

植物激素及其 免疫检测技术

李宗霆 周燮 著



江苏科学技术出版社

植物激素及其免疫检测技术

李宗震 周 燮 著

江苏科学技术出版社

植物激素及其免疫检测技术

李崇霆 周燮 著

出版发行:江苏科学技术出版社

经 销:江苏省新华书店

印 刷:盐城市印刷厂

开本 787×1092 毫米 1/16 印张 22.25 插页 2 字数 540,000

1996 年 9 月第 1 版 1996 年 9 月第 1 次印刷

印数 1—2,000 册

ISBN 7-5345-2057-6

S·306

定价:30.00 元

责任编辑 周兴安

我社图书如有印装质量问题,可随时向承印厂调换

前 言

我们毕生从事植物生理特别是植物激素生理的科学研究与教育工作,曾分别对生长素和脱落酸等激素以及免疫检测技术进行长期而有特色的探索,并有所发现与创新。撰写本书的意图是,着重系统地介绍国外有关植物激素研究的近期成果和发展趋向,总结我们在植物激素的理论、技术和应用方面的研究成果和经验,以供国内植物激素及其有关领域的教学和研究人员、研究生和大学生们参考。基于这一考虑,笔者自1985年起在南京农业大学先后举办六次植物激素及其免疫检测技术研讨班,本书也可说是这项研讨的延续。在生物技术飞跃发展的时代,从浩瀚的文献中,要了解以往对植物激素的研究精粹及今后发展趋向,确非易事,笔者愿为此尽最大的努力,希望本书能满足读者在这一方面的需求。

植物的基因表达、生长、发育以及植物对某些环境刺激的反应均受其体内多种激素的制约。虽然至今公认的植物激素仍只有五类(生长素类、赤霉素类、细胞分裂素类、乙烯和脱落酸),可是,支持油菜素甾体类、茉莉酸类和多胺类成为“植物激素”的呼声很高。此外,有关月光花素和赤霉素酮等的研究在国内也有可喜的进展。这些都反映着植物激素研究日新月异的动态。目前的研究重心已从激素等生长物质本身转为通过激素合成与代谢等内在机理去调控植物生长与发育,以期在理论及农林生产上作出更大的贡献。最能显示这种转变的标志是:反映第十四届国际植物生长物质会议成果的汇编(Karssen等主编,1992)已不沿用传统的“植物生长物质”,而改用《植物生长调节的进展》为书名。

显然,“植物生长”的调节具有多方面的深刻内涵。首先,它并非仅指植物的生长,还隐喻着分化、发育、感应、物质运输、开花、果实成熟和器官衰老等涉及植物生活周期的各方面。其次,它也非局限于外源激素或生长调节剂的应用,而是以植物体内激素平衡和敏感性等作用机理的现代认识为基础。80年代以来,随着分子生物学的崛起,特别是借助于基因工程技术,一系列受控于植物激素的基因(例如受GA和ABA双重调节的 α -淀粉酶基因以及受乙烯诱导的几丁质酶基因)与调节植物激素水平的基因(例如在乙烯合成途径中起关键作用的ACC的合成酶和氧化酶)等已被鉴定和克隆。植物激素的一些受体或结合蛋白也已被分离、鉴定、纯化乃至在细胞或组织水平上定位。植物激素与光敏素以及第二信使系统(Ca^{2+} 、CaM、 IP_3 和DAG等)之间的关系更成为当今的重要研究前沿。另一方面,植物激素生理在细胞、组织、器官、整株和群体水平上的研究也得到了显著的加强。目前公认,只有将各个层次的研究成果综合起来,才能使植物激素的理论与技术更有效地应用于农林、园艺、环保、资源开发、航天、医药和食品工业以及其他领域。

“工欲善其事,必先利其器。”检测技术对于植物激素研究的成败也是十分重要的。鉴于植物体内的激素含量极低,一般仅为 $10^{-9}\sim 10^{-7}$ 克鲜重,微量样品中内源激素(除乙烯外)的精确快速测定曾是植物激素研究中的一个难题。因为通常的生物测定法或物理—化学测定法往往需数克甚至数十克材料,经过多日的提取、分离与高度纯化处理才能得到供测样品,

