

植物生长调节剂对大豆叶片同化物及内源激素代谢的影响

赵黎明^{1,2}, 郑殿峰¹, 杜吉到¹, 官占元¹, 王红蕾³, 项洪涛¹, 刘冰¹

(¹黑龙江八一农垦大学植物科技学院, 黑龙江 大庆 163319; ²黑龙江省农垦科学院水稻研究所, 黑龙江 佳木斯 154025; ³黑龙江省农业科学院信息中心, 黑龙江 哈尔滨 150086)

摘要:在大田栽培条件下,以垦农4号大豆(*Glycine max*)为材料,通过叶面喷施SOD模拟物(SOD_M)、2-N,N-二乙氨基乙基己酸酯(DTA-6)和氯化胆碱(Cc)3种植物生长调节剂,比较了大豆叶片中几种内源激素含量变化的差异,研究了大豆叶片中同化物代谢的差异,为大豆后期抗衰老和生理代谢功能的提高提供参考。结果表明:SOD_M和DTA-6处理明显提高了叶片中的可溶性蛋白质、可溶性糖、硝态氮以及游离氨基酸含量,而调节剂Cc则表现不明显。另一方面,在喷药后5~30 d, SOD_M明显的提高了IAA、GA以及CTK的含量,而在喷药后15~30 d, DTA-6提高了IAA和CTK的含量,Cc则在不同程度上降低了IAA和CTK。综合分析表明,叶面喷施SOD_M和DTA-6,维持了叶片中同化物和内源激素的正常生理代谢功能,有效的提高了叶片抗氧化能力和控制了叶片的衰老进程。

关键词:植物生长调节剂;大豆;同化物;内源激素

中图分类号:S565.1

文献标识码:A

文章编号:1000-9841(2008)04-0593-06

Effects of Plant Growth Regulators (PGRs) on Metabolism of Assimilation and Endogenous Hormone in Soybean Leaves

ZHAO Li-ming^{1,2}, ZHENG Dian-feng¹, DU Ji-dao¹, GONG Zhan-yuan¹, WANG Hong-lei³, XIANG Hong-tao¹, LIU Bing¹

(¹College of Plant Science, Heilongjiang August First Land Reclamation University, Daqing 1633192; ²Rice Research Institute of Land Reclamation Academy of Heilongjiang Province, Jiamusi 154025; ³Information Research Institute, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin 150086, Heilongjiang, China)

Abstract: The physiological characteristic of leaf is one of the main problems on filling progress in soybean grain, and senescence is a key factor affecting leaf photosynthetic physiology. In the present study, we used a soybean (*Glycine max*) cultivar, Kennong 4 and three plant growth regulators (PGRs), SOD simulation material (SOD_M), Choline chloride (Cc) and Diethyl aminoethyl hexanoate (DTA-6) by spraying in a field experiment. The aim of this experiment was to discover difference of metabolism assimilation and investigate responses of endogenous hormone in soybean leaves to different exogenous PGRs. It was also to provide references for anti-aging and increasing function of metabolism assimilation in the pod filling (R5) stage. The results showed that SOD_M and DTA-6 significantly enhanced contents of soluble proteins, soluble sugar, NO₃⁻ and free amino acids (FAA), but Cc was not obvious. On the other hand, SOD_M significantly increased the contents of IAA, GA, and CTK from the 5th day to the 30th day after spraying. DTA-6 improved the contents of IAA and CTK from the 15th day to the 30th day after spraying, however, the contents of IAA and CTK were reduced with Cc in varying degrees. The above results indicated that SOD_M and DTA-6 were effective to enhance the antioxidant capacity and slow down the senescence of leaves, and control physiological assimilation function of metabolism assimilation in soybean leaves.

