

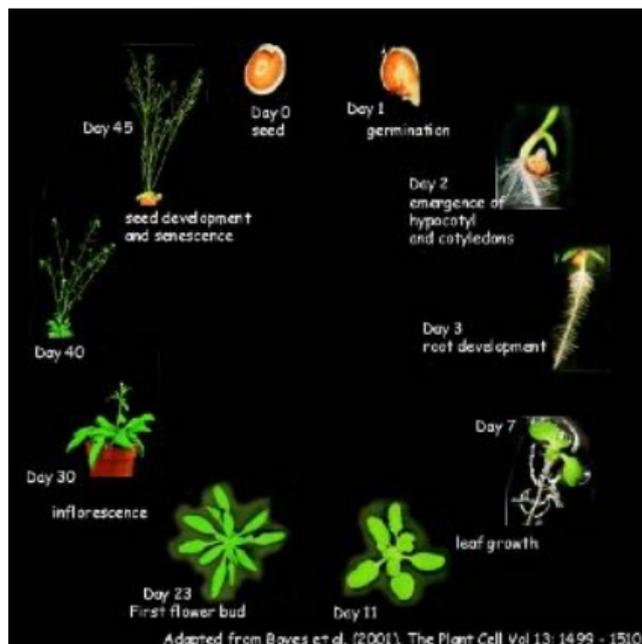
第七章 植物生长物质

1. 植物生长物质的概念和种类
2. 目前国际公认的6种植物激素的生理功能
3. 主要的生长调节剂及生产应用

第一节 植物生长物质的概念和种类

一、植物生长物质的概念

植物生长物质 (plant growth substances) 是指具有调节植物生长发育功能的一些生理活性物质。



二、植物生长物质的种类

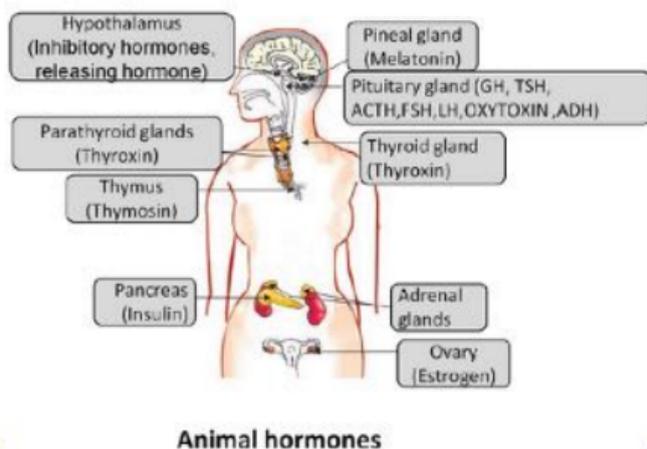
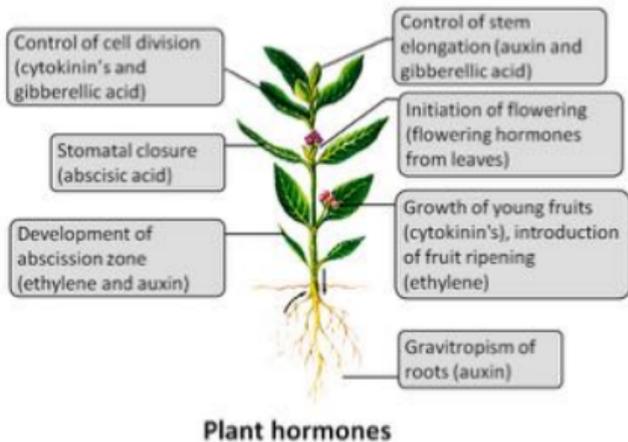
1 植物激素

植物激素 (**plant hormones / phytohormones**)是指在植物体内合成的,可以移动的,对生长发育产生显著作用的微量有机物。

(1) 目前国际公认的: 生长素类、赤霉素类、细胞分裂素类、脱落酸、乙烯、油菜素甾(zāi)醇类

(2) 新型的: 茉莉酸类、多胺类、水杨酸类、多肽类、独脚金内酯类

植物激素与动物激素



- 植物激素合成有分散性的特征，无专门的合成器官/组织
- 植物激素不仅作用于靶标也作用于合成部位
- 植物激素发挥调节作用大小与浓度和靶标细胞的敏感性有关

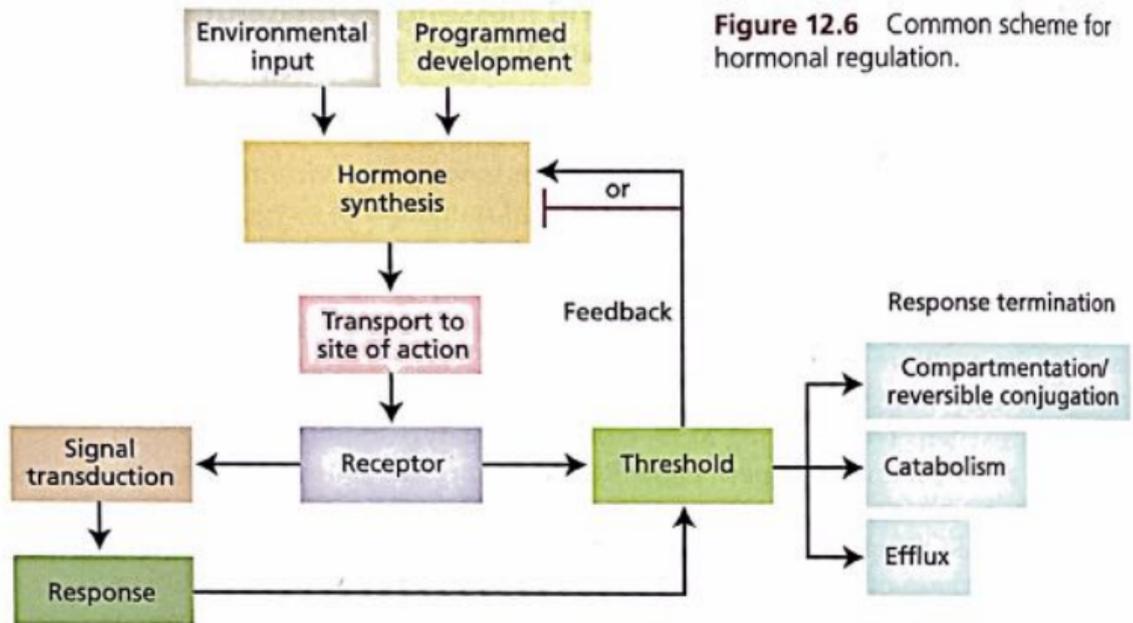


Figure 12.6 Common scheme for hormonal regulation.

Taiz et al., 2018

2 植物生长调节剂

植物生长调节剂(Plant growth regulators): 是指人工合成的具有类似植物激素生理效应的化合物。

(1) 植物生长促进剂: 促进细胞分裂、分化和伸长生长, 或促进植物营养器官的生长和生殖器官的发育。例如: 奈乙酸, 赤霉素(GA_3), 6-苄基腺嘌呤(6-BA)。

(2) 植物生长延缓剂: 抑制茎顶端细胞分裂和伸长生长, 使生长速率减慢, 导致植物体节间缩短、植株矮化, 但对叶片数目和节间的数目等没有影响。例如: 矮壮素(CCC)、比久(B9)、氯化磷-D(福斯方-D)、助壮素(调节安)

(3) 植物生长抑制剂: 抑制顶端分生组织生长, 使植物丧失顶端优势, 侧枝多, 叶小, 生殖器官也受影响。例如: 三碘苯甲酸、马来酰肼

第二节 生长素类

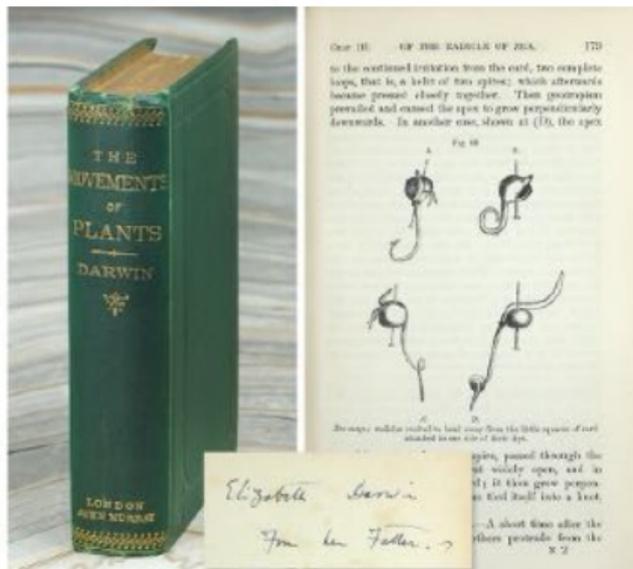
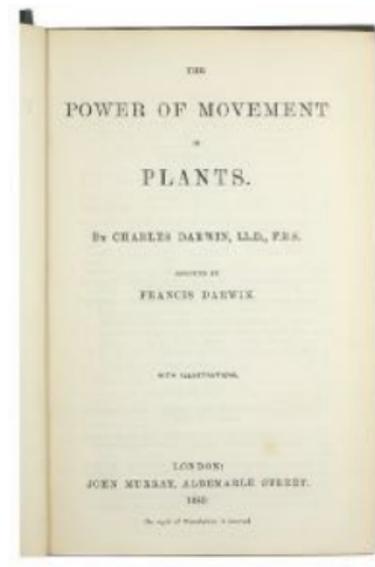
- 一、生长素类概述
- 二、生长素的生物合成、降解、运输、分布
- 三、生长素的生理效应
- 四、生长素的作用机理

一、生长素概述

发现史（自学）

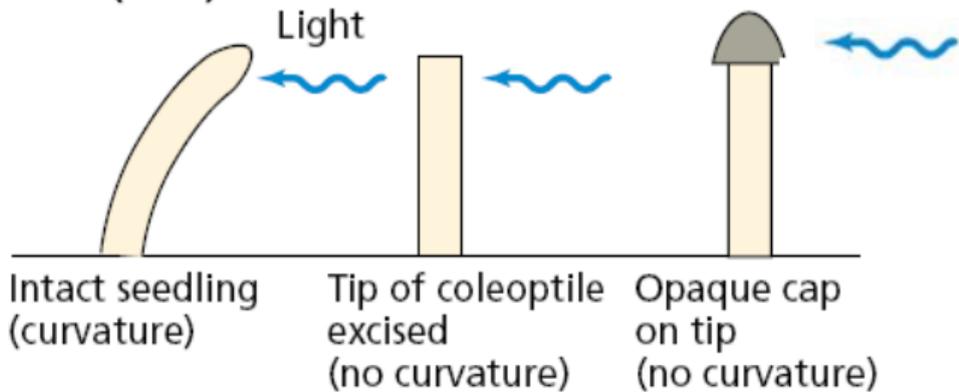


C. Darwin





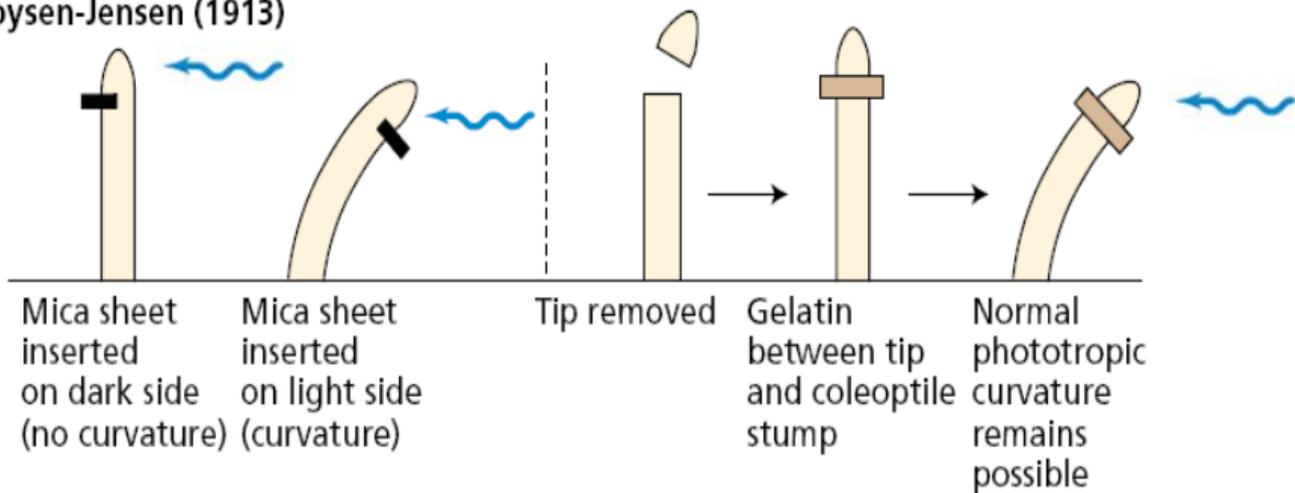
Darwin (1880)



金丝雀藜草 (canary grass): 向单侧光方向弯曲生长

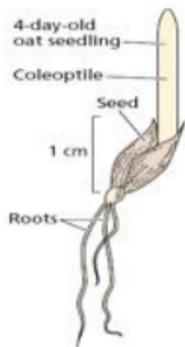
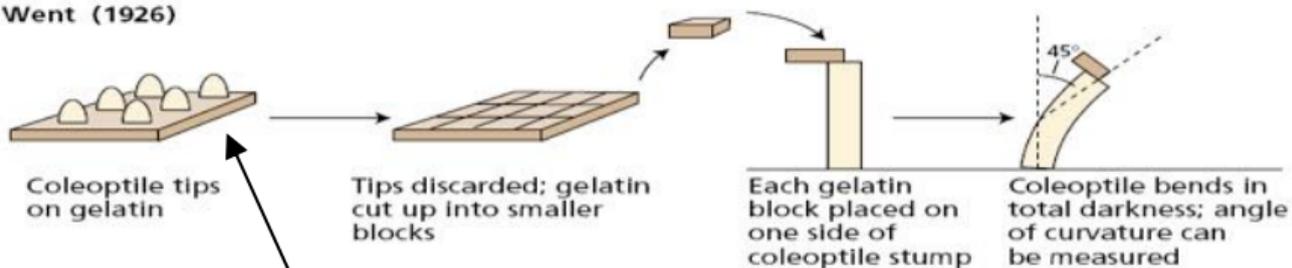
- ☆ 顶端被切除或被遮挡的情况下不发生向光性弯曲生长;
- ☆ 感受光的部位是顶端。

Boysen-Jensen (1913)



- ☆ 胚芽鞘顶端产生的信号可以透过凝胶块传递；
- ☆ 这种信号是一种化学物质。

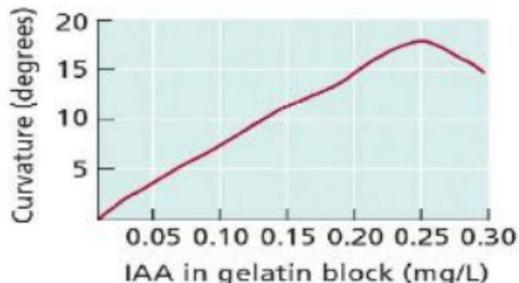
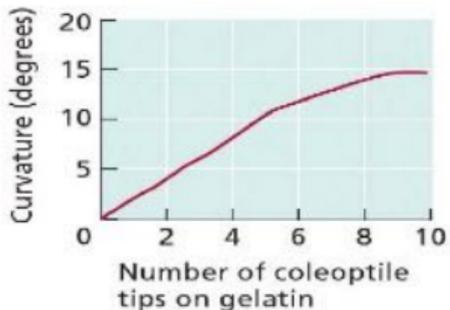
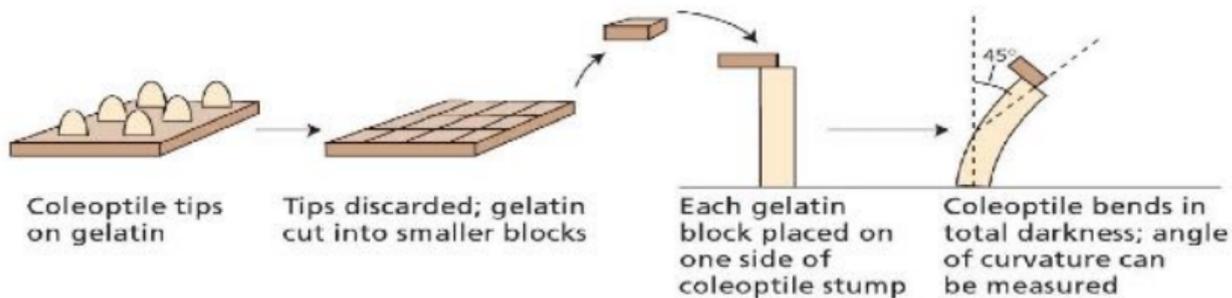
Went (1926)



燕麦胚芽鞘弯曲实验

☆胚芽鞘顶端产生调节物质

把此物质命名为：**Auxin** (希腊语，**to increase**)，生长素

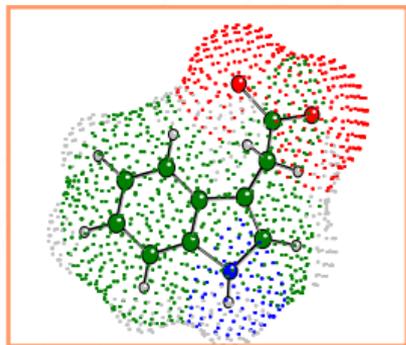
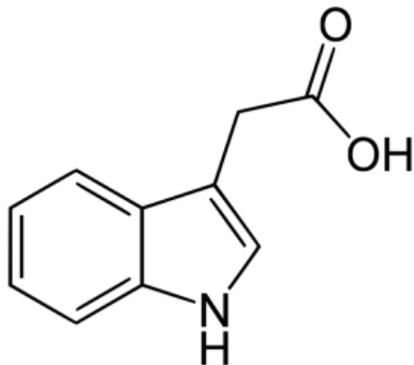


PLANT PHYSIOLOGY, Third Edition, Figure 15.1 (Part 3) © 2002 Sinauer Associates, Inc.

