

植物对非生物胁迫的响应机制研究

刘燕敏¹, 周海燕², 王康¹, 闫洪朗¹, 徐建平¹, 吴俊平³, 魏小云¹, 何林池^{1*} (1. 江苏沿江地区农业科学研究所, 江苏南通 226541; 2. 通州湾江海联动开发示范区社会管理保障局, 江苏南通 226331; 3. 江苏省南通市长江种子分公司, 江苏南通 226006)

摘要 从激素、渗透调节物质、活性氧清除系统和蛋白质 4 个方面综述了植物应对非生物胁迫的机制, 并展望了植物应对非生物胁迫今后的研究方向, 为提高植物的抗逆性研究提供了理论依据。
关键词 植物; 非生物胁迫; 激素; 渗透调节; 活性氧清除; 蛋白
中图分类号 S311 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2018)16-0035-03

Research on Response Mechanism of Plants to Abiotic Stresses
LIU Yan-min¹, ZHOU Hai-yan², WANG Kang¹ et al (1. Jiangsu Riverine Institute of Agricultural Sciences, Nantong, Jiangsu 226541; 2. Tongzhou Bay Jianghai Linkage Development Demonstration Area Social Administration Security Bureau, Nantong, Jiangsu 226331)
Abstract The response mechanism of plants to abiotic stresses was summarized from several aspects of hormone, osmotic regulation, reactive oxygen scavenging and protein, and the future research direction of response mechanism of plants to abiotic stresses was looked forward, so as to provide theoretical basis for improving the resistance of plants.
Key words Plant; Abiotic stress; Hormone; Osmotic regulation; Reactive oxygen scavenging; Protein

植物在自然环境中经常会受到旱涝、盐渍、高低温等各种非生物胁迫, 这些胁迫影响了植物的生长发育, 并造成农作物的减产。植物无法自由移动, 因此, 在长期的进化过程中, 植物从分子、细胞、生理生化水平等各个层面形成了相应的机制来应对这些恶劣胁迫, 使其能够在各种环境下生存^[1]。笔者从激素、渗透调节物质、活性氧清除系统以及蛋白质 4 个方面介绍了植物应对非生物胁迫的机制, 以期为提高植物的抗逆性提供理论依据。

1 植物激素对非生物胁迫的响应

植物内源激素在植物的生长发育以及分化等生命活动中发挥着非常重要的作用, 植物体内激素的变化受到外界环境改变的影响, 其合成受到逆境胁迫的诱导。当植物遭受逆境胁迫时, 体内的激素水平会发生一系列变化, 从而启动或者调节某些与抗逆相关的生理生化过程来完成对逆境的响应。

1.1 脱落酸 (abscisic acid, ABA) 长期以来, 人们将 ABA 与种子休眠、植物生长抑制以及器官衰老脱落等生理过程联系在一起, 随着研究的深入, ABA 在植物响应多种非生物胁迫方面的作用得到了更多的关注和挖掘。研究表明, 植物在遭受干旱、高盐、低温等环境胁迫时, 会在体内迅速积累 ABA。ABA 对植物的影响是多方面的: 改变气孔阻力来调节叶片蒸腾速率^[2-5]; 促进渗透胁迫物质如脯氨酸等的合成和积累; 通过 ABA 信号的转导改变胁迫相关基因的表达等^[6-7]。

在干旱胁迫下, 土壤含水量降低, 植物根系中 ABA 的浓度升高, ABA 作为信号分子通过木质部运输到地上部^[8]。叶片中 ABA 的含量升高, 开启保卫细胞膜上的 K⁺ 外流通道, 同

时抑制 K⁺ 内流通道, 从而使叶片气孔开度受抑或者关闭气孔, 减少水分蒸发, 保持植物体内水分平衡以增强对干旱的耐性^[9]。Saneoka 等^[10]关于高粱中 ABA 和盐胁迫对甜菜碱和甜菜醛脱氢酶 (BADH) 的影响的研究表明, 甜菜醛脱氢酶基因的表达受盐胁迫和 ABA 处理的诱导, ABA 处理能够引起植物中甜菜醛脱氢酶基因表达量的升高, 而 ABA 合成抑制剂能够使植物中 ABA 浓度和甜菜醛脱氢酶基因的表达量降低, 表明盐胁迫下, ABA 能够促进渗透调节物质甜菜碱和 BADH 的合成以缓解盐害对植物造成的伤害。

