

# 棉花译丛

第七輯

棉花的蕾鈴脫落

复旦大学植物生理教研組  
中国科学院植物生理研究所 編  
上海师范学院植物生理教研組

上海市科学技术編譯館

棉花译丛

第七辑

棉花的蕾铃脱落

复旦大学植物生理教研组  
中国科学院植物生理研究所 编  
上海师范学院植物生理教研组

\*

上海市科学技术翻译馆出版

(上海南昌路59号)

新华书店上海发行所发行 各地新华书店经售

商务印书馆上海厂印刷

\*

开本 787×1092 1/16 印张 6 14/16 字数 207,000

1964年12月第1版 1964年12月第1次印刷

印数 1—4,000

编 号：63·226

定 价：0.90 元

0.27

## 前 言

棉花蕾鈴的脫落是生产上一个重大問題,本輯选譯了有关这方面的論文报告 16 篇,其中以控制蕾鈴脫落的因子和蕾鈴脫落的学說和假說方面的論文較多。

棉花蕾鈴的脫落是一个普遍的现象,影响脫落的因素很多,除了病虫为害,机械的直接损伤外,环境因素如水、肥、光、温等都会影响到蕾鈴的脫落。然而不应该认为这些因素是造成蕾鈴脫落的直接的基本原因,而是通过这些因素的影响改变了棉株一系列的生理过程,造成某些生理过程的不平衡,因而形成蕾鈴的脫落。本輯除译了 Addicott 和 Бородулина 等有关蕾鈴脫落的綜合性評論和論文以外,首先介绍了有关控制蕾鈴脫落的因子的著作,其中以 Jacobs 最近发表的“植物器官的寿命:控制脫落的内部因素”和 Biggs 等发表的“影响脫落的因子”二文討論較为詳尽。

棉花蕾鈴脫落的机制,在各国至今还是一个悬而未决的問題。各国农业科学家通过多年試驗提出了一些見解,如 Mason 等提出了所謂营养学說来解釋蕾鈴的脫落现象。他們认为任何一段生长季节里,脫落的比例是由于棉株体内合成养料的速度和蕾鈴发育利用养料的速度两个相对因子作用的结果,抑制了前者的速度,势必促进脫落。Kawkins 观察到細胞液濃度与落鈴之間的相反关系,他指出叶片汁液的渗透压愈高,脫落愈低。Gawadi 和 Avery 提出另一个調节脫落的假說,认为蕾鈴的脫落是受器官中激素和乙烯的平衡所調节的,即生长素防止脫落,乙烯促进脫落。Addicott 和 Lynch 根据多年的試驗結果,提出所謂“生长素陡度”学說来解釋蕾鈴的脫落。这个学說认为調节蕾鈴脫落,决定于通过离区的生长素含量的大小。当陡度大时,即在离区远基的含量高,而在近基的低,脫落就不发生;如果这个陡度很小或不存在时,脫落就会发生;而当这个陡度处在相反的情况,即在远基的含量低于近基的含量时,就会加速蕾鈴的脫落。Eaton 等最近提出所謂生长素和抗生长素的平衡学說来解釋棉花蕾鈴的脫落现象,认为棉花的蕾鈴脫落受叶内产生的生长素与鈴内抑制剂的平衡程度所左右。本輯译丛重点选譯了有关这一方面的文献。

此外,还选譯了最近发表有关脫落素的論文两篇,对研究控制蕾鈴的脫落提供了新的綫索。

中国科学院植物生理研究所

郑 泽 荣

1964 年 5 月

# 目 录

## I. 綜論

1. 脫落的生理.....1
2. 棉花子房的脫落 .....14
3. 論美棉果实器官的脫落問題 .....34
4. 棉花的蕾鈴脫落和产量 .....38
5. 加达格地区 Laxmi 棉結实器官脫落的研究.....42

## II. 控制器官脫落的因子

6. 植物器官的寿命:控制脫落的內部因子.....44
7. 影响脫落的因子 .....59
8. 灌溉次数与棉株落鈴和生长的关系 .....64
9. 关于棉花子房脫落与人工降雨灌溉的关系問題 .....68
10. 日照時間对棉花蕾鈴脫落的影响 .....71

## III. 器官脫落的学說和假說

11. 碳水化合物及氮含量的季节动态与环剥、噴射蔗糖及尿素的效应同棉鈴脫落的营养  
解釋的关系 .....75
12. 叶片脫落中激素-乙烯平衡假說的証明.....85
13. 不同品种棉鈴的脫落与組織压出液渗透压的关系 .....98
14. 調节脫落的生长素陡度理論 .....97

## IV. 脫落素

15. 促进脫落的脫落素的分离 .....98
16. 脫落与脫落素.....100

# I. 綜 論

## 脫 落 的 生 理

(Physiology of Abscission)

Addicott, F. M. 和 Lynch, R. S.

«Ann. Rev. Plant physiol.» 1955, 6:211~233 (英文)

### 前 言

长期以来,植物学家对脱落——植物器官或其它部分的脱离发生兴趣<sup>[88, 139]</sup>。早期的报道主要是記述性的。曾发表过大量的形态学研究論文<sup>[68, 99, 108]</sup>,其中有一些包括对脱落的調节的推理<sup>[38, 45, 106]</sup>。1939年,田间防止脱落的工作开始,激发了对脱落过程的研究<sup>[42]</sup>。近年来发表的生理学論文日益增加。

在这个課題上,这篇综述所包括的文献以脱落生理为主,关于形态学以及农业实践上对脱落的調节,则仅述其梗概。

本文采用最近提出的化学植物調节剂的命名<sup>[96]</sup>,并用一个簡便的術語“离带切块(explant)”来表示切割下来的叶片离区組織<sup>[4]</sup>。

### 形 态 学

脱落的通常实例是叶片、花器部分、果实和种子的脱离。此外还有莖皮和果壳的脱离以及花药和果实的开裂,形态学的研究确定了脱落所涉及的部分和組織,并集中注意到脱落临界期——細胞壁溶解方面,从而大大地推进了对脱落的了解。

大多数器官的脱落都涉及一个位于器官基部的离区。相对而言,离区通常是紧縮的。离区的細胞壁較薄,完全沒有或几乎沒有木质素和木栓质<sup>[107]</sup>。它被认为是成熟停止的部位;它的主要活动与其对应器官的衰老或损伤同时开始。器官的衰老或损伤何以能刺激其基部的一层薄圆盘形的細胞(离区)的活动,是生理学上尚未解决的問題之一。

在器官分离之前,通常发生一系列的細胞分裂。沒有細胞分裂的分离发生在某些种植物的叶片脱落中,在另一些种植物的乙烯誘发的叶片脱落中<sup>[44]</sup>,

在花药开裂<sup>[86]</sup>以及在某些类型的果实开裂中<sup>[108]</sup>。这就表明細胞分裂并非分离前的必然預兆;其功能看来是脱落痕保护层的发育<sup>[44, 78]</sup>。

分离可能是一层或几层細胞或細胞部分溶解的結果。曾观察到三种类型的溶解<sup>[1, 99]</sup>。在第一种类型中,介于两层細胞之間的胞間层溶解,初生細胞壁保持完整。在第二种类型中,介于两层細胞之間的胞間层和初生細胞壁都溶解,至多留下截盖原生质的纖維素薄壁<sup>[31]</sup>。在第三种类型中,一层或几层細胞全部溶解。对第三种类型是否存在还有爭論<sup>[74]</sup>。在这些类型中,溶解作用可认为是脱落生理中的关键性反应。在其他情况下不发生溶解作用;脱落似乎是在物理压力下发生的,如大多数的单子叶植物和草本双子叶植物的脱叶<sup>[31, 99]</sup>。在某些情况下,組織張力决定着脱落的形式<sup>[18, 72]</sup>。蒴果和豆荚的开裂是由于果壁干化所产生的張力所致。引起盖果果帽脱落的力量是种子生长所提供的<sup>[103]</sup>。

### 生 理 学

**概述** 健康的器官永久附着在母体上。典型的是脱落前的衰老或损伤,果实成熟、叶片在脱落前黄化以及胚珠壁的細胞在开裂前或开裂时死亡<sup>[102]</sup>。叶子受到损伤就会脱落。柑橘的截形叶片,以与截除面积成正比的速率脱落<sup>[72]</sup>;但是菜豆必須有75%以上的叶片被截除后,附着的部分才加速脱落<sup>[112]</sup>。某些微生物的感染,某些昆虫的噬食以及多种药物的损伤,均加速脱落。在某些种植物,物理损伤后几分钟內即发生花冠脱落<sup>[63]</sup>。当条件阻碍发育时,未成熟的器官諸如营养芽、花芽和幼果,都可能脱落。在叶片中可能发生許多脱落前的变化:花青甙出現;叶綠素消失;氮、磷、鉀、鉄和鎂被釋出;碳水化合物类型改变或消失,或两者同时发

