

文章编号: 1004-0374(2010)10-1013-07

## 植物应答低温胁迫机制的研究进展

计淑霞<sup>1,2,3,4</sup>, 戴绍军<sup>3,4</sup>, 刘 炜<sup>1,2\*</sup>

(1 山东省农业科学院高新技术研究中心 / 山东省作物遗传改良与生物技术重点实验室, 济南 250100;  
2 农业部黄淮海作物遗传改良与生物技术重点开放实验室, 济南 250100; 3 东北林业大学生命科学学院, 哈尔滨  
150040; 4 哈尔滨师范大学生命科学与技术学院, 哈尔滨 150025)

**摘 要:** 低温是植物生长过程中遇到的主要环境胁迫因子之一, 而植物响应低温胁迫是一个多因素协同作用的过程, 涉及到复杂的基因表达调控网络。尤其是低温下植物体内生理生化、细胞骨架结构及基因表达调控等方面的改变及相关机制, 一直受到研究者的普遍关注。该文主要从细胞学及分子生物学等角度入手, 将低温胁迫下植物对低温的响应及可能机制进行综述, 着重对植物通过细胞内部细胞器结构与功能的改变来抵御或适应低温, 尤其对细胞骨架, 以及低温信号转导受体及中间体、下游胁迫相关基因的表达及其在细胞内部的调控及应答机制等方面的作用进行探讨, 为耐低温植物新品种的培育及农业生产实践提供理论指导。

**关键词:** 低温; 植物; 细胞器结构与功能; 信号转导受体及中间体; 胁迫相关基因; 耐低温植物新品种  
**中图分类号:** Q948.112.2 **文献标识码:** A

## The advances of plants in response and adaption to low temperature stress

Ji Shu-xia<sup>1,2,3,4</sup>, Dai Shao-jun<sup>3,4</sup>, Liu Wei<sup>1,2\*</sup>

(1 High-Tech Research Center, Shandong Academy of Agricultural Sciences/Key Laboratory of Crop Genetic Improvement and Biotechnology, Jinan 250100, China; 2 Key Laboratory of Crop Genetic Improvement and Biotechnology, Huanghuaihai, Ministry of Agriculture, Jinan 250100, China; 3 College of Life Science, Northeast Forestry University, Harbin 150025, China; 4 College of Life Science and Technology, Harbin Normal University, Harbin 150025, China)

**Abstract :** Low temperature is one of the key environmental stress factors which could affect plant growth and development seriously. And the response and adaption mechanisms of plant to low temperature stress are complicated and confused, which composed of a complicated regulatory networks. The mechanisms of changes in physiological and biochemical level, especially the dynamic changes of cytoskeleton structure and gene expression pattern under low temperature stress, are all generally concerned by researchers. In this review, the current advances and trends of the mechanisms of plant response to low temperature in cytology and molecular biology level will be summarized. Especially the effect of cytoskeleton, which could heighten plant resistance to cold by dynamically changing of their structures; and the roles of receptors and intermediates, which could participate in cold signal transduction and regulate the gene expression level down-stream by kinase phosphorylation, will be introduced and discussed detailly. The opinions and views for plant cold acclimation have been put forward and the potential role of the key factors in crop breeding and agricultural production under low temperature have been prospected.

**Keywords :** low temperature; plants; cytoskeleton; receptor, intermediates; signal transduction; stress related genes; crop breeding

收稿日期: 2010-04-20; 修回日期: 2010-07-08

基金项目: 国家自然科学基金项目(30870191)

\*通讯作者: E-mail: wheiliu@163.com; Tel: 0531-83179572

## 1 低温对植物生长发育的影响

植物生长在自然条件下,其生长发育不可避免地要受到盐碱、干旱、低温、高热等极端环境的影响。其中,温度是影响植物生长、发育,甚至导致植物死亡的最基本的决定因素和关键性的环境因子。低温胁迫可对细胞膜系统及叶绿素合成、光合作用等过程产生影响;细胞内脯氨酸、甜菜碱的含量和细胞膜脂质过氧化产物——丙二醛的含量也会发生变化,进而引起植物体内一系列的生理生化变化,如无氧呼吸加强、蛋白质变性、电解质外渗、激素平衡异常、根活力增加等<sup>[1]</sup>;低温冷害下参与相关信号转导的调控因子及功能基因的表达模式、细胞的膜质组成、对糖类、多胺类等物质的积累能力及胞内酶活力等方面均发生改变<sup>[2]</sup>;植物细胞骨架的结构及稳定性也受到影响,进而造成物质合成受阻,能耗增加,使植物的正常生长发育受到影响,甚至导致死亡。所幸植物对低温胁迫的响应并非是完全被动的,在长期的进化过程中,植物本身能够感知和转导逆境信号,启动相关基因的表达,进而激活相应的代谢调控途径,形成了一系列对外界变化快速感知和主动适应机制,来缓解及降低胁迫造成的伤害。

