

離層酸在玉米幼苗生長中所扮演之角色

II. 離層酸對光合產物生成，轉運及利用之影響

王慶裕 朱德民¹⁾

(接受刊載日期：中華民國84年6月13日)

摘要：玉米臺農351號幼苗V4期在 10^{-4} M ABA (abscisic acid) 處理下，生長受到抑制 (Weed Sci. Bull. 15:159-168)。本試驗乃進一步研究發現玉米幼苗在 10^{-4} M ABA處理後第一天第四葉之CER (carbon dioxide exchange rate) 即降至76%，而蒸散作用更降至61%，二者在三天內之變化趨勢相似，顯示ABA控制氣孔行為嚴重影響CER的下降；此外，葉片單位葉綠素中Rubisco及PEPCase活性有明顯下降之現象，但因ABA處理下第四葉葉綠素有增加的現象，故整個葉片就單位鮮重而言二種酵素的活性變化不大。另一方面，從供源積儲觀點而言，在 10^{-4} M ABA處理下供源葉片 (完全展開葉) 之葡萄糖含量略有下降，蔗糖及澱粉含量未改變，sucrose phosphate synthase (SPS) 活性顯著下降，而且對¹⁴C-蔗糖之吸收及轉運受阻，故推測ABA處理供源葉片除葡萄糖合成略為減少外，蔗糖之吸收及轉運均受到抑制。同時發現積儲葉片 (捲曲未展開之新生葉) 部位之蔗糖、澱粉含量未變而葡萄糖增加，推測ABA處理下新生葉片之細胞葡萄糖可能無法代謝利用而發生累積以致抑制其後之幼苗生長。

關鍵詞：玉米、幼苗、離層酸、生長。

前 言

作物之產量主要決定於乾物質之累積與分配，而乾物質之累積與分配則受到植株本身光合產物供源 (source) 與積儲 (sink) 之控制，亦即光合產物供 (supply) 與需 (demand) 之支配，其中關係相當複雜，彼此牽制而相互影響，且植物荷爾蒙被認為參與調節的作用。Wang and Chu⁽²²⁾曾以玉米台農351號為材料於四葉期處理 10^{-4} M ABA (abscisic acid) 會抑制幼苗生長及乾物質累積。玉米植株之乾物質生

產亦如其他作物主要決定於光合產物之合成及利用。在此過程中ABA對於各步驟之影響方式及程度，尚缺乏整體性之了解，尤其是以完整植株為材料更見缺乏。例如，ABA究竟如何影響光合作用？雖然一些報告指出ABA會經由氣孔關閉而間接減少大麥⁽⁵⁾、*Pharbitis nil* ⁽⁴⁾之光合作用。但也有相反之證據指出ABA會直接影響光合作用，包括C3型及C4型植物之完整葉片或葉綠體內Rubisco活性，甚至影響Hill反應活性^(cf. 12)。許多試驗結果均以切離組織為材料，因此這些結果似乎無法真正了解完整植株內光合作用是否受影響，以及影響原因。

1) 國立中興大學農藝學系

另一方面, 光合產物轉運之形式蔗糖其轉運是否也受到ABA的控制? Saftner and Wyse⁽¹⁸⁾ 雖然指出 10^{-6} 至 10^{-5} M ABA有助於甜菜根組織吸收蔗糖, 然而亦有反面證據提出⁽²¹⁾。不論如何, 這些試驗均以切離組織或葉圓片 (discs) 為材料, 其結果是否能用以說明完整植株內發生之現象, 值得進一步確認。此外, 光合產物轉運至積儲部位後, 其吸收、代謝與利用是否也受到ABA控制? 以及上述光合產物之合成、轉運及利用各步驟對於ABA之敏感度, 及其受影響之先後次序, 在完整植株內之變化均有待釐清, 以提供田間作物生理研究之重要參考。本試驗以V4期玉米幼苗為材料, V4期幼苗已有四片完全展開葉 (expanded leaves), 乃以第四葉完全展開之葉片作為光合產物之供源葉片, 而以第七葉 (捲曲未展開之心葉) 做為積儲葉片。於V4期以 10^{-4} M ABA施用於根部, 探討植物荷爾蒙ABA對光合產物生成, 轉運及利用之影響。

材料與方法

本試驗係採用玉米 (*Zea mays* L.) 品種台農351號 (TNG 351) 為材料。將種子置於濕潤濾紙放入培養皿發芽, 俟胚根突破種皮後再移植於溫室中內含蛭石之黑色PE管 (長18cm, 直徑4cm)。於試驗期每日供應Hogland's溶液。玉米植株生長至四葉期時進行ABA處理, 處理前PE管底端先以塑膠袋封口, 再加入 10^{-4} M ABA溶液。配置ABA溶液時先將isomer 2,4-cis,trans ABA (Sigma公司產品) 以少量乙醇溶解再加蒸餾水 (調整至pH 4.8) 定量。對照組溶液應加入等量之乙醇。其後於處理後0、1、2、3天取樣, 作下列各項分析。

