

干旱胁迫对马铃薯类黄酮和类胡萝卜素合成关键酶基因表达的影响

范 敏^{1,2,3}, 金黎平¹, 黄三文¹, 谢开云¹, 刘庆昌², 屈冬玉^{1,2*}

(¹ 中国农业科学院蔬菜花卉研究所, 北京 100081; ² 中国农业大学农学与生物技术学院, 北京 100094; ³ 新疆农业大学园艺系, 乌鲁木齐 830052)

摘 要: 利用马铃薯抗旱二倍体材料 H145 和对干旱敏感二倍体材料 H214, 通过半定量 RT-PCR 方法研究了干旱胁迫 0、7、10、12、14 d 时叶片和根系中 3-二氢黄酮羟化酶 (F3H) 基因、黄酮合成酶 (FLS) 基因和 γ -胡萝卜素羟化酶 1 (HYD-1) 基因的表达状况。结果表明: 干旱胁迫过程中马铃薯品系 H145 和 H214 叶片和根系中 F3H 基因、FLS 基因、HYD-1 基因的表达量在轻度或中度干旱胁迫下有不同程度的增加, 但品系 H145 在干旱的早期叶片中 F3H 基因表达量比根系中增加快, 并且叶片中 FLS 基因和 HYD-1 基因受干旱诱导的表达持续时间比根系中; 品系 H214 叶片中 F3H 基因受干旱诱导表达持续的时间比根系中, 在干旱的早期叶片里 FLS 基因和 HYD-1 基因表达量没有根系中增加快。说明 F3H、FLS 和 HYD-1 基因参与了马铃薯抗旱反应, 但不同的品系这些基因起作用的方式可能不同。

关键词: 马铃薯; 干旱胁迫; 类黄酮; 类胡萝卜素; 酶; 基因表达

中图分类号: S 532 **文献标识码:** A **文章编号:** 0513-353X (2008) 04-0535-08

Effects of Drought on Gene Expressions of Key Enzymes in Carotenoid and Flavonoid Biosynthesis in Potato

FAN Min^{1,2,3}, JIN Liping¹, HUANG San-wen¹, XIE Kai-yun¹, LIU Qing-chang², and QU Dong-yu^{1,2*}

(¹ Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China; ² College of Agronomy and Biotechnology, China Agricultural University, Beijing 100094, China; ³ Department of Horticulture, Xinjiang Agricultural University, Urumqi 830052, China)

Abstract: The γ -carotene hydroxylase-1 (HYD-1), flavonone-3-hydroxylase (F3H) and flavonol synthase (FLS) are key enzymes in biosynthesis of flavonoid and carotenoid. The transcript levels of genes of these three key enzymes were investigated by semi-quantitative RT-PCR under drought (withholding watering for 0, 7, 10, 12, 14 days respectively) in drought tolerance genotype of diploid H145 and drought susceptible genotype of diploid H214. The results showed that the gene transcript of these three key enzymes was increased in leaves and roots of two genotypes under mild and moderate drought. In the genotype of H145, the transcript level of F3H gene in leaves increased faster than that in roots, and the duration of transcript of FLS & HYD-1 gene in leaves was longer than that in roots under drought stress. In genotype of H214, the duration of transcript of F3H gene in leaves was longer than that in the roots, the transcript level of FLS and HYD-1 gene in leaves increased slower than that in roots under drought stress. The results suggested that the genes of γ -carotene hydroxylase-1, flavonone-3-hydroxylase and flavonol synthase were concerned with the drought tolerance in potato, and there might be different acting models of these genes under drought in different genotypes.

