doi: 10.11707/j.1001-7488.20150606

脱水和高氧压过程中单叶蔓荆叶片细胞膜透性分析*

解卫海[1] 刘 丹[2] 孙金利[3] 张 萍[1] 朱建军[1]

(1. 鲁东大学生命科学学院 烟台 264025; 2. 山东省林木种质资源中心 济南 250014;
3. 山东省招远市林业局 招远 265400)

摘 要: 【目的】分析植物细胞在组织脱水过程中电解质外渗量增加的原因以及细胞膜透性变化与细胞脱水胁迫和高氧压胁迫关系,并从非平衡态热力学角度对细胞脱水程度与细胞电解质外渗量增加的比例关系进行描述,以辨明细胞膜在组织脱水过程中对离子透性的变化是否与组织脱水胁迫的伤害有关。【方法】采用植物 P-V 曲线测定技术测定单叶蔓荆叶片的水分关系并收集不同压力区间的组织压出液,用原子吸收分光光度计测定压出溶液中的钠、钾离子含量,并据此分析细胞脱水过程中细胞膜透性的变化情况。【结果】在用压力室测定植物细胞水分关系的 P-V 曲线时,随着细胞失水程度和氧分压的增大,组织压出液中钠、钾离子的总量不断增加,但组织压出液中钠、钾离子的浓度随着压力升高反而下降,同时,组织压出液中钠、钾离子的总量与压力呈接近线性的正相关关系,表明细胞连续脱水和高氧分压没有导致细胞膜透性的增大。另外,组织压出液中离子累积量与压出液体积累积量的关系呈现出 2 个具有不同斜率的双相线性关系,首先是离子累积量快速上升的阶段,然后是离子累积量缓慢上升、累积速度大大下降的阶段。离子累积量快速上升的阶段可能表明细胞间隙溶液压出阶段,钠、钾离子含量较高;随后的压出液离子累积速度大幅下降阶段可能代表了细胞内溶液经过细胞膜超滤作用压出阶段,这一阶段压出液中钠、钾离子含量较低,说明细胞膜对钠、钾离子的透性很低,未受到脱水和高氧压胁迫的明显伤害而透性增大。【结论】在本试验的压力区间内,无论是细胞脱水程度的增大,还是压力室氧分压的大幅度升高(最高达大气氧分压的 24 倍),都没有引起细胞膜对钠、钾离子透性的增大。这些结果表明植物细胞膜的透性相当稳定。因此,在没有其他证据的条件下,仅仅通过组织相对电导率的增大做出脱水导致细胞膜透性增大的结论时应该更加谨慎。

关键词: 单叶蔓荆; 脱水胁迫; 氧胁迫; 细胞膜透性

中图分类号: S718.43 **文献标识码**: A **文章编号**: 1001-7488(2015)06-0044-06

Permeability of Cells in Leaves of *Vitex trifolia* var. *simplicifolia* under Stresses of Dehydration and High Oxygen Pressure

Xie Weihai[1] Liu Dan[2] Sun Jinli[3] Zhang Ping[1] Zhu Jianjun[1]

(1. *College of Life Science, Ludong University Yantai* 264025;
2. *Center for Forest Genetic Resources of Shandong Jinan* 250014;
3. *Forest Bureau Station of Zhaoyuan Zhaoyuan* 265400)

Abstract: 【Objective】Analysis was made based on the cause of increase in electrolyte leakage from plant cells during tissue dehydration, on the relationships between the changes in the permeability of cell membrane and high oxygen stress, as well as on the ratio of cell dehydration and cell electrolyte leakage in terms of the irreversible thermodynamics, in order to investigate if there would be any link between the permeability of cell membrane and the dehydration induced injury during tissue dehydration. 【Method】The water relations of leaves in *Vitex trifolia*. var. *simplicifolia* Cham was measured according to the P-V curve with a pressure bomb, and the expressed cell sap between different pressure range was collected and analysed for potassium and sodium content with an atomic spectrophotometer, thus yielding the changes in cell permeability during cell dehydration. 【Results】The results showed that along with the progression in cell dehydration

