

外源 ABA 对番茄幼苗抗冷性差异的研究

尹松松, 赵婷婷, 李景富, 姜景彬, 张贺, 陈秀玲, 许向阳*

(东北农业大学园艺学院, 哈尔滨 150030)

摘要:以高代自交系“东农 11537”番茄幼苗为试验材料, 通过叶面喷施不同浓度的脱落酸, 在筛选出适宜浓度为 200 μ L/LABA 的基础上, 进一步探讨外源喷施 ABA 对番茄幼苗抗冷性的影响。结果表明, 在 200 μ L/L 的 ABA 预处理番茄幼苗后, 随冷处理时间延长, 叶片内脯氨酸、可溶性糖和可溶性蛋白含量均逐渐升高, 在同一时期的抗氧化酶活性和叶绿素含量高于 CK, 而 MDA 含量低于 CK。冷胁迫下两组叶片中抗冷相关基因 *CBF1*、*SLCZFPI*、*SLCMYBI*、*LENLP4* 的表达量都出现上升趋势, 其中 *SLCMYBI*、*LENLP4* 两个基因在 ABA 预处理后表达量上升显著高于 CK, 经 ABA 预处理的幼苗能够促进冷胁迫相关基因的表达并提高其抗冷性。

关键词:番茄; 脱落酸; 抗冷性; 生理指标; 冷胁迫应答相关基因

中图分类号: S641.2

文献标识码: A

文章编号: 1003-8701(2016)04-0094-06

Studies on Exogenous ABA on Chilling Resistance of Tomato Seedling

YIN Songsong, ZHAO Tingting, LI Jingfu, JIANG Jingbin, ZHANG He, CHEN Xiuling, XU Xiangyang*

(College of Horticulture, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China)

Abstract: Alleviating effect of exogenous ABA on low temperature stress was further elucidated on the basis of finding suitable ABA mass concentration in tomato seedlings, by foliar-spraying with different mass concentration of ABA, taking the seedlings of tomato ‘Dongnong 11537’ as test materials. The results showed that after treatment with 200 μ L/L ABA, the contents of proline and soluble sugar and soluble protein were up-regulated as the time extended and the activities of the antioxidant enzyme and chlorophyll content were also significantly higher than CK at the same time. However, the content of MDA was significantly lower than CK. The tendency of *CBF1*, *SLCZFPI*, *SLCMYBI*, *LENLP4* all showed increasing trend, but the expression level of *SLCMYBI*, *LENLP4* in treatment with the suitable ABA was higher than CK. The study found that the ABA pretreatment of tomato seedlings can promote the expression of cold-related genes and to improve the cold resistance.

Key words: Tomato; ABA; Cold resistance; Physiological index; Cold stress response-related genes

低温冷害是导致番茄正常生长发育受阻、影响其品质和产量下降的重要因素之一。所以采取一定措施改善低温冷害对番茄的损伤具有十分重要的现实意义。近年来, 利用一些外源化学物质外源处理植物从而使其提高抗冷性的研究取得很大进展, 其中脱落酸对提高植物多种非生物逆境如干旱、高盐、寒冷等的适应能力都有显著效果^[1]。

ABA 是一种广泛存在于植物体内的植物激素, 对植物生长发育过程和逆境胁迫应答有重要作用。在低温、干旱等非生物逆境环境下植物体内的 ABA 会迅速增加, ABA 的积累会对植物起到保护作用, 缓解低温等逆境的伤害^[2]。有研究表明, 外源喷施 ABA 可以提高水稻、甜椒、茉莉、番茄的耐冷性, 缓解 SOD 活性的降低和 POD、MDA 活性的升高^[3-6]。外源喷施 ABA 通过模拟逆境信号, 使植物体内 ABA 含量增加, 促使抗氧化酶活性增强, 增加渗透调节物质的积累, 因此减少了细胞膜的损伤^[7]。

ABA 还可以诱导某些抗逆基因的表达, 是重要的逆境信号分子和启动子。目前, 很多受 ABA 诱导的基因被克隆出来, 这类基因被称为 ABA 依赖型基因, 外源或内源 ABA 的积累均可诱导此类

