

文章编号: 1000-4025(2005)02-0413-06

活性氧清除系统对干旱胁迫的响应机制^X

赵丽英, 邓西平, 山 仑

(西北农林科技大学、中国科学院、水利部水土保持研究所 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 陕西杨陵 712100)

摘 要: 干旱胁迫是影响植物生长发育的主要因子, 干旱引起活性氧自由基增加, 使植物细胞遭受氧化胁迫. 植物体通过酶促和非酶促两大保护系统清除活性氧, 活性氧自由基的变化也会引起抗氧化防御系统的不同变化, 同时干旱胁迫下活性氧的产生也与 ABA 的积累、脯氨酸的积累以及叶绿素荧光猝灭密切相关, 因此了解活性氧清除系统对干旱胁迫的响应机制以及活性氧在植物生理生化过程中的作用是非常必要的.

关键词: 干旱胁迫; 活性氧清除系统; ABA

中图分类号: Q945.78 **文献标识码:** A

The Response Mechanism of Active Oxygen Species Removing System to Drought Stress

ZHAO Li-ying, DENG Xi-ping, SHAN Lun

(Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: Drought stress is a bottleneck factor for plant growth and development. Water stress induce the increased generation of active oxygen species, which cause oxidative stress to plant cells. some are highly toxic and rapidly detoxified through various cellular enzymatic and nonenzymatic mechanisms, however, the changes of active oxygen species generation resulted in the significant enhancement in the activities of antioxidant enzymes. The generation of Active oxygen species is involved in the accumulation of ABA, proline and chlorophyll fluorescence exterminating process. Therefore, it is necessary to understand the response mechanism of active oxygen removing system to drought stress and that of function in some physiological and biochemical process.

Key words: drought stress; reactive oxygen species scavenging system; ABA

植物生长所处的环境变化多端, 灾害频繁, 各种不利的自然因素都对细胞产生生存压力即所谓逆境胁迫(stress 或 shock), 这就要求植物本身能建立有效的适应乃至抗性机制^[1,2]. 干旱对植物组织是一种重要的胁迫因子, 它能干扰植物细胞中活性氧产生与清除之间的平衡, 导致植物细胞遭受氧化胁迫^[3].

在正常条件下, 植物细胞中产生的活性氧与其清除系统保持平衡, 而当环境胁迫长期作用于植株, 产生的活性氧超出了活性氧清除系统的能力时, 就会引起活性氧累积产生氧化伤害. 活性氧包括超氧自由基($O_2^{\cdot-}$)、 H_2O_2 、单线态氧(O_2^1)和羟自由基(OH^{\cdot}). 这些自由基的产生将导致生物膜脂过氧化、蛋白质

X 收稿日期: 2004-08-20; 修改稿收到日期: 2004-10-14

基金项目: 国家重点基础研究发展规划专项经费(G1999011708); 西北农林科技大学青年专项资助; 中国科学院水土保持研究所知识创

新领域前沿项目

作者简介: 赵丽英(1972-), 女, 助理研究员, 在职博士, 主要从事旱地农业生理生态研究.

变性、DNA 链断裂以及光合成受阻等多种有害的细胞学效应,从而使细胞功能失常,机体出现各种自由基综合症^[1]。植物体在长期进化过程中也相应形成了酶促和非酶促两大类保护系统,赋予植物体以清除活性氧的能力,减轻或避免活性氧对细胞造成伤害,从而表现出对氧化胁迫的抗性^[1~6]。近年来,人们对水分胁迫下活性氧清除系统的反应等方面做了大量研究,并取得了一系列进展。

