

脱落酸与植物非生物逆境抗性研究进展

陆 敏¹, 陆 贵 清²

(1. 浙江大学 农业与生物技术学院, 浙江 杭州 310058; 2. 湖州市农业机械化技术推广站, 浙江 湖州 313028)

摘 要:作为一种非常重要的植物激素,脱落酸(ABA)在应对环境胁迫和调控植物对非生物胁迫耐受性方面发挥了重要的作用。该文综述了 ABA 的生物合成和代谢途径、信号传导途径以及 ABA 在调控植物应对干旱胁迫、非干旱胁迫、盐胁迫等非生物胁迫中的作用;并对 ABA 分子合成机制和 ABA 在调控植物产生应对非生物胁迫抗性的分子机制等方面进行了展望。

关键词:非生物胁迫;脱落酸;生物合成;代谢;植物耐受性;信号传导途径

中图分类号:Q 945.78 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2014)08-0184-05

脱落酸(ABA)是一种植物激素,也是植物体内最为重要的一种信号分子物质。早期,ABA 被认为是一种生长抑制物质,对种子的发育、成熟,植物和种子的休眠,器官脱落等起着非常重要的作用。随着研究的不断深入,发现 ABA 在诱导植物产生对非生物胁迫的抗性中也发挥了重要的作用。植物体内 ABA 的信号传导网络非常复杂,但随着正反向遗传学、生物化学、基因工程技术的不断进步,尤其是近年来 ABA 受体的发现^[1],使得 ABA 的调控网络逐渐被揭示。现就近年来在 ABA 的生物合成、信号传导途径以及 ABA 在调控植物抵抗环境胁迫中的应用等进行综述。

1 脱落酸的生物合成及代谢

在植物体内,ABA 的积累主要受其生物合成、代谢和转运所控制。一般认为高等植物体内 ABA 的合成途径主要分为 C₁₅ 直接途径和 C₄₀ 间接途径。直接途径主要是以甲瓦龙酸(MVA)为前体,经合成 15 碳的法尼基焦磷酸(FPP),再由 FPP 经环化和氧化直接合成 ABA^[2]。而目前普遍被认可的高等植物体内 ABA 的主要合成途径是 C₄₀ 间接途径^[3]。在植物的根、叶、花、果实和种子中均能合成 ABA,其中,根和叶是主要的 ABA 合成器官。在根部,ABA 主要在细胞质中合成;而在叶片中,叶绿体则是 ABA 合成的主要位点。ABA 的合成主要分为 2 个阶段,即异戊烯基焦磷酸(IPP)的合成和黄质醛的合成^[4]。IPP 的合成又分 2 个途径:在细胞质中,主要以 MVA 为合成前体;而在质体,如叶绿体等,则是以丙酮酸和磷酸甘油醛为合成前体。IPP 合成后经

FPP 转化为玉米黄质,再经玉米黄质环氧合酶(ZEP)催化,转化为紫黄质、新黄质;后者在 9-顺环氧类胡萝卜素双加氧酶(NCED)作用下继续裂解为黄质醛。黄质醛经醛氧化酶(AO)作用转化为 ABA-醛或黄质醛酸,最后合成 ABA。由 NCED 催化的反应是 ABA 生物合成的限速步骤^[5]。

ABA 的分解代谢主要是通过两大类反应,即羟基化和共轭作用。通过氧化 ABA 环上的不同甲基原子团,羟基化作用可分为 3 种(C-7'、C-8'和 C-9')。C-8' 位置上的羟基化作用通常被认为是 ABA 的主要代谢途径^[6]。ABA 的 8'-羟基化作用是由细胞色素 P450 单加氧酶(P450)所催化的,产物 8'-羟基化 ABA 则自动异构化成红花菜豆酸(PA)^[7]。PA 在一种可溶性的还原酶作用下继续异构化成二氢红花菜豆酸(DPA)^[8]。随着分解代谢的进行,ABA 逐渐失去生物活性,其中 8'-羟基化 ABA 活性最高,PA 活性显著降低,而 DPA 几乎没有生物活性^[9]。目前,已经从拟南芥中鉴定出了编码 ABA 8'-羟化酶的基因,即 CYP707A 基因^[10-11],这类基因普遍存在于各种植物体内。

