

干旱胁迫下冠菌素对玉米幼苗光合参数和内源激素含量的影响

汪宝卿, 李召虎, 段留生*, 翟志席

中国农业大学作物化学控制研究中心, 北京 100094

提要: 采用沙培称重法研究冠菌素对玉米幼苗光合参数及内源激素系统影响的结果表明, 干旱胁迫下, $0.01 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 冠菌素显著增加玉米幼苗茎基部粗、根长、干鲜重、光合速率、蒸腾速率和气孔导度, 降低胞间二氧化碳浓度, 提高幼苗的 ABA 和 1-氨基环丙烷-1-羧酸(ACC)含量。叶片与根中 ABA/GA₃ 大时耐旱性增大。

关键词: 冠菌素; 光合参数; 内源激素; 干旱

Effects of Coronatine on Photosynthesis Parameters and Endogenous Hormone Contents in Maize (*Zea mays* L.) Seedling under Drought Stress

WANG Bao-Qing, LI Zhao-Hu, DUAN Liu-Sheng*, ZHAI Zhi-Xi

Research Center of Crop Chemical Control, China Agricultural University, Beijing 100094, China

Abstract: Weight method was used to investigate the effect of coronatine on photosynthesis parameters and endogenous hormone contents in maize (*Zea mays*) seedling under drought stress. The results showed that application of coronatine increased significantly diameter of basal stem, root length, seedling weight, photosynthesis rate (P_n), transpiration rate (T_s) and stomatal conductance (G_s). And it decreased significantly intercellular CO₂ concentration (C_i) in leaf and significantly increased ABA and 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) contents in maize seedling. The increased drought resistance of maize seedlings after coronatine treatment might be involved ABA/GA₃ in leaf and root.

Key words: coronatine; photosynthesis parameters; endogenous hormones; drought

作物抗旱和水分高效利用问题一直是我国农业科研热点。植物激素是调控植物抗旱能力的手段之一。冠菌素和茉莉酸都有环五烷结构, 两者的许多生理功能相似(Gruelich 等 1995; Benedetti 等 1995; Koda 等 1996; 汪宝卿等 2006), 冠菌素生物活性极高, 是茉莉酸的 100~10000 倍(Koda 等 1992; Schüler 等 2004)。茉莉酸可增强大麦和苹果幼苗抗渗透胁迫能力(Hause 等 1996; 兰彦平等 2004)。闫芝芬等(1999)报道, 冠菌素可提高高粱幼苗的抗水分胁迫能力。但冠菌素在调节干旱胁迫中的机制尚不清楚。本文以玉米幼苗为材料, 研究干旱胁迫条件下冠菌素对光合参数及植物内源激素含量的影响。

材料与方法

玉米(*Zea mays* L.)品种为‘农大 3138’。选取均匀一致的种子, 用 0.1% 的次氯酸钠溶液浸泡 2~3 min 以消毒, 再用自来水多次冲洗后, 于 25 °C 下浸于水中 24 h, 播种于含有 6.5 kg 沙土的塑

料盒(25 cm×18 cm×20 cm)中, 塑料盒用锡箔纸包, 沙土经洗净烘干后称重装盒, 按氮、磷、钾每盒 0.5、0.5 和 0.75 g 拌肥, 每盒定量浇水, 保持土壤含水量在 $0.08 \text{ g}\cdot\text{g}^{-1}$ (土)左右, 每盒播种 8 粒, 共 12 盒, 长至 5 d (即一叶一心)时定苗, 选长势一致的苗每盒留 4 棵, 于室温(25 °C)、 $400 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光强光照 $12 \text{ h}\cdot\text{d}^{-1}$ 下培养, 长至 12 d (即 3 片全展叶)时, 取 6 盒喷施 $0.01 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的冠菌素(加 1% 吐温-20), 至叶片表面喷施液滴均匀不下流为止。早晚各喷 1 次, 持续 2 d。

干旱处理参考 Hattori 等(2005)的方法, 湿润处理保持土壤含水量在 $0.08 \text{ g}\cdot\text{g}^{-1}$ (土)左右, 干旱处理维持土壤含水量 $0.03 \text{ g}\cdot\text{g}^{-1}$ (土)左右, 每天下午定时称量补水。冠菌素喷施处理后每处理各分

