

外源油菜素内酯对毛竹实生苗生理特性的影响

李启程, 余学军

(浙江农林大学 省部共建亚热带森林培育国家重点实验室, 浙江 杭州 311300)

摘要: 【目的】研究外源喷施油菜素内酯对毛竹 *Phyllostachys edulis* 生理特性的影响, 为未来毛竹种植栽培及管理提供理论依据和技术参考。【方法】以毛竹实生苗为试材, 通过水培试验, 设置 6 种不同质量浓度油菜素内酯溶液处理 [0(对照)、0.050 0、0.010 0、0.005 0、0.001 0、0.000 5 mg·L⁻¹], 比较处理间毛竹实生苗生长性状、光合色素、光合特性以及抗氧化系统等的差异。【结果】从整体上看, 与对照相比, 不同质量浓度的油菜素内酯在不同程度上对毛竹实生苗生长发育, 对光合色素质量分数及光合能力起到提升作用。相较于对照, 当油菜素内酯质量浓度为 0.005 0 和 0.001 0 mg·L⁻¹ 时, 毛竹实生苗超氧化物歧化酶活性分别提高 6.7% 和 6.1%, 过氧化物酶活性分别提高 14.6% 和 13.7%, 过氧化氢酶活性分别提高 8.2% 和 14.6%, 可溶性蛋白质质量分数分别增加 31.5% 和 31.2%, 淀粉质量分数分别增加 17.3% 和 16.9%; 而质量浓度为 0.050 0、0.010 0 及 0.000 5 mg·L⁻¹ 的油菜素内酯处理与 0.005 0 和 0.001 0 mg·L⁻¹ 质量浓度处理相比, 对毛竹实生苗抗氧化性能与渗透调节能力的提升效果并不明显。【结论】油菜素内酯能提高毛竹实生苗光合能力, 增强抗逆境能力, 从而促进其营养生长, 且当质量浓度在 0.005 0~0.001 0 mg·L⁻¹ 时效果最好。表 5 参 42

关键词: 毛竹; 油菜素内酯; 营养生长; 光合作用; 抗氧化系统

中图分类号: S718.4

文献标志码: A

文章编号: 2095-0756(2021)01-0120-08

Effects of exogenous BR on physiological characteristics of *Phyllostachys edulis* seedlings

LI Qicheng, YU Xuejun

(State Key Laboratory of Subtropical Silviculture, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, Zhejiang, China)

Abstract: [Objective] This research aims to study the effects of exogenous brassinolide (BR) on physiological characteristics of *Phyllostachys edulis*, and to provide theoretical basis and technical reference for future cultivation and management of *Ph. edulis*. [Method] The seedlings of *Ph. edulis* were used as test materials, and 6 kinds of brassinolide solutions with different concentrations [0(ck), 0.050 0, 0.010 0, 0.005 0, 0.001 0, 0.000 5 mg·L⁻¹] were set up through hydroponic culture experiment to compare the differences in the growth characteristics, photosynthetic pigment, photosynthetic characteristics and antioxidant system of the seedlings. [Result] On the whole, compared with ck, brassinolide with different mass concentrations could promote the growth and development of *Ph. edulis* seedlings to varying degrees, improve the quality of photosynthetic pigments and photosynthetic capacity, and promote the synthesis of osmotic adjustment substances. Compared with ck, when the mass concentration of brassinolide was 0.005 0 and 0.001 0 mg·L⁻¹, the superoxide dismutase activity of bamboo seedlings increased by 6.7% and 6.1%, respectively, oxidase activity increased by 14.6% and 13.7%, and catalase activity increased by 8.2% and 14.6%, respectively. The mass fraction of soluble protein increased by 31.5% and 31.2%, and the mass fraction of starch increased by 17.3% and 16.9%,

收稿日期: 2020-02-09; 修回日期: 2020-07-30

基金项目: 浙江省省院合作重点科技项目 (2017SY05)

作者简介: 李启程, 从事竹子栽培与利用研究。E-mail: 593521269@qq.com。通信作者: 余学军, 教授级高级工程师, 从事竹子栽培与利用研究。E-mail: yuxj@zafu.edu.cn

respectively. However, compared with 0.005 0 and 0.001 0 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ treatment, brassinolide treated with mass concentration of 0.050 0, 0.010 0 and 0.000 5 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ had no significant effect on antioxidant capacity and osmotic adjustment ability of *Ph. edulis* seedlings. [Conclusion] Brassinolide can improve the photosynthetic capacity and stress resistance of *Ph. edulis* seedlings, and promote nutrient growth. The best concentration of brassinolide is 0.005 0–0.001 0 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$. [Ch, 5 tab. 42 ref.]

