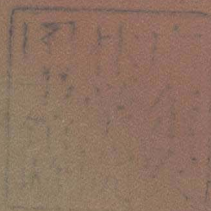


# 植物生理生化译丛



科学出版社

# 植物生理生化译丛

(第一集)

中国科学院植物研究所  
植物生理生化研究室

科学出版社

1974

## 植物生理生化译丛

(第一集)

中国科学院植物研究所  
植物生理生化研究室

\*

科学出版社出版

北京朝阳门内大街137号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

\*

1974年5月第一版 开本：787×1092 1/16

1974年5月第一次印刷 印张：10 1/4

印数：0001—5,250 字数：236,000

统一书号：13031·203

本社书号：339·13—10

定价：1.10元

## 译 者 的 话

植物生理学和植物生物化学是研究植物生长发育规律、物质新陈代谢和能量转化的科学。而植物生理学又与农业有密切的关系。因此，植物生理学和植物生物化学的研究不论在理论上或在生产实践上都具有重大的意义。这两门学科在近几十年来发展较快，为了贯彻毛主席关于“洋为中用”的教导，我们选择一些外国研究资料，出版译丛，供有关科技人员、教师和学生批判参考。

译 者

1974年2月

## 目 录

植物生长调节物质在农业上的应用·····	1
CCC(矮壮素)与谷类作物·····	20
谷类产量的生理学研究状况·····	33
果实的成熟和乙烯的生物合成·····	55
光呼吸	
——增加植物生产力的关键·····	63
赤霉素的生物鉴定法·····	67
脱落酸	
——一种在植物中新发现的生长调节物质·····	91
整形素·····	99
叶绿体电子传递的抑制剂: 结构-活性关系·····	108
光系统 II 与氧的释放·····	120
光化学反应中心和光合膜·····	143

# 植物生长调节物质在农业上的应用

S. H. Wittwer

二十世纪三十年代初期,植物生长调节物质第一次被认为对于作物生产具有重大意义。从植物生长激素这个突出的发现的早期起,就已经有很多种植物生长调节物质被发现了。所以,当前很多天然的和合成的化学药剂,引起了科学研究工作者和实际栽培工作者的注意和兴趣。这些植物生长调节物质,对克服环境限制、缓和遗传限制、改良品质和在促进粮食与其它作物提高生产和改良收获及贮存上,产生了新的可能性。

## (一) 历史

表 1 记载了农业和园艺上使用植物调节物质的里程碑。它们的历史是从使用乙炔和乙烯促进菠萝开花开始的<sup>[1]</sup>。其它药剂则随之而被使用。

第一篇报告,讨论的是在 1934 年用植物激素 3-吲哚乙酸 (IAA) 和吲哚丁酸 (IBA) 促进了插条根的形成<sup>[2]</sup>。1939—1940 年,开始介绍了以用大约 2000 ppm 浓度的 IBA 与 NAA 的粉末或溶液的效果为最好<sup>[7]</sup>。

这个历史,是在 1934 年日本人安田 (Yasuda) (*Jap. J. Genet.*, 9: 118) 报告了植物激素诱导单性结果之后形成的。所结的果实,是无籽的;而是越过了授粉<sup>[3]</sup>。

1937 年发表了用植物激素防止冬青属植物落叶和落果的报告<sup>[4]</sup>。关于防止落叶的问题,早在一年前由 La Rue (*Proc. Nat. Acad. Sci., Wash.*, 22: 254) 做过报告。1939 年 Gardner、Marth 和 Batjer 发表了对苹果在收获前落果的控制和对其它水果用 NAA 和萘基乙酰胺 (NAD) 的第一次统计<sup>[5]</sup>。一年以后, Schneider 和 Enzie 报告了用 NAA 和 NAD 对苹果和其它水果疏果作用的成功<sup>[6]</sup>。

用植物生长调节物质作为除莠剂的里程碑,是 Hamne 和 Tukey 在 1944 年 9 月公布了 2,4-D 和 2,4,5-T 的除莠效果,特别是对旋花属植物的控制效果而开始的<sup>[9]</sup>。

1944 年,在美国俄亥俄州的克利夫兰召开的“美国科学和进步协会”大会上提出的论文,叙述了如何对茄番花穗喷洒  $\beta$ -萘氧基乙酸 (NOA) 和 4-氯苯氧基乙酸 (4-CPA) 增加温室番茄的座果和产量的问题<sup>[10,11]</sup>。两年后,对未成熟的豆荚喷洒 NAA、4-CPA 和  $\alpha$ -0-氯苯氧基丙酸 (CPPA),增加了豆的座荚<sup>[12]</sup>。在对座果的研究之后,又推广到对早期田间番茄花穗喷洒 NOA 和 4-CPA,在克服因夜间低温而引起衰退的影响方面取得了成功<sup>[13,14]</sup>。

其它方面的历史意义,如用生长素 IAA 和 NAA 诱导黄瓜雌花<sup>[15]</sup>和在收获前对洋葱叶喷洒马来酰肼以控制储藏洋葱的发芽<sup>[16]</sup> (图 1)。

这些物质发现的早期工作,明显地只是提供能够在农业上应用的生长调节物质,以后进行了一些系统的理论和应用技术的研究。1949 年 9 月 5—7 日 Zimmerman 在美国威斯

康辛的麦迪逊召开的科学讨论会上,从植物激素的研究中总结并列出了以下用途<sup>[17]</sup>:(1)通过激素对插条的处理加速植物繁殖;(2)防止收获前的果实脱落;(3)增加番茄的座果和诱导无籽;(4)抑制储藏的马铃薯的发芽;(5)抑制果树发芽延长休眠期;(6)抑制苗圃砧木发芽延迟春季生长;(7)调整菠萝的开花;(8)脱叶;(9)疏果;(10)除莠(杂草清除)。

无论是自然发生的或是合成的生长素或乙烯所产生的上述作用,都是重要的。这些有效的生长素包括 IAA、IBA、NAA、NAD、4-CPA、2,4-D、2,4,5-T 和 NOA。这些物质中,只有吲哚乙酸 (IAA) 无疑是被离析出来并已特定为植物生长激素<sup>[18]</sup>。

