

外源激素对大豆叶片光合相关参数的影响

赵新宇¹, 徐克章², 张玉姣², 陈展宇², 张治安²

(1. 吉林农业大学 园艺学院, 吉林 长春 130118; 2. 吉林农业大学 农学院, 吉林 长春 130118)

摘要:以4个北方常规大豆品种为试验材料,在不同生育时期将大豆从茎基部剪断分别放入含有细胞激动素(CTK)、脱落酸(ABA)和生长素(IAA)的营养液中培养,研究了外源激素对不同生育时期离体大豆植株叶片光合相关参数的影响。结果表明:ABA对叶片净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)和蒸腾速率(T_r)具有抑制作用,CTK和IAA对大豆叶片 P_n 、 G_s 和 T_r 具有促进作用;同一激素对不同生育时期大豆叶片 P_n 、 G_s 和 T_r 的影响表现为:ABA在盛花期(R2)和结荚期(R4)对 P_n 、 G_s 和 T_r 的抑制作用要高于鼓粒期(R6),而CTK和IAA在R6期对 P_n 、 G_s 和 T_r 的促进作用要高于R2和R4期。由此说明外源激素对大豆植株的光合相关参数具有明显的调控作用。

关键词:外源激素;大豆;光合作用;生育时期

中图分类号:S565.1

文献标识码:A

DOI:10.11861/j.issn.1000-9841.2014.03.0358

Effect of Exogenous Hormones on Leaf Photosynthetic Parameters of Soybean Plants

ZHAO Xin-yu¹, XU Ke-zhang², ZHANG Yu-jiao², CHEN Zhan-yu², ZHANG Zhi-an²

(1. College of Horticulture, Jilin Agricultural University, Jilin 130118, China; 2. Faculty of Agronomy, College of Jilin Agricultural University, Jilin 130118, China)

Abstract: In order to study the effects of exogenous hormones on leaf photosynthetic parameters of soybean plants, four soybean cultivars from north China were cut from the stem base, and then placed in to nutrient solution containing cytokinin (CTK), abscisic acid (ABA) and auxin (IAA) respectively and cultured at different growth stages. The result showed that ABA inhibited significantly leaf net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s) and transpiration rate (T_r) of soybean leaf, while both CTK and IAA enhanced their values. The effect of the same hormones on P_n , G_s and T_r of soybean leaf at different growth stages suggested that ABA has more severe inhibition effects on P_n , G_s and T_r at flowering (R2) and pod-setting (R4) than seed filling (R6), while CTK and IAA had more significant enhancement on P_n , G_s and T_r at R6 than R2 and R4. The results indicated that exogenous hormones had close relationship with leaf photosynthetic parameters of soybean plants.

Key words: Exogenous hormone; Soybean; Photosynthesis; Growth stage

近年来,随着对外源植物激素(植物生长物质)研究的深入,国内外已越来越重视把外源植物激素应用于提高作物的产量和品质。目前在根系伤流液中发现有脱落酸(ABA)、细胞分裂素类(CTKs)、生长素(IAA)、赤霉素类(GAs)以及乙烯的前体ACC的存在,其中,CTKs主要由根系产生,与叶片衰老及地上部生长等关系密切^[1,2]。ABA能有效地诱导叶片气孔关闭,并随着浓度的升高ABA对气孔的抑制作用加大,在较低浓度条件下,离体叶片表皮上的气孔反应较大,但在高浓度条件,叶片上的气孔关闭明显^[3]。低浓度的IAA可诱导叶片的气孔导度,而高浓度的IAA则对叶片气孔导度产生抑制作用^[4]。

为了研究在外源激素处理下大豆植株光合特性发生的变化和对植株生长产生的影响,本文选择了4个大豆品种,研究在不同时期外源激素处理下叶片光合特性的变化,以期外源激素在大豆生产

中的应用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验设计

试验在吉林农业大学农学院植物生长室进行,供试大豆品种为四粒黄、吉林35、吉林36和吉林38,由吉林省农业科学院大豆品种资源室提供。每天光照11h;昼夜温度分别为(24±0.5)℃和(17±0.5)℃,湿度为60%±5%。先将大豆种子在培养皿中发芽,然后播种到直径为30cm,盆高为35cm的盆中,每盆4株。每个品种种植20盆,共种植80盆。每盆土重量为5000±50g(土壤全氮和全磷含量分别为1.645g·kg⁻¹、0.86g·kg⁻¹,碱解氮为120mg·kg⁻¹,速效磷和速效钾分别为26.9mg·kg⁻¹、122mg·kg⁻¹,pH6.8)。

