

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

罗士章 等 編

上海科学技术出版社

內 容 提 要

全书共十三章。第一章概論，扼要地介紹了國內外有关激素方面的科研工作和发展情况。第二章至十三章分別闡述激素的化学、分离和鉴定，及对植物生长发育、組織分化的作用，特別詳述了激素在扦插生根、結实、休眠、萌发、脫落、除莠等方面的作用，使讀者对植物激素能获得比較完全系統的知識。

本书可供农林方面的技術人員和农林院校師生及生物科学工作者的参考。

植 物 激 素

罗士章 等編

*

上海科学技术出版社出版

(上海瑞金二路450号)

上海市书刊出版业营业许可証出093号

新华书店上海发行所发行 各地新华书店經售

商务印书館上海厂印刷

*

开本 787×1092 1/18 印張 21 字數 478,000

1963年3月第1版 1963年3月第1次印刷

印數 1—1,000

統一書号: 16119·487

定 价: (十) 1.95 元

目 录

- 第 1 章 植物激素概論 罗士章 (中国科学院植物生理研究所激素組 上海)
- 第 2 章 植物激素的化学性质
罗士章 王 熊 (中国科学院植物生理研究所激素組 上海)
- 第 3 章 植物激素的提取、分离和鉴定
关颖謙 (中国科学院植物生理研究所激素組 上海)
- 第 4 章 植物激素与生长
林坤律 黄文徽 (中国科学院植物生理研究所激素組 上海)
- 第 5 章 植物激素与发育
任锡畴 (中国科学院植物生理研究所激素組 上海)
- 第 6 章 植物激素与組織分化及器官形成
崔 激 湯兆达 (南开大学生物系 天津)
- 第 7 章 植物激素的生物合成、破坏、吸收和运轉
湯玉璋 (中国科学院植物生理研究所营养生理組 上海)
- 第 8 章 扦插生根 罗士章 (中国科学院植物生理研究所激素組 上海)
- 第 9 章 結实 黄昌賢 (华南农学院园艺系 广州)
- 第 10 章 休眠与萌发 赵同芳 (中国科学院华南植物研究所 广州)
- 第 11 章 器官的脫落 李曙軒 (浙江农业大学园艺系 杭州)
- 第 12 章 除莠 薛应龙 (复旦大学生物系 上海)
- 第 13 章 赤霉素的应用
周荣仁 (中国科学院植物生理研究所激素組 上海)
- 編 后 記

植物激素概論

罗 士 章

引 言

- I. 植物激素发现的历史
- II. 国际研究机构的情况
 1. 国际性会议
 2. 研究单位
荷兰,苏联,日本,英国,美国,中国
- III. 国际研究现状
 1. 关于激素化学方面
 2. 关于激素的生理及机制问题
 3. 关于激素的应用方面

参考文献

引 言

高等綠色植物生长和进行其他生命活动所需要的物质,是从土壤中吸收肥料、水份和空气中的二氧化碳在植物体内合成的。植物体内合成的許多物质,除了构成身体,供給能量的碳水化合物、脂肪和蛋白质而外,还有无数的代謝产物,如各类的酶、有机酸、維生素、激素和許多所謂次生物质如尼古丁、金鸡納霜、橡胶、咖啡等等。除了次生物质的功能很少了解以外,代謝产物中的酶、有机酸、維生素和激素也与碳水化合物、脂肪和蛋白质相同,是植物生命活动中同等重要而不可缺少的物质。所以植物激素不过是一种代謝产物,为植物进行生命活动所需要的物质之一。現在已知普遍存在于高等植物体内的激素,有吲哚乙酸、赤霉素等。这些激素与各类酶系統一样,影响到植物的生长发育和其他的生命活动(表 1-1)。另外还有无数人工合成的化学药剂,也有类似植物激素的活力,也能使植物发生一定的反应——即促进和抑制等作用,如萘乙酸、2, 4-D 等。人們利用这些化学药剂来控制植物的生长发育和其他的生命活动,以符合人类的需要。因此,本书所称植物激素是具有較广泛的含义,即包括植物本身的天然激素如吲哚乙酸、赤霉素等,也包括人工合成的化学药剂如萘乙酸、2, 4-D 等^①。但是,植物激素既不同于肥料,也不同于其他一些代謝产物如酶系統、有机酸、維生素等。植物体内所含有的激素,通

表 1-1 植物激素的作用

(摘自 Brian, 1961, Sci. Prog.)

