

植物叶片衰老机理的几种假说

魏道智 戴新宾 许晓明 张荣铄¹⁾

(南京农业大学农学系, 南京 210095)

摘要 关于植物叶片衰老已有很多工作, 对于衰老的机理提出了许多假说。本文汇总、介绍了其中几种主要假说。

关键词 衰老; 基因; 营养抽提; 光、碳失衡; 激素

Several hypotheses on the mechanism of the plant leaf senescence

Wei Daozhi Dai Xinbin Xu Xiaoming Zhang Rongxian

(Department of Agronomy Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095)

Abstract A lot of works have been done on the senescence of the plant leaf. Many hypotheses have been put forward to the mechanism of the senescence. This paper introduces several important hypotheses.

Key words Senescence; gene; nutrient drain; unbalance between light and carbon dioxide assimilation; hormone

研究植物衰老尤其是研究植物叶片的衰老, 是一个老的课题, 同时又是一个新的课题。此问题经历了许多科学工作者的多年潜心研究, 从不同的侧面逼近、切入问题的中心, 提出了不少的假说和理论, 其中主要的有基因调控说、光碳失衡说、营养胁迫说和激素平衡说等理论假说。这些假说都在一定的程度上对叶片的衰老启动, 衰老进程做了比较合理的解释, 但是距真正地解决衰老的机理问题, 还有很多工作要做, 系统地归纳、了解这些理论, 对于今后衰老问题的进一步深层次地研究, 可能有所裨益。

1 基因的时、空调控假说

在基因的时、空调控假说中认为: 核基因在叶片发育的时间和细胞内空间上, 对衰老进行控制, 它控制着质体的衰老程度或者控制着与叶片衰老的启动有重要关系的某一物质的表达、合成, 而引发、诱导叶片衰老的起始, 主要通过下面一些试验证据来证明。

1996-09-16 收稿

第一作者简介: 魏道智, 男, 1960年出生, 博士, 讲师, 现从事植物生理学教学和科研工作。

1) 农业部作物生长调控重点开放实验室 (Key laboratory of Crop Growth Regulation, Ministry of Agriculture,

NAZQ-2(210095))

China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. <http://www.cnki.net>

核基因控制质体的衰老方面：叶绿体中的物质合成受两种基因的控制。Batt 和 Woodhouse 测定了紫苏叶片发育过程中几个光合酶的活性发现，由叶绿体内，部分或全部合成的酶（如 RuBP case 磷酸丙糖脱氢酶等），在叶子 30 日龄，充分伸展时，活性开始下降；而由细胞质 80 s 核糖体合成的酶（如磷酸甘油激酶，1.6-二磷酸果糖酶），在 40~45 d 仍保持一高水平，这个发现暗示叶绿体 DNA 编码的叶绿体组成物质，只局限于叶片发育的早期阶段，到接近成熟时，质体基因变得几乎完全停止，因此 Woodhouse 和 Batt 建议：叶绿体蛋白质和核酸合成的停止，其结果造成酶活性和光合速率的下降，并由此引导质体的降解和明显的衰老。

直接证明衰老受核基因控制的是吉田 (Yohida) 的质壁分离试验，他将密伊乐藻 (*Elododeense*) 幼叶浸在 0.2 mol/L CaCl₂ 溶液中，使叶肉细胞发生质壁分离，一些细胞的原生质体分为两部分，一半有核，一半无核，于显微镜下观察培养 8 d，发现处于有核原生质体中的叶绿体，经历了衰老和结构破坏的过程，而无核原生质体的叶绿体仍保持绿色和连续积累淀粉。

