

植物中脱落酸对非生物胁迫的耐受性研究进展

刘娟娟, 汪惠丽* (合肥工业大学食品科学与工程学院, 安徽合肥 230009)

摘要 非生物胁迫是一种广泛存在的环境胁迫形式, 会严重降低作物产量。植物激素脱落酸(ABA)在应对重金属、干旱、热、高盐、低温和辐射等胁迫的耐受过程中起着重要作用。对 ABA 信号转导、ABA 生物合成途径以及应激耐受转录因子相关的各种应激调节的研究进展进行了综述。

关键词 非生物胁迫; 植物激素; 脱落酸; 干旱; 辐射

中图分类号 Q945.78 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2017)16-0011-02

Research Progress on the Tolerance of Abscisic Acid in Plants to Abiotic Stress

LIU Juan-juan, WANG Hui-li* (School of Food Science and Engineering, Hefei University of Technology, Hefei, Anhui 230009)

Abstract Abiotic stress is a widespread form of environmental stress that can severely reduce crop yields. Plant hormone abscisic acid (ABA) plays an important role in the tolerance process for coping with heavy metals, drought, heat, high salt, low temperature and radiation stress. The research progress on ABA signal transduction, ABA biosynthetic pathway and the regulation of stress-tolerance transcription factor related to various kinds of stress were reviewed.

Key words Abiotic stress; Phytohormone; Abscisic acid; Drought; Radiation

脱落酸(ABA)是一种重要的植物激素, 能够控制植物的许多发育和生长特性, 如促使叶片脱落、抑制果实成熟等。ABA 通常被称为响应各种环境胁迫的“应激激素”, 包括生物胁迫和非生物胁迫^[1]。

脱落酸在细胞生长发育过程中起关键作用, 如种子发育、营养生长和生态胁迫反应^[2]。ABA 在高温下稳定, 即使溶解在沸水中也不会被降解, 能调控细胞功能, 例如控制细胞免受脱水产生的酶的影响^[3-4]、调节水的转移等^[5-6]。据报道, 通过研究 ABA 含量的变化可以以微观气候参数变化的方式来控制植物对温度、湿度和辐射的反应。在暴露于短时间热应激时, 豆类植物渗出物中的 ABA 含量明显上升^[7]。在干旱条件下, ABA 参与气孔关闭过程, 使植物不能通过蒸腾承受更多的水分损失。因此, 在器官层面, ABA 影响气孔运动^[5,8]、水力传导性^[6,9]以及根和芽的生长; 在完整的植株上, ABA 参与水、盐胁迫期间根与芽的交流, 并与植物源信号分子产生相互作用。笔者对 ABA 信号转导、ABA 生物合成途径以及应激耐受转录因子相关的各种应激调节的研究进展进行了综述。

1 非生物胁迫调节下的 ABA 生物合成

ABA 生物合成的增多取决于非生物胁迫的增加。非生物胁迫抑制 ABA 的降解过程被认为是缓解胁迫的刺激。ABA 的生物合成基因是 *ZEP*, *ZEP* 能在很多种植物中被克隆和表达。这一基因在现有的植物中都有发现, 叶片是 *ZEP* 高度相关表达的基础部位^[1]。此外, ABA 生物合成受 *ZEP* 基因调控, 且具有植物物种的特异性。在压力反应条件中, ABA 能帮助营养组织做出筛选, 很可能帮助鉴定新的位点, 对 ABA 新陈代谢调控起着重要的作用。ABA 能行使特定类

型的行为, 包含复杂的调节机制、退化、信号感知和转导^[1,10]。寻找 ABA 在植物应力中的关键地位, 将有助于制定实时技术生育方案, 从而增强植物对不利环境的耐受性。

2 ABA 和非生物胁迫信号

ABA 能够针对各种环境胁迫发生相应的应激反应, 如较大浓度的盐(盐度)、四季的温度[低温(冷却或冷冻)、正常温度(温暖)]和缺水(干旱或脱水)等^[11]。已有研究表明, 在注入内源和外源 ABA 后, 植物对金属胁迫的耐受能力增强, 且生物量、光合色素和气体交换特性均有所提高。此外, ABA 可抑制参与光合作用的酶的功能, 而后者是促进光合作用的主要动力^[12-13]。

