

植物的成花生理信号(综述)^①

傅永福^② 孟繁静
(生物学院)

摘要 自成花刺激物这一概念被提出以来,研究者们一直努力寻找真正的成花激素。人们一方面积极寻找新的具有成花活性的激素类物质,另一方面对现已发现的植物激素及其他活性物质作全面深入的研究,以图阐明它们在成花过程中的作用。本文对各种与植物成花有关物质(或称成花生理信号)的研究现状进行分析介绍。

关键词 成花素; 成花生理信号; 植物激素

中图分类号 Q945.4

Flowering Physiological Signals in Plant

Fu Yongfu Meng Fanjing
(College of Biology)

Abstract Researchers have been studding the floral stimulus since the term 'floral stimulus' was put forward. They tried to explain the action mechanism of various floral activities known, while they worked hard for novel floral stimulus. This paper reviewed the advances in various substances related to flowering which were also called flowering physiological signals in plant.

Key words florigen; flowering physiological signals; plant hormones

1 成花生理信号的一般特征

大多数植物茎尖分生组织的生长模式从营养生长转变为生殖生长是受来自茎尖以外器官组织的各种信号调控的。成花过程不需低温春化的植物在这种转变过程中,叶起关键的作用。叶是光的主要感受器官,对光质、光周期和辐射强度很敏感;成花过程需要低温春化的植物的这种转变过程,叶的作用必须建立在茎尖的春化基础上,而茎尖对低温发生反应。此外,根是水分胁迫等的感受器官,其作用可能对各种植物成花都是很重要的^[1]。不同植物在同一条件下或同一植物在不同环境条件下是以不同的方式完成这种转变的^[2],这表明在不同植物的成花过程中,各种器官(茎尖、叶和根等)起的作用以及各器官间的相互作用方式不同。

植物在感受各种环境信号后产生许多与植物成花有关的物质,这些物质过去被称为成

收稿日期: 1996-09-24

①国家自然科学基金资助项目 39330010

②傅永福,北京圆明园西路2号中国农业大学(西校区),100094

花刺激物,现在又称它们为成花生理信号^[3]。从广义角度讲,成花生理信号应包括促进性和抑制性两类,这就是说成花生理信号包括以往所说的各种成花刺激物和成花抑制物。从各种实验(包括各种提取物和嫁接实验等)分析,不难得知,植物的开花刺激物具有以下特征^[4]:

(1)它很容易通过活组织运输。现已证实它是通过韧皮部运输的。

(2)它可通过嫁接单位在不同植物之间传递,这就是说各种光周期反应类型的植物之间的开花激素是互通的。

(3)它不能通过种子来传递,即新一代植物必须重新感受外界刺激才能产生成花刺激物。

(4)它很难提取也很难再应用于植物组织。难以提取意味着这类复合物的高度不稳定性和极低的浓度;难以再应用说明这些物质难以渗入表皮或角质层,进入靶细胞后,并且容易被非诱导条件下产生的抑制剂或其他因素降解。

(5)这类物质可能与已知的五大类植物激素不同。

成花抑制剂的存在已在许多植物中得到证实^[4],已确证这种抑制剂具有某些共同特性^[5],如:

(1)在非诱导条件下合成成花抑制剂。

(2)成花抑制剂在非诱导条件下抑制成花刺激物的合成,或对成花刺激物进行分解。

(3)抑制剂从产生部位(如叶片)通过活组织(而不是死组织)运输到效应部位(如茎尖)发挥作用(即抑制花的形成)。

到目前为止,人们尚未发现有哪一种物质可以称为真正的开花激素,其主要原因可能是:

(1)刺激物可能是一种普通的植物代谢物,其浓度或分室可能被夜间断改变。

(2)刺激物可能由大量代谢物和植物激素组成,而不是单一的物质,其中各物质的比率是可随光周期诱导而改变的。

(3)过量的抑制物存在,使得刺激物的活性难以检测到。

(4)缺乏合适的植物分析体系。

(5)还未检测到正确的化合物。

各种成花生理信号必须共同作用,在时间和空间上达到协调平衡才能使植物茎尖发生基因水平的变化,随后茎尖的分化模式才可能发生从营养生长向生殖生长的转变。本文将尽可能全面地介绍有关物质在成花转变中的基本行为,但也恐不能包括所有工作。

2 成花生理信号

2.1 碳水化合物

碳水化合物不仅是能量的供应者,而且直接参与花发生的调节过程,高的C/N已认为是许多植物成花转变过程的决定因素之一。如,白芥植株的顶端分生组织在诱导后快速积累蔗糖^[6],桂竹香在春化期间顶芽可溶性糖水平增加^[7]。在离体条件下,培养基中的碳水化合物种类及浓度对外植体的花芽分化能力影响很大。烟草薄层培养中发现葡萄糖比蔗糖更有利于花芽的分化^[8]。如果MS培养基中硝酸铵浓度为5%,那么2%~6%的蔗糖均可使蓝猪