况且高效液相色谱(HPLC)、气相色谱(GC),特别是与气谱联用的质谱(MS)或核磁共振的装备价格昂贵,不是一般实验室能够购置的。免疫分析技术的建立与发展为此开创了一个新局面,它能将特有的专一性和高度的灵敏性结合起来,能直接测定略经纯化的微量样品中的某一种或几种激素,从而,可望成为当今大多数植物激素实验室的常规检测手段。

本书的绪论及第二、三、四、五、七、八、十一章由李宗霆执笔,第六、九、十章由周燮执笔。初稿完成后复经共同修正、补充。在“其他激素”方面,月光花素及赤霉烯酮在国内已有较多的文献,未再重述。本书引用的一部分植物学名及化学名称仍采用原文,以免误解。全稿的抄写、校对、部分名词翻译及绘图由南京农业大学夏凯博士,张能刚、汪良驹讲师,博士研究生江玲、陈金桂、桑永明、阎国华、刘世名以及南京林业大学张增耀先生等协助。本书的出版得到江苏科学技术出版社的大力支持。在此一并谨表衷心的感谢。

我们的学识有限,而植物激素理论、应用与技术的进展又如此的广泛而迅速,书中简略之处甚多,若有错误或不妥之处,恳请读者指正。

李宗霆 周 燮

目 录

第一章 绪论	1
第一节 植物激素的定义	1
第二节 植物激素的种类	2
第三节 各类植物激素之间的相互作用	2
一、不同激素间浓度和比例的影响	2
二、不同激素间的拮抗作用	3
三、某种激素通过影响其他激素的合成、运输或代谢而改变后者的浓度	3
四、不同激素间的连锁性作用	3
第四节 免疫技术的重要性	3
第二章 生长素类	5
第一节 生长素的发现与发展	5
第二节 生长素的生物合成	7
一、植物体内吲哚乙酸(IAA)的合成部位及含量	7
二、由色氨酸合成吲哚乙酸的途径	8
三、由吲哚乙腈合成吲哚乙酸	11
四、由非吲哚化合物合成吲哚乙酸	11
五、细菌的吲哚乙酸合成	11
第三节 生长素的运输	12
一、生长素的极性运输	12
二、生长素的极性运输机理假说	15
三、生长素极性运输与植物生长的可能关系	18
四、生长素的侧向运输	19
五、生长素的远距离运输	19
第四节 生长素的代谢	20
一、吲哚乙酸的代谢途径	20
二、吲哚乙酸代谢的调节	29
三、吲哚乙酸代谢的生理效应	39
第五节 生长素的生理作用	42
一、生长素与植物生长	43
二、生长素与植物向性	47
三、生长素与植物顶端优势	52
四、生长素与维管系统分化	54
五、生长素与根的分化	55
六、生长素与植物组织培养	55
七、生长素与开花	56

八、生长素与源库关系的调节	56
九、生长素与果实生长	59
十、生长素与老化	59
第六节 生长素的作用机理	61
一、通过细胞壁酸化促进生长	61
二、通过基因表达促进生长	63
三、通过与受体结合控制植物反应	66
四、通过第二信使控制植物反应	68
第七节 生长素的农业应用	71
第八节 小结	72
主要参考文献	73
第三章 赤霉素类	80
第一节 赤霉素的发现与发展	80
第二节 赤霉素的生物合成与代谢	81
一、赤霉素在植物体内的合成部位	81
二、赤霉素生物合成及代谢途径	82
三、赤霉素合成与代谢的调控	87
第三节 赤霉素的生理作用	95
一、赤霉素与种子成长、休眠及萌发的关系	95
二、赤霉素对节间伸长的促进作用	97
三、赤霉素对开花的影响	100
四、赤霉素对雄花发育的促进作用	101
五、赤霉素与结果、果实生长及成熟的关系	101
第四节 赤霉素的作用机理	102
一、促进基因表达,增加植物种子水解酶的合成	102
二、增进植物细胞壁的伸展性	104
第五节 赤霉素及其抑制剂的应用	108
第六节 小结	110
主要参考文献	111
第四章 细胞分裂素类	114
第一节 细胞分裂素的发现与发展	114
第二节 细胞分裂素的生物合成与代谢	117
一、细胞分裂素在植物体内的合成部位及含量	117
二、细胞分裂素的合成途径	118
三、细胞分裂素的代谢	120
第三节 细胞分裂素的生理作用	124
一、促进细胞分裂和扩大	124
二、诱导芽分化	125
三、解除顶端优势	126
四、促进种子休眠及芽萌发	126
五、延缓叶片老化	127
六、诱导营养物质运输	128
七、促进结实	129
八、促进花芽分化	131