建立了提取和定量检测活性物质的方法

1934, Kögl et al, 从孕妇尿液中提取出活性成分：
吲哚-3-乙酸（**Indole-3-acetic acid, IAA**）；

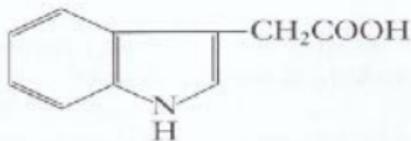
1942, 从未成熟的玉米籽粒中提取出**IAA**，说明：**IAA**
为天然的产物；



$C_{10}H_9O_2N$, MW = 175.19

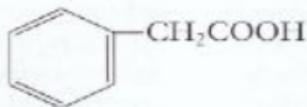
已经发现的天然生长素类物质：

Naturally-occurring Auxins



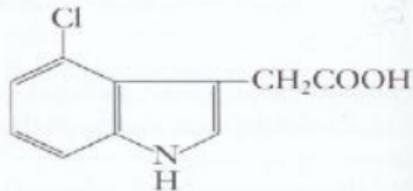
I. Indole-3-acetic Acid

吲哚-3-乙酸 (IAA)



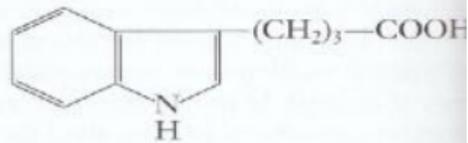
III. Phenylacetic Acid

苯乙酸 (PAA)



II. 4-Chloroindole-3-acetic Acid

4-氯-3-吲哚乙酸 (4-Cl-IAA)



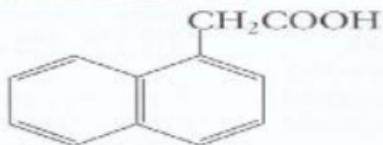
IV. Indole-3-butyric Acid (IBA)

吲哚-3-丁酸

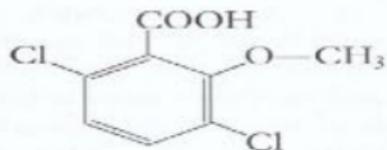
IAA是高等植物中最主要的生长素类物质

人工合成的生长素

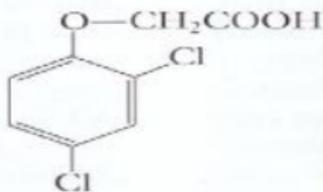
Synthetic Auxins



V. Naphthalene acetic Acid
奈乙酸

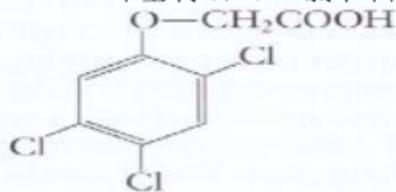


VI. 2-Methoxy-3,6-dichloro-
benzoic Acid (dicamba)
2-甲基氧-3, 6-二氯苯甲酸



VII. 2,4-Dichlorophenoxyacetic
Acid (2,4-D)

2, 4-二氯苯氧乙酸



VIII. 2,4,5-Trichlorophenoxy-
acetic Acid (2,4,5-T)

2, 4, 5-三氯苯氧乙酸

★生长素类的几种调节剂

生长素类调节剂

主要类型：

- 具**吲哚环**，侧链长度不同。

如吲哚丙酸，吲哚丁酸。

- 具**萘环**：萘乙酸(NAA)、萘氧乙酸

- 具**苯环**：2,4-二氯-苯氧乙酸(2,4-D)

4-I-苯氧乙酸(增产灵)、2,4,5-三氯-苯氧乙酸(2,4,5-T)

二、生长素的生物合成与降解

- 体内生物素的来源与去途
- 生物合成部位、途径
- 生长素的降解、钝化
- 生长素的运输、分布

1. 体内生物素的来源与去途

➤ 靶细胞中活性IAA来源：

- a. 从头合成
- b. 结合态IAA水解转化为活性形成
- c. 由其它部位运输而来

➤ 靶细胞中活性IAA量减少的途径：

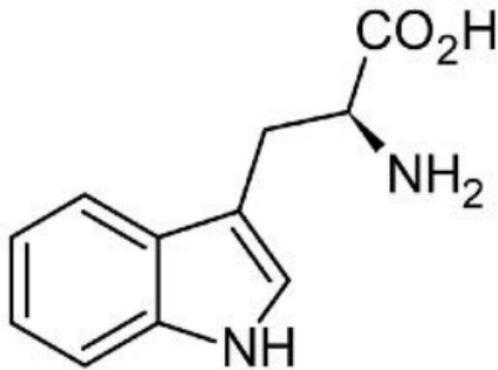
- a. 氧化或其它降解途径使IAA失活，
- b. 由游离态转变为结合态，
- c. 在发挥作用中被消耗。

2. 合成部位

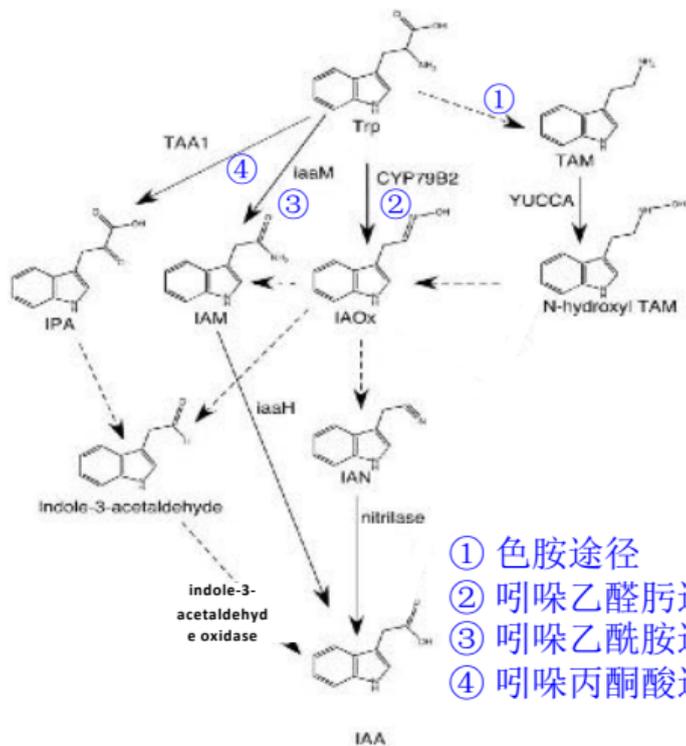
- 一般分生组织、幼叶、发育着的种子是IAA合成的主要场所。
- 成熟叶和根的合成量极小。

3. IAA合成途径

- ❖ 合成前体：**色氨酸**(Trp)



生长素主要合成途径概述



Trp: 色氨酸

TAM: 色胺

YUCCA: 类黄素单加氧酶

N-hydroxyl TAM: N-羟基色胺

IAOx: 吲哚-3-乙醛肟

IAN: 吲哚-3-乙腈

nitrilase: 腈水解酶

IAA: 吲哚-3-乙酸

iaaM: 色氨酸单加氧酶

IAM: 吲哚-3-乙酰胺

iaaH: 吲哚乙酰胺水解酶

TAA1: 色氨酸氨基转移酶

IPA: 吲哚-3-丙酮酸

indole-3-acetaldehyde: 吲哚-3-乙醛

indole-3-acetaldehyde oxidase: 吲哚乙醛氧化酶

Zhao, 2010

◇ 吲哚丙酮酸 (IPA) 途径:

色氨酸, 色氨酸转氨酶 → 脱氨 → 吲哚丙酮酸,
吲哚丙酮酸脱羧酶 → 吲哚乙醛, 吲哚乙醛脱氢酶
→ IAA。

◇ 色胺 (TAM) 途径:

Trp, Trp脱羧酶 → 色胺, 色胺氧化酶 → 脱氨
→ 吲哚乙醛, 吲哚乙醛脱氢酶 → IAA。

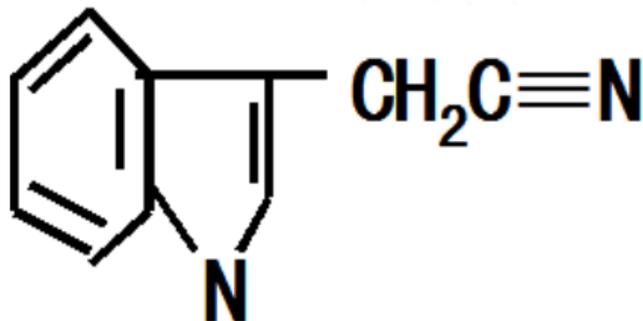
◇ 吲哚乙醇途径:

吲哚乙醇氧化酶, 吲哚乙醇 → 吲哚乙醛, 吲哚
乙醛脱氢酶 → IAA

◇ 3-吲哚乙腈途径 (IAN, 十字花科植物) :

在腈水解酶作用下水解生成 IAA。

在一些细菌体内, Trp 可经3-吲哚乙腈转变为 IAA。



◇ 吲哚乙酰胺途径 (IAM) : Trp由Trp单加氧酶催化生成吲哚乙酰胺, 在水解酶作用下生成 IAA。存在于细菌内。

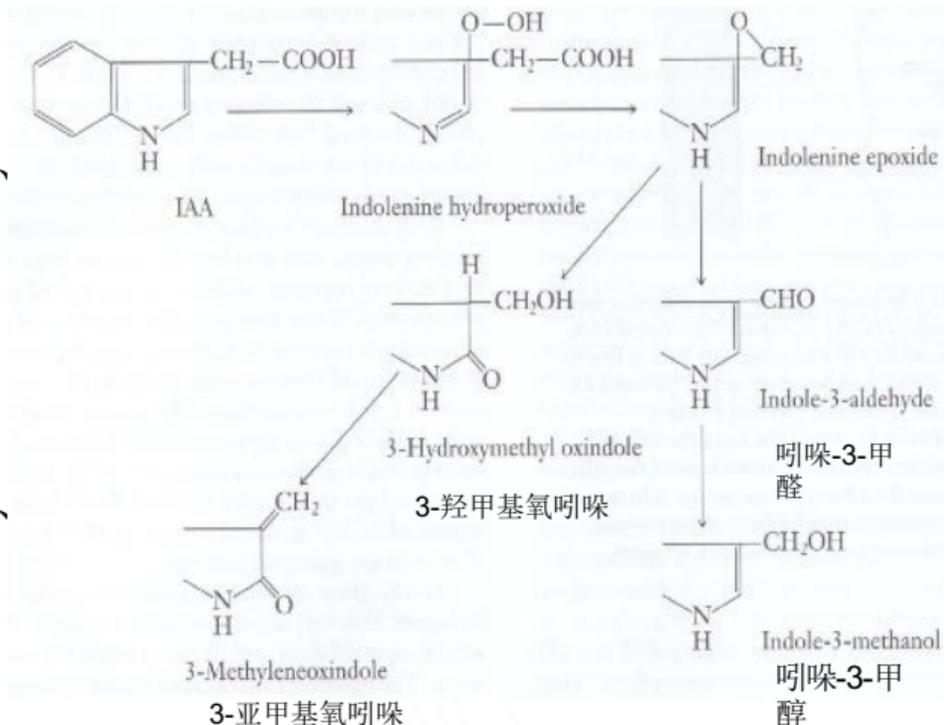
4. 生长素的降解

☆酶氧化降解

IAA被IAA氧化酶、过氧化物酶等分解；

☆光氧化降解

在核黄素等致敏色素的作用下，IAA易被酸、紫外离子辐射及可见光分解。



5. 生长素的钝化

- ❖ 植物细胞内的IAA库：**液泡和叶绿体**。
- ❖ 存在形式：
 - **自由生长素**：易提取、具有生物活性的IAA。
 - **束缚(结合)生长素**：与体内其它物质结合，经酶解、水解、自溶作用等能从结合物中释放出来的那部分IAA。

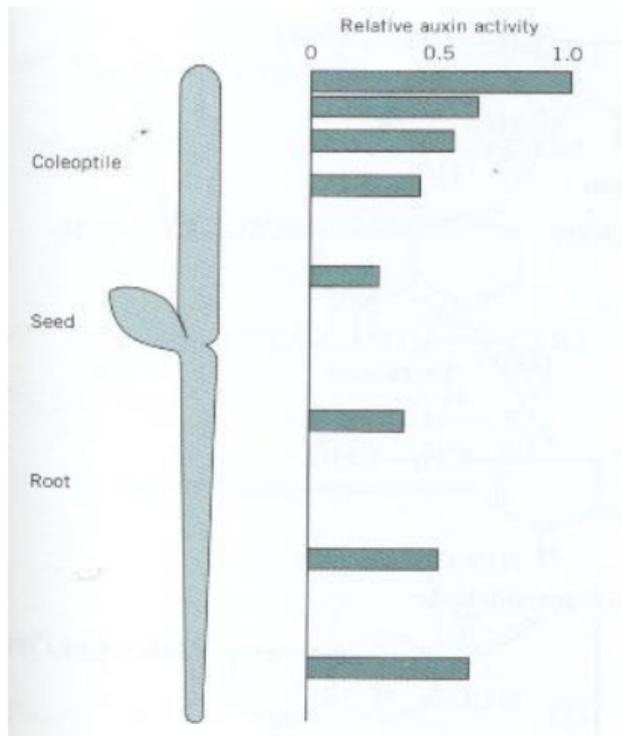
◇ 束缚生长素的作用有：

- ▽ 贮藏形式：吲哚乙酰葡萄糖
- ▽ 运输形式：吲哚乙酰肌醇
- ▽ 解毒形式：吲哚乙酰天冬氨酸
- ▽ 防止氧化：体内自由态IAA易氧化
- ▽ 调节自由IAA的量

6. 生长素的分布

★ 主要集中在生长旺盛的组织或器官：顶端分生组织、幼叶、受精后的子房、幼嫩的果实和种子；

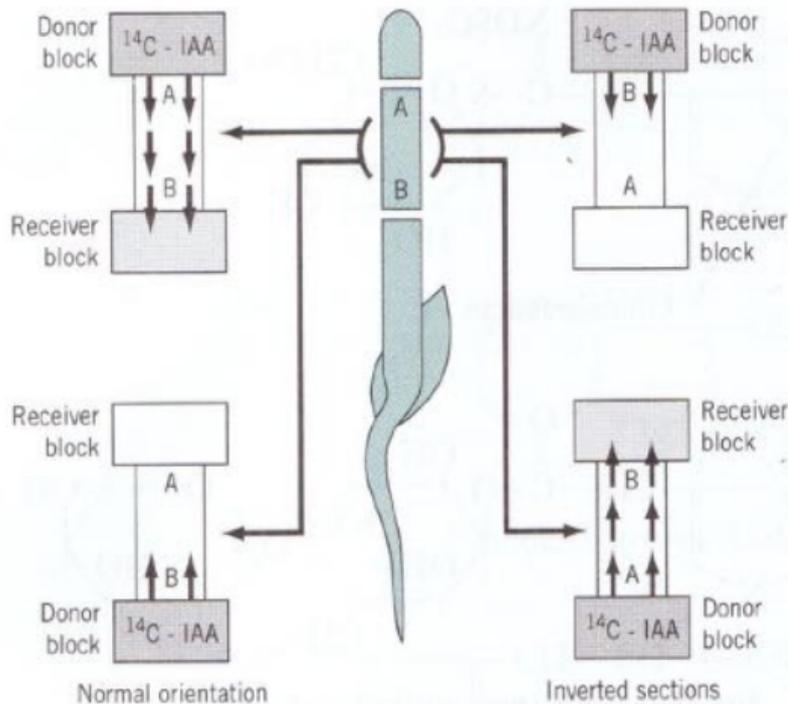
★ 分布较少的部位：成熟或衰老的器官



含量较低，一般为10--100 ng/g。

7. 生长素的运输

A. 主动运输：茎尖或根尖中，IAA经由维管束鞘细胞，总是从形态学上端运向下端（极性运输）。



极性运输：指IAA只能从植株形态学上端向形态学下端运输。

需能、单方向。运输距离短，5-20mm/h，逆浓度运输。

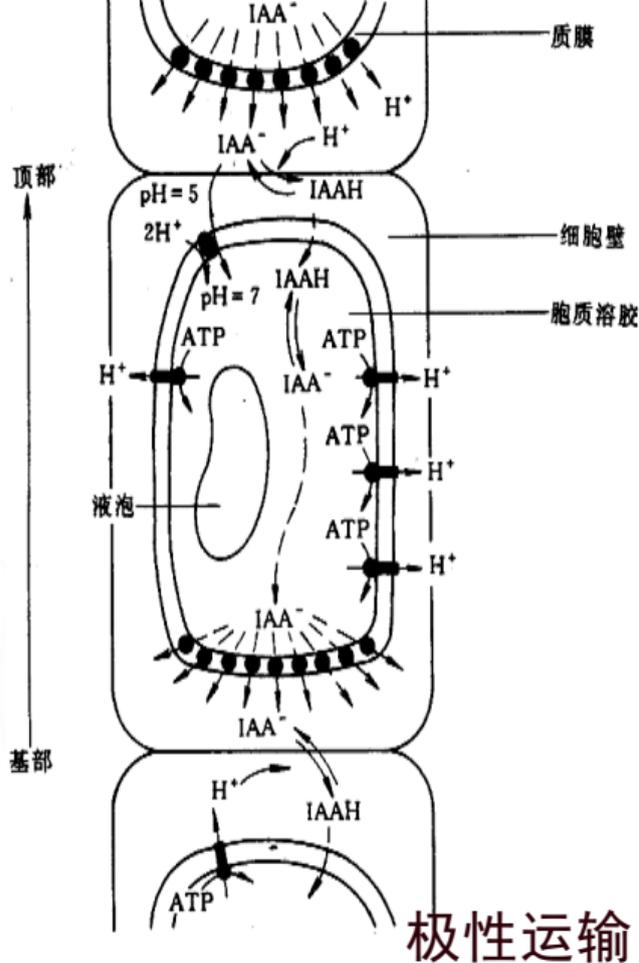
极性运输的机理(自学)：

Goldsmith (1977) 提出IAA极性运输的化学渗透学说，经Sabater等人完善。

- 细胞上部质膜比下部质膜易于透过IAA。
- 质膜质子泵水解ATP释放出能量，并将H⁺分泌到胞壁上，使壁pH较低(=5)。
- IAA的解离常数pKa=4.75，在酸性环境中IAA结构稳定，不易解离，呈非解离形式(IAAH)，具亲脂性，易透过质膜进入细胞。

▽ 细胞中pH=7，部分 IAAH呈离解形式 (IAA⁻)，比IAA难于透过质膜。

▽ 在细胞基部有较特殊的生长素阴离子运输蛋白，可将IAA⁻运出细胞到达细胞壁。



生长素的化学渗透极性扩散假说

7. 生长素的运输

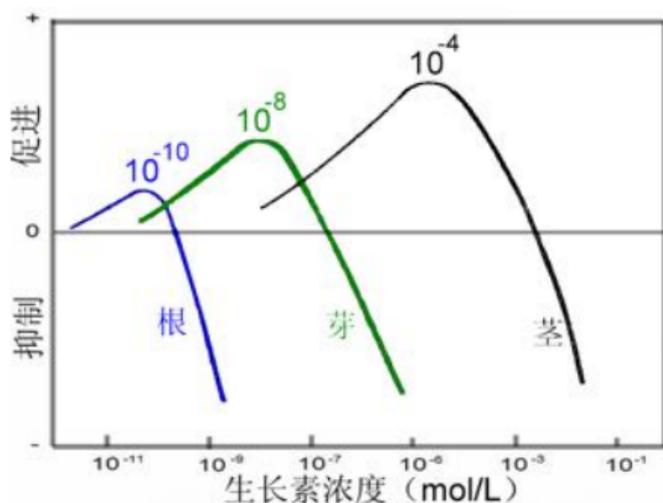
B 被动运输

- 较长距离的运输方式。
- 通过韧皮部。如在成熟叶片中合成的IAA的向上、向下运输。
- 比极性运输速率大。
- 被动运输，不需消耗能量。
- 运输形式为吲哚乙酰肌醇。

