

研究报告
Research Report

NaCl 胁迫对马铃薯组培苗激素含量的影响

王东霞^{1,2} 曹东³ 王晋民^{1,2} 李宗仁^{1,2*}

1 青海大学农牧学院,西宁,810006; 2 青海大学,省部共建三江源生态与高原农牧业国家重点实验室,西宁,810006; 3 中国科学院西北高原生物研究所,西宁,810008

* 通信作者, 844283294@qq.com

摘要 本研究以马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)品种“大西洋”组培苗为试验材料,测定 100 mmol/L NaCl 处理马铃薯不同时间(1 d, 9 d, 15 d 和 22 d)后组培苗内源激素含量变化。结果表明:盐胁迫使叶片中玉米素(zeatin, Z)、玉米素核苷(zeatin riboside, ZR)、Z+ZR、生长素(indoleacetic acid, IAA)、IAA/(Z+ZR)以及氨基环丙烷羧酸(1-aminocycloprompe-1-carboxylic acid, ACC)含量降低,Z/ZR 比值和脱落酸(abscisic acid, ABA)含量升高;根中 Z/ZR、IAA/(Z+ZR)比值,Z、ABA、IAA 和 ACC 含量升高,而 ZR 和 Z+ZR 含量降低。此外,盐胁迫也处理下组培苗 Z_{Root}/Z_{Leaf} 、 $(Z+ZR)_{Root}/(Z+ZR)_{Leaf}$ 、 IAA_{Root}/IAA_{Leaf} 、 ABA_{Root}/ABA_{Leaf} 和 ACC_{Root}/ACC_{Leaf} 比值显著升高,但却使 ZR_{Root}/ZR_{Leaf} 比值显著降低。研究表明,马铃薯组培苗在 NaCl 胁迫条件下,其叶片和根系的内源激素含量及分布随胁迫时间发生显著变化,从而适应盐胁迫环境,维持其生长。

关键词 NaCl 胁迫, 马铃薯组培苗, 激素水平

The Effect of Potato (*Solanum tuberosum* L.) Plantlet Hormones Content by NaCl Stress

Wang Dongxia^{1,2*} Cao Dong³ Wang Jinmin^{1,2} Li Zongren^{1,2*}

1 College of Agriculture and Animal Husbandry, Qinghai University, Xining, 810006; 2 State key Laboratory of Sanjiangyuan Ecology and Plateau Agriculture and Animal Husbandry, Qinghai university, Xining, 810006; 3 Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining, 810008

* Corresponding author, 844283294@qq.com

DOI: 10.13271/j.mpb.018.005844

Abstract In the study, the hormones level of potato (*Solanum tuberosum* L.) plantlet were measured under treatment of 100 mmol/L NaCl and different processing time (1 d, 9 d, 15 d and 22 d). This provides the reference for the salt resistant mechanism and selecting salt resistant varieties. The results showed that: Z, ZR, Z+ZR, IAA, IAA/(Z+ZR) and ACC content of leaf were decreased under 100 mmol/L NaCl treatment, while the Z/ZR and ABA content were increased at the same conditions. The root endogenous hormone ratio of Z/ZR, IAA/(Z+ZR) and Z, IAA and ABA content were increased under 100 mmol/L NaCl treatment. In contrast, the ZR and Z+ZR content were decreased. Compared with control, the ratio of hormones at plantlet root and leaf were changing under 100 mmol/L NaCl treatment, the ratio of Z_{Root}/Z_{Leaf} , $(Z+ZR)_{Root}/(Z+ZR)_{Leaf}$, IAA_{Root}/IAA_{Leaf} , ABA_{Root}/ABA_{Leaf} and ACC_{Root}/ACC_{Leaf} were all increased, and the ZR_{Root}/ZR_{Leaf} was decreased. The above results suggested the growth of potato plantlet was significantly inhibited under NaCl stress, the endogenous hormones levels and distribution of leaf and roots with significant changes with the stress time to adapt the salt stress environment effectively and keep it normal growth.

Keywords NaCl stress, Potato plantlet, Hormones level

基金项目:本研究由青海省自然科学基金青年项目(2020-ZJ-972Q)资助

引用格式:Wang D.X., Cao D., Wang J.M., and Li Z.R., 2020, The effect of potato (*Solanum tuberosum* L.) plantlet hormones content by NaCl stress, *Fenzi Zhiwu Yuzhong* (Molecular Plant Breeding), 18(17): 5844-5851 (王东霞,曹东,王晋民,李宗仁,2020,NaCl 胁迫对马铃薯组培苗激素含量的影响,分子植物育种,18(17): 5844-5851)

土壤盐碱化严重影响着农作物产量。全世界因土壤盐碱化造成灌溉区作物的损失高达 110 亿美元 (Zhou et al., 2012)。盐碱化使土壤渗透压增大,透水透气性变差,养分有效利用率降低,影响植物的正常生长,大幅降低农作物产量(尹勤瑞, 2011; 李旭新等, 2018)。

马铃薯是全球第四大粮食作物(Barrell et al., 2013),而土壤盐碱化程度的逐年递增,严重影响马铃薯产业的发展。保持 Na^+ 和水分平衡是保证植物能够正常生长的先决条件。盐胁迫会抑制植物生长,加速叶片衰老,降低产量。龚家栋(1996)研究表明不同马铃薯品种间耐盐性存在显著差异。王新伟(1998)对马铃薯试管苗进行耐盐性分析得出,盐胁迫下使得试管苗生物产量降低,叶面积生长和干物质积累受到抑制。

