



植物激素作用的 分子机理

许智宏 薛红卫 主编

Plant Hormones:
Function and
Molecular Mechanism

上海科学技术出版社

国家科学技术学术著作出版基金资助出版
国家自然科学基金委员会重大研究计划“植物激素作用的分子机理”资助出版

植物激素作用的 分子机理

许智宏 薛红卫 主编

上海科学技术出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

植物激素作用的分子机理 / 许智宏, 薛红卫主编.
—上海: 上海科学技术出版社, 2012.10
ISBN 978-7-5478-1433-8

I. ①植… II. ①许… ②薛… III. ①植物激素—研究
IV. ①Q946.885

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2012) 第 195569 号

本书出版受“上海科技专著出版资金”资助

责任编辑 兰明娟 杨志平 季英明

上海世纪出版股份有限公司 出版、发行
上海科学技术出版社
(上海钦州南路 71 号 邮政编码 200235)

新华书店上海发行所经销

浙江新华印刷技术有限公司印刷

开本 889×1194 1/16 印张 29.5 插页 4

字数: 500 千字

2012 年 10 月第 1 版 2012 年 10 月第 1 次印刷

ISBN 978-7-5478-1433-8/Q·10

定价: 188.00 元

本书如有缺页、错装或坏损等严重质量问题,
请向工厂联系调换

《植物激素作用的分子机理》

编 委 会

主 编 许智宏 薛红卫

编 委 (按姓氏笔画排序)

马 红	王志勇	甘苏生	左建儒	刘春明	何祖华
宋纯鹏	张宪省	陈 辉	林文慧	种 康	须 健
郭红卫	程佑发	傅向东	谢道昕	潘永忠	瞿礼嘉

序

自 1880 年达尔文的植物向光性研究开始,到随后生长素的发现与作用机理探索,经过一个多世纪的研究与生产实践,植物激素的研究与应用几乎涉及植物科学研究的各个领域。植物激素研究已成为当今国际植物科学的前沿和热点领域,其作用机理的研究已成为人们认识和理解纷繁神秘的植物生命现象的重要途径,为作物遗传改良和育种提供了重要理论基础,由植物激素研究而导致的植物激素的发现及大量植物生长调节物质的人工合成在农业上得到广泛的应用,为提高作物产量与品质起到了重要的作用。

中国学者在植物激素研究方面有着很长的历史,为推动植物科学及其在农业中的应用作出了重要贡献。早期的研究更多地集中在各种激素和生长调节物质对植物生理生化过程的影响,相关工作最早可以追溯到 20 世纪三四十年代,如李继侗(1930)关于生理顶端再生的研究、殷宏章(1937)关于生长素对小球藻生长的影响和油桐扦插的效应研究、黄昌贤(1938)利用生长素诱导无子果实的研究、罗宗洛(1944)关于生长素和微量元素对植物生长和花粉萌发影响的研究、汤玉玮(1947)发现吡啶乙酸氧化酶的研究,以罗士韦和崔澂为代表的老一辈植物学家有关植物组织培养的研究也促进了植物激素的研究与应用。总体说来,直到“文革”结束,我国关于植物激素的研究工作比较零散,且多偏重于生理和应用方面。改革开放以来,我国的植物激素研究进入了“科学的春天”,特别是从 20 世纪 90 年代至今,随着分子遗传学研究的进展及其方法体系的建立和应用,以及一大批具有海外留学背景的中青年科学家回国工作,我国已经形成了一支以分子生物学和遗传学为背景并具有国际竞争力的强大的植物激素研究队伍,在激素受体鉴定、激素代谢调控、信号转导以及激素调控株型发育等方面取得了具有重大国际影响的成果,成为国际上该领域的重要国家之一,在国际学术界产生了重要影响。

植物激素作用的分子机理已成为生命科学领域中的重大课题,也是当前国际基础研究的重点和热点。在中国,该领域不仅积聚了雄厚的研究力量和坚实的工作基础,同时也得到了国家的高度重视和重大研究项目的支持。2006 年 10 月,经许智宏先生和我发起,来自全国近 60 位植物激素和作物遗传育种、园艺等领域的相关专家、学者在北京召开香山科学第 286 次会议——植物激素与绿色革命,总结了当时植物激素研究的最新进展与研究战略制高点,回顾与展望了中国植物激素研究,呼吁国内的研究队伍集中该领域的优势力量,充分利用国内外可利用的信息资源和手段,围绕激素作用机理的重大科学问题和粮食安全这一战略需求,加强基础研究与生产应用的紧密结合,注重学科交叉、协同合作,从而促进我国作物产量再次“革命性”提高,从植物激素研究上实现第二次“绿色革命”的新突破。为配合此次香山会议,国内核心期刊《植物学通报》特邀该领域著名专家组织出版

