西北林学院学报 2020,35(3):100-105
Journal of Northwest Forestry University

doi:10.3969/j.issn.1001-7461.2020.03.16

外源激动素与2,4-表油菜素内酯对元宝枫叶片和翅果碳水化合物代谢的影响

郑豪亮,张晨晨,张博勇,王迪海*

(西北农林科技大学 林学院,陕西 杨陵 712100)

摘　要:以17年生元宝枫人工林为试验材料,研究叶面喷施激动素和2,4-表油菜素内酯对其叶绿素含量、叶片和翅果中糖含量(可溶性糖、蔗糖、淀粉)、蔗糖代谢酶(蔗糖磷酸合成酶、蔗糖合成酶分解方向、蔗糖合成酶合成方向)活性的影响,分析外源激素调控元宝枫叶片和翅果碳水化合物代谢的作用机理,为元宝枫的丰产稳产提供理论指导。结果表明,元宝枫叶面喷施激动素和2,4-表油菜素内酯可以提高叶绿素含量,增强光合作用,促进光合产物的积累,叶片中可溶性糖含量和蔗糖含量升高,蔗糖磷酸合成酶活性显著增强,叶片源强提高,促进光合产物向翅果运输;翅果中可溶性糖含量、蔗糖含量与淀粉含量均得到提高,蔗糖合成酶分解活性增强,蔗糖磷酸合成酶活性和蔗糖合成酶合成活性减弱,促进翅果中蔗糖的分解转化,有利于翅果的生长发育以及品质产量的提高。

关键词:元宝枫;激动素;2,4-表油菜素内酯;糖含量;蔗糖代谢酶

中图分类号:S718.43　　**文献标志码**:A　　**文章编号**:1001-7461(2020)03-0100-06

Effects of Exogenous Kinetin and 2,4-Epibrassinolide on Carbohydrate Metabolism in the Leaf and Samara of *Acer truncatum*

ZHENG Hao-liang, ZHANG Chen-chen, ZHANG Bo-yong, WANG Di-hai*

(*College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling* 712100, *Shaanxi, China*)

Abstract: Taking 17-year-old *Acer truncatum* stand as research object, effects of spraying exogenous kinetin and 2,4-epibrassinolide on carbohydrate accumulation and related enzyme activity of *A. truncatum* were analyzed to provide a theoretical basis for high and stable seed yield. The contents of chlorophyll, soluble sugar, sucrose and starch, activities of sucrose phosphate synthase and sucrose synthase in the leaves and samaras were measured. The results indicated that exogenous kinetin and 2,4-epibrassinolide led to significant increases in chlorophyll content, which increased photosynthesis and accelerated accumulation of photosynthetic products. Increased contents of soluble sugar and sucrose in leaf were observed with both kinetin and 2,4-epibrassinolide treatments. Leaf source strength increased after foliar spray compared to the control due to higher sucrose phosphate synthase activity. Soluble sugar, sucrose and starch contents of *A. truncatum* samara increased significantly after spraying kinetin and 2,4-epibrassinolide. Sucrose synthase in the direction of cleavage was higher under treatments compared with the control, whereas decreased activities of sucrose phosphate synthase and sucrose synthase were observed in the samara. These changes were largely contributed to the degradation and transformation of sucrose, development of samara, and improvement of quality and yield.

Key words: *Acer truncatum*; kinetin; 2,4-epibrassinolide; sugar content; sucrose metabolism enzyme

---

收稿日期:2019-11-06　**修回日期**:2019-11-25

基金项目:国家重点研发计划课题(2017YFC0504605);西北农林科技大学试验示范站科技成果推广项目(TGZX2019-3);陕西省重点研发计划项目(2017ZDXM-N-23-10)。

作者简介:郑豪亮。研究方向:森林培育理论与技术。E-mail:haoliang.zheng@nwafu.edu.cn

* **通信作者**:王迪海,博士,副教授。研究方向:人工林培育理论与技术。E-mail:wdhzz@nwsuaf.edu.cn

元宝枫(*Acer truncatum*)为槭树科槭属(*Acer*)落叶乔木,系中国特有树种,分布范围广,适应能力强[1]。元宝枫种子含油量高,油中含高价值功能性脂肪酸——神经酸,是优良的木本油料树种[2]。2011 年国家卫生部第 9 号文件公告批准元宝枫油作为新资源食品。2014 年国务院办公厅印发了《关于加快木本油料产业发展的意见》,把元宝枫列入国家产业发展战略规划。目前元宝枫人工栽培已发展到 13 个省市 128 个县,栽培面积约达 3.13 万 hm^2[3],为元宝枫产业发展奠定了良好基础。