1.2 乙烯 乙烯存在于植物的各个组织、器官中, 参与调控植物种子萌发、开花、果实成熟、衰老等生长发育过程。此外, 在某些情况下, 植物能够通过产生乙烯来减轻环境胁迫的影响。正常情况下, 乙烯在植物体内的含量非常低, 而当植物受到胁迫刺激时, 作为气态分子的乙烯能够迅速向邻近组织扩散, 将信号传递出去。

干旱条件下, 水分亏缺的植物会产生大量乙烯加速老叶的脱落, 从而降低蒸腾作用, 保持水分平衡。因此, 干旱胁迫下植物体内乙烯增加是植物对于逆境胁迫的一种响应。水稻中与乙烯应答反应相关的 ERF 类基因 *OsDERF1* 受干旱胁迫诱导, 过表达该基因增强了植物对干旱的敏感性, 而干扰材料则表现出较强的抗旱性, 研究发现, *OsDERF1* 能够激活 ERF 抑制子抑制乙烯合成相关基因的表达从而抑制乙烯的合成, 表明乙烯参与植物对于干旱胁迫的响应^[11]。乙烯的合成也受盐胁迫的诱导, 拟南芥中乙烯合成相关基因在高盐胁迫下表达量显著升高; 烟草的 *NtACS1*、*NtACO1*、*NtACO2* 以及 *NtACO3* 基因都能响应高盐胁迫的诱导^[12]; 烟草的 II 类乙烯受体 *NTHK1* 基因过表达植株对盐的敏感性增强, 而且影响与盐胁迫相关基因的表达^[13-14]。

2 渗透调节物质对非生物胁迫的响应

干旱、高盐、高低温等非生物胁迫都会对植物产生直接或者间接的水分胁迫, 而植物细胞主要通过各种无机和有机物质的积累来提高溶质浓度, 降低渗透势, 增强植物的保水

基金项目 南通市科技项目 (MS22016075, MS32016011, MS12015077, MS12015081, MS12015079); 江苏省农业三新工程项目 (SXGC[2017]088); 江苏省农业重大新品种创制项目 (PZC201718)。
作者简介 刘燕敏 (1988—), 女, 山东滨州人, 助理研究员, 博士, 从事植物抗逆性研究。* 通讯作者, 从事甜瓜新品种的选育、推广以及抗逆机制研究。
收稿日期 2018-02-05

能力,从而适应胁迫环境,这种现象称为渗透调节(osmoregulation 或 osmotic adjustment,OA)。参与渗透调节的物质大致分为 2 类:无机离子,如 K^+ 、 Na^+ 、 Ca^{2+} 等;有机溶质,如脯氨酸、甜菜碱、可溶性糖和多元醇等。渗透物质的分子质量比较小,能被细胞膜保持,不易引起酶结构变化,生成迅速且累积量能够达到调节渗透势的作用。

2.1 无机离子 植物细胞对于无机离子的吸收是一个主动的过程,该过程需要 ATP 和通道蛋白的参与。植物在水分胁迫环境下, Na^+ 通过 Na^+/K^+ 通道蛋白和细胞膜进入细胞内,该过程能够激活细胞膜上的 Na^+/H^+ 逆转运蛋白以及 $H^+/ATPase$,导致 Na^+ 的外排和液泡内运输。同时,植物细胞能够大量吸收 K^+ 和 Ca^{2+} 来保持细胞内外和液泡内外的离子平衡。作为植物生长发育的第二信使, Ca^{2+} 参与植物响应各种胁迫环境。外界胁迫能够导致植物细胞内 Ca^{2+} 浓度的增加, Ca^{2+} 浓度的变化会引起植物一系列的生理生化反应,从而完成逆境的适应。研究发现,大豆中 Ca^{2+} 浓度的增加能够通过减少 K^+ 的外流来降低或消除 Na^+ 盐对植物造成的损害^[15]。

