

稀土钆对硝酸盐胁迫下西瓜幼苗抗氧化酶活性等生理特性的影响

张 皓, 陆晓民, 李 坤, 吴 秀
(安徽科技学院, 安徽 凤阳 233100)

摘 要: 采用硝酸盐[Ca(NO₃)₂]胁迫处理, 研究了稀土钆[Gd₂(CO₃)₃]对嫁接西瓜幼苗生长与相关生理特性的影响。结果表明: 与对照相比, Ca(NO₃)₂ 胁迫下嫁接西瓜幼苗叶片超氧阴离子(O₂⁻)产生速率及过氧化氢(H₂O₂)、丙二醛(MDA)含量增加, 膜透性增强, 致使其净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO₂ 浓度(C_i)和蒸腾速率(T_r)分别显著下降 64.2%、81.6%、27.1% 和 71.5%, 幼苗干物质积累减少 38.9%, 生长显著受抑。叶面喷施 Gd₂(CO₃)₃ 可提高 Ca(NO₃)₂ 胁迫下嫁接西瓜幼苗叶片超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)等抗氧化酶活性, 降低 O₂⁻ 产生速率、H₂O₂ 和 MDA 含量及细胞膜透性, 缓解 Ca(NO₃)₂ 胁迫下 P_n、G_s、T_r 值的下降幅度, 促进干物质的积累, 幼苗干重增加 29.2%, 生长加快。可见, Gd₂(CO₃)₃ 可通过调节 Ca(NO₃)₂ 胁迫下嫁接西瓜幼苗抗氧化性, 减少其膜脂过氧化程度, 进而维持其较高的光合性能, 有效促进了 Ca(NO₃)₂ 胁迫下嫁接西瓜幼苗的生长。

关键词: 嫁接西瓜; 硝酸钙胁迫; 碳酸钆; 抗氧化酶活性; 光合
中图分类号: Q945.78; S651 **文献标志码:** A

Effects of rare earth gadolinium on antioxidase activity and other physiological characteristics of watermelon seedling under nitrate stress

ZHANG Hao, LU Xiao-min, LI Kun, WU Xiu
(Anhui Science and Technology University, Fengyang, Anhui 233100, China)

Abstract: An experiment was conducted to investigate the effects of Gd₂(CO₃)₃ on the antioxidase activity and other physiological characteristics of grafted watermelon seedlings under nitrate stress. Compared with the control, nitrate stress significantly increased the superoxide anion (O₂⁻) production rate, hydrogen peroxide (H₂O₂) contents, malondialdehyde (MDA) contents and cell membrane permeability of grafted watermelon seedling leaves, while decreased the leaf net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), intercellular CO₂ concentration (C_i) and transpiration rate (T_r) by 64.2%, 81.6%, 27.1% and 71.5%, respectively, and dry matter accumulation was reduced by 38.9%. However, applying Gd₂(CO₃)₃ could improve the activities of superoxide (SOD), peroxidase (POD) and catalase (CAT), decrease the O₂⁻ production rate, H₂O₂ contents, MDA contents and cell membrane permeability, alleviate the drop range from P_n, G_s and T_r, and increase the dry matter accumulation by 29.2%. Therefore, Gd₂(CO₃)₃ treatment could keep a high photosynthetic performance, and effectively promote grafted watermelon seedlings growth through the adjustment of the protective enzyme activity and reduction of membrane lipid peroxide level under nitrate stress.

Keywords: grafted watermelon; calcium nitrate stress; Gd₂(CO₃)₃; antioxidase activity; photosynthesis

西瓜(*Citrullus lanatus*)起源于非洲,在世界园艺生产中占有重要地位。据报道,2012 年我国西瓜种植面积达 200 余万 hm²,西瓜总产 7 000 万 t 以上,分别占约世界西瓜总种植面积和总产量的 60% 和

收稿日期: 2015-06-15
基金项目: 安徽省现代农业产业技术体系专项“蔬菜产业技术体系”(AHCYTX-13); 安徽高校省级自然科学研究项目(KJ2013Z040); 安徽科技学院专项(ZRC2013348)及大学生创新创业训练计划项目(201410879019)
作者简介: 张 皓(1992—),男,安徽安庆人,主要从事设施园艺与无土栽培方面的研究。E-mail: 2577338913@qq.com
通信作者: 陆晓民(1969—),男,安徽固镇人,教授,博士,硕士生导师,主要从事设施作物生理生态研究。E-mail: luxiaomin88@163.com

