

## 茶氨酸诱导烟草抵御低钾胁迫的研究

刘炎红<sup>1</sup>, 单丹丹<sup>2</sup>, 刘松<sup>2</sup>, 尤本武<sup>2</sup>, 郭家明<sup>2</sup>, 陈学平<sup>2\*</sup>

(1. 安徽省烟草公司烟叶处, 合肥 230022; 2. 中国科学技术大学烟草与健康研究中心, 合肥 230026)

**摘要:** 通过施用茶氨酸来减轻低钾胁迫对烟草幼苗的毒害, 并从抗氧化系统、钾离子含量及相关基因来探讨其作用机理。结果表明, 在低钾胁迫下, 0.1 和 0.2 mmol·L<sup>-1</sup> 茶氨酸均能促进烟苗根长、鲜重及叶绿素含量的显著增加; 外源茶氨酸预处理不仅能显著提高低钾胁迫下烟草幼苗脯氨酸、谷胱甘肽 (GSH) 含量, 还能增强烟草幼苗抗坏血酸还原酶 (APX)、过氧化物酶 (POD) 和过氧化氢酶 (CAT) 活性, 降低过氧化氢 (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) 和丙二醛 (MDA) 含量。此外, 茶氨酸还能促进烟草幼苗对钾离子的吸收。半定量 PCR 结果表明, 茶氨酸预处理可以诱导低钾胁迫下烟草幼苗 *NtLKS1*、*NtKC* 和 *NtKT1* 上调。综上, 茶氨酸缓解烟草幼苗低钾胁迫是通过激发植物体抗氧化系统、促进钾离子的吸收及相关基因上调的综合结果。

**关键词:** 茶氨酸; 低钾胁迫; 烟草

中图分类号: S572

文献标识码: A

文章编号: 1672-352X (2016)02-0282-06

### Protective role of theanine on tobacco seedlings under low potassium stress

LIU Yanhong<sup>1</sup>, SHAN Dandan<sup>2</sup>, LIU Song<sup>2</sup>, YOU Benwu<sup>2</sup>, GUO Jiaming<sup>2</sup>, CHEN Xueping<sup>2</sup>

(1. Department of Tobacco Leaf, Anhui Tobacco Company, Hefei 230022;

2. Tobacco and Health Research Center, University of Science and Technology of China, Hefei 230051)

**Abstract:** To study the role of theanine in protecting tobacco seedlings against low potassium stress, the antioxidant system, the potassium content and the transcription of potassium uptake-related genes of tobacco seedlings were investigated. The results showed that both 0.1 and 0.2 mmol·L<sup>-1</sup> theanine could effectively improve root length, fresh weight and the chlorophyll content of tobacco under low potassium stress. Meanwhile, physiological-biochemical indices analysis indicated that theanine enhanced the contents of glutathione (GSH), proline as well as the activities of antioxidant enzymes, such as ascorbate peroxidase (APX), peroxidase (POD) and catalase (CAT), but theanine lowered the content of malondialdehyde (MDA) and the hydrogen peroxide (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) level than that under low potassium stress alone. Moreover, theanine significantly increased the potassium content under low potassium stress. Furthermore, semi-quantitative RT-PCR (Reverse transcription-PCR) analysis demonstrated that the transcript levels of *NtLKS1*, *NtKC* and *NtKT1* were up-regulated by theanine treatment under low potassium stress, while *NtHAK1* displayed no difference between the low potassium-untreated and treated groups. Taken together, it could be concluded that theanine is beneficial to relieving low potassium stress on tobacco seedlings, which is comprehensive consequence of stimulating antioxidant system, increasing the content of potassium and up-regulating the expression of *NtLKS1*, *NtKC* and *NtKT1*.

