則刺激物质傾向停留于叶片与莖毗連的扇形部,这与将染料引入植物輸导系統所表现的移动情况相同;說明开花刺激物的傳遞也是在維管束中进行的。

然而“开花激素”依靠韧皮部运输的主要証据还在于另外一个事实;即在局部光周期诱导試驗或嫁接試驗中,植物的非诱导部份或者嫁接受体(注四)的开花效应,由于其留有叶片而大大减低。植物非诱导部份叶片的这种抑制开花的作用,长日性植物和短日性植物都同样具有;不过一般而論,以短日性植物者表现最为明显。这种现象也許可以归之于非诱导的叶片能产生一种液流,其流动方向与来自业經诱导叶片的液流者相逆。当然这就意味着开花刺激物质是随着在篩管中移动的光合产物的液流而傳遞的。以下一些事实也是对这一說法的有力支持:(1)只有成熟的叶片,即能够有效地进行光合作用的叶片,才有抑制刺激物质傳遞的作用(Мошков, 1941);(2)只有位置介于刺激物质来源与接受刺激物的芽之間的一些叶片(或者在这样一种情况下,即受诱导的和非诱导的叶片的位置与芽距离相等,而該植株又

无其他芽存在)才有抑制作用(見 Lang, 1952);(3)倘若將嫁接受体枝上的嫩叶摘除,即局部吸引营养液流的作用减少,則抑制开花刺激物傳遞的作用也因而加强(Hammer and Bonner, 1938; Мошков, 1941)。除此之外,短日性植物在长日条件下的叶片,对开花刺激物傳遞的抑制作用,还可以用下述人为的方法来造成:將处于长日条件下,部份植株的叶片完全摘除,但供給以糖液,借以造成一种人工的液流,与来自业經誘导叶片的液流相拮抗(Чайлахян, 1947)。Zeevaart (1958)用紫苏(*Perilla crispa*)作的嫁接試驗更进一步証实了开花刺激物质的运输有賴于同化物的集体流动。他发现除非保持嫁接愈合不短于蔗糖自嫁接供体傳送至受体所必需的时间,否則嫁接受体便不能开花。Zeevaart 的試驗采用了 C^{14} 標記的蔗糖,所以对其运输的觀察可說是可靠的。

4. 春化作用的效果似乎也可以傳遞

嫁接試驗証明,春化的結果在植物体内似乎也形成一种可以傳遞的开花刺激物。如天仙子(*Hyoscyamus niger*)有两个品种:一个是一年生,另一是二年生。二年生品种如果經過在 $5^{\circ}C$ 下六星期的春化处理,則其习性一如一年生种,在当年便可开花。倘若將一年生种的枝,或者將已經春化过的二年生品种的枝,嫁接于二年生品种之上,則該二年生天仙子植株便可以不經過春化而在第一年开花(Melchers, 1936, 1937)。从这个試驗可以看出:二年生植物經過春化之后,則具备一种条件或产生一种物质,这种条件或物质是一年生植物原所具有的,在誘导性光周期条件之下便形成“开花激素”,而使植物开花。这种說法从 Melchers 和 Lang 的另一嫁接試驗可得到更确切的証明。他們用美洲烟草(一年生短日性植物,开花不要求低温)作为嫁接受体,然后将二年生天仙子嫁接于其上。結果証明:只有当天仙子經過春化之后而处于誘导性长日光周期条件之下,才能誘导美洲烟草开花。这就足以說明春化作用必須先完成,然后“开花激素”才能形成(見 Stout, 1945)。

經過春化处理的二年生天仙子植株,通过嫁接之所以能誘导另一个二年生天仙子植株不經春化而开花,似乎有两种可能性:一种最简单的可能性是經春化处理的嫁接供体組織内先形成了“开花激素”,然后傳遞給受体而誘导其开花。因为可以設想低温誘导而形成的条件保持于供体組織内,在誘导性日长条件下便能形成“开花激素”,而“开花激素”可以通过嫁接愈合組織傳遞則是业已肯定的。但其他的試驗說明問題并不尽然如此,因而有另一种可能性。Melchers (1939) 以二年生天仙子作为嫁接受体,以美洲烟草作为供体,則無論烟草接穗(帶叶莖秆或单单叶片)是被控制于非誘导性长日或誘导性短日条件之下,天仙子都差不多同时开花;而且在长日条件下的烟草接穗完全没有花芽发軔的迹象,这就說明在长日条件下烟草接穗中并没有“开花激素”形成,但也能使天仙子受体开花。为了解釋这个現象, Melchers 假定,存在另一种物质——“春化素”。这种物质,一年生植物体内原来便含有,而且也可以通过嫁接而傳遞,在上述試驗中,长日照条件下,美洲烟草仅供給二年生天仙子“春化素”,而“开花激素”是在受体内形成的。这样就可以认为