70%,现已成为是世界上最大的西瓜产地。

近年来,我国设施西瓜栽培面积不断扩大,利用嫁接育苗移栽可有效克服土传性病害、连作障碍以获得西瓜的高产高效。在设施西瓜栽培中,过量施肥导致棚室土壤次生盐渍化日趋严重,西瓜产量和品质下降^[1]。研究表明,设施次生盐渍化土壤中的阴、阳离子分别以 NO_3^- 和 Ca^{2+} 为主,前者约占阴离子总量的 56%~76%,而后者占阳离子总量的 60%以上, $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 的过量积累导致设施作物发生生理性干旱而生长异常,严重阻碍了其可持续发展^[2-3]。因此,如何克服和缓解以硝酸盐积累为主要特征的土壤次生盐渍化所带来的危害已成为当前设施西瓜生产亟需解决的问题。

稀土(RE 或 R)是具有生理活性的金属元素。研究表明,适宜浓度的稀土不仅能够促进种子萌发、增强光合性能、加速幼苗生长、提升产量、改善产品品质^[4-5],而且还能提高植物抗寒^[6]、抗旱^[7]、抗盐^[8]、抗酸雨^[9]和抗菌性^[10]等性能,缓解逆境对植物的伤害。如今,稀土已在农作物生产上得到越来越广泛的应用。随着稀土分离与提纯技术的进步及稀土农用研究的逐渐深入,单一稀土的农用研究与利用已成为新的热点,目前报道多集中在镧^[11]、铈^[9]、钕^[12]等稀土元素方面,而有关稀土元素钇在农用方面的研究鲜有报道。为此,在我们依据稀土在我国工农业生产上的应用和设施土壤次生盐研究的情况以及前期预试验研究的基础上,本研究采用营养液浇灌方法模拟硝酸盐积累而形成胁迫,叶面喷施稀土元素钇,检测嫁接西瓜幼苗营养生长、抗氧化系统及光合等指标的变化,探讨硝酸钙胁迫下稀土元素钇对嫁接西瓜幼苗的影响,为克服设施西瓜栽培土壤次生盐渍障碍、以及稀土元素钇减轻作物土壤次生盐胁迫伤害方面提供参考。

1 材料和方法

1.1 供试材料与处理

试验采用单因素随机区组设计,2013 年 4 月至 6 月于校种植科技园园艺实习基地,以 8424 西瓜品种为试材,精选作为砧木瓠瓜种子,浸种、催芽后播于装有基质(蛭石和沙按 1:1 配制)的 13 cm × 15 cm 营养钵中,每钵一粒,砧木苗子叶展平时播接穗用的 8424 西瓜种子,待西瓜子叶叶展平时采用顶插接方式进行嫁接,Hoagland 营养液浇灌,加强苗期均一管理,当嫁接西瓜幼苗 3 叶 1 心时选大小一致的苗进行处理。试验处理分设 I (对照)、II (硝酸钙胁迫)、

III (硝酸钙胁迫 + 叶面喷施碳酸钇溶液)3 个处理。其中,对照营养液不额外添加硝酸钙,II、III 处理营养液添加 70 mmol·L⁻¹ 的硝酸钙,同时 III 处理叶面喷施 10 mg·L⁻¹ 的碳酸钇溶液,其它处理喷施相应量的清水,营养液每隔 2 天浇灌一次,每次 500 mL,叶面喷施以叶面布满一层液滴而不滴下为度,4 天一次,共 3 次。每个处理 30 株苗,3 次重复。12 天后,测定嫁接西瓜幼苗植株根、茎、叶等营养生长指标以及生理指标。

1.2 指标测定

生长指标以及叶片 SOD、POD、CAT 活性、超氧阴离子产生速率、过氧化氢含量,丙二醛含量、膜透性测定参照陆晓民和杨威^[13]方法,酶活性单位均以 U·g⁻¹ 表示,其中 SOD 活性以抑制 NBT 光化学反应 50% 为一个酶活性单位(U)表示,POD 活性以 OD₄₇₀ 每分钟增加 1 为一个酶活性单位(U),CAT 活性以使 OD₂₄₀ 每分钟减少 0.1 为一个活性单位(U)。利用 TPS-2 便携式光合仪(美国 PP SYSTEMS 公司制造)测定叶片(上数第 3 片叶)的净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)和胞间 CO₂ 浓度(C_i)等光合参数^[14],测定时使用开放气路,光强控制由测定仪的可调内置光源控制,为 800 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,叶室温度控制在 25 ± 1℃,参比室 CO₂ 浓度为 380 ± 10 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$,相对湿度为 60%~70%。各指标测定均采用鲜重表示。

