

# 马铃薯异源表达梭梭 *HaNAC1* 基因提高抗旱性的功能解析

杨文静, 巩 楠, 张 丽, 甘晓燕, 聂峰杰, 刘 璇, 宋玉霞

(宁夏农林科学院农业生物技术研究中心, 银川 750002)

**摘要:** NAC 转录因子参与植物非生物胁迫反应, 是改良植物抗旱耐盐性的重要基因资源。本研究利用农杆菌介导法对马铃薯栽培种大西洋进行遗传转化, 并用 PEG-6000 模拟干旱处理转基因和受体植株, 初步从逆境应答基因和内源激素 2 个方面对转基因株系进行了抗旱性分析。结果表明, 在 3 个转基因株系中转 *HaNAC1* 基因马铃薯生长素 (IAA、IBA)、细胞分裂素 (IP、cZ)、茉莉酸 (MEJA、JA-ILE)、水杨酸 (MESA)、赤霉素 ( $GA_3$ ) 含量均显著或极显著高于受体, 而脱落酸 (ABA) 含量显著低于受体。抗逆相关基因荧光定量 PCR 分析表明, *HaNAC1* 基因过表达植株中与胁迫应答相关的 *LEA3*、*DREB2A*、*RD29a*、*NCED1*、*KIN1* 和 *ERD11* 基因表达量与受体存在显著或极显著差异。现有实验数据表明, 转基因马铃薯中 *HaNAC1* 可能通过调节与胁迫响应相关的一系列基因表达, 调控激素表达水平变化从而提高受体的抗旱性。研究结果为深入解析 *HaNAC1* 响应干旱胁迫的分子机制提供基础理论依据。

**关键词:** 马铃薯; *HaNAC1*; 抗旱性; 内源激素

## Stable Transformation of *Haloxylon ammodendron HaNAC1* Gene to Improve Drought Resistance of Potato

YANG Wen-jing, GONG Lei, ZHANG Li, GAN Xiao-yan, NIE Feng-jie, LIU Xuan, SONG Yu-xia

(Agricultural Bio-Technology Centre, Ningxia Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Yinchuan 750002)

**Abstract:** NAC transcription factors are involved in plant abiotic stress response and play important roles for improving plant drought and salt tolerance. Taking advantage of established agrobacterium-mediated transformation platform using the potato cultivar 'Atlantic', we generated the transgenic potatoes by expressing *Haloxylon ammodendron HaNAC1*, and conducted tests for drought resistance with PEG-6000 simulated drought treatment. By analyzing the contents of endogenous hormones, these results showed significant increased content of auxin (IAA, IBA), cytokinin (IP, cZ), jasmonic acid (MEJA, JA-ILE), salicylic acid (MESA), gibberellin ( $GA_3$ ) in three transgenic potato lines if compare to the receptor line. The content of abscisic acid (ABA) was significantly lower than the receptor line. By analyzing the transcriptional level using quantitative PCR analysis, several stress-tolerant genes including *NCED1*, *ERD11*, *RD29 A*, *DREB2 A*, *LEA3* and *KIN1* showed the modified expression in *HaNAC1* overexpressing plants to the receptors. Taken together, our results suggested

收稿日期: 2018-10-15 修回日期: 2018-12-18 网络出版日期: 2019-01-16

URL: <http://www.doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20181015002>

第一作者研究方向为马铃薯分子育种, E-mail: 429625104@qq.com

通信作者: 宋玉霞, 研究方向为马铃薯生物技术育种研究, E-mail: songyx666@163.com

**基金项目:** 国家自然科学基金项目 (31560053); 宁夏回族自治区农业育种专项 (2014 NYYZ01); 宁夏农林科学院“十三五”重大科研项目 (YES-16-0102); 国家自然科学基金项目 (NZ16123, NZ16122, NZ17124, NZ14210); 宁夏农林科学院科技创新先导资金项目 (NKYJ-17-03, NKYJ-17-07, NKYJ-17-19, DWHZC-2017002)

**Foundation project:** Nation Science Foundation Project (31560053), Ningxia Agriculture Breeding Special Project (2014 NYYZ01), Ningxia Academy of Agriculture and Forestry's 13 th Five-Year Major Scientific Research Project (YES-16-0102), Ningxia Science Foundation Project (NZ16123, NZ16122, NZ17124, NZ14210), Ningxia Academy of Agriculture and Forestry Science and Technology Innovation Pilot Fund Project (NKYJ-17-03, NKYJ-17-07, NKYJ-17-19, DWHZC-2017002)

that increased drought resistance by expressing *HaNAC1* is associated with the different expression of stress-related genes and hormone content, thus providing a theoretical basis for further molecular mechanism analysis of *HaNAC1* response to drought stress.

