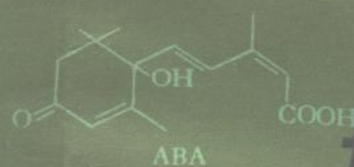
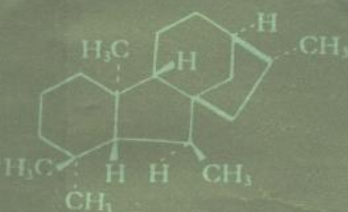
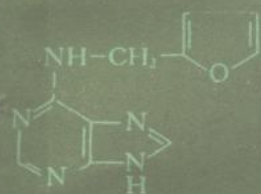


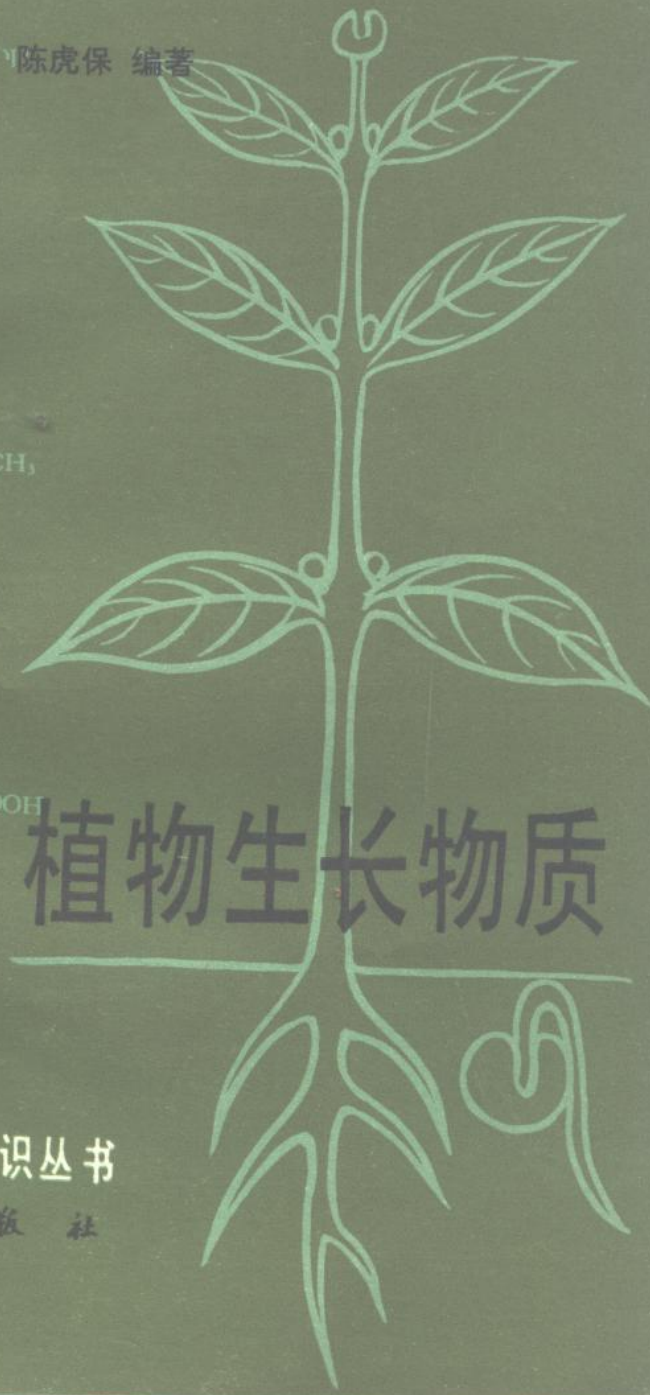
韩碧文 邵莉楣 陈虎保 编著



植物生长物质

生物学基础知识丛书

科学出版社



生物学基础知识丛书

植物生长物质

韩碧文 邵莉楣 陈虎保 编著

科学出版社

1987

内 容 简 介

本书简明扼要地阐述了植物生长物质的类型、性质及其在植物生长发育中的生理作用，并初步介绍了植物生长调节剂在生产上的应用。本书还介绍了近几年研究发展的除草剂。

本书通俗易懂，可供农林园艺等科技人员、中专以上师生参考阅读。

2R56/30 12

生物学基础知识丛书

植物生长物质

韩碧文 邵菊圃 陈虎保 编著

责任编辑 王伟济

科学出版社 出版

北京朝阳门内大街137号

中国科学院印刷厂 印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

1987年6月第一版 开本：787×1092 1/32

1987年6月第一次印刷 印张：5

印数：0001—3,600 字数：108,000

统一书号：13031·3543

本社书号：5007·13-10

定价：0.96元

序

勤劳勇敢的祖国各族人民，正怀着热切的心情和必胜的信念，团结在中国共产党的周围，为加速实现四个现代化而进行新的长征。在这个极不平凡的历史新时期，大力提高整个中华民族的科学文化水平具有重大的现实意义和深远的历史意义，是当前全党和全国人民的紧迫任务。为此，科学出版社组织编辑了各种自然科学基础学科的普及丛书，《生物学基础知识丛书》就是其中之一。

生物学是研究生命的科学。这一门规模宏伟、内容丰富的自然科学，近二三十年来得到了蓬勃的发展，使得它的地位越来越突出。生物学的许多新成就已经或正在引起农业、医疗卫生、工业和国防建设发生巨大的变革。由于生物学与其它一些科学互相结合、互相渗透和互相促进，衍生出许多新的分支学科，并已深入到分子和量子水平，探讨生命现象的内在规律，证明生命活动的物质性。因而，不难预料，生物学将成为认识自然、改造世界、推动国民经济和人类健康事业的强大武器，将为整个人类社会的进步作出更大的贡献。

我相信，《生物学基础知识丛书》的出版将有利于生物科学知识的进一步普及和提高，将使更多同志掌握和利用生物学，从而在自己工作中作出更大的贡献，也将有利于培育富有创造性的新一代生物学家。衷心希望这套丛书为加速实现祖国四个现代化增添应有的力量。