核基因调节衰老的概念由细胞质的 80 s 核糖体的蛋白质合成试验所支持。Hedley 和 Stoddart 测定¹⁴C 标记的氨基酸在叶片发育时期进入蛋白质的速率。他们发现有三个最大值，第一是在叶绿体装配，叶的伸展期；第二是叶充分伸展期，第三是和叶衰老开始相一致，可以通过应用 80 s 核糖体的抑制剂和细胞激动素对掺入速率进行抑制和延缓；再一事实是叶片的衰老需要细胞质蛋白质的合成，从叶片中分离出来的叶绿体，保持着叶绿素、蛋白质和许多光合功能，但如果质体留在细胞中并与细胞质接触，则叶绿体便迅速解体。

对于衰老中某种物质的变化受核基因控制的一个证据是叶绿素的降解。牛尾草 (*Festuca protensis*) 在其生育期后期，叶子正常变黄，总叶绿素含量、总蛋白、总 RNA，蛋白质组分 I (粗提 RuBPcase)，叶绿体 r RNA 光还原和总萘乙酰酯酶活性，过氧化物酶和一些酯酶同工酶活性都降低^[8, 9, 10, 11]。叶绿素含量降低和以上这些变化也出现在突变体叶子中，非黄化植物损伤可能是限制在叶绿素的代谢基因上。它不表现与整体植株一样的一般衰退模式的分解、破坏。非黄化突变体的遗传是严格的孟德尔遗传，非黄化体的表现只是在叶片开始衰老时才明显表现，这显然是一核基因或基因复合体的突变，它调节着叶绿素的降解，它的表现严格限制在叶片发育的衰老阶段。

对于特殊核基因衰老关系的进一步证明来自对叶片发育期间单个酶的连续改变及衰老特殊同工酶的遗传模式的研究。例如，黑麦草 (*Colium*) 离体叶片衰老期间，谷草转氨酶被激活^[12]，对于谷草转氨酶的遗传研究表明，黑麦草的谷草转氨酶由四个等位基因控制^[13]。

从以上诸研究而得出核基因在衰老的过程中起着时、空调控的概念是自然的。目前美国的几所大学已展开对烟草衰老基因的定位和表达的研究，最近在基因领域中已有新的重大进展 (另文评述，待发表)。

2 光碳失衡假说

光碳失衡说由引张荣铨 (1996, 1997) 提出重点在于解释衰老进程中的光合机构衰退的变化。特别是衰老过程中两阶段间的转化机制；张荣铨等发现叶片从出现到全展这一阶段，光合参数诸元素：可溶蛋白质含量及酶量，酶活性均是上升趋势达一最大值，此后便降低，但衰退速度变化较缓慢，即所谓的缓降期，属可逆衰退阶段。根据各光合参数在缓降期结束时的衰退程度，可将其划分为三类。第一类降低 50% 以上的光合参数有 RuBP 羧化酶蛋白量，可溶性蛋白量，RuBP 羧化酶初始活性和 RuBP 加氧酶活性。第二类，降低 30%~50% 的光合参数有，光合速