## 2 植物在细胞水平上对低温胁迫的响应

### 2.1 各亚细胞结构对低温胁迫的响应

低温胁迫下,构成有机体基本结构单位的细胞首先受害,对温度最敏感的细胞壁及质膜在结构与功能上发生一系列改变,以此来适应低温。表现为,低温下(0~4℃)细胞壁显著加厚、坚硬度增加,以抵抗胞外冰晶进入胞内<sup>[3]</sup>;质膜的分子结构也发生改变,导致离子和溶质渗漏率发生改变,主动运输系统ATPase活性降低;核膜孔的数量减少并关闭,使核与细胞质之间的物质交换活动降低或中断,细胞的分裂和生长活动停止、代谢速率降低<sup>[4]</sup>。细胞内各项指标均向有利于植物产生低温适应及抗冷的方向转变。

低温下,细胞器形态结构也发生相应改变,主要表现为叶绿体由最初规则的排列至膨胀变形、内部片层结构弯曲,以及淀粉粒体积变小、数量减少。叶绿素合成酶基因的表达量下降;线粒体呈膨胀状态,体积变大,内嵴腔增加,变得粗短,在严重寒害下内嵴破裂导致功能丧失。而部分细胞器也可通过活性及存在状态的调节来缓解及适应低温

伤害,其中,液泡可通过H<sup>(+)</sup>-ATPase活性的改变把水排到胞外,从而增加内部溶质、降低冰点<sup>[5]</sup>。而作为广义上的细胞器,细胞骨架也可通过聚合和解聚来适应环境的改变。

### 2.2 细胞骨架在低温胁迫应答中的作用机制

作为真核细胞内维持细胞立体形态的细胞骨架,其存在状态受细胞内外各种因素的协同调节。在低温、干旱等逆境下,可通过自身组装与去组装将信息在胞内进行传递,具有其他细胞结构所不能替代的功能。通过冰冻断裂-CSK抽提和扫描电镜技术,观察到胞质骨架纤维是从细胞核外周通过细胞质下锚到细胞壁上的现象<sup>[6]</sup>。Wang等<sup>[7]</sup>指出,细胞骨架与跨质膜的细胞外基质受体是互相联结的,外界刺激(如机械刺激和高温、低温等)首先作用于这种跨膜的胞外受体,然后将刺激信号传递给细胞骨架,并经由细胞骨架这种“桥梁”网络把细胞外信号传递给生命活动的控制中心——核基因组,以及其他细胞器,进而对下游相关基因表达进行调控,基因表达的强弱及模式的改变又可反馈调节部分细胞器功能,形成一个统一、协调的调控网络。

而作为细胞骨架组成的基本成分,微管、微丝及中间纤维等结构在低温胁迫应答中也具有重要作用。其中微管的短暂性解聚能够引发和增强植物抗寒性已得到研究者的普遍认同。微管稳定剂紫杉醇(taxol)可抑制植株或细胞内微管在低温下的解聚,进而降低了冷锻炼效果;若用破坏微管稳定性的药物,如秋水仙素(colchicines)处理,则会增强冷锻炼效果,说明微管的瞬时去组装(解聚)对于有效的冷锻炼是必需的。Sangwan等<sup>[8]</sup>的研究表明,苜蓿培养细胞在非致死性低温下,发生如下连锁反应:冷刺激导致质膜结构,即膜流动性的改变,进而微管和微丝解聚,导致胞外及胞内钙库的Ca<sup>2+</sup>流入胞质,流入的Ca<sup>2+</sup>促进依赖Ca<sup>2+</sup>的蛋白激酶(CDPK)和分裂原蛋白激酶(MAPK)活化,引起下游蛋白质磷酸化和去磷酸化,激活下游相关转录因子的转录调节活性,促进下游抗性基因的表达,从而使植物的抗冷性提高。有关微管冷稳定性的机制,在动物细胞方面的研究较多,而对植物中的研究较少。认为微管结合蛋白(microtubule-associated proteins, MAPs),即植物微管周围存在的一类可直接与微管结合,并对微管有调控作用的蛋白,在植物抵御或减弱低温伤害中发挥了重要作用。这些蛋白可影响并调控微管的动态生长和组装,以及微管与其他细胞结构间的存在状态,从而在植物细胞的形态、分

