



热带植物海巴戟抗寒株系选育

邹瑞, 王青芬, 吴田

引用本文:

邹瑞, 王青芬, 吴田. 热带植物海巴戟抗寒株系选育[J]. 热带亚热带植物学报, 2021, 29(6): 634–641.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4373>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

海滨木巴戟的生理生态特征研究

Eco-physiological Characteristics of *Morinda citrifolia*

热带亚热带植物学报. 2018, 26(1): 33–39 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3811>

7种木莲属植物抗寒性评价及其生理机制

Evaluation of Cold Resistance and Physiological Mechanism of Seven *Manglietia* Species

热带亚热带植物学报. 2021, 29(5): 519–529 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4349>

自然越冬期姜花属植物生理指标变化及抗寒性评价

Changes in Physiological Characteristics of Cold Resistance of *Hedychium* and Evaluation during Natural Overwintering Period

热带亚热带植物学报. 2021, 29(5): 509–518 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4333>

硅对低温胁迫后檀香紫檀苗木生长和光合生理的影响

Effects of Silicon on Growth and Photosynthetic Physiology of Red Sandalwood Seedlings after Cold Stress

热带亚热带植物学报. 2019, 27(2): 139–148 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3987>

海刀豆的抗逆生理生化特征分析

Physiology and Biochemical Characteristics of *Canavalia maritima* under Stress

热带亚热带植物学报. 2019, 27(2): 157–163 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3961>

向下翻页, 浏览PDF全文

热带植物海巴戟抗寒株系选育

邹瑞, 王青芬, 吴田*

(西南林业大学园林艺术学院, 国家林业和草原局西南风景园林工程技术研究中心, 云南省功能性花卉资源及产业化技术工程研究中心, 昆明 650224)

摘要: 为了选育海巴戟(*Morinda citrifolia*)抗寒株系, 拓宽种植范围, 在云南元江选择 8 株海巴戟, 采用石蜡切片法观察叶片解剖结构, 并测量叶片的过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)、超氧化歧化酶(SOD)活性和丙二醛(MDA)含量, 对抗寒株系的甘油-3-磷酸酰基转移酶(GPAT)活性和 *GPAT* 表达进行定量分析。结果表明, 叶片解剖结构表明有 4 株海巴戟叶片的栅海比较高, 细胞结构紧密, 确定为抗寒性优良的候选株系(5、6、8 和 12 号)。5 号植株叶片经低温处理后的 CAT、POD、SOD 活性较高, MDA 含量较低, 确定为抗寒株系, 且低温处理后 5 号植株叶片的 GPAT 活性和 *GPAT* 基因表达水平平均高于不抗寒材料。因此, 海巴戟叶片通过增加栅海比和细胞结构紧密度, 同时 *GPAT* 基因迅速应答来提高抗寒性。

关键词: 海巴戟; 抗寒性; 解剖结构; 甘油-3-磷酸酰基转移酶

doi: 10.11926/jtsb.4373

Selective Breeding of Cold-resistant Strain for Tropical Plant *Morinda citrifolia*

ZOU Rui, WANG Qingfen, WU Tian*

(College of Landscape Architecture and Horticulture Sciences, Southwest Forestry University, Southwest Research Center for Engineering Technology of Landscape Architecture, State Forestry and Grassland Administration, Yunnan Engineering Research Center for Functional Flower Resources and Industrialization, Kunming 650224, China)

Abstract: In order to select cold-resistant lines of *Morinda citrifolia* for widen the range of planting, the leaf anatomic structures of eight plants growing in Yuanjiang, Yunnan, were observed by paraffin section method, and the activities of catalase (CAT), peroxidase (POD), superoxide dismutase (SOD), and malondialdehyde (MDA) content were measured, and then, glycerol-3-phosphate acyltransferase (GPAT) activity and *GPAT* gene expression in cold-resistant lines were quantitatively analyzed. The results showed that the leaves of 4 lines (No. 5, 6, 8, 12) had high ratio of palisade tissue to spongy tissue (P/S) with compact cell structure and low porosity, showing a certain cold resistance. The activities of CAT, POD, and SOD of No. 5 leaves were high, and the content of MDA was low after treated at low temperature, indicating that No. 5 was a cold-resistant line. After low temperature treatment, the GPAT activity and *GPAT* gene expression in No. 5 were higher than those in other plants. Therefore, the cold resistance of *M. citrifolia* leaves was improved by increasing P/S and cell structure tightness, as well as the rapid response of *GPAT* gene.

Key words: *Morinda citrifolia*; Cold resistance; Anatomic structure; Glycerol-3-phosphate acyltransferase

海巴戟(*Morinda citrifolia*), 又称诺丽(英文 Noni 的音译), 是典型的热带植物, 具有广泛的营养和药

用价值, 具有抗氧化、消炎抑菌、增强免疫力、保护肝脏和心血管等功能^[1], 适宜在年均温 21℃~27℃

收稿日期: 2020-12-31

接受日期: 2021-03-12

基金项目: 云南省教育厅项目(2019Y0154); 国家林业与草原局推广项目([2019]27); 国家留学基金项目(201908535030)资助

This work was supported by the Education Department of Yunnan Province (Grant No. 2019Y0154); the Extension Project of National Forestry and Grassland Administration (Grant No. [2019]27); and the Project for China Scholarship Council (Grant No. 201908535030).

作者简介: 邹瑞(1995~), 女, 硕士研究生, 研究方向为分子植物育种。E-mail: zourui8556@dingtalk.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: wutianpotato@swfu.edu.cn.

