

植物生长调节剂在根及根茎类中药中调控机制的研究进展

胡云飞^{1,2,3}, 张腾腾¹, 汤瑜晨¹, 陈诺¹, 孟祥松¹, 安凤霞^{1*}

(1. 亳州学院中药学院, 安徽 亳州 236800; 2. 天津中医药大学中药制药工程学院, 天津 300193; 3. 省部共建组分中药国家重点实验室, 天津 301617)

摘要: 植物生长调节剂是人工合成的有机化合物, 与天然植物激素相似, 已被广泛应用于中药材(尤其是根及根茎类)生产的各个环节, 对农业增产、商品性提高有着重要作用。近年来, 中药种植面积不断扩大, 而农业技术推广相对滞后, 致使部分地区滥用植物生长调节剂, 故理性对待、合理使用中药材植物生长调节剂至关重要, 而其关键是理清植物生长调节剂调控机制。本文拟对植物生长调节剂在根及根茎类中药中的调控机制(活化基因表达、调节植物生长发育抑制抽苔开花、抑制赤霉素的生物合成等)进行综述, 以期植物生长调节剂的合理应用提供理论依据。

关键词: 根及根茎类中药; 植物生长调节剂; 调控机制

中图分类号: R282

文献标志码: A

文章编号: 1001-1528(2023)05-1598-05

doi: 10.3969/j.issn.1001-1528.2023.05.034

植物生长调节剂是指具有植物激素类似效应的人工合成有机物, 可用于增强作物抗逆性和改善作物品质^[1-2]。在植物栽培中, 较低浓度的植物生长调节剂就可以发挥促进、延缓、抑制等不同作用, 进而达到生根、发芽、增产、提高抗逆性等目的。同时, 植物生长调节剂也能有效的解决栽培技术上的疑难问题, 尤其在如何打破种子休眠、促进植物生长, 克服作物生产环境限制、改善收获与贮藏条件方面发挥积极作用。目前, 植物生长调节剂已广泛应用于根及根茎类中药材种植中, 并取得了突出的成果^[3-4]。

如今, 植物生长调节剂的调控机制相对清晰, 但中药栽培技术推广滞后, 农业种植过程中盲目、过量使用植物生长调节剂的现象层出不穷, 也未做过系统评估试验, 这给食品、药品安全带来了极大的安全隐患, 同时给中药质

量控制提出了新的挑战。因而, 深入探究过量使用植物生长调节剂对中药材品质的影响至关重要。本文系统梳理植物生长调节剂在根及根茎类中药中的作用机制, 坚持“科学认识-理性对待-合理利用”的理念, 以期植物生长调节剂产业的科学发展提供理论依据。

1 概况

植物的生长发育既有赖于大量的物质供应, 也依赖于生长调节剂的调控。自20世纪30年代Frits Went发现生长素以来^[5], 已从植物体内发现并确定的激素有生长素类、赤霉素类、细胞分裂素类、脱落酸、乙烯等, 见图1。随着研究人员对植物生长调节剂的不断认识, 植物生长调节剂的研究也逐渐从内源性提取转变为外源性合成使用, 内源性与外源性植物生长调节剂的化学结构可能有差异, 但生物学效应是相似的^[6]。



图1 植物生长调节剂的结构式

收稿日期: 2021-04-13

基金项目: 安徽高校自然科学基金项目(KJ2020A0770); 2020年安徽省大学生创新创业项目(201912926042, 20201292638); 安徽省高等学校省级质量工程项目(2019jxtd131); 安徽省高校重点实验室项目(KLAHE118032); 安徽省高校学科(专业)拔尖人才学术资助项目(gxbjZD2020095)

作者简介: 胡云飞(1989—), 男, 博士, 主管中药师, 从事中药质量评价与控制研究。Tel: 18119963885, E-mail: cloudfly07@126.com

*通信作者: 安凤霞(1979—), 女, 博士, 研究员, 从事中药材次生代谢和生物信息学研究。Tel: 18133394484, E-mail: an_fengxia@163.com

