

# 外源细胞分裂素调控小麦生长及衰老特性的生理机制

张海娜, 李存东, 肖 凯

(河北农业大学 农学院, 河北 保定 071001)

**摘要:** 6-BA 处理(10 mg/L) 使供试品种株高、单株叶面积、鲜质量和干质量均有所降低。其中, 处理后 35 d 的单株鲜、干质量明显低于对照。6-BA 处理各品种的 Chl a 含量和 Chl b 含量在测定后期与对照相比表现增加趋势。6-BA 处理各品种的光合速率( $P_n$ ) 下降是其植株干质量明显降低的主要原因。6-BA 处理对各品种叶绿素合成和暗反应的负向效应较小, 而气孔导度( $G_s$ ) 表现与  $P_n$  趋势相同, 表明底物  $CO_2$  传输能力下降, 是 6-BA 处理植株干物质累积量较对照植株下降的重要原因。6-BA 处理增加了处理后期过氧化氢酶(CAT) 活性, CAT 活性与 MDA 含量呈显著负相关( $r = -0.7381^*$ ), 表明 6-BA 处理下细胞膜脂过氧化程度的降低, 较大程度上是通过增加 CAT 活性所致。研究表明, 与细胞分裂相比, 光合碳同化作用受到过量 6-BA 的抑制程度更大。生产中, 应根据小麦的熟期和叶片衰老特征, 合理施用外源细胞分裂素类物质的浓度和数量。

**关键词:** 6-BA; 小麦; 生长; 生理参数; 细胞保护酶活性

中图分类号: S512.01 文献标识码: A 文章编号: 1000-7091(2007)05-0001-07

## The Physiological Mechanism of Plant Growth and Senescence Characteristics in Wheat Regulated by Exogenous Cytokinin

ZHANG Hai-na, LI Cun-dong, XIAO Kai

(College of Agronomy, Hebei Agricultural University, Baoding 071001, China)

**Abstract:** Compared to control(CK), the plant heights, leaf areas per plant, fresh weights and dry weights per plant of the tested cultivars in exogenous 6-BA treatment(10 mg/L) were all decreased. The fresh weights and dry weights per plant at 35 d after treatment were much lower than CK. Meanwhile, the chlorophyll a and chlorophyll b contents at late phase after 6-BA treatment showed an increase tendency compared to CK. It is found that the decrease of photosynthetic rate( $P_n$ ) in tested varieties in 6-BA treatment was the main reason of the reduction of dry matter production per plant. The tested 6-BA treatment had little adverse effects on chlorophyll synthesis and photosynthetic dark reaction in photosynthesis, and  $P_n$  showed same change pattern with stomatal conductance( $G_s$ ) in the measurement points. It was suggested that the decrease of  $CO_2$  transportation capacity by 6-BA was the main reason of lower in  $P_n$  and dry matter production per plant than CK. The 6-BA treatment increased the leaf catalase(CAT) activity at the late phase after treatment. There was a significant negative correlation between CAT activities and MDA concentration( $r = -0.7381^*$ ), indicating that the decrease of over-oxidization degree of cell membrane system in 6-BA treatment was due to largely by the increase of CAT activity. In this study, it is found that the inhibition effect on photosynthesis by overdose exogenous 6-BA was much more than that on cell division. In wheat production, the concentration and amount of exogenous cytokinin materials applied should be carefully determined depending on the maturation properties and leaf senescence characteristics of the cultivars in future.

**Key words:** 6-BA; Wheat; Growth; Physiological parameter; Protection enzyme activity of cell

收稿日期: 2007-05-12

基金项目: 国家粮食丰产科技工程项目(2004BA520A07-04); 河北省自然科学基金项目(C2006000434)

作者简介: 张海娜(1978-), 女, 河北唐山人, 在读博士, 主要从事作物生理与分子生物学研究

通讯作者: 肖 凯(1963-)男, 河北抚宁人, 博士, 教授, 博士生导师, 主要从事作物生理及分子生物学研究工作。

细胞分裂素类物质(CTKs)具有促进细胞分裂、细胞伸长、种子萌发、植株从营养生长向生殖生长转化和花芽分化等作用,还具有延缓植株衰老、调控营养物质运输、解除植物顶端优势、打破种子休眠等功能<sup>[1]</sup>。CTK等植物激素在植株体内具有含量低、生理效应广泛以及不同激素间存在互作等特点,不同外源激素类物质剂量对植株的生理和代谢过程产生明显不同的效果<sup>[2,3]</sup>。近年来,CTK类植物生长调节剂在农业生产中得到了广泛的应用<sup>[4,5]</sup>。

