

# 外源 ABA 与植物非生物胁迫抗逆机制

王金丽<sup>1,2</sup>, 杜晨曦<sup>1,2</sup>, 周华坤<sup>3</sup>, 殷恒霞<sup>1\*</sup> (1. 青海大学省部共建三江源生态与高原农牧业国家重点实验室, 青海西宁 810016; 2. 青海大学生态环境工程学院, 青海西宁 810016; 3. 中国科学院西北高原生物研究所/青海省寒区恢复生态学重点实验室, 青海西宁 810008)

**摘要** 脱落酸(abscisic acid, ABA)是能够引起植物芽休眠、叶子脱落和抑制细胞生长等生理作用的一种植物激素,也是能够提高植物抗逆能力的一种“非生物应激激素”。ABA 是植物响应非生物胁迫的重要信号分子,在应答植物非生物胁迫如干旱、高盐、低温等中具有重要的生物功能。综述了近 10 年关于外源 ABA 对植物抗逆响应机理的研究,系统地从种子萌发、幼苗生理生化、分子调控等层面开展论述,旨在为 ABA 在植物非生物胁迫中抗逆功能的深入研究提供参考,并为非生物胁迫下的农作物育种和生产提供理论依据。

**关键词** 脱落酸;非生物胁迫;抗逆机制

**中图分类号** Q945 **文献标识码** A

**文章编号** 0517-6611(2019)13-0012-04

**doi:** 10.3969/j.issn.0517-6611.2019.13.004

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



## Exogenous ABA and Plant Abiotic Stress Resistance Mechanism

WANG Jin-li<sup>1,2</sup>, DU Chen-xi<sup>1,2</sup>, ZHOU Hua-kun<sup>3</sup> et al (1. State Key Laboratory of Plateau Ecology and Agriculture, Qinghai University, Xining, Qinghai 810016; 2. College of Eco-Environmental Engineering, Qinghai University, Xining, Qinghai 810016; 3. Key Laboratory of Restoration Ecology of Cold Area in Qinghai Province, Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining, Qinghai 810008)

**Abstract** As a kind of plant hormone, abscisic acid (ABA), causing plant bud dormancy, leaf detachment and cell growth inhibition, could improve the plants' resistance to abiotic stress as an "abiotic stress hormone". ABA is an important signal molecule for plant responding to abiotic stress and has important biological functions in resistance to abiotic stresses such as drought, high salt and low temperature. In this paper, the studies on mechanisms of ABA responding to abiotic stress in recent 10 years were reviewed, and systematically elucidated from seed germination, seedling physiology and biochemistry, and gene regulation levels, which will greatly facilitate to further study the function of ABA in plant abiotic stress resistance, and provide theoretical basis for crop breeding and production under abiotic stress.

**Key words** Abscisic acid (ABA); Abiotic stress; Mechanism of stress resistance

植物非生物胁迫是指植物在生长过程中受到不利环境因子的影响,如干旱、低温、盐渍、重金属、紫外辐射、高温等,严重影响了植物生长、发育、种子产量和品质<sup>[1]</sup>。脱落酸(abscisic acid, ABA)与生长素、乙烯、赤霉素、细胞分裂素并列植物五大激素,具有促进脱落、抑制生长、促进休眠、引起气孔关闭及调节种子胚发育的生理功能<sup>[2]</sup>,而且脱落酸(ABA)在植物非生物胁迫抗逆过程中也起着重要作用<sup>[3-4]</sup>。研究表明,ABA 作为一种能够提高植物抗逆能力的“非生物应激激素”,既是植物响应非生物胁迫的信号<sup>[5]</sup>,也是引起植物体内适应性调节反应和基因表达的重要因子<sup>[6-8]</sup>,参与非生物胁迫下的调控应答<sup>[9]</sup>,因此,非生物胁迫下 ABA 参与植物应答的生理功能和抗逆机制也一直是植物生理生态学研究热点。笔者对近 10 年来外源 ABA 对植物非生物胁迫下抗性影响的相关研究文献进行综述,分别从种子萌发、幼苗生理生化、基因调控等层面阐述了 ABA 对植物非生物胁迫的应答机理,为今后提高植物非生物胁迫下的抗逆性深入研究提供参考,并且为非生物胁迫下的农作物育种和生产提供理论依据。