作 用	吲哚乙酸	赤 霉 素	激 动 素
莖 生 长	+	+	+
叶 生 长	+	+	+
根 生 长	+	+	+
遺傳矮性的破除		+	
頂端优势	+	+	+
扦插生根	+	+	
叶等的脱落	+	+	
引起开花	+	+	
果实生长	+	+	
莖芽休眠的破除		+	
种子休眠的破除		+	+
組織培养中的細胞分裂	+	+	+

^① Н. Т. Холодный 建議称人工合成刺激剂为“副激素”(Парагормон), 而 Ю. В. Ракитин 通称植物激素为刺激剂与抑制剂, 詳細区別为刺激剂、抑制剂、脱叶剂、促然剂(或干燥剂)、除莠剂等(Ракитин, 1958)。英美等国則通称人工合成刺激剂为生长調节剂, 天然物质称为生长激素(Van Overbeek, 1959)。本书为簡便起見, 把这几类物质通称为植物激素。

常是很微量的，約为植物鮮重的 10^{-9} 至 10^{-7} ；而一般处理能引起植物发生反应的激素濃度約为 10^{-6} 至 10^{-4} ，但是，在生物測定中敏感度可以达到 10^{-10} 至 10^{-8} 的微量（見第 3 章植物激素鉴定法）。

植物激素是近代植物生理学的重要发现之一。在四十年代左右国际上形成了一个生长素研究的高潮。在第二次世界大战期間，又发现了主要用作除莠剂的生长素-2, 4-D。自 1956 年以来国际上又（掀起了一个激动素和赤霉素研究的高潮。植物激素最近几年的发展，更是有一日千里之势，不仅是在植物生理理論上的重要性日渐明显，尤其是关于植物的生长和发育理論，甚至涉及到若干代謝問題的闡明。它在农业上的应用亦日渐扩大，影响到农业生产的各个方面，并且发展的潜力尚未可限量。

植物激素对于植物的作用，主要的有二个方面，即促进和抑制。促进作用方面如細胞伸长和分裂、生根、开花和結果、破除休眠和萌芽、吸收等；抑制作用方面如杀草、脫叶、萌芽、疏花、疏果等。一种激素可能兼有这两方面的作用，如 2, 4-D 用低濃度处理时，具有促进細胞伸长、生根、保花保果等效力，而在高濃度处理时，則变成杀草的除莠剂。所以，要使植物激素發揮它的作用，就要使用得当，注意处理的剂量、作物的生育时期、处理的时间、处理的方法等，尤其是要結合农业上的栽培管理技术。如果忽視某一激素的特点，某一植物生长发育的要求条件及其栽培管理措施，把激素当作万应灵药似的“神水”来应用，其結果将不堪設想。关于激素作用的各方面及其应用，詳見本书以下各章，茲不贅述。

I. 植物激素发现的历史

科学上的发现，有些很难归功于某个人，而是集許多人的智慧經過长时期努力的結果。植物激素的发现就是一个最好的例証。詳細介紹植物激素的历史（Went 和 Thimann, 1937）不是本书所需要的，只拟简单地介紹激素的来龙去脉，即从什么綫索而引起研究以至发现的。植物激素的研究我們认为应当回溯到达尔文在 1880 年对植物运动的研究工作。达尔文追究植物产生向光性和向地性的原因，认为是尖端受到刺激傳遞到下面发生不均衡生长的結果。一直到 1924 年由于苏联植物生理学家 Холодный 对于根的向地性的研究，同时期的荷兰 Utrecht 大学的 Went 对于燕麦芽鞘向光性和向地性的研究而形成了 Холодный-Went 关于向性的假說。这一假說认为莖尖或根尖分泌一种生长激素，向后流动并控制幼細胞的生长。由于光綫或地心重力的作用，引起生长激素不均衡的分布，結果就发生向光性或向地性。1928 年 Went 发表了著名的燕麦法（Avena Test）。后来在 1933~1934 年荷兰化学家 Kögl、Haagen-Smit 等利用燕麦法作为活力測定法，先后从人尿中提炼出生长素甲、生长素乙及吲哚乙酸（当时称为异生长素 Hetero-auxin 以示区别于前两种生长素）。从此以后，就陸續发现无数具有吲哚乙酸活力的人工合成的化学药剂，其中最突出的是大战期間 2, 4-D 等药物的发现。从达尔文的工

作开始，一直到 Kögl 等成功的提炼出生长素结晶，历时约 50 余年。激素的发现除了前面提到的 Холодный 和 Went 的工作外，还有许许多多的科学家贡献了他们的智慧和劳动，在不断地积累研究成果后，才最后完成的。自然，当时这许多科学家更没有想到，植物激素在今日能广泛在农业生产上应用而造福于人类。