Key words: Plant growth regulator; Soybean; Assimilation; Endogenous hormones

作物叶片的生理活性和功能代谢是影响作物产量的重要因素,应用化学调控技术对地上部进行化学调控,对于调节植物后期的同化物及内源激素代

谢水平不失为生产中一项简便、有效的调控途径。有研究表明,应用植物生长调节剂还具有控制徒长、提高酶活性、增强代谢和提高产量的效果^[1-4],也有

收稿日期:2007-12-26

基金项目:国家科技支撑计划资助项目(2006BAD21B01);黑龙江省“十一五”科技攻关资助项目(GA06B101-1-1)。

作者简介:赵黎明(1980-),男,硕士,现主要从事作物化控方面的研究。E-mail: zlm111111@163.com。

通讯作者:郑殿峰,教授,博士。E-mail: zhengdianfeng@hlau.cn。

研究表明,DTA-6 在低浓度下($1 \sim 40 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)对多种植物有调节、控制以及促进生长的作用,在作物上,可以促进碳水化合物代谢和物质积累,显著提高产量,并能改善作物品质^[5-7]。此外,研究还发现,细胞分裂素对促进细胞分裂和延缓植株衰老起重要调控作用^[8],而 ABA 通常被认为是抑制型植物激素,可以促进碳水化合物向库的运输^[9]。Neill^[10]研究认为,植物细胞可以通过增加 ABA 的产生和积累来对各种逆境胁迫作出迅速反应。马向丽等^[11]的研究发现,不同浓度的水杨酸能使一年生黑麦草可溶性蛋白质含量降低,游离氨基酸含量增加。王彦荣^[12]认为,外源植物生长调节剂的应用可以调节同化物的运输和分配。

大豆从鼓粒期直至成熟,实质上是叶片逐渐老化的过程。叶片衰老的起始以叶片从光合产物的源转变为氮素和矿质元素的源为契机,并受控于遗传因子,但除了遗传因子外,叶片衰老也像其它器官衰老那样,受到激素的调控^[13]。如果在施用植物生长调节剂的情况下,能够更好的维持或打破自由基和自由基清除剂相互间的平衡,使自由基有效的或者及时的被清除,那么是否可以延缓叶片衰老,更好的促进其生理代谢功能?为此,针对此方面展开研究。

1 材料与方法

1.1 材料及设计

试验于2006年在黑龙江省大庆市林甸县吉祥村进行,土壤碱解氮 $178.50 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,速效磷 $25.40 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,速效钾 $257.40 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,pH 值 7.88,有机质的含量 3.08%。采用大田叶面喷施的方式,以清水为对照,调节剂 3 种,分别为 SOD 模拟物(SOD_M)、氯化胆碱(Choline chloride,简称 Cc)和 2-N,N-二乙氨基乙基己酸酯(Diethyl aminoethyl hexanoate,简称 DTA-6),使用剂量分别为 $1.5 \text{ L} \cdot \text{hm}^{-2}$ 、 $15 \text{ g} \cdot \text{hm}^{-2}$ 和 $12 \text{ g} \cdot \text{hm}^{-2}$,用水量均为 $225 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ 。于 R5 期(8月11日)进行,小区为 6 行区,行距为 65 cm,株距为 5 cm。处理与对照随机排列,3 次重复。在整个生育期间,适时除草和防治病虫。

1.2 测定方法

喷药后,每 5 d 取样一次,取样时每个小区选取有代表性植株 10 株,取其倒三功能叶供测试用。测试指标包括内源激素(IAA、CTK、GA 和 ABA)、可溶性蛋白、游离氨基酸、硝态氮以及可溶性糖。其中内

源激素含量的测定采用酶联免疫法^[14];其中可溶性蛋白、游离氨基酸、硝态氮以及可溶性糖含量的测定采用张志良^[15]的方法。

激素免疫试剂盒由中国农业大学化控研究室提供。

1.3 数据分析

试验所有数据处理采用 Excel 软件;方差分析采用 DPS。

2 结果与分析

2.1 植物生长调节剂对大豆叶片中可溶性蛋白含量的影响

从图 1 中可以看出,除 SOD_M 处理外,其它处理及对照在大豆生育后期可溶性蛋白质含量的总体变化规律基本一致,均是先降低再升高变化的。但是不同处理之间表现略有不同,在喷药后 5 d,可溶性蛋白含量表现为 $\text{DTA-6} > \text{Cc} > \text{SOD}_M > \text{CK}$,而在喷药后 10 d 和 15 d,DTA-6、 SOD_M 以及 CK 的可溶性蛋白含量均有所下降,表现为 $\text{DTA-6} > \text{SOD}_M > \text{CK}$,而 Cc 处理则再喷药后 10 d 下降到最低,却在喷药后 15 d 又有所上升,至喷药后 30 d,各处理及对照的可溶性蛋白含量表现为: $\text{Cc} > \text{DTA-6} > \text{CK} > \text{SOD}_M$,此时 Cc 的可溶性蛋白含量恰好达到最大值。

