

DOI:10.3969/j.issn.1003-5060.2026.01.013

Mn₃O₄ 纳米酶改善拟南芥盐胁迫耐受的研究

武思辰, 王峰, 康圣美, 闫勇

(合肥工业大学 食品与生物工程学院, 安徽 合肥 230601)

摘要:为了探究 Mn₃O₄ 纳米酶对改善盐胁迫下拟南芥的耐受作用,文章通过水热法合成 Mn₃O₄ 纳米酶,采用透射电子显微镜(transmission electron microscopy, TEM)对 Mn₃O₄ 纳米酶的形貌进行表征,测定 Mn₃O₄ 纳米酶活性,并进一步研究 Mn₃O₄ 纳米酶在盐胁迫下对拟南芥生长及光合作用的影响。结果表明:合成的 Mn₃O₄ 纳米酶尺寸为 10 nm 左右;Mn₃O₄ 纳米酶对 H₂O₂、羟基自由基(\cdot OH)及超氧阴离子自由基(\cdot O₂⁻)等多种活性氧(reactive oxygen species, ROS)具有清除能力;施加 Mn₃O₄ 纳米酶可以改善盐胁迫对拟南芥生长的抑制作用及光合作用。研究结果可为解决盐胁迫下抑制植物的生长提供一种解决方案。

关键词:Mn₃O₄; 纳米酶; 拟南芥; 盐胁迫

中图分类号:Q945.78

文献标志码:A

文章编号:1003-5060(2026)01-0088-06

Improvement of salt stress tolerance in *Arabidopsis thaliana* via Mn₃O₄ nanozymes

WU Sichen, WANG Feng, KANG Shengmei, YAN Yong

(School of Food and Biological Engineering, Hefei University of Technology, Hefei 230601, China)

Abstract: In order to investigate the role of Mn₃O₄ nanozymes in improving the tolerance of *Arabidopsis thaliana* (*A. thaliana*) under salt stress, this paper synthesized Mn₃O₄ nanozymes by hydrothermal method, and utilized transmission electron microscopy (TEM) to characterize the morphology of Mn₃O₄ nanozymes. The activity of Mn₃O₄ nanozymes was measured, and the effect of Mn₃O₄ nanozymes on the growth and photosynthesis of *A. thaliana* under salt stress was further investigated. The results showed that the synthesized Mn₃O₄ nanozymes had a size of about 10 nm; Mn₃O₄ nanozymes had the scavenging ability for various reactive oxygen species (ROS) such as H₂O₂, hydroxyl radicals (\cdot OH), and superoxide anion (\cdot O₂⁻); the growth and photosynthesis of *A. thaliana* under salt stress were improved by applying Mn₃O₄ nanozymes. The results of the study may provide a solution to address the growth of plants under salt stress.

Key words: Mn₃O₄; nanozymes; *Arabidopsis thaliana*; salt stress

据估计,2050 年全球人口将达到 97 亿,粮食产量增加 60% 才能满足全球粮食需要,但水资源短缺、气候变化、耕地减少等自然因素导致作物减产,因此实现和维持全球粮食安全成为未来要面对的重大挑战之一^[1]。目前,全球盐渍土壤面积逾 8.33 亿公顷(占地球面积的 8.7%),意味着全

球逾 15 亿人口因土壤盐渍化而面临粮食生产重大风险^[2]。当前农业生产的主要缺点之一是农用化学品的输送和利用效率低下,平均损失率达 10%~75%^[3]。因此,迫切需要新的技术和方法改变这一现状^[4]。

随着纳米技术的发展,其与多学科的融合也

收稿日期:2023-10-30; **修回日期:**2023-11-22

基金项目:国家自然科学基金资助项目(31971314);安徽省重点研究与开发计划国际合作专项资助项目(202104b11020015)

作者简介:武思辰(1999—),女,河北秦皇岛人,合肥工业大学硕士生;

王峰(1983—),男,安徽合肥人,博士,合肥工业大学教授,博士生导师,通信作者, E-mail: fengw420@hfut.edu.cn.