率, 气孔导度、叶肉导度、RuBP 羧化酶总活性, Hill 反应活性和 SOD 活性。第三类, 降低 30% 以下的光合作用参数有 PS I 活性, PS II 活性和叶绿素含量。从各指标的下降速率比较研究可以发现叶片老化期间 RuBP 羧化酶含量, RuBP 羧化酶初始活性及加氧酶活性的衰退速率快于 PS I、PS II 和叶绿素含量, 在正常情况下, 叶中的光系统通过光合电子传递生成光合还原物质供应叶绿体的碳、氮同化, 以及 Mehler 反应, 能量的供求关系两者处于匹配的动态平衡之中, 光合机构运转正常, 但是由于衰老叶片中的羧化酶活性下降速度较快, 从而打破能量的供需平衡, 使光合碳循环消耗的 ATP 和 NADPH 减少, 叶绿体中电子受体 NADP^+ 匮乏, 还原态 Fd 将电子传递给 O_2 形成 O_2^- , SOD 在植物体内催化超氧化物阴离子自由基的歧化作用成为分子氧和 H_2O_2 , 植物细胞内的 O_2^- 的清除约 90% 是由 SOD 完成的; 由 SOD 催化形成的 H_2O_2 在 CAT 的作用下形成 H_2O 。丙二醛 (MDA) 是膜脂氧化的最终产物。Dhindsa 等 (1982) 在研究燕麦的离体叶片的衰老进程中; 王根轩 (1989) 在研究蚕豆叶片的老化过程中; 聂先舟等 (1989) 王仁雷等 (1992) 在研究水稻旗叶衰老中, 都发现随着叶片的衰老, SOD 活性下降, MDA 的含量增加, CAT 活性也在下降但其下降速率快于 SOD 的下降速率。CAT 的迅速下降导致 H_2O_2 的累积, 张荣铎等 (1995) 在研究野生一粒小麦与杨麦 5 号旗叶光合功能衰退中发现两种小麦旗叶叶片在叶绿素含量缓降期内 H_2O_2 含量低而且变化小, 速降期以后 H_2O_2 含量激增 3~4 倍。体内积累的大量 H_2O_2 和光碳失衡形成的超氧化物阴离子 (O_2^-) 之间相互作用, 产生 OH^\cdot 和 $^1\text{O}_2$, 其后者对组织的损伤能力远远大于前者 (Fridovich 1978), 一般认为 O_2^- 它与大多数蛋白质、核酸、脂质不起作用, 只有其质子形式会引发脂质过氧化 (Bielski 等 1983), OH^\cdot 是活性氧中最厉害的一种, 它能与蛋白质中的组氨酸、半胱氨酸、色氨酸, 甲硫氨酸反应, 而上述残基大多数是与组成酶的活性中心有关, 所以许多酶能被 OH^\cdot 所抑制, 例如: 醇脱氢酶、天门冬氨酸激酶, 丙酮酸激酶等 (Fucci L. 1983), OH^\cdot 可以使膜的不饱和脂肪酸发生过氧化 (Fong 等 1973), 脂质过氧化的中间产物自由基和最终产物 MDA 都能对生物膜造成严重的损伤, 这种损伤主要是由膜中蛋白质的聚合和交联以及膜中类脂的变化引起的膜脂过氧化的中间产物自由基能够引发非特异性的氢抽提作用和由此产生的化学加成作用, 从而对蛋白质分子进行氢抽提而产生蛋白质自由基, 蛋白质自由基与另一蛋白质分子发生加成反应, 生成二聚蛋白质自由基, 依次对蛋白质分子不断地加成而生成蛋白质分子的聚合物。蛋白质中含巯基的氨基酸易被氧化生成二聚体; 膜脂氧化的最终产物丙二醛 (MDA) 与蛋白质结合也会引起蛋白质分子内和分子间的交联 (陈少裕 1989), MDA 也可以引起膜脂间或膜脂与膜蛋白间产生交联, 阻碍它们的流动, 使膜电阻及膜的流动性降低, 最终导致了膜的结构及生理完整性的破坏 (Hailli Weel B. 1981) 另外超氧自由基还可对 DNA 分子产生氧化性损伤, 损伤的累积会导致核糖碱基的氧化。DNA 链的断裂缺失、DNA-蛋白质交联等。因此由光碳失衡产生于电子传递和能量传递过程中的活性氧对植物细胞的伤害是多方位不同层次水平上的全面伤害, 是植物体诱发衰老的主要内因, 这和 Brennan 提出 H_2O_2 可能是启动衰老机制的一个主要因子是一致的。

3 营养胁迫假说

营养胁迫说是 Molish^[14] 第一个提出的。此说认为: 叶片的衰老, 特别旗叶的衰老主要是个体发育进入生殖阶段, 生殖器官对同化物的大量需求, 对于同化源, 不单单是旗叶叶片的同化物实行强行征调造成同化源叶片营养胁迫而导致功能衰退。