小麦是我国北方地区主栽作物,延缓小麦植株衰老、提高植株的光合生产力对于增加小麦产量具有重要意义。前人有关CTK类物质调控作物的细胞分裂、碳氮代谢和延缓植株衰老的研究已有较多报道,但多集中在适宜用量范围内的正向调控效应方面<sup>[6-8]</sup>。有关过量CTK类物质对植物或作物产生负向效应的报道较少<sup>[9,10]</sup>,其内在生理机制尚不明确。笔者的前期研究工作表明,在小麦生育后期,不同熟性和叶片衰老特性的小麦品种,对外源CTK类物质用量反应特点和过量水平下的耐受能力存在明显差异。本项研究以不同熟性和叶片衰老类型的小麦品种为材料,研究了超剂量下外源CTK类物质6-BA对小麦形态学和衰老特性的影响及其生理机制,旨在明确超量外源6-BA调控小麦生长的特点及内在原因,并为今后生产中不同熟性小麦品种合理施用CTK物质提供理论依据。

## 1 材料和方法

试验于河北农业大学培养室进行。采用蛭石基质浇培养液法培养小麦植株。供试小麦品种为3个不同成熟特性小麦品种,包括早熟型石新733、中熟型河农341和偏晚熟型中麦9。供试CTK为6-BA。为选择适宜剂量的过量处理,首先设置0.1, 1, 10和100 mg/L 4个6-苄基腺嘌呤(6-BA)处理浓度,当生长于蛭石中的小麦植株达到一叶全展时期喷施,每株喷施0.8 mL,在处理后的每7 d进行不同品种的植株形态学特征和鲜、干质量测定(共5次),筛选出开展本项研究的适宜浓度为10 mg/L。本试验开始时,将供试小麦品种种子直接播至盛放蛭石的培养钵(直径9 cm,高7 cm)中,每钵中播种5粒种子,定期浇灌MS培养液。当第一叶全展时开始6-BA处理,浓度和用量与上述预备试验相同。在处理后的每7 d选取植株样本,共取样5次,测定下述植株性状和生理、生化参数。其中,生理、生化参数的测定样本为植株上、中、下不同叶位的混合样本。此外,在处理后的35 d,另选取植株下部2片叶样本,测定生

理、生化参数。不同处理各测试期的测定性状、参数均为3次重复。

### 1.1 株高、叶龄和单株叶面积

选取6株长势均匀一致的植株,用直尺分别量取分蘖节至叶片拉直后的长度,获得植株的株高;查数主茎的展叶数及未展叶的伸长比例,计算植株叶龄;将用直尺量取的植株各叶长、宽乘积后求和,再乘以叶面积换算系数0.83,计算单株叶面积。

### 1.2 单株鲜质量和干质量

用1%天平称量测定株高、叶龄和单株叶面积的样本,计算单株鲜质量。在105℃下将样本杀青30 min,再于80℃下烘至恒质量,计算单株干质量。

### 1.3 叶绿素a、b含量和类胡萝卜素含量

采用改进的赵世杰<sup>[11]</sup>的乙醇提取法测定。

### 1.4 光合速率(Pn)和气孔导度(g<sub>s</sub>)

参照张永丽等<sup>[12]</sup>的方法,用美国产CID光合作用测定系统(CID-301PS)测定。测定时的光通量密度约为150  $\mu\text{E}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,温度为23~26℃,大气相对湿度70%左右,CO<sub>2</sub>浓度为360~380  $\mu\text{L}/\text{L}$ 。在光合速率测定的同时,由CID光合作用测定系统直接读取气孔导度值。

### 1.5 可溶性糖含量和可溶性蛋白含量

采用蒽酮比色法测定可溶性糖含量<sup>[13]</sup>;参照Read<sup>[14]</sup>的考马斯亮蓝G-250法测定可溶性蛋白含量,以牛血清白蛋白(BSA)作标准曲线。

### 1.6 SOD活性、POD活性、CAT活性和丙二醛(MDA)含量

参照Cakamsk等<sup>[15]</sup>的方法测定超氧化物歧化酶(SOD)活性和过氧化物酶(POD)活性,其中,以光化还原50%氮蓝四唑(NBT)为一个SOD酶活性单位。采用Chance等<sup>[16]</sup>方法测定过氧化氢酶(CAT)活性,参照邹琦等<sup>[17]</sup>的方法测定丙二醛(MDA)含量。

## 2 结果与分析

### 2.1 6-BA对株高、单株叶面积、鲜干质量的影响

由图1可见,与对照相比,6-BA处理(10 mg/L)使供试品种各测定时期株高、单株叶面积、鲜质量和干质量均有不同程度的降低,其中,处理后35 d植株的单株鲜、干质量明显低于对照。表明施用供试浓度6-BA和喷施量对小麦生长和干物质积累产生了较明显的抑制作用。与前期预备试验中该6-BA处理浓度在供试品种中表现的结果相一致。不同品种相比,喷施6-BA对各品种株高和单株叶面积的调控效应相似,但在处理后期,各品种干物质积累量受

到 6-BA 的抑制程度不同, 处理后 35 d, 河农 341、石新 733 和中麦 9 在 6-BA 处理中的单株干质量分别为各自对照的 64. 96%, 62. 54% 和 69. 87%, 石新 733 和河农 341 受到的抑制程度较大, 中麦 9 较小。