了一期“植物激素”综述和研究论文的特别专辑,受到业内人士的广泛关注与支持。与此同时,国家自然科学基金委员会也结合我国激素领域的研究基础和优势条件,设立“植物激素作用的分子机理”重大研究计划,于2007年启动,实施期限为8年,拟投入经费2亿元,旨在通过自由探索和项目集成等方式,凝聚国内优势力量开展系统和集成研究,促进学科交叉与融合,提高多学科综合研究水平,在关键问题和重点方向实现突破,发展新的交叉学科和新的学术生长点,进一步提升我国植物激素研究水平,造就一批具有国际影响力的杰出科学家和进入国际科学前沿的研究团队,进而推动我国植物激素研究的跨越式发展。

当前,国内植物激素著作数量非常有限,本书的问世具有重要意义和价值。它不仅是对当前国际植物激素作用分子机理研究进展的概括、总结与展望,同时也反映了国内科研工作者在此领域所取得的出色成果。本书的编委为我国植物激素分子生物学研究领域的优秀科学家,其研究覆盖了本领域的主要研究方向。全书内容丰富,体现了系统性与前沿性。相信本书的出版将进一步推动我国植物激素研究的基础研究,并为植物激素在农业上的应用和作物遗传改良提供坚实的理论基础,同时也为从事植物科学的研究生和高年级本科生提供一本很好的教材。

A handwritten signature in black ink, reading '李如洋' (Li Ruiyan).

2012年8月

前言

植物激素(plant hormone)是植物体内产生的一类在很低浓度时即可对植物的生长发育、代谢、环境应答等生理过程产生重要调控作用的代谢产物。植物激素作用广泛,在植物生长发育的各个过程(包括细胞分裂和生长分化、向性生长、器官形成、开花、结实、种子发育、脱落衰老等)和环境应答(如干旱、盐碱、低温逆境和对病虫害的抗性)中发挥着重要作用。相对于植物激素,还有一类人工合成的植物生长调节物质(plant growth regulator)被广泛应用于农业生产,以促进或抑制开花、疏花疏果、促进或延迟果实成熟、控制种子萌发等,其中不少化合物也有类似激素的活性。

植物激素的研究历史可以追溯到 130 多年前。Sachs 在 1880—1893 年间根据对植物形态发育的观察,提出植物体内存在控制特定器官形成的“成根素”、“成花素”的假设。生长素(auxin)是最早发现的植物激素,其发现源于 Darwin(1880)进行的植物向光性试验,认为禾草芽鞘在单侧光照射下的向光性生长是由于芽鞘顶端在单侧光照下产生某种物质传递到下面后产生不均衡生长的结果。20 世纪 20 年代,由前苏联植物生理学家 Cholody 对植物根向地性的研究,以及荷兰 Utrecht 大学 Went 对燕麦芽鞘向光性的研究,提出了关于向性生长的 Cholody-Went 假设,认为茎尖和根尖分泌一种生长激素向基流动,因其在两侧所受的不同物理刺激的结果使生长激素在两侧分布不对称,控制未成熟细胞的生长,而导致向性生长。这些研究最终导致荷兰科学家 Koegl(1934)从玉米油、根霉、麦芽等材料中分离和纯化了生长素(吲哚乙酸,IAA)。由 Darwin 的工作开始,到 Koegl 等成功提炼出生长素结晶,前后历时 50 多年。直至 50 年代,有关植物激素的著作基本上是关于生长素的(Went 和 Thimann, 1937; Audus, 1959)。多年的研究表明,生长素的作用十分广泛,包括促进细胞分裂和生长、维管束分化、侧根形成、果实和种子发育,维持顶端优势等,其作用也与生长素所特有的极性运输有关。

