第八章　植物的生长物质

第一节　植物生长物质概述

第二节　生长素类

第三节　赤霉素类

第四节　细胞分裂素类

第五节　脱落酸

第六节　乙烯

第七节　其他植物内源生长物质

第八节　植物生长物质的应用

第一节　植物生长物质概述

一、植物生长物质的概念和种类

植物生长物质

具有调节控制植物生长发育作用的**微量**生理活性的物质。

- 植物激素（Plant hormones或Phytohormones）
- 植物生长调节剂（Plant growth regulators）

植物激素：

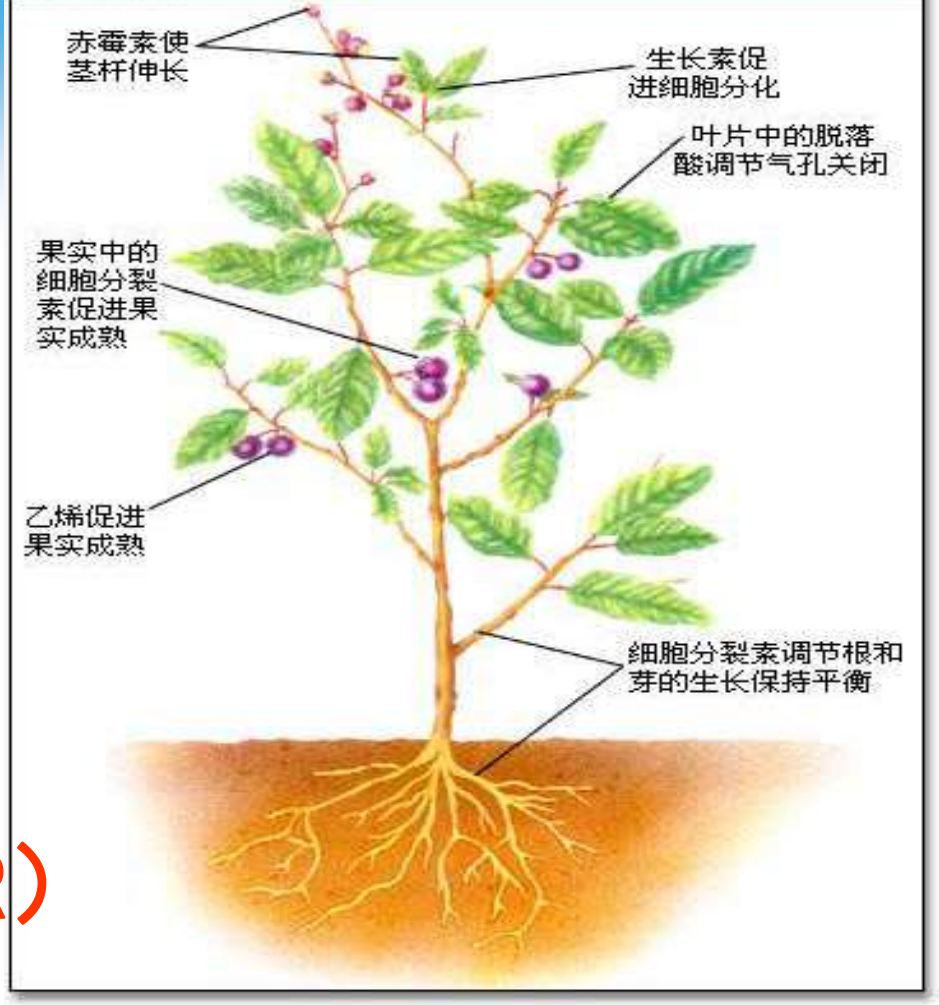
在植物体内合成的,并经常从产生部位转移到作用部位,在低浓度下对生长发育起调节作用的有机物质。

特性

1. **内生性**，是植物生命活动中的正常代谢产物；
2. **可移动性**，由某些器官或组织产生后运至其它部位而发挥调控作用；
3. **微量性**，通常在极低浓度下产生生理效应（也叫微量高效性）。
4. **有机物质**，植物激素不是营养物质

植物激素

- 生长素类，
- 赤霉素类，
- 细胞分裂素类，
- 乙烯，
- 脱落酸
- 油菜素内酯（BR）



除六大激素外，近年又相继发现了一些内源性的、具有类似植物激素生理作用的物质，如茉莉酸（JA）、水杨酸（SA）、多胺等

黎家实验室
www.lilab.cn

Jia Li Lab
Lanzhou University

HOME RESEARCH PEOPLE PUBLICATIONS PROTOCOLS 留言板 文件下载 活动图片

Welcome to Jia Li lab! 会通知 • 10月9日组会通知 • 关于实验室组会时间更改的通知 • 2月24日组会通知 • 10月9日组会通知 • 关于实验室组会时间更

Dr. Jia Li(黎家)

"1000-Talents Program" Professor, "Changjiang Scholar" Professor, Plant Development/Plant Molecular Genetics

CONTACT:

School of Life Sciences
Lanzhou University
Lanzhou 730000
People's Republic of China
Email: lijia@lzu.edu.cn
Phone(Lab): 0931-8915739

油菜素内酯（BR）

EDUCATION:

Postdoctoral training: University of Missouri-Columbia (USA), 1997-2002
Ph.D. Virginia Tech (USA), 1995
M.S. Institute of Botany, CAS, China, 1989
B.S. Lanzhou University, China, 1984

Dr. Jia Li

海南大学应用科技学院

植物生长调节剂

具有植物激素活性的、由人工合成的物质。

包括：植物生长促进剂，植物生长抑制剂和植物生长延缓剂。

在未来的现代化农业中,植物生长物质将与化肥、农药一起成为农业必需的三大类物质。

织梦内容管理系统
DEDECMS.COM

www.hc360.com

植物生长调节剂名称	作物
赤霉酸	菠菜、柑橘、梨、葡萄、芹菜
甲哌鎓	甘薯、马铃薯
乙烯利	番茄、柿子、香蕉
萘乙酸	豆类、番茄、甘薯、苹果、葡萄
矮壮素	番茄
噻苯隆	黄瓜、葡萄、甜瓜
单氰胺	葡萄
丙酰芸苔素内酯	黄瓜、葡萄
芸苔素内酯	草莓、白菜、番茄、柑橘、黄瓜、辣椒、梨、荔枝、苹果、葡萄、香蕉
多效唑	荔枝、龙眼、芒果
吲哚丁酸	黄瓜
氯吡脲	黄瓜、猕猴桃、枇杷、葡萄、甜瓜、西瓜
1-甲基环丙烯	番茄、梨、李子、苹果、柿　　子、香甜瓜、猕猴桃
复硝酚钾	番茄、白菜、柑橘、黄瓜、荔枝、茄子
胺鲜酯	番茄、白菜
24-滴钠盐	番茄
24-滴三乙醇胺盐	大白菜、番茄、茄子、茭瓜

二、植物生长物质的检测方法

激素在植物中的含量极低,性质又不稳定,加之细胞中其他化合物的干扰,故要求测定的方法必须十分灵敏和专一。

通常做法：

首先用适当的有机溶剂进行提取

↓

其次采用各种萃取或层析方法,
使激素得到部分提纯

↓

最后用生物、物理或化学的方法测定其含量

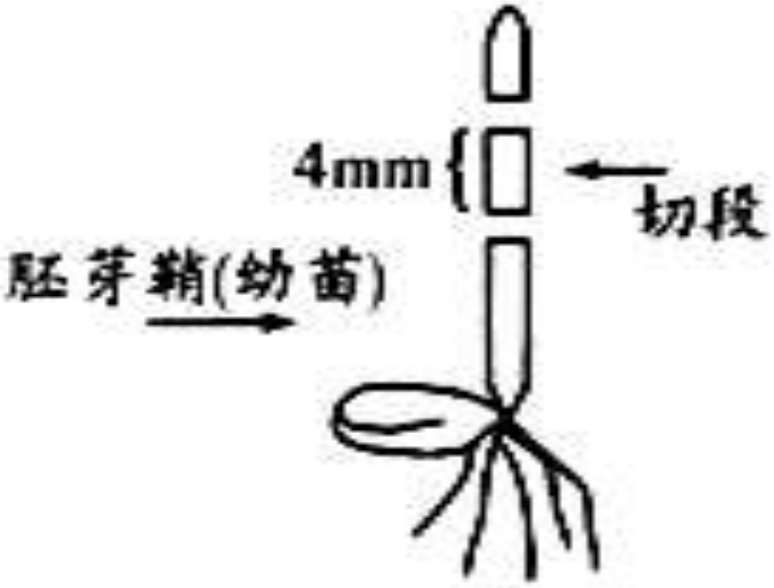
（一）生物测定法

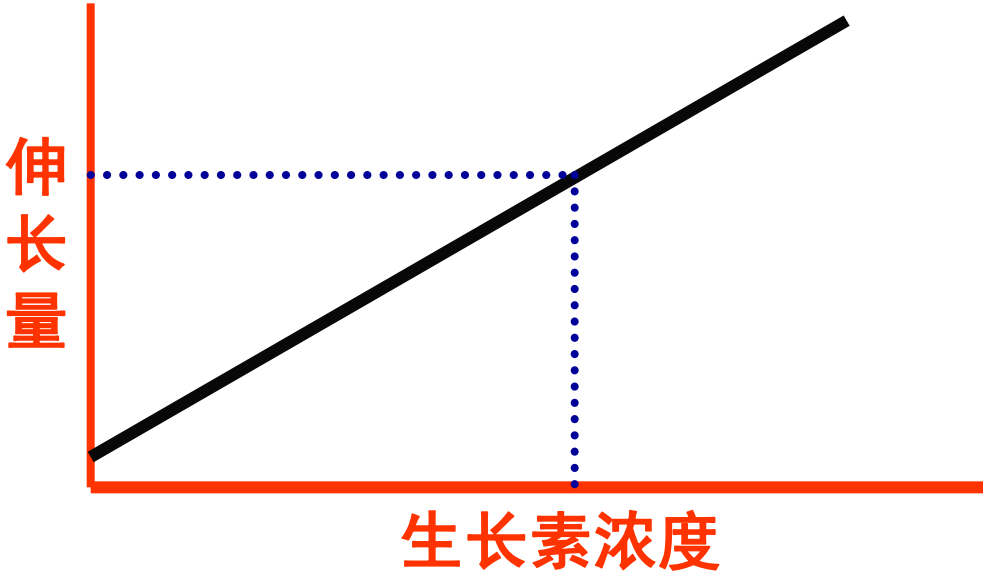
通过测定激素作用于植物或离体器官所产生的生理生化效应的强度，从而推测激素的含量的方法。

以生物自身作为感应器

生长素的生物测定 --- 小麦胚芽鞘切段伸长法

将小麦胚芽鞘对生长素敏感的部分切成一定长度的小段，将其浸在含有生长素的溶液中，在一定浓度范围内，**芽鞘切段的伸长**与**生长素浓度的对数**成正比，因而把芽鞘切段在样品提取液中的伸长与标准液中的切段伸长相比，即可推算出样品中的生长素含量。





(二)物理和化学方法

1. 色谱法

根据物质在不同介质中有不同的分配系数的原理进行检测。

薄层层析(TLC)

气相色谱(GC)

高效液相层析(HPLC)

质谱分析(MS)

测定生长素可达到10^{-12}g的水平，并可正确分析生长素的前体、生长素的代谢以及生长素在植物体中的分布等。

HPLC

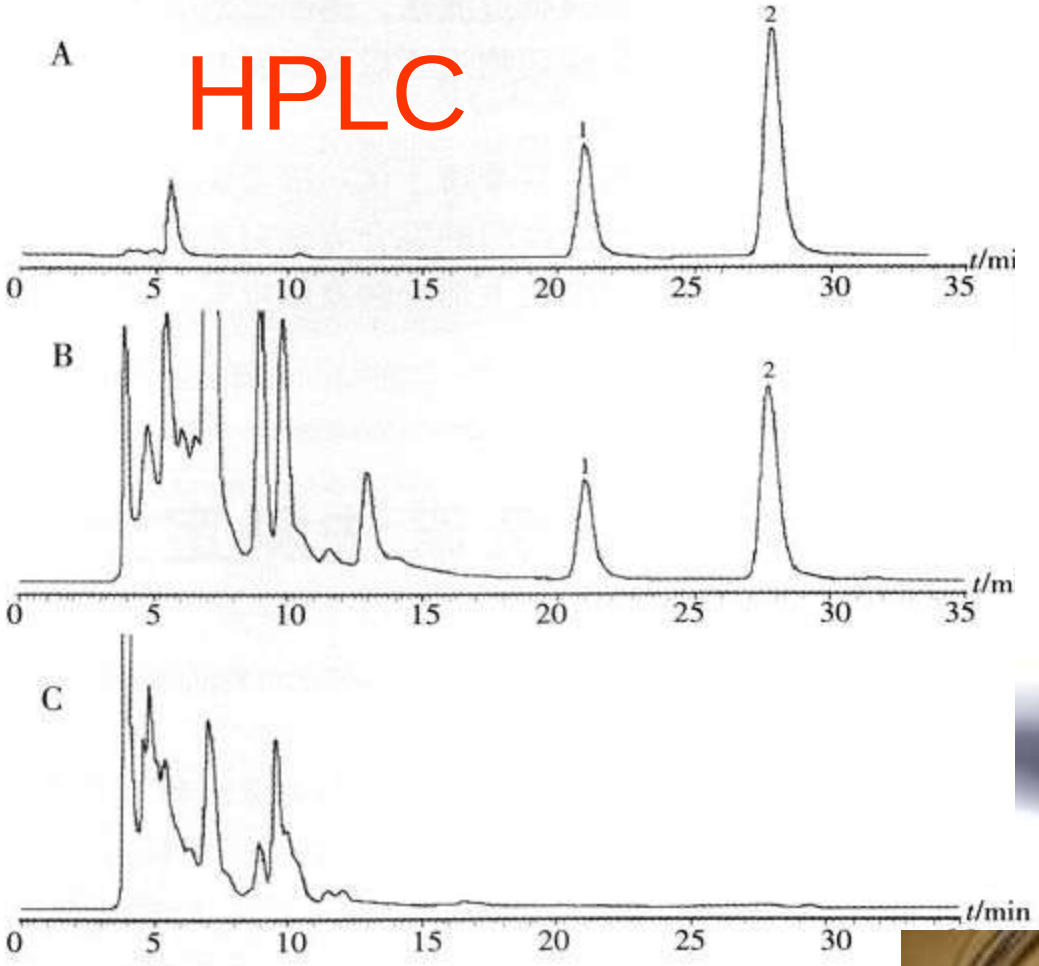
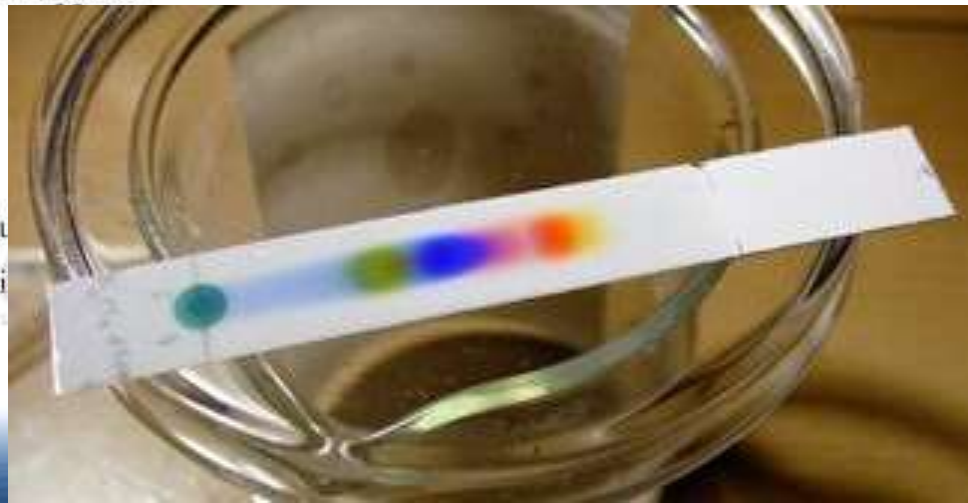


