

第八章 植物生长物质



目次

- 1 植物生长物质概论
- 2 生长素类
- 3 赤霉素类
- 4 细胞分裂素类
- 5 乙烯
- 6 脱落酸

1 植物生长物质概论

1.1 几个基本概念

生长：植物体积的不可逆增加。通过细胞体积扩大与分裂而实现。

生长伴随重量的增加，但不全是，如种子萌发是一个生长过程，但重量(干重)减轻；死种子吸水膨胀也不叫生长。

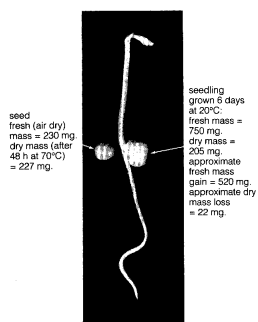
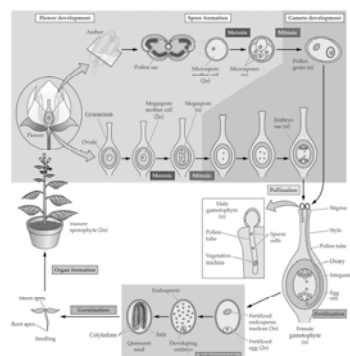


Figure 16-1 Changes in fresh and dry mass of a pea seed as it develops into a seedling in darkness. The fresh mass increases greatly because of water uptake, but the dry mass decreases slightly because of respiration. (Photo by C. W. Ross.)

发育：植物体形态与机能由简单到复杂的变化过程。是通过细胞分裂、生长与分化实现的。

例如，高等植物的一个受精卵（单细胞）通过胚胎发育可转变成一个多细胞的较复杂的胚，而一个幼小的胚当种子萌发后又可发育成一个复杂的具根、茎、叶、花、果实和种子的植物体。



The life cycle of a flowering plant

分化：细胞形态、结构与功能的特化。如叶肉细胞、筛管细胞、导管细胞、薄壁细胞等都是由一个受精卵经分裂后分化而成。细胞分化以后就失去分裂能力。形态、结构与功能的变化是以细胞活组织内的生化分化为基础的，植物的分化是一个复杂的过程，目前对分化的机理尚缺乏完善的理论。

植物生长物质：是一些调节植物生长发育的物质，包括植物激素与植物生长调节剂。

植物激素：植物体内一个部位合成并能运到另一个部位、在低浓度时（作用靶位浓度约为 $1\mu\text{M}$ ）对植物生长发育有显著作用的有机物。注意以下几点：

- 既可促进也可抑制；
- 并不是说产生部位没有作用（例如乙烯可在合成之处促进果实成熟）；
- K^+ 、 Ca^{2+} 、人工合成的物质均不是激素；
- 糖、氨基酸、有机酸及其它代谢物虽然对植物生长发育是必需的，但不是激素，它们在胞内的浓度通常为 $1\sim 50\text{mM}$ 。

目前认可的植物激素主要有如下几种：

五类传统激素：

生长素类（4种）

赤霉素类（已发现136种，高等植物中大于79种）

细胞分裂素类（20多种，植物中4种，其余在微生物中）

脱落酸

乙烯

其他新型激素：

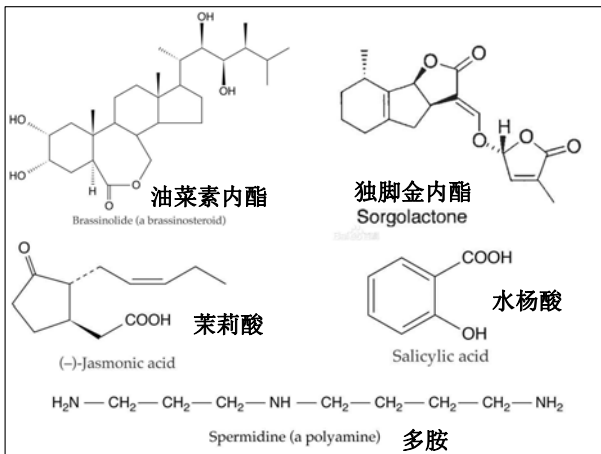
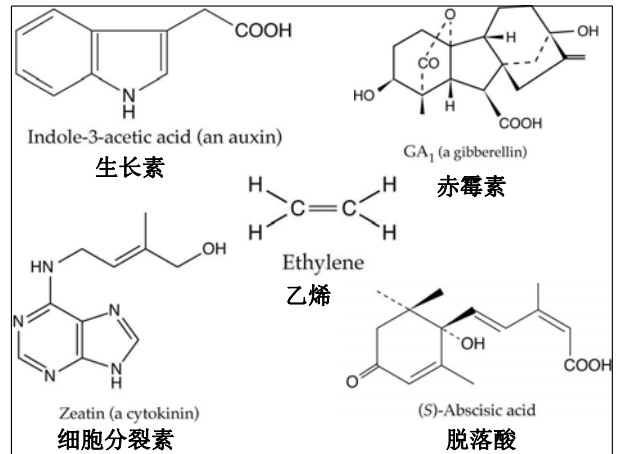
油菜素内酯

茉莉酸

水杨酸

独脚金内酯

多胺、多肽



植物生长调节剂：

人工合成的具有植物激素活性的物质。如2, 4-D, NAA, BA等。

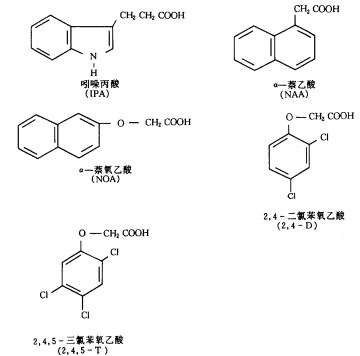
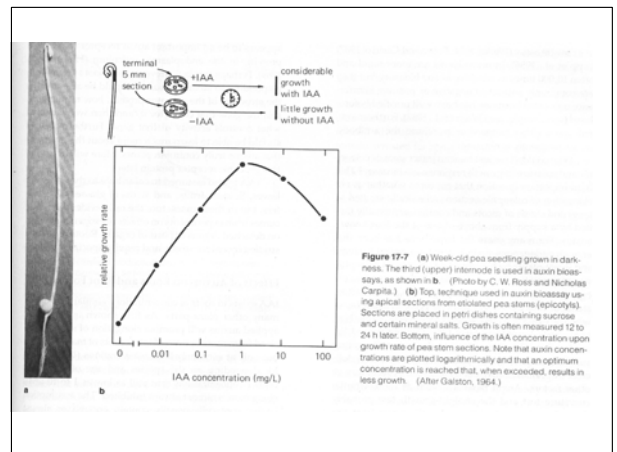


图 8-10 几种人工合成的生长素类化合物

1.2 植物激素分析测定法

●生物试法：利用其生物效应测定相对含量的方法。

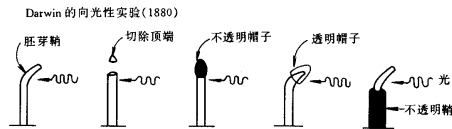
●现代分析法：高效液相色谱法/气相色谱法（HPLC/GS）
酶联免疫检测法（ELISA）



2 生长素类

2.1 发现过程

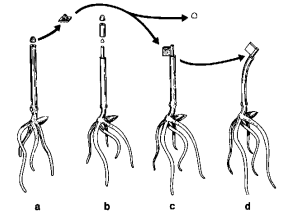
1880年，英国的达尔文父子（Charles Darwin & his son Francis Darwin）以金丝雀薊（yi）草胚芽鞘为材料做了如下向光性试验（图）：



基于以上试验，他们认为：胚芽鞘产生向光弯曲是由于在单侧光照下，产生某种影响，从上部传到下部，造成背光面和向光面生长快慢不同之故。

1928年，荷兰的F. W. Went 在前人的工作基础上用燕麦胚芽鞘做了如下试验：

把燕麦胚芽鞘尖端切下，放在琼脂块上，约1h后，移去鞘尖，将琼脂块放在另一去顶胚芽鞘一侧，置于暗中，胚芽鞘就会向放琼脂块的对侧弯曲（图）。



据此，他认为促进生长的影响可以从鞘尖传到琼脂，再传到去顶芽鞘，确认此影响是一种化学物质导致，Went称之为生长素。并首创了燕麦试法。推动了植物激素的研究。

Figure 17-3 The demonstration by Went of auxin in the *Avena* coleoptile tip. Auxin is indicated by stippling. (a) The tip was removed and placed on a block of gelatin. (b) Another seedling was prepared by removing the tip, waiting a period of time, and removing the tip again because a new "physiological tip" sometimes forms. (c) The leaf inside the coleoptile was pulled out, and the gelatin block containing the auxin was placed against it. (d) Auxin moved into the coleoptile on one side, causing it to bend. (From Salisbury and Parks, 1964.)

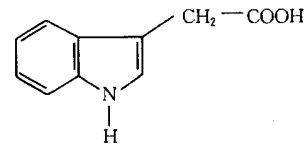
Why a Biologist? Some Reflections

Frits W. Went



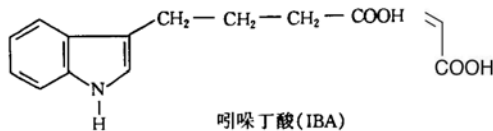
With the discovery of auxin, Frits W. Went's fame was assured. In this essay, he tells how that happened while he was a young student working in his father's laboratory at the University of Utrecht in the Netherlands. After completing the doctoral degree, he spent five years in Java, a Dutch possession, and almost 20 years at the California Institute of Technology, where he continued hormone work and developed interests in desert ecology. He moved in 1958 to St. Louis, Missouri, and then in 1964 to the Desert Biology Laboratory at the University of Nevada, where he continued his desert studies. Professor Went died on May 1, 1990.

