

干旱促进 ABA 积累以诱导青稞 *HVA1* 基因表达

车广惠^{1,2} 胡倩^{1,2} 姚有华^{1,2} 吴昆仑^{1,2} 丁宝军^{1,2} 姚晓华^{1,2}

(¹青海大学农林科学院, 810016, 青海西宁; ²青海省青稞遗传育种重点实验室/国家麦类改良中心青海青稗分中心/青藏高原种质资源研究与利用实验室, 810016, 青海西宁)

摘要 以青稞品种昆仑 12 号为试验材料, 用 PEG 6000 模拟干旱胁迫, 设置脱落酸 (ABA) 和 ABA 生物合成抑制剂氟吡酮诱导处理, 解析 *HVA1* 基因表达与干旱和 ABA 的关系。结果表明, 随着 PEG 6000 预处理浓度升高, 叶片相对含水量下降, 相对电导率先下降后上升, ABA 含量和 *HVA1* 基因相对表达量先上升后下降; 随着 15% PEG 6000 预处理时间增加, 叶片相对含水量下降, 相对电导率反之, ABA 含量和 *HVA1* 基因相对表达量先上升后下降; 15% PEG 6000 结合氟吡酮预处理与仅用 15% PEG 6000 预处理相比, 内源 ABA 含量和 *HVA1* 基因相对表达量均显著降低, 但 *HVA1* 基因相对表达量的降幅高于 ABA 含量的降幅; ABA 预处理与 15% PEG 6000 幼苗处理相结合, 其 *HVA1* 基因表达量显著低于两者单独处理, 并未产生累加效应。综上所述, 叶片相对含水量与相对电导率可有效评估青稞干旱响应; 干旱胁迫可促进 ABA 积累, 从而诱导 *HVA1* 基因表达; 干旱胁迫下 *HVA1* 基因的表达除了受内源 ABA 的调控外, 还存在其他调控途径。

关键词 青稞; 干旱胁迫; 脱落酸; 氟吡酮; *HVA1* 基因

干旱是农业生产的主要限制因子之一, 会抑制植物正常的生长与代谢^[1]。在农作物生长过程中, 尤其在拔节、孕穗和灌浆期, 干旱会导致其生长缓慢、萎蔫甚至死亡^[2]。青稞 (*Hordeum vulgare* L. var. *nudum* Hook. f.) 属禾本科大麦属, 是青藏高原的特色农作物^[3], 在西藏自治区、青海省和云南省迪庆州等高寒、高海拔且常年干旱缺水的地区均能正常成熟^[4]。干旱会降低青稞的发芽势和发芽率^[5], 导致其千粒重、籽粒产量和干物质积累量出现不同程度的下降^[6]。研究^[7]表明, 干旱可使青稞产量下降 49%~87%。

植物受到干旱胁迫后, 对逆境的响应首先体现在外部形态上, 如叶片萎蔫程度、植株高度和根系生长状况等^[8]。Xu 等^[9]测定了 2 个水稻品种幼苗在干旱胁迫下茎、叶和根的干重, 发现茎和叶的干重显著下降, 而根无明显变化。也有学者^[10]在研究御谷抗旱响应机制时发现, 胁迫组根系伸长较对照组更为明显。植物在受到逆境胁迫后, 能够通过自身调节以适应多变的环境^[11]。植物遭受干旱胁迫时, 光合作用的变化最为明显, 其气孔开度降低, 从而增大 CO₂ 进入叶片细胞的阻力, 影响 CO₂ 吸收, 进而降低光合作用速率。此外, 干旱状态下, 植物体

内的脯氨酸、可溶性糖和甜菜碱等物质积累, 使细胞质浓度增大, 渗透势和叶片相对含水量降低, 以维持细胞的正常生长^[8]。

植物响应逆境胁迫时, 体内内源激素会发生一系列变化, 其中脱落酸 (ABA) 与植物抗旱响应密切相关^[8]。植物处于干旱状态时, 根系首先感知外界刺激并传递信号, 进而合成大量 ABA, 且合成的 ABA 大部分被转运至叶片, 通过胞内信号传导促使叶片气孔关闭, 降低植物生长代谢活性^[12-15]。ABA 作为一种常见的应激激素, 在逆境条件下可促使狗牙根叶片气孔关闭及蒸腾速率降低, 缓解干旱胁迫引起的损伤^[16]。

许多抗旱相关基因通过调节自身表达, 改变关键抗旱生理指标, 进而提高植物抗旱性。例如, 水稻通过改变 *DSM1* 基因的表达来调节 MAPK 的信号级联, 可以调控其抗旱性^[17]; *OsMYB2* 基因通过调控细胞内过氧化氢 (H₂O₂) 和丙二醛 (MDA) 的含量增强水稻的抗旱性^[18]; 在拟南芥中, *AtMYB60* 基因通过在保卫细胞中特异性表达以调节气孔的生理响应^[19]。此外, 研究^[8]表明, T-DNA 插入突变体后, 突变体植株的气孔关闭, 植株表现出了较强的抗旱性。研究^[20]发现, 植物胚胎发育晚

作者简介: 车广惠, 研究方向为青稞遗传育种, E-mail: Cheguanhui123@163.com

姚晓华为通信作者, 研究方向为青稞遗传育种, E-mail: yaoxiaohua009@126.com

基金项目: 青海省青稞育种联合攻关项目 (2025); 国家大麦 (青稞) 产业技术体系专项 (CARS-05)

