

激动素和丁二酸拌种对玉米衰老过程中叶绿体结构和叶绿素荧光参数的影响

邵瑞鑫, 李健, 信龙飞, 赵宇, 杨青华*

(河南农业大学农学院, 河南郑州 450002)

摘要: 为探明外源激动素(KT)和丁二酸(SUA)对叶绿体结构和功能特性的影响,以郑单 958(晚衰型品种)和豫单 2002(早衰型品种)为材料,采用盆栽试验,研究了 0.00003 mg/kg 的 KT 和 300 mg/kg SUA 复合剂进行拌种处理后叶绿体超微结构和荧光参数的变化。结果表明,KT 和 SUA 拌种能明显抑制嗜银颗粒的增加,防止基粒片层的扩张,从而维持了叶绿体结构的稳定性,表现出叶绿素(Chl)水平、类胡萝卜素含量(Car)及 Chl a/b 比值的增加;KT 和 SUA 还能提高玉米生育后期叶片的光合效率,郑单 958 和豫单 2002 在 1/2 叶尖枯黄时的 F_v/F_m 和 Φ_{PSII} 值分别比对照提高 7.8% 和 6.2%、10.2% 和 2.7%, qP 和 qN 值有所降低,从而调节 PSII 反应中心的开放,以减少热耗散利于延长叶片光合功能持续期。

关键词: 激动素和丁二酸;玉米;衰老;叶绿体超微结构;叶绿素

中图分类号: S143.8

文献标识码: A

文章编号: 1008-505X(2012)06-1362-08

Effects of kinetin and succinic acid seed dressing on the ultrastructure of chloroplasts and chlorophyll fluorescence parameters in aging process of maize

SHAO Rui-xin, LI Jian, XIN Long-fei, ZHAO Yu, YANG Qing-hua*

(Agronomy College of Henan Agriculture University, Zhengzhou 450002, China)

Abstract: In order to investigate the effects of kinetin (KT) and succinic acid (SUA) on the chloroplasts ultrastructure and function, the ultrastructure of chloroplasts and chlorophyll (Chl) fluorescence characteristics were studied for two genotypes with KT and SUA seed dressing under pot experiment. The results showed that KT and SUA inhibited the production of osmiophilic granules in order to maintain the structure of granum thylakoid integrity, which resulted in the increase of the chlorophyll and car content, the ratio of Chl a/b. KT and SUA also promoted the F_v/F_m and Φ_{PSII} values by 7.8% and 6.2%, 10.2% and 2.7% at the 1/2 leaf yellow stage of Zhengdan 958 and Yudan 2002, but reduced the qN and qP values. Compared with Yudan 2002, normal senescence variety Zhengdan 958 was more excellent on the chloroplasts ultrastructure, chlorophyll content and fluorescence characteristics.

Key words: kinetin and succinic acid; maize; senescence; chloroplast ultrastructure; chlorophyll

近年来,玉米早衰在农业生产中频繁发生,却是一种非正常的衰老过程,在有效的生育期内生理生化过程的衰老比正常植株提前,例如叶绿体超微结构遭到破坏,且叶绿体数量减少、叶绿素的降解加

剧^[1],气孔部分关闭限制了 CO_2 向叶绿体输送,使叶绿体内 CO_2 同化受阻,但是更多电子传递到 O_2 ,造成叶绿体中 O_2^- 、 H_2O_2 的积累^[2],从而破坏叶绿体膜结构^[3],导致光合功能下降,严重影响了我国玉

收稿日期: 2012-03-22

接受日期: 2012-08-12

基金项目: 河南省科技创新人才计划支持项目(114100510019)资助。

作者简介: 邵瑞鑫(1982—),女,河南长垣人,博士,讲师,主要从事作物逆境调控研究。E-mail: shao_rui_xin@126.com

* 通讯作者 E-mail: yangqh2000@163.com

米产量的提高。

研究表明,植物的衰老过程和植物内源激素水平之间存在非常密切的关系,常伴随着组织中内源细胞分裂素(CTK)水平下降和乙烯、脱落酸(ABA)增加参与衰老进程的启动^[4-5]。利用 CTK 和乙烯的拮抗作用,导入外源 CTK 来调控植物生理过程的表达是防治早衰的途径之一^[6]。结果表明,外源施用 CTK 提高了植物内源 CTK 的水平,在乙烯感受水平上可抑制乙烯对衰老代谢调控的影响,从而降低植物组织对乙烯的敏感性,抑制叶绿素和光合蛋白的降解^[7],在农作物及其它园艺植物上均延迟了叶、切花等的衰老过程^[8-9]。另外,丁二酸是植物呼吸代谢的中间产物,能刺激植物生长发育,目前也作为植物生长调节物质浸种增强了叶片的超氧化物酶活性,降低 H₂O₂ 的积累^[10],改善植株生育后期的光合能力^[11],从而延缓叶片衰老。因此,通过化学调控措施延长玉米叶片功能期、促进叶片制造更多光合产物,已成为改善玉米高产生理的重要途径之一。

目前,利用植物生长调节物质防御作物早衰方面的研究,主要集中在水稻、小麦、棉花等作物上^[6,9],而针对玉米的研究较少。另外,笔者前期试验表明,两种或两种以上调节物质混合使用比单一使用效果更佳。因此,本试验利用外源激动素和丁二酸混合使用作为新型复合植物生长调节剂分析其对不同基因型玉米品种植株衰老过程中的叶绿体微观结构和荧光特性的影响,为拌种技术在玉米生产上的应用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料与设计

