

NaCl 胁迫对棉花叶片衰老特征的影响及其生理学机制

王涛^{1,2}, 孔祥强², 宋迎², 董合忠^{1,2*}

(1. 山东师范大学生命科学学院, 济南 250014; 2. 山东棉花研究中心, 济南 250100)

摘要:以叶片衰老快慢不同的两个棉花品系 L21 和 L22 为材料,研究了 NaCl 胁迫对棉花叶片衰老的影响及其相应的生理学机制。温室内水培棉苗,待第 5 片真叶展开 20 d 后用含 125 mmol·L⁻¹ NaCl 的营养液处理棉苗,以不含 NaCl 的营养液处理为对照。结果显示,NaCl 胁迫下 L21 和 L22 叶片中叶绿素含量和光合作用速率下降,叶片和根中的 Na⁺ 含量上升、K⁺ 含量降低;NaCl 胁迫还增加了棉株体内脱落酸(ABA)含量、降低了玉米素核苷(ZR)含量。表明 K⁺ 含量降低以及 ABA 含量升高、ZR 含量下降是 NaCl 胁迫促进棉花叶片衰老的重要原因。

关键词:棉花;NaCl 胁迫;衰老;激素

中图分类号:S562.01 **文献标志码:**A

文章编号:1002-7807(2014)01-0066-07

The Effects of NaCl Stress on Cotton Leaf Senescence Characteristics and Physiological Mechanisms

Wang Tao^{1,2}, Kong Xiangqiang², Song Ying², Dong Hezhong^{1,2*}

(1. College of Life Science, Shandong Normal University, Jinan 250014, China; 2. Shandong Cotton Research Center, Jinan 250100, China)

Abstract: Salt stress can induce cotton leaf senescence, but the underlying mechanism is not clear. Early (L21) and late (L22) senescence cotton varieties were subjected to NaCl stress, and effects of this stress on leaf senescence and underlying mechanisms were examined. Cotton seedlings were grown in solution culture in a greenhouse. Uniform seedlings of the two varieties were treated with a solution containing 125 mmol·L⁻¹ NaCl 20 days after the fifth mainstem leaf emerged, while those with a NaCl-free solution were used as controls. The content of leaf chlorophyll (Chl), leaf photosynthetic (Pn) rate, concentrations of Na⁺, K⁺ and some endogenous hormones either in the fifth mainstem leaves or roots were determined at a 7-d interval after salt stress. Compared to NaCl-free controls, Pn rate and Chl content in the mainstem leaves of the two varieties greatly decreased after salt stress, indicating that such stress enhanced leaf senescence. Salt stress also increased Na⁺ content but reduced K⁺ content. Concentrations of abscisic acid (ABA) increased but zeatin riboside (ZR) decreased in both leaves and roots in L21 and L22 after salt stress. This suggests that accelerated leaf senescence of cotton can be attributed to reduced accumulation of K⁺ and cytokinins but increased ABA concentration under salt stress.

Key words: cotton; NaCl stress; leaf senescence; endogenous hormones

棉花是耐盐性较强的农作物,被认为是盐碱地开发利用的先锋作物。利用棉花抗旱耐盐的生物学特性发展盐碱地植棉是缓解粮棉争地矛盾、提升棉花生产能力的有效途径^[1]。20 世纪 80 年代以来,盐碱地植棉技术进步很快,促进了盐碱地棉花生产的发展^[2],但盐碱地棉花早衰问题也开

始严重起来^[3]。2000 年以后,随着高产转 Bt 基因抗虫棉迅速推广普及,棉花早衰问题也越来越严重,在盐碱地植棉中更加突出^[4-5]。棉花早衰是指棉株在有效的生育季节内因自身或外部原因使其局部或整体过早终止生命活动从而影响棉花产量和品质的现象^[6],营养缺乏、干旱、高温、盐碱

收稿日期:2013-10-08

作者简介:王涛(1988-),男,硕士研究生;宋迎现单位为青岛农业大学;* 通讯作者,donghz@saas.ac.cn

基金项目:国家农业产业技术体系(CARS-18-21),山东省自然科学基金(ZR2012CM027),国家自然科学基金(31371573)

等都是诱导棉花早衰的不良环境因素^[7]。虽然已知盐胁迫能促进棉花衰老,但迄今关于盐胁迫促进棉花衰老的机制尚不十分清楚。本研究以两个遗传背景不同的棉花品系为材料,通过分析 NaCl 胁迫对棉花叶片衰老的效应和相关生理指标变化,进一步揭示 NaCl 胁迫诱导棉花叶片衰老的生理机制,以期为控制盐害、缓解早衰提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料与设计