图 1　上清丸 HPLC 色谱图

Fig 1　HPLC Chromatogram of Shangqing Pills

A. 对照品 (control solution); B. 供试品 (sample solu
阴性对照品 (black sample solution); 1. 大黄素 (emodi
黄酚 (chrysophanol)



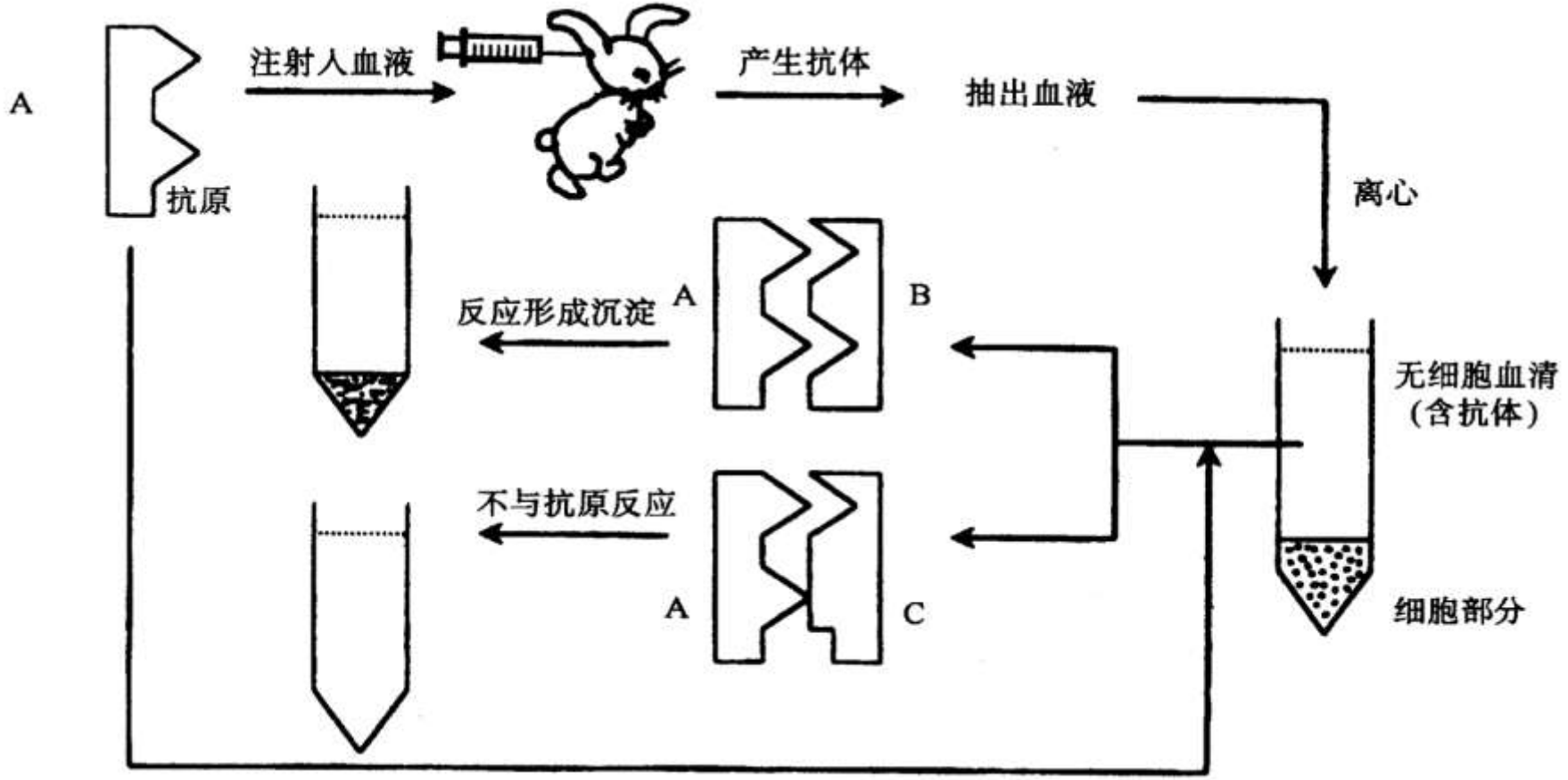
2. 荧光法

根据植物激素与化合物反应生成衍生物在紫外光下产生荧光进行检测。

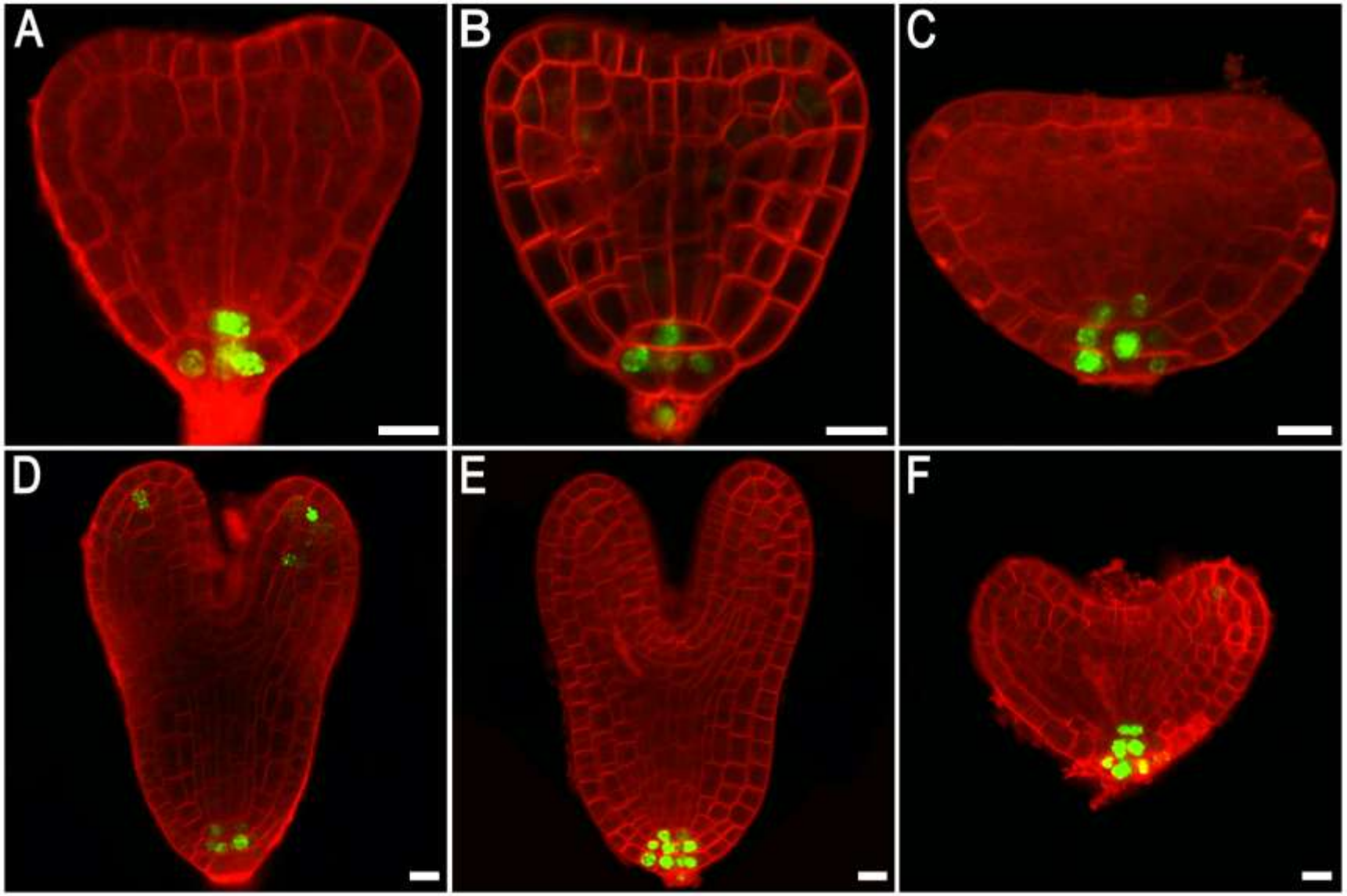
该方法具有选择性好、取样少、灵敏度高及简便快速等优点，是进行痕量、超痕量甚至分子水平上分析的重要手段。

(三)免疫分析法

基本原理：利用抗原和抗体的特异性竞争结合



(四)其它方法

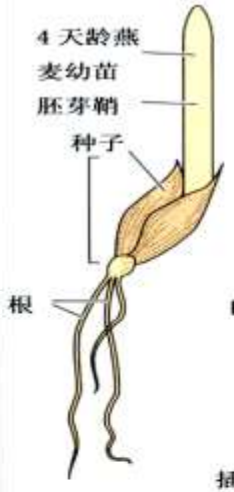


*DR5-GFP*指示生长素在突变体中的分布

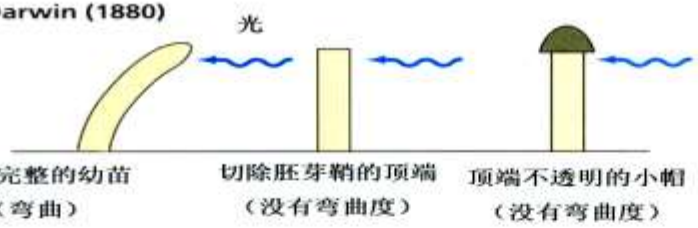
第二节　生长素

一、生长素的发现

生长素发现的早期实验

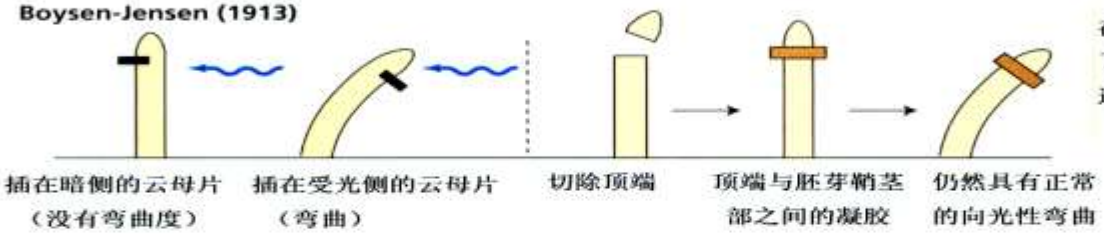


Darwin (1880)



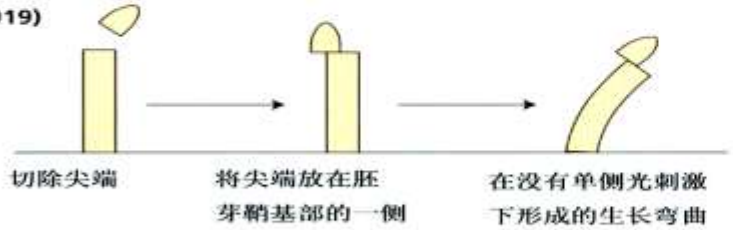
达尔文在 1880 年的胚芽鞘向光性的实验中推导出胚芽鞘顶端产生了一种生长刺激，并被传送到生长区。

Boysen-Jensen (1913)



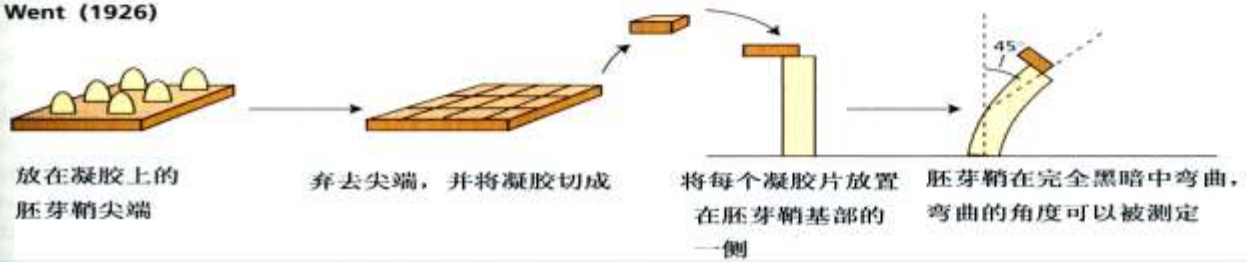
在 1913 年，Boysen-Jensen 发现了穿过凝胶的生长刺激并不能穿过不透明的障碍，如云母。

Paál (1919)



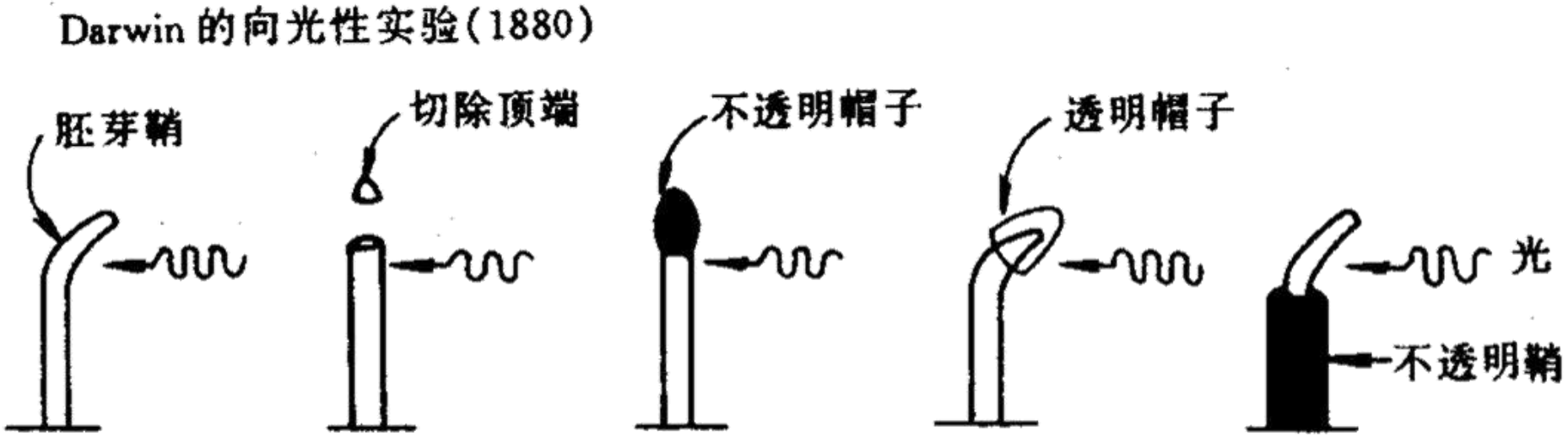
在 1919 年，Apaal 提出了在顶端生成的生长，促进刺激在本质上是一种化学物质的证据。

