

S C G X J S C S

植物激素与蔬菜的生长发育

汪俏梅 郭得平 编著

中国农业出版社

蔬菜高新技术丛书



蔬菜高新技术丛书

植物激素与蔬菜的生长发育

汪俏梅 郭得平 编著

中国农业出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

植物激素与蔬菜的生长发育/汪俏梅, 郭得平编著.
北京: 中国农业出版社, 2001. 11
(蔬菜高新技术丛书)
ISBN 7-109-06914-1

I. 植... II. ①汪...②郭... III. 植物激素-影响-蔬菜-生长发育 IV. S63

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2001) 第 25351 号

中国农业出版社出版

(北京市朝阳区农展馆北路 2 号)

(邮政编码 100026)

出版人: 沈镇昭

责任编辑 杨金妹 舒 薇

中国农业出版社印刷厂印刷 新华书店北京发行所发行

2002 年 1 月第 1 版 2002 年 1 月北京第 1 次印刷

开本: 850mm×1168mm 1/32 印张: 10

字数: 249 千字 印数: 1~1 500 册

定价: 24.00 元

(凡本版图书出现印刷、装订错误, 请向出版社发行部调换)

内 容 提 要

本书是《蔬菜高新技术丛书》之一。全书共分八章，前两章叙述了植物激素（生长素、赤霉素、细胞分裂素、脱落酸、乙烯）和其他植物内源生长物质（油菜素甾醇类、茉莉酸、水杨酸、多胺）的生物合成、代谢与生理功能等特性，以及植物激素作用机理研究的最新进展，并介绍了目前在农业生产上常用的各种植物生长调节剂的特性。后六章主要介绍植物生长物质对蔬菜生长发育的调控（包括调节生长，调控贮藏器官的形成与发育，控制性别分化、果实的形成与发育、种子的发育与萌发以及采后蔬菜产品的发育等），并讨论其在生产上的应用。本书内容新颖、丰富，理论紧密联系实际，对近20年来植物生长物质在蔬菜生长发育调控方面的研究及其相应的应用技术作了较为系统和全面的介绍，可供农业院校的师生、从事蔬菜研究和生产的技术人员以及植物生理工作者参考。

前

言

本书是葛晓光先生组织编写的《蔬菜高新技术丛书》之一。

植物激素在调节植物生长发育中发挥着重要作用，激素生理的研究是植物生理学的一个重要分支，并在植物发育研究中占有重要地位。20世纪80年代以来，随着分子生物学和遗传学的发展，激素生理及其作用机理的研究（包括植物激素对基因诱导和表达的调控、植物激素与信号转导等方面）取得了很大的进展。植物激素基础理论研究的深入，也使其在农林生产上的应用日益拓展。近20年来，植物生长调节剂的种类在迅速增加，已开始跻身于农业化学产品市场，并展示出很好的发展前景。

蔬菜作物由于品种丰富、生长周期较短、易于控制以及经济上的重要性，其中的许多种类是激素生理研究的优良试材，如莴苣、芹菜等是研究种子休眠与萌发的激素调控机理的良好材料；瓜类则是研究性别分化的激素调控机理的优良试验系统。这些研究兼具理论和应用价值，也从一个侧面反映了激素生理研究的重要性。尽管蔬菜作物的种类很多，产品器官也多种多样，但栽培目的是一致的，就是要获得品质优良、数量较多的产品，这就涉及到一个生长与发育的调控问题，这种调控可以通过一些栽培措施（如施肥、整枝、摘心等）来达到，而合理地运用植物生长调节剂进行化学调控更是一种简便易行、经济有效的方法。作物的化学调控是一门非常年

轻的学科，但其应用前景却十分广阔。有学者预测：机械化与化学调控相结合，将对栽培技术的进步做出重大贡献。近年来，在从事植物激素与化学调控的科研与教学工作中，我们深感植物激素的基础理论与应用研究发展迅猛，植物生长物质对蔬菜生长发育的调控方面的研究以及相应的实用技术也进展很快。国内虽先后出版了一些有关植物激素基础理论或在农林作物上应用的著作，但都没有把理论和应用有机结合，或强调理论，或偏重应用技术。目前，全国在进行大规模的产业结构调整和推进蔬菜产业化的进程，各地对菜篮子工程都非常重视，在这样的形势下，我们认为很有必要编写一本系统介绍植物生长物质对蔬菜生长发育的调控及其应用方面的专著。