收稿日期: 2014-07-14; 修回日期: 2015-03-03。

基金项目: 国家自然科学基金项目(31371540;31260080);山东省自然科学基金项目(ZR2012CM007)。

* 朱建军为通讯作者。

and high oxygen stresses, the cumulative ion content in the expressed xylem sap increased steadily, but the rate of ion accumulation in the expressed xylem sap decreased with the increase in cell dehydration and high oxygen stresses. Similarly, the cumulative ion content in the expressed xylem sap also increased steadily against the pressure increase. This implies that the progression in cell dehydration and high oxygen stresses did not result in the increase in the permeability of the cell membrane to ions. The cumulative amount of sodium and potassium ions in the expressed xylem sap increased almost linearly with the increase in the pressure, meaning that the permeability of the cell membrane was not obvious altered by the high oxygen pressure. A biphasic linear curve with different slops was observed between the cumulative ion content and the cumulative volume of the expressed xylem sap. The first was a faster phase of ion content increase in the lower pressure region, followed by a slower phase of ion content increase in the higher pressure region. The former may have represented the xylem sap from the root with a higher ion concentration, and the latter may have represented the sap expressed from the leaf cells ultrafiltrated by the cell membrane with a lower ion concentration. 【Conclusions】 In the experimented pressure range, neither the progression of cell dehydration, nor the great increase in the partial pressure of oxygen (as high as 25 times the partial pressure of oxygen in the atmosphere), resulted in the increase in the permeability of the cells to either sodium or potassium ions. The results showed that the permeability of the cell membrane was relatively stable. Therefore it is suggested that more caution must be taken in drawing the conclusions that dehydration results in the increase in the permeability of the cell membrane, when just the relative conductivity method was used without other evidences.

Key words: *Vitex trifolia* var. *aimplicifolia*; dehydration stress; oxygen stress; permeability of cell membrane

植物在自然条件下经常会受到干旱或渗透胁迫导致的细胞失水。电导法测定植物受胁迫伤害程度常用的简单方法(Bajji *et al.*, 2002; Verslues *et al.*, 2006),广泛应用于植物胁迫生理研究中(王鹏等, 2011; Burgess *et al.*, 2014; Ravikumar *et al.*, 2014; Valentovic *et al.*, 2006)。一般认为,植物在受到干旱或渗透胁迫时组织电解质外渗量增加是胁迫导致的细胞膜透性增加的结果(Biesaga-Kościelniak *et al.*, 2014; Demidchik *et al.*, 2014; Kocheva *et al.*, 2014; Xu *et al.*, 2014)。从非平衡态热力学的角度看,植物的细胞膜不是理想半透膜,越膜的水流将会伴随着能透过细胞膜的溶质的越膜运输(Foster *et al.*, 2014; Fritz *et al.*, 2013; Steudle *et al.*, 1987; Wegner, 2014)。因此,植物在受到干旱或脱水胁迫时细胞内部的水分流出将会伴随着小分子溶质或离子流出细胞,在细胞间隙积累,导致用电导法测定的植物组织电解质渗漏量增加。这种增加有可能意味着细胞膜透性的增加,但也有可能仅仅是植物受到干旱或脱水胁迫时细胞液流出体积增加导致的相伴随的电解质渗出量成比例增加所致,而细胞膜的透性不一定增大。为了确定植物细胞在受到干旱或脱水胁迫时细胞膜透性是否发生了明确的变化,需要对细胞在不同脱水程度时通过细胞膜渗出物的量和浓度进行系统分析。另一方面,有不少报道指出,用植物压力室测定分析组织的水势和水分关系时,如果使用压缩空气,伴随着压力室内总压力的升高,压力室内氧分压力也将随着成比例升高,这种高浓度氧会伤害细胞膜;而如果使用氮气或低浓度含氧氮气,在低压下叶片又有缺氧的危险(王万里, 1984; Schurr, 1998; Turner, 1988)。因此,要分析细胞脱水和高氧压是否会造成细胞膜透性增大,就需要分析压力室内压力连续增大过程中细胞内离子的渗出量是否随压力或细胞失水程度的加大而增加。然而,迄今为止,有关细胞膜在受到胁迫时透性增大的证据基本上都是来自受胁迫植物组织电解质外渗量增加的试验结果,尚未见细胞失水过程中细胞膜透性变化的系统分析的报道。本试验以山东烟台滨海沙地生长的药用灌木单叶蔓荆(*Vitex trifolia*. var. *simplicifolia*)为材料,对植物细胞在脱水过程中以及脱水和高氧压胁迫条件下细胞膜的透性是否增加进行初步探索。