收稿日期:2013-10-16

基金项目:国家自然科学基金(30871547,31171459);吉林省自然科学基金(20101571);吉林省科技发展计划重大项目(20126033)。

第一作者简介:赵新宇(1988-),男,在读硕士,主要从事植物生理研究。E-mail:279155402@qq.com。

通讯作者:张治安(1964-),男,教授,主要从事作物生理生态研究。E-mail:zhangzhan1612@163.com。

分别于第4节期(V4)、盛花期(R2)、结荚期(R4)和鼓粒期(R6)每盆选取生长状况一致的大豆各1株,上午6:00用75%乙醇消毒的刀片从大豆地上3~5 cm处切断,分别插入含有Hoagland营养液+0.5 mg·L⁻¹ ABA(以ABA表示)、Hoagland营养液+1 mg·L⁻¹ 6-BA(以CTK表示)、Hoagland营养液+1 mg·L⁻¹ IAA(以IAA表示)的大试管中,以不含激素的正常的Hoagland营养液为对照(CK),处理4 h后,在10:00时测定大豆功能叶片各光合指标,重复3次。

1.2 测定项目与方法

采用Li-6400型便携式光合测定系统(Li-cor公司)测定大豆叶片各光合指标,测定时采用光量子密度为1 200 μmol·m⁻²·s⁻¹的固定红蓝光源,为避免测定时环境CO₂浓度的变化对测定结果的干扰,将仪器的进气口与装有恒定CO₂浓度的钢瓶相接,钢瓶CO₂浓度配制成测定时室内的CO₂浓度。测定叶片的净光合速率(*P_n*)、气孔导度(*G_s*)、蒸腾作用(*T_r*)和胞间CO₂浓度(*C_i*)。测定时间为上午10:00。

气孔限制值(*L_s*)按照 $L_s = 1 - C_i/C_a$ 公式计算,式中*C_i*为胞间CO₂浓度,*C_a*为环境CO₂浓度(即仪器进气口的CO₂浓度);

表观叶肉导度(*AMC*)是通过净光合速率(*P_n*)与胞间CO₂浓度(*C_i*)的比值(*P_n/C_i*)来计算,用于估测非气孔限制作用,即RuBPCase的活性。

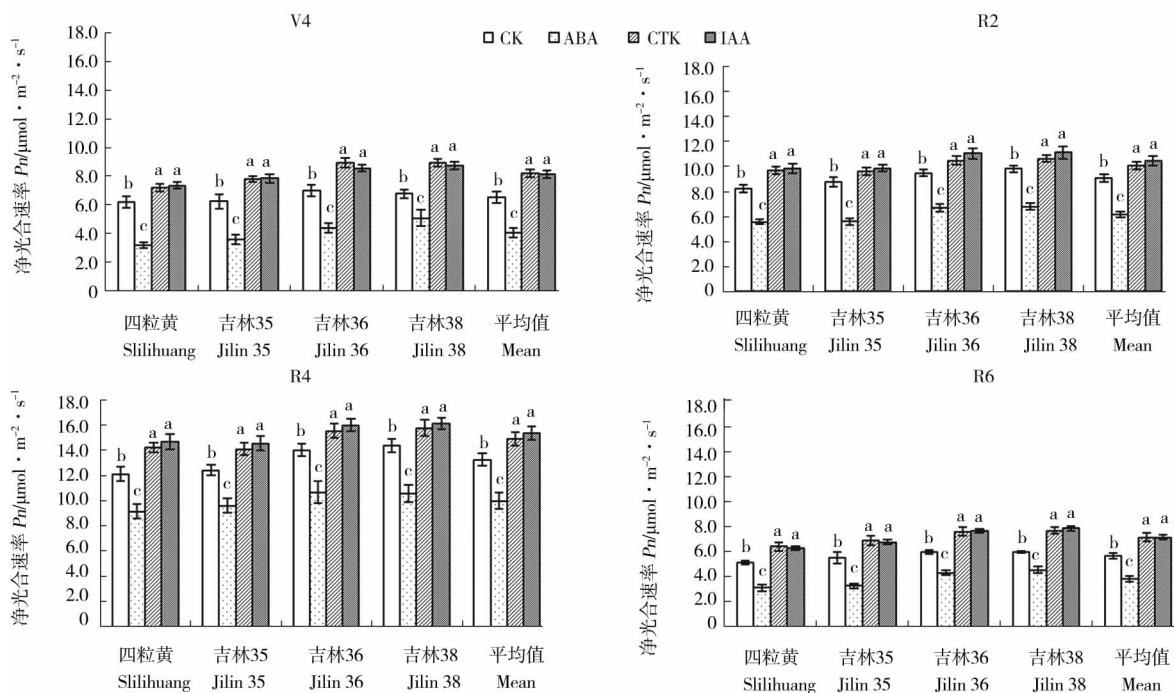
1.3 数据分析

采用Excel 2003进行数据处理,采用DPS v7.05进行统计学分析。文中所有数据均以3次重复的平均值及其标准误差(SE)表示,显著性检验水平为5%。

2 结果与分析

2.1 外源激素对离体大豆植株叶片净光合速率(*P_n*)的影响

从图1可以看出,外源激素对离体大豆植株叶片净光合速率具有显著影响,CTK和IAA能够提高叶片净光合速率,而ABA则能降低叶片净光合速率。在V4时期,四粒黄、吉林35、吉林36和吉林38叶片净光合速率IAA处理分别比对照提高了19.0%、25.9%、22.5%和28.7%,平均比对照提高了24.1%,差异显著;CTK处理分别比对照提高了16.2%、25.5%、27.9%和32.2%,平均比对照提高了25.7%,差异显著;ABA处理分别比对照降低了48.7%、42.1%、37.1%和24.8%,平均比对照降低



图中相同品种中不同小写字母表示差异达0.05显著水平。下同。

The different lowercase letters denoted significance at 0.05 probability levels. The same below.

