

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201406038

程昕昕, 刘言龙, 牛永胜, 等. 普甜玉米种子萌发期糖代谢和水解酶活性动态变化[J]. 广西植物, 2015, 35(3):348—353

Cheng XX, Liu YL, Niu YS, et al. Dynamic analysis for glucose mobilization and hydrolytic enzyme activity at different germination stages in sweet corn [J]. *Guihaia*, 2015, 35(3):348—353

普甜玉米种子萌发期糖代谢和水解酶活性动态变化

程昕昕, 刘言龙, 牛永胜, 刘 正

(安徽科技学院 农学院, 安徽 凤阳 233100)

摘 要: 种子萌发是一个较复杂的生理生化过程, 是种子贮藏物质在酶的作用下经过一系列反应生成蔗糖、葡萄糖、果糖等各种糖类化合物, 为种子萌发提供碳源和能量。该研究利用两个不同来源、籽粒营养成分具有差异的普甜玉米种子动态分析了种子萌发期蔗糖、果糖和葡萄糖代谢及关键水解酶活性的变化。结果表明: 在种子萌发过程中, E22 和 T26 两个普甜玉米种子的物质动员量、物质利用率、蔗糖、葡萄糖和果糖含量均存在遗传差异, 其中淀粉含量较高的 T26 种子具有较突出的物质利用率, 表明淀粉是影响普通甜玉米种子萌发的关键因子; 在种子萌发 4~8 d、6~10 d 时, E22 分别具有较高的蔗糖和葡萄糖含量, 而 T26 是在萌发 10 d 时具有较高的果糖含量。随着种子发芽进程, 蔗糖合成酶活性、淀粉酶活性都呈逐渐上升的趋势, 但淀粉酶活性变幅较明显; 进一步关联分析 8 个种子萌发物质利用性状间关系, 结果表明种子萌发期间, 种子物质动员量主要受淀粉酶活性影响, 而种子物质利用率则主要受糖含量多少制约。因此, 提高甜玉米种子萌发期物质利用率对其种子发芽和幼苗生长, 增强其与杂草生长的竞争力, 提高甜玉米产量均具有重要意义。

关键词: 甜玉米; 糖代谢; 动态分析; 种子萌发; 种子物质利用率

中图分类号: S330 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2015)03-0348-06

Dynamic analysis for glucose mobilization and hydrolytic enzyme activity at different germination stages in sweet corn

CHENG Xin-Xin, LIU Yan-Long, NIU Yong-Sheng, LIU Zheng

(College of Agriculture, Anhui Science and Technology University, Fengyang 233100, China)

Abstract: Seed germination is a complex physiological and biochemical process that the storage material is broken into sucrose, glucose and other sugars compounds under the action of enzyme reaction in order to provide the carbon source and energy for seedling growth. In this study, the dynamics of storage carbohydrate mobilization, sucrose synthase activity and amylase were analyzed at different seed germination stages by using two different seeds that the grain nutrients are different are from different countries in sweet corn. The results showed that there were significant differences for storage carbohydrate mobilization between E22 and T26 including the mobilized seed reserve, seed reserve utilization, sucrose, glucose and fructose content. Starch is the key factor of seed germination in sweet corn because of the outstanding material utilization in T26. By comparison, the mobilized seed reserve in T26 was lower, while the seed reserve utilization efficiency was higher. During seed germination, sucrose and glucose contents were higher for E22 in 4—8 d and 6—10 d, while fructose content was higher for T26 in 10 d. Amylases and sucrose synthase activities were increased during the process of seed germination. Grey correlation analysis showed that the mobilized seed reserve

收稿日期: 2014-06-28 修回日期: 2015-03-25

基金项目: 国家自然科学基金(31440066); 国家青年科学基金(31101598); 安徽省自然科学基金(KJ2013B79); 安徽科技学院省级科研平台开放课题(ZRC2013392)。

作者简介: 程昕昕(1978-), 女, 山西浮山县人, 博士, 副教授, 主要从事玉米种子等科研工作, (E-mail)chengxin0901@163.com。

was affected by the amylases during seed germination and seed reserve utilization was constrained by sucrose content, glucose content and fructose content. Improving of seed reserve utilization in sweet corn is of great significance to strengthen the seed germination and seedling growth, to enhance its competitiveness with weeds and to increase production.