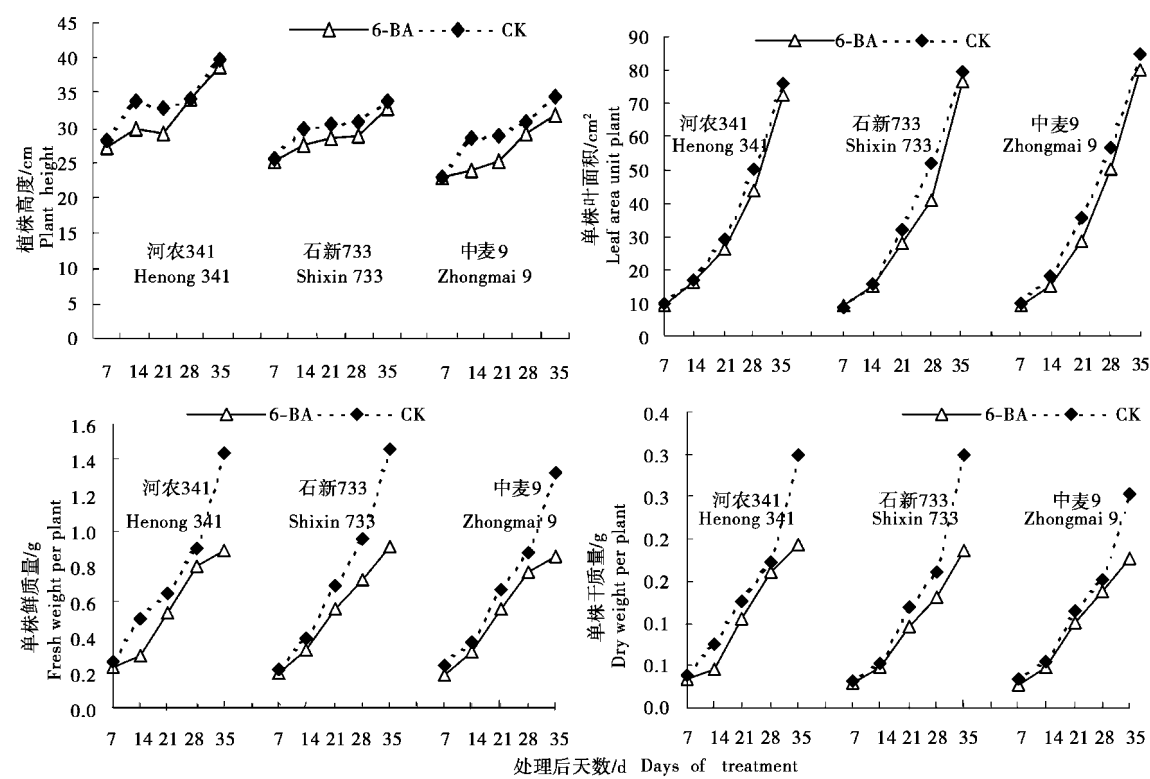


图 1 6-BA 处理对株高、单株叶面积、鲜质量和干质量的影响

**Fig. 1 The effects of 6-BA treatment on plant height, leaf area per plant, fresh weight and dry weight per plant**

**2.2 6-BA 对叶绿素 a 和叶绿素 b 含量的影响**

本试验条件下, 叶绿素 a (Chl a) 含量在供试品种各测定时期期间的变化规律不同; 叶绿素 b (Chl b) 含量大致表现为随测定时期推迟不断增加趋势。与 Chl b 相比, Chl a 在各测定时期期间的变化幅度较小 (图 2)。Chl b 含量在测定前期迅速增加, 可能是由于较低的培养室光通量密度 (约 150  $\mu\text{E}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ), 诱导光合器官中以 Chl b 为主的捕光色素的合成加速所致。供试 6-BA 处理条件下, 各品种的 Chl a 含量和 Chl b 含量与对照相近。但在测定后期 (处理后 35 d), 与对照相比, 各品种的 Chl a 含量和 Chl b 含量均表现增加趋势, 其中以中麦 9 较为明显 (图 2)。表明供试 6-BA 浓度和喷施数量能维持叶片在较长处理时间后具有较高叶绿素含量的作用。