的无霜区种植,不耐低温,当温度低于5℃时,叶片开始发黄,若温度持续降低叶片则发黑褐化,甚至植株脱水死亡^[2]。近年来,极端气温频发,严重影响了海巴戟产业,因此选育抗寒株系,增加温度适应性,扩大种植范围已成为其推广的瓶颈问题。已有研究表明,叶片的形状、厚度及其解剖结构可作为植物抗寒性的主要评价指标^[3],叶片性状在香蕉(*Musa spp.*)^[4]、可可(*Theobroma cacao*)^[5]、油棕(*Elaeis guineensis*)^[6]等热带植物的抗寒性研究中占有重要地位,也筛选出一批抗寒性强的材料。抗寒性强的植物抗氧化酶活性较高^[7],过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)、超氧化物歧化酶(SOD)等在抗寒性较强的植物中能够快速响应,而在抗寒性弱的植物中则缓慢合成^[8-9]。植物的抗寒能力与叶绿体膜脂中顺式不饱和脂肪酸磷脂酰甘油的水平密切相关^[10],甘油-3-磷酸酰基转移酶(glycerol-3-phosphate acyltransferase, GPAT)是磷脂酰甘油生物

合成过程中的第1个酰基转移酶^[11],且对水稻(*Oryza sativa*)的研究表明,GPAT的表达水平与抗寒性有直接联系^[12-13]。

海巴戟原产于南太平洋岛屿,不耐寒,引种到我国云南热区后,虽能基本适应当地的气候条件,但云南热区近年来频发的低温对海巴戟植株造成严重伤害。2015年12月,云南元江遭遇5℃的极端低温,在海巴戟种植基地的海巴戟有的出现寒害现象,也有的正常生长(图1:A),发生寒害的植株地上部分枯死,在温度恢复后,经台刈可以在数月后萌发新枝(图1:B,C),暗示海巴戟对寒害有较积极的响应机制。本研究以自然寒害发生后,在云南元江海巴戟种植基地中选择8株抗寒海巴戟进行研究,通过石蜡切片观察叶片解剖结构,测量叶片的CAT、POD、SOD、GPAT活性和丙二醛(MDA)含量及GPAT基因表达,以确定抗寒株系并分析其抗寒机理。



图1 海巴戟。A: 寒害后的植株; B: 台刈后1个月; C: 台刈后4个月。

Fig. 1 *Morinda citrifolia*. A: Plants suffered cold injury; B: One month after deep pruning; C: Four months after deep pruning.

1 材料和方法

1.1 采样和样品处理

2017年5月,在云南省玉溪市元江县海巴戟种植基地选择12株海巴戟(*Morinda citrifolia*)并编号,其中4株(No. 1~4)为2015年冬季发生寒害后地上部分枯死、台刈后又发出新枝的植株,另8株为未受寒害影响植株(No. 5~12)。

1.2 叶片形态解剖观察

每株取无病虫害、健康的成熟叶片10片,剪切成0.5 cm×0.5 cm的小块,投入FAA固定液中固定,带回实验室抽真空2 h,制成石蜡切片,在Nikon

Eclipse CI显微镜下观察并拍照,放大倍数为200倍,用Image-Pro Plus 6.0 (Media Cybernetics, Inc., Rockville, MD, USA)软件测量各组织厚度,每张切片随机挑选至少3个视野进行拍照,每视野每个指标随机测量10次,共30个测量值,取平均值,计算叶片紧密度(CTR)、疏松度(SR)和栅海比(P/S)^[14],栅海比=栅栏组织厚度/海绵组织厚度;CTR%=栅栏组织厚度/叶片厚度×100%;SR%=海绵组织厚度/叶片厚度×100%。

1.3 低温处理

取海巴戟植株中上部、位于向阳面无病虫害、整齐均匀的成熟叶片,用保鲜盒包好带回实验室,

放入 5℃ 冰箱进行低温处理。分别于 0、2、12、24、48 h 进行取样,液氮速冻后存于 -80℃ 冰箱备用。

1.4 抗寒生理指标测定

CAT、POD、SOD 活性和 MDA 含量均按照苏州格锐思生物科技公司的试剂盒说明书测定,用紫外分光光度计(Thermo scientific Evolution 201, USA)测定相应波长下的吸光值。3 次重复。

1.5 GPAT 活性测定

GPAT 活性按照植物甘油-3-磷酸酰基转移酶(GPAT) ELISA 试剂盒(武汉酶免生物科技有限公司)说明书在酶标仪(Tecan Austria GmbH 5082 Grodig, Austria)上测定。

1.6 GPAT 表达分析

从本课题组前期海巴戟 3 代转录组测序结果(登录号: SRR12716286)中查找到 2 个 GPAT 基因 *GPAT4* 和 *GPAT9*, 设计 qPCR 引物(*GPAT4F*: 3'-GG-AAGAACCGGCCTAGAGAC-5'和 *GPAT4R*: 3'-GG-CTCTCTGGATGACTCCCA-5'; *GPAT9F*: 3'-TCTA-

AAGGCTGGTGAGACGC-5'和 *GPAT9R*: 3'-TGCT-TAGGGCTAGGACGTGA-5'), 以海巴戟 *β-actin* 为内参基因^[15], 用荧光定量仪(Roche Light Cycler 480, Swit)分析 *GPAT* 基因的表达情况,以 $2^{-\Delta\Delta C_T}$ 计算表达量。