例如：叶子中合成的IAA经由韧皮部向上或向下被运输到其他部位。无极性，被动运输形式。

三、生长素的生理作用

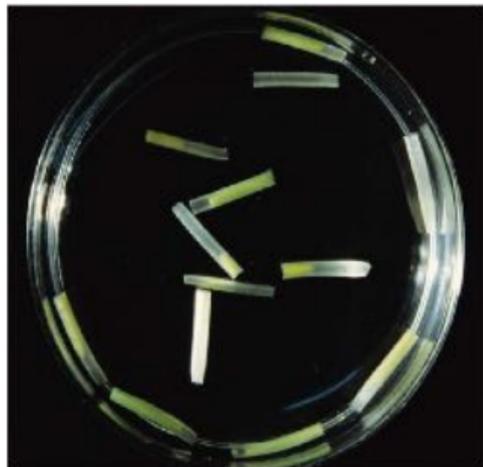
1 调控伸长生长



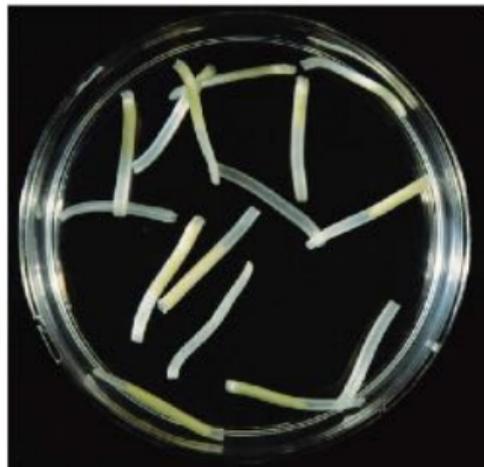
不同营养器官对不同浓度IAA的反应

- 根最敏感 (10^{-10})
- 茎最不敏感 (10^{-5})
- 芽介于两者间 (10^{-8} mol/L)

促进豌豆幼苗茎切断伸长生长



water for 18 hours



+IAA for 18 hours

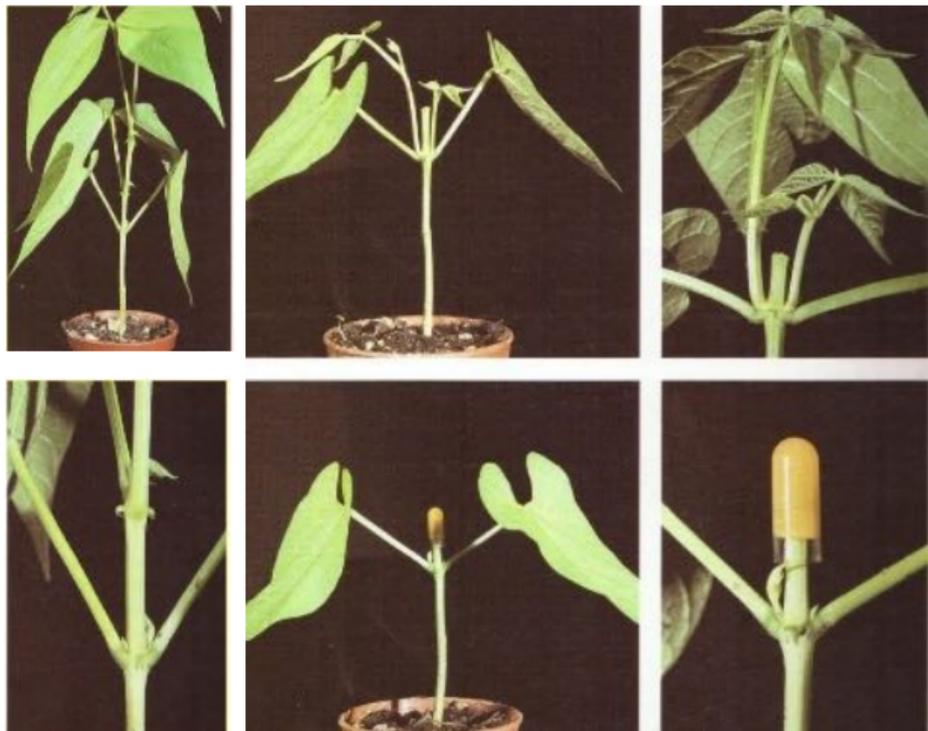
PLANT PHYSIOLOGY, Third Edition, Figure 19.1 (Part 1) © 2002 Sinauer Associates, Inc.

2 维持植物的顶端优势

大多数高等植物的顶芽不同程度地抑制着侧芽的生长



生长素可以取代茎尖，
维持顶端优势



3 诱导生根



Auxin: -

+

-

+

4 促进果实发育



+Seeds

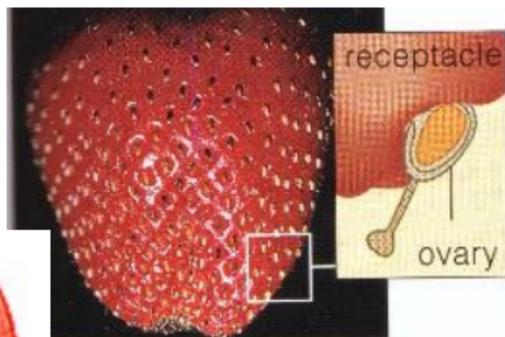


- Seeds



- Seeds

+ Auxin



草莓的瘦果

发育中的种子
提供果实生长
所需的生长素

5 诱导细胞分化

☆快速生长幼叶中产生的IAA诱导幼苗中维管束的分化。叶柄基部维管束分化与流过的IAA成正比。

。

例1: 损伤锦紫苏维管束，并用IAA处理受伤部位，可诱导维管束再生

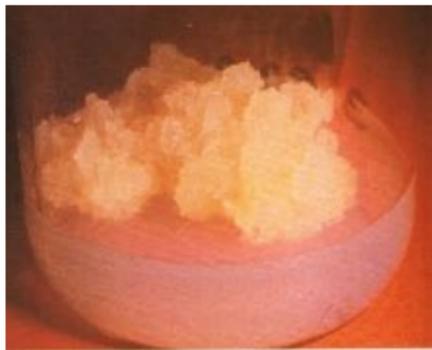


例2：诱导烟草愈伤组织细胞分化

CTKs/ Auxins ratio:



低比值



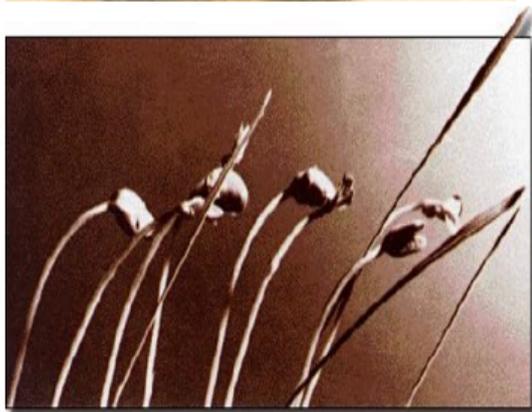
约等摩尔浓度



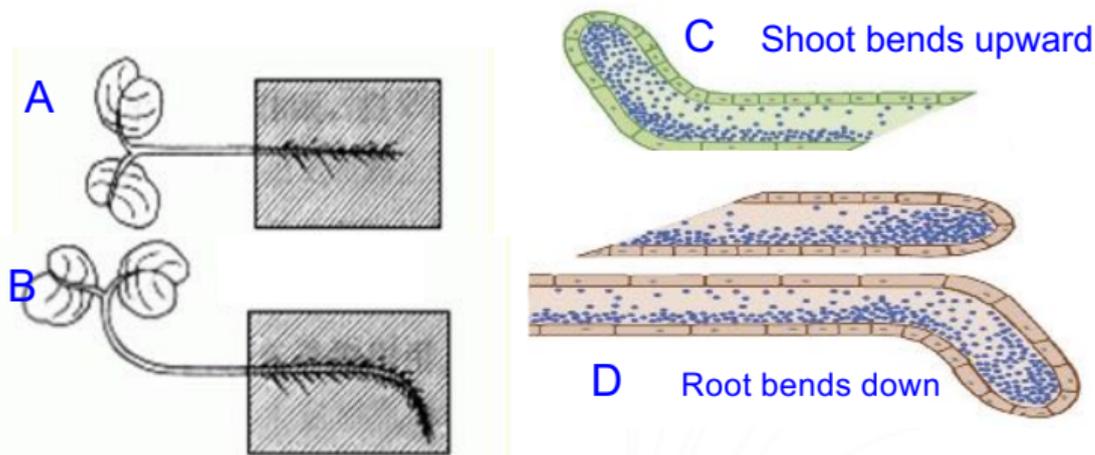
高比值

6 诱导植物向性运动

➤ 向光性



➤ 向重力性



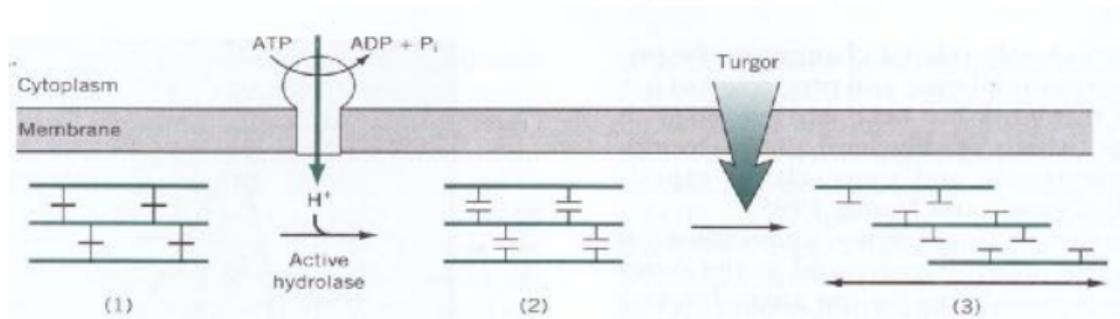
水平放置后: 生长素在茎尖的下部累积，由于茎尖对生长素比较钝感，累积后的生长素促进茎尖下部生长；生长素在根尖的下部累积，由于根尖对生长素非常敏感，累积后的生长素抑制根尖下部生长。

7 其他生理效应

- 促进瓜类的雌花形成；
- 促进凤梨科植物开花；
- 影响叶片脱落；
- 增加库的竞争能力等...

四、生长素的作用机理

➤ 酸生长假说:



(1): IAA与受体结合激活质膜上的H⁺-ATPase;

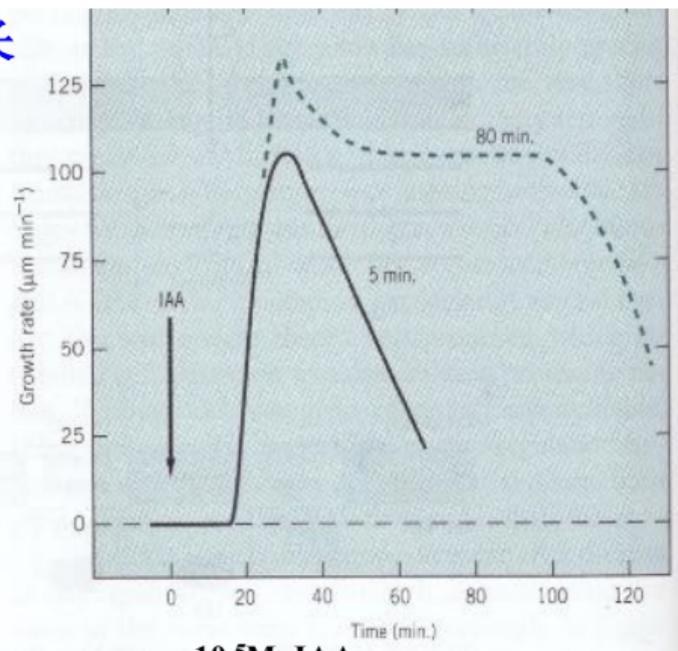
(2): H⁺被转运到细胞壁空间，酸化细胞壁；

(3): 酸使细胞壁中纤维素分子之间的交联键打开，使壁松弛，增加壁的伸展性。

诱导玉米胚芽鞘切段伸长生长及其动力学曲线

☆ **阶段I (快反应):** IAA处理后30-60min达到最大，该阶段可以被酸替代。说明，IAA通过酸化细胞壁引起快速伸长；

☆ **阶段II (慢反应):** 紧接阶段I，生长速率以保持恒定或略为降低，该阶段持续16h。说明：生长素诱导与生长相关的基因表达和蛋白质形成。



- **10⁻⁵M IAA,**
- **Added at time = 0 min**
- **Removed after 5 or 80 min**

➤ 基因激活假说(自学):

- 生长素影响**RNA**和蛋白质合成
- 生长素诱导的生长受**RNA**合成抑制剂放线菌素**D**和蛋白质合成抑制剂亚胺环己酮的抑制。
- **IAA**调节基因的表达。
- 现已提取和鉴定了若干受**IAA**特异调节的**DNA**序列。

基因激活假说

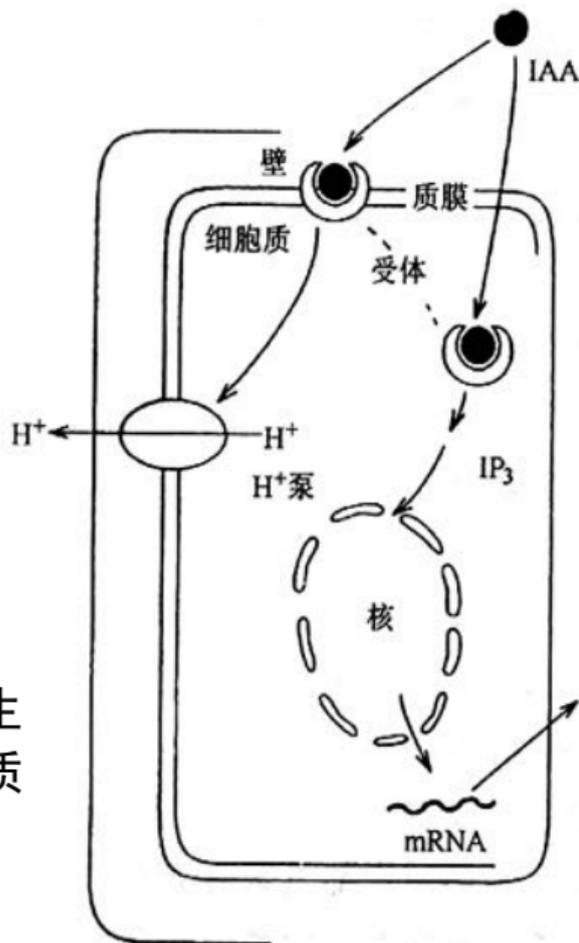
➤ 生长素受体学说（了解）

激素受体 (hormone receptor):

特异地识别激素并能与激素高度结合，进而引起一系列生理、生化变化。

膜受体: 位于质膜、内质网或液泡膜上。

核受体: 位于细胞核中的可溶性生长素结合蛋白。促进核酸、蛋白质的合成。



第三节 赤霉素类 (gibberellins, GAs)

- 体内赤霉素的来源与去途
- 赤霉素成部位、途径
- 赤霉素的降解、钝化
- 赤霉素的运输、分布

一、GAs的发现

19世纪末，日本稻田，stupid seedlings;发现由藤仓赤霉菌感染所引起；

1926，Kurosawa,将灭菌的赤霉菌提取液用于稻苗，引起稻苗疯长，提示：引起疯长的因子来自赤霉菌分泌的物质；

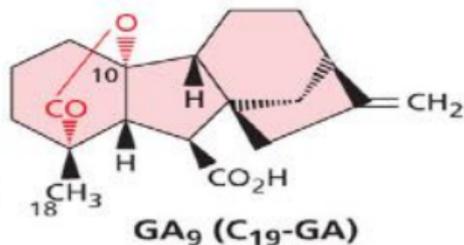
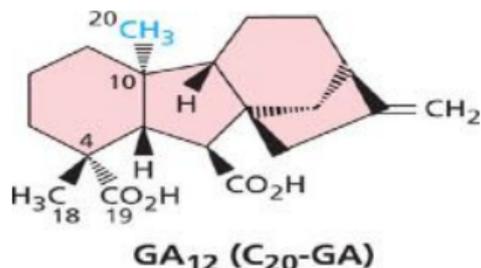
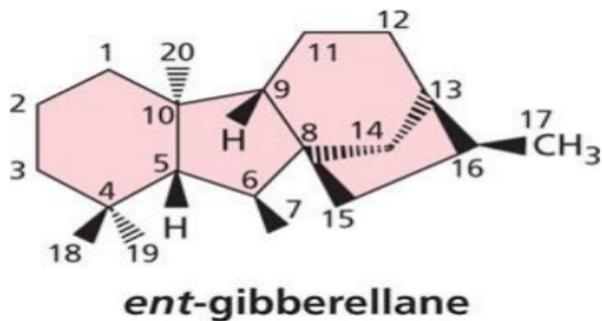
1938，Yabuta从赤霉菌中分离并结晶出该物质，命名为赤霉素A；

1958，来自高等植物中的第一个GA从红花菜豆未成熟的种子中被分离，命名为GA₁；

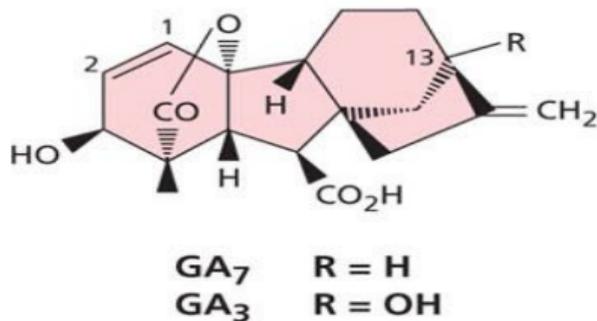
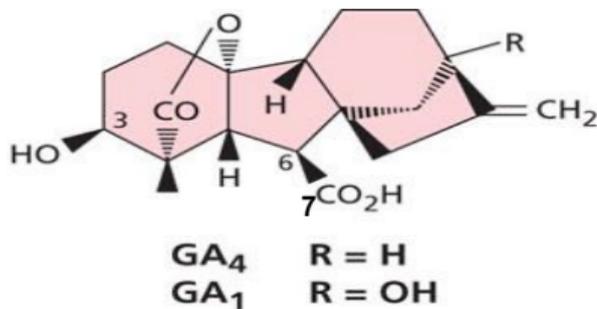
已经在植物和微生物中分离出的GAs达136种。



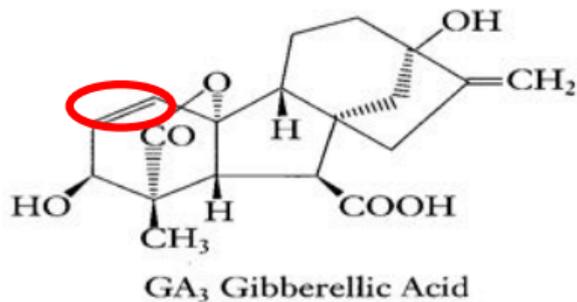
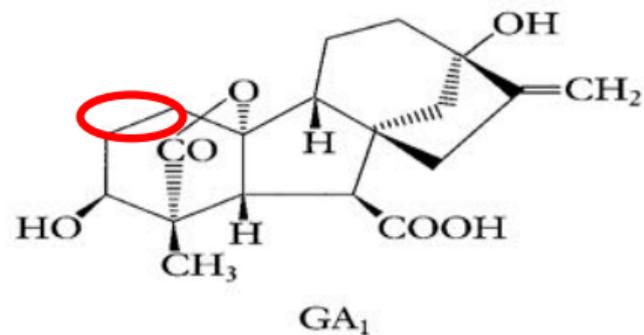
二、GAs的结构 双萜