## 1 高等植物体内 ABA 生物合成

高等植物体内 ABA 生物合成涉及叶绿体和细胞质 2 个

区域,叶绿体内发生反应包括玉米黄质的合成及降解(图 1)。黄质素(xanthoxin)一旦在叶绿体中形成,可穿过叶绿体被膜进入细胞质,最终在细胞质中生成 ABA(图 2)。

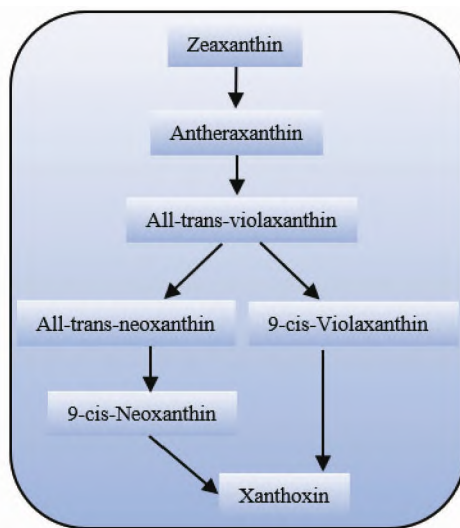


图 1 高等植物叶绿体中玉米黄质的降解及黄质素的形成<sup>[10]</sup>

Fig. 1 Breakdown of zeaxanthin and formation of xanthoxin in higher plant chloroplasts

## 2 外源 ABA 与非生物胁迫下的植物种子萌发

激素在植物种子萌发过程中发挥着十分关键的调控作用。研究表明,ABA 通过阻碍种胚吸水、细胞壁降解酶的合成等进程,诱导种胚细胞停止分裂和胚乳不能软化,从而进一步抑制种子的萌发<sup>[11-13]</sup>。外源 ABA 浸种对植物种子萌发的影响可能存在一个浓度阈值<sup>[14]</sup>,正常条件下,低浓度的

**基金项目** 国家自然科学基金项目(31860060);青海省科技厅自然科学基金项目(2017-ZJ-940Q);青海省创新平台建设专项(2017-ZJ-Y20);省部共建三江源生态与高原农牧业国家重点实验室自主课题项目(2017-ZZ-09)。  
**作者简介** 王金丽(1998—),女,河南郑州人,从事植物非生物胁迫的生理和分子机制研究。\*通信作者,副教授,博士,从事高寒植物对极端环境的适应性机制研究。  
**收稿日期** 2019-03-06

