

网络出版时间:2025-03-13

网络出版地址:https://link.cnki.net/urlid/61.1359.S.20250312.1627.008

Bestatin 和 MeJA 对青稞苗期耐低温胁迫的影响

王子傲^{1,2}, 崔永梅¹, 陈玉霞², 白羿雄¹, 安立昆¹, 吴昆仑²

(1. 青海大学农林科学院/省部共建三江源生态与高原农牧业国家重点实验室/青海省青稞遗传育种重点实验室/

国家麦类改良中心青海青稞分中心, 青海西宁 810016; 2. 青海大学农牧学院, 青海西宁 810016)

摘要:为了研究 JA 信号途径对青稞苗期耐低温能力的调控作用,以青稞‘昆仑 15’为实验材料,对低温胁迫下经过贝他定(Bestatin)和茉莉酸甲酯(MeJA)处理的青稞农艺性状和生理指标进行测定,并对叶和根中 JA 合成和调控相关基因的表达进行了研究。结果表明,低温处理后青稞株高、根长、植株干(鲜)重、根干(鲜)重、叶绿素(SPAD 值)有明显的降低,说明低温胁迫对青稞生长产生了明显的抑制作用。低温胁迫下,Bestatin 或 MeJA 处理明显促进了青稞叶和根中可溶性糖和游离脯氨酸的积累,增强了抗氧化酶(SOD、POD、CAT)活性,并且强烈诱导青稞 JA 合成和信号途径以及受 JA 调控的耐低温相关基因表达,说明 Bestatin 或 MeJA 处理可以缓解低温胁迫对青稞的伤害,提高青稞对低温的抗性。综合来看,Bestatin 和 MeJA 处理对青稞农艺性状、生理指标及诱导相关基因表达调控的模式一致。

关键词: 青稞; 贝他定; 茉莉酸甲酯; 低温胁迫

中图分类号:S512.3

文献标识码:A

文章编号:1009-1041(2025)05-0672-07

Effect of Bestatin and MeJA on the Low Temperature Tolerance in Hulless Barley Seedlings

WANG Ziao^{1,2}, CUI Yongmei¹, CHEN Yuxia², BAI Yixiong¹, AN Likun¹, WU Kunlun²

(1. Academy of Agricultural and Forestry Sciences, Qinghai University/ State Key Laboratory of Plateau Ecology and Agriculture/

Qinghai Key Laboratory of Hulless Barley Genetics and Breeding/ Qinghai Subcenter of National Hulless Barley Improvement,

Xining, Qinghai 810016, China; 2. College of Agriculture and Animal Husbandry, Qinghai University, Xining, Qinghai 810016, China)

Abstract: To investigate the regulatory effect of the jasmonic acid (JA) signaling pathway on low-temperature tolerance in hulless barley seedlings, this study utilized ‘Kunlun 15’ as the experimental material. The agronomic traits and physiological indicators were measured under low-temperature stress treated with Bestatin and methyl jasmonate (MeJA), and the expression levels of JA synthesis and regulation-associated genes in leaves and roots were examined. The result indicated that low-temperature stress substantially decreased plant height, root length, plant dry (fresh) weight, root dry (fresh) weight, and SPAD value in hulless barley, indicating a marked inhibitory effect on growth. Treatment with either Bestatin or MeJA under low-temperature stress notably enhanced the accumulation of soluble sugars and free proline in both leaves and roots, increased the activity of antioxidant enzymes (SOD, POD, CAT), and significantly induced the gene expression of JA synthesis and signaling pathways as well as low temperature tolerance-related genes regulated by JA in hulless barley. These responses suggest that Bestatin and MeJA treatments mitigate low-temperature stress damage in hulless barley by improving its low-temperature resistance. The study elucidated consistent regula-

收稿日期:2024-05-12 修回日期:2024-11-19

基金项目:国家自然科学基金地区基金项目(32060423);省部共建三江源生态和高原农牧业国家重点实验室自主研究项目(2023-ZZ-01);青海大学青年科研基金项目(2022-QNY-3);青海省农林科学院创新基金项目(2022-NKY-04);国家自然科学基金地区基金项目(32060480)

第一作者 E-mail:13043832262@163.com(王子傲)

通讯作者 E-mail:anlikun@163.com(安立昆);wklqaaf@163.com(吴昆仑)

tory patterns in agronomic traits, physiological indicators, and gene expression induced by Bestatin and MeJA treatments in hullless barley.

