

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2010.00863

水分胁迫下外源 ABA 提高甘蔗抗旱性的作用机制

李长宁^{1,2} Manoj Kumar SRIVASTAVA² 农倩¹ 李杨瑞^{2,*}

¹ 广西大学农学院, 广西南宁 530004; ² 广西作物遗传改良生物技术重点开放实验室, 广西南宁 530007

摘要: 以抗旱甘蔗品种 ROC22 为材料, 调查水分胁迫及胁迫加喷施脱落酸(ABA)对甘蔗内源 ABA 合成及相关生理生化作用的影响。结果表明, 干旱及干旱加外施 ABA 的条件下, 甘蔗内源 ABA 合成水平上升, 但干旱加 ABA 处理增幅更显著, 甘蔗叶内的脯氨酸(Pro)、H₂O₂、丙二醛(MDA)含量增加, 而 ABA 处理能缓解 MDA 的积累, 使其含量处于低水平, ABA 处理能防止叶绿素降解并对干旱引起的最大光能转化效率(F_v/F_m)、PSII 实际量子效率(Φ_{PSII})下降有明显的缓解作用。干旱条件下, H₂O₂ 的积累伴随着抗氧化作用的酶 CAT、GPX、GR 和 APX 的活性提高, 而 ABA 处理能进一步提高这些相关酶的活性而逐渐降低 H₂O₂ 的含量, 表明干旱条件下, 外施 ABA 能增强甘蔗的抗氧化防护系统, 提高抗旱性。

关键词: ABA; 甘蔗; 抗旱性; H₂O₂; 抗氧化酶; 叶绿素荧光

Mechanism of Tolerance to Drought in Sugarcane Plant Enhanced by Foliage Dressing of Abscisic Acid under Water Stress

LI Chang-Ning^{1,2}, Manoj Kumar SRIVASTAVA², NONG Qian¹, and LI Yang-Rui^{2,*}

¹ College of Agriculture, Guangxi University, Nanning 530004, China; ² Guangxi Crop Genetic Improvement and Biotechnology Laboratory, Nanning 530007, China

Abstract: Drought is a major limiting factor for sugarcane growth. Abscisic acid (ABA) regulates much important plant physiological and biochemical processes, and induces tolerance to different stresses including drought. Understanding the mechanism of tolerance to drought in sugarcane plant with foliage dressing of ABA under water stress would facilitate breeding and field management for improving drought resistance. Thus, an experiment was set up to investigate the interrelationship between drought induced ABA biosynthesis and antioxidative defense system, and to confer the farther role of foliar application of ABA in imparting drought tolerance to the sugarcane plant. The treatments were: T1 (drought), T2 (drought + foliar application of 15 $\mu\text{mol L}^{-1}$ ABA) and C (control, normal irrigation) using a drought tolerant cultivar ROC22. The results showed that drought treatment (T1) enhanced the ABA concentration in leaf that was significantly higher in combined treatment (T2), suggesting the ABA biosynthesis was triggered in leaf by the ABA application. Both T1 and T2 resulted in an increase in proline, H₂O₂ and MDA contents while the exogenous ABA alleviated the increase in MDA content. ABA application decreased the degradation of chlorophyll, and counteracted, at least in part, the decrease in maximal PSII efficiency (F_v/F_m) and quantum efficiency of PSII (Φ_{PSII}). Overproduction of H₂O₂ in T1 was followed by increasing activities of CAT, GPX, GR, and APX, which was further improved by the ABA treatment (T2). A decrease in H₂O₂ level with increasing stress in T2 showed that ABA highly induced antioxidative defense system which was found to be vanished progressively in T1. The results clearly suggest that the tolerant cultivar showed an enhanced protective system against drought conditions, and the foliar application of ABA further improved its tolerance by triggering the over expression of antioxidative defense system.

Keywords: ABA; Sugarcane; Drought tolerance; Antioxidative enzyme; H₂O₂; Chlorophyll fluorescence

水分胁迫是影响作物生长发育、限制作物产量的重要胁迫因子, 作物能通过感受刺激和传导信号, 进而启动各种生理生化反应如细胞代谢及抗氧化酶

防护系统响应和适应水分胁迫^[1-2], 植物响应水分胁迫的一种重要调节因子是脱落酸(ABA), 随着研究的不断深入, 人们发现 ABA 在植物干旱、高盐、低

本研究由广西农业科学院博士后研究专项(博后 74602), 广西科技攻关项目(桂科攻 0782004-3), 国家科技支撑计划项目(2007BAD30B03)和现代农业产业技术体系建设专项资金资助。

* 通讯作者(Corresponding author): 李杨瑞, E-mail: lyr@gxaas.net

第一作者联系方式: E-mail: lcn560@163.com

Received(收稿日期): 2009-10-20; Accepted(接受日期): 2010-02-05.