收稿日期: 2016-02-27

基金项目: 现代农业产业技术体系专项资金(CARS-25-A-15);
国家自然科学基金(31272171); 黑龙江省杰出青年科学基金(JC201204)

作者简介: 尹松松(1989-), 女, 在读硕士, 主要从事番茄育种研究。

通讯作者: 许向阳, 男, 博士, 研究员, E-mail: xxy709@126.com

基因的表达。还有一种基因是ABA非依赖型,这类基因的表达除ABA可以诱导外,还受其他因素(如干旱、低温)的影响^[8-9]。4个候选基因如下:

CBF1:此基因是一种非常重要的抗冻转录因子,最初在拟南芥中被克隆出来,通过调控下游大量抗冷基因的表达,提高植物对低温环境的抗性。笔者所在实验室已经克隆出多毛番茄LA1033的**CBF1**基因序列(GenBank登录号GU129699),并设计特异性引物^[10]。

SLCZFP1:在番茄低温转录表达谱中发现并筛选出受低温高度诱导的新型转录因子,该基因不受CBF转录因子的调控。在番茄中克隆出该基因,并在拟南芥和水稻中过表达,可显著提高两者的抗冷性,但对抗旱性和耐盐性没有显著效果^[11]。

SLCMYB1:在番茄中克隆得到的MYB转录因子家族,构建过表达载体在水稻中异源表达,显著提高了水稻苗期的抗冷性,并增加了某些低温应答基因的表达水平^[12]。

LENLP4:属于NAC转录因子家族,并在番茄中过表达**LENLP4**基因,结果显示过表达该基因的番茄植株具有较高的超氧阴离子(O_2^-)和过氧化氢(H_2O_2)清除速度,过氧化酶系活性等提高了转基因植株的低温抵抗能力^[13]。

本研究对ABA预处理和CK两组番茄幼苗叶片特征进行调查分析,比较了抗冷相关生理指标的差异,并利用实时荧光定量PCR对4个抗冷相关候选基因的表达量进行比较分析,旨在探讨外源喷施ABA对番茄幼苗抗冷性的影响并初步探究其分子机理。

1 材料与方 法

1.1 试验材料与处理

试验于2015年5~8月在东北农业大学番茄课题组温室中进行。供试材料为“东农11537”番茄(由东北农业大学番茄课题组提供)。采用苗盘育苗,待幼苗长至两叶时分苗于10 cm×10 cm的营养钵中,常规培养。待其长至四叶一心,开始进行ABA外源喷施处理,隔天处理一次,共2次,每次处理在早上8点开始。处理共设置4个浓度梯度,依次是50(A1)、100(A2)、200(A3)、300 μ L/L(A4)和一个清水处理(CK)做对照。每次处理以叶片表面附着一层小液珠为准,每组处理40株,然后将番茄幼苗放置于光照培养箱中,开始低温胁迫培养。培养箱设置昼/夜温度10 $^{\circ}$ C/5 $^{\circ}$ C,光

照强度4 000 lx,光周期14 h/10 h,低温处理3 d后,取番茄第2~3片真叶进行相关生理指标测定,每组重复3次,共120株幼苗,求得平均值,得到适宜的外源ABA浓度。

在上述试验的基础上,根据筛选得到的适宜外源喷施的ABA浓度,进一步探讨外源ABA对低温胁迫下番茄幼苗抗氧化酶系活性和渗透调节物质的影响及对4个与抗冷相关基因表达水平的调控,比较分析ABA对番茄幼苗抗冷的影响。幼苗的培养和处理方法同上,共设置2组,一组为清水(CK)处理,另一组为200 μ L/L ABA预处理,ABA预处理和培养条件设置同上。分别于0、2、4、6、8 d时取样用于生理指标测定,分别于0、12、24、36、48、72 h取样提取总RNA用于实时荧光定量PCR分析,液氮速冻存于-80 $^{\circ}$ C冰箱中,试验重复3次。