**Key words:** potato; *HaNAC1*; drought stress tolerance; endogenous hormone

马铃薯 (*Solanum tuberosum* L.) 是仅次于小麦、稻谷和玉米的全球第四大粮食作物。目前, 我国马铃薯种植面积已超过 8000 万亩<sup>[1]</sup>, 但主栽地主要在降水不均和水资源匮乏的西北、西南等地区。2015 年我国启动马铃薯主粮化战略, 提高马铃薯单产、改良马铃薯的抗旱性和水分利用效率成为急需解决的问题。

干旱等非生物胁迫是制约马铃薯生长发育的关键限制因子, 严重影响马铃薯的品质和产量<sup>[2]</sup>。经过遗传变异和自然选择而逐渐形成的胁迫抗性不仅与马铃薯的生理状况、激素水平密切相关, 同时抗性相关关键基因表达水平也对抗性形成具有重要的调控作用<sup>[3]</sup>。NAC 转录因子是植物特有的一类转录因子, 参与包括器官边界建成、生长素信号传导、调控植株衰老和植株形态等多种植物生长发育过程, 同时在逆境胁迫中也发挥重要作用<sup>[4-8]</sup>。已有很多报道在不同植物中发现 NAC 转录因子在逆境胁迫中发挥着不同的作用。紫花苜蓿 (*Medicago sativa* L.) 的 NAC 转录因子可以提高烟草 (*Nicotiana tabacum* L.) 的耐盐、抗旱和抵御寒冷的能力<sup>[9]</sup>; 葡萄 (*Vitis vinifera* L.)、番茄 (*Lycopersicon esculentum* Mill.) 等植物中也发现 NAC 转录因子能够明显提高作物非生物胁迫的抗逆性<sup>[10-11]</sup>; NAC 在梭梭 (*Haloxylon ammodendron*) 的耐盐、抗旱、耐冷等非生物胁迫中同样发挥着关键作用<sup>[12-14]</sup>。

前期研究表明, 在 PEG 模拟干旱和 NaCl 盐胁迫条件下, 从相对根长、相对株高等形态指标到丙二醛、脯氨酸等生理指标证实 *HaNAC1* 基因转化能够有效提高转基因马铃薯的抗逆性<sup>[15]</sup>。在此基础上, 本研究以转 *HaNAC1* 基因马铃薯优系为研究材料, 采用 PEG-6000 模拟干旱处理转基因和受体植株, 初步从逆境应答基因和内源激素 2 个方面对转基因株系进行抗旱性分析。研究结果以期阐明梭梭 *HaNAC1* 抗逆分子机理和提高马铃薯抗旱性提供基因资源与理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

以马铃薯栽培品种大西洋 (*Solanum tuberosum*

L.cv.Atlantic) 为受体, 农杆菌菌株为 GV3101, 质粒为 pCambia2300-35 S-*HaNAC1*。以本课题组前期获得的优良株系为材料进行激素测定和基因定量分析。

### 1.2 试验设计

参照邓珍等<sup>[16]</sup>的方法, 以不添加 PEG 培养基组培瓶苗为对照, 添加 15% PEG-6000 组培瓶苗为模拟干旱处理。选取生长健壮、长势基本一致的 4 周龄组培苗, 将其分别接种于含 / 不含 PEG 的固体培养基中, 每个处理 3 瓶重复。在光照强度 2000 lx、光周期 16 h/d、23 °C 条件下培养, 培养 4 周后同时取叶片进行各项指标测定, 每个数值测定 3 次, 试验数据分析用 SPSS 22.0。

### 1.3 内源激素含量测定

取各处理样本完整植株, 除去根部多余培养基, 用去离子水冲洗干净并以滤纸吸干水分, 取长势一致植株的叶片组织用于激素含量测定。依据 Xiao 等<sup>[17]</sup>的方法进行 IAA、IBA 含量的测定, 依据 Yu 等<sup>[18]</sup>的方法进行 IP、cZ 含量的测定, 依据 Wang 等<sup>[19]</sup>的方法进行 ABA 含量的测定, 依据 Brito 等<sup>[20]</sup>的方法进行 MESA 含量的测定, 依据 Siles 等<sup>[21]</sup>的方法进行 MEJA、JA-ILE 含量的测定, 依据 Vidal 等<sup>[22]</sup>的方法进行 GA<sub>3</sub> 含量的测定。所有测定均重复 3 次。