1.7 数据统计分析

所有数据用 Excel 2010 进行整理,用 SPSS 22.0 对数据进行统计分析,采用单因素方差分析($P < 0.05$)数据的差异性。

2 结果和分析

2.1 叶片的解剖结构

对海巴戟植株叶片进行解剖观察(图 2), 可见叶肉具有明显的栅栏组织和海绵组织, 属于典型的异面叶。叶片横切面构造类似, 上表皮均由排列紧密的单层细胞组成, 无气孔; 其下是整齐而紧密的栅栏组织, 细胞呈长柱形, 由 1~2 层细胞组成; 栅栏组织下面为排列疏松多孔的海绵组织, 细胞多为不规则球形; 下表皮也由单层细胞组成, 下表皮分布有气孔。

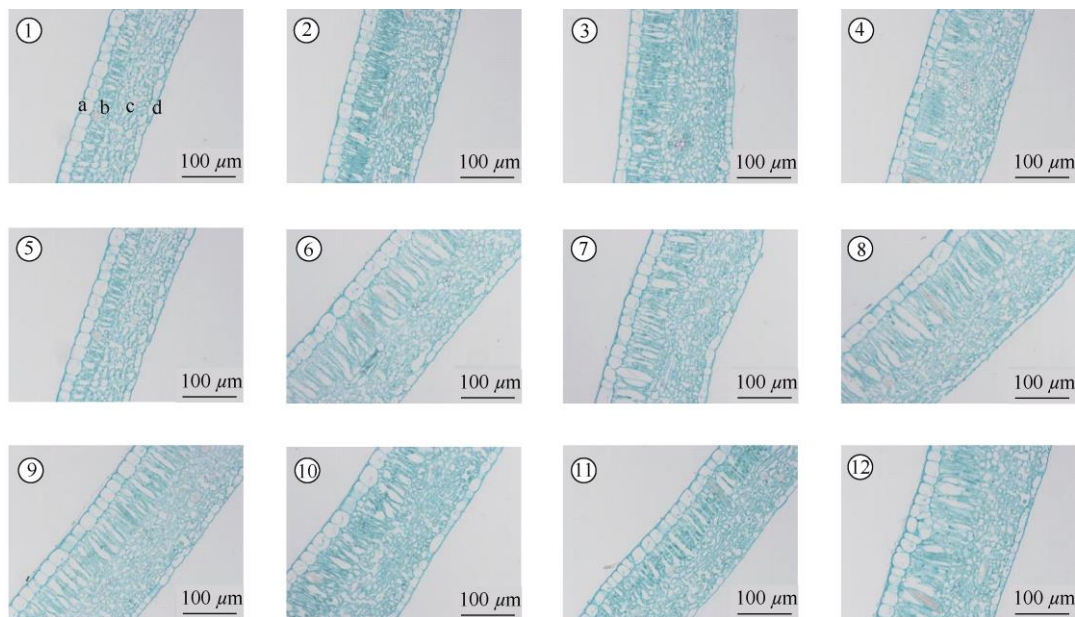


图 2 海巴戟叶片的解剖结构。1~12 为植株编号; a: 上表皮; b: 栅栏组织; c: 海绵组织; d: 下表皮。

Fig. 2 Anatomic structure of *Morinda citrifolia* leaves. 1-12 are plant No.; a: Upper epidermis; b: Palisade tissue; c: Sponge tissue; d: Lower epidermis.

栅海比 不同抗寒性的海巴戟叶片中的栅海比(P/S)差异显著(图 3)。No. 5 的 P/S 最大, 达 0.69, 与 No. 6、No. 8 和 No. 12 的差异不显著, 但与其他

8 株的差异显著($P < 0.05$); No. 1 的最小, 为 0.42, 与 No. 2 的差异不显著, 与其余 10 株的差异均达显著水平($P < 0.05$)。

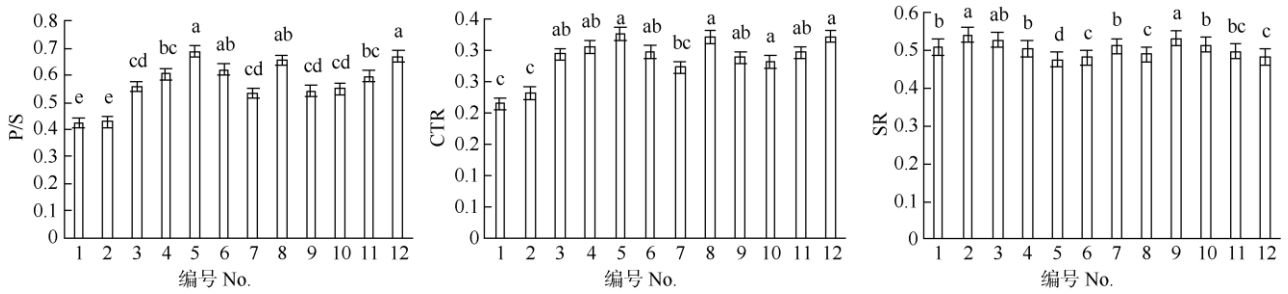


图 3 海巴戟叶片的栅海比(P/S)、紧密度(CTR)和疏松度(SR)。柱上不同字母表示差异显著($P < 0.05$)。下同。

Fig. 3 Ratio of palisade tissue to spongy tissue (P/S), tightness (CTR) and porosity (SR) of *Morinda citrifolia* leaves. Different letters upon column indicate significant differences at 0.05 level. The same is following figures.

