

脱落酸在植物体细胞胚胎发生中的调控作用*

霍妙娟^{1,2} 魏岳荣^{2**} 胡家金¹ 彭昕琴¹ 黄秉智² 杨 护²

(1 湖南农业大学生物科学技术学院 长沙 410128 2 广东省农业科学院果树研究所 广州 510640)

摘要 脱落酸是一种具有全面生理功能的植物激素,在植物体细胞胚胎发生发育过程中具有重要的作用。根据国内外最新的研究文献,从脱落酸对植物体细胞胚胎发生的影响、植物体细胞胚胎发生过程中内源脱落酸含量的变化、脱落酸对体细胞胚胎发生过程中基因表达、信号转导的调控和转基因的表达调控入手,概述了脱落酸在植物体细胞胚胎发生中的调控作用。

关键词 脱落酸 体细胞胚胎 基因表达 信号转导

中图分类号 Q593.4

脱落酸(abscisic acid, ABA)是20世纪60年代人们在研究树木休眠过程中分离的一种具有全面生理功能的植物激素,在植物体内主要有两种功能,一是能抑制植物细胞伸长和分裂,诱导种子休眠、防止过早萌发;二是介导植物对环境胁迫如高盐、干旱、低温等产生应答。

在植物体细胞胚胎(以下简称体胚)的发生过程中,植物生长调节剂的作用尤为重要,阐明它们在体胚发生中的作用机理有利于更好地认识体胚发生的本质。大量研究表明,ABA对植物体胚的发生发育有重要作用^[1,2],添加适量的外源ABA可明显地提高体胚发生的频率与质量^[3~7]。近年来,ABA对植物体胚发生的影响及其调控机制的研究较多,本文就目前的相关研究进行概述。

1 外源 ABA 与植物体胚发生

ABA对植物体胚发生的促进作用既表现在愈伤组织诱导阶段,也表现在体胚诱导、发育成熟以及萌发阶段。

在间接体胚发生途径中,ABA可促进禾谷类植物小麦、大麦和水稻等植物愈伤组织的诱导,提高分化率。祁永斌等^[8]和任江萍等^[9]分别证明加入ABA有助于小麦和大麦胚性愈伤组织的形成且能够有效抑制

体胚过早萌发;陈军营等^[10]报道浓度为0.1mg/L ABA对小麦幼胚愈伤组织的诱导效果最好;在水稻愈伤组织诱导的研究中,于分化培养基中添加适量的ABA能够提高籼稻愈伤组织的分化率^[11];提高ABA的浓度可以提早籼稻扬稻6号愈伤组织出现^[12]。

大量研究证明,ABA对改善愈伤组织的状态具有较好的作用。提高培养基中ABA含量,有利于增加培养基的渗透势,促使细胞处于逐渐脱水状态。对于松软无定型、呈果冻状、水浸状或棉絮状的愈伤组织来说,添加ABA可促使其逐渐转变为结构致密的胚性愈伤组织。例如,任江萍等^[13]报道,在小麦的愈伤组织诱导和继代过程中添加低浓度的ABA,可使松散的愈伤组织变得致密而稳定。李双成等^[14]和贺杰等^[15]在水稻、结缕草的研究中也观察到同样的现象。ABA和NAA联合处理使用能有效诱导水稻原生质体再生的非胚性愈伤组织向胚性愈伤组织的发展^[16]。姜华等^[17]以长期培养的水稻愈伤组织为材料,用不同浓度ABA对其进行前处理后观测愈伤组织的结构变化、植株再分化率、不定胚和器官分化的形成的结果表明,经10mg/L ABA预处理的愈伤组织外缘部分表现出禾本科类不定胚形成前期的形态结构,预处理的不仅分化时间缩短1周,而且植株再生率明显提高,说明ABA对其细胞再分化进程有明显的促进作用。

在体胚诱导过程中,添加ABA可促进枸杞、棉花和胡萝卜等植物体胚的发生。崔凯荣等^[4]以枸杞无菌苗叶片为外植体,在MS + 0.2 mg/L 2,4-D培养基中诱

收稿日期:2007-07-17 修回日期:2007-09-03

* 广东省自然科学基金博士启动项目(5300966),广东省科技计划资助项目(2005B20901017)

** 通讯作者,电子信箱:weid18@163.com

导脱分化形成了愈伤组织,此种愈伤组织不经继代直接转入无激素的MS培养基中不能形成体细胞胚,但添加 $4\mu\text{mol/L}$ ABA后则可通过正常体胚发生途径形成再生植株。ABA对提高优质山茶体细胞胚的形成非常有效,介于20~70目的成熟体胚可达到75%^[18],也能增加金雀花(*Genista monosperma* Lam)的鱼雷形胚发生^[19],还能明显促进甘薯^[20]和棉花^[21]体胚的发生。高述民^[22]的研究证明, $10\mu\text{mol/L}$ ABA可促使胡萝卜体胚的发生提早7天,而且子叶胚处于调控状态。