(1) 生理反應測定

幼苗在 10^{-4} M ABA處理後三天內, 取第

四葉置於 $1000 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ 之光照下測定二氧化碳交換速率 (carbon dioxide exchange rate; CER), 測定方式配合IR detector (Li-COR Co., model 6252) 及小型同化箱 ($5 \times 10 \times 6 \text{cm}^3$; 氣體流速 $4090 \text{mL}/\text{min}$)。同時, 以porometer (Delta-T devices Co., Cambridge, England, model AP4) 測定葉片水分傳導度 (conductance)。

(2) Rubisco及PEPCase酵素萃取與活性測定

取0.5g新鮮材料加入液態氮磨成粉末, 再加入4mL萃取緩衝液 (內含5mM HEPES-KOH, pH 8.0, 1mM MgCl_2 , 5mM dithiothreitol (DTT), 20mM NaHCO_3 , 1% PVP-40, 10mM mercaptoethanol及10% glycerol) 均質化。萃取液再以15,000g離心五分鐘 (4°C), 取上澄液為粗萃取液, 並分析其葉綠素含量⁽¹⁾。

Rubisco及PEPCase酵素活性之測定⁽¹¹⁾, 係取粗萃取液 $50 \mu\text{L}$ 放入1mL石英管中, 再混合 $400 \mu\text{L}$ HEPES buffer (內含50mM HEPES-KOH, 10mM KCl, 1mM $\text{Na}_2\text{-EDTA}$, 15mM MgCl_2 及10mM NaHCO_3), 及 $50 \mu\text{L}$ 100mM DTT, $50 \mu\text{L}$ 100mM ATP, $10 \mu\text{L}$ 250U/mM $\text{NAD}^+\text{-G3P DHase}$, $10 \mu\text{L}$ 250U/mM 3-phosphoglycerate kinase, $50 \mu\text{L}$ 100mM creatine phosphate, $30 \mu\text{L}$ 8mM NADH及 $330 \mu\text{L}$ 蒸餾水。混合後立即置於光電比色計 (340nm) 下2min, 再加入 $50 \mu\text{L}$ 20mM ribose-5-phosphate作為反應基質, 計算NADH消耗量。前述之反應液 (Rubisco活性測定) 再繼續混合 $5 \mu\text{L}$ 300units malate dehydrogenase (MDH) 及 $50 \mu\text{L}$ 40mM phosphoenolpyruvate (PEP), 讀取340nm波長下之OD值, 再換算出PEP-Case活性。

(3) SPS酵素萃取與活性測定

取0.5g新鮮材料加入液態氮磨成粉末, 再加入4mL冰冷的萃取緩衝液 (內含50mM

HEPES-NaOH, pH 7.5, 5mM MgCl₂, 1mM EDTA-Na₂, 2.5mM DTT, 0.55% Triton X-100, 0.5mg/mL BSA, 10mM ascorbic acid, 5% PVP及10% glycerol) 均質化。萃取液再以10,000g離心30s (4°C), 取上澄液為粗萃取液, 再以Centricon-50管柱 (Amicon Co., USA) 去鹽純化。SPS活性測定方式係取45 μL 酵素萃取液與60 μL反應液混合, 反應液內含50 mM HEPES-NaOH (pH 7.5), 15mM MgCl₂, 25 mM fructose 6-P, 25mM glucose 6-P及25mM uridine 5'-diphosphoglucose。混合後於25°C下一小時後加入60 μL 30% KOH終止反應。冷卻後再與1mL 0.14% anthrone (溶於13.8M H₂SO₄) 混合, 在40°C下靜置20min, 讀取波長600nm之OD變化值⁽⁹⁾。

(4) ¹⁴C-蔗糖標示試驗

取玉米幼苗第四葉切除尖端1cm後, 切口先端插入1.5mL Eppendorf tube內, 管內含有1 mL 10mM sucrose及5 μL 3.7Bq/mL NEC-100X [¹⁴C(U)]-sucrose (Dupont Co.)。吸收後0、1、2、3天取樣, 將幼苗各部位小心分離, 平展固定於濾紙上烘乾48小時 (80°C), 並以autoradiography方式顯影。此方式係配合使用BioImaging analyzer BAS 2000 system (Fujix Co., Japan), 同時可計算出各部位放射活性及相對量。