表 5-1 通过嫁接而成功地诱导开花的一些例子*

嫁 接 受 体		嫁 接 供 体		
培植于长日条件下的短日性植物	培植于短日条件下的长日性植物	培植于短日条件下的短日性植物	培植于长日条件下的长日性植物	中日性植物
1. 品种内嫁接				
紫苏 (<i>Perilla frutescens</i> var. <i>nankinensis</i>)	矮牵牛 (<i>Petunia hybrida</i>)	紫苏 (<i>Perilla frutescens</i> var. <i>nankinensis</i>)		
芥耳 (<i>Xanthium</i> spp.)		芥耳 (<i>Xanthium</i> spp.)		
野大豆 (<i>Glycine soja</i>)		野大豆 (<i>Glycine soja</i>)		
2. 品种间嫁接				
美洲烟草 (<i>Nicotiana tabacum</i> var. <i>Mammoth</i>)				圣桑烟草 (<i>Nicotiana tabacum</i> var. <i>samsun</i> etc.)
北京斑豆 (<i>Glycine soja</i> var. <i>Biloxi, Peking</i>)				玛瑙豆 (<i>Glycine soja</i> var. <i>Agate, Batoracka</i>)
陆地棉 (<i>Gossypium hirsutum</i> spp. <i>typicum</i> (短日种), <i>punctatum</i> , <i>mariegalante</i>)				陆地棉 (中日种) (<i>Gossypium hirsutum</i> spp. <i>typicum</i>)
瘤芥耳 (短日种) (<i>Xanthium strumarium</i>)				瘤芥耳 (中日种) (<i>Xanthium strumarium</i>)
3. 种间嫁接				
菊芋 (<i>Helianthus tuberosus</i>)				向日葵 (<i>Helianthus annuus</i>)
美洲烟草 (<i>Nicotiana tabacum</i> var. <i>Mammoth</i>)			野生烟草 (<i>Nicotiana silvestris</i>)	
棉花 (<i>Gossypium davidsonii</i>)				陆地棉 (<i>Gossypium hirsutum</i>)
棉花 (<i>Gossypium raimondii</i>)				陆地棉 (<i>Gossypium hirsutum</i>)
4. 属间嫁接				
美洲烟草 (<i>Nicotiana tabacum</i> var. <i>Mammoth</i>)			一年生种天仙子 (<i>Hyoscyamus niger</i>)	
	一年生种天仙子 (<i>Hyoscyamus niger</i>)	美洲烟草 (<i>Nicotiana tabacum</i> var. <i>Mammoth</i>)		
甜芥耳 (<i>Xanthium saccharatum</i>)			翠菊 (<i>Callistephus chinensis</i>)**	翠菊 (<i>Callistephus chinensis</i>)**

* 根据 Lang (1952), 表列所有嫁接受体都保持于非诱导性条件之下, 嫁接供体是用中日性植物, 或用开花要求一定日长的植物, 于嫁接前或嫁接后令其通过光周期诱导而具备开花的能力, 通过嫁接愈合组织可使受体开花。

** 对日长要求尚不十分肯定。

二年生植物体内“春化素”的形成要求低温,而其存在又为“开花素”生成的必需条件;它本身可能是“开花素”的前体,也可能是对“开花素”的合成起着触媒作用。

然而类似 Melchers (1939) 工作结果的例子是不多见的,而且迄今还缺少更确切地证明春化素的存在和传递的证据;因此 Melchers 的假说最多也不过只能解释少数特殊的事例而已。

