

肖瑞雪,郭丽丽,贾琦石,等.油菜素内酯调控植物生长发育及产量品质研究进展[J].江苏农业科学,2019,47(10):16-21.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2019.10.004

油菜素内酯调控植物生长发育及产量品质研究进展

肖瑞雪¹,郭丽丽¹,贾琦石¹,郭大龙²,侯小改¹

(1.河南科技大学农学院,河南洛阳 471023; 2.河南科技大学林学院,河南洛阳 471023)

摘要:植物正常的生长发育是获得高产量和高品质的前提,影响植物生长发育的调节机制复杂多样。油菜素内酯作为一种新型、高效、环保的植物激素,在农林业生产上有广泛的应用。油菜素内酯可通过提高植物的光合能力和抗逆性促进植物的生长发育,进而提高其产量和品质。目前,油菜素内酯研究在植物生长发育、产量及品质等方面取得了重大突破,全面深入地理解这些调控途径有助于更好地理解油菜素内酯的调控机理。本文在前人研究的基础上,综述油菜素内酯对植物生长发育、产量和品质的生理作用与调控机理,并对油菜素内酯未来的研究方向进行了展望。

关键词:油菜素内酯;调控机制;生长发育;产量;品质;光合作用;抗逆性;研究展望

中图分类号: Q946.885⁺.9 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2019)10-0016-06

1968 年,日本名古屋大学的丸茂晋吾等从蚊母树树叶中分离出蚊母素,后经查明,这种物质就是油菜素甾醇类物质^[1]。1970 年,美国学者 Mitchell 从油菜和桉木花粉中分离出油菜素(brassins)。1978 年,Mandava 通过有机溶剂浸提、柱层析和 HPLC 等方法从蜜蜂采集的油菜花粉中分离纯化得到油菜素内酯(brassinolide, BR)。1979 年,格罗夫对其分子立体构型进行了鉴定,之后又分离出许多与 BR 分子结构相似的化合物,将其统称为油菜素甾醇类化合物(BRs)。BRs 均具有 4 个环的 5- α -胆甾烷,是继生长素、赤霉素、细胞分裂素、脱落酸、乙烯之后的第 6 种植物激素^[2]。

BR 的发现引起了各国学者的研究兴趣。不少学者从其化学结构、生物合成、生理活性等方面进行了研究,并取得了很大进展。BR 对处于不同时期和不同环境下的不同植物生理反应不同,施用较低浓度的 BR 处理,植物便能表现出很大的生理效应;施用 BR 浓度和用量不同时,植物产生的生理反应也不相同。BR 在植物许多生理过程中起重要的调控作用,能够调节营养器官的生长,促进种子萌发,影响维管束分化,调节生殖生长,参与向重力性和光形态建成,还能够提高植物对干旱、冷害、重金属、除草剂伤害、盐胁迫等逆境的抗性^[3-5]。

BR 廉价无毒,能够在生产实践中广泛使用。本文主要从 BR 对植物的生长发育、产量和品质的调控机理方面进行归纳总结。

收稿日期:2018-01-08

基金项目:国家自然科学基金(编号:31370697);河南省科技创新杰出人才新项目(编号:164200510013);河南省高校重点科研项目(编号:17A180003)。

作者简介:肖瑞雪(1994—),女,河南商丘人,硕士研究生,主要从事植物生理生化及分子生物学相关研究。E-mail:2987773519@qq.com。

通信作者:侯小改,教授,博士生导师,主要从事园艺植物栽培生理、生物技术及特色药用植物细胞工程与良种高效快繁技术等研究。E-mail:hxx382@126.com。

1 油菜素内酯对植物生长发育的影响

植物生长发育的各个阶段都受到植物激素的调控^[6]。BR 表现出生长素、赤霉素等的某些特性,能够促进营养生长,能促进植物的花芽分化和生长发育^[7-9]。BR 浸种处理能促进植物细胞生长,加快糖类物质分解,促进种子吸水,对种子下胚轴及胚根的伸长具有重要调控作用。Li 等研究发现,将刺槐幼苗根浸泡在 0.2 mg/L BR 溶液中,能显著提高刺槐幼苗的存活率,促进幼苗生长发育^[10]。Takao 研究表明,低浓度(<0.1%)BR 的功能类似于 IAA 和 GA,能够促进植物的生长。徐曼等发现,0.4 mg/L BR 喷施处理能显著促进高羊茅种子萌发及其生长发育^[11]。李蒙等研究发现,BR 处理能提高番茄单果质量和总产量^[12]。

绿色植物能够把光能转化为化学能,蓄积在有机化合物中;植物生命活动所需的大部分能量由光合作用提供,光合作用活动的强度往往能反映植物的生活力^[13]。研究表明,经 BR 处理的植物通过提高叶片叶绿素含量、净光合速率、光化学效率以及碳酸酐酶和核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(rubisco)活性,促进植物光合机构对 CO₂ 的利用效率,提高植物叶片的光合碳同化能力,增加有机物合成,促进植物的生长发育,进而提高作物产量^[12,14-18]。BR 还可直接作用于光合电子传递链本身,提高电子传递率,进而增强叶片光合效能。研究表明,外源 BR 通过增加与二氧化碳同化和 PSII 量子产率(Φ_{PSII})以及核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶的合成和活化来促进光合作用和生长^[19-23]。此外,相关研究表明外源 BR 通过气孔因素和非气孔因素提高植物的光合作用,光合作用的提高与植物类型、处理浓度和方法有关^[12,24-25]。