1.2 测定项目和方法

相对电导率采用电导法,丙二醛(MDA)采用硫代巴比妥酸法测定,可溶性蛋白采用考马斯亮蓝法,可溶性糖采用蒽酮-乙酸乙酯-浓硫酸,叶绿素采用乙醇比色法,以上方法均参照张宪政^[14]。SOD采用NBT还原法,POD采用愈创木酚法,参照李合生^[15],CAT采用李忠光^[16]等方法测定,脯氨酸用试剂盒测定。

用Trizol法提取总RNA。总RNA的浓度和质量由Nanodrop2000微体积分光光度计采用吸光度进行测量。通过1%琼脂糖凝胶电泳和溴化已啶染色对RAN完整性进行分析。使用全式金反转录试剂盒合成cDNA,选用番茄的actin基因作为内参基因(EU408340.1),Green荧光染料嵌合法,使用iQ5 Real Time PCR Detection System(BioRad, USA)对内参基因和目的基因进行实时荧光定量PCR,每个反应设3个重复,选用 $2^{-\Delta\Delta Ct}$ 法进行目的基因相对表达量分析。

数据采用Excel软件处理及绘图,SPSS16.0软件以邓肯式新复极差法进行差异显著性分析。

2 结果与分析

2.1 不同质量浓度ABA对低温胁迫下番茄幼苗相对电导率、可溶性糖含量、脯氨酸含量的影响

由表1可知,不同浓度ABA处理都降低番茄叶片电导率,其中以A3(200 μ L/L)下降最明显,显著低于CK。低温胁迫可引起可溶性糖和脯氨酸含量大量积累,其中以A3可溶性糖积累最多,较

CK 高出 12.8%。而脯氨酸含量最多的是 A2 (100 μ L/L), A3 次之。

表 1 不同质量浓度 ABA 对低温胁迫下番茄幼苗叶片电解质渗透率、可溶性糖和脯氨酸含量的影响

处理	电导率 (%)	可溶性糖含量 (g/kg)	脯氨酸含量 (μ g/g)
CK	10.892 \pm 0.891 a	70.59 \pm 1.483c	313.79 \pm 6.47d
A1	8.333 \pm 0.434 b	71.90 \pm 0.899c	405.86 \pm 4.47c
A2	7.800 \pm 0.497 b	73.60 \pm 1.232c	487.74 \pm 8.33a
A3	5.672 \pm 0.446 c	79.54 \pm 0.769a	455.22 \pm 5.87b
A4	8.194 \pm 0.809 b	77.60 \pm 0.671b	398.54 \pm 3.92c

注: 同列数字后不同字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)

综合以上结果可知, 外源喷施 A3(200 μ L/L)浓度的 ABA 最为适宜, 可以明显通过降低电解质渗透率和积累渗透调节物质缓解低温对番茄幼苗的损伤。

2.2 ABA 对低温胁迫下番茄幼苗渗透调节物质的影响

如图 1, a 和 c 所示, 在低温初期 CK 的可溶性糖含量和脯氨酸含量均略高于 A3 处理; 脯氨酸含量先下降后略有上升, 在低温四天开始出现下降趋势, 而 A3 处理上升明显, 后期显著高于 CK。A3 处理可溶性糖含量呈现先上升后有缓慢下降并趋向平缓, 除了初期 CK 高于 A3 处理, 在低温第二天后便开始出现上升且显著高于 CK。由图 b 可知, 两者可溶性蛋白含量初期基本相同, CK 呈现出先下降后缓慢升高的趋势, 而 A3 呈相反趋势, 并在低温 6 d 后出现一次两者含量趋向一致的情况, 但又很快出现差异, A3 可溶性蛋白含量上升, CK 显著降低。总体看来, A3 处理的脯氨酸, 可溶性蛋白, 可溶性糖含量显著高于 CK。