ABA 环上的羧基和羟基以及它的氧化代谢物均是潜在的可与葡萄糖共轭的靶标物质。其中 ABA 葡萄糖酯(ABA-GE)是分布最广泛的共轭物^[12]。前人研究认为 ABA 共轭物都是非生物活性物质,一般在植物老化过程中的液泡中积累^[13]。然而,最近的研究发现 ABA-GE 可能是 ABA 进行长途运输的载体^[14]。在进行农业耕作的土壤中,ABA-GE 的含量比 ABA 高出许多,植物可能是通过根部吸收 ABA-GE^[15]。但是由于 ABA-GE 不能被动地穿过细胞质膜,所以 ABA 和 ABA 共轭物的分子转运机理仍然不清楚。

2 脱落酸的信号传导

在多种非生物胁迫下,受 ABA 诱导而表达上调的

第一作者简介:陆敏(1985-),男,浙江湖州人,硕士研究生,现主要从事植物逆境生理和植物激素等研究工作。E-mail:lm2068100@126.com.

收稿日期:2014-01-15

基因中,大部分基因的启动子均含有 ABA 响应元件(ABRE)序列。这些序列编码了一些 bZIP 型的转录因子,其中 ABA 响应元件结合蛋白 1(AREB1)、AREB2 和 AREB3 能够在脱水、高盐环境下被诱导^[16]。Yoshida 等^[17]创造出 1 种 *areb1 areb2 ared3* 三突变株,在这种突变株中发现,与胁迫应答相关的基因显著地被抑制。这些结果说明,AREB1、AREB2 和 AREB3 是 ABA 信号传导的主要转录因子。

AREB bZIP 蛋白需要在翻译后进行修饰才能发挥活性^[18]。一些研究表明,AREB 需要进行高度地磷酸化后才能被激活,而蔗糖非酵解型蛋白激酶 2(SnRK2),如 SRK2D、SRK2E 和 SRK2I(SRK2D/E/I),能够使 AREB 发生磷酸化^[19]。Fujii 等^[20]报道了 *srk2d/e/i* 三突变株中,大量受 ABA 激活的蛋白激酶失活,且由 ABA 诱导的基因表达也被完全抑制,并且在凝胶激酶试验中发现 AREB 不能被磷酸化。这些结果说明 SnRK2 是 ABA 信号传导的必要组成部分。

与 SnRK2 正调控 AREB 相反,2C 型蛋白磷酸酶(PP2C)则是 ABA 信号传导中的负调控因子^[21]。在拟南芥和水稻中,对 PP2C 基因进行分析发现,PP2Cs 能够被多种环境刺激所诱导,说明了它在胁迫应答中的作用^[22]。

在 ABA 的信号传导过程中,细胞首先必须能够先感知到 ABA,并将这种信号传导给细胞内的功能组分,使 ABA 的功能得到发挥。目前,在探究 ABA 的感知机制和信号传导方面取得了一些新的进展^[23]。其中最为重要的就是 ABA 受体的发现^[1],他们在拟南芥中鉴定出了 PYR1、PYL 和 RCAR 等 3 种蛋白,发现它们是 ABA 的主要受体。因此,由 ABA 受体 PYR1/PYL/RCAR、负调节蛋白 PP2C 和正调控蛋白 SnRK2 即组成了 ABA 信号传导的主要元件^[19]。在正常情况下,PP2C 通过直接与 SnRK2 相互作用,使 SnRK2 脱磷酸化。当内源 ABA 的含量升高时,PYR1/PYL/RCAR 与 ABA 结合,并与 PP2C 也发生相互作用,抑制了 PP2C 的蛋白磷酸酶活性。反之,SnRK2 则从依赖 PP2C 的抑制作用中被释放出来,由于其自身的磷酸化作用,激活了下游的 AREB/ABF 转录因子和其它一些因子,从而引起基因的表达,引发 ABA 的响应。