收稿日期: 2007 - 10 - 19; 修回日期: 2008 - 03 - 05

基金项目: 国家 '863' 计划项目 (2006AA100107)

* 通讯作者 Author for correspondence (E-mail: dyqu@mail.caas.net.cn)

Key words: potato; *Solanum tuberosum* L.; drought stress; flavonoid; carotenoid; enzyme; gene expression

马铃薯的产量和质量受干旱胁迫的影响非常明显, 因此选育抗旱的优良品种, 探明其抗旱机制, 有极其重要的意义。

植物在干旱胁迫下体内发生一系列生理生化变化来协调代谢, 减少水分散失或增加水分获取, 以保证光合作用等生命活动正常的进行, 其中增加体内抗氧化物质是很多植物抵抗干旱胁迫的有效方式之一 (Kranner & Birtic, 2005)。

类黄酮和类胡萝卜素是植物体中抗氧化的重要物质 (Treutter, 2006), 一方面在消除和减轻由干旱等逆境引发的活性氧伤害方面直接发挥作用 (Niyogi et al, 1997, 1998; Tattini et al, 2004), 另一方面类黄酮和类胡萝卜素通过逆境激素 ABA 间接在植物抗旱中发挥作用。类黄酮代谢与 ABA 调控的逆境反应通路相互交叉, 使用相同的转录因子 (Lloyd et al, 1992; Balakumar et al, 1993; Christie et al, 1994; Grotewold et al, 1994; Reddy et al, 1994; Abe et al, 1997; Liming et al, 2002; Winkel-Shirley, 2002; Ithal & Reddy, 2004), 并且部分类胡萝卜素作为 ABA 合成的底物参与植物抵抗干旱 (Milborrow, 2001; Hazen et al, 2003)。

作者利用从大量马铃薯种质资源中筛选出来的抗旱二倍体材料 H145 和对干旱敏感二倍体材料 H214, 利用 3-二氢黄酮羟化酶基因、黄酮合成酶基因、-胡萝卜素羟化酶 1 基因的保守区域特异引物, 通过半定量 RT-PCR 方法研究不同干旱胁迫下两个马铃薯品系叶片和根系中上述 3 种酶基因的表达状况, 为深入了解马铃薯抗旱能力与类胡萝卜素、类黄酮参与的抗氧化反应之间的关系提供信息。

1 材料与方法

1.1 材料与处理

以马铃薯抗旱二倍体品系 H145 (该品系叶色深绿、根系发达) 和干旱敏感二倍体品系 H214 (该品系叶色浅绿、叶片较大、生长速度快) 为材料, 用 10 cm × 10 cm 苗钵栽培。试验重复 2 次, 每处理小区 4 株。

干旱处理共设 5 个, 分别为停止浇水后 0 (对照)、7、10、12 和 14 d。5 个处理 H145 叶片相对含水量依次为 88.5%、85.4%、83.1%、78.6% 和 77.5%; H214 叶片相对含水量依次为 87.7%、85.3%、82.7%、77.8% 和 76.5%。

相对含水量 (%) = (鲜样质量 - 干样质量) / (吸涨质量 - 干样质量) × 100。

参照 Ober 等 (2005) 的方法, 将幼苗放在光照培养箱中通过控制浇水进行干旱处理, 箱内昼/夜温度为 23/18℃, 相对湿度为 80%~90%, 光量子通量密度为 200 mol·m⁻²·s⁻¹, 光照时间为 12 h·d⁻¹。

取样时期为苗龄 40~50 d (8~10 片叶), 取样部位为顶部 2~3 片叶。

1.2 基因特异引物设计

-胡萝卜素羟化酶 1 (HYD-1) 基因保守区域引物参照 Tian 等 (2003) 设计的引物, 扩增片段为 HYD-1 的羧基端基因编码序列从 +418 到 +887。

根据 GenBank 中发表的马铃薯黄酮合成酶 (FLS) 基因、3-二氢黄酮羟化酶 (F3H) 基因序列 (序列号 X92178、AY102035.1、AB269919.1、AY954032.1), 用 Primer 5.0 软件设计基因保守序列特异引物 (表 1)。

表 1 用于 RT-PCR 的类胡萝卜素和类黄酮合成途径关键酶基因的引物序列

Table 1 Primers used in RT-PCR to verify the expression pattern of carotenoid and flavonoid synthesis genes

基因 Gene	正向引物序列 Sequence of forward primer	反向引物序列 Sequence of reverse primer
<i>FLS</i>	5'-AGGTGGCAAAGGTCCAAACA-3'	5'-GCAGCCACTTTGCGTATTCC-3'
<i>F3H</i>	5'-TAGCCA TCTACA GGGTGAA GTG-3'	5'-CATTTGGTGCTGGA TTCTGG-3'
<i>HYD-1</i>	5'-CTCGTGCAACAAGC GTTTC-3'	5'-GGCGACCTTTCGGAAGGTAA-3'

