

五大类传统植物激素对植物响应盐胁迫的调控

姚曼红 刘琳 曾幼玲

(新疆大学生命科学与技术学院 新疆生物资源基因工程重点实验室, 乌鲁木齐 830046)

摘 要: 综述盐胁迫下 5 大类传统植物激素的含量变化及外施植物生长调节剂对植物耐盐性的影响, 阐述植物激素对植物响应盐胁迫应答的调控机制。

关键词: 盐胁迫 植物激素 耐盐性 应答机制

Several Kinds of Phytohormone in Plants Responses to Salt-stress

Yao Manhong Liu Lin Zeng Youling

(College of Life Science and Technology, Xinjiang University, Xinjiang Key
Laboratory of Biological Resources and Genetic Engineering, Urumqi 830046)

Abstract: The relationships between phytohormones and plant salt-tolerance were elaborated. The effect of salt-stress on phytohormone synthesis, the role of phytohormone modulate the plant responses to salt-stress and the mechanism of exogenous and endogenous hormones improve plant salt-tolerance were given.

Key words: Salt-stress Phytohormone Plant salt-tolerance Regulate mechanism

植物激素是植物体内合成的调节其生长发育的微量有机物质^[1]。近年来植物激素对植物响应盐胁迫调控方面的研究已取得重要进展,这也奠定了植物激素在植物逆境生理研究中的重要地位。研究发现,植物对盐胁迫的耐受程度除物种的差异外,在同一植物的不同发育阶段,其盐敏感性也不同。一般表现为种子萌发期耐盐性稍强,幼苗时敏感,长大后能逐渐忍受,开花期耐受力又下降^[2,3]。盐胁迫下,各类植物激素参与植物响应盐胁迫的调控,且在植株的各个发育阶段激素的表达水平均有所不同。在种子萌发幼苗生长阶段和成苗开花阶段,植物激素对植物响应盐胁迫的调控存在明显的差异。

1 赤霉素(GA)对植物响应盐胁迫的调控

赤霉素(gibberellins, GA)是一类较大的萜类化合物家族,在植物生长发育的各个方面起着重要调控作用。活性 GA 可以促进种子萌发、细胞分裂、叶片扩大和茎秆侧枝伸长,同时抑制植株成熟、侧芽休眠和衰老等,在缓解盐胁迫对种子萌发及植物生长

方面也发挥了重要作用^[4]。

GA 能提高盐胁迫下种子的发芽势。温福平等^[5]发现在盐胁迫条件下,粳稻日本晴(*Oryza sativa* L. cv. Nipponbare)种子的萌发受到显著抑制,而 GA₃能提高种子的发芽势,并可以显著地恢复盐胁迫下种苗根和芽的伸长生长,缓解盐胁迫对种子萌发的抑制作用,但对种苗鲜重的影响不显著。目前认为 GA 家族对种子萌发的刺激作用表现在:(1) GA 能诱导一些水解酶的合成,例如受 GA 诱导的 β -1,3-葡聚糖酶、内聚甘露糖酶可打破种皮、胚乳的机械阻力。糊粉层细胞产生的水解酶类(如蛋白酶、淀粉酶)可帮助降解胚乳中的贮藏物质,为种子萌发提供能源^[6,7]。(2) GA 可激发液泡膜 H⁺-ATPase 的活性,形成 H⁺跨液泡膜电化学梯度,为各种溶质(如阳离子、阴离子、氨基酸和糖类等)分子跨液泡膜的次级主动运输提供驱动力,增加种子萌发对盐旱的耐受性。GA 缺陷型番茄突变株(gib-1)的种子由于无完整的胚乳(包括根原基)而无法正常萌发,

收稿日期: 2011-06-28

基金项目: 新疆大学博士启动基金项目(BS080123),新疆生物资源基因工程重点实验室开放课题(XJDX0201-2005-05)

作者简介: 姚曼红,女,硕士研究生,研究方向: 植物抗逆基因工程; E-mail: yaomanhong861024@126.com

通讯作者: 曾幼玲,博士,副教授,研究方向: 植物抗逆生理和分子生物学; E-mail: zyl3259@yahoo.com.cn

外源添加 GA 能促进编码液泡膜 H^+ -ATPase C 亚基的 LVA-P1 基因在根原基细胞中的转录表达, H^+ -ATPase 的 A 亚基和 B 亚基也受到 GA 激发, 从而提高细胞液泡膜 H^+ -ATPase 的活性, 增加种子萌发对盐旱的耐受性^[8]。此外, 研究发现种子萌发过程中若遭受盐胁迫, GA 的关键酶合成基因 GA3ox1 显著减低, GA 的积累没有正常条件下的多。但无论在水、盐或 ABA 处理下, 在已萌发的种子中 GA₄ 的含量都有所上升, 只是增幅略小^[9,10]。