试验于 2009 ~ 2010 年在河南农业大学科教园区进行。盆栽试验土壤取自大田耕层,混匀过筛,塑料盆高 30 cm,内径 45 cm,每盆装风干土 20 kg。选取 2 个不同基因型的玉米品种郑单 958(晚衰型品种)和豫单 2002(早衰型品种),播种前进行拌种处理。拌种剂由激动素、丁二酸和水复合而成,1 L 拌种剂含 0.00003 mg 激动素和 300 mg 丁二酸。每公斤种子用拌种剂 125 mL,清水作为对照(CK)。每处理 3 次重复,每重复种植 20 盆,每盆定苗 1 株。每年 6 月 9 日播种,每盆施 20 g 复合肥(N:P₂O₅:K₂O=16:16:16)做基肥,播前浇透水,出苗后保证水分供应并及时防除病虫草害。试验盆埋置于田间,玉米等行距(60 cm)排列,以缩小盆栽与大田栽

培的环境差异,其它管理同一般高产田。分别在第 14 叶位叶片全展时、叶片全展后 10 d、叶尖出现枯黄、1/2 叶片发生枯黄期进行穗位叶取样测定,分别为出苗后 50、60、80、95 d。

1.2 测定项目与方法

1.2.1 叶绿素含量测定 采用 96% 的乙醇萃取,用紫外分光光度计(岛津 UV-2450 型,日本)在波长 665 nm、649 nm 和 470 nm 下测定叶绿素 a、b、(a+b)和类胡萝卜素的浓度,最后计算叶片叶绿体色素、叶绿素 a/b 和类胡萝卜素含量^[12]。

1.2.2 透射电子显微镜观察 在叶尖枯黄和 1/2 叶片枯黄时两个时期进行取样,参考刘少军等的方法^[13]。处理过程:1)固定 将叶片枯黄部位立即投入 4% 戊二醛溶液固定,静置 4 h 后,用 0.1 mol/L 磷酸缓冲液(pH 7.2)清洗 3 次,每次 20 min,然后用 2% 锇酸固定 2 h;2)脱水、浸透与包埋、聚合 分别用 30%、50%、70%、90% 丙酮逐级脱水,然后用 100% 丙酮脱水 2 次,每级每次 30 min;Epon 812 包埋剂逐级渗透、包埋;恒温箱中于 37℃、45℃、60℃ 温度下分别过夜聚合;3)超薄切片、染色、观察 用 LKB-V 型超薄切片机进行超薄切片,厚度为 50 ~ 70 nm,铀铅染色后置于透射电子显微镜(日立 H-600 型)下观察、拍摄。

1.2.3 叶绿素荧光参数的测定 选择晴朗无风的天气,依据 Keck 和 Boyer^[14]方法用 FMS2 脉冲调制式荧光仪(英国,Hansatech 公司)测定,测定时尽量测定叶片中部并避开叶片的主脉,重复 5 次取平均值。并计算实际光化学效率(Φ_{PSII})、PSII 最大光能转换效率(F_v/F_m)、非光化学猝灭系数(q_N)和光化学猝灭系数(q_P)。计算公式^[14]如下:

$$F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$$

$$\Phi_{PSII} = (F_m' - F_s)/F_m'$$

$$q_N = 1 - (F_m' - F_o')/(F_m - F_o)$$

$$q_P = (F_m' - F_s)/(F_m' - F_o')$$

1.3 数据处理

所测定的叶绿素含量及荧光参数值为两年平均值,透射电镜观察材料是 2009 年样品。试验数据采用 Sigmpplot 10.0 软件处理,差异显著性分析采用 SPSS16.0 软件进行,Duncan 检验。

2 结果与分析

2.1 激动素和丁二酸对叶绿素和类胡萝卜素含量的影响

图 1 表明,从玉米第 14 叶全部展开(出苗后 50

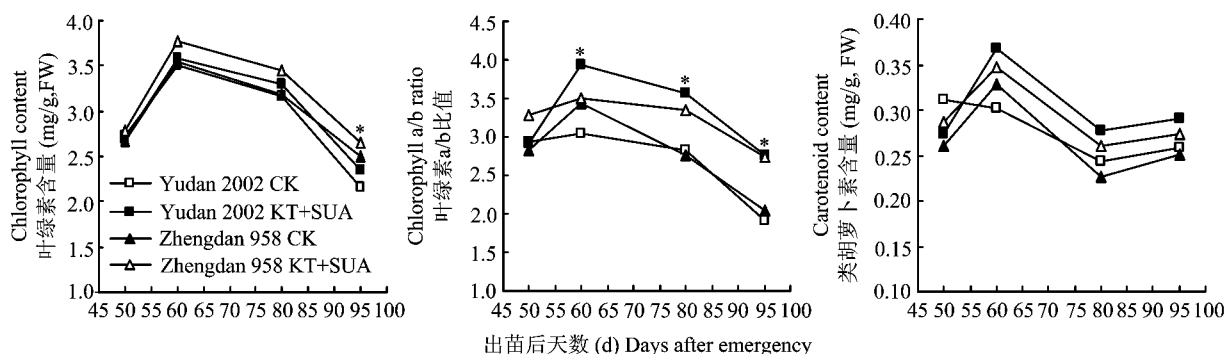


图1 激动素和丁二酸拌种对玉米叶片叶绿素和类胡萝卜素含量的影响

Fig. 1 The effects of kinetin (KT) and succinic acid (SUA) seed dressing on the contents of chlorophyll and carotenoid in the leaves of different maize varieties

[注(Notes): * 代表4个处理间差异显著($P < 0.05$) Indicate significant difference among the four treatments at $P < 0.05$.]

