

# 第 8 章 植物激素对生长发育的调控

---

## Plant Growth:

- Cell division and enlargement
- Cell differentiation
- Development

# 植物激素 Plant Hormones

- 植物体内合成的，对生长发育有显著调节作用的微量有机物。
- 已发现并公认的五类植物激素：
  - ◆ 生长素类（auxins）
  - ◆ 细胞分裂素类（cytokinins）
  - ◆ 赤霉素类（gibberellins）
  - ◆ 乙烯（ethylene）
  - ◆ 脱落酸（abscisic acid）

除了五大类植物激素外，在植物体内还陆续发现了其他一些对生长发育有调节作用的物质。如：

油菜花粉中的油菜素内酯、菊芋叶中的菊芋素、  
罗汉松中的罗汉松内酯、月光花叶中的月光花素、  
多胺类化合物，等

此外，还有一些天然的生长物质，如植物各器官中都存在的茉莉酸、茉莉酸甲酯、酚类物质中的酚酸和肉桂酸族以及苯醌中的胡桃醌等。这些物质虽然还没有公认为植物激素，但有调节植物生长发育的过程中起着不可忽视的作用。

有人建议将油菜素甾体类和茉莉酸类也归到植物激素中。

# 植物生长物质的概念

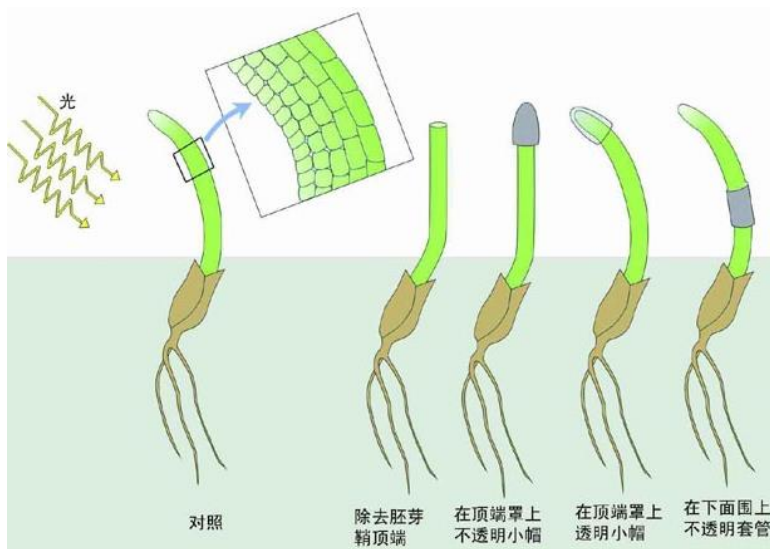
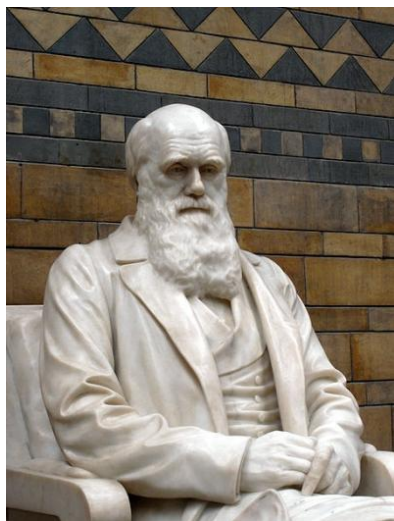
植物生长物质是调节植物生长发育的微量化学物质。

可分为两类：

- 1、植物激素：是指一些在植物体内合成，并经常从产生之处运送到别处，对生长发育产生显著调节作用的微量有机物。
- 2、植物生长调节剂：是人工合成的具有植物激素活性的物质。其化学分子结构与激素相似，或不同。