赤霉素(gibberellin)的发现也经历了几十年的时间。1926 年日本农业技师黑泽英一(E. Kurosawa)在我国台湾发现水稻恶苗病的病原真菌赤霉菌(*Gibberella fujikuroi*)的培养基的滤液具有促进水稻苗陡长的效应,形成细长茎叶。1938 年,东京大学戴田、住木等从病原真菌的发酵液中提炼到赤霉素结晶。但在其后十几年中,由于这方面的研究局限在日本,赤霉素的重要性并未引起国际学术界的关注。直到 1950 年,住木等日本科学家在国际微生物学会召开的一系列国际会议上报告了他们的研究成果之后,才引起国际学术界的重视。基于对赤霉素的化学性质及发酵工艺的研究,20 世纪 50 年代中期后在世界范围内掀起了一个研究赤霉素的高潮。至今,已从不同的植物中陆续发现、鉴定出 130 多种结构不同

的赤霉素,但其中仅少数有强的生理活性。赤霉素最明显的生理作用是促进茎生长,此外,赤霉素还在种子萌发、一些雌雄异花植物(如葫芦科植物)的雄花形成、诱导糊粉层 α -淀粉酶等过程中发挥重要作用。值得一提的是,20世纪60年代第一次“绿色革命”中发挥重要作用的小麦矮秆基因*Rht1*以及水稻半矮秆基因*SD1*的功能均与赤霉素有关。

细胞分裂素(cytokinin)是在植物组织培养研究中发现的。20世纪40年代, Van Overbeek等在曼陀罗的幼胚培养中发现,椰子汁能促进细胞分裂并为幼胚的生长发育所必需。1955年, Skoog等在培养烟草髓部组织时发现,在培养基中加入贮存很久的鲑鱼精子DNA能促进髓部细胞分裂,通过分析最后确定其中具有生理活性的物质是6-咪喃氨基嘌呤,后命名为激动素(kinetin)(Strong, 1956; Miller, 1961)。激动素本身并不是天然植物激素,但随后从椰子汁、玉米幼嫩胚乳、根癌农杆菌引起的植物肿瘤组织等材料中,分离到多种具有激动素活性的天然化合物,如玉米素、玉米素核苷、异戊烯基腺苷等,这类化合物统称细胞分裂素。细胞分裂素的生理作用除促进细胞分裂外,还能促进叶绿体发育、延缓叶片衰老、抑制顶端优势,并促进侧芽萌动和侧枝形成、抑制不定根和侧根形成,以及在植物组织培养中促进芽形成等。

照明气和烟对植物生长的影响导致乙烯(ethylene)的发现。1901年俄国植物生理学家 Neljubov报道照明气中的乙烯会引起暗中生长的豌豆幼苗产生典型的“三重反应”,其作用机理后来在乙烯生物合成途径和果实成熟调控研究中得以阐明,结果使人们确信乙烯是植物体内的一种天然激素。最明显的生理效应是促进果实成熟和部分雌雄异花植物的雌花形成。此外,乙烯还参与植物根、叶、花的发育调控以及抗病反应。

对植物脱落和休眠的研究导致脱落酸(abscisic acid)的发现。起初,人们将脱落研究中分离到的活性成分命名为“脱落素”(abscisin),而将休眠研究中分离到的物质称为“休眠素”(dormin),最后发现两者是同一化合物脱落酸。脱落酸的生理作用主要包括抑制植物生长、诱导种子和芽休眠、促进器官脱落、增强对逆境的抗性等。

