

植物生长调节剂与农业生产



现代植物生理学丛书

李曙轩 编著

科学出版社

植物生长调节剂与农业生产

李曙轩 编著

科学出版社

1989

内 容 简 介

植物激素是植物体内自身产生的一种特殊的化学物质,它控制酶的产生,从而调节与控制植物的生长发育。由于植物体内的天然激素极少,目前生产上应用的大都是人工合成的化合物,通称“植物生长调节剂”。

本书详细阐述植物生长调节剂对农作物(包括蔬菜、果树及大田作物)的作用机理及使用方法。内容有植物激素的生理特性,生长调节剂对促进扦插生根、打破休眠、抑制萌芽、防止器官脱落、控制抽苔与开花、控制雌雄性别、调节果实的发育与结实、控制果树的疏花疏果、促进果实成熟、控制植株生长,改变株形、防止衰老及贮藏保鲜等的作用机理。

本书为《现代植物生理学丛书》之一,可供生物科学,农林科技工作者及大专院校生物系,农林院校师生等参考。

植物生长调节剂与农业生产

李曙轩 编著

责任编辑 梁淑文

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

*

1989年2月第一版	开本:850×1168 1/32
1989年2月第一次印刷	印张:8 3/4
平 1—1,280	插页:精 2
印数:精 1—570-	字数:228,000

ISBN 7-03-000711-5/Q·119 (平)

ISBN 7-03-000922-3/Q·144 (精)

定价:平 装 10.20 元
布脊精装 11.90 元

前 言

植物激素或植物生长物质，是植物体中存在的一类有机物质，在很低的浓度时就对植物的生长发育有调节的功能。但由于植物体中存在的天然激素的量实在太少了。要在农业生产上大量应用是不现实的。目前生产上应用的大都是人工合成的化合物，通称“植物生长调节剂”。因而大大地扩大了它的应用范围。

近二三十年来，由于农学家、植物生理学家及农业化学家的努力，对植物生长调节剂的研制越来越深入，应用的范围也越来越广泛。它的重要性将和化肥、杀虫药剂、杀菌药剂及除草剂一样，成为农业生产上一项不可缺少的增产措施。

我国的农业科学工作者对于植物生长调节剂的应用研究起初是以国外行之有效的办法为主的。例如促进生根、防止脱落、控制结实、防止衰老、促进成熟等等。但近来也有我国应用的特点。在方法上，结合综合使用，在内容上，扩大到大田作物。为了使植物生长调节剂在生产上有进一步的发展，有必要对我国应用的效果，结合国外的研究进展作一综合的讨论。

本书内容以农作物为主。包括蔬菜、果树及大田作物，而不包括森林树木及观赏植物。主要是以国内外行之有效的方法为主，至于那些在生产上效果不够稳定的，只是扼要地叙述，并提出其存在的问题。至于那些尚在试验阶段的事例则作为消息报道。文献引用至1984年为止。

在编写过程中，得到浙江农业大学园艺系许多教师的协助。第三章中关于中国植物生长调节剂的应用进展一节，承北京农业大学娄成后、韩碧文教授审阅。关于所引用的日文文献，承浙江农业大学吴耕民教授协助翻译。附录一由汪红同志翻译。附录二由刘

维塘同志翻译。对于上述同志们的协助，表示衷心的感谢。

由于作者见闻有限，资料收集不够全面。错误及遗漏之处一定不少，敬希读者批评指正。

李曙轩

1985年2月于杭州

• • •

目 录

前言	i
绪言	1
第一章 植物激素的基本生理特性	4
第一节 生长素类	4
第二节 赤霉素类	11
第三节 细胞分裂素	12
第四节 脱落酸	14
第五节 乙烯	17
第六节 植物生长抑制剂	19
第二章 生长调节剂的吸收与使用	24
第一节 植物生长调节剂的吸收及其在植物体内的运转	24
第二节 生长调节剂的使用与效果	26
第三章 植物生长调节剂应用的进展	36
第一节 国外应用的进展	36
第二节 中国应用的进展	38
第三节 在应用上存在的一些问题	40
第四章 促进扦插生根	44
第一节 扦插生根的生理	44
第二节 扦插方法与生长调节剂的应用	48
第三节 根插、叶插与压条的应用	56
第四节 影响扦插生根的因素	57
第五章 打破休眠与抑制萌芽	60
第一节 器官休眠的生理	60
第二节 器官休眠与植物激素的关系	61
第三节 抑制马铃薯的萌芽	66