Keywords: Hullless barley; Bestatin; MeJA; Low temperature

青稞 (*Hordeum vulgare* L. var. *nudum* Hook. f.) 是大麦的变种之一, 其显著特征是颖壳在成熟时会与籽粒分离, 使得籽粒裸露在外, 因此也被称为裸大麦, 这种特点使得青稞在食用和加工时更加方便^[1-2]。青稞在青藏高原地区被广泛种植, 是当地重要的粮食作物, 也常被用来酿酒和饲养牲畜, 青稞的种植对于保障青藏高原地区粮食安全、促进地区经济发展有重要的意义^[3-7]。适宜的温度是作物生长的必要条件, 青藏高原地区海拔高, 昼夜温差较大, 低温胁迫是影响青藏高原作物生长的主要因素之一^[8-10]。随着全球气候变化的影响, 青藏高原地区低温极端天气频繁发生, 低温胁迫仍是影响青稞生产和品种推广的主要因素之一^[11-13]。青藏高原地区青稞种质资源极其丰富, 经过长期的进化和人工选育, 青稞对极端环境胁迫, 尤其是对低温胁迫有较强的适应能力, 是研究作物适应低温胁迫机制的宝贵材料, 研究这些机制对于耐低温青稞品种选育具有十分重要的意义^[14]。

茉莉酸 (JA, jasmonic acid) 是一类广泛存在于植物体内的生理调控物质, 在调控植物生长发育和各种胁迫的防御反应中发挥着重要作用^[15-18]。Bestatin 是一种氨基酶抑制剂, 可以激活动物或人体的自身免疫力, 常用于癌症和白血病的治疗, 很多研究也发现 Bestatin 可以特异性的激活植物体内的 JA 信号转导途径, 这种作用严格依赖 JA 信号受体 COI1, 但不依赖 JA 合成途径^[19-20]。Bestatin 和 JA 及其衍生物在化学结构上没有任何相似之处, 但却能对植物造成相同的反应, 目前 Bestatin 在植物上的这种特殊作用机制尚不清楚, 但 Bestatin 已广泛用于以化学遗传学方法研究植物 JA 信号途径^[21-23]。戴园园^[21] 2008 年采用 EMS 诱变的拟南芥群体以 MeJA 处理下根系伸长为指标, 筛选出对 MeJA 不敏感和超敏感的 2 类突变体, 并采用化学遗传学方法通过 Bestatin 对这些突变体进行筛选鉴定, 以研究 JA 信号途径中的新组分, 发现 Bestatin 对拟南芥的作用严格依赖于 JA 信号受体 COI1。安立昆^[23] 2018 年采用 Bestatin 处理拟南芥 JA 合成

功能缺失突变体 *aos* 和 JA 信号功能缺失突变体 *coi1-1*, 发现经过 Bestatin 处理的拟南芥 *aos* 突变体恢复了育性, 但 *coi1-1* 突变体并没有恢复育性, 说明 Bestatin 对拟南芥 JA 信号途径的激活作用依赖于 JA 信号受体 COI1 来完成。郑文光等^[24] 2006 年筛选出一个对 Bestatin 不敏感的拟南芥突变体 *ber15*, 同时发现该突变体对 JA 的敏感性也下降, 其相应的基因 *BER15* 编码一个细胞色素 P450 单加氧酶, 是油菜素内酯合成途径中的关键酶, 认为 JA 与油菜素内酯信号途径之间存在交叉互作。耿宇^[25] 2007 年对拟南芥突变体 *ber15* 和 *BER15* 进一步研究发现, 该基因产物不仅参与油菜素甾酮合成, 还可以使油菜素甾酮向油菜素内酯转化, 该研究为 JA 和其他植物激素间的相互作用机制解析提供了新的思路。

目前, 关于 JA 在青稞适应青藏高原低温胁迫中的作用和调控机制尚未见报道, 探讨 Bestatin 和 MeJA 对青稞苗期耐低温胁迫的影响, 对于解析 JA 调控青稞耐低温的机制具有重要意义。

1 材料与方 法

1.1 试验材料

青稞品种昆仑 15 的种子由青海大学农林科学院作物所保存, Bestatin 和 MeJA 采购自 Sigma-Aldrich 公司。

1.2 试验方法

将青稞种子用 84 消毒液消毒 3 min, 清水冲洗后催芽, 6 d 后选取长势一致的幼苗固定于泡沫板上, 置黑色塑料盒 (400 mm × 300 mm × 120 mm) 中, 每盒 20 株。于植物培养箱中培养, 常温为 25 °C, 低温为 4 °C, 光照强度 40 000 Lx, 光周期 16 h 光照/8 h 黑暗。采用改良霍格兰培养液进行培养, 3 d 更换 1 次培养液, 用空气泵 24 h 向培养液中通入空气, 每天用 1 mol · L⁻¹ KOH 溶液稳定 pH 值为 7.0。培养至 3 叶期时进行处理, 设置常温 (N)、常温 + Bestatin (N+B)、常温 + MeJA (N+M)、低温 (L)、低温 + Bestatin (L+B)、低温 + MeJA (L+M) 处理组。Bestatin 或 MeJA 处理溶液浓度分别为 25 mmol · L⁻¹ 和

200 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$, 并加入 1% 的吐温-20。对相应的试验组每盒均匀喷施 50 mL Bestatin 或 MeJA, 同时在培养溶液中加入相同终浓度的 Bestatin 或 MeJA 对青稞根部进行处理。对照组用含有 1% 的吐温-20 的 50 mL 纯水喷施或加入培养液处理。低温(L)、低温+Bestatin(L+B)、低温+MeJA(L+M)处理组在完成喷施处理后每组单独放入一个植物培养箱进行低温处理, 所有处理组 2 d 后取叶片和根, 迅速置液氮中冷冻, 用于基因表达研究, 5 d 后测定农艺性状和生理指标, 各试验组取 3 个样品重复。

