

# 植物激素

罗士章等编

上海水产学院

4. 22 1963

图书馆藏书章

上海科学技术出版社

# 植物激素与組織分化及器官形成

崔 滋 湯 兆 达

---

## 引 言

- I. 胚的生长与分化
  - II. 組織的生长与分化
    1. 植物激素对整体植物組織的影响
    2. 植物激素对离体組織的影响
  - III. 器官的形成
    1. 根的形成与生长
      - 一、植物激素对根形成的影响
      - 二、植物激素对根生长的影响
    2. 芽的形成
    3. 莖与叶(地上部)的生长
    4. 花的形成
    5. 果实的形成
  - IV. 結 論
- 参考文献

## 引 言

高等植物的各个部分，按照形态、结构、生理和功能的显著差异，通常分为根、茎、叶、花和果实等器官。这些不同的器官是由各种组织构成的，不同的组织又都是来自相同的原分生组织细胞。由原分生组织分化为不同的组织，又进一步形成不同的器官。这一系列变化的物质基础是什么呢？物质变化的代谢途径如何？与外界条件的关系如何？这些问题长期以来一直是引起植物生理学者注意研究的基本理论问题之一。十九世纪末叶 Sachs 曾经提出植物器官的形成必须有器官形成物质的论点，许多人赞同这种说法，并在这种指导思想下进行研究。同时也有人反对有特殊器官形成物质的论点。

最近三十年来，生物化学与植物生理学发展很快，再加上实验形态学的研究，特别是在组织培养技术方面也有很大进步；因此对植物组织的分化，器官的形成，有了进一步的瞭解。自从发现生长素能促进植物生长，影响组织分化和器官形成，并证明它在一定程度上能影响或控制植物的生长发育以后，对主张有器官形成物质的研究者来说，又添了一些依据。其中苏联的 Чайлахян (1937) 认为开花是由于植物体内存在有开花激素；美国 Went (1938) 认为有成根素、成叶素等；法国 Bouillenne (1949、1950) 也提出成根素的假定。与此相反，也有些人反对器官形成物质的论点，苏联 Лысенко 认为影响植物生长发育的是可塑性物质，不同意有特殊器官形成物质存在。

根据最近十余年来研究，已经完全证明植物激素在其他必需物质条件具备之下，对组织分化，根、芽、花的形成有很大影响，甚至在某些情况下还有决定性的作用。植物激素对生长与分化的作用，因浓度高低而异，浓度较大时可使分化的组织向不分化的愈伤组织发展，而浓度适宜又有其他物质的配合，不分化的愈伤组织或分生组织又能分化成根、芽或其他器官。

由此看来，植物组织的分化和器官的形成，首先应该肯定是植物通过代谢过程，同化外界条件的结果。参与代谢的物质很多，变化也极为复杂；但是可以肯定，不同物质对组织分化和器官形成的作用是不一样的。毫无疑问，植物激素在这方面起着重要的作用，当然它的作用不是孤立的，还必须要有其他物质的参与和配合。

### I. 胚的生长与分化

高等植物雌蕊的卵细胞经过雄蕊花粉的授精以后，成为合子，合子再生长和分化为胚。有关植物激素对这一过程的影响和作用，研究甚少。Nutman (1939) 证明，在裸麦珠心的发育过程中，有生长促进物质的形成。他在胚囊和相邻的组织中

观察到一系列不連續的生长阶段，并在发育着的果实的某些部分发生特有的退化现象。受精以后，在助細胞退化的同时，反足細胞发生分裂，随后当反足細胞退化时，胚乳核在靠近退化組織处开始分裂，有一片胚珠細胞开始新的发育，胚的体积因此大大增加。当这片胚珠細胞被吸收后，就形成了胚乳的糊粉层。最后在同一时间内可以看到莖、根、胚芽鞘原基的出现和在靠近胚分化的部位胚乳局部退化。Nutman 认为从退化的組織中释放出植物激素，从而影响了核的分裂、細胞的扩大和組織的分化。

Brink 与 Cooper (1947) 研究了种子发育的一些情况，他们指出被子植物中胚乳对幼胚的营养具有重要的作用。但是也有例外，Cooper 与 Brink (1949) 发现在蒲公英胚的发育中，胚乳并不特别重要。一般而论，非常年幼的胚是不能独立生活的，必须依靠某些組織供給营养，諸如胚乳或其他基质。他们虽然没有测定出胚所需要的营养物质的成分，但是一些間接的証据指出，植物激素与有直接营养价值的物质对胚非常重要。

植物的胚长到一定程度时，可以从母体上切下，在人工培养基中进行离体培养，研究胚的生长发育問題。培养基包括矿物质、糖分、洋菜和水分。实验証明：除非太小的胚外，一般都能很好地生长。Van Overbeek, Blakeslee 与 Conklin (1942) 发现，在培养基中加甘氨酸、各种維生素及其他有机营养，对未成熟的莖陀蘿胚的生长很有好处；但这些輔加的物质对于切下的胚小于 0.5 毫米时仍然无效。如果再在培养基中加入未經高压灭菌的椰子汁，则即使切下仅长约 0.1 毫米的未分化的胚，亦仍能生长。他们进一步研究的結果証明，在椰子汁中有两种因素，一种是热稳定的因素（可能是植物激素），可以引起生长而对分化无效；另一种是对热不稳定的因素，可以引起分化。Blakeslee 与 Satina (1944) 发现，麦芽提取物中有相似活性的因素。Haagen-Smit 等 (1945) 用其他材料进行实验，他们証明椰子汁并非是未离体胚生长的限制因素；大于 0.3 毫米的胚在人工培养基中不需要椰子汁也能继续生长，小于 0.3 毫米的胚在供給椰子汁的培养基中亦不能发育。这一实验証明不同种植物胚的生长，需要的因素不尽相同。Mauney, Hillman, Miller, Skoog 等 (1952) 已經从椰子汁中分离出具有高度活力的活性物质，这些物质具有促进細胞分裂的作用。

Curtis (1947) 发现許多种兰花的胚在有蛋白胨及核酸的培养基中生长良好。Kent 等 (1947) 的研究指出酵母的核酸对大麦胚的生长很有帮助，太幼小的胚缺此即不能生长。Sanders 与 Burkholder (1948) 集中研究各种氨基酸对莖陀蘿胚生长的作用，他们証明酪蛋白水解物或 20 种氨基酸的混合物对胚的生长及分化有显著的促进作用。氨基酸混合物对胚生长的效应可能有二，一为良好的氮源，另一为間接供应的植物激素，因为色氨酸是天然植物激素吲哚乙酸的前身。至于核酸的作用可能与腺嘌呤及激动素有关。近年来許多研究 (崔澂与 Skoog, 1948, 1951) 指出，腺嘌呤可以促进烟草形成层在人工培养基中生芽。Miller, Skoog 等 (1955) 曾从商品去氧核糖核酸中提出激动素結晶，它有强烈促进細胞分裂的作用。