Key words: *Phyllostachys edulis*; brassinolide; nutrient growth; photosynthesis; antioxidant system

毛竹 *Phyllostachys edulis* 为禾本科 Gramineae 竹亚科 Bambusoideae 刚竹属 *Phyllostachys* 竹种，用途广泛，是一种可持续发展的重要资源。培育毛竹壮苗是提高实际造林成活率的重要前提^[1]。目前，毛竹实生苗因成本低、便于引种等优势，已在生产上广泛利用。油菜素内酯 (brassinosteroid, BR) 是一种类似于动物甾醇类激素的天然产物，在极低浓度下就可以对植物的生长及发育起到显著的调节改善作用，被认为是继生长素、赤霉素、细胞分裂素、脱落酸、乙烯之后的第六大植物生长调节剂。MITCHELL 等^[2]首次从油菜 *Brassica napus* 花粉中提取油菜素内酯，发现其极高的生物活性，能引起菜豆 *Phaseolus vulgaris* 节间伸长、弯曲、裂开等生长反应。进一步的研究发现：油菜素内酯参与多种植物生理生长的过程，对植物的生长发育、光合特性、抗逆性、细胞发育和果实品质及产量等方面有重要的调节功能^[3–5]。目前，关于外源油菜素内酯对毛竹生理特性影响鲜有报道。本研究以毛竹实生苗为材料，喷施不同质量浓度的油菜素内酯溶液，研究外源油菜素内酯对毛竹实生苗生理特性的影响，以期为培育毛竹壮苗提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

选取广西壮族自治区桂林市灵川县境内开花后的毛竹种子。试验地位于浙江省杭州市临安区浙江农林大学智能实验楼温室大棚 (30°23'N, 119°72'E)，年均白昼气温/夜间气温为 (23.0±2.0) °C/(17.0±2.0) °C，相对湿度为 45%~70%。浸种 24 h 后置于恒温培养箱中的塑料培养盒内等其露白发芽至芽长度超过种子长度后，选取长势一致的种子移至加有 1/2 强度的 Yoshida 营养液中培养^[6]。待苗长至三叶期后开始叶面喷施 0、0.050 0、0.010 0、0.005 0、0.001 0、0.000 5 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的油菜素内酯溶液，代号为 ck、E₁、E₂、E₃、E₄、E₅。每处理重复 30 株，隔 15 d 处理 1 次。喷施均以植株叶片上下表面滴水为标准。于 2018 年 3 月初开始处理持续至 8 月底，于 9 月初采样测定各处理下毛竹实生苗各项生理生化指标。

1.2 测定分析方法

1.2.1 植株光合参数测定 在上午 8:30–11:30 进行测定，每个处理选取长势一致的毛竹实生苗，测定植株上部第 3 片的光合指标，单片叶子重复 6 次取平均值。仪器采用 LI-COR 6800 光合仪，测定时仪器的相对湿度为 60%，二氧化碳摩尔分数为 400 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ，光强设定为 800 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。测定指标包括净光合速率、气孔导度、胞间二氧化碳摩尔分数和蒸腾速率。

1.2.2 植株生物量测定 于 9 月 10 日测定光合参数后，选取各处理长势一致的毛竹实生苗各 8 株，将苗拉直后量取顶部至基部的长度，即为株高；用吸水纸擦干根部营养液，拉直后量取整株实生苗根系长度，即为根长；将测定株高和根长的毛竹实生苗快速洗净擦干后，沿基部把毛竹实生苗地上与地下部分切开，放入 105 °C 烘箱中杀青 30 min，后将烘箱温度调整至 70 °C，将样品烘干至恒量，测定其地上与地下部分干质量。同期选取各处理长势一致的毛竹实生苗叶片各 3 片，取植株上部第 3 片叶，参考叶形纸称重法测定叶面积。

1.2.3 植株生理指标测定 于 9 月 10 日选取各处理长势一致的毛竹实生苗各 8 株，摘取植株上部第 3 片叶，采用乙醇提取法测定叶绿素质量分数^[7]。同时各处理选取长势一致的毛竹实生苗各 8 株，摘取植株上部第 3 片叶，洗净并去除叶脉剪碎后，倒入液氮快速研磨成粉末状，放入 50 mL 离心管于 -80 °C 环境下保存待测：毛竹实生苗叶片过氧化氢酶 (CAT) 采用紫外分光光度法进行测定^[8]；过氧化物酶 (POD) 采用愈创木酚法进行测定^[9]；超氧化物歧化酶 (SOD) 采用南京建成生物工程研究所的试剂盒进行

