

重金属 Cr⁶⁺ 胁迫下小麦幼苗 DNA 5-MeC 含量的改变

黑淑梅

(延安大学 生命科学学院, 陕西 延安 716000)

摘要: 运用高效液相色谱法(HPLC)研究了3 d龄和10 d龄小麦幼苗在5~100 mg/L Cr⁶⁺胁迫下根系和地上部分DNA 5-甲基胞嘧啶(5-MeC)含量的变化。方法:色谱柱为Hypersil BDS-C18键合柱(5 μm, 150×4.6 mm I. D.);流动相由5%甲醇,4.75 mmol/L己烷磺酸钠,0.2%三乙醇胺组成,三蒸水配制,pH值为5.5;流速为0.7 mL/min;检测波长为273 nm。结果发现:除100 mg/L Cr⁶⁺降低了3 d龄小麦幼苗根系DNA 5-MeC的百分含量外,所试不同浓度Cr⁶⁺均引起两苗龄幼苗叶片和根系DNA甲基化水平的上升;3 d龄幼苗对Cr⁶⁺胁迫比10 d龄幼苗敏感,根系比地上部分敏感。结论:Cr⁶⁺胁迫引起的DNA甲基化水平改变可能影响到小麦幼苗的正常生长发育。

关键词: 小麦; Cr⁶⁺; 5-MeC; HPLC

中图分类号: Q945.78 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2012)06-0788-05

Effects of Cr⁶⁺ stress on 5-MeC content of DNA in wheat seedlings

HEI Shu-Mei

(College of Life Sciences, Yan'an University, Yan'an 716000, China)

Abstract: The effects of Cr⁶⁺ on the 5-methyl cytosine(5-MeC) contents in leaves and roots DNA in 3-day-old and 10-day-old wheat seedlings with 5-100 mg/L Cr⁶⁺ treatment were determined by the reversed-phase high performance liquid chromatography(HPLC). The Hypersil BDS-C18 column(5 μm, 150×4.6 mm I. D.) and mobile phase of 5% methanol, 4.75 mmol/L sodium hexanesulfonate, 0.2% triethanolamine-water, pH 5.5 at the flow rate of 0.7 mL/min was used. Detection was performed with UV detector at 273nm. The results showed that the 5-MeC contents in leaves and roots DNA in 3-day-old and 10-day-old wheat seedlings with Cr⁶⁺ concentration increased from 5 to 100 mg/L were all higher than that in control, but the 5-MeC contents caused by 100 mg/L Cr⁶⁺ was lower than that in control in the roots DNA in 3-day-old seedlings. And the results suggested that 3-day-old seedlings were more sensitive to Cr⁶⁺ stress than 10-day-old seedlings, and the roots were more sensitive than the leaves. Therefore, the change of DNA methylation level caused by heavy metal Cr⁶⁺ could have an effect on normal growth and development in wheat seedlings.

Key words: wheat; Cr⁶⁺; 5-MeC; HPLC

随着冶金、电镀工业的发展,重金属元素铬(Cr)广泛存在于自然界中,成为环境中一种具有潜在危害性的污染物,被称为工业“五毒”之一。业已证明,铬不是植物生长的必需元素,也不参与细胞的结构组成,但被吸收入植物体后过量积累则可影响植物的正常生长发育,比如在种子萌发、抗氧化酶活性、内源

激素水平、叶绿素含量、以及细胞有丝分裂等方面都会产生影响,甚至引起植物DNA断裂、DNA含量减少,引发DNA-蛋白质交联及DNA链间交联等DNA损伤效应(史吉平等,1994;黑淑梅等,2005;鲁先文等,2007;张黛静等,2009;王耀勇等,2010)。

DNA甲基化,就是对基因组DNA进行修饰,

收稿日期: 2012-05-15 修回日期: 2012-07-10

基金项目: 延安市科学技术研究发展计划项目(2010kn-18);延安大学科研计划项目(YD2010-16)[Supported by Science and Technologies Research and Development Program of Yan'an City(2010kn-18);Fundamental Research Fund of Yan'an University(YD2010-16)]