网络出版日期: 2022-04-26

网络出版地址: <https://kns.cnki.net/kcms/detail/31.1368.R.20220426.1143.002.html>

1.1 发展历程 1934年植物激素被发现后,凯恩首次合成该化合物^[7]。随后脱落酸^[8]、赤霉素^[9]、细胞分裂素^[10]、乙烯^[11]等植物激素相继被发现,这为植物生长调节剂的发展奠定了坚实的基础。1958年,我国开始引入植物生长调

节剂^[12],赤霉素^[13]、矮壮素^[14]、乙烯利^[15]等陆续在作物栽培中得到广泛应用。植物生长调节剂成为中药材种植与栽培中的依赖元素,植物生长调节剂的大体发展历程见图2。

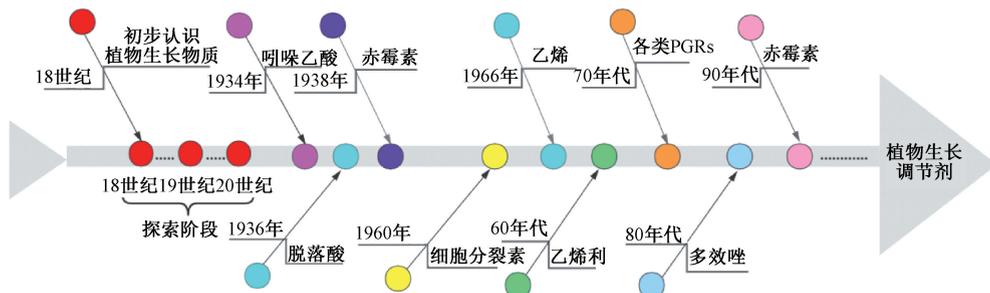


图2 植物生长调节剂的发展历程

1.2 分类 详见图3。

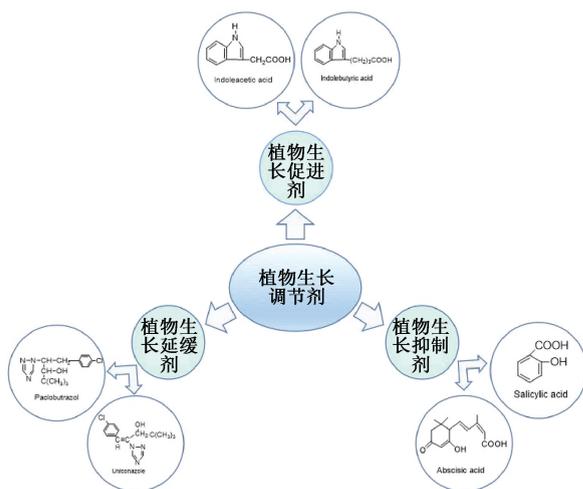


图3 植物生长调节剂的分类

1.2.1 植物生长促进剂 植物生长促进剂可以促进植物营养器官和生殖器官的生长,主要有赤霉素类、生长素类。如吲哚乙酸、吲哚丁酸、6-苄氨基嘌呤、激动素。

1.2.2 植物生长延缓剂 植物生长延缓剂可以延缓生长,抑制植物顶端分生组织生长,形成矮化健壮植株^[16]。如多效唑、矮壮素、烯效唑、缩节胺。

1.2.3 植物生长抑制剂 植物生长抑制剂可以抑制植物顶端分生组织生长,抑制开花抽薹,主要包括脱落酸、水杨酸、三碘苯甲酸。

2 作用机制

2.1 活化基因表达 植物生长调节剂需要经过植物细胞的层层屏障(如角质层蜡、角质化层、蜡果胶层及表皮细胞纤维素壁后抵达原生质体),只有穿过细胞膜才能参与各种生理生化反应。研究表明,植物生长调节剂可以通过活化基因表达来打破植物休眠状态^[17],并通过诱导特定酶的合成、改变过氧化物酶的活性、激活Ca²⁺-钙调蛋白活性和K⁺通道、诱导相关基因的表达及运输与分配等机制进而影响植物的生长发育过程。K⁺通道具有双向调节作用^[18],脱落酸既能够促进细胞间Ca²⁺外流,也可抑制K⁺内流。活化基

