

土施多效唑对小桐子营养生长与生殖生长的影响^{*}

宋娟^{1,2}, 陈茂盛^{1,2}, 李家龙^{1,3}, 牛龙见^{1,3}, 徐增富^{1**}

(1 中国科学院西双版纳热带植物园 热带植物资源开放实验室, 云南 勐腊 666303; 2 中国科学院大学, 北京 100049; 3 中国科学技术大学生命科学学院, 安徽 合肥 230026)

摘要: 小桐子 (*Jatropha curcas*) 是一种具有多种用途的植物, 其种子含油量高达 40%, 是一种很有应用前景的能源植物。小桐子在温度、湿度较高的地区, 特别是其修剪后新萌发的枝条经常出现营养生长旺盛, 成花量较少的现象, 导致其种子产量较低。本研究采用多效唑 (paclobutrazol, PAC) 对小桐子进行土施处理, 结果表明: 多效唑的使用剂量为 $0.8 \text{ g} \cdot \text{m}^{-1}$ 树冠直径时, 可有效抑制小桐子的营养生长, 降低株高; 同时促进小桐子的生殖生长, 增加开花和结果枝条数量, 增加花序和果序数量, 增加单个花序的总花数和雌花的比例, 可将小桐子单株种子产量提高 2.4 倍。此外, 多效唑处理使小桐子的开花期和结果期更加集中, 便于田间管理和采收。多效唑作为赤霉素合成的抑制剂, 可以有效地促进小桐子由营养生长向生殖生长的转变, 对于了解赤霉素在调控小桐子花发育方面的作用具有重要意义; 同时也有助于克隆有关功能基因, 进一步采用转基因技术对小桐子进行遗传改良。

关键词: 小桐子; 能源植物; 生物燃油; 多效唑; 花发育; 赤霉素

中图分类号: Q 945

文献标识码: A

文章编号: 2095-0845(2013)02-173-07

Effects of Soil-applied Paclobutrazol on the Vegetative and Reproductive Growth of Biofuel Plant *Jatropha curcas*

SONG Juan^{1,2}, CHEN Mao-Sheng^{1,2}, LI Jia-Long^{1,3}, NIU Long-Jian^{1,3}, XU Zeng-Fu^{1**}

(1 Laboratory of Tropical Plant Resource Science, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla 666303, China; 2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3 School of Life Sciences, University of Science and Technology of China, Hefei 230026, China)

Abstract: Multipurpose plant *Jatropha curcas* seeds contain about 40% oil, which is a promising energy plant for producing biofuels. *Jatropha* plants, especially those grown in tropical areas, show excessive vegetative growth, and erratic flowering and fruiting, which result in the low seed yield observed. This study was undertaken to determine the effects of plant growth regulator paclobutrazol (PAC), an inhibitor of phytohormone gibberellin biosynthesis, on the inhibition of vegetative growth, and the promotion of reproductive growth of *Jatropha*. The results showed that soil application of PAC with an appropriate dose ($0.8 \text{ g} \cdot \text{m}^{-1}$ canopy diameter) inhibited shoot growth, reduced plant height, and promoted reproductive growth of *Jatropha*. The number of flowering and fruiting branches and the number of inflorescence and infructescence were significantly increased by PAC treatment. Although PAC treatment significantly increased the total number of flowers and the number of female flowers of each inflorescence, no significant increase in the number of fruits of each infructescence was found, suggesting that some female flowers from PAC-treated plants failed to mature fruits. PAC treatment at $0.8 \text{ g} \cdot \text{m}^{-1}$ canopy diameter did not significantly affect seed size and oil contents, but increased seed yield of *Jatropha* by 2.4 times. In addition, PAC treatment led to

^{*} 基金项目: 云南省高端科技人才引进计划项目 (2009CH123)

^{**} 通讯作者: Author for correspondence; E-mail: zfxu@xtbg.ac.cn

收稿日期: 2012-06-06, 2012-08-21 接受发表

作者简介: 宋娟 (1985-) 女, 硕士研究生, 主要从事能源植物分子育种研究。E-mail: songjuan09@gmail.com

more synchronous flowering and fruiting, which will facilitate harvesting of *Jatropha* fruits. These results suggest that gibberellin biosynthesis inhibitor PAC can effectively promote reproductive growth of *Jatropha*, which will help us to understand the physiological role of gibberellin and other plant hormones in regulation of *Jatropha* flower development, and are valuable for cloning of functional genes that will be used for the genetic improvement of *Jatropha* seed yield by transgenic approach.