我们在广泛征求意见的基础上，参阅了大量国内外有关文献，结合自己的科研、教学工作编著了本书，希望本书能对读者有所裨益，并为推动植物生长物质在蔬菜生产上的应用和蔬菜产业化尽绵薄之力。本书的第一、二、三、五和七章由汪俏梅编写，第四、六和八章由郭得平编写。全书由浙江大学曾广文教授审稿。在编写过程中，得到沈阳农业大学葛晓光教授，浙江大学曹家树教授、叶自新副教授和河北师范大学马力耕教授的大力支持和帮助，在此一并表示衷心感谢。

由于本书涉及的范围广泛，加上作者的水平有限，难免有疏漏和不足之处，恳请读者批评、指正。

编 者

2000年1月于杭州华家池

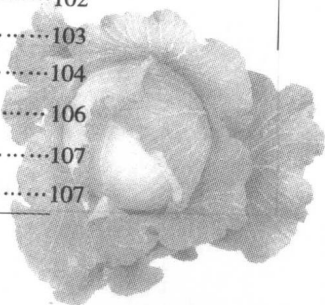




前言

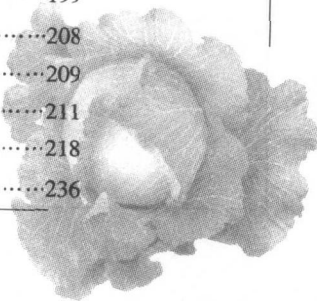
第一章 植物激素	1
一、生长素	2
(一) 生长素的生物合成	2
(二) 生长素的运输	3
(三) 生长素的代谢	5
(四) 生长素的生理作用	8
二、赤霉素	10
(一) 赤霉素的化学结构及种类	11
(二) 赤霉素的生物合成	12
(三) 赤霉素的代谢与运输	14
(四) 赤霉素的生理功能	16
三、细胞分裂素	18
(一) 细胞分裂素的类型及化学结构	18
(二) 细胞分裂素的生物合成	19
(三) 细胞分裂素的代谢	21
(四) 细胞分裂素的生理作用	23
四、脱落酸	26
(一) 脱落酸的生物合成	27
(二) 脱落酸的代谢	29
(三) 脱落酸的生理作用	31
五、乙烯	34
(一) 乙烯的生物合成	34
(二) 乙烯生物合成的调控	37
(三) 乙烯的生理作用	39
六、其他植物内源生长物质	41

(一) 油菜素甾醇类	41
(二) 茉莉酸	47
(三) 水杨酸	52
(四) 多胺	55
七、植物激素的作用机理	60
(一) 植物激素与信号转导	60
(二) 激素对基因表达的调控	65
(三) 植物激素间的相互作用	70
第二章 植物生长调节剂	72
一、植物生长促进剂	73
(一) 人工合成的生长素类化合物	73
(二) 人工合成的细胞分裂素类化合物	85
(三) 赤霉素类化合物	89
(四) 油菜素内酯	91
二、植物生长抑制剂	92
(一) 青鲜素 (MH)	92
(二) 三碘苯甲酸	93
(三) 整形素	94
(四) 增甘膦	95
三、植物生长延缓剂	97
(一) 矮壮素	97
(二) 比久	98
(三) 氯化胆碱	99
(四) 多效唑	99
(五) 烯效唑	101
(六) 乙烯利	102
(七) 助壮素	103
(八) 调节膦	104
第三章 调节生长	106
一、促进生长, 提高产量	107
(一) 赤霉素的增产效应	107



