

# Aux/IAA 家族基因 *GhAux1* 沉默促进棉花幼苗的生长

王 丽,王俐锋,赵盼盼,李用芳,王太霞,李景原  
(河南师范大学 生命科学学院,河南 新乡 453007)

**摘要:**为明确 Aux/IAA 家族基因 *GhAux1* 在棉花幼苗生长发育中的功能,利用病毒诱导的基因沉默 (VIGS) 技术构建了重组表达载体 pTRV - *GhAux1*, 转化农杆菌并注射到棉花幼苗子叶,采用 qRT - PCR 检测 *GhAux1* 沉默效率,并对 *GhAux1* 沉默植株的表型、内源生长素 (IAA) 含量和赤霉素 ( $GA_4$ ) 含量以及 GA 合成关键酶基因的表达进行了分析。结果表明,成功建立了 VIGS 体系,注射含 pTRV - *GhAux1* 的菌液后 15 d, *GhAux1* 在沉默植株中的表达量仅为空载体对照的 26%; 注射含 pTRV - *GhAux1* 的菌液后 24、27、30 d, *GhAux1* 沉默植株的株高较空载体对照分别显著增加了 18%、27%、20%, 其中注射后 27 d 达到极显著水平; 注射含 pTRV - *GhAux1* 的菌液后 21、24、27 d, *GhAux1* 沉默植株的节间内源  $GA_4$  含量比空载体对照分别增加了 33%、20%、33%, 且 GA 合成关键酶基因 *GhGA20ox1*、*GhGA20ox2* 和 *GhGA3ox1* 的表达量均显著或极显著增加,而 IAA 含量仅在注射后 27 d 显著增加。表明 *GhAux1* 参与 IAA 与 GA 的互作,可调控 GA 合成途径下游基因的表达,抑制棉花幼苗的生长。

**关键词:**棉花; 病毒诱导的基因沉默; Aux/IAA; *GhAux1*; 赤霉素

**中图分类号:** S562.01      **文献标志码:** A      **文章编号:** 1004 - 3268(2019)06 - 0046 - 07

## Silencing of Aux/IAA Family Gene *GhAux1* Promotes the Growth of Cotton Seedlings

WANG Li, WANG Lifeng, ZHAO Panpan, LI Yongfang, WANG Taixia, LI Jingyuan  
(College of Life Science, Henan Normal University, Xinxian 453007, China)

**Abstract:**To explore the function of Aux/IAA family gene *GhAux1* in the growth and development of cotton seedlings, we constructed the recombinant expression vector pTRV-*GhAux1*, transformed it into *Agrobacterium* and further inoculated it into the cotyledons of cotton seedlings by virus-induced gene silencing (VIGS) method. The silencing efficiency of *GhAux1* in silenced cotton seedlings was detected by qRT-PCR. Plant phenotypes, the content of endogenous auxin (IAA) and gibberellin ( $GA_4$ ) and the expression level of key genes for GA synthesis were investigated. The result showed that, the expression level of *GhAux1* in *GhAux1*-silenced plants was only 26% of that in pTRV control plants at 15 days after inoculation. The *GhAux1*-silenced plants were successfully obtained. The height of *GhAux1*-silenced plants was increased significantly by 18%, 27% and 20% at 24, 27 and 30 days after inoculation respectively compared to pTRV control plants, and the difference was extremely significant at 27 d. Silencing of *GhAux1* increased the level of endogenous  $GA_4$  by 33%, 20% and 33% at 21, 24 and 27 days after inoculation respectively compared to pTRV control plants. Correspondingly, the expression level of *GhGA20ox1*, *GhGA20ox2* and *GhGA3ox1* which encoded GA biosynthesis key enzymes showed significant

收稿日期:2019 - 01 - 02  
基金项目:国家自然科学基金青年科学基金项目(31771703,31601241);河南省高等学校重点科研项目资助计划(17A180007)  
作者简介:王 丽(1980 - ),女,河南新乡人,讲师,博士,主要从事植物生长发育调控研究。E - mail:wangli1015@htu.cn  
通信作者:李景原(1963 - ),男,河南上蔡人,教授,博士,主要从事植物结构与生长发育调控研究。  
E - mail:041034@htu.edu.cn

or extremely significant up-regulation in *GhAux1*-silenced plants. The endogenous IAA content was increased significantly only at 27 days after inoculation. These results suggest that *GhAux1* may play a negative role during the growth and development of cotton seedlings by regulating the expression of genes in GA biosynthesis pathway.

