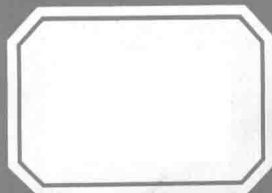


作物 抗旱原理概论

张莉 著



中国农业科学技术出版社



作物 抗旱原理概论

张莉 著



中国农业科学技术出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

作物抗旱原理概论 / 张莉著. —北京: 中国农业科学技术出版社, 2012. 6

ISBN 978 - 7 - 5116 - 0914 - 4

I. ①作… II. ①张… III. ①作物 - 抗旱性 - 研究
IV. ①S332. 4

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2012) 第 108171 号

责任编辑 贺可香

责任校对 贾晓红 郭苗苗

出版者 中国农业科学技术出版社

北京市中关村南大街 12 号 邮编: 100081

电 话 (010)82106638(编辑室) (010)82109704(发行部)
(010)82109709(读者服务部)

传 真 (010)82109700

网 址 <http://www.castp.cn>

经销者 各地新华书店

印刷者 北京富泰印刷有限责任公司

开 本 850mm × 1 168mm 1/32

印 张 6. 875

字 数 161 千字

版 次 2012 年 6 月第 1 版 2012 年 6 月第 1 次印刷

定 价 28. 00 元

 版权所有 · 翻印必究

前 言

干旱是困扰各国的世界性问题。2011 年，法国、德国等欧洲国家遭遇连续几个月的干旱，美国的多个州同样干热少雨，大西洋两岸的农业，特别是小麦产量面临不可避免的损失，直接导致了国际市场小麦价格上涨，再次引发了国际社会对粮食安全的担忧。选择抗旱作物品种是现代农业抵御干旱最主要的生物措施之一，而改良作物抗旱性的首要条件，就是必须了解作物抗旱的原理，鉴定作物在干旱胁迫下的生理生化和分子生物学机制，进而从质量、产量和抗旱互补的亲本组合中，选育出优异的作物品种。因此，把植物生理学和分子生物学的方法相结合，开展作物抗旱研究具有重大意义。

目 录

第一章 作物抗旱基础	(1)
第一节 作物抗旱性研究	(1)
第二节 作物叶片形态与抗旱适应	(11)
第三节 作物的气孔调节与抗旱	(16)
第四节 作物根系与抗旱适应	(26)
第二章 作物的渗透调节与抗旱	(36)
第一节 渗透调节现象及功能	(36)
第二节 渗透调节的表现差异	(46)
第三节 渗透调节的影响因素	(49)
第四节 渗透调节的研究方法	(52)
第五节 渗透调节在作物抗旱上的应用	(56)
第三章 作物的活性氧与抗旱	(62)
第一节 植物体内活性氧的产生	(63)
第二节 活性氧的产生对植物细胞的伤害	(70)
第三节 活性氧的清除与植物抗旱性	(81)
第四节 植物 SOD 对环境的响应	(88)
第四章 植物多胺代谢与抗旱	(102)
第一节 植物的多胺代谢变化	(103)
第二节 多胺的代谢特性与植物激素	(117)
第三节 多胺的化学性质与生物大分子的稳定	(122)

第四节	多胺与作物抗旱	(126)
第五章	植物激素与抗旱	(139)
第一节	ABA 的合成、作用与植物干旱反应	(140)
第二节	细胞分裂素与植物抗旱	(153)
第三节	其他内源激素与植物抗旱	(155)
第四节	激素类物质与作物抗旱	(160)
第六章	作物的光合作用与抗旱	(175)
第一节	干旱胁迫下光系统的损伤与作物抗旱	(175)
第二节	光合作用的气孔限制与非气孔限制	(191)
第三节	干旱胁迫对光合产物形成、积累以及分配的 影响	(200)
第四节	干旱胁迫下主要光合基因的表达	(208)

第一章 作物抗旱基础

干旱是制约农业生产发展的重要因素之一。我国大部属于亚洲季风气候区，降水量受海陆分布、地形等因素影响，在区域间、季节间和多年间分布很不均衡，作物常因周期性或难以预期性干旱而大面积减产，因此，迅速建立起农业节水体制，培育出具有明显抗旱特性的作物新品种，是发展优质、高效、优质农业，促进我国农业可持续发展，是解决防旱、抗旱难题的关键。