当植物受盐胁迫时会做出不同响应。张丽等(2015)对盐碱胁迫下平欧杂种株生长情况及叶片内源激素含量变化进行分析,发现盐胁迫使得平欧杂种株生物量和内源激素水平发生显著变化,具体表现为株高、新梢长度及叶片数净增长量、叶片含水量、地上部生物量以及总生物量均降低,根冠比显著增加,内源玉米素核苷(ZR)、生长素(IAA)、脱落酸(ABA)和赤霉素(GAs)含量均发生显著变化,且(GA+IAA+ZR)/ABA 的比值显著降低。高盐胁迫使得玉米植株内源激素 ABA 和乙烯含量显著升高,而 IAA、GAs 和细胞分裂素(CKs)含量显著降低(Tuna et al., 2008)。有研究证明,当菜豆受到盐胁迫时,内源 ABA 含量显著升高,可以降低叶片扩张速度和气孔导度,从而减少叶片水分蒸腾并降低盐离子伤害(Cachorro et al., 1995)。当受到盐胁迫影响较轻时,GAs 含量升高,显著降低叶片气孔阻力,加速蒸腾作用,增强水分的有效利用(Zhang et al., 2006)。

近年来,关于 NaCl 胁迫对马铃薯生理特性及光合作用影响方面的研究较多,但马铃薯组培苗内源激素水平响应 NaCl 胁迫的机制尚不清楚。因此,本研究以马铃薯普通栽培品种“大西洋”组培苗为试验材料,正常条件培养 7 d 后进行盐胁迫处理,根据组培苗的生长状况,分别在胁迫后第 1 天、第 9 天、第 15 天和第 22 天取样,通过测定和分析组培苗内源激素水平变化,探究组培苗对盐胁迫的响应特征,为马铃薯盐胁迫响应机理及耐盐特性和抗盐性机制研究提供参考。

1 结果与分析

1.1 盐胁迫对马铃薯组培苗根和叶片细胞分裂素(CKs)含量的影响

玉米素(Z)和玉米素核苷(ZR)属于细胞分裂素类的植物生长调节剂,能促进植物细胞分裂,阻止叶绿素和蛋白质降解,保持细胞活力,延缓植株衰老。无论是否受盐胁迫,马铃薯组培苗叶片中 Z 和 ZR 含量均随培养天数的延长而逐渐降低,但 ZR 含量显著高于同期 Z 含量,如胁迫第 22 天时,胁迫处理新鲜叶片 Z 和 ZR 含量均达最小值,分别达到 31.07 ng/g 和 80.73 ng/g(图 1A; 图 1B)。同时,盐胁迫组培苗叶片 Z+ZR 的含量也比对照显著降低(图 1C); NaCl 胁迫幼苗叶片 ZR 含量约是 Z 含量的 1.4~2.6 倍,而对照组 ZR 含量约是 Z 含量的 2.6~4.5 倍,由此可见,盐胁迫使得组培苗叶片 ZR 含量比 Z 含量降低更快,从而使得 Z/ZR 比值升高(图 1D)。

与叶片表现不同,处理和对照马铃薯组培苗根的 Z 含量均随培养天数增加而逐渐升高,且盐胁迫处理的 Z 含量显著高于对照(图 1E);但同期处理和对照根系的 ZR 含量变化趋势与叶片相似,且处理显著低于对照,对照与处理间 Z 的差值低于 ZR 差值(图 1F),从而胁迫处理幼苗根系的 Z+ZR 含量低于对照,并随胁迫时间延长而逐渐降低(图 1G),但其 Z/ZR 比值逐渐升高(图 1H)。进一步比较发现,在马铃薯组培苗叶片和根系中 ZR 含量均高于 Z 含量,但叶片中 Z 和 ZR 含量均高于根。由此可见,盐胁迫使得马铃薯组培苗细胞分裂素含量不同程度降低。

1.2 盐胁迫对马铃薯组培苗根和叶片生长素(IAA)含量的影响

生长素(IAA)是最早被发现的植物激素,对植物生长发育有明显促进效应,当植物受到逆境胁迫时,生长素合成过程被抑制。盐胁迫使得马铃薯组培苗叶片 IAA 含量显著低于对照,且随培养时间的增加呈先升高后降低的趋势,在培养第 22 天时(胁迫处理第 15 天)达最大值而对照组 IAA 含量约是处理组的 2.78 倍(图 2A)。与叶片表现不同,盐胁迫使得马铃薯组培苗根中 IAA 含量显著高于对照,且 IAA 含量随培养时间的延长呈先降低后升高的趋势,并在培养第 22 天时(胁迫处理第 15 天)达最小值(图 2C)。组培苗根中 Z+ZR 含量随培养天数延长而降低,且盐胁迫使得 Z+ZR 含量低于对照(图 1F)。因此其根中 IAA/(Z+ZR)比值随时间延长呈升高-降低-升高趋势,并在胁迫第 22 天时达最大值,但对照组比值小于处

