

6-BA 和 ABA 缓解棉纤维发育低温胁迫的生理机制*

王友华 刘佳杰 陈兵林 周治国**

(南京农业大学农业部南方作物生理生态重点开放实验室, 南京 210095)

摘要 以科棉1号棉花品种为材料,于2006、2007年在江苏南京(长江流域下游棉区)设置播期(4月25日、5月25日)和生长调节剂(6-BA、ABA)试验,研究低温条件下,外施6-BA、ABA对棉铃及棉纤维发育的影响及其生理机制.结果表明:常温和低温条件下,6-BA处理均能使相应部位棉铃铃质量增加、纤维品质提高;ABA处理在常温条件下会导致品质下降,而在低温逆境条件下可使纤维品质下降幅度减小;6-BA显著提高了棉铃蔗糖含量及蔗糖合成酶、蔗糖磷酸合成酶活性,而ABA则可诱导 β -1,3-葡聚糖酶活性;6-BA、ABA对纤维发育关键酶蔗糖转化酶活性的作用效果均不显著.低温条件下外施6-BA、ABA均可提高棉纤维品质,但两者作用机制不尽相同:6-BA主要通过提高纤维素合成相关酶的活性,而ABA则主要通过诱导棉株抗逆性来提高纤维品质.

关键词 棉花 纤维 低温 6-BA ABA 酶活性

文章编号 1001-9332(2011)05-1233-07 **中图分类号** S562 **文献标识码** A

Physiological mechanisms of growth regulators 6-BA and ABA in mitigating low temperature stress of cotton fiber development. WANG You-hua, LIU Jia-jie, CHEN Bing-lin, ZHOU Zhi-guo (Ministry of Agriculture Key Laboratory of Crop Physiology & Ecology in Southern China, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China). -*Chin. J. Appl. Ecol.*, 2011, 22(5): 1233-1239.

Abstract: A field trial with high fiber quality cotton cultivar Kemian 1 was conducted in Nanjing (lower reaches of Yangtze Rive) in 2006-2007 to study the effects of growth regulators 6-BA and ABA on the boll and fiber development and related physiological mechanisms under low temperature stress. The cotton seeds were sown on April 25 and May 25, respectively, which could result in different temperature for the bolls on the same positions, and the growth regulators were sprayed at flowering stage. Spraying 6-BA increased the boll weight and fiber quality under both normal and low temperature conditions; whereas spraying ABA induced the decrease of fiber quality under normal temperature but decreased the reduction magnitude of fiber quality under low temperature condition. 6-BA increased significantly the boll sucrose content and sucrose synthase and sucrose phosphate synthase activities, while ABA only increased boll β -1,3-glucanase activity. Both 6-BA and ABA had less effects on the activity of sucrose invertase, a key enzyme for fiber development. Under low temperature condition, spraying 6-BA or ABA improved fiber quality, but the action mechanisms were different. 6-BA improved fiber quality via enhancing the activities of relevant enzymes; while ABA improved fiber quality via increasing the stress resistance of cotton plants.

Key words: cotton; fiber; low temperature; 6-BA; ABA; enzyme activity.

棉花(*Gossypium hirsutum*)属喜温植物,生产中随着全国植棉重心的北移及多熟制棉花种植面积的扩大,低温导致的棉花纤维比强度降低问题日趋严

重^[1-2].因此,低温条件下采取必要的栽培手段以减小棉纤维比强度下降幅度是我国棉花生产中亟需解决的重要课题之一.

棉纤维比强度的形成是纤维次生壁纤维素沉积的结果,纤维素的含量及合成动态与纤维的比强度密切相关^[3].纤维素的合成过程受多个酶调控,其中蔗糖合成酶、蔗糖磷酸合成酶、蔗糖酶和 β -1,3-葡

* 国家自然科学基金项目(30771279)、高校博士点基金项目(200803070017)、农业部农业行业计划项目(nyhyz07-005)和中农-南农校校合作基金项目(NC2007001)资助.

** 通讯作者. E-mail: giscott@njau.edu.cn

2010-10-20 收稿,2011-02-23 接受.