**Key words:** Cotton; Virus-induced gene silencing; Aux/IAA; *GhAux1*; Gibberellin

棉花 (*Gossypium hirsutum* L.) 是我国重要的经济作物, 具有无限生长习性, 合理调控其营养生长是保证棉纤维优质和高产的重要前提, 挖掘棉花生长调控的关键基因并揭示其功能可为棉花基因工程改良提供基因储备, 对协调其营养生长和生殖生长具有重要的理论指导意义。生长素 (IAA) 是最早发现的植物激素, 参与调控植物生长发育的许多过程, 如器官的形成、茎和根的伸长、维管组织分化、顶端优势、花和果实的发育等<sup>[1-4]</sup>。Aux/IAA 是 IAA 信号转导途径的主要转录抑制因子, 是一类短寿命的核蛋白, 具有 4 个高度保守的结构域 (I—IV), 其中, 结构域 III/IV 介导 Aux/IAA 自身的同源寡聚化或与生长素响应因子 (ARF) 的异源寡聚化, 从而调控下游 IAA 反应基因的表达<sup>[5]</sup>。

Aux/IAA 家族成员基因在植物的生长发育中发挥着不同的生物学功能。拟南芥中, *iaa3* 基因功能缺失影响侧根的形成和 IAA 的平衡<sup>[6]</sup>; *iaa2* 基因和 *iaa6* 基因过表达使胚轴变短且叶片上卷<sup>[6-7]</sup>; *iaa16* 基因过表达使植株变矮、叶片变小、根毛减少等<sup>[8]</sup>。番茄 *IAA9* 基因表达下调引起胚轴/茎伸长、叶片的维管分化程度增加、顶端优势减弱<sup>[9]</sup>。马铃薯 *StIAA2* 基因表达下调使植株高度增加、叶柄向下<sup>[10]</sup>。过表达 *OsIAA4* 基因的水稻植株表现为矮化和分蘖角度增加<sup>[11]</sup>。棉花中已发现 10 个 Aux/IAA 家族成员基因, 分别为 *GhAux1*—*GhAux9* 和 *GhAux16*<sup>[12]</sup>, 但这些基因的功能均不清楚, 其中 *GhAux1* 主要在棉花的营养器官如叶、茎和根中表达, 表明它可能参与调控棉花的营养生长, 但具体功能不清楚。鉴于此, 采用病毒诱导的基因沉默 (Virus-induced gene silencing, VIGS) 技术沉默 *GhAux1*, 探讨其在棉花营养生长中的调控作用, 为深入研究 IAA 对棉花生长的调控, 最终为棉花品种改良和种质创新提供理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 试验材料

供试棉花为陆地棉 (*Gossypium hirsutum* L.) 欣抗 4。选取籽粒饱满的种子, 浸种后于土中培养, 待棉花幼苗的子叶展开, 将其移入盛有 1/2 Hoagland

营养液的塑料盆中, 每 4 d 更换 1 次营养液, 于光照培养室内进行培养, 光照强度 500  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ , 光/暗周期 14 h/10 h, 昼/夜温度为 25  $^{\circ}\text{C}$ /21  $^{\circ}\text{C}$ 。

### 1.2 *GhAux1* VIGS 重组载体的构建和沉默植株的获得

用于构建 VIGS 体系的烟草脆裂病毒 (Tobacco rattle virus) 载体 pTRV 与携带 *CLAI* (*Chloroplasts altered 1*) 基因的病毒载体由美国德州农工大学单立波教授惠赠。用植物 RNA 提取试剂盒 (艾德莱, 北京) 提取棉花叶片的总 RNA, 用逆转录酶 (M-MLV Reverse Transcriptase, Takara) 合成 cDNA。根据 *GhAux1* (HQ452481) 的 cDNA 序列设计 VIGS 引物 (上游引物 5' - GGAATTCTGGAAGGAGACTGAATTACGAG - 3', 下划线为 *EcoR* I 酶切位点; 下游引物 5' - GGGGTACCTCCATTGTAGCCTTCCCTCT - 3', 下划线为 *Kpn* I 酶切位点), 扩增目的基因, 之后用 *EcoR* I / *Kpn* I 分别对 PCR 扩增产物和表达载体 pTRV - RNA2 进行双酶切, 产物经琼脂糖凝胶回收试剂盒 (天根, 北京) 纯化后, 连接、转化和筛选阳性克隆, 获得重组表达载体 pTRV - *GhAux1*。

分别将 pTRV - RNA1、pTRV - RNA2、pTRV - *GhCLAI* 和 pTRV - *GhAux1* 转化农杆菌菌株 GV3101, 挑取单克隆到含卡那霉素和庆大霉素的 2 mL LB 培养基中, 28  $^{\circ}\text{C}$  培养过夜, 随后将培养好的菌液接种到 YEB 培养基 (含 20  $\mu\text{mol}/\text{L}$  乙酰丁香酮、50  $\mu\text{g}/\text{mL}$  卡那霉素、50  $\mu\text{g}/\text{mL}$  庆大霉素和 10 mmol/L 吗啉乙磺酸) 中, 28  $^{\circ}\text{C}$  培养过夜。4 000 r/min 离心 8 min, 弃上清, 收集菌液并加入一定体积的转化溶液 (10 mmol/L MES、200  $\mu\text{mol}/\text{L}$  乙酰丁香酮和 10 mmol/L  $\text{MgCl}_2$ ), 调整农杆菌悬浮液的浓度为  $\text{OD}_{600} = 1.5$ 。将含有 pTRV - RNA2、pTRV - *GhCLAI* 和 pTRV - *GhAux1* 的菌液分别与含 pTRV - RNA1 的农杆菌悬浮液等体积混合, 室温下避光静置 3 h。将 126 株棉花幼苗分为 3 组, 其中一组 (60 株幼苗) 注射含 pTRV - RNA2 的菌液作为空载体对照组 (pTRV - 00), 另一组 (60 株幼苗) 注射含 pTRV - *GhAux1* 的菌液为沉默植株 (pTRV - *GhAux1*), 剩余 6 株幼苗注射含 pTRV - *GhCLAI* 的菌液作为 VIGS 体系的对照, 出现白化即为 *CLAI* 沉默表型。