d)到叶片发黄,叶片 Chl 含量呈现先增加后降低的变化趋势,在叶片全展后 10 d(出苗后 60 d)达到最高值。激动素和丁二酸(KT + SUA)处理和对照(CK)处理叶片的 Chl 含量在第 14 叶位叶片全部展开时几乎无差异,从叶片全展开 10 d 后到叶片发黄,拌种处理的 Chl 含量均明显高于不拌种处理,尤其是郑单 958,分别比不拌种处理高出 2.0% (出苗后 60 d)、3.8% (出苗后 80 d)和 8.7% (出苗后 95 d);激动素和丁二酸能维持郑单 958 中后期较高的 Chl 含量,减慢叶片叶绿素降解速率,延长叶片功能期,有利于生育后期叶片捕获较多的光能,为光合作用的进行和高产奠定了良好基础。

Chl 包括 Chl a 和 Chl b 两类,其中绝大部分 Chl a 分子和全部 Chl b 分子主要起捕捉和传递光能的作用,少数特殊状态的 Chl a 分子有将光能转换为电能的作用^[15]。Chl b 和类胡萝卜素(Car)主要调节叶片吸收光能的分配方向^[16]。4 个处理间的 Chl a/b 和 Car 在第 14 叶位叶全部展开时差异较小(图 1)。从叶片全展 10 d 后开始,(在出苗后 60 d、80 d、95 d)KT 和丁二酸处理的豫单 2002 的 Chl a/b 分别比对照增加了 28.7%、25.9%、43.6%,Car 比对照高 21.6%、13.9%、12.2%;而郑单 958 的 Chl a/b 分别比对照增加了 1.7%、21.4%、33.4%,说明 Chl a 的增加幅度大于 Chl b,从而调节对光的吸收;另外,郑单 958 的 Car 增加了 5.8%、14.7%、9.5%。激动素和丁二酸处理后的豫单 2002 在生育中后期的 Chl a/b 和 Car 明显高于郑单 958。较高的 Chl a/b 和 Car 水平可以为减轻叶片因过剩光能诱导产生的自由基及色素分子光

氧化的破坏奠定基础,从而维持叶片光合作用的高效运转。

2.2 激动素和丁二酸对玉米叶片叶绿体超微结构的影响

透射电子显微镜观察叶片叶绿体超微结构的结果(图 2)表明,在叶尖枯黄时(出苗后 80 d),郑单 958 叶绿体呈椭圆状或梭形,沿长轴方向,较整齐地排列在细胞壁周围,叶绿体内部的基粒和基质片层较丰富,清晰且结构发达,有少量的嗜银颗粒;豫单 2002 的叶绿体类囊体片层排列较规则、有序,但类囊体片层排列开始紊乱并出现轻微的扩张和肿胀,叶片的光合能力也就逐渐减弱;激动素和丁二酸处理显著抑制了豫单 2002 叶绿体基粒片层轻微的扩张,并减少了嗜银颗粒,而郑单 958 叶绿体结构的变化也主要表现在嗜银颗粒数量的减少,但基粒片层与对照几乎没有差别。说明激动素和丁二酸处理能明显抑制嗜银颗粒的增加,防止基粒片层的扩张和光合能力的下降。

在 1/2 叶片枯黄时(出苗后 95 d)(图 3),郑单 958 叶绿体仍有一部分贴壁分布,但出现质壁分离现象,此时的叶绿体开始出现肿胀,因为嗜银颗粒剧增,使得叶绿体基粒片层散落在嗜银颗粒间,片层结构开始松散,清晰程度下降;豫单 2002 叶绿体超微结构表现出叶绿体已经不贴细胞壁分布,散落在细胞基质中且有质壁分离现象,此时叶绿体外膜消失,嗜银颗粒增多且较大,散落在细胞中,基粒片层结构完全解体;激动素和丁二酸拌种后,郑单 958 的叶绿体虽然出现肿胀现象但依然贴壁分布,嗜银颗粒数量也较对照少,部分基粒片层依然可见;豫单

