

植物对干旱胁迫的生理响应

陈珂¹, 蒋祺², 类延宝³, 尹春英^{4*} (1. 西南科技大学生命科学与工程学院, 四川绵阳 621010; 2. 攀枝花市农林科学研究院, 四川攀枝花 617067; 3. 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊 666303; 4. 中国科学院成都生物研究所, 四川成都 610041)

摘要 综述植物对干旱胁迫的生理响应机理及进展。

关键词 植物; 干旱胁迫; 生理响应

中图分类号 S311 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2009)05-01907-02

Physiological Responses of Plants to Drought Stress

CHEN Ke et al (School of Life Science and Engineering, Southwest University of Science and Technology, Mianyang, Sichuan 621010)

Abstract The physiological response mechanism of plants to drought stress and its progresses were summarized.

Key words Plants; Drought stress; Physiological response

当前, 环境恶化严重威胁人类的生存与发展, 干旱是最为严重的自然灾害之一, 其出现的次数、持续的时间、影响的范围及造成的损失居各种自然灾害之首^[1]。据统计全世界由于水分胁迫导致的作物减产可超过其他因素造成减产的总和。而我国是荒漠化危害较为严重的国家之一, 荒漠化带来的恶劣生态环境条件已给我国的经济和社会发展带来严重影响。几年来, 我国的荒漠化治理工作虽然取得了举世瞩目的成绩, 并在局部地区控制了荒漠化的发展, 但还未从根本上扭转荒漠化土地扩大的趋势。

近年来, 各国学者对植物的抗旱性进行了广泛深入的研究, 植物的抗旱机理十分复杂, 抗旱性是受许多形态解剖和生理生化特性控制的复合遗传性状, 不同形态解剖和生理特性之间既相互联系又相互制约。单一的抗旱性鉴定指标难以充分反映出植物对干旱适应的综合能力, 只有采用多项指标的综合评价, 才能较准确的反映植物的抗旱水平。

1 生物量积累与分配

早期的研究认为, 干旱造成叶片生长受抑主要是膨压降低所致。但是愈来愈多的试验结果却对此予以否定。如在干旱条件下, 玉米幼苗叶片生长区的膨压基本不变, 但其生长速率却显著受到抑制。研究者认为这可能与细胞壁的硬化(指不可逆伸展能力, 即伸展性)响应有关。在干旱条件下细胞壁的硬化有效地限制了植物绿叶面积的扩大, 因而也就显著地降低了植株的蒸腾失水, 使植株有可能长时间存活。有研究认为细胞壁的这种硬化现象是一种植物对水分亏缺反应的主动适应性前馈机制^[2]。

水分条件还影响生物量的分配, 水分胁迫下生物量向根部的分配增加, 功能根的数目和长度增加。在干旱处理的早期阶段, 抗旱的杨树无性系有更多的干物质优先向根和茎分配, 而干旱敏感的无性系在水分亏缺条件下缺乏这种分配的可塑性。在适度干旱环境下, 抗旱与干旱敏感的无性系相比, 根系密度及材积比提高, 从而提高抗旱性和从土壤中吸收水分的能力。但严重水分胁迫下, 由于碳向地下组织的分配受到限制, 因而根和枝条的生长都受到抑制。另外, 干旱

可提高根生物量/叶冠面积比、叶冠面积/茎横截面积比, 降低生物量、高度和比叶面积, 这在桉树上已被证明^[3]。

2 气孔行为

植物对干旱胁迫的最初反应是通过调整气孔开度来防止植物体内水分的散失和维持一定的光合作用。气孔反应有两种方式, 一是第一线防御, 是对空气湿度的直接反应, 又叫“预警”系统。当空气湿度下降时, 保卫细胞及其附近表皮细胞直接向大气蒸发水分, 引起气孔关闭, 此时叶子其他部位并未发生水分亏缺, 从而防止水分亏缺在整片叶子中发生, 降低了对植物产生伤害的可能性。二是第二线防御, 是对叶子水势已经发生了变化的反应。当叶子水势降至某一阈值时, 引起气孔关闭, 而气孔关闭反过来又减少水分散失和有助于叶子水势恢复。叶子水势增加, 则气孔再次开放。

