

牡丹抗旱性研究进展

马燕, 李锦馨*, 张银, 张阁 (宁夏大学农学院, 宁夏银川 750021)

摘要 概述了干旱胁迫下, 牡丹的渗透调节系统、保护酶活性及光合特性指标的变化, 以及与牡丹抗旱性相关的分子生物学机制, 包括逆境信号、抗旱蛋白、抗旱基因的变化, 以期对牡丹抗旱性机制的深入研究提供思路, 并为牡丹的进一步开发利用提供参考。

关键词 牡丹; 干旱胁迫; 抗旱

中图分类号 S685.11 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2018)13-0027-03

Research Progress on Drought Resistance in *Paeonia suffruticosa*

MA Yan, LI Jin-xin, ZHANG Yin et al (Agricultural College, Ningxia University, Yinchuan, Guangxi 750021)

Abstract The study summarized the worldwide research progresses under drought resistance circumstances referring to the change of osmotic regulation system, antioxidant enzymes, photosynthetic characteristics. It is also relate to the molecular mechanisms, which including the change of stress signal, drought resistant protein and gene. The study provides thought for the in-depth study of the drought resistance mechanism of *Paeonia suffruticosa*, and provides reference for the further development and utilization of *Paeonia suffruticosa*.

Key words *Paeonia suffruticosa*; Drought stress; Drought resistance

目前全球干旱、半干旱地区约占土地总面积的 36%, 占耕地面积的 43%^[1-2], 据统计, 我国是世界上 13 个水资源严重短缺的国家之一^[3-5], 干旱、半干旱地区约占全国土地面积的 50%。现代节水农业已受到高度重视, 选育抗旱节水植物新品种、提高植物的抗旱性已成为未来研究中一个前景广阔的领域。

牡丹(*Paeonia suffruticosa* Andr.) 属于芍药科(Paeoniaceae) 芍药属(*Paeonia*) 牡丹组(Sect. Moutan DC.) 多年生落叶小灌木, 是我国传统名花^[6-7]。因其花大色艳, 雍容华贵, 有极高的观赏、食用和药用价值, 深受人民喜爱^[8-9]。干旱胁迫会严重影响植物的生长发育及结果, 对其抗旱性研究不仅对选育抗旱品种具有重要的实际意义, 而且对解决干旱、半干旱地区土地利用率和提高单位面积产值具有极其重要的现实意义。

植物防御干旱是通过改变其分子、细胞、生理水平上的各种因素, 如基因型、失水程度、生活周期以及组织类型等来实现^[10]。相关渗透调节物质在植物抵抗干旱胁迫时起调节细胞渗透压和稳定蛋白的作用^[11]。干旱胁迫下, 植物通过对干旱刺激信号的感知、转导和反应, 为保护细胞不受水分亏缺的伤害, 会诱导或抑制相关基因的表达和蛋白的合成, 使植物具有在低水势情况下维持生长发育并耐脱水的能力^[12-13]。近年来, 牡丹的研究大多集中在牡丹的价值开发及成分分析; 引种栽培等方面有一些研究, 仅有少数学者对牡丹个别品种的抗旱性进行研究。笔者基于国内外文献数据库中有关牡丹抗旱机理的研究, 就牡丹抗旱性生理生化机制、分子生物学机制进行综合分析和评价, 以期为国内学者进一步开展牡丹抗旱性研究指明方向, 也为我国牡丹产业的健康、有序、快速发展奠定坚实的理论基础。

1 牡丹抗旱性生理生化机制

1.1 细胞膜透性与抗旱性 细胞膜是植物细胞感受外界环境最重要的部位, 当植物遭遇干旱胁迫时, 其选择透性功能改变或者丧失, 细胞内溶物外渗, 电解质渗透量增加, 则其相对电导率增大, 细胞膜发生过氧化作用而受到破坏, 从而引起丙二醛(malondialdehyde, MDA)含量的增加。

阿日文^[14]和彭民贵等^[15]研究表明, 随着胁迫程度的增加及胁迫时间的延长, 各品种牡丹的细胞膜透性均出现持续上升趋势, 较长时间的干旱胁迫会使细胞膜严重受损。

