

盐胁迫下胡萝卜肉质根中木质素响应机理研究

陈皓炜¹, 陈梦娇¹, 王雅慧¹, 张榕蓉¹, 王欣蕊¹, 徐志胜¹, 谭国飞², 熊爱生^{1,*}

(¹南京农业大学园艺学院, 作物遗传与种质创新国家重点实验室, 农业农村部华东地区园艺作物生物学与种质创制重点实验室, 南京 210095; ²贵州省农业科学院园艺研究所, 贵阳 550006)

摘要: 以‘红福七寸’和‘红芯七寸’胡萝卜为材料, 测定了不同浓度 NaCl 处理下肉质根木质素含量以及根和叶中胁迫相关的生理指标, 并利用实时荧光定量 PCR 方法测定了 13 个木质素合成相关基因在肉质根中的表达水平。结果显示: 在不同浓度盐胁迫下, 胡萝卜肉质根中木质素含量均显著高于对照(蒸馏水处理), 且在 100 mmol · L⁻¹ NaCl 处理下含量最高, 为对照的 1.91 倍(‘红福七寸’)和 1.83 倍(‘红芯七寸’), 表明盐胁迫诱导了胡萝卜肉质根木质素的合成。qRT-PCR 和相关性分析结果显示 13 个木质素合成相关基因中的 *DcF5H* 和 *DcCOMT* 表达水平与木质素含量的动态变化相似且高度正相关, 可能为盐胁迫下胡萝卜肉质根木质素生物合成响应的关键基因。生理指标测定结果显示, 在盐胁迫处理下, 胡萝卜根和叶中的超氧化物歧化酶(SOD)活性、脯氨酸和可溶性蛋白含量均有不同程度的响应。本研究结果表明盐胁迫诱导胡萝卜肉质根的木质化, 木质素合成通路基因参与了对盐胁迫的响应, *DcF5H* 和 *DcCOMT* 可能是盐胁迫下调控木质素合成的关键基因。

关键词: 胡萝卜; 盐胁迫; 木质素; 基因表达; 生理特性

中图分类号: S 631.2

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2021) 01-0153-09

Research on the Response Mechanism of Lignin in Carrot Taproot Under Salt Stress

CHEN Haowei¹, CHEN Mengjiao¹, WANG Yahui¹, ZHANG Rongrong¹, WANG Xinrui¹, XU Zhisheng¹, TAN Guofei², and XIONG Aisheng^{1,*}

(¹College of Horticulture, State Key Laboratory of Crop Genetics and Germplasm Enhancement, Ministry of Agriculture and Rural Affairs Key Laboratory of Biology and Germplasm Enhancement of Horticultural Crops in East China, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; ²Institute of Horticulture, Guizhou Academy of Agricultural Sciences, Guiyang 550006, China)

Abstract: ‘Hongfu Qicun’ and ‘Hongxin Qicun’ carrots were used as materials to detect the lignin contents in taproot. Stress-related physiological parameters in taproots and leaves under different NaCl concentration treatments were also determined. The expression levels of 13 lignin biosynthesis related genes in taproot were detected by real-time fluorescence quantitative PCR method. The results showed that the lignin contents of carrot taproot under different salt stress treatments were significantly higher than that of the control (distilled water treatment). The lignin contents were the highest under 100 mmol · L⁻¹ NaCl

收稿日期: 2020 - 07 - 17; **修回日期:** 2020 - 09 - 08

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31872098); 江苏高校优势学科建设项目 (PAPD)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: xiongaisheng@njau.edu.cn)

treatment, which were 1.91 times (‘Hongfu Qicun’) and 1.83 times (‘Hongxin Qicun’) of the control, respectively. The results indicated that salt stress induced the biosynthesis of lignin in carrot taproot. The qRT-PCR and correlation analysis results showed that the *DcF5H* and *DcCOMT* expression levels of 13 lignin-related genes were similar and high-positively correlated with the dynamic changes of lignin content. The two genes may be the key lignin biosynthesis related genes of carrot taproot in response to salt stress. The physiological indexes demonstrated that the superoxide dismutase (SOD) activity, proline and soluble protein contents in carrot taproots and leaves responded to salt stress treatments. The results of this study indicated that salt stress induced the lignification of carrot taproot, and lignin biosynthesis pathway genes were involved in response to salt stress. *DcF5H* and *DcCOMT* may be the key regulating genes of lignin biosynthesis under salt stress in carrot taproot.

Keywords: carrot; salt stress; lignin; gene expression; physiological characteristics

木质素是植物结构组成中重要的大分子,对机械支撑和水运输至关重要(Zhao & Dixon, 2011),对害虫和微生物起到一定防御作用,可提高作物的抗逆性(Boudet, 2000)。胡萝卜(*Daucus carota* L.)肉质根中木质素含量过高会降低胡萝卜的口感,而木质素含量过低又会影响胡萝卜正常的生长,导致减产(谭国飞 等, 2014)。

研究表明,盐胁迫会抑制根系生长和诱导根系木质化(Neves et al., 2010),且导致植物的抗氧化酶活性、脯氨酸和可溶性蛋白含量上调(Wimmer et al., 2003; 张志刚 等, 2009; Khalid et al., 2020)。盐碱条件可使植物的生长遭受离子、渗透和氧化胁迫,导致作物减产甚至死亡(Yang et al., 2013)。

