



### 不同脱叶性甘蔗品种成熟期内源激素含量的研究

欧克纬, 农泽梅, 朱鹏锦, 庞新华, 吕平, 周全光, 程琴, 卢业飞

#### 引用本文:

欧克纬, 农泽梅, 朱鹏锦, 庞新华, 吕平, 周全光, 程琴, 卢业飞. 不同脱叶性甘蔗品种成熟期内源激素含量的研究[J]. 热带亚热带植物学报, 2022, 30(4): 528–532.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4497>

---

### 您可能感兴趣的其他文章

#### Articles you may be interested in

#### 高温胁迫对‘黄冠’、‘翠玉’梨耐热生理指标及相关基因表达的影响

Effects of High Temperature Stress on Heat Resistance and Related Genes Expression of Pear Trees

热带亚热带植物学报. 2017, 25(1): 43–50 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3616>

#### 液体培养的蛇足石杉离体叶状体生产石杉碱甲和生化特征研究

Studies on Huperzine A Accumulation and Biochemical Characteristics in Thallus of *Huperzia serrata* in vitro by Liquid Culture

热带亚热带植物学报. 2019, 27(1): 109–114 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3901>

#### 嘉宝果不同发育期花果叶的挥发性成分分析

Volatile Components in Flowers, Fruits and Leaves of Jaboticaba at Different Developmental Stages

热带亚热带植物学报. 2022, 30(3): 423–433 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4451>

#### 铁皮石斛醇溶性浸出物和六类物质的动态变化研究

Dynamic Changes in Alcohol Soluble Components and Six Kinds of Substances from *Dendrobium officinale*

热带亚热带植物学报. 2017, 25(4): 370–378 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3703>

#### 猕猴桃POD基因的克隆和表达分析

Cloning and Expression Analysis of POD Genes in Kiwifruit

热带亚热带植物学报. 2019, 27(1): 11–18 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3919>

向下翻页, 浏览PDF全文

# 不同脱叶性甘蔗品种成熟期内源激素含量的研究

欧克纬, 农泽梅, 朱鹏锦, 庞新华, 吕平, 周全光, 程琴, 卢业飞\*

(广西壮族自治区亚热带作物研究所, 南宁 530001)

**摘要:** 为探究甘蔗(*Soccharum officinarum*)内源激素与其脱叶性之间的相关性, 对不同成熟期甘蔗不同叶位的叶鞘基部的脱落酸(ABA)、脱落酸葡萄糖酯(ABA-GE)、1-氨基环丙烷羧酸(ACC)和茉莉酸(JA)及相关衍生物茉莉酸-缬氨酸(JA-val)的含量进行测定。结果表明, LZ02-169 品系的 ABA、JA-val 含量随成熟期的变化趋势与脱叶率一致; 而 LZ02-169 的+8 叶叶鞘基部 ACC 含量的变化趋势与脱叶率相反; 成熟后期 LZ02-169 的+8 叶叶鞘基部 ABA、ABA-GE 及 JA-val 的含量均显著高于‘GT47’。因此, 甘蔗成熟后期 ABA 含量的升高可能加速了叶片的脱落; 经由 ACC 转化的乙烯和 JA-Val 也对叶片的脱落具有促进作用。

**关键词:** 甘蔗; 脱叶性; 内源激素

doi: 10.11926/jtsb.4497

## Study on Endogenous Hormone Contents of Sugarcane Varieties with Different Defoliation at Maturity Stage

OU Kewei, NONG Zemei, ZHU Pengjin, PANG Xinghua, LÜ Ping, ZHOU Quanguang, CHENG Qin, LU Yefei\*

(Guangxi Subtropical Crops Research Institute, Nanning 530001, China)

**Abstract:** In order to research the correlation between the endogenous auxin and defoliation of sugarcane, the contents of abscisic acid (ABA), ABA-glucosyl ester (ABA-GE), 1-aminocyclopropanecarboxylic acid (ACC), jasmonic acid (JA) and related derivatives jasmonic acid-valine (JA-val) in leaf sheath bases at different positions were determined at different mature stages. The results showed that the change trends of ABA and JA-val contents in LZ02-169 with maturity were consistent with that of shedding rate, while the ACC content in +8 leaf sheath base of LZ02-169 and defoliation rate was opposite. The contents of ABA, ABA-GE and JA-val in +8 leaf sheath base of LZ02-169 at late mature stage were significantly higher than those of ‘GT47’. Therefore, the increase of ABA content might accelerate the abscission of sugarcane leaves at late mature stage, and ethylene derived from ACC and JA-Val also promoted the abscission of sugarcane leaves.