**Key words:** theanine; low potassium stress; tobacco

钾是植物生长发育所必需的大量元素之一, 在植物蛋白质合成, 光合作用, 渗透调节, 气孔运动等重要的生理活动中扮演着十分重要的角色<sup>[1-2]</sup>。烟草是喜钾植物, 钾充足时, 生长期烟草幼苗叶面平

展, 落黄好, 烘烤后色泽佳, 烟叶品质较好, 油分足, 香气好, 吃味醇和<sup>[3]</sup>。此外, 汪波等<sup>[4]</sup>研究表明, 钾能降低烟叶燃烧时的温度, 从而减少了烟气中 CO 及其他有害物质的含量, 提高烟草制品的安

收稿日期: 2015-11-18

基金项目: 安徽中烟工业有限责任公司科技项目“基于氯化血红素的高效生长调节剂的研制”(0920140421003)资助。

作者简介: 刘炎红, 农艺师。E-mail: liuyanhong@sian.cn

\* 通信作者: 陈学平, 博士, 教授。E-mail: chenxp08@ustc.edu.cn

全性。然而在低钾胁迫下, 大多数植物会出现叶缘焦枯, 生长缓慢, 细胞组织出现斑块坏死, 甚至引起细胞死亡<sup>[5]</sup>。

茶氨酸(Theanine, N-乙基- $\gamma$ -L-谷氨酰胺)是茶科植物一种丰富的非蛋白氨基酸。许多研究表明, 茶氨酸具有抗肿瘤<sup>[6]</sup>、降血压<sup>[7]</sup>、抗肥胖<sup>[8]</sup>及改善免疫系统<sup>[9]</sup>等的多重功效。然而关于茶氨酸作为外源物质诱导植物抵御低钾胁迫的研究目前尚未见报道。本文以云烟 87 为试验材料, 研究不同浓度茶氨酸对低钾胁迫下烟草生长调节的机制, 测定了烟草钾含量, 抗氧化物质含量, 抗氧化酶活性及钾吸收相关

基因的表达量, 以期烟草低钾胁迫调控提供一定的理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 仪器与试剂

烟草品种“云烟 87”来自于安徽农业科学院, RNA 提取试剂盒 (RNA prep Pure Plant Kit) 购于北京天根生物技术有限公司, 反转录试剂盒 (Prime Script RT Master Mix Perfect Real Time) 购于 TaKaRa (大连) 公司。

表 1 基因引物序列  
Table 1 Gene sequence of primers

基因名称 Name of gene	上游序列(5'→3') Upstream sequence	下游序列(5'→3') Downstream sequence
<i>NiKC</i>	ACCCTGTTGTTGATGCTTTG	CAATGCCAGAGCCACTTTC
<i>NiHAK1</i>	AACACTATGGGACGCATCG	TGACGGGTAGACAACAAACG
<i>NiKTI</i>	TCGTTGTCTACTGCTGG	ATTGGCGTAAAGGTTTCGG
<i>NiLKS1</i>	GATGATGATTATGATGGCGG	CTCAAAGATGGTGTCAACTCG

### 1.2 方法

**1.2.1 生长条件和处理** 培养基条件: 正常培养基中钾离子浓度为  $5 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ , 低钾培养基中钾离子浓度为  $20 \text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ , 低钾培养基配方参考 Rebecca 的方法<sup>[10]</sup>, 每种处理均重复 3 组。灭菌种子均匀点播在培养基中, 9 d 后取生长一致的烟草幼苗移栽含茶氨酸 ( $0.1$  和  $0.2 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ ) 的低钾 MS 培养基中为茶氨酸预处理组, 未添加茶氨酸的为低钾胁迫组, 烟草幼苗移栽在正常培养基上作为自然生长组, 温度 ( $28 \pm 2$ )  $^{\circ}\text{C}$ , 恒温培养 21 d, 光照  $16 \text{ h}\cdot\text{d}^{-1}$ 。

**1.2.2 生理生化指标的测定** 酶液提取: 取新鲜叶片约  $0.2 \text{ g}$ , 在预先冷冻的研钵中加入  $2 \text{ mL } 50 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ pH}=7.0$  的缓冲液 (含有  $1\% \text{ PVP}$ ,  $0.1\% \text{ Na}_2\text{-EDTA}$ ), 迅速研磨至匀浆, 再加入  $3 \text{ mL}$  缓冲液,  $16000 \text{ rad}\cdot\text{s}^{-1}$  (请换算为  $\text{r}\cdot\text{min}^{-1}$ ) 高速冷冻离心机  $4^{\circ}\text{C}$  离心  $20 \text{ min}$ , 上清液即为待测酶液。