Went (1926)

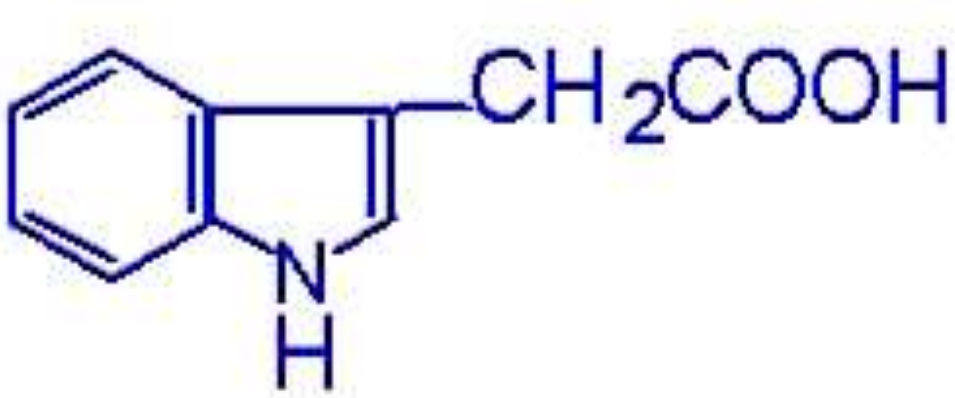


在 1926 年，F. Wwent 表明活性的生长促进物质可以扩散内进入凝胶块。他同时也设计了一个进行定量生长素分析的胚芽鞘弯环实验。

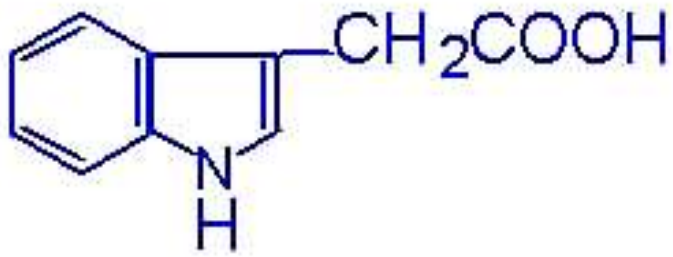
达尔文（1880）：胚芽鞘向光性试验



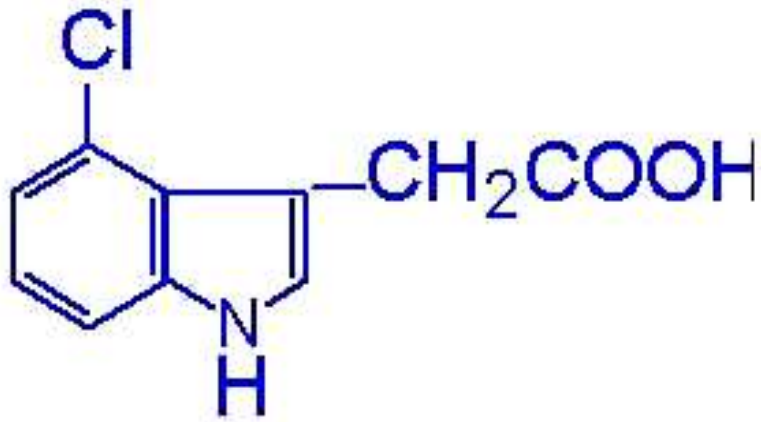
现已证明，**IAA**是植物体内普遍存在的一种生长素，发现和研究历史较早，因此通常用**IAA**代表生长素。



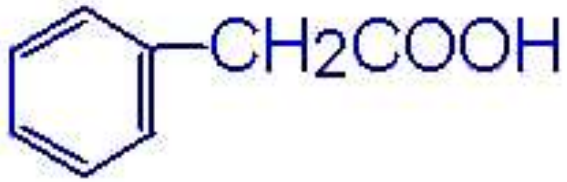
天然生长素类



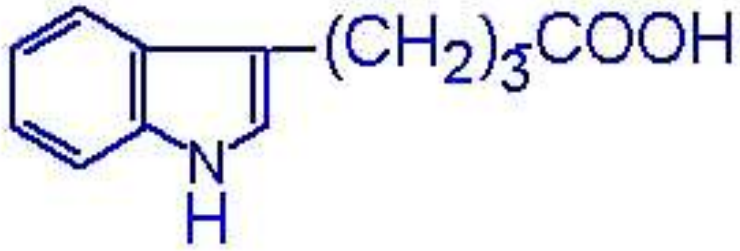
Indole-3-acetic acid (IAA)
吲哚-3-乙酸



4-chloroindole-3-acetic acid (IAA)
4-氯吲哚-3-乙酸



phenylacetic acid (PAA)
苯乙酸



Indole-3-butyric acid (IBA)
吲哚-3-丁酸

人工合成生长素类

Naphthalene acetic acid (NAA)
萘乙酸

2-methoxy-3,6-dichlorobenozic acid (dicamba)
2-甲基氧-3,6-苯乙酸

2,4-dichlorophenoacetic acid (2,4-D)

2,4,5-trichlorophenoacetic acid (2,4,5-T)

二、生长素存在形式与代谢

（一）生长素的存在形式

两种形式存在

- **游离型：**不与任何物质结合，有生物活性。
- **束缚型：**与糖、氨基酸结合，没有生物活性

束缚型生长素在植物体内的作用

- ①贮藏作用；
- ②运输作用，如吲哚乙酰肌醇更易运输；
- ③解毒作用；游离生长素过多会产生毒害
- ④调节游离型生长素含量。

（二）生长素的代谢

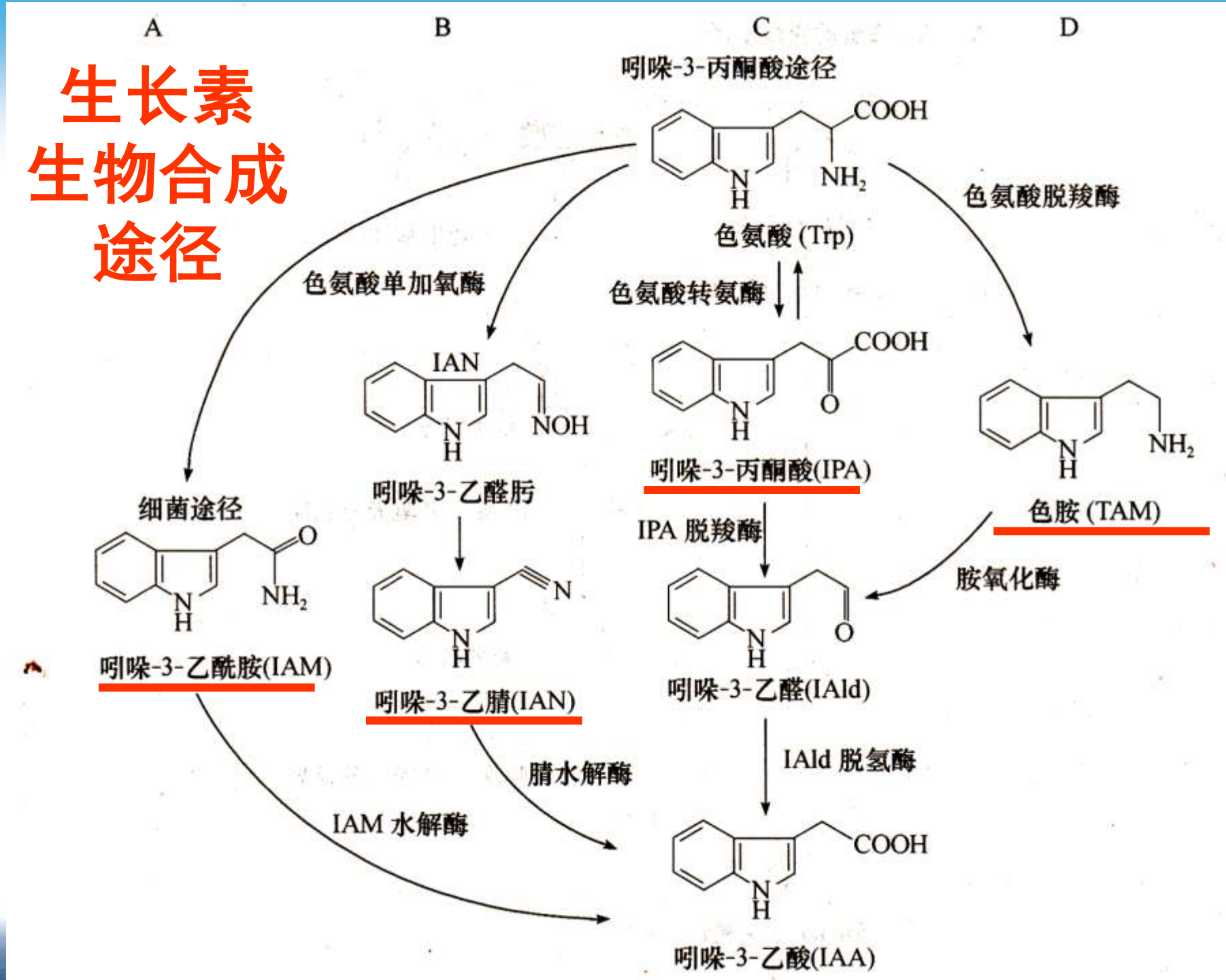
1 生长素的生物合成

合成部位：
①主要部位：叶原基、嫩叶和发育中的种子；
②成熟叶片和根尖也产生生长素,但数量甚微。

生长素生物合成的前体主要是色氨酸。

IAA的生物合成途径具有多样休息，IAA的合成不一定要经过色氨酸，但经过色氨酸的生长素合成途径是主要途径。

生长素生物合成途径


A
B
C
D
吲哚-3-丙酮酸途径
COOH
NH2
N
H
色氨酸 (Trp)
色氨酸脱羧酶
色氨酸单加氧酶
色氨酸转氨酶
IAN
NOH
吲哚-3-乙醛肟
吲哚-3-丙酮酸(IPA)
色胺 (TAM)
细菌途径
O
NH2
吲哚-3-乙酰胺(IAM)
N
吲哚-3-乙腈(IAN)
IPA 脱羧酶
胺氧化酶
吲哚-3-乙醛(IAld)
IAld 脱氢酶
腈水解酶
IAM 水解酶
吲哚-3-乙酸(IAA)

2 生长素的降解

两条途径：

（1）酶促降解

（2）光氧化

（1）酶促降解

①脱羧降解

②不脱羧降解

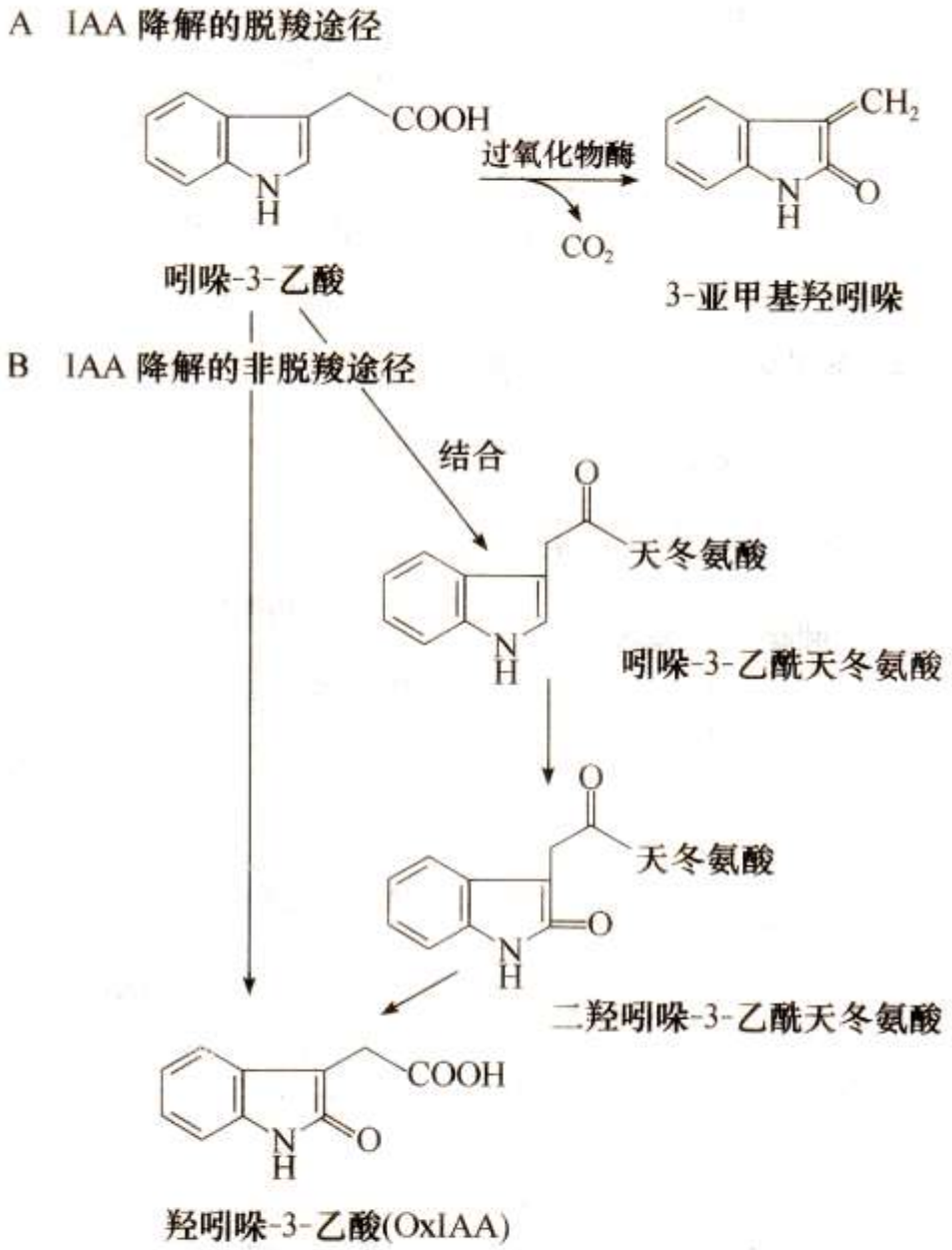


图 8-5 IAA 的酶促降解

A. 脱羧途径，支径；B. 两条非脱羧途径，主径

（2）光氧化降解

体外的吲哚乙酸在核黄素催化下,可被强光氧化,氧化产物是吲哚醛和亚甲基羟吲哚。

大田中一般不施用IAA的原因

在田间对植物施用IAA时,上述两种降解过程能同时发生。而人工合成的生长素类物质,如NAA、2,4-D等则不被IAA氧化酶降解,有较大的稳定性,能在植物体内保留较长的时间。