与主要的 ABA 信号传导途径相关的一些其它信号因子也逐渐被发现^[24]。如一些脱水响应元件(DRE)结合蛋白(DREB)和 C-重复(CRT)结合因子(CBF)被发现与 AREB 有关,有报道认为 DRE/CRT 可能是 ABRE 的耦合元件^[25]。另外,一些钙依赖的蛋白激酶(CPKs)被证明也能和 SnRK2 一样参与到 AREB/ABFs 的磷酸化过程^[26]。最近还发现能与 SnRK2 发生相互作用的钙传感器(SCS)也与 ABA 的信号传导有关,它可能是作为

SnRK2 活性的负调控因子而发挥作用^[27]。

3 脱落酸与干旱胁迫

干旱环境会导致对生物体的渗透胁迫,而渗透胁迫则会导致植株脱水并抑制对水的吸收。在渗透胁迫下,ABA 的积累能够提高植物对胁迫的耐受性^[28]。ABA 主要是通过促进植株保卫细胞的气孔关闭以维持植株内的水分。此外,它还能够调控许多与脱水耐性相关基因的表达,如一些渗透保护剂和胚胎后期冗余蛋白(LEA)等。由于 LEA 具有高度的亲水性,所以它能够在已脱水细胞中保护生物大分子,以维持水分^[29]。贾瑞丰等^[30]发现随着干旱胁迫程度的逐渐加深,降香黄檀幼苗叶片内源 ABA 含量逐渐上升,说明幼苗对于干旱胁迫有一定的适应性,但由于在重度干旱胁迫下,幼苗生长被显著抑制,说明降香黄檀幼苗的抗旱能力有限。陈博雯等^[31]在研究油茶的耐旱机理过程中发现,干旱胁迫使油茶幼苗内源 ABA 含量显著升高,而玉米核苷(ZR)、赤霉素(GA₃)含量则下降,吲哚乙酸(IAA)的含量则是先升后降。通过对激素间比值分析,发现油茶植株在多种激素的共同调节作用下,逐渐适应了重度缺水的情况,从而使植株仍然朝着生长方向发展。

孙志勇等^[32]研究认为,ABA 是植物在遭受干旱胁迫时起主要响应作用的植物激素,抗旱性强的植株中 ABA 积累速度较慢,变化趋势较为缓慢,抗性差的植株中则积累较快,表现出变化趋势较为剧烈。周芳等^[33]的研究却发现经过前期干旱锻炼的木薯再次受到水分胁迫时,抗旱性品种内源 ABA 含量在短期内急剧上升,积累速度和积累量显著高于未经干旱锻炼的植株;而体内与植物生长发育相关的激素,如 IAA、GA₃ 和 ZR 的含量则急剧下降,且下降幅度很大。这些结果说明干旱锻炼改变了木薯再次遭受胁迫时内源激素的响应速度,提升了响应程度,使植株的各个方面均发生相应变化,以提高植株的抗旱能力,减轻干旱造成的伤害。干旱胁迫下,通过外源施用一定浓度的 ABA 也能够提高植株的耐旱性。如阮英慧等^[34]采用叶片喷施 ABA 的方法,提高了干旱胁迫下大豆花期叶片的抗氧化酶活性、可溶性糖含量,并缓解了叶绿素含量的降低,从而有效的提高了叶片的抗氧化能力并控制了叶片的衰老进程。

4 脱落酸与低温胁迫

低温是最主要的环境胁迫之一,很多植物在其整个生长过程中均会遇到低温胁迫。低温胁迫会导致细胞水平上的多种机能障碍,如细胞膜损伤、ROS 的产生、蛋白质变性以及有毒物质的积累等。自然条件下,植物能够通过低温驯化过程而提高其自身的抗寒性^[35]。低温胁迫也能导致植株内源 ABA 的含量上升,虽然上升程度比在干旱和盐胁迫下更低。在正常温度下生长的草本植物