贝时璋

前 言

如果从生长素的发现算起，植物激素的研究已经有半个多世纪的历史了。植物激素在植物生长发育中的重要作用，可以概括为一句话：“没有植物激素，就没有植物的生长”。人们所揭示的植物生长发育过程，几乎无一不受植物激素支配。

植物激素的发现对人类更大的贡献，就是为数众多的人工合成的生长调节物质的产生。现在，植物生长调节剂在农业上的应用，在某些方面可以和杀虫剂、杀菌剂齐头并进，象除草剂就是这样。化学控制手段正在为传统的农业技术革新提供可能性。

近年来国内出版的有关植物激素的书籍中，常出现专门名词不统一的现象。本书中所采用的名词是按国际上一般通用的概念。

植物生长物质——泛指植物体内产生的，或从外部施用的对植物生长发育有调节作用的物质。

植物激素——植物体内产生的、在低浓度下能调节植物生理过程的化学物质，一般可由其产生的部位移向其作用部位。

植物生长调节剂（物）——是指那些从外部施加给植物，引起生长发育发生变化的化学物质。天然植物激素或生长物质可以作为生长调节剂使用，但更多的生长调节剂则是人工合成的、在植物体内并不存在的有机化合物。由于植物激素的化学结构已为人们所知，所以人工合成这些物质或其

类似物就成为可能，如吲哚乙酸、吲哚丁酸、萘乙酸等。有些植物激素的化学结构虽已知道，但还不能人工合成，如赤霉素。目前赤霉素的商业生产仍须从赤霉菌制取，但这种外加的赤霉素作为生长调节剂仍与植物体内产生的赤霉素在来源上有所不同。有些书籍中将外加的植物生长调节剂称之为植物激素，这样易于将两个不同概念相混淆，是理应避免的。

本书对五大类植物激素从研究方法到一般原理和应用做了详细介绍。除五大类植物激素外，也讨论了一些新的生长调节剂。在植物生长调节剂的应用方面，本书介绍比较全面，尤其是这几年新发展起来的光呼吸抑制剂、抗蒸剂等都有较详尽的叙述，这方面在国内的出版物中还不多见。

限于我们的水平，书中的缺点错误之处在所难免，欢迎广大读者批评指正。

编著者

1984年8月

目 录

序

前言

一、植物激素和其它生长物质	1
(一) 植物激素的发现历史及其生理效应	2
(二) 植物激素的提取、分离与鉴定	10
(三) 植物激素的合成、代谢和运输	34
(四) 植物激素在植物生长发育中的调节作用	42
(五) 植物激素的作用机理	65
(六) 其它生长物质	68
二、植物生长调节剂	71
(一) 植物生长调节剂的类型	71
(二) 植物生长调节剂的应用	78
三、除草剂	126
(一) 除草剂的分类	126
(二) 除草剂的选择性	135
(三) 除草剂的应用	141