1　材料与方法

1.1　试验材料

试验材料为山东烟台夹河口滨海沙地生长的单叶蔓荆。取样时间为 9 月初,剪取健康植株上的健康枝条,以湿滤纸包裹并放入保鲜袋中带回实验室,在 18 ~ 24 ℃的黑暗条件下水饱和 15 h 以上,用于 P – V曲线分析和压出液的收集。

1.2　试验方法

P – V 曲线分析用植物压力室(兰州大学制造)阶梯增压进行,加压所用气体为含氧量 21% 的普通

压缩空气。试验时，先将水饱和的枝条用滤纸擦干、截取适宜长度并称质量记录，然后用高纯水清洗枝条切口并用滤纸吸干，随后将枝条安装进压力室。每一个阶梯压力下茎切面的压出液用底部事先放入干净滤纸条并已经称取质量的 Eppendorf 管倒扣在压力室中伸出的茎切口上进行收集，每个压力下收集切口伤流液大约 15 min，期间数次观察茎切口，根据伤流液是否继续渗出的情况决定每个压力下是否继续收集，如果 15 min 后切口仍有少量伤流液渗出，则适当延长收集时间。等观察到切口无伤流液继续渗出时停止收集。然后换 1 个 Eppendorf 管，升高一定压力并维持压力不变，继续收集压出液到切口无伤流液继续渗出时停止。重复上述加压和伤流液收集，直到压力室增压达到或超过 2.5 MPa 为止。停止收集伤流液的 Eppendorf 管立即加盖并称质量，计算相应压力区间枝条的压出液量。试验结束时，取出枝条再次称质量并对比放入压力室前的质量，得到枝条的总失水量，再将枝条的总失水量除以各个压力区间收集到的伤流液的累加量，得到实际失水比例系数，将每个压力区间的压出液量乘以这一比例系数，以校正加压过程中压出液的连续蒸发消耗的水，得到每个压力区间近似的枝条实际失水量（体积）。

每一压力区间收集溶液后的 Eppendorf 管和其中的滤纸条用 10 mL 高纯水分成大致等量的 3 份，清洗 3 次后合并，清洗液放入另一个带盖的塑料试管密封，最后用 AA320N 型原子吸收分光光度计（上海精密科学仪器有限公司）测定稀释液中钠、钾离子的浓度，根据稀释比例计算出各个不同压力区间压出液中的钠、钾离子浓度。所有试验用 3 个植株上的 3 个枝条进行重复测定。

2 结果与分析

2.1 单叶蔓荆枝条的水势倒数与失水量的关系

以各个压力区间单叶蔓荆枝条压出液的体积（mL）为横坐标，以平衡压的倒数为纵坐标做图，得到植物组织水势与压出液体积的关系即 P－V 曲线的散点图（图 1，其中 A，B，C 所示的散点分别代表了 3 个不同枝条的结果）。这一过程中的压力和枝条在各个压力区间的失水量参数以及测定的压出液离子浓度构成了进一步分析细胞膜透性的基础。在所测定的压力区间内，压出液（收集液）的体积误差比较小，为后续试验的细胞和组织压出液的定量分析奠定了基础。如果体积误差较大，会使压出液的离子含量和累积量的分析变得更为复杂。