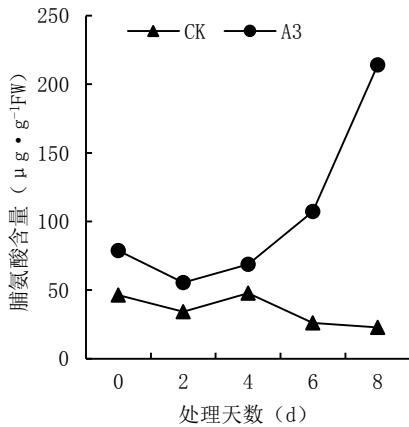


图 a ABA 对低温胁迫下番茄幼苗叶片脯氨酸含量的影响

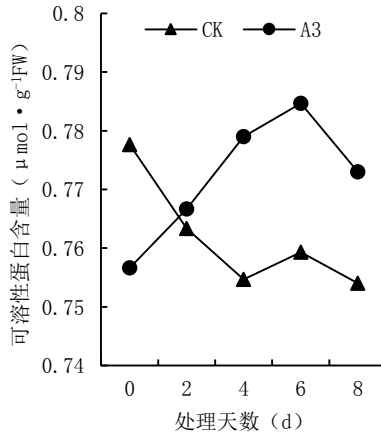


图 b ABA 对番茄幼苗低温胁迫下可溶性蛋白含量的影响

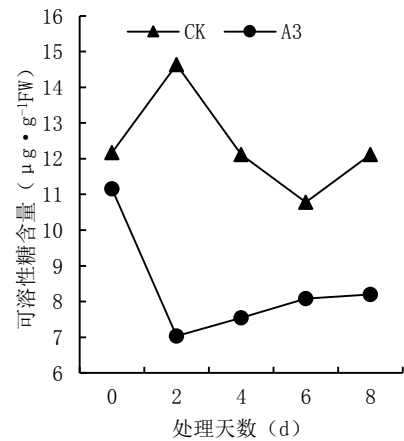


图 c ABA 对番茄幼苗低温胁迫下可溶性糖含量的影响

图 1 ABA 对低温胁迫下番茄幼苗渗透调节物质的影响

2.3 ABA 对低温胁迫下番茄幼苗抗氧化酶活性的影响

2.3.1 ABA 对低温胁迫下 POD 活性的影响

如图 2 图 a 所示, A3 处理的 POD 活性在初期高于 CK, 在开始低温的 2 d 内稍有下降趋势, 并在低温胁迫第 2 d 时低于 CK, 在低温胁迫前 4 d, CK 处于上升阶段, 之后呈现下降趋势, 相比较而言, A3 处理在低温胁迫 2 d 后总体呈现上升趋势, A3 处理的 POD 活性较 CK 显著增加。

2.3.2 ABA 对低温胁迫下 SOD 活性的影响

如图 2 图 b 所示, A3 处理在低温胁迫起始时间低于 CK, 两者在都呈现出先下降后上升的情况, 但 A3 处理的 SOD 活性在低温 2 d 后开始并持续上升, 而 CK 一直下降直到低温胁迫 6 d 后才出现上升趋势, 在低温胁迫 8 d 后两者 SOD 活性差

异显著, A3 继续上升, 而 CK 的 SOD 活性值较 A3 组低并差异显著。

2.3.3 ABA 对低温胁迫下 CAT 活性的影响

如图 2 图 c 可知, CK 的 CAT 活性为先上升后下降, A3 处理的 CAT 活性为上升, 下降又上升的趋势。在低温胁迫 4 d 后 A3 处理的 CAT 活性出现低谷, 水平低于 CK, 后又迅速上升在低温胁迫 8 d A3 持续上升, CK 继续下降的趋势, 两者差异显著。

2.4 ABA 对低温胁迫下 MDA 和叶绿素含量的影响

2.4.1 ABA 对低温胁迫下 MDA 含量的影响

如图 3 图 a 所示, CK 组的 MDA 含量始终高于 A3 处理, 在初期两者整体呈上升趋势, 在低温胁迫 2 d 后, CK 幼苗叶片 MDA 含量迅速上升, 比胁迫前上升 116.67%, 后出现下降又上升趋势。