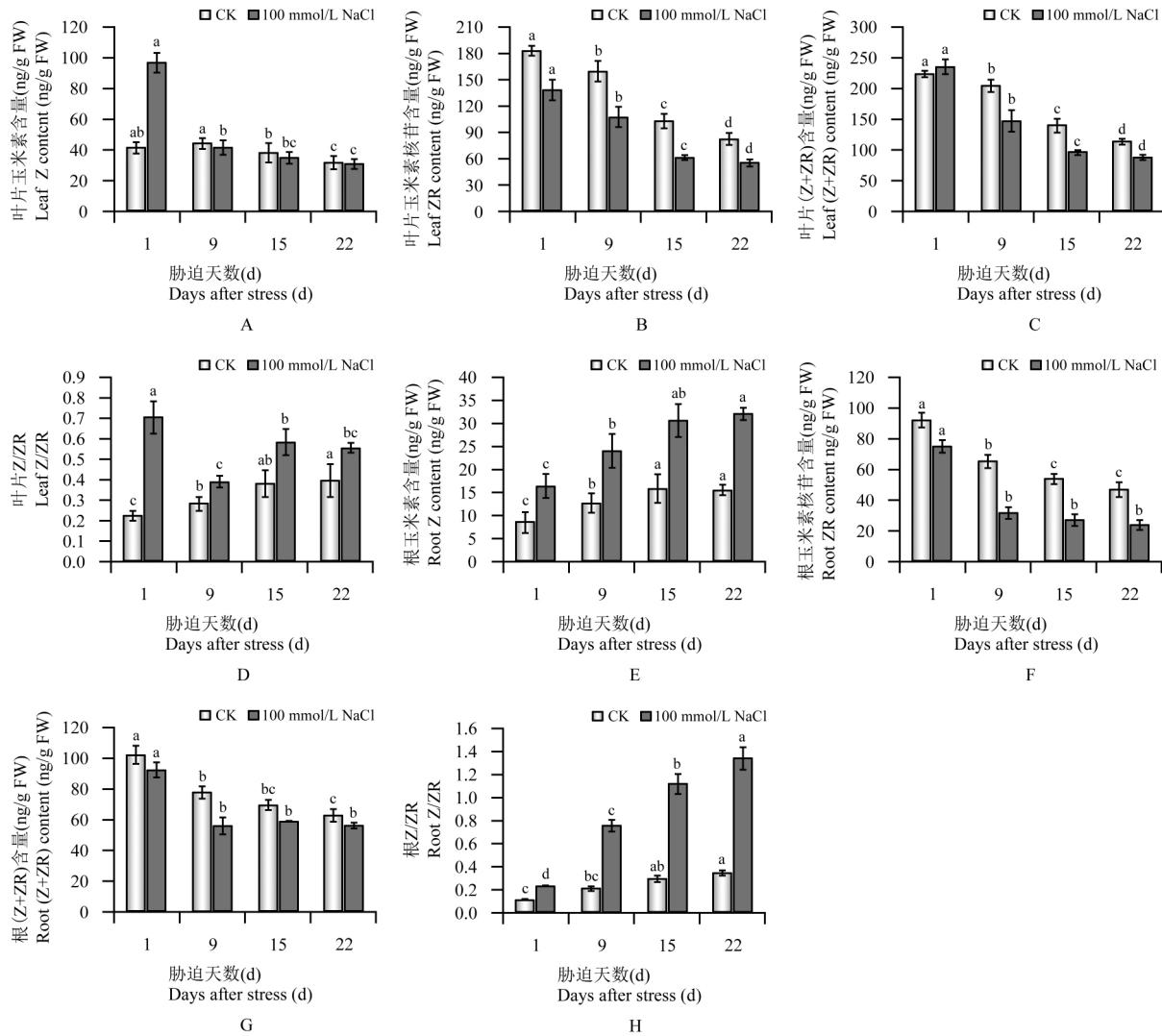


图 1 盐胁迫对马铃薯组培苗细胞分裂素含量的影响

Figure 1 The effect of salt stress on CKs content of potato plantlet

理组(图 2D)。可见,盐胁迫使马铃薯组培苗叶片中 IAA 含量和 IAA/(Z+ZR)降低,但却使得根中 IAA 含量和 IAA/(Z+ZR)显著升高。

1.3 盐胁迫对马铃薯组培苗根和叶片 ABA 与 ACC 含量的影响

ABA 是一种胁迫激素,在调节植物对逆境的适应中显得极为重要,主要通过调节气孔开闭、保持组织内水分平衡、增强根的吸水性、提高水的通导性等来增强植物的抗性。在受盐胁迫时,马铃薯组培苗叶片和根中 ABA 含量显著升高,且胁迫时间越长,ABA 含量越高,但同期对照组 ABA 含量变化较小(图 3A; 图 3C);在盐胁迫第 22 天时,盐胁迫幼苗叶片和根的内源 ABA 含量均达最大值。同时,马铃薯组培苗叶片中的 ABA 含量远远高于根中的 ABA 含量,这可能与 ABA 在逆境胁迫下的功能有关。ACC

是乙烯合成直接前体物质,在逆境条件下,植物体内 ACC 和乙烯含量均增加,盐胁迫条件下,马铃薯组培苗叶片和根中 ACC 含量均随培养天数的延长而逐渐升高,处理与对照间的差异逐渐加大,并在盐胁迫第 22 天时达到最大值,此时 ACC 含量在叶片中表现对照组显著低于胁迫处理组,而在根中则是胁迫处理组显著高于对照组(图 3B; 图 3D)。可见,盐胁迫明显提高了马铃薯组培苗叶片和根中 ABA 含量及根中的 ACC 含量,却对叶片中的 ACC 含量影响不显著。

1.4 盐胁迫对马铃薯组培苗根和叶片激素比值的影响

植物体内源激素水平与马铃薯的正常生长状况息息相关(Roumeliotis et al., 2012)。因此,组培苗叶片和根的相关激素含量变化可以用来解释在盐胁迫条件下幼苗生长率和生物量的分配。