3 植物激素 ABA

脱落酸(ABA), 作为一种植物生长调节剂, 普遍存在于高等植物中, 具有调节植物生长和分化的许多生理作用。ABA 已经被看作是在干旱和其他环境胁迫下“胁迫—感知—响应”路径中的信号^[4]。一般来说, 在水分条件良好的条件下, 若 ABA 浓度超过正常范围, 表现为植株生长减缓, 即抑制植物生长; 在干旱胁迫下, ABA 浓度的升高则可抑制过量乙烯的产生, 从而促进植物生长。ABA 具有调控气孔开放和光合速率的直接作用, 干旱胁迫下的植物较水分条件良好的植物 ABA 浓度高, 气孔导度低, 而且叶水势降低之后气孔较水分条件好的植物关闭快)。ABA 浓度对气孔孔径有很大影响, 而且随着 ABA 浓度的升高, 气孔导度与气孔开放率均下降, 不论内源或外源叶 ABA 浓度的升高, 都会引起光合速率的下降。研究发现, 最不抗旱的树种具有最低的 ABA 浓度和最高的气孔导度, 说明种内 ABA 浓度的不同可能与该种特异性的用水效率有关。外源 ABA 也可降低枝条的水力导度, 但其下降幅度远远小于气孔导度、叶水势及最大净光合速率的下降幅度, 因此外源 ABA 主要是直接影响气孔, 但对枝条水力导度的改变可能是 ABA 作用的重要机制。ABA 还参与光合作用等许多生理过程, 不论是外源 ABA 的应用, 还是内源 ABA 水平的升高, 都说明 ABA 可提高植物对环境胁迫的抗性^[5]。

4 用水效率

用水效率作为评价抗旱性的指标, 可用一个生长季干物

基金项目 国家科技支撑计划林业项目(2007BAD50B01); 西南科技大学科研基金(2008ZX7105)。

作者简介 陈珂(1978-), 男, 四川德阳人, 博士, 讲师, 从事植物生理与分子生态研究。* 通讯作者。

收稿日期 2008-12-01

质的积累与水分消耗的比值(B/W)表示,即长期用水效率;1 s或1 min的光合作用与蒸腾作用的比值(A/E),即瞬时有用水效率。在水分供应受限的情况下,根据其起源地自然环境水分胁迫的程度,植物已发展为两种不同的用水策略——节水型和耗水型。节水策略适用于孤立的个体,而且所受干旱胁迫时间较长。节水策略经常是与品种的抗旱性、较高的用水效率及较慢的内在生长速率有关。耗水策略适用于短期适度的干旱胁迫,即植物都争相迅速消耗可利用的水分,直到土壤可利用水分被消耗完的竞争环境,因此该策略应归因于高的气孔导度及快的生长速率。

5 活性氧代谢

关于植物在干旱逆境中受损伤机理已有大量研究,结果表明干旱造成了植物细胞膜系统的破坏。20世纪60年代末期生物自由基伤害学说的提出,将细胞膜系统破坏的原因做出了进一步的揭示。目前,生物自由基伤害学说已广泛应用于需氧生物细胞伤害机理的研究中。大量研究表明,植物体内过剩自由基的毒害之一是引发膜脂过氧化作用,造成膜系统的损伤,严重时会导致植物细胞的死亡。膜脂过氧化的最终产物丙二醛(MDA)又可与细胞膜上的蛋白质、酶等结合、交联,从而使之失活,破坏了生物膜的结构与功能。干旱胁迫造成植物伤害的重要原因之一,就是细胞内 O_2^- 的产生与清除的失衡。超氧化物歧化酶(SOD)是膜脂过氧化防御系统的主要保护酶,它能催化活性氧发生歧化反应产生无毒分子氧和过氧化氢,从而避免植物遭受伤害。较高的SOD活性是植物抵抗逆境胁迫的生理基础。膜脂过氧化防御系统中保护酶,还有过氧化氢酶(CAT)和过氧化物酶(POD),都可除去生理系统的 H_2O_2 ^[6-7]。

6 NO与干旱胁迫

一氧化氮(Nitric oxide, NO)是生物体中一种重要的氧化还原信号分子和毒性分子,也是一种活性氮(Reactive nitrogen species, RNS)。Zhao等用离体小麦根尖为材料的研究表明,NO参与水分胁迫下小麦根尖中植物激素ABA的合成^[8]。考虑到ABA不仅可以作为植物胞间信号物质介导植株整体

的抗逆反应,也能作为细胞逆境信号物质直接介导许多抗逆基因的表达,因此推测NO可能是通过诱导ABA的积累影响植物的干旱响应的。在干旱和短期热胁迫下植物中NO生成量增加,而且这种增加与乙烯生成量呈负相关,因此认为NO可能是一种植物衰老延缓剂,并通过拮抗植物内源激素乙烯而发挥作用,并且NO能够提高植物耐受干旱胁迫的能力。在研究外源NO影响渗透胁迫下小麦种子萌发及活性氧代谢时,发现0.1、0.5 mmol/L的SNP明显促进渗透胁迫下小麦种子萌发、胚根和胚芽的伸长,提高萌发过程中淀粉酶和内肽酶的活力,加速贮藏物质的降解;同时还能促进渗透胁迫下过氧化氢酶(CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性的上升和脯氨酸含量的积累,抑制脂氧合酶(LOX)的活性,从而提高渗透胁迫下小麦种子萌发过程中的抗氧化能力。