在体胚发育过程中,ABA能促进体胚的成熟,抑制体胚的过早萌发,并可抑制畸形胚的产生。Robert^[23]指出,ABA能显著抑制内地云杉(interior spruce)体胚提前萌发,促进子叶期胚中贮藏蛋白积累。ABA抑制畸形胚的形成与处理浓度以及胚的发育时期有关, 0.2mg/L ABA处理土当归(*Aralia cordata* Thunb)的鱼雷形胚和子叶胚,分别出现65.9%和73%的次生胚;ABA浓度提高后,次生胚形成急剧减少;以之处理的球形胚和心形胚则无次生胚的形成^[24]。

林侃等^[25]报道,在体胚萌发过程中, 0.5mg/L ABA能促进新疆天山雪莲体胚的萌发和再生。在美洲落叶松体胚诱导培养基和成熟培养基中添加 0.25mg/L ABA能显著增加成株率^[26]; 2.0mg/L 2,4-D + 16mg/L AgNO_3 + 0.25mg/L ABA能显著改善木薯体胚的成熟,其出芽率高达95%^[27]。

在直接体胚发生途径中, 0.2 或 0.3mg/L ABA能诱导南非玻璃殿(*Haworthia limifolia*)和高文鹰爪(*Haworthia. Koelmanniorum*)叶片体细胞直接发育为成熟体胚^[28]。Nishiwaki等^[29]用ABA作为唯一的生长调节剂诱导胡萝卜幼苗体胚发生时,发现体胚发生量与ABA浓度有关,ABA浓度为 10^{-4}mol/L 的体胚发生数量最大。 $2.5\sim 5\mu\text{mol/L}$ 的ABA则可诱导椰子的不成熟胚发生大量体胚,此种体胚可萌发形成茎尖长成完整的植株^[5]。

ABA对植物体胚发生也有抑制作用。周玲艳等^[30]在水稻愈伤组织的继代培养基中加入一定量的ABA后,其愈伤组织的分裂生长受到一定程度的抑制,且抑制程度与浓度存在一定的相关性。赵元增等^[31]也认为加入ABA后小麦愈伤组织的质量变差。

至于ABA对植物体胚发生的抑制作用,魏岳荣等^[32]、Lee等^[33]和Dong等^[34]等曾经报道,在开始诱导体胚时加入一定量的ABA能分别抑制贡蕉、火炬松

和白云杉胚性培养物体胚的发生。据分析,ABA对愈伤组织诱导和体胚发生的抑制作用可能与作物种类、基因型、处理时体胚发育时期以及作用浓度、时间等因素有关。

ABA对体胚发生的调节作用除了与使用浓度、培养条件如光照、作用时间等有关外,与其他物质(PEG、 AgNO_3 、蔗糖和甘露醇等)协同作用。据齐力旺等^[35]报道, 18.9mg/LABA 、 88.8g/L PEG4000与 AgNO_3 10.8mg/L 协同作用,诱导获得的华北落叶松体胚数最多。 0.1mg/L ABA与 2.5mg/L 或 5.0mg/L AgNO_3 的协同作用最有利于小麦幼胚愈伤组织的形成和分化^[10]、 3mg/L ABA和 60g/L 蔗糖能诱导获得非洲万寿菊胚性愈伤组织的体胚发生^[36]、 2mmol/L ABA与 200mmol/L 蔗糖的协同作用下获得的印度娃儿藤体胚发生率高达95%^[37]。Kikuchi等^[38]认为外源ABA和胁迫处理对胡萝卜体胚发生是必须的。

总之,外源ABA对体细胞胚发生既有促进作用,也有抑制作用。不同的植物对ABA的需求是不同的,其最佳浓度与植物的种类和基因型直接有关。

2 ABA对植物体胚发生的调控机制

2.1 植物体胚发生过程中的内源ABA含量变化

在体胚发生过程中,不同植物的内源ABA含量呈现不同的变化。Kamada等^[39]和韩碧文等^[40]先后报道:在胡萝卜细胞培养过程中,内源ABA含量一直保持比较低的水平,但从非胚性细胞转化为胚性细胞和由胚性细胞团发育形成有形态结构的球形胚这两个体胚发生的质变阶段中,均伴随着内源ABA含量的增加。程玉兰等^[41]用酶联免疫技术分析以不同浓度蔗糖处理的胡萝卜体胚和胚性器官中内源ABA水平的结果表明,内源ABA含量随着胚的生长呈上升趋势,在子叶胚时达最大值。崔凯荣等^[4]在枸杞的体胚发生体系观察到,当愈伤组织转入到分化培养基后的第1天,内源ABA含量显著升高,并迅速达到峰值;分化培养后的第15天,内源ABA含量达到第2个峰值,而这两个峰值出现的时间正好是胚性细胞启动分化期和球形胚形成期。其作用机理可能是由于脱落酸直接或间接激活相关基因表达形成特异性胚性蛋白质组分,从而为胚性细胞的发生与发育奠定分子基础。在党参^[42]、龙眼^[43]和荔枝^[44]的体胚发生中也观察到相似的ABA含量变化趋势。