耳茎切片的花芽形成率达 80% 左右,但更高浓度的蔗糖对花芽形成没有促进作用。对牵牛茎尖的培养也得到类似结果^[9]。

在大量工作基础上,Sachs 等 1983 年提出成花诱导的营养物分配学说^[10]。该假说认为生殖器官的发育比营养生长需更高的能量;在成花诱导条件下,不论什么环境因子(如各种激素)都是通过改变植物体内的源/库关系,从而使茎尖获得比非诱导条件下更有利的同化物供应。这就是说,碳水化合物在成花转变中起着重要的作用。

长日植物拟南芥有两种突变体,pgmTC75 是质体葡萄糖磷酸变位酶,缺陷的突变体,SopTC26T 突变体的淀粉降解过程有缺陷。它们的生长和开花时间在连续光下与野生型没有明显差异;但是随着日长的减少,与野生型相比,它们的生长变缓,开花延迟,这两种突变体之间几乎无区别。这说明生长减缓和延迟开花可能是由于淀粉不能动用所致^[11]。可见,碳水化合物的变化很可能是成花转变的原因,而不是结果。

¹⁴CO₂ 标记实验表明在诱导白芥植物中最新合成的同化物向顶芽的供应量没有发生变化。金光菊在经 1~2 个长日诱导后顶端游离糖含量增加,而髓区的淀粉含量下降。很显然,茎尖早期积累的蔗糖可能是来自叶中或茎中,而不是来自光合作用^[12]。

长日植物白芥经一个短日处理后,即使光强提高到正常的 2.5 倍,植物也不开花。但是,这一处理导致茎尖分生组织的糖水平和酸性转化酶活性的提高,并发生类似于成花转变的典型超微结构变化^[3],这些现象被认为是由于光合作用和同化物利用增加的结果。因为茎尖蔗糖水平的增加先于细胞分裂活动的增加,细胞分裂活动的增加是成花转变的重要事件,所以蔗糖可能是作为一种成花信号作用于茎尖的。但是作为能量的主要供应物,碳水化合物肯定具有信号物质以外的作用。不论日中性植物或对光周期敏感植物的花发生和发育比营养生长需要较强的光辐射。夜间断光辐射与白天光辐射直接相关。这些工作在油菜、白芥、九重葛、菊苣和菊花等植物中得到证实^[10]。

2.2 细胞分裂素

细胞分裂素参与许多植物的成花转变过程,只是在不同植物中的表现不完全一致。两种藜属植物在各自光周期诱导中,茎尖细胞分裂素含量都增加,在长日 *Chenopodium murale* 中是逐步地较长期的增加,而在短日红藜(*C. rubrum*)中则是快速、短暂的增加;细胞分裂素也参与木本果树的成花调节^[13],内源细胞分裂素的增加可以减弱苹果的营养生长,促进开花;玻罗尼亚属植物 *Borania megastigma* 在低温诱导期间根和茎组织内玉米素核苷和二氢玉米素核苷出现一个短暂的含量峰,在低温第 10~12 周花芽开始发育时细胞分裂素浓度下降^[14]。在短日下用单一的低剂量细胞分裂素处理白芥顶芽,会导致顶芽发生类似于经成花诱导后的变化,如细胞分裂速率和同步化的增加,DNA 复制单位的减半,液泡的裂解等等^[3]。细胞分裂素也是体外系统花芽分化所必需的生长调节物质^[8]。

把细胞分裂素合成酶基因转入烟草中,植物体内的细胞分裂素含量明显增加,并且在烟草叶中脉末端产生花芽,这些花芽中的细胞分裂素含量远比野生型的花芽中高得多^[3]。

细胞分裂素可能在转变早期发挥作用。红藜在诱导处理后几小时内内源细胞分裂素含量增加;烟草 TCL 经细胞分裂素处理 2 d 即可诱导花芽的分化,并且细胞分裂素被认为是在初期起作用的^[10];白芥根中的细胞分裂素的含量,在诱导早期(1 小时内)快速、短暂的增加^[3]。

细胞分裂素的作用可能与叶产生的成花生理信号(碳水化合物)有关。在最低一片叶与根系之间进行茎的环剥,可以完全阻止枝条向根韧皮部的物质运输。如果在长日诱导第8小时进行环剥,可抑制白芥开花;如果环剥在长日诱导的第12小时或在此之后进行,那么抑制效应就不发生。这表明长日诱导会导致叶中信号的快速产生并可能通过韧皮部转移到根系。该生理信号可能是蔗糖,因为经光诱导后一小时内根中的蔗糖水平上升。从枝条到根的信号传递可能是导致根中细胞分裂素的输出,因为第8小时环剥对开花的抑制效应可以在第16小时用细胞分裂素对顶芽的处理所逆转^[3]。Day^[14]认为 *B. megastigma* 在低温诱导期间出现的细胞分裂素是通过碳水化合物的代谢影响花的发育速度。