Key words: sweet corn; glucose mobilization; dynamic analysis; seed germination; seed reserve utilization efficiency

种子萌发是在水分代谢、呼吸代谢、贮藏物代谢等基本代谢的基础上表现为幼苗生长的过程。种子萌发时,贮藏物质在酶作用下,被水解为简单的有机物,并运送到幼胚中,为胚生长及幼苗形成提供必需的营养物质和能量(Pritchard *et al.*,2002; Penfield *et al.*,2004; Aoki *et al.*,2006; Lovegrove *et al.*,2000)。因此种子萌发一直是人们研究的热点问题之一。甜玉米生产重要条件就是种子活力要高,要具有优异的种子萌发和成苗能力。种子萌发主要涉及胚的萌动和生长(或幼苗形成)两个阶段(Bewley *et al.*,1997)。幼苗生长量主要是由种子贮藏物质动员量和物质利用率两个方面决定(Soltani *et al.*,2006; Mohammadi *et al.*,2011)。由于种子呼吸消耗,形成的幼苗干重始终低于种子干物质消耗(Soltani *et al.*,2006)。因此物质动员量转化至幼苗生长的量是影响幼苗生长的重要因素。目前,已开展了小麦(Soltani *et al.*,2006)、大豆(Mohammadi *et al.*,2011)、水稻(Cheng *et al.*,2013)等种子物质利用相关性状的研究,但有关甜玉米种子萌发物质利用性状之间的关系研究尚少。

种子萌发是一个复杂的过程,是在淀粉酶的作用下经过一系列反应生成蔗糖、葡萄糖、果糖等各种糖类化合物,为种子萌发提供碳源和能量。He *et al.*(2011)研究发现水稻种子在萌发前已存在淀粉降解所需的各种酶,指出种子在萌发过程中既存在胚乳内淀粉降解,又同时存在种胚内淀粉合成。淀粉酶和蔗糖合成酶是影响种子萌发和幼苗生长的关键酶。前人已对种子萌发过程中参与淀粉动员的淀粉酶进行了广泛研究,能够为幼根、幼苗形成提供能量(Lawrence *et al.*,1990; Karrer *et al.*,1991; Kaneko *et al.*,2002)。蔗糖合成酶(EC 2.4.1.13)是种子贮藏物质代谢所必需的关键酶之一(Gordon *et al.*,1999; Horst *et al.*,2007),既可催化蔗糖合成,也可催化蔗糖分解,是一种可逆酶,催化蔗糖和UDP转化为UDP-葡萄糖和果糖(Hirose *et al.*,2008)。为了更好地解析普通甜玉米种子萌发过程中贮藏物质动员、 α -淀粉酶和蔗糖合成酶活性在种子物质利用中的作用。本研究动态分析了两个不同

来源、营养成分含量具有差异的普甜(Su 基因控制)玉米种子萌发过程中物质利用、糖含量及相关水解酶变化,以期阐明萌发过程中糖代谢机制,为种子快速发芽提供理论指导。

1 材料与方法

1.1 种子处理与萌芽试验

利用安徽玉米工程技术研究中心提供的两个来源不同的普通甜玉米品种 E22(本地)(籽粒中蛋白质含量占 13.03%,脂肪含量占 10.32%,淀粉含量占 66.15%)和 T26(美国)(籽粒中蛋白质含量占 12.67%,脂肪含量约 8.08%,淀粉含量占 71.76%)。种子经 0.1%的 HgCl₂消毒 15 min,蒸馏水冲洗后,选取大小均匀的种子备用。

按国家标准农作物种子检验规程 GB/T3543.1-3543.7-1995 技术规定,采用纸床萌发,25℃发芽,每重复 50 粒种子,重复 3 次。

1.2 糖含量测定

1.2.1 可溶糖含量测定 采用蒽酮比色法测定(张志良等,2007)。

1.2.2 葡萄糖含量测定 利用南京建成生物研究所研发的试剂盒测定,采用葡萄糖氧化酶-过氧化物酶法测定,即样本中的葡萄糖经葡萄糖氧化酶作用生成葡萄糖酸和过氧化氢,过氧化氢在过氧化物酶的作用下,将还原性 4-氨基安替比林与酚偶联缩合成可被分光光度计测定的醌类化合物。

