

独脚金内酯合成路径及抗逆性研究进展

安奕霖 尹克林*

(西南大学园艺园林学院,重庆 400715)

摘要 独脚金内酯(strigolactone,SL)是一类萜内酯,来源于类胡萝卜素生物合成途径,是通过一系列的酶促反应合成的。但关于独脚金内酯的生物合成路径尚未研究透彻,目前已经了解到 D27 蛋白、CCD7 蛋白、CCD8 蛋白、P450 蛋白在这一过程中发挥着不可忽视的作用。现已从豌豆、水稻、矮牵牛、拟南芥等多分枝突变体中克隆得到多个与 SL 合成、传导途径相关的基因。其中,D27、CCD7 和 CCD8 是独脚金内酯合成途径的上游基因,经过双加氧和脱氢,最后在 MAX1 的作用下生成了 5-脱氧独脚金醇。独脚金内酯是一类新型激素,能够诱导根寄生植物种子萌发并且加快丛枝真菌出现分枝,有着阻碍植物分枝生长的作用,从而抵御各种胁迫,对植物的生长具有重要意义。

关键词 独脚金内酯;合成途径;生物学功能;抗逆性

中图分类号 Q946 **文献标识码** A **文章编号** 1007-5739(2019)09-0120-03

Research Progress of Synthetic Pathway and Stress Resistance of Strigolactone

AN Yi-lin YIN Ke-lin*

(College of Horticulture and Landscape Articulture, Southwest University, Chongqing 400715)

Abstract Strigolactone(SL)is a kind of terpenoid lactone, which is derived from carotenoid biosynthetic pathway, and is synthesized by a series of enzymatic reactions. However, the SL biosynthesis pathway has not been thoroughly studied, it has been known that D27, CCD7, CCD8 and P450 proteins play an important role in this process. Nowadays, some genes related to SL biosynthesis and signaling pathways were cloned from high-tillering mutants from different plant species such as pea, rice, petunia and *Arabidopsis*. D27, CCD7 and CCD8 are responsible for the upstream pathway, after double oxygenation and dehydrogenation, 5-deoxystrigol is formed under the action of MAX1. As a new type of plant hormone, SL can induce seed germination of root parasitism plants, stimulate hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and inhibit plant branching, having an ability to resist different kinds of stresses, which is of great significance to the growth of plants.

Key words strigolactone; synthetic pathway; biological function; stress resistance

植物激素是植物自身代谢产生的一类有机物质,在极低浓度下对植物的生命活动起调控作用,参与种子休眠、萌发、营养生长和分化至生殖、成熟和衰老等一系列生长发育过程;植物激素还会作为信号分子感受外在环境变化,从而调节自身生长状况来抵御不良环境。随着植物生理学的发展,除五大类传统植物激素外,越来越多的生长物质被证明定义为新型植物激素。2008年,Gomez-Roldan等^[1]和Umehara等^[2]将独脚金内酯(strigolactone,SL)确定为一类新的植物激素。

独脚金内酯(SL)是一些天然的独脚金醇类化合物和人工合成类似物的总称,最初是在分析由棉花根分泌的一种刺激恶性寄生杂草——独脚金(*Striga* spp.)种子萌发的信号物质时发现,因而被称为独脚金内酯^[3]。独脚金内酯广泛存在于所有从枝真菌宿主植物和寄生植物宿主的根系中,涉及被子植物、裸子植物、蕨类植物和苔藓植物。独脚金内酯具有抑制植物分枝、刺激寄生杂草种子萌发和促进从枝真菌菌丝分枝的作用。独脚金内酯是一类倍萜烯化合物,分子骨架含4个环,是1个烯醇醚键将1个三环内酯和1个 γ -丁烯羟酸内酯环接而成。主要存在5种天然独脚金内酯,分别为独脚金醇(Strigol)、5-脱氧独脚金醇(5-deoxystrigol)、Alectrol 和列当醇(Orobanchol)、高粱内酯(Sorgolactone);人工合成类似物有GR24、GR6和GR7等。独脚金内酯主要在植物根部合成,在茎和叶中也有少量分布,通过2条独立的途径进行合成:一是甲瓦龙酸途径,在细胞质中进行,以甲瓦龙酸为前体,合成甾体类和倍半萜化合物;二是甲基赤藓糖醇途径,在质体中进行,胡萝卜素、单萜和二萜等由此途

