

专题介绍 Special Topics

逆境胁迫下植物体内脱落酸的生理功能和作用机制

陈娟^{1,2} 潘开文^{1,*} 辜彬²

¹中国科学院成都生物研究所, 成都610041; ²四川大学生命科学学院, 成都610064

Physiological Function and Mechanism of Abscisic Acid in Plants under Stress

CHEN Juan^{1,2}, PAN Kai-Wen^{1,*}, GU Bin²

¹Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China; ²College of Life Sciences, Sichuan University, Chengdu 610064, China

摘要 文章介绍逆境胁迫下植物体内ABA的生理功能和作用机制研究进展。

关键词 脱落酸; 逆境胁迫; 生理功能和机制

脱落酸(abscisic acid, ABA)是植物对逆境胁迫的防卫机制成员之一。ABA通过逆境信号的转导,启动植物体内的应激反应,提高植物抗御各种逆境因子胁迫的能力。研究逆境胁迫下ABA的生理功能和机制对阐明植物适应环境的机制和ABA在植物保护和农林业生产中的应用都有意义,且多年来一直是植物逆境生理生态学研究中的热点。

1 逆境胁迫下ABA生理功能

1.1 提高植物抗干旱能力 在水分胁迫下叶片内ABA含量升高,保卫细胞膜上K⁺外流通道开启,外流K⁺增多,同时K⁺内流通道活性受抑,K⁺内流量减少,叶片气孔开度受抑或关闭气孔,因而水分蒸腾减少,最终植物的保水能力和对干旱的耐受性提高。有研究认为,ABA调节气孔的作用是通过根冠通讯进行的,即当土壤干旱时,失水的根系产生根源信号ABA通过木质部运到地上部调节气孔开度(Davies和Zhang 1991)。Becker等(2003)的工作也表明ABA通过激活保卫细胞中的Ca²⁺、K⁺、阴离子通道和调节离子进出细胞模式改变保卫细胞的膨压,从而抑制气孔开度或关闭气孔。

生长素对ABA诱导的气孔关闭常表现出一定程度的拮抗作用,且与浓度相关,即随着IAA浓度增加,其对ABA诱导的气孔关闭的拮抗作用越明显(张蜀秋和魏惠利1999),说明逆境胁迫下ABA的生理效应与植物体内其它植物激素相关。

施用外源ABA后,植物根与叶中渗透调节物质可溶性糖和脯氨酸的含量上升,细胞的渗透势下降,细胞的保水能力提高,有利于根系吸水并运输到地上部(王纬等2000;赵福庚等2004)。Mayaba等(2001)的研究表明,经ABA处理后的仙鹤藓(*Atrichum androgynum*)体内可溶性糖的含量明显增加,在干燥条件下膜的稳定性得到维持,从而避免细胞膜相结构的破坏和细胞的失水与脱水。

当光合机构接受的光能超过它所能利用的量时,会引起光合速率的降低,即产生光抑制现象。Jia和Lu(2003)的研究显示,在非光抑制状态下,长期或短期用ABA处理对玉米的PS II和羧化效率无作用,但CO₂同化率和气孔开度降低。当光抑制时,长期用ABA处理的植株光合效率的下降程度要低于未经ABA处理的植株,下降最明显的是用ABA短期处理的植株,用ABA长期处理的植株中叶黄素循环率和色素含量明显高于未经ABA处理的植株。他们认为,长时间的ABA处理导致植株对光合抑制的抗性增加,与高的CO₂同化率和叶黄素循环的增强有关。在土壤逐渐干旱过程中,ABA能调节马铃薯(*Solanum*

收稿 2006-05-26 修定 2006-11-16

资助 中国科学院西部之光联合学者项目、国家科技攻关项目(2001BA606A-05-04、2004BA606-05-03)和四川茂县生态站和瓦屋山生态站项目。

*通讯作者(E-mail: pankw@cib.ac.cn, Tel: 028-85248450)。

tuberosum L.)保卫细胞中的气孔开度和光合水分利用效率, 光合值对于干旱的敏感度低于气孔开度, 水分胁迫下植株光合水分利用效率呈上升趋势(Liu等2005)。有关ABA对植物光合作用的机制和过程的研究报道不多, ABA有可能是作为信号分子, 诱导或抑制与光合作用有关的基因和酶的表达。