图1 外源激素对离体大豆植株叶片净光合速率(*P_n*)的影响

Fig. 1 Effect of exogenous hormone on leaf net photosynthetic rate (*P_n*) of isolated soybean plants

了37.9%,差异显著。R2、R4和R6期结果与V4期基本一致,说明在大豆生长的各个时期,IAA和CTK对大豆生长均表现为促进作用,而ABA均表现为抑制作用。从图1还可以看出,离体大豆植株的叶片净光合速率在不同生育时期表现为先增加后减小的单峰曲线变化,在R4时期达到最大值,不同激素处理也表现为相同的趋势,说明R4时期是大豆生长活动最活跃的时期。

2.2 外源激素对离体大豆植株叶片胞间CO₂浓度(C_i)的影响

从图2可以看出,外源激素对叶片胞间CO₂浓度影响不显著。在V4期,四粒黄、吉林35、吉林36和吉林38胞间CO₂浓度的IAA处理分别比对照提高了19.1%、9.0%、11.8%和15.2%,其中吉林35和吉林36与CK比较差异不显著,四粒黄和吉林38与CK比较差异显著;CTK处理分别比对照提高了

18.5%、3.3%、12.2%和16.2%,吉林35、吉林36和吉林38与CK比较差异不显著,四粒黄与CK比较差异显著;ABA处理分别比对照降低了8.3%、8.7%、17.4%和13.9%,平均比对照降低了12.2%,差异显著。在R2期3种激素处理下,4个品种的胞间CO₂浓度平均值与对照相比较,IAA提高了6.4%,CKT提高了8.7%,差异不显著;ABA下降了13.0%,差异显著。在R4期4个品种的净光合速率平均值与对照相比较,IAA提高了24.5%,CKT提高了17.4%,ABA下降了9.4%,差异显著。在R6期,4个品种的净光合速率平均值与对照相比较IAA提高了11.2%,CKT提高了9.1%,差异不显著;ABA下降了17.0%,差异显著。说明不同激素对大豆不同时期植株叶片C_i的影响不显著,也可能说明激素对叶片气孔的限制因素影响较低。

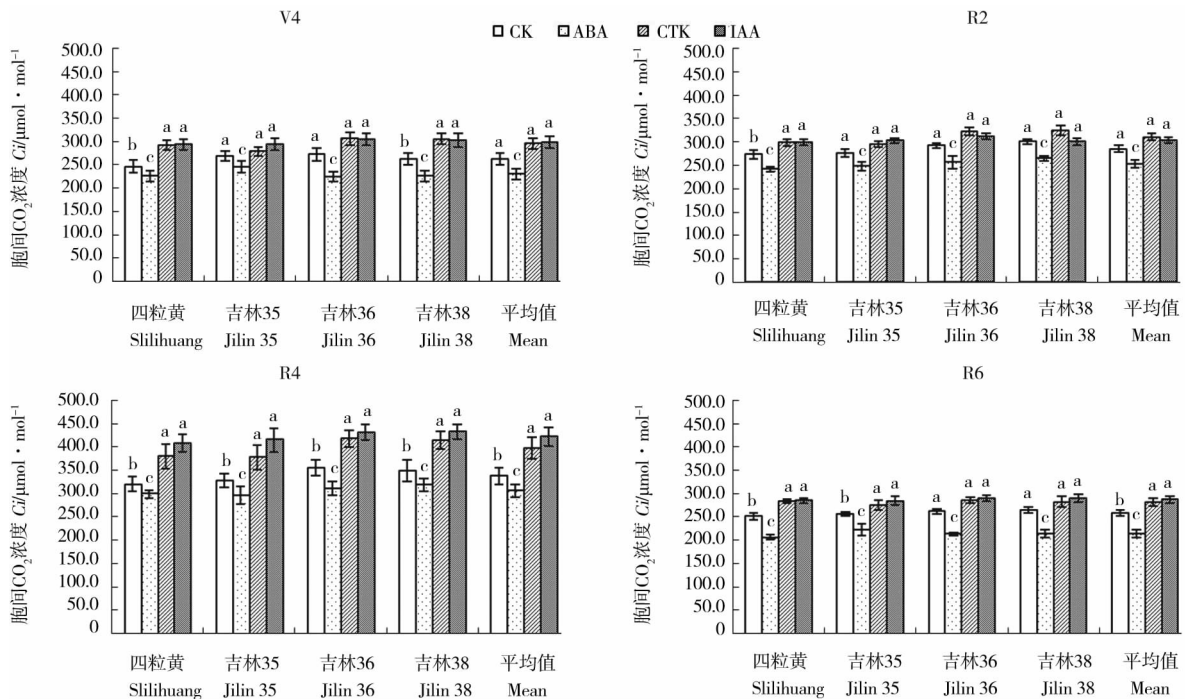


图2 外源激素对离体大豆植株叶片胞间CO₂浓度(C_i)的影响

Fig. 2 Effect of exogenous hormone on leaf intercellular CO₂ concentration (C_i) of isolated soybean plants

