

非生物胁迫对植物碳水化合物及其代谢相关酶影响的研究进展

单羽, 任晓宁, 李雪梅* (沈阳师范大学生命科学学院, 辽宁沈阳 110034)

摘要 非生物胁迫是制约农业发展的重要因素之一, 主要从干旱胁迫、盐碱胁迫、高温胁迫、低温胁迫、重金属胁迫等方面, 探讨植物碳水化合物(淀粉、蔗糖、葡萄糖等)、代谢相关酶(蔗糖合成酶、蔗糖磷酸合成酶、蔗糖转化酶等)及调控相关酶基因(*TsCCR*、*TsCAD1*、*C3H*等)的响应, 对于更好地了解植物对胁迫环境的生理应答机制具有重要的科学意义。

关键词 非生物胁迫; 植物; 碳水化合物; 代谢相关酶

中图分类号 Q 945.78 文献标识码 A

文章编号 0517-6611(2021)20-0006-04

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2021.20.002



开放科学(资源服务)标识码(OSID):

Research Progress on the Effects of Abiotic Stress on Plant Carbohydrates and Related Enzymes in Their Metabolism

SHAN Yu, REN Xiao-ning, LI Xue-mei (College of Life Science, Shenyang Normal University, Shenyang, Liaoning 110034)

Abstract Abiotic stress is one of the important factors restricting the development of agriculture. This article mainly discussed plant carbohydrates (starch, sucrose, glucose, etc.) and metabolism-related enzymes (sucrose synthase, sucrose phosphate synthase, sucrose invertase, etc.) and metabolism-related enzyme genes (*TsCCR*, *TsCAD1*, *C3H*, etc.) from the aspects of drought stress, salt-alkali stress, high temperature stress, low temperature stress and heavy metal stress. The review was scientifically beneficial to better understanding the physiological response mechanism of plants to stress conditions.

Key words Abiotic stress; Plant; Carbohydrate; Metabolism-related enzymes

随着经济及科技的快速发展, 近年来生态问题也引起社会的广泛关注。极端天气、自然灾害、土地盐碱化、淡水资源短缺等问题无时无刻在影响着农业的发展。农作物的减产主要受到生物胁迫(如病虫害等)和非生物胁迫(如干旱、高温等)的制约。据不完全统计, 全球每年主要农作物产量约50%的损失是由非生物胁迫引起^[1], 这些非生物胁迫通常会导导致渗透和氧化损伤, 从而影响植物正常生长发育且降低其产量^[2]。研究非生物胁迫对植物的影响已经成为当下农业生产的重要课题之一。糖作为光合产物, 在植物体中不仅作为能源物质提供能量, 也对植物的生长发育繁殖、代谢调控以及胁迫抗性具有重要作用。笔者主要从干旱胁迫、盐碱胁迫、高温胁迫、低温胁迫、重金属胁迫5个方面综述其对农作物碳水化合物及糖代谢相关酶的影响, 以期对相关研究工作提供信息与参考。

1 植物碳水化合物及其代谢相关酶的多样性

1.1 植物碳水化合物 光合作用是植物界最重要的生命活动之一, 将碳元素从无机态向有机态转变, 是生物界最重要的能量物质——碳水化合物的重要来源^[3]。碳水化合物按在植物体内的存在形式, 可分为结构性碳水化合物和非结构性碳水化合物。结构性碳水化合物主要参与植物的形态建成, 包括木质素、纤维素和半纤维素等; 非结构性碳水化合物是植物生命活动的重要反应物, 参与植物的新陈代谢过程, 包括淀粉和可溶性糖^[4]。淀粉作为植物主要的长期能量储存物质之一, 是植物贮藏器官中最主要的碳水化合物^[5]。可溶性糖主要包括葡萄糖、果糖、蔗糖等。

1.2 碳水化合物代谢相关酶 调控非结构性碳水化合物的相关酶主要包括与蔗糖代谢有关的蔗糖磷酸合成酶(PS)、蔗糖合成酶(SS)、蔗糖转化酶(INV)^[6]。INV根据最适pH的不同分为中性蔗糖转化酶(NI)和酸性蔗糖转化酶(AI)两大类^[7]。与淀粉降解有关的淀粉水解酶, 其中淀粉水解酶主要包括 α -淀粉酶、 β -淀粉酶、 α -葡萄糖苷酶和淀粉磷酸化酶^[8-9]。

调控结构性碳水化合物的相关酶主要包括纤维素酶、与木质素合成有关的肉桂酰辅酶A还原酶(CCR)、肉桂醇脱氢酶(CAD)、对-香豆酸-3-羟基化酶(C3H)、咖啡酰-辅酶A甲基转移酶(CCoAOMT)。