ABA能够提高植物体内保护酶的活性, 降低膜脂过氧化程度, 保护膜结构的完整性, 增强植物逆境胁迫下的抗氧化能力(李广敏等1994; 姚满生等2005)。Agarwal等(2005)报道, 在水分胁迫下ABA增加小麦(*Triticum aestivum* L.)幼苗的超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、抗坏血酸过氧化物酶(ascorbate peroxidase, APX)、谷胱甘肽还原酶(glutathione reductase, GR)和过氧化氢酶(catalase, CAT)活性, 降低 H_2O_2 和膜质过氧化物的含量。SOD对ABA的响应最明显。但是Lin和Kao(2001)的研究结果显示, 经ABA处理过的水稻幼苗根中二胺氧化酶和还原型辅酶I过氧化物酶的活性增加, 由于此2种酶与细胞中 H_2O_2 的水平升高有关, 反而不利于植物抗氧化能力的提高。可见不同植物体内的酶系统对ABA的响应有一定差异, 从而会影响ABA的生理作用效应。

Li等(2004)的研究结果显示, 外源ABA显著减少山杨(*Populus davidiana*)高度、总生物量和总叶面积, 从而增加净光合效率、根茎比和呼吸水分利用效率, 这说明ABA提高植物抗旱性具有类似休眠的效应, 通过抑制植物生长、改变植物的根茎比等, 减少植物的代谢失水, 提高其水分利用效率。他们的研究还显示, 干旱地区生长的山杨种群与湿润地区的相比, 对ABA的调节作用更敏感。Ismail等(2002)的研究表明, 辣椒的2种基因型*Capsicum annuum* var. *grossum* 'Bellboy'和*C. annuum* var. *annuum* 'Cili Padi'在干旱条件下, ABA的产生能抑制气孔的开度和叶的生长, 但不同基因型对抑制作用的敏感度不同, 抑制作用出现的时间也不同。姚满生等(2005)的研究也显示, 以ABA处理后的2个棉花品种'晋棉21'和'抗虫棉99B'之间活性氧清除酶系统的反应有明显差异。XU等(2002)的研究也表明, 不同基因型的苜蓿(*Trifolium subterraneum* L.)外施

ABA后的生理响应如叶片数量、最长根的长度、植物水分含量等均有明显差异。这说明不同植物种类和基因型对ABA的生理响应不同, 从而会影响ABA的生理作用效应。植物对ABA的敏感性差异可能与不同植物种类、基因型以及不同组织和器官中ABA结合位点或受体的数量与活性的差异有关, 也可能与植物体内其它植物激素的数量和功能有关。

1.2 提高植物的抗低温能力 低温胁迫下, 植物内源ABA含量显著增加。在非驯化条件下, 用ABA处理的植株抗冻性增加; 拟南芥的ABA合成缺失突变体*aba1*在低温驯化期间会受到伤害, 但当加入外源ABA时, 这种缺陷可以弥补(吴楚和王政权2000)。低温对质膜的损伤是造成植物冻害的主要机制, ABA提高原生质体抗冻力的原因之一是低温条件下原生质体的稳定性和原生质体活力有所提高。陈靠山和周燮(1995)的工作表明, ABA对线粒体膜结合 Na^+-K^+ ATPase活性和线粒体吸氧速率有明显的促进作用, 可降低线粒体的膜相变温度, 提高植物在低温胁迫下膜的稳定性。Aroca等(2003)研究ABA在玉米(*Zea mays* L.)抗寒性中的作用的结果表明, 叶片由于低温和长时间冷暴露会导致ABA含量增加, 经ABA处理的植株则能通过降低叶的热传导和增加根流而预防水分缺失。Ryynänen(1998)研究ABA对冷害所致的银桦(*Silver Birch*)玻璃化茎尖的恢复生长作用, 在培养基中加入 $4\sim 10\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ ABA, 玻璃化茎尖的恢复率可超过40%。他们的工作还显示, ABA可在低温和短日照下起作用, 能增强植物的冷驯化作用和促进冷害所导致的愈伤组织的形成, 由于冷驯化和愈伤组织的形成均是植物适应低温胁迫的途径, 因而可以认为ABA对两者的促进作用可以提高植物抗低温胁迫的能力。