收稿 2006-12-19 修定 2007-03-01

资助 国家高技术研究发展计划(“863”计划)项目(2003AA241170)。

* 通讯作者(E-mail: duanlsh@cau.edu.cn; Tel: 010-62731301)。

3 盒随即作干旱处理, 并维持至喷施后 20 d。此时共 4 个处理, 分别为正常供水(对照)、干旱、湿润+冠菌素、干旱+冠菌素, 每处理重复 3 次, 共 12 株玉米。第 34 天, 取样测定形态指标、气体交换参数[净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_s)、气孔导度(G_s)、胞间二氧化碳浓度(C_i)]、1-氨基环丙烷-1-羧酸(ACC)含量以及根和叶中脱落酸(ABA)、玉米素核苷(ZR)、生长素(IAA)和赤霉素(GA_3)的含量。气体交换参数测定采用 Li-6400 (LI-COR Inc, Lincoln, NE, USA)测定。

测定 ACC 含量时, 称取 0.5 g 玉米叶片, 加少许石英砂, 研磨后, 加入 100.0 μ L $CuSO_4$ (0.3 $mol \cdot L^{-1}$)与 8.0 mL 95% 乙醇, 研磨成匀浆, 倒入 10.0 mL 离心管中, 以 3 000 $\times g$ 离心 15 min。参照柯德森和孙谷畴(2004)的方法检测。重复 3 次。

提取与测定激素时, 称取 0.5 g 玉米叶片, 去中脉, 加 2 mL 样品提取液(80% 甲醇, 内含 1.0 $mmol \cdot L^{-1}$ 二叔丁基对甲苯酚), 在冰浴中研磨成匀浆, 转入 10 mL 试管, 再用 2 mL 提取液分次将研钵冲洗干净, 一并转入试管中, 摇匀, 放在 4 $^{\circ}C$ 冰箱中静置 4 h 后, 以 1 000 $\times g$ 离心 15 min, 取上清液过 C_{18} 固相萃取柱, 再将过柱后的样品转入 10 mL 塑料离心管中, 氮气吹干后储于 -20 $^{\circ}C$ 下备用。参照何钟佩(1993)书中方法, 用间接酶联免疫吸附分析法(ELISA)检测。

实验结果为 3 次重复的平均值, 应用 SAS8.0 软件统计分析显著性, $P < 0.05$ 。

实验结果

1 冠菌素对玉米幼苗生长的影响

如表 1 所示, 干旱条件下冠菌素增加玉米幼苗的株高, 正常供水下株高差异不显著。0.01 $\mu mol \cdot L^{-1}$ 冠菌素处理后, 正常供水和干旱条件

下, 玉米幼苗茎基部和根长均增加。正常供水时, 冠菌素对根条数和幼苗鲜重影响不显著, 但可增加干旱情况下, 玉米幼苗的根条数和鲜重。正常供水情况下冠菌素处理, 玉米幼苗干重显著下降, 干旱情况下干重则显著增加。

2 冠菌素对气体交换参数的影响

如图 1 所示, 在正常供水情况下, 0.01 $\mu mol \cdot L^{-1}$ 冠菌素处理的玉米幼苗, P_n 、 T_s 、 G_s 、 C_i 与未作处理的没有显著差异。但在干旱情况下, P_n 降低迅速, 但以冠菌素处理的 P_n 显著提高。虽然干旱条件下冠菌素处理比正常供水情况下冠菌素处理的 T_s 与 G_s 显著降低, 但干旱条件下冠菌素处理的则比未作处理的显著提高。干旱条件下 C_i 显著低于正常供水情况下处理的。干旱条件下冠菌素显著降低玉米幼苗叶片的 C_i 。

3 冠菌素对 ACC 含量的影响

干旱条件下玉米幼苗叶片中 ACC 含量显著增加。无论是正常供水还是干旱情况下, 冠菌素都显著提高玉米幼苗叶片中 ACC 含量(图 2)。

4 冠菌素对内源激素含量的影响

如表 2 所示, 在正常供水情况下, 冠菌素处理的玉米幼苗叶片中 IAA 含量显著下降, ABA、ZR、 GA_3 与未作处理的则没有差异; 根中 ZR 显著下降, IAA 与 GA_3 的含量则显著增高, 而 ABA 与未作处理的没有差异。在干旱情况下, 冠菌素处理的玉米幼苗叶片中 ABA 含量显著增高, 而 ZR、IAA 和 GA_3 则没有差异; 根中 ABA 含量显著升高, GA_3 含量则下降。