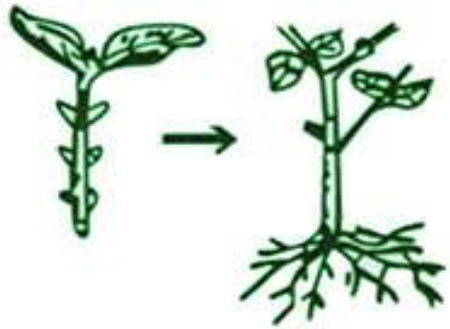
所以,在大田中一般不施用IAA而是施用人工合成的生长素类调节剂。

绿叶生根粉

绿叶®

萘乙酸 90%

高浓缩 1克



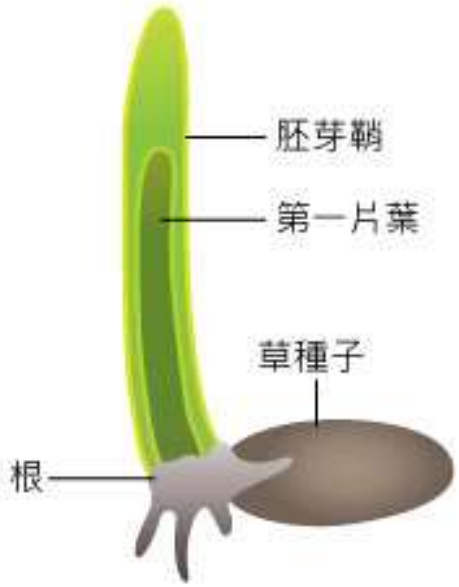
安徽省无为县腐植酸厂

三、生长素的分布和运输

（一）生长素在植物体内的分布

主要集中在生长强烈、代谢旺盛的分生部位

如：胚芽鞘、幼嫩的果实与种子、芽与根尖的分生组织、形成层和禾谷类的居间分生组织等。



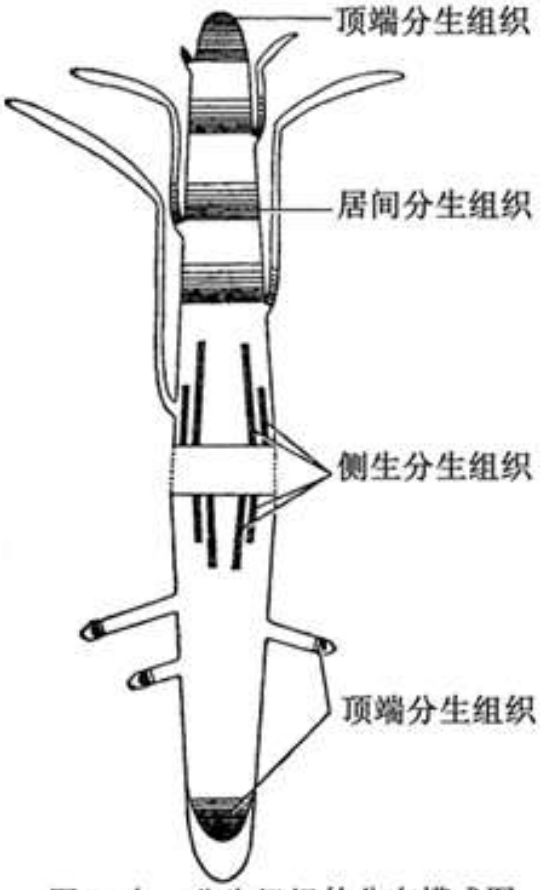


图 2-4　分生组织的分布模式图

DR5-GFP

（二）生长素在植物体内的运输

1. 通过韧皮部的长距离运输，属于非极性运输。

2. 薄壁细胞之间短距离单方向的极性运输。主要存在于胚芽鞘、幼茎、幼根等器官。

极性运输

极性运输(polar transport)是指生长素只能从植物体的形态学上端向下端运输，是生长素特有的运输方式。

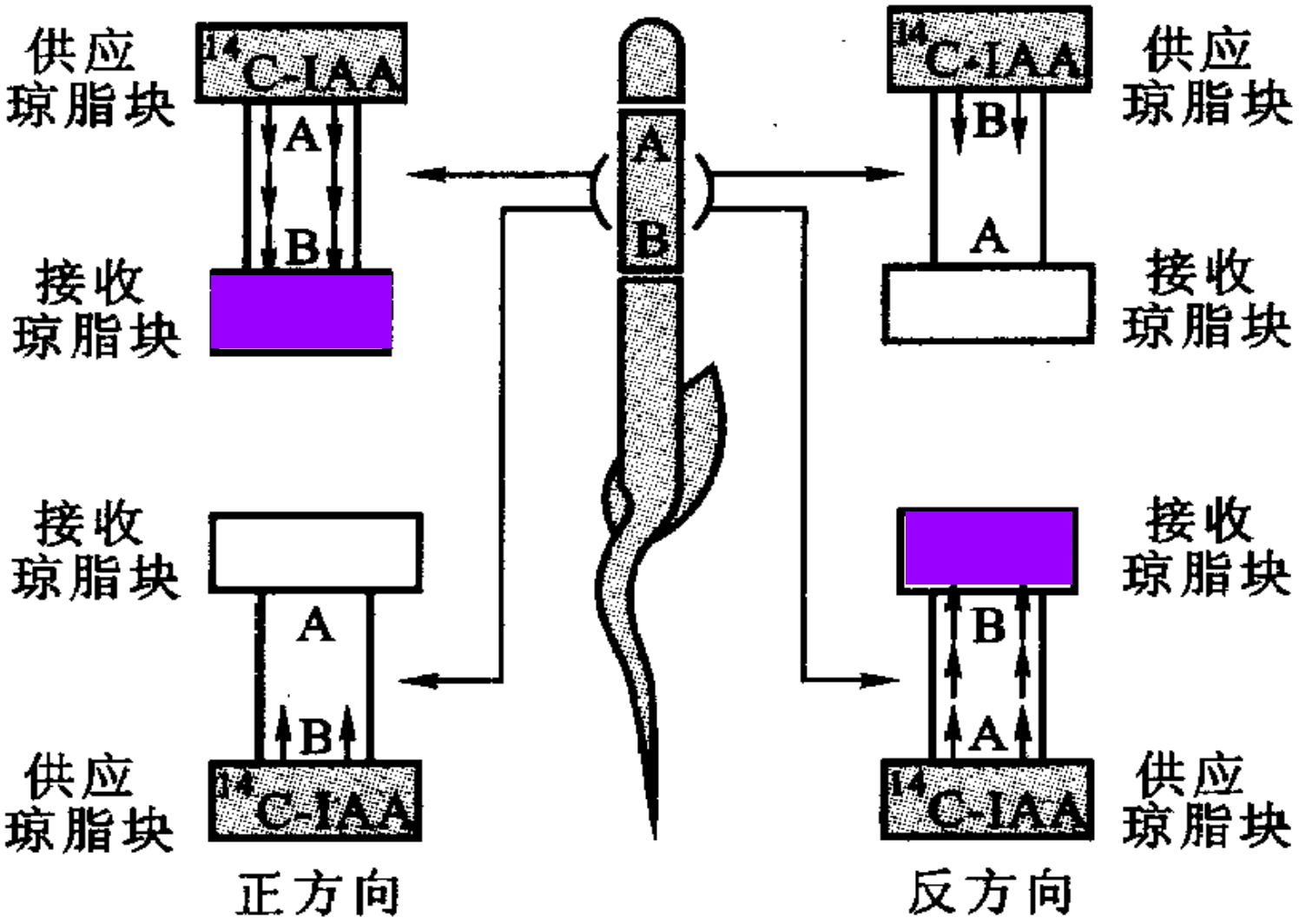
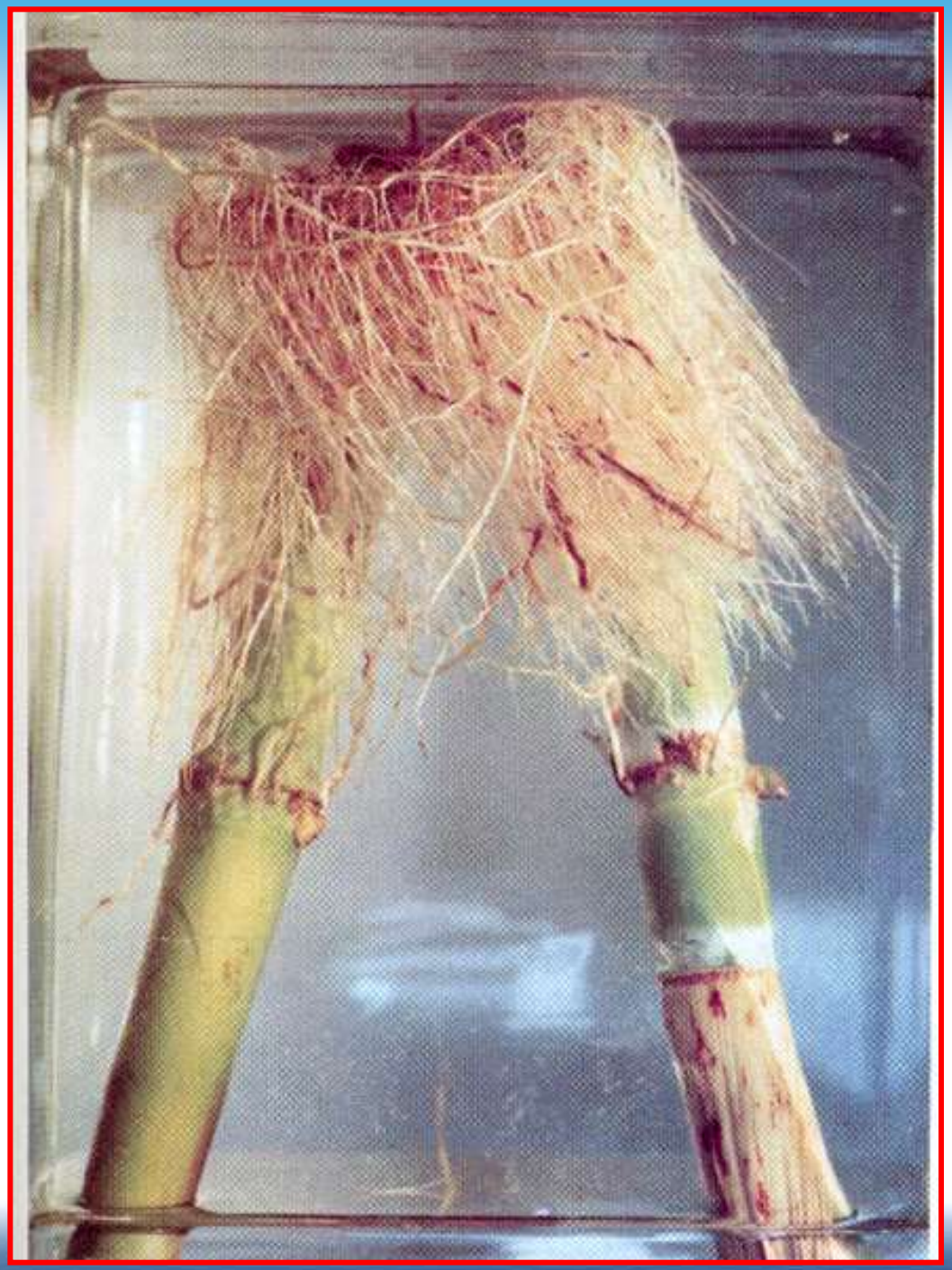


图 6－7　燕麦胚芽鞘切段内 IAA 的极性运输



将竹子切段倒置，根也会从其形态学基部长出来，在基部形成根的原因是茎中生长素的极性运输与重力无关。

IAA的极性运输是某种载体介导的主动运输过程：

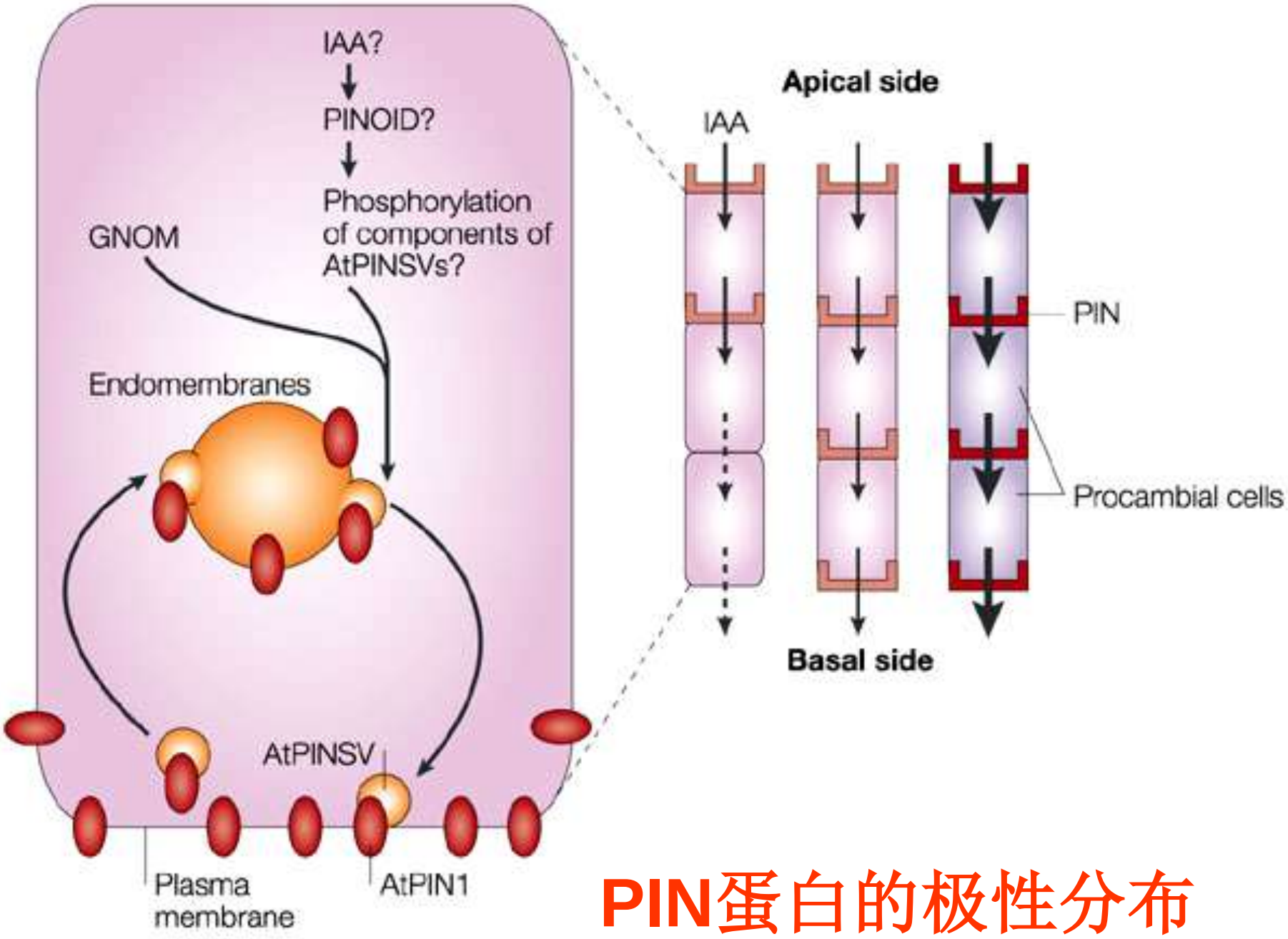
1、IAA的运输要消耗能量；

2、IAA能逆浓度梯度运输；

3、IAA的极性运输比普通扩散快；

4、某些化合物能抑制IAA的极性运输；

化学渗透极性扩散假说


IAA?
PINOID?
Phosphorylation of components of AtPINSVs?
GNOM
Endomembranes
AtPINSV
Plasma membrane
AtPIN1
Apical side
IAA
PIN
Procambial cells
Basal side