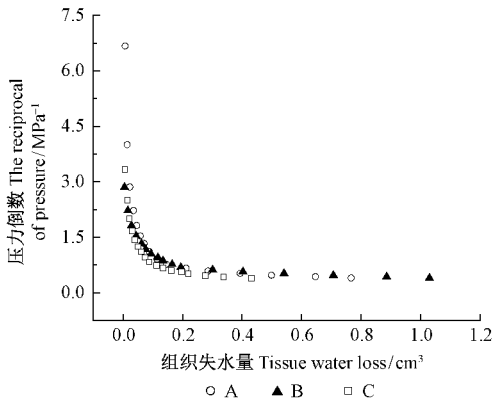

图 1 组织水势的倒数与压出液体积的关系

Fig 1 The reciprocal of tissue water potential in relation to the expressed sap volume

2.2 单叶蔓荆枝条收集液中钠离子的浓度与相应的压力之间的关系

图 2 为 3 个单叶蔓荆枝条（A，B，C）收集液中钠离子浓度与相应压力之间的关系。除了图中 A 和 C 最初的个别点外，细胞间隙压出液中钠离子的浓度从整体上来说随压力的增大而逐渐减小。即试验刚开始压力较小时，收集液中钠离子的浓度较大。其中的个别数据点的差别较大有可能是受试验开始时清洗程度的影响。试验早期主要是木质部导管中溶液首先被压出，随着压力的逐渐增大，细胞在压力下脱水，细胞内水分被逐渐压出。因此，试验早期压出的溶液可能代表了木质部导管的溶液，后期压出的溶液可能代表了通过细胞膜过滤后的细胞内溶液。后期压出液中钠离子浓度逐渐降低，据此可以大致判断细胞膜对钠离子的透性并没有随着压力室内压力的增大而增大。

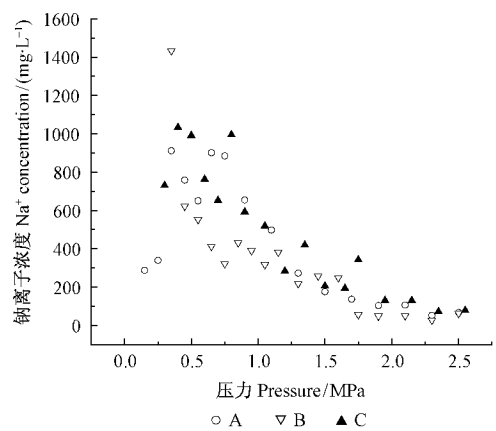

图 2 枝条收集液中钠离子的浓度与相应的压力之间的关系

Fig. 2 Na^+ concentration in the expressed xylem sap in relation to the pressures

2.3　单叶蔓荆枝条收集液中钾离子浓度与相应压力之间的关系

图 3 为 3 个单叶蔓荆枝条(A，B，C)收集液中钾离子浓度与相应压力之间的关系。单叶蔓荆枝条收集液中钾离子浓度与相应压力之间的关系与图 2 中的钠离子浓度的关系类似，细胞间隙压出液中钾离子的浓度从整体上来说随压力的增大而逐渐减小。即试验早期压力较小时，收集液中钾离子的浓度较大，随着压力室中压力的增大，收集液中钾离子的浓度不断下降。根据对钠离子浓度变化分析相同的道理，可以大致判断细胞膜对钾离子的透性也没有随着压力室内压力的增大而增大。