1.3 提高植物对盐胁迫的抗性 许多研究显示, ABA能够提高植物对盐胁迫的抗性, 缓解盐分过多造成的渗透胁迫和离子胁迫, 维持水分平衡, 从而减轻植物的盐害。马焕成等(1998)的研究显示, 外施ABA能引起胡杨(*Populus euphratica*)气孔阻力上升, 抑制气孔开度, 从而减少叶面蒸腾失水, 维持叶片中的正常含水量。ABA可减少由质流所造成的被动吸收的盐分积累和降低木质部汁液中的

盐分浓度,因而盐分积累速率减缓,胡杨可有选择性地吸收大量的 Ca^{2+} 和 K^+ 离子,从而拮抗盐离子的毒害,维护细胞膜的稳定性。颜宏等(2000)的研究表明,外源 Ca^{2+} 、ABA和 H_3PO_4 可以明显缓解盐碱胁迫对羊草(*Leymus chinensis*)生长的抑制作用;这主要是通过渗透调节作用,促进植物对 K^+ 、 NO_3^- 的吸收,提高羊草体内 K^+ 、 Na^+ 和氮的含量,从而拮抗盐离子的毒害,稳定细胞膜;ABA还可促进脯氨酸前体的转化,因而脯氨酸大量积累,缓解盐害造成的渗透胁迫,避免细胞脱水。Saneoka等(2001)研究盐和ABA对高粱(*Sorghum bicolor* L.)中甜菜碱和甜菜醛脱氢酶(betaine aldehyde dehydrogenase, BADH) mRNA积累的作用,结果显示,BADH的表达受盐和ABA诱导,经ABA处理的植株中BADH的mRNA水平增高,此后外施ABA合成的抑制剂时,则ABA积累和BADH mRNA的水平均下降,这说明盐诱导的甜菜碱和BADH mRNA的积累与ABA相关。甜菜碱与脯氨酸都是参与植物体内渗透调节的物质,所以盐胁迫下,ABA促进BADH和甜菜碱的合成可调节水分和离子平衡,从而增加植物抗盐胁迫的能力。

1.4 提高植物的抗缺素能力 Battal等(2003)将玉米分3组种植于沙地上,分别给予适度、过大、过小浓度的营养液,于营养生长期、花期和果期3个不同的时期收割植物,测定植物的鲜重、叶和茎大小、叶数等生长指标和ABA含量的结果显示,营养物质缺失会引起ABA水平升高,N、P、K、S和Fe的不足则会导致3个时期的根、茎、叶和花中ABA升高;而过多的营养元素则导致ABA水平的下降。在营养缺失的条件下,ABA含量上升,可能是植物适应缺素胁迫的机制之一,通过ABA信号转导途径提高植物对营养缺失的抗性。但营养过多条件下,ABA含量下降的机制尚不清楚。刘厚诚等(2004)认为,缺磷胁迫下的长豇豆幼苗根系ABA含量增高,从而促进磷和水分的运输,减轻膜质过氧化,乃是其对磷胁迫的一种反应。Gawronska等(2003)的研究结果也表明,植物体内ABA含量和分布受营养状况影响,在营养缺失条件下,ABA的合成和通过木质部经根向茎的运输加快,说明ABA可能是植物缺素胁迫下

的应激机制的成员之一,并且ABA所诱导的适应调节机制可能也是通过根冠通讯进行的,但其中具体的转导机制还未阐明。Gawronska等(2003)还认为,ABA与细胞分裂素的作用是交互的,可能参与细胞分裂素调节的营养信号途径。营养缺失时ABA在不同组织器官中的分布也不同,它在衰老叶片中的积累高于幼叶,从而促使衰老的叶片脱落而将有限的营养供给幼叶的生长,有助于植物适应缺素胁迫。逆境胁迫下,ABA可启动植物对营养缺失的响应,但ABA的作用链是如何形成的,它通过什么途径最终使植物适应营养胁迫的,还有待深入研究。

1.5 涝害胁迫下ABA的作用 现有的研究主要是研究干旱、寒冷、盐胁迫下ABA的作用,关于水分饱和或过饱和状态下ABA的作用的研究很少。但是在涝渍状态下,植物体内ABA也大量合成,土壤淹水12~18 h后,ABA含量达到最大值(刘友良1992)。安建平和陈靠山(1995)的研究显示,小麦在淹水21 h时,ABA含量出现1个高峰。ABA含量增加会促进叶片衰老和气孔关闭,但这不是简单的生长抑制,它可促进不定根的形成,从而促进玉米素核苷含量提高,这些特性对涝渍缺氧条件下的植物生存和生长尤其重要(徐锡增等1999)。涝害所致的厌氧环境可能会引起植物基因表达发生变化,抑制原有蛋白的合成而合成新的厌氧蛋白(anaerobic stress protein, ANP)。ABA是否诱导厌氧蛋白或相关基因的表达的报道很少,涝害下ABA参与植物生理过程的研究也不多,我们认为涝害下ABA的大量产生有可能是作为信号因子参与植物适应涝害机制的,对此有必要探讨。