作者简介: 黑淑梅(1976-),女,陕西延长人,硕士,讲师,从事植物抗性生理生化研究,(E-mail) heishumei@163.com。

在基因表达调控、发育调节、基因组印迹等方面发挥重要作用(Bird,1986)。高等植物 DNA 甲基化是指 DNA 中的胞嘧啶(C)被甲基修饰,形成 5-甲基胞嘧啶(5-MeC),DNA 总甲基化水平可以用 5-MeC 占 DNA 中总胞嘧啶碱基的百分数表示。5-MeC 含量的改变都会造成基因表达的异常,从而对植物生长发育起着非常重要的作用(Finnegan 等,2000;周翠兰等,2005)。热胁迫、干旱对 DNA 的甲基化水平会造成影响,且许多受甲基化变化诱导的基因同胁迫反应有关,说明 DNA 甲基化参与了环境胁迫下的基因表达调控过程(Finnegan 等,1993;Wada 等,2004)。葛才林等(2002)也报道重金属 Cu²⁺、Cd²⁺和 Hg²⁺胁迫后,水稻和小麦叶片、穗和根系 DNA 中胞嘧啶的甲基化水平提高,而关于重金属 Cr 对植物 DNA 胞嘧啶甲基化水平的影响则未见报道。本文基于此,运用高效液相色谱法研究了不同浓度的重金属 Cr⁶⁺处理后,不同苗龄小麦幼苗不同植株部位 DNA 的 5-甲基胞嘧啶含量的变化,旨在分子水平上探讨土壤重金属 Cr⁶⁺污染对小麦生长的影响机制。

1 材料与方 法

1.1 实验材料、仪器和试剂

材料:小偃 22(*Triticum aestivum* cv. Xiaoyan No. 22)。种子用 5%次氯酸钠灭菌,流水冲洗,暗中(25±0.5)℃下浸种、催芽 2 d 后选取萌发一致的种子播种于垫有滤纸并加适量 1/2 Hoagland 营养液的培养皿中,置于光照培养箱(25±0.5)℃,每日光照 13 h,光强 300 μmol/(m²·s)中培养。长至 3 d 龄和 10 d 龄时,分别以 1/2 Hoagland 营养液配制浓度为 5、10、20、40、60、80、100 mg/L 的 Cr⁶⁺(由 K₂Cr₂O₇ 提供,以纯 Cr 计算)处理 72 h,每处理重复 3 次,以 1/2 Hoagland 营养液处理的幼苗为对照。试剂:己烷磺酸钠和甲醇(色谱纯)、三乙醇胺和磷酸(分析纯)均购自国内公司,C 和 5-MeC 标准品(色谱纯)购自 Sigma 公司。仪器:HITACHI 型高效液相色谱仪(日本东京 Hitachi 公司)。

1.2 研究方法

1.2.1 标准品制备 精确称量 C 和 5-MeC 标准品各 0.1 mg,用流动相定容至 10 mL,单标终浓度为 0.01 mg/mL,0.45 μm 纤维素微孔滤膜过滤。

1.2.2 样品制备 DNA 提取:采用 CTAB 法,分别提取 0.25 g 3 d 龄和 10 d 龄幼苗的新鲜叶片和根

系的 DNA。将洗涤后的 DNA 沉淀溶于 50 μL TE 缓冲液中,-20 ℃保存备用。样品制备:取上述 DNA 提取液 20 μL,加 20 μL 2 mol/L HCl,在 80 ℃水浴中水解 2 h,再加入 10 μL 4 mol/L NaOH 中和,离心取上清液备用。重复 3 次。

1.2.3 色谱条件 色谱柱:Hypersil BDS-C1₈ 键合柱(5 μm,150×4.6 mm I. D.)。流动相:5%甲醇,4.75 mmol/L 己烷磺酸钠,0.2%三乙醇胺组成,用三蒸水配制,并用磷酸将 pH 值调为 5.5。0.45 μm 的纤维素微孔滤膜过滤。流速:0.7 mL/min。检测波长:273 nm。进样量:20 μL。