首先,与对照相比,盐胁迫马铃薯组培苗叶片中

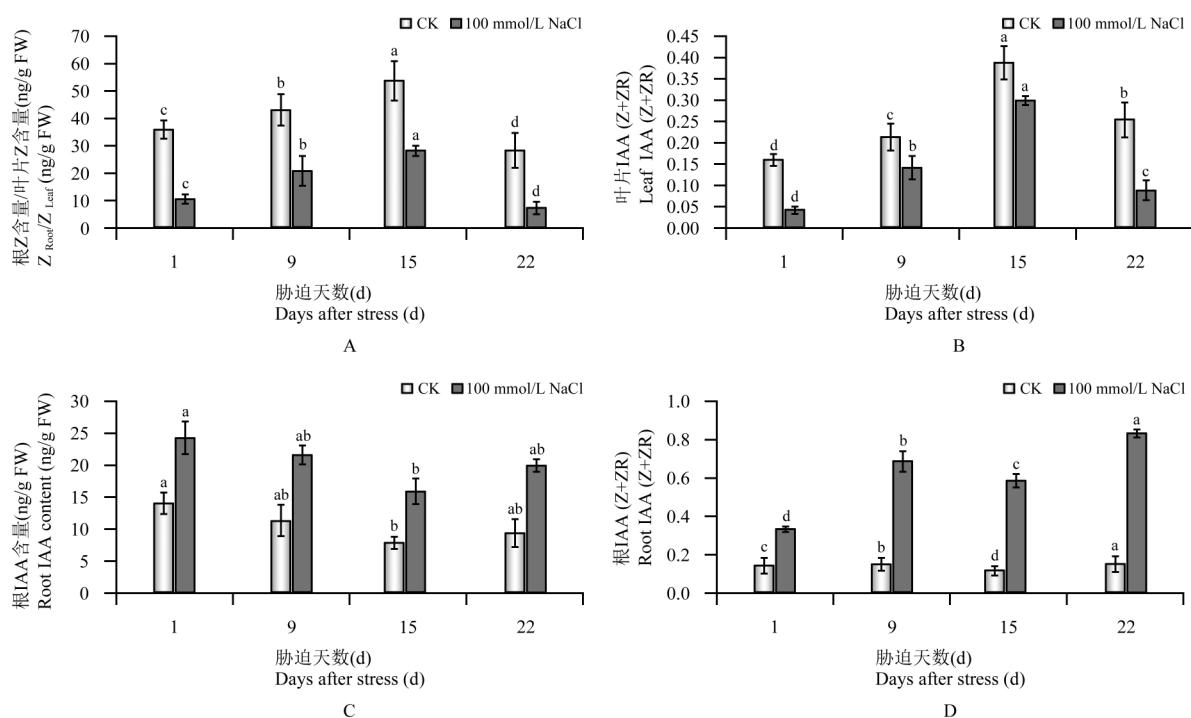


图 2 盐胁迫对马铃薯组培苗 IAA 含量和 IAA/(Z+ZR) 比值的影响

Figure 2 The effect of salt stress on the content of IAA and IAA/(Z+ZR) ratio of potato plantlet

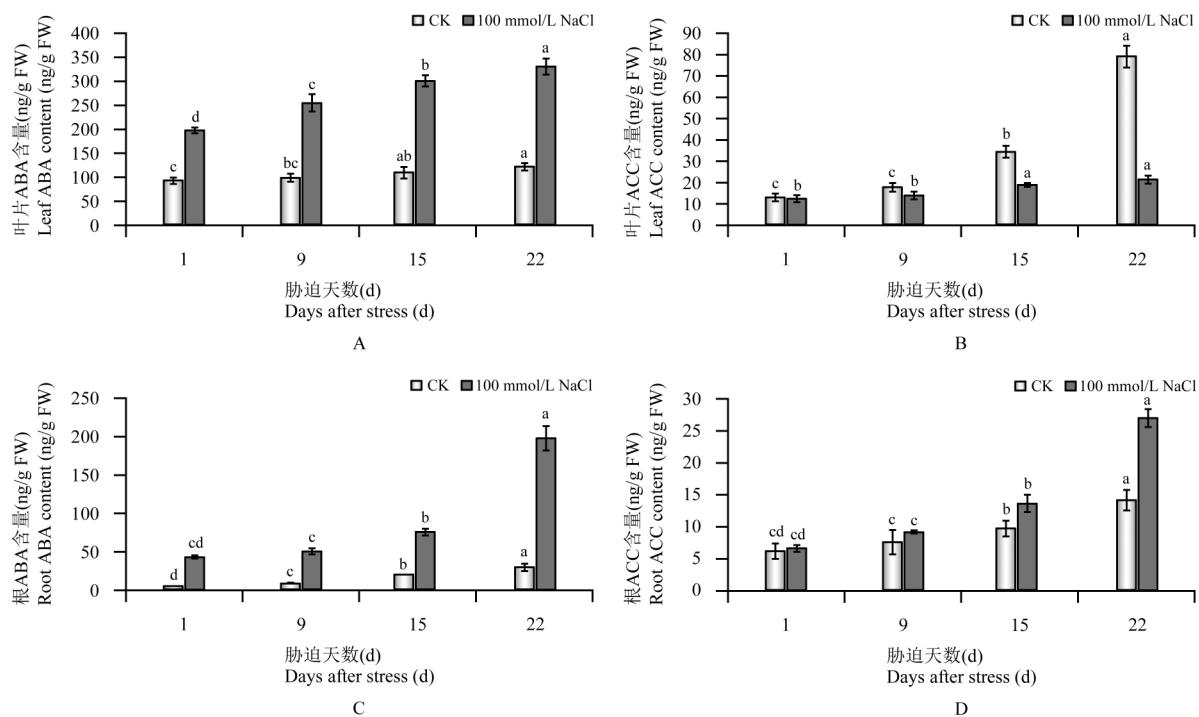


图 3 盐胁迫对马铃薯组培苗 ABA 和 ACC 含量的影响

Figure 3 The effect of salt stress on the ABA and ACC content of potato plantlet

Z 含量降低,而根中 Z 含量升高,因此其 Z_{Root}/Z_{Leaf} 比值随培养天数显著升高,并显著高于对照(图 4A);在相同培养条件下,盐胁迫组培苗 ZR_{Root}/ZR_{Leaf} 比值变化趋势与对照变化相类似,表现出先降低后升高,并在胁迫处理第 9 天时达到最小值,但比值始终低于对