植物受到外界胁迫时,体内活性氧(ROS)水平上升,导致蛋白质降解和脂质过氧化,引发一系列不良影响(齐琪 等, 2020)。超氧化物歧化酶(SOD)是抗活性氧,特别是超氧阴离子自由基的抗氧化酶防御系统的第一和最重要的防线(Zelko et al., 2002; Gill & Tuteja, 2010)。脯氨酸和可溶性蛋白质是细胞内重要的渗透调节物质,它们的积累与细胞外部渗透压成正比,主要功能是通过对水分的调节来保护细胞的结构和维持细胞内的渗透平衡(Hasegawa et al., 2000)。

目前对胡萝卜肉质根木质素合成在逆境下的动态变化及其响应机制的研究甚少,且缺乏与生理指标相联系的相关研究。本研究中以‘红福七寸’和‘红芯七寸’两个胡萝卜品种为试验材料,测定了不同盐浓度处理下胡萝卜肉质根和叶的生理指标及肉质根木质素的含量,并检测了木质素合成相关基因的相对表达量,探索肉质根木质素含量与相关基因表达对盐胁迫的响应,为认识胡萝卜在盐胁迫下木质素的动态变化提供新见解。

1 材料与方法

1.1 材料及其处理

选用胡萝卜品种‘红福七寸’和‘红芯七寸’为试验材料。于2019年9月24日盆栽播种(盆直径20 cm、高25 cm),每盆5 L基质,培养基质是体积比为1:1的蛭石和营养土。每盆播入10粒已催芽整齐度一致的胡萝卜种子,置于南京农业大学作物遗传与种质创新国家重点实验室人工气候室培养。光照 $14\text{ h}\cdot\text{d}^{-1}$,光照强度 $300\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,昼/夜温度 $25\text{ }^{\circ}\text{C}/17\text{ }^{\circ}\text{C}$ 。播种后60 d起开始盐胁迫处理。用分析纯NaCl设置3个盐分浓度:0(对照)、100、200 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$,每个浓度各3

盆, 设 3 组重复。每盆灌入 500 mL 盐溶液或蒸馏水 (对照), 3 d 后重复操作, 共处理 5 次。处理结束后 3 d (2019 年 11 月 27 日) 采叶片和根, 用液氮迅速固定, 于 $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ 保存, 用于测定生理指标、木质素含量并提取总 RNA。

1.2 生理指标测定

生理指标测定于 2019 年 12 月 3—10 日进行。取胡萝卜肉质根和叶样品, 按照总超氧化物歧化酶 (T-SOD) 测试盒、脯氨酸 (Pro) 测定试剂盒及总蛋白 (TP) 测定试剂盒 (南京建成生物工程研究所) 说明书测定超氧化物歧化酶活性、脯氨酸和可溶性蛋白含量。

取待测肉质根样品于液氮中研磨后移至离心管中, 加入无水乙醇离心, 去上清液, 将沉淀摊开晾干。取 10 mg 于离心管中, 加入 $2\text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$ HCl 溶液、巯基乙酸, 沸水浴 8 h。冷却后用去离子水洗涤, 加入 $1\text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaOH 溶液 $80\text{ r}\cdot\text{min}^{-1}$ 下振荡培养 18 h。离心, 将上清液转入新的离心管中, 加入浓盐酸, 静置 4 h。离心, 去上清液, 将沉淀用 $1\text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaOH 溶液溶解, 280 nm 下测吸光度值, 根据标准曲线计算每个样品中的木质素含量 (Cervilla et al., 2009)。每组 3 个重复。

1.3 木质素合成相关基因表达的实时荧光定量 PCR

试验于 2019 年 12 月 11—16 日进行。利用多糖多酚植物总 RNA 提取试剂盒 (上海浦迪生物科技有限公司) 提取样品的总 RNA, 再通过 One-Drop OD-1000 微量分光光度计 (南京五义科技有限公司) 测定提取 RNA 的浓度。利用 HiScript II Q RT SuperMix for qPCR (+ gDNA wiper) 试剂盒 (南京诺唯赞生物科技有限公司) 将总 RNA 反转录为 cDNA, 用 ddH₂O 稀释 18 倍, 于 $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ 保存备用。

利用 Primer Premier 6.0 设计 13 个木质素合成相关基因 (*DcPAL*、*DcC4H*、*Dc4CL*、*DcHCT*、*DcC3'H*、*DcCCoAOMT*、*DcF5H*、*DcCOMT*、*DcCCR*、*DcCAD*、*DcPER1*、*DcLAC1* 和 *DcLAC2*) 的定量检测引物 (Wang et al., 2016a)。以胡萝卜 *DcActin* 基因为内参基因 (Wang et al., 2016b), 采用 Hieff qPCR SYBR Green Master Mix (No Rox) 试剂盒 (上海翊圣生物科技有限公司) 进行 qRT-PCR 反应。扩增体系总体积为 20 μL : 模板 cDNA 2 μL , SYBR Mix 10 μL , ddH₂O 7.2 μL , 正向引物和反向引物各 0.4 μL 。扩增程序为: $95\text{ }^{\circ}\text{C}$ 预变性 5 min; $95\text{ }^{\circ}\text{C}$ 变性 10 s、 $60\text{ }^{\circ}\text{C}$ 退火 30 s, 共 40 个循环。基因的相对表达量利用 $2^{-\Delta\Delta\text{Ct}}$ 法 (Livak & Schmittgen, 2000) 计算。