1.3 半定量 RT-PCR

RNA 提取采用液氮研磨加 Trizol (Invitrogen) 法, cDNA 的合成按 Invitrogen 的 SuperscriptRT 操作说明进行。

半定量 RT-PCR 操作参考王桂荣等 (2005) 的方法进行, 以 1 μ L cDNA 为模板, 加入 10 \times ExTaq 缓冲液 5 μ L (含 Mg^{2+}), *FLS* 或 *F3H* 或 *HYD-1* 正向和反向引物各 0.4 μ L ($20 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$), 内标基因 *Actin* 的扩增引物各 0.4 μ L (*Actin*: 5'-CAGCAACTGGGATGATATGG-3' 和 5'-ATTTCGCTTTCAGCAGTGGT-3'), 10 mmol $\cdot \text{L}^{-1}$ dNTP 1 μ L, ExTaq DNA 聚合酶 0.25 μ L ($5 \text{ U} \cdot \mu\text{L}^{-1}$), 加水至 50 μ L。

内标引物和特异引物分别扩增, 反应条件为 94 $^{\circ}\text{C}$ 5 min; 94 $^{\circ}\text{C}$ 30 s, 57 $^{\circ}\text{C}$ 1 min, 72 $^{\circ}\text{C}$ 2 min, 30 个循环; 72 $^{\circ}\text{C}$ 10 min。

PCR 产物用 1.2% 的琼脂糖凝胶电泳检测。

1.4 RT-PCR 产物的序列测定

将 RT-PCR 扩增产物连接到 pMD-18T 载体, 再通过蓝白斑筛选转化 DH5 感受态细胞, 样品由中国农业科学院作物科学研究所重大科学工程开放实验室测序。

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫下 3-二氢黄酮羟化酶 (*F3H*) 基因表达情况

用设计的 *F3H* 基因保守区特异引物进行 RT-PCR, 扩增 cDNA 片段长度为 551 bp, 经测序验证是目标片段 *F3H* 基因保守区域。

从图 1, A 和 B 中可以看出, 在干旱处理 7 d 时 *F3H* 基因在马铃薯 H145 的叶片中表达量比对照明显增加, 并达到较高的水平, 随后表达量有所下降, 到 14 d 时降到与对照相同水平; 在 H145 的根系中, 干旱胁迫下 *F3H* 基因的表达逐渐增加, 处理 10 d 时达到高峰, 随后下降, 到 14 d 时降到对照表达水平。

从以上结果可以看出, 干旱胁迫时马铃薯 *F3H* 基因在抗旱品系 H145 的叶片和根系中表达量都比对照明显增加, 但在干旱的早期叶片中 *F3H* 基因表达量比根系中增加快。

从图 1, C 和 D 中可以看出, 随着干旱胁迫的持续, H214 叶片中的 *F3H* 基因表达量逐渐增加, 干旱处理 12 d 时达到高峰, 随后下降, 14 d 时仍比对照表达量多; 干旱胁迫时根系中 *F3H* 基因表达量比对照明显增加, 到 10 d 时达到最高值, 14 d 时下降到对照水平。

以上结果可以看出, 干旱胁迫时, 马铃薯 *F3H* 基因在干旱敏感品系 H214 的叶片和根系中表达量都比对照明显增加, 但叶片中 *F3H* 基因干旱诱导表达持续的时间比根系中长。