如表 3 所示, 在正常供水情况下, 冠菌素处理与未作处理之间叶片中各激素的比值没有显著差异。但在干旱情况下, 冠菌素处理的玉米幼苗叶片中 ABA/ GA_3 、ABA/IAA 与 ZR/ GA_3 显著增大。正常供水情况下, 冠菌素处理的玉米幼苗根中

表 1 冠菌素对玉米幼苗生长的影响

Table 1 Effects of coronatine on growth of maize seedling

处理	株高/cm	茎基部粗/cm	根长/cm	根条数/条·株 ⁻¹	鲜重/g·株 ⁻¹	干重/g·株 ⁻¹
正常供水	54.1 \pm 6.0 ^a	1.05 \pm 0.10 ^b	35.0 \pm 7.0 ^b	13.0 \pm 2.2 ^a	17.42 \pm 1.93 ^a	2.79 \pm 0.29 ^a
干旱	40.8 \pm 2.8 ^c	0.63 \pm 0.09 ^d	31.8 \pm 5.0 ^c	10.8 \pm 1.6 ^b	6.02 \pm 1.44 ^c	1.06 \pm 0.26 ^d
湿润+冠菌素	44.7 \pm 2.4 ^b	1.28 \pm 0.06 ^a	38.2 \pm 3.7 ^a	13.2 \pm 2.1 ^a	15.44 \pm 1.09 ^a	2.09 \pm 0.47 ^b
干旱+冠菌素	44.9 \pm 2.4 ^b	0.80 \pm 0.06 ^c	35.0 \pm 6.6 ^b	14.6 \pm 3.0 ^a	9.64 \pm 1.91 ^b	1.56 \pm 0.20 ^c