赤霉素的发现也是经过了几十年的时间的。1926 年日本农业技师黑泽在我国台湾发现水稻恶苗病菌 [*Gibberella fujikuroi* (Saw)] 的培养基的滤液也具有使水稻苗徒长的效力，主要的特征即茎叶细长。一直到 1938 年才由日本东京大学藪田、住木及林从这一微生物的发酵液中提炼出赤霉素结晶。但是，在 1950 年以前，这一工作仅限于日本国内，其理论上和应用上的重要性还没有引起国际上的注意。后来，住木諭介先后于 1950 年在里约热内卢召开的国际微生物学会上，1951 年在纽约举行的国际农艺化学会上和 1953 年在罗马召开的国际微生物学会上，将日本科学家关于赤霉素的工作做了报告之后，才受到国际学术界的重视。其中美国农部北区研究所 Stodola 和英国皇家化学工业公司 Curtis 和 Cross 对于赤霉素的化学性质和发酵生产的研究成就，甚至震撼了赤霉素的发源地——日本。从 1955 年以来，赤霉素的研究和应用掀起了一个世界性的高潮 (Stowe 和 Yamaki, 1957; Кочанков, 1961; 沈其益, 1960)。据最近的报导 (Brian, 1961; Phinney 和 West, 1961)，到现在为止已经发现有九种赤霉素 (见第 2 章)。

激动素的发现历史是比较短的，不过十年左右。约于 1941 年 Van Overbeek 等进行曼陀罗 (*Datura*) 幼胚的培养时，发现椰子汁是幼胚生长发育所不可缺少的，它具有促进细胞分裂的效力。最后才由 Skoog, Miller 等人发现这一具有生理活性的物质是 6-吡喃氨基嘌呤 (Strong, 1956; Miller, 1961)。

现在看起来，生长素、赤霉素和激动素以及这三类激素的类似物包含了最主要的植物激素，也是目前植物激素研究的主流。所以，关于激素发现历史的介绍，暂时限于这几类激素。

II. 国际研究机构的情况

在这一节里，预备就植物激素的国际性会议和世界上重要研究机构及其研究问题择要加以介绍。

1. 国际性会议

第一次国际生长物质会议是 1937 年在巴黎召开的，此会由当时的国际联盟资助，会议的论文集 "Études et recherches sur les phytohormones" 于 1938 年在巴黎出版。第二次生长物质会议是 1949 年由美国威斯康辛大学组织和召开的，论文集 "Plant growth substances" 共 39 篇，由 F. Skoog 编辑，于 1951 年出版。第三次植物生长物质会议是 1955 年 7 月由英国伦敦大学的 Wye 学院主持召开的，参加者 64 人，来自 7 个国家，论文集 "The chemistry and mode of action of plant

growth substances" 共 26 篇, 由 R. L. Wain 和 F. Wightman 編輯, 于 1956 年在倫敦出版。最近, 第四次国际植物生长物质會議是 1959 年 8 月在紐約附近 Boyce Thompson 植物研究所举行的, 有来自 18 个国家的 140 个被邀請代表参加。論文集 "Plant growth regulation" 共 63 篇, 由 Klein R. M. 編輯, 于 1961 年由 Iowa state university press 印行。此外据 Wain 所收集的材料 (R. L. Wain 和 F. Wightman, 1956) 称: 1953 年在瑞典 Lund 大学由 H. Burström 教授組織过一次国际植物生长物质會議, Wain 曾亲身参加。其次最近在維也納 (1958) 和莫斯科 (1961) 召开的国际生化會議和在加拿大 (1959) 召开的国际植物学会會議也反映了国际上关于植物激素研究情况的若干方面。例如 1961 年 8 月在莫斯科举行的第五届国际生化會議有植物化学論文 121 篇, 其中有关植物激素的有 15 篇。1959 年在加拿大召开的第九届国际植物学会會議有論文 1162 篇, 其中有关植物激素的約占 56 篇。

2. 研究单位

植物激素的研究, 遍布于全世界各国, 由于作者見聞有限, 同时, 也由于参考資料的限制, 对于各国的研究单位及其研究問題的了解是不够的。因此, 本节只能就其主要的加以介紹, 遺漏或不恰当之处, 还請讀者指正。

荷兰 荷兰是生长素的发祥地, Utrecht 大学以此聞名。F. W. Went 在 1927 年以前早期的生长素启蒙工作就是在 Utrecht 进行的。有名的 Холодный-Went 假說, 燕麦測定法等, 都是在这时期发表的。Went 在爪哇茂物植物园工作五年后, 于 1933 年受美国加州理工学院生物系聘請去美国。第一次提炼出生长素化学結晶的 F. Kögl, A. J. Haagen-Smit 和 H. Erxleben 等人也是在 Utrecht 进行工作的。还有阿姆斯特丹联合奎宁公司研究室的 H. Veldstra 近 20 余年的工作, 集中于生长素的化学結構与功能的关系, 并創立了生长素立体結構學說。