2 非生物胁迫对植物碳水化合物的影响

2.1 干旱胁迫对植物碳水化合物的影响 赵超等^[10]研究耐旱和不耐旱木薯糖含量时发现, 在干旱胁迫初期, 2种木薯中柱与皮层葡萄糖和果糖含量均升高, 而蔗糖含量先升后降, 说明干旱胁迫蔗糖有降解为分子量更小的果糖和葡萄糖的趋势; 在严重干旱胁迫下, 中柱和皮层可溶性糖含量大幅度降低, 渗透调节能力下降; 耐旱品种的可溶性糖含量高于不耐旱品种; 干旱胁迫下2种木薯皮层与中柱中的淀粉含量均显著降低。小麦根系和叶片可溶性总糖、蔗糖、果糖、葡萄糖含量均随着干旱时间的增加呈先增加后降低的趋势, 而淀粉和果聚糖含量呈降低趋势, 且复水后各非结构性碳水化合物含量均逐渐恢复到对照水平; 干旱敏感系数与干旱胁迫下各非结构性碳水化合物含量的改变率呈负相关, 说明在干旱胁迫下, 淀粉与果聚糖的水解对增强小麦的抗旱性有重要作用^[11]。紫花苜蓿叶片中淀粉含量随干旱胁迫时间的延长呈逐渐下降趋势, 而蔗糖、葡萄糖、果糖均呈现先升高后降低的趋势。在根中淀粉含量随胁迫时间的延长逐渐增加, 蔗糖、葡萄糖、果糖变化趋势与叶片相同^[12]。刘紫娟等^[13]研究发现, 干旱胁迫下八宝景天叶片可溶性总糖和淀粉含量与对照

基金项目 国家自然科学基金项目(31470398, 31600314, 31270369); 辽宁省教育厅项目(LZD202004, LZD201901, LJC201912)。

作者简介 单羽(1994—), 女, 黑龙江大庆人, 硕士研究生, 研究方向: 生物化学与分子生物学。*通信作者, 教授, 博士, 硕士生导师, 从事植物逆境生理生化研究。

收稿日期 2021-03-06

相比,在2个生育期全天均升高,纤维素含量在营养生长期升高,现蕾期降低。柳枝稷随水分胁迫程度增加,纤维素质量分数逐步降低,木质素质量分数逐步上升^[14]。不同耐旱性玉米自交系叶片木质素含量在干旱胁迫下表现出耐旱性较强的自交系木质素含量显著升高,耐旱性中等木质素含量相比对照略有升高,耐旱性较弱木质素含量与对照相当或下降^[15]。3个不同品种的水稻叶片在干旱胁迫下可溶性总糖和淀粉含量均低于对照^[16]。

2.2 盐碱胁迫对植物碳水化化合物的影响 在NaCl胁迫下,耐盐水稻的可溶性总糖大量积累,且明显高于盐敏感品种^[17];黑籽南瓜幼苗叶片中可溶性糖含量显著增加但长期胁迫可溶性糖含量低于短期胁迫的^[18];枸杞叶片可溶性糖含量增加,淀粉含量下降,说明盐胁迫使枸杞体内积累大量的糖类物质,淀粉分解加剧^[19]。赵春桥等^[20]研究发现,不同盐胁迫下柳枝稷地上部纤维素和木质素含量降低,柳枝稷的这种响应可能是对盐胁迫适应的一种机制;逆境胁迫下,参与纤维素合成及碳源分配的相关酶(蔗糖合酶)活性受到抑制,导致纤维素含量降低。在Na₂CO₃胁迫下,不同玉米品种的可溶性糖含量先上升后下降^[21]。由此可见,可溶性糖含量的升高对于植物在逆境条件下有很大作用,一部分用于自身代谢活动所需,另一部分可作渗透调节物质,缓解渗透胁迫,更可能是调节植物使其适应逆境的信号物质^[22]。

2.3 高温胁迫对植物碳水化化合物的影响 在高温胁迫下,耐热型不结球白菜和热敏型不结球白菜可溶性糖、淀粉含量均高于对照组,且碳水化合物含量越高,植物的耐性越强^[23]。初敏等^[24]研究也发现高温胁迫下,萝卜幼苗叶片可溶性糖会大量积累。高温胁迫会导致大豆叶片^[25]、玉米叶片^[26]可溶性糖含量先升高后降低。而在高温胁迫下,茄子幼苗叶片^[27]、波叶金桂叶片^[28]可溶性糖、淀粉含量显著降低,小麦籽粒^[29]总淀粉含量下降,紫色不结球白菜叶片^[30]可溶性糖、总糖含量降低,纤维素含量增加。余炳伟等^[31]研究发现,高温胁迫下2种不同耐热性黄瓜幼苗茎部木质素含量均减少,但耐热性强的减少幅度小于耐热性弱的,说明在高温胁迫下,木质素代谢受到严重影响,可能是植物容易失水、萎蔫的原因之一。由此可见,在高温胁迫下,糖可以通过改变其含量及调节源和库反应来调节植物的新陈代谢及生长发育,从而提高自身的耐热性。