温和病虫害等逆境胁迫反应中起重要作用。逆境下,植物合成大量的脱落酸,促使气孔关闭^[3],促进水分吸收,并诱导抗旱特异性蛋白质合成,调整保卫细胞离子通道,诱导 ABA 反应基因并改变相关基因的表达,增强植株抵抗逆境的能力^[4]。研究表明,逆境下 ABA 的调节作用与植物体内的活性氧(reactive oxygen species, ROS)密切相关^[5-6],以 H_2O_2 最为典型,逆境下植物体内 ABA 的积累导致 H_2O_2 含量上升^[7-9],进而诱导相关抗氧化酶基因的表达^[10-12],提高相关抗氧化酶的活性^[5,8,13],从而减轻 ROS 积累带来的伤害。有研究证实,外施 ABA 后,植物根与叶中渗透调节物质可溶性糖和脯氨酸含量上升,细胞的渗透势下降,保水能力提高,有利于根系吸水^[14]和降低膜脂过氧化程度,保护膜结构的完整性^[15],并降低作物的高度、总生物量和总叶面积,而增加净光合效率^[16]。ABA 预处理可以增强植株在诸如冷害^[10]、高温^[17]、盐胁迫^[18]和水分胁迫条件下的抗氧化防护能力,但对于干旱胁迫下外源 ABA 对甘蔗抗旱性的影响尚未见报道。本试验选用广西主栽甘蔗品种新台糖 22 (ROC22),比较水分胁迫和胁迫加外源 ABA 处理对甘蔗叶内 ABA、 H_2O_2 、丙二醛(MDA)、脯氨酸含量,叶绿素荧光参数及相关抗氧化酶活性的影响及各生理参数的变化关系,以探讨 ABA 提高甘蔗抗旱性的生理生化机制,为进一步应用 ABA 化学调控提高甘蔗抗旱性提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 试验品种与处理

桶栽土培新台糖 22,随机区组设计,桶规格为 30 cm×35 cm (直径×高),每桶装混合土 17.5 kg (土 有机肥 沙=70 20 10, W/W),桶底钻孔以增强透气性,将甘蔗种以单芽方式种植于泥沙混合培养基质上,45 d 后,选取长势一致的甘蔗苗移栽至桶中,每桶 2 株,并把桶移至智能温室大棚,按照日常管理,正常生长 5 个月后,处于伸长盛期时(此时期为甘蔗产量形成的最重要时期),把材料分为 3 组,第一组正常淋水,为对照,第二组停止淋水,为干旱处理,第三组在干旱处理的基础上叶面喷施 ABA ($15 \mu\text{mol L}^{-1}$),为干旱加 ABA 处理,喷施程度为叶面湿透无滴水,前两组喷清水作对照。分别于断水 3、5 和 7 d 后进行取样,于上午 8:00 采集+1 叶样品,置湿纱布中带回实验室进行生理分析。处理期间,对照的土壤含水量为(20±2)%,其余两组的土壤含

水量为(9±2)%。

1.2 测定项目与方法

取新鲜甘蔗叶片 0.5 g,用 80%预冷甲醇置弱光下冰浴研磨至匀浆,4℃放置 5 h,10 000×g 冷冻离心 15 min,取上清液过 C-18 柱,真空干燥后,以样品稀释液(含 0.1% Tween-20 和 0.1%明胶的磷酸盐缓冲液, pH 7.5)溶解即得样品激素提取液。用酶联免疫法测定 ABA 含量,酶联免疫试剂盒购于中国农业大学,使用 ANTHOS-2010 酶标仪测定,每样品重复测定 3 次,取平均值。

参照 Heath 和 Packer^[19]的方法测定丙二醛含量,0.5 g 新鲜叶片,加 10% TCA 2 mL 和少量石英砂,研磨至匀浆,再加 10% TCA 8 mL 进一步研磨,4 000 × g 离心 10 min,上清液为样品提取液。取 2 mL 提取液,加 0.6% TBA 2 mL (对照加 2 mL 蒸馏水),混匀,于沸水浴中反应 15 min,迅速置冰水中冷却后再离心,取上清液测定 532、600 和 450 nm 波长下的吸光度。按照 Bates 等^[20]方法测定脯氨酸含量。

选取长势一致植株的+1 叶,将叶片充分暗适应后,用英国 Hansatech 公司的 FMS-2 脉冲调制式荧光仪测定叶绿素荧光。先打开测量光,测定暗适应叶片的最小荧光 F_0 ,然后打开饱和脉冲光测暗适应叶片的最大荧光 F_m ,后启动 $1 000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 的作用光,每隔 20 s 测定一次 Φ_{PSII} ,以时间为横坐标,描绘启动变化曲线。

按照 Brennan 等^[21]方法测定过氧化氢(H_2O_2)含量,0.5 g 新鲜叶片,用预冷丙酮冰上研磨至匀浆,6 000×g 离心 15 min,取上清液进行 H_2O_2 含量测定,样品提取液与 20% TiCl_4 盐酸溶液、氨水反应,生成过氧化物-Ti 复合物沉淀,10 000 × g 离心 10 min,用丙酮清洗沉淀两次,去除色素干扰后,溶于 1 mol L^{-1} 的硫酸溶液,测定 415 nm 下的吸光度。

按照 Aebi^[22]方法测定过氧化氢酶(CAT)活性,0.5 g 新鲜叶片,用预冷 pH 7.0 的磷酸缓冲液冰上研磨至匀浆,6 000 × g 离心 15 min,取上清液进行 CAT 活性测定,酶促反应液为磷酸缓冲液(pH 7.0,含 50 mmol L^{-1} 的 H_2O_2),加入酶提取液后迅速混匀,测定单位时间内 240 nm 下的吸光度变化值。