由于植物体内激素浓度很低，直到1934年，才由荷兰的F.Kogl等从玉米油、根霉、麦芽等中分离和纯化刺激生长的物质，经鉴定是吲哚乙酸(indoleacetic acid, IAA)，具有吲哚环和一个由乙酸组成的侧链，其分子式为 $C_{10}H_9O_2N$ ，相对分子质量为175.19。这个工作大大推动了植物激素研究向前发展。

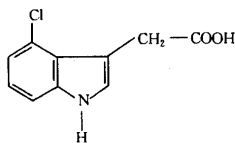


吲哚乙酸(IAA)

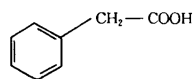
现已证明，植物体中的生长素类物质以吲哚乙酸最普遍，除了IAA以外，植物体内还有其他生长素类物质（图）。



吲哚丁酸(IBA)



4-氯-3-吲哚乙酸
(4-Cl-IAA)



苯乙酸(PAA)

2.2 生长素在植物体内的分布与运输

2.2.1 分布

生长素在高等植物的根、茎、叶、花、果实、种子及胚芽鞘中都有分布，但主要分布于生长旺盛的部分(如胚芽鞘、芽和根尖端的分生组织、形成层、受精后的子房、幼嫩种子等)，而在趋向衰老的组织器官中则甚少。

生长素的含量甚微，一般为10-100ng/g. FW

2.2.2 运输

生长素运输方式

- 极性运输
- 非极性运输

●**极性运输**：是指只能从形态学上端向下端的运输方式，如胚芽鞘、幼茎、幼根的薄壁细胞之间的短距离运输，速度为5-20 mm/h。

图示生长素极性运输

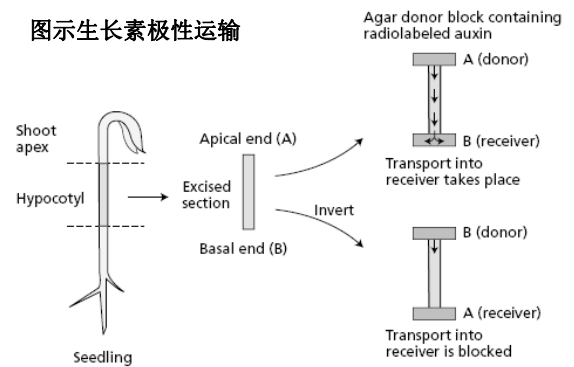
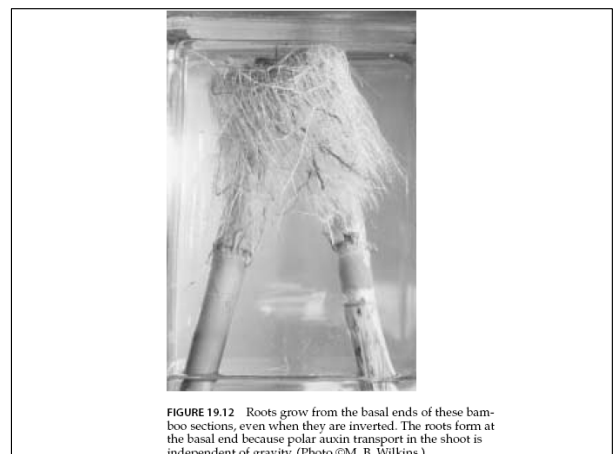


FIGURE 19.11 The standard method for measuring polar auxin transport. The polarity of transport is independent of orientation with respect to gravity.



生长素极性运输是一种耗能的主动运输过程。

原因：▲其运输速度比物理扩散约大10倍；
▲缺氧及呼吸抑制剂能阻碍其极性运输；
▲其可以逆浓度梯度运输；
▲一些抑制剂能抑制其极性运输。如：输入抑制剂苯基氧乙酸（NOA）；输出抑制剂2, 3, 5-三碘苯甲酸（TIBA）和苯基邻氨基苯甲酸（NPA）。

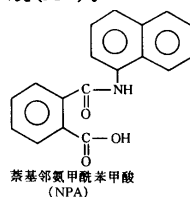
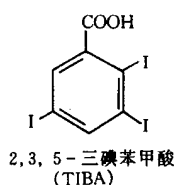
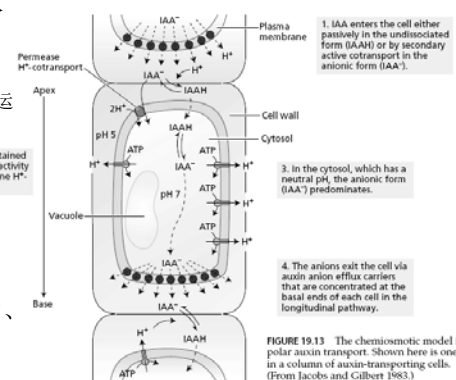


图 两种抑制生长素极性运输的化合物

极性运输机理：化学渗透学说（图）

生长素输入载体有 AUX1蛋白（已克隆）为 H⁺/IAA-共运输载体

生长素输出载体有 PIN蛋白、MDR蛋白、RGP蛋白



极性运输意义：与植物生长发育有密切关系，如顶芽对侧芽的抑制。

● **非极性运输：**与其他同化产物一样，通过韧皮部运输，运输速度约为1~2.4cm/h，运输方向决定于两端有机物浓度差等因素。

横向运输：属于非极性运输，可解释向光性、向地性。

2.3 生长素代谢

2.3.1 合成(第8版, P198, 图8-5)

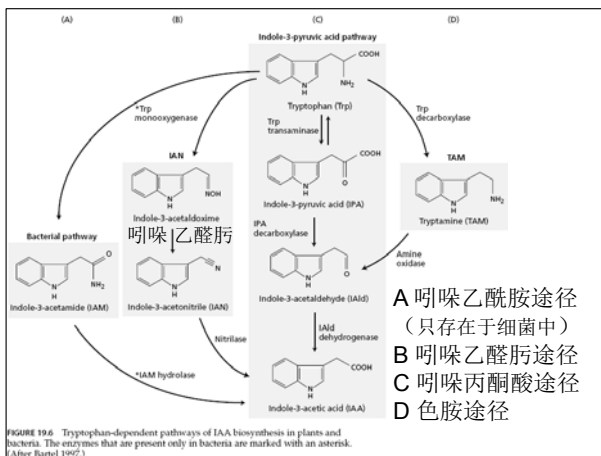
1) 色氨酸依赖型途径

● **色胺途径(前体为Trp, 主要途径)**

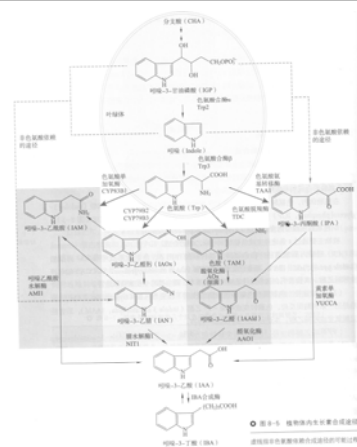
● **吲哚丙酮酸途径(前体为Trp, 存在于没有色胺途径的植物中)**

● **吲哚乙醛脒途径(前体为Trp, 一些十字花科与禾本科植物中很重要)**

● **吲哚乙酰脒途径(只存在于细菌中)**



2) 非色氨酸依赖型途径



2.3.2 钝化：IAA可与糖、AA、肌醇等结合而成钝化型(Conjugate IAA, C-IAA)。

钝化型生长素的可能作用：

- 作为贮藏形式。如在种子中IAA与葡萄糖结合而成吲哚乙酰葡萄糖，萌发时释放出F-IAA。
- 作为运输形式。吲哚乙酸与肌醇形成吲哚乙酰肌醇，比F-IAA更易运输。
- 解毒作用。自由生长素过多时，往往对植物产生毒害。吲哚乙酸和天门冬氨酸结合形成的吲哚乙酰天冬氨酸，具有解毒功能。
- 防止氧化。F-IAA 易被氧化，C-IAA不易被氧化。
- 调节自由生长素含量。根据植物体对自由生长素的需要程度，束缚生长素会与束缚物分离或结合，使植物体内自由生长素呈稳态，调节到一个适合生长的水平。

2.3.3 降解

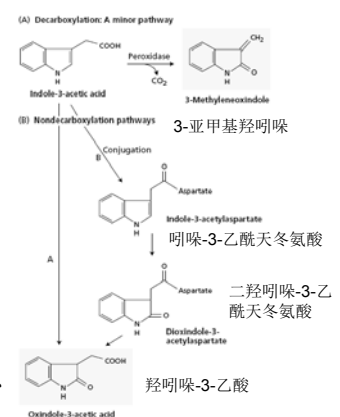
● 酶促降解(P173)

(A) 脱羧降解(吲哚乙酸氧化酶催化，此酶需Mn²⁺和一元酚作为辅因子)

(B) 不脱羧降解

● 光氧化

核黄素、光
离体IAA → 吲哚醛、亚甲基羟吲哚



植物体内的自由型 IAA 水平是通过生物合成、降解、运输、可逆的结合以及利用（信号转导）来调节的，以适应植物生长发育的需要（图 8-7），这个过程称为 IAA 稳态（auxin homeostasis）。

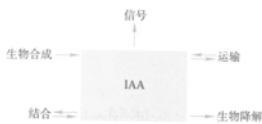


图 8-7 自由型生长素水平调节

2.4 作用机理

2.4.1 生长素受体与信号转导

目前已发现2类生长素受体。一类是生长素结合蛋白 1（ABP1），存在于内质网膜与质膜外侧；另一类是运输抑制剂响应蛋白1（TIR1），存在于细胞核中。

可能的信号转导途径参见（第7版,P205,图8-9）。

目前已经发现了2类生长素受体，分别介导生长素早期反应与晚期反应。

（1）生长素结合蛋白1（auxin-binding protein 1, ABP1）这类受体是位于内质网和质膜外侧，相对分子质量为 2.2×10^4 的糖蛋白。无论单子叶植物或双子叶植物都有ABP1同系物。ABP1与生长素结合后，会引起蛋白质构象的改变，从而引起质膜上离子通道的变化，引起早期的生长素反应（图8-9A），例如，用NAA处理烟草叶肉原生质体，在短短1-2 min就导致质膜超极化（hyperpolarization）；如果事先加入ABP1抗体，则抑制质膜超极化，这就说明ABP1参与了生长素诱导质膜超极化的生理过程。