Key words: Physic nut; Energy plants; Biofuel; Paclobutrazol; Flower development; Gibberellic acid

小桐子 (*Jatropha curcas* L.) 又名麻疯树、小油桐、膏桐等, 是大戟科麻疯树属的多年生落叶灌木或小乔木, 原产中美洲, 现广泛分布于热带和亚热带地区 (Openshaw, 2000; Carels, 2009)。小桐子对于干旱和贫瘠的土壤有很强的适应能力, 是一种多用途的植物, 可作为生产生物燃油、肥皂、绿肥、杀虫剂和药品等的原料 (Kumar 和 Sharma, 2008; Nithiyantham 等, 2012)。小桐子种子含油率高达 40%, 油脂成分适合生产生物柴油, 且“不与人争粮、不与粮争地、不与地争肥”, 是一种很有发展潜力的能源植物 (Fairless, 2007; King 等, 2009; Makkar 和 Becker, 2009; Abdulla 等, 2011)。小桐子作为一种半野生植物, 在种子产量、种子含油量、生长发育性状等方面还有待进一步改良 (King 等, 2009; Sanderson, 2009; Sudhakar 等, 2011)。

自然环境下生长的小桐子植株分枝较少, 其花序主要着生于枝条顶部, 这种生长发育和开花习性是小桐子种子产量低的一个重要原因。通过修剪可以增加小桐子的分枝数, 但修剪后新长出的枝条当年会表现出营养生长旺盛, 难以成花或成花量较少, 导致产量显著减少 (Behera 等, 2010; Rajaona 等, 2011), 因此可以通过控制小桐子的营养生长、促进其生殖生长来提高其种子产量。

多效唑 (paclobutrazol, PAC) 属于三唑类化合物, 能够抑制植物体内赤霉素的生物合成, 是经常用于控制果树和观赏植物营养生长的一种植物生长调节剂 (Rademacher, 2000; Sponsel 和 Hedden, 2010)。用多效唑处理芒果植株, 可以增加花枝比例, 花序数量, 两性花比例以及果实的产量和质量 (Yeshitela 等, 2004)。在花蕾期至初花期叶面喷施多效唑, 可抑制小桐子营养生长, 增加果枝率, 显著提高种子产量 (向振勇等, 2010)。但也有研究发现小桐子叶面喷施多效唑的效果并不显著 (Ghosh 等, 2010), 而土施多效唑可以有效地抑

制小桐子过于旺盛的营养生长, 在一定程度上弥补因修剪造成的减产 (Ghosh 等, 2011)。

本研究用不同剂量的多效唑对小桐子植株进行土施处理, 以了解多效唑对小桐子营养生长与生殖生长的影响, 并找到促进小桐子从营养生长向生殖生长转变的有效方法, 为进一步研究植物生长调节剂在调控小桐子开花、花器官发育和性别决定中的作用机制奠定基础。

1 材料和方法

1.1 实验地点和材料

实验地点设在中国科学院西双版纳热带植物园, 该园位于云南省西双版纳傣族自治州勐腊县勐仑镇 (21°54' N, 101°46' E), 海拔 580 m, 年均气温 21.8 °C, 年均相对湿度 85%, 年均降水量 1 493 mm, 全年日照数 1 859 h。雨季 (5–10 月) 的降雨量占全年总降雨量的 79% ~ 82%, 旱季 (11 月至次年 4 月) 的降雨量占全年总降雨量的 18% ~ 21% (赵俊斌等, 2009)。

研究选用的小桐子为 4 年生植株 (2007 年 8 月定植, 实生苗), 于休眠期 (2011 年 1 月) 进行修剪, 修剪后植株高度为 1.2 m。实验所用多效唑 (15% 可湿性粉剂) 为郑州信联生化科技有限公司生产, 塔尺为南京新北光仪器有限公司生产, 种子分析仪 (the minispec mq-one Seed Analyzer, Bruker Optik GmbH, Germany) 为德国布鲁克光谱仪器公司生产。