收稿日期: 2025-03-03; 修回日期: 2025-04-02; 网络出版日期: 2025-10-28

期丰富蛋白 (LEA) 是植物体内普遍存在、与渗透胁迫相关的一类蛋白家族, 在低温、干旱和 ABA 等胁迫条件下, 编码该蛋白的 mRNA 大量积累。根据氨基酸序列及其保守基序的相似性, LEA 蛋白可分为 8 个组, 分别为 LEA-1、LEA-2、LEA-3、LEA-4、LEA-5、LEA-6、SMP 和 DHN^[21], 其中 *HVA1* 基因编码 LEA-3 蛋白^[22]。研究^[23-26]发现, 在大麦中, 过表达 *HVA1* 基因可以通过提高叶片保水力、水分利用效率和硝酸还原酶活性增强抗旱性; 在小麦中, 过表达大麦 *HVA1* 基因通过提高生物量生产力和水分利用效率增强抗旱性^[24]; 在拟南芥中, 过表达青稞 *HVA1* 基因通过提高叶片可溶性蛋白质含量、降低相对电导率和 MDA 含量增强抗旱性^[27]。

研究^[28]发现, ABA 在水稻等植物的抗旱过程中发挥核心作用。干旱胁迫会使水稻等植物细胞中 ABA 积累量增加, 进而诱导 *OsPsbD1*、*OsNCED2* 和 *OsPsbD2* 等基因表达^[29]。ABA 可以在水、冷及盐胁迫下促进 *HVA1* 基因表达^[30], 如经 ABA 胁迫处理后, 水稻根尖分生组织和侧根原基中 *HVA1* 基因表达上调, 促进侧根生长和主根伸长^[31]; 在 ABA 处理或干旱、寒冷、炎热或盐碱等环境胁迫下, 大麦 *HVA1* 基因表达量显著升高^[32]。但青稞 *HVA1* 基因表达与干旱胁迫及 ABA 含量的关系目前尚不明确。

本研究以青稞品种昆仑 12 号为试验材料, 分别通过模拟干旱胁迫、外源 ABA 及其抑制剂诱导处理, 分析其对青稞叶片相对含水量、相对电导率、ABA 含量和 *HVA1* 基因相对表达量的影响及青稞 *HVA1* 基因表达与干旱胁迫和 ABA 的关系, 以期明确青稞 *HVA1* 基因对干旱胁迫的响应机制。

1 材料与方法

1.1 试验材料

以青海大学农林科学院育成的青稞品种昆仑 12 号为试验材料, 该品种抗旱性中等^[33]。

1.2 试验方法

PEG 6000 常被用于模拟干旱胁迫, 其不同浓度代表不同的干旱程度^[34]。选取 2100 粒参试种子, 参考王越等^[27]的方法进行种子消毒, 用 5%、10%、15%、20%、25% 和 30% 的 PEG 6000 溶液, 5、10、50、100、200 和 500 mmol/L 的 ABA 溶液

以及 10 $\mu\text{mol/L}$ 的 ABA 生物合成抑制剂氟啶酮溶液^[35-36]对种子进行 24 h^[37]预处理, 以蒸馏水为对照, 每个处理 150 粒种子。将上述种子播种于直径 20 cm 的培养皿内^[27], 待幼苗长至约 10 cm 高时, 剔除部分高于或低于 10 cm 的幼苗, 每个处理保留 100 株, 将试验材料分为对照组和胁迫组 (各 50 株), 胁迫组培养皿中添加 20 mL 15% PEG 6000 溶液, 对照组培养皿中添加 20 mL 蒸馏水, 分别于 0、24、48、96、120 和 144 h 后取样, 测定叶片相对含水量^[38]、相对电导率^[39]、ABA 含量^[40]和 *HVA1* 基因表达量^[27], 每个样品取 3 个生物学重复, 各处理所用溶液及浓度见表 1。

表 1 各处理所用溶液及浓度
Table 1 Solutions and concentrations used for each treatment

处理 Treatment	预处理 Pretreatment	幼苗处理 Seedling treatment
T1	5% PEG 6000	蒸馏水
T2	10% PEG 6000	蒸馏水
T3	15% PEG 6000	蒸馏水
T4	20% PEG 6000	蒸馏水
T5	25% PEG 6000	蒸馏水
T6	30% PEG 6000	蒸馏水
T7	蒸馏水	15% PEG 6000
T8	5 mmol/L ABA	蒸馏水
T9	10 mmol/L ABA	蒸馏水
T10	50 mmol/L ABA	蒸馏水
T11	100 mmol/L ABA	蒸馏水
T12	200 mmol/L ABA	蒸馏水
T13	500 mmol/L ABA	蒸馏水
T14	蒸馏水	100 mmol/L ABA
T15	10 $\mu\text{mol/L}$ 氟啶酮	蒸馏水
T16	10 $\mu\text{mol/L}$ 氟啶酮+15% PEG 6000	蒸馏水
T17	100 mmol/L ABA	15% PEG 6000
T18	10 $\mu\text{mol/L}$ 氟啶酮+100 mmol/L ABA	蒸馏水
T19	10 $\mu\text{mol/L}$ 氟啶酮+100 mmol/L ABA	15% PEG 6000
CK	蒸馏水	蒸馏水

