

赤霉素研究的进展

罗士章*

(中国科学院植物生理研究所)

赤霉素**在农业生产上的应用价值和在理论上的重要性, 由于近几年的研究试验, 日渐明确, 正在深入发展^[1-5, 8, 22]。

自从 1926 年日本人黑泽枝师首先观察到恶苗病菌(*Gibberella fujikuroi* (Saw) Wt.) 培养基的滤液也能使稻苗徒长, 1938 年东京大学藪田、住木及林等人成功地分离赤霉素结晶以来, 直到 1950 年, 赤霉素的研究工作都仅限于日本。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研究结果做了报告之后, 才引起国际学术界的重视。首先是美国的 Stodala 和英国的 Curtis 和 Cross 等人对于赤霉素的化学性质和发酵生产的研究获得了成功, 这一成就甚至震撼了赤霉素的发源地——日本。1955 年以来, 赤霉素的试验研究工作, 兴起了一个世界性的高潮^[1-4]。这一广泛的国际性工作, 只是由于赤霉素的工业生产成功才有可能的。1955 年英国和美国即开始工业生产, 接着日本于 1956 年也进行工业试制。苏联和我国从 1958 年起, 大力开展了这方面的工作。

关于赤霉素发酵提取的研究工作甚多, 主要的是日本、英、美等国的工作^[3]。最

近, 又有 Borrow 等^[6]关于发酵生理、Podojil 等^[7]利用离子交换进行提取的报道。

目前国际上还没有在大面积农业生产上广泛应用赤霉素, 主要是由于赤霉素制品售价过高, 经济上还不合算。我国自从大跃进以来, 全国各地兴起了一个赤霉素生产与应用的群众运动, 无论在生产和应用上, 都取得了很大的成绩。但也由于产品成本高, 产量少, 或者尚处于试验研究阶段, 所以也未能能在农业生产上大规模使用。因此, 赤霉素土法生产的成功^[21], 为赤霉素在农业生产上的应用, 开辟了广阔的途径。

赤霉素的作用

赤霉素是由于它能促进水稻徒长而被发现的, 但是, 现在知道赤霉素对于植物的作用是多种多样的(表一)。

从表一可以看出, 赤霉素对于植物生长和发育的影响是很广泛的, 同时它与吲哚乙酸类和激动素等激素的关系也是很密切的。如引起无子果实的产生, 赤霉素与吲哚乙酸

* 本文写作时承任锡畴先生和邢其毅先生帮助, 附此致谢。

** 赤霉素是九种赤霉素同系物的总称, 都具有赤霉烷 gibbane 结构。类似赤霉素是普遍存在于植物体内, 具有与赤霉素类似作用的物质, 但其化学结构不详。又本文所称“植物激素”具有较广泛的含义, 包括生长素(如吲哚乙酸等)、赤霉素和激动素等。

表一 植物激素的作用^[8]

作 用	吲哚乙酸	赤霉素	激动素
莖生长	+	+	+
叶生长	+	+	+
根生长	+	+	+
破除遗传矮性		+	
顶端优势	+	+	+
扦插生长	+	+	
叶等的脱落	+	+	
引起开花	+	+	
果实生长	+	+	
破除莖芽休眠		+	
破除种籽休眠		+	+
組織培养中的細胞分裂	+	+	+

互为增效剂，但是在扦插生根的作用上則相反。此外，赤霉素还参与植物其他一些生理活动^[3,9,13]，并且还有可能增加若干种植物的抗寒性^[9]。

最近几年关于赤霉素研究的重要成就之一，应该說是肯定了赤霉素也和吲哚乙酸一样，是植物体内存在的天然激素^[10]。这是经过长期和大量的工作，累积資料而得出来的結論。这个結論的影响是十分重要、广泛而深远的，对于植物激素研究工作的开展給予了很大的冲击。由于吲哚乙酸和赤霉素并存于植物体内，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作用的一些看法^[16]。又由于两者作用有些区别，也产生了两者在植物体内作用的相互关系的问题。