1.3 测定指标与方法

采用直尺测量株高和根长, 用电子天平称量植株鲜重和根鲜重, 之后将植株和根置于烘箱中, 105 $^{\circ}\text{C}$ 烘 10 min 杀青后 80 $^{\circ}\text{C}$ 烘至恒重, 称量植株干重和根干重, 并根据根干重和植株干重的比值计算根冠比。选取青稞叶片和根样品, 参照相应的生理指标测定试剂盒说明书进行处理和测定, 生理指标测定相关试剂盒购自南京建成生物工程研究所有限公司。采用美国赛默飞 Multiskan FC 酶标仪测定各指标, 叶绿素 SPAD 值采用柯尼卡美能达 SPAD-502Plus 测定仪进行测定, 所有指标均测定 3 次重复。

本研究选取青稞 JA 合成途径中的关键基因 JA 氨基合成酶基因 *HvnJAR1*, 丙二烯氧合酶基因 *HvnAOS1* 和 *HvnAOS2*, JA 信号受体基因 *HvnCOI1a*、*HvnCOI1b* 和 *HvnCOI2*, 受 JA 调控的耐低温相关转录因子基因 *HvnICE1* 和 *HvnICE2*, 在青稞苗期低温 Bestatin 和 MeJA 处

理后, 测定叶和根中这些基因的表达量。采用全式金 TransZol Up Plus RNA 提取试剂盒, 提取青稞其他组织样品的 RNA。以 500 $\text{ng} \cdot \mu\text{L}^{-1}$ cDNA 为模板, 进行 qRT-PCR 分析。反应体系: 正反向引物各 1.0 μL , cDNA 2.0 μL , Thunderbird SYBR qPCR Mix 10 μL , ddH₂O 6.0 μL , 共 20 μL , 各基因所用引物见表 1。每个反应 3 次重复, Ct 值取平均值。根据 $2^{-\Delta\Delta\text{Ct}}$ 法计算基因的相对表达量。

2 结果与分析

2.1 Bestatin 和 MeJA 对低温下青稞农艺性状和生理指标的影响

农艺性状测定结果表明, 经过低温处理后青稞株高、根长、植株鲜(干)重、根鲜(干)重都有明显降低, 低温胁迫对青稞生长产生了明显的抑制作用。低温胁迫下经过 Bestatin 或 MeJA 处理的青稞各农艺性状指标数值也出现明显降低, 但高于仅进行低温处理的青稞, 说明 Bestatin 或 MeJA 处理在一定程度上缓解了低温对青稞的伤害。常温下施加 Bestatin 或 MeJA 的青稞各农艺性状指标也有降低, 这与 JA 类物质对植物生长的抑制作用有关(表 2)。由表 3 可见, 经低温处理后青稞各项生理指标都有明显的上升, 常温下 Bestatin 和 MeJA 处理的青稞各项生理指标也有明显的上升, 低温胁迫下 Bestatin 和 MeJA 处理的青稞各项生理指标上升最为明显, 说明 Bestatin 和 MeJA 处理可以直接诱导青稞抵御低温相关物质的积累, 提高青稞对低温胁迫的抗性。

表 1 本研究所用引物
Table 1 Primers used in this study

基因名称 Gene name	引物序列 Primer sequences(5'-3')	
	正向引物 Forward primer	反向引物 Reverse primer
<i>HvnJAR1</i>	CCCGCTACGTGATCTTCTG	GGCGTCTTGAAGT
<i>HvnAOS1</i>	TTCGTCGGCGACCGGTTTC	CTGCCACACCGGACG
<i>HvnAOS2</i>	ACCGGTTTGTCGGGG	CCCCAGGACCGGAT
<i>HvnCOI1a</i>	TAGTGCTGTAGCTGAGGTGT	ACCGCATCTCTTCATCGACT
<i>HvnCOI1b</i>	ATGTTTGCGATGGTGTAGCC	TAGTGTACAGTTGCACCCA
<i>HvnCOI2</i>	GAGGATCAATCAGCCTCCGA	CCTCGTGTTCGTACAGTAGC
<i>HvnICE1</i>	GTGCTCCTGCACTGCGCCG	TCATGTCTGCAGGGAGATGGCG
<i>HvnICE2</i>	GCTCTGCCGAGCGCG	AGATTGCAAGAGAAC
<i>HvActin-1</i>	GGAAAAGTGAGAGACACG	TACAGTGTCTGGATCGGTGGT

表 2 不同 Bestatin 和 MeJA 处理对青稞农艺性状的影响

Table 2 Effects of different Bestatin and MeJA treatments on agronomic indicators of hulless barley