因表达目的在于通过使用外源激素达到调节内源激素的效果,从而解除种子休眠状态,一般采用不同配比的赤霉素、6-苄氨基腺嘌呤混合使用,在人参^[19]、多花黄精^[20]、淫羊藿^[21]、鱼腥草^[22]种子中应用较多,能使出苗期平均提前1周。植物生长调节剂在植物体内的基因表达过程见图4。

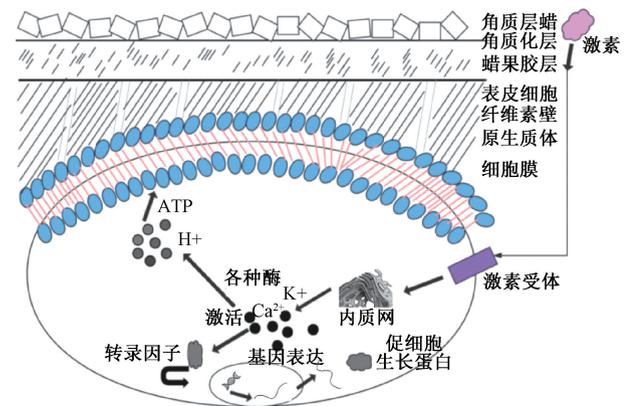


图4 植物生长调节剂的信号传导过程

2.2 调节植物生长发育相关性 植物生长相关性包括主茎与侧枝的相关性、地上部分与地下部分的相关性、营养生长和生殖生长的相关性、极性与再生的相关性。前3种在植物生长调节剂的应用中出现较多,主要通过植物体内的营养物质和信息传递实现的。

2.2.1 控制主茎生长、促进侧枝生长 植物的顶芽抑制侧芽生长的现象称为顶端优势,中药材生产过程中常通过消除顶端优势,改变植物体内生长激素的水平,使植物形态发生变化,以促进分枝的生长。植物生长抑制剂在此方面应用较多,主要通过作用于植物顶端,使核酸与蛋白质的合成受阻^[23],从而增加侧枝的数目。实验表明,针对无限生长习性的作物,可用打破顶端优势的方式提高药材种子的灌浆速率和种子质量^[24]。甘草^[25]花序属于典型的无限总状花序类型,其上部花序常因营养不良、发育不完全而枯萎,对甘草进行打顶处理,摘除顶端优势,促使有效成分向籽粒转移,能够保证药效的充分发挥。处于初花期的肉苁蓉^[26]种子也存在打顶的需求,能增加种子千粒重,提

高萌发率。

2.2.2 调节地上部分与地下部分 植物的地上部分和地下部分通过维管束进行联络。“根深蒂固”指的就是植物地上部分与地下部分的相互关联。地下部分的生长主要取决于植物的光合作用水平和营养物质的分配情况。合理控制地上部分和地下部分的生长，能有效提高根及根茎类中药的药用价值。在中药材生产中，植物生长延缓剂能够控制植物地上枝叶的生长，促进地下根及根茎的生长。党参施用不同化控肥后，根的产量提高^[27]。在金钗石斛的叶面喷洒赤霉素、吡唑乙酸和芸苔素内酯等复合农药后，叶绿素含