1 抗氧化酶系统对水分胁迫的响应

植物体内参与抗氧化保护反应的酶类主要有超氧化物歧化酶(SODs superoxide dismutase)、过氧化氢酶(CAT, catalase)、抗坏血酸过氧化物酶(APX, ascorbate peroxidase)、脱氢抗坏血酸还原酶(DHAR, dehydroascorbate reductase)、单脱氢抗坏血酸还原酶(MDHAR, monodehydroascorbate reductase)、谷胱甘肽还原酶(GR, glutathione reductase)与非特异性过氧化物酶(POD, non-specific peroxidase)等,其中 SODs 是抵御活性氧自由基介导的氧化损伤的第一道防线,可通过 Haber-weiss 反应清除植物体内多余的超氧根阴离子($2 O_2^- + 2 H^+ \rightarrow H_2O_2 + O_2$),是保护酶体系中的关键酶^[2]。在高等植物中, SODs 根据其辅基部位结合的金属离子不同分为三类: Cu/ZnSOD、FeSOD 和 MnSOD,其中 Cu/ZnSOD 是 3 种超氧化物歧化酶中含量最丰富的一类,主要存在于叶绿体、细胞质和过氧化物酶体中, MnSOD 主要定位于线粒体中, FeSOD 主要存在于叶绿体中。CAT 可专一清除 H_2O_2 , 但 CAT 定位于线粒体、过氧化物体与乙醛酸循环体中, 叶绿体中 H_2O_2 的清除是通过 Halliwell-Asada 途径进行的, APX 和 GR 在这一途径中起着重要作用。水分胁迫下 CAT 活性的下降, 一方面可能是由于 H_2O_2 的积累使其失活, 另一方面可能是发生了光失活。通过 ³⁵S-Met 标记实验证实, CAT 为一光失活酶, 其酶活力的维持依赖于光下连续合成 CAT 蛋白, 但其光修复对外界因素却是异常敏感; 另外, O_2^- 和 H_2O_2 一起与 CAT 反应形成复合物或分别与 CAT 反应形成复合物, 这些钝化形式能抑制 CAT 活力^[6]。POD 的作用具有双重性, 一方面, POD 可在逆境或衰老初期表达, 清除 H_2O_2 , 表现为保护效应, 为细胞活性氧保护酶系统的成员之一; 另一方面, POD 也可在逆境或衰老后期表达, 参与活性氧的生成、叶绿素的降解, 并能引发膜脂过氧化作用, 表现为伤害效应, 是植物体衰老到一定阶段的产物, 甚至

可作为衰老指标。在抗氧化保护酶系统中, 谷胱甘肽还原酶(GR)的研究也受到重视, 它主要分布于叶绿体、线粒体和细胞质中, 在水分胁迫下 GR 的活性增加, 一方面可以增加 $NADP^+ / NADPH$, 保证了 $NADP^+$ 的供应, 确保 $NADP^+$ 对来自光合电子传递链电子的充分接收, 使传给 O_2 的电子流和 O_2^- 的形成受抑; 另一方面还可以保持较高的 GSH/GSSG, 这不仅有利于 AsA 的再生, 而且还可以激活 CO_2 同化中的酶类, 已有证据表明 GR 是活性氧清除系统中的限速酶^[6]。APX 是植物 AsA-GSH 氧化还原途径的重要组成部分之一, 高等植物的 APX 存在着多种同工酶, 一种是光合器官型, 又称叶绿体型同工酶, 包括位于基质中的 APX(sAPX) 和同类囊体膜结合的 APX(tAPX); 另一种是非光合器官型, 在植物细胞的胞浆、线粒体和乙醛酸循环体中均已发现, 且这类酶在总的 APX 中所占的份额最大^[7]。其它的抗氧化酶还包括单脱氢抗坏血酸自由基还原酶(MDHAR)、(双)脱氧抗坏血酸还原酶(DHAR)和谷胱甘肽还原酶(GR)等。

在水分胁迫条件下, 抗氧化酶系统清除活性氧的能力与水分胁迫的方式及强度、植物材料、同种植物材料的不同品系等诸多因素有关。作物在不同的发育阶段, 抗氧化系统对田间缓慢干旱响应的策略也不同, 前期如幼苗期和拔节期主要表现为积极应对, 后期如抽穗期和灌浆期主要表现为被动忍耐。用 PEG-6000 模拟水分胁迫, 在胁迫强度较轻、胁迫时间较短、胁迫速度缓慢时, 玉米叶片的 SOD、CAT、POD 活性上升, 膜脂过氧化作用较轻, 膜相对透性增加较小, 在胁迫强度较重、胁迫时间较长、胁迫速度较快时, SOD 和 CAT 活性下降, 脂质过氧化作用加强, 膜透性增大^[8]。抗旱性不同的品种, SOD、CAT、POD 活性和 MDA 含量均存在着明显的差异, 抗旱性较强的品种, 其保护酶的活性也较高。水分胁迫还可以引起玉米叶片内 SOD、CAT 和 POD 酶等同工酶谱的变化, 其中 POD 同工酶谱的变化最明显, 谱带颜色深浅和条数均有变化, 部分酶分子失去了酶活性而谱带消失, 另一部分酶分子活性则明显提高或出现新的谱带, SOD、CAT 同工酶谱的变化相对不强, 而 POD、CAT 同工酶谱在不同玉米基因型间差异较明显, SOD 则无太大差异^[8], 由此可以说明从抗旱育种角度出发, 可将其作为抗旱性鉴定的生化指标。