### 1.4 基因定量分析

各处理样本叶片组织在液氮中研磨, 用 Trizol 法提取总 RNA, 通过 Probegene 的 cDNA 合成试剂盒反转录得到 cDNA。将获得的 cDNA 作为模板以 SYBR Green 为染料进行 Real time PCR, 分析受体和转基因植株中 6 个与胁迫应答相关基因的表达情况, 以 *ef1 $\alpha$*  为内参基因<sup>[23]</sup>。依据各基因序列设计的 PCR 引物如表 1。Real time PCR 反应程序为: 95 °C 预变性 10 min, 95 °C 变性 15 s、60 °C 退火 30 s、72 °C 延伸 40 s, 40 个循环, 72 °C 10 min, 4 °C 保存。根据各样品特定荧光阈值下的 Ct 值, 采用  $2^{-\Delta\Delta Ct}$  计算方法<sup>[24]</sup>分析不同基因的相对表达量。

表1 耐旱性相关基因的扩增引物

Table 1 Primers for amplifying drought-tolerance related genes

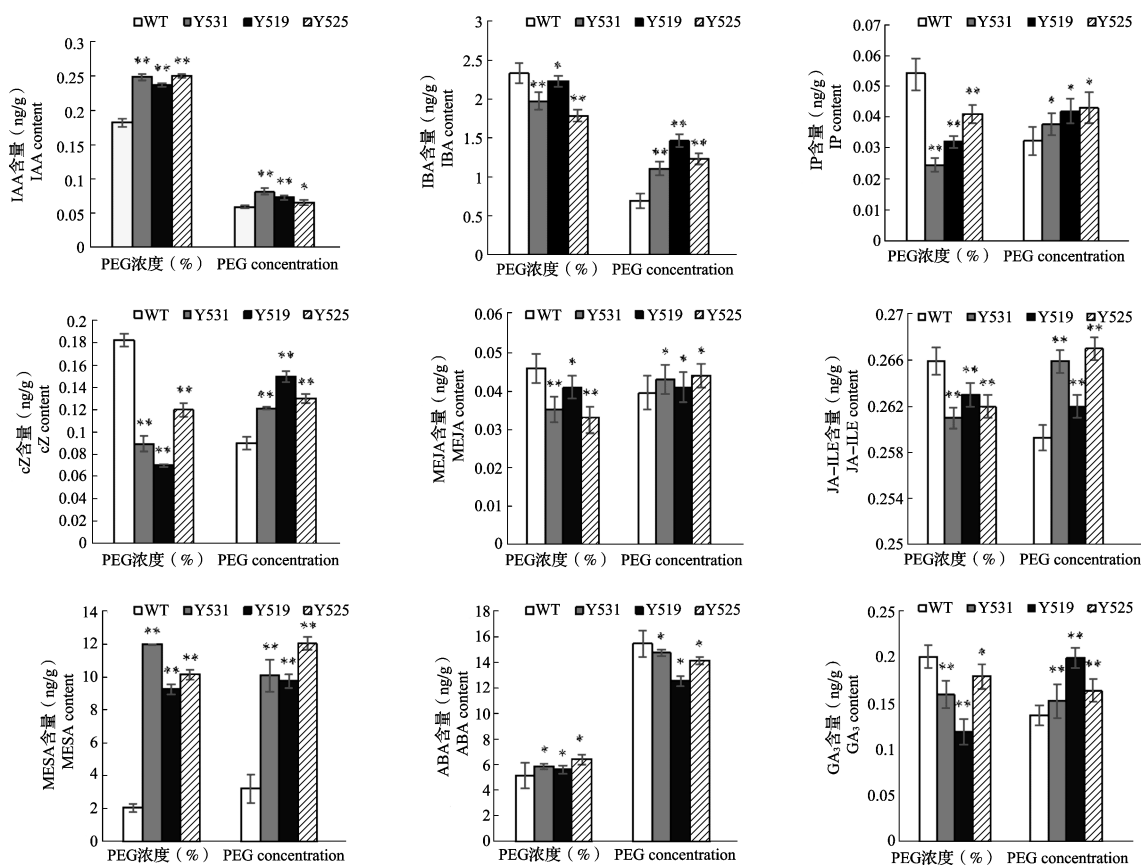
基因名称(序列号)	上游引物序列(5'-3')	下游引物序列(5'-3')
Gene name (Gene ID)	Forward primer sequence (5'-3')	Reverse primer sequence (5'-3')
<i>ef1a</i> (AB061263)	TTACCCGATGGCAAGTCA	TGCTCATACGGTCAGCGATAC
<i>NCED1</i> (NM_001288174)	GGGAAAAAAGATGCTGGAAGTAGG	GGAACATAGATAGCCTCTGAACCA
<i>DREB2A</i> (NM_001036760)	CAGGATTCGCTATCTGTTGCA	CATCGTCGCCATTTAGGTCA
<i>ERD11</i> (NM_001197964)	CCAAAGTCCTCGATGTTTACGA	GAAGTGATGTCAGCAACCCAAG
<i>RD29a</i> (NM_124610)	AGCAACGAGGGGAAGATAAAAG	CTGAAGTTTCTCGCAACCATA
<i>KIN1</i> (NM_121601)	GCACAACAGGCGGGAAAG	TTGACCCGAATCGCTACTTG
<i>LEA3</i> (NM_100163)	TTCAAGCGAGAAGGCACCA	TAGCTCAGCCGGTCAATC