2.2 脯氨酸 脯氨酸是植物体内重要的渗透调节物质,植物在遭受干旱、高盐、高低温以及重金属等胁迫时,通过增加脯氨酸合成以及减少脯氨酸降解来积累脯氨酸,以响应和适应逆境胁迫。脯氨酸在非生物胁迫中的作用主要包括:保持植物细胞和环境的渗透平衡,减小渗透胁迫对植物的损害;与胁迫条件下产生的自由基反应,清除活性氧;通过与蛋白质结合增加蛋白质的可溶性,以增加酶的稳定性,保护酶和膜的结构;作为快速补偿的氮源、碳源,帮助植物从胁迫中恢复;作为逆境胁迫信号,激活与逆境胁迫相关的多种反应^[16-21]。

2.3 甜菜碱 甜菜碱是一种生物碱类的渗透保护剂,是高等植物中主要的代谢积累物质。甜菜碱由胆碱经胆碱单氧化酶(GMO)和甜菜碱醛脱氢酶(BADH)氧化得到。在渗透胁迫下,植物细胞内甜菜碱大量积累,一方面维持膨压起到渗透调节的作用;另一方面,甜菜碱能够稳定生物大分子的结构和功能,解除渗透胁迫对酶活性的损伤,维持膜系统的稳定性。

3 植物活性氧清除系统对非生物胁迫的响应

正常情况下,植物体内的活性氧(ROS)不能对植物造成损害,因为植物具有活性氧清除系统,使活性氧的产生和清除处于动态平衡中。而在逆境胁迫下,这种平衡被打破,活性氧大量产生。活性氧攻击膜系统,造成膜脂组分改变,膜上多种酶的构向发生改变,膜选择透性丧失,电解质和某些小分子有机物质外泄;线粒体和叶绿体的形态结构受到破坏,光合作用和呼吸代谢紊乱,严重时会导致植物死亡^[22-25]。活性氧清除系统主要包括 2 类物质:一类是由超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)等组成的酶促保护系统;另一类是还原型谷胱甘肽(GSH)、类胡萝卜素(Car)、维生素 E 等抗氧化还原物质。

3.1 超氧化物歧化酶(Superoxide Dismutase, SOD) SOD

处于活性氧清除系统的第一道防线,能够使 O_2^- 转化为 O_2 和 H_2O_2 ,从而降低活性氧自由基对细胞的毒害^[26-28]。SOD 是一种含金属的抗氧化酶,植物 SOD 根据结合的金属分为 3 种类型:Mn-SOD、Cu/Zn-SOD 和 Fe-SOD。植物细胞的不同亚细胞结构中 SOD 的类型不同:Cu/Zn-SOD 主要存在于植物的细胞质和叶绿体中;Mn-SOD 一般存在于线粒体中;Fe-SOD 主要存在于某些植物的叶绿体中。Fe-SOD 和 Mn-SOD 的同源性很高,但其抗氧化性并不相同。Fe-SOD 的酶活性受 H_2O_2 抑制,主要保护敏感的可溶性蛋白;Mn-SOD 的酶活性不受 H_2O_2 和 KCN 抑制,主要对 DNA 起保护作用;Cu/Zn-SOD 是含量最丰富的超氧化物歧化酶,酶活性受 H_2O_2 和 KCN 抑制^[29]。

3.2 过氧化氢酶(Catalase, CAT) CAT 是植物体内重要的活性氧清除酶,是氧化还原酶的一种。CAT 能够催化 SOD 分解产物 H_2O_2 为 O_2 和 H_2O ,但因其与 H_2O_2 的亲合力较弱,一般情况下需要与 APX 共同作用。研究发现,盐地碱蓬(*Suaeda salsa* L.Pall)中编码过氧化氢酶的基因 *Sacat1* 和 *Ss-cat2* 能够被盐处理诱导表达,生理分析表明盐胁迫下过氧化氢酶的活性显著提高^[30]。光盐双重胁迫下,台湾沟叶结缕草通过调节叶绿体 CAT、SOD 的活性来防御和适应胁迫^[31]。