2.4 低温胁迫对植物碳水化化合物的影响 低温胁迫使水稻叶片^[32]、甜瓜叶片^[33]可溶性糖含量均增加,且耐冷品种可溶性糖积累量大于不耐冷品种。低温胁迫对不同品种早熟禾中可溶性糖含量的影响也得到相似的规律^[34]。在对番荔枝属植物^[35]、景天科多肉植物^[36]的研究中也发现低温胁迫引起可溶性糖含量增加。低温胁迫下,紫色不结球白菜叶片可溶性糖、总糖含量先增后减,纤维素含量降低^[30]。低温胁迫使烟草叶片木质素含量显著增加,木质素含量的提高可以增强细胞壁的保护作用从而抵抗环境胁迫^[37]。肖东明等^[38]研究发现低温胁迫下,不同抗寒性葡萄枝条内纤维素含量均呈先上升后下降的趋势,而木质素含量变化无明显规律。植物

经过非致死低温可以获得更强的抗寒力称为冷驯化,其中可溶性糖含量的变化是冷驯化中生理变化的重要指标之一^[39]。可溶性糖能从3个方面提高植物的抗寒性:一是通过糖代谢产生其他能源和保护物质;二是累积糖类物质以降低冰点,提高保水能力;三是保护生物膜^[40]。

2.5 重金属胁迫对植物碳水化化合物的影响 随着镉胁迫浓度的增加,水稻幼苗叶片可溶性糖含量显著增加^[41]。镍胁迫下向日葵幼苗体内可溶性糖含量呈先上升后下降的趋势^[42]。铜胁迫下绿豆幼苗可溶性糖含量呈上升趋势^[43-44]。高慧兵等^[45]研究发现低浓度的Pb²⁺、Zn²⁺胁迫可以促进蓖麻叶可溶性糖和淀粉的积累,而高浓度对可溶性糖和淀粉积累有抑制。银中杨叶片可溶性糖含量随着锌胁迫浓度的增加而增加,但显著低于对照,木质素含量随锌浓度的增加而降低,但显著高于对照^[46]。镉和砷胁迫对糖代谢的影响主要表现为果糖、蔗糖和葡萄糖在植物不同组织中的积累^[47-49]。

3 非生物胁迫对碳水化合物代谢相关酶及基因表达的影响

3.1 干旱胁迫对碳水化合物代谢相关酶及基因表达的影响 赵建华等^[50]研究发现干旱胁迫降低了青果期枸杞叶片中SS、SPS和INV的活性。轻度干旱提高寒富苹果叶片NI、AI、SS活性但降低SPS活性,而中度、重度干旱胁迫导致上述4种酶活性均降低^[51]。尾穗苋种子^[52]、紫花苜蓿种子^[53]的 α -淀粉酶、 β -淀粉酶活性在聚乙二醇(PEG)处理下均降低。PEG处理的黄瓜种子萌发0~48h时 α -淀粉酶和 β -淀粉酶活性均降低,且在萌发36h时2种酶基因的表达水平显著下调^[54]。干旱胁迫下发菜蔗糖合成酶基因*Sus2*在转录水平的表达量和蔗糖含量均逐渐增加^[55]。隋娟娟等^[56-57]对木质素合成关键酶基因表达的研究发现,干旱胁迫引起香椿茎中*TsCCR*、叶片中*TsCAD1*表达量均呈现先下降后升高再下降。

3.2 盐碱胁迫对碳水化合物代谢相关酶及基因表达的影响 问雪丛^[58]研究发现随盐度增加虎尾草SS和SPS活性呈下降趋势,而INV活性呈上升趋势,且碱胁迫的变化趋势更加显著。鲁少尉等^[59]研究也表明盐胁迫降低番茄叶片SS、SPS活性但增强AI和NI活性。陈丽芳等^[60]研究发现盐胁迫会提高黄瓜幼苗根系SPS、SS和淀粉水解酶活性及叶片SPS、SS活性,降低叶片淀粉水解酶活性。而严蓓等^[61]对黄瓜幼苗叶片的研究表明,与单纯盐胁迫相比,叶片喷施外源钙植物叶片碳水化合物含量及SS、SPS活性降低,淀粉水解酶活性提高。