种实品质与产量是影响元宝枫产业发展的重要因素。元宝枫人工栽培实生苗一般 5～8 a 开始结实,15 年生单株可采收翅果 10～15 kg,20 a 后采收 20～25 kg,一般种仁含油量为 48%,种仁蛋白质含量 25%～27%[3]。通过技术措施提高元宝枫种实品质与产量对于元宝枫产业发展具有重要意义。前人对元宝枫的研究多集中于种质资源调查[4-5]、繁育栽培[6-7]等方面,采用外源激素提高元宝枫种实品质和产量的研究尚未见报道。

通过喷施外源激素提高作物品质和产量具有操作简便、成本低的优点。前人研究结果表明细胞分裂素(cytokinins,CTKs)和油菜素内酯(brassinosteroids,BR)可提高玉米(*Zea mays*)、绿豆(*Vigna radiata*)、花椒(*Zanthoxylum bungeanum*)等[8-10]作物的产量和品质。因此,本研究尝试通过元宝枫叶面喷施激动素(Kinetin,KT)和 2,4-表油菜素内酯(2,4-epibrassinolide,EBR),测定其叶绿素含量、碳水化合物(可溶性糖、蔗糖、淀粉)含量、蔗糖磷酸合成酶(sucrose phosphate synthase,SPS)活性、蔗糖合成酶分解方向(sucrose synthase-Ⅰ,SS-Ⅰ)活性、蔗糖合成酶合成方向(sucrose synthase-Ⅱ,SS-Ⅱ)活性的变化,分析外源激素对元宝枫叶片和翅果碳水化合物代谢的影响,探究外源激素影响元宝枫翅果生长发育的内在机理,为外源激素在元宝枫种实生产中的合理应用提供科学依据。

1　材料与方法

1.1　研究区概况

试验区位于陕西杨凌,处于关中平原中部偏西,为大陆性季风型半湿润气候。海拔 435～563 m,年均气温 12.9℃,年降水量 635.1～663.9 mm,年均日照时数2 163.8 h,全年≥10℃的积温为 4 184℃。有效生长期 152～191 d,无霜期 184～216 d[11]。

1.2　试验设计

在 17 年生的元宝枫人工林中选择长势一致、生长状态良好、无病虫害且负载量相当的树木,叶面喷施 2,4-表油菜素内酯和激动素,喷施浓度分别为 0.5 $mg \cdot L^{-1}$和 50 $mg \cdot L^{-1}$,喷施清水作为对照。试验采用随机区组法,单株小区,每个处理 3 次重复。EBR 用无水乙醇溶解后稀释至适宜浓度,乙醇终浓度为 0.1%(*v*/*v*),KT 用 1 $mol \cdot L^{-1}$氢氧化钠溶液溶解后稀释至适宜浓度,用吐温－80 作为展开剂,终浓度为 0.1%(*v*/*v*)。喷施量以叶片湿润并叶尖刚有液体下滴为准。每株树选取 10 个 1 年生结果枝条,于 6 月 16 日下午使用按压式喷水壶喷施。

于喷施激素后第 1、3、5、7、10 天采样,共采样 5 次。采样时采集发育正常的翅果及其相应的功能叶,装入作好标记的自封袋,置于冰盒中尽快带回实验室,液氮冷冻后置于超低温冰箱中保存备用。

1.3　试验方法

1.3.1　*叶绿素含量测定*　叶绿素含量采用丙酮乙醇混合液法测定[12]。将叶片剪成细丝,称取 0.1 g 于具塞试管中,加入 10～15 mL 混合提取液,盖上塞子,室温下置于黑暗处浸提 24 h,期间摇动数次。待叶片变白后,用混合提取液定容至 20 mL。取上清液,测定其在波长 663、645nm 处的吸光值,以丙酮乙醇混合提取液为空白对照调零,计算叶绿素含量。

1.3.2　*糖含量测定*　叶片和翅果于 110℃烘干 15 min后,于 70℃烘干 24 h 至恒重,粉碎后用蒽酮比色法测定可溶性糖含量,蔗糖含量用间苯二酚法测定,淀粉经高氯酸水解后用蒽酮比色法测定[13]。