紧密度 海巴戟叶片结构的紧密度(CTR)差异达显著水平(图 3)。No. 5 的 CTR 最大, 达 32.69%, 与 No. 3~4、No. 6 和 No. 8~12 的差异不显著, 而与其余 3 株的差异显著($P < 0.05$); No. 1 的最小, 为 21.55%, 与 No. 2 和 No. 7 的差异不显著, 与其余 9 株的差异显著($P < 0.05$)。

疏松度 海巴戟叶片结构疏松度(SR)的差异显著(图 3)。No. 2 的 SR 最大, 达 54.16%, 与 No. 3 和 No. 9 的差异不显著, 而与其余 9 株的差异显著($P < 0.05$)。No. 5 的最小, 为 47.54%, 与其余 11 株的差异显著($P < 0.05$)。

从叶片解剖结构来看, 初步选择 No. 5、No. 6、

No. 8 和 No. 12 号为抗寒性优良的候选材料, 而 No. 1 和 No. 2 的抗寒性最差, 与田间观察结果一致。

2.2 低温对抗氧化能力的影响

低温胁迫下 12 株海巴戟叶片的 CAT 活性差异显著(图 4), 以 No. 5 的最高, 与其余 11 株的差异显著; 其次是 No. 8、No. 11 和 No. 12; 不抗寒的 No. 1 号最低。低温处理下 12 株海巴戟叶片的 POD 活性差异显著(图 4), 以 No. 8 的最高, 与其余 11 株的差异显著; 其次是 No. 6、No. 5 和 No. 11; No. 1 的最低。可见, No. 5 抗寒性优良, 而 No. 1 不抗寒, No. 7 的抗寒性一般, 可作为对照材料, 开展后续试验。

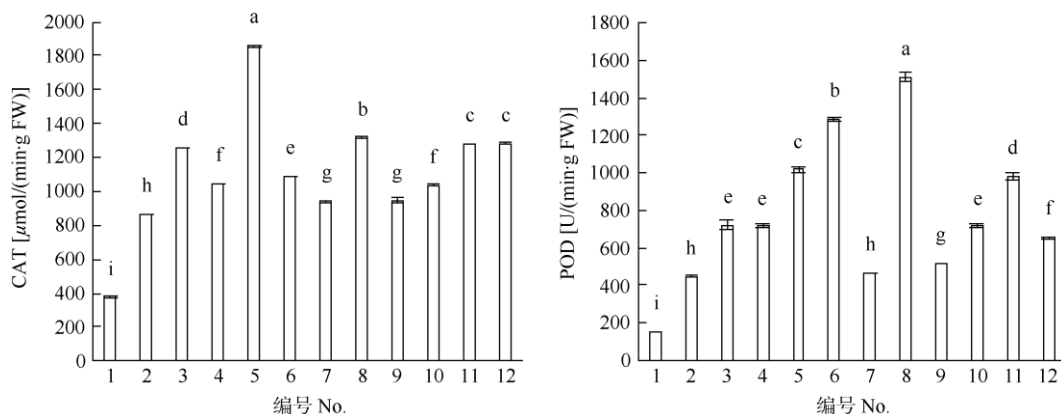


图 4 低温处理对海巴戟叶片的 CAT、POD 活性的影响

Fig. 4 Effect of low temperature on activities of CAT and POD in leaves of *Morinda citrifolia*

2.3 低温处理时间对抗氧化能力的影响

低温处理对抗寒性不同的海巴戟叶片的 CAT、POD 和 SOD 活性及 MDA 含量影响差异显著(图 5)。抗寒的 No. 5 叶片 CAT 活性随低温处理时间延长始终处于较高的水平, 与另 2 株的差异显著。No. 1 低温处理 2 和 24 h 的 CAT 活性低于 No. 7, 差异显著。

这说明海巴戟叶片 CAT 活性对低温的响应速度影响了材料的抗寒性, 对低温响应越迅速越抗寒。低温处理 2 h, 抗寒的 No. 5 叶片 POD 活性最强, 此后逐渐降低, 说明其遇低温后 POD 能迅速响应, 并保持较高水平; No. 1 和 No. 7 的 POD 活性变化趋势与 No. 5 的相似, 但活性水平均远低于 No. 5, 说明 No. 5

具有较高的抗氧化活性。抗寒性较好的 No. 5 叶片 SOD 活性较高, 与 No. 1 和 No. 7 有显著差异; 不抗寒的 No. 1 叶片 SOD 活性显著低于另 2 株, 且随低温处理时间的延长 SOD 活性不断下降; 抗寒性一般的 No. 7 叶片 SOD 活性在低温处理 12 h 内呈直线下下降, 24 h 后出现明显增高的趋势。随低温处理时间

的延长 No. 1 和 No. 5 叶片的 MDA 含量曲线呈开口向下的抛物线, 均在处理 12 h 时达到最高值, 处理 48 h 时降至最低; No. 7 叶片的 MDA 含量变化在前期与 No. 1 和 No. 5 一致, 但处理 48 h 仍处于较高水平。No. 5 叶片的 MDA 含量比 No. 1 和 No. 7 的低, No. 1 在前期相对较高, No. 7 则在后期相对较高。