植物激素对胚生长发育的影响,也有不少人进行了研究。Sanders (1950) 用曼陀蘿和大麦为材料做实验,他证明在培养基中如加入过量的吲哚乙酸,胚不能正常地生长,产生不分化的瘤状組織。关于胚停止生长的問題,Blakeslee (1951) 利用不同种的曼陀蘿杂交种进行研究,他发现杂交种 (*Datura innoxia*  $\times$  *D. discolor*) 在子房壁的内层細胞上生出大量瘤状組織,其中产生的物质对在无菌培养下的曼陀蘿 (*Datura Stramonium*) 离体胚的生长有强烈的抑制作用。经过 Rietsema 等 (1954) 的鉴定证明,抑制物系  $\beta$ -吲哚乙酸。

## II. 組織的生长与分化

植物激素对組織的生长和分化有很大影响,不同的組織对植物激素的反应也不同,同一組織的反应也因植物的种类和年龄而异。一般而论,分生組織和薄壁組織对激素的反应较敏感,而木质部或成熟的韧皮部对激素的反应就很弱,亦即愈不分化的組織对激素的反应愈大,高度分化的組織反应很小。

关于植物激素对組織生长及分化的影响的研究,从实验方法上可以分为两大类:一类是用植物激素处理整株植物的一部分,常采用的处理是,去掉頂莖部,然后观察各种組織的变化;另一类是在无菌的条件下,用人工培养基培养离体組織或器官进行研究。

### 1. 植物激素对整体植物組織的影响

自从发现植物激素以后,有些人随即开始研究它对植物組織的影响。Zimmerman 与 Wilcoxon (1925)、Cooper (1935) 等人几乎同时报导吲哚乙酸可以引起植物形成瘤。Kraus 等 (1936) 用植物激素羊毛脂軟膏处理切去頂部的四季豆,系统地研究了对莖部各种組織的影响。将 3% 的吲哚乙酸羊毛脂軟膏涂于幼龄四季豆第二节間的切面上,48 小时后,莖的上端发生膨大現象;72 小时后,直徑可达 5 毫米;110~120 小时后,出現根原基;144~168 小时后,从瘤的表面生出根。从組織的变化来看,表皮和維管束鞘細胞的反应较差,皮层的薄壁細胞体积增大,靠近内皮层的部分变为分生組織,核的分裂大大加快。分生組織細胞部分分化为韧皮部、木质部及大的多核薄壁細胞,另一部分生出根原基,最后形成不定根。特别是在原来維管束的外面,从内皮层分生的細胞分化为很长的維管束,这些維管束长大以后,常常挤破外面的組織。初生韧皮部也表現相似的反应与分化,一部分細胞形成不定根的皮层組織,另一部分細胞則形成单孔紋的管胞、篩管及伴胞。形成层的分裂非常活跃,长时期保持活力,分化为韧皮部及木质部。

靠近涂生长素的表面,射髓細胞增殖很快,有的細胞形成管胞,构成管胞与分生組織的混杂状态。維管束鞘里面韧皮部附近的射髓細胞也迅速生长,并能形成大量不定根。涂生长素的表面附近的髓細胞生长也很快,可以长成大的孔紋管胞和大的薄壁細胞。