盐胁迫下黑果枸杞愈伤组织中*C3H*表达下降^[62]。盐胁迫下,香椿幼苗茎中*TsCCR*表达量先下降后升高^[56],叶片中*TsCAD1*表达量先下降后上升^[57],几种禾本科植物 β -淀粉酶基因*OsBAM4*、*OsBAM9*、*OsBAM10*的表达都明显上调^[63]。研究发现盐胁迫下枣树组织培养生根苗纤维酶活性显著升高^[64],拟南芥纤维素合成酶基因*ATCSLA1*和*ATCSLA10*在野生型中受盐胁迫诱导表达^[65]。

3.3 高温胁迫对碳水化合物代谢相关酶及基因表达的影响 曹新超^[66]研究发现高温胁迫下,铁皮石斛茎中SS和SPS活性提高;AI活性升高,而NI活性先升高后降低。甜瓜

INV 活性随温度的升高而升高^[67]。王日明等^[68]研究发现短期的高温胁迫使黑麦草叶片 SS、SPS、INV 酶基因的表达显著上调,随后下降。张建波等^[69]研究结果也表明高温条件有利于烟草 SPS 酶活性的表达。紫椴种子淀粉酶活性^[70]、白玉豆种子 α -淀粉酶活性^[71]以及水曲柳种子 β -淀粉酶活性^[72]均受高温胁迫抑制。高温胁迫引起白银豆离区纤维素酶活性显著提高^[73]。

对香椿幼苗茎中木质素合成关键酶基因进行表达分析发现, *TsCCR* 表达量在高温胁迫下短暂降低后逐渐升高^[56], 香椿幼苗叶片中 *TsCAD1* 表达量呈现先降低后显著上升的趋势^[57], 茄子果实中 *SmCCoAOMT* 表达量显著下降^[74]。

3.4 低温胁迫对碳水化合物代谢相关酶及基因表达的影响 低温胁迫显著增强低温敏感型和耐低温型甜瓜幼苗的 SS 和 SPS 活性,且显著增强耐低温型的 AI 和 NI 活性,而低温敏感型的 AI 和 NI 活性则表现出先升高后降低的变化趋势^[33]。同样,低温胁迫也增强铁皮石斛叶中 SS 和 SPS 活性^[66]。冷胁迫处理能诱导甜菜根中 SS 基因^[75]和烟草叶片中 SPS 基因^[76]的上调表达,说明不同植物中的 SPS 和 SS 在响应低温时作用不尽相同。低温环境使番茄幼苗叶片中 INV 活性有所提高^[77]。在对木薯^[78]和甘蔗^[79]的研究中也得到相似的结论。低温胁迫下,玉米种子萌发中 α -淀粉酶、 β -淀粉酶、总淀粉酶、淀粉去分支酶活性逐渐上升但均低于对照,而淀粉磷酸化酶活性逐渐升高,表现先低于对照后逐渐高于对照^[80]。

低温胁迫下,香椿幼苗茎中 *TsCCR*^[56]以及叶片中 *TsCAD1*^[57]表达量均先上升后下降,杜鹃花叶片中 *C3H* 的表达量有明显上调^[81];烟草叶片中木质素合成的关键酶 PAL、HCT、POD 活性均升高,相应酶的基因表达水平上调^[37]。杨泽峰等^[63]研究发现几种禾本科植物在低温胁迫下 β -淀粉酶基因 *OsBAM4* 和 *OsBAM10* 表达都明显上调。

3.5 重金属胁迫对碳水化合物代谢相关酶及基因表达的影响 铅胁迫下小麦叶片中 SS 和 SPS 活性低于对照,而 AI 和 NI 活性高于对照,说明铅胁迫抑制了小麦叶片中蔗糖的形成,但蔗糖水解加强^[82]。随着铬浓度增加,耐铬小麦叶片中 SS 和 SPS 活性呈先升高后降低的趋势,而铬敏感品种二者则呈下降趋势,且铬敏感品种的 SS 和 SPS 活性较耐铬品种下降幅度大^[83]。镉胁迫下水稻叶片中 SS 和 SPS 活性降低、INV 活性升高^[84]。镉或砷胁迫下,马铃薯叶片、根、匍匐茎中的 SS、SPS、NI 活性增加,而 AI 活性降低^[85]。铜胁迫增强葡萄植株叶柄纤维素酶活性^[86]。铅、镉胁迫下枫香萌发种子 α -淀粉酶、 β -淀粉酶活性均呈先增后减趋势^[87]。铅胁迫使蓖麻叶片 SPS 和 β -淀粉酶基因表达上调、INV 基因表达下调;锌胁迫使 SS 基因下调, α -淀粉酶、 β -淀粉酶基因均上调^[45]。

