



萱草响应非生物胁迫的研究进展

陈柯霖, 杜昊轩, 李昕, 吴晓琳, 潘美晴, 尹冬梅, 倪迪安, 栾东涛, 张志国

引用本文:

陈柯霖,杜昊轩,李昕,吴晓琳,潘美晴,尹冬梅,倪迪安,栾东涛,张志国. 萱草响应非生物胁迫的研究进展[J]. 热带亚热带植物学报, 2022, 30(6): 801-07-1.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4709>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

毛竹APX家族基因鉴定和表达分析

Identification and Expression Analysis of the APX Gene Family in *Phyllostachys edulis*

热带亚热带植物学报. 2020, 28(3): 255-264 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4155>

钙调素结合蛋白参与调控植物逆境胁迫的研究进展

Recent Advances in Calmodulin Binding Protein Involved in Plant Responses to Adversity Stresses

热带亚热带植物学报. 2022, 30(6): 823-09-1 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4711>

硅提高植物抗旱性的生理机制研究进展

Research Progress on Physiological Mechanism of Silicon on Enhancing Plant Drought Resistance

热带亚热带植物学报. 2022, 30(6): 813-08-1 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4558>

兰科药用植物活性多糖研究进展

Advances in Active Polysaccharides in Medicinal Plants of Orchidaceae

热带亚热带植物学报. 2019, 27(5): 611-622 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4073>

不同水分条件下杜鹃花转录因子的转录组分析

Transcriptome Analysis of Transcription Factors of *Rhododendron pulchurum* 'Baifeng4' under Different Water Conditions

热带亚热带植物学报. 2018, 26(5): 515-522 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3910>

向下翻页, 浏览PDF全文

萱草响应非生物胁迫的研究进展

陈柯霖, 杜昊轩, 李昕, 吴晓琳, 潘美晴, 尹冬梅*, 倪迪安, 栾东涛, 张志国

(上海应用技术大学生态技术与工程学院, 上海 201418)

摘要: 萱草是萱草属(*Hemerocallis*)多年生宿根花卉, 被誉为中华母亲花, 具有重要的观赏和药用价值。非生物胁迫导致光合效率降低, 渗透调节物质浓度改变, 活性氧(ROS)含量上升, 膜系统持续受损, 诱导 AP2/ERF (APETALA2/ethylene-responsive element binding factors)、WRKY 等家族基因的表达。该文综述了干旱、涝渍、盐碱、极端温度和重金属胁迫非生物胁迫因子对萱草形态学、生理生化及分子水平的影响, 统计了各胁迫下的萱草抗性品种资源, 认为地域与胁迫对萱草药用成分代谢变化的影响、抗逆相关基因调控网络与多种胁迫复合分子育种为未来的重点研究方向, 为萱草资源开发利用与抗逆品种育种提供理论参考。

关键词: 萱草; 非生物胁迫; 抗逆性; 药用植物

doi: 10.11926/jtsb.4709

Research Progress on Response of *Hemerocallis* to Abiotic Stresses

CHEN Kelin, DU Haoxuan, LI Xin, WU Xiaolin, PAN Meiqing, YIN Dongmei*, NI Di'an, LUAN Dongtao, ZHANG Zhiguo

(School of Ecological Technology and Engineering, Shanghai Institute of Technology, Shanghai 201418, China)

Abstract: *Hemerocallis*, known as the mother flower of China, is a perennial root flower with important ornamental and medicinal values. Abiotic stresses lead to reduced photosynthetic efficiency, altered concentrations of osmoregulatory substances, increased levels of reactive oxygen species (ROS) and sustained damage to the membrane system, inducing the expression of gene families such as AP2/ERF and WRKY. The effects of drought, flooding, salinity, extreme temperature and heavy metal stress factors on the morphology, physiology, biochemistry and molecular level of *Hemerocallis* were reviewed, and the resources of *Hemerocallis* resistance cultivars under various stresses were counted. It was proposed that the effects of region and stress on the metabolic changes of medicinal components of *Hemerocallis*, the regulatory network of stress-related genes and multiple stress complex molecular breeding should be the key research directions in the future. It would provide a theoretical reference for the development and utilization of *Hemerocallis* resources and breeding of resistant varieties.

Key words: *Hemerocallis*; Abiotic stress; Stress resistance; Medicinal plant

萱草(*Hemerocallis*)又名忘忧草, 是国际公认的三大多年生宿根花卉之一。根据最新 2016 年 APG

IV 分类系统, 其隶属于阿福花科(Asphodelaceae)萱草亚科(subfam. Hemerocallidoideae)的萱草属。萱草

收稿日期: 2022-07-30 接受日期: 2022-10-21

基金项目: 国家自然科学基金项目(31701963); 上海市农业农村委员会科技兴农项目(2021-02-08-00-12-F00756); 上海应用技术大学中青年教师科技人才发展基金项目(ZQ2021-21)资助

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 31701963); the Project for Science and Technology Promote Agriculture of Shanghai Agriculture and Rural Affairs Committee (Grant No. 2021-02-08-00-12-F00756); and the Project for Science and Technology Talents Development of Young and Middle-aged Teachers of Shanghai Institute of Technology (Grant No. ZQ2021-21).

作者简介: 陈柯霖(1996 生), 硕士研究生, 研究方向为生态学。E-mail: chenkelin@126.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: yindm@sit.edu.cn

属植物分布范围广, 主要分布于东亚及西伯利亚地区, 中国是世界萱草属植物的自然分布中心, 有 11 种, 分布最广的是萱草(*H. fulva*), 除了我国北方少数地区, 其余各省份均有野生分布。北黄花菜(*H. lilioasphodelus*)、小黄花菜(*H. minor*)、北萱草(*H. esculenta*)、大花萱草(*H. middendorffii*)、小萱草(*H. dumortieri*)主要分布于我国北方、蒙古、俄罗斯远东、日本本州与北海道及朝鲜半岛等地区。黄花菜(*H. citrina*)、西南萱草(*H. forrestii*)、折叶萱草(*H. plicata*)、矮萱草(*H. nana*)则主要分布于我国南方地区, 更适应亚洲亚热带气候^[1]。

萱草具有花色丰富、花期较长、株型挺拔、抗性强、养护费用低等特点, 在园林应用中具有花丛点缀、花镜镶嵌、适合丛植片植、可以盆栽观赏等功能, 广泛用于家庭养花、庭院绿化、公园绿化、道路绿化、城乡绿化、农业观光等方面, 也作为药物使用。迄今为止, 已从萱草属植物中分离并鉴定了黄酮类、生物碱、萜类、蒽醌类等药用成分^[2]。萱草花作为药物具有抗氧化^[3]、抗菌^[4]、抗肿瘤^[5]和改善睡眠^[6]的作用。由于萱草花富含金丝桃苷^[7], 其也是一种很有前途的抗抑郁药物^[8]。随着市场消费者对健康天然消费的诉求日益提高, 萱草的精深加工价值正在逐步彰显, 可用于草香料、精油、化妆品等深加工产品开发, 应用前景越来越广阔。

近年由于气候变化导致的极端天气加剧了非生物胁迫对植物的影响, 如干旱、热、寒冷、营养缺乏及土壤重盐或有毒金属^[9]。其中干旱、盐和温度胁迫是影响自然界植物地理分布、限制植物生产、威胁植物安全的主要环境因素^[10]。这些非生物胁迫轻则对植物产生不良影响, 重则导致植物死亡^[11]。萱草作为园林观赏花卉, 易受各种胁迫的威胁: 夏季高温以及随之而来的干旱、冬季的低温、雨季时低洼地区积水产生涝渍等等, 在这种不断变化的环境中, 往往不利于萱草生长和发育。

植物在面对胁迫时会发生表型和生理生化指标的变化, 这些变化与差异是判断植物抗逆性的重要指标^[12]。在胁迫期间, 植物由于光合作用与呼吸作用的变化使得细胞内电子传递链解耦联从而产生过量的超氧阴离子自由基(O_2^-)、过氧化氢(H_2O_2)、羟基自由基($\cdot OH$)等活性氧(ROS)^[13]。当植物处于正常生长条件时, 细胞器内的 ROS 水平较低。植物通过抗氧化机制, 该机制由酶和非酶成分组成, 可以平衡 ROS 的合成和清除, 防止细胞损伤^[14-16]。然

而, 在逆境应激时期, 由于细胞水势的干扰, 细胞内 ROS 的稳态遭到破坏^[17-19]。无法处理的氧自由基使蛋白质和脂质过氧化, 导致细胞损伤和死亡^[20]。植物体内的抗氧化酶系统包括: 超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)和过氧化物酶(POX)等^[21]。这些酶参与了细胞内 ROS 的清除, 保护了胞内的膜稳定性, 可作为植物抗逆性的重要指标。由于脂质过氧化反应可产生 MDA, 因此 MDA 也可以用作反映植物抗逆性的指标^[22]。