2.3 外源激素对离体大豆植株叶片蒸腾速率(Tr)的影响

从图3可以看出,外源激素对离体大豆植株叶片蒸腾速率具有显著影响,CTK和IAA能够提高叶片蒸腾速率,而ABA则能降低叶片蒸腾速率。在V4期,四粒黄、吉林35、吉林36和吉林38叶片蒸腾速率表现为IAA处理分别比对照提高了23.8%、16.7%、15.4%和13.9%,平均比对照提高了

17.3%,差异显著;CTK处理分别比对照提高了22.1%、22.1%、12.3%和7.9%,平均比对照提高了15.9%,差异显著;ABA处理分别比对照降低了14.8%、7.5%、16.1%和1.8%,平均比对照降低了10.0%,差异显著。在R2、R4和R6期结果与V4期基本一致,说明IAA和CTK对大豆植株生长表现为促进作用,ABA表现为抑制作用。

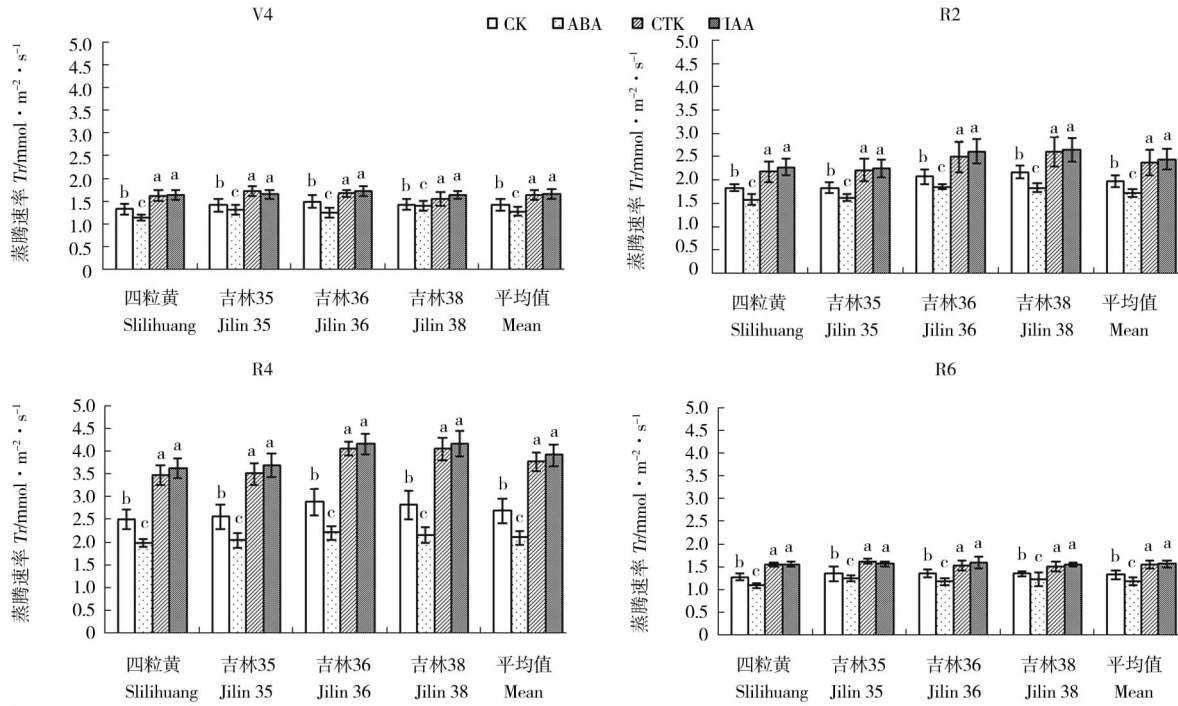


图 3 外源激素对离体大豆植株叶片蒸腾速率 (Tr) 的影响

Fig. 3 Effect of exogenous hormone on leaf transpiration rate (Tr) of isolated soybean plants

2.4 外源激素对离体大豆植株叶片气孔导度 (G_s) 影响

从图 4 可以看出,外源激素对离体大豆植株叶片气孔导度具有显著影响,CTK 和 IAA 能够提高叶

片气孔导度,而 ABA 则能降低叶片气孔导度。在 V4 时期,四粒黄、吉林 35、吉林 36 和吉林 38 叶片气孔导度表现为 IAA 处理分别比对照提高了 40.1%、18.1%、33.5% 和 48.2%,平均比对照提高了 34.1% ,

