

植物生长调节剂： 原理与应用

ZHIWU SHENGZHANG TIAOJIEJI
YUANLI YU YINGYONG

潘瑞炽 李玲 著

广东高等教育出版社



植物生长调节剂： 原理与应用

潘瑞炽 李 玲 著

广东高等教育出版社

· 广州 ·

图书在版编目 (CIP) 数据

植物生长调节剂：原理与应用/潘瑞炽，李玲著. —广州：广东高等教育出版社，2007. 8

ISBN 978 - 7 - 5361 - 3517 - 8

I. 植… II. ①潘… ②李… III. 植物生长调节剂 - 高等学校 - 教材
IV. ⑧482. 8

S 中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2007) 第 114647 号

广东高等教育出版社出版发行

地址：广州市天河区林和西横路

邮编：510500 电话：87553335

广州佳达彩印有限公司印刷

开本：787 毫米×960 毫米 1/16 印张：13 字数：232 千字

2007 年 8 月第 1 版 2007 年 8 月第 1 次印刷

印数：0 001 ~ 2 000 册

定价：20.00 元

序 言

20 世纪 30 年代发现生长素以后,陆续发现了赤霉素、细胞分裂素、脱落酸和乙烯等,人们通称它们为植物激素。植物激素在植物体内含量极微,难以提取,价格高昂,所以只能用于科学研究。随着研究的深入,科学家们合成和筛选出许多结构和生理特性与植物激素功能相似或相对抗的活性物质,被称为植物生长调节剂。植物生长调节剂价格便宜,种类多样,迅速地被应用到农业生产中,获得了惊人的成就。目前植物生长调节剂已被全世界,特别是发达国家在农业生产上推广应用。

近 40 年来,我国植物生长调节剂的应用也有很大的发展。例如,培育水稻和油菜矮壮秧、防止稻麦倒伏、调控棉花株型、调节杂交水稻花期、增加橡胶产胶量、促进插条生根、提高坐果率等。我国人口众多,可耕地面积少,必须提高单位面积产量。与传统农业技术相比,植物生长调节剂的应用有成本低、收效快、效益高、节省劳动力的优点,所以它已成为现代化农业的重要措施之一。

然而,植物生长调节剂的应用又是极为复杂的。它的使用效果既与药剂种类、浓度、时期有关,又与作物长势和气候密切有关;它既可促进种子萌发,又可延长种子休眠;它能刺激植物生长,又能延缓植物生长,甚至杀死植物;它既能保花保果,又能疏花疏果等等。所以在使用前一定要先了解该植物生长调节剂的性质、作用和使用方法,否则不仅未能收到应有的效果,反而会造成不应有的损失。

本书是在拙作《植物生长发育的化学控制》第二版的基础上改编的。本书与《植物生理学》中的植物激素相互呼应,突出植物生长调节剂,故名《植物生长调节剂:原理与应用》,是植物生长物质一章的补充教材。趁改编之际,本书内容和编排作了相应的变动。

一、增添近年国内有关植物生长调节剂的研究成果。例如,赤霉素在“绿色革命”中(控制株型、提高水稻单位面积产量)发挥的重要作用与原因;对生长调节剂应用效果的科学评价要考虑生理效应、生产效果、经济效益和环境效应;认识脱落酸作为逆境的信号激素诱导植物发生交叉适应性的生理机制;1-甲基环丙烯(1-MCP)和水杨酸对果实成熟等的调控作用。

二、植物生长调节剂是化学控制的手段，而植物生长调节剂起源于植物激素，因此本书在叙述植物生长调节剂之前，另辟一章简述植物激素的概念和种类，为后面的讨论打下基础。

三、在每个生长发育（如萌芽、生长、开花等）阶段之前，补充其生理基础，使读者能深入了解植物生长调节剂在该环节中的作用。

四、化学除草具有提高劳动生产率、除草效果好和利于农业机械的发展等的优越性，所以化学除草是工业发达国家农田最重要的除草手段。化学除草是应用人工合成的化合物——除草剂，破坏杂草的生理代谢，杀死杂草。除草剂是由植物生长调节剂派生出来的。例如，1942 年发现 2, 4 - D 浓度过大时，不但抑制生长，还能杀死杂草，这就开辟了植物生长调节剂在除草领域中的应用，以后亦发现 2 甲 4 氯等多种除草剂。故此，本书增加杂草防治一章。