在胁迫过程中, 植物还可以通过积累一些有机物或无机物来提高细胞内的溶液浓度, 从而降低细胞内渗透势来维持细胞与组织间的水分平衡, 保护细胞膜的完整性^[23]。脯氨酸(Pro)、可溶性蛋白(SP)以及可溶性糖(SS)是植物主要的渗透调节物质, 可作为植物抗逆性的指标。但不同植物在应对非生物胁迫时, 所选择积累的渗透调节物质是有差异的, 具有更强抗逆性的植物能够积累更多渗透调节物质。

光合作用是植物将光能转化为化学能的关键, 根据非生物胁迫程度与方式的不同, 植物出现调控气孔开合, 叶绿素结构改变等现象^[24], 叶绿素(Chl)含量、净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)等^[12]都可作为植物抗逆性的指标。植物非生物胁迫研究表明, 植物可通过分子层面的信号传导对体内相应非生物胁迫的基因与蛋白进行调控, 进而改变自身的表型与生理生化水平来应对各种胁迫威胁^[25]。本文从形态学、生理生化、转录调控等角度对萱草应答非生物胁迫的机制进行综述, 为提升萱草抗逆能力与分子育种提供理论基础。

1 干旱胁迫的影响

1.1 对形态特征的影响

在干旱条件下, 植物的生物量、株高和根冠比等生长指数都下降^[26-27], 同时, 侧根数量将增加。这种碳分配的变化可以确保在干旱状态下地上生物量的相对减少, 从而减少在蒸腾作用中流失的水分, 而侧根的生长可以增加植物和土壤之间的接触面积, 可以更好地利用土壤中的水分^[28]。常绿萱草(*H. aurantiaca*)在干旱胁迫下总叶数与叶面积持续下降, 生物量也在干旱处理 25 d 后下降了 38.28%,

主根的生长受到明显抑制, 侧根数量在干旱 15 d 后增加了 10.75%^[29], 这些形态特征的变化都有利于常绿萱草抗旱性的提升。

1.2 对生理指标的影响

干旱引起植物体内渗透压的增加形成渗透胁迫^[30], 导致细胞内的水分流失, 植物通过积累 Ca^{2+} 、缬氨酸、甘露醇、甜菜碱、可溶性糖和可溶性蛋白等渗透调节物质来调节渗透平衡, 防止渗透胁迫造成的损伤^[31-32]。贾民隆等^[33]对 20 个萱草品系的耐旱研究表明, 叶片相对电导率随着干旱胁迫程度的提升而提高, 叶片相对电导率反映了细胞内外物质渗透的情况, 萱草耐旱性与电导率呈负相关, 其中以引自山西省晋中市左权县的‘左权 1 号’萱草抗旱性最强。

干旱胁迫下, 植物叶片气孔关闭, 以减少水分蒸腾。李昊^[34]对萱草 149 个品种的叶表面温度进行测定, 初步筛选出 4 个耐干旱和 4 个不耐干旱萱草品种, 且研究表明萱草的抗旱性与气孔导度和气孔密度呈负相关关系, 其中以‘猛子花’品种的抗旱性最好。萱草的叶绿素含量随着干旱处理时间的延长而逐渐下降, 同时 MDA 含量与处理时间呈正相关关系, 说明干旱胁迫下萱草的光合作用受阻, 且 ROS 增加导致膜系统持续受损^[35-36]。

1.3 激素可提高萱草抗旱性

植物可通过改变内源激素含量的分泌来响应干旱胁迫^[37], 脱落酸(ABA)是主要参与者^[38]。曹冬梅等^[39]报道外源茉莉酸甲酯(MeJA)可以增加光合色素含量, 缓解干旱胁迫下光合系统发生的光抑制现象, 从而提高萱草的抗旱性。廖伟彪等^[40]研究了 ABA 与过氧化氢(H_2O_2)对萱草抗旱性的影响, 认为 ABA 与 H_2O_2 处理都能提高萱草的抗旱性。

2 涝渍胁迫的影响

我国南方地区由于地下水位偏高、夏季梅雨季节降雨量多使得土壤水分过高, 涝害频发。由于土壤供氧不足而产生的低氧涝害, 严重影响植物生理代谢以及生长发育, 甚至导致植株死亡。涝渍胁迫是导致生产中萱草品质低下和损耗的危害之一, 已成为萱草规模化生产和拓展其园林应用的瓶颈^[41]。

2.1 对形态与光合生理指标的影响

正常环境下植物通过根系吸收水分与叶片蒸腾作用, 协调实现正常生长。在涝渍过程中, 萱草在经历水淹处理后, 叶片出现黄化干枯现象, 根系呼吸受到抑制, 有害物质积累^[42], 叶片气孔关闭、叶绿体降解、发生衰老和黄化降低了叶片捕获光的能力, 最终导致光合速率下降^[43-44]。萱草耐涝品种‘健壮利兰’在胁迫处理后比不耐涝品种具有更高的气孔导度与净光合速率, 从而保持了较高的光合性能^[45-46]。

淹水去除了土壤孔隙中的空气, 导致土壤和大气之间的气体交换受阻; 同时, 氧气在水中的扩散速率仅为空气中的一万分之一。因此, 浸水土壤中植物对氧气的利用受到极大的限制, 导致根系呼吸受到抑制, 根系活性降低^[47]。为了应对这种缺氧胁迫, 乙烯介导下植物通过叶片和茎的快速生长来逃离涝渍环境, 同时也形成不定根与通气组织帮助植物受损根系获取氧气, 减少乙醇发酵带来的损伤, 通气组织的形成还有利于有害气体的排放^[48-49]。萱草在涝渍胁迫后有气生根的形成, 少部分根尖发生膨大软化, 但有关通气组织形成还未见报道^[50]。

2.2 对生理指标的影响

在涝渍引起的缺氧环境下, 植物通过糖酵解和乙醇发酵在一定程度上暂时维持能量生产, 乙醇脱氢酶(ADH)与丙酮酸脱羧酶(PDC)在乙醇发酵中起重要作用。然而, 随着涝渍时间的延长, 无氧呼吸导致乳酸、乙醇、醛等有毒代谢物的积累, 同时 ROS 也增加, 特别是 H_2O_2 , 最终导致细胞死亡和植物衰老^[51-52]。具有较强耐涝性的‘金娃娃’、‘玛丽里德’和‘布奇’的 SOD 与 CAT 活性与处理时间呈正相关, 不耐涝品种比耐涝品种的 MDA 含量高, 说明 SOD、CAT 和 MDA 这些抗氧化酶和氧化产物在萱草中可作为抗逆性指标^[41,50,53]。ADH 在胁迫后活性上升明显, 说明萱草能够迅速启用乙醇发酵途径维持能量, 但 PDC 活性随处理时间呈先下降后上升的趋势^[45,52], 可能是由于短期内 PDC 催化丙酮酸脱羧生成乙醛过量导致反馈抑制。

2.3 萱草响应涝渍胁迫的分子机制探讨

AP2/ERF (APETALA2/ethylene responsive factor) 转录因子在植物应对涝渍胁迫时具有重要作用, 该

转录因子家族中隶属 ERF-VII 亚组的 AP2/ERFs 是调控植物抵御涝渍或低氧胁迫的重要因子^[54]。ERF-VII 亚组的 AP2/ERFs 普遍具有 N 端不稳定的特征, 涝渍胁迫下产生的低氧环境使依赖氧的 N 端进行降解, 传递缺氧信号。水稻(*Oryza sativa*)中 ERF-VII 亚组的 *ERF66* 和 *ERF67* 过表达导致无氧呼吸基因的激活, 增强水稻耐涝性^[55]。拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中, ERF-VII 的 *ERF74* (RAP2.2)和 *ERF75* (RAP2.12)可以激活 RbohD-ROS (呼吸爆发氧化酶同系物 D-活性氧)信号通路帮助植株抵御涝渍, 同亚族的 *ERF72* (RAP2.3)参与了对 *ERF74* 和 *ERF75* 的诱导^[48,56]。董婷婷等^[54]总结了 AP2/ERF 转录因子参与响应植物涝渍胁迫的信号转导网络, 并从萱草响应涝渍胁迫的转录组数据中分析鉴定出 27 条完整的 AP2/ERF 基因序列, qRT-PCR 表明 *HfRAV2* 的表达量在涝渍胁迫 24 h 明显上调, 说明该基因参与了响应萱草涝渍胁迫过程。