除上述五大类经典植物激素外,近二三十年间又逐步把几种植物体内的天然生长物质归入植物激素,它们是油菜素内酯(brassinolide)、水杨酸(salicylic acid)、茉莉酸(jasmonic acid)、多胺(polyamines)、多肽激素等。油菜素内酯是20世纪70年代初美国 Mitchell领导的研究组在研究油菜等植物的花粉提取物时,发现的一类可强烈促进菜豆幼苗生长的物质。随后, Grove等(1979)通过研究其高活性的结晶,证明它是一种甾醇内酯化合物,命名为油菜素内酯,这也是植物体内确认的第一个甾体类激素。至今已在植物中发现40多种具油菜素内酯结构的类似物,统称油菜素甾醇类物质(brassinosteroids)。油菜素甾醇的主要生理作用是促进细胞分裂和细胞生长,也提高植物对逆境的抗性。虽然水杨酸最早是从柳树树皮中分离出来的一种化合物,但这一化合物长久以来被用作治疗发烧的退热药,其作为植物激素的作用则是近几年的研究才阐明的。茉莉酸的情况相似,它最早是从真菌培养液中分离出来的。水杨酸和茉莉酸在植物对病虫害的防御反应和对逆境的应答过程中有重要的作用。多胺是一类脂肪族含氮碱,植物体内常见的有腐胺(putrescine)、精胺(spermine)、亚精胺(spermidine)等,因其在促进生长、延缓衰老以及对逆境应答等方面的作用,近年来也被归入植物激素类物质。多肽激素则是近年新发现的一类植物激素,第一个发现的是系统素(systemin),它是从受伤的番茄叶片中分离出的一种由18个氨基酸组成的多肽,它是植物感受创伤的信号分子,在植物防御反应中起重要作用。

植物激素在植物生长发育和抗逆反应中起着重要的作用,因此对植物激素作用及其机理的研究一直是植物科学中重要的研究领域。近年来,由于分子生物学与遗传学理论不断完善,以及相关研究技术的日益成熟,对植物激素作用的研究已进入到一个新的阶段。在植物激素测定方面逐渐建立一套成熟的技术体系,通过遗传学筛选和相关分子鉴定,获得了一系列的激素受体和传递激素信号的重要

因子。通过整合结构生物学、细胞生物学、生物信息学等手段,在激素识别、信号转导的分子机制、激素间及激素与其他因子(如光、温、逆境胁迫因子)相互作用的分子机理等方面都取得了许多突破性成果,如生长素、脱落酸、油菜素甾醇等激素受体的发现,以及通过解析其结构阐明了植物感知这些激素并传递信号的机制;初步阐明了生长素极性运输调控及激素调控干细胞、分生组织发育的分子机制;解析了激素调控作物(水稻)分蘖及穗型的机理;通过转基因技术调控激素含量(如改变细胞分裂素、乙烯含量等)成功延缓植物叶片衰老、调控果实的后熟、鲜花保鲜等。这些成果不但加深了人们对植物激素作用分子机理的认识和了解(Davies, 2004;许智宏和李家洋,2006;文启光和薛红卫,2012),也为重要农艺性状的分子改良提供了重要线索和技术思路。

对植物激素的研究在我国有很长的历史,20世纪三四十年代,老一辈植物生理学家李继侗、殷宏章、黄昌贤、罗宗洛、汤玉玮等即在生长素的生理和应用方面开展过研究工作。罗士韦、崔激等在中国科学院和一些大学开展的植物组织培养工作带动了植物激素的研究和应用,促进了七八十年代组织培养技术广泛应用于作物育种、林木及园艺植物的试管苗快速繁殖等工作,在国际学术界产生了重要影响。他们也在赤霉素、乙烯、油菜素甾醇和若干人工合成的生长调节物质(如矮壮素、多效唑等)的生理和应用上做过很多研究。但总体而言,在很长一段时期内,由于植物激素作用的复杂性和生理生化手段的局限性,我国学者在激素和生长调节物质的研究工作主要偏重于生理生化和应用研究。

随着过去十几年来一大批活跃于国际植物激素研究最前沿的优秀中青年学者回国工作,2006年在北京召开了“植物激素与绿色革命”香山会议,确认植物激素作用研究是未来植物生物学研究中的一个重点领域(许智宏和李家洋,2006),随后得益于国家自然科学基金委员会的支持和资助,在2007年启动了“植物激素作用的分子机理”重大研究计划项目,使得对植物激素的研究得以系统和深入。目前我国在植物激素研究领域已形成了一支具有自主创新能力的优秀研究队伍,在相关研究方向建立了较具特色的研究体系,并做出了不少出色的研究成果。值得一提的是,本书的多位作者都是植物激素重大研究计划项目的课题负责人和专家组成员,书中涉及的大多成果都得到了该研究计划的资助。“植物激素作用的分子机理”重大研究计划的适时启动,对我国植物激素领域创新人才和研究团队的培养、系统性研究和重大成果的突破等都起到了积极的推动作用,大大增强了我国植物激素研究的实力和水平。作为该领域的重要学术组织——国际植物生长物质协会(The International Plant Growth Substance Association, IPGSA)自1937年在法国巴黎召开第一届国际植物生长物质会议以来,已先后组织举办了20届(最近一届已于2010年在西班牙召开),下届会议将于2013年在上海举行。该会议在中国的首次举办,不仅体现了我国近年来在植物激素研究领域的发展和成绩已获得国际学术界的认可,也将极大促进我国学者与国际同行间的交流和相关研究的深入开展。