1.2.3 蔗糖含量测定 利用南京建成生物研究所研发的试剂盒测定。通过测定蔗糖在水解液中经过沸水浴,产物在 290 nm 处有最大吸收峰,测定 OD 值,计算出蔗糖的含量。

1.2.4 果糖含量测定 利用南京建成生物研究所研发的试剂盒测定。果糖与基质液作用,其产物在 285 nm 处有最大吸收峰,可以通过紫外分光光度计比色测定其含量。

1.3 蔗糖合成酶和淀粉酶活性的测定

1.3.1 淀粉酶活性测定 利用南京建成生物研究所研发的试剂盒测定。淀粉酶能水解淀粉生成葡

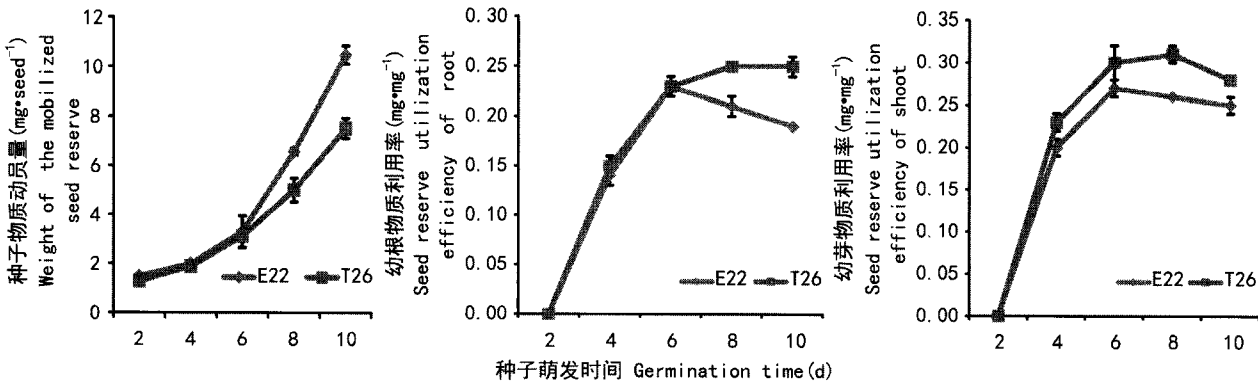


图 1 普甜玉米种子萌发过程中物质动员量和幼芽、幼根物质利用率动态分析
Fig. 1 Dynamic analysis of weight of mobilized seed reserve (WMSR) and seed reserve utilization efficiency (SRUE) of shoot and root on sweet corn seed in germination