带动了新型交叉科学的兴起与发展,例如纳米材料学、纳米医学等^[5]。近年来,纳米技术向农业领域不断渗入,纳米农药、纳米肥料、纳米调节剂等均已在提高作物产量或品质方面展示出了巨大的应用潜力^[6]。其中,纳米调节剂可以改善非生物胁迫下植物的生长和抗逆性,包括盐胁迫、干旱胁迫和重金属胁迫等^[7]。研究显示,非生物胁迫会限制植物生长和发育,导致作物减产^[8]。植物在呼吸和光合作用等代谢过程中,线粒体、叶绿体和过氧化物酶体等部位产生的活性氧(reactive oxygen species, ROS)参与代谢的同时也可用作信号小分子调节代谢,植物在受到非生物胁迫时,会产生过量的 ROS,导致体内 ROS 失衡,从而造成细胞损伤^[7]。一些纳米颗粒可以清除植物在胁迫下产生和积累过量的 ROS,以保护植物细胞不受损伤,维持正常生长。例如,二氧化铈(CeO_2)纳米颗粒通过清除油菜内产生的过量 ROS 来缓解油菜盐胁迫,提高其抗盐能力及光合作用能力^[9]。因此,纳米技术是解决当前农业挑战的重要策略之一^[10]。

纳米酶是一类具备酶学特性的纳米材料,具有高催化活性(如类过氧化氢酶和超氧化物歧化酶等活性)、高稳定性等特点^[11],可以清除 H_2O_2 、羟基自由基($\cdot\text{OH}$)及超氧阴离子自由基($\cdot\text{O}_2^-$)。本文通过水热法合成 Mn_3O_4 纳米酶,分析其对 H_2O_2 、 $\cdot\text{OH}$ 、 $\cdot\text{O}_2^-$ 等多种 ROS 的清除能力和缓解盐胁迫下拟南芥的生长及光合作用。 Mn_3O_4 纳米酶应用于促进植物生长及提高植物应对多种胁迫的抗逆性等方面具有一定的潜力,为应对当前严峻农业挑战提供一种解决方案。

1 材料与方法

1.1 材料与仪器

野生型拟南芥种子由本实验室提供;乙酸锰和琼脂购于上海阿拉丁生化科技股份有限公司;植物 MS 培养基购于上海麦克林生化科技股份有限公司;所有缓冲液和溶液均使用超纯水配制。

本实验所有仪器有:Centrifuge 5430-R 台式高速冷冻离心机;Alpha Clean 1300 超净工作台;DHG-9101-0A 型电热恒温鼓风干燥箱;CRD-C200 型光照培养箱;ASIM-1161G 型叶绿素荧光仪;FD-1A-50 冷冻干燥机。

1.2 Mn_3O_4 纳米酶的合成

Mn_3O_4 纳米酶根据文献^[12]的方法合成。乙酸锰(0.408 g)加至无水乙醇(20 mL)中,磁力

搅拌 20 min 至乙酸锰完全溶解,此时溶液为淡粉色;将溶解好的乙酸锰转移至聚四氟乙烯反应釜中,置于烘箱 120 °C 反应 24 h;等待反应釜冷却至室温将棕色液体转移,使用乙醇和水分别清洗材料 3 次,12 000 r/min 离心 10 min;最后溶于水中,取部分 Mn_3O_4 溶液进行冷冻干燥,称其质量,计算材料质量浓度。

1.3 材料性质测定

1.3.1 材料形貌表征

利用 JEM-2100F 透射电子显微镜(transmission electron microscopy, TEM)观察样品的形貌,通过 Image 软件对样品尺寸大小分布进行统计。

1.3.2 纳米酶酶活测定

本实验用过氧化氢含量检测试剂盒测试 Mn_3O_4 纳米酶的 H_2O_2 清除能力。将终质量浓度为 50 $\mu\text{g}/\text{mL}$ 的 Mn_3O_4 加入 1 mol/L H_2O_2 溶液中,在黑暗中孵育 3 h 后取上述反应产物并用丙酮稀释 1 000 倍;然后按照试剂盒的说明将 1 mL 稀释液加入硫酸钛反应试剂中;反应结束后,根据过氧化物钛在 415 nm 波长处的吸光度计算 H_2O_2 的清除率。