2.2 ABA 对植物体胚发生相关基因表达的调控

体细胞胚发生的基因表达调控是一个相当复杂的过程,它不仅涉及到胚胎发育本身的相关基因的有序表达,同时还涉及到对培养条件作出反应的相关基因的表达。ABA 是影响体细胞胚分化的关键物质,大量实验表明,ABA 能激活某些植物体细胞胚发生的特异基因表达,进而大量合成与体细胞胚分化相关的蛋白,如:贮藏蛋白、胚胎特异性蛋白以及与胚胎成熟有关的晚期胚胎丰富蛋白(LEA)。现在已经从研究胚胎发生的模式植物胡萝卜中分离出一些与体胚发生相关的基因,如 *DC8*^[45]、*DC59*^[46]、*ECP31*^[47] 和 *ECP 40*^[48],*DC8*、*ECP31*、*ECP40* 的表达产物均为 LEA,*DC59* 的表达产物为 Oleosin,此外,*DC8*、*DC59* 的表达时期在心形胚,而另两个基因的表达则在原胚时期。ABA 在植物体胚的发生发育中起重要作用,关键在于其对这些相关基因表达的调控,在体胚发生发育的不同时期用 ABA 处理后,这些基因表达的水平不相同,说明不同的基因在体胚发生中所起的作用不同。在鹰嘴豆的体胚发生中,以 ABA 处理后可产生 3 种特异的 cDNA 克隆,*GAB-8*、*GAB-9*、*GAB-11*。mRNA 的体外翻译和 Northern 印迹分析表明,这 3 种克隆的表达产物 LEA 与胚的成熟有关^[49]。Shiota 等^[50] 从胡萝卜体细胞胚的 cDNA 文库中分离到与拟南芥 *ABI3* 基因同源的基因,*C-ABI3* 基因,它在胚性细胞、体胚和发育的种子中特异表达,并且其表达与内源 ABA 有关。Dong 等^[51,52] 以白云衫为材料从其子叶胚中分离到 28 个 cDNA,并观察到这些 cDNA 的表达对 ABA 有不同的反应。在 1997 年,又从白云衫子叶胚 cDNA 文库中分离和鉴定了 5 个 ABA 应答 cDNA,*PgEMB5*、12、14、15、23,其中 *PgEMB 12*、14、15 预测编码同源但不同的 LEA,而 *PgEMB5* 和 23 与已知的 DNA 序列几乎无同源性。Linacero 等^[53] 用 ABA 处理甘蔗两个品种的胚性和非胚性愈伤组织研究体细胞胚胎发生过程中 ABA 与基因表达的关系的结果表明,经 ABA 处理的胚性愈伤组织中所有的 *Lea* cDNAs 都显著提高,但在非胚性愈伤组织中则观察的是其 mRNA 有不同程度的积累。姜华等^[54] 在水稻的愈伤组织中分离出了 2 个脱落酸特异诱导蛋白 A1 和 A2,推测这 2 个蛋白在胚(不定胚)的形成过程中起重要作用。Chono 等^[55] 从大麦中克隆出 3 个 cDNAs,*HvNCED1*、*HvNCED2*、*HvCYP707A1*。通过基因表达和 ABA 定量分析证明:在大麦胚发育的前期和中期阶段,*HvNCED2* 在增加 ABA 含量方面起着重要作用,而在后

