

# Research Progress on the Cold Resistance of Banana (*Musa nana* L.)

Jingyi Wang<sup>1</sup>, Juhua Liu<sup>1</sup>, Jianbin Zhang<sup>1</sup>, Zhiqiang Jin<sup>1,2</sup>, Biyu Xu<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>Key Laboratory of Biology and Genetic Resources of Tropical Crops, Ministry of Agriculture, Institute of Tropical Bioscience and Biotechnology, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences (CATAS) Haikou Hainan

<sup>2</sup>Haikou Experimental Station, Hainan Provincial Key Laboratory for Genetics and Breeding of Banana, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences (CATAS), Haikou Hainan  
Email: wangjingyi@itbb.org.cn, \*xubiyu@itbb.org.cn

Received: Jun. 10<sup>th</sup>, 2017; accepted: Jun. 25<sup>th</sup>, 2017; published: Jul. 3<sup>rd</sup>, 2017

---

## Abstract

The cultivated banana (*Musa acuminata*) is a plant that is widely cultivated throughout tropical and subtropical region. Low temperature is a significant environment factor which affects the growth and yield of banana. When the temperatures < 15°C, the regular growth of banana is inhibited. Thus, it is important to study the cold resistance of banana. In this paper, the physiological and biochemical, molecular mechanism, and breeding study on the cold resistance of banana were summarized to provide references for breeding banana new germplasms with cold resistance.

## Keywords

Banana, Cold Tolerance, Research Progress

---

# 香蕉抗寒研究进展

王静毅<sup>1</sup>, 刘菊华<sup>1</sup>, 张建斌<sup>1</sup>, 金志强<sup>1,2</sup>, 徐碧玉<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>中国热带农业科学院热带作物生物技术研究所, 农业部热带作物生物学与遗传资源利用重点实验室, 海南 海口

<sup>2</sup>中国热带农业科学院海口实验站, 海南省香蕉遗传改良重点实验室, 海南 海口  
Email: wangjingyi@itbb.org.cn, \*xubiyu@itbb.org.cn

收稿日期: 2017年6月10日; 录用日期: 2017年6月25日; 发布日期: 2017年7月3日

\*通讯作者。

文章引用: 王静毅, 刘菊华, 张建斌, 金志强, 徐碧玉. 香蕉抗寒研究进展[J]. 植物学研究, 2017, 6(4): 193-200.  
<https://doi.org/10.12677/br.2017.64025>

## 摘要

香蕉是热带亚热带植物，低温是影响其生长及产量的重要环境因子，温度低于15℃就会抑制香蕉的正常生长。因此，研究香蕉品种的抗寒性具有重要的价值及意义。本文对国内外香蕉抗寒的生理生化、分子生物学及育种方面的研究进行了总结，旨在为培育香蕉抗寒新种质提供参考。

## 关键词

香蕉，抗寒性，研究进展

---

Copyright © 2017 by authors and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

## 1. 引言

香蕉属芭蕉科(*Musaceae*)芭蕉属(*Musa* L.)，是仅次于柑桔类的世界第二大水果，鲜果消费量和贸易量均居全球水果之冠[1]。全球有 130 多个国家(地区)种植香蕉，主要分布在亚洲、拉丁美洲和非洲的发展中国家[2]。香蕉被联合国粮农组织(FAO)认定为仅次于水稻、小麦、玉米之后的第四大粮食作物，是一些发展中国家和地区农民的主要食粮。

香蕉原产于亚洲东南部，属热带水果，温度是影响香蕉生长发育的重要因素。其适宜的生长温度在 27℃ 左右，14℃ 以下停止生长，10℃ 以下发生寒害而导致减产[3]。我国香蕉主产区分布在北纬 18°~30° 之间，以广东、海南、广西、福建、台湾、云南等为主要产区。除海南部分地区外，我国绝大部分香蕉产区属于香蕉非最适宜种植区，冬季多受低温冻害影响。近年来几次大的寒流均对我国香蕉产业造成了巨大影响[1]。1999 年冬季低温使广东蕉区损失达 6 亿元；2008 年春季特大寒害致使全国香蕉产区损失超过 25 亿元[4]。2011 年春季寒害也给亚热带香蕉产区带来较大影响，特别是广西蕉区，春植蕉基本绝收[5]。低温冷害严重影响了香蕉产量并制约着香蕉产业的健康发展。