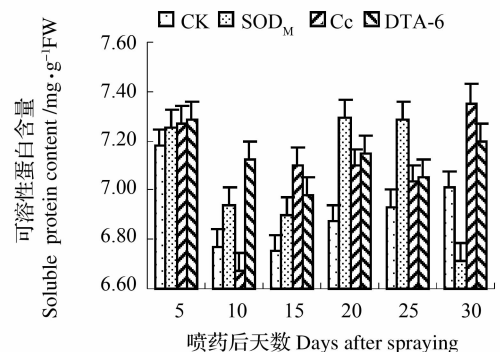


图 1 植物生长调节剂对大豆叶片中可溶性蛋白含量的影响

Fig. 1 Effects of PGRs on content of soluble protein in soybean leaves

2.2 植物生长调节剂对大豆叶片可溶性糖含量的影响

可溶性糖含量反映了体内作为有效态营养物的碳水化合物和能量水平。大豆叶片可溶性糖含量高低,反映了叶片合成光合产物的能力。如图 2 所示,除喷药后 10 d 外,各处理均提高了大豆生育后期叶片中的可溶性糖含量。且叶片中可溶性糖含量同时

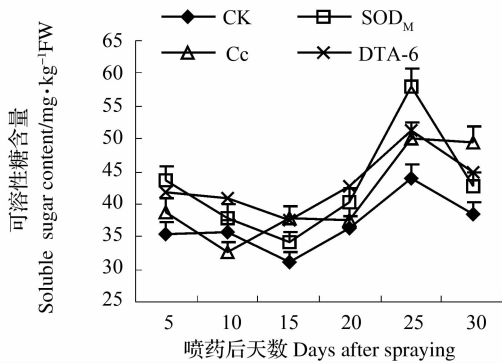


图2 植物生长调节剂对大豆叶片中可溶性糖含量的影响

Fig. 2 Effects of PGRs on content of soluble sugar in soybean leaves

出现在喷药后 25 d, 其中 SOD_M 和 DTA-6 处理的可溶性糖含量在喷药后 5~30 d 内都要明显高于 CK, 而在喷药后 15 d 可溶性糖含量出现低谷值, 这可能是因为此期阴雨连绵, 影响了叶片光合产物的积累, 至喷药后 25~30 d, SOD_M 和 DTA-6 处理的输出量分别较 CK 增加了 165.82% 和 15.36%, 其中随着

CK 可溶性糖含量的增加, SOD_M、Cc 和 DTA-6 处理可溶性糖含量也有所增加, 且较 CK 分别增加了 30.4%、13.71% 和 16.93%。

2.3 植物生长调节剂对大豆叶片中游离氨基酸和硝态氮含量的影响

田间经叶面喷施调节剂后, 各处理游离氨基酸含量表现为各不相同(见表 1), 其中喷药后 5 d, SOD_M、Cc 和 DTA-6 分别较 CK 增加了 33.66%、5.98% 和 19.33%, 至喷药后 15 d, 各处理及对照的游离氨基酸含量为 Cc > DTA-6 > SOD_M > CK; 就喷药后 15~30 d 这段时间来看, SOD_M、Cc 和 DTA-6 的游离氨基酸输出量分别较 CK 增加了 55.11%、119.56% 和 74.41%, 说明此段时间 Cc 处理更有利于叶片中游离氨基酸的输出。从整体上看, 喷药后 5~30 d, 各处理及对照游离氨基酸含量总的趋势还是下降的, 经方差分析得知, SOD_M 分别在喷药后 5、10、15 和 25 d 与 CK 达到显著水平, Cc 分别在 15 和 20 d 与 CK 差异达显著, 而 DTA-6 则在喷药后 5 和 15 d 与 CK 达 0.01 显著水平。