1.4 数据分析

数据采用 SPSS 25.0 进行方差分析、多重比较及相关性分析。

2 结果与分析

2.1 盐胁迫对胡萝卜 SOD 活性、脯氨酸和可溶性蛋白含量的影响

对‘红福七寸’和‘红芯七寸’胡萝卜在不同浓度 NaCl 处理下的肉质根生理指标测定结果 (图 1) 表明, 两个品种的变化趋势具有一致性。SOD 活性随着 NaCl 处理浓度的增加而上升, 在 $200\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 浓度下达到最大值, 且显著高于对照, ‘红福七寸’和‘红芯七寸’分别为对照的 1.66 倍和 1.83 倍; 脯氨酸和可溶性蛋白含量结果与 SOD 活性相似, 和 NaCl 处理浓度呈正相关。

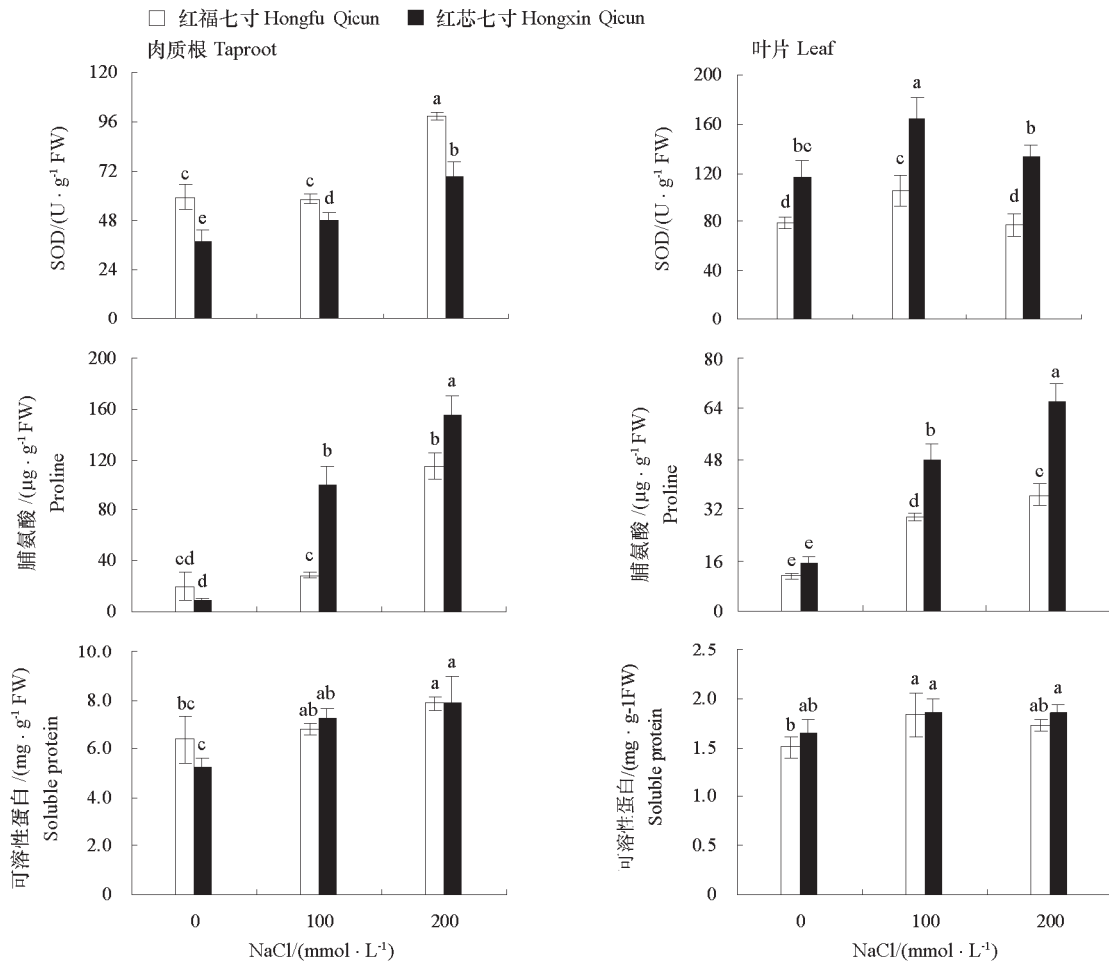


图1 盐胁迫下‘红福七寸’和‘红芯七寸’胡萝卜的变化

不同小写字母表示在0.05水平下差异显著。下同。

Fig. 1 Changes of ‘Hongfu Qicun’ and ‘Hongxin Qicun’ carrots under salt stress treatments

The different lowercases indicate significant differences at 0.05 level. The same below.

