

脱落酸提高水稻抗逆性的研究进展

刘晓龙¹, 徐晨², 邵勤¹, 林连男¹, 杨洪涛¹, 丁永电^{1*}

(1. 宜春学院生命科学与资源环境学院, 江西 宜春 336000; 2. 吉林省农业科学院农业资源与环境研究所, 长春 130033)

摘要:水稻是全世界重要的粮食作物,在其生长过程中常遭受干旱、低温、高温和盐碱等逆境胁迫,抑制水稻植株的生长发育和产量形成。脱落酸作为植物生长中重要激素,在植物抵抗逆境胁迫中发挥重要作用。本文着重介绍脱落酸在水稻抵抗低温冷害、高温热害、盐胁迫和碱胁迫等逆境胁迫中的作用和机理,并详细阐述脱落酸的诱抗效应对水稻抗逆性的研究进展,以期为提高作物抗逆性和产量提供参考。

关键词:脱落酸;水稻;逆境胁迫;诱抗效应

中图分类号:S511

文献标识码:A

文章编号:2096-5877(2022)06-0029-05

Research Progress of Abscisic Acid in Improving Rice Stress Resistance

LIU Xiaolong¹, XU Chen², SHAO Qin¹, LIN Liannan¹, YANG Hongtao¹, DING Yongdian^{1*}

(1. College of Life Sciences, Resources and Environment, Yichun University, Yichun 336000; 2. Institute of Agricultural Resources and Environment, Jilin Academy of Agricultural Sciences, Changchun 130033, China)

Abstract: Rice is an important food crop in the world. During its growth, it often suffers from drought, low temperature, high temperature, salt and alkali and other stresses, which inhibit the growth and development of rice plants and yield formation. The plant hormone abscisic acid (ABA) plays vital roles in enabling plants to cope with various environmental stress. This review focuses on the effect and mechanism of ABA for enhanced tolerance to chilling stress, high temperature stress, salt stress and alkaline stress in rice. In this paper, the research progress of ABA induced resistance on rice stress resistance was described in detail, in order to provide reference for improving crop stress resistance and yield.

Key words: Abscisic acid (ABA); Rice; Adversity stress; Priming effect

脱落酸(Abscisic acid, ABA)是植物五大天然生长调节剂之一,因能促使叶片脱落而得名,在植物体生长发育和抵抗逆境胁迫中发挥重要作用。逆境胁迫下,植物体内会大量积累ABA,进而增强植物体对逆境胁迫的抵抗能力。植物通过叶面喷施外源ABA溶液或者ABA诱导处理来提高植物的抗逆性,因此,脱落酸又被称为“胁迫激素”。水稻是全世界重要的粮食作物,我国水稻的种植面积占粮食作物总面积的30%以上,且近几年种植面积在逐渐增加。但并不是所有的环境均适宜水稻的正常生长,干旱、低温、高温和土壤

盐碱化等逆境因素均能抑制水稻的正常生长发育,导致产量下降。因此,如何缓解逆境胁迫对水稻带来的不利影响对于保障粮食安全具有重要意义。ABA已被广泛应用于提高植物抗逆性的产业中,在水稻中亦是如此。

本文针对水稻生长发育过程中遇到的低温冷害、高温热害、盐胁迫和碱胁迫,综述ABA在水稻抵抗逆境胁迫中的作用,并着重阐述ABA的诱抗效应在提高水稻抗逆性中的作用及提高水稻内源ABA信号通路的可行性途径,为水稻的抗逆生理及ABA的作用机理研究提供理论基础,并为提高水稻抗逆性和产量提供技术支持。

1 ABA在提高水稻抗逆性中的作用

1.1 抗低温冷害特性

低温冷害是水稻生长发育进程中影响较大的一种气象灾害。水稻种子萌发期遭遇冷害会导致出芽缓慢、发芽率下降;低温冷害导致营养生长

收稿日期:2020-06-02

基金项目:江西省教育厅科学技术研究项目(GJJ190868);江西省自然科学基金青年基金项目(20202BABL213046);宜春学院博士科研启动项目(210-3360119017)

