

细胞分裂素在植物抗逆和延衰中的作用^①

王三根

(西南农业大学农学系植物生理生化室 重庆 400716)

摘要 本文综述了细胞分裂素类物质的种类、分布和在植物抗水分胁迫、低温冷害、病虫害等方面的作用以及在延缓果实、叶片、切花等衰老中的效果,讨论了其生理机制、细胞分裂素与其它植物激素的相互关系,并提出了有关细胞分裂素类物质作用机理中值得深入研究的若干问题,如嘌呤型与苯基脲型细胞分裂素的作用特点,细胞分裂素与生长素、脱落酸的协调作用和拮抗作用,细胞分裂素的从头合成途径和 tRNA 途径等。

关键词 细胞分裂素 植物激素 抗逆性 衰老

Roles of Cytokinin on Stress-resistance and Delaying Senescence in Plants

WANG San-Gen

(Department of Agronomy, Southwest Agricultural University, Chongqing 400716)

Abstract This paper gives a review about the progress in studies of cytokinins in relation to plant resistance and delaying senescence, as well their physiological mechanisms in plants, and the relationship between cytokinin and other plant hormones. In addition, the paper points out some problems about cytokinin research.

Key words Cytokinin, Plant hormone, Resistance, Senescence

1 细胞分裂素的种类

细胞分裂素(cytokinin, CTK)是促进植物细胞分裂的激素。最早发现并纯化的天然 CTK 是 1963 年 Letham 报道从未成熟玉米种子中分离出的玉米素(ZR),这与 Miller 在 1961 年报道从玉米中分离但未完全纯化的细胞分裂物质相同。随后在不同植物中陆续发现了 30 多种天然类似化合物,如反式-玉米素核苷、二氢玉米素、异戊烯基腺嘌呤(iP)、异戊烯基腺苷(iPA)(李宗鑫和周燮,1996)。几乎所有的具有活性的天然细胞分裂素都是在 N⁶ 位置上取代的腺嘌呤衍生物。

由于 CTK 广泛的生理效应,因而作为植物生长调节剂在科学研究与农业生产中得到广泛的应用。这些 CTK 可分为两大类,一类是与天然 CTK 结构相似的在腺嘌呤的 N⁶ 位置上的取代衍生物,有人称为嘌呤型 CTK,如 6-苄基腺嘌呤(6-BA)、6-咪喃甲基腺嘌呤(又名激动素,KT)等;另一类则是 N,N'-二苯基脲(DPU)及一些苯基脲衍生物,有人称之为苯

① 国家自然科学基金(39670441)、农业部“九五”重点科研项目(95 农-17-01)和重庆市应用基础研究项目(渝科委计[1998]28 资助)。

收稿日期:1999-02-10

接受日期:1999-06-29

责任编辑:姜联合

基脲型 CTK 如 N-(4-吡啶基)-N'-苯基脲(4PU), N-苯基-N'-(2-氯-4-吡啶基)脲(4PU-30, 即 CPPU), 噻重氮苯基脲(Thidiazuron, TDZ)。有意思的是, 两种类型的 CTK 都是在天然 CTK 发现之前就已有报道。如 Miller 等于 1955 年报道了 KT 对细胞分裂的促进作用。Shantz 等也于 1955 年报道 DPU 具有促进离体培养的植物细胞分裂的活性。虽然有些苯基脲型 CTK 比嘌呤型 CTK 的活性还要高出许多倍, 但至今尚未在植物体内发现天然存在的苯基脲型 CTK 或其有活性的代谢物(Ivanova 等, 1998)。

CTK 在植物中存在着广泛的生物学效应, 如对细胞分裂和扩大的促进作用、诱导芽的分化、解除植物的顶端优势、打破种子休眠、促进种子和芽的萌发、调控营养物质的运输、促进植株从营养生长向生殖生长的转化、促进花芽分化和结实等(李宗霆和周燮, 1996)。CTK 在植物延缓衰老中的作用早就引起了人们的注意。近年来, 关于 CTK 及其类似物在植物抗逆性提高中的作用也受到重视。