聚糖酶与纤维素合成关系尤为密切^[4-5]。蔗糖合成酶为纤维素合成提供直接底物UDPG(尿苷二磷酸葡萄糖)^[6],其高活性与纤维素的大量合成和积累高度正相关^[7];蔗糖磷酸合成酶可利用胞质中游离UDPG合成蔗糖,增加纤维素合成的底物供给,促进纤维素合成反应的正向进行^[8];蔗糖酶可水解蔗糖形成葡萄糖和果糖,为纤维素的快速累积提供碳源和能量^[9];β-1,3-葡聚糖酶可水解β-1,3-葡聚糖中的共价键,将水解的糖类分子转移到纤维素的非还原端^[10],纤维素的大量合成需要β-1,3-葡聚糖酶的高活性和高表达^[11]。

卞海云等^[3]在研究棉纤维加厚发育期酶活性及纤维比强度对低温的响应时发现,低温可通过影响上述酶活性进而改变纤维素累积动态并导致最终纤维比强度的降低。可见,环境因子及栽培措施可通过影响蔗糖合成酶、蔗糖磷酸合成酶、蔗糖酶和β-1,3-葡聚糖酶等纤维发育关键酶活性进而影响纤维中蔗糖的含量和纤维素的合成,并最终影响棉纤维比强度。

外施生长调节剂是作物抗逆栽培中的常用技术手段^[12],生产中,缩节安、乙烯利等生长调节剂的应用已成为促进棉花根系发育、延缓叶片衰老等^[13-15]不可或缺的技术手段。本课题组在前期工作中发现,在低温条件下,生理效应几乎完全相反的6-苄氨基嘌呤(6-BA,生长促进类激素)和脱落酸(ABA,生长抑制类激素)均可缓解棉纤维比强度的下降,而相关研究国内外尚未见报道。

因此,本研究拟基于大田分期播种试验,使棉株相同果枝部位棉铃处于不同的温度条件,研究低温条件下6-BA、ABA对棉纤维发育关键物质(蔗糖、纤维素)、关键酶活性及最终纤维比强度的影响,以期揭示低温条件下6-BA、ABA缓解棉纤维比强度下降的生理机制,为6-BA、ABA在棉花抗逆栽培中的应用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验设计

试验于2006—2007年在江苏南京(32°02' N, 118°50' E,长江流域下游棉区)江苏省农业科学院进行。供试土壤为黄棕壤土,2006、2007年0~20 cm土壤含有机质17.8、17.1 g·kg⁻¹,全氮0.9、1.1 g·kg⁻¹,碱解氮74.6、75.8 mg·kg⁻¹,速效磷37.1、31.3 mg·kg⁻¹,速效钾91.6、89.3 mg·kg⁻¹。

选择高强纤维(平均纤维比强度35 cN·tex⁻¹)

棉花品种科棉1号为材料,采用分期播种方法以形成温度差异,设置正常播期(4月25日)和晚播(5月25日)2个处理,采用营养钵育苗,两播期棉花分别于5月15日和6月12日移栽。待棉株7~9果枝1、2果节开花后,挂牌标记当日所开白花,同时参考文献^[16]的研究结果并结合预备试验结果喷施20 mg·L⁻¹的6-BA和ABA各600 L·hm⁻²,喷施时间为17:00—18:00,以喷施等量清水为对照(CK)。试验采取随机区组设计,小区面积为13.5 m×4.0 m,行株距为90 cm×25 cm,3次重复。其他田间管理均按高产栽培要求进行。

对挂牌标记的棉铃,从铃龄9 d开始每隔6 d取生长发育一致的棉铃8~15个,取样均在9:00—10:00进行。将纤维与种子分离后,纤维样品混匀分成2份,一份液氮速冻后-30℃保存用于测定酶活性,另一份在40℃下烘干用于测定纤维素含量。另外,分别于铃龄7、9、12、15、18、21、24 d取生长发育一致的标记棉铃5个,将纤维与种子(胚珠)分开,纤维经液氮速冻后保存于-70℃用于酶活性的基因表达分析。待挂牌标记的棉铃吐絮时,每小区按挂花果枝部位收大小一致的棉铃10~20个,统一风干后轧花,用于测定纤维比强度。

1.2 测定项目与方法

1.2.1 酶活性的测定 采用果糖和UDPG比色法测定蔗糖合成酶和蔗糖磷酸合成酶活性^[17];采用DNS比色法测定蔗糖酶活性^[17];采用昆布多糖比色法测定β-1,3-葡聚糖酶活性^[18],β-1,3-葡聚糖酶一个酶活力单位(U)定义为每秒从还原昆布多糖中释放出1 nmol葡萄糖所需的酶量,酶活性以每克鲜样质量的酶活力单位表示。

1.2.2 纤维素含量测定 纤维素含量用蒽酮比色法测定^[17]。

1.2.3 纤维比强度测定 将纤维样品混匀后用棉花纤维引伸器制成棉条,用国产Y162型束纤维强力机测定3.2 mm隔距比强度,测6个重复,取平均值作为纤维比强度代表值,并用中国纤维检验局的标准棉样修正。