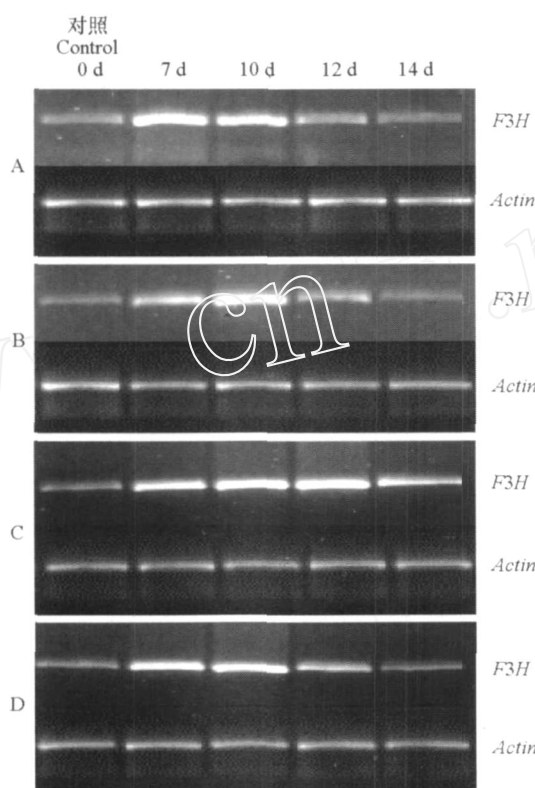


图 1 半定量 PCR分析干旱胁迫下马铃薯品系 H145、H214 叶片和根系 F3H 转录的情况

A. H145 的叶片; B. H145 的根; C. H214 的叶片; D. H214 的根。

Fig. 1 Transcript level of F3H in potato genotype H145 & H214 at leaves and roots during drought by semi quantitative RT-PCR

A. Leaf of H145; B. Root of H145;

C. Leaf of H214; D. Root of H214.

2.2 干旱胁迫下黄酮合成酶 (FLS) 基因表达情况

用设计的 *FLS* 基因保守区特异引物进行 RT-PCR, 扩增 cDNA 片段长度为 553 bp, 扩增片段经测序验证是目标片段 *FLS* 基因保守区域。

从图 2, A 和 B 中可以看出, 在干旱胁迫下马铃薯 *FLS* 基因在抗旱品系 H145 的叶片中表达量略有增加, 到 12 d 时达到最大值, 随后有所下降, 到 14 d 时下降到对照水平; 在 H145 的根系中, 干旱胁迫下 *FLS* 基因的表达逐渐增加, 干旱处理 10 d 时达到高峰, 随后下降, 到 14 d 时没有检测到其表达。

以上结果说明: 干旱胁迫下, 抗旱马铃薯品系 H145 叶片中黄酮合成酶 (*FLS*) 基因受干旱诱导的表达持续时间比根系的长。

从图 2, C 和 D 中可以看出: 随着干旱胁迫的持续, H214 叶片中的 *FLS* 基因表达量逐渐增加, 干旱处理 10 d 时达到高峰, 随后表达量下降, 到 14 d 时下降到对照水平; 干旱胁迫下根系中的 *FLS* 基因表达量迅速增加, 7 d 时达到高峰, 随后下降, 14 d 时下降到对照水平。

从以上结果可以看出, 干旱胁迫时, 马铃薯 *FLS* 基因在干旱敏感品系 H214 的叶片和根系中表达量都比对照明显增加, 但在干旱的早期叶片里 *FLS* 基因表达量没有根系里增加快。