苏联 在乌克兰基輔城的植物生理学家 Холодный 于 20 年代即开始进行植物激素的研究, 为苏联的植物激素工作奠定了基础, 并以建立 Холодный-Went 假說聞名。在苏联的若干大学和农林試驗单位都有关于植物激素試驗工作的报导, 但是主要的工作集中在苏联科学院植物生理研究所的两个研究室: (一) 植物刺激剂与抑制剂研究室, 有以 Ю. В. Ракитин 为首的一些人在进行应用及生理問題的研究。还有 Н. Н. Мельников^①, Ю. А. Баскаков 等人进行刺激剂和抑制剂的化学研究与合成; (二) 植物生长与发育生理研究室, 有 М. Х. Чайлахян 等人研究高等植物个体发育中的激素問題。最近由于赤霉素对于开花的效应, Чайлахян 进一步发展了他的开花激素學說 (Чайлахян, 1958, 1960)。另外, Р. Х. Турецкая 应用激素, 进行扦插工作。(三) 此外还有苏联科学院微生物研究所, 由 Н. А. Красильников 领导的关于赤霉素的篩选及研究工作, 并已获得几种苏联赤霉素制剂。尤其是从一种酵母菌 (*Torula pulcherrima*) 发酵液中提炼到类似赤霉素作用的物质,

^① 近聞 Н. Н. Мельников 已离开此研究室。

引起了国际上的注目(Красильников等, 1958; Чайлахян等, 1960)。其他还有季米里亚捷夫农学院古納尔等关于除莠工作的研究(古納尔等, 1955)。

日本 赤霉素的发源地是日本,主要工作在东京大学农艺化学教研室进行,早期的领导人是藪田,現已退休。目前以住木、林和高桥等人活动最多,尤以高桥关于赤霉素化学的工作最为出色。

英国 在英国进行植物激素工作的,除少数分布于各大学和农业試驗研究机构外,集中在下列两个研究室:(一)皇家化学工业公司 Akers 研究室(Akers Research Laboratories, Welwyn, Herts),包括一些知名的科学家如 P. W. Brian, J. MacMillan, P. J. Curtis, B. E. Cross, A. Borrow 等人,研究有关赤霉素各方面的問題,从发酵生产、化学結構、生理作用一直到植物体内赤霉素的提取和研究(Brian等1960);(二)倫敦大学 Wye 学院植物生长物质和杀菌剂研究室(Agricultural Research Council unit on plant growth substances and systemic fungicide, Wye College)。有 R. L. Wain, F. Wightman, C. H. Fawcett 等人,以关于生长素的化学結構与功能和生长素的代謝工作聞名。

美国 在早期的工作,約从 1935 年到 1942 年,集中于加州理工学院生物系,当时該校拥有許多做生长素工作的科学家,如 F. W. Went, K. V. Thimann, J. Van Overbeek, F. Skoog, J. Bonner, A. J. Haagen-Smit 等人,他們进行了有关生长素各方面的工作,如生长素的化学、生理(和生长发育的关系)、机制、結構与功能等。当时美国各地的一些知名专家都先后来到加州进修,如現任紐約 Brooklyn 植物园主任 G. S. Avery,农部研究所植物生理专家 J. W. Mitchell, 密世根大学的 F. G. Gustafson 教授,威斯康辛大学的 A. J. Riker 教授等人。因此,可以說加州理工学院是当时美国生长素研究工作的傳播站也不为过。从 1942 年起这个系的許多人逐渐分散到美国各地,原来的人員現在只剩下 J. Bonner 和 A. J. Haagen-Smit 了。K. V. Thimann 于 1942 年到了哈佛大学生物系,仍进行生长素生理研究,他的兴趣比較广泛,工作常涉及到生长素的各个方面。Van Overbeek 于 1943 年离开加州到波多黎各,最近轉到了加州壳牌石油公司农业研究室工作。此人除了做生长素生理工作外,对于植物胚的培养,和生长素的应用也有濃厚的兴趣。F. Skoog 于 1945 年加入威斯康辛大学植物系,他和 C. O. Miller, F. M. Strong 等人发现了激动素,并对組織培养中的器官发生研究有突出的貢獻。最后, F. W. Went 也于 1959 年离开了加州,現在在密苏里植物园,他近年的工作兴趣已轉移到植物生态生理方面去了。在这里还应该提及的是我国的两位植物生理学家,殷宏章在 1937 年左右做的生长素对小球藻生长的影响和对于油桐扦插的效应;湯玉璋在 1947 年发现吲哚乙酸氧化酶(IAA-Oxidase)的工作,都是在加州理工学院生物系进行的。此外还有很多聞名的激素工作者也在該校工作过,如現任耶魯大学植物系主任的 A. W. Galston; 洛杉磯加州大学的 B. O. Phinney; 密世根农学院的 S. H. Wittwer; 法国的 J. P. Nitsch 夫妇(Laboratoire du phytotron, Gif-Sur-Yvette); 德国的 A. Lang(Max-Planck Institut für Biologie, Abteilung