照(图 4B);由于上述这些变化,组培苗 $(Z+ZR)_{Root}/(Z+ZR)_{Leaf}$ 比值随培养天数增加而逐渐显著升高,并在胁迫 22 d 时达最大值,且此时盐胁迫使得 $(Z+ZR)_{Root}/(Z+ZR)_{Leaf}$ 比值显著高于对照(图 4C)。其次,与其他激素比值表现不同,盐胁迫使得组培苗 IAA_{Root}/IAA_{Leaf}

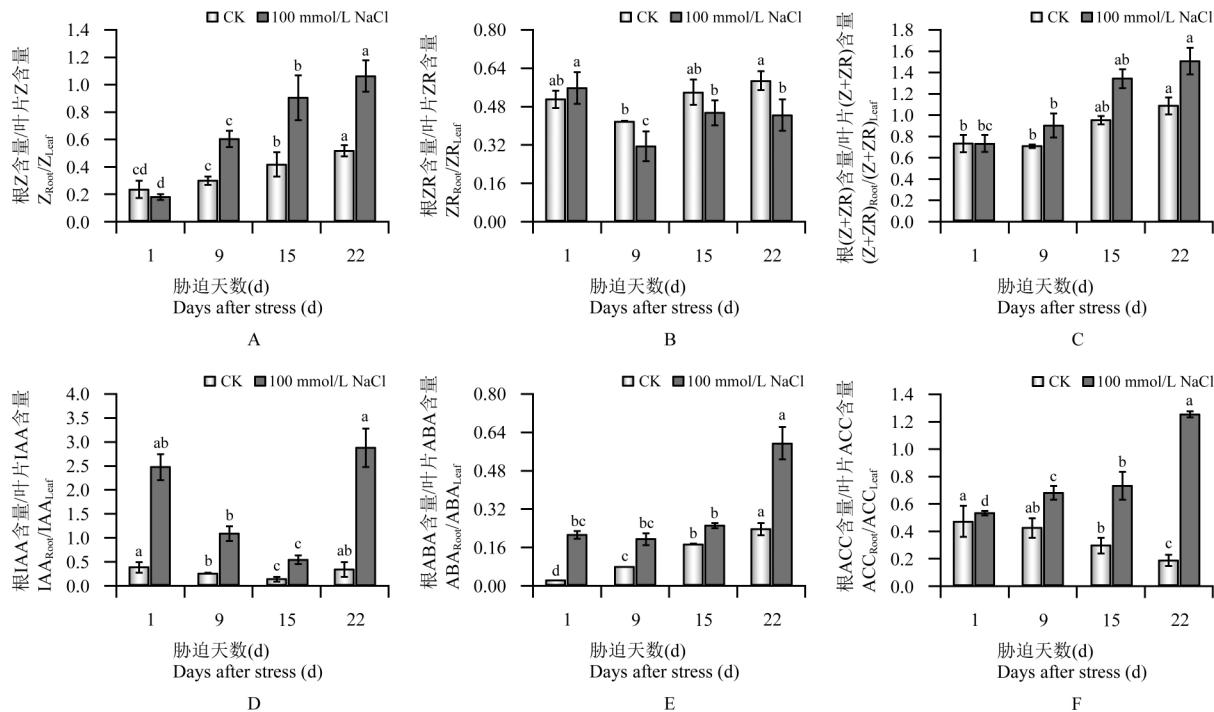


图 4 盐胁迫对马铃薯组培根和叶片激素比的影响

Figure 4 The effect of salt stress on the ratio of potato plantlet root and leaf

比值先迅速降低, 胁迫 15 d 后又呈直线上升趋势, 最终达最大值, 但对照组 $\text{IAA}_{\text{Root}}/\text{IAA}_{\text{Leaf}}$ 比值在整个培养过程中变化不大(图 4D)。再次, 与 $Z_{\text{Root}}/Z_{\text{Leaf}}$ 变化类似, 盐胁迫组培苗 $\text{ABA}_{\text{Root}}/\text{ABA}_{\text{Leaf}}$ 和 $\text{ACC}_{\text{Root}}/\text{ACC}_{\text{Leaf}}$ 比值随培养天数延长呈逐渐上升趋势, 对照组 $\text{ABA}_{\text{Root}}/\text{ABA}_{\text{Leaf}}$ 也有相似趋势, 但对照组 $\text{ACC}_{\text{Root}}/\text{ACC}_{\text{Leaf}}$ 比值却逐渐降低(图 4E; 图 4F)。另外, 当组培苗根与叶内源激素比值 ≥ 1 时, 表明根中激素含量高于叶片, 或者与叶片含量相当; 当比值 < 1 时, 叶片中激素含量高于根。所以, 盐胁迫使组培苗叶片中 ZR 和 ABA 含量显著高于根系, 而使 Z、IAA 和 ACC 含量均低于根系。结果表明, 组培苗在受盐胁迫时, 组培苗内源激素在根和叶分布发生了重新调整, 主动响应动态平衡, 相互协调, 从而更有效适应外界胁迫。

2 讨论

盐胁迫会使植物产生各种生理生化响应, 如光合速率和细胞水势降低等。但最直观的表现是生长发育受到抑制, 而生物量是衡量植物抗盐性最直接的指标之一(姚佳等, 2015)。