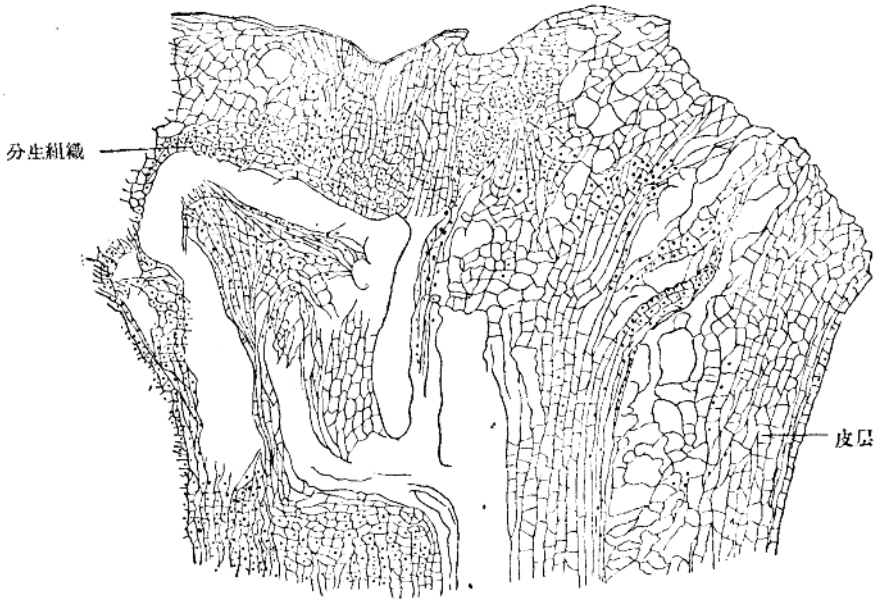


图 6-1 吲哚乙酸处理向日葵茎后形成新的分生组织

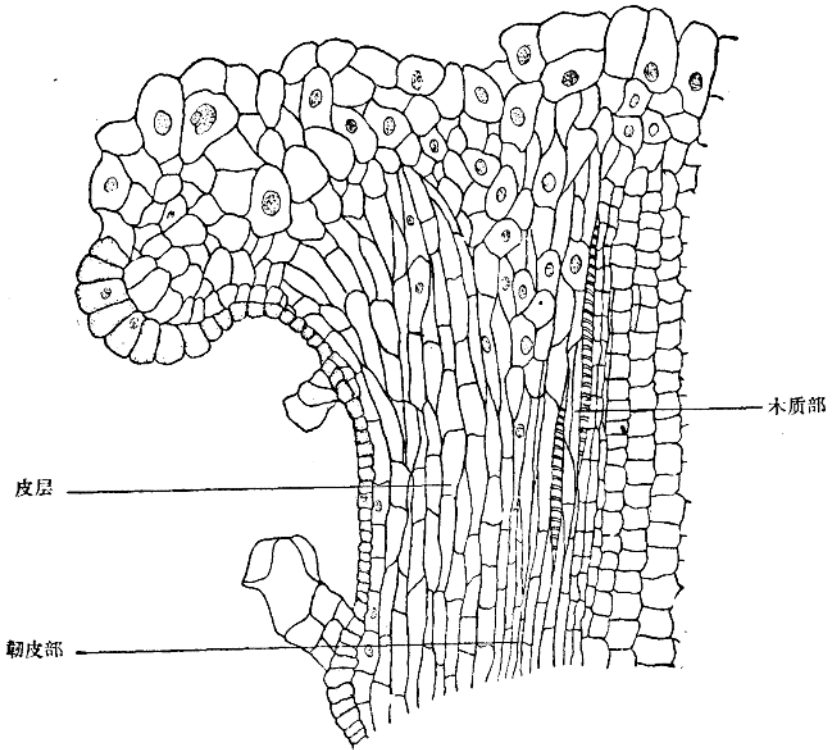


图 6-2 2% 秋水仙素处理向日葵茎后引起的薄壁细胞的扩大现象

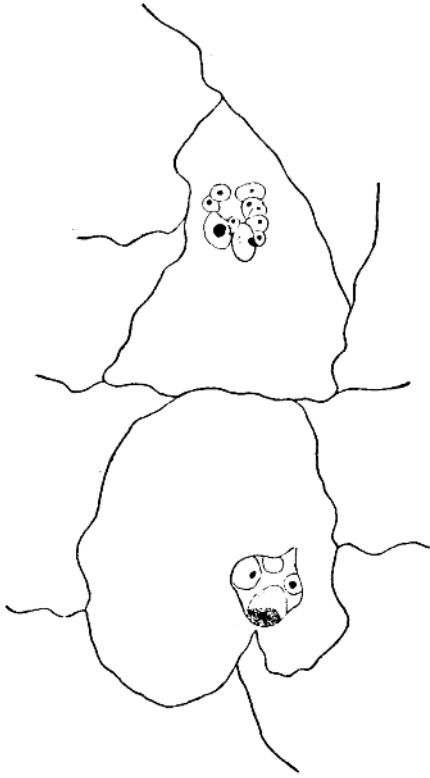


图6-3 2%秋水仙素处理向日葵  
后形成的多核細胞

崔澂(1942, 未发表)用幼齡向日葵为材料,将吲哚乙酸、秋水仙素等物质的羊毛脂軟膏涂于去頂莖的切面上,16天后观察到吲哚乙酸处理者形成瘤肿。切片观察的結果,看到从原有的形成层开始,沿着切面形成了一层新的分生組織,所有薄壁細胞均有扩大現象,用秋水仙素处理者,并有形成多核細胞的現象(图6-1, 2, 3)。

在单子叶植物中,曾利用百合属植物(*Lilium philippinense*; *L. formosum*; *L. longiflorum*)为材料进行实验,用植物激素处理其去頂的莖部,最先观察到外部維管束周圍的薄壁組織发生变化,分化为分生組織,并形成不定根;但用另一种百合(*L. harrise*)为材料时,只有表皮細胞及皮层发生反应,很少形成不定根。叶腋上部莖表皮細胞幅射状延长,附近皮层細胞亦膨大,处理后5日开始分裂,繼續分裂与分化的結果,形成了芽。約8~10周后,芽变为小球莖,基部生根。

关于植物激素对其他器官的組織的影响,基本上与对莖組織的影响相似,后面將結合器官形成的問題,分別叙述。

## 2. 植物激素对离体組織的影响

近二十年来,由于培养植物組織的技术的发展,不少人利用离体組織研究植物激素及其他物质对組織分化与器官形成的影响。几乎所有的生活組織均能在无菌的人工培养基中进行培养,其中研究最多的是愈伤組織及分生組織。

多数植物的营养組織自母体上切下放在人工培养基上可以繼續生长一个时期,并經常形成不分化的愈伤組織。1939年法国的Gautheret及Nobécourt,美国的White,几乎同时各自独立地进行实验,結果获得愈伤組織的无限生长。各种植物組織均可诱导形成愈伤組織。White的愈伤組織是从嫁接的烟草愈合部分偶然得到的,他还利用冠瘤細菌在某些植物上引起瘤状組織;Gautheret得到愈伤組織的来源很多,例如木本植物柳树的形成层,草本植物烟草的莖,蔬菜中胡蘿卜的貯藏器官等;Nobécourt是从胡蘿卜得到愈伤組織的。

所有成功的組織培养基中,不仅有糖和矿物质等一般营养物质,还需要少量的

某些有机生长因素,最常用的輔助因素有維生素 B<sub>1</sub>、維生素 B<sub>6</sub>、烟碱酸和甘氨酸。不同器官的組織需要的生长物质不同,区别最大的物质是生长素。例如大多数双子叶植物的組織在生长前需要在培养基中加适量的生长素,只有少数植物不需要。如萝卜的块根組織在某些发育阶段不需要加生长素,柳树等亦如此。这可能是由于这些組織有为自己制造充足生长素的能力,不需要再外加。此外,由冠瘤細菌引起的瘤状組織亦如此。

1939年 Gautheret 与 Nobécourt 分別証明,在完全培养液中加入适当浓度的吲哚乙酸或萘乙酸,生长便发生根本变化。变化的程度和性质与生长物质的浓度、活性以及所用組織有关。在低浓度时,初期的吸水性扩大仅略有加强,但是形成层的活性則大大促进。形成层由表面生长变为向組織的深处发展,原来只有少数表层木栓細胞及深处大量木质化細胞,后来变为继续切綫及辐射式生长的增殖区,新形成的細胞在相当长的时间内仍为薄壁組織,并在一边分化为韧皮部,另一边分化为木质部。此外在外面扩大的多水細胞常常发生无定向的生长,結果形成有小結节的块状組織,当生长到足够大小时,生出新的形成层,并有明显的生长中心。

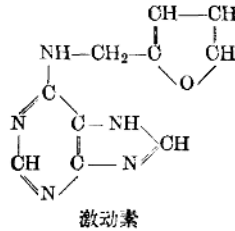
在培养基中加入植物激素以后,組織表現比較混乱,仅有辐射生长的极性,具有木质部——形成层——韧皮部的排列。在这种情况下,生长素有抑制分化和促进有絲分裂的作用。如果生长素的浓度增大,在表面下的形成层活力最初无大变化,但是以后在分裂部分很快形成大量的根原基。一般沒有莖的生长点。Nobécourt (1943) 曾在培养的胡蘿卜組織中,看到莖生长点和叶子。生长素的浓度更高时,則极性与正常构造完全失去,呈堆积着的病态充水現象,形成泡状細胞,这些細胞不能分裂,因此随即死亡。崔激(1948)曾用烟草莖的形成层和髓进行組織培养,系統地研究了生长素浓度对上述两种組織生长的影响,他用每升含有 0、0.02、0.1、1.0、10 毫克不同浓度的吲哚乙酸处理以上两种組織,在人工培养基上培养。用髓为材料的試驗結果証明,在每升 1 毫克以內,体积和鮮重因浓度的上升而增加,每升 10 毫克时,生长增加极少。至于不同浓度生长素对形成层生长的影响,主要是在每升 1 毫克生长素浓度范圍以內,根的形成数量因浓度而增加,一般不形成或极少形成芽。