表 1 植物生长调节剂对大豆叶片中游离氨基酸和硝态氮含量的影响

Table 1 Effects of PGRs on content of NO₃⁻-N and FAA in soybean leaves

		喷药后天数 Days after spraying					
		5	10	15	20	25	30
游离氨基酸 FAA mg·kg ⁻¹ FW	CK	24.80 ± 2.33c	23.46 ± 1.90b	19.46 ± 1.12c	10.83 ± 0.61bc	7.79 ± 0.52b	7.26 ± 0.45ab
	SODM	33.15 ± 2.19a	29.09 ± 1.56a	25.44 ± 1.21b	10.53 ± 0.39c	20.94 ± 0.54a	6.51 ± 0.58bc
	Cc	26.28 ± 1.83c	24.92 ± 0.13b	32.34 ± 1.54a	20.19 ± 0.85a	13.08 ± 0.61b	5.56 ± 0.27bc
	DTA-6	29.59 ± 2.32b	25.03 ± 1.68b	30.24 ± 1.31b	13.61 ± 0.74b	13.57 ± 1.03b	8.96 ± 0.39a
硝态氮含量 NO ₃ ⁻ -N mg·100 g ⁻¹	CK	43.84 ± 1.23b	61.55 ± 1.52bc	68.50 ± 0.34b	117.40 ± 4.63a	159.94 ± 5.51bc	214.02 ± 2.66b
	SODM	88.84 ± 0.73a	64.94 ± 0.76bc	68.70 ± 0.77b	123.49 ± 1.45a	211.08 ± 3.87ab	240.24 ± 5.03b
	Cc	64.87 ± 2.70b	50.78 ± 2.54b	60.23 ± 0.51b	94.41 ± 2.32a	143.17 ± 8.37c	309.87 ± 7.69a
	DTA-6	88.59 ± 0.74a	92.37 ± 1.40a	84.97 ± 1.49a	131.57 ± 4.07a	213.92 ± 1.11a	220.87 ± 5.76b

同一列中不同大小写字母分别表示差异达 1% 和 5% 显著水平。

Values followed by a different lowercase or capital letter within each column are significantly different at 0.05 and 0.01 probability levels, respectively.

硝态氮是大豆植株营养生长期和营养与生殖生长并行期的重要氮素营养源。喷药后 5~30 d, 各处理及对照从前后数值看, 硝态氮总体上是递增的(表 1), 其中 SOD_M 和 DTA-6 的 NO₃⁻-N 含量在喷药后 30 d 内一直高于 CK 及 Cc 处理, 且从积累上看, SOD_M、Cc 和 DTA-6 分别较 CK 增加 -11.04%、43.95%、-22.27%, 从中可以看出, DTA-6 更有利于氨基酸、蛋白质的合成, 其次是 SOD_M 处理。但从喷药后 5~15 d 这段时期来看, 对于 CK 的 NO₃⁻-N 来说是呈上升趋势的, 而 SOD_M、Cc 和 DTA-6 则呈下降趋势, 经方差分析可知, DTA-6 与 CK 达到了显

著水平; 在喷药后 15~30 d, SOD_M、Cc、DTA-6 较 CK 增加幅度各自为 17.88%、71.54%、-6.61%, 方差分析得, DTA-6 在喷药后 25 d 与 CK 达到了显著水平, 而 Cc 则在喷药后 30 d 与 CK 达到显著水平。

2.4 植物生长调节剂对大豆叶片 IAA 含量的影响

从图 3 可以看出, 随着生育时期的推进不同处理之间生长素含量的变化略有不同, 喷药后 5 d~10 d, 各处理及对照 IAA 含量随着大豆叶片的成熟衰老而呈下降趋势, 且下降幅度表现为: DTA-6 (56.60%) > SOD_M (37.90%) > Cc (27.40%) > CK (20.68%)。而从喷药后 10 d 至 20 d, 不同处理之

间存在较大差异,其中喷药后 15 d,各处理及对照之间生长素含量表现为 $DTA-6 > SOD_M > Cc > CK$,在喷药后 15~25 d,各处理及对照的生长素含量出现交叉,其中在喷药后 25 d, SOD_M 的生长素含量明显高于CK,具体表现为 $SOD_M > DTA-6 > CK > Cc$ 。从 25 d 至 30 d,生长素含量的变化表现为: SOD_M 、 $DTA-6$ 以及 CK 的 IAA 含量呈下降趋势,而 Cc 处理则呈上升的趋势。从整体看, SOD_M 和 $DTA-6$ 的生长素含量变化呈先慢后快,这可能是由于施加了一定量调节剂物质后,降低了生长素氧化酶,促进蛋白酶的活性,使蛋白质水解,生长素的合成前体(色氨酸)增多,进而促进束缚型 IAA 释放出游离型 IAA 的缘故而使内源生长素保持了较高水平。30 d 后 Cc 处理 IAA 含量呈上升的趋势,这可能与施加的调节剂类型有关。