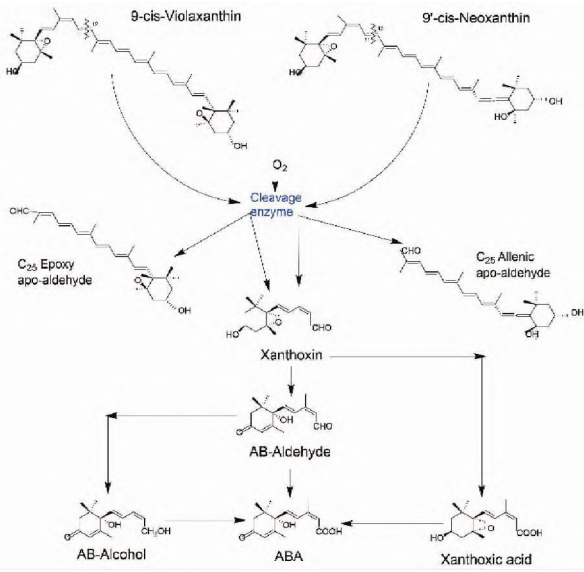


图 2 高等植物中由类胡萝卜素前体生物合成 ABA<sup>[10]</sup>

Fig. 2 Biosynthesis of ABA from carotenoid precursors in higher plants

ABA 对种子萌发促进效果不显著,而高浓度的 ABA 对种子萌发起着普遍抑制作用,并且呈现浓度依赖性<sup>[15]</sup>。ABA 浓度越高,不仅对发芽指数的抑制程度越大,而且对种子胚根、胚轴的分化和生长抑制程度越强<sup>[16-18]</sup>。研究表明,适宜浓度的外源 ABA 溶液浸种促进水稻种子的萌发,而高浓度外源 ABA 通过影响水稻种子内源植物激素的含量,如提高内源 ABA 含量,降低 GA 含量,从而抑制  $\alpha$ -淀粉酶合成而抑制种子萌发<sup>[16-17]</sup>。张翔等<sup>[18]</sup>研究发现低浓度的 ABA 浸种不但促进了水稻种子的萌发,而且能有效控制根和芽的伸长生长。莫云容等<sup>[14]</sup>发现低浓度 ABA 对辣椒种子的发芽势和发芽率无显著影响,但高浓度 ABA 对种子的发芽势和发芽率有明显的抑制作用,并且不同辣椒品种对 ABA 浓度的敏感性也不同。

目前,外源 ABA 浸种对提高植物非生物胁迫抗性方面研究还很稀少。研究发现,在不同浓度的盐胁迫下,经适宜浓度 ABA 浸种提高了种子的发芽率、发芽势、发芽指数、活力指数和生长活力等,表明适宜浓度的外源 ABA 能够有效缓解盐胁迫带来的负效应<sup>[19]</sup>。此外,适宜浓度的外源 ABA 亦可诱导盐胁迫下植物渗透调节物质脯氨酸、可溶性糖的大量积累,维持细胞膜结构的稳定性,提高保护性酶的活性,且能有效缓解盐分过多造成的渗透胁迫和离子胁迫,维持水分平衡,从而减轻植物的盐害<sup>[20]</sup>。

### 3 外源 ABA 与干旱胁迫幼苗生理生化特征

近年来,全球气候变化及水资源分配利用不合理,使干旱成为植物生长、发育和分布的重要影响因素,对于农作物产量和品质有直接的关系。干旱胁迫会导致植物体内水分分配不均,光合、呼吸和代谢以及对营养成分的吸收和转移等过程严重受阻<sup>[21]</sup>。而喷施外源 ABA 可以明显提高植物幼苗对干旱胁迫的耐受性,可能由于外源 ABA 通过降低植物叶片细胞膜透性而减缓水分蒸发;诱导生物膜系统保护酶形

成,降低膜脂过氧化程度,保护膜结构的完整性,增强植物非生物胁迫下的抗氧化能力,进而提高植物的抗旱性<sup>[3,22-25]</sup>。种培芳等<sup>[22]</sup>、韩晓伟等<sup>[23]</sup>分别以红砂和柴胡为研究材料,发现喷施适宜浓度外源 ABA 能够显著提高干旱胁迫下植株体内超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化物酶(POD)活性,以及渗透调节物质脯氨酸、可溶性蛋白和可溶性糖的含量,抑制干旱胁迫下植株叶片丙二醛(MDA)增生,减少自由基对膜的伤害程度,从而增强植株的抗旱性。以猕猴桃、豌豆、小麦为研究材料的相关研究也得到了相似的结论<sup>[3,24-25]</sup>。另外,外源 ABA 预处理能有效防止叶绿素降解,并对干旱引起的最大光能转化效率( $F_v/F_m$ )、实际光化学效率( $\Phi_{PSII}$ )、光化学猝灭数  $qP$  下降有明显的缓解作用<sup>[26]</sup>。有研究表明,在干旱胁迫下,喷施外源 ABA 能够提高叶片净光合速率( $P_n$ )、降低气孔导度( $G_s$ )和蒸腾速率( $T_r$ )、提高水分利用效率(WUE)等<sup>[27-30]</sup>,而且通过提高 ASA 和 GSH 的含量<sup>[31]</sup>,增强植物的抗旱性。