（2）运输抑制剂响应1（transport inhibitor response 1, TIR1）蛋白 这类蛋白位于细胞中，具有F盒（F-Box）序列，是负责蛋白质降解的SCF（SKP1/cullin/F-box）蛋白复合体的组分之一。生长素一旦与受体TIR1结合，就会启动SCF降解下游的AUX/IAA转录因子与生长素响应因子（auxin response factors, ARFs）结合而抑制生长素诱导的基因表达。当AUX/IAA被SCF降解后，激活了ARFs，启动一系列生长素反应相关基因的表达，从而使生长素反应顺利进行（图8-9B）。

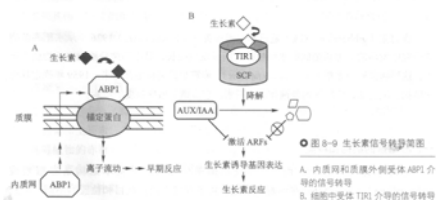
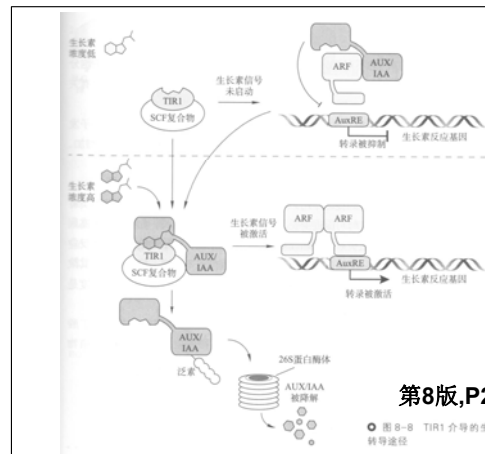


图 8-9 生长素信号转导途径



第8版,P201

图 8-8 TIR1 介导的生长素信号转导途径

2.4.2 酸生长学说

此学说认为：生长素与受体结合后，通过信号转导，增加并活化质子泵ATP酶，促使胞内 H^+ 分泌到胞壁中，导致胞壁PH下降，膨压素（可破坏木葡聚糖与纤维素微纤丝之间结合的氢键）及一些软化细胞壁的酶被激活（如水解果胶质的 β -半乳糖苷酶、水解纤维素的 β -1,4-葡聚糖酶），因此，细胞壁多糖分子间交联点破裂，细胞壁可塑性增加，膨压下降，引起吸水而体积增加。

由于生长素和酸性溶液都可同样促进细胞伸长，故生长素诱导细胞壁酸化并使其可塑性增大而导致细胞伸长的理论，称为酸-生长学说。

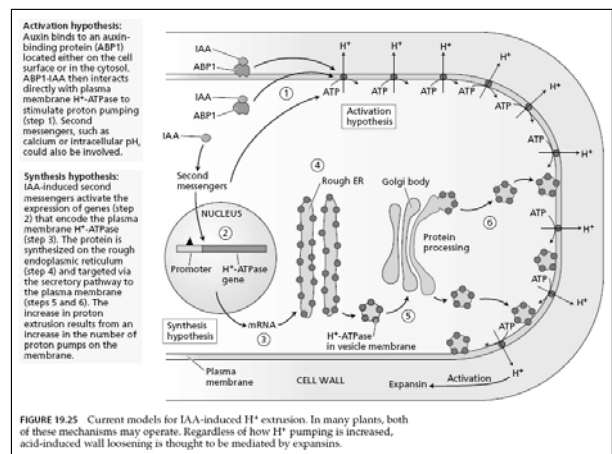


FIGURE 19.25 Current models for IAA-induced H^+ extrusion. In many plants, both of these mechanisms may operate. Regardless of how H^+ pumping is increased, acid-induced wall loosening is thought to be mediated by expansins.

2.4.3 生长素作用方式设想

生长素与受体结合后，通过信号转导，一方面增加与活化质子泵ATP酶，使细胞壁酸化，增加可塑性，膨压下降，细胞吸水，体积增大；另一方面，生长素诱导RNA和蛋白质的合成，为原生质和细胞壁的合成提供酶与原料，保持持久性生长。

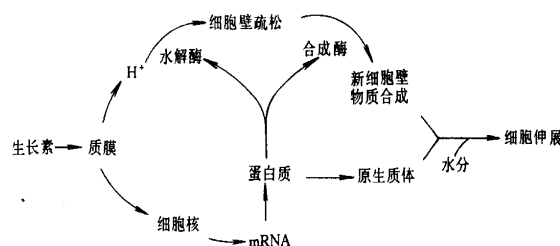


图 8-9 生长素对细胞伸展的影响

2.5 生长素的生理效应

- 生长素的生理效应很广泛：除促进细胞伸长之外，对细胞分裂与分化，营养器官和生殖器官的生长、成熟和衰老均有影响。

- 促进：顶芽生长（顶端优势）、向光性生长、茎伸长、不定根产生、雌花增加、单性结实、偏上性生长、乙烯产生、叶片脱落、形成层活性、伤口愈合，种子发芽、根瘤形成、种子和果实生长、座果等。

- 抑制：抑制花朵脱落、侧枝生长、块根形成、叶片衰老。

生长素对细胞伸长的促进作用，与生长素浓度、细胞年龄和植物器官种类有关。

一般生长素在低浓度时促进生长，浓度较高则会抑制生长，如果浓度更高则会使植物受伤。

细胞年龄不同对生长素的敏感程度不同。一般来说，幼嫩细胞对生长素反应很敏感，老细胞较迟钝。

不同器官对生长素的反应敏感程度也不一样，根最敏感，其最适浓度是 10^{-10} M左右；茎最不敏感，最适浓度是 10^{-4} M左右；芽居中，最适浓度是 10^{-8} M左右。

2.6 合成生长素类及其应用

人工合成的生长素类成本低，且不易被吲哚乙酸氧化酶氧化，效果稳定，故广泛应用于农业、林业、园艺。举例如下：

(1) 促进插枝生根 用吲哚丁酸、萘乙酸、萘乙酰胺等药剂处理植物插条，生根多而快，可以应用在一些不易扦插繁殖的树木上，如松、柏、杨、茶等。

(2) 促进结实 10 ppm 2, 4-D 溶液喷洒番茄花簇，能使子房不受精就膨大成无子果实，这不仅提高产量而且提早结实。草莓、西瓜、茄子也可以这样处理，收到相同效果。

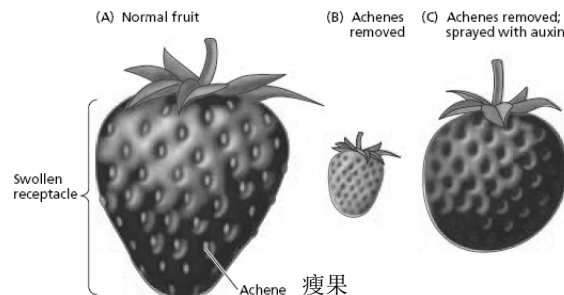


FIGURE 19.39 (A) The strawberry "fruit" is actually a swollen receptacle whose growth is regulated by auxin produced by the "seeds," which are actually achenes—the true fruits. (B) When the achenes are removed, the receptacle fails to develop normally. (C) Spraying the achene-less receptacle with IAA restores normal growth and development. (After A. Galston 1994.)

(3)防止器官脱落 低浓度生长素(10—50ppm萘乙酸)可以延迟离层细胞进一步的成熟与衰退,防止因营养失调或其它原因而引起的花、果不正常脱落现象。如番茄的早期落花现象,苹果的采前落果,棉花的蕾铃脱落。

(4)疏花疏果 同样浓度的生长素,也可用做化学疏花疏果剂。比如雪花梨在盛花期喷40ppm萘乙酸钠,有效地疏除花朵,节省大量劳力,并可以纠正大小年现象,平衡年产量。

(5)抑制发芽 窖藏的马铃薯容易抽条造成损失。把1%萘乙酸甲酯的粘土粉剂均匀地撒布在块茎上,随后放回密闭的窖里,萘乙酸甲酯有挥发性,可以化为气体进入芽内,即使药剂不直接与芽接触,也可有效。

(6)杀除杂草 高浓度2,4—D(1000ppm)、二甲四氯等溶液对作物与杂草有区别毒害的作用,在禾本科作物田间应用,双子叶杂草被杀死而对作物无害,这类选择性除草剂曾被广泛地用在禾谷类大田生产中。如果2,4—D与其它除草剂混用,就可达到消灭全部杂草的目的。不过近年来由于这类除草剂造成对环境污染以及它们在土壤中残留时间久,会影响后茬作物的生长,因此,已逐渐被其它除草剂所代替。

3 赤霉素类

3.1 赤霉素的发现

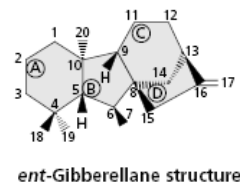
赤霉素(gibberellin)是1926年由日本科学家黑泽英一(Kurosawa E)从水稻恶苗病的研究中发现的。

患恶苗病的水稻植株发生徒长黄化,产量下降,他发现是由病菌分泌出来的物质引起的。这种病菌称为赤霉菌(*Gibberella fujikuroi*),赤霉素的名称由此而来。1938年日本人薮田贞次郎(Yabuta T.)等从水稻赤霉菌中分离出赤霉素结晶,但这项研究在第二次世界大战爆发后即被迫停顿。1950s中期确定其化学结构。现已知植物体内普遍存在赤霉素。