本試驗所用資料以平均值及標準機差 (s.e) 繪圖表示, 採四重複。

結果與討論

台農351號玉米在四葉期以10⁻⁴M ABA處理根部會抑制幼苗生長⁽²²⁾。ABA如何藉由改變生理反應過程而抑制玉米幼苗生長, 並未見相關報告。由於作物乾物質生產之主要來自光合作用, 因此本試驗先測定光合作用變化。在本試

驗供試之玉米幼苗材料中, ABA處理三天內, CER於第一天即降至76%, 爾後至第三天仍維持20%左右之下降量 (Fig.1A)。雖然Mawson *et al.*⁽¹²⁾以 *Phaseolus vulgaris*、*Lycopersicum esculentum* 及 *Nicotiana tabacum* 為材料, 指出施用相當於內生含量19倍濃度 (135 μM) ABA於不同物種之切離葉片細胞中, 五小時之內不會影響光合作用。然而, 大部分報告指出ABA會抑制光合作用^(5, 15, 24), 類似本試驗的結果。

Trejo *et al.*⁽²⁰⁾分別以 *Commelina communis* L.葉片之切離表皮組織細胞及切離葉片為材料, 證明表皮細胞之氣孔對ABA反應最為敏感。此外, 其他研究者亦指出ABA使氣孔發生可逆

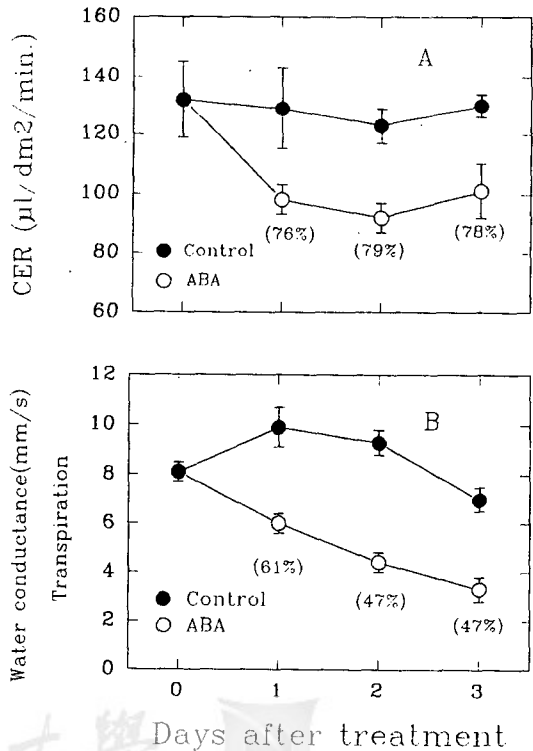


Fig. 1. Changes in (A) CER and (B) leaf water conductance of the 4th leaf of corn seedling after ABA (10⁻⁴M) treatment at V4 stage. The number in parenthesis represents percentage of control.

性之關閉而抑制光合作用^(15, 24)。在本試驗供試之玉米幼苗材料中, ABA處理三天內, CER於第一天即降至76%, 同時蒸散作用也相對的降至61% (Figs.1A,1B), 二者反應相似, 其後CER及蒸散作用均無恢復的現象。因此推測ABA可能藉由關閉氣孔, 以致降低光合作用。此外, ABA除了影響氣孔反應外, 也有可能直接影響葉肉細胞直接參予光合作用之酵素。雖然有學者指出ABA會降低大麥葉片葉綠素含量、CO₂固定速率及Rubisco活性, 以及玉米葉片PEPCase活性^(cf 17), 但在本試驗中玉米幼苗在ABA處理三天內, 第四葉片Rubisco及PEPCase活性若以單位葉綠素含量表示時, 此二酵素活性均於處

理後一天即下降 (Fig.2)。然而若以單位組織鮮重表示活性時, 此二酵素活性均未受ABA明顯影響 (Figs.3B,3C), 主要係因ABA處理下維持較高之葉綠素含量 (Fig.3A) 所致。因此, 在本試驗中ABA降低光合作用顯然的並非經酵素活性控制。Cornic and Niginjac⁽⁴⁾亦曾指出雖然ABA會有非氣孔性地抑制光合作用, 但大部分葉片淨CO₂吸收 (50-80%) 乃是ABA影響氣孔傳導度所致。換言之, ABA抑制光合作用主要