1.3 测定指标与方法

1.3.1 沉默效率检测 注射农杆菌后 15 d,分别取 pTRV - 00 和 pTRV - *GhAux1* 棉花幼苗的倒 1 叶(新生叶片),提取总 RNA,逆转录成 cDNA。采用 SYBR green II 荧光染料 (Takara, Japan) 定量 PCR 检测

*GhAux1* 的表达水平,引物见表 1,反应条件:95 ℃ 30 s;95 ℃ 5 s,60 ℃ 35 s,40 个循环。以 *GhUBQ7* 为内参,采用  $2^{-\Delta\Delta CT}$  对基因相对表达量进行分析。各组样品重复 3 次。

表 1 实时荧光定量 PCR 的引物  
Tab.1 Primers for real-time PCR

基因 Gene	上游引物 (5'—3') Forward primer	下游引物 (5'—3') Reverse primer
<i>GhUBQ7</i>	AAGAAGAAGACCTACACCAAGCC	GCCCACACTTACCGCAATA
<i>GhAux1</i>	TGGCCACCAATCCGATCAAA	GAGGAGTTGAGGATAGCGCC
<i>GhGA20ox1</i>	TTTACAAGAGCCGCTTGAC	ACAAAGCCCAGCATTGTCC
<i>GhGA20ox2</i>	GCAGCTGGCCTAGTTAATGG	TCATGTCAGCACGGTAATGG
<i>GhGA3ox1</i>	GGCATAATTGCCAAAGAGGA	AGGAGAGTGGACTCGGTGTG

1.3.2 沉默植株表型分析 注射农杆菌第 15、18、21、24、27、30 天,分别测量 pTRV - 00 和 pTRV - *GhAux1* 棉花幼苗的株高(子叶节至顶芽),并观察 pTRV - 00、pTRV - *GhCLA1* 和 pTRV - *GhAux1* 棉花幼苗的表型。

1.3.3 沉默植株内源 IAA 和 GA<sub>4</sub> 含量测定及 GA 合成基因表达水平检测 注射农杆菌第 21、24、27 天,分别取 pTRV - 00 和 pTRV - *GhAux1* 棉花幼苗的第 3 节间(自下向上),测定内源 IAA 和 GA<sub>4</sub> 含量,并分析 GA 合成基因 *GhGA20ox1*、*GhGA20ox2* 和 *GhGA3ox1* 的表达水平。激素含量测定采用酶联免疫吸附检测法(ELISA),所用抗体均为单克隆抗体,由中国农业大学作物化学控制研究中心提供<sup>[13]</sup>。

1.4 数据处理与分析

用 Microsoft Excel 2017 进行数据处理,数值为平均值 ± 标准差;采用 SPSS 17.0 软件进行数据统计分析,采用 *t* 检验进行差异显著性分析 ( $P = 0.05$  或  $P = 0.01$ );采用 Origin 9.0 软件作图。

2 结果与分析

2.1 重组表达载体 pTRV - *GhAux1* 的构建

PCR 扩增 *GhAux1*,经琼脂糖凝胶电泳检测到 500 bp 的目的片段(图 1A),将该片段经 *EcoR* I 和 *Kpn* I 双酶切后连入表达载体 pTRV - RNA2,获得重组表达载体 pTRV - *GhAux1*;对重组表达载体进行双酶切,并用 1% 琼脂糖凝胶电泳检测,酶切产物中有 500 bp 的目的片段(图 1B),表明成功构建了 pTRV - *GhAux1* 重组病毒表达载体。

2.2 棉花幼苗中 *GhAux1* 沉默效率的检测

对棉花幼苗注射含有 pTRV - *GhCLA1* 重组病毒载体的菌液 15 d 后,可观察到新生叶片出现明显白化,表明 *GhCLA1* 被成功沉默,且 VIGS 体系成功