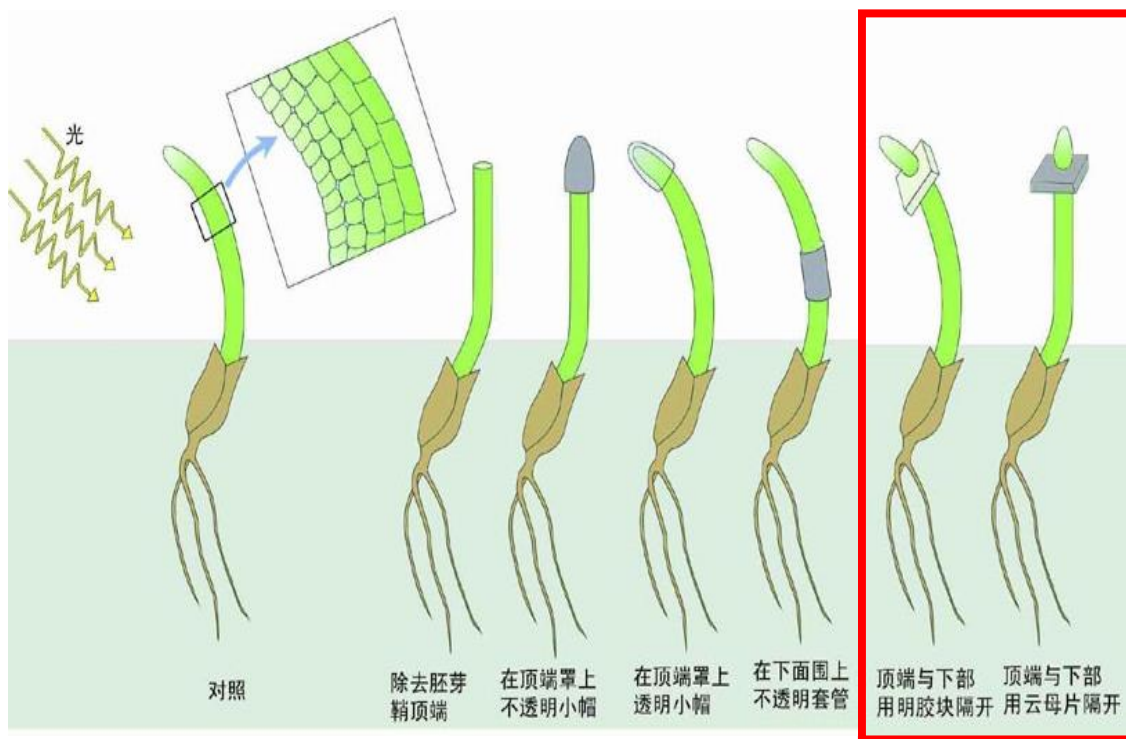
# 第1节 生长素

## ➤ 19世纪末，Darwin父子的实验

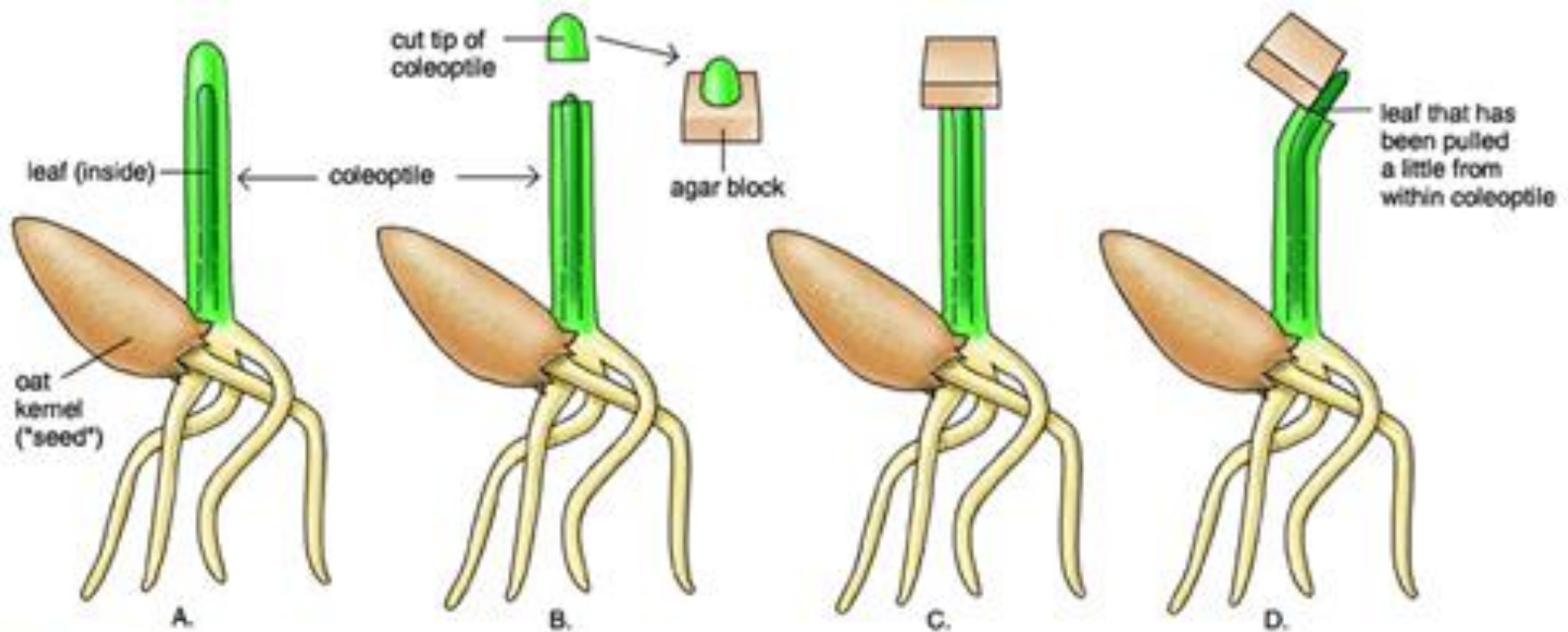


- Darwin父子提出了一种假说：胚芽鞘顶端受光后产生的某种化学信号被从顶端传送到下面弯曲的部位，导致胚芽鞘下部细胞向光的一侧与背光的一侧细胞生长不均匀。

- 几十年后，丹麦科学家 Boysen-Jensen 用实验验证了 Darwin 父子提出的假说。



- 实验证明：Darwin 父子提出的某种信号是一种可传输的化学物质。



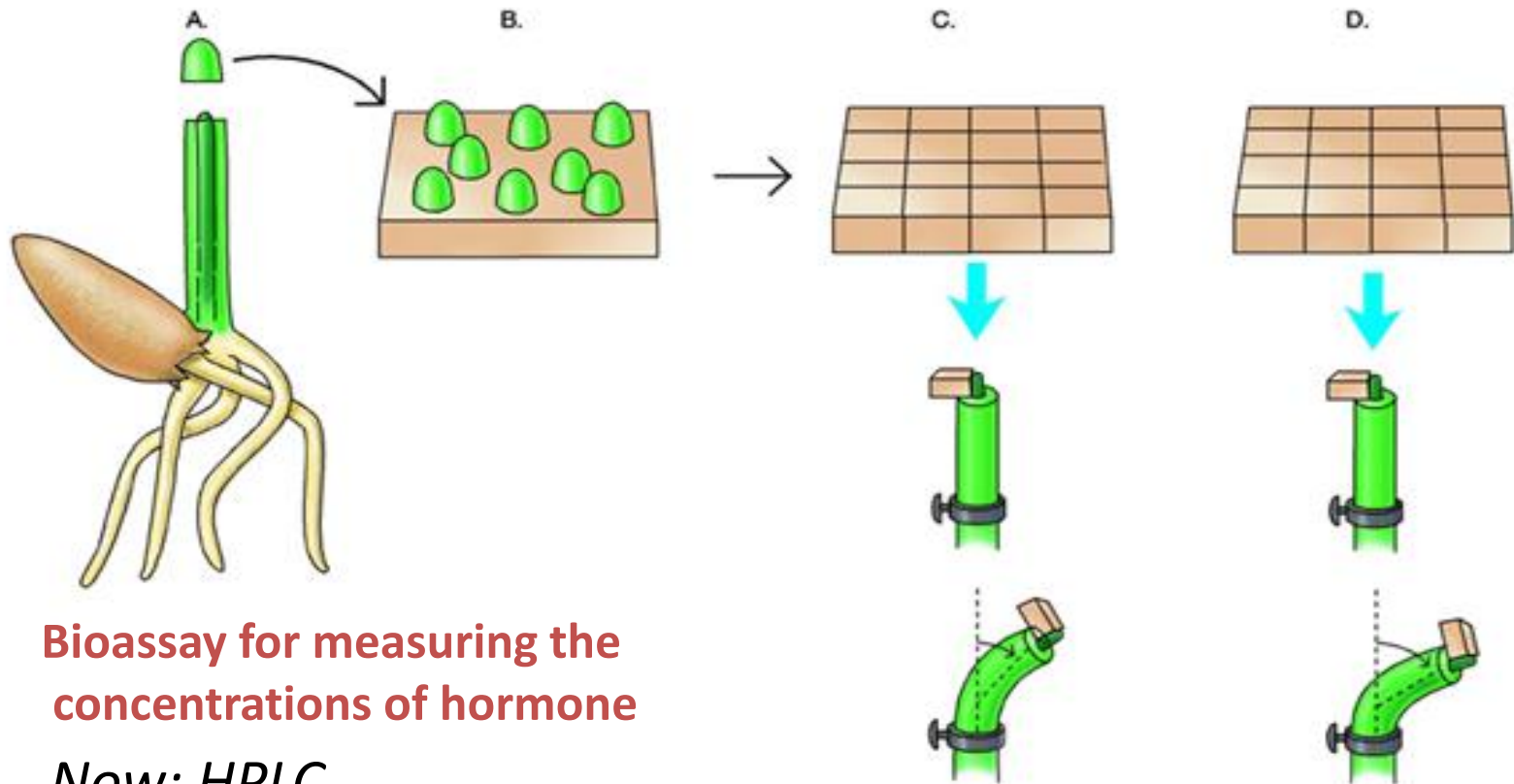
**Figure 11.1** Went's experiment with oat coleoptiles. *A.* A germinated oat "seed" with an intact coleoptile. *B.* The tip of a coleoptile was cut off, placed on a small agar block, and left for an hour or two. *C.* When this agar block was placed squarely on a decapitated coleoptile, growth was vertical. *D.* When the agar block was placed off center so that only half of the decapitated coleoptile was in contact with it, the tip bent away from it. This experiment demonstrated that something affecting growth diffused from the coleoptile tip into the agar and from the agar to the decapitated coleoptile.

- 荷兰的F W Went (1926): 确定燕麦胚芽鞘弯曲是化学物质引起的, 称之为生长素。

- 1934年，荷兰的 F Kogl等从玉米、麦芽等分离刺激生长的物质，经鉴定为吲哚—3-乙酸（indole acetic acid, IAA）。IAA是生长素类中最重要的一种植物激素。
- 植物体内还有其它生长素类物质，如：
  - ◆ 苯乙酸：番茄、烟草等
  - ◆ 4-氯-3-吲哚乙酸：豌豆、山豆等未成熟种子
  - ◆ 吲哚丁酸：植物中普遍



# 生长素定量：燕麦试验法（Went, 1926）

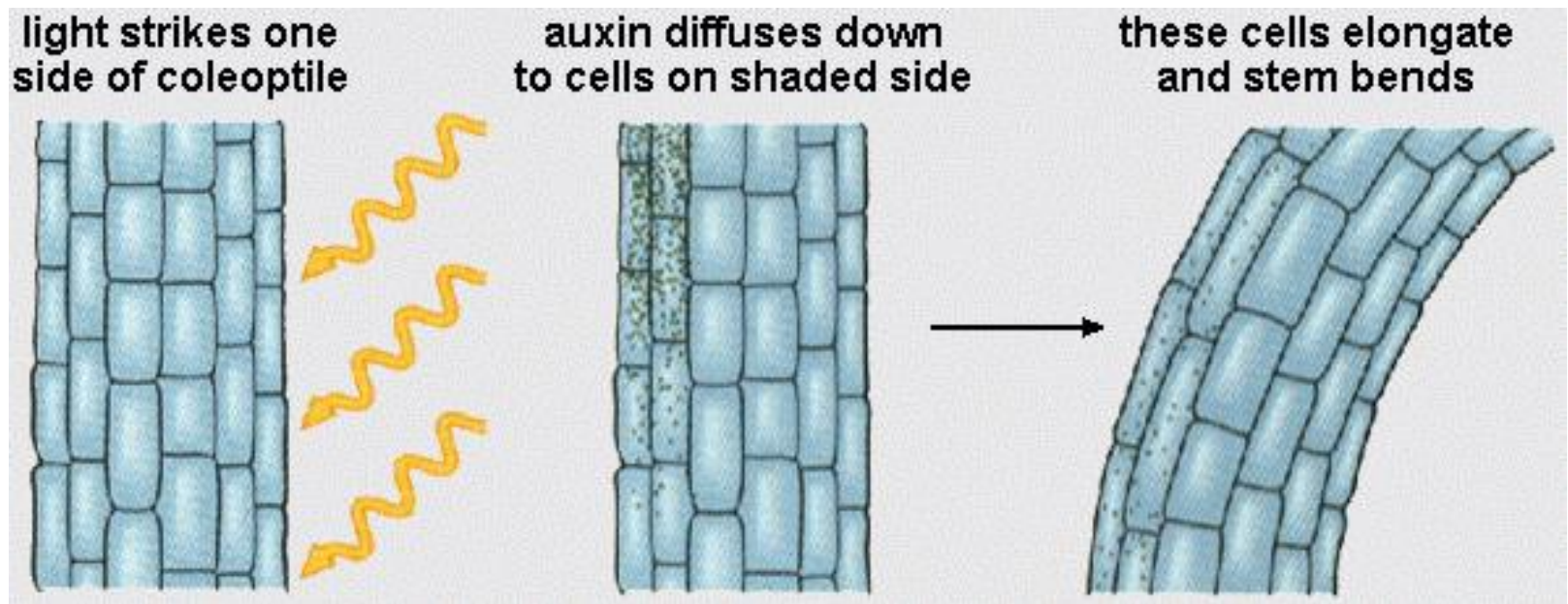


Bioassay for measuring the concentrations of hormone

Now: HPLC

**Figure 11.2** How a bioassay of auxin is made. A. A specific number of coleoptile tips are cut and placed on a measured portion of agar (B) for a set period of time. C. The coleoptile tips are then removed, and the agar is cut into blocks of specific size. An agar block is placed off center on a decapitated coleoptile held by a clamp; the leaf within the coleoptile is pulled up slightly to support the agar block. After another set period, the angle of curvature is measured. D. The angle of curvature is compared to that produced when a similar agar block containing a known amount of auxin is placed off center on another coleoptile for the same period of time.