第一节 作物抗旱性研究

抗旱性（drought resistance）是指植物通过形态、生理的变化，以不同方式适应干旱环境，在干旱条件下存活而很少或不受伤害的特性。作物抗旱性分为避旱性和耐旱性，耐旱性又包括避脱水性和耐脱水性。

由于植物在漫长的进化中以多种方式来抵御和适应气候变化，逐步形成一定的抗性，因此，不同作物形成了多种的抗旱、避旱、耐旱机制。避旱是作物自身通过调节生长发育进程来避免干旱对其的影响；耐旱是作物自身通过减少失水或维持吸水，以及维持膨压或是耐脱水、干化。Hall（1990）认为作物适应干旱的方式有三种：即御旱、耐旱和高水分利用效率。

御旱主要是作物通过根系和调节气孔来维持体内的高水势；耐旱的主要机制是作物自身的渗透调节；高水分利用效率是作物在缺水条件下获得较高产量。

一、作物抗旱性的鉴定

作物的抗旱性鉴定是对不同作物抗旱能力的强弱进行评价鉴定的方法。在实际农业生产和科研中，作物抗旱性是所有逆境胁迫中最难以测定的一种。直到目前为止，还没有一种公认的能够准确测定出各种作物抗旱性的方法，这种状况直接加大了抗旱育种工作的难度。作者认为，鉴定和测评作物的抗旱性不能一概而论，而要合理地针对不同作物创造出一个适当的干旱胁迫环境，然后再根据不同作物的生理特性，选择合理的测评指标来区分不同作物、不同品种之间抗旱性能的差别。

（一）根据不同作物的生长环境，科学选择研究方法

1. 田间测定法

将被测作物直接种植在旱地上，人为控制土壤水分，形成不同程度的干旱胁迫，直接影响作物的生长，以此作为评价被测作物抗旱性的依据。这种方法简单易行，投入资金少，但由于控制土壤水分的不稳定性，以及不同土壤之间含水量的差异，所需测定时间长，工作量大，很难测定出准确的数据。

2. 旱棚或温室测定法

利用旱棚或是温室来控制土壤水分来测定作物抗旱性尽管已得到广泛应用，但由于旱棚或温室与大田环境、气候等条件的差异经常会产生一定的实验误差，再加上我国南北空气含水量的差异、不同土壤之间含水量的差异，使得实验数据差异更大。

3. 生长培育箱和人工气候室测定法

虽然利用可调控温度、湿度和光照的生长培育箱或人工气候室，来测定作物的抗旱性实验结果可靠，数据准确，可重复实验，但由于投入设备多，场地限制，难以对作物进行大批量进行测定。

(二) 根据对不同作物不同的干旱处理方法，科学选择研究方法

1. 土壤干旱测定法

通过控制盆栽或大田作物的土壤含水量，造成对被测作物的水分胁迫，通过对被测作物不同生育阶段进行干旱胁迫处理，比对全生育期没进行过干旱胁迫处理的被测作物，来获得被测作物的抗旱性数据。

2. 大气干旱测定法

通过制造干燥的空气环境给被测作物施加干旱胁迫来测定被测作物抗旱性能。Raynal (1985) 介绍了一种新方法，根据把水培被测作物的根系暴露在空气中时间的长短，来测定被测作物的抗旱性。此外，还有在作物叶面施加化学干燥剂，来测定被测作物抗旱性的方法。

3. 高渗溶液测定法

首先要通过沙培法或水培法培育一定苗龄的被测作物，然后转入高渗溶液中进行干旱胁迫处理，并结合一定的测评指标来反映被测作物苗期的抗旱性。常用的高渗溶液有聚乙二醇 (Polyethylene Glycol) 溶液、甘露醇 (Mannitol) 溶液和甘油 (Glycerin) 溶液等。