彭民贵等^[15]用聚乙二醇(polyethyleneglycol, PEG)模拟干旱, 王岑涅^[16]采用盆栽称重控水法进行干旱胁迫, 结果均显示 MDA 含量呈明显增加趋势。

1.2 渗透调节系统与抗旱性 受到干旱胁迫时, 植物产生信号, 通过转化成其他物质来控制基因的表达和代谢的变化, 从而适应干旱环境。此过程中渗透调节为关键一步, 即植物体内积累各种有机物质和无机物质, 以提高细胞液浓度, 降低其渗透势, 以此来保持体内水分^[17-20]。渗透物质包括脯氨酸(proline, Pro)、可溶性糖、可溶性蛋白等^[21]。如 Pro 具有调节渗透压、稳定亚细胞结构、清除自由基、担当信号分子等功能^[22], 其积累与植物抗干旱胁迫的能力直接相关^[23]。

李军等^[24]和彭民贵等^[15]研究表明, 随着水分胁迫程度的增加, 供试牡丹的可溶性糖含量、Pro 含量均逐渐升高, 可溶性蛋白质含量均先升高后降低。而王岑涅^[16]的研究结果稍有不同, 干旱胁迫下, 牡丹 Pro、可溶性糖、可溶性蛋白含量持续增加。

李军等^[24]研究表明, 相比于重度干旱胁迫, 复水后供试牡丹的渗透调节物质含量均有所降低。在用 PEG 模拟干旱胁迫的研究中, 彭民贵等^[15]研究表明, 在相同胁迫时间内, 其 Pro 含量、可溶性糖含量均随 PEG 质量浓度的增大而增加; PEG 质量浓度相同时, 随胁迫时间的延长, 其 Pro 含量、可溶性糖含量均先增加后减少, 8 d 后达到最高。

1.3 抗氧化酶活性与抗旱性 干旱胁迫通常会诱导植物细胞内活性氧(reactive oxygen species, ROS)物质的过度积累,

基金项目 宁夏回族自治区科技厅 2014 年科技支撑计划项目。
作者简介 马燕(1995—), 女, 保安族, 甘肃临夏人, 硕士研究生, 研究方向: 油用牡丹栽培生理及营养测定。* 通讯作者, 教授, 硕士, 硕士生导师, 从事油用牡丹栽培生理方面的研究。
收稿日期 2018-02-05

最终导致氧化胁迫的产生^[25-26]。ROS能够直接与蛋白质、核酸和脂类等物质结合,从而导致DNA损伤,植物体内酶失活及细胞渗透压改变等一系列的过氧化链式反应,危害细胞膜系统正常生理功能,甚至直接导致植物死亡^[27]。抗氧化酶主要有超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化氢酶(catalase, CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(ascorbate peroxidase, APX)、谷胱甘肽还原酶(glutathione reductase, GR)等^[28]。

关于SOD和CAT的变化,王岑涓^[16]和李军等^[24]的研究结果相似,在干旱胁迫下其活性均呈先升高后降低再升高的变化趋势。而朱丹^[29]研究表明,SOD、POD为牡丹叶片清除体内活性氧的主要抗氧化酶,随着胁迫加剧,SOD、POD整体呈先升高后降低趋势,CAT活性则为降低趋势。阿日文^[14]研究结果与上述试验结果不符,随着胁迫程度的增加及胁迫时间的延长供试牡丹品种叶片SOD活性均呈下降趋势,且胁迫程度越大则降低幅度越大。

1.4 光合作用系统与抗旱性 光合作用是植物最基本的生理反应,是植物合成有机物和获取能源的根本途径,直接关系到植物的生长状况和最终产量。干旱胁迫下,植物光合速率下降,当水势降低到一定程度后,光合速率趋近于0^[30]。干旱胁迫引起的水分亏缺造成气孔关闭,CO₂扩散阻力增加,也会导致叶绿体片层膜体系结构改变,光系统II活性减弱甚至丧失,光合磷酸化解偶联,叶绿体合成速度减慢,光合酶活性降低等^[31]。