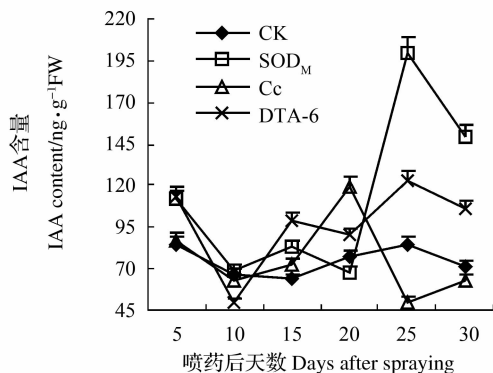


图3 植物生长调节剂对大豆叶片 IAA 含量的影响

Fig. 3 Effects of PGRs on content of IAA in soybean leaves

2.5 植物生长调节剂对大豆叶片 GA 含量的影响

如图 4 所示,大豆经叶面喷施调节剂后,各处理及对照的变化规律各不相同,其中 Cc 和 $DTA-6$ 的赤霉素(GA)变化规律大致与 CK 的规律相反,尤其 $DTA-6$ 处理表现为最明显,这说明 $DTA-6$ 调节剂对大豆后期叶片中 GA 含量变化较敏感,而对于 SOD_M 处理来说,在喷药后 10~20 d,其 GA 含量始终低于CK,直至喷药后 20~25 d 才有所上升,且上升的幅度很大,表现为: $SOD_M > DTA-6 > CK > Cc$ 。至喷药后 25~30 d, SOD_M 和 $DTA-6$ 的 GA 含量变化幅度也很大,而 Cc 处理则在喷药后 30 d 内,赤霉素含量及变化趋势差异较小,这可能与外加调节剂的作用时间及植物体对自身激素系统平衡的调节有关。

2.6 植物生长调节剂对大豆叶片 CTK 含量的影响

由图 5 可知,在喷药后 5 d, SOD_M 、 Cc 和 $DTA-6$ 的 CTK 含量较 CK 相比分别增加了 39.67%、

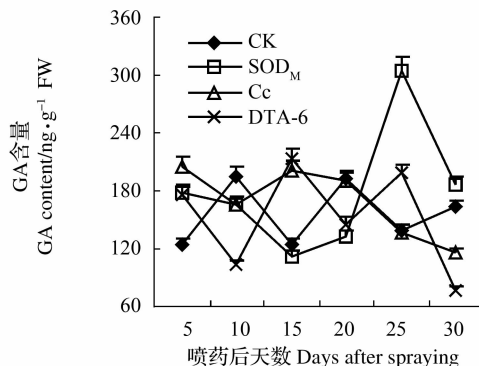


图4 植物生长调节剂对大豆叶片 GA 含量的影响

Fig. 4 Effects of PGRs on content of GA in soybean leaves

19.21% 和 45.78%,至喷药后 10 d, SOD_M 和 $DTA-6$ 的 CTK 含量仍高于 Cc 处理及 CK。而在喷药后 15~25 d, SOD_M 和 $DTA-6$ 的 CTK 含量一直处于上升的趋势, Cc 处理则在喷药后 20 d 达到峰值,CK 则是一直处于下降的趋势,其中在喷药后 25 d 各处理及对照的 CTK 含量表现为: $DTA-6 > SOD_M > Cc > CK$ 。从喷药后 25~30 d, SOD_M 、 $DTA-6$ 以及 CK 的 CTK 含量仍在升高,只有 Cc 处理处于下降的趋势,这说明在此段时间内大豆叶面喷施 Cc 调节剂对 CTK 含量升高有一定的抑制作用。

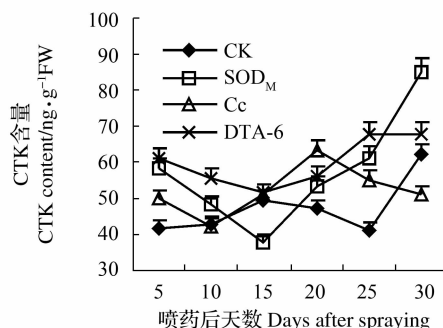


图5 植物生长调节剂对大豆叶片 CTK 含量的影响

Fig. 5 Effects of PGRs on content of CTK in soybean leaves

2.7 植物生长调节剂对大豆叶片 ABA 含量的影响

如图 6 所示,大豆经叶面喷施不同植物生长调节剂后,各处理及对照的叶片中 ABA 含量高于 CTK、GA、以及 IAA 的含量,高者可达 $5\ 600.76\ ng \cdot g^{-1}$,整体上看,不同处理之间随着生育时期的推进脱落酸含量的变化存在较大差异,其中喷药后 5~15 d 内, $DTA-6$ 在喷药后前 15 d 内一直保持较高 ABA 含量,且与其他处理及对照相比,ABA 含量表现为: $DTA-6 > CK > Cc > SOD_M$,并从 20 d 开始上升,至 25 d 达到峰值。其中 SOD_M 和 CK 的 ABA 含