按照 Schaedle 等^[23]方法测定谷胱甘肽还原酶(GR)活性,2 mL pH 7.5, 50 mmol L^{-1} 的 Tris-HCl 反应缓冲液(含 2.5 mmol L^{-1} MgCl_2 , 0.5 mmol L^{-1} GSSG, 0.2 mmol L^{-1} NADPH),加 200 μL 酶液,测定单位时间内 340 nm 下的吸光度变化值。

按照 Nakano 等^[24]方法测定抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性, 2 mL pH 7.0, 50 mmol L⁻¹的磷酸缓冲液(含 1 mmol L⁻¹抗坏血酸钠, 2.5 mmol L⁻¹ H₂O₂), 加 200 μ L 酶液, 测定单位时间内 290 nm 下的吸光度变化值。

按照 Zheng 等^[25]方法测定谷胱甘肽过氧化物酶(GPX)活性, pH 6.0, 10 mmol L⁻¹磷酸缓冲液, 加 0.3% (V/V) H₂O₂ 0.1 mL, 1% (V/V)愈创木酚 0.1 mL, 迅速混匀, 测定单位时间内 470 nm 下的吸光度变化值。

对同一处理时间的指标用 DPS 软件以 Duncan's 新复极差法($P < 0.05$)进行各处理平均数差异显著性检验。

2 结果与分析

2.1 ABA 含量及叶片相对含水量变化

与对照相比, 甘蔗品种 ROC22 干旱及干旱加 ABA 处理内源 ABA 含量都呈增加趋势, 但处理间

增量趋势明显不同(图 1-A)。在处理第 3、第 5 和第 7 天, 干旱处理分别比对照增加 9%、15%和 50%, 尤其第 5 和第 7 天的增加显著, 而干旱加 ABA 处理则分别比对照增加 19%、185%和 129%, 且处理间差异显著。ABA 处理在第 3、第 5 和第 7 天分别比干旱处理增加 11%、150%和 53%, 说明外源 ABA 处理提高了 ROC22 内源 ABA 含量。水分胁迫显著降低了 ROC22 叶片的相对含水量(图 1-B), 在处理的第 5 和第 7 天分别比对照减少 11.3%和 12.9%, 均差异显著, ABA 处理则分别比对照减少 7.6%和 9.3%, 差异亦显著。但干旱加 ABA 处理在第 5 和第 7 天分别比干旱处理增加 4.3%和 4.1%, 说明外源 ABA 提高了甘蔗叶片相对含水量。

2.2 丙二醛和脯氨酸含量变化

干旱处理提高了 ROC22 叶内的 MDA 含量(图 2-A), 在处理的第 3、第 5 和第 7 天, 分别比对照增加 20%、42%和 45%, 差异都达到显著水平。而干旱

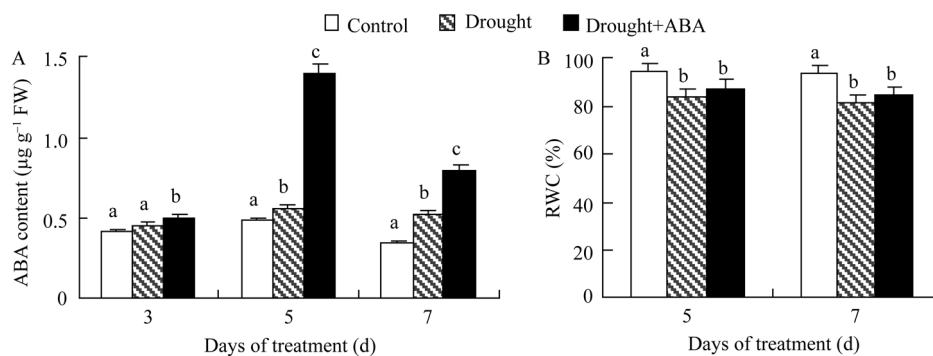


图 1 水分胁迫下外源 ABA 对甘蔗品种 ROC22 叶片 ABA 含量和相对含水量的影响

Fig. 1 Effect of exogenous ABA on ABA content and RWC of sugarcane cultivar ROC22 under water stress
同一处理时间内, 标有不同字母的处理间在 0.05 水平差异显著。

Bars superscripted by a different letter are significantly different at the 0.05 probability level at the same treatment date.

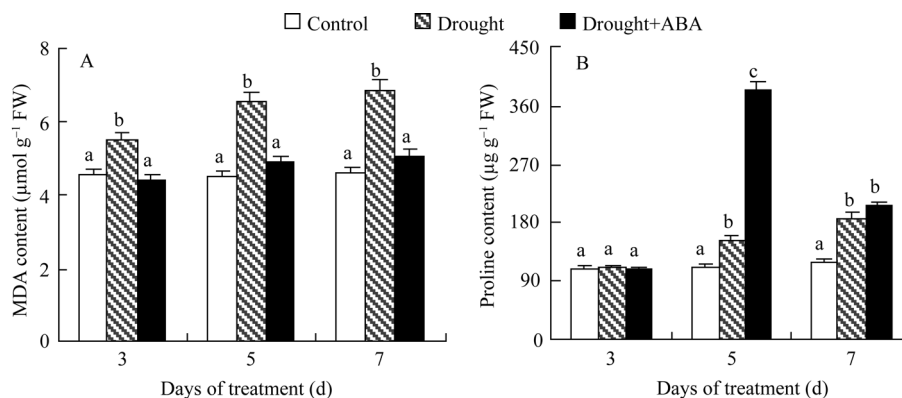


图 2 水分胁迫下外源 ABA 对甘蔗品种 ROC22 叶片丙二醛(MDA)及脯氨酸含量的影响

Fig. 2 Effect of exogenous ABA on MDA and proline contents of sugarcane cultivar ROC22 under water stress
同一处理时间内, 标有不同字母的处理间在 0.05 水平差异显著。

Bars superscripted by a different letter are significantly different at the 0.05 probability level at the same treatment date.