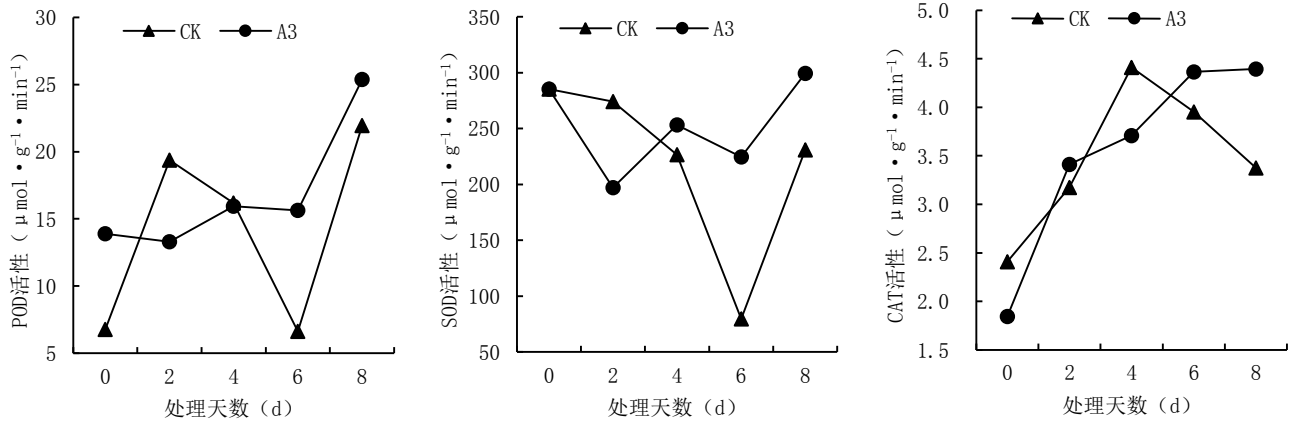


图 a ABA 对番茄幼苗低温胁迫下 POD 活性的影响

图 b ABA 对番茄幼苗低温胁迫下 SOD 活性的影响

图 c ABA 对番茄幼苗低温胁迫下 CAT 活性的影响

图 2 ABA 对低温胁迫下番茄幼苗抗氧化酶活性的影响

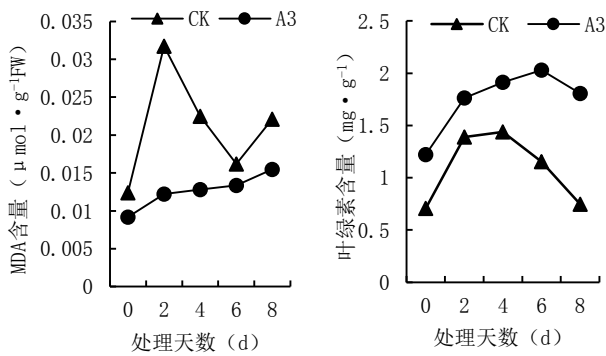


图 a ABA 对番茄幼苗低温胁迫下 MDA 含量的影响

图 b ABA 对番茄幼苗低温胁迫下叶绿素含量的影响

图 3 ABA 对低温胁迫下番茄幼苗 MDA 和叶绿素含量的影响

低温处理 8 d 后,CK 组继续上升,A3 处理开始有下降趋势,CK 组较低温胁迫前 MDA 含量上升 91.67%,而 A3 处理仅上升 47.3%,差异显著。

2.4.2 ABA 对低温胁迫下叶绿素含量的影响

如图 3 图 b 所示,A3 处理的叶绿素含量始终高于 CK,两者叶绿素含量都是先上升后下降,随着低温胁迫时间的延长,CK 的叶绿素含量逐渐降

低,A3 处理的叶绿素含量在低温胁迫 6 d 后才开始出现下降趋势,到低温胁迫 8 d 后,两者都是下降趋势,但是 A3 依然在 CK 之上,显著高于 CK。

2.5 低温胁迫下外源 ABA 对番茄幼苗叶片抗冷相关基因表达的影响

2.5.1 外源 ABA 对苗期叶片在低温胁迫下不依赖 ABA 的抗冷基因表达的影响

图 4 结果显示,*CBF1* 和 *SLCZFP1* 都是呈现先上升后下降的趋势,在 ABA 处理组中,基因 *CBF1* 的表达量在低温胁迫 24 h 后出现最高峰并显著高于 CK,然后开始下降,在低温处理 36 h 后 CK 组基因表达量上升至最高,且显著高于 ABA 组,其中在低温处理 12 h、24 h 时 ABA 组含量较高,其余时间点 CK 显著高于 ABA 组;图中显示,*SLCZFP1* 基因在低温处理 36 h 两者同时出现表达高峰且 CK 显著高于 ABA 处理,然后开始下降,在低温处理开始 0 h 和 48 h 时两组表达水平基本相同,大部分时间点 CK 组表达量都显著高于 ABA 组。

