

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

植物激素与生长

林坤律 黄文徽

引 言

- I. 細胞分裂
- II. 胚芽鞘的細胞伸长
- III. 莖的生长
- IV. 根細胞的伸长
- V. 叶的生长
- VI. 芽的生长
- VII. 生长素对生长作用机制的学說
 1. 生长素在細胞內作用的位置
 2. 生长素与細胞壁
 3. 生长素与透性
 4. 生长素与代謝

参考文献

引言

细胞的分裂与伸长是高等植物生长的基础。植物激素对于细胞分裂与伸长这两个过程的进行起着极重要的作用。植物细胞要完成分裂的全部过程除了需要充

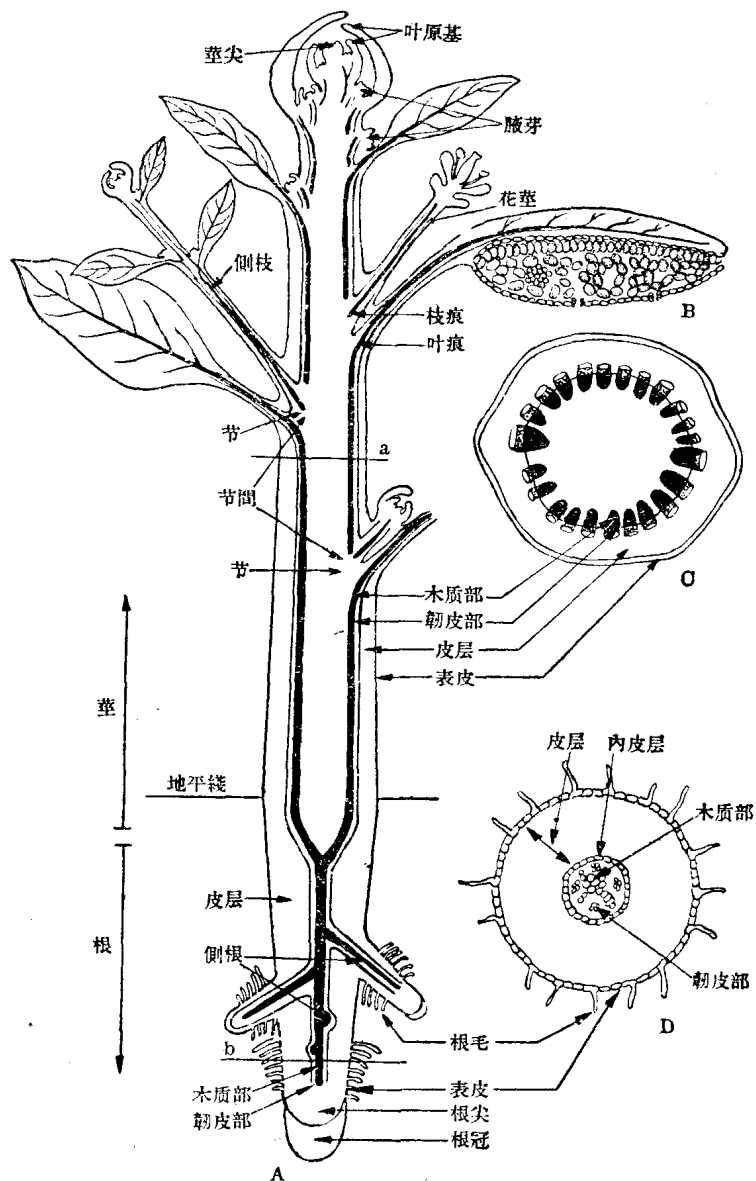


图 4-1

A. 种子植物体主要的器官与组织; B. 叶的横切; C. 茎的横切; D. 根的横切

(引自 Tukey, 1954, p. 16)

足的营养物之外,还必須要有生长素 (Auxins) 与激动素类物质 (Kinins) 的参与。而生长素与赤霉素 (Gibberellins) 的相互作用,則控制着細胞的伸长。Went 和 Thimann (1937) 在明确了胚芽鞘細胞的伸长受到生长素的严格控制之后,甚至提出了“沒有生长素就沒有生长”的观点。如果我們不是孤立地将生长素看作是决定植物生长的唯一因素,而且广义地将生长素理解为植物激素,那末 Went 和 Thimann 的观点仍然应该受到重視。

为了便于了解所述及的器官或組織在整体植物上的位置,故下面极簡略地介紹一下高等植物模式的形态解剖图(图 4-1)是必要的。高等植物通常由主軸(主莖与主根)及其側生器官(叶、腋芽、花与側根)构成。莖通常区分为节与节間,地上部的側生器官即从节上生出。莖从頂端到基部的解剖特征是与細胞和組織的成熟及分化有关的。最幼嫩而增殖力最盛的区域是分生組織,包括頂端分生組織和次生分生組織(图 4-2)。頂端分生組織是由分裂很快而伸长很慢的細胞組成,它們的分裂方向是橫向的;次生分生組織如維管束形成层,細胞的分裂方向則是縱向的。不同分化程度的組織与細胞对激素的敏感性是不同的。一般而論,幼嫩的以及細胞分化最少的組織,最容易受激素的影响,而高度分化和成熟的組織,則不易感受激素的作用。此外不同的器官对生长素的敏感性亦是不同的。以下仅就植物激素对于植物营养体生长,即細胞分裂与伸长方面,作一簡要介紹与討論。

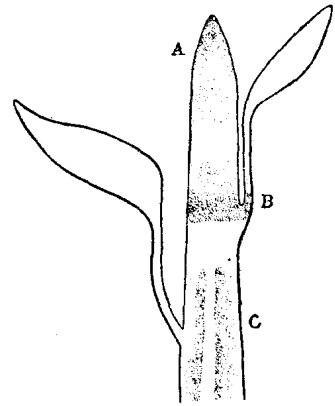


图 4-2 图示各分生組織(对生长调节剂特别敏感的細胞分裂和伸长的区域)的位置——頂端分生組織

A. 在莖尖端,居間分生組織;
B. 在节間和叶基部,側生分生組織; C. 在形成层

(引自 Tukey, 1954, p. 17)

I. 細胞分裂

从細胞水平去認識生长,就包含細胞分裂和細胞扩大两个方面。虽然最初认为生长素是一种促使細胞伸长的激素,对細胞分裂的作用是不肯定的(Went 和 Thimann, 1937),然而現在已确认生长素也能引起細胞增殖(Van Overbeek, 1959; Thimann, 1960)。在春季,开放的芽与幼叶所形成的生长素向下运轉而引起形成层分裂的事实,首先是在向日葵下胚軸和在楊树及柳树枝条中証明的。此后許多工作都說明了生长素活化形成层是植物的一个正常过程。生长素若应用于受伤的枝条或插条,則引起愈伤組織的形成,而且所形成的愈伤組織的重量与所使用的生长素濃度成正比例。不过随着使用生长素的距离的增加,作用迅速下降,大約相距 3 厘米,作用即下降至零。生长素在离体的組織培养技术中有极明显的重要作用,因为除去根組織之外,大多数双子叶植物組織只能在有生长素类物质存在时才能繁育。一般低濃度生长素会引起分裂,較高的濃度促进根的形成,而更高的濃度則促