化和植物的生长、发育、适应等生理过程中起作用。Sloboda 和 Rosenbaum<sup>[9]</sup> 研究显示, 离体微管在 4℃ 下的冷稳定性与 MAP 的存在密切相关, MAP 与微管蛋白的比率增加, 微管的冷稳定性就提高。Job 等<sup>[10]</sup> 指出, MAP 对微管稳定性的调控与其磷酸化和去磷酸化状态有关。因此, 易诱发磷酸化的 Ca<sup>2+</sup> 和钙调蛋白 (CaM) 对微管的稳定性也有重要的调控作用。较低浓度的 Ca<sup>2+</sup>, 直接或通过 CaM 促进微管的组装; 而较高水平的 Ca<sup>2+</sup>, 会使 CaM-磷酸酶活化, 进而磷酸化 MAP 在微管末端形成的“封帽”并使之解离, 从而使微管稳定性减弱, 进而解聚<sup>[11]</sup>。

气孔的开、关运动与植物的抗逆性密切相关。有部分结果揭示, 微丝可通过聚合与解聚来调控气孔的开闭。经微丝解聚剂细胞松弛素 B 处理豌豆叶片, 可使气孔保卫细胞的微丝解聚, 导致气孔关闭; 而用微丝聚合剂鬼笔环肽 (phalloidin) 处理, 则促使微丝聚合, 引起气孔开放<sup>[12]</sup>。中间纤维作为细胞骨架中最稳定的成分, 它主要起支撑作用, 并与细胞内信息传递, 核内基因表达等重要生命活动有关。虽未见其在低温寒害中发挥作用的报道, 但由于中间纤维与微管关系密切, 被认为对微管装配和稳定有作用, 从而间接参与了植物的胁迫响应与适应过程。

### 3 植物体内低温信号转导的分子机制

植物的生长发育以及对逆境的响应涉及到复杂的基因表达调控过程。植物受低温胁迫后, 细胞迅速感知外界信号, 通过一系列复杂的信号转导并激活特定转录调控因子, 进而与顺式作用元件结合, 启动并调控目标基因的转录、表达, 提高植物耐受及抵抗低温的能力。

#### 3.1 低温信号受体及中间体

外界信号的跨膜传递主要通过专门的受体感知并识别。在低温信号转导途径中, 已报道受体较少, 如蓝藻 (*Synechocystis*) PCC6803 拥有 HIK33、HIK19<sup>[13]</sup>, 它们通过影响细胞膜上的 Ca<sup>2+</sup> 通道来改变胞内的 Ca<sup>2+</sup> 浓度, 进而激活 MAP 激酶或其他信号分子<sup>[14]</sup>。枯草杆菌 DesK 以及酵母的 SLN1, 同 HIK33 一样, 它们既是跨膜受体、又具组氨酸激酶活性, 具备感受胞外环境变化和调节膜脂去饱和和酶活性的功能。此外, 光合电子传递中的各组件也可作为低温信号转导的传感器, 其通过能量的转变和代谢消耗导致的不平衡促使细胞内进行良好的补偿

反应, 进而传递低温信号<sup>[15]</sup>。

在低温信号转导途径中, 中间体也至关重要。某些物质通过磷酸化和去磷酸化来调节自身活性, 将信号进行传递。例如在肌醇 1, 4, 5-三磷酸 (IP3) 参与介导的信号转导通路中, 磷脂酶 C (phospholipase C, PLC) 经 Ca<sup>2+</sup> 激活后, 进而催化 IP3 的合成; 与之相反, 在真核生物中 *FIERY1/HOS2* 编码高度保守的 1-肌醇多磷酸磷酸酶<sup>[16]</sup>, 是参与降解 IP3 的关键成员, PLC 和 *FIERY1/HOS2* 共同维持胞内 IP3 的平衡。Ca<sup>2+</sup> 作为第二信使, 在低温信号转导中也起中间体的作用。随着胞内外的 Ca<sup>2+</sup> 流入细胞胞浆内, MAPK 信号通路通过 MAP3K-MAP2K-MAPK 依次磷酸化, 将上游信号传递给下游应答分子, 产生响应。另外, 低温下某些物质, 如 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 的合成及积累, 也可充当低温信号传递的中间体, 进而激发 MAP 的级联反应, 通过冷诱导 CRBs (C-repeat binding transcription factors) 的表达, 启动下游低温响应途径。*FRO1* 基因编码线粒体中电子传递链复合物 1-NADH 脱氢酶的 Fe-S 亚单位 (非生物胁迫下一个可能的 ROS 产生位点), 而 *fro1* 突变体中因累积了较多的 ROS, 在非胁迫条件下可激活 Ca<sup>2+</sup> 信号, 使细胞对冷诱导的钙信号不敏感, 导致 *COR* (cold responsive) 基因的下调, 降低冷驯化<sup>[17]</sup>。