叶绿素含量测定采用浸提法<sup>[11]</sup>, 脯氨酸含量测定采用茚三酮试剂法<sup>[12]</sup>; 丙二醛 (MDA) 含量测定采用硫代巴比妥酸法<sup>[13]</sup>。蛋白质含量测定参考考马斯亮蓝法<sup>[14]</sup>, POD 测定参照 Bellamkonda 采用愈创木酚法<sup>[15]</sup>, SOD 活力测定参照 Bewley 的氮蓝四唑 (NBT) 法<sup>[16]</sup>, APX 活力的测定参照 Nakano 和 Asada 的方法<sup>[17]</sup>, GSH、 $\text{H}_2\text{O}_2$  和 CAT 参照南京建成生物试剂公司相应的测试试剂盒。

**1.2.3 钾离子含量测定** 将低钾胁迫处理 21 d 的烟草幼苗用去离子水冲洗 3 遍, 滤纸吸干水分后置于

$105^{\circ}\text{C}$  的烘箱杀青  $15 \text{ min}$ , 再  $70^{\circ}\text{C}$  烘干至恒重。研磨成粉, 送至安徽中烟工业有限责任公司技术中心采用连续流动分析法测定钾离子含量。

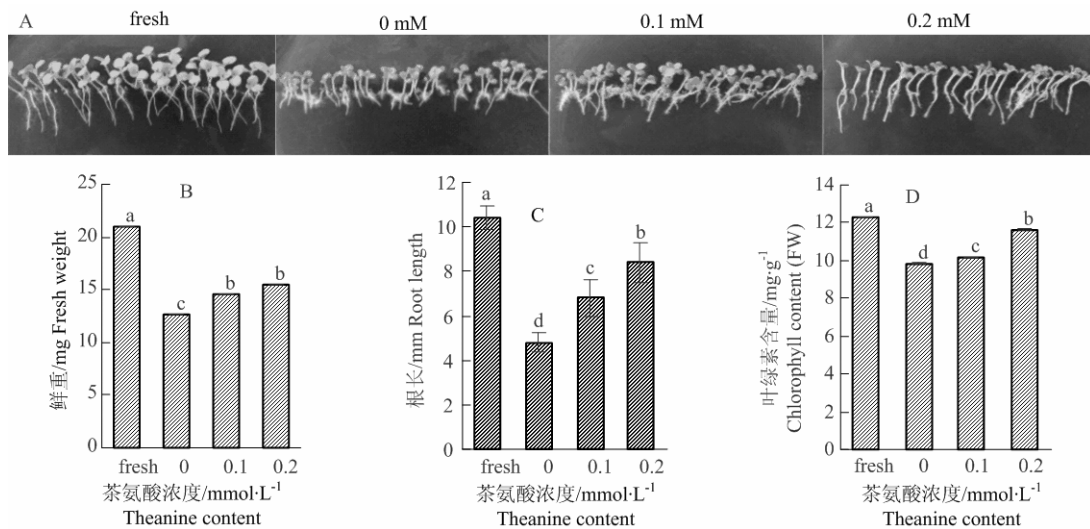
**1.2.4 半定量 RT-PCR** 叶片总 RNA 提取参照北京天根公司植物总 RNA 提取试剂盒说明书, RNA 反转录参照 TaKaRa 反转录试剂盒说明书, 内参基因为  $\beta$ -tubulin (U91564), 目的基因 *NiKC*、*NiHAK1*、*NiKTI* 和 *NiLKS1*, 目的基因引物序列参考表 1。

**1.2.5 数据统计分析** 实验数据表示为平均值  $\pm$  标准偏差, 数据分析采用单因素方差分析, 置信区间  $P < 0.05$ , 统计分析软件使用 origin 9.1。

## 2 结果与分析

### 2.1 茶氨酸对低钾胁迫下烟草幼苗生长的影响

与自然生长组相比, 低钾胁迫下烟草幼苗的生长明显受到抑制 (图 1A), 鲜重质量减小 (图 1B), 根长缩短 (图 1C), 叶绿素含量降低 (图 1D)。而经茶氨酸预处理的烟草幼苗的根长、鲜重均显著增加。由图 1B 和图 1C 可知, 施加  $0.1$ 、 $0.2 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  茶氨酸处理组烟草幼苗鲜重比低钾胁迫组分别提高  $15.60\%$  和  $22.49\%$ , 根长分别增加  $29.42\%$  和  $42.86\%$ , 叶绿素含量分别提高了  $2.94\%$  和  $18.05\%$ 。研究表明, 茶氨酸预处理可以促进低钾胁迫下烟草幼苗鲜重增加、根长伸长; 同时提高叶绿素含量, 改善光合作用, 从而缓解低钾胁迫对烟草幼苗生长的抑制作用。