农艺性状 Agronomic traits	N	N+M	N+B	L	L+M	L+B
PH/cm	36.50±0.85a	35.00±0.56b	35.75±1.20b	28.25±0.49e	31.65±0.64d	33.30±1.27c
RL/cm	10.70±0.42a	8.32±0.96b	8.55±1.16b	6.65±0.35d	7.80±0.99c	7.83±0.56c
RFW/g	0.46±0.01a	0.38±0.09b	0.32±0.01b	0.26±0.08c	0.34±0.02b	0.36±0.03b
PFW/g	0.94±0.16a	0.92±0.01a	0.96±0.13a	0.32±0.06c	0.61±0.13b	0.69±0.15b
RDW/g	0.04±0.00a	0.03±0.01b	0.03±0.00b	0.02±0.01c	0.03±0.00b	0.03±0.00b
PDW/g	0.15±0.02a	0.17±0.01a	0.16±0.02a	0.10±0.00c	0.13±0.01b	0.15±0.01a
RCR	0.28±0.06a	0.24±0.03b	0.21±0.05b	0.24±0.03b	0.34±0.12a	0.31±0.01a

N: 常温; L: 低温; N+M: 常温+MeJA; N+B: 常温+Bestatin; L+M: 低温+MeJA; L+B: 低温+Bestatin。PH: 株高; RL: 根长; RFW: 根鲜重; PFW: 植株鲜重; RDW: 根干重; PDW: 植株干重; RCR: 根/冠比。同行数据后不同字母表示不同处理间在 0.05 水平差异显著。下同。

N: Normal temperature; L: Low temperature; N+M: Normal temperature+MeJA; N+B: Normal temperature+Bestatin; L+M: Low temperature+MeJA; L+B: Low temperature+Bestatin。PH: Plant high; RL: Root length; RFW: Root fresh weight; PFW: Plant fresh weight; RDW: Root dry weight; PDW: Plant dry weight; RCR: Root-crown ratio。Values marked with different letters in the same rows indicate significant differences among different treatments at 0.05 level。The same in below。

表 3 不同 Bestatin 和 MeJA 处理对青稞生理指标的影响

Table 3 Effects of different Bestatin and MeJA treatments on physiological indicators of hulless barley

生理指标 Physiological indicator	N	N+M	N+B	L	L+M	L+B
SPAD	31.17±0.99a	31.50±1.08a	31.03±2.61a	25.67±0.78b	30.72±3.13a	30.77±3.87a
LMDA/(nmol·g ⁻¹)	4.16±0.13c	4.26±0.33c	4.66±0.08c	8.66±0.03a	6.36±0.19b	6.36±0.19b
RMDA/(nmol·g ⁻¹)	3.60±0.57c	3.46±0.11c	3.20±0.06c	9.43±0.47a	6.43±0.47b	6.43±0.47b
LSS/(mg·g ⁻¹)	3.36±0.02e	4.69±0.06d	4.62±0.11d	9.91±0.10c	14.56±0.02a	12.89±0.41b
RSS/(mg·g ⁻¹)	0.53±0.04e	0.62±0.01d	0.62±0.02d	0.82±0.01c	0.91±0.02b	1.14±0.05a
LFP/(mg·g ⁻¹)	0.42±0.01d	0.67±0.02c	0.73±0.02c	0.87±0.02b	1.25±0.09a	1.30±0.04a
RFP/(mg·g ⁻¹)	0.53±0.04e	0.72±0.01d	0.72±0.02d	0.82±0.01c	0.91±0.02b	1.14±0.05a
LSOD/(U·g ⁻¹)	31.88±0.51e	51.55±0.57b	48.85±0.56d	49.92±1.12c	60.84±1.64a	60.28±2.08a
RSOD/(U·g ⁻¹)	27.52±0.58e	36.29±0.90c	34.99±0.65d	34.24±0.90d	53.92±0.62b	56.36±1.96a
LPOD/(U·g ⁻¹)	26.35±0.87d	37.02±0.61b	36.85±0.63b	35.24±2.74c	57.71±1.50a	57.78±1.35a
RPOD/(U·g ⁻¹)	18.09±0.55f	26.99±2.87d	24.35±0.95e	28.32±0.61c	44.55±0.87b	53.52±0.52a
LCAT/(U·g ⁻¹)	17.59±2.00e	24.93±1.30d	25.96±0.67c	28.22±0.99b	35.76±0.55a	35.96±0.67a
RCAT/(U·g ⁻¹)	22.35±0.84e	28.74±0.56c	29.25±0.60c	28.04±1.54d	39.11±0.23a	37.43±1.05b