#### 3.2 低温应答基因调控网络

低温应答途径主要由胞外信号、信号的跨膜传递、胞内第二信使、转录因子、功能基因、效应因子等多种成分组成。其中植物中抗逆相关的转录因子, 包括 CBF、bZIP、MYC/MYB、WRKY、NAC、bLHL 类等, 在低温信号转导中发挥着不同程度的作用。鉴于胁迫激素 ABA 在植物抗逆中的作用, 目前低温信号转导途径大体可分为: ABA 非依赖型和 ABA 依赖型信号通路 (图 1-A, B)

低温信号转导途径中研究较为清楚的是植物中低温应答主效途径——CBF/DREB 信号途径, 该途径属 ABA 非依赖型, 主要成员包括 *CBF1 / DREB1B*、*CBF2 / DREB1C*、*CBF3 / DREB1A*、*CBF4 / DREB1D*、*DREB1E*、*DREB1F*, 其中 *CBF1*、*CBF2* 和 *CBF3* 是目前研究的热点, 且 *CBF2* 能阻遏调节 *CBF1* 及 *CBF3* 的表达, 从而保证低温下 CBF 信号途径中个物质在植物体内表达的瞬时性及可控性。拟南芥 CBF 调控路径中, *ICE1* (inducer of CBF expression 1) 位于 CBF 途径的上游, 属 bHLH 类转录激活因子, 主要通过 CBF 成员特异性作用, 将信号传递, 对下游低温相关基因的表达进行调控。拟南芥等多种

植物中存在 *COR* 等大量的低温相关基因, 其启动子内含有核心保守序列为 CCGAC 的 CRT (C-repeat) / DRE (dehydration response element) 顺式元件, 在调控 *COR* 基因转录、翻译中起到开关的作用。转录因子 *CBF1/DREB1b* 或 *CBF3/DREB1a* 可通过与靶基因启动子区 CRT/DRE 顺式作用元件作用, 调节下游低温相关基因, 如 *COR15a*、*COR78a* 等的表达, 提高植物对低温的耐性及抗性, 即 ICEs-CBF-COR 通路 (图 1-①)<sup>[18]</sup>。在该通路中, ICE1 的降解是通过 HOS1 介导泛素化途径进行的, 当植株受到低温胁迫时, 后者积聚在细胞核中, 并通过与磷酸化的 ICE1 相互作用介导 ICE1 的泛素化降解, 从而抑制 CBFs 及其下游调控基因的转录表达<sup>[19]</sup>。

在 ABA 非依赖型的低温转导信号途径 (图 1-A) 中, 除了 CBF 通路外, 还存在另外两条通路 (图 1-②③), 即 ROS-bZIP-CRT/DRE 和 MYC/MYB-MYCRE/MYBRE。其中 ROS-bZIP-CRT/DRE 通路通过启动低温信号转导过程中早期低温应答基因的表达发挥作用。JERF3 是一个乙烯应答因子 (ERF), 低温下 JERF3 即可通过激活下游 bZIP 等转录因子的转录调控, 降低氧化胁迫伤害, 使植株对非生物胁迫的耐受性增强<sup>[20]</sup>。MYB 类转录因子也可通过与下游靶基因启动子区 TAACTG 核心序列结合来启动下游胁迫相关基因的表达<sup>[21]</sup>。Dai 等<sup>[22]</sup>在拟南芥中过量表达水稻的 *OsMYB3R-2* 基因, 可使转基因拟南芥对冷、旱和盐胁迫的耐受力增强, 转基因植株 T1 代种子萌发时, 具有比野生型更强的耐受 ABA 及 NaCl 胁迫的能力。另外, 在拟南芥中通过正向遗传

学鉴定了两个潜在的 MYB 类转录因子 HOS9 和 HOS10, 与野生型相比, *hos9-1* 和 *hos10-1* 突变体中多个 *COR* 基因的表达量上升, 而 CBF 产物的积累则没有明显变化。据此推测, HOS9 和 HOS10 表达产物可能是作为 *COR* 基因的负调控因子而在低温信号转导途径中发挥作用<sup>[23, 24]</sup>。

植物体 ABA 依赖型的信号途径 (图 1-B) 中, bZIP 类及 DREB 类家族部分成员对 ABA 信号产生响应。CBF 家族中, *CBF4* 的表达及功能受 ABA 调控, 通过与 CBF 调节子中 CRT/DRE 元件的结合, 启动下游基因的表达 (图 1-④)。迄今在拟南芥、小麦、胡杨和玉米等植物中均发现了类似的 *COR* 基因及信号转导机制<sup>[25]</sup>。其中 bZIP 类转录因子可识别一些受 ABA 诱导的基因的启动子区中 ACGT 序列 (图 1-⑤)。拟南芥中已克隆了一个受冷和 ABA 诱导的 bZIP 类转录因子, 其上游存在一个 C2H2 类型的锌指蛋白, 可激活 bZIP 转录因子, 通过与 ABRE 元件结合调节下游 *COR* 基因的表达<sup>[26]</sup>。