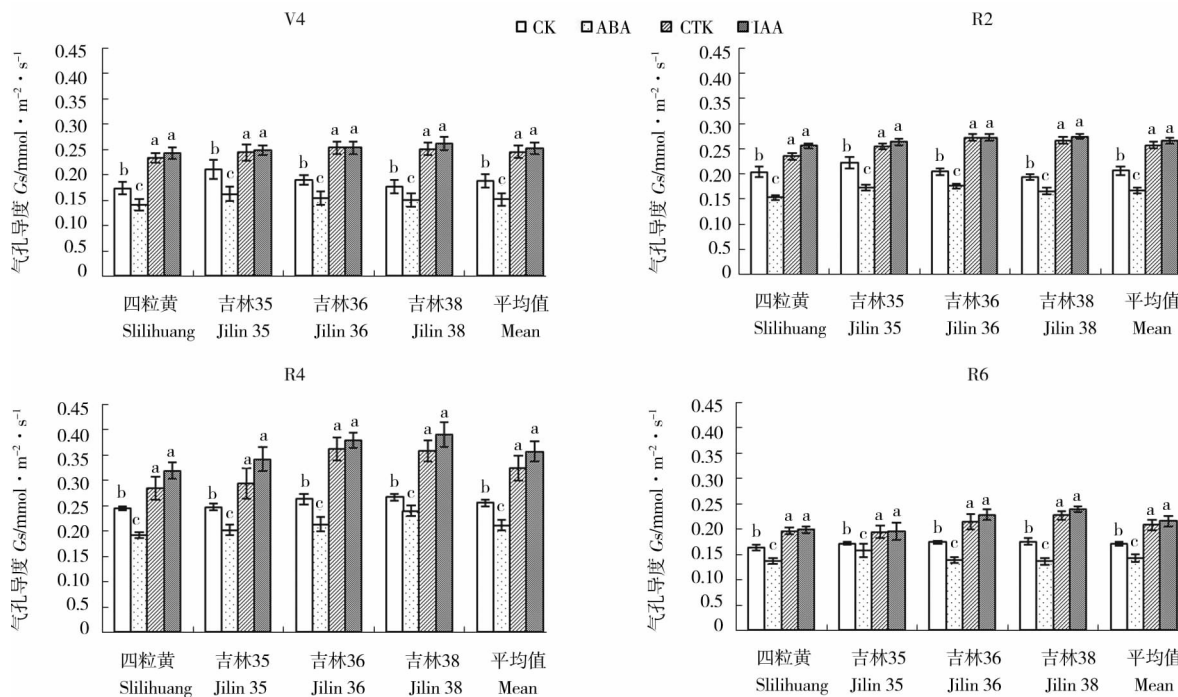


图 4 不同外源激素对离体大豆植株叶片气孔导度 (G_s) 影响

Fig. 4 Effect of exogenous hormone on leaf stomatal conductance (G_s) of isolated soybean plants

差异显著;CTK 处理分别比对照提高了 34.5%、15.6%、33.6% 和 41.9%,平均比对照提高了 30.7%,差异显著;ABA 处理分别比对照降低了 19.1%、23.0%、19.2% 和 15.4%,平均比对照降低了 19.4%,差异显著。在 R2、R4 和 R6 趋势与 V4 期基本一致,说明 IAA 和 CTK 对大豆植株生长表现为促进作用,ABA 表现为抑制作用。从图 4 还可以看出,离体大豆植株的叶片气孔导度在不同生育期也表现为先增加后减小的单峰曲线变化,在 R4 时期达到最大值,不同激素处理也表现为相同的趋势,同样说明 R4 时期是大豆生长活动最活跃的时期。

2.5 外源激素对离体大豆植株叶片气孔限制值 (L_s) 的影响

从表 1 可以看出,在 ABA 处理下,4 个大豆品种的 L_s 均高于对照。由此推测,气孔限制因素在 ABA 处理下大豆叶片光合速率的下降中起到了一定的作用。同时表观叶肉导度显著下降,说明 ABA 处理下大豆叶片光合速率的下降是气孔限制因素和非气孔限制因素共同作用的结果,其中 RuBPCase 活性的下降是主要的非气孔限制因素。从不同生育期来看,V4 期 L_s 最高,R4 期最低,说明在 R4 期气孔限制因素最小,也表明了 R4 期是大豆生长最旺盛的时期。IAA 和 CTK 处理下 4 个大豆品种的

表 1 外源激素对离体大豆植株叶片气孔限制值 (L_s) 的影响
Table 1 Effect of exogenous hormones on leaf stomatal limitation (L_s) of isolated soybean plants