3.3 过氧化物酶(Peroxidase, POD) POD 能够将植物体内的 H_2O_2 催化分解为 O_2 和 H_2O ,从而减小氧化胁迫对植物细胞的损害^[32]。POD 与 SOD、CAT 在植物体内协同合作,共同完成活性氧清除任务,但在不同植物间占主导的类型不完全相同。比较盐生牧草和沙生牧草抗氧化特性方面发现,沙生牧草主要通过提高 POD 活性来提高抗氧化能力,盐生牧草则是主要通过提高 SOD 和 CAT 的活性来实现活性氧的清除^[33]。

4 蛋白质对非生物胁迫的响应

非生物胁迫能够抑制正常蛋白的合成,并诱导形成逆境蛋白,因此,植物在遭受非生物胁迫前后体内蛋白的类型和表达量均会发生变化^[34-35]。参与植物响应非生物胁迫的蛋白主要分为 2 类:一类是功能蛋白,如热激蛋白、渗透调节蛋白、LEA 蛋白等能够直接发挥作用;另一类是调节蛋白,如转录因子(NAC、bZIP、MYB、锌指蛋白等)和某些激酶,能够通过感受和传递胁迫信号来参与逆境胁迫。干旱、高盐、低温等非生物胁迫能够诱导多种不同的逆境蛋白,而不同逆境也能够诱导相同或者功能类似的蛋白来提高植物的耐性。

Wu 等^[36]研究发现干旱胁迫恢复浇水后,不同品种水稻的成熟叶片中蛋白的表达趋势具有一致性,其中生物化学途径中的关键蛋白质的表达量发生了显著变化,与渗透胁迫相关的蛋白上调表达,与叶绿素生物合成途径相关的蛋白显著下调。Lee 等^[37]在 42℃ 处理的水稻幼苗叶片中发现了 73 个差异表达的蛋白质,经质谱鉴定的 48 个蛋白大部分属于氧化还原蛋白、热激蛋白等功能蛋白。Hajheidari 等^[38]利用蛋白质组学技术研究了大田中干旱胁迫对甜菜的影响,发现有 79 个蛋白质的丰度发生了显著变化,其中 27 个上调表达,44 个下调表达,8 个经干旱诱导产生。Chitteti 等^[39]利用

Pro-Q Diamond 磷酸化蛋白质染色方法研究了盐胁迫对磷酸化蛋白质组表达的影响,发现有 17 个蛋白的表达被增强,11 个蛋白的表达被减弱。以上研究表明,各种蛋白质在植物响应非生物胁迫中发挥着重要作用。

4.1 热激蛋白 热激蛋白(heat shock proteins,HSP)是包括植物在内的各种生物体在高温胁迫下迅速合成的一种蛋白质^[35]。研究表明,除高温外,氧化胁迫、理化诱变等也能够激活其合成。逆境胁迫会影响生物体的膜结构,热激蛋白能够在逆境胁迫发生时保护蛋白结构,增强膜的稳定性^[40]。sHSPs 能够在细胞器和细胞质中穿梭,参与胞内新生蛋白的折叠、加工、转运、复性以及降解等,保护细胞免受高温伤害;与 mRNA 结合形成热激粒,保护 mRNA 不受逆境伤害^[41]。HOP3(HSP70-HSP90 组织蛋白家族的一员)在植物内质网胁迫中扮演重要角色,而且拟南芥 AtHOP3 能够与内质网蛋白 BiP 互作,并协助 BiP 蛋白在内质网中的折叠,表明 HOP3 在植物响应多种胁迫中都能发挥重要作用^[42]。

4.2 转录因子 转录因子(transcription factor,TF)是指能够与基因启动子中的顺式作用元件特异性结合来激活或者抑制目的基因表达的蛋白质。此外,有些转录因子不能够直接与顺式作用元件结合,而是通过与其他转录因子互作,来间接调控目的基因的表达。当植物遭受外界非生物胁迫时,体内会发生一系列信号传导过程,最终能够诱导植物相关抗性基因的表达,转录因子在这个过程中发挥着分子开关的作用。多种转录因子参与了植物响应各种非生物胁迫,如 NAC 家族、bZIP 家族、MYB 家族、锌指蛋白等。