ABA 依赖型信号途径除包含 bZIP 和 DREB2B、DREB2A 转录因子外, NAC 类转录因子也参与其中 (图 1-⑥)<sup>[27]</sup>。*AhNAC2* 和 *AhNAC3* 已经被证实在 ABA 信号途径中发挥作用<sup>[28]</sup>。目前已有部分 NAC 蛋白的上游和下游基因得到鉴定, 但大多数 NAC 蛋白所涉及的调控网络以及其中的组成因子还不明晰。

此外, 还存在其他类型转录因子, 具体调控机制及途径还不清楚, 但仍可在低温信号转导及应答过程中发挥作用。像近年来发现的仅存在于植物中的 WRKY 类转录因子, 在野燕麦、欧芹、拟南

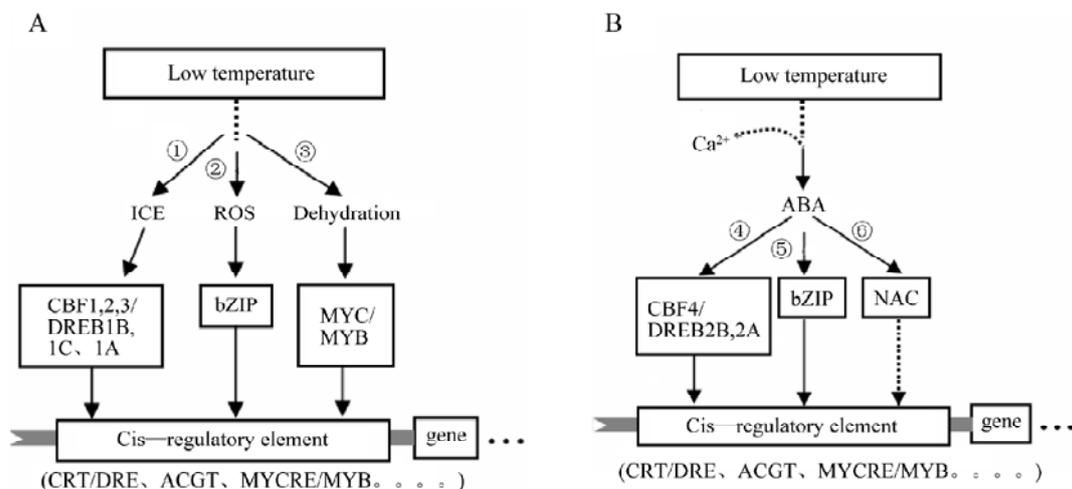


图1 低温信号转导途径

A: ABA非依赖型低温信号转导途径 B: ABA依赖型低温信号转导途径

芥、烟草、水稻、棉花等多种植物中均有存在。许多参与植物防御反应的基因启动子区中都含有-(T)TGCA(C/T)的W盒<sup>[29]</sup>, WRKY结构域能特异性识别并结合W盒, 进而激活下游基因的转录表达, 起到保护和防卫的作用。

### 3.3 低温相关基因表达产物

在低温胁迫响应中, 植物体可产生一系列的中间产物及蛋白质来减弱或抵抗低温造成的伤害, 使其能够在逆境下存活并正常生长。根据植物响应低温信号所产生的物质功能的不同, 主要分为三类, 即功能蛋白、调节蛋白及其他(表1)。

功能蛋白可直接参与植物抗逆反应, 主要包括

各类渗透调节分子、脱水素和抗性相关蛋白等。其中脱水素是低温相关基因编码的最大一类多肽家族, 主要包括 *COR15a*、*COR47*、*COR6.6* 和 *COR78/RD29* 等, 其中 *COR15a* 的表达产物可通过保护细胞膜, 使膜结构损害程度减少, 使植物对低温的耐受性提高。细胞还可通过主动积累代谢物质, 从而增加植物细胞的保水能力, 起渗透调节作用, 如水稻的 *OsTPP1* 和 *OsTPP2* 基因, 经低温处理后, 可大量瞬时表达, 且胞内渗透调节物质葡萄糖和果糖含量也上升, 使植物适应冷环境<sup>[32]</sup>; 另外, 遭遇冷刺激后的水稻体内精氨酸脱羧酶(*OsADC1*)活性和游离的多胺物质含量显著增加, 显示胺类物质也是低温信