4 展望

该研究比较了不同非生物胁迫对植物碳水化合物及其代谢相关酶的影响,发现不同胁迫条件会导致植物碳水化合物代谢相关酶活性、基因表达发生变化,进而改变糖含量、调

节源库反应从而调节植物的生长发育和新陈代谢过程。但目前各种非生物胁迫对植物碳水化合物及其代谢相关酶的研究还不够全面,今后可以从以下几个方面进行深入研究:①将非生物胁迫下植物碳水化合物及其代谢生理机制、分子机制有机结合,建立植物响应非生物胁迫的抗性调控网络,会进一步丰富植物抗性理论;②对于非生物胁迫下植物碳水化合物代谢相关酶基因表达的研究较缺乏,需加强此方面的研究;③在植物碳水化合物代谢过程中还涉及淀粉酶、纤维素酶等,但相关报道较少,日后可以侧重研究。只有通过将胁迫下植物碳水化合物和其代谢相关酶有机地结合起来,才能深入了解胁迫下植物的生理响应机制,进一步推动农业的可持续性发展。

参考文献

- [1] BRINDLE J T, ANTTI H, HOLMES E, et al. Rapid and noninvasive diagnosis of the presence and severity of coronary heart disease using ¹H-NMR-based metabolomics[J]. *Nature medicine*, 2002, 8: 1439-1445.
- [2] LIU Y, XU C J, ZHU Y F, et al. The calcium-dependent kinase *OsCPK24* functions in cold stress responses in rice[J]. *Journal integrative plant biology*, 2018, 60(2): 173-188.
- [3] 李婷婷, 薛璟祺, 王顺利, 等. 植物非结构性碳水化合物代谢及体内转运研究进展[J]. *植物生理学学报*, 2018, 54(1): 25-35.
- [4] 潘庆民, 韩兴国, 白永飞, 等. 植物非结构性贮藏碳水化合物的生理生态学研究进展[J]. *植物学通报*, 2002, 37(1): 30-38.
- [5] 李东胜, 史作民, 刘世荣, 等. 南北样带温带区栎属树种种子化学组成与气候因子的关系[J]. *生态学报*, 2012, 32(24): 7857-7865.
- [6] 牛俊齐, 苗小荣, 王道波, 等. 高、低糖甘蔗品种伸长期糖分积累特征及代谢相关酶活性分析[J]. *江苏农业学报*, 2019, 35(3): 537-543.
- [7] MASUDA H, TAKAHASHI T, SUGAWARA S. The occurrence and properties of alkaline invertase in mature roots of sugar beets[J]. *Agricultural and biological chemistry*, 1987, 51(9): 2309-2314.
- [8] GALLAGHER J A, VOLENEC J J, TURNER L B, et al. Starch hydrolytic enzyme activities following defoliation of white clover[J]. *Crop science*, 1997, 37(6): 1812-1818.
- [9] PREISS J. Regulation of the biosynthesis and degradation of starch[J]. *Annual review of plant physiology*, 1982, 33(1): 431-454.
- [10] 赵超, 王海燕, 刘美珍, 等. 干旱胁迫下木薯茎秆可溶性糖、淀粉及相关酶的代谢规律[J]. *植物生理学报*, 2017, 53(5): 795-806.
- [11] 郭瑞盼, 辛泽毓, 王志强, 等. 干旱胁迫对小麦非结构性碳水化合物代谢的影响及其与抗旱性的关系[J]. *华北农学报*, 2015, 30(2): 202-211.
- [12] 马文静, 魏小红, 宿梅飞, 等. 干旱胁迫下紫花苜蓿幼苗非结构性碳水化合物代谢对 NO 的响应[J]. *生态学报*, 2019, 39(21): 8068-8077.
- [13] 刘紫娟, 袁蕊, 王娜, 等. 干旱胁迫对八宝景天叶片生理的影响[J]. *山西农业科学*, 2018, 46(4): 548-553.
- [14] 朱毅, 范希峰, 武菊英, 等. 水分胁迫对柳枝稷生长和生物品质的影响[J]. *中国农业大学学报*, 2012, 17(2): 59-64.
- [15] 徐宇强, 胡跃, 付凤玲, 等. 干旱胁迫下玉米自交系叶片木质素含量变化及其与耐旱性的关系[J]. *玉米科学*, 2007, 15(5): 72-75.
- [16] DIEN D C, THU T T P, MOE K, et al. Proline and carbohydrate metabolism in rice varieties (*Oryza sativa* L.) under various drought and recovery conditions[J]. *Plant physiology reports*, 2019, 24(3): 376-387.
- [17] 王旭明, 赵夏夏, 周鸿凯, 等. NaCl 胁迫对不同耐盐性水稻某些生理特性和光合特性的影响[J]. *热带作物学报*, 2019, 40(5): 882-890.
- [18] 高婷, 张杰, 马瑞红, 等. NaCl 胁迫对黑籽南瓜生长和生理特性的影响[J]. *江苏农业科学*, 2020, 48(6): 122-124, 137.
- [19] 许兴, 杨涓, 郑国琦, 等. 盐胁迫对枸杞叶片糖代谢及相关酶活性的影响研究[J]. *中国生态农业学报*, 2006, 14(2): 46-48.
- [20] 赵春桥, 李继伟, 范希峰, 等. 不同盐胁迫对柳枝稷生物量、品质和光合生理的影响[J]. *生态学报*, 2015, 35(19): 6489-6495.
- [21] 阮英慧, 张卓新, 王丽琼, 等. 碳酸钠胁迫对不同玉米品种苗期生理指标的影响[J]. *耕作与栽培*, 2015(5): 1-3.
- [22] 石连旋. 松嫩不同盐碱化半草甸草原羊草光合及逆境生理生态特性研究[D]. 长春: 东北师范大学, 2007.
- [23] 刘娜. 高温胁迫对不结球白菜幼苗叶绿体抗氧化系统及碳水化合物代谢影响[D]. 合肥: 安徽农业大学, 2017.
- [24] 初敏, 庄志群, 王秀峰, 等. 不同耐热性萝卜幼苗对高温胁迫的生理响应[J]. *山东农业大学学报(自然科学版)*, 2014, 45(3): 334-339.
- [25] 朱其佳, 江英泽, 闫中帅, 等. 高温对大豆幼苗可溶性糖和可溶性蛋白