五、将“植物组织培养”的主要内容并入第三章“营养生长”；取消“结束语”。此外，还将 ppm 改为 mg/L；精选参考文献等。

由于作者水平有限和时间仓促，书中不妥之处在所难免，欢迎读者提出宝贵意见。

潘瑞炽 李 玲
2007 年 7 月

引 言

几千年来，通过农民的辛勤劳动，我国农业生产不断发展，产量日益提高，品质也逐步改善。但是，由于人口不断增多，人均地不足，而耕地面积有限，因此就要设法提高单位面积产量；此外，随着人们对生活质量要求的提高，客观地需要生产出质量更好、更健康的食物。怎样达到这些要求呢？一个办法是改变植物的遗传性，譬如通过选种或育种以培育高产优质的新品种；另一个办法是通过各种耕作措施改善植物的环境条件，使植物得到适宜的阳光、水分、肥料和温度等，长得更好，产量更高。

许许多多经验告诉我们，要使作物丰产，必须控制作物的生长发育，不能让它自然长下去。例如，作物长得快是好事，但生长过快，徒长倒伏，会使产量下降，因此要控制植株生长，防止徒长；又如果树开花可以多结果，但是花果过多，会使果实质量下降，易形成大年小年，所以要适当控制花果数目，以提高果实品质，做到年年均衡生产。然而，传统的农业技术还未能随意控制或改变植物的生长发育，即使能控制也是局部的（例如利用摘心或修剪去改善株型）或个别的（例如采用水稻晒田措施以控制稻株生长），而且费时费工。

植物生长发育是一个复杂的过程，它既受遗传因素——基因的控制，又受植物激素的调节。由于植物体内的植物激素含量低，难以提取，人们就用化学方法合成许多具有植物激素功能的有机化合物，称为植物生长调节剂。

自从植物生长调节剂人工合成问世以后，就被迅速应用于作物、果树、蔬菜、花卉、林木等方面，获得惊人的成就。根据植物生长调节剂的种类、施用浓度、时期和方法的不同要求，就得到不同的效果。植物生长调节剂既可促进种子萌发，又可延长种子休眠；既能刺激植物生长，又能延缓植物生长，甚至杀死植物；既可保花保果，又可疏花疏果，等等，真是神通广大。怪不得越来越多的人对它产生兴趣，逐渐利用它去控制和调节植物的生长发育。例如打破种子和薯块的休眠，促进插条生根和幼苗生长，防止植株徒长，矮化株型，调节花期，防止落花落果，促进果实发育和成熟，抵抗不良环境，等等，明显增加产量，改善品质，提高经济效益和社会效益。

用植物生长调节剂化学药物去调节和控制植物生长发育的手段，简称为植物化学控制或化学控制。第二次世界大战以后，植物生长调节剂种类逐渐增多，在农业生产上的应用越来越广泛。在欧洲，小麦高氮栽培条件下，于拔节

初期喷施矮壮素，可避免植株徒长而获得高产。在美国，使用脱叶剂有利于棉花的机械收获。发达国家多采用乙烯利喷于果树上，大大提高采摘工效和质量。农业发达国家大面积喷施除草剂，以减少除草劳动力而获得高产，除草剂已成为应用最广泛而发展最快的植物生长调节剂。我国化学控制工作起步较晚，在 20 世纪 40 年代才开始小规模应用，六七十年代以后结合我国生产实际发展较快，逐渐被农民认可和采用，在国际上也得到公认和重视。现已在我国大面积推广的例子有：应用赤霉素于杂交水稻制种过程，调节花期，使花期相遇，提高杂交种产量 10% ~ 20%；应用甲哌鎓 (Pix) 防止棉花徒长，增加产量；应用多效唑于水稻幼苗，控制促蘖增产；应用多效唑于油菜秧苗，同样使秧壮，抗逆、产量高等。除此之外，我国北方大面积栽种小麦或水稻时，广泛地应用除草剂化学除草，提高劳动生产率，降低生产成本。所以，植物生长调节剂的应用已成为现代化农业的措施之一，在农林生产上的前景是不可估量的。