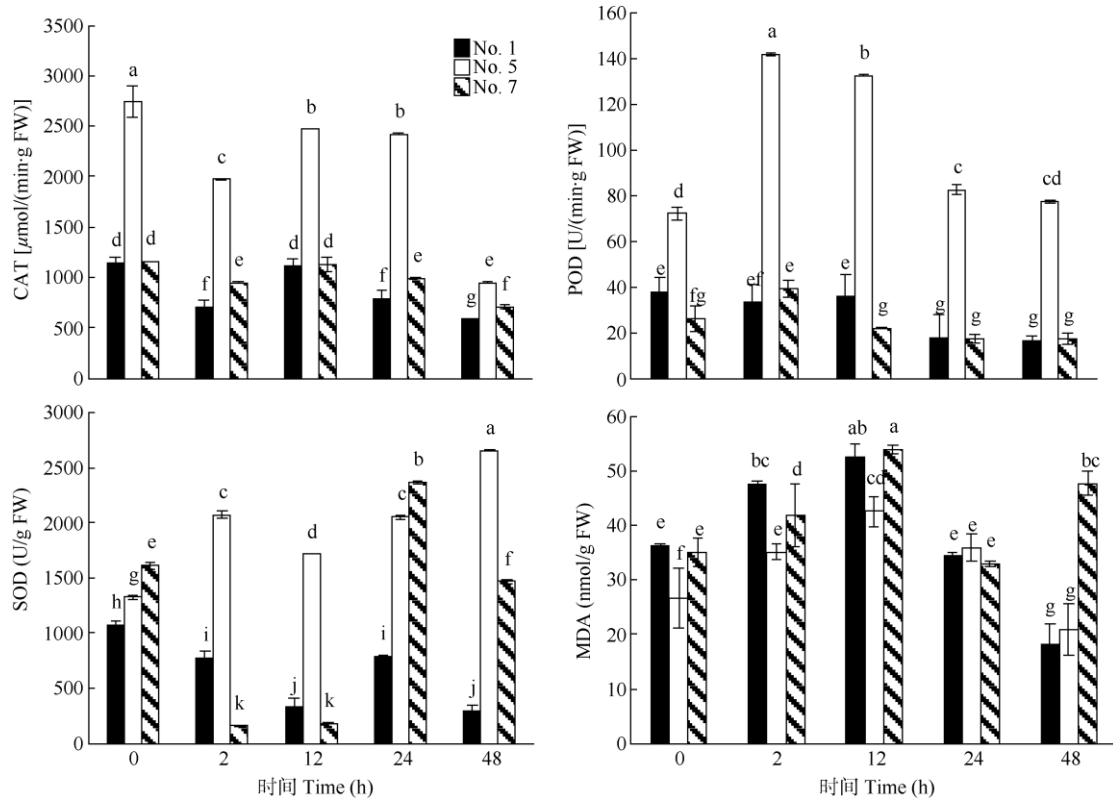


图 5 低温处理对海巴戟叶片的 CAT、POD、SOD 活性和 MDA 含量的影响

Fig. 5 Effect of low temperature on activities of CAT, POD, SOD and MDA content in leaves of *Morinda citrifolia*

2.4 低温处理对 GPAT 活性的影响

低温处理下, 抗寒性不同的海巴戟叶片中 GPAT 活性差异显著(图 6)。No. 5 叶片的 GPAT 活性随低温处理时间延长不断上升, 在处理前期表现不明显, 处理 12 h 后高于另 2 株; No. 1 的约呈开口向下的抛物线趋势, 处理 2 h 时最高, 在处理前期显著高于另 2 株, 后期介于 No. 5 和 No. 7 之间; No. 7 叶片的 GPAT 活性变化趋势与 No. 5 一致, 但活性较低。

2.5 低温处理对 GPATs 基因表达的影响

以 No. 1 和 No. 5 经低温处理的叶片 cDNA 为模板进行 qPCR 分析。从图 6 可见, 随低温处理时间的延长, No. 5 中的 *GPAT4* 相对表达量不断上升;

而 No. 1 的呈开口向下的抛物线趋势, 处理 12 h 时达到最高。No. 5 中的 *GPAT9* 相对表达量则呈开口向下的抛物线趋势, 12 h 时达到最高, 而 No. 1 的呈下降趋势。这表明 *GPAT4* 和 *GPAT9* 均参与了海巴戟的抗寒反应, *GPAT4* 的表达量与 GPAT 活性变化趋势基本一致, 且表达量持续上升, 推测其为海巴戟抗寒反应中的关键基因。

3 结论和讨论

3.1 叶片解剖结构与抗寒性的关系

植物受到低温胁迫后, 其生理生化指标易受环境的改变而发生不同的变化, 但形态和解剖结构是特定环境条件下形成的, 不会因环境改变而发生较

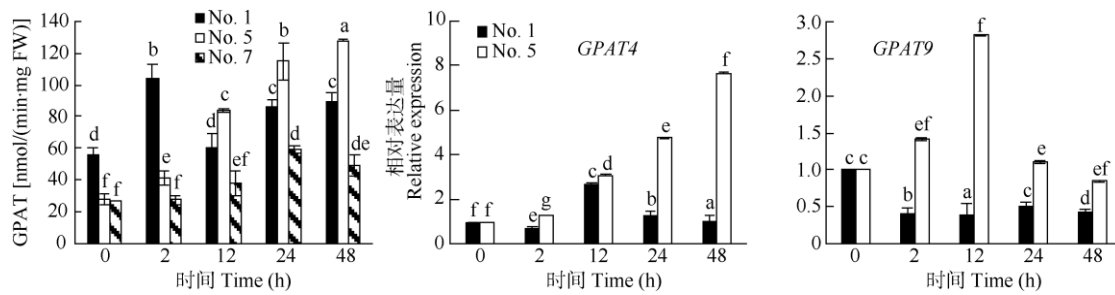


图 6 低温处理对海巴戟叶片 GPAT 活性和 GPATs 表达的影响

Fig. 6 Effect of low temperature on GPAT activity and GPATs expression in leaves of *Morinda citrifolia*