本文就目前国内外对香蕉抗寒方面的研究进行归纳，包括香蕉抗寒的生理生化研究、分子研究以及抗寒品种培育研究等，旨在为香蕉抗寒品质改良及香蕉生产推广提供理论依据。

## 2. 香蕉抗寒的生理生化研究

低温是植物经常遭受的一种非生物逆境胁迫，会引起细胞膜脂相变、细胞水分代谢失衡、体内酶活性降低和光合速率下降，最终可导致一系列的生理代谢紊乱，使植物的器官或组织受到损伤甚至死亡。一般认为香蕉寒害与细胞膜系统受损(脂质过氧化及生物自由基伤害)有较大关系[3]。有关香蕉的抗寒生理生化研究主要集中在香蕉叶片组织结构、质膜系统、保护酶类、渗透调节物质等生理生化指标的测定上。测定的生理指标主要有电导率、半致死温度、丙二醛含量(MDA)、可溶性蛋白、可溶性糖、水杨酸、超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)及过氧化氢酶(CAT)等[6]。

同时，通过喷施外源植物生长调剂来调节、增强香蕉抗寒性的研究也有一定报道[5]。植物生长调节剂大致可分为激素类物质和非激素类物质两大类，非激素类物质又可分为非激素类有机物质和非激素类无机物质。非激素类物质主要包括： $H_2O_2$  和  $CaCl_2$  [7] [8]、NO [9]、壳聚糖和甜菜碱[10] [11]、维生素

C、大豆多肽、肌醇和磷酸二氢钾[12]等。激素类物质主要包括：多效唑、脱落酸和油菜素内酯[13][14]、多胺[15]、茉莉酸甲酯[16]、水杨酸甲酯[17]、水杨酸[18]、乙稀利[19]和 5-氨基乙酰丙酸[20]等。这些研究为香蕉抗寒机理研究奠定了良好基础，但这些外源物质只能在一定程度上增加细胞保护酶的活性，提高香蕉抗寒能力幅度有限，未能取得实质性进展，无法从根本上解决香蕉的寒害问题。

### 3. 香蕉抗寒的分子研究

随着分子生物学研究的逐渐深入，低温胁迫下香蕉基因表达变化及分子机制方面的研究也逐渐开展。Kang 等[21]采用 mRNA 差异显示法克隆了低温下水杨酸诱导的差异带。Santos 等[22]则分析了香蕉在低温下的表达序列标签，在 2286 个高质量序列中，有 715 个来自于全长 cDNA 克隆，共获得 149 个全长基因。祁君凤等[23]构建了香蕉叶片在低温处理下与常温对照的差异表达消减 cDNA 文库，发现有相当多的未知功能基因参与了香蕉抗寒的过程，也检测出与低温胁迫时间(10~24 h 范围内)呈正相关的低温特异表达基因。冯冬茹等[24]构建了大蕉冷诱导差减文库，得到约 50 个低温下表达增强的候选克隆，通过半定量分析发现大蕉疏水蛋白基因 *MpRci* 在低温处理后的表达相较处理前上调，鉴定为低温诱导差异表达基因。

香蕉抗寒基因的发掘和功能研究的报道也逐年增多，已鉴定出的与香蕉抗寒性相关的功能基因主要包括冷胁迫相关蛋白基因、钙信号转导蛋白基因、抗氧化酶相关基因、膜脂相关蛋白基因、维持细胞功能类相关蛋白基因、代谢途径催化酶相关基因等[25]。如从冷胁迫处理的巴西蕉幼苗中获得的 1, 5-二磷酸核酮糖羧化/加氧酶小亚基(rbcS-mc)基因[26]、红素氧还原蛋白基因[27]和从大蕉(*Musa paradisiaca* L. ABB Group)中克隆的冷诱导质膜蛋白基因(*MpRCI*) [28]。而张妙霞[29]则以福建三明野生香蕉叶片为材料，克隆了低温胁迫下的 I 类几丁质酶基因(*Chi12*)和  $\beta$ -1, 3-葡聚糖酶基因(*gsp*)。匡云波[30]克隆了香蕉栽培品种“天宝蕉”(*Musa* spp. cv. *Tianbao*)叶片中 11 个糖代谢关键酶基因，并对其在低温胁迫下的表达进行了研究。张俊芳等[31]从巴西蕉中克隆到一个乙烯应答因子结合蛋白基因 *MaERF*，尖孢镰刀菌侵染及低温胁迫条件下均使该基因在香蕉中上调表达，推测其在香蕉胁迫反应中可能发挥重要作用。赖志宸等[32]从旗山野生蕉和天宝蕉叶片中克隆获得  $\omega$ -3 脂肪酸去饱和酶基因 *FAD7*，分别命名为 *MuFAD7-1* 和 *MaFAD7-1*，并在不同温度胁迫下对其表达进行分析，发现天宝蕉 *MaFAD7-1* 转录水平变化小，而旗山野生蕉 *MuFAD7-1* 在普通香蕉停止生长的临界温度 13℃ 时表达量显著升高，并达到峰值，降至 4℃ 时仍然维持较高水平，进一步验证了野生蕉 *MuFAD7-1* 可能具有抗寒基因的功能。而从果实中克隆得到的与低温胁迫响应相关的基因主要有膨大素基因(*MaExp*) [33]、热激蛋白基因(*sHSPs*) [34]、*MaCOL1* 基因[35]和编码连接组蛋白 H1 基因 *MaHIS1* [36]等。