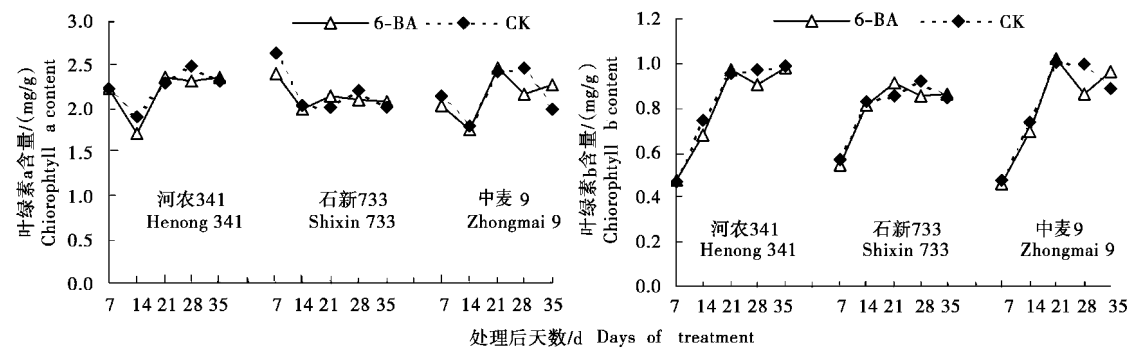


图 2 6-BA 处理对叶绿素 a 和叶绿素 b 含量的影响

**Fig. 2 The effects of 6-BA treatment on contents of chlorophyll a and chlorophyll b**

**2.3 6-BA 对气孔导度、光合速率、可溶蛋白含量和可溶性糖含量的影响**

处理 14 d 时, 与对照相比, 6-BA 处理使各品种的气孔导度和光合速率下降。同一处理条件下, 各品种的  $G_s$  和  $P_n$  表现趋势相同 (图 3), 且显著相关 ( $r = 0.8746^*$ )。6-BA 处理对  $P_n$  的调控效应依抑制程度大小依次为石新 733、河农 341 和中麦 9。与 6-BA 处理后期 (35 d) 单株干物重的表现规律 (图 1) 相一致。

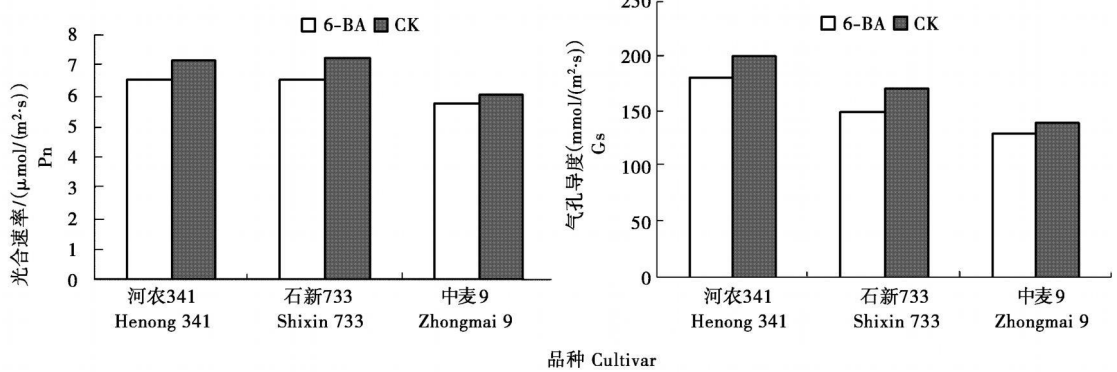


图3 6-BA 处理对光合速率(Pn)和气孔导度(Gs)的影响

Fig. 3 The effects of 6-BA treatment on stomatal conductance( Gs) and photosynthetic rate( Pn)

6-BA 处理和对照的叶片可溶蛋白含量(Sp)在测定前期较快速下降,中后期缓慢下降或有所回升;叶片可溶性糖含量(Ss)大体表现为单峰曲线特征。与对照相比,6-BA 处理使测定前中期(大致 28 d 以前)的 Sp 和 Ss 增加,且在处理后 21 d 之前的增加幅度较大。测定后期(35 d),6-BA 处理的各品种 Sp 和

Ss 与对照相近或有所降低(图 4)。表明外源 6-BA 在处理的一定时间内具有增强蛋白质的合成代谢(或减慢蛋白水解)、增强植株体内可溶性糖累积的作用。6-BA 对 Sp 和 Ss 的调控效应在品种间的差异较小(图 4)。

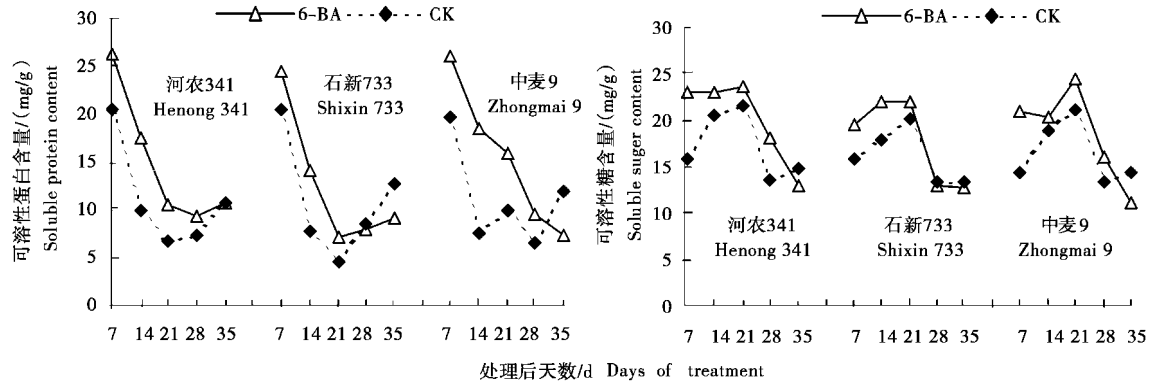


图4 6-BA 对叶片可溶性蛋白含量(Sp)和可溶性糖含量(Ss)的影响

Fig. 4 The effects of 6-BA treatment on soluble protein content and soluble sugar content of leaves