赤霉素在植物生长发育阶段主要是影响植物茎的生长。GA 虽未被列为盐胁迫条件下的激素信号, 但它的变化也可反映植物对盐胁迫的适应。Maggio 等^[9]研究发现, GA₃ 处理低盐环境中的植株, 可降低叶片气孔阻力, 加速蒸腾作用, 增加水的利用, 对植物生长是有利的, 但外源 GA₃ 处理并不会减轻高盐胁迫对植物生长的抑制作用。该结果与 GA₃ 处理干旱胁迫下的植物对其生长有积极作用的结论不一致, 有可能是 GA₃ 依赖性降低了气孔阻力, 增加了气孔导度, 使得盐胁迫下有毒离子随着蒸腾作用由根部向茎叶运输和积累, 增加了有毒离子对植物细胞的毒害作用。而干旱环境中 GA₃ 处理可增加水的利用, 且不存在有毒离子积累的问题, 因而 GA₃ 处理对植物耐受干旱胁迫表现出积极作用。Achard 等^[11]观察到拟南芥经 10 $\mu\text{mol/L}$ GA 处理 1 h 后再用 50 mmol/L 盐处理, DELLA 蛋白(一类由环境诱导的多种激素共同调节的生长抑制因子, 表现为阻遏植物生长发育)的积累量比未用 GA 预处理的要低, 推测 GA 能降解 DELLA 蛋白, 使植物能恢复低盐对植物生长的影响。在高盐胁迫下, GAs(GA₁ 和 GA₄) 含量会下降, 同时伴随着 DELLA 蛋白含量的上升, 引起植物的生长抑制效应, 可增强植物对逆境的耐受能力。

2 脱落酸(ABA)对植物响应盐胁迫的调控

脱落酸(abscisic acid, ABA)在植物应答逆境胁迫中起着至关重要的作用。近年来 ABA 被认为是植物响应外界胁迫的主要信号分子^[12,13], ABA 与植物耐盐的关系也已成为研究热点。

目前普遍认为 ABA 是通过加速代谢来解除种子休眠, 促进种子萌发的。在已经萌发的种子中 ABA 的代谢产物红花菜豆酸(phaseic acid, PA)和二

氢红花菜豆酸(dihydro-phaseic acid, DPA)含量均上升, ABA 含量下降;而在未萌发种子中, ABA 含量比萌发的种子高^[9]。盐胁迫使得种子内 ABA 代谢减缓, ABA 对种子萌发的抑制作用得不到有效解除, 种子发芽率明显减低^[14,15]。但在 GA₄₊₇ 浸泡处理下, 萌发种子中 ABA 含量无显著下降^[17], 推测是由于 GA 能使种子解除休眠并促进种子萌发, 所以当种子受到外施 GA 信号时勿需过多的降低 ABA 的抑制效应亦可萌发。研究发现, ABA 诱导种胚细胞内依赖周期蛋白的激酶抑制物(cyclin-dependent kinase inhibitor, CDKI)的表达, 使细胞周期停滞于 G1 期不能进入 S 期。番茄 ABA 缺失突变体种子中胚细胞不能受阻于 G1 期, 通过 S 期, 进入 G2 期后才停滞, 说明内源 ABA 是使胚细胞停滞于 G1 期, 延缓细胞分裂所必需的信号分子^[16]。

ABA 作为植物体内重要的生长抑制剂, 主要抑制核酸和蛋白质的生物合成。植株感受到胁迫信号后, 通过上调内源 ABA 的表达量, 诱导盐胁迫相关基因表达, 如离子转运蛋白(H^+ -ATPase、 Na^+ / H^+ 逆向转运蛋白、 H^+ -PPase)、渗透物质合成相关蛋白(如脯氨酸、甜菜碱合成酶)、抗氧化物酶(超氧化物歧化酶、过氧化氢酶等), 植株表现出生长抑制现象, 减缓代谢, 以增强植物对盐胁迫的耐受性。