细胞分裂素的作用与环境条件有关。在非诱导的长日下,细胞分裂素诱导苍耳开花,在短日下细胞分裂素抑制它的开花^[7];长日 *C. murale* 和短日植物红藜中的细胞分裂素的合成与光暗周期的变化有关,在光下增加,在暗下降低^[7];白芥成花转变时顶端分生组织细胞周期的各时期(G_1 , S , G_2)缩短效应在高辐射(短日)和细胞分裂素同时处理是比这两种处理单独进行时更有效,表明细胞分裂素和枝条(叶)对顶芽的成花是相互作用的。

白芥在长日下,早期在根中 Ca^{2+} 水平出现暂时增加^[3],而 Ca^{2+} 水平在叶和茎中不改变。 Ca^{2+} 在长日诱导开始后 30~40 h 通过原生质体体系而不是韧皮部到达顶端,此时顶端分生组织和叶原基中的细胞分裂被活化。所以, Ca^{2+} 对芽供应的增加表现出一个迟的并且是次级的诱导效应。

把白芥植株置于 100% 的湿度环境中可以导致蒸腾作用基本停止,从而抑制木质部汁液从根向枝条的流动。这种处理如果在长日诱导前或诱导后的第一天进行,那么对白芥的开花没有影响;如果这种处理在长日诱导时期进行,就可以完全抑制开花反应。这说明木质部汁液(实际上可能是其中的细胞分裂素)向枝条的转移对成花是很重要的。但是顶芽中的细胞分裂素还可能来自叶自身合成的,因为叶在某些环境条件下也可以合成细胞分裂素^[3]。

相反,许多实验表明根的发生和发育对植物的成花具有抑制作用。日中性的烟草顶端分化花芽必须是顶端分生组织与根系相隔一定距离(大约 30~40 节)^[15],如果让各节不断分化产生根,那么顶端永远不开花。去根对麦瓶草、白芥和红藜等植物的成花具有促进作用^[7]。抑制根生长的各种条件(如减少培养容器或增加每个容器的植株数)都具有促进成花的效应^[15]。

Medford 等^[16]把异戊烯基转移酶基因通过农杆菌转入拟南芥热诱导促进子(玉米 hps70)下,热诱导导致转基因植物大量积累细胞分裂素,但对开花的时间没有影响。hps70 基因在正常生长温度下不表达,因此,不论是否进行热诱导,植物体在任何场所都富集细胞分裂素,这与白芥的成花过程细胞分裂素的时空调节相反。这些现象说明一种生理信号改变了,而其他必须的信号不改变。所以外源细胞分裂素只有与其他调节物合并使用或当植物生长在开花临界条件下时才对开花有促进作用。

2.3 赤霉素

到目前为止,已发现赤霉素在植物的成花过程中对以下几种生理过程具有促进作用:非诱导条件下的成花转变;需低温植物的抽苔开花;日中性不需低温的各种园艺植物(如天南星和朱蕉的开花^[7]);针叶树球果的产生。相反赤霉素对几种多年生被子植物,尤其是果树及木本植物花的发生具有抑制作用^[13]。

诱导条件下的成花转变可以被赤霉素的生物合成抑制剂所抑制,这类植物有长日植物金光菊,短日植物牵牛以及长—短植物落地生根等^[7],这类抑制作用可以通过外施赤霉素而逆转。红车轴草的一种赤霉素突变体,由于其赤霉素代谢或对赤霉素的反应发生改变,所以开花完全受阻。

赤霉素的另一个重要效应是加速成花的转变。高粱属植物的 ma_3^R 等位基因可产生过量赤霉素,将开花时间提前;GA₃ 处理可以加快 ma_3^R 缺陷和含 ma_3^R 的植株开花。赤霉素合成受阻的突变体,导致豌豆矮化,但不影响其对日长的定量反应和成花反应^[17]。但是,与野生型相比,赤霉素缺陷型在一定时间内产生较少的叶和节间,所以它从播种到成花转变的时间就增加^[18],即表现为晚开花特性。

赤霉素的效应与它们自身的结构有关;环境条件(如日长、温度、逆境)也可以调节赤霉素的代谢,并因此改变赤霉素在组织中的特性和水平从而对植物发生反应。GA 对凤仙花开花的促进效应只在高温时有效,在低温下无效;弱极性的赤霉素(如 GA₇ 和 GA₉)浓度的增加与木本多年生针叶树的成花调节有关;强极性的赤霉素 GA₁ 和 GA₃ 则参与营养生长过程^[19]。毒麦中赤霉素的成花诱导活性与其 A 环上的双键数目和羟基化程度有关^[20],这些赤霉素的特性与促进茎伸长的赤霉素特性不同。GA₃₂(在 C₃, C₁₂, C₁₃ 和 C-15 位上有羟基)对花序发生具有最高的活性,但它对茎伸长的促进效应很有限^[21];GA₁(C₃ 和 C₁₃ 上有羟基,但在 A 环上无双键)对茎伸长有强烈的促进作用,对成花转变就没有影响。长日可以导致毒麦茎尖各种赤霉素的平衡,但是赤霉素是否是毒麦成花转变的唯一的调节物有待进一步研究。