1.6 病虫害胁迫下ABA的作用 通过外施ABA、抑制ABA生物合成或者用ABA缺失突变体进行研究的结果已表明,ABA水平升高与植物对病害的易感性增高有关(Kettner和Dorfing 1995; Wendenhenne等2004)。但也有研究报道,外施ABA可增加烟草对病毒的抗性(Rezzonico等1998)。还有研究显示,ABA可抑制植物体内 β -1,3葡萄糖苷酶的活性和削弱其降解,从而形成阻止病毒通过细胞质膜扩散的物理屏障,进而增强植物对病毒的抵抗力(Becker和Apel 1993; Rezzonico等1998)。

有人认为, 虽然在植物防御病害中起作用的主要是茉莉酸(jasmonic acid, JA)和水杨酸(salicylic acid, SA), ABA 主要是在非生物胁迫下发挥作用的, 但它们各自的信号转导并非孤立和直线式的, 而是复杂的信号网的一部分(Henfling 等 1980; Thomma 等 2001; Tumer 2002)。JA、ABA 和 SA 通过各自不同的信号转导途径均能够诱导植物对病害的防御或胁迫相关蛋白的表达(Leung和Giraudat 1998; Chaudhry 等 1994)。有研究显示, JA 和 ABA 均能诱导单子叶植物对病害胁迫的防御基因 *RIP* 的表达, 如大麦叶中 *JIP60* 的表达(Chaudhry 等 1994; Song 等 2000)。Song 等(2000)的研究结果也表明, 外施 $50 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ABA 和 JA 均可引起防御基因 *PIP2* 的表达, 这暗示 ABA 与 JA 间可能有共同的作用方式调节同类蛋白的产生, 或者在逆境胁迫下它们的信号转导途径在某些过程中有交联。还有研究显示, 参与非生物胁迫下的 ABA 信号转导途径中的许多因子, 如 Ca^{2+} 、 NO 、 H_2O_2 等也参与植物病害防御信号传导途径(Blume 等 2000; Mauch-Mani 和 Mauch 2005; Guan 等 2000; Wendehenne 等 2004)。但病害胁迫下, ABA 的具体作用机制和参与的关键酶、以及这些与其它信号转导途径交互作用的报道相对较少, 值得深入探讨。

ABA 是植物交叉适应的作用物质(李德全等 1999), 交叉适应机制是指植物对各种逆境胁迫反应之间的相互适应, 这说明无论是生物胁迫, 还是非生物胁迫, ABA 与其它起作用的植物激素之间有某种联系, 它们的信号转导途径中的关键酶和因子可能有重叠。不同激素之间的信号转导途径和基因表达的关联研究对于阐明和理解逆境胁迫下 ABA 的生理功能和作用机制极为重要。

2 ABA 的作用机制

ABA 提高植物抗逆性的作用机制可以归结为 2 个途径: 即信号传导和基因、蛋白表达的调控。

2.1 ABA 的信号转导

ABA 与受体的结合是 ABA 信号转导的第一步。现有的研究表明, 在质膜外侧、质膜上和细胞内均有 ABA 的受体或结合位点。Hornberg 和 Weiler (1984) 报道在蚕豆保卫细胞的质膜上存在高亲和力的 ABA 结合蛋白; Anderson 等(1994)的研究证实, ABA 的响应受体

位于质膜外侧; 而 Allan 和 Trewavas (1994) 的实验则显示, 胞内释放的活性 ABA 可引起气孔关闭, 从而证实胞内存在 ABA 受体。还有不少实验室先后报道, 在玉米幼苗根尖纯化的质膜和液泡膜(朱美君和陈珈 1995), 葡萄果实(张子连等 1995), 水稻幼叶和蚕豆下表皮的微粒体膜上, 以及胞质和细胞核中都发现有 ABA 结合蛋白存在(陈瑞等 1992; 桑永明等 1993)。