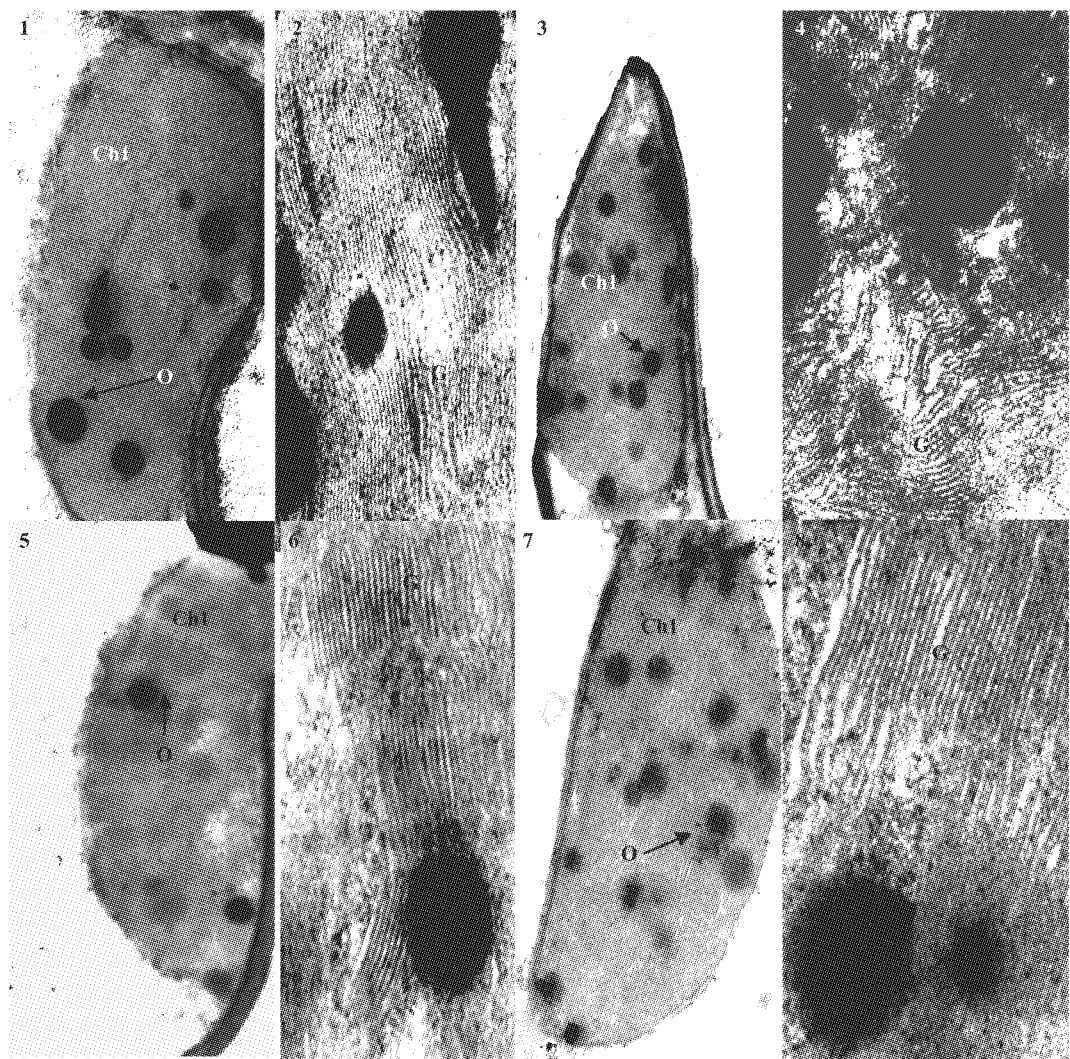


图2 激动素和丁二酸对玉米叶尖枯黄时叶绿体超微结构的影响

Fig.2 The effects of kinetin (KT) and succinic acid (SUA) on chloroplasts ultra-structure at the tip leaf yellow stage of maize

[注(Notes): 1. 豫单2002拌种处理叶绿体($\times 8000$) Chloroplasts of Yudan 2002 with KT and SUA seed dressing ($\times 8000$); 2. 豫单2002拌种处理叶绿体($\times 34000$) Chloroplasts of Yudan 2002 with KT and SUA seed dressing ($\times 34000$); 3. 豫单2002不拌种处理叶绿体($\times 8000$) Chloroplasts of Yudan 2002 without seed dressing($\times 8000$); 4. 豫单2002不拌种叶绿体($\times 34000$) Chloroplasts of Yudan 2002 without seed dressing ($\times 34000$); 5. 郑单958拌种处理叶绿体($\times 8000$) Chloroplasts of Zhengdan 958 with KT and SUA seed dressing ($\times 8000$); 6. 郑单958拌种处理叶绿体($\times 34000$) Chloroplasts of Zhengdan 958 with KT and SUA seed dressing ($\times 34000$); 7. 郑单958不拌种处理叶绿体($\times 8000$) Chloroplasts of Zhengdan 958 without seed dressing ($\times 8000$); 8. 郑单958不拌种处理叶绿体($\times 34000$) Chloroplasts of Zhengdan 958 without seed dressing ($\times 34000$); Chl—叶绿体 Chloroplast; O—嗜银颗粒 Osmiophilie granule; G—基粒 Granum thylakoid.]

2002拌种处理与郑单958不拌种处理的叶绿体结构变化相似。

2.3 激动素和丁二酸对玉米叶片荧光参数的影响

2.3.1 F_v/F_m 和 Φ_{PSII} 的动态变化 F_v/F_m 是暗适应下PSII最大光化学效率,表示原初光能转化效率; Φ_{PSII} 表示PSII实际光化学量子产量,它能反映PSII反应中心在部分关闭的情况下的实际光能捕获效率,即叶片用于光合电子传递的能量所占吸收光

能的比例^[17-18]。图4表明,在1/2叶片枯黄期(出苗后95d),郑单958的 F_v/F_m 比豫单2002高7.2%,达到显著差异水平,说明郑单958具有较高的最大光化学效率。激动素和丁二酸处理能提高叶片最大光化学效率,且在1/2叶片枯黄期效果最明显。郑单958的 Φ_{PSII} 与豫单2002差异明显,尤其在生育后期明显高于豫单2002。激动素和丁二酸能显著提高叶片的实际光化学效率,在1/2叶片枯黄