PIN蛋白的极性分布

四、生长素的生理效应

1. 促进伸长生长
2. 引起顶端优势
3. 促进器官与组织的分化
4. 诱导单性结实
5. 影响性别分化
6. 参与向性反应的调节

1．促进伸长生长

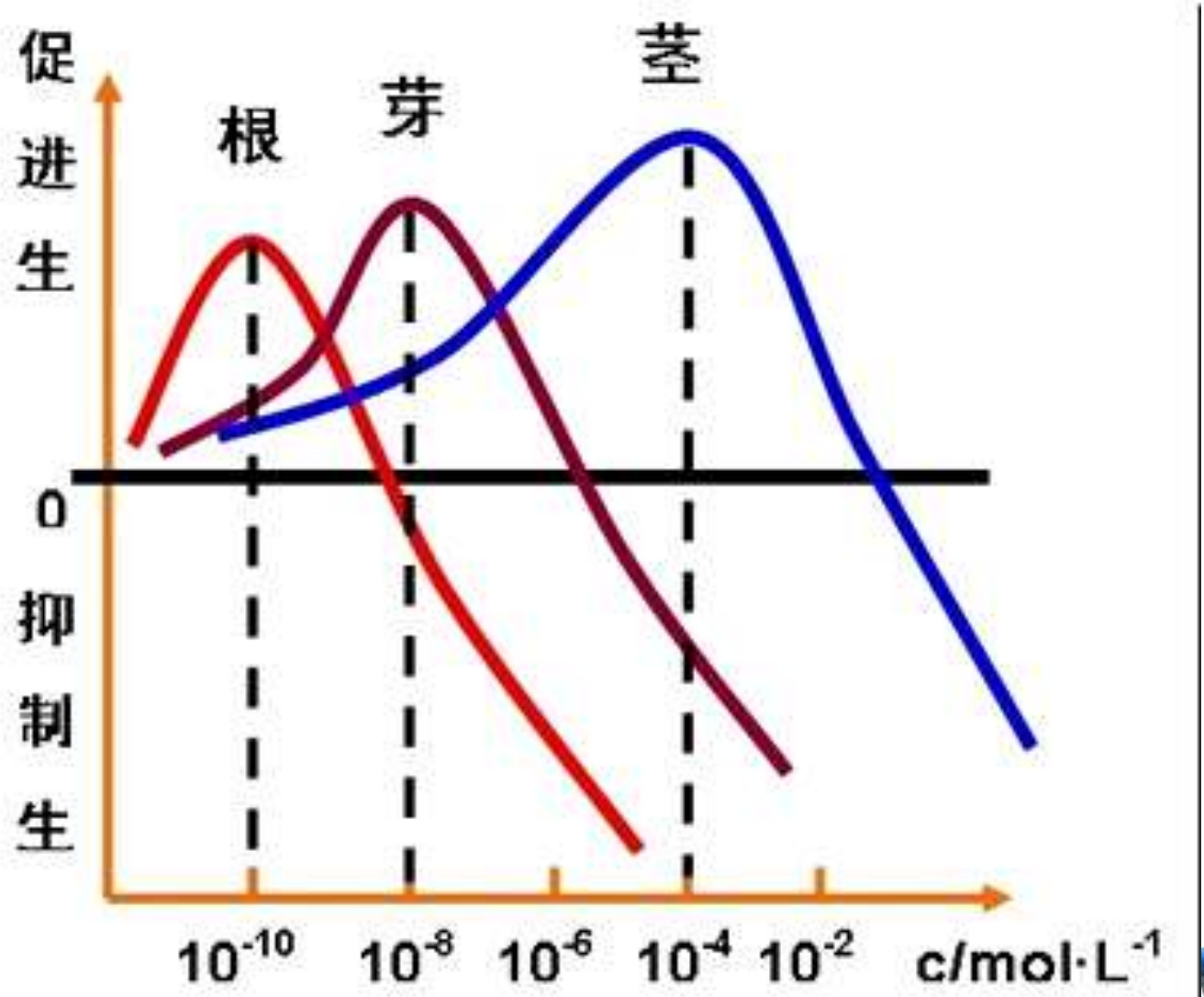
效应： 促进胚芽鞘、下胚轴、茎切段等的伸长生长—细胞的伸长生长

与浓度有关
- 低浓度时促进生长
- 中等浓度抑制生长
- 高浓度时抑制生长

不同器官敏感性不同

根>芽>茎

植物不同器官对生长素的敏感度不同



Left: wild-type plant

体内生长素过多
抑制生长

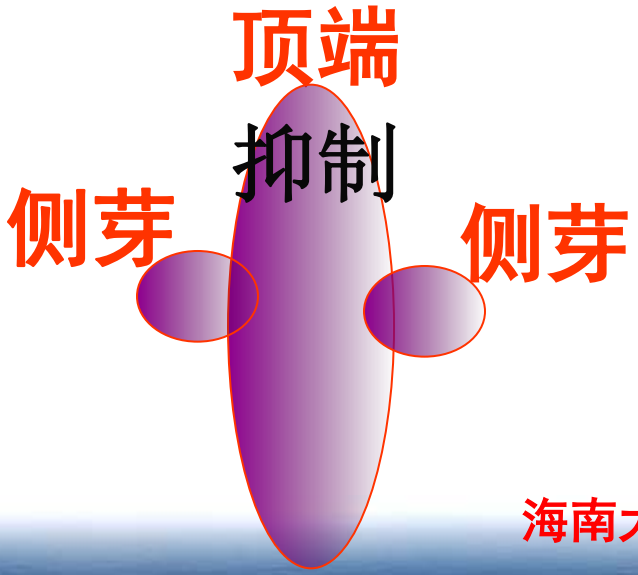
Right: IAA-over-producing plant expressing *Agrobacterium tumefaciens* *iaaH* and *iaaM* genes under the control of the CaMV 35S promoter

过量的IAA对烟草茎伸长的作用

2. 引起顶端优势

正在生长的顶端对侧芽有抑制作用

切去正在生长的顶端，侧芽就开始萌发



如果在切口处涂上一定浓度的IAA羊毛脂膏，可以代替顶芽对侧芽的抑制作用。

顶端优势示意图

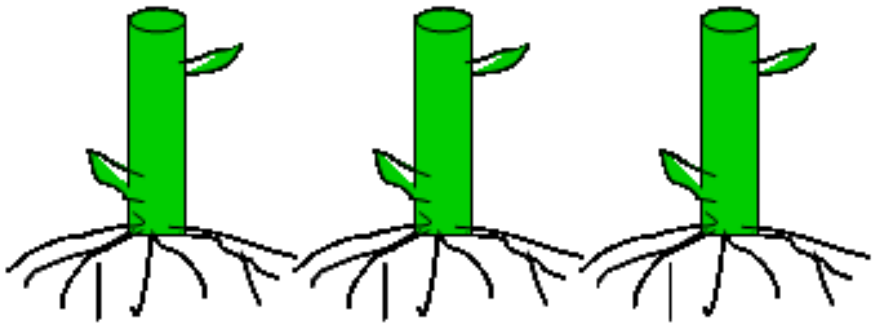
1. 具有顶端的植株，下面侧芽的生长受到抑制。2. 将茎尖端切除后，下面的侧芽开始生长。3. 在切除茎尖端的断口处涂上含生长素的羊毛脂，侧芽的生长仍受到抑制。

