

外源脱落酸(ABA)调节植物抗旱机制的研究进展

项洪涛¹, 李琬¹, 何宁¹, 王雪扬², 曹大为³, 曹良子¹, 唐晓东¹, 李一丹¹

(1. 黑龙江省农业科学院耕作栽培研究所, 哈尔滨 150086; 2. 黑龙江省农业科学院大豆研究所, 哈尔滨 150086; 3. 黑龙江省农业科学院植物保护研究所, 哈尔滨 150086)

摘要: 干旱胁迫能够明显影响植物光合、代谢、渗透调节等相关生理过程, 进而影响植物经济性状指标。外源脱落酸能够缓解干旱对植物生长发育的影响。本研究阐述了外源脱落酸提高作物抗旱性的生理机制, 介绍了外源脱落酸对光合生理的调控, 分析了干旱条件下外源脱落酸在诱导基因表达、调节植物激素水平、调控渗透调节物质含量及提高保护酶活性等生理生化过程中的重要作用。以外源脱落酸调节作物干旱为出发点, 讨论了脱落酸在植物抗旱领域的研究现状和发展趋势, 对植物节水抗旱增产具有重要意义, 也为今后农业生产抗旱研究提供理论依据。

关键词: 研究进展; 外源脱落酸; 植物; 抗旱性

中图分类号: Q945

文献标识码: A

文章编号: 2096-5877(2022)05-0037-05

Research Progress on Exogenous Abscisic Acid (ABA) Regulating Plant Drought Resistance

XIANG Hongtao¹, LI Wan¹, HE Ning¹, WANG Xueyang², CAO Dawei³, CAO Liangzi¹, TANG Xiaodong¹, LI Yidan¹

(1. *Institute of Crop Cultivation and Tillage, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin 150086*; 2. *Soybean Research Institute, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin 150086*; 3. *Institute of Plant Protection, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin 150086, China*)

Abstract: Drought stress can significantly affect plant photosynthesis, metabolism, osmotic regulation and other related physiological processes, and then affect plant economic traits. Exogenous ABA can alleviate the effect of drought on plant growth. We selected the exogenous ABA as the main discuss basis, this paper expounds the exogenous ABA increase crop physiological mechanism of drought resistance. The regulation of photosynthetic physiological by exogenous ABA in drought stress was introduced, and the induction of gene expression, the regulating the osmotic regulation substances content and the activity of protective enzyme and the important role of physiological and biochemical process. Taking exogenous ABA as the starting point to regulate crop drought, this study discussed the current situation and trend of ABA research in the field of plant drought resistance, which is of great significance for water-saving, drought resistance and yield increase of plants, and also provides theoretical basis for future studies on agricultural production drought resistance.

Key words: Research progress; Exogenous ABA; Pant; Drought resistance

干旱胁迫是指因水分匮乏引起的土壤干燥和空气湿度下降, 进而导致外界环境对植物生育不利的一种自然现象^[1]。干旱作为一种多维胁迫, 能够引起植物从表型、生理、生化、再到分子水平

的一系列变化, 严重干旱可导致光合作用终止和新陈代谢紊乱, 最终导致植物死亡^[2]。全球约有33%的耕地处于供水不足状态, 干旱已成为最重要的农业生产逆境因子之一^[3], 是我国自然灾害之首^[4]。季节性干旱问题在我国农业生产中普遍存在, 实际生产过程中经常出现频率高、地域广、持续时间长的干旱, 对粮食生产造成极大损失^[5]。

脱落酸(abscisic acid, ABA)是植物主要内源激素之一, 是一种植物体内合成的具有倍半萜结构的生长调节物质, 具有控制植物生长、抑制植物萌发及促进衰老等效应, 随着研究的深入, 发

收稿日期: 2019-11-08

基金项目: 黑龙江省省属科研院所科研业务费项目(CZKYF2021D008); 黑龙江省农业科学院农业科技创新跨越工程杂粮杂豆科技创新专项(HNK2019CX05-12); 国家食用豆产业技术体系项目(CARS-08-G8)