## 2 结果与分析

### 2.1 转 *HaNAC1* 基因马铃薯内源激素含量变化

前期研究证明,在PEG模拟干旱条件下,转 *HaNAC1* 马铃薯优系的根长、相对株高等形态指标和丙二醛、脯氨酸等生理指标均显著优于同等条件下受体的指标值<sup>[15]</sup>。

本研究在此基础上进一步研究了转基因马铃薯及其在干旱胁迫条件下植株内源激素含量的变化(图1)。结果表明,在正常条件下,转基因马铃薯较受体材料的各内源激素含量变化并不一致。其中,IAA和MESA增加极显著,ABA显著增加,IP、cZ、JA-ILE极显著减少,而IBA、MEJA和GA<sub>3</sub>在不同



\* 和 \*\* 分别表示在  $P < 0.05$  和  $P < 0.01$  水平上差异显著。Y531、Y519 和 Y525 分别为 3 个转基因株系; WT 表示转基因受体材料‘大西洋’,下同  
 Bars with \* or \*\* are significantly different at  $P < 0.05$  and  $P < 0.01$  respectively. Data are means  $\pm$  SE of three experiments. Y531, Y519 and Y525 are 3 transgenic lines respectively, WT is transgenic acceptor material ‘Atlantic’. The same as below

图1 模拟干旱胁迫下转基因马铃薯激素含量变化

Fig.1 Changes of hormone content in transgenic potato under simulated drought stress

转基因材料中减少极显著或显著。在 PEG 模拟干旱胁迫条件下, 相比于受体, 转基因马铃薯内源激素含量变化趋于一致, 其中 IBA、cZ、JA-ILE、MESA、GA<sub>3</sub> 增加极显著, IP、MEJA 增加显著, IAA 在不同转基因材料中表现显著或极显著增加。这说明 *HaNAC1* 基因导致受体内源激素呈现规律性变化, 可能是其抗逆性提高的一个主要原因。

## 2.2 转 *HaNAC1* 基因马铃薯抗旱相关基因表达

为进一步明确 *HaNAC1* 发挥作用的分子基础, 本研究利用 Real time PCR 方法检测了 3 个转 *HaNAC1* 马铃薯株系中 6 个与抗逆相关基因的表达, 包括与渗透压调节相关的基因 *LEA3*<sup>[25]</sup>, 与 ABA 合成相关的基因 *DREB2A* 及其下游 *RD29a*、*NCED1* 和 *KINI*<sup>[26-28]</sup>, 以及与脱水相关的基因 *ERD11*<sup>[29]</sup>。结果表明, 转基因植株中这 6 个基因的表达水平均较受体显著或极显著提高 (图 2)。这些结果表明, *HaNAC1* 基因可能通过调控脱水反应、渗透压和 ABA 合成而提高了转基因马铃薯的抗旱性。

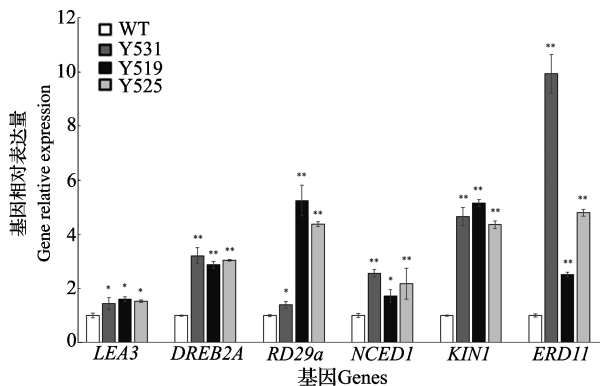


图 2 转基因马铃薯抗旱相关基因表达

Fig.2 Drought-tolerant related gene expression in transgenic potato

## 3 讨论

在应答干旱胁迫过程中, 植物体内会发生一系列复杂的变化, 包括相关基因表达的开启或关闭、内源激素的增加或减少等。本研究结果表明, 转梭梭 *NAC* 转录因子基因 *HaNAC1* 的马铃薯在干旱胁迫条件下, 激活了抗逆相关基因 *NCED1*、*ERD11*、*RD29a*、*DREB2A*、*LEA3*、*KINI* 的表达, 以及使内源激素含量发生变化, 生长素、细胞分裂素等生长相关激素含量增加; 同时, 抑制生长的脱落酸含量减少。Xie 等<sup>[30]</sup>的研究表明, *NAC* 在拟南芥中通过调控生长素通路而影响侧根的发育。有研究表明, 干旱胁迫下, 根尖产生的内源激素脱落酸, 通过维