供试棉花(*Gossypium hirsutum* L.)品系 L21 和 L22,皆为山东棉花研究中心育成的棉花新品系。两个品系遗传背景差别较大。根据预备试验观察,在同样栽培条件下,L21 叶片衰老较快,L22 叶片衰老较慢。选取两个品系饱满充实的脱绒光子,播于盛有干净细沙的塑料盆(60×40×15)cm 中,置山东棉花研究中心的日光温室让其发芽、出苗和生长。待棉苗长出两片真叶后,选取大小一致的棉苗移到盛有营养液的培养盒(60×40×15)cm 中继续培养,每盒 20 棵。在棉苗第 5 片真叶展开 20 d 后,用含有 125 mmol·L⁻¹ NaCl 的营养液培养(NaCl),以不含 NaCl 的营养液培养的棉苗作为对照(CK)。每处理 3 个重复,随机排列。

1.2 测定项目及方法

光合参数的测定:用 Li-6400 便携式光合测定仪(美国 LI-COR 公司生产),分别在 NaCl 处理后第 1、8、15、22、29 和 36 d 上午 9:00—11:00 测定各处理棉苗第 5 片真叶的光合参数。

叶绿素含量测定:称取第 5 片真叶,剪碎用乙醇-丙酮 1:1 的混合液浸提 16~24 h 后,使用 Tu-1901 型双光束紫外分光光度计分别在波长 440 nm、644 nm、662 nm 处比色,测得吸光值(OD 值),再计算出总叶绿素含量。

Na⁺、K⁺ 含量测定:棉苗根系和第 5 片真叶烘干,研磨后取 0.03 g 干样,加入 3 mL 消化液(60% 三氯乙酸:硝酸:浓硫酸 =2:10:1),95℃ 水浴消化 20~30 min,冷却离心后,取上清液稀释 100 倍,用原子吸收光谱仪(普析通用公司生产)测定 Na⁺、K⁺ 的含量。

激素含量测定:分别在 NaCl 处理后第 1、8、15、22、29 和 36 d 取棉苗根系和第 5 片真叶各 0.5 g,利用间接酶联免疫技术测定根系和叶片中脱落酸与玉米素核苷的含量,试剂配制与测定步骤参照文献^[8]进行。

1.3 统计分析

所得数据用 DPS^[9]软件分析。同一试验皆进行两次。由于两次试验结果所反映的趋势完全一致,以第二次的试验结果为主进行分析讨论。

2 结果与分析

2.1 NaCl 胁迫对棉花叶片衰老的影响

无盐处理(对照)条件下,两品系叶片叶绿素含量和光合速率随叶龄的增长逐渐下降,而且总体上 L21 比 L22 下降更快一些,说明 L21 比 L22 的叶片衰老更快一些;在叶龄 50 d 左右(NaCl 处理 36 d 左右),两品系的叶绿素含量和光合速率已经很低(图 1)。

NaCl 胁迫条件下两品系叶片叶绿素含量和光合速率的变化趋势与对照基本一致,但下降速度显著快于各自对照。胁迫 8 d 后 L21 叶片叶绿素含量和光合速率比对照降低了 13.2% 和 24.3%,L22 叶片叶绿素含量和光合速率比对照降低了 17.4% 和 20.5%;胁迫 36 d 后 L21 叶片叶绿素含量和光合速率比对照降低了 68.9% 和 71.4%,L22 叶片叶绿素含量和光合速率比对照降低了 58.4% 和 69.1%。

2.2 NaCl 胁迫对 Na⁺、K⁺ 含量的影响

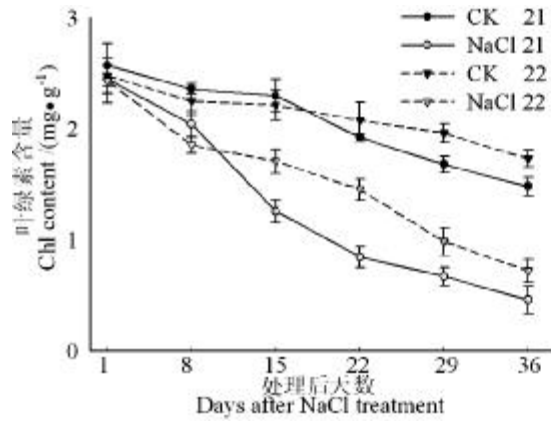
NaCl 胁迫条件下,两品系叶片中 Na⁺ 含量随时间延长均逐渐上升,处理 36 d 后,L21 和 L22 叶片中 Na⁺ 含量较各自的对照分别提高了 6.4 倍和 6.2 倍(图 2a);处理 29 d 后,L21 和 L22 根中 Na⁺ 含量较各自的对照分别提高了 4.4 和 4.8 倍(图 2b)。