作者简介: 项洪涛(1982-), 男, 副研究员, 博士, 主要从事作物逆境生理及化学调控研究。

现 ABA 对植物生长发育过程和逆境胁迫应答起重要作用,是植物的抗逆诱导因子^[6-7]。脱落酸在 1963 年由艾迪科特等首次发现,并将该物质命名为脱落素 II。1965 年韦尔林等发现并提纯一种能够控制落叶树木休眠的物质,称之“休眠素”,后经证实脱落素 II 和休眠素是一种完全相同的物质,并最终统一命名为“脱落酸”。ABA 在调节气孔运动、稳定光合器官、提高抗氧化酶活性、防护光抑制以及调节基因表达等方面起着重要作用^[8]。

植物激素是调控干旱胁迫中不可缺少的一部分,利用外源激素调控来提高作物抗逆性是目前重要的科学途径之一,有报道指出施用外源 ABA 可促进内源 ABA 的合成^[9],内源 ABA 对干旱的缓解作用最为明显,其参与气孔开闭的调控和保卫细胞的通道活动,同时对转录钙调蛋白的表达具有明显的调节作用^[10]。任菲等^[11]指出逆境条件下,植物体内合成大量 ABA,用于气孔关闭、促进水分吸收、增加共质体途径水流、降低叶片伸展率、诱导抗旱特异性蛋白质合成、调整保卫细胞离子通道、诱导相关基因表达。

1 干旱条件下外源 ABA 对植物光合生理及气孔调节的调控

1.1 干旱条件下外源 ABA 对植物光合生理的影响

水分胁迫对光合作用具有明显影响,尤其是干旱,对光合作用的光反应和暗反应的某些过程具有明显的抑制作用,作物在干旱胁迫下保持较高的光合效率尤为重要^[12]。外源 ABA 对干旱胁迫下作物的光合作用影响显著^[13],外施适宜浓度 ABA 对光合作用具有正向促进作用,同时在稳定光合结构及防护光抑制等方面起重要作用^[14-15]。

干旱条件下,植物光合作用受到抑制,细胞水分匮乏破坏了叶绿体的组织结构,叶绿素含量随之下降,干旱胁迫诱导产生的活性氧自由基破坏了光合器官,减缓了光合作用效率。外源 ABA 能够有效调节这种抑制效应,可明显缓解叶绿素的降解^[16]。外源 ABA 在干旱条件下能够减缓水分和叶绿素含量的下降^[17],严寒等^[18]指出干旱胁迫下外源 ABA 能够抑制芝麻幼苗叶绿素含量的下降,在所含叶绿素的结构中捕光色素复合体 II (LHC II) 的占比升高^[18]。

ABA 具有提高净光合速率和诱导气孔关闭的生理作用,干旱条件下,外源 ABA 通过上述生理功能调控气孔导度(G_s)降低,减少蒸腾失水,进而提高水分利用效率(WUE),达到提高植物抗旱

性的效应^[19]。李雪梅等^[8]证明干旱胁迫下外源 ABA 能够提高植物光合利用率,降低气孔导度,提高光合对 CO_2 的响应。

1.2 干旱条件下外源 ABA 对植物叶片气孔调节的影响

干旱条件下,调节气孔开闭是植物控制蒸腾散失的主要方法,通过气孔调节降低水分流失,保护植物生理生化代谢正常进行。在植物受到干旱胁迫时,内源 ABA 通过控制细胞水分平衡、提高细胞耐受性来缓解干旱的影响。ABA 主要通过调控气孔的开闭实现对植物体内水分平衡的控制,具体表现为抑制气孔的开放,同时也促进了气孔的关闭^[9]。

干旱胁迫时气孔关闭前 ABA 明显促进细胞内钙离子浓度升高,钙离子浓度升高后,细胞质膜钾离子的内流通道随之受到抑制,同时氯离子的外流通道得以激活,最终降低了保卫细胞的渗透势,导致气孔关闭。De Diego 等^[20]以松树为材料,在对 ABA 进行免疫定位结果指出水分胁迫时,保卫细胞内分布了大量的 ABA,与气孔关闭现象相符,佐证了 ABA 在干旱时通过保卫细胞来调节气孔开闭以提高抗旱性的观点。当植物遭到干旱胁迫时,施用外源 ABA 能调节气孔开闭度,降低蒸腾作用,减少蒸腾失水,缓解干旱^[21]。

