

盐胁迫对苗期向日葵内源激素含量的影响

李海洋^{1,2},李爱学²,王成²,王晓冬²,侯佩臣²,李文姣¹,陈珂¹

(1.西南科技大学生命科学与工程学院,四川绵阳621000;2.北京农业智能装备技术研究中心,北京100097)

摘要:对水培20 d的苗期向日葵进行浓度为0、50、100 mmol·L⁻¹以及时间为10、20、30 h的盐胁迫处理,运用酶联免疫吸附法(ELISA)分别测定了各组向日葵的根部、茎秆和叶片中内源激素的浓度变化。结果表明:随着盐浓度的增加以及胁迫时间的延长,向日葵根、茎、叶中四种激素呈现不同的变化趋势。IAA,ABA和ZR三种激素总体表现为先增后降的趋势,盐浓度越大,植物激素上升或下降的幅度越大,变化速度也越快。GA没有显著变化且波动在±2.0 ng·g⁻¹范围内。而根、茎、叶中IAA/ABA,GA/ABA,(ZR+IAA+GA)/ABA的比值总体呈下降趋势,表明了盐胁迫对生长的抑制。盐胁迫下向日葵叶片和茎秆中这几种激素的变化更为明显,而根部的变化则较为缓慢。

关键词:向日葵;盐胁迫;内源激素;酶联免疫吸附

中图分类号:S332.1;S565.5 **文献标志码:**A

Effects of salt stress on endogenous hormone contents in sunflower seedlings

LI Hai-yang¹, LI Ai-xue², WANG Cheng², WANG Xiao-dong², HOU Pei-chen², LI Wen-jiao¹, CHEN Ke¹

(1. School of Life Science and Engineering, Southwest University of Science and Technology, Mianyang, Sichuan 621000, China;

2. Beijing Agricultural Intelligent Equipment Technology Research Center, Beijing 100097, China)

Abstract: The hydroponic cultured sunflower seedlings after 20d was treated in 0, 50, and 100 mmol·L⁻¹ salt solution for 0, 10, 20, and 30 h as salt stress treatments. The concentrations of endogenous hormones in roots, stems, and leaves of sunflower seedlings were determined by enzyme-linked immunosorbent assay (ELISA). The results indicated that with increasing salt concentrations and stress time, the four hormones in root, stem, and leaves of the seedlings showed inconsistent trends. The content of IAA, ABA, and ZR increased first and then decreased. The greater the salt concentration, the greater the amplitude of the increase or decrease in the hormone contents and the faster the change rate in the hormones content. GA did not change significant and fluctuated within the ±2.0 ng·g⁻¹ range during salt stress treatment. The ratio of IAA/ABA, GA/ABA, and (ZR+IAA+GA)/ABA in roots, stems, and leaves of sunflowers showed an overall downward trend, indicating salt stress inhibited sunflower growth. It is shown that under salt stress, the changes in concentrations of these hormones in leaves and stems of sunflower seedlings were greater than that in roots.

Keywords: sunflower; salt stress; endogenous hormones; ELISA

目前世界上7%的土地已经盐碱化,并且在干旱半干旱地区越来越多的土地使用盐水灌溉^[1],故盐害已成为继干旱之后的第二大环境问题。因此需要更好地了解植物的耐盐机制,以最大限度地调节植物的生长条件,维持作物的生产力。

植物激素在调节植物对生物及非生物胁迫的

响应中发挥着重要的作用。脱落酸(ABA)对多种逆境环境都会发生响应。盐胁迫下植物中的内源ABA会有一定比例的增加,大多与叶片或土壤的水势有关^[2]。生长素(IAA)可以促进细胞生长及侧根和不定根的发生。研究报道,盐胁迫下谷类等作物中IAA浓度增加,生长受到抑制^[3]。赤霉素(GA)

主要促进植物茎节的伸长生长和花芽分化,盐胁迫下GA与其它激素发生交互作用,共同调节植物的生长发育^[4]。玉米素核苷(ZR)与ABA间的平衡作用影响气孔的开闭,从而在胁迫适应中起重要作用^[5,6]。不同的植物激素在植物体的不同部位合成,并分布到植物的其它部位发挥作用^[7]。这些激素可能接近或远离其合成位点,以调节对环境刺激及发育变化的反应^[8]。同一激素在植物不同部位,其含量及作用不同;并且在植物的相同部位,激素含量不同,其发挥的作用也不同。因此,研究植物体不同部位在盐胁迫下的内源激素变化将有助于深入了解植物激素的作用机制及植物的耐盐机理。

