

· 现代果树科学集论 ·



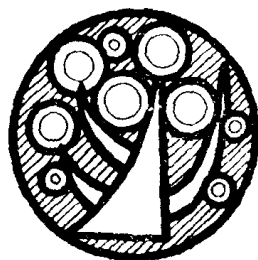
植物生长调节剂 与果树生产

徐绍颖编著

上海科学技术出版社

· 现代果树科学集论 ·

孙云蔚 杨文衡 主编



植物生长调节剂 与果树生产

徐绍颖 编著

376325

上海科学技术出版社

· 现代果树科学集论 ·

孙云蔚 杨文衡 主编

植物生长调节剂与果树生产

徐绍颖 编著

上海科学技术出版社出版

(上海瑞金二路 450 号)

总发行所 上海发行所发行 上海东方印刷厂印刷

开本 850×1156 1/32 印张 14.75 字数 388,000

1987 年 2 月第 1 版 1987 年 2 月第 1 次印刷

印数 1—3,000

统一书号: 16119·914 定价: 3.80 元

内 容 提 要

本书系统论述了植物生长调节剂应用的基本理论和在果树生产中应用的实践经验。全书分上下篇共十一章。上篇第一章分六大类介绍常用的植物生长调节剂结构与活性的关系及其生理效应，着重于对生长的效应和不同生长调节剂效应的异同点及相互作用。第二、三、四章主要论述生长调节剂应用的基本原理，阐述对植物施用生长调节剂后，药液在植物表面的存留，进入植物体，在植物体中的运输、代谢及最终发生作用的机理和方式。下篇各章介绍生长调节剂对果树各发育过程，包括种子发芽，插条生根，嫁接愈合，营养生长和顶端优势，花芽形成，座果和果实生长，叶片和果实的脱落，果实的成熟，以及对不利的环境条件的抗性等的调控效应和在世界各国果树生产中的应用情况。

本书是《现代果树科学集论》丛书之一。这部集论以理论阐述为重点，结合介绍先进技术经验，将分册陆续出版。

本书可供果树专业的研究生、教师、果树科技研究人员参考，并可供植物栽培各专业教学和科技人员在研究生长调节剂的应用和学习植物发育生理时参考。

《现代果树科学集论》

序 言

我国果树栽培的历史悠久,在古书《诗经》中,已有关于栽培果树和野生果树的记载。

我国是世界果树发源中心之一,果树种质资源极其丰富。现在,全国栽培的和野生的果树种类多达500余种。世界各国栽培的主要果树,很多原产于我国,并由我国传出。

早在两千多年以前,我国西北原产的桃和杏,已经通过历史上著名的“丝绸之路”传入伊朗;此后,又由伊朗传至欧洲各国。当时,这条“丝绸之路”成为我国和欧洲之间果树种质资源相互传播的重要通道。

大约在两千多年以前,我国的枣、栗、梨,以及柑橘等果树,已有大面积的专业栽培,而且选育了不少优良品种和稀有品种。例如,在《尔雅》中,已经记叙了“冬桃”(“施”,冬桃。注:子冬熟)。冬桃在冬季十二月成熟,现在陕西、河南都有分布。该书还记述了“无核枣”(“斲”,无实枣。注:不著子者)。无核枣(空心枣)产于山东乐陵,是我国著名的优良品种。在北魏贾思勰所著的《齐民要术》中,关于果树品种、育种、栽植、繁殖、加工、贮藏,以及病虫害防治等方面的经验已有相当精详的记载,特别是在果树嫁接方面,介绍了不少卓有成效的方法,还论述了“接穗”与“砧木”的亲合关系。此外,还讲到环剥、纵伤、疏花、防霜等技术,大都符合科学原理。可见果树栽培在我国古代就很受重视,并已相当发达。我国有广大的山区、丘陵、沙荒、沙滩,都可因地制宜发展果树。