结果部分图示中“fresh”表示自然生长组、“0 mmol·L<sup>-1</sup>”表示低钾胁迫组、“0.1 与 0.2 mmol·L<sup>-1</sup>”表示茶氨酸预处理组  
 in this table, “fresh” means nature growth group, “0 mmol·L<sup>-1</sup>” means low-potassium, and “0.1 and 0.2 mmol·L<sup>-1</sup>” means theanine- pretreatment group

图 1 低钾胁迫下茶氨酸对烟草幼苗长势 (A)、鲜重 (B)、根长 (C) 及叶绿素 (D) 的影响

Figure 1 Effect of theanine on seedlings' growth (A), fresh weight (B), root length (C) and chlorophyll (D) of tobacco seedlings under low potassium stress

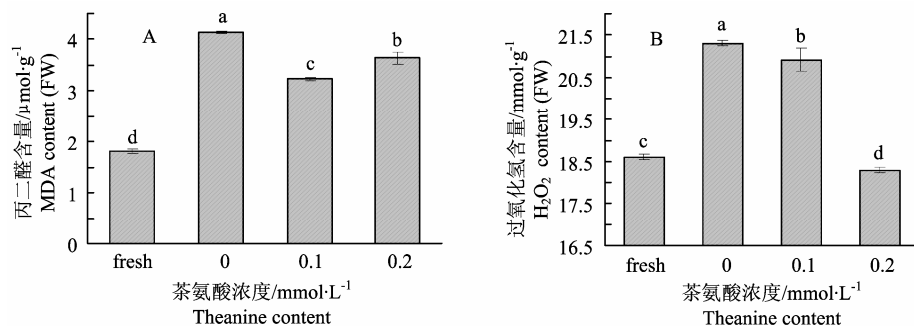


图 2 低钾胁迫下茶氨酸对烟草幼苗 MDA (A) 和 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> (B) 含量的影响

Figure 2 Effect of theanine on the MDA (A) and H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> (B) contents of tobacco seedlings under low potassium stress

## 2.2 茶氨酸对低钾胁迫下烟草幼苗生理生化指标的影响

**2.2.1 MDA 和 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 含量** MDA 是细胞膜脂质过氧化的直接产物, 是反映植物体遭受逆境胁迫的重要指标<sup>[18]</sup>。由图 2A 可知, 低钾胁迫条件下, 烟草幼苗 MDA 含量大量增加。而经 0.1 和 0.2 mmol·L<sup>-1</sup> 茶氨酸处理后烟草幼苗 MDA 含量比低钾胁迫组分别下降了 21.98%、12.08%。同时, 由图 2B 可知, 低钾胁迫组烟草幼苗 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 含量显著增加, 而经 0.1 和 0.2 mmol·L<sup>-1</sup> 茶氨酸处理后的烟草幼苗 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 含量分别降低了 1.82% 和 14.08% (均具有显著性差异)。

以上结果表明, 茶氨酸预处理可以减少低钾胁迫下烟草幼苗体内 MDA 累积, 降低 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 含量, 从而减轻低钾胁迫产生的 ROS 对烟草幼苗氧化损伤。

**2.2.2 GSH 和脯氨酸含量** GSH 是植物体重要的抗氧化剂, 参与清除 ROS 等自由基, 阻止细胞膜遭受

氧化损伤, 从而降低逆境胁迫对植物体的毒害<sup>[19]</sup>。由图 3A 可知, 低钾胁迫下, 烟草幼苗 GSH 含量均出现显著增加。经 0.1 和 0.2 mmol·L<sup>-1</sup> 茶氨酸处理后的烟草幼苗 GSH 含量分别增加了 44.86% 和 19.68%。结果表明, 茶氨酸预处理可以提高低钾胁迫下烟草幼苗 GSH 含量, 从而增强其抵御氧化胁迫的能力。