1.3 气象数据统计

试验所用气象资料由南京气象局提供。根据马富裕等^[19]、Haigler等^[20]和束红梅等^[21]关于温度是影响棉铃发育的主要生态因子,而棉纤维发育期日最低温又是影响纤维发育及纤维品质形成的主要温度因子的研究结果,选择铃期日均最低温(MDT_{min})作为衡量不同播期棉铃发育期温度差异的主要指

表 1 棉纤维发育期的日均最低温(2006—2007)
Table 1 Mean daily minimum temperature during cotton fiber development period in 2006 and 2007

年份 Year	播期 Sowing date	开花日期 Anthesis date	吐絮日期 Boll opening date	MDT _{min} (°C)
2006	04-25	07-24	09-11	24.7
	05-25	08-15	10-07	20.9
2007	04-25	08-06	09-24	23.3
	05-25	08-24	10-20	19.7

MDT_{min}: 铃期日均最低温 Mean daily minimum temperature during boll development period. 下同 The same below.

标,正常播期(04-25)和晚播(05-25)条件下棉株 7~9 果枝 1、2 果节棉铃铃期(2006 年分别为 7 月 24 日至 9 月 11 日和 8 月 15 日至 10 月 7 日,2007 年分别为 8 月 6 日至 9 月 24 日和 8 月 24 日至 10 月 20 日)日均最低温见表 1。

1.4 数据处理

采用 Microsoft Excel 2003 软件进行数据处理及制图,采用 SPSS 11.0 统计分析软件进行方差分析,显著性检验采用 LSD 法。

2 结果与分析

2.1 不同温度下外施 6-BA 和 ABA 对棉铃及纤维发育的影响

由表 2 可知,在产量形成中,常温和低温条件下,6-BA 处理后,铃质量均有所增加。常温条件下,ABA 处理后铃质量显著增加,低温条件下 ABA 处理后铃质量无显著下降。在纤维品质形成过程中,常温和低温条件下,6-BA 处理均能增加纤维长度和比强度;而 ABA 处理在不同温度条件下存在差异:常

温条件下纤维长度显著下降而比强度无显著变化,低温条件下纤维长度和比强度变化均不显著,但较常温条件下下降幅度明显减小。上述结果表明,常温和低温条件下 6-BA 处理均能使相应部位棉铃铃质量增加、纤维品质提高;而 ABA 处理在常温条件下会导致品质下降,在低温逆境条件下可使纤维品质下降幅度减小。6-BA 及 ABA 处理对麦克隆(micronaire)值的影响没有明显的规律。

棉纤维素含量的变化呈“S”型曲线,可用 Logistic 方程对其进行拟合,并可根据拟合方程推导出纤维素累积过程的快速累积起始(t_1)和终止(t_2)时间、快速累积持续期(T)和最大累积速率(V_{max} ,%)^[16]。研究表明,同一品种中纤维比强度的变异与 V_{max} 和 T 密切相关, V_{max} 较小、 T 较长有利于高强纤维的形成^[22]。

低温条件下(2006、2007 年的 MDT_{min} 分别为 20.9 °C、19.7 °C),纤维素快速累积起始时间和终止时间推迟、快速累积持续期缩短,最大累积速率上升,纤维素含量、纤维比强度下降(表 2)。外施 6-BA、ABA 后,棉纤维素快速累积起始时间、终止时间、快速累积持续期、最大累积速率的变化在正常温度条件下(2006 和 2007 年的 MDT_{min} 分别为 24.7 °C、23.3 °C)趋势不明显,对纤维素含量、纤维比强度的影响也不显著。在低温条件下,外施 6-BA 可使棉纤维素的快速累积起始时间和终止时间提前,纤维素最大累积速率提高,但快速累积持续期缩短,最终纤维比强度显著提高;外施 ABA 则使纤维素的快速累

表 2 不同温度下外施 6-BA 和 ABA 对棉铃及棉纤维发育的影响(2006—2007)
Table 2 Effects of 6-BA and ABA application on boll and fiber development under different temperature conditions in 2006 and 2007