一、植物激素和其它生长物质

植物的发育包括胚的形成、种子萌发、营养体生长、开花、结实、衰老、死亡等各个阶段。在不利的环境条件下，植物形成休眠的芽，停止生长；在缺少光照时，植物的茎秆长得细长。这种种生命活动都好像经过精心的安排，有条不紊。这除了由于植物的基因起着特定的作用外，植物体内产生的激素也起着调节作用。

植物激素是植物体内产生的生理活性物质，在极低浓度下就可以对植物的生长发育产生显著的影响。植物激素与动物激素有所不同，动物激素产生于一定的器官，比如甲状腺素是在甲状腺内产生的。植物激素往往不是在一个器官里产生，但是它也可以在不同器官之间运输，在一定的部位发生作用。就这点来说，它与动物激素又是相似的。这样，靠植物激素使植物各器官间互通信息，互相协调。从而使整株植物的生长发育进程协调一致。

种子发芽后，植物的根就固定在土里，这种生活方式使植物对外来刺激或环境的变化的反应方式，也与动物不同。动物可以躲避不良环境条件或对外来的袭击快速作出反应。植物对外界环境的变化的反应，有时表现在内源激素水平的变化上。内源激素的变化成为环境改变的信号而传递给植物，使之对不良环境作出抵抗的准备。

目前，在植物体内发现的植物激素有五类：生长素、赤霉素、细胞分裂素、脱落酸和乙烯。

(一) 植物激素的发现历史及其生理效应

1. 生长素

生长素是在研究植物向光运动时被发现的。1880年达尔文父子（进化论作者 C. 达尔文及其子 F. 达尔文）研究一种禾本科植物——蔺草的向光性，他们发现这种植物的尖端受到单侧光的照射时，尖端的下部发生弯曲，因而幼苗发生正向光运动。但是，如果把尖端切去或用黑罩遮住，同样用单侧光照射时，幼苗就不发生向光弯曲（图1.1）。达尔文父子假定受光刺激后，尖端产生一种物质传递到下部。他们的发现和假设给人们以很大启发，为寻找这种物质而进行探索。直到本世纪初达尔文父子的试验，被另外的科学家重复证实。但当时在欧洲已普遍采用燕麦的胚芽鞘作为生长素研究的材料。温特（F.W.Went）是第一个将生长素成功地收集在洋菜小块中的科学家。他在1928年研究出来的生长素生物鉴定方法（又叫燕麦试验法）直到现在仍作为一个经典方法而被采用。

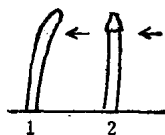


图 1.1 幼苗的向光性运动

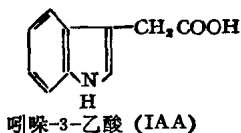
1. 正常幼苗顶端照光。
2. 幼苗顶端遮暗照光

但是，生长素的结晶第一次却是从人尿里提取和分离出来的。以后从大肠杆菌、根霉以及高等植物中相继地获得纯的生长素结晶。生长素是一种有机化合物，化学名称叫吲哚-3-乙酸，简称 IAA。

在植物中生长素含量极少，一千万个胚芽鞘中才含有1

克。为了方便常用 ppm 表示植物激素的浓度。1 ppm 即百万分之一。

生长素有多种生理效应。植物的营养器官不论是茎、下胚轴、胚芽鞘都能够不断地伸长，这是生长素起作用的结果。



禾谷类作物稻、麦、玉米、高粱在一定的时期拔节，这与居间分生组织生长素的活动有关。生长素也促进根的伸长。但是，植物的不同器官对生长素的敏感性不同，一般来说，根最敏感，极低的生长素浓度 (10^{-6} ppm) 促进根生长，而浓度增高时，促进作用转变成抑制作用。茎的敏感度比根差，最适浓度为 10 ppm，超过 10 ppm 茎的生长受抑制。芽的敏感度介于根和茎之间。