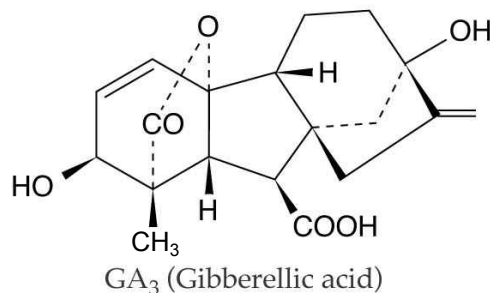
3.2 赤霉素的结构

赤霉素是一种双萜,由4个异戊二烯单位组成。其基本结构是赤霉素烷,由4个环组成。在赤霉素烷上,由于双键、羟基数目和位置的不同,内酯的有无,形成不同种类的赤霉素(至今,报道的赤霉素有136种,但只有少数种类具有生物活性,其中GA₄活性最强)。

All gibberellins are based on the *ent*-gibberellane skeleton:



各类赤霉素都含有羧酸,所以赤霉素呈酸性。最常用的赤霉素是赤霉酸(GA₃),其结构如下:



3.3 赤霉素的分布和运输

赤霉素广泛分布于被子植物、裸子植物、蕨类植物、褐藻、绿藻、真菌和细菌中。

赤霉素和生长素一样,较多存在于植株生长旺盛的部分,如茎端、嫩叶、根尖、果实和种子。含量一般是1~1 000 ng/g鲜重。果实和种子(尤其是未成熟种子)的赤霉素含量比营养器官的高两个数量级。

赤霉素在植物体内的运输没有极性。根尖合成的赤霉素沿导管向上运输,而嫩叶产生的赤霉素则沿筛管向下运输。至于运输速度,不同植物差异很大,如矮生豌豆是5 cm/h,豌豆是2.1mm/h,马铃薯是0.42 mm/h。

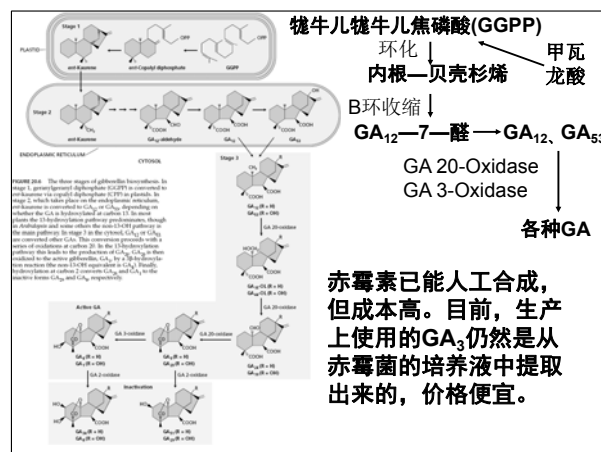
3.4 赤霉素的生物合成与降解

3.4.1 合成(P208)

赤霉素在高等植物中生物合成的位置至少有3处：发育着的果实(或种子)，伸长生长中的茎顶端和根部。

赤霉素在细胞中的合成部位是质体、内质网和胞质等处。

详细过程如下：



3.4.2 降解

GA合成后在体内降解很慢，但它们很容易转变成结合态。可与糖结合成酯，或与乙酸结合成赤霉素乙酰乙酯，还可与蛋白质结合。

结合态赤霉素无生理活性。要通过酸水解或蛋白酶分解才能释放出自由赤霉素。C-GA与F-GA可自由转换，如：种子形成时，一部分F-GA转变成C-GA，而种子萌发时，则C-GA转变成F-GA。

3.5 赤霉素的作用机理

3.5.1 增强细胞壁的可塑性，促进茎叶伸长



CK 5 μg GA₃

处理后 7 d

GA促进生长的机理与IAA不同：GA的停滞期为45min，IAA为10~15min，此外，胞壁不酸化。

有人认为赤霉素促进茎伸长与增强细胞壁的可塑性有关，但有不同的解释。

有人认为赤霉素可消除细胞壁中的Ca²⁺，从而促进细胞伸长。

细胞壁里有Ca²⁺，它能与细胞壁交叉点的阴离子结合在一起(主要是果胶酸钙)，降低细胞壁的可塑性。赤霉素能使细胞壁里的Ca²⁺移开并进入胞质溶胶中，细胞壁里的Ca²⁺水平就下降，细胞壁的伸展性加大，生长加快。

用CaCl₂处理莴苣下胚轴，生长变慢；当加入GA₃(50 μmol)后，生长迅速增快(图8—14)。

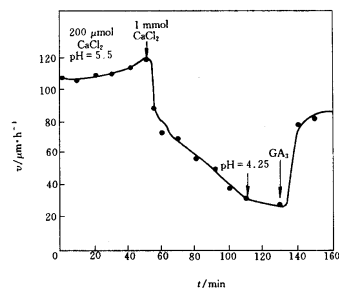


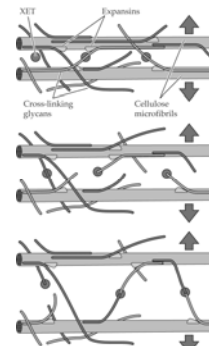
图 8-14 CaCl₂ 和 GA₃ 对莴苣下胚轴生长速率的影响

也有人认为赤霉素能提高木葡聚糖内转糖基酶(XET)活性，所以促进细胞伸长。

木葡聚糖是初生壁的主要组分之一。XET可把木葡聚糖切开，然后重新形成另一个木葡聚糖分子，再排列为木葡聚—纤维素网。

试验证明，如以GA处理矮生豌豆品种，则可提高XET活性和增加株高；若用生长素处理，则无效。

在诱发细胞伸长的同时，赤霉素也加强细胞壁聚合物的合成。例如，用GA₃处理燕麦节间片段，保温1h后，¹⁴C—葡萄糖掺入细胞壁增多。



3.5.2 促进RNA和蛋白质合成

实验证明，以GA₃处理大麦糊粉层1 h内，α-淀粉酶的mRNA就出现，随着时间延长，数量增多。说明GA₃能诱导α-淀粉酶合成（图8-15）。

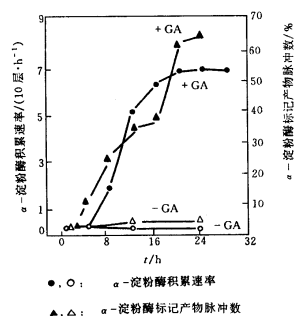


图 8-15 GA₃ 对大麦糊粉层内 α-淀粉酶合成的影响

3.5.3 GA 的信号转导简图（第七版，P209,图 8-11）

四、赤霉素的信号转导途径

GA 种类繁多，对植物生长发育有重要调控作用。目前，对 GA 诱发糊粉层产生 α-淀粉酶、GA 促进茎伸长等反应的信号转导途径已有深入的了解。

通过分析研究水稻矮化突变体获得了第一个 GA 受体，叫做 GID1 (gibberellin insensitive dwarf 1) 蛋白。它定位于细胞核中，GA 一旦与 GID1 结合，就会启动 GID1 与蛋白降解复合体 SCF 的相互作用而活化 SCF，后者降解信号转导途径中的关键靶点 DELLA 蛋白，使 GA 能够完成促进茎伸长的反应（图 8-11）。

DELLA 蛋白是一类 N 端含有 17 个氨基酸基序，其中前 5 个的缩写为 DELLA 的蛋白质，被认为是转录因子。不同植物中 DELLA 蛋白的 C 端非常保守，但 N 端却是多样性的，这可能与它们的生物学效应有关。DELLA 蛋白位于细胞核，有阻碍植物生长发育的作用。当 DELLA 蛋白上的 GA 信号感知区接收到 GA 信号后，阻碍作用就被解除，植株正常生长发育。

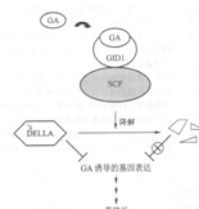
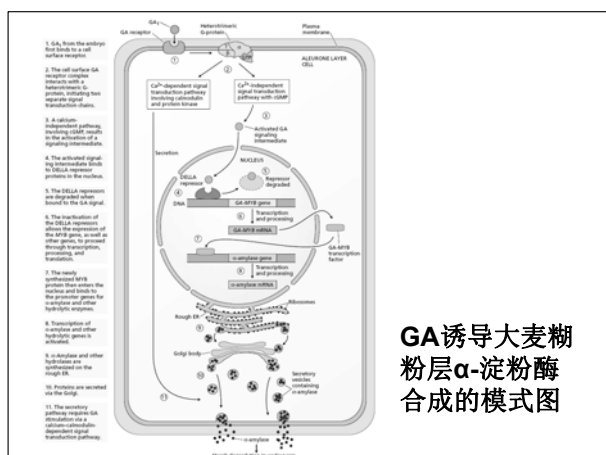


图 8-11 GA 信号转导简图



GA 诱导大麦糊粉层 α-淀粉酶合成的模式图

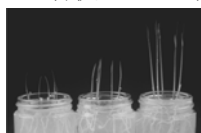
3.6 赤霉素的生理作用和应用

3.6.1 赤霉素的生理作用可归纳如下：

- 促进作用：促进茎延长，叶片扩大，种子发芽，两性花的雄花形成，单性结实，某些植物开花，细胞分裂，抽苔，胚轴弯钩变直，果实生长，某些植物座果等。
- 抑制作用：抑制成熟、侧芽休眠、衰老、块茎形成。