2.4 喷施 6-BA 对活性氧清除酶活性和丙二醛(MDA)含量的影响

由图 5 可见,不同处理、供试品种超氧化物歧化酶(SOD)活性、过氧化物酶(POD)活性、过氧化氢酶(CAT)活性和细胞膜脂过氧化产物丙二醛(MDA)含量随测定时期的变化幅度均较小,这与前人对单一叶片生长进程中报道的随着叶片生长进程 SOD 等活性氧清除酶活性不断降低、细胞膜脂过氧化程度趋于增大的结果<sup>[14,18]</sup>不同。这可能是由于本研究选取的测样为植株上、中、下不同部位混合样本,样本中含有较多的未衰老功能叶所致。除 6-BA 在测试中期(21 d)的 POD 活性较对照具有较大幅度降低外,6-BA 处理和对照的 SOD 活性和 POD 活性差异均较小,且在品种间的表现没有明显规律;6-BA 处理使各品种 CAT 活性在测定期间表现为相似的变化特征,在测定前期,以对照的 CAT 活性较高;测定后期,则以 6-BA 处理的 CAT 活性较高。表明供

试 6-BA 处理具有增加处理后期 CAT 活性的效应。对供试品种测定中后期的 MDA 含量与 CAT 活性的对比发现,6-BA 对各品种 CAT 活性的调控效应与 MDA 含量相反,相关分析表明,测定中后期的 CAT 活性与 MDA 含量呈显著负相关( $r = -0.738^*$ ),表明 6-BA 通过增加 CAT 活性,对于减轻细胞膜脂的过氧化程度具有较重要作用。

2.5 喷施 6-BA 对处理后期下位叶生理参数、活性氧清除酶活性和丙二醛的影响

6-BA 处理后 35 d,各处理供试品种植株下位衰老叶片的光合参数、可溶性糖含量、活性氧清除酶活性和 MDA 含量见表 1。由表 1 可见,6-BA 处理下位叶中的叶绿素含量(Chl a, Chl b)和可溶蛋白含量明显增加;细胞保护酶 SOD, POD 和 CAT 活性一定程度增大,细胞膜脂过氧化程度下降。表明供试 6-BA 处理能延缓植株下位叶的衰老。