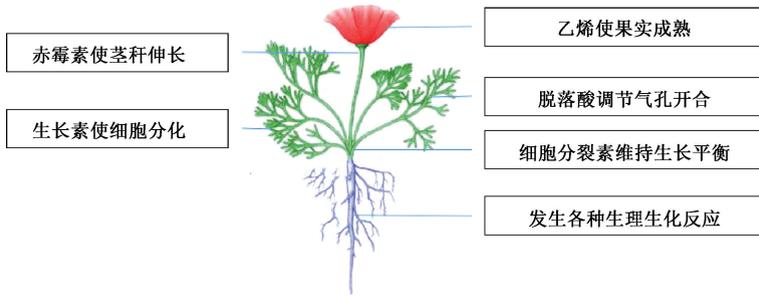


图5 植物生长发育与植物生长调节剂的相关性

2.3 抑制植物抽薹开花 抽薹开花，即植物节间伸长，是指进入营养生长的丛生型植物的茎，受到光照、温度等环境变化的刺激后，随着花芽的分化，茎开始迅速伸长，植株变高。大规模抽薹会造成植物肉质根木质化^[33]，无法入药。植物生长调节剂的施用可以抑制花芽分化和植物抽薹开花，使植株变矮变粗，增加药材有效成分的产量。抽薹开花导致当归严重减产是多年来困扰优质当归药材生产的核心问题^[34-36]，施用矮壮素或青鲜素后可以降低当归抽苔率，确保药材品质。植物的春化作用指低温诱导或促进植物成花的效应，生理过程十分复杂，也会导致植物抽薹开花^[37-38]。川白芷常因为发生春化作用而抽薹开花，导致根的次生韧皮部木质化，药用活性成分含量急剧下降，影响药材质量和品质。选用多效唑、缩节胺或赤霉素处理川白芷种子，能有效防止抽薹现象的发生，保证川白芷的品质^[2]。

2.4 抑制赤霉素生物合成 选用合适的植物生长调节剂，能有效抑制根及根茎类中药原植物内源性赤霉素的合成，降低株高、延缓种子萌发，增加中药材产量，比如矮壮素可抑制植物体内赤霉素的合成、贝壳杉烯的环化反应^[39]。菘蓝种子在环化过程中，不仅涉及内-贝壳杉烯合成酶A、B，还涉及低浓度矮壮素诱导的其他酶参与该反应。多效唑、烯效唑、缩节胺等植物生长调节剂也可抑制赤霉素的合成，但是其反应过程有所不同。内根-贝壳杉烯氧化酶和P₄₅₀单加氧酶可以阻止贝壳杉烯到贝壳杉烯酸的三步氧化反应^[40]，并经羟基化后抑制赤霉素的生成，降低植株顶芽的长势，贝壳杉烯的反应过程见图6。

2.5 诱导植物愈伤组织形成与分化 植物愈伤组织具有高度分化能力，中药材种子用植物生长调节剂处理后，能够调节体内激素比例，进而调控愈伤组织的生长与分化。张

量随之增加，有效部位的产量明显提高^[28]。丹参种子施用多效唑处理后，地上部分的生长受到控制，而地下根茎却明显增粗^[29]。在黄芪叶面喷施适宜浓度的低聚壳聚糖，可明显促进黄芪根系的生长^[30]。

2.2.3 控制营养生长、促进生殖生长 合理施用植物生长调节剂，能够增强根及根茎类中药的光合速率，起到控制营养生长，促进生殖生长和籽粒灌浆等目的，见图5。人参施用三十烷醇后籽粒增重^[31]，穿心莲施加赤霉素、矮壮素亦有类似效果^[32]。赤霉素能够防止分蘖现象的发生，用赤霉素处理后的植物分枝减少，灌浆效果良好，籽粒饱满。

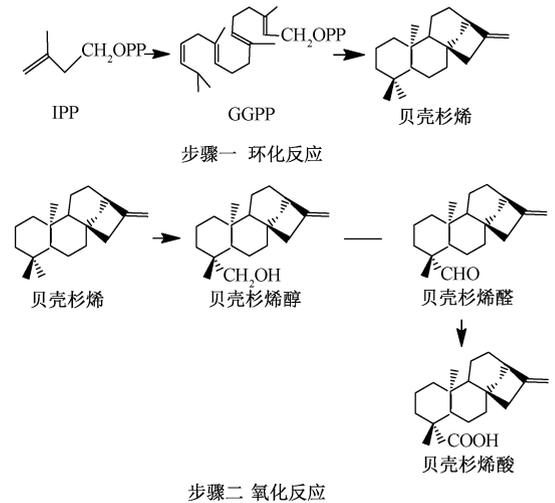


图6 贝壳杉烯的反应过程

玲等^[41]发现，使用不同组合的植物生长调节剂可以诱导黄山的愈伤组织再分化形成芽或者根。蔡月琴等^[42]通过优化植物生长调节剂组合可显著促进紫山药根茎生长。研究发现，山药愈伤组织的诱导需要施用不同类型的植物生长调节剂的组合才能发挥作用。