二、作物抗旱研究的现状

尽管人们对于干旱胁迫对作物造成伤害和植物耐旱的机制还

不是完全了解，但经过多年的研究和实践，科研人员已经在生理生化、分子生物学上对作物抗旱方面进行了深度剖析，取得了许多进展。迄今为止，研究人员已将寻找作物抗旱诱导基因，了解这类基因产生信号传导途径和这类基因的功能，作为为了研究作物抗旱的共识。以期通过这种方法，采用基因工程技术提高作物的抗旱能力和抗旱特性。

（一）作物适应干旱胁迫的机理

在全球气候变暖的背景下，近百年来，中国年平均气温升高了 $0.5 \sim 0.8^{\circ}\text{C}$ ，中国大部分地区呈增温趋势，以北方增暖最为明显。有研究表明，地球上九成自然生态系统的变化与全球变暖有关。干旱是指某一地域范围在某一具体时段内的降水量比多年平均降水量显著偏少，导致该地域的经济活动（尤其是农业生产）和人类生活受到较大危害的现象。要从根本上减轻、避免干旱灾害，首要解决的问题，就是培育出具有高抗旱性的作物品种，而准确的鉴定作物品种的抗旱性，则是培育出高抗旱性的作物品种的前提和关键。

干旱胁迫对植物造成的影响是巨大的，不仅在植物不同生长发育阶段，而且具体表现在生理生化中，如光合作用、呼吸作用、离子的吸收运输、物质转化以及酶活性等，它们之间相互联系，相互作用。20 世纪初，科研人员从植物对干旱胁迫的适应方式、其空调节以及代谢途径等方面，深入的研究了干旱胁迫对植物生理生化过程的影响。到了 20 世纪 80 年代，科研人员开始从旱激蛋白、信号因子和基因调控等多个角度探寻干旱胁迫对植物的影响。

在研究方面，育种工作者多侧重于经济生产力的抗耐旱性和外观表现；植物生理和生态工作者则强调生物学的抗耐旱性和抗耐旱的内在生理机制、植物种类和基因型的多样性，植物

生态、生理生化过程的复杂性、环境条件的易变性以及植物原始抗耐旱反应和次级反应的模糊性等。因此，由于研究者认识角度的异同，依旧有许多植物对于干旱胁迫的研究需要深入开展，还有许多问题需要深度阐明。

1. 形态结构特性与作物抗旱性

干旱胁迫下，作物通常限制水分的丧失和保持一定的吸水能力，维持体内较高的水势，使细胞处于正常的微环境中，植物体内各种生理生化过程依旧保持正常状态，主要属于形态学抗旱的范畴。植物的根和叶是土壤—作物—大气间水分循环过程中的关键部位。因此，要研究作物对于干旱胁迫的响应及适应性，应集中在干旱胁迫条件下作物的叶片和根系。

早期对作物抗耐旱研究最多的就是作物的形态结构，其中地上部分的形态结构更是主要研究对象。以禾本科作物为例，一般认为正常生长状态下叶片较为薄、小，叶片呈淡绿色，叶片与茎秆夹角小，叶片具有表皮毛及蜡质。干旱胁迫下一般呈现出卷叶，有效分蘖多，茎秆较细、发黄，植株萎蔫等为抗耐旱的形态结构指标。

作物的根系是作物直接感受土壤水分信号并吸收土壤水分的器官，因此，一些研究人员曾努力探讨作物根系发育、根群分布、不同生长周期根系活力，以及不同环境下根系变化与作物抗耐旱性的关系。一些研究认为，根系大、深、密是抗旱作物的基本特征，而另有研究认为深层根系对于作物抗旱更为重要。

小麦根系的研究表明，根的数目较少，根总干重中等，但根系较长的品种抗耐旱性较强。还有一些研究表明，胚芽稍长的小麦耐旱性强。对根冠与抗旱性关系的研究表明，较大的根冠比虽有利于作物抗旱耐旱，但在干旱胁迫条件下过分庞大的

根系会影响作物地上部分生物学产量。由此可见，人们对根系研究虽然取得了长足发展，但仍然缺乏一种能够在不破坏自然状态，精确测定根系生长发育状况的便捷的、简单易行的可靠方法。到目前为止，设计根系各个方面的研究依然是整体植物研究中最薄弱的一环。