1.2.4 标准曲线的建立 用流动相配制单个标准品溶液,用以测定标准品在色谱柱内的保留时间。C 的保留时间为 3.94 min,5-MeC 的保留时间为 6.22 min,混合标样的色谱图见图 1:1,样品色谱图见图 1:2 和图 1:3。将单标终浓度为 0.01 mg/mL 的混合标准品溶液依次进样 2、4、6、8、10、12、14、16、18、20、22 μL 进行测定得到相应的峰面积。以峰面积为横坐标,各组分含量为纵坐标绘制标准曲线,结果表明混合标样在进样量 2~22 μL 的范围内,线性关系良好(图 2)。

1.2.5 重复性试验 取同一样品,重复进样 4 次,每次进样 20 μL,测得 C 和 5-MeC 的含量分别为:C 为 0.013、0.014、0.014、0.014(μg·μL⁻¹),5-MeC 为 0.019、0.023、0.021、0.021(μg·μL⁻¹),C 和 5-MeC 的相对标准偏差(RSD)分别为:3.77%和 4.99%,n=4。结果表明方法重复性良好。

1.2.6 稳定性试验 取同一样品,每 2 h 进样 1 次,连续进样 5 次,每次进样 20 μL,测得 C 和 5-MeC 的含量分别为:C 为 0.047、0.047、0.046、0.044、0.045(μg·μL⁻¹),5-MeC 为 0.055、0.061、0.059、0.059、0.054(μg·μL⁻¹),C 和 5-MeC 的相对标准偏差 RSD 分别为:3.51%和 4.23%,n=5。结果说明,样品在 10 h 内稳定性良好。

1.2.7 5-甲基胞嘧啶测定 由图 2 标准曲线分别得 C 线性回归方程: $Y=2\times 10^{-7}X+0.0054$, $R^2=0.9917$ 和 5-MeC 线性回归方程 $Y=3\times 10^{-7}X+0.014$, $R^2=0.9915$ 。采用外标法,通过比较样品和标准品的峰面积确定 C 和 5-MeC 的含量,根据公式 $5\text{-MeC}/(C+5\text{-MeC})\times 100\%$ 计算 5-MeC 的百分含量。