随着研究的深入，植物生长调节剂种类不断增添，使用范围更加广泛。由于植物生长调节剂使用效果与药剂种类、使用浓度、使用方法、时期、作物生长势、气候和水肥等有十分密切的关系，因此使用者必须掌握各种植物生长调节剂的性质和作用以及合理应用。本书就是介绍植物生长调节剂的基本知识、作用效果、使用方法和注意事项，希望读者能认识化学控制的重要性和应用方法，发挥植物生长调节剂应有的作用，实现我国农业现代化。

目 录

引 言	(1)
第一章 植物激素概述	(1)
一、激素的概念	(1)
二、植物激素的概念	(1)
三、植物激素的种类和测定	(2)
四、植物激素的合成、运输和作用	(4)
五、各种植物激素的特性	(6)
第二章 植物生长调节剂	(9)
第一节 植物生长促进剂	(10)
一、吲哚乙酸	(10)
二、吲哚丁酸	(11)
三、吲哚酯	(11)
四、萘乙酸	(12)
五、萘乙酸甲酯	(12)
六、萘氧乙酸	(12)
七、2, 4-D	(13)
八、防落素	(13)
九、增产灵	(14)
十、甲萘威	(14)
十一、赤霉酸	(14)
十二、6-苄基氨基嘌呤	(15)
十三、激动素	(15)
十四、CPPU	(16)
十五、乙烯利	(16)
十六、油菜素内酯	(17)
十七、三十烷醇	(17)
十八、水杨酸	(17)
十九、石油助长剂	(18)
二十、尿囊素	(18)

二十一、甲壳胺	(18)
第二节 植物生长抑制剂	(18)
一、脱落酸	(19)
二、青鲜素	(19)
三、三碘苯甲酸 (TIBA)	(20)
四、整形素	(20)
五、增甘磷	(20)
第三节 植物生长延缓剂	(21)
一、矮壮素	(21)
二、氯化胆碱	(22)
三、皮克斯	(22)
四、比久	(23)
五、多效唑	(23)
六、烯效唑	(24)
七、粉锈宁	(24)
八、调节磷	(25)
九、嘧啶醇	(25)
第三章 营养生长	(26)
第一节 休眠	(26)
一、延长休眠	(27)
二、打破休眠, 促进萌发	(28)
第二节 组织培养	(30)
一、愈伤组织的形成和分化	(32)
二、器官培养	(32)
第三节 调节生长	(35)
一、促进生长	(35)
二、控制生长	(38)
第四节 扦插生根	(49)
一、植物生长物质与不定根形成	(50)
二、植物生长调节剂促进插条生根	(55)
第五节 叶片衰老	(59)
一、延缓叶片衰老	(59)
二、调节落叶	(61)
第四章 开花	(63)

第一节 花芽分化	(63)
一、成花诱导过程	(63)
二、花芽分化的激素调控	(66)
三、花芽形成的调节	(69)
第二节 性别分化	(79)
一、性别分化的激素控制	(80)
二、诱导产生雌花	(81)
三、诱导产生雄花	(83)
四、性别鉴定	(85)
第三节 化学杀雄	(86)
一、雄性不育	(86)
二、化学杀雄	(87)
第四节 切花保鲜	(90)
一、切花采后生理	(91)
二、保鲜剂	(92)
第五章 结 实	(96)
第一节 花果脱落	(96)
一、器官脱落过程及激素调控	(96)
二、保花保果	(99)
三、疏花疏果	(103)
第二节 果实成熟	(106)
一、果实成熟与内源激素的关系	(106)
二、促进果实成熟	(111)
三、延缓果实成熟	(114)
第三节 提高产量和改良品质	(116)
一、增加产量	(116)
二、改良品质	(120)
三、形成无籽果实	(124)
第六章 抗逆性	(127)
第一节 植物生长调节剂与抗逆性	(127)
一、脱落酸与抗逆性	(127)
二、其他植物激素与抗逆性	(131)
第二节 植物生长调节剂增强抗逆性	(134)
一、抗冷性	(134)