量变化趋势大致相同,并从 15 d 开始与 DTA-6 的变化趋势相同。而在喷药后 5~30 d, Cc 处理有小的起伏,但 ABA 含量变化较稳定。说明了 Cc 调节剂对叶片中 ABA 的合成有一定抑制作用,而喷施 SOD_M和 DTA-6 调节剂后,叶片中 ABA 含量变化较大,其中以 DTA-6 表现较为明显, SOD_M次之。

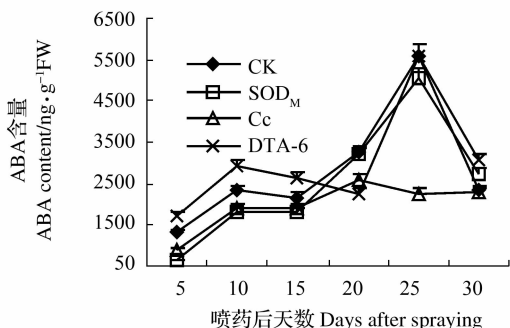


图 6 植物生长调节剂对大豆叶片 ABA 含量的影响

Fig. 6 Effects of PGRs on content of ABA in soybean leaves

3 讨论

叶片中的可溶性蛋白质、可溶性糖、硝态氮以及游离氨基酸是植物体内的主要生理代谢物质,在植株代谢过程中起着重要的调节作用,其中可溶性蛋白,它是植物体内代谢过程中的一种酶,在氮素代谢中起着代谢库的作用^[16]。因此,植物体内同化物代谢物质含量的多少,将直接影响到植株体内的代谢强度。研究表明, SOD_M和 DTA-6 提高了叶片中的可溶性蛋白质、可溶性糖、硝态氮以及游离氨基酸含量(图 1、2 和表 1),其中 SOD_M的游离氨基酸输出量要高于其他处理及对照,说明 SOD_M调节剂在叶片衰老过程中,以酰胺的形式进行 N 的转移时要相对快于其它处理及对照,因此,这也间接的说明蛋白质在蛋白酶的作用下分解成氨基酸的同时,叶片中游离氨基酸含量变化反应了蛋白质的降解情况和蛋白酶活性大小。

内源激素对植物生长发育起重要的调控作用,具有促进、抑制或改变植物生理过程的功能^[17-18]。Leopold^[19]和 Smith^[20]研究认为,叶片中 IAA、CTK 和 GA 能促进植物组织中游离多胺的合成, ABA 则对多胺合成有抑制作用^[21]。Palavan^[22]认为,衰老与植物体内多胺水平下降有关联,而多胺广泛存在于有激素参与的、快速生长的以及活跃分裂的组织中,并且在清除自由基和稳定膜结构过程中起一定的作用。多胺的前身是蛋氨酸(Met)和精氨

酸(Arg),其中以 Met 为前体的合成路线中,从 S-腺苷蛋氨酸(SAM)开始分成两条途径,一条是通过 S-腺苷蛋氨酸脱羧酶(sdc)的作用合成能够抑制衰老的多胺,另一条通过 1-氨基环丙烷-1-羧酸(ACC)合成酶的作用合成能促进衰老的乙烯。Legge 等^[23-25]研究认为,从 ACC 转变为乙烯是超氧化物的调节反应,多胺能吸收活性氧,通过降低 ACC 合成酶的合成和清除自由基,使自己氧化为酰胺型化合物,进而抑制 ACC 向 C₂H₄ 的转变达到抗衰老的目的^[26]。叶面喷施 SOD_M和 DTA-6 提高了 IAA 和 CTK 含量(见图 3 和 5),表明两调节剂可以促进叶片组织中多胺合成,减缓 ACC 合成酶的降解速度,进而达到了延缓衰老的目的。

但也有研究认为,在植物的生长发育过程中,任何一种生理过程往往不是某一种激素的单独作用,而是多种激素相互作用的结果^[27-28]。在喷施 3 种调节剂后并未提高叶片中 GA 含量,一方面可能是由于对大豆而言,GA 在延缓衰老效果上不如 IAA 和 CTK;另一方面也可能是由于过高的 ABA 含量抵消了 GA 延缓叶片衰老的效应。