年份 Year	MDT _{min} (°C)	处理 Treatment	单铃质量 Single boll mass (g)	纤维长度 Fiber length (mm)	纤维比强度 (cN · tex ⁻¹)	麦克隆值 (Micronaire)	纤维素含量 Cellulose content (%)	t_1 (d)	t_2 (d)	T (d)	V_{max} (% · d ⁻¹)
2006	24.7	CK	5.37b	28.35b	35.45a	4.30a	90.2b	12.74	28.39	15.64	3.6
		6-BA	5.82a	29.50a	35.05a	4.55a	91.9a	12.53	25.59	13.06	4.5
		ABA	5.48b	27.85b	35.50a	4.15a	90.3ab	13.67	31.96	18.29	3.2
	20.9	CK	5.16b	27.95ab	31.60ab	4.80a	77.0b	18.61	32.64	14.03	3.7
		6-BA	5.32a	28.80a	30.80b	4.40b	81.6a	17.33	29.92	12.59	4.3
		ABA	5.05c	27.65b	33.50a	4.30b	82.7a	17.09	31.59	14.50	3.8
2007	23.3	CK	5.34c	28.31b	32.69a	4.32a	89.4b	14.10	26.82	12.72	4.7
		6-BA	5.69a	29.21a	33.32a	4.41a	90.1ab	14.85	29.02	14.17	4.3
		ABA	5.50b	27.99c	32.63a	4.40a	90.9a	13.17	27.02	13.85	4.4
	19.7	CK	5.17b	27.39b	27.89b	5.34a	72.3b	17.70	37.67	19.97	2.5
		6-BA	5.34a	28.55a	30.01a	4.74b	81.5a	15.43	32.89	17.45	2.8
		ABA	5.14b	27.13b	28.76b	4.80b	82.7a	14.56	37.35	22.80	2.3

t_1 、 t_2 : 纤维素快速累积起始、终止时间 The starting and terminating date for cellulose speedy accumulation; T : 纤维素快速累积持续期 The duration for cellulose speedy accumulation; V_{max} : 纤维素快速累积最大速率 The maximal rate of cellulose accumulation during the speedy accumulation period. 同列内不同小写字母表示差异显著($P < 0.05$) Different small letters in the same column meant significant difference at 0.05 level.

积起始时间和终止时间提前,快速累积持续期延长.

2.2 不同温度下外施 6-BA 和 ABA 对棉纤维中蔗糖含量的影响

蔗糖是纤维素合成的底物,其含量与最终纤维比强度关系密切.蔗糖含量的高低一方面反映纤维细胞的库活性,另一方面反映纤维素合成对底物蔗糖消耗的强度.由图 1 可知,纤维中蔗糖的含量随发育进程的推进不断降低,与正常温度相比,低温有增加蔗糖含量的趋势.在正常温度条件下(2006 和 2007 年 MDT_{min} 分别为 24.7 °C 和 23.3 °C),6-BA、ABA 处理后纤维中蔗糖含量差异不显著;在低温条件下(2006 和 2007 年 MDT_{min} 分别为 20.9 °C 和 19.7 °C),ABA 对蔗糖含量的影响不显著,而 6-BA 显著提高了纤维中蔗糖含量,但 6-BA 的作用随发育进程的推进逐渐减小,至铃龄 27 d 后,处理与对照间差异已不显著.

2.3 不同温度下外施 6-BA 和 ABA 对棉纤维品质发育关键酶活性的影响

2.3.1 蔗糖合成酶

棉纤维蔗糖合成酶活性变化呈单峰曲线(图 2),峰值出现在铃龄 27 ~ 33 d.随 MDT_{min} 降低,蔗糖合成酶活性降低,酶活性峰值出现时间推迟.正常温度条件下(2006 和 2007 年 MDT_{min} 分别为 24.7 °C 和 23.3 °C),外施 6-BA、ABA 对蔗糖合成酶活性影响较小.低温条件下(2006 和 2007 年 MDT_{min} 分别为 20.9 °C 和 19.7 °C),外施 6-BA、ABA 可提高蔗糖合成酶活性,且对纤维细胞发育前期(铃龄 9 ~ 21 d)影响较大,其作用随纤维发育进程的推进逐渐减小.2 年 4 个温度条件下的结果均显示 6-BA 对蔗糖合成酶的作用效果较为显著,而 ABA 对其影响较小.

2.3.2 蔗糖磷酸合成酶

蔗糖磷酸合成酶在纤维素合成路径中发挥重要作用,其主要催化纤维细胞质

中的果糖 6 磷酸与游离态 UDPG 反应合成蔗糖,为纤维素的合成提供初始底物^[23].棉纤维中蔗糖磷酸合成酶活性的变化动态趋势与蔗糖合成酶相似,酶活性峰值出现时间也相近.低温条件下(2006 和 2007 年 MDT_{min} 分别为 20.9 °C 和 19.7 °C),蔗糖磷酸合成酶活性峰值下降,峰值出现时间延后,该结果与低温条件下棉铃发育期延长、成熟时间推后相符.外施 6-BA、ABA 在正常温度条件下对蔗糖磷酸合成酶活性的影响较小;在低温条件下可显著提高蔗糖磷酸合成酶活性,但对酶活性的影响主要集中在酶活性峰值出现之前,且随着发育进程的推进作用效果逐渐减小.在本试验浓度条件下,6-BA 对磷酸蔗糖合成酶的作用效果较为显著,而 ABA 对其影响较小(图 2).