生；水分降低；以及生长素减少<sup>[66, 65, 110]</sup>。这些观察表明，调节脱落的因子，主要存在于有关器官的内部。

但是外部因子也影响器官脱落。落叶果树内贮存的碳水化合物量，很大程度上决定着幼果脱落的数量（6月落果）<sup>[20]</sup>。某些长绿树（例如鳄梨、樟树、柑橘）在春季出现花或新叶以后，接着叶片脱落激增<sup>[21, 141]</sup>。环境因子诸如温度、水分、矿质营养和光周期，可能通过对有关器官或有机体的影响而间接地影响脱落。

在植物的许多种中，授粉、受精及胚的发育影响着花器部分的脱落。例如克拉花属（*Clarkia*）在授粉后约40小时发生受精作用，此后花瓣即行脱落；倘若不发生受精作用，花瓣可保留许多天而不脱落。如果胚不能发育，子房即脱落；胚发育，则子房可保留到成熟<sup>[71]</sup>。园艺学者认为落叶果树的幼果脱落有三次高峰，第一次在继雌蕊败育之后的开花时或开花后不久；第二次在继受精失败后的开花后两星

期左右；第三次是继养料竞争和胚发育失败后的6月落果<sup>[26]</sup>。影响脱落的因子概括如表I。

**生长素** 1933年 Laibach<sup>[68]</sup> 观察到喷施蓝花粉（生长素的一种来源）能阻滞去叶叶柄的脱落。La Rue<sup>[67]</sup> 用纯 IAA（吲哚乙酸）的研究和其后的许多研究<sup>[2, 41, 61, 137]</sup> 都证实此点。把离带切块浸入生长素内<sup>[72]</sup>，或把生长素的液滴（图1）<sup>[2]</sup> 或琼脂块<sup>[6, 76]</sup> 施在离带切块的远基时，生长素阻滞离带切块的脱落。应用 IAA 和有关调节剂可以阻滞许多种植物的叶片、花器部分、幼果和成熟果实的脱落（见脱落的农业调节一节），然而在许多种和品种中，生长素并不能阻滞脱落<sup>[12, 122, 135]</sup>。

表 I 已知影响脱落的因子

需要条件：氧气 呼吸作用 水分		中等温度 健康离区
抑制或阻滞	引发或加速	
器官处于健康状态（叶片、子房等）	器官衰老、病害、损伤或摘除	
胚的发育（抑制子房脱落）	胚的发育（引起花瓣脱落）	
生长素	生长素（在离区近端施用） 抗生长素（三碘苯甲酸、马来酰亚胺等）	
氮与碳水化合物的平衡	氮与碳水化合物极不平衡 矿质营养缺乏（特别是钙、镁、硫和锌）	
水分（供应离带切块）	干旱 湿度高 淹水	
长的或均匀的光周期	极端的温度（特别是霜冻） 缩短光周期	
二氧化碳（供应离带切块）	氧气（高于20%，供应离带切块） 二氧化碳（供应花） 不饱和的碳氢化合物（乙炔、乙烯、丁炔二醇、* 乙撑氯醇等） 脱叶剂（氨基三唑、氯酸盐、铜盐、氨基、黄原酸乙酯、endothal**、氰酸盐）	

\* HO-CH<sub>2</sub>-C≡C-CH<sub>2</sub>OH;

\*\* 3, 6-内氧六氢化酞酸二钠，以下同——编者注

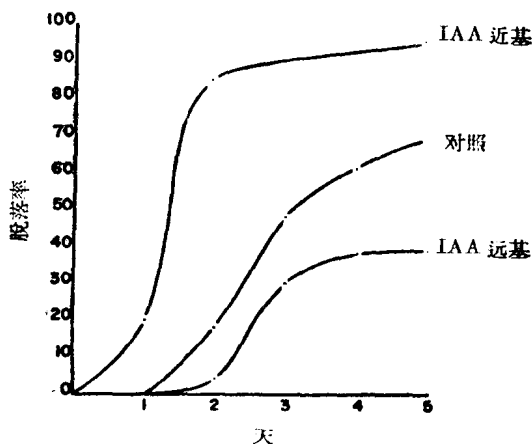


图1 施 IAA 的部位对菜豆离带切块脱落的作用

IAA 施在离区近基时加速脱落，施在离区远基则阻滞脱落<sup>[2]</sup>

关于内生长素与脱落的关系已进行了许多研究。在紧接脱落前，菜豆小叶的游离生长素含量降低（图2）<sup>[110]</sup>。

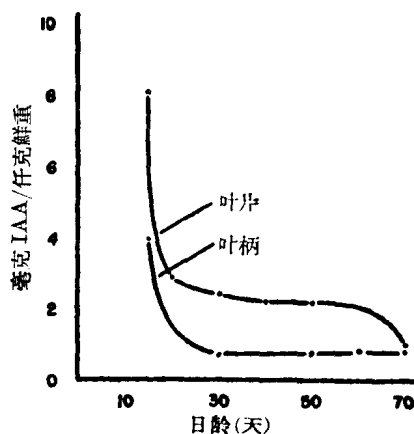


图2 菜豆叶片和叶柄中生长素浓度随日龄而发生的变化  
叶片在70天时发黄并将脱落

在錦紫苏属,叶片老熟并接近脫落时,可扩散的生长素逐漸減少<sup>[137]</sup>。其他的研究同样表明可扩散的生长素随着叶片成熟而減少<sup>[9, 47, 134]</sup>。在苹果发育中,种子大量产生生长素的时期与果实脫落的极少期是相关的<sup>[77]</sup>。菜豆和棉花中,穿越离区的生长素陡度随着接近脫落而下降。Shoji 等<sup>[110]</sup>发现,在充分成熟的菜豆叶片中生长素陡度在离区远基是 3 微克/公斤小叶鮮重;而离区近基是 1 微克/公斤叶柄鮮重(图 2)。在脫落前不久,这个陡度消失。用棉花作类似的研究中,也发现生长素陡度在叶片即将脫落前下降<sup>[22]</sup>。

在某些条件下,生长素可加速脫落。在菜豆(图 1)和棉花<sup>[2, 76]</sup>的离带切块近基部以及在温室內对菜豆植株上摘除小叶的叶枕<sup>[118]</sup>施用 IAA 可加速脫落。在离带切块中,最大的脫落速率等于乙烯、氧以及其它有效的催速剂所产生的脫落速率。这样的結果虽屬意外,但并不令人惊奇,因为已經观察到生长素可加速或阻滯其他过程(例如生长、开花),視濃度和其他因子而定,亦已观察到应用类似生长素的生长調剂,可以加速从植株上切下的花脫落。虽然如此,在許多种和品种上試用类似生长素的生长調剂来調节脫落,均未能获得成功<sup>[122, 135]</sup>。

上述結果有两点值得进一步探討。第一,生长素的作用取决于所施用的位置。生长物质和养料优先运至生长素濃度較高的部位(例如分生組織、幼果)<sup>[36, 131]</sup>。因此,在离区的远基部(果实、叶片或叶柄)增加生长素的供应有助于养料流向該器官,从而間接地阻滯脫落。增加的生长素也能直接地阻滯脫落。相反的,在离区近基施生长素能加速脫落前养料的引退,从而間接加速脫落。第二,对不同种的完整植株施用生长調剂,会发生不同的作用(阻滯、加速或无作用)。从已知的种間差异和生长素生理学的复杂性来看,这种差別是不足为奇的。各种植物对生长素的吸收、运输<sup>[87]</sup>以及使生长素鈍化的能力是大不相同的,它們的內生生长素和抑制剂的量亦存在着很大的差別。由于不能吸收、不能运输,維持生长素陡度的吸收和运输的类型或迅速的鈍化作用等因子中的一个或几个,均可沒有反应。脫落的阻滯可能是由于生长素陡度的增大。脫落的加速可能是由于使穿越离区的生长素陡度降低的吸收和运输类型所引起,也可能是由于有关器官中生长素的竞争性抑制作用。后一种可能性不大,因为在棉花离带切块的远基部供給 IAA (25~500 毫克/升),随着濃度的增加,阻滯作用亦增加,并且沒有反轉的征

象<sup>[6]</sup>。

生长素与其它因子的关系,将在后文中加以討論。因为沒有更适当的場合,所以这里提一下,担子菌(*omphalia*)感染咖啡叶片后能引起严重的脫叶,这种现象看来是由于产生了一种使生长素鈍化的酶的作用<sup>[108]</sup>。

▲**氮素及其它矿质营养** 碳水化合物与氮的比率对生长和結实的作用与它对脫落的作用是平行的。氮能阻滯和減少脫落。在氮充足的条件下,叶片保留較久,花芽和果实脫落較少<sup>[68]</sup>。相反的,缺氮可增加脫落<sup>[26, 92]</sup>。显然,氮是生长素的合成所必需的。氮和其它矿质养料的含量与生长素濃度有相关关系<sup>[10, 11]</sup>。缺鈣柑橘的叶片在成熟前即行脫落<sup>[27]</sup>。果胶酸鈣是保持离区細胞相互連接的胞間层的重要成分。在脫落前,胞間层即失去大量的鈣<sup>[108]</sup>。缺鋅导致未成熟的叶片脫落,而鋅对生长素的合成是特別需要的<sup>[111]</sup>。缺硫和缺鎂也导致叶片脫落<sup>[14, 27]</sup>,但其对脫落影响的生理尚未了解。