- 含量的影响[J].新农业,2018(17):12-14.
- [26] 孙宁宇,于康珂,詹睿,等不同成熟度玉米叶片抗氧化生理对高温胁迫的响应[J].玉米科学,2017,25(5):77-84.
- [27] 吴雪霞,张圣美,张爱冬,等.外源褪黑素对高温胁迫下茄子幼苗光合和生理特性的影响[J].植物生理学报,2019,55(1):49-60.
- [28] 汪俊宇,王小东,马元丹,等.‘波叶金桂’对干旱和高温胁迫的生理生态响应[J].植物生态学报,2018,42(6):681-691.
- [29] 卢红芳,石向军,胡阳阳,等.灌浆期高温与干旱对小麦籽粒淀粉合成相关酶基因表达的影响[J].麦类作物学报,2020,40(5):517-525.
- [30] 朱红芳,李晓峰,朱玉英.温度对紫色不结球白菜外观和营养品质的影响[J].西北植物学报,2019,39(2):268-276.
- [31] 余炳伟,董日月,雷建军,等.黄瓜耐热材料的筛选与鉴定[J].分子植物育种,2017,15(11):4695-4705.
- [32] 曾智驰,章司晨,石小翠,等.野生稻近等基因系应答低温胁迫的生理生化指标分析[J].广西植物,2021,41(5):813-822.
- [33] 刁倩楠,田守波,陈幼源,等.甜瓜幼苗叶片内源一氧化氮和蔗糖代谢对低温胁迫的响应[J].西北植物学报,2019,39(3):0498-0505.
- [34] 董文科,马祥,张玉娟,等.低温胁迫对不同早熟禾品种糖酵解代谢及其相关基因表达的影响[J].草地学报,2019,27(6):1503-1510.
- [35] 池敏杰,刘育梅.3种番荔枝属植物对低温胁迫的生理响应及抗寒性评价[J].亚热带植物科学,2019,48(4):339-342.
- [36] 马英,许琪,谷战英,等.低温胁迫对五种景天科多肉植物生理指标的影响[J].北方园艺,2019(1):97-102.
- [37] 周培禄,刘光亮,王树声,等.低温胁迫下烟苗多酚代谢及其抗氧化能力分析[J].中国烟草科学,2018,39(5):33-39.
- [38] 肖东明,王振平,丁小玲.不同低温胁迫下葡萄枝条抗寒生理指标的分析[J].湖北农业科学,2015,54(18):4509-4513.
- [39] 何天久,吴巧玉,雷尊国,等.植物冷驯化作用机制的研究进展[J].贵州农业科学,2018,46(9):11-14.
- [40] MARKOVSKAYA E F, SHERUDILO E G, GALIBINA N A, et al. The role of carbohydrates in the responses of chilling-sensitive plants to short-and long-term low-temperature treatments[J]. Russian journal of plant physiology, 2010, 57(5):641-647.
- [41] 胡雪萍.水稻响应镉胁迫代谢组学研究[D].南昌:南昌大学,2019.
- [42] 曾小鹰,唐健民,朱成豪,等.重金属镍胁迫对向日葵幼苗生理生化特性的影响[J].广西植物,2019,39(12):1702-1709.
- [43] 齐文靖,于晗,张佳慧,等.不同重金属胁迫对绿豆种子萌发和幼苗部分生理指标的影响[J].北方园艺,2018(21):1-5.
- [44] 庄枫红,张晓娟.重金属Cu²⁺胁迫对绿豆生理生化指标的影响[J].安徽农业科学,2020,48(8):43-46.
- [45] 高慧兵,郁培义,孙宇靖,等.铅锌胁迫下蓖麻叶糖代谢规律及相关酶基因差异表达分析[J].植物生理学报,2019,55(4):483-492.
- [46] 姜敬,王月月,严善春.镉胁迫对银中杨生长发育和化学防御的影响[J].北京林业大学学报,2018,40(11):42-48.
- [47] DIAS M C, MONTEIRO C, MOUTINHO-PEREIRA J, et al. Cadmium toxicity affects photosynthesis and plant growth at different levels[J]. Acta physiologicae plantarum, 2013, 35(4):1281-1289.