5. 各种类型植物开花是否具有共同生理基础的问题

通过早期的一些嫁接试验以及随后用各种植物进行的重复工作,业已肯定:不仅是经过长日诱导的长日性植物,或经过短日诱导的短日性植物,能够诱导另一培植于非诱导性条件下的长日性或短日性植物开花;而且经诱导过的长日性植物能够诱导短日性植物开花;同样经诱导过的短日性植物也能诱导长日性植物开花。除此之外,花芽发轫不要求一定日长条件的中日性植物也能诱导短日性植物开花(表5-1)。这就说明长日性、短日性和中日性植物所含“开花激素”似属相同。另一方面,经过低温处理的二年生植物和春性一年生植物(无论其属于长日、短日或中日性)所含“开花激素”似也相同,因为春性一年生植物或业经春化的二年生植物都能诱导未经春化的二年生植物开花(表5-2)。而且上述种种情况,不仅在同种植物之间,并且在异种甚至异属植物之间,“开花激素”都同样可以传递。最有趣的是寄生植物与寄主植物之间“开花激素”的传递也似属可能,如列当属 (*Orobanche minor*) 是红三叶草 (*Trifolium pratense*) 的根寄生植物,只有当其寄主植物开花时,它才开花(见 Audus, 1959)。说明在两种相隔很远的不同科的植物之间,所含“开花

表5-2 用不要求低温植物或要求低温植物(经过春化的),通过嫁接而成功地诱导要求低温植物不经春化而开花的一些例子*

嫁 接 受 体	嫁 接 供 体	供体植物类型
二年生种甜菜 (<i>Beta vulgaris</i>)	二年生种甜菜,经过低温处理 (<i>Beta vulgaris</i>)	二年生,长日性
二年生种甜菜 (<i>Beta vulgaris</i>)	一年生种甜菜 (<i>Beta vulgaris</i>)	一年生,长日性
二年生天仙子 (<i>Hyoscyamus niger f. biennis</i>)	二年生天仙子,经过低温处理 (<i>Hyoscyamus niger f. biennis</i>)	二年生,长日性
二年生天仙子 (<i>Hyoscyamus niger f. biennis</i>)	一年生天仙子 (<i>Hyoscyamus niger f. annuus</i>)	一年生,长日性
二年生天仙子 (<i>Hyoscyamus niger f. biennis</i>)	白色天仙子 (<i>Hyoscyamus albus</i>)	一年生,中日性
二年生天仙子 (<i>Hyoscyamus niger f. biennis</i>)	爪哇烟草,卡瓦拉烟草 (<i>Nicotiana tabacum var. Java, Cavalla</i>)	一年生,中日性
二年生天仙子 (<i>Hyoscyamus niger f. biennis</i>)	美洲烟草 (<i>Nicotiana tabacum var. Maryland Mammoth</i>)	一年生,短日性
二年生天仙子 (<i>Hyoscyamus niger f. biennis</i>)	矮牵牛 (<i>Petunia hybrida</i>)	一年生,长日性(?)
甘蓝 (<i>Brassica oleracea</i>)	芥菜 (<i>Sinapis sp.</i>)	冬性(?),长日性(?)
芥菜 (<i>Sinapis spec.</i>)	甘蓝 (<i>Brassica oleracea</i>)	二年生,中日性(?)
胡萝卜 (<i>Daucus carota</i>)	蒔蘿 (<i>Anethum graveolens</i>)	一年生,长日性

* 根据 Lang (1952)。

激素”也可能是相同的。这样看来，“开花激素”似乎并无植物种类专一性；那就是說，各种植物所含“开花激素”似都相同，或者至少是同样奏效的。至于低温春化对二年生植物的作用，若說成是消除了其限制“开花激素”生成的某种生理因素，似乎更为恰当。

6. 根据实验所推定的“开花激素”的特性

虽然有不少证据間接地說明似乎有“开花激素”存在，但迄今不能从开花的植物中抽提出这种物质^(註一)，并处理营养生长的植株而诱导其开花。1939年 Ulrich 报导曾从番紅花(*Crocus sativus*)的柱头中提出一种能诱导植物开花的抽提液，但后来 Melchers 和 Lang 想加以証实却未能成功。Roberts 1951年报导从开花的蒼耳(*Xanthium echinatum*)的石油醚抽提液中分离出一种水溶性的結晶，状似一种鈣肥皂，据說能诱导营养生长的蒼耳植株开花；不过效果不大，而且不象是长期以来所要寻找的天然“开花激素”。Sironval 1957年发现草莓开花与叶綠素代謝的显著变化紧密联系；其特点在于与叶綠素 A 含量相关的叶綠素 B 的含量有所降低。开花草莓叶片抽提液中显示出含有一种或多种可以促进营养生长植株开花的物质。其活力似乎与一种不能皂化的成分有关，这种成分含有少量維生素 E 和較大量固醇。Sironval 认为光周期诱导开花也許是經由其对叶綠素代謝的影响，从而提供維生素 E 以及可能尚有其他促进开花的物质(見 Audus, 1959)。