两个胡萝卜品种叶片中生理指标的变化趋势也较一致。SOD活性随着NaCl浓度的增加先上升后下降,100 mmol · L⁻¹浓度下两个品种的SOD活性分别为对照的1.35倍和1.40倍,而200 mmol · L⁻¹浓度下与对照差异不显著;脯氨酸含量随着NaCl浓度的增加显著上升,200 mmol · L⁻¹浓度下达到最高水平,分别为对照的3.31倍和4.42倍;可溶性蛋白含量在不同浓度NaCl处理下差异不大,‘红福七寸’在100 mmol · L⁻¹浓度下显著高于对照,而‘红芯七寸’无显著变化。

2.2 盐胁迫对胡萝卜肉质根木质素积累的影响

图2显示了不同浓度NaCl处理下胡萝卜肉质根中的木质素含量,结果表明:两个胡萝卜品种‘红福七寸’和‘红芯七寸’根的木质素含量在不同浓度NaCl处理下的变化趋势具有一致性。随着NaCl浓度的增加,木质素的积累始终显著高于对照,且在100 mmol · L⁻¹浓度下最明显,分别为对照的1.91倍和1.83倍。

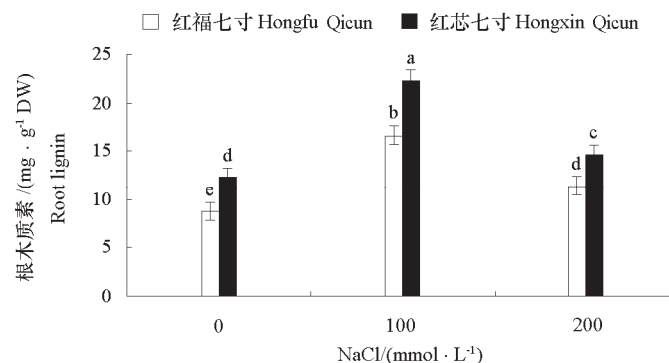
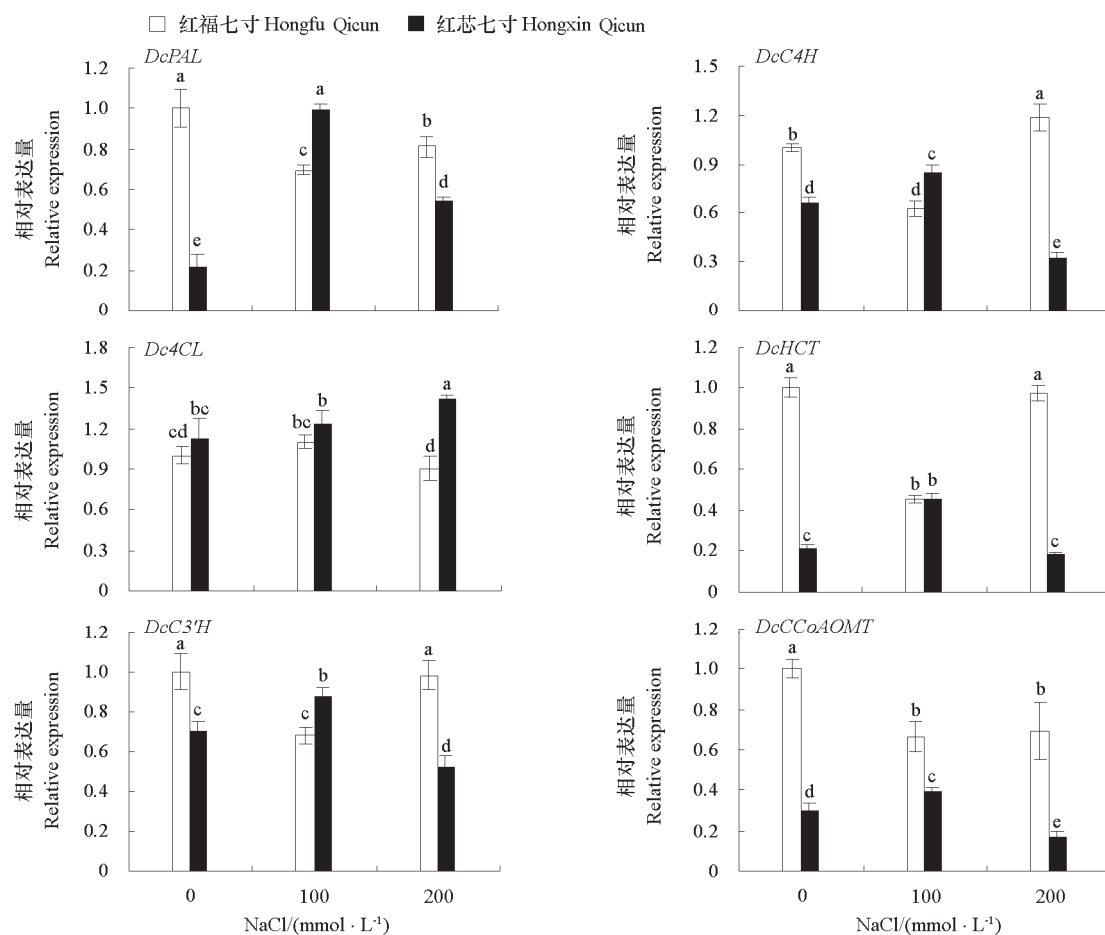