通过水杨酸法测试 Mn_3O_4 纳米酶的 $\cdot\text{OH}$ 清除能力。在总体积为 120 μL 、DMSO 与 H_2O 体积比为 1:60 的溶液中加入 50 $\mu\text{g}/\text{mL}$ 的 Mn_3O_4 、9 mmol/L 水杨酸和 9 mmol/L FeSO_4 ;通过添加 8.8 mmol/L H_2O_2 引入 $\cdot\text{OH}$;在 37 °C 下孵育 30 min 后,通过检测 510 nm 波长处 2,3-二羟基苯甲酸的特征吸收峰来检测 $\cdot\text{OH}$ 的量。不含样品的反应溶液设为阳性对照。

用总超氧化物歧化酶检测试剂盒测试 Mn_3O_4 纳米酶的 $\cdot\text{O}_2^-$ 的清除能力。按照试剂盒说明,在总体积为 200 μL 的 WST-8 黄嘌呤氧化酶工作液中加入 50 $\mu\text{g}/\text{mL}$ 的 Mn_3O_4 ;然后向反应体系中加入 10 μL 黄嘌呤反应液,在 37 °C 孵育 30 min。通过测量 450 nm 处的吸光度来计算 $\cdot\text{O}_2^-$ 的清除率。

1.4 缓解盐胁迫分析

1.4.1 植物培养

拟南芥种子用 5% NaClO 消毒 5 min,75% 的酒精消毒 1 min,然后将拟南芥种子转移到 MS 固体培养基中;在 4 °C 下春化 2 d 后,将其转移至光照培养箱,温度设置为 21 °C,光照强度为 5 000 lx,湿度为 70%,16 h 光照、8 h 黑暗的光周期培养 2 d;将生长状况一致的拟南芥幼苗分别转

移至不同处理的培养基继续生长。实验组设置如下:对照组为空白 MS 培养基;盐胁迫组为含有 100 mmol/L NaCl 的 MS 培养基;实验组 A 为含有 100 mmol/L NaCl 的 MS 培养基及 50 $\mu\text{g}/\text{mL}$ Mn_3O_4 ;实验组 B 为含有 100 mmol/L NaCl 的 MS 培养基和 100 $\mu\text{g}/\text{mL}$ Mn_3O_4 ;实验组 C 为含有 100 mmol/L NaCl 的 MS 培养基和 200 $\mu\text{g}/\text{mL}$ Mn_3O_4 。

1.4.2 蛋白质量测定

通过蛋白 BCA 检测试剂盒测定拟南芥的蛋白质量。取拟南芥幼苗使用蛋白提取液在冰上研磨提取其蛋白,将获得的蛋白提取液稀释到合适的质量浓度;预先配置 BCA 工作液,试剂 A 与试剂 B 按体积比 50 : 1 混合得到绿色澄清溶液;取 25 μL 蛋白提取稀释液,200 μL BCA 工作液于 96 孔板混合均匀后,密封 37 $^{\circ}\text{C}$ 孵育 30 min,测定其在 562 nm 处吸光度值,计算得拟南芥幼苗蛋白质量。

1.4.3 丙二醛量测定

通过脂质氧化试剂盒检测拟南芥的丙二醛量。用 5 mL 配制液溶解 18.5 mg 硫代巴比妥酸得到硫代巴比妥酸储存液,该储存液使用稀释液进行稀释并添加抗氧化剂获得丙二醛工作液;取 100 μL 拟南芥提取液和 200 μL 丙二醛工作液混匀后 100 $^{\circ}\text{C}$ 沸水浴 15 min,水浴冷却至室温,离心取上清 200 μL 于 96 孔板,532 nm 处测定其吸光度,计算得到丙二醛量。

1.4.4 光合作用性能测定

叶绿素荧光动力学用不同处理组的拟南芥叶片进行测量。将拟南芥幼苗的叶片摘下,用湿润的滤纸进行暗适应 30 min,使用 ASIM-1161G 叶绿素荧光仪记录瞬时叶绿素荧光诱导动力学曲线和荧光参数。