# 生长素引起向光生长



# 生长素的合成与运输

➤ **合成：** 主要在叶原基、嫩叶、发育中的种子。

成熟叶片与根尖有少量合成

➤ **分布：** 在根、茎、叶、花、果实、种子及胚芽鞘中都有

➤ **存在形式：** 自由生长素、束缚生长素

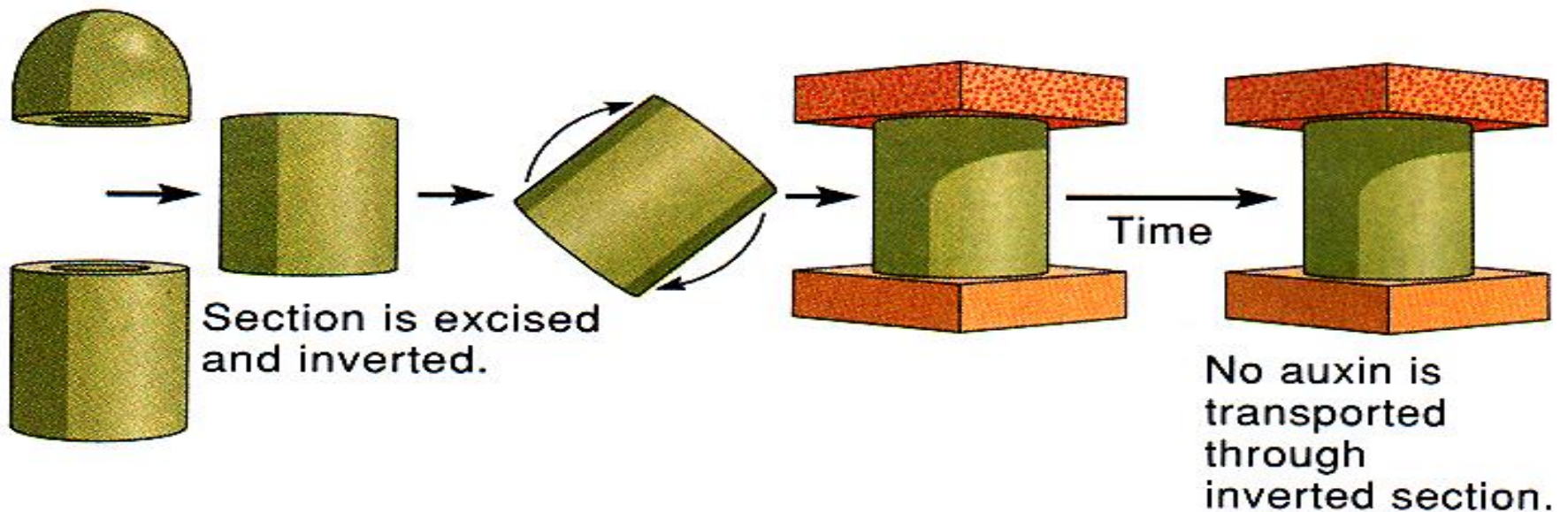
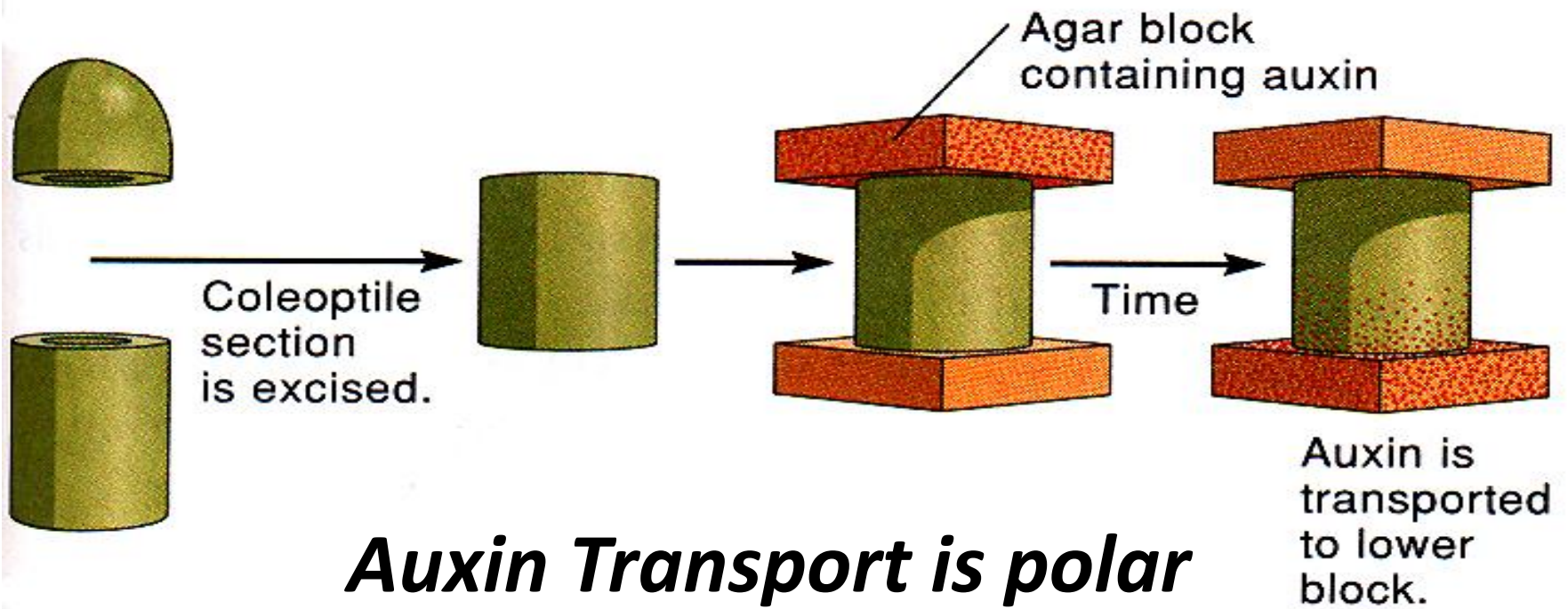
➤ **运输：**

**运输方向：** 极性运输（从上向下）

非极性运输、横向运输

**运输途径：** 通过韧皮部

通过皮层、髓等部分的薄壁细胞运输



# 生长素的生理学作用





# 生长素调节顶端优势 (菜豆幼苗)



侧芽由于顶端优势而抑制

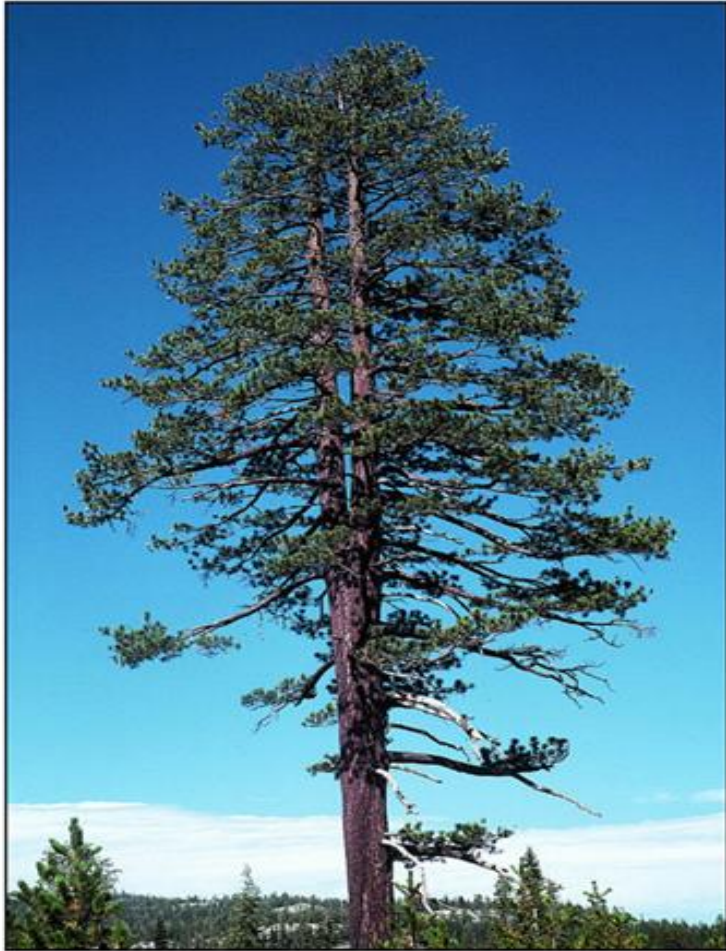


去掉顶端后侧芽生长



切口施加 IAA 后侧芽被抑制

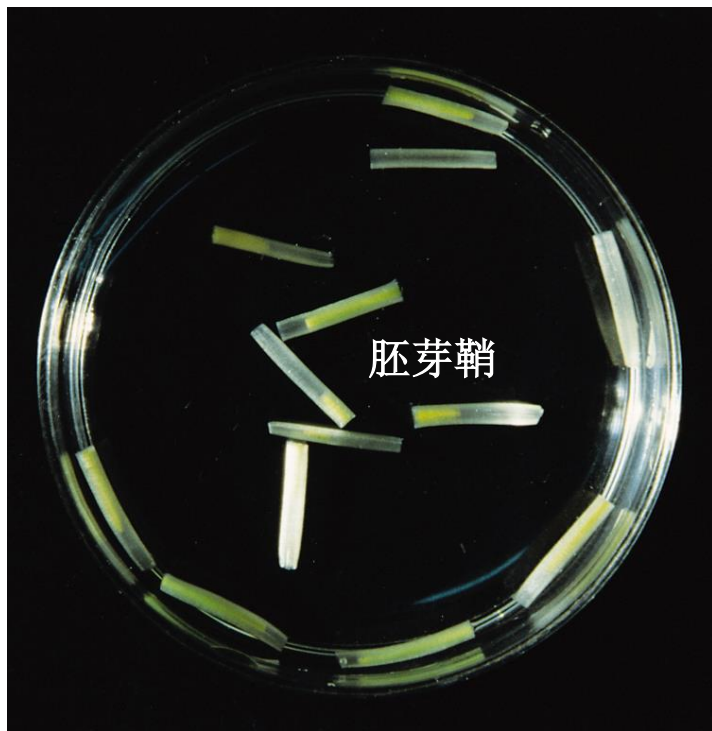
# 顶端优势的改变



*Figure 11.6* A Jeffrey pine tree. The trunk of this tree, which would normally be single, is forked because of the earlier removal of the terminal bud.