径合成。编码同源蛋白 CCD7 的 MAX3/RMS5/DAD3/D17/HTD1、编码同源蛋白 CCD8 的 MAX4/RMS1/DA D1/D10、编码细胞色素 P450 单加氧酶的 MAX1 以及编码 β -胡萝卜素异构酶的 D27^[4]等基因参与独脚金内酯合成。几种植物的遗传数据表明,该种物质是胡萝卜素裂解过程中的产物。目前已经明确有3个酶参与到这一过程中,即胡萝卜素裂解双加氧酶、类胡萝卜素裂解双加氧酶和细胞色素 P450 单加氧酶^[5]。

虽然现阶段有关独脚金内酯的研究已取得了显著进展,克隆获得了上述位于独脚金内酯合成途径中的8个关键基因,并部分阐释了独脚金内酯的合成途径,但独脚金内酯的合成和信号传导途径尚不清晰,已克隆的基因非常有限。本文综述了独脚金内酯合成途径及其已克隆的相关基因,阐述其在植物生理抗性方面的作用,并展望未来研究与发展空间。

1 独脚金内酯合成路径

目前,普遍认为独脚金内酯是一类来源于类胡萝卜素(carotenoid)的萜内酯,已从多种植物根分泌物中发现^[6]。著名的生物学家 Matusova 等^[6]通过玉米的类胡萝卜素突变和类异戊二烯途径抑制剂,发现独脚金内酯来源于类胡萝卜素途径,是以类胡萝卜素为前体,经脱氧、氧化等过程后生成独脚金醇,再由独脚金醇转化成具有生物活性的独脚金内酯物质。目前,已从拟南芥、水稻和豌豆等植物突变体中鉴定分离出和独脚金内酯代谢相关的4个酶类,分别为类胡萝卜素异构酶 D27(β -carotenoid isomerase)、类胡萝卜素裂解双加氧酶 7(carotenoid cleaved dioxygenase 7, CCD7)、类胡萝卜素裂解双加氧酶 8(carotenoid cleaved dioxygenase 8, CCD8)以及细胞色素 P450 单加氧酶(cytochrome P450 monooxygen-

作者简介 安奕霖(1996-),女,黑龙江齐齐哈尔人,在读硕士研究生。研究方向:果树生态生理。

* 通信作者

收稿日期 2019-01-24

ase, P450)^[7]。合成的具体过程: D27 把 all-trans- β -类胡萝卜素转化为 9-cis- β -类胡萝卜素, CCD7 起到裂解的作用, 将 9-cis- β -类胡萝卜素转化为 9-cis- β -apo-10'-胡萝卜醛, CCD8 在该物质上结合了 3 个氧原子, 之后经过分子重新排列, 产生了己内酯(carlactone, CL), 再经过 P450 等酶的作用进一步反应, 最终形成独脚金内酯(图 1)^[8]。5-脱氧独脚金醇是该类物质中结构最简单的, 也是首个拥有生物学活性的, 其他独脚金内酯被认为都由此衍生, 在百脉根属植物中首次发现。