作者简介:刘晓龙(1987-),男,讲师,博士,主要从事植物逆境生理生态研究。

通讯作者:丁永电,男,教授,E-mail: dingyongdian@163.com

期的水稻秧苗变黄、枯萎甚至死亡,分蘖能力和生物量积累下降,并影响水稻的多种生理代谢^[1]。水稻在抽穗阶段遭遇冷害会造成花粉发育不良,影响颖壳张开和花药开裂,最终导致结实率下降^[2]。ABA在植物抵抗低温胁迫中发挥重要作用,低温胁迫导致植物体内源ABA积累增加,进而诱导多种基因的转录表达,参与抵抗低温胁迫的代谢过程^[3]。水稻在低温胁迫前用10 μmol/L的ABA预处理增加体内ABA的含量,进而增强精氨酸脱羧酶的活性,加速游离腐胺的合成,提高对低温胁迫的抗性^[4]。调控抗氧化防御系统是ABA提高水稻对低温冷害抗性的重要机理之一。叶面喷施外源ABA能够提高低温胁迫下水稻叶片的抗氧化酶活性,降低H₂O₂、O₂⁻和MDA的积累,提高对低温冷害的抗性^[5-6]。在孕穗期用20 mg/L的ABA溶液对水稻进行预处理能够显著提高ABA含量,增加渗透调节物质的积累,提高抗氧化酶活性,降低MDA积累,并提高结实率^[7]。

1.2 抗高温热害特性

随着全球气候逐渐变暖,高温热害已成为阻碍水稻生长和导致减产的重要非生物胁迫因子。高温热害对发芽期和幼苗期的水稻生长发育和生理代谢均造成不同程度影响,并在孕穗期、抽穗扬花期和灌浆期造成多个产量构成因素指标的下降,最终导致水稻减产^[8-10]。高温胁迫会激发植物体内的ABA信号,加速ABA合成,说明ABA参与了植物抵抗高温胁迫的途径^[11-12]。外源ABA能够减轻高温胁迫带来的光合结构破坏、减缓光合作用的急剧下降和膜质过氧化作用,并提高抗氧化防御能力,进而缓解高温胁迫对植物的伤害^[13-14]。ABA在提高水稻耐高温胁迫中同样具有促进作用。水稻抽穗扬花前喷施S-诱抗素能够显著提高水稻的结实率,进而缓解高温胁迫的减产效应^[15]。抽穗期叶面喷施外源ABA溶液后,水稻千粒重增加、稻米的碾磨品质和蒸煮品质得到改良^[16]。此外,外源ABA能够通过增加蔗糖的转运和加速蔗糖代谢来保持碳平衡和能量平衡,这是ABA阻止高温胁迫下花粉败育的主要途径^[17]。

1.3 抗盐性

盐胁迫是水稻生长发育过程中常见的胁迫类型,通过产生渗透胁迫和离子毒害对全生育期水稻的生长发育均造成不同程度影响,造成产量的下降^[18-20]。ABA通过外源添加、诱抗效应以及参与信号转导和转录调控等途径提高水稻对盐胁迫的抗性。水稻抽穗扬花期叶面喷施ABA溶液能

够增加盐胁迫下水稻叶片和穗中可溶性糖的积累,并提升糖向淀粉转化的效率,进一步提高水稻的耐盐性^[21]。叶面喷施外源ABA能够促进水稻脯氨酸的合成以加速脯氨酸的积累来提高对盐胁迫的抵抗能力^[22]。除此之外,ABA对水稻耐盐性产生诱抗效应。水稻种子经ABA浸种预处理后能够显著提高植株在盐渍化土壤中的谷物产量,产量提高幅度达21%^[23-24]。水稻幼苗经外源ABA预处理后能够显著提高盐土幼苗的存活率和生长发育,降低Na⁺和Cl⁻的积累,进而提高在盐土中的谷物产量^[25]。

ABA参与水稻抵抗盐胁迫的信号转导和转录调控的基因调控网络具有ABA依赖性的特点。参与水稻中ABA合成的两个重要基因:番茄红素合成酶基因(*Phytoene synthase gene, OsPSY3*)和9-顺式双加氧酶基因(*9-cis-epoxycarotenoid dioxygenases genes, OsNCED*)受盐胁迫诱导,提高水稻内ABA水平,ABA能够进一步激发其他信号途径、转录因子及各类代谢系统的基因转录表达来抵抗盐胁迫^[26]。此外,水稻内多种蛋白激酶基因和转录因子提高其抗盐性的机理与ABA信号通路密切相关,如*OsSIK1*、*OsMAPK4*、*OsABF2*等^[27-29]。由此可见,ABA通过多种途径参与水稻的生长发育、生理响应、信号转导和转录调控等多个代谢过程来提高水稻的抗盐性。