九、促进叶片气孔张开	132
第四节 细胞分裂素的作用机理	132
第五节 细胞分裂素的应用	133
第六节 小结	134
主要参考文献	135
第五章 乙烯	137
第一节 乙烯的发现与发展	137
第二节 乙烯的生物合成与代谢	138
一、乙烯在植物体内的合成部位及运输	138
二、乙烯的生物合成途径	138
三、乙烯生物合成的调控	142
四、乙烯的代谢	146
第三节 乙烯的生理作用	146
一、解除休眠	146
二、调节茎伸长生长	147
三、促进根生长及分化	147
四、促进器官脱落	148
五、诱导开花	149
六、影响雌花发育	149
七、促进花老化	149
八、促进果实成熟	150
九、伤害反应	151
第四节 乙烯的作用机理	151
第五节 乙烯作用的拮抗剂	152
第六节 乙烯的农业应用	153
第七节 小结	154
主要参考文献	155
第六章 脱落酸	158
第一节 脱落酸的发现与发展	158
第二节 脱落酸的生物合成	161
一、ABA 合成途径	161
二、ABA 合成部位	166
三、ABA 合成调控	166
第三节 脱落酸的代谢	169
一、ABA 代谢途径	169
二、ABA 代谢部位	174
三、ABA 代谢调控	175
第四节 脱落酸的生理作用	176
一、休眠	177
二、生长	179
三、气孔开度	181
四、根系的吸水与泌泌	183
五、蛋白质合成	186
六、器官的分化	188

七、果实的完熟	190
八、植物的抗逆性	191
第五节 脱落酸的作用机理	196
一、ABA 的受体或结合蛋白	196
二、ABA 与第二信使系统的关系	197
三、对离子运动的调节	198
四、对基因表达的诱导	200
第六节 小结	203
主要参考文献	203
第七章 其他“植物激素”	207
第一节 油菜素甾体类	207
一、油菜素甾体类在植物中的发现与发展	207
二、油菜素甾体类化合物种类及在植物中的分布	208
三、油菜素甾体类化合物的生物活性	209
四、油菜素甾体类化合物与植物激素的关系	211
五、油菜素甾体类化合物的可能作用机理	213
六、油菜素甾体类化合物在温室及田间试验的应用	213
七、小结	214
第二节 多胺类化合物	214
一、多胺类化合物在植物中的分布	214
二、多胺类化合物的合成	215
三、多胺类化合物的代谢	218
四、多胺类化合物的运输	219
五、多胺类化合物的生理作用	219
六、多胺类化合物的基本作用	224
七、小结	225
第三节 茉莉酸类化合物	225
一、茉莉酸类化合物的发现与发展	225
二、茉莉酸的生物合成及代谢	225
三、外界因素对植物内源茉莉酸合成的影响	227
四、茉莉酸类化合物的作用机理	228
五、茉莉酸类化合物的生理效应	234
六、小结	236
主要参考文献	236
第八章 植物对激素的敏感性	240
第一节 植物对激素的敏感性的定义	240
第二节 影响植物对激素反应的因素	241
第三节 植物激素受体	243
一、生长素结合蛋白	243
二、赤霉素结合蛋白	246
三、细胞分裂素结合蛋白	246
四、乙烯结合蛋白	247
五、脱落酸结合蛋白	247
第四节 小结	247
主要参考文献	248