- [48] XIE Y, HU L X, DU Z M, et al. Effects of cadmium exposure on growth and metabolic profile of bermudagrass [*Cynodon dactylon* (L.) Pers.] [J]. PLoS One, 2014, 9(12):1-20.
- [49] KUMAR S, DUBEY R S, TRIPATHI R D, et al. Omics and biotechnology of arsenic stress and detoxification in plants: Current updates and prospective[J]. Environment international, 2015, 74:221-230.
- [50] 赵建华,李浩霞,安巍,等.干旱胁迫对宁夏枸杞叶片蔗糖代谢及光合特性的影响[J].西北植物学报,2013,33(5):970-975.
- [51] 秦嗣军,赵德英,吕德国,等.水分胁迫对寒富苹果叶片碳氮代谢的影响[J].吉林农业大学学报,2010,32(4):402-406,412.
- [52] BIAŁECKA B, KĘPCZYŃSKI J. Germination, α -, β -amylase and total dehydrogenase activities of *Amaranthus caudatus* seeds under water stress in the presence of ethephon or gibberellin A3[J]. Acta biologica cracoviensia series botanica, 2010, 52(1):7-12.
- [53] ZEID I M, SHEDEED Z A. Response of alfalfa to putrescine treatment under drought stress[J]. Biologia plantarum, 2006, 50(4):635-640.
- [54] 金宁,吕剑,郁继华,等.外源硅对PEG渗透胁迫下黄瓜种子萌发及相关基因表达的影响[J].园艺学报,2020,47(1):41-52.
- [55] 李晓旭,丁苗苗,刘阳,等.干旱胁迫下发菜蔗糖合成酶基因 *Sus2* 克隆与差异表达[J].分子植物育种,2018,16(20):6662-6669.
- [56] 隋娟娟,孙晶晶,杨京霞,等.香樟 *TsCCR* 基因的克隆及表达分析[J].分子植物育种,2018,16(17):5567-5575.
- [57] 隋娟娟,邓红祥,杨京霞,等.香樟 *TsCAD1* 基因的克隆与非生物胁迫下的表达特性[J].基因组学与应用生物学,2019,38(10):4617-4625.
- [58] 问雪从.盐、碱胁迫对虎尾草幼苗光合及糖代谢的影响[D].长春:东北师范大学,2011.
- [59] 鲁少尉,齐飞,李天来.NaCl 及等渗 PEG 胁迫对番茄叶片光合特性及蔗糖代谢的影响[J].华北农学报,2012,27(3):136-141.
- [60] 陈丽芳,陆巍,孙锦,等.外源亚精胺对盐胁迫下黄瓜幼苗光合作和根叶碳水化合物积累的影响[J].南京农业大学学报,2011,34(3):31-36.
- [61] 严蓓,孙锦,束胜,等.外源钙对 NaCl 胁迫下黄瓜幼苗叶片光合特性及碳水化合物代谢的影响[J].南京农业大学学报,2014,37(1):31-36.
- [62] 王鹏.盐胁迫下黑果枸杞木质素的代谢研究[D].兰州:兰州大学,2013.
- [63] 杨泽峰,徐暑晖,王一凡,等.禾本科植物 β -淀粉酶基因家族分子进化及响应非生物胁迫的表达模式分析[J].科技导报,2014,32(31):29-36.
- [64] 徐呈祥,徐锡增,马艳萍,等.硅对盐胁迫下枣树组织培养苗细胞壁形成和相关酶活性的影响[J].植物生理学报,2011,47(11):1096-1102.
- [65] 王津,韩榕.DNA 甲基转移酶赋予拟南芥盐胁迫耐受性[J].江苏农业学报,2019,35(5):1028-1031.
- [66] 曹新超.铁皮石斛蔗糖代谢及抗氧化酶对逆境胁迫的响应[D].杭州:浙江农林大学,2017.
- [67] 任雷,邹志荣,李鹏飞.不同温度对甜瓜糖积累与蔗糖代谢酶的影响[J].北方园艺,2010(7):12-16.
- [68] 王日明,王志强,向佐湘. γ -氨基丁酸对高温胁迫下黑麦草光合特性及碳水化合物代谢的影响[J].草业学报,2019,28(2):168-178.