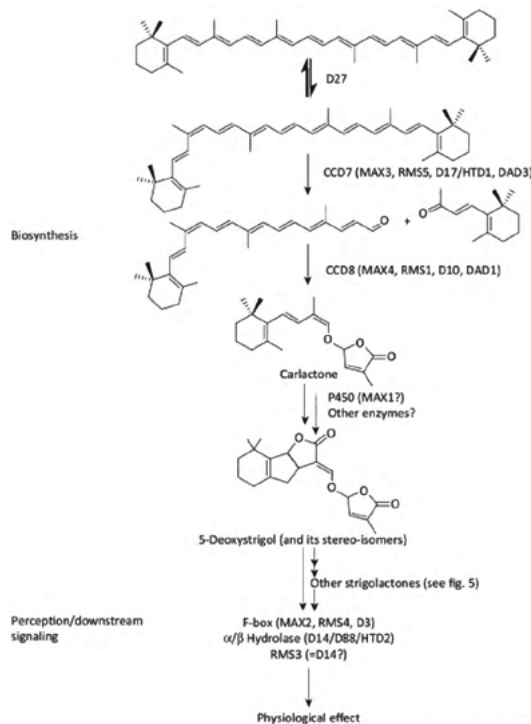


图 1 独脚金内酯的生物合成

科学家现已通过对蛋白对应基因突变体的探究, 从多种植物中分离获得参与该物质合成过程的基因。Lin 等^[9]从水稻中克隆到编码 D27 蛋白的基因 *D27*, 主要在维管细胞中表达。著名的生物学家 Booker 等^[10]、Zou 等^[11]、Morris 等^[12]、Drummond 等^[13]、Vogel 等^[14]分别在豌豆、水稻、拟南芥、矮牵牛 (*Petunia hybrida* Vilm.) 以及马铃薯 (*Solanum tuberosum*) 中得到编码 CCD7 的同源基因 *MAX3*、*HTD1*、*RMS5*、*DAD3* 以及 *SICCD7*。Sorefan 等^[15]、Arite 等^[16]、Snowden 等^[17]、Proust 等^[18]分别在豌豆、水稻、拟南芥、矮牵牛以及小立碗藓 (*Physcomitrella patens*) 中得到了可以编码 CCD8 的同源基因 *MAX4*、*D10*、*RMS1*、*DAD1* 以及 *Pp CCD8*。关于 P450 编码基因报道的不多, 仅研究人员 Strinberg 等^[19]、Booker 等^[20]在研究中, 提取到拟南芥编码 P450 的遗传物质 *MAX1*。上述遗传物质除 *MAX1* 外, 其他的编码产物都在叶绿体中, 通过它们在质体内的协同作用, 可以催化 β -类胡萝卜素的转化, 合成独脚金内酯。

1.1 *MAX3/RMS5/DAD3/D17/HTD1*

CCD7 是 SL 合成过程中发现的第 1 个关键酶。在拟南芥、豌豆、矮牵牛和水稻的研究中发现, *MAX3/RMS5/DAD3/D17* 基因为编码 CCD7 蛋白的同源基因。通过对拟南芥中

MAX3 基因及豌豆、矮牵牛、水稻中同源基因的序列分析发现, *MAX3* 在单子叶和双子叶植物中具有保守的调控植物分枝的机制^[11]。

1.2 *MAX4/RMS1/DAD1/D10*

在拟南芥、豌豆、矮牵牛和水稻中, *MAX4/RMS1/DAD1/D10* 基因是编码 CCD8 的同源基因。在大肠杆菌中表达拟南芥 *MAX3* 和 *MAX4* 并研究其功能的试验中证明, CCD8 作用于 CCD7 下游; 同时, CCD8 在叶绿体中能将由 CCD7 裂解生成的 C₂₇ 的 10'-脱辅基- β -类胡萝卜醛/酮再次裂解, 形成 C₁₈ 的 13-脱辅基- β -类胡萝卜素和 C₉ 的二醛, 裂解产物其中之一便是独脚金内酯合成过程的中间产物^[10]。

1.3 *D27*

D27 的具体功能至今还未有明确结论。有些猜测认为, D27 可能在 CCD8 之后起作用, 产生移动的独脚金内酯前体或中间产物^[9]; 也有可能作为一种异构酶作用于 CCD7 之前, 将反式 β -类胡萝卜素转变成顺式 β -类胡萝卜素^[21]。

1.4 *MAX1*

MAX1 是从拟南芥中克隆获得的编码细胞色素 P450 蛋白的基因, 在质体外将能够移动的前体或中间产物改造成具活性的不同种类的独脚金内酯^[20]。*MAX1* 在 SL 合成途径中的具体位置至今尚不清楚, 大致可以判断其位于 *MAX3* 和 *MAX4* 基因的下游。遗传学证据表明, 拟南芥中一编码细胞色素 P450 (CYP) 的基因 *MAX1*, 在独脚金内酯的合成途径中起重要作用, 能将 CCD8 催化产生的中间产物转变为独脚金内酯的前体——己内酯(carlactone, CL)^[22]。