王岑涓^[16]研究表明,在中度、重度干旱胁迫下,净光合速率(net photosynthesis rate, P_n)、蒸腾速率(transpiration rate, T_r)、气孔导度(stomatal conductance, Cond)、胞间CO₂浓度(intercellular CO₂ concentration, C_i)降低,水分利用效率(water use efficiency, WUE)升高,而轻度胁迫相反。郭丽丽等^[32]研究表明,随着干旱胁迫加剧,2种牡丹的 P_n 、 T_r 、 C_i 、WUE均呈逐渐下降趋势,Cond则随胁迫程度的增加而减小。李军等^[24]研究了逐渐干旱和复水过程中 P_n 、Cond、 C_i 、 T_r 和WUE等光合特性的动态变化。

关于叶绿素含量的变化,王岑涓^[16]研究表明,干旱胁迫下,叶绿素a、叶绿素b、叶绿素总量、类胡萝卜素含量升高。而阿日文^[14]研究结果则相反,随着胁迫程度的增加及胁迫时间的延长,供试牡丹品种叶片叶绿素含量呈下降趋势,且胁迫程度越大则降低幅度越大。

2 牡丹抗旱性分子生物学机制

2.1 逆境信号与抗旱性的关系 植物感知失水信号后,激活依赖脱落酸(abscisic acid, ABA)和非依赖ABA 2个途径来调节一系列的蛋白激酶和磷酸化酶的信号转导^[33],从而合成一些能抵抗胁迫的新蛋白^[34]。

研究表明,ABA一直是植物抗旱响应研究的重点^[35-36],在干旱条件下植物产生内源性激素ABA,且在根部迅速积累,主要通过调节气孔的开闭、保持组织内水平衡、增强根的吸水性、提高水的通导性来增强植物抗旱性,同时诱导ABA相关基因表达^[37]。此外,干旱时期植物体内ABA的增加能改

变某些与Pro合成有关的物质,从而促进Pro的积累^[38]。

关于干旱胁迫下ABA的研究,在农作物领域开展的较深入。干旱初期,束缚型ABA为主要来源,干旱期间,ABA主要来自新合成的ABA。干旱时,植物的根系感知土壤水分,诱导ABA合成酶系统,合成大量ABA,然后运输到地上部,促使保卫细胞关闭,降低蒸腾作用,减少水分丢失。研究表明,干旱胁迫时,外源喷施ABA可以增强抗氧化酶活性,降低活性氧含量,防止叶绿素降解,增大叶片相对含水量,减小质膜透性及MDA含量,增强光系统II(PSII)的修复功能^[39-42]。

最近一系列对赤霉素(gibberelin, GAs)及其相关基因在抗旱响应中作用的研究,有助于人们更清楚地了解植物耐受干旱胁迫的激素调控和应答网络。研究发现,拟南芥中CBF/DREB2转录因子对*AtGA2ox7*基因的表达有正向调节作用,过表达转录因子可同时促进*AtGA2ox7*基因的表达,进而导致活性GAs含量降低,达到提高抗旱性的作用^[43]。

研究表明,ABA信号中应对干旱等非生物胁迫的关键元件MYB和WRKY27等受DELLA蛋白调控^[44-45],而对拟南芥中耐旱相关基因*XERICO*的研究发现,*XERICO*基因不但参与ABA代谢,而且还是DELLA蛋白的下游目的基因之一^[46]。说明DELLA蛋白可能作为植物干旱胁迫的调控节点,在GAs信号与ABA信号间起联系作用。

2.2 抗旱蛋白与抗旱性的关系 植物干旱诱导蛋白按其功能可分为两大类:第一大类是功能蛋白,在细胞内直接发挥保护作用,主要包括胚胎发育晚期蛋白、渗透蛋白、水通道蛋白、代谢酶类等;另一大类是调节蛋白,参与水分胁迫的信号转导或基因的表达调控,起间接保护作用,主要包括蛋白激酶、磷脂酶C、磷脂酶D、G蛋白、钙调素、转录因子和一些信号因子^[47]。