第四节	抑制鳞茎(洋葱及大蒜)的萌芽·····	69
第五节	抑制根菜的萌芽·····	73
第六节	休眠的解除与促进发芽·····	74
第六章	防止器官的脱落 ·····	76
第一节	器官脱落的生理·····	76
第二节	利用植物生长调节剂防止蔬菜的落花·····	85
第三节	防止果树的落果·····	91
第四节	防止棉花的落铃落蕾·····	97
第五节	引起器官脱落的应用·····	99
第七章	抽苔与开花的控制 ·····	103
第一节	控制发育及开花的生理·····	103
第二节	促进蔬菜的抽苔与开花·····	106
第三节	控制果树的开花·····	109
第四节	抑制抽苔与开花·····	114
第五节	延迟果树开花·····	116
第八章	控制雌雄性别 ·····	118
第一节	植物雌雄性别表现的类型·····	118
第二节	雌雄性别控制的条件·····	119
第三节	应用生长调节剂控制瓜类性别表现·····	132
第九章	果实发育与结实的调节 ·····	140
第一节	植物激素与授粉及受精·····	140
第二节	植物激素与果实发育·····	145
第三节	植物激素与单性结实·····	146
第四节	利用生长调节剂控制果实发育·····	151
第十章	果树的疏花与疏果 ·····	159
第一节	疏花疏果问题的存在·····	159
第二节	疏果剂的种类、浓度与施用时期·····	161
第三节	化学疏果的施用时期与果实大小及产量的关系 ·····	164
第四节	化学疏果对于隔年结果的影响·····	169

第五节	影响疏果效果的因素·····	173
第六节	茶树的疏花与观赏树木的疏果·····	175
第十一章	促进果实成熟·····	177
第一节	果实成熟与呼吸及乙烯生成的关系·····	178
第二节	番茄及辣椒的催熟·····	183
第三节	促进瓜类的成熟·····	188
第四节	促进苹果、桃、梨的成熟·····	189
第五节	促进柑桔成熟·····	193
第六节	促进菠萝成熟·····	197
第七节	促进水稻成熟·····	199
第八节	乙烯利对棉花的催熟作用·····	200
第九节	促进香蕉、柿子的后熟·····	202
第十二章	控制植株生长，改变株形·····	206
第一节	应用赤霉素促进营养生长·····	206
第二节	应用生长延缓剂，控制植株生长·····	216
第三节	防止徒长的增产效果·····	222
第四节	防止小麦及水稻的倒伏·····	225
第五节	抑制花生生长，增加产量·····	227
第六节	矮化果树株形，促进结实·····	228
第七节	控制株型，调整开花·····	229
第十三章	防止衰老及贮藏保鲜·····	233
第一节	植物激素与器官的衰老·····	233
第二节	防止蔬菜的衰变及贮藏保鲜·····	234
第三节	防止果实的衰变与保鲜·····	244
附录一	植物生长调节剂的毒理学，环境和人类的安全·····	248
附录二	植物生长调节剂及保护剂的中、英文名称及其缩写 ·····	252
参考文献	·····	258

绪 言

我们所栽培的作物,从种子发芽、生根、长叶到开花、结实,再形成种子。它们的生长、发育都有一定的规律。这种生长发育的特性,最基本的是受遗传基因的控制,同时也受环境条件的影响,不断地同化它周围环境的营养物质:从根部吸收水分及矿质营养,从叶子吸取 CO_2 ,在太阳光能的作用下,通过光合作用,合成有机物质,为生长发育提供物质基础。