鹰嘴豆 *CarNAC4*、*CarNAC5* 和 *CarNAC6* 基因能够增强转基因拟南芥植株对于干旱胁迫的耐性^[43-45]。盐胁迫下,菊花 *DgNAC1* 基因过表达植株中 MDA 和活性氧的积累要少于野生型,而 SOD、POD、CAT 的活性要高于野生型,胁迫相关基因的表达量增加,表明该基因在植物响应盐胁迫中具有正向的调控作用^[46]。甘薯 C_2H_2 型锌指蛋白基因 *lbZFP1* 在拟南芥中过表达能够显著增强植株对于干旱和高盐胁迫的耐性,并诱导胁迫响应相关基因的上调表达^[47]。bZIP 转录因子基因 *GmFDL19* 的表达受 ABA、PEG 6000 和盐胁迫的诱导,该基因过表达能够增强大豆对于干旱和盐胁迫的耐性^[48]。

5 展望

植物的生长发育过程面临着来自外界环境的各种胁迫,研究植物应对这些非生物胁迫的机制对于提高植物的抗逆性具有重要意义。近年来,越来越多在植物逆境胁迫中发挥作用的因子被发现,极大地丰富了人们对植物抗逆性分子机制的认识。然而,许多研究仅仅停留在得到抗逆相关基因或蛋白的层面上,对其如何参与非生物胁迫以及在非生物胁迫中发挥的具体作用仍然不够明确,需要进一步研究。

参考文献

- [1] YANG X W, WANG X Y, JI L, et al. Overexpression of a *Miscanthus lutarioriparius* NAC gene *MLNAC5* confers enhanced drought and cold tolerance in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell Rep*, 2014, 34(6): 943-958.
- [2] POPKO J, HÄNSCH R, MENDEL R R, et al. The role of abscisic acid and auxin in the response of poplar to abiotic stress [J]. *Plant Biol*, 2010, 12(2): 242-258.