中国热带农业科学院热带生物技术研究所徐碧玉课题组也一直致力于香蕉抗逆分子生物学的研究，该课题组研究人员已鉴定出能够响应多种逆境条件下的香蕉抗逆相关基因，证明了香蕉苹果酸脱氢酶基因(*MaMDH*) [37]、钙调蛋白基因(*MaCAM*) [38]、泛素结合酶基因(*MaUCE2*) [39]、谷胱甘肽硫转移酶(glutathione S-transferase, *GSTs*) [40]、乙醇脱氢酶基因[41]和胁迫相关蛋白基因(*MaSAP1*) [42]能够响应低温胁迫，表明这些基因可能在香蕉应对低温等非生物胁迫过程中起重要作用。

在香蕉中，低温信号转导中发挥作用的转录因子的相关研究则较少。已克隆鉴定的转录因子基因主要是从香蕉果实中得到的 WRKY [43]、MYC/MYB [44]、bHLH [45]和 NAC [46]类。研究发现这些转录因子可能参与了 ICE-CBF 冷信号转导通路的调控网络。杨洋等[46]从三明野生蕉中克隆了 *Whirly* (WHY) 基因，生物信息学分析显示该基因属于植物 *Whirly* 转录因子基因家族，且 *Whirly* 转录因子在不同低温胁迫下表达水平有较大差异，推测该转录因子可能参与了包括抗寒等多个抗逆途径的调控。而 Yang 等[48]则首次利用 RNA-Seq 和定量蛋白质组学技术研究了抗寒大蕉与冷敏感香蕉抗寒性差异的分子机理。2015

年, Yang 等[49]再次利用转录组测序技术对抗寒大蕉和冷敏感香蕉的关键差异基因进行了分析, 发现在抗寒大蕉冷胁迫处理后的 3 h 和 6 h, 分别有 10 和 68 个差异表达基因; 而在冷敏感香蕉中, 则有 40 和 238 个。而且还发现了 17 个仅在抗寒大蕉中表达的差异表达基因, 这些基因主要包括信号转导、非生物胁迫、铜离子平衡、光合作用与光呼吸、糖应激和蛋白修饰等。

综上所述, 香蕉抗寒分子机制的研究大致经历了通过相关分子技术获得差异片段, 克隆抗寒相关基因, 克隆调控抗寒相关基因的转录因子等几个阶段。这些研究对理解香蕉抗寒机制起到一定的促进作用, 但大多是单基因功能的分析和探讨, 基因间的相互作用和上游调控途径并不明晰。目前, 虽然香蕉 A 基因组测序结果已经公布[50], 但与胁迫密切相关的 B 基因组的测序进展缓慢。microRNA 在转录后水平调控基因的表达, 为全面、深刻地揭示低温胁迫下香蕉基因表达调控网络提供了新的视角。