1.4 抗碱性

土壤盐碱化对植物的生长不仅带来了渗透胁迫和离子毒害,其高碱环境还带来了更为严重的碱(高pH)胁迫。碱胁迫对水稻根系的损伤尤为严重,萌发的水稻种子中无根长出^[30];碱胁迫严重抑制水稻根系生长,导致细胞死亡增加,根系吸收功能减弱,进而导致幼苗萎蔫甚至死亡^[31]。碱胁迫引起水稻根系活性氧(ROS)过量积累是导致根系损伤和细胞死亡的主要原因,外源抗氧化剂的添加降低了ROS的过量积累,进而缓解了根系损伤和幼苗萎蔫^[32]。Guo等研究表明,水稻耐碱突变体(*alt1*)对碱胁迫的抗性在于快速清除碱胁迫导致的根系ROS过量积累^[33]。将负责ROS清除的抗氧化酶SOD主要调控基因*OsCu/Zn-SOD*在水稻内过量表达显著提高碱胁迫下水稻的存活率,改善植株的生长发育,并提高产量^[34]。以上研究结果表明,水稻对碱胁迫的抗性与ROS清除能力密切相关。

以往的研究多集中于ABA提高水稻耐盐性的效果,对碱胁迫的研究较少。水稻幼苗用外源ABA浸根处理显著缓解了碱胁迫对幼苗根系生

长指标的抑制作用,提高了水稻幼苗的存活率和含水量,并降低 Na^+/K^+ 和质膜损伤,提高水稻幼苗的耐碱性^[35]。水稻秧苗插秧前经外源ABA浸根预处理24 h,然后移栽到苏打盐碱水田中,水稻秧苗的存活率显著升高,叶片枯萎率下降,生长发育得到明显改善,产量提高了8%~55%^[36]。对其诱抗效应机理进行初步解析,发现ABA显著提升了碱胁迫下幼苗的抗氧化清除能力,抑制了ROS的过量积累,缓解了碱胁迫导致的根系损伤和细胞死亡;同时外源ABA减轻了外源paraquat引发的氧化胁迫对水稻的损伤,并提高多个非生物胁迫基因的转录表达^[37]。因此,外源ABA诱导水稻耐碱胁迫的一个重要机理在于提升下游抗氧化防御能力,抑制ROS过量积累,并激发非生物胁迫基因的转录表达^[37]。

2 脱落酸的诱抗效应研究进展

2.1 诱抗效应概述

植物生长发育进程中,会遭受虫害、微生物病害等带来的生物胁迫和干旱、低温、高温、盐碱等逆境带来的非生物胁迫。无论是生物胁迫还是非生物胁迫,都对植物的生长发育造成一定程度的影响,但植物会在一定程度的胁迫因素下保持正常生长主要是因为植物会启动自身的防御机制来抵抗即将来临的逆境胁迫,使自身适应胁迫环境。当利用某些有益的病原菌侵染或者化合物对植物进行预处理后,会使植物体处于应激状态,提高对多种环境适应能力,这种现象被称为诱导抗性(Priming)^[38-39]。这种作用能够使植物处于应激或敏感化状态,增强对即将来临的逆境胁迫的抵抗能力,这种效应称为诱抗效应(Priming effect)^[40-41]。

具有诱抗效应的多为一些化合物,例如硝普钠、过氧化氢、硫化氢、褪黑素、多胺类等,还有一些激素类物质,例如水杨酸、茉莉酸和脱落酸等。植物经过这些化合物的诱抗效应预处理后,能够提高胁迫环境下的细胞稳态,并改善植物的生长状态^[42]。诱抗效应对于植物提高抗逆性来说是一种低消费、时效长、高效且环境友好的农业措施^[43]。但对于某些化合物来说,其本身外界环境较敏感的特性导致在田间容易变化和分解,且目前对其诱抗效应机理的解析尚处在起步阶段,这些不利因素导致其虽在实验室内应用广泛,但限制了其田间生产中的推广应用^[36,38]。因此,深入解析诱抗效应提高植物抗逆性的机理对于诱抗效应的推广应用具有重要意义。