- [3] WILKINSON S, DAVIES W J. Drought, ozone, ABA and ethylene: New insights from cell to plant to community [J]. *Plant Cell Environ*, 2010, 33(4): 510-525.
- [4] LEE S C, LUAN S. ABA signal transduction at the crossroad of biotic and abiotic stress responses [J]. *Plant Cell Environ*, 2012, 35(1): 53-60.
- [5] LIM C W, LUAN S, LEE S C. A prominent role for RCAR3-mediated ABA signaling in response to *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000 infection in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell Physiol*, 2014, 55(10): 1691-1703.
- [6] CUTLER S R, RODRIGUEZ P L, FINKELSTEIN R R, et al. Abscisic acid: Emergence of a core signaling network [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2010, 61: 651-679.
- [7] PARK S Y, FUNG P, NISHIMURA N, et al. Abscisic acid inhibits type 2C protein phosphatases via the PYR/PYL family of START proteins [J]. *Science*, 2009, 324(5930): 1068-1071.
- [8] LIM C W, BAEK W, JUNG J, et al. Function of ABA in stomatal defense against biotic and drought stresses [J]. *Int J Mol Sci*, 2015, 16(7): 15251-15270.
- [9] 陶均, 李玲. 高等植物脱落酸生物合成的酶调控 [J]. *植物学通报*, 2002, 19(6): 675-683.
- [10] SANEOKA H, ISHIGURO S, MOGHAIAB J. Effect of salinity and abscisic acid on accumulation of glycinebetaine and betainealdehyde dehydrogenase mRNA in *Sorghum* leaves (*Sorghum bicolor*) [J]. *J Plant Physiol*, 2001, 58(7): 853-859.
- [11] WAN L Y, ZHANG J F, ZHANG H W, et al. Transcriptional activation of OsDERF1 in OsERF3 and OsAP2-39 negatively modulates ethylene synthesis and drought tolerance in rice [J]. *PLoS One*, 2011, 6(9): 1-14.
- [12] WANG N N, SHIH M C, LI N. The GUS reporter-aided analysis of the promoter activities of *Arabidopsis* ACC synthase genes AtACS4, AtACS5, and AtACS7 induced by hormones and stresses [J]. *J Exp Bot*, 2005, 56(413): 909-920.
- [13] CAO W H, LIU J, ZHOU Q Y, et al. Expression of tobacco ethylene receptor NTHK1 alters plant responses to salt stress [J]. *Plant Cell Environ*, 2006, 29(7): 1210-1219.
- [14] ZHOU H L, CAO W H, CAO Y R, et al. Roles of ethylene receptor NTHK1 domains in plant growth, stress response and protein phosphorylation [J]. *FEBS Lett*, 2006, 580(5): 1239-1250.
- [15] SHABALA S. Ionic and osmotic components of salt stress specifically modulate net ion fluxes from bean leaf mesophyll [J]. *Plant Cell and Environment*, 2000, 23(8): 825-837.
- [16] KISHOR P B K, SREENIVASULU N. Is proline accumulation per se correlated with stress tolerance or is proline homeostasis a more critical issue? [J]. *Plant Cell Environ*, 2014, 37(2): 300-311.
- [17] SZABADOS L, SAVOURÉ A. Proline: A multifunctional amino acid [J]. *Trends Plant Sci*, 2009, 15(2): 89-97.
- [18] NATARAJAN S K, ZHU W D, LIANG X W, et al. Proline dehydrogenase is essential for proline protection against hydrogen peroxide induced cell death [J]. *Free Radical Biol Med*, 2012, 53(5): 1181-1191.
- [19] 邓凤飞, 杨双龙, 龚明. 细胞信号分子对非生物胁迫下植物脯氨酸代谢的调控 [J]. *植物生理学报*, 2015, 51(10): 1573-1582.
- [20] WU H H, ZOU Y N, RAHMAN M M, et al. Mycorrhizas alter sucrose and proline metabolism in trifoliate orange exposed to drought stress [J]. *Sci Rep*, 2017, 7: 42389.
- [21] 全先庆, 张渝洁, 单雷, 等. 脯氨酸在植物生长和非生物胁迫耐受中的作用 [J]. *生物技术通讯*, 2007, 18(1): 159-162.
- [22] 黄亚成, 秦云霞. 植物中活性氧的研究进展 [J]. *中国农学通报*, 2012, 28(36): 219-226.
- [23] 李国婧. 超氧阴离子的产生及其在植物体内作用的研究 [J]. *生物技术世界*, 2012(4): 24-25.
- [24] 张梦如, 杨玉梅, 成蕴秀, 等. 植物活性氧的产生及其作用和危害 [J]. *西北植物学报*, 2014, 34(9): 1916-1926.
- [25] 薛鑫, 张芊, 吴金霞. 植物体内活性氧的研究及其在植物抗逆方面的应用 [J]. *生物技术通报*, 2013(10): 6-11.
- [26] MIURA C, SUGAWARA K, NERIYA Y, et al. Functional characterization and gene expression profiling of superoxide dismutase from plant pathogenic phytoplasma [J]. *Gene*, 2012, 510(2): 107-112.
- [27] NEILL S J, DESIKAN R, CLARKE A, et al. Hydrogen peroxide and nitric oxide as signalling molecules in plants [J]. *J Exp Bot*, 2002, 53(372): 1237-1247.
- [28] 田敏, 饶龙兵, 李纪元. 植物细胞中的活性氧及其生理作用 [J]. *植物生理学通讯*, 2005, 41(2): 235-241.

导致了经济效益低,降低了农户种植扁豆的积极性。因此,已选育的扁豆新品种(如交大系列的紫雪糯^[3]、红玫瑰;邦达公司的红玉、翠玉^[4];省农科院的苏扁1号、苏扁2号、苏研红扁豆^[5]等优良品种)需尽快应用到生产实践中去;同时要加大宣传和培训力度,对已经有初步研究成果的栽培技术(如密植技术^[18-19]、矮化栽培技术^[8]、早熟栽培技术^[9-11]、病虫害绿色防控技术^[12-17]、高效栽培模式^[17-18]等)需进一步探索、总结,在生产实践中加以推广应用,切实提高扁豆种植的经济效益、社会效益和生态效益。