1.2 实验方法

1.2.1 多效唑处理 在小桐子休眠期 (2011 年 2 月) 进行多效唑处理。根据 Ghosh 等 (2010, 2011) 的研究结果, 对修剪的植株, 进行 6 个处理, 所用多效唑有效成分剂量依次为 0、0.20、0.40、0.80、1.25 和 2.0 g·m⁻¹ 树冠直径; 对于未修剪的植株, 进行 4 个处理, 所用多效唑有效成分剂量依次为 0、0.20、1.25 和 2.00 g·m⁻¹ 树冠直径。每个处理 33 株。处理前在距离树干基部 30 cm 处挖一个 15 cm 宽, 15 cm 深的环沟, 每株树所用 15% 多效唑可湿性粉剂用 10 L 水溶解, 5 L 均匀浇注在沟中, 5 L 浇注在树干基部。

1.2.2 小桐子的性状观测 每株小桐子随机标记 30 个枝条, 并对所标记枝条的开花枝条数、结果枝条数、花

序数、果序数；单个花序的总花数、雌花数、雄花数；单个果序的果实数，种子的百粒重、含油率和单株种子产量进行统计。

2 结果与分析

2.1 多效唑对未修剪小桐子植株性状的影响

用 $0 \sim 2.0 \text{ g} \cdot \text{m}^{-1}$ 树冠直径剂量的多效唑对未修剪植株进行处理后，对小桐子植株形态没有明显的影响，且对花序数、花枝数、果枝数以及种子产量也无明显影响（表 1）；但当多效唑处理剂量为 $1.25 \text{ g} \cdot \text{m}^{-1}$ 和 $2.0 \text{ g} \cdot \text{m}^{-1}$ 时，小桐子种子含油率较对照组显著下降（图 1）。

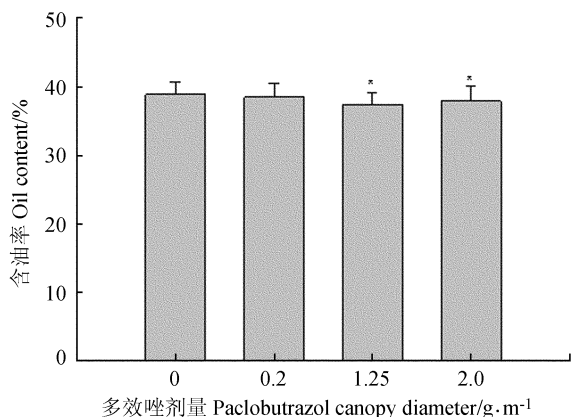


图 1 多效唑对未修剪小桐子种子含油率的影响

注：* 代表处理与对照组有显著差异（ $P < 0.05$ ）；

数值 = 平均值 + 标准差，样本量为 30

Fig. 1 Effect of paclobutrazol on oil content of pruned *Jatropha*

Note: * Statistically different from the control at 5% level.

Values are mean $\pm$ standard deviation, $n = 30$

2.2 多效唑对修剪小桐子植株性状的影响

2.2.1 多效唑处理对修剪小桐子植株形态特征的影响 如图 2 所示，多效唑处理后，小桐子叶片颜色加深，呈深绿色（图 2：A，B），新萌发枝条顶端节间缩短、叶片明显皱缩（图 2：C，D），花柄、花序柄、果柄和果序柄均缩短，形成比较致密、紧凑的花序和果序（图 2：E，F）。

多效唑处理剂量达到 $0.8 \text{ g} \cdot \text{m}^{-1}$ 以上时，小桐子的株高开始显著降低（图 3）。在处理剂量为 $2.0 \text{ g} \cdot \text{m}^{-1}$ 时，小桐子植株平均株高为 215.57 cm ，与对照组的 292.06 cm 相比，降低了 26.2% 。

2.2.2 多效唑处理对修剪小桐子开花和结果枝条数量的影响 在对照组和多效唑处理组的每个植株上随机标记 30 个枝条，在处理 4 个月和 5 个月分别统计标记枝条中开花枝条和结果枝条的数量。从图 4 可以看出，在处理剂量为 0.8 和 $1.25 \text{ g} \cdot \text{m}^{-1}$ 时，多效唑处理后的小桐子开花枝条和结果枝条的数量均显著多于对照组。在处理剂量为 $0.8 \text{ g} \cdot \text{m}^{-1}$ 时，开花枝条和结果枝条的数量增加约一倍，开花枝条由平均 4.8 个/株，增加到 9.6 个/株；结果枝条由平均 5.1 个/株，增加到 10.3 个/株。但当处理剂量增加到 $2.0 \text{ g} \cdot \text{m}^{-1}$ 时，虽然开花枝条和结果枝条的平均数量仍有增加，但与对照相比并不显著（图 4）。