进细胞膨大并趋于抑制分裂。例如,对菊苣根组织培养细胞分裂,最适的吲哚乙酸浓度约为0.1毫克/升;胡萝卜愈伤组织和烟草愈伤组织所需的适宜的吲哚乙酸浓度则为3毫克/升(罗士章,1957)。各种植物组织培养最适当的吲哚乙酸浓度是不同的,大致在 10^{-6} ~ 10^{-8} 克/升的范围内(Gautheret, 1955)。

有许多病理的变化也与生长素有关。例如豆科植物的根瘤,就是由于根瘤菌侵入根系后,该区域产生大量的生长素,因而引起皮层、内皮层或中柱鞘的细胞分裂所致。感染肿瘤细菌(*Phytophthora tumefaciens*)的组织经过移植之后,可以获得不含肿瘤细菌的肿瘤组织。这些肿瘤组织可在没有外加生长素的离体培养中生长,因为这些组织本身含有大量的生长素。若将生长素供给肿瘤组织,不但不能促

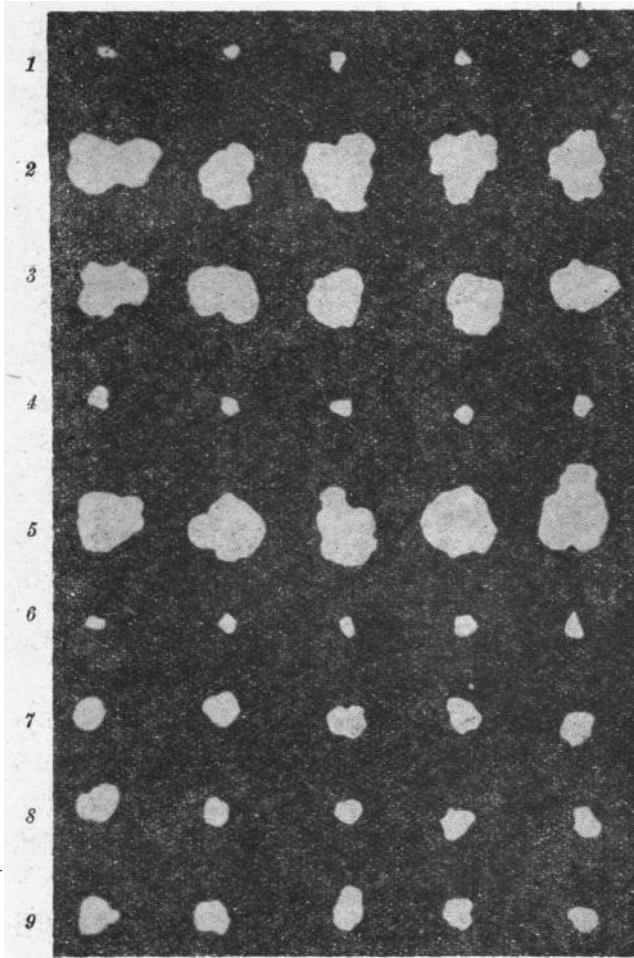


图4-3 三种植物激素对离体培养的胡萝卜愈伤组织生长的影响

1. 基本培养基; 2~9. 基本培养基中加入激素的处理;
2. 椰子汁+IAA3ppm; 3. 椰子汁; 4. IAA3ppm; 5. 椰子汁+GA20ppm; 6. GA2ppm; 7. GA2ppm+IAA3ppm;
8. GA4ppm+IAA3ppm; 9. GA8ppm+IAA3ppm

(引自罗士章,1960,未发表)

进它的生长,而且在高浓度时反而抑制它的生长。当 Klein and Vogel(1956)用电离辐射和抗生长素破坏组织内的生长素或消除其作用后,肿瘤组织的生长亦即停止,这时外加生长素可使肿瘤组织的生长全部或部分地恢复。胡萝卜根、葡萄茎和菊芋在含生长素介质内培养几代之后,变成可以在没有生长素时进行生长的组织。这样的组织称为“驯化的组织”(“adapted tissue”)或“习惯的组织”,用它们的提取物进行生物鉴定说明其中含有一定量的生长素。目前尚未明了这是由于“驯化的组织”获得了综合生长素的能力,还是由于“驯化的组织”丧失了破坏生长素的能力所致。有些双子叶植物组织需要另外一种激素,例如烟草髓部组织就是这样的一种组织,这种激素称激动素(Kinetin)或6-咪唑氨基

嘌呤。激动素可能是引起細胞分裂最有效的物质(图4-3),它对烟草髓組織最有效,对胡蘿卜組織較差,对向日葵組織更弱。它的作用与生长素有关,即依赖于两物质間濃度的平衡。单独使用生长素引起根的发生,单独使用激动素或在吲哚乙酸水平极低时使用激动素則产生大量的芽,在更高的濃度,联合使用两者則引起巨大的細胞分裂而形成缺乏有机結構的愈伤組織。此外生长素与激动素对有絲分裂和細胞分裂有不同的效果。用生长素单独处理烟草髓組織很少产生有絲分裂,且这些有絲分裂通常不导致細胞分裂,其結果是发现双核或多核細胞。另一方面在沒有吲哚乙酸存在时,单独使用激动素在很大濃度范圍內,虽然能引起去氧核糖核酸(DNA)的合成,但不产生有絲分裂。联合使用激动素(0.05~1.6毫克/升)与吲哚乙酸(0.2~2.0毫克/升)在一至两天后,就会引起极猛烈的有絲分裂和細胞分裂(Skoog 和 Miller, 1957)。因此对于这些細胞增殖的整个周期——DNA的合成、有絲分裂和細胞分裂——需要生长素和激动素两者。关于激动素的专题討論,請參看 Strong (1956) 及 Miller (1961) 的专論。

由于生长素被受伤組織所破坏,所以为何植物受伤部分的损伤面会因受伤而刺激細胞分裂尚不清楚。损伤感应随組織的种类及其处理条件而异,例如馬鈴薯片在七天内平行于切片表面,产生4~5次新細胞分裂;但若存放在低温下,則完全无效,須轉至室温下几周后才恢复細胞分裂。早在1913年 Haberlandt 即假定“愈伤激素”是被压碎的細胞释放出来并导致細胞分裂的物质。后来发现的“創伤酸”(Traumatic acid)



是从受伤的菜豆提取物中分离出来的(English 等, 1939)。但为了引起愈伤組織,創伤酸还需要輔助因子,包括谷氨酸、蔗糖与无机磷酸盐。在其他受伤反应里,創伤酸无特殊效应,且在烟草髓組織培养里不引起細胞分裂。因而創伤酸引起創伤的愈合这一假定可能是极为局限的。