2 油菜素内酯对植物产量和品质的影响

模式植物拟南芥经外源 BR 处理后籽粒数和籽粒质量显著增加^[26-28],BR 处理还能提高植物中控制蔗糖合成的关键酶——磷酸蔗糖合成酶的活性,提高蔗糖积累量,进而提高植物产量^[29]。谢云灿等研究发现,外源 BR 处理能促进大豆细胞扩大和分裂,增加叶面积和茎秆高度,进而促进生长;还可

通过促进光合作用来促进花后干物质质量的积累,提高大豆产量,同时促进其籽粒中可溶性糖、淀粉、蛋白质的积累,提高大豆质量^[30]。Gao 等在玉米抽雄期进行外源 BR 喷施处理时发现,与对照组相比,外源喷施 BR 能阻碍叶片衰老,提高光合作用,显著增加胚乳细胞数,提高玉米籽粒充实率、籽粒质量、灌浆速率和产量^[31]。Dolezalova 等研究表明,浓度为 1、0.01 nmol/L 外源 BR 喷施处理能显著提高洋葱品种 Lusy 地上部分的高度和颈部的直径,对洋葱的产量和品质都有明显的促进作用^[32]。同样,油菜素内酯也能提高辣椒^[33]、番茄^[34]、黄瓜^[35]等的产量和品质,并能延长某些蔬菜的储藏期^[36]。

3 油菜素内酯对植物抗逆性的影响

BR 通过提高植物的抗逆性来促进植物的生长发育,进而提高植物的产量和品质^[37-38]。外源 BR 可调节逆境环境下植物体内的代谢平衡,诱导脯氨酸、可溶性糖、可溶性蛋白等渗透调节物质的产生,提高过氧化氢酶(CAT)、超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)等相关抗氧化酶类的生物活性,及时清除细胞内活性氧和自由基,并有效降低植物细胞膜相对透性,减少蔗糖等有机物质在叶片中的积累,使其更多地向相邻果实转移,增强植物的抗逆性,从而提高植物的产量和品质^[20,39-41]。

3.1 油菜素内酯与低温胁迫

低温会导致植物细胞膜透性增大,细胞内可溶性物质大量外渗,使呼吸代谢、物质代谢等一系列代谢活动失调,使叶绿素生物合成受阻,以降低光合作用,增强光抑制,从而使植物的正常生命活动受到影响^[42]。袁凌云等指出,番茄在低于 10℃ 的温度下生长发育受阻,在 8℃ 温度下生长量增加迟缓,在 5℃ 温度下生长完全停止,而且常因低温胁迫使番茄生殖生长受阻^[43]。

BR 提高植物抗寒性作用的机理在于提高植物叶片抗氧化酶系统的活性,从而降低叶片丙二醛(MDA)含量与相对电导率,减轻细胞膜脂过氧化水平,减少叶绿素的降解,这有助于细胞或组织提高持水力,减轻低温对植物的伤害^[44]。BR 通过调节植物代谢水平,阻止植物产生过多的自由基或诱导形成较多的自由基清除剂,减轻膜脂过氧化作用,进而稳定细胞膜的结构与功能,增强膜的防御能力,以适应低温胁迫的变化^[43]。外源 BR 处理增加腺苷三磷酸(ATP)合成酶 β 亚基含量,引起抗氧化酶系统和 ATP 合酶 β 亚基之间的协同作用,更有效地清除活性氧^[45]。玉米种子的发芽率在低温胁迫下不受 BR 影响,但种子活力指数和幼苗生长有所改善,其 SOD、POD、CAT 等抗氧化酶的活性得到提高,并诱导谷胱甘肽和脯氨酸等非酶抗氧化物的积累^[46]。

3.2 油菜素内酯与高温胁迫

高温环境会破坏蛋白质的空间结构,导致蛋白质变性,而且在持续高温环境下,呼吸作用大于光合作用,造成植物产生代谢性饥饿,同时无氧呼吸产生的乙醛、乙醇等有害物质加速了植物死亡^[47]。高温胁迫下,植物细胞中的膜脂过氧化作用加剧,活性氧含量显著提高,细胞膜的完整性遭受破坏,从而降低了农作物的产量和品质^[48]。

高温胁迫下,BR 可以通过提高 SOD、POD 活性,增强其

同工酶的表达,清除细胞在高温逆境中增加的自由基,稳定膜结构,使电解质外渗率下降,体内蛋白质含量增加,对叶绿素破坏的作用减轻,从而使植物在高温下能维持正常的生理功能^[49]。Jin 等对高温胁迫下榕树幼苗进行 BR 处理,发现处理组能维持谷胱甘肽(GSH)和抗坏血酸(AsA)的高氧化还原状态,并通过进一步提高 SOD、谷胱甘肽巯基转移酶(GST)、谷胱甘肽过氧化物酶(GPX)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)、脱氢抗坏血酸还原酶(MDHAR)、谷胱甘肽还原酶(GR)的活性而促进活性氧(ROS)和甲基乙二醛(MG)解毒,BR 可通过启动榕树幼苗中的酶和非酶抗氧化剂防御以及乙二醛酶系统来缓解高温胁迫^[50]。高温会影响植物对碳的固定和同化,降低植物的净光合速率,24-表油菜素内酯(24-EBR)能够抑制高温对 PS II 反应中心的损伤,减缓高温对光合作用原初反应的抑制,减轻对光合电子传递过程的阻碍,增强光适应状态下 PS II 进行光化学反应的能力,保护植物的光合结构^[51]。