3 盐胁迫的影响

盐胁迫下, 植物的种子萌发、根长、株高和果实生长发育受到显著抑制^[57]。渗透胁迫是植物种植在盐土中经历的第 1 次胁迫, 且立即影响植物的生长^[58]。当盐水平达到某个阈值时, 通过大量 Na^+ 流入引起植物细胞的离子毒性^[59], 导致细胞内离子失衡, 对胞质酶活性、光合作用和代谢都产生不利影响^[59-61]。离子毒性和渗透胁迫可引起氧化应激和一系列次级应激。应激信号传递到细胞后, 多个次级信号被激活, 细胞内 Ca^{2+} 水平瞬间升高, 从而触发磷酸化级联反应, 并作用于参与细胞防御或转录调控的蛋白质使植物逐渐适应胁迫^[62]。

3.1 对形态特征与生理指标的影响

盐胁迫下大花萱草(*H. hybrida*)和‘玫瑰红’的叶片宽而厚, 气孔面积大, 密度小, 减少了叶片的水分蒸腾作用, 根系则呈现生长量下降趋势^[63]。盐胁迫抑制了植物的光合作用, 但并不是由于气孔因素或叶绿素含量降低导致的, 而是由于叶肉细胞内渗透胁迫与离子毒性造成的^[64]。随着盐胁迫程度的加深与胁迫时间的延长, 萱草叶片细胞的 Na^+ 含量、细胞膜透性均呈上升趋势, 游离脯氨酸与可溶性糖含量也呈上升趋势, 以保证细胞的稳定性^[65-66]。萱草叶片的 MDA 含量也随胁迫时间的延长而上升,

这说明盐胁迫下萱草细胞内 ROS 的稳态也遭到破坏^[63,67]。

3.2 萱草响应盐胁迫的分子机制探讨

对海水处理下的萱草根进行转录组分析, 结果表明 WRKY 与 bHLH 转录因子家族响应了海水胁迫^[68-69], 极有可能参与响应萱草抗盐功能基因的表达。萱草乙二醛酶基因 *HfGLXI-1* 响应盐胁迫时的表达量呈上调趋势, 乙二醛酶活性较高时, 萱草耐盐性较强^[70]。

研究表明, 埃及小扁豆(*Lens culinaris*)经高盐(250 mmol/L)处理 24 h 后, *LcADH* 基因的相对表达量显著上调^[71]。烟草(*Nicotiana tabacum*)中 *Sysr1* 响应盐胁迫上调显著, 过表达 *Sysr1* 烟草具有更强的耐盐性^[72]。盐胁迫时 ADH 主要在根中表达, 玉米(*Zea mays*)幼苗在高盐胁迫下, 根中 ADH 活性是嫩梢的 2 倍。低浓度(100 mmol/L)和高浓度(300、400 mmol/L)盐胁迫下, *ADH* 基因表达量不同, 水稻体内的 *OsADH3* 对高盐胁迫更加敏感^[73]。二倍体萱草‘秋红’用海水连续处理 72 h, 从根筛选出差异表达明显的 *ADH* 基因 11 个(*HfADH1*~*HfADH11*), qRT-PCR 分析表明 *HfADH01* 基因的表达量随处理时间呈升高-降低-升高的变化趋势, 说明该基因对萱草响应海水胁迫具有重要的调控作用^[69]。

4 温度胁迫的影响

高温胁迫导致植株叶片衰老和脱落、芽和根生长抑制、果实变色和损伤, 严重时植物可能在短时间内死亡^[74]。低温(LT)胁迫包括低温(0 °C ~10 °C)和冷冻(<4 °C), 影响着植物的生长和地理分布^[75]。

4.1 高温胁迫对形态学特征的影响

目前萱草响应高温胁迫的研究主要集中在表型与生理生化方面。赵天荣等^[76]建立了萱草高温评价指标, 长期高温造成大花萱草叶片焦枯, 耐高温的萱草品种仅叶尖出现焦黄, 但不耐高温品种的焦黄程度则延伸到叶基, 同时开花量减少, 花期变短, 部分材料花序失水下垂。朱华芳等^[77]研究表明, 温度从 25 °C 升至 38 °C, 在光/暗 18 h/6 h 条件下, 耐热的‘健壮利兰’与不耐热的‘海尔范’萱草皆在 3 d 后出现叶片黄化萎蔫, 6 d 时‘海尔范’表现出更明显的胁迫症状, 耐热萱草品种的叶片含水量较不耐热品

种具有更好的保水能力, 可作为萱草品种耐热性评价指标。

4.2 温度胁迫对生理指标的影响

在亚细胞水平上, 光合作用是对高温最敏感的生理过程之一。高温可以通过改变叶绿体的内部结构、灭活二磷酸核酮糖羧化酶/加氧酶、减少光合色素的丰度、破坏光系统 II 来快速抑制光合作用^[78]。此外, 过量的 ROS 积累, 导致氧化应激和细胞死亡^[79]。高温胁迫期间, 萱草可溶性蛋白与脯氨酸含量显著升高, 帮助萱草调节渗透压, 抗氧化酶系统中 SOD 先于 APX 发挥活性氧清除作用, 光和参数 P_n 、 G_s 、 T_r 、 C_i 均显著下降^[44,77]。

低温胁迫下, 电导率随处理时间的延长而上升, 耐寒性越强的萱草, 如‘红宝石’和‘红运’, 电导率变化越小, 但游离的脯氨酸含量呈先下降再上升的趋势^[80-81], 这可能是最初植物采用其他可溶性物质进行渗透调节。

4.3 响应低温胁迫的分子机制探讨

黄东梅等^[82]对低温胁迫下的萱草转录组数据进行分析, 从叶片中筛选出差异表达基因 2 457 个, 在次生代谢产物的生物合成、激素信号传导等代谢途径中发挥作用, 如 *ABCF5*、*OFPs* 和 *SWEETs*。*SWEETs* 已被证明在多种植物中响应低温胁迫, 西瓜(*Citrullus lanatus*)中的 *SWEET1*、*SWEET10* 和 *SWEET18* 经低温处理 24 h 后表达量显著上升^[83]。耐低温的樱李梅(*Prunus × blireana*)中 *SWEET2*、*SWEET3*、*SWEET4*、*SWEET10* 表达量显著高于不耐低温品种^[84]。在萱草的根与茎中, 差异表达基因的数量则高达 6 153 个。低温胁迫在一定程度上可能诱导了类黄酮的积累, 同时低温也刺激植物体内 Ca^{2+} 信号通路的变化, 推测 *HSP90* 可能是萱草响应低温胁迫的重要候选基因^[85]。低温可以诱导巴西橡胶树(*Hevea brasiliensis*)中 *HbHsp70* 的上调表达^[86]。

萱草中 3 个蔗糖转化酶基因 *HfCIN3*、*HfCWIN1* 和 *HfVIN1* 都响应了低温胁迫, 但存在亚细胞定位差异, *HfCIN3* 定位于叶绿体, *HfCWIN1* 定位于细胞壁, *HfCWIN1* 定位于液泡。*HfCIN3* 的表达峰值出现在 5 °C, 其他 2 个基因的表达峰值出现在 0 °C^[87]。萱草糖转运蛋白基因 *HfSWEET2* 与 *HfSWEET17* 也响应了低温胁迫, 其中过表达 *HfSWEET17* 的烟草叶面积明显大于野生型烟草, 具有更好的抗寒能

力^[88]。有研究表明, microRNA 响应了萱草低温胁迫, 通过提高 *miR393*、*miR397*、*miR396* 的表达, 降低 *miR391* 的表达来增强其抗寒性^[89]。

5 重金属胁迫对萱草的影响

重金属污染主要包括铜(Cu)、锌(Zn)、铅(Pb)、镉(Cd)和铬(Cr)的污染, 主要由城市交通与工业活动产生, 其他重金属在城市土壤的富集并不明显, 这是由于城市不同区域功能规划不同造成的^[90]。研究表明, 重金属在植物中激活不同的信号通路, 如钙依赖性蛋白激酶(CDPK)信号、丝裂原活化蛋白激酶(MAPK)信号、ROS 信号和激素信号, 从而增强 TFs 和应激反应基因的表达^[91-92]。水稻 *OsZIP5* 和 *OsZIP9* 在 Zn、Cd 胁迫下协同作用, 吸收 Zn、Cd 进入细胞内^[93]。*OsZIP1* 则在 Zn、Cu 和 Cd 诱导下, 将金属离子转运到细胞外^[94]。*OsGSTU30* 同时具有谷胱甘肽巯基转移酶(GST)和谷胱甘肽过氧化物酶(GPx)的活性, 在 Cr、砷(As)胁迫中起正向调控作用^[95]。*OsMSR3* 通过抗氧化防御机制的激活, 提高植物对 Cu 胁迫的耐受性^[96]。目前萱草响应重金属胁迫的研究刚刚起步, 未见分子层面的研究报道, 多为生理生化研究。