2 干旱条件下外源 ABA 对植物内源激素水平和渗透调节的调控

2.1 干旱条件下外源 ABA 对植物内源激素水平的调控

激素是植物生长发育的重要调节物质,广泛参与作物生理过程的调节^[22],研究表明,不同种类的激素间存在相互促进和相互拮抗的生理效应,植物激素间的动态平衡对植物生长发育的调节作用更为重要^[23],段娜等^[24]指出内源激素在植物生长发育中发挥重要的作用,其含量变化在植物响应非生物胁迫中扮演关键角色。施用外源 ABA 能够调控作物内源激素含量,杨卫兵等^[25]研究表明喷施外源 ABA 能够显著提高小麦籽粒内 ABA 的含量、降低 GA 的含量,证实外源 ABA 促进内源 ABA 合成的观点,相同的研究结果在白杏枝条的研究中也得到验证^[26]。逆境条件下,外源 ABA 对内源激素的调控作用亦较明显,Xiang 等^[27]研究表明低温条件下外源 ABA 能提高水稻叶片内 ABA 含量,提高了植物抗逆性。干旱胁迫时,外源 ABA 对内源激素的影响同样显著,干旱条件下外

源 ABA 诱导玉米内源 ABA 含量的提高,进而提高了玉米的抗旱能力^[28]。谢静静等^[29]在对小麦的研究中发现干旱条件下喷施外源 ABA 后,植物体内 ABA 含量显著上升,外源 ABA 能够促进植物内源 ABA 的形成和累积,激活耐旱生理应答。

2.2 干旱条件下外源 ABA 对植物渗透调节的影响

干旱条件下,植物利用改变生理代谢途径的方法来增加细胞内有机小分子的含量^[30],这些小分子具可溶性,能够参与细胞内的渗透调节,进而提高抗逆性。可溶性糖和可溶性蛋白质都是逆境诱导的可溶性小分子物质,除参与细胞渗透调节外,可溶性糖和可溶性蛋白在维持植物蛋白质稳定方面也可能具有极其关键的调控能力^[31]。脯氨酸是十分重要的可溶性小分子物质之一,具有很强的渗透调节能力,在保持和提高酶活性、稳定细胞结构、清除活性氧自由基等方面都具有突出作用。逆境胁迫下,植物体内积累的脯氨酸也能够充当能量库来协调细胞氧化还原势的生理生化作用^[32-33]。

随着干旱胁迫逐渐加剧,外源 ABA 也显著促进了脯氨酸、可溶性糖和可溶性蛋白含量的提高,同时降低了干旱胁迫抑制这些调节物质形成的影响^[34]。阮英慧等^[35]在研究大豆花期干旱胁迫时也发现外源 ABA 能够明显提高可溶性蛋白和可溶性糖含量。周琳等^[36]也指出干旱条件下,外源 ABA 能提高茶树体内脯氨酸、可溶性糖和可溶性蛋白含量,从而降低干旱胁迫对茶苗的伤害,提高茶苗的抗旱性。

3 干旱条件下外源 ABA 对植物膜脂过氧化及保护酶活性的调控

3.1 干旱条件下外源 ABA 对植物膜脂过氧化的影响

丙二醛(MDA)是细胞膜的过氧化产物,具有抑制细胞抗氧化酶活性的生理作用。MDA 含量的高低可作为质膜受损的重要指标,其含量越高说明受伤害程度越大^[37]。逆境条件下,质膜的结构和功能均受到不同程度伤害,增加了细胞的膜透性,导致电解质外渗,促使电导率提高,说明电导率可以相对真实地反映逆境条件对植物的伤害程度^[37-38]。干旱条件下,外源 ABA 能够明显降低植物叶片内细胞膜的透性,降低膜脂过氧化程度,增强植物抗旱性^[6]。外源 ABA 明显降低干旱胁迫时植物体内 MDA 含量的增加^[34],显著降低叶片的相对电导率,使相对电导率和 MDA 含量维持