参考文献

- [1] SMARTT J. Evolution of grain legumes. II. Old and new world pulses of lesser economic importance [J]. *Experimental agriculture*, 1985, 21(1): 1-18.
- [2] 胡燕琳, 姚陆铭, 徐永平, 等. 扁豆密植栽培技术研究 [J]. *中国农学通报*, 2012, 28(1): 264-268.
- [3] 张玉梅, 王彪, 姚陆敏, 等. 特色藤本豆交大“紫雪糯”扁豆新品种选育 [J]. *蔬菜*, 2015(3): 72-73.
- [4] 王士同, 王永莉, 陆娟, 等. 扬州地区扁豆品种应用现状及潜力品种推荐 [J]. *长江蔬菜*, 2014(21): 16-18.
- [5] 陈新, 蔺玮, 江河, 等. 适合南方地区种植的3个扁豆新品种及其高产栽培技术 [J]. *江苏农业科学*, 2009(3): 204-205.
- [6] 彭友林, 万海青, 胡南云, 等. 特早熟扁豆品种种植密度与追肥试验 [J]. *中国蔬菜*, 1999(6): 32-33.
- [7] 丁国强, 吴寒冰, 彭镇青. 扁豆大棚高密度栽培技术 [J]. *长江蔬菜*, 2009(21): 21-22.
- [8] 龚玮, 倪江, 陶惠娟, 等. 矮化直立式栽培扁豆品种比较试验 [J]. *长江蔬菜*, 2017(14): 49-52.
- [9] 党丹洲. 扁豆早熟高产高效栽培技术 [J]. *陕西农业科学*, 2011, 57(5): 255-256.
- [10] 周云德, 王永莉, 郑涛. 长江流域扁豆保护地早熟栽培技术 [J]. *蔬菜*, 2012(6): 5-6.
- [11] 钟登华. 扁豆露地栽培生产技术 [J]. *四川农业科技*, 2012(10): 26-27.
- [12] 宋益民, 姜永平, 邱海荣, 等. 扁豆主要病虫害绿色防控技术 [J]. *蔬菜*, 2016(3): 77-79.
- [13] 张夕林, 王陈. 食用扁豆上主要害虫发生特点及其控制技术 [C]//第十九届全国植保信息交流暨农药械交易会论文集. 北京: 中国农业出版社, 2003.
- [14] 李明桃, 李峰. 扁豆炭疽病的病理学特性与综合防治技术 [J]. *长江蔬菜*, 2012(15): 47-48.
- [15] 朱方枝, 朱骏, 王云. 扁豆豆荚螟发生危害规律及防治技术的初报 [J]. *湖南文理学院学报(自然科学版)*, 2006, 18(1): 47-48.
- [16] 宋益民, 姜永平, 邱海荣, 等. 大棚扁豆-鲜食糯玉米-黑塌菜高效种植模式 [J]. *蔬菜*, 2014(10): 63-66.
- [17] 宋益民, 姜永平, 邱海荣, 等. 6种杀虫剂防治扁豆豆野螟田间药效比较 [J]. *江苏农业科学*, 2015, 43(10): 168-169.
- [18] 袁娟. 扁豆与青菜两季轮作栽培技术 [J]. *上海蔬菜*, 2014(6): 51-52.
- [19] 杨俊开, 戴友鹏. 扁豆一茬两收高效栽培新技术 [J]. *中国园艺文摘*, 2009(2): 72, 99.
- [20] expression under salinity stress in rice (*Oryza sativa*) roots [J]. *Journal of proteome research*, 2007, 6(5): 1718-1727.
- [40] CHIVASA S, HAMILTON J M, PRINGLE R S, et al. Proteomic analysis of differentially expressed proteins in fungal elicitor-treated *Arabidopsis* cell cultures [J]. *J Exp Bot*, 2006, 57(7): 1553-1562.
- [41] 方献平, 王淑珍, 赵芸, 等. 植物应答生物逆境的蛋白质组学研究进展 [J]. *分子植物育种*, 2014, 12(3): 584-602.
- [42] FERNÁNDEZ-BAUTISTA N, FERNÁNDEZ-CALVINO L, MUÑOZ A, et al. HOP3 a new regulator of the ER stress response in *Arabidopsis* with possible implications in plant development and response to biotic and abiotic stresses [J]. *Plant Signal Behav*, 2017, 12(5): 1317421.
- [43] YU X W, LIU Y M, WANG S, et al. A chickpea stress-responsive NAC transcription factor, CarNAC5, confers enhanced tolerance to drought stress in transgenic *Arabidopsis* [J]. *Plant Growth Reg*, 2016, 79(2): 187-197.
- [44] YU X W, LIU Y M, WANG S, et al. CarNAC4, a NAC-type chickpea transcription factor conferring enhanced drought and salt stress tolerances in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell Rep*, 2016, 35(3): 613-627.