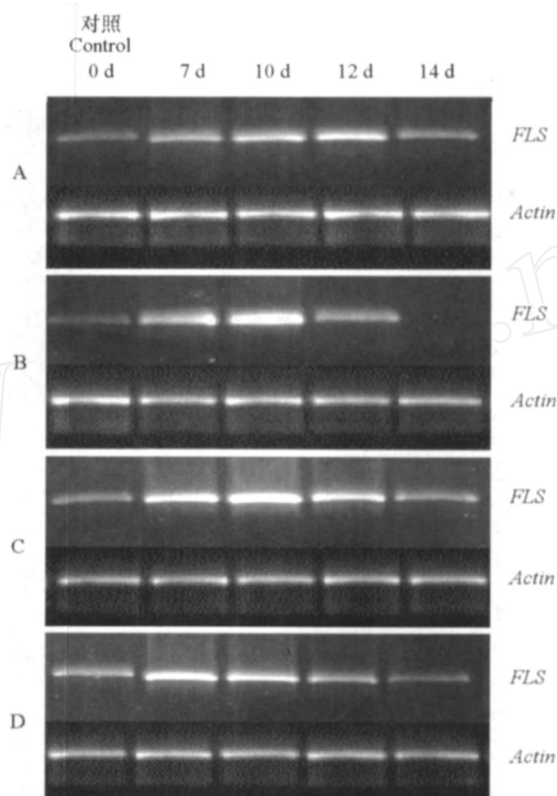


图 2 半定量 PCR 分析干旱胁迫下马铃薯品系 H145、H214 叶片和根系 FLS 转录的情况

A. H145 的叶片; B. H145 的根; C. H214 的叶片; D. H214 的根。

Fig. 2 Transcript level of FLS in potato genotype H145 & H214 at leaves and roots during drought by semi quantitative RT-PCR

A. Leaf of H145; B. Root of H145;

C. Leaf of H214; D. Root of H214.

2.3 干旱胁迫下 -胡萝卜素羟化酶 1 (HYD-1) 基因表达情况

用 *HYD-1* 基因保守区特异引物进行 RT-PCR, 扩增片段为 *HYD-1* 的羧基端基因编码序列从 +418 到 +887, 扩增 cDNA 片段长度为 469 bp, 经试验证明是目标片段 *HYD-1* 基因保守区域。

从图 3, A 和 B 中可以看出, 干旱胁迫下马铃薯 *HYD-1* 基因在 H145 的叶片中表达量逐渐增加, 到 12 d 达到最高的水平, 随后表达量有所下降, 到 14 d 时降至对照水平; 在 H145 的根系中, 干旱胁迫下 *HYD-1* 基因的表达在干旱处理的前期 (处理 7 d) 表达量没有明显变化, 随着干旱胁迫的持续 *HYD-1* 基因表达量呈上升趋势, 干旱处理 10 d 时达到高峰, 随后表达量下降, 到 14 d 时没有检测到其表达。

以上结果说明, 干旱胁迫下, 抗旱马铃薯品系 H145 叶片中 -胡萝卜素羟化酶 1 (*HYD-1*) 基因受干旱诱导的表达持续时间比根系里的长。

从图 3, C 和 D 中可以看出, 干旱胁迫下, H214 叶片中 *HYD-1* 基因表达量增加, 干旱胁迫的 7 ~ 12 d 表达量都比对照高, 14 d 时降到对照水平; 干旱胁迫下根系中 *HYD-1* 基因表达量迅速增加, 处理 7 d 时达到高峰, 随后表达量下降, 14 d 时低于对照水平。

从以上结果可以看出, 干旱胁迫时, 马铃薯 *HYD-1* 基因在干旱敏感品系 H214 的叶片和根系中表达量都比对照明显增加, 但叶片里 *HYD-1* 基因表达量在干旱的早期没有根系里增加快。

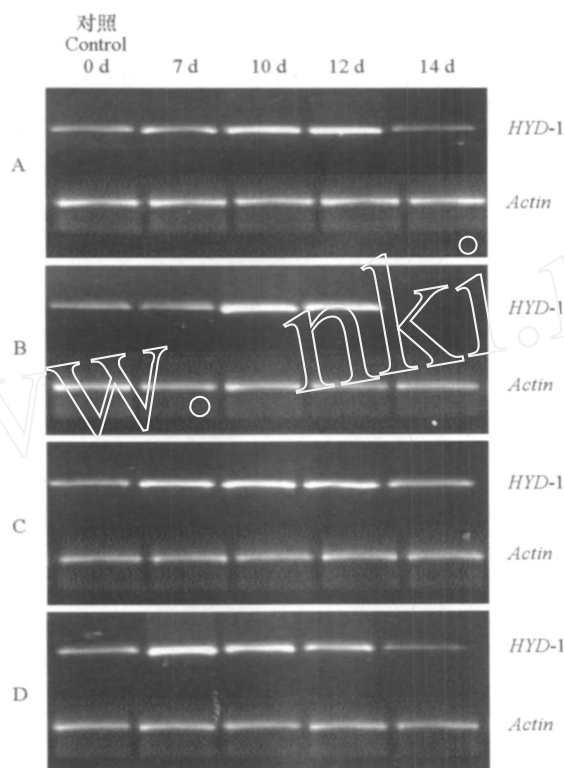


图 3 半定量 PCR 分析干旱胁迫下马铃薯品系 H145、H214 叶片和根系 HYD-1 转录的情况

A. H145 的叶片; B. H145 的根; C. H214 的叶片; D. H214 的根。

Fig. 3 Transcript level of HYD-1 in potato genotype H145 & H214 at leaves and roots during drought by semi quantitative RT-PCR