研究表明,由于脱水蛋白的无序性,它们可以非特异地结合生物大分子。同时,其高亲水性又能帮助它们大量结合水分子。因此,在细胞失水时,脱水蛋白可以帮助维持细胞初始形态,避免细胞过度失水而坍塌^[48]。脱水蛋白具有与活性氧分子结合的能力,脱水蛋白可能在活性氧暴发的情况下通过自我牺牲的方式消耗活性氧从而保护其他蛋白质免受损伤^[49]。

2.3 抗旱基因与抗旱性的关系 近年来,由于牡丹栽培面积迅速扩大,与其相关基因的克隆及转抗基因的研究逐渐增多。李军等^[24]对牡丹干旱胁迫下的转录组开展研究,为牡丹耐受干旱的分子机制研究奠定了基础。石红梅等^[50]在前期工作的基础上,通过RACE(rapid-amplification of cDNA ends)扩增、测序和序列拼接获*PsWRKY*基因全长互补脱氧核糖核酸(complementary DNA, cDNA),推测的氨基酸与其他WRKY蛋白相同。虽然该试验并未涉及*PsWRKY*基因调控与牡丹抗旱性是否相关,但近年来大量试验结果证明WRKY基因与植物的抵御逆境胁迫相关,如大麦WRKY38在冷害和干旱胁迫中表达,表明其在冷害和干旱胁迫的信号转导中起调控功能^[51],也为牡丹后期抗旱性研究奠定了基础。

DREB(dehydration responsive element binding protein) 转录因子是一个干旱应答元件的结合蛋白,在植物对干旱胁迫的分子反应中起重要的调控作用^[52-53]。刘慧春等^[54]以牡丹“洛阳红”品种叶片提取的总 DNA 为模板,PCR 扩增获得 DREB 基因的 cDNA 序列,命名为 PsDREB。

关于牡丹 *PseIF5A* 基因克隆与功能研究较多,重组菌株(pET32a-PseIF5A)由于诱导表达了 PseIF5A 的融合蛋白,PseIF5A 的大量积累明显提高了宿主大肠杆菌 BL21 对重金属、高盐、高 pH、氧化等非生物胁迫的抗性^[55],表明牡丹 *PseIF5A* 能响应多种非生物胁迫,而该研究并未涉及抗旱试验,有待继续研究。

王晓庆等^[56]通过 RT-PCR 和 RACE 技术克隆得到了牡丹中编码 9-顺式-环氧类胡萝卜素加双氧酶蛋白(NCED)的一条 cDNA 基因全长——*Ps-NCED1*,通过与拟南芥中 CCD(类胡萝卜素分解加双氧酶)家族氨基酸序列比对后发现,*Ps-NCED1* 与调控 ABA 合成的 *At-NCED3* 一致性最高,而一些研究已经证实 *At-NCED3* 是拟南芥在受到胁迫时被诱导表达合成 ABA 的最主要基因^[57],因此,*Ps-NCED1* 在牡丹中也可能存在相同的作用机制,可能在响应环境胁迫诱导 ABA 合成过程中发挥重要作用。

关于牡丹抗旱性的分子生物学机制,目前国内外研究均较少,在 ABA、GAs 与干旱诱导蛋白的研究中,在 *PsWRKY*、*PsDREB*、*PseIF5A*、*Ps-NCED1* 等基因克隆与分析工作中,虽未明确表示其与牡丹抗旱性机制相关,但前人以及最新的研究结果表明,其确实与植物抗逆性有关。

3 展望

关于牡丹研究虽然已经取得了一定成就,为生产实践提供了一定的指导意义,但国内外对牡丹抗旱性研究相对较少,尤其是关于牡丹抗旱基因方面的研究。不同时期、不同干旱程度、不同品种的反应机理也不完全相同,因此,应设计更加全面的试验进行研究。除对干旱胁迫进行生理生化机理、分子机理以及基因表达调控方面的研究外,还需要利用高通量的技术和蛋白质组学方法在不同水平上进行更深入的研究。可以预见,随着蛋白质组学与现代分子生物学技术的结合与应用,牡丹抗旱性机理研究将会不断深入,越来越多的抗旱品种将会在其生产中发挥重要作用。

