

目 录

第1章 绪论	1
1.1 植物生长素	7
1.2 赤霉素	7
1.3 细胞分裂素	9
1.4 抑制剂	10
1.5 乙烯	11
第2章 方法	12
2.1 抽提程序	13
2.2 生物测定	17
2.3 物理-化学方法	21
第3章 激素对生长的控制 I. 生长素和赤霉素	24
3.1 导言	24
3.2 生长素	31
3.3 赤霉素类	35
第4章 激素对生长的控制 II. 细胞分裂素、脱落酸和乙烯	39
4.1 细胞分裂素	39
4.2 脱落酸	42
4.3 乙烯	46
第5章 植物生长物质的相互作用、多重作用和延续作用	51
5.1 ABA与赤霉素的效应	53
5.2 IAA、GA ₃ 和激动素(K)在茎生长和代谢物运转 中的相互作用	54
5.3 在侧芽生长的控制中GA ₃ 和K之间的相互作用	56
5.4 植物生长物质在小麦幼苗胚芽鞘生长中的多重作用 和延续作用	57
第6章 补充: 用植物生长物质进行的一些实验	60

6.1	用生长素进行的实验	61
6.2	用赤霉素进行的实验	63
6.3	用激动素进行的实验	64
第7章	植物生长物质起作用的机制	66
7.1	赤霉素的作用机制	67
7.2	生长素的作用机制	71
7.3	细胞分裂素、脱落酸和乙烯的作用机制	74
第8章	展望	77
8.1	尚未解决的问题	77
8.2	植物生长物质的应用范围	80
参考文献		85

第1章 绪论

植物一般按有秩序、有组织的方式进行生长和发育,这是它们及所有生物的典型特征之一。但是这种有秩序的生长和发育会受到环境多种形式的影响,在某些情况下这些影响对于控制或诱发不同的发育模式会起重要的作用。例如,如果日照时间超过了一定的临界长度,有些植物将只会开花;而对另一些植物来说,如果蒙受低温的时期过早,也只会开花。但很明显,在一般情况下,植物生长、发育的特征由其遗传结构所决定,因此它是受内部控制的。

生长的内部控制是通过许多复杂的方式来完成,但是植物生理学家们往往有一个共同的趋势,那就是“从自己专业的角度来看待这些机制”。这个趋势相当危险,因为可以肯定地说,控制生长的诸过程是紧密相联的。不过,只要我们没有忘记这种相互联系的性质,那么在某个时候集中注意力于某一点则是可以的。这就是为本书辩解的哲学。

植物中最重要的生长控制系统之一,是通过那些被称为“植物生长物质”或“植物激素”的物质来维持的。当然,“激素”这一术语,动物生理学家也在使用;并且,这一体内化学信使的概念是在本世纪初,被动物生理学家首先发展起来的。在很多方面,动物激素与植物激素是不相同的,其中最主要的区别是:动物激素产生于特定的器官或腺体,而且常具有高度的专一性。至于植物激素,虽然可能产生于植物的十分有限的部位,但制造它们的却不是专门化的细胞,而且视环境条件的不同,对植物常有许多不同的作用。

在本书开始时，对“植物生长物质”或“植物激素”下一个适当的定义是有必要的。

植物生长物质（或植物激素）是植物体内产生的有机物质，低浓度时，一般都在产生它们的部位以外的地方促进、抑制或在性质上影响生长。它的效应不取决于它的热值或其必要元素的含量。

当然，这个定义不见得对所有植物激素都完全合适，但是它对我们即将讨论的物质却提供了一个有用的工作描述。

即将出现的一个问题是：有许多已知的物质，当使用于植物时，其效果往往与植物激素相似。它们中有一些实际上是与植物内源激素相似的化学物质，有些则不是，但都能在实验室中合成。这些化合物在许多类型的研究中是十分重要的（见后面）。例如，所谓的除草素（hormone weed-killers）中有一些就属于这一类。这些物质通常被称为“植物生长调节剂”，或简称为“植物调节剂”。在许多情况下，不同种类的植物调节剂已被成功地用来研究受植物激素内部控制的过程。