MicroRNA (miRNA) 是一类长约 18~24 nt 的内源非编码单链小分子 RNA, 它通过转录后降解或抑制翻译过程参与基因的表达, 具有高度的保守性、时序性和组织特异性[51] [52] [53]。研究发现, miRNA 不仅参与植物的整个发育过程, 还在植物应对逆境胁迫应答反应中起着重要的调控作用[54] [55] [56] [57]。有关香蕉 miRNA 的研究起步较晚, 报道较少。D'Hont 等[50]利用“Pahang”的基因组信息预测了来自 A 基因组的 235 个保守 miRNA。Davey 等[58]在基于香蕉两个原始祖先 A 和 B 基因组水平上, 分别预测到了 47 和 42 个香蕉保守 miRNA 家族, 同时也预测到 28 个新的 miRNA。宋长年等[59]和叶可勇等[60]利用香蕉 EST 和 GSS 分别对香蕉 miRNA 进行了生物信息学预测。Chai 等[61]对通过生物信息学预测得到的 miRNA 进行了实验验证及靶基因的表达验证。Bi 等[62]和 Ghag 等[63]分别利用高通量测序方法对香蕉果实成熟相关及叶片发育相关 miRNA 进行了挖掘鉴定。而通过不同逆境或同一逆境不同胁迫程度的处理来鉴定香蕉逆境相关 miRNA 的研究则少见报道。本文作者对我国香蕉种质长梗蕉(*Musa balbisiana*)进行了低温胁迫处理, 构建了低温胁迫处理小 RNA 文库和对照文库, 并采用高通量测序技术及生物信息学分析方法, 从中筛选出了 64 个显著差异表达的 miRNA [64]。这些基因将是研究香蕉耐寒的重要基因资源, 为今后研究香蕉 miRNA 响应非生物胁迫、解析香蕉适应逆境的分子机制、培育抗逆香蕉种质奠定基础。

#### 4. 香蕉抗寒种质培育

植物优异的抗寒性首先来自于优异的种质与遗传。培育抗寒优良品种, 是减轻香蕉寒害的有效手段和根本途径。但香蕉主栽品种均为三倍体, 难以通过传统的杂交育种方式获得优质、高产、抗性强的优良新品种。因此, 利用诱变育种和转基因技术来选育香蕉新品种成为必要。陈蔚[65]使用化学诱变剂甲基磺酸乙酯(Ethyl methyl sulphonate, EMS)对香蕉假茎茎段进行处理, 然后诱导薄片外植体再生出新的植株, 并结合设置低温进行定向筛选, 最终获得 2 株抗寒性较高的植株。与对照相比, 2 株抗寒性较高的植株经低温胁迫处理后, 叶片只有轻度的萎蔫现象, 恢复生长后, 受害叶片基本都可恢复生长, 而对照植株则叶片萎蔫严重, 恢复生长后形成褐斑坏死, 不能恢复生长; 而且, 常用的抗寒生理指标相对电导率和过氧化物酶(POD)活性的测定表明, 2 株抗寒性较高的植株相对电导率分别比对照低 13.7% 和 14.6%, 其 POD 活性则分别比对照高 35.7% 和 65.4%。张建斌等[66]发明了一种抗寒香蕉种质的筛选方法, 其利用香蕉未成熟雄花的胚性愈伤组织进行  $^{60}\text{Co}$   $\gamma$  射线辐射处理后, 采用三次低温筛选技术, 极大的提高了抗寒突变种质的筛选效率, 缩短了培育香蕉抗寒品种的周期。

随着转基因技术的成熟, 利用转基因技术将抗寒基因转入香蕉的研究也逐渐有所报道。Shekhawat 等[67]利用转基因的方法将脱水素基因 *MusaDHN-1* 转入香蕉, 发现该基因在叶片中的表达受干旱、盐、冷害、氧化物、重金属及植物激素的诱导。刘凯等[68]在东莞大蕉中超表达拟南芥 *CBF1* 基因, 改善了大蕉植株抗低温胁迫的能力。韩丽晓等[69]将 *YHem1* 基因转入巴西蕉, 发现该基因可以提高香蕉植株耐冷

性。虽然目前并未见有应用价值的转基因品种的报道，但随着香蕉 A 基因组测序的完成，系统挖掘香蕉抗寒基因成为可能，这将为香蕉的抗寒基因工程育种奠定基础。

## 5. 展望

研究培育具有较高抗寒能力、产量和品质优良的香蕉品种是香蕉育种的新挑战，这方面的研究已引起很多科研人员的极大兴趣。植物的抗寒性是十分复杂的生理生化过程，是由多基因控制的数量性状，受很多因素与条件的制约。因此，研究香蕉的抗寒性，需要收集抗寒性较强的种质资源，综合评价它们在低温胁迫条件下的生理生化反应及基因表达调控情况，掌握其抗寒的生理、生化和分子机制，挖掘其中有用的基因资源，这样才有利于改良香蕉栽培品种的抗寒能力。随着生物技术的发展，特别是香蕉 A、B 基因组测序的完成，通过诱变育种、抗寒基因分离、克隆及基因转化技术的应用，相信将来会培育出一批具有较高抗寒能力的优质高产香蕉新品种。