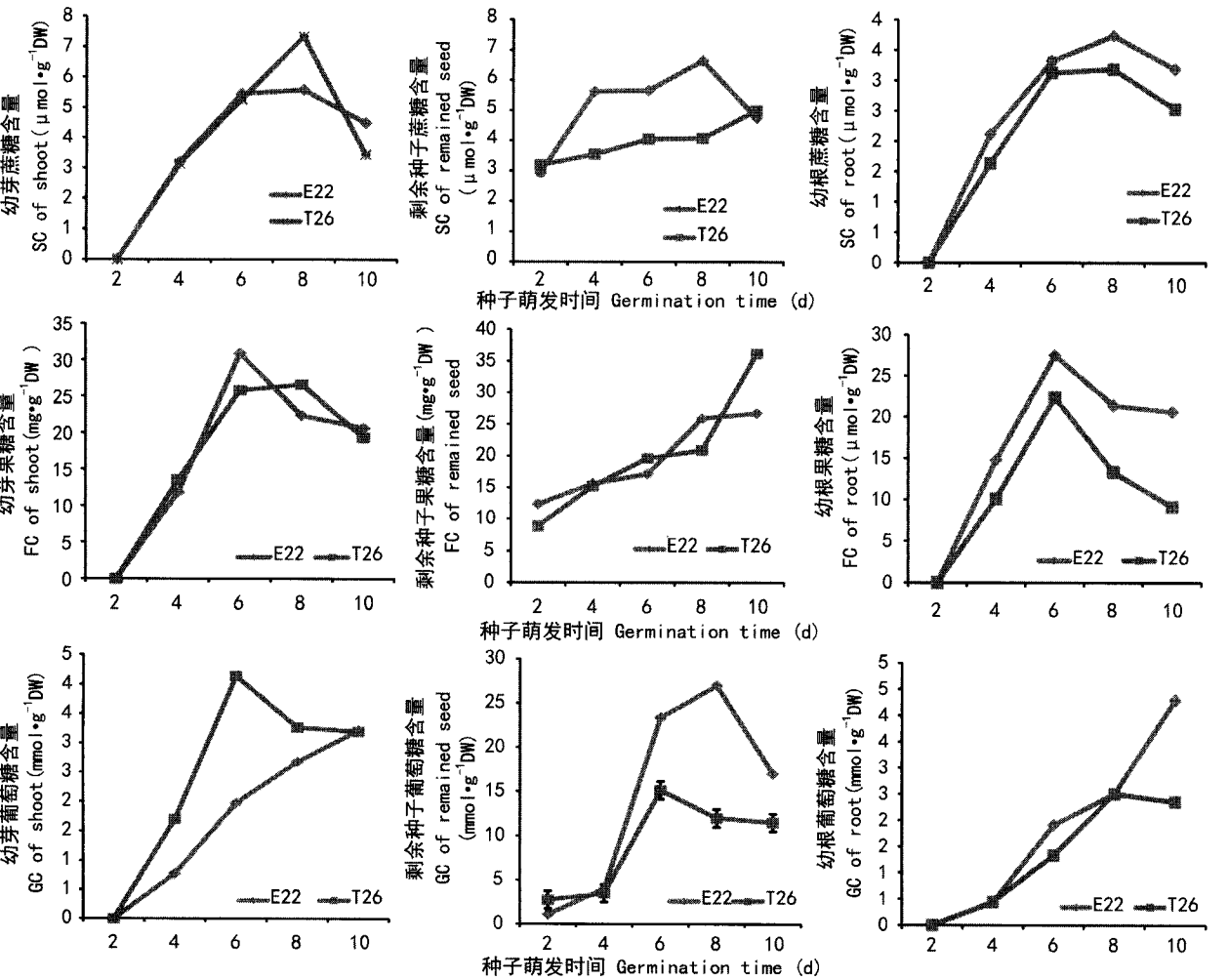


图 2 普甜玉米种子萌发过程中不同组织蔗糖、果糖和葡萄糖含量动态变化
Fig. 2 Dynamic analysis of sucrose content (SC), fructose content (FC) and glucose content (GC) on sweet corn seed in germination

葡萄糖、麦芽糖等,在底物浓度已知并且过量的情况下,加入碘液与未水解的淀粉结合生成蓝色复合物, 根据蓝色的深浅可推算出水解的淀粉量,从而计算出 AMY 的活力。

1.3.2 蔗糖合成酶活性测定 利用南京建成生物工程研究所研发的试剂盒测定。在植物体内,蔗糖合成酶能够催化果糖生成蔗糖,通过水解液处理后的产物在 290 nm 处有最大吸收峰,通过比色测定其吸光度值,从而计算出蔗糖合成酶的活力。

2 结果与分析

2.1 不同甜玉米种子物质利用性状动态变化

甜玉米种子萌发过程中(0~10 d),种子物质动员量和物质利用率呈上升趋势。种子萌发 0~6 d E22 和 T26 的物质动员量(WMSR)大致相同,在萌发 6~10 d, E22 的物质动员量略高于 T26,到萌发 10 d 时, E22 物质动员量高达 10.48 mg/粒(图 1)。不同组织(幼根、幼芽)的物质利用率研究表明,在种子萌发 0~10 d 期间, T26 幼根、幼芽的物质利用率均较高。不同种子幼芽物质利用率在种子萌发 4、6、8、10 d 存在显著差异,幼根在萌发 8、10 d 存在显著差异。通过种子主要营养成分差异分析, T26 淀粉含量较高,在种子萌发过程中物质动员量较低,物质利用率突出,表明在种子发芽过程中,淀粉是影响普通甜玉米种子萌发的关键因子;种子呼吸消耗低,能将动员的贮藏物质充分地用于幼苗生长。