虽然近年来植物激素的作用机理和应用研究发展非常迅速,我国在该领域的研究也取得了长足的进步,但自1963年罗士韦等编著第一本《植物激素》专著以来,国内植物激素的相关著作甚少,已出版的仅见李宗霆和周燮的《植物激素及其免疫检测技术》(1996)和周燮的《新发现的植物激素》(2010),以及美国Davies主编的*Plant Hormones: Biosynthesis, Signal Transduction, Action*的中译本《植物激素:合成、信号转导和作用》(2008)。在植物激素作用的分子机理方面,至今尚无一本我国学者撰写的著作。据此,我们希望结合植物激素研究领域的最新研究动态和国际前沿进展,系统总结与概括近年来植物激素在合成与代谢、信号转导及调控植物生长发育等方面的最新研究进展,充分反映我国学者在相关领域的研究工作,从分子水平上阐明植物激素的相关调控途径和作用机理,揭示激素调控植物重要器官和性状形成以及对环境适应性的分子机制,以进一步探索和展望植物激素及其信号互作网络调控植物生命活动过程的规律,同时为农作物增产和品质改良及育种等工作提供理论基础。

全书共17章,第1~10章介绍经典的五大类植物激素(生长素、细胞分裂素、脱落酸、赤霉素、乙烯)和其他生长调节物质(油菜素甾醇、茉莉素、水杨酸、多胺、多肽激素等),系统阐述各类激素的生物

合成、代谢、信号转导、对植物生长发育的影响及作用的分子机理；后面7章重点对植物激素在根发育（含营养吸收）、植物分枝调控、花发育、植物生殖发育、胚胎和种子发育、植物衰老调控以及离体培养中植物激素的作用和分子机理进行阐述。部分章节还介绍了植物激素间的相互作用与信号交叉及其协调生长发育与适应性的分子机制。

本书主要面向国内高年级大学生、研究生及相关科研工作人员，既可作为植物科学和农林科学等领域的研究生和高年级本科生植物激素相关课程的参考教材，也可供从事分子生物学、细胞生物学和遗传学相关领域的教学、科研和技术人员参考。希望本书的出版不但可以满足国内广大科研工作者和学生对此领域图书的需求，而且也能对植物激素的教学和学科发展起到推动作用。

本书编写组由具有多年从事植物激素研究的海内外专家与学者组成，编写过程中得到了各位作者的大力支持。本书的撰写从10年前开始酝酿，在第一批稿件收齐时鉴于植物激素领域研究进展迅速，一些领域可以说是取得了突破性的进展，我们据此又对全书的内容编排作了重新考虑和调整，充实了内容。期间有三章的原作者（李凝、彭金荣、秦小琼）由于工作变动或因教育科研工作繁忙，难以重写或作重大修改，根据作者的建议及研究进展相应调整了这3章的作者人选，并就其他一些章节充实了新的作者。这次撰写、修改到定稿前后又历经逾三年，凝聚了大家共同的努力，在此对大家的辛勤工作及在各章节内容编排方面提出的宝贵意见一并予以衷心感谢。对于本书在内容上存在的不足、错误和遗漏，也欢迎读者批评指正。



2012年8月

参考文献

- [1] 李宗霆,周燮. 1996. 植物激素及其免疫检测技术. 南京:江苏科学技术出版社.
- [2] 罗士韦. 1963. 植物激素. 上海:上海科学技术出版社.
- [3] 许智宏,李家洋. 2006. 中国植物激素研究:过去、现在和未来. 植物学通报, 23(5):433-442.
- [4] 文启光,薛红卫. 2012. 激素的生物合成及信号转导//陈晓亚,薛红卫. 植物生理与分子生物学. 4版. 北京:高等教育出版社:524-556.
- [5] 周燮. 2010. 新发现的植物激素. 南京:江苏科学技术出版社.
- [6] Audus L J. 1959. Plant Growth Substances. London: Leonard Hill Ltd.
- [7] 戴维斯. 2008. 植物激素:合成、信号转导和作用. 段留生,主译. 北京:中国农业大学出版社.
- [8] Went F W, Thimann K V. 1937. Phytomormones. New York: MacMillan Co.