ABA 和其受体蛋白或结合位点结合后, 通过与胞内第二信使联系, 引发级联反应。钙离子是第二信使, ABA 在气孔保卫细胞中的信号转导途径有 2 条。一是依赖 Ca^{2+} 的途径, ABA 与受体结合, 激活 G 蛋白, G 蛋白再活化磷脂酶 C 而导致 IP_3 的释放。 IP_3 促使 Ca^{2+} 从胞内钙库释放进入胞质, 促进胞外 Ca^{2+} 通过阳离子通道进入胞质, 引起胞质中 Ca^{2+} 浓度升高; Ca^{2+} 激活外向 K^+ 通道和阴离子通道, 关闭内向 K^+ 通道, 诱导气孔关闭或抑制气孔开放(Giraudat 等 1994)。二是不依赖 Ca^{2+} 的途径, 即 ABA 可直接激活外流 K^+ , 导致膜的去极化, 抑制 K^+ 内流, 引发气孔关闭或抑制气孔开度。有研究认为, 环腺苷二磷酸核糖(cyclic ADP-ribose, cADPR)也是一种第二信使, ABA 通过它促使胞内钙离子浓度升高, 引发磷酸化/去磷酸化反应而传递信息(Leckie 等 1998)。ABA 还有依赖 H 的信号传导途径(Leung 和 Giraudat 1998)。有人认为, H_2O_2 和 NO 也是 ABA 信号转导的第二信使。在保卫细胞中, 胞内胞外施用 $1 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ABA 均可诱导保卫细胞产生 H_2O_2 , 并且这种效应可直接诱导气孔关闭(张骁等 2001; Zhang 等 2001)。王淼等(2004)的研究表明, NO 是 ABA 诱导杨树叶片气孔关闭的信号分子, 可能作用于 ABA 诱导的信号转导途径的下游。

2.2 基因和蛋白表达调控

目前, 已知 150 余种植物基因可受外源 ABA 的诱导, 其中大部分在种子发育晚期或受环境胁迫的营养组织中表达。胚胎发育晚期丰富蛋白(late embryogenesis abundant, LEA)、脱水蛋白(dehydrins protein)、RAB(response to ABA protein)蛋白和其他一些酶都可由 ABA 诱导。Barrosoa 等(1999)的研究表明, NaCl 和外源 ABA 能够诱导拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中编码细胞质 O-乙酰丝氨酸硫裂解酶的 *Atcys-3A*

基因表达。天然抗性相关巨噬细胞蛋白(natural resistance-associated macrophage protein, Nramp)可参与植物对金属离子转运的蛋白, Zhou 和 Yang (2004)的研究表明, ABA 能够调控 *Nramp* 基因的表达, 它抑制水稻叶片中 *OsNramp1* 基因的表达, 而诱导 *OsNramp2* 的表达。Becker 等(2003)研究结果表明, 水分胁迫下 K^+ 释放通道控制基因 *GORK* 的转录能在根、维管组织和保卫细胞中表达, ABA 可诱导 *GORK* 的表达; 在对 ABA 不敏感的突变体 *abil-1* 和 *abil-2* 中, *GORK* 的表达则受抑制。这说明 ABA 通过 *GORK* 的表达调节 K^+ 通道的开放和气孔运动。Aarati 等(2003)的研究表明, 禾本科稗子(*Eleusine coracana* Gaertn.) 幼苗中许多压力响应蛋白受 ABA 诱导, 其中分子量为 21 KDa 的蛋白其诱导最明显。Campbell 等(2001)从小麦中已克隆出 2 种 cDNA, 即 *TaHsp101B* 和 *TaHsp101C*, 它们能编码由高温、脱水和 ABA 诱导的热休克蛋白。p5cR 是逆境胁迫下植物合成脯氨酸的主要酶(赵福庚等2004), Yoshiba 等(1995)报道 ABA 能诱导 *p5cR* 基因的表达, 促进脯氨酸的合成, 缓解盐和水所分所造成的渗透胁迫。