**Key words:** Sugarcane; Defoliation; Endogenous auxin

甘蔗(*Soccharum officinarum*)是世界上最重要的糖料作物。甘蔗的收获环节作业量约占生产全程总作业量的一半以上, 从人工收获角度来看, 剥叶

的作业量占比收获期作业量的六成之多<sup>[1]</sup>, 这不仅使得甘蔗生产的效率低、工作强度大, 更使得甘蔗的生产成本居高不下<sup>[2]</sup>; 从机械化收获角度来看,

收稿日期: 2021-08-16

接受日期: 2021-10-28

**基金项目:** 广西科学研究与技术开发计划项目(桂科攻 1598006-1-1B); 广西农科院科技发展基金项目(桂农科 2020YM137); 广西农科院基本科研业务专项(桂农科 2021YT151); 2021 年度广西农业科学院成果转化项目(NKYC202104); 广西农科院科技发展基金项目(桂农科 2022JM93)资助

This work was supported by the Project for Science Research and Technology Development Plan in Guangxi (Grant No. 1598006-1-1B), the Project for Science and Technology Development in Guangxi Academy of Agricultural Sciences (Grant No. 2020YM137), the Project for Basic Research Business of Guangxi Academy of Agricultural Sciences (Grant No. 2021YT151), the Project for Achievement Transformation of Guangxi Academy of Agricultural Sciences in 2021 (Grant No. NKYC202104), and the Project for Basic Research Business of Guangxi Academy of Agricultural Sciences (Grant No. 2022JM93).

作者简介: 欧克纬(1986 生), 女, 硕士, 助理研究员, 研究方向为作物遗传育种及栽培研究。E-mail: 707008920@qq.com

\* 通信作者 Corresponding author. E-mail: 49990366@qq.com

虽然机械化耕整地及机械化种植已较为普及, 但甘蔗机收的推进仍不理想<sup>[3]</sup>, 广西甘蔗的机收率仍不到 10%, 机收阶段的含杂率过高是阻滞甘蔗机械化收获全面实行的一个重要影响因素, 决定机收含杂率高低的一个重要成分恰恰是收获时夹杂蔗叶的多少<sup>[4]</sup>。故无论是人工砍收还是机械作业, 选育和栽培脱叶性好的甘蔗优良新品种将可能较大地降低工作强度及含杂率, 对降低甘蔗的生产成本具有十分重要的作用<sup>[5]</sup>。

目前, 甘蔗的品种选育多侧重糖分和产量, 脱叶性方面的研究开展较少<sup>[2,6]</sup>。虽然已有研究表明, 乙烯(ethylene)、脱落酸(abscisic acid, ABA)和茉莉酸(jasmonic acid, JA)及其衍生物等都对植物器官的脱落具有重要的调节作用, A4 无核荔枝(*Litchi chinensis*)正常果的果柄离区脱落酸和乙烯的含量显著低于触落果, 果柄离区此 2 种激素含量的升高加速了荔枝果实的脱落<sup>[7]</sup>; 调控月季(*Rosa chinensis*)花瓣脱落的重要转录因子 *RhERF1* 的表达水平受到乙烯的调节<sup>[8]</sup>, 与月季花瓣脱落可能存在关联的转录因子 *RbEXPA1* 在乙烯的刺激下表达量出现上调<sup>[9]</sup>; 棉花(*Gossypium hirsutum*)叶片的脱落受到乙烯的调控, ABA 则通过乙烯进一步诱导棉花叶片的脱落<sup>[10]</sup>; ABA 和 ACC 在柑橘(*Citrus sinensis*)等果实的脱落过程中进行调控<sup>[11]</sup>; 茉莉酸及其衍生物能促进菜豆(*Phaseolus vulgaris*)叶柄的脱落等<sup>[12]</sup>, 但目前, 有关甘蔗内源激素与甘蔗脱叶性之间的相关研究鲜见报道。本研究从上述几种重要的植物激素着手, 在甘蔗的不同成熟时期分别对脱叶性不同的甘蔗品种(系)凉蔗 02-169 和‘桂糖 47 号’的不同叶位的叶鞘基部进行取样, 通过测定上述激素及相关衍生物的含量来初步探究不同脱叶性甘蔗品种成熟期内源激素含量的差异以及这些激素类物质对甘蔗脱叶性可能存在的影响, 为进一步选育脱叶性好的甘蔗优良新品种提供参考。