研究植物内源生长物质的主要困难之一是：这类化合物在植物体内存在的数量常常太少，以致不能用通常的化学分析技术检测出来。这个问题将在第2章中作进一步的探讨。另外一个问题是：相当大量的有关工作是以真正的间接证据（circumstantial evidence）为依据的，这些间接证据来自从外部对植物施用化学药品或其衍生物的试验。在这种情况下，其推论过程实质上是：

（1）我们知道物质X，或与其极相似的物质存在于某种植物中。

（2）我们拥有与物质X极其相似的物质Y。

(3) 当施用于有关植物时，物质Y引起一种特殊的反应（例如茎延长）。

(4) 因此，物质X对这种植物的茎延长也很可能有控制作用。

当然，这是一种过于简单的方法，但是，毫无疑问，我们有关植物生长物质的许多知识都是以这种“至少部分地属于这种类型”的证据为基础的。这一点是完全可以接受的，如果我们经常记住在这类议论中可能发生的差错，并且终于试图以更直接的方法去证实这些结论的话。

在本书开头时，给本书即将要涉及到的物质之主要类别下个定义也是有必要的。在这个阶段，并不是定义的每一点都会很清楚，但是此时把定义说出来却是重要的。当以后谈到这些物质的某些更详细的情况时（第3、4章），重温一下这些定义，将有所助益。

下面将讨论五大类内源生长物质：

(1) **植物生长素类** 这是在化学上与吲哚乙酸 (IAA) 有关的物质 (图1-1)，而IAA是许多植物的主要生长素。它们的特点是在某些生物学试验中（包括利用切下的，尽可能除去其内源生长素的植物部分的试验）具有促进生长的能力。许多吲哚类化合物具有与IAA相似的效应，可能是因为它们已被植物转变成为IAA。

许多合成的生长调节剂的化学结构不是吲哚类的，可是却有相似的效应。这种分子的著名例子是2, 4-二氯苯氧基乙酸 (2, 4-D)，它是许多除草剂的成分之一。

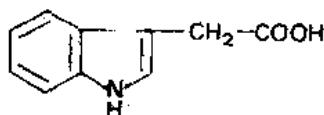


图 1-1 吲哚乙酸 (IAA)

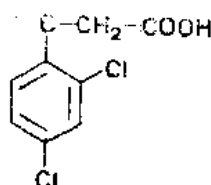


图 1-2 2,4-二氯苯氧基乙酸 (2,4-D)

(2) **赤霉素类** 这些是在化学上与赤霉酸有关的物质 (通常简称为 GA_3)，它是稻恶苗病菌 *Gibberella fujikuroi* 的代谢产物，可以从培养该真菌的液体培养基中提取。赤霉素的分子是以赤霉素烷 (Gibbane) 为基础的 (图 1-3)。

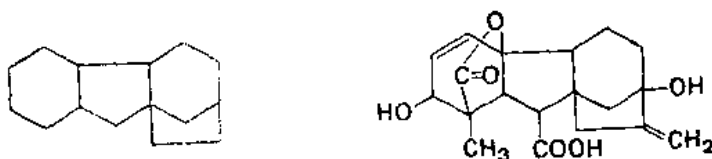


图 1-3 赤霉素烷的碳架 (左)，它是已知的赤霉素的基础；
右面是赤霉酸 (赤霉素 A_1 , GA_3) 的结构式

在植物中已经发现了许多不同的赤霉素并鉴定了它们的化学性质，当在光照下将它们应用于完整植物时，它们或多或少都会表现出使植物茎段伸长的能力。某些遗传上矮小的玉米与豌豆品种对此特别敏感。现在已从植物体内抽提出性质与赤霉素相似的许多物质，但量太少，还不能进行精确的化学鉴定。这些物质一般简称为“类赤霉素物质”。

(3) **细胞分裂素** 这些物质是腺嘌呤的衍生物；众所周知，它们是组成 DNA 和 RNA 核酸分子的碱基之一。它们的特点是：当植物细胞在人工培养基上生长时，它们能与 IAA 相互作用而促进细胞分裂，特别是，它们能影响这种