加 ABA 处理的 MDA 含量在第 3 天比对照减少 3% 后, 在处理的第 5 和第 7 天分别比对照增加 8% 和 9%, 但差异未达显著水平。与干旱处理相比, 干旱加 ABA 处理的 MDA 含量分别减少 19%、25% 和 26%, 说明 ABA 处理能降低水分胁迫下 ROC22 叶内的 MDA 含量。在处理第 3 天, 各处理间的脯氨酸含量没有显著改变(图 2-B), 随着水分胁迫加剧, 干旱处理第 5 和第 7 天, 分别比对照增加 40% 和 57%, 而干旱加 ABA 处理则分别比对照增加 250% 和 74%, 均达显著水平。干旱加 ABA 处理在第 5 和第 7 天分别比干旱处理的脯氨酸增加 150% 和 12%, 说明外源 ABA 提高了水分胁迫下 ROC22 叶内的脯氨酸含量。

2.3 总叶绿素含量及最大量子效率(F_v/F_m)变化

如图 3 所示, 干旱处理虽小幅降低了叶绿素的含量, 但降幅不显著, 这可能与 ROC22 的强抗旱性密切相关。而干旱加 ABA 处理的叶绿素含量与对照相当, 说明外源 ABA 处理能缓解水分胁迫下叶绿素的降解。水分胁迫第 3 天, 各处理之间的 F_v/F_m 无显著差异。在第 5 和第 7 天, 干旱处理的 F_v/F_m 分别比对照下降 19% 和 18%, 而干旱加 ABA 处理的降幅分

别为 6% 和 12%, 说明干旱加 ABA 处理能够缓解水分胁迫对光合机构的伤害, 从而减轻干旱对光合作用的抑制作用。

2.4 恒定作用光下 PSII 实际量子效率变化过程

由图 4 可知, 干旱处理降低了 ROC22 的光化学反应量子效率, 破坏程度随着胁迫时间而加重, 施加外源 ABA 处理能减轻这种破坏作用, 使 Φ_{PSII} 始终高于干旱处理。

2.5 H_2O_2 含量的变化

如图 5 所示, 在第 3 天, 各处理间的 H_2O_2 含量无显著差异。随着水分胁迫的加剧, 在第 5 天, 干旱及干旱加 ABA 处理的 H_2O_2 含量分别比对照增加 9% 和 31%, 干旱加 ABA 处理的 H_2O_2 含量比干旱处理增加了 20%, 差异显著。在胁迫第 7 天, 干旱及干旱加 ABA 处理的 H_2O_2 含量分别比对照增加 20% 和 25%, 差异显著, 而干旱加 ABA 处理与干旱处理之间差异不显著。

2.6 相关抗氧化酶活性的变化

2.6.1 过氧化氢酶(CAT) 在水分胁迫初期(第 3 天), 干旱及干旱加 ABA 处理都没有显著改变(图 6-A)。随

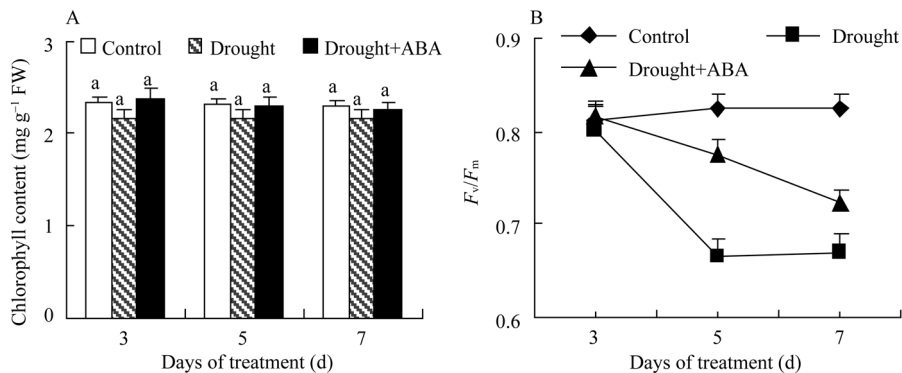


图 3 水分胁迫下外源 ABA 对甘蔗品种 ROC22 叶片叶绿素含量及最大量子效率(F_v/F_m)的影响
Fig. 3 Effect of exogenous ABA on chlorophyll content and F_v/F_m of sugarcane cultivar ROC22 under water stress

同一处理时间内, 标有不同字母的处理间在 0.05 水平差异显著。

Bars superscripted by a different letter are significantly different at the 0.05 probability level at the same treatment date.