- 4个异戊二烯单位组成的双萜，以赤霉烷环为基本结构；
- 因双键、-OH、-COOH数目、位置及手性不同，形成各种GAs
- C₂₀-GAs因其第19位和第20位的C原子发生缩合反应而形成C₁₉-GAs



- **GAs**的编号按其发现顺序而定；
- 136种GAs中，仅有少部分表现生物活性，其他则为合成前体、中间产物或代谢产物
- 每种植物中仅含有几十种GAs
- 活性GAs所需的结构：**7-COOH**，
- 可增强GAs活性的结构：**3-OH、13-OH、1,2-不饱和键**。



- GA₁, 高等植物中主要的、促进茎伸长的GA

- GA₃, 生产中广泛应用的GA, 由赤霉菌发酵而来

三、赤霉素生物合成

GA的合成总结：

- **GA合成的组织部位：**至少有生长中的种子和果实、幼茎顶端、根部。
- **合成的两个明显阶段：**
 - ✓ 开花初期
 - ✓ 种子生长期间
- **GA合成的细胞定位：**
 - ✓ 质体（内根-贝壳杉烯→GA₁₂-醛）；
 - ✓ 内质网（GA₁₂-醛→GA₁₂, GA₅₃）；
 - ✓ 细胞质的可溶部分。

三、生物合成

MVA (甲羟戊酸) →

牻牛儿基牻牛儿基焦磷酸

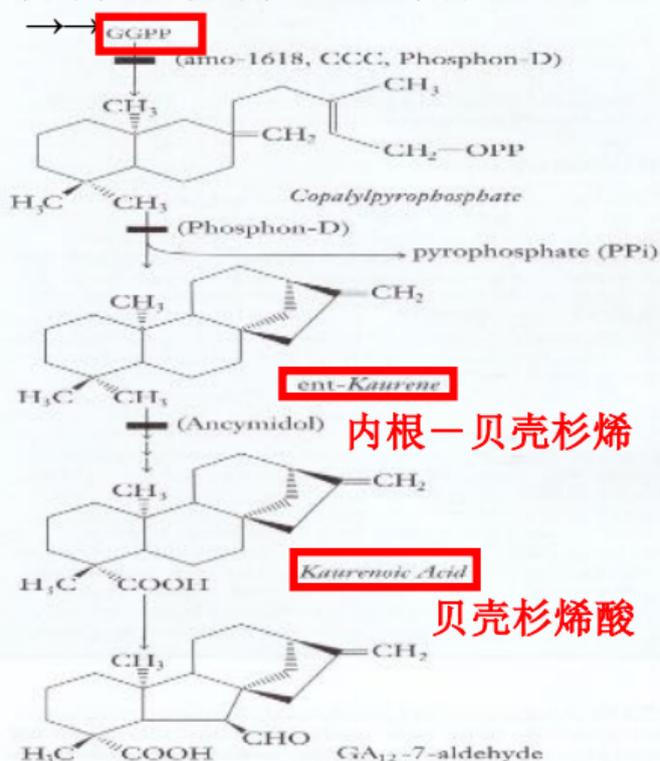
1. 质体中：从GGPP到内根一贝壳杉烯；

2. 内质网中：内根一贝壳杉烯到GA₁₂-7-醛；

植物生长延缓剂(反赤霉素):

A: 由GGPP合成内根一贝壳杉烯，为2步环化，抑制环化的物质有amo-1618, 福方D, 矮壮素(ccc), 助壮素(Pix)等；

B: 由内根一贝壳杉烯合成贝壳杉烯酸，为3步氧化，抑制氧化的物质有Ancymidol, PP333, S3307等



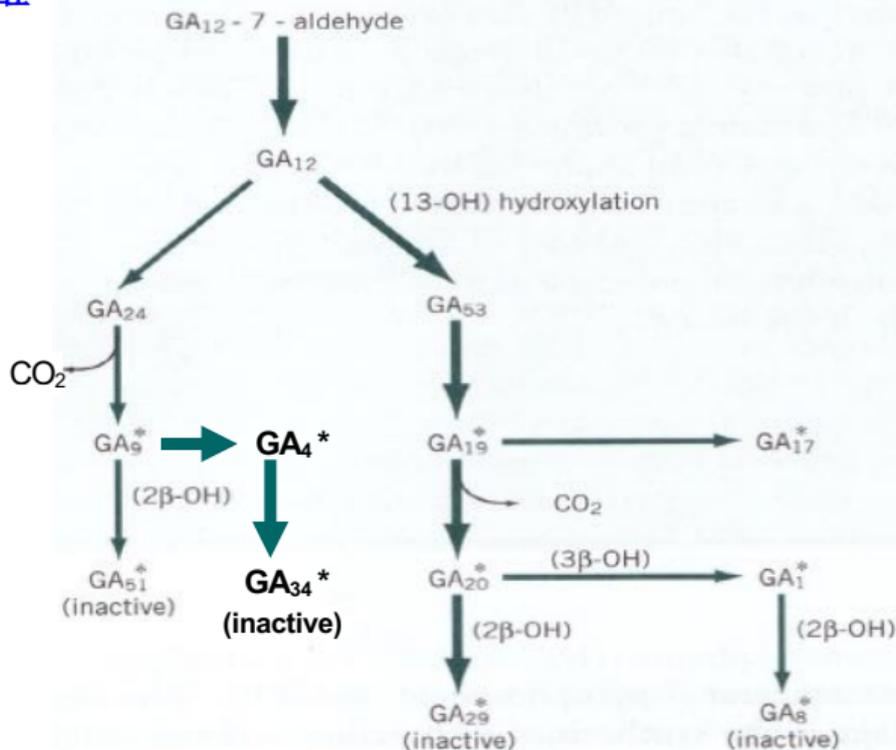
GAs 合成共同前体

3. 细胞质中：GA₁₂-7-醛到其他GAs

★ 这些合成途径 具有组织特异性

A: 早期13-羟化途径 (粗线), 生成GA₂₀和GA₁, 可能是高等植物中广泛存在的途径;

B: 非早期13-羟化途径 (细线)。



四、赤霉素类的代谢

1. 2- β -羟化:

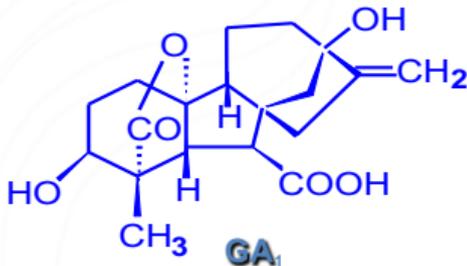
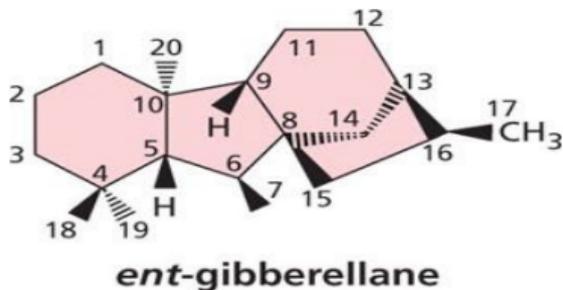
2- β -羟化使GAs失去活性

2. 形成结合态: 即与糖基形成结合物而失去活性。

GAs的羟基与单糖结合: GAs-糖苷

GAs的羧基与单糖结合: GAs-糖酯

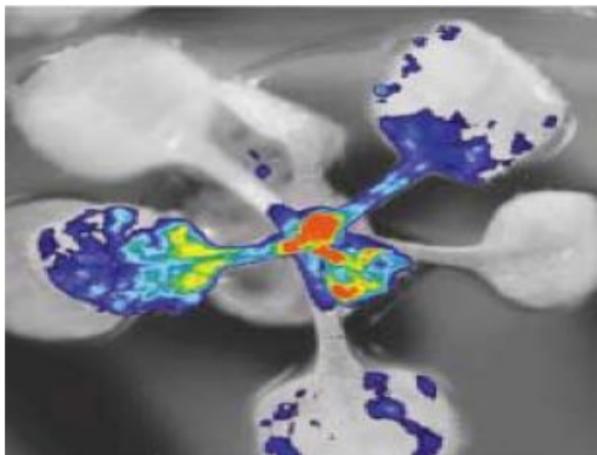
3. 酶解失活: 外施赤霉素进入植株体后发生缓慢的酶解



五、分布和运输

1. GAs分布

- 幼叶、芽、茎尖、根尖等组织均可合成；
- 发育中的种子中，GAs含量高；种子成熟时，含量降低。

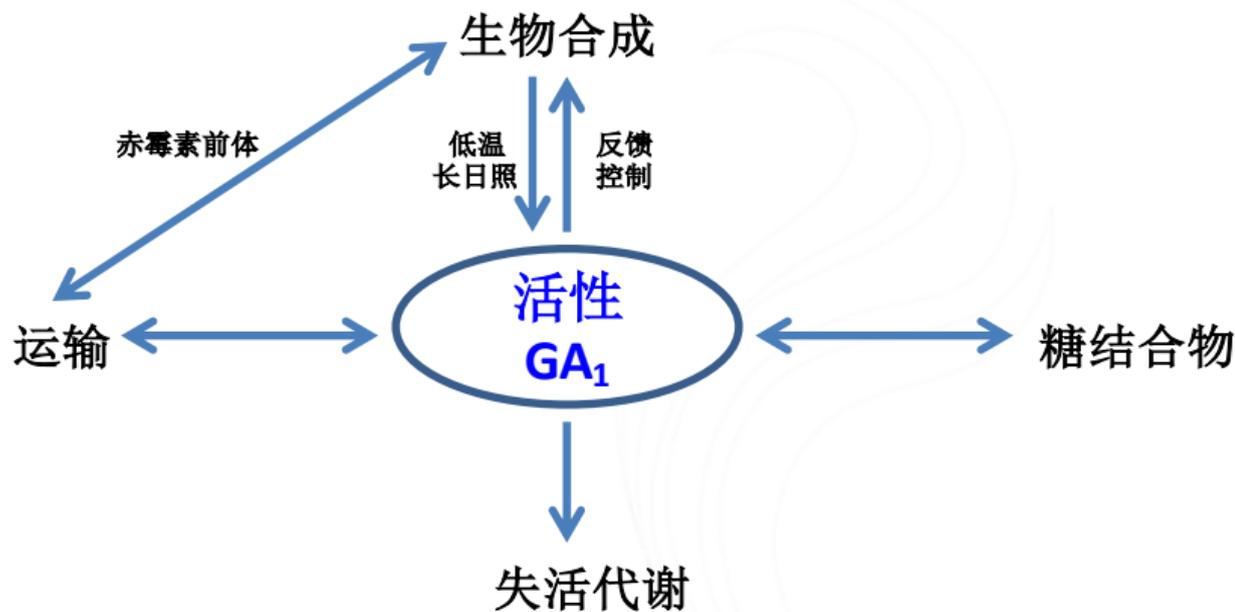


引自 Taiz, *Plant Physiology*

2. GAs 运输

运输无极性，根尖合成的GAs沿木质部上运，叶片合成的GAs沿韧皮部下运或上运,存在横向运输

六、内源GAs水平调控



七、GAs的生理效应

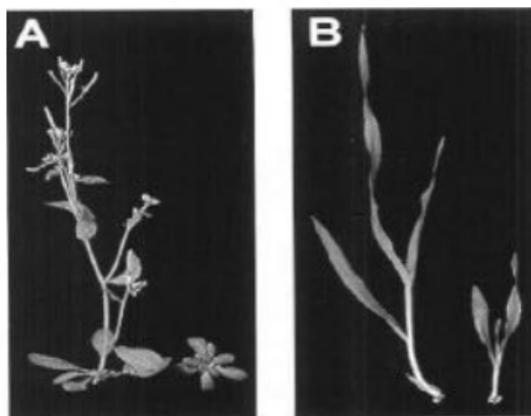
1. 促进茎（节间）伸长

GAs缺失型突变体:体内的GAs合成的某个环节受阻，内源GAs缺乏



dwarf pea seedlings

7d after treatment
with GA₃



WT *ga1-3*

WT *grd2*

Phenotype of GA-deficient mutants in
Arabidopsis and in barley

GAs诱导茎伸长：农业生产上的重要性

- 利用GA促进伸长：杂交水稻生产、茎叶类蔬菜、木材、麻等



- 利用反赤霉素抑制伸长：稻、麦、油菜等的壮苗、作物的矮化、花卉与观赏植物的造型、地下经济器官的膨大



37 Regulation of Plant Growth

CHAPTER OUTLINE

- 37.1 How Does Plant Development Proceed?
- 37.2 What Do Gibberellins and Auxin Do?
- 37.3 What Are the Effects of Cytokinins, Ethylene, and Brassinolide?
- 37.4 How Do Photoreceptors Participate in Plant Growth Regulation?

AGRICULTURAL SCIENTISTS are constantly searching for ways to help farmers produce more food for a growing population. One way is to breed crop plants whose physiology allows them to produce more grain per plant (resulting in higher yields). The drawback of this approach is that the sheer weight of the load of seeds may cause the stem to bend over. The problem is made worse when fertilizer makes the plants grow taller. Harvesting seeds on the ground is very difficult; think of how hard it would be to pick up seeds one by one, when some have already sprouted.

During World War II, the island nation of Japan was blockaded and could not import food or other supplies. Food was rationed and many people were hungry, but there were no major famines in Japan during that period. How were the Japanese able to produce enough grain to feed their population? One answer to this question lay in the fields: the Japanese had bred genetic strains of rice and wheat with short, strong stems that could bear high yields of grain without bending over. An agricultural advisor to the occupying American army sent samples of his grains to the U.S.

A decade later, the American plant geneticist Norman Borlaug, who was working in Mexico at the time, began making genetic crosses between the Japanese wheat and other varieties that had genes conferring rapid growth, adaptability to varying climates, and resistance to fungal diseases. The results were "semi-dwarf" wheat varieties that gave record yields. The varieties were grown first in Mexico, and later in India and Pakistan during the 1960s. At about the same time and using a similar strategy, scientists in the Philippines developed semi-dwarf rice with equally spectacular results. People who had lived on the edge of starvation now produced enough food. Countries that had relied on food from other countries were now able to grow more than enough grain, and export the surplus. The development of these semi-dwarf grains began what was called the "Green Revolution." Borlaug was awarded the Nobel Peace Prize for his research on wheat, which is estimated to have saved a billion lives.

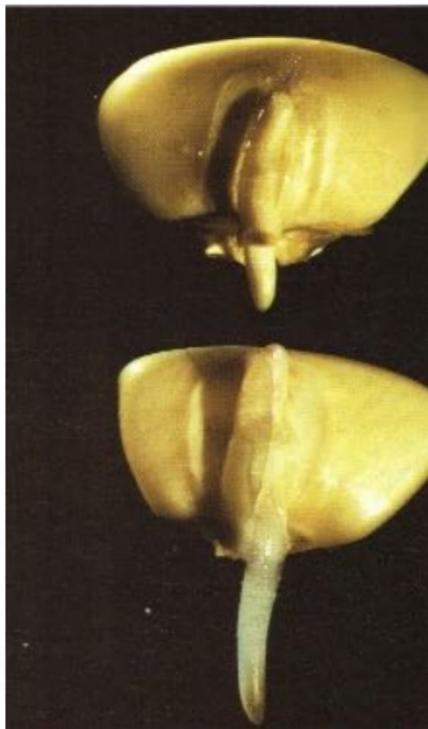
What change in growth pattern made the new strain of wheat and rice successful?



Norman Borlaug. Seen here in a field of semi-dwarf wheat, plant geneticist Norman Borlaug carried out a program of genetic crosses that led to high-yielding varieties and saved millions from starvation.

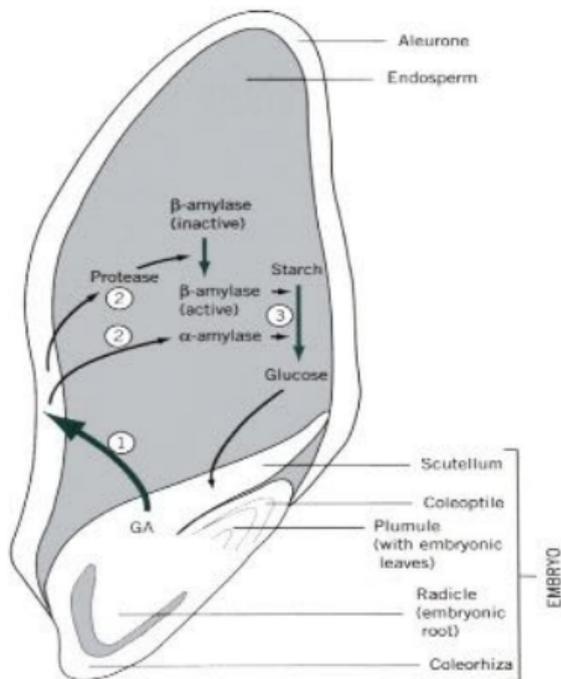
2. 促进种子萌发

- GAs广泛性地促进种子萌发
- 一些种子难以发芽的原因在于其内源GAs水平不足，应用外源GAs可以打破其休眠

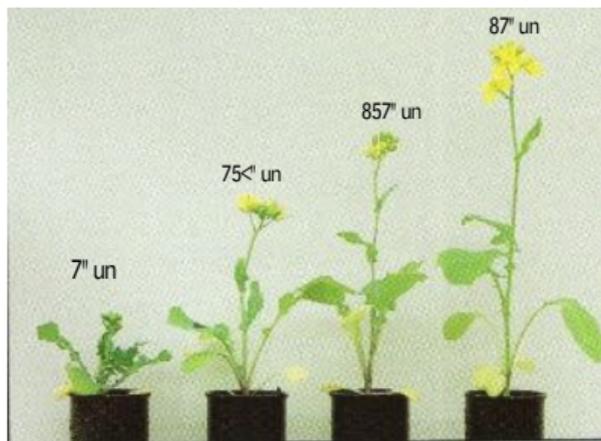


GA_s促进种子萌发的机制

- 萌发时，胚中产生GA，扩散至糊粉层细胞；
- GA诱导糊粉层细胞产生 α -淀粉酶及蛋白水解酶等；
- 水解酶分泌至胚乳中，水解其中的贮藏物质，供胚生长所需

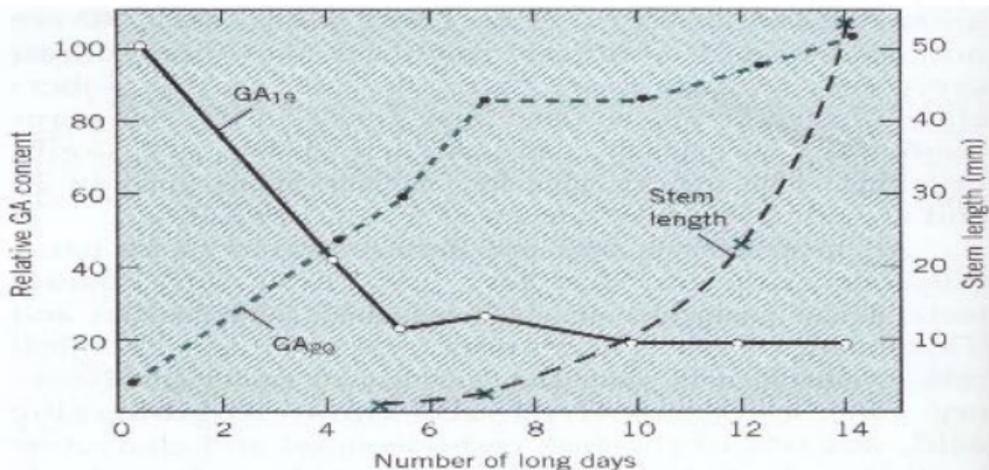


3. 促进莲座状植物的开花：菠菜、甘蓝、油菜等在幼苗期需经过一段时间的低温和长日照条件，才能抽薹和开花



- 外源GA₃可代替低温和长日照，诱导油菜的茎伸长和开花
- 对短日照及中性植物往往没有效果

菠菜自短日照条件转入长日照条件后，其茎的伸长情况和内源GAs的变化



4. 改变苹果果型



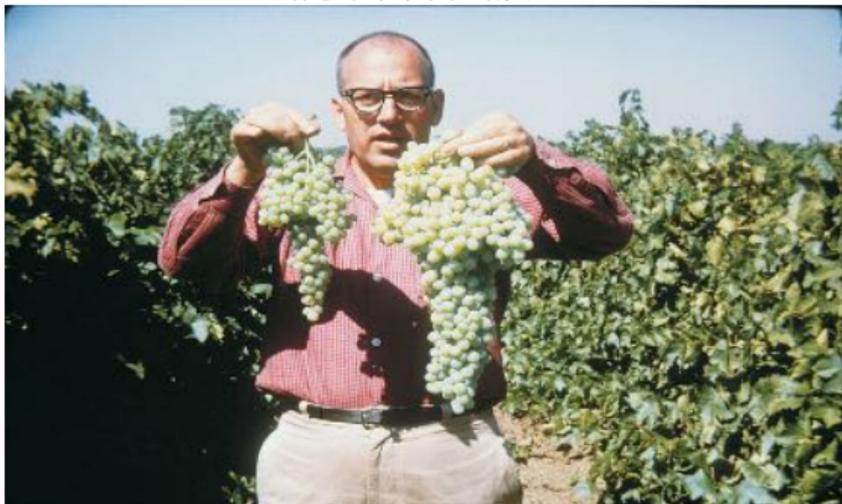
Control



GA₄ + GA₇

5. 促进座果和果实生长

引起葡萄等单性结实



Gibberellin induces growth in Thompson's seedless grapes. The bunch on the left is an untreated control. The bunch on the right was sprayed with Gibberellin during fruit development.