无论是否 NaCl 胁迫,L21 和 L22 叶片和根中的 K⁺ 含量都随着棉株的生长而逐渐降低,但 NaCl 胁迫加快 K⁺ 降低的速度。在 NaCl 胁迫 36 d 后,L21 叶片和根中的 K⁺ 含量分别比对照降低了 78.1% 和 67.4%;L22 叶片和根中的 K⁺ 含量分别比对照降低了 77.9% 和 62.9%(图 2c、2d)。

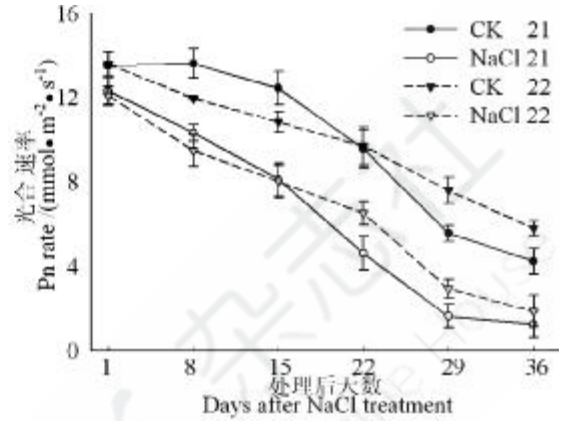
从图 3 看出,无盐胁迫处理条件下 L21 和

L22 叶片和根中的 Na^+/K^+ 比值随盐处理时间延长而缓慢升高。 NaCl 胁迫条件下,L21 和 L22 叶片和根中的 Na^+/K^+ 比随着时间的延长而显著增加。在 NaCl 胁迫 36 d 后,L21 叶片和根中的

Na^+/K^+ 比分别比对照提高了 33.1 倍和 15.8 倍; L22 叶片和根中的 Na^+/K^+ 比分别比对照升高了 30.5 倍和 12.6 倍。



a)NaCl 处理后叶片中叶绿素含量的变化



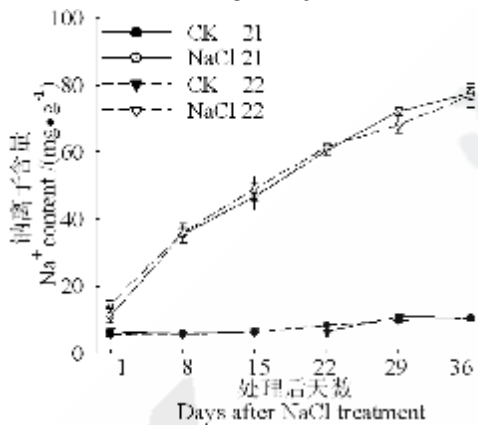
b)NaCl 处理后光合速率的变化

a)Dynamics of leaf chlorophyll (Chl) content after NaCl treatment

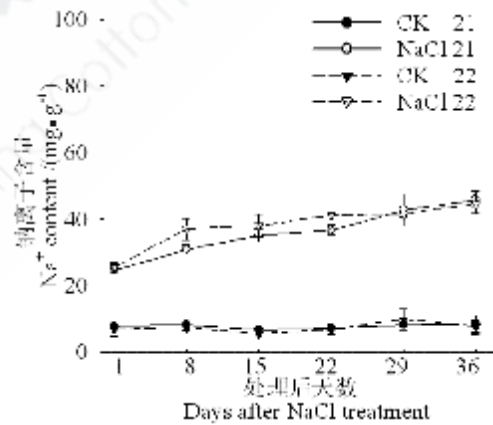
b) Dynamics of net photosynthetic (Pn) rate after NaCl treatment