3.6.2 赤霉素在生产上的应用

●促进营养生长 赤霉素对根的伸长无促进作用，但显著促进茎、叶生长。



CK GA₃ GA₃



水稻不育系的包穗现象



隆平高科绥宁制种基地

杂交稻制种时，不育系往往包穗，影响结实率，可在主穗“破口”到见穗时喷施赤霉素，减少包穗程度，提高制种产量。该措施现已在全国推广。

超级稻组合 Y 优 1 号直播制种测产现场（2010-09-19）

●促进麦芽糖化 在啤酒制造业中，赤霉素处理萌动而未发芽的大麦种子，促进 α-淀粉酶的形成，加速糖化过程，可以节约大麦种子（不需发芽）并简化工艺流程，许多国家都已采用。

●防止脱落 用赤霉素处理花、果，可阻止花柄和果柄离层的形成，防止花、果脱落，提高座果率。

●打破休眠 赤霉素能有效地打破种子和其它器官的休眠，促进发芽。如赤霉素溶液可打破马铃薯块茎的休眠。方法是将马铃薯切块浸泡在 1mg/L 赤霉素溶液 5—6min，或将整个马铃薯种薯放在 5mg/L 赤霉素溶液中浸泡 30min，取出晾干后即可播种。

●单性结实

赤霉素和生长素一样，可以使未受精的子房膨大，发育成无子果实。

在梨、杏、草莓、葡萄、番茄以及辣椒上已得到证实。



FIGURE 20.4 Gibberellin induces growth in Thompson's seedless grapes. The bunch on the left is an untreated control. The bunch on the right was sprayed with gibberellin during fruit development. (© Sylvan Wittwer/Visuals Unlimited.)

●代替低温诱导二年生植物抽苔开花



对照 17°C GA₃ 17°C 春化处理

图示GA₃诱导胡萝卜开花

●细胞分裂与分化 赤霉素不但促进细胞伸长，也可以促进细胞的分裂和分化。

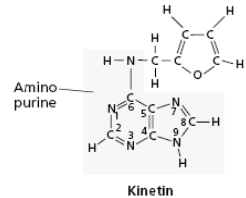
在组织培养中证明，赤霉素对形成层分化出韧皮部与木质部都有一定作用。但赤霉素对不定根的形成起抑制作用，这与生长素有所不同。

4 细胞分裂素类

4.1 细胞分裂素的发现

1955年F.Skoog等培养烟草髓部组织时，偶然在培养基中加入放置很久的鲑鱼精子DNA，髓部细胞分裂加快；如加入新鲜DNA，则完全无效。可是当把新鲜DNA与培养基一起高压灭菌后，又能促进细胞分裂。

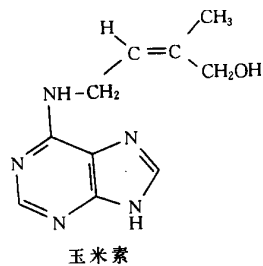
后来终于从高压灭菌过的DNA中分离出一种纯结晶物质，这种物质能促进细胞分裂，命名为激动素，即6—呋喃氨基嘌呤。



但迄今，并未在植物中发现激动素的存在。

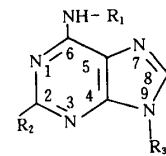
1963年首次从未成熟玉米种子中分离出了天然的细胞分裂素，命名为玉米素，1964年确定其化学结构（图）。

现在已从许多高等植物中找到了十几种细胞分裂素。



4.2 细胞分裂素的种类和化学结构

细胞分裂素是腺嘌呤的衍生物，当第6位氨基、第2位碳原子和第9位氮原子上的氢原子被取代时，则形成各种不同的细胞分裂素。细胞分裂素可分为天然的和人工合成的两大类。



细胞分裂素通式

4.2.1 天然的细胞分裂素

天然的CTK又可分为游离的CTK和在tRNA中的CTK。

●**游离的CTK** 如玉米素、玉米素核苷、二氢玉米素、乙戊烯基腺嘌呤等共20多种(图8-12, P212)。

●**在tRNA中的CTK** CTK本身就是tRNA的组成部分。植物tRNA中的CTK主要是乙戊烯基腺苷、玉米素核苷、甲硫基乙戊烯基腺苷、甲硫基玉米素核苷。

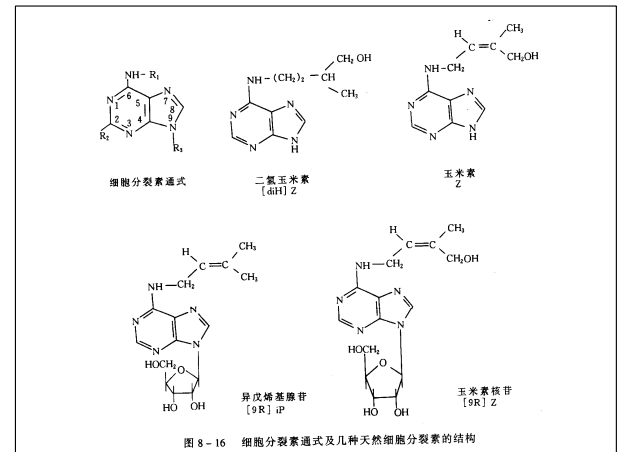


图 8-16 细胞分裂素通式及几种天然细胞分裂素的结构

4.2 人工合成的细胞分裂素

有激动素、6-苄基腺嘌呤(6-BA)、四氢吡喃苄基腺嘌呤等(图)。

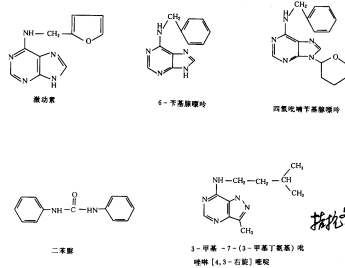


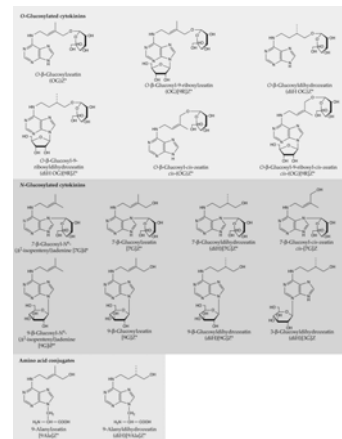
图 8-17 几种人工合成的细胞分裂素和细胞分裂素拮抗剂

都能促进细胞分裂。

CTK也有游离型与结合型两种形式。

游离型CTK主要有玉米素、玉米素核苷、二氢玉米素、乙戊烯基腺苷等，具生理活性；

结合型CTK是CTK与其他有机物形成的结合体(图)。



4.3 细胞分裂素的分布、合成部位、合成途径及运输

4.3.1 分布

细胞分裂素分布于高等植物、藻类、真菌和细菌中。

高等植物的细胞分裂素主要存在于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。

一般来说，细胞分裂素的含量为1~1000ng/g干重。60公斤未成熟玉米种子中只有0.7毫克玉米素。玉米素和玉米素核苷为最常见的细胞分裂素。

4.3.2 合成部位

细胞分裂素主要在根尖合成。证据如下：

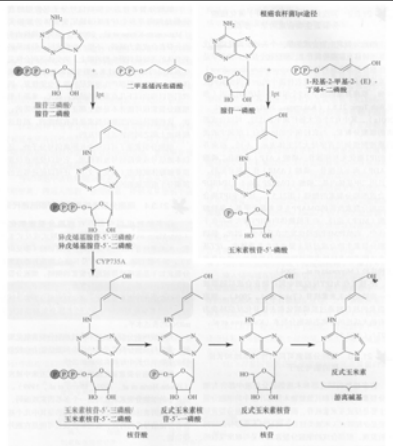
(1)许多植物如水稻、棉花、番茄等的伤流液中有CTK，且地上部分切去4天后，伤流液中CTK浓度不下降，说明根中合成CTK并通过木质部向上运输；

(2)测定豌豆根各切段的CTK含量，离根顶端越近，含量越高。离根顶端0~1毫米切段的含量比1~5毫米的切段高40倍，而离根顶端5毫米以上的切段中，没有CTK活性；

(3)无菌培养水稻根尖，根可向培养基中分泌细胞分裂素。

上述实验结果及其它的实验都说明根尖是细胞分裂素合成的主要场所。近年来组织培养证明茎端也是合成细胞分裂素的场所。

4.3.3 合成途径(图)

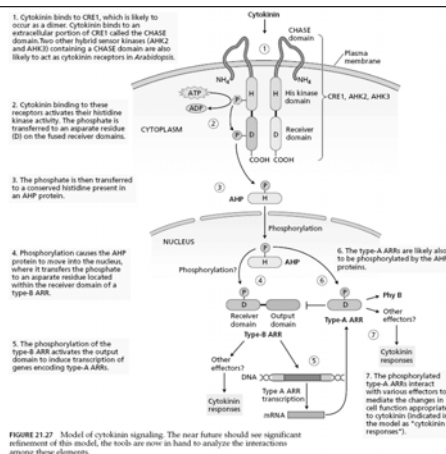


4.3.4 运输

非极性运输。根部合成的CTK通过木质部运输到地上部分，而少数在叶片中合成的CTK也可能从韧皮部运走。

4.4 细胞分裂素的作用机理

受体及信号转导(P214)



4.5 细胞分裂素的生理作用

●**促进作用** 促进细胞分裂，地上部分化，侧芽生长，叶片扩大，气孔张开，偏上性生长，伤口愈合，种子发芽，形成层活动，根瘤形成，果实生长，某些植物座果等。

●**抑制作用** 抑制顶端优势、不定根形成和侧根形成，延缓叶片衰老等。

重要生理作用

●促进细胞分裂



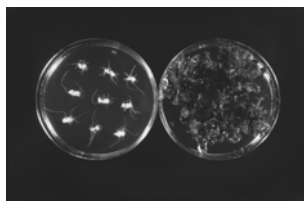
FIGURE 21.1 Tumor that formed on a tomato stem infected with the crown gall bacterium, *Agrobacterium tumefaciens* (土壤农杆菌). One month before this photo was taken the stem was wounded and inoculated (接种) with a virulent strain of the crown gall bacterium.