5.1 重金属胁迫对形态学特征与生理指标的影响

植物受到重金属胁迫时, 最重要的反馈机制是 ROS 的产生。大多数重金属胁迫导致叶绿体、线粒体和过氧化物酶体中持续产生 ROS, 从而导致植物的氧化应激^[97]。重金属胁迫往往使植物的气孔关闭, 抑制电子传递链^[98]和植物代谢^[99]。单 Cd 与 Cu-Cd 复合处理下萱草植株高度和生物量下降, SOD 活性增加, 随胁迫强度的增加, SOD 活性逐渐下降, POD 活性随 Cu-Cd 复合含量的增加逐渐上升, SOD 先于 POD 发挥活性氧清除作用。大花萱草叶片叶绿素含量随 Cu-Cd 复合含量的增加而降低, 而‘金娃娃’的叶绿素含量持续降低, 2 种萱草的净光合速率和蒸腾速率均呈双峰曲线型^[100-101], 大花萱草具有更好的抵御 Cu-Cd 复合胁迫的能力。

5.2 萱草对土壤重金属污染的修复

萱草可用于土壤重金属污染的修复, 在面对低浓度单一重金属污染时, 萱草对土壤中 Cd、Pb、Zn 的转运效率提高了, 其中对 Pb 的修复能力最强, 对

Zn 的修复能力最弱^[102]。面对 Cd、Pb、Zn 复合胁迫时, 随重金属污染浓度的上升, 萱草叶片对 Cd、Pb、Zn 的富集系数虽呈下降趋势, 但仍可用于复合污染土壤的修复^[103]。外源柠檬酸可有效提高萱草对 Cd 污染土壤的修复效率^[104]。研究表明, 褪黑激素(MT)、表油菜素内酯(EBL)和茉莉酸(JA)的添加可显著提高水稻幼苗和地下部位 POD 和 CAT 活性, 降低 Cd 含量^[105]。这表明外源激素可以缓解 Cd 对植物的胁迫。通过亚细胞定位与化学形态分析, 李红婷等^[106]报道萱草中 Cd 主要以无机盐、氨基酸盐等可溶性盐的形态存在; Pb 主要以金属磷酸盐沉淀的形态存在。Pb 主要分布在萱草液泡及细胞可溶性部分中; Cd 在细胞壁部分含量最多。

6 展望

非生物胁迫严重影响萱草的生长发育, 降低观赏、药用品质。研究表明, 萱草不同品种具有应对多种非生物胁迫的抗逆性, 如‘左权 1 号’和‘猛子花’等具有抗旱性^[29,33-36,39-40]; ‘健壮利兰’、‘金娃娃’、‘玛丽里德’和‘布奇’等具有抗涝能力^[41,44-45,49,53-54]; 大花萱草和‘玫瑰红’等具有抗盐能力^[63-70]; ‘健壮利兰’可抗高温^[44,76-77]; ‘红宝石’和‘红运’可抗低温^[80-82,85,87-88]。目前, 萱草响应非生物胁迫的研究基本是针对单一胁迫, 且试验样本来源多数不详, 这不利于筛选与繁育适应多种胁迫的优良萱草品种。同时, 萱草作为潜在抗抑郁药用植物, 其药用成分具有较高经济价值, 但不同地区不同胁迫环境下的药用成分代谢差异至今未见研究, 或可作为未来萱草的重点研究方向。在种质繁育技术方面, 通过杂交育种的方式可培育具有较强抗逆能力的萱草品种, 但所需时间和人力成本较大, 分子育种或可解决这个问题。但在分子层面萱草响应非生物胁迫的研究较少, 组织培养的快速繁殖体系也不完善, 这些理论与技术问题制约了萱草抗逆分子育种, 研究萱草抗逆相关的基因调控网络与利用生物技术进行复合抗性分子育种也将是未来的研究方向。本文对现有萱草非生物胁迫研究进行了归纳整理, 为萱草提高抗逆性研究, 培育优良萱草抗逆品种提供理论参考。

参考文献

[1] ZHANG S J, ZHANG Z Z. Origin, distribution, classification and

application of *Hemerocallis* [J]. *Landscape Archit*, 2018(5): 5-9.

张世杰, 张志国. 萱草属植物的起源、分布、分类及应用 [J]. *园林*, 2018(5): 5-9.

[2] ZHENG Y, LI J L, CHEN H M, et al. The complete chloroplast genome sequence of *Hemerocallis fulva* [J]. *Mitochondrial DNA Part B*, 2020, 5(3): 3543-3544. doi: 10.1080/23802359.2020.1829126.

[3] LIN Y L, LU C K, HUANG Y J, et al. Antioxidative caffeoylquinic acids and flavonoids from *Hemerocallis fulva* flowers [J]. *J Agric Food Chem*, 2011, 59(16): 8789-8795. doi: 10.1021/jf201166b.

[4] SARG T M, SALEM S A, FARRAG N M, et al. Phytochemical and antimicrobial investigation of *Hemerocallis fulva* L. grown in Egypt+ [J]. *Int J Crude Drug Res*, 1990, 28(2): 153-156. doi: 10.3109/13880209009082803.

[5] CICHEWICZ R H, ZHANG Y J, SEERAM N P, et al. Inhibition of human tumor cell proliferation by novel anthraquinones from daylilies [J]. *Life Sci*, 2004, 74(14): 1791-1799. doi: 10.1016/j.lfs.2003.08.034.

[6] UEZU E. Effects of *Hemerocallis* on sleep in mice [J]. *Psychiatry Clin Neurosci*, 1998, 52(2): 136-137. doi: 10.1111/j.1440-1819.1998.tb00992.x.

[7] GUO L Q, ZHANG Y, ZHANG B, et al. Chemical constituents and pharmacological research progress of *Hemerocallis fulva* roots and flowers [J]. *Chin Arch Trad Chin Med*, 2013, 31(1): 74-76. doi: 10.13193/j.archtem.2013.01.78.guolq.044.

郭冷秋, 张颖, 张博, 等. 萱草根及萱草花的化学成分和药理作用研究进展 [J]. *中华中医药学刊*, 2013, 31(1): 74-76. doi: 10.13193/j.archtem.2013.01.78.guolq.044.

[8] ZHENG M Z, LIU C M, PAN F G, et al. Antidepressant-like effect of hyperoside isolated from *Apocynum venetum* leaves: Possible cellular mechanisms [J]. *Phytomedicine*, 2012, 19(2): 145-149. doi: 10.1016/j.phymed.2011.06.029.

[9] FEDOROFF N V, BATTISTI D S, BEACHY R N, et al. Radically rethinking agriculture for the 21st century [J]. *Science*, 2010, 327(5967): 833-834. doi: 10.1126/science.1186834.

[10] ZHU J K. Abiotic stress signaling and responses in plants [J]. *Cell*, 2016, 167(2): 313-324. doi: 10.1016/j.cell.2016.08.029.

[11] XU C B. Research progress on molecular mechanism of plant response to stress [J]. *Seed Sci Technol*, 2018, 36(9): 44-46. doi: 10.3969/j.issn.1005-2690.2018.09.034.

许存宾. 植物应答逆境胁迫分子机制的研究进展 [J]. *种子科技*, 2018, 36(9): 44-46. doi: 10.3969/j.issn.1005-2690.2018.09.034.

[12] LU J X, WANG H G, WANG Z, et al. Advances on effects of different abiotic stresses on *Paeonia lactiflora* in China [J]. *J Chin Med Mat*, 2022, 45(1): 248-254. doi: 10.13863/j.issn1001-4454.2022.01.044.