测定,可溶性蛋白质质量分数参考考马斯亮蓝法测定,可溶性糖和淀粉质量分数参考蒽酮比色法^[10-11]。上述测定指标均重复3次以上。

1.3 数据处理及分析

采用 Excel 进行数据处理及图表绘制。运用 SPSS 软件中单因素方差分析法对处理间的数据做单因素方差分析、多重比较及差异显著性分析。

2 结果与分析

2.1 不同质量浓度油菜素内酯处理对毛竹实生苗生长性状的影响

由表1可知:随油菜素内酯质量浓度降低,毛竹实生苗株高、根长和叶面积均呈现先上升后下降的趋势。当油菜素内酯质量浓度在 $0.001\ 0\ \text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时毛竹实生苗株高达最高 ($P<0.05$),较 ck 提高了 11.0%, $0.005\ 0\ \text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理较 ck 提高了 9.2%。 $0.001\ 0\ \text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理较 ck,其根长增加了 13.4%, $0.005\ 0$ 和 $0.000\ 5\ \text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理根长也均高于 ck,但低于 $0.001\ 0\ \text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理。除 $0.050\ 0\ \text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理外,其余 4 组处理较 ck 均能显著增加毛竹实生苗叶面积 ($P<0.05$),其中 $0.005\ 0\ \text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理较 ck 效果最为显著;通过叶面喷施油菜素内酯,各处理与 ck 相比, $0.010\ 0$ 、 $0.005\ 0$ 和 $0.001\ 0\ \text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 3 种处理能显著增加毛竹实生苗全株总干质量 ($P<0.05$),其中以 $0.005\ 0$ 和 $0.001\ 0\ \text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理为最佳,分别比 ck 增加了 25.3% 和 26.8%。植株地上与地下部分干质量均随油菜素内酯质量浓度降低呈先上升后下降的趋势,且相较 ck 均有不同程度提升,其中 $0.005\ 0\ \text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 较 ck 对植株地上部分干质量增加尤为显著 ($P<0.05$), $0.001\ 0\ \text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理较 ck 对植株地下部分干质量提升尤为显著 ($P<0.05$)。外源油菜素内酯处理各组与 ck 相比,均能在不同程度上降低毛竹实生苗的根冠比,说明毛竹实生苗地上部分营养生长较旺盛,生物量大。

表 1 不同质量浓度油菜素内酯处理毛竹实生苗生长指标

Table 1 Effect of different concentration BR on growth index of *Ph. edulis* seedlings

处理	株高/cm	根长/cm	叶面积/cm ²	总干质量/g	地上部分干质量/g	地下部分干质量/g	根冠比
ck	27.69±1.39 c	29.83±0.85 c	11.58±0.22 c	1.38±0.09 c	0.91±0.09 c	0.47±0.03 b	0.52±0.07 a
E ₁	29.93±1.78 ab	29.07±1.22 c	11.98±0.30 bc	1.50±0.12 bc	1.03±0.11 bc	0.48±0.04 b	0.47±0.06 ab
E ₂	30.19±1.48 ab	29.81±0.74 c	13.39±0.57 a	1.71±0.21 a	1.20±0.19 ab	0.51±0.03 ab	0.43±0.05 b
E ₃	30.24±1.95 ab	30.21±1.13 bc	13.68±0.27 a	1.73±0.15 a	1.22±0.15 a	0.50±0.05 ab	0.42±0.08 b
E ₄	30.60±1.88 a	33.84±1.20 a	13.32±0.71 a	1.74±0.20 a	1.21±0.18 ab	0.54±0.04 a	0.45±0.07 ab
E ₅	28.51±1.45 bc	31.10±1.24 b	12.88±0.42 ab	1.64±0.18 ab	1.11±0.19 ab	0.52±0.03 a	0.49±0.11 ab

说明:同列比较,不同字母表示处理间差异显著($P<0.05$),相同字母表示处理间差异不显著($P>0.05$)

2.2 不同质量浓度油菜素内酯处理对毛竹实生苗光合特性的影响

由表2可知:各处理与 ck 相比均能显著增加毛竹实生苗叶绿素 a 的质量分数,但以 $0.005\ 0\ \text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理叶绿素 a 质量分数增幅最大,比 ck 高 11.6%。除 $0.010\ 0\ \text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理叶绿素 b 质量分数差异不显著外,其余处理较 ck 均差异显著 ($P<0.05$),但 $0.005\ 0$ 和 $0.001\ 0\ \text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理质量分数高于其他处理。5 种质量浓度油菜素内酯处理间总叶绿素和类胡萝卜素质量分数差异均不显著,但相较于 ck,差异均达到显著水平 ($P<0.05$)。当质量浓度为 $0.005\ 0\ \text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,总叶绿素质量分数高于其他处理,其次是 $0.001\ 0\ \text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$;而 $0.001\ 0\ \text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理下类胡萝卜素质量分数高于其他处理。由此表明:外源油菜素内酯处理可以提高毛竹实生苗光合色素水平,增强植株的光能利用率,从而提高植株光合能力。

由表3可知:随着油菜素内酯质量浓度的降低,净光合速率、气孔导度、胞间二氧化碳摩尔分数和蒸腾速率均呈现先升高后降低的趋势。相较于其他处理, $0.005\ 0$ 和 $0.001\ 0\ \text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理对净光合速率、气孔导度、胞间二氧化碳摩尔分数和蒸腾速率的影响较 ck 差异最为显著 ($P<0.05$): $0.005\ 0\ \text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理分别提升 26.7%、59.9%、14.1% 和 28.9%; $0.001\ 0\ \text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理分别提升 22.7%、50.8%、16.1% 和 21.9%。说明外源油菜素内酯对毛竹实生苗光合能力具有促进作用,且随着油菜素内酯质量浓度的改变促进的效果发生变化。

表 2 不同质量浓度油菜素内酯处理毛竹实生苗光合色素质量分数

Table 2 Effect of different concentration BR on photosynthetic pigment content of *Ph. edulis* seedlings

处理	叶绿素a/(mg·g ⁻¹)	叶绿素b/(mg·g ⁻¹)	总叶绿素/(mg·g ⁻¹)	类胡萝卜素/(mg·g ⁻¹)
ck	2.28±0.08 c	0.88±0.04 b	3.17±0.12 b	0.92±0.04 b
E ₁	2.50±0.08 ab	1.01±0.06 a	3.51±0.14 a	1.06±0.04 a
E ₂	2.41±0.11 b	0.96±0.08 ab	3.37±0.19 a	1.01±0.06 a
E ₃	2.55±0.08 a	1.03±0.06 a	3.58±0.14 a	1.05±0.07 a
E ₄	2.50±0.10 ab	1.03±0.07 a	3.53±0.17 a	1.07±0.05 a
E ₅	2.50±0.08 ab	1.00±0.06 a	3.51±0.14 a	1.06±0.04 a