向日葵作为世界四大油料作物之一^[9],被许多国家广泛种植^[10]。目前,研究者们围绕盐胁迫下向日葵的生长和生理特征做了大量研究。于志贤等^[11]研究发现,盐胁迫对不同品种向日葵种子萌发均有抑制作用,并且随着盐浓度升高,抑制作用增大;王伟等^[12]发现盐胁迫会影响向日葵的叶面积、株高、膜透性等。Ghader等^[13]研究了盐胁迫下向日葵根茎叶的生理生化变化。但盐胁迫下苗期间向日葵内源激素变化鲜见报道。本研究对苗期间向日葵进行不同浓度和时间的盐胁迫处理,分别测定了向日葵根、茎、叶中吲哚乙酸(IAA)、脱落酸(ABA)、赤霉素(GA)及玉米素核苷(ZR)几种主要内源激素含量变化,旨在进一步理解向日葵的耐盐机理,从而为向日葵的品种筛选和生产管理提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 材料

试验选用油葵种子品种 LD5009(北京 Kafry 科技有限公司)。

1.2 方法

1.2.1 向日葵培育 选取颗粒饱满且大小一致的种子,使用5%次氯酸钠溶液进行表面消毒10 min后,用无菌二次蒸馏水漂洗数次。将种子置于培养皿,底部垫上滤纸做发芽床,加入去离子水润湿种子及滤纸,放入植物光照培养箱(光照/黑暗:10 h/14 h;25±2°C/18±1°C;光强4000lx;60%湿度)培养。待长出的胚根长度达到2~3 cm时,移至1/2 Hoagland营养液中水培。水培20 d,取相似生长状态的植株,移入NaCl浓度为0、50、100 mmol·L⁻¹的Hoagland营养液中,分别进行10、20、30 h的盐胁迫,每组10株。盐胁迫处理10、20、30 h后,幼苗生长形态表现为表1,分别采集植物的根、茎、叶部分,保存在液氮中待处理。

1.2.2 样品预处理 将每株向日葵的根、茎、叶三种样品分别通过液氮研磨成粉末,准确称取200 mg粉末样品,加入2 mL提取液(CH₃OH:H₂O:HCl=2:1:0.002),置于-20°C过夜提取。4°C下14 000 rpm离心5 min,吸取上清液。残渣加入1 mL提取液混匀,相同条件离心再提取,合并上清液,然后过C-18固相萃取柱。涡旋振荡后置于室温下,用氮吹仪吹干除去提取液中的甲醇,用样品稀释液定容后待测。

1.2.3 样品测定 吲哚乙酸(IAA)、脱落酸(ABA)、赤霉素(GA)、玉米素核苷(ZR)含量测定采用酶联免疫吸附方法(ELISA),由中国农业大学提供试剂盒及活性测定方法。采用酶联免疫检测仪(DG-3022A型,华东电子管厂)测定样品内源激素IAA、ABA、SA、ZR含量。

1.2.4 结果计算 根据Yang等^[14]的方法制备标准曲线。曲线的横坐标用激素标样各浓度(ng·ml⁻¹)的自然对数表示,纵坐标用各浓度显色值的Logit值表示。Logit值的计算方法如下:

$$\text{Logit}(B/B_0) = \ln \frac{B/B_0}{1 - B/B_0} = \ln \frac{B}{B_0 - B}$$

其中,B₀是0 ng·ml⁻¹孔的显色值,B是其它浓度的显色值。待测样品可根据其显色值的Logit值从图上查出其所含激素浓度(ng·ml⁻¹)的自然对数,再经过反对数即可知其激素的浓度(ng·ml⁻¹)。求得样品中激素的浓度后,再计算样品中激素的含量(ng·g⁻¹)。