参考文献

[1] 李生荣. 我国水资源的现状与对策:水资源短缺制约着我国经济社会的发展[J]. 延安职业技术学院学报,2009,23(6):101-103,109.
 [2] SIVAKUMAR M V K,DAS H P,BRUNINI O. Impacts of present and future climate variability and change on agriculture and forestry in the arid and semi-arid tropic[J]. Climatic change,2005,70(1/2):31-72.
 [3] 褚建民. 干旱区植物的水分选择性利用研究[D]. 北京:中国林业科学研究院,2007.
 [4] 慈龙骏,杨晓晖. 中国沙尘暴与荒漠化的扩展趋势[C]//中国-欧盟荒漠化综合治理研讨会论文集. 北京:中国国际科学技术合作协会,2003.
 [5] CASTROLUNA A,RUIZ O M,QUIROGA A M, et al. Effects of salinity and drought stress on germination,biomass and growth in three varieties of *Medicago sativa* L. [J]. Avances en investigación agropecuaria,2013,18(1):39-50.
 [6] 刘帅. 牡丹不同品种花期差异的生理机理研究[D]. 泰安:山东农业大学,2012.
 [7] 李嘉珏. 中国牡丹与芍药[M]. 北京:中国林业出版社,1999:1-60.

[8] 王莲英,袁涛. 中国牡丹与芍药[M]. 北京:金盾出版社,1999.
 [9] 王莲英. 中国牡丹品种图志(续志)[M]. 北京:中国林业出版社,2015.
 [10] SHINOZAKI K,YAMAGUCHI-SHINOZAKI K. Gene networks involved in drought stress response and tolerance[J]. Journal of experimental botany,2007,58(2):221-227.
 [11] 谭艳,彭尽晖. 植物抗旱机理及抗旱性鉴定方法研究进展[J]. 广西农业科学,2010,41(5):423-426.
 [12] GUPTA S,BHARALEE R,BHORALI P, et al. Identification of drought tolerant progenies in tea by gene expression analysis[J]. Functional & integrative genomics,2012,12(3):543-563.
 [13] MACDONALD M T,LADA R R. Biophysical and hormonal changes linked to postharvest needle abscission in balsam fir[J]. Journal of plant growth regulation,2014,33(3):602-611.
 [14] 阿日文. 土壤水分对牡丹生长及生理特性影响的研究[D]. 长春:吉林农业大学,2015.
 [15] 彭民贵,张继,陈学林,等. 聚乙二醇模拟干旱胁迫下紫斑牡丹的抗旱性研究[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版),2014,42(4):179-186.
 [16] 王岑涅. 天彭牡丹‘红丹兰’对干旱胁迫的生理生态响应研究[D]. 雅安:四川农业大学,2011.
 [17] FLEXAS J,BARBOUR M M,BRENDEL O, et al. Mesophyll diffusion conductance to CO₂: An unappreciated central player in photosynthesis[J]. Plant science,2012,193/194:70-84.
 [18] 刘红云,梁宗锁,刘淑明,等. 持续干旱及复水对杜仲幼苗保护酶活性和渗透调节物质的影响[J]. 西北林学院学报,2007,22(3):55-59.
 [19] LIU N Q,SHEN Y X,HUANG B R. Osmoregulators involved in osmotic adjustment for differential drought tolerance in different bentgrass genotypes[J]. Journal of the American society for horticultural science,2015,140(6):605-613.
 [20] HAYAT S,HAYAT Q,ALYEMENI M N, et al. Role of proline under changing environments:A review[J]. Plant signaling & behavior,2012,7(11):1456-1466.
 [21] XIAO X W,YANG F,ZHANG S, et al. Physiological and proteomic responses of two Contrasting *Populus cathayana* populations to drought stress[J]. Physiologia plantarum,2009,136(2):150-168.
 [22] KAVI KISHOR P B,SANGAM S,AMRUTHA R N, et al. Regulation of proline biosynthesis,degradation,uptake and transport in higher plants:Its implications in plant growth and abiotic stress tolerance[J]. Current science,2005,88(3):424-438.
 [23] SEKI M,UMEZAWA T,URANO K, et al. Regulatory metabolic networks in drought stress responses[J]. Current opinion in plant biology,2007,10(3):296-302.
 [24] 李军,孔祥生,李金航,等. 逐渐干旱对牡丹生理指标的影响[J]. 北方园艺,2014(16):50-53.
 [25] SINGH S,BROCKER C,KOPPAKA V, et al. Aldehyde dehydrogenases in cellular responses to oxidative/electrophilic stress[J]. Free radical biology & medicine,2013,56(3):89-101.
 [26] GILL S S,TUTEJA N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants[J]. Plant physiology & biochemistry,2010,48(12):909-930.
 [27] JACOBS A T,MARNETT L J. Systems analysis of protein modification and cellular response induced by electrophile stress[J]. Accounts of chemical research,2010,43(5):673-683.
 [28] HERNÁNDEZ I,CELA J,ALEGRE L, et al. Plant responses to drought stress[M]. Berlin:Springer,2012:231-258.
 [29] 朱丹. Cd 和水分复合胁迫对牡丹叶片抗氧化酶的活性影响[J]. 现代中药研究与实践,2013(6):10-12.
 [30] 柯世省. 干旱胁迫对夏蜡梅光合特性的影响[J]. 西北植物学报,2007,27(6):1209-1215.
 [31] CHEN Q,TAO S Y,BI X H, et al. Research progress in physiological and molecular biology mechanism of drought resistance in rice[J]. American journal of molecular biology,2015(2):102-107.
 [32] 郭丽丽,刘改秀,王丽娜,等. 逐渐干旱和复水对牡丹光合特性的影响[J]. 上海农业学报,2014,30(5):105-108.
 [33] BARNABAS B,JAGER K,FEHER A. The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals[J]. Plant, cell and environment,2008,31(1):11-38.
 [34] ERGEN N Z,THIMMAPURAM J,BOHNERT H J, et al. Transcriptome pathways unique to dehydration tolerant relatives of modern wheat[J]. Functional & integrative genomics,2009,9(3):377-396.