2 抗氧化物质对水分胁迫的响应

干旱胁迫下抗氧化物质的变化已有大量报道, 这些抗氧化物质主要包括抗坏血酸(ASA)与类胡萝卜素(Car, carotenoids)以及一些含巯基的低分子化合物(如还原型谷胱甘肽, GSH, glutathione(reduced form))等, 它们可通过多条途径直接或间接地猝灭活性氧自由基。抗坏血酸是广泛存在于植物光合组织中的一种重要的抗氧化剂, 抗坏血酸可以在抗坏血酸氧化酶(ascorbate oxidase)的催化下氧化成单脱氢抗坏血酸(MDHA), 不仅可以在 Halliwell-Asada 循环中作为 APX 的底物, 还可以作为抗氧化剂直接清除活性氧, 在减少膜脂过氧化, 保护细胞膜透性方面有重要作用。ASA 可还原 $O_2^{\cdot-}$, 清除 $\cdot OH$, 猝灭 1O_2 , 歧化 H_2O_2 , 还可再生 VE^[9]。土壤水分胁迫下 ASA 含量下降, 可直接导致植株清除活性氧能力的降低, 并阻碍了 Halliwell-Asada 循环的高速运转。由于 ASA 具有多种抗氧化功能, 因此认为 ASA 水平的降低可作为植物抗氧化能力总体衰退的指标^[7,9]。

GSH 是生物体内普遍存在的一种三肽, 有谷氨酸、半胱氨酸和甘氨酸残基构成。由于分子中含有巯基, 因此该肽含有还原性(GSH)和氧化性(GSSG)两种形式。谷胱甘肽的主要生理功能表现在: 1 参与氨基酸跨膜转运; 2 作为清除剂, 与有害的氧化剂作用, 保护含巯基的蛋白; 3 维持血红蛋白铁原子的二价还原态。它还可以作为一种电子传递体参与植物体内的电子传递。谷胱甘肽过氧化酶作为细胞内重要的抗氧化酶正日益受到重视, 该酶具有清除自由基和保护细胞膜及生物大分子结构的生物学功能。也是一种重要的抗氧化物质, 可以通过调节膜蛋白中巯基与二硫键化合物的比率, 而对细胞膜起保护作用, 参加叶绿体中抗坏血酸、谷胱甘肽循环, 清除 H_2O_2 ; 同时, 植物受旱时可能会引起某些含硫蛋白或化合物的分解而产生 SO_2 , GSH 又是 SO_2 的贮藏形式。已有研究表明在水分胁迫下, 小麦幼苗细胞内还原型谷胱甘肽浓度高, 可以阻止酶-SH 氧化。关于 GSH 在水分胁迫下的作用, 目前的研究结论不尽相同, 一种认为, 氧化型和还原型谷胱甘肽的总量下降, 但保持较高的 GSH/GSSG 比值; 另一种观点则认为, 在水分胁迫下, GSH 含量能增加至 50 倍以上, 可提高植物的抗氧化能力, 但也有研究指出, GSH 的大量增加可进一步造成更大程度的氧化胁迫^[9]。

在所有的活性氧猝灭系统中, Car 具有最重要的生物学意义。Car 存在于叶绿体内, 一方面阻止激发态叶绿素分子的激发能从反应中心向外传递; 另一方面, 它也保护叶绿素分子免遭光氧化损伤。Car 共有 A 胡萝卜素、B 胡萝卜素与叶黄素三种形式, 以 B 胡萝卜素含量最高。冬小麦旗叶在遭受土壤水分胁迫过程中, 伴随 Car 含量的逐渐下降, 叶绿素(Chl, chlorophyll)与类胡萝卜素含量比值(Chl/Car)上升, 表明 Car 含量的降解速率快于 Chl, 同时, 抗旱性较强的品种保持了较高的 Car 含量^[10]。在受旱的苔藓及水稻中, 耐旱性较强的品种 Chl/Car 值保持不变, 而不耐旱的品种在光下均发生 Car 的优先氧化, Chl/Car 值上升。但也有研究发现, 水分胁迫下 Car 含量增加或不受影响, Chl/Car 摩尔比值明显降低。甘露醇也是一种非酶类自由基清除剂, 可以清除 $\cdot OH$, 蒋明义^[27]等的研究表明甘露醇可以明显的抑制叶绿素的氧化分解, 阻抑 MDA 的产生。维生素 E 位于叶绿体类囊体膜上, 在防止 1O_2 对类囊体膜的伤害方面有一定保护作用^[9]。此外, 一些渗透调节物质如脯氨酸、甜菜碱与甘露醇等同样具有清除活性氧的能力。