2.2 脱落酸诱抗效应对水稻抗逆性的影响

ABA作为植物体内重要的胁迫激素,能够通过叶面喷施、浸种和外源添加等多种途径提高植物的抗逆性。诱抗效应是ABA提高植物抗逆性的一个重要机制^[35-36,44],赋予植物抵抗逆境胁迫的潜在能力,使之能够启动一系列的反应抵抗即将来临的逆境胁迫^[36,41,45]。ABA不仅是重要的胁迫激素,更是一种高效的诱抗效应物质^[46-48]。

外源ABA预处理能够通过提高抗氧化酶活性,降低质膜损伤和调节气孔关闭等途径来提高水稻对干旱和低温胁迫的抗性^[5,49]。水稻种子或幼苗经外源ABA预处理显著提高盐胁迫下幼苗的生长发育和最终产量^[23-25]。外源ABA对水稻耐碱胁迫同样产生诱抗效应。水稻幼苗经外源ABA浸根预处理显著提高了幼苗对碱胁迫的抗性^[5]。水稻秧苗插秧前经外源ABA浸根预处理能够提高苏打盐碱土中水稻的存活率和谷物产量^[36]。对ABA的诱抗效应机理进行初步解析,发现外源ABA主要通过提升下游抗氧化防御能力,抑制ROS过量积累和提升非生物胁迫基因的转录表达来提高水稻对即将来临的碱胁迫的抵抗能力^[37]。以上研究结果显示了ABA在农业生产中的巨大应用潜力,为ABA诱抗效应在农业生产中的推广提供了科学依据。

3 增强植物体内ABA信号通路的途径

植物体内的ABA水平受合成和分解的双重调控。研究表明, C_{40} 间接途径是高等植物ABA合成的主要途径,9-顺-新黄素形成黄质醛的过程是此途径中的主要限速步骤,催化此反应的9-顺式-环氧类胡萝卜素双加氧酶(NCED)是高等植物中ABA合成的关键限速酶。高等植物体内ABA的分解主要为8'位甲基发生羟基化反应为主的氧化失活途径^[50]。而8'-羟基化酶(8'-hydroxylase)是高等植物中ABA氧化失活途径的关键限速酶^[50-51]。因此,促进ABA的合成和抑制ABA的分解都能够提高植物体内的ABA水平。

近年来,已有研究利用分子标记、基因组编辑和转基因等手段来提高植物的抗逆性^[52-53]。Sangwang等^[54]将水稻的ABA合成关键基因*OsNCED3*在拟南芥中异位过量表达后,获得的转基因植株中ABA含量显著增加,并提高耐旱性。将调控ABA分解的关键基因*OsABA8ox3*利用RNA干扰手段沉默表达后,得到的*OsABA8ox3-RNAi*株系较其野生型在干旱胁迫下具有更高的抗氧化防御能力

和较低的质膜损伤程度,表现出更强的抗旱性^[55]。Liu X L等^[56]研究结果表明,将水稻内 *OsABA8ox1* 基因沉默表达后,得到的转基因株系表现出对盐碱胁迫更强的抗性,且在苏打盐碱土中具有更高的产量。以上研究结果证实了内源 ABA 水平的提高对提高作物抗逆性的巨大促进作用,为提高作物产量提供有效的新方法。

4 展 望

ABA 在植物抵抗逆境胁迫中的显著效果已在多种作物中得到证实,但目前 ABA 提高植物抗逆性的内在分子机理解析方面尚缺乏更深入的研究。伴随着现代分子生物学技术的快速发展,在今后的相关研究中着重聚焦于以下几个方面:(1)利用转基因过量表达、突变体、RNA 干涉和基因组编辑等技术调节植物体内源 ABA 水平,增强内源 ABA 信号通路,以提高植物对逆境胁迫的适应性;(2)ABA 在植物抵抗逆境中发挥重要的信号转导作用,且参与多种胁迫基因调控植物抗逆性的代谢网络。因此,有必要在未来研究中就 ABA 参与的分子调控网络进行综述分析,以丰富 ABA 提高植物抗逆性的机理研究;(3)随着植物抗逆分子机理的逐步解析^[57-58],需利用现代分子生物学技术进一步解析 ABA 信号通路在基因转录表达、蛋白质翻译和代谢产物形成等方面的分子调控机理。相信随着以上三方面研究内容的深入进行,ABA 在植物抵抗逆境中的信号通路会更加清晰,同时也会出现高内源 ABA 水平的新型植物资源。