# 生长素刺激燕麦胚芽鞘的伸长



水中浸泡18小时

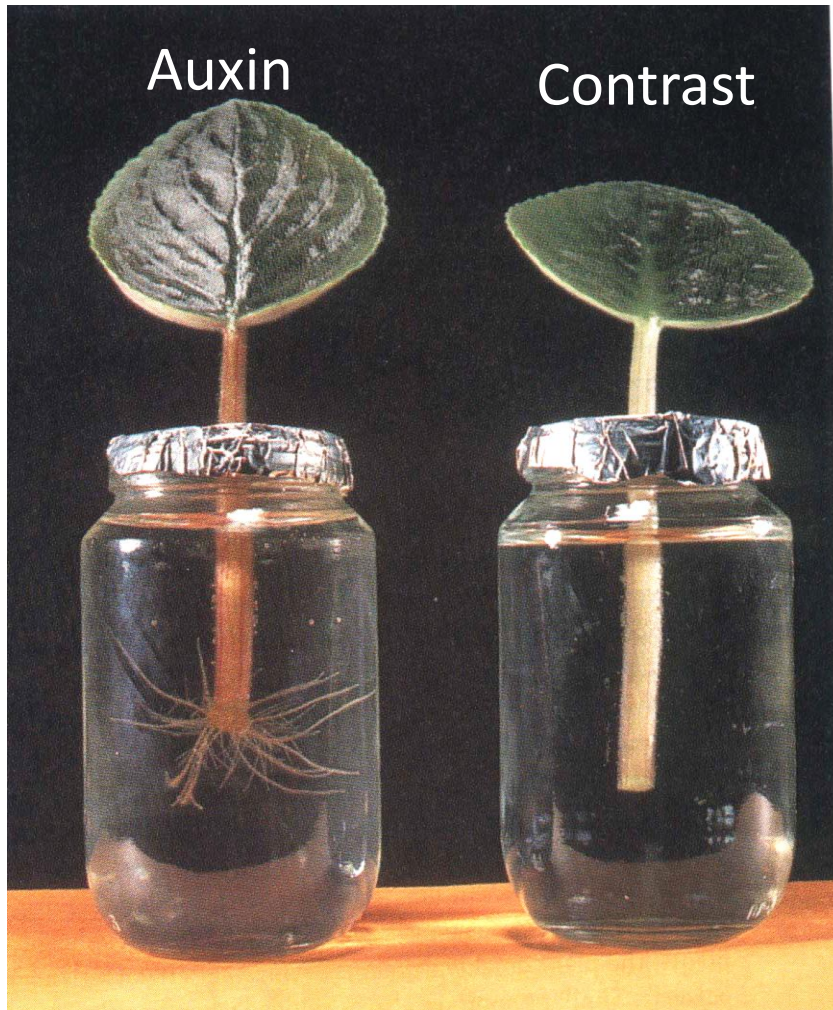


生长素溶液中浸泡18小时

生长素对细胞伸长的促进作用与其浓度、细胞年龄和器官种类有关，一般低浓度促进生长，高浓度会抑制生长。



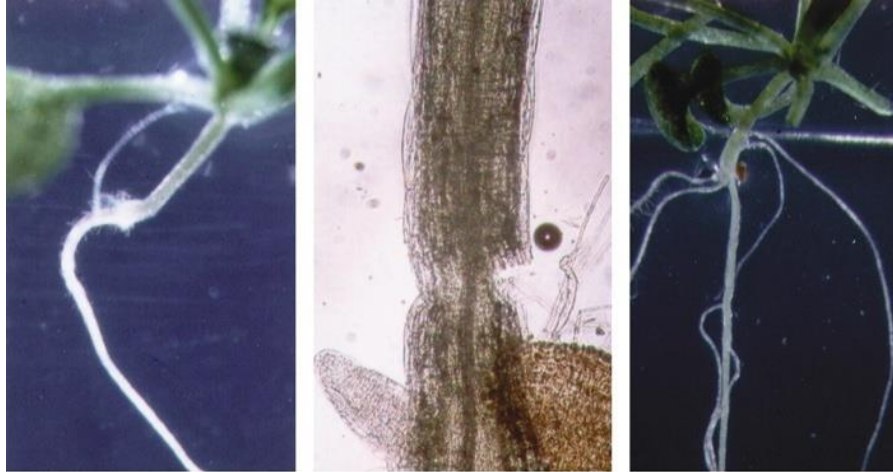
# 促进不定根的发育



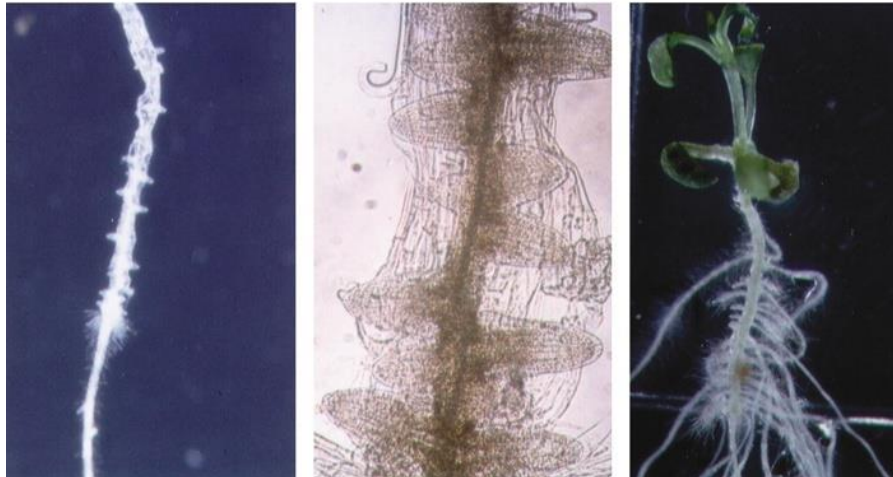
**Figure 11.3** Effect of auxin applied to the base of a *Gardenia* cutting 4 weeks after application. *Left.* A treated cutting. *Right.* An untreated cutting.