建立。此时,采用 qRT - PCR 检测沉默棉花幼苗中 *GhAux1* 的相对表达量,结果如图 2 所示,与空载体

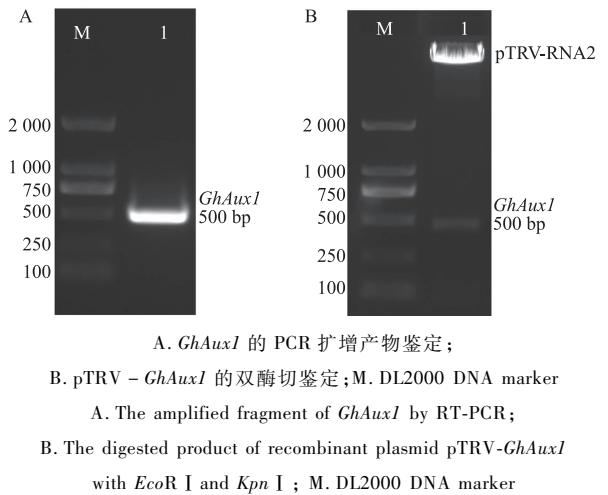


图 1 重组表达载体 pTRV - *GhAux1* 的构建  
Fig.1 Construction of recombinant expression vector pTRV-*GhAux1*

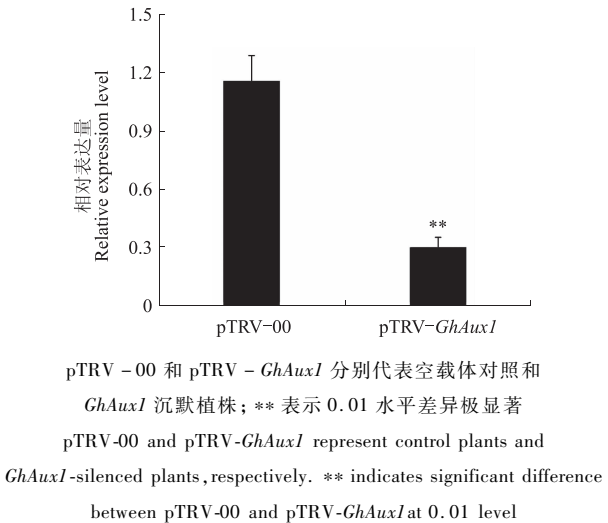


图 2 *GhAux1* 在沉默植株中的表达量  
Fig.2 Expression level of *GhAux1* in silenced seedlings

对照 pTRV-00 相比,沉默植株中 *GhAux1* 的表达量极显著降低( $P < 0.01$ ),仅为空载体对照的 26%,表明成功获得了 *GhAux1* 沉默的棉花幼苗植株。

2.3 *GhAux1* 沉默对棉花幼苗生长的影响

如图 3A 所示,注射菌液后 24 d,*GhAux1* 沉默棉株的株高显著高于 pTRV-00 对照组( $P < 0.05$ ),

注射后 27 d 差异极显著( $P < 0.01$ )。注射菌液后 24、27、30 d,*GhAux1* 沉默的棉花幼苗株高比 pTRV-00 分别增加了 18%、27%、20%。由图 3B 可见,注射菌液后 27 d,pTRV-*GhCLA1* 植株的白化明显,*GhAux1* 沉默植株的株高明显高于 pTRV-00,且叶片也明显大于 pTRV-00 植株。

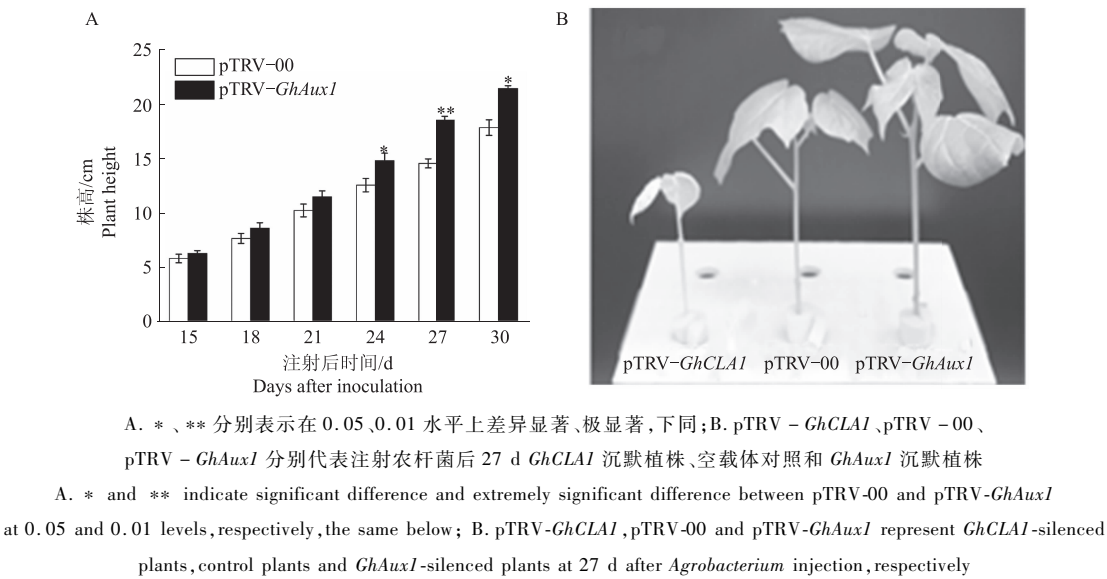


图 3 *GhAux1* 沉默对棉花幼苗生长的影响

Fig.3 Effect of silencing *GhAux1* on the growth of cotton seedlings

2.4 *GhAux1* 沉默对棉花幼苗节间内源 IAA 和  $GA_4$  含量的影响

*GhAux1* 沉默植株在注射含 pTRV-*GhAux1* 的菌液后 24~30 d 株高显著增加(图 3),为明确这一现象是否由内源激素变化引起,选择注射含 pTRV-*GhAux1* 的菌液后 21、24、27 d 对内源 IAA 和  $GA_4$  含