参考文献:

- [1] Cruz R P d, Sperotto R A, Cargnelutti D, et al. Avoiding damage and achieving cold tolerance in rice plants[J]. Food and Energy Security, 2013, 2(2): 96-119.
- [2] 王金明,杨春刚,金国光,等.水稻种质资源萌发期与孕穗期耐冷性鉴定[J].东北农业科学,2016,41(2):1-4.
- [3] 刘春玲,陈慧萍,刘娥娥,等.水稻品种对几种逆境的多重耐性及与 ABA 的关系[J].作物学报,2009,29(5):725-729.
- [4] Lee T M, Lur H S, Chu C. Role of abscisic acid in chilling tolerance of rice (*Oryza sativa* L.) seedlings. II. Endogenous abscisic acid levels[J]. Plant Science, 1997, 126: 1-10.
- [5] Wang G J, Miao W, Wang J Y, et al. Effects of exogenous abscisic acid on antioxidant system in weedy and cultivated rice with different chilling sensitivity under chilling stress[J]. Journal of Agronomy Crop Science, 2013, 199(3): 200-208.
- [6] 齐光,佟伟霜,杨雨华,等. ABA 对低温胁迫下水稻幼苗抗氧化酶活性的影响[J].湖北农业科学,2016,55(23):6079-6082.
- [7] Xiang H T, Wang T T, Zheng D F, et al. ABA pretreatment enhances the chilling tolerance of a chilling sensitive rice cultivar [J]. Brazilian Journal of Botany, 2017, 40(4): 853-860.
- [8] Fan M, Sun X, Xu N, et al. Integration of deep transcriptome and proteome analyses of salicylic acid regulation high temperature stress in *Ulva prolifera*[J]. Scientific Reports, 2017, 7: 11052.
- [9] Wang Y L, Wang L, Zhou J X, et al. Research progress on heat stress of rice at flowering stage[J]. Rice Science, 2019, 26(1): 3-12.
- [10] Coast O, Murdoch A J, Ellis R H, et al. Resilience of rice (*Oryza* spp.) pollen germination and tube growth to temperature stress[J]. Plant Cell and Environment, 2016, 39(1): 26-37.
- [11] Tang R S, Zheng J C, Jin Z Q, et al. Possible correlation between high temperature induced floret sterility and endogenous levels of IAA, GAs and ABA in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Plant Growth Regulation, 2008, 54(1): 37-43.
- [12] Huang Y C, Niu C Y, Yang C R, et al. The heat-stress factor HSF6b connects ABA signaling and ABA-mediated heat responses[J]. Plant Physiology, 2016, 172(2): 1182-1199.
- [13] 雷娅伟,白小明,王婷,等.脱落酸对3个野生草地早熟禾种质高温胁迫的缓解效应[J].草地学报,2015,23(1):89-94.
- [14] 隆春艳,古洪辉,汪正香,等.外源脱落酸对高温胁迫下菠菜光合与叶绿素荧光参数的影响[J].四川农业大学学报,2017,35(1):24-30.
- [15] 王强,陈雷,张晓丽,等.化学调控对水稻高温热害的缓解作用研究[J].中国稻米,2015,21(4):80-82.
- [16] 李智念.外源 ABA(脱落酸)对水稻产量和品质的调控研究[D].重庆:西南农业大学,2003.
- [17] Islam M R, 符冠富, 奉保华, 等. “稻清”减轻水稻穗期高温伤害的原因分析[J]. 中国稻米, 2018(3): 21-24.
- [18] 张磊,侯云鹏,王立春.盐碱胁迫对植物的影响及提高植物耐盐碱性的方法[J].东北农业科学,2018,43(4):11-16.
- [19] 刘晓龙,徐晨,徐克章,等.盐胁迫对水稻叶片光合作用和叶绿素荧光特性的影响[J].作物杂志,2014(2):88-92.
- [20] 朱明霞,高显颖,邵玺文,等.不同浓度盐碱胁迫对水稻生长发育及产量的影响[J].吉林农业科学,2014,39(6):12-16.
- [21] Sripinyowanich S, Klomsakul P, Boonburapong B, et al. Exogenous ABA induces salt tolerance in indica rice (*Oryza sativa* L.): The role of *OsP5CS1* and *OsP5CR* gene expression during salt stress[J]. Environmental and Experimental Botany, 2013, 86: 94-105.
- [22] Saeedipour S. Exogenous abscisic acid enhances sugar accumulation in rice (*Oryza sativa* L.) under salinity[J]. Journal of Hypertension, 2014, 26(7): 1477-1486.
- [23] Gurmani A R, Bano A, Salim M. Effect of growth regulators on growth, yield and ions accumulation of rice (*Oryza sativa* L.) under salt stress[J]. Pakistan Journal of Botany, 2006, 38: 1415-1424.
- [24] Gurmani A R, Bano A, Khan S U, et al. Alleviation of salt stress by seed treatment with abscisic acid (ABA), 6-benzylaminopurine (BA) and chlormequat chloride (CCC) optimizes ion and organic matter accumulation and increases yield of rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Australian Journal of Crop Science, 2011, 5: 1278-1285.