中,外源施用 ABA 能够诱导这些植株的耐寒性^[36-37]。而在低温胁迫下,外源施用 ABA 会导致植物内源 ABA 含量短暂上升,并提高植株的抗寒性,说明 ABA 在植株的低温驯化过程中确实发挥了一定的作用^[38]。

在低温锻炼过程中,抗寒性强的品种比抗寒性弱的品种更容易积累 ABA,且抗寒性强的植株体内 ABA 含量也更高^[39]。黄杏等^[40]以 2 个不同抗寒能力的甘蔗品种为材料,研究了低温胁迫下外源施用 ABA 对甘蔗幼苗生长的影响,结果发现外源施用 ABA 能有效缓解低温胁迫对细胞膜造成的损伤,降低 MDA 和 GA_3 含量,提高脯氨酸、ABA 含量,从而提高甘蔗幼苗的抗寒性。抗寒性强的品种细胞膜透性、MDA 含量较低,脯氨酸和 ABA 含量则较高。外源施用 ABA 进一步提高了低温胁迫下甘蔗幼苗脯氨酸含量,降低 MDA 含量,这可能是由于 ABA 促进了水分从根系向叶片输送,使细胞膜透性提高,增强了膜的稳定性以减少电解质的渗漏^[41]。因此,师晨娟等^[41]认为低温胁迫下,植株体内低 MDA、 GA_3 含量,高脯氨酸、ABA 含量及高 ABA/ GA_3 值是甘蔗高抗寒性的重要生理基础。刘丽杰等^[42]探讨了外源 ABA 对低温胁迫下冬小麦幼苗呼吸代谢的影响,研究发现外源 ABA 处理使低温下 2 个不同耐寒型的小麦品种叶片和分蘖节积累了更多的可溶性糖和淀粉,并且不同程度地提高了 2 个品种叶片及分蘖节中丙酮酸激酶、己糖激酶及磷酸果糖激酶的活性,在低温胁迫后期明显抑制了三羧酸循环代谢酶和丙酮酸脱氢酶活性的降低,使其保持在相对较高的水平。外源 ABA 对碳水化合物积累的促进作用有利于植株呼吸和 ATP 合成维持在较高水平,从而提高低温下植株的存活能力。此外,ABA 还能提高花卉对低温胁迫的耐受能力,如田丹青等^[43]研究发现外源施用 ABA 能够提高蝴蝶兰叶片的抗氧化酶活性,减少膜质过氧化产物的积累,降低细胞膜透性,从而减轻低温胁迫的伤害。

5 脱落酸与盐胁迫

土壤盐渍化是影响农作物产量最为重要的非生物因素之一,盐胁迫会引起水分缺失和离子失衡等问题,严重影响植物的生长发育,从而影响作物的产量和质量^[44]。盐胁迫下,植株内源 ABA 的含量显著增加,并通过刺激气孔关闭、改变基因表达、积累渗透相溶性物质等方式增强植物耐盐能力^[23]。

闫艳华等^[45]在研究不同 NaCl 浓度处理对杨树内源激素影响时发现,低盐浓度下,内源 ABA 的含量随处理时间的延长不断升高;但高盐浓度处理时,ABA 含量在第 1 天内迅速达到最高,之后逐渐下降。说明植株虽然能诱导 ABA 响应基因的表达来适应外界环境的变化,然而,随盐胁迫时间的延长,植株受到的伤害加重,

ABA 含量逐渐降低。张敏等^[46]以 2 个不同耐盐能力的小麦品种为材料,研究了盐胁迫对小麦幼苗生长和内源激素的影响。发现盐胁迫显著抑制了小麦的生长,内源 ABA 的含量随胁迫程度的加深而上升,抗盐能力弱的品种增幅更高;低盐胁迫下,抗盐能力强的品种内源 GA_3 和 ZR 的含量升高以适应盐胁迫,说明在盐胁迫下,抗盐能力强的品种能更好的协调自身激素水平使其生长受抑制较小;白丽萍等^[47]研究发现在盐胁迫下,嫁接茄、野生茄比自根茄能积累更多的脯氨酸、可溶性糖和可溶性蛋白质,且内源 ABA 的含量也比自根苗更高,推测 ABA 含量高是嫁接茄耐盐性提高的原因之一。