激素作为重要的植物生长调节因子, 是植物体内合成具有调节植物生长发育的一种微量有机物质。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(刘莉, 2018), 如乙烯参与调控盐胁迫对根系生长的抑制(Li et al., 2015)。首先, 植物在盐胁迫条件下, 根中 CTK 合成和运输受阻, 植物体内的 CTK 水平降低, 导致植物生长受抑和发生早衰现象(Mcsteen and Zhao, 2008)。本研究表明, 马铃薯组培苗受盐胁迫时, 叶片中 Z 和 ZR 含量均降低, 根中 Z 含量升高而 ZR 含量降低, 但 Z 的升高量小于 ZR 的降低量。因此, 盐胁迫下, 促进类植物生长调节物质 Z 和 ZR 合成受阻, 使得幼苗叶片和根系 Z+ZR 含量降低, 通过抑制植物过度生长而消耗自身养分和水分, 保证植物正常生命活动。其次, IAA 参与植物多个生理过程。Wang 等(2009)通过调控拟南芥 IAA 含量, 控制侧根形成和伸长来响应盐胁迫。ABA 是植物响应逆境胁迫关键因子, 是响应非生物胁迫的信号分子(Zhang et al., 2006; Chaves et al., 2009), ABA 使得叶片气孔关闭, 减少植物蒸腾失水, 减少盐离子由根部向叶片运输, 使叶片免受离子损伤(Jung et al., 2008), 同时降低叶片对 CO_2 的吸收和固定, 对植物的生长起到抑制作用(Hartung et al., 2005)。ABA 是植物在逆境胁迫下会大量合成, 主要用来调控气孔运动, 防止植物水分散失, 保证植物正常生命活动(Jia and Lu, 2003; 刘延吉等, 2008; 周红兵等, 2010; 闫艳华等, 2011; 孙若峰等, 2013)。本研究结果表明, 盐胁迫处理下马铃薯组培苗根和叶片 ABA 含

量均升高。但 IAA 与盐胁迫相关的研究较少。本研究中,NaCl(100 mmol/L)胁迫使马铃薯组培苗的根和叶片 IAA 含量均降低,且根鲜重也降低。再次,乙烯是一种气态植物激素,可调控植物许多生长发育和生理过程。近年来有关乙烯合成前体 ACC 的相关研究较多,种子萌发过程中,盐胁迫使乙烯合成前体 ACC 合成乙烯的量明显降低(Zapata et al., 2004; Chang et al., 2010; 孟亚雄等,2014)。本研究中,在受盐胁迫时,组培苗叶片中 ACC 含量显著低于对照,但根中的 ACC 含量反而升高,这可能是与其他激素交互作用的结果。另外,在盐胁迫条件下,由于植物受了逆境胁迫,其内源激素的分布会重新调整,因此根和叶片中激素比值会发生变化。本研究结果表明,盐胁迫组培苗 Z_{Root}/Z_{Leaf} 、 $(Z+ZR)_{Root}/(Z+ZR)_{Leaf}$ 、 IAA_{Root}/IAA_{Leaf} 、 ABA_{Root}/ABA_{Leaf} 和 ACC_{Root}/ACC_{Leaf} 比值均显著升高,而 ZR_{Root}/ZR_{Leaf} 比值显著降低。由此可见,组培苗在受盐胁迫时,内部各种激素主动响应动态平衡,相互协调,从而适应外界胁迫。

综上所述,在盐胁迫条件下,马铃薯组培苗根和叶内源激素 Z、ZR、IAA、ABA 和 ACC 含量发生不同程度变化,由此来积极响应盐胁迫,为马铃薯抗盐机制研究和培育抗盐新品种提供科学依据。

3 材料与方法

3.1 材料培养与处理

本实验材料为马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)普通栽培品种“大西洋”组培苗。将生长较壮的马铃薯组培苗单节茎段,接种到液体 MS (Murashige and Skoog, 1962)培养基(MS+蔗糖 3%, 不加琼脂, pH 值为 5.8)中,每瓶扦插 5 个茎段,共 80 瓶。培养温度(23 ± 1)℃,光照时间 16 h/d,光照强度 2 000 lx,培养 7 d,长出 4 片展开叶。以含有 100 mmol/L NaCl 的液体 MS 培养基为盐胁迫培养基,不加 NaCl 的液体 MS 培养基为对照,分别来替代之前的液体 MS 培养基进行盐胁迫处理(对照和处理各 40 瓶),同等条件下培养,在培养 1 d、9 d、15 d 和 22 d 后分别取样,对照和处理每次各取 10 瓶,分别进行相关指标测定。

3.2 内源激素含量测定

玉米素(zeatin, Z)、玉米素核苷(zeatin riboside, ZR)、生长素(indoleacetic acid, IAA)和脱落酸(abscisic acid, ABA)的提取方法参照 Dobrev 和 Kamínek (2002)方法并改进。分别称取新鲜材料(根或叶片)约 3 g,加液氮研磨成粉末,用 5 mL -20℃预冷的甲醇/水/甲酸(15:4:1, v:v:v, pH 2.5)混合液 -20℃过夜提取,

20 000 g、-20℃离心 15 min,取上清,再加 2 mL 提取液同等条件下提取 30 min,离心后合并上清液,过预先活化的 C18 柱,获得含有所有激素的混合样。根据 Dobrev 和 Kamínek (2002)方法,细胞分裂素(Z 和 ZR)从混合样中分离,IAA 和 ABA 的分离方法类似,分离得到的 Z、ZR、IAA 和 ABA 用高效液相色谱(HPLC)对其进行定量。

乙烯合成前体氨基环丙烷羧酸(1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, ACC)含量的测定根据 Lizada 和 Yang (1979)方法并改进。称取 2 g 材料,加 5 mL 0.2 mol/L TCA (三氯乙酸),冰浴研磨成浆,4℃提取 12 h,12 000 g、4℃离心 20 min,取上清 4℃保存备用,取 1.5 mL 上清液加到青霉素小瓶中,再注射 0.5 mL 混合液(5%次氯酸钠:饱和氢氧化钠=2:1),4℃静止 2 h,振荡 1 min,再静止 5 min,抽取一定量气体,用气相色谱(GC)对其进行定量,通过检测乙烯的合成量来判定 ACC 的含量。分析并用其各自的标准样品绘制标准曲线。