2.2 种子萌发期间糖代谢动态变化

2.2.1 不同组织中葡萄糖含量的动态变化 甜玉米种子萌发过程中不同组织的葡萄糖含量具有一定的差异(图 2)。在种子萌发过程中, T26 的葡萄糖含量呈先上升再下降的过程;不同组织的葡萄糖含量不同,幼芽中的葡萄糖含量较高于 E22;在种子萌发 6 d 转化到幼芽的最高,而萌发 8 d 转化到幼根的最高。剩余种子中葡萄糖含量表明,在种子萌发 0~4 d, T26 的胚乳淀粉能较快的转化为葡萄糖,从而使种子萌动较快。

2.2.2 不同组织中蔗糖含量的动态变化 普甜玉米种子萌发期蔗糖含量动态分析表明(图 2),在种子萌发过程中, E22 淀粉转化为蔗糖含量高于 T26。其中不同普甜玉米剩余种子中蔗糖含量在萌发 4、6、8 d 表现显著差异。蔗糖是植物糖分运输的主要形式,是种子萌发的主要能量来源,结合幼芽、幼根组织中蔗糖含量分析, E22 转化到幼苗中的蔗糖含量多于 T26,其物质动员量较高,幼苗生长较壮。

2.2.3 不同组织中果糖含量的动态变化 进一步对普甜玉米种子萌发过程中果糖含量研究表明,剩余

种子中果糖含量呈上升过程,而幼苗(幼芽+幼根)中果糖含量呈现上升再下降。T26、E22 幼根组织中的果糖含量在种子萌发 4、6、8、10 d 达到显著差异。

2.2.4 酶活性动态变化 随着种子的发芽进程,蔗糖合成酶活性、淀粉酶活性都呈逐渐上升的趋势,但淀粉酶活性变幅较明显。比较分析 E22 和 T26,得出 T26 淀粉酶活性在种子萌发 2、6、8、14 d 极显著高于 E22; E22 蔗糖合成酶活性较弱,两者在种子萌发 6 d 达到极显著差异。表明在相同的种子萌发时间, T26 具有更高的酶活性, T26 种子能更多有效的使淀粉转化,更多地利用于幼苗生长,物质利用率较高。

2.3 种子物质利用相关性状关联度分析

为进一步阐明普通甜玉米种子萌发阶段关键水解酶活性、糖含量与胚乳贮藏物质动员、利用的相关性程度,本研究利用 8 个不同性状数据标准化进行灰色关联分析。结果表明种子萌发物质动员量与淀粉酶活性关联,关联系数为 0.64;种子物质利用率与糖含量关联;而葡萄糖含量则受淀粉酶活性、蔗糖合成酶活性制约,其关联系数分别为 0.89 和 0.73。

3 讨论与结论

种子萌发是个体发育中最为关键的时期,主要包括贮藏物质在酶作用下的水解以及形成新组织或新器官两个主要过程(Soltani *et al.*, 2006)。糖类物质代谢是种子萌发过程中能量代谢的一个重要指标,也是贮藏物有效转化利用的一个衡量标准。McCouch *et al.* (2008) 发现水稻种子萌发 4 d 时,胚乳贮藏物质进入快速分解阶段,与本研究结果相一致。在种子萌发过程中,本研究发现不同普甜玉米种子萌发相关性状物质动员量和物质利用率具有遗传差异。其中, T26 种子萌发过程中物质动员量较低,但具有突出的物质利用率。

蔗糖和果糖是种子萌发过程中主要碳水化合物,蔗糖也可以转换为果糖和葡萄糖,果糖是可溶性糖的主要成分。Svetlana *et al.* (2010) 表明燕麦种子萌发前蔗糖、葡萄糖、果糖含量很低,在种子萌发 4 d 后盾片组织中葡萄糖含量最高。本研究发现种子萌发过程中 E22 和 T26 的蔗糖(SC)、葡萄糖(GC)和果糖(FC)含量也存在遗传差异。在种子萌发 4~10 d 时, E22 幼根组织中具有较高的蔗糖(SC)