如果我们把“生长”看作是体积或重量的增加;而由种子发芽、生根、抽叶到开花、结实,再形成新的种子,所形成的过程可看作是“发育”。但目前人们大都认为“发育”贯穿在整个生长过程中。发育包括生长和分化。至于“分化”则是指由一种细胞产生在形态上和功能上与原来不同的另一种细胞或器官的现象。那么,在这一系列的生长发育过程中,一方面对环境条件有不同的要求,同时又有不同的代谢的特性。

植物在新陈代谢过程中,不但合成了许多构成自身的营养物质与结构物质,同时也产生一些在数量上虽然很少,但对生长、发育有密切关系的特殊的有机物质(植物自身产生的代谢物质)。这种特殊的化学物质,由一个器官或组织所产生,可以运输到其他部分,引起很大的生理作用。这种有机物质称为“生长激素”或简称“激素”。

要对激素下一个确切的定义是困难的。但可以认为,“激素”是一种“化学信使”,通过它,使植物体中的酶的活动相互关联起来。控制酶的产生或活动,对植物生长发育的各个方面都有很大的作用。它是在某一器官或组织里所产生的,就地起作用,或者从产生的部位运转到另外一个部位起作用。有激素产生的地方,也有激素起作用的地方。植物细胞的生长与分化、细胞的分裂、器官

的建成、休眠与萌芽、植物的向性与感性以及成熟、脱落、衰老等等,都直接或间接受激素的调节与控制(图 1-1)。

在大多数情况下,生长激素物质只在植物生长发育的某一时期及在一定的环境条件下起到控制或调节的作用。所以在应用时,要采取正确的方法,同时又与品种特性及栽培措施相结合,通过对生理机能的调节,才能达到预期的结果。

当然,植物激素的这些调节、控制的作用和营养因素及环境因素一样,是要通过代谢过程才能起作用的。它不是孤立的物质,而是代谢的产物。天然激素物质可以为自由态,也可以为束缚态。

由于植物激素在植物的生长发育中有这样多的作用,因而很快地就使人们想到用它来调节或控制农作物的生长与发育,为农业生产服务。

但是植物体中存在的天然激素的量实在太少了。如每公斤新鲜稻谷组织中只含有赤霉素 5—15 微克,豌豆荚每公斤含脱落酸只有 73 微克。这样微量的激素要在生产上应用是不现实的。目前生产上应用的所谓“激素”,绝大多数是人工合成的化合物。这些化合物在植物体中并不存在,但却有调节植物生长、发育的作用,故称“生长调节物质”或“生长调节剂”。又因其作用类似于天然激素,也称为“类激素物质”。自从 30 年代用吲哚乙酸 (IAA) 和吲哚丁酸 (IBA) 促进插条生根成功以来,通过近四五十年试验研究,几乎对农业生产的各个方面,都有明显的作用,尤其是在园艺上的使用,包括果树、蔬菜及观赏植物更为广泛和有效(塚本洋太郎等, 1976; Weaver, 1972)。

我国自 1949 年解放以来,在植物生长调节物质的应用方面,也有很多的成果,包括生长素、赤霉素、乙烯利等,尤其是一些生长延缓剂,不仅在园艺作物上有许多的应用,而在大田作物,如水稻、小麦、棉花、大豆、花生等方面也有不少的应用。这是国外资料所少有的(李曙轩, 1957, 1983; 韩碧文, 李丕明, 1983)。

在这本书里,将要介绍几种主要生长调节物质在农业生产上的应用,以蔬菜、果树及大田作物为主,不包括观赏植物及森林树

木,也不包括除草剂。

在介绍我国农业上的应用范围时,是以生产上已经应用的或比较成熟的为主,至于尚在试验中的及效果有争议的资料,就不多介绍了。

第一章 植物激素的基本生理特性

植物天然激素目前认为有五大类：1. 生长素类 (auxin)；2. 细胞分裂素类 (cytokinins)；3. 赤霉素类 (gibberellin)；4. 乙烯 (ethylene)；5. 脱落酸 (abscisic acid)。