赤霉素对于植物开花有其独特的作用，它能誘导某些植物在非誘导性条件下抽苔开花（誘导某些开花时严格要求长日的长日照植物在短日条件下开花；能替代要求低温的长日性植物对低温的要求）。若干年来学者們就企图分离控制植物开花的激素，不过迄今未能直接証实。赤霉素对开花作用的性质，虽然与假定的开花激素有若干相似之

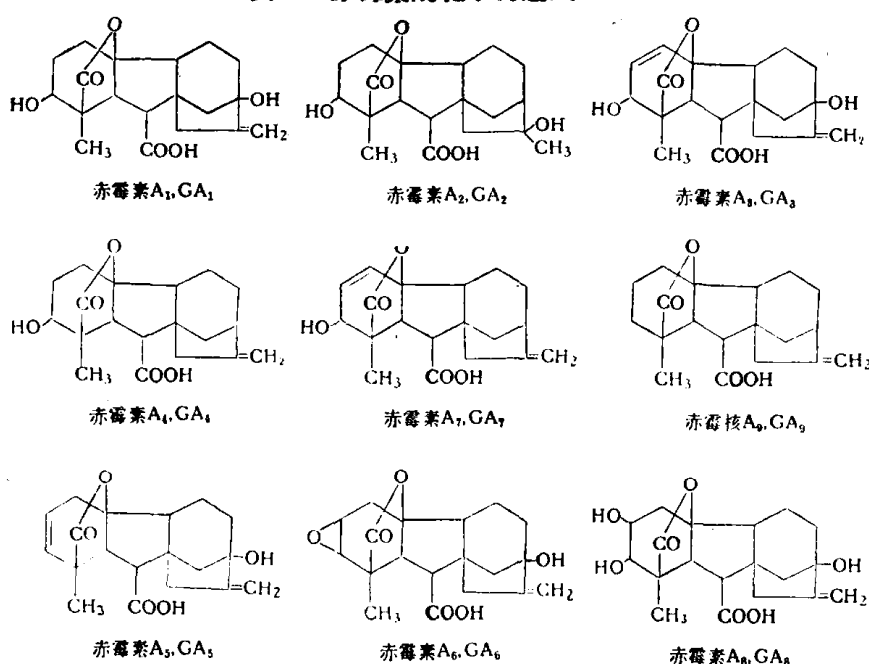
处，但并非完全相同，因此便产生了一些假說。如 Чайлахян^[11,12] 认为开花素是由赤霉素和成花素两者所組成，赤霉素是植物形成莖所必須的，而成花素是形成花所必須的物质，二者缺其一，植物都不能开花。Brian^[13] 則认为赤霉素是开花素的前体，赤霉素必須在植物体内轉变成为开花素，而后才对植物开花具有調节作用。Чайлахян 和 Brian 的学說虽然都能解释一些現象，但論証都嫌不足，所以赤霉素对于植物开花究竟起着什么样的作用，仍然是理論研究上饒富意义的课题。

赤霉素同系物的发现

由于紙譜分析技术应用到激素研究上来以后，解决了快速与微量分析測定問題，促进了最近几年来赤霉素研究工作的飞跃发展，成就也特別多。到现在为止，已經发现有九种赤霉素^[8,22]，其化学結構和物理性质如表二及表三，虽然英日两国科学家之間关于化学結構的意見尚不完全一致^[14]。

这九种赤霉素中有六种是恶苗病菌的代謝产物，即 GA₁、GA₂、GA₃、GA₄、GA₇、GA₉，故又可称为菌类赤霉素。在醱酵中产生的赤霉素絕大份量是 GA₃，其他几种含量甚微。到现在为止，还没有发现能合成赤霉素的其他鐮刀菌或其他微生物。只有苏联 Красильников^[15] 等报告，从酵母 (*Torula pulcherrima*) 培养液中得到具有赤霉素活力的粗制备。其他几种赤霉素是从未成熟的豆类种子中分离出来的，即 GA₁、GA₅、GA₆ 和 GA₈；GA₁ 并存于高等植物和菌类。根据現有的資料，柑橘 (*Citrus reticulata* var. "nushiu") 也含有 GA₁，菜豆 (*Phaseolus vulgaris*) 未成熟种子含有 GA₁ 和 GA₅，紅花菜豆 (*P. multiflorus*) 未成熟种子含有 GA₁ (2 毫克/公