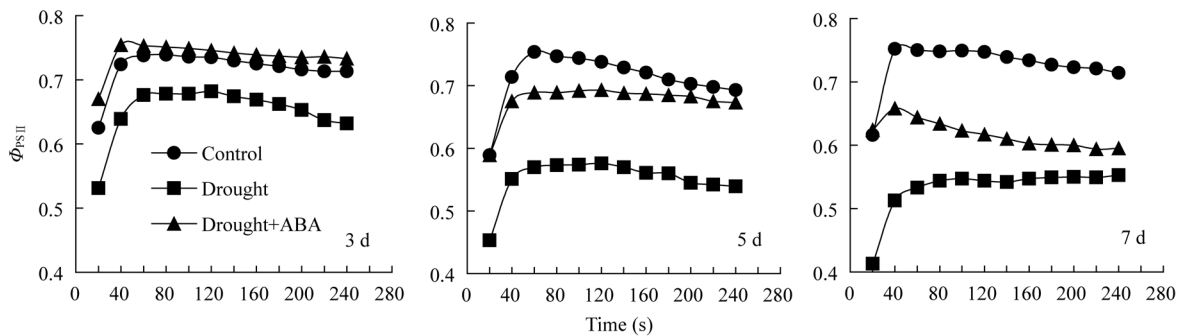


图 4 水分胁迫下外源 ABA 对恒定作用光下 Φ_{PSII} 起始过程的影响
Fig. 4 Effect of exogenous ABA on Φ_{PSII} starting proceed of sugarcane cultivar ROC22 under water stress

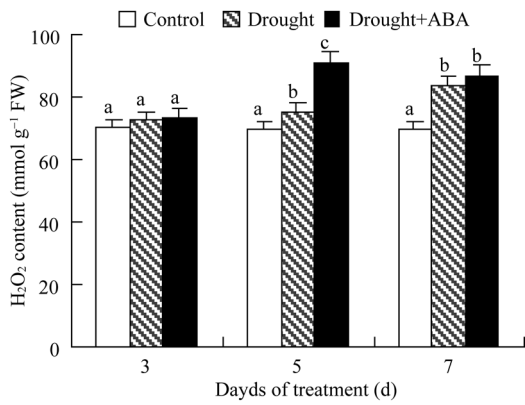


图 5 水分胁迫下外源 ABA 对甘蔗品种 ROC22 叶片 H₂O₂ 含量的影响

Fig. 5 Effect of exogenous ABA on H₂O₂ content of sugarcane cultivar ROC22 under water stress

同一处理时间内, 标有不同字母的处理间在 0.05 水平差异显著。Bars superscribed by a different letter are significantly different at the 0.05 probability level at the same treatment date.

着水分胁迫的加剧, 在第 5 天, 干旱加 ABA 处理比对照增加 88%, 差异显著, 而干旱处理只比对照增加 6%, 差异不显著。水分胁迫第 7 天, 干旱加 ABA 处理仍处于高水平, 比对照增加 78%, 此时干旱处理比对照增加 21%, 差异显著。在水分胁迫的第 5 和第 7 天, 干旱加 ABA 处理分别比干旱处理增加 77%和 49%, 差异显著。

2.6.2 谷胱甘肽还原酶(GR) 水分胁迫第 3、第 5 和第 7 天, 干旱处理分别比对照增加 71%、83%和 95%, 而干旱加 ABA 处理的增幅分别为 46%、268%和 246%(图 6-B)。在处理第 3 天, 干旱加 ABA 处理比干旱处理减少 10%, 在第 5 和第 7 天分别增加 98%和 77%, 差异显著。