量进行测定。由图 4A 可见,注射含 pTRV-*GhAux1* 的菌液后 27 d,*GhAux1* 沉默的棉花幼苗节间内源 IAA 含量显著高于 pTRV-00( $P < 0.05$ );注射含 pTRV-*GhAux1* 的菌液后 21、24、27 d,*GhAux1* 沉默的棉花幼苗节间内源  $GA_4$  含量较 pTRV-00 棉株分别极显著增加 33%、20%、33%( $P < 0.01$ ,图 4B)。

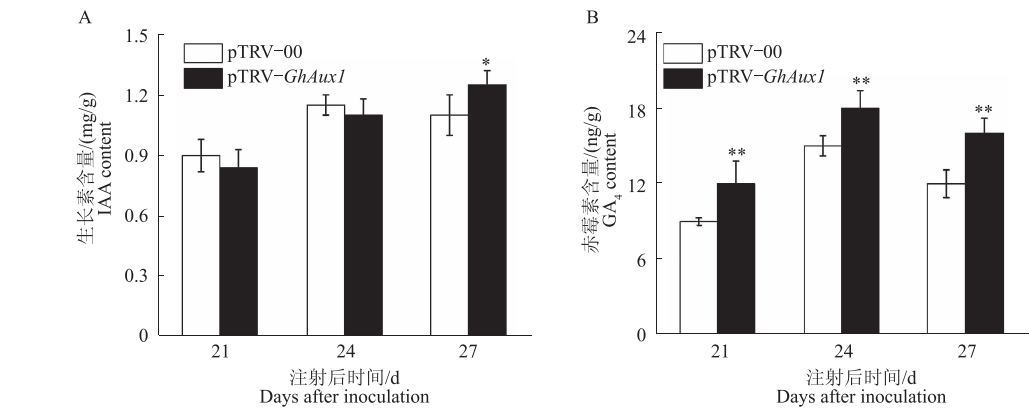


图 4 *GhAux1* 沉默对棉花幼苗节间内源 IAA 和  $GA_4$  含量的影响

Fig.4 Effect of silencing *GhAux1* on the endogenous IAA and  $GA_4$  contents in the internode of cotton seedlings

2.5 *GhAux1* 沉默对棉花幼苗 GA 合成关键酶基因表达的影响

注射含 pTRV-*GhAux1* 的菌液后 21、24、27 d,与 pTRV-00 相比,*GhAux1* 沉默的棉花幼苗节间

GA 合成关键酶基因 *GhGA20ox1*、*GhGA20ox2* 和 *GhGA3ox1* 表达水平均显著或极显著增加(图 5),与 pTRV-00 相比,*GhGA20ox1* 的表达水平分别增加了 15%、21%、25%(图 5A),*GhGA20ox2* 的表达水平分