Bonner 和 Liverman (1953) 认为“开花激素”的某些特性与植物病毒的性质极为相似。一般都认为病毒是一种大分子的核蛋白，由受害植物細胞的原生质大量形成，两者相似之处至少有以下几点：(1)都易于通过生活組織和嫁接愈合組織而傳遞。植物病毒病的主要病征之一是受害植物表现分化花芽；这种病征可以通过嫁接愈合而傳給另一植株，而且病征不减。这和“开花激素”能通过嫁接愈合組織傳遞給另一植株，而其活力不减的性质完全一样。(2)两者都还不能自生活植物中提出，而傳給另一生活植物。(3)植物开花的能力和若干种病毒一样不能通过种子而繼續保持。根据这些性质，可以认为“开花激素”可能是一种与前所知的生长素类激素完全不同的，而且比較复杂的新型激素。它可能具有蛋白质的性质，而不是一种小分子的有机物质；它不能利用扩散来傳遞，而是如病毒一样，可以引起相邻細胞原生质形成同样的蛋白质分子，而借此蔓延及整个植株。

III. 植物生长激素及其他化学調剂 对植物开花的影响

1. 生长素对植物开花的影响

一、用生长素诱导开花的实例

早期曾經試驗过許多种化学药剂对于刺激植物花芽发韌的作用，除少数例外，可以說大多是无效的。在例外之中研究得比較多的是凤梨(*Ananas sativas*)。凤梨

是一种热带果树。这种植物的开花显然是受环境的支配，因其花序^(註五)的发育通常是在秋季，而果实的发育和成熟是通过冬季继续进行。不同品种到达花前成熟期所需期限也有所不同，其范围为一年半到五年。人们早就知道，可以在非天然开花季节设法诱导凤梨开花，如采取在田间燃点烟火的方法来促其提早开花 (Overbeek, 1951)。烟的活力，后来发现是由于不饱和碳氢化合物的气体如乙烯之类的作用。NAA 对凤梨开花有类似的诱导作用，早在 1939 年就已发现 (Clark and Kerns, 1942)。后来又作过很多研究，发现对某些凤梨品种，利用合成生长素的稀薄水溶液喷洒植株，可以在一年之中任何时间诱导其开花。

姑勿论合成生长素对诱导凤梨开花的明显作用，天然生长素 IAA 对凤梨正常开花的功能实际上几乎是一无所知的。任何时间 IAA 似乎都大量存在于植株的生长点，而且显然是由其贮藏于叶基部的原物质 β -吡啶乙醛通过酶的作用而产生。然而天然生长素对开花似乎也起一些作用。例如有一个凤梨品种 (Caliezona)，由于将植株横置，便能诱导它在非正常开花季节开花。将植株横置设定是扰乱了天然生长素在植株内的正常分布，由于向地性作用，这个植株终于又能复始其正常生长的位置；但其体内的激素平衡已经由于植株横置而有所改变，这种改变促成了花序的发育。

生长素诱导凤梨开花作用的生理基础，现在还没有弄清。乙烯促进开花的作用可能是作为一种生长素的拮抗剂，因为以 IAA 处理凤梨并没有促进开花的作用。因此 NAA 和 2, 4-D 促进凤梨开花的作用，可能也是作为天然生长素的拮抗剂，正如 TIBA 的作用一样 (Bonner and Bandurski, 1952)。Gowing (1956) 研究 NAA 和 IAA 的联合作用，结果也颇支持这一种说法。在他的实验中，低浓度 NAA 的促进作用因 IAA 的存在而减小，同样由于浓度大而降低的 NAA 活力，因 IAA 的存在而得以部份恢复，正可说明两者之间有一种相互拮抗作用。

另一个生长素促进开花的例子是荔枝 (*Nephelium chinensis*)。在荔枝园中每年都只有少数果树开花，然而用 NAA 喷洒处理可以促使 85~90% 的果树开花。不过生长素对荔枝开花的作用只是一种促进的作用，还不象凤梨那样能诱导其在非正常开花的季节里开花。Nakata 认为生长素促进荔枝开花是由于外加生长素压低了营养生长的生长势而间接产生的作用；因为正常的情况，营养生长与花芽发育是负相关的 (见 Audus, 1959)。