盐胁迫下植物组织内 Na^+ 的大量积累造成的 Na^+ 毒害, 以及 Na^+ 对 K^+ 吸收的竞争性抑制作用造成的 K^+ 亏缺, 对作物产生了双重伤害。研究发现, ABA 可诱导相关耐盐基因表达, 如小麦液泡膜 Na^+ / H^+ 逆向转运蛋白 TaNHX2^[18]、小麦液泡膜质子泵 VHA^[19]、小麦液泡膜焦磷酸酶 HVP1 及 HVP10^[20] 等, 离子运输蛋白的表达可增强细胞的离子选择性吸收, 有助于将胞质中过量的 Na^+ 区隔化到液泡中或排出胞外。ABA 还参与质膜 ATP 酶和液泡膜 ATP 酶的相关修饰过程^[8], 提高质子泵活性, 为 Na^+ / H^+ 反向运输体提供了更多的驱动力, 有效降低胞内 Na^+ 的含量, 同时增强 K^+ 的选择性吸收, 有益于维护细胞膜的稳定性, 从而提高植物对盐分离子的耐受性。

ABA 还可通过胁迫信号转导来激活抗氧化物酶基因的表达^[21], 从而提高超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)和抗坏血酸过氧化物酶

(APX) 等抗氧化酶的活性^[22, 23], 加强因 NaCl 过量积累产生的活性氧物质(如超氧化物、过氧化氢等)的清除, 缓解多余的活性氧物质对油脂、蛋白质和核酸的氧化迫害作用^[24]。因而, 盐胁迫下 ABA 含量的上升促使氧自由基产生与清除之间能够维持动态平衡, 从而降低了盐胁迫对细胞膜系统的氧化伤害。

植物体内脯氨酸、甜菜碱、可溶性糖和多胺等小分子有机渗透调物质合成的关键酶受盐和 ABA 诱导^[25], 因而盐胁迫下 ABA 含量上升促使胞质内小分子有机渗透调物质大量积累, 从而降低植物渗透势, 提高植物的渗透调节能力和水势保持力及细胞中复合蛋白的稳定性, 维持了盐胁迫下细胞膜的稳定性、完整性、正常膨压和代谢功能^[26]。

ABA 可诱导转录因子 AtMYB44 的表达, 促进气孔闭合^[27], 从而降低叶片气孔导度, 减少植物蒸腾失水, 同时也减少了盐分离子随着蒸腾作用由根部向茎叶的运输和积累, 最终减轻了盐胁迫对植物造成的离子伤害^[28]。ABA 参与的气孔调控途径在许多高等植物中已有研究, 但降低叶片气孔导度减少蒸腾失水的同时也降低了 CO₂ 的吸收和固定, 对植物的生长有一定的抑制作用^[29]。

因此, ABA 可通过加强活性氧的清除, 渗透调物质的积累, 增强离子的选择性吸收, 降低叶片气孔导度等来提高植物对盐胁迫的耐受力, 加强植物对外界胁迫的抵御能力。

3 细胞分裂素(CTK)对植物响应盐胁迫的调控

盐胁迫下, 外施细胞分裂素(cytokinin, CTK)可打破种子休眠, 减轻盐胁迫对种子萌发的抑制作用, 低浓度的 6-BA 处理植物种子可促进种子萌发, 还可以增强植物幼苗抗盐性, 促进脯氨酸渗透调节蛋白的合成, 诱导磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(PEPC)的形成, 抑制 Na⁺ 和 Cl⁻ 累积及叶绿素和蛋白质的降解^[30]。

植物在盐胁迫条件下, 根中 CTK 合成和运输的量减少, 体内的 CTK 水平降低, 对于耐盐性不同的植物, CTK 降低的时间和幅度有所不同。盐胁迫下根部合成的 CTK 含量下降, 抑制受 CTK 调控的基因的表达, 使植物生长受抑和发生早衰。廖祥儒等^[31]认为 CTK 缓解盐渍伤害效应可能与其对胞内