2 细胞分裂素在植物延缓衰老中的作用

Mothes 于 1960 年在烟草叶片的左下角涂抹放射性甘氨酸, 而其右上角涂抹 CTK 或蒸馏水(对照), 发现经若干小时后, 用 CTK 处理的叶片右上角呈现放射性, 而对照叶片右上角则没有放射性。Muller 在 1964 年用 CTK 处理玉米叶片, 同样发现放射性磷酸向施用 CTK 部位转移的现象。营养物质的运输是影响植物组织衰老的因素之一, CTK 促进营养物质定向运输的功能被认为与延缓衰老有关(李宗霆和周燮, 1996)。用 CTK 保绿防衰、延长蔬菜(如芹菜、甘蓝)的贮藏时间, 防止果树生理落果等早已有广泛的应用(潘瑞炽和李玲, 1995)。

激素间的相互作用对叶片的衰老有很大的影响(Cary 等, 1995), 通常认为脱落酸(ABA)能促进叶片的衰老。许多研究表明 CTK 能部分或完全克服 ABA 的作用。叶片衰老时 ABA 含量增高, 地上部将衰老时, 根系向上输送的 CTK 就会下降(黄海和汤玉玮, 1984)。CTK 能促使离体烟草叶片中的 ABA 转变为束缚态的 ABA, 从而降低游离 ABA 的水平, 防止水田芥(*Nasturtium*)离体叶片中 ABA 类和 GA 类激素活性的变化(Nooden 等, 1990)。CTK 和 GA₃ 对酸模属植物(*Rumex*)离体叶片叶绿素消失有显著抑制作用, 而 ABA 则有促进作用。CTK 对叶绿素含量的影响可能是促进了叶绿素的合成, 王玉琴等(1982)报道 6-BA 处理小麦叶片可促进叶绿素前体 δ -氨基乙酰丙酸的合成。但 ABA 处理对这种叶绿素前体有相反的效果, 因此, 这两种激素与叶绿素含量的关系可能取决于叶绿素前体合成的调节程度(黄海和汤玉玮, 1984)。

一般认为 CTK 在根部合成后由根部向茎部运输, 因而调节植物地上部的生长。通过对根溢泌液(浸提液、伤流液)的研究证实了根产生的 CTK 经木质部运输到叶, 并调控了叶的衰老。这种生产和运输因植物年龄增长和环境胁迫而下降。向日葵通过木质部输送到地上部的 CTK 开花期比营养生长期减少了 10 倍。苹果树木质部汁液中 CTK 含量在春季最高, 秋至冬季下降至零(李宗霆和周燮, 1996)。Nooden 等(1990)应用免疫技术分析大豆结实期间木质部中 CTK 种类、含量与豆荚生长及叶片老化的关系, 在豆荚发育初期木质部内 CTK 浓度迅速下降, 这种变化发生在叶片叶绿素含量降低之前, 如果在豆类生长盛期, 切除豆荚处理可使木质部 CTK 含量明显上升, 并使叶片衰老得以延缓, 可见木质部

CTK 浓度与叶片衰老的相关性。CTK 在大豆叶片内容易代谢,故必须源源不断由木质部输入,以稳定叶片叶绿素含量,延缓衰老。

6-BA 处理菠菜叶绿体能促进循环和非循环光合磷酸化反应,提高叶绿体的偶联程度及高能态的累积(黄卓辉和魏家绵,1984)。用 6-BA 与 ZR 喷洒小麦可减轻因渍水而引起的衰老(董建国和余叔文,1984)。6-BA 还可部分缓解淹水大麦和小麦植株的伤害程度,叶色退绿症状得到减轻(王三根等,1996)。Koa(1980)发现 6-BA、KT、ZR、iPA、苯并咪唑等都可延迟水稻叶片的衰老。CTK 还能延缓水稻和苋菜离体叶片蛋白质的降解、RuBP 羧化酶和 PEP 羧化酶活性的降低。6-BA 能维持衰老进程中小麦叶片叶绿体和基粒结构、形态的稳定,使叶绿体的体密度、面密度、数密度均高于对照,并维持叶绿体平均体积的恒定(孙振元等,1998)。CTK 促进蛋白质和核酸的合成,抑制离体叶片暗诱导衰老过程中的呼吸上升并维持呼吸与磷酸化的紧密偶联,延缓叶绿体中与膜相联系的生理活性下降,维持叶片膜蛋白的正常磷酸化和脱磷酸化状态(王宁宁等,1998)。