通过外源施用 ABA 可以在一定程度上缓解盐胁迫对植株的危害。例如汤日圣等^[48]发现 ABA 浸种和叶面喷施 ABA 溶液均能够显著增加水稻幼苗叶片脯氨酸和可溶性糖含量,并使秧苗的株高和单株干重显著增加,说明 ABA 能有效地提高水稻秧苗的耐盐能力;赵许朋等^[49]研究了外源 ABA 对盐胁迫下番茄幼苗生理特性的影响,结果发现 13.2 mg/L ABA 能明显缓解盐胁迫对番茄幼苗的氧化损伤,提高幼苗的抗氧化酶活性,从而增加幼苗的抗盐胁迫能力;杨跃霞等^[50]报道了盐胁迫下紫花苜蓿植物组织根、茎、叶的干质量显著降低,外源施用 ABA 能显著提高各组织中脯氨酸的含量,并降低 Na^+ 和 Mg^{2+} 的含量,增加 K^+ 和 Ca^{2+} 含量,增强了植株的抗盐能力。

6 展望

目前,关于 ABA 信号传导的主要机制已经被揭示,植物体内 ABA 的生物合成途径也已经有所了解,但仍然有很多问题有待深入探讨。例如,在 ABA 的生物合成途径中,合成紫黄质和新黄质顺式异构体所需的酶还不清楚。在环境胁迫下,植物会积累 ABA,但环境胁迫是如何导致 ABA 合成的。这些具体的分子机制仍然有待研究。另外,ABA 在调控植物产生对非生物胁迫抗性的分子机制仍然不明确。随着对 ABA 作用机制的不断揭示,人们将能更好地应用它来合理调控植物的生理生化活动和生长发育,增强植物对不同环境的适应能力,最终为农业生产实际提供帮助。

参考文献

- [1] Ma Y, Szostkiewicz I, Korte A, et al. Regulators of PP2C phosphatase activity function as abscisic acid sensors [J]. Science, 2009, 324: 1064-1068.
- [2] 杨洪强, 接玉玲. 高等植物脱落酸的生物合成及其调控[J]. 植物生理学报, 2001, 37(5): 457-462.
- [3] Kasahara H, Takei K, Ueda N, et al. Distinct isoprenoid origins of cis- and trans-zeatin biosyntheses in *Arabidopsis* [J]. Journal of Biological Chemistry, 2004, 279: 14049-14054.
- [4] 陶均, 李玲. 高等植物脱落酸生物合成的酶调控[J]. 植物学通报, 2002, 19(6): 675-683.
- [5] Nakashima K, Yamaguchi - Shinozaki K. ABA signaling in stress -