3 结语

ABA 作为植物生长调节物质, 不单纯是生长抑制剂, 它对植物有多种促进效应(李德全等1999)。尤其是逆境胁迫下, ABA 通过信号转导、诱导逆境基因和蛋白表达, 可提高植物对逆境因子的抗性。为了更好地理解和阐明 ABA 在植物逆境适应机制中的地位和作用, 根据 ABA 逆境胁迫下的生理功能和机制的研究现状, 未来的研究似可从以下几个方面深入: (1) 加强对各种逆境因子与 ABA 关系的研究; (2) 继续开展逆境胁迫下 ABA 分子水平的功能和机制研究, 如 ABA 分子水平的信号转导途径中的受体、关键酶、调控因子、ABA 响应基因与蛋白的表达过程和调控的研究; (3) 不同植物种类、基因型与不同组织器官对 ABA 响应敏感度差异及其机制的研究; (4) ABA 与其它植物激素在逆境信号转导和植物生理调控中的协同、交互和拮抗效应的研究; (5) ABA 施用后的植物响应方式、土壤微生物和酶活性变化的研究; (6) ABA 在农林业生产中施用方式和浓度、施用效果的研究。随着 ABA 研究的深入和多方面展

开, 人们将最终阐明逆境胁迫下 ABA 的作用及机制, 从而合理应用它来调控植物的生理活动和生长发育过程, 增强植物对环境的适应能力。

参考文献

- 安建平, 陈靠山(1995). 水淹对小麦幼苗 ABA 和膜特性的影响. 生物学杂志, 64: 22~23
- 陈靠山, 周燮(1995). 脱落酸对线粒体 Na^+-K^+ ATPase 活性的影响. 植物学报, 37 (5): 368~373
- 陈瑞, 王丽蓉, 陆漓(1992). 水稻幼叶中与 ABA 亲和力强的结合蛋白. 植物学报, 34: 185~189
- 李德全, 赵会杰, 高辉远(1999). 植物生理学. 北京: 中国农业科学技术出版社
- 李广敏, 史吉平, 董永华, 韩建民, 商振清(1994). 脱落酸和多效唑对水分胁迫条件下小麦幼苗活性氧代谢的影响. 河北农业大学学报, 17 (4): 26~30
- 刘厚诚, 卞炎华, 陈日远(2004). 缺磷胁迫对长豇豆幼苗脱落酸含量的影响. 植物营养与肥科学报, 10 (6): 629~632
- 刘友良(1992). 植物水分逆境生理. 北京: 农业出版社
- 马焕成, 陈绍良, 王沙生(1998). 脱落酸与胡杨抗盐性的关系. 西南林学院学报, 18 (1): 8~14
- 桑永明, 周燮, 张能刚(1993). 玉米根尖 ABA 结合蛋白的免疫金银法定位. 中国科学, 23 (10): 1058~1063
- 王淼, 李秋荣, 付士磊, 姬兰柱, 肖冬梅, 董百丽(2004). 一氧化氮是脱落酸诱导杨树叶片气孔关闭的信号分子. 应用生态学报, 15 (10): 1776~1780
- 王玮, 李德全, 邹琦, 李春香(2000). 水分胁迫下外源 ABA 对玉米幼苗根叶渗透调节的影响. 植物生理学通讯, 36 (6): 523~526
- 吴楚, 王政权(2000). 脱落酸及其类似物与植物抗寒性之间的关系. 植物生理学通讯, 36 (6): 562~567
- 徐锡增, 唐罗忠, 程淑婉(1999). 涝渍胁迫下杨树内源激素及其它生理反应. 南京林业大学学报, 23 (1): 1~5
- 颜宏, 石德成, 尹尚军, 赵伟(2000). 外施 Ca^{2+} 、ABA 及 H_3PO_4 对盐碱胁迫的缓解效应. 应用生态学报, 11 (6): 889~892
- 姚满生, 杨小环, 郭平毅(2005). 脱落酸与水分胁迫下棉花幼苗水分关系及保护酶活性的影响. 棉花学报, 17 (3): 141~145
- 张蜀秋, 魏惠利(1999). 蚕豆叶片气孔对生长素和脱落酸的反应. 中国农业大学学报, 4 (3): 43~47
- 张骁, 张霖, 安国勇(2001). 共聚焦显微技术研究 ABA 诱导蚕豆保卫细胞 H_2O_2 产生. 实验生物学报, 34: 71~73
- 张子连, 陈珈, 张大鹏(1995). 葡萄果实中 ABA 结合蛋白的存在及其性质. 生物化学杂志, 12 (4): 404~408
- 赵福庚, 何龙飞, 罗庆云(2004). 植物逆境生理生态学. 北京: 化学工业出版社
- 朱美君, 陈珈(1995). 玉米根 ABA 结合蛋白的亚细胞定位及动力学性质. 植物学报, 37 (12): 942~949
- Aarati P, Krishnaprasad BT, Ganeshkumar, Savitha M, Gopala-krishna R, Ramamohan G, Udayakumar M (2003). Expression of an ABA responsive 21 kDa protein in finger millet (*Eleusine coracana* Gaertn.) under stress and its relevance in stress. Plant Sci, 164: 25~34
- Agarwal S, Sairam RK, Srivastava GC, Meena RC (2005). Changes