2 独脚金内酯抗逆性研究进展

2.1 抗非生物胁迫

大量数据一致表明, 拟南芥 *MAX2* 突变体较 WT 植物蒸发的水分更多, 表现出对干旱胁迫高度敏感, SL 合成基因在这些应答中没有出现缺陷, 而 ABA、干旱敏感、渗透胁迫都受 *MAX2* 限制^[23], 这说明 *MAX2* 在非生物胁迫中扮演着重要角色。Bu 等^[24]研究表明, 拟南芥 *MAX3* 和 *MAX4* 突变体也对干旱和盐胁迫敏感, 较 WT 植物表现出较高的叶气孔密度和延迟 ABA 诱导气孔关闭。

在自然界中, 植物通常能与微生物建立共生关系, 其中最不可忽视的同时也最具有经济价值的是植物与丛枝真菌形成的共生关系。这种共生关系分布于世界各地, 大部分的高等植物、蕨类植物和苔藓植物均能形成这种共生关系。专性活体共生的真菌丛枝菌属球囊菌门 (Glomeromycota) 只有在和植物共生的情况下, 才能够存活且进行繁殖。该种真菌能够穿过植物根的皮层位置, 共生在其体内, 再经过连续二叉分枝形成丛枝状构造, 最终构建出和植物间的营养互换场所; 与此同时, 菌丝能够起到帮助植物扩大根部营养吸收范围的作用, 帮助植物最大程度吸收养分, 包括无机磷、氮和其他微量元素。上述关系的出现, 能够在很大程度上提高植物抵抗各类生物胁迫和非生物胁迫的能力。共生关系的建立起始于植物和真菌间的信号交换。真菌释放一种称为“真菌因子”的物质诱导植物根中相关基因表达, 为结合做好准备; 植物的根释放一种“分枝因子”的物质诱导菌丝分枝, 以增加菌丝分枝量, 为与植物根系结合而努力。目前, 分枝因子

已被证实是独脚金内酯。

在发生顶芽丧失的不利情况下,植物有着分枝能力,这种能力可以有效减少损伤,这是一种受遗传、发育和环境等多种因素调控的保护机制,是植物为适应外部环境而产生。最新研究结果证实,除细胞分裂素以及生长素外,该物质或其化合物也是一种能够抑制植物分枝的新型激素物质^[25]。

2.2 抗生物胁迫

通过研究反向遗传筛选 F-box 蛋白突变体,显示出 MAX2 作为植物防御的一个组成部分,有助于植物抵抗病原菌^[26]。在非洲、亚洲大陆的广大地区,由于列当 (*Orobancha* spp.)、独脚金 (*Striga* spp.) 等根寄生植物共生在番茄、玉米、烟草、高粱等重要经济作物上,植物根部释放出的独脚金内酯会诱导寄生种子萌发,汲取农作物营养而导致农作物大规模减产,每年的损失高达 10 亿美元。因此,如果在农业生产过程中,在种植前就人为将该物质置于农田,诱导寄生植物种子“自身性萌发”(suicidal germination),之后再行种植,可以减少对农作物生长的不良影响^[27]。独脚金内酯物质作为一种新型植物激素,相关基因主要在植物的维管组织和输导组织中表达。独脚金内酯代谢相关基因的表达调控能改变植物的生长发育趋势,并有助于增强植物抗逆性。作为激素应用在农业生产领域,独脚金内酯可以诱导植物根部从枝真菌的分枝、增强植物抗逆性、加快作物生长、增加作物产量;与细胞分裂素和生长素彼此相互影响、相互作用,从而影响植物的分枝情况。如在果树方面,可以通过抑制独脚金内酯的合成,调控植物分枝,促进其开花结果,提高产量。

综上所述,独脚金内酯的生物合成从 β -胡萝卜素开始,到与受体结合,再到信号的传递,是一个精细而复杂的调控网络,过程中涉及多个酶的催化反应。研究证明,这些酶类的同源基因在矮牵牛、拟南芥、水稻、豌豆中均存在,在独脚金内酯合成途径中发挥着相同的作用,也因品种类型的不同而表现出不同的生长特性。

独脚金内酯作为一种新型植物激素,参与调控植物生长发育和植物与微生物的相互作用,相关基因的表达或抑制可以有效地改变植株的根部生长及植株的营养状况,有利于培育各种抗胁迫(如盐渍、干旱、低温等)的作用新品种,有着比较广阔的发展前景以及相应的价值;目前独脚金内酯已知的作用有很多,包括能够刺激种子萌发等,其他生物学作用也已经成为研究热点。因此,这种激素具有不可忽视的研究意义。