3.3 油菜素内酯与渍水胁迫

渍水胁迫下叶绿体膨胀,被膜破坏或消失,类囊体膜出现空泡化或解体,叶绿素含量降低。渍水胁迫下产生过量的活性氧,严重破坏植物的光合器官结构,使光合膜上光合作用不能顺利进行^[52]。

陆晓民等研究发现,采用 1 mg/L BR 处理可促进菜用大豆(*Glycine max*)幼苗生长,提高根系活力、叶绿素含量、脯氨酸含量和抑制丙二醛增生、降低细胞膜透性,从而增强植物对渍水环境的抵抗能力^[53]。BR 可诱导促进渍水胁迫下油菜幼苗的生长,可能与 BR 能延缓叶绿素的降解速度和光合作用的下降速度,增加碳水化合物含量,诱导油菜幼苗叶片中 SOD、POD 及 CAT 等抗氧化酶活性增加,降低活性氧伤害及膜脂过氧化反应(MDA 含量),诱导可溶性糖含量增加,增强油菜幼苗吸水能力有关^[54]。

3.4 油菜素内酯与干旱胁迫

干旱胁迫下,植物体内活性氧的产生与清除系统失衡,叶绿素含量降低使得光合作用减弱、膜系统受到破坏、丙二醛含量升高,渗透调节及抗氧化能力下降^[55-57]。Gill 等研究表明,施用外源 BR 能显著提高干旱组大麦的气体交换性质,促进叶绿素含量积累和植物生长发育,并降低干旱胁迫下叶片和根系中 MDA 和活性氧的产生,增加抗氧化酶的活性,改善细胞结构,使干旱胁迫下植物具有发达的叶绿体,最终维持植物生长,缓解大麦的干旱胁迫^[58]。Li 等研究发现,0.2 mg/L 油菜素内酯处理可降低中度或重度水分胁迫下幼苗的 MDA 含量和电解质渗漏率,显著提高文冠果的叶片含水量,促进可溶性糖、可溶性蛋白质、游离脯氨酸、抗坏血酸、谷胱甘肽的积累,提高 SOD、POD、CAT 和 APX 活性,从而增强文冠果幼苗的抗旱性^[59]。

3.5 油菜素内酯与盐胁迫

盐胁迫能延缓植物的生长与分化,与正常植株相比体型矮小,发育不良,同时加速生殖器官的产生,缩短育种进程。土壤中盐浓度的增大,降低了植物体内的渗透势,使其形成生理性干旱,即使土壤中水分充足,植物在吸水方面仍有障碍,严重时导致植物死亡;并且盐浓度过高时, Na^+ 和 Cl^- 吸收增加,使植物产生单盐毒害,其他离子的吸收受到影响,造成离子失衡,而离子平衡对植物的生长发育至关重要,进而造成营

养失衡;过多的 NaCl 水解打破了土地的酸碱平衡,使土壤转化为强碱性,植物中有效离子元素锌、铁等形成难溶性盐,将其作用减弱;盐碱化使土壤形成结块,植物根部的有氧呼吸受阻^[60-61]。BR 处理能显著提高植物的抗盐能力^[62-63]。

BR 处理可提高 NaCl 胁迫下植物叶片中 SOD、POD 和 CAT 的活性,降低叶片超氧阴离子产生速率、过氧化氢含量、MDA 含量和细胞膜透性,使叶片保持较高的光合速率,有效缓解 NaCl 胁迫对植物的危害,从而促进幼苗生长^[64]。Talaat 等研究发现,0.1 mg/L 外源 BR 处理能显著提高小麦生产力、膜稳定性指数、光合作用光化学反应、相对含水量、叶绿素含量、硝酸还原酶和碳酸酐酶活性以及碳水化合物和蛋白质水平,能通过增强碳氮代谢而在盐碱条件下产生高产小麦^[65]。Shahid 等研究发现,喷施 0.125 mg/L 外源 BR 处理能显著改善豌豆幼苗生长,增加植株鲜/干生物量、叶面积和叶绿素含量,促进光合作用,提高核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶、蔗糖磷酸合成酶和抗氧化酶(SOD、POD、CAT、APX)的活性,诱导脯氨酸、甘氨酸甜菜碱、总氨基酸和总可溶性糖的积累。

3.6 油菜素内酯与低氧胁迫

植物体的正常生长代谢须要在适当浓度的氧气环境下进行,氧气是电子传递链的末端受体,驱动 ATP 和烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸(NADP)的合成,维持细胞生长所需的还原力,是进行呼吸作用所必需的。低氧胁迫下,植株线粒体片层出现不可逆的结构变化,体内有氧呼吸受阻、活性氧代谢平衡遭到破坏,导致代谢紊乱、细胞膜通透性增强^[66-67]。弱光胁迫下植物体内单位面积内叶绿体数量减少,叶绿素 a/b 下降,对弱光的吸收率降低^[68-69]。马月花等研究发现,外源 BR 处理能进一步增加非光化学淬灭,减少 PS II 反应中心的光损伤,缓解 PS I 和 PS II 之间光能的非光化学反应耗散和激发能分配不均衡,增加核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶的羧化能力和核酮糖-1,5-二磷酸的再生能力,并通过改善 CO₂ 的同化作用和保护叶片免受 PS II 损伤来缓解生长抑制。外源 BR 恢复了叶绿体的典型形状,促进基粒的形成,增加叶绿体中氧化还原敏感酶的稳定性,提高低氧胁迫条件下与 CO₂ 同化、卡尔文循环有关的酶活性、植物的光合作用^[70]。