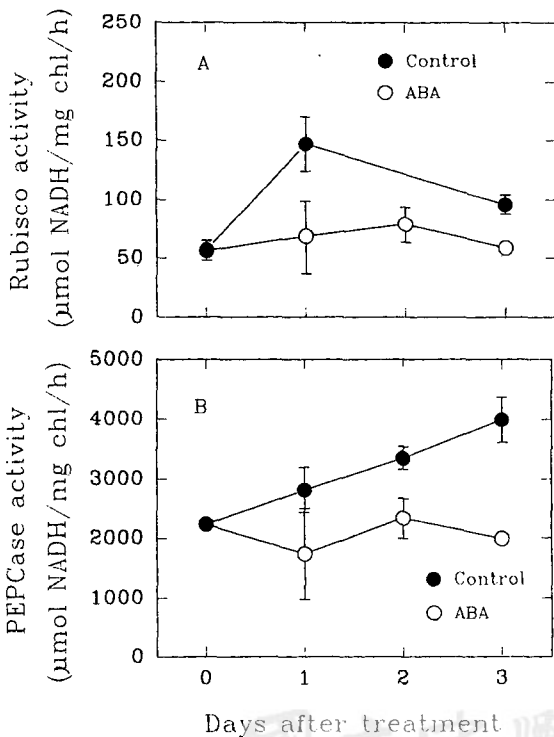


Fig. 2. Effects of ABA (10⁻⁴M) applied at V4 stage on both activities of (A) ribulose 1,5-biphosphate carboxylase/oxygenase (Rubisco) and (B) Phosphoenol pyruvate carboxylase (PEPCase) of the 4th leaf of corn seedling.

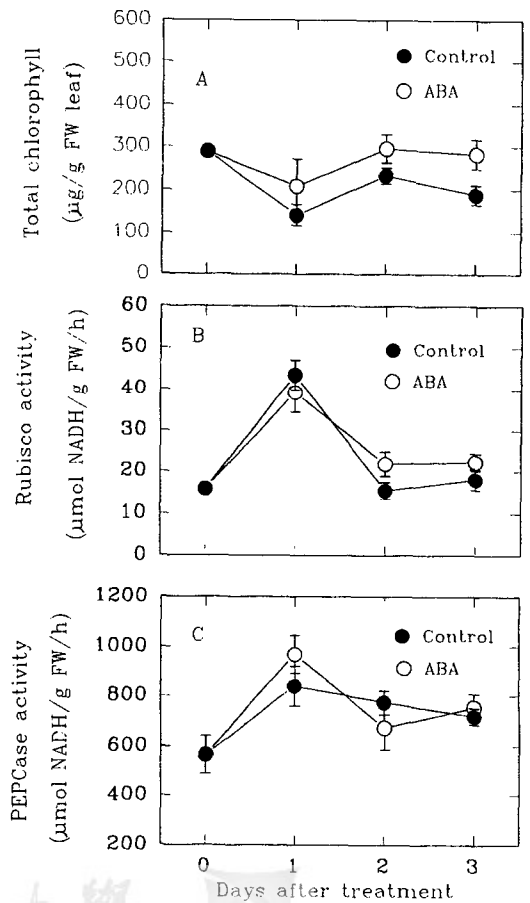


Fig. 3. Effects of ABA (10⁻⁴M) applied at V4 stage on (A) total chlorophyll content, and both activities of (B) Rubisco and (C) PEPCase of the 4th leaf of corn seedling.

還是透過氣孔所產生的抑制現象。

在整個光合產物生成、轉運及利用過程中，一旦光合產物於葉片內生成之後，通常會暫時以澱粉形式儲存或轉變為蔗糖轉運出供源器官。這些光合物質轉運及分配過程中受到一些關鍵酵素所控制，包括SPS (sucrose phosphate synthase) 及SS (sucrose synthetase) (6, 7, 8, 10, 13, 23)。例如在玉米較年輕之葉片基部，其快速生長且行異營性之細胞內SS活性較高。而在成熟組織中SS之角色漸被SPS取代⁽¹⁶⁾。在此例中SS之作用係將所獲得之蔗糖分解利用 (異營性細胞)，而SPS則將光合產物合成蔗糖以利用外輸送 (自營性細胞)，分別扮演著不同的角色。

從本試驗中可知，玉米植株在ABA處理三天內，供源葉片內葡萄糖含量略為下降，惟蔗糖與澱粉含量未改變 (Figs.4A,B,C)。此外，供源葉片內之SPS活性也受到明顯的抑制 (Fig.4 D)。本試驗中供源器官於ABA處理下，蔗糖含量維持不變原因可能有二，一是可能因蔗糖淨合成減少配合轉運受阻，或是淨合成維持正常且往外輸送速率不變。由於本試驗證實SPS活性下降，應該造成蔗糖合成受阻，其含量應下降，然而實際上蔗糖含量維持不變，因此推測蔗糖往外轉運可能也同時受阻。至於蔗糖轉運速率是否受限，則利用¹⁴C-蔗糖進行試驗。