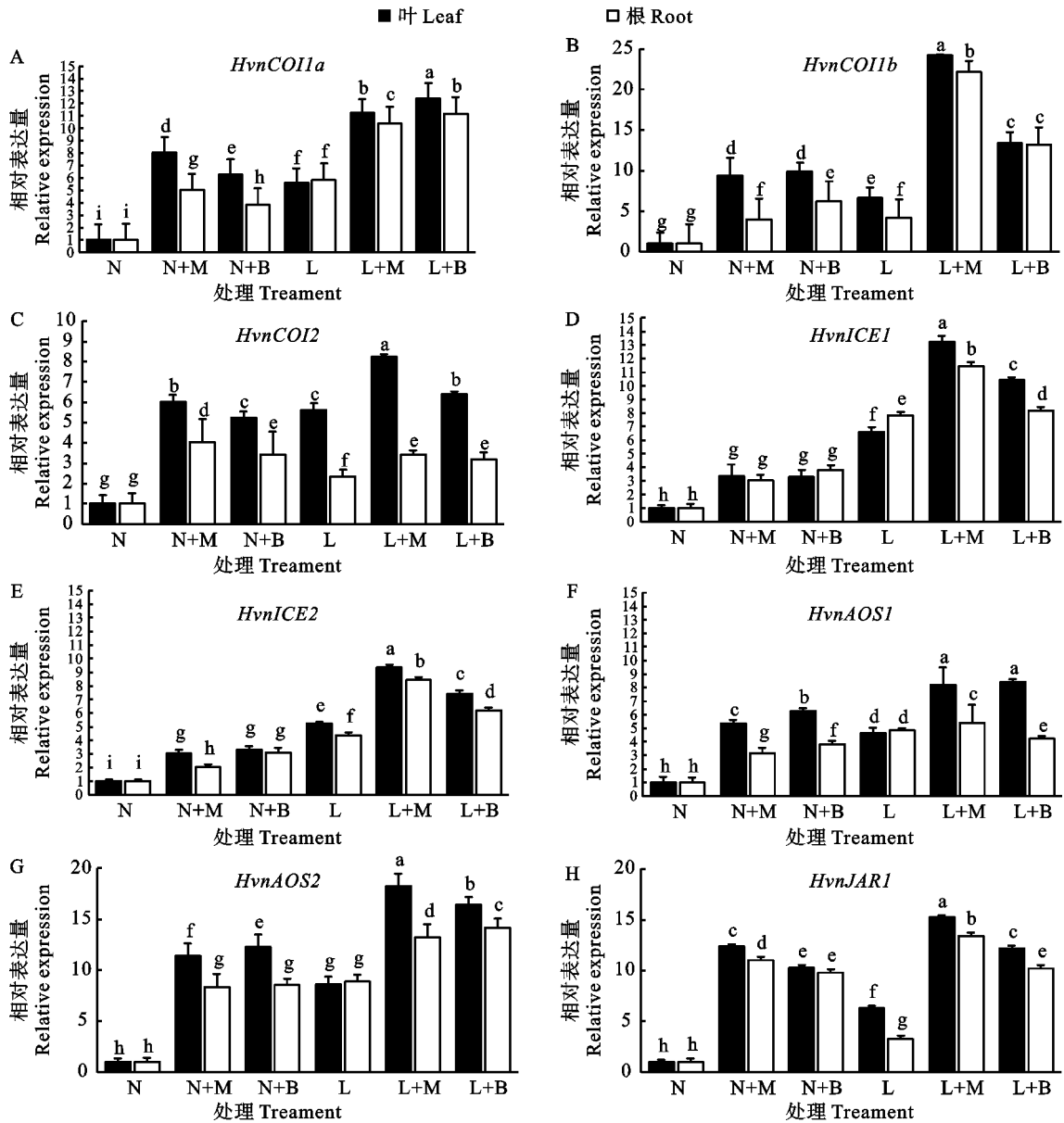
LMDA: 叶 MDA 含量; RMDA: 根 MDA 含量; LSS: 叶可溶性糖含量; RSS: 根可溶性糖含量; LFP: 叶游离脯氨酸含量; RFP: 根游离脯氨酸含量; LSOD: 叶 SOD 活性; RSOD: 根 SOD 活性; LPOD: 叶 POD 活性; RPOD: 根 POD 活性; LCAT: 叶 CAT 活性; RCAT: 根 CAT 活性。

LMDA: Leaf malondialdehyde content; RMDA: Root malondialdehyde content; LSS: Leaf soluble sugar content; RSS: Root soluble sugar content; LFP: Leaf free proline content; RFP: Root free proline content; LSOD: Leaf superoxide dismutase activity; RSOD: Root superoxide dismutase activity; LPOD: Leaf peroxidase activity; RPOD: Root peroxidase activity; LCAT: Leaf catalase activity; RCAT: Root catalase activity。

2.2 Bestatin 和 MeJA 处理对青稞耐低温相关基因表达的影响

由图 1 可见,在低温、Bestatin 或 MeJA 处理后,青稞叶和根中与 JA 合成和信号调控相关基因 (*HvnCOI1a*、*HvnCOI1b*、*HvnCOI2*、*HvnICE1*、*HvnICE2*、*HvnAOS1*、*HvnAOS2*、*HvnJAR1*) 表达都有明显增加。这些基因在叶中的表达量显著高于在根中的表达量,说明这些基因在叶片中更易受到低温、MeJA 或 Bestatin 处理的影响。在

L+M 和 L+B 处理组叶和根中的相关基因的表达显著高于 N+M、N+B 以及 L 处理组,说明这些基因受到低温和 MeJA 或 Bestatin 的双重诱导。此外,各处理组相关基因在叶和根中被诱导的表达模式一致,说明低温、MeJA 或 Bestatin 都能启动 JA 的合成和抵御低温胁迫的信号途径,低温、MeJA 或 Bestatin 对青稞叶和根中相关基因的诱导表达与这些处理对青稞叶和根中可溶性糖、脯氨酸和抗氧化酶含量增加具有相同的诱导效果。



不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。

Different letters indicate significant differences ($P < 0.05$).