4 结论

大豆经过叶面喷施 SOD_M和 DTA-6 调节剂后,有效的调控了叶片内源激素水平,延缓了叶片的衰老。从同化物代谢上看,DTA-6 和 SOD_M的喷施也达到了预期目的,其中以调节剂 SOD_M为最佳,DTA-6 次之。

参考文献

- [1] 许园. 多效唑在双低油菜上的应用效果[J]. 河南农业科学, 2002, (10): 17-18. (Xu Y. Application of PP333 in the double-low rape[J]. Henan Agricultural Sciences, 2002, (10): 17-18.)
- [2] 贺鸿雁, 孙存华, 杜伟, 等. PEG6000 胁迫对花生幼苗渗透调节物质的影响[J]. 中国油料作物学报, 2006, 28(1): 76-78. (He H Y, Sun C H, Du W, et al. Effect and evaluation of entomophthorasp. on controlling Aphis glycine[J]. Chinese Journal of Oil Crop Science, 2006, 28(1): 76-78.)
- [3] 吴国昭, 曾任森. 外源水杨酸甲酯和茉莉酸甲酯处理对挺立型普通野生稻保护酶活性的影响[J]. 西北农业学报, 2007, 16(3): 82-84. (Wu G Z, Zeng R S. The influence of protective enzymes of perpendicular gaozhou wild rice (oryza rufipogon) treated with exterior signal compounds salicylates and jasmonates[J]. Acta Agriculturae Boreali - occidentalis Sinica, 2007, 16(3): 82-84.)
- [4] 魏小红, 王利民, 龙瑞军, 等. 外源一氧化氮、水杨酸和过氧化氢对烟草叶片游离氨基酸和可溶性蛋白含量的影响[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2006, 32(2): 257-26. (Wei X H, Wang