表二 赤霉素的化学构造式^[8,22]



斤)、GA₅ (1 毫克/公斤)、GA₆ (1 毫克/公斤)和 GA₈ (16 毫克/公斤)。

表三 赤霉素的物理性质^[22]

	分子式	M.P. ⁽⁻⁾	$[\alpha]_D^{25}$	来源
GA ₁	C ₁₉ H ₂₄ O ₆	{ 285 255—258	+ 36	菌类, 高等植物
GA ₂	C ₁₉ H ₂₆ O ₆	{ 256 235—237	+ 12	菌类
GA ₃	C ₁₉ H ₂₂ O ₆	233—235	+ 92	菌类
GA ₄	C ₁₉ H ₂₄ O ₅	{ 255 214—215	- 3	菌类
GA ₅	C ₁₉ H ₂₂ O ₅	260—261	- 77	高等植物
GA ₆	C ₁₉ H ₂₂ O ₆	{ 222—225 206—209	- 28	高等植物
GA ₇	C ₁₉ H ₂₂ O ₅	202	+ 20	菌类
GA ₈	C ₁₉ H ₂₄ O ₇	210—215	+ 30	高等植物
GA ₉	C ₁₉ H ₂₄ O ₄	208—211	- 12	菌类

(一)在乙醇或甲醇中, (二)并列数字为多晶型的熔点

这九种赤霉素的化学性质都很近似, 而且它们对植物的作用性质也基本上相同, 故通常试验工作中均用 GA₃, 以之代表赤霉素的一般作用。但是这些赤霉素生理活力的强弱仍略有区别, 1950年 Bukovac 和 Wittwer

将当时已知的四种赤霉素的活力, 根据几种生物测定, 排列如下。

$$GA_3 > GA_1 = GA_4 > GA_2$$

现在这些新发现的赤霉素还未适当加以比较, 但从对于矮生豌豆茎伸长与生菜下胚轴伸长的效应看来, 可将其活力初步作如下分级^[8]。

$$\left. \begin{matrix} GA_3 \\ GA_5 \\ GA_7 \end{matrix} \right\} > \left. \begin{matrix} GA_1 \\ GA_4 \\ GA_6 \end{matrix} \right\} > \begin{matrix} GA_2 \\ GA_8 \end{matrix}$$

这样的分级并不适用于所有的植物, 如 GA₄ 对于葫芦下胚轴生长具有强烈作用, 远比 GA₁ 和 GA₃ 为强, 甚至最大剂量的 GA₃ 也还不及较小剂量 GA₄ 的作用。又 GA₄ 可以完全逆转黄瓜下胚轴生长的光抑制作用, 但 GA₃ 只能部分逆转。

展 望

由于赤霉素在理论上的重要性日渐明显, 尤其是它在农业生产上应用的潜力很大^[1,2,17,18], 引起了国际上的普遍重视。如日本赤霉素研究协会每年召开会议一次, 苏联 1961 年举行了全苏联赤霉素会议, 1961 年在莫斯科召开的第五届国际生物化学会议, 其中仅植物化学部分的论文就有五分之一是属于赤霉素工作范围内的; 1959年在加拿大举行的第九届国际植物学会也化了近二天的时间讨论赤霉素工作。看起来, 目前有关赤霉素的工作, 正朝着下列四个方面向前发展, 即:

新赤霉素的筛选——由于类似赤霉素普遍存在于高等植物中^[10], 而且目前已从恶苗

病菌代謝物和植物組織中分离出来九种赤霉素。这就很自然会使人們想到，是否还有其他高效赤霉素？这是当前筛选工作的主流。同时，对于已经发现的这些赤霉素之间的关系，以及其结构与功能也已经开始进行研究。