新中国建立以来,我国的果树生产和科学研究工作都有很大发展,各地区都取得了不少成果。当然,在生产和科学研究上也还

存在着问题,有待于今后继续深入探讨和改进。

国外,近几十年来,对于果树的科学研究,进展极快。

我国实现果树生产现代化,首先要大力发展果树科学技术,特别是要大量培养果树科学技术人才,这是最根本的问题。

为了对我国果树生产和果树科学研究的提高略尽绵薄,我们与有关各农业院校和科学研究单位协作,编辑这部《现代果树科学集论》,计划编写 26 册,有:果树分类,果树生理,果树生态,果树科学实验法,果树生长与结实,果树繁殖,果园建立,果树整形与修剪,果园土壤管理,果品加工与贮藏,果树病虫害防治,果园机械,以及果树遗传育种原理,果树引种驯化,果树组织培养,果树杂交育种;还有:寒地果树,热带亚热带果树,果树矮化密植,植物生长调节剂与果树生产,以及国外果树生产与科学研究等,将分册陆续出版。

《现代果树科学集论》各册内容,有所侧重,但均以阐述基础理论为主,在理论与实践相结合的原则下,广泛吸收国外的先进科学研究成果和技术经验

《现代果树科学集论》主要是供高等农业院校果树专业的研究生,进修教师,以及果树科学技术人员参考之用;同时,也可供果树专业的学生作为课外阅读资料。

本书在编辑出版过程中,蒙上海科学技术出版社、有关农业院校和科学研究单位的大力支持,在此谨致谢意。

孙云蔚 杨文衡

1981 年 7 月

引 言

农作物生产的历史，就是人类试图通过各种途径来改变和调节作物的发育，以生产更多、更好的食物及其它产品的历史。长期以来，人们是从以下三个方面来提高作物生产的：① 改善作物生长的环境，如通过施肥、除草、中耕、灌溉等为栽植的作物提供可表现其生产潜力的最佳条件；② 改善作物的遗传性，进行杂交育种，培育或选择产量高、质量好、抗性强、便于管理的新个体进行繁殖和栽培；③ 调节作物光合产物的分配，对作物进行修剪、摘心、除芽、疏果等，使光合产物相对更多地分配于作物的经济产量部分。

从第二次世界大战以来，人们开辟了一个新的提高作物产量的途径，开始应用化学的方法，即通过对作物应用生长调节剂来控制作物的发育。生长调节剂是指一些天然或合成的有机化合物，但不是营养物质，当以低浓度（一般 $<1\text{ mM}$ ）施用于植物时，可以影响植物的生理过程和形态结构。生长调节剂和植物激素这两个词常被混淆。植物激素是指植物本身合成的调节物质，在极低浓度（ $<1\text{ }\mu\text{M}$ ）即可调节植物的生理过程，它们在植物体内可以由合成部位移动到作用部位。因此，植物激素这个词只限于天然产生的调节物质。而生长调节剂，不仅包括人工合成的具有生理活性的化合物，而且也包括一些天然的化合物以及植物激素在内。因为在天然激素被提取并施用于植物以诱导生理反应时，按照定义，它们也就成为生长调节剂。另外，生长调节剂和除草剂以及农药也没有截然的界限。有些化合物在高浓度起除草作用，但在低浓度则有调节植物生理过程的活性，如 2, 4-D、2, 4, 5-T 等。有些杀虫剂，如西维因（1-氨基甲酸酯），有些杀菌剂，如甲基氨基甲酰，也

有某些类似生长调节剂的活性。所以，植物生长调节剂是由多种多样化合物组成的并无明确范围的一类化合物，只是因为它们在它们被施用于植物时，具有调节植物生理过程的活性，才被人们叫做生长调节剂。