生长素对器官伸长的效应是因为它可促进细胞的伸长。但生长素对细胞的分裂和分化也不是没有影响的。比如侧根或不定根的发生就需要生长素。生长素使根原基发生出来。

生长素促进叶片的扩大，这种生长类型不是细胞的伸长，也不是细胞分裂。叶片在扩大时，细胞在长度和宽度两个方向都同等增大。

生长素从形态上的顶端向下运输，当它运到腋芽位置上就抑制了腋芽的生长（腋芽对生长素比顶芽敏感），因而许多植物在形态上长得瘦而高，不分枝。这个现象叫顶端优势。一旦顶芽受到伤害，那些侧芽就发出枝条来。在园艺上果树人工打顶得到分枝的树形，花卉打顶得到多数花朵，是早已广泛应用了。当然，现在知道还有别的植物激素也参与了顶端优势。

生长素可以促进菠萝和荔枝开花。生长素还可以增加某些植物雌花的数量。

生长素促进座果和果实长大，当果实中生长素减少时，果实就会脱落。

生长素对茎和根中乙烯的合成起作用，乙烯在茎上节的地方形成最多，所以节中的生长素和乙烯决定着节上侧芽生长的抑制或促进。

乙烯是促进果实成熟的激素，生长素促进成熟果实中乙烯的合成。

叶片的脱落受生长素和乙烯的控制。在叶柄的基部有离层，当生长素诱导乙烯产生时，乙烯使离层的细胞产生一些能水解细胞壁的酶，离层细胞壁被分解，细胞彼此分离，叶片因而脱落。

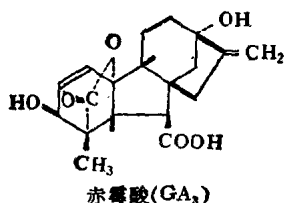
生长素还可促进形成层分化出木质部与韧皮部。

2. 赤霉素

在一片水稻田里为什么有的稻苗长的特别高，看上去它们好象另一个品种一样？这个现象引起日本水稻栽培家的注意。经过研究证明这是因为水稻感染了一种叫恶苗病而引起的。传播这种病害的真菌叫赤霉菌。1938年藪田和住木两人成功地从赤霉菌的分泌物中结晶出赤霉素。赤霉素不但对水稻而且对其它植物也有促进茎叶生长的效应，但是这项研究在第二次世界大战期间被迫中止，直到1945年以后才引起英美等国科学家的重视。此后不但研究工作蓬勃发展，而且培养赤霉菌的技术方法，已经可以大规模生产赤霉素，这使得赤霉素在农业生产上的应用日益广泛。

赤霉素是属于双萜类化合物，到目前为止，从低等和高等植物分离提取出来的赤霉素已有70多种。它们被命名为 GA_1 、 GA_2 、 GA_3 ……等。 GA_3 是赤霉酸，是我国在生产上广泛应用的一种。

赤霉素促进茎叶的伸长生长，对许多双子叶和单子叶植物都有明显效果，比如水稻、芹菜、韭菜、牧草、麻类等。赤霉素并不改变节间的数目，所以它主要是使已有的节间伸长。



有些植物的矮生品种在使用赤霉素处理后，可以加速生长，在形态上达到正常高度。一种玉米突变种矮化的原因是由于缺少合成赤霉素的基因，其植株内缺少赤霉素。

有些需低温春化的二年生植物，如果不经低温就不抽苔开花，赤霉素可使这些植物在当年开花。有些需长日照才开花的植物，赤霉素也可以代替长日照的作用而促进开花。所以有人认为赤霉素就是开花激素的组成成分。

赤霉素促进细胞的分裂和叶片的扩大，促进侧芽生长和叶片的脱落。赤霉素可改变某些植物雌花和雄花的比例，增加雄花数目。

赤霉素促进种子和其它休眠器官的萌发。有些需红光才能萌发的种子，赤霉素可以代替红光而促进萌发。还有一些需低温层积的种子，不用层积而用赤霉素处理可以打破休眠。

赤霉素也可促进果实生长和单性结实。

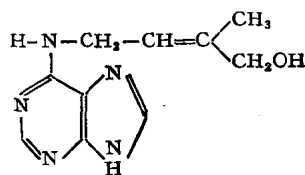
赤霉素与生长素的比例共同控制着形成层的分化。赤霉素的比率高有利于韧皮部分化，生长素比率高有利于木质部分化。