目 录

1

第 1 章 生长素

1.1 概述	2
1.1.1 生长素的发现	2
1.1.2 生长素的鉴定及种类	2
1.2 生长素的合成和代谢	3
1.2.1 生长素的合成	3
1.2.2 生长素的代谢	6
1.2.3 生长素合成和代谢的研究方法	7
1.3 生长素的分布和作用	8
1.3.1 生长素在植物组织内的分布	8
1.3.2 生长素精确的分布模式及其生理功能	10
1.3.3 生长素和其他激素的相互作用	13
1.4 生长素的信号转导	17
1.4.1 生长素信号传递中的重要组分及响应基因	18
1.4.2 生长素的信号感知	22
1.4.3 生长素信号转导模型	25
1.5 生长素的运输	25
1.5.1 生长素极性运输	26
1.5.2 生长素非极性运输	33
结束语	33
参考文献	33

2

第 2 章 细胞分裂素

2.1 细胞分裂素的结构、类型与活性形式	41
2.2 细胞分裂素的合成、代谢和转运	42
2.2.1 细胞分裂素的生物合成	42
2.2.2 细胞分裂素的降解	45
2.2.3 细胞分裂素的修饰	45
2.2.4 细胞分裂素的转运	46
2.3 细胞分裂素的信号转导	46
2.3.1 不定芽再生分析与 <i>CKII</i> 的发现	47
2.3.2 细胞分裂素信号通路概述	47
2.3.3 细胞分裂素受体	48
2.3.4 磷酸转运蛋白	50
2.3.5 反应调节子	51
2.3.6 其他响应细胞分裂素的基因	53

3

2.4 细胞分裂素与其他激素信号途径的相互作用	54
2.5 细胞分裂素调节植物生长发育及其作用机理	55
2.5.1 细胞分裂素调控生殖发育和种子萌发	55
2.5.2 细胞分裂素调控茎顶端分生组织发育	55
2.5.3 细胞分裂素调控根系发育	56
2.5.4 细胞分裂素调控维管束发育	57
2.5.5 细胞分裂素调控光形态建成	57
2.5.6 细胞分裂素调控叶片衰老	57
2.5.7 细胞分裂素调控氮、磷等营养元素的代谢	58
结束语	58
参考文献	59

第3章 脱落酸

3.1 脱落酸的合成与代谢	66
3.1.1 脱落酸的生物合成	67
3.1.2 脱落酸的代谢失活	68
3.2 细胞内脱落酸的转运与定位	73
3.2.1 沿微管系统的脱落酸长距离转运	73
3.2.2 通过质外体的脱落酸短距离转运	73
3.2.3 细胞内不同细胞器之间的脱落酸转运	74
3.3 脱落酸反应的细胞内信号转导	75
3.3.1 脱落酸受体	75
3.3.2 蛋白磷酸酶	77
3.3.3 蛋白激酶	79
3.4 脱落酸反应的基因表达调控	83
3.5 通过蛋白质降解的脱落酸反应调控机制	84
3.6 RNA 代谢与脱落酸反应	84
3.7 脱落酸关键信号转导途径的显现	87
结束语	88
参考文献	89

4

第4章 赤霉素

4.1 赤霉素的合成与代谢	98
4.1.1 高等植物赤霉素合成与代谢途径	99
4.1.2 高等植物赤霉素合成与代谢途径调控	103
4.2 赤霉素的信号转导	106
4.2.1 赤霉素受体 GID1 蛋白	106
4.2.2 DELLA 蛋白	110
4.2.3 GID1 介导 DELLA 蛋白降解的分子模型	114

4.2.4	DELLA 蛋白修饰对蛋白稳定性的影响	114
4.2.5	其他可能参与 DELLA 蛋白降解的途径	116
4.2.6	赤霉素信号途径中的其他调控因子	116
4.3	赤霉素调节植物生长发育及其作用机理	117
4.3.1	赤霉素促进种子萌发	117
4.3.2	赤霉素对植物株高和器官大小的调控作用	118
4.3.3	赤霉素促进植物开花	119
4.3.4	赤霉素与其他植物激素互作调控植物生长发育	120
4.3.5	赤霉素参与植物光形态建成	120
4.3.6	赤霉素与环境因子互作调控植物生长发育	122
	结束语	123
	参考文献	123