CTK 抗衰老与膜保护作用有密切联系。6-BA 可延缓老叶切段中叶绿体下降,保持膜完整性,延缓小麦离体叶片衰老过程中 SOD 和过氧化氢酶(CAT)活性下降,抑制丙二醛的积累和质膜的破坏(汤学军和王康,1993)。

CTK 可抑制乙烯生成,降低花瓣对乙烯的敏感性,因而延迟花的衰老(Cook 等,1985),故 KT、BA、iPA 等作为花瓣衰老延缓剂而广泛地用于各种切花的保鲜中(Goszczyńska 和 Reid,1985)。香石竹花瓣内源 CTK 水平随花瓣衰老而降低,而 $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ BA 预处理香石竹离体花瓣,就可阻断乙烯生物合成的前体 1-氨基环丙烷羧酸转变为乙烯,从而延迟了花瓣的衰老。

苯基脲型 CTK 在延缓叶片衰老方面的效果往往比嘌呤型好。如 4PU-30 对连体和离体杂交水稻叶片均有显著地延缓衰老和保绿效果,减缓蛋白质和核酸的降解,还提高叶片光合速率和果糖-1,6-二磷酸酯酶活性,促进籽粒灌浆和干物质积累,增加粒重和产量(汤日圣等,1998)。

3 细胞分裂素在植物抗逆性中的作用

在环境胁迫下植物激素发生很大的变化,植物体内 ABA 的积累与抗逆性的增强存在着显著的正相关,外源 ABA 处理也能增强植物对多种逆境的抗性。现在研究表明,CTK 在植物抗逆和抗病虫害中也有独特的作用。

Yamada 等(1985)观察到 3 年生的枳砧‘宫川’(*Citrus unshiu* ‘Miyagawa’)在 13°C 和 5°C 时,叶片内均检测不出 CTK;在 5°C 时茎内 CTK 含量低于对照,而根内 CTK 含量达到很高水平。这一现象被解释为在低温下根系合成的 CTK 上运受阻而累积过多所致。CTK 含量的变化可作为一个信号为植物在环境胁迫下调整代谢作出反应。

CTK 可直接或间接地清除自由基,减少脂质过氧化作用(Leshem 等,1981),提高 SOD 等膜保护酶的活性,改变膜脂过氧化产物、膜脂肪酸组成的比例,保护细胞膜,促进冷后水稻幼苗的生长(王三根和梁颖,1995)。也可改变过氧化物酶等的活性,提高淹水后大麦和小麦的抗涝力(董建国和余叔文,1984;王三根等,1996)。4-PU-30 和 6-BA 都可显著减轻玉米涝渍伤害,表现为叶片叶绿素的降解和脂质过氧化产物丙二醛的增长均明显减慢,明

显抑制 SOD 和 CAT 活性的下降(刘晓忠等,1996)。

6-BA 叶面喷施可减轻玉米幼苗的干旱伤害,几种膜保护酶活性下降受抑,水分胁迫下玉米幼苗光合速度的降低也受抑制(董永华等,1998)。Lejeune 等(1998)指出 CTK 可增强玉米的抗冷性,增加玉米的产量。

在水分逆境前后用 4-PU-30 喷洒菜豆品种 '*Tcheren Starozagorshi*' 植株可减缓干旱所引起膜脂成分改变造成的不良影响(Ivanova 等,1998)。

根系渗透胁迫对玉米生物膜与光合作用的影响可因叶面喷施 6-BA 或其它抗氧化剂而得到缓解(李双顺和林植芳,1994)。玉米素处理可明显抑制盐渍效应所引起的光合色素和可溶性蛋白含量减少(廖祥儒等,1997)。6-BA 可促进大麦种子的出苗并缓解盐胁迫对大麦生长的抑制(朱速松和刘友良,1996)。

4-PU-30 对菜豆品种 '*Cheren*' 植株在水分逆境和高温逆境下有保护作用(Yordanor 等,1997)。大麦品种 '*California Mariot*' 在盐胁迫下外施 CTK 有利于 GA 和 IAA 的活性增加,同时也刺激内源 CTK 活性增加(Zeinab 和 Sallam,1996)。激动素配合施氮肥可提高春小麦 '*Sandra*' 的谷氨酸激酶的活性,增加谷蛋白的含量,提高小麦产量和品质,特别是在干旱逆境条件下表现出更大的增产潜力(Hradecka 和 Staszko,1996)。李树品种 '*Santa Rosa*' 的 CTK 和 ABA 都直接参与了水分逆境下对其抗性提高的保护作用(Pustovoitova 等,1996)。