1.3.3　*蔗糖代谢酶活性测定*　蔗糖磷酸合成酶活性、蔗糖合成酶分解方向活性和蔗糖合成酶合成方向活性使用苏州科铭生物技术有限公司生产的试剂盒测定。

1.4　数据统计与分析

采用单因素方差分析比较叶面喷施 KT 和 EBR 对元宝枫影响的差异,采用 LSD 检验进行差异显著性比较。数据分析使用 SPSS 23.0 完成,图形处理使用 Excel 2013 完成。

2　结果与分析

2.1　喷施 KT 与 EBR 对叶片叶绿素含量影响

由表 1 可见,与对照相比,元宝枫叶面喷施 KT 和 EBR 后,叶绿素含量随着时间的推移不断增加。喷施激素后第 1 天和第 3 天,对元宝枫的影响效果不明显,叶绿素含量的变化较小且差异不显著。叶面喷施后第 5 天,KT 处理组叶绿素 a、叶绿素 b 和叶绿素(a+b)含量显著>对照,分别提高了 14.23%、5.65%、12.16%;EBR 处理组叶绿素(a+b)含量提高了 5.79%,显著>对照,叶绿素 a 与叶

绿素b含量升高不显著。叶面喷施后第7天和第10天,2种激素处理的叶绿素a、叶绿素b和叶绿素(a+b)含量均显著>对照,且KT处理效果显著>EBR。

表1 喷施KT与EBR对元宝枫叶绿素含量的影响

Table 1 Effects of kinetin (KT) and 2,4-epibrassinolide (EBR) on chlorophyll content of *A. truncatum* $(mg \cdot g^{-1})$

喷施后天数/d	处理	叶绿素a	叶绿素b	叶绿素(a+b)
1	CK	2.830±0.122 a	0.887±0.042 a	3.716±0.163 a
	KT	2.727±0.042 a	0.870±0.032 a	3.597±0.064 a
	BR	2.798±0.097 a	0.867±0.038 a	3.666±0.135 a
3	CK	2.720±0.062 a	0.849±0.025 a	3.569±0.087 a
	KT	2.840±0.007 a	0.864±0.066 a	3.704±0.070 a
	EBR	2.754±0.073 a	0.884±0.026 a	3.637±0.092 a
5	CK	2.748±0.092 b	0.874±0.023 b	3.622±0.113 b
	KT	3.139±0.032 a	0.923±0.150 a	4.063±0.122 a
	EBR	2.916±0.053 b	0.916±0.013 b	3.832±0.063 a
7	CK	2.851±0.026 c	0.902±0.019 c	3.753±0.045 c
	KT	3.450±0.032 a	1.102±0.088 a	4.552±0.056 a
	EBR	3.067±0.070 b	0.962±0.025 b	4.028±0.096 b
10	CK	2.961±0.034 c	0.967±0.032 c	3.928±0.037 c
	KT	3.942±0.110 a	1.284±0.058 a	5.226±0.165 a
	EBR	3.334±0.094 b	1.080±0.031 b	4.414±0.122 b

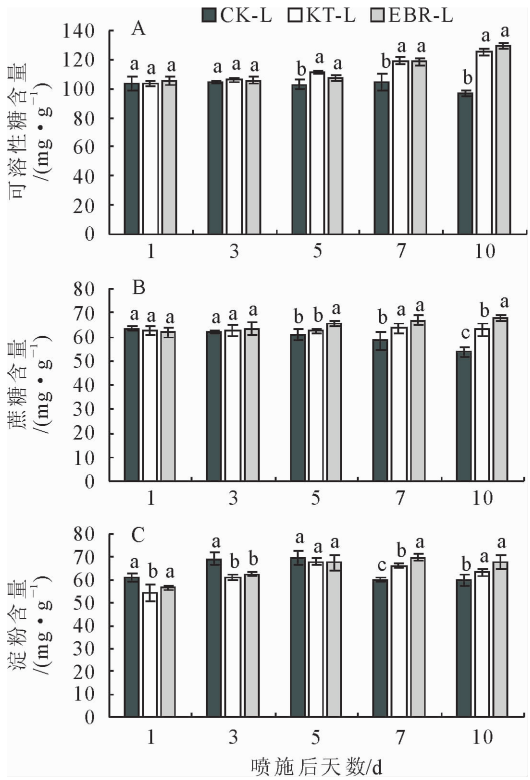
注:数据为平均值±标准误;同列不同字母表示不同处理间存在显著差异($P<0.05$)。