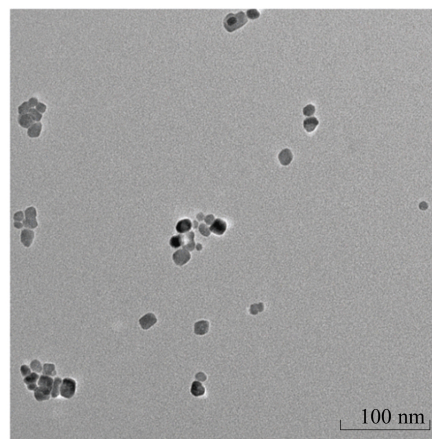
1.5 数据分析

采用 Prism 8.0 对数据进行 t 检验分析; * 表示 $P < 0.05$, ** 表示 $P < 0.01$, *** 表示 $P < 0.001$ 。

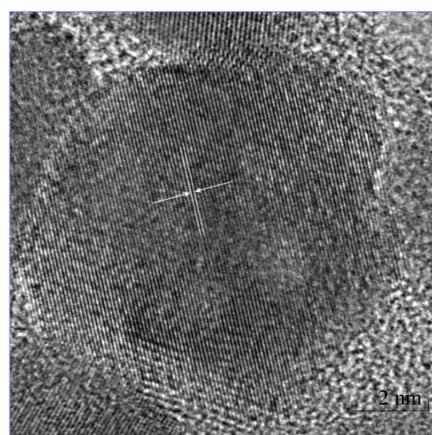
2 结果与讨论

2.1 Mn_3O_4 纳米酶形貌分析

本文通过水热法合成 Mn_3O_4 纳米酶,通过 TEM 表征样品的形貌,如图 1 所示。由图 1 可知: Mn_3O_4 纳米酶颗粒呈球形,粒径为 10 nm 左右,具有良好的分散性和均匀性; Mn_3O_4 纳米酶晶格条纹间距为 0.295 nm。



(a) Mn_3O_4 纳米酶的 TEM 图



(b) Mn_3O_4 纳米酶的晶格条纹

图 1 Mn_3O_4 纳米酶的 TEM 图和晶格条纹

2.2 Mn_3O_4 纳米酶酶活分析

纳米酶具有类似超氧化物歧化酶及过氧化物酶等活性,可以清除 H_2O_2 、 $\cdot\text{OH}$ 及 $\cdot\text{O}_2^-$ 等 ROS。 Mn_3O_4 纳米酶对 H_2O_2 、 $\cdot\text{OH}$ 及 $\cdot\text{O}_2^-$ 的清除能力见表 1 所列。

表 1 Mn_3O_4 纳米酶对 ROS 的清除率 %

$\rho(\text{Mn}_3\text{O}_4)/(\mu\text{g}/\text{mL})$	H_2O_2	$\cdot\text{O}_2^-$	$\cdot\text{OH}$
50	20.04	29.28	27.82

由表 1 可知,过氧化氢酶活可以催化 H_2O_2 分解产生水和氧气,50 $\mu\text{g}/\text{mL}$ Mn_3O_4 纳米酶对 H_2O_2 表现出优异的清除能力,清除率达 20.04%。超氧化物歧化酶是抗氧化防御系统的重要防线,由表 1 可知,50 $\mu\text{g}/\text{mL}$ Mn_3O_4 纳米酶对 $\cdot\text{O}_2^-$ 的清除率达到 29.28%,对 $\cdot\text{OH}$ 的清除率为 27.82%。结果表明,合成的 Mn_3O_4 纳米酶对 H_2O_2 、 $\cdot\text{OH}$ 及 $\cdot\text{O}_2^-$ 均有良好的清除效果。

2.3 Mn_3O_4 纳米酶对植物盐胁迫的缓解作用

在盐胁迫环境下,植物根系伸长受到抑制,生

物量积累减少,渗透压失衡导致脂质膜氧化受损,最终影响植物正常生长代谢。本文通过拟南芥平板培养实验,观察 Mn_3O_4 纳米酶对拟南芥盐胁迫的缓解作用,如图 2 所示,可以看出,盐胁迫组的根茎伸长受到明显抑制,施加质量浓度为 50、100、200 $\mu\text{g}/\text{mL}$ Mn_3O_4 纳米酶,植物的根茎生长抑制得到缓解。