管束运送到地上部分, 调节植物对有效水分的合理利用<sup>[31]</sup>。以及通过减少生长素含量来达到减缓生长消耗, 促进脱落酸引起的气孔关闭等其他生理过程的目的<sup>[32]</sup>。因此, *NAC* 参与介导了基因和激素两水平的同时变化使得植株表现出了抗旱性。

*NAC* 是植物中最大的一类转录因子家族, 参与多种非生物胁迫响应过程。有研究证明, 在拟南芥中 *NAC* 家族的 *BoNAC019* 可能通过诱导 ABA 分解代谢基因和降低 ABA 含量参与调控耐旱性<sup>[33]</sup>。基于微阵列的转录组分析显示, 在正常和干旱条件下的拟南芥中, 过表达 *VaNAC26* 株系其茉莉酸 (JA) 合成和信号转导明显高于受体<sup>[34]</sup>。本研究在干旱胁迫马铃薯中过表达 *HaNAC1* 同样观察到了脱落酸 (ABA) 与茉莉酸 (MEJA、JA-ILE) 的差异表达, 同时显示出差异表达的还有多种与生长、细胞分裂相关的激素 (IAA、GA<sub>3</sub>)。表明转基因马铃薯中 *HaNAC1* 基因影响了多种激素合成和信号转导通路, 在响应马铃薯干旱胁迫中发挥了重要作用。拟南芥的转录组 meta 分析表明, 包括 *NAC*、*WRKY* 等转录因子基因家族在干旱条件下高度富集并能调控大部分下游基因的表达<sup>[35]</sup>。在拟南芥中过表达 *SINAC8* 的研究进一步证实, *SINAC8* 调控了一系列逆境应答基因 (*RD20*、*GSTF6*、*COR47*、*RD29A*、*RD29B*、*NYCI*)<sup>[36]</sup>。本研究利用 Real time PCR 检测到在 *HaNAC1* 过表达的马铃薯中逆境应答基因的表达显著上调 (*NCED1*、*ERD11*、*RD29a*、*DREB2A*、*LEA3* 和 *KINI*), 表明过表达 *HaNAC1* 马铃薯提高抗旱性的部分原因是其激活了一系列逆境应答基因的表达。值得注意的是, 在非胁迫条件下, 转基因植株中 4 个 (*DREB2A*、*RD29a*、*NCED1*、*KINI*) 与 ABA 相关基因的表达水平都较对照表达上调, 且 ABA 含量也较对照含量增加, 这是一致的。而在 PEG 胁迫条件下, 转基因植株和对照植株的 ABA 含量都有大幅度增加, 但转基因植株中 ABA 增加的幅度明显小于对照, 从而使转基因植株中的 ABA 含量由显著高于对照变成了显著低于对照。有研究表明 *NAC* 转录因子家族中有些既可以作为转录激活子又可以作为转录抑制子来调控下游靶基因的升高或降低。比如 *VIN2* 在正常生长条件下是一个转录抑制子, 而在盐胁迫条件下 *VIN2* 的转录激活作用被轻微提高, 使得其下游的 *COR* 和 *RD* 表达上调<sup>[37-38]</sup>。所以本研究中转基因植株中 ABA 增加的幅度明显小于对照, 可能是由于在 PEG 胁迫条件下 *NAC* 并不是完全作为转录激活子发挥作用, 其转录

抑制子作用也有轻微表达,使得下游 ABA 相关基因不完全激活及 ABA 含量增加幅度较对照小。其精细调控机制还需要更多、更深入的研究来发现。

本研究结果显示,转入马铃薯的梭梭 NAC 家族基因 *HaNAC1* 通过参与多种激素合成和信号转导以及调控下游逆境应答相关基因的表达提高了马铃薯的抗旱性。不仅为作物抗逆育种提供了基因资源,也为探讨 NAC 提高抗逆性的分子机制奠定了基础。