## 4 外源 ABA 与低温胁迫

### 4.1 外源 ABA 与低温胁迫下的植物幼苗生理特性

温度也是影响植物生长发育的重要环境因素之一,低于生物学温度,不但影响植物的生长,而且可能造成植物死亡。通过对小麦、水稻、黄瓜、柑橘、葡萄等的研究,发现低温胁迫下外源 ABA 可以代替低温驯化而提高植物的抗寒性<sup>[32-35]</sup>。喷施外源 ABA 能够降低低温胁迫下辣椒幼苗叶片相对电导率(REC)和丙二醛(MDA)的积累量,从而缓解低温对质膜的过氧化伤害;增强超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)的活性来促进活性氧代谢;提高可溶性蛋白、可溶性糖、脯氨酸等渗透调节物质的含量来增强辣椒幼苗的低温抗性,促进植物对低温环境的适应性<sup>[36-43]</sup>。蒲高斌等<sup>[44]</sup>研究发现叶面喷施 ABA 能有效减缓低温胁迫过程中西瓜叶片叶绿素和还原型谷胱甘肽(GSH)含量的降低,能够使抗坏血酸(AsA)含量保持在相对稳定的水平。莫小锋等<sup>[45]</sup>研究结果表明,喷施 ABA 能通过提高低温胁迫下结缕草叶片叶绿素含量和相对含水量,提高叶片蔗糖磷酸合成酶(SPS)和蔗糖合成酶(SS)的活性,从而提高细胞的保水能力。刘海卿<sup>[46]</sup>研究发现喷施外源 ABA 能够减小冬油菜叶片的蒸腾速率( $T_r$ ),增加气孔导度( $G_s$ )、胞间  $CO_2$  浓度( $C_i$ )、净光合速率( $P_n$ ),促进冬前冬油菜地上部和地下部的生长。内源激素含量变化与抗寒性有一定的关系,植物体内的 ABA 含量随着环境温度的降低而增加,环境温度升高则 ABA 含量降低<sup>[47-50]</sup>。研究发现外源 ABA 有效延缓了荔枝果实主要冷害症状果皮褐变的发生,延缓了果实颜色变化和果皮花色苷含量的下降,同时外源 ABA 阻碍了果皮中细胞膜透性的增加并降低了多酚氧化酶(PPO)的活性<sup>[51]</sup>。

### 4.2 外源 ABA 与低温胁迫下的植物幼苗基因表达调控

Shinozaki 等<sup>[52-53]</sup>详细研究了低温引起脱水胁迫下拟南芥基因表达调控机制,他们认为胁迫起始信号和基因表达之间至少存在 4 条独立的信号传递途径,即 2 条依赖 ABA 的途径,2 条不依赖 ABA 的途径。依赖 ABA 的途径中有 1 条途

径必有蛋白质的合成,不依赖 ABA 途径中有 1 条与低温胁迫应答有着共同的信号转导通路(图 3)。作为响应非生物胁迫重要的信号分子,ABA 参与植物低温胁迫下基因表达调控相关报道较多。外源 ABA 预处理后诱导玉米幼苗 *ASR* 基因表达上调,内源 ABA 含量与 *Asr1* 基因相对表达量呈现极显著的正相关<sup>[54]</sup>。Cheng 等<sup>[55]</sup> 研究发现,外源 ABA 通过 ROS 通路诱导抗氧化酶相关基因的表达以增强植物的低温耐受性,这一结果与该研究综述的低温胁迫下的生理生化特征相一致。尹松松等<sup>[56]</sup> 发现外源 ABA 预处理后番茄幼苗冷胁迫下叶片中抗冷相关基因 *SLCMBY1*、*LENLP4* 表达量显著上升,明显提高了番茄幼苗的抗冷性。武军艳<sup>[57]</sup> 从北方白菜型冬油菜中克隆得到 ABA 间接合成途径中的限速基因——*NCEDs* 基因,并获得了其 *NCED2*、*NCED3* 及 *NCED5* 的 cDNA 序列,发现外源 ABA 可促进 *NCED3* 的表达量上调,提高冬油菜的抗寒性,并且该基因相对表达量与内源 ABA 含量存在正相关。杨晔<sup>[58]</sup> 研究发现玉米幼苗在外源 ABA 处理后低温胁迫 2 d,叶片中 *Asr1* 基因表达量达到最高,表明 *Asr1* 基因表达受外源 ABA 的调控。