2.5.2 外源 ABA 对苗期叶片在低温胁迫下依赖 ABA 的抗冷基因表达的影响

图 4 结果显示,两种基因的表达水平都表现

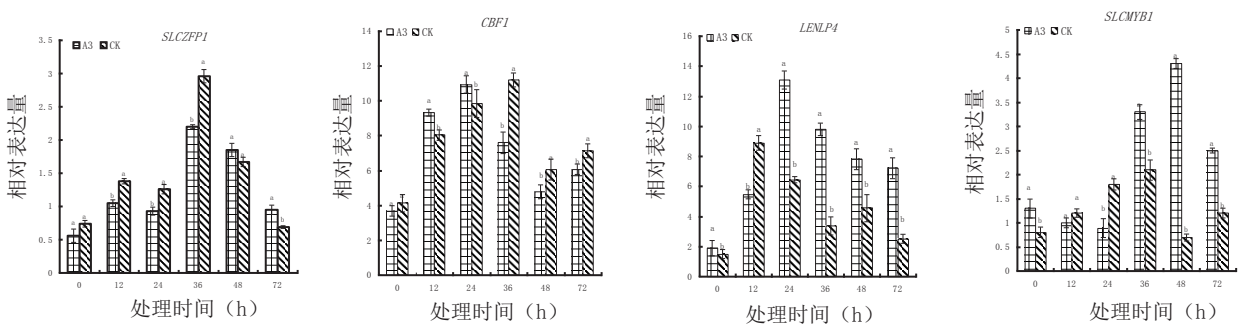


图 4 ABA 预处理的番茄幼苗及对照在低温胁迫下抗冷相关基因的相对表达量

出先增加后降低的趋势,其中 *LENLP4* 基因在 ABA 预处理后表达量高峰出现在低温 24 h 后持续显著高于 CK, CK 在低温 12 h 后出现表达高峰并高于 ABA 预处理组; *SLCMYB1* 基因的表达在低温处理 48 h 后出现最高峰并显著高于 CK,除了在低温处理 12 h、24 h 时 CK 高于 ABA 组的表达量,其余时间点均是 ABA 处理显著高于 CK。

3 讨 论

各种逆境对细胞的影响首先作用于细胞膜,低温导致细胞膜损伤使细胞膜透性增大,质膜透性的大小与细胞膜受损伤的程度有关^[17]。植物的电导率可以直接反映细胞膜的透性,通过检测电导率的大小可以反映植物受冷害的程度^[18]。本研究中,在喷施不同浓度 ABA 预处理后,番茄幼苗叶片的电导率显著低于对照,说明外源 ABA 的预处理都不同程度地缓解了膜系统透性的增大。低温胁迫下,植物通过主动积累渗透调节物质来维持细胞质的渗透压,保护蛋白质分子清除活性氧,从而增强植物的抗冷性^[19-20]。可溶性糖、可溶性蛋白和游离脯氨酸是植物体内重要的渗透调节物质,低温环境下植物体内这些渗透物质的含量与植物抗冷性之间呈正相关性^[21]。在本试验中,对番茄幼苗喷施不同浓度的 ABA 预处理后,叶片中可溶性糖和脯氨酸含量均增加,降低了番茄幼苗的低温损伤,其中以 A3 (200 μL/L) 的喷施效果最佳。随着处理时间的延长,经过 A3 预处理的番茄叶片中可溶性糖、可溶性蛋白、脯氨酸含量随之增加并显著高于对照。