虽然,随着某些有关植物学的国际会议的进展和其它有关会议,发表了千余篇的技术论文<sup>[45-51]</sup>,现今这些化学药剂的应用项目也增加了,但是在农业上有经济价值的重要用途的生长调节物质的数目,仍旧是很少的。可是有关整个生长调节物质的书<sup>[52-57]</sup>和综述论文<sup>[58-72]</sup>的数目还是很多的。

某些高级科学讨论会、国际会议和综述中,只有少数是涉及到农业上实际的应用和使用的。

这方面的问题,除了第一次植物生长物质会议外<sup>[45]</sup>,好象简直是被遗忘了。

近来,对植物生长调节物质的兴趣,又上升到一个新的高潮。1969年8月19—22日,在美国华盛顿州普尔曼召开的“第六十六届美国园艺会”上,有三分之一的论文是介绍有关植物生长调节物质效果方面的论文。1970年3月17—25日,在以色列特拉维夫召开的第十八届国际园艺会议上,有25%专门性和概括性的报告及投送的论文是属于强调植物生长调节物质的应用的。本文所作的介绍,包括已经发表了的植物生长调节物质的用途。

最近发现的某些具有重要意义的发展,表现在提高生长调节剂对农业应用上的潜力方面,特别是在园艺栽培应用方面的潜力上。摘要(表1—5)提供了现在刚刚出现的在六类主要生长调节剂(生长素、赤霉素、细胞激动素、脱落酸、乙烯和生长抑制剂)中,已经发表的某些现时很有希望的调节物质的有效应用的情况。对果实生长、花的形成、雌雄同株植物性的改变和在成熟前后施用而有利于机械收获和提高质量方面,进行了专门考察。

## (二) 生长素

近年来发现了一些生长素或者它的类似物质的新用途。在梨树花瓣脱落后的十四天的任何时间,施用25—50ppm的 $\alpha$ -萘乙酰胺(NAD)可以做为梨树的疏果剂<sup>[73]</sup>。最近报道了IBA(1%溶液)对叶子(顶端)施用,可以促使好多种观赏植物的插条生根<sup>[74]</sup>。对马铃薯、豌豆、豆类、甜菜和谷物,用“半致死”浓度2,4-D和某些微量元素(Fe、Cu、Zn、Mn和B),能够得到增加干物质和收获量的效果;马铃薯的颜色和质地得到了改进。2,4-D的浓度从0.1—0.5的范围内用粉剂每英亩施用5—10磅,对生长一个月的幼苗有很好的效果<sup>[75]</sup>。

N-芳基酞氨酸具有新的重要性。最初估计仅做为一种化学药剂可以促进番茄花的形成<sup>[20,76]</sup>,在温室条件下增加番茄产量<sup>[77]</sup>。对这些化合物的兴趣,近来在进行温室培养的番茄的人员中,再次流行起来。作为“自行整枝”的药剂,它们有减少由于驯化和稀疏工作所花费的劳动力的潜力,它们诱导单穗植株的果穗加大。在第一个花穗花形成时,以200

表 I 某些植物生长调节物质在农业和园艺上应用的里程碑

年 代	应 用	参考文献
1932	用乙烯和乙炔促进菠萝开花	[1]
1934	用生长素促进插条生根	[2]
1936	用生长素以传粉方法,促进果实生长;无核果实	[3]
1937	用生长素防止冬青叶和果实脱落	[4]
1939	用 (NAA) 控制苹果和其它果树果实在收获前的脱落 (NAD)	[5]
1942	用 NAA 和 2,4-D 促进菠萝开花	[6]
1943	用 NAA 和 NAD 疏稀苹果和其它果树果实	[8]
1944	2,4-D 和 2,4,5-T 的选择性的除草作用	[9]
1944	用 NAA, NOA 和 4-CPA 喷洒温室番茄的花,可增加座果和产量	[10]
1946	喷洒或施用粉剂 4-CPA 和 CPPA 增加未成熟的豆类座荚	[12]
1948	对花簇喷洒 NOA 和 4-CPA 增加早期大田番茄的产量	[13]
1950	用生长素和 NAA 增加黄瓜的雄花	[15]
1950	在收获前对洋葱叶喷洒马来酰肼 (MH) 可以控制储藏的洋葱的发芽	[16]
1953	用 4-CPA 可提高葡萄的座果	[19]
1955	用 N-m-甲苯酞氨酸增加番茄花的形成	[20]
1957	每两年施用一次赤霉素可诱导在寒冷情况和长日照在短日照条件下开花	[21]
1957	用赤霉素诱导种薯打破休眠和一起萌发	[22]
1957	用赤霉素促进芹菜的生长	[23]
1957	用赤霉素提高天竺葵花的大小和长度	[24]
1958	用赤霉素促进无核葡萄果实的生长	[25]
1958	用赤霉素克服因樱桃黄化病而矮小	[26]
1958	用赤霉素提高柑桔座果和果皮品质	[27]
1960	用赤霉素促进莴苣籽粒的生产	[28]
1960	用赤霉素诱导黄瓜雌性植株雄化	[29]
1960	矮壮素对小麦有利效用的记载	[30]
1960	矮壮素对 <i>Poinsettia</i> 和菊花有利的矮化作用	[31]
1961	N <sup>6</sup> -苄基腺嘌呤抑制绿叶蔬菜衰老和延长储藏寿命的作用	[32,33]
1964	整形素的报道	[34]
1964	(Alar-85) 对苹果开花和结果的有利的作用的记载	[35]
1965	赤霉素对促进温床大黄产量增加的作用	[36]
1965	矮壮素促进葡萄座果	[37]
1966	细胞激动素提高葡萄座果	[38]
1967	西玛津增加作物的蛋白质产量	[39]
1967	用低量的赤霉素于甘蔗的种植增加糖的产量	[40]
1967	Alar-85 促进葡萄座果	[41]
1968	用脱落酸模拟短日照作用	[42]
1968—69	强度的 TIBA 用于大豆有增产作用	[44]
1968—70	Ethrel 的被推荐和广泛地使用导致很多特别有效的反应	(看这篇报告)
1967—70	Alar-85 多种有利效果的报告	(看这篇报告)