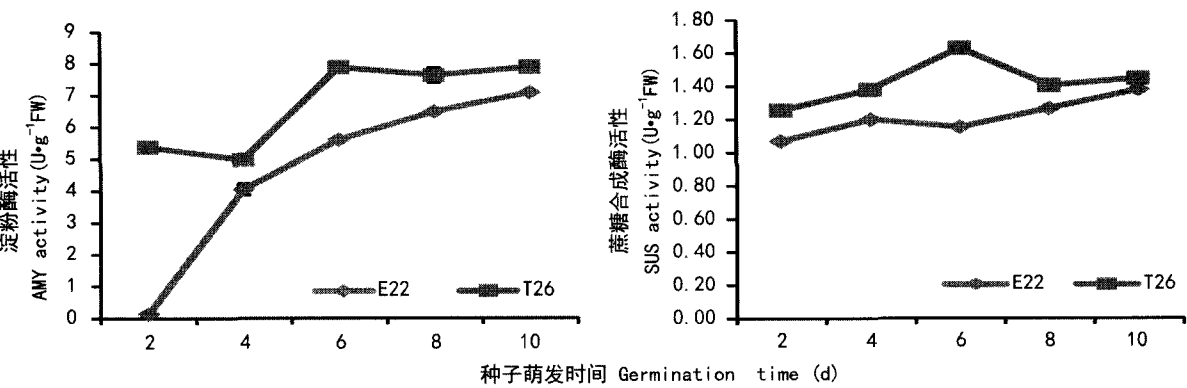


图 3 普甜玉米种子萌发过程中淀粉酶、蔗糖合成酶酶活性动态变化
Fig. 3 Dynamic analysis of amylase (AMY) activity and SUS (sucrose synthase) activity on sweet corn seed in germination

表 1 普甜玉米种子萌发期物质利用相关性状关联度分析
Table 1 Grey correlation analysis between eight traits on sweet corn

性状 Trait	物质动员量 WMSR	幼芽物质 利用率 SRUE-shoot	幼根物质 利用率 SRUE-root	葡萄糖 GC	蔗糖 SC	果糖 FC	淀粉酶酶 活性 AMY	蔗糖合成酶 酶活性 SUS
物质动员量 WMSR	1.00	0.52	0.54	0.63	0.49	0.55	0.64	0.55
幼芽物质利用率 SRUE-shoot	0.46	1.00	0.87	0.72	0.69	0.70	0.68	0.65
幼根物质利用率 SRUE-root	0.45	0.86	1.00	0.76	0.73	0.72	0.71	0.71
葡萄糖 GC	0.56	0.72	0.76	1.00	0.67	0.73	0.89	0.72
蔗糖 SC	0.49	0.74	0.79	0.73	1.00	0.78	0.71	0.74
果糖 FC	0.53	0.74	0.78	0.77	0.77	1.00	0.75	0.71
淀粉酶酶活性 AMY	0.52	0.64	0.69	0.88	0.61	0.68	1.00	0.67
蔗糖合成酶酶 活性 SUS	0.48	0.65	0.72	0.73	0.70	0.67	0.71	1.00

WMSR: weight of mobilized seed reserve; SRUE: seed reserve utilization efficiency; GC: glucose content; SC: sucrose content; FC: fructose content; AMY: amylase; SUS: sucrose synthase.

和果糖(FC)含量,而 T26 在萌发 10 d 时剩余种子中具有较高的果糖(FC)含量,说明种子萌发后期 T26 能将动员的贮藏物质充分的用于幼苗生长。

在种子萌发过程中,淀粉酶主要是在种子吸胀阶段合成的(Ziegler,1999;Potokina *et al.*,2002),影响萌发后期幼苗生长速率(Nandi *et al.*,1995;Kaneko *et al.*,2002;Zhang *et al.*,2005)。本研究主要测定普甜玉米种子萌发阶段总淀粉酶活性。种子萌发 4~10 d,总淀粉酶活性急剧增加,这是由于种子萌发淀粉酶大量合成。相关性研究表明淀粉酶活性在种子萌发物质利用过程中起重要作用。