- L M, Long R J, et al. Effects of exogenous nitric oxide, salicylic acid and hydrogen peroxide on contents of free amino acids and soluble protein in tobacco leaves [J]. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 2006, 32(2): 257-26.)
- [5] Stephen M, Poling W J H. Chemical induction of β -carotene biosynthesis [J]. *Phytochemistry*, 1977, 16(6): 551-555.
- [6] Stephen M, Poling W J H. Synthetic bioregulators of poly-cis-carotenoid biosynthesis [J]. *Phytochemistry*, 1982, 21(3): 601-604.
- [7] Brown R H. Influence of succinic acid 2,2-dimethylhydrazide on yield and morphological characteristic of starve peanut (*Arachis hypogaea* L) [J]. *Crop Science*, 1973, 13(5): 507-510.
- [8] Kwak K S, Jima M, Yamauchi A. Changes with aging of endogenous abscisic acid and zeatin riboside in the root system of rice [J]. *Japanese Journal of Crop Science*, 1996, 65(8): 686-692.
- [9] Schussler J R, Brenner M L, Bmn W A. Relationship of endogenous abscisic acid to sucrose level and seed growth rate of soybeans [J]. *Plant Physiology*, 1991, 91(9): 1308-1313.
- [10] Neill S J, Desikan R, Clarke A, et al. Nitric oxide is a novel component of abscisic acid signaling in stomatal guard cells [J]. *Plant Physiology*, 2002, 128(11): 13-16.
- [11] Ma X L, Wei X H, Long R J. Studies on mechanism of exogenous nitric oxide to increase the chilling resistance of annual ryegrass [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(5): 1269-1274.
- [12] 王彦荣, 华泽田, 陈温福, 等. 粳稻根系与叶片早衰的关系及其对籽粒灌浆的影响 [J]. *作物学报*, 2003, 29(6): 892-898. (Wang Y R, Hua Z T, Chen W F, et al. Relation between root and leaf senescence and their effects on grain-filling in japonica rice [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2003, 29(6): 892-898.)
- [13] Gepstein S, Nooden I D, Leopold A C. Senescence and aging in plant [M]. Academic Press, 1988: 101-107.
- [14] 何钟佩. 农作物化学控制实验指导 [M]. 北京: 农业出版社, 1993. (He Z P. Experimental directions of crop chemical control [M]. Beijing: Agriculture Press, 1993.)
- [15] 张志良. 植物生理学实验指导 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2001: 35-36. (Zhang Z L. Experimental technology of plant physiology [M]. Beijing: Higher Educational Publishers, 2001: 35-36.)
- [16] 王月福, 于振文, 李尚霞. 氮素营养水平对小麦旗叶衰老过程中蛋白质和核酸代谢的影响 [J]. *植物营养与肥料学报*, 2003, 9(2): 178-183. (Wang Y F, Yu Z W, Li S X. Effect of nitrogen nutrition on protein and nucleic acid metabolism during senescence of flag leaf [J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2003, 9(2): 178-183.)
- [17] Gardner F P, Pearee R B, Mitchell R L. Physiology of crop plants [M]. Ames; Iowa State University Press, 1985: 56-59.
- [18] 尚玉磊, 李春喜, 邵云, 等. 禾本科主要作物生育初期内源激素动态及其作用的比较 [J]. *华北农学报*, 2004, 19(4): 47-50. (Shang Y L, Li C X, Shao Y, et al. Comparison of dynamics and functions of endogenous IAA, CTK content among main crops of gramineae at early growing stage [J]. *Acta Agriculture Breai-Sinica*, 2004, 19(4): 47-50.)
- [19] Leopold D A, Kellman R M, Gould L V. Retro-orbital hematoma and proptosis associated with chronic sinus disease [J]. *Arch Otolaryngology*, 1980, 106(11): 442-448.
- [20] Smith H A. Stimulation of glutathione synthesis in photorespiring plants by catalase inhibitors [J]. *Plant Physiology*, 1985, 79(10): 1044-1047.
- [21] Sasaki S M, Chin H F, Enoch I C, et al. Seed technology in the tropics [M]. Malaysia: Univercity Pertanian Malaysia, 1976: 11-15.
- [22] Palavan N, Goren R, Galston A W. Effects of some growth regulators on polyamine biosynthetic enzymes in etiolated pea seedling [J]. *Plant Physiology*, 1984, 25: 541-546.
- [23] Legge R L, Thompson J E, Lieberman M. The effect of calcium on the fluidity and phase properties of microsomal membranes isolated from postclimacteric golden delicious apples [J]. *Plant Cell Physiology*, 1982, 23(10): 161-169.
- [24] Legge R L, Cheng K H, Lepock J R, et al. Differential effects of senescence on the molecular organization of membranes in ripening tomato fruit [J]. *Plant Physiology*, 1986, 81(2): 954-959.
- [25] Brown J H, Legge R L, Sisler E C, et al. Ethylene binding to senescing carnation petals [J]. *Journal of Experimental Botany*, 1986, 37(7): 526-534.
- [26] Yang T F, Gonzalez-Carranza Z H, Maunders M J, et al. Ethylene and the regulation of senescence processes in transgenic nicotiana sylvestris plants [J]. *Annals of Botany*, 2008, 101(2): 301-310.
- [27] 陈俊伟, 谢鸣, 秦巧平. 植物糖信号与激素信号之间的联系 [J]. *植物生理学通讯*, 2004, 41(3): 279-285. (Chen J W, Xie M, Qin Q P. Connections of sugar and hormone signaling in plants [J]. *Plant Physiology Communications*, 2004, 41(3): 279-285.)
- [28] 樊金娟, 李雪梅, 阮燕萍, 等. 杂交水稻及其亲本灌浆过程中内源激素含量的变化 [J]. *植物生理学通讯*, 2004, 40(2): 146-148. (Fan J J, Li X M, Yuan Y H, et al. Changes in endogenous hormone contents during grain filling in hybrid rice and its Parents [J]. *Plant Physiology Communications*, 2004, 40(2): 146-148.)

(上接第 592 页)

- [15] 蔡柏岩, 葛菁萍, 祖伟. 磷素水平对不同大豆品种氮素营养的影响 [J]. *中国油料作物学报*, 2006, 28(2): 156-161. (Cai B Y, Ge J P, Zu W. The effect of phosphorus level on nitrogen uptake of different soybean varieties [J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2006, 28(2): 156-161.)
- [16] 李植, 王伟, 周春喜, 等. 不同钾营养型大豆主要形态、生理及产量指标的研究 [J]. *沈阳农业大学学报*, 2007, 38(4): 483-487. (Li Z, Wang W, Zhou C X, et al. Morphological and physiological characters, and yield of different potassium efficient soybean varieties [J]. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 2007, 38(4): 483-487.)