#### 参考文献

- [1] 卢肖平. 马铃薯主粮化战略的意义、瓶颈与政策建议. 华中农业大学学报: 社会科学版, 2015(3): 1-7  
Lu X P. The significance of potato staple food strategy bottleneck and policy recommendations. Journal of Huazhong Agricultural University: Social Science, 2015(3): 1-7
- [2] 高世庆, 陈明, 徐兆师, 唐益苗, 李连城, 马有志, 赵昌平. 转 *GmAREB* 基因提高拟南芥的干旱、氧化胁迫耐性. 作物学报, 2011, 37(6): 982-990  
Gao S Q, Chen M, Xu Z S, Tang Y M, Li L C, Ma Y Z, Zhao C P. *Gmareb* gene improves tolerances to drought and oxidation in transgenic *Arabidopsis*. Acta Agronomica Sinica, 2011, 37(6): 982-990
- [3] 潘昕, 邱权, 李吉跃, 王军辉, 何茜, 苏艳, 马建伟, 杜坤. 干旱胁迫对青藏高原 6 种植物生理指标的影响. 生态学报, 2014, 34(13): 3558-3567  
Pan X, Qiu Q, Li J Y, Wang J H, He Q, Su Y, Ma J W, Du K. Physiological indexes of six plant species from the tibetan plateau under drought stress. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(13): 3558-3567
- [4] 孙利军, 李大勇, 张慧娟, 宋凤鸣. *NAC* 转录因子在植物抗病和抗非生物胁迫反应中的作用. 遗传, 2012, 34(8): 993-1002  
Sun L J, Li D Y, Zhang H J, Song F M. Functions of *NAC* transcription factors in biotic and abiotic stress responses in plants. Hereditas, 2012, 34(8): 993-1002
- [5] 李小兰, 胡玉鑫, 杨星, 于晓东, 李秋莉. 非生物胁迫相关 *NAC* 转录因子的结构及功能. 植物生理学报, 2013, 49(10): 1009-1017  
Li X L, Hu Y X, Yang X, Yu X D, Li Q L. Structure and functions of *NAC* transcription factors involved in abiotic stress. Plant Physiology Journal, 2013, 49(10): 1009-1017
- [6] 陈娜, 蒋晶, 曹必好, 雷建军, 陈长明. 植物 *NAC* 转录因子功能研究新进展. 分子植物育种, 2015, 13(6): 1407-1414  
Chen N, Jiang J, Cao B H, Lei J J, Chen C M. The latest progresses on plant *NAC* transcription factors function. Molecular Plant Breeding, 2015, 13(6): 1407-1414
- [7] 彭辉, 于兴旺, 成慧颖, 张桦, 石庆华, 李建贵, 麻浩. 植物 *NAC* 转录因子家族研究概况. 植物学报, 2010, 45(2): 236-248  
Peng H, Yu X W, Cheng H Y, Zhang Y, Shi Q H, Li J G, Ma H. A survey of functional studies of the plant-specific *NAC* transcription factor family. Chinese Bulletin of Botany, 2010, 45(2): 236-248
- [8] 马娜娜. 番茄 *NAC1* 转录因子的功能分析. 泰安: 山东农业大学, 2013  
Ma N N. Functional analysis of tomato *NAC1* transcription factor. Taian: Shandong Agricultural University, 2013
- [9] 申玉华, 徐振军, 杨晓坡, 相吉山, 文静, 黄文婕. 紫花苜蓿 *NAC* 转录因子 *MsNAC1* 基因的克隆、生物信息学分析及非生物逆境胁迫下的表达分析. 植物遗传资源学报, 2014, 15(6): 1312-1319, 1326  