- [45] LIU Y M, YU X W, LIU S S, et al. A chickpea NAC-type transcription factor, CarNAC6, confers enhanced dehydration tolerance in *Arabidopsis* [J]. *Plant Mol Biol Rep*, 2017, 35(1): 83-96.
- [46] WANG K, ZHONG M, WU Y, et al. Overexpression of a chrysanthemum transcription factor gene *DgNAC1* improves the salinity tolerance in chrysanthemum [J]. *Plant Cell Rep*, 2017, 36(4): 1-11.
- [47] WANG F B, TONG W J, ZHU H, et al. A novel Cys2/His2 zinc finger protein gene from sweet potato, *JbZFP1*, is involved in salt and drought tolerance in transgenic *Arabidopsis* [J]. *Planta*, 2016, 243(3): 783-797.
- [48] LI Y Y, CHEN Q Z, NAN H Y, et al. Overexpression of *GmFIDL19* enhances tolerance to drought and salt stresses in soybean [J]. *PLoS One*, 2017, 12(6): 179554.
- [29] ALSCHER R G, ERTURK N, HEATH L S. Role of superoxide dismutases (SODs) in controlling oxidative stress in plants [J]. *J Exp Bot*, 2002, 53(372): 1331-1341.
- [30] MA C L, WANG P P, CAO Z Y, et al. Cloning and differential gene expression of two catalases in *Suaeda salsa* in response to salt stress [J]. *Acta Botanica Sinica*, 2003, 45(1): 93-97.
- [31] 夏更寿, 王加真, 李建龙. 光盐交互胁迫下台湾沟叶结缕草叶绿体色素、抗氧化酶动态变化 [J]. *安徽农业大学学报*, 2008, 35(4): 601-606.
- [32] 张强, 李建龙, 晏筋, 等. 温度胁迫对亚热带常用草坪草活性氧代谢相关酶的影响 [J]. *草业科学*, 2004, 21(10): 83-86.
- [33] 李志刚, 张玉霞, 董丽杰. 沙生牧草和盐生牧草抗氧化特性比较 [J]. *中国草地学报*, 2007, 29(5): 115-118.
- [34] CHIVASA S, HAMILTON J M, PRINGLE R S, et al. Proteomic analysis of differentially expressed proteins in fungal elicitor-treated *Arabidopsis* cell cultures [J]. *J Exp Bot*, 2006, 57(7): 1553-1562.
- [35] ASANO T, KIMURA M, NISHIUCHI T. The defense response in *Arabidopsis thaliana* against *Fusarium sporotrichioides* [J]. *Proteome Sci*, 2012, 10(1): 1-10.
- [36] WU Y Q, MIRZAEI M, PASCOVICI D, et al. Quantitative proteomic analysis of two different rice varieties reveals that drought tolerance is correlated with reduced abundance of photosynthetic machinery and increased abundance of ClpD1 protease [J]. *Journal of proteomics*, 2016, 143: 73-82.
- [37] LEE D G, AHSAN N, LEE S H, et al. A proteomic approach in analyzing heat-responsive proteins in rice leaves [J]. *Proteomics*, 2007, 7(18): 3369-3383.
- [38] HAJHEIDARI M, ABDOLLAHIAN-NOGHABI M, ASKARI H, et al. Proteome analysis of sugar beet leaves under drought stress [J]. *Proteomics*, 2005, 5(4): 950-960.
- [39] CHITTETI B R, PENG Z H. Proteome and phosphoproteome differential

(上接第37页)

本刊提示 参考文献只列主要的、公开发表的文献,序号按文中出现先后编排。著录格式(含标点)如下:(1)期刊——作者(不超过3人者全部写出,超过者只写前3位,后加“等”)。文章题名[J]。期刊名,年份,卷(期):起止页码。(2)图书——编著者.书名[M]。版次(第一版不写)。出版地:出版者,出版年:起止页码。(3)论文集——析出文献作者.题名[C]//主编.论文集名.出版地:出版者,出版年:起止页码。