2.3.3 蔗糖酶

蔗糖酶在纤维细胞中参与蔗糖分解,为细胞的呼吸代谢及细胞内非纤维素合成过程提供物质和能量,在纤维的发育过程中也发挥着重要作用^[24].从图 2 可以看出,棉纤维蔗糖酶活性随铃龄增加呈下降趋势,随 MDT_{min} 的降低蔗糖酶活性略有升高.2 年结果均显示,外施 6-BA 和 ABA 对蔗糖酶活性的影响较小.

2.3.4 β -1,3-葡聚糖酶

在棉纤维细胞中, β -1,3-葡聚糖酶主要参与水解 β -1,3-葡聚糖生成 UDPG,在纤维素合成底物供给不足时为纤维素合成补充底物供给,是纤维发育和品质形成抵御逆境的标志酶^[25]. β -1,3-葡聚糖酶活性随纤维发育进程的推进呈持续下降趋势(图 2).正常温度条件(2006 和 2007 年 MDT_{min} 分别为 24.7 °C 和 23.3 °C)下,外施 6-BA 和 ABA 对 β -1,3-葡聚糖酶活性的影响不显著;低温逆境条件下(2006 和 2007 年 MDT_{min} 分别为 20.9 °C 和 19.7 °C),ABA 可提高 β -1,3-葡聚糖酶活性, MDT_{min} 越低,酶活性越高,ABA 的作用效果越明显.

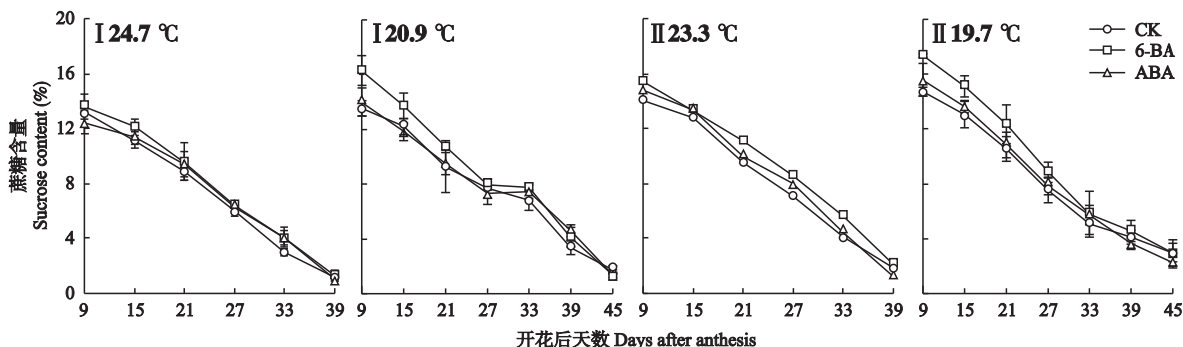


图 1 不同温度下外施 6-BA 和 ABA 对棉纤维蔗糖含量的影响(2006—2007)

Fig. 1 Effects of 6-BA and ABA application on sucrose content in cotton fiber under different temperature conditions in 2006 (I) and 2007 (II).