## 基金项目

国家自然科学基金(31501043)，十二五农村领域国家科技计划(2011AA10020605)，国家现代农业产业技术体系项目“国家香蕉产业技术体系”(CARS-32)。

## 参考文献 (References)

- [1] 董涛, 陈新建, 凡超, 等. 我国香蕉产业面临的主要问题与对策[J]. 广东农业科学, 2013(11): 220-223.
- [2] Frison, E.A. and Sharrock, S.L. (1999) The Economic, Nutritional and Social Importance of Bananas in the World. In: Picq, C., Fouré, E. and Frison, E.A., Eds., *Bananas and Food Security*, INIBAP, Montpellier, 21-35.
- [3] 刘长全. 香蕉寒害研究进展[J]. 果树学报, 2006, 23(3): 448-453.
- [4] 周东辉, 郭长福, 傅炽栋, 等. 异常气候对香蕉的影响及其应对措施[J]. 中国热带农业, 2008(5): 58-59.
- [5] 林贵美, 李小泉, 韦绍龙, 等. 2011 年早春我国香蕉寒害调查及寒害后恢复对策[J]. 南方农业学报, 2012, 43(1): 46-49.
- [6] 王安邦, 金志强, 刘菊华, 等. 香蕉寒害研究现状及展望[J]. 生物技术通报, 2014(8): 28-33.
- [7] 康国章, 陶均, 孙谷畴, 等.  $H_2O_2$  和  $Ca^{2+}$  对受低温胁迫香蕉幼苗抗冷性的影响[J]. 园艺学报, 2002, 29(2): 119-122.
- [8] 余土元, 冯颖竹. 低温对香蕉幼苗的伤害及外源  $H_2O_2$ 、 $CaCl_2$  对香蕉抗寒性的影响[J]. 中国农学通报, 2011, 27(25): 219-223.
- [9] 汤红玲, 李江, 陈惠萍. 外源一氧化氮对香蕉幼苗抗冷性的影响[J]. 西北植物学报, 2010, 30(10): 2028-2033.
- [10] 韦建学, 李绍鹏, 李茂富. 外源甜菜碱对香蕉幼苗抗冷性的影响[J]. 广东农业科学, 2007(7): 41-43.
- [11] 李茂富, 李效超, 李绍鹏. 壳聚糖和甜菜碱对低温胁迫下香蕉幼苗抗寒性的影响[J]. 广东农业科学, 2008(11): 20-22.
- [12] 李效超. 化学物质诱导香蕉幼苗抗冷性的生理效应研究[D]: [硕士学位论文]. 海口: 海南大学园艺学院, 2009.
- [13] 周玉萍, 郑燕玲, 田长恩, 等. 脱落酸, 多效唑和油菜素内酯对低温期间香蕉过氧化物酶和电导率的影响[J]. 广西植物, 2002, 22(5): 444-448.
- [14] 刘德兵, 魏军亚, 李绍鹏, 等. 油菜素内酯提高香蕉幼苗抗冷性的效应[J]. 植物研究, 2008, 28(2): 195-198, 221.
- [15] 周玉萍, 王正询, 田长恩. 多胺与香蕉抗寒性的关系的研究[J]. 广西植物, 2003, 23(4): 352-356.
- [16] 冯斗, 禤维言, 黄政树, 等. 茉莉酸甲酯对低温胁迫下香蕉幼苗的生理效应[J]. 果树学报, 2009, 26(3): 390-393.
- [17] 冯斗, 禤维言, 黄政树, 等. 水杨酸甲酯对香蕉苗抗寒生理特性的影响[J]. 中国南方果树, 2009, 38(6): 5-9.
- [18] 周利民, 陈惠萍. 水杨酸对冷胁迫下香蕉幼苗抗冷性的效应[J]. 亚热带植物科学, 2009, 38(1): 19-22.
- [19] 韦弟, 李杨瑞, 邸南南, 等. 乙烯利对香蕉抗寒性的影响[J]. 热带作物学报, 2009, 30(12): 1789-1791.
- [20] 黄芳, 李茂富, 汪良驹, 等. 叶施和根灌 ALA 对香蕉幼苗冷害的缓解效应[J]. 西南农业学报, 2012, 25(5): 1781-1785.

