

国外科技动态

植物生长调节剂应用的理论与实践*

近年来,人们对植物生长调节剂研究及应用的兴趣逐渐提高,这是因为人们对许多已知生长调节剂作用机理的认识不断深入,并且一些新型的起定向作用的制剂如植物激素活化剂及抑制剂,代谢作用、光合作用以及蒸腾作用的调节剂不断出现,现已进入了第三代纯生态制剂的开发阶段。有可能开创一门新型学科即所谓“植物药理学”。

现将主要内容介绍如下。

1 植物生长调节剂的分类及作用机理

植物生长调节剂有许多类,有的属于天然的,有的属于合成的有机化合物。天然的调节剂是植物激素,按其生理作用分为五类——生长素、赤霉素、细胞分裂素、脱落酸和乙烯。

植物激素对植物的作用具多元性,他们都对细胞的分裂与生长、适应与衰老过程、物质运输、呼吸作用、核酸及蛋白质的合成以及其它过程产生影响。同时,每一种植物激素又有自己专化的特性。如生长素类在茎尖和根尖形成,可诱导根的形成,加速细胞伸长,赤霉素主要在叶片上形成,对茎、叶柄及叶脉的伸长产生专化影响,或单独的或同其它激素类一起刺激细胞的分裂与伸长;细胞激动素在根部形成,可加强细胞分裂及叶片变绿过程。以上三种属于刺激性激素。而乙烯和脱落酸则不同,它们属于抑制性激素。乙烯合成的中心方位还不清楚,它可以在任何植物器官产生,脱落酸形成于老叶和老根。

有人推测植物中还具有一些未知的激素类型,其特性只能按照一些间接的指标来判断。它们是:开花因子(成花素)、茎增粗因子等。各种激素的平衡及其相互配合在植物生理过程的调节和协调。例如:从器官形成的一个阶段过渡到另一个阶段,或者细胞接受激素信息的性能,用现代概念来说就是细胞对激素受体的选择性起重要作用(Г. С. Муромцев, О. Н. Купаева 等, 1987)。

创造和利用合成的植物生长调节剂,就是用化学方法获得已知结构的生长素类、赤霉素类、激动素类等激素,或者寻找结构上接近于内源激素的生理活性物质。目前世界上已发现有五千余种化学、微生物及植物来源的化合物具有调节作用,其中约 50 种已得到实际应用。

正在研究、试验及利用的植物生长调节剂大多数属于:(1)生长素类似物,与生长素代谢及其生理功能的实现有关的制剂;(2)赤霉素类似物和赤霉素代谢及其生理效应的实现有关的制剂;(3)与乙烯代谢有关的制剂(乙烯生产者,乙烯抑制剂);(4)细胞激动素及与其类似的植物生长调节剂;(5)代谢活化剂或抑制剂(呼吸作用刺激剂,光合作用刺激剂,类胡萝卜素及叶绿素等合成的抑制剂)。当然,这种分类方法是有局限性的,特别是对代谢调节剂的划分,因其作用机理的多样性使其鉴定很复杂(Ю. А. Васкаков, 1984)。

抑制剂是在粮食作物上以相当经济规模使用的一类重要的生长调节剂。这些人工合成物质进入作物体后,可延缓其营养生长,促使茎变短变粗。此外,抑制剂还可增加叶面积,增绿、促进根系发育。特别重要的是可以提高作物的产品率。抑制剂在限制水分过度消耗,保证作物有

良好的水分状况的同时,对光合作用、呼吸作用不产生负效应。

抑制剂按其作用机理分为两类。最有名的抑制剂是属于合成季盐的矮壮素(CCC),它可以中断赤霉素在植物体内的合成。另一类抑制剂,如,乙烯生产者—2—氯乙基磷酸盐(ФЭХК),它不中断赤霉素的生物合成。这些抑制剂在激素活性后期即赤霉素与受体结合成赤霉素—受体综合作用时具有抗赤霉素效应。这种概念已在试验中得到证实。试验表明:矮壮素不消除,而2—氯乙基磷酸盐(ФЭХК)消除外源赤霉素的作用(Г. С. Муромцев, 1984; В. С. Щевелуха, В. М. Ковалев, Л. Г. Груздев, И. К. Влиновский 1985)。

内源激素及其拮抗体的遗传调节的数量水平是有机体内所有相互关系的基础。当其发生变化时,生长中心就会从一个组织系统转移到另一个组织系统。例如:高浓度的生长素可导致营养物引力中心的形成,其结果就是在一些器官中生长过程受到抑制,而在另一些器官中生长过程被激活。正在发育的植株年龄的变化是同激素状态的实际进展相伴随的,它们即是前因也是后果。各种激素作用的范围已明显地被突破,这就证明了激素专化作用的相对性。