2.2.3 多效唑处理对修剪小桐子花序和果序数量的影响 用 0.8 和 $1.25 \text{ g} \cdot \text{m}^{-1}$ 剂量的多效唑处理后，小桐子花序和果序数量均显著多于对照组（图 5）。在处理剂量为 $0.8 \text{ g} \cdot \text{m}^{-1}$ 时，花序数和果序数分别增加了 1.5 倍和 1.2 倍；花序数由平均 5.9 个/株，增加到 15.0 个/株，果序数由平均 6.4 个/株，增加到 14.2 个/株。而当处理剂量增加到 $2.0 \text{ g} \cdot \text{m}^{-1}$ 时，花序和果序数量的增加不显著（图 5）。

2.2.4 多效唑处理对修剪小桐子单个花序的总花数、雌雄花比例和单个果序果实数量的影响

如表 2 所示，多效唑剂量为 $0.8 \text{ g} \cdot \text{m}^{-1}$ 时，处理组的小桐子每个花序的总花数、雌花数和雄花数都随着多效唑剂量的增加而显著增多，雌花与雄花的比例也显著提高（表 2）；在处理剂量为 $2.0 \text{ g} \cdot \text{m}^{-1}$ 时，单个花序的雌花数量从对照组平均 5.7 个/花序，增加到 15.8 个/花序，相应的雌雄花比从 $1:33.4$ 变化为 $1:17.2$ （表 2）；但

表 1 多效唑对未修剪小桐子的影响

Table 1 Effects of paclobutrazol treatments on unpruned *Jatropha*

多效唑剂量 Paclobutrazol/ $\text{g} \cdot \text{m}^{-1}$	花序数 Number of inflorescence	花枝数 Number of flowering branches	果枝数 Number of fruiting branches	种子产量克/株 Seed yield per plant/g
0.00	24.18 ± 7.49	21.61 ± 4.58	7.30 ± 3.55	341.83 ± 288.22
0.20	23.64 ± 7.32	20.91 ± 4.56	8.21 ± 3.25	347.70 ± 143.24
1.25	24.06 ± 6.19	21.64 ± 3.83	8.24 ± 4.86	323.53 ± 160.27
2.00	22.61 ± 5.63	20.79 ± 4.26	8.73 ± 3.46	306.93 ± 164.71

单个果序的果实数量在对照与处理之间并没有显著的差异 (表 2)。结果表明, 尽管高剂量多效唑处理后, 单个花序的雌花数量显著增加, 但部分雌花不能正常结果, 导致坐果率降低。

2.2.5 多效唑处理对修剪小桐子单株种子产量、种子重量和含油率的影响 如图 6 所示, 在处理

剂量为 0.8 和 $1.25 \text{ g} \cdot \text{m}^{-1}$ 时, 多效唑处理后的小桐子单株种子产量显著高于对照组。以处理剂量为 $0.8 \text{ g} \cdot \text{m}^{-1}$ 时的单株产量最高, 达到平均 295.43 克/株 , 比对照组 (87.44 克/株) 增加了 2.4 倍; 而多效唑处理对种子重量和含油率没有显著影响 (数据未显示)。结果表明, 多效唑处



图 2 多效唑处理对小桐子植株形态的影响

A. 对照植株; B. 处理植株; C. 对照茎顶端; D. 处理茎顶端; E. 对照组花序和果序; F. 处理组花序和果序结构

Fig. 2 Effects of paclobutrazol (PAC) on the morphology of *Jatropha*

A. Control plant; B. PAC-treated plant; C and D. Top of the shoots of control (C) and PAC-treated plants (D);

E and F. inflorescence and infructescence of control (E) and PAC-treated plants (F)