● 促进细胞扩大

细胞分裂素的主要作用是促进细胞分裂,但也可使细胞体积扩大。

试验证明, 细胞分裂素处理可使萝卜子叶生长快, 叶面积比对照大一倍。细胞分裂素能增加细胞壁的可塑性, 细胞壁松弛, 使得细胞吸水扩大。

●**诱导芽的分化：**Skoog和崔徵在烟草茎髓愈伤组织的培养中证明，愈伤组织是产生根或产生芽，取决于生长素和激动素浓度的比值。
当激动素/生长素比值低时，诱导根分化；
两者比值约为1时，愈伤组织只生长而不分化；
两者比值较高时，则诱导芽的形成。



IBA 0.5µg/ml IBA, 0.5µg/ml Zeatin, 2.0 µg/ml

从这里可以看出，诱导形成根还是芽是受IAA和激动素不同浓度比值控制的，而在芽的分化中，激动素则起着重要的作用。

●延缓叶片衰老

离体叶子会逐渐衰老，叶片变黄。CTK可以显著延长保绿时间，推迟离体叶片衰老。



实验表明，将一个拟南芥衰老特异的半胱氨酸蛋白酶启动子和*ipt*基因(编码异戊烯基转移酶)的嵌合基因导入烟草植株，转基因植株在衰老之前，其CTK水平与野生型一样高，植株表现正常。随着叶龄的增大半胱氨酸蛋白酶的启动子活化，与之相连的*ipt*基因表达，叶片CTK水平上升，延缓了衰老。说明CTK是叶片衰老的天然调节物。

Transgenic tobacco expressing the *ipt* gene

在应用方面，细胞分裂素可以延长蔬菜(如芹菜、甘蓝)的贮藏时间。细胞分裂素有防止果树生理落果的作用。用6-BA水溶液处理柑橘幼果，可以显著地防止第一次生理落果。

细胞分裂素的价格高，生产上大量应用仍有困难。

●**解除顶端优势，促进侧芽分化：**将CTK涂于侧芽，可解除顶端优势，促进侧芽分化。

5 乙烯

5.1 发现

早在19世纪，人们就知道某些气体能影响植物的生长发育(如古代中国人发现烧香促进贡果成熟，古代埃及人发现烧稻草等可促进附近果实成熟，街道煤气灯附近树叶更多)。1901年，俄国植物生理学家D. N. Neljubov首先证实照明气中的乙烯会引起黑暗中生长的豌豆幼苗产生“三重反应”，认为乙烯是生长调节剂。以后许多工作也说明煤气、煤油炉气体和各种烟雾都有调节植物生长的效果，它们都含有乙烯。英国R.Gane(1934)证明乙烯是植物的天然产物，提出乙烯是成熟激素的概念。美国W. Crocker等(1935)认为乙烯是一种果实催熟激素，同时也有调节营养器官生长的作用。后来，随着气相色谱技术的发展，大大推动了乙烯的研究。许多试验证实，乙烯具有植物激素应有的一切特性。Burg(1965)提出，乙烯是一种植物激素，以后得到公认。

5.2 乙烯的分布

乙烯(ethylene)是简单的不饱和碳氢化合物，分子式为 C_2H_4 ，结构式为 $H_2C=CH_2$ ，相对分子量为28.05。在生理环境的温度和压力下，是一种气体，比空气轻。

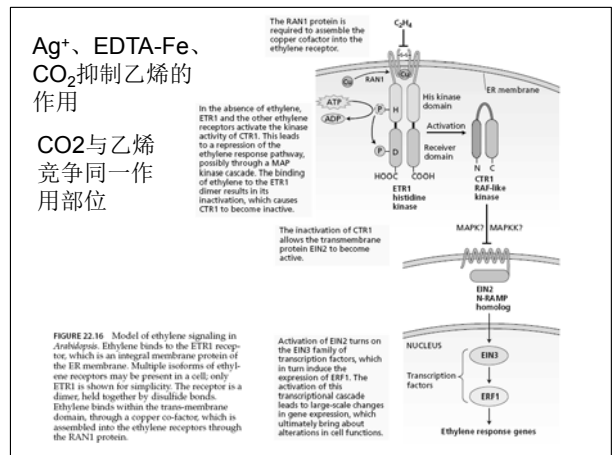
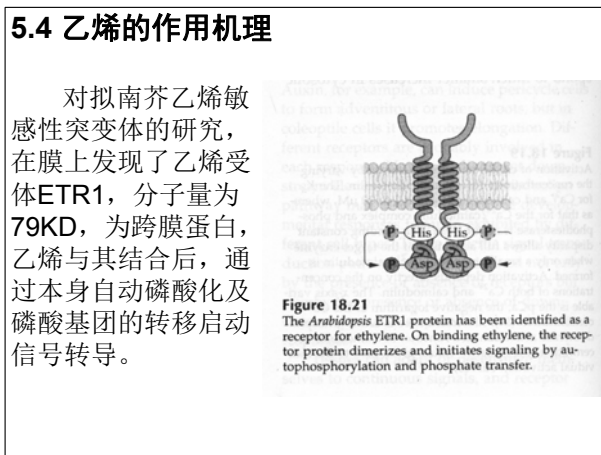
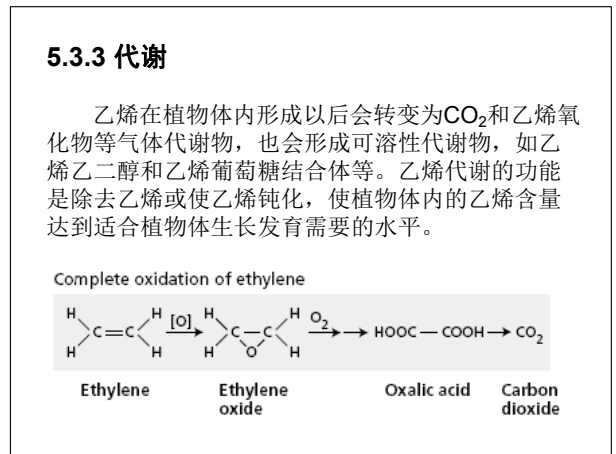
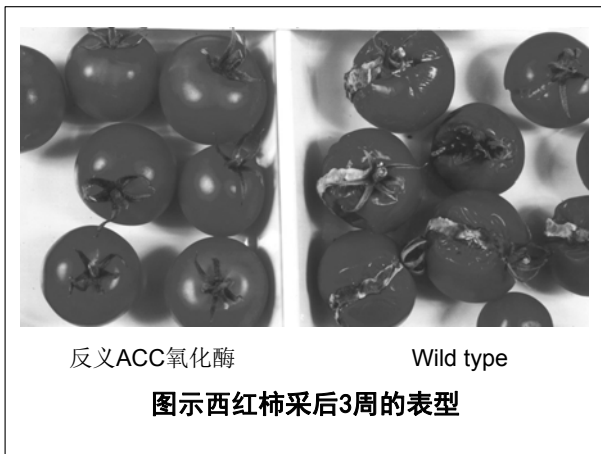
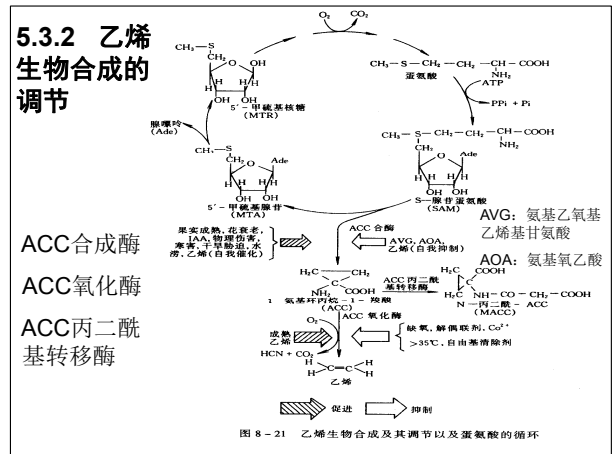
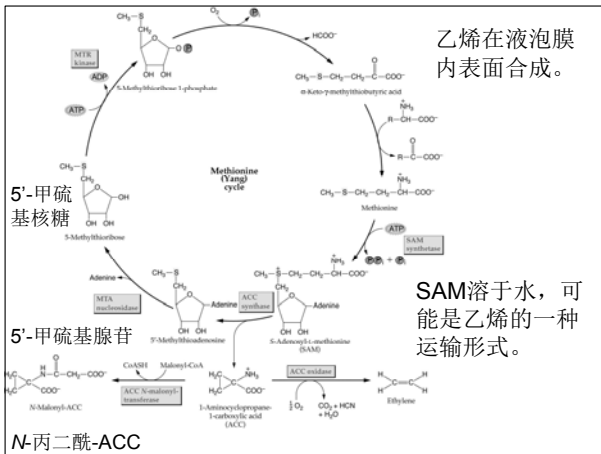
高等植物各器官都能产生乙烯，但不同组织、器官和不同发育时期，乙烯的释放量是不同的。例如，成熟组织释放乙烯少，一般为 $0.01 \sim 10 nL / g$ 鲜重 $\cdot h$ ；分生组织、种子萌发、花叶脱落和果实成熟时产生乙烯多。

5.3 乙烯的生物合成过程

5.3.1 合成途径

许多试验都肯定，蛋氨酸是乙烯的前身。用同位素标记证明蛋氨酸的 C_3 和 C_4 转变为乙烯。

D. O. Adams和杨祥发在1979年证实蛋氨酸转变为S—腺苷蛋氨酸(SAM)，SAM在ACC合成酶作用下裂解形成1-氨基环丙烷—1—羧酸(ACC)，ACC在有氧条件下和ACC氧化酶催化下，形成乙烯(p216)。



5.5 乙烯及乙烯利的生理作用

●促进细胞扩大

表现出三重反应:

- 抑制伸长生长(矮化)
- 促进横向生长(加粗)
- 地上部分失去负向重力性生长(偏上生长)

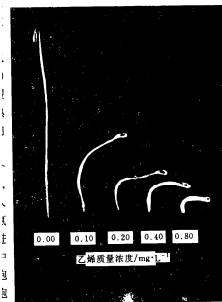


图 8-24 不同质量浓度的乙烯对黄化豌豆幼苗在黑暗中生长的影响 (处理时间为 48 h)

- 促进果实成熟
- 促进器官脱落
- 促进开花
- 促进次生物质排出
- 促进瓜类雌花分化
- 化学杀雄

6 脱落酸

6.1 发现

英国人Wareing等(1963)从槭树将要脱落的叶子中提取出一种促进芽休眠的激素,命名为休眠素(dormin)。美国人Addicott等(1964)从将要脱落的未成熟的棉桃中,提取出一种促进棉桃脱落的激素,命名为脱落素II(abscisin II)。后来证明,休眠素和脱落素II是同一物质。1965年确定其化学结构。1967年在第六届国际生长物质会议上统一称之为脱落酸(Absciscic acid, ABA)。

现在已知道,脱落酸促进棉桃脱落是因为其促进乙烯合成的结果,实际上,其主要作用是抑制生长与气孔张开,促进种子成熟与休眠,故休眠素更符合其本意,但文献已广泛采用脱落酸这一名称,难以更正。

6.2 脱落酸的化学结构

脱落酸是一种以异戊二烯为基本结构单位的倍半萜羧酸。其分子式是 $C_{15}H_{20}O_4$,相对分子质量为264.3,结构如图8-26所示。C2上的羧基取向决定了其顺式与反式同分异构体,天然ABA为顺式。

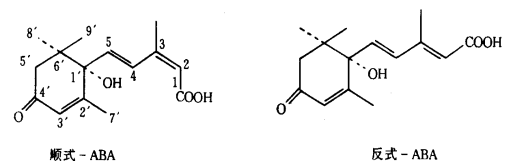


图 8-26 顺式-ABA 和反式-ABA 结构

C1'为一个不对称碳原子,所以有左、右两个旋光异构体,以S(+)-ABA(右旋)和R(-)-ABA(左旋)表示,结构如图所示:

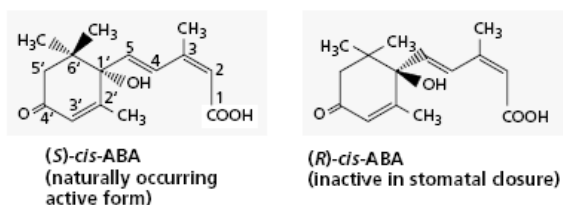


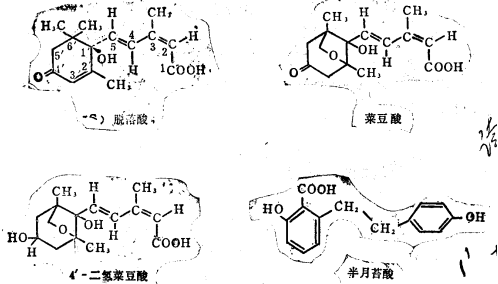
FIGURE 23.1 The chemical structures of the S (counterclockwise array) and R (clockwise array) forms of cis-ABA

天然的脱落酸是右旋的。S(+)-ABA和R(-)-ABA都有生物活性,但后者不能促进气孔关闭。

人工合成的脱落酸是S-ABA和R-ABA各半的外消旋混合物,以RS-ABA或(±)-ABA表示。

ABA是植物体内的天然抑制剂,比以前发现的抑制剂酚活性高1000倍。

在植物体内还发现一些与脱落酸类似的化合物，如菜豆酸、二氢菜豆酸。



6.3 分布与运输

脱落酸存在于全部维管植物中，包括被子植物、裸子植物和蕨类植物。藻类和地衣中存在一种与ABA结构不同的抑制物质，称半月苔酸。真菌和细菌中即无ABA也无半月苔酸。

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，逆境条件下，ABA的含量会迅速增加。脱落酸的含量一般是10-50ng/g鲜重，含量甚微。

脱落酸运输不存在极性。主要以游离形式运输，也有部分以脱落酸糖苷的形式运输，运输速度很快，在茎或叶柄中的运输速度大约是20mm/h。

6.4 脱落酸的生物合成和代谢

植物体中根、茎、叶、果实、种子都可以合成脱落酸；几乎所有含叶绿体或造粉体的细胞均能合成ABA；在细胞中，ABA在胞质溶胶中合成。

研究表明，叶绿体中储存大量ABA，因为ABA是弱酸，而叶绿体的基质pH高过其它部分，所以ABA以离子化态大量积累在叶绿体中(图8-27)。

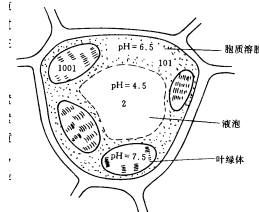
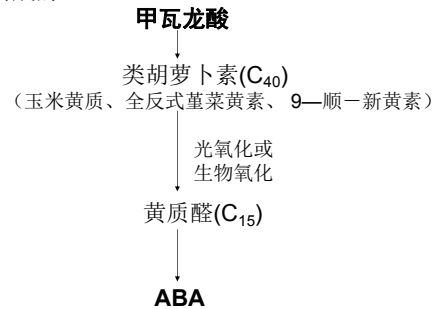


图 8-27 叶肉细胞内 ABA 的分布
ABA 是弱酸，当叶绿体、液泡和胞质溶胶平衡时(体积相同，pH 如图所示)，数字代表 ABA 的相对量

●脱落酸的生物合成

高等植物的ABA生物合成是通过胡萝卜素途径(又称C₄₀途径)，即由甲瓦龙酸经胡萝卜素进一步转变而成的(图8-20，P221)。



●脱落酸的代谢(P221)

脱落酸通过一些途径而失去活性，其中主要有以下两条途径：

氧化失活途径 ABA在单加氧酶作用下，首先形成8'-羟甲基ABA，然后氧化成略有活性的红花菜豆酸(PA)，进一步还原为完全失去活性的二氢红花菜豆酸(DPA)。

结合失活途径 ABA与糖或氨基酸结合形成没有活性的结合态ABA，其中主要是ABA葡萄糖酯和ABA葡萄糖苷，它们是ABA在筛管或导管中的运输形式。游离态ABA和结合态ABA在植物体中可相互转变。

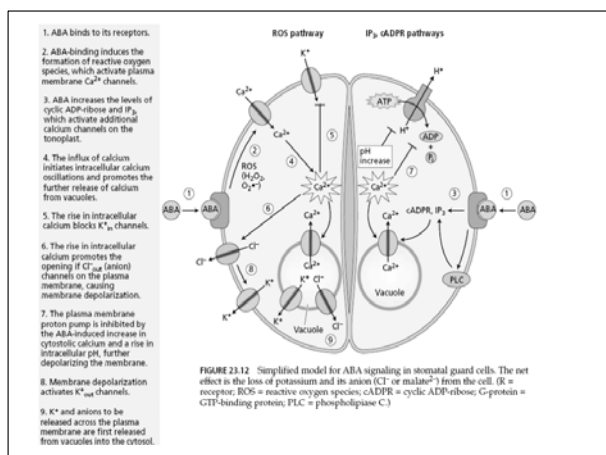
6.5 脱落酸的作用机理

6.5.1 脱落酸的结合位点和信号转导

用蚕豆叶片保卫细胞或玉米根为材料的研究证明，质膜上存在ABA的高亲和结合位点。

近年也有实验说明胞质中也存在ABA的高亲和结合位点。

推测质膜与胞质中均有脱落酸的受体。



6.5.2 脱落酸抑制核酸和蛋白质合成

脱落酸可以改变某些酶的活性，如抑制大麦胚乳中 α -淀粉酶的合成，因此有抗赤霉素的作用（图）。

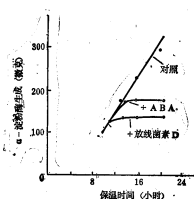


图 7.30 脱落酸及放线菌素 D 对 α -淀粉酶合成的抑制作用
燕麦胚乳在 $0.1 \mu\text{M}$ GA 溶液中保温 11 小时，此时加入 ABA ($10 \mu\text{M}$) 或放线菌素 D ($10 \mu\text{g/g}$ 胚乳) 加入后 2、5、10 小时测定 α -淀粉酶活性。(Chriapelesand J. E. Warner Plant Physiology, 42, 1008-10, 1967 转引自 Wareing P. F. and Phillips I. D., p. 88, 1981)

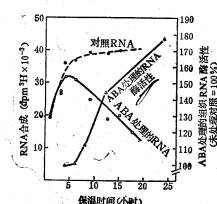


图 7.31 $3.8 \times 10^{-4} \text{M}$ ABA 对玉米胚芽鞘细胞 RNA 合成及 RNA 酶活性的影响 (J. H. M. Box, Plant, 105, 1-10, 1972 转引自 P. F. Wareing and Phillips, 1981)

ABA 也抑制 RNA 合成(图)