- [69] 张建波,金云峰,王莎莎,等.生长温度对不同生育期烟草蔗糖代谢的影响[J].基因组学与应用生物学,2015,34(10):2225-2244.
- [70] 段加玉,勾天兵,谢朋,等.温度对紫椴种子萌发及萌发过程中物质转化的影响[J].中国农业学报,2013,29(19):31-34.
- [71] 徐芬芬,沈文静.高温胁迫对白玉豆种子萌发和水解酶活性的影响[J].中国野生植物资源,2020,39(7):27-29.
- [72] 张鹏,孙红阳,沈海龙,等.温度对水曲柳种子萌发过程中物质转化和内源激素含量的影响[J].东北林业大学学报,2009,37(7):5-7.
- [73] 康华靖,孙继,叶利勇,等.高低温胁迫下白银豆腐区酶活性及其解剖学的研究[J].浙江农业学报,2009,21(6):586-589.
- [74] 吕玲玲,冯雪锋,李可,等.高温胁迫下 *SmCCoAOMT* 正调控茄子果皮着色[J].热带作物学报,2019,40(10):2091-2096.
- [75] KLOTZ K L, HAAGENSON D M. Wounding, anoxia and cold induce sugarbeet sucrose synthase transcriptional changes that are unrelated to protein expression and activity[J]. Journal of plant physiology, 2008, 165(4):423-434.
- [76] 石永春,刘卫群,王小彦.低温对烟草叶片中蔗糖向顶端分生组织转运的影响[J].中国农业科学,2009,42(12):4390-4395.
- [77] 孟焕文,程智慧,吴洋,等.温度胁迫对番茄转化酶表达和光合特性的影响[J].西北农林科技大学学报(自然科学版),2006,34(12):41-46,52.
- [78] 姚远,闵义,胡新文,等.低温胁迫对木薯幼苗叶片转化酶及可溶性糖含量的影响[J].热带作物学报,2010,31(4):556-560.
- [79] 牛俊奇,檀小辉,黄静丽,等.低温胁迫对不同耐寒型甘蔗蔗糖代谢相关酶基因表达及其酶活性的影响[J].南方农业学报,2014,45(9):1566-1573.
- [80] 刘禹辰,杨德光,李梁,等.低温胁迫对玉米种子萌发及淀粉分解酶类活性的影响[J].玉米科学,2018,26(1):64-68.
- [81] WEI H, DHANARAJ A L, ARORA R, et al. Identification of cold acclimation responsive *Rhododendron* genes for lipid metabolism, membrane transport and lignin biosynthesis: Importance of moderately abundant ESTs in genomic studies[J]. Plant cell environment, 2006, 29(4):558-570.
- [82] 苏雅婧.外源水杨酸对铅胁迫下小麦幼苗生长及糖代谢的影响[D].太原:山西大学,2015.
- [83] 郭红叶.铅胁迫对小麦幼苗生长的影响及其生理机理[D].南京:南京农业大学,2015.
- [84] 杨波.H₂O₂ 对镉胁迫下水稻体内矿质元素积累和糖代谢的影响[D].贵阳:贵州大学,2018.
- [85] SHADID M A, BALAL R M, KHAN N, et al. Selenium impedes cadmium and arsenic toxicity in potato by modulating carbohydrate and nitrogen metabolism[J]. Ecotoxicology and environmental safety, 2019, 180(3):588-599.
- [86] 刘俊杰,李敬,崔梦杰,等.铜胁迫下葡萄植株的生理响应和铜转运蛋白基因 *VvCTR1* 的克隆及分析[J].南京农业大学学报,2018,41(2):256-265.
- [87] 陈顺钰,赵雅曼,李宗勋,等.Pb、Cd 和酸胁迫下枫香萌发种子的生理生化变化及其亚细胞结构[J].农业环境科学学报,2019,38(3):510-520.