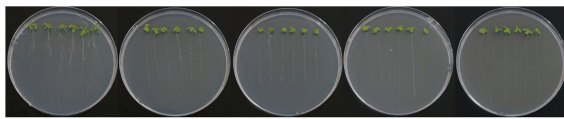


图 2 拟南芥平板生长图

通过 Image 软件测量根茎长度,统计值如图 3 所示。由图 3 可以看出,施加 Mn_3O_4 纳米酶对盐胁迫下植物根茎伸长的抑制具有显著缓解作用,并在一定质量浓度范围内随着 Mn_3O_4 纳米酶添加量的提高缓解作用越明显。

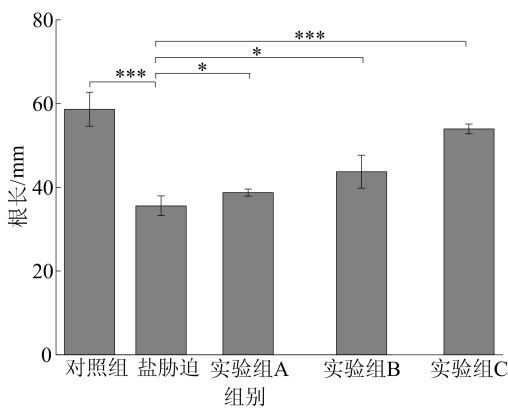
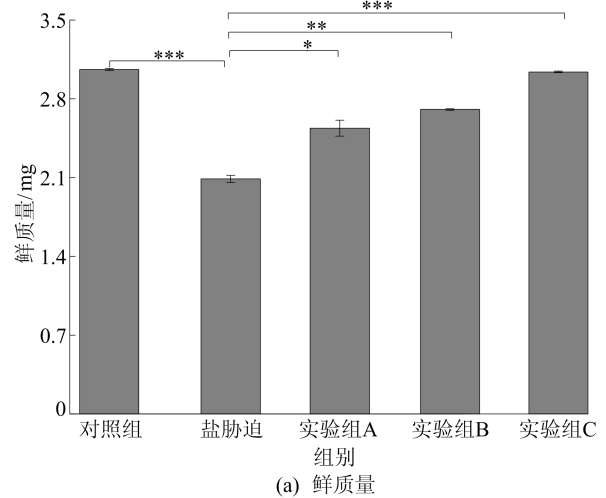


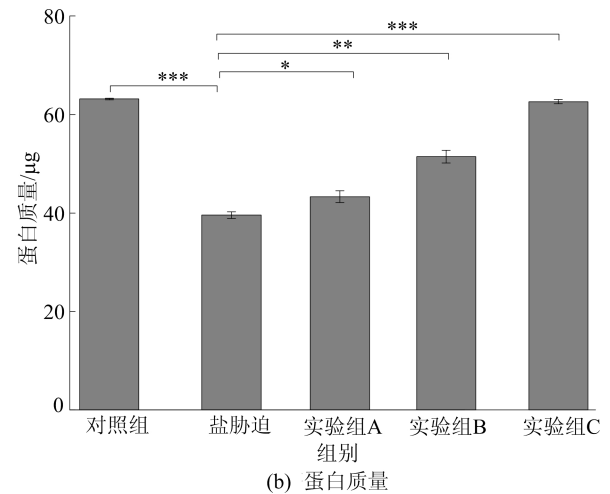
图 3 拟南芥的根茎生长情况

本研究对不同处理组的拟南芥测定了鲜质量、蛋白质质量及丙二醛量,如图 4 所示。由图 4a 可知,拟南芥盐胁迫下降了植物的鲜质量,而添加一定质量浓度的 Mn_3O_4 纳米酶可以显著提高植物的鲜质量。由图 4b 可知,盐胁迫会降低植物蛋白质质量,添加一定质量浓度的 Mn_3O_4 纳米酶可以提高植物的蛋白质质量。盐胁迫下施加 Mn_3O_4 纳米酶使得植物鲜质量和蛋白质质量均提升,反映了植物生物量积累的提升。盐胁迫下植物产生过量的 ROS,丙二醛是细胞膜氧化损伤后的产物,是评价细胞氧化损伤的重要指标。由图 4c 可知,盐胁迫下植物中丙二醛量升高, Mn_3O_4 纳米酶处理后可显著降低植物细胞丙二醛量,即 Mn_3O_4 纳米酶处理下细胞氧化损伤程度降低。结果表