植物在受到昆虫一定程度的取食后,可促进植物的生长发育,弥补因昆虫取食而造成的营养和生殖的损失。如果植物生长环境良好,促进作用所增加的生长量可能超过取食的损失,对植物的生长和生存反而有利,这种现象被称之为植物的超越补偿反应(plant overcompensation responses),CTK 在该调控系统中承担重要作用(李跃强和盛承发,1996)。植物在遭受昆虫取食后可通过降低气孔扩散阻力而提高光合作用,这是因为剩余叶片的 CTK 含量增加,有效地促进气孔开放,抑制气孔关闭。加上地上部分遭受损失后,叶对根源 CTK 的相互竞争减少,从而相对增加 CTK 的供应。Engelbrecht 等(1969)发现潜叶蝇取食蚕豆叶肉细胞后,可在其叶中形成潜道,潜道附近叶肉细胞具有较强的光合性能,他们检测到该部位叶中 CTK 含量比其它正常叶片组织中高 20 倍。Martens 和 Trumble(1987)用菜豆也得到类似结果。早在 60 年代,即已发现病原体侵蚀植株可在叶片上出现具光合活性的“绿岛”,这可能与 CTK 有关。

4 细胞分裂素在抗逆防衰中的作用机制

在逆境条件下 CTK 水平降低,减少 CTK 从根到苗的供应,可能引发地上部的基因表达改变以及 ABA、乙烯、水杨酸、茉莉酸的信号传导,从而导致其它代谢的变化,包括对逆境适应性的改变(Hare 等,1977)。

分子水平的研究表明,CTK 可通过对基因表达的调节而影响植物的抗性和衰老。外源 CTK 可诱导南瓜离体叶 Rubisco 大小亚基的 mRNA 含量增加,CTK 对小亚基的调节是转录后水平上的调节,它降低了小亚基的 mRNA 降解速率(Davies 和 Jianhus,1991)。CTK 还调节核编码的叶绿体蛋白基因的表达,增加光诱导的硝酸还原酶 mRNA 和捕光色素结合蛋白 mRNA 的含量(Downes 和 Crowell,1998),促进低温逆境下 SOD 的从头合成(汤学军,王康,1993)。

Amholdt-Schmitt 等(1995)在胡萝卜细胞培养中观察到,基因组 DNA 的修饰与培养基中生长素和 CTK 的存在有密切关系,生长素促进 DNA 重新甲基化并使重复序列 DNA 丢失,而 CTK 则增加去甲基化并增加重复序列 DNA 含量。细胞中 CTK 和生长素间平衡的改变,对控制基因活化和表达、细胞分化、形态发生和发育途径等有明显的影响。

Smigocki 等(1993)、Harding 和 Smigoch(1994)、Thomas 等(1995)用根癌农杆菌 Ti 质粒将 T-DNA 片段导入植物基因组中,发现 T-DNA 中编码生长素或 CTK 合成酶的基因被整合并表达,可直接影响到寄主细胞中生长素或 CTK 的水平,改变其浓度比,并控制肿瘤的形态和植物器官发生能力。异戊烯基转移酶(isopentenyl transferase, *ipt*)是 CTK 合成的关键酶,他们的工作表明,编码异戊烯基转移酶基因的表达,与细胞对环境胁迫因子、机械损伤或昆虫咬伤等的反应密切相关。

异戊烯基转移酶基因在胁迫条件下被激活并引起 CTK 的大量合成,可以改变细胞中 CTK 与生长素的平衡。在活体条件下,这种改变不仅可使寄主植物芽和芽型瘤大量繁殖和生长,而且使植物产生抗性。Smigocki 等(1993)认为 CTK 合成与细胞对环境胁迫的反应和植物防御机制(如某些与防卫有关基因被激活等)有关。