# 生长素促进侧根形成

野生型



突变型 *alf1*  
*aberrant lateral*  
*root formation*



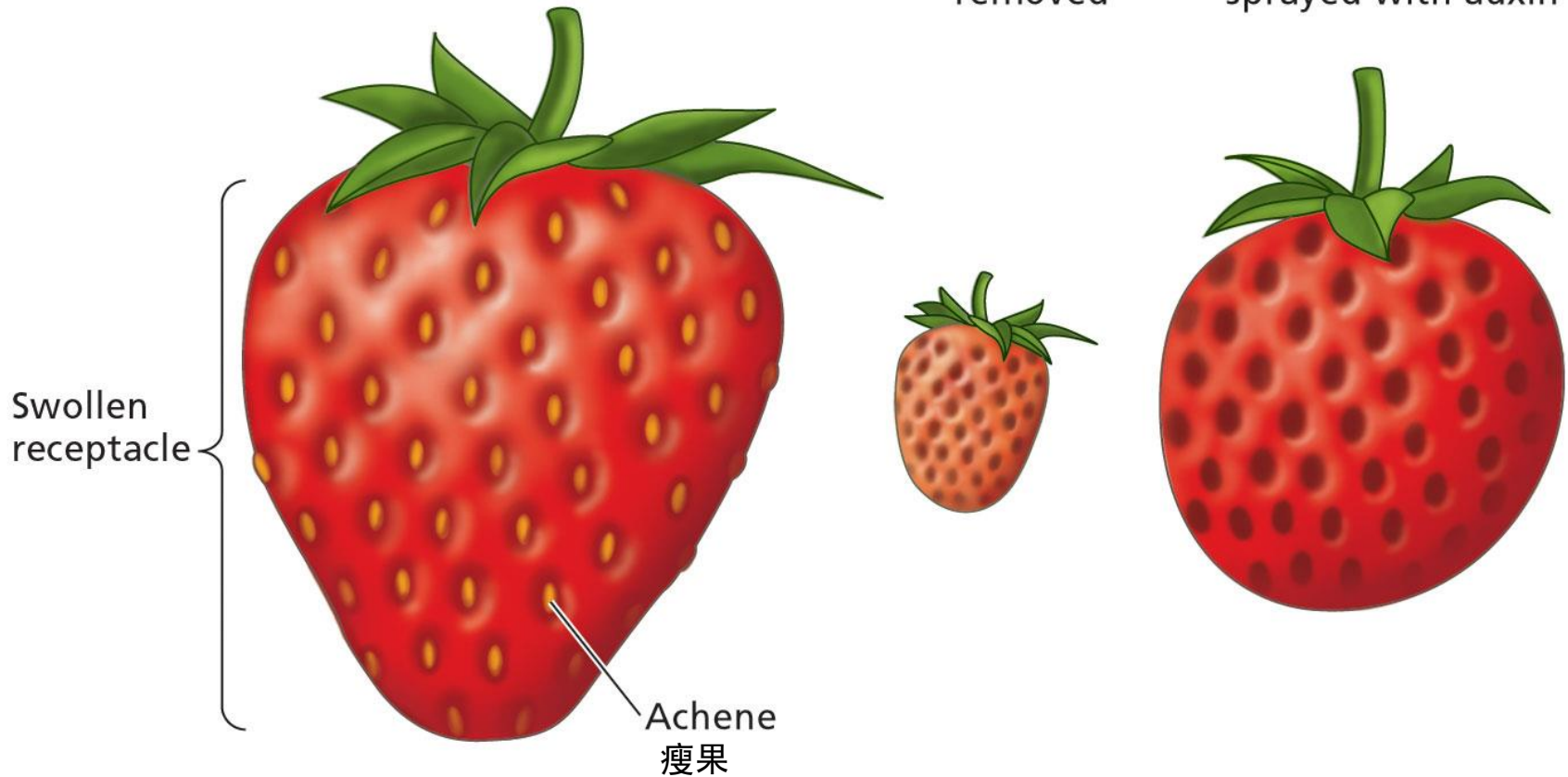
施加生长素后

# 促进果实发育

(A) Normal fruit

(B) Achenes removed

(C) Achenes removed; sprayed with auxin

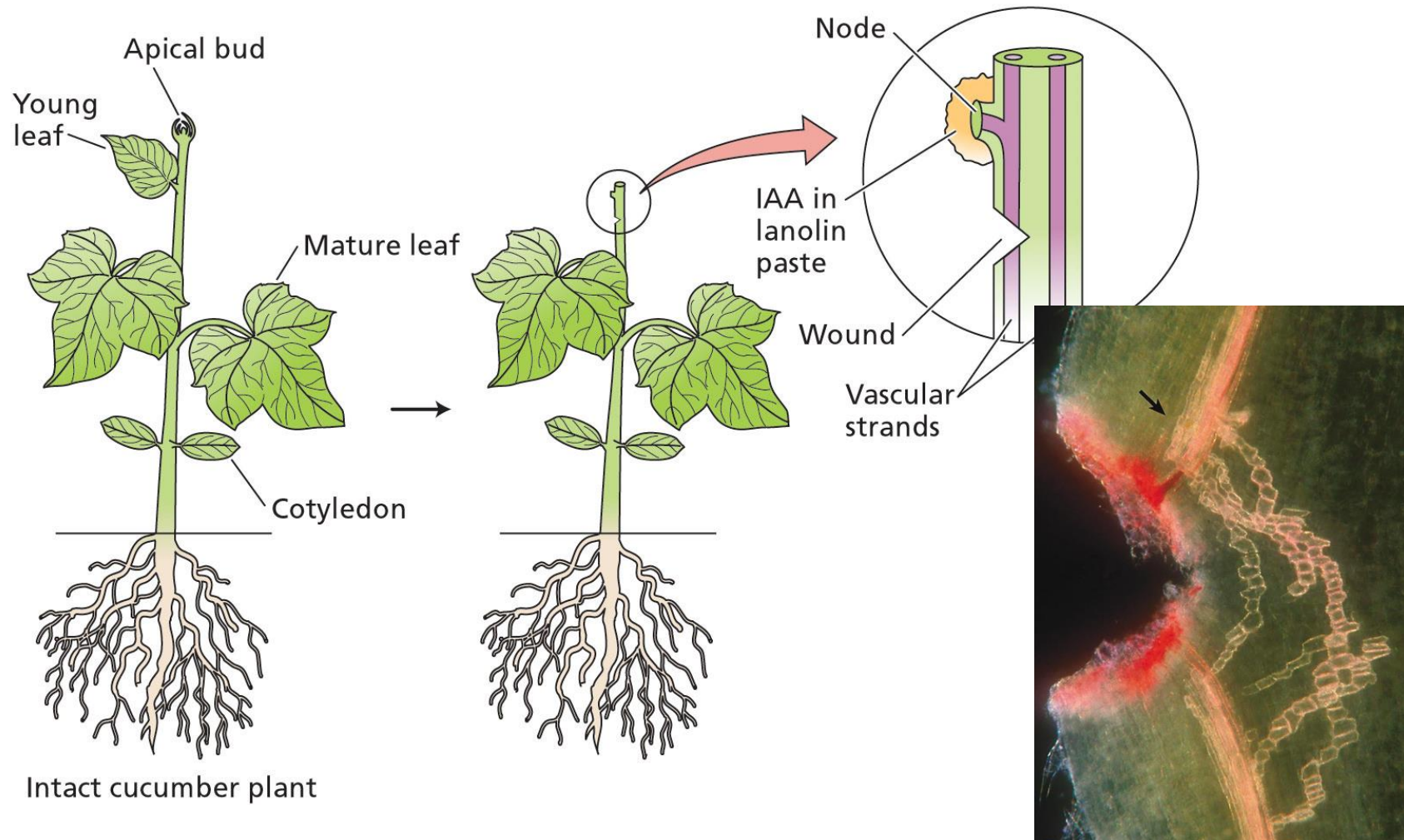


在花粉、发育种子的胚乳、胚中产生生长素，促进果实成长。



# 生长素诱导维管束分化

(A)



## 第 2 节 赤霉素类 (GA)

---

### 赤霉素的发现

赤霉素 (gibberellin, GA)是在研究水稻恶苗病现象中被发现的，它是指具有赤霉烷骨架，并能刺激细胞分裂和伸长的一类化合物的总称。

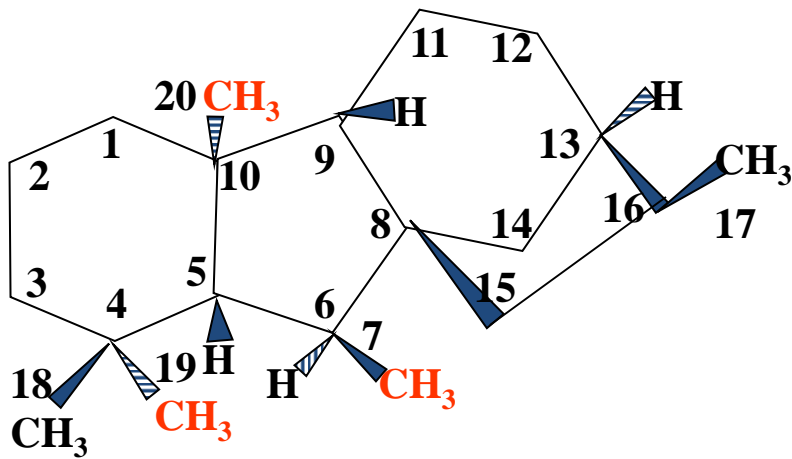
# 赤霉素的种类和化学结构

---

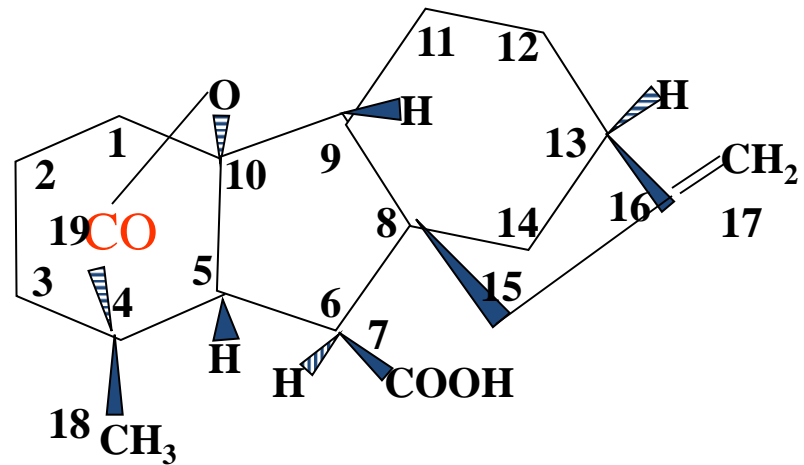
赤霉素的种类很多，它们广泛分布于植物界，从被子植物、裸子植物、蕨类植物、褐藻、绿藻、真菌和细菌中都发现有赤霉素的存在。到目前为止，已发现136种赤霉素，可以说，赤霉素是植物激素中种类最多的一类激素。