期阶段,*HvCYP707A1* 对 ABA 含量的降低起作用。由此可知,在不同植物的胚发育阶段,由于 ABA 的作用不同会产生不同基因的表达。

2.3 ABA 对植物体胚发生信号转导的调控

ABA 对体胚发生的调控,实质上是一个细胞信号转导过程。现在有关 ABA 的研究主要是其作为干旱信号在保卫细胞中所起的作用,ABA 信号首先通过细胞受体被识别,然后跨膜传递给胞内第二信使,在细胞内通过信号转导网络进行信号传递、放大、整合,最终直接引起酶活性的变化或基因表达的改变,从而导致生理效应。目前,对 ABA 受体的研究取得了很大的进展。Razem 等^[56] 在 2006 年首次报道了 ABA 的受体 FCA,它是一种调控开花时间的 RNA 结合蛋白,以高亲和力与 ABA 结合,参与对开花和根形成的调控。我国学者张大鹏教授(2006)研究小组多年来通过生物化学方法分离 ABA 结合蛋白,最近提纯了一种高亲和力的 ABA 特异结合蛋白,命名为 ABAR,分子遗传学试验鉴定该蛋白为一种介导种子发育、幼苗生长和叶片气孔行为的 ABA 受体,这种蛋白的基因可以编码镁离子螯合酶(Mg-chelatase, *CHLH*) H 亚基^[57]。2007 年,北京生命科学研究所马力耕博士研究组发现 G 蛋白偶联受体 GCR2 也具有 ABA 受体的性质和功能,该受体通过与异三聚体 G 蛋白 α 亚基直接相互作用传递 ABA 信号并调控 ABA 众多反应^[58]。迄今 ABA 已有 3 个不同的受体,对这些受体特异性功能的深入研究有助于理解植物发育过程中 ABA 作用的多样性,有助于我们理解 ABA 作用的应答机制^[59]。

目前 ABA 对植物体胚发生的信号转导的研究还鲜见报道,Nishiwaki 等^[29] 认为 ABA 在胡萝卜的体细胞胚发生过程中起着信号物质的作用。大量实验证明,外源 ABA 和内源 ABA 对植物体胚的发生发育都有一定的作用,说明在胞内和胞外都存在一定的 ABA 受体位点。鉴于植物的体细胞胚胎发生发育因其与合子胚发育过程十分类似,在植物发育的研究中具有重要的参考价值,结合新发现的 3 种 ABA 受体及其提供的启发,是否在植物体胚的发生发育过程中这些受体也起着一定的作用或者存在不同类型的受体,其信号又是如何通过传递、放大和整合,最终达到调控作用? 这些方面都需要我们深入探讨。

2.4 ABA 对转化外源基因的表达调控

实验证明,ABA 能诱导一些特异蛋白的合成,还能调控某些科植物的胚胎特异性基因的表达,维护胚胎

发生途径,并在后期保护胚芽。Marcotte 等^[60]在转化的水稻原生质体的实验中,用 ABA 诱导成功转入了小麦胚胎发生基因的启动子(Em),从而证明 ABA 对某些植物胚胎特异性基因表达的重要调控作用。Wu 等^[61]将拟南芥的两个对 ABA 敏感的基因(RD29A 和 KIN2)的启动子分别与 GUS 基因相连,用显微注射技术将其导入番茄表皮细胞,发现 ABA 能够诱导 GUS 基因的表达。Furtado 等^[62]报道了在转化的大麦和水稻中,Em 控制绿色荧光蛋白(green fluorescent protein)的表达,当用 ABA 处理时在成熟的糊粉细胞中能够检测到 Em-gfp 的表达。ABA 还能诱导一些对植物渗透压调节和保护有关的基因表达^[63]。

3 结 语

综上所述,尽管 ABA 在植物的体胚发生发育的作用取得了可喜的研究成果,但目前主要侧重于前期对植物体胚发生作用的研究,而其作用机理方面的相关研究较少。根据作者课题组前期的研究结果,在 ABA 对香蕉体胚发生调控中存在很多问题甚至歧异需要解决,如 ABA 的添加会导致体胚的严重愈伤化、体胚发育不同步和胚质量下降等。因此,今后应该加强研究的问题是:(1)ABA 对不同的种属植物愈伤诱导和体胚发生的影响及其相关性研究;(2)采用 ABA 和 ABA 合成抑制剂氟洛列酮(fluridione)来研究其对植物体胚发生调控作用的机理,重点探讨其对体胚发生过程中内源激素、相关基因表达的调控、蛋白质组学及其相关性研究。由于单细胞起源的体胚发生体系是理想的外源基因操作体系,体胚发生的研究在基因工程、体细胞融合、细胞突变体诱导、人工种子、杂种合子胚的挽救等领域都有着广阔的应用前景。作者期望通过对 ABA 对植物体胚发生调控机制的研究,能够阐述其作用机理,从而优化体胚发生程序,对于在理论上理解高等植物胚胎发生过程当中的形态建成,对于实践中应用生物技术培育植物新品种均很重要。