除了这五大类以外,新的天然激素物质,仍在不断增加,如芸苔素 (brassins) 是从芸苔属植物 (*Brassica*) 的花粉中分离出来的。中国科学院植物研究所崔激等 (1984) 从荸荠 (*Eleocharis tuberosa*) 汁中提取出有类激动素物质。而厦门大学王再生、郭奇珍等 (1982) 从月光花中 (*Calonyction aculeatum*) 分离出的“月光花素” (calonyction A) 都有一定的生理活性,对我国今后新激素的提取与发展有很大的意义。近几年来,由美国 Chibnall, A. C. 等 (1933) 及 Ries, S. K. (1977) 从苜蓿中分离出高活性的结晶物——正三十烷醇 (n-triacontanol) (简写 TRIA), 在很低的浓度时 (0.01—0.1ppm) 就能刺激一些作物生长,提高产量。目前我国正在各地研究试用 (郭奇珍, 1982), 并在福建、江西、安徽、山东、江苏、浙江等省的一些作物上示范试验。由于它的生理活性尚不够清楚,增产的效果不够稳定 (Ries 等, 1983), 值得进一步研究。

下面就每一类天然激素及人工合成的生长调节剂的发现、生理特性及作用范围,分别作简要的论述。

第一节 生长素类

在植物激素中发现最早的是生长素。但植物激素的发现,可以追溯到 C. Darwin (1881) 观察燕麦及薹草 (*Phalaris canariensis*) 的幼芽鞘的向光性,以及 J. Sachs (1898) 的器官形成物质学

说。但对激素与生长的量的关系，是从 F. W. Went (1928) 开始的。Went (1928) 把燕麦的幼芽鞘的先端切去，代之以处理过琼脂，证明在琼脂中有生长促进物质的存在。到 1931 年，Kögl 在这生长促进物质中，抽提、分离、研究其化学结构，取名生长素 (auxin)，并在人尿中发现有大量的生长素存在着。所提取的物质对燕麦幼芽鞘的弯曲有很强的作用。到 1934 年 Kögl 等又分离出“异生长素” (heteroauxin)。后来证明异生长素就是 3-吲哚乙酸。

这里不讨论生长素的生物化学及其生物合成问题。但要认识到它是普遍存在于高等植物的组织中。以吲哚乙酸 (IAA) 为标准，典型的生长素的作用是促进细胞的膨大与伸长，这种伸长生长，需要细胞壁的伸长。

在植物体中天然存在的生长素类物质，除了吲哚乙酸 (IAA) 以外，尚有吲哚乙醛 (IAAld)，吲哚乙腈 (IAN)，吲哚乙胺 (IAM) 等等 (图 1-2)。它们主要合成的地方是在生长的顶端，如茎顶端、根尖、芽尖及胚芽鞘等。它可以在植物体中运转，主要是运转到生长旺盛的地方，如幼芽、茎端、子房及其他生长旺盛的器官 (图 1-1)。

天然生长素，我们常称为内源生长素，在植物组织中的含量，不但各器官之间差异很大，而且随着生长、发育时期的不同，含量也不同。一般是在幼嫩的、在分生时期的组织含量多些，而在成长的、老化的组织中含量较少。同时在植物体有自由态与束缚态之分。用有机溶剂在低温下及短期 (2 小时以下) 来提取出的为“自由态”，而用更长的时间来提取的为“束缚态”或称“结合态”。“束缚态”生长素在酶的作用下可转变为“自由态”。自由态是对生长发育起作用的主要形式。但在一般植物体中的生长素，很大一部分为结合态。与氨基酸、蛋白质、糖类等相结合。

吲哚乙酸在植物中的生物合成，大多数人认为是由色氨酸 (tryptophan) 通过几个酶促过程而合成。但植物体内也有一些酶，如过氧化物酶、多酚氧化酶能破坏吲哚乙酸的活动。