图2 盐胁迫下‘红福七寸’和‘红芯七寸’胡萝卜肉质根木质素的含量

Fig. 2 Lignin contents of ‘Hongfu Qicun’ and ‘Hongxin Qicun’ carrot taproots under salt stress treatments

2.3 木质素合成相关基因的表达分析

qRT-PCR 结果显示, 在 13 个胡萝卜木质素合成相关基因中, 大多数基因参与了对不同浓度盐胁迫的响应, 且在不同胡萝卜品种中的表达水平也存在差异 (图 3)。



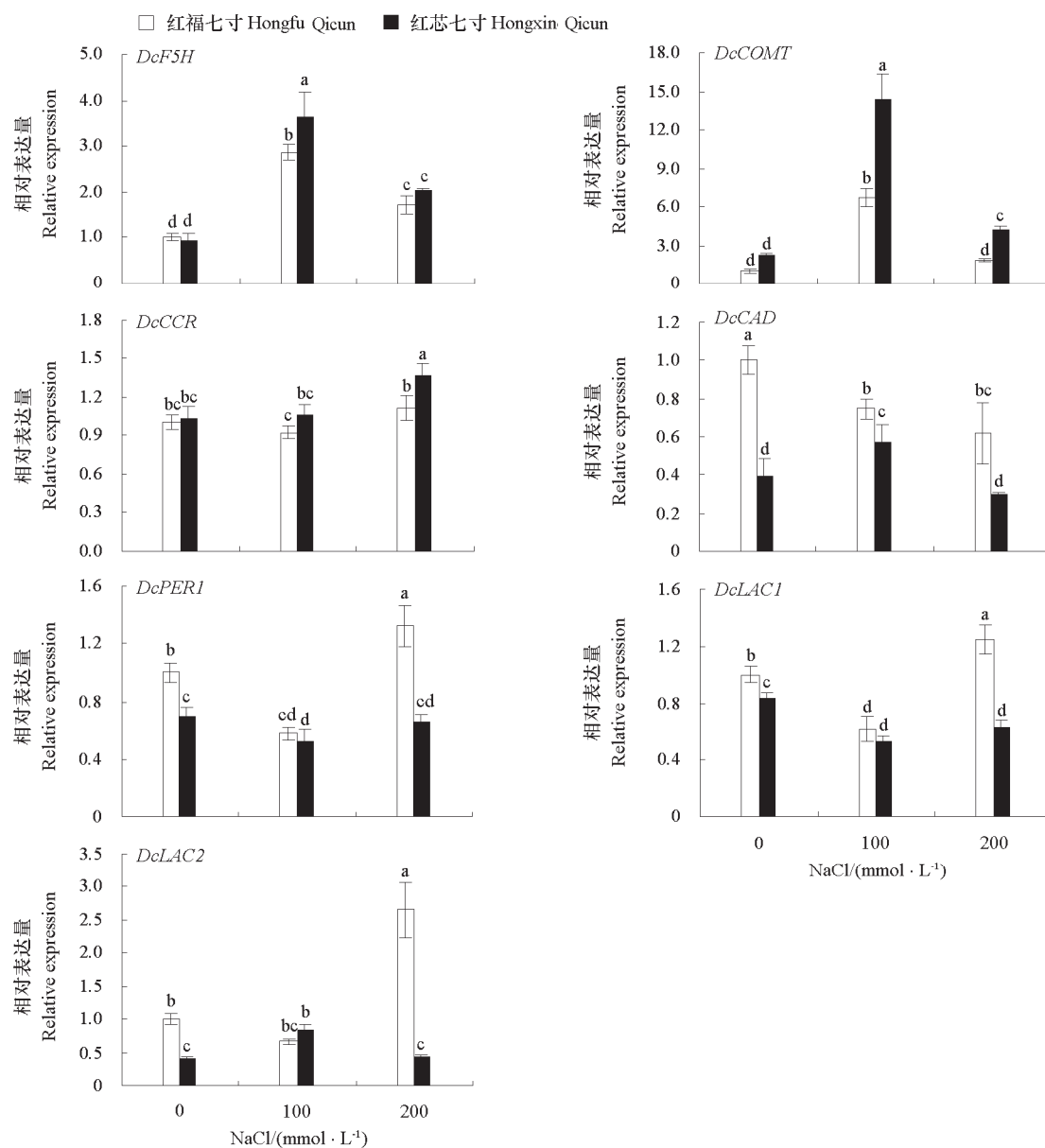


图3 盐胁迫下‘红福七寸’和‘红芯七寸’胡萝卜肉质根中木质素合成相关基因的相对表达量

Fig. 3 Relative expression levels of lignin biosynthesis related genes in ‘Hongfu Qicun’ and ‘Hongxin Qicun’ carrot taproots under salt stress treatments

‘红福七寸’肉质根中, *DcC4H*、*DcPER1* 和 *DcLAC1* 在 100 mmol · L⁻¹ NaCl 处理下表达水平下调, 而在 200 mmol · L⁻¹ NaCl 处理下上调; *DcF5H* 的表达水平在不同浓度盐胁迫下均较对照上调, 而 *DcPAL*、*DcCCoAOMT* 和 *DcCAD* 在不同浓度盐胁迫下下调表达。