1.3 数据处理

采用 Excel 2010 作图, 使用 SPSS 22.0 进行多重比较分析和显著性检验。

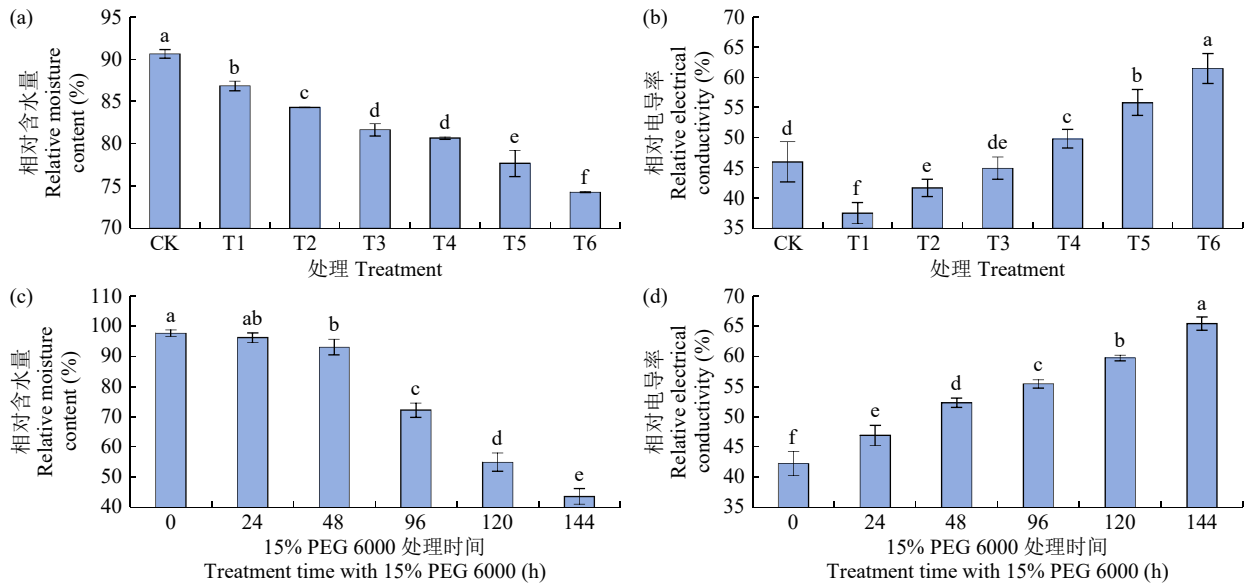
2 结果与分析

2.1 干旱胁迫对青稞叶片相对含水量与相对电导率的影响

分别测定不同浓度 PEG 6000 预处理 (CK, T1~T6) 的青稞叶片相对含水量 (图 1a) 与相对电导率 (图 1b), 发现随着处理浓度的增加相对含水

量逐渐下降，与 CK 处理相比，T1 处理时的降幅为 4.19%，差异显著，T6 处理下则显著下降了 18.06%。T1 处理的相对电导率较 CK 降低 18.45%，两者差异达显著水平；T1~T6 处理相对电导率呈上升的趋势，T3 与 CK 处理差异不显著。

随着 T7 处理时间的延长，叶片相对含水量逐渐下降（图 1c），相较于 CK 处理，T7 处理 48 h 时叶片相对含水量开始显著下降，144 h 时降幅为 55.44%；相对电导率则显著升高（图 1d），T7 处理 144 h 时达 65.46%。综上，相对含水量与相对电



不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。下同。

Different lowercase letters indicate significant differences among treatments ($P < 0.05$). The same below.

图 1 干旱胁迫对青稞叶片相对含水量与相对电导率的影响

Fig.1 Effects of drought stress on relative moisture content and relative electrical conductivity of hulless barley leaves

导率可显示青稞叶片受胁迫程度。

2.2 干旱胁迫对 ABA 含量和 *HVA1* 基因相对表达量的影响

经不同浓度的 PEG 6000 (CK, T1~T6) 预处

理 24 h 后，分别测定青稞叶片 ABA 含量和 *HVA1* 基因相对表达量（图 2）。随着 PEG 6000 浓度的增加，ABA 含量和 *HVA1* 基因相对表达量均呈先上升后下降的趋势，T3 与 T4 处理差异不显著，T5

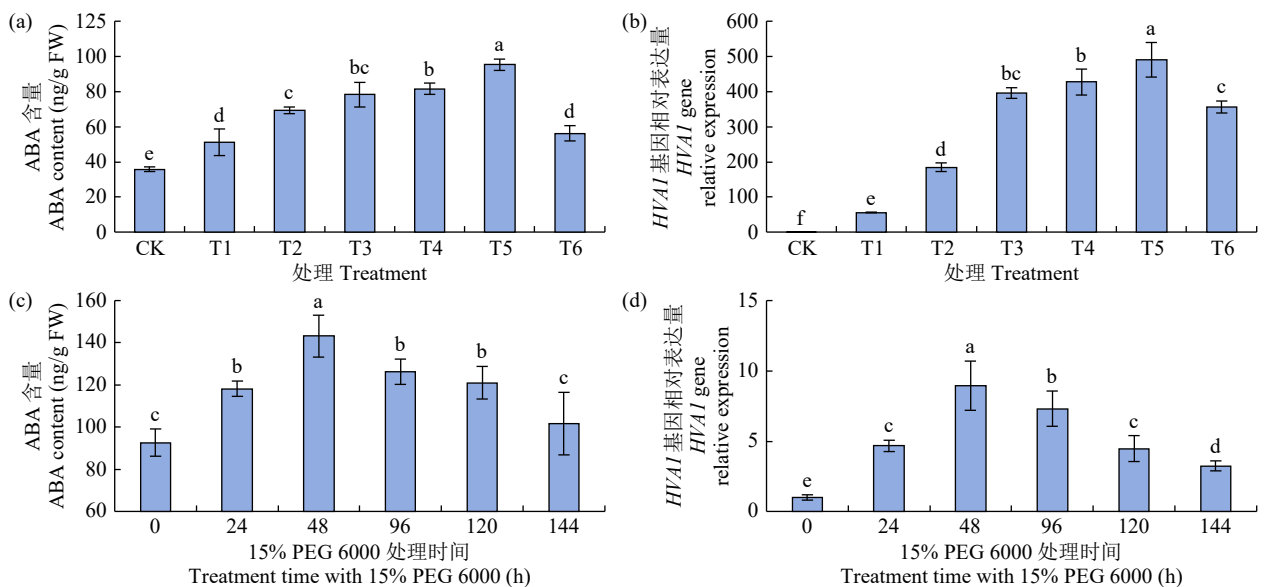


图 2 干旱胁迫对青稞叶片 ABA 含量和 *HVA1* 基因相对表达量的影响

Fig.2 Effects of drought stress on ABA content and *HVA1* gene relative expression of hulless barley leaves