第 5 章 乙烯

5.1	概述	132
5.1.1	乙烯的发现及研究概述	132
5.1.2	乙烯的生物学效应及实际应用	132
5.1.3	乙烯作用机理的研究方法	134
5.2	乙烯的合成与代谢	134
5.2.1	杨氏循环	134
5.2.2	乙烯合成途径中的关键酶	136
5.2.3	乙烯合成、代谢的调控	137
5.3	乙烯的信号转导途径	140
5.3.1	乙烯信号转导途径概述	140
5.3.2	乙烯信号的特异性感知:二元受体	141
5.3.3	乙烯信号途径的传递:CTR1/EIN2	143
5.3.4	乙烯信号途径的核内调控机制:EIN3/EIL1 稳定性的调节	144
5.4	乙烯信号与其他信号途径的相互作用及机制	144
5.4.1	受乙烯调控的其他信号途径	144
5.4.2	乙烯对其他激素合成的调控	148
5.4.3	其他信号转导途径对乙烯信号的调控	149
5.5	不同物种中的乙烯相关研究	150
5.5.1	乙烯在性别分化、花发育及果实成熟中的作用	150
5.5.2	乙烯参与的生长发育进程	151
5.5.3	水稻中的乙烯信号通路	152
5.5.4	乙烯参与抵抗缺氧胁迫的反应	152
	结束语	154
	参考文献	156

第6章 油菜素甾醇

6.1 油菜素甾醇的结构和合成	165
6.1.1 油菜素甾醇的化学结构和分布	165
6.1.2 油菜素甾醇的合成与代谢研究	166
6.1.3 油菜素甾醇的遗传学研究	169
6.2 油菜素甾醇的信号转导机制	171
6.2.1 油菜素甾醇信号在质膜上的感知和受体激活(BRI1 和 BAK1)	171
6.2.2 BRI1 受体激酶的负调控机制	175
6.2.3 从细胞膜到细胞核的信号传递	175
6.3 油菜素甾醇下游基因的转录调控网络及其影响生长发育和信号互作的分子机制 ...	179
6.3.1 油菜素甾醇对基因组的转录调控网络	179
6.3.2 油菜素甾醇调控植物生长发育	180
6.3.3 油菜素甾醇对农作物生长发育的调控	185
结束语	186
参考文献	186

第7章 茉莉素

7.1 茉莉素的生物合成途径	194
7.1.1 茉莉素的合成过程	194
7.1.2 茉莉素合成途径中的关键酶	196
7.2 茉莉素的生物学功能	198
7.2.1 茉莉素抑制幼苗生长	198
7.2.2 茉莉素调控生殖器官的发育	198
7.2.3 茉莉素调控植物的抗性	199
7.2.4 茉莉素诱导表皮毛的形成	200
7.2.5 茉莉素调控植物的次级代谢	200
7.2.6 茉莉素的其他生物学功能	200
7.3 茉莉素信号转导机制	200
7.3.1 泛素蛋白酶体降解途径	200
7.3.2 茉莉素信号转导途径的重要蛋白质	201
7.3.3 茉莉素调控植物反应的分子机理	207
结束语	211
参考文献	212

第 8 章 水杨酸

8.1 水杨酸的生物合成	218
8.1.1 苯丙氨酸途径	218
8.1.2 异分支酸途径	219
8.1.3 水杨酸合成的其他调节组分	219
8.2 水杨酸受体	220
8.2.1 水杨酸结合蛋白	220
8.2.2 NPR3 和 NPR4	221
8.3 水杨酸信号转导途径	221
8.3.1 依赖于 NPR1 的途径	221
8.3.2 不依赖于 NPR1 的途径	223
8.3.3 WRKY 转录因子参与水杨酸途径	224
8.4 系统获得性抗性的移动信号	224
8.4.1 水杨酸及其衍生物	224
8.4.2 脂衍生信号	225
8.5 水杨酸与其他激素信号途径的相互作用	225
8.5.1 水杨酸与茉莉酸/乙烯途径互作	226
8.5.2 水杨酸与脱落酸途径互作	227
8.5.3 水杨酸与赤霉素途径互作	228
8.5.4 水杨酸与生长素途径互作	229
8.5.5 水杨酸与细胞分裂素途径互作	229
8.5.6 水杨酸与油菜素甾醇途径互作	229
结束语	230
参考文献	230