数值均为 3 次重复的平均值 \pm 标准偏差, 字母不同表示同一栏目中各处理间 $P < 0.05$ 水平差异显著。

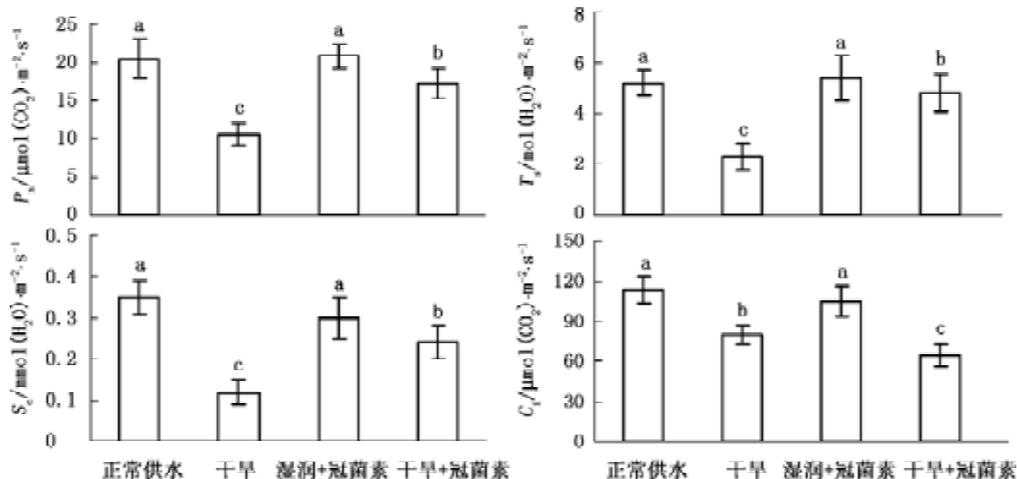


图1 冠菌素对气体交换参数的影响

Fig.1 Effects of coronatine on gas exchange parameters

数值为3次重复的平均值 ± 标准偏差, 字母不同表示各处理间 $P < 0.05$ 水平差异显著。

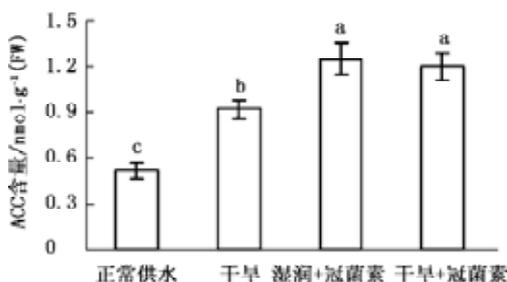


图2 冠菌素对玉米幼苗叶中ACC含量的影响

Fig.2 Effects of coronatine on ACC content in leaves of maize seedling

数值为3次重复的平均值 ± 标准偏差, 字母不同表示各处理间 $P < 0.05$ 水平差异显著。

ZR/GA₃ 与 ZR/IAA 显著下降。干旱情况下, 冠菌素处理的玉米幼苗根中ABA/ZR与ABA/GA₃显著增大, 而ZR/IAA与GA₃/IAA则下降。

讨论

从本文结果中可以得到以下初步印象:(1)无论正常供水还是干旱情况下, 冠菌素处理后的玉米幼苗茎基部粗度显著增大, 玉米叶片中ACC含量也增高。早在1985年, 人们就根据冠菌素结构中的冠烷酸与ACC结构相似和ACC又是乙烯合成前体的看法, 认为冠菌素可能影响乙烯的产生。后来人们又先后观察到冠菌素处理的菜豆幼

表2 冠菌素对玉米幼苗内源激素含量的影响

Table 2 Effects of coronatine on endogenous hormone contents of maize seedling

器官	处理	内源激素含量 / nmol·g ⁻¹ (FW)			
		ABA	ZR	IAA	GA ₃
叶	正常供水	2.89±0.20 ^c	0.31±0.01 ^a	1.08±0.10 ^a	0.54±0.05 ^a
	干旱	4.53±0.30 ^b	0.18±0.02 ^b	0.66±0.02 ^c	0.30±0.09 ^b
	湿润+冠菌素	3.20±0.44 ^c	0.28±0.03 ^a	0.93±0.09 ^b	0.50±0.11 ^a
	干旱+冠菌素	5.88±0.39 ^a	0.22±0.02 ^b	0.61±0.10 ^c	0.26±0.13 ^b
根	正常供水	0.27±0.01 ^c	0.09±0.01 ^a	0.14±0.04 ^b	0.22±0.02 ^b
	干旱	0.42±0.03 ^b	0.03±0.01 ^c	0.07±0.02 ^c	0.23±0.01 ^b
	湿润+冠菌素	0.28±0.03 ^c	0.06±0.02 ^b	0.19±0.05 ^a	0.25±0.01 ^a
	干旱+冠菌素	0.80±0.03 ^a	0.03±0.01 ^c	0.14±0.03 ^c	0.17±0.02 ^c

数值均为3次重复的平均值 ± 标准偏差, 字母不同表示同一栏目中各处理间 $P < 0.05$ 水平差异显著。

表3 冠菌素对玉米幼苗内源激素比值的影响

Table 3 Effects of coronatine on endogenous hormone ratios of maize seedling

器官	处理	内源激素比值					
		ABA/ZR	ABA/GA ₃	ABA/IAA	ZR/GA ₃	ZR/IAA	GA ₃ /IAA
叶	正常供水	9.32 ^b	5.40 ^c	2.67 ^c	0.58 ^b	0.29 ^a	0.50 ^a
	干旱	25.45 ^a	14.88 ^b	6.89 ^b	0.58 ^b	0.27 ^a	0.46 ^a
	湿润+冠菌素	11.50 ^b	6.44 ^c	3.43 ^c	0.56 ^b	0.30 ^a	0.53 ^a
	干旱+冠菌素	27.15 ^a	22.97 ^a	9.60 ^a	0.85 ^a	0.35 ^a	0.42 ^a
根	正常供水	3.00 ^c	1.23 ^c	1.96 ^b	0.41 ^a	0.65 ^a	1.60 ^b
	干旱	12.37 ^b	1.84 ^b	6.00 ^a	0.15 ^b	0.47 ^b	3.17 ^a
	湿润+冠菌素	4.65 ^c	1.10 ^c	1.50 ^b	0.24 ^b	0.32 ^c	1.36 ^b
	干旱+冠菌素	28.24 ^a	4.71 ^a	5.81 ^a	0.17 ^b	0.21 ^d	1.23 ^c