植物激素与人工培养的組織之間的关系,有几种值得提出討論的現象。一种是組織对植物激素的“敏感性”,組織經過在含有生长素的培养基中一系列的轉移后,新組織对生长素的敏感性渐渐增加,因此最适浓度渐小(Gautheret, 1955)。另一种是組織培养在有生长素的培养基中突然产生了不需要外加生长素的現象,組織由紧密和不透明变为易碎和半透明。最明显的特点是組織能在不供給生长素的条件下继续生长,組織內产生了較高的生长素水平。生长素增加的原因,是否由于生长素的合成加快抑或破坏减少,尚不得而知。

前面已提到椰子汁有促进胚生长的作用,Steward 与 Coplin 1954 的研究指出:少量椰子汁可以大大加速胡蘿卜韧皮部在液体培养基中的生长,刺激作用大于吲哚乙酸对其他組織的若干倍。同时它与生长素不同,其刺激作用完全是對細胞



分裂而不是延长。Jablonski 等 (1954) 証明許多植物組織提取物可以促进烟草髓在无菌培养下发生細胞分裂。最后, Miller、Skoog 及其同事 (1955) 从去氧核糖核酸得到結晶物质, 对細胞分裂具有高度活性, 經過鉴定为 6-吡喃氨基嘌呤, 并能用人工合成。因为它具有促进分裂的作用, 故命名为激动素 (Kinetin), 其结构如下:



Skoog 与 Miller (1957) 还合成了許多腺嘌呤的衍生物, 并用其他基取代吡喃基, 也具有一定活性。激动素最大的特点是在缺乏吡喃乙酸的条件下沒有作用; 至少烟草髓組織的分裂要有吡喃乙酸与激动素的共同存在。

根据以上事实, 不难看出植物激素与組織生长和分化有密切而复杂的关系。植物激素对組織的作用, 首先是因植物及組織种类而异, 一般而論, 可以促进組織的生长, 并能引起形成不分化的愈伤組織。促进的程度及組織生长的状态, 視濃度大小而定。植物激素对細胞生长的作用特点是能促进細胞伸长, 而激动素则能促进細胞分裂, 后者在前者的存在下方能发生作用。植物組織的代謝过程包括許多物质, 这些物质的独立作用及其間的相互关系如何, 有待进一步揭发, 因此对这一問題的深入研究, 有广闊的前途。

### III. 器官的形成

#### 1. 根的形成与生长

植物激素对根生长的影响有不少研究, 而且許多成果已經在农业生产中广泛应用。从植物生理学的范疇上說, 植物激素对根生长的影响和作用, 分为根的形成与根的生长两个方面。前者是指一部分植物体或組織如莖、叶或形成层等, 原来都沒有根, 經過植物激素处理后, 可以诱导生根。后者是指植物激素对植物体上已經生出的根, 或者由母体上切下的离体根生长的作用。这种划分并不是說根的形成与根的生长是两个互不相关的过程, 而是由于植物激素对它們的影响, 在植物激素的濃度以及其他物质的关系上确有所不同之处。

#### 一、植物激素对根形成的影响

植物激素发现不久以后, Thimann 与 Went (1934) 即用生长素引起切下的豌豆幼莖形成根, 后来許多人用各种植物材料做实验也均获得成功, 并被用为測定植物激素作用的方法之一。最近 Luckwihl (1956) 用二叶期菜豆幼苗的地上部为

材料,基部浸在各种植物激素的不同浓度溶液中,研究对根原基形成的影响。他指出萘乙酸的效果最好,吲哚乙酸次之,吲哚乙腈最差。以上三种植物激素的作用,均因浓度的增大而加大,50 ppm 时根原基最多(图 6-4)。

植物激素也可以诱导植物组织生根,崔澂(1952)用烟草形成层为材料进行组织培养,在培养基里加入不同浓度的吲哚乙酸。从表 6-1 可以看出每升 1 毫克吲哚乙酸,生根重量最大;每升 0.1 毫克,生根数目最多;每升 10 毫克,反而不能形成根。

表 6-1 吲哚乙酸对烟草形成层生根的作用

吲哚乙酸的浓度(毫克/升)	10 块形成层的平均鲜重(克)	10 块形成层的平均干重(克)	10 块形成层的平均生根数
0	1.446	0.122	0
0.02	2.623	0.230	48
0.1	4.111	0.329	87
1.0	4.947	0.355	57
10	2.936	0.252	0

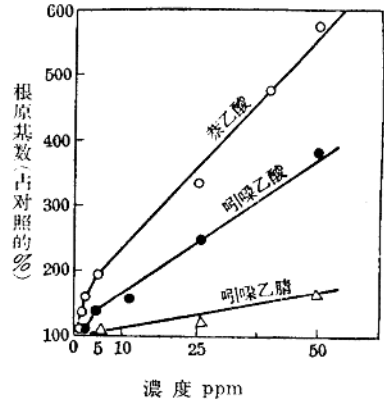


图 6-4 菜豆根生根测定  
图解表示溶液中植物激素浓度与促进根原基形成的程度间的关系

植物组织中激素的含量与根的形成有关,一般说,哪里形成根哪里含量显著增加。Warmke (1950) 证明菊芋块根小块段形成根时,基部各种生长素的含量都有所增加,特别是中性生长素的增加更为显著(图 6-5)。

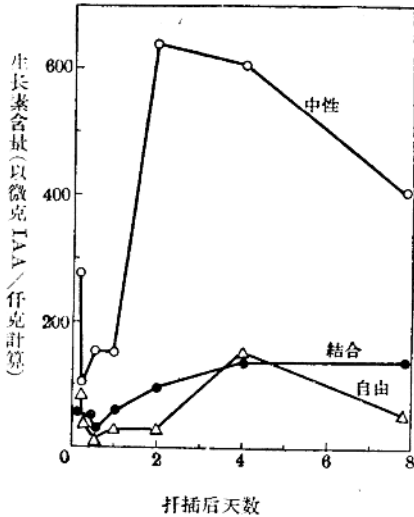


图 6-5 菊芋块根小段形成根时基部各种生长素含量的变化

植物激素对根的形成与其他物质也有密切关系。崔澂与 Skoog (1948、1951) 在研究生长素和其他物质对分生组织分化类型的影响时,他们证明生长素与嘌呤类物质特别是腺嘌呤的比例可以影响根的形成,当二者之比值大时,亦即生长素的含量相对的多些时,有利于根的形成。