3. 细胞激动素

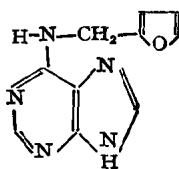
1955年美国威斯康辛大学斯库(Skoog)等在研究植物组织培养时发现了细胞激动素。将烟草的髓组织放在培养基上，在培养基中加入变质的DNA时，组织的生长非常迅

速，因为细胞分裂加快了。如果加入新合成的 DNA，在高压灭菌时 DNA 分解，也有促进生长的作用。后来发现在 DNA 的分解物中有一种呋喃氨基嘌呤，又称为激动素，是促进细胞分裂的物质。激动素在植物中并不存在，但是在植物中找到了一类有着激动素性质的物质，统称为细胞激动素，目前可能找到十几种，如：玉米的未成熟种子中有玉米素，黄羽扇豆中有双氢玉米素等。细胞激动素有游离存在的，也有与核糖结合在一起以糖苷形式存在的。

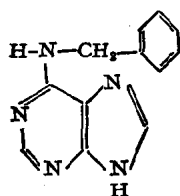
细胞激动素的基本结构是有一个 6-氨基嘌呤环，其中的 6-氨基都被异戊间二烯化合物所取代。人工合成的细胞激动素有激动素和 6-苄基氨基嘌呤 (BA)。从椰子汁中分离出来的二苯脲，也有类似细胞激动素的作用。



玉米素



激动素



6-苄基氨基嘌呤 (BA)

细胞激动素可促进细胞的分裂。在烟草愈伤组织的培养基中加进激动素，组织的生长明显地加快。细胞的分裂包括核分裂和细胞质分裂两个方面。生长素促进核的分裂，而细胞激动素促进细胞质分裂，所以缺少细胞激动素时，细胞就不分裂而形成多核细胞。

细胞激动素也可促进细胞扩大，比如萝卜、四季豆的叶片生长都可被细胞激动素所促进。

生长素和细胞激动素共同控制植物器官的分化。细胞激动素与生长素的比例高，有利于愈伤组织分化出芽，比例低有利于分化出根。

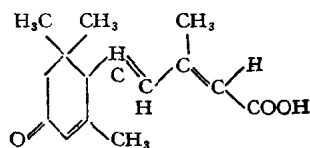
细胞激动素促进整株植物上侧芽的发育。细胞激动素对侧根和不定根形成有抑制作用。细胞激动素抑制叶片衰老，离体叶片上一半涂以激动素溶液可以维持绿色而不变黄，但对照的一半（涂水）则几天后衰老变黄。激动素和放射性标记的氨基酸同时加在离体叶片的两个部位，可以发现标记氨基酸被吸引到激动素的附近。可见激动素防止衰老是与物质的积累有关。也有人认为细胞激动素是因促进蛋白质合成而延迟了衰老。

细胞激动素可促进一些种子发芽，还可诱导单性结实、促进座果和果实生长。

4. 脱落酸

脱落酸几乎是在两个不同的实验室同时被发现的。英国的韦尔林（Wareing）等人从桦树的顶芽和叶片中用纸上层析法分离出一种抑制物质。这种物质在顶芽中的含量从夏季到秋季随着芽进入休眠而增加，但在叶子中则在夏季增加而秋季消失。这种物质从外部施用可以诱导芽的休眠。韦尔林假设这种抑制物是从叶中生成后转移到芽中去的，他将这种物质命名为休眠素。美国加州大学爱迪科特（Addicott）等人在研究棉花幼果脱落时，从未成熟果实中提取出一种促进棉花叶柄脱落的物质，取名为脱落素Ⅰ。后来证明休眠素和脱落素Ⅰ的性质完全相同。1967年国际生长物质会议上将这种促进休眠和脱落的物质命名为脱落酸（ABA）。

脱落酸是一种倍半类萜。它的化学结构式如下：



脱落酸 (ABA)

脱落酸是促进休眠和抑制萌发的物质。在休眠的芽和休眠种子里含有较多的脱落酸。从秋季到春季休眠的树芽中含的脱落酸逐渐减少，待树木发芽时脱落酸消失了。许多种子需要低温下砂藏（层积处理）才能打破休眠，是因为在这过程中种子内部发生了生理生化变化，脱落酸的水平降低了，因而种子可以萌发。