# 赤霉素的化学结构

- GA的基本结构是赤霉烷——双萜
- 19C的GA活性普遍高于20C的GA



赤霉烷



GA<sub>3</sub>

### 赤霉素的生物合成

合成GA的部位是根伸长区（3-4mm）、营养芽、幼叶、未成熟的种子、萌发的胚等幼嫩组织。

### 赤霉素的运输

植物体内的运输没有极性，可以双向运输。根尖合成的GA通过木质部向上运输，而叶原基产生的GA则是通过韧皮部向下运输



# 赤霉素的生理效应

## 1、促进茎的伸长生长

赤霉素最显著的生理效应就是促进植物的生长，这主要是它能促进细胞伸长。

### ➤ 促进整株植物生长

用GA处理，能显著促进植株茎的伸长生长，尤其是对矮生突变品种的效果特别明显。



*d1*   *d1*   WT   WT  
+GA   +GA<sub>1</sub>

## ➤ 促进节间的伸长

GA主要作用于已有的节间伸长，而不是促进节数的增加。

## ➤ 不存在高浓度抑制作用

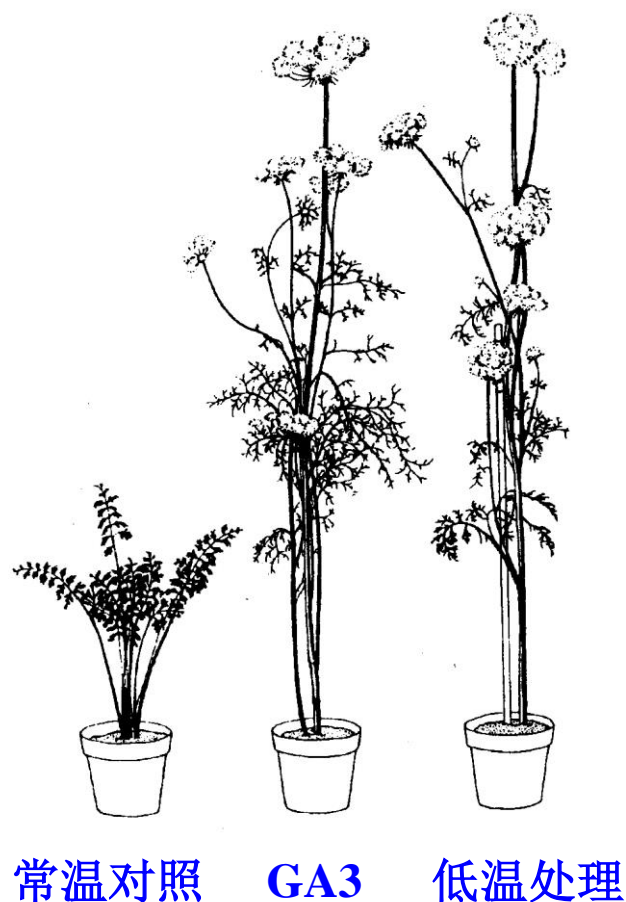
即使GA浓度很高，仍可表现出最大的促进效应，这与生长素促进植物生长具有最适浓度的情况显著不同。

长日照植物甘蓝，短日照下莲座状，施加GA后长高并开花。



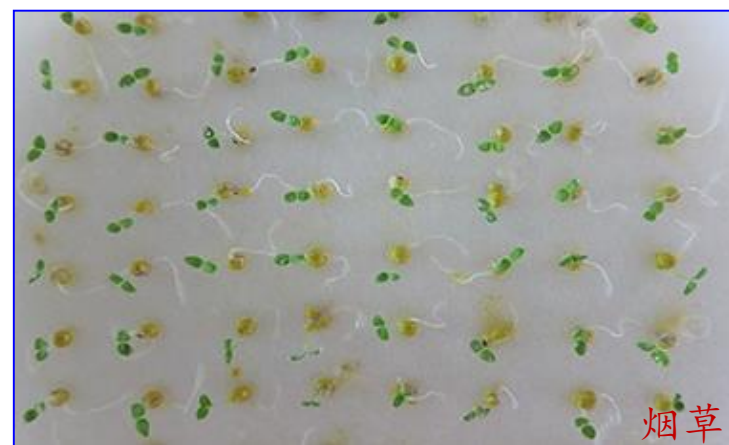
## 2、诱导开花

- 对未经春化的植物施用GA，则不经低温过程也能诱导开花，且效果很明显
- GA能代替长日照诱导某些长日植物开花，但GA对短日植物的花芽分化无促进作用
- 对于花芽已经分化的植物，GA对其花的开放具有显著的促进效应



### 3、打破休眠

- 用2—3 $\mu\text{g/g}$ 的GA处理休眠状态的马铃薯能使其很快发芽，从而可满足一年多次种植马铃薯的需要。
- 对于需光和需低温才能萌发的种子，GA可代替光照和低温打破休眠，促进萌发。
- 机理：诱导种子中 $\alpha$ -淀粉酶的合成，催化种子内贮藏物质的降解，供胚生长发育。



#### 4、控制性别，促进雄花分化

对于雌雄异花同株的植物，用GA处理后，雄花的比例增加；对于雌雄异株植物的雌株，如用GA处理，也会开出雄花

#### 5、促进细胞分裂和分化

促进细胞分裂是由于缩短了G1期和S期。





## 6、促进座果和单性结实

GA还可加强IAA对养分的动员效应，促进一些植物座果和单性结实、延缓叶片衰老等。



## 第 3 节 细胞分裂素类

---

细胞分裂素：

生长素和赤霉素的主要作用都是促进细胞的伸长，虽然它们也能促进细胞分裂，但是次要的，而细胞分裂素类则是以促进细胞分裂为主的一类植物激素。

## 细胞分裂素可分为两类：

细胞分裂素都为腺嘌呤的衍生物，是腺嘌呤6位和9位上N原子以及2位C原子上的H被取代的产物。

- 一类为游离态细胞分裂素，除最早发现的玉米素外，还有玉米素核苷、二氢玉米素、异戊烯基腺嘌呤等。
- 另一类为结合态细胞分裂素。结合态细胞分裂素有异戊烯基腺苷、甲硫基异戊烯基腺苷、甲硫基玉米素等，它们结合在tRNA上，构成tRNA的组成成分。



## 细胞分裂素的合成与运输：

- 在高等植物中细胞分裂素主要存在于可进行细胞分裂的部位，如茎尖、根尖、未成熟的种子、萌发的种子和生长着的果实等。
- 从高等植物中发现的细胞分裂素，大多数是玉米素或玉米素核苷。
- 细胞分裂素运输一般没有极性，通过木质部、韧皮部、薄壁细胞运输。

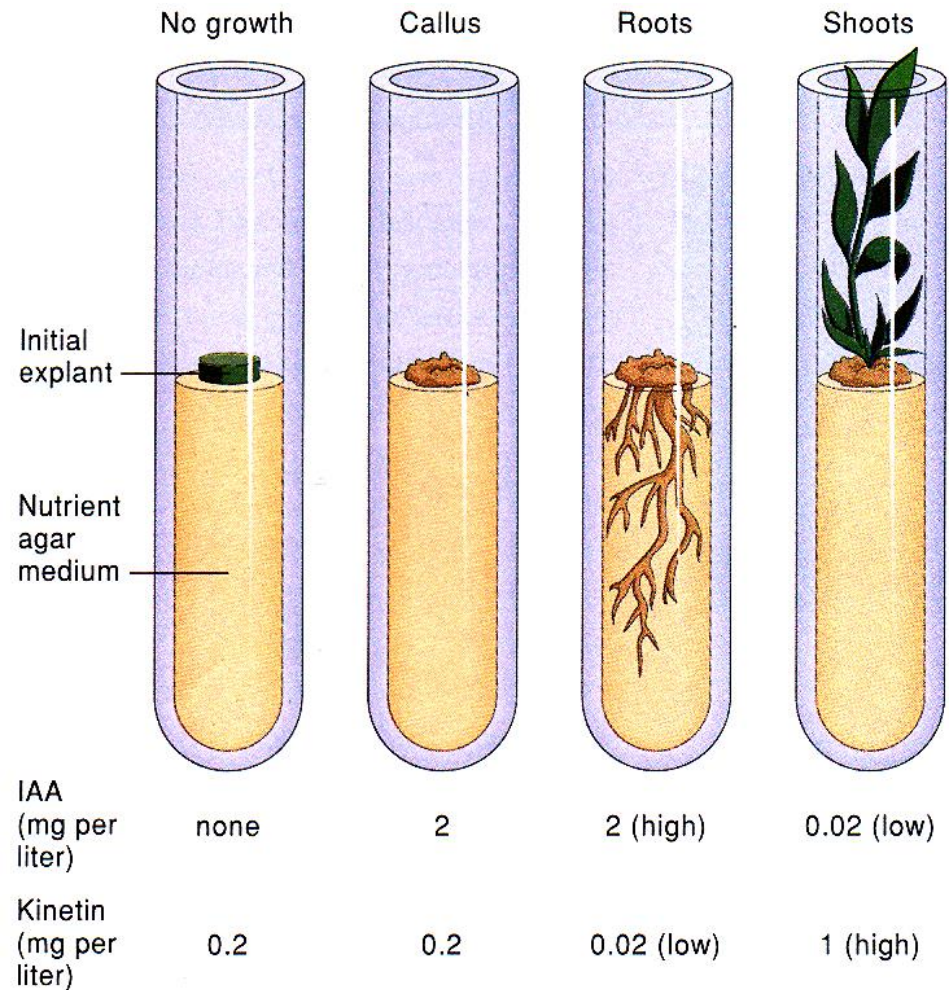
# 细胞分裂素的生理效应：

## 1、促进细胞分裂

- 细胞分裂素的主要生理功能就是促进细胞的分裂
- 生长素、赤霉素和细胞分裂素促进细胞分裂的比较：
  - ◆ 生长素只促进核的分裂 (因促进了DNA的合成)，而与细胞质的分裂无关
  - ◆ 细胞分裂素主要对胞质分裂起作用，因此其促进细胞分裂的效应只有在生长素存在的前提下才能表现出来
  - ◆ 赤霉素主要是缩短了细胞周期中的G1期(DNA合成准备期)和S期 (DNA合成期)，从而加速了细胞的分裂