1.2.8 数据处理 实验结果均以平均值与标准差表示,所有实验数据采用 SPSS 11.0 系统进行统计检验。

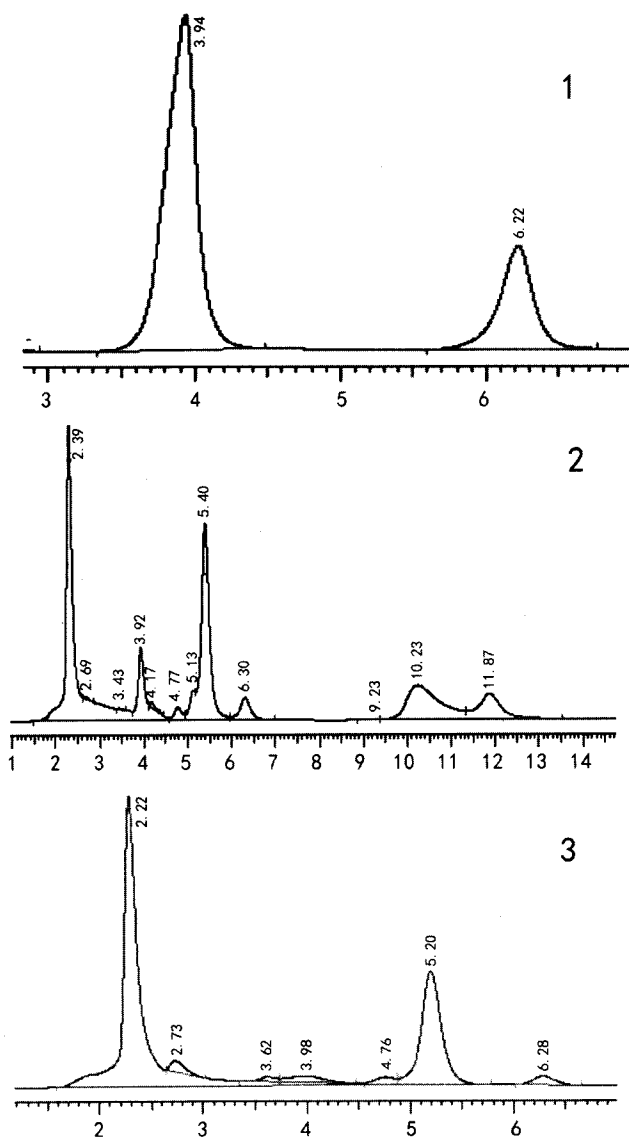


图1 标准品和小麦幼苗样品的色谱分离图

Fig. 1 HPLC chromatograms of standard solution and samples of wheat seedlings

1. 标准品色谱图; 2. 小麦幼苗叶片样品色谱图;
3. 小麦幼苗根系样品色谱图。

1. HPLC chromatogram of standard solution; 2. HPLC chromatogram of leaf sample; 3. HPLC chromatogram of root sample.

2 结果与分析

从表1可见,10 d龄小麦幼苗叶片对照组DNA的5-MeC为22.55%,3 d龄小麦幼苗叶片对照组DNA的5-MeC为23.48%,而10 d龄小麦幼苗根系对照组DNA的5-MeC为25.32%,3 d龄小麦幼苗根系对照组DNA的5-MeC为26.33%。从叶片和根系对照组DNA的5-MeC含量的差异说明植物不同器

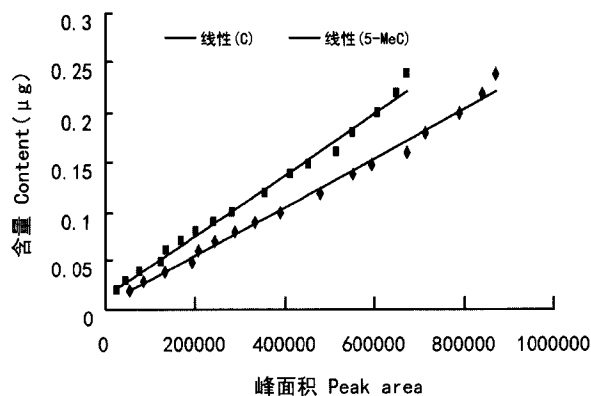


图2 标准曲线

Fig. 2 Standard curve

官中5-MeC含量水平不一样,从不同龄期同一植株部位的DNA的5-MeC含量的差异也说明了小麦幼苗在不同的生长阶段体内的甲基化水平有差异。

从表1可见,5~60 mg/L Cr^{6+} 使10 d龄和3 d龄小麦幼苗叶片DNA 5-MeC百分含量升高,80~100 mg/L Cr^{6+} 使5-MeC百分含量下降,依然高于对照;从处理效应差异显著性上来看,对于3 d龄小麦幼苗叶片,有效 Cr^{6+} 浓度范围为20~100 mg/L,与对照相比均差异显著($P < 0.05$),对于10 d龄小麦幼苗叶片,有效 Cr^{6+} 浓度范围为40~100 mg/L,与对照相比均差异极显著($P < 0.01$),而60 mg/L Cr^{6+} 处理效应值对于3 d龄和10 d龄小麦幼苗来讲均为最高,分别为相应对照的1.66倍和1.62倍。对于10 d龄幼苗根系,5~40 mg/L Cr^{6+} 范围内,DNA的5-MeC升高,60~100 mg/L Cr^{6+} 下降,但仍高于对照;且在10~100 mg/L Cr^{6+} 内,除了100 mg/L Cr^{6+} 处理效应为显著差异外,其余浓度处理效应均达到了极显著差异水平($P < 0.01$),且40 mg/L Cr^{6+} 使DNA 5-MeC百分含量达到最高。对于3 d龄幼苗根系而言,DNA的5-MeC含量在5~20 mg/L Cr^{6+} 范围内上升,在40~100 mg/L Cr^{6+} 时下降,在100 mg/L Cr^{6+} 时降到24.53%,低于对照;但在10~60 mg/L Cr^{6+} 时,除了40 mg/L Cr^{6+} (在 $P < 0.05$ 水平),处理效应均达到了极显著差异水平($P < 0.01$),且在20 mg/L Cr^{6+} 时,DNA 5-MeC百分含量达到最高。