2.2 喷施KT与EBR对叶片碳水化合物含量影响

由图1A可知,喷施KT和EBR后第1、3天,元宝枫叶片中可溶性糖含量与对照组相比未出现明显变化,喷施后第5、7、10天,可溶性糖含量显著升高,KT处理组相比对照分别升高了7.80%、14.34%、29.20%,EBR处理组分别升高了4.50%、13.55%、33.55%。由图1B可知,叶面喷施KT后第7、10天,蔗糖含量显著>对照组,分别提高了8.95%、17.40%;喷施EBR后,蔗糖含量不断升高,在第5、7天与对照相比差异显著,第10天与KT处理组、对照组均差异显著。由图1C可知,试验组与对照组叶片中淀粉含量均呈现出先升高后降低的趋势。喷施KT后第1、3天,叶片淀粉含量显著<对照,第7、10天淀粉含量提高,显著>对照;喷施EBR第7、10天,叶片淀粉含量也显著提高。

2.3 喷施KT与EBR对叶片蔗糖代谢酶活性影响

由图2A可知,叶面喷施KT后第5、7、10天,叶片蔗糖磷酸合成酶活性显著增强,较对照分别提高了5.21%、15.67%、18.71%;喷施EBR第1天后叶片中蔗糖磷酸合成酶活性不断增强,显著>对照,第3、5、7、10天分别提高了1.62%、11.32%、18.71%、31.38%,且与KT处理组也存在显著差异。由图2B可知,叶面喷施KT后,蔗糖合成酶的分解活性与对照相比显著增强;喷施EBR后第1、3、7天,分解活性增强,较对照分别提高了26.97%、23.26%、8.60%,喷施后第10天活性较对照又显著下降。由图2C可知,叶面喷施KT后叶片中蔗糖合成酶的合成活性先降低后升高,喷施后第3、5天活性较对照分别下降了11.22%、7.99%,喷施后第7、10天较对照升高了9.97%、19.62%;喷施EBR后蔗糖合成酶合成活性在前7天的测定中均显著降低,较对照分别降低了9.56%、13.21%、10.04%、4.64%,喷施后第10天活性与对照差异不显著。



注:不同字母表示不同处理间差异显著($P<0.05$),下同。

图1 叶面喷施KT与EBR对元宝枫叶片碳水化合物含量的影响

Fig. 1 Effects of KT and EBR on carbohydrate concentrations of *A. truncatum* leaves

2.4 喷施KT与EBR对翅果碳水化合物含量影响

由图3A可知,叶面喷施KT后,翅果中可溶性糖含量缓慢升高,在第5、7、10天显著>对照组,分别高出3.68%、4.73%、17.18%;EBR处理的翅果在第5、7、10天其可溶性糖含量与对照的差异达到显著水平,且在第10天显著>KT处理组。由图3B可知,翅果中蔗糖含量在叶面喷施KT后显著提高,在喷施后第10天达到最大值,较对照增加了22.11%;喷施EBR后翅果蔗糖含量也不断上升,显著>对照组,且在第10天与KT处理组的差异也达到显著水平。由图3C可知,翅果淀粉含量在喷施KT后第7天和第10天显著>对照,分别高出

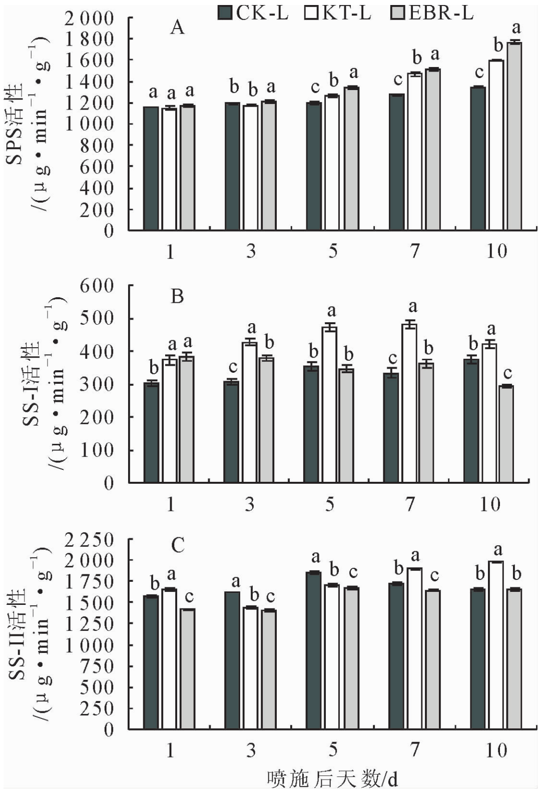


图 2　叶面喷施 KT 与 EBR 对元宝枫叶片蔗糖代谢酶活性的影响

Fig. 2　Effects of KT and EBR on enzyme activity related sucrose metabolism of *A. truncatum* leaves