2.1 重金属 重金属是土壤和水环境的重要污染物。由于人类的活动, 导致一些重金属(如 Cd、Cu、Pb、Hg 和 Cr 等)在农业区域和自然区域超标^[14]。重金属造成的毒性是非生物压力的主要原因, 能对人类、植物和动物健康造成危害^[15-16]。ABA 能影响植物许多生理功能和发育, 能明显增加多种植物的抗冻、抗寒、抗干旱和抗盐的能力。一些重金属(如 Cd、Ni、Zn 和 Al 等)被证实可以提高 ABA 在植物中的分布^[17]。Fediuc 等^[17]研究发现 Cd 会损害植物的光合作用, 能降低叶绿素水平, 抑制气孔的开放, 植物根能积累 Cd 诱导的 ABA。Kim 等^[18]报道了台湾水稻的耐 Cd 机制, 研究发现在高温(30/35 °C)下水稻幼苗中的 ABA 与 Cd 耐受有关。

2.2 干旱 干旱是一种主要的非生物胁迫, 会影响植物的生长和产量。大于 50% 的陆地区域(包括一部分耕地)容易受到干旱的影响。ABA 能够调节植物非生物压力, 并负责植物对压力的反应, ABA 也会参与其他发育过程(如种子休眠)^[19]。干旱能给生物体制造渗透压力, 导致植物干燥和水吸收困难。在渗透压力条件下, ABA 在压力反应和耐受过程中发挥一个控制器的作用^[11]。

2.3 紫外线 紫外线(UV)是指太阳波谱在 200~400 nm 波长的辐射。根据国际标准化, 紫外线包含 3 种不同类型的辐射(UV-C、UV-B 和 UV-A), 其中 UV-B 对植物造成的

基金项目 国家自然科学基金基金项目(31200851)。

作者简介 刘娟娟(1988—), 女, 安徽合肥人, 硕士研究生, 研究方向: 生物化学与分子生物学。* 通讯作者, 教授, 博士, 博士生导师, 从事环境毒理与食品安全研究。

收稿日期 2017-04-10

胁迫最大。大部分 UV - B 能被臭氧层抵挡,剩下的辐射传播到地球表面^[20]。UV - B 能大概率激活活性氧(ROS),ROS 能损害生物分子和破坏膜的完整、细胞形态,从而影响植物的生长和发育^[21]。一些研究发现,ABA 的存在能增强多种植物对 UV - B 的耐受能力。Tossi 等^[20]研究发现 ABA 能保护在 UV - B 中暴露的玉米叶片。

2.4 水 野外条件下,植物在生长过程中每天都会受到不同程度的水分胁迫,缺水无疑是植物生长的主要限制因素。缺水会破坏许多植物功能,如光合作用、蒸腾作用、气孔导度和代谢物积累^[22],因此导致广泛的植物生长和生产力下降。ABA 作为植物的生长激素,参与了植物的很多生理过程^[23]。与良好灌溉的植物相比,缺水植物中 ABA 浓度要高得多,推测是因为缺水会导致 ABA 浓度大大增加。抗旱植物体内 ABA 浓度的增加也限制了植物的生长,主要是茎枝的生长。生理学研究表明,水胁迫的植物组织内产生的内源 ABA 可以帮助植物从高渗透压、高盐或者干旱的条件中吸收水分^[3]。

3 ABA 调节种子发芽和根系生长

ABA 是一种重要的植物激素,帮助监管植物的生长发育以及生理事件,包括种子休眠、种子发育和成长,限制了许多非生物胁迫的响应^[24]。基因 *abi1* 和 *abi2* 阻碍 ABA 反应,从而抑制发芽的种子和幼苗生长过程,支持气孔关闭;其他基因(如 *abi3*、*abi4*、*abi5*)中发现 ABA 在种子萌发和幼苗早熟过程中对其不敏感^[25]。另一个重要的过程就是信号通路的磷酸化,最重要的磷酸化是 ABA 反应原件(ABRE)的绑定因子(ABFs/ABREs)磷酸化^[26]。基本亮氨酸拉链(bZIP)转录因子,参与了 ABA 的信号转导^[27]。这些 ABA 响应基因编码的参数包括识别防御蛋白、前导酶或各种转录因子负责调节其他基因表达的改变。ABA 的气孔反应能被蛋白激酶正向调节,产生程序异常^[25]。然而,关于 ABA 所激活的蛋白激酶是否可以正向调节 ABA 的反应,尚有待进一步研究。