▲**碳水化合物** 低碳水化合物引起叶片、花芽和果实的脫落<sup>[26, 92]</sup>,并有利于脫叶<sup>[61]</sup>。幼果竞争碳水化合物是落叶果树 6 月落果的原因;这种脫落能用环剝法减少,环剝能增加环剝以上部份的碳水化合物含量<sup>[136]</sup>。供給蔗糖能阻滯或減少脫落<sup>[18, 58, 132]</sup>。在中等的氮量<sup>[92]</sup>、低的水分供应、高的光强<sup>[80]</sup>以及一般有利于碳水化合物累积的条件下,脫落可减少或被阻滯。

碳水化合物影响脫落至少有两条途径:(a)碳水化合物含量增加則細胞壁增厚而使脫落更为困难;(b)碳水化合物运到胚珠維持胚的发育;胚产生生长素,生长素阻滯脫落。

除了这些一般效应外,离区中的碳水化合物还与脫落有直接关系。形态学家經常发现,离区中淀粉的沉积比其連接部位多<sup>[48, 68, 72]</sup>。有些种植物在脫落前就有淀粉沉积,脫落时消失;另一些种植物在脫落前沒有沉积,而在脫落时出現。例如,木兰的花被在脫落前,其离区中就有淀粉,脫落时消失;而在脫落之后,在离区近基有糊精狀的顆粒出現<sup>[48]</sup>。关于碳水化合物的这种調节作用目前尚無所知。

▲**氧、二氧化碳和呼吸作用** 降低氧的張力能阻滯脫落<sup>[89, 108]</sup>。菜豆小叶的离带切块置于水、矿物油或氮气中时不发生脫落,但在水中通以氧气便发生脫落。在潮湿的空气中,离带切块的脫落速率与 0~50% 范圍內氧濃度相关;氧超过 50%,脫落速率不再增加(图 3)。氧中脫落的最高速率比在空气

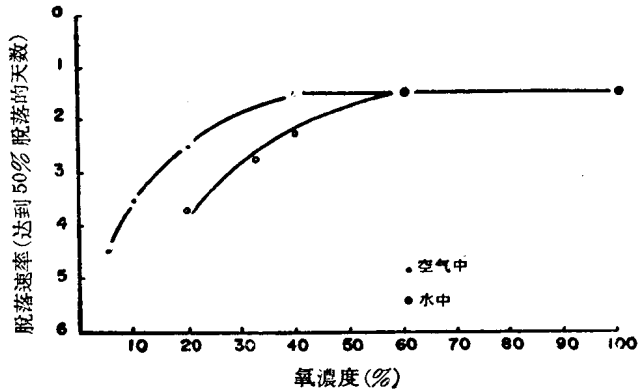


图3 氧气对菜豆离带切块脱落的作用,离体切块置于混合空气中或浸入水中

中的大,相当于乙烯所产生的速率<sup>[26]</sup>。在这些观察之前,并不知道氧有加速脱落的作用。

完全的呼吸作用对于脱落可能是必要的。选择对呼吸作用具有不同效应的七种酶抑制剂溶液供给离带切块,除  $10^{-5} M$  的 JAA 稍能加速脱落外,全部抑制剂在各种浓度均阻滞脱落<sup>[24]</sup>。脱落需要完全的呼吸过程,这可能是它对多种物质(见表 II 所列阻滞剂和加速剂)具有敏感性的主要基础。进一步的研究揭示,在脱落的同时,呼吸率发生转变期升高<sup>[28]</sup>。有待于阐明的是氧促进脱落的生理以及呼吸在脱落中的作用。氧促进脱落可能是生长素钝化的结果,因为生长素钝化是一个氧化过程<sup>[117]</sup>。

二氧化碳加速烟草花的脱落;10%的二氧化碳可把落花所需时间从34小时减少到17小时<sup>[46]</sup>。二氧化碳也阻滞脱落;在氧气中有5~22.5%的二氧化碳即可阻滞菜豆小叶离带切块的脱落。在5%二氧化碳下,这种阻滞作用不大,二氧化碳增到17.5%的过程中阻滞作用缓慢地增大,超过17.5%时则迅速增大。在一个未经证实的试验里,将11ppm的乙烯加到二氧化碳与氧的混合物中,阻止了由5%二氧化碳所产生的阻滞作用,并且大大地减低了20%二氧化碳混合物所产生的阻滞作用<sup>[147]</sup>。

**酶类** 除木质部外,在离区的所有组织中都有氧化酶类,但是在邻接部位中它们只存在于表皮和韧皮部。氧化酶的活性随离区的年龄而增加<sup>[108]</sup>。在离区中的过氧化氢酶活性比邻接部位的大<sup>[68]</sup>。除了 Carns 进行的呼吸酶抑制剂的研究外(见前节),尚无酶类和脱落的关系的进一步研究。形态上的证据表明,酶类与脱落的细胞溶解期直接有关。在脱落过程中,果胶化合物,通常还有纤维素和木质素被消化掉<sup>[99]</sup>。这些物质仅在酶的参与下

才在体内被消化;可能有一个例外<sup>[64]</sup>。脱落的速度也表明酶的活性;某些类型的花冠脱落只需分秒的时间<sup>[63]</sup>。引发细胞溶解酶活性的原因还不知道。呼吸作用的必要条件表明,第一步是酶的合成。另一方面,可能没有酶的合成而是由原有的酶类通过离区中某些变化而被激活了。

**酸度** 有关 pH 在脱落中的功能方面的证据非常少;少数工作者对这个问题意见不一。Wiesner<sup>[139, 143]</sup>发现:(a)黄叶比绿叶含有较多的可滴定酸;(b)将切块置入2.5%草酸后可加速叶片脱落;(c)叶柄的暴露脱落表面常对中性红呈酸性反应。根据这些证据,他提出了一种学说,即脱落是离区中有机酸累积的结果。Sampson<sup>[108]</sup>发现锦紫苏叶片在脱落过程中所含的酸比脱落前少,而且草酸并不加速脱落,除非浓度达到首先产生毒害作用的程度。他指出,可以预料,在暴露的脱落表面上会有游离的果胶酸,而它的存在并不一定支持离区中有机酸累积而引起脱落的观点。Facey<sup>[35]</sup>用柞属扩大了 Sampson 的某些试验。她把切块置于各种浓度的盐酸中,并暴露于各种浓度的氨蒸气。在这两种物质中,只有在首先产生毒害作用的浓度下,才加速叶片脱落。低浓度的氨稍微阻滞脱落。某些中等浓度的盐酸引起果胶物质的部分裂解,但并不加速脱落。Facey 假定这些处理影响了叶片离区的 pH,结论认为她的试验结果支持 Wiesner 的看法,即离区细胞中的酸度变化是引起脱落的因子。作者觉得必须收集更多的资料后,才能了解 pH 与脱落之间的关系。

**温度** 关于温度对脱落的影响已进行了许多观察。一般来说,这种影响与对其它生理过程的影响相同。例如,在5°C下菜豆小叶离带切块的脱落速率非常低,在25~30°C之间,脱落速率随温度而升至最高,而在更高的温度下则下降<sup>[147]</sup>。



温度也有許多間接的影响。暴露于較为极端的温度下,通常叶片、花或果实的脱落增加<sup>[28]</sup>。在大多数情况下,温度不是直接发生影响,而可能是通过某些中間因子諸如损伤、有限的养料运输或高的呼吸率等,对脱落发生作用<sup>[26, 88, 133, 147]</sup>。在棉叶的脱落中,发现一个低温作用的有趣例子。如果初霜較輕,則叶片脱落过程加速,結果叶片脱落。如果初霜較重,則叶片仍着生在植株上。輕微的霜冻使叶片受伤,并不严重影响离区或莖,而叶片受伤后通常发生脱落。严重的霜冻杀死整株植物,反而阻碍脱落。

**水分** 脱落受水分的影响是多方面。离区細胞行使功能,必須有随时可以利用的水分。迅速干化可能在脱落完成前即导致死亡。另一方面,离带切块周围水分过多可阻滞或阻止脱落<sup>[72]</sup>,这是由于氧气进入受到干扰<sup>[26]</sup>。土壤中水分过多則叶片和果实的脱落增加<sup>[80]</sup>,这显然是由于矿质营养的吸收受到干扰。

脱落部位中的組織張力(膨压)可决定脱落的型式,且促进分离<sup>[19, 72, 75]</sup>。蒴果和豆荚的开裂是由死亡或垂死的胚珠壁的干化所产生的張力引起的<sup>[103]</sup>。

脱落时或脱落后不久,离区远基的組織常迅速失去水分<sup>[18]</sup>,而离区近基的組織保持湿润和膨压。小心掌握并检查近基組織,可以看到其表面有一层棒状或乳头状的膨脹的細胞<sup>[18, 83, 102, 107]</sup>。这些細胞最后成为离痕的初生保护层。

在温室和大田中,水分亏缺可能导致叶片、花和果实的脱落<sup>[142]</sup>。在有些植物(例如柑橘)中,缺水植株的叶片在恢复水分供应之前并不大量脱落,供給水分后脱落很迅速。这种脱落可能是由于对水分应力损伤的反应而引起的,但是没有充分的水分則不能完成。在水分应力下,叶片离区显然不能在与植株的其余部分竞争水分中取胜;因而得不到足够的水分以供应其細胞壁水解的需要。供給水分可使莖部恢复充分的膨压,而进一步促使已部分干燥的叶片脱落。