风味,色泽均匀,而且具有一定的保健功能,具有良好的开发前景。

6.2 柠檬蜜饯 我国的蜜饯类产品品种众多,而且风味独特,是一种传统的休闲食品。钟世荣^[27]通过优化生产过程中的温度、加碱量、浸泡时间等因素,进行有效的脱苦和漂白处理,得到低糖、外观良好、无苦涩味的柠檬皮低糖蜜饯,该蜜饯在风味和营养上都优于市面上的柠檬蜜饯,有着良好的市场价值。柠檬除了糖渍处理,还有盐渍类柠檬鲜果产品等。但是目前消费者对柠檬休闲食品提出低糖低盐等要求,因此,新工艺和新产品的研发也是迫在眉睫。

7 展望

当今休闲食品发展的主题是营养和健康,只有迎合市场需求的产品才有发展。由于柠檬的季节性,使得柠檬产品不能持续生产,在一定程度上制约了柠檬休闲食品的发展。因此,扩大柠檬储藏库和完善冷链系统迫在眉睫。在解决库存和流通的基础上,应该继续加大力度研发新工艺与新产品,既要有保健功效,又可以降低相应成本,是柠檬休闲食品未来的发展趋势。

参考文献

- [1] ZARGARI A. Medicinal plants [M]. Tehran: Tehran University Press, 1990:77-81.
- [2] STEAL A. Food and agriculture organization of the United Nations [EB/OL]. (2003-12-16) [2017-09-18]. <http://faostat.fao.org>.
- [3] 文泽富,李隆华,谢永红,等.国内外柠檬产销概况及重庆柠檬发展前景[J].中国果业信息,2005,22(7):21-23.
- [4] 石健泉,曾沛繁.柠檬的经济价值及栽培管理[J].广西热带农业,2006(1):8-9.
- [5] ANON N. Iranian herbal pharmacopoeia [J]. Ministry of health publication, 2002(1):114-121.
- [6] 高俊燕,朱春华,李进学,等.柠檬加工综合利用的研究进展[J].亚热带农业研究,2009,5(1):64-68.