第九章 植物激素的免疫检测技术	250
第一节 抗原-抗体反应的概述	251
一、抗原的概念	251
二、抗体的概念	252
三、抗体与抗原结合的专一性和亲和力	254
第二节 抗植物激素抗体的制备	256
一、设计与合成特定的免疫原	256
二、多克隆抗体(PAbs)的制备	259
三、单克隆抗体(MAbs)的制备	260
第三节 免疫检测常用的示踪物	262
一、放射性元素标记的植物激素	262
二、酶标记的抗体、植物激素和其他成分	264
第四节 植物激素免疫定量技术	272
一、RIA 与竞争性 ELISA 的原理	272
二、RIA 与竞争性 ELISA 的检测程序	273
三、对植物样本定量检测的可行性	277
第五节 各类植物激素的 RIA 与 ELISA	279
一、生长素类	279
二、赤霉素类	281
三、细胞分裂素类	284
四、脱落酸	284
第六节 植物激素的免疫纯化技术	287
一、免疫亲和层析的原理	287
二、植物激素免疫亲和层析的技术要点	287
第七节 植物激素的免疫定位技术	289
一、免疫定位的原理	289
二、免疫定位的技术要点	290
三、各类植物激素免疫定位研究的进展	292
第八节 小结	295
主要参考文献	295
第十章 植物激素受体的免疫探针	299
第一节 免疫学技术在植物激素受体研究中的重要性	299
一、提纯与鉴定植物激素受体或结合蛋白	299
二、研究受体或结合蛋白的抗原决定簇与构型变化	301
三、检验结合蛋白是否具有受体的生理机能	301
第二节 识别受体蛋白免疫决定簇的探针	301
一、基本原理	301
二、植物激素结合蛋白的提取与纯化	302
三、植物激素结合蛋白的鉴定	305
四、抗植物激素结合蛋白抗体的制备	306
第三节 识别受体蛋白的配基结合部位的免疫探针——植物激素的抗独特型抗体	306
一、基本原理	306
二、免疫原——抗植物激素抗体的制备与处理	307
三、抗独特型抗体的制备与纯化	308

四、植物激素抗独特型抗体的鉴定	309
第四节 两类免疫探针在植物激素受体研究中的应用与展望	310
一、两类免疫探针在科学研究中的应用	311
二、植物激素受体免疫探针技术的展望	315
主要参考文献	317
第十一章 总结与展望	319
一、植物激素的检测技术	319
二、植物激素的作用机理	320
三、植物激素的合成与代谢途径	320
四、植物激素与作物育种	322
五、植物激素与组织培养	322
六、激素及有关人工合成调节剂的农业应用	323
附：索引(Index)	324

第一章 绪 论

植物生长发育的调控不仅是一门基础生物学科,并且广泛应用于农林、园艺等生产之中。在植物生长发育过程中,多种有机物与无机物通过代谢作用供给细胞生长与分化所必需的基本物质。植物激素则调控细胞的生长与分化方向和进度。因此,通过对植物激素的研究,不仅能够了解植物生长发育的基本规律,更重要的是为创建有关的转基因植物,对植物体内激素的合成、代谢、运输与分布进行有效的遗传调控、化学调控和环境调控,从而提高农作物的产量与品质。

要了解植物激素的调控知识,首先需要对其进行快速而精确的定量分析。植物内源激素的含量很低,分析十分困难。而免疫检测法具有高度的灵敏性与专一性,除能对微量植物样本中的多种激素进行定量之外,还能对植物激素进行纯化处理和组织化学定位,这些特点皆优于其他分析方法,已成为对植物激素进行深入研究的一种很有用的,有时甚至是必要的手段。因此,我们把植物激素及其免疫检测法同列为本书的重要部分。

第一节 植物激素的定义

植物激素(Plant hormones)是植物体内天然存在的一系列有机化合物,其含量非常低,调控植物生命活动的整个进程。严格地说,它具有以下特点:①产生于植物体内的特定部位,是植物在正常发育过程中或特殊环境影响下的代谢产物;②能从合成部位运输到作用部位;③不是营养物质,仅以很低的浓度产生各种特殊的调控作用。植物激素的概念借自于动物激素。达尔文父子(1880)关于植物胚芽鞘向光性试验是导致植物激素发现的最早证据(见第二章)。植物激素的特性与动物激素有很多差异,例如植物激素可在不同部位合成,并可在合成部位产生生理效应等等。尽管如此,植物激素仍表现出选择性,例如吲哚乙酸主要在分生组织及种子内合成,赤霉素主要在生长中的种子内合成,细胞分裂素主要在根尖合成,脱落酸及乙烯虽能在不同器官内合成,但在成熟、衰老或胁迫环境下能在特殊部位大量产生。此外,植物激素通过输导系统远距离运输是普遍的现象。生长素在胚芽鞘及幼茎组织的细胞间短距离极性运输现象与生长部位的细胞伸长密切相关。再者,植物激素的靶部位虽不如动物的易于辨认,但如大麦种子的糊粉层、多种双子叶植物叶柄的离层及叶片气孔的保卫细胞分别是赤霉素、乙烯和脱落酸的靶部位。