逆境胁迫下, 植物会通过积累脯氨酸来调节细胞渗透压, 以增加适应环境的能力<sup>[20]</sup>。由图 3B 可知, 低钾胁迫下, 烟草幼苗体内脯氨酸含量升高, 这与王艺霖<sup>[21]</sup>、薛艳茹<sup>[22]</sup>研究结果相一致。经 0.1 和 0.2 mmol·L<sup>-1</sup> 茶氨酸处理后的烟草幼苗脯氨酸含量比低钾胁迫组的分别提高 62.65% 和 90.60%。结果表明, 茶氨酸可以通过诱导烟草幼苗脯氨酸大量积累来调节渗透平衡, 从而保护烟草幼苗细胞结构和功能的完整性。

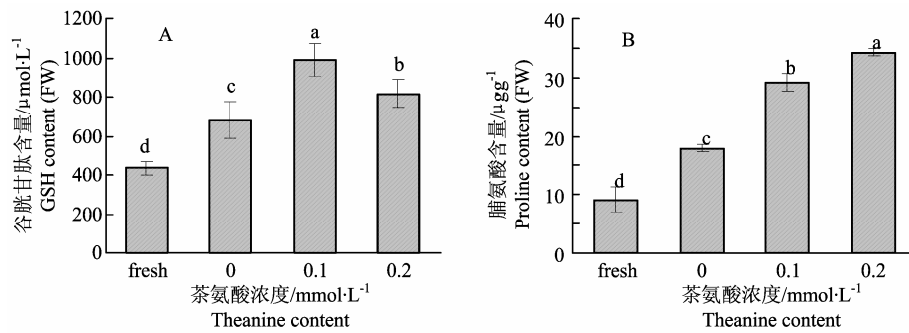


图 3 低钾胁迫下茶氨酸对烟草幼苗 GSH (A) 和脯氨酸 (B) 含量的影响

Figure 3 Effect of theanine on the GSH (A) and proline (B) contents of tobacco seedlings under low potassium stress

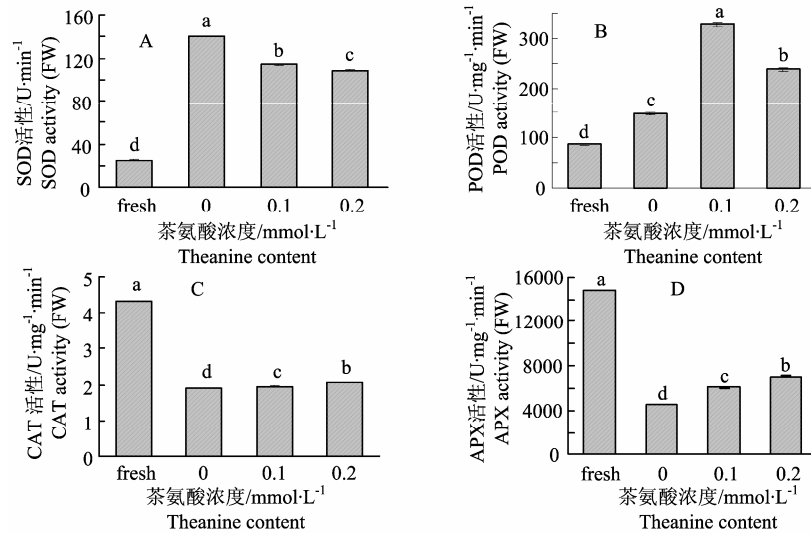


图 4 低钾胁迫下茶氨酸对烟草幼苗 SOD (A)、POD (B)、CAT (C) 和 APX (D) 活性的影响

Figure 4 Effect of theanine on the activities of SOD (A), POD (B), CAT (C) and APX (D) of tobacco seedlings under low potassium stress