**光周期** 落叶树木的秋季落叶与光周期的縮短有关<sup>[140]</sup>。光周期延长可以推迟落叶的开始<sup>[42, 81]</sup>。光周期縮短是引起糖槭秋季落叶的主要因子。此外,槭树幼苗置于恒定的光周期下(8、12或16小时),則脱落大为延迟;叶片最后随年龄而脱落。实验条件表明光周期的影响是間接的,是通过对生长素的影响而不是通过对养料的影响<sup>[94]</sup>。

**其它因子** 前节所討論的某些阻滞剂具有重要

的实用价值。NAA(萘乙酸)、2,4-D(2,4-二氯苯氧基乙酸)、CIPA(对氯苯氧基乙酸)以及它們的衍生物(見脱落的农业調节一节)亦然。从广义來說这些都是生长素<sup>[93]</sup>,故一般认为它們是由于增加了內生生长素而阻滞脱落的。

各种脱落加速剂在化学上和生理学上是不同的。在脱落作用中,它們同样致死或伤害某些器官,因而加速器官的脱落而对植物体其余部分并无严重的影响。为方便起見,将加速剂按不饱和的碳氢化合物、抗生长素、酶抑制剂、脱叶剂和疏果剂等五类加以討論。

在不饱和碳氢化合物中,乙烯是最有效的脱落加速剂,并具有若干其它的生理效应<sup>[28]</sup>。只有一种衍生物,乙撑氯醇对脱落有影响<sup>[44]</sup>;其它衍生物都是鈍性的。虽然乙烯的一般效应是众所周知的,它对生长和呼吸的某些特殊影响亦已有研究,但对生化作用的了解尚少。用乙烯或商品脱叶剂誘发的脱落,伴有叶片中的許多化学变化。这些变化有叶綠素消失、呼吸增高以及碳水化合物和含氮化合物减少<sup>[55]</sup>。这些变化与上述伴随自然脱落的变化相同。Hall认为叶片碳水化合物和含氮化合物的耗失在导致脱落的一系列变化中具有重大作用,这个結論可能是正确的;但是既然从叶片及叶柄切取的离带切块正常地发生脱落,而且成熟果实的脱落不因果实內含有大量养料而受到影响,因此看来,这种耗失更可能是一种副作用。乙烯作为脱落的內生調节剂的可能作用将在假設和学說一节加以討論。

乙炔能加速脱落<sup>[104]</sup>并具有与乙烯相似的其他效应(例如偏上性与根的誘发)<sup>[28]</sup>。乙炔的类似物butynediol是一种脱叶剂,其效应与其他脱叶剂相似。

抗生长素是一种同生长素进行生化竞争酶肱上的位置的物质<sup>[117]</sup>;可以预料它們能加速脱落,因为生长素通常阻滞脱落。已有数例見于报道。将TIBA(三碘苯甲酸)和其他卤代苯甲酸施在菜豆幼苗的頂芽上,誘致了頂芽的脱落和发育叶片的变形<sup>[180, 138]</sup>。同时或预先施用IAA,可以防止这种脱落<sup>[180]</sup>。反肉桂酸加速了切除叶片的棉花叶柄的脱落;如同时施用IAA,这种加速作用即降低<sup>[53]</sup>。有若干种馬來酰亚胺被証明是抗生长素,能加速桃叶的脱落<sup>[97]</sup>。

酶抑制剂的生化应用在最近一篇的綜述中已有叙述<sup>[61]</sup>。由于它們干扰保持器官健康所需的酶功能,可以预料它們能加速脱落。見之于报道的酶抑

制剂有：碘醋酸盐<sup>[24]</sup>、苯基汞化物<sup>[18]</sup>和乙基黄原酸酯<sup>[118]</sup>。据作者所知，还有许多酶抑制剂已作了试验，但结果尚未发表。到目前为止，这种资料残缺不全，对于脱落生理的了解帮助不大，但是在酶抑制剂领域中彻底探索，尚可提供具有重大价值的资料。

脱叶剂是加速叶片脱落的化学药剂，它们代表各种各样的化学基团，包括氨基三唑、氰氨化钙、酸式氰氨基钠、氰酸钙、butynediol、铜盐、重铬酸钠、氯酸硼砂、氯酸镁、一氯代醋酸钠、endothal和乙基黄原酸钠<sup>[54, 101, 118]</sup>。关于这些物质的确切生理作用，知识很有限（见后）。施用这些物质时，其效应是相似的，损伤叶片和叶柄，而对离区、茎或芽并无严重影响。适当施用脱叶剂，一般不会干扰离区的功能，也不妨碍以后侧芽上的生长。但氨基三唑例外，它既诱导叶片脱落，又阻滞侧芽生长。

长期使生理学家感到困惑的一个问题是脱落加速剂的影响究竟是直接的（对离区），还是间接的（通过它们对叶片、果实等的影响）。有人认为，产生迅速加速作用的药剂可能是直接发生作用的，而产生缓慢加速作用的药剂可能是间接发生作用的<sup>[62]</sup>。这个看法的第一部分是合理的，但是，直接的影响缓慢出现的可能性是不能予以排斥的。近来对脱叶剂的研究为这种看法提供了一些证据。将棉叶下部2毫米以上全部切除，即导致残叶迅速脱落，但如将氯酸硼砂脱叶剂喷射整个植株，则显著地产生更为迅速的脱落。可见脱叶剂之加速脱落甚于切除几乎全部叶片<sup>[7]</sup>。这个结果并不反对脱叶剂是间接地通过叶片伤害而发生作用的这一广泛接受的概念，而是指出在离区上亦可有直接的影响。在棉花离带切块试验中，在离区附近分别供给选择的脱叶剂，并未观察到脱落速率的加速。由于在这种材料中，是剪除引起了脱落，以后的处理只能影响脱落的速率。这个结果表明，脱叶剂的主要作用（在大田中）是引发脱落<sup>[6]</sup>。

由脱叶剂引起的叶片变化中有些与未处理叶片在脱落前的变化相同。已有报道的有下列几种变化：变色<sup>[65, 62, 116]</sup>；碳水化合物和含氮物质水解；呼吸作用增强<sup>[54, 56]</sup>；生长素消失<sup>[116]</sup>以及乙烯产生<sup>[67]</sup>。变色及其变化型式随脱叶剂的种类和剂量而不同。变色包括花青素累积、叶绿素损失以及变成褐色或灰色（由迅速干化发生，叶绿素不一定有损失）。有时只有叶片的一部分受到影响，受伤部位或在周围、或在中央或者分散各处。脱叶剂和生长素

同时施用，至少可以部分地防止脱叶剂的一些影响<sup>[19, 53]</sup>。所有由脱叶剂产生的变化可能对脱落并无多大意义；因为它们是叶片的变化，它们对脱落的作用，即使有一些，也是间接的。

疏果剂有DNOC（二硝基邻甲苯酚）、NAA、NAd（萘乙酰胺）、MH（马来酰肼）、IPC（苯胺基甲酸异丙酯）和2,4-D<sup>[12]</sup>。有效的应用时间为盛花期至盛花后4~5周，视药剂而定。其中有一些是生长素，所以认为它们加速幼果离区的生长而加速脱落<sup>[66]</sup>。这一看法没有得到观察证据的支持。近来，Luckwill<sup>[78]</sup>发现，在受粉前对开放的花朵喷射NAA，引起花粉管和花柱组织之间的不亲和，这说明在此时期喷药有疏果作用。在花瓣脱落后施用NAA，导致许多发育种子的败育，说明这时喷药也有疏果作用。Luckwill在其全部试验中发现，在施用NAA后1~2星期内没有脱落，但过了这一时期后，疏果作用就明显了。（Murneek和Teubner<sup>[90]</sup>作了同样的观察。在开放的苹果花上喷射DNOC可阻止花粉萌发，抑制花粉管生长，并杀死柱头的乳头状细胞以及花柱的表皮和外心皮细胞<sup>[129]</sup>。其它疏果剂诱导果实的脱落与落叶剂诱导叶片脱落的途径相同，因为它们严重地伤害果实。）

## 假设与学说

几乎每一个研究脱落的人都会对这一过程的调节作用作了推测；只有少数人没有把看法以文字发表<sup>[91]</sup>。大多数的推理把一个特定的因子作为脱落的原因而忽视了其它因子。只有两个学说：激素-乙烯平衡学说<sup>[44]</sup>和生长素梯度学说<sup>[8]</sup>得到广泛的论证的支持。作者所知的各种假设和学说扼要叙述如下。

**膨压** 有些早期的研究者认为脱落是由于离区细胞中膨压的增高所引起的<sup>[39, 46]</sup>。这种看法显然是从一般观察到新鲜的分离表面上常常存在膨脹的棒状细胞而引起的误解。这些细胞的出现显然是在有利于细胞增大的条件下发生脱落的结果。在许多情况下并未观察到这种细胞。如果有这种细胞，在脱落的近基面的可能成熟而形成初生保护层的一部分（膨压的其它影响见前述水分的一个分节）。