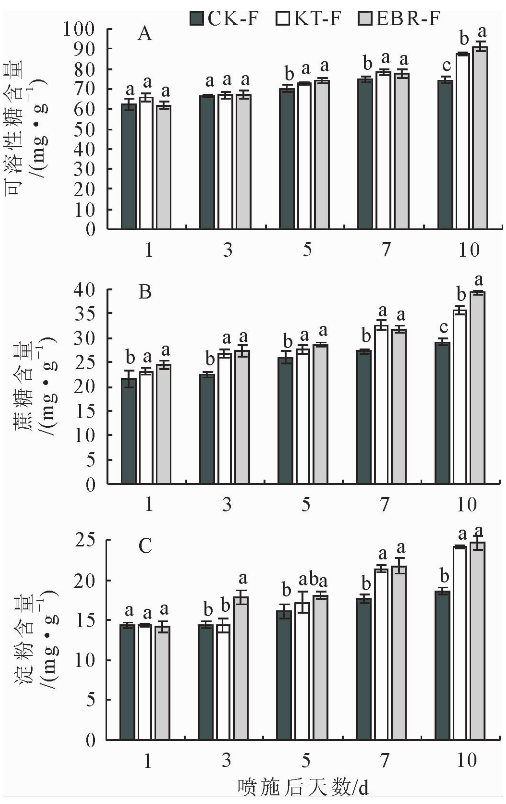


图 3　叶面喷施 KT 与 EBR 对元宝枫翅果碳水化合物含量的影响

Fig. 3　Effects of KT and EBR on carbohydrate contents of *A. truncatum* samara

21.72%、29.53%;喷施 EBR 后翅果淀粉含量不断提高,从喷施后第 3 天开始显著＞对照组,在喷施后第 10 天达到最大值,较对照增加了32.10%。

2.5　喷施 KT 与 EBR 对翅果蔗糖代谢酶活性影响

由图 4A 可见,翅果中蔗糖磷酸合成酶活性在喷施 KT 后不断降低,且下降程度超过对照,在喷施后第 3、7、10 天与对照差异显著;喷施 EBR 后蔗糖磷酸合成酶活性也呈现出下降趋势,在喷施后第 7、10 天活性显著降低,较对照减少了 7.45%、10.12%。由图 4B 可知,叶面喷施 KT 后翅果蔗糖合成酶分解方向的活性持续增强,除喷施后第 1 天外,酶活性均显著＞对照,较对照分别增大9.77%、16.60%、20.72%、35.33%;蔗糖合成酶分解活性在喷施 EBR 后也不断增强,在喷施后第 10 天达到最大值,较对照增大了 42.57%。由图 4C 可见,翅果中蔗糖合成酶合成活性在喷施 KT 后不断降低,与对照的差异先增大后减小,在喷施后第 3、5、7 天差异达到显著水平;喷施 EBR 后蔗糖合成酶合成方向的活性也显著降低,在喷施后第 10 天降到最小值,较对照减少了 5.76%。