## 1 材料和方法

### 1.1 材料

本试验选用脱叶性极强的甘蔗(*Soccharum officinarum*)凉蔗 02-169 品系(LZ02-169)和脱叶性差的‘桂糖 47 号’品种(‘GT47’)为材料, 均种植并保存于广西壮族自治区亚热带作物研究所甘蔗种质资源圃。

### 1.2 方法

2020 年 3 月, 将供试材料种茎种植于广西热作所甘蔗种质资源圃试验田。每个品种按小区各种植 3 个重复, 每小区 5 行, 行长 5 m, 行宽 1.1 m。每行下种 60 芽, 双行种植; 为尽量避免外界环境如风力、光照等因素差异对自然脱叶率的影响, 在小区边际设保护行。遵循田间常规管理, 且在甘蔗生长过程中, 均不进行人工剥叶。于 2020 年甘蔗成熟初期(11 月中旬)、中期(12 月中旬)和后期(次年 1 月中旬)的晴朗上午, 对 LZ02-169 和‘GT47’进行自然脱叶率的统计并进行采样。每品种随机选取长势良好的 8~10 株植株, 分别取+2、+5 和+8 叶(以顶端最高且可见肥厚带叶片为+1 叶)的叶鞘基部(自鞘基而上约 1.0 cm 的离区组织), 迅速置于液氮中, 随后保存于-80 °C 超低温冰箱中备用。叶鞘基部用研磨仪研磨成粉末状, 称取 50 mg 粉末后加入内标, 用 1 mL 甲醇:水:甲酸(体积比为 15:4:1)溶液进行提取, 浓缩液用 100  $\mu$ L 80% 甲醇溶液复溶后过滤膜(0.22  $\mu$ m), 用于 LC-MS/MS 分析。

自然脱叶率 = 自然脱落的叶片数 / 总节数  $\times$  100%; 1-氨基环丙烷-1-羧酸(ACC)、脱落酸(ABA)、脱落酸葡萄糖酯(ABA-GE)和茉莉酸(JA)及其衍生物茉莉酸-缬氨酸(JA-Val)的含量交由武汉迈特维尔生物科技有限公司代为测定。

试验数据使用 SPSS 软件进行方差分析, 采用 Excel 2003 对数据进行整理和制表, 以  $P < 0.05$  表示差异显著。

## 2 结果和分析

### 2.1 自然脱叶率的差异

3 个成熟期‘GT47’的自然脱叶率均为 0, 表明该品种在自然生长下很难自动脱叶; 而 LZ02-169 在成熟中期和后期的自然脱叶率分别为(55.75  $\pm$  0.45)%和(62.14  $\pm$  0.17)%, 与前期(48.33  $\pm$  0.03%)达显著差异。

### 2.2 叶鞘基部 ABA 和 ABA-GE 含量的变化

由表 1 可见, ‘GT47’甘蔗+8 叶的叶鞘基部 ABA 含量在成熟初期和中期均最高, 且均显著高于同时期的+2 和+5 叶及 LZ02-169 各叶位; 其次为 LZ02-169 的+8 叶。到了成熟后期, 叶鞘基部 ABA 含量最高的为 LZ02-169 的+8 叶, 达 112.67 ng/g, 较中