**有机酸** 1905年，Wiesner<sup>[143]</sup>提出某些叶子在衰老期间产生的有机酸移向离区，它们水解细胞壁成分而造成脱落。1918年，Sampson<sup>[106]</sup>指出了Wiesner的论证中的某些缺点。1950年，Facey<sup>[138]</sup>认为她的试验支持Wiesner。他们三人所提出的证

据概括在酶类和酸度两个分节中。很可能大多数脱落前的变化与脱落并无关系。Wiesner 假定相关性是因果关系的证据，这当然是站不住的。由于缺少直接的测定，Facey 用盐酸或氨处理枝条直接影响叶片离区 pH 的假定同样是站不住的。她的试验结果的其它解释，例如化学药剂影响叶片的生长素含量，是可以接受的。虽然证据不足，但很可能在离层形成的同时离区的 pH 发生变化。据作者所知，在 Sampson 的工作以后，没有人测定过 pH。希望不久即能得到有关在离层形成中 pH 功能的大量报道。

**营养平衡和竞争** 大家公认，许多植物的结实是由植株体内碳水化合物和矿质养料(特别是氮)的相对富足所调节的<sup>[65]</sup>。因为大多数植物产生过量的花，结实数(指达到成熟的果实数)部分地取决于防止花和果实脱落的程度。一般说来，矿质养料的供应是充足的，而碳水化合物是有限的；因此 6 月落果看来是竞争碳水化合物失败而形成的<sup>[26]</sup>。碳水化合物和矿质养料可能对离区具有某些轻微的直接作用，变化的顺序可能是养料不足导致胚的败育<sup>[26]</sup>，这就使果实离区的生长素供应强烈降低<sup>[77]</sup>，于是造成脱落。这种顺序的事实依据是，至少在某些情况下，施用生长素可以阻滞或防止幼果脱落<sup>[115, 122, 126]</sup>。

**棉铃脱落的推理** 由于棉花的经济价值以及棉铃易于脱落，所以棉铃脱落成为大量研究和推理的课题。虽然棉花的产量(每株铃数)随营养因子的不同而有很大的差异，但是棉铃脱落百分率(单株)，在同一环境和同一品种下是十分稳定的<sup>[32]</sup>。只是由于碳水化合物和氮的极端不平衡，这种相对稳定的脱落百分率才发生改变<sup>[80, 124]</sup>。Walhood<sup>[126]</sup> 对此课题作过综述。他发现根据品种和环境的不同，棉铃脱落的幅度约为 30~70%。

上述概论只是在概括整个季节的资料时才是正确的。在生长季节内有重大的趋势，并常有重大的暂时影响。棉花的开花时期长约两个月。开花初期棉铃脱落非常少(约 10%)，以后逐渐增加，到开花末期幼铃脱落达 90~100%<sup>[124]</sup>。这就使不同开花阶段的幼铃脱落难以比较。暂时的影响可能在一个短时期内显著地改变棉铃脱落的百分率。倘若这个时期十分短促，则在此变化之后有一个补偿的变化，而季节的平均数保持不变。继疏果<sup>[32]</sup>、施用 IAA<sup>[126]</sup>、短期的虫害、干旱、淹水、阴云<sup>[80]</sup> 及过热之后，均有这种效应。

营养平衡学说显然适用于棉花的产量<sup>[32, 124]</sup>，看来也适用于某些情况下的果实脱落，因为事实证明，棉花幼铃不能获得足够的碳水化合物和氮，就会脱落<sup>[32, 80]</sup>。但是，在许多情况下，虽然没有养料供应不足的证据，而脱落百分率还是高的<sup>[32]</sup>。

Eaton 和 Ergle 从他们的研究结果<sup>[32, 33]</sup> 推论出一个相对结实的假设，对每个品种和环境来说，叶和茎的单位鲜重的结实率是不变的。因而在一个试验里，可能在产量上发生很大的差异，但并不影响相对结实率。Eaton 认为调节果实脱落的因子是老年果实产生的抗生长素以及叶片产生的生长素。然后，这些因子在果枝中的相互作用而调节着幼果的脱落。虽然关于棉花生长素关系了解很少，但是 Eaton 引述了未发表的研究资料，如将其引伸，便可支持生长素-抗生长素的观点。

Wadleigh<sup>[124]</sup> 提出了一个目前较有依据而较为简单的意见，由发育果实所产生的激素刺激着幼果实的脱落。生长素完全能满足这个意见的要求，生长素是由许多发育果实产生的，幼龄果实产生的生长素比老年果实少<sup>[77]</sup>，而养料是向生长素较多的部位运输而集中的<sup>[36]</sup>。因此幼果得到的养料比老年果实少，在幼果养料缺乏到足以降低其生长素产量时，便会发生脱落。

作者认为营养平衡学说充分解释了已知的棉铃脱落的大部分现象。营养受生长素、温度、呼吸以及运输的影响，并有着相互关系。这些因子和其他因子相结合，在任何给定的品种和环境条件内，产生相对稳定的果实脱落百分率。这些观念概括在图 4 中。

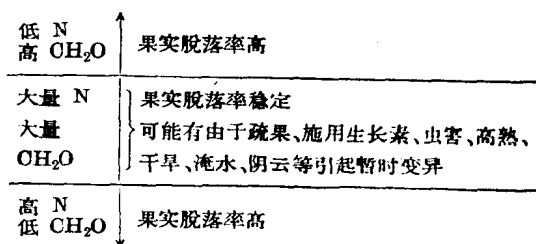


图 4 已知影响棉铃脱落的因子的关系

**激素-乙烯平衡** Gawadi 和 Avery<sup>[44]</sup> 在一篇选育种的叶片脱落的研究报告中提出一个调节脱落的学说，这个学说得到 Hall<sup>[68]</sup> 的支持。简言之，这个学说认为叶片脱落是由于叶片中激素(生长素)和乙烯的平衡所调节的。为了证实这一学说，Gawadi 和 Avery 指出下列几点：叶片中生长素随成熟而减

少<sup>[9, 47]</sup>; 生长素阻滯去叶叶柄的脫落<sup>[67]</sup>; 某些果实产生乙烯<sup>[40]</sup>; 以及乙烯可加速果实成熟(衰老)<sup>[15]</sup>。亦有人认为植株的許多部分, 包括叶片在內, 能产生乙烯<sup>[29, 30]</sup>。Gawadi 和 Avery 假定乙烯是在叶片中产生的, 其作用是加速叶片的衰老和脫落。根据这个假定以及上述証据, 結論认为生长素和乙烯这两个对抗因子的相互作用调节着脫落。Hall<sup>[52, 53]</sup>根据他的发现, 认为蔷薇和棉花叶片中有乙烯产生, 而 IAA 在霉菌制品中抑制乙烯的产生。Hall<sup>[53]</sup>根据錦紫苏和棉花去叶叶柄的研究, 指出生长素可以降低或阻止乙烯和乙撑氯醇所引起的脫落加速作用。他在討論中指出, 水分、温度、矿质营养、光强和光周期对脫落的作用, 可解釋为是通过对生长素或乙烯的中間效应而发生的。这种証据和推理似乎确实地支持了激素-乙烯平衡学說。

自从 Hall 的文章<sup>[53]</sup> 在 1952 年发表以后, 又有許多証据可以用来支持这个学說的生长素部分, 但支持乙烯部分的証据不多。的确, 近来有关乙烯的証据不仅不能支持这个平衡学說, 而且对內生乙烯是否具有调节功能, 提出了严重的疑問。叶片偏上性試驗法对乙烯并无特异性。有好几种物质, 包括丙炔、乙炔、丁炔和一氧化碳, 都能引起这种反应。Denney 和 Miller<sup>[80]</sup> 承认这点, 但鉴于乙烯比其它化合物对该試驗更为敏感, 故认为从植物体散发出的主要是乙烯。在 Denny 的試驗里<sup>[29]</sup>, 植物材料通常切成小薄片, 而收集散发气体的時間达数小时或数天。这些条件允許微生物生长, 这是活性散发气体的可能来源。偶而不能检出活性散发气体的原因是沒有微生物生长<sup>[16]</sup>。业已証明, 感染植株可以产生活性散发气体<sup>[144]</sup>。因此, Denny 的試驗不能为叶片通常产生乙烯这个結論提供基础。

曾用来说明棉叶产生乙烯的豌豆試驗<sup>[59]</sup> 也沒有特异性, 它对乙烯和乙醚都有反应<sup>[125]</sup>。在乙烯的鉴定上研究几年之后, Biale 等<sup>[16]</sup> 最近得出結論, 认为在一个关闭系統里的偏上性反应不足以鉴定乙烯。有些鉴定乙烯的化学方法也是不可靠的。Hall<sup>[53]</sup> 鉴定蔷薇和棉花产生乙烯的方法很有問題<sup>[16]</sup>。

只有一种叶片散发乙烯的鉴定方法是普遍接受的。Pratt<sup>[100]</sup> 发现 26.6 公斤鮮綠离体乳薊叶片经过 4 天共产生了乙烯 16.8 毫升。而番茄和白甜菜在同样的時間內产生的乙烯要少得多。