- response and seed development [J]. *Plant Cell Reports*, 2013, 32: 959-970.
- [6] Cutler A J, Krochko J E. Formation and breakdown of ABA[J]. *Trends in Plant Science*, 1999(4): 472-478.
- [7] Krochko J E, Abrams G D, Loewen M K, et al. (+)-abscisic acid 8'-hydroxylase is a cytochrome P450 monooxygenase [J]. *Plant Physiology*, 1998, 118: 849-860.
- [8] Gillard D F, Walton D C. Absciscic acid metabolism by a cell-free preparation from *Echinocystis lobata* liquid endosperm [J]. *Plant Physiology*, 1976, 58: 790-795.
- [9] Walton D C, Li Y. Absciscic acid biosynthesis and metabolism [G]// P J Davis. *Plant Hormones*. Dordrecht: Kluwer Acad, 1995: 140-157.
- [10] Kushiro T, Okamoto M, Nakabayashi K, et al. The *Arabidopsis* cytochrome P450 CYP707A encodes ABA 8-hydroxylases; key enzymes in ABA catabolism[J]. *The EMBO Journal*, 2004, 23: 1647-1656.
- [11] Saito S, Hirai N, Matsumoto C, et al. *Arabidopsis* CYP707As encode (+)-abscisic acid 8-hydroxylase, a key enzyme in the oxidative catabolism of abscisic acid [J]. *Plant Physiology*, 2004, 134: 1439-1449.
- [12] Boyer G L, Zeevaert J A D. Isolation and quantitation of β -D-glucopyranosyl abscisate from leaves of *Xanthium* and spinach[J]. *Plant Physiology*, 1982, 70: 227-231.
- [13] Bray E A, Zeevaert J A D. The compartmentation of abscisic acid and β -D-glucopyranosyl abscisate in mesophyll cells [J]. *Plant Physiology*, 1985, 79: 719-722.
- [14] Hartung W, Sauter A, Hose E. Absciscic acid in the xylem; Where does it come from, where does it go to [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2002, 53: 27-32.
- [15] Sauter A, Hartung W. Radial transport of abscisic acid conjugates in maize roots; its implication for long distance stress signals [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2000, 51: 929-935.
- [16] Fujita Y, Fujita M, Satoh R, et al. AREB1 is a transcription activator of novel ABRE dependent ABA signaling that enhances drought stress tolerance in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2005, 17: 3470-3488.
- [17] Yoshida T, Fujita Y, Sayama H, et al. AREB1, AREB2, and ABF3 are master transcription factors that cooperatively regulate ABRE-dependent ABA signaling involved in drought stress tolerance and require ABA for full activation [J]. *Plant Journal*, 2010, 61: 672-685.
- [18] Uno Y, Furihata T, Abe H, et al. *Arabidopsis* basic leucine zipper transcription factors involved in an abscisic acid-dependent signal transduction pathway under drought and high-salinity conditions[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United State*, 2000, 97: 11632-11637.
- [19] Fujita Y, Nakashima K, Yoshida T, et al. Three SnRK2 protein kinases are the main positive regulators of abscisic acid signaling in response to water stress in *Arabidopsis*[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2009, 50: 2123-2132.
- [20] Fujii H, Verslues P E, Zhu J K. Identification of two protein kinases required for abscisic acid regulation of seed germination, root growth, and gene expression in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2007, 19: 485-494.
- [21] Hirayama T, Shinozaki K. Perception and transduction of abscisic acid signals; keys to the function of the versatile plant hormone ABA [J]. *Trends in Plant Science*, 2007, 12: 343-351.
- [22] Chan Z. Expression profiling of ABA pathway transcripts indicates crosstalk between abiotic and biotic stress responses in *Arabidopsis* [J]. *Genomics*, 2012, 100: 110-115.