‘红芯七寸’肉质根中, *DcC4H*、*DcC3'H* 和 *DcCCoAOMT* 在 100 mmol · L⁻¹ NaCl 处理下表达水平上调, 而在 200 mmol · L⁻¹ NaCl 处理下下调; *DcPAL*、*DcF5H* 和 *DcCOMT* 的表达水平在不同浓度盐胁迫下均上调, 其中 *DcF5H* 和 *DcCOMT* 的表达趋势与‘红福七寸’中相似。

2.4 木质素含量与合成相关基因表达量的相关性分析

表 1 相关性分析显示, 在盐胁迫下, *DcF5H* 和 *DcCOMT* 基因的相对表达量与肉质根木质素含量呈极显著正相关 ($P < 0.01$), 而 *DcPER1* 和 *DcLAC1* 拥有相反的相关性; *Dc4CL* 基因的表达量与肉质根木质素含量显著正相关 ($P < 0.05$), *DcHCT* 和 *DcCCoAOMT* 的相关性则相反; 其余基因的表达量与肉质根木质素含量无显著关系。

表 1 盐胁迫下肉质根木质素含量与木质素合成相关基因相对表达量的相关系数
Table 1 Correlation coefficients of taproots lignin contents and lignin biosynthesis related genes' relative expression levels under salt stress treatments

基因 Gene	相关系数 Correlation coefficient	基因 Gene	相关系数 Correlation coefficient
<i>DcPAL</i>	0.175	<i>DcCOMT</i>	0.955**
<i>DcC4H</i>	- 0.277	<i>DcCCR</i>	- 0.015
<i>Dc4CL</i>	0.478*	<i>DcCAD</i>	- 0.296
<i>DcHCT</i>	- 0.474*	<i>DcPER1</i>	- 0.696**
<i>DcC3'H</i>	- 0.270	<i>DcLAC1</i>	- 0.760**
<i>DcCCoAOMT</i>	- 0.475*	<i>DcLAC2</i>	- 0.289
<i>DcF5H</i>	0.902**		

注: *和**分别表示在 0.05 和 0.01 水平下显著相关。
Note: * and ** represent significant correlations at 0.05 and 0.01 levels, respectively.

3 讨论

盐害引起的高渗胁迫和高离子胁迫导致植物生长受到抑制, 根生物量减少 (Tang et al., 2015), 同时, 胡萝卜作为根菜类作物, 其食用部位肉质根中的木质素含量常受盐害影响, 从而影响产量和食用口感 (Neves et al., 2010)。

盐胁迫会使植株产生大量活性氧 (ROS) 打破 ROS 平衡, 引起氧化损伤、离子毒性并破坏细胞内部的稳态 (Hasanuzzaman et al., 2013)。本研究中, 盐胁迫下胡萝卜肉质根和叶中的 SOD 活性均上升, 但叶中在高 NaCl 浓度下较低浓度下降, 表明 ROS 的含量可能已超过调控阈值, 过量的 ROS 无法清除导致 SOD 活性降低或被分解 (Song et al., 2006)。为减轻活性氧的负面影响, 植物除了提高 SOD 活性外, 还产生脯氨酸和可溶性蛋白等渗透调节物质, 对酶活性有积极影响 (Amini & Ehsanpour, 2005; 陈淑芳 等, 2005)。盐胁迫下两个胡萝卜品种肉质根中脯氨酸和可溶性蛋白含量均上升, 而叶中可溶性蛋白含量在盐胁迫下无显著变化。脯氨酸和可溶性蛋白含量的增加可以提高细胞渗透压以抵抗外界高渗环境, 而叶中可溶性蛋白含量变化不显著可能是盐溶液灌根处理对叶片的影响不明显所致。

前人研究表明, 在盐胁迫下番茄根、茎、叶 (Sánchez-Aguayo et al., 2004)、淡水鸢尾节间组织 (Kelij et al., 2015) 木质素含量均上升。本研究中两个不同品种胡萝卜在 100 mmol · L⁻¹ NaCl 盐胁迫下肉质根木质素含量较对照均有显著上升, 200 mmol · L⁻¹ NaCl 盐胁迫下木质素含量较 100 mmol · L⁻¹ NaCl 胁迫下低, 但仍显著高于对照。根系沉积木质素是植物重要的环境适应能力, 它使植物能够在压力条件下生长 (Liu et al., 2015), 木质素含量的增加有助于提高植物对盐分毒性作用的抗性 (Srivastava et al., 2015)。

木质素根据合成单体的不同, 可分为 H - 木质素、S - 木质素、G - 木质素 3 类, 其合成受多种酶共同调控, 其中 F5H 和 COMT 分别负责木质素前体的羟基化和甲基化, 是 S - 木质素合成途径中