参考文献

- [1] Hart G M, Menis F. Trans-acting factors involved in tobacco B-1,3-glucanase gene expression. *Plant Physiol*, (sup), 1991, 96 (1): 96
- [2] Mundy J, Shinozaki K Y, Chua N H. Nuclear proteins bind conserved elements in the abscisic acid-responsive promoter of a rice rab gene. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1990, 97: 1406 ~ 1410
- [3] Li B, Wolyn D J. The effects of ancymidol, abscisic acid, uniconazole and paclobutrazol on somatic embryogenesis of *Asparagus*. *Plant Cell Rep*, 1995, 14(8): 529 ~ 533
- [4] 崔凯荣, 裴新梧, 秦琳, 等. ABA 对枸杞体细胞胚发生的调节作用. *实验生物学报*, 1998, 31(2): 195 ~ 201
Cui K R, Pei X W, Qin L, et al. *Acta Biologiae Experimentalis Sinica*, 1998, 31(2): 195 ~ 201
- [5] Fernando S C, Gamage C K. Absciscic acid induced somatic embryogenesis in immature embryo explants of coconut (*Cocos nucifera* L.). *Plant Sci*, 2000, 151(2): 193 ~ 198
- [6] Nakagaw H, Saijyo T, Yamauchi N, et al. Effects of sugars and abscisic acid on somatic embryogenesis from melon (*Cucumis melo* L.) expanded cotyledon. *Scientia Horticulturae*, 2001, 90: 85 ~ 92
- [7] Stasolla C, Yeung E C. Recent advances in conifer somatic embryogenesis: improving somatic embryo quality. *Plant Cell Tiss Org*, 2003, 74: 15 ~ 35
- [8] 祁永斌, 李和平, 廖玉才. 不同小麦品种成熟胚愈伤组织诱导及分化的研究. *华中农业大学学报*, 2005, 24(2): 117 ~ 120
Qi Y B, Li H P, Liao Y C. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 2005, 24(2): 117 ~ 120
- [9] 任江萍, 李磊, 王新国. 大麦幼胚离体培养条件的建立. *麦类作物学报*, 2005, 25(6): 25 ~ 28
Ren J P, Li L, Wang X G. *Journal of Triticeae Crops*, 2005, 25 (6): 25 ~ 28
- [10] 陈军营, 文付喜, 何盛莲, 等. ABA 和 AgNO₃ 对小麦幼胚愈伤组织诱导和分化的影响. *麦类作物学报*, 2006, 26(2): 46 ~ 48
Chen J Y, Wen F X, He S L, et al. *Journal of Triticeae Crops*, 2006, 26(2): 46 ~ 48
- [11] 高三基, 陈如凯, 马宏敏. 影响籼稻成熟胚愈伤组织植株再生频率的几个因素. *作物学报*, 2004, 30(12): 1254 ~ 1258
Gao S J, Chen R K, Ma H M. *Acta Agronomica Sinica*, 2004, 30 (12): 1254 ~ 1258
- [12] 李霞, 陈婷, 周月兰. 籼梗稻成熟胚愈伤组织培养力的比较. *南京师范大学报(自然科学版)*. 2005, 28(4): 103 ~ 108
Li X, Chen T, Zhou Y L. *Journal of Nanjing Normal University (Natural Science)*, 2005, 28(4): 103 ~ 108
- [13] 任江萍, 尹钧, 师学珍, 等. 小麦转基因再生植株培养体系的优化. *华北农学报*, 2003, 18(1): 22 ~ 25
Ren J P, Yin J, Shi X Z, et al. *Acta Agriculturae Boeall-Sinica*, 2003, 18(1): 22 ~ 25
- [14] 李双成, 王世全, 尹福强, 等. 籼稻成熟胚愈伤组织培养影响因素研究. *四川农业大学学报*, 2004, 22(4): 296 ~ 331
Li S C, Wang S Q, Yin F Q, et al. *Journal of Sichuan Agricultural University*, 2004, 22(4): 296 ~ 331