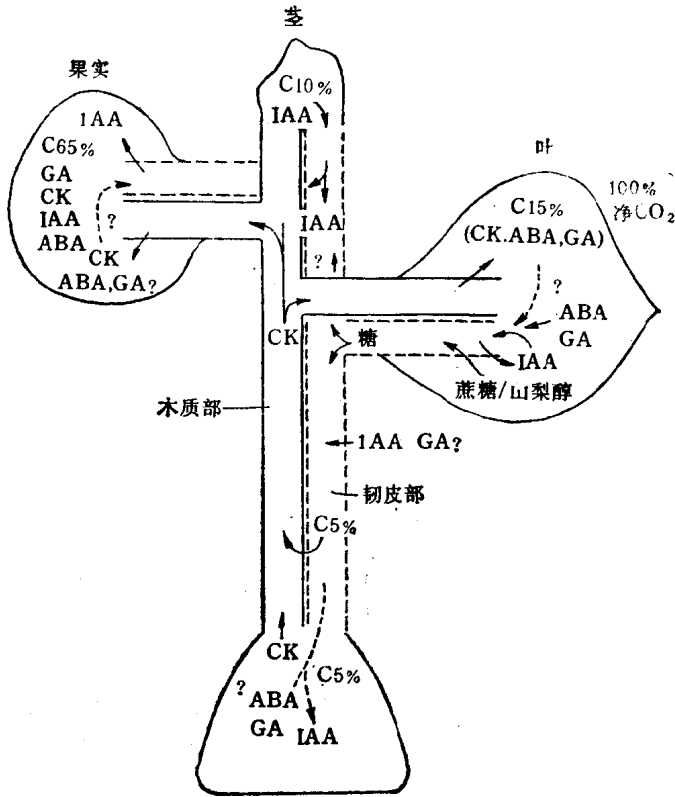


图 1-1 同化物质及激素在植物体中(苹果树)的分布
(译自 Tremarne, 1982; 参阅 McLaren, 1982)

生长素类物质,在化学结构上,大都含有:(1)有一芳香族的核心;(2)在环上最少要有一个双键;(3)环上有一个侧链,并且常有一个羧基(—COOH),或者容易转化为羧基的组成部分(如 COOH_a);(4)在侧链中羧基与环的衔接处最少要有一个C或O原子隔离;(5)侧链与环不在同一平面上,而有一定特殊的空间关系。但是,具有这样化学结构的化合物,不一定是激素物质。植物激素的化学结构与功能之间有一定的关系,但还没有一个完整的学说。也可能根本就不存在这种必然关系。

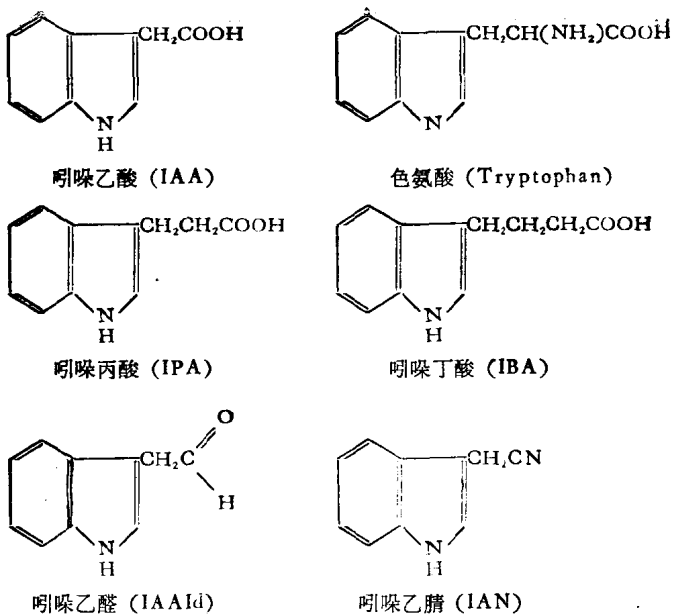


图 1-2 几种吲哚酸类的衍生物的化学结构

一、生长素类的生理作用

1. 细胞的伸长

从生长素发现的历史可知，生长素最明显的生理作用是能促进细胞的伸长。如对燕麦子叶鞘的弯曲及伸长与生长素的浓度有明显的量的关系。我们利用这种量的关系，为生长素的生物鉴定作依据。