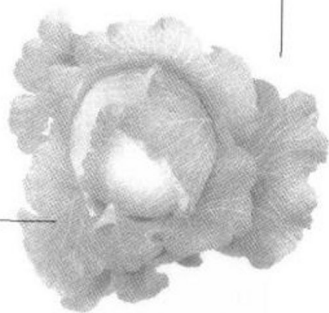
(二) 其他生长促进物质的增产效果·····	108
二、抑制生长·····	109
(一) 防止果菜类的徒长, 培育壮苗·····	109
(二) 防止马铃薯徒长, 促进块茎膨大·····	112
三、抽蔓的控制 ·····	112
(一) 蔬菜生产中的先期抽蔓现象·····	113
(二) 使用生长调节剂控制抽蔓·····	113
第四章 调控贮藏器官的形成与发育 ·····	115
一、植物激素与鳞茎的形成·····	115
(一) 光周期与鳞茎形成·····	116
(二) 植物激素在鳞茎形成中的作用·····	118
(三) 激素调节鳞茎形成的机制——对微管的 作用·····	125
二、植物激素与块茎的形成·····	128
(一) 块茎形成与环境条件的关系·····	128
(二) 植物激素在块茎形成中的作用·····	129
三、肉质茎的形成及调控·····	145
(一) 细胞分裂素·····	145
(二) 生长素·····	148
(三) 赤霉素·····	150
第五章 调控性别分化 ·····	151
一、植物激素——性别分化的诱导信 号 ·····	151
(一) 性修饰试验·····	152
(二) 内源激素含量与性别分化的关系·····	153
(三) 性别分化诱导信号的作用机理·····	155
二、调控瓜类作物的性别分化 ·····	158
(一) 瓜类性别表现的特点·····	158
(二) 乙烯利对瓜类性别的影响·····	160
(三) 赤霉素对瓜类性别的影响·····	165
(四) 其他激素和生长调节剂对瓜类性别	

分化的影响·····	170
三、瓜类性别分化的激素调控在生产上的应用·····	172
(一) 乙烯利处理对瓜类作物对产量和熟性的影响·····	172
(二) 其他植物生长物质对瓜类产量的影响·····	176
(三) 激素处理对苦瓜产量和品质的影响·····	176
(四) 生长调节剂处理对甜瓜产量和品质的影响·····	181
(五) 瓜类的性别调控在育种上的应用·····	183
四、调控雌雄异株蔬菜作物的性别分化·····	185
(一) 芦笋的性别分化与激素调控·····	186
(二) 菠菜的性别分化与激素调控·····	187
(三) 性别调控在生产上的应用·····	188
五、性别调控在蔬菜作物杂交育种上的应用·····	191
六、蔬菜作物性别分化研究展望·····	192
第六章 植物激素控制果菜类的果实发育和成熟·····	194
一、促进果实发育·····	194
(一) 授粉与植物激素·····	195
(二) 受精与植物激素·····	197
(三) 激素与果实发育·····	199
二、诱导单性结实·····	208
(一) 单性结实类型·····	209
(二) 单性结实与激素·····	211
(三) 植物生长调节剂诱导单性结实·····	218
三、防止落花落果·····	236



(一) 落花落果的原因·····	236
(二) 防止茄果类落花落果·····	238
(三) 防止豆类落花落荚·····	240
四、调节果实成熟·····	241
(一) 乙烯与果实成熟·····	241
(二) 应用乙烯利催熟果实·····	245
第七章 调控种子的发育与萌发 ·····	249
一、植物激素与种子发育·····	249
(一) 赤霉素·····	249
(二) 生长素·····	250
(三) 细胞分裂素·····	251
(四) 脱落酸·····	251
(五) 植物激素在发育种子中的作用·····	252
二、种子的休眠及其调控·····	252
(一) 种子的休眠现象·····	252
(二) 休眠的类型与成因·····	253
(三) 休眠的破除·····	255
(四) 植物生长物质与种子休眠·····	260
三、影响种子田间萌发效果的因子·····	269
(一) 种子活力——萌发的生理基础·····	270
(二) 逆境与种子萌发·····	272
四、种子处理技术·····	275
(一) 渗透处理·····	276
(二) 植物生长物质的使用·····	277
第八章 生长调节物质与蔬菜贮藏保鲜 ·····	284
一、采后蔬菜的激素代谢·····	284
(一) 鳞茎类的激素变化·····	285
(二) 叶菜类的激素变化·····	285
(三) 根菜类的激素变化·····	289
二、叶菜类的保鲜·····	289
(一) 防止大白菜的脱叶·····	290

(二) 防止甘蓝的脱叶·····	291
(三) 防止抱子甘蓝的衰变·····	293
(四) 防止结球莴苣的衰变·····	294
三、花菜类的保鲜·····	296
(一) 花椰菜的保鲜·····	296
(二) 青花菜的保鲜·····	298
四、抑制鳞茎的萌芽·····	300
五、蒜薹衰变的控制·····	303
六、根菜类萌芽的防止·····	304
 主要参考文献·····	306



植物生长物质 (plant growth substances) 是指能调控植物生长发育的化学物质。根据其来源不同,可分为天然的植物激素 (plant hormones) 和人工合成的植物生长调节剂 (plant growth regulators) 两大类。