## 2、促进芽的分化

- ◆ 当培养基中CTK（细胞分裂素） / IAA的比值高时，愈伤组织形成芽
- ◆ CTK/IAA 的比值低时，愈伤组织形成根
- ◆ 二者的浓度相当，则愈伤组织保持生长而不分化
- ◆ 通过调整二者的比值，可诱导愈伤组织形成完整的植株



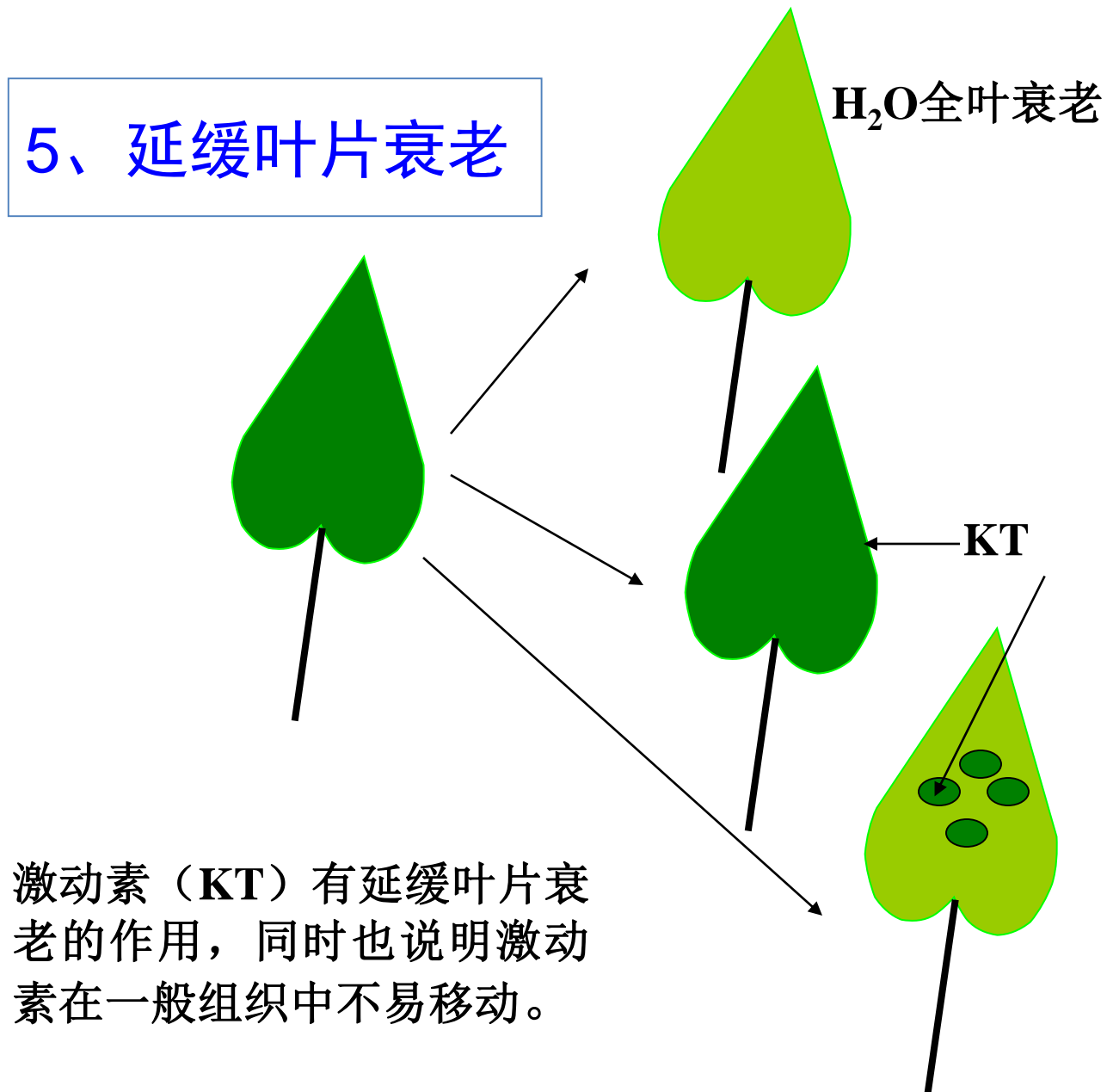
### 3、促进细胞扩大

细胞分裂素可促进一些双子叶植物如菜豆、萝卜的子叶扩大，这种扩大主要是因为促进了细胞的横向增大。

### 4、促进侧芽发育，消除顶端优势

CTK能解除由生长素所引起的顶端优势，促进侧芽生长发育。如豌豆苗第一真叶叶腋内的侧芽，一般处于潜伏状态，但若以激动素溶液滴加于叶腋部位，腋芽则可生长发育。

## 5、延缓叶片衰老



## 6、打破种子休眠

需光种子，如莴苣和烟草等在黑暗中不能萌发，用细胞分裂素则可代替光照打破这类种子的休眠，促进其萌发。



## 第 4 节 脱落酸 (ABA)

### 成份

脱落酸是在研究棉桃脱落和槭树芽休眠过程中发现的。ABA是以异戊二烯为基本单位的倍半萜羧酸（15碳）

### 分布

高等植物各器官和组织中都有脱落酸，其中以将要脱落或进入休眠的器官和组织中较多，在逆境条件下ABA含量会迅速增多

### 运输

脱落酸运输不具有极性。在菜豆叶柄切段中， $^{14}\text{C}$ -脱落酸向基运输的速度是向顶运输速度的2~3倍

# 脱落酸的生理效应：

## 促进作用

促进叶、花、  
果脱落

促进气孔关闭，  
侧芽、块茎、种  
子休眠

促进叶片衰老，  
光合产物运向发  
育着的种子

促进果实产生乙烯，  
果实成熟

## 抑制作用

抑制种子发芽

抑制IAA运输

抑制植株生长



# 第 5 节 乙 烯

## 成份

乙烯是随着气相色谱技术的发展而确定为植物激素的。乙烯（ $C_2H_4$ ）是最简单的烯烃

## 分布

植物的所有部位都能产生乙烯。幼苗茎顶端是重要的乙烯产生部位。根系相对少一些。叶片中缓慢增高，直到叶片衰老和脱落

## 运输

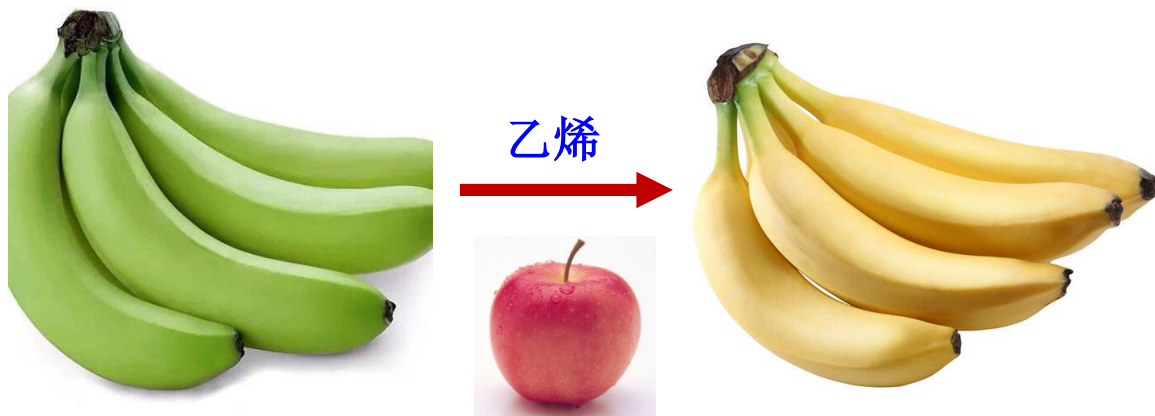
一般情况下，乙烯就在合成部位起作用。乙烯的前体ACC(1-氨基环丙烷-1-羧酸)可溶于水溶液，推测ACC可能是乙烯在植物体内远距离运输的形式