1.3 数据分析

用 Microsoft Excel 2003 以及 DPS 7.05 软件进行数据处理、分析,Duncan,s 法进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 稀土钇对硝酸盐胁迫下嫁接西瓜幼苗生长的影响

与对照相比,在硝酸钙胁迫下嫁接西瓜幼苗生长缓慢,植株矮小,幼苗生长受抑,具体情况见表 1。由表 1 可以看出,在硝酸钙胁迫下嫁接西瓜幼苗的株高、鲜重、干重等相关生长指标均较对照显著下降,其植株鲜质量及总干质量等分别比对照下降了 44.7% 和 38.9%,而硝酸钙胁迫下进行叶面喷施碳酸钇后,嫁接西瓜幼苗株高、鲜质量及地下部干质量均比单纯硝酸钙胁迫有所增加,但差异均不显著,嫁接西瓜幼苗地上部干质量及总干质量却分别比单纯硝酸钙处理显著提高了 31.5% 和 29.2%,幼苗受抑减轻。由此可见,碳酸钇处理有利于嫁接西瓜幼苗干物量的积累,缓解了硝酸钙对嫁接西瓜幼苗生长的抑制程度。

表 1 碳酸钆对硝酸钙胁迫下嫁接西瓜幼苗生长的影响

Table 1 Effects of $Gd_2(CO_3)_3$ on the growth of grafted watermelon seedlings under calcium nitrate stress

处理 Treatment	株高 Plant height /(cm·plant ⁻¹)	鲜重 Fresh weight /(g·plant ⁻¹)	地上部干重 Dry weight of shoot /(g·plant ⁻¹)	地下部干重 Dry weight of root /(g·plant ⁻¹)	总干重 Dry weight /(g·plant ⁻¹)
I	40.23 ± 3.54 a	24.10 ± 2.61a	2.178 ± 0.151a	0.306 ± 0.032a	2.484 ± 0.182a
II	25.07 ± 2.20 b	13.33 ± 1.46b	1.294 ± 0.158c	0.224 ± 0.035 b	1.518 ± 0.186c
III	30.97 ± 2.29 b	15.77 ± 1.53b	1.702 ± 0.214b	0.259 ± 0.025 ab	1.961 ± 0.217b

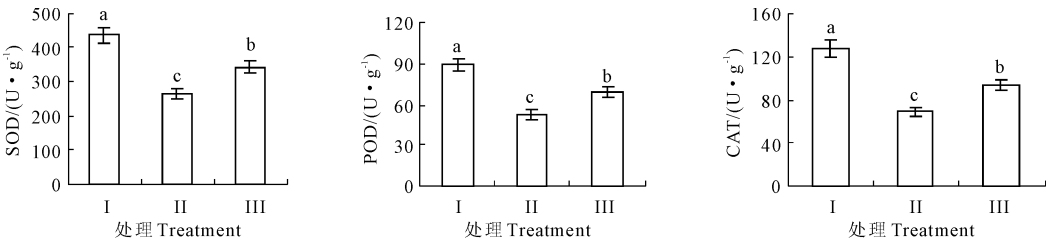
注:同列中不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$),下同。
Note: Different small letters in the column meant significant difference at 0.05 level. hereinafter.

2.2 稀土钆对硝酸盐胁迫下嫁接西瓜幼苗抗氧化酶活性的影响

与对照相比,硝酸钙胁迫下嫁接西瓜幼苗 SOD、POD、CAT 活性显著降低,分别下降了 39.8%、41.2%和 45.6%,而叶面喷施碳酸钆后嫁接西瓜幼苗叶片 SOD、POD 和 CAT 活性较单纯硝酸钙胁迫处理分别显著提高了 30.4%、32.7%和 35.7%,进一步提高了硝酸钙胁迫下嫁接西瓜幼苗抗氧化酶活性。可见,硝酸钙胁迫下采用碳酸钆对嫁接西瓜幼苗进行叶面喷施处理可通过调节其抗氧化酶活性,进而提高嫁接西瓜幼苗植株对硝酸钙胁迫逆境的抗性,对嫁接西瓜幼苗生长起到有效的保护作用。

2.3 稀土钆对硝酸盐胁迫下嫁接西瓜幼苗超氧阴离子产生速率和过氧化氢含量的影响

从图 2 可以看出,硝酸钙胁迫下嫁接西瓜幼苗超氧阴离子产生速率加大,过氧化氢含量升高,分别比对照提高 113.2%和 127.3%,活性氧代谢失衡。而碳酸钆处理的超氧阴离子产生速率、过氧化氢含量虽比对照显著增加,但其增幅却比单纯硝酸钙胁迫显著减少,其值仅为单纯硝酸钙胁迫处理的 75.3%和 72.4%,可见碳酸钆明显减缓硝酸钙胁迫下嫁接西瓜幼苗过氧化氢和超氧阴离子的生成速率,降低活性氧伤害。



注:不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$),下同。
Note: Different small letters meant significant difference among treatment at 0.05 level. The same as below.