期增长 67.17%，显著高于同时期+2 和+5 叶及‘GT47’各叶位；其次为‘GT47’的+8 叶，较中期下降了 14.13%。

LZ02-169 在成熟初期和中期的+2 及+5 叶鞘基部的 ABA-GE 含量较高，其+8 叶未检测到；在成

熟后期，+5 叶鞘基部的 ABA-GE 含量也维持较高的水平，+8 叶鞘基部的 ABA-GE 含量较高，+5 及+8 叶的 ABA-GE 含量显著高于同时期 LZ02-169 的+2 叶和‘GT47’的+2 及+5 叶；而‘GT47’仅在成熟后期的+2 及+5 叶中检测到 ABA-GE。

表 1 甘蔗叶鞘基部的激素含量

Table 1 Defoliation rate and hormone contents in leaf sheath base of sugarcane

激素 Hormony	品种(系) Variety (Line)	成熟初期 Early mature stage			成熟中期 Mid-mature stage			成熟后期 Late mature stage		
		+2	+5	+8	+2	+5	+8	+2	+5	+8
ABA	‘GT47’	18.2±0.6d	12.2±0.3c	75.8±6.6a	10.1±0.7e	23.8±0.5d	96.4±3.4a	16.9±0.3d	34.1±0.4c	82.8±4.8b
	LZ02-169	28.4±0.5d	29.6±0.3c	53.3±0.2b	25.3±0.6d	40.0±0.98c	67.4±3.6b	25.3±1.0cd	25.2±0.3cd	112.7±4.9a
ABA-GE	‘GT47’	—	—	—	—	—	—	8.9±0.7c	23.0±1.4b	—
	LZ02-169	9.4±0.7b	74.0±4.3a	—	28.4±1.9b	76.4±5.8a	—	25.9±2.5b	62.2±2.5a	61.5±3.7a
ACC	‘GT47’	98.3±3.9cd	92.5±2.7d	125.7±6.6b	75.4±3.4c	73.0±3.8c	37.7±1.1d	71.6±3.7b	79.2±0.5b	70.1±2.9b
	LZ02-169	109.3±3.5c	136.7±3.2b	195.3±7.5a	95.0±6.7a	92.7±5.1ab	81.4±2.3bc	101.0±5.1a	103.1±5.4a	72.0±3.2b
JA	‘GT47’	210.7±7.3c	116.3±3.8d	256.3±20.5b	10.8±0.6d	68.3±3.1c	36.7±2.3d	161.0±2.9c	313.7±12.9a	58.9±4.3c
	LZ02-169	383.3±17.0a	378.7±5.2a	151.0±5.3c	84.1±6.4c	162.7±14.9a	127.3±4.3b	192.0±17.1bc	214.0±10.6b	128.3±5.9d
JA-Val	‘GT47’	0.6±0.0cd	0.2±0.00e	4.0±0.3a	0.0±0.0d	1.0±0.9c	2.9±0.1b	0.5±0.1d	3.3±0.2b	2.6±0.2c
	LZ02-169	0.9±0.2d	2.0±0.1c	2.8±0.1b	0.1±0.0d	1.2±0.1c	3.7±0.1a	0.3±0.0d	0.6±0.0d	6.5±0.1a

同列数据后不同字母表示差异显著( $P < 0.05$ )。

Data followed different letters indicate significant at 0.05 level.

### 2.3 成熟期叶鞘基部 ACC 含量的变化

LZ02-169 的+8 叶鞘基部在成熟初期的 ACC 值最高，显著高于其余叶位，随后逐渐下降；到成熟后期，LZ02-169 的+2 和+5 叶鞘基部 ACC 含量显著高于+8 叶。与同时期的‘GT47’相比，除成熟初期+2 叶、成熟后期的+8 叶外，同叶位叶鞘基部的 ACC 含量，LZ02-169 均显著高于‘GT47’，且‘GT47’的+8 叶鞘基部 ACC 含量随成熟期先降后升(表 1)。