2.6.3 抗坏血酸过氧化物酶(APX) 在水分胁迫第 3 和第 5 天, 干旱处理没有显著改变, 在胁迫第 7

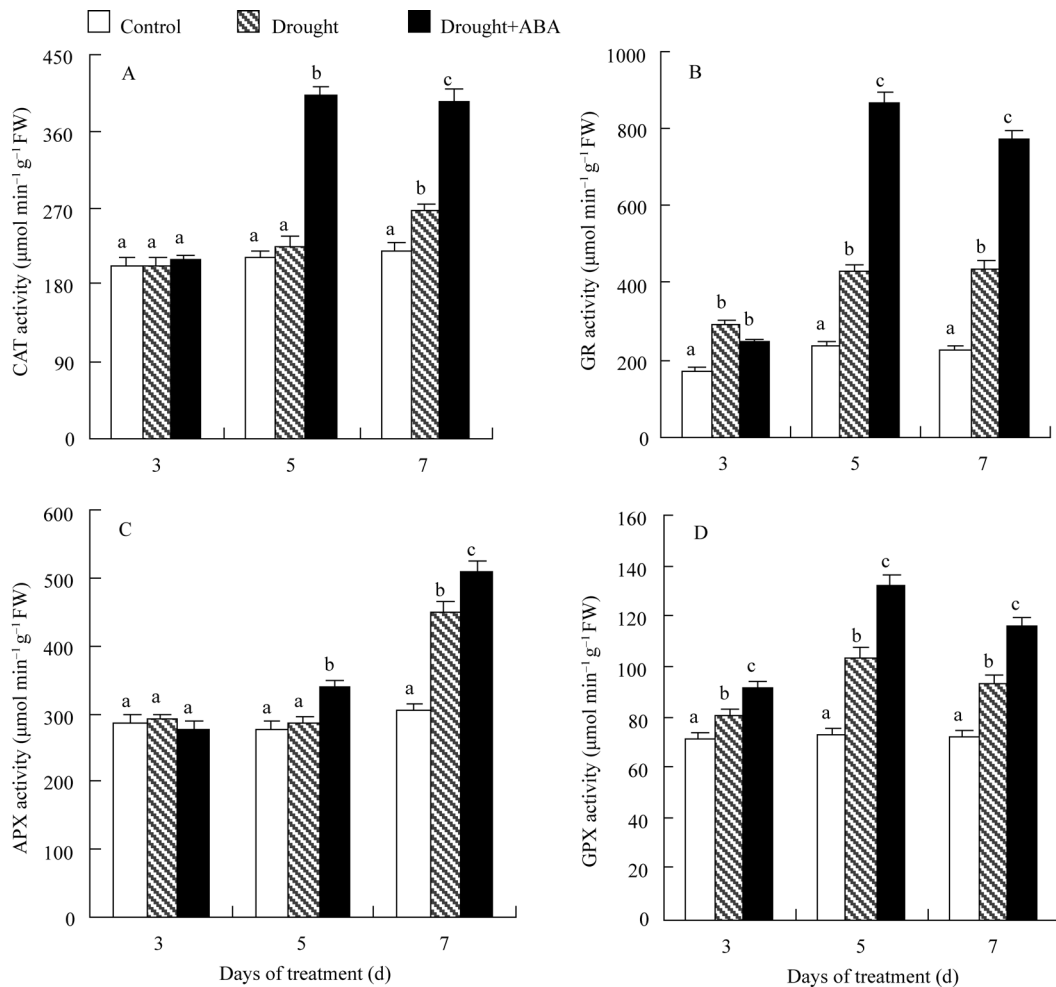


图 6 水分胁迫下外源 ABA 对甘蔗品种 ROC22 叶片 CAT、GR、APX、GPX 活性的影响

Fig. 6 Effect of exogenous ABA on CAT, GR, APX, and GPX activities of sugarcane cultivar ROC22 under water stress

同一处理时间内, 标有不同字母的处理间在 0.05 水平差异显著。Bars superscribed by a different letter are significantly different at the 0.05 probability level at the same treatment date.

天, 比对照增加 48%, 差异显著(图 6-C)。干旱加 ABA 处理比对照的增幅为 3%、23%和 67%, 在第 5 和第 7 天差异显著。与干旱处理相比, ABA 处理在胁迫第 3 天无显著差异, 在第 5 和第 7 天, 则比干旱处理显著增加了 20%和 13%。

2.6.4 谷胱甘肽过氧化物酶(GPX) 干旱和 ABA 处理都显著增加, 但增量趋势不同(图 6-D)。在胁迫的第 3、第 5 和第 7 天, 干旱处理分别比对照增加 13%、42%和 30%, 而 ABA 处理增幅分别为 29%、81%和 61%, 都达到显著差异。干旱加 ABA 处理则分别比干旱处理增加 14%、27%和 25%, 差异显著。

3 讨论

水分胁迫下植物的内源 ABA 含量增加, 而外施 ABA 处理会进一步促进植物内源 ABA 的合成, 使其含量处于更高水平, 这在玉米^[26]、柑桔^[27]、小麦^[28]等作物的研究中已经得到证实。本研究与前人在其他作物上研究的结果相一致。有报道指出, 逆境胁迫下, 植物内源 ABA 含量与其代谢水平密切相关, 内源 ABA 含量的积累会导致 ABA 的分解代谢水平上升^[4]。在水分胁迫条件下, 植物体内 ABA 的积累会促使叶片气孔关闭, 减少水分蒸发, 提高叶片的相对含水量^[3]。本研究结果显示, ABA 处理条件下 ROC22 的叶片相对含水量比干旱处理有所增加, 证实了前人的研究。

高等植物代谢过程中活性氧(ROS)的产生是不可避免的, 本底或自稳态水平的 ROS 在植物的生长发育以及对环境胁迫的反应中起重要作用。生物及非生物胁迫(如干旱)常导致植物细胞 ROS 含量急剧上升。本研究结果显示, 干旱处理期间的 H₂O₂ 含量一直比对照显著增加, 表明此时植物的抗氧化系统无法及时清除过量的 ROS 而导致其积累。过量的 ROS 对植物的伤害之一表现为膜脂过氧化作用, ROS 促使膜脂中不饱和脂肪酸过氧化产生丙二醛(MDA), MDA 能与酶蛋白发生链式反应聚合, 使膜系统变性。逆境下, 外施 ABA 处理可以诱导植物相关抗氧化酶基因的表达^[10-12], 提高相关抗氧化酶的活性^[5,8,13]。本研究的结果表明, 随着水分胁迫的加剧, ABA 处理的 CAT、GR、APX、GPX 的活性比对照及干旱处理都显著增加。抗氧化酶活性的增强, 加强植物活性氧的清除能力, 从而降低膜脂的过氧化程度, 保护膜结构的完整性^[15]。本研究结果显示, 干旱处理期间甘蔗品种 ROC22 的 MDA 含量一直呈