关于赤霉素对細胞分裂的作用,虽然研究很多,由于所研究植物的种类和部位的不同,以及实验条件不同,常获得不同的結果。但也有用同样的方法而仍得不到同样結果的事实,故迄今未作一般性的肯定結論。不过越来越多的研究者在不同的程度上承认赤霉素对細胞分裂有促进作用。例如 Vasil (1957) 观察到赤霉素(5微克/升)阻止洋葱花药的退化,并促进花粉母細胞的分裂。濃度为0.5~100毫克/升的赤霉素,促进紫鵝跖草雄蕊上纤毛細胞的分裂。在赤霉素诱导莖的伸长方面亦积累了一些材料,例如赤霉酸处理的豌豆,节間伸长,其中細胞增殖也是重要的因子。特别是在表皮組織內的生长反应,几乎完全是由于細胞增殖;而在髓部的生长反应,則細胞延长更为重要。赤霉素增加草莓叶柄的长度,对表皮細胞來說是由于細胞的数目及細胞的长度两者的增加所致。此外赤霉素可增加矮性玉米叶鞘居間分生組織的有絲分裂活性,并且增加分生組織以上一部分細胞的长度。因此 Brian 等(1960)认为,赤霉素诱导莖的伸长在有莖的植物內是由于細胞增殖和細胞扩大两者的結果。至于簇生型植物的抽苔效应,必然牽涉

到細胞增殖，因为在簇生阶段莖几乎是不显露的。Sachs等(1959)的詳細研究即証明是如此。他們研究了赤霉素誘导二年生天仙子(*Hyoscyamus niger*)和长日植物小花水茴草(*Samolus parviflorus*)的抽苔效应。在赤霉素处理二十四小时以內，可以发现在頂端及其下部的髓、皮层及維管束組織中有絲分裂活动在增强；至72小时对細胞延长仍无作用，因而可认为抽苔的最初阶段完全是由于細胞增殖。Лебеденко(1959)每天用一滴200 ppm赤霉素处理烟草或紫苏，处理15或20天后，結果发现增加了莖頂端的有絲分裂。然而仍然应当說明，大部分組織培养的生长是被赤霉素所抑制，仅有少数报告提到赤霉素能促使細胞增殖和細胞扩大。

关于生长素控制木质部的分化、控制离层的形成、促进根与芽的发生(Skoog和崔激,1948)等重要过程，无不与細胞分裂有关。此外，我們还应提到人工合成的生长素类物质如萘乙酸、吲哚丁酸、2,4-二氯苯氧乙酸、对-氯苯氧乙酸、苯并噻唑氧乙酸(Benzothiazole oxyacetic acid)及天然的植物液汁如椰子汁(Van Overbeek, 1942)(近年分析知其中所含活性物包括肌环醇及1,3-二苯尿等)、乳熟阶段的玉米汁、幼小胡桃及栗子汁等均为很强烈的刺激細胞分裂的因子。

II. 胚芽鞘的細胞伸长

燕麦胚芽鞘很久以来即作为研究生长素的好材料。它除了对称的两条脉管从基部向頂端延伸之外，沒有其他的組織分化。胚芽鞘頂端細胞是不延长的，且几乎是等直徑的，这一区域的长度限于頂端的0.5毫米。芽鞘中部的区域有很大的伸长生长能力。早已熟知，Went于1928年从胚芽鞘頂端分离出生长素后，立即就将分离出的生长素用于胚芽鞘殘段上，并认为这种激素能控制細胞的伸长。为了获得所使用的生长素与生长反应間直接的比例关系，必需首先去除該植物的生长素使生长停止，而后应用生长素使生长恢复。因为生长素产生在一定的区域，故可用切除該区域的方法来除去生长素。将芽鞘的頂端切除可使生长立即停止，然而經几十分钟或几小时之后，生长可在較低的速率下重新恢复。这一生长恢复用下述假定可以說明：即殘株的尖端部分进行着正常尖端的反应，并产生供生长用的生长素；但产生的数量比正常尖端产生的减少很多。这一现象被称为“生理尖端的再生”，这一过程是受温度与頂端所切去的长度的影响的(李继侗,1930)。“生理尖端的再生”給实际操作带来許多干扰，因为它降低胚芽鞘对外加生长素的敏感性。1930年Dolk用两次切除燕麦胚芽鞘頂端的方法，特別成功地做到了几乎完全除去了頂端的生长素。即在第一次去頂后两小时，再进行第二次去頂，于是生长停止了，若在此时将含有生长素的洋菜块使用上去，生长立即恢复(图4-4)。Went还对燕麦胚芽鞘基部进行不断的生长測定，在发现它們恰好停止延长的时候，即用生长素处理，其結果是比較緩慢地恢复了生长(Went,1935)。后来Skoog(1937)发现，在首次去頂以前用去掉燕麦种子的办法，可以阻止芽鞘的再

生。这个现象说明起源于种子中的生长素前体能向上移动到达芽鞘顶端，并在该处转变为有活性的生长素。如果在芽鞘的基部切除芽鞘，将洋菜块置于切面上，以便接受从种子向上扩散的任何一种生长素的前体。这样的洋菜块再用燕麦试法进行生长激素测定，发现它不能立即使芽鞘发生弯曲反应，而只能渐渐地经过二至六小时之后才能获得弯曲。事实说明，在这一段时间之内，存在于洋菜块中的生长素前体已扩散到芽鞘部分，并在该处缓慢地转变为促进生长的生长素。

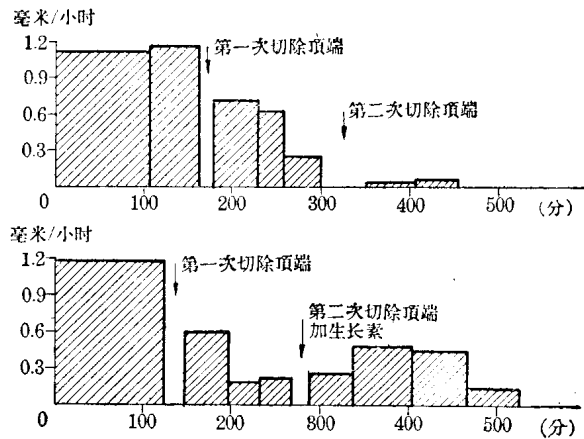


图 4-4 燕麦胚芽鞘的生长速率(毫米/小时)
 上图: 两次切除顶端; 下图: 在第二次切除顶端之后使用生长素
 (引自 Dolk, 1930, 英譯文 p. 514~515)

前面已经提到燕麦芽鞘相距顶端的长度不同，其生长速率也不一样。Went (1935) 指出，它受三个因子的交互作用所控制，即一为从顶端来的生长素，一为从基部来的营养物质以及细胞的衰老(细胞壁的增厚胜过了细胞的延长)。生长素随着相距顶端的距离增加而含量降低；相反地，营养物质则随着相距基部的距离的增加而减少。