用某些正在成熟的果实产生乙烯的公认事实来进行叶片产生乙烯的摹拟論証是有理由的, 但是正

如上述, 几乎没有公认的証据足以証明健康叶片产生乙烯。而且乙烯是一种高度挥发性物质, 如果叶片在室外产生乙烯, 就会迅速逸散。是否有足量的乙烯从叶片运到离区而影响脫落, 这是值得怀疑的。在大田試驗中, 当釋放乙烯或噴施含有高达 300% 乙烯的溶液之后, 并没有发现叶片脫落<sup>[6]</sup>。在正常的叶片脫落期間, 将 20,550 升棉田空气流经集气器, 以进一步試驗是否有乙烯。結果发现有浓度为 10 亿分之 1.7 的乙烯。这是敏感性試驗的最低限度, 故被认为不是棉田产生乙烯的結論性証据<sup>[6]</sup>。

我們对于乙烯生理的知識有限, 大部分是从果实成熟的研究中获得的。与目前的考虑切合的有下列事实: 一些果实(例如檸檬、香橙、芒果)在成熟时并不产生乙烯; 在果实中产生乙烯时, 它的产生或者与呼吸作用的成熟期(轉变期)升高的同时, 或者在此之后, 視种别而定。Biale 等<sup>[16]</sup> 断言: “与其說乙烯是致使成熟物质, 不如說是一种成熟过程中的产物”。

因此, 尽管在某些条件下某些叶片产生乙烯, 但是必須暂时下这样的結論: 乙烯大概不是叶片脫落的內生调节剂。說得更恰当些, 乙烯似乎是某些果实在成熟时或成熟之后产生的一种脫落加速剂。

**生长素陡度** 許多生长素生理的进展都与脫落有关, 并表明生长素在脫落过程中是一个重要的因子。脫落生理表明生长素在“控制叶片脫落的正常秩序和間隙”方面有显著的作用<sup>[137]</sup>, 并且是“脫落的主要內生调节剂”<sup>[18]</sup>。

在离区远基和近基部所作生长素浓度的测定和比較表明穿越离区的生长素陡度在脫落中的调节作用比脫落器官里的生长素浓度更为重要<sup>[110]</sup>。在离区近基施用生长素会加速脫落的事实支持这个意見<sup>[2, 116]</sup>。对所有的情报进行研究的結果, 表明生长素陡度学說可以提供一个人滿意的解釋<sup>[3]</sup>。

这个学說认为, 穿越离区的生长素陡度调节着脫落的开始和脫落的速率, 陡度大, 即在离区远基部高而近基部低, 就不发生脫落。陡度緩和或消失时, 便发生脫落; 当陡度逆轉时, 脫落将加速。图 5 說明这些关系。有証据表明, 在陡度变化速率与脫落速率之間存在着正相关。

支持这一学說的事实如下: (a) 在脫落前穿越离区的生长素陡度降低; (b) 在近基施用生长素可加速脫落(見生长素的一个分节)。邻近幼叶对去叶叶柄脫落的加速作用<sup>[105]</sup> 是由幼叶产生的生长素所引起的<sup>[60]</sup>。各种內部因子和环境因子对脫落的影响与

表 II 脱落调节剂应用的摘要\*

脱落的器官	植 物	催速剂**	参考文献	阻滞剂***	参考文献	
莖	紫茉莉			IAA	[13]	
莖芽	菜豆	TIBA 等	[130] [48]			
莖皮	白 楊	一氯乙酸鈉 2, 4-D 2, 4, 5-T	[98]			
叶	苹 果			NAA 2, 4-D 2, 4, 5-T 2, 4, 5-TP	[34]	
	菜 豆	硫氰酸铵 Endothal 胍氨基鈉 TIBA	[116] [82] [138]			
	甘 藍			NAA		
	花 椰 菜			2, 4-D	[69]	
	櫻 桃			NAA 2, 4-D	[121]	
	棉 花	氨基三唑 丁炔二醇 氯 酸 盐 胍 脒 重铬酸盐 Endothal 黄原酸乙酯	[54] [50] [118]	IAA NAA	[53]	
	冬 青	乙 烯 Endothal	[84]	NAA	[34]	
	Nursery stock	銅 盐	[101]			
	花 序	橄 欖			2, 4-D	[56]
	花	秋 海 棠			NAA	[128]
山 茶 黄				CIPA NAA	[135]	
开花櫻桃				IAA NAA NOA	[135]	
利馬豆				CIPA +IBA	[136]	
Snap bean				CIPA CIPP NAA	[145]	
菜 豆				NOA		
	羽扇豆			IAA NAA	[127]	

續表

脱落的器官	植 物	催速剂	参考文献	阻滞剂	参考文献
花 柄	百 合			NAA	[135]
	櫻 桃 脫 李			NAA	[70]
	矮 牽 牛			NAA	[37]
花 托	柑 橘			2, 4-D 2, 4, 5-T	[118]
幼 果	苹 果	DNOA NAA	[12]	NAA	[123]
	櫻 桃***			NAA 2, 4-D	[148]
	橄 欖	NAA	[57]		
	桃	DNOA IPC MH NAA	[12] [79]		
	梓 树 东方楊树 欧洲椴树 European osh	NAA	[86]		
	皂 荚 七 叶 树				
	銀 杏	MH	[86]		
	菜 豆			CIPA +IBA	[136]
	罗 馬 甜 瓜***			IAA	[20]
	番 茄***			CIPA IAA IBA NAA NOA 2, 4-D 2, 4, 5-T等	[8] [145]

\* 包括实验应用和实践上已经肯定的应用。多数阻滞剂是有机酸的衍生物,如盐、酯、酰胺和胺。衍生物未定名。效果取决于所用衍生物和施用的条件

\*\* 簡縮名称

CIPA—对氯苯氧基乙酸

CIPP— $\alpha$ -邻氯苯氧基丙酸

DNOC—2, 4-二硝基邻甲苯酚

IAA— $\beta$ -吲哚基乙酸

IBA— $\beta$ -吲哚基丁酸

IPC—*o*-苯氨基甲酸异丙酯

MCPA—2-甲基-4-氯苯氧基乙酸

MH—順丁烯二酸酰胺(马来酰胺)

NAA— $\alpha$ -萘乙酸

NOA— $\beta$ -萘氧基乙酸

TIBA—2, 4, 5-三碘苯甲酸

2, 4-D—2, 4-二氯苯氧基乙酸

2, 4, 5-T—2, 4, 5-三氯苯氧基乙酸

2, 4, 5-TP—2, 4, 5-三氯苯氧丙酸

\*\*\* 文献并未阐明結实的增加是由于脱落减少,或果实发育的刺激或两者都发生作用而引起的

續表

脫落的器官	植物	催速剂	参考文献	阻滯剂	参考文献	
成熟果实	扁桃			2, 4-D 2, 4, 5-T	[109]	
	苹果			MCPA 2, 4-D	[112]	
					2, 4, 5-T	[12]
					2, 4, 5-TP NAA	[8]
	杏桃			NAA	[12]	
	櫻桃			NAA	[146]	
	柑橘			2, 4-D 2, 4, 5-T	[114]	
梨			NAA 2, 4-D 2, 4, 5-T	[12]		
冬青			NAA	[84]		
果壳	胡桃	己烯	[112]			

它們对生长素的影响，主要是对离区远基部濃度的影响，是平行的。莖是离区近基的主要器官，它們的特点是生长素濃度低<sup>[134]</sup>。

根据这个学說，不仅可以邏輯地推測出迄今尚未明确对生长素有影响的因子会起作用，而且还可以解釋复杂的观察所見，即施用生长素可能不阻滯脫落，甚至可能加速脫落（見生长素的一个分节）。例如，施用生长素，可以通过与内生生长素的竞争相互作用而降低远基的有效濃度，致使脫落加速；如生长素业已运至近基，則通过提高近基濃度而加速脫落。生长素陡度在开裂性脫落中的可能作用尚未有所研究。尙无恰切的生理学情报。

应该指出，生长素陡度学說并不意味其它因子在調节脫落中是不重要的。这个学說只是提出生长素是主要的調节者，是限制脫落的最为經常的因子。显然其他因子，包括如前所述的营养关系、水分关系、温度和氧气等，有时也限制或調节脫落。