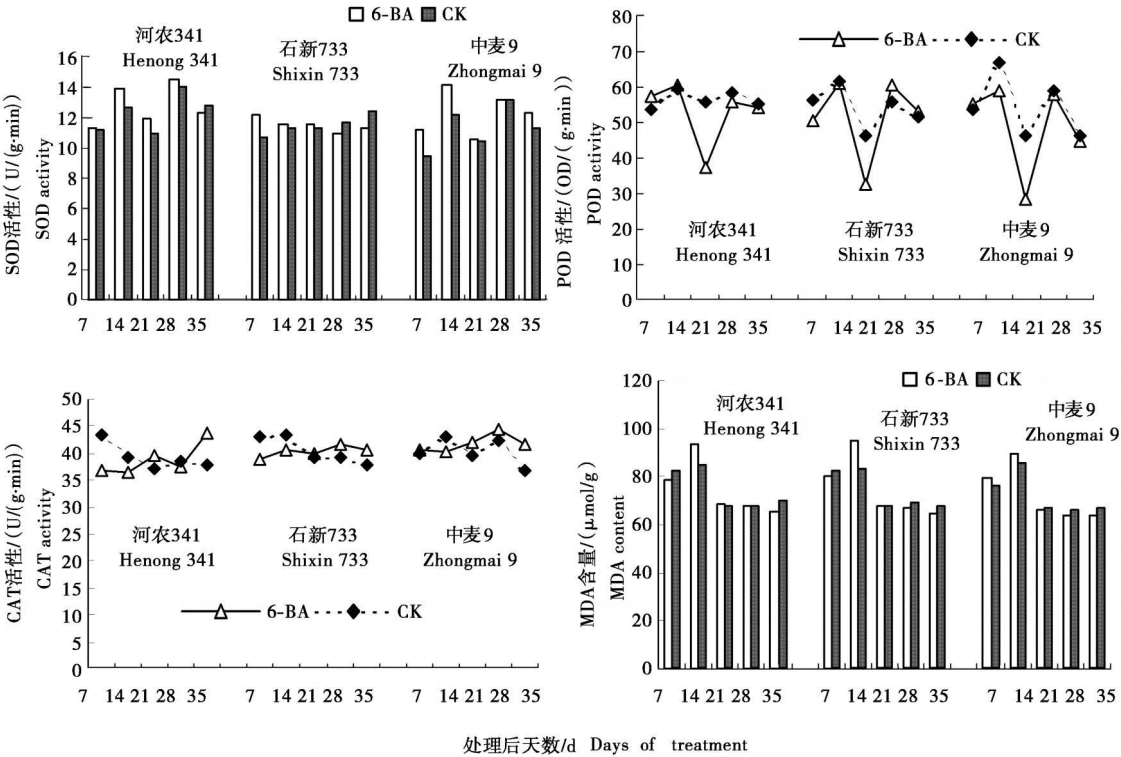


图 5 6-BA 对叶片超氧化物歧化酶 (SOD) 活性、过氧化物酶(POD)活性、过氧化氢酶 (CAT)活性和丙二醛 (MDA) 含量的影响

Fig. 5 The effects of 6-BA treatment on superoxide dismutase( SOD) activity, peroxidase( POD) activity, catalase( CAT) activity and MDA content of leaves

表 1 6-BA 处理后期(35 d)下位叶的生理参数、活性氧清除酶活性和丙二醛 (MDA) 含量

Tab. 1 The physiological parameters, scavenging enzyme activities for active oxygen species and MDA content in lower leaves at later phase of 6-BA treatment(35 d)

品种 Cultivar	处理 Treat- ment	叶绿素 a /( mg/ g) Chl a	叶绿素 b /( mg/ g) Chl b	可溶性糖 含量 /( mg/ g) Ss	可溶性 蛋白含量 /( mg/ g) Sp	SOD 活性 /( U/ ( g. min ) SOD activity	POD 活性 /( OD/ ( g. min ) POD activity	CAT 活性 /( U/ ( g. min ) CAT activity	MDA 含量 /( μmol/ g) MDA
河农 341	6-BA	1.489	0.734	24.373	0.818	11.665	57.971	43.480	70.188
Henong 341	CK	1.137	0.580	22.536	0.396	11.991	55.409	45.496	91.089
石新 733	6-BA	1.603	0.787	21.907	0.678	9.597	49.826	41.584	68.862
Shixin 733	CK	1.295	0.647	20.149	0.343	10.269	48.829	42.769	70.474
中麦 9	6-BA	1.446	0.729	21.344	0.608	10.064	55.974	43.513	66.583
Zhongmai 9	CK	0.982	0.539	18.346	0.392	10.417	46.312	45.306	68.169

3 讨论

3.1 6-BA 对细胞分裂和干物质积累能力的调控效应不同

细胞分裂素类物质在细胞分裂和伸长、碳氮代谢、营养物质运输和植株衰老等植物生长和代谢过程中具有重要的调控作用, 具有广泛的生理效应<sup>[1-3]</sup>。适宜浓度范围内的细胞分裂素类物质, 在 G1, S( DNA 合成), G2, M( 有丝分裂) 等阶段组成的细胞分裂周期中, 通过增强细胞分裂依赖性激酶( Cyclin-dependent kinase) 活性, 具有加速 G2 进程的作用<sup>[19]</sup>。对碳氮代谢的调控中, 细胞分裂素类物相对增强了植株体内碳、氮代谢, 表现为蛋白质的合成代谢增强、蛋白质的降解速率减慢<sup>[20]</sup>, 可溶性糖增

多<sup>[21]</sup>。本研究在前期对不同剂量 6-BA 对小麦生长特性影响的基础上, 较系统地研究了高于适宜细胞分裂素类物质用量浓度对小麦生理特性和细胞保护酶活性及细胞膜脂过氧化的影响。对植株生长和糖氮代谢研究表明, 与对照植株相比, 喷施 6-BA 处理的植株高度和单株叶面积有所降低, 表明过高的外源细胞分裂素类物质对细胞分裂和细胞伸长具有负向效应, 这可能与 6-BA 浓度过高使细胞有丝分裂期的 G2 期延长有一定联系。本研究发现, 与株高和单株叶面积相比, 供试 6-BA 下的单株鲜、干质量下降幅度明显增大, 即试验条件下, 外源 6-BA 明显抑制了植株干物质的累积。这说明, 细胞有丝分裂、伸长过程和光合碳同化作用受到过量细胞分裂素类物质的抑制效应存在差异。与细胞有丝分裂过程相