目前,有关独脚金内酯合成和信号转导途径的研究还处于初期阶段,仍有许多问题有待解决,如独脚金内酯途径中还存在哪些关键基因、各个基因的功能是什么、不同的独脚金内酯类化合物各是经过什么样的生成过程、独脚金内酯与其他植物激素(特别是生长素和细胞分裂素)有着怎样的相互作用,除已发现的作用外独脚金内酯对植物是否有其他影响等问题。因此,对独脚金内酯开展深入而透彻地研究非常必要。

3 参考文献

[1] GOMEZ-ROLDAN V, FERMAS S, BREWER P B, et al. Strigolactone inhibition of shoot branching[J]. Nature, 2008, 455(7210): 189-194.

[2] UMEHARA M, HANADA A, YOSHIDA S, et al. Inhibition of shoot branching by new terpenoid plant hormones[J]. Nature, 2008, 455(7210): 195-200.

[3] COOK C E, WHICHARD L P, WALL M E, et al. Germination stimulants II. The structure of strigol: A potent seed germination stimulant for witchweed (*Striga lutea* Lour.) [J]. Journal of American Chemical Society, 1972, 94: 6198-6199.

[4] 王闯霞, 彭鹏, 龙海馨, 等. 独脚金内酯途径相关基因的研究进展[J]. 分子植物育种, 2014(3): 603-609.

[5] 丁义峰, 刘萍. 独脚金内酯的生物合成及对植物生长发育的调节功能研究进展[J]. 生物学教学, 2012(5): 11-13.

[6] MATUSOVA R, RANI K, VERSTAPPEN F W A, et al. The strigolactone germination stimulants of the plant-parasitic *Striga* and *Orobancha* spp. are derived from the carotenoid pathway[J]. Plant physiology, 2005, 139(2): 920-934.

[7] 陈虞超, 巩耀, 张丽, 等. 新型植物激素独脚金内酯的研究进展[J]. 中国农学通报, 2015(24): 157-162.

[8] RUYTER-SPIRA C, AL-BABILI S, VAN DER KROL S, et al. The biology of strigolactones[J]. Trends Plant Sci, 2013, 18(2): 72-83.

[9] LIN H, WANG R X, QIAN Q, et al. DWARF27, an iron-containing protein required for the biosynthesis of strigolactones, regulates rice tiller bud outgrowth[J]. The Plant Cell, 2009, 21(5): 1512-1525.

[10] BOOKER J, AULDRIDGE M, WILLS S, et al. MAX3/CCD7 is a carotenoid cleavage dioxygenase required for the synthesis of a novel plant signaling molecule[J]. Current Biology, 2004, 14(14): 1232-1238.

[11] ZOU J H, ZHANG S Y, ZHANG W P, et al. The rice HIGH-TILLERING DWARF1 encoding an ortholog of *Arabidopsis* MAX3 is required for negative regulation of the outgrowth of axillary buds[J]. The Plant Journal, 2006, 48(5): 687-698.

[12] MORRIS S E, CGN T, MURFET I C, et al. Mutational analysis of branching in pea. Evidence that *Rms1* and *Rms5* regulate the same novel signal[J]. Plant Physiology, 2001, 126(3): 1205-1213.

[13] DRUMMOND R S M, MARTÍNEZ-SÁNCHEZ N M, JANSSEN B J, et al. *Petunia hybrida* CAROTENOID CLEAVAGE DIOXYGENASE 7 (PhCCD7/DAD3) is involved in the production of negative and positive branching signals in petunia[J]. Plant Physiology Preview, 2009, 151(4): 1867-1877.

[14] VOGEL J T, WALTER M H, GIAVALISCO P, et al. SICCD7 controls strigolactone biosynthesis, shoot branching and mycorrhiza-induced apocarotenoid formation in tomato[J]. The Plant Journal, 2010, 61(2): 300-311.

[15] SOREFAN K, BOOKER J, HAUROGNÉ K, et al. MAX4 and RMS1 are orthologous dioxygenase-like genes that regulate shoot branching in *Arabidopsis* and pea[J]. Genes and Development, 17(12): 1469-1474.

[16] ARITE T, IWATA H, OHSHIMA K, et al. DWARF10, an RMS1/MAX4/DAD1 ortholog, controls lateral bud outgrowth in rice[J]. The Plant Journal, 2007, 51(6): 1019-1029.