利用¹⁴C-蔗糖同位素測定，處理後第三天證

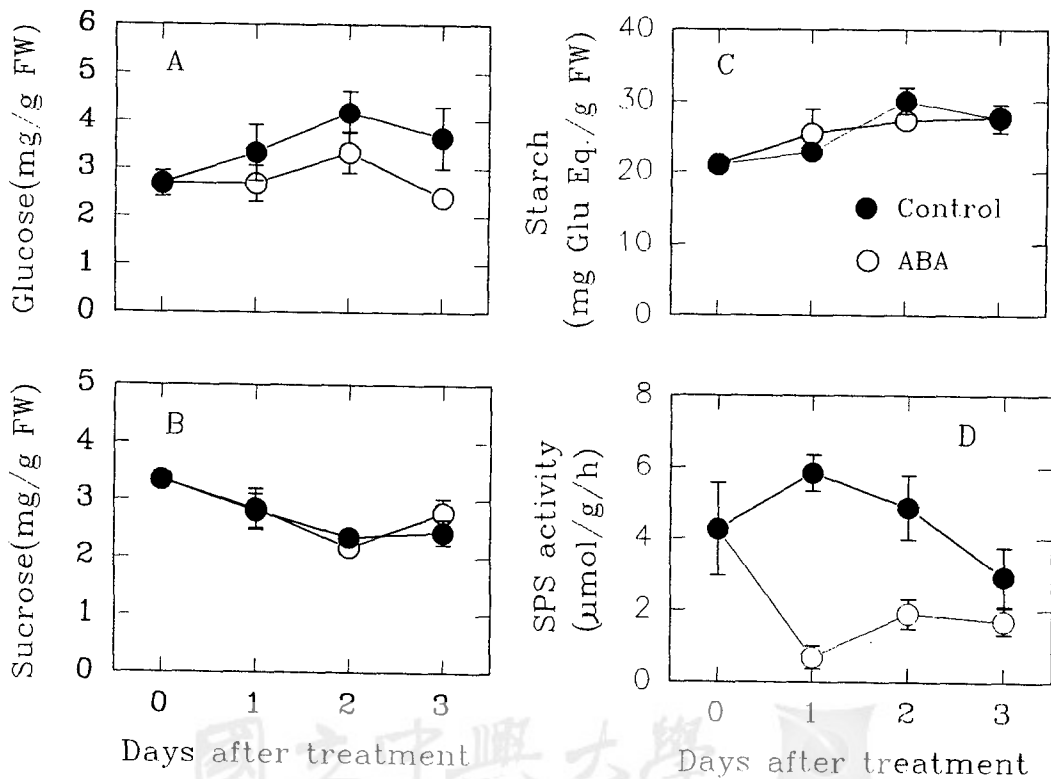


Fig. 4. Changes in contents of (A) glucose, (B) sucrose and (C) starch as well as activity of (D) sucrose phosphate synthetase (SPS) of the source leaf (4th leaf) of corn seedling as influenced by ABA (10^{-4} M) applied at V4 stage.

Table 1. Effect of 10^{-4} M ABA applied at V4 stage on 14 C-sucrose uptake and translocation of corn shoot within 3 days after treatment. 14 C-sucrose was absorbed from cutting end of the 4th leaf. DAT means days after treatments.

2 DAT		CK			ABA			
Leaf position	unit	(%)	unit/mm ²	(%)	unit	(%)	unit/mm ²	(%)
7th leaf	59570	10.56	388.2	42.00	33240	5.15	329.0	26.20
6th leaf	270600	47.96	164.8	17.83	163200	25.27	105.1	8.37
5th leaf	11220	1.99	5.1	0.55	33550	5.19	18.9	1.50
5th leaf sheath	44760	7.93	136.8	14.80	26710	4.14	140.8	11.21
4th leaf	150200	26.62	132.7	14.36	277550	42.96	250.2	19.63
4th leaf sheath	25650	4.55	89.0	9.63	103400	16.01	382.7	30.48
3rd leaf	1031	0.18	1.5	0.16	4630	0.72	9.4	0.75
3rd leaf sheath	1219	0.22	6.2	0.67	3696	0.57	19.6	1.56
Total account	564250	100.00	924.3	100.00	645926	100.00	1255.7	100.00
3 DAT		CK			ABA			
Leaf position	unit	(%)	unit/mm ²	(%)	unit	(%)	unit/mm ²	(%)
7th leaf	181500	18.39	535.8	44.83	42170	8.85	218.6	32.57
6th leaf	638600	64.71	214.9	17.98	153600	32.22	84.81	12.64
5th leaf	33320	3.38	16.0	1.34	34410	7.22	15.0	2.24
5th leaf sheath	57830	5.83	150.4	12.58	23530	4.94	89.6	13.35
4th leaf	17400	1.76	107.4	8.99	186500	39.13	153.7	22.90
4th leaf sheath	52350	5.30	156.6	13.10	27730	5.82	84.2	12.55
3rd leaf	3613	0.37	3.2	0.27	5432	1.14	8.5	1.26
3rd leaf sheath	2303	0.23	10.8	0.90	3290	0.69	16.7	2.49
Total account	986916	100.00	1195.1	100.00	476662	100.00	671.1	100.00