图 1 NaCl 处理不同时间后两棉花品系叶片叶绿素含量和光合速率的变化

Fig.1 Dynamics of leaf Chl content and Pn rate after NaCl treatment



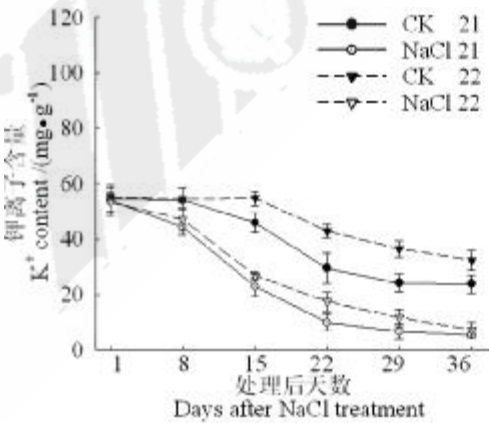
a)NaCl 处理后叶片中 Na^+ 含量的变化



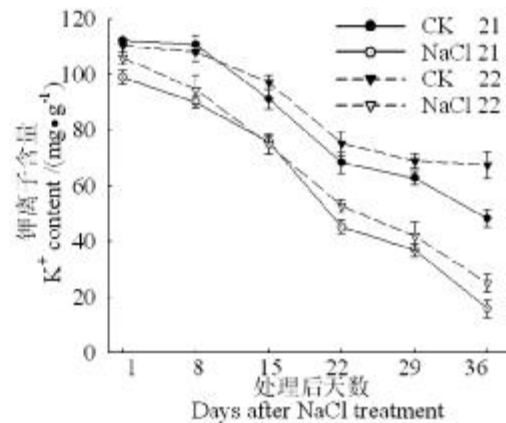
b)NaCl 处理后根系中 Na^+ 含量的变化

a)Dynamics of Na^+ content in the leaf after NaCl treatment

b)Dynamics of Na^+ content in the root after NaCl treatment



c)NaCl 处理后叶片中 K^+ 含量的变化



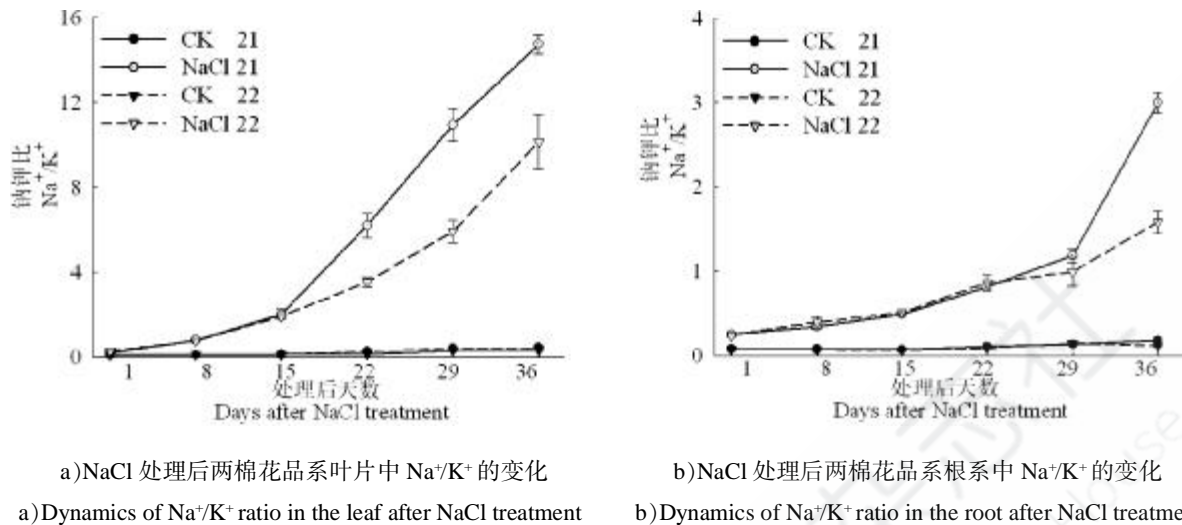
d)NaCl 处理后根系中 K^+ 含量的变化

c)Dynamics of K^+ content in the leaf after NaCl treatment

d)Dynamics of K^+ content in the root after NaCl treatment

图 2 NaCl 处理不同时间后两棉花品系叶片和根系中 Na^+ 、 K^+ 含量的变化

Fig.2 Dynamics of Na^+ and K^+ content in the leaf and root after NaCl treatment

图 3 NaCl 处理不同时间两棉花品系叶片和根系中 Na⁺/K⁺ 的变化Fig.3 Dynamics of Na⁺/K⁺ ratio in the leaf and root after NaCl treatment