别增加了 16%、16%、13% (图 5B), *GhGA3ox1* 的表达水平分别增加了 30%、27%、24% (图 5C)。

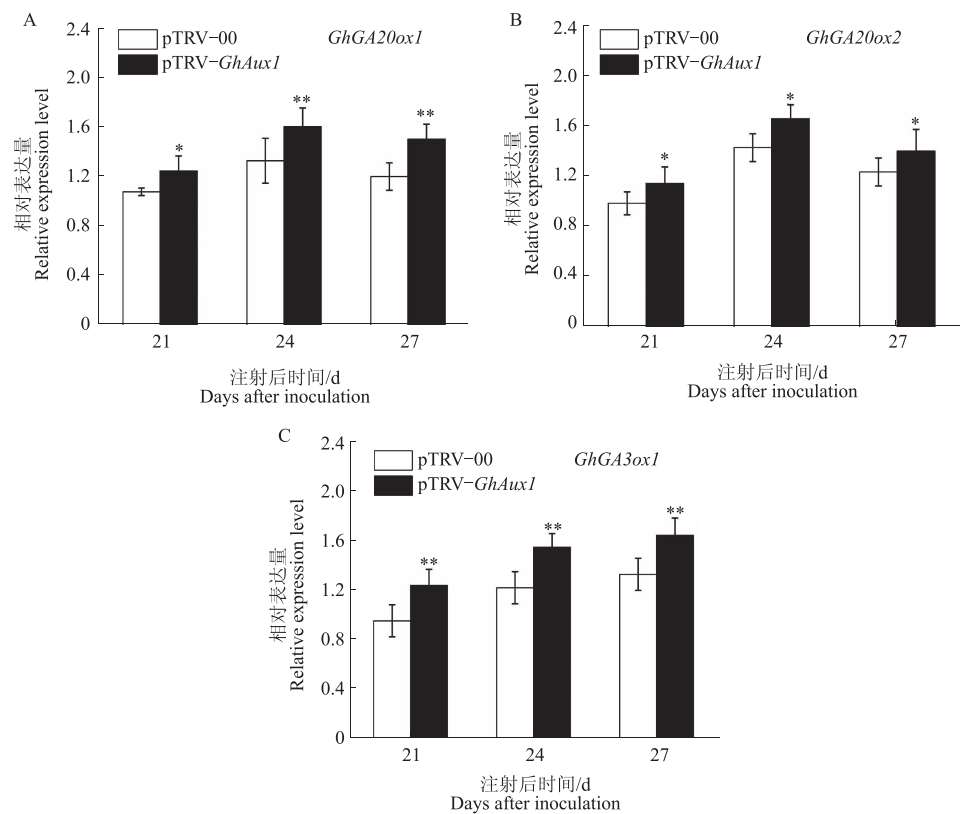


图 5 *GhAux1* 沉默对棉花幼苗节间 GA 合成关键酶基因表达的影响

Fig. 5 Effect of silencing *GhAux1* on the expression levels of GA biosynthesis genes in the internode of cotton seedlings

3 结论与讨论

Aux/IAA 是植物特有的转录调控因子,是 IAA 信号转导途径中的关键组分,调控植物生长发育的多个过程<sup>[6]</sup>。采用正向和反向遗传学的方法,一些 Aux/IAA 基因的生物学术功能得以被鉴定,这些 Aux/IAA 家族成员呈现功能多样化<sup>[6-11]</sup>。棉花由于缺乏可用的突变体,且转基因较为困难,Aux/IAA 在棉花生长发育中的功能研究尚未见报道。VIGS 技术可以高效快速地获得特定基因的沉默植株<sup>[14-16]</sup>,在棉花基因功能研究中已有广泛应用<sup>[17-19]</sup>。本研究在棉花幼苗子叶中注射含有 pTRV - *GhAux1* 重组载体的农杆菌后,*GhAux1* 的表达水平仅为空载体对照的 26%,成功获得 *GhAux1* 沉默植株,为研究 *GhAux1* 的功能提供了良好的材料。

Aux/IAA 参与植物各器官的发育,尤其是维管组织的分化<sup>[20]</sup>。利用 RNA 干扰抑制番茄 *SlIAA15* 的表达可增加茎中木质部细胞的数目和叶片的厚度<sup>[10]</sup>。反义抑制番茄的 *SlIAA9* 可促进胚轴/茎的伸长生长,且叶片维管的分化程度增加<sup>[21]</sup>。KLOOSTERMAN 等<sup>[11]</sup>报道,*SlIAA2* 表达下调可引起马铃薯植株株高和节间数量增加。SU 等<sup>[22]</sup>利用 RNA 干

扰抑制番茄的 *SlIAA17*,可促进番茄果实细胞增大,使番茄果实变大。本研究中 *GhAux1* 沉默的棉花幼苗株高和叶面积均明显增加,表明 *GhAux1* 表达下调促进了棉花幼苗茎的伸长生长和叶片的扩展,*GhAux1* 在棉花幼苗生长发育过程中主要起抑制作用。

Aux/IAA 作为一类重要的转录因子,可影响其下游一系列靶基因的表达,对植物的多个生长发育过程进行调控<sup>[23]</sup>。NIGAM 等<sup>[23]</sup>对棉纤维发育过程中 Aux/IAA 调控的靶基因进行分析,发现 Aux/IAA 可调控细胞壁修饰相关基因,此外,Aux/IAA 还可调控各种激素如油菜素内酯、乙烯、脱落酸等的信号转导途径基因。LIU 等<sup>[24]</sup>报道,番茄 *SlIAA27* 参与 IAA 和乙烯的互作,还可调控独脚金内酯的合成。此外,SONG 等<sup>[25]</sup>发现,水稻 *OsIAA1* 参与油菜素内酯的信号途径。本研究发现,抑制棉花幼苗 *GhAux1* 的表达可增加节间内源 IAA 和 GA<sub>4</sub> 含量,尤其 GA<sub>4</sub> 含量增加较明显,表明 *GhAux1* 可调控 GA 合成途径。IAA 和 GA 在植物生长发育的多个方面存在互作,如胚轴、茎和根的伸长及器官的膨大等<sup>[26]</sup>。IAA 可诱导 GA 合成基因 *GA20ox* 和 *GA3ox* 的表达,但对不同植物而言,IAA 诱导的靶基因有所不同,如在单