7 结语

干旱胁迫严重地影响了地表植被的生长,导致了严重的生态问题。对于干旱胁迫的植物形态、生理生化的研究只是为了明确干旱胁迫的机制,为后续研究奠定基础。因此,以后还需要从分子抗性育种方面深入研究植物抗旱的分子机理,从而根本上认识植物对于干旱胁迫的策略和机制。

参考文献

- [1] 彭珂珊,徐宣斌,胡晋辉,等.干旱是西部地区生态系统受损的关键因素[J].石家庄经济学院学报,2002,25(3):257-262.
- [2] NEUMANN P M. The role of cell wall adjustment in plant resistance to water deficits[J]. Crop Sci, 1995, 35: 1258-1266.
- [3] LI C. Population differences in water-use efficiency of *Eucalyptus microtheca* seedlings under different watering regimes[J]. Physiol Plant, 2000, 108: 134-139.
- [4] WU Y, KUZMA J, MARECHAL E, et al. Abscisic acid signaling through cyclic ADP-ribose in plants[J]. Science, 1997, 278: 2126-2130.
- [5] GIRAUDAT J, PARCY F, BERTAUCHE N, et al. Current advances in abscisic acid action and signaling[J]. Plant Mol Biol, 1994, 26: 1557-1577.
- [6] JEBARA S, JEBARA M, LIMAM F, et al. Changes in ascorbate peroxidase, catalase, guaiacol peroxidase and superoxide dismutase activities in common bean (*Phaseolus vulgaris*) nodules under salt stress[J]. J Plant Physiol, 2005, 162: 929-936.
- [7] 王霞,侯平,尹林克,等.土壤水分胁迫对柽柳体内膜保护酶及膜脂过氧化物的影响[J].干旱区研究,2002,19(3):17-20.
- [8] ZHAO L, ZHANG F, GUO J. Nitric oxide functions as a signal in salt resistance in the calluses from two ecotypes of reed[J]. Plant Physiol, 2004, 134: 849-857.
- [9] 王罗霞,赵志光,王锁民.一氧化氮对水分胁迫下小麦叶片活性氧代谢及膜脂过氧化的影响[J].草业学报,2006,15(4):12-15.
- [10] DELLEDONNE M, XIA Y, DIXON R A, et al. Nitric oxide functions as a signal in plant disease resistance[J]. Nature, 1998, 394: 585-588.
- [11] DURNER J, WENDEHENNE D, KLESSIG D F. Defense gene induction in tobacco by nitric oxide, cyclic GMP, and cyclic ADP-ribose[J]. Proc Natl Acad Sci, USA, 1998, 95(17):10328-10333.
- [12] DURNER J, KLESSIG D F. Nitric oxide as a signal in plants[J]. Curr Opin Plant Biol, 1999, 2(5):369-74.
- [13] WU G S, LAWRENCE E B, LAWRENCE E B. Disease resistance conferred by expression of a gene encoding H_2O_2 generation glucose oxidase in transgenic potato plants[J]. Plant Cell, 1995, 7: 1357-1368.
- [14] 董海丽,井金学.活性氧和一氧化氮在植物抗病反应中的作用[J].西北农林科技大学学报,2003,31(1):45-49.

(上接第1904页)

- [3] 阮海华.一氧化氮对盐胁迫下小麦叶片氧化损伤的保护效应[J].科学通报,2001,46(23):1993-1997.
- [4] 陈立松,刘星辉.水分胁迫对荔枝叶片活性氧代谢的影响[J].园艺学报,2003,39(2):241-246.
- [5] 王群,尹飞,李潮海.水分胁迫下植物体内活性氧自由基代谢研究进展[J].河南农业科学,2004(10):99-103.
- [6] 姜义宝,崔国文,李红.干旱胁迫下外源钙对苜蓿抗旱相关生理指标的影响[J].草业学报,2005,14(5):32-36.
- [7] 刘国琴,樊卫国.果树对水分胁迫的生理响应[J].西南农业学报,2000,13(1):101-106.
- [8] 蒋明义,荆家海,王韶唐.水分胁迫与植物膜脂过氧化[J].西北农业大学学报,1991,19(2):882-882.