2.6 调节库强度 库强度是指植物输入同化物中组织和器官的能力，能决定库摄取各种同化物的竞争能力^[43]。在有限的同化物供应条件下，同化物在库间的分配主要由库强度决定。库强度为库容量和库活力的乘积，库的大小为库对同化物的物理约束能力，库活力常用相对生长速度来度量。植物生长调节剂可以通过调节库强度，影响同化物的协调分配，进而提高活性成分的积累。生长素和赤霉素通过提高组织蔗糖酶的活性使同化物分配入库数量增多^[44]，脱落酸通过促进同化物从韧皮部卸出、库细胞对同化物的

吸收以及同化物在库细胞的代谢转化来增加库强度^[45]。

3 结语

植物生长调节剂的研究与应用,对近代植物生理学、药用植物栽培学的发展发挥了重要作用,在中药材作物栽培、良种选育方面也产生了较大影响。目前,由于研究不够深入,农业推广难以普及,市场监管相对滞后,植物生长调节剂的无序滥用引起了一系列问题。如何“科学看待-理性认识-合理使用”成为中药材种植、栽培中研究焦点,建议从以下几个方面进行深入研究。

①植物生长调节剂作用机制理论仍需深入研究。目前,对于植物生长调节剂的生物学功能认识还不够全面,摸清作用机制是从根本上了解其合成部位、传导途径、调控步骤的重点研究方向,只有形成一套完整的理论体系,才能在农业生产中起到定性、定位的导向作用,让植物生长调节剂的使用做到心知肚明、切实可行。

②植物生长调节剂在中药中使用技术有待深入研究。中药材从过去的野生种植到如今的人工抚育,尤其各种化学药品的施用对中药材活性成分是否产生影响等问题仍需探讨。各单位应该按照农业部要求开展一系列的注册申报以方便后期的规范使用,而使用技术的规范化,是中药材种植走向标准化的前提。

③毒性试验必不可少。植物生长调节剂亦属于农药,本身或多或少具有毒性,盲目或过量使用势必会导致人畜的急、慢性中毒反应,甚至会影响生物的正常繁衍。对植物生长调节剂进行毒性试验已是当务之急(具体包括其残留程度、降解途径等),也是为确保其使用安全、可靠提供依据。

④农业推广不容忽视。基于明确植物生长调节剂的使用方法技术、规范使用细则以及操作注意事项,制定完备的标准操作规程,是未来绿色农业、绿色中药的必经途径,尤其在作物或中药上从未登记批准的植物生长调节剂,均不建议使用。

⑤有为监管是促进产业健康发展的关键。相关监管部门应加大监管力度,制定完善的使用规范和标准体系,涉及用法用量、与其他种类配伍使用、安全剂量范围、残留量限度等。中药质量安全风险评估目前刚刚起步,照搬食品、农业等行业的限量标准并不符合中药的特点。中药中植物生长调节剂的残留量检测标准基本仍为空白,仅在国家药品抽检探索性研究(第三期)中“白术植物生长调节剂检验方法”有所提及。制定合理的标准体系,指导植物生长调节剂的合理使用,以期在安全用量范围内获得最大效益。

综上所述,植物生长调节剂在农业生产中起到不可逾越的作用,不断探索植物生长调节剂在根及根茎类中药中调控机制,科学、合理、质量可控的使用植物生长调节剂,加快引导中药种植、栽培走向规范化、标准化、现代化。

参考文献:

- [1] 张丽霞, 牟燕, 杨美华, 等. 植物生长调节剂在中药材中的应用及安全性评价研究进展[J]. 中国中药杂志, 2020, 45(8): 1824-1832.
- [2] 樊建, 沈莹, 邓代千, 等. 植物生长调节剂在中药材生产中的应用进展[J]. 中国实验方剂学杂志, 2022, 28(3): 234-240.
- [3] Komal J, Sujata B, Sunil P. Plant growth regulator mediated consequences of secondary metabolites in medicinal plants[J]. *J Appl Res Med Aroma*, 2018, 9: 26-38.
- [4] 朱睿, 齐勇, 杨晓娜, 等. 几种植物生长调节剂对铁皮石斛生长发育的影响[J]. 时珍国医国药, 2017, 28(11): 2737-2740.
- [5] Esser K, Kadereit J W, Lüttge U, et al. Progress in botany [M]. Berlin: Springer, 1999: 315-340.
- [6] Teshome W, Tana T, Dechassa N, et al. Effect of seed priming on germination and seedling growth of grain sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench) varieties[J]. *East Afr J Sci*, 2018, 12(1): 51-60.
- [7] 唐玉梅. 水杨酸调节拟南芥生长素极性分布的机理研究[D]. 南京: 南京大学, 2017.
- [8] Zhang C P, He P, Li Y C, et al. Exogenous diethyl aminoethyl hexanoate, a plant growth regulator, highly improved the salinity tolerance of important medicinal plant *Cassia obtusifolia* L. [J]. *J Plant Growth Regul*, 2015, 35(5): 330-344.
- [9] Lv L, Huo X M, Wen L H, et al. Isolation and role of *PmRGL2* in GA-mediated floral bud dormancy release in Japanese apricot (*Prunus mume* Siebold et Zucc.) [J]. *Front Plant Sci*, 2018, 9: 27.
- [10] 许智宏, 张宪省, 苏英华, 等. 植物细胞全能性和再生[J]. 中国科学: 生命科学, 2019, 49(10): 1282-1300.
- [11] Vaseva I I, Qudeimat E, Potuschak T, et al. The plant hormone ethylene restricts *Arabidopsis* growth via the epidermis [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2018, 115(17): E4130-E4139.
- [12] 宋雯, 王强. 食品中植物生长调节剂残留限量标准比较与分析[J]. 农药学学报, 2021, 23(2): 226-236.
- [13] Wang Y, Wang Y T, Yang R F, et al. Effects of gibberellin priming on seedling emergence and transcripts involved in mesocotyl elongation in rice under deep direct-seeding conditions [J]. *J Zhejiang Univ Sci B*, 2021, 22(12): 1002-1021.
- [14] Xiao L H, Yobi A, Koster K L, et al. Desiccation tolerance in *Physcomitrella patens*; rate of dehydration and the involvement of endogenous abscisic acid (ABA) [J]. *Plant Cell Environ*, 2018, 41(1): 275-284.
- [15] Dhakal S, Karki M, Subedi P, et al. Effect of ethephon doses on vegetative characters, sex expression and yield of cucumber (*Cucumis sativus* cv. Bhaktapur Local) in Resunga Municipality, Gulmi, Nepal[J]. *Int J Appl Sci Biotech*, 2019, 7(3): 370-377.