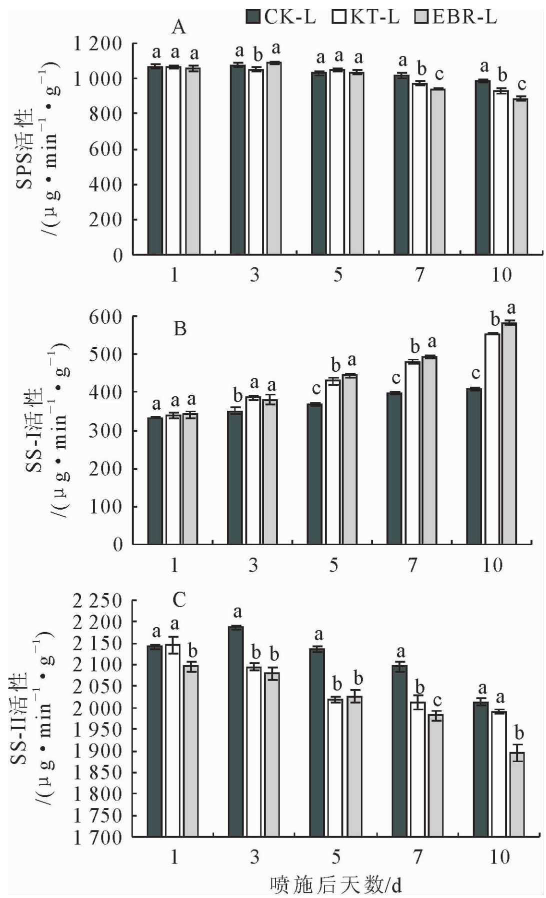


图 4　叶面喷施 KT 与 EBR 对元宝枫翅果糖代谢酶活性的影响

Fig. 4　Effects of KT and EBR on enzyme activity related sucrose metabolism of *A. truncatum* samara

3 结论与讨论

植物激素是影响植物果实和种子生长发育的重要因素，研究表明，细胞分裂素和油菜素内酯在调控种实发育方面发挥着重要作用[14]。细胞分裂素可促进坐果，影响果实和种子中同化物的积累及胚乳发育等。本研究中元宝枫喷施KT后叶片可溶性糖含量与蔗糖含量显著增加，这与叶片叶绿素含量提高密切相关。叶绿素是植物进行光合作用的基础，叶绿素含量提高后，光合作用增强，光合效率提高，叶片中蔗糖等光合产物积累增多[15]。叶片叶绿素含量提高可能是由于细胞分裂素可以通过下调叶绿素分解酶相关基因的表达，抑制叶绿素分解酶对叶绿素的降解作用[16]，从而延缓叶片衰老，提高叶绿素的含量。与此同时，喷施KT后叶片中蔗糖磷酸合成酶活性提高，蔗糖的合成速率加快，蔗糖含量增加，而淀粉含量先升高后降低，可能是由于蔗糖含量短期内增加后无法及时输出叶片，光合作用产生的磷酸丙糖更多地转化合成淀粉，而蔗糖经过不断输出和分解转化后含量降低，磷酸丙糖也更多地被转运至细胞质基质合成蔗糖[17]，说明细胞分裂素能够加快淀粉的分解，增加叶片蔗糖含量，提高光合产物的输出效率，促进翅果发育[18]。蔗糖是多数植物体内长距离运输光合产物的主要形式，也是影响种实品质的关键因子，转运至库细胞的蔗糖一部分储藏在液泡中，一部分分解、转化为淀粉等其他化合物，用于种实的生长发育等代谢活动[19]。叶面喷施KT后元宝枫翅果中可溶性糖含量、蔗糖含量和淀粉含量均显著提高，表明激动素可加快光合产物向库器官的转运速率，促进光合产物在库器官的积累，同时蔗糖代谢酶特别是蔗糖合成酶分解方向的活性显著提高，有利于蔗糖分解转化为淀粉等以满足库器官生长发育的需要[20]，从而提高翅果的产量与品质。

油菜素内酯可促进同化组织发育，提高叶绿素含量，增强RuBP羧化酶活性和CO_2同化能力，提高光合速率，还能够调节植株的库源关系，促进光合产物的运输和再分配[21]。元宝枫叶面喷施EBR后叶绿素含量不断增加，可能是由于油菜素内酯调控光合色素生物合成与光合相关酶类基因的表达[22]，光能吸收和转换能力增强，光能利用率从而得到提高，这与藏金萍等[23]对玉米叶面喷施油菜素内酯后叶片叶绿素含量提高的研究结果一致。研究表明油菜素内酯还能维持叶绿体的稳定，增加前质体数量，保护类囊体膜，提高叶片捕光能力[24]。本研究中元宝枫叶片可溶性糖含量和蔗糖含量在经过EBR处理后较对照显著提高，同化物不断累积，蔗糖磷酸合成酶活性增强，蔗糖合成速率提高，说明EBR能够促进同化物向库器官的转运，有效提高叶片源活性[25]。李赞堂等[26]在研究水稻产量的影响因素时也发现油菜素内酯可以增加碳水化合物在营养器官的积累，并促进蔗糖的合成与转运，提高源强、库容和库活性，有助于作物产量的提升。元宝枫翅果在叶施EBR后可溶性糖含量、蔗糖含量和淀粉含量较对照均出现显著增加，光合产物在库器官的累积加快，为种实生长发育提供充足的物质基础和能量来源[9]。另外，蔗糖磷酸合成酶活性降低，蔗糖合成酶分解活性增强，蔗糖分解代谢活动旺盛，翅果库活力提高，表明外源油菜素内酯在提高源活的同时增大库强，为实现元宝枫优质丰产提供一个理论上的可能性。种实的生长发育不仅受光合、糖分及其相关酶类的影响，还受到内源激素等多种因素的影响[27-28]，因此，外源激素促进种实发育提高品质产量的生理机制还需要更加深入系统的研究。