2.3 NaCl 胁迫对脱落酸和玉米素核苷含量的影响

无盐胁迫(对照)条件下两品系根中脱落酸(ABA)含量在处理 15 d(叶龄 35 d)内逐渐升高,然后趋于平稳(图 4a)。NaCl 处理条件下,根中 ABA 含量的变化趋势与对照的趋势基本一致,但较对照显著升高。处理 15 d 后 L21 根中 ABA 含量比对照升高了 51.9%,L22 比对照升高了 48.4%。两品系叶片中 ABA 含量的变化与根中的变化大致趋势相同,均随着叶片的衰老经历升高、变化趋缓和降低的过程,但 NaCl 胁迫显著提高叶片中 ABA 含量,NaCl 处理 8 d 后两品系叶片中 ABA 含量比各自对照分别提高了 23.1% 和 29.2%(图 4b)。

无盐胁迫条件下 L21 和 L22 叶片和根中的玉米素核苷(ZR)含量随着叶龄延长而缓慢降低,NaCl 胁迫会加快两品系叶片和根中的 ZR 含量的下降速度。在 NaCl 胁迫 36 d 后,L21 叶片和根中的 ZR 含量分别比对照降低了 28.9% 和 44.1%;L22 叶片和根中的 ZR 含量分别比对照降低了 16.5% 和 37.8%(图 4c、4d)。

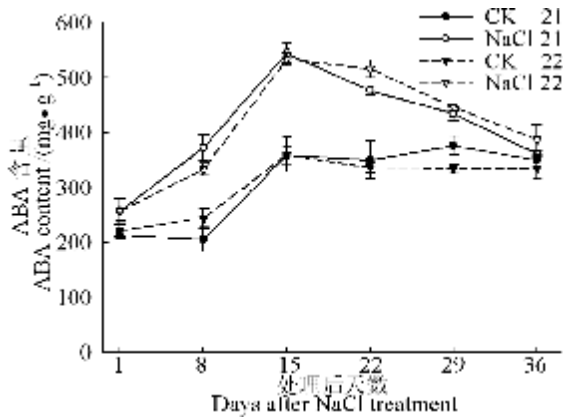
3 讨论

衰老是生物体生命活动的必然结果。棉花虽然是无限生长植物,也要经历幼年、成年、衰老直至死亡的过程^[9]。叶片作为棉花的光合源,一般展开 15~30 d 后为功能最强的时期^[10],之后叶片衰老,功能下降,突出表现为叶绿素含量降低,光合

能力下降,棉叶变黄,直至脱落^[12]。棉株及其叶片的自然衰老是有益的,它可以使衰老器官中的营养物质转移到繁殖器官或其他发育旺盛的部位,使营养物质得以充分利用,还可以使植物因不良环境受到的损害在局部消除,度过逆境胁迫。但一系列逆境,如干旱、缺肥、高温等可以加速衰老,导致棉花早衰,减产降质^[13]。本文用两个遗传背景不同的棉花品系研究发现,NaCl 胁迫条件下两个棉花品系的叶绿素含量较低,光合速率大幅下降(图 1)。表明 NaCl 胁迫显著促进了棉花叶片的衰老。这与前人^[14-15]以及在盐碱地大田的观察结果^[16-17]相一致。

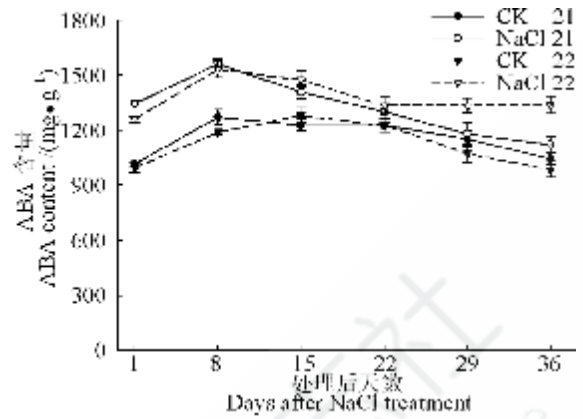
钾元素是植物必须元素之一,一般以离子形态吸附在原生质胶体表面,或以无机盐形式存在于细胞液中,与细胞内的酶促反应关系密切^[18]。已有的报道表明,缺钾会导致叶绿体超微结构破坏,造成叶绿素流失,限制糖类转运,引起光合作用下降^[19]。梁振娟等^[20]认为钾素缺乏会使棉花叶片超氧化物歧化酶(SOD)的活性降低,丙二醛(MDA)含量升高。张志勇等^[21]认为,缺钾还会抑制棉花幼苗的根系伸长及侧根发育,引发棉花早衰。上述研究表明,缺钾会诱导并加快棉花衰老。本试验结果显示,NaCl 胁迫时两个棉花品系大量吸收 Na⁺,植物组织中 Na⁺ 含量大幅升高,而 K⁺ 含量显著降低。由此推断,K⁺ 含量的降低可能是 NaCl 胁迫促进棉花叶片衰老的一个重要原因。