A. Leaf of H145; B. Root of H145;

C. Leaf of H214; D. Root of H214.

3 讨论

3.1 3-二氢黄酮羟化酶 (F3H) 基因

干旱胁迫下, 3-二氢黄酮羟化酶 (F3H) 基因表达状况在不同的品种、不同的组织器官中是不同的, 其原因可能是不同的品种在抵抗干旱引发的氧胁迫时, 3-二氢黄酮羟化酶 (F3H) 所起的作用不同, 也可能是不同组织器官受干旱胁迫的伤害程度不同, 类黄酮等抗氧化剂发挥作用的方式不同。

Watkinson 等 (2006) 用马铃薯种 Andigena 3 个品系为材料, 研究在干旱胁迫下类黄酮代谢途径中有关基因的表达, 发现干旱胁迫下, 除了 3-二氢黄酮羟化酶 (F3H) 基因表达增加外, 还有多个基因表达量增加, 如: 二氢黄酮 3-羟化酶基因、查尔酮异构酶基因、黄烷酮-3-羟化酶基因、黄烷酮-3-羟化酶基因、二氢类黄酮还原酶基因、类黄酮糖基转移酶基因。花青素合成途径中相关基因表达量也增加, 黄酮醇合成酶、3-羟基黄酮醇羟化酶基因、黄烷酮醇还原酶基因、花色甙糖基转移酶基因、花青素-鼠李糖转移酶基因、花青素-鼠李糖糖基转移酶基因表达量增加。但 Andigena 3 个品系类黄酮代谢途径中以上基因的表达方式不同, 并且在中等程度干旱和严重干旱条件下这几个基因的表达情况是不一样的, 说明类黄酮在马铃薯抗旱中确实发挥着重要作用, 但是因品种不同, 组织器官不同, 干旱胁迫的程度不同, 类黄酮发挥作用的机制也不同。

3.2 黄酮合成酶 (FLS) 基因

干旱胁迫下黄酮合成酶 (FLS) 基因表达状况在两个品种、叶片和根系中是不同的。原因可能是不同的品种在抵抗干旱引发的氧胁迫时, 黄酮合成酶 (FLS) 所起作用不同, 也可能是不同的组织器官受干旱胁迫的伤害程度不同, 类黄酮等抗氧化剂发挥作用的方式不同。

干旱胁迫下玉米叶片类黄酮代谢途径中咖啡酮转甲基酶含量增加 (Vincent et al, 2005)。干旱胁迫下火炬松叶片中类黄酮代谢途径中多个基因表达量增加, 查尔酮异构酶基因、异黄酮还原酶基因、柚皮素 - 2 - O - 双加氧酶基因、白花色苷还原酶基因表达量增加, 但在中等程度干旱和严重干旱条件下这几个基因的表达情况是不一样的 (Watkinson et al, 2003), 说明类黄酮在马铃薯抗旱中确实发挥着重要作用, 但是不同品种、不同组织器官、不同程度的干旱胁迫下, 类黄酮发挥作用的机制可能不同。