关于营养胁迫说的明显证据, 是去穗或削弱库的强度可显著推迟叶片的衰老, 这在一些单子

叶植物上表现明显。从生理学上很容易理解,库的充实需要同化物,同化物产生的源自身不但制造同化物,其本身也需同化物,如果过度地输出,势必造成自身亏缺, Schweitzer 和 Harper^[15]研究光周期对大豆生殖生长速率的影响,短日照下大豆生殖生长迅速,伴随着叶片硝酸还原酶活性,根瘤活性,尤其是鲜重更为迅速地下降,同化能力迅速丧失,叶片明显衰老。

马铃薯苗的衰老不是在开花和结实之后,而是在块茎的形成初始时期。明显的衰老症状出现在块茎达到最后重量的75%时,80%的叶子死去是在块茎约达最大重量时,此外块茎的形成抑制营养器官的营养生长。用2-氯乙烯三甲基氯化铵处理,减慢块茎生长速度,可推迟叶片的衰老。

对于营养胁迫的反面证明:

(1) 用氮素处理叶面,可提高叶面的光合能力,而推迟衰老。

(2) 植物激素处理,推迟衰老也减少叶片的输出和果实的生长速率^[18, 19, 20];一些减小果实库强的处理也推迟叶片的衰老^[21, 22, 23, 24]。

用细胞分裂素处理叶面,可抑制同化物向籽粒的转移而推迟衰老。

ABA可影响细胞膜的透性,同时加速叶片的衰老。J. A. McWha研究小麦籽粒中的ABA的水平变化发现,在小麦穗出现后7周,籽粒中的ABA水平达最高,然后迅速下降被成熟的籽粒代谢,关于籽粒中ABA变化,其解释有二,一是增加细胞膜的透性,有利于灌浆,二是ABA随同化物来自叶片中^[16]。柏新付^[17]用ABA处理小麦、水稻,发现能促进籽粒灌浆。

(3) Giaquinta^[40]指出:在燕麦中增加磷肥的供应,能加快叶片衰老的进程。因为磷可以加快叶片中的氮及同化物的输出,调节叶片表皮细胞中淀粉/蔗糖比率,减小此比值,使种子干物重增加,造成叶片中养分的迅速失去,形成胁迫而诱导衰老。

营养胁迫说对于解释叶片衰老现象似乎十分简单,而且已为许多试验所证实。但在简单的现象后面涉及了多方面的关系,在理论上存在着一定的局限性,它适于解释整体植物叶片的衰老,不适于离体叶片,再者对于象菠菜等雌雄异株植物叶片的衰老不能圆满地解释。

4 激素平衡假说

衰老的激素假说是由McCollum^[25]在观察黄瓜的生殖生长和营养生长相关时,发现黄瓜授粉后,营养生长受到抑制而提出。Mumeek^[26]在观察番茄果实对植株的影响时发现,不能由过量施肥来代替后也得出同样的结论。Leopold^[27]等研究雄株菠菜开花后衰老之后,衰老的激素假说得到普遍地接受。最初观察到的衰老现象因起始于生殖阶段,便认为开花产生或者果实中向叶片中输出一一种衰老激素而引发叶片衰老,以后采用¹⁴CO₂标记和蔗糖或甲羟戊酸处理果实和将豆荚置于¹⁴CO₂中,分析转移给顶芽的物质,发现输入的物质80%是蔗糖,20%是苹果酸,而不是类似的衰老因子或某一衰老激素。

虽不存在一种特定的衰老激素,但已知的五大类激素的确和衰老有联系。生长素、细胞分裂素和赤霉素可明显地推迟离体叶片的衰老;ABA、乙烯可加速离体叶片衰老,已被许多试验证实。在五类激素中,生长素抗衰老效果较小;赤霉素在一些情况下有效;细胞分裂素推迟衰老最有效,但对整体植株的抗衰老效果比离体叶片差。细胞分裂素和生长素一起使用可完全阻止结实大豆的衰老并推迟衰老两个月余;细胞分裂素和赤霉素分别应用和在发育后期应用可推迟大麦生殖期的衰老;细胞分裂素可推迟水稻生育后期的衰老;这些结果使人们自然联想到植物的生殖生长和生殖器官的发育可能伴随着营养器官中这些抗衰老激素的减少