综上所述，元宝枫叶面喷施KT和EBR可以提高叶绿素含量，增强光合作用，促进光合产物的积累，叶片中可溶性糖含量和蔗糖含量升高，蔗糖磷酸合成酶活性显著增强，叶片源强提高，促进光合产物向翅果运输；翅果中可溶性糖含量、蔗糖含量与淀粉含量均得到提高，蔗糖合成酶分解活性增强，蔗糖磷酸合成酶活性和蔗糖合成酶合成活性减弱，促进翅果中蔗糖的分解转化，有利于翅果的生长发育以及品质产量的提高。

参考文献：

[1] 魏伊楚，樊金拴，李娟娟，等．不同产地元宝枫种仁油脂含量及脂肪酸成分研究[J]．中国粮油学报，2018，33(12)：69-73.
WEI Y C，FAN J S，LI J J，*et al*．Study on oil content and fatty acid composition in *Acer truncatum* Bunge kernel from different locations[J]．Journal of the Chinese Cereals and Oils Association，2018，33(12)：69-73．(in Chinese)

[2] 任红剑，丰震，乔谦，等．元宝枫叶片形态特征的地理变异[J]．西北林学院学报，2018，33(1)：113-119.
REN H J，FENG Z，QIAO Q，*et al*．Geographic variation trend of leaf morphology in *Acer truncatum*[J]．Journal of Northwest Forestry University，2018，33(1)：113-119．(in Chinese)

[3] 王性炎．中国元宝枫[M]．陕西杨凌：西北农林科技大学出版社，2013.

[4] 王宁，牛立新，张延龙，等．元宝枫天然居群表型多样性研究[J]．北方园艺，2019(8)：90-96.

[5] LIANG Q，WANG W，YUAN F，*et al*．Characterization of yuanbaofeng (*Acer truncatum* Bunge) samaras：oil，fatty acid，and phytosterol content[J]．Industrial Crops and Products，2019，135：344-351.

[6] 王红娟，段安安，张晏，等．云南引种元宝枫优树嫁接无性系苗期测定[J]．西北林学院学报，2013，28(6)：92-94.

WANG H J,DUAN A A,ZHANG Y,*et al*. Early stage growth characters of grafted clones from acer truncatum plustrees introduced to Yunnan[J]. Journal of Northwest Forestry University,2013,28(6):92-94. (in Chinese)

[7] 任红剑,丰震,安凯,等. 元宝枫优质叶用品系选育方式的探讨[J]. 林业科学研究,2017,30(6):977-984.

[8] 刘洋,郑殿峰,冯乃杰,等. 鼓粒期叶施激动素对绿豆各器官糖分积累及籽粒产量的影响[J]. 中国农业大学学报,2016,21(3):30-35.

LIU Y,ZHENG D F,FENG N J,*et al*. Effects of spraying kinetin on various organs of sugar accumulation and grain yield on mung bean in seed filling stage[J]. Journal of China Agricultural University,2016,21(3):30-35. (in Chinese)

[9] 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.

[10] 银航,张云霞,窦雪绒,等. 赤霉素、三十烷醇、油菜素内酯对花椒产量的影响[J]. 陕西农业科学,2019,65(4):5-8,20.

[11] 王芸芸,杨引福,蔺崇明,等. 糯玉米全株青贮饲料特性及综合品质的研究[J]. 西北农林科技大学学报:自然科学版,2019,47(1):18-30.

WANG Y Y,YANG Y F,LIN C M,*et al*. Characteristics and comprehensive quality of whole plant silage of waxy corn[J]. Journal of Northwest A&F University:Natural Science Edition,2019,47(1):18-30. (in Chinese)

[12] 李得孝,郭月霞,员海燕,等. 玉米叶绿素含量测定方法研究[J]. 中国农学通报,2005,21(6):153-155.

[13] YUAN Y,ZHONG M,SHU S,*et al*. Effects of exogenous putrescine on leaf anatomy and carbohydrate metabolism in cucumber (*Cucumis sativus* L.) under salt stress[J]. Journal of Plant Growth Regulation,2015,34(3):451-464.