3.7 油菜素内酯与弱光胁迫

弱光胁迫使植物叶片光系统的光化学活性减弱,叶绿素含量及构成发生变化,植物体内超氧阴离子和 MDA 大量积累,产生膜脂过氧化伤害,引起植株光合速率下降,使植物正常代谢受阻,导致植株暗反应能力下降、壮苗指数下降、生长减弱^[71]。李宁等研究发现,外源 BR 处理能显著提高弱光胁迫下番茄的叶面积和叶干质量,提高表观量子效率、暗呼吸速率、羧化效率和核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶含量,维持叶片形态的稳定性,有效缓解番茄幼苗在弱光胁迫下光合作用的抑制^[72]。李宁等研究发现,适量外源 BR 处理可通过增强保护酶系统的活性来减轻弱光胁迫造成的膜脂过氧化伤害,有效解除弱光胁迫下番茄幼苗光合作用减弱的非气孔限制因素和光抑制现象,维持光合活性,促进幼苗生长^[73]。

3.8 油菜素内酯与石油污染

石油开发导致土壤理化性质遭到破坏,使土壤肥力降低,对周边植物造成的危害十分大,植物生长不良,严重时导致植

物死亡^[74]。韩国园等研究发现,不同土壤石油污染浓度下,BR 可通过木葡聚糖内转糖基酶(XET)、微管等使植物细胞壁松弛,扩大细胞体积来促进对水分和养分的吸收摄入,同时 BR 还可以通过促进光合作用来提高植物的核酸和蛋白质含量,促进刺槐苗株高、地径生长和根系发育,提高干物质积累,最终使刺槐苗干质量显著增加^[75]。

3.9 油菜素内酯与农药解毒

农产品农药超标现已成为威胁食品安全的重要原因之一。农药施用后一部分残留在农作物表面,一部分进入农作物内部,随食物链进入人体内部,给健康带来隐患。Golam 等研究发现,5、50 nmol/L BR 处理就能缓解菲(PHE)和芘(PYR)引起的光合色素含量、净光合速率、气孔导度、PS II 最大量子产量(F_v/F_m)、PS II 有效量子产量(Φ_{PSII})、光化学猝灭系数下降,增加番茄根中的酶和非酶抗氧化剂含量,对受 PHE 或 PYR 污染的番茄幼苗有解毒作用^[21,23]。Sharma 等指出,外源 BR 处理后,芥菜中过氧化氢和超氧阴离子含量降低,SOD、CAT、谷胱甘肽还原酶、谷胱甘肽-S-转移酶、POD、GSH 活性增强,减少了芥菜幼苗中超过 38% 亚胺唑(IMI)残留^[76]。殷燕玲等研究发现,24-EBR 预处理能通过提高幼苗叶片的 CO₂ 同化能力和抗氧化酶活性,缓解多种农药对植物的毒害作用^[77-78]。

3.10 油菜素内酯与重金属胁迫

3.10.1 铝 在铝胁迫下,植物根系活性、干质量、鲜质量、茎叶生物量和光合速率明显降低^[79]。高浓度铝离子甚至能抑制根系伸长与分裂,进而阻碍水分与矿质的吸收,使植物的生命活动受到威胁^[80]。董登峰等研究发现,BR 能提高铝胁迫下大豆的光合叶片面积和净光合速率,对铝胁迫引起的大豆叶绿素含量、最大光能转化效率、气孔导度、碳酸酐酶活性、核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶(RuBPCase)和活性降低均有明显的缓解作用。BR 浸种提高了铝胁迫下大豆的叶绿素含量,增强光能捕获能力,维持相当高的光能转化能力,缓解铝胁迫对 PS II 的原初光化学反应及光合机构的结构和状态的破坏,提高光能利用效率^[81]。

3.10.2 镉 镉离子积累会导致叶绿体解体,色素分解含量降低,非光化学猝灭增加,净光合速率降低,从而导致光合效率下降^[82]。当镉毒害达到一定程度,就会表现出生长迟缓、植株矮小、褪绿等中毒症状,严重影响产量^[83]。Ahammed 等研究指出,施用外源 BR 后,番茄叶和根中的 Cd 残基显著降低,外源 BR 在减少食品安全污染物残留方面发挥了积极的作用,同时也加强了植物修复^[84]。高会玲等研究发现,(10⁻⁹~10⁻⁸ mg/L)BR 处理可明显提高菊芋的耐镉水平,主要是因为外源 BR 喷施能显著提高光合色素含量,促进光合作用和提高水分利用效率,改善菊芋非气孔限制,并提高水分利用效率,从而改善 Cd 胁迫下菊芋幼苗的生长^[85]。

3.10.3 铜 过量的 Cu 能够降低植物叶片中叶绿素含量,破坏类囊体上的色素蛋白复合体的结构,影响植物的原初光化学反应和 PS II 的光合电子传输^[86]。当铜浓度过高时,POD 活性下降,有利于 H₂O₂ 积累,从而导致植物膜结构受损,生理生化过程紊乱,导致植物受害^[87]。Fariduddin 等对逆境条件下(Cu、NaCl、Cu + NaCl)黄瓜研究发现,外源 BR 处理能促进黄瓜生长,提高叶绿素含量、碳酸酐酶活性和光合效率,并