Melchers, Tübingen)等。

美国另一个生长素研究中心是在纽约附近 Yonkers 城的 Boyce Thompson 植物研究所,由最近去世的 P. W. Zimmerman 和 A. E. Hitchcock, F. Wilcoxon 等人组成的研究室,从 1935 年开始陆续发现了一系列最重要的人工合成生长素,其中最有价值的如吲哚丁酸、萘乙酸、2, 4-D 等化学药剂,因此这一研究室对于生长素的发现和应用是有重要贡献的。

此外,其他各国还有许多做激素工作的科学家,如哥本哈根大学植物生理研究室的 P. Boysen-Jensen, 汉堡大学植物研究所的 H. Söding, Lund 大学植物生理研究室的 H. Burström 等人,对于植物激素工作的研究和发展都有杰出的成就。

中国 最后应该看看国内的情况,我国早期科学家关于生长素的工作除了上面提到的殷宏章而外,还有李继侗(1930)关于生理尖端再生的研究;罗宗洛(1944)及其共同工作者关于生长素和微量元素对于植物生长和花粉发芽的影响;黄昌贤(1938)利用生长素引起无子果实的研究。二十余年以来我国植物激素工作因为力量薄弱,尤其是工作不经常,没有得到应有的发展。一直到解放后的 1956 年,在生长素的重要性被确定后,才引起了人们的重视。尤其是从 1958 年以来,全国掀起了一个赤霉素研究试验的高潮。现在从事植物激素工作而力量比较集中的单位,有北京农业大学(姜成后、俞大猷、李季伦等人,关于赤霉素的产生、应用和生理的研究);天津南开大学(如农药研究室杨石先、陈茹玉等和该校生物系崔激等所进行的生长素化学合成工作和化学结构与功能的研究);上海的植物生理研究所于 1958 年也建立了一个植物激素组专门进行植物激素的生产、应用和生理的研究,在 1961 年以前三年的工作偏重于赤霉素方面。东北农业科学研究所等单位进行了化学药剂除草的工作(农业部植物保护局, 1959; 东北农业研究所等, 1959)。其他在各高等院校、农业试验机构进行植物激素试验的还很多,就不一一列举了。

III. 国际研究现状

虽然上节所介绍的国际上的研究机构的资料,是不全面的,但是从这一资料中反映出来植物激素的研究是比较普遍的,内容也是比较广泛的。因此要概括目前国际研究现状是不容易的;取舍偏重,难免主观。现拟就植物激素的化学、生理和应用三方面择要介绍一些比较重要的问题。

1. 关于激素化学方面

激素的化学是激素最基本的问题,最近几年取得了很大的成就。

一、首先是肯定了吲哚乙酸和赤霉素是植物体内存在的天然激素(Van Overbeek, 1959; Phinney and West, 1960),这是由于长期和大量的工作与资料的累积所得出的结论,这类性质的工作还在各国继续进行之中。这个结论的影响很重要、广泛而且深远的,对于植物激素工作给予了很大的冲击。由于吲哚乙酸和赤霉

素并存在于植物体内,而两者对細胞生长都具有促进作用,这就涉及了过去关于生长素的作用的看法,也可以推想到 Went 于 1928 年利用扩散法求得燕麦芽鞘中生长素的分子量为 375 的原因。并且由于两者的作用又有一些区别 (Galston 和 Purves, 1960),也引起了两者在植物体内作用的相互关系的问题。此外还自然使人们考虑到植物体内除了吲哚乙酸、赤霉素以外,是否还有其他重要的活性物质。这是目前最流行的研究问题之一。

二、新的天然激素与化学合成激素研究也是国际上的重要课题之一。我们认为近几年来,除了众所周知的激素和许多赤霉素的发现之外,比较突出的是 Van der Kerk 等 (1955) 关于硫代氨基甲酸具有激素活性的发现,对于激素化学结构与功能提出了新的见解,即是说直链化合物也可能具有生长素的活力,为生长素的化学合成和研究开辟了新的途径。新近如发现如氯胆碱及其同系物 (Tolbert, 1960)、1-二十二醇 (1-Docosanol 为 D. G. Crosby 和 A. J. Ulitos 从烟草中提出的,见 Miller 1960)、肌醇 (Myo-inositol 是 Steward 等从椰子汁中分离出来的,见 Pollard 1961) 都是具有活性的物质,但是这些物质的作用尚待进一步试验。其次是一系列比较重要的新除莠剂的发现,如西玛津,五氯酚, Dalapon, Stam 等 (见第 12 章)。关于活性物质的筛选与合成,在苏联主要是在 Ракитин 的试验室进行;天然物的筛选在 Красильников 的试验室进行。在英国和美国则有全国性的筛选组织网,进行激素及其他药物的筛选,如美国就有由美国肿瘤会、陆军部、海军部和公共卫生部联合组成的全国性“化学生物协调中心” (Chemical-biological coordination center),英国也有类似的组织。