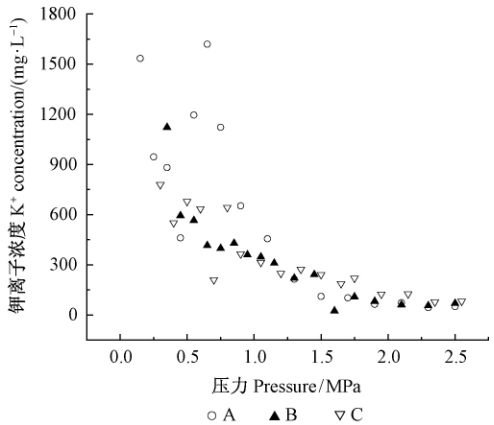

图 3　枝条收集液中钾离子的浓度与相应的压力之间的关系

Fig. 3　K^+ concentration in the expressed xylem sap in relation to the pressures

2.4　单叶蔓荆枝条收集液中钠离子随压力增大的累积量与压力之间的关系

图 4 为 3 个单叶蔓荆枝条(A，B，C)收集液中钠离子的累积量与压力关系。枝条收集液中钠离子的总累积量与压力升高的关系接近线性关系。值得注意的是在高压区，当压力室内的压力增加到1.5 ~ 2.5 MPa 时，氧分压增加到大气中氧分压的15 ~ 25 倍，而此时代表收集液中钠离子累积速度的斜率并没有增加甚至略有下降，表明细胞膜对钠离子的透性因压力室内氧分压的大幅度增大而增大。

2.5　单叶蔓荆枝条收集液中钾离子累积量与对应压力之间的关系

图 5 为 3 个单叶蔓荆枝条(A，B，C)的收集液中钾离子累积量与压力关系。枝条收集液中钾离子的总累积量与压力升高的关系接近线性。在高压区，当压力室内的压力增加到 1.5 ~2.5 MPa 时，氧分压增加到大气中氧分压的 15 ~25 倍，而这时代表收集液中钾离子累积速度的斜率并没有增加。这表明细胞膜对钾离子的透性也未因压力室内氧分压的大幅度增大而增大。

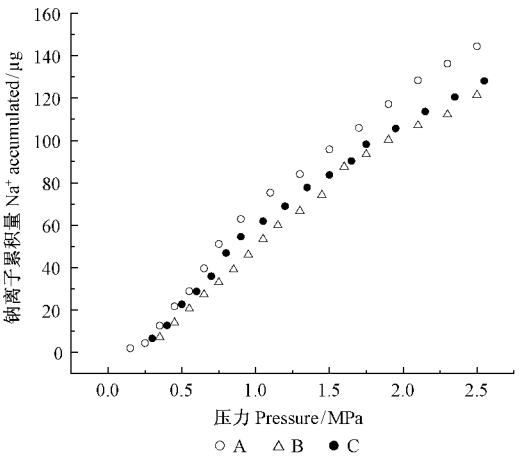

图 4　枝条收集液中钠离子随压力增大的累积量与压力之间的关系

Fig. 4　Na^+ accumulated in the expressed xylem sap in relation to the increased chamber pressures

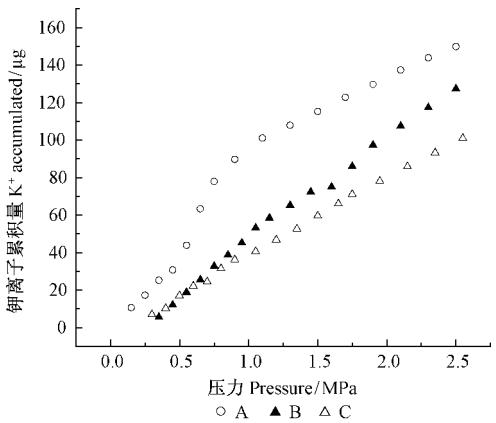

图 5　枝条收集液中钾离子累积量与对应压力之间的关系

Fig. 5　K^+ accumulated in the expressed xylem sap in relation to the increased chamber pressures