大变化。叶片是植物进化过程中对环境变化反应敏感的器官之一^[16], 叶片厚度、气孔密度、栅栏组织/海绵组织比(P/S)等均与抗寒性密切相关^[17]。郭学民等对桃树(*Amygdalus persica*)叶片解剖结构的研究表明, 叶片厚度等在一定程度上可以反映植物抗寒性^[18]。有研究表明, 植物的抗寒性与细胞紧密度呈正相关, 与细胞疏松度呈负相关^[19-21]。从本研究的 12 株海巴戟植株的叶片解剖结构来看, 抗寒性好的植株叶片的 P/S 较大, CTR 较高, SR 较低, 反之则 CTR 低, SR 高。这与前人的研究结果一致。因此, 可选用叶片解剖结构作为海巴戟抗寒性鉴定的指标之一。

3.2 低温胁迫与 GPAT 的关系

GPAT 是磷脂酰甘油生物合成过程中的第 1 个酰基转移酶, GPAT 对底物酰基具有选择性差异, 影响着植物生物膜中 PG 分子的饱和程度, 从而决定植物的抗寒性^[22]。GPAT 基因对植物抗寒性的影响已得到证实, 将拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)的质体 GPAT 基因的 cDNA 转入烟草(*Nicotiana tabacum*)^[23]和水稻(*Oryza sativa*)^[24]中超表达能提高低温抗性; 从番茄(*Lycopersicon esculentum*)中克隆了 *LeGPAT* 基因, 在番茄中超表达 *LeGPAT* 基因, 提高了抗低温能力^[25]。GPAT 的相对表达量因植物的不同有很大的差异, 随着低温处理时间的延长多呈开口向下的抛物线趋势, 峰值出现时间因植物而异^[26-28]。本研究中, 海巴戟叶片的 *GPAT9* 表达量亦呈开口向下的抛物线, 而 *GPAT4* 的表达与 GPAT 活性变化趋势一致, 随低温处理时间延长持续上升, 推测 *GPAT4* 基因更可能是海巴戟抗寒过程中的关键基因, 后续应进行深入研究。

3.3 海巴戟抗寒性研究的意义

海巴戟属于热带植物, 主要分布于南太平洋诸岛

屿、东南亚等地, 我国引种后主要集中在云南西双版纳、元江等热区种植, 盛产期后的海巴戟产量可达 60 000~75 000 kg/hm², 按目前的收购价 4 元/kg 计算, 种植海巴戟可获得可观的经济效益, 平均年产量为 240 000~300 000 元/hm², 扣除 45 000 元/hm² 的成本, 种植海巴戟可获得的年收益为 195 000~255 000 元/hm²。据统计, 海巴戟产品的市场需求以每年约 50% 的速度增加, 是全球最畅销的健康产品之一, 因此其市场前景非常广阔, 但海巴戟只有在赤道附近的热区才能大量生长繁殖, 海巴戟产品一直供不应求^[29]。近年来, 西双版纳和元江两地极端天气频发, 导致大多数海巴戟植株地上部分枯死, 虽台刈后可发新枝, 但当年的产量减半, 对海巴戟产业造成了较大的损失。随着海巴戟种植逐渐发展成为云南重要的特色产业, 提高温度适应性, 扩大种植范围已成为其推广的瓶颈问题。虽然可以采用塑料大棚、温室等一些保护措施, 但通过在玉溪、昆明等地的种植表现, 保护性栽培导致成本高、果实小且产量低, 因此进行抗寒育种工作才是提高其抗寒性的根本措施。目前海巴戟 No. 5 植株作为抗寒株系正在进行扦插繁殖, 将在玉溪、昆明等地开展适应性研究。此外, *GPAT4* 基因与提高海巴戟抗寒性密切相关, 后续亦可通过基因工程手段提高海巴戟的抗寒性。

本研究在自然寒害后筛选出海巴戟抗寒株系, 且从细胞学、生理生化和分子生物学等层面进行了鉴定。海巴戟抗寒株系通过增加叶片的栅海比和结构紧密度在细胞水平上提高抗寒性, 并在寒害发生时通过 *GPAT* 基因的迅速应答以提高 GPAT 活性, 降低细胞膜流动性, 同时 CAT、POD、SOD 等保护酶也积极应答以提高植株的抗氧化活性。