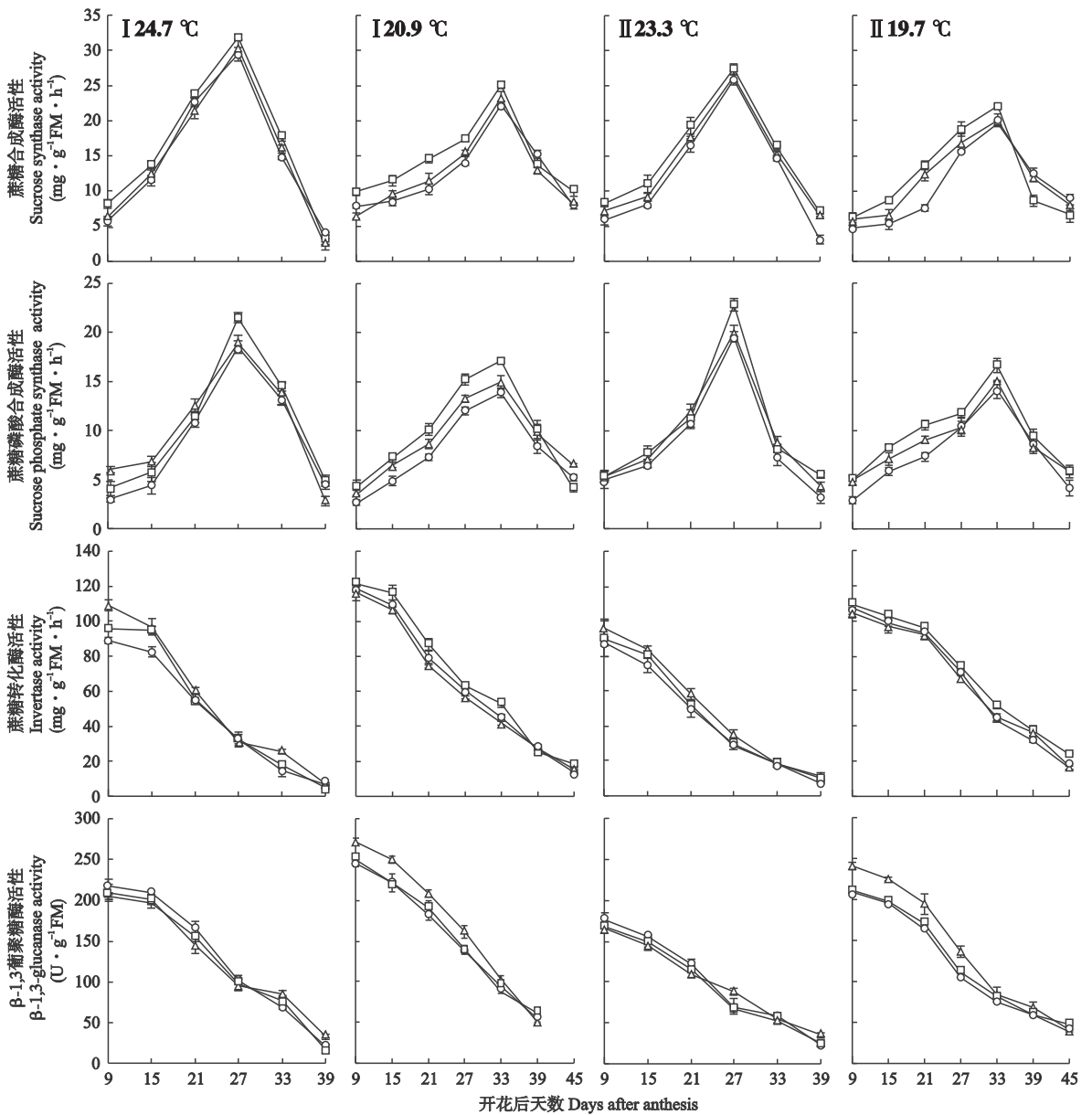


图2 不同温度下外施 6-BA 和 ABA 对棉纤维蔗糖合成酶、蔗糖磷酸合成酶、蔗糖酶和 β -1,3-葡聚糖酶活性的影响(2006—2007)

Fig. 2 Effects of 6-BA and ABA application on the activities of sucrose synthase, sucrose phosphate synthase, invertase and β -1,3-glucanase in cotton fiber under different temperature conditions in 2006 (I) and 2007 (II).

3 讨 论

研究表明,外源生长调节剂对植株的影响一般较为短暂,如棉花生产中常用的缩节安(DPC),其在酶活力水平的作用效应一般不超过 10 d^[13],而本试验中,多个与纤维发育相关的酶在 6-BA、ABA 处理后 30 d 仍与对照存在显著差异,这可能是由于本试验中外源激素的处理方式为整株喷施,激素不仅直接作用于棉铃及棉纤维细胞,同时还作用于多个功能叶片,改变了其生理状态及棉铃-叶片的“库-源”

关系,最终导致外源激素效应期较长。

温度是影响棉纤维比强度形成的重要生态因子。同时棉花具无限生长、喜温、耐盐、耐旱等区别于其他作物的特性,其高产高质栽培理论也较禾谷类作物更为复杂。一般认为,6-BA 属生长促进类激素,外施 6-BA 在促进植株生长的同时可降低其抗逆能力^[26],ABA 属生长抑制类激素,外施 ABA 在增加植株抗逆能力的同时往往降低其产量与品质^[22]。而本研究表明,尽管低温可显著降低纤维比强度,但晚播低温条件下,外施 20 mg · L⁻¹ ABA 和 6-BA 各

600 L · hm⁻² 均可减小棉纤维长度、比强度等重要品质指标的下降幅度,即在低温条件下,外施 6-BA、ABA 均可提高棉纤维品质。

本文通过大田分期播种试验,可使晚播棉株的中部棉铃与正常播期棉株相比处于低温胁迫条件。尽管该温度设置方式不可避免造成其他环境因子的差异,但试验贴近生产实际,且基于温度是影响棉纤维发育的最重要环境因子的理论,因此是研究棉花温度效应的较为理想的方法。