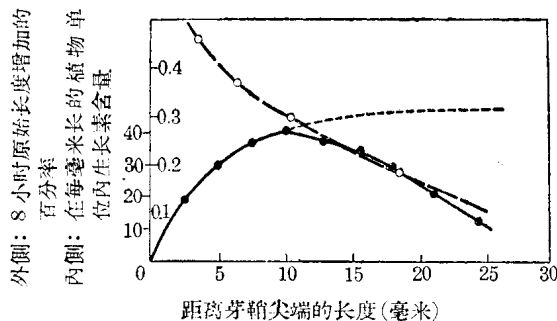


图 4-5 于燕麦胚芽鞘长度上生长速率的分布(—•—•—) 及生长素浓度的分布(--o--o--)。生长素含量曲线在左边接近顶端区域继续向上达到极高的点。向右边的细点曲线(-----)代表假定的食物因子的分布 [引自 Went and Thimann, 1937, p. 78. 与原载于 Thimann(1934) 文内的图形比较, 略有补充]

Thimann (1934) 用氯仿提取法所获得的结果，支持了这种想法(图 4-5)。由于应用过量的生长素(为正常芽鞘产生生长素的 10~50 倍)可以使相距芽鞘顶端不同距离的细胞伸长，甚至可使相距顶端 40 毫米的老细胞或衰老细胞返老还童，增加生长速率。故推论在正常情况下，生长素既促进了、也限制了所有细胞的生长速率。

但是在正常情况下营养因子则是相对过量的，只在使用过量的生长素或去种子之后，才变为细胞伸长的限制因子。至于正常生长的燕麦胚芽鞘生长素含量及生长速率与细胞年龄之间的紧密关系，Went 和 Thimann (1937, p. 59) 已用图形清楚地作了表示。即从芽鞘顶端扩散的有效的生长素与燕麦芽鞘的生长速率，随着胚芽鞘年龄的增长同样上升。当胚芽鞘的细胞接近成熟且失去了感应生长的刺激的能力时，芽鞘的生长速率就迅速下降至零。这时生长素的产生并不降

低,甚至在短時間內产生得更多(图4-6)。因而生长素的产生及生长速率間的紧密关系,只与生长能力的存在一样长。

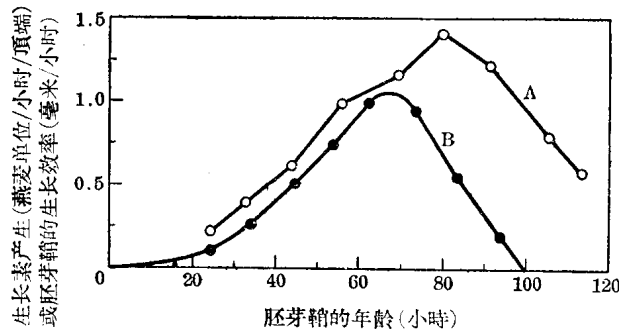


图4-6 不同年龄的燕麦胚芽鞘生长素产生 (A) 及生长速率 (B) 之间的关系
(引自 Went and Thimann, 1937, p. 59)

光綫、重力、机械刺激和人工电位均会使胚芽鞘产生不对称的弯曲生长,这是由于它們引起生长素的不均匀分布所致。例如 Robbins 和 Weier 指出側向光綫使芽鞘尖端的受光面仅含 35% 的生长素,背光面的生长素达 65%。Van Overbeek 指出

背光面的生长素含量可达 85%。同样,水平生长的根的向地性及莖的負向地性,也是由于生长素背腹面分布不均所致。这也許是受到生物电位的控制(Schrank 1951; 1957),詳細討論請見第7章。概論中已介紹过在发现生长素的历史性文献中, Went 及其后的許多工作者从燕麦芽鞘頂端得到分子量很大的生长素(分子量 375),它不是吲哚乙酸(吲哚乙酸的分子量是 175)。現在已开始認識到,正在生长的尖端象产生生长素一样有赤霉素的产生(Lockhart, 1957); 后来更进一步指出,为生长素控制的生长能被赤霉素促进,如燕麦芽鞘就是这样的一种組織(Van Overbeek 等, 1957)。燕麦芽鞘頂端扩散到洋菜块上的激素可以假定是吲哚乙酸和赤霉素的混合物。赤霉素的分子量比吲哚乙酸的大得多,在扩散測定中赤霉素扩散比吲哚乙酸緩慢。这很清楚地指出,頂部的几块洋菜块中有吲哚乙酸和赤霉素,而底部的几块洋菜块中則只有吲哚乙酸。因而事实上正如所預料的,吲哚乙酸的作用为赤霉素所促进(見 Van Overbeek, 1959)。

III. 莖的生长

不同类型的植物激素,对莖生长的作用不完全一样。植物莖的生长也包括着細胞分裂和細胞伸长两个过程,其中在細胞学方面的生长反应,前两节已經叙述,生长素对整株植物的伸长作用表現不明显,高的濃度則尚有抑制作用(罗宗洛, 1944)。可是赤霉素在这方面的作用显现得最突出。Чайлахян (1958) 研究赤霉素对簇生植物莖伸长的結果指出,赤霉素是形成莖所必需的物质。例如长日照植物在短日照条件下沒有形成莖所需要的物质——赤霉素。用少量的赤霉素处理矮性与高性种豌豆,仅仅刺激矮性种的伸长,实际上是消除了高性和矮性种之間生长速率的差异(图4-7)。赤霉素对豌豆 (*Pisum sativum*) 最特殊的效应是增加节間长度,至于节数并没有完全一致的变化。处理时存在的这些节間对赤霉素的反应,仅仅是生长速率的增加,并不延迟节間的成熟。Brian 等 (1958) 的實驗指出,用 10

毫克/升赤霉素处理矮性品种流星 (meteor) 豌豆, 在实验开始后对照植株第十节间停止延长需要廿六天, 而处理的只要十九天伸长就停止了。因此不仅伸长开始的时间提前, 而且伸长完成得也早。另外到实验结束检查成熟的节间数目时, 发现对照植株有十一个节间, 而用赤霉素处理的就有十四节间。Brian (1959) 试验的矮性法兰西豌豆和香豌豆 (Cupid sweet-pea) 用赤霉素处理也有同样的效应, 但是显著地抑制了分枝的生长, 致使植物呈攀缘型表现高性种的习性。香豌豆试验的结果, 不但节间伸长, 而且主茎节数也有增加。以蚕豆为材料也获得同样效应, 主茎节数增加 50%,

而整株的节数也比对照要多 (罗士章与黄文徽, 1960)。赤霉素作用反应的部位以新长出来的节间最明显, 如处理的芝麻、蚕豆、大豆与烟草等新形成的节间长度, 一直到赤霉素的效应停止后仍比对照要高, 但是再往后形成的节间长度接近对照。赤霉素作用的变化是从小到大, 出现一个明显的生长速率高峰, 之后作用逐渐下降。