低温促进植物细胞内叶绿素分解并抑制其合成,并产生过剩的自由基,加剧膜脂过氧化作用。MDA 是细胞膜脂过氧化产物,是表示质膜损伤程度的重要指标^[22-23]。MDA 含量越高表示植物损伤程度越高。但植物本身存在活性氧清除系统,以 SOD 为代表的酶类可以清除过量的活性氧,使植物体内保持平衡状态^[18]。在本试验中,MDA 含量在 A3 预处理组和对照组中均处于上升趋势,但经 A3 预处理的番茄幼苗 MDA 上升速率显著低于对照;抗氧化酶系 SOD、POD、CAT 的活性升高,其中 A3 预处理显著高于对照,能更有效地清除细胞内过剩的自由基,降低植物受低温的损伤程度;在本试验中叶绿素含量呈下降趋势,但经 A3 预处理的番茄叶片叶绿素含量高于对照,说明经 ABA 预处理后叶绿素降解速率显著低于对照。以上试验结果与前人的研究^[21-23]一致,说明外源 ABA 可以

提高植物的抗冷性,缓解低温带来的损伤。

植物提高抗寒力,抗寒基因的表达起着至关重要的作用,ABA 可以诱导某些抗逆基因的表达,是重要的逆境信号分子和启动子,调控抗寒反应代谢过程^[24]。目前,很多受 ABA 诱导的基因被克隆出来,这类基因在低温、干旱、高盐等逆境中具有重要作用,如番茄 *SINAC41*,玉米 *Asr1* 等^[25-26]。ABA 诱导基因的产物功能有两类:其一是功能蛋白如糖类和脯氨酸,具有渗透调节剂的作用;其二是调节蛋白,主要有转录因子类和一些信号分子,具有调控信号转导和启动基因表达的作用^[27,29]。在本研究中,随着低温处理时间的延长这 4 种抗冷相关基因都呈现上升表达的趋势,都对低温胁迫产生应答反应。其中 *CBF1*、*SLCZFP1* 两基因随低温处理时间延长在 A3 预处理组和 CK 组中均呈现先上升后下降的表达趋势;但 *SLCMYB1*、*LENLP4* 两基因表达量上升显著高于 CK。前人的研究中,过表达 *CBF1*、*SLCZFP1*、*SLCMYB1*、*LENLP4* 的转基因植物表现出较好的抗冷特性,包括提高抗氧化酶系活力,降低 MDA 含量,以及高水平的脯氨酸和可溶性糖等^[10-13]。这些特性与 ABA 预处理的番茄叶片在低温胁迫下的表现相符,由此推测 ABA 预处理番茄幼苗所表现出的高抗冷性与抗冷相关基因较高的表达水平密切相关。ABA 诱导基因的表达与逆境胁迫之间存在重要交互作用,随着未来研究的深入,ABA 调控表达的基因在逆境胁迫中的表达以及不同信号途径的交互作用,将会得到更全面和深入的认识。

4 结 论

通过不同浓度的 ABA 外源喷施低温胁迫下的番茄幼苗,结果表明以 200 μL/L 浓度预处理的番茄幼苗抗冷效果最佳。经 200 μL/L 预处理的番茄幼苗抗冷性较强,并初步推测与 ABA 诱导抗冷相关基因较高表达水平密切相关。

参考文献:

- [1] 吴耀荣,谢旗.ABA 与植物胁迫性[J].植物学通报,2006,23(5):511-518.
- [2] 童超.ABA 生理功能与信号转导相关综述[J].科技资讯,2008(10):44-45.
- [3] 梁瑞,张喜春.生长调节剂处理对番茄开花期耐寒性的影响[J].中国农学通报,2010(17):223-228.
- [4] 罗立津,徐福乐.脱落酸对甜椒幼苗抗寒性的诱导效应及其机理研究[J].西北植物学报,2011,31(1):94-100.