- in antioxidant enzymes activity and oxidative stress by abscisic acid and salicylic acid in wheat genotypes. *Biol Plant*, 49 (4): 541~550
- Allan AC, Trewavas AJ (1994). Abscisic acid and gibberellin perception: inside or out? *Plant Physiol*, 104: 1107~1108
- Anderson BE, Ward JM, Schroeder JI (1994). Evidence for an extracellular reception site for abscisic acid in *Commelina* guard cells. *Plant Physiol*, 104: 1177~1183
- Aroca R, Vernieri P, Irigoyen JJ, Sanchez-Diaz M, Tognoni F, Pardossi A (2003). Involvement of abscisic acid in leaf and root of maize (*Zea mays* L.) in avoiding chilling induced water stress. *Plant Sci*, 165: 671~679
- Barrosoa C, Romeroa LC, Cejudo FJ, Vega JM, Gotor C (1999). Salt-specific regulation of the cytosolic *O*-acetylserine(thiol) lyase gene from *Arabidopsis thaliana* is dependent on abscisic acid. *Plant Mol Biol*, 40: 729~736
- Battal P, Turker M, Tileklioğlu B (2003). Effect of different mineral on abscisic acid in maize (*Zea mays*). *Ann Bot Fennici*, 40 (5): 301~308
- Becker D, Hoth S, Ache P, Wenkel S, Roelfsema MRG, Meyerhoff O, Hartung W, Hedrich R (2003). Regulation of the ABA sensitive *Arabidopsis* potassium channel gene *GORK* in response to water stress. *FEBS Lett*, 554: 119~126
- Becker W, Apel K (1993). Differences in gene expression between natural and artificially induced leaf senescence. *Planta*, 189: 74~79
- Blume B, Nümberger T, Nass N, Scheel D (2000). Receptor-mediated increase in cytoplasmic free calcium required for activation of pathogen defense in parsley. *Plant Cell*, 12: 1425~1440
- Campbell JL, Klueva NY, Zheng HG, Nieto-Sotelo J, Ho TD, Nguyen HT (2001). Cloning of new members of heat shock protein *HSP101* gene family in wheat [*Triticum aestivum* (L.) Moench] inducible by heat, dehydration, and ABA. *Biochim Biophys Acta*, 1517: 270~277
- Chaudhry B, Muller-Urri R, Cameron-Mills V, Gough S, Simpson D, Skriver K, Mundy J (1994). The barley 60 kDa jasmonate-induced protein (JIP60) is a novel ribosome-inactivating protein. *Plant J*, 6: 815~824
- Davies WJ, Zhang J (1991). Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 42: 55~76
- Gawronska H, Deji A, Sakakibara H, Sugiyama T (2003). Hormone mediated nitrogen signaling in plants: implication of participation of abscisic acid in negative regulation of cytokinin-inducible expression of maize response regulator. *Plant Physiol Biochem*, 41: 605~610
- Giraudat J, Parcy F, Bertauche N, Gosti F, Leung J, Morris PC, Bouvier-Durand M, Vartanian N (1994). Current advances in abscisic acid action and signalling. *Plant Mol Biol*, 26: 1557~1577
- Guan LM, Zhao J, Scandalios JG (2000). *Cis*-elements and *trans*-factors that regulate expression of the maize *Cat1* antioxidant gene in response to ABA and osmotic stress: H₂O₂ is the likely intermediary signaling molecule for the response. *Plant J*, 22: 87~95
- Henfling JWDM, Bostock R, Kuc J (1980). Effect of abscisic acid on rishitin and lubimin accumulation and resistance to *Phytophthora infestans* and *Cladosporium cucumerinum* in potato tuber tissue slices. *Phytopathology*, 70: 1074~1078
- Hornberg C, Weiler ZW (1984). High-affinity binding sites for abscisic acid on the plasmalemma of *Vicia faba* guard cells. *Nature*, 310: 321~324
- Ismail MR, Davies WJ, Awad MH (2002). Leaf growth and stomatal sensitivity to ABA in droughted pepper plants. *Sci Horticul*, 96: 313~327
- Jia HS, Lu CM (2003). Effects of abscisic acid on photo inhibition in maize plants. *Plant Sci*, 165: 1403~1410
- Kettner J, Dorfling K (1995). Biosynthesis and metabolism of abscisic acid in tomato leaves infected with *Botrytis cinerea*. *Planta*, 196: 627~634
- Leckie CP, Mcainsh MR, Allen GJ, Sanders D, Hetherington AM (1998). Abscisic acid-induced stomatal closure mediated by cyclic ADP-ribose. *Proc Natl Acad Sci USA*, 95: 15837~15842
- Leung J, Giraudat J (1998). Abscisic acid signal transduction. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 49: 199~222
- Li CY, Yin CY, Liu SR (2004). Different responses of two contrasting *Populus davidiana* populations to exogenous abscisic acid application. *Environ Exp Bot*, 51: 237~246
- Lin CC, Kao CH (2001). Abscisic acid induced changes in cell wall peroxidase activity and hydrogen peroxide level in roots of rice seedlings. *Plant Sci*, 160: 323~329
- Liu FL, Jensen CR, Shahanzari A, Andersen MN, Jacobsen SE (2005). ABA regulated stomatal control and photosynthetic water use efficiency of potato (*Solanum tuberosum* L.) during progressive soil drying. *Plant Sci*, 168: 831~836
- Mauch-Mani B, Mauch F (2005). The role of abscisic acid in plant-pathogen interactions. *Curr Opin Plant Biol*, 8: 409~414
- Mayaba M, Beckett RP, Csintalan Z, Tuba Z (2001). ABA increases the desiccation tolerance of photosynthesis in the Afromontane understory moss *atrichum androgynum*. *Ann Bot*, 88: 1093~1100
- Rezzonico E, Flury N, Jr Meins F, Beffa R (1998). Transcriptional down-regulation by abscisic acid of pathogenesis-related beta-1,3-glucanase genes in tobacco cell cultures. *Plant Physiol*, 117: 585~592
- Ryynänen L (1998). Effect of abscisic acid, cold hardening and photoperiod on recovery of cryopreserved *in vitro* shoot tips of *Silver Birch*. *Cryobiology*, 36: 32~39
- Saneoka H, Ishiguro S, Moghaieb J (2001). Effect of salinity and abscisic acid on accumulation of glycinebetaine and betaine aldehyde dehydrogenase mRNA in Sorghum leaves (*Sorghum bicolor*). *J Plant Physiol*, 158: 853~859
- Song SK, Choi Y, Moon YH, Kim SG, Choi YD, Lee JS (2000). Systemic induction of a *Phytolacca insularis* antiviral protein gene by mechanical wounding, jasmonic acid, and abscisic acid. *Plant Mol Biol*, 43: 439~450