培养中的分化模式。它们还有许多其他的性质，但这一性质是主要的。天然产生的细胞分裂素的一个例子是玉米素，人们已从玉米颖果中得到这种物质（图1-4）。

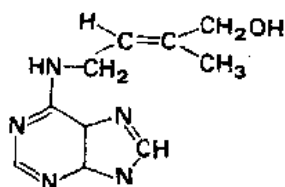


图1-4 天然产生的细胞分裂素——玉米素

人们最熟悉的细胞分裂素是一种叫做激动素的物质，但到目前为止尚未在植物体内发现它的天然产物，因此按照我们先前的定义，只能把它归入植物生长调节剂。与赤霉素一样，也有许多含有类似细胞分裂素的植物抽出物，之所以称之为类细胞分裂素，纯粹是根据它们的性质。

(4) **抑制剂** 在植物细胞中，有许多在某些条件下会抑制某些植物过程的物质。在这些物质中值得注意的有苯酚化合物（见Leopold和Kriedmann, 1975, 第8章）。不过，根据我们对激素的定义，最有资格被称之为抑制剂的物质，是那些在结构和性质上与脱落酸（ABA）相似的物质（图1-5）。这类物质的特点是能抑制植物中的许多生长现象，不过其最大的特点也许是它们还能引起木本植物的芽休眠和棉株的脱叶。

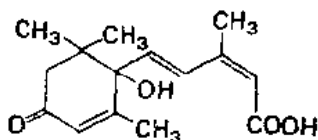


图1-5 脱落酸。在一些早期文献中又叫脱落酸Ⅱ及休眠素(dormin)

(5) 乙烯 (图1-6) 这种简单的物质对于植物生长的影响已经知道得很久了, 而且由于对它的定性定量分析技术的灵敏度有所提高, 现在人们已十分清楚: 乙烯在许多生长反应中起着重要的作用 (Abeles, 1973)。例如, 它似乎与许多生长素诱导的生长反应有关, 而且它在叶片衰老、脱落和某些果实的成熟中也起着部分作用。

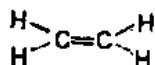


图1-6 乙烯

对植物激素类我们主要根据它们的性质来命名, 而乙烯则是一个例外。的确, 在大多数情况下, 我们主要是根据当它们被当作外源物质使用时, 它们对植物将产生什么影响来命名的。其原因主要是为了方便和结合历史的偶然事件。我们有关植物激素的大部分知识都是从试验中获得的, 在这些试验中它们是以外源物质的身分被施到植物 (或植物的一部分) 上去的, 所以用它们的效应来命名比用其他任何方法都要简单得多。当我们更详尽地观察激素的性质和考虑在生长控制中“外用”和“内源作用”之间的关系时, 这一点将显得更为清楚。

我们在此只提出五类植物生长物质, 但这并不意味着就不会再发现其他种类的植物激素了, 这一点将留在第8章再进一步讨论。

关于人们是如何发现植物生长物质的概述在目前是很有用的。关于这些研究的更详细的说明很容易在其他文献中找到, 例如, Addicott和Lyon (1969), Pratt和Goeschl (1969), Wilkins (1969), Phillips (1971), Abeles (1973), Wareing和Phillips (1978),

1.1 植物生长素

图1-7综合了植物生长素发现过程中的一些重要阶段。

Darwin使禾本科植物幼苗受单侧光作用的古典试验说明：向光性弯曲是器官的一部分对从别处接受来的刺激的一种反应，而P. Boysen Jensen的工作则说明反应的调节者一定是一种在植物中运动的化学物质。A. Paal指出在单侧光下发生的不平衡生长可以通过在顶部施加的单侧化学刺激而进行模拟。F. W. Went用扩散进入琼脂的方法曾分离出这种化学信使，然后再把这种琼脂放在去头幼苗的一侧（不对称地），从而引起幼苗弯曲。后来人们在人尿和某些真菌的培养滤液中发现有高水平的生长素活性，这件事很有助于研究此物质的化学性质；现在从许多植物中已分离出吲哚乙酸，并研究了它的化学性质。在植物中也有其他的吲哚化合物，然而它们之所以有类似植物生长素的活性，可能是由于在植物中变成了IAA所致。IAA不仅在植物中作为游离酸出现，而且也常与其他的分子相联结，例如和蛋白质结合在一起或与氨基酸和糖类共轭（见Thimann, 1969）。

1.2 赤 霉 素

藤仓赤霉 (*Gibberella fujikuroi*) 会引起在日本被称为“恶苗病”或“疯长病”的病害。之所以叫这个名字，是因为罹病植株都高过健康植株。在1926年，E. Kurosawa指出：用培养这类真菌之后的滤液处理植物，这种独特的病症便会复现。随后的三十年中，日本人花了不少精力去鉴别