发现 Phenoxycetic acid 有选择性的除莠性质的历史,是极其复杂的。后来由 W. G. Templeman (Ann. Appl. Boil, 1953,42, 162) 在英国 (Jealott's Hill, 牛津) 和美国 (Belville, Boyce Thompson) 为这项工作提供了一个清楚的了解。

ppm 浓度喷洒幼苗,可使花和果实的数目增加几倍。为了这个目的,一种化合物 N-m-甲苯酞氨酸经过实验,构成了“Duraset 20-W” (UniRoyal Chemicals, Benthany, Conn.)。2, 3, 5-三碘苯甲酸 (TIBA) 或者“Regim-8” (International Mineral and Chemicals Corporation), 在大



田条件下,确实增加了大豆收获量<sup>[43,44]</sup>,曾经报道过每英亩增2至5个蒲式耳,并且可增产到70%。减少了倒伏且得到容易进行联合收割的效果,经过处理的植株的蔓不致过于繁茂,光的分布较好,并且增加座果,提前5天成熟。商业上生产的这种产品,以每英亩3—4盎斯在十分之一株开第一朵花时作为叶子的喷洒剂。单在美国的伊利诺斯和印地安州就有两万英亩的大豆,在1969年进行了这种处理。这种化合物在美国应用于大豆比对其它饲料有更好的效果,这已被得到了承认。对于高水平肥料、窄行、密植生长的大豆,施用TIBA,有最显著的增产效果。与大豆取得的效果相比,豌豆(指美国南方的)也有增加产量的可能性<sup>[78]</sup>。

### (三) 赤 霉 素

1955年,在怀城“Wye”学院召开的第三次植物生长物质国际会议中没有一篇关于赤霉素的文献。四年以后,在Boyce Thompson植物研究所召开的第四次植物生长调节物质国际会议的三分之一的汇报中,对赤霉素又做了专门的讨论。这表明自从1955—56年赤霉素被介绍到西方世界以后,对赤霉素的兴趣并不是低落,而且把着眼点同时分别放到其它几乎是值得同样注意的物质上去了。稻恶苗病菌(*Gibberella fujikuroi*)对水稻的作用,第一次被日本注意到了,并且在1938年,Yabuta(澁田)和Sumiki(住木)由真菌中分离出这种物质,并且把这种代谢产物命名为赤霉素(*J. Agric. Chem. Soc., Japan*, **14**: 1526)。详细的研究,是在英国进行的(Brian, Elson, Hemming, and Radley, *J. Sci., Fd. Agric.*, 1954, **12**: 602),最后使赤霉素成为激素中畅销的物质之一。已鉴定的32种赤霉素在本文中发表<sup>[71,74]</sup>。15种(A<sub>1</sub>—A<sub>4</sub>, A<sub>7</sub>, A<sub>9</sub>—A<sub>16</sub>, A<sub>24</sub>—A<sub>25</sub>)从稻恶苗病菌(*Gibberella fujikuroi*)中分离出来。21种赤霉素(A<sub>1</sub>—A<sub>9</sub>, A<sub>13</sub>, A<sub>17</sub>—A<sub>23</sub>, A<sub>26</sub>—A<sub>29</sub>)是高等植物的赤霉素。一些赤霉素(A<sub>1</sub>—A<sub>4</sub>, A<sub>7</sub>, A<sub>9</sub>, A<sub>13</sub>)在这种病菌和某些植物中都有。9种赤霉素是从红花菜豆(*Phaseolus Coccineus*)中分离出来的,同时13种赤霉素(A<sub>1</sub>—A<sub>5</sub>, A<sub>7</sub>—A<sub>9</sub>, A<sub>20</sub>, A<sub>26</sub>—A<sub>27</sub>, A<sub>29</sub>)在牵牛花(*Pharbitis nil.*)中发现。二色金光菊(*Rudbeckia bicolor*)包含着赤霉素A<sub>1</sub>, A<sub>4</sub>和A<sub>7</sub>—A<sub>9</sub>;郁金香鳞茎包含赤霉素A<sub>1</sub>, A<sub>5</sub>, A<sub>8</sub>, A<sub>9</sub>和A<sub>13</sub>;不成熟的苹果籽包含赤霉素A<sub>3</sub>—A<sub>4</sub>和A<sub>7</sub>。A<sub>3</sub>—A<sub>4</sub>和A<sub>7</sub>曾经从葡萄中分离出来,并且A<sub>18</sub>—A<sub>20</sub>从竹笋中分离出来。蜀葵(*Althea rosa*)包含赤霉素A<sub>1</sub>, A<sub>3</sub>和A<sub>9</sub>;榛子仁包含A<sub>1</sub>和A<sub>3</sub>;刀豆包含赤霉素A<sub>21</sub>和A<sub>22</sub>;而黄羽扇豆(*Lupinus luteus*)包含赤霉素A<sub>18</sub>, A<sub>23</sub>和A<sub>28</sub>。在黄瓜籽和柑桔嫩苗中找到赤霉素A<sub>1</sub>;在小麦、玉米、大麦、花生和大黄中,含有赤霉素A<sub>3</sub>,甘蔗中也有赤霉素A<sub>5</sub>,香蕉中有A<sub>7</sub>。在月光花(*Calonyction aculeatum*)中发现赤霉素A<sub>30</sub>和A<sub>31</sub>。A<sub>32</sub>在桃(*Prunus persica*)中发现。

大量的天然赤霉素及对其比较生物活性有限的实验,显示赤霉素引起某些相反的结果,或许和误用了它的同类物有关。还没有根据说明主要商品赤霉素(即A<sub>3</sub>)是最有效的,而一些其它赤霉素只是为了研究的目的而被使用了。帝国化学工业有限公司(Imperial Chemical Industries Limited)已将赤霉素A<sub>4</sub>和A<sub>7</sub>投入市场,并已得到批准;伊利诺斯州北芝加哥安道尔公司(Amdol Company of North Chicago, Illinois)开始采用原Pro-Gibb产品,它是A<sub>4</sub>和A<sub>7</sub>的混合物。这种混合物表明能增加黄瓜的雌性品系的雄花的形成,所以它可以作为促进杂交种子生产和改进黄瓜雌性品系发育的种源。