植物的趋光性与生长素在茎的两侧的浓度不同有关。背光一侧的含量比向光一侧的多。至于顶端优势，则因顶芽生长素的含量较多，同时又抑制了侧芽的生长。

2. 促进发根

不定根的发生，往往受内源生长素的控制。在组织培养中，常用生长素类物质如 IAA、NAA 等加在培养基中，来促进根的分化。

不定根的发生，一般可以分为根原基的诱导阶段及原基的形成阶段。而生长素主要是作用于形成过程。

促进不同根的形成，所使用的生长素（IAA）的浓度，因植物的种类及组织的老、嫩而不同。但其浓度要比促进细胞伸长的要高。

3. 延迟离层的形成

植物器官的脱落现象，包括落果、落花、落叶都有离层的形成。高等植物离层的形成主要受三种植物激素的影响，即脱落酸、乙烯及生长素。其中脱落酸及乙烯促进离层的形成，即促进器官的脱落；而生长素则为延迟或抑制离层的形成，延迟或抑制器官的脱落。

在农业上，利用合成生长素类如 NAA、2,4-D 来防止蔬菜的落花、果树的落果，取得很好的效果。

4. 形成单性结实

植物的花，经过授粉及受精以后，子房开始膨大形成果实。即子房的膨大，必须要有受精的过程。如果不经过受精而子房可以膨大成为果实的称为“单性结实”或“单为结实”。但如果番茄的柱头，用 IAA 来处理，可以不经授粉、受精，而子房仍可膨大成为果实，表示外加的生长素可以代替子房的内源激素而形成单性结实。

在农业上，利用合成生长素来形成单性结实的实例很多，如番茄、柑桔、黄瓜、南瓜、西瓜等都是这样。但不是所有的作物，都能用生长素处理形成单性结实。

5. 形成愈伤组织

茎、叶等的切段，经生长素处理，可以形成愈伤组织。这一效果，在组织培养中，有极其重要的意义。组织培养中，为了形成愈伤组织，促进生根，可在培养基中加入 NAA 或 IAA，浓度为 1—5 毫克/升不等。

在第二次世界大战后的十年（1945—1955）是生长素类的应

用发展最快的时期,成千种的生长素类物质被人工合成。合成的生长素比天然的生长素其生理活性更大。除了作为除草剂(目前除草剂已发展成为独立的一类农药)以外,在农业上广泛应用。

二、农业上应用的生长素类

1. 吲哚乙酸 (IAA) 及其同系物

吲哚乙酸 (IAA) 的同系物如吲哚丙酸 (IPA)、吲哚丁酸 (IBA) 等。IAA 容易氧化,作用期较短,IBA 不易氧化,作用期较长,它的生理效应,主要是引起细胞的伸长和弯曲,促进细胞的分裂,抑制离层的形成,防止衰老,影响顶端优势。在生产上的主要用途是促进插条生根,促进果实生长,形成无子果实,防止器官脱落。

2. 萘乙酸及其同系物

萘乙酸在制造上比吲哚乙酸容易,应用的范围比吲哚乙酸广泛。它的同系物如萘丙酸、萘丁酸及萘乙酰胺、萘乙酸甲酯及萘氧乙酸等(图 1-3),对于促进插枝生根,防止落花落果,抑制薯类作物的萌芽,以及形成无子果实、疏花疏果等等,都有很好的效果。

萘乙酸不直接溶于水,在应用时可用 NaOH 滴定成为钠盐(萘乙酸钠可溶于水)。萘乙酸甲酯,有挥发性,作抑制萌芽用时,可在密闭容器中,任其蒸发。

萘乙酸的 α 型比 β 型的活性较强,而萘氧乙酸的 β 型则比 α 型的活性强。

3. 苯酚酸或苯酚化合物

这一类的生长调节物质的活性,比萘乙酸及吲哚乙酸类的活性高很多倍(8—10 倍),而且对不同植物种类能起不同的反应。这一不同的反应,导致选择性除草剂——2,4-D 的发现与应用。

主要的苯酚化合物有:2,4-D(2,4-二氯苯氧乙酸);2M-4X(2 甲基-4 氯苯氧乙酸);PCPA(对氯苯氧乙酸);2,4,5-T