处理下均达到最高值, 分别为 95.29 ng/g 和 490.99 倍, 与 CK 处理差异显著; T6 处理时 ABA 含量和 *HVA1* 基因相对表达量均显著下降, 较 T5 处理降幅分别为 41.03% 和 27.48%, 但仍显著高于 CK 处理。

随着 T7 处理时间的延长, ABA 含量和 *HVA1* 基因相对表达量均呈先升高后降低的变化趋势, 处理 48 h 时达最大值, 分别为 143.08 ng/g 和 8.96 倍, 与 CK 处理差异显著; 处理 144 h 时 ABA 含量和 *HVA1* 基因相对表达量较 CK 处理高 9.73% 和 224.00%, 均差异显著。综上, 模拟干旱胁迫下 ABA 含量和 *HVA1* 基因相对表达量具有相似的变化趋势。

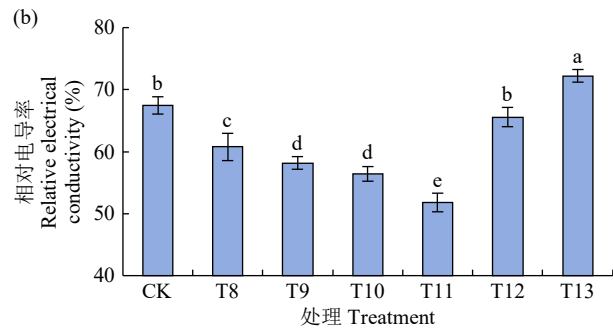
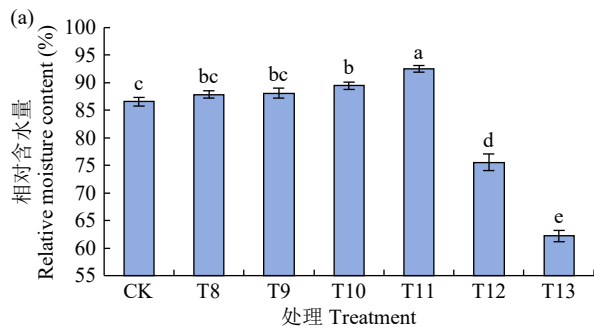


图3 外源 ABA 对青稞叶片相对含水量与相对电导率的影响

Fig.3 Effects of exogenous ABA on the relative moisture content and relative electrical conductivity of hulless barley leaves

旱胁迫的最佳状态。

2.4 外源 ABA 对青稞叶片内源 ABA 含量与 *HVA1* 基因相对表达量的影响

测定不同浓度外源 ABA 预处理 24 h 后的青稞叶片内源 ABA 含量和 *HVA1* 基因的表达量, 结果 (图 4) 表明, 随外源 ABA 浓度增加, 内源 ABA

含量显著升高, T13 处理时内源 ABA 含量达最大值 (130.33 ng/g), 较 CK 处理增加了 337.64%; *HVA1* 基因相对表达量则呈先增加后降低的趋势, 在 T11 处理下最高, 较 CK 处理增加 596.00%, 而后急剧下降直至低于 CK 处理。综上, 在相同浓度的外源 ABA 处理下, 内源 ABA 含量与 *HVA1* 基因

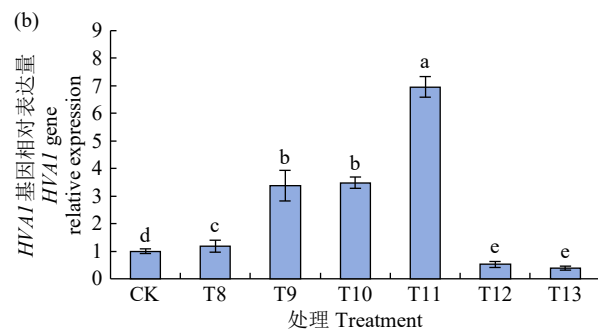
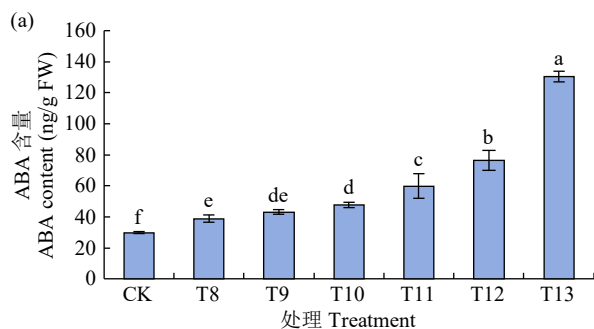


图4 外源 ABA 对青稞内源 ABA 含量与 *HVA1* 基因相对表达量的影响

Fig.4 Effects of exogenous ABA on endogenous ABA content and *HVA1* gene relative expression in hulless barley leaves

相对表达量的变化趋势不完全一致。

2.5 外源 ABA 抑制剂对青稞叶片相对含水量与相对电导率的影响

经 10 $\mu\text{mol/L}$ 氟啶酮 (T15)、15% PEG 6000

(T3) 及其组合 (T16) 对昆仑 12 号预处理 24 h 后, 测定叶片相对含水量与相对电导率 (图 5)。与 CK 处理相比, T3 处理的青稞叶片相对含水量显著下降, 降幅为 3.33%; 相对电导率显著升高, 增

幅为 20.36%。与 T3 处理相比，T16 处理的叶片相对含水量显著升高，增幅为 1.87%；相对电导率显著降低，降幅为 7.70%。上述结果表明，特定浓度的氟啶酮可用作 ABA 抑制剂，以研究青稞抗旱性。