图 1 碳酸钆对硝酸钙胁迫下嫁接西瓜幼苗 SOD、POD 和 CAT 活性的影响

Fig.1 Effects of $Gd_2(CO_3)_3$ on SOD, POD and CAT activities in leaves of grafted watermelon seedlings calcium nitrate stress

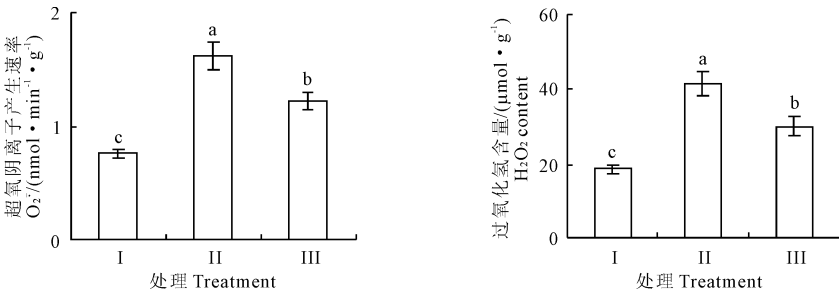


图 2 碳酸钆对硝酸钙胁迫下嫁接西瓜幼苗超氧阴离子产生速率和过氧化氢含量的影响

Fig.2 Effects of $Gd_2(CO_3)_3$ on the superoxide anion production rate, hydrogen peroxide contents of grafted watermelon seedling leaves under calcium nitrate stress

2.4 稀土钆对硝酸盐胁迫下嫁接西瓜幼苗叶片丙二醛含量及膜透性的影响

由图 3 可知,与对照相比,嫁接西瓜幼苗在硝酸

钙胁迫下,其叶片的 MDA 含量、相对电导率分别提高了 130.9%和 90.1%,且差异显著,而硝酸钙胁迫下喷施碳酸钆后,嫁接西瓜幼苗 MDA 含量、相对电

导率比单纯硝酸钙胁迫下降 25.3% 和 22.7%。说明碳酸钆可减少硝酸钙胁迫下嫁接西瓜幼苗叶片膜

脂过氧化及细胞膜相对透性,从而提高其对硝酸钙胁迫的耐性。

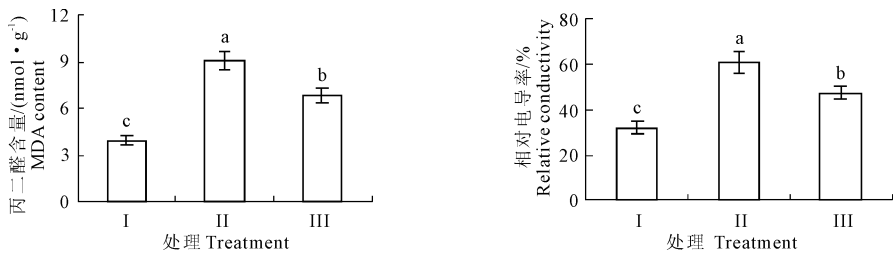


图 3 碳酸钆对硝酸钙胁迫下嫁接西瓜幼苗叶片丙二醛含量及膜透性的影响

Fig.3 Effects of Gd₂(CO₃)₃ on MDA and cell membrane permeability of grafted

watermelon seedling leaves under calcium nitrate stress

2.5 稀土钆对硝酸盐胁迫下嫁接西瓜幼苗光合参数的影响

由表 2 可知,硝酸钙胁迫下嫁接西瓜幼苗的 P_n 比对照相显著降低了 64.2%,其 G_s 、 T_r 和 C_i 也分别

显著下降了 81.6%、71.5% 和 27.1%,采用碳酸钆处理后嫁接西瓜幼苗 P_n 、 G_s 和 T_r 分别比单纯硝酸钙胁迫处理显著提高了 68.6%、51.7% 和 43.2%,但 C_i 比单纯硝酸钙胁迫处理下降了 17.0%。