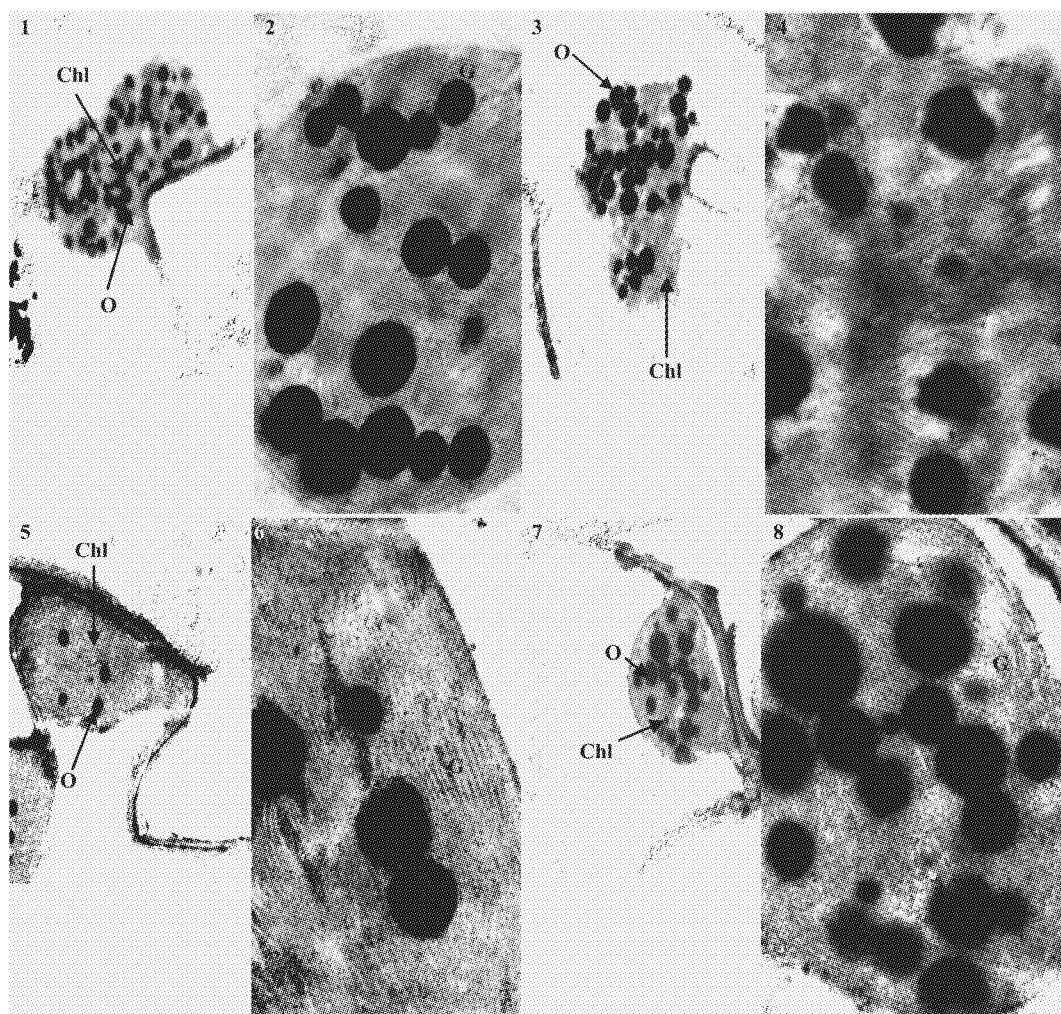


图3 激动素和丁二酸对玉米叶片1/2叶片枯黄时叶绿体超微结构的影响

Fig. 3 The effects of kinetin (KT) and succinic acid (SUA) on chloroplasts ultrastructure

at the 1/2 leaf yellow stage of maize

[注(Notes): 1. 豫单2002拌种处理叶绿体($\times 8000$) Chloroplasts of Yudan 2002 with KT and SUA seed dressing ($\times 8000$); 2. 豫单2002拌种处理叶绿体($\times 34000$) Chloroplasts of Yudan 2002 with KT and SUA seed dressing ($\times 34000$); 3. 豫单2002不拌种处理叶绿体($\times 8000$) Chloroplasts of Yudan 2002 without seed dressing ($\times 8000$); 4. 豫单2002不拌种叶绿体($\times 34000$) Chloroplasts of Yudan 2002 without seed dressing ($\times 34000$); 5. 郑单958拌种处理叶绿体($\times 8000$) Chloroplasts of Zhengdan958 with KT and SUA seed dressing ($\times 8000$); 6. 郑单958拌种处理叶绿体($\times 34000$) Chloroplasts of Zhengdan958 with KT and SUA seed dressing ($\times 34000$); 7. 郑单958不拌种处理叶绿体($\times 8000$) Chloroplasts of Zhengdan 958 without seed dressing ($\times 8000$); 8. 郑单958不拌种处理叶绿体($\times 34000$) Chloroplasts of Zhengdan 958 without seed dressing ($\times 34000$); Chl—叶绿体 Chloroplast; O—嗜锇颗粒 Osmiophilic granule; G—基粒 Granum thylakoid.]

期(出苗后95 d)郑单958和豫单2002分别比对照提高2.7%和10.2%,增加了生育后期叶片用于光合电子传递的能量。

2.3.2 qP和qN的变化 qP在一定程度上反映了PSII反应中心的开放程度,qN反映的是PSII天线色素吸收的光能不能用于光合电子传递而以热的形式耗散^[19]。图5表明,在生育后期玉米叶片qP和qN的变化趋势相反,激动素和丁二酸处理后qP显著高于对照,而qN明显降低于各自对照,说明激动

素和丁二酸不仅显著增加了天线色素捕获的光能用于光化学电子传递的份额,而且提高了叶片光能利用效率降低热耗散。

3 讨论

叶绿体是植物进行光合作用的主要光合机构,完整的叶绿体膜结构是保证植物光能吸收与转换的前提^[20],嗜锇颗粒体积的增大是类囊体片层结构开始解体 and 叶绿体开始衰老的一个重要标志^[21]。一

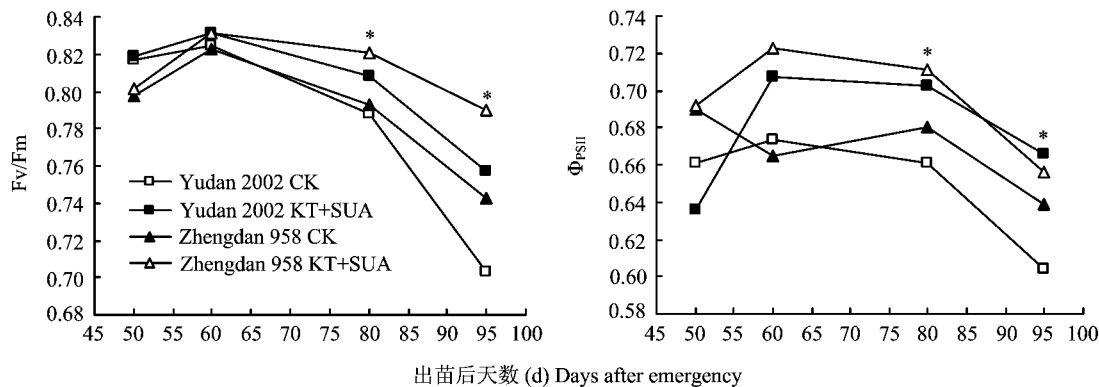


图4 激动素和丁二酸对玉米叶片 Fv/Fm 和 Φ_{PSII} 的影响

Fig. 4 The effects of kinetin (KT) and succinic acid (SUA) on Fv/Fm and Φ_{PSII} of the leaves of different maize varieties