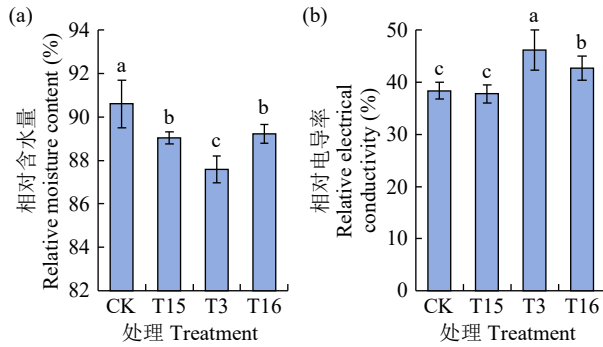


图 5 外源 ABA 抑制剂对青稞叶片相对含水量与相对电导率的影响

Fig.5 Effects of exogenous ABA inhibitors on the relative moisture content and relative electrical conductivity of hulless barley leaves

2.6 外源 ABA 抑制剂对青稞叶片 ABA 含量与 *HVA1* 基因相对表达量的影响

经 10 μmol/L 氟啶酮 (T15)、15% PEG 6000 (T3) 及其组合 (T16) 对昆仑 12 号预处理 24 h 后，测定叶片内源 ABA 含量和 *HVA1* 基因的表达量 (图 6)。结果表明，T15 处理下 ABA 含量和 *HVA1* 基因相对表达量均较 CK 处理升高，但不显著。T3 处理下，ABA 含量和 *HVA1* 基因相对表达量均较 CK 处理显著上升，增幅分别为 120.67% 和 2177.00%，分别达到了 82.62 ng/g 和 22.77 倍。T16 处理下，ABA 含量和 *HVA1* 基因相对表达量与 T3 处理相比均显著下降，降幅分别为 20.75% 和 86.52%，但仍显著高于 CK 处理。综上，外源 ABA 抑制剂处理后，青稞叶片 ABA 含量与 *HVA1* 基因

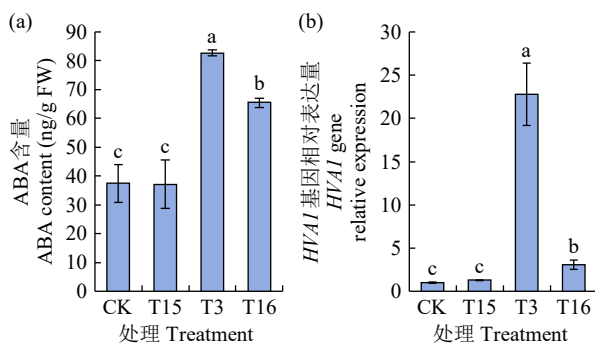


图 6 外源 ABA 抑制剂对青稞叶片 ABA 含量与 *HVA1* 基因相对表达量的影响

Fig.6 Effects of exogenous ABA inhibitors on ABA content and *HVA1* gene relative expression in hulless barley leaves

相对表达量具有相似的变化趋势。

2.7 青稞 *HVA1* 基因的表达与干旱胁迫和 ABA 的关系

由图 7 可知，T11 处理下叶片相对含水量较 CK 处理升高，但不显著；相对电导率显著降低，降幅为 20.84%；内源 ABA 含量和 *HVA1* 基因相对表达量均显著升高，增幅分别为 50.91% 和 17 499.51%。T18 与 T11 处理相比，叶片相对含水量降低但无显著差异；相对电导率显著升高，增幅为 13.38%；内源 ABA 含量和 *HVA1* 基因相对表达量均显著降低，但 *HVA1* 基因相对表达量的降幅 (99.02%) 远大于 ABA 含量 (25.51%)。在 T17 处理下，*HVA1* 基因的相对表达量均显著低于 T7 和 T11 处理，并没有产生累加效应。可见，*HVA1* 基因的表达除了受内源 ABA 的调控外，还存在其他的调控途径。

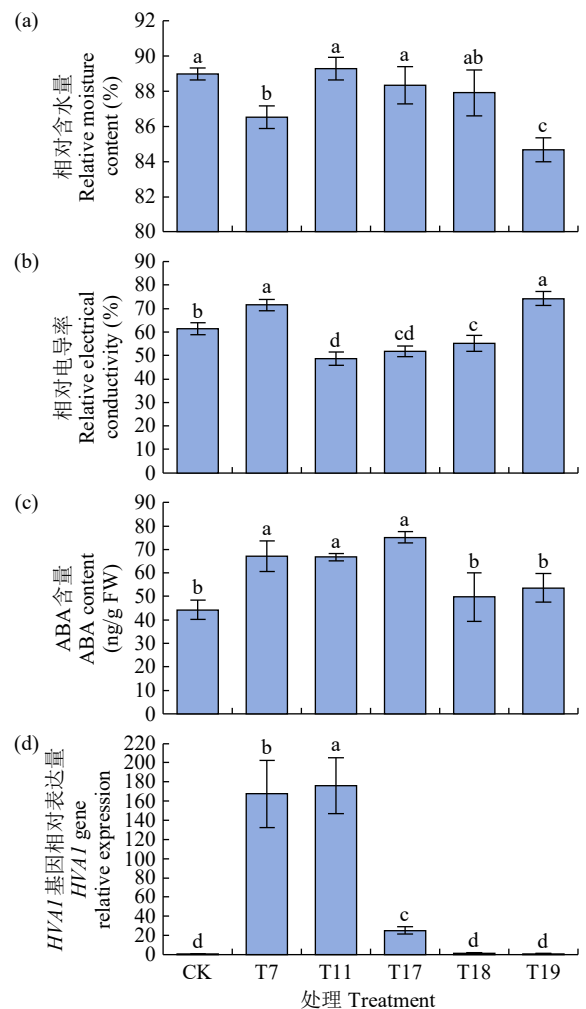


图 7 青稞 *HVA1* 基因的表达与干旱胁迫和 ABA 的关系

Fig.7 Relationship between *HVA1* gene expression and drought stress and ABA in hulless barley