比, 光合碳同化作用受到过量细胞分裂素类物质的抑制程度较大。

### 3.2 6-BA 调控光合碳同化的生理机制

前人研究表明, 适宜浓度的 6-BA 处理, 能改善叶绿体环式和非环式光合磷酸化反应, 提高叶绿体的偶联程度及高能态物质的累积<sup>[22]</sup>, 缓解淹水逆境下大麦和小麦植株的伤害程度和叶片退绿速率<sup>[23]</sup>。6-BA 等细胞分裂素类物质可延迟水稻叶片 RuBP 羧化酶和 PEP 羧化酶活性的降低<sup>[24]</sup>, 使衰老进程中小麦叶片叶绿体基粒结构和叶绿素(Chl)含量下降缓慢<sup>[25]</sup>。本研究中, 6-BA 处理与对照在各品种、测试时期的 Chl a 和 Chl b 含量上差异较小, 但在 6-BA 处理后期(35 d), 供试 6-BA 使叶片 Chl a 和 Chl b 含量增加(图 2)。对处理后期(35 d)植株下位叶的正向调控效应尤为明显(表 1)。与对照相比, 6-BA 处理下供试品种多数测定时期的可溶蛋白含量增多, 表明占叶片可溶蛋白 50% 左右的光合暗反应关键酶 RuBP 含量在供试 6-BA 处理下也较高。因此, 在供试 6-BA 处理下, 各小麦品种参与光反应系统形成和截获光能的叶绿素合成不受抑制, 对于光合暗反应的负向效应可能也较小。净光合速率( $P_n$ )受到光合作用底物  $CO_2$  由叶片边界层向光合羧化位点的传输效率、光反应活力和固定  $CO_2$  的光合暗反应速率的共同影响<sup>[26]</sup>。本研究中, 由于供试 6-BA 处理对光合系统的光反应和暗反应的影响较小, 表明光合作用底物  $CO_2$  的传输能力下降, 是其植株干物质累积量较正常生长对照植株下降的重要原因之一。本研究不同处理下各品种、测试时期的光合速率( $P_n$ )与气孔导度( $G_s$ )的表现趋势相同, 且显著相关( $r=0.8746^*$ ), 一定程度上证实了上述结果。但过量细胞分裂素类物质对影响  $CO_2$  传导的叶片表皮气孔的形态学特征, 以及  $CO_2$  在液相中的光合非气孔限制作用对  $P_n$  的影响效应, 仍需进一步探讨。

### 3.3 过氧化氢酶(CAT)活性在 6-BA 调控的活性氧清除中具有重要作用

外源细胞分裂素类物质具有明显延缓叶片衰老的作用。研究表明, 适宜的 6-BA 喷施, 延缓小麦离体叶片衰老过程中超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化氢酶(CAT)活性下降, 抑制丙二醛(MDA)的积累, 保持膜完整性<sup>[27]</sup>。CTK 类物质还可直接清除自由基, 减轻细胞原生质膜受到伤害的程度<sup>[28]</sup>。在活性氧清除酶的各组分中, 不少研究表明, SOD 在清除逆境和衰老过程中活性氧、降低细胞膜脂过氧化程度中具有重要作用<sup>[29]</sup>, POD 清除逆境和植株衰老过程中活性氧的作用尚存在分歧, 有在活性氧清除中具有

较大作用<sup>[30]</sup>和作用较小<sup>[31]</sup>等不同报道。本研究发现, 供试不同处理的 CAT 活性大小与反映叶片膜质过氧化程度的 MDA 含量成显著负相关( $r=-0.738^*$ ); POD 活性和 SOD 活性与膜质过氧化程度的相关程度较小。表明 6-BA 处理改善 CAT 的活性, 在延缓其叶片的衰老过程中具有重要作用。

### 3.4 不同衰老类型品种耐受 6-BA 的程度存在较明显差异

本项研究对熟期偏晚、叶片衰老缓慢的中麦 9, 熟期较早、叶片衰老较快的石新 733 和中间型河农 341 不同熟性和叶片衰老特征的小麦品种研究表明, 小麦品种耐受过量细胞分裂素类物质的能力存在较明显差异。其中, 供试 6-BA 处理使中麦 9 处理后期(35 d)单株鲜质量、干质量较对照的降低幅度低于河农 341 和石新 733, 而石新 733 则相反; 处理期间的光合速率也表现为类似规律。这表明, 与熟期偏晚、叶片衰老相对缓慢的品种相比, 熟期较早、叶片衰老较快的品种对过量外源 6-BA 的响应较为敏感。这可能与不同衰老类型小麦品种内源细胞分裂素类物质含量不同, 外源施用 6-BA 等细胞分裂素类物质后, 内外源细胞分裂素类物质共同调控植株生长、代谢的综合作用结果。因此, 在小麦生产中, 根据小麦的熟期和叶片衰老特征, 合理施用外源细胞分裂素类物质的浓度数量, 对于促进小麦植株的干物质生产和产量的提高具有重要意义。

### 参考文献:

- [1] 李宗霆, 周 燮. 植物激素及其免疫检测技术[M]. 南京: 江苏科学技术出版社, 1996.
- [2] 王三根. 细胞分裂素在植物抗逆和延衰中的作用[J]. 植物学通报, 2000, 17(2): 121-12.
- [3] Mok D W S, Mok M C. Cytokinin metabolism and action[J]. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 2001, 52: 89-118.
- [4] Yordanov I, Tsonev T, Goltsev V, *et al.* Gas exchange and chlorophyll fluorescence during water and high temperature stresses and recovery[J]. Photosynthetica, 1997, 33: 423-431.
- [5] 李双顺, 林植芳. 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[J]. 植物学报, 1994, 36(11): 871-877.
- [6] Lejeune P, Prinsen E, Onckelen H V, *et al.* Hormonal control of ear abortion in a stress sensitive maize inbred[J]. Australian J Plant Physiol, 1998, 25(4): 481-488.
- [7] 刘晓忠, 李建坤, 王志霞, 等. 应用细胞分裂素类物质提高玉米抗涝能力的效果与作用[J]. 作物学报, 1996, 22(4): 403-408.
- [8] 董永华, 史吉平, 李广敏, 等. 外施 6-BA 和 ABA 提高玉