3. 促进器官与组织的分化

生长素对细胞的分裂与分化也促进效应。

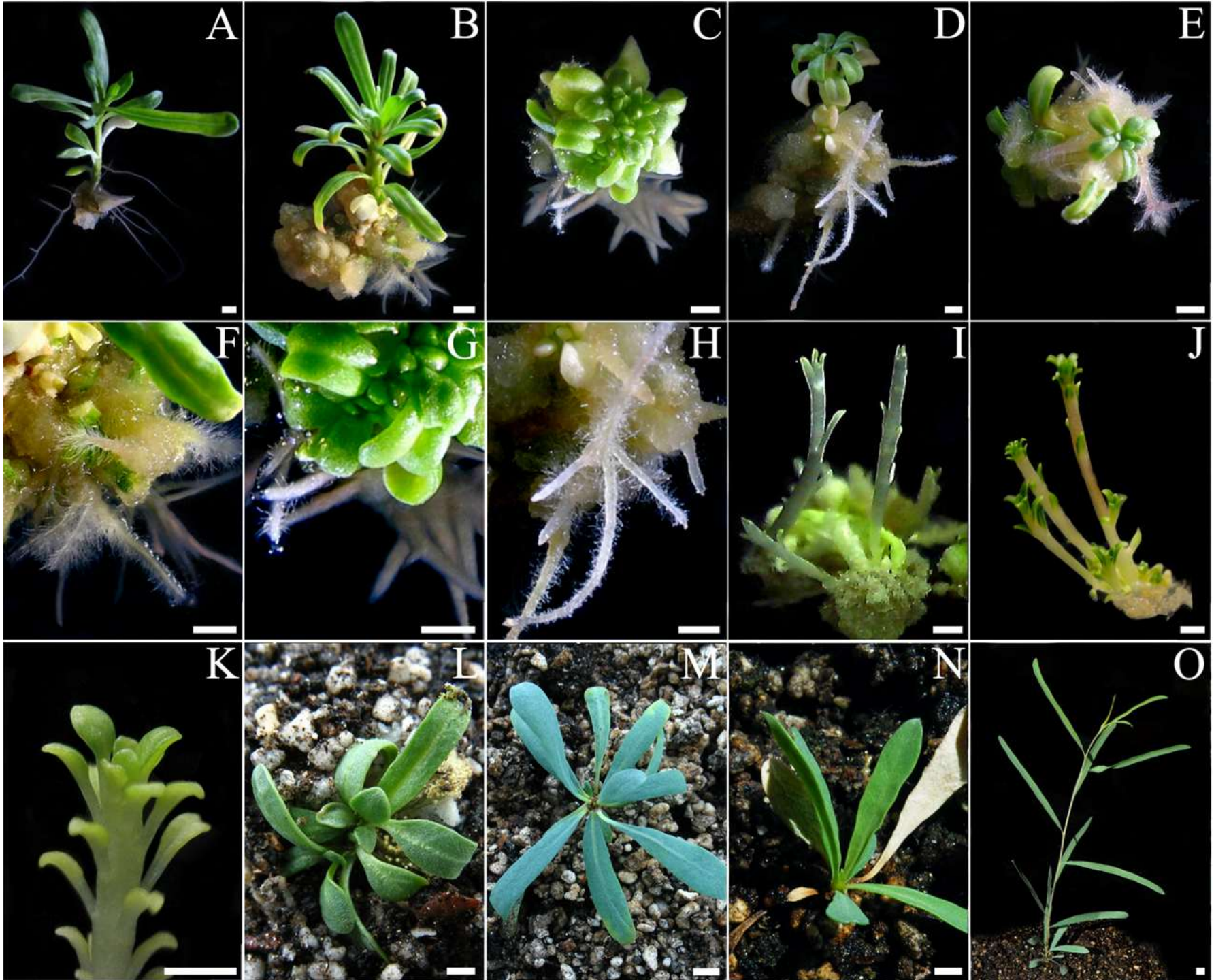
在组织培养中，常用于诱导根的分化

促进扦插的枝条生根



+NAA

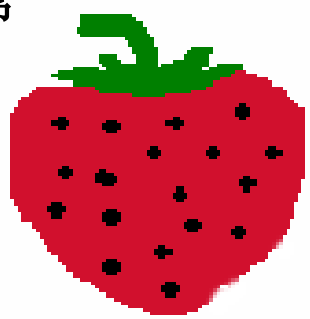
-NAA


A
B
C
D
E
F
G
H
I
J
K
L
M
N
O

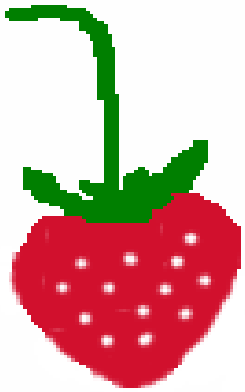
4. 诱导单性结实

如果在授粉之前，用生长素处理柱头，可以不经授粉而引起子房膨大，并发育成果实，这种现象叫单性结实，果实为**无籽果实**。

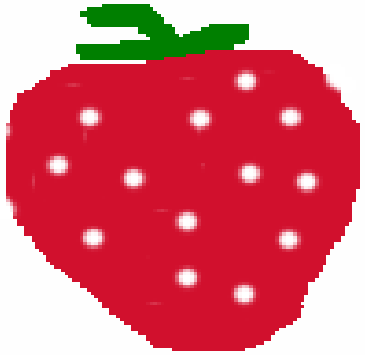
正常



去籽



+NAA



5．影响性别分化

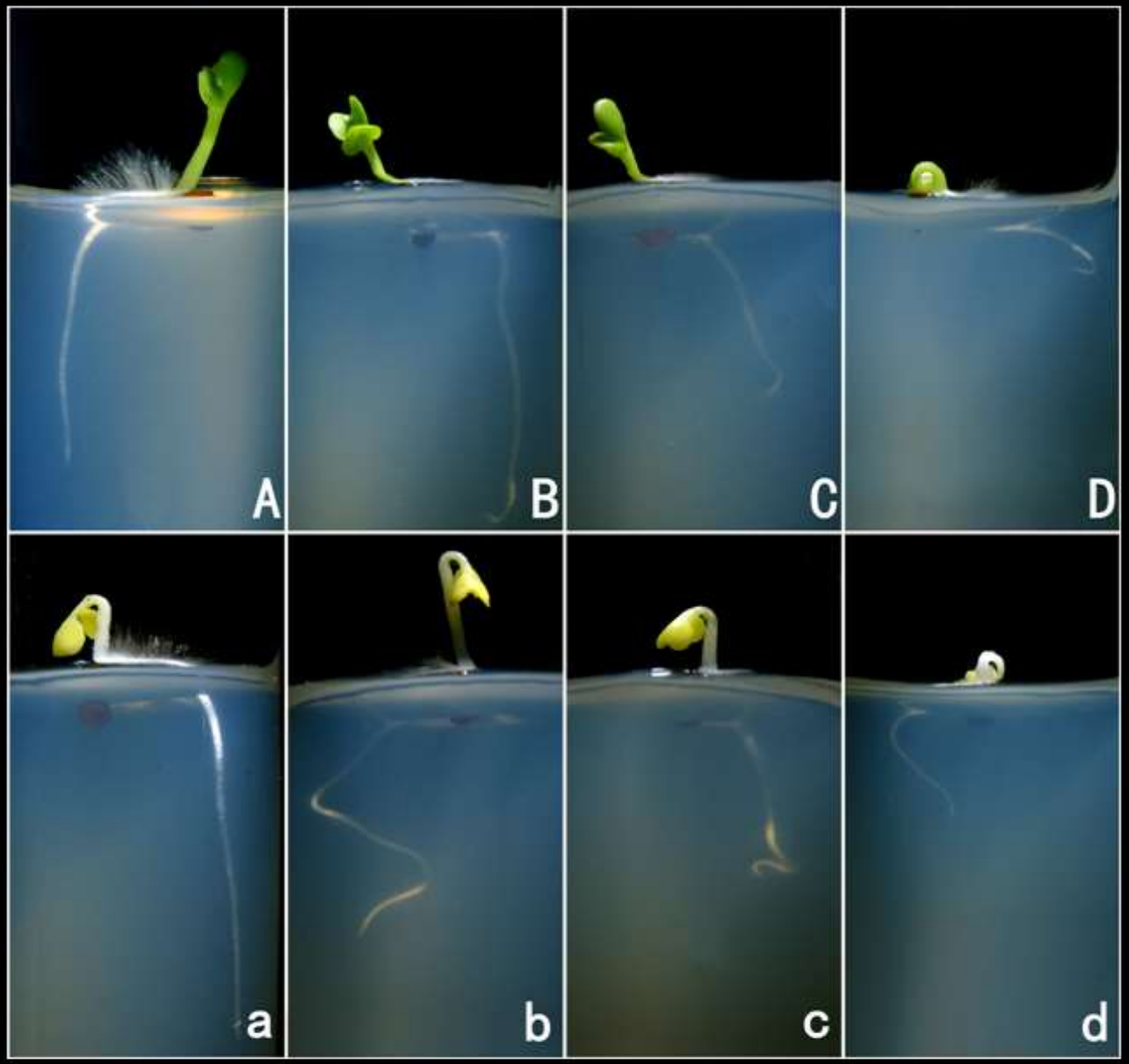
生长素对瓜类的花器官分化具有一定的效应。试验表明，生长素有促进雌花分化的作用。

6. 参与向性反应的调节

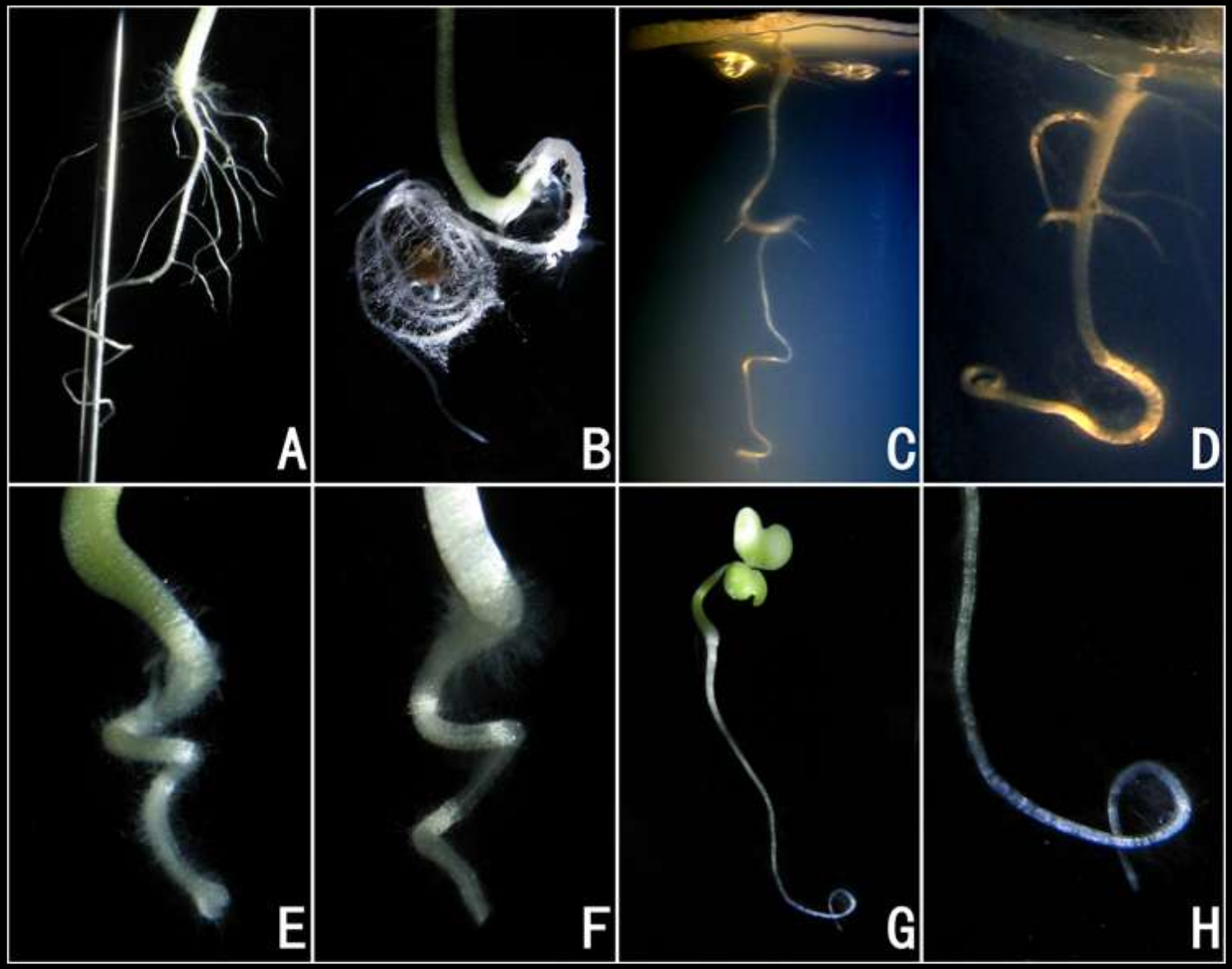
生长素介导枝条和根部对重力及光产生向性反应。

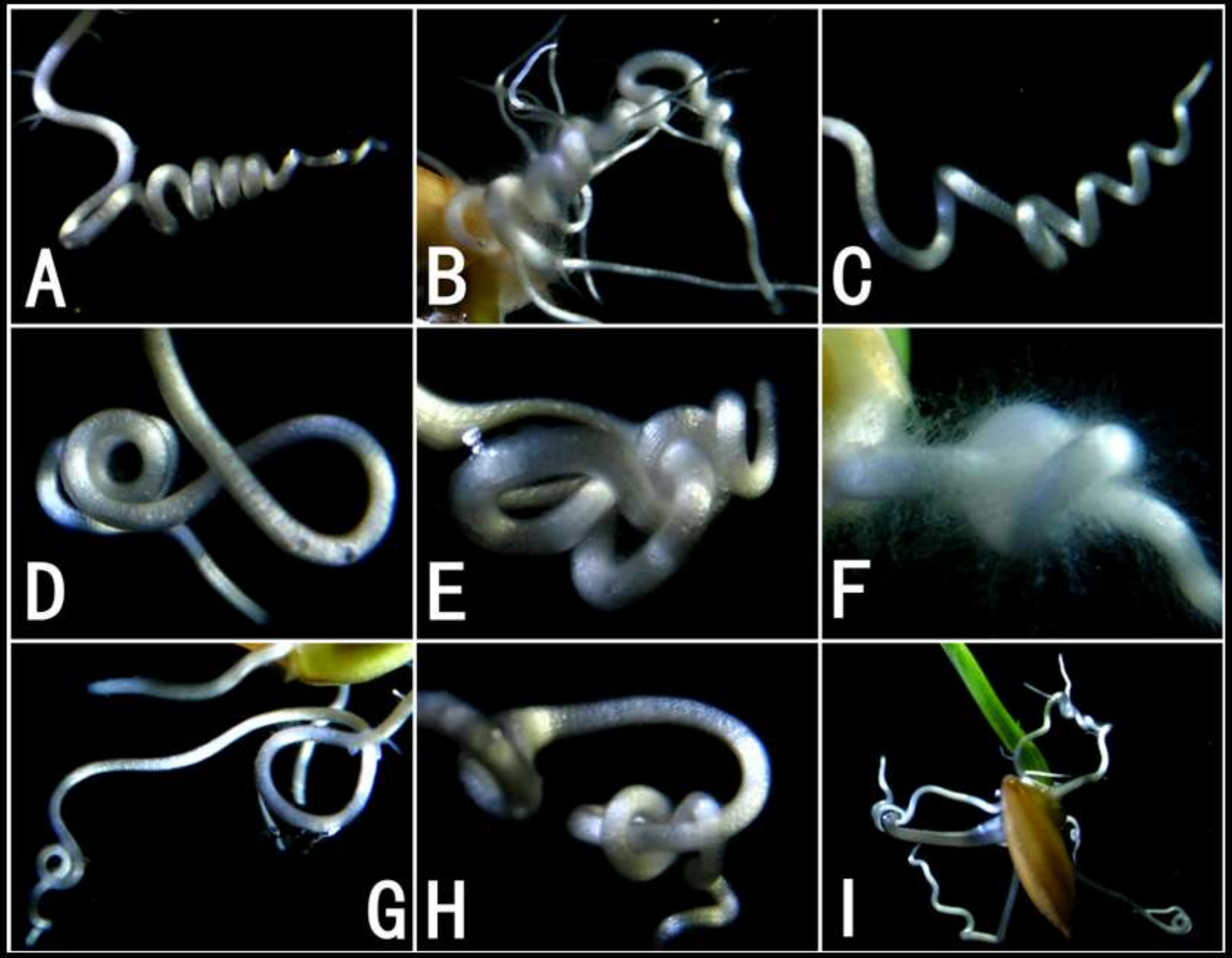
根的向重力性

Brassica rapa L. Chinensis Group.