2 结果与分析

2.1 盐胁迫对植物内源激素IAA含量的影响

由表1可知,较低浓度的盐胁迫作用时间超过

表1 盐胁迫下向日葵幼苗的表型变化

Table 1 Phenotypic changes of sunflower seedlings under salt stress

胁迫时间/h Time	胁迫浓度 Concentration/(mmol·L ⁻¹)		
	0	50	100
0 All leaves and stems were fine	叶片、茎秆坚挺	叶片、茎秆坚挺	叶片、茎秆坚挺
	叶片、茎秆 坚挺	底部功能叶 轻度下垂	底部功能叶 轻度下垂
10 All leaves and stems were fine	叶片、茎秆 坚挺	Lower functional leaves became slightly drooping	Lower functional leaves became slightly drooping
	叶片、茎秆坚挺	茎秆轻度下垂	茎秆轻度萎蔫
20 All leaves and stems were fine	叶片、茎秆坚挺	Stems became slightly drooping	Stems became slightly wilting
	叶片、茎秆 坚挺	茎秆轻度萎蔫	茎秆萎蔫倒伏
30 All leaves and stems were fine	叶片、茎秆 坚挺	Stems became slightly wilting	Stems became wilting and drooping
	叶片、茎秆 坚挺	茎秆轻度萎蔫	茎秆萎蔫倒伏

10 h 即可引起向日葵幼苗明显的表型变化, 100 mmol·L⁻¹ 盐胁迫处理 30 h 即可使其茎秆倒伏, 造成较大损伤。盐处理条件下幼苗的根、茎、叶中内源激素 IAA 浓度的变化趋势如图 1 所示, 对照组各部位 IAA 的浓度为茎 ($72.78 \pm 5.47 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$) > 根 ($59.24 \pm 4.76 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$) > 叶 ($52.16 \pm 4.03 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$)。由图 1b 可知, 在 50 mmol·L⁻¹ 的盐胁迫时, IAA 在 0~20 h 内随时间的增加其含量也随之增加, 到 20 h 时达到最大值。期间叶片和茎秆 IAA 含量增加较为显著。20 h 后各组分的 IAA 含量急剧下降, 30 h 时茎秆和叶片的含量基本持平。在 100 mmol·L⁻¹ 盐胁迫时(图 1c), 根部 IAA 变化趋势与 50 mmol·L⁻¹ 时几乎保持一致, 但其叶片和茎秆 IAA 含量在 10 h 即达到最大值, 然后迅速下降, 20 h 下降至低于根部含量。表明 100 mmol·L⁻¹ 盐胁迫下, 各组织部位 IAA 的变化幅度较 50 mmol·L⁻¹ 时更大, 变化速度更快。可以看出, 盐胁迫对向日葵不同组织部位 IAA 水平的影响不一致, 对叶片和茎秆 IAA 水平的影响要大于对根部的影响。并且盐胁迫浓度越高, 影响越大。Li 等^[15] 研究发现 IAA 的合成部位主要在顶芽, 根部 IAA 的合成功能很少。因此, 可能在胁迫初期, 植物表现出对盐胁迫的拮抗, 使得叶片和茎秆的 IAA 含量急剧增大, 而根部的增加则较为缓慢。胁迫后期植物的生长受到显著影响, 无法合成满足生长所需的 IAA, IAA 含量总体呈现出下降趋势。100 mmol·L⁻¹ 盐胁迫下, 在 20~30 h 期间, 叶片和茎秆 IAA 含量有一个上升的趋势, 可能是

盐胁迫时, IAA 含量的下降呈波动性, 具体机理有待进一步研究。

2.2 盐胁迫对植物内源激素 ABA 含量的影响

盐处理条件下幼苗根、茎、叶中内源激素 ABA 含量的变化趋势如图 2 所示, 由图 2a 可知, 对照组的 ABA 在向日葵根、茎、叶中的含量不同, 叶 ($68.55 \pm 10.99 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$) > 根 ($37.53 \pm 4.85 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$) > 茎 ($32.43 \pm 5.23 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$)。由图 2b 可知, 在 50 mmol·L⁻¹ 盐胁迫下, 向日葵根部 ABA 含量变化并不大, 随着胁迫时间的增加缓慢上升, 后期则趋于稳定, 而在 100 mmol·L⁻¹ 盐胁迫下, 根部 ABA 含量变化则较为明显。50 mmol·L⁻¹ 盐胁迫时(图 2b), 0~10 h 叶片中 ABA 含量急剧上升至原来的 2 倍, 而 10~20 h 时其含量下降, 在 20~30 h 期间其下降趋势趋于平缓。100 mmol·L⁻¹ 盐胁迫时(图 2c), 各组织 ABA 含量的变化趋势与 50 mmol·L⁻¹ 时几乎一致, 但叶片中 ABA 的含量下降幅度更大。Jiménez 等^[16] 研究发现逆境条件会大大增强植物 ABA 的生物合成, 胁迫条件下, ABA 的积累主要来自 ABA 释放和新 ABA 的合成。ABA 主要在根部合成, 然后运输到其它部位^[17]。在对照组, ABA 在叶片中含量最高, 表明 ABA 主要运输到叶片中。胁迫初期, ABA 表现增高趋势, 表明 ABA 在抵抗盐胁迫中发挥重要作用, 其中叶片中 ABA 的增加值高于根系和茎秆, 表明盐胁迫对植物叶片的影响最显著, 因此引起的植物应激反应也最强, 使得合成的 ABA 大量运输到叶片中。随着时间的延长, 植物不再耐受盐