- 米幼苗抗旱能力的作用及效果[J]. 西北植物学报, 1998, 18(2): 202–206.
- [9] Ainley W M, McNeil K J, Hill J W, *et al.* Regulatable endogenous production of cytokinin upto toxic levels in transgenic plants and plant tissues[J]. *Plant Mol Biol*, 1993, 22: 13–23.
- [10] 刘峻蓉. 不同浓度的  $GA_3$  和 6-BA 对香椿芽苗菜生长的影响[J]. 蔬菜, 2004, 6: 34–35.
- [11] 赵世杰. 叶绿体色素的定量测定[M] // 邹琦. 植物生理学实验指导. 北京: 中国农业出版社, 2000: 72–75.
- [12] 张永丽, 肖 凯, 李雁鸣. 不同灌水次数对杂种小麦冀矮 1/C6–38 旗叶光合特性和产量的影响[J]. 作物学报, 2006, 32(3): 410–414.
- [13] 白宝璋, 靳占忠, 李存东. 植物生理学实验教程(下册)[M]. 北京: 中国农业科技出版社, 2001: 61–62.
- [14] Read M S. Minimization of variation in the response to different protein of the coomassie blue G dyedinding: assay for protein[J]. *Anal Biochem*, 1981, 116: 53–64.
- [15] Cakansk I, Marschner H. Magnesium deficiency and high light intensity enhance activities of superoxide dismutase, ascorbate peroxidase and glutathione reductase in bean leaves[J]. *Plant Physiol*, 1992, 98: 1222–1227.
- [16] Chance B, Maehly A C. Assay of catalase and peroxidase [M] // Colowick S P, Kaplan N O. *Methods of Enzymology*, Vol III. New York: Academic Press, 1955: 746.
- [17] 邹 琦. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000: 173–174.
- [18] 沈文飏, 叶茂炳, 徐朗莱. 小麦旗叶自然衰老过程中清除活性氧能力的变化[J]. 植物学报, 1997, 39(7): 634–640.
- [19] Zhang K R, Diederich L, John P C L. The cytokinin requirement for cell division in cultured *Nicotiana plumbaginifolia* cells can be satisfied by yeast Cdc25 protein pyruvate phosphatase: implications for mechanisms of cytokinin response and plant development[J]. *Plant Physiology*, 2005, 137: 308–316.
- [20] 王宁宁, 王 勇, 王淑芳, 等. 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[J]. 植物生理学报, 1998, 24(3): 305–308.
- [21] Haberer G, Kieber J J. Cytokinins: new insights into a classic phytohormone[J]. *Plant Physiol*, 2001, 128: 354–362.
- [22] 黄卓辉, 魏家绵. 光合磷酸化偶联机制研究[J]. 植物生理学报, 1984, 10: 161–168.
- [23] 王三根, 何立人, 李正玮, 等. 淹水对大麦与小麦若干生理生化特性影响的比较研究[J]. 作物学报, 1996, 22(2): 228–232.
- [24] Koa C H. Senescence of rice leaves IV. Influence of benzyladenine on chlorophyll degradation[J]. *Plant Cell Physiol*, 1980, 21: 1255–1262.
- [25] 孙振元, 段留生, 韩碧文, 等. 小麦叶片衰老的超微立体学研究及 6-苄氨基嘌呤的作用[J]. 作物学报, 1998, 24(6): 818–820.
- [26] 郭程瑾, 李宾兴, 王 斌, 等. 不同磷效率小麦品种的光合特性及其生理机制[J]. 作物学报, 2006, 32(8): 1209–1217.
- [27] 汤学军, 王 康. 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[J]. 植物学报, 1993(增刊): 45–49.
- [28] Leshem Y Y, Wurzbarger J, Grossman S. Cytokinin interaction with tree radical metabolism and senescence[J]. *Physiol Plant*, 1981, 53: 9–12.
- [29] 杨淑慎, 高俊凤, 李学俊, 等. 杂交春性小麦叶片衰老与保护酶系统活性的研究[J]. 中国农业科学, 2004, 37(3): 460–463.
- [30] 许长成, 邹 琦, 程炳嵩. 杂交水稻开花结实期间叶片衰老[J]. 植物生理学报, 1993, 19(3): 216–220.
- [31] 曾韶西, 王以柔, 刘鸿先. 低温光照下与叶绿素降解有关酶促反应[J]. 植物生理学报, 1991, 17(2): 177–182.