二、生长素对光周期诱导开花的影响

近十多年来，生长素对植物开花影响的研究，联系到植物的光周期性；即在诱导性和非诱导性光周期条件之下，研究生长素及其有关物质对植物开花的影响。这方面虽然已经做了不少的工作，但能肯定的资料并不多。

(1) 短日性植物 对短日性植物来说，用生长素喷洒植株可以抑制其在短日条件下开花。例如苍耳，在经过四个短日周期处理之后，便能在长日条件下开花；但若果施用 NAA 或 IAA 溶液 (50~500 ppm)，开花期便大大推迟 (Bonner and

Thurlow, 1949)。其他短日植物如高凉菜属 (*Kalanchoë*) 和藜属 (*Chenopodium*) 也有同样情况, 而且好象只有在光周期中的暗期将生长素施于叶片才起作用 (Bonner and Liverman, 1953)。由于抑制开花的程度视所施 IAA 的浓度以及光期的长度而异, 因而认为 IAA 与光期中某种促进开花的产物起交互作用, 而使其失效 (Hamner and Nanda, 1956)。

生长素抑制短日性植物开花的问题, 因应用抗生长素或生长素拮抗剂所得的结果而得到进一步的阐明。拮抗作用是广泛存在于生活有机体内的一种现象。一个最所熟悉的例子是磺酰胺剂 (Sulphonamide) 的作用。这类药剂之所以能抑止某些种细菌生长, 是由于其阻止了天然促进生长的因素对-氨基苯甲酸 (para-Aminobenzoic acid) (PABA) 发挥作用所致。磺酰胺剂与 PABA 在化学结构上极为近似。拮抗作用是一种在同一酶系统内的竞争。打个比方, 这种竞争性的抑制物就好比是断在锁内的半截钥匙一样。断钥匙有一种完全适合锁簧的形式, 正如抑制物具有类似的化学结构, 容许其嵌入其所抑制的生化系统一样。然而断钥匙由于无柄, 不能转动所以不能开锁, 也正好象抑制物由于缺乏使特殊反应进行所必需的特别化学结构, 所以无效。而且除此之外, 断钥匙占据了锁眼而使另一钥匙不能开锁; 也就正好象竞争性的抑制物阻止了正常重要反应剂的门路一样。

在有关的一些实验中曾选用三碘苯甲酸 (TIBA), 二氯苯甲醚 (2, 4-Dichloranisole) 和氯代醇 (Chlorohydrin) 等生长素拮抗剂。这三种化合物都可说是抗生长素。这类化合物对开花影响的第一个报告是 Zimmerman and Hitchcock (1942)。他们将 TIBA 溶液 (4~200 ppm) 施于围绕番茄根部的土壤中, 或者喷射其地上部, 则通常长出侧枝的腋芽便会长出花枝; 而且顶芽也同样为花枝所取代。此一效应随后又为许多学者所证实。实际上在幼苗的早期, 当植株只有一寸左右高, 仅仅出现大约三个叶片时便可用此法诱导形成花芽 (见 Audus, 1959)。不过番茄是对光周期不敏感的植物, 所以 TIBA 的上述反应只能认为是对于花发育的一般刺激作用, 而并不是对花芽发韧真正的诱导作用。

对于短日性植物的开花, 抗生长素则有明显的促进作用。前已提及施用 NAA, 则苍耳的开花被抑制, 但在施用 NAA 的同时也施用二氯苯甲醚, 则 NAA 抑制开花的作用便被其抵消 (Bonner and Thurlow, 1949)。Bonner (1949) 在短日条件下以补充弱光的办法保持苍耳于营养生长状态, 用 TIBA 和二氯苯甲醚处理则能促其开花。此外已经开花的植物 (例如大豆), 以 TIBA 处理则能使其开花更为繁茂 (Galston, 1947)。氯乙醇 (Ethylene chlorohydrin) 似乎是活力大得多的拮抗剂, 因为以其处理苍耳叶片, 甚至可以在长日条件下诱导其开花 (Khudairi and Hamner, 1954)。

(2) **长日性植物** 对于长日性植物, 生长素的影响便不象对短日性植物那样明确了。根据既有的文献资料, 除了少数例外, 生长素对培植于长日条件下长日性植物的开花也是有抑制作用的; 不过这种抑制开花作用的强度, 各种植物大有差别。例如 Denifer and Grundler (1950) 用生长素 (NAA 或 IAA) 处理了 14 种长