6.6 脱落酸的生理作用和应用

● **促进作用** 促进叶、花、果脱落，气孔关闭，侧芽、块茎休眠，叶片衰老，光合产物运向发育着的种子，果实产生乙烯，果实成熟。

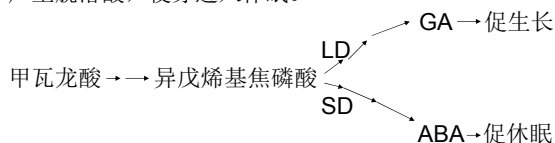
● **抑制作用** 抑制种子发芽，IAA 运输，植株生长。

脱落酸几种主要生理作用如下：

促进休眠

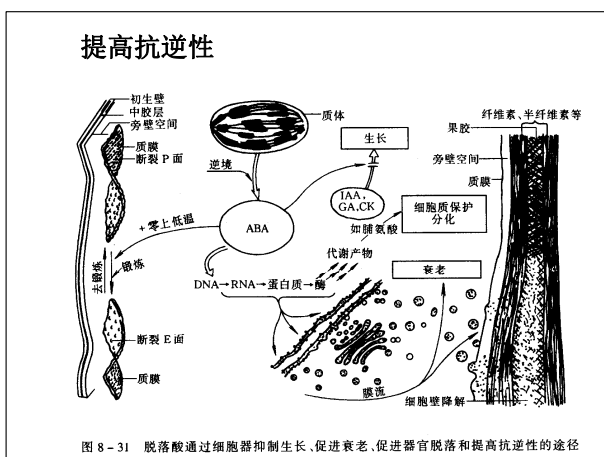
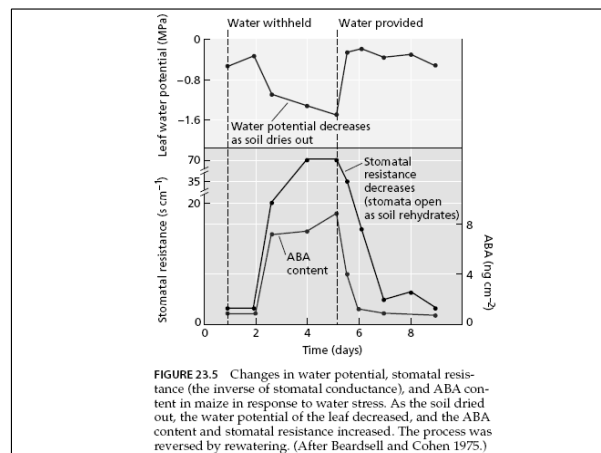
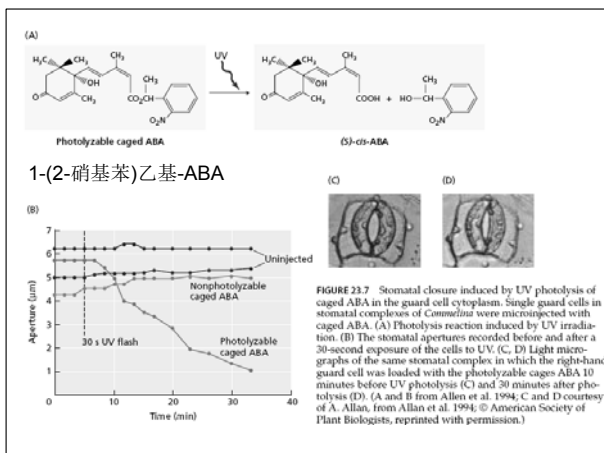
脱落酸能促进多种多年生木本植物和种子休眠。将脱落酸施用到红醋栗或其他木本植物生长旺盛的小枝上，会产生类似休眠的一般征状，如节间缩短，营养叶变小，顶端分生组织的有丝分裂减少，形成休眠芽，并造成下面某些叶子的脱落。

现已证明，脱落酸是在短日照下形成的，而赤霉素是在长日照下形成。人们认为，植物的休眠和生长，是由脱落酸和赤霉素这两种激素调节的。它们都来自甲瓦龙酸，通过同样代谢途径形成异戊烯基焦磷酸，然后才分道扬镳，在光敏色素作用下，长日照条件形成赤霉素，短日照条件形成脱落酸。因此，夏季日长，产生赤霉素使植株继续生长；而冬季来临前日照短，产生脱落酸，使芽进入休眠。



促进气孔关闭

将极低浓度的 ABA 施于叶片时，气孔就关闭。当植物体内水分亏缺时叶肉细胞或根部的 ABA 会迅速运到保卫细胞。保卫细胞 ABA 浓度增高，气孔就会关闭。



课堂练习

1. 植物生长素吲哚乙酸在化学结构上与哪个类似？(单选)

A. 脯氨酸 B. 甲硫氨酸
C. 苯丙氨酸 D. 色氨酸

【解析】 D。3-吲哚乙酸在植物体内生物合成的前体是色氨酸。

2. 以下关于生长素的极性运输的叙述中，错误的是：(单选)

A. 在苔藓和蕨类植物中存在着生长素的极性运输
B. 生长素极性运输的方向受重力影响
C. 在植物的幼茎、幼叶和幼根中，生长素的极性运输发生在维管束薄壁细胞组织
D. 生长素的极性运输是耗能过程

【解析】 B。极性运输：指只能从形态学上端向下端的运输方式，局限于胚芽鞘、幼茎、幼根的薄壁细胞之间的短距离运输，速度为5-20 mm/h。生长素极性运输是一种耗能的主动运输过程。

3. 在植物组织培养中，理论上下列哪种激素的配方有利于芽的形成：(单选)

A. 6-BA : IAA = 1:1 B. 6-BA : IAA = 3:1
C. 6-BA : IAA = 1:3。

【答案】 B。

4. 细胞分裂素的特异效应表现在：（单选）
A. 促进不定根的形成 B. 抑制侧芽生长
C. 延迟开花 D. 促进愈伤组织分化不定芽（丛芽）

【答案】D。

【解析】细胞分裂素的生理作用如下：

●促进作用 促进细胞分裂、地上部分分化、侧芽生长、叶片扩大、气孔张开、偏上性生长、伤口愈合、种子发芽、形成层活动、根瘤形成、果实生长、某些植物座果等。

●抑制作用 抑制顶端优势，抑制不定根形成和侧根形成，延缓叶片衰老等。

A、B是反的，C无此作用。

5. 下列五大类传统的植物激素中哪些在组织培养中常被用来诱导芽或根的形成？（多选）

A. 赤霉素 B. 细胞分裂素 C. 脱落酸 D. 乙烯
E. 生长素

【解析】B E。

6. 植物组织培养中细胞分裂素与生长素比值低时诱导：（单选）

A. 芽的分化 B. 根的分化
C. 叶的分化 D. 芽的休眠

【解析】B。

7. 阻断哪种激素的合成能延长鲜花的保鲜期：（单选）

A. 细胞分裂素 B. Auxin
C. 赤霉素 D. 乙烯
E. BR（油菜素内酯）

【答案】D。

【解析】乙烯是一种促进衰老、成熟、脱落的激素。有促进花和果实衰老的作用。生长素有促进同化物运输到其所在部位的作用，抑制花的衰老；赤霉素促进生长，抑制成熟；细胞分裂素与油菜素内酯有促进细胞分裂与伸长的作用。

8. 作物高秆变矮秆的第一次绿色革命与下面哪种激素相关：（单选）

A. 脱落酸 B. 乙烯
C. 细胞分裂素 D. 赤霉素

【答案】D。

【解析】见《植物生理学》（潘瑞炽主编，第7版，P210）

赤霉素与“绿色革命”

20世纪60年代，半矮秆水稻和小麦品种的大面积推广，有效地解决了“高产和倒伏”的制约矛盾，这一历程即为众所周知的“绿色革命”（green revolution），可是对其内在机制则一无所知。经过了40多年的探索和研究，人们才逐渐从分子生物学水平上认识到这次“绿色革命”原来是与赤霉素合成有关。目前科学家已分离鉴定了小麦的“绿色革命”基因 *reduced height 1* (*Rht1*)，并在多种植物中发现了它的直系同源基因，如拟南芥的 *GA insensitive 1* (*GAI*) 和 *repressor of gai-3* (*RG4*)，玉米的 *dwarf 8* (*D8*)，大麦的 *slender1* (*Slr1*) 以及水稻的 *slender rice1* (*Slr1*)。这些基因都编码赤霉素信号转导途径的负调控因子 DELLA 家族蛋白。

彭金荣等（1997）提出“GA-可去抑制的抑制子模型”（GA de-repressible repressor model）去解释 GA 调节 DELLA 蛋白抑制作用，后来大量的研究结果都支持这一模型。在矮化、半矮化的作物品种中，因为基因突变而 DELLA 结构发生改变，不能感知信号，所以即使外施 GA 也不能逆转矮化现象。水稻中的“绿色革命”基因 *semi-dwarf 1* (*SD1*) 则编码赤霉素合成途径中的 GA20-氧化酶，该酶是活性 GA 合成过程中的关键限速酶。缺失 GA20-氧化酶的矮化或半矮化品种，施加 GA 后可以逆转矮化的现象。

科学家指出，世界人口将在2050年超过100亿。由于粮食增产速度减慢，粮食问题仍然严峻。随着对植物激素合成、代谢、修饰、运转以及信号途径的深入研究，对植物生长发育分子机理的逐步阐明，将植物基因组学、蛋白质组学、代谢组学、生理学、农学以及作物改良的基因工程技术相结合，开展作物的“设计”分子育种，必将导致第二次“绿色革命”的到来，以满足人口不断增加对粮食的需求。

9. 玉米vp2、vp5、vp7、vp14突变体会发生胎萌现象，原因是在这些突变体中缺乏：(单选)

- A. 脱落酸 B. 赤霉素
- C. 细胞分裂素 D. 乙烯

【解析】A。促进休眠。

10. 植物激素间的平衡在维持和打破芽休眠中起调控作用，其中起主要作用的是：(单选)

- A. IAA与GA B. CTK与GA
- C. GA与Eth D. ABA与GA

【解析】D。

11 促使植物叶表皮气孔关闭的植物激素是：(单选)

- A. ABA B. CTK
- C. ETH D. GA3
- E. IAA

【解析】A。