脫落的农业調节

脫落的調节已成为頗为重要的农业措施。近来

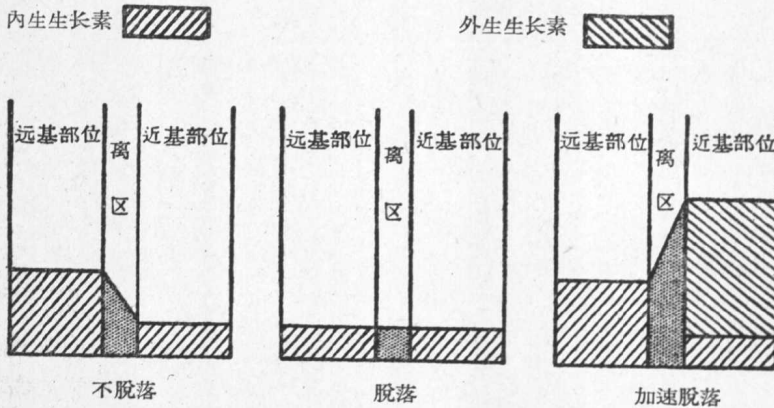


图 5 穿越离区的生长素陡度与脫落的关系

发表的文章包括应用脫落調节剂的各方面<sup>[8, 118, 120]</sup>，但是沒有一篇包括全面的总结。表 II 包括在試驗上和在实际上的应用。表 II 分別或同时引証了关键的或典型的文献，对于相应的杂志里可以找到的大量园艺学和农艺学文献則不作罗列。許多已知对脫落无甚作用或毫无作用的药剂也不包括在內。Gardner 和 Cooper<sup>[41]</sup> 列出 156 种完全不能阻滯去叶叶柄脫落或无甚效果的药剂。Weintraub 等<sup>[130]</sup> 根据他們用药剂誘导莖芽脫落的試驗，列出 55 种活性較低的药剂和 519 种无效的药剂。此外药品制造者已試驗过数千种药剂，但其結果罕見发表。

概 論

有些不与脫落直接有关的观察提供了有助于了解脫落的証据。例如，在側芽生长和脫落之間存在着明显的相似性<sup>[119]</sup>，頂芽抑制側芽生长，叶子抑制其脫落；摘除頂芽可引发側芽生长，摘除叶片則引发脫叶；生长素既抑制側芽生长也抑制脫落。如对側芽生长与脫落进行比較研究，当能提供对两者都有价值的資料。研究果实的成熟，也能为研究脫落提供有价值的資料。果实成熟和脫落这两个过程都包括复杂的生理变化，特别是細胞壁的組成。而且，現

在对果实成熟的了解比对脱落更为广泛,而且能够取得的試驗材料亦以果实比离区多得多。

最后必須指出,我們对脱落的了解是不深的。下列的許多問題仍未解决:有关的植物品种中脱落百分率有很大差异的各种因子;生长素与細胞溶解之間的关系;細胞溶解变化局限于离区的各种因子;乙烯、氧和其它脱落加速剂的作用方式;以及在脱落中起作用的酶类的鉴定。必須解决这些問題以及許多其他問題,然后我們才能在脱落生理的了解上真正有所进展。

### 参 考 文 献

- [1] Addicott, F. T., in *Plant Regulators in Agriculture*, 99~116 (Tukey, H. B., Ed., John Wiley & Sons, New York, 269 pp., 1954).
- [2] Addicott, F. T., and Lynch, R. S., *Science*, 114, 688~689 (1951).
- [3] Addicott, F. T., Lynch, R. S., and Carns, H. R., *Science* (In press).
- [4] Addicott, F. T., Lynch, R. S., Livingston, G. A., and Hunter, J. K., *Plant physio.*, 24, 537~539 (1949).
- [5] Addicott, F. T., Sekera, G., and Lynch, R. S., 9th Ann. Cotton Defoliation Conf. Proc. (In press).
- [6] Addicott, F. T., Sekera, G., Lynch, R. S., and Pratt, H. K., 8th Ann. Cotton Defoliation Conf. Proc., 42~44 (1954).
- [7] Addicott, F. T., and Walhood, V. T., 8th. Cotton Defoliation Conf. Proc., 38~41 (1954).
- [8] Audus, L. J., *Plant Growth Substances* (Interscience Publishers, New York, N. Y., 465 pp., 1953).
- [9] Avery, G. S., Jr., *Bull. Torrey Botan. Club.*, 62, 313~330 (1935).
- [10] Avery, G. S., Jr., Burkholder, P. R., and Creighton, H. B., *Am. J. Botany*, 24, 553~557 (1937).
- [11] Avery, G. S., Jr., and Pottorf, L., *Am. J. Botany*, 32, 666~669 (1945).
- [12] Batjer, L. P., in *Plant Regulators in Agriculture*, 117~131 (Tukey, H. B., Ed., John Wiley & Sons, New York, N. Y., 269 pp., 1954).
- [13] Beal, J. M., and Whiting, A. G., *Botany Gaz.*, 106, 420~431 (1945).
- [14] Bear, F. E., et al., *Hunger Signs in crops*, 2nd ed. (Am. Society Agronomy and National Fertilizer Association, Washington, D. C., 390 pp., 1949).
- [15] Biale, J. B., *Ann. Rev. Plant physio.*, 1, 183~206 (1950).
- [16] Biale, J. B., Young, R. E., and Olmstead, A. J., *Plant physio.*, 29, 168~174 (1954).
- [17] Bonner, J., and Bandurski, R. S., *Ann. Rev. Plant physio.*, 3, 59~86 (1952).
- [18] Brown, H. S., and Addicott, F. T., *Am. J. Botany*, 37, 650~656 (1950).
- [19] Brown, L. O., and Hyer, A. H., 8th Ann. Cotton Defoliation Conf. Proc., 44 (1954).
- [20] Burrell, P. C., and Whitaker, T. W., *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.*, 37, 829~830 (1939).
- [21] Cameron, S. H., Mueller, R. T., and Wallace, A., *Calif. Avocado Soc. Yearbook*, 201~209 (1952).
- [22] Carns, H. R., (未发表)
- [23] Carns, H. R., (未发表)
- [24] Carns, H. R., and Addicott, F. T. (未发表)
- [25] Carns, H. R., Addicott, F. T., and Lynch, R. S., *Plant physio.*, 26, 629~630 (1951).
- [26] Chandler, W. H., *Fruit Growing* (Houghton Mifflin, Boston, Mass, 777 pp., 1925).
- [27] Chapman, H. D., and Kelley, W. P., in the *Citrus Industry*. 1, 719~766 (Webber, H. J., and Batchelor, L. D., Eds., University of California Press, Berkeley, Calif., 1028 pp., 1948).
- [28] Crocker, W., *Growth of Plants* (Reinhold Publishing Corp., New York, N. Y., 459 pp. 1948).
- [29] Denny, F. E., *Contribs. Boyce Thompson Inst.*, 7, 341~347 (1935).
- [30] Denny, F. E., and Miller, L. P., *Contribs. Boyce Thompson Inst.*, 7, 97~102 (1935).
- [31] Eames, A. J., and MacDaniels, L. J., *An Introduction to plant Anatomy*, 2nd ed., (McGraw-Hill Book Co., Inc., New York, N. Y., 427 pp., 1947).
- [32] Eaton, F. M., and Ergle, D. R., *Plant physio.*, 28, 503~520 (1953).
- [33] Eaton, F. M., and Engle, D. R., *Plant physio.*, 29, 39~49 (1954).
- [34] Edgerton, L. J., and Hoffman, M. B., *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.*, 62, 159~166 (1953).
- [35] Emsweller, S. L., and Stuart, N. L., *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* 51, 581~589 (1948).
- [36] Esau, K., *Plant Anatomy* (John Wiley & Sons, Inc., New York, N. Y., 735 pp., 1953).
- [37] Eyster, W. H., *Science*, 94, 144~145 (1941).
- [38] Facey, V., *New Phytologist*, 49, 103~116 (1950).