二、抗热性	(139)
三、抗旱性	(140)
四、抗病性	(142)
五、抗盐性	(144)
第七章 杂草防治	(146)
第一节 除草剂的发展	(146)
第二节 除草剂的分类	(148)
一、根据化学结构的分类	(148)
二、根据作用方法的分类	(149)
三、根据能否在植物体内转移的分类	(149)
四、根据使用方法的分类	(149)
第三节 植物对除草剂的吸收	(150)
一、叶吸收	(150)
二、根吸收	(151)
三、芽吸收	(151)
第四节 除草剂在植物体内的传导	(151)
一、质外体传导	(152)
二、共质体传导	(152)
三、质外体—共质体传导	(153)
第五节 除草剂的杀草机理	(153)
一、破坏呼吸作用	(153)
二、抑制光合作用	(153)
第六节 除草剂的选择性原理	(154)
一、生物选择性	(154)
二、人工选择性	(156)
第七节 农田化学除草	(156)
一、水稻田化学除草	(156)
二、棉田化学除草	(158)
第八章 植物生长调节剂施用原理及技术	(160)
第一节 植物对生长调节剂的吸收与运转	(160)
一、药液进入植物体	(160)
二、植物生长调节剂在植物体内的运转与代谢	(165)
第二节 植物生长调节剂的剂型与施用方法	(167)
一、植物生长调节剂的剂型	(167)

二、植物生长调节剂的使用方法	(168)
三、植物生长调节剂的混合使用	(169)
四、植物生长调节剂的作用特点	(172)
第三节 植物生长调节剂应用的策略	(174)
一、估计生产存在问题的实质	(174)
二、拟出处理方案	(175)
三、进行小规模预备试验	(176)
四、配合农业技术措施	(177)
五、植物生长调节剂应用效果评价	(177)
第四节 植物生长调节剂的残留	(178)
一、植物生长调节剂的毒性	(178)
二、植物生长调节剂在作物体内的残留	(180)
三、植物生长调节剂在土壤中的残留和残效	(181)
四、减少植物生长调节剂残留的方法	(182)
附 录	(183)
一、植物生长调节剂溶液的配制	(183)
二、摩尔浓度和 ppm 浓度的换算	(184)
三、常用植物生长调节剂生产厂家名录	(185)
参考文献	(186)

第一章 植物激素概述

一、激素的概念

“激素”这个名词最初是在哺乳动物生理研究中提出的。19 世纪下半叶，提出激素这个概念后，极大地激发生理学和药学的进展。1850 年人们就知道了来源于睾丸的，具有性特征的物质。与此同时，外科医生在进行手术中，对引起各种疾病原因的腺提取物和分泌物发生了兴趣。20 世纪，科学家们广泛地认同一些有特殊影响的物质，它的产生和循环对哺乳类生长和生理有各种协调功能。英国医生 E. H. Starling (1905) 首先采用激素 (hormone, 希腊文，意为刺激或激起) 来描述这类化学信息。动物激素的概念是在一定部分产生，由血液输送到靶细胞或靶组织，通过激素浓度调节靶组织产生的生理反应。根据现代的认识，激素是自然存在的有机物质，在低浓度下显著影响生理过程，动物生理学家认为，激素应该满足以下 3 个条件：①在特定的器官或组织合成；②通过血液运送到特定的靶组织；③调节生理反应与浓度有关。

二、植物激素的概念

植物激素的概念又是怎样产生的呢？这就需要追溯到德国植物学家 Duhamel du Monceau (1758)，他环割木本植物的茎，以影响运输组织运输养分，养分累积于环割上方，该处就产生许多根。为了解释这种现象，Julius Sachs (约 1860 年) 假设植物体内有特殊器官形成物质 (organ-forming substance)，其中包括根形成物质 (root-forming substance)，根形成物质在叶片里产生，沿茎下运，在伤口上方积累，促使根产生。真正开始植物激素研究的是 Charles Darwin，他进行一系列简单但又效果显著的实验，他的学生总结他们的工作，写出《植物运动能力》(*The Power of Movement in Plants*) 专著。约半个世纪以后，F. W. Went 描述了植物之所以产生向光性，是由一种类似激素的物质引起的。H. Fitting 大约也是在此时，介绍“激素”一词到植物生理文献中，多细胞植物体的结构复杂，细胞与细胞间需要彼此联络，挑起这个任务的是植物激素，因此，植物激素是微量的信号分子。