本研究中,尽管低温条件下 6-BA、ABA 均可提高棉纤维品质,但两者的作用机制有相同和不同之处。相同之处:在晚播低温条件下,外施 6-BA、ABA 均可使棉纤维素的快速累积起始时间和终止时间提前,最终纤维比强度提高;外施 6-BA、ABA 均可提高蔗糖合成酶、蔗糖磷酸合成酶、 β -1,3-葡聚糖酶活性,且作用效应随纤维发育进程的推进不断减弱,在铃龄 33 d 后影响不显著;外施 6-BA、ABA 均对蔗糖酶活性的影响不显著。不同之处:外施 6-BA 使纤维素最快累积持续时间缩短、纤维素最大累积速率提高,而外施 ABA 则使纤维素最快累积持续时间延长,对纤维素最大累积速率的影响不显著;在试验设置的剂量、浓度条件下,6-BA 可显著提高蔗糖、蔗糖合成酶、蔗糖磷酸合成酶的活性,而 ABA 则主要提高 β -1,3-葡聚糖酶的活性。细胞分裂素 6-BA 作为一种重要的生长促进类激素,在促进细胞呼吸代谢及“库”活性过程中作用显著^[27]。本研究显示,6-BA 可显著提高介导纤维细胞“库”活性^[8]的蔗糖合成酶及蔗糖磷酸合成酶活性,且 6-BA 处理后棉单铃质量显著增加,因此,推测 6-BA 可通过提高棉铃“库”活性、增加纤维素合成从而提高低温下的棉纤维品质。ABA 是最重要的逆境激素信号^[22], β -1,3-葡聚糖酶是参与植物低温、虫害等逆境反应的重要酶,本试验发现,低温条件下 ABA 可显著提高纤维细胞中 β -1,3-葡聚糖酶活性,因此,推测低温条件下 ABA 处理后纤维品质下降幅度减小主要是由于 ABA 提高了 β -1,3-葡聚糖酶活性,从而提高了植株抗逆性。

综上,低温下 6-BA 提高纤维品质的机制可能与其拮抗逆境信号,提高源、库器官活性、促进光合产物向棉铃及纤维的运输从而提高纤维品质有关,而低温下 ABA 降低纤维比强度的下降幅度则可能与其作为逆境胁迫信号促进细胞抗逆能力并提高物质再利用能力从而促进纤维素的高效合成有关。

参考文献

- [1] Dong HZ, Li WJ, Tang W, *et al.* Yield, quality and leaf senescence of cotton grown at varying sowing dates and plant densities in the Yellow River Valley of China. *Field Crops Research*, 2006, **98**: 106–115
- [2] Jiang G-H (蒋光华), Meng Y-L (孟亚利), Chen B-L (陈兵林), *et al.* Effects of low temperature on physiological mechanisms of cotton fiber strength forming process. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2006, **30**(2): 335–343 (in Chinese)
- [3] Bian H-Y (卞海云), Wang Y-H (王友华), Chen B-L (陈兵林), *et al.* Effects of the key enzymes activity on the fiber strength formation under low temperature condition. *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学), 2008, **41**(4): 1235–1241 (in Chinese)
- [4] Shimizu Y, Aotsuka S, Hasegawa O, *et al.* Changes in levels of mRNAs for cell wall-related enzymes in growing cotton fiber cells. *Plant and Cell Physiology*, 1997, **38**: 375–378
- [5] Shu H-M (束红梅), Wang Y-H (王友华), Zhang W-J (张文静), *et al.* Activity changes for enzymes associated with fiber development and relation to fiber strength in two cotton cultivars. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 2008, **34**(3): 437–446 (in Chinese)
- [6] Salnikov VV, Grimson MJ, Seagull RW, *et al.* Localization of sucrose synthase and callose in freeze-substituted secondary-wall-stage cotton fibers. *Protoplasma*, 2003, **221**: 175–184
- [7] Ruan YL, Liewellyn DJ, Furbank RT. Suppression of sucrose synthase gene expression represses cotton fiber cell initiation, elongation, and seed development. *Plant Cell*, 2003, **15**: 952–964
- [8] Michelle BV, Haigler CH. Sucrose-phosphate synthase activity rises in correlation with high-rate cellulose synthesis in three heterotrophic systems. *Plant Physiology*, 2001, **127**: 1234–1242
- [9] Haigler CH, Datcheva MI, Hogan PS, *et al.* Carbon partitioning to cellulose synthesis. *Plant Molecular Biology*, 2001, **47**: 29–51
- [10] Koch K. Sucrose metabolism: Regulatory mechanisms and pivotal roles in sugar sensing and plant development. *Current Opinion in Plant Biology*, 2004, **7**: 235–246
- [11] Meier H, Buchs L, Buchala AJ, *et al.* (1-3)- β -D-glucan (callose) is a probable intermediate in biosynthesis of cellulose of cotton fibers. *Nature*, 1981, **289**: 821–822
- [12] Xu S (徐胜), Li J-L (李建龙), He X-Y (何兴元), *et al.* Research advances in thermotolerance regulation of cool-season turfgrass. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2006, **17**(6): 1117–1122 (in Chinese)
- [13] Duan L-S (段留生), He Z-P (何钟佩). Effects of DPC on leaf development and active oxygen metabolism in cotton leaf. *Cotton Science* (棉花学报), 1996, **8**(6): 312–315 (in Chinese)