众所周知,植物的生长发育同其它有机体生长、发育一样是受基因所控制。我们主要是研究基因与植物激素的相互作用及其对细胞、有机体调节过程的整个进程影响特征。激素调节:对基因—激素调节植物个体发育问题的研究水平暂时还很低。很显然,如果在核内没有被译成编码的发育程序、激素系统的调节是不可能实现的。因为激素本身的形成也处于基因组的直接控制之下。另一方面,激素影响遗传信息表达的各个阶段:从DNA复制到蛋白质合成。激素对细胞核功能的影响是激素调控系统与细胞核调控系统相互作用的重要事实之一,尽管在这方面研究的还不够(В. И. Кефели 等 1985)。

人们对植物生长调节剂的作用及其意义的认识在不断提高,这就要求我们必须深入研究这些化合物作用的本质。必须研究植物细胞内植物激素及其它生长调节剂的形成、转移、作用的遗传调控(机制),研究在植物生命活动调控过程中激素状态的影响及遗传机制与激素机制相互作用的影响,以补充现已形成的有关调节剂对细胞膜、膜壁、细胞分裂与伸长、离子泵功能变化等作用的生理变化,生物物理机制的认识及其它认识。

В. Х. Ванюшин(莫斯科大学)认为,激素影响基因衰退和阻遏的最有可能途径之一。是DNA的甲基化。DNA甲基化作用在器官形成的某个阶段可导致相应的基因表达的加强或削弱,甚至完全停止基因的功能。结合态和游离态的甲基的数量及其定位位置都对基因功能具有实际影响。在植物细胞、组织、器官中还存在着其它方式上的基因与激素间的相互作用,对这些作用方式的研究是研究植物生长和发育激素——遗传调控的重要课题之一。

我们已经知道,激素运输到受体系统是借助于专化蛋白—载体来实现的。已找到了一些蛋白质—激素受体—实现激素功能的前体物,并对其进行强化研究。有关资料认为,相应的受体器官应具有对激素识别的特性(G. Katekaral, 1987)。

受体蛋白的结构遭到破坏时,其结合受体的功能消失,激素的非完全类似物只能部分与受体结合,这样导致了激素效果减弱。这已被许多研究结果所证实。在这些研究中确定了植物不同物种及品种对植物生长调节剂的各种反应,外部环境因素影响品种对调节剂作用的敏感程度。

在В. П. Деевая及其同事的专著中阐明:化学生长调节剂作用的选择性取决于生物及遗传因素(1988)。在细胞和分子水平上详细研究这些作用可以了解生理过程的内部机制,揭示植物刺激—抑制调节系统的特性,从而定向而有效地使用植物生长调节剂以控制植物个体发育及产量形成。

2 植物生长调节剂与育种问题

育种工作者在培育出具有各种生长特性及生理特征的品种类型时,也改变了这些品种类型中的生长刺激剂与抑制剂的比例,因此,生理学家的任务之一,就是研究植物激素的快速确定法;以使在个体发育的早期选择出有望的植株类型。许多研究者(В. И. Кефели, П. Д. Прусакова 1985)认为,以下指标可列入该初级选择系统:幼苗组织中脱落酸、吲哚乙酸的含量;根和幼茎中,刺激活性转化为抑制活性的速度及生长刺激剂与抑制剂的比例。确定中选品系的幼苗对各种合成及天然生长刺激剂、抑制剂的反应也很重要。已经可以根据萌发的种子、幼苗幼嫩的植株对这些物质的敏感程度来确定在刺激素及抑制素存在的条件下其生长特征。

以生理学鉴定为目的研究不同种植株的激素结构,有利于更深入地研究植物激素的检验方法。该方法可在高产、多抗品种选育中应用(В. М. Ковалев, 1986)。

现已查明,高产矮秆冬小麦品种与高秆品种相比具有很高的细胞激动素活性,但是高秆品种中赤霉素含量高些。因此,矮秆品种的叶片及穗上叶绿素浓度较高,叶绿体的光化学活性及光合强度均很高。春小麦、春黑麦及冬黑麦的矮秆品种同高秆品种的区别在于,其茎中的赤霉素水平低而生长抑制剂及生长素的富集程度较高。外源赤霉素对矮秆小麦品种的生长及茎中赤霉素的含量略有影响(П. В. Романова, 1982; А. А. Ростунов, 1990)。

Л. М. Котова, А. А. Котова, Е. В. Кириченко(1993 年)提供的研究资料表明,冬小麦耐寒品种与非耐寒品种在越冬和返青期,分蘖节中吲哚乙酸的含量动态具有显著区别。耐寒品种吲哚乙酸含量最高值出现在低温期,而非耐寒品种出现在返青期。