蔗糖合成酶在植物生长发育过程中起重要作用,以往研究发现蔗糖合成酶(SUS)能够影响豆科

植物中根瘤固氮代谢以及韧皮部运输能力(Gordon *et al.*,1999)。本研究发现种子萌发 4~10 d 蔗糖合成酶活性缓慢逐步上升,这与种子萌发过程中物质动员变化趋势一致,关联分析研究表明蔗糖合成酶活性主要影响着种子萌发过程中糖含量的多少。

参考文献:

Aoki N, Scofield GN, Wang XD, *et al.* Furbank RT. 2006. Pathway of sugar transport in germinating wheat seeds[J]. *Plant Physiol*,**141**: 1 255—1 263

Bewley JD. 1997. Seed germination and dormancy[J]. *Plant Cell*, **9**: 1 055—1 066

Cheng X, Cheng J, Huang X. *et al.* 2013. Dynamic quantitative trait loci analysis of seed reserve utilization during three germination stages in rice[J]. *PLoS One*,**8**: 80 002

- Gordon AJ, Minchin FR, James CL, *et al.* 1999. Sucrose synthase in legume nodules is essential for nitrogen fixation[J]. *Plant Physiol*, **120**(3): 867—878
- He DL, Han C. 2011. Constructing the metabolic and regulatory pathways in germinating rice seeds through proteomic approach[J]. *Proteomics*, **11**: 2 693—2 713
- Hirose T, Scofield GN, Terao T. 2008. An expression analysis profile for the entire sucrose synthase gene family in rice[J]. *Plant Sci*, **174**(5): 534—543
- Horst I, Welham T, Kelly S, *et al.* 2007. TILLING mutants of *Lotus japonicus* reveal that nitrogen assimilation and fixation can occur in the absence of nodule-enhanced sucrose synthase[J]. *Plant Physiol*, **144**(2): 806—820
- Kaneko M, Itoh H, Ueguchi-Tanaka M, *et al.* 2002. The α -amylase induction in endosperm during rice seed germination is caused by gibberellin synthesized in epithelium[J]. *Plant Physiol*, **128**(4): 1 264—1 270
- Karrer EE, Litts JC, Rodriguez RL. 1991. Differential expression of α -amylase genes in germinating rice and barley seeds[J]. *Plant Mol Biol*, **16**(5): 797—805
- Lawrence DM, Halmer P, Bowles DJ. 1990. Mobilisation of storage reserves during germination and early seedling growth of sugar beet[J]. *Physiol Plant*, **78**(3): 421—429
- Lovegrove A, Hooley R. 2000. Gibberellin and abscisic acid signaling in aleurone[J]. *Trends Plant Sci*, **5**: 102—110
- McCouch SR. 2008. CGSNL (Committee on Gene Symbolization, Nomenclature, Linkage, Rice Genetics Cooperative). Gene nomenclature system for rice[J]. *Rice*, **1**: 72—84
- Mohammadi H, Soltani A. 2011. Effects of seed aging on subsequent seed reserve utilization and seedling growth in soybean[J]. *Int J Plant Prod*, **5**(1): 65—70
- Nandi S, Das G, Sen-mandi S. 1995. α -amylase activity as an index for germination potential in rice[J]. *Ann Bot*, **75**: 463—467
- Penfield S, Rylott EL, Gilday AD, *et al.* 2004. Reserve mobilization in the arabidopsis endosperm fuels hypocotyl elongation in the dark, is independent of abscisic acid, and requires phosphoenolpyruvate carboxykinase 1[J]. *Plant Cell*, **16**: 2 705—2 718
- Potokina E, Sreenivasulu N, Altschmied L, *et al.* 2002. Differential gene expression during seed germination in barley (*Hordeum vulgare* L.)[J]. *Funct Integr Gen*, **2**(1-2): 28—39
- Pritchard SL, Charlton WL, Baker A, *et al.* 2002. Germination and storage reserve mobilization are regulated independently in *Arabidopsis*[J]. *Plant J*, **31**: 639—647
- Soltani A, Gholipour M. 2006. Seed reserve utilization and seedling growth of wheat as affected by drought and salinity[J]. *Environ Exp Bot*, **55**: 195—200
- Svetlana L, Asa G. 2010. Mobilization of lipid reserves during germination of oat (*Avena sativa* L.), a cereal rich in endosperm oil[J]. *J Exp Bot*, **61**(11): 3 089—3 099
- Zhang ZH, Yu SB, Yu T, *et al.* 2005. Mapping quantitative trait loci (QTLs) for seedling-vigor using recombinant inbred lines of rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Field Crops Res*, **91**: 161—170
- Zhang ZL, Zhai WJ. 2007. Plant physiology Experimental Guidance [M]. Beijing: Higher Education Press: 127—128
- Ziegler P. 1999. Cereal β -amylases[J]. *J Cereal Sci*, **29**: 195—204