在相对较低的水平^[39]。干旱胁迫下,外源 ABA 能抑制大豆叶片相对电导率的上升^[40],有效降低干旱胁迫时匍茎翦股颖的相对电导率^[41],缓解干旱伤害。

3.2 干旱条件下外源 ABA 对植物保护酶活性的影响

植物细胞忍受活性氧水平具有限度,在可忍受限度内,植株通过提高抗氧化酶的活性、提高非酶活性氧消除系统的活力,进而达到有效消除自由基的目的,避免活性氧自由基对细胞的伤害^[42]。当植物处于逆境环境中,植物细胞内就会产生过量活性氧类物质,例如细胞内的 H_2O_2 和 O_2^- 含量会迅猛提高,使得相对稳定的动态平衡状态遭到破坏,大量累积的活性氧类物质引起植物细胞受损,并最终导致植物受害^[43]。植物通过保护酶系统的三种主要酶类:超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)协同作用,保证植物细胞内的活性氧类物质处于较低水平,尽量维持细胞不被伤害。

干旱胁迫下,外源 ABA 能够激活抗氧化酶系统相关酶活性,有效提高活性氧清除能力^[29],能够明显提高植物叶片中的 SOD、POD 和 CAT 的活性^[8],降低活性氧的伤害。彭浩等^[44]研究指出外源 ABA 能够提高干旱胁迫下玉米植株叶片内的 POD 活性。种培芳等^[34]指出外源 ABA 能明显阻止干旱胁迫后作物体内 SOD 和 POD 活性的减弱;汤日圣等^[45]也指出在干旱胁迫下,外源 ABA 处理的植物叶片中 SOD 的降幅明显低于对照。

外源 ABA 对作物抗旱生理机能产生影响并不表现在对某一生理指标上,而是多个指标的相互关联和相互影响^[34]。外源 ABA 能够提高植物的抗旱性,在显著提高抗氧化酶活性的同时降低相对电导率和 MDA 含量,胡志群等^[39]指出干旱胁迫下,外源 ABA 处理使叶片相对电导率和 MDA 含量维持在较低水平,显著提高 SOD 和 CAT 活性,同时也显著提高还原型谷胱甘肽(GSH)和抗坏血酸(AsA)的含量。

4 干旱条件下外源 ABA 诱导植物抗逆基因的表达

逆境胁迫下,ABA 通过信号转导、诱导响应基因和蛋白表达。当遭到干旱时,施用外源 ABA 能促使细胞迅速积累 ABA,这种内源 ABA 的积累,能诱导某些相关基因的表达,这些理化特性增强了植物对干旱的适应能力^[21]。龚培灶等^[46]指出外源 ABA 能够诱导植物体内 150 多种基因的表达,

这些基因表达后,形成的产物具有广泛作用,可以分成功能蛋白和调节蛋白两大类,其中某些蛋白对作物抗逆起到关键作用。

干旱时,植物通过调控大量基因如ABA受体(*At-PYL4*, *At-PYL5*)的表达,增强耐旱能力^[10]。外源ABA预处理可提高干旱胁迫诱导的4种抗氧化防护基因(*SOD4*; *GRI*; *GAT1* 和 *cAPX*)的表达水平,进而诱导相关蛋白酶含量提高以增强作物抗逆性^[47]。来自小麦的TaMYB3R1蛋白位于细胞核,能被外源ABA诱导表达,转基因*TaMYB3R1*的拟南芥植株气孔关闭增加,水分损失减少,蒸腾减少,耐旱能力增强^[10]。另外小麦的抗干旱胁迫能力与*PsbA*基因的表达水平密切相关,干旱能够抑制*PsbA*基因的转录,干旱胁迫下,小麦幼苗体内*PsbA*基因的转录水平显著下降^[48],外源ABA能够明显缓解这些胁迫反应,汪月霞等^[49]指出外源ABA能够调控干旱胁迫下灌浆期小麦*PsbA*基因的表达,进而稳定PS II系统中重要基因的转录水平,从而提高小麦的抗干旱能力。外源ABA在干旱条件下促进植物体内脯氨酸含量提高,这可能与外源ABA诱导内源ABA含量提高有关,Yoshiba等^[50]报道内源ABA能诱导*P5CS*基因的表达,缓解水分胁迫。*P5CS*是脯氨酸合成的限速酶,转基因*P5CS*过表达烟草植株中,脯氨酸含量提高,渗透保护物质含量增加,耐旱能力增强^[10]。