- [23] Cutler S R, Rodriguez P L, Finkelstein R R, et al. Absciscic acid: emergence of a core signaling network [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2010, 61: 651-679.
- [24] Fujita Y, Fujita M, Shinozaki K, et al. ABA-mediated transcriptional regulation in response to osmotic stress in plants [J]. *Journal of Plant Research*, 2011, 124: 509-525.
- [25] Nakashima K, Fujita Y, Katsura K, et al. Transcriptional regulation of ABI3- and ABA-responsive genes including RD29B and RD29A in seeds, germinating embryos, and seedlings of *Arabidopsis* [J]. *Plant Molecular Biology*, 2006, 60: 51-68.
- [26] Lynch T, Erickson B J, Finkelstein R R. Direct interactions of ABA-insensitive(ABI)-clade protein phosphatase(PP)2Cs with calcium-dependent protein kinases and ABA response element-binding bZIPs may contribute to turning off ABA response [J]. *Plant Molecular Biology*, 2012, 80: 647-658.
- [27] Bucholtz M, Ciesielski A, Goch G, et al. SNF1-related protein kinases 2 are negatively regulated by a plant-specific calcium sensor [J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2011, 286: 3429-3441.
- [28] Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K. Transcriptional regulatory networks in cellular responses and tolerance to dehydration and cold stresses [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2006, 57: 781-803.
- [29] Chakrabortee S, Boschetti C, Walton L J, et al. Hydrophilic protein associated with desiccation tolerance exhibits broad protein stabilization function[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United State*, 2007, 104: 18073-18078.
- [30] 贾瑞丰, 杨曾奖, 徐大平, 等. 干旱胁迫对降香黄檀幼苗生长及内源激素含量的影响[J]. *生态环境学报*, 2013, 22(7): 1136-1140.
- [31] 陈博雯, 刘海龙, 蔡玲, 等. 干旱胁迫对油茶组培苗与实生苗内源激素含量的影响[J]. *经济林研究*, 2013, 31(2): 60-64.
- [32] 孙志勇, 季孔庶. 干旱胁迫对杂交鹅掌楸无性系叶片内源激素含量的影响[J]. *安徽农业科学*, 2010, 38(31): 17362-17364.
- [33] 周芳, 刘恩世, 孙海彦, 等. 前期干旱锻炼对木薯根系内源激素及可溶性糖含量的影响[J]. *热带作物学报*, 2013, 34(3): 486-494.
- [34] 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): 385-389.
- [35] Thomashow M F. Plant cold acclimation; freezing tolerance genes and regulatory mechanisms [J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1999, 50: 571-599.
- [36] Nayyar H, Bains T, Kumar S. Low temperature induced floral abortion in chickpea; relationship to abscisic acid and cryoprotectants in reproductive organs[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2004, 52: 219-231.
- [37] Xing W, Rajashekar C B. Glycine betaine involvement in freezing tolerance and water stress in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2001, 46: 21-28.
- [38] Toldi O, Tuba Z, Scott P. Vegetative desiccation tolerance; Is it a gold-mine for bioengineering crops [J]. *Plant Science*, 2009, 176: 187-199.
- [39] 王兴, 于晶, 杨阳, 等. 低温条件下不同抗寒性冬小麦内源激素的变化[J]. *麦类作物学报*, 2009, 29(5): 827-831.
- [40] 黄杏, 陈明辉, 杨丽涛, 等. 低温胁迫下外源 ABA 对甘蔗幼苗抗寒性及内源激素的影响[J]. *华中农业大学学报*, 2013, 32(4): 6-11.
- [41] 师晨娟, 刘勇, 荆涛. 植物激素抗性研究进展[J]. *世界林业研究*, 2006, 5(19): 21-26.
- [42] 刘丽杰, 苍晶, 李怀伟, 等. 外源 ABA 对冬小麦越冬期呼吸代谢关键酶与糖代谢的影响[J]. *麦类作物学报*, 2013, 33(1): 65-72.
- [43] 田丹青, 葛亚英, 刘晓静, 等. 外源 ABA 对低温胁迫下蝴蝶兰叶片生理指标的影响[J]. *浙江农业学报*, 2013, 25(1): 68-72.
- [44] Munns R, Richard A J, André L. Approaches to increasing the salt tolerance of wheat and other cereals[J]. *Experimental Botany*, 2006, 57(5): 1025-1043.