表 2 碳酸钆对硝酸钙胁迫下嫁接西瓜幼苗光合的影响

Table 2 Effects of Gd₂(CO₃)₃ on photosynthesis of grafted watermelon seedlings under calcium nitrate stress

处理 Treatment	净光合速率 P_n /($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	气孔导度 G_s /($\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	蒸腾速率 T_r /($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	胞间 CO_2 浓度 C_i /($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)
I	25.23 ± 1.70a	0.596 ± 0.066a	7.96 ± 0.37a	321 ± 14.7a
II	9.03 ± 0.67c	0.109 ± 0.006c	2.27 ± 0.18c	234 ± 8.7b
III	15.23 ± 0.91b	0.166 ± 0.010b	3.25 ± 0.15b	194 ± 9.7c

3 讨 论

土壤中盐分含量的高低严重影响植物的生长发育^[15]。研究表明,在设施次生盐渍化土壤中,NO³⁻离子浓度的不断升高会形成硝酸盐的积累,使得土壤溶液的浓度和渗透压提高,引起植物抗氧化系统紊乱,从而导致植株光合作用降低、生长受抑^[16-17]。陆晓民等^[3]采用 1/2 Hoagland 营养液添加 70 mmol·L⁻¹的硝酸钙对黄瓜幼苗胁迫 9 d 后,其植株干、鲜重较对照均显著下降,生长受到了显著的抑制。高青海等^[11]研究表明,140 mmol·L⁻¹硝酸盐胁迫下第 12 天,黄瓜植株的生长严重受抑。本研究表明硝酸钙胁迫下嫁接西瓜幼苗的植株鲜质量及总干质量均较对照显著下降,Ca(NO₃)₂ 胁迫显著抑制了嫁接西瓜幼苗的生长。

植物在没有外界胁迫的正常情况下,一般其体内活性氧(ROS)的产生和清除始终是平衡的,其细胞内的自由基保持较低水平,细胞内各种代谢不会受影响^[18]。而当植物受到各种逆境胁迫时,正常的平衡状态会遭到破坏,从而可能致使植株受到不同程度的伤害,丙二醛是膜脂过氧化的产物,其含量可

表示细胞膜脂过氧化程度以及植物对不良环境条件的反应强弱,而膜透性则可以直接反应膜受伤害的程度,众多的研究已证明植物在逆境条件下其体内的 O₂⁻ 产生速率和 H₂O₂ 含量上升与其 MDA 含量、电导率的变化呈正相关^[19]。据研究报道,当植物受到低温、干旱、高温、盐分、低氧、酸雨等逆境胁迫时,细胞内会开始积累 O₂⁻、H₂O₂ 等 ROS,细胞膜脂的过氧化加剧,为抵御不良环境条件的影响,此时植物会即时启动体内保护酶系统,使得保护酶活性增加,以清除体内活性氧和过多的自由基,降低细胞膜的过氧化作用和膜脂过氧化产物丙二醛的大量积累,使其一定胁迫强度范围内,可有效保持逆境下体内活性氧代谢的平衡,但当胁迫强度超过特定阈值后,细胞内代谢将会进一步失调,膜脂过氧化作用不断加大,进而导致丙二醛含量进一步升高,膜透性程度增强^[20]。SOD、POD 和 CAT 等是植物细胞中清除 ROS 最为重要的几种抗氧化酶,对清除活性氧积累、减轻植物膜脂过氧化伤害有重要作用,其中 SOD 主要是清除 O₂⁻,同时进一步生成 H₂O₂,而 POD 和 CAT 的共同作用可以有效清除 H₂O₂,从而避免 H₂O₂ 和 O₂⁻ 相互作用产生更多的 ROS,以维持体内的 ROS 代谢平

衡^[21-22]。如果逆境中植物体内的 O_2^- 、 H_2O_2 等 ROS 积累过多而不能被及时有效清除时,就会引起膜脂过氧化加剧,使得细胞膜完整性被破坏,MDA 大量积累,细胞膜透性增加,光合性能较低,生长受抑^[23]。