2.4 生长素

低浓度生长素是花发生所必需,但是在高浓度时则抑制开花,外源生长素处理和内源生长素测定均证实了这一点^[2]。长日诱导下,白芥顶芽在诱导的第 16 小时生长素水平下降^[22],结合上述细胞分裂素的结果说明在诱导植物的顶芽生长素/细胞分裂素的比例下降。麦瓶草经 2 个月每天喷洒 IAA,可在非诱导条件下抽苔并形成花芽^[9]。在薄层培养体系中,生长素与细胞分裂素在浓度合适(如 BAP/IAA 为 1:1;BAP/NAA 为 1:0.1)的条件下常促进烟草花芽的形成,但生长素浓度与细胞分裂素浓度不合适时(常常是当细胞分裂素/生长素的值高于上述比值时)促进烟草营养芽的形成。说明花芽的形成与其他生理过程一样,各种激素之间的平衡是很重要的^[8]。色氨酸是生长素生物合成前体。培养基中不同浓度的色氨酸和 6-BA 促进烟草花柄切段分化花芽,而且这种效应与花柄成花梯度及光照有关。同时,实验还证实 D-色氨酸和 L-色氨酸对花芽分化的促进效应没有明显差异^[23]。

总的说来,生长素对植物开花抑制的例子远比促进的例子多,且实际效果与多种因素有关。

2.5 乙烯

乙烯对成花是促进还是抑制,与植物有关。三全属的植物花的形成被乙烯促进;导致乙烯增加的处理(如外施乙烯利、摇震、ACC 应用等)都可以促进鸢尾和果子蔓属的植物开花。但是,乙烯的促进效应不是单独起作用的,至少与低温有关^[24]。在凤梨中是 NAA 而不是乙烯促进其从幼年期向花成熟方向发育,当植物达到成熟时,乙烯似乎是唯一控制成花的因素。因为乙烯生物合成抑制剂 AVG 可以完全抑制凤梨的开花,并且这种抑制作用可以被随后的乙烯处理而逆转^[25]。对乙烯不敏感的拟南芥突变体 *etr* 表现出迟开花^[3];乙烯调节缺陷

和合成减少的拟南芥突变体 *hls1-1* 有早开花特性。乙烯对拟南芥开花的作用较复杂,很难从以上现象下结论。

2.6 脱落酸

蓝猪耳(日中性植物)在人工环境下播种后,经 12~14 周的培养可形成花芽,从第 14~16 周开花,大约在第 20 周枯死。以上各时期的顶芽在组织培养下可形成花芽,花芽形成率最高的是第 12 周(花芽形成期)的材料,过早或过晚的材料的花芽形成率均下降。若在培养基中添加 ABA($0.1 \mu\text{g}\cdot\text{mL}^{-1}$),所有从自播种至第 10 周的幼植物上取得的外植体,其花芽分化均得到显著促进,而从第 12 周以后的老植物得到的外植体,其花芽分化率受到抑制。此外, $0.1 \mu\text{g}\cdot\text{mL}^{-1}$ 的 ABA 还促进来自下部节间的外植体的花芽形成^[9]。

内源 ABA 可能与蓝猪耳的花芽诱导有关。播种 10 周前的植物茎组织内,ABA 水平在 $5 \text{ ng}\cdot\text{g}^{-1}$ 鲜重以下,12~16 周茎中 ABA 上升至 $20 \text{ ng}\cdot\text{g}^{-1}$ 鲜重。在 12 周植物各节间内源 ABA 浓度表现出与花芽分化能力梯度类似的分布趋势,即上部节间花芽分化率及 ABA 浓度均比下部节间的高。谷本静史和石冈奈穗子^[9]认为中性植物的成花主要受 ABA 的控制(至少在蓝猪耳中是这样)。

典型的水生短日植物微青萍的开花需要高水平的内源 ABA 和低水平的 GA_3 ^[26]。外源 ABA 和 CCC 可引起微青萍在非诱导的连续光下开花,一种茶藨子属的植物在短日下出现一个 ABA 含量高峰。ABA 对长日植物开花一般起抑制作用。如拟南芥 ABA 缺陷型或不敏感突变体在短日下早开花,但在长日下则没有早开花的现象^[3],说明 ABA 对拟南芥的开花是起抑制作用。

2.7 多胺

多胺参与细胞分裂素调节的许多过程(如细胞分裂周期等)^[27]。白芥在诱导期间其韧皮部汁液中有一个早期多胺峰^[3];拟南芥在成花转变过程中,叶中的腐胺水平上升,但根中腐胺含量不增加。用多胺的生物合成抑制剂处理白芥叶,可以导致成花反应的急剧下降^[28]。这些现象说明,诱导叶片中合成的多胺(主要是腐胺)是白芥成花信号的组成成分。