H₂O₂ 清除酶类的刺激作用有关。CTK 可直接或间接地清除自由基, 减少脂质过氧化作用, 提高 SOD 等膜保护酶的活性, 改变膜脂过氧化产物、膜脂肪酸组成的比例, 保护细胞膜。张爱军等^[32]发现外施植物生长调节剂 6-BA 和激动素 KT 处理均可提高干旱条件下小麦旗叶的光合速率, 延缓气孔阻力的上升, 而且对光合羧化酶和甘油醛-3-磷酸脱氢酶活性提高均有所帮助, 二者协同作用, 促进光合产物的积累。在盐胁迫下, 细胞分裂素处理提高光和效率增加气孔导度的同时也增强了有毒离子的大量积累, 对细胞造成毒害, 对植物生长产生不利影响。

4 乙烯(ETH)对植物响应盐胁迫的调控

乙烯(ethylene, ETH)是一种气态植物激素, 它调节着植物生长发育和许多生理过程, 如打破种子休眠, 促进开花、果实成熟、器官衰老、萎焉及调控植物对生物和逆境胁迫的适应等^[33, 34]。

种子萌发过程中会产生乙烯, 但乙烯对种子的萌发及休眠的调节机制人们还知之甚少。正常条件下, 种子吸胀过程中乙烯合成量上升。盐胁迫下, 乙烯合成前体 1-氨基环丙烷 1-羧酸(ACC)合成乙烯与乙烯利释放乙烯的能力则明显降低, 内源乙烯积累量比未受胁迫萌发的种子低^[35, 36]。Khan 等^[37]检测了乙烯对 22 种盐生植物种子萌发的影响。发现外用乙烯对打破种子休眠无明显作用, 但却可有效地解除盐渍对种子萌发的抑制作用。外源乙烯可提高盐胁迫下玉米种子活力和超氧化物歧化酶(SOD)活性及呼吸速率和 ATP 含量, 但对 Na⁺ 的积累和水分的吸收影响不大。细胞分裂素和乙烯均能解除逆境对莴笋种子萌发的抑制作用。当两者一起使用时往往产生增效作用, 而且这种增效作用只发生在逆境条件下^[38]。

研究发现乙烯负调控因子 NTHK1 (*Nicotiana tabacum* histidine kinase 1) 的表达可受盐胁迫诱导。Cao 等^[39]发现过表达烟草 NTHK1 的转基因拟南芥对乙烯不敏感, 在逆境条件下植株体内乙烯合成无明显变化。100 mmol/L NaCl 胁迫下转基因 NTHK1 拟南芥表现出叶面积减少, 相对电解渗漏液增多, 相对根长减少的盐敏感症状。再经乙烯合成前体 1-氨基环丙烷 1-羧酸(ACC)处理, 盐敏感症状得到缓

和 植株生长状态有所恢复,显示了乙烯在提高植物耐盐性方面的重要作用。研究发现,在盐胁迫下,随着转基因拟南芥 NTHK1 表达量的上升,一些盐应答基因如 AtERF4、Cor6.6 和 rd17 的表达也都显著增强,表明乙烯受体 NTHK1 可调控下游相关基因参与盐胁迫反应。乙烯受体 ein2 功能缺失突变体 ein2-1 减弱了乙烯信号的转导,表现为对盐的敏感性增强,表明加强乙烯信号的转导能增加植物的抗盐能力。但乙烯 ein3 突变体 ein3-1 对盐的敏感性相比野生型无明显变化,因而认为植物的盐胁迫反应并不通过乙烯受体 EIN3,可能由 EIN2 沿另一个支路向下转导,表明盐分对植物生长的抑制作用有可能部分是通过激活乙烯信号途径来完成的。

5 生长素(auxin)对植物响应盐胁迫的调控

生长素(auxin)影响植物多种生理过程,但生长素与盐胁迫关系研究相对较少。盐胁迫下不同植物中生长素含量并没有呈现出特有的规律,但近年来有报道显示生长素可能影响植物对逆境胁迫的反应。外源添加适量 IAA 可促进盐胁迫下大豆幼苗的生长,增强幼苗对盐渍环境的抵抗能力^[40]。Wang 等^[41]认为盐胁迫下生长素的运输通路在侧根系统的形成中发挥了重要作用,证明了生长素的转运活性决定了侧根的产生和伸长,形成适应盐胁迫的根系系统,增强植物对盐渍环境的耐受能力。外源添加合成型生长素(2,4-D)能提高大麦(*Hordeum vulgare*)液泡膜 H⁺-PPase 的蛋白表达量,为 Na⁺等有毒离子区隔化入液泡内提供驱动力,从而增强植物对盐的耐受性。而研究显示,拟南芥液泡膜焦磷酸酶 H⁺-PPase 表达量上升,能够增强质膜 H⁺-ATPase 的蛋白表达水平和活性,而质膜 H⁺-ATPase 又为生长素的运输提供必须的能量^[42]。