- [15] 贺杰,校现周,李瑞芬. 结缕草成熟胚愈伤组织的诱导及再生体系的研究. 山西农业大学学报,2005,25(3): 211 ~ 213
He J, Xiao X Z, Li R F. Journal of Shanxi Agricultural University,2005,25(3): 211 ~ 213
- [16] 张栋,陈季楚. ABA、NAA 诱导水稻胚性愈伤组织的研究. 实验生物学报,1995,28(3):329 ~ 337
Zhang D, Chen J C. Acta Biologiae Experimentalis Sinica, 1995,28(3): 329 ~ 337
- [17] 姜华,陈静,高晓玲,等. ABA 对水稻愈伤组织、不定胚发育及其植株再生的影响. 作物学报. 2006,32(9): 1379 ~ 1383
Jiang H, Chen J, Gao X L, et al. Acta Agronomica Sinica, 2006, 32(9): 1379 ~ 1383
- [18] Du K J, Cao H J, Zhang H, et al. Establishment of a system with high synchronous frequency of somatic embryogenesis and embryo seedling formation in *Camellia sinensis* var *assamica*. Acta Botanica Sinica, 1997, 39(12): 1126 ~ 1130
- [19] Ruffoni B, Rabaglio M, Semeria L, et al. Improvement of micropropagation of *Genista monosperma* Lam. by abscisic acid treatment. Plant Cell Tissue and Org Cul, 1999, 57(3): 223 ~ 225
- [20] Zheng Q, Dessai A P, Prakash C S. Rapid and repetitive plant regeneration in sweet potato via somatic embryogenesis. Plant Cell Rep, 1996, 15(6): 381 ~ 385
- [21] 王清连,王敏,师海荣. 植物激素对棉花体细胞胚胎发生的诱导及调节作用. 生物技术通讯, 2004, 15(6): 577 ~ 579
Wang Q L, Wang M, Shi H R. Letters in Biotechnology, 2004, 15(6): 577 ~ 579
- [22] 高述民. ABA 和 PEG 对胡萝卜体细胞胚诱导和调控的影响. 西北农林科技大学学报, 2001, 29(2): 13 ~ 16
Gao S M. Journal of Northwest Science and Technology University of Agriculture and Forestry, 2001, 29(2): 13 ~ 16
- [23] Robert D R . Abscisic acid and mannitol promote early development, maturation and storage protein accumulation in somatic embryos of interior spruce. Physiol Plant, 1991, 83: 247 ~ 254
- [24] Lee K S, Lee J C, Soh W Y. Effects of ABA on secondary embryogenesis form somatic embryos induced from inflorescence culture of *Aralia cordata* Thunb. J plant Biol, 1998, 41(3): 187 ~ 192
- [25] 林侃,王晓军,赵民安,等. 新疆天山雪莲体胚诱导与分化研究. 西北植物学报, 2006, 26(7): 1351 ~ 1354
Lin K, Wang X J, Zhao M A, et al. Botanica Boreali - Occidentalia Sinica, 2006, 26(7): 1351 ~ 1354
- [26] Klimaszewska K, Devantier Y, Lachance D, et al. *Larix laricina* (Tamarack): Somatic embryogenesis and genetic transformation. Canad J Forest Res, 1997, 27(4): 538 ~ 550
- [27] 祝骥,黄毓文,梁承邺. 提高木薯循环培养的次生体胚再生植株频率研究. 热带亚热带植物学报, 1998, 6(2): 144 ~ 151
Zhu J, Huang Y W, Liang C Y. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 1998, 6(2): 144 ~ 151
- [28] Mycock D J, Watt M P, Hannweg K F, et al. Somatic embryogenesis of two indigenous South African *Haworthia* spp. (*H. limifolia* and *H. koelmanniorum*). South African Journal of Botany, 1997, 63(6): 345 ~ 350
- [29] Nishiwaki M, Fujino K, Koda Y, et al. Somatic embryogenesis induced by the simple application of abscisic acid to carrot (*Daucus carota* L.) seedlings in culture. Planta, 2000, 211(5): 756 ~ 759
- [30] 周玲艳,秦华明,谢俊平,等. 提高水稻愈伤组织再生频率的研究. 种子, 2006, 25(7): 28 ~ 31
Zhou L Y, Qin H M, Xie J P, et al. Seed, 2006, 25(7): 28 ~ 31
- [31] 赵元增,茹振钢,李淦. 小麦幼胚胚性愈伤组织诱导和再分化研究. 河南农业科学, 2006, (2): 31 ~ 34
Zhao Y Z, Ru Z G, Li G. Journal of Henan Agricultural Sciences, 2006, (2): 31 ~ 34
- [32] 魏岳荣,杨护,黄秉智,等. Picloram, ABA 和 TDZ 对香蕉体细胞胚胎发生的影响. 园艺学报, 2007, 34(1): 81 ~ 86
Wei Y R, Yang H, Huang B Z, et al. Acta Horticulturae Sinica, 2007, 34(1): 81 ~ 86
- [33] Lee H S, Ahn B J. Rapid multiplication of carnation through somatic embryogenesis from flower bud-induced callus. Journal of the Korean Society for Horticultural Science, 1997, 38(6): 771 ~ 775
- [34] Dong J Z, Perras M R, Abrams S R. Gene expression patterns, and uptake and fate of fed ABA in white spruce somatic embryo tissues during maturation. J Exp Bot, 1997, 48(307): 277 ~ 287
- [35] 齐力旺,韩一凡,李玲. 应用 311-A 最优回归设计研究 ABA、PEG4000 及 AgNO₃ 对落叶松体细胞胚发生数量的影响. 生物工程学报, 2001, 17(1): 84 ~ 89
Qi L W, Han Y F, Li L. Chinese Journal of Biotechnology, 2001, 17(1): 84 ~ 89
- [36] Beshpalhok F, Hattori K. Friable embryogenic callus and somatic embryo formation from cotyledon explants of African marigold (*Tagetes erecta* L.). Plant Cell Rep, 1998, 17(11): 870 ~ 875
- [37] Thomas D T. Effect of sugars, gibberellic acid and abscisic acid on somatic embryogenesis in *Tylophora indica* (Burm. f.) Merrill. Chinese Journal of Biotechnology, 2006, 22(3): 465 ~ 471