[17] SNOWDEN K C, SIMKIN A J, JANSSEN B J, et al. The *Decreased apical dominance 1*/*Petunia hybrid* CAROTENOID CLEAVAGE DIOXYGENASE 8 gene affects branch production and plays a role in leaf senescence, root growth, and flower development[J]. The Plant Cell, 2005, 17(3): 746-759.

[18] PROUST H, HOFFMANN B, XIE X N, et al. Strigolactones regulate protonema branching and act as a quorum sensing-like signal in the moss *Physcomitrella patens*[J]. Development, 2011, 138(8): 1531-1539.

[19] STIRNBERG P, SANDE K V D, LEYSER H M O. MAX1 and MAX2 control shoot lateral branching in *Arabidopsis* [J]. Development, 2002, 129(5): 1131-1141.

[20] BOOKER J, SIEBERER T, WRIGHT W, et al. MAX1 encodes a cytochrome P450 family member that acts downstream of MAX3/4 to produce a carotenoid-derived branch-inhibiting hormone[J]. Developmental cell, 2005, 8(3): 443-449.

[21] ALDER A, JAMIL M, MARZORATI M, et al. The path from β -carotene to carlactone, a strigolactone-like plant hormone[J]. Science, 2012, 335(6074): 1348-1351.

[22] 段明, 元香梅, 蒋茂双, 等. 独脚金内酯生物学结构特性、功能基因组学、表观遗传学及应用[J]. 山西农业大学学报(自然科学版), 2016, 36

(下转第 125 页)

采用适宜浓度的 IBA 处理结合修剪与晾晒的方式进行金边虎皮兰水培,有效增加金边虎皮兰的生根数量并缩短生根时间^[4]。

3 金边虎皮兰水培生根方法

3.1 浸泡根部

将已经过清洗并清除了侧根的金边虎皮兰根部放置到由各种药剂配置好的溶液中浸泡一定时间,合理控制浸泡时间,避免造成植株根系损伤。溶液的组成成分以及配置比例需符合相关标准,白糖、清水、IBA、NAA、医用 B12 等成分浓度要合理控制,浸泡时间也要严格按照标准,方能确保水培效果。

3.2 水培生根

准备干净的水培容器,容器内装入深度为 5 cm 的清水,将金边虎皮兰根系浸泡其中,并用定植篮固定植株,确保 1/2 的根系浸泡于水中。将室内温度控制在 21~23 ℃,最低水温不能低于 20 ℃^[9]。水培生根期间,要周期性换水,一般 3 d 换水 1 次,换水时要用清水清洗水培容器及金边虎皮兰根部;若出现烂根、烂叶等,应及时剪去,避免影响其他根系及叶片。水培生根期间,金边虎皮兰叶面对湿度的要求较高,栽培人员要每天向金边虎皮兰叶面喷水 1~2 次,同时控制室内湿度,为金边虎皮兰提供一个温度、湿度适宜的生长环境,能有效缩短金边虎皮兰水培生根时间,提升水培生根成功率。

3.3 及时观察、记录植株生根情况

每 2 d 记录 1 次植株生根数目和生根时间。为确保工作效率,记录金边虎皮兰水培生根情况时要有选择性,当根系长度达到 1 cm 时开始记录,以确保最终统计结果的准确性

与概括性。

3.4 控制培养周期

金边虎皮兰水培生根具有一定的时间限制,30 d 为合理培养周期。

4 结语

金边虎皮兰为多年生草本植物,叶片厚肥革质,观赏价值高,可作为室内摆放绿植,对净化室内空气具有较好的作用^[6-7]。长久以来金边虎皮兰培植方式均为分株法,国内对其水培生根研究甚少;但水培花卉是一种新型养花技术,绿色环保,应用价值较高,值得研究与推广^[8]。本文在分析金边虎皮兰生长习性的基础上分析探讨了金边虎皮兰水培生根的方式方法以及影响因素,最终得出 IBA(吡啶丁酸)浓度、晾晒时间、修剪强度是影响金边虎皮兰水培生根效果的主要因素,采用适宜浓度的 IBA 处理结合合理的修剪与晾晒处理进行金边虎皮兰水培,可显著增加生根数量且缩短生根时间。