促进葡萄、辣椒、番茄、梨、草莓等座果。



Control



GA application

七. GAs的作用机理（自学）

❖ GA相关的信号传导途径（p198-199）

❖ 促进茎伸长的机理

✓ 可能与增加细胞分裂，促进细胞壁松弛，增加细胞吸水有关。

✓ 调节IAA水平

❖ 促进基因表达，增加种子水解酶活性。

八. GA的应用

- 1 促进麦芽糖化，促进大麦种子水解酶合成和分泌，提高淀粉水解效率。在啤酒生产工艺中缩短大麦种子发芽过程。
- 2 利用GA促进单性结实，生产无籽葡萄。
- 3 解除马铃薯块茎及多种植物种子的休眠，如桃、高粱、棉花、菜豆。
- 4 促进芹菜、菠菜、茶树的营养生长，增加产量。
- 5 防止脱落，提高苹果、梨等结果率。

- 6 促进黄瓜的雄花发育，生产杂种黄瓜。
 - 7 延缓成熟，提高成熟的一致性，延长贮藏期
(柠檬、柑橘等)
 - 8 运用GA合成的抑制剂：常用
 - ◆ 矮壮剂(一种环化抑制剂)：促进矮化。
 - ◆ 多效唑(氧化抑制剂)：调节水稻、小麦作物，用于植物矮化、茎增粗、叶片挺直、分蘖分枝增加。
- 烯效唑、甲哌鎊(又叫缩节胺)、矮壮素

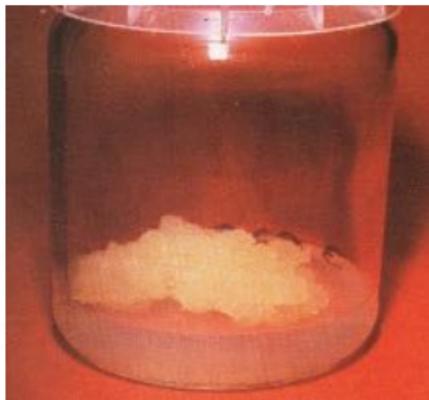
第四节 细胞分裂素类

1940—1950:

F. Skoog 研究组 (Wisconsin Univ.):
烟草茎切段的组织培养, 发现: 维管组织提取液、椰子乳和酵母均能刺激细胞分裂。

C. O. Miller (Postdoc. in Skoog's lab): 从酵母浸提液中分离主要的活性物质 —— 一种嘌呤。

Skoog及崔徵: 腺嘌呤能刺激烟草髓培养组织发生细胞分裂。



腺嘌呤

1955, Skoog等:



1956, Miller 等, 在高压灭菌的鲑鱼精子DNA中, 分离到**N6-呋喃甲基腺嘌呤(N6-furfurylaminopurine)**。该物质可刺激培养组织细胞的分裂, 被命名为**激动素(kinetin, KT)**。



1963, Miller等从幼嫩甜玉米种子中、**D. S. Letham等**从李子中分离得到类似KT活性的物质:**6-(4-羟基-3-甲基-反式-2-丁烯基氨基)嘌呤**[6-(4-hydroxy-3-methyl-*trans*-2-butenylamino) purine], 俗称**玉米素 (zeatin, Z)**。



1965: Skoog等, 建议使用**细胞分裂素(cytokinins, CTKs)**名称。

Z是高等植物体内最广泛的天然CTK

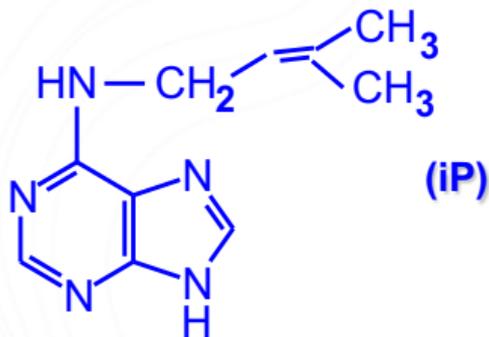
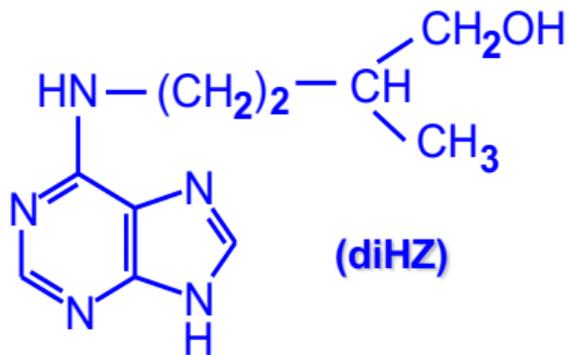
CTKs是一类在N6位置上取代的腺嘌呤衍生物。

其他腺嘌呤的衍生物相继被提取和鉴定：

具有细胞分裂素活性的6种腺嘌呤衍生物（教材P201）

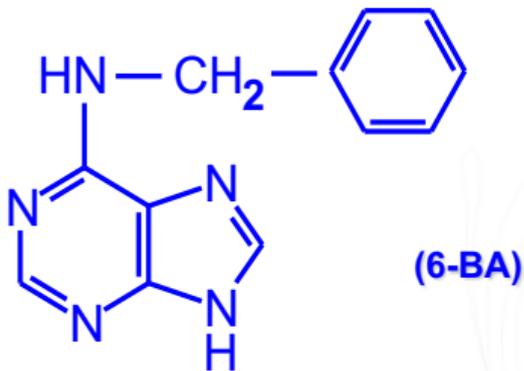
★二氢玉米素（dihydrozeatin, [diH]Z）

★异戊烯基腺嘌呤[6-(2-isopentenyl) adenine, iP]；



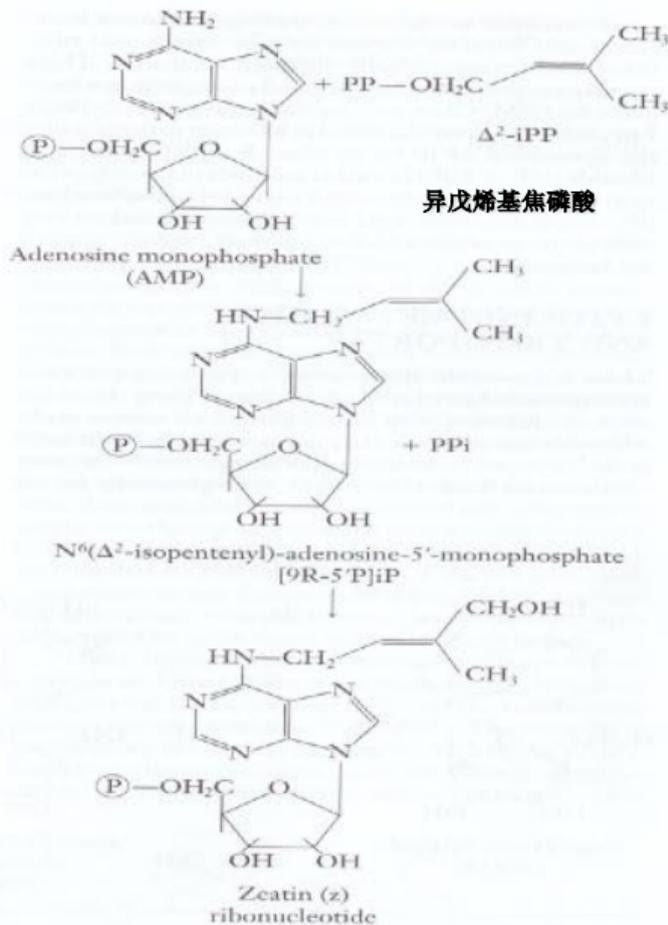
人工合成CTK

★ 6-苄基腺嘌呤 (6-Benzylaminopurine, 6-BA)



一、CTKs 生物合成

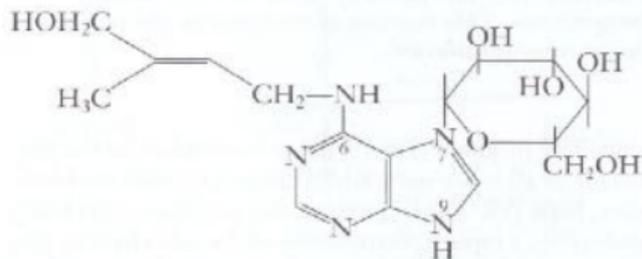
- **部位**：细胞分裂旺盛的根尖、生长中的果实和种子
- 催化**腺苷-5'-单磷酸 (AMP)**和**异戊烯基焦磷酸 (IPP)**转化为[9核糖-5'磷酸]异戊基腺嘌呤 ([9R-5'P]iP) 的酶是**异戊烯基转移酶 (isopentenyl transferase, ipt)**。激素基因工程中的重要对象。
- [9R-5'P]iP为重要中间产物，其他CTKs的前体。



二、CTKs 结合、氧化

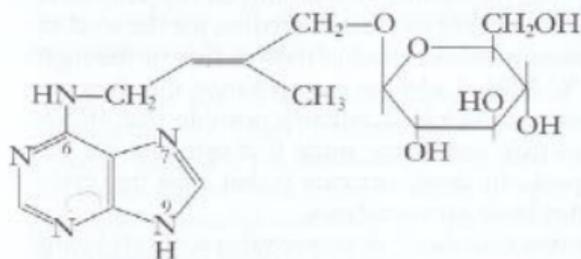
1. 形成结合态

(1) 与葡萄糖结合



trans-Zeatin-7-glucoside
([7G]Z)

反式-玉米素-7-葡糖苷



Zeatin-O-glucoside
([OG]Z)

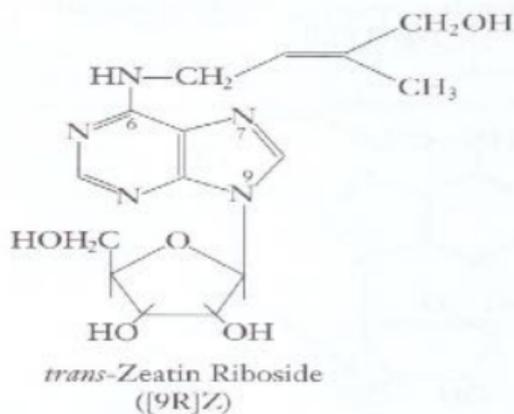
玉米素-O-葡糖苷

(2) 与氨基酸结合

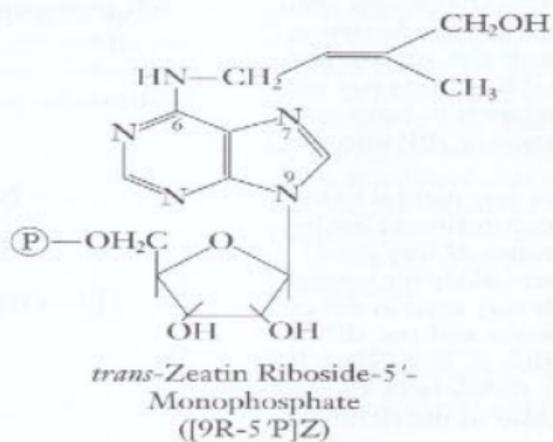


9-丙氨酰玉米素

(3) 在腺嘌呤第9位结合一个核糖分子结合形成核苷、
或与一个核糖磷酸分子结合形成核苷酸

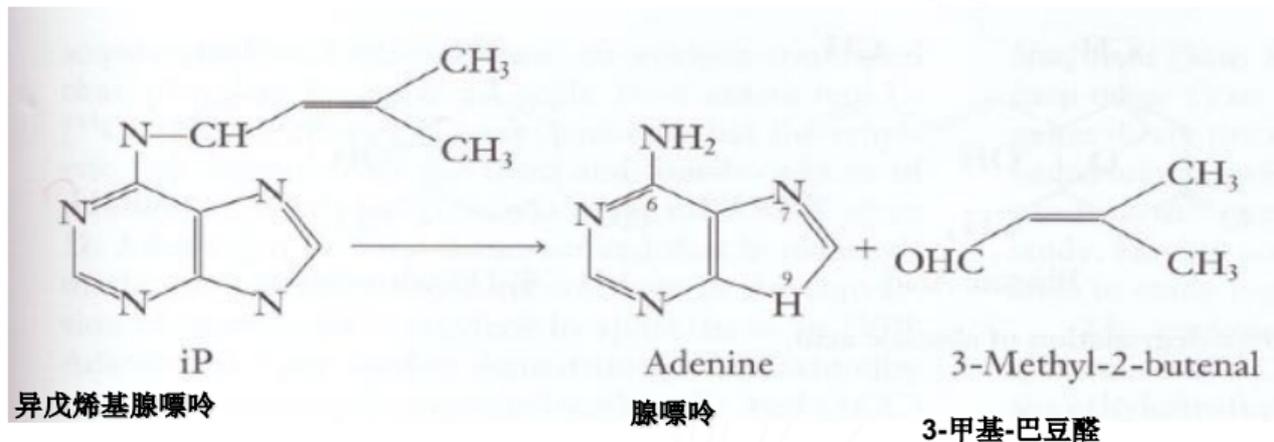


反式-玉米素核苷



反式玉米素核苷-5'-单磷酸

2. 氧化降解

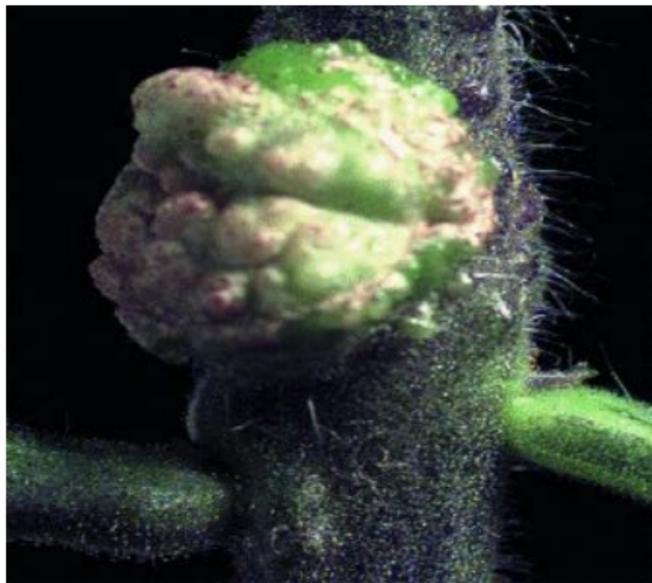


- 由细胞分裂素氧化/脱氢酶催化

四、CTKs 生理功能

1. 促进细胞分裂和参与形态建成

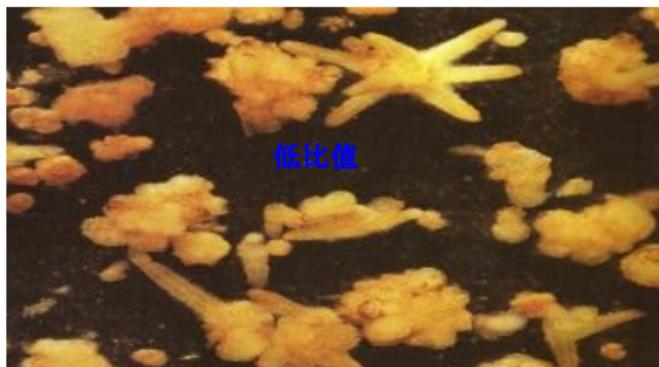
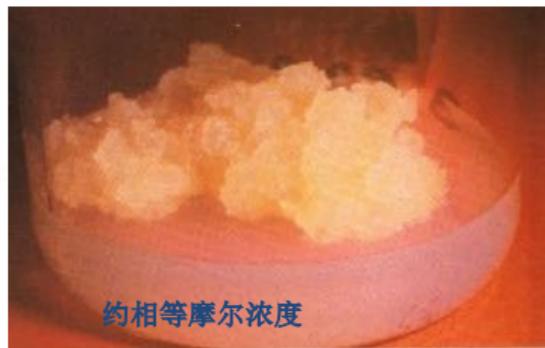
- 证据1: CTKs分布于旺盛分裂的组织;
- 证据2: Crown gall tumor on a tomato plant 用野生型根瘤农杆菌接种一月龄番茄的茎部,一个月后照相,根瘤农杆菌Ti质粒T-DNA上含有合成IAA和CTKs的基因