生育时期 Growth stage	品种 Cultivars	对照 CK	生长素 IAA	脱落酸 ABA	细胞分裂素 CTK
V4	四粒黄 Silihuang	0.53 ± 0.046 a	0.5 ± 0.037 a	0.57 ± 0.035 a	0.45 ± 0.036 a
	吉林 35 Jilin 35	0.49 ± 0.035 b	0.47 ± 0.040 b	0.54 ± 0.038 a	0.45 ± 0.032 a
	吉林 36 Jilin 36	0.48 ± 0.046 bc	0.42 ± 0.040 c	0.58 ± 0.036 a	0.43 ± 0.030 ab
	吉林 38 Jilin 38	0.50 ± 0.041 c	0.42 ± 0.047 c	0.57 ± 0.040 a	0.43 ± 0.040 b
R2	四粒黄 Silihuang	0.45 ± 0.031 a	0.40 ± 0.022 a	0.52 ± 0.019 a	0.40 ± 0.024 a
	吉林 35 Jilin 35	0.45 ± 0.027 a	0.41 ± 0.017 a	0.51 ± 0.033 a	0.40 ± 0.024 a
	吉林 36 Jilin 36	0.42 ± 0.018 ab	0.36 ± 0.022 b	0.49 ± 0.045 a	0.38 ± 0.027 a
	吉林 38 Jilin 38	0.40 ± 0.021 b	0.35 ± 0.025 b	0.47 ± 0.020 a	0.40 ± 0.035 b
R4	四粒黄 Silihuang	0.35 ± 0.057 a	0.23 ± 0.067 a	0.40 ± 0.029 a	0.18 ± 0.091 a
	吉林 35 Jilin 35	0.34 ± 0.051 a	0.24 ± 0.087 a	0.40 ± 0.069 a	0.16 ± 0.092 ab
	吉林 36 Jilin 36	0.28 ± 0.059 b	0.16 ± 0.059 b	0.37 ± 0.052 a	0.13 ± 0.062 bc
	吉林 38 Jilin 38	0.30 ± 0.082 b	0.16 ± 0.056 b	0.36 ± 0.049 a	0.13 ± 0.068 c
R6	四粒黄 Silihuang	0.30 ± 0.032 a	0.22 ± 0.025 a	0.43 ± 0.024 a	0.21 ± 0.021 a
	吉林 35 Jilin 35	0.29 ± 0.022 b	0.24 ± 0.047 a	0.39 ± 0.063 a	0.21 ± 0.049 a
	吉林 36 Jilin 36	0.28 ± 0.028 c	0.21 ± 0.032 a	0.41 ± 0.017 a	0.20 ± 0.032 a
	吉林 38 Jilin 38	0.27 ± 0.030 c	0.22 ± 0.039 a	0.41 ± 0.040 a	0.20 ± 0.058 a

在相同品种中不同小写字母表示差异达 0.05 显著水平。下同。

In the same variety with different lowercase letters denoted significance at 0.05 probability levels. The same bellow.

L_s 低于对照,说明 IAA 和 CTK 能提高大豆的光合速率,促进植物生长。

2.6 外源激素对离体大豆植株叶片表观叶肉导度 (AMC) 的影响

从表 2 可以看出,IAA 和 CTK 处理的 4 个大豆品种 AMC 高于对照,而 ABA 处理的 4 个大豆品种 AMC 低于对照,说明 IAA 和 CTK 处理下,大豆对水

分的利用效率提高,促进生长,而 ABA 则使大豆水分利用效率降低,说明非气孔限制因素在光合速率的下降中一直存在,ABA 处理下光合速率的下降是气孔限制因素和非气孔限制因素共同作用的结果。R4 期 AMC 最高,也表明了 R4 期是大豆生长最旺盛的时期。

表 2 外源激素对离体大豆植株叶片表观叶肉导度 (AMC) 的影响

Table 2 Effect of exogenous hormones on leaf apparent mesophyll conductance (AMC) of isolated soybean plants

生育时期 Growth stage	品种名 Cultivars	对照 CK	生长素 IAA	脱落酸 ABA	细胞分裂素 CTK
V4	四粒黄 Silihuang	0.025 ± 0.0004 a	0.025 ± 0.0029 a	0.014 ± 0.0016 a	0.025 ± 0.0018 a
	吉林 35 Jilin 35	0.023 ± 0.0017 a	0.028 ± 0.0013 a	0.015 ± 0.0011 a	0.027 ± 0.0003 ab
	吉林 36 Jilin 36	0.026 ± 0.0004 a	0.030 ± 0.0006 a	0.020 ± 0.0008 b	0.028 ± 0.0005 bc
	吉林 38 Jilin 38	0.026 ± 0.0004 b	0.029 ± 0.0010 b	0.022 ± 0.0023 b	0.029 ± 0.0004 c
R2	四粒黄 Silihuang	0.030 ± 0.0032 a	0.032 ± 0.0011 a	0.023 ± 0.0021 a	0.033 ± 0.0005 a
	吉林 35 Jilin 35	0.032 ± 0.0041 a	0.033 ± 0.0008 a	0.023 ± 0.0026 a	0.033 ± 0.0029 ab
	吉林 36 Jilin 36	0.032 ± 0.0005 a	0.032 ± 0.0031 a	0.026 ± 0.0007 a	0.035 ± 0.0056 b
	吉林 38 Jilin 38	0.033 ± 0.0004 a	0.033 ± 0.0034 a	0.026 ± 0.0013 a	0.037 ± 0.0032 b
R4	四粒黄 Silihuang	0.044 ± 0.0062 a	0.038 ± 0.0008 a	0.031 ± 0.0048 a	0.036 ± 0.0033 a
	吉林 35 Jilin 35	0.042 ± 0.0044 a	0.037 ± 0.0017 a	0.033 ± 0.0018 a	0.035 ± 0.0019 a
	吉林 36 Jilin 36	0.041 ± 0.0023 a	0.037 ± 0.0041 a	0.034 ± 0.0078 a	0.037 ± 0.0004 a
	吉林 38 Jilin 38	0.043 ± 0.0022 a	0.038 ± 0.0007 a	0.033 ± 0.0064 a	0.037 ± 0.0003 a
R6	四粒黄 Silihuang	0.026 ± 0.0007 a	0.023 ± 0.0003 a	0.015 ± 0.0028 a	0.022 ± 0.0013 a
	吉林 35 Jilin 35	0.022 ± 0.0025 a	0.025 ± 0.0007 a	0.015 ± 0.0003 a	0.024 ± 0.0009 a
	吉林 36 Jilin 36	0.023 ± 0.0021 a	0.027 ± 0.0002 b	0.020 ± 0.0017 ab	0.027 ± 0.0020 b
	吉林 38 Jilin 38	0.023 ± 0.0015 a	0.027 ± 0.0025 b	0.021 ± 0.0020 b	0.027 ± 0.0002 b