的关键酶 (Guo et al., 2001; Huntley et al., 2003)。已有的研究表明, 拟南芥 *F5H* 的过表达会导致木质素富集 (Weng et al., 2010), 梨中 *F5H* 的相对表达量与木质素含量呈正相关 (徐超 等, 2015)。本试验也得到相似结果, *DcF5H* 的相对表达量与木质素的积累密切相关。咖啡酸 - *O* - 甲基转化酶 (COMT) 是木质素生物合成的甲基化酶, 负责催化木质素前体的甲基化。Ni 等 (1994) 通过抑制烟草 *COMT* 基因的表达, 降低了烟草中木质素含量。在杨树的研究中 (Jouanin et al., 2000) 也有类似的结果。研究表明, *DcCOMT* 的表达趋势与胡萝卜肉质根木质素的素含量变化高度正相关。结合以上分析, 200 mmol · L⁻¹ NaCl 盐胁迫下木质素含量较 100 mmol · L⁻¹ NaCl 胁迫下低, 可能是胡萝卜本身的特点, 也可能为 *DcF5H* 和 *DcCOMT* 在不同浓度盐胁迫下的差异表达导致。综上所述, 推测 *DcF5H* 和 *DcCOMT* 可能是胡萝卜响应盐胁迫下肉质根木质素合成途径中的关键基因。本研究结果为认识胡萝卜在盐胁迫下木质素的动态变化提供了新见解。

References

- Amini F, Ehsanpour A A. 2005. Soluble proteins, proline, carbohydrates and Na⁺/K⁺ changes in two tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) cultivars under in vitro salt stress. *American Journal of Biochemistry and Biotechnology*, 1 (4): 204 - 208.
- Boudet A M. 2000. Lignins and lignification: selected issues. *Plant Physiology and Biochemistry* (Paris), 38 (1 - 2): 81 - 96.
- Cervilla L M, Rosales M A, Rubio-Wilhelmi M M, Sánchez-Rodríguez E, Blasco B, Ríos J J, Romero L, Ruiz L M. 2009. Involvement of lignification and membrane permeability in the tomato root response to boron toxicity. *Plant Science*, 176 (4): 545 - 552.
- Chen Shu-fang, Zhu Yue-lin, Liu You-liang, Li Shi-jun. 2005. Effects of NaCl stress on activities of protective enzymes, contents of osmotic adjustment substances and photosynthetic characteristics in grafted tomato seedlings. *Acta Horticulturae Sinica*, 32 (4): 609 - 613. (in Chinese)
- 陈淑芳, 朱月林, 刘友良, 李式军. 2005. NaCl 胁迫对番茄嫁接苗保护酶活性、渗透调节物质含量及光合特性的影响. *园艺学报*, 32 (4): 609 - 613.
- Gill S S, Tuteja N. 2010. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 48 (12): 909 - 930.
- Guo D, Chen F, Inoue K, Blount J W, Dixon R A. 2001. Downregulation of caffeic acid 3-*O*-methyltransferase and caffeoyl CoA 3-*O*-methyltransferase in transgenic alfalfa: impacts on lignin structure and implications for the biosynthesis of G and S lignin. *The Plant Cell*, 13 (1): 73 - 88.
- Hasanuzzaman M, Nahar K, Fujita M. 2013. *Ecophysiology and responses of plants under salt stress*. New York: Springer: 25 - 87.
- Hasegawa P M, Bressan R A, Zhu J K, Bohnert H J. 2000. Plant cellular and molecular responses to high salinity. *Annual Review of Plant Biology*, 51 (1): 463 - 499.
- Huntley S K, Ellis D, Gilbert M, Chapple C, Mansfield S D. 2003. Significant increases in pulping efficiency in C4H-F5H-transformed poplars: improved chemical savings and reduced environmental toxins. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 51 (21): 6178 - 6183.
- Jouanin L, Goujon T, Nadaï V, Martin M T, Mila I, Vallet C, Pollet B, Yoshinaga A, Chabbert B, Petit-Conil M, Lapierre C. 2000. Lignification in transgenic poplars with extremely reduced caffeic acid *O*-methyltransferase activity. *Plant Physiology*, 123 (4): 1363 - 1374.
- Kelij S, Majd A, Nematzade G, Jonoubi P. 2015. Activation of lignin biosynthetic enzymes during internodal development of *Aeluropus littoralis* exposed to NaCl. *Journal of Genetic Resources*, 1 (1): 19 - 24.
- Khalid M F, Hussain S, Anjum M A, Ahmad S, Ali M A, Ejaz S, Morillon R. 2020. Better salinity tolerance in tetraploid vs diploid volkamer lemon seedlings is associated with robust antioxidant and osmotic adjustment mechanisms. *Journal of Plant Physiology*, 244: 153071.
- Liu Q, Zheng L, He F, Zhao F, Shen Z, Zheng L. 2015. Transcriptional and physiological analyses identify a regulatory role for hydrogen peroxide in the lignin biosynthesis of copper-stressed rice roots. *Plant and Soil*, 387 (1-2): 323 - 336.
- Livak K J, Schmittgen T D. 2001. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the 2^{-ΔΔCT} method. *Methods*, 25 (4): 402 - 408.
- Neves G Y S, Marchiosi R, Ferrarese M L L, Siqueira-Soares R C, Ferrarese-Filho O. 2010. Root growth inhibition and lignification induced by salt