HPLC 分离条件:根据 Svacínová 等(2012)方法并改进。Z 和 ZR 测定条件相同,流动相:乙酸乙酯:甲醇:乙腈=5:590 (V:V:V);色谱柱为 C18 柱(250 mm × 4.6 mm, 5 μm);检测波长:450 nm;流速:1 mL/min;进样量:20 μL;柱温:25℃。IAA 和 ABA 测定条件类似,所用色谱柱为 Eclipse Plus C18 (250 mm×4.6 mm, 5 μm),流动相为 20%乙腈和 0.5%乙酸,IAA 检测波长 254 nm,ABA 检测波长 260 nm,流速均为 1 mL/min,进样量 20 μL,柱温 25℃。ACC 测定条件,Porapak Q 色谱柱,柱长 2 m,内径 3 mm,检测口温度 150℃,进样口温 130℃,柱温 60℃,燃气氢气流量 25 mL/min,空气流量 300 mL/min。

3.3 数据统计分析

试验进行 5 次重复,各数据均以平均数±标准误表示。数据应用 SPSS 19.0 软件完成统计分析。各处理间数据进行方差分析(ANOVA)后,以 Duncan 法检测差异显著性,差异显著性水平 $\alpha=0.05$ 。

作者贡献

王东霞是本实验设计者和实验研究的执行人,并完成论文写作修改;曹东参与数据分析;王晋民参与实验设计;李宗仁是项目的构思者和负责人。全体作者都阅读并同意最终的文本。

致谢

本研究由青海省自然科学基金青年项目(2020-Z

J-972Q)资助。

参考文献

- Barrell P.J., Meiyalaghan S., Jacobs J.M., and Conner A.J., 2013, Applications of biotechnology and genomics in potato improvement, *Plant Biotechnol. J.*, 11(8): 907-920
- Cachorro P., Martínez R., Ortiz A., and Cerdá A., 1995, Abscisic acid and osmotic relations in *Phaseolus vulgaris* L. shoots under salt stress, *J. Plant Growth Regul.*, 14(2): 99-104
- Chang C.S., Wang B.L., Lei S., Li Y.X., Lian D., and Zhang W. H., 2010, Alleviation of salt stress induced inhibition of seed germination in cucumber (*Cucumis sativus* L.) by ethylene and glutamate, *J. Plant Physiol.*, 167(14): 1152-1156
- Chaves M.M., Flexas J., and Pinheiro C., 2009, Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell, *Ann. Bot.*, 103(4): 551-560
- Dobrev P.I., and Kaminek M., 2002, Fast and efficient separation of cytokinins from auxin and abscisic acid and their purification using mixed-mode solid-phase extraction, *J. Chromatogr. A.*, 950(2): 21-29
- Gong J.D., 1996, Study on salt tolerance of potato varieties, *Zhongguo Shamo (Journal of Desert Research)*, 116(1): 61-66 (龚家栋, 1996, 马铃薯不同品种耐盐性差异初步研究, 中国沙漠, 116(1): 61-66)
- Hartung W., Schraut D., and Jiang F., 2005, Physiology of abscisic acid (ABA) in roots under stress a review of the relationship between root ABA and radial water and ABA flows, *Australian Journal of Agricultural Research*, 56(11): 1253-1259
- Jia H.S., and Lu C., 2003, Effects of abscisic acid on photo inhibition in maize plants, *Plant Sci.*, 165(6): 1403-1410
- Jung C., Seo J.S., Sang W.H., Koo Y.J., Kim C.H., and Sang I.S., 2008, Overexpression of *AtMYB44* enhances stomatal closure to confer abiotic stress tolerance in transgenic *Arabidopsis*, *Plant Physiol.*, 146(2): 623
- Li J., Xu H.T., Liu W.C., Zhang X.W., and Lu Y.T., 2015, Ethylene inhibits root elongation during alkaline stress through auxin1 and associated changes in auxin accumulation, *Plant Physiol.*, 168(4): 1777-1791
- Li X.X., Laxi N.M.J.L., Jia J.H., Bao J.H., Sun D.Z., and Yang H.S., 2018, Effect of NaCl stress on seedling growth and physiological characteristics of *Scabiosa tschiliensis* grunning, Fenzi Zhiwu Yuzhong (Molecular Plant Breeding), 16 (17): 5821-5826 (李旭新, 拉喜那木吉拉, 贾俊英, 包金花, 孙德智, 杨恒山, 2018, NaCl 胁迫对蓝盆花幼苗生长及生理特性的影响, 分子植物育种, 16(17): 5821-5826)
- Liu L., 2018, The regulation and mechanism of phytohormone on rice seed germination and seedling root growth under salinity, Dissertation for Ph.D., Huazhong Agricultural University, Supervisor: Zeng H.L., pp.12-15 (刘莉, 2018, 盐胁迫下植物激素对水稻种子萌发及幼苗根系生长的调控机理研究, 博士学位论文, 华中农业大学, 导师: 曾汉来, pp. 12-15)
- Liu Y.J., Zhang L., Tian X.Y., and Chen D., 2008, The effects of salt stress on endogenous hormones, NADKase and Ca²⁺ ATPase in leaves of *Puccinellia chinampoensis* seedlings, *Caoye Kexue (Pratacultural Science)*, 25(4): 51-54 (刘延吉, 张蕾, 田晓艳, 陈丹, 2008, 盐胁迫对碱茅幼苗叶片内源激素、NAD 激酶及 Ca²⁺ ATPase 的效应, 草业科学, 25 (4): 51-54)
- Lizada M.C., and Yang S.F., 1979, A simple and sensitive assay for 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, *Anal. Biochem.*, 100(1): 140-145
- Mcsteen P., and Zhao Y., 2008, Plant hormones and signaling: common themes and new developments, *Dev. Cell*, 14 (4): 467-473
- Meng Y.X., Wang S.H., Wang J.C., Xu X.L., Lai Y., Si E.J., Ma X.L., Li B.C., Yang K., and Wang H.J., 2014, Influences of CoCl₂ on the growth and seedling physiological indexes of *hordeum vulgare* under NaCl stress, *Caoye Xuebao (Acta Prataculturae Sinica)*, 23(3): 160-166 (孟亚雄, 王世红, 汪军成, 徐先良, 赖勇, 司二静, 马小乐, 李葆春, 杨柯, 王化俊, 2014, CoCl₂ 对 NaCl 胁迫下大麦生长及幼苗生理指标的影响, 草业学报, 23(3): 160-166)
- Murashige T., and Skoog F., 1962, A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures, *Physiol. Plant.*, 15: 473-497
- Roumeliotis E., Kloosterman B., Oortwijn M., Kohlen W., Bouwmeester H.J., Visser R.G., and Bachem C.W., 2012, The effects of auxin and strigolactones on tuber initiation and stolon architecture in potato, *J. Exp. Bot.*, 63 (12): 4539-4547
- Sun R.Z., Jiang G.B., Wu X.Y., Ma J.L., Li G.F., and Deng S.L., 2013, Response of endogenous hormone in apoplast of two poplars to salt stress, *Gansu Nongye Daxue Xuebao (Journal of Gansu Agricultural University)*, 48(2): 62-66 (孙若峥, 姜国斌, 吴祥云, 马金龙, 李广芬, 邓绍立, 2013, 2 种杨树嫩茎外体内源激素对盐胁迫的响应, 甘肃农业大学学报, 48(2): 62-66)
- Svacinová J., Novák O., Placková L., Lenobel R., Holík J., and Strnad M., 2012, A new approach for cytokinin isolation from *Arabidopsis* tissues using miniaturized purification: pipette tip solid-phase extraction, *Plant Methods*, 8(1): 17
- Tuna A.L., Kaya C., Dikilitas M., and Higgs D., 2008, The combined effects of gibberellic acid and salinity on some antioxidant enzyme activities, plant growth parameters and nu-