- 陆佳欣, 王洪刚, 王震, 等. 不同非生物胁迫对药用植物芍药影响的国内研究进展 [J]. 中药材, 2022, 45(1): 248–254. doi: 10.13863/j.issn1001-4454.2022.01.044.
- [13] THORPE G W, REODICA M, DAVIES M J, et al. Superoxide radicals have a protective role during H₂O₂ stress [J]. Mol Biol Cell, 2013, 24(18): 2876–2884. doi: 10.1091/mbc.E13-01-0052.
- [14] DUAN J Z, ZHANG M H, ZHANG H L, et al. *OsMIOX*, a myo-inositol oxygenase gene, improves drought tolerance through scavenging of reactive oxygen species in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Plant Sci, 2012, 196: 143–151. doi: 10.1016/j.plantsci.2012.08.003.
- [15] DAS K, ROYCHOUDHURY A. Reactive oxygen species (ROS) and response of antioxidants as ROS-scavengers during environmental stress in plants [J]. Front Environ Sci, 2014, 2: 53. doi: 10.3389/fenvs.2014.00053.
- [16] YIN X M, HUANG L F, ZHANG X, et al. *OsCML4* improves drought tolerance through scavenging of reactive oxygen species in rice [J]. J Plant Biol, 2015, 58(1): 68–73. doi: 10.1007/s12374-014-0349-x.
- [17] MITTLER R, VANDERAUWERA S, GOLLERY M, et al. Reactive oxygen gene network of plants [J]. Trends Plant Sci, 2004, 9(10): 490–498. doi: 10.1016/j.tplants.2004.08.009.
- [18] ABBASI A R, HAJIREZAEI M, HOFIUS D, et al. Specific roles of α - and γ -tocopherol in abiotic stress responses of transgenic tobacco [J]. Plant Physiol, 2007, 143(4): 1720–1738. doi: 10.1104/pp.106.094771.
- [19] HUSSAIN H A, HUSSAIN S, KHALIQ A, et al. Chilling and drought stresses in crop plants: Implications, cross talk, and potential management opportunities [J]. Front Plant Sci, 2018, 9: 393. doi: 10.3389/fpls.2018.00393.
- [20] NOUMAN W, BASRA S M A, YASMEEN A, et al. Seed priming improves the emergence potential, growth and antioxidant system of *Moringa oleifera* under saline conditions [J]. Plant Growth Regul, 2014, 73(3): 267–278. doi: 10.1007/s10725-014-9887-y.
- [21] GILL S S, TUTEJA N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants [J]. Plant Physiol Biochem, 2010, 48(12): 909–930. doi: 10.1016/j.plaphy.2010.08.016.
- [22] WANG G J, TANG L, FAN S X, et al. Role of antioxidant machinery on crop plants in abiotic stress tolerance [J]. J Shenyang Agric Univ, 2012, 43(6): 719–724. doi: 10.3969/j.issn.1000-1700.2012.06.012.
- 王国骄, 唐亮, 范淑秀, 等. 抗氧化机制在作物对非生物胁迫耐性中的作用 [J]. 沈阳农业大学学报, 2012, 43(6): 719–724. doi: 10.3969/j.issn.1000-1700.2012.06.012.
- [23] WANG G X, CHEN L P, KOU L X, et al. Effects of high temperature stress on osmotic adjustment substances of 25 varieties of *Camellia oleifera* [J]. J Henan Agric Sci, 2012, 41(4): 59–62. doi: 10.3969/j.issn.1004-3268.2012.04.013.
- 王国霞, 陈丽培, 寇刘秀, 等. 高温胁迫对25个油茶品种渗透调节物质的影响 [J]. 河南农业科学, 2012, 41(4): 59–62. doi: 10.3969/j.issn.1004-3268.2012.04.013.
- [24] DUAN N, WANG J, LIU F, et al. Research progress on drought resistance of plant [J]. Mol Plant Breed, 2018, 16(15): 5093–5099. doi: 10.13271/j.mpb.016.005093
- 段娜, 王佳, 刘芳, 等. 植物抗旱性研究进展 [J]. 分子植物育种, 2018, 16(15): 5093–5099. doi: 10.13271/j.mpb.016.005093.
- [25] ZHU T T, WANG Y X, PEI L L, et al. Research progress of plant protein kinase and abiotic stress resistance [J]. J Plant Genet Resour, 2017, 18(4): 763–770. doi: 10.13430/j.cnki.jpgr.2017.04.020.
- 朱婷婷, 王彦霞, 裴丽丽, 等. 植物蛋白激酶与作物非生物胁迫抗性的研究 [J]. 植物遗传资源学报, 2017, 18(4): 763–770. doi: 10.13430/j.cnki.jpgr.2017.04.020.
- [26] DHANDA S S, SETHI G S, BEHL R K. Indices of drought tolerance in wheat genotypes at early stages of plant growth [J]. J Agron Crop Sci, 2004, 190(1): 6–12. doi: 10.1111/j.1439-037X.2004.00592.x.
- [27] BAI L P, SUN F G, GE T D, et al. Effect of soil drought stress on leaf water status, membrane permeability and enzymatic antioxidant system of maize [J]. Pedosphere, 2006, 16(3): 326–332. doi: 10.1016/S1002-0160(06)60059-3.
- [28] SHUKLA N, AWASTHI R P, RAWAT L, et al. Biochemical and physiological responses of rice (*Oryza sativa* L.) as influenced by *Trichoderma harzianum* under drought stress [J]. Plant Physiol Biochem, 2012, 54: 78–88. doi: 10.1016/j.plaphy.2012.02.001.
- [29] DING X D, ZHANG J H, MEI Y R, et al. Effects of drought stress on morphology of five flower borders [J]. J CS Univ For Technol, 2019, 39(2): 53–58. doi: 10.14067/j.cnki.1673-923x.2019.02.009.
- 丁雪丹, 张继红, 梅雅茹, 等. 干旱胁迫对5种花境植物形态的影响 [J]. 中南林业科技大学学报, 2019, 39(2): 53–58. doi: 10.14067/j.cnki.1673-923x.2019.02.009.
- [30] HE X S, XU L C, PAN C, et al. Drought resistance of *Camellia oleifera* under drought stress: Changes in physiology and growth characteristics [J]. PLoS One, 2020, 15(7): e0235795. doi: 10.1371/journal.pone.0235795.
- [31] WANG R, LI X G, LI S P, et al. Changes of drought stress on main osmotic adjustment substance in leaves and roots of two banana plantlets [J]. Genom Appl Biol, 2010, 29(3): 518–522. doi: 10.3969/gab.029.000518.
- 王蕊, 李新国, 李绍鹏, 等. 干旱胁迫下2种香蕉幼苗叶片和根的主要渗透调节物质的变化 [J]. 基因组学与应用生物学, 2010, 29(3): 518–522. doi: 10.3969/gab.029.000518.