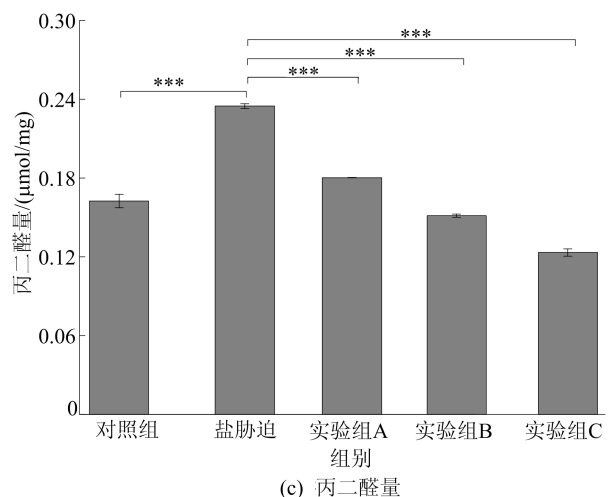
明, Mn_3O_4 纳米酶对盐胁迫下植物生长具有保护作用。



(a) 鲜质量



(b) 蛋白质质量



(c) 丙二醛量

图 4 拟南芥的鲜质量、蛋白质质量和丙二醛量

2.4 Mn_3O_4 纳米酶缓解盐胁迫下植物光合作用
盐胁迫环境下会导致植物内部渗透压提高、植物失水、气孔关闭,影响光合作用,最终导致植

物生长抑制。瞬时叶绿素荧光诱导动力学曲线(OJIP瞬态曲线)是评价植物光合作用的良好指标^[13]。本文绘制不同处理组瞬时叶绿素荧光诱导动力学曲线,如图5所示。

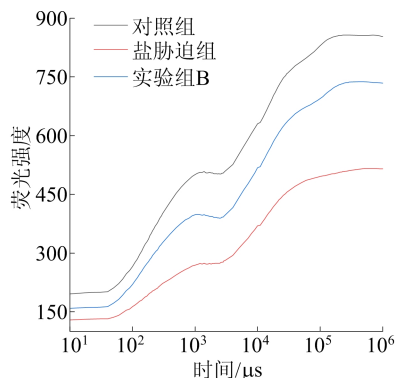


图5 荧光诱导动力学曲线

由图5可知:对照组有一个标准的三步OJIP瞬态,从底部到顶部的总荧光强度增加;盐胁迫组曲线不再有标准的三步OJIP瞬态,总荧光强度增加较对照组有明显的差别; Mn_3O_4 纳米酶处理组的曲线形态逐渐恢复,较盐胁迫下总荧光强度提升较为明显。

为了研究拟南芥的光合活性,分析了光化学猝灭系数(photochemical quenching, qP)和非光化学猝灭系数(non-photochemical quenching, qN)。光化学猝灭是指光合细胞在光化学反应中传递电子的能力,非光化学猝灭测量的是细胞以热的形式消散多余吸收能量的能力^[14]。不同处理组光合作用参数如图6所示。

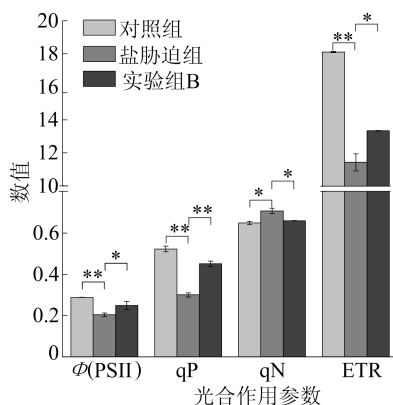


图6 瞬时叶绿素光合作用参数

由图6可知,盐胁迫条件下经 Mn_3O_4 纳米酶处理后,拟南芥幼苗光系统II(photosystem II, PSII)的实际光化学效率 $\Phi(PSII)$ 提高,qP增