- tritional status in maize plants, *Environ. Exp. Bot.*, 62(1): 1-9
- Wang X.W., 1998, The effects of different concentrations of salt on potato plantlets *in vitro*, *Zhongguo Malingshu (China Potato)*, 12(4): 203-207 (王新伟, 1998, 不同盐浓度对马铃薯试管苗的胁迫效应, 中国马铃薯, 12(4): 203-207)
- Wang Y., Li K., and Li X., 2009, Auxin redistribution modulates plastic development of root system architecture under salt stress in *Arabidopsis thaliana*, *J. Plant Physiol.*, 166(15): 1637-1645
- Yan Y.H., Jiang G.B., Hou H.S., Jin H., Ma J.L., and Wang Y., 2011, Responses of populus endogenous hormone contents under NaCl salt stress, *Xibei Nongye Xuebao (Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica)*, 20(9): 160-164 (闫艳华, 姜国斌, 侯和胜, 金华, 马金龙, 王颖, 2011, 杨树内源激素对 NaCl 胁迫的响应, 西北农业学报, 20(9): 160-164)
- Yao J., Liu X.B., Cui X., and Li Z.H., 2015, Effects of NaCl stress on substances linked to osmotic adjustment and on photosynthetic physiology of *Melilotoides ruthenica* in the seedling stage, *Caoye Xuebao (Acta Prataculturae Sinica)*, 24(5): 91-99 (姚佳, 刘信宝, 崔鑫, 李志华, 2015, 不同 NaCl 胁迫对苗期扁蓿豆渗透调节物质及光合生理的影响, 草业学报, 24(5): 91-99)
- Yin Q.R., 2011, Effect of salinization on physical and hydrodynamics characteristics, Dissertation for Ph.D., Northwest A&F University, Supervisor: Zhang X.C., pp.21-26 (尹勤瑞, 2011, 盐碱化对土壤物理及水动力学性质的影响, 硕士学位论文, 西北农林科技大学, 导师: 张兴昌, pp.21-26)
- Zapata P.J., Serrano M., Pretel M.T., Amoros A., and Botella M.A., 2004, Polyamines and ethylene changes during germination of different plant species under salinity, *Plant Sci.*, 167(4): 781-788
- Zhang J., Jia W., Yang J., and Ismail A.M., 2006, Role of ABA in integrating plant responses to drought and salt stresses, *Field Crops Res.*, 97(1): 111-119
- Zhang L., Jia Z.G., Ma Q.H., and Wang G.X., 2015, The effect of growth and endogenous hormone levels of *Corylus heterophylla* × *Corylus avellana* under salt stress, *Linye Kexue Yanjiu (Forest Research)*, 28(3): 394-401 (张丽, 贾志国, 马庆华, 王贵禧, 2015, 盐碱胁迫对平欧杂种榛生长及叶片内源激素含量的影响, 林业科学, 28(3): 394-401)
- Zhou D., Lin Z., and Liu L., 2012, Regional land salinization assessment and simulation through cellular automaton markov modeling and spatial pattern analysis, *Sci. Total Environ.*, 439(22): 260-274
- Zhou H.B., Wang Y.C., Shi S.L., and Zhou J.H., 2010, Effects of NaCl stress on the content of endogenous hormones in *Retamuria trigyna* seedling, *Neimenggu Daxue Xuebao (Journal of Inner Mongolia University)*, 41(5): 531-535 (周红兵, 王迎春, 石松利, 周健华, 2010, NaCl 胁迫对盐生植物长叶红砂幼苗内源激素的影响, 内蒙古大学学报, 41(5): 531-535)