显著性增长趋势, 而 ABA 处理的 MDA 含量与对照无显著性差异, 证实外施 ABA 处理能缓解水分胁迫下膜脂过氧化作用给植物带来的伤害。脯氨酸作为植物体内的重要渗透调节物质, 在植物对逆境的适应中扮演重要的角色, 研究表明, 干旱胁迫下, 脯氨酸的积累有利于维持渗透调节和细胞膜系统的稳定性及活性氧的清除^[29], ABA 处理能进一步加强水分胁迫下脯氨酸的合成。在本研究中, 从水分胁迫处理后第 5 天起, 随着 ROS 含量的显著增加, 干旱胁迫处理的脯氨酸含量显著增加, 而且在水分胁迫处理后第 5 天, 外源 ABA 处理的脯氨酸含量不仅显著高于正常供水的对照, 而且显著高于单纯干旱处理; 而在水分胁迫处理第 7 天, 外源 ABA 处理的脯氨酸含量有所下降, 可能与外源 ABA 的作用强度、持续时间及此时内源 ABA 含量、ROS 含量下降有关, 需要进一步研究。

水分胁迫下叶绿体膨胀, 排列紊乱, 基质片层模糊, 基粒间连接松弛, 类囊体层肿胀或解体, 叶绿素含量下降, 干旱胁迫产生的 ROS 使光合器官的超微结构遭到破坏, 进而影响光合膜上的光合作用过程^[30-31]。本研究结果证明, 干旱处理使甘蔗品种 ROC22 叶绿素含量降低, 而用外源 ABA 处理能够减缓干旱条件下叶绿素的降解。随着胁迫程度的增加, ROC22 干旱加 ABA 处理的 APX、GR 活性显著增加(叶绿体中不含 CAT, 叶绿体中 H₂O₂ 的清除主要由 APX、GR 完成), 可以减轻 ROS 的积累对光合系统造成的伤害, 这可能是该处理最大光能转化效率(F_v/F_m)及实际量子效率(Φ_{PSII})高于干旱处理的重要原因。

前人研究结果表明, ROS 参与了 ABA 对植物抗氧化防护系统的诱导作用^[7], 而目前对于 ROS 在 ABA 对抗氧化防护系统诱导过程中的信号作用模式还未完全探明。一种作用模式是水分胁迫首先诱导了 ABA 的积累, 进而触发 ROS 的产生, 导致抗氧化防护酶活性上升^[32]。然而, 在水分胁迫下, ROS 也可能是 ABA 的上游信号分子, 而 ABA 可能在 ROS 的下游起调节基因表达以及生理生化响应的作用^[33]。不管作用模式如何, 其结果都是使植物相关的抗氧化酶活性上升, 使植物抗胁迫能力加强。本研究结果显示, 随着水分胁迫的加剧, ABA 处理的 ROC22 内源 ABA 含量、H₂O₂ 含量在第 5 天达到最大值后, 随着 CAT、GR、APX、GPX 的活性逐渐显著性增加, 在第 7 天含量都有所下降, 证实了 ABA、ROS

及抗氧化防护系统之间的密切联系, 即外源 ABA 处理通过增加内源 ABA 的含量, 加强甘蔗植株对逆境信号的感受, 从而更快地调节植株内的各种抗氧化酶的活性, 以显著增强对逆境的适应能力。

4 结论

在水分胁迫下, 外施 ABA 增加了甘蔗植株的内源 ABA 含量, 使 ROS 增加, ROS 作为信号传导分子能诱导抗氧化防护酶基因的表达, 增强植株的抗氧化防护酶基因活性, 从而减少膜脂过氧化产物 MDA 的积累, 同时增加渗透调节物质脯氨酸的含量, 减轻 ROS 对光合系统的伤害, 从而增强植株对干旱的适应能力。