但是生长素的浓度过高,则抑制生根。这主要是抑制根原基的生长,并非是减少了根原基形成的数目。植物生根除了需要生长素外,还需要其他物质。Van Overbeek (1946) 用红木槿做插枝生根试验,对照枝条几乎不生根,而用吲哚丁酸处理者生根很多。他发现带两片叶子的枝条生根比无叶者更多,并用辅加各种物质的方法,证明蔗糖、精氨酸、硫酸铵可以完全代替叶子的作用。崔澂(1952)用组织培养的方法培养烟草和蕹菜的形成层,培养基里除

有吲哚乙酸外,再加入精氨酸和硫酸銨,根的数目有显著增加(表 6-2)。

表 6-2 吲哚乙酸、精氨酸和硫酸銨对蕹菜形成层生根生芽的相互作用

处 理			形成层数目 (块)	每 10 块組織生根生芽数			
吲 哚 乙 酸 0.1 毫克/升	精 氨 酸 40 毫克/升	硫 酸 銨 100 毫克/升		33 天		52 天	
				芽	根	芽	根
+	-	-	15	13.3	22.0	15.3	71.3
+	+	-	15	13.3	28.0	15.3	68.0
+	-	+	18	11.1	28.8	12.2	108.3
+	+	+	24	9.0	33.3	11.2	110.0

## 二、植物激素对根生长的影响

在植物的一切营养器官中,根的生长对生长素的反应最为敏感。根中生长素的含量因植物种类而异,玉米根中生长素含量相当于  $10^{-9} M$  吲哚乙酸,亚麻为  $10^{-10} M$ ,独行菜及白菜中很高,分别为  $10^{-3} M$  及  $10^{-4} M$ 。以上含量对各种植物根的生长来说,已经达到最适生长的要求,因此在正常情况下,再增加生长素即抑制其延长。关于生长素对植物根部生长的影响,在研究生长素的初期,Chalodny (1924) 早已证明,切去玉米根的尖端并换上玉米胚芽鞘尖能强烈地抑制根的生长。

根的延长可以分为诱导期,迅速延长期和停止延长期三个阶段。Burstrom (1958) 认为生长素能促进第一阶段——诱导期,而抑制第二阶段的胞壁主动生长,这主要是影响了胞壁形成的结构形式。

Åberg (1957) 总结了生长素对离体及整体根生长影响的大量有关文献,他认为许多促进根生长的结果尚有待进一步实验研究。但是 Street (1958) 指出,某些品种离体根的培养,如在培养基里加入吲哚乙酸,确实可以增加生长的速度,不仅促进根的延长,而且能促进根尖细胞的分裂。例如在培养深麦离体根的培养基里加入吲哚乙酸或色氨酸,生长均显著加速。Charles 也报导不同品种的欧洲狗舌草 (*Senecio vulgaris*) 的根,在 White 培养基中,生长的速度很不相同,如果加入吲哚乙酸、色氨酸或  $\alpha$ -萘氧乙酸,都能促进生长。预先用  $\alpha$ -萘氧乙酸处理生长慢的品种的根系,可以长得更快些。

Street (1958) 还证明离体的番茄根尖经过一个时期的培养以后即开始“衰老”,细胞分裂活动降低;转移培养虽能延缓这种“衰老”现象,但是并不能防止“衰老”。加入吲哚乙酸或萘乙酸有促进“衰老”的作用,但是加入萘氧乙酸或  $\alpha$ -1-萘甲硫基丙酸 ( $\alpha$ -1-Naphthyl methyl-Sulphide-propionic acid) 则能延缓“衰老”。这两种物质均为抗生长素,可以拮抗萘乙酸对根生长的抑制作用。因此认为根中天然生长素的不断累积,可能是根“衰老”的原因之一。

根内存在的天然生长素,除已证明的吲哚乙酸外,并用纸上层析技术在大豆、豌豆、玉米、小麦的乙醇或乙醚提取物中,用生物实验证明至少还含有其他两种类

型的生长调节物质。第一种吡啶乙酸移动慢，能促进根及胚芽鞘的生长，称为“加速剂- $\alpha$ ”，Stowe及Thimann(1954)认为是吡啶丙酮酸，Housley、Bentley等(1956)则认为是中性物质；另一种吡啶乙酸移动快，能抑制根及胚芽鞘的延长，称为“抑制剂- $\beta$ ”。

## 2. 芽的形成

芽是茎叶生长的最初阶段，也就是说茎叶是由芽分化出来的。茎叶的生长条件在一定程度上是和芽的生长密切相关的，许多影响茎叶生长的物质都对芽的形成及生长有作用。虽然如此，根据现有资料来看，芽的形成与分化较茎叶来说是更为复杂一些，尤其最近十几年来，在这方面的科学研究也有迅速的发展，因此本文把芽的形成与茎叶的生长分别讨论。

次生分生组织——形成层及不分化的愈伤组织都是研究芽形成的良好材料。White(1939)在固体培养基里培养烟草的愈伤组织，虽然生长良好，但不能分化成器官，如果把组织移植到液体培养基里，就有芽形成，他认为芽的形成与氧的供应有关。1944年Skog也用同种的愈伤组织研究这一问题，他的结果证明在强光、高温、固体培养基里适于不分化的生长，而弱光、比较低的温度、液体培养基里则适于芽的形成和发育；如果在培养基里加以吡啶乙酸或苯乙酸，虽然愈伤组织的生长率不减，但是芽就不能形成。根据崔激的实验(1948，未发表)，烟草愈伤组织单用生长素处理不易生根，倘先有芽生出，根就可以形成，这也可以证明根的形成除去需要生长素外，还需要茎叶供给特别的物质。为了探讨植物生芽需要的比较特殊的物质，1948年崔激与Skog开始了进一步的研究工作，实验材料是烟草形成层、蕹菜形成层和烟草愈伤组织三种；培养在无菌的锥形瓶里，培养基的成分可参考Skog和崔激(1948)的报告，固体和液体培养基的区别是多加0.7%的洋菜胶。烟草形成层培养于固体培养基上，经过数月之久，生芽寥寥无几。曾试用各种生长素、有机酸、氨基酸、嘌呤、嘧啶等有机物质处理，其中发现腺嘌呤对烟草和蕹菜形成层的生芽非常有效，用每升含40毫克的腺嘌呤处理两星期之后，就可以看见有芽自组织周围生出，由此引起了他们的深入研究，研究几种有机物质对生芽的影响问题。腺嘌呤在化学构造上属嘌呤组，和它在化学性质或构造上接近的物质有鸟粪素、2,6-二氧代嘌呤(黄嘌呤)、6-氧代嘌呤(次黄嘌呤)、一磷酸腺甙、磷酸鸟粪甙。崔激等(1952)曾用这些物质做比较试验，结果可由图6-6看出。各种物质的效果不同，鸟粪素的作用几乎与腺碱相等。根据Stone(1951)的研究，6-氧代嘌呤的作用也与腺嘌呤相似，他还发现一些物质如咖啡碱、茶碱，与腺嘌呤有相辅的作用(图6-7)。