植物激素是指植物体内的一种活性物质,它能从合成部位向其他部位移动。只要在微量存在的情况下,就可以表现出调节生长和其他生理机能的活性。虽然植物激素在植物体内的含量极微,但其作用却很大,能参与调节植物的各种生理活动,并在植物的整个生命活动周期中发挥作用。目前公认的植物激素有五大类,即生长素、赤霉素、细胞分裂素、脱落酸和乙烯。此外,植物体内还有一些生物活性物质,如油菜素甾醇类、茉莉酸类、水杨酸类及多胺类等,它们同样具有调节植物生理过程的功能,并且已取得了不少研究结果,已有一些学者称它们为植物激素,如 P. J. Davies (1995) 把油菜素甾醇类、茉莉酸类、水杨酸类及多胺类与生长素、赤霉素、细胞分裂素、脱落酸、乙烯一起列为九大类植物激素,1998 年在日本千叶召开的第 16 届国际植物生长物质会议提出植物激素有八大类:即赤霉素类、生长素类、细胞分裂素类、脱落酸、乙烯、油菜素甾醇类、茉莉酸类、水杨酸类。但由于油菜素甾醇类、茉莉酸类、水杨酸类及多胺的试验资

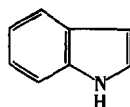
料还不充分，迄今尚未被普遍确认为植物激素。所以，本书中仍称之为其他植物内源生长物质。本章主要介绍经典的五大类植物激素和一些其他植物内源生长物质的生物合成、代谢与生理功能等特性，以及植物激素的作用机理。

一、生长素

生长素 (auxin) 是最早被发现的一种植物激素，1880 年达尔文 (Darwin) 首次进行了有关生长素的试验。他在研究植物向光性时，发现金丝雀蓼草 (*Phalaris canariensis*) 胚芽鞘在单方向照光下将发生向光弯曲 (向光性)。但是，如果切去胚芽鞘的尖端或在尖端罩上锡箔小帽，那么，即使在单方向照光下也不发生向光弯曲，因而提出了一个“传递刺激”的概念，之后，A. Paal (1914, 1919) 的实验证明，只要将切离的胚芽鞘顶端置于切去顶端的胚芽鞘的任一侧，即使在无单方向光下也能产生弯曲生长，进一步提示向光弯曲现象可能是由植物体内产生的微量化学物质所引起的。1928 年荷兰科学家 Went 用琼脂块在燕麦上进行传递刺激物质试验，首次成功地分离了在胚芽鞘尖端产生的与生长有关的物质，并称之为生长素。

1934 年，F. Kohl 等从玉米油、麦芽等分离和纯化出生长素，经鉴定为吲哚-3-乙

酸 (indole-3-acetic acid, 简称 IAA)，图 1-1 吲哚乙酸的其化学结构如图 1-1 所示。



化学结构

(一) 生长素的生物合成

1. 生长素的合成部位与分布 植物体内生长素的合成发生于细胞迅速分裂的部位，在植物体的胚芽鞘、叶原基、营养芽、嫩叶和发育中的种子以及花粉粒、柱头、结实期的果实均可合成生长素，受精后的子房和子叶也是合成生长素的部位。而生长素合成极微量的部位是成熟叶片和根尖。

生长素在高等植物中分布很广，在植株的根、茎、叶、花、种子和胚芽鞘中都含有，其含量约为 $10\sim 100\text{ng/g}$ 。生长素在生长旺盛部位积累较多，如芽、胚芽鞘和根的尖端等分生组织、形成层、受精后的子房及幼嫩种子中，而在趋向衰老的组织 and 器官中则含量很低。

2. 生长素的生物合成途径 由于色氨酸的基本结构与 IAA 近似，都带有吲哚核，而色氨酸又参与植物蛋白的组成，并普遍存在于植物体内。因此，人们很早就推测 IAA 是由色氨酸形成的，许多实验都证明了 L-色氨酸确实可以作为 IAA 的前体。目前已知的 IAA 生物合成途径有以下四种（图 1-2）。

(1) 第一种途径 色氨酸先经转氨酶作用进行脱氨形成吲哚丙酮酸，再经丙酮酸脱羧酶作用形成吲哚乙醛，最后吲哚乙醛氧化形成吲哚乙酸。

(2) 第二种途径 色氨酸先在脱羧酶作用下形成色胺，在氨基氧化酶催化下色胺转化为吲哚乙醛，吲哚乙醛再氧化为吲哚乙酸。如燕麦、烟草、大麦经这条途径合成。

(3) 第三种途径 一些植物，如豌豆、蚕豆、甘蓝、南瓜等，在植物体内不含色氨酸，IAA 合成途径不能经上面两条途径，而由吲哚乙醇经脱氢形成吲哚乙醛，最后氧化为吲哚乙酸。