- [32] GUO Y Y, YU H Y, YANG M M, et al. Effect of drought stress on lipid peroxidation, osmotic adjustment and antioxidant enzyme activity of leaves and roots of *Lycium ruthenicum* Murr. seedling [J]. Russ J Plant Physiol, 2018, 65(2): 244–250. doi: 10.1134/S1021443718020127.
- [33] JIA M L, ZHANG X G, LIANG Z, et al. Screening and evaluation of drought tolerance of 20 different *Hemerocallis* lines [J]. Seed, 2021, 40(6): 90–95. doi: 10.16590/j.cnki.1001-4705.2021.06.090.
贾民隆, 张晓纲, 梁峥, 等. 20个不同品系萱草的耐旱性筛选与评价 [J]. 种子, 2021, 40(6): 90–95. doi: 10.16590/j.cnki.1001-4705.2021.06.090.
- [34] LI H, JI D Y, JI Z Y, et al. Establishment of drought-tolerant daylily varieties based on leaf surface temperature and drought resistance evaluation grade [J]. Mol Plant Breed, 2021, 19(11): 3744–3755. doi: 10.13271/j.mpb.019.003744.
李昊, 季顶宇, 吉子宜, 等. 基于叶面温度和抗旱性评价等级的耐干旱萱草品种筛选方法的建立 [J]. 分子植物育种, 2021, 19(11): 3744–3755. doi: 10.13271/j.mpb.019.003744.
- [35] YANG X R, LIU C. Effects of soil natural drought on physiological characteristics of *Hemerocallis middendorffii* seedlings [J]. Chin Hort Abstr, 2015, 31(1): 33–34. doi: 10.3969/j.issn.1672-0873.2015.01.010.
杨絮茹, 刘程. 土壤自然干旱对大花萱草幼苗生理特性的影响 [J]. 中国园艺文摘, 2015, 31(1): 33–34. doi: 10.3969/j.issn.1672-0873.2015.01.010.
- [36] OU M Z, JIN L M, LI C T, et al. Growth and physiological response to drought stress of six species of *Hemerocallis hybridus* [J]. Tianjin Agric Sci, 2018, 24(12): 11–13. doi: 10.3969/j.issn.1006-6500.2018.12.004
欧敏哲, 金立敏, 李楚彤, 等. 6种大花萱草对干旱胁迫的生长和生理响应 [J]. 天津农业科学, 2018, 24(12): 11–13. doi: 10.3969/j.issn.1006-6500.2018.12.004.
- [37] ZHANG M D, CHEN Q, SHEN S H. Physiological responses of two Jerusalem artichoke cultivars to drought stress induced by polyethylene glycol [J]. Acta Physiol Plant, 2011, 33(2): 313–318. doi: 10.1007/s11738-010-0549-z.
- [38] DE SOUZA T C, MAGALHÃES P C, DE CASTRO E M, et al. The influence of ABA on water relation, photosynthesis parameters, and chlorophyll fluorescence under drought conditions in two maize hybrids with contrasting drought resistance [J]. Acta Physiol Plant, 2013, 35(2): 515–527. doi: 10.1007/s11738-012-1093-9.
- [39] CAO D M, JIA M L, DUAN J J, et al. Effects of exogenous methyl jasmonate on photosynthetic characteristics of *Hemerocallis* under drought stress [J]. N Hort, 2021(13): 78–84. doi: 10.11937/bfy.20205016.
曹冬梅, 贾民隆, 段九菊, 等. 外源茉莉酸甲酯对干旱胁迫下萱草光合生理的缓解效应 [J]. 北方园艺, 2021(13): 78–84. doi: 10.11937/bfy.20205016.
- [40] LIAO W B, ZHANG M L. Effects of exogenous abscisic acid and hydrogen peroxide on drought resistance of 3 *Hemerocallis* cultivars [J]. Agric Res Arid Areas, 2013, 31(3): 173–177. doi: 10.3969/j.issn.1000-7601.2013.03.028.
廖伟彪, 张美玲. 外源过氧化氢和脱落酸对3种萱草抗旱性的影响 [J]. 干旱地区农业研究, 2013, 31(3): 173–177. doi: 10.3969/j.issn.1000-7601.2013.03.028.
- [41] WANG J. Evaluation on waterlogging tolerance and its mechanisms in *Hemerocallis* [D]. Shanghai: Shanghai Institute of Technology, 2019.
王婧. 萱草耐涝性评价及生理生化机理研究 [D]. 上海: 上海应用技术大学, 2019.
- [42] HERZOG M, STRIKER G G, COLMER T D, et al. Mechanisms of waterlogging tolerance in wheat: A review of root and shoot physiology [J]. Plant Cell Environ, 2016, 39(5): 1068–1086. doi: 10.1111/pce.12676.
- [43] KUAI J, LIU Z W, WANG Y H, et al. Waterlogging during flowering and boll forming stages affects sucrose metabolism in the leaves subtending the cotton boll and its relationship with boll weight [J]. Plant Sci, 2014, 223: 79–98. doi: 10.1016/j.plantsci.2014.03.010.
- [44] YAN K, ZHAO S J, CUI M X, et al. Vulnerability of photosynthesis and photosystem I in Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) exposed to waterlogging [J]. Plant Physiol Biochem, 2018, 125: 239–246. doi: 10.1016/j.plaphy.2018.02.017.
- [45] QU Q Q. Study on the adaption of two cultivars of *Hemerocallis* to high temperature and water stresses [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2019.
屈琦琦. 两个萱草品种对高温和水分胁迫的适应性研究 [D]. 北京: 北京林业大学, 2019.
- [46] ZHAO T R, XU Z H, ZHANG C H, et al. Evaluation on waterlogging tolerance of *Hemerocallis fulva* in field [J]. Acta Agric Jiangxi, 2021, 33(4): 46–51. doi: 10.19386/j.cnki.jxnyxb.2021.04.08.
赵天荣, 徐志豪, 张晨辉, 等. 大花萱草的耐涝性田间鉴定评价 [J]. 江西农业学报, 2021, 33(4): 46–51. doi: 10.19386/j.cnki.jxnyxb.2021.04.08.
- [47] VAN VEEN H, AKMAN M, JAMAR D C L, et al. Group VII ethylene response factor diversification and regulation in four species from flood-prone environments [J]. Plant Cell Environ, 2014, 37(10): 2421–2432. doi: 10.1111/pce.12302.
- [48] YIN D M, CHEN S M, CHEN F D, et al. Morpho-anatomical and physiological responses of two *Dendranthema* species to waterlogging

- [J]. *Environ Exp Bot*, 2010, 68(2): 122–130. doi: 10.1016/j.envexpbot.2009.11.008.
- [49] CHEN F D, CHEN S M, SONG A P, et al. Progress in mechanisms of ethylene mediated tolerance of plant to waterlogging [J]. *J Nanjing Agric Univ*, 2018, 41(2): 203–208.
陈发棣, 陈素梅, 宋爱萍, 等. 乙烯调控植物耐涝机制的研究进展 [J]. *南京农业大学学报*, 2018, 41(2): 203–208.
- [50] GAO Q, SHEN G S, YANG T, et al. Comparison study on physiological responses to water logging stress of six common herbaceous plants [J]. *Acta Sci Nat Univ Nankai*, 2018, 51(2): 1–8.
高琦, 沈广爽, 杨彤, 等. 6种园林草本植物对水淹胁迫的生理响应的比较研究 [J]. *南开大学学报(自然科学版)*, 2018, 51(2): 1–8.
- [51] XU X W, WANG H H, QI X H, et al. Waterlogging-induced increase in fermentation and related gene expression in the root of cucumber (*Cucumis sativus* L.) [J]. *Sci Hort*, 2014, 179: 388–395. doi: 10.1016/j.scienta.2014.10.001.
- [52] ZHANG P, LYU D G, JIA L T, et al. Physiological and *de novo* transcriptome analysis of the fermentation mechanism of *Cerasus sachalinensis* roots in response to short-term waterlogging [J]. *BMC Genom*, 2017, 18(1): 649. doi: 10.1186/s12864-017-4055-1.
- [53] XIANG Y. Ornamental evaluation and drought and flooding tolerance of perennial flowers in Chongqing area [D]. Chongqing: Southwest University, 2020.
向越. 重庆地区宿根花卉观赏性评价及耐旱、耐涝研究 [D]. 重庆: 西南大学, 2020.
- [54] DONG T T, ZHANG D J, YANG Z Q, et al. Advances of AP2/ERF transcription factor response to waterlogging stress in plants [J]. *Mol Plant Breed*, 2022, 20(14): 4665–4676. doi: 10.13271/j.mpb.020.004665.
董婷婷, 张冬菊, 杨再强, 等. AP2/ERF 转录因子响应植物涝渍胁迫的研究进展 [J]. *分子植物育种*, 2022, 20(14): 4665–4676. doi: 10.13271/j.mpb.020.004665.
- [55] LIN C C, CHAO Y T, CHEN W C, et al. Regulatory cascade involving transcriptional and N-end rule pathways in rice under submergence [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2019, 116(8): 3300–3309. doi: 10.1073/pnas.1818507116.
- [56] YAO Y, CHEN X Y, WU A M. ERF-VII members exhibit synergistic and separate roles in *Arabidopsis* [J]. *Plant Signal Behav*, 2017, 12(6): e1329073. doi: 10.1080/15592324.2017.1329073.
- [57] LIANG W J, CUI W N, MA X L, et al. Function of wheat *Ta-UnP* gene in enhancing salt tolerance in transgenic *Arabidopsis* and rice [J]. *Biochem Biophys Res Commun*, 2014, 450(1): 794–801. doi: 10.1016/j.bbrc.2014.06.055.
- [58] HORIE T, KANEKO T, SUGIMOTO G, et al. Mechanisms of water transport mediated by PIP aquaporins and their regulation *via* phosphorylation events under salinity stress in barley roots [J]. *Plant Cell Physiol*, 2011, 52(4): 663–675. doi: 10.1093/pcp/pcr027.
- [59] MUNNS R, TESTER M. Mechanisms of salinity tolerance [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2008, 59: 651–681. doi: 10.1146/annurev.arplant.59.032607.092911.
- [60] ZHU J K. Plant salt tolerance [J]. *Trends Plant Sci*, 2001, 6(2): 66–71. doi: 10.1016/S1360-1385(00)01838-0.
- [61] FLOWERS T J. Improving crop salt tolerance [J]. *J Exp Bot*, 2004, 55(396): 307–319. doi: 10.1093/jxb/erh003.
- [62] LIANG W J, MA X L, WAN P, et al. Plant salt-tolerance mechanism: A review [J]. *Biochem Biophys Res Commun*, 2018, 495(1): 286–291. doi: 10.1016/j.bbrc.2017.11.043.
- [63] QIU S. Study on salt resistance of some daylily [D]. Changsha: Hunan Agricultural University, 2008.
邱收. 几个萱草属植物的耐盐性研究 [D]. 长沙: 湖南农业大学, 2008.
- [64] BAO Y, WANG J X, CHEN C, et al. Effects of NaCl and NaHCO₃ stress on photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics of *Hemerocallis golden baby* [J]. *Jiangsu Agric Sci*, 2020, 48(3): 133–140. doi: 10.15889/j.issn.1002-1302.2020.03.023.
包颖, 王嘉欣, 陈超, 等. NaCl 和 NaHCO₃ 胁迫对萱草金娃娃光合作用及叶绿素荧光特性的影响 [J]. *江苏农业科学*, 2020, 48(3): 133–140. doi: 10.15889/j.issn.1002-1302.2020.03.023.
- [65] QIU S, YU X Y, XIE M H, et al. Effects of salt stress on osmotic adjustment substance in *Hemerocallis fulva* [J]. *J Xinyang Agric Coll*, 2008, 18(2): 115–117. doi: 10.3969/j.issn.1008-4916.2008.02.041.
邱收, 于晓英, 谢明亨, 等. 盐胁迫对萱草细胞膜透性和渗透调节物质的影响 [J]. *信阳农业高等专科学校学报*, 2008, 18(2): 115–117. doi: 10.3969/j.issn.1008-4916.2008.02.041.
- [66] TAN X, GAO X B. Salt resistance of *Hemerocallis hybrida* [J]. *Hubei Agric Sci*, 2016, 55(12): 3122–3127. doi: 10.14088/j.cnki.issn0439-8114.2016.12.030.
谭笑, 高祥斌. 大花萱草耐盐性研究 [J]. *湖北农业科学*, 2016, 55(12): 3122–3127. doi: 10.14088/j.cnki.issn0439-8114.2016.12.030.
- [67] CAO H, YU X Y, QIU S, et al. Effects of salt stress on growth and related physiological characteristic in *Hemerocallis fulva* [J]. *J Hunan Agric Univ (Nat Sci)*, 2007, 33(6): 690–693. doi: 10.13331/j.cnki.jhau.2007.06.021.
曹辉, 于晓英, 邱收, 等. 盐胁迫对萱草生长及其相关生理特性的影响 [J]. *湖南农业大学学报(自然科学版)*, 2007, 33(6): 690–693. doi: 10.13331/j.cnki.jhau.2007.06.021.