2.6　单叶蔓荆枝条收集液中钠离子的累积量与收集液体积的累积值的关系

图 6 为 3 个单叶蔓荆枝条(A，B，C)的收集液中钠离子累积量与收集液体积累积值的关系。枝条收集液中钠离子累积量与收集液体积累积值的关系存在相对明显的 2 个阶段:第 1 阶段是随着枝条收集液体积的增加，收集液中钠离子累积量也相对快速增加的阶段;第 2 阶段是随着枝条收集液体积的增加，收集液中钠离子累积量的增加速度明显减缓的阶段。由于离体枝条在试验第 1 阶段的压出液以木质部导管中溶液为主，第二阶段压出的溶液应该属于经过细胞膜过滤从细胞内穿越细胞膜流入导管被压出的溶液。第 2 阶段曲线的斜率明显变低并呈

近似线性关系，说明细胞膜对钠离子的透性一直维持在比较低并且相对恒定的水平，表明高氧压力和细胞失水量增加都没有明显导致细胞膜对钠离子透性的增大。

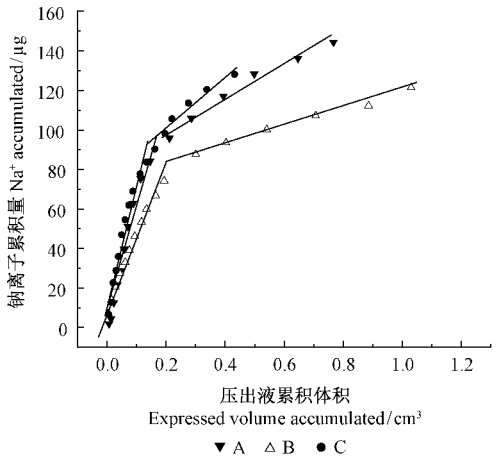

图 6 枝条收集液中钠离子的累积量与收集液体积的累积值的关系

Fig. 6 Na^+ accumulated in the expressed xylem sap in relation to the accumulated volume of the expressed xylem sap

2.7 单叶蔓荆枝条收集液中钾离子的累积量与收集液体积的累积值的关系

图 7 为 3 个单叶蔓荆枝条(A，B，C)收集液中钾离子累积量与收集液体积累积值的关系。枝条收集液中钾离子累积量与收集液体积累积值的关系非常类似钠离子的情况，存在相对明显的 2 个阶段：第 1 阶段是随着枝条收集液体积的增加，收集液中钾离子累积量也相对快速增加的阶段；第 2 阶段是随着枝条收集液体积的增加，收集液中钾离子累积量的增加速度明显减缓的阶段。由于离体枝条在试验第 1 阶段的压出液以木质部导管溶液为主，第 2 阶段压出液应该属于经过细胞膜过滤从细胞内穿越细胞膜流入导管被压出的溶液。第 2 阶段曲线的斜率明显变低并呈近似线性关系，说明细胞膜对钾离子的透性也一直维持在一个比较低且相对恒定水平，表明高氧压和细胞失水量增加都没有明显导致细胞膜对钾离子透性的增大。

3 讨论

一般认为，植物在受到各种环境胁迫(如高低温、脱水、重金属毒害等)时细胞膜的透性会增大，其主要依据是细胞内电解质的外渗量增大(吉春容等，2012；Burgess *et al.*，2014；Tang *et al.*，2014；Valentovic *et al.*，2006)。然而，脱水胁迫或干旱造成的细胞内电解质外渗量增大则有一定的特殊性，