说明：同列比较，不同字母表示处理间差异显著($P<0.05$)，相同字母表示处理间差异不显著($P>0.05$)

表 3 不同质量浓度油菜素内酯处理毛竹实生苗光合参数

Table 3 Effect of different concentration BR on photosynthetic parameters of *Ph. edulis* seedlings

处理	净光合速率/($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	气孔导度/($\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	胞间二氧化碳摩尔分数/($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)	蒸腾速率/($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)
ck	6.87±0.21 c	0.051±0.005 d	211.47±15.86 c	1.36±0.08 c
E ₁	7.07±0.21 c	0.069±0.005 c	231.57±13.77 ab	1.48±0.13 bc
E ₂	7.53±0.32 b	0.074±0.005 bc	223.91±17.69 bc	1.56±0.16 b
E ₃	8.70±0.33 a	0.082±0.004 a	241.37±10.34 ab	1.75±0.08 a
E ₄	8.42±0.33 a	0.077±0.003 ab	245.53±9.62 a	1.66±0.13 ab
E ₅	7.49±0.41 b	0.074±0.006 bc	234.66±11.15 ab	1.59±0.15 ab

说明：同列比较，不同字母表示处理间差异显著($P<0.05$)，相同字母表示处理间差异不显著($P>0.05$)

2.3 不同质量浓度油菜素内酯处理对毛竹实生苗可溶性蛋白质、可溶性糖和淀粉质量分数的影响

由表 4 可知：相较于 ck，其他 4 种质量浓度处理的毛竹实生苗叶片的可溶性蛋白质质量分数均达到差异显著水平 ($P<0.05$)，随着喷施质量浓度的降低，可溶性蛋白质呈现先上升后下降的趋势，且在 0.005 0 和 0.001 0 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理下达到最大值。叶面喷施条件下，除 0.010 0 和 0.001 0 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 差异不显著外，其他处理与 ck 相比可溶性糖质量分数均达到显著水平 ($P<0.05$)，其中 0.050 0 与 0.000 5 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理之间差异不显著，而 0.005 0 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理后较 ck 增幅最大 ($P<0.05$)，增加了 10.9%。随着油菜素内酯质量浓度的降低，毛竹实生苗淀粉质量分数也呈先上升后下降的趋势，0.005 0 和 0.001 0 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理较 ck 差异达显著水平 ($P<0.05$)，分别增加 17.3% 和 16.9%。说明外源油菜素内酯溶液可以调节毛竹实生苗体内渗透调节物质的质量分数，有利于植株正常生长发育。

表 4 不同质量浓度油菜素内酯处理毛竹实生苗可溶性蛋白质、可溶性糖和淀粉质量分数

Table 4 Effect of different concentration BR on soluble protein,soluble sugar and amylum content of *Ph. edulis* seedlings

处理	可溶性蛋白质/(mg·g ⁻¹)	可溶性糖/(mg·g ⁻¹)	淀粉/(mg·g ⁻¹)	处理	可溶性蛋白质/(mg·g ⁻¹)	可溶性糖/(mg·g ⁻¹)	淀粉/(mg·g ⁻¹)
ck	4.02±0.20 d	5.08±0.11 c	1.37±0.03 c	E ₃	5.29±0.14 a	5.64±0.15 a	1.61±0.06 a
E ₁	4.21±0.06 c	5.32±0.13 b	1.52±0.08 a	E ₄	5.28±0.13 ab	5.17±0.20 bc	1.60±0.07 a
E ₂	4.26±0.06 c	5.04±0.20 c	1.51±0.02 ab	E ₅	5.10±0.08 ab	5.35±0.20 b	1.42±0.02 b

说明：同列比较，不同字母表示处理间差异显著($P<0.05$)，相同字母表示处理间差异不显著($P>0.05$)

2.4 不同质量浓度油菜素内酯处理对毛竹实生苗抗氧化酶活性的影响

由表 5 可知：超氧化物歧化酶和过氧化氢酶活性随油菜素内酯质量浓度降低呈现先上升后下降的趋势。当质量浓度在 0.001 0~0.005 0 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时，植株超氧化物歧化酶活性达到最大值，其中 0.005 0 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理相较于 ck 增幅最大，提高了 6.7%；过氧化氢酶活性则在 0.005 0 和 0.001 0 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理下达到最大值。毛竹实生苗叶片的过氧化物酶活性，随油菜素内酯质量浓度的降低呈升高趋势，当质量浓度在 0.000 5 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时，植株过氧化物酶活性相较 ck 差异达显著水平 ($P<0.05$)，依次是 0.005 0 和 0.001 0 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 。这些结果表明：毛竹实生苗叶片的抗氧化酶活性受外源油菜素内酯质量浓度影响，适宜质量浓度油菜素内酯可以提高抗氧化酶活性，增强植株抗逆性。

表5 不同质量浓度油菜素内酯处理毛竹实生苗抗氧化酶活性

Table 5 Effect of different concentration BR on antioxidant enzyme activities of bamboo seedlings