子叶植物中主要诱导 *GA3ox* 的表达,在双子叶植物拟南芥中主要诱导 *GA20ox* 的表达,而豌豆中可诱导 *GA20ox* 和 *GA3ox* 的表达<sup>[27-29]</sup>。FRIGERIO 等<sup>[28]</sup>发现,IAA 对 GA 合成基因的诱导表达依赖 IAA 信号转导途径中 Aux/IAA 与 ARF 的互作。本研究进一步分析发现,沉默 *GhAux1* 促进 GA 合成主要与 GA 合成关键酶基因 *GA20ox1*、*GA20ox2* 和 *GA3ox1* 的表达上调有关,尤其是 *GA20ox1* 和 *GA3ox1*,表明这些 GA 合成基因是 *GhAux1* 转录因子下游的靶基因。石建斌等<sup>[30]</sup>报道,棉花苗期茎中 GA 合成关键酶基因 *GA20ox1* 和 *GA3ox1* 表达量较高,进入生殖生长期后则明显降低,因而苗期棉花植株易旺长、倒伏,尤其在肥水充足的情况下,需合理控制其营养生长。*GhAux1* 通过调控 GA 合成途径关键酶基因表达,控制棉花幼苗的生长,而 GA 合成途径也一直是植物生长延缓剂或“绿色革命”的靶向途径,因而 *GhAux1* 可作为靶基因,用以调控棉花的生长。

综上,利用 VIGS 技术成功获得了 Aux/IAA 家族基因 *GhAux1* 沉默的棉花植株,发现抑制 *GhAux1* 表达可促进棉花幼苗株高增加、叶片变大,表现为促进棉花幼苗生长,棉株内源 IAA 和 GA<sub>4</sub> 含量增加,尤其是 GA<sub>4</sub> 含量增加较明显,同时 GA 合成关键酶基因 *GA20ox1*、*GA20ox2* 和 *GA3ox1* 表达显著上调,表明 *GhAux1* 正常表达时可抑制 GA 合成基因的表达,降低 GA<sub>4</sub> 水平,抑制棉花的营养生长。

#### 参考文献:

- [1] BALZAN S, JOHAL G S, CARRARO N. The role of auxin transporters in monocots development [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2014, 5: 393.
- [2] GALLAVOTTI A. The role of auxin in shaping shoot architecture [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64 (9): 2593-2608.
- [3] FENDRYCH M, LEUNG J, FRIML J. TIR1/AFB-Aux/IAA auxin perception mediates rapid cell wall acidification and growth of *Arabidopsis* hypocotyls [J]. *Elife*, 2016, 5: e19048.
- [4] 刘晓柱, 李银凤, 赵燕, 等. 生长素对芥菜心皮发育的影响 [J]. *河南农业科学*, 2018, 47(8): 88-94.
- [5] LEYSER O. Auxin signaling [J]. *Plant Physiology*, 2018, 176(1): 465-479.
- [6] LUO J, ZHOU J J, ZHANG J Z. Aux/IAA gene family in plants: Molecular structure, regulation, and function [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, 19(1): E259.
- [7] YANG X, LEE S, SO J H, et al. IAA1 protein is encoded by *AXR5* and is a substrate of SCF<sup>TIR1</sup> [J]. *Plant Journal*, 2004, 40(5): 772-782.
- [8] KIM B C, SOH M C, KANG B J, et al. Two dominant photomorphogenic mutations of *Arabidopsis thaliana* identified as suppressor mutations of *hy2* [J]. *Plant Journal*, 1996, 9 (4): 441-456.
- [9] ROGGE L E, LASSWELL J, BARTEL B. A gain-of-function mutation in *IAA28* suppresses lateral root development [J]. *The Plant Cell*, 2001, 13(3): 465-480.
- [10] DENG W, YAN F, LIU M, et al. Down-regulation of *SlIAA15* in tomato altered stem xylem development and production of volatile compounds in leaf exudates [J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2012, 7(8): 911-913.
- [11] KLOOSTERMAN B, VISSER R, BACHEM C. Isolation and characterization of a novel potato *Auxin/Indole-3-Acetic Acid* family member (*StIAA2*) that is involved in petiole hyponasty and shoot morphogenesis [J]. *Plant Physiology & Biochemistry*, 2006, 44(11/12): 766-775.
- [12] HAN X, XU X, FANG D D, et al. Cloning and expression analysis of novel *Aux/IAA* family genes in *Gossypium hirsutum* [J]. *Gene*, 2012, 503(1): 83-91.
- [13] 何钟佩. 农作物化学控制实验指导 [M]. 北京: 北京农业大学出版社, 1993.
- [14] 曲玲, 李彦龙, 安巍, 等. 病毒诱导的基因沉默在茄科植物基因功能研究中的应用进展 [J]. *河南农业科学*, 2018, 47(7): 8-19.
- [15] 王新博, 任永哲, 岳慧芳, 等. 基于 VIGS 技术的小麦干旱响应基因 *TaEF-1α* 的功能研究 [J]. *华北农学报*, 2018, 33(2): 72-78.
- [16] 李瑞雪, 王钰婷, 胡飞, 等. 桑树 *PDS* 基因 VIGS 转化体系的构建与鉴定 [J]. *南方农业学报*, 2018, 49(7): 1432-1438.
- [17] 王丽, 穆春, 张明才, 等. *GhCPS* 基因沉默对棉花幼苗生长和内源激素含量的影响 [J]. *棉花学报*, 2014, 26 (3): 189-196.
- [18] ULLAH A, SUN H, HAKIM, et al. A novel cotton *WRKY*-gene, *GhWRKY6*-like, improves salt tolerance by activating the ABA signaling pathway and scavenging of reactive oxygen species [J]. *Physiologia Plantarum*, 2018, 162(4): 439-454.
- [19] SHABAN M, AHMED M M, SUN H, et al. Genome-wide identification of lipoxygenase gene family in cotton and functional characterization in response to abiotic stresses [J]. *BMC Genomics*, 2018, 19(1): 599.
- [20] LIU S D, HU Q N, LUO S, et al. Expression of wild-type *PtrIAA14.1*, a poplar Aux/IAA gene causes morphological changes in *Arabidopsis* [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 388.