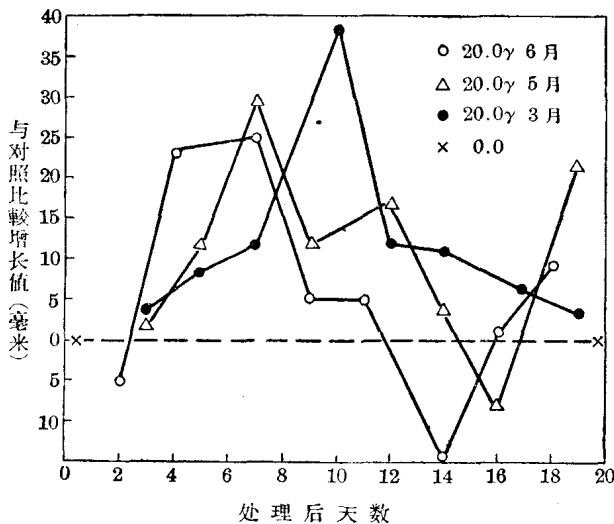


图 4-8 在不同月份内 20 微克赤霉素对蚕豆生长速度的影响 (引自罗士章与黄文徽, 1960)

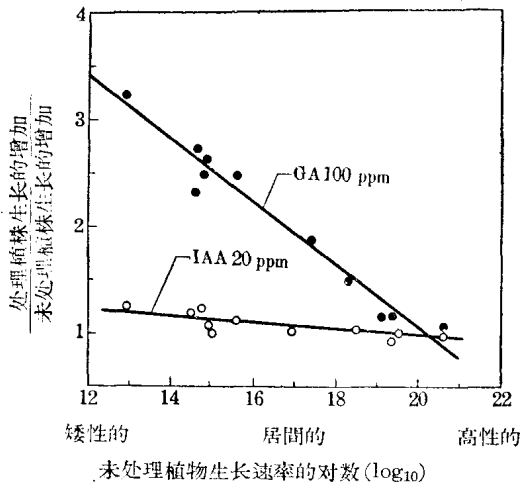


图 4-7 GA 和 IAA 对矮性的、居间的和高性的豌豆变种 (garden pea) 刺激伸长生长的比较效应 IAA 对所有品种的刺激作用均很少, GA 对豌豆的刺激作用从高性变种到矮性变种逐渐增加 (引自 Audus, 1959, p. 44)

生长速度增加的持久性是和使用赤霉素的剂量或浓度有关, 并随植物的种类不同而有区别, 同时还依气温的高低而有变动 (图 4-8)。

当赤霉素引起整株植物莖伸长的同时, 另一个最显著而伴生的效应就是莖的鲜重和干重的增加。这个作用能使某些莖叶用农作物增产, 在农业上有应用价值。赤霉素对蚕豆鲜重和干重增加的变化, 与赤霉素引起生长速率变化的规律是一致的。分析植物体内的物质成分,

包括全氮量和全糖量 (单糖、双糖、淀粉或可溶性糖量), 多种绿叶蔬菜维生素丙和叶绿素的含量, 经测定证明基本上是没有多大差异的。只有经赤霉素处理过

的烟草,其尼古丁含量呈明显的降低,大约仅为对照植株的 39% (罗士章与黄文徽, 1960)。

从上列事实说明,赤霉素对整株植物茎的伸长表现得很明显,可是它对离体茎的反应就不一样,这常常是和生长素的存在与否有关。由此出发对赤霉素的作用方式有一些不同的解释。Hayashi 和 Murakami (1953) 用豌豆上胚轴在通气的蒸馏水中培养十八小时后,结果指出,必需有吲哚乙酸存在,赤霉素才有活性,因此认为赤霉素是生长素促进生长的辅助物,即赤霉素对茎切段的伸长,只有当茎组织有高的内在生长势时,赤霉素才有作用。任锡畴 (1960) 将赤霉素配合吲哚乙酸施用,对于黄化豌豆苗上胚轴顶端 5 毫米切段的生长有显著的互补作用,即所增加的长度明显地超过了单独施用赤霉素或吲哚乙酸时所各别增加长度的总和。Brian 和 Hemming (1958) 在详细研究后认为赤霉素和吲哚乙酸的互补作用是有第三者“抑制因子”的存在,赤霉素的作用则是抑制其中某些抑制因素而使内在的吲哚乙酸的潜力充分发挥出来。Galston (1956) 提供了枝条中吲哚乙酸氧化酶的活性与植物组织生长率之间的相互关系。在枝条生长快速的部分,吲哚乙酸氧化酶的含量较低,在成熟的组织内存在的量就多一些。而且在绿色植物中存在一种吲哚乙酸氧化酶的抑制物,这种抑制物的含量,矮性种豌豆比高性种要少。赤霉素处理刺激了抑制吲哚乙酸氧化酶物质的产生,因而使吲哚乙酸的活力得以恢复。Pilet 证明赤霉素能直接抑制从胡萝卜组织培养中提取的吲哚乙酸氧化酶。然而 Brian 等 (1958) 以及 Kato 和 Katsumi (1958) 的工作却说明,赤霉素并不抑制离体的吲哚乙酸氧化酶,或者在处理过的组织中酶的含量并未降低。

赤霉素对双子叶植物茎的伸长作用和黑暗中生长植物的黄化作用有些相似,因此促使研究者注意赤霉素与光对植物的生长和发育的关系。红光抑制紫苏、向日葵植物茎的伸长,而用赤霉素处理后红光就不起作用。可是对黄瓜和西葫芦,赤霉素就不能消除红光的抑制作用,这可能是由于不同植物体内天然赤霉素的性质不同的缘故。Curry 和 Wassink (1956) 用一年生天仙子进行试验,被试植物在长日照下严格的光谱区域中生长,但是茎的伸长在日光下比任何一种光谱来得大。光谱区域引起伸长最大的是蓝光和红外线,而绿光和红光的作用极小。可是赤霉素在所有条件下都促进茎的伸长,其作用等于在所有光条件下光作用的总和,只有红外线除外,在红外线下其作用小于总和 (见 Brian, 1959)。Down 等 (1957) 曾对光下生长的四季豆第二节间作了精细的试验,红外线 (730 $m\mu$) 照射增加了节间的长度,这一作用能为随后照射红光 (650 $m\mu$) 所消除。赤霉素也促进第二节间的伸长,可是其作用不能为红光所消除。因此可以认为虽然红外线和赤霉素对植物茎的伸长产生同样的效应,可是在生理上是有区别的 (见 Brian, 1959)。光对茎伸长的作用是复杂的,有时表现为促进,有时则表现为抑制。在红光抑制节间伸长的情况下,其抑制程度随照射能量供应的增加而有缓慢的增加;而在促进节间伸长时,能量水平的小量提高都大大增加其伸长度。但是红光所引起的抑制和促进作用,均能为红外线所消除。因而假定在有红光-红外光可逆反应的情况下,存在有