CTK 在植物多种胁迫中起到从根到冠的信息介质的作用。盐胁迫、水分亏缺、温度逆境均使 CTK 含量发生变化(Binns, 1994; Silveira 等, 1998)。蒸腾流中 CTK 浓度的降低,是植物适应干旱、水涝、营养亏乏、盐渍和低温冷害等逆境的一种反应(Friedman 等, 1989)。CTK 在根中合成,当根际环境紊乱,如水分亏缺时,根中 CTK 合成和运输的量减少,而叶中 ABA 含量增加,叶片感受到信号而气孔关闭。外加 CTK 可使处理植物叶片气孔关闭发生逆转(Davies 和 Jianhua, 1991)。CTK 抑制葡萄叶盐渍效应可能与其对过氧化氢酶、抗坏血酸-过氧化物酶及愈创木酚过氧化物酶的刺激作用有关(廖祥儒等, 1997)。

在 CTK 的研究中,其广泛的生理效应包括抗逆境和延缓衰老的作用已不断有报道,但如下一些问题还值得深入研究。

首先,CTK 与生长素相互协同促进细胞的生长与分裂,种子的发育和萌发,但 CTK 在诱导愈伤组织根、芽分化,解除顶端优势等方面,又似乎与生长素相拮抗,作用相反;CTK 与脱落酸相互拮抗,延缓植物衰老,打破种子休眠,促进气孔开放,但 CTK 在传导环境信号,提高植物抗性等又似乎与脱落酸相协调,功能相似。对植物激素相互关系的深刻了解,为我们揭示植物激素包括 CTK 的生理机制将会有非常重要的意义。

其次,越来越多的研究报告了苯基脲型 CTK 在作物、蔬菜、果树等方面的广泛生理效应和应用实例,但至今仍未有确切的证据表明植物存在内源的苯基脲型 CTK。那么,二种类型 CTK 相互关系如何,仍是值得探讨的问题。

第三,CTK 广泛的生理效应可能与 CTK 的代谢有关,CTK 有两种合成途径,即从头合成途径和 tRNA 途径(李宗霆和周燮, 1996)。在从头合成途径中,CTK 合成的关键步骤与合成前体及其调节机理,尚需作相当的工作。tRNA 中含有 CTK 成分,且可水解产生具活性的 CTK,但对该途径的认识各研究者也不尽相同,这些 CTK 在植物基因表达中有何作用也不清楚。这都为 CTK 的研究增加了难度。