进一步增强各种抗氧化酶(SOD、CAT)的活性,增加脯氨酸含量,对黄瓜的生长、含水量关系和光合特性有明显的改善^[88]。尹博等研究发现,与 Cu 胁迫处理相比,喷施 EBR 的番茄叶绿素含量和生物量分别提高 39.6% 和 20.0%,叶绿素 a、总叶绿素含量以及叶绿素 a/b 的值明显提高,能有效缓解 Cu 胁迫对番茄植株的生长抑制^[89]。BR 能使植物的 MDA 含量和细胞膜透性明显降低,在一定程度上抑制叶片 MDA 的积累和膜脂过氧化作用的发生,提高植物的抗逆性^[90]。BR 同样能提高植物对 Ni^[91-92]、Cr^[93]、金属基纳米颗粒^[94]等重金属的耐受能力。

4 结论与展望

BR 的应用为促进植物的生长发育提供了一种简便、快捷、高效的途径;同时也是植物抵御外界环境胁迫的一种重要保障,应用前景广阔。近些年来,科学家们已从多方面探索了施用 BR 对植物的影响,但其作用机制及与其他植物激素交叉重叠的生理功能尚不清楚,仍须要借助生物学的手段进一步研究 BR 对植物的生长发育及产量品质的影响机制,以获得环境友好型、无公害、生理效应显著的调控技术。

参考文献:

- [1] 李合生. 现代植物生理学[M]. 3 版. 北京:高等教育出版社, 2012:251-252.
- [2] Sasse J M. Recent progress in brassinosteroid research[J]. *Physiol Plant*, 1997, 100(3):696-701.
- [3] Caoyun C Y, Zhao H. Protective roles of brassinolide on rice seedlings under high temperature stress[J]. *Rice Science*, 2008, 15(1):63-68.
- [4] Mitchell J W, Mandava N, Worley J F, et al. Brassinins - a new family of plant hormones from rape pollen[J]. *Nature*, 1970, 225(5237):1065-1066.
- [5] Ali B, Hasan S A, Hayat S, et al. A role for brassinosteroids in the amelioration of aluminium stress through antioxidant system in mung bean (*Vigna radiata* L. Wilczek) [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2008, 62(2):153-159.
- [6] Wolters H, Jürgens G. Survival of the flexible: hormonal growth control and adaptation in plant development [J]. *Nature Reviews Genetics*, 2009, 10(5):305-317.
- [7] Gagné S, Esteve K, Deytieu C, et al. Influence of abscisic acid in triggering “véraison” in grape berry skins of *Vitis vinifera* L. cv. Cabernet Sauvignon [J]. *Journal International des Sciences de La Vigne et du Vin*, 2006, 40(1):7-14.
- [8] Zhou J, Wang J, Li X, et al. H₂O₂ mediates the crosstalk of brassinosteroid and abscisic acid in tomato responses to heat and oxidative stresses [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2014, 65(15):4371-4383.
- [9] Gregory M S, Christopher D, Yuri S, et al. Grapes on steroids brassinosteroids are involved in grape berry ripening [J]. *Plant Physiology*, 2006, 140(1):150-158.
- [10] Li K R, Wang H H, Han G, et al. Effects of brassinolide on the survival, growth and drought resistance of robinia pseudoacacia seedlings under water - stress [J]. *New Forests*, 2008, 35(3):255-266.
- [11] 徐曼, 齐天明, 黄立涛, 等. 油菜素内酯对高羊茅种苗萌发生长的影响[J]. *生物化工*, 2017, 3(4):17-19.
- [12] 李蒙, 束胜, 郭世荣, 等. 24-表油菜素内酯对樱桃番茄光合特性和果实品质的影响[J]. *西北植物学报*, 2015, 35(1):138-145.
- [13] Emes M J, Bowsher C G, Hedley C, et al. Starch synthesis and carbon partitioning in developing endosperm [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2003, 54(382):569-575.
- [14] Takahama U, Oniki T. Regulation of peroxidase - dependent oxidation of phenolics in the apoplast of spinach leaves by ascorbate [J]. *Plant and Cell Physiology*, 1997, 33(4):379-387.
- [15] Whitney S M, Houtz R L, Alonso H. Advancing our understanding and capacity to engineer nature's CO₂ - sequestering enzyme, rubisco [J]. *Plant Physiology*, 2011, 155(1):27-35.
- [16] Andersson I, Backlund A. Structure and function of rubisco [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2008, 46(3):275-291.
- [17] Jiang D A, Xu Y F. Internal dominant factors for declination of photosynthesis during rice leaf senescence [J]. *Journal of Zhejiang Agricultural University*, 1995, 21(5):533-538.
- [18] Yamori W, Suzuki K, Noguchi K, et al. Effects of rubisco kinetics and rubisco activation state on the temperature dependence of the photosynthetic rate in spinach leaves from contrasting growth temperatures [J]. *Plant Cell and Environment*, 2006, 29(8):1659-1670.
- [19] Xia X J, Huang L F, Zhou Y H, et al. Brassinosteroids promote photosynthesis and growth by enhancing activation of rubisco and expression of photosynthetic genes in *Cucumis sativus* [J]. *Planta*, 2009, 230(6):1185-1196.
- [20] Xia O J, Wang Y J, Zhou Y H, et al. Reactive oxygen species are involved in brassinosteroid - induced stress tolerance in cucumber [J]. *Plant Physiology*, 2009, 150(2):801-814.
- [21] Golam J, Hui H L, Joshua O, et al. Brassinosteroid alleviates phenanthrene and pyrene phytotoxicity by increasing detoxification activity and photosynthesis in tomato [J]. *Chemosphere*, 2012, 86(5):546-555.
- [22] 吴秀, 陆晓民. 亚适宜温光盐环境下油菜素内酯对黄瓜幼苗抗氧化系统及光合作用的影响[J]. *应用生态学报*, 2015, 26(9):2751-2757.
- [23] Ahammed G J, Yuan H L, Ogweno J O, et al. Brassinosteroid alleviates phenanthrene and pyrene phytotoxicity by increasing detoxification activity and photosynthesis in tomato [J]. *Chemosphere*, 2012, 86(5):546-555.
- [24] Xia X J, Gao C J, Song L X, et al. Role of H₂O₂ dynamics in brassinosteroid - induced stomatal closure and opening in *Solanum lycopersicum* [J]. *Plant Cell and Environment*, 2014, 37(9):2036-2050.
- [25] Fariduddin Q, Yusuf M, Hayat S, et al. Effect of 28-homobrassinolide on antioxidant capacity and photosynthesis in *Brassica juncea* plants exposed to different levels of copper [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2009, 66(3):418-424.
- [26] Huang H Y, Jiang W B, Hu Y W, et al. BR signal influences arabidopsis ovule and seed number through regulating related genes expression by BZR1 [J]. *Molecular Plant*, 2013, 6(2):456-469.
- [27] Jiang W B, Huang H Y, Hu Y W, et al. Brassinosteroid regulates seed size and shape in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology*, 2013, 162