Shen Y H, Xu Z J, Yang X P, Xiang J S, Wen J, Huang W J. Cloning and bioinformatics analysis of a novel *NAC* transcription factor *MsNAC1* from *Medicago sativa* L. and detection of its expression under abiotic stresses. Journal of Plant Genetic Resources, 2014, 15(6): 1312-1319, 1326
- [10] 闫朝辉, 李桂荣, 穆金燕, 娄航通, 朱自果. ‘粉红亚都蜜’葡萄 *NAC* 转录因子基因 *VvDRL1* 的功能初步分析. 园艺学报, 2016, 43(4): 643-652  
Yan C H, Li G R, Mu J Y, Lou H T, Zhu Z G. Subcellular localization and functional analysis of a *NAC* gene *VvDRL1* from *Vitis vinifera* ‘Yatomi Rosa’. Acta Horticulturae Sinica, 2016, 43(4): 643-652
- [11] 朱明库. 番茄 *SINAC4* 和 *SIDEAD31* 基因在果实成熟及非生物胁迫响应中的功能研究. 重庆: 重庆大学, 2015  
Zhu M K. Functional study of tomato *SLNAC4* and *SLDEAD31* genes in fruit ripening and abiotic stress responses. Chongqing: Chongqing University, 2015
- [12] 韩聚东. 梭梭 *NAC* 转录因子家族基因的克隆和 *HaNAC3* 基因的功能分析. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2016  
Han J D. Cloning of *Haloxylon NAC* transcription factor family genes and functional analysing of *HaNAC3* gene. Urumchi: Xinjiang Agricultural University, 2016
- [13] 韩聚东, 张桦, 倪志勇, 姚正培, 王泽, 任财, 陈全家, 麻浩. 梭梭 *NAC* 转录因子家族基因的克隆和转录激活分析. 基因组学与应用生物学, 2016, 35(11): 3163-3171  
Han J D, Zhang Y, Ni Z Y, Yao Z P, Wang Z, Ren C, Chen Q J, Ma H. Cloning and transcriptional activation analysis of *NAC* gene family from *Haloxylon ammodendron*. Genomics and Applied Biology, 2016, 35(11): 3163-3171
- [14] 巩榴, 陈虞超, 甘晓燕, 张丽, 聂峰杰, 石磊, 宋玉霞. 梭梭 *NAC* 家族基因转录组鉴定及干旱和盐胁迫下的表达分析. 分子植物育种, 2017, 15(10): 3920-3931  
Gong L, Chen Y C, Gan X Y, Zhang L, Nie F J, Shi L, Song Y X. Transcriptome-wide identification and expression analysis of *NAC* gene family under drought and salt stress in *Haloxylon ammodendron*. Molecular Plant Breeding, 2017, 15(10): 3920-3931
- [15] 张丽, 程永芳, 巩榴, 甘晓燕, 聂峰杰, 陈虞超, 石磊, 宋玉霞. 转化转录因子 *HaNAC1* 基因提高马铃薯的抗逆性. 分子植物育种, 2018, 16(14): 4623-4631  
Zhang L, Cheng Y F, Gong L, Gan X Y, Nie F J, Chen Y C, Shi L, Song Y X. Stress resistance of potato enhanced by transcription factor *HaNAC1* gene. Molecular Plant Breeding, 2018, 16(14): 4623-4631
- [16] 邓珍, 徐建飞, 段绍光, 刘杰, 卞春松, 庞万福, 金黎平. PEG-8000 模拟干旱胁迫对 11 个马铃薯品种的组培苗生长指标的影响. 华北农学报, 2014, 29(5): 99-106  
Deng Z, Xu J F, Duan S G, Liu J, Bian C S, Pang W F, Jin L P. Effect on growth indicators of 11 potato cultivars in vitro