Sitton^[25]等在向日葵中发现，在生育初期，根分泌液中的细胞分裂素量随发育的进展而降低。因此，他们提出：成熟植物中细胞分裂素量的限制是地上部衰老的重要因子，其他植物的实验数据也支持这个结论。紫苏根分泌物中的细胞分裂素量在开花初增加，然后随结实逐渐下降，其含量低于同龄未诱导的植株；对比未经诱导的植物，在诱导的植物中细胞分裂素流出的量增加与老叶的衰老推迟相联系。从而支持细胞分裂素在叶片衰老中的作用；大豆根分泌物中的细胞分裂素随开花增加，鼓粒前开始下降^[29]；在苍耳中，一个诱导周期后，从根中流出的细胞分裂素减少^[30, 31, 32]。这些结果都表明，生殖阶段中，根中的细胞分裂素量减少。

根是细胞分裂素的合成部位。匍行豆和烟草叶柄上形成根后可推迟叶的衰老。Kende's^[33]发现向日葵根的伤流物可推迟叶衰老。这些结果和其他一些试验建议：根是细胞分裂素的合成部位，根可调节地上部的衰老。移去地上部的生长点可推迟大麦、烟草和蕃茄剩余叶片的衰老^[34, 35]；移去葡萄和红肾豆的果实与对照的完整植株相比，其叶片中具有高水平的细胞分裂素含量^[36, 37]，相当于移去了细胞分裂素的库，使得植物体其余部分的细胞分裂素量增加，而推迟衰老。

鉴于细胞分裂素和生长素在植物体内的合成部位与植物衰老过程中的变化以及二者推迟衰老的作用，Beever 和 Woolhouse^[37]提出衰老进程中的生长素/细胞分裂素互作模式。他们认为：在营养生长向生殖生长的转化中，生殖生长削弱了幼嫩组织的生长，植物中的生长素含量下降，因而下运至根中的生长素量减少，导致根中向地上部分输出也减少，地上部得不到足量的细胞分裂素，活性降低，引发衰老。

在促进衰老方面对激素中 ABA 和乙烯的研究表明，ABA 一般地有加速叶片衰老的效应，叶片衰老时 ABA 积累，特别是外界条件胁迫时，最明显的例子，当小麦遭受干旱而导致衰老时，叶片内源 ABA 含量增加几倍，当用 ABA 处理叶片时，引起叶绿素的丧失，净光合速率的迅速下降，光合酶活性下降，RuBP 加氧酶活性上升。关颖谦^[33]用 $2.5 \mu\text{M}$ ABA 处理水稻离体叶片时，在叶片衰老的同时，纤维素酶和核糖核酸酶活性加强；作者用 10^{-4} M ABA 处理小麦旗叶 2 h 后，发现两种核酸酶活性均显著上升；Chin 和 Beever^[39]发现早金莲离体叶片衰老时，GA 含量下降而 ABA 类似物的含量增加。在黑暗中燕麦叶片的衰老与叶片内 ABA 增加有关，暗中气孔关闭，衰老加速，ABA 浓度比原来增加 5 倍，在光下气孔张开，衰老缓慢，ABA 亦不增加，所以 ABA 积累是叶片在暗中衰老的原因；在玫瑰花衰老中发现 ABA 和乙烯都增加，与此同时，细胞激动素随之降低^[40]。