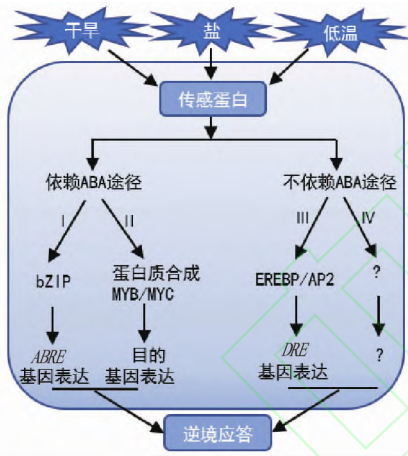


图 3 非生物胁迫起始信号与基因表达之间信号通路示意<sup>[59]</sup>

Fig. 3 Gene expression and signal transduction in abiotic-stress response

## 5 外源 ABA 与盐胁迫下的植物幼苗生理生化特性

盐胁迫对植物造成的直接危害首先为渗透调节失衡;其次为离子失调引起的毒害和营养元素的亏缺;最后引起氧化胁迫导致膜透性改变、生理生化代谢紊乱和有毒物质积累,最终导致植物生长发育显著受阻<sup>[60]</sup>。研究表明,外施 ABA 能够提高植物的耐盐性,缓解盐浓度过多导致的渗透胁迫和离子胁迫,保证水分平衡,维持细胞膜正常的功能,减缓盐胁迫对植物的伤害<sup>[61]</sup>。同时,外源 ABA 能够提高盐胁迫下植物叶片叶绿素的含量,降低电解质渗透率,促进植物根系生长,在一定程度上增强植物的耐盐能力<sup>[61-62]</sup>。朱菲菲等<sup>[62]</sup> 通过在灰毡毛忍冬根部浇灌和叶面喷施一定浓度 ABA 相结合的方法,发现外源 ABA 能显著降低灰毡毛忍冬幼苗中 MDA 含量,而增强植株内 POD、CAT、SOD 保护酶活性及可溶性糖、可溶性蛋白含量,说明适宜浓度的外源 ABA 可以提高灰毡毛忍冬幼苗的抗盐能力,减轻和缓解盐伤害。Khadri

等<sup>[63]</sup> 研究发现在盐胁迫下,添加外源 ABA 后,有利于植物不同器官中脯氨酸以及可溶性糖的积累, $K^+/Na^+$  比值提高,从而缓解盐胁迫对植物的伤害。

## 6 展望

在农业生产上,常利用 ABA 对种子萌发的抑制作用帮助种子储藏,但是往往由于对 ABA 浓度掌握不准确,导致在栽培过程中正常种子萌发率受到很大影响。研究脱落酸对种子作用,可以为今后脱落酸浸种浓度的选择提供理论依据。外源脱落酸不仅可以提高幼苗在非生物胁迫下的抗逆性,还可以提高经济作物的品质和质量;对外源脱落酸作用机制的深入研究,能够为 ABA 在经济作物生产上的应用提供理论依据,为农作物在寒冷地区安全越冬提供技术支持。

但是,脱落酸具有在强光条件下易分解的特性,若在田间使用,其作用会大幅度降低,目前还无法大范围推广使用。另外,脱落酸属于一种激素,在植物的生长过程中,会参与多种生理生化活动,所以在应用脱落酸时应注意与其他物质间的相互作用;植物在不同生长时间段所需要的脱落酸数量存在较大差别,如何解决这个问题也是今后研究的方向。