3 结论与讨论

大量研究发现,ABA、CTK 和 IAA 对植物叶片光合具有调控作用^[5-9]。Guinn 等^[10]研究表明 ABA 对棉花叶片光合具有抑制作用;Jia 等^[11]研究发现在非光抑制条件下,短期 ABA 处理对叶片羧化效率无明显作用,但导致叶片对 CO₂ 同化能力和叶片气孔导度降低,而 CTK 和 IAA 对叶片光合均具有促进作用。本研究结果表明,ABA 对叶片净光合速率 (P_n) 具有抑制作用,CTK 和 IAA 对 P_n 具有促进作用。

CTK 和 IAA 对叶片气孔导度 (G_s) 的影响已有很多报道^[12-16]。CTK 可以通过增加叶片叶绿素含量和光合羧化酶活性,增加气孔导度,促进叶片的光合作用^[17-18]。ABA 对 G_s 具有重要的调控作用,ABA 可以通过诱导提高保卫细胞 NO、H₂O₂ 水平和蛋白质的合成来诱导气孔关闭^[19-22]。

本文的研究结果表明,在不同激素处理后大豆

C_i 变化不大,而 G_s 和 T_r 在大豆生长后期显著下降,说明此时细胞内有足够的 CO₂ 来供给叶片进行光合作用,气孔限制小。而从气孔限制值 L_s 的变化来看,激素处理后气孔限制值变化不大,推测激素处理条件下光合的下降可能来自于非气孔限制因素。同时结果也表明,激素处理后表观叶肉导度 (AMC) 呈下降趋势,且净光合速率与表观叶肉导度呈极显著正相关,表明光合的下降并非是由于气孔的限制因素,而是与 RuBPCase 活性的下降等非气孔限制因素有关。

不同外源激素在不同生育时期对大豆光合作用存在着差异,外源激素 CTK 和 IAA 在不同生育时期对大豆叶片光合有显著的促进作用,ABA 在不同生育时期对大豆叶片光合有显著的抑制作用。本文的初步研究表明,脱落酸有促进气孔关闭、降低光合的作用,而细胞激动素有促进叶片光合,延缓叶片衰老的作用,这对今后进一步研究根系对叶片光合作用的调控机制具有重要的理论意义。