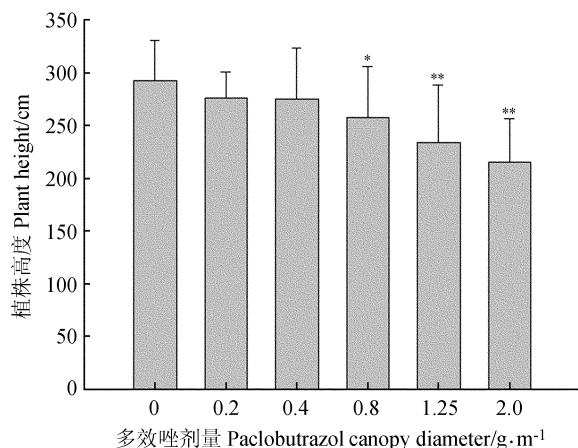


图3 多效唑处理对小桐子植株高度的影响

注：* 代表处理与对照组有显著差异 ($P<0.05$)，** 代表处理与对照组有极显著差异 ($P<0.01$)；数值=平均值+标准差，样本量为30；

Fig. 3 Effect of paclobutrazol on the height of *Jatropa*

Note: * Statistically different from the control at 5% level,

** Statistically different from the control at 1% level.

Values are mean $\pm$ standard deviation, $n=30$

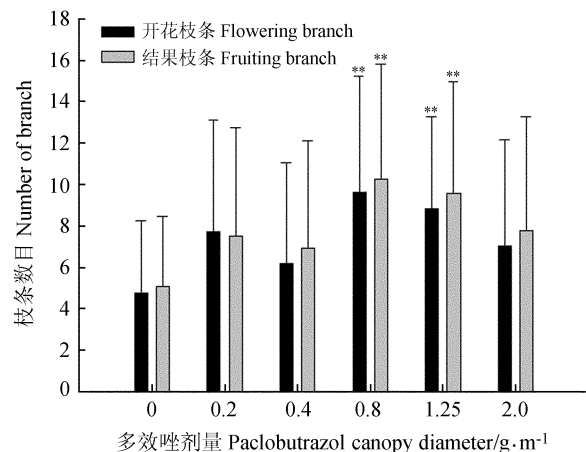


图4 多效唑处理对小桐子开花和结果枝条数量的影响

注：** 代表处理与对照组有极显著差异 ($P<0.01$)；数值=平均值+标准差，样本量为30

Fig. 4 Effects of paclobutrazol on the number of flowering and fruiting branches of *Jatropa*

Note: ** Statistically different from the control at 1% level;

Values are mean $\pm$ standard deviation, $n=30$

表2 多效唑处理对小桐子花数量、花性别和单个果序果实数量的影响

Table 2 Effects of paclobutrazol treatments on the flower numbers and the sex ratio of *Jatropa*

多效唑剂量 Paclobutrazol g·m ⁻¹	总花数/花序 Number of total flower per inflorescence	雌花数/花序 Number of female flower per inflorescence	雄花数/花序 Number of male flower per inflorescence	雌雄花比例 Ratio of female to male	果实数量/果序 Number of fruits per inflorescence
0.00	170.84 $\pm$ 45.54	5.72 $\pm$ 3.70	165.12 $\pm$ 43.07	1: 33.41	6.40 $\pm$ 2.89
0.20	196.52 $\pm$ 67.02	8.74 $\pm$ 4.78	187.78 $\pm$ 64.19	1: 24.73	5.54 $\pm$ 2.69
0.40	180.26 $\pm$ 62.27	7.06 $\pm$ 5.20	173.19 $\pm$ 58.68	1: 27.37	6.24 $\pm$ 3.10
0.80	213.26 $\pm$ 72.5 *	12.30 $\pm$ 7.21 **	200.96 $\pm$ 67.57 *	1: 22.17 **	6.25 $\pm$ 3.34
1.25	231.21 $\pm$ 80.07 **	13.93 $\pm$ 8.25 **	217.29 $\pm$ 73.88 **	1: 17.09 **	7.75 $\pm$ 5.63
2.00	239.85 $\pm$ 66.11 **	15.75 $\pm$ 6.99 **	224.10 $\pm$ 61.05 **	1: 17.18 **	5.89 $\pm$ 3.10

注：* 代表处理与对照组有显著差异 ($P<0.05$)，** 代表处理与对照组有极显著差异 ($P<0.01$)；数值=平均值+标准差，样本量为30

Note: * Statistically different from the control at 5% level, ** Statistically different from the control at 1% level;