苍耳在连续暗期诱导下,叶片积累大量多胺(主要是精胺,还有亚精胺和腐胺)^[29]。大豆在 15 h 长夜诱导结束时,腐胺、精胺和亚精胺含量减少,在第 3 个长夜诱导结束时(这正好是分生组织向生殖生长阶段转变时期),只有游离的腐胺含量下降。从这些结果推测,在花发育早期,多胺可能从叶片向花芽和花序中转移^[30]。

在薄层培养体系中,外源亚精胺促进烟草花梗薄层分化花芽,但腐胺和精胺就没有这种作用。在花芽形成期,亚精胺不能代替激动素(N^6 -咪唑氨基嘌呤),但亚精胺可以促进花芽发育增加正常花的数目,精胺却可增加营养植株薄层分化营养芽^[29]。多胺合成抑制剂可以抑制烟草薄层分化花芽,促进营养芽的发生^[31]。

2.8 水杨酸

从苍耳中分离得到的具有成花诱导活性的物质被鉴定是水杨酸。膨胀青萍在 $5.6 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 水杨酸时成花诱导率最大,但是水杨酸对膨胀青萍花发育速率的影响较小。此外,水杨酸、阿斯匹林及相关的酚类可以诱导微青萍、紫萍等多种植物在非诱导条件下开花^[32]。百合的佛焰花序在开花时有两个温度升高期,内源水杨酸在这两个时期也有一个短暂的高峰,外源水杨酸也可诱导佛焰花序的产热过程。说明水杨酸与百合的成花过程有关^[33]。

阿斯匹林与蔗糖可以促进一种唇瓣兰属的植物的开花; $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的水杨酸抑制牵牛开花; SA 和赤霉素可诱导凤仙花在非诱导条件下开花。GA₃ 和 EDDHA 与水杨酸的成花诱导活性一样, 各种单羟基苯甲酸都促进烟草愈伤组织的形成^[32], 许多螯合剂具有与水杨酸类似的成花诱导活性。因为苯甲酸中游离的羟基具有金属螯合剂的作用, 所以有假说认为水杨酸作为螯合剂诱导植物开花。

不过水杨酸作为植物内源成花活性调节物质的可能性不大。因为外源水杨酸和 2,6-二羟基苯甲酸对苍耳成花无诱导作用, 并且内源水杨酸水平在苍耳营养体和开花植株韧皮部中一致^[33]。在青萍营养生长和生殖生长的植物体中都未发现内源水杨酸水平的变化; 此外水杨酸的效应没有特异性, 大量的类似物(如苯甲酸、烟酸、细胞分裂素、铁氰化物和 EDDHA)对植物的开花具有类似的作用。

2.9 玉米赤霉烯酮

李季伦和孟繁静发现, 冬小麦的自然越冬茎尖中确有 ZEN 的存在, 且其累积量与春化进程的同步, 当茎尖中的 ZEN 含量达到高峰时, 即标志着春化作用的完成^[34,35]。经过 3 周春化的冬小麦, 再经 2 周的 ZEN 处理, 即可完全抽穗; 经 2 周春化后再用 ZEN 处理 3 周的冬小麦, 其抽穗率可达 75%; 但是冬小麦的低温春化时间少于 2 周, 不论是否再进行 ZEN 处理, 冬小麦都不抽穗。所以外源 ZEN 能部分代替冬小麦抽穗所需的低温春化^[36]。

短日植物微青萍内源 ZEN 含量在短日诱导前期出现一个高峰, 而在非诱导条件下, 内源 ZEN 含量始终处于较低水平, 并且外源 ZEN 可以促进微青萍在长日下开花; MAL 能有效地抑制微青萍在短日诱导下内源 ZEN 的合成和开花^[37]。3 周的短日诱导可以完全代替冬小麦成花所需的低温春化, 促进冬小麦在随后的长日下抽穗; 而 ZEN 也可以部分代替这种短日诱导^[36]。

长日植物膨胀青萍 G₃ 在长日诱导下, 内源 ZEN 含量在前期处于较低水平, 但后期逐渐上升, 至开花当天达最高值, 随后 ZEN 保持较高水平。外源 ZEN 在低浓度时对膨胀青萍在长日下的开花没有明显的影响, 较高浓度(大于 $1 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$)有抑制膨胀青萍开花的作用, 浓度达 $50 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 完全抑制其开花^[38]。低温春化(或短日诱导)后的长日诱导是冬小麦成花所必需的条件。当 ZEN 与赤霉素或生长素合并施用是可以代替这种长日诱导, 促使冬小麦生长锥在短日下分化至雌雄蕊分化期。然而, 单独的 ZEN 则没有这种作用^[36]。这暗示 ZEN 可能与其他生长物质共同调节植物的成花诱导过程。