参考文献

- [1] 时向东,刘艳芳,文志强,等.植物根系伤流研究进展[J].安徽农业科学,2006,34(10):2043-2045. (Shi X D, Liu Y F, Wen Z Q, et al. Research progress in plant root bleeding [J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2006, 34(10):2043-2045.)
- [2] 田晓莉,杨培珠,何钟佩,等.棉花根-冠关系的研究—根系伤流液及叶片中内源激素的变化[J].中国农业大学学报,1999,4(5):92-97. (Tian X L, Yang P Z, He Z P, et al. Changes of endogenous hormones in root exudates and leaf of cotton and the relation between root and growing stem [J]. Journal of China Agricultural University, 1999, 4(5):92-97.)
- [3] 张蜀秋,魏惠利.蚕豆叶片气孔对生长素和脱落酸的反应[J].中国农业大学学报,1999,4(3):43-47. (Zhang S Q, Wei H L. Stomatal responses of *Vicia faba* L. to IAA and ABA [J]. Journal of China Agricultural University, 1999, 4(3):43-47.)
- [4] 范晓荣,沈其荣. ABA、IAA 对旱作水稻叶片气孔的调节作用[J].中国农业科学,2003,36(12):1450-1455. (Fan X R, Shen Q R. Effects of ABA and IAA on the behavior of stomata of rice crop cultivated in aerobic soil condition [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2003, 36(12):1450-1455.)
- [5] Ahmed S, Nawata E, Sakuratani T. Changes of endogenous ABA and ACC, and their correlations to photosynthesis and water relations in mungbean (*Vigna radiata* L. Wilczak cv. KPS1) during waterlogging [J]. Environmental and Experimental Botany, 2006, 57(3):278-284.
- [6] Khan N A, Khan M, Ansari H R, et al. Auxin and defoliation effects on photosynthesis and ethylene evolution in mustard [J]. Scientia Horticulturae, 2002, 96(1-4):43-51.
- [7] Shao R X, Wang K B, Shangguan Z P. Cytokinin-induced photosynthetic adaptability of *Zea mays* L. to drought stress associated with nitric oxide signal: Probed by ESR spectroscopy and fast OJIP-fluorescence rise [J]. Journal of Plant Physiology, 2011, 167(6):472-479.
- [8] Prokopová J, Špundová M, Sedlářová M, et al. Photosynthetic responses of lettuce to downy mildew infection and cytokinin treatment [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2010, 48(8):716-723.
- [9] Mayaba N, Beckett R P, Csintalan Z, et al. ABA increases the desiccation tolerance of photosynthesis in the afro-montane understorey moss *Atrichum androgynum* [J]. Annals of botany, 2001, 88(6):1093-1100.
- [10] Guinn G, Brummett D L. Leaf age, decline in photosynthesis, and changes in abscisic acid, indole-3-acetic acid, and cytokinin in cotton leaves [J]. Field Crops Research, 1993, 32(3-4):269-275.
- [11] Jia H S, Lu C M. Effects of abscisic acid on photoinhibition in maize plants [J]. Plant Science, 2003, 165(3):1403-1410.
- [12] 张蓓,余小平,张广斌,等.生长素、细胞分裂素对黑暗和 ABA 诱导蚕豆气孔关闭的抑制效应[J].作物学报,2008,34(6):1034-1041. (Zhang P, She X P, Zhang G B, et al. The inhibitory of auxin and cytokinin on dark- and aba-induced stomatal closure in broad bean [J]. Acta Agronomica Sinica, 2008, 34(6):1034-1041.)
- [13] Tanaka Y, Sano T, Tamaoki M. Cytokinin and auxin inhibit abscisic acid-induced stomatal closure by enhancing ethylene production in *Arabidopsis* [J]. Journal of Experimental Botany, 2006, 57(10):2259-2266.
- [14] 阎炜,杨利娟,王保军,等.生长素和细胞分裂素在光、暗调控气孔运动中的作用及其机制[J].陕西师范大学学报,2010,38(1):75-78. (Yan W, Yang L J, Wang B J, et al. The role and mechanisms of auxin and cytokinin in light/dark-regulated stomatal movement [J]. Journal of Shanxi Normal University, 2010, 38(1):75-78.)
- [15] She X P, Song X G. Cytokinin- and auxin-induced stomatal opening is related to the change of nitric oxide levels in guard cells in broad bean [J]. Physiology Plant, 2006, 128:569-579.
- [16] Song X G, She X P, He J M, et al. Cytokinin- and auxin-induced stomatal opening involves a decrease in levels of hydrogen peroxide in guard cells of *Vicia faba* [J]. Functional Plant Biology, 2006, 33(6):573-583.
- [17] 董永华,史吉平,李广敏,等.外施 6-BA 和 ABA 提高玉米幼苗抗旱能力的作用及效果[J].西北植物学报,1998,18(2):202-206. (Dong Y H, Shi J P, Li G M, et al. Efficiency of 6-BA or ABA pretreatment as foliar spray in enhancing drought resistance in maize seedlings [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 1998, 18(2):202-206.)
- [18] 董永华,史吉平,李广敏. ABA 和 6-BA 对干旱玉米幼苗 PEP 羧化酶活性的影响[J].植物生理学通讯,1995,31(6):421-423. (Dong Y H, Shi J P, Li G M. Effect of ABA and 6-BA on PEP Carboxylase activity in maize seedlings under soil drought [J]. Plant Physiology Journal, 1995, 31(6):421-423.)
- [19] Neill S J, Desikan R, Clarke A, et al. Nitric oxide is a novel component of abscisic acid signaling in stomatal guard cells [J]. Plant Physiology, 2002, 128(1):13-16.
- [20] Desikan R, Man-Kim C, Bright J, et al. ABA, hydrogen peroxide and nitric oxide signalling in stomatal guard cells [J]. Journal of Experimental Botany, 2004, 55(1):205-212.
- [21] Zhu M M, Simons B, Zhu N, et al. Analysis of abscisic acid responsive proteins in *Brassica napus* guard cells by multiplexed isobaric tagging [J]. Journal of Proteomics, 2010, 73(4):790-805.
- [22] 苗雨晨,宋纯鹏,董发才,等. ABA 诱导蚕豆气孔保卫细胞 H₂O₂ 的产生[J].植物生理学报,2000,26(1):53-58. (Sun Y C, Song C P, Dong F C, et al. ABA-induced hydrogen peroxide generation in guard cells of *Vicia faba* [J]. Acta Phytophysiological Sinica, 2000, 26(1):53-58.)