- [21] Kang, G.Z., Zhu, G.H., Peng, X.X., et al. (2004) Isolations of Salicylic Acid Induction Expressed Genes in Chilling-Stressed Banana Seedling Leaves Using mRNA Differential Display. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, **30**, 225-228.
- [22] Santos, C.M., Martins, N.F., Hörberg, H.M., et al. (2005) Analysis of Expressed Sequence Tags from *Musa acuminata* Spp. Burmannicoides, var. Calcutta 4 (AA) Leaves Submitted to Temperature Stresses. *Theoretical and Applied Genetics*, **110**, 1517-1522. <https://doi.org/10.1007/s00122-005-1989-5>
- [23] 祁君凤, 冯仁军, 程萍, 等. 香蕉叶片低温胁迫下差异表达CDNA消减文库的构建[J]. 热带生物学期报, 2010, 1(2): 110-113.
- [24] 冯冬茹, 王宏斌, 刘兵, 等. 大蕉冷诱导差减文库的构建与分析[J]. 中山大学学报, 2010, 49(5): 107-112.
- [25] 李卫亮, 李茂富, 贺军虎, 等. 香蕉抗寒相关功能基因研究进展[J]. 分子植物育种, 2015, 13(5): 1185-1192.
- [26] 刘德兵, 魏军亚, 李绍鹏, 等. 香蕉 RuBPCase 小亚基基因全长 CDNA 的克隆和分析[J]. 热带作物学报, 2007, 28(3): 57-61.
- [27] Feng, R.J., Lu, L.F., Yuan, K.H., et al. (2010) Cloning and Expression Analysis of Rubredoxin from Cold-Treated Banana Leaves. *International Journal of Experimental Botany*, **79**, 163-168.
- [28] Feng, D.R., Liu, B., Li, W.Y., et al. (2009) Over-Expression of a Cold-Induced Plasma Membrane Protein Gene (MpRCI) from Plantain Enhances Low Temperature-Resistance in Transgenic Tobacco. *Environmental and Experimental Botany*, **65**, 395-402. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2008.12.009>
- [29] 张妙霞. 野生香蕉(*Musa* Spp., AB Group)抗寒相关基因的克隆与表达分析[D]: [博士学位论文]. 福州: 福建农林大学, 2010.
- [30] 匡云波. 香蕉叶片糖代谢若干关键酶基因的克隆及其在低温胁迫下的表达研究[D]: [博士学位论文]. 福州: 福建农林大学, 2012.
- [31] 张俊芳, 黄俊生, 丛汉卿, 等. 香蕉抗逆相关基因 *MaERF* 的克隆与表达分析[J]. 园艺学报, 2013, 40(8): 1567-1573.
- [32] 赖志宸, 赖恭悌, 张群林, 等. 野生蕉(*Musa* Spp., AB Group)抗寒基因 FAD7 的分子克隆与功能分析[J]. 热带作物学报, 2013, 34(10): 1947-1954.
- [33] Wang, Y., Lu, W.J., Jiang, Y.M., et al. (2006) Expression of Ethylene-Related Expansin Genes in Cool-Stored Ripening Banana Fruit. *Plant Science*, **170**, 962-967. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2006.01.001>
- [34] He, L.H., Chen, J.Y., Kuang, J.F., et al. (2012) Expression of Three SHSP Genes Involved in Heat Pretreatment-Induced Chilling Tolerance in Banana Fruit. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, **92**, 1924-1930. <https://doi.org/10.1002/jsfa.5562>
- [35] Chen, J., Chen, J.Y., Wang, J.N., et al. (2012) Molecular Characterization and Expression Profiles of *Macoll*, A Constans-Like Gene in Banana Fruit. *Gene*, **496**, 110-117. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2012.01.008>
- [36] Wang, J.N., Kuang, J.F., Shan, W., et al. (2012) Expression Profiles of a Banana Fruit Linker Histone H1 Gene Ma His1 and Its Interaction with a WRKY Transcription Factor. *Plant Cell Report*, **31**, 1485-1494. <https://doi.org/10.1007/s00299-012-1263-7>
- [37] 张建斌, 贾彩红, 邓秋菊, 等. 香蕉苹果酸脱氢酶基因克隆及其逆境胁迫表达[J]. 西北植物学报, 2012, 32(10): 1942-1949.
- [38] 程晓培, 徐碧玉, 刘菊华, 等. 香蕉钙调蛋白基因 MaCAM 在非生物胁迫下的表达分析[J]. 生命科学研究, 2013, 17(1): 20-23.
- [39] 王安邦, 金志强, 刘菊华, 等. 香蕉泛素结合酶基因 MaUCE2 在非生物胁迫下的表达分析[J]. 生物技术通报, 2013, 1(5): 77-80.
- [40] Wang, Z., Huang, S., Jia, C., et al. (2013) Molecular Cloning and Expression of Five Glutathione S-Trans-Ferase (Gst) Genes from Banana (*Musa acuminata* L. AAA Group, cv. Cavendish). *Plant Cell Report*, **32**, 1373-1380. <https://doi.org/10.1007/s00299-013-1449-7>
- [41] 贾彩红, 金志强, 王绍华, 等. 香蕉乙醇脱氢酶基因的克隆及其逆境胁迫表达[J]. 中国农学通报, 2014, 30(7): 109-115.
- [42] 邢文婷, 徐碧玉, 王卓, 等. 香蕉胁迫相关蛋白基因的克隆及其表达分析[J]. 西北植物学报, 2014, 34(2): 0225-0230.
- [43] Shekhawat, U.K., Srinivas, L. and Ganapathi, T.R. (2011) Cloning and Characterization of a Novel Stress-Responsive WRKY Transcription Factor Gene (*MusaWRKY71*) from *Musa* Spp. cv. Karibale Monthan (ABB group) Using Transformed Banana Cells. *Molecular Biology Report*, **38**, 4023-4035. <https://doi.org/10.1007/s11033-010-0521-4>