植物激素与动物激素之间具有许多相同点，例如，植物激素也是自然在植

物体中存在的有机物质，在低浓度（一般为微摩尔水平）下就显著影响生理过程，然而，植物激素合成的地点不像动物激素那么明显，虽然某些组织或组织的一部分有较高的浓度，形成较多的激素，却扩散到其他部分（并不固定于某一器官）。例如生长素在禾谷类胚芽鞘尖端合成，但只影响其下端细胞伸长；另一种激素细胞分裂素在根合成，运输到叶片影响叶的代谢活动和延缓衰老。可是有些激素，如乙烯，可在合成的地方发生作用，也可作用于其他部分。因此，从合成之处运至别处发生作用不是植物激素必具的性质。

植物激素与动物激素另一不同之处是：一种动物激素具有特定的生理作用，一种生理作用是由某一动物激素引起的；而一种植物激素具有多种生理作用，而且一种生理作用是由多种植物激素引起的（表 1-1）。随着研究的深入，使我们认识到，植物生长发育不是任何一种植物激素的单独作用的结果，而是被遗传、化学和环境等因子共同作用的结果。

表 1-1 各种植物激素对植物不同生育期的综合影响

	生长素	赤霉素	细胞分裂素	脱落酸	乙烯
休 眠		✓	✓	✓	✓
幼 年 期	✓	✓			
伸长生长	✓	✓	✓	✓	✓
根 生 长	✓	✓	✓		✓
开 花	✓	✓	✓	✓	✓
果实发育	✓	✓	✓	✓	✓
衰 老	✓	✓	✓		

关于靶细胞问题在动物激素与植物激素之间也有差别，动物激素作用于明显的特定细胞——靶细胞，而植物激素的靶细胞不明显，例如植物顶端分生组织没有明显的类似靶细胞的结构。可是，禾谷类种子糊粉层应是赤霉素的靶细胞，离层也应是乙烯反应的靶细胞，因此植物是否具有植物激素的靶细胞尚在争论中。如果存在特殊的靶细胞，其某些因子（决定因子）或与其邻近细胞有异，精细的植物激素细胞定位技术的发展和运用也许会有助于问题的解决。

三、植物激素的种类和测定

传统公认的植物激素有 5 类：生长素类（auxins, IAA）、赤霉素类（gibberellins, GAs）、细胞分裂素类（cytokinins, CKs）、脱落酸（abscisic acid, ABA）和乙烯（ethylene, ET）。1998 年第 16 届国际植物生长物质协会上确认

油菜素内酯 (brassinolide, BR) 为第 6 类植物激素, 因为它具有植物发育中激素定义的功能。此外, 茉莉酸 (jasmonic acid, JA) 和水杨酸 (salicylic acid, SA) 是诱激物分子 (elicitor molecule), 对植物生长发育的某些地方有调节作用, 符合植物激素的定义, 因此, 广义地说, JA 和 SA 也属于植物激素。至于存在原核生物和真核生物中的多胺 (polyamine), 可使燕麦原生质体稳定, 也影响组培胡萝卜的细胞分裂和胚胎发育, 以及延缓某些组织衰老。问题是多胺需要毫摩尔的量才能引起生理变化 (其他激素只要微摩尔量), 因此人们怀疑多胺不起激素的作用, 而是直接或间接参加代谢途径, 多胺的地位尚有争论。本书暂将多胺列为植物激素之一。

植物激素的纯化学成分是怎样得来的? 饶有趣味的是: 只有脱落酸真正是从植物体中分离、鉴定出来的, 其他植物激素都不是从植物体中提炼出来的。例如, 生长素是从人尿中分析得到的, 赤霉素是从真菌培养液中得到的, 细胞分裂素是从高压灭菌的鲑鱼精子 DNA 得到的, 乙烯则来自照明气体。