(4) 第四种途径 在十字花科植物中，吲哚乙腈（indole-3-acetonitrile，简称 IAN）是内源 IAA 的主要前体，腈水解酶则是 IAA 合成的关键酶。

(二) 生长素的运输

生长素在植物体内的运输存在极性和非极性运输两种方式。生长素的极性运输一般发生在胚芽鞘、幼茎及幼根的薄壁细胞之间，运输距离较短，速度约为每小时 $5\sim 15\text{mm}$ 。极性运输的方向是从形态学上端运往形态学下端，这一过程需要能量，会因缺氧、低温或 2,4-二硝基苯酚等呼吸抑制剂而受阻，并有逆浓度梯度积累。另一种非极性运输是指生长素可以进行向上和向下的



图 1-2 吲哚乙酸生物合成途径

- ①色氨酸转氨酶 ②吡啶丙酮酸脱羧酶 ③吡啶乙醛氧化酶 ④色氨酸脱羧酶 ⑤色氨酸氧化酶 ⑥吡啶乙醛还原酶 ⑦吡啶乙醇氧化酶 ⑧腈水解酶

微量扩散运动，速度很慢，约为极性运输速率的 1/10，这种运输不需要能量。

生长素的极性运输受到一些抑制剂的控制, 如三碘苯甲酸 (2,3,5-triiodobenzoic acid, 简称 TIBA) 和萘胺酸 (N-1-naphylphthalamic acid, 简称 NPA) 均为非竞争性的生长素极性

运输抑制剂, 其中 TIBA 在植物细胞间也以极性方式运输, 而 NPA 则无极性运输特点。此外, 整形素 (morphactins, 简称 MH) 也可抑制生长素运输, 对植物萌发、生长和细胞分裂都有影响。

(三) 生长素的代谢

生长素的代谢途径包括 IAA 氧化和结合态 IAA 的生成。

1. IAA 的氧化

(1) IAA 的侧链氧化 IAA 的侧链氧化在植物体内的 IAA 氧化酶 (IAA oxidase) 催化下进行, 过氧化物酶也具有 IAA 氧化酶活性。IAA 氧化酶的结构与过氧化物酶非常相似, 也是一个含铁的蛋白。有活性的 IAA 氧化酶需要有两个辅基: 一个是 Mn^{2+} , 另一个是酚, 一般是一些单元酚, 如 4-羟基苯甲醇, 酚辅基可以加强 IAA 的氧化。

IAA 的侧链氧化有两条不同的途径 (图 1-3): 一条是在 IAA 与氧化酶的浓度比率低, 缺乏 H_2O_2 或 pH 较高的环境中,

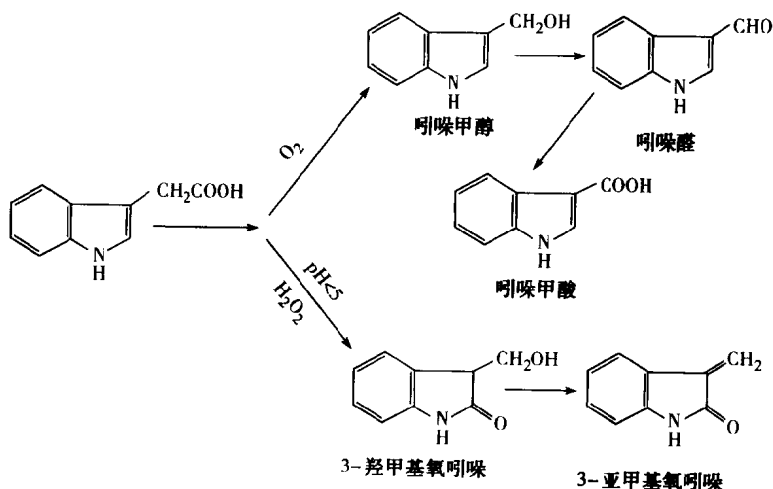


图 1-3 IAA 在植物中的侧链氧化脱羧途径

IAA 代谢偏向生成吲哚甲醇 (indole-3-methanol)、吲哚醛