Coiling




A
B
C
D
E
F
G
H
I

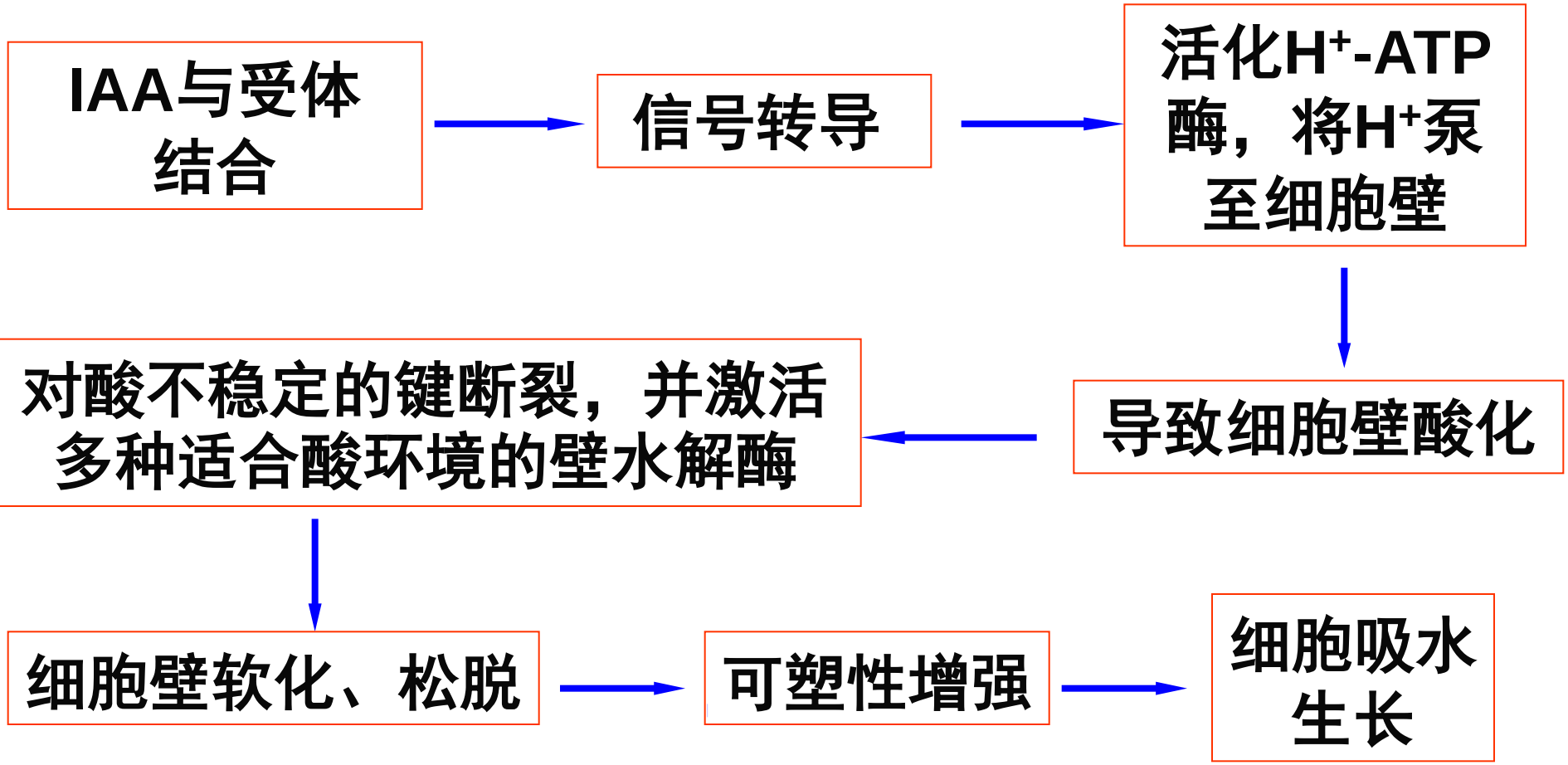
五、生长素的作用机理

（1） 生长素能增加细胞壁的可塑性，使细胞的体积扩大 → 快速反应

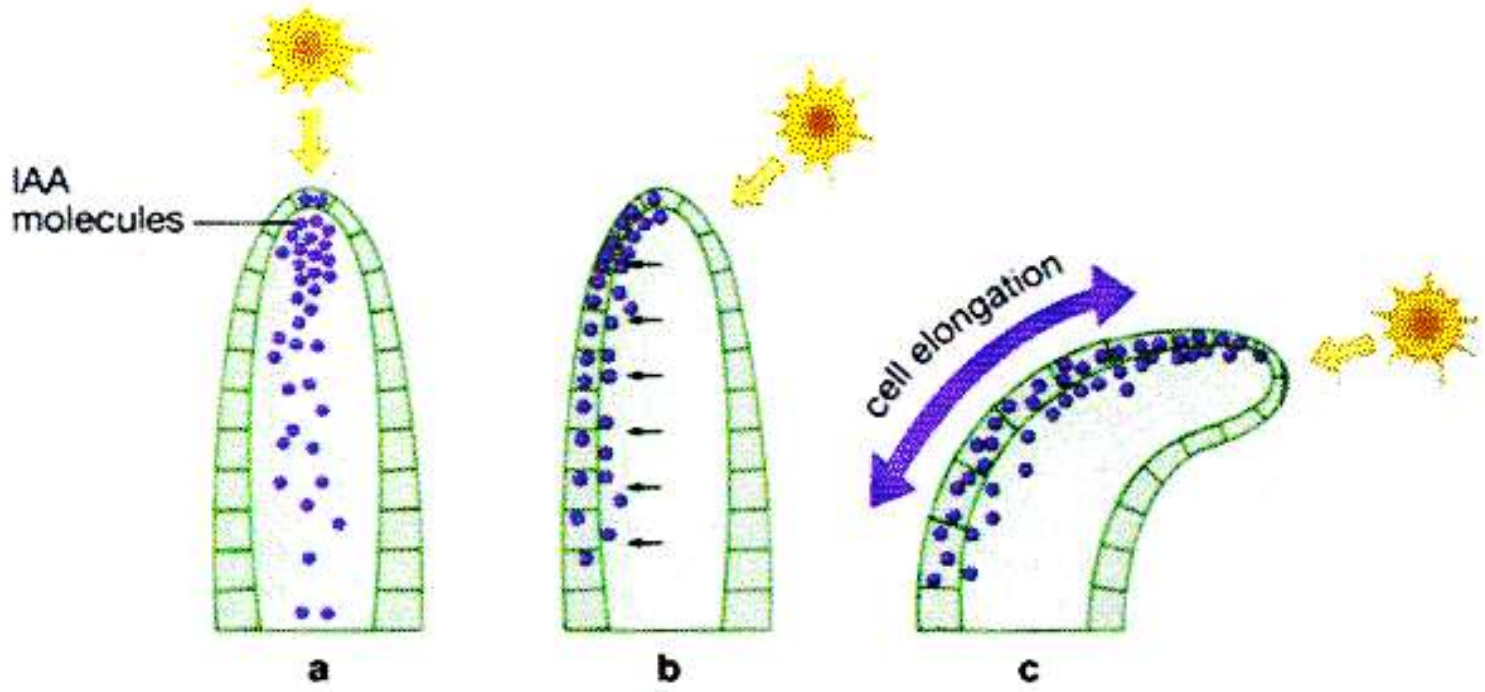
（2） 生长素能诱导基因表达，促进核酸与蛋白质的生物合成，增加新的细胞质成分 → 慢速反应

（一）生长素效应的生理机制

1. 生长素促进细胞伸长的机理—酸生长学说



2. 生长素参与向性反应的机理—生长素在体内的不均匀分布



在单侧光照下，芽鞘中生长素较多分布在背光一侧，刺激细胞伸长，背光一侧生长快于向光一侧，芽鞘就向光弯曲。

（二）生长素的信号转导途径

1. 受体

激素受体: 能与激素特异结合并能引发特殊生理生化反应的物质。

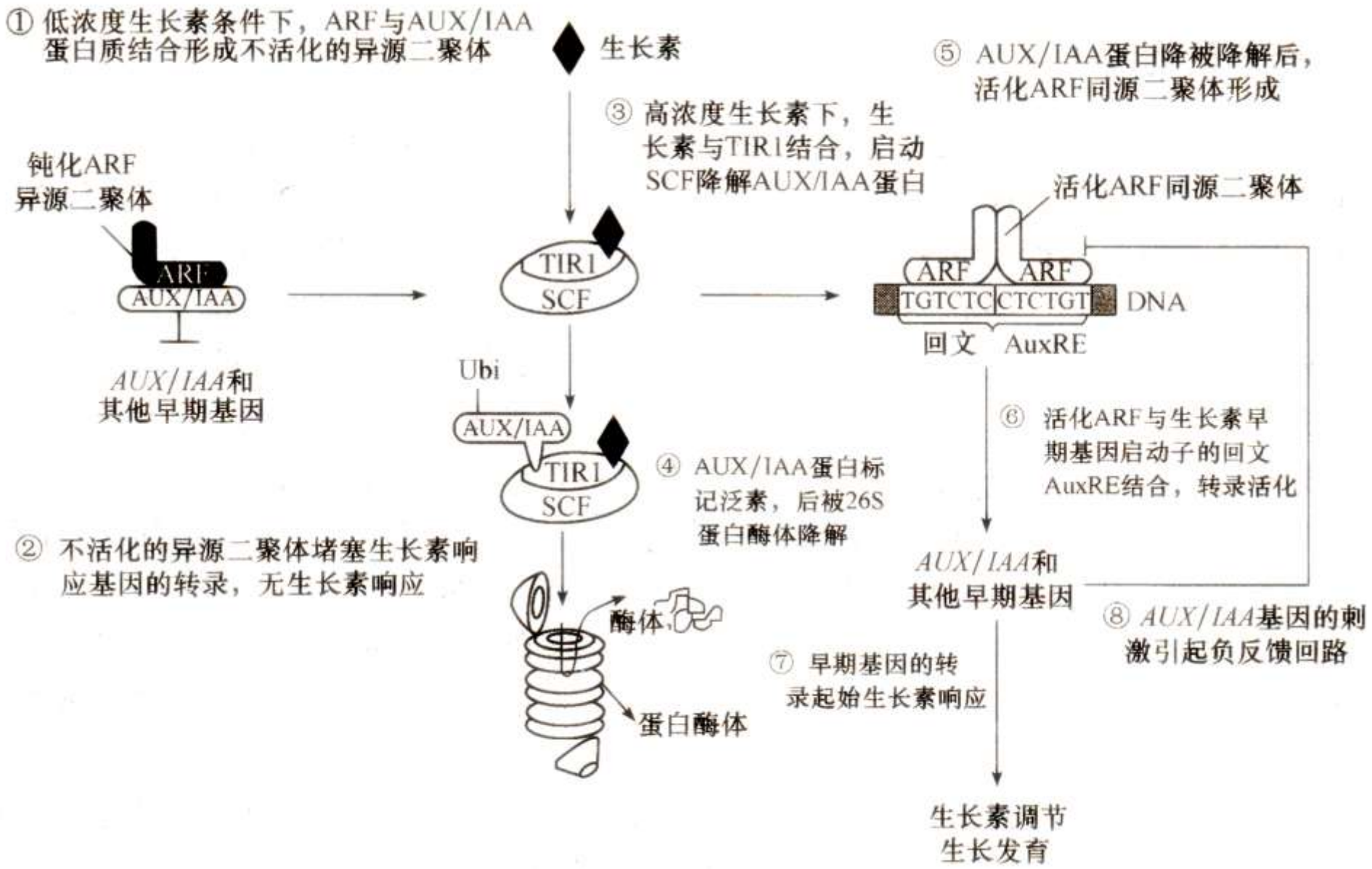
目前已发现两类生长素受体

①**ABP1**（auxin-binding protein 1, 生长素结合蛋白1）

②**TIR1** (transport inhibitor response 1, 运输抑制剂响应1)

F-box蛋白

2. 信号转导途径


① 低浓度生长素条件下，ARF与AUX/IAA蛋白质结合形成不活化的异源二聚体
生长素
③ 高浓度生长素下，生长素与TIR1结合，启动SCF降解AUX/IAA蛋白
⑤ AUX/IAA蛋白降被降解后，活化ARF同源二聚体形成
纯化ARF异源二聚体
ARF
AUX/IAA
AUX/IAA和其他早期基因
TIR1
SCF
活化ARF同源二聚体
ARF
ARF
TGTCTC
CTCTGT
DNA
回文
AuxRE
Ubi
AUX/IAA
TIR1
SCF
④ AUX/IAA蛋白标记泛素，后被26S蛋白酶体降解
⑥ 活化ARF与生长素早期基因启动子的回文AuxRE结合，转录活化
② 不活化的异源二聚体堵塞生长素响应基因的转录，无生长素响应
酶体
蛋白酶体
AUX/IAA和其他早期基因
⑧ AUX/IAA基因的刺激引起负反馈回路
⑦ 早期基因的转录起始生长素响应
生长素调节生长发育

（三）生长素调节的基因表达

生长素诱导基因分两类：

（1）早期基因或初级反应基因

早期基因的表达是被原来已有的转录因子活化刺激所致，外施蛋白质合成抑制剂不能阻止早期基因的表达。**早期基因表达所需时间很短，5-60分钟。**

（2）晚期基因或次级反应基因

受早期基因调控，需要重新合成蛋白质，基因表达受蛋白质合成抑制剂的抑制。**所需时间很长。**

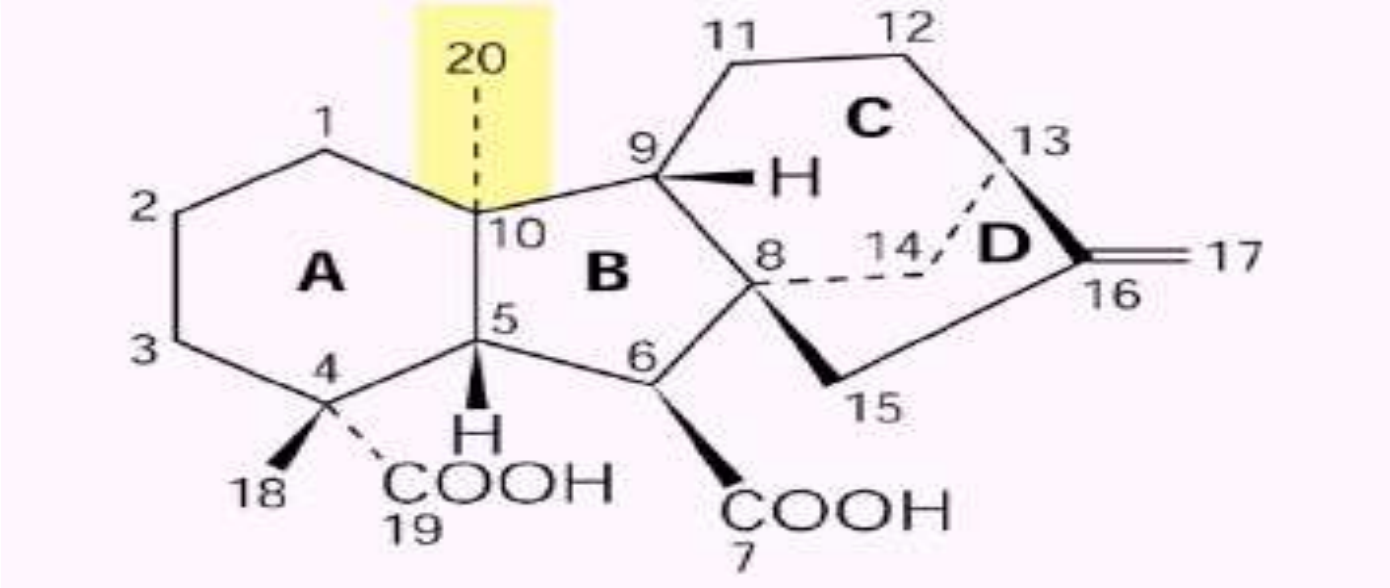
第三节　赤霉素类

一、赤霉素的发现

赤霉素（gibberellin，GAs）是日本学者黑泽英一（Kurosawa）1926年在研究水稻恶苗病的过程中发现的。

日本人籔田贞次郎（Yabuta）等1938从诱发水稻恶苗症的赤霉菌中分离并结晶到了这种物质，定名为赤霉素A。

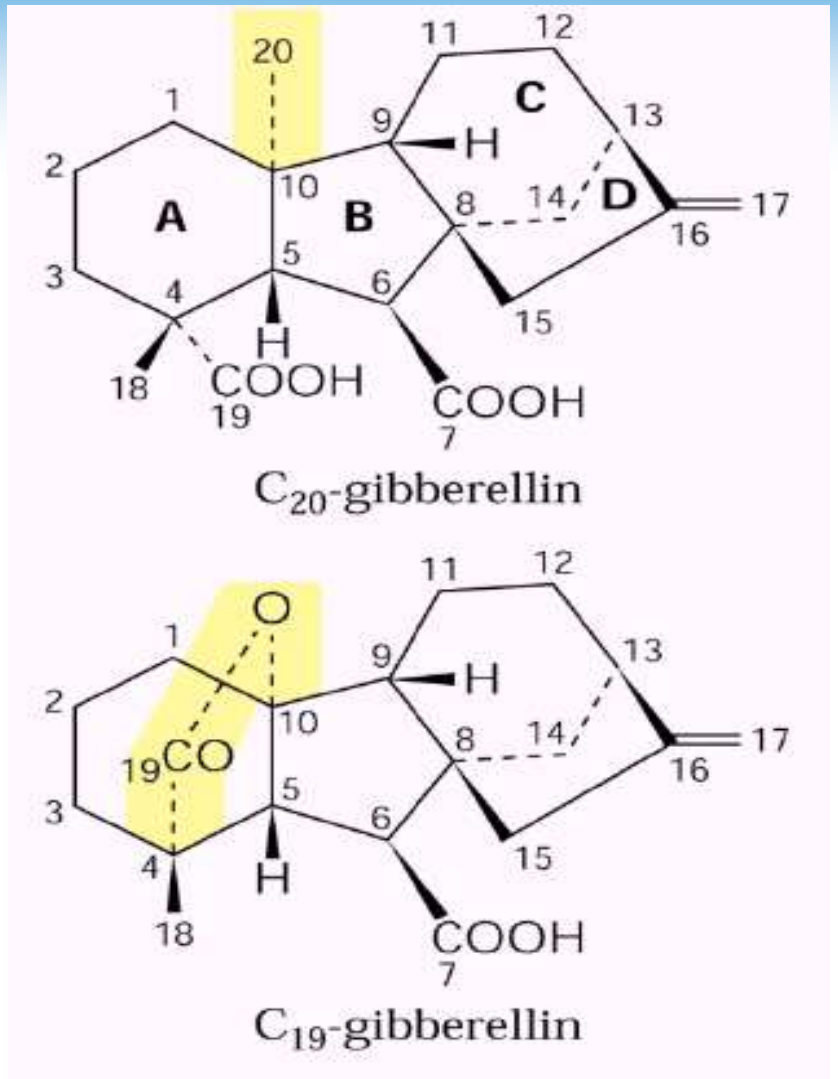
赤霉素的化学结构



赤霉素基本结构是**赤霉素烷**（ent-gibberellane），它是一种双萜，由4个异戊二烯单位组成，含有4个碳环（A、B、C、D）。

两类赤霉素

根据赤霉素分子中碳原子数目的不同，可分为C_{19}和C_{20}两类赤霉素。前者所包含的种类多于后者，生理活性也高于后者。



二、赤霉素的存在形式与代谢

（一）赤霉素的存在形式

游离型

不与其他物质结合，易被有机溶剂提取出来。有生理活性。存在于生长旺盛的部位。

结合型

与其他物质结合，要通过酸水解或蛋白酶分解才能释放出游离赤霉素。暂时失去活性。是赤霉素储藏形式。在一定条件下可转变为游离型。

结合态是赤霉素储藏形式

就好像粮仓

（二）赤霉素的代谢

1. 赤霉素（GA）的生物合成

合成部位：①发育着的果实(或种子)