表1 低温下胁迫应答基因表达产物

功能蛋白	脱水素: <i>COR15a</i> 、 <i>COR47</i> 、 <i>COR6.6</i> 、 <i>COR78/RD29</i> 和 LEA 蛋白等 <sup>[31]</sup> 。 渗透保护类: 水稻 <i>OsTPP1</i> 和 <i>OsTPP2</i> 等 <sup>[32]</sup> 。 抗性蛋白: 拟南芥 <i>Cor15a</i> ; 小麦 <i>WCS120</i> 等 <sup>[33,34]</sup> 。
调节蛋白	蛋白激酶类: MAP 激酶、SOS 激酶、PLC <sup>[35-37]</sup> 。 转录因子: bZIP 类: <i>Lip19</i> <sup>[25]</sup> 、 <i>Wlip19</i> 和 <i>Wabi5</i> <sup>[38]</sup> ; MYB 类: <i>MYBC1</i> <sup>[39]</sup> 、 <i>OsMYB3R-2</i> <sup>[22]</sup> 和 <i>GmMYB92</i> <sup>[40]</sup> ; CBF 类 <i>AtCBF1-3</i> <sup>[41]</sup> 和 <i>OsDREB1A-B</i> <sup>[42,43]</sup> ; NAC 类: <i>AhNAC2</i> 、 <i>AhNAC3</i> <sup>[44]</sup> 和 <i>OsNAC6/SNAC2</i> <sup>[45]</sup> ; WRKY 类: <i>OsWRKY7</i> <sup>[46]</sup> 。
其他	水通道蛋白、离子载体和自由基清除等 <sup>[47-49]</sup> 。

号调控网络中的一员<sup>[30]</sup>。

参与植物逆境应答的调节蛋白, 主要包括参与信号级联放大的各种激酶以及 CBF、bZIP、MYB 等多种转录因子。这些调节蛋白主要通过下游低温相关基因相互作用, 调控胁迫基因的表达及其产物的量来提高植物对低温的耐受能力。

除了能够对低温胁迫产生应答的功能蛋白和调节蛋白外, 植物体中还存在着一些其他蛋白可参与低温响应的过程, 如膜结构上的通道蛋白、离子转运的载体和氧自由基清除的蛋白等, 都可直接或间接提高植物对低温的耐受性。

植物对低温的应答是不同信号途径在彼此独立的前提下相互协同作用的结果, 属于植物逆境应答复杂调控网络中的一部分。胁迫相关基因及其产物并不是完全独立的行使功能, 而是在协调统一的基础上, 对外界刺激导致细胞生理生化变化进行响应, 使植物的耐逆性增强。这些物质不仅在植物响应初级胁迫中起作用, 在植物后期胁迫耐性及抗性的形成过程中也发挥重要作用。

## 4 展望

低温寒害导致细胞形态和功能的变化, 引起构成细胞成分的一系列生物大分子的改变, 进而导致植物在生理及代谢水平上受害, 甚至死亡。植物对低温等逆境的响应是多基因参与的协同作用过程, 而非独立的或单基因作用的结果。以往研究中已从低温信号的识别、转导、信号级联放大、响应等方面对植物低温信号传递网络进行了深入剖析。但对低温胁迫下相关分子应答途径、基因转录调控方面的研究还不够深入。低温会引起代谢过程及大量产物的变化, 而对于调控这些过程的转录因子及关键功能基因、相关交叉信号途径的全面了解及解析, 有助于植物抗逆新品种的改良及培育, 对进一步进行植物抗寒育种及指导农业生产实践具有重要的作用。

### [参 考 文 献]

- [1] 陈能刚, 余显权, 赵德刚等. 转 *ipt* 基因水稻植株耐冷性研究. 西南农业学报, 2006, 19(2): 225-30
- [2] 刘炜, 孙德兰, 王红等. 2℃低温下抗寒冬小麦与冷敏感