参考文献

[1] INADA A C, SILVA G T, DA SILVA L P R, et al. Therapeutic effects of

- Morinda citrifolia* Linn. (noni) aqueous fruit extract on the glucose and lipid metabolism in high-fat/high-fructose-fed Swiss mice [J]. *Nutrients*, 2020, 12(11): 3439. doi: 10.3390/nu12113439.
- [2] ZHAO S. *Morinda citrifolia* study on the screening of cold resistant gerplasm and the mechanism of cold resistance [D]. Haikou: Hainan University, 2018: 7–15.
赵帅. 海巴戟抗寒种质的筛选及抗寒机制研究 [D]. 海口: 海南大学, 2018: 7–15.
- [3] LIU D L, ZHANG B Y, PENG S B, et al. Cold resistance division based on leaf tissue structure of early-fruited walnut cultivars [J]. *J Fruit Sci*, 2012, 29(2): 205–211.
刘杜玲, 张博勇, 彭少兵, 等. 基于早实核桃不同品种叶片组织结构的抗寒性划分 [J]. *果树学报*, 2012, 29(2): 205–211.
- [4] HE H W, ZHAO M, WU P, et al. Cold resistance evaluation based on leaf anatomy structure of banana [J]. *SW China J Agric Sci*, 2017, 30(1): 193–198. doi: 10.16213/j.cnki.scjas.2017.1.033.
何海旺, 赵明, 武鹏, 等. 基于香蕉叶片解剖结构的抗寒性评价 [J]. *西南农业学报*, 2017, 30(1): 193–198. doi: 10.16213/j.cnki.scjas.2017.1.033.
- [5] LI F P, WU B D, QIN X W, et al. Preliminary evaluation on cold resistance of cacao germplasm resources and physiological response under low temperature stress [J]. *Chin J Trop Crops*, 2019, 40(11): 2135–2141. doi: 10.3969/j.issn.1000-2561.2019.11.006.
李付鹏, 伍宝朵, 秦晓威, 等. 可可种质资源抗寒性初步评价及低温胁迫下生理响应 [J]. *热带作物学报*, 2019, 40(11): 2135–2141. doi: 10.3969/j.issn.1000-2561.2019.11.006.
- [6] CAO H X, HUANG H J, LEI X T, et al. The effect of different low temperature treatment on the anatomical structure of oil palm leaves [J]. *Chin J Trop Crops*, 2014, 35(3): 454–459. doi: 10.3969/j.issn.1000-2561.2014.03.007.
曹红星, 黄汉驹, 雷新涛, 等. 不同低温处理对油棕叶片解剖结构的影响 [J]. *热带作物学报*, 2014, 35(3): 454–459. doi: 10.3969/j.issn.1000-2561.2014.03.007.
- [7] RUBIO M C, JAMES E K, CLEMENTE M R, et al. Localization of superoxide dismutases and hydrogen peroxide in legume root nodules [J]. *Mol Plant Microbe Interact*, 2004, 17(12): 1294–1305. doi: 10.1094/MPMI.2004.17.12.1294.
- [8] CHEN X X, ZHANG T, YU Q W, et al. Cloning and functional analysis of F-box protein gene *MsFTL* in alfalfa (*Medicago sativa* L.) [J]. *J Plant Genet Resour*, 2019, 20(3): 750–759. doi: 10.13430/j.cnki.jpgr.20180929001.
陈秀秀, 张彤, 余倩文, 等. 紫花苜蓿 F-box 蛋白基因 *MsFTL* 的克隆及功能分析 [J]. *植物遗传资源学报*, 2019, 20(3): 750–759. doi: 10.13430/j.cnki.jpgr.20180929001.
- [9] ZHANG L, YANG J, GUO X Y, et al. Overexpression of *SikRbcs2* gene promotes chilling tolerance of tomato by improving photosynthetic enzyme activity, reducing oxidative damage, and stabilizing cell membrane structure [J]. *Food Sci Nutri*, 2020, 8(7): 3479–3491. doi: 10.1002/fsn3.1631.
- [10] CHEN X, SNYDER C L, TRUKSA M, et al. *sn*-Glycerol-3-phosphate acyltransferases in plants [J]. *Plant Signal Behav*, 2011, 6(11): 1695–1699. doi: 10.4161/psb.6.11.17777.
- [11] SHENG X Y, YUNG Y C, CHEN A, et al. Lysophosphatidic acid signalling in development [J]. *Development*, 2015, 142(8): 1390–1395. doi: 10.1242/dev.121723.
- [12] ZHU S Q, ZHAO H, ZHOU R, et al. Substrate selectivity of glycerol-3-phosphate acyl transferase in rice [J]. *J Integr Plant Biol*, 2009, 51(11): 1040–1049. doi: 10.1111/j.1744-7909.2009.00876.x.
- [13] MEN X, SHI J X, LIANG W Q, et al. Glycerol-3-phosphate acyltransferase 3 (*OsGPAT3*) is required for anther development and male fertility in rice [J]. *J Exp Bot*, 2017, 68(3): 513–526. doi: 10.1093/jxb/erw445.
- [14] ZHANG S K, HUANG Y, JIAN S G, et al. Stress resistance characteristics of *Calophyllum inophyllum*, a tropical beach plant [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2019, 27(4): 391–398. doi: 10.11926/jtsb.4043.
张世柯, 黄耀, 简曙光, 等. 热带滨海植物红厚壳的抗逆生物学特性 [J]. *热带亚热带植物学报*, 2019, 27(4): 391–398. doi: 10.11926/jtsb.4043.
- [15] WU T, LAN Z Q, WANG H F. Cloning and development of real-time fluorescence quantitative PCR assay of *Actin* gene fragment from noni [J]. *J CS Univ For Technol*, 2018, 38(2): 16–22. doi: 10.14067/j.cnki.1673-923x.2018.02.003.
吴田, 蓝增全, 王华芳. 诺丽 *Actin* 基因片段克隆及实时荧光定量 PCR 方法的建立 [J]. *中南林业科技大学学报*, 2018, 38(2): 16–22. doi: 10.14067/j.cnki.1673-923x.2018.02.003.
- [16] XU Y, CHEN Y, CHEN F D, et al. Analysis of cold-tolerance and determination of cold-tolerance evaluation indicators in chrysanthemum [J]. *Sci Agric Sin*, 2009, 42(3): 974–981. doi: 10.3864/j.issn.0578-1752.2009.03.028.
许瑛, 陈煜, 陈发棣, 等. 菊花耐寒特性分析及其评价指标的确定 [J]. *中国农业科学*, 2009, 42(3): 974–981. doi: 10.3864/j.issn.0578-1752.2009.03.028.
- [17] TIAN J H, WANG H X, GAO Y, et al. Evaluation on cold resistance of four *Juglans* species in leaf-expansion period [J]. *Acta Hort Sin*, 2012, 39(12): 2439–2446.
田景花, 王红霞, 高仪, 等. 核桃属 4 树种展叶期抗寒性鉴定 [J].