组别	超氧化物歧化酶/ ($\times 16.67 \text{ nkat} \cdot \text{g}^{-1}$)	过氧化物酶/ ($\times 16.67 \text{ nkat} \cdot \text{g}^{-1}$)	过氧化氢酶/ ($\times 16.67 \text{ nkat} \cdot \text{g}^{-1}$)	组别	超氧化物歧化酶/ ($\times 16.67 \text{ nkat} \cdot \text{g}^{-1}$)	过氧化物酶/ ($\times 16.67 \text{ nkat} \cdot \text{g}^{-1}$)	过氧化氢酶/ ($\times 16.67 \text{ nkat} \cdot \text{g}^{-1}$)
ck	3 018.58 $\pm$ 80.60 bc	43 031.11 $\pm$ 2 231.96 c	46.81 $\pm$ 1.47 c	E ₃	3 219.58 $\pm$ 106.30 a	49 306.67 $\pm$ 1 573.26 ab	50.67 $\pm$ 0.73 ab
E ₁	2 978.00 $\pm$ 102.19 c	46 871.11 $\pm$ 1 625.14 b	46.96 $\pm$ 2.57 c	E ₄	3 202.99 $\pm$ 99.55 a	48 937.78 $\pm$ 2 994.76 ab	53.63 $\pm$ 2.00 a
E ₂	3 159.32 $\pm$ 111.30 ab	46 404.44 $\pm$ 1 779.30 b	48.44 $\pm$ 0.73 bc	E ₅	3 187.05 $\pm$ 118.30 a	51 733.33 $\pm$ 2 538.05 a	46.37 $\pm$ 0.91 c

说明：同列比较，不同字母表示处理间差异显著($P < 0.05$)，相同字母表示处理间差异不显著($P > 0.05$)

3 讨论与结论

植物营养生长是指根、茎、叶等营养器官的生长，通过分析植物器官表型可以判断植物的生长情况。油菜素内酯能在植物各个生长发育阶段起到促进生长的作用，能有效提升植物株高、根长及干物质的积累^[12]。有研究表明：油菜素内酯对小米 *Setaria italica*^[13]、玉米 *Zea mays*^[14]、黄瓜 *Cucumis sativus*^[15] 和甘草 *Glycyrrhiza uralensis*^[16] 等植物均有促进生长的作用。本研究中，叶面喷施不同质量浓度的油菜素内酯，能不同程度地影响毛竹实生苗的生长发育，其中以 0.001 0~0.005 0 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 质量浓度为最佳。当油菜素内酯质量浓度为 0.05 0 0~0.010 0 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时，毛竹实生苗地上部分生长虽然没有出现生长抑制的现象，但该质量浓度处理后根系长度有小于对照的趋势，可能的原因是持续高质量浓度的油菜素内酯处理能够调控根系内部乙烯合成，造成根尖顶端优势丧失，进而抑制根系伸长^[17]。0.001 0 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 油菜素内酯对毛竹实生苗根系生长具有促进效果，即较低质量浓度处理能促进毛竹实生苗根系生长，这与邓茜等^[18] 在小麦 *Triticum aestivum* 中的研究结果相似，推测油菜素内酯对根系细胞的伸长或许与生长素类似具有双重效应。生长素浓度高低会分别启动不同的信号传输途径来调节植物生长，即低浓度促进生长，高浓度抑制生长^[19-20]。在本研究条件下，适宜质量浓度油菜素内酯处理有效增加了毛竹实生苗的株高，促进了叶片生长。这与前人在烟草 *Nicotiana tabacum*^[21] 和狐米草 *Spartina patens*^[22] 上得到的研究结果相类似，说明植物生长可能与油菜素内酯直接促进细胞生长和分裂的效应有关^[23-24]。

植物利用光合作用将光能转化为自身生命活动所需的有机化合物，因此，光合作用的强度能反应植物的生活力^[25]。随着油菜素内酯质量浓度降低，毛竹实生苗净光合速率、气孔导度及胞间二氧化碳摩尔分数均呈现先升后降的趋势，且在 0.001 0~0.005 0 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 达到最大值，推断适宜质量浓度油菜素内酯可以通过调节气孔，吸收外界二氧化碳向羧化部位扩散，从而增强毛竹实生苗光合能力。这与油菜素内酯在高粱 *Sorghum bicolor*^[26] 和甘蓝型油菜^[27] 上的研究结果相似。而 YU 等^[28] 发现：油菜素内酯处理后黄瓜幼苗气孔导度和蒸腾速率提高，但胞间二氧化碳摩尔分数却无显著变化，认为气孔因素和非气孔因素有可能都是提升黄瓜幼苗光合能力的原因，这与本研究的结果有所不同。王金平等^[29] 研究发现：油菜素内酯对樟树 *Cinnamomum camphora* 叶绿素含量积累和光合能力均有促进作用。郝建军等^[30] 认为：油菜素内酯处理能提高玉米叶绿素含量，提升光合速率，但油菜素内酯对光合能力的提升并不是直接活化光合系统，可能是通过某种较长时间的生化反应过程来实现的。BRAUN 等^[31] 研究表明：油菜素内酯可以通过提高植物体内叶绿素含量，促进植物进行光合作用。在本研究中，毛竹实生苗叶片的总叶绿素质量分数与净光合速率均在 0.001 0~0.005 0 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 达到最大值，这可能是外源油菜素内酯能影响聚光色素复合体上的蛋白表达或者调节叶绿素合成降解的关键酶来促进光合色素合成^[32]，提高植物光合固碳效率，促进植物光合作用^[33]。该结果与油菜素内酯在樱桃番茄 *Lycopersicon esculentum* var. *cerasiforme*^[34] 和油用牡丹‘凤丹’ *Paeonia ostii* ‘Fengdan’^[35] 上的结果相似，但不同物种之间生物学特性存在一定差异，这使得其对不同质量浓度油菜素内酯的敏感程度不同。除对照组外，各组毛竹实生苗之间地上与地下部分干质量差异并不大，但当油菜素内酯质量浓度在 0.001 0~0.005 0 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时，毛竹实生苗全株干质量较其他处理组有明显的提升。说明随着光合能力的增强，油菜素内酯能促进植株干物质的积累^[36]，从而促进毛竹实生苗生长发育。