## 参考文献

- [1] 刘玉凤,王孝,陈海银,等. 植物中 miRNA 响应非生物胁迫研究进展[J]. 中国蔬菜,2017(2):23-29.
- [2] 郝格格,孙忠富,张录强,等. 脱落酸在植物逆境胁迫研究中的进展[J]. 中国农学通报,2009,25(18):212-215.
- [3] WANG Y L, MA F W, LI M J, et al. Physiological responses of kiwifruit plants to exogenous ABA under drought conditions[J]. Plant growth regulation, 2011, 64(1):63-74.
- [4] LEE S C, LUAN S. ABA signal transduction at the crossroad of biotic and abiotic stress responses[J]. Plant, cell & environment, 2012, 35(1):53-60.
- [5] 袁冰剑,张森磊,曹萌萌,等. 脱落酸通过影响生长素合成及分布抑制拟南芥主根伸长[J]. 中国生态农业学报,2014,22(11):1341-1347.
- [6] 杨昊天,李新荣,刘立超,等. 荒漠草地 4 种灌木生物量分蘖特征[J]. 中国沙漠,2013,33(5):1340-1348.
- [7] 胡志群,冯学兰,吴楚彬,等. 脱落酸和细胞分裂素对香根草抗旱性的影响[J]. 草地学报,2015,23(6):1220-1225.
- [8] 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):89-94,100.
- [9] 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, 61:651-679.
- [10] CUTLER A J, KROCHKO J E. Formation and breakdown of ABA[J]. Trends Plant Sci, 1999, 4(12):472-478.
- [11] 杨荣超,张海军,王倩,等. 植物激素对种子休眠和萌发调控机理的研究进展[J]. 草地学报,2012,20(1):1-9.
- [12] 江玲,万建民. 植物激素 ABA 和 GA 调控种子休眠和萌发的研究进展[J]. 江苏农业学报,2007,23(4):360-365.
- [13] GOGGIN D E, STEADMAN K J, EMERY R J N, et al. ABA inhibits germination but not dormancy release in mature imbibed seeds of *Lolium rigidum* Gaud. [J]. Journal of experimental botany, 2009, 60(12):3387-3396.
- [14] 莫云容,李培欣,马仲飞,等. 外源 ABA 对不同品种辣椒种子萌发的影响[J]. 湖南生态科学学报,2014,1(4):28-33.
- [15] 左志梅,赵凯,朱海山. 外源 ABA 对不同品种番茄种子萌发的影响[J]. 长江蔬菜,2014(18):35-38.
- [16] 丁君辉,李耀国,童建华. 脱落酸对水稻种子萌发的影响[J]. 作物研究,2012,26(4):328-330,349.
- [17] 黄益洪,汤日圣,叶晓青,等. 脱落酸(ABA)对白粒小麦种子萌发及幼苗生长的影响[J]. 麦类作物学报,2009,29(3):503-507.
- [18] 张翔,项超,刘金师,等. 脱落酸对水稻种子萌发的影响[J]. 安徽农业科学,2015,43(35):73-74,120.
- [19] 林桂玉,杨天慧,刘永光. 外源 ABA 对盐胁迫下番茄种子萌发及生物发光的影响[J]. 北方园艺,2015(9):32-35.