6 结语

激素调节在提高植物盐胁迫耐受方面发挥了较重要的作用。植物激素在种子萌发和植物生长阶段对植物响应盐胁迫的调控存在一定差异。盐胁迫下,萌发的种子比未萌发的种子促萌发类激素(如 GA、乙烯)含量较高,这在调控种子萌发过程中起到主导作用。同时抑萌发类激素加速代谢来解除种子休眠。总之,各类激素协同作用提高了种子的活力指数、种子的发芽势和单株苗重,从而促进了种子

萌发。

植物激素对植物生长响应盐胁迫的调控主要体现在其对植物生长的抑制效应对胞内代谢的调节作用方面。抑制类激素(如 ABA、乙烯)感受到胁迫信号后含量上升。ABA 降低了植物气孔导度,减少蒸腾失水的同时也降低了 CO₂ 的吸收和固定,影响植物的光合作用率和生长速度。乙烯可能调节植物叶片的脱落,抑制植物生长。促生长类激素(如 GA、CTK 和 IAA)感受胁迫信号后含量降低,使植物生长速率显著下降,植物由活跃的生长向胁迫适应状态转变。同时通过对胞内代谢的调节,诱导可溶性渗透物质的积累,离子的选择性吸收,加强活性氧物质的清除等方式,增强了植物在逆境中的生存机会。

目前各类植物激素对植物响应盐胁迫的调控机制研究还不够深入。植物细胞准确感知外界胁迫信号的机制及植物激素与胁迫信号途径间的交叉反应等还有待进一步研究。对各类激素生物合成的研究虽然取得了较大进展,但对激素信号转导调控途径的认识还有一定的局限性,目前只有 ABA 信号转导途径了解得比较深入。总之,加强盐胁迫下激素调节相关机制的研究,对全面揭示激素与植物耐盐性的关系及植物激素在农业生产中的应用具有十分重要的意义。

参考文献

- [1] McSteen P, Zhao Y. Plant hormones and signaling: common themes and new developments. *Cell* 2008, 14(4): 467-473.
- [2] Ali RM, Abbas HM. Response of salt stressed barley seedlings to phenylurea. *Plant Soil Environ* 2003, 49(4): 158-162.
- [3] Moud AM, Maghsoudi K. Salt stress effects on respiration and growth of germinated seeds of different wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. *World Journal of Agricultural Sciences* 2008, 4(3): 351-358.
- [4] Alonso-Ramirez A, Rodriguez D, Reyes D, et al. Evidence for a role of gibberellins in salicylic acid-modulated early plant responses to abiotic stress in *Arabidopsis* seeds. *Plant Physiology* 2009, 150(3): 1335-1344.
- [5] Wen FP, Zhang T, Zhang ZH, et al. Proteome analysis of relieving effect of gibberellin on the inhibition of rice seed germination by salt stress. *Acta Agronomica Sinica* 2009, 35(3): 483-489.
- [6] Debeaujon I, Koornneef M. Gibberellin requirement for *Arabidopsis* seed germination is determined both by testa characteristics and embryonic abscisic acid. *Plant Physiol* 2000, 122(2): 415-424.
- [7] Bialecka B, Kepczynski J. Effect of ethephon and gibberellin A3 on