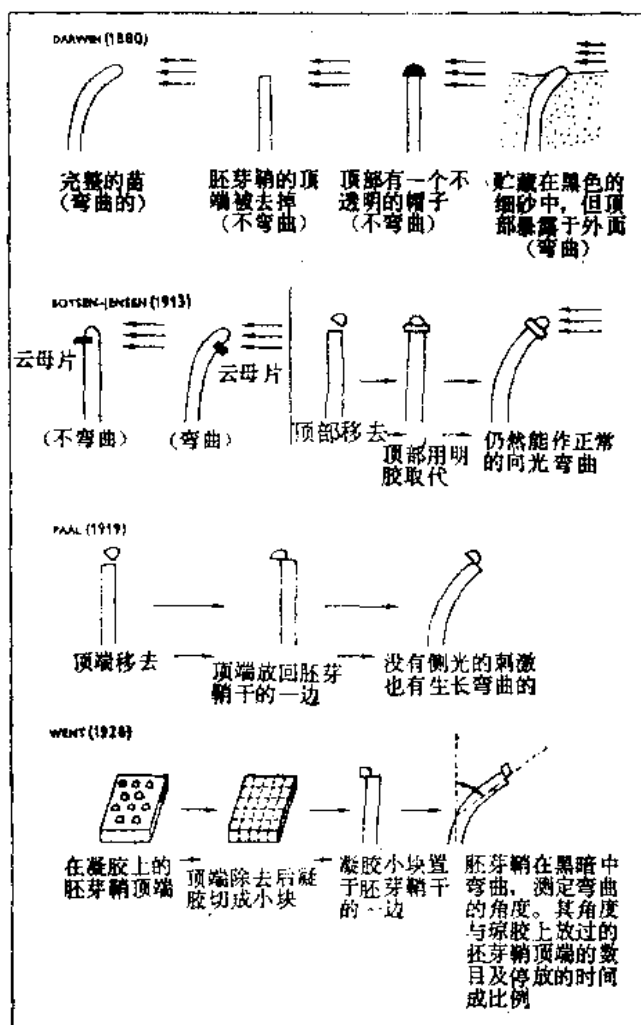


图1-7 植物生长素发现过程的一些重要阶段的图解性总结
参考文献见Went和Thimann (1937)。三个箭头表示单侧光的方向, 所有试验皆用草本植物的胚芽鞘进行 (引自Wareing和Phillips, 1978, 作了部分修改)

和描述这种起作用的化合物，并介绍植物对它的生理反应。早期的工作主要在日本进行，但是关于它的圆满解释却是在英国完成的（参看Stowe等，1961）。

在本世纪五十年代初期，在美国和英国就有人从事赤霉素研究。由于新研究人员的荟萃，佐之以当时可用的新化学技术，再加上有时的好运气（如上面引用的Stowe等人的论文），GA₃的结构终于揭晓，而且大量有关它对植物的效应的研究也告开始。GA₃对植物的许多不同的生理效应使人们预言：在高等植物中一定还可以找到与它相似的物质，果然在1956年，终于有人首次发表了有关这个预言的证据（West和Phinney，1956；Radley，1956）。从那时开始，人们对许多赤霉素进行了分离、提纯和化学鉴定的工作，在某些情况下还研究了它们的代谢过程（Hedden等，1978）。其中有些来源于真菌，有些来源于高等植物，有些（例如赤霉酸本身）则来自真菌和高等植物两者。

也有许多报告说：在植物抽出物中也有这样的物质，它们分明是赤霉素，但就目前所知，其化学行为与真正的赤霉素又不完全一样。现在已知的赤霉素往往用编号表示，而这些编号与它们发现年份之次序大致相同。

1.3 细胞分裂素

人们在无菌条件下，研究合成营养培养基上生长的植物细胞时，发现了这一类植物激素。F. Skoog曾和他的同事在威斯康星州用烟草的一个品系为材料进行研究，在这个试验里，只要加入IAA，茎细胞就可以在纯培养中生长。他们还指出：如果有维管组织存在，则在这种培养中会发生细胞分裂，但分离的髓细胞则只会增大体积。加入麦芽提取液或