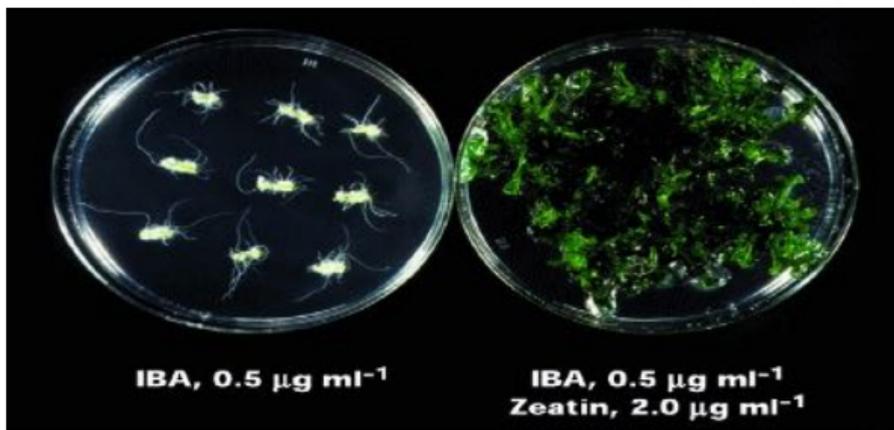
CTKs/ IAA ratio: 细胞分化的控制理论

Skoog & Miller,烟草愈伤组织 培养实验

- 组织培养的重要技术



Induction of *Arabidopsis* callus production by auxin
and cytokinin
生长素和细胞分裂素诱导拟南芥愈伤组织的分化



- 左：培养基中含IBA，仅有根的形成；
- 右：培养基中含高比值Zeatin/IBA，则有芽的形成。

2. 延缓衰老



外源生长素诱导叶柄基部根的产生，该叶片可在数周内保持健康状态。

原因：根部合成的**CTKs**输送到叶片。

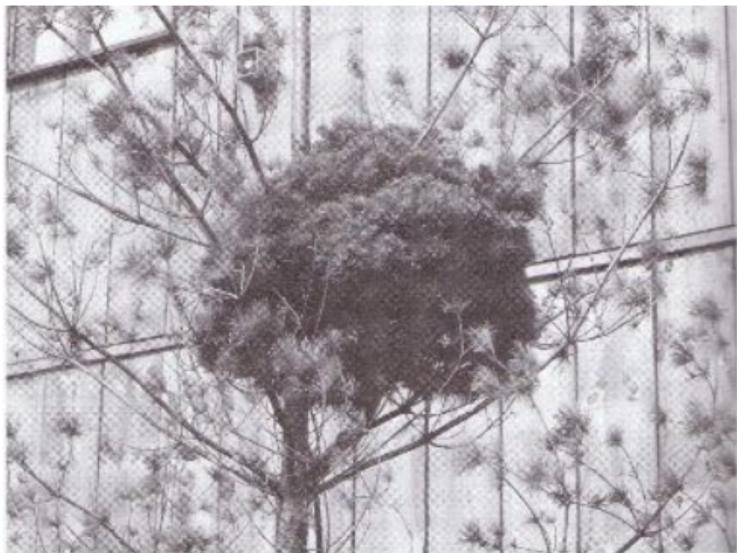
不断剔除新根，加速叶片衰老

衰老组织中内源**CTKs**水平显著降低

外源**CTKs**延缓衰老的启动

3. 解除顶端优势

- 外源CTKs能刺激多种植物侧芽的萌动和生长

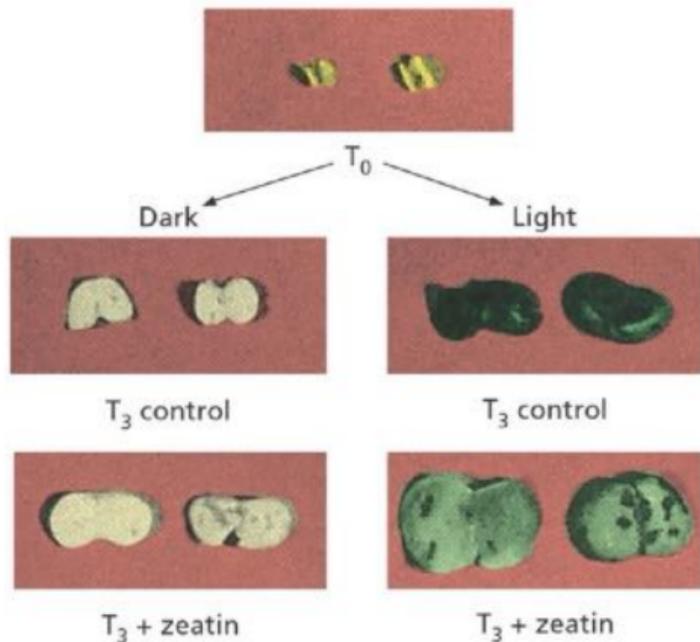


- **Witch's broom on white pine.**
由真菌侵染，刺激过量CTKs生成，而刺激侧芽生长的结果。



- 种植杜鹃花：通过施用CTK代替摘心

4. 诱导子叶膨大



Cytokinin-stimulated expansion of radish (萝卜) cotyledons is associated with an increase in the mechanical extensibility of the cell walls.

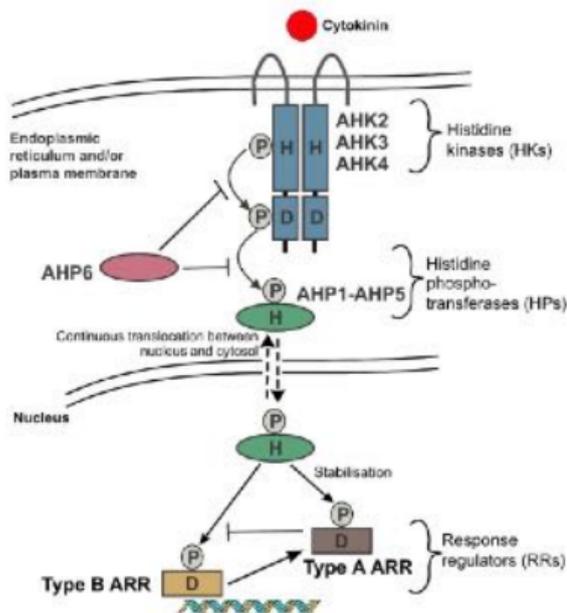
Taiz, Plant Physiology

5. CTKs其他生理功能

- ☆ 促进结实；
- ☆ 促进气孔开放；
- ☆ 代替光照打破需光种子（如莨苳、烟草等）的休眠，进而促进其萌发。
- ☆ ...

五、细胞分裂素作用机制及信号转导

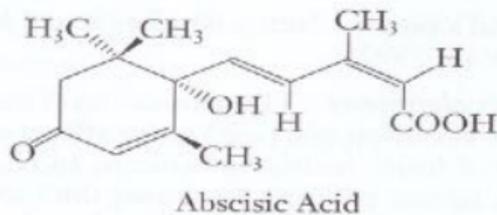
自学



细胞分裂素信号转导途径是基于二元信号系统（TCS），通过磷酸基团在主要组分之间的连续传递而实现。

第五节 脱落酸(abscisic acid, ABA)

- Osborne (1955), 黄化的菜豆叶柄, 提取一种能促进菜豆第一叶的叶枕形成离层的物质, 称为“衰老因子 (senescence factor, SF)”。



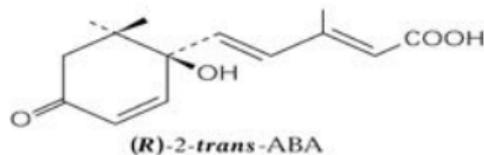
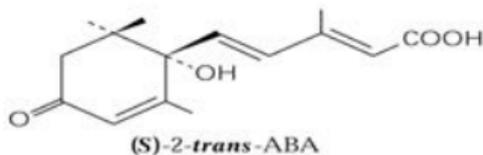
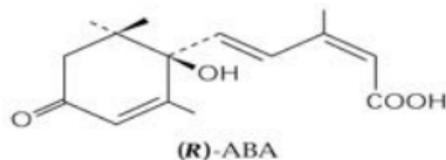
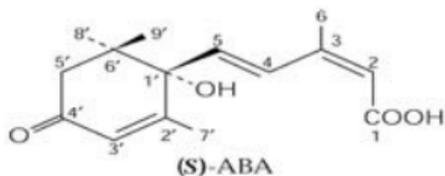
- Ohkuma & Addicott (1963), 棉花幼铃中, 分离一种促进落叶的物质, 叫脱落素 II (abscisin II)。
- Wareing (1964), 木本植物的休眠芽和叶中存在抑制剂, 建议用“休眠素 (dormin)”来命名。
- 衰老因子、休眠素和脱落素 II 具相同的化学结构, 属同一种物质。
- 1967, Ottawa, Canada, IPGSA Conference, 命名为 abscisic acid (ABA)。

2种旋光异构体：右旋型(+ or S), 左旋型(- or R)；

2种几何异构体：2-顺式(*cis*), 2-反式(*trans*)。

植物体主要形式是2-*cis*(+)-ABA, 及痕量的2-*trans*(+)-ABA。

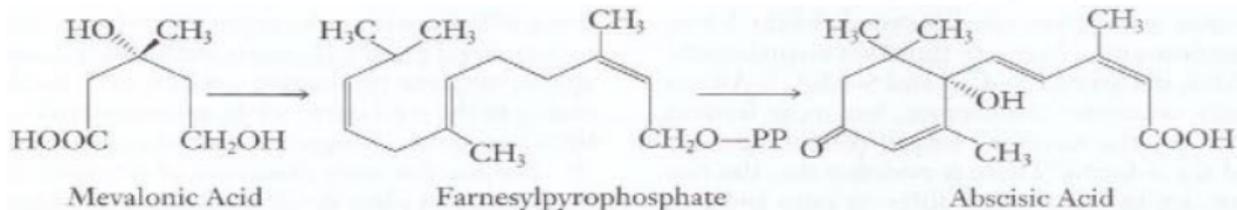
化学合成的ABA是一种外消旋混合物, (+)-ABA = (-)-ABA。



至少五个属, 即尾孢菌属、长喙壳属、镰刀菌属、丝核菌属与灰胞霉属的7种真菌能产生ABA。葡萄灰胞霉菌(*Botrytis cinerea*)产生ABA, 成为ABA大规模发酵生产的理想菌种。例如: TORAY公司、成都生物研究所

一、ABA 生物合成

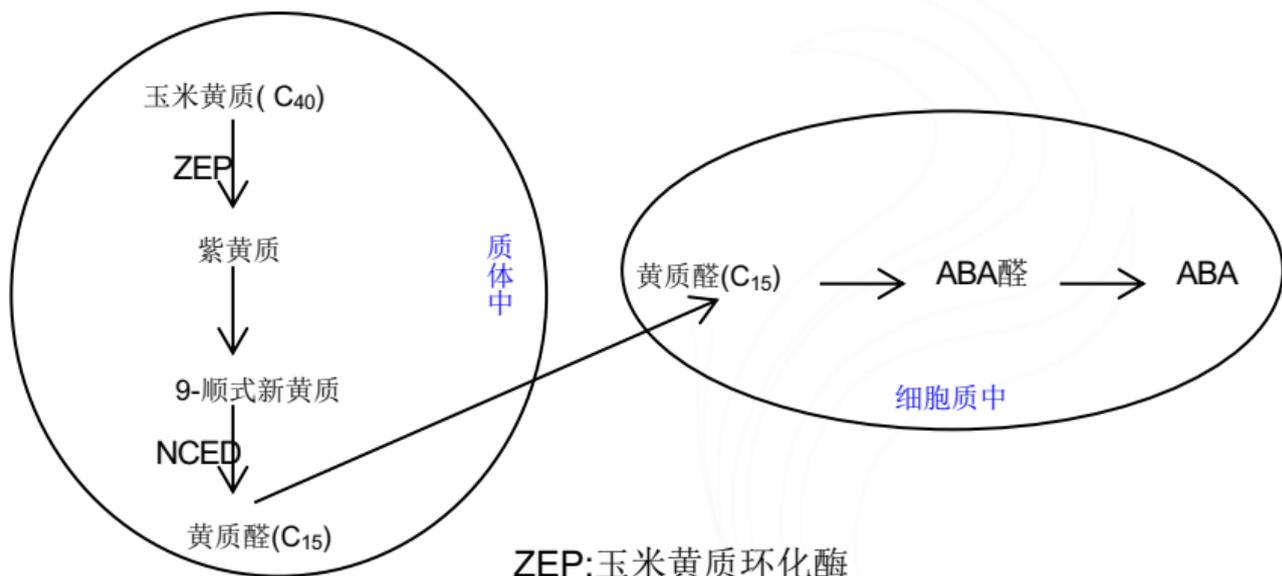
1. 类萜（直接，C₁₅）途径：微生物中的主要途径



甲羟戊酸

法尼基焦磷酸

2. 间接 (C₄₀) 途径: 高等植物物中的主要途径



ZEP: 玉米黄质环化酶

NCED: 9-顺式环氧类胡萝卜素二加氧酶

二、ABA降解、形成结合态

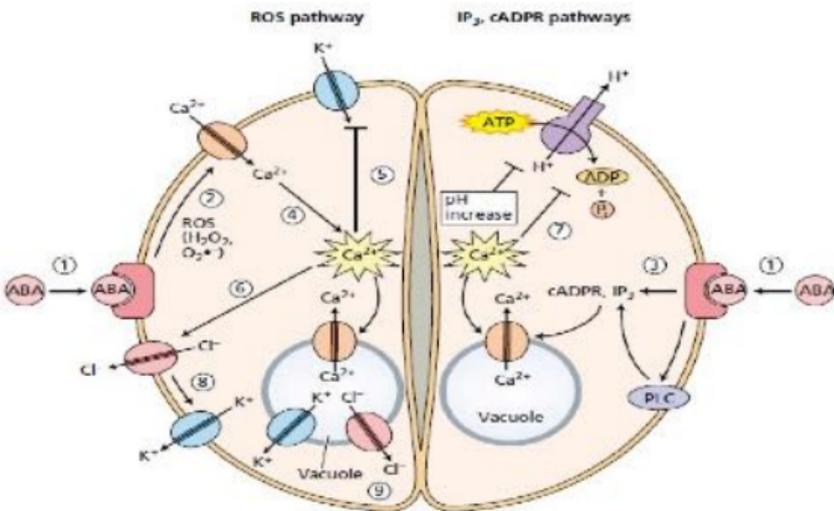
1. 氧化降解



2. 形成结合态

与小分子（葡萄糖、氨基酸等）和大分子（多糖、蛋白等）共价结合

三、ABA的信号转导（以气孔保卫细胞为例）



- ① ABA与质膜上的受体结合
- ② 诱导细胞内产生ROS(活性氧), 如过氧化氢和超氧阴离子, 它们作为第二信使激活质膜的钙离子通道, 使胞外钙离子流入胞内
- ③ 同时, ABA与受体结合后还使细胞内的cADPR(环化ADP核糖)和IP₃(三磷酸肌醇, 为磷脂酰肌醇二磷酸被(PLC)磷脂酶C(PLC)水解产物)水平升高, 它们又激活液泡膜上的钙离子通道, 使液泡向胞质溶胶释放钙离子
- ④ 另外, 胞外钙离子的流入还可启动胞内发生钙震荡并促进钙从液泡中释放出来。胞外钙离子的流入和胞内钙离子的释放使胞质溶胶中的钙离子增加10倍以上

- ⑤ 钙离子的升高会阻断钾离子流入的通道
- ⑥ 细胞内Ca²⁺的上升促进了质膜上Cl⁻外出通道的开放, 导致了膜的去极化
- ⑦ 细胞内Ca²⁺的上升还抑制质膜质子泵, 细胞内pH升高, 进一步使膜去极化
- ⑧ 膜的去极化作用激发了K⁺的外出通道的开放
- ⑨ 钾离子和氯离子先从液泡释放到胞质溶胶, 进而又通过质膜上的钾离子和阴离子通道向胞外释放, 导致气孔的关闭

四、ABA的生理功能

1. 促进种子成熟和休眠，抑制种子萌发

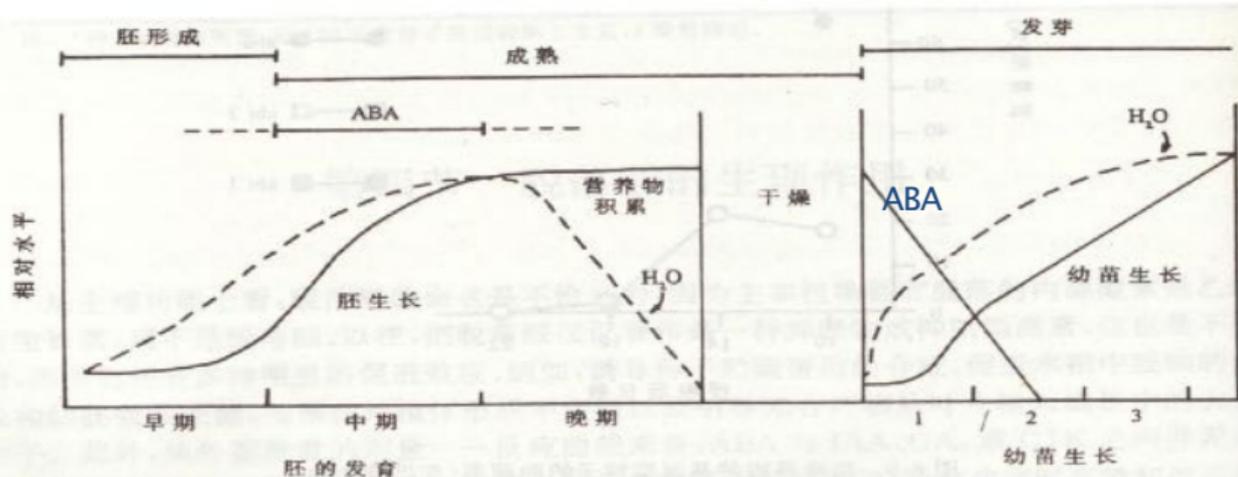


图 6-11 在胚的形成、成熟与萌发以及幼苗生长期营养物质积累、含水量与生长之间关系的模式图
(注意 ABA 水平仅仅在胚的发育中期与成熟的起始和对胎萌的阻抑有关)

ABA含量在种子（胚）发育中期上升，其作用在于：

- 诱导营养物质在种子内积累 如：种子贮藏蛋白；
- 胚发育后期富集蛋白（late embryogenesis abundants, LEAs）
- 诱导种子程序化脱水——ABA诱导的蛋白中有一类起脱水的作用，称脱水素