3 水分胁迫下 ABA 积累与活性氧产生的关系

水分胁迫是影响植物生长发育、限制植物生产的主要环境因子, 植物可以通过细胞的代谢和各种防御机制来适应干旱^[1]。植物激素 ABA 作为一种胁迫信号, 在水分胁迫下明显增加, 在整株水平^[12]和细胞水平上^[13]调控植物对干旱的反应。目前关于 ABA 诱导活性氧产生的研究已引起重视, 植物体内的活性氧主要存在于一些亚细胞包括叶绿体、线粒体、过氧化物酶体、质膜 NADPH 氧化酶、细胞壁过氧化物酶以及质外体草酸盐氧化酶和氨基氧化酶^[14,15]。已有研究证明 ABA 诱导活性氧的产生是由质膜 NADPH 氧化酶将电子从细胞质中 NADPH 转移给 O_2 , 而形成超氧阴离子, 然后经歧化作用后产生 H_2O_2 。鄢玉玺^[16]等对春小麦幼苗在水分胁迫下内源 ABA 含量与自由基清除酶活力的变化研究中指出, PEG 浓度渐进增大的短期胁迫时, 不破坏自由基清除的活力, 胁迫导致内源 ABA 量的升高, 并没有使植物体内自由基清除系统的清除能力降低, 因此认为它不是通过破坏自由基酶清除系统引起机体衰老的。Jiang M^[17]等用 10-100 Lmo/L 的 ABA 处理玉米叶片, 发现可以明显增加超氧阴离子和

H₂O₂ 的含量,提高了 SOD, CAT, APX 和 GR, 以及 ASA, GSH, ATOC 和 CAR 的含量,除了 100 Lmol/L ABA 处理的脂质过氧化,蛋白质氧化及质膜透性稍微增加外,其他处理并没有表现出氧化胁迫伤害.与 100 Lmol/L 的 ABA 处理相比,1 000 Lmol/L ABA 处理会导致 O₂⁻ 和 H₂O₂ 以及[·]OH 的大量产生,抗氧化酶活性、ATOC 和 CAR 都保持较高的水平,但叶片中 ASA 和 GSH 的含量几乎没有变化,这些结果表明低浓度的 ABA 处理(10~100 Lmol/L)可以诱导抗氧化防御系统抵御氧化胁迫伤害,但较高浓度(1 000 Lmol/L)ABA 处理导致 ROS 的大量产生从而导致植物细胞的氧化伤害;Pei^[18]等 H₂DCFDA 和 Zhang^[19]等分别利用 H₂DCFDA 标记拟南芥和蚕豆气孔保卫细胞,发现 ABA 可诱导保卫细胞产生 H₂O₂,H₂O₂ 可通过激活质膜 Ca²⁺ 通道而导致胞外 Ca²⁺ 内流,进而得出 H₂O₂ 可能是 ABA 诱导气孔关闭这一信号转导链图中的一个新成员.胞内胞外应用 ABA 1 Lmol/L 均可诱导保卫细胞产生 H₂O₂,并且这种效应可直接诱导气孔关闭.大量的研究也表明 ABA 可诱导 CuZn-SOD、Mn-SOD、Fe-SOD、以及 CAT 基因的表达^[21~24],增加植物组织中抗氧化酶如 SOD、APX、CAT 和 GR 酶的活性^[5,23].水分胁迫不仅会引起 ABA 的积累,而且也会引起活性氧和抗氧化酶活性的增加. Jiang M^[17]等还研究了水分胁迫下 ABA 积累,活性氧积累以及抗氧化防御系统之间的关系,认为水分胁迫诱导 ABA 积累可以激发 ROS 的产生,同时又调控抗氧化防御系统的活性,而且在同样的胁迫下,ABA 的积累先于活性氧的产生,随后是抗氧化酶活性的增加.总之,水分胁迫下 ABA 的积累与活性氧的产生有一定关系,弄清这种关系将有助于了解作物对干旱的响应机制.