生物合成——由于赤霉素合成的生物化学途径的了解，可以进一步解释某些植物的生长习性，或某些植物开花和萌芽的特殊要求，并且也可能牵涉到赤霉素生物合成的调节。如植物的矮生性可能是由于其赤霉素的生物合成受到了干扰。赤霉素的分子结构是比较复杂的，给生物合成工作带来一些困难，所以目前关于这方面的详细知识很缺乏。利用示踪元素 C^{14} 进行的工作^[19,20]，推想可能的途径是从醋酸与 β - δ 二羟- β 甲基戊酸经过双萜类中间体而综合成 GA_3 。这方面的工作是利用 C^{14} 在微生物发酵过程中进行的，关于高等植物体内赤霉素的生物合成，可以说还完全没有工作。

和其他激素的相互关系——在赤霉素的作用一节中已提到植物体内激素的一些相互关系。激素在植物体内的合成、运转、消失，以及相生相克关系的阐明，就可以解释许多生理现象和作用机制，这是目前最风行的工作之一。

和生长、发育以及代谢的关系——赤霉素最显著的作用是影响植物的生长发育，而且无疑的是通过某些代谢过程来影响生长发育的。这是赤霉素生理作用机制的主要部分，不仅在理论上，而且在农业生产实践上也是具有重要意义的。

最后，我们认为开展植物激素(包括赤霉素在内)的生理作用及其机制的研究，使

这些植物激素能够适当地应用，并配合光照、温湿度和栽培管理技术等外界环境条件，以便人为地控制植物的生长和发育，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，开花结果的黄金时代，尚有待于将来。

- [1] 沈其益，中国农业科学，1960，6:1—7。
- [2] Чайлахян, М. Х., Гиббереллины растений, 1961, Изд. АН СССР, Москва.
- [3] Stowe, B. B. and T. Yamaki, Ann. Rev. Plant Physiol., 1957, 8:181—216.
- [4] Phinney, B. O. and C. A. West, in Ruhland [ed.] Encycl. Plant Physiol., 1961, XIV:1185—1927.
- [5] Кочанков, В. Г., Физиол. Раст., 1961, 8: 380—381.
- [6] Borrow, A. et al., Canadian J. Microbiol., 1961, 7:227—276.
- [7] Podojil, M. et al., Folia Microbiologica, 1961, 6:273—276.
- [8] Brian, P. W., Sci. Progress, 1961, 49:1—16.
- [9] 罗士章等，实验生物学报，1961，第七卷，第1—4期。
- [10] Phinney, B. O. and C. A. West, Ann. Rev. Plant Physiol., 1960, 11:411—436.
- [11] Чайлахян, М. Х., Физиол. Раст., 1958, 5: 541—560.
- [12] Чайлахян, М. Х., Изв. АН СССР, 6. 1960, 2:206—229.
- [13] Brian, P. W., Biol. Rev., 1959, 34:37—84.
- [14] Brian, P. W. et al., Prog. Chem. Org. Nat. Products, 1960, XVIII:350—433.
- [15] Красильников, Н. А. и др., ДАН СССР, 1958, 123:1124—1127.
- [16] Van Overbeek, J., Bot. Rev., 1959, 25:269—350.
- [17] Stuart, N. W. and H. M. Cathey, Ann. Rev. Plant Physiol., 1961, 12:369—394.
- [18] 周荣仁，赤霉素的应用，载“植物激素”，1962，上海科技出版社。
- [19] Birch, A. J. et al., Proc. Chem. Soc., 1958, 192—193.
- [20] Birch, A. J. and H. Smith, in Wolstenholme [ed.] Biosynthesis of terpenes and sterols, Little, Brown & Co., Boston, 1959.
- [21] 中国科学院植物生理研究所植物激素组，科学通报，1962，3:39—41。
- [22] Grove, J. F., Quarterly Rev., 1961, 15:56—70.