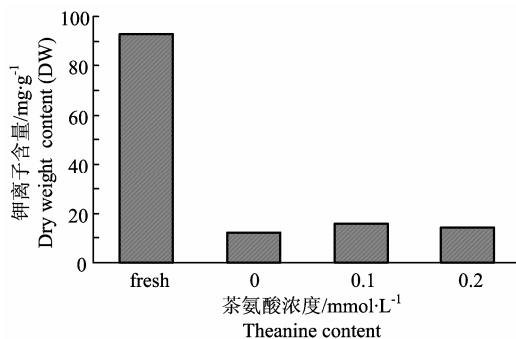


图 5 低钾胁迫下茶氨酸对烟草幼苗钾离子含量的影响

Figure 5 Effect of theanine on the K<sup>+</sup> content of tobacco seedlings under low potassium stress

### 2.3 茶氨酸对低钾胁迫下烟草幼苗抗氧化酶影响

逆境胁迫下, 植物体抗氧化酶 SOD、POD、CAT 和 APX 参与清除过剩的 ROS, 从而维持其自身氧化分子的动态平衡<sup>[23]</sup>。其中, SOD 是唯一可以清除 O<sub>2</sub><sup>·-</sup> 的抗氧化酶<sup>[24]</sup>。由图 4A 可知, 低钾胁迫下, 烟草幼苗 SOD 活性均显著升高。而 0.1 和 0.2 mmol·L<sup>-1</sup> 茶氨酸处理组烟草幼苗 SOD 活性比低钾胁迫组分

别下降了 18.74%、22.62%。通常, POD 可以催化有机过氧化物反应, 同时还可以充当 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 清除剂<sup>[25]</sup>。由图 4B 可知, 低钾胁迫下烟草幼苗 POD 活性显著增加。而经 0.1 和 0.2 mmol·L<sup>-1</sup> 茶氨酸处理组烟草幼苗 POD 活性比低钾胁迫组分别提高了 121.43% 和 60.93%。由图 4C 可知, 低钾胁迫下, 烟草幼苗 CAT 活性降低。而经 0.1 和 0.2 mmol·L<sup>-1</sup> 茶氨酸处理后 CAT 活性比低钾胁迫组分别升高 2.63% 和 8.95% (具有显著性差异)。APX 也是植物清除 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 的关键酶, 可以 AsA 为电子供体直接清除 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub><sup>[26]</sup>。由图 4D 可知, 经 0.1 和 0.2 mmol·L<sup>-1</sup> 茶氨酸处理后 APX 含量比低钾胁迫组分别提高 34.10%、55.84%。综上, 尽管茶氨酸预处理组烟草幼苗 SOD 活性有所下降, 但 POD、CAT 和 APX 活性均显著提高, 共同参与清除过量的 ROS, 降低 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 含量, 从而减轻低钾胁迫对烟草幼苗所造成的氧化损伤。

2.4 茶氨酸对低钾胁迫下烟草幼苗钾离子含量影响  
为了研究茶氨酸诱导烟草幼苗对低钾胁迫的抗

性是否与钾离子吸收相关,测定了烟草幼苗钾离子含量。由图5可知,低钾胁迫下,烟草幼苗体内钾离子含量降低。而经0.1和0.2 mmol·L<sup>-1</sup>茶氨酸处理后烟草幼苗钾离子含量比低钾胁迫组分别提高了26.42%和16.45%。结果表明,茶氨酸可以提高低钾胁迫下烟草幼苗钾离子含量,这可能是茶氨酸诱导烟草抵御低钾胁迫的主要原因。

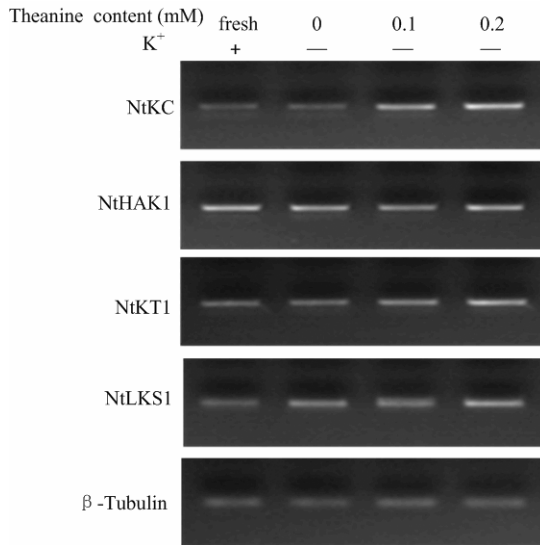


图6 低钾胁迫下茶氨酸对烟草幼苗钾吸收相关基因表达的影响

Figure 6 Effect of theanine on transcription of potassium absorption related genes under low potassium stress in tobacco seedlings