秦艽组植物生物学特性研究进展

王 琬¹, 梁宗锁¹, 解娟芳², 马志科²

(1. 西北农林科技大学 生命科学学院, 陕西 杨凌 712100; 2. 西北药材科技有限公司, 宁夏 隆德 756300)

摘 要:秦艽属龙胆科龙胆属植物,是我国传统常用中药材,具有祛风湿、清湿热、止痹痛、退虚热等功效。随着人们对其药用价值的深入研究,市场需求量大增,优质秦艽的货源更显不足。现从秦艽的种质资源、形态学特性、种子生物学特性、生殖生物学特性、有效成分含量等方面对秦艽的生物学特性研究进展进行综述,以期对秦艽植物资源的进一步开发利用提供理论依据。

关键词:秦艽组;秦艽;生物学特性

中图分类号:S 567.239 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2014)08-0188-05

秦艽(*Gentiana macrophylla* Pall.)属龙胆科龙胆属植物^[1]。始载于《神农本草经》,被列为中品。秦艽是我国传统的中药材,其味辛、苦、平,归胃、肝、胆经^[2]。现代医学研究表明,秦艽具有抗炎、镇痛、抗流感病毒、保肝、降压、调节中枢系统和免疫系统等作用^[3]。现对秦艽的种质资源分布、种子萌发、传粉等生物学特性进行综述,

并对其研究工作进行展望。

1 秦艽的种质资源分布

龙胆科龙胆属秦艽组(Section *Cruciata* Gaudin)植物共有 21 个种,广泛分布于欧亚大陆中高纬度的温带和冷温带地区^[4]。据《中国植物志》记载,该组植物我国共有 16 个种及 2 个变种,分别为粗茎秦艽(*G. crassicaulis* Duthie ex Burk.),达乌里秦艽(*G. dahurica* Fisch.),斜升秦艽(*G. decumbens* L. f.),川西秦艽(*G. dendrologi* H. Smith.),中亚秦艽(*G. kaufmanniana* Regel et Schmalh.),全萼秦艽(*G. thassica* Burk.),秦艽(*G. macrophylla* Pall.),黄管秦艽(*G. officinalis* H. Smith),粗壮秦艽(*G. robusta* King ex Hook. f.),管花秦艽(*G. siphonantha*

第一作者简介:王琬(1989-),女,硕士研究生,研究方向为药用植物资源与利用。E-mail:wangwan0710@163.com.

责任作者:梁宗锁(1965-),男,博士,教授,研究方向为中草药规范化栽培的理论与技术。E-mail:liangzs@ms.iswc.ac.cn.

基金项目:宁夏回族自治区自然科学基金资助项目(NZ13207)。

收稿日期:2014-01-15

[45] 闫艳华,姜国斌,侯和胜,等. 杨树内源激素对 NaCl 胁迫的响应[J]. 西北农业学报,2011,20(9):160-164.

[46] 张敏,蔡瑞国,李慧芝,等. 盐胁迫环境下不同抗盐性小麦品种幼苗长势和内源激素的变化[J]. 生态学报,2008,28(1):310-320.

[47] 白丽萍,周宝利,霍尚峰,等. 盐胁迫下嫁接茄幼苗渗透调节能力和内源 ABA 含量的变化[J]. 北方园艺,2009(4):1-3.

[48] 汤日圣,童红玉,唐现洪,等. 脱落酸提高水稻秧苗耐盐性的效果[J]. 江苏农业学报,2012,28(4):910-911.

[49] 赵许朋,杨立,杨双燕,等. ABA 对盐胁迫下番茄幼苗生理特性的影响[J]. 安徽农业科学,2010,38(27):14833-14835.

[50] 杨跃霞,刘大林,韩建国,等. 外源 ABA 对 NaCl 胁迫下紫花苜蓿矿质元素和脯氨酸含量的影响[J]. 草业科学,2010,27(5):57-61.

Research Progress on Absciscic Acid and Plant Abiotic Stress Tolerance

LU Min¹, LU Gui-qing²

(1. College of Agirculture and Biotechnology, Zhejiang University, Hangzhou, Zhejiang 310058; 2. Generalization of Agricultural Mechanization Technology Station in Huzhou, Huzhou, Zhejiang 313028)

Abstract: As an important plant hormone, abscisic acid (ABA) plays a crucial role in abiotic stress response and tolerance of plants. In this paper, the biosynthesis and catabolism of ABA, the major ABA signaling pathway and its role in regulating plant tolerance to abiotic stress were described; and also ABA synthesis and molecular mechanisms and response to abiotic stress ABA generate resistance and other aspects of the molecular mechanisms in the regulation of the plant were discussed.

Key words: abiotic stress; abscisic acid; biosynthesis; catabolism; plant tolerance; signaling transduction pathway