在植物激素的研究过程中,曾陆续发现多种人工合成的化合物具有与内源激素相似的生理活性或能影响内源激素合成、运输、代谢或生理作用。这些人工合成化合物一般称为植物生长调节剂(Plant growth regulators)。植物激素与植物生长调节剂统称为植物生长物质(Plant growth substances)。由于这些名称的定义在国际间尚无严格的统一规定,因而使用

时往往发生混淆。例如生长素类有很多人工合成化合物,包括萘乙酸及2,4-二氯苯氧乙酸,在理论研究与生产实际中的应用都很广,它们虽非植物内源产物,但一般仍称为生长素。又如天然植物激素在很多文献中被统称为植物生长调节剂。用植物生长调节剂这个名称来包涵所有影响植物生长发育的人工合成物质并不十分妥当,因为在很多情况下它们与植物生长没有直接关系,例如,控制花的性别分化,疏花与疏果,保花与保果,收获前促进落叶,促进果实成熟及促进橡胶分泌等等。

第二节 植物激素的种类

目前,公认的植物激素有五大类:生长素类、赤霉素类、细胞分裂素类、乙烯和脱落酸。植物体内存在的油菜素甾体类、多胺类及茉莉酸类等也具有近似激素的特性。它们的合成、运输、代谢、作用机理、生理效应及其在农业上的应用将在有关章节分别叙述。

起初,人们认为某一种植物激素的生理作用具有专一性,例如生长素促进细胞体积扩大,赤霉素促进茎伸长生长,细胞分裂素促进细胞分裂,脱落酸促进休眠以及乙烯促进果实成熟等。后来发现上述每一种生理现象的控制因素均极为复杂,所谓不同种类激素的专一性生理作用都有限制与例外。生长素单独存在不一定能促进细胞体积的扩增,赤霉素不一定能单独促进茎的伸长,细胞分裂素必须同生长素配合才能促进细胞分裂,脱落酸单独的作用也难以完成对休眠的控制,果实成熟也不仅仅是乙烯的作用。随着研究资料的丰富与积累,人们逐渐认识到植物的各种生理效应都是不同种类激素之间的相互作用(Interactions)的综合表现。

第三节 各类植物激素之间的相互作用

不同种类植物激素的生理效应有着相互促进或相互拮抗的效果,其影响涉及激素的合成、运输、代谢及效应等各个阶段。植物生长发育的调节往往是多种激素综合作用的结果。在植物激素理论研究及实际应用两方面,不应忽视这种相互作用关系。本书的主要体系虽是按照激素的种类分章,但同时也顾及激素之间相互影响的横向联系。植物激素的相互作用可归纳为下列四个方面。

一、不同激素间浓度和比例的影响

生长素与细胞分裂素共同控制烟草愈伤组织的生长与分化,这种作用取决于生长素与细胞分裂素的各自浓度与适当比例,表现出两种激素间的相辅相成作用(见第二章及第四章)。此外,植物激素相互控制雌雄异花及雌雄异株植物花性别的分化,乙烯与赤霉素的浓度比值高时有利于黄瓜雌花的分化,相反的情况则有利于雄花的分化。在雌雄异株的大麻及菠菜试验中,花性别的分化则取决于细胞分裂素与赤霉素的浓度比值。

二、不同激素间的拮抗作用

不同激素间的拮抗作用有很多实例。生长素与细胞分裂素对植物顶端优势有相反的效应；生长素与乙烯对叶片脱落也有相反的作用；脱落酸对生长素、赤霉素或细胞分裂素的生理作用也分别有拮抗的效果(见第二章至第六章)。