### 2.4 成熟期叶鞘基部的 JA 和 JA-Val 含量

在成熟初期，LZ02-169 的+2 叶鞘基部的 JA 含量最高，+2、+5 叶的 JA 含量显著高于同时期+8 叶和‘GT47’。到成熟中期，2 个甘蔗品种(系)各叶鞘基部 JA 含量均明显下降。到成熟后期，LZ02-136 的+2 和+5 叶的 JA 含量较成熟中期分别增长 128.38% 和 31.55%，‘GT47’的+2 和+5 叶的 JA 含量较中期分别增长 1394.89% 和 359.25%；LZ02-169 的+8 叶鞘基部 JA 含量显著高于‘GT47’的+8 叶(表 1)。

随成熟期的推进，LZ02-169 的+8 叶叶鞘基部的 JA-Val 含量呈递增趋势，到成熟后期达到最高；而‘GT47’的+8 叶鞘基部的 JA-Val 含量则呈现递减趋势。LZ02-169 的+2、+5 叶鞘基部的 JA-Val 含量

均随成熟期呈递增趋势(表 1)。

## 3 结论和讨论

ABA 是植物器官脱落的重要调控激素和信号分子<sup>[13]</sup>，高浓度的 ABA 能促进植物器官的脱落<sup>[11,14]</sup>。ABA-GE 是由 ABA 转葡萄糖基酶催化产生的 ABA 结合体的最主要的形式<sup>[15]</sup>，可通过  $\beta$ -葡萄糖苷酶的催化作用转变为有活性的 ABA 分子，从而实现 ABA 含量的调节<sup>[16]</sup>。本研究结果表明，成熟后期 LZ02-169 的+8 叶鞘基部的 ABA-GE 突然升高，其 ABA 含量也为最高，高含量 ABA 可能加速了+8 叶片在成熟后期的脱落，推测在甘蔗成熟后期，LZ02-169 的+8 叶鞘基部，储备了足够的 ABA-GE 和 ABA 特异性  $\beta$ -D-葡萄糖苷酶，保证了足够高活性的 ABA 的合成和释放，最终促使了叶片的脱落。

乙烯含量的升高可促进果胶酶合成基因、多聚半乳糖醛酸酶基因等细胞壁水解酶基因的表达，从而促进植物器官的脱落<sup>[17]</sup>。由于乙烯不易直接测定，通过测定其直接前体 ACC 含量可为乙烯含量的判断提供参考<sup>[18-19]</sup>。本研究结果表明，不同成熟期相同叶位叶鞘基部的 ACC 含量均表现为 LZ02-

169 高于‘GT47’, LZ02-169 的+8 叶鞘基部 ACC 含量与其脱叶率成反比, 推测乙烯的合成促进了蔗叶的脱落, 即在甘蔗成熟初期叶鞘基部开始储备大量的 ACC 以合成乙烯, 而随着成熟期的推进, ACC 合成乙烯的速率加快, 乙烯的释放促进了脱叶过程, 脱叶后 ACC 的含量下降。

JA 及其衍生物均可引起植物的生理反应, 其中一个重要的作用即为促进植物器官的脱落<sup>[20]</sup>。本研究结果表明, JA-Val 在成熟后期的 LZ02-169 的+8 叶鞘基部表现出最高含量, 其在 3 个成熟期+8 叶中的含量变化趋势与其自然脱叶率相同, 推测 JA-Val 对蔗叶的脱落具有一定的促进作用。

综上所述, 在甘蔗成熟后期 ABA 浓度的升高可能加速了蔗叶的脱落; 经由 ACC 转化的乙烯以及 JA-Val 也对蔗叶的脱落具有促进作用。考虑到植物叶片脱落受到多种内源激素及细胞中激素动态水平的调控<sup>[21-23]</sup>, 以及除 ABA、乙烯、JA 之外的其他激素、非激素类物质和自然因素等均会对蔗叶的脱落造成影响<sup>[17,24]</sup>, 故有关蔗叶脱落的相关机理还有待从不同角度展开进一步探索。