脱落酸(ABA)在植物应答逆境胁迫和促进



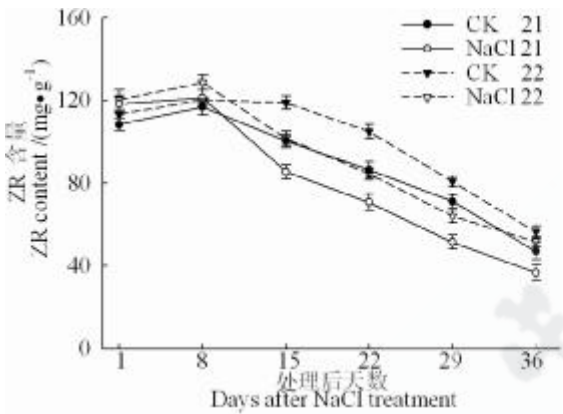
a)NaCl 处理后根系中 ABA 含量的变化

a)Dynamics of ABA content in the root after NaCl treatment



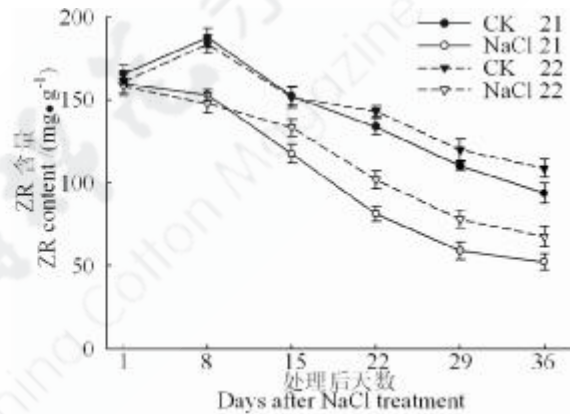
b)NaCl 处理后叶片中 ABA 含量的变化

b)Dynamics of ABA content in the leaf after NaCl treatment



c)NaCl 处理后根系中 ZR 含量的变化

c)Dynamics of ZR content in the root after NaCl treatment



d)NaCl 处理后叶片中 ZR 含量的变化

d)Dynamics of ZR content in the leaf after NaCl treatment

图4 NaCl 处理不同时间两品种根系和叶片中 ABA 和 ZR 含量的变化

Fig.4 Dynamics of ABA and ZR content in the root and leaf after NaCl treatment

植物衰老中发挥着重要作用。盐胁迫下,ABA 含量显著增加,一方面,以刺激气孔关闭、改变基因表达、积累渗透相溶物质等方式增强植物耐盐的能力^[23];另一方面,以前的研究中早衰型棉花品种 K1 叶片的 ABA 含量显著高于抗衰型棉花品种 K2^[23],所以 ABA 具有促进植物衰老的作用^[24]。本试验结果显示,NaCl 胁迫增加了 L21 和 L22 叶片和根中的 ABA 含量,说明 ABA 含量的升高是 NaCl 胁迫促进棉花衰老的另一重要原因。NaCl 胁迫条件 L21 衰老也比 L22 快(图 1),但是 L21 叶片和根中的 ABA 含量在 NaCl 处理 22 d 后低于 L22(图 4)。我们推测 L22 可能通过产生更多的 ABA,从而诱导耐盐相关基因的大量表达,减少 K⁺ 流失等方式来减轻 NaCl 胁迫,延缓衰老。