三、某种激素通过影响其他激素的合成、运输或代谢而改变后者的浓度

较高浓度的生长素对植物体内的乙烯合成有显著的促进作用,这种作用早已应用于农业生产中(见第二章及第五章)。生长素提高乙烯合成效率又受细胞分裂素的促进。此外,乙烯能抑制生长素在植物体内运输并影响生长素的代谢。再以其他激素与生长素的关系为例,细胞分裂素抑制生长素结合态的形成及氧化酶的活性,从而提高生长素的浓度;赤霉素则能促进生长素的生物合成(见第二章)。这方面的实例不胜枚举。

四、不同激素间的连锁性作用

植物内源激素的含量往往伴随生长发育进程而有显著的变化,这种现象提示在不同生长发育阶段相应由不同激素起着特定的作用。对整个生长发育过程而言,各种激素起着连锁性的作用。小麦种子中内源细胞分裂素、赤霉素、生长素与脱落酸的含量在其灌浆至成熟过程中相继出现高峰;当种子由休眠、后熟直至萌芽阶段,其内源激素含量的变化趋势与上述过程相反。此外,生长过程中的植物组织对不同激素的敏感性相应发生变化,例如燕麦胚芽鞘在生长初期对赤霉素最为敏感,而在生长中期及后期对细胞分裂素及生长素的敏感性增强。关于这方面的知识将在第八章阐述。

第四节 免疫技术的重要性

对植物激素作用机理的认识深化有赖于研究激素在植物器官、组织和细胞内的分布与含量变化,以及激素受体与有关酶蛋白活性等多方面的知识。植物内源激素的含量非常低,约为组织鲜重的 $10^{-8} \sim 10^{-7}$ 。如何快速而精确地测定它们的含量是研究中的首要问题。迄今普遍应用的理化分析方法往往存在以下缺点:① 经过繁琐的提取与纯化步骤之后,激素的损失量颇大;② 灵敏度低,尤其是用于细胞分裂素及种类繁多的赤霉素类;③ 不能用于准确的定位分析;④ 需要使用昂贵的分析仪器和耗费大量的有机溶剂。

与此相比,免疫检测技术具有以下明显的优点:① 灵敏度高,所需样品量极少;② 专一性高,例如,用两种不同的抗 ABA 抗体可分别对游离态及结合态 ABA 进行测定外,还制成免疫亲和层析柱纯化样品中的 ABA;③ 可对激素进行组织化学定位;④ 能从初步纯化的提取液中同时测定多种激素;⑤ 耗时短,易于对大批量样品同步测定;⑥ 能有效测定激

素载体、受体蛋白与有关酶的活性。但是,单用免疫技术尚不能对某一种激素进行确切的鉴别,尚需与 GC-MS 等理化测定配合使用,因而,将免疫检测技术与某些理化检测技术结合起来,可有助于解决长期以来植物激素研究中的某些难题,全面推动植物激素理论与应用研究的进展。免疫技术的原理及其应用详见第九章及第十章。

第二章 生长素类

在各种植物激素中,生长素类的研究历史最长,农业上应用最广,经济效益最大。生长素除直接应用于促进枝条及果树生根及调节结果外,40年代以来生长素型选择性除草剂的发现与推广,为农业生产技术带来了极大的变化。无疑,生长素类化合物是植物激素与农业生产之间重要关系的最早例证。生长素对植物生长发育有多种影响;其在植物体内合成、代谢、运输、作用机理及调节等各方面的知识,与其他植物激素比,已较为丰富,但仍缺乏完整的结论。本章综述生长素类激素与人工合成化合物在上述各方面的重要研究成果,并指出尚待解开的症结。生长素作用机理的研究方向及进展更可作为其他植物激素基础研究的借镜。