三、化学结构与功能方面,主要的工作是 Veldstra、Wain 等, Bonner 等, Koepfli 等提出的关于生长素类的几个假说 (见第 2 章)。这些假说虽然没有一个能全面地说明所有生长素类物质的结构与功能的问题,但是,对于生长素的合成工作却提供了指导思想。Strong (1956) 对于激动素, Brian (1960) 对于赤霉素及其类似物的结构与功能,也都做了初步总结。

2. 关于激素的生理及机制问题

这方面牵涉的面比较广泛,很多问题目前还没有得到肯定的解答 (Galston 和 Purves, 1960)。如一、细胞伸长的問題,是最早而且研究得最多的問題 (Van Overbeek, 1959; Bonner, 1960)。目前比较普遍的看法,认为是生长素增加了细胞壁的塑性,细胞伸长时纤维素的纤维微团 (microfibril) 彼此分离,从原来的横列状态分散,由新的横列的纤维微团不断填充到壁的内表面去 (见第 4 章)。二、除赤霉素的生物合成研究尚在开始外,吲哚乙酸都认为是由色氨酸转化而来,但是转变的途径尚不很肯定 (Fawcett, 1961) (见第 7 章)。最近 Thimann 与 Mahackran (1961) 从许多植物体分离出来脲酶 Nitrilase, 能将 IAN 转化为 IAA。三、关于赤霉素在植物体内消长的知识,目前尚很缺少。吲哚乙酸的消失主要是由于 IAA-氧化酶 (湯玉璋和 Bonner, 1947; Ray, 1958) 的作用 (见第 7 章),但是,植物是否

含有专一性的 IAA-氧化酶, 尚有不同的意见 (Bonner, 1957)。最近 Galston 等 (1961) 从红光照射的黄化豆芽中提炼出 IAA-氧化酶抑制物 (IAA-Oxidase inhibitor) 的结晶体, 经水解后产生槲皮酮 (也获得结晶) 与葡萄糖, 但在物理性质上抑制物与槲皮酮葡萄糖苷 (Quercetin glucoside) 不同, 其吸收高峰在 267 与 316 毫微米 ($m\mu$)。四、关于激素对于植物开花的作用, 应该提到的有, Van Overbeek (1954) 利用生长素控制凤梨开花期的研究。Brian (1959) 认为赤霉素转变成开花素 (Florigen), 引起植物开花。而 Чайлахян (1958, 1960) 的开花素假说, 则认为开花素 (Флориген) 是由赤霉素 (形成茎所必需) 和成花素 (Антезины, 形成花所必需) 两者的作用。Brian 和 Чайлахян 的假说, 虽然都说明了一些问题, 但是论据都嫌不足 (见第 5 章)。近年关于控制植物开花的研究, 除仍继续研究对开花前后激素的质量变化而外, 侧重于光周期与光谱的作用 (Withrow, 1959; Borthwick 等, 1961)。五、关于器官形成方面, 由于 Skoog 等人 (Strong, 1956) 的工作, 奠定了基础。Skoog 利用组织培养方法研究, 认为器官形成是受到激动素与生长素比例的制约。比例高则形成芽, 低则形成根, 相等则不分化的组织继续生长。最近 Steward 等 (1958) 甚至能够从无菌培养中的游离细胞引起形成整体胡萝卜植物 (见第 6 章)。六、除激动素尚不了解外, 生长素和赤霉素对光合作用没有直接影响, 但是能促进植物的呼吸和吸收 (Leopold, 1954; 罗士章等, 1960 a, b, 1962)。七、关于几种激素的相互关系, 除了上述生长素与激动素在器官形成中相互关系已经了解外, 其与赤霉素之间的相互关系尚在研究之中, Brian (1959) 提出了互补假说, 但是尚存在有不同的意见。这是当前激素中的重要问题之一。

3. 关于激素的应用方面

除了激动素目前尚未发现在生产上有直接作用外, 生长素在农业生产各方面已广泛应用 (见第 8~12 各章)。略举数例, 可见一般。如苏联在应用萘乙酸乙酯抑制马铃薯发芽的用量, 逐年有所增高, 见表 1-2。如美国, 1952 年, 在