(上接第29页)

- [35] HUANG X Y, CHAO D Y, GAO J P, et al. A previously unknown zinc finger protein, DST, regulates drought and salt tolerance in rice via stomatal aperture control [J]. Genes & development, 2009, 23(15):1805-1817.
- [36] BARI R, JONES J D G. Role of plant hormones in plant defence responses [J]. Plant molecular biology, 2009, 69(4):473-488.
- [37] SHINOZAKI K, YAMAGUCHI-SHINOZAKI K. Gene networks involved in drought stress response and tolerance [J]. Journal of experimental botany, 2007, 58(2):221-227.
- [38] SAVOURÉ A, HUA X J, BERTAUCHE N, et al. Abscisic acid-independent and abscisic acid-dependent regulation of proline biosynthesis following cold and osmotic stresses in *Arabidopsis thaliana* [J]. Molecular and general genetics, 1997, 254(1):104-109.
- [39] 李长宁, SRIVASTAVA M K, 农倩, 等.水分胁迫下外源 ABA 提高甘蔗抗旱性的作用机制 [J]. 作物学报, 2010, 36(5):863-870.
- [40] 木合塔尔·扎热, 齐曼·尤努斯, 山中典和. 干旱胁迫下外源脱落酸和硅对沙枣幼苗叶片水势及保护酶活性的影响 [J]. 植物研究, 2010, 30(4):468-472.
- [41] 胡秀丽, 杨海荣, 李潮海. ABA 对玉米响应干旱胁迫的调控机制 [J]. 西北植物学报, 2009, 29(11):2345-2351.
- [42] 汪月霞, 索标, 赵腾飞, 等. 外源 ABA 对干旱胁迫下不同品种灌浆期小麦 *psbA* 基因表达的影响 [J]. 作物学报, 2011, 37(8):1372-1377.
- [43] KANG H C, KIM J, KIM B, et al. Overexpression of *FTL1/DDF1*, an AP2 transcription factor, enhances tolerance to cold, drought, and heat stresses in *Arabidopsis thaliana* [J]. Plant science, 2011, 180(4):634-641.
- [44] HEDDEN P, THOMAS S G. Gibberellin biosynthesis and its regulation [J]. The biochemical journal, 2012, 444(1):11-25.
- [45] ZENTELLA R, ZHANG Z L, PARK M, et al. Global analysis of the direct targets in early gibberellin signaling in *Arabidopsis* [J]. The plant

- [7] 冯印, 夏宇豪, 魏麟苏, 等. 柠檬蜂蜜柚子茶的研制 [J]. 现代食品, 2017(11):71-75.
- [8] 章斌, 丁心, 侯小桢, 等. 柠檬片的低温冻结与真空冷冻干燥工艺研究 [J]. 食品研究与开发, 2015, 36(22):86-90.
- [9] 王海鸥, 谢煥雄, 陈守江, 等. 不同干燥方式对柠檬片干燥特性及品质的影响 [J]. 农业工程学报, 2017, 33(14):292-299.
- [10] 邓其海, 侯小桢, 丁心, 等. 包装形式和贮藏条件对柠檬冻干片在贮藏过程中色泽变化的影响 [J]. 安徽农业科学, 2016, 33(44):77-79.
- [11] 宋社果, 李志成, 曹甲权, 等. 柠檬奶茶加工工艺研究 [J]. 中国乳业科学, 2006, 32(6):41-44.
- [12] 董平, 黄儒强, 曾庆孝. 余甘子柠檬饮料的研制 [J]. 食品与机械, 2000(5):40-41.
- [13] 付亮, 刘诗扬, 徐方旭. 柠檬绿茶酸奶的加工工艺研究 [J]. 食品安全质量检测学报, 2015, 6(8):2944-2949.
- [14] 李欣芮, 刘畅. 姜汁柠檬复合饮料的研制 [J]. 饮料工业, 2016, 19(4):54-57.
- [15] 侯小桢, 章斌, 陈添象, 等. 柠檬汁对茶汤及速溶绿茶粉品质的影响 [J]. 安徽农业科学, 2017, 45(6):79-81.
- [16] 贾甜, 曾洁, 张瑞耀, 等. 青柠檬蛋糕的研制 [J]. 食品工业科技, 2017, 38(11):240-243.
- [17] 谢林, 张泗淮, 王平先. 柠檬酒的研制 [J]. 酿酒科技, 2002, 29(3):50.
- [18] 邓奥宇, 关统伟, 王鹏昊, 等. 柠檬果酒两步法快速降酸工艺研究 [J]. 食品工业科技, 2017, 38(21):95-99.
- [19] 郝志民, 陈安均, 蒲彪. 柠檬酒的澄清研究 [J]. 农产品加工, 2007(6):13-15, 18.
- [20] 唐江, 何绍国, 曾小莉. 柠檬发酵果醋加工工艺及保健作用 [J]. 西南园艺, 2006, 34(5):37-38.
- [21] 邓其海. 柠檬果醋的发酵工艺研究 [J]. 农业技术与装备, 2017(5):19-22.
- [22] 蒋增良, 毛建卫, 黄俊, 等. 葡萄糖素在天然发酵过程中体外抗氧化性能的变化 [J]. 中国食品学报, 2014, 14(10):29-34.
- [23] 魏颖, 倪庆桂, 马勇, 等. 自制发酵素与亮品免疫调节和抗氧化能力的比较 [J]. 食品科技, 2015, 40(11):24-27.
- [24] 张超, 白璐, 阳刚, 等. 柠檬素对麻鸭免疫器官指数和抗氧化功能的影响 [J]. 河南农业大学学报, 2017, 51(5):667-671, 677.
- [25] 陈丹. 浅论食用酵素 [J]. 食品研究与开发, 2016, 37(12):210-214.
- [26] 贾娟. 柠檬绿茶营养保健果冻的研制 [J]. 农产品加工, 2013(5):35-37, 40.
- [27] 钟世荣. 柠檬皮低糖蜜饯的研制 [J]. 食品研究与开发, 2001, 22(6):17-20.