- [25] Gurmani A R, Bano A, Ullah N, et al. Exogenous abscisic acid (ABA) and silicon (Si) promote salinity tolerance by reducing sodium (Na^+) transport and bypass flow in rice (*Oryza sativa indica*) [J]. Australian Journal of Crop Science, 2013, 7: 1219–1226.
- [26] Welsch R, Wust F, Bar C, et al. A third phytoene synthase is devoted to abiotic stress-induced abscisic acid formation in rice and defines functional diversification of phytoene synthase genes [J]. Plant Physiology, 2008, 147: 367–380.
- [27] Ouyang S Q, Liu Y F, Liu P, et al. Receptor-like kinase *Os-SIK1* improves drought and salt stress tolerance in rice (*Oryza sativa* L.) plants [J]. Plant Journal, 2010, 62: 316–329.
- [28] Hossain M A, Cho J I, Han M, et al. The ABRE-binding bZIP transcription factor *OsABF2* is a positive regulator of abiotic stress and ABA signaling in rice [J]. Journal of Plant Physiology, 2010, 167: 1512–1520.
- [29] Lee S K, Kim B G, Kwon T R, et al. Overexpression of the mitogen-activated protein kinase gene *OsMAPK33* enhances sensitivity to salt stress in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Journal of Biosciences, 2011, 36: 139–151.
- [30] 冯钟慧, 刘晓龙, 姜昌杰, 等. 吉林省粳稻种质萌发期耐碱性和耐盐性综合评价 [J]. 土壤与作物, 2016(2): 120–127.
- [31] Lv B S, Li X W, Ma H Y, et al. Differences in Growth and Physiology of Rice in Response to Different Saline-Alkaline Stress Factors [J]. Agronomy Journal, 2013, 105: 1119–1128.
- [32] Zhang H, Liu X L, Zhang R X, et al. Root damage under alkaline stress is associated with reactive oxygen species accumulation in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 1580.
- [33] Guo M X, Wang R C, Wang J, et al. ALT1, a Snf2 family chromatin remodeling ATPase, negatively regulates alkaline tolerance through enhanced defense against oxidative stress in rice [J]. PloS One, 2014, 9: e112515.
- [34] Guan Q J, Liao X, He M L, et al. Tolerance analysis of chloroplast *OsCu/Zn-SOD* overexpressing rice under NaCl and NaHCO_3 stress [J]. PloS One, 2017, 12: e0186052.
- [35] Wei L X, Lv B S, Wang M M, et al. Priming effect of abscisic acid on alkaline stress tolerance in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2015, 90: 50–57.
- [36] Wei L X, Lv B S, Li X W, et al. Priming of rice (*Oryza sativa* L.) seedlings with abscisic acid enhances seedling survival, plant growth, and grain yield in saline-alkaline paddy fields [J]. Field Crops Research, 2017, 203: 86–93.
- [37] Liu X L, Zhang H, Jin Y Y, et al. Abscisic acid primes rice seedlings for enhanced tolerance to alkaline stress by upregulating antioxidant defense and stress tolerance-related genes [J]. Plant and Soil, 2019, 438: 39–55.
- [38] Beckers G J, Conrath U. Priming for stress resistance: from the lab to the field [J]. Current Opinion in Plant Biology, 2007, 10: 425–431.
- [39] Aranega-Bou P, Leyva MDLO, Finiti I, et al. Priming of plant resistance by natural compounds. Hexanoic acid as a model [J]. Frontiers in Plant Science, 2014, 5: 488.