- [14] He Z-P(何钟佩), Min X-J(闵祥佳), Li P-M(李丕明), *et al.* Study on effects of DPC on endogenous hormone levels and the development of cotton bolls. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 1990, **16**(3): 252–258 (in Chinese)
- [15] Min X-J(闵祥佳), Liu Q(刘 启), He Z-P(何钟佩), *et al.* Effects of DPC application on the quality of cotton fiber and seed. *Journal of China Agricultural University* (中国农业大学学报), 1991, **17**(suppl.): 27–30 (in Chinese)
- [16] Shu H-M(束红梅), Wang Y-H(王友华), Chen B-L(陈兵林), *et al.* Genotypic differences in cellulose accumulation of cotton fiber and its relationship with fiber strength. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 2007, **33**(6): 921–926 (in Chinese)
- [17] Institute of Plant Physiology, Chinese Academy of Sciences (中国科学院上海植物生理研究所). Contemporary Plant Physiological Experiment Manual. Shanghai: Science Press, 1999 (in Chinese)
- [18] Kohle H, Jeblick W, Poten F, *et al.* Chitosan-elicited callose synthesis in soybean cells as a Ca^{2+} -dependent process. *Plant Physiology*, 1985, **77**: 544–551
- [19] Ma F-Y(马富裕), Cao W-X(曹卫星), Li S-K(李少昆), *et al.* Quantitative analysis on the relationships between cotton fiber quality and meteorological factors. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2005, **16**(11): 2102–2107 (in Chinese)
- [20] Haigler CH, Rao NR, Roberts EM, *et al.* Cultured ovules as models for cotton fiber development under low temperatures. *Plant Physiology*, 1991, **95**: 88–96
- [21] Shu H-M(束红梅), Zhao X-H(赵新华), Zhou Z-G(周治国), *et al.* Physiological mechanisms of variation in temperature-sensitivity of cotton fiber strength formation between two cotton cultivars. *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学), 2009, **42**(7): 2332–2341 (in Chinese)
- [22] Li X-M(李雪梅), Zhang L-H(张利红), He X-Y(何兴元), *et al.* Effects of abscisic acid on photosynthetic characteristics and antioxidant enzyme activities of wheat seedlings exposed to UV-C. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2006, **17**(5): 822–826 (in Chinese)
- [23] Haigler CH, Singh B, Zhang D, *et al.* Transgenic cotton over-producing spinach SPS showed enhanced leaf sucrose synthesis and improved fiber quality under controlled environmental conditions. *Plant Molecular Biology*, 2007, **63**: 815–832
- [24] Wittich PE, Willemse MTM. Sucrose utilization during ovule and seed development of *Gasteria verrucosa* (Mill.) H. Duval as monitored by sucrose synthase and invertase localization. *Protoplasma*, 1999, **208**: 136–148
- [25] Li Y-Z(李颖章), Zheng X-H(郑晓华), Tang H-L(唐海林), *et al.* Increase of β -1, 3-glucanase and chitinase activities in cotton callus cells treated by salicylic acid and toxin of *Verticillium dahliae*. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 2003, **45**(7): 802–808 (in Chinese)
- [26] Buban T. The use of benzyladenine in orchard fruit growing: A mini review. *Plant Growth Regulation*, 2000, **32**: 381–390
- [27] Steffens GL, Jacobs FW, Engelhaupt ME. Effects of growth regulators on growth and fruiting of own-rooted ‘Golden Delicious’ apple trees. *Scientia Horticulturae*, 1991, **47**: 247–257

作者简介 王友华,男,1977年生,博士,副教授.主要从事棉花生理生态与作物生长调节物质研究,发表论文20余篇. E-mail: w_youhua@njau.edu.cn

责任编辑 张凤丽