在谷类作物中发现矮秆基因后,许多国家都培育出基本上不倒伏(或轻倒伏)、适合于灌溉、耐高水平矿物质营养的强化型小麦、大麦、黑麦、水稻等作物杂交品种。矮秆品种产量潜力可达到 1 000 千克/公顷,甚至更高。

育成这类品种是一项复杂的任务,需要很长的时间。因此,欧洲许多国家从六十年代中期开始选择另一条育种途径就是利用抑制剂,即抑制茎秆生长的形态调节剂。除此而对还证明在抑制剂影响下遗传矮生型可提高产量。在许多国家已把矮生型粮食作物及抑制剂推广到生产中并开始研究如何使两者互相补充而不是互相排斥的措施(D. Schulzke, F. Schädlich, G. Hoffmann, 1986)。

通常,在正常条件下,植物中植物激素的代谢处于适宜的平衡状态。但天然及合成的生长调节剂有益的局部的效益也可能是相当明显的。应用生长素、赤霉素、细胞激动素、形态素、抑制剂及其它生理活性物质可调节生长、发育及形态建成过程,防止粮食作物倒伏,提高产品经济价值,其益处远不能充分列举。

可见,我们必须根据生产中对现代品种及杂交种的一系列重要现状的要求。通过应用植物生长调节剂来纠正育种中存在的实际漏洞。

3 应用植物生长调节剂预防植株倒伏

随着作物栽培及耕作的集约化,耕地生产力的提高,化肥施用量的不断增加,作物倒伏成了更尖锐的问题。

抑制剂,作为一种防止禾谷类作物倒伏的措施,已在一些实行集约化农业的国家得到广泛应用。在德国、英国、法国用抑制剂处理的秋播禾谷类作物播种面积占其总播种面积的 50~80%。在俄国,应用于禾谷类作物的抑制剂极为有限,已安排生产的只有“ТYP”制剂—60%的矮壮素水溶液(用于冬、春麦),另外还从德国购买由 Chemicombinat Bitterfeld 公司生产的 кампозан(用于冬黑麦及冬大麦)。

应用 ГРП(60%的矮壮素水溶液)的适宜时期一分蘖末期至拔节初期,在作物上喷施的剂量为每公顷 2~4 千克有效物质。制剂作用表现在由于薄壁组织增长,维管束、纤维束数量增加而使茎增粗;同时抑制了茎的伸长,从而导致了茎的机械强度增加,抗倒伏性形成。

现在正在深入研究矮壮素低容及超容喷雾的地面及航空应用技术,以保证子粒产量提高了 200~1 000 千克/公顷。

国外一些国家已广泛应用含有各种添加剂(协合剂,粘着剂,润湿剂,渗透促进剂)的抑制剂:Финазол,терпалс,церон,тебепас(德国),Цикозель с5,Цикозель СЛ,ПоннаксF,Ренфор,виваксL(法国)。

俄国产的有希望用于禾谷类作物的抑制剂是由 2-氯乙基磷酸制成的 Гидреп,Декстрел,还有季铵盐制成的 Пикс,Морхол。目前正在研究其单独使用及与其它调节剂混合使用的方法。

Кляймахнов 植物保护研究所的研究人员确定了一项综合指标,它可以预测在具体条件下对秋播作物施用抑制剂的效果,其中包括:土壤肥力,播种品种抗倒伏性,秋季及春季作物状况(发育时期,植株密度,春季无性更替时间,水分状况),根据这些指标研究出可用于生产的简单的算法)。这样利用某些图表就可以决定是否应用抑制剂。该算法分十个阶段,前 7 个阶段是用于预测作物倒伏率,并决定是否应用抑制剂。而后三个阶段确定这些制剂在具体作物上施用时期和剂量(D. Schulzke, F. Schädlich, G. Hoffman, 1986)。

4 应用植物生长调节剂提高作物对不利环境因素及病虫害的抗性

在不利因素作用下,植物体新陈代谢受到破坏,生物合成特别是蛋白质与 RNA 的合成强度降低,细胞、细胞膜、原生质体发生结构性改变,从而导致作物的适应性剧烈地下降。多年试验表明,生长调节剂具有保护植物抵抗不利因素对植物的影响的作用(干旱、高、低温、土壤盐渍化等)。最有效的制剂为:细胞激动素类(6-苄基氨基嘌呤或生物活性制剂,激动素);细胞激动类的类似物(дроп,гдинн,картолин,полистимулинк)。细胞激动素由于其生产价格昂贵而未得到广泛普及。

4.1 提高作物抗旱性 许多试验表明,在干旱条件下,用抑制剂(矮壮素等)处理种子,可减少叶片剩余水的匮乏,提高原生质体的粘滞性,增加结合水的百分比并降低蒸腾作用。但更重要的是,用矮壮素处理禾本科作物种子可引起一定的形态学变化—增加分蘖节的覆土深度,刺激根系生长,提高根长与地上部长度比的比值,从而降低了水分需求量。提高对水分匮乏的抗性。因此,在拌种同时用矮壮素处理春小麦种子就被作为一项必要的农业技术措施。