Biw as 和 Choudhuri^[41]在对田间水稻植株上部三片叶的衰老模式及其与激素关系的研究中指出：水稻达到谷粒发育后期（130 d 龄）时，剑叶和第三叶局部衰老，而第二叶衰老较迟，用激动素处理完整植株的叶面，与摘除稻穗具有同样延缓衰老的作用。并改变叶片衰老的模式（即按照年龄顺序衰老），据分析，在生殖生长期水稻上面三片叶中均有内源类 ABA 物质存在。到谷粒发育期（120 d），剑叶中的类似 ABA 物质稳步增加，可能这是导致剑叶较早衰老的原因之一，摘除稻穗能降低内源 ABA 类物质的形成而推迟叶片的衰老^[41]；另外的一些观察如：在小麦中，ABA 在正在成熟的麦粒内被代谢，没有在植株内再分配^[42]；在大麦中，ABA 不是在麦粒发育期，而是在麦粒成熟期产生的^[43]；在阿拉斯加碗豆中，ABA 仅在果实发育的最后阶段出现。

细胞激动素可以抵消 ABA 对于衰老的促进作用。Biackman 和 Davis^[44]，用激动素和玉米素（ $100 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-3}$ ）可逆转 ABA 介质（ $100 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-3}$ ）引起的玉米幼苗叶片的气孔关闭；Aspinall^[45]用激动素和 ABA 处理，研究萝卜叶切段的衰老，激动素对衰老的抑制作用，在较低浓度

下 (0.05 mg/L) 能被 ABA 所抵消, 如果激动素的浓度达 0.5 ~ 5.0 mg/L, 即使施用高浓度的 ABA (2.5 mg/L), ABA 也不能促进衰老。

上述工作初步说明: 整体植物的衰老取决于植物体内源激素的平衡状况, 尤其是细胞分裂素/脱落酸之间的平衡。联系地下、地上部的关系, 激素平衡说可能更好地说明植物叶片的衰老。随着生殖阶段与营养阶段的转变, 地上部对于根系营养的供应减少, 根系本身的活力也开始衰退, 从而影响细胞分裂素的合成量与向上的输送量, 在生育后期, 随着叶片中得到细胞分裂素的减少和 ABA 浓度的升高^[16 41]; 使得二者比例降低失调, 诱发并加速叶片的衰老。营养生长阶段, 叶绿体中虽然有相当的 ABA, 但是高浓度的细胞分裂素的存在, 抑制、抵消其作用, 所以叶龄较小的叶片不会衰老; 去穗或去掉顶部叶片、芽的植物, 使地下部运上来的细胞分裂素得以重新在余下部分分布、均衡, 相当于提高了其细胞分裂素浓度, 因而推迟了植物的衰老。作者在分析小麦旗叶一生中的内源激素变化与相应地下部根中的内源激素变化中, 也发现叶片中的细胞分裂素随叶龄增加逐渐下降。测定根系活力的变化表明, 小麦拔节期, 根系活力达最高, 以后逐渐降低, 说明它对于地上部的衰老存在着重要的影响。这也为衰老的激素平衡提供了一些实验依据。

5 结 语

植物衰老是一自然现象, 是自身生长发育的结果, 基因时、空控制强调在生长、发育中的次序, 阶段式表达; 光碳失衡说重在光能的传递、利用与活性氧伤害; 营养胁迫重在源库之间的供需平衡; 激素平衡说注重的是地下地上的相互关系及不同激素间的平衡; 各具特点。在整体植物叶片的功能衰退中, 遗传和激素变化可能是主要的方面。光合酶的合成, 降解、功能期的长短都受到基因的表达调节。激素的变化可以诱导一些重要水解酶的出现, 对组织结构产生影响, 也可以对酶发生直接影响。在营养胁迫中, 营养物质的征调也主要是通过激素的变化与参与而实现的。

在今后的研究中, 加强对于核基因的调控、表达方面的研究, 特别是叶绿体发育的基因调控、衰老基因的定位标记, 克隆将成为着重点; 根部对于地上部发育的作用, 对于地上部激素平衡的贡献, 调控; 地上部激素的动态变化; 及其对于叶片衰老, 特别是光合功能衰退方面的效应及调控机理的研究, 将会对叶片的衰老机理和光合功能的衰退研究与调控有新的发展。