- [44] Zhao, M.L., Wang, J.N., Shan, W., et al. (2013) Induction of Jasmonate Signalling Regulators *Mamyc2s* and Their Physical Interactions with *Maice1* in Methyl Jasmonate-Induced Chilling Tolerance in Banana Fruit. *Plant Cell Environment*, **36**, 30-51. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2012.02551.x>
- [45] Peng, H.H., Shan, W., Kuang, J.F., et al. (2013) Molecular Characterization of Cold-Responsive Basic Helix-Loop-Helix Transcription Factors *Mabhlhs* that Interact with *Maice1* in Banana Fruit. *Planta*, **238**, 937-953. <https://doi.org/10.1007/s00425-013-1944-7>
- [46] Shan, W., Kuang, J.F., Lu, W.J., et al. (2014) A Banana Fruit Nac Transcription Factor *Manac1* Is a Direct Target of *Maice1* and Involved in Cold Stress through Interacting with *Macbfl1*. *Plant Cell Environment*, **37**, 2116-2127. <https://doi.org/10.1111/pce.12303>
- [47] 杨洋, 赖恭梯, 赖钟雄. 三明野生蕉 *Whirly* 转录因子的克隆及其在低温胁迫下的定量表达分析[J]. 热带作物学报, 2014, 35(8): 1533-1538.
- [48] Yang, Q.S., Wu, J.H., Li, C.Y., et al. (2012) Quantitative Proteomic Analysis Reveals that Antioxidation Mechanisms Contribute to Cold Tolerance in Plantain (*Musa paradisiaca* L.; ABB Group) Seedlings. *Molecular Cell Proteomics*, **11**, 1853-1869. <https://doi.org/10.1074/mcp.M112.022079>
- [49] Yang, Q.S., Gao, J., He, W.D., et al. (2015) Comparative Transcriptomics Analysis Reveals Difference of Key Gene Expression between Banana and Plantain in Response to Cold Stress. *BMC Genomics*, **16**, 446. <https://doi.org/10.1186/s12864-015-1551-z>
- [50] D'Hont, A., Denoeud, F., Aury, J.M., et al. (2012) The Banana (*Musa acuminata*) Genome and the Evolution of Monocotyledonous Plants. *Nature*, **488**, 213-217. <https://doi.org/10.1038/nature11241>
- [51] Carrington, J.C. and Ambros, V. (2003) Role of MicroRNAs in Plant and Animal Development. *Science*, **301**, 336-338. <https://doi.org/10.1126/science.1085242>
- [52] Bartel, D.P. (2004) MicroRNAs: Genomics, Biogenesis, Mechanism, and Function. *Cell*, **116**, 281-297. [https://doi.org/10.1016/S0092-8674\(04\)00045-5](https://doi.org/10.1016/S0092-8674(04)00045-5)
- [53] Jones-Rhoades, M.W., Bartel, D.P. and Bartel, B. (2006) MicroRNAs and Their Regulatory Roles in Plants. *Annual Review of Plant Biology*, **57**, 19-53. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.57.032905.105218>
- [54] Jones-Rhoades, M.W. and Bartel, D.P. (2004) Computational Identification of Plant MicroRNAs and Their Targets, Including a Stress-Induced Mirna. *Molecular Cell*, **14**, 787-799. <https://doi.org/10.1016/j.molcel.2004.05.027>
- [55] Sunkar, R. and Zhu, J.K. (2004) Novel and Stress-Regulated MicroRNAs and Other Small RNAs from Arabidopsis. *Plant Cell*, **16**, 2001-2019. <https://doi.org/10.1105/tpc.104.022830>