籽粒快速脱水是当前玉米机械化收获的关键性状



+ ABA

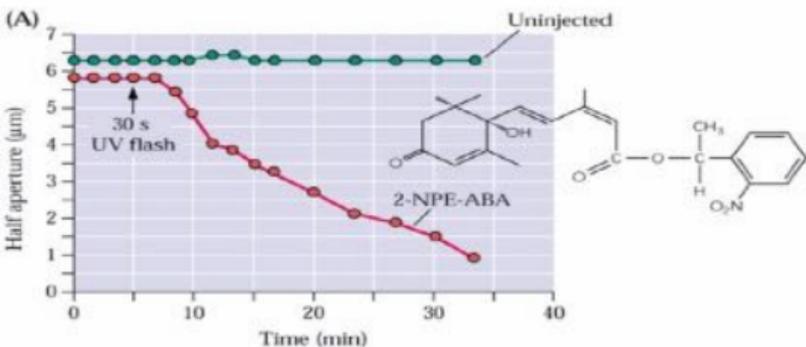


+ H₂O



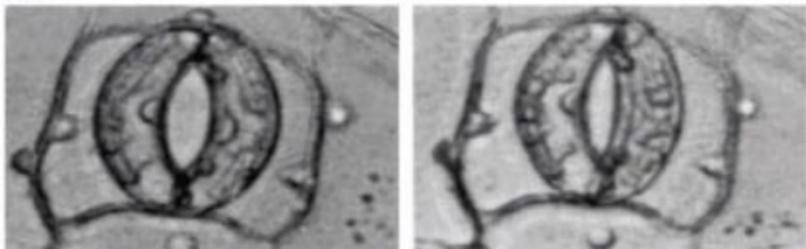
外源ABA对莼
苕种子萌发的
抑制效应

2. 作为干旱信号，提高植物对干旱的适应能力



Photolysis of caged ABA in guard cells causes stoma closure

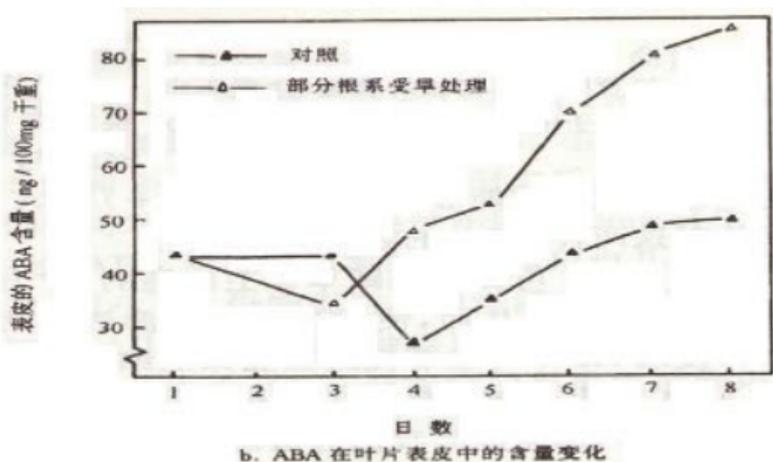
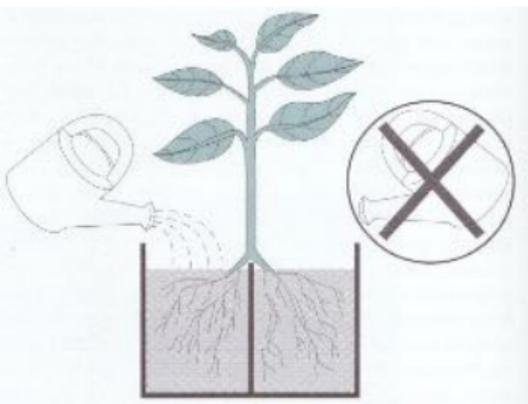
(B)



- 笼型ABA，在紫外光下分解为游离ABA。
- (B) 图:左为装入笼型ABA的保卫细胞，右为光解后正在关闭的保卫细胞

苹果幼苗的分根实验

将根部分成2部分，置于2个容器中：一个容器正常供水；另一个容器干旱处理。



说明，ABA作为根部向叶片传递干旱信号的物质

ABA还能抑制叶片的生长，以适应干旱环境

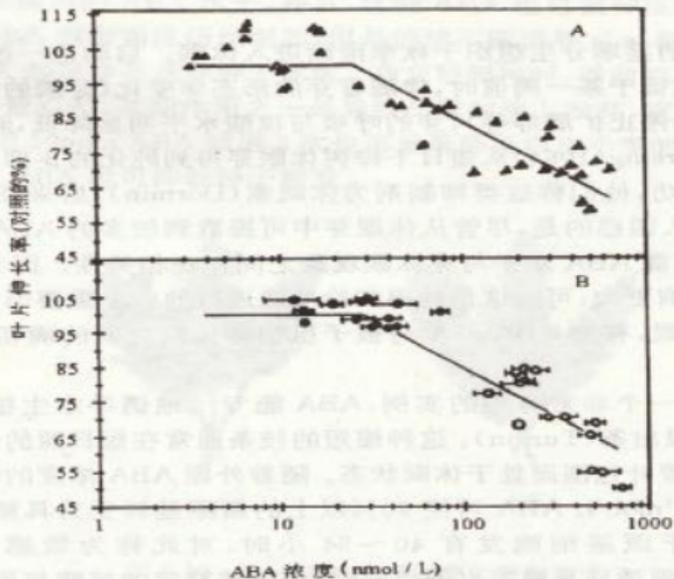


图 6-12 玉米的叶片伸长率与溢泌液的 ABA 浓度之间的关系

- A. 向部分根系供给外源 ABA 的实验结果(▲系供水的对照)
- B. 接近田间条件下实测的结果

3. 诱导芽休眠



- 冬芽实际在夏天开始形成，远早于寒冬季节的来临。图示欧洲七叶树的冬芽（8月摄）



冬芽有大量鳞片状叶紧裹生长点而成。休眠的冬芽中含很高水平的ABA



春季冬芽萌动，其中的ABA含量急剧降低

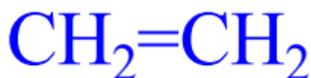
第六节 乙烯(ethylene, ETH)

Girardin(1864)记载:照明煤气灯漏出的气体能促进植物落叶,暗示某种气体可影响植物老化。

Neljubow(1901)比较煤气中的不同成分对黄化豌豆幼苗生长的影响,发现乙烯有最强的生物活性。

Cousins(1910)发现成熟的苹果对青香蕉的成熟有促进效果。

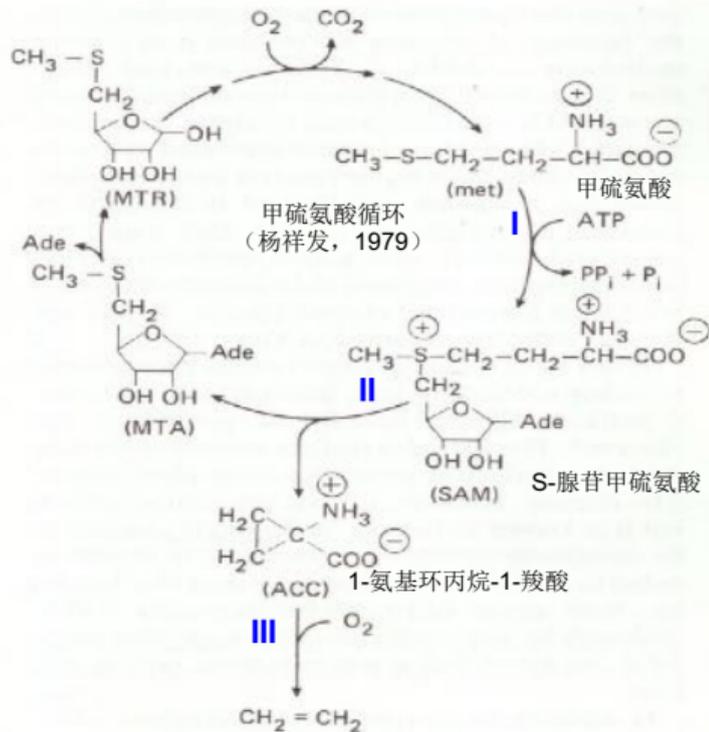
Gane(1934)证实乙烯就是植物果实产生的天然成分,1960年代末期乙烯被确认为植物内源激素之一。



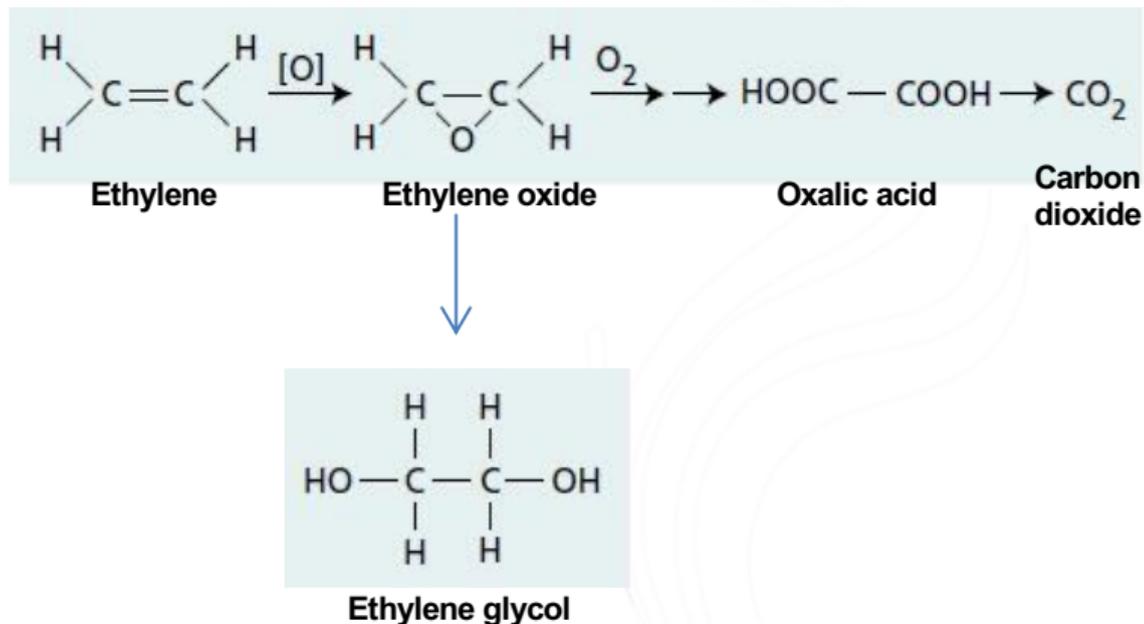
- 最简单的烯烃，MW=28，是一种轻于空气的气体
- 显著特征是介导植物对环境胁迫的响应，并能促进植物器官成熟与衰老。乙烯已广泛应用于香蕉等水果在贮运期间的成熟调节。
- 散失过快，不便于大田应用。生产中广泛应用乙烯释放剂(乙烯利、乙烯硅等)、吸收剂(KMnO_4 等)和作用拮抗剂(AgNO_3 、硫代硫酸银，1-甲基环丙烯(1-MCP)等)。

一、ETH生物合成及其调节

- **I: Met—SAM**
- 由Met腺苷转移酶催化
- **II: SAM—ACC**由ACC synthase催化
- **III: ACC—ETH**
由ACC oxidase (ETH-forming enzyme, EFE)催化
- **IV: Met再生:**
经MTA(5'-甲硫基腺苷)和MTR(5'-甲硫基核苷)生成Met



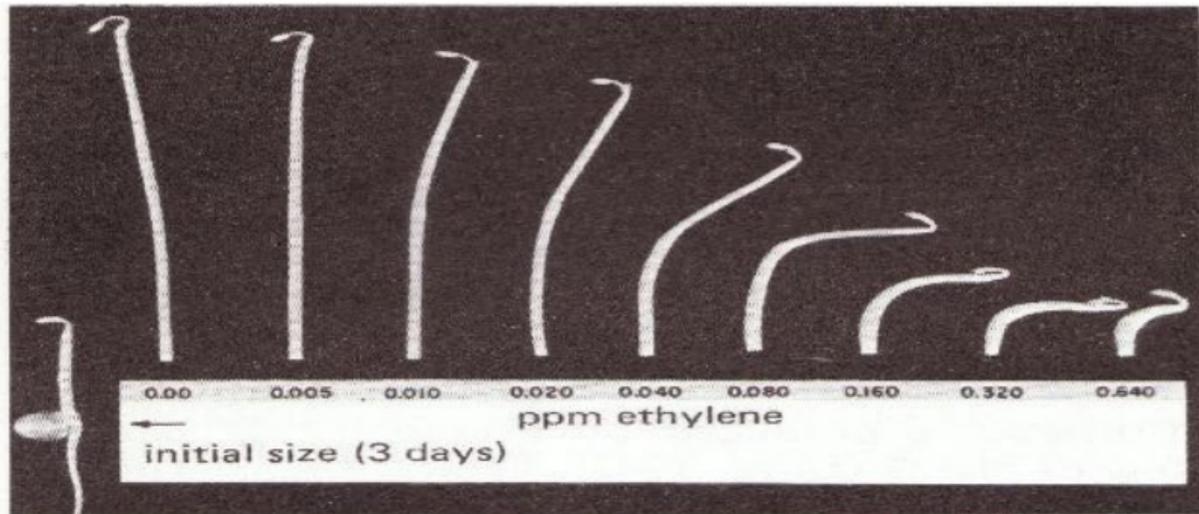
二、ETH的氧化代谢



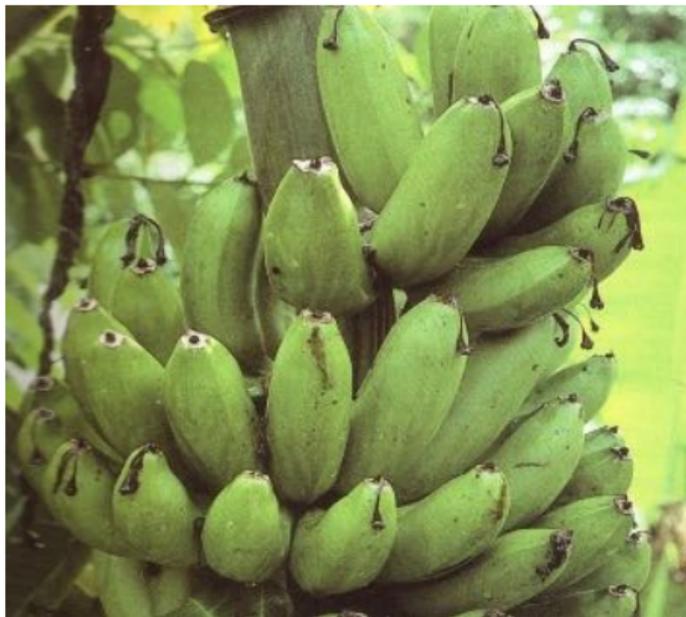
四、ETH的生理功能

1. 调节植物生长：三重反应

- Neljubow(1901),黄化豌豆幼苗置于密闭容器,施以ETH,胚轴伸长受抑(矮化)、胚轴直径膨大、茎的负向重力性消失,横向生长



2. 诱导果实成熟



- 很多呼吸骤变型果实（香蕉、番茄、苹果等）成熟前，内源ETH水平升高，诱导果实向成熟（衰老）转化。
- 果实成熟的调节多通过调节ETH的手段进行：
- **贮藏、运输：**抑制ETH生成，抑制或推迟成熟腐烂；
- **上市前：**促进乙烯合成，或者外源ETH处理，可提前诱导果实的成熟过程

3 促进衰老和脱落

Air

Ethylene



WT

etr1 mutant

(A)



(B)



(C)



A: 乙烯引起花的衰老和脱落;

B: 为*never ripen*突变体, 由乙烯受体突变而对乙烯不敏感; 乙烯不能激发花的衰老和脱落

C: 未受乙烯处理的野生型, 授粉后花即衰老

(D)



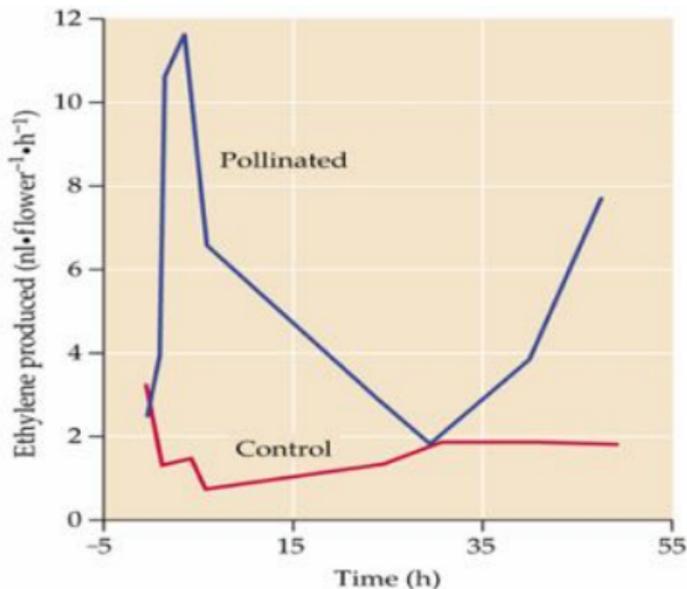
(E)



D: 未受乙烯处理的不敏感型突变体, 授粉后乃至果实开始发育时花仍保持完整

E: 同样年龄和相同贮藏条件的两个果实, 左为*never ripen*突变体, 右为野生型

Ethylene production of unpollinated control and pollinated *Petunia* flowers(矮牵牛)



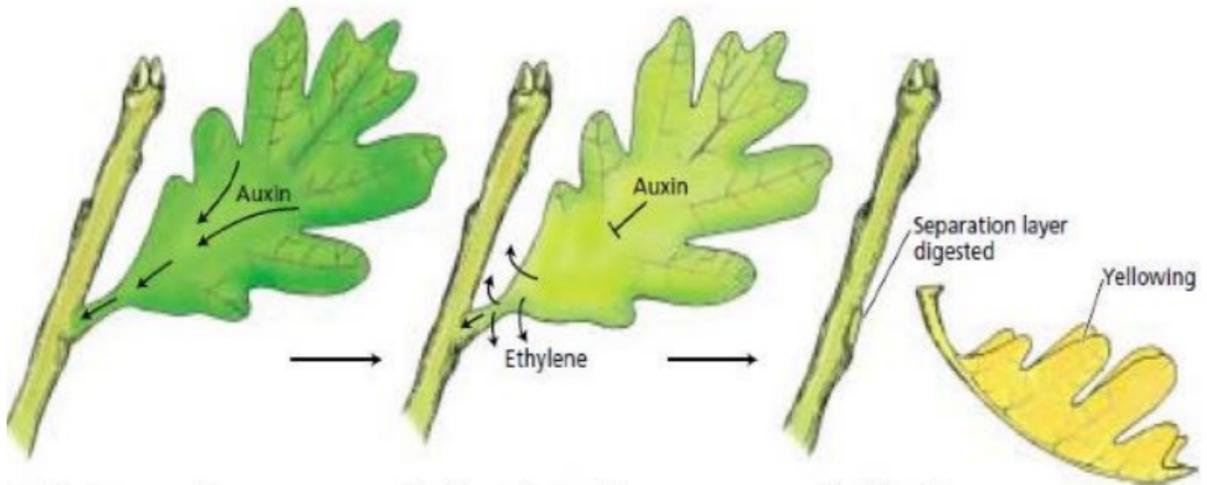
- 授粉后，即出现乙烯生物合成高峰,诱导花瓣衰老;
- 未授粉，花瓣衰老延缓，原因是没有诱导ETH生成;
- ETH诱导花卉衰老具有极其重要的应用价值



Wt *etr1-1*

50 ppm ETH熏桦树3d

Taiz, Plant Physiology

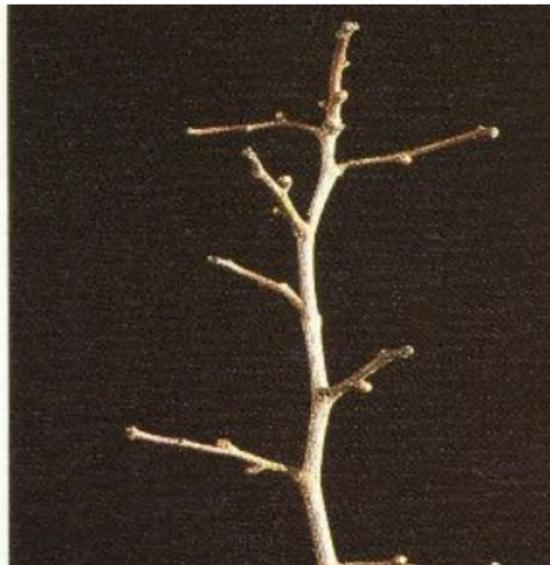
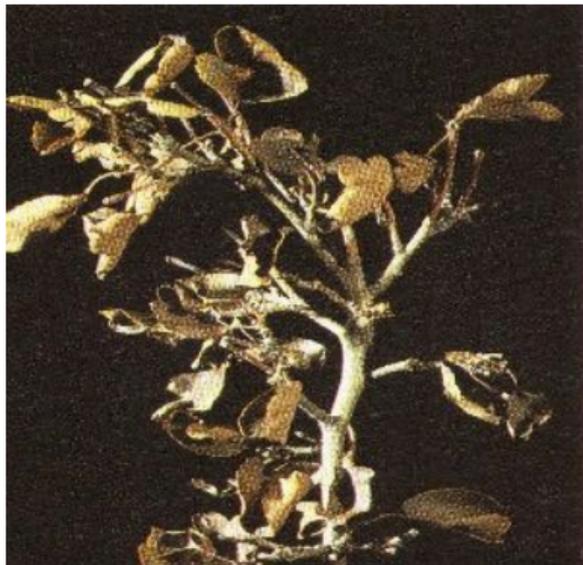


Leaf maintenance phase
High auxin from leaf reduces ethylene sensitivity of abscission zone and prevents leaf shedding.