表 1-2 应用萘乙酸乙酯处理抑制贮藏中的马铃薯发芽

[采用 Поволоцкая (1958), 419 页第 1 表]

貯 藏 年 代	用萘乙酸乙酯处理马铃薯 (以吨为单位)
1949/50	5
1950/51	200
1951/52	1,200
1952/53	30,000
1953/54	30,000
1954/55	200,000

139,000,000 英亩谷物中有 12% 的面积使用除莠剂; 82,000,000 英亩玉米中有 11% 使用 2, 4-D 除莠; 1959 年用 2, 4-D、MCPA、2, 4, 5-T 等除莠的耕地面

积已超过3千万英亩以上;目前每年2,4-D和2,4,5-T生产量超过3万吨以上。赤霉素在农业生产上应用的潜力很大,正在試驗和发展之中(見第13章)。

总之,近年来植物激素工作的进展很快,这表现在四个方面:(一)赤霉素与激动素加入到植物激素的行列,赤霉素已肯定是植物的天然激素,激动素也有可能是植物的天然激素;由于这一些工作冲击了(二)激素的理論研究,正在飞跃前进,尤其是自从紙譜分析应用到激素研究工作上来以后,解决了快速与微量分析測定的問題;(三)除莠剂在农业上的广泛应用,已經可以与杀菌剂和杀虫剂相提并論了;最后是(四),从植物激素的作用和机制的研究,使植物激素配合光照、温度和栽培管理技术,完全能人为地控制植物生长发育的問題,可能是植物激素工作者努力的目标。所以,看起来,植物激素的研究尚在幼苗时期,开花結果的黄金时代还在将来。

参 考 文 献

- [1] 古納尔和別列佐夫斯基, 1955 化学除莠法, 科学出版社(韓碧文等譯)。
- [2] 沈其益, 1960 赤霉素研究工作的进展, 中国农业科学 6: 1~7。
- [3] 东北农业研究所等, 1959 化学药剂除草, 农业出版社。
- [4] 农业部植物保护局, 1959 防除农田杂草資料汇编, 农业出版社。
- [5] 罗士章、林坤律、張正福, 1960a 赤霉素的生理作用, II 赤霉素对植物叶面积与光合作用的影响, 实验生物学报 7(1~2): 105~108。
- [6] 罗士章、李少华、刘桂云, 1960b 赤霉素的生理作用, III 赤霉素对植物呼吸作用的影响, 实验生物学报 7(1~2): 109~122。
- [7] 罗士章、林坤律, 1962 赤霉素的生理作用, IV 赤霉素对几种植物吸收 N-盐和 P³²-盐的影响, 实验生物学报 7(4): 328~329。
- [8] Кочанков, В. Г. 1961 Конференция по гибберелинам и гибберелиноподобным веществам. Физиол. раст. 8(3): 380~381。
- [9] Красильников, Н. Н., М. Х. Чайлахян, М. В. Асеева и Л. П. Хлопенкова 1958 Гибберелиноподобном веществе, образуемом почвенными дрожжами. ДАН СССР. 123: 1124~1127。
- [10] Погодецкая, К. Л. 1958 Задержка прорастания картофеля и овощей при хранении. Ю. В. Ракитин (ред) 1958。
- [11] Ракитин, Ю. В. 1958 Химические средства стимуляции и торможения физиологических процессов растений, А. Н. СССР. Москва。
- [12] Чайлахян, М. Х. 1958 Гормональные факторы цветения растений. Физиол. раст. 5(6): 541~560。
- [13] Чайлахян, М. Х. 1960 Закономерности онтогенеза и Физиология зацветания высших растений. Изв. А. Н. СССР. Б. 2: 206~229。
- [14] Чайлахян, М. Х., Н. А. Красильников, А. Г. Кучаева, К. И. Иванов, Л. П. Хлопенкова, И. В. Асеева и В. Ф. Кравченко. 1960 Получение гибберелина и определение его физиологической активности в связи с применением в растениеводстве. Физиол. раст. 7(1): 112~120。
- [15] Bonner, W. D. 1957 Soluble oxidases and their functions. Ann. Rev. Plant Physiol, 8: 427~452。
- [16] Bonner, J. 1960 The mechanical analysis of auxin induced growth. Zeitschr. des Schweiz.