[注(Notes): * 代表4个处理间差异显著($P < 0.05$) Indicate significant difference among the four treatments at $P < 0.05$.]

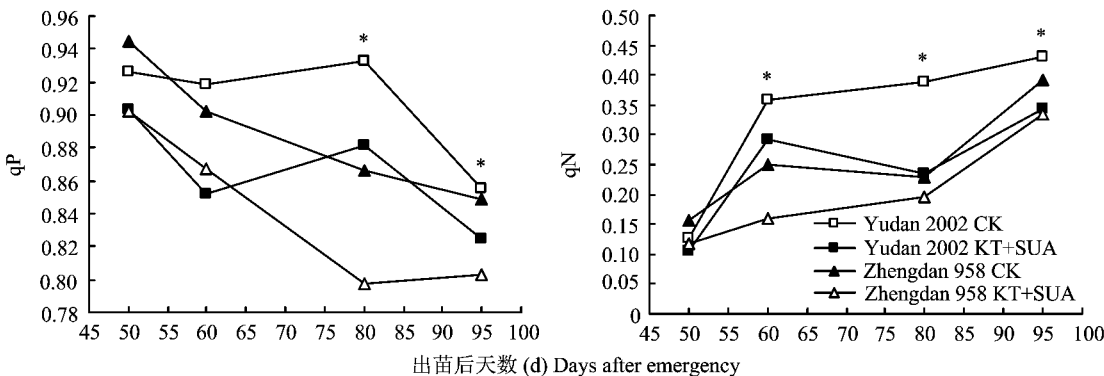


图5 激动素和丁二酸对玉米叶片 qP 和 qN 的影响

Fig. 5 The effects of kinetin (KT) and succinic acid (SUA) on qP and qN of the leaves of different maize varieties

[注(Notes): * 代表4个处理间差异显著($P < 0.05$) Indicate significant difference among the four treatments at $P < 0.05$.]

般认为,叶片的光合功能与叶绿体的超微结构、叶绿素含量及叶片光合功能期的长短均有关系^[22]。前人研究证明,CTK 可通过缓解叶绿体衰老过程中产生的膜脂过氧化产物 MDA 对光合羧化酶活性的抑制,稳定叶绿体的结构^[23]。本试验结果表明,豫单 2002 在叶尖枯黄时,叶绿体类囊体片层出现轻微的扩张,嗜银颗粒数量增加,意味着叶绿体光合能力开始下降。但是,激动素(CTK 的一种)和丁二酸拌种明显抑制了叶绿体嗜银颗粒的增加,有效地防止基粒片层的扩张和维持基粒片层、叶绿体膜结构的完整度。由于叶绿体的生理功能与结构密切相关^[24],本试验中用激动素和丁二酸拌种后玉米叶片叶绿体数目增多会减缓叶绿体的降解速率,结合在基粒膜上的活性氧清除酶的活性可能增加和活性氧

等有害物质的积累减少,从而提高叶绿体的光合能力。总体看来,在叶尖枯黄时,郑单 958 叶片叶绿体中仍能观察到基粒片层的结构,其叶绿体的降解较慢,这是其产量较高的主要原因。

叶绿素是光合作用的物质基础,其含量的高低反映了叶片光合能力的强弱,并在一定程度上可作为玉米叶片衰老程度的指标^[25]。在叶片衰老的过程中,Chl a 的降解速度快于 Chl b,使得其比值逐渐降低^[26]。本试验中,激动素和丁二酸拌种的延缓衰老作用还在于能明显增加 Chl 含量、Chl a/b 及 Car 含量,以此提高捕光色素复合体中天线色素的比例。一方面,相对较高 Chl a 含量与较低的 Chl b 含量可以在较高的密度压力下,能够将太阳能转化为稳定的生物化学能,从而为碳同化提供充足的能量来

源^[27]; 另一方面, 在生育后期, 较高的 Chl a/b 和 Car 含量利于通过淬灭单线态氧和 3Chl* (三线态叶绿素) 而保护光合器官, 使其避免过量光能导致的光抑制的发生^[28]。

植物活体叶绿素发出的荧光信号包含的光合作用信息十分丰富^[29]。利用叶绿素荧光动力学特性作为评价光合机构功能特征的主要技术^[30]。前人研究中, 叶片衰老后 PSII 电子传递速率和 PSII 光化学效率都有所降低, 而热耗散加强^[31]。本试验中, 玉米叶片在衰老过程中 Fv/Fm、 Φ_{PSII} 和 qP 逐渐下降, 而 qN 呈现逐渐升高趋势。激动素和丁二酸都属于生长延缓剂, 两者混合拌种增加了玉米中后期叶片的实际光化学效率和光能向碳同化方向的分配比例, 从而增强玉米叶片的营养生长, 并为以后植株生长发育及籽粒灌浆奠定基础。拌种处理维持了叶片生育后期光反应中心较高的开放程度及光合电子传递能力, 形成更多的 ATP 和 NADPH 供碳同化利用, 延缓叶片衰老, 进而积累较多光合产物, 提高产量。