参 考 文 献

- 1 陆定志. 叶片的衰老及其调节控制. 植物生理生化进展. 北京: 科学出版社, 1983
- 2 韩碧文. 植物衰老的激素调节, 植物生理生化进展. 北京: 科学出版社, 1984
- 3 高 忠等. 植物叶片中 RuBP 羧化酶/加氧酶及光反应机构衰老机理的研究进展. 南京农业大学学报, 1995, 18 (2): 20 ~ 33
- 4 刘道宏. 植物叶片的衰老. 植物生理通讯, 1983, (2): 14 ~ 19
- 5 李文雄. 小麦衰老生理. 国外农学—麦类作物, 1986, 1: 23 ~ 26
- 6 Howard Thomas Johnl Stoddart. Leaf senescence *Ann. Rew Plant Physiol*, 1980, 31: 83 ~ 111
- 7 Maureen O Kelly, Peler J Davies. The control of whole plant senescence. *CRC. Critical Reviews in Plant Sciences*, 1988, Vol. 7, issue 12

- 8 Pearson T A, Thomas K, *et al.* Nucleic acid from leaves of a yellowing and a non-yellowing variety of *Festuca pratensis* huds. *Planta*, 1978, **144**: 85 ~ 87
- 9 Thomas A. Ultrastructure polypeptide composition and photochemical activity of chloroplasts during foliar senescence of a non-yellowing mutant genotype of *Festuca pratensis* huds. *Planta*, 1977, **137**: 53 ~ 60
- 10 Thomas H, Stoddart T I. Separation of chlorophyll degradation from other senescence processes in leaves of a mutant genotype of *McAdon fescue*. *Plant Physiol*, 1975, **55**: 438 ~ 441
- 11 Thomas H, Stoddart J L. Biochemistry of leaf senescence in grasses. *Ann Appl Biol*, 1977, **35**: 461 ~ 463
- 12 Thomas H. Enzymes of nitrogen mobilization in detached leaves of *Lolium temulentum* during senescence. *Planta*, 1978, **142**: 161 ~ 169
- 13 Hayward M D, McAdam N J. Isoenzyme polymorphism as a measure of distinctiveness and stability in cultivars of *Lilium petenense*. *Z. pflanzenzucht*, 1977, **79**: 59 ~ 68
- 14 Molisch H. *Der Lebensdauer der pflanze*. In: *The Longevity of plants*. Translated and published by H. Fulling New York, 1978, 1938
- 15 Schweitzer L E, Harper J E. Effect of multiple factor source-sink manipulation on nitrogen and carbon assimilation by soybean. *Plant Physiol*, 1985, **78**: 57
- 16 Mewha J A. *J. Exp Bot*, 1975, **26**: 823 ~ 827
- 17 柏新付, 蔡永萍, 聂凡等. 脱落酸与稻麦籽粒灌浆的关系. *植物生理通讯*, 1989, (3): 40 ~ 41
- 18 Noodeu L D, Kahanak G M, Okatan T. Prevention of monocarpic in soybeans with auxin and cytokinins: an antidote for self-destructure. *Science*, 1979, **206**: 841
- 19 Fletcher R A, Hofstra G, Adeppe N D. Effects of benzyladenine on bean leaf senescence and the translocation of C^{14} -assimilates. *Physiol plant*, 1970, **23**: 1144
- 20 Leopold A C, Kawase M. Benzyladenine effects on bean leaf growth and senescence. *Ann. J. Bot*, 1964, **15**: 294
- 21 Kdly M O, Dvies P J. Genetic and photoperiodic control of apical senescence in a genetic line of peas. *Ann Bot*, 1986, **58**: 13
- 22 Kdly M O, Dvies P J. Genetic and photoperiodic control of carbon partitioning in peas and its relationship to apical senescence. *Plant Physiol*, 1988, **86**: 978
- 23 Murfet I C. The influence of genes and on senescence in *Pisum sativum* L. *Ann. Bot*, 1985, **55**: 675
- 24 Peoples M B, Pate J S, Atkins C A. The effects of nitrogen source on transport and metabolism of nitrogen in fruiting plants of cowpea (*Vigna unguiculata* L. Walp.). *J. Exp Bot.*, 1985, **36**: 567
- 25 McCollum J P. Vegetative and reproductive responses associated with fruit development in cucumber. *Mem Cornell Agric. Exp. Sta*, 1934, **163**: 3
- 26 Murneek A E. Growth regulators during fertilization and post fertilization period. *Palest. J. Bot. Hort. Sci*, 1951, **8**: 8
- 27 Leopold A C, Niedergang-Kamien E, Janick J. Experimental modification of plant senescence. *Plant Physiol*, 1961, **36**: 389
- 28 Sitton D, Itai G, Kende H. Decreased cytokinin production in the roots as a factor in shoot senescence. *Planta*, **73**: 296
- 29 Heindl J G, Carlson D K, Brum, W A, Brenner N L. Ontogenetic variation of four cytokinins in soybean root pressure exudate. *Plant Physiol*, 1982, **70**: 1619
- 30 Henson I E, Wareing P E. Cytokinin in *Xanthium strumarium* a rapid response to short day treatment. *Plant Physiol*, 1974, **9**: 32 ~ 185
- 31 Henson I E, Wareing P F. An effect of defoliation on the cytokinin content of buds of *Xanthium strumarium*. *Plant Sci Lett*, 1977, **9**: 27