在化学性质上与嘌呤组接近的是嘧啶组，崔激等曾选胞嘧啶和尿嘧啶进行促进生芽的实验，结果证明胞嘧啶对烟草形成层的生芽有效，尿嘧啶没有作用。根据现有资料来看，对生芽有效的物质多为有氨基组的嘌呤组或嘧啶组。Galston(1949)用豌豆为实验材料亦得到同样的结果。

各种氨基酸，特别是精氨酸，对促进烟草形成层生芽有良好作用。Stone(1951)

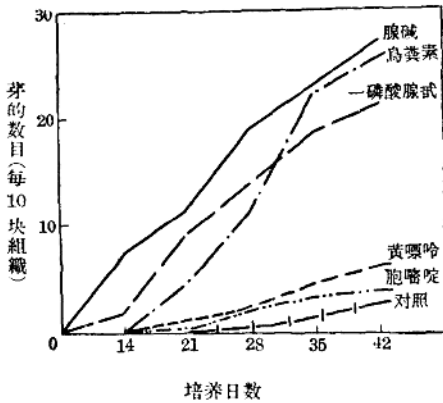


图6-6 腺嘌呤、鸟嘌呤、一磷酸腺武、黄嘌呤、胞嘧啶对烟草形成层生芽作用的比较

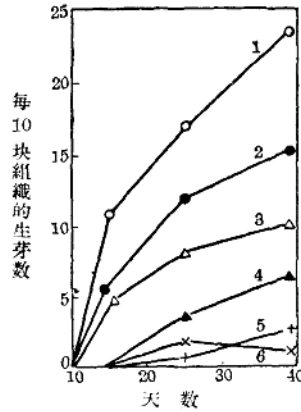


图6-7 咖啡碱及茶碱对腺嘌呤促进烟草组织生芽的相辅作用

1. 腺碱硫酸盐 0.000125M + 咖啡碱 0.00025M; 2. 腺碱硫酸盐 0.000125M + 茶碱 0.00025M; 3. 腺碱硫酸盐 0.000125M; 4. 茶碱 0.000125M; 5. 咖啡碱 0.00025M; 6. 对照

的实验证明，精氨酸在加入或不加腺嘌呤的情况下均有效，这可能与含有较多的氨基组有关(图6-8)。

腺嘌呤为什么对生芽有促进作用呢？为了解答这个问题，不少人进行了研究。从生物化学的角度来看，腺嘌呤在生物体内非常重要，它是构成核酸、三磷酸腺武、

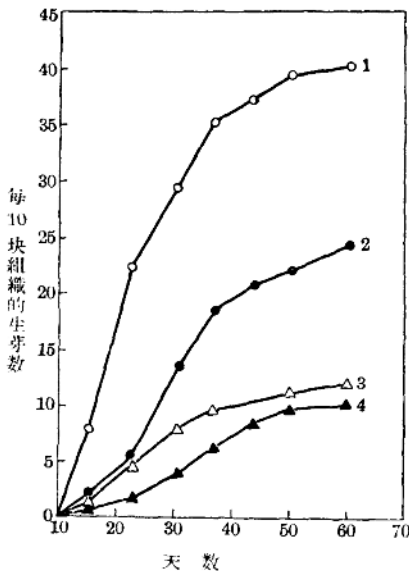


图6-8 精氨酸及嘌呤单独或联合使用时对烟草组织生芽的作用

1. 腺碱硫酸盐 0.000125M + 精氨酸 0.00025M; 2. 腺碱硫酸盐 0.000125M; 3. 精氨酸 0.00025M; 4. 对照

辅酶 I、II 等的主要物质。这些物质都含有磷酸，所以想到磷酸可能对腺嘌呤的作用有关系。崔激等(1951、1952)使用不同浓度的磷酸钾(12, 36, 108 毫克/升)，加于每升含 40 毫克腺嘌呤的培养基里，所得结果是腺嘌呤对生芽的效力因磷酸钾的增加而格外显著。为了知道阳离子的影响，他们还用磷酸二氢钾与磷酸二氢钠做比较实验，这两种化合物并没有区别。pH 值常与生长和体内的化学变化有密切关系，故在不同 pH 值(4.0, 5.0, 6.0, 7.0)中加腺嘌呤或不加腺嘌呤的培养基里培养烟草形成层。实验结果，凡是有腺嘌呤的就有芽形成，在酸性培养基里生芽较快，尤以 pH 值为 4.0 时效力最大。前面讲到激动素对细胞分裂有强烈的促进作用，而激动素即为腺嘌呤的衍生物。

腺嘌呤对分生组织分化成芽的作用与生长素及其他物质存在的比例有关系，当

腺嘌呤与生长素的相对比例较高时,烟草的分生組織趋向于芽的形成;与此相反,比例较低时,则趋向于少形成芽而多形成根。崔澂等(1951)曾用烟草为实验材料,它的天然生芽力很强,再用腺嘌呤处理则生芽更快;如加生长素即可抑制原有的生芽力,可是如再加腺嘌呤则又能克服生长素抑制生芽的作用。由图6-9可以明显地看出腺嘌呤与生长素对芽生长的相互关系。在天然情况下,也可能有这种关系存在。

上面的一些研究工作对探讨生长素和其他物质在器官分化的影响中的相互关系是一个重大的转折点,从此以后,这方面的科学研究有很快的发展。Miller(1953)发现2,6-二氨基嘌呤能抑制烟草茎上芽的形成,加入腺嘌呤后又解除这种抑制作用。Skoog与Miller(1957)的实验证明,一块烟草茎的組織上可以生出许多芽,先生出来的芽并不抑制另一些芽的生长,似乎没有顶端优势。他们分析的结果,发现在培养的过程中,組織产生了激动素,从而证明生长素对芽的抑制作用可以被激动素拮抗掉。在正常生长的整体植物内,顶端优势可能是与生长素及激动素之间的动态平衡有密切关系。