赤霉素的一些重要用途见表 2。在高原用它,对无核葡萄生产进行革命化并且改进了葡萄干的生产。市场上的无核鲜葡萄,很少是没有经过处理的。通常的实际应用,是喷洒两次赤霉素并对葡萄枝条进行环割,其目的是生产大粒葡萄,第一次是以 2.5—20 ppm 浓度的赤霉素在盛花期喷洒;这次喷洒有疏果作用,并明显地减少座果的总数量。它还可使 Thompson 无核葡萄的颗粒加大(图 2)。第二次喷洒的目的,是使座果时的果粒增大,常用的浓度是 40 ppm。这种技术使葡萄果穗上的大粒葡萄间疏松,而且还使它不易枯萎<sup>[85-88]</sup>。赤霉素可在每年每英亩面积的土地以 80 克的剂量,用做两次喷洒。对 Black Corinth (Zante Currant) 葡萄粒的增大也是有效的。加利福尼亚有 2000 英亩的葡萄,在盛花期之后,完全喷洒了一次赤霉素(表 2)。美国德拉韦州的葡萄经赤霉素处理,诱导葡萄无核,增大颗粒和促进早熟<sup>[88]</sup>。赤霉素对葡萄的开始使用,早在日本<sup>[89]</sup>。在加利福尼亚有

表 2 赤霉素应用的介绍

使用目的	作物	浓度/总量	处理(方式)	参考文献
	<b>蔬 菜</b>			
一起发芽(发芽整齐)	莴苣籽苗生产	5—10 ppm 或 1—5 克/英亩	8—12 叶时喷洒	[28]
增加籽粒产量,增加秆长、高产	芹 菜	25—50 ppm 或 5—10 克/英亩	收获前 2—3 周喷洒	[23]
降低对寒冷的需要,增产	温床大黄	250—500 ppm 和 50—100 毫升/Crown(即 20×15 吋)	苗床开始时	[36,94]
加速发育和早熟	洋 薊	25—50 ppm 或 5—10 克/英亩	秋季喷洒 2—3 次	[95]
打破休眠一萌发	种 薯	0.5—1 ppm	在播种前滴洒或喷洒种薯块	[22]
对诱导雌花雄花	杂交黄瓜苗的生产	500—1500 ppm	2—4 叶时喷洒	[29]
	<b>水 果</b>			
增加浆果和果穗的大小,疏松果穗	Black Corinth 无核葡萄	2.5—5 ppm	开花后即喷洒一次	[85—88]*
增加浆果大小,疏松果穗	Thompson 无核葡萄	2.5—20 ppm 20—40(16—48 克/英亩)	盛花期喷洒,座果期喷洒全部面积是潮湿的果穗	[85—88]*
诱导无核、增大葡萄粒、催熟	Delaware 葡萄	100 ppm	滴洒开花前座果时滴洒	[88,89]
疏松果穗减少果烂	密集的制酒的葡萄果穗	1—10 ppm 根据变化和 100 加仑/每英亩	在开花前 2—3 周	[89]*
延迟果皮衰老,减少果皮不整	脐 桔	10 ppm 在 500 加仑/每英亩	喷到市场上需要的颜色时	[90,91]
延迟果实成熟	柠 檬	同 上	在果实失绿前喷洒	[90,91]
减少病毒黄化病,改善果实品质	红酸樱桃	15—25 ppm	花瓣脱落后 10—15 天	[26]
推迟成熟期延长收获期,加大坚硬果实减少果裂	甜 樱 桃	5—10 ppm	正常收获期前 3 周	[92]
提高座果减少不生产的阶段	梨(某些变种)	10—20 ppm	在开花时或花瓣落时喷洒	[93]
增大果粒大小,使座果少核	越桔、酸果蔓、有核葡萄、番茄	10—15 ppm	开花或落瓣时喷洒	[88,96—98]
	<b>对其他作物的作用</b>			
增加 $\alpha$ -淀粉酶,促进大麦发芽特性	大麦发芽	1 ppm 或 1 克/吨	加入浸水	[102,103]
促进早春生长	草 和 丛	10—15 ppm 或 2—10 克/英亩	早春喷洒	[58]
改善了花的大小、长度,促进树形发育	天竺葵	5—10 ppm	在花芽第一次挂色时喷洒 在上部叶子上再喷洒	[24] [104]
促进秆生长,增加糖产量	甘 蔗	200 ppm	冬季空中施用、收获前三个月	[40,105]

\* 还有,控制葡萄 1970 年黑死病和病害项目单,加利福尼亚大学 Davis

4000多英亩果穗过密的葡萄,年年以1—10ppm的剂量喷洒,施用时间是盛花期前的2—3周(见表2)。果穗伸长了,座果减少,结果使果穗疏而不易枯萎。在加利福尼亚,将近25%的脐桔和许多柠檬,以5—20ppm浓度的赤霉素溶液(经常浓度是10ppm),每英亩喷洒了5000加仑,柑桔经过处理,在一个较长的时间内,能防止果皮衰老,延长生长在果树上的时间。用了这种药后,可延缓果皮败坏和老化发黄的发生,大大地延长了保持果皮新鲜状态的时间。药剂是在柑桔、柠檬上市以前或是将要发育成市场所需要的颜色时施用的<sup>[90,91]</sup>。把柠檬的早春收获期改变为晚春收获期,以便更接近市场上的需要,施用药剂的时间,必须是在柠檬果实失绿或退绿以前。因此,赤霉素在延缓柑子果皮败坏和延迟柠檬果实成熟期,是很重要的<sup>[90,91]</sup>。

赤霉素,在红樱花瓣脱落10天之后,15ppm的浓度处理,促进次年枝条生长和增加花芽的形成。它还能够克服桃树因受黄色病毒而发生萎缩现象<sup>[26]</sup>。因此,赤霉素在纽约州已被广泛地使用。赤霉素对改进樱桃果实质量、延迟成熟和推迟收获期,因而使果实更加坚硬、更加增大而不致发生破裂,最后是以对甜樱桃的效果特别明显<sup>[92]</sup>。

在西欧,赤霉素对促进苹果和梨的座果被证明是有用处的。对某些梨的变种,它可排除因缺乏授粉或因夜冻而减产<sup>[93]</sup>,并且已经在商业上进行使用。发现大约每英亩用100加仑的赤霉素A<sub>4</sub>和赤霉素A<sub>7</sub>(含量为16ppm)的混合物,比赤霉素A<sub>3</sub>更有效果。梨对药剂的反应比苹果对药剂的反应更为良好。赤霉素可使某些梨树变种的非长果期从10年减少到5年,对其它水果有利于座果和促进果实生长的作用,见表2。随之而有赤霉素对越桔<sup>[96]</sup>、酸果蔓<sup>[97]</sup>、有核葡萄<sup>[88]</sup>和番茄<sup>[98,99]</sup>应用的记载。