4 结语

ABA 是一种重要的信号化合物,可以响应各种非生物环境胁迫而感知到的信号。已知与 ABA 有关的基因在推进抗逆性方面具有生物学意义,并显著提高了植物抗压力。胁迫耐受性基因需要先进行试验评估,才能应用在育种实践中。此外,通过更详细的基因组研究来定位 ABA 介导的发育过程中的关键组成部分,将有助于揭示植物胁迫耐受性的复杂机制。研究在多重胁迫条件下 ABA 诱导基因对胁迫耐受性的影响是今后的研究方向之一。

参考文献

[1] ZHANG D P. Abscisic Acid: Metabolism, Transport and Signaling [M]. Berlin: Springer Netherlands, 2014.
 [2] XIONG L, ZHU J K. Regulation of abscisic acid biosynthesis [J]. Plant Physiol, 2003, 133(1): 29 - 36.
 [3] LI C, YUE J, WU X W, et al. An ABA-responsive DRE-binding protein gene from *Setaria italica*, *SiARDP*, the target gene of SiAREB, plays a critical role under drought stress [J]. Journal of experimental botany, 2014, 65(18): 5415 - 5427.
 [4] FINKELSTEIN R R, GIBSON S I. ABA and sugar interactions regulating development: Cross-talk or voices in a crowd? [J]. Current opinion in pl-

ant biology, 2002, 5(1): 26 - 32.
 [5] ASSMANN S M. OPEN STOMATA1 opens the door to ABA signaling in *Arabidopsis* guard cells [J]. Trends in plant science, 2003, 8(4): 151 - 153.
 [6] PARENT B, HACHEZ C, REDONDO E, et al. Drought and abscisic acid effects on aquaporin content translate into changes in hydraulic conductivity and leaf growth rate: A trans-scale approach [J]. Comparative biochemistry & physiology part A: Molecular & integrative physiology, 2009, 149(4): 2000 - 2012.
 [7] ITAI C, BENZIONI A. Regulation of plant response to high temperature [J]. Bulletin, the royal society of New Zealand, 1974(12): 477 - 482.
 [8] CHRISTMANN A, WEILER F W, STEUDLE E, et al. A hydraulic signal in root-to-shoot signalling of water shortage [J]. Plant journal, 2007, 52(1): 167.
 [9] HOSE E, STEUDLE E, HARTUNG W. Abscisic acid and hydraulic conductivity of maize roots: A study using cell-and root-pressure probes [J]. Planta, 2000, 211(6): 874 - 882.
 [10] JIANG M Y, ZHANG J H. Role of abscisic acid in water stress-induced antioxidant defense in leaves of maize seedlings [J]. Free radical research, 2002, 36(9): 1001 - 1015.
 [11] 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(4): 509 - 525.
 [12] TUTEJA N. Abscisic acid and abiotic stress signaling [J]. Plant signaling & behavior, 2007, 2(3): 135 - 138.
 [13] RIZWAN M, ALI S, ABBAS F, et al. Role of organic and inorganic amendments in alleviating heavy metal stress in oil seed crops [M]. New York: Wiley-Blackwell, 2017.
 [14] CHOUDHARY S P, BHARDWAJ R, GUPTA B D, et al. Changes induced by Cu²⁺ and Cd²⁺ metal stress in polyamines, auxins, abscisic acid titers and antioxidative enzymes activities of radish seedlings [J]. Brazilian journal of plant physiology, 2010, 22(4): 263 - 270.
 [15] SINGH S, SRIVASTAVA R K, KUMAR D, et al. Morpho-anatomical and biochemical adapting strategies of maize (*Zea mays* L.) seedlings against lead and chromium stresses [J]. Biocatalysis & agricultural biotechnology, 2015, 4(3): 286 - 295.
 [16] TRIPATHI D K, SINGH V P, PRASAD S M, et al. LIB spectroscopic and biochemical analysis to characterize lead toxicity alleviative nature of silicon in wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings [J]. Journal of photochemistry & photobiology B biology, 2015, 154: 89.
 [17] FEDUC E, LIPS S H, ERDEI L. O-acetylserine (thiol) lyase activity in Phragmites and Typha plants under cadmium and NaCl stress conditions and the involvement of ABA in the stress response [J]. Journal of plant physiology, 2005, 162(8): 865 - 872.
 [18] KIM Y H, KHAN A L, KIM D H, et al. Silicon mitigates heavy metal stress by regulating P-type heavy metal ATPases, *Oryza sativa* low silicon genes, and endogenous phytohormones [J]. BMC plant biology, 2014, 14(1): 13.
 [19] CUTLER S R, RODRIGUEZ P L, FINKELSTEIN R R, et al. Abscisic acid: Emergence of a core signaling network [J]. Annual review of plant biology, 2010, 61(1): 651 - 679.
 [20] TOSSI V, LAMATTINA L, CASSIA R. An increase in the concentration of abscisic acid is critical for nitric oxide-mediated plant adaptive responses to UV-B irradiation [J]. New phytologist, 2009, 181(4): 871 - 879.
 [21] FROHNMEYER H, STAIGER D. Ultraviolet-B radiation-mediated responses in plants. Balancing damage and protection [J]. Plant physiology, 2003, 133(4): 1420.
 [22] SANGTARASH M H, QADERI M M, CHINNAPPA, et al. Differential sensitivity of canola (*Brassica napus*) seedlings to ultraviolet-B radiation, water stress and abscisic acid [J]. Environmental & experimental botany, 2009, 66(2): 212 - 219.
 [23] REDDY A R, CHAITANYA K V, VIVEKANANDAN M. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants [J]. Journal of plant physiology, 2004, 161(11): 1189.
 [24] 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(57): 781.
 [25] 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(2): 485 - 494.