上述结果说明,除了100 mg/L Cr^{6+} 降低了3 d龄小麦幼苗根系DNA 5-MeC的百分含量,所试不同浓度 Cr^{6+} 均引起两苗龄幼苗叶片和根系DNA甲基化水平的上升,而且对于不同苗龄时期、不同部位的小麦幼苗DNA 5-MeC百分含量变化来讲,不同浓度

表 1 Cr^{6+} 对小麦幼苗 DNA 中 5-MeC 百分含量的影响
Table 1 Effects of Cr^{6+} on the 5-MeC percentage of DNA in wheat seedlings

Cr^{6+} 浓度 (mg/L) Contents of Cr^{6+}	5-MeC 百分含量 contents of 5-MeC (%)			
	3 d 龄幼苗 3-day-old seedlings		10 d 龄幼苗 10-day-old seedlings	
	根系 Roots	叶片 Leaves	根系 Roots	叶片 Leaves
0	26.33±1.59	23.48±3.44	25.32±6.17	22.55±4.86
5	30.86±6.74	26.23±4.27	27.97±6.70	23.40±5.78
10	34.51±3.16**	28.92±1.39	30.02±5.99**	25.72±5.59
20	39.39±3.25**	33.69±6.55*	33.93±5.81**	31.05±5.52
40	34.81±3.64*	36.37±3.84*	37.91±5.69**	34.36±3.59**
60	32.19±2.16**	38.06±5.23*	35.27±7.32**	37.33±6.42**
80	28.97±4.94	35.30±2.66*	33.71±7.25**	35.46±6.01**
100	24.53±4.36	31.83±3.69*	31.20±5.66*	33.45±5.60**

注: * 为显著 ($P < 0.05$); ** 为极显著 ($P < 0.01$)。

Note: * The difference is significant ($P < 0.05$); ** The difference is extremely significant ($P < 0.01$).

Cr^{6+} 处理效应的差异水平不一样。

从表 1 看到,对于 3 d 龄幼苗根系和叶片,与对照处理有显著差异的初始 Cr^{6+} 浓度分别为 10 mg/L (极显著, $P < 0.01$) 和 20 mg/L (显著, $P < 0.05$); 对于 10 d 龄幼苗根系和叶片,则分别为 10 mg/L (极显著, $P < 0.01$) 和 40 mg/L (极显著, $P < 0.01$); 说明根系比叶片对 Cr^{6+} 胁迫敏感。另外,从引起 DNA 5-MeC 百分含量最高值的 Cr^{6+} 浓度来看,10 d 和 3 d 龄幼苗根系 DNA 的 5-MeC 最高值分别出现在 40 mg/L Cr^{6+} 和 20 mg/L Cr^{6+} (均为极显著, $P < 0.01$),而 3 d 龄幼苗叶片 DNA 5-MeC 最高值出现在 Cr^{6+} 浓度为 60 mg/L (显著, $P < 0.05$),10 d 龄幼苗叶片也出现在 60 mg/L Cr^{6+} (极显著, $P < 0.01$),亦说明根系比叶片对 Cr^{6+} 胁迫敏感。

从根系 DNA 的 5-MeC 百分含量水平来看,3 d 龄幼苗在 20 mg/L Cr^{6+} 达最高值,为 39.39% (极显著, $P < 0.01$),10 d 龄幼苗在 40 mg/L Cr^{6+} 达最高值,为 37.91% (极显著, $P < 0.01$),说明 3 d 龄幼苗对 Cr^{6+} 胁迫比 10 d 龄幼苗敏感。从叶片 DNA 的 5-MeC 百分含量水平比较,3 d 和 10 d 龄幼苗与对照处理有显著差异的初始 Cr^{6+} 浓度分别为 20 mg/L (显著, $P < 0.05$) 和 40 mg/L (极显著, $P < 0.01$),说明 3 d 龄幼苗对 Cr^{6+} 胁迫比 10 d 龄幼苗要敏感。

3 结论与讨论

本文采用 HPLC 法测得 10 d 龄小麦幼苗叶片对照组 DNA 的 5-MeC 百分含量为 22.55%,这与 Messegur 等 (1991) 测得的小麦成熟叶片 DNA 中 5-MeC 为 22.4% 的结果基本一致。本研究结果显