细胞分裂素具有促进细胞分裂,延缓植物衰

老的作用^[25]。玉米素核苷(ZR)是一种重要的细胞分裂素,以前的研究发现早衰型棉花品种 K1 叶片 ZR 含量低于抗衰型棉花品种 K2,并且随着衰老程度的加剧,棉花叶片和根中的 ZR 含量逐渐降低^[23]。本试验研究发现无胁迫时 L21 和 L22 叶片和根中的 ZR 含量都随着叶龄增长逐渐降低,而 NaCl 胁迫下显著降低了 L21 和 L22 叶片和根中的 ZR 含量,说明 ZR 含量降低可能也是 NaCl 胁迫诱导棉花早衰的一个重要原因(图 4)。

4 结论

NaCl 胁迫一方面导致棉花体内 Na⁺ 含量增加,K⁺ 含量降低,从而降低 K⁺/Na⁺ 比,引起叶绿体超微结构的破坏,叶绿素流失,降低了光合作用速率,引起叶片早衰;另一方面提高了棉株中

ABA 含量,降低细胞分裂素含量,加速了棉花衰老。NaCl 胁迫下早衰品系(L21)比抗早衰品系(L22)的叶片衰老速度更快、更严重,进一步说明 NaCl 胁迫促进棉花叶片衰老的重要原因在于离子毒害、营养失衡和激素平衡的破坏。

参考文献:

- [1] 董合忠. 滨海盐碱地棉花丰产栽培的理论与技术[M]. 北京: 中国农业出版社, 2011: 5-12.
Dong Hezhong. Theory and practice for cotton cultivation in coastal saline soils[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2011: 5-12.
- [2] 李文炳. 山东棉花[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2001: 405-415.
Li Wenbing. Shandong cotton[M]. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 2001, 405-415.
- [3] 郑家煊, 戴玉淑, 王建波. 棉花早衰的表现及防治途径[J]. 中国棉花, 2000, 27(3): 40-41.
Zheng Jiahuan, Dai Yushu, Wang Jianbo. The Performance of the cotton premature aging and Prevention Ways[J]. China Cotton, 2000, 27(3):40-41.
- [4] 董合忠, 李维江, 李振怀, 等. 几个抗虫棉新品种(系)在山东棉区的种植表现与评价[J]. 中国棉花, 2002, (10): 22-24.
Dong Hezhong, Li Weijiang, Li Zhenhuai et al. The performance and evaluation of several new various genotypes of Bt transgenic cotton in Shandong[J]. China Cotton, 2002, (10):22-24.
- [5] 董合忠. 盐碱地棉花栽培学[M]. 北京: 科学出版社, 2010, 251-269.
Dong Hezhong. Cotton farming in saline soil[M]. Beijing: Science Press, 2010: 251-269.
- [6] 董合忠, 李维江, 唐薇, 等. 棉花生理性早衰研究进展[J]. 棉花学报, 2005, 17(1): 56-60.
Dong Hezhong, Li Weijiang, Tang Wei, et al. Research Progress in physiological premature senescence in cotton[J]. Cotton Science, 2005, 17(1): 56-60.
- [7] 代建龙, 董合忠, 李维江, 等. 棉花早衰的变及其机理[J]. 中国农学通报, 2008, 24(3): 210-214.
Dai Jianlong, Dong Hezhong, Li Weijiang et al. Performance and mechanisms of premature senescence in cotton[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2008, 24(3): 210-214.
- [8] 何钟佩. 农作物化学控制实验指导[M]. 北京: 北京农业大学出版社, 1993: 60-68.
He Zhongpei. Crop chemical control experiment instruction[M]. Beijing: Beijing Agricultural University Press, 1993: 60-68.
- [9] 唐启义, 冯明光. 实用统计分析及其 DPS 数据处理系统[M]. 北京: 科学出版社, 2002.
Tang Qiyi, Feng Mingguang. DPS data processing system for practical statistics[M]. Beijing: Science Press, 2002.
- [10] 中国农业科学院棉花研究所. 中国棉花栽培学[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1983: 70-80, 136-138.
Institute of Cotton Research of CAAS. Chinese cotton cultivation[M]. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 1983: 70-80, 136-138.
- [11] 董合忠, 李维江, 唐薇, 等. 大田棉花叶片光合特性的研究[J]. 山东农业科学, 2000(6): 7-15.
Dong Hezhong, Li Weijiang, Tang Wei, et al. Photosynthetic characters of field grown cotton leaves[J]. Shandong Agricultural Sciences, 2000(6): 7-15.
- [12] 赵都利. 棉花光合作用研究进展[J]. 棉花文摘, 1991(6): 1-5.
Zhao Duli. Cotton photosynthesis research progress[J]. Cotton Abstract, 1991(6): 1-5.
- [13] Wright P R. Premature senescence of cotton predominantly potassium disorder caused by an imbalance of source and sink [J]. Plant and Soil, 1999, 211: 231-239.
- [14] 赵可夫. NaCl 抑制棉花幼苗生长的机理—盐离子效应[J]. 植物生理学报, 1989, 15(2): 173-178.
Zhao Kefu. The mechanism NaCl inhibition of cotton seedling growth-saline effect [J]. Acta Phytophysiologica Sinica, 1989, 15(2): 173-178.
- [15] 刘金定, 朱召勇. 棉花品种在不同盐浓度胁迫下的生理表现 [J]. 中国棉花, 1995, 22(9): 16-17.
Liu Jinding, Zhu Zhaoyong. The physical performance of cotton varieties under different salt concentration stress[J]. China Cotton, 1995, 22(9):16-17.
- [16] 辛承松, 董合忠, 唐薇, 等. 不同肥力滨海盐土对棉花生长发育和生理特性的影响[J]. 棉花学报, 2007, 19(2): 124-128.
Xin Chengsong, Dong Hezhong, Tang Wei, et al. Effects of coastal saline soils with different fertility on plant growth and development as well as physiological characteristics in cotton [J]. Cotton Science, 2007, 19(2): 124-128.
- [17] 罗振, 董合忠, 李维江, 等. 盐渍和涝渍对棉苗生长和叶片某些生理性状的复合效应[J]. 棉花学报, 2008, 20(3): 203-206.
Luo Zhen, Dong Hezhong, Li Weijiang, et al. Combined effects of waterlogging and salinity on plant growth and some physiological parameters in cotton seedling leaves[J]. Cotton Science, 2008, 20(3): 203-206.
- [18] 董合忠, 唐薇, 李振怀. 棉花缺钾引起的形态和生理异常[J]. 西北植物学报, 2005, 25(3): 615-624.
Dong Hezhong, Tang Wei, Li Zhenhuai, et al. Morphological and physiological disorders of cotton resulting from potassium deficiency [J]. Acta Botanica Boreali-occidentalia Sinica, 2005, 25(3): 615-624.
- [19] Zhao Duli, Oosterhuis D M, Bednarz C W. Influence of potassium deficiency on photosynthesis, chlorophyll content, and