- (4):1965–1977.
- [28] Zhou Y, Zhang X, Kang X, et al. Short HYPO – COTYL UNDER BLUE1 associates with MINISEED3 and HAIKU2 promoters *in vivo* to regulate *Arabidopsis* seed development[J]. Plant Cell, 2009, 21(1):106–117.
- [29] Rufty Jr T A, Kerr P S, Huber S C. Characterization of diurnal changes in activities of involved in sucrose biosynthesis[J]. Plant Physiology, 1983, 73(2):428–433.
- [30] 谢云灿, 何孝磊, 杜 鹏, 等. 外源油菜素内酯对高温胁迫下大豆光合特性及产量品质的影响[J]. 大豆科学, 2017, 36(2):237–243.
- [31] Gao Z, Liang X G, Zhang L, et al. Spraying exogenous 6 – benzyladenine and brassinolide at tasseling increases maize yield by enhancing source and sink capacity[J]. Field Crops Research, 2017, 211:1–9.
- [32] Dolezalova J, Koudela M, Sus J, et al. Effects of synthetic brassinolide on the yield of onion grown at two irrigation levels[J]. Scientia Horticulturae, 2016, 202:125–132.
- [33] Serna M, Hernandez F, Coll F, et al. Brassinosteroid analogues effects on the yield and quality parameters of greenhouse – grown pepper (*Capsicum annuum* L.) [J]. Plant Growth Regulation, 2012, 68(3):333–342.
- [34] Ali B, Hayat S, Sa H S, et al. Effect of root applied 28 – homobrassinolide on the performance of *Lycopersicon esculentum* [J]. Scientia Horticulturae, 2006, 110(3):267–273.
- [35] Fu F Q, Mao W H, Shi K, et al. A role of brassinosteroids in early fruit development in cucumber[J]. Journal of Experimental Botany, 2008, 59(9):2299–2308.
- [36] Yao Y M, Zhao N, Xian T T, et al. Effect of 2,4 – epibrassinolide treatment on the postharvest quality and physiological metabolism of fresh daylily flower buds during storage[J]. Scientia Horticulturae, 2017, 226:110–116.
- [37] 朱早兵, 赖彩余, 邹凯茜, 等. 油菜素内酯及其在种子萌发过程中的生理效应研究进展[J]. 热带农业科学, 2015(5):13–18.
- [38] Yu J Q, Huang L F, Hu W H, et al. A role for brassinosteroids in the regulation of photosynthesis in *Cucumis sativus* [J]. Journal of Experimental Botany, 2004, 55(399):1135.
- [39] Sharma I, Ching E, Saini S, et al. Exogenous application of brassinosteroid offers tolerance to salinity by altering stress responses in rice variety Pusa Basmati – 1 [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2013, 69(8):17–26.
- [40] 李 宁, 苏晓琼, 孙 锦, 等. 外源 24 – 表油菜素内酯对弱光胁迫下番茄叶片内源激素和碳水化合物代谢及果实的影响[J]. 南京农业大学学报, 2014, 37(3):51–56.
- [41] Wei L J, Deng X G, Zhu T, et al. Ethylene is involved in brassinosteroids induced alternative respiratory pathway in cucumber (*Cucumis sativus* L.) seedlings response to abiotic stress [J]. Frontiers in Plant Science, 2015, 6(982):1–13.
- [42] 江福英, 李 延, 翁伯琦. 植物低温胁迫及其抗性生理[J]. 福建农业学报, 2002, 17(3):190–195.
- [43] 袁凌云, 朱世东, 赵冠艳, 等. 油菜素内酯诱导番茄幼苗抗冷效果的研究[J]. 中国农学通报, 2010, 26(5):205–208.
- [44] 吴进东. 油菜素内酯对霍山石斛抗冷性能的调控效应[J]. 西北植物学报, 2015, 35(5):985–990.