3.3 -胡萝卜素羟化酶 1 (HYD-1) 基因

-胡萝卜素羟化酶是类胡萝卜素、新黄质合成途径中一个重要的酶 (Davison et al, 2002), 在ABA生物合成中起重要作用 (Tian et al, 2004)。干旱胁迫下马铃薯 -胡萝卜素羟化酶 1 (HYD-1) 基因表达增加, 可能是干旱胁迫下细胞中线粒体、叶绿体等产生过多的活性氧或自由基对细胞造成伤害, 细胞需要较多类胡萝卜素或新黄质循环色素来消除活性氧的危害, 这样就需要增加类胡萝卜素的合成, 因而 HYD-1 基因的表达量增加。另一方面, 干旱胁迫下很多植物 ABA 含量增加 (Lining et al, 2002), -胡萝卜素羟化酶作为 ABA 合成途径的关键酶, 其含量可能增加, 因而基因表达量也增加。番红花类胡萝卜素代谢途径中类胡萝卜素双加氧酶基因 *CsCCD* 和 *CsZCD* 在干旱条件下表达量增加 (Bouvier et al, 2003)。在拟南芥中超量表达 -胡萝卜素羟化酶可以增加植株对多种逆境的抵抗 (Davison et al, 2002)。说明 -胡萝卜素羟化酶 1 (HYD-1) 及其类胡萝卜素代谢途径中有关酶在马铃薯等植物抗旱中发挥重要作用, 其基因的表达在干旱胁迫下因品种、干旱程度和组织器官的不同而异。

类黄酮和类胡萝卜素在马铃薯抗旱中的作用机制比较复杂, 相关基因的表达、调控不仅涉及到转录, 而且涉及到转录后加工修饰, 蛋白的翻译、编辑、转运等。本研究对两个抗旱性有差异的马铃薯品系在干旱胁迫过程中类胡萝卜素、类黄酮合成途径 3 个基因的表达进行了研究, 为深入了解马铃薯抗旱能力与类胡萝卜素、类黄酮参与的抗氧化反应之间的关系提供了有益的信息, 但因涉及的基因数和使用的品种数都不太多, 并不能代表马铃薯类胡萝卜素、类黄酮基因在抗旱中的全部情况, 因此有关马铃薯类胡萝卜素、类黄酮基因在干旱条件下的表达、调控以及在抗旱中的作用有待进一步深入研究。

References

- Abe H K, Shinozaki Y, Urao T, Iwasaki T, Hosokawa D, Shinozaki K. 1997. Role of *Arabidopsis* MYC and MYB homologs in drought and abscisic acid-regulated gene expression. *The Plant Cell*, 9 (10): 1859 - 1868.
- Balakumar T, Vincent V H B, Paliwal K. 1993. On the interaction of UV-B radiation (280 - 315 nm) with water stress in crop plants. *Physiologia Plantarum*, 87 (22): 217 - 222.
- Bouvier F, Suire C, Mutterer J, Camara B. 2003. Oxidative remodeling of chromoplast carotenoids: Identification of the carotenoid dioxygenase *CsCCD* and *CsZCD* genes involved in crocus secondary metabolite biogenesis. *The Plant Cell*, 15 (1): 47 - 62.
- Christie P J, Alfeno M R, Walbot V. 1994. Impact of low-temperature stress on general phenylpropanoid and anthocyanin pathways: Enhancement of transcript abundance and anthocyanin pigmentation in maize seedlings. *Planta*, 194 (4): 541 - 549.
- Davison P A, Hunter C N, Horton P. 2002. Overexpression of β -carotene hydroxylase enhances stress tolerance in *Arabidopsis*. *Nature*, 418: 203 - 206.
- Grotewold E, Drummond B J, Bowen B, Peterson T. 1994. The *Myb*-homologous *P* gene controls phlobaphene pigmentation in maize floral organs.