加,qN降低,表明光合作用可以更有效地将光能转化为光化学能;与盐胁迫组相比, Mn_3O_4 纳米酶处理后拟南芥的电子传递率(electron transport rate, ETR)也有所提高。

瞬时叶绿素光合作用参数雷达图如图7所示。由图7可知,与盐胁迫组相比, Mn_3O_4 纳米酶处理的拟南芥幼苗 TR_0/CS_m 、 ET_0/CS_m 、 RS/CS_m 、 ABS/CS_m 等能量通量参数显著增加,反映了PSII对光能的吸收、转化和耗散得到改善。此外,PSII的最大量子产率(F_V/F_M)通常被用作植物光合活性的指标,该值在生物或非生物胁迫下降低^[15]。与盐胁迫组相比, Mn_3O_4 纳米酶处理后的 F_V/F_M 有明显的提升且十分接近对照组,表明 Mn_3O_4 纳米酶对盐胁迫下拟南芥光合作用有较好的改善能力。

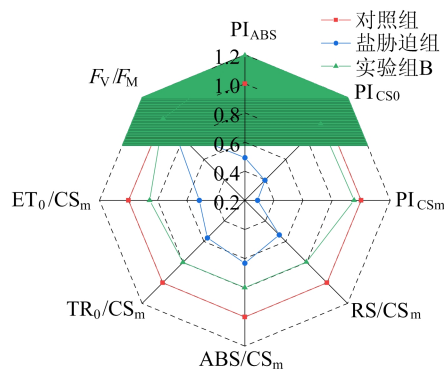


图7 瞬时叶绿素雷达图

3 结 论

本文通过水热法合成 Mn_3O_4 纳米酶,并进行了形貌表征和酶活测定。结果表明, Mn_3O_4 纳米酶颗粒分布均匀、尺寸均一,且对 H_2O_2 、 $\cdot OH$ 及 $\cdot O_2^-$ 等ROS具有优异的清除能力。植物盐胁迫耐受实验结果表明, Mn_3O_4 纳米酶对盐胁迫下植物的生长具有保护作用,增加植物的生物量积累,减轻胁迫下植物细胞氧化损伤程度。此外,文献^[16]显示多种纳米酶对植物光合作用相关细胞器有多重积极影响,盐胁迫会对植物光合作用造成较大影响,本文通过对植物光合作用相关参数指标的测量,证实 Mn_3O_4 纳米酶对盐胁迫下植物的光合作用有一定的保护作用。本文开发了一种新的纳米生长调节剂 Mn_3O_4 纳米酶,其在农业应用方面具有较大潜力,为应对当前严峻农业挑战提供了一种解决方案。

[参 考 文 献]