②正在生长的茎端和根部

赤霉素在细胞中的合成部位是质体、内质网和细胞质溶胶等。

2. 赤霉素（GA）的降解

GA合成以后在体内降解很慢

失活代谢主要是2β-羟化反应，该反应使活性GA不可逆地失去生物活性。

三、赤霉素在体内的分布与运输

现已知有136种天然赤霉素,可以说,赤霉素在植物激素中种类最多。

分布部位：①发育的果实(或种子)

②正在生长的茎端和根部

赤霉素在生殖器官（发育的果实和种子）和旺盛生长的部位（茎尖和根尖）含量较高、活性强；休眠器官（休眠的马铃薯块茎等）含量极低，活性弱。

运输

GA的运输没有极性，可以双向运输。根尖合成的赤霉素沿导管向上运输,而嫩叶所产生的赤霉素则沿筛管向下运输。

四、赤霉素的生理效应

1. 促进茎的伸长生长
2. 促进细胞分裂与分化
3. 打破休眠
4. 促进抽薹开花
5. 促进坐果
6. 诱导单性结实
7. 影响性别分化

1. 促进茎的伸长生长

最显著的生理效应是促进茎的伸长生长，但不改变节间的数目。

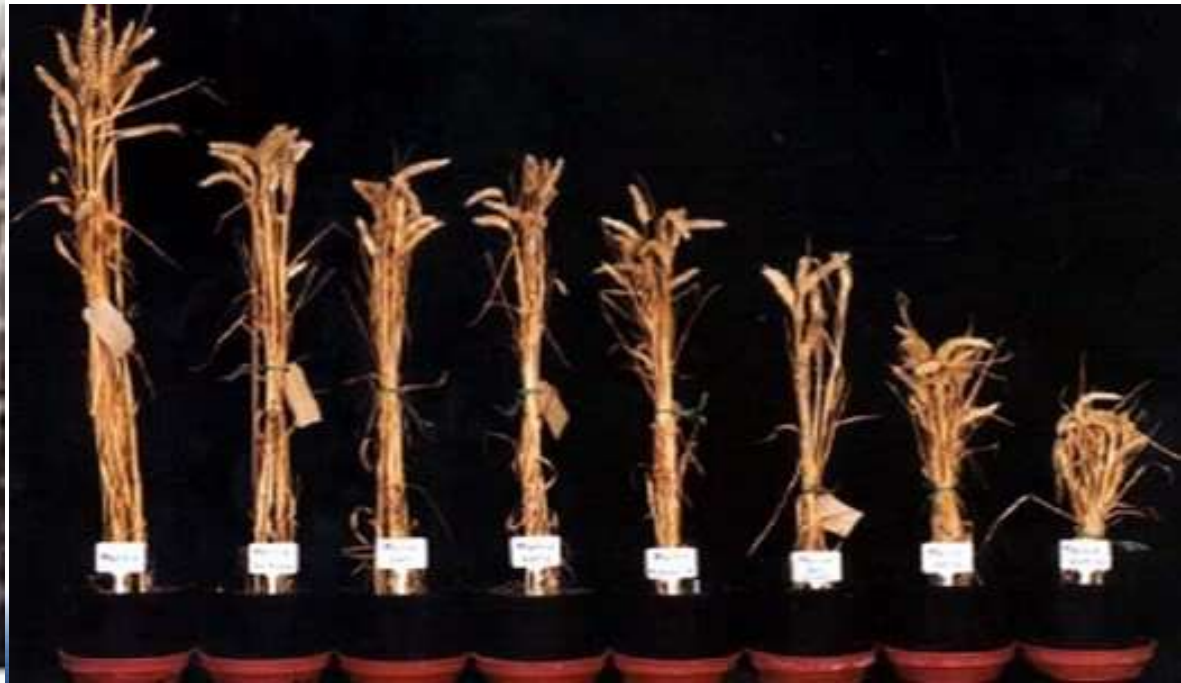
GAs对矮生豌豆苗茎伸长的影响

海南大学应用科技学院

第一次绿色革命

在20世纪60年代

给绿色革命带来巨大成功的就是一个赤霉素合成基因突变的品种 。



2. 促进细胞分裂与分化

赤霉素不但促进细胞伸长，还可以促进细胞的分裂与分化，在组织培养中，与**生长素共同诱导木质部与韧皮部的分化**。但赤霉素对不定根的形成起抑制作用，这与生长素不同。

3. 打破休眠

对许多植物休眠的种子，使用GA可有效打破休眠，促进种子萌发。同时赤霉素也能促进树木和马铃薯休眠芽的萌发。

这是因为GA可诱导α-淀粉酶、蛋白酶和其它水解酶的合成,催化种子内贮藏物质的降解，以供胚的生长发育所需。

4. 促进抽薹开花

某些高等植物花芽的分化是受日照长度(即光周期)和温度影响的。

许多长日植物，经过赤霉素处理后，可以在短日照条件下开花。

GA对短日植物的开花无效。

5. 促进坐果

在开花期使用GA可以抑制花柄、果柄处离层的形成，防止花果脱落，提高坐果率。

6. 诱导单性结实

赤霉素可以使未受精子房膨大，发育成为无籽果实。如葡萄花穗开花1周后喷GA，可使果实的无籽率达60%～90%，收割前1～2周处理，还可提高果粒甜度。

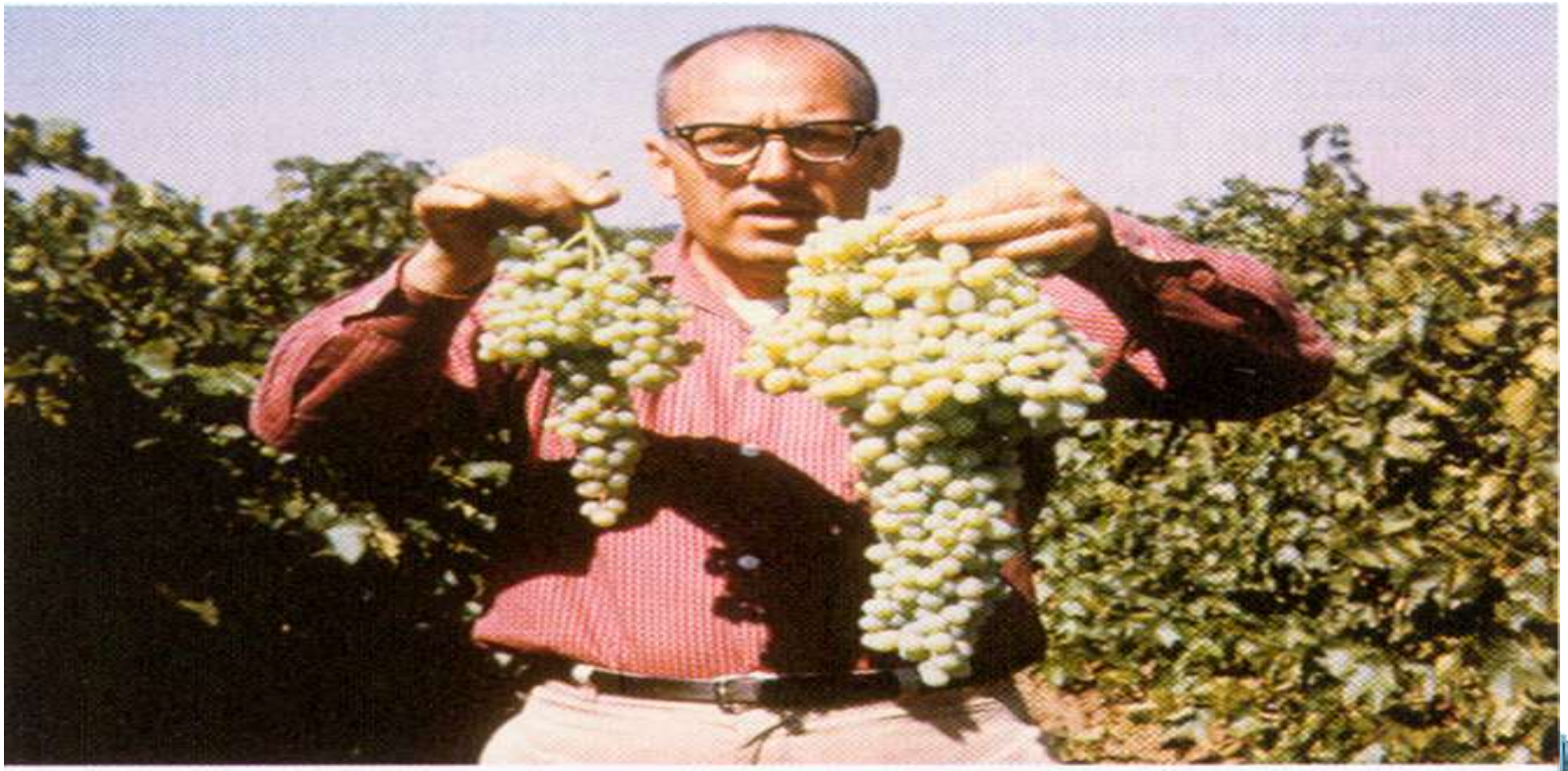


图 20.4 赤霉素诱导的 Thompson 无籽葡萄的生长。左边的一串是未处理的。而右边的一串则是在果实发育期间用赤霉素喷施过的。

无籽葡萄

7. 影响性别分化

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。GA在这方面的效应与生长素和乙烯相反。

像不像动物中的雄性激素

五、赤霉素的作用机制

（一）赤霉素效应的生理机制

1. 赤霉素促进细胞伸长的机制

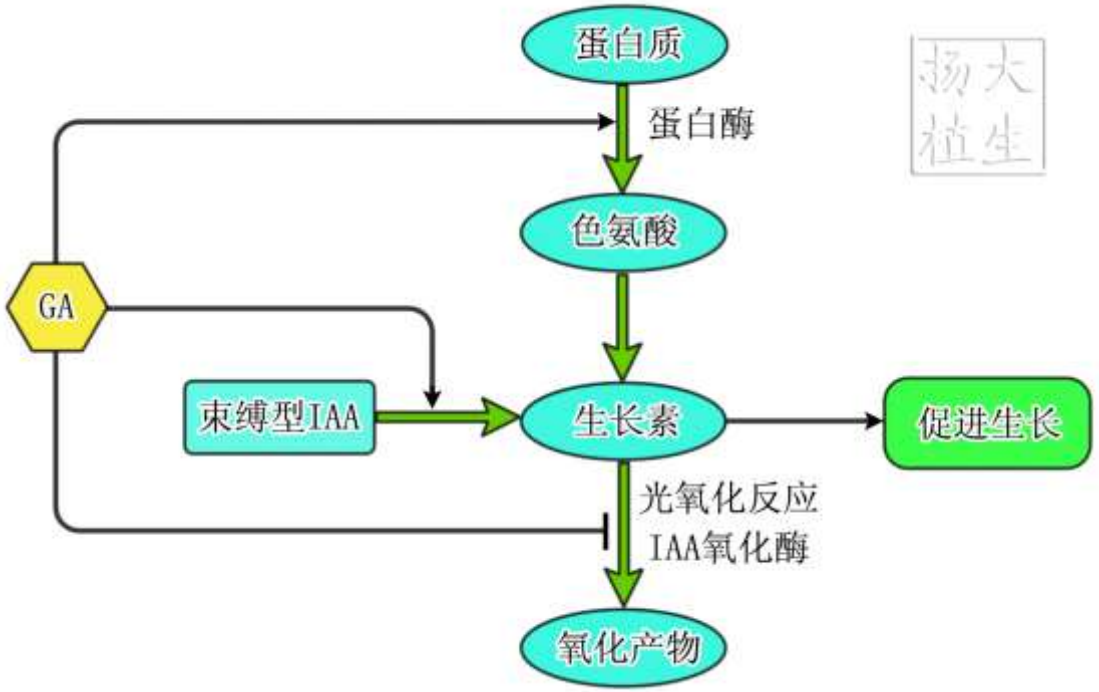
通过调节细胞壁的伸展性

赤霉素促进细胞伸长从而导致茎的伸长，最终导致株高增加。

2. 赤霉素调节生长素的水平

GA使内源IAA的水平增高。因为：

(1)GA降低了IAA氧化酶的活性；
(2)GA促进蛋白酶的活性，使蛋白质水解，IAA的合成前体(色氨酸)增多；
(3)GA还促进束缚型IAA释放出游离型IAA。



GA与IAA形成的关系

粗箭头表示代谢过程，实线箭头表示促进，平端线表示抑制

3. 赤霉素诱导萌发大麦种子合成α-淀粉酶的机理

胚——贮藏GA的部位

糊粉层——GA作用的靶细胞

大麦种子在萌发时，贮藏在胚中的束缚型GA水解释放出游离的GA，通过胚乳扩散到糊粉层，并诱导糊粉层细胞合成α-淀粉酶和蛋白酶。

（二）赤霉素的信号转导途径

目前对赤霉素信号途径主要在**GA诱导糊粉层产生α-淀粉酶**和**GA促进茎伸长**两方面。

1. 受体

在研究GA促进茎伸长生长信号转导时，通过分析水稻矮化突变体获得了第一个**GA**受体**GID1**(gibberellin insensitive dwarf 1)蛋白。

DELLA蛋白被认为是转录因子,阻遏植物生长发育。

2. 信号转导途径

两个第二信使参与：

cGMP　　Ca^{2+}

用赤霉素处理糊粉层细胞约1h后,细胞内的cGMP水平骤然升高

赤霉素处理可使糊粉层细胞内的Ca^{2+}水平和钙调蛋白水平都显著增高

（三）赤霉素调节的基因表达

水解酶类：

α-淀粉酶

β-1,3-葡萄糖苷酶

蛋白酶

核糖核酸酶

水解葡萄糖苷键，释放葡萄糖作为产物

热激蛋白