[14] 董庆坤,刘慧丽. 植物激素调控籽粒大小的研究进展[J]. 华南师范大学学报:自然科学版,2015,47(6):72-78.

[15] 魏双雨,吉文丽,杨丹怡. 叶施硼、锌对油用牡丹'凤丹'光合特性和矿质元素含量的影响[J]. 西北林学院学报,2019,34(2):140-147.

WEI S Y,JI W L,YANG D Y. Effects of boron and zinc foliar application on photosynthetic characteristics and mineral elements of oil tree peony paeonia ostii 'Feng Dan'[J]. Journal of Northwest Forestry University,2019,34(2):140-147. (in Chinese)

[16] HÖNIG M,PLÍHALOVÁ L,HUSIČKOVÁ A,*et al*. Role of cytokinins in senescence, antioxidant defence and photosynthesis[J]. International Journal of Molecular Sciences,2018,19(12):4045.

[17] WANG Y M,HOU J,LIU H,*et al*. TaBT1,affecting starch synthesis and thousand kernel weight,underwent strong selection during wheat improvement[J]. Journal of Experimental Botany,2019,70(5):1497-1511.

[18] 李东,郑殿峰,冯乃杰,等. S_{3307} 和 KT 对春玉米叶片碳代谢及产量的影响[J]. 中国农学通报,2017,33(7):16-21.

LI D,ZHENG D F,FENG N J,*et al*. Effects of S_{3307} and KT on carbon metabolism of maize leaves and yield [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2017, 33(7): 16-21. (in Chinese)

[19] KUMAR R, MUKHERJEE S, AYELE B T. Molecular aspects of sucrose transport and its metabolism to starch during seed development in wheat:a comprehensive review[J]. Biotechnology Advances,2018,36(4):954-967.

[20] 杨雪,彭静,张明明,等. 叶面喷施 6-BA 对玉米生殖期碳水化合物转运和分配的影响[J]. 西北农林科技大学学报:自然科学版,2019,47(7):62-70.

YANG X, PENG J, ZHANG M M, *et al*. Effects of foliar spraying of 6-BA on carbohydrate transfer and allocation of maize at the reproductive stage[J]. Journal of Northwest A&F University: Natural Science Edition, 2019, 47(7): 62-70. (in Chinese)

[21] 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): 1135-1143.

[22] 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.

[23] 藏金萍,赵艾佳,赵亚林,等. 油菜素内酯对玉米叶片捕光、CO_2 固定及有机物运输的影响[J]. 中国农业科学,2017,50(21):4228-4234.

ZANG J P,ZHAO A J,ZHAO Y L,*et al*. The influence of brassinosteroid on the light catching,CO_2 fixation and the translocation of organic compounds in maize leaves[J]. Scientia Agricultura Sinica,2017,50(21):4228-4234. (in Chinese)

[24] YUE J,YOU Y,ZHANG L,*et al*. Exogenous 24-epibrassinolide alleviates effects of salt stress on chloroplasts and photosynthesis in *Robinia pseudoacacia* L. seedlings[J]. Journal of Plant Growth Regulation,2019,38(2):669-682.

[25] 王庆燕,管大海,潘海波,等. 油菜素内酯对春玉米灌浆期叶片光合功能与产量的调控效应[J]. 作物学报,2015,41(10):1557-1563.

WANG Q Y,GUAN D H,PAN H B,*et al*. Effect of brassinolide on leaf photosynthetic function and yield in spring maize filling stage[J]. Acta Agron Sin.,2015,41(10):1557-1563. (in Chinese)

[26] 李赞堂,王士银,姜雯宇,等. 穗分化期外施 24-表油菜素内酯(EBR)促进水稻源、库及籽粒灌浆的生理机制[J]. 作物学报,2018,44(4):581-590.

LI Z T,WANG S Y,JIANG W Y,*et al*. Physiological mechanisms of promoting source,sink,and grain filling by 24-Epibrassinolide (EBR) applied at panicle initiation stage of rice [J]. Acta Agronomica Sinica,2018,44(4):581-590. (in Chinese)

[26] JAMESON P E,SONG J. Cytokinin:a key driver of seed yield [J]. Journal of Experimental Botany,2015,67(3):593.

[26] ZU S H,JIANG Y T,HU L Q,*et al*. Effective modulating brassinosteroids signal to study their specific regulation of reproductive development and enhance yield[J] Frontiers in Plant Science,2019,19 (10):980.