- [45] Cui L R, Zou Z R, Zhang J, et al. 24 – epibrassinolide enhances plant tolerance to stress from low temperatures and poor light intensities in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) [J]. Functional & Integrative Genomics, 2016, 16(1):29–35.
- [46] 马金虎, 邢国芳, 杨小环, 等. 外源 EBR 和 NO 信号对低温胁迫下玉米种胚抗氧化系统和低温响应基因表达的影响[J]. 应用生态学报, 2015, 26(5):1411–1418.
- [47] Wahid A, Gelani S, Ashraf M, et al. Heat tolerance in plants: an overview[J]. Environmental and Experimental Botany, 2007, 61(3):199–223.
- [48] Schraudner M, Moeder W, Wiese C, et al. Ozone – induced oxidative burst in the ozone biomonitor plant, tobacco Bel W3 [J]. Plant Journal for Cell & Molecular Biology, 2010, 16(2):235–245.
- [49] 曹云英, 赵 华. 高温胁迫下油菜素内酯对水稻幼苗的保护作用[J]. 中国水稻科学, 2007, 21(5):525–529.
- [50] Jin S H, Li X Q, Wang G G, et al. Brassinosteroids alleviate high – temperature injury in *Ficus concinna* seedlings via maintaining higher antioxidant defence and glyoxalase systems[J]. AoB Plants, 2015, 7:1–12.
- [51] 李 静, 王俏俏, 徐年军, 等. 24 – 表油菜素内酯对龙须菜抗高温胁迫的研究[J]. 海洋学报, 2014(8):82–90.
- [52] 李 玲, 李 俊, 张春雷, 等. 外源 ABA 和 BR 在提高油菜幼苗耐渍性中的作用[J]. 中国油料作物学报, 2012, 34(5):489–495.
- [53] 陆晓民, 陈 勇, 贡 伟, 等. 油菜素内酯对毛豆幼苗生长及其抗渍性的影响[J]. 生物学杂志, 2006, 23(7):37–38.
- [54] 李 玲. 甘蓝型油菜幼苗对渍水胁迫的生理响应研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2011.
- [55] 李 伟, 曹坤芳. 干旱胁迫对不同光环境下的三叶漆幼苗光合特性和叶绿素荧光参数的影响[J]. 西北植物学报, 2006, 26(2):266–275.
- [56] 丁玉梅, 马龙海, 周晓罡, 等. 干旱胁迫下马铃薯叶片脯氨酸、丙二醛含量变化及与耐寒性的相关性分析[J]. 西南农学报, 2013(1):106–110.
- [57] Hendry G. Oxygen free radical process and seed longevity[J]. Seed Science Research, 1993, 3(3):141–153.
- [58] Gill M B, Cai K F, Zhang G P, et al. Brassinolide alleviates the drought – induced adverse effects in barley by modulation of enzymatic antioxidants and ultrastructure [J]. Plant Growth Regulation, 2017, 82(3):447–455.
- [59] Li K R, Feng C H. Effects of brassinolide on drought resistance of *xanthoceras sorbifolia* seedlings under water stress [J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2011, 33(4):1293–1300.
- [60] Jaarsma R, Vries R, Boer A. Effect of salt stress on growth, Na⁺ accumulation and proline metabolism in potato (*Solanum tuberosum*) cultivars[J]. PLoS One, 2013, 8(3):e60183.
- [61] Chen Z H, Cuin T A, Mark T M, et al. Root plasma membrane transporters controlling K⁺/Na⁺ homeostasis in salt – stressed barley [J]. Plant Physiology, 2007, 145:1714–1725.
- [62] Shu H M, Guo S Q, Gong Y Y, et al. Effects of brassinosteroid on salinity tolerance of cotton [J]. Agricultural Science and Technology, 2014, 15(9):1433–1437.
- [63] Shahid M, B R M, Pervez M, et al. Treatment with 24 – epibrassinolide mitigates NaCl – induced toxicity by enhancing carbohydrate metabolism, osmolyte accumulation, and antioxidant activity in *Pisum sativum* [J]. Turkish Journal of Botany, 2014, 38