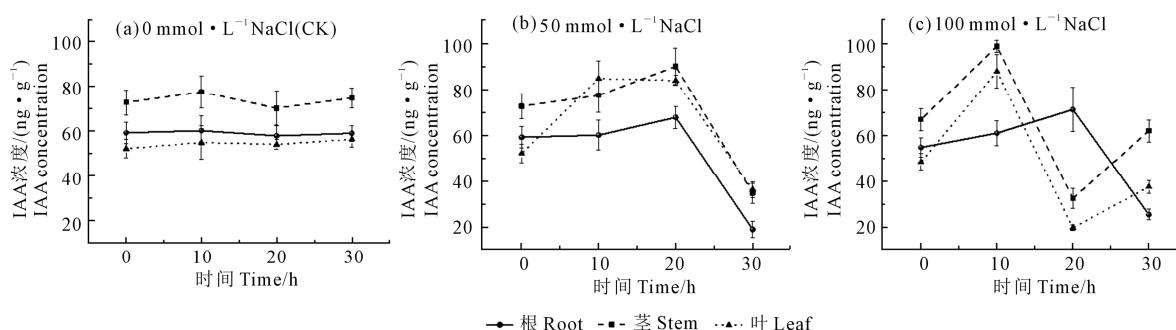


图 1 盐胁迫下向日葵根茎叶中内源 IAA 含量变化

Fig.1 The variation of endogenous IAA content in the root, stem, and leaves of sunflower seedlings under salt stress

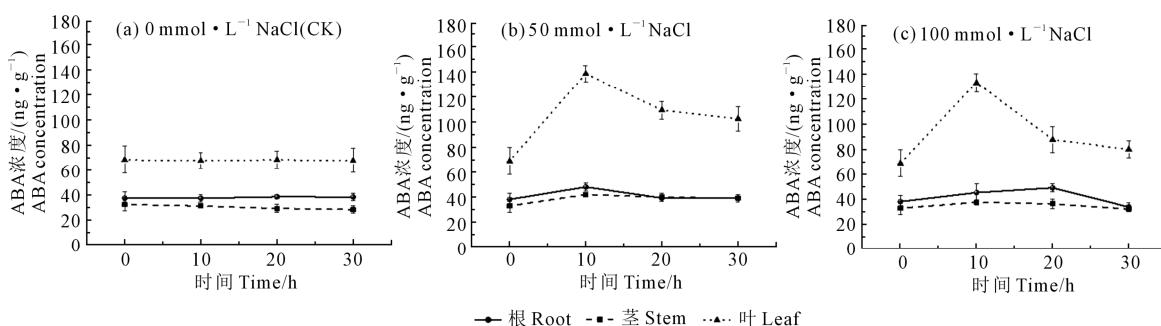


图 2 盐胁迫下向日葵根茎叶中内源 ABA 含量的变化

Fig.2 The variation of endogenous ABA content in the root, stem, and leaves of sunflower seedlings under salt stress

胁迫,生长受到抑制,ABA合成减少,根部合成的ABA不能再向上传输到叶片,因此叶片中ABA的含量下降也最明显。

2.3 盐胁迫对植物内源激素GA含量的影响

GA可以促进植物茎节的伸长生长及花芽分化。盐处理条件下幼苗根、茎、叶中内源激素GA含量变化趋势如图3所示。由图3a可知,GA在向日葵幼苗的根系、茎秆与叶片中含量较少,均小于10 ng·g⁻¹,且含量相当接近。在浓度为50 mmol·L⁻¹的盐胁迫下(图3b),向日葵根、茎、叶各组织GA含量变化均保持在2.0 ng·g⁻¹范围内,其中叶片和根部都随胁迫时间的增加保持着平稳的下降趋势,茎秆在胁迫过程中GA含量有稍许的增加,之后又缓慢下降,在30 h时向日葵的各组织的GA含量几乎在同一水平。100 mmol·L⁻¹的盐胁迫下(图3c)向日葵根、茎、叶GA也无明显变化,各组织GA含量变化均在2.0 ng·g⁻¹范围内。茎秆和叶片的含量随胁迫时间的增加几乎保持同一水平,没有明显的变化,根系GA含量表现为轻微的下降趋势。结果表明50 mmol·L⁻¹及100 mmol·L⁻¹盐胁迫下,向日葵根、茎、叶中GA含量的变化并不显著,可能与我们采用的是低盐胁迫,其浓度还不足以引起GA浓度发生较大变化有关。