日中性植物烟草主茎各节间 ZEN 含量分布趋势与各节间上端着生的腋芽的发育顺序相吻合^[39], 即着生于 ZEN 含量较高的节间上端的腋芽优先发育成完整花序, 而该节间下端着生的腋芽(即着生于 ZEN 含量较低的节间上端的腋芽)发育较晚、较慢。来自 ZEN 含量较高的节间的薄细胞层在体外培养时, 花芽分化能力较强^[8]。McDaniel^[15]认为腋芽的发育与芽本身的位置无关, 而与其着生的节间的位置有关, 因而认为烟草节间中存在某些成花刺激物控制腋芽的发育。我们推测 ZEN 与烟草的这种成花刺激物有关。

2.10 寡糖素

Tran 等^[40]发现不同浓度($10^{-8} \sim 10^{-9} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$)的寡糖素在 pH3.8~6.0 不同情况下, 能调节外植体形成花芽原基、营养芽、根或愈伤组织的形态建成途径。无花果细胞壁物质经酶降解后得到寡糖素, 如果其浓度为 $1 \mu\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$, pH 为 6 时, 烟草花梗薄层分化花芽而不

分化营养芽,在 pH3 时分化营养芽不分化花芽。因而认为寡糖素片段在诱导有关成花基因的表达过程中起重要作用^[40]。

2.11 多肽

番茄受伤时生成一种可传递的多肽,该多肽由 18 个氨基酸组成,其特性在以下两方面与从植物叶中提取的具有成花诱导活性的物质相似:该多肽是在叶受伤时由其蛋白质在蛋白酶的作用下分解而成,在 fmole 级上发挥效应。从牵牛子叶中获得具有成花诱导活性物质,其活性可被夜间断减弱而且表现出热稳定。如果多肽是牵牛子的成花刺激物,那么,这种多肽必须是热稳定的,而且在体内(尤其在夜间断过程中)很容易转化为没有开花活性的物质^[41]。

在微青萍、膨胀青萍、牵牛、甘蓝和大豆等植物中都发现,具有成花诱导活性的物质是多肽。竹叶刚等^[41]据此提出成花多肽模式,认为浮萍无论在什么条件下形成花芽时,首先诱导成花多肽前体被分解成游离的活性多肽,活性多肽转运至顶端分生组织而诱导花芽的形成。

2.12 茉莉酸

茉莉酸在植物成花中的作用较不明显。在蚕豆花中存在几种茉莉酸的氨基酸化合物和其他几种茉莉酮酸酯;低浓度的茉莉酸(10^{-7} mol)抑制花芽的发生^[42];竹叶刚等^[41]认为在多肽诱导成花的机制中,茉莉酸甲酯起着第二信使的作用。

2.13 苯丙氨酸类化合物

牵牛是短日植物,但如果经过以下条件处理后,在长日下也可以开花:(1)营养缺乏(如用自来水培养 16 d 以上);(2)高辐射(大于 $30 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$)下生长 12 d;(3)低温($13 \sim 14^\circ\text{C}$)处理 10 d。但以上这些处理必须要子叶同时存在才有效。Shinozaki 等^[43]分析了这些处理下子叶中的各种物质发现:①子叶中的苯丙氨酸化合物及苯丙氨酸裂解酶(PAL)的活性明显增加;②缺乏营养及高辐射时子叶中积累香豆酰奎尼酸、松柏醇(-D-葡萄糖苷和原绿酸,PAL 活性增加;③苯丙氨酸裂解酶活性抑制剂氨基氧乙酸同时抑制 PAL 活性、苯丙氨酸化合物的合成和植物开花。但是在短日诱导下不发生以上这些现象,而且牵牛的另一品系 Kidach 也无这些现象。

低温处理后虽不积累以上三种苯丙氨酸类化合物,但积累另外两种苯丙氨酸类化合物——阿魏酰奎尼酸和去氢松柏醇。并且,在低温下积累抗坏血酸,至第 8 天达到最高值,所以 Shinozaki 等^[43]认为抗坏血酸作为 ρ -香豆酰羟化酶的协同因子来促进苯丙氨酸类化合物的积累。

3 结语

综上所述,各种成花生理信号物质不论是来自根,还是来自叶,都具有以下特征:

①这些信号物质可分为促进型和抑制型。同一信号物质在不同植物的成花诱导过程中,或起促进作用,或起抑制作用,或二者兼而有之,这取决于植物的特性、信号物质的浓度及其状态(自由态或束缚态);

②这些信号物质可能是重新合成的,或是从“储存库”中释放出来的;

③这些信号物质必须经长距离或短距离运输至顶端分生组织或侧生分生组织,在运输

过程中可能发生降解或分流而导致其浓度降低;

④成花生理信号在各个分生组织中的分配具有种的特异性;

⑤分生组织对成花生理信号的敏感性是植物成花诱导的另一个重要限制因素。不同植物或同一植物不同发育时期对同一物质的敏感性不同^[44]。

植物的成花是一个复杂的多层次多元化反应过程^[2], 每一个反应都可能存在调节位点及相应的调节物。以上讨论的各种信号物质可能就是这类调节物, 也许还有其他调节物尚未被发现。