- [56] Mallory, A.C. and Vaucheret, H. (2006) Functions of MicroRNAs and Related Small RNAs in Plants. *Nature Genetics*, **386**, S31-S36. <https://doi.org/10.1038/ng0706-850b>
- [57] Sunkar, R., Li, Y.F. and Jagadeeswaran, G. (2012) Functions of MicroRNAs in Plant Stress Responses. *Trends Plant Science*, **17**, 196-203. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.01.010>
- [58] Davey, M.W., Gudimella, R., Harikrishna, J.A., et al. (2013) A Draft *Musa balbisiana* Genome Sequence for Molecular Genetics in Polyploid, Inter- and Intra-Specific *Musa* Hybrids. *BMC Genomics*, **14**, 683-703. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-14-683>
- [59] 宋长年, 贾启东, 王晨, 等. 32 种果树 MicroRNA 的生物信息学预测与分析[J]. 园艺学报, 2010, 37(6): 869-879.
- [60] 叶可勇, 陈瑶, 李瑞梅, 等. 小果野蕉 MicroRNAs 及其靶基因的生物信息学预测[J]. 热带生物学报, 2012, 3(3): 222-227.
- [61] Chai, J., Feng, R.J., Shi, H.R., et al. (2015) Bioinformatic Identification and Expression Analysis of Banana MicroRNAs and Their Targets. *PLoS One*, **10**, e0123083. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123083>
- [62] Bi, F.C., Meng, X.C., Ma, C., et al. (2015) Identification of Mirnas Involved in Fruit Ripening in Cavendish Bananas by Deep Sequencing. *BMC Genomics*, **16**, 776-790. <https://doi.org/10.1186/s12864-015-1995-1>
- [63] Ghag, S.B., Shekhawat, U.K.S. and Ganapathi, T.R. (2015) Small RNA Profiling of Two Important Cultivars of Banana and Overexpression of MiRNA156 in Transgenic Banana Plants. *PLoS One*, **10**, e0127179. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0127179>
- [64] Wang, J.Y., Liu, J.H., Jia, C.H., et al. (2016) Cold Stress Responsive MicroRNAs and Their Targets in *Musa Balbisiana*. *Frontiers of Agricultural Science and Engineering*, **3**, 335-345. <https://doi.org/10.1530/J-FASE-2016121>
- [65] 陈蔚. 巴西香蕉(*Musa AAA* Cavendish cv. Brazil)薄片组织的 EMS 诱变及其抗寒、抗病再生植株的筛选[D]: [硕士学位论文]. 广州: 中山大学, 2007.
- [66] 张建斌, 徐碧玉, 金志强, 等. 一种抗寒香蕉种质的筛选方法[P]. 中国专利, CN103651149A. 2014-03-26.
- [67] Shekhawat, U.K., Srinivas, L. and Ganapathi, T.R. (2011) *MusaDHN-1*, a Novel Multiple Stress-Inducible Sk3-Type

---

Dehydrin Gene, Contributes Affirmatively to Drought- and Salt-Stress Tolerance in Banana. *Planta*, **234**, 915-932.  
<https://doi.org/10.1007/s00425-011-1455-3>

- [68] 刘凯, 胡春华, 杜发秀, 等. 东莞大蕉超表达拟南芥 CBF1 基因及其抗寒性检测[J]. 中国农业科学, 2012, 45(8): 1653-1660.
- [69] 韩丽晓, 张治平, 李茂富, 等. YHem1 基因转化香蕉提高植株抗冷性研究[J]. 热带作物学报, 2014, 35(9): 1663-1670.

---

**Hans 汉斯**

期刊投稿者将享受如下服务:

- 1. 投稿前咨询服务 (QQ、微信、邮箱皆可)
- 2. 为您匹配最合适的期刊
- 3. 24 小时以内解答您的所有疑问
- 4. 友好的在线投稿界面
- 5. 专业的同行评审
- 6. 知网检索
- 7. 全网络覆盖式推广您的研究

投稿请点击: <http://www.hanspub.org/Submission.aspx>

期刊邮箱: [br@hanspub.org](mailto:br@hanspub.org)