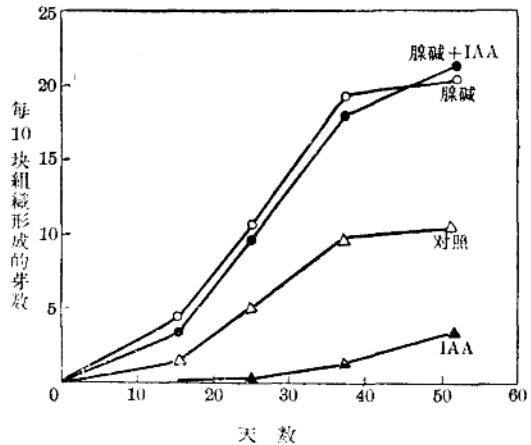


图6-9 腺嘌呤及吲哚乙酸对烟草根形成芽的影响

腺嘌呤后又解除这种抑制作用。Skoog与Miller(1957)的实验证明,一块烟草茎的組織上可以生出许多芽,先生出来的芽并不抑制另一些芽的生长,似乎没有顶端优势。他们分析的结果,发现在培养的过程中,組織产生了激动素,从而证明生长素对芽的抑制作用可以被激动素拮抗掉。在正常生长的整体植物内,顶端优势可能是与生长素及激动素之间的动态平衡有密切关系。

### 3. 茎与叶(地上部)的生长

植物的芽继续生长和分化,就形成茎和叶。茎的生长包括分化和延长两个方面,茎尖主要是分化,而距离茎尖较远的部分则主要是延长。Went(1938)曾经指出,正常迅速生长的茎需要根产生的生长因素称为“成茎素”。但是罗士草(1945)用龙须菜的茎尖做組織培养实验,他能使茎尖在人工培养基里长久正常生长,只是当生根之后,茎尖的生长更为迅速。崔澂(未发表)的实验证明,在无菌培养基里培养烟草的离体芽,生长极慢,一旦生出根,即能迅速生长而成为正常植物。

Bonner等(1939)报导豌豆茎生长需要的因素存在于子叶的扩散物中,Galston与Hand(1949)认为其中一部分包含着腺嘌呤。Howell(1952)用豌豆胚茎进行組織培养试验,证明腺嘌呤可以促进生长,超过对照100%;为了更快的生长则需要再加椰子汁或椰子果肉的研磨物,生长速度可大于对照800%;再加腺嘌呤可以超过对照1000%,在这种情况下,可以生出肥嫩的茎,并具有正常的叶片。Skoog(1954)认为椰子汁的作用,不仅是供给根中产生茎的生长因素或腺嘌呤,可能还因为其中含有吲哚乙酸,各种维生素B及维生素C。近年来发现赤霉素对茎的生长有极显著的促进作用,一些矮生品种的植物经赤霉素处理后,生长都可达到

高生品种的高度，甚或超过之。现在已証明不少植物体内存在有赤霉素或类似结构的物质，因此，Чаплихин (1958) 认为它是莖生长的必需因素。

植物叶片大小及形状的变异，远較其他器官为大，生长在不同条件下常常产生各种的适应结构。叶形的变化可以受外界环境条件如营养、水分、光照等的影响，但是这些外界因素究竟通过什么内部代谢的变化，产生了些什么物质来控制叶片的生长，最后又影响到形态的变化呢？D. Bonner (1939) 的研究发现叶肉的生长受某些物质的影响，其中腺嘌呤的作用很大，但与叶脉和莖的生长无关。在1937年 Went 已証明生长素可以促进叶脉的生长，而不影响叶肉的生长。总的看来，叶柄、叶脉和莖的生长需要一些相同的因素，但叶肉与叶脉的生长可能是彼此相对独立的生长过程。Went (1951) 认为影响叶脉和莖生长的内在因素为“成莖素”(Caulocaline)，影响叶肉生长的内在因素为“成叶素”(Phyllocaline)。他认为叶片的生长虽然包括許多因素，但是叶形的不同，基本上可以分为掌状和羽状(包括平行脉)两大类；它们在生长和形态上的不同，可用叶肉及叶脉生长的差异来解释。在羽状叶中由于“成叶素”减少，使脉間距离縮短。这还可以从某些植物的叶子在水中与否而产生了形态上的变化得到說明，例如慈菇属(*Sagittaria*)和澤泻属的某些植物(*Alisma plantago*; *A. notans*)的幼叶生于水中，均呈綫状；但是当叶片露出水面则生长加寬，形成典型的叶状。Went 认为綫状叶是由于缺乏叶肉生长的因素所致，而叶脉生长的因素则依然存在。关于沉水中叶片缺乏叶肉生长因素的原因，他认为可能是生长物质透出了叶子而轉入水中，但是Went并没有用实验来証明，因此也可能是由于叶子在水中改变了代谢过程，沒有形成叶片生长所需要的一些物质所致。

Went (1951) 还从光照、营养等方面来討論对叶生长的影响。豌豆在黑暗中生长，幼苗就形成小而黄化的叶片，如果将子叶切去，小叶片也停止生长，但是莖的生长仍极迅速。他认为这就意味着“成叶素”贮存于子叶中，它可以被光綫所活化或在光下形成。由此看来，“成叶素”前体的形成及其轉变与活化都需要光，而“成莖素”则相对地不依賴光，现在已知与莖生长有密切关系的生长素可以在完全黑暗中产生，并能延續相当长的时间。

叶的生长也受其他营养物质的影响。植物缺鋅后发生小叶病，主要是由于缺鋅影响了生长素的形成，从而阻碍了叶脉等的生长。

Zimmermann (1943) 曾系統地研究过植物激素对生长的影响，許多植物激素噴射到番茄或其他植物的幼叶上，即发生縮小現象，例如2, 4-D即有此作用。

上面这些完全不同性质的因素，对叶的生长都有相同的結果，Went 认为可能是它們在代谢过程中都影响了“成莖素”和“成叶素”的形成和平衡。虽然如此，到目前为止，所謂“成莖素”及“成叶素”等的化学性质还是毫无所知，有待进一步探討。

#### 4. 花的形成

1865年 Sachs 就提出了植物开花是由于有誘导开花的物质的論点。后来

Garner 与 Allard (1920) 发现昼夜的相对长度对植物开花有极其重大的影响, 他们根据大量实验资料提出了植物开花的光周期现象, 把高等植物分为长日照植物, 短日照植物及日照中性植物。长日照植物每天需要接受较长的日照时数方能开花, 多为温带夏季开花的植物, 例如春种性的禾谷类植物、萝卜、苜蓿、马铃薯、菠菜等; 短日照植物只有在日照长度缩短到一定程度方能开花, 多为温带秋季开花的植物, 例如谷子、烟草、大豆、苍耳、菊花等; 日照中性的植物在长日照或短日照的条件下均能开花, 多为热带周年可以开花的植物, 例如番茄、蕎麦、蒲公英等。Лысенко (1932) 不同意光周期现象, 他认为长日照植物开花需要不断的光照, 而短日照植物开花需要较长的黑暗。