2.4 盐胁迫对植物内源激素ZR含量的影响

盐胁迫下向日葵幼苗根、茎、叶中内源激素ZR含量的变化趋势如图4所示。由图4a可知,向日葵内源ZR的含量也相对较少,对照组各组织中的含

量为根(9.40±0.49 ng·g⁻¹)>叶(8.64±0.35 ng·g⁻¹)>茎(5.80±0.79 ng·g⁻¹)。在50 mmol·L⁻¹盐胁迫下(图4b),茎秆和叶片中ZR先上升,后下降,而根部ZR在0~20 h时,含量较为稳定,20 h后开始下降,但下降趋势低于茎秆和叶片。100 mmol·L⁻¹盐胁迫时(图4c)向日葵根、茎、叶ZR变化趋势与50 mmol·L⁻¹盐胁迫时较为相似,总体呈下降趋势,对茎秆及叶片的影响要大于根部。这一变化可能与ZR在根部合成有关。胁迫初期,植物发生应激反应,根部合成ZR^[18],供给自身需要并向上运输到茎秆和叶片部位,而后期植物不再耐受盐胁迫,ZR的合成减少,不能再运输到叶片和茎秆部位。因此叶片和茎秆部位下降趋势较根部明显。

2.5 盐胁迫对植物向日葵各组织中内源激素比例的影响

植物对盐胁迫的响应不是由单一激素的绝对含量决定,而是与各种植物激素的综合调控有关。研究指出,IAA与ABA是发挥拮抗作用的激素,二者的比值变化影响着植物器官的生长与脱落;GA与ABA的比值可以影响种子萌发、性别分化及植物休眠等生理活动。(ZR+IAA+GA)/ABA则可反映几种激素的平衡状态。盐胁迫下向日葵不同部位内源激素间比值如表2所示。由表2可知,在50 mmol·L⁻¹盐胁迫下,IAA/ABA,GA/ABA,(ZR+IAA+GA)/ABA三种形式的激素比值均出现一个有规律的波动,随着盐胁迫时间的延长,表现为胁迫初期激素比值显著下降,之后出现显著回升,并再次下

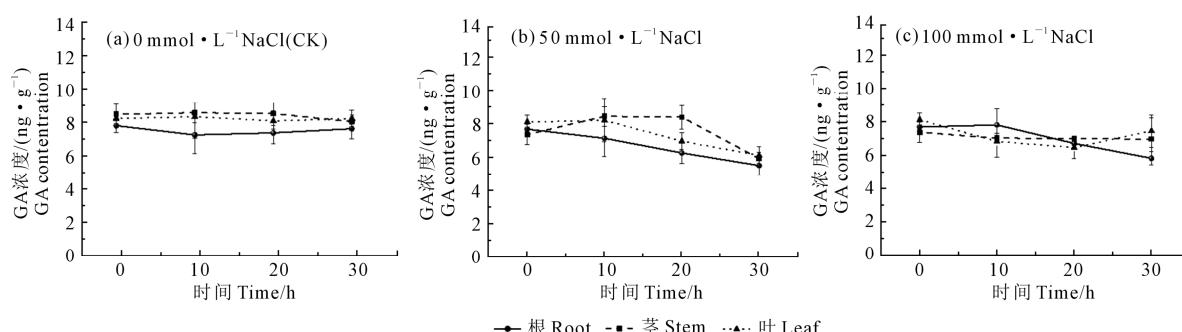


图3 盐胁迫下向日葵根茎叶中内源GA含量的变化

Fig.3 The variation of endogenous GA content in the root, stem, and leaves of sunflower seedlings under salt stress