3 讨论

叶片的相对含水量可以表征植物抗旱性的强弱,数值越大,则抗旱保水能力越强^[41]。当植物处于逆境胁迫时,其细胞膜会被损坏,膜透性增加,使得电解质外泄,因此可以根据植物的相对电导率间接推测细胞膜的受损程度^[42],相对电导率越小,则说明在逆境条件下植物受到的伤害越小^[43]。这与本文研究结果一致,即青稞叶片相对含水量与相对电导率对干旱胁迫具有很好的指示作用。本试验中,100 mmol/L 外源 ABA 预处理后再经 15% PEG 6000 胁迫处理的青稞叶片相对含水量显著升高,相对电导率显著降低,达到青稞抵御干旱胁迫的最佳状态,而其内源 ABA 含量显著升高,表明干旱条件促使 ABA 积累。刘亚西等^[44]研究发现,在干旱条件下,通过添加外源激素使得黑麦草的相对含水量提高,而其相对电导率及 MDA 含量降低,同时通过提高黑麦草植株体内的内源激素 GA₃ 含量,可更好地应对干旱胁迫,本研究结果与其一致。因此,推测青稞也是通过调节自身 ABA 累积以保持叶片相对含水量,并降低相对电导率从而防御干旱胁迫。

本试验发现在不同程度的模拟干旱胁迫和相同程度干旱胁迫的不同处理时间下,青稞叶片 ABA 含量和 *HVA1* 基因的表达具有类似的变化趋势,与 CK 处理相比,经 15% PEG 6000 预处理的叶片 ABA 含量显著升高,而经外源 ABA 预处理的叶片 *HVA1* 基因表达量显著升高,表明干旱胁迫下青稞体内的 ABA 开始积累,从而诱导了 *HVA1* 基因的表达。这与研究^[45]发现在干旱胁迫下 ABA 含量对 *HVA1* 基因的表达具有诱导作用的结论一致。当植物处于干旱状态时,体内会积累大量的 ABA 从而被 ABA 受体所感知,继而刺激 ABA 通过 cADPR/IP₃ 途径提高细胞内的 Ca²⁺ 浓度,从而诱发一系列反应以传递信息;同时激活相对应的转录因子,当转录因子结合了对应的顺式作用元件之后会诱导表达特定的基因^[46]。本试验中, *HVA1* 基因作为 ABA 的应答基因被诱导表达,在不同浓度的外源 ABA 预处理下,随着叶片 ABA 浓度的升高, *HVA1* 基因的表达呈先增加后降低的趋势,原因可能是低浓度 ABA 促进 *HVA1* 基因表达以应对干旱胁迫,而较高浓度的 ABA 则抑制了 *HVA1* 基因的表达,具体调控机理有待进一步验证。这一结果表

明内源 ABA 含量的变化并非在任何条件下都与 *HVA1* 基因相对表达量的变化趋势一致。

本试验中, T18 较 T11 处理叶片相对含水量降低,相对电导率升高,内源 ABA 含量和 *HVA1* 基因表达量均降低,但 *HVA1* 基因表达量的降低程度(99.02%)远大于 ABA 含量(25.52%),可见氟啶酮预处理可以抑制 ABA 合成,从而降低了 *HVA1* 基因的表达,与韩婷婷等^[35]发现氟啶酮不仅能通过抑制 ABA 生物合成来影响 ABA 的信号转导,而且还可以在在一定程度上抑制 ABA 生物合成相关基因表达的结果一致。本试验还发现,同时进行模拟干旱胁迫和外源 ABA 处理,青稞 *HVA1* 基因的表达量均低于两者单独处理,并没有产生累加效应,说明干旱胁迫下, *HVA1* 基因的表达除了受内源 ABA 的调控外,还可能存在其他的调控途径。如在番茄中,编码 LEA 蛋白的基因 *ER5* 是乙烯应答基因,在不喷施乙烯抑制剂 1-MCP 前,根和子叶中均有 *ER5* 基因表达,而当喷施 1-MCP 后, *ER5* 基因只在叶片中被检测到,表明 *ER5* 基因的表达可以由乙烯调节,因此推测 LEA 蛋白 *HVA1* 基因可能也受乙烯调控^[47]。这与山荆子 *MbCCR4* 基因在抗腐烂病中除了受水杨酸调控外,还受茉莉酸和 ABA 共同调控的结论相似^[48]。转录组分析或其他调控因子等具体调控机理有待进一步研究。

4 结论

使用 PEG 6000 模拟干旱胁迫时,青稞叶片相对含水量与相对电导率具有较好的指示作用,一定浓度的氟啶酮可作为 ABA 抑制剂用以研究植物的抗旱性。随着干旱程度的加剧,ABA 含量和 *HVA1* 基因的相对表达量逐渐升高,在一定程度下二者变化趋势相似。T18 与 T11 处理相比, *HVA1* 基因相对表达量的降低程度远大于 ABA 含量的降低程度,表明 *HVA1* 基因的表达除了受内源 ABA 调控外,还存在其他的调控途径。

参考文献

- [1] 王霞, 吴霞, 马燕斌, 等. 植物干旱胁迫相关调控基因研究进展. 山西农业科学, 2013, 41(3): 279-281, 285.
- [2] 高晨凯, 刘水苗, 李煜铭, 等. 冬小麦不同指标的干旱响应阈值及干旱程度定量分级研究. 江苏农业科学, 2024, 52(5): 119-128.
- [3] 史轲鑫, 朱定英, 周新, 等. 不同海拔对春青稞灌浆期旗叶生理特性的影响. 高原农业, 2023, 7(6): 604-611.
- [4] 孟晶岩, 刘森, 栗红瑜, 等. 青稞全麦片生产工艺研究. 农产品加工, 2014(12): 33-35.