- [20] 彭浩,宋文路,王晓强.水杨酸、脱落酸对盐胁迫下玉米种子萌发和幼苗生长的影响[J].玉米科学,2016,24(6):75-78,87.
- [21] 王娟.干旱条件下外源 ABA 提高烟草幼苗抗旱性的作用机制[D].哈尔滨:东北林业大学,2014.
- [22] 种培芳,曾继娟,单立山,等.干旱胁迫下荒漠草地植物红砂幼苗对外源 ABA 的生理响应[J].草地学报,2016,24(5):1001-1008.
- [23] 韩晓伟,严玉平,贾河田,等.外源 ABA 对北柴胡抗旱性的影响[J].中药材,2018,41(3):532-538.
- [24] LATIF H H. Physiological responses of *Pisum sativum* plant to exogenous ABA application under drought conditions[J]. Pak J Bot, 2014, 46(3): 973-982.
- [25] DU Y L, WANG Z Y, FAN J W, et al. Exogenous abscisic acid reduces water loss and improves antioxidant defence, desiccation tolerance and transpiration efficiency in two spring wheat cultivars subjected to a soil water deficit[J]. Functional plant biology, 2013, 40(5): 494-506.
- [26] 李长宁, SRIVASTAVA M K, 农倩, 等. 水分胁迫下外源 ABA 提高甘蔗抗旱性的作用机制[J]. 作物学报, 2010, 36(5): 863-870.
- [27] 孙哲, 范维娟, 刘桂玲, 等. 干旱胁迫下外源 ABA 对甘薯苗叶片光合特性及相关生理指标的影响[J]. 植物生理学报, 2017, 53(5): 873-880.
- [28] TENG K, LI J Z, LIU L, et al. Exogenous ABA induces drought tolerance in upland rice; The role of chloroplast and ABA biosynthesis-related gene expression on photosystem II during PEG stress[J]. Acta physiologiae plantarum, 2014, 36(8): 2219-2227.
- [29] MELISOVÁ L, HRONKOVÁ M, HOLKOVÁ L, et al. Use of ABA treatment for the activation of drought protective mechanisms in barley under non-stress conditions[J]. Acta universitatis agriculturae et silviculturae mendelianae brunensis, 2015, 63(1): 87-93.
- [30] DE SOUZA T C, MAGALHÃES P C, DE CASTRO E M, et al. The influence of ABA on water relation, photosynthesis parameters, and chlorophyll fluorescence under drought conditions in two maize hybrids with contrasting drought resistance[J]. Acta physiologiae plantarum, 2013, 35(2): 515-527.
- [31] 胡志群, 冯学兰, 吴楚彬, 等. 脱落酸和细胞分裂素对香根草抗旱性的影响[J]. 草地学报, 2015, 23(6): 1220-1225.
- [32] KOBAYASHI F, TAKUMI S, NAKAMURA C. Increased freezing tolerance in an ABA-hypersensitive mutant of common wheat[J]. Journal of plant physiology, 2008, 165(2): 224-232.
- [33] YANG H, LI H, RAO L Q, et al. Effects of exogenous ABA on antioxidant enzymes in detached citrus leaves treated by rapid freezing[J]. African journal of biotechnology, 2011, 10(48): 9779-9785.
- [34] MENG F Z, HU L P, WANG S H, et al. Effects of exogenous abscisic acid (ABA) on cucumber seedling leaf carbohydrate metabolism under low temperature[J]. Plant growth regulation, 2008, 56(3): 233-244.
- [35] ZHANG Y, DAMI I. Improving freezing tolerance of 'Chambourcin' grapevines with exogenous abscisic acid[J]. HortScience, 2012, 47(12): 1750-1757.
- [36] 徐珊珊, 史星雲, 李强. 外源 ABA 对辣椒幼苗抗冷性的影响[J]. 长江蔬菜, 2015(24): 55-58.
- [37] 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.
- [38] 王储. 外源 ABA 及其抑制剂对茶树抗冷性的影响[D]. 南京: 南京农业大学, 2015.
- [39] 陈洁, 金晓玲, 宁阳, 等. 低温胁迫下 3 种含笑对外源 ABA 及 SA 的生理响应[J]. 广东农业科学, 2015, 42(20): 34-38.