- under PEG-8000 stress. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2014, 29(5): 99-106
- [ 17 ] Xiao H M, Cai W J, Ye T T, Ding J, Feng Y Q. Spatio-temporal profiling of abscisic acid, indoleacetic acid and jasmonic acid in single rice seed during seed germination. *Analytica Chimica Acta*, 2018, 1031: 119-127
- [ 18 ] Yu Z, Pei H, Jiang L, Hou Q, Nie C, Zhang L. Phytohormone addition coupled with nitrogen depletion almost tripled the lipid productivities in two *algae*. *Bioresource Technology*, 2018, 247: 904-914
- [ 19 ] Wang W, Wang X, Huang M, Cai J, Zhou Q, Dai T, Cao W, Jiang D. Hydrogen peroxide and abscisic acid mediate salicylic acid-induced freezing tolerance in wheat. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 1137
- [ 20 ] Brito C, Dinis L T, Meijón M, Ferreira H, Pinto G, Moutinho-Pereira J, Correia C. Salicylic acid modulates olive tree physiological and growth responses to drought and rewatering events in a dose dependent manner. *Journal of Plant Physiology*, 2018, 230: 21-32
- [ 21 ] Siles L, Alegre L, González-Solis A, Cahoon E B, Munné-Bosch S. Transcriptional regulation of vitamin E biosynthesis during germination of *dwarf fan palm* seeds. *Plant and Cell Physiology*, 2018, DOI: 10.1093/pcp/pcy170
- [ 22 ] Vidal A, Cantabella D, Bernal-Vicente A, Díaz-Vivancos P, Hernández J A. Nitrate-and nitric oxide-induced plant growth in pea seedlings is linked to antioxidative metabolism and the ABA/GA balance. *Journal of Plant Physiology*, 2018, 230: 13-20
- [ 23 ] Nicot N, Hausman J F, Hoffmann L, Evers D. Housekeeping gene selection for real-time RT-PCR normalization in potato during biotic and abiotic stress. *Journal of Experimental Botany*, 2005, 56(421): 2907-2914
- [ 24 ] Schmittgen T D, Livak K J. Analyzing real-time PCR data by the comparative C(T) method. *Nature Protocols*, 2008, 3(6): 1101-1108
- [ 25 ] Saucedo A L, Hernández-Domínguez E E, de Luna-Valdez L A, Guevara-García A A, Escobedo-Moratilla A, Bojorquéz-Velázquez E, Del Río-Portilla F, Fernández-Velasco D A, Barba de la Rosa A P. Insights on structure and function of a late embryogenesis abundant protein from *amaranthus cruentus*: an intrinsically disordered protein involved in protection against desiccation, oxidant conditions, and osmotic stress. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 497
- [ 26 ] Zhang B, Su L, Hu B, Li L. Expression of *ahdrebl1*, an AP2/ERF transcription factor gene from peanut, is affected by histone acetylation and increases abscisic acid sensitivity and tolerance to osmotic stress in *Arabidopsis*. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, DOI: 10.3390/ijms19051441
- [ 27 ] Cao L, Yu Y, Ding X, Zhu D, Yang F, Liu B, Sun X, Duan X, Yin K, Zhu Y. The glycine soja NAC transcription factor *GsNAC019* mediates the regulation of plant alkaline tolerance and ABA sensitivity. *Plant Molecular Biology*, 2017, 95(3): 253-268
- [ 28 ] 巩樵, 宋继玲, 甘晓燕, 刘璇, 陈虞超, 郭志乾, 宋玉霞. 模拟干旱胁迫下马铃薯 *StNCED1* 表达量及与 ABA 含量的相关性分析. *植物遗传资源学报*, 2018, 19(3): 561-567
- Gong L, Song J L, Gan X Y, Liu X, Chen Y C, Guo Z Q, Song Y X. Correlation analysis of *StNCED1* expression level and ABA content of potato under simulated drought stress. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2018, 19(3): 561-567
- [ 29 ] Kiyosue T, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K. Characterization of two cDNAs (*ERD11* and *ERD13*) for dehydration-inducible genes that encode putative glutathione S-transferases in *Arabidopsis thaliana* L. *FEBS Letters*, 1993, 335(2): 189-192
- [ 30 ] Xie Q, Frugis G, Colgan D, Chua N H. *Arabidopsis* NAC1 transduces auxin signal downstream of TIR1 to promote lateral root development. *Genes & Development*, 2000, 14(23): 3024-3036
- [ 31 ] 赵领军, 赵善仓. 干旱胁迫下苹果根系内源激素含量的变化. *山东农业科学*, 2007(2): 48-49
- Zhao L J, Zhao S C. Changes of endogenous hormones in apple roots under drought stress. *Shandong Agricultural Sciences*, 2007(2): 48-49
- [ 32 ] 孙志勇, 季孔庶. 干旱胁迫对杂交鹅掌楸无性系叶片内源激素含量的影响. *安徽农业科学*, 2010, 38(31): 17362-17364
- Song Z Y, Ji K S. Effects of drought stress on the content of endogenous hormones in the leaves of hybrid *Sycambiae* clones. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2010, 38(31): 17362-17364
- [ 33 ] Wang J, Lian W, Cao Y, Wang X, Wang G, Qi C, Liu L, Qin S, Yuan X, Li X, Ren S, Guo Y D. Overexpression of *BoNAC019*, a NAC transcription factor from *Brassica oleracea*, negatively regulates the dehydration response and anthocyanin biosynthesis in *Arabidopsis*. *Scientific Reports*, 2018, 8(1): 13349
- [ 34 ] Fang L, Su L, Sun X, Li X, Sun M, Karungo S K, Fang S, Chu J, Li S, Xin H. Expression of *vitis amurensis NAC26* in *Arabidopsis* enhances drought tolerance by modulating jasmonic acid synthesis. *Journal of Experimental Botany*, 2016, 67(9): 2829-2845
- [ 35 ] Sharma R, Singh G, Bhattacharya S, Singh A. Comparative transcriptome meta-analysis of *Arabidopsis thaliana* under drought and cold stress. *PLoS One*, 2018, 13(9): e0203266
- [ 36 ] Wu D, Sun Y, Wang H, Shi H, Su M, Shan H, Li T, Li Q. The *SINAC8* gene of the halophyte *Suaeda liaotungensis* enhances drought and salt stress tolerance in transgenic *Arabidopsis thaliana*. *Gene*, 2018, 662: 10-20
- [ 37 ] Yamaguchi M, Ohtani M, Mitsuda N, Kubo M, Ohme-Takagi M, Fukuda H, Demura T. VND-INTERACTING2, a NAC domain transcription factor, negatively regulates xylem vessel formation in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2010, 22(4): 1249-1263
- [ 38 ] Yang S D, Seo P J, Yoon H K, Park C M. The *Arabidopsis* NAC transcription factor *VNI2* integrates abscisic acid signals into leaf senescence via the *COR/RD* genes. *Plant Cell*, 2011, 23(6): 2155-2168