- amaranthus caudatus seed germination and α - and β -amylase activity under salinity stress. *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica*, 2009, 51(2): 119-125.
- [8] Janicka-Russak M, Klobus G. Modification of plasma membrane and vacuolar H^+ -ATPases in response to NaCl and ABA. *J Plant Physiol* 2007, 164(3): 295-302.
- [9] Maggio A, Barbieri G, Raimondi G, et al. Contrasting effects of GA_3 treatments on tomato plants exposed to increasing salinity. *J Plant Growth Regul* 2010, 29(1): 63-72.
- [10] Kim SG, Park CM. Gibberellic acid-mediated salt signaling in seed germination. *Plant Signaling & Behavior* 2008, 3(10): 877-879.
- [11] Achard P, Cheng H, Graue LD, et al. Integration of plant responses to environmentally activated phytohormonal signals. *Science* 2006, 311(5757): 91-94.
- [12] Zhang JH, Jia WS, Yang JC, et al. Role of ABA integrating plant responses to drought and salt stresses. *Field Crops Research* 2006, 97(1): 111-119.
- [13] Atia A, Debez A, Barhoumi Z, et al. ABA, GA_3 , and nitrate may control seed germination of *Crithmum maritimum* (Apiaceae) under saline conditions. *Comptes Rendus Biologies*, 2009, 332(8): 704-710.
- [14] Nambara E, Marion-Poll A. ABA action and interactions in seeds. *Trends Plant Sci* 2003, 8(5): 213-217.
- [15] Kucera B, Cohn MA, Leubner-Metzger G. Plant hormone interaction during seed dormancy release and germination. *Seed Sci Res* 2005, 15: 281-307.
- [16] Jiang L, Wan J. Advances in seed dormancy and germination regulated by plant hormones ABA and GA. *Jiangsu J of Agr Sci* 2007, 23(4): 360-365.
- [17] Zhang W, Chiochoa SDS, Trischuk R, et al. Profile of plant hormones and their metabolites in germinated and ungerminated canola (*Brassica napus*) seeds imbibed at 8°C in either GA_{4+7} , ABA, or a saline solution. *J Plant Growth Regul* 2010, 29(1): 91-105.
- [18] Yu JN, Huang J, Wang ZN, et al. An Na^+/H^+ antiporter gene from wheat plays an important role in stress tolerance. *J Biosci* 2007, 32(6): 1153-1161.
- [19] Zhao Q, Zhao YJ, Zhao BC, et al. Cloning and functional analysis of wheat $V-H^+$ -ATPase subunit genes. *Plant Mol Biol*, 2009, 69(1-2): 33-46.
- [20] Fukuda A, Tanaka Y. Effects of ABA, auxin, and gibberellin on the expression of genes for vacuolar H^+ -inorganic pyrophosphatase, H^+ -ATPase subunit A, and Na^+/H^+ antiporter in barley. *Plant Physiol Biochem* 2006, 44(5-6): 351-358.
- [21] Agarwal S, Sairam RK, Srivastava GC, et al. Role of ABA, salicylic acid, calcium and hydrogen peroxide on antioxidant enzymes induction in wheat seedlings. *Plant Sci* 2005, 169(3): 559-570.
- [22] Hu XL, Jiang MY, Zhang AY, et al. Calcium-calmodulin is required for abscisic acid-induced antioxidant defense and functions both upstream and downstream of H_2O_2 production in leaves of maize (*Zea mays*) plants. *New Phytol* 2006, 173(1): 27-38.
- [23] Zhuang L, Chen YN, Li WH, et al. Responses of *Tamarix ramosissima* ABA accumulation to changes in groundwater levels and soil salinity in the lower reaches of tarim river. *China Acta Ecol Sin*, 2007, 27(10): 4247-4251.
- [24] Shao HB, Guo QJ, Chu LY, et al. Understanding molecular mechanism of higher plant plasticity under abiotic stress. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces* 2007, 54(1): 37-45.
- [25] Jimenez-Bremont JF, Ruiz OA, Rodriguez-Kessler M. Modulation of spermidine and spermine levels in maize seedlings subjected to long-term salt stress. *Plant Physiol Biochem* 2007, 45(10-11): 812-821.
- [26] Silva-Ortega CO, Ochoa-Alfaro AE, Reyes-Agüero JA, et al. Salt stress increases the expression of *p5cs* gene and induces proline accumulation in cactus pear. *Plant Physiol Biochem*, 2008, 46(1): 82-92.
- [27] Jung C, Seo JS, Han SW, et al. Overexpression of *AtMYB44* enhances stomatal closure to confer abiotic stress tolerance in transgenic *Arabidopsis*. *Plant Physiol* 2008, 146(2): 623-635.
- [28] Hartung W, Schraut D, Jiang F. Physiology of abscisic acid (ABA) in roots under stress. *Aust J Agr Res* 2005, 56(11): 1253-1259.
- [29] Jia HS, Lu CM. Effects of abscisic acid on photoinhibition in maize plants. *Plant Sci* 2003, 165(6): 1403-1410.
- [30] Shen G, Liu X, Shen S, et al. Effect of 6-BA and NAA on germination characteristics of *Anneslea fragrans* wall seed. *Seed* 2008, 27(3): 73-74.
- [31] Liao XR, He PC, Zhu XC. Effect of zeatin on H_2O_2 scavenging system of *Vitis vulpina* leaf disks under salt stress. *Acta Botanica Sinica*, 1997, 39(7): 641-646.
- [32] Zhang AJ, Shang ZQ, Dong YH, et al. Effect of 6-BA and KT Oil glyceroldehyde-3-phosphate dehydrogenase activity and photosynthesis in wheat flag leaves under soil drought. *Journal of Agricultural University of Hebei* 2000, 23(2): 37-41.
- [33] Hall MA, Smith AR. Ethylene and the responses of plants to stress. *Bulg J Plant Physiol* 1995, 21(2-3): 71-79.
- [34] Muller R, Sisler EC, Serek M. Stress induced ethylene production, ethylene binding and the response to the ethylene action inhibitor 1-MCP in miniature roses. *Scientia Horticulturae* 2000, 83(1): 51-59.
- [35] Zapata PJ, Serrano M, Pretel MT, et al. Polyamines and ethylene changes during germination of different plant species under salinity. *Plant Science* 2004, 167(4): 781-788.
- [36] Chang C, Wang B, Shi L, et al. Alleviation of salt stress-induced inhibition of seed germination in cucumber (*Cucumis sativus* L.) by ethylene and glutamate. *Journal of Plant Physiology*, 2010, 167(14): 1152-1156.