生长调节剂的应用对农业生产起了很大的革新作用，有人认为，其作用有如耕作的被发明一样。这一方面是因为应用生长调节剂与其它农业技术措施相比，有其独特的优越性：生长调节剂应用的浓度很低，仅需少量的药剂及应用费用，所需的物资、劳力、能量的消耗与其它措施相比都非常少，在植物体和土壤中可迅速被分解，所以对人类及环境条件通常没有坏处；生长调节剂可影响作物的许多生理过程，产生的效应快而强烈，可用以解决由环境和遗传因素所造成的生产上迫切需要解决的问题。我们从目前一些应用成功的例子中，可以看出生长调节剂的巨大潜力。在割胶时，橡胶从乳管中的分泌常由于乳管被堵塞而减少或中止，外用乙烯利于切口，可延缓切断的乳管的堵塞，从而使橡胶产量提高 30~40%，干胶产量提高 100%。这项措施是生产调节剂应用技术中最引人注意的成就之一，而且已在许多国家的橡胶生产中得到广泛的应用。再如在欧洲的一些国家气温低，小麦栽植密度高，在施用大量氮肥以提高产量时，常常引起严重的倒伏，而使施用的氮肥不能获得应有的增产效果。通过喷布生长延缓剂，可使小麦节间缩短，茎秆硬实，从而防止了倒伏，使人们真正可以从大量施氮得到好处。联邦德国近年来就是由于应用生长延缓剂而使小麦产量大幅度增长。棉花的大量霜后花对产量有严重的影响，我国在大面积生产上已成功地应用乙烯利使棉铃开裂提早 2~3 周，并使棉铃成熟集中，这样避免了过多的霜后花，使采收集中并提高了产量。其它象用增甘磷和赤霉素可使甘蔗增产 10~15%，华北地区应用黄脯酸使气孔关闭以防止干旱风为害等。从这些成果，可以看出生长调节剂在解决生产上迫切问题中的巨大作用。

生长调节剂对农业生产的革新作用还表现在促进新的农业技术发展的巨大潜力方面。这方面显而易见的例子是：由于脱叶剂

的使用,使大面积机械采收棉花成为可能;用乙烯利作为果实松动剂,使果实的机械采收技术得到很大的发展。英国朗·埃斯顿试验站的“草地果园”,更给我们提供了在应用生长调节剂技术后,发展完全新型的栽培技术的可能性。苹果原为多年生乔木果树,但由于B-9对促进极幼年树开花的作用,可使幼年金冠苹果树第一年夏季就受诱导而形成花芽,第二年春季开花,秋季便可采收果实;果实采收后,树被锯到嫁接口上,经过一年的生长,并喷布B-9诱导成花,第二年又可结实。这样的果园果实产量可以非常高,而且可以进行机械修剪、喷药与采收。由于B-9的应用,完全改变了苹果的生命周期并发展了一套机械化的、全新的栽培管理技术。

从以上一些例子可以看出植物生长调节剂应用技术具有的巨大生产及革新潜力,但这并不是说,植物生长调节剂便可以代替一切了。生长调节剂虽可用以克服由于环境因子所造成的一些生产问题,但它的效应是与各项栽培措施密切相关、相互影响的,而不是孤立起作用的“万灵丹”。只有在综合栽培措施的基础上,保证作物正常的生长条件,针对存在的主要问题,在关键时期合理应用,植物生长调节剂才能充分显示其效应,而达到人们预期的结果。生长调节剂虽可以用来解决由一些遗传因子所造成的作物生产上的问题,但是它绝不能代替育种,它的应用与育种工作是互相补充的。育种工作要长期才能达到目的,而植物生长调节剂可以提供较快解决问题的办法满足眼前的急需。作物育种可以培育出适应一般气候条件的品种,生长调节剂可以帮助这些作物品种去适应不同地区气候条件上的变化。

生长调节剂的应用最早是从果树开始的。早在1920年乙烯就被用于催熟果实。1934年Went和Thimann报道了应用生长素来促进插条生根。近半个世纪以来,生长调节剂在果树上获得了最广泛的应用,已成为提高果树生产的一个重要手段。它已被用于调控果树发育的各个阶段——生长、开花、结实、成熟、衰老、脱落,并调节果树对影响各发育阶段的内外因子的反应。这不是偶然的,果树是经济价值高、集约管理的作物,应用生长调节剂只

要使产量或品质略有提高，所增加的收入就足以支付药剂处理的费用；大多数果树的寿命长，应用生长调节剂来克服已定植的品种在产量或品质上的不足之处，比全面更新果园在经济上要合算的多。另外，果树品种更新慢，在世界各国最受市场欢迎的品种只有为数不多的几个，因此，可专门建立一套为改进某一特定品种产量或品质的生长调节剂应用技术，并可较长期地被应用。