4 水分胁迫下脯氨酸积累与活性氧产生的关系

当植物受到干旱胁迫时,会产生较多的活性氧自由基,同时也会积累较多的脯氨酸,最早是由 Smirnoff 和 Cumbes(1993)^[5]证实了外源脯氨酸对活性氧自由基具有清除作用之后,许多其它关于脯氨酸积累与抗氧化关系的研究也陆续开展起来.蒋明义等^[27]对氧化胁迫下稻苗体内脯氨酸的积累进行了研究,结果表明,在外源[·]OH 和¹O₂ 氧化胁迫下,体内脯氨酸明显积累,而 O₂⁻ 和 H₂O₂ 处理对稻苗体内的脯氨酸积累无明显影响.而用脯氨酸预处理

则显著抑制[·]OH 和¹O₂ 以及膜质过氧化作用.在活性氧的产生/检测系统中,脯氨酸对[·]OH 和¹O₂ 所引发反应有明显的竞争效应,但对 O₂⁻ 和 H₂O₂ 的作用没有影响.从以上结果可以看出,氧化胁迫下稻苗体内积累的脯氨酸具有抗氧化作用,并且脯氨酸对于活性氧清除具有一定的专一性,即只对[·]OH 和 O₂¹ 具有清除性.[·]OH 可使稻苗体内脯氨酸大量积累,脯氨酸预处理显著抑制了稻苗体内[·]OH 引发的 MDA 的增生,体外脯氨酸也有显著的清除[·]OH 的能力,因此认为植物体内脯氨酸的积累很可能是植物抗氧化胁迫的一种反应^[3,27].王娟等^[28]分别用脯氨酸、甜菜碱、蔗糖、甘露醇饲喂玉米根系,可促进保护酶活性升高,提高植物的干旱适应性.推测这种保护作用可能通过 2 种途径得以实现,相容性物质溶解于自由水中,作为渗透调节物质,通过信号转导引起 SOD 合成酶的大量表达;另一方面相容性物质可能直接与蛋白质表面的疏水区结合,结合的紧密程度因物质种类不同而异,因而不同相容性溶质使酶活性的增加幅度不同.长期水分胁迫下,植物体内活性氧大量增加,细胞内积累的活性氧直接影响细胞膜结构,膜结构的改变将增加膜的透性,降低膜对离子吸收的选择性,严重可引起整个膜系统的崩溃.

5 干旱胁迫下活性氧产生与叶绿素荧光猝灭的关系

干旱胁迫使植物不同程度的面临由超氧阴离子、过氧化氢、单线态氧和羟自由基等活性氧引发的氧化胁迫,一方面叶绿素吸收过量光能后,叶绿体内活性氧的增加对光合机构产生破坏作用,成为植物发生光抑制的主要原因;另一方面光合机构又能通过活性氧的产生和分解调节光能的利用.植物对光能的利用主要包括光化学反应转化光能和非光化学热耗散以及叶绿素荧光形式耗散过剩光能,光化学反应和热耗散的变化可以引起叶绿素荧光猝灭过程的响应变化.叶绿素荧光猝灭主要包括光化学猝灭和非光化学猝灭两个过程,光化学猝灭与从光系统 II(PSII) 电子传递和初始电子受体 QA 的氧化还原有关,QA 的氧化还原所涉及的电子传递和激发能的转移与活性氧的产生又密切相关.叶绿素荧光猝灭是一个十分复杂的过程,活性氧参与其中的机理还远未阐明,就目前所知,在光诱导的依赖氧和能量的荧光猝灭中,O₂ 光还原为 O₂⁻ 起关键作用,它是整个水-水循环中的限速步骤,O₂ 接受 PSII 传来的

电子,不仅可以减轻 PS II 受到过量光能的激发压力,而且还可以通过 O_2^- 和 H_2O_2 的产生与分解降低活性氧的积累,避免活性氧对叶绿体中各种酶的破坏作用,同时减少它们转变为更具毒害作用的 1O_2 和 $^{\cdot}OH$ 的机会,尤为重要是以 O_2^- 介导的电子传递增加跨膜质子梯度,促进过量光能的热耗散,降低发生光抑制损伤的风险,使光保护作用得到加强^[29,30]。关于干旱胁迫下活性氧产生与叶绿素荧光猝灭之间关系的研究目前还很缺乏,在以后的研究中有必要进行加强。