- chloro-plast ultrastructure of cotton plants [J]. *Photosynthetica*, 2001, 39: 103-109.
- [20] 梁振娟, 张亚黎, 罗宏海, 等. 钾营养对棉花叶片光合作用及衰老特性的影响[J]. 石河子大学学报, 2013, 31(3): 265-270.
Liang Zhenjuan, Zhang Yali, Luo Honghai, et al. Effect of potassium nutrition on leaf photosynthesis and senescence [J]. *Journal of Shihezi University*, 2013, 31(3): 265-270.
- [21] 张志勇, 王清连, 李召虎, 等. 缺钾对棉花幼苗根系生长的影响及其生理机制[J]. 作物学报, 2009, 35(4): 718-723.
Zhang Zhiyong, Wang Qinglian, Li Zhaohu, et al. Effect of potassium deficiency on root growth of cotton (*Gossypium hirsutum* L.) seedlings and its physiological mechanisms involved [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2009, 35(4): 718-723.
- [22] Cutler S R, Rodriguez P L, Finkelstein R R, et al. Abscisic acid: Emergence of a core signaling network [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2010, 61:651-679.
- [23] Dong Hezhong, Niu Yuehua, Li Weijiang, et al. Effects of cotton rootstock on endogenous cytokinins and abscisic acid in xylem sap and leaves in relation to leaf senescence [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2008, 59:1295-1304.
- [24] Dong Hezhong, Niu Yuehua, Kong Xiangqiang, et al. Effects of early-fruit removal on endogenous cytokinins and abscisic acid in relation to leaf senescence in cotton [J]. *Plant Growth Regulation*, 2009, 59: 93-101.
- [25] 杨晓红, 陈晓阳, 刘克锋. 细胞分裂素对植物的延缓作用[J]. 热带亚热带植物学报, 2006, 14(3): 256-262.
Yang Xiaohong, Chen Xiaoyang, Liu Kefeng. The role of cytokinins in retarding of senescence in plants [J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2006, 14(3): 256-262. ●