實蔗糖之轉運及吸收均受到ABA抑制(Table 1)。玉米幼苗在ABA處理後第三天, 蔗糖吸收量即受到明顯抑制(476,662對986,916單位)。雖然處理後第二天, 處理植株之葉片其 14 C-蔗糖吸收量較對照組多出14%, 但由第三天之表現可見吸收量較對照組減少48%, 推測第二天之表現可能因葉片先端1cm處進行切離時, 切口長度不一造成吸收面不等所致。然而從第三天之表

現可明顯看出 14 C-蔗糖吸收到ABA顯著抑制。此外, 14 C-蔗糖從供源葉片轉移至積儲葉片(第6、7葉)之分配比率, 於第二天即減少一半〔(25.27+5.18%)對(47.96+10.56%)〕, 至第三天時減少程度更為嚴重〔(32.22+8.85%)對(64.71+18.39%)〕。由上述結果可知, 供源葉片中蔗糖含量維持不變之原因乃是玉米幼苗在 10^{-4} M ABA處理下供源葉片之蔗糖之轉運

及吸收 (uptake) 受阻, 推測可能同時伴隨著蔗糖生成量降低。由於葡萄糖有輕微降低現象、CER明顯下降以及SPS活性下降, 更加支持上述蔗糖合成降低之推測。

Vreugdenhil⁽²¹⁾指出有研究者證明ABA可增強sugar轉運至runner bean枝條之底端及完整植株根部。然而在本試驗中卻無法獲得前述之促進轉運效果, 或是類似Bock and Fer⁽²⁾之結果; 後者以低濃度ABA (50 μM) 可促進蔗糖轉運。相反地, 本試驗以10⁻⁴M ABA處理會抑制完整植株葉片內蔗糖吸收, 類似結果亦可在caster bean子葉葉圓片中發現 (0.1 μM ABA)⁽²¹⁾。後者之抑制現象反映出ABA處理會阻止同化物質之韌皮部裝載也會阻止裝載後之轉運, 以致影響其後乾物質生產與分配。有關ABA對蔗糖吸收之抑制現象, Vreugdenhil⁽²¹⁾指出因伴隨著蔗糖吸收之質子吸收 (proton uptake) 未受影響, 故推斷ABA可能誘導及活化蔗糖被動性漏失 (leak), 以致其淨吸收量降低。

蔗糖轉運受阻是否意味著積儲部位之碳素利用與代謝亦受到阻礙? 在本試驗中, ABA處理並不會改變積儲葉片蔗糖及澱粉含量 (Figs.5 B,5C), 但葡萄糖則在處理後第一天開始增加或累積, 於第二、三天達最大量 (Fig.5A)。從本試驗結果可以初步推測玉米幼苗在10⁻⁴M ABA處理下, 其積儲部位組織之葡萄糖可能因無法利用於幼苗生長發育致發生累積。究其原因, 由前項試驗結果得知供源部位之蔗糖合成與轉運受阻, 可以想見積儲部位之蔗糖應會減少, 但由於積儲部位本身生長受到抑制, 不再利用光合產物, 結果造成蔗糖、澱粉含量維持不變, 而有葡萄糖累積現象。

雖然Munns and Sharp⁽¹⁴⁾會綜合相關研究報告指出, 玉米幼苗在乾旱土壤下ABA會抑制地上部生長以維持根部生長, 然而在正常情況下ABA會同時抑制根部及地上部生長。在乾旱情

況下, ABA會抑制地上部之細胞擴展 (expansion), 也會影響細胞產生速率, 在本試驗中積儲部位生長受抑制之原因究竟係因ABA抑制細胞分裂, 或是抑制細胞伸長所致則有待進一步研究。

近年來有較多的報告提出, 植物在乾旱環境下經由木質部傳送之ABA signal會影響地上部生長⁽¹⁹⁾, 以及氣孔關閉⁽²⁴⁾。同樣地, 亦有研究者證明xylem sap中之ABA並非影響地上部之