- [16] 杨秀荣, 刘亦学, 刘水芳, 等. 植物生长调节剂及其研究与应用[J]. 天津农业科学, 2007, 13(1): 23-25.
- [17] 李爱花, 蒋舜媛, 郭娜, 等. 中药植物羌活种子休眠解除的代谢组分析[J]. 中国农业科技导报, 2021, 23(5): 44-51.
- [18] 齐德强, 冯乃杰, 郑殿峰, 等. 不同复配壮秧剂对水稻机插秧根系形态及抗性生理的影响[J]. 南方农业学报, 2019, 50(5): 974-981.
- [19] 穆新元, 黄瑞贤, 季旭林, 等. 吉林长白山人参种子催芽方法[J]. 人参研究, 2017, 29(5): 38-39.
- [20] 祝明珠, 俞年军, 史素影, 等. 多花黄精种子结构与休眠及萌发的关系研究[J]. 种子, 2020, 39(3): 7-12; 19.
- [21] 韩伟, 吴正景, 陈苏丹, 等. 不同处理对淫羊藿种子打破休眠的影响[J]. 陕西农业科学, 2020, 66(2): 50-52.
- [22] 黄燕俊, 马宏亮, 王吉文, 等. 不同处理方法及贮藏条件对鱼腥草种子萌发的影响研究[J]. 中药材, 2021, 44(2): 290-293.
- [23] 王宝增, 安康. 植物顶端优势调控研究概述[J]. 生物学教学, 2020, 45(3): 2-4.
- [24] 田景, 金华, 申国安, 等. 6-BA及尿素对拟巫山淫羊藿根芽形成的影响[J]. 中国现代中药, 2019, 21(1): 71-75; 81.
- [25] 刘森. 栽培关键技术对甘草种子产量构成因素及生理特性影响的研究[D]. 长春: 吉林农业大学, 2015.
- [26] 苗远晴, 郭晔红, 李梅英, 等. 打顶和杀青方式对肉苁蓉有效成分保留量的影响[J]. 中药材, 2017, 40(4): 823-827.
- [27] 焦旭升, 陈垣, 郭凤霞, 等. 3种叶面肥对党参生长发育及产量和品质的影响[J]. 西北农业学报, 2021, 30(10): 1534-1546.
- [28] 刘迎, 陈青, 梁晓, 等. 6种叶面肥对海南林下栽培金钗石斛生长和品质的影响[J]. 热带作物学报, 2021, 42(10): 2898-2903.
- [29] 张义, 刘云利, 刘子森, 等. 植物生长调节剂的研究及应用进展[J]. 水生生物学报, 2021, 45(3): 700-708.
- [30] 任晓敏, 杨锋, 黄承都, 等. 壳聚糖的降解及其应用研究[J]. 大众科技, 2018, 20(5): 30-33.
- [31] 谷小红, 郭宝林, 田景, 等. 植物生长调节剂在药用植物生长发育和栽培中的应用[J]. 中国现代中药, 2017, 19(2): 295-305; 310.
- [32] 陈东亮, 简少芬, 韦坤华, 等. 不同植物生长调节剂对穿心莲形态性状及干物质积累的影响[J]. 北方园艺, 2021, 45(12): 111-116.
- [33] 王国祥, 蔡子平, 米永伟, 等. 道地中药材当归栽培及抽薹防治研究现状[J]. 甘肃农业科技, 2020, 51(4): 71-76.
- [34] 栗孟飞, 康天兰, 晋玲, 等. 当归抽薹开花及其调控途径研究进展[J]. 中草药, 2020, 51(22): 5894-5899.
- [35] 栗孟飞, 刘学周, 魏建和, 等. 基于生物量、活性物质积累和抗氧化能力的当归高海拔种植区域选择[J]. 中草药, 2020, 51(2): 474-481.
- [36] 龚成文, 谢志军, 米永伟, 等. 当归栽培研究进展[J]. 中国中医药科技, 2018, 25(5): 772-775.
- [37] 杨慧菊, 胡靖锋, 和江明. 甘蓝春化作用研究进展[J]. 湖南农业科学, 2019, 48(11): 116-119.
- [38] 陈满霞, 蒋玉蓉, 於金生. 小麦春化作用研究进展[J]. 江苏农业科学, 2019, 47(24): 6-12.
- [39] 马雅杰, 高悦欣, 李依萍, 等. 玉米株高和穗位高的遗传基础与分子机制[J]. 中国生物工程杂志, 2021, 41(12): 61-73.
- [40] 梁璧, 张佳琦, 任飞, 等. 山核桃贝壳杉烯氧化酶基因CeKO的克隆和表达分析[J]. 林业科学, 2020, 56(10): 70-82.
- [41] 张玲, 杨国涛, 李海青. 黄山药愈伤组织的诱导与分化[J]. 安徽农业科学, 2007, 35(22): 6822-6823; 6826.
- [42] 蔡月琴, 王艳平, 陆鑫眉, 等. 紫山药愈伤组织的诱导及其分化[J]. 福建农业学报, 2017, 32(12): 1320-1326.
- [43] 汪成忠, 于晶, 尹原森, 等. 遮阴对凤丹生物量分配和化学计量特征的影响[J]. 东北林业大学学报, 2020, 48(9): 71-75; 87.
- [44] 张懿, 张大兵, 刘曼. 植物体内糖分子的长距离运输及其分子机制[J]. 植物学报, 2015, 50(1): 107-121.
- [45] 房慧勇, 朱虹, 尧建勋, 等. 药用植物组织培养与脱落酸[J]. 中国中药杂志, 2013, 38(1): 14-18.