赤霉素应用在蔬菜作物上所引起的良好反应,也是多种多样的。这种药剂一般地能诱导两年生冷处理下不开花植物的开花和使长日照植物在短日照下开花<sup>[21]</sup>。这样处理莴苣,可以促使苗的生长较早发芽和增加收获量<sup>[28]</sup>。芹菜由于增加了秆长而增加了收获量<sup>[23]</sup>。对温室栽培的大黄,不但可减少对低温的需要,而且增加了产量<sup>[36,94]</sup>。在美国和以色列对于洋蓟都用赤霉素进行广泛地喷洒<sup>[95]</sup>。它可因促进花芽发育和促进收获期的提早而加快了生长周期。赤霉素能打破马铃薯种薯的休眠并使它发芽均匀一致<sup>[22]</sup>。

赤霉素的一个很重要的用途,是对杂交黄瓜种子的生产<sup>[29]</sup>。在完全雌性的黄瓜植株,喷洒500—1500ppm浓度的赤霉素可诱导成雄花。这种方法可以免除人工去雄的需要,还能使单性结实的黄瓜进行杂交。一英亩喷洒赤霉素的出苗数量相当于四英亩(未喷洒)的出苗量,并且所有的后代毫无例外,都是F<sub>1</sub>杂交。在有关赤霉素的记载中,效果最大的要属A<sub>4</sub>、A<sub>7</sub>和A<sub>9</sub>,因它们比其它赤霉素的效果更明显<sup>[82]</sup>。

赤霉素对雌性黄瓜的作用,改变了花性的表性,对番茄也观察到同样的结果。遗传学上雄性不育的植株生长在300—500ppm浓度的赤霉素A<sub>3</sub>的溶液中,形成雄蕊并产生活性花粉<sup>[100]</sup>。在开花前4—6天,施用赤霉素可导致番茄花形的过度伸长<sup>[101]</sup>。这可排除某些特定的变种的自身授粉并能不经人工去雄而进行杂交。

赤霉素的其它重要用途。1ppm浓度的赤霉素在浸种水内或是每吨大麦用1克的赤霉素可以大大增加 $\alpha$ -淀粉酶和脲解的活动力,并且增加了发芽特性<sup>[102,103]</sup>。在早春季节对草和草皮施用赤霉素,可促进在低温下生长并使其发绿<sup>[58]</sup>。它大大地促进天竹葵的高度,使花增大并延长寿命<sup>[24,104]</sup>。

对甘蔗大量使用赤霉素,可提高甘蔗的糖的含量<sup>[40]</sup>。甘蔗内的大量的蔗糖需要蔗秆

的高吨位和高量的蔗糖贮藏。高浓度的赤霉素促进种子组织的生长和增加糖的产量。介绍了一种“Chas. Pfizer Company, Brooklyn, N. Y.”出品的不是精炼的赤霉素结构,并且在夏威夷对很多英亩的甘蔗应用而获得了成功。这种粗制的赤霉素和纯品具有完全一样的作用,因而大大降低了成本。近来肯定了赤霉素可促进甘蔗秆伸长,但是,对糖分含量方面并没有引起值得注意的变化,所以,单一结果,就是增加每英亩甘蔗的糖的产量<sup>[105]</sup>。

#### (四) 细胞激动素

这种化合物,是在1955年发现的<sup>[106,107]</sup>。它们的实际潜能是在蔬菜收割前,5—10 ppm的浓度喷洒或很快地浸渍,可以延长蔬菜的贮藏时间,如龙须菜、甘蓝和芹菜(图3)<sup>[32,33]</sup>。这种化学处理,对在华氏10度条件下贮存的大宗“商品”(蔬菜)是具有同样效果的<sup>[108]</sup>。一种商标为“Verdan”的药剂,是1962年美国纽约市“壳牌”化学公司出品并获得许可的药剂。在广泛的田间试验中, $N^6$ -苄基腺嘌呤是一种比较有效的细胞激动素之一,但是还没有对于食品作物能够普遍应用的细胞激动素。

细胞激动素和生长延缓剂如“CCC”和“Alar-85”可延缓衰老和减低某些刚刚收获的蔬菜的呼吸率<sup>[109]</sup>。这在商业上的现实意义是很明显的。这些有利的作用,还可推广到离体部分和蘑菇。头天晚上把石竹或金鱼草切割下来的茎,放在10—100 ppm浓度的化学药剂溶液内浸泡到第二天早上,提高了质量并延长贮存寿命3—5天<sup>[110,111]</sup>。收获后切割的茎,在 $N^6$ -苄基腺嘌呤内泡两分钟发现了有效。用这种化学药剂对某些作物的种的特性表现的影响是很明确的,而另外的药剂就不行<sup>[109]</sup>。

其它细胞激动素,如 $N^6$ -苄基-9-四氢吡喃-腺嘌呤比 $N^6$ -苄基腺嘌呤有更大的效果,通过对葡萄和无花果座果的促进得到了证明。细胞激动素还有在增加座果的同时,使果实伸长的双重作用<sup>[113]</sup>。细胞激动素受到很大限制的原因之一,就是它的溶解度低和在植物体内明显地不易运转。每种药剂的不同程度的作用是和其溶解度的差异有关的。

#### (五) 脱落酸

自从1965年脱落酸的结构被测定出来之后,对于它的兴趣广泛高涨<sup>[114]</sup>。它第一次是从棉花中分离出来的,现在已发现含有脱落酸的植物超过了30种。ABA是5-(1-羟基-2,6,6-三甲基-4-氧代-2-*cis*-环己烯-1-yl)-3-甲基-*trans*-2,4-戊二烯酸的通俗名称。现在发现其它与ABA有关的物质,是天然存在的。ABA是一种天然产生的激素,它能抑制植物生长。它和细胞激动素不同。脱落酸抑制核酸的合成,而细胞激动素则促进核酸的合成。通过 $N^6$ -苄基腺嘌呤和脱落酸的浓度不同的控制,能使浮萍完全生长或完全停止生长<sup>[116]</sup>。