参 考 文 献

- 报, **22**(2): 228 ~ 232
- 王三根, 梁颖, 1995. 6-BA 对低温下水稻幼苗细胞膜系统保护作用的研究. 中国水稻科学, **9**(4): 223 ~ 229
- 王玉琴, 林振武, 吴少伯, 赵毓桔, 汤玉玮, 1982. 6-苄氨基嘌呤促进黄化小麦叶片叶绿体的发育. 植物生理学报, **8**: 45 ~ 52
- 王宁宁, 王勇, 王淑芳, 朱亮基, 张韧, 1998. 6-BA 延缓大豆叶片衰老的作用与膜蛋白磷酸化状态的关系. 植物生理学报, **24**(3): 305 ~ 308
- 刘晓忠, 李建坤, 王志霞, 戴秋杰, 汪宗立, 1996. 应用细胞分裂素类物质提高玉米抗涝能力的效果与作用. 作物学报, **22**(4): 403 ~ 408
- 朱速松, 刘友良, 1996. 6-苄基腺嘌呤对大麦耐盐性的调节机理. 南京农业大学学报, **19**(3): 12 ~ 16
- 汤日圣, 刘晓忠, 陈以峰, 吴兴南, 1998. 4-PU-30 延缓杂交水稻叶片衰老的效果与作用. 作物学报, **24**(2): 231 ~ 236
- 汤学军, 王康, 1993. 激动素和抗坏血酸保护受冷害苗细胞膜和促进 SOD 合成的效应. 植物学报(增刊): 45 ~ 49
- 李双顺, 林植芳, 1994. 抗氧化剂和 6-BA 对根系渗透胁迫的玉米叶片光合膜特性的影响. 植物学报, **36**(11): 871 ~ 877
- 李宗霆, 周燮, 1996. 植物激素及其免疫检测技术, 南京: 江苏科学技术出版社
- 李跃强, 盛承发, 1996. 植物的超越补偿反应. 植物生理学通讯, **32**(6): 457 ~ 464
- 孙振元, 段留生, 韩碧文, 刘淑兰, 1998. 小麦叶片衰老的超微立体学研究及 6-苄氨基嘌呤的作用. 作物学报, **24**(6): 818 ~ 820
- 黄海, 汤玉玮, 1984. 脱落酸和 6-苄氨基嘌呤对离体小麦叶片 δ -氨基乙酐丙酸的调节作用. 植物生理学报, **10**: 347 ~ 351
- 黄卓辉, 魏家绵, 1984. 光合磷酸化偶联机制研究. 植物生理学报, **10**: 161 ~ 168
- 董建国, 余叔文, 1984. 细胞分裂素对渍水小麦衰老的影响. 植物生理学报, **10**: 55 ~ 62
- 董永华, 史吉平, 李广敏, 韩建民, 商振清, 1998. 外施 6-BA 和 ABA 提高玉米幼苗抗旱能力的作用及效果. 西北植物学报, **18**(2): 202 ~ 206
- 廖祥儒, 贺普超, 朱新产, 1997. 玉米素对盐渍下葡萄叶圆片 H_2O_2 清除系统的影响. 植物学报, **39**(7): 641 ~ 646
- 潘瑞炽, 李玲, 1995. 植物生长发育的化学调控. 广州: 广东高等教育出版社
- Amholdt-Schmitt B, Herterish S, Neumann K H, 1995. Physiological aspects of genome variability in tissue culture. *Theo Appl Genet*, **91**(5): 809 ~ 815
- Binns A N, 1994. Cytokinin accumulation and action: biochemical, genetic, and molecular approaches. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, **45**: 173 ~ 196
- Cary A J, Liu W, Howell S H, 1995. Cytokinin action is coupled to ethylene in its effects on the inhibition of root and hypocotyl elongation in *Arabidopsis thaliana* seedlings. *Plant Physiol*, **107**: 1075 ~ 1082
- Chilnall A C, 1939. Protein Metabolism in the plant. New Haven: Yale University Press
- Cook D, Rasche M, Eisnger W, 1985. Regulation of ethylene biosynthesis and action in cut carnation flower senescence by cytokinins. *J Amer Soc Hort Sci*, **110**: 24 ~ 27
- Davies W J, Jianhua Z, 1991. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Ann Rev Plant Physiol plant Mol Biol*, **42**: 55
- Downes B P, Crowell D N, 1998. Cytokinin regulates the expression of a soybean β -expansin gene by a post-transcriptional mechanism. *Plant Mol Biol*, **37**: 437 ~ 444
- Engelbrecht L, Organ U, Heese W, 1969. Leafminer cuterpillars and cytokinins in the green islands of autremn leaves. *Nature*, **223**: 319
- Friedman R, Altman A, Levin N, 1989. The effect of salt stress on polyamine biosynthesis and content in mung bean plants and in halophytes. *Physiol Plant*, **76**: 295 ~ 302
- Goszezynska D M, Reid M S, 1985. The role of plant hormones in the postharvest life of cut flowers. *Acta Hortic*, **167**: 79 ~ 93
- Harding S A, Smigchi A C, 1994. Cytokinins modulate stress response genes isopentenyl transferase-transformed *Nicotiana plumbaginifolia* plants. *Physiol Plant*, **90**: 327 ~ 333
- Hare P D, Cress W A, Staden J V, Van S J, 1997. The involvement of cytokinins in plant responses to environmental stress. *Plant Growth Regulation*, **23**: 1 ~ 2, 79 ~ 103
- Hradecka D, Staszko L, 1996. Influence of the application of cytokinin and nitrogen fertilizer on spring wheat. *Rostlinna Vyroba*, **42**(7): 301 ~ 306
- Ivanova A P, Stefanov K L, Yordanov I T, 1998. Effect of cytokinin 4PU-30 on the lipid composition of water stressed bean plants. *Biologia Plantarum*, **41**(1): 155 ~ 159
- Koa C H, 1980. Senescence of rice leaves IV. Influence of benzyladenine on chlorophyll degradation. *Plant Cell Physiol*, **21**: 1255 ~ 1262
- Lejeune P, Prinsen E, Onckelen H V, Bernier C, Van O H, 1998. Hormonal control of ear abortion in a stress-sensitive maize inbred. *Australian J Plant Physiol*, **25**(4): 481 ~ 488
- Leshem Y Y, Wurzbarger J, Grossman S, 1981. Cytokinin interaction with tree radical metabolism and senescence. *Physiol Plant*, **53**: 9 ~ 12