- [5] 何丽斯,夏冰,孟祥静,等.水杨酸和脱落酸对低温胁迫下茉莉幼苗生理特性的影响[J].江苏农业学报,2011,27(5):1083-1088.
- [6] 郭确,潘瑞炽.ABA对水稻幼苗抗冷性的影响[J].植物生理学报,1984(4):295-303.
- [7] 杨洪强.脱落酸信号转导研究进展[J].植物学通报,2001,18(4):427-435.
- [8] Xiong L, Ishitani M, Lee H, et al. JK, The LOS5/ABA3 locus encodes a molybdenum cofactor sulfurase and modulates cold stress- and osmotic stress-responsive gene expression[J]. Plant cell, 2001(13): 2063-2083.
- [9] Zhu J, K. Salt and drought stress signal transduction in plants [J]. Annu. Rev. Plant Biol. 2002(53): 247-273.
- [10] 王沛文,朱文哲,刘阳,等.多毛番茄冷诱导转录因子CBF1转化番茄的研究[J].江苏农业科学,2015(4):30-35.
- [11] 王东,杨金水.棉花类耐盐锌指蛋白基因的克隆与结构分析[J].复旦学报(自然科学版),2002(1):42-46.
- [12] 张欣,程治军,林启冰,等.番茄冷诱导基因*SICMYB1*的克隆及其在水稻中异源表达研究[J].作物学报,2011(4):587-594.
- [13] 左衍秋,马娜娜,梁晓庆,等.过表达LeNLP4转录因子提高番茄抗低温胁迫能力[J].植物生理学报,2014(4):501-509.
- [14] 苏正淑,张宪政,郭凤仙.《作物生理研究法》课程的创设与教学实践[J].高等农业教育,2000(4):37-40.
- [15] 李合生.植物生理生化试验原理和技术[M].北京:高等教育出版社,2000:119-263.
- [16] 李忠光,李江鸿,杜朝昆,等.在单一提取系统中同时测定五种植物抗氧化酶[J].云南师范大学学报(自然科学版),2002(6):44-48.
- [17] 林多,魏毓棠,王世刚.番茄耐低温研究进展[J].沈阳农业大学学报,2000(6):585-589.
- [18] 匡勇,夏石头,匡逢春.脱落酸(ABA)对植物生长发育的促进效应[J].湖南农业科学,2009(1):33-36.
- [19] 郭凤领,卢育华,李宝光.外源ABA对番茄苗期和开花期抗冷特性的影响[J].山东农业大学学报(自然科学版),2000(4):357-362.
- [20] 阮淑洁,朱世东,单国雷,等.外源物质对番茄幼苗抗冷效果的影响[J].安徽农学通报(上半月刊),2011(11):46-47,54.
- [21] 汤日圣,黄益洪.微生物源脱落酸对辣椒苗耐冷性的影响[J].江苏农业学报,2008,24(4):467-470.
- [22] 李智念,王光明,曾之文.水稻等作物抗寒中ABA的相关研究[J].耕作与栽培,2003(3):17-19.
- [23] 初敏,王秀峰,王淑芬,等.脱落酸预处理对低温胁迫下萝卜幼苗的缓解效应[J].河南农业大学学报,2012(1):40-44.
- [24] 全先庆,毕玉平.高等植物脱落酸的代谢及调节机制[J].安徽农业科学,2006,34(13):2966-2968.
- [25] 刘辉.番茄低温响应转录因子*SINAC41*克隆及表达分析[J].植物生理学报,2014,50(11):1707-1716.
- [26] 杨晔,李晶,顾万荣,等.*Asr*基因家族的研究进展[J].作物杂志,2013(3):7-11.
- [27] 汪良驹.高等植物中脱落酸的代谢及其调节[J].植物生理学通讯,1992,28(4):381-387.
- [28] 龙海涛,李玲,万小荣.ABA诱导基因及其与逆境胁迫的关系(综述)[J].亚热带植物科学,2004(4):74-77.
- [29] Shen Q, et al. Modular nature of abscisic acid(ABA) response complexes composite promoter units that are necessary and sufficient for ABA induction of gene expression in barley[J]. Plant Cell, 1996(8): 1107-1119.
- [30] Shinozaki K, et al. Molecular responses to drought and cold stress [J]. Current Opinion in Biotechnology, 1996, 7(2):161-167.

(责任编辑:王昱)