脱落酸的实际用途,还不是十分明确的。据报道,喷洒20 ppm浓度的脱落酸可以增强苹果树幼苗的抗寒力<sup>[117]</sup>。脱落酸促进樱桃果实的离层并且减轻了机械收获所需要的劳动力<sup>[118]</sup>。至于对果实脱离的促进作用,它和2-氯乙基膦酸(乙烯利)是没有什么不同的。

脱落酸在农业上的应用,是有潜在力的。它能加速果实和叶子的脱离;诱导和延长落叶树和块茎作物幼苗的休眠;借延长种子休眠而抑制植物种子萌发;延迟长日照在短日照情况下的开花<sup>[115,119]</sup>。多方面的反应证明,它可以模拟或部分模拟短日照的作用。例如,延迟生长在长日照下的荷兰石竹开花的这种反应,象在短日照下生长的反应一样<sup>[42]</sup>。对观赏植物也有同样的效果。

## (六) 乙 烯

2-氯乙基膦酸(乙烯利——Amchem公司,安布勒,宾夕法尼亚州)的被推荐使用,象征着植物生长调节物质用途的新起点<sup>[120]</sup>。它的用法,一般是喷洒在通常的生长部位(如根、芽、叶、茎、花)上。乙烯利可使植物组织发生很多生理上的作用并能用来调整植物的代谢、生长和发育的各种趋向。乙烯利是在1968年和1969年实验的基础上进行试验的,1970年继续进行测定和估计,乙烯利适当的浓度可促使果实和叶子脱离而不必等到成熟前发黄和叶子脱离。脱落酸引起果实脱离的同时也引起叶子脱离。这种可能的作用,已摘要列入了表3。

表3 乙烯利 (Ethrel) 可能的用途

使用目的	作物	浓度/总量	处 理	参考文献
促进成熟	菠 萝	1—6 磅/每英亩	叶子喷洒	[120]
诱导成熟均匀	无花果	250—500ppm	叶子喷洒	[121,122]
提高色泽,增加产量	番 茄	500—1000ppm	成熟绿果内喷洒	[123—125]
促进离层便利机械收获	葡 萄	250ppm	成熟为两周喷洒	[126]
	胡 椒	100ppm	叶子喷洒	[127]
	櫻桃和李子	500—1000ppm	成熟前 10—15 天喷洒	[128,129]
	甜 瓜	500—1000ppm	完全脱落前 1—2 周喷洒	[130,131]
	苹果、桃、梨、橄榄、梅子、柑桔、香蕉、酸果蔓、无核小粒葡萄、棉花、越桔	500—2000ppm	成熟前喷洒	[120]
诱导雌化	黄瓜、南瓜和西瓜	100—250ppm	在第一个真叶阶段喷洒	[132—135]
诱导落花、疏果	苹果、桃子	100—200ppm	开花前 10 天喷洒	[120]
诱导不结果实	观赏植物	1000ppm	叶子喷洒	[136]
诱导一齐开花	菠 萝	1—6 磅/每英亩	叶子喷洒	[120]
	风 梨	100ppm	叶子喷洒	[120]
促进生旁芽	玫 瑰	2500ppm	对茎两次喷洒	[137]
收获前落叶	苗床砧木	2000ppm	叶子喷洒	[138]
诱导鳞茎形成	洋 葱	500—1000ppm	生长早期喷洒	[139]
减少落下、严重倒伏 增加分蘖	谷类作物(如小麦、大麦、燕麦、水稻、裸麦)和豌豆	1—2 磅/每英亩	幼苗时喷洒	[120]

生产部门提供的重要方面,应继续集中研究,包括:菠萝花的发端和控制成熟;葡萄、櫻桃还有其它果实的脱离;提高机械收获并且促进南瓜雄花的产生<sup>[120,126,128,131—135]</sup>。对多种果实的催熟、诱导、早熟、改进着色并增加产量(表3)。这些作用紧密地联系着第二个作用,就是促进果实脱离和便利机械收获。乙烯利与早期报道的某些合成的激素<sup>[140]</sup>和某些生长抑制剂<sup>[141—142]</sup>相比较,对促进南瓜雄花的产生具有更大更全面的作用。一个重要的发展,是在以色列对玫瑰根苗(Side-Shoots即“bottom breaks”)的促进<sup>[137]</sup>。其它可能的有利

效果,摘要列入了表3。乙烯利这种化学药剂,在很多方面表现的效果和“Alar-85”(UniRoyal Chemical 出品)对促进核果果实着色和成熟的效果相比,要大两倍,但是减少了准备用机械收获时果实的离移力。

### (七) 马来酰肼

马来酰肼,是第一个被接受的广泛实际应用的合成的植物生长抑制剂。它能抑制贮藏的洋葱、马铃薯和某些根作物的发芽<sup>[16,143-146]</sup>,抑制菸草的叶芽生长<sup>[147]</sup>,并抑制沿着路旁的草的丛生<sup>[147,148]</sup>。最初的工作,是在1949年夏季进行的,是用马来酰肼控制贮存的洋葱发芽<sup>[146]</sup>。这个名叫“MH-30”的化学药剂,对黄甜的西班牙洋葱,在叶子尚绿和接近收割前10天的时候,持续以0、100、500和2500 ppm的浓度喷洒,结果叶子的吸收和在鳞茎分生组织中有选择的运转与集中,是十分明显的(图1)。对马铃薯及其它根作物,也得到类似的结果,即在几个月内可防止发芽和减重<sup>[144,145]</sup>。

关于介绍使用马来酰肼的剂量和程序,二十多年仍然是一样的。马来酰肼,在收获前鳞茎、根或块茎很好地形成之后而叶子还是绿色的时候,以每英亩大约一加仑的剂量进行叶子喷洒,但是对马铃薯则在植株盛花期的2—3周后<sup>[145]</sup>,并且块茎已经形成而直径已达1.5—2吋的时候进行施用。文献就有关马来酰肼在商业应用上的另外两个重大方面,进行了总结<sup>[147]</sup>。这包括盛花期在植株尖和六个顶叶部位上喷洒,可以抑制菸草植株腋芽生长,施用方式可用“高间隙”的喷洒装置和飞机喷洒;另外是马来酰肼对沿水陆两路土地上的草的生长有抑制作用。所有现在商业上的应用,每英亩需要1—1.5加仑(“MH-30”、UniRoyal Chemical, Bethany, Conn.)。