- 春小麦幼苗细胞质膜Ca<sup>2+</sup>-ATPase活性比较. 作物学报, 2002, 28(2): 227-9
- [3] 简令成, 王红. 杨树和冬小麦在短日照和寒冬中的胞间连丝动态. 植物学报, 2004, 46(2): 230-5
- [4] 简令成, 王红. 逆境植物细胞生物学[M]. 北京: 科学出版社, 2008: 140-2
- [5] Ando A, Nakamura L, Murata Y, et al. Identification and classification of genes required for tolerance to freeze-thaw stress revealed by genome-wide screening of *Saccharomyces cerevisiae* deletion strains. *FEMS Yeast Res*, 2007, 7(2): 244-53
- [6] McLean BG, Hempel FD, Zambryski PC. Plant intercellular communication via plasmodesmata. *Plant Cell*, 1997, 9(7): 1043-54
- [7] Wang N, Butler JP, Ingber DE. Mechanotransduction across the cell surface and through the cytoskeleton. *Science*, 1993, 260(5111): 1080-1
- [8] Sangwan V, Orvar BL, Beyerly J, et al. Opposite changes in membrane fluidity mimic cold and heat stress activation of distinct plant MAP kinase pathways. *Plant J*, 2002, 31(5): 629-38
- [9] Sloboda RD, Rosenbaum JL. Decoration and stabilization of intact, smooth-walled microtubules with microtubule-associated proteins. *Biochemistry*, 1979, 18(1): 48-55
- [10] Job D, Rauch CT, Fischer EH, et al. Regulation of microtubule cold stability by calmodulin-dependent and independent phosphorylation. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1983, 80(13): 3894-8
- [11] Lloyd C W, Wells B. Microtubules are at the tips of root hairs and form helical patterns corresponding to inner wall fibrils. *J Cell Sci*, 1985, 75(1): 225-38
- [12] Huang J, Hirji R, Adam L, et al. Genetic engineering of glycine betaine production toward enhancing stress tolerance in plant: metabolic limitations. *Plant Physiol*, 2000, 122(3): 747-56
- [13] Browse J, Xin Z. Temperature sensing and cold acclimation. *Curr Opin Plant Biol*, 2001, 4(3): 241-6
- [14] Monroy AF, Dhindsa RS. Low temperature signal transduction: induction of cold acclimation-specific genes of alfalfa by calcium at 25°C. *Plant cell*, 1995, 7(3): 321-31
- [15] Emsminger I, Busch F, Hunern PA. Photostasis and cold acclimation: sensing low temperature through photosynthesis. *Plant Physiol*, 2006, (126): 28-44
- [16] Xiong L, Lee H, Huang R, et al. A single amino acid substitution in the *Arabidopsis* FIERY1/HOS2 protein confers cold signaling specificity and lithium tolerance. *Plant J*, 2004, 40(4): 536-45
- [17] Lee BH, Lee H, Xiong L, et al. A mitochondrial complex I defect impairs cold-regulated nuclear gene expression. *Plant Cell*, 2002, 14(6): 1235-51
- [18] Zarka DG, Vogel JT, Cook D, et al. Cold induction of *Arabidopsis* CBF genes involves multiple ICE promoter elements and a cold regulatory circuit that is desensitized by low temperature. *Plant Physiol*, 2003, 133(2): 910-8
- [19] Dong CH, Agarwal M, Zhang Y, et al. The negative regulator of plant cold responses, HOS1, is a RING E3 ligase that mediates the ubiquitination and degradation of ICE1. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, 103(21): 8281-6
- [20] Wu L, Zhang Z, Zhang H, et al. transcriptional modulation of ethylene response factor protein JERF3 in the oxidative stress response enhances tolerance of tobacco seedlings to salt, drought, and freezing. *Plant Physiol*, 2008, 148(4): 1953-63
- [21] Zhong R, Richardson EA, Ye ZH. The MYB46 transcription factor is a direct target of SND1 and regulates secondary wall biosynthesis in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2007, 19(9): 2776-92
- [22] Dai X, Xu Y, Ma Q, et al. Overexpression of a R1R2R3 MYB gene, OsMYB3R-2, increases tolerance to freezing, drought and salt stress in transgenic *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2007, 143(4): 1739-51
- [23] Zhu J, Shi H, Lee BH, et al. An *Arabidopsis* homeodomain transcription factor gene, *HOS9*, mediates cold tolerance through a CBF-independent pathway. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2004, 101(26): 9873-8
- [24] Zhu J, Verslues PE, Zheng X, et al. *HOS10* encodes an R2R3-type MYB transcription factor essential for cold acclimation in plants. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2005, 102(28): 9966-71
- [25] Kobayashi F, Ishibashi M, Takumi S. Transcriptional activation of *Cor/Lea* genes and increase in abiotic stress tolerance through expression of a wheat DREB2 homolog in transgenic tobacco. *Transgenic Res*, 2008, 17(5): 755-67
- [26] Kim JC, Lee SH, Cheong YH, et al. A novel cold-inducible zinc finger protein from soybean, SCOF-1, enhances cold tolerance in transgenic plants. *Plant J*, 2001, 25(3): 247-59
- [27] Ko JH, Yang SH, Park AH, et al. ANAC012, a member of the plant-specific NAC transcription factor family, negatively regulates xylary fiber development in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 2007, 50(6): 1035-48
- [28] 刘旭, 李玲. 花生 NAC 转录因子 *AhNAC2* 和 *AhNAC3* 的克隆及转录特征. 作物学报, 2009, 35(3): 541-5
- [29] Eulgen T, Rushton PJ, Robatzek S, et al. The WRKY superfamily of plant transcription factors. *Trends Plant Sci*, 2000, 5(5): 199-206
- [30] Akiyama T, Jin S. Molecular cloning and characterization of an arginine decarboxylase gene up-regulated by chilling stress in rice seedlings. *J Plant Physiol*, 2007, 164(5): 645-54
- [31] Mahajan S, Tuteja N. Cold, salinity and drought stresses: An overview. *Arch Biochem Biophys*, 2005, 444(2): 139-58
- [32] Shima S, Matsui H, Tahara S, et al. Biochemical characterization of rice trehalose-6-phosphate phosphatases supports distinctive functions of these plant enzymes. *FEBS J*, 2007, 274(5): 1192-201
- [33] Khodakovskaya M, Li Y, Li JS, et al. Effects of *cor15a-IPT* gene expression on leaf senescence in transgenic *Petunia x hybrida* and *Dendranthemax*. *J Exp Bot*, 2005, 56(414): 1165-75
- [34] Limin AE, Danyluk J, Chauvin LP, et al. Chromosome mapping of low-temperature induced Wcs120 family genes and regulation of cold-tolerance expression in wheat. *Mol Gen Genet*, 1997, 253(6): 720-7
- [35] Nakagami H, Pitzschke A, Hirt H. Emerging MAP kinase pathways in plant stress signaling. *Trends Plant Sci*, 2005, 10(7): 339-46