除光照外, 温度也可以影响植物开花。Лысенко (1928) 的研究, 冬小麦经过低温处理后, 春季播种即能抽穗开花, 他称为春化现象。Лысенко 还深入研究了温度光照对植物生长和发育的影响, 认为植物的发育需要经过若干阶段, 计有春化阶段、光照阶段等。Went (1954) 也研究过温度和光照对植物开花的相互关系, 他发现草莓在  $14^{\circ}\text{C}$  以上是短日照植物, 在日照 12 小时以上不开花, 最适日照为 8 小时; 但在  $14^{\circ}\text{C}$  以下, 甚至在不断光照下, 仍能开花。

那么温度和光照究竟引起植物内部哪些物质发生了本质的变化而诱导开花呢? 为了回答这一问题, 1936 年苏联 Чайлахян 首先用菊花 (*Chrysanthemum*) 为材料, 所取的植株均是处于营养生长状态的, 将它上半部的叶子完全摘除, 分为四组: 第一组在长日照下, 在去叶的上半部枝条上无花形成; 第二组将下半部留叶的部分每天下午用暗盒罩起来, 亦即下部为短日照处理, 而上部为长日照处理, 结果在无叶枝条上端都形成了花; 第三组上端的无叶部分用暗盒进行短日照处理, 而下部接受正常的长日照, 但不开花; 最后一组整株植物用短日照处理, 结果与第二组相同, 有花形成。由此证明叶部是接受短日照刺激的器官, 可能是产生了激素, 传递到上端无叶部分, 诱导开花。Чайлахян 假定这种引起开花的激素为“开花素”(Florigen)。随后许多人研究了开花物质的性质, Moshkov (1936) 用嫁接的方法证明刺激可以通过愈合的部分, 运转没有极性。Чайлахян (1938) 指出物质主要是在韧皮部传导。Roberts (1951) 企图分离诱导开花的物质, 他用汽油从开花的苍耳中提取出一种水溶性的结晶, 并称能诱导营养生长的苍耳开花, 但是作用甚小。

Холодный (1938) 认为引起开花的物质并非特殊的激素, 而是已知的植物激素-吲哚乙酸。从现有的实验资料看来, 吲哚乙酸与“开花素”的性质很不相同。虽然如此, 许多实验证明生长素对开花有一定的影响。1935 年 Hitchcock 与 Zimmerman 报导生长素可以促进烟草开花, Холодный (1936)、Thimann (1938) 分别用植物激素处理作物种子可以提前开花。植物激素诱导开花最典型的实验是用凤梨进行的。Clark 与 Kerns (1942) 首先用萘乙酸处理凤梨, 引起营养植株开花。此外, 荔枝在夏威夷一般开花的较少, Shigeura (1948) 用萘乙酸喷射后, 则有 85~90% 的植株开花。Nataka (1954) 认为这可能是植物激素抑制了营养生长, 开花与营养生长有一定的相关性。



但是也有不少实验证明,植物激素对开花有抑制作用。Bonner 与 Thurlow (1949)用吲哚乙酸及萘乙酸喷射苍耳的叶片,在短日照的条件下,可以抑制花原基的形成。生长素对于其他短日照植物,例如高凉菜属 (*Kalanchoe*) 和藜属 (*Chenopodium*) 的植物,只有在黑暗期间处理叶片才有效 (Bonner & Liverman, 1953)。看来抑制的程度与生长素的浓度及光诱导时期有关, Hamner 与 Nanda (1956) 认为吲哚乙酸在照光时间与促进开花的产物有相互作用,所以不能抑制。

最近 Бутенко (1960) 发现紫苏属植物 (*Perilla*) 的离体芽在人工培养基中加入激动素、嘌呤、嘧啶化合物、核糖核酸,即使在不合适的日照条件下也能诱导开花。

生长素对开花的影响还与抗生长素的物质有关,这方面研究较多的是 2,3,5-三碘苯甲酸,2,4-二氯苯甲醚及氯乙醇等。1944年 Zimmerman 与 Hitchcock 用 4~200 ppm 的三碘苯甲酸处理番茄地上部,其腋芽可以形成花簇。近来 Khudairi 与 Hamner (1954) 的研究发现氯乙醇的拮抗作用更大,用以处理在长日照条件下生长的苍耳,可以引起开花。根据现有资料,对长日照植物的开花来说,还没有发现生长素的拮抗现象。

由此看来,生长素对开花的影响及作用是有双重性的,它与叶中生长素的浓度及开花的习性均有关系。生长素的浓度太低没有效力,如果太高就有抑制作用,这可能与生长素浓度及其他生长现象的关系相似。

赤霉素是近年来研究较多的另一种天然植物激素,它除了能加速地上部的延长外,并对许多种植物的开花也有促进作用。Lang, Sandoval 与 Berdi (1957) 用富于类似赤霉素物质的植物 (*Echinocystis macracarpa*) 的胚乳处理二年生天仙子 (*Hyoscyamus niger*) 及小花水苘草 (*Samolus parviflorus*) 在营养生长状态的丛生叶中心,即可现蕾开花。许多二年生植物必须经过低温方能开花, Lang (1957)、Чайлахян (1958) 等人分别证明赤霉素可以代替某些二年生植物开花需要的低温处理,例如天仙子属、毛地黄 (*Digitalis purpurea*)、小矢车菊 (*Centaureum minus*)、萵苣 (*Lactuca sativa*)、胡萝卜等。这一结果意味着,在低温条件下形成的激素有类似赤霉素的性质,但是对未春化过的黑麦则无效。许多需要长日照的植物若在短日照条件下生长,经过赤霉素处理后可以诱导开花,例如森林烟草 (*Nicotiana silvestris*)、金光菊属 (*Rudbeckia*)、小花水苘草、捕虫瞿麦 (*Silene armenia*)、稻槎菜 (*Lapsanacommis*)、落地生根属植物 (*Bryophyllum*)、天仙子属植物、黄鹌菜属植物 (*Crepis japonica*) 以及侧金盏花属植物 (*Adonis amurensis*); 但是也有些长日照植物,如萵苣属 (*Lactuca scariola*)、小矢车菊、矢车菊属 (*Centaurea coleitrapa*) 等,对赤霉素没有反应。至于将短日照植物置于长日照条件下生长,即使用赤霉素处理亦不能引起开花。根据以上事实,毫无疑问,赤霉素所能促进或开始的生长过程是与茎的延长以及生殖密切相关的。Lang 的初步研究指出,经过光诱导的天仙子较未经诱导的植株含有较多的类似赤霉素物质。Чайлахян (1958) 认为“开花素”包括两类物质:一种是赤霉素,它是茎形成的需要物质,另一种为“成花素”(anthesin)。