植物激素的分析方法, 最初是用生物检测法。所谓生物检测法是利用生物体测定活性物质的种类和量的测定方法。生物体对外源生理活性物质产生特异的生长反应、生理反应或生化反应。生物检测法简单灵敏, 但不够深入。随着物理化学技术的发展, 现今多用高精度的分析仪器去分析微量的植物激素样品。例如, 以气相色谱法去分析乙烯气体, 以高效液相色谱法 (HPLC) 分析纯化的样品, 对含量甚微而又要了解其结构和含量, 可用气质联用法 (GC-MS) 分析, 最近还提出用液相色谱与质谱仪的组合形式, 即液质联用法 (LC-MS) 分析, 该法不必将样品变成可挥发性的衍生物, 即可直接测定, 更为方便。上述仪器分析法可获得的微量水平是以往工作想象不到的。除此以外, 早期的工作往往要从千百公斤植物材料中去提纯, 现代方法则只要 1g 或者更少的组织就可以了, 从个别叶片、芽甚至组织就可确定植物激素的含量或结构, 大大有利于工作开展。20 世纪六七十年代开始研究免疫测定 (immunoassay) 法, 继而应用放射免疫检测法 (radio immunoassay), 更能用少量的植物材料就测出植物激素在细胞里的定位和水平, 有助于确定激素的准确功能和作用方式。

植物代谢可分为两类: 即初生代谢和次生代谢。初生代谢产物如糖、脂肪、蛋白质和核酸等维持细胞生命活动, 存在于所有植物细胞中。次生代谢产物通常是由初生代谢产物派生而来, 如萜类、酚类和含氮次生化合物, 可是, 萜类成分的赤霉素、脱落酸、玉米素和油菜素内酯, 酚类成分的植物生长物质等, 实质是次生代谢产物, 但因它们具有明显的生理功能, 因此不把它们视为次生代谢产物, 而视为植物激素。

四、植物激素的合成、运输和作用

植物激素之所以能在植物体内起作用，必需经过3个环节，即合成、运输和作用，缺一不可（图1-1）。

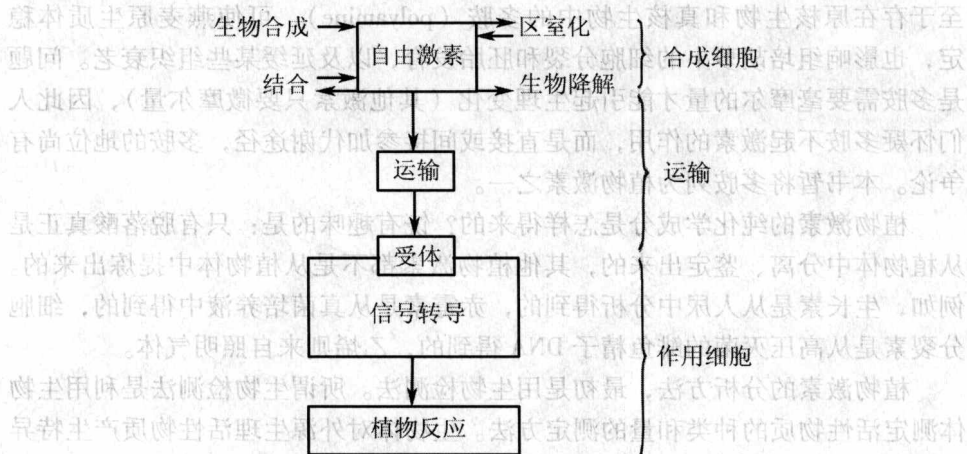


图1-1 植物激素在植物体内的三个主要环节

植物激素是在植物体内某器官某组织内生物合成的，经过复杂的过程，生成有活性的有机化合物，存在于细胞内。植物激素也会与其他物质（如糖类、氨基酸）结合起来，形成结合型植物激素，这样就失去活性成为贮藏状态。结合型植物激素也会被水解酶分解为游离型植物激素，从而具有了活性。游离型和结合型激素是可以相互转变的。例如生长素与X结合或分解，形成结合型生长素或游离型生长素。这样的转变在植物体内是起调节作用的。当然，植物激素合成后，经过一定时期或在外界环境影响之下，也会降解为非激素物质，失去活性。植物激素在植物细胞的细胞器内分布是不均匀的，被膜隔开，称为细胞间隔（compartmentation）或区室化，影响激素活性。这样的区室化也许也是起调节和控制作用的。总之，植物激素通过合成降解、水解结合等方式，不断调节激素水平，以适合植物的生长发育。