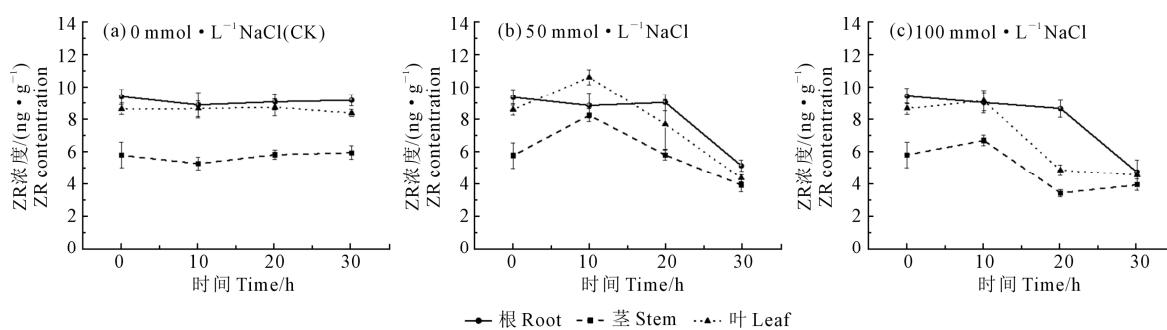


图4 盐胁迫下向日葵根茎叶中内源ZR含量的变化

Fig.4 The variation of endogenous ZR content in the root, stem, and leaves of sunflower seedlings under salt stress

表2 盐胁迫下向日葵根茎叶中内源激素比值的变化

Table 2 The changes of ratio of endogenous hormones content in the root, stem and leaves of sunflower under salt stress

激素比例 Hormone ratio	植物组织 Plant tissue	CK	50 mmol · L ⁻¹			100 mmol · L ⁻¹		
			10 h	20 h	30 h	10 h	20 h	30 h
IAA/ABA	根 Root	1.58±0.36b	1.27±0.21d	1.76±0.43a	0.49±0.12f	1.48±0.32c	1.60±0.17b	0.80±0.11e
	茎 Stem	2.24±0.55b	1.87±0.44d	2.29±0.24b	0.91±0.13e	2.94±0.63a	0.96±0.04e	2.12±0.25e
	叶 Leaf	0.76±0.21a	0.70±0.12b	0.77±0.07a	0.36±0.08d	0.73±0.07b	0.23±0.03e	0.50±0.03e
GA/ABA	根 Root	0.21±0.02a	0.15±0.01c	0.17±0.01b	0.15±0.02c	0.18±0.02b	0.14±0.01c	0.18±0.01b
	茎 Stem	0.23±0.01a	0.20±0.02b	0.22±0.02a	0.16±0.01c	0.19±0.02b	0.20±0.02b	0.22±0.00a
	叶 Leaf	0.12±0.02a	0.06±0.02d	0.07±0.01c	0.06±0.01d	0.05±0.02e	0.08±0.01c	0.10±0.01b
(ZR+IAA+GA)/ABA	根 Root	2.04±0.29b	1.61±0.28d	2.16±0.31a	0.78±0.07f	1.86±0.22c	1.92±0.33c	1.12±0.23e
	茎 Stem	2.65±0.43b	2.20±0.41d	2.66±0.26b	1.17±0.17f	3.31±0.52a	1.25±0.22e	2.47±0.32e
	叶 Leaf	1.01±0.12a	0.75±0.09d	0.91±0.08b	0.46±0.03f	0.85±0.11c	0.36±0.01g	0.66±0.02e

注: IAA/ABA; 哌哚乙酸与脱落酸的比值; GA/ABA; 赤霉素与脱落酸的比值; (ZR+IAA+GA)/ABA; 玉米素核苷、哌哚乙酸和赤霉素的总含量与脱落酸的比值。不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$)。

Note: IAA/ABA: The ratio of indole 3-acetic acid to abscisic acid; GA/ABA: The ratio of gibberellin to abscisic acid; (ZR+IAA+GA)/ABA: The ratio of total contents of zein nucleoside, indole 3-acetic acid and gibberellin to abscisic acid. Different lowercase letters indicate significant differences between treatments at 0.05 level.