第 9 章 多胺

9.1 多胺的生物合成与代谢	239
9.2 多胺合成代谢途径中的关键基因及其生物学功能	240
9.2.1 鸟氨酸脱羧酶	240
9.2.2 精氨酸脱羧酶	241
9.2.3 S-腺苷甲硫氨酸脱羧酶	243
9.2.4 亚精胺合成酶	245
9.2.5 精胺合成酶	246
9.2.6 二胺氧化酶	246
9.2.7 多胺氧化酶	247
9.3 多胺生物合成的分子调节	247
9.4 多胺和乙烯代谢的联系	248
9.5 多胺在体外植物形态建成中的作用	249
9.5.1 苗的形态建成	250
9.5.2 体细胞胚胎发生	250

9.5.3 根系发生	251
结束语	251
参考文献	252

第 10 章 多肽激素

10.1 植物多肽激素	262
10.1.1 多肽激素与生物胁迫	262
10.1.2 多肽激素与细胞分裂调控	269
10.1.3 多肽激素与干细胞调控	271
10.1.4 多肽激素与气孔发生	281
10.1.5 多肽激素与花粉—柱头识别	282
10.1.6 多肽激素与花粉管导向	283
10.1.7 多肽激素与花药绒毡层发育	284
10.1.8 多肽激素与花瓣脱落	284
10.2 前景与展望	284
10.2.1 多肽激素的鉴定及功能研究	284
10.2.2 尚未找到相应配体的孤独受体	285
10.2.3 剪切和修饰	285
10.2.4 生化方法的纯化以及结构解析	286
10.2.5 信号通路	287
结束语	287
参考文献	287

第 11 章 植物激素在根发育(含营养吸收)中的作用

11.1 根与根系的分类	296
11.2 根的发育与结构	297
11.2.1 胚根的发育与结构	297
11.2.2 主根的发育与结构	297
11.2.3 侧根的发育与结构	298
11.3 植物激素在胚根发育中的作用	299
11.3.1 生长素	299
11.3.2 细胞激动素	300
11.4 植物激素在胚后根发育中的作用	301
11.4.1 生长素	301
11.4.2 细胞分裂素	303
11.4.3 脱落酸	304
11.4.4 赤霉素	305
11.4.5 乙烯	305
11.4.6 油菜素甾醇	306

11.4.7 茉莉酸	306
11.4.8 独角金内酯	307
11.4.9 其他植物激素	307
11.5 植物激素在营养吸收过程中的作用	307
11.5.1 氮	308
11.5.2 磷	308
结束语	309
参考文献	309

12

第 12 章 独角金内酯与植物分枝调控机制研究

12.1 引论	318
12.2 分枝发育的激素调控机制	320
12.2.1 生长素在植物分枝发育中的调控作用	320
12.2.2 独角金内酯与分枝控制	321
12.2.3 独角金内酯作用途径	323
12.2.4 独角金内酯的作用机理	323
12.2.5 生长素运输渠道控制学说	324
12.2.6 腋芽发育阶段转化学说	325
12.2.7 负反馈调控机制	328
12.2.8 独角金内酯途径的下游基因	329
12.2.9 独角金内酯与环境的关系	330
12.2.10 独角金内酯的转运机制	331
12.2.11 独角金内酯激素合成与 ABA 合成途径相关	331
12.2.12 独角金内酯类似物及其作用机制	332
结束语	334
参考文献	334

13

第 13 章 植物激素在花发育中的作用

13.1 概述	340
13.1.1 开花过程	340
13.1.2 花器官的发生与发育	341
13.2 植物开花时间的调控途径	342
13.2.1 光周期途径	342
13.2.2 春化途径	343
13.2.3 自主途径及发育年龄调控途径	345
13.3 植物激素在花发育中的作用	346
13.3.1 赤霉素对开花的调控	346
13.3.2 油菜素甾醇对开花的调控	348
13.3.3 生长素与植物花发育	350