## 参考文献

- [1] SINGH J, SINGH A K, SHARMA M P, et al. Mechanization of sugarcane cultivation in India [J]. Sugar Technol, 2011, 13(4): 310–314. doi: 10.1007/s12355-011-0101-5.
- [2] LI Y R. Modern Sugarcane Science [M]. Beijing: China Agricultural Press, 2010: 117–145, 457–473.  
李扬瑞. 现代甘蔗学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2010: 117–145, 457–473.
- [3] ZHANG C X, LU H. Current situation and suggestions of sugarcane harvest mechanization in Guangxi [J]. Agric Eng, 2019, 9(4): 5–9.  
张长献, 鲁华. 广西甘蔗机械化收获现状及建议 [J]. 农业工程, 2019, 9(4): 5–9.
- [4] DENG Y J. Analysis on present situation of sugarcane mechanized harvesting and countermeasures [J]. Light Ind Sci Technol, 2021, 37(5): 156–157.  
邓宇杰. 浅析甘蔗机械化收获现状及完善对策 [J]. 轻工科技, 2021, 37(5): 156–157.
- [5] TAO L A, JING Y F, ZHOU Q M, et al. Analysis on the agronomic traits of new sugarcane variety Yunzhe05-596 by mechanical harvesting [J]. Chin J Trop Agric, 2018, 38(1): 105–108. doi: 10.12008/j.issn.1009-2196.2018.01.019.  
桃联安, 经艳芬, 周清明, 等. 甘蔗新品种云蔗 05-596 机械收割相
- 关农艺性状分析 [J]. 热带农业科学, 2018, 38(1): 105–108. doi: 10.12008/j.issn.1009-2196.2018.01.019.
- [6] OU K W, LU Y F, NONG Z M, et al. Comparative analysis and determination of defoliation and impurity rate of different varieties of sugarcane [J]. Chin J Trop Agric, 2020, 40(12): 91–96. doi: 10.12008/j.issn.1009-2196.2020.12.016.  
欧克纬, 卢业飞, 农泽梅, 等. 不同品种甘蔗脱叶性和机收含杂率的测定与比较分析 [J]. 热带农业科学, 2020, 40(12): 91–96. doi: 10.12008/j.issn.1009-2196.2020.12.016.
- [7] FU Y N. Studies on the physiological basis of the fruit drop and cracking and its regulation of A4 seedless litchi [D]. Haikou: Hainan University, 2017.  
付亚男. A4 无核荔枝落果与裂果生理基础及其调控研究 [D]. 海口: 海南大学, 2017.
- [8] GAO Y R, LIU Y, LIANG Y, et al. *Rosa hybrida* RhERF1 and RhERF4 mediate ethylene- and auxin-regulated petal abscission by influencing pectin degradation [J]. Plant J, 2019, 99(6): 1159–1171. doi: 10.1111/TPJ.14412.
- [9] SANE A P, TRIPATHI S K, NATH P. Petal abscission in rose (*Rosa bourboniana* var Gruss an Teplitz) is associated with the enhanced expression of an alpha expansin gene, *RbEXPA1* [J]. Plant Sci, 2006, 172(3): 481–487. doi: 10.1016/j.plantsci.2006.10.005.
- [10] MISHRA A, KHARE S, TRIVEDI P K, et al. Effect of ethylene, 1-MCP, ABA and IAA on break strength, cellulase and polygalacturonase activities during cotton leaf abscission [J]. S Afr J Bot, 2008, 74(2): 282–287. doi: 10.1016/j.sajb.2007.12.001.
- [11] DONG Q Q, GONG G Z, PENG Z C, et al. Analysis on the relationship between pre-harvest fruit drops and content of endogenous hormone in different parts of fruit in citrus [J]. J Plant Physiol, 2018, 54(10): 1569–1575. doi: 10.13592/j.cnki.ppj.2018.0328.  
董倩倩, 龚桂芝, 彭祝春, 等. 柑橘采前落果与果实不同部位内源激素含量关系分析 [J]. 植物生理学报, 2018, 54(10): 1569–1575. doi: 10.13592/j.cnki.ppj.2018.0328.
- [12] UEDA J, MIYAMOTO K, HASHIMOTO M. Jasmonates promote abscission in bean petiole explants: Its relationship to the metabolism of cell wall polysaccharides and cellulase activity [J]. J Plant Growth Regul, 1996, 15(4): 189–195. doi: 10.1007/BF00190583.
- [13] DUAN N, JIA Y K, XU J, et al. Research progress on plant endogenous hormones [J]. Chin Agric Sci Bull, 2015, 31(2): 159–165.  
段娜, 贾玉奎, 徐军, 等. 植物内源激素研究进展 [J]. 中国农学通报, 2015, 31(2): 159–165.
- [14] LI C Q, WANG Y H, HUANG X M, et al. An improved fruit transcriptome and the identification of the candidate genes involved in fruit