本书以生长调节剂应用的基本原理为重点，并介绍生长调节剂对果树各发育过程的控制效应及在果树生产上的应用情况。由于果树是多年生作物，它的生长发育不仅受当年而且受多年内外条件的影响，并且果树树体高大，因此以果树为材料进行生理学的研究存在着许多困难。生理研究多应用一、二年生作物为试材，但由此取得的一般结论对在果树上的应用也有指导意义，所以收编于本书中。另外，除草剂应用的基本原理方面的研究是走在前列的，有关药剂如何进入植物体，在植物体内的转运和代谢等方面，生长调节剂和除草剂存在着许多共同点，因此，本书在讨论这个问题时也引用了一些除草剂上的研究成果。本书虽然介绍了一些生产上应用生长调节剂比较成功的应用技术，但本书不是应用技术指导书或推荐书，所介绍的生长调节剂不一定是可以在市场上买到的，所介绍的使用剂量和方法则只是在特定条件下对特定的种和品种应用的结果，只供读者在进一步研究时的参考。

目 录

序 言

引 言

上篇 植物生长调节剂及其应用原理

第一章 常用植物生长调节剂的分类及其生理效应

一、生长素及其有关化合物	3
(一) 发现的历史	3
(二) 天然的生长素类化合物	5
(三) 人工合成的生长素类化合物	5
(四) 生长素类化合物结构与活性的关系	10
(五) 生长素的生理效应	17
(六) 酚类物质和生长素	22
(七) 壳梭孢菌素	26
二、赤霉素及其有关化合物	26
(一) 发现的历史	26
(二) 基本结构与活性	27
(三) 其它具有赤霉素活性的化合物	33
(四) 赤霉素的生理效应	33
三、细胞分裂素及其有关化合物	42
(一) 发现的历史	42
(二) 基本结构与活性	42
(三) 天然存在的细胞分裂素	43
(四) 人工合成的细胞分裂素	48
(五) 细胞分裂素的生理效应	49

四 乙烯及其有关化合物	56
(一) 乙烯成为公认激素的历史	56
(二) 结构与活性	57
(三) 促进乙烯发生的化学药剂	58
(四) 乙烯抑制剂	63
(五) 乙烯的生理效应	64
(六) 多胺	75
五、生长抑制物质	76
(一) 定义及发现历史	76
(二) 天然产生的生长抑制物质——脱落酸	78
(三) 人工合成的抗生长素类及激素转运抑制剂	90
(四) 人工合成的生长抑制剂及摘心剂	96
(五) 人工合成的生长延缓剂类	96
六、其它类型的生长调节剂	106
(一) 芸苔素	107
(二) 三十烷醇	110
(三) 酞酰亚胺类化合物	112

第二章 生长调节剂的进入植物体

一、药液在植物表面的存留	114
(一) 植物的总体形态与药液的存留	117
(二) 植物表面的特化结构与药液的存留	117
(三) 角质层与药液的相互作用及存留	118
二、药剂的进入植物体	126
(一) 从叶片的进入	126
(二) 通过茎的进入	145
(三) 通过根系的进入	146

第三章 生长调节剂在植物体中的运输和代谢

一、在植物体中的运输	151
------------------	-----

(一) 运输的途径	151
(二) 质外体运输	152
(三) 共质体运输	155
(四) 共质体、质外体运输的交替进行	161
(五) 不同化合物运输的特异性	162
(六) 主要生长调节剂的运输特性	163
(七) 不同激素间的相互作用对运输的影响	172
二、在植物体中的代谢	174
(一) 在植物体中的代谢方式和时间进程	175
(二) 主要生长调节剂在植物体中的代谢	178

第四章 生长调节剂的作用机理和方式

一、关于激素受体的概念	197
二、主要生长调节剂的作用机理和方式	200
(一) 生长素	200
(二) 赤霉素	208
(三) 细胞分裂素	213
(四) 乙烯	215
(五) 生长抑制物质	216
三、激素的信使作用和激素间的相互作用	219
(一) 第一和第二信使假说	219
(二) 植物激素间的相互作用	222
四、激素的直接效应和间接效应	227
参考文献	230