植物激素运输到作用部位的细胞后，此处细胞对激素要有敏感性（sensitivity）才能起作用，不然就没有作用。什么是敏感性？Trewavas（1982）认为植物细胞对激素的敏感性强弱决定于细胞内该激素受体（receptor）的数目和亲和性。现在公认，激素在植物体内的作用必须先与受体结合。Firm（1986）假设受体的下列情况都可能改变植物对激素的敏感性：①受体数目不足，接受程度低；②受体与低浓度激素的亲和性低；③由于其他因子存在而限制植物反

应的能力低；④受体对过低浓度的外源激素无反应（图 1-2）。

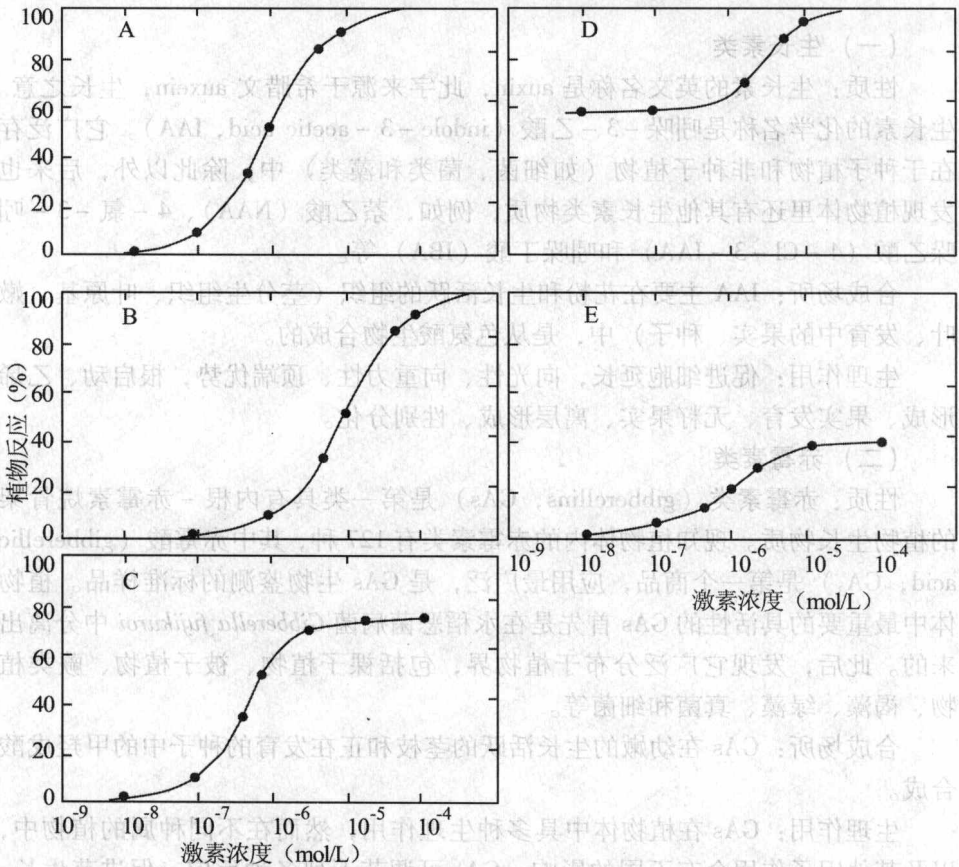


图 1-2 植物对同一激素的敏感性的可能变化 (Firm, 1986)

- A. 植物的标准反应 B. 受体—激素亲和性低 (对照的 1/10)
C. 植物反应能力有限 D. 内源激素含量高 E. 受体数目不足

激素受体 (hormone receptor) 是研究激素作用机理的第一步。激素受体是指那些特异地识别激素并能与激素高度结合，进一步引起一系列生理、生化的物质。激素受体具下列各种特性：①专一性，不同激素各有其受体；②分布在该激素有反应的特殊组织；③强亲和性却可饱和性。当激素与其受体结合后，就引起一些转录因子活化，然后进入细胞核，促进专一基因表达，最终表现出植物反应，包括生理生化变化和形态变化。