- [68] WANG Y C, ZHANG S J, KONG J Y, et al. Identification and bioinformatics analysis of *WRKY* gene family members related to seawater stress in *Hemerocallis* [J/OL]. *Mol Plant Breed*, 2022: 1–11. [2022-02-17]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20220216.1645.023.html>.
王艺程, 张世杰, 孔家焯, 等. 萱草海水胁迫相关 *WRKY* 基因家族成员鉴定及生物信息分析 [J/OL]. *分子植物育种*, 2022: 1–11. [2022-02-17]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20220216.1645.023.html>.
- [69] ZHAO A Q, ZHANG S J, ZHANG Z G, et al. Identification and expression analysis of bHLH transcription factor family in daylily under seawater stress [J/OL]. *Mol Plant Breed*, 2022: 1–19. [2022-02-08]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20220208.1548.003.html>.
赵安琪, 张世杰, 张志国, 等. 海水胁迫下萱草 bHLH 转录因子家族的鉴定及表达分析 [J/OL]. *分子植物育种*, 2022: 1–19. [2022-02-08]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20220208.1548.003.html>.
- [70] LIANG J. Study on glyoxalase-based breeding to increase the salt tolerance of daylily (*H. fulva*) [D]. Shanghai: Shanghai Institute of Technology, 2020.
梁锦. 基于乙二醛酶的耐盐萱草育种研究 [D]. 上海: 上海应用技术大学, 2020.
- [71] GAFAFAR R M, SEYAM M M. Ascorbate-glutathione cycle confers salt tolerance in Egyptian lentil cultivars [J]. *Physiol Mol Biol Plants*, 2018, 24(6): 1083–1092. doi: 10.1007/s12298-018-0594-4.
- [72] YI S Y, KU S S, SIM H J, et al. An alcohol dehydrogenase gene from *Synechocystis* sp. confers salt tolerance in transgenic tobacco [J]. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 1965.
- [73] LIANG Y, YAN J P, TAN X L. Effects of salt-stress on expression of *ADH3* and *ALDH* in radicle of rice (*Oryza sativa*) [J]. *Hubei Agric Sci*, 2012, 51(13): 2870–2872. doi: 10.3969/j.issn.0439-8114.2012.13.064.
梁燕, 严建萍, 谭湘陵. 盐胁迫对水稻幼根乙醇脱氢酶和乙醛脱氢酶基因表达的影响 [J]. *湖北农业科学*, 2012, 51(13): 2870–2872. doi: 10.3969/j.issn.0439-8114.2012.13.064.
- [74] GORAYA G K, KAUR B, ASTHIR B, et al. Rapid injuries of high temperature in plants [J]. *J Plant Biol*, 2017, 60(4): 298–305. doi: 10.1007/s12374-016-0365-0.
- [75] SANGHERA G S, WANI S H, HUSSAIN W, et al. Engineering cold stress tolerance in crop plants [J]. *Curr Genom*, 2011, 12(1): 30–43. doi: 10.2174/138920211794520178.
- [76] ZHAO T R, XU Z H, ZHANG C H, et al. Effects of continuous extreme hot and drought weather on *Hemerocallis hybridus* growth [J]. *Pratac Sci*, 2015, 32(2): 196–202. doi: 10.11829/j.issn.1001-0629.2014-0195.
赵天荣, 徐志豪, 张晨辉, 等. 持续极端高温干旱天气对大花萱草生长的影响 [J]. *草业科学*, 2015, 32(2): 196–202. doi: 10.11829/j.issn.1001-0629.2014-0195.
- [77] ZHU H F, HU Y H, JIANG C H. The effects of the high temperature on varieties of daylily [J]. *Chin Agric Sci Bull*, 2007, 23(6): 422–427. doi: 10.3969/j.issn.1000-6850.2007.06.092.
朱华芳, 胡永红, 蒋昌华. 高温对萱草园艺品种部分生理指标的影响 [J]. *中国农学通报*, 2007, 23(6): 422–427. doi: 10.3969/j.issn.1000-6850.2007.06.092.
- [78] SHARKEY T D, ZHANG R. High temperature effects on electron and proton circuits of photosynthesis [J]. *J Integr Plant Biol*, 2010, 52(8): 712–722. doi: 10.1111/j.1744-7909.2010.00975.x.
- [79] SOENGAS P, RODRÍGUEZ V M, VELASCO P, et al. Effect of temperature stress on antioxidant defenses in *Brassica oleracea* [J]. *ACS Omega*, 2018, 3(5): 5237–5243. doi: 10.1021/acsomega.8b00242.
- [80] DI S X, SU D S, HUMU JILETU, et al. Cold resistance comparison of 11 varieties of *Hemerocallis fulva* [J]. *J W China For Sci*, 2019, 48(4): 137–141. doi: 10.16473/j.cnki.xblykx1972.2019.04.022.
底殊霞, 苏东升, 呼木吉勒图, 等. 11 个品种萱草的抗寒性比较研究 [J]. *西部林业科学*, 2019, 48(4): 137–141. doi: 10.16473/j.cnki.xblykx1972.2019.04.022.
- [81] CHEN X, LIU Z Y. Comparison on cold resistance of six *Hemerocallis* under low temperature stress [J]. *Heilongjiang Agric Sci*, 2020(5): 7–11. doi: 10.11942/j.issn1002-2767.2020.05.0007.
陈曦, 刘志洋. 低温胁迫下六种萱草的抗寒性比较 [J]. *黑龙江农业科学*, 2020(5): 7–11. doi: 10.11942/j.issn1002-2767.2020.05.0007.
- [82] HUANG D M, CHEN Y, BAI L, et al. Transcriptome analysis of *Hemerocallis fulva* leaves respond to low temperature stress [J]. *Bull Bot Res*, 2022, 42(3): 424–436. doi: 10.7525/j.issn.1673-5102.2022.03.012.
黄东梅, 陈颖, 白露, 等. 萱草叶片响应低温胁迫的转录组分析 [J]. *植物研究*, 2022, 42(3): 424–436. doi: 10.7525/j.issn.1673-5102.2022.03.012.
- [83] XUAN C Q, LAN G P, SI F F, et al. Systematic genome-wide study and expression analysis of *SWEET* gene family: Sugar transporter family contributes to biotic and abiotic stimuli in watermelon [J]. *Int J Mol Sci*, 2021, 22(16): 8407. doi: 10.3390/IJMS22168407.
- [84] WEN Z Y, LI M Y, MENG J, et al. Genome-wide identification of the *SWEET* gene family mediating the cold stress response in *Prunus mume* [J]. *PeerJ*, 2022, 10: e13273. doi: 10.7717/peerj.13273.
- [85] HUANG C B, CHENG P L, YANG S Z, et al. Transcriptome analysis of *Hemerocallis fulva* under low temperature stress [J]. *Acta Agric Zhejiang*, 2021, 33(8): 1445–1460.
黄长兵, 程培蕾, 杨绍宗, 等. 萱草根茎低温胁迫转录组分析 [J]. *浙江农业学报*, 2021, 33(8): 1445–1460.