数值均为3次重复的平均值±标准偏差,字母不同表示同一栏目中各处理间 $P < 0.05$ 水平差异显著。

苗叶片(Ferguson和Mitchell 1985)和烟草幼苗叶片(Kenyon和Turner 1992)的乙烯释放增加。这说明冠菌素在调控植物响应逆境的过程中,可能与乙烯相关。(2)干旱影响玉米幼苗的光合和呼吸作用。冠菌素处理的玉米幼苗能维持较高的 G_s ,因而二氧化碳进入增加,且充分利用了气孔吸收的二氧化碳,导致 C_i 下降,从而可保持较高的光合作用,合成更多的干物质。气孔是植物体内水分向外扩散和内外气体交换的窗口,这显示气孔调节是干旱胁迫下植物适应环境和抗御逆境的机制之一。(3)干旱条件下,冠菌素显著提高玉米幼苗叶和根中的ABA含量,ABA/GA₃增高。ABA的增加除了调节气孔开闭外,还能促进根系对水和离子的吸收(Luan 2002)。这对植物抵御干旱胁迫来说显然是有利的。

此外,Uppalapati等(2005)根据cDNA微阵列芯片分析的结果认为,冠菌素主要通过茉莉酸、乙烯和生长素途径影响番茄激素信号转导。冠菌素与ABA结构相近,功能部分重叠,都能调节植物的生长和抗逆性,但冠菌素影响植物抗逆性以及与其他内源激素之间的关系仍需进一步研究。

参考文献

- 何钟佩(1993). 农作物化学控制实验指导. 北京: 北京农业大学出版社, 60~68
- 柯德森, 孙谷畴(2004). 超氧阴离子自由基对绿豆黄化幼苗ACC合酶的影响. 热带亚热带植物学报, 12 (6): 495~500
- 兰彦平, 韩振海, 许雪峰(2004). 水分胁迫下苹果实生苗茉莉酸的积累及其与水分的关系. 园艺学报, 31 (1): 16~20
- 汪宝卿, 李召虎, 翟志席, 段留生(2006). 冠菌素及其生理功能. 植物生理学通讯, 43 (3): 503~510

- 闫芝芬, 魏建昆, 周雯(1999). 冠菌素和茉莉酸对高粱幼苗耐水分胁迫的诱导效应. 中国农学通报, 15 (5): 11~14
- Benedetti CE, Xie DX, Turner JG (1995). *COII*-dependent expression of an *Arabidopsis* vegetative storage protein in flowers and siliques and in response to coronatine or methyl jasmonate. *Plant Physiol*, 109 (2): 567~572
- Ferguson IB, Mitchell RE (1985). Stimulation of ethylene production in bean leaf discs by the pseudomonad phytotoxin coronatine. *Plant Physiol*, 77 (4): 969~973
- Grulich F, Yoshihara T, Ichihara A (1995). Coronatine, a bacterial phytotoxin, acts as a stereospecific analog of jasmonate type signals in tomato cells and potato tissue. *J Plant Physiol*, 147 (3/4): 359~366
- Hattori T, Inanaga S, Araki H, An P, Morita S, Luxova M, Lux A (2005). Application of silicon enhanced drought tolerance in *Sorghum bicolor*. *Physiol Plant*, 123 (4): 459~466
- Hause B, Demus U, Teichmann C, Parthier B, Wasternack C (1996). Developmental and tissue-specific expression of JIP-23, a jasmonate-inducible protein of barley. *Plant Cell Physiol*, 37 (5): 641~649
- Kenyon JS, Turner JG (1992). The stimulation of ethylene synthesis in *Nicotiana tabacum* leaves by the phytotoxin coronatine. *Plant Physiol*, 100 (1): 219~224
- Koda Y, Kikuta Y, Kitahara T, Nishi T, Mori K (1992). Comparisons of various biological activities of stereoisomers of methyl jasmonate. *Phytochemistry*, 31 (4): 1111~1114
- Koda Y, Takahashi K, Kikuta Y, Grulich F, Toshima H, Ichihara A (1996). Similarities of the biological activities of coronatine and coronafacic acid to those of jasmonic acid. *Phytochemistry*, 41 (1): 93~96
- Luan S (2002). Signalling drought in guard cells. *Plant Cell Environ*, 25 (2): 229~237
- Schüler G, Mithöfer A, Baldwin IT, Berger S, Ebel J, Santos JG, Herrmann G, Holscher D, Kramell R, Kutchan TM et al (2004). Coronalon: a powerful tool in plant stress physiology. *FEBS Lett*, 563 (1/3): 17~22
- Uppalapati SR, Ayoubi P, Weng H, Palmer DA, Mitchell RE, Jones W, Bender CL (2005). The phytotoxin coronatine and methyl jasmonate impact multiple phytohormone pathways in tomato. *Plant J*, 42 (2): 201~217