Values are mean $\pm$ standard deviation, $n=30$

理可以显著增加修剪后的小桐子种子产量。

2.2.6 多效唑处理对修剪小桐子花期和果期的影响 如图7所示，多效唑处理后小桐子的开花期发生了变化，对照组有两个相对集中的盛花期，第一个盛花期的开花量与第二个盛花期的开花量差异不明显；而在处理剂量为0.8 g·m⁻¹时，处理组两个盛花期的开花量差异明显，第一个盛花期的开花量明显多于第二个盛花期的开花量（图7）。与开花期相应，多效唑处理后小桐子的结果期也发生了变化，对照组有两个盛果期，分别在7-8月和10月前后，第一个盛果期的结果量较大；而处理组只有一个持续时间较长的盛果期（6

-9月），其中7月和8月的结果量最大（图8）。

3 讨论

植物由营养生长向生殖生长转变的过程由植物自身遗传因子和外界环境因素共同决定，并受多种植物激素，尤其是赤霉素信号传导途径调控（Santner等，2009；Chandler，2011）。多效唑作为赤霉素合成的抑制剂（Rademacher，2000），主要作用于赤霉素合成途径中的内根-贝壳杉烯氧化酶（ent-kaurene oxidase, KO），阻断赤霉素的前体内根-贝壳杉烯（ent-kaurene）氧化为内根-贝壳杉烯酸（ent-kaurenoic acid），从而抑制

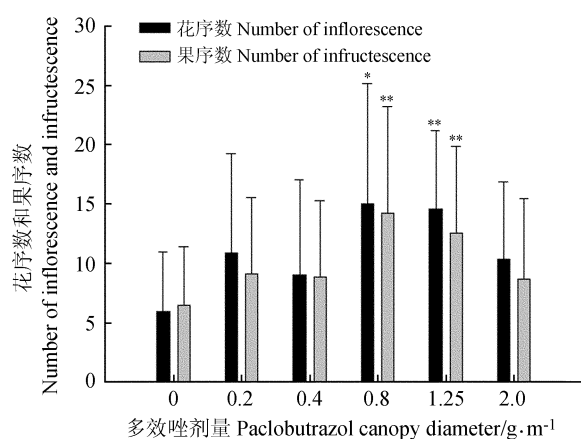


图5 多效唑处理对小桐子花序数和果序数的影响
注: *代表处理与对照组有显著差异 ($P<0.05$), **代表处理与对照组有极显著差异 ($P<0.01$); 数值=平均值+标准差, 样本量为30

Fig. 5 Effects of paclobutrazol on the number of inflorescence and infructescence of *Jatropha*

Note: * Statistically different from the control at 5% level;
** Statistically different from the control at 1% level;
Values are mean $\pm$ standard deviation, $n=30$

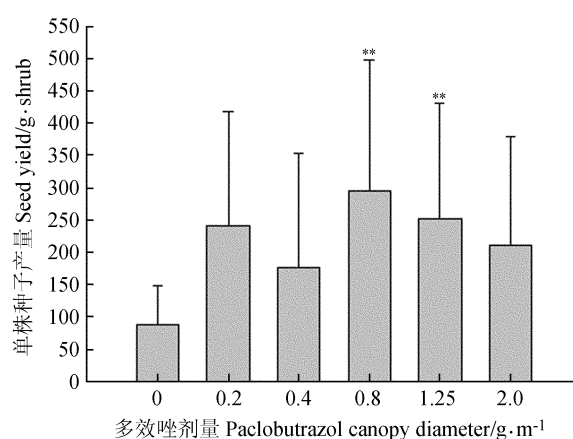


图6 多效唑处理对小桐子单株种子产量的影响
注: **代表处理与对照组有极显著差异 ($P<0.01$); 数值=平均值+标准差, 样本量为30

Fig. 6 Effect of paclobutrazol on the seed yield of *Jatropha*

Note: ** Statistically different from the control at 1% level;
Values are mean $\pm$ standard deviation, $n=30$