5 结论与展望

5.1 应进一步挖掘外源ABA提高植物抗性的分子机理

外源ABA具有提高植物抗逆的功能,提高作物抗旱能力效果明显。其通过多途径、多方式联合作用以达到提高抗旱的目的。外源ABA通过调节气孔开闭来降低水分的蒸腾散失,维持作物体内水分含量,同时外源ABA通过理化作用挖掘并激发植物自身抗逆系统,包括提高保护酶活性,增加可溶性物质含量,减少膜脂过氧化产物等各种生理手段,最终达到提高植物抗旱能力的效果。目前,关于外源ABA提高作物抗性的分子机理有广泛研究,但其核心机理并不是单一的,且不同植物之间也存在较大差异,还需要进一步加强研究和挖掘。

5.2 施用过程中还需保证植物生长安全性

利用浸种或叶面喷施的方法,能有效提高作物的抗旱能力,但有报道指出ABA是强光分解的化合物,田间施用遇到强光分解降低药性,这

可能是制约ABA在农业上应用的瓶颈^[6]。激素类外源植物生长调节物质具有微量刺激的功能,不同植物、相同植物的不同发育时期,其体内的ABA含量不同,这也意味着对外源ABA的承受力范围不同,在利用外源ABA提高作物抗旱能力时,应保证植物生长的安全性,使用过量的外源ABA对植物会产生药害,剂量较大又起不到提高抗旱性的效果,因此在实际应用过程中要充分合理配置,以达到抗旱的目的。

探究外源ABA提高作物抗旱性,阐明其生理和分子机制,有助于丰富了抗旱育种的理论基础,增加了抗旱栽培方法,对农业生产做贡献。同时,探索合理的外源ABA施用策略有利于提高植物抗旱性,可以减少灌溉,节约农业用水,对提高水分利用效率和增加产量奠定良好基础。

参考文献:

- [1] 陈露露,王秀峰,刘美,等.钙与脱落酸对干旱胁迫下黄瓜幼苗光合及相关酶活性的影响[J].应用生态学报,2016,27(12):3996-4002.
- [2] 赖金莉,李欣欣,薛磊,等.植物抗旱性研究进展[J].江苏农业科学,2018,46(17):23-27.
- [3] Sharp R E, Poroyko V, Hejlek L G. Root growth maintenance during water deficits: physiology to functional genomics[J].Journal of Experiment Botany, 2004, 55(407): 2343-2351.
- [4] 张丽华,于江,徐晨,等.不同玉米杂交在两种土壤上的抗旱丰产性比较[J].东北农业科学,2020,45(5):1-5.
- [5] 余叔文,汤章城.植物生理与分子生物学[M].北京:科学出版社,1998:95.
- [6] 尹松松,赵婷婷,李景富,等.外源ABA对番茄幼苗抗冷性差异的研究[J].东北农业科学,2016,41(4):94-99.
- [7] 郭贵华,刘海艳,李刚华,等.ABA缓解水稻孕穗期干旱胁迫生理特性的分析[J].中国农业科学,2014,47(22):4380-4391.
- [8] 李雪梅,张利红,何兴元,等.脱落酸对UV-C胁迫下小麦幼苗光合特性及抗氧化酶活性的影响[J].应用生态学报,2006,17(5):822-826.
- [9] 李跃,万里强,李向林.内源脱落酸生理作用机制及其与苜蓿耐旱性关系研究进展[J].草业学报,2015,24(11):198-205.
- [10] 李园园,陈永忠,罗秀云,等.作物响应干旱胁迫应答的分子机制[J].化学与生物工程,2015,32(12):3-8.
- [11] 任菲,张荣佳,陈强,等.ABA和SA对于提高植物抗旱及抗盐性的研究进展[J].生物技术通报,2012(3):17-21.
- [12] 张晓磊,史高雷,赵治海,等.干旱胁迫对张杂谷3号及亲本光合特性及物质积累的影响[J].东北农业科学,2020,45(4):16-20.
- [13] 孙哲,范维娟,刘桂玲,等.干旱胁迫下外源ABA对甘薯苗期叶片光合特性及相关生理指标的影响[J].植物生理学报,2017,53(5):873-880.
- [14] 于洋,王晶英,肖云鹏.干旱与外源ABA交互作用对水曲