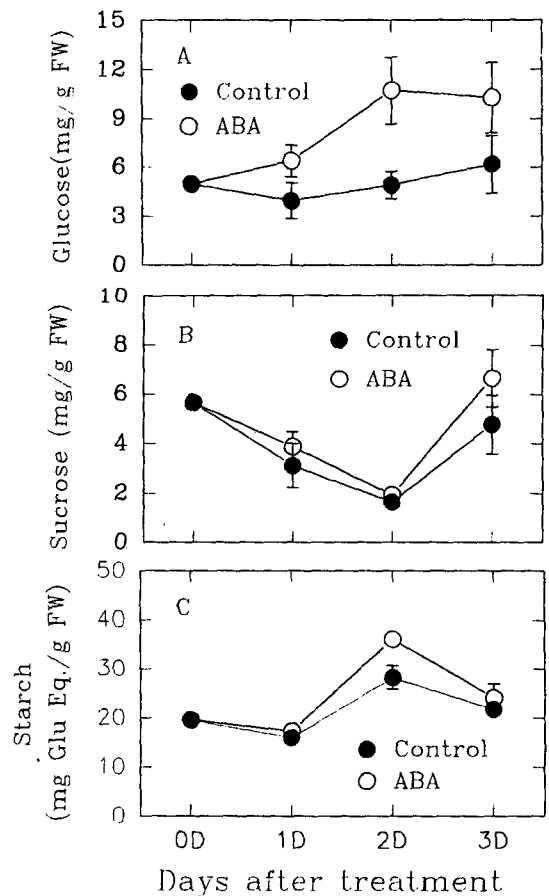


Fig. 5. Changes in contents of (A) glucose, (B) sucrose and (C) starch of the sink leaf (the innerst rolling leaf) of corn seedling as influenced by ABA (10⁻⁴ M) applied at V4 stgae.

signal^(cf 14)。由於本試驗中之外加ABA係由玉米幼苗根部直接吸收，經由xylem sap往地上部輸送，因此可以證明xylem sap內之ABA足以影響地上部之部份生理反應與生長。相信此一結果可以提供日後研究作物在逆境下，尤其乾旱、淹水等直接作用於根部之逆境時，地上部之生理反應與生長是否透過來自根部之ABA訊號而發生改變，此一方面之研究參考。

致 謝

感謝國科會提供經費（NSC 82-0409-B 005-097），及恆昶公司何繼文先生於中興大學示範BioImaging analyzer BAS 2000 system（Fujix Co., Japan）時慷慨地願以本試驗材料進行同位素偵測，謹此一併感謝。

參考文獻

1. Arnon, D. I. (1949) Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenol oxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiol.* 24: 1-15.
2. Bock, F. D. and Fer, A. (1992) Effects of abscisic acid on the transfer of sucrose from host, *Pelargonium zonale* (L.) Aiton, to a Phanerogamic Parasite, *Cuscuta reflexa* Roxb. *Aust. J. Plant Physiol.* 19: 679-691.
3. Cheikh, N. and Brenner, M. (1992) Regulation of key enzymes of sucrose biosynthesis in soybean leaves. Effect of dark and light conditions and role of gibberellins and abscisic acid. *Plant Physiol.* 100: 1230-1237.
4. Cornic, G. and Miginiac, E. (1983) Nonstomatal inhibition of net CO₂ uptake by abscisic acid in *Pharbitis nil*. *Plant Physiol.* 73: 529-533.
5. Cummins, W. R., Kende, H. and Raschke, K. (1971) Specificity and reversibility of the rapid stomatal response to abscisic acid. *Planta* 99: 347-351.
6. Galtier, N., Foyer, C. H., Huber, J., Voelker, T. A. and Huber, S. C. (1993) Effects of elevated sucrose-phosphate synthase activity on photosynthesis, assimilate partitioning and growth in tomato (*Lycopersicon esculentum* var UC82B). *Plant Physiol.* 101: 535-543.
7. Harn, C., Khayat, E. and Daie, J. (1993) Expression dynamics of genes encoding key carbon metabolism enzymes during sink to source transition of developing leaves. *Plant Cell Physiol.* 34: 1045-1053.
8. Hite, D. R. C., Outlaw, W. H. Jr. and Tarczynski, M. C. (1993) Elevated levels of both sucrose-phosphate synthase and sucrose synthase in *Vicia* guard cells indicate cell-specific carbohydrate interconversions. *Plant Physiol.* 101: 1217-1221.
9. Hubbard, N. L., Hubbard, S. C. and Pharr, D. M. (1989) Sucrose phosphate synthase and acid invertase as determinants of sucrose concentration in developing muskmelon (*Cucumis mele* L.) fruits. *Plant Physiol.* 91: 1527-1534.
10. Huber, S. C. and Huber, J. L. (1992) Role of sucrose phosphate synthase in sucrose metabolism in leaves. *Plant Physiol.* 99: 1275-1278.