- Forstv. 30: 141~159.
- [17] Borthwick, H. A. and S. B. Hendricks, 1960 Photoperiodism in plants. *Science* 132(3435): 1223~1228.
- [18] Brian, P. W. 1959 Effects of gibberellins on plant growth and development. *Biol. Rev. (Cambridge)* 34(1): 37~84.
- [19] Brian, P. W., J. F. Grove and J. MacMillan 1960 The gibberellins. *Prog. Chem. Org. Natural Products*. 18: 350~433.
- [20] Brian, P. W. 1961 The gibberellins: A new group of plant hormones. *Science progress* 49(193): 1~16.
- [21] Fawcett, C. H. 1961 Indole auxins. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 12: 345~368.
- [22] Furuya, M., A. W. Galston and B. B. Stowe 1961 Isolation and partial characterization of the IAA-oxidase inhibitor of etiolated peas. in *Proc. Vth Internatl. Conference of Biochemistry (abs) Mockba*.
- [23] Galston, A. W. and W. K. Purves 1960 The mechanism of action of auxin. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* 11: 239~276.
- [24] Heath, O. V. S. 1960 Chelation in auxin action. *Exp. Bot.* 11: 167~187.
- [25] Leopold, A. C. 1954 Auxins and plant growth. *Univ. Calif. Press*.
- [26] Li, T. T. (李继侗) 1930 The appearance of the new physiological tip of the decapitated coleoptiles of *Avena sativa*. *Proc. Kam. Akad. Wetensch. Amsterdam*. 33: 1201~1205.
- [27] Loo, T. L. (罗宗洛) 1944 A comparison of the effect on plant growth of microelements and of indole acetic acid and colchicine. *Ann. Bot.* 8: 357~362.
- [28] Miller, L. P. 1960 Plant growth regulation. *Science* 131 (3393): 110~111.
- [29] Miller, C. O. 1961 Kinetin and related compounds in plant growth. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 12: 395~408.
- [30] Phinney, B. O. and C. A. West, 1960 Gibberellins as native plant growth regulators. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 11: 411~436.
- [31] Phinney, B. O. and C. A. West, 1961 Gibberellins and plant growth in W. Ruhland [ed] *Encyclopedia of plant physiology* Vol. XIV growth and growth substances. 1185~1227.
- [32] Pollard, J. K., E. M. Shantz and F. C. Steward, 1961 Hexitols in coconut milk: their role in nurture of dividing cells. *Plant Physiol.* 36(4): 492~501.
- [33] Ray, P. M. 1958 Destruction of auxin. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 9: 81~118.
- [34] Steward, F. C. 1958 Growth and organized development of cultured cells. III. interpretation of the growth from free cells to carrot plant. *Amer. Jour. Bot.* 45: 709~713.
- [35] Stowe, B. B. and T. Yamaki, 1957 The history and physiological action of the gibberellins. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 8: 181~216.
- [36] Strong, F. M. 1956 Kinetin and kinins in "Topics in microbial chemistry" "John Wiley & Sons, New York.
- [37] Tang, Y. W. (汤玉璋) and J. Bonner, 1947 The enzymatic inactivation of Indole acetic acid. I. Some characteristics of the enzyme contained in pea seedlings. *Arch. Biochem.* 13: 11~25.
- [38] Thimann, K. V. and S. Mahackran 1961 Nitrilase, an enzyme hydrolyzing nitrils to carboxylic acid. in *Proc. Vth Internatl. Conference of Biochem. (abs) Mockba*.
- [39] Tolbert, N. E. 1960 (2-chloroethyl) trimethylammonium chloride and related compounds as plant growth substances I. Chemical structure and bio-assay. *Jour. Biol. Chem.* 235: 475~479.
- [40] Van Overbeek, J. 1951 Use of growth substances in tropical agriculture. in F. Skoog(ed) *Plant growth substances*. Univ. Wisconsin Press, Madison.
- [41] Van Overbeek, J. 1959 Auxins. *Bot. Rev.* 25(2): 269~350.

- [42] Went, F. W. and K. V. Thimann, 1937 *Phytohormones*. MacMillan Co.
- [43] Withrow, R. B. (ed) 1959 *Photoperiodism*. AAAS (Washington) Pub. No. 55.
- [44] Wong, C. Y. (黃昌賢) 1938 Induced parthenocarpy of water melon, cucumber and peper by the use of growth promoting substances. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 36: 632~636.
- [45] Yin, H. C. (殷宏章) 1937 Notes on the rooting of tung oil tree cuttings with the aid of heterauxin. *Bull. Chinese Bot. Soc.* 3: 121~122.
- [46] Yin, H. C. (殷宏章) 1937 Effect of auxin on *Chlorella vulgaris*. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 23: 174~176.

植物激素的化学性质

罗士章 王熊

引 言

I. 生长素类

1. 吲哚乙酸及其同系物
2. 萘乙酸及其同系物
3. 苯酚化合物

II. 激动素类

1. 激动素
2. 激动素的类似物

III. 赤霉素类

IV. 其他活性物质

V. 化学结构与功能

参考文献