椰子汁可以诱发在这种髓培养中的细胞分裂。后来又有人发现：经过高压灭菌的DNA还是非常活跃的，而且强有力的诱发细胞分裂的物质激动素（K）之分离与鉴定就是从这种研究工作中开始的。关于这一早期工作的详尽说明可参阅Fox的著作（1969）。

现在发现：除了上述特殊效应之外，细胞分裂素对植物还有许多效应；而且对植物内具有类似性质的内源物质之研究也变得十分活跃。虽然人们很快发现许多植物抽出物含有活性与细胞分裂素类似的物质，但直到1964年，D. S. Leatham才终于鉴定出称之为玉米素的第一种天然产生的细胞分裂素。

所有到现在为止已发现的细胞分裂素都是腺嘌呤的衍生物，而且因为这些衍生物较易合成，所以才有可能进行有关结构与活性之间的关系的许多工作。

1.4 抑 制 剂

Leopold和Kriedmann(1975)对植物中许多生长抑制剂都作了记述，但是从激素生理学的观点，最有趣的抑制剂（从1967便称它为脱落酸或ABA）的历史却是从六十年代中期开始的。发现ABA的故事是十分有趣的，因为它是一个由几组科学工作者通过不同路线而得到相同结论的范例。其中一组在加利福尼亚，由H. R. Carns和F. T. Addicott领导，研究棉花植株的脱落问题，从棉花果实中分离出了一种抑制剂，其水平与年幼果实早熟脱落和成熟果实的最终脱落都有关系。1965年他们发表了有关这种物质的结构的著作，而且把它命名为脱落素II。

与此同时，在Aberystwyth有一组由P. F. Wareing

领导的英国研究工作者，进行了控制落叶树木休眠的研究，分离出一种似乎与休眠现象有关的抑制剂。化学分析表明，这种抑制剂（他们叫休眠素）事实上与脱落酸Ⅱ是相同的。

第三组研究的是与羽扇豆的荚果脱落有联系的抑制剂，结论发表于Cornforth等人（1966）的报告中，也证明这种抑制剂与脱落素Ⅱ是一样的。

随后人们把注意力集中在ABA上，并且研究植物中有关的抑制剂。

1.5 乙 烯

在本世纪初期就已经发现：实验室照明气体中的微量乙烯会影响茎和根的向地性，并且引起豌豆茎的矮化和增加其径向生长。在本世纪初，人们就熟知：有些正在成熟的果实会产生乙烯，并且它还能促进其他果实成熟。早在1935年，有人便提出，要把乙烯视为一种激素；大约与此同时，人们发现各种植物都能产生乙烯。可是，直到现在，都很难察觉和测量产生于许多植物反应中的微量乙烯，所以要令人信服地解释它们的激素作用也就不容易了。气-固层析法（gas-solid chromatography，见第2章）的出现给有关植物中乙烯作用的研究带来了革命，造成的后果就是：我们正处于乙烯（作为一种植物激素）研究的新高潮中。

第2章 方 法

所有有关植物生长物质的书籍都带有一定数量的有关作者所采用方法的详细说明（例如Phillips, 1971; Audus, 1973; Leopold和Kriedmann, 1975; Wareing和Phillips, 1978）。在他们的著作中，这类方法多数都是容易理解的，但是在这里还是有必要对其中一些常见的试验技术进行简单的介绍。现在已经做过的多数研究包括：植物对所用植物生长物质的反应或从组织中分离、提纯和化验这些物质。在这一章中我们将讨论后三种研究方法。

研究植物内源生长物质的基本问题之一是其存在的数量太少。表示植物激素数量的单位通常是用微克 (μg)，即一克的百万分之一；抽提物中往往只含有1微克的几分之一。激素溶液的浓度通常用重量克分子浓度或ppm ($\text{ppm} = \text{mg dm}^{-3} = \mu\text{g cm}^{-3}$) 表示。跟一般的化学量比较起来，这些数量是极其微小的，而且检查起来也非常困难。在检查和测定这类物质的数量方面，大多数标准化学技术是远远不够灵敏的，因此，一旦从含有植物生长物质的组织中抽提出它们时，常采用生物学试验法。