(上接第 413 页 Continue from page 413)

- Cheong YH, Kim KN, Pandey GK, *et al.* 2003. CBL1, a calcium sensor that differentially regulates salt, drought, and cold responses in *Arabidopsis*[J]. *Plant Cell*, **15**(8): 1 833—1 845
- Deming G, Zizhong G, Jiankang Z. 2002. Expression, activation and biochemical properties of a novel *Arabidopsis* protein kinase[J]. *Plant Physiol*, **129**(1): 225—234
- Deming G, Changqing Z, Xiuyin C, *et al.* 2002. Constitutive activation and transgenic evaluation of the function of an *Arabidopsis* PKS protein kinase[J]. *J Biol Chem*, **227**(44): 42 088—42 096
- Detlef W, Jane G. 2002. *Arabidopsis*: A Laboratory Manual[M]. New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press: 168—169
- Hardie DG, Carling D, Carlson M. 1998. The AMP-activated/SNF1 protein kinase subfamily: metabolic sensors of the eukaryotic cell[J]. *Ann Rev Biochem*, **67**(1): 821—855
- Hrabak EM, Chan CW, Gribskov M, *et al.* 2003. The *Arabidopsis* CDPK-SnRK superfamily of protein kinases[J]. *Plant Physiol*, **132**(2): 666—680
- Jen S, Li Z, Jang JC. 1999. Sugars as signaling molecules[J]. *Curr Opin Plant Biol*, **2**: 410—418
- Qin YZ(秦玉芝), Li X(李旭), Guo M(郭明), *et al.* 2008. Regulation of salt and ABA responses by CIPK14, a calcium sensor interacting protein kinase in *Arabidopsis* (钙传感蛋白互作激酶 CIPK14 参与拟南芥盐和 ABA 胁迫应答调节)[J]. *Sci Chin Ser C: Life Sci* (中国科学 C 辑: 生命科学), **38**(5): 446—457
- Qin YZ(秦玉芝), Guo M(郭明), Li X(李旭), *et al.* 2010. Stress responsive gene CIPK14 is involved in phytochrome A-mediated far-red light inhibition of greening in *Arabidopsis* (胁迫相关基因 CIPK14 在 PHYA 介导抑制拟南芥远红光黄化苗转绿过程中的作用)[J]. *Sci Chin: Life Sci* (中国科学: 生命科学), **40**(10): 970—977
- Uner K, Stefan W, Dragica B, *et al.* 2004. Calcium sensors and their interacting protein kinases: genomics of the *Arabidopsis* and rice CBL-CIPK signaling networks[J]. *Plant Physiol*, **134**(1): 43—58
- Xie C, Zhou X, Deng X, *et al.* 2010. PKS5, a SNF1-related kinase, interacts with and phosphorylates NPR1, and modulates expression of WRKY38 and WRKY62[J]. *J Genet Genom*, **37**(6): 359—369
- Yan G, Ursula H, Manabu I, *et al.* 2001. Molecular characterization of functional domains in the protein kinase SOS2 that is required for plant salt tolerance[J]. *Plant Cell*, **13**(6): 1 383—1 399
- Yong QY, Yun XQ, Chang XX, *et al.* 2010. The *Arabidopsis* chaperone J3 regulates the plasma membrane H^+ -ATPase through interaction with the PKS5 kinase[J]. *Plant Cell*, **22**(4): 1 313—1 332