示, Cr^{6+} 能明显改变小麦幼苗 DNA 中 C 的甲基化水平。5~100 mg/L Cr^{6+} 引起 3 d、10 d 龄小麦幼苗叶片和 10 d 龄小麦幼苗根系 DNA 中 C 甲基化水平的升高,对于 3 d 龄幼苗根系而言,5~80 mg/L Cr^{6+} 同样提高了 DNA 中 C 甲基化水平。DNA 甲基化主要是参与植物基因表达的调控,进而调节植物的生长发育。基因中启动子和编码区的过度甲基化能抑制基因的转录表达 (Finnegan 等, 1998; Razin & Cedar, 1991; Pradhan 等, 1999)。将小牛胸腺 DNA 和叔丁基氢过氧化物及 Fe^{3+} 一起温育,发现有大量甲基自由基和 DNA 高度甲基化发生,并认为甲基自由基直接攻击 DNA 中的鸟嘌呤产生 C8-甲基鸟嘌呤,而 N7-甲基鸟嘌呤和 3-甲基腺嘌呤的产生很可能是由于甲基自由基借助于过渡重金属的作用攻击 DNA 而引起 (Hix 等, 1999)。据此,本文推测 Cr^{6+} 引起两苗龄小麦幼苗叶片和根系 DNA 甲基化水平提高,可能是由于 Cr^{6+} 引起了小麦体内的过氧化胁迫,而导致大量甲基自由基的产生,甲基自由基攻击 DNA 中的胞嘧啶,导致 5-MeC 水平提高。

Lee 等 (1998) 和 Pfohl-Leszkowicz 等 (1987) 已经证实重金属离子能抑制动物细胞内 5-甲基胞嘧啶甲基转移酶的活性,如 Pb^{2+} 、 Zn^{2+} 、 Cu^{2+} 、 Fe^{2+} 、 Mg^{2+} 等,都可在处理后的短时间内抑制细胞内 5-甲基胞嘧啶甲基转移酶的活性。据此,对于 100 mg · L⁻¹ Cr^{6+} 导致 3 d 龄幼苗根系 DNA 中胞嘧啶甲基化水平降到小于对照这一现象,推测可能与根系中 5-甲基胞嘧啶甲基转移酶 (催化将腺苷甲硫氨酸上的甲基转移到 DNA 的胞嘧啶上) 活性受到抑制有关,具体原因还有待于进一步研究。

总之, DNA 甲基化参与植物基因表达的调控,

在植物的生长发育中起着非常重要的作用, Cr⁶⁺胁迫引起的甲基化水平过高或过低都会影响小麦幼苗的正常生长发育。

参考文献:

- Bird AP. 1986. CpG-rich islands and the function of DNA methylation[J]. *Nature*, **321**:209-212
- Finnegan EJ, Bertell RIS, Dennis ES. 1993. The role of DNA methylation in the regulation of plant gene expression[M]//Jost JP, Saluz HP (eds). *DNA Methylation: Molecular Biology and Biological Significance*. Basel: Birkhauser Verlag
- Finnegan EJ, Genger RK, Kovac K, et al. 1998. DNA methylation and the promotion by vernalization[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, **95**:5 824-5 829
- Finnegan EJ, Kovac KA. 2000. Plant DNA methyltransferases [J]. *Plant Mol Biol*, **43**:189-201
- Ge CL(葛才林), Yang XY(杨小勇), Liu XN(刘向农), et al. 2002. Effects of heavy metal on the DNA methylation level in rice and wheat(重金属对水稻和小麦 DNA 甲基化水平的影响)[J]. *J Plant Physiol Mol Biol*(植物生理与分子生物学学报), **28**(5):363-368
- Hix S, Augusto O. 1999. DNA methylation by tertbutyl hydroperoxide-iron(II): a role for the transition metal ion in production of DNA base adducts[J]. *Chem Biol Interact*, **18**:141-149
- Lee YW, Broday L, Costa M. 1998. Effects of nickel on DNA methyltransferase activity and genomic DNA methylation levels [J]. *Mutat Res*, **31**:213-218
- Lu XW(鲁先文), Yu L(余林), Song XL(宋小龙), et al. 2007. Effects of heavy metal Cr on chlorophyll biosynthesis in wheat (重金属铬对小麦叶绿素合成的影响)[J]. *Anhui Agric Sci Bull*(安徽农学通报), **13**(14):101-102
- Messegur R, Ganai MW, Steffens JC, et al. 1991. Characterization of the level, target sites and inheritance cytosinemethylation in tomato nuclear DNA[J]. *Plant Mol Biol*, **16**:753-770
- Pfohl-Leszkowicz A, Baldacini O, Keith G, et al. 1987. Stimulation of rat kidney, spleen and brain DNA-(cytosine-5)-methyltransferases by divalent cobalt ions[J]. *Biochimie*, **69**:1 235-1 242
- Pradhan S, Urwin NAR, Jenkins GI, et al. 1999. Effect of CWN methylation on expression of plant genes[J]. *Biochem J*, **341**:473-476
- Razin A, Cedar H. 1991. DNA methylation and gene expression [J]. *Microbiol Rev*, **55**(3):451-458
- Shi JP(史吉平), Dong YH(董永华), Tan JX(檀建新). 1994. The effect of chromium on SOD activity in wheat seedlings(铬对小麦幼苗超氧化物歧化酶活性的影响)[J]. *J Agric Univ Hebei*(河北农业大学学报), **17**(S1):62-65
- Wada Y, Miyamoto OK, Kusano T, et al. 2004. Association between up-regulation of stress-responsive genes and hypomethylation of genomic DNA in tobacco plants[J]. *Mol Gen Genom*, **271**:658-666
- Wang YY(王耀勇), Wang QY(王秋英), Wang CHY(王长有), et al. 2010. Toxicity analysis of K₂CrO₄ on wheat root tip cell(六价铬(K₂CrO₄)对小麦根尖细胞毒害效应的分析)[J]. *Acta Agric Boreal-Occident Sin*(西北农业学报), **19**(10):45-48,64
- Zhang DJ(张黛静), Jiang LN(姜丽娜), Shao Y(邵云), et al. 2009. Differential responses in germination and antioxidant enzymes of three wheat cultivars to chromium stress(铬胁迫下三种基因型小麦萌发和抗氧化酶差异的研究)[J]. *Acta Agric Bor-Sin*(华北农学报), **24**(6):69-73
- Zhou CL(周翠兰), Yin YF(殷宇芳), Zhang J(张佳), et al. 2005. Biological implications of DNA methylation and DNA methylation assays(DNA 甲基化的生物学意义及其检测方法)[J]. *J Nanhua Univ, Med Edit*(南华大学学报·医学版), **33**(2):148-153
-
- (上接第 809 页 Continue from page 809)
- Singh N, Handa A, Hasegawa P, et al. 1985. Proteins associated with adaptation of cultured tobacco cells to NaCl[J]. *Plant Physiol*, **79**(1):126-137
- Tang RS(汤日圣), Wang JP(王节萍), Tong HY(童红玉). 2003. Effect of ABA on the germination of rice seed and growth of its seedlings(脱落酸对水稻种子萌发和秧苗生长的调控作用)[J]. *J Jiangsu Agri Sci*(江苏农业学报), **19**(2):75-80
- Tewari RK, Praveen K, Sharma PN. 2006. Magnesium deficiency induced oxidative stress and antioxidant responses in mulberry plants [J]. *Sci Hort*, **108**(1):7-14
- Wang Y(王宇), Wang JY(王晶英). 2010. Effect on cold resistance physiological indexes of manchurian ash seedling leaves under low-temperature stress by ABA(脱落酸对低温胁迫下水曲柳幼苗叶片抗寒生理指标的影响)[J]. *Fore Engin*(森林工程), **26**(4):32-36
- Xu SX, Huang QY, Shu QY, et al. 2009. Reproductive organography of *Bougainvillea spectabilis* Willd[J]. *Sci Hort*, **120**(3):399-405
- Yang JC(杨建昌), Wang ZQ(王志琴), Zhu QS(朱庆森), et al. 1999. Regulation of ABA and GA to the grain filling of rice (ABA 与 GA 对水稻籽粒灌浆的调控)[J]. *Acta Agron Sin*(作物学报), **25**(3):341-348
- Zhang YX(张永霞), Shi GY(石贵玉), Li X(李霞), et al. 2011. The effect of chromium stress on physiological and biochemical parameters of *Siraitia grosvenorii* seedlings(铬胁迫对罗汉果幼苗生理生化指标的影响)[J]. *Chin Agric Sci Bull*(中国农学通报), **27**(2):12-16
- Zhu Z(朱政), Jiang JY(蒋家月), Jiang CJ(江昌俊), et al. 2011. Effects of low temperature stress on SOD activity, soluble protein content and soluble sugar content in *Camellia sinensis* leaves(低温胁迫对茶叶叶片 SOD、可溶性蛋白和可溶性糖含量的影响)[J]. *J Anhui Agri Univ*(安徽农业大学学报), **38**(1):24-26