4 结论

玉米早衰与叶绿体结构的变化、Chl 含量、Fv/Fm、 Φ_{PSII} 及 qP 的下降有密切关系。与晚衰型品种郑单 958 相比, 早衰型品种豫单 2002 叶片捕获的光能转化为生物化学能力下降较早, 叶片因吸收过量的光能而发生光抑制, 叶绿体受到单线态氧的伤害, 出现类囊体片层紊乱, 嗜银颗粒大量积累, 不利于玉米叶片光合作用的高效进行。外源激动素和丁二酸拌种能维持玉米生育后期较高的 Chl 和 Car 含量及 Chl a/b 比值, 以降低热耗散, 增加 PSII 天线色素吸收的光能用于光合电子传递, 维持叶绿体结构的稳定性从而延长叶片的光合功能期, 为提高玉米产量奠定物质基础。

参考文献:

- [1] Giles I G. A compendium of reviews in biochemistry and molecular biology published in the first half of 1991[J]. *Int. J. Biochem.*, 1992, 24(3): 347-368.
- [2] Singh A, Naidu P S, Kulkarni S K. Reversal of aging and chronic ethanol-induced cognitive dysfunction by quercetin a bioflavonoid[J]. *Free Rad. Res.*, 2003, 37(11): 1245-1252.
- [3] Trippi V S, Gidrol X, Pradet A. Effects of oxidative stress caused by oxygen and hydrogen peroxide on energy metabolism and senescence in oat leaves[J]. *Plant Cell Physiol.*, 1989, 30(2): 157-162.
- [4] 史国安, 郭香凤, 孔祥生, 等. 牡丹呼吸速率和内源激素含量变化与开花衰老的关系[J]. *园艺学报*, 2011, 38(2): 303-310.
- [5] Shi G A, Guo X F, Kong X S *et al.* Respiration rate and endogenous hormone levels in relation to the flower development of tree peonies [J]. *Acta Hort. Sin.*, 2011, 38(2): 303-310.
- [6] 郝俊杰, 刘焕民, 马奇祥, 等. 棉花叶片早衰的诊断及遗传效应分析[J]. *作物学报*, 2011, 37(3): 389-396.
- [7] Hao J J, Liu H M, Ma Q X *et al.* Genetic effects and diagnosis of premature senescence of leaf in upland cotton[J]. *Acta Agron. Sin.*, 2011, 37(3): 389-396.
- [8] 郑莎莎, 孙传范, 孙红春, 等. 不同外源激素对花铃期棉花主茎叶生理特性的影响[J]. *中国农业科学*, 2009, 42(12): 4383-4389.
- [9] Zheng S S, Sun C F, Sun H C *et al.* Effects of different exogenous hormones on physiological characteristics of main stem leaves at flower and boll stage in cotton[J]. *Sci. Agric. Sin.*, 2009, 42(12): 4383-4389.
- [10] Clarke S F, Jameson P E, Downs C. The influence of 6-benzylaminopurine on post-harvest senescence of floral tissues of broccoli (*B. rassaica oleracea* var. *Italica*) [J]. *Plant Growth Regul.*, 1994, 14: 21-27.
- [11] Noodèn L D, Guamet J J, John I. Senescence mechanism[J]. *Physiol. Plantarum*, 1997, 101: 746-753.
- [12] 杨安中, 牟筱玲, 李孟良, 余海兵. 喷施细胞分裂素类物质对地膜旱作水稻防衰及增产效应[J]. *水土保持学报*, 2005, 19(2): 199-200.
- [13] Yang A Z, Mu X L, Li M L, Yu H B. Effect of cytokine in spray on early-senescence prevention and yield increase of dry-cultivated rice [J]. *J. Soil Wat. Conserv.*, 2005, 19(2): 199-200.
- [14] 杨青华, 马二培, 马兴立. 丁二酸浸种对玉米叶片光合色素含量及相关酶活性的影响[J]. *华北农学报*, 2009, 24(5): 155-158.
- [15] Yang Q H, Ma E P, Ma X L. Effects of soaking seeds with succinic acid on photosynthetic pigment content and related enzyme activities in maize leaves[J]. *Acta Agric. Bor.-Sin.*, 2009, 24(5): 155-158.
- [16] 马兴立, 谌涛, 李健, 杨青华. 不同植物生长调节物质对玉米叶片衰老及产量的影响[J]. *玉米科学*, 2010, 18(3): 105-107, 112.
- [17] Ma X L, Shen T, Li J, Yang Q H. Effects of different plant growth regulators on the senescence of maize leaves and yield [J]. *J. Maize Sci.*, 2010, 18(3): 105-107, 112.
- [18] 赵世杰, 刘华山, 董新纯. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 中国农业科技出版社, 1998. 152-154.
- [19] Zhao S J, Liu H S, Dong X C. Guidance of plant physiology experiments [M]. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 1998. 152-154.
- [20] 刘少军, 孙远东, 周工健, 张轩杰. 异源四倍体鲫鲤成熟性腺和红细胞超微结构观察[J]. *自然科学进展*, 2003, 13(2): 194-196.
- [21] Liu S J, Sun Y D, Zhou G J, Zhang X J. The ultrastructure of the mature testes and erythrocytes in allotetraploids of red cru-