cell, 2007, 19(10):3037-3057.

- [46] KO J H, YANG S H, HAN K H. Upregulation of an *Arabidopsis* RING-H2 gene, *XERICO*, confers drought tolerance through increased abscisic acid biosynthesis [J]. The plant journal, 2006, 47(3):343-355.
- [47] 张宏一, 朱志华. 植物干旱诱导蛋白研究进展 [J]. 植物遗传资源学报, 2004, 5(3):268-270.
- [48] HANIN M, BRINI F, EBEL C, et al. Plant dehydrins and stress tolerance: Versatile proteins for complex mechanisms [J]. Plant signaling & behavior, 2011, 6(10):1503-1509.
- [49] HARA M, FUJINAGA M, KUBOI T. Radical scavenging activity and oxidative modification of citrus dehydrin [J]. Plant physiology and biochemistry, 2004, 42(7/8):657-662.
- [50] 石红梅, 战新梅, 管世铭, 等. 牡丹 *P3WRKY* 基因的克隆和表达特性分析 [J]. 植物生理学报, 2015, 51(10):1743-1748.
- [51] MARÉ C, MAZZUCOTELLI E, CROSATTI C, et al. Hv-WRKY38: A new transcription factor involved in cold- and drought-response in barley [J]. Plant molecular biology, 2004, 55(3):399-416.
- [52] 荣红颖, 张立全, 杨凤萍, 等. *DREB1B* 基因在转基因小麦后代的稳定表达 [J]. 分子植物育种, 2009, 7(3):437-443.
- [53] 宗俊梅. 冰凌花转录因子 *AADREB1* 基因的表达分析及功能鉴定 [D]. 长春:吉林农业大学, 2011:4-35.
- [54] 刘慧春, 马广莹, 朱开元, 等. 牡丹 *P3DREB* 转录因子基因的克隆及亚细胞定位 [J]. 分子植物育种, 2015, 13(10):2290-2298.
- [55] 蒋昌华, 高燕, 叶康, 等. 牡丹 *PseIF5A* 基因克隆及其初步功能验证 [J]. 现代园艺, 2015(4):15-17.
- [56] 王晓庆, 张超, 王彦杰, 等. 牡丹 *NCED* 基因的克隆和表达分析 [J]. 园艺学报, 2012, 39(10):2033-2044.
- [57] SEO M, KOSHIBA T. Transport of ABA from the site of biosynthesis to the site of action [J]. Journal of plant research, 2011, 124(4):501-507.