Shedding induction phase
A reduction in auxin from the leaf increases ethylene production and ethylene sensitivity in the abscission zone, which triggers the shedding phase.

Shedding phase
Synthesis of enzymes that hydrolyze the cell wall polysaccharides, resulting in cell separation and leaf abscission.

Taiz, Plant Physiology



自然条件及低温、干旱等逆境条件下，叶片内源ETH含量升高，诱导衰老进程，进而诱导叶片脱落；

ETH能促进纤维素酶及其他水解酶的合成与转运，导致器官脱落。

诱导根毛的发生



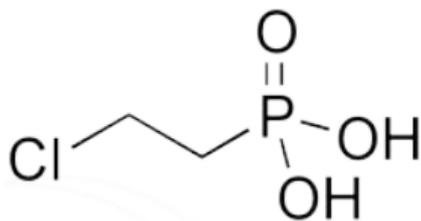
Promotion of root hair formation by ethylene in lettuce seedlings. Two-day-old seedlings were treated with air (left) or 10 ppm ethylene (right) for 24 hours before the photo was taken.

PLANT PHYSIOLOGY, Fourth Edition, Figure 22.5 (Part 4) © 2006 Sinauer Associates, Inc.

5 其他功能

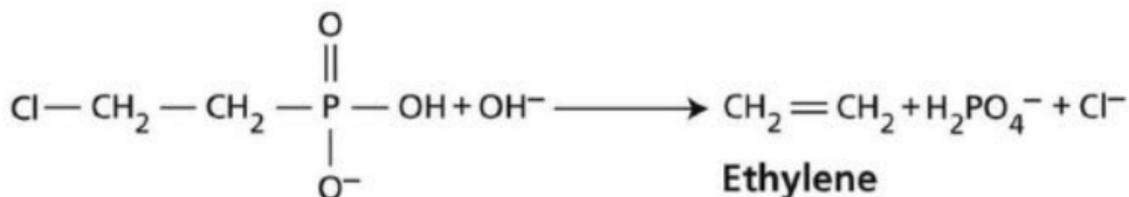
- 诱导凤梨科植物开花：在菠萝生产中应用；
- 促进瓜类的雌花分化，用于黄瓜等生产；
- 促进次生物质的分泌，用于橡胶树排胶；
- 杀死水稻等花粉，已用于水稻杂交中的杀雄。

ETH的农业生产应用



乙烯释放剂：乙烯利

(ethephon, α -氯乙基磷酸)



2-Chloroethylphosphonic acid
(Ethephon)

激素	合成部位	分布	生理功能	重要调节剂
IAA	幼嫩芽、叶、种子等	主要集中在生长旺盛部位	两重性 促进生根 顶端优势维持	萘乙酸 吲哚衍生物 2, 4-D
GAs	幼芽、根、种子等	普遍存在；主要分布于幼嫩组织和器官	促进细胞伸长 解除休眠 促进开花	GA3 GA4+GA7 矮壮素、B9等抑制剂
CTKs	根尖为主	正在进行细胞分裂的部分	促进细胞分裂 诱导芽分化 解除顶端优势	激动素 6-BA 玉米素
ABA	根冠、叶片等	普遍存在，主要集中在将要脱落或休眠的组织和器官	促进休眠 促进叶和果实衰老 引起气孔关闭	ABA
ETH	植物各个部位	广泛存在，成熟果实中含量最高	‘三重反应’ 促进果实成熟 促进叶和果实脱落	乙烯利



	Germination	Growth to Maturity	Flowering	Fruit Development	Abscission	Seed Dormancy
Gibberellin	✓	✓	✓	✓	✗	✗
Auxin	✗	✓	✓	✓	✗	✗
Cytokinins	✗	✓	✓	✓	✗	✗
Ethylene	✗	✗	✓	✓	✓	✗
Abscisic Acid	✗	✗	✗	✗	✓	✓

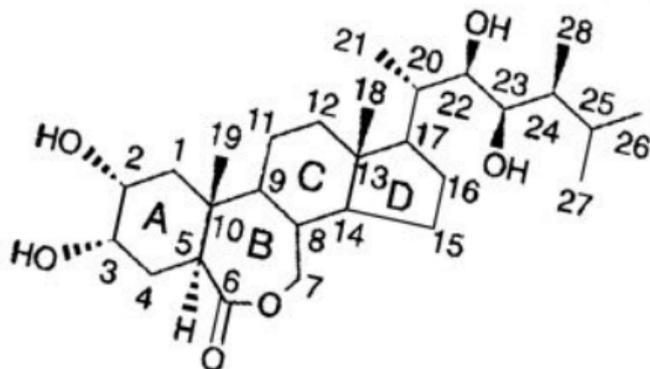
第七节 其它内源生长物质(自学为主)

本节属于课程考察范围

- 一 油菜素甾体类
- 二 多胺
- 三 茉莉酸类
- 四 水杨酸类
- 五 玉米赤霉烯酮
- 六 膨压素
- 七 植物肽激素
- 八 独脚金内酯

一、油菜素甾醇类(Brassinosteroids, BRs)

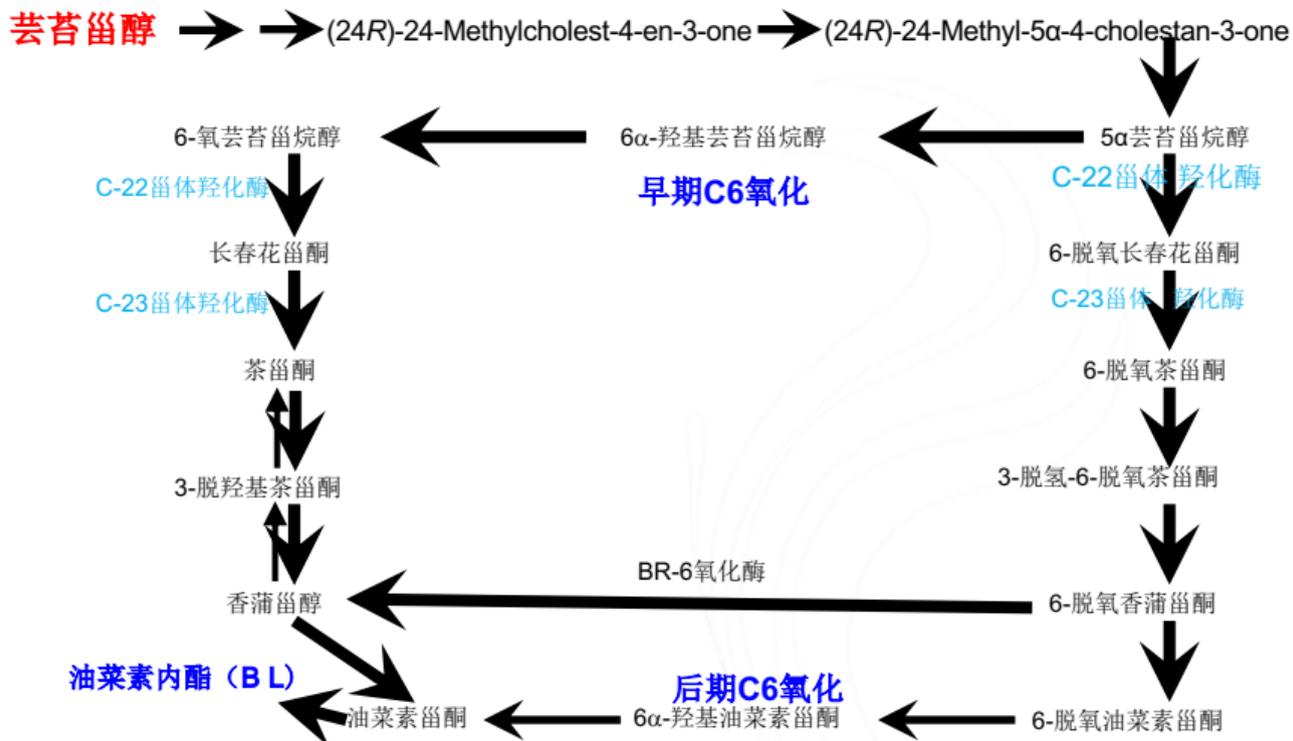
1979年, Grove等通过 $^1\text{H-NMR}$ (核磁共振)、质谱和X-射线分析法确定了BL(BR₁)的化学结构



BL(BR₁)化学结构

2007年为止, 已经有70多种油菜素甾醇类(brassinosteroids , BRs)物质被发现。 (Plant Physiology and Biochemistry (2007) 45:95-107)

油菜素甾醇类生物合成（具体生化反应P214）



二、油菜素甾醇类的分布与运输

分布：

BRs存在于植物的花粉、种子、叶片、根、茎和花冠中；花粉、未成熟种子及根可能是BRs的生物合成位点。

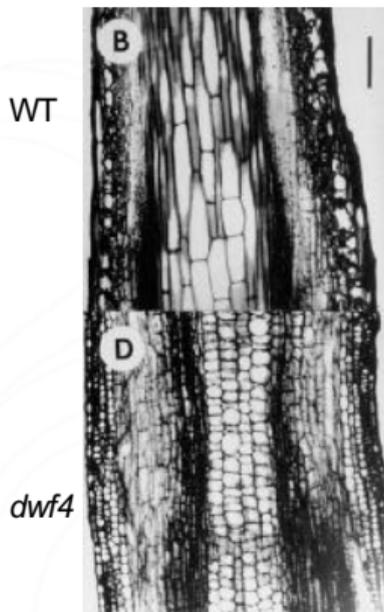
运输：

目前，多数实验表明BRs缺乏长距离运输的模式，但BRs可进行短距离运输（Symons等，2008）。

四、油菜素甾醇类的生理功能

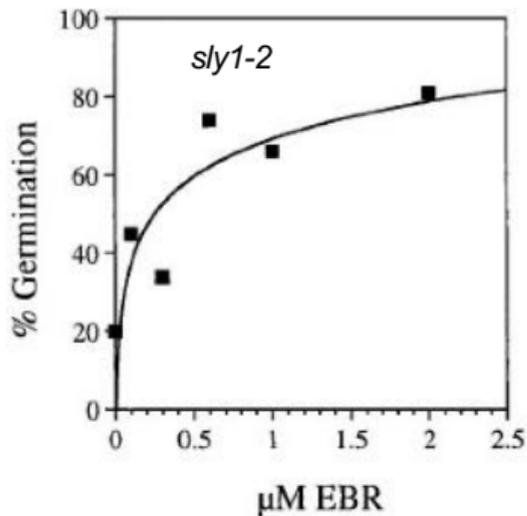
1. 调节营养生长：促进种子萌发、植物生长，促进细胞的伸长与分裂

CKT + IAA(GAs) ?

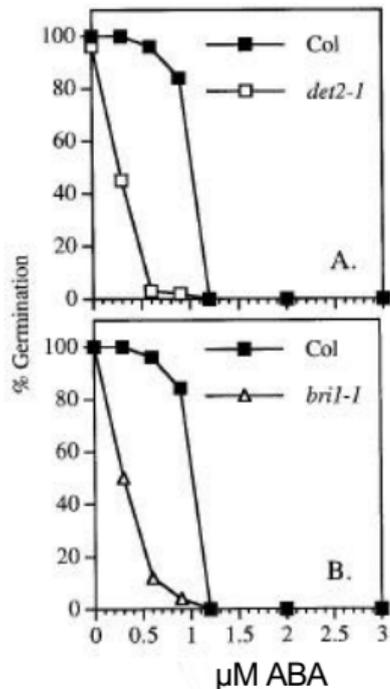


Stems from 5-week-old plants
Bar = 100 μ m

促进种子萌发



Rescue of *sly1-2* germination by EBR.

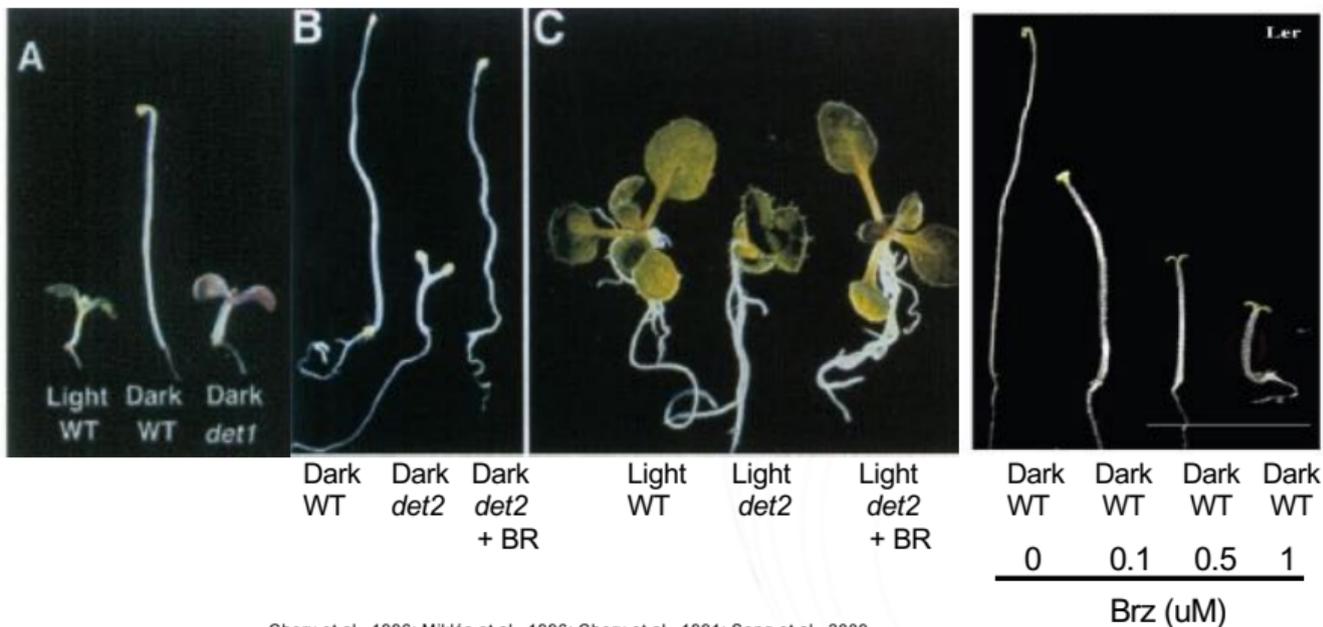


Dose-response of germination to ABA.

- sly1-2*:
GA insensitive mutant
- det2-1*:
BR biosynthetic mutant
- bril-1*:
BR-insensitive mutant

Steber et al., 2001, Plant Physiology

2. 调控光形态建成



Chory et al., 1996; Miklós et al., 1996; Chory et al., 1991; Song et al., 2009

3. 其他生理功能

- 调控维管束的发育
- 参与植物向重力性的调控(促进抛秧立苗)
- 提高植物对干旱、冷害、重金属、盐胁迫和真菌 浸染等逆境的抗性
-

BR在农业生产上的主要应用

- 促进植物生长，提高产量；
- 提高座果率和果重；
- 提高作物的抗逆。

二、多胺 (polyamine)

1 种类

◆ 一般指含有两个氨基以上的多价化合物。

◆ 种类：

◇ 二胺：腐胺 (Put) 和尸胺 (Cad)

◇ 三胺：亚精胺 (Spd)

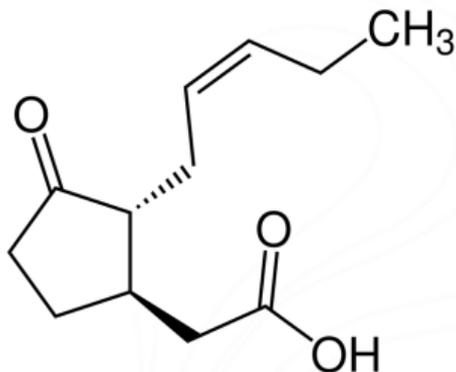
◇ 四胺：精胺 (Spm)、鲛精胺 (Agm)

2. 生理功能

增强核酸稳定性、促进生长、延缓衰老、参与抗逆、调节色素合成

三、茉莉酸类 (Jasmonic acid , JAs)

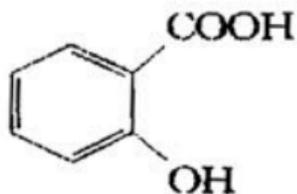
主要有茉莉酸 (JA) 和茉莉酸甲酯 (Me-JA, JA-Me)。



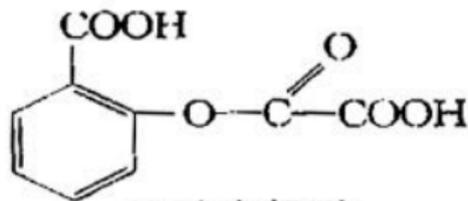
生理作用：

抑制生长、抑制种子和花粉的萌发；延缓根的生长，促进插条生根；诱导果实的成熟和色素的形成，加速叶衰老；参与花、果实、种子形成的调节，促进禾本植物成熟颖花的开放；抑制与光合作用相关的一些核基因和叶绿体基因的表达；诱导气孔关闭；提高抗逆性。。。

四、水杨酸 (Salicylic acid, SA) 即邻羟基苯甲酸。



水杨酸
(邻羟基苯甲酸)



乙酰水杨酸

水杨酸和乙酰水杨酸的分子结构

生理功能：

发热植物体内的热源物质；促进某些植物开花和影响性别表达；植物抗病性的信号物质

五、玉米赤霉烯酮

六、膨压素(turgor ins)

调控植物感应运动的一类生长调节物质。可能作为一种信号分子。

七、植物肽激素

八、独角金内酯

第八节 植物激素之间的相互作用(了解)

高浓度IAA促进ETH合成；而ETH则抑制IAA的生物合成；

CTKs抑制IAA的降解；

CTKs和ABA都可促使GA转变为束缚型；

ETH促进ABA的合成，ABA抑制ETH合成；

IAA能促进GA₁的合成抑制GA₁的钝化；