- stress in soybean. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 196 (6): 467 - 473.
- Ni W, Paiva N L, Dixon R A. 1994. Reduced lignin in transgenic plants containing a caffeic acid *O*-methyltransferase antisense gene. *Transgenic Research*, 3 (2): 120 - 126.
- Qi Qi, Ma Shu-rong, Xu Wei-dong. 2020. Advances in the effects of salt stress on plant growth and physiological mechanisms of salt tolerance. *Molecular Plant Breeding*, 18 (8): 2741 - 2746. (in Chinese)
- 齐 琪, 马书荣, 徐维东. 2020. 盐胁迫对植物生长的影响及耐盐生理机制研究进展. *分子植物育种*, 18 (8): 2741 - 2746.
- Sánchez-Aguayo I, Rodríguez-Galán J M, García R, Torreblanca J, Pardo J M. 2004. Salt stress enhances xylem development and expression of *S*-adenosyl-L-methionine synthase in lignifying tissues of tomato plants. *Planta*, 220 (2): 278 - 285.
- Song F, Yang C, Liu X, Li G. 2006. Effect of salt stress on activity of superoxide dismutase (SOD) in *Ulmus pumila* L. *Journal of Forestry Research*, 17 (1): 13 - 16.
- Srivastava S, Vishwakarma R K, Arafat Y A, Gupta S K, Khan B M. 2015. Abiotic stress induces change in Cinnamoyl CoA Reductase (CCR) protein abundance and lignin deposition in developing seedlings of *Leucaena leucocephala*. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 21 (2): 197 - 205.
- Tan Guo-fei, Wang Feng, Ma Jing, Tian Chang, Chen Yi-yun, Xiong Ai-sheng. 2014. Changes of taste and content of some nutritional components of carrot during storage period under room temperature. *Journal of Plant Resources and Environment*, 23 (1): 107 - 109. (in Chinese)
- 谭国飞, 王 枫, 马 静, 田 畅, 陈逸云, 熊爱生. 2014. 室温贮藏过程中胡萝卜口感及部分营养成分含量变化. *植物资源与环境学报*, 23 (1): 107 - 109.
- Tang X, Mu X, Shao H, Wang H, Brestic B. 2015. Global plant-responding mechanisms to salt stress: physiological and molecular levels and implications in biotechnology. *Critical Reviews in Biotechnology*, 35 (4): 425 - 437.
- Wang G L, Huang Y, Zhang X Y, Xu Z S, Wang F, Xiong A S. 2016a. Transcriptome-based identification of genes revealed differential expression profiles and lignin accumulation during root development in cultivated and wild carrots. *Plant Cell Reports*, 35 (8): 1743 - 1755.
- Wang G L, Tian C, Jiang Q, Xu Z S, Wang F, Xiong A S. 2016b. Comparison of nine reference genes for real-time quantitative PCR in roots and leaves during five developmental stages in carrot (*Daucus carota* L.). *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 91 (3): 264 - 270.
- Weng J K, Mo H, Chapple C. 2010. Over-expression of F5H in COMT-deficient *Arabidopsis* leads to enrichment of an unusual lignin and disruption of pollen wall formation. *The plant journal*, 64 (6): 898 - 911.
- Wimmer M A, Mühling K H, Läuchli A, Brown P H, Goldbach H E. 2003. The interaction between salinity and boron toxicity affects the subcellular distribution of ions and proteins in wheat leaves. *Plant, Cell & Environment*, 26 (8): 1267 - 1274.
- Xu Chao, Fang Zhi, Yang Fang-mei, Yang Jun-yi, Yan Chong-chong, Zou He-wei, Zhang Jin-yun, Lin Yi, Cai Yong-ping. 2015. Analysis of *F5H* expression and stone cell development in *Pyrus bretschneideri* cv. Dangshan Su fruit. *Plant Physiology Journal*, 51 (5): 778 - 784. (in Chinese)
- 徐 超, 方 志, 杨芳梅, 杨君祎, 闫冲冲, 邹鹤伟, 张金云, 林 毅, 蔡永萍. 2015. 砀山酥梨果实 *F5H* 表达与石细胞发育的分析. *植物生理学报*, 51 (5): 778 - 784.
- Yang R L, Jarvis D J, Chen H, Beilstein M A, Grimwood J, Jenkins J, Shu S Q, Prochnik S, Xin M M, Ma C, Schmutz J, Wing R A, Mitchell-Olds T, Schumaker S K, Wang X F. 2013. The reference genome of the halophytic plant *Eutrema salsugineum*. *Frontiers in Plant Science*, 4: 46.
- Zelko I N, Mariani T J, Folz R J. 2002. Superoxide dismutase multigene family: a comparison of the CuZn-SOD (SOD1), Mn-SOD (SOD2) and EC-SOD (SOD3) gene structures, evolution, and expression. *Free Radical Biology and Medicine*, 33 (3): 337 - 349.
- Zhang Zhi-gang, Shang Qing-mao, Wang Li-hao, Mao Sheng-li, Zhang Bao-xi. 2009. The characteristics of active oxygen metabolism in pepper leaf cells under suboptimal temperature, weak light and salt stress. *Acta Horticulturae Sinica*, 36 (11): 1603 - 1610. (in Chinese)
- 张志刚, 尚庆茂, 王立浩, 毛胜利, 张宝玺. 2009. 亚适温、弱光照及盐胁迫下辣椒叶片活性氧代谢特征. *园艺学报*, 36 (11): 1603 - 1610.
- Zhao Q, Dixon R A. 2011. Transcriptional networks for lignin biosynthesis: more complex than we thought?. *Trends in Plant Science*, 16 (4): 0 - 233.