很相似,其铜绿微囊藻生长量基本处于 0.10% 紫玉兰叶提取液和 1.00% 新鲜紫玉兰花处理之间,15 和 25 d 时 3 种处理的藻细胞密度均极显著低于对照。研究表明紫玉兰花的抑藻效应优于紫玉兰叶,紫玉兰花瓣中可能含有较高浓度的抑藻化感物质。

表 1 不同处理方式的紫玉兰花瓣和叶对铜绿微囊藻生长的影响

Table 1 Effect of *Y. liliiflora* petals and leaves under different processing methods on the growth of *M. aeruginosa*

处理 Treatments	铜绿微囊藻细胞密度 Cell density // $\times 10^7$ cells/mL	
	接种 15 d 后 15 days after inoculation	接种 25 d 后 25 days after inoculation
对照 Control	3.330 \pm 0.316 bB	5.873 \pm 0.739 aA
1.00% 新鲜紫玉兰叶 1.00% fresh leaf	4.564 \pm 0.276 aA	4.860 \pm 0.375 bB
1.00% 新鲜紫玉兰花 1.00% fresh flower	0.809 \pm 0.129 cC	0.760 \pm 0.100 dD
0.10% 高压灭菌紫玉兰叶 0.10% autoclaved leaf	0.635 \pm 0.058 cdCD	0.348 \pm 0.084 cdCD
0.10% 高压灭菌紫玉兰花 0.10% autoclaved flower	0.236 \pm 0.028 eD	0.814 \pm 0.052 dD
0.10% 紫玉兰叶提取液 0.10% leaf extract	0.461 \pm 0.138 deCD	1.665 \pm 0.127 cC
0.10% 紫玉兰花提取液 0.10% flower extract	0.281 \pm 0.040 eD	0.887 \pm 0.067 cdD

注:同列数据后不同大、小写字母分别表示不同处理间在 0.01、0.05 水平差异显著

Note: Different capital letters and small letters at the same column showed significant differences among treatments at 0.01 and 0.05 level, respectively

3 讨论

蓝藻的疯长导致生态环境的一种不平衡,而其结果往往引起严重的生态破坏,造成巨大的经济损失,因此有必要采取切实有效措施进行预防和处理,避免水生生态系统的生态平衡遭到破坏,而如何有效处理是国内外的一个热门研究课题,常见的方法有物理法、化学法、综合处理法和生物法等。现在生物法逐渐得到认可成为主流的处理方法之一,这不仅是因为其具有快速高效、经济等特点,更主要的是其达到标本共治的效果且对生态平衡无破坏作用^[1-9]。