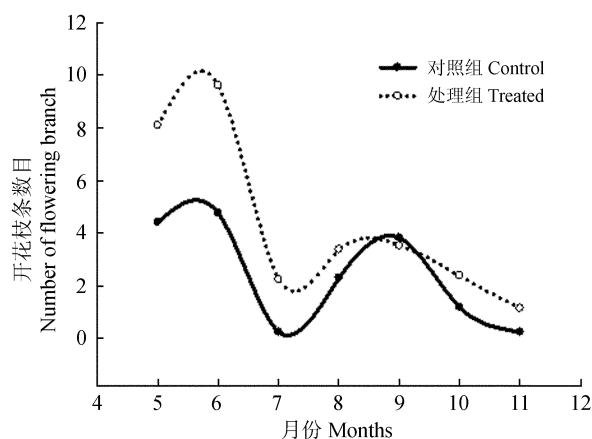


图7 多效唑处理对小桐子花期的影响

Fig. 7 Effect of paclobutrazol on the flowering period of *Jatropha*

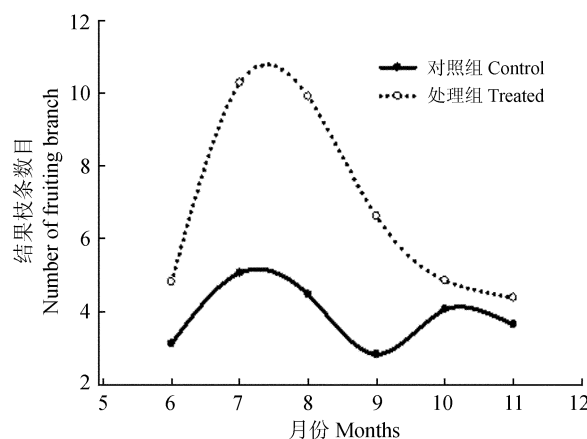


图8 多效唑处理对小桐子果期的影响

Fig. 8 Effect of paclobutrazol on the fruiting period of *Jatropha*

植株的营养生长。目前多效唑作为促进植物生殖生长、增加产量的一种有效手段,在农业生产中已经被广泛用 (Berova 和 Zlatev, 2000; Rademacher, 2000; Yeshitela 等, 2004; Sponsel 和 Hedden, 2004)。

本研究结果表明,对于4年生修剪的小桐子,最合适的多效唑处理剂量为 $0.8 \text{ g} \cdot \text{m}^{-1}$ 树冠直径,可将单株种子产量提高2.4倍。种子产量的提高主要是由于多效唑处理可以增加结果枝条数量和果序的数量。此外多效唑处理可以降低株高,促进果实成熟期相对集中,有利于小桐子的

田间管理和果实采收。而对于未修剪的4年生小桐子采用多效唑处理后,除对种子含油率有影响外,对小桐子的其它性状无明显的影响,对种子产量也无明显的促进作用。此外,我们用盆栽的一年生小桐子进行多效唑处理实验,发现处理后2~3个月就能观察到明显的促进开花效果(数据未显示)。Ghosh 等 (2010) 的研究也表明,多效唑处理2年生小桐子的效果更好。因此我们推测,修剪后新萌发的小桐子幼嫩枝条或树龄较小的小桐子植株对多效唑的作用更加敏感。

研究表明,赤霉素 (gibberellin, GA) 处理小

桐子,可显著提高雌花的数量和雌雄比 (Makwana 等, 2010)。而我们前期的研究结果表明细胞分裂素处理可以显著增加雌花数量和雌雄比 (Pan 和 Xu, 2011); 赤霉素处理能够促进小桐子雄蕊的发育, 将一部分雌花诱导成为两性花 (皮雪静等, 2013)。本研究结果表明, 作为 GA 合成的抑制剂, 多效唑可以显著提高单个花序上雌花的数量和雌雄比例。因此, 多效唑在促进小桐子从营养生长向生殖生长转变过程的调控机制需要进一步研究。

致谢 杨成源和杨清老师提供实验所用的部分植物材料; 赵东黎、周国俊、普智宇、吴琼、潘邦珍和倪军在实验过程中给予帮助。

[参 考 文 献]