- cian carp × common carp[J]. *Prog. Nat. Sci.*, 2003, 13(2): 194-197.
- [14] Keck R W, Boyer J S. Chloroplast response to low leaf water potentials III. Differing inhibition of electron transport and photophosphorylation [J]. *Plant Physiol.*, 1974, 53: 474-479.
- [15] 张志刚, 尚庆茂. 低温, 弱光及盐胁迫下辣椒叶片的光合特性[J]. *中国农业科学*, 2010, 43(1): 123-131.
Zhang Z G, Shang Q M. Photosynthetic characteristics of pepper leaves under low temperature, weak light and salt stress [J]. *Sci. Agric. Sin.*, 2010, 43(1): 123-131.
- [16] 丛雪, 齐华, 孟凡超. 干旱胁迫对玉米叶绿素荧光参数及质膜透性的影响[J]. *华北农学报*, 2010, 25(5): 141-144.
Cong X, Qi H, Meng F C. Effects of water stresses on chlorophyll fluorescence parameters and membrane permeability of different maize varieties[J]. *Acta Agric. Bor.-Sin.*, 2010, 25(5): 141-144.
- [17] Genty B, Briantais J M, Beker N R. The relationship between the quantum yield of photosynthesis electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence [J]. *Biochem. Biophys. Acta*, 1989, 990: 87-92.
- [18] Kitajima A M, Butler W L. Quenching of chlorophyll fluorescence and primary photochemistry in chloroplasts by dibromothymoquinone [J]. *Biochem. Biophys. Acta*, 1975, 376: 105-115.
- [19] 王俊忠, 张超男, 赵会杰, 等. 不同施肥方式对超高产夏玉米叶绿素荧光特性及产量性状的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2008, 14(3): 479-483.
Wang J Z, Zhang C N, Zhao H J *et al.* Effects of different fertilization methods on chlorophyll fluorescence parameters and yield of summer maize [J]. *Plant Nutr. Fert. Sci.*, 2008, 14(3): 479-483.
- [20] Bellafiore S, Barneche F, Peltier G, Rochaix J D. State transitions and light adaptation require chloroplast thylakoid protein kinase STN7 [J]. *Nature*, 2005, 433(24): 892-895.
- [21] 潘瑞炽. 植物生理学 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2008. 57-59.
Pan R Z. *Plant physiology* [M]. Beijing: Higher Education Press, 2008. 57-59.
- [22] 姚允聪, 王绍辉, 孔云. 弱光条件下桃叶片结构及光合特性与叶绿体超微结构变化[J]. *中国农业科学*, 2007, 40(4): 855-863.
Yao Y C, Wang S H, Kong Y. Characteristics of photosynthesis mechanism in different peach species under low light intensity [J]. *Sci. Agric. Sin.*, 2007, 40(4): 855-863.
- [23] 杨芳芳, 张国斌, 颜建明, 郁继华. 6-BA 预处理对低温弱光胁迫下辣椒幼苗叶绿素 a 荧光参数和膜脂过氧化[J]. *植物生理学通讯*, 2009, 6: 575-578.
Yang F F, Zhang G B, Xie J M, Yu J H. Effects of 6-BA pretreatment on chlorophyll fluorescence parameter and lipid peroxidation in pepper seedlings under low temperature and weak light stress [J]. *Plant Physiol. Commun.*, 2009, 6: 575-578.
- [24] 张永平, 王志敏, 黄琴, 谢岷. 不同水分供给对小麦叶与非叶器官叶绿体结构和功能的影响[J]. *作物学报*, 2008, 34(7): 1213-1219.
Zhang Y P, Wang Z M, Huang Q, Xie M. Changes of chloroplast ultrastructure and function of different green organs in wheat under limited irrigation [J]. *Acta Agron. Sin.*, 2008, 34(7): 1213-1219.
- [25] Buchanan-Wollaston V. The molecular biology of leaf senescence [J]. *J. Exp. Bot.*, 1997, 48: 181-199.
- [26] 王玲平, 毛伟海, 胡天华, 等. 萝卜叶片衰老过程中光合性能变化研究[J]. *华北农学报*, 2007, 22(22): 36-39.
Wang L P, Mao W H, Hu T H *et al.* The changes of photosynthetic properties in radish leaves during leaf senescence [J]. *Acta Agric. Bor.-Sin.*, 2007, 22(22): 36-39.
- [27] 王强, 张其德, 卢从明, 等. 超高产杂交稻不同生育期的光合色素含量、净光合速率和水分利用效率[J]. *植物生态学报*, 2002, 26(6): 647-651.
Wang Q, Zhang Q D, Lu C M *et al.* Pigments content, net photosynthesis rate and water use efficiency of two super high-yield rice hybrids at different developmental stages [J]. *Acta Phytoecol. Sin.*, 2002, 26(6): 647-651.
- [28] Iliesiu C, Johnson M P, Liao P N *et al.* Photoprotection in plants involves a change in lutein 1 binding domain in the major light-harvesting complex of photosystem II [J]. *J. Biol. Chem.*, 2011, 286(31): 27247-27254.
- [29] Monneveux P, Mekkaoui M E, Xu X. Physiological basis of salt-tolerance in wheat chlorophyll fluorescence as a new tool for screening tolerant genotypes. In: *Wheat breeding. Prospects and future approaches* [M]. Varna, Bulgaria, 1990. 1-33.
- [30] 吴长艾, 孟庆伟, 邹琦, 等. 小麦不同品种叶片对光氧化胁迫响应的比较研究[J]. *作物学报*, 2003, 29(3): 339-344.
Wu C A, Meng Q W, Zhou Q *et al.* Comparative study on the photo oxidative response in different wheat cultivar leaves [J]. *Acta Agron. Sin.*, 2003, 29(3): 339-344.
- [31] Chen Q, Moghaddas S, Hoppel C L, Lesnefsky E J. Ischemic defects in the electron transport chain increase the production of reactive oxygen species from isolated rat heart mitochondria [J]. *Am. J. Physiol. Cell Physiol.*, 2008, 294(2): C460-C466.