有研究认为：外源油菜素内酯处理可诱导合成可溶性蛋白质、可溶性糖等渗透调节物质，提高超氧化物歧化酶、过氧化物酶和过氧化氢酶等 3 种抗氧化酶的活性，从而减轻膜脂过氧化对细胞膜系统的损

伤, 增强植物的抗逆性^[37]。总体而言, 在 0.001 0~0.005 0 mg·L⁻¹ 的油菜素内酯处理下, 抗氧化酶活性和渗透调节物质质量分数均保持在较高水平, 说明喷施适宜质量浓度的油菜素内酯, 可能促进植物体内抗氧化酶的合成或调解相关基因的转录与翻译, 进而激活抗氧化系统^[38], 调节相关代谢酶水平, 维持植物体正常生理代谢, 抑制膜脂过氧化, 保持植株细胞膜正常结构, 同时维持细胞渗透平衡, 增强细胞的保水功能^[39]。这一结果与前人在水稻 *Oryza sativa*^[40]、番茄 *Solanum lycopersicum*^[41]、裸燕麦 *Avena nuda*^[42] 上的研究结果相似。植株抗氧化水平的提高, 可为生长提供有利条件, 利于毛竹实生苗营养生长。本研究结果表明: 当质量浓度为 0.001 0~0.005 0 mg·L⁻¹ 时, 油菜素内酯持续处理能够促进毛竹实生苗体内渗透调节物质合成, 提高抗氧化酶活性, 增强实生苗抗逆境能力; 还能显著提升植株光合色素质量分数, 提高其光合能力, 促进干物质的积累, 增加生物量, 达到促进毛竹实生苗营养生长的效果。

4 参考文献

- [1] 秦忠林. 桂林毛竹林开花结实特征与实生苗需求分析[J]. 世界竹藤通讯, 2015, 13(2): 29–31.
QIN Zhonglin. Flowering and seeding characteristics of *Phyllostachys pubescens* and need analysis of seedlings in Guilin [J]. *World Bamboo Rattan*, 2015, 13(2): 29–31.
- [2] MITCHELL J W, MANDAVA N B, WORLEY J F. Brassins: a new family of plant hormones from rape pollen [J]. *Nature*, 1970, 225(5237): 1065–1066.
- [3] YUAN Lingyun, SHU Shengrong, SUN Jin, *et al.* Effects of 24-epibrassinolide on the photosynthetic characteristics, antioxidant system, and chloroplast ultrastructure in *Cucumis sativus* L. under Ca(NO₃)₂ stress [J]. *Photosynth Res*, 2012, 112(3): 205–214.
- [4] YANG A J, ANJUM S A, WANG L, *et al.* Effect of foliar application of brassinolide on photosynthesis and chlorophyll fluorescence traits of *Leymus chinensis* under varying levels of shade [J]. *Photosynthetica*, 2018, 56: 873–883.
- [5] 张玉萍, 刘威生, 孙绍春, 等. 油菜素内酯在果树上的应用研究进展[J]. 安徽农业科学, 2010, 38(12): 91–92, 95.
ZHANG Yuping, LIU Weisheng, SUN Shaochun, *et al.* Research progress on the application of brassinolide in pomology [J]. *J Anhui Agric Sci*, 2010, 38(12): 91–92, 95.
- [6] 邵继锋, 桂仁意, 季海宝, 等. 毛竹实生苗水培体系初步建立[J]. 浙江农林大学学报, 2011, 28(1): 86–94.
SHAO Jifeng, GUI Renyi, JI Haibao, *et al.* A preliminary study on establishment of hydroponic culture system *Phyllostachys edulis* for seedlings [J]. *J Zhejiang A&F Univ*, 2011, 28(1): 86–94.
- [7] LICHTENTHALER H K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes [J]. *Method Enzymol*, 1987, 148(1): 350–382.
- [8] 邹琦. 植物生理生化实验指导[M]. 北京: 中国农业出版社, 1995.
- [9] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000.
- [10] 崔喜艳. 基础生物化学实验方法和技术[M]. 北京: 中国林业出版社, 2008.
- [11] 姜东, 于振文, 李永庚, 等. 高产小麦营养器官临时贮存物质积运及其对粒重的贡献[J]. 作物学报, 2003, 29(1): 31–36.
JIANG Dong, YU Zhenwen, LI Yonggeng, *et al.* Accumulation and redistribution of temporal reserves in vegetative organs and its contribution to grain weight in high yield winter wheat [J]. *Acta Agron Sin*, 2003, 29(1): 31–36.
- [12] 王俊宇, 郑棉源, 刘付东标. 油菜素内酯对富贵竹生长的影响[J]. 亚热带植物科学, 2017, 46(4): 318–322.
WANG Junning, ZHENG Mianyuan, LIU Fudongbiao. Effects of brassinolides on growth of *Dracaena sanderiana* ‘Virens’ [J]. *Subtrop Plant Sci*, 2017, 46(4): 318–322.
- [13] 钟妍婷, 原向阳, 刘哲, 等. 油菜素内酯处理对谷子农艺性状和生理特性的影响[J]. 作物杂志, 2015(2): 124–128.
ZHONG Yanting, YUAN Xiangyang, LIU Zhe, *et al.* Effects of brassinolide on agronomic and physiological properties of foxtail millet [J]. *Crops*, 2015(2): 124–128.
- [14] 孔祥生, 张妙霞. 油菜素内酯和多效唑对玉米种子萌发及幼苗生长的影响[J]. 中国农学通报, 1998, 14(2): 21–23.
KONG Xiangsheng, ZHANG Miaoxia. Effect of brassinolide and multi-effect-triazol on seed germination and seedling growth in corn [J]. *Chin Agric Sci Bull*, 1998, 14(2): 21–23.
- [15] 张慎好, 武春成, 赵振忠, 等. 油菜素内酯在黄瓜上的应用效果研究[J]. 种子, 2009, 28(6): 81–85.