同一受光色素系統，此系統可導致二種不同的一系列代謝變化。在一定環境條件下，其中之一可能占優勢，結果便表現為可能是對伸長的抑制或者促進。Lockhart (1956) 用生長在紅光及黑暗中的高性豌豆作試驗，指出赤霉素不影響紅光所促進的葉片擴大，也不影響光所促進的節間數目的增加。因而赤霉素雖然消除了紅光對第二節間伸長的抑制作用，但赤霉素不消除初生的光反應，也不能理解為光所造成的抑制作用的生理性的消除。

除去赤霉素與吲哚乙酸及赤霉素與光的相互作用之外，Dancer (1959) 曾報導赤霉素和鋅鹽對菜豆莖伸長有互補作用；缺鋅植物的病態和缺乏生長素的症狀相似，而這些病症能為吲哚乙酸或吲哚乙酸前體色氨酸所消除 (Skoog, 1940; 崔濼, 1948)。

IV. 根細胞的伸長

胚芽鞘的生長常作為標準用以與其他器官的生長相比較。根的生長特性，在某些方面似乎與胚芽鞘的相反。例如根的生長具正向地性；而胚芽鞘的生長則具負向地性。通常當生長素對於胚芽鞘的生長是促進時，對根的生長則是抑制的。切除胚芽鞘頂端後，其生長速率始終是降低的；切除根尖後，對根的生長則無顯著影響。甚至發現根伸長有負的溫度系數，即在較低的溫度時根伸長得更快。然而在仔細分析根的生長後，明了根和芽鞘之間生長的差別沒有象首次觀察到的那樣大。Холодный 在 1924 年指出，當維持根有充足的水分時，去頂後能暫時地促進生長 (見 Audus, 1959, p. 36)。此後有許多人用很多種不同的植物為研究對象，証實了 Холодный 最初的觀察，認為去除根尖可以促進根的生長。假如根尖被重新復原，那末根的生長再次被延緩，尤其重要的是發現了用胚芽鞘的尖端代替根尖端也能產生相同的效果。此外根去頂之後，失去了對重力的敏感性，復置根或胚芽鞘的尖端，則大大恢復其向地性的敏感性。這是一個重要的發現，它首次指出降低根生長的激素與促進芽鞘生長的激素是相同的。即可能是吲哚乙酸，只是適宜於莖與芽鞘生長的濃度範圍，通常却延緩根的生長。近年來積累的資料指出，應用生長素對根生長反應的早期觀察，所用的濃度是大于最適的濃度；並已發現在很低的濃度範圍內可獲得根生長的刺激作用。其最適濃度大約是 $10^{-4} \sim 10^{-5}$ ppm，為莖的最適濃度的十萬分之一 (圖 4-9)。

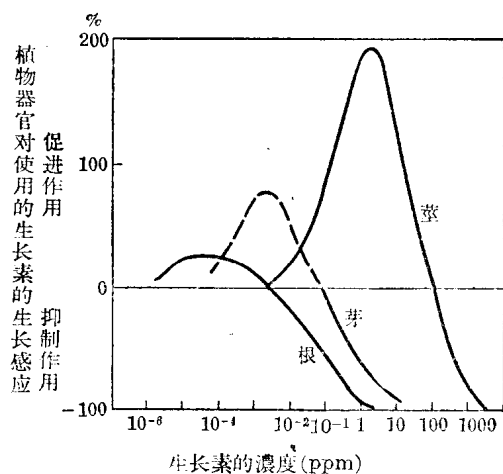


圖 4-9 三個主要植物器官(莖、根與芽)對外加不同濃度生長素的不同感應
(引自 Audus, 1959, p. 37)

因而生长素对根茎作用的差异仅仅是程度上的,而不是本质上的。并且也不能确认早期的切除根尖并借此去除天然生长素的来源因而引起生长的促进作用的主张是完全正确的。例如 Younis (1954) 用蚕豆幼苗重复了这个去根尖的实验,并未引起对根生长的丝毫促进;此外,对重力感应能力的消失亦不象早期的实验那样因根尖的复置而恢复。这些观察使我们怀疑吲哚乙酸在调节根的伸长中所起的真正作用。虽然已证明某些生长素的化学衍生物即抗生长素类 α -硫化萘甲基丙酸(NMSP)及4-氯苯氧异丁酸(4-Chlorophenoxy-iso-butyric acid)对芽鞘和茎的作用与生长素的作用相反;但它们在根中可与吲哚乙酸有同样的生长效应。例如在低浓度时有生长的刺激作用,在高浓度时则有生长的抑制作用。因而促使 Hansen 提出了“根生长素类”的新观点,以区别于“茎生长素类”。通常这两组生长物质是很不同的,“根生长素”只在根中促进伸展生长,但认为吲哚乙酸却属于这两者。这一情况的复杂性指出,根的生长不只受一个激素的控制,其中可能有一个抑制因素,它的作用是与吲哚乙酸相反的(见 Audus, 1959, p. 35~37, 81~82)。

最近几年,对于激素控制根的生长问题有了比较清楚的认识。Burström (1957) 对根进行了很多的研究,他认为在根细胞的伸长中有两个过程,第一个过程是细胞壁的可塑性伸长,第二个过程是硬的胞壁物质的积贮和壁的形成。他对根伸长的负温度系数解释为不是在较高温度下伸长速度较低的关系,而不过是在较高的温度下伸长时期较短的结果。即在较高的温度下很快地形成细胞壁物质,细胞壁较快地丧失其伸展性,因此伸长较早地停止。壁的伸长和硬的胞壁物质的积贮这两个过程,在胚芽鞘和在根中一样发生。但是在根内,后一种过程更为着重。他发现假若保持细胞里缺乏钙,生长素可促进根细胞的伸长,这一点与胚芽鞘中所观察到的完全一致。伸长的第二个过程即细胞壁的形成是由钙促进的,而且吲哚乙酸可能对它有抑制作用。钙使细胞壁坚硬是由于在邻近的果胶链之间形成了离子键(见本章第7节)。更重要的进展是由于赤霉素对于根系生长的研究。虽然日本与英国的许多研究者指出赤霉素对完整植物的根生长无明显作用或轻微的抑制作用,但是 Whaley 和 Kephart (1957) 发现对某些品系的玉米根的离体切段,赤霉素在0.1~20 ppm 范围内能逐渐地增加根的生长。如果我们再将 Wittwer 和 Bukovac (1958) 以及罗士章等(1961、1962)指出的赤霉素在低温时促使细胞伸长特别显著这一事实与根生长的负温度系数联系起来,可以推测赤霉素可能是促进根伸长的第一个过程的天然物质。吲哚乙酸已被证实能加强小麦根内纤维素的合成,因而推测它不是抑制而是促进根生长的第二个过程,即胞壁物质的形成。因此 Van Overbeek 建议放弃 Burström 初次假定的生长素促进根细胞生长的第一个过程的想法,而认为应该是生长素能促进细胞壁硬化,因而使根提早停止生长。