### (八) 矮壮素

矮壮素(2-氯乙基三甲基氯化铵,或“CCC”,“Cycocel”——American Cyanamid 公司出品),是1960年被推荐使用的<sup>[149]</sup>。随着在密执安温室的研究后<sup>[30]</sup>,它在当前的用途,是在西欧小麦上的应用<sup>[150-152]</sup>,处理结果,简而言之,它能使麦秆硬化,在墨西哥小麦的说明书中,其麦秆硬度是开始生长时硬度的两倍或三倍<sup>[153]</sup>。小麦<sup>[30]</sup>、番茄<sup>[154]</sup>、棉花<sup>[155]</sup>和其它一些植物对这种药剂有明显的反应<sup>[156,157]</sup>。土壤施用一般是最有效的。

Humphreys 曾经总结矮壮素是在农业上广泛应用的生长抑制剂,它可使干物质重新分布、茎矮化并有改变地下部分同化力的作用。在西欧以每英亩1—1.5磅的矮壮素处理春小麦种子和每英亩以1.5—2磅处理冬小麦,结果(表4)植株深绿色、叶直立且厚、秆较强硬且茎矮较粗因而抵抗了倒伏<sup>[150,152]</sup>。减少的倒伏范围,在西欧达50%(图4)。所有小麦品种对矮壮素的反应,包括燕麦,是减少了茎的生长和减少了倒伏。而大麦则无反应,对裸麦的作用则是变化无常。

在西欧,对高肥水平、成熟及收获时期多雨并因密植而发生高秆多叶有倒伏趋势的小麦,最有效。不仅当小麦倒伏被矮壮素制止后可增加生产量,即使不倒伏的小麦,施用了矮壮素,也增加了产量。并且可增加每穗的籽粒数目和每英亩的穗数。在谷粒中发现很少的残余物。据统计,在西德和奥地利,有20—25%的小麦是经过矮壮素处理过的(表

表 4 介绍并突出矮壮素 (CCC 或 Cycocel) 的作用

使用目的	作物	浓度/总量	处理	参考文献
矮化植株 防止倒伏 增加产量 促进根生长 使叶深绿而挺直 增加分蘖	对西欧的小麦、 燕麦和裸麦	春麦 1—1.5 磅/英亩 冬麦 1.5—2 磅/英亩	土壤施用	[151—153]
调整植株紧密坚实 使早开花	( <i>Poinsettia</i> ), 猩猩木 属、菊属, 杜鹃花和 其它观赏植物	2000—10000ppm	浸湿土壤	[31, 159, 160]
抗干旱、抗寒冷、抗盐	大豆、洋白菜、番茄	2500—5000ppm	叶子喷洒	[161, 162, 163, 168]
刺激生长	金鱼草	50—500ppm	叶子喷洒	[165, 166]
增加座果	葡萄	100—1000ppm	叶子喷洒	[37, 154, 167—168]
增加果实大小或增加 浆果重量	番茄			
使移植植株的茎紧密 而加原早开花	番茄	10—100ppm	浸湿土壤	[154]
增加开花、结铃率, 增 加产量	棉花	25—50 或 5 克/英亩	现蕾后 70 天叶子 喷洒	[155, 159]

4)<sup>[151]</sup>, 但是, 对谷类作物所预期的效果并不普遍, 在瑞典就得不到有效的效果<sup>[158]</sup>, 并且在  
美国, 加拿大或近东、远东, 都不用矮壮素这种药剂。

第二个重要用途, 是对开花作物和观赏植物生长的控制。*Poinsettias* 和菊花 (*Chrysanthemums*) 对矮壮素的反应特别明显<sup>[31, 159, 160]</sup>。矮壮素可以改善番茄植株的开花和营养特性<sup>[154]</sup>; 还能够诱导某些植物有较大的抗寒、抗旱、抗盐力<sup>[161—164]</sup>。

它的有效作用, 不仅限于对植物生长的抑制。如对金鱼草营养生长的促进<sup>[165, 166]</sup>, 对  
葡萄座果的促进<sup>[37, 167, 168]</sup> 和对豆类及番茄根的生长的促进<sup>[169]</sup>; 它对棉花生长也是有希望的<sup>[155, 159]</sup>。

Sachs 和 Hackett 把生长抑制剂和矮壮素的效果与赤霉素的效果进行了比较<sup>[156]</sup>。对很  
多植物(草莓、豌豆、果树、橙、大戟、丁香花、倒挂金钟和九重葛)施用了外生赤霉素, 抑制开  
花, 但是象矮壮素这样的抑制剂, 它一般能降低赤霉素的水平而促进开花。曾经测定矮壮  
素和某些其它生长抑制剂如 AMO-1618 [2-异丙基-4-(三甲基-氯化铵)-5-甲基-苯基吡  
啶羧酸酯] 和 Phosphon D(三丁基-2,4-二氯苯基氯化磷) 抑制赤霉素的生物合成, 因此,  
无论从矮壮素对植物的可见效果或是它们在生物化学上的角度看, 它真是一种抗赤霉  
素<sup>[71, 157]</sup>。

### (九) 二甲胺基琥珀酰胺酸

二甲胺基琥珀酰胺酸 (*N, N*-dimethylaminosuccinamic acid; 也称 Alar-85) (UniRoyal  
Chemical 出品) 对某些园艺栽培作物的应用, 已经明显地成功。用喷洒叶子的方法, 是最  
有效的处理方式, 它不需要象好多其它生长抑制剂那样, 非得和土壤相互作用才能产生类  
似的反应。它对苗床植物的效果也很好。虽然很多时候只是对牵牛花一种植物施用了  
Alar, 但占植株的 65% 都有明确的反应。用叶子喷洒方式, 有效剂量是 0.25—0.50% (即  
2500—5000ppm) (表 5)。