- ZHANG Shen hao, WU Chun cheng, ZHAO Zhen zhong, *et al.* Research on application effect of brassinolide on cucumber [J]. *Seed*, 2009, **28**(6): 81 – 85.
- [16] 乔晶, 胡峻, 李妍芃, 等. 油菜素内酯对甘草性状及7种化学成分含量的影响[J]. 中国中药杂志, 2016, **41**(2): 197 – 204.
- QIAO Jing, HU Jun, LI Yan peng, *et al.* Effect of exogenous brassinolide on morphological characters and contents of seven chemical constituents of *Glycyrrhiza uralensis* [J]. *China J Chin Mater Med*, 2016, **41**(2): 197 – 204.
- [17] 张爱华. 油菜素内酯在小麦初生根发育中的作用分析[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2018.
- ZHANG Aihua. *Effects of Brassinosteroids on The Development of Wheat Primary Roots* [D]. Yangling: Northwest A&F University, 2018.
- [18] 邓茜, 张爱华, 侯立江, 等. 油菜素内酯对小麦幼苗根系发育的影响[J]. *麦类作物学报*, 2018, **38**(12): 1504 – 1511.
- DENG Qian, ZHANG Aihua, HOU Lijiang, *et al.* Effects of brassinolide on development of root system of wheat seedlings [J]. *J Triticeae Crop*, 2018, **38**(12): 1504 – 1511.
- [19] WANG Renhou, ESTELLE M. Diversity and specificity: auxin perception and signaling through the TIR1/AFB pathway [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2014, **21**(1): 51 – 58.
- [20] 张海丽, 高静, 张昊, 等. 油菜素内酯对水稻细胞伸长和分裂的调控[J]. *农业生物技术学报*, 2015, **23**(1): 71 – 79.
- ZHANG Haili, GAO Jing, ZHANG Hao, *et al.* The regulation of brassinosteroid (BR) on elongation and division of rice (*Oryza sativa*) cells [J]. *J Agric Biotechnol*, 2015, **23**(1): 71 – 79.
- [21] GAUDINOVÁ A, SÜSSENBEKOVÁ H, VOJTĚCHOVÁ M, *et al.* Different effects of two brassinosteroids on growth, auxin and cytokinin content in tobacco callus tissue [J]. *Plant Growth Regul*, 1995, **17**(2): 121 – 126.
- [22] LU Zhou, HUANG Min, GE Dongping, *et al.* Effect of brassinolide on callus growth and regeneration in *Spartina patens* (Poaceae) [J]. *Plant Cell Tissue Organ Culture*, 2003, **73**(1): 87 – 89.
- [23] 郑洁, 王磊. 油菜素内酯在植物生长发育中的作用机制研究进展[J]. 中国农业科技导报, 2014, **16**(1): 52 – 58.
- ZHENG Jie, WANG Lei. Advance in mechanism of brassinosteroids in plant development [J]. *J Agric Sci Technol*, 2014, **16**(1): 52 – 58.
- [24] BAO Fang, SHEN Junjiang, BRADY S R, *et al.* Brassinosteroids interact with auxin to promote lateral root development in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 2004, **134**(4): 1624 – 1631.
- [25] EMES M J, BOWSHER C G, HEDLEY C, *et al.* Starch synthesis and carbon partitioning in developing endosperm [J]. *J Exper Bot*, 2003, **54**(382): 569 – 575.
- [26] 石新新, 李佐同, 杨克军, 等. 表油菜素内酯对高粱幼苗生长和光合特性的影响[J]. *黑龙江八一农垦大学学报*, 2015, **27**(5): 56 – 60.
- SHI Xinxin, LI Zuotong, YANG Kejun, *et al.* Effects of EBR on growth and photosynthetic system on sorghum seedlings [J]. *J Heilongjiang Bayi Agric Univ*, 2015, **27**(5): 56 – 60.
- [27] 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.
- LI Ling, LI Jun, ZHANG Chunlei, *et al.* Effects of exogenous ABA and BR on waterlogging resistance of juvenile rapeseed [J]. *Chin J Oil Crop Sci*, 2012, **34**(5): 489 – 495.
- [28] YU Jingquan, HUANG Lifeng, HU Wenhui, *et al.* A role for brassinosteroids in the regulation of photosynthesis in *Cucumis sativus* [J]. *J Exper Bot*, 2004, **55**(399): 1135 – 1143.
- [29] 王金平, 张金池, 岳健敏, 等. 油菜素内酯对氯化钠胁迫下樟树幼苗光合色素和叶绿素荧光参数的影响[J]. *浙江农林大学学报*, 2017, **34**(1): 20 – 27.
- WANG Jinping, ZHANG Jinchi, YUE Jianmin, *et al.* BRs, photosynthetic pigments, and chlorophyll fluorescence parameters in *Cinnamomum camphora* seedlings with NaCl stress [J]. *J Zhejiang A&F Univ*, 2017, **34**(1): 20 – 27.
- [30] 郝建军, 玄美淑, 何若韞. 油菜素内酯对玉米幼苗光合速率与呼吸速率的影响[J]. 沈阳农业大学学报, 1990, **21**(1): 43 – 47.
- HAO Jianjun, XUAN Meishu, HE Ruoyun. Effect of brassinolide (BR) on the rate of photosynthesis and respiration in maize seedlings [J]. *J Shenyang Agric Univ*, 1990, **21**(1): 43 – 47.
- [31] BRAUN P, WILD A. The influence of brassinosteroid on growth and parameters of photosynthesis of wheat and mustard