# 乙烯的生理效应

## 1、促进成熟

催熟是乙烯最主要和最显著的效应，因此也称之为催熟激素。

乙烯对果实成熟、棉铃开裂、水稻的灌浆与成熟都有显著效果

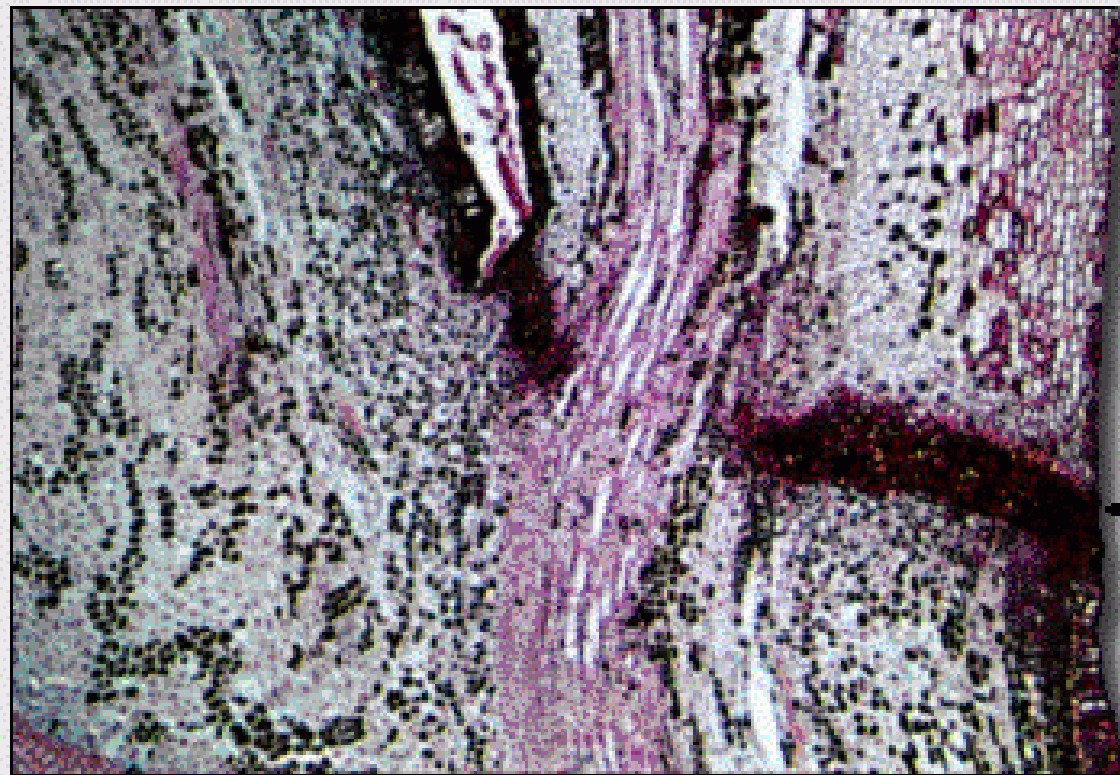


## 2、诱导脱落

促进叶片、  
果实脱落



*Figure 11.5* Effect of ethylene on holly twigs. Two similar twigs were placed under glass jars for a week; at the same time, a ripe apple was placed under the jar on the right. Ethylene produced by the apple caused abscission of the leaves.



abscission zone  
at base of leaf  
where it joins  
the stem



### 3、促进开花和雌花分化

乙烯可促进菠萝和其它一些植物开花，还可改变花的性别，促进黄瓜雌花分化，并使雌、雄异花同株的雌花着生节位下降。乙烯在这方面的效应与IAA相似，而与GA相反，现在知道IAA增加雌花分化就是由于IAA诱导产生乙烯的结果



# 激素间的相互作用

## 协同

一类激素的存在可以增强另一类激素的生理效应，如生长素和赤霉素对茎切段伸长生长的影响

## 拮抗

一类激素的作用可抵消另一类激素的作用，如赤霉素促进种子发芽的作用可被脱落酸抑制；生长素与细胞分裂素对植物顶端优势有相反作用

## 反馈

一类激素影响到另一类激素的水平后，又反过来影响原激素的作用，如生长素促进乙烯形成，而乙烯产生到一定量后，反而抑制生长素的合成与运输

## 连锁

几类植物激素在植物生长发育过程中相继起着特定的作用，共同调节着植物性状的表现，如种子萌发过程中赤霉素、生长素、细胞分裂素相继促进作用



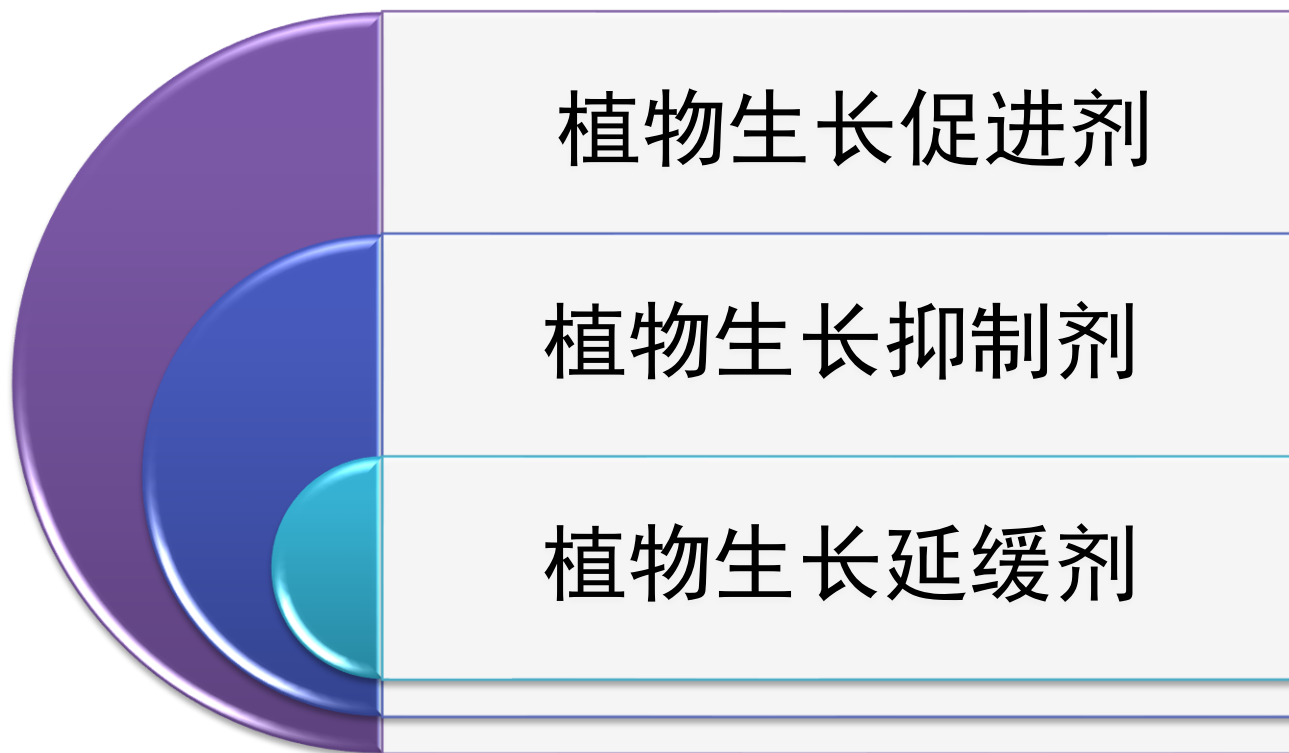
# 植物激素的化学本质、合成部位与生理效应

植物激素	化学本质	主要合成部位	运输	主要生理效应
生长素	吲哚乙酸，还有吲哚乙醛、吲哚乙醇等	叶原基、幼叶、发育中的种子	极性运输，从形态学上端向形态学下端运输，通过薄壁细胞进行。非极性运输，通过韧皮部进行。	促进植物生长 促进细胞分裂和分化 顶端优势 促进形成层活动和维管组织分化 抑制叶和果实脱落 刺激乙烯产生 刺激果实发育 调控向性生长 诱导插条产生不定根
细胞分裂素	腺嘌呤的衍生物，最普遍的是玉米素，还有玉米素核苷、二氢玉米素等	主要在根尖	通过木质部、韧皮部、薄壁细胞从根向地上部分运输，无极性	促进细胞分裂和扩大 延缓叶片衰老 促进侧芽生长，抵消顶端优势 组织培养中诱导芽的分化

赤霉素	双萜类化合物, 最常见的是赤霉酸 (GA3)	发育中的种子, 正在生长的苗端和幼根	无极性, 由筛管下运, 通过导管上运	促进植物生长 促进 $\alpha$ -淀粉酶等水解酶形成 打破休眠, 促进萌发 促进长日植物和二年生植物开花
脱落酸	含15个碳原子的倍半萜化合物	成熟叶片中合成较多, 种子内也可合成	无极性	促进叶片衰老和脱落 促进休眠 促进气孔关闭 提高抗逆性 促进光合产物自叶向种子或根运输
乙烯	不饱和碳氢化合物 $C_2H_4$	各器官均可产生, 正在成熟的果实、萌发的种子、衰老组织及伸展的芽和叶片中含量高	ACC、气态扩散	促进果实成熟 促进器官衰老和脱落 抑制茎的伸长 促进横向生长 促进某些植物开花

# 第 6 节 植物生长调节剂

---



# 植物生长促进剂：

## ➤ 生长素类

IAA（吲哚乙酸）：组织培养，诱导愈伤组织和根

IBA（吲哚丁酸）：插条生根

NAA（萘乙酸）：插条生根、诱导开花、促进早熟

2, 4-D(2, 4-二氯苯氧乙酸): 组织培养、诱导无籽果实

## ➤ 赤霉素类

GA<sub>3</sub>（来自赤霉菌培养液）：农业生产

## ➤ 细胞分裂素类

6-BA（6-苄基嘌呤）：

组织培养；促进果实生长

KT（6-糠基氨基嘌呤，激动素）：

组织培养，促进细胞分裂和调节细胞分化；  
也可用于果蔬保鲜

## ➤ 乙烯类

乙烯利（2-氯乙基膦酸）：

液体，进入细胞后被分解，释放乙烯气体；  
促进菠萝开花、橡胶树分泌乳胶

# 植物生长抑制剂：

➤ TIBA（三碘苯甲酸）：  
阻碍生长素运输，可使  
植株变矮，分枝增加，  
提高结果率



➤ MH（顺丁烯二酰肼，  
马来酰肼）：与生长素  
的作用相反，抑制生长





# 植物生长延缓剂：抗赤霉素

- CCC（氯化氯代胆碱，矮壮素）：常用于小麦
- Pix（二甲基哌啶鎓氯化物，缩节安）：常用于棉花
- PP333（氯丁唑，多效唑）：常用于果树、花卉、蔬菜等