6 结束语

综上所述,水分胁迫对于植物的活性氧清除系统有着广泛的影响,不同的植物在不同的发育阶段对干旱胁迫的响应是不一样的,并与胁迫的方式和

强度密切相关,而且干旱胁迫下活性氧的产生与 ABA 积累以及脯氨酸的积累关系密切,然而,又很多问题还需要进行研究,如 ABA 是如何诱导活性氧产生的? 活性氧(ROS)积累达到多大浓度就引起对植物细胞的伤害? ROS 是如何诱导抗氧化酶基因的? ABA 诱导的抗氧化酶基因是如何调控的? 因此目前的研究应从以下几个方面开展:(1)从分子生物学方面研究活性氧在水分胁迫中的作用,了解活性氧代谢的分子生物学机理;(2)寻找各种外源活性氧清除剂或活性物质,以减轻活性氧在水分胁迫中对植物的伤害,从而提高植物的抗旱能力;(3)活性氧自由基在水分胁迫中,除了会对植物造成伤害以外,还可以充当第二信使的作用,但在信号转导中是如何发挥作用的,还有待于进一步研究。

参考文献:

- [1] ZENG Q P(曾庆平), GUO Y(郭勇). Adversity response and systematic resistance induction in plants[J]. *Chemistry of Life(生命的化学)*, 1997, 17(3): 31- 33(in Chinese).
- [2] SHAN L(山仑), CHEN P Y(陈培元)eds. *The Physiological and Ecological Basis of Dryland Farming [M]*. Beijing: Science Press. (北京: 科学出版社), 1998: 1- 18(in Chinese).
- [3] JIANG M Y(蒋明义), YANG W Y(杨文英), XU J(徐江), CHENG Q Y(陈巧云). Osmotic stress-induced oxidative injury of rice seedlings[J]. *Acta Agronomica Sinica. (作物学报)*, 1994, 20(6): 733- 738(in Chinese).
- [4] SHI ZH J(时忠杰), HU ZH S(胡哲森), LI R SH(李荣生). Water stress and active oxygen metabolism[J]. *Journal of Guizhou University (Agricultural and Biological Science)(贵州大学学报(农业与生物科学版))*. 2002, 21(2): 140- 145(in Chinese).
- [5] SMIRONFF N. The role of active oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation[J]. *New Phytol*, 1993, 25(1): 27- 58.
- [6] ASADA K. The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*[J]. 1999, 50: 601- 639.
- [7] PIGNOCCHI C, FLETCHER J M, WILKINSON J E. The function of ascorbate oxidase in tobacco[J]. *Plant Physiology*, 2003, 132: 1 631- 1 641.
- [8] SUN C X(孙彩霞), LIU ZH G(刘志刚), JING Y D(荆艳东). Effect of water stress on activity and isozyme of the major defense-defense in maize leaves. [J]. *Journal of Maize Science(玉米科学)*, 2003, 11(1): 63- 66(in Chinese).
- [9] YAN CH SH(阎成仕), LI D Q(李德全), ZHANG J H(张建华). Oxidative damage and antioxidant responses during drought-induced winter wheat flag leaf senescence[J]. *Acta Bot. Boreal. Occident. Sin. (西北植物学报)*, 2000, 20(4): 568- 576(in Chinese).
- [10] MA J Y(马俊莹), ZHOU R(周睿), CHENG B S(程炳嵩). The relationship between carotenoid and activated oxygen metabolism [J]. *Journal of Shandong Agriculture University(山东农业大学学报)*, 1997, 28(4): 518- 522(in Chinese).
- [11] BOHNERT H J, JEMSEN R G. Strategies for engineering water stress tolerance in plants[J]. *Trends in Biotechnology*, 1996, 14, 89- 97.
- [12] DAVIES W J, ZHANG J. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil[J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1991, 42: 55- 76.
- [13] SHINOZAKI K, YAMAGUCHI-SHINOZAKI K. Gene expression and signal transduction in water-stress response[J]. *Plant Physiology*, 1997, 115: 327- 334.
- [14] GRANT J J, LOAKE G J. Role of reactive oxygen intermediates and cognate redox signaling in disease resistance[J]. *Plant Physiol*, 2000, 124: 21- 29.
- [15] NEILL S J, DESIKAN R, CLARKE A, HANCOCK J T. Nitric oxide is a novel component of abscisic acid signaling in stomatal guard cells[J]. *Plant Physiol*, 2002, 128: 13- 16.
- [16] YAN X(颜珂), LI F M(李凤民), WANG Y F(王亚馥). The response of endogenous ABA and enzymes activity of scavenging free

radical of wheat seedling to water stress [J]. *Acta Bot. Boreal. Occident. Sin.* (西北植物学报), 2000, 20(6): 1 003- 1 009(in Chinese).