(9):31-35.

[33] 王传杰,肖婧,蔡岸冬,等. 不同气候与施肥条件下农田土壤微生物生物量特征与容量分析[J]. 中国农业科学,2017,50(6):1067-1075.

[34] ANDERSON J P E, DOMSCH K H. Quantities of plant nutrients in the microbial biomass of selected soils[J]. Soil Science,1980,130(4):211-216.

[35] 李新爱,肖和艾,吴金水,等. 喀斯特地区不同土地利用方式对土壤有机碳、全氮以及微生物生物量碳和氮的影响[J]. 应用生态学报,2006,17(10):1827-1831.

[36] 肖春旺,杨帆,柳隽瑶,等. 陆地生态系统地下碳输入与输出过程研究进展[J]. 植物学报,2017,52(5):652-668.

[37] 何婷婷,华璐,张振贤,等. 影响农田土壤有机碳释放的因子及固碳措施[J]. 首都师范大学学报(自然科学版),2007,28(1):66-72.

[38] 潘根兴,李恋卿,郑聚锋,等. 土壤碳循环研究及中国稻田土壤固碳研究的进展与问题[J]. 土壤学报,2008,45(5):901-914.

[39] 朱兆良. 中国土壤氮素研究[J]. 土壤学报,2008,45(5):778-783.

[40] 王小利,苏以荣,黄道友,等. 土地利用对亚热带红壤低山区土壤有机碳和微生物碳的影响[J]. 中国农业科学,2006,39(4):750-757.

[41] 郭月峰,祁伟,姚云峰,等. 土地利用方式对土壤微生物生物量碳和土壤养分的影响[J]. 北方园艺,2016(11):166-169.

[42] 张丽敏,徐明岗,娄翼来,等. 长期施肥下黄壤性水稻土有机碳组分变化特征[J]. 中国农业科学,2014,47(19):3817-3825.

(上接第 51 页)

[21] WANG H, JONES B, LI Z G, *et al.* The tomato *Aux/IAA* transcription factor *IAA9* is involved in fruit development and leaf morphogenesis[J]. Plant Cell, 2005, 17(10):2676-2692.

[22] SU L Y, BASSA C, AUDRAN C, *et al.* The auxin *SL-IAA17* transcriptional repressor controls fruit size via the regulation of endoreduplication-related cell expansion [J]. Plant and Cell Physiology, 2014, 55(11):1969-1976.

[23] NIGAM D, SAWANT S V. Identification and analyses of AUX-IAA target genes controlling multiple pathways in developing fiber cells of *Gossypium hirsutum* L [J]. Bioinformation, 2013, 9(20):996-1002.

[24] LIU M, CHEN Y, CHEN Y, *et al.* The tomato ethylene response factor *Sl-ERF. B3* integrates ethylene and auxin signaling via direct regulation of *Sl-Aux/IAA27* [J]. New Phytologist, 2018, 219(2):631-640.

[25] SONG Y, YOU J, XIONG L. Characterization of *OsIAA1* gene, a member of rice *Aux/IAA* family involved in auxin and brassinosteroid hormone responses and plant morphogenesis [J]. Plant Molecular Biology, 2009, 70(3):297-309.

[26] REED J W, WU M F, REEVES P H, *et al.* Three auxin response factors promote hypocotyl elongation [J]. Plant Physiology, 2018, 178(2):864-875.

[27] WOLBANG C M, CHANDLER P M, SMITH J J, *et al.* Auxin from the developing inflorescence is required for the biosynthesis of active gibberellins in barley stems [J]. Plant Physiology, 2004, 134(2):769-776.

[28] FRIGERIO M, ALABADÍ D, PÉREZ-GÓMEZ J, *et al.* Transcriptional regulation of gibberellin metabolism genes by auxin signaling in *Arabidopsis* [J]. Plant Physiology, 2006, 142(2):553-563.

[29] OZGA J A, YU J, REINECKE D M. Pollination-, development-, and auxin-specific regulation of gibberellin 3beta-hydroxylase gene expression in pea fruit and seeds [J]. Plant Physiology, 2003, 131(3):1137-1146.

[30] 石建斌,王宁,周红,等. 陆地棉中赤霉素合成途径关键酶基因的时空表达变化[J]. 华北农学报,2018,33(4):9-16.