该研究利用紫玉兰叶和花瓣探讨了植物材料(或废弃物)对太湖蓝藻铜绿微囊藻的化感抑制效应。研究结果表

明,0.01% 紫玉兰叶提取液处理后,由于其处理浓度太低而含有较低浓度的抑藻化感物质,因而对蓝藻的生长无明显抑制作用,这与前人的研究结果^[2-4]基本一致。其他处理 0.10%、0.50% 和 1.00% 的紫玉兰叶提取液、高压灭菌紫玉兰叶和新鲜紫玉兰叶以及 0.10% 紫玉兰花提取液、0.10% 高压灭菌紫玉兰叶和 1.00% 新鲜紫玉兰花均对铜绿微囊藻具有不同程度的明显抑制作用;1.00% 新鲜紫玉兰叶处理后,虽然前期(21 d 前)由于含有较高浓度的营养物质,其促进作用大于其中抑藻物质的抑制作用,但处理后仍具有较明显的蓝藻生长抑制效应,第 31 天时的蓝藻生长量仅为对照的 58.3%,而其他处理均优于该处理,表明紫玉兰叶和花瓣组织是较为理想的抑制蓝藻生长的植物材料。

4 结论

除了 0.01% 紫玉兰叶提取液对铜绿微囊藻没有抑制作用外,其他处理 0.10%、0.50% 和 1.00% 的紫玉兰叶提取液、高压灭菌紫玉兰叶和新鲜紫玉兰叶以及 0.10% 紫玉兰花提取液、0.10% 高压灭菌紫玉兰叶和 1.00% 新鲜紫玉兰花均对铜绿微囊藻具有不同程度的抑制作用。

紫玉兰叶和花瓣中含有抑制铜绿微囊藻生长的化感物质,该研究结果可为生态控制蓝藻水华提供理论依据。

参考文献

- [1] SUN X X, CHOI J K, KIM E K. A preliminary study on the mechanism of harmful algal bloom mitigation by use of sophorolipid treatment[J]. Journal of experimental marine biology and ecology, 2004, 304(1): 35-49.
- [2] CHEN J Z, LIU Z L, REN G J, et al. Control of *Microcystis aeruginosa* TH01109 by batangs mandarin skin and dwarf banana peel[J]. Water S A, 2004, 30(2): 279-282.
- [3] 陈卫民, 张清敏, 戴树桂. 苦草与铜绿微囊藻的相互化感作用[J]. 中国环境科学, 2009, 29(2): 147-151.
- [4] 洪喻, 胡洪营. 水生植物化感抑藻作用研究与应用[J]. 科学通报, 2009, 54(3): 287-293.
- [5] 吴程. 高等水生植物化感抑藻效应及其影响因素和机理研究[D]. 昆明: 云南大学, 2008.
- [6] 李锋民, 胡洪营. 生物化感作用在水处理中的应用[J]. 中国给水排水, 2003, 19(7): 38-40.
- [7] 李磊, 侯文华. 荷花和睡莲种植水对铜绿微囊藻生长的抑制作用研究[J]. 环境科学, 2007, 28(10): 2180-2186.
- [8] 冯菁, 朱擎, 吴为中, 等. 稻草浸泡液对藻类抑制作用机制[J]. 环境科学, 2008, 29(12): 3376-3381.
- [9] 齐健, 陈建中, 张剑, 等. 花生壳对水华蓝藻的化感抑制作用研究[J]. 安徽农业科学, 2011, 39(29): 18114-18115, 18243.

(上接第 12 页)

- [26] BRAY E A. Abscisic acid regulation of gene expression during water-deficit stress in the era of the *Arabidopsis* genome[J]. Plant cell & environment, 2002, 25(2): 153-161.

- [27] BOUDSOCQ M, BARBIERBRYGOO H, LAURIÈRE C. Identification of nine sucrose nonfermenting 1-related protein kinases 2 activated by hyperosmotic and saline stresses in *Arabidopsis thaliana*[J]. Journal of biological chemistry, 2004, 279(40): 41758-41766.

本刊提示 参考文献只列主要的、公开发表的文献,序号按文中出现先后编排。著录格式(含标点)如下:(1)期刊——作者(不超过 3 人者全部写出,超过者只写前 3 位,后加“等”)。文章题名[J]。期刊名,年份,卷(期):起止页码。(2)图书——编著者.书名[M]。版次(第一版不写)。出版地:出版者,出版年:起止页码。(3)论文集——析出文献作者.题名[C]//。主编.论文集名.出版地:出版者,出版年:起止页码。