References

- [1] Duan B L, Yang Y Q, Lu Y W, Helena K, Frank B, Li C Y. Interactions between water deficits, ABA, and provenances in *Picea asperata*. *J Exp Bot*, 2007, 58: 3025–3036
- [2] Jiang M Y, Zhang J H. Abscisic acid and antioxidant defense in plant cells. *Acta Bot Sin*, 2004, 46: 1–9
- [3] Ikegami K, Okamoto M, Seo M, Koshiha T. Activation of abscisic acid biosynthesis in the leaves of *Arabidopsis thaliana* in response to water deficit. *J Plant Res*, 2009, 122: 235–243
- [4] Zhang J H, Jia W S, Yang J C, Ismail A M. Role of ABA in integrating plant responses to drought and salt stresses. *Field Crops Res*, 2006, 97: 111–119
- [5] Jiang M Y, Zhang J H. Role of abscisic acid in water stress induced antioxidant defence in leaves of maize seedlings. *Free Radical Res*, 2002, 36: 1001–1015
- [6] Jiang M Y, Zhang J H. Water stress induced abscisic acid accumulation triggers the increased generation of reactive oxygen species and up regulates the activities of antioxidant enzymes in maize leaves. *J Exp Bot*, 2002, 53: 2401–2410
- [7] Jiang M Y, Zhang J H. Effect of abscisic acid on active oxygen species, antioxidative defence system and oxidative damage in leaves of maize seedlings. *Plant Cell Physiol*, 2001, 42: 1265–1273
- [8] Murata Y, Pei Z M, Mori I C, Schroeder J L. Abscisic acid activation of plasma membrane Ca^{2+} channels in guard cells requires cytosolic NAD(P)H and is differentially disrupted upstream and downstream of reactive oxygen species production in *abi-1* and *abi-2-1* protein phosphatase 2C mutants. *Plant Cell*, 2001, 13: 2513–2523
- [9] Zhang X, Zhang L, Dong F C, Gao J F, Galbraith D W, Song C P. Hydrogen peroxide is involved in abscisic acid induced stomatal closure in *Vicia faba*. *Plant Physiol*, 2001, 126: 1438–1448
- [10] Anderson M D, Prasad T K, Martin B A, Stewart C R. Differential gene expression in chilling acclimated maize seedlings and evidence for the involvement of abscisic acid in chilling tolerance. *Plant Physiol*, 1994, 105: 331–339
- [11] Guan L Q, Scandalios J G. Two structurally similar maize cytosolic superoxide dismutase genes, Sod 4 and Sod4A, respond differentially to abscisic acid and high osmoticum. *Plant Physiol*, 1998, 117: 217–224
- [12] Kamminaka H, Morita S, Tokumoto M, Masumura T, Tanaka K. Differential gene expression of rice superoxide dismutase isoforms to oxidative and environmental stresses. *Free Radical Res*, 1999, 31: 219–225
- [13] Shao H B, Liang Z S, Shao M A, Wang B C. Changes of anti-oxidative enzymes and membrane peroxidation for soil water deficits among 10 wheat genotypes at seedling stage. *Colloids Surfaces*, 2005, 42: 107–113
- [14] Wang W(王玮), Zhang F(张枫), Li D-Q(李德全). The effects of exogenous ABA on osmotic adjustment in maize roots under osmotic stress. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2002, 28(1): 121–126 (in Chinese with English abstract)
- [15] Agarwal S, Sairam R K, Srivastava G C, Meena R C. Changes in antioxidant enzymes activity and oxidative stress by abscisic acid and salicylic acid in wheat genotypes. *Biol Plant*, 2005, 49: 541–550
- [16] Li C Y, Yin C Y, Liu S R. Different responses of two contrasting *Populus davidiana* populations to exogenous abscisic acid application. *Environ Exp Bot*, 2004, 51: 237–246
- [17] Gong M, Li Y J, Chen S Z. Abscisic acid-induced thermotolerance in maize seedlings is mediated by calcium and associated with antioxidant systems. *J Plant Physiol*, 1998, 153: 488–496
- [18] Hu X, Jiang M, Zhang J, Zhang A, Lin F, Tan M. Calcium-calmodulin is required for abscisic acid-induced antioxidant defense and functions both upstream and downstream of H_2O_2 production in leaves of maize (*Zea mays*) plants. *New Phytol*, 2007, 173: 27–38
- [19] Heath R L, Packer L. Photoperoxidation in isolated chloroplasts: I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. *Archives Biochem Biophysics*, 1968, 125: 189–198
- [20] Bates L S, Waldren R P, Teare I D. Rapid determination of free proline for water stress studies. *Plant Soil*, 1973, 39: 205–207
- [21] Brennan T, Frenkel C. Involvement of hydrogen peroxide in the regulation of senescence in pear. *Plant Physiol*, 1977, 59: 411–416
- [22] Aebi H. Catalase in vitro. *Methods Enzymol*, 1984, 105: 121–126
- [23] Schaedle M, Bassham J A. Chloroplast glutathione reductase. *Plant Physiol*, 1977, 59: 1011–1012
- [24] Nakano Y, Asada K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate specific peroxidase in spinach chloroplasts. *Plant Cell Physiol*, 1981, 22: 867–880
- [25] Zheng X, Van Huystee R B. Peroxidase regulated elongation of segments from peanut hypocotyls. *Plant Sci*, 1992, 81: 47–56
- [26] Liu J, Jiang M Y, Zhou Y F, Liu Y L. Production of polyamines is enhanced by endogenous abscisic acid in maize seedlings subjected to salt stress. *J Integr Plant Biol*, 2005, 47: 1326–1334
- [27] Gomez C A, Arbona V, Jacas J, Primo M E, Talon M. Abscisic acid reduces leaf abscission and increases salt tolerance in citrus

- plants. *J Plant Growth Regul*, 2003, 21: 234–240
- [28] Iqbal M, Ashraf M, Rehman S, Rha E S. Does polyamine seed pretreatment modulate growth and levels of some plant growth regulators in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) plants under salt stress? *Bot Studies*, 2006, 47: 239–250
- [29] Smirnoff N, Cumbes Q J. Hydroxyl radical scavenging activity of compatible solutes. *Phytochemistry*, 1989, 28: 1057–1060
- [30] Bassi R, Rigoni F, Giacometti G M. Chlorophyll binding proteins with antenna function in higher plants and green algae. *Photochem Photobiol*, 1990, 52: 1187–1206
- [31] Kause G H, Weis E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basis. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1991, 42: 313–349
- [32] Jiang M Y, Zhang J H. Involvement of plasma membrane NADPH oxidase in abscisic acid and water stress-induced anti-oxidant defense in leaves of maize seedling. *Planta*, 2002, 215: 1022–1030
- [33] Shinozaki K, Yamaguchi S K. Gene expression and signal transduction in water stress response. *Plant Physiol*, 1997, 115: 327–334