- [40] Conrath U. Priming of induced plant defense responses [J]. Advances in Botanical Research, 2009, 5: 362–384.
- [41] Pastor V, Luna E, Mauch-Mani B, et al. Primed plants do not forget [J]. Environmental and Experimental Botany, 2013, 94: 46–56.
- [42] Savvides A, Ali S, Tester M, et al. Chemical priming of plants against multiple abiotic stresses: Mission possible? [J]. Trends in Plant Science, 2016, 21: 329–340.
- [43] Conrath U. Molecular aspects of defence priming [J]. Trends in Plant Science, 2011, 16: 524–531.
- [44] Srivastava A K, Lokhande V H, Patade V Y, et al. Comparative evaluation of hydro-, chemo-, and hormonal-priming methods for imparting salt and PEG stress tolerance in Indian mustard (*Brassica juncea* L.) [J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2010, 32(6): 1135–1144.
- [45] Sah S K, Reddy K R, Li X J. Abscisic acid and abiotic stress tolerance in crop plants [J]. Frontier in Plant Science, 2016, 7: 571.
- [46] Ye N, Jia L, Zhang J. ABA signal in rice under stress conditions [J]. Rice (New York, N.Y.), 2012, 5(1): 1.
- [47] Mittler R, Blumwald E. The roles of ROS and ABA in systemic acquired acclimation [J]. Plant Cell, 2015, 27: 64–70.
- [48] Jones A M. A new look at stress: abscisic acid patterns and dynamics at high-resolution [J]. New Phytologist, 2016, 210: 38–44.
- [49] 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.
- [50] Yang S H, Choi D. Characterization of genes encoding ABA 8'-hydroxylase in ethylene-induced stem growth of deepwater rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Biochemical Biophysical Research Communications, 2006, 350(3): 685.
- [51] Saika H, Okamoto M, Miyoshi K, et al. Ethylene promotes submergence-induced expression of *OsABA8ox1*, a gene that encodes ABA 8'-hydroxylase in rice [J]. Plant Cell and Physiology, 2007, 48(2): 287–298.
- [52] 薛文君, 宋丽, 王爱东, 等. 水稻品种选育中常用的分子标记概述 [J]. 东北农业科学, 2017, 42(2): 22–26.
- [53] 夏蔚, 刘娜, 谢彦博, 等. RNAi技术在农作物育种中的应用及其环境安全性评价研究进展 [J]. 东北农业科学, 2019, 44(6): 33–37.
- [54] Sangwang H, Chen H C, Huang W Y, et al. Ectopic expression of rice *OsNCE3* in Arabidopsis increases ABA level and alters leaf morphology [J]. Plant Science, 2010, 178(1): 12–22.
- [55] Cai S L, Jiang G B, Ye N H, et al. A Key ABA Catabolic Gene, *OsABA8ox3*, Is Involved in Drought Stress Resistance in Rice [J]. PloS One, 2015, 10(2): e0116646.
- [56] Liu X L, Xie X Z, Zheng C K, et al. RNAi-mediated suppression of the abscisic acid catabolism gene *OsABA8ox1* increases abscisic acid content and tolerance to saline-alkaline stress in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. The Crop Journal, 2022, 10(2): 354–367.
- [57] 宋广树, 朱秀侠, 孙蕾, 等. 水稻品种长白9号的耐盐碱机理分析 [J]. 东北农业科学, 2016, 41(2): 5–8.
- [58] 王晓雪, 杨祥波, 任旭东, 等. 植物耐盐碱基因的克隆及其在水稻中遗传转化研究进展 [J]. 东北农业科学, 2016, 41(5): 46–51.

(责任编辑:刘洪霞)