- Abdulla R, Chan ES, Ravindra P, 2011. Biodiesel production from *Jatropha curcas*: a critical review [J]. *Critical Reviews in Biotechnology*, **31** (1): 53—64
- Behera SK, Srivastava P, Tripathi R *et al.*, 2010. Evaluation of plant performance of *Jatropha curcas* L. under different agro-practices for optimizing biomass—a case study [J]. *Biomass & Bioenergy*, **34** (1): 30—41
- Berova M, Zlatev Z, 2000. Physiological response and yield of paclobutrazol treated tomato plants (*Lycopersicon esculentum* Mill.) [J]. *Plant Growth Regulation*, **30** (2): 117—123
- Carrels N, 2009. *Jatropha curcas*: A review [A]. In: Kader JC, Delseng M (eds.), *Advances in Botanical Research* [M]. London: Academy Press, **50**: 39—86
- Chandler JW, 2011. The hormonal regulation of flower development [J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, **30** (2): 242—254
- Fairless D, 2007. The little shrub that could-maybe [J]. *Nature*, **449** (7163): 652—655
- Ghosh A, Chikara J, Chaudhary DR, 2011. Diminution of economic yield as affected by pruning and chemical manipulation of *Jatropha curcas* L. [J]. *Biomass and Bioenergy*, **35** (3): 1021—1029
- Ghosh A, Chikara J, Chaudhary DR *et al.*, 2010. Paclobutrazol arrests vegetative growth and unveils unexpressed yield potential of *Jatropha curcas* [J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, **29** (3): 307—315
- King AJ, He W, Cuevas JA *et al.*, 2009. Potential of *Jatropha curcas* as a source of renewable oil and animal feed [J]. *Journal of Experimental Botany*, **60** (10): 2897—2905
- Kumar A, Sharma S, 2008. An evaluation of multipurpose oil seed crop for industrial uses (*Jatropha curcas* L.): A review [J]. *Industrial Crops and Products*, **28** (1): 1—10
- Makkar HRS, Becker K, 2009. *Jatropha curcas*, a promising crop for the generation of biodiesel and value-added coproducts [J]. *European Journal of Lipid Science and Technology*, **111** (8): 773—787
- Makwana V, Shukla P, Robin P, 2010. GA application induces alteration in sex ratio and cell death in *Jatropha curcas* [J]. *Plant Growth Regulation*, **61** (2): 121—125
- Nithyanantham S, Siddhuraju P, Francis G, 2012. Potential of *Jatropha curcas* as a biofuel, animal feed and health products [J]. *Journal of the American Oil Chemists' Society*, **86** (6): 961—972
- Openshaw K, 2000. A review of *Jatropha curcas*: an oil plant of unfulfilled promise [J]. *Biomass and Bioenergy*, **19** (1): 1—15
- Pan BZ, Xu ZF, 2011. Benzyladenine treatment significantly increases the seed yield of the biofuel plant *Jatropha curcas* [J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, **30** (2): 166—174
- Pi XJ (皮雪静), Pan BZ (潘邦珍), Xu ZF (徐增富), 2013. Induction of bisexual flowers by gibberellin in monoecious biofuel plant *Jatropha curcas* [J]. *Plant Diversity and Resources* (植物分类与资源学报), **35** (1): 26—32
- Rademacher W, 2000. GROWTH RETARDANTS: Effects on gibberellin biosynthesis and other metabolic pathways [J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **51** (1): 501—531
- Rajaona AM, Brueck H, Asch F, 2011. Effect of pruning history on growth and dry mass partitioning of *Jatropha* on a plantation site in Madagascar [J]. *Biomass and Bioenergy*, **35** (12): 4892—4900
- Sanderson K, 2009. Wonder weed plans fail to flourish [J]. *Nature*, **461** (7262): 328—329
- Santner A, Calderon-Villalobos LIA, Estelle M, 2009. Plant hormones are versatile chemical regulators of plant growth [J]. *Nature Chemical Biology*, **5** (5): 301—307
- Sponsel VM, Hedden P, 2004. Gibberellin biosynthesis and inactivation [A]. In: Davies P (ed.), *Plant Hormones: Biosynthesis, Signal Transduction, Action* [M]. Dordrecht: Kluwer Academic, 63—94
- Sudhakar Johnson T, Eswaran N, Sujatha M, 2011. Molecular approaches to improvement of *Jatropha curcas* Linn. as a sustainable energy crop [J]. *Plant Cell Reports*, **30** (9): 1573—1591
- Xiang ZY (向振勇), Lang NJ (郎南军), Yuan RL (袁瑞玲) *et al.*, 2010. Effects of paclobutrazol on seed yield of *Jatropha curcas* [J]. *China Forestry Science and Technology* (林业科技开发), **24** (2): 101—103
- Yeshitela T, Robbertse PJ, Stassen PJC, 2004. Paclobutrazol suppressed vegetative growth and improved yield as well as fruit quality of 'Tommy Atkins' mango (*Mangifera indica*) in Ethiopia [J]. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science*, **32** (3): 281—293
- Zhao JB (赵俊斌), Zhang YP (张一平), Song FQ (宋富强) *et al.*, 2009. A comparison of the phenological characteristics of introduced plant species in the Xishuangbanna Tropical Botanical Garden [J]. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学报), **44** (4): 464—472