图 1 低温下 Bestatin 和 MeJA 处理对青稞耐低温相关基因表达量的影响

Fig. 1 Effects of Bestatin and MeJA treatments on the expression of low-temperature tolerance related genes in hullless barley

3 讨论

JA 在调控植物应对低温胁迫中发挥着重要的作用。JA 通过调控植物细胞内可溶性糖类、游离脯氨酸等物质的合成积累,降低细胞内冰点,维持细胞内的渗透压平衡和膜系统的稳定,增强细胞内抗氧化酶类活性来清除低温胁迫引起的活性氧自由基,保护细胞膜系统免受氧化损伤^[26-29]。Hu 等^[30]发现,外源 JA 可显著提高拟南芥对低温的抗性,低温处理可以诱导内源 JA 合成相关

基因表达,当拟南芥受到低温胁迫提高内源 JA 水平时,JA 进一步形成 JA-Ile 与信号受体 COI1 结合并解除 JA 信号途径抑制因子 JAZ1 和 JAZ4 对冷信号途径关键转录因子 ICE1 的抑制,从而启动下游 *CBF3* 的表达,启动拟南芥抵御低温胁迫的机制。樊晓培等^[31]研究表明对低温胁迫下的冬麦 1 号进行外源 MeJA 处理,可以提高叶片和分蘖节中低温胁迫响应基因 *TaCBF*、*TaICE1*、*Wcor14*、*Wcor15*、*Wcor18*、*Wcor413* 的表达量,得出 JA 信号调控是冬麦 1 号具有耐低温特性的关

键。朱春权等^[32]研究认为,褪黑素和 MeJA 处理可以提高水稻在低温胁迫下的株高、根长、根条数、干物重、脯氨酸、叶绿素含量以及 SOD、POD、CAT、GST 和 APX 的活性,降低过氧化氢和 MDA 含量,缓解细胞膜系统过氧化损伤,褪黑素和 MeJA 都可以诱导水稻中不同的耐低温相关基因表达,从而提高水稻的耐低温能力。赵虎^[33]以小麦“东农麦 1 号”为材料的试验结果显示,外施 MeJA 可以提高低温胁迫下小麦叶片及分蘖节中 JA 信号受体基因 *TaCOI1* 的表达,启动下游冷诱导相关基因 *TaMYC2* 的转录从而提高小麦可溶性糖、SOD、POD、CAT 含量,并且降低了相对电导率和 MDA 含量,从而增强小麦抵御低温胁迫的能力。Bestatin 在植物中的作用机制与 JA 相似,从而影响植物的生理和防御反应,尽管在化学结构上与 JA 截然不同,却能在植物体内模拟 JA 的信号作用,这种特性使得 Bestatin 成为通过化学遗传学方法研究 JA 信号传导通路的重要手段^[21,25]。本研究对 Bestatin 和 MeJA 对青稞苗期耐低温胁迫的影响进行了研究,发现低温胁迫显著抑制了青稞的生长,而 Bestatin 和 MeJA 处理能够增加青稞叶和根中可溶性糖、脯氨酸等物质的含量,显著增强抗氧化酶活性,降低了活性氧对细胞膜系统的损伤,缓解了低温对青稞的伤害。在低温胁迫下, Bestatin 和 MeJA 处理激活了青稞 JA 信号途径,诱导了青稞 JA 合成、信号途径以及受 JA 调控的下游耐低温基因表达。这些生理变化有助于青稞抵御低温胁迫,增强青稞对低温胁迫的抗性。

参考文献:

- [1]刘新红.青稞品质特性评价及加工适宜性研究[D].西宁:青海大学,2014.
LIU X H. Study on quality evaluation and processing suitability of hulless barley [D]. Xining: Qinghai University, 2014.
- [2]李雪萍,李建宏,漆永红,等.青稞微座孢根腐病原鉴定[J].植物病理学报,2019,49(5):705.
LI X P, LI J H, QI Y H, et al. Identification of the pathogens causing *Microdochium* root rot on naked barley [J]. *Acta Phytopathologica Sinica*, 2019, 49(5): 705.
- [3]秦君玲,侯仲凯.西藏青稞产业深加工研究[J].科技创业月刊,2014,27(4):20.
QIN J L, HOU Z K. Study on deep processing of Tibetan highland barley industry [J]. *Pioneering with Science & Technology Monthly*, 2014, 27(4): 20.
- [4]汪正顺.高寒地区有机青稞种植技术及利用[J].农业工程技术,2022(17):66.
WANG Z S. Organic barley planting technology and utilization in alpine areas [J]. *Agricultural Engineering Technology*, 2022(17): 66.
- [5]侯殿志,沈群.我国29种青稞的营养及功能组分分析[J].中国食品学报,2020,20(2):289.
HOU D Z, SHEN Q. Analysis of nutrition and functional components of 29 kinds of highland barley in China [J]. *Journal of Chinese Institute of Food Science and Technology*, 2020, 20(2): 289.
- [6]陆培,安明哲,李茂,等.青稞营养成分研究进展及其应用现状[J].酿酒科技,2022(7):110.
LU P, AN M Z, LI M, et al. Research progress and application of nutrient substances in highland barley [J]. *Liquor-Making Science & Technology*, 2022(7): 110.
- [7]巴桑玉珍,刘新春,付国勇,等.青藏高原青稞耐寒种质资源基于 SSR 标记的遗传多样性及群体结构分析[J].麦类作物学报,2017,37(1):40.
BA S, LIU X C, FU G Y, et al. Genetic diversity and population structure analysis of hulless barley with cold tolerance from the Qinghai-Tibetan Plateau revealed by SSR markers [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2017, 37(1): 40.
- [8]王伟,候威海,王向涛,等.硅对冬青稞生长及冷胁迫后光合作用的影响[J].贵州农业科学,2015,43(10):72.
WANG W, HOU W H, WANG X T, et al. Effects of silicon on plant growth and photosynthesis of hulless barley seedling after cold stress [J]. *Guizhou Agricultural Sciences*, 2015, 43(10): 72.
- [9]檀艳静,张佳华,姚凤梅,等.中国作物低温冷害监测与模拟预报研究进展[J].生态学杂志,2013,32(7):1920.
TAN Y J, ZHANG J H, YAO F M, et al. Monitoring and simulation forecasting on crop chilling damage in China: Research progress [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2013, 32(7): 1920.
- [10]杨成兰,祁存英,马银花,等.青稞 *GPAT* 基因家族全基因鉴定及表达分析[J].植物生理学报,2022,58(10):2006.
YANG C L, QI C Y, MA Y H, et al. Identification and expression analysis of *GPAT* gene family in hulless barley [J]. *Plant Physiology Journal*, 2022, 58(10): 2006.
- [11]韦泽秀,卓玛,曲航,等.海拔与积温梯度对春青稞生长的影响[J].西藏农业科技,2018,40(S1):11.
WEI Z X, ZHUO M, QU H, et al. Effects of altitude and accumulated temperature gradient on growth of spring highland barley [J]. *Tibet Journal of Agricultural Sciences*, 2018, 40(S1): 11.
- [12]王玉林,徐齐君,原红军,等.西藏青稞品种喜马拉雅8号低温处理的 SSH-cDNA 文库构建及分析[J].麦类作物学报,2017,37(8):1025.
WANG Y L, XU Q J, YUAN H J, et al. Construction and analyses of SSH library of Tibetan hulless barley (*Hordeum vulgare* L. var. *nudum* Hook. f.) Ximalaya 8 under low temperature treatment [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2017, 37(8): 1025.
- [13]张银乐,张文静,杨洋,等.低温对青稞种子萌发及幼苗生长的影响[J].安徽农学通报,2018,24(16):28.
ZHANG Y L, ZHANG W J, YANG Y, et al. Effects of low temperature on seed germination and seedling growth of highland barley [J]. *Anhui Agricultural Science Bulletin*, 2018, 24(16): 28.