第一节 生长素的发现与发展

生长素是最早被发现的一种植物激素。其发现史可追溯到1872年波兰园艺学家Ciesielski对根尖控制根的伸长与向地弯曲的研究。他的主要发现是:置于水平方向的根因重力影响而弯曲生长,主要发生在伸长区;根对重力的感应部位在根尖。他认为可能有一种从根尖向基部传导的刺激性物质使根的伸长区上下两侧发生不均匀生长。同时代的英国科学家达尔文(Darwin)父子(1880)根据燕麦胚芽鞘向光性的试验结果,也提出了与Ciesielski相似的观点,他们认为只有胚芽鞘尖端能接受单侧光的刺激,并将这种影响向下传递,影响基部的伸长。

在达尔文父子试验的启示下,其后有不少学者继续从事这方面的研究,终于在半个世纪后发现了IAA,一种天然的植物生长素。Went(1926)的燕麦胚芽鞘试验(*Avena coleoptile curvature test*,简称*Avena test*)是植物生长素研究史上的一个里程碑。他用琼脂收集自胚芽鞘尖端输出的生长物质,然后把琼脂切成小块,放在去顶胚芽鞘的一侧,经这样处理的胚芽鞘即使在黑暗中也向没有琼脂块的一侧弯曲,在一定限度内其弯曲程度与收集的生长物质多少呈正相关。这种生长物质被称为生长素(Auxin)。这项试验结果不但证实了胚芽鞘伸长是受尖端所含的某种生长物质向下运输的影响,并且提供了一种生长素定量测定技术。

1934年,吲哚乙酸(Indole-3-acetic acid,简称IAA, $C_{10}H_9O_2N$,分子量175.19,化学结构如图2-1),被Kögl及Haagen-Smit从人尿中分离鉴定,但到1942年Haagen-Smit等才从碱性水解的玉米粉及未成熟的玉米种子胚乳中分别分离得到IAA。这是首次从高等植物体内鉴定的IAA。

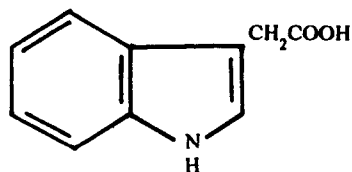
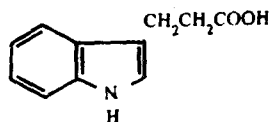


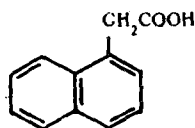
图2-1 吲哚乙酸的化学结构

Indole acids:

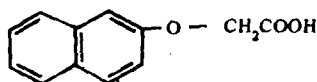


Indolepropionic acid (IPA)

Naphthalene acids:

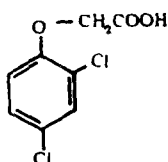


Naphthaleneacetic acid (NAA)

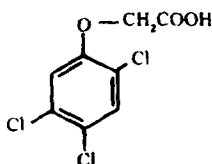


β - Naphthoxyacetic acid (NOA)

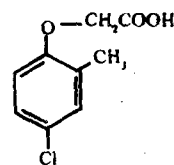
Chlorophenoxy acids:



2, 4 - Dichlorophenoxy
-acetic acid
(2, 4 - D)

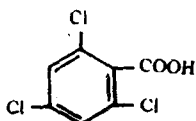


2, 4, 5 - Trichloro
-phenoxyacetic acid
(2, 4, 5 - T)

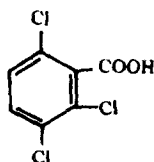


2 - Methyl - 4 - chloro
- phenoxyacetic acid
(MCPA)

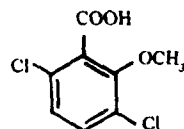
Benzoic acids:



2, 4, 6 - Trichloro
- benzoic acid
(2, 4, 6 - TBA)

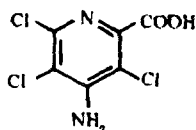


2, 3, 6 - Trichloro
- benzoic acid
(2, 3, 6 - TBA)



4 - Methoxy - 3, 6 - dichloro
- benzoic acid
(dicamba)

Picolinic acids:



4 - Amino - 3, 5, 6 - trichloropicolinic acid
(Tordon - picloram)

图 2-2 若干重要的人工合生长素及生长素型除草剂

自从有了 IAA 纯品后,一系列的生理试验才得以很快地展开。这些试验结果不仅证实 IAA 具有与燕麦胚芽鞘顶端向下运输的生长素相似的控制伸长效应,而且还发现 IAA 具有