- 柳苗木光合参数的影响[J]. 东北农业科学, 2009, 37(3): 41-43, 66.
- [15] Alamillo J M, Bartels D. Effects of desiccation on photosynthesis pigments and the ELIP2like dsp22 protein complexes in the resurrection plant *Craterostigma plantagineum*[J]. *Plant Science*, 2001, 160: 161-170.
- [16] 阮英慧,董守坤,刘丽君,等. 干旱胁迫下外源脱落酸对大豆花期生理特性的影响[J]. 大豆科学, 2012, 31(3): 385-388, 394.
- [17] 韩晓伟,严玉平,贾河田,等. 外源ABA对北柴胡抗旱性的影响[J]. 中药材, 2018, 41(3): 524-530.
- [18] 严寒,许本波,赵福永,等. 脱落酸和水杨酸对干旱胁迫下芝麻幼苗生理特性的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2008, 26(6): 163-172.
- [19] 王书宏,杜永吉. 外源激素对干旱胁迫下草莓光合特性的影响[J]. 中国农学通报, 2008, 24(12): 367-371.
- [20] De Diego N, Rodriguez J L, Dodd I C, et al. Immunolocalization of IAA and ABA in roots and needles of radiate pine(*Pinus taeda*) during drought and rewatering[J]. *Tree Physiology*, 2013, 33(5): 537-549.
- [21] 郑云凤,张晓曼,赵家豪. 4种不同外源物对干旱胁迫下欧报春种子萌发的影响[J]. 江苏农业科学, 2018, 46(7): 155-158.
- [22] 李馨园,杨 晔,张丽芳,等. 外源ABA对低温胁迫下玉米幼苗内源激素含量及 *Asr1* 基因表达的调节[J]. 作物学报, 2017, 43(1): 141-148.
- [23] 苏 华,徐 坤,刘 伟. 大葱花芽分化过程中内源激素的变化[J]. 园艺学报, 2007, 34(3): 671-676.
- [24] 段 娜,贾玉奎,徐 军,等. 植物内源激素研究进展[J]. 中国农学通报, 2015, 31(2): 159-165.
- [25] 杨卫兵,王振林,尹燕桦,等. 外源ABA和GA对小麦籽粒内源激素含量及其灌浆进程的影响[J]. 中国农业科学, 2011, 44(13): 2673-2682.
- [26] 杨文莉,周伟权,赵世荣,等. 外源ABA对轮胎白杏枝条内源激素含量及抗寒性的影响[J]. 经济林研究, 2018, 36(1): 43-48.
- [27] Xiang H, Wang T, Zheng D, et al. ABA pretreatment enhances the chilling tolerance of a chilling-sensitive rice cultivar[J]. *Brazilian Journal of Botany*, 2017, 40(4): 853-860.
- [28] Souza T C D, Magalhaes P C, Castro E M D, et al. The influence of ABA on water relation, photosynthesis parameters, and chlorophyll fluorescence under drought conditions in two maize hybrids with contrasting drought resistance[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2013, 35(2): 515.
- [29] 谢静静,王 笑,蔡 剑,等. 苗期外源脱落酸和茉莉酸缓减小麦花后干旱胁迫的效应及其生理机制[J]. 麦类作物学报, 2018, 38(2): 221-229.