- [17] JIANG M, ZHANG J. Effect of abscisic acid on active oxygen species, antioxidative defence system and oxidative damage in leaves of maize seedlings[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2001, 42: 1 265- 1 273.
- [18] PEI ZM, MURATA Y, BENNING G, THOMINE S, KLU SENER B, ALLEN G J, GRILL E, SCHROEDER J I. Calcium channels activated by hydrogen peroxide mediate abscisic acid signalling in guard cells[J]. *Nature*, 2000, 406: 731- 734.
- [19] MORI I C, SCHROEDER J I. Reactive oxygen species activation of plant Ca^{2+} channels. A signaling mechanism in polar growth, hormone transduction, stress signaling, and hypothetically mechanotransduction[J]. *Plant Physiology*, 2004, 135: 702- 708.
- [20] CHNE Z, GALLIE D R. The ascorbic acid redox state controls guard cell signaling and stomatal movement[J]. *Plant Cell*, 2004, 16: 1 143- 1 162.
- [21] ZHANG X, ZHANG L, DONG F, GAO J, GALBRAITH D W, SONG C P. Hydrogen peroxide is involved in abscisic acid-induced stomatal closure in *Vicia faba*[J]. *Plant Physiology*, 2001, 126: 1 438- 1 448.
- [22] JIA W, ZHANG J. Water stress-induced abscisic acid accumulation in relation to reducing agents and sulphhydryl modifiers in maize plant[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2000, 23: 1 389- 1 395.
- [23] GUAN L, SCANDALIOS J G. Two structurally similar maize cytosolic superoxide dismutase genes, Sod4 and Sod4A, respond differentially to abscisic acid and high osmoticum[J]. *Plant Physiology*, 1998, 117: 217- 224.
- [24] ZHU D, SCANDALIOS J G. Differential accumulation of manganese-superoxide dismutase transcripts in maize in response to abscisic acid and high osmoticum[J]. *Plant Physiology*, 1994, 106: 173- 178.
- [25] GUAN L, SCANDALIOS J G. Effects of the plant growth regulator abscisic acid and high osmoticum on the developmental expression of the maize catalase genes[J]. *Physiologia Plantarum*, 1998, 104: 413- 422.
- [26] GUAN L, ZHAO J, SCANDALIOS J G. Cis-elements and transactors that regulate expression of the maize Cat1 antioxidant gene in response to ABA and osmotic stress: H_2O_2 is the likely intermediary signalling molecule for the response[J]. *The Plant Journal*, 2000, 22: 87- 95.
- [27] JIANG M Y(蒋明义), GUO SH CH(郭邵川), ZHANG X M(张学明). Proline accumulation in rice seedlings exposed to oxidative stress in relation to antioxidation [J]. *Acta Phytogysiologica Sinica*(植物生理学报), 1997, 23(4):347- 352(in Chinese).
- [28] WANG J(王娟), LI D Q(李德全), GU L K(谷令坤). The reponse to water stress of the antioxidant system in maize seedling roots with different drought resistance[J]. *Acta Bot. Boreal. Occident. Sin.* (西北植物学报), 2002, 22(6): 285- 290(in Chinese).
- [29] PENG CH L(彭长连), LIN G ZH(林桂珠). The Feature of chlorophyll Fluorescence Quenching in Xanthophyll-deficient Mutants of *Arabidopsis thaliana*[J]. *Prog. Biochem. Biophys.* (生物化学与生物物理进展), 2003, 30(2): 251- 256(in Chinese).
- [30] XU ZH F(徐志防), LUO G H(罗光华), KE D S(柯德森) et al. Chlorophyll fluorescence quenching induced by superoxide anion[J]. *Prog. Biochem. Biophys.* (生物化学与生物化学进展), 2002, 29(1): 139- 142(in Chinese).