- 32 Henson I E, Wareing P F. Cytokinins in *Xanthium strumarium* L. the metabolism of cytokinin in detached leaves and buds in relation to photoperiod. *New Phytol*, 1977, **78**: 27
- 33 Kende H. Preservation of chlorophyll in leaf sections by substances obtained from root exudate. *Science*, 1964, **145**: 10664
- 34 Beever J E, Woolhouse II W. Increase cytokinin export from the roots of *perilla frutescens* following disbudding or floral induction in mechanisms of regulation of plant growth Bielecki R. L. and cresswell M. M., Eds Royal Soc of N. Z. Bull., Wellington, 1974 681
- 35 Colbert K A, Beever J A. Effects of disbudding on root cytokinin export and leaf senescence in tomato and tobacco. *J. Exp. Bot*, 1981, **32**: 121
- 36 Wareing P F, Seth A K. Aging and senescence in the whole plant. *Symp. Soc Exp. Biol*, 1967, **21**: 543
- 37 关颖谦等. 脱落酸对离体水稻叶片衰老的效应. *植物生理学报*, 1981, **7** (3): 257~263
- 38 Chin ST-Y, L Beevers. Changes in endogenous growth regulators in nasturtium leaves during senescence. *Nature* 1970, **92**: 178~188
- 39 Mayak S, Vaadia Y, D R Dilly. Interrelationship of ethylene and abscisic acid in the control of rose betal senescence. *Plant Physiol*, 1977, **50**: 341~346
- 40 Giacinta R T, Quebedearx B, Wittenbach V. Alterations in photosynthesis and assimilate partitioning between starch and sucrose in soybean leaves during seed filling. Proc 5th Int. Conger Plant Science Halki-diki. Greece Sept 7-13 1980 in Photosynthesis Vol 4. Regulation of Carbon Metabolism. A koyunglou G. Ed Balaban Int. Sci Serv., Philadelphia. 1981. 549
- 41 Biswas A K, Choudhuri. Mechanism of monocarpic senescence in rice. *Plant Physiol*, **65**: 340~345
- 42 Mc Wha J A. Changes in abscisic acid levels in developing grains of wheat (*Triticum aestivum* L.) *J. Exp. Bot*, 1975, **26**: 828~827
- 43 Wagner H. *Angewandte Bot*, 1974, **48**: 175~184
- 44 P G Blackman, W J Davies. Age-related changes in stomatal response to cytokinins and abscisic acid *Annal of Botany*, 1984, **54**: 121~125
- 45 Aspinall et. al. *Aust. J. Biol Sci*, 1976, **20**: 869