- [86] ZHANG Z L, ZHU J H, ZHANG Q Q, et al. Molecular characterization of an ethephon-induced Hsp70 involved in high and low-temperature responses in *Hevea brasiliensis* [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2009, 47(10): 954–959. doi: 10.1016/j.plaphy.2009.06.003.
- [87] BAI L, ZHANG Z G, ZHANG S J, et al. Isolation of three types of invertase genes from *Hemerocallis fulva* and their responses to low temperature and osmotic stress [J]. *Acta Hort Sin*, 2021, 48(2): 300–312. doi: 10.16420/j.issn.0513-353x.2020-0346.
白露, 张志国, 张世杰, 等. 萱草 3 种蔗糖转化酶基因的分离及对低温和渗透胁迫响应的分析 [J]. *园艺学报*, 2021, 48(2): 300–312. doi: 10.16420/j.issn.0513-353x.2020-0346.
- [88] HUANG D M, CHEN Y, LIU X, et al. Genome-wide identification and expression analysis of the *SWEET* gene family in daylily (*Hemerocallis fulva*) and functional analysis of *HfSWEET17* in response to cold stress [J]. *BMC Plant Biol*, 2022, 22(1): 211. doi: 10.1186/s12870-022-03609-6.
- [89] AN F X, LU B W, LIANG M, et al. Bioinformatics, expression and functional analysis of microRNAs in response to low temperature in *Hemerocallis fulva* (L.) L. [J]. *J Plant Physiol*, 2014, 50(4): 483–487. doi: 10.13592/j.cnki.ppj.2013.0460.
安凤霞, 卢宝伟, 梁鸣, 等. 萱草 microRNAs 生物信息学及与冷冻相关 microRNAs 的分析 [J]. *植物生理学报*, 2014, 50(4): 483–487. doi: 10.13592/j.cnki.ppj.2013.0460.
- [90] QIN J, XU K F. Research summary and prospect of urban green space soil quality in China [J]. *Ecol Sci*, 2018, 37(1): 200–210. doi: 10.14108/j.cnki.1008-8873.2018.01.027.
秦娟, 许克福. 我国城市绿地土壤质量研究综述与展望 [J]. *生态科学*, 2018, 37(1): 200–210. doi: 10.14108/j.cnki.1008-8873.2018.01.027.
- [91] DUBEY S, SHRI M, MISRA P, et al. Heavy metals induce oxidative stress and genome-wide modulation in transcriptome of rice root [J]. *Funct Integr Genomics*, 2014, 14(2): 401–417. doi: 10.1007/s10142-014-0361-8.
- [92] TIWARI S, LATA C. Heavy metal stress, signaling, and tolerance due to plant-associated microbes: An overview [J]. *Front Plant Sci*, 2018, 9: 452.
- [93] TAN L T, QU M M, ZHU Y X, et al. ZINC TRANSPORTER5 and ZINC TRANSPORTER9 function synergistically in zinc/cadmium uptake [J]. *Plant Physiol*, 2020, 183(3): 1235–1249. doi: 10.1104/pp.19.01569.
- [94] LIU X S, FENG S J, ZHANG B Q, et al. OsZIP1 functions as a metal efflux transporter limiting excess zinc, copper and cadmium accumulation in rice [J]. *BMC Plant Biol*, 2019, 19(1): 283. doi: 10.1186/s12870-019-1899-3.
- [95] SRIVASTAVA D, VERMA G, CHAUHAN A S, et al. Rice (*Oryza sativa* L.) tau class glutathione *S*-transferase (*OsGSTU30*) over-expression in *Arabidopsis thaliana* modulates a regulatory network leading to heavy metal and drought stress tolerance [J]. *Metallomics*, 2019, 11(2): 375–389. doi: 10.1039/c8mt00204e.
- [96] CUI Y C, WANG M L, YIN X M, et al. OsMSR3, a small heat shock protein, confers enhanced tolerance to copper stress in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Int J Mol Sci*, 2019, 20(23): 6096. doi: 10.3390/ijms20236096.
- [97] ULHASSAN Z, BHAT J A, ZHOU W J, et al. Attenuation mechanisms of arsenic induced toxicity and its accumulation in plants by engineered nanoparticles: A review [J]. *Environ Pollut*, 2022, 302: 119038. doi: 10.1016/J.ENVPOL.2022.119038.
- [98] EDELSTEIN M, BEN-HUR M. Heavy metals and metalloids: Sources, risks and strategies to reduce their accumulation in horticultural crops [J]. *Sci Hort*, 2018, 234: 431–444. doi: 10.1016/j.scienta.2017.12.039.
- [99] DONG J, WU F B, ZHANG G P. Influence of cadmium on antioxidant capacity and four microelement concentrations in tomato seedlings (*Lycopersicon esculentum*) [J]. *Chemosphere*, 2006, 64(10): 1659–1666. doi: 10.1016/j.chemosphere.2006.01.030.
- [100] GUAN M Q, DONG R. Effects of Cd stress on growth and physiological characteristics of *Hemerocallis hybridus* ‘Stella de Oro’ [J]. *J NW Agric For Univ (Nat Sci)*, 2015, 43(12): 174–180. doi: 10.13207/j.cnki.jnwafu.2015.12.025.
关梦茜, 董然. Cd 胁迫对金娃娃萱草生长及生理指标的影响 [J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2015, 43(12): 174–180. doi: 10.13207/j.cnki.jnwafu.2015.12.025.
- [101] GUAN M Q, ZHOU X D, DONG R. Effects of Cu-Cd combined pollution on growth and antioxidant enzyme activity of 2 *Hemerocallis fulva* varieties [J]. *J NW Agric For Univ (Nat Sci)*, 2015, 43(4): 128–134. doi: 10.13207/j.cnki.jnwafu.2015.04.004.
关梦茜, 周旭丹, 董然. Cu-Cd 复合胁迫对 2 种萱草生长与抗氧化酶活性的影响 [J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2015, 43(4): 128–134. doi: 10.13207/j.cnki.jnwafu.2015.04.004.
- [102] WANG S, LI D H, WANG J, et al. Repairing effect of *Hemerocallis fulva* on Cd, Pb, Zn single pollution in soil [J]. *Hubei Agric Sci*, 2018, 57(6): 35–38. doi: 10.14088/j.cnki.issn0439-8114.2018.06.008.
王硕, 李德生, 王静, 等. 萱草对土壤中镉、铅、锌单一污染的修复效果 [J]. *湖北农业科学*, 2018, 57(6): 35–38. doi: 10.14088/j.cnki.issn0439-8114.2018.06.008.
- [103] WANG S, LI D H, YU Y, et al. Remediation potential of *Hemerocallis fulva* on Cd, Pb and Zn combined pollution soil [J]. *Jiangsu*

- Agric Sci, 2019, 47(24): 281–284. doi: 10.15889/j.issn.1002-1302.2019.24.062.
- 王硕, 李德生, 俞洋, 等. 萱草对 Cd、Pb、Zn 复合污染土壤的修复潜力 [J]. 江苏农业科学, 2019, 47(24): 281–284. doi: 10.15889/j.issn.1002-1302.2019.24.062.
- [104] GUO H, ZHUANG J J. Effect of citric acid amendment on cadmium uptake and translocation by three ornamental plants [J]. J Anhui Agric Univ, 2021, 48(1): 121–127. doi: 10.13610/j.cnki.1672-352x.20210319.024.
- 郭晖, 庄静静. 外源柠檬酸对 3 种观赏植物吸收和转运镉的影响 [J]. 安徽农业大学学报, 2021, 48(1): 121–127. doi: 10.13610/j.cnki.1672-352x.20210319.024.
- [105] ZHANG S N, HUANG Y Z, LI Y, et al. Effects of different exogenous plant hormones on the antioxidant system and Cd absorption and accumulation of rice seedlings under Cd stress [J]. Environ Sci, 2021, 42(4): 2040–2046. doi: 10.13227/j.hjkk.202007290.
- 张盛楠, 黄益宗, 李颜, 等. Cd 胁迫下不同外源植物激素对水稻幼苗抗氧化系统及 Cd 吸收积累的影响 [J]. 环境科学, 2021, 42(4): 2040–2046. doi: 10.13227/j.hjkk.202007290.
- [106] LI H T, DONG R. Pb & Cd absorption and accumulation characteristics, subcellular distribution and chemical forms in two types of *Hemerocallis* plants [J]. J S China Agric Univ, 2015, 36(4): 59–64. doi: 10.7671/j.issn.1001-411X.2015.04.011.
- 李红婷, 董然. 2 种萱草对铅、镉的吸收累积及其在亚细胞的分布和化学形态特征 [J]. 华南农业大学学报, 2015, 36(4): 59–64. doi: 10.7671/j.issn.1001-411X.2015.04.011.