近年来,大量研究表明:作物受逆境胁迫时,科学合理地施用稀土能提高作物的抗性,促进作物生长,其机理可能在于:稀土离子能够与植物细胞膜上的磷脂结合,有效地调节钙代谢,从而改变植物细胞膜的透性以及稳定性,以提高细胞膜的保护功能,稀土离子能有效提高植物体内的抗氧化酶活性,减少 ROS 积累,增强植物对不良环境的抗性,某些稀土元素在低浓度范围内能诱导叶绿素蛋白质合成,从而提高植物的叶绿素含量和光合作用速率^[24]。据高青海等^[25]研究, $LaCl_3$ 可提高硝酸盐胁迫下黄瓜幼苗 SOD、POD、APX、GR 等活性,降低电解质渗漏率及丙二醛含量,提高期光合效率,显著增加黄瓜幼苗单株质量,有效缓解了硝酸盐对黄瓜幼苗生长的抑制作用。张美萍等^[26]研究了盐胁迫下稀土微肥对黄豆幼苗抗氧化酶活性的影响表明,盐胁迫下黄豆幼苗膜脂过氧化加剧,其体内的 MDA 大量积累,细胞膜透性增大,而盐胁迫下施用稀土微肥后黄豆幼苗的 SOD、CAT 活性增大,MDA 降低,细胞膜透性变小,证明了稀土对盐胁迫造成黄豆幼苗的损伤具有一定的修复作用。唐加红等^[23]研究也表明稀土微肥能降低干旱胁迫下小麦叶片 MDA 含量及质膜相对透性,提高干旱叶片相对含水量,缓解膜脂过氧化,并使脯氨酸、可溶性蛋白等渗透调节物质的含量趋于正常水平,增强了其渗透调节能力,诱导小麦叶片叶绿素合成,进而提高净光合速率,缓解干旱胁迫对小麦的伤害。本试验结果表明, $Ca(NO_3)_2$ 胁迫下嫁接西瓜幼苗叶片膜脂过氧化程度显著加剧,其超氧阴离子产生速率、过氧化氢和 MDA 含量、膜透性显著升高,光合速率的下降,干物质合成减少,碳酸钇可提高硝酸钙胁迫下嫁接西瓜叶片 SOD、POD、CAT 等抗氧化酶活性,降低其超氧阴离子产生速率、过氧化氢和丙二醛含量以及细胞膜透性,使得光合速率的下降幅度减缓,嫁接西瓜幼苗干重增加,究其原因可能在于:光合作用是植物合成有机物质和获得能量的源泉,植物叶片叶肉细胞内含叶绿体和线粒体等重要细胞器,其不仅是植物进行光合代谢活动的主要场所,同时也是活性氧产生的主要部位和易脂质过氧化的细胞器,维持它们正常的结构和功能是细胞能够进行正常生理代谢的基础,而在 $Ca(NO_3)_2$ 胁迫下,由于膜脂过氧化加剧,使得植物叶

肉细胞及其内含细胞器原有正常的结构和功能受到影响,导致光合速率的下降,生长受抑,而碳酸钇可以减缓 $Ca(NO_3)_2$ 胁迫下膜脂过氧化程度,修复或缓解 $Ca(NO_3)_2$ 胁迫对叶肉细胞及其细胞器的伤害,保持其膜结构及功能的相对稳定性,维持了较高的光合性能,缓解了 $Ca(NO_3)_2$ 胁迫对嫁接西瓜幼苗的伤害度。

综上所述,硝酸钙胁迫抑制嫁接西瓜幼苗生长,叶面喷施碳酸钇可显著提高硝酸钙胁迫下嫁接西瓜幼苗叶片的抗氧化酶活性,降低其活性氧含量及膜脂过氧化程度,维持了较高的光合性能,从而提高了嫁接西瓜幼苗对硝酸钙胁迫的耐性,有效促进 $Ca(NO_3)_2$ 胁迫下幼苗的生长。另外,今后将在此基础上针对光合作用主要细胞器叶绿体,从其结构、抗氧化系统、多胺变化、蛋白及基因表达等方面进一步深入研究碳酸钇调节 $Ca(NO_3)_2$ 下西瓜光合性能的生物学作用机制。

参考文献:

- [1] 阳燕娟,郭世荣,李 晶,等.嫁接对盐胁迫下西瓜幼苗生长和可溶性蛋白表达的影响[J].南京农业大学学报,2011,34(2):54-60.
- [2] 焦 娟,王秀峰,杨凤娟,等.外源一氧化氮对硝酸盐胁迫下黄瓜幼苗生长及抗氧化酶活性的影响[J].应用生态学报,2009,20(12):3009-3014.
- [3] 陆晓民,高青海.油菜素内酯对硝酸钙胁迫下黄瓜幼苗生长及其抗氧化酶同工酶表达的影响[J].热带作物学报,2011,32(11):2104-2108.
- [4] 王 波,任向东,李秀龙,等.“常乐”稀土微肥对糯玉米冠层光合特性及产量的影响[J].中国稀土学报,2012,30(4):488-494.
- [5] 余海兵,王金顺,刘 正,等.农用稀土施用量、宽窄行配置对鲜食糯玉米产量构成因素及品质的影响[J].中国稀土学报,2013,31(1):102-107.
- [6] 刘 斌,薛 立,许鹏波,等.短期低温下稀土对麻楝幼苗生理指标的影响[J].华南农业大学学报,2010,31(4):82-85.
- [7] 薛绍武,胡 婷,王建荣,等. La^{3+} 提高拟南芥耐旱能力研究[J].中国稀土学报,2012,30(6):750-754.
- [8] 巩东辉,王志忠,李国龙,等.稀土 Ce^{3+} 对盐胁迫下螺旋藻生理特性的影响[J].中国稀土学报,2013,31(1):124-128.
- [9] 陆晓民,王 兵,刘 红.模拟酸雨下稀土元素铈对糯玉米幼苗生长的影响[J].核农学报,2010,24(1):0114-0117.
- [10] 章 健,承河元,高 倩,等.稀土元素对油菜菌核病生长及其生化性状影响的研究[J].应用生态学报,2000,11(3):382-384.
- [11] 高青海,吴 燕,王秀峰,等.氯化铜对硝酸盐胁迫下黄瓜幼苗光合特性的缓解效应[J].应用生态学报,2011,20(11):2685-2690.
- [12] 张小红.钇对甜瓜光合特性、产量和品质的影响[J].中国稀土学报,2014,32(2):248-256.

较保守,且基因序列高度相似。鉴于 *CKX* 基因作用机理保守,可以通过生物技术手段,改造 *CKX* 基因的时空表达模式、表达强度等,达到有效调节麦类作物特定组织的内源性细胞分裂素的分布及含量的目的。通过控制内源细胞分裂素含量从而定向改良植物器官形态和功能,形成发达的根系或提高地上部分生物质量等与产量相关的农艺形状,对于增强植物抗旱能力、促进作物生产具有重要意义。

参考文献:

- [1] Wilhite D A. Drought As A Natural Hazard: Concepts and Definitions [C]//Wilhite D A. Drought, A Global Assessment, Routledge, London; Springer, 2000:3-18.
 - [2] 吉庆勋,刘德春,刘 勇.植物表皮蜡质合成和运输途径研究进展[J].中国农学通报,2012,28(3):225-232.
 - [3] 倪 郁,郭彦军.植物超长链脂肪酸及角质层蜡质生物合成相关酶基因研究现状[J].遗传,2008,(5):561-567.
 - [4] Arulselvi S, Selvi B. Genetic diversity of seedling traits conferring drought tolerance in pearl millet [J]. Madras Agricultural Journal, 2009,96(1-6):40-46.
 - [5] Werner T, Motyka V, Laucou V, et al. Cytokinin-deficient transgenic arabidopsis plants show multiple developmental alterations indicating opposite functions of cytokinins in the regulation of shoot and root meristem activity[J]. The Plant Cell, 2003,15(11):2532-2550.
 - [6] Aloni R, Aloni E, Langhans M, et al. Role of cytokinin and auxin in shaping root architecture: regulating vascular differentiation, lateral root initiation, root apical dominance and root gravitropism[J]. Annals of Botany, 2006,97:883-893.
 - [7] Lohar D P, Schaff J E, laskey J G, et al. Cytokinins play opposite roles in lateral root formation, and nematode and rhizobial symbioses [J]. The Plant Journal, 2004,38(2):203-214.
 - [8] Mähönen A E, Bishopp A, Higuchi M, et al. Cytokinin signaling and its inhibitor AHP6 regulate cell fate during vascular development[J]. Science, 2006,311(5757):94-98.
 - [9] Riefler M, Novak O, Strnad M, et al. Arabidopsis cytokinin receptor mutants reveal functions in shoot growth, leaf senescence, seed size, germination, root development, and cytokinin metabolism[J]. The Plant Cell, 2006,18:40-54.
 - [10] Brownlee B G, Hall R H, Whitty C D. 3-Methy-1 2-butenal: an enzymatic degradation product of the cytokinin, N6-(Δ^2 -isopentenyl) adenine[J]. Canadian Journal of Biochemistry, 1975,53(1):37-41.
 - [11] McGaw B A, Horgan R. Cytokinin catabolism and cytokinin oxidase [J]. Phytochemistry, 1983,22:1103-1105.
 - [12] Werner T, Nehnevajova E, Kollmer I, et al. Root-Specific reduction of cytokinin causes enhanced root growth, drought tolerance, and leaf mineral enrichment in arabidopsis and tobacco[J]. The Plant Cell, 2010,22:3905-3920.
 - [13] Ashikari M, Sakakibara H, Yamamoto T, et al. Cytokinin oxidase regulates rice grain production[J]. Science, 2005,309(5735):741-745.
 - [14] Huang S, Cerny R E, Qi Y, et al. Transgenic studies on the involvement of cytokinin and gibberellin in male development [J]. Plant Physiology, 2003,131(3):1270-82.
 - [15] 余义和,李秀珍,陈迪新,等.“巨峰”葡萄细胞分裂素氧化酶基因 CKX3 的克隆与表达分析[J].园艺学报,2015,42(7):1233-1240.
 - [16] 韩惠宾,张国华,王国栋.细胞分裂素参与植物维管系统发育的信号转导研究进展[J].植物生理学报,2015,51(7):996-1002.
-
- (上接第 173 页)
- [13] 陆晓民,杨 威.油菜素内酯对氯化钠胁迫下黄瓜幼苗的缓解效应[J].应用生态学报,2013,24(5):1409-1414.
 - [14] Zhen A, Bie Z L, Huang Y, et al. Effects of salt-tolerant rootstock grafting on ultrastructure, photosynthetic capacity, and H_2O_2 -scavenging system in chloroplasts of cucumber seedlings under NaCl stress [J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2011,33:2311-2319.
 - [15] 李 悦,陈忠林,王 杰,等.盐胁迫对翅碱蓬生长和渗透调节物质浓度的影响[J].生态学杂志,2011,30(1):72-76.
 - [16] 童 辉,孙 锦,郭世荣,等.等渗 $Ca(NO_3)_2$ 和 NaCl 胁迫对黄瓜幼苗生长及渗透调节物质含量的影响[J].西北植物学报,2012,32(2):0306-0311.
 - [17] Yuan L Y, Du J, Yuan Y H, et al. Effects of 24-epibrassinolide on ascorbate-glutathione cycle and polyamine levels in cucumber roots under $Ca(NO_3)_2$ stress[J]. Acta Physiol Plant, 2013,35:253-262.
 - [18] 王 芳,王丹丹,赵 娟,等.钙对低温胁迫下玉米幼苗氧化损伤的保护作用[J].干旱地区农业研究,2014,32(1):155-160.
 - [19] Arora N, Bhardwaj R, Sharma P, et al. Effects of 28-homobrassinolide on growth, lipid peroxidation and antioxidative enzyme activities in seedlings of *Zea mays* L. under salinity stress[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2008,30:833-839.
 - [20] 常燕虹,武 威,刘建朝,等.干旱胁迫对文冠果树苗某些生理特征的影响[J].干旱地区农业研究,2012,30(1):170-174,203.
 - [21] Fariduddin Q, Yusuf M, Chalkoo S, et al. 28-homobrassinolide improves growth and photosynthesis in *Cucumis sativus* L. through an enhanced antioxidant system in the presence of chilling stress[J]. Photosynthetica, 2011,49:55-64.
 - [22] Yuan L Y, Shu S, Sun J, et al. Effects of 24-epibrassinolide on the photosynthetic characteristics, antioxidant system, and chloroplast ultrastructure in *Cucumis sativus* L. under $Ca(NO_3)_2$ stress[J]. Photosynth Res, 2012,112:205-214.
 - [23] Ogwenio J O, Song X S, Shi K, et al. Brassinosteroids alleviate heat-induced inhibition of photosynthesis by increasing carboxylation efficiency and enhancing antioxidant systems in *Lycopersicon esculentum* [J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2008,27:49-57.
 - [24] 唐加红,刘 丹,杨玉兰,等.稀土微肥和 NO 对于旱胁迫下小麦光合生理的影响[J].稀土,2012,33(3):21-25.
 - [25] 高青海,王秀峰,史庆华,等.铜对硝酸盐胁迫下黄瓜幼苗生长及叶片抗氧化酶活性的影响[J].应用生态学报,2008,19(5):976-980.
 - [26] 张美萍,陕永杰,江玉珍,等.稀土微肥对盐胁迫下黄豆幼苗抗氧化酶的影响[J].稀土,2009,30(3):53-56.