- [39] Fitting, H., *Jahrb. Wiss. Botan.*, 49, 187~263 (1911).
- [40] Gane, R., *Nature*, 134, 1008 (1934).
- [41] Gardner, F. E., and Cooper, W. C., *Botan. Gaz.*, 105, 80~89 (1943).
- [42] Gardner, F. E., Marth, P. C., and Batjer, L. P., *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* 37, 415~428 (1939).
- [43] Garner, W. W., and Allard, H. A., *J. Agr. Research*, 23, 871~920 (1923).
- [44] Gowadi, A. G., and Avery, G. S., Jr., *Am. J. Botany*, 37, 172~180 (1950).
- [45] Goodspeed, T. H., and Kendall, J. N., *Univ. Calif. (Berkeley) Publ. Botany*, 5, 293~299 (1916).
- [46] Goodspeed, T. H., McGee, J. M., and Hodgson, R. W., *Univ. Calif. (Berkeley) Publ. Botany*, 5, 439~450 (1918).
- [47] Goodwin, R. H., *Am. J. Botany*, 24, 43~51 (1937).
- [48] Greisel, W. C., *Phytomorpholog*, 4, 123~132 (1954).
- [49] Greulach; V. A., and Atchison, E., *Botan. Gaz.*, 114, 478~479 (1953).
- [50] Hall, E. E., and Harrell, F. M., *S. Carolina Expt. Sta.*, 55th Ann. Rept., 103~104 (1942).
- [51] Hall, V. L., *Plant physio.*, 26, 677~686 (1951).
- [52] Hall, W. C., *Botan. Gaz.*, 113, 55~65 (1951).
- [53] Hall, W. C., *Botan. Gaz.*, 113, 310~322 (1952).
- [54] Hall, W. C., Johnson, S. P., and Leinweber, O. L., *Texas Agr. Expt. Sta. Publ.*, (未发表)
- [55] Hall, W. C., and Lane, H. C., *Plant physio.*, 27, 754~768 (1952).
- [56] Hartmann, H. T., *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.*, 55, 181~189 (1950).
- [57] Hartmann, H. T., *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.*, 59, 187~195 (1952).
- [58] Heinicke, A. J., *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.*, 16, 76~83 (1919).
- [59] Jackson, J. M., *Arkansas Acad. Sci.*, 5, 73~76 (1952).
- [60] Jacobs, W. P., *Program, 29th Ann. Meeting Am. Soc. Plant physiologists* p. 20 (1954).
- [61] James, W. O., *Ann. Rev. Plant physio.*, 4, 59~90 (1953).
- [62] Johnson, P. W., 9th Ann. Cotton Defoliation Conf. Proc. (未发表)
- [63] Kendall, J. N., *Univ. Calif. Pubs. Botany*, 5, 347~428 (1918).
- [64] Kertesz, Z. I., *Plant physio.*, 18, 308~309 (1943).
- [65] Kraus, E. J., and Kraybill, H. R., *Oregon Agr. Expt. Sta. Bull. No. 149* (1918).
- [66] Laibach, F., *Ber. deut. Botan. Ges.*, 51, 386~392 (1933).
- [67] LaRue, C. D., *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S.*, 22, 254~259 (1936).
- [68] Lee, E., *Ann. Botany*, 25, 51~107 (1911).
- [69] Lee, S. H., and Carolus, R. L., *Michigan State Coll., Agr. Exptl. Sta., Tech. Bull. No. 216*, 40 pp, (1949).
- [70] Lewis, D., *J. Pomol. and Hort. Sci.*, 22, 175~183 (1946).
- [71] Lewis, H., *Evolution*, 7, 1~20 (1953).
- [72] Livingston, G. A., *Plant physio.*, 25, 711~721 (1950).
- [73] Lloyd, F. E. *Ottawa Nat.*, 28, 51~105 (1914).
- [74] Lloyd, F. E., *Botan. Gaz.*, 61, 213~230 (1916).
- [75] Loewi, E., *Proc. Akad. Wiss. Wien. Math-naturw. Kl.*, 166, 983~1024 (1907).
- [76] Louie, D. S., Jr., and Addicott, F. T., *Program, 121 st meeting, Amer. Assoc. Advance. Sci. p. 249* (1954).
- [77] Luckwill, L. C., *J. Hort. Sci.*, 28, 14~24 (1953).
- [78] Luckwill, L. C., *J. Hort. Sci.*, 28, 25~40 (1953).
- [79] Marth, P. C., and Prince, V. E., *Science*, 117, 497~498 (1953).
- [80] Mason, T. G. *Ann. Botany*, 36, 458~484 (1922).
- [81] Matzke, E. B., *Am. J. Botany*, 23, 446~452 (1936).
- [82] McGregor, W. G., Hanson, D. R., and Magee, A. I., *Can. J. Agric. Sci.*, 33, 125~131 (1953).
- [83] Meyer, B. S., and Anderson, D. B., *Plant physio.* 2nd ed., (Van Nostrand Co., Inc., New York, N. Y., 784 pp. 1952).
- [84] Milbrath, J. A., and Hartman, H., *Science* 92, 401 (1940).
- [85] Miller, E. O., *Plant physio.* 2nd ed., (McGraw-Hill, New York, N. Y., 1201 pp., 1938).
- [86] Miller, R. R., and Enskine, D., *National Shade Tree Conf. Proc.*, 25, 88~99 (1949).
- [87] Mitchell, J. W., and Marth, P. C., *Ann. Rev. Plant physio.*, 1, 125~140 (1950).
- [88] Mohl, H. Von. *Botan. Zeit.*, 18, 273~274 (1860).
- [89] Molisch, H., *Botan. Centralbl.*, 25, 393~394 (1886).
- [90] Murneek, A. E., and Teubner, F. G., *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* 61, 149~164 (1953).
- [91] Myers, R. M., *Botan. Gaz.*, 102, 323~338 (1940).



- [92] Nightingale, G. T., and Earnham, R. B., *Botan. Gaz.*, 97, 477~517 (1936).
- [93] Norman, A. G., in *Plant Regulators in Agriculture*, 29~43.
- [94] Olmstead, C. E., *Botan. Gaz.*, 112, 365~393 (1951).
- [95] Overbeek, J. van, *Ann. Rev. Plant physio.*, 3, 87~108 (1952).
- [96] Overbeek, J. van, *Plant physio.*, 29, 307~308 (1954).
- [97] Overbeek, J. van, Blondeau, R., and Horne, V., *Am. J. Botany*. (未发表)
- [98] Panshin, A. J., Raphael, H. J., and Day, M. W., *Mich. Agric. Expt. Sta. Quart. Bull.*, 35, 474~481 (1953).
- [99] Pfeiffer, H., *Die Pflanzlichen Trennungsgewebe*, (Linsbaur, K., Ed., *Handbuch der Pflanzen Anatomie* Abt. 1, Teil 2, Bd, 5, Lief 22, Gebrüder Borntraeger, Berlin, Germany, 336 pp., 1928).
- [100] Pratt, H. K., *Plant physio.*, 29, 16~18 (1954).
- [101] Pridham, A. M. S., and Hsu, R., *Proc. 8th Ann. Meeting Northeast. Weed control Conf.*, 215~219 (1954).
- [102] Ramsdell, V.H., *The Anatomy of Cotton Leaf Abscission* (Master of Arts thesis, Univ. of Calif., Los Angeles, California, 1954).
- [103] Rethke, R. V., *Am. J. Botany*, 33, 677~683 (1946).
- [104] Richter, O., *Lotos (Prag)*, N. F., 29, 106~107 (1908).
- [105] Rossetter, F. N., and Jacobs, W. P., *Am. J. Botany*, 40, 276~280 (1953).
- [106] Sampson, H. C., *Botan. Gaz.*, 66, 32~53 (1918).
- [107] Scott, F. M., Schroeder, M. R., and Turrell, F. M., *Botan. Gaz.*, 109, 381~411 (1948).
- [108] Sequeira, L., and Steeves, T. A., *Plant physio.*, 29, 11~16 (1954).
- [109] Serp, E. F., and Forde, H. I., *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.*, 60, 193~196 (1952).
- [110] Shoji, K., Addicott, F. T., and Swets, W. A., *Plant physio.*, 26, 189~191 (1951).
- [111] Skoog, F., *Am. J. Botany*, 27, 939~951 (1940).
- [112] Sorber, D. G., and Kimball, M. H., *U. S. Dept. Agri. Tech. Bull. No. 996*, 80 pp., (1950).
- [113] Stewart, W. S., *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.*, 54, 109~117 (1949).
- [114] Stewart, W. S., 13th Intern. Hort. Congr. *Proc.*, London, II, 1281~1291 (1952).
- [115] Stewart, W. S., and Klotz, L. J., *Botan. Gaz.*, 109, 150~162 (1947).
- [116] Swets, W. A., and Addicott, F. T., *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* (未发表)
- [117] Tang, Y. W., and Bonner, J., *Am. J. Botany*, 35, 570~578 (1948).
- [118] Tharp, W. H., Ed., *Chemical defoliation of cotton* (National Cotton Council Memphis, Tenn., 9 pp., 1953).
- [119] Thimann, K. V., Ed., *The Action of Hormones in plant and Invertebrates* (Academic press, Inc., New York, N. Y., 228 pp., 1952).
- [120] Tukey, H. B., Ed., *Plant Regulators in Agriculture* (John Wiley & Sons, New York, N. Y., 269 pp., 1954).
- [121] Tukey, H. B., and Hamner, C. L., *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.*, 54, 95~101 (1949).
- [122] Vyvyan, M. C., *J. Pomol. Hort. Sci.* 22, 11~37 (1946).
- [123] Vyvyan, M. C., and Barlow, H. W., *Ann. Rept. East Malling Research Sta. (Kent)*, A 35, 101~107 (1947).
- [124] Wadleigh, C. H., *Arkansas Agr. Expt. Sta., Bull. No. 446* (1944).
- [125] Waggoner, P. E., and Dimond, A. E., *Science*, 119, 123~124 (1954).
- [126] Walhood, V. T., *Abscission in Cotton* (Doctoral thesis, Univ. of California, Los Angeles, Calif., 1955).
- [127] Warne, L. G. G., *J. Roy. Hort. Soc.*, 62, 193~195 (1947).
- [128] Wasscher, J., *Mededel. Dir. Tuinbouw*, 547~555 (Oct. 1947).
- [129] Watson, D. P., *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* 60, 151~164 (1952).
- [130] Weintranb, R. L., Brown, J. W., Nickerson, J. C., and Taylor, K. N., *Botan. Gaz.*, 113, 348~362 (1952).
- [131] Went, F. W., *Plant physio.*, 13, 55~80 (1938).
- [132] Went, F. W., and Carter, M., *Am. J. Botany*, 35, 95~106 (1948).
- [133] Went, F. W., and Hull, H. M., *Plant physio.*, 24, 505~526 (1949).
- [134] Went, F. W., and Thimann, K. V., *Phytohormones* (Macmillian Company, New York, N. Y., 294 pp., 1937).
- [135] Wester, H. V., and Marth, P. C., *Science*, 111, 611 (1950).
- [136] Wester, R. E., and Marth, P. C., *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.*, 53, 315~318 (1949).

(下接第 41 頁)