从成花刺激物的嫁接传递实验和用成花刺激物提取液再处理非诱导植物的实验中发现, 植物成花的某些阶段似乎有共同的调节物(成花激素)。另一方面, 我们不能忽视一个事实, 即大多数嫁接实验是在近缘植物之间进行的。因此, “成花激素”化学特性的保守程度, 就不得而知了。

近来的研究表明, 两种亲缘关系相差很远的双子叶植物拟南芥和金鱼草二者之间有相应的突变体和相应的基因及其相似的基因表达模式^[45,46], 并且拟南芥的 *LEAFY* 基因在拟南芥和多年生植物杨树中的组成性表达都使植物的营养生长期缩短, 开花提前^[47]。因此不同植物成花的最基本机制大部分可能是保守的。在今后的工作中, 应用生物化学及分子生物学技术, 将使成花诱导机制的研究从目前的现象描述(整体水平、细胞水平或者分子水平)走向本质问题的解决, 从而实现人为调节植物成花的梦想。

参 考 文 献

- 1 Kinet J-M, Lejeune P, Bernier G. Shoot-root interactions during floral transition: A possible role for cytokinins. *Environ Exp Bot*, 1993, 33(4): 459~469
- 2 Bernier G. The control of floral evocation and morphogenesis. *Ann Rev Plant Physiol and Plant Mol Biol*, 1988, 39, 175~219
- 3 Bernier G, Havelange A, Houssa C, et al. Physiological signals that induce flowering. *Plant Cell*, 1993, 5: 1147~1155
- 4 O'Neill S D. The photoperiodic control of flowering progress toward understanding the mechanism of induction. *Photochemistry and Photobiology*. 1992, 56(5): 789~801
- 5 Gibby D D, Salisbury F. Participation of long-day inhibition in flowering of *Xanthium strumarium* L. *Plant Physiol*, 1971, 47: 784~789
- 6 Bodson M, Outlaw W H Jr. Elevation in the sucrose contents of the shoots apical meristem of *Sinapis alba* at floral evocation. *Plant Physiol*, 1985, 79: 420~424
- 7 Kinet J-M. Environmental, chemical and genetic control of flowering. *Hot Rev*, 1993, 7: 279~334
- 8 Tran Thanh Van K M. Control of Morphogenesis in *in vitro* cultures. *Ann Rev Plant Physiol*, 1981, 32: 291~311
- 9 谷本静史, 石冈奈穗子. 成花诱导物质. *植物化学调节*, 1992, 27(1): 44~55
- 10 Sachs R M, Hackett W P. Source-sink relationships and flowering. In: Meudt W J ed. *Beltsville Symposia in Agricultural Research. 6. strategies of Plant Reproduction*, Totowa, N. J.: Kluwer Academic, 1983, 263~272
- 11 Caspar T, Lin T P, Kakefuda G, et al. Mutants of *Arabidopsis* with altered regulation of starch de-