- 园艺学报, 2012, 39(12): 2439–2446.
- [18] GUO X M, LIU J Z, QU J T, et al. Relationship between leaf anatomical structure and trunk cold resistance of 16 peach cultivars [J]. *Sci Silv Sin*, 2015, 51(8): 33–43. doi: 10.11707/j.1001-7488.20150805. 郭学民, 刘建珍, 翟江涛, 等. 16个品种桃叶片解剖结构与树干抗寒性的关系 [J]. *林业科学*, 2015, 51(8): 33–43. doi: 10.11707/j.1001-7488.20150805.
- [19] CHANG H W. Studies on the relationship between anatomic structure and cold resistance of different pear cultivars in Yanbian area [D]. Changchun: Northeast Normal University, 2008: 51–65. 常红伟. 延边地区不同梨品种解剖结构与抗寒性关系的研究 [D]. 长春: 东北师范大学, 2008: 51–65.
- [20] ZHONG H X, LU T, LIU L Q, et al. Observation of the anatomical structure of floral primordium of *Amygdalus ledebouriana* Schlecht and *A. communis* L. cv. in different low temperature stress [J]. *Acta Agric Boreali-Occid Sin*, 2013, 22(12): 112–118. doi: 10.7606/j.issn.1004-1389.2013.12.019. 钟海霞, 陆婷, 刘立强, 等. 不同低温胁迫下野扁桃与栽培扁桃花原基解剖结构观察 [J]. *西北农业学报*, 2013, 22(12): 112–118. doi: 10.7606/j.issn.1004-1389.2013.12.019.
- [21] WU B D, FAN R, HU L S, et al. The leaf physiological, biochemical variation and structural analysis of *Piper nigrum* cv. reyin-1 under cold stress [J]. *Chin J Trop Crops*, 2018, 39(1): 61–66. doi: 10.3969/j.issn.1000-2561.2018.01.010. 伍宝朵, 范睿, 胡丽松, 等. 不同低温胁迫条件下胡椒叶片生理生化及结构分析 [J]. *热带作物学报*, 2018, 39(1): 61–66. doi: 10.3969/j.issn.1000-2561.2018.01.010.
- [22] LIU W B, CAO H, LIU S X, et al. Study on the predicted mRNA secondary structures of plant glycerol-3-phosphate acyltransferases [J]. *Acta Bot Yunnan*, 2002, 24(4): 463–470. doi: 10.3969/j.issn.2095-0845.2002.04.007. 柳维波, 曹槐, 刘世熙, 等. 七种不同抗冷性植物甘油-3-磷酸转酰酶 mRNA 二级结构研究 [J]. *云南植物研究*, 2002, 24(4): 463–470. doi: 10.3969/j.issn.2095-0845.2002.04.007.
- [23] SZALONTAI B, KÓTA Z, NONAKA H, et al. Structural consequences of genetically engineered saturation of the fatty acids of phosphatidylglycerol in tobacco thylakoid membranes: An FTIR study [J]. *Biochemistry*, 2003, 42(14): 4292–4299. doi: 10.1021/bi026894c.
- [24] ARIIZUMI T, KISHITANI S, INATSUGI R, et al. An increase in unsaturation of fatty acids in phosphatidylglycerol from leaves improves the rates of photosynthesis and growth at low temperatures in transgenic rice seedlings [J]. *Plant Cell Physiol*, 2002, 43(7): 751–758. doi: 10.1093/pcp/pcf087.
- [25] SUI N, LI M, ZHAO S J, et al. Overexpression of glycerol-3-phosphate acyltransferase gene improves chilling tolerance in tomato [J]. *Planta*, 2007, 226(5): 1097–1108. doi: 10.1007/s00425-007-0554-7.
- [26] CHEN L J, SUN C Y, ZHONG M, et al. Glycerol-3-phosphate acyltransferase activity in *Lilium regale* and cloning of its conserved cDNA region under cold stress [J]. *Acta Bot Boreali-Occid Sin*, 2011, 31(9): 1726–1731. 陈丽静, 孙春玉, 钟鸣, 等. 冷胁迫下王百合 *GPAT* 基因保守区克隆及表达分析 [J]. *西北植物学报*, 2011, 31(9): 1726–1731.
- [27] JIANG W, ZHAO Y, WANG H, et al. Expression of glycerol-3-phosphate acyltransferase gene in *Volvariella volvacea* during low temperature stress [J]. *Mycosystema*, 2014, 33(2): 334–340.
- [28] LI X T, LIU P, YANG P P, et al. Characterization of the glycerol-3-phosphate acyltransferase gene and its real-time expression under cold stress in *Paeonia lactiflora* Pall [J]. *PLoS One*, 2018, 13(8): e0202168. doi: 10.1371/journal.pone.0202168.
- [29] WEST B J, DENG S X, ISAMI F, et al. The potential health benefits of noni juice: A review of human intervention studies [J]. *Foods*, 2018, 7(4): 58. doi: 10.3390/foods7040058.