V. 叶的生长

植物激素对叶生长的作用是多方面的,可能促使叶片扩大或者引起各种畸形。

一般叶面积的增加主要是由于细胞膨大。叶片的扩大与光有关。在完全黑暗下生长的幼苗的叶子是非常小的和不展开的；若暴露于具有相等能量的不同波长的光下，则绿光比其余的光作用小得多。光合作用的作用光谱亦表明绿光作用较弱，但光对叶片扩大的作用与简单的光合作用反应不同，因其温度系数是不同的。叶柄的伸长是不需要光的。黄化的单子叶植物（如大麦和燕麦）的叶子的长度和在光下生长的叶子的长度是一样的，仅宽度较狭。

叶脉的直线生长受生长素的控制，而叶片的扩大则为另外一些物质如腺嘌呤所支配（Bonner 和 Haagen-Smit, 1939）。当用含吲哚乙酸的羊毛脂处理叶脉后，此处即表现出生长加速，可是叶脉以外的组织并没有生长加速的反应，故叶片呈现弯曲。毫无疑问，吲哚乙酸是在叶片中产生的，也是极性运输的，即由边缘到中央叶脉，这个过程与光有关。当植物在黑暗中的时间越长，生长素的总量亦随之增加，但游离生长素含量却迅速减少。幼嫩叶子的生长素含量最大，随着叶子衰老，生长素的稳定性也减低。

用生长素处理整株植物的叶柄时，通常引起叶片生长的偏上性现象。如用吲哚乙酸处理番茄叶柄基部，则引起叶片向下弯曲（如图 4-10）。偏上性的反应是随植物种类和所施用的生长调节剂的不同而异。如用 4-氯苯氧乙酸于烟草和高凉菜属（*Kalanchoe*）会使它们的叶子产生很大的偏上性，而 2-氯苯氧乙酸的这种作用却较小或者没有。可是这两种生长素对番茄叶子所引起的偏上性则无区别（见 Leopold, 1955）。我们还不能说，引起偏上性作用的大小是与生长素的活力成比例，因为除了生长素之外，还有很多化合物和许多抑制细胞伸长的毒物也能引起偏



图 4-10 吲哚乙酸对番茄叶片偏上性的影响
箭头指示处理的部位，每枝给予 10 微克

上性作用。赤霉素的作用与生长素恰恰相反,它引起叶片的偏下性生长,如水稻叶片和茎的角度因赤霉素处理而减小;同样双子叶植物如天仙子、烏塌菜和茼蒿等的叶柄,經赤霉素处理后,长得更为直立。

生长素对叶片的生长除上述作用外,时常引起叶片皺折扭曲。这是由于生长素处理后抑制了正常的細胞分裂和伸长。比較三种生长素(2-氯苯氧乙酸、4-氯苯氧乙酸和2,4-D)对豆叶分生組織生长的作用,发现2-氯苯氧乙酸对产生表皮的分生組織的抑制作用最强,因而引起細胞間隙的縮小;而4-氯苯氧乙酸对形成叶脉之間叶肉的板状分生組織最有毒害,因而使叶肉的发育受阻,而2,4-D兼有2-氯苯氧乙酸与4-氯苯氧乙酸的作用,因而对豆叶能引起上列两种类型的扭曲現象(見 Leopold, 1955)。生长素引起叶片扭曲的程度与叶子本身的发育年齡有关。对未成熟的薄荷叶子,用2,4-D处理后叶子下半部叶肉不能正常发育,表现扭曲;幼小的叶子則整个叶片的展开都受到影响,所以叶片变成长形,叶脉变得特別粗大。这些极度扭曲的叶子数目与分生組織中生长素作用的持久性有关,同时也与供試植物的种类有关。这种作用直到生长素的作用消失后,新生叶子的发育才能正常。

經生长素处理过的叶子,叶綠素含量降低,加之叶面积縮小,致使叶子的光合作用大大减弱。虽然叶子对赤霉素的典型反应之一是缺綠症状;但从分析結果可知,叶綠素含量并不减少,而是叶黄素有所增加。赤霉素处理对叶子的形态也有不同程度的影响。如用赤霉素噴射番茄的叶子,能引起叶子的鋸齿状边緣变为全緣,主脉变得明显,叶柄略长。使甘薯及桉树年幼的叶形变为成熟的叶形,或者使春藤成熟的叶子变为幼叶形。此外芝麻的叶序原来是对生的,經赤霉素处理后在正常情况下,于正在开花的枝条上出現互生叶。

生长素对叶片的生长不是主要的限制因素,用离体的叶片浸浮在生长素溶液中,常有少量的生长,若加入另外的物质生长則更显著。例如用生长素处理在蔗糖溶液中的蘿卜离体叶片,結果效应不显著。如果加入精氨酸、脯氨酸或者天門冬酰胺,生长可增加20%(見 Thimann, 1952 b)。但是活性最强的物质是腺嘌呤。波斯菊属的植物生长在含有10 ppm 腺嘌呤溶液的湿砂中,叶片生长增加很多,然而后来的重复試驗只增加15%。若用 α -或 β -萘乙酰胺(α -; β -Naphthylamine)处理,也可获得同样的效果,所以腺嘌呤尚不能作为叶片生长最重要的因子。最近发现,激动素对蘿卜叶片刺激細胞膨大的作用比腺嘌呤的作用还要强(見 Audus, 1959)。激动素可以大大地延緩蒼耳离体叶的叶綠素的破坏以及蛋白氮和全氮的下降(Richmond 和 Lang, 1957)。

对于单子叶植物叶的生长來說,一个重要的影响因素是赤霉素。感染恶苗病菌(*Fusarium moniliforme*)的水稻植株叶子或者用赤霉素溶液处理水稻的叶子比正常叶子的伸长超过50%,其他試驗也获得同样結果,同时叶片干重增加。用0.001微克赤霉素处理矮性玉米的叶子,其叶片和节間的伸长均有反应,对离体小麦叶片的伸长也有刺激作用。林和村上研究过培养于蔗糖內的燕麦、大麦的綠色和黃化的叶片,肯定有促进其生长的作用。Radley (1958)用小麦幼苗第一叶进行

試驗，发现叶对赤霉素的反应与莖对赤霉素的反应有类似之处。即只有当吡啶乙酸存在时，赤霉素才表现出刺激的作用。他们指出叶片基部4毫米的切段有高的内在生长势，单独使用赤霉素或者使用吡啶乙酸和赤霉素的混合液都有作用；而距基部12~16毫米处，其内在生长势很低，单独使用赤霉素或者吡啶乙酸都不起作用，只有两者同时使用，切段的伸长才增加很大。因此认为高生长势本身可能反映了存在有多余的天然生长素。