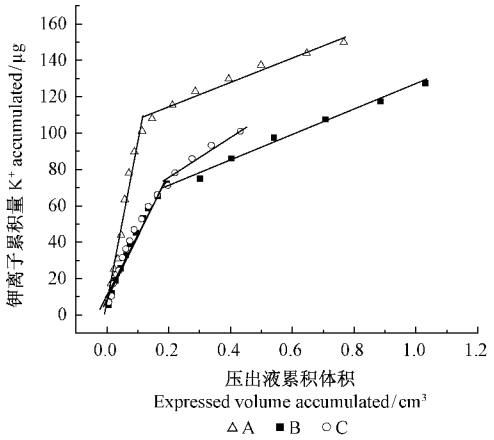

图 7 枝条收集液中钾离子的累积量与收集液体积的累积值的关系

Fig. 7 Na^+ accumulated in the expressed xylem sap in relation to the accumulated volume of the expressed xylem sap

即除了细胞膜透性增大的可能性外，细胞在脱水过程中细胞内电解质可能会随细胞脱水一起流出细胞。由于细胞膜一般都是非理想的半透膜，理论上失水越多，流出细胞的溶质包括电解质可能也随着增加，本试验结果也证实了这一点(图 4，图 5)。因此，“细胞电解质外渗量越大，就说明细胞膜的透性就越大”这样的结论就值得商榷。

由图 2 和图 3 可知，随着压力室内压力的增大，也就是细胞失水程度和氧分压的增大，通过细胞膜压出的溶液中的钠和钾离子浓度都有下降的趋势。如果细胞膜对钠、钾离子的透性增大，穿越细胞膜压出的溶液中的离子浓度应该有增加的趋势，但本试验结果并非如此。进一步分析压出液离子积累量与压力的关系可知，穿越细胞膜压出的溶液中的钠、钾离子累积总量与压力接近线性关系，表明高的氧分压没有明显导致细胞膜透性的增大。由图 6 和图 7 可知，单叶蔓荆枝条压出液的离子总累积量与压出液体积的关系呈现出接近线性但斜率不同的 2 个阶段，在试验的初期阶段，单叶蔓荆枝条压出液的钠、钾离子的总累积量均随压出液体积的增大而快速增加(斜率较大)，而在后期阶段单叶蔓荆枝条压出液的钠、钾离子的总累积量随压出液体积的增大而增加的速度明显减小(斜率变小)。据此，笔者推测，在试验的初期阶段，单叶蔓荆枝条压出液主要是储存在枝条、叶柄、叶脉和细胞间隙中的溶液，这部分溶液中的钠、钾离子相对含量较高，因而压出液中的钠、钾离子的总累积量随压出体积的增大而增加较快；而在后期阶段的枝条压出液可能主要是穿越细胞膜的压出液，这部分溶液经过细胞膜的超滤作用后流出，因此离子含量较低。如果这种假设成立，根

据图 6 和图 7 的结果可以认为,在本试验条件下,无论是细胞脱水程度的增大还是氧分压的大幅度升高,都没有引起细胞膜对钠、钾离子透性的增大。

本试验结果还表明,尽管植物细胞对钾离子有主动吸收作用,但细胞膜对钾离子和钠离子的透性以及钠、钾离子的渗出量与细胞失水量的关系等都没有明显差别,并且在细胞大量失水的条件下,细胞渗出离子的累积速度和细胞膜透性一直都很低。因此笔者认为,无论是在干旱或渗透胁迫条件下,还是在用压缩空气作为气源测定植物组织水势时,植物组织渗出液中离子浓度随细胞失水程度或氧分压增加而增大的结果并不一定意味着细胞膜透性的实际增加。在没有其他证据的条件下,仅仅通过相对电导率的增大做出细胞膜透性增大的结论时应该更加谨慎。

参 考 文 献

吉春容,邹　陈,陈丛敏,等. 2012. 低温胁迫下巴旦杏的形态生理变化及抗寒性研究. 中国沙漠,32(4): 955 – 962.

(Ji C R, Zou C, Chen C M, *et al*. 2012. Morphological and physiological characteristics of almond under low temperature stress and its cold resistance. Journal of Desert Research, 32(4): 955 – 962. [in Chinese])

王　鹏,杨迎霞,宋　建,等. 2011 . 烟草 NTHK1 基因提高杨树根系的耐盐性. 植物生理学报,47(12): 1155 – 1160.