脱落酸对叶片气孔开闭有调节作用。植物在受干旱叶片萎蔫时，叶子内的脱落酸含量突然增加，如菜豆的萎蔫叶片在10分钟内脱落酸增加1.5倍。脱落酸增加时气孔关闭，以减少水分的损失，所以脱落酸增加是植物抗旱的一种方式。灌水后，脱落酸的含量下降，恢复到原来水平。从体外在叶片的表皮上加脱落酸，也证明脱落酸调节气孔开闭的反应是迅速的。现在认为脱落酸使气孔保卫细胞中的钾离子外渗，细胞失去膨压，以致气孔关闭。

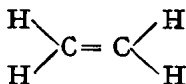
脱落酸对营养器官的生长有抑制作用，如小麦胚芽鞘或豌豆幼苗在脱落酸作用下，伸长受到抑制。根的生长也受脱落酸抑制。近年来证明脱落酸和生长素一起调节着根的向重力性。

此外，脱落酸还能促进水稻叶片的衰老和棉花幼果的脱落。

5. 乙烯

在上世纪末和本世纪初就已发现照明用的煤气灯管破损后，漏出的煤气可使树木和温室花卉的生长成为畸形。以后又发现在运输香蕉时，有些香蕉比另外一些成熟得早，而且这些香蕉还可以挥发某些成分，促使其它香蕉成熟。从黄化豌豆幼苗“三重反应”的特征知道植物能产生乙烯。但是，乙烯与果实成熟的关系是在六十年代出现了气相层析技术以后才搞清楚。气相层析法可以准确测定极微量的乙烯。在未成熟果实里虽然存在少量乙烯，但它们的量不能使果实成熟，乙烯的量积累到超过一定值，果实才开始成熟，由此断定乙烯是促进成熟的激素。

乙烯是具有双键的一种碳氢化合物，它是气体，其结构式：



乙烯对一般植物的根、茎、下胚轴及侧芽的伸长有抑制作用。豌豆黄化幼苗用乙烯处理可以得到短而粗的下胚轴，而且乙烯促进细胞横向生长。对黄化豌豆下胚轴伸长的抑制、下胚轴的加粗和横向生长是乙烯特有的反应，称为乙烯的“三重反应”。这个反应可以做为乙烯生物鉴定的方法。对水生植物来说，乙烯不但不抑制生长，反而促进生长。如水稻的生长是需要乙烯的，因为在水中乙烯扩散慢，它在水稻周围积累，在长期进化过程中，水生植物也就适应了这种环境。

许多果实在成熟过程中，有一个呼吸急速上升的时期，称为呼吸跃变期。属于这类果实有苹果、香蕉、芒果、鳄梨等。达到跃变期以后果实开始完全成熟，色香味发生变化，

达到可食状态。呼吸跃变期的到来和果实内乙烯释放的高峰是一致的(图1.2)。乙烯的产生又是一个“自促”过程,就是说少量乙烯的产生促进了乙烯不断的积累,要想停止是不可能的,直到果实完全成熟和腐烂。将未成熟的果实放在封闭条件下,通乙烯气,就可以使果实很快成熟。有些果实没有明显的呼吸跃变期,但外源乙烯也可促进这些果实成熟。

果实内乙烯的产生与外界温度、氧和二氧化碳含量有关。温度愈高,乙烯的产生速度愈快。空气中低氧高二氧化碳含量,阻止果实内乙烯释放,成熟过程推迟。所以在贮藏水果时要控制温度、氧、二氧化碳,或者在容器里充入氮气,或抽去乙烯。这些都有利于延长水果贮存时间。

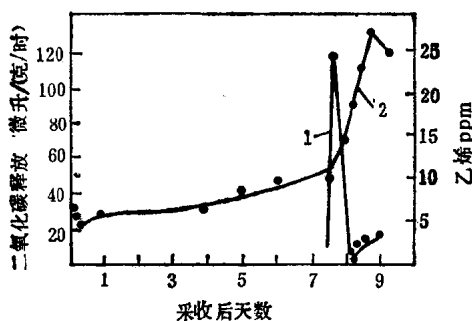


图 1.2 香蕉果实的呼吸作用和内源乙烯含量的关系

乙烯可促进菠萝开花,还可促进瓜类的雌花数目增多,促进枝条发生侧根,根毛的发生也和乙烯有关。乙烯还是促进器官脱落的内源激素。

(二) 植物激素的提取、分离与鉴定

植物激素是植物生长发育过程中不可缺少的物质。它们