- abscission induced by carbohydrate stress in litchi [J]. *Front Plant Sci*, 2015, 6: 439. doi: 10.3389/fpls.2015.00439.
- [15] XU Z J, NAKAJIMA M, SUZUKI Y, et al. Cloning and characterization of the abscisic acid-specific glucosyltransferase gene from adzuki bean seedlings [J]. *Plant Physiol*, 2002, 129(3): 1285–1295. doi: 10.1104/PP.001784.
- [16] CHEN Z, ZHENG Y, YANG X W, et al. Research progress on molecular mechanism of phytohormone ABA homeostasis [J]. *J Henan Agric Sci*, 2016, 45(12): 1–6. doi: 10.15933/j.cnki.1004-3268.2016.12.001.  
陈震, 郑洋, 杨习武, 等. 植物体内 ABA 水平的动态调节机制研究进展 [J]. *河南农业科学*, 2016, 45(12): 1–6. doi: 10.15933/j.cnki.1004-3268.2016.12.001.
- [17] WANG Q S, ZHAO D Y, SHEN L, et al. Regulation of plant organs abscission by abscission regulating substances [J]. *Acta Bot Boreali-Occid Sin*, 2009, 29(11): 2352–2359. doi: 10.3321/j.issn:1000-4025.2009.11.030.  
王权帅, 赵丹莹, 申琳, 等. 脱落调节物质对植物器官脱落的调控 [J]. *西北植物学报*, 2009, 29(11): 2352–2359. doi: 10.3321/j.issn:1000-4025.2009.11.030.
- [18] DU D D. Promoting plant growth by rhizobacteria under saline-alkaline conditions [D]. Tai'an: Shandong Agricultural University, 2020.  
杜冬冬. 盐碱条件下植物根际菌促生作用的研究 [D]. 泰安: 山东农业大学, 2020.
- [19] SONG C P, MEI H S. Formation, conversion and resulation of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) in higher plants [J]. *Plant Physiol Commun*, 1990, 4(4): 13–19.  
宋纯鹏, 梅慧生. 高等植物体内 1-氨基环丙烷-1-羧酸(ACC)的形成、转化和调节 [J]. *植物生理学通讯*, 1990, 4(4): 13–19.
- [20] SANIEWSKI M, UEDA J, MIYAMOTO K. Methyl jasmonate induces the formation of secondary abscission zone in stem of *Bryophyllum calycinum* Salisb [J]. *Acta Physiol Plant*, 2000, 22(1): 17–23. doi: 10.1007/s11738-000-0003-8.
- [21] NAKANO T, ITO Y. Molecular mechanisms controlling plant organ abscission [J]. *Plant Biotechnol*, 2013, 30(3): 209–216. doi: 10.5511/PLANTBIOTECHNOLOGY.13.0318A.
- [22] WANG J. Mechanism of gene cluster *VdDfs* in *Verticillium dahliae* regulating host plants defoliating phenotype [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2018.  
王杰. 大丽轮枝菌 *VdDfs* 基因簇调控寄主落叶性状的分子机制研究 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2018.
- [23] XU H Z, XUE H W. *Plant Hormones: Function and Molecular Mechanism* [M]. Shanghai: Shanghai Scientific and Technical Publishers, 2012.  
许智宏, 薛红卫. 植物激素作用的分子机理 [M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2012.
- [24] LIN Y. The function of *LeMAPKs A* in the abscission of tomato pedicel explants [D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2015.  
林英. *LeMAPKs A* 类基因在番茄花柄外植体脱落中的作用研究 [D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2015.