与此同时正开展有关水分平衡调节工作,寻找生理活性物质—可降低蒸腾作用以减少植物中水分损失的抗蒸腾剂。

细胞激动素具有对细胞、组织抗旱性的形成产生积极影响的特性,这一特性使俄罗斯,德国,美国等其它国家在该领域的研究异常活跃,俄国已研制出了乙醇胺衍生物—Картолин-1 картолин-2 等。

4.2 提高作物抗寒性及抗低温性 越冬作物对低温的适应性与新陈代谢的调节、细胞构造的改变密切相关,在该过程中植物激素起最重要的作用。

作物耐寒性的提高在很大程度上取决于制剂用量,施用方法,栽培条件及作物状态。在不利于营养生长的年份(寒冷的秋季或持续的暖秋),则施用 CCC 或 ГМК,可以将冬小麦的耐寒力提高 15~30%。在能够对秋季天气进行长期预报的情况下,可以及时选择生长调节剂的应用方式。

4.3 提高作物耐盐渍能力 有人认为,盐渍化造成的生长阻遏及最终产量的降低与植物激素

平衡发生改变有关,并取决于盐渍化的程度及持续时间,而且因作物的不同器官而异。在抽穗前用赤霉素和吲哚乙酸处理植株,可提高小麦内源生长调节剂的水平,加强植株的生长,包括在盐渍化条件下,同样可获得相应的结果。

根据 С. Р. Алдафвердиев 等(1993)的资料表明,在作用物中等水平盐渍化的情况下,(103mM NaCl),使用 Полистимулинк 可以恢复蒸腾作用和光合作用。

用抑制剂 АМО—1618, ХОСХОН 或 клормекват 处理植株,可以提高其对盐渍化致毒水平的抗性。

4.4 提高植物对病虫害的抗性 研究资料表明,由于受抑制剂作用的影响厚壁组织圈加厚,使植株的感病性减弱,而这恰对寄生物的入侵起到屏障作用。

使用抑制剂 кампозана,黑麦产量可提高 14~16%,用 CCC 喷施黑麦植株并没有表现直接的杀菌剂的效果,但由于其改善了植株的结构使新陈代谢正常化而预防了叶锈病及根腐病的感染。

在 Вашкирия 地区,用 0.2% 的 картолин 溶液按剂量 2 千克/公顷在分蘖期处理小麦可防止叶片中核糖体的分解从而提高植株对白粉病的抗性。有人认为,在受真菌病原菌侵染的条件下,蛋白质合成器在使 картолин 表现出保护效应方面起重要作用(Ф. И. Шакирова 等,1985)。

В. П. Деевая 等(1990)资料显示,用剂量 0.5~1 千克/公顷的 Квартазин 处理马铃薯作物可提高作物对晚疫病和其它病害的抗性,同时还可提高植株的光合活性和光合产量。

4.5 应用生长调节剂的生态和遗传安全性 作为控制植物生物学过程以提高农作物产量和抗性措施来使用的大部分植物生长调节剂,特别是合成的调节剂都属于具有足够毒性的化合物。鉴于此,象对农药的要求那样,对植物生长调节剂也提出了严格要求,因为有时是在收获前不久用生长调节剂处理植株,因而必须保证其应用的安全性。

在俄国,只有那些通过国家试验及卫生——保健鉴定并被列入“允许应用于农业中的防治植物病虫、草害的化学、生物制剂及植物生长调节剂清单”的植物生长调节剂可以在实际中应用。制剂只能在被建议使用的作物上应用,还应遵守应用规范,操作规程,安全方法等,而且只有在具备了确定其在收获的产品中及在周围环境范围内的残留量的方法时,方可使用。

季米利亚捷夫农学院研究了在生长调节剂作用下植株染色体遗传受破坏的程度。该项研究是在大麦品种 Носовский9 和小麦品种 Московская35 的连续两个世代上进行的。根据技术要求用 CCC, ХЭФК 和 Картолин 制剂处理作物(М₀),从处理植株获得的种子在下一年播种,接着用生长调节剂对这一代作物(М₁)进行重复处理。对被处理大麦种子,幼苗的被破坏的染色体结构分析表明,картолин 和 ХЭФК 可导致突变成具有突变效应。生长调节剂所引起的细胞遗传作用可在下一个世代种子中保存,尽管后期畸形的比例要比当年处理的比例低些。在小麦上,只有 картолин 表现出细胞遗传效应。在种子后代中,картолин 的作用保存下来,这大概与体细胞的选择性及受损细胞的消失有关。

(作者:В. М. 科瓦廖夫 翻译:鄂立柱 张举梅)