- (3):511–525.
- [64] 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.
- [65] Taloat N B, Shawky T B. 24 – epibrassinolide ameliorates the saline stress and improves the productivity of wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. Environmental and Experimental Botany, 2012, 82(3):80–88.
- [66] 康云艳, 郭世荣, 段九菊, 等. 24 – 表油菜素内酯对低氧胁迫下黄瓜根系抗氧化系统及无氧呼吸酶活性的影响[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2006, 32(5):535–542.
- [67] Blokhina O, Virolainen E, Fagerstedt K V. antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress; a review [J]. Annals of Botany, 2003, 91:179–194.
- [68] Kouřil R, Wientjes E, Bultema J B, et al. High – light vs. low – light: effect of light acclimation on photosystem II composition and organization in *Arabidopsis thaliana* [J]. Biochimica et Biophysica acta, 2012, 1827(3):411–419.
- [69] Ma Y H, Guo S R. 24 – epibrassinolide improves cucumber photosynthesis under hypoxia by increasing CO₂ assimilation and photosystem II efficiency [J]. Photosynthetica, 2014, 52(1):96–104.
- [70] 马月花. 外源油菜素内酯缓解黄瓜低氧胁迫伤害的生理机制 [D]. 南京: 南京农业大学, 2014.
- [71] 范小玉, 张显. 油菜素内酯对低温弱光胁迫下西瓜幼苗耐冷性的影响[J]. 北方园艺, 2012(7):5–8.
- [72] 李宁, 郭世荣, 束胜, 等. 外源 24 – 表油菜素内酯对弱光胁迫下番茄幼苗叶片形态及光合特性的影响[J]. 应用生态学报, 2015, 26(3):847–852.
- [73] 李宁, 王美月, 孙锦, 等. 外源 24 – 表油菜素内酯对弱光胁迫下番茄幼苗生长及光合作用的影响[J]. 西北植物学报, 2013, 33(7):1395–1402.
- [74] 韩园园, 韩刚, 李凯荣. 油菜素内酯对石油污染下紫穗槐苗木抗氧化系统的影响[J]. 草地学报, 2015, 23(3):657–660.
- [75] 韩园园, 韩刚, 李凯荣. 油菜素内酯对土壤石油污染下刺槐幼苗生长的影响[J]. 西北林学院学报, 2015, 30(4):57–60.
- [76] Sharma A, Thakur S, Kumar V, et al. 24 – epibrassinolide stimulates imidacloprid detoxification by modulating the gene expression of *Brassica juncea* L [J]. BMC Plant Biology, 2017, 17(1):56.
- [77] 殷燕玲, 夏秀波, 夏晓剑, 等. 24 – 表油菜素内酯对韭菜农药残留的降解作用[J]. 浙江农业科学, 2016, 57(5):735–737.
- [78] 殷燕玲, 夏晓剑, 喻景权, 等. 24 – 表油菜素内酯对大蒜叶片中农药残留的降解效果[J]. 浙江农业科学, 2016, 57(4):526–529.
- [79] 李淮源, 刘柏林, 邓世媛, 等. 铝胁迫对烤烟生长和光合特性的影响[J]. 烟草科技, 2015, 48(9):9–13.
- [80] 黄守程, 刘爱荣, 叶梅荣, 等. 铝胁迫下高粱 BTx623 幼苗的形态及生理响应特征[J]. 浙江农业学报, 2015, 27(12):2129–2135.
- [81] 董登峰, 李杨瑞, 江立庚. 油菜素内酯对铝胁迫大豆光合特性的影响[J]. 作物学报, 2008, 34(9):1673–1678.
- [82] 张文娥, 潘学军, 李慧. 镉胁迫大花美人蕉的生长及光合特性[J]. 贵州农业学报, 2015(3):31–36.
- [83] 李子芳, 刘惠芬, 熊肖霞, 等. 镉胁迫对小麦种子萌发幼苗生长及生理生化特性的影响[J]. 农业环境科学学报, 2005, 24(增刊1):17–20.
- [84] Ahammed G J, Choudhary S P, Chen S C, et al. Role of brassinosteroids in alleviation of phenanthrenecadmium co – contamination – induced photosynthetic inhibition and oxidative stress in tomato [J]. Journal of Experimental Botany, 2013, 64(1):199–213.
- [85] 高会玲, 刘金隆, 郑青松, 等. 外源油菜素内酯对镉胁迫下菊芋幼苗光合作用及镉富集的调控效应[J]. 生态学报, 2013, 33(6):1935–1943.
- [86] 胡筑兵, 陈亚华, 王桂萍, 等. 铜胁迫对玉米幼苗生长、叶绿素荧光参数和抗氧化酶活性的影响[J]. 植物学通报, 2006, 23(2):129–137.
- [87] 尹博. 外源油菜素内酯对番茄铜胁迫的缓解效应 [D]. 泰安: 山东农业大学, 2012.
- [88] Fariduddin Q, Radwan R K, Bilal A M, et al. 24 – epibrassinolide regulates photosynthesis, antioxidant enzyme activities and proline content of *Cucumis sativus* under salt and/or copper stress [J]. Environmental Monitoring and Assessment, 2013, 185(9):7845–7856.
- [89] 尹博, 梁国鹏, 贾文, 等. 外源油菜素内酯介导 Cu 胁迫下番茄生长及 Cu、Fe、Zn 的吸收与分配 [J]. 中国生态农业学报, 2014(5):578–584.
- [90] Soares C, De Sousa A, Pinto A, et al. Effect of 24 – epibrassinolide on ROS content, antioxidant system, lipid peroxidation and Ni uptake in *Solanum nigrum* L. under Ni stress [J]. Environmental and Experimental Botany, 2016, 122(5):115–125.
- [91] Yusuf M, Fariduddin Q, Ahmad A. 24 – epibrassinolide modulates growth, nodulation, antioxidant system, and osmolyte in tolerant and sensitive varieties of *Vigna radiata* under different levels of nickel; a shotgun approach [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2012, 57(8):143–153.
- [92] Choudhary S P, Kanwar M, Bhardwaj R, et al. Chromium stress mitigation by polyamine – brassinosteroid application involves phytohormonal and physiological strategies in *Raphanus sativus* L [J]. PLoS One, 2012, 7(3):e33210.
- [93] Li M Q, Ahammed G J, Li C X, et al. Brassinosteroid ameliorates zinc oxide nanoparticles – induced oxidative stress by improving antioxidant potential and redox homeostasis in tomato seedling [J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7(67):615.