从植物组织中抽提和提纯生长物质的方法是大不相同的，而且都有从特殊基础 (ad hoc basis) 上发展起来的趋势。选择适当抽提程序的困难是：可能不知道正被抽提的物质的化学组成。所以不能肯定：所使用的抽提程序会不会改变物质的结构和性质。有些吲哚化合物较不稳定（尤其是在酸性条件下），所以除非相当小心，不然在抽提过程中会造

成严重损失。已经发现：在抽提以后再放置一些时间，赤霉素类物质的性质会改变。在很多情况下，当我们还没有办法克服上述缺点时，我们没有别的选择，只好忍受这些差错，但必须牢记，上述问题是存在的，否则就会对结果产生误解。

2.1 抽提程序

任何抽提程序的目的都是从植物组织中分离出植物生长物质并尽可能减少其损失。植物生长素和赤霉素通常都是用扩散法或溶剂抽提技术来进行提取的。

2.1.1 扩散技术

在此方法中，切下被抽提的器官，并将切割面置于琼脂凝胶表面，可以时时更换凝胶。随后用其他方法从琼脂提取从组织内出来的物质。

这种技术的优点是：存在于组织中的许多物质不易扩散进入琼脂，而在适当的条件下，植物生长素和赤霉素却可以扩散进去，因此，用这种方法抽提的物质比较纯。在Went的早期工作中，便利用这种技术证明生长素的扩散性；他的方法是：在扩散之后把琼脂切成小块，再在黑暗中把这些小块不对称地放在去头的燕麦胚芽鞘上。他后来便利用燕麦胚芽鞘弯曲的程度作为测定扩散进入琼脂的生长素量的依据（图2-1）。扩散方法的不足之处是它只适用于少量组织。另一个问题是无法统计由于切口的化学作用而导致的活性损失。不过，在另一方面，这种技术却有这个优点，即可以通过它来测定小片组织产生物质的实际速率。

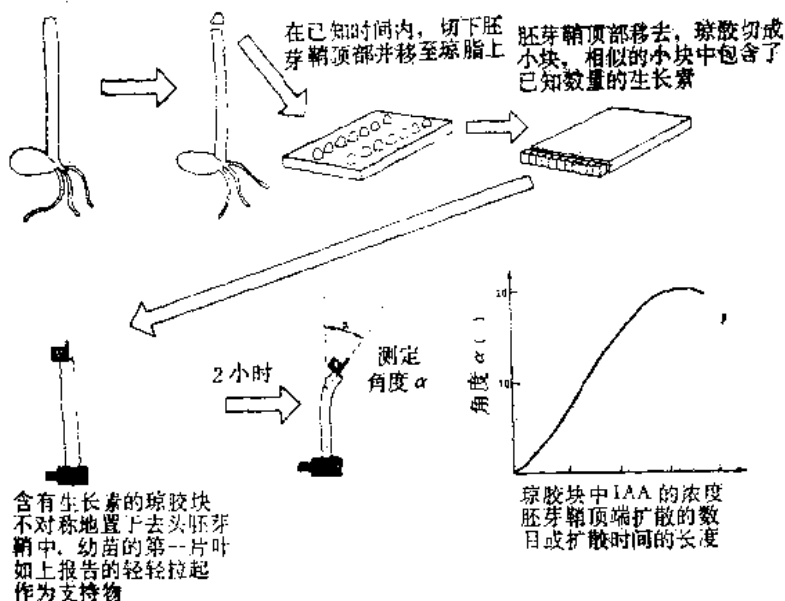


图2-1 生长素的燕麦弯曲试验图解，说明与第一章所引用的Went原始定量研究的关系。在图示的情况下，可以通过标准曲线（根据胚芽鞘对已知IAA浓度的反应给出）来测定从胚芽鞘顶端扩散出来的生长素量

2.1.2 溶剂抽提

这里使用的原理是当一种物质用两种不能混和的溶剂振荡时，它在每一种溶剂中溶解的比例将取决于该系统中溶质在的分配系数。因为不同的物质有不同的分配系数，所以当纯化所需的物质时，经过从一溶剂到另一溶剂的反复转移，就可以把不需要的物质甩掉。pH较低时，酸性物质较难电离，可溶于非极性溶剂中，而当pH较高时，因它们的电离度较大，故很易溶解于极性溶剂中。图2-2的流程图说明了从植物组织中分离酸性物质的典型过程。

溶剂、pH值和其他条件的选择视所研究的物质而定。例