(Wang P, Yang Y X, Song J, *et al*. 2011. NTHK1 of tobacco improves salt tolerance of roots in poplars. Plant Physiology Journal, 47(12): 1155 – 1160. [in Chinese])

王万里. 1984. 压力室在植物水分状况研究中的应用. 植物生理学通讯,(3):52 – 57.

(Wang W L, 1984. Application of the pressure bomb in the study of plant water status. Plant Physiology Communications, (3):52 – 57. [in Chinese])

Bajji M, Kinet J M, Lutts S. 2002. The use of the electrolyte leakage method for assessing cell membrane stability as a water stress tolerance test in durum wheat. Plant Growth Regulation, 36(1): 61 – 70.

Biesaga-Kościelniak J, Ostrowska A, Filek M, *et al*. 2014. Evaluation of spring wheat (20 varieties) adaptation to soil drought during seedlings growth stage. Agriculture, 4(2): 96 – 112.

Burgess P, Huang B. 2014. Effects of sequential application of plant growth regulators and osmoregulants on drought tolerance of creeping bentgrass. Crop Science, 54(2): 837 – 844.

Demidchik V, Straltsova D, Medvedev S S, *et al*. 2014. Stress-induced electrolyte leakage: the role of K^+-permeable channels and involvement in programmed cell death and metabolic adjustment. Journal of Experimental Botany, 65(5): 1259 – 1270.

Foster K J, Miklavcic S J. 2014. On the competitive uptake and transport of ions through differentiated root tissues. Journal of Theoretical Biology, 340: 1 – 10.

Fritz M, Ehwald R. 2013. Radial transport of salt and water in roots of the common reed (*Phragmites australis* Trin. ex Steudel). Plant, Cell & Environment, 36(10): 1860 – 1870.

Kocheva K V, Georgiev G I, Kochev V K. 2014. An improvement of the diffusion model for assessment of drought stress in plant tissues. Physiologia Plantarum, 150(1): 88 – 94.

Ravikumar G, Manimaran P, Voleti S, *et al*. 2014. Stress-inducible expression of AtDREB1A transcription factor greatly improves drought stress tolerance in transgenic indica rice. Transgenic Research, 23(3):421 – 439.

Schurr U. 1998. Xylem sap sampling—new approaches to an old topic. Trends in Plant Science, 3(8): 293 – 298.

Steudle E, Oren R, Schulze E D. 1987. Water transport in maize roots measurement of hydraulic conductivity, solute permeability, and of reflection coefficients of excised roots using the root pressure probe. Plant Physiology, 84(4): 1220 – 1232.

Tang L, Cai H, Zhai H, *et al*. 2014. Over expression of glycine soja WRKY20 enhances both drought and salt tolerance in transgenic alfalfa (*Medicago sativa* L.). Plant Cell, Tissue and Organ Culture, 118(1):77 – 86.

Turner N C. 1988. Measurement of plant water status by the pressure chamber technique. Irrigation Science, 9(4): 289 – 308.

Valentovič P, Luxová M, Kolarovič L, *et al*. 2006. Effect of osmotic stress on compatible solutes content, membrane stability and water relations in two maize cultivars. Plant, Soil and Environment, 52(4): 186 – 191.

Verslues P E, Agarwal M, Katiyar-Agarwal S, *et al*. 2006. Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status. The Plant Journal, 45: 523 – 539.

Wegner L H. 2014. Root pressure and beyond: energetically uphill water transport into xylem vessels? Journal of Experimental Botany, 65(2): 381 – 393.

Xu Y, Hu W, Liu J, *et al*. 2014. A banana aquaporin gene, *MaPIP11*, is involved in tolerance to drought and salt stresses. BMC Plant Biology, 14(1): 59.

(责任编辑　王艳娜)