- gration. *Plant Physiol*, 1991,95, 1181~1188
- 12 Lejeune P, Bernier G, Requier M C, et al. Sucrose increase during floral induction in the phloem sap collected at the apical part of the shoot of the long day plant *Sinapis alba*. *Planta*, 1993,190,71~74
 - 13 Sedgley M. Flowering of deciduous perennial fruit crops. *Hort Rev*,1990,12:223~264
 - 14 Day J S, Loveys B R, Aspinall D. cytokinin and carbohydrate changes during flowering of *Boronia Megastigma*. *Aust J Plant Physiol*, 1995,22,57~65
 - 15 McDaniel C N. Developmental physiology of floral initiation in *Nicotiana tabacum* L. *J Exp Bot*, 1996,47(297):465~75
 - 16 Medford J I, Horgan R, EI-Sawi Z, et al. Alterations of endogenous cytokinins in transgenic plants using a chimeric isopentenyl transferase gene. *Plant Cell*, 1989,1:403~413
 - 17 Murfet I C. *Pisum sativum*, In:Handbook of flowering. Vol. IV. Havelvy (ed.), CRC Press, Bpca Raton, FL. 1989,99~126
 - 18 Murfet I C, Reid J B. Flowering in *Pisum*: gibberellins and the flowering genes. *J Plant Physiol*, 1987,127:23~29
 - 19 Moritz T, Philipson J J, Oden P C. Quantification of gibberellins A₁, A₃, A₄, A₉ and a putative A₉-conjugate in good-and poor-flowering clones of Sitka Spruce (*Picea sitchensis*) during the period of flower-bud differentiation. *Planta*,1990, 181:538~542
 - 20 Evans L T, King R W, Chu A, et al. Gibberellin structure and florigenic activity in *Lolium temulentum*, a long-day plant. *Planta*,1990,182:97~106
 - 21 Pharis R P, King R W. Gibberellins and reproductive development in seed plants. *Ann Rev Plant Physiol*,1985,36:517~568
 - 22 Sotta B, Lejeune P, Maldiney R, et al. Cytokinin and auxin levels in apical buds of *Sinapis alba* following floral induction. *Physiology and Biochemistry of cytokinin in Plant*. In: Kaminek M, Mok D W S, Zazimalova E, eds (the Hague; SPB Academic Publishing),1992,377~379
 - 23 Yue D, Imanishi H. Influence of storage temperature and its duration before or after ethylene exposure on the formation of flower buds in Dutch iris cultivar 'Blue Magic'. *Scientia Hort*,1990, 43:331~337
 - 24 陈永宁,李文安. D-色氨酸对烟草花柄外植体花芽分化的影响. *实验生物学报*,1995,28(1):103~107
 - 25 De Greef J A, Deproft M P, Mekers O, et al. Floral induction of bromeliads by ethylene. *Biochemical and Physiology Aspects of Ethylene Production in Lower and Higher Plants*. In: Clijsters M, Deproft R Marcelle, Poucke M Van eds. Kluwer Acad. Pub. , Dordrecht, Netherlands. 1989,313~322
 - 26 Tsao T H, Zhong H W, Jiao S P, et al . Changes in endogenous ABA and GA contents during floral induction of *Lemna aquinoctialis*. *Acta Bot Neerl*, 1986,35(4): 443~448
 - 27 Dumbroff E B. Polyamines—function and relationships with ethylene and cytokinins. *Polyamines and Ethylene; Biochemistry, Physiology and interactions*. In: Flores H E, Arteca R N, Shannon J J, eds. Rockville, M D: American Society of Plant Physiologists, 1990,256~266
 - 28 Havelange A, Lejeune P, Bernier G, et al. Purtreline export from leaves in relation to floral transition in *Sinapis alba*. *Physiol Plant*, 1996,96:59~65
 - 29 Galston A W, Kaur-Sawhney R. Polyamines in plant physiology. *Plant Physiol*,1990,94:406~410
 - 30 Caffaro S V, Vicente C. Early changes in the content of leaf polyamines during the photoperiodic flowering induction in soybean. *J Plant Physiol*,1995, 145:756~758
 - 31 Kaur-Sawhney R, Tiburcio A F, Galston A W. Spermdine and flower-bud differentiation in thinlayer

- explants of tobacco. *Planta*, 1988, 173: 282~284
- 32 Raskin I. Salicylic acid in plant. *Ann Rev Plant Physiol & Plant Mol Biol*, 1992, 43: 439~463
- 33 Daniel F K, Malamy J. The salicylic acid signal in plants. *Plant Mol Biol*, 1992, 26: 1 439~1 458
- 34 李季伦, 朱彤霞, 张麓等. 玉米赤霉烯酮的研究. *北京农业大学学报*, 1980, (1): 13~28
- 35 孟繁静, 阙月美, 韩玉珍等. 冬小麦越冬茎尖中的玉米赤霉烯酮. *中国科学(B辑)*, 1988, 12: 1 261~1 266
- 36 傅永福, 孟繁静. 玉米赤霉烯酮对冬小麦春化的调控. *作物学报*, 1994, 20(3): 271~276
- 37 韩玉珍, 孟繁静. 玉米赤霉烯酮影响微青萍发育的研究. *科学通报*, 1990, 1 774~1 776
- 38 傅永福, 孟繁静. 玉米赤霉烯酮对膨胀青萍G₃生长和发育的影响. *植物生理学报*, 1993, 19(4): 395~398
- 39 Fu Y-F, Li H-Y, Meng F-J. The possible role of zearalenone in the floral gradient in *Nicotiana tabacum* L. *J Plant Physiol*, 1995, 147: 197~202
- 40 Tran Thanh Van K, Toubart P, Cousson A. Manipulation of the morphogengtic pathways of tobacco explants by oligosaccharins. *Nature*, 1995, 314: 615~617
- 41 竹叶刚, 木崎晓子, 木户毅. 植物花成诱导机构. *植物化学调节*, 1992, 27(1): 80~89
- 42 Sembdner G, Pärthier B. The biochemistry and the physiological and molecular actions of jasmonates. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1993, 44: 569~589
- 43 Shinozaki M, Hirai N, Fujinami M, et al. Non-photoperiodic floral induction in *Pharbitis*. *Flowering Newsletter*, 1995, 20: 18~22
- 44 Bradford K J, Trewavas A J. Sensitivity thresholds and variable time scales in plant hormone action. *Plant Physiol*, 1994, 105: 1 029~1 036
- 45 Coen E S. The role of homeotic genes in flower development and evolution. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1991, 42: 241~279
- 46 Yanofsky M F. Floral meristems to floral organs: Genes controlling early events in Arabidopsis flower development. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1995, 46: 167~88
- 47 Weigel D, Nilsson O. A developmental switch sufficient for flower initiation in diverse plants. *Nature*, 1995, 377(12): 495~500