(下转第 25 页)

- [129] Van Daele I ,Van Bockstaele E ,Martens C ,et al. Identification of transcribed derived fragments involved in self-incompatibility in perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) using cDNA-AFLP. *Euphytica* 2008 ,163(1) : 67-80.
- [130] Chandran D ,Sharopova N ,Ivashuta S ,et al. Transcriptome profiling identified novel genes associated with aluminum toxicity ,resistance and tolerance in *Medicago truncatula*. *Planta* 2008 ,228 (1) : 151-166.
- [131] Hirata M ,Cai H ,Inoue M ,et al. Development of simple sequence repeat(SSR) markers and construction of an SSR-based linkage map in Italian ryegrass(*Lolium multiflorum* Lam.). *Theoretical and Applied Genetics* 2006 ,113(2) : 270-279.
- [132] Salojärvi J. Next-generation genome sequencing. *Hum Genet* , 2010 ,127: 459-460.

(责任编辑 狄艳红)

(上接第 5 页)

- [37] Khan MA ,Ansari R ,Gul B ,et al. Dormancy and germination responses of halophyte seeds to the application of ethylene. *Comptes Rendus Biologies* 2009 ,332(9) : 806-815.
- [38] Huang XL. Seedgermination seedling growth and ethylene production of plants and their sensitivity to ethylene under stress condition. *Chinese Bulletin of Botany* ,1995 ,12(2) : 32-37.
- [39] Cao WH ,Liu J ,He XJ ,et al. Modulation of ethylene responses affects plant salt-stress responses. *Plant Physiology* 2007 ,143(2) : 707-719.
- [40] Wei A ,Chen Y. Effect of IAA on soybean seedling's membrane injury and salt resistance. *Acta Bot Boreal Occident Sin* 2000 ,20 (3) : 410-414.
- [41] Wang Y ,Li K ,Li X. Auxin redistribution modulates plastic development of root system architecture under salt stress in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Plant Physiology* 2009 ,166(15) : 1637-1645.
- [42] Sveikauskas V ,Bareikienė N ,Jancys Z. Energy-dependent auxin transport through the plasmalemma: the role of H⁺-ATPase. *Biologija* 2003 ,3: 60-62.

(责任编辑 狄艳红)

(上接第 11 页)

- [40] Ballif J ,Endo S ,Kotani M ,et al. Over-expression of HAP3b enhances primary root elongation in *Arabidopsis*. *Plant Physiology and Biochemistry* 2011 ,49(6) : 579-83.
- [41] Bo Shen ,Allen WB ,Zheng PZ ,et al. Expression of ZmLEC1 and ZmWRI1 increases seed oil production in maize. *Plant Physiology* , 2010 ,153(3) : 980-987.
- [42] Shibukawa T ,Yazawa K ,Kikuchi A ,et al. Possible involvement of DNA methylation on expression regulation of carrot LEC1 gene in its 5'-upstream region. *Gene* 2009 ,437(1-2) : 22-31.

(责任编辑 狄艳红)