- [5] 彭玉琳, 夏天意, 邹云阳, 等. PEG-6000 模拟干旱胁迫对青稞种子萌发的影响. 种子, 2022, 41(3): 58-62.
- [6] 侯维海, 王建林, 胡单, 等. 花后干旱对西藏青稞叶片水势、光合生理、籽粒表型和产量的影响. 中国农业科学, 2018, 51(14): 2675-2688.
- [7] 崔永梅, 李洁, 张丽, 等. 青稞种质资源抗旱性鉴定评价. 植物遗传资源学报, 2025, 26(3): 519-542.
- [8] 沈少炎, 吴玉香, 郑郁善. 植物干旱胁迫响应机制研究进展——从表型到分子. 生物技术进展, 2017, 7(3): 169-176.
- [9] Xu W, Cui K H, Xu A H, et al. Drought stress condition increases root to shoot ratio via alteration of carbohydrate partitioning and enzymatic activity in rice seedlings. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2015, 37(2): 1-11.
- [10] Ghatak A, Chaturvedi P, Nagler M, et al. Comprehensive tissue-specific proteome analysis of drought stress responses in *Pennisetum glaucum* (L.) R. Br. (Pearl millet). *Journal of Proteomics*, 2016, 143: 122-135.
- [11] Nicotra A B, Atkin O K, Bonser S P, et al. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science*, 2010, 15(12): 684-692.
- [12] Zhang Y M, Yang J F, Lu S Y, et al. Overexpressing *SgNCED1* in tobacco increases ABA level, antioxidant enzyme activities, and stress tolerance. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2008, 27(2): 151-158.
- [13] Boursiac Y, Lérans S, Corratgé-Faillie C, et al. ABA transport and transporters. *Trends in Plant Science*, 2013, 18(6): 325-333.
- [14] Sauter A, Davies W J, Hartung W. The long-distance abscisic acid signal in the droughted plant: the fate of the hormone on its way from root to shoot. *Journal of Experimental Botany*, 2001, 52(363): 1991-1997.
- [15] Wilkinson S, Davies W J. ABA-based chemical signalling: the co-ordination of responses to stress in plants. *Plant, Cell & Environment*, 2002, 25(2): 195-210.
- [16] 李舒琦, 许喆, 吴邦高, 等. 外源脱落酸对干旱胁迫下狗牙根幼苗光合特性的影响. 草原与草坪, 2024, 44(1): 99-105.
- [17] Ning J, Li X H, Hicks L M, et al. A Raf-like MAPKKK gene *DSMI* mediates drought resistance through reactive oxygen species scavenging in rice. *Plant Physiology*, 2010, 152(2): 876-890.
- [18] Yang A, Dai X Y, Zhang W H. A R2R3-type MYB gene, *OsMYB2*, is involved in salt, cold, and dehydration tolerance in rice. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63(7): 2541-2556.
- [19] Cominelli E, Galbiati M, Vavasseur A, et al. A Guard-Cell-Specific MYB transcription factor regulates stomatal movements and plant drought tolerance. *Current Biology*, 2005, 15(13): 1196-1200.
- [20] 姚晓华, 吴昆仑, 任又成, 等. 青稞 *Hva1* 基因的表达模式及表达载体的构建. 麦类作物学报, 2014, 34(11): 1459-1464.
- [21] 刘金轲, 刘玉秀, 郭娇娇, 等. 小麦 *TaLEA_4-1D* 基因的克隆及功能验证. 麦类作物学报, 2024, 44(8): 957-965.
- [22] 姚晓华, 张志斌. *HVA1* 基因的同源克隆及其转基因植物耐逆性研究进展. 广东农业科学, 2011, 38(14): 129-131, 137.
- [23] 赵微. 大麦 *HVA1* 基因的克隆及其转化烟草的研究. 长春: 吉林大学, 2016.
- [24] Sivamani E, Bahieldin A, Wraith J M, et al. Improved biomass productivity and water use efficiency under water deficit conditions in transgenic wheat constitutively expressing the barley *HVA1* gene. *Plant Science*, 2000, 155(1): 1-9.
- [25] Bahieldin A, Mahfouz H T, Eissa H F, et al. Field evaluation of transgenic wheat plants stably expressing the *HVA1* gene for drought tolerance. *Physiologia Plantarum*, 2005, 123(4): 421-427.
- [26] Chauhan H, Khurana P. Use of doubled haploid technology for development of stable drought tolerant bread wheat (*Triticum aestivum* L.) transgenics. *Plant Biotechnology Journal*, 2011, 9(3): 408-417.
- [27] 王越, 姚晓华, 吴昆仑, 等. 青稞 *HVA1* 和 *blt4.9* 基因对模拟水分胁迫的响应差异及其在抗旱育种中的应用. 麦类作物学报, 2019, 39(6): 666-674.
- [28] Pandey V, Shukla A. Acclimation and tolerance strategies of rice under drought stress. *Rice Science*, 2015, 22(4): 147-161.
- [29] 郭展, 张运波. 水稻对干旱胁迫的生理生化响应及分子调控研究进展. 中国水稻科学, 2024, 38(4): 335-349.
- [30] Imran H, Khurram S, Muhammad R, et al. Dehydrin responsive *HVA1* driven inducible gene expression enhanced salt and drought tolerance in wheat. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2022, 180: 124-133.
- [31] Chen Y S, Lo S F, Sun P K, et al. A late embryogenesis abundant protein *HVA1* regulated by an inducible promoter enhances root growth and abiotic stress tolerance in rice without yield penalty. *Plant Biotechnology Journal*, 2015, 13(1): 105-116.
- [32] Straub P F, Shen Q X, Ho T H D. Structure and promoter analysis of an ABA- and stress-regulated barley gene, *HVA1*. *Plant Molecular Biology*, 1994, 26(2): 617-630.
- [33] 姚晓华, 吴昆仑. PEG 预处理对青稞种子萌发和幼苗生理特性的影响. 西北植物学报, 2012, 32(7): 1403-1411.
- [34] 王桂梅, 邢宝龙, 刘支平. PEG 渗透胁迫下不同品种绿豆萌芽期抗旱性评价. 山西农业科学, 2024, 52(4): 51-57.
- [35] 韩婷婷, 王鸣泉, 张玉刚, 等. 脱落酸对苹果柱型基因 *MdCoL* 表达的影响. 山东农业科学, 2022, 54(2): 14-22.
- [36] 孙琳, 魏林源, 马全林, 等. 氟啶酮与赤霉素组合对沙米种子萌发与出苗的影响. 草业科学, 2024, 41(4): 802-809.
- [37] 姚晓华, 吴昆仑. PEG 预处理对青稞种子萌发、幼苗生长和抗旱性的影响. 中国农业大学学报, 2013, 18(6): 80-87.
- [38] 张健龙, 易科, 张一岚, 等. 干旱胁迫对不同彩粒小麦苗期生长发育的影响. 西北农业学报, 2020, 29(6): 842-850.
- [39] 郭欢欢, 崔胜佳, 范畅, 等. 三倍体白榆对 NaCl 胁迫的生长及生理响应. 林业科技, 2024, 49(4): 8-13.
- [40] 刘同祥, 张艳平. HPLC 法测定辣椒苗中 ABA 含量研究. 广东农业科学, 2010, 37(8): 249-250.
- [41] 田永雷, 白春利, 丁海君, 等. 老芒麦种质对干旱胁迫的生理响应. 草原与草坪, 2021, 41(2): 70-74, 83.
- [42] 赵永平, 张毅, 朱亚, 等. 施氮对不同干旱胁迫条件下紫苏幼苗生理特性的影响. 江西农业学报, 2020, 32(4): 61-66.
- [43] 刘容, 李振华, 张馨馨, 等. 干旱胁迫下不同形态氮素对多年生黑麦草生长、叶片生理和草坪质量的影响. 草原与草坪, 2022, 42(3): 45-53.
- [44] 刘亚西, 毛芮, 杨梦含, 等. 外源激素对干旱胁迫下黑麦草生理特性的影响及抗旱性评价. 草业科学, 2024, 41(2): 425-436.
- [45] Wójcik-Jagła M, Rapacz M, Barcik W, et al. Differential regulation of barley (*Hordeum distichon*) *HVA1* and *SRG6* transcript accumulation during the induction of soil and leaf water deficit. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2012, 34(6): 2069-2078.
- [46] 陈雅君, 王洪宝, 冯淑华, 等. 草地早熟禾不同品种干旱胁迫下 *HVA1* 抗旱基因表达分析. 东北农业大学学报, 2005, 36(2): 166-169.
- [47] 白永琴, 杨青川. LEA 蛋白研究进展. 生物技术通报, 2009(9): 1-7.
- [48] 蔡敏蕊, 蒋达吉, 孙娥, 等. 水杨酸信号参与山荆子 *MbCCR4* 基因对腐烂病抗性的正调控过程. 果树学报, 2024, 41(9): 1746-1755.