- [14]何涛. 青稞差减 cDNA 文库的构建及冷诱导基因的克隆和转基因烟草表达研究[D]. 西安:西北大学, 2007.
HE T. Construction of subtracted cDNA library and cloning of cold-induced gene in highland barley and expression analysis of transgenic tobacco [D]. Xi'an: Northwest University, 2007.
- [15]周靖翔, 闵德栋, 李娇卓, 等. 茉莉酸甲酯在果蔬采后冷害控制中的应用研究进展[J]. 植物生理学报, 2019, 55(10): 1419.
ZHOU J X, MIN D D, LI J Z, *et al.* Advances in application of methyl jasmonate in chilling injury control of postharvest fruits and vegetables [J]. *Plant Physiology Journal*, 2019, 55(10): 1419.
- [16]李薇, 张玮煜, 刘英姿, 等. 玉米脂氧合酶家族基因的鉴定及禾谷镰刀菌侵染与茉莉酸甲酯处理下的表达分析[J]. 农业生物技术学报, 2023, 31(8): 1567.
LI W, ZHANG W Y, LIU Y Z, *et al.* Identification of lipoxygenase family genes in Maize (*Zea mays*) and expression analysis under *Fusarium graminearum* infection and MeJA treatment [J]. *Journal of Agricultural Biotechnology*, 2023, 31(8): 1567.
- [17]孙雨桐, 刘德帅, 齐迅, 等. 茉莉酸调控植物生长发育和胁迫的研究进展[J]. 生物技术通报, 2023, 39(11): 99.
SUN Y T, LIU D S, QI X, *et al.* Advances in jasmonic acid regulating plant growth and development as well as stress [J]. *Biotechnology Bulletin*, 2023, 39(11): 99.
- [18]HETTENHAUSEN C, LI J, ZHUANG H, *et al.* Stem parasitic plant *Cuscuta australis* (dodder) transfers herbivory-induced signals among plants [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2017, 114(32): 6703.
- [19]ZHAO S, YAO K, LIU K, *et al.* Bestatin cream impairs solar simulated light-driven skin inflammation and skin carcinogenesis in mice [J]. *Journal of Investigative Dermatology*, 2021, 141(11): 2699.
- [20]倪隽, 陈淑珍. 乌苯美司抗肿瘤作用研究进展[J]. 中国医药生物技术, 2018, 13(5): 448.
NI J, CHEN S Z. Research progress on anti-tumor effect of ubenimex [J]. *Chinese Medicinal Biotechnology*, 2018, 13(5): 448.
- [21]戴园园. 茉莉酸信号转导途径中新的组分的鉴定和特征[D]. 北京:北京林业大学, 2008.
DAI Y Y. Identification and features of new components on the JA pathway [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2008.
- [22]翟庆哲. 茉莉酸信号途径的化学遗传学解析[D]. 泰安: 山东农业大学, 2006.
ZHAI Q Z. Chemical genetic dissection of jasmonic acid signaling pathway [D]. Taian: Shandong Agricultural University, 2006.
- [23]安立昆. 玉米茉莉酸信号受体基因家族 *ZmCOIs* 功能研究[D]. 南京:南京农业大学, 2018.
AN L K. Functional assay of jasmonate signal receptor gene family *ZmCOIs* in maize [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2018.
- [24]郑文光, 耿宇, 李常保, 等. 茉莉酸信号转导突变体 *ber15* 的分离和基因克隆表明油菜素内酯的合成影响茉莉酸信号转导[J]. 植物学通报, 2006, 41(5): 603.
ZHENG W G, GENG Y, LI C B, *et al.* Characterization of jasmonic acid response mutant *ber15* demonstrates cross talk between jasmonic acid and brassinosteroid signaling [J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2006, 41(5): 603.
- [25]耿宇. 茉莉酸信号转导突变体 *ber15* 的筛选和基因克隆[D]. 南宁:广西大学, 2007.
GENG Y. Characterization of jasmonic acid response mutant *ber15* [D]. Nanning: Guangxi University, 2007.
- [26]陈金焕, 田玉如, 李艾佳, 等. 茉莉酸信号及其在木本植物中的研究进展[J]. 中国科学: 生命科学, 2020, 50(2): 215.
CHEN J H, TIAN Y R, LI A J, *et al.* Jasmonic acid signaling and its research progress in woody plants [J]. *Scientia Sinica: Vitae*, 2020, 50(2): 215.
- [27]王海彦, 成城, 安立昆, 等. 玉米内源茉莉酸调节干旱胁迫下的光合作用和抗旱生理反应[J]. 南京农业大学学报, 2019, 42(1): 30.
WANG H Y, CHENG C, AN L K, *et al.* Endogenous JA regulates leaf photosynthesis and drought-tolerance response under drought condition in maize [J]. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2019, 42(1): 30.
- [28]XUE R, GUO R, LI Q, *et al.* Rice responds to *Spodoptera frugiperda* infestation via epigenetic regulation of H3K9ac in the jasmonic acid signaling and phenylpropanoid biosynthesis pathways [J]. *Plant Cell Reports*, 2024, 43(3): 78.
- [29]HE S, ZHI F, MIN Y, *et al.* The MYB59 transcription factor negatively regulates salicylic acid- and jasmonic acid-mediated leaf senescence [J]. *Plant Physiology*, 2023, 192(1): 488.
- [30]HU Y, JIANG L, WANG F, *et al.* Jasmonate regulates the inducer of *cbf* expression-C-repeat binding factor/DRE binding factor1 cascade and freezing tolerance in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Cell*, 2013, 25(8): 2907.
- [31]樊晓培, 邢津溥, 魏铁锁, 等. 外源 MeJA 对低温胁迫下冬小麦冷响应基因表达的影响[J]. 麦类作物学报, 2020, 40(3): 292.
FAN X P, XING J P, WEI T S, *et al.* Effect of exogenous MeJA on the expression of cold response genes in winter wheat under low temperature stress [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2020, 40(3): 292.
- [32]朱春权, 魏倩倩, 项兴佳, 等. 褪黑素和茉莉酸甲酯基质育秧对水稻耐低温胁迫的调控作用[J]. 作物学报, 2022, 48(8): 2016.
ZHU C Q, WEI Q Q, XIANG X J, *et al.* Regulation effects of seedling raising by melatonin and methyl jasmonate substrate on low temperature stress tolerance in rice [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2022, 48(8): 2016.
- [33]赵虎. MeJA 对冬小麦抗寒生理及寒胁迫下 *TaCOII/TaMYC2* 基因表达量的影响[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2018.
ZHAO H. Effect of MeJA on cold-resistance and cold stress of *TaCOII/TaMYC2* gene in winter wheat [D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2018.