- plants [J]. *J Plant Physiol*, 1984, **116**(3): 189 – 196.
- [32] HASAN S A, HAYAT S, AHMAD A. Brassinosteroids protect photosynthetic machinery against the cadmium induced oxidative stress in two tomato cultivars [J]. *Chemosphere*, 2011, **84**(10): 1446 – 1451.
- [33] 孙伟, 范开业, 王斌, 等. 新型植物激素油菜素内酯研究进展及在农业生产中的应用[J]. *农业科技通讯*, 2013(2): 116 – 118.
- SUN Wei, FAN Kaiye, WANG Bin, *et al.* Research progress and application of new plant hormone brassinolide in agricultural production [J]. *Bull Agric Sci Technol*, 2013(2): 116 – 118.
- [34] 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.
- LI Meng, SHU Sheng, GUO Shirong, *et al.* Effect of 24-brassinolides on photosynthetic characteristics and fruit quality of cherry tomato [J]. *Acta Bot Boreali-Occident Sin*, 2015, **35**(1): 138 – 145.
- [35] 肖瑞雪, 吕静霞, 贾长松, 等. 外源油菜素内酯对油用牡丹 ‘凤丹’ 生理特性的影响[J]. *植物生理学报*, 2018, **54**(9): 49 – 57.
- XIAO Ruixue, LÜ Jingxia, JIA Changsong, *et al.* Effect of exogenous brassinosteroid on physiological characteristics of *Paeonia ostii* ‘Fengdan’ [J]. *Plant Physiol J*, 2018, **54**(9): 49 – 57.
- [36] 贾东坡, 冯林剑. 植物与植物生理[M]. 重庆: 重庆大学出版社, 2015.
- [37] 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.
- XIAO Ruixue, GUO Lili, JIA Qishi, *et al.* Advances in research on brassinolide regulation of plant growth and yield and quality [J]. *Jiangsu Agric Sci*, 2019, **47**(10): 16 – 21.
- [38] BAJGUZ A. Effect of brassinosteroids on nucleic acids and protein content in cultured cells of *Chlorella vulgaris* [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2000, **38**(3): 209 – 215.
- [39] 宋吉轩, 李金还, 刘美茹, 等. 油菜素内酯对干旱胁迫下羊草渗透调节及抗氧化酶的影响研究[J]. *草业学报*, 2015, **24**(8): 93 – 102.
- SONG Jixuan, LI Jinhuan, LIU Meiru, *et al.* Effects of brassinosteroid application on osmotic adjustment and antioxidant enzymes in *Leymus chinensis* under drought stress [J]. *Acta Pratacult Sin*, 2015, **24**(8): 93 – 102.
- [40] CHAO Yunying, ZHAO Hua. Protective roles of brassinolide on rice seedlings under high temperature stress [J]. *Rice Sci*, 2008, **15**(1): 63 – 68.
- [41] ALI B, HAYAT S, HASAN S, HASAN S A, *et al.* Effect of root applied 28-homobrassinolide on the performance of *Lycopersicon esculentum* [J]. *Sci Hortic*, 2006, **110**(3): 267 – 273.
- [42] 王传凯, 郭森. 油菜素内酯对裸燕麦常温和高温胁迫下生长形态及生理特性的影响[J]. *南方农业学报*, 2017, **48**(7): 1173 – 1177.
- WANG Chuankai, GUO Miao. Effect of brassinolide on growth morphology and physiological characters of *Avena nuda* under room and high temperature stresses [J]. *J Southern Agric*, 2017, **48**(7): 1173 – 1177.