## 2.5 茶氨酸对低钾胁迫下烟草幼苗钾离子吸收相关基因表达的影响

为了进一步研究茶氨酸对低钾胁迫烟草幼苗的影响,本文研究了钾离子吸收相关基因 *NtKC*、*NtHAK1*、*NtKTI* 和 *NtLKS1* 的表达量。*HAK* 属于 *KUP/HAK/KT* 家族的成员,是植物在低钾条件下吸收钾素的主要运载体<sup>[27-28]</sup>。而 *LKS1* (对低钾敏感)参与编码 *CIPK23* 蛋白激酶,*CIPK23* 可活化 *NKT1* 通道,在转录水平上调钾离子吸收<sup>[29]</sup>。*NtKC*、*NtKTI* 均与钾吸收相关,其表达量的上调有助于促进烟草幼苗对钾离子的吸收。经同源比对后,拟南芥 *AtKC*、*AtHAK5*、*AKT1*、*LKS1* 在烟草中分别为 *NtKC*、*NtHAK1*、*NtKTI* 和 *NtLKS1*。由图6可知,低钾胁迫下烟草幼苗 *NtHAK1*、*NtKTI* 表达量与自然生长组的烟草幼苗相比几乎没有差异,然而 *NtLKS1* 的表达量有所增加。茶氨酸处理后,*NtKC* 的表达量显著增加,*NtKTI* 的表达量略微有所上调,*NtLKS1* 表达量在0.2 mmol·L<sup>-1</sup>茶氨酸处理后有所增加,但 *NtHAK1* 的表达量几乎没有改变。以上结果

表明,茶氨酸通过诱导 *NtLKS1*、*NtKC* 和 *NtKTI* 上调来调节烟草幼苗对钾的吸收,从而增强烟草幼苗抵抗低钾胁迫的能力。

## 3 结论

本研究发现,低钾胁迫使烟草幼苗生长受到抑制,鲜重质量减小,根长缩短。叶绿体结构遭受破坏,同时加剧烟草细胞脂质过氧化。然而,施加0.1和0.2 mmol·L<sup>-1</sup>茶氨酸均能有效改善以上不良生长情况。一方面,茶氨酸诱导烟草幼苗提高 *POD*、*CAT* 和 *APX* 抗氧化酶活性、*GSH* 和脯氨酸含量,降低 *MDA* 和 *H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>* 含量以减轻毒害;另一方面,茶氨酸通过诱导 *NtLKS1*、*NtKC*、*NtKTI* 上调来调节烟草幼苗对钾的吸收。综上所述,茶氨酸诱导烟草幼苗抵御低钾胁迫是通过激发植物体抗氧化系统及上调钾离子吸收基因表达的综合结果。

## 参考文献:

- [1] MARSCHNER H, MARSCHNER P. Marschner's mineral nutrition of higher plants [M]. New York: Academic Press, 2012.
- [2] MAATHUIS F J. Physiological functions of mineral macronutrients [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2009, 12(3): 250-258.
- [3] 彭冠云,周清明,易克,等. 烤烟钾素营养研究进展 [J]. *作物研究*, 2005(5): 386-389
- [4] 汪波,翟曙光. 钾盐在烟草燃烧过程中的作用[J]. *中国科学技术大学学报*, 2002, 32(4): 433-439.
- [5] MENGEL K, KIRKBY E A. Potassium. Principles of plant nutrition[R]. Kluwer, Norwell, 2001: 503-509
- [6] LIU Q, DUAN H, LUAN J, et al. Effects of theanine on growth of human lung cancer and leukemia cells as well as migration and invasion of human lung cancer cells [J]. *Cytotechnology*, 2009, 59(3): 211-217.
- [7] YOKOGOSHI H, KATO Y, SAGESAKA Y M, et al. Reduction effect of theanine on blood pressure and brain 5-hydroxyindoles in spontaneously hypertensive rats [J]. *Bioscience, Biotechnology and Biochemistry*, 1995, 59(4): 615-618.
- [8] ZHENG G, SAYAMA K, OKUBO T, et al. Anti-obesity effects of three major components of green tea, catechins, caffeine and theanine, in mice[J]. *In Vivo*, 2004, 18(1): 55-62.
- [9] MIYAGAWA K, HAYASHI Y, KURIHARA S, et al. Co-administration of *l*-cystine and *l*-theanine enhances efficacy of influenza vaccination in elderly persons: Nutritional status-dependent immunogenicity [J]. *Geriatrics & Gerontology International*, 2008, 8(4): 243-250.
- [10] HIRSCH R E. A role for the *AKT1* potassium channel in plant nutrition [J]. *Science*, 1998, 280(5365): 918-921
- [11] 朱广廉. 植物生理学 [M]. 北京: 北京大学出版社, 1990.
- [12] MICHAEL P I, KRISHNASWAMY M. The effect of zinc