赤霉素对双子叶植物叶片的伸展也有刺激作用，其作用的显著程度随植物种类和叶子的发育年龄的不同而有差异。赤霉素处理的蚕豆、大豆，其叶面积增加15~50%，矮性四季豆处理后，一周之内，单株叶面积较对照增加的百分率更大，干重也相应地增加，以后叶面积逐渐降低。赤霉素对薄荷、香豌豆和三叶草等叶片的扩大也有显著的效果。藪田发现在处理过的烟草中，有两个品种的叶片数目增加了一倍以上。茶叶在第一次采摘后，喷射浓度为100毫克/升的赤霉素，二十一天后收获，其叶片数目增加28%。当用另一个茶叶品种在第二次采摘后进行处理，结果叶片数减少。至于赤霉素对于叶片刺激作用的强度与叶龄有关的例证是很多的，例如矮性四季豆经赤霉素处理后，新展开的叶片或者是新长出来的叶片反应最强，其生长速度最大。另外 Humphries (1958) 以及 Humphries 和 French (1960) 相继用馬鈴薯 (Majestic 品种) 进行了仔细的研究，其结果亦说明了上述关系的存在。

在研究赤霉素影响植物莖叶生长的同时，也了解到在大多数情况下，赤霉素显著地增加了植物的干重。为探索干重增加的原因，到目前为止已进行了一些工作。例如 Haber 和 Tolbert (1957)，罗士章等 (1960) 用标记的 $C^{14}O_2$ 所进行的试验指出，赤霉素不影响植物的单位叶面积的光合强度。Humphries 和 French (1960) 研究了馬鈴薯叶片的净光合率，说明在氮肥缺乏的条件下，净光合率降低一半。而 Paulo (1960) 用菜豆进行的试验，其结果是相反的，即净光合率增加，他并认为净光合率增加的原因是赤霉素加强了光合作用产物从叶向莖运输的速度。然而净光合率受到许多因素的干扰，不能直接反映植物对于 CO_2 的固定效率。而植物干重的增加，无疑地对于 CO_2 同化量的增加是一个主要原因。因此可以认为经过赤霉素处理的植物，其重量增加的原因，也必然是对于 CO_2 同化量的增加。但是 CO_2 同化量的增加是由于同化面积的增加，而不是光合强度的增加。

VI. 芽的生长

人们很早即知道莖下部的侧芽在顶芽存在时是不发育的。假如将顶芽或莖的顶端枝条去除，一部分侧芽立即生长出来。这种顶芽和侧芽生长的相互关系是所有修剪技术的基础。而顶芽抑制下部侧芽的作用、使其保持休眠状态的现象被称为“顶端优势”。早在1904年 Erreta 描述顶端优势及芽的抑制作用现象时，就认为这是由于“内部的分泌作用”；此后 Sachs 等许多学者认为这是由于侧芽营养物

供应不足之故，我們現在知道这是内部分泌的激素的作用。Thimann 和 Skoog (1933、1934) 发现生长素会抑制侧芽的发育(图 4-11)，而頂芽象胚芽鞘尖端一样

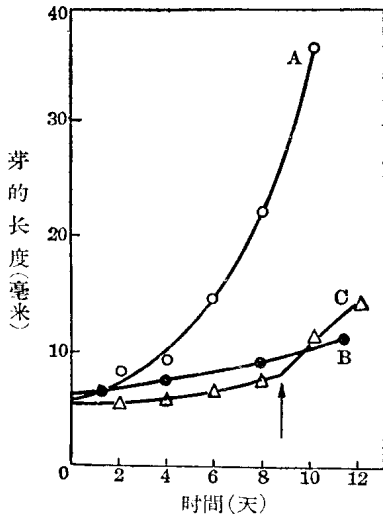


图 4-11 蚕豆(*Vicia faba*)腋芽的生长
A. 去除頂端的植物, 使用单纯的洋葱;
B. 完整的植物; C. 去除頂端后, 每6小时使用含 650 燕麦单位的洋葱于頂部, 在箭头处停止使用
(引自Went 和 Thimann, 1937, p. 210)

是最活跃的生长素产生的中心。因而可以认为生长素控制侧芽的生长只有相反的意义——抑制作用。Delisle 曾指出紫菀属的一种多分枝的紫菀(*Aster multiflorus*)其多枝习性是与芽只产生极少量的生长素相关联的; 而几乎不分枝的美国紫菀(*Aster novae-angliae*)则显然产生更多的生长素。这一关系对于许多矮性种也是重要的, 例如豌豆、蚕豆和玉米矮性种具有簇生习性, 亦即在它们较下部节位的芽也广泛地发展出来。Van Overbeek 对 nana 型玉米的研究指出矮化病是由于生长素含量降低所致, 无疑分枝也是由于同样的原因(见 Went 和 Thimann, 1937, p. 207~216)。最近关于頂端优势的詳細討論可参閱 Gregory 和 Veale(1957)的論文——“頂端优势这一问题的重新评价”。在此需要指出, 芽的生长比茎的生长对生长素更为敏感, 但比根的敏感性则稍差。事实上 Thimann 在 1937 年已指出, 生长与生长素濃度

的基本关系在根、茎、芽是同样的, 即低濃度时是刺激作用而在高濃度时是抑制作用。图 4-9 的三条曲线即代表了这一关系, 它不仅说明生长素的不同濃度对三个器官的作用, 而且还从生长最适位置及生长完全抑制的位置可知它们的敏感性是不同的。这可以认为是作为一个整体的植物生长的协调与平衡的基本现象之一。

近年来, 已经证明赤霉素能抵消生长素的作用, 使所有的侧芽发育起来。例如赤霉素能促进豌豆侧芽从主茎较下部的叶腋中长出来。观察赤霉素喷在休眠的葡萄柚树上的反应, 发现两星期后葡萄柚树上所有的芽开始发育起来了, 而未处理的对照经过一个月仍未开始发育。此外还发现赤霉素能增加馬鈴薯块茎的发芽, 甚至在分枝上的侧芽亦萌发生长。从以上这些事实可清楚地得出结论, 即赤霉素是有力的芽的生长促进剂。而利用种种植物调节剂人们便可随意抑制或促进芽的生长(Van Overbeek, 1959)。

有关生长素抵消赤霉素所引起的生长问题, 我們则可举出 Van Overbeek 等(1957)的实验作为一个清楚的例子。封闭在燕麦芽鞘中的胚芽, 在生长素的影响下是不立即生长的, 然而胚芽对于很低濃度的赤霉素(如 0.005 ppm)有显著的反应。生长的增加是与赤霉素濃度的对数成直线关系。但若存在着很少的吲哚乙酸(如 0.05 ppm), 甚至用高于吲哚乙酸濃度十倍的赤霉素(0.5 ppm), 赤霉素的效