下篇 发育的激素调控及其在果树生产中的应用

第五章 生长调节剂与果树的繁殖

一、生长调节剂与种子萌发	244
--------------------	-----

(一) 打破种子休眠, 促进萌发	244
(二) 在果树生产中的应用	253
二、生长调节剂与插条生根	254
(一) 促进插条不定根的形成	254
(二) 在果树生产中的应用	264
三、生长调节剂在其它繁殖方法中的应用	267
(一) 嫁接伤口的愈合	267
(二) 凤梨小植株的形成	268

第六章 生长调节剂与果树的营养生长

一、对果树营养生长的调控	269
(一) 促进或延迟发芽	269
(二) 对新梢生长的调控	275
二、对果树树体结构的调控	282
(一) 顶端优势及其激素调控	282
(二) 在果树生产中的应用	286

第七章 生长调节剂与果树的花芽形成及开花

一、果树花芽分化的激素调控	294
(一) 幼年期的长短	294
(二) 外界条件和果树花芽分化	295
(三) 碳氮比学说和果树花芽分化	296
(四) 成花激素和果树花芽分化	296
(五) 营养生长和花芽分化	303
(六) 花芽的发育和性别的分化	307
二、在果树生产中的应用	307
(一) 促进花芽的形成	307
(二) 抑制花芽的形成	318
(三) 延迟花的开放	321
(四) 控制性别的分化	322

第八章 生长调节剂与果实的生长

一、座果、果实生长及其激素调控	324
(一) 座果和植物激素	324
(二) 单性结实和植物激素	326
(三) 果实的生长和植物激素	330
二、在果树生产中的应用	338
(一) 诱导单性结实, 提高花期座果	338
(二) 促进果实的生长	355
(三) 对自花不亲和性的控制	364

第九章 生长调节剂与果树叶片和果实的脱落

一、脱落及其激素调控	366
(一) 果实和叶片脱落的动态及原因	366
(二) 脱落带及脱落的过程	367
(三) 脱落的激素调控	369
二、在果树生产中的应用	378
(一) 抑制脱落, 提高座果	378
(二) 抑制落粒, 增进贮运能力	388
(三) 促进脱落, 疏花疏果	389
(四) 促进果实松动, 便于机械采收	402

第十章 生长调节剂与果实的成熟及品质

一、果实的成熟及其激素调控	407
(一) 果实成熟与衰老过程的变化	407
(二) 酶活性的增高和新酶的合成	411
(三) 呼吸跃变	413

(四) 乙烯的产生	415
(五) 生长素和果实成熟	417
(六) 脱落酸和果实成熟	417
(七) 赤霉素和果实成熟	419
(八) 细胞分裂素和果实成熟	420
二、在果树生产中的应用	421
(一) 抑制或促进成熟	421
(二) 改善果实的外观和品质	432

第十一章 生长调节剂与果树的抗性

一、增强抗寒性	440
二、增强对水分逆境的抗性	443
三、增强抗病性	445

结 束 语

参考文献	448
编后记	454

上 篇

植物生长调节剂及其应用原理

第一章 常用植物生长调节剂的分类及其生理效应

生长素、赤霉素、乙烯、细胞分裂素和脱落酸五大激素的发现和它们生理效应及作用方式的研究，尤其是植物激素的活性和结构关系的研究，大大促进了生长调节剂研究工作的进展。整形素 (Schneider, 1970) 和生长延缓剂 (Tolbert, 1960) 的合成和应用，使生长调节剂的基本作用和实际应用效果得到公认。寻找新的植物生长调节剂及其作用方式的研究，已成为基础和应用植物学研究中的最活跃的领域之一。目前世界上有许多实验室在对大量的化合物进行筛选，以寻找新的生长调节剂。

据报道，现在已列入商品目录上，具有生长调节剂活性的化合物编号已达 492 号，本书只能选其中一部分在果树上常用的药剂分类进行介绍。对生长调节剂最理想的分类方法是根据作用方式进行分类。作用方式是指由该生长调节剂所触发和加速的生理过程。但目前这方面的知识很不完整，同时一种生长调节剂常常可