- [30] 史胜青,齐力旺,孙晓梅,等. 植物抗旱相关基因研究进展[J]. 生物技术通报, 2006(S1): 6-13.
- [31] 赵江涛,李晓峰,李 航,等. 可溶性糖在高等植物代谢调节中的生理作用[J]. 安徽农业科学, 2006, 34(24): 6423-6425.
- [32] 王立志,孟 英,项洪涛,等. 黑龙江省水稻冷害发生情况及生理机制[J]. 黑龙江农业科学, 2016(4): 144-150.
- [33] 赵福庚,刘友良. 胁迫条件下高等植物体内脯氨酸代谢及调节的研究展[J]. 植物学报, 1999, 16(5): 540-546.
- [34] 种培芳,曾继娟,单立山,等. 干旱胁迫下荒漠草地植物红砂幼苗对外源ABA的生理响应[J]. 草地学报, 2016, 24(5): 1001-1008.
- [35] 阮英慧,董守坤,刘丽君,等. 外源脱落酸对大豆花期抗旱生理特性的影响[J]. 耕作与栽培, 2014(1): 6-8.
- [36] 周 琳,徐 辉,朱旭君,等. 脱落酸对干旱胁迫下茶树生理特性的影响[J]. 茶叶科学, 2014, 34(5): 473-480.
- [37] 项洪涛,王立志,王彤彤,等. 孕穗期低温胁迫对水稻结实率及叶片生理特性的影响[J]. 农学学报, 2016, 32(11): 1-7.
- [38] 鲍智娟. 脱落酸处理对草莓幼苗抗冷性的影响[J]. 吉林农业科学, 2015, 40(5): 85-89.
- [39] 胡志群,冯学兰,吴楚彬,等. 脱落酸和细胞分裂素对香根草抗旱性的影响[J]. 草地学报, 2015, 23(6): 1220-1225.
- [40] 魏 鑫,倪 虹,张会慧,等. 外源脱落酸和油菜素内酯对干旱胁迫下大豆幼苗抗旱性的影响[J]. 中国油料作物学报, 2016, 38(5): 605-610.
- [41] 杨 平,付燕君,彭 燕. 外源脱落酸和多效唑对干旱胁迫下匍茎薹股颖抗旱生理指标的影响[J]. 草业与畜牧, 2014(3): 17-22.
- [42] 彭 浩,王晓强,赵 强,等. 水杨酸与脱落酸对干旱胁迫下玉米种子萌发的影响[J]. 济宁学院学报, 2015, 36(3): 72-77.
- [43] 项洪涛,王彤彤,郑殿峰,等. 孕穗期低温条件下ABA对水稻结实率及叶片生理特性的影响[J]. 中国农学通报, 2016, 32(36): 16-23.
- [44] 彭 浩,黄跃才,王晓强,等. 水杨酸和脱落酸在干旱胁迫下对玉米幼苗生理生化特性的影响[J]. 园艺与种苗, 2016(1): 55-58.
- [45] 汤日圣,唐现洪,钟 雨,等. 生物源脱落酸(ABA)提高茄苗抗旱能力的效果及机理[J]. 江苏农业学报, 2006, 22(1): 10-13.
- [46] 龚培灶,刘希华. 脱落酸在植物干旱胁迫反应中的作用及信号转导研究[J]. 三明学院学报, 2005, 22(4): 420-423.
- [47] 王 瑛,杨海荣,张 莉,等. H₂O₂和ABA对干旱高温复合胁迫诱导的玉米叶片抗氧化防护基因表达的影响[J]. 河南农业大学学报, 2011, 45(6): 634-639.
- [48] Liu W J, Yuan S, Zhang N H, et al. Effect of water stress on photosystem II in two wheat cultivars[J]. *Biol Plant*, 2006, 50: 597-602.
- [49] 汪月霞,索 标,赵鹏飞,等. 外源ABA对干旱胁迫下不同品种灌浆期小麦 *psbA* 基因表达的影响[J]. 作物学报, 2011, 37(8): 1372-1377.
- [50] Yashiba Y, Kiyosue T, Katagiri T. Correlation between the induction of a gene for 1-pyrroline-5-carboxylate synthetase and the accumulation of proline in *Arabidopsis thaliana* under osmotic stress[J]. *Plant Journal*, 1995(7): 751-760.

(责任编辑:王 昱)