- [1] WHITE J C, GARDEA-TORRESDY J. Achieving food security through the very small[J]. *Nature Nanotechnology*, 2018, 13(8):627-629.
- [2] 张萍, 张阳, 徐文平, 等. 农业纳米生物技术促进植物生长和提高抗逆性[J]. *世界农药*, 2020, 42(6):23-32.
- [3] HE X, DENG H, HWANG H. The current application of nanotechnology in food and agriculture[J]. *Journal of Food and Drug Analysis*, 2019, 27(1):1-21.
- [4] CHARIOUS P L, ORTEGA-RIVERA O A, STEINMETZ N F. Nanocarriers for the delivery of medical, veterinary, and agricultural active ingredients[J]. *ACS Nano*, 2020, 14(3):2678-2701.
- [5] GEBBERS R, ADAMCHUK V I. Precision agriculture and food security[J]. *Science*, 2010, 327(5967):828-831.
- [6] ZULFIQUAR F, ASHRAF M. Nanoparticles potentially mediate salt stress tolerance in plants[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2021, 160:257-268.
- [7] LIU J, FU C, LI G, et al. ROS homeostasis and plant salt tolerance: plant nanobiotechnology updates[J]. *Sustainability*, 2021, 13(6):3552.
- [8] AN J, HU P, LI F, et al. Emerging investigator series: molecular mechanisms of plant salinity stress tolerance improvement by seed priming with cerium oxide nanoparticles[J]. *Environmental Science: Nano*, 2020, 7(8):2214-2228.
- [9] KHAN M N, LI Y, KHAN Z, et al. Nanoceria seed priming enhanced salt tolerance in rapeseed through modulating ROS homeostasis and α -amylase activities[J]. *Journal of Nanobiotechnology*, 2021, 19(1):1-19.
- [10] MITTER N, HUSSEY K. Moving policy and regulation forward for nanotechnology applications in agriculture[J]. *Nature Nanotechnology*, 2019, 14(6):508-510.
- [11] ZHANG R, CHEN L, LIANG Q, et al. Unveiling the active sites on ferrihydrite with apparent catalase-like activity for potentiating radiotherapy[J]. *Nano Today*, 2021, 41:101317.
- [12] HUANG G, ZANG J, HE L, et al. Bioactive nanoenzyme reverses oxidative damage and endoplasmic reticulum stress in neurons under ischemic stroke[J]. *ACS Nano*, 2021, 16:431-452.
- [13] 李鹏民, 高辉远. 快速叶绿素荧光诱导动力学分析在光合作用研究中的应用[J]. *植物生理与分子生物学报*, 2005, 31(6):559-566.
- [14] KALAJI H M, JAOO A, OUKARROUM A, et al. Chlorophyll a fluorescence as a tool to monitor physiological status of plants under abiotic stress conditions[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2016, 38:1-11.
- [15] MITTAL S, KUMARI N, SHARMA V. Differential response of salt stress on Brassica juncea; photosynthetic performance, pigment, proline, D1 and antioxidant enzymes[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2012, 54:17-26.
- [16] WANG A D, JIN Q J, XIN X, et al. High-throughput screening for engineered nanoparticles that enhance photosynthesis using mesophyll protoplasts[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2020, 68(11):3382-3389.
- [16] MISHRA G, ZHANG W H, DENG F, et al. A bifurcating pathway directs abscisic acid effects on stomatal closure and opening in *Arabidopsis*[J]. *Science*, 2006, 312(5771):264-266.
- [17] HONG Y Y, PAN X Q, WELTI R, et al. Phospholipase D α 3 is involved in the hyperosmotic response in *Arabidopsis*[J]. *The Plant Cell*, 2008, 20(3):803-816.
- [18] WELTI R, LI W Q, LI M Y, et al. Profiling membrane lipids in plant stress responses. Role of phospholipase D α in freezing-induced lipid changes in *Arabidopsis*[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2002, 277(35):31994-32002.
- [19] HONG Y Y, ZHENG S Q, WANG X M. Dual functions of phospholipase D α 1 in plant response to drought[J]. *Molecular Plant*, 2008, 1(2):262-269.
- [20] SEVERIN A J, WOODY J L, BOLON Y T, et al. RNA-Seq Atlas of Glycine max: a guide to the soybean transcriptome[J]. *BMC Plant Biology*, 2010, 10:160.
- [21] PAPPAN K, WANG X. Molecular and biochemical properties and physiological roles of plant phospholipase D[J]. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1999, 1439(2):151-166.
- [22] 史敬芳, 张琪, 宋松泉, 等. 磷脂酶及其调控种子活力研究进展[J]. *南方农业学报*, 2022, 53(9):2612-2623.
- [23] 郑晓东. 拟南芥和水稻基因组中 PLD 家族分析[D]. 济南: 山东农业大学, 2009.
- [24] MUNNIK T, MEIJER H J. Osmotic stress activates distinct lipid and MAPK signalling pathways in plants[J]. *FEBS Letters*, 2001, 498(2/3):172-178.
- [25] 李丽, 游向荣, 孙健, 等. 植物磷脂酶 D 基因表达与衰老的关系[J]. *热带亚热带植物学报*, 2012, 20(1):99-106.

(责任编辑 闫杏丽)

(责任编辑 闫杏丽)

(上接第 87 页)