Drought Promotes ABA Accumulation to Induce *HVA1* Gene Expression in Hulless Barley

Che Guanghui^{1,2}, Hu Qian^{1,2}, Yao Youhua^{1,2}, Wu Kunlun^{1,2}, Ding Baojun^{1,2}, Yao Xiaohua^{1,2}

(¹Academy of Agricultural and Forestry Sciences, Qinghai University, Xining 810016, Qinghai, China; ²Qinghai Key Laboratory of Hulless Barley Genetics and Breeding / Qinghai Subcenter of National Hulless Barley Improvement / Laboratory for Research and Utilization of Qinghai Tibet Plateau Germplasm Resources, Xining 810016, Qinghai, China)

Abstract Using hulless barley cultivar Kunlun 12 as experimental material, PEG 6000 was used to simulate drought stress, and treatments with abscisic acid (ABA) and the ABA biosynthesis inhibitor fluridone were employed to analyze the relationship between *HVA1* gene expression and drought and ABA. The results showed that as the concentration of PEG 6000 pretreatment increased, leaf relative moisture content decreased, relative electrical conductivity decreased first and then increased, and ABA content and *HVA1* gene relative expression increased first and then decreased. As the duration of 15% PEG 6000 pretreatment increased, leaf relative moisture content decreased, relative electrical conductivity increased, and ABA content and *HVA1* gene relative expression first increased and then decreased. Compared with 15% PEG 6000 pretreatment alone, the combination of 15% PEG 6000 and fluridone significantly decreased endogenous ABA content and *HVA1* gene relative expression, but the decrease of *HVA1* gene relative expression was greater than that of ABA content. The *HVA1* gene relative expression under the combination of ABA pretreatment and 15% PEG 6000 treatment was significantly lower than that of either treatment alone, showing no additive effect. In conclusion, leaf relative moisture content and electrical conductivity can be used to effectively evaluate the drought response of hulless barley. Drought stress promotes ABA accumulation, thereby inducing *HVA1* gene expression. *HVA1* gene expression under drought stress is regulated by other pathways in addition to endogenous ABA.

Key words Hulless barley; Drought stress; Abscisic acid; Fluridone; *HVA1* gene