5 参考文献

- [1] 黑淑梅,王瑾,常海飞,等.金边虎皮兰水培生根研究[J].云南师范大学学报(自然科学版),2016,36(5):56-59.
- [2] 叶安.金边虎皮兰的栽培与应用[J].现代园艺,2013(22):38-39.
- [3] 范惠菊,王俊侠,张伟燕,等.金边虎皮兰水培生根对比试验[J].北方园艺,2010(21):120-121.
- [4] 焦军,栾春海.金边虎皮兰的栽培[J].特种经济动植物,2002(6):37.
- [5] 陈涛.金边虎皮兰管理点滴[J].中国花卉盆景,2005(1):9.
- [6] 崔洪珊,贾伟,绿萝等 6 种室内观赏植物对氨气净化作用分析[J].湖南理工学院学报(自然科学版),2015,28(4):60-62.
- [7] 郑晓科.现代家居的绿植装饰及养护[J].黑龙江科技信息,2013(35):263.
- [8] 王海菲.水培花卉,室内植物装饰的新宠[J].现代园艺,2016(21):147-148.
- [9] 李亚栋,张芊,孙学辉,等.植物分枝发育的调控机制[J].中国农业科技导报,2009,11(4):1-9.
- [10] PIISILA M,KECELI A M,BRADER G,et al.The F-box protein MAX2 contributes to resistance to bacterial phytopathogens in *Arabidopsis thaliana*[J].BMC Plant Biology,2015,15(1):53.
- [11] ABEBE G,SAHILE G,TAWAHA A R M A.Evaluation of potential trap crops on *Orobancha* soil seed bank and tomato yield in the central rift valley of ethiopia[J].World Journal of Agricultural Sciences,2005,1(2):148-151.

(上接第 122 页)

(12):868.

- [23] HA C V,LEYVA-GONZALEZ M A,OSAKABE Y,et al.Positive regulatory role of strigolactone in plant responses to drought and salt stress[J].Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,2014,111(2):851-856.
- [24] BU Q,LV T,SHEN H,et al.Regulation of drought tolerance by the F-box protein MAX2 in *Arabidopsis*[J].Plant Physiology,2014,164:424-439.

(上接第 123 页)

连续 3~4 次即可。切花向日葵虫害主要有红蜘蛛、蚜虫、金龟子、盲蝽等,可用 40%氧化乐果乳油 1 000 倍液进行喷杀。

2.7 采收保鲜

研究表明,采收时间对瓶插切花向日葵的最终开放程度、花序直径大小影响较大。采摘要适时,采摘过早不能表现出品种应有的特性,采摘过晚植株保鲜期短,具体可根据上市所需情况而定,通常花苞裂口且黄色花丝向外伸出后即可进行采收。选择枝长为 70~80 cm 的向日葵采收,并进行预处理。采收包装时,留顶部 1 片叶,其余叶片摘除。10 支捆成 1 束,用软纸包裹花头,装箱上市。切花向日葵在水中或者保鲜剂中瓶插寿命为夏季 6~8 d,冬季可达 10~12 d。

3 用途

向日葵代表沉默的爱,非常适合作为父亲节、教师节的

礼物。同时,向日葵也有着积极向上、健康阳光的寓意,所以也是毕业典礼和看望病人的绝佳选择^[9]。在古代的印加帝国,向日葵是太阳神的象征,受到这种花祝福而诞生的人具有一颗如太阳般明朗、快乐的心。因此,现代年轻人也将切花向日葵运用到婚礼上作为手捧花和婚礼布置,使婚礼现场充满了阳光和欢快。

4 参考文献

- [1] 张力.鲜切花市场趋势总体向好[J].中国花卉园艺,2016(7):21-23.
- [2] 崔会平.观赏向日葵的栽培养护[J].农业工程技术(温室园艺),2007(9):32-34.
- [3] 李晓庆,李方华.酒泉向日葵网室杂交制种技术[J].上海蔬菜,2012(3):17-18.
- [4] 邹江腾,刘胜利,陈寅初.观赏向日葵的应用及种植技术[J].新疆农业科技,2013(6):18-19.
- [5] 周金勇.切花向日葵“富阳”系列栽培及应用[J].中国花卉园艺,2013(8):28-29.