作者: 黑淑梅, HEI Shu-Mei
作者单位: 延安大学生命科学学院, 陕西延安, 716000
刊名: 广西植物 
英文刊名: Guihaia
年, 卷(期): 2012, 32(6)

参考文献(17条)

1. Bird AP CpG-rich islands and the function of DNA methylation 1986
2. Finnegan EJ; Bertell RIS; Dennis ES The role of DNA methylation in the regulation of plant gene expression 1993
3. Finnegan EJ; Genger RK; Kovac K DNA methylation and the promotion by vernalization 1998
4. Finnegan EJ.; Kovac KA. Plant DNA methyltransferases[外文期刊] 2000(2/3)
5. 葛才林, 杨小勇, 刘向农, 孙锦荷, 罗时石, 王泽港 重金属对水稻和小麦DNA甲基化水平的影响[期刊论文]-植物生理与分子生物学学报 2002(5)
6. Hix S; Augusto O DNA methylation by tertbutyl hydroperoxide-iron(II): a role for the transition metal ion in production of DNA base adducts 1999
7. Lee YW; Broday L; Costa M Effects of nickel on DNA methyltransferase activity and genomic DNA methylation levels 1998
8. 鲁先文, 余林, 宋小龙, 王三应 重金属铬对小麦叶绿素合成的影响[期刊论文]-安徽农学通报 2007(14)
9. Messeguaer R; Ganal MW; Steffens JC Characterization of the level, target sites and inheritance cytosinemethylation in tomato nuclear DNA 1991
10. Pfohl-Leszkowicz A; Baldacini O; Keith G Stimulation of rat kidney, spleen and brain DNA-(cytosine-5)-methyltransferases by divalent cobalt ions 1987
11. Pradhan S; Urwin NAR; Jenkins GI Effect of CWN methylation on expression of plant genes 1999
12. Razin A; Cedar H DNA methylation and gene expression 1991(03)
13. 史吉平; 董永华; 檀建新 铬对小麦幼苗超氧化物歧化酶活性的影响 1994(z1)
14. Wada Y; Miyamoto OK; Kusano T Association between up-regulation of stress-responsive genes and hypomethylation of genomic DNA in tobacco plants 2004
15. 王耀勇, 王秋英, 王长有, 吉万全, 刘文国, 张立成 六价铬(K2CrO4)对小麦根尖细胞毒害效应的分析[期刊论文]-西北农业学报 2010(10)
16. 张黛静, 姜丽娜, 邵云, 李召虎, 李春喜 铬胁迫下三种基因型小麦萌发和抗氧化酶差异的研究[期刊论文]-华北农学报 2009(6)
17. 周翠兰, 殷宇芳, 张佳, 陈琳玲, 肖莉, 廖端芳, 李凯, 高汉林 DNA甲基化的生物学意义及其检测方法[期刊论文]-南华大学学报(医学版) 2005(2)

引用本文格式: 黑淑梅, HEI Shu-Mei 重金属Cr6+胁迫下小麦幼苗DNA 5-MeC含量的改变[期刊论文]-广西植物 2012(6)