降,且后一次下降的趋势显著高于前一次($P<0.05$),这种波动趋势表现了植物对盐胁迫的拮抗,但最终激素含量表现为下降趋势,植物生长受到抑制,且向日葵植株的根、茎、叶均表现了类似的趋势。100 mmol · L⁻¹ 盐胁迫下,向日葵根、茎、叶中 IAA/ABA, GA/ABA, (ZR+IAA+GA)/ABA 激素比值的变化趋势显著高于 50 mmol · L⁻¹ 盐胁迫($P<0.05$),说明高浓度盐胁迫对植物造成了更大的损伤,ABA 主要在根部合成有关,同时高浓度胁迫使根部合成的激素不能运输到茎秆和叶片,进行协同调节。

3 讨论与结论

植物内源激素是一类重要的生长调节物质。IAA、GA 和 ZR 主要表现为促进生长的作用,而 ABA 主要表现为生长抑制效果^[19]。通过提高自身 ABA 含量来增加抗性,减缓细胞的分裂速度,从而降低生理需求以及水分蒸发^[20]。颜宏等^[21]研究了盐胁迫下外源激素浸种对向日葵萌发的影响,发现 ABA 在缓解盐胁迫影响的效果最佳。王鹏等^[22]进一步研究了向日葵在盐胁迫下种子的发芽率以及种子发育期内源激素含量变化,其发育期 IAA 含量随着盐浓度的增加而一直升高,而 ABA 含量随盐浓度增加表现为先平稳后突增的趋势。早期的研究主要侧重于向日葵种子及整体性状的研究,而植物激素在调节植物对环境的响应中发挥着重要作用,并且植物的不同部位,植物激素的含量及作用均不同。因此有必要对盐胁迫下向日葵不同组织内源

激素的变化进行研究。Brady 等^[23]研究表明 IAA 和 ABA 之间存在信号的通信,ABA 和 IAA 的含量变化可能是盐胁迫影响植物发育的重要途径。IAA 与 ABA 之间存在拮抗作用^[24],二者的比值变化影响着植物器官生长与脱落。GA 与 ABA 的比值可以影响种子萌发、性别分化及植物休眠等生理活动^[25], (ZR+IAA+GA)/ABA 则可反映几种激素的平衡状态。本研究中也分别考察了向日葵根、茎、叶在盐胁迫下各激素的比值随盐胁迫时间的变化。

本研究中盐胁迫对苗期向日葵根、茎、叶中 IAA, ABA 和 ZR 的变化较为明显,表明这三种激素在盐胁迫时发挥了重要作用。GA 则没有显著变化,可能与使用的盐浓度较低有关。IAA, ABA 和 ZR 这三种激素总体表现为先增加后下降的趋势,盐浓度越大,植物激素上升或下降的幅度越大,变化速度也越快。可能在胁迫初期,向日葵尚能通过调节这几种激素的水平降低生理需求,抵抗胁迫。而胁迫后期,向日葵不能再继续耐受,表现为激素合成下降,生长抑制。通过对根、茎、叶中这几种激素水平的分析,发现向日葵的叶片和茎秆中这几种激素的变化趋势更为明显,而根部的变化则较为缓慢,表明盐胁迫对叶片及茎秆的影响更大。另外也与激素的合成及作用部位有关。

IAA、GA 和 ZR 是生长促进激素,ABA 是抑制生长的激素,这几种激素的比值反映了激素对植物的综合调控。50 mmol · L⁻¹ 盐胁迫下,虽然向日葵根、茎、叶中 IAA、ABA、GA 和 ZR 这四种激素的变化趋势不同,但 IAA/ABA, GA/ABA, (ZR+IAA+GA)/ABA 的变化趋势与盐浓度呈正相关,且高浓度盐胁迫下 IAA/ABA, GA/ABA, (ZR+IAA+GA)/ABA 的比值显著高于低浓度盐胁迫下的比值,说明高浓度盐胁迫对植物造成了更大的损伤,ABA 主要在根部合成有关,同时高浓度胁迫使根部合成的激素不能运输到茎秆和叶片,进行协同调节。

GA)/ABA比值的变化趋势相似,整体表现为波动性下降,表明向日葵各部位对盐胁迫表现出一致的抵抗和耐受。而 $100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 盐胁迫下,随着胁迫时间的延长,向日葵根、茎、叶中这几种激素比值总体呈下降趋势,但变化则不太一致,表明高浓度的盐胁迫对植物造成了更大的伤害,使得各部位不能再协同调节,植物生长受到显著影响。

参 考 文 献:

- [1] 杨树德,周瑞莲,左进城,等.不同冬小麦对盐处理和干旱胁迫交互作用响应的差异性分析[J].中国沙漠,2012,32(4):947-954.
- [2] Zhang J, Jia W, Yang J, et al. Role of ABA in integrating plant responses to drought and salt stresses[J]. Field Crops Research, 2006, 97(1): 111-119.
- [3] Javid M G, Sorooshzadeh A, Moradi F, et al. The role of phytohormones in alleviating salt stress in crop plants[J]. Australian Journal of Crop Science, 2011, 32(5): 726.
- [4] Achard P, Cheng H, De Grauw L, et al. Integration of plant responses to environmentally activated phytohormonal signals[J]. Science (New York, N.Y.), 2006, 311(5757): 91.
- [5] Cutler S R, Rodriguez P L, Finkelstein R R, et al. Abscisic acid: Emergence of a core signaling network[J]. Annual Review of Plant Biology, 2010, 61(1): 651.
- [6] Argueso C T, Raines T, Kieber J J. Cytokinin signaling and transcriptional networks[J]. Curr Opin Plant Biol, 2010, 13(5): 533-539.
- [7] Skirycz A, Inzé D. More from less: Plant growth under limited water [J]. Current Opinion in Biotechnology, 2010, 21(2): 197-203.
- [8] Hedden P, Sponsel V M. Plant hormones: biosynthesis, signal transduction, action! [J]. New York: Cornell University, 2004: 451-645.
- [9] Fernández-Martínez J M, Pérez-Vich B, Velasco L, et al. Breeding for specialty oil types in sunflower[J]. Helia, 2007, 30(46): 75-84.
- [10] Shi H, Takeo A. Study on sunflower response to soil water and salt stress in the hetao area, China[J]. 2003, 10(1): 111-116.
- [11] 于志贤,耿裸,侯建华,等.盐胁迫对不同基因型向日葵种子萌发的影响[J].种子,2013,32(10): 29-33.
- [12] 王伟,于海峰,张永虎,等.盐胁迫对向日葵幼苗生长和生理特性的影响[J].华北农学报,2013,28(1): 176-180.
- [13] Ghader Habibi. Physiological, photochemical and ionic responses of sunflower seedlings to exogenous selenium supply under salt stress[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2017, 39(10): 213.
- [14] Yang Y M, Xu C N, Wang B M, et al. Effects of plant growth regulators on secondary wall thickening of cotton fibres[J]. Plant Growth Regulation, 2001, 35(3): 233-237.
- [15] Li W F, Ding Q, Cui K M, et al. Cambium reactivation independent of bud unfolding involves de novo IAA biosynthesis in cambium regions in *Populus tomentosa* Carr [J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2013, 35(6): 1827-1836.
- [16] Jiménez V M. Involvement of plant hormones and plant growth regulators on in vitro somatic embryogenesis[J]. Plant Growth Regulation, 2005, 47(2-3): 91-110.
- [17] Zhang J H, Davies W J. Increased synthesis of ABA in partially dehydrated root tips and ABA transport from roots to leaves[J]. Journal of Experimental Botany, 1987, 38(12): 2015-2023.
- [18] 张珍芳.当归早期抽薹相关激素及其它生理生化指标分析[D].兰州:兰州大学, 2011.
- [19] Agnieszka W, Monika B, Piotr G. ABA: Role in plant signaling under salt stress[C]//Salt Stress in Plant. New York: Springer, 2013: 175-196.
- [20] Kevin N B, Dana F S, Claudio S. Transcriptional response of abscisic acid (ABA) metabolism and transport to cold and heat stress applied at the reproductive stage of development in *Arabidopsis thaliana*[J]. Plant Science[J], 2012, 48(3): 188-189.
- [21] 颜宏,赵伟,胡晓悦,等. NaCl 胁迫下激素预浸种对向日葵种子萌发的影响[J].东北师范大学学报(自然科学版),2012,44(1): 136-139.
- [22] 王鹏,马玲玲,陈雨,等.盐胁迫对油葵种子萌发及内源激素含量的影响[J].北方园艺,2015,(3): 12-15.
- [23] Brady S M, Sarkar S D, McCourt P. The abscisic acid insensitive 3 (ABI3) gene is modulated by farnesylation and is involved in auxin signaling and lateral root development in *Arabidopsis*[J]. Plant Journal, 2003, 34(1): 67-75.
- [24] Pan G, Tsuji M. A Study on the relationships between the growth of tea and endogenous hormones IAA and ABA[J]. Journal of Zhejiang Agricultural University, 1992, 18(4): 475-479.
- [25] Chen Q L, Wang H L, Wang Z F, et al. Effects of cold stratification and exogenous gibberellin acid (GA3) on seed germination and contents of endogenous gibberellins (GAs) and abscisic acid (ABA) in *Cistanche deserticola* YC Ma[J]. Plant Physiol Commun, 2009, 45(3): 270-272.