- [36] Strock J, Diversé-Pierluissi MA.  $Ca^{2+}$  Channels as integrators of G protein-mediated signaling in neurons. *Mol Pharmacol*, 2004, 66(5): 1071-6
- [37] Thiery L, Leprince AS, Lefebvre D, et al. Phospholipase D is a negative regulator of proline biosynthesis in *Arabidopsis thaliana*. *J Biol Chem*, 2004, 279(15): 14812-8
- [38] Osborne-Pellegrin M, Labat C, Mercier N, et al. Changes in aortic stiffness related to elastic fiber network anomalies in the Brown Norway rat during maturation and aging. *Am J Physiol Heart Circ Physiol*, 2010, 299(1): 144-52
- [39] Sun X, Hu C, Tan Q, et al. Effects of molybdenum on expression of cold-responsive genes in abscisic acid (ABA)-dependent and ABA-independent pathways in winter wheat under low-temperature stress. *Ann Bot*, 2009, 104(2): 345-56
- [40] Zhai H, Bai X, Zhu Y, et al. A single-repeat R3-MYB transcription factor MYBC1 negatively regulates freezing tolerance in *Arabidopsis*. *Biochem Biophys Res Commun*, 2010, 394(4): 1018-23
- [41] Liao Y, Zou HF, Wang HW, et al. Soybean *GmMYB76*, *GmMYB92*, and *GmMYB177* genes confer stress tolerance in transgenic *Arabidopsis* plants. *Cell Res*, 2008, 18(10): 1047-60
- [42] Xiao H, Siddiqua M, Braybrook S, et al. Three grape *CBF/DREB1* genes respond to low temperature, drought and abscisic acid. *Plant Cell Environ*, 2006, (29)7: 1410-21
- [43] Gutha LR, Reddy AR. Rice DREB1B promoter shows distinct stress-specific responses, and the overexpression of cDNA in tobacco confers improved abiotic and biotic stress tolerance. *Plant Mol Biol*, 2008, 68(6): 533-55
- [44] Hu H, You J, Fang Y, et al. Characterization of transcription factor gene *SrVAC2* conferring cold and salt tolerance in rice. *Plant Mol Biol*, 2008, 67(1-2): 169-81
- [45] Zheng X, Chen B, Lu GJ, et al. Overexpression of a NAC transcription factor enhances rice drought and salt tolerance. *Biochem Biophys Res Commun*, 2009, 379(4): 985-9
- [46] Ryu HS, Han M, Lee SK, et al. A comprehensive expression analysis of the *WRKY* gene superfamily in rice plants during defense response. *Plant Cell Rep*, 2006, 25(8): 836-47
- [47] Heidecker M, Wegner LH, Zimmermann U. A patch-clamp study of ion channels in protoplasts prepared from the marine alga *Valonia utricularis*. *J Membr Biol*. 1999, 172(3): 235-47
- [48] Blumwald E. Sodium transport and salt tolerance in plants. *Curr Opin Cell Biol*, 2000, 12(4): 431-4
- [49] Davletova S, Rizhsky L, Liang H, et al. Cytosolic ascorbate peroxidase is a central component of the reactive oxygen gene network of *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2005, 17(1): 268-81