表5 二甲胺基琥珀酰胺酸 (Alar-85 或 B-9) 的用途

使用目的	作物	浓度/总量	处理	参考文献
抑制树木的长势 促进开花 防止熟果脱落 提高果实品质和储藏寿命 延迟开花期,增加座果	苹果*	1000—2000ppm 1000—2000ppm 4000ppm 4000ppm 4000ppm	盛花期后喷洒 收获前的45—60天 喷洒 秋季使用	[35,171,172]
诱导一齐成熟 催熟 增加果色	桃子*	(5—15磅/英亩)† 1000—4000ppm (6磅/英亩)†	纹孔开始硬化	[175]
提高座果	葡萄*	2000ppm	在早盛花期	[41]
提前果实成熟七天 提高和更整齐果实颜色 减少果实移动力 便利机械收获 使果更坚硬和整齐 增加冷冻包装和果馅的颜色	酸樱桃*	2000—4000ppm 4磅/100加仑† (6—12磅/英亩)†	花期后2—3周	[173]
提前果实成熟和挂色 增加溶质 减少果实的移动力 增加抗裂力	甜樱桃*	1000—2000ppm (3—6磅/英亩)†	盛花期后2周	[174]
促进果实成熟	李子、梅子	4000ppm (8磅/英亩)†	纹孔开始松坚硬时	[174]
延迟春季开花	扁桃	2000—4000ppm	六月、九月、十月	[183]
增加产量 提高品级 抗干旱	花生	1—1.5磅/英亩	时间没有规定	[176]
增加产量和块茎数目	马铃薯	3000—6000ppm	块茎形成时	[177,178]
改善移植 密集座果 便于机械收获	番茄	2500—5000ppm	时间不定	[179—181]
产生密集的深绿色植株, 早花	花床植物(牵牛花,金鱼草,金盏草,鼠尾草,百日草)	2500—5000ppm	幼苗时喷洒	[170]
促进草本、木本植物 插条生根	观赏植物	1000—5000ppm	对插条很快地滴洒	[182]

\*: 商业上应用证明 †: 用 Alar-85

对果树施用,有某些明显的效果。在苹果树开花后的10—14天,以1000—2000ppm的浓度进行喷洒,可抑制果树的生长而促进增加下一年的开花<sup>[35]</sup>。在收获苹果前的45—60天施用Alar,可提高果实的着色、防止熟前落果和增加苹果果实的溶质及硬度,这种反应,至今还只限于秋季和冬季苹果树的变种。如秋季以4000ppm的浓度处理,则可使下一个春季果树的开花期延迟4—5天<sup>[171,172]</sup>。

Alar-85,用于酸樱桃的浓度范围是从2000—4000ppm,或者每英亩6—12磅<sup>[173]</sup>。在开花后的两周后施用,可使果实提前着色,并且减轻果实从枝梗上脱落下来所需要的力量。这样可使商业收获期提前一周。无论是用手摘或是机械收获的,果实的坚硬都增加了。对于罐头和冷藏的产品的色质和硬度,也有明显的改进作用;果实的大小,更加一致。

甜樱桃,特别是Windsor变种,对Alar-85也有反应<sup>[174]</sup>。果实的成熟和着色提前了,溶质增加了,果实的离移力减少了并且增加了对破裂的抗性。有关介绍,摘要列入表



5。

Alar-85 以大约 2000ppm 或每英亩 6 磅的剂量在桃树桃核硬化时对叶子施用<sup>[175]</sup>，可诱导果实一起成熟、催熟，加强果实底色和缩小果核。它对果肉不分离的桃树变种的果实机械收获，表现得特别见效，可以使收获到的成熟果实在达到最适合水平果实数目中占有很高的百分比率。

Alar-85 还有其它用途：可提高无核葡萄的座果率<sup>[41]</sup>；促进李子成熟<sup>[174]</sup>；提高花生产量并提高花生荚的品级而且表现出有较大的抗旱力<sup>[176]</sup>；提高马铃薯产量并且有更多的块茎产生<sup>[177,178]</sup>；可使移植的番茄生长旺盛，并有集中座果以利机械收获的作用<sup>[179,180,181]</sup>。

Alar-85，对促进某些观赏植物插条生根，有很大的希望<sup>[182]</sup>，这包括 *Poinsettia*、老鹳草、菊花(*Chrysanthemum*)、麝香石竹和大丽花插条的处理，方式是每 15—30 秒以 2500ppm 浓度的 Alar-85 淋洗一次，可提早 5—10 天生根。

## (十) 其它化学药剂

生长抑制剂如 Phosphon-D 和 AMO-1618，与矮壮素或 Alar-85 产生的许多作用相仿或完全一样<sup>[59,62]</sup>，但是它们并没有被广泛地接受使用。

整形素或称形态素，即 2-氯-9-羟基苄-9-羧酸，是在 1964 年被 E. Merck A. G., Darmstadt 作为一组新合成的植物调节剂中一个典型的代表而发表了<sup>[34]</sup>。整形素排除对重力和光的反应。它废除光的偏极<sup>[184]</sup>，打破了相互关系和平衡，并且抑制了顶端分生组织细胞分裂。它的作用和脱落酸有很多相似之处<sup>[115,119,185]</sup>。整形素还可以既抑制种子发育休眠芽的出现和营养发育，又能促进生枝(发条)。曾经报道用过 1—10 ppm 浓度的整形素，对马铃薯叶子进行喷洒，能控制幼苗的生长，从而增加产量。相对而言，整形素没有什么毒性，而且其作用也是暂时的。

Mendok (2, 3-二氯异丁酸钠) 对小麦幼苗以 250—500 ppm 的浓度每十天喷洒一次，使株秆低而坚硬，减少倒伏的易成性因而增加产量 95%<sup>[187]</sup>。几年来曾把这种化合物作为一个试验的植物配子抑制剂。据报道，它对小麦的作用和矮壮素十分相近。

西玛津[2-氯-4, 6-双(乙胺)-S-三嗪]和 terbacil(3-特丁基-5-氯-6-甲尿嘧啶)及其它除草剂，曾导致某些主要食品作物每英亩蛋白质产量显著增加。在密执安和哥斯达利加的大田中，每英亩施用 1/4 到 1/2 磅(半除草水平的剂量)，既增加了每英亩蛋白质的总量，并且可使豆类、豌豆、毒麦和紫花苜蓿的蛋白质含量增加 10—52%<sup>[188]</sup>。事先经过这种药剂处理的燕麦和小麦，结果不但提高了作物蛋白质含量而且还明显地收获到更多的谷粒<sup>[189]</sup>。所做的两种观察：(1)某种除草剂的“半杀死水平”的剂量，可降低谷类蛋白质生产对氮肥的需要；(2)这些种子所增加的蛋白质，在这些种子被种植后能获得更大的收获量这一事实中，得到了反映。

## (十一) 总的考虑

对作物的某些有益的反应，表现出好象是受了明显的大量生长调节物质的影响。举一些例子：