- [40] 武军艳, 刘海卿, 孙万仓, 等. 苗期喷施外源脱落酸对北方白菜型冬油菜越冬生理的影响[J]. 中国油料作物学报, 2015, 37(3): 310-315.
- [41] 黄宇, 王倩, 毕扬, 等. 外源 ABA 对低温下雷公藤幼苗的生理响应[J]. 福建林学院学报, 2011, 31(3): 198-202.
- [42] 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 and crop science, 2013, 199(3): 200-208.
- [43] 刘海卿, 方园, 武军艳, 等. 低温胁迫下内源 ABA、GA 及比值对白菜型和甘蓝型冬油菜抗寒性的响应[J]. 中国生态农业学报, 2016, 24(11): 1529-1538.
- [44] 蒲高斌, 张凯, 张陆阳, 等. 外源 ABA 对西瓜幼苗抗冷性和某些生理指标的影响[J]. 西北农业学报, 2011, 20(1): 133-136.
- [45] 莫小锋, 袁柳吟, 邱莉维, 等. 外源 ABA 处理提高结缕草抗寒性试验[J]. 南方园艺, 2014, 25(3): 6-10.
- [46] 刘海卿. ABA(脱落酸)对北方白菜型冬油菜抗寒性影响研究[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2016.
- [47] 杨文莉, 周伟权, 赵世荣, 等. 外源 ABA 对轮台白杏枝条内源激素含量及抗寒性的影响[J]. 经济林研究, 2018, 36(1): 43-48.
- [48] 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.
- [49] KOVÁCS Z, SIMON-SARKADI L, SZUCS A, et al. Differential effects of cold, osmotic stress and abscisic acid on polyamine accumulation in wheat[J]. Amino acids, 2010, 38(2): 623-631.
- [50] ROYCHOUDHURY A, PAUL S, BASU S. Cross-talk between abscisic acid-dependent and abscisic acid-independent pathways during abiotic stress[J]. Plant cell reports, 2013, 32(7): 985-1006.
- [51] HU W R, LIU L Z, PANG X Q, et al. Alleviation of chilling injury in litchi fruit by ABA application[J]. Acta horticulturae, 2008, 863: 533-538.
- [52] SHINOZAKI K, YAMAGUCHI-SHINOZAKI K. Gene expression and signal transduction in water-stress response[J]. Plant physiology, 1997, 115(2): 327-334.
- [53] SHINOZAKI K, YAMAGUCHI-SHINOZAKI K, MIZOGUCHI T, et al. Molecular responses to water stress in *Arabidopsis thaliana*[J]. Journal of plant research, 1998, 111(2): 345-351.
- [54] 李馨园, 杨晔, 张丽芳, 等. 外源 ABA 对低温胁迫下玉米幼苗内源激素含量及 *Asr1* 基因表达的调节[J]. 作物学报, 2017, 43(1): 141-148.
- [55] CHENG Z M, JIN R, CAO M J, et al. Exogenous application of ABA mimic 1 (AM1) improves cold stress tolerance in bermudagrass (*Cynodon dactylon*)[J]. Plant Cell Tiss Organ Cult, 2016, 125(2): 231-240.
- [56] 尹松松, 赵婷婷, 李景富, 等. 外源 ABA 对番茄幼苗抗冷性差异的研究[J]. 东北农业科学, 2016, 41(4): 94-99.
- [57] 武军艳. 脱落酸 (ABA) 与北方白菜型冬油菜抗寒性的关系及 *NCED* 基因的克隆表达分析[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2016: 19.
- [58] 杨晔. 外源 ABA 对玉米苗期抗冷性的影响及对 *Asr1* 基因表达的调控[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2014.
- [59] 熊清, 王伯初, 段传人. 植物抗脱水胁迫的分子机制[J]. 生物化学与生物物理进展, 2000, 27(3): 247-250.
- [60] 张金林, 李惠茹, 郭姝媛, 等. 高等植物适应盐逆境研究进展[J]. 草业学报, 2015, 24(12): 220-236.
- [61] 王璟. 5 种景天对盐胁迫的响应及外源 ABA 的缓解效应[D]. 南京: 南京农业大学, 2012.
- [62] 朱菲菲, 刘奕清, 陈泽雄, 等. 外源脱落酸对盐胁迫下灰毡毛忍冬幼苗生理特性的影响[J]. 中药材, 2013, 36(7): 1043-1046.
- [63] KHADRI M, TEJERA N A, LLUCH C. Sodium chloride-ABA interaction in two common bean (*Phaseolus vulgaris*) cultivars differing in salinity tolerance[J]. Environmental and experimental botany, 2007, 60(2): 211-218.