- by directly activating a flavonoid biosynthetic gene subset. *Cell*, 76: 543 - 553.
- Hazen S P, Wu Y J, Krep J A. 2003. Gene expression profiling of plant responses to abiotic stress. *Functional & Integrative Genomics*, 3: 105 - 111.
- Ithal N, Reddy A R. 2004. Rice flavonoid pathway genes, *OsDfr* and *OsAns*, are induced by dehydration, high salt and ABA, and contain stress responsive promoter elements that interact with the transcription activator, OsC1-MYB. *Plant Science*, 166 (6): 1505 - 1513.
- Kranner I, Birtic S. 2005. A modulating role for antioxidants in desiccation tolerance. *Integrative and Comparative Biology*, 45 (5): 734 - 740.
- Liming X, Karen S, Schumaker, Jian-Kang Z. 2002. Cell signaling during cold, drought, and salt stress. *The Plant Cell*, 16 (Supplement): 165 - 183.
- Lloyd A M, Walbot V, Davis R W. 1992. *Arabidopsis* and *Nicotiana* anthocyanin production activated by maize regulators *R* and *C1*. *Science*, 258: 1773 - 1775.
- Milbourn B V. 2001. The pathway of biosynthesis of abscisic acid in vascular plants: A review of the present state of knowledge of ABA biosynthesis. *Journal of Experimental Botany*, 52 (359): 1145 - 1164.
- Niyogi K K, Björkman O, Grossman A R. 1997. The roles of specific xanthophylls in photoprotection. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94: 14162 - 14167.
- Niyogi K K, Grossman A R, Björkman O. 1998. *Arabidopsis* mutants define a central role for the xanthophyll cycle in the regulation of photosynthetic energy conversion. *The Plant Cell*, 10: 1121 - 1134.
- Ober E S, Blom M L, Clark C J A, Royal A, Jaggard K W, Pidgeon J D. 2005. Evaluation of physiological traits as indirect selection criteria for drought tolerance in sugar beet. *Field Crops Research*, 91 (2 - 3): 231 - 249.
- Reddy V S, Goud K V, Shama R, Reddy A R. 1994. Ultraviolet-B-responsive anthocyanin production in a rice cultivar is associated with a specific phase of phenylalanine ammonia lyase biosynthesis. *Plant Physiology*, 105: 1059 - 1066.
- Tattini M, Galardi C, Pinelli P, Massai R, Remorini D, Agati G. 2004. Differential accumulation of flavonoids and hydroxycinnamates in leaves of *Ligustrum vulgare* under excess light and drought stress. *New Phytologist*, 163 (3): 547 - 561.
- Tian L, DellaPenna D, Zeevaart, Jan A D. 2004. Effect of hydroxylated carotenoid deficiency on ABA accumulation in *Arabidopsis*. *Physiologia Plantarum*, 122 (3): 314 - 320.
- Tian L, Magallanes-Lundback M, Musetti V, DellaPenna D. 2003. Functional analysis of β - and γ -ring carotenoid hydroxylases in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 15: 1320 - 1332.
- Treutter D. 2006. Significance of flavonoids in plant resistance: A review. *Environmental Chemistry Letters*, 4 (3): 147 - 157.
- Vincent D, Lapiere C, Pollet B, Comic G, Negroni L, Zivy M. 2005. Water deficits affect caffeate O-methyltransferase, lignification, and related enzymes in maize leaves. A proteomic investigation. *Plant Physiology*, 137 (3): 949 - 960.
- Wang Gui-rong, Wu Kong-ming, Liang Ge-mei, Guo Yu-yuan. 2005. Gene cloning, expression of cadherin in midgut of *Helicoverpa armigera* and its CryIA binding region. *Science in China*, 34 (6): 537 - 546. (in Chinese)
- 王桂荣, 吴孔明, 梁革梅, 郭予元. 2005. 棉铃虫中肠钙粘蛋白基因的克隆、表达及 CryIA 结合区定位. *中国科学*, 34 (6): 537 - 546.
- Watkinson J I, Hendricks L, Sison A A, Robinet C V, Stromberg V, Heath L S, Schuler M, Bohnert H J, Bonierbale M, Greene R. 2006. Accessions of *Solanum tuberosum* ssp. *andigena* show differences in photosynthetic recovery after drought stress as reflected in gene expression profiles. *Plant Science*, 171: 745 - 758.
- Watkinson J I, Sison A A, Vasquez-Robinet C, Shukla M, Kumar D, Ellis M, Heath L S, Ramakrishnan N, Chevone B, Watson L T, van Zyl L, Egertsdotter U, Sederoff R R, Greene R. 2003. Photosynthetic acclimation is reflected in specific patterns of gene expression in drought-stressed loblolly pine. *Plant Physiology*, 133 (4): 1702 - 1716.
- Winkel-Shirley B. 2002. Biosynthesis of flavonoids and effects of stress. *Current Opinion in Plant Biology*, 5 (3): 218 - 223.