- [38] Kikuchi A, Sanuki N, Higashi K, et al. Absciscic acid and stress treatment are essential for the acquisition of embryogenic competence by carrot somatic cells. *Planta*, 2006, 223(4): 637 ~ 645
- [39] Kamada H, Hiroshi Harada. Changes in the endogenous level and effects of ABA during somatic embryogenesis of *Daucus carota* L. . *Plant Cell Physiol*, 1981, 22(8): 1423 ~ 1429
- [40] 韩碧文, 李颖章. 植物组织培养中器官建成的生理生化基础. *植物学通报*, 1993, 10(2): 195 ~ 201
- Han B W, Li Y Z. *Chinese Bulletin of Botany*, 1993, 10(2): 195 ~ 201
- [41] 程玉兰, 刁丰秋, 吴乃虎, 等. 蔗糖调控培养对胡萝卜体细胞胚内源 ABA 水平的效应. *植物学报*, 1999, 41(7): 761 ~ 765
- Cheng Y L, Diao F Q, Wu N H, et al. *Acta Botanica Sinica*, 1999, 41(7): 761 ~ 765
- [42] 王毓美, 孟玉玲, 贾敬芬. 党参体细胞胚胎发生早期阶段内源脱落酸和细胞分裂素的变化. *西北植物学报*, 1997, 17(6): 146 ~ 152
- Wang Y M, Meng Y L, Jia J F. *Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 1997, 17(6): 146 ~ 152
- [43] 赖钟雄, 陈春玲. 龙眼体细胞胚胎发生过程中的内源激素变化. *热带作物学报*, 2002, 23(2): 41 ~ 47
- Lai Z X, Chen C L. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2002, 23(2): 41 ~ 47
- [44] 车建美, 赖钟雄, 赖呈纯. 等. 荔枝体细胞胚胎发生早期的 3 种内源激素含量变化. *热带作物学报*, 2005, 26(2): 55 ~ 61
- Che J M, Lai Z X, Lai C C, et al. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2005, 26(2): 55 ~ 61
- [45] Franz G, Hatzopoulos P, Jones T J, et al. Molecular and genetic analysis of an embryonic DC8, from *Daucus carota* L. . *Mol Gen Genet*, 1989, 218: 143 ~ 151
- [46] Hatzopoulos P, Franz G, Choy L, et al. Interaction of nuclear factors with upstream sequences of a lipid body membrane protein gene from carrot. *Plant Cell*, 1990, 2: 457 ~ 467
- [47] Kiyosue T, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K, et al. Isolation and characterization of a cDNA that encodes ECP31, an embryogenic-cell protein from carrot. *Plant Mol Biol*, 1992, 19: 239 ~ 249
- [48] Kiyosue T, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K, et al. cDNA cloning of ECP40, an embryogenic-cell protein in carrot, and its expression during somatic and zygotic embryogenesis. *Plant Mol Biol*, 1993, 21(6): 1053 ~ 1068
- [49] Colorado P. Expression of three ABA-regulated clones and their relationship to maturation processes during the embryogenesis of chickpea seeds. *Physiol Plant*, 1995, 94: 1 ~ 6
- [50] Shiota H, Satoh R, Watabe K, et al. C - ABI3, the carrot homologue of the Arabidopsis ABI3, is expressed during both zygotic and somatic embryogenesis and functions in the regulation of embryo-specific ABA-inducible genes. *Plant Cell Physiol*, 1998, 39(11): 1184 ~ 1193
- [51] Dong J Z, Dunstan D I. Expression of abundant mRNAs during somatic embryogenesis of white spruce [*Picea glauca* (Moench) Voss]. *Planta*, 1996, 199: 459 ~ 466
- [52] Dong J Z, Dunstan D I. Characterization of cDNAs representing five abscisic acid - responsive genes associated with somatic embryogenesis in *Picea glauca*, and their responses to abscisic acid stereo structure. *Planta Heidelberg*, 1997, 203(4): 448 ~ 453
- [53] Linacero R, Lopez-Bilbao M G, Vazquez A M. Expression of different abscisic acid - responsive genes during somatic embryogenesis in sugarcane (*Saccharum officinarum*). *Protoplasma*, 2001, 217(4): 199 ~ 204
- [54] 姜华, 万佳, 高晓玲, 等. 水稻愈伤组织中脱落酸特异诱导蛋白的纯化及分析. *中国水稻科学*, 2006, 20(6): 583 ~ 588
- Jiang H, Wan J, Gao X L, et al. *Chinese Journal of Rice Science*, 2006, 20(6): 583 ~ 588
- [55] Chono M, Honda I, Shinoda S, et al. Field studies on the regulation of abscisic acid content and germinability during grain development of barley: molecular and chemical analysis of pre-harvest sprouting. *J Exp Bot*, 2006, 57(10): 2421 ~ 2434
- [56] Razem F A, El-Kereamy A, Abrams S R, et al. The RNA - binding protein FCA is an abscisic acid receptor. *Nature*, 2006, 439: 290 ~ 294
- [57] Shen Y Y, Wang X F, Wu F Q, et al. The Mg - chelatase H subunit is an abscisic acid receptor. *Nature*, 2006, 443: 823 ~ 826
- [58] Liu X, Yue Y, Li B, et al. A G protein-coupled receptor is a plasma membrane receptor for the plant hormone abscisic acid. *Science*, 2007, 315: 1712 ~ 1716
- [59] 种康, 瞿礼嘉, 袁明, 等. 2006 年中国植物科学若干领域重要研究进展. *植物学通报*, 2007, 24(3): 253 ~ 271
- Zhong K, Qu L J, Yuan M, et al. *Chinese Bulletin of Botany*, 2007, 24(3): 253 ~ 271
- [60] Marcotte R, Russell S H, Quatrano R S. Absciscic acid - responsive sequences from the Em gene of wheat. *The Plant Cell*, 1989, 1: 969 ~ 976
- [61] Wu Y, Kuzma J, Marechal E, et al. Absciscic acid signaling through cyclic ADP - ribose in plants. *Science*, 1997, 278(5346): 2126 ~ 2130
- [62] Furtado A, Henry R J. The wheat Em promoter drives reporter gene expression in embryo and aleurone tissue of transgenic barley and rice. *Plant Biotechnol J*, 2005, 3(4): 421 ~ 434