- stress combined with high irradiance stress on membrane damage and antioxidative response in bean seedlings [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2011, 74: 171-177.
- [13] STEWART R R C, BEWLEY J D. Lipid peroxidation associated with accelerated aging of soybean axes [J]. *Plant physiology*, 1980, 65(2): 245-248
- [14] 邹琦. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000
- [15] RAMAKRISHNA B, RAO S S R. 24-Epibrassinolide alleviated zinc-induced oxidative stress in radish (*Raphanus sativus* L.) seedlings by enhancing antioxidative system [J]. *Plant Growth Regul*, 2012, 68(2): 249-259.
- [16] BEWLEY J D. Physiological aspects of desiccation tolerance-a retrospect [J]. *Int J Plant Sci*, 1995: 393-403.
- [17] NAKANO Y, ASADA K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts [J]. *Plant Cell Physiol*, 1981, 22(5): 867-880.
- [18] APEL K, HIRT H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2004, 55: 373-399.
- [19] NOCTOR G, FOYER C H. Ascorbate and glutathione: keeping active oxygen under control [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 1998, 49(1): 249-279.
- [20] SIRIPORNADULSIL S, TRAINA S, VERMA D P S, et al. Molecular mechanisms of proline-mediated tolerance to toxic heavy metals in transgenic microalgae [J]. *The Plant Cell*, 2002, 14(11): 2837-2847.
- [21] 王艺霖. 提高烟草氮钾营养利用率的遗传操作及烟草低钾响应基因的鉴定[D]. 昆明: 昆明理工大学, 2013.
- [22] 薛艳茹, 曹敏建, 王晓光, 等. 低钾胁迫下玉米逆境反应机制初探[J]. *玉米科学*, 2008, 16(2): 101-103.
- [23] 梁艳荣, 胡晓红, 张颖力, 等. 植物过氧化物酶生理功能研究进展[J]. *内蒙古农业大学学报(自然科学版)*, 2003, 24(2): 110-113.
- [24] LIN Y F, AARTS M G. The molecular mechanism of zinc and cadmium stress response in plants [J]. *Cellular and molecular life sciences: CMLS*, 2012, 69(19): 3187-3206.
- [25] GUAN Z, CHAI T, ZHANG Y, et al. Enhancement of Cd tolerance in transgenic tobacco plants overexpressing a Cd-induced catalase cDNA [J]. *Chemosphere*, 2009, 76(5): 623-630.
- [26] AHMAD P, SARWAT M, SHARMA S. Reactive oxygen species, antioxidants and signaling in plants [J]. *Journal of Plant Biology*, 2008, 51(3): 167-173.
- [27] MARTINEZ-CORDERO M A, MARTINEZ V, RUBIO F. Cloning and functional characterization of the high-affinity K<sup>+</sup> transporter HAK1 of pepper [J]. *Plant Molecular Biology*, 2004, 56: 413-421.
- [28] NIEVES CORDONES M, MILLER A J, ALEMAN F, et al. A putative role for the plasma membrane potential [J]. *Plant Mol Biol*, 2008, 68: 521-532.
- [29] 卢云峰. β-氨基丁酸诱导烟草抗低钾胁迫和抗 TMV 侵染的研究[D]. 合肥: 合肥工业大学, 2012.