- Thornma BP, Penninckx IA, Broekaert WF, Cammue BP (2001). The complexity of disease signaling in *Arabidopsis*. *Curr Opin Immunol*, 13: 63~68
- Turner JG, Ellis C, Devoto A (2002). The jasmonate signal pathway. *Plant Cell*, 14: S153~S164
- Wendehenne D, Durner J, Klessig DF (2004). Nitric oxide: a new player in plant signaling and defence responses. *Curr Opin Plant Biol*, 7: 449~455
- Xu X, Zheng GQ, Deng XP, Medrano H (2002). Effect of exogenous abscisic acid and water stress on the growth response of subterranean clover of different genotypes. *Acta Bot Sin*, 44 (12): 1425~1431
- Yoshida Y, Kiyosue T, Katagiri T, Ueda H, Mizoguchi T, Yamaguchi-Shinozaki K, Wada K, Harada Y, Shinozaki K (1995). Correlation between the induction of a gene for Δ^1 -pyrroline-5-carboxylate synthetase and the accumulation of proline in *Arabidopsis thaliana* under osmotic stress. *Plant J*, 7: 751~760
- Zhang X, Zhang L, Dong FC, Gao JF, Galbraith DW, Song CP (2001). Hydrogen peroxide is involved in abscisic acid-induced stomatal closure in *Vicia faba*. *Plant Physiol*, 126: 1438~1448
- Zhou XJ, Yang YN (2004). Differential expression of rice *Nramp* genes in response to pathogen infection, defense signal molecules and metal ions. *Physiol Mol Plant Pathol*, 65: 235~243