[63] 王关林,方宏筠. 植物基因工程原理与技术. 北京: 科学出版社,1998. 360 ~ 364

Wang G L, Fang H G. Principle and Technology of Plant Genetic Engineering. Beijing: Science Press,1998. 360 ~ 364

Regulatory Role of Absciscic Acid in Plant Somatic Embryogenesis

HUO Miao-juan^{1,2} WEI Yue-rong² HU Jia-jin¹ PENG Xin-qin¹ HUANG Bing-zhi² YANG Hu²

(1 College of Biological Science and Technology, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China)

(2 Fruit Research Institute, Guangdong Academy of Agricultural Sciences, Guangzhou 510640, China)

Abstract Absciscic acid (ABA) is a vital phytohormone with comprehensive physiological function, and plays an important role in plant somatic embryogenesis and development. According to the latest research literatures, the regulatory role of ABA in plant somatic embryogenesis is reviewed on five aspects, including the effect of exogenous ABA on plant somatic embryogenesis, change of endogenous ABA content in different development stages of plant somatic embryogenesis, the regulation of ABA on gene expression, signal transduction and transgenic expression during somatic embryogenesis.

Key words Absciscic acid Somatic embryo Gene expression Signal transduction

安捷伦科技参展第十二届北京分析测试学术报告会及展览会

全球领先的跨国公司安捷伦科技近日在中国分析仪器行业最大的展览会——第十二届北京分析测试学术报告会及展览会 (BCEIA) 上展示了其代表业界最高水准的全线分析产品。这是安捷伦连续第十二次参加该盛会, 展现了安捷伦作为市场领跑者的雄厚实力, 受到广大专业用户和媒体的关注。

安捷伦高层负责人表示, BCEIA 是一个在世界上都很有影响力的展览会, 通过历次参展经历明确感受到展会水平在不断地成长, 中国的快速发展更让安捷伦意识到中国仪器市场的巨大潜力。目前, 安捷伦已可以为中国用户提供很多新产品, 这些产品广泛应用于食品安全、环境保护、石油石化、国土安全、医药分析和生命科学等领域。同时, 安捷伦在市场开发、售后服务和技术支持等方面拥有强大的专业队伍, 能够为中国用户提供最好最完善的服务。安捷伦已经在上海建立了研究开发队伍和生产制造工厂, 从而针对中国用户的需要进行仪器设计。

安捷伦科技生命科学与化学分析事业部大中华区总经理牟一萍女士表示, 今年安捷伦的客户服务体系通过了 ISO9001 质量体系认证, 在同行业是第一家, 这也表明安捷伦公司的近 200 名售后服务人员, 不论是培训、在线服务和现场维修服务都有一个统一的标准和一样的服务水平。

展会首日, 安捷伦科技还举行了媒体见面会, 安捷伦科技公司高级副总裁生命科学与化学分析事业部总裁 Chris Van Ingen 先生、生命科学与化学分析事业部副总裁、化学分析事业部总经理 Mike McMullen 先生、生命科学与化学分析事业部副总裁、生命科学事业部总经理 Nick Roelofs 先生、生命科学与化学分析事业部副总裁、全球销售和支持总经理 Lon Justic 先生、生命科学与化学分析事业部大中华区总经理牟一萍女士等高层负责人与众多生命科学媒体进行了交流。