11. Jiao, J. A. and Chollet, R. (1991) Posttranslational regulation of phosphoenolpyruvate carboxylase in C4 and crassulacean acid metabolism plants. *Plant Physiol.* 95: 981-985.
12. Mawson, B. T., Colman, B. and Cummins, W. R. (1981) Abscisic acid and photosynthesis in isolated leaf mesophyll cell. *Plant Physiol.* 67: 233-236.
13. Moriguchi, T., Abe, K., Sanada, T. and Yamaki, S. (1992) Levels and role of sucrose synthase, sucrose-phosphate synthase and acid invertase in sucrose accumulation in fruit of Asian pear. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 117: 274-278.
14. Munns, R. and Sharp, R. E. (1993) Involvement of abscisic acid in controlling plant growth in soils of low water potential. *Aust. J. Plant Physiol.* 20: 425-437.
15. Neales, T. F., Masia, A., Zhang, J. and Davies, W. J. (1989) The effects of partially drying part of the root system of *Helianthus annuus* on the abscisic acid content of the roots, xylem sap and leaves. *J. Exp. Bot.* 40: 1113-1120.
16. Nguyen-Quoc, B., Krivitzky, M., Huber, S. C. and Lechamy, A. (1990) Sucrose synthase in developing maize leaves. Regulation of activity by protein level during the import to export transition. *Plant Physiol.* 94: 516-523.
17. Popova, L. P., Tsonev, T. D. and Vaklinova, S. G. (1987) A possible role for abscisic acid in regulation of photosynthetic and photorespiratory carbon metabolism in barley leaves. *Plant Physiol.* 83: 820-824.
18. Saftner, R. A. and Wyse, R. E. (1984) Effect of plant hormones on sucrose uptake by sugar beet root tissue discs. *Plant Physiol.* 74: 951-955.
19. Tardieu, F. and Davies, W. J. (1992) Stomatal response to abscisic acid is a function of current plant water status. *Plant Physiol.* 98: 540-545.
20. Trejo, C.L., Davies, W.J. and Ruiz, L. (1993) Sensitivity of stomata to abscisic acid. An effect of the mesophyll. *Plant Physiol.* 102: 497-502.
21. Vreugdenhil, D. (1983) Abscisic acid inhibits phloem loading of sucrose. *Physiol. Plant.* 57: 463-467.
22. Wang, C. Y. and Chu, T. M. (1994) Role of abscisic acid in seedling growth of corn plant (*Zea mays* L.) I. Response of corn seedling to application rate of ABA. *Weed Sci. Bull.* 15: 159-168.
23. Worrell, A. C., Bruneau, J. M., Summerfelt, K., Boersig, M. and Voelker, T. A. (1991) Expression of a maize sucrose phosphate synthase in tomato alters leaf carbohydrate partitioning. *Plant Cell* 3: 1121-1130.
24. Zhang, J. and Davies, W. J. (1991) Changes in the concentration of ABA in xylem sap as a function of changing soil water status can account for changes in leaf conductance and growth. *Plant Cell Environ.* 13: 277-285.

Role of abscisic acid (ABA) in seedling growth of corn plants (*Zea mays* L.)

II. Changes in photosynthate production, translocation and utilization

Ching-Yuh Wang Teh-Ming Chu

(Accepted for publication: JUN 13, 1995)

ABSTRACT

Seedling growth of *Zea mays* L., cultivar Tainung 351 (TNG 351), was inhibited by 10^{-4} M ABA (abscisic acid) applied to roots at V4 satge (Weed Sci. Bull. 15: 195-168). But, how does the ABA inhibit seedling growth? More results in this study indicated that CER (carbon dioxide exchange rate) of the 4th leaf was declined to 76% at the first day after ABA treatment, and to 61% for transpiration rate simultaneously. It is obvious that reduction of CER was mainly controlled by stomatal behaviour. Biochemically, activities of both ribulose bicarboxyl-oxygenase (Rubisco) and phospho-enolpyruvate phosphorylase (PEPCase) were promoted significantly by ABA. However, relative increase of chlorophyll content in ABA-treated plants resulted in little changes in both enzyme activities. In a metabolic aspect, glucose content of source leaf (4th leaf, completely expanded leaf) was decreased slightly by ABA, but without any changes in sucrose and starch contents. In addition, due to the fact that a significant decrease of sucrose phosphate synthase (SPS) activity, accompanied with the inhibition of 14 C-sucrose uptake and translocation, it is suggested that the net synthesis and translocation of sucrose within 3 days were all inhibited in source leaf. Within the sink leaf (newly-formed, the innerst rolling, unexpanding leaf), both sucrose and starch contents were not influenced by ABA, but the glucose content increased. It appears that accumulation of glucose in sink leaf was probably due to its poor utilization of photosynthates, which in ture resulted in subsequent seedling growth.

KEY WORDS: Abscisic acid (ABA), Corn (Maize), Seedling, Growth.