2. 作物抗旱耐旱的生物学原理

干旱胁迫条件下作物生理生化代谢的研究报告很多，研究的内容也很丰富，如直接影响植物体内水分平衡的蒸腾速率、渗透调节及渗透调节物质的积累、细胞膜稳定性、原生质透性等。还有涉及干旱胁迫条件下作物光合能力变化、逆境胁迫诱导蛋白、酶活性变化等。以及近年来研究领域的热门：信号转导和抗旱分子生物学研究。

(1) 气孔行为 作物对于干旱信号的形态学反应是调节气孔开度，防止植物体内的水分散失，维持一定的光合强度。气孔的反应有两种，对空气湿度的直接反应和对叶片水势变化的反应。

(2) 渗透调节 受到干旱胁迫时，作物通过渗透调节降低水势，保持膨压。植物的渗透调节主要通过甜菜碱、脯氨酸等亲和性溶质的积累而实现。另外，离子和水分通道的变化调节着离子和水分进出的细胞，这也是渗透调节的重要方面。目前，已知的调节渗透的物质有：甘氨酸、脯氨酸、甘露醇、海藻糖、甜菜碱、果聚糖、多胺、肌醇等小分子有机化合物和无机离子。

(3) 逆境胁迫蛋白 干旱胁迫下的水分供应对于细胞维持膨压和进行正常代谢是非常重要的。植物体内的水通道蛋白可以形成选择性的水运输通道，允许水自由出入，同时将离子或其他有机物拒之门外，从而有效提高植物抗旱性。

(4) 光合作用调节 光合作用 (Photosynthesis), 即光能合成作用, 是植物、藻类和某些细菌, 在可见光的照射下, 经过光反应和碳反应, 利用光合色素, 将二氧化碳 (或硫化氢) 和水转化为有机物, 并释放出氧气 (或氢气) 的生化过程。光合作用是一系列复杂的代谢反应的总和, 是生物界赖以生存的基础, 也是地球碳氧循环的重要媒介。作物产量的高低取决于光合产物的形成、积累与分配。叶片光合作用主要受气孔因素和叶肉细胞光合活性的控制, 干旱胁迫造成的植物水分减少, 不仅影响了光合作用的光反应, 而且影响了暗反应效率, 不利于植物的光合作用, 使光能未得到有效利用, 从而降低了光合产物含量。

(5) 调控抗氧化防御系统 作物在遭遇干旱胁迫时, 通常伴随着活性氧中间产物生成, 这些有毒的分子对细胞膜和一些大分子物质造成破坏, 尤其是对线粒体和叶绿体的破坏, 使细胞受到氧化威胁。作物在抵御氧化胁迫时会形成一些能够清除活性氧的酶和抗氧化物质, 如超氧化物歧化酶、过氧化物酶、过氧化氢酶和抗坏血酸等。它们能够有效地清除活性氧, 从而提高了作物的抗旱、耐旱性。

(6) 多胺代谢与作物抗旱性 多胺 (polyamine, PA) 是一类含有两个或更多氨基的化合物, 其合成的原料为鸟氨酸, 关键酶是鸟氨酸脱羧酶。最普遍也是有重要生理功能的多胺是腐胺、尸胺、亚精胺、精胺等。多胺有促进某些组织生长的作用, 对于膜的正常维持也起着重要的作用, 关于它们的作用机制还不甚清楚。它们带有正电荷的氨基使它们和带有负电的磷酸基的 DNA 和 RNA 结合, 促进植物细胞以及动物细胞中 DNA 的转录和 RNA 的翻译; 它们能和膜上的蛋白质或磷脂结合, 使膜保持其稳定性。

(7) 作物激素与作物抗旱 由于作物内源激素的变化对环境条件改变响应的灵敏性及在作物生命活动中起着重要的调节作用,在作物抗旱性的反应中常常不是一种激素,而是多种内源激素以一种相当复杂的方式协助作用。植物可能以内源激素作为正负信号,对细胞内各种代谢过程进行有效调控,如 ABA 作为正信号,而以 IAA、GA₃ 和 ZR 等作为负信号。土壤水分亏缺可能作为原初信号被根系细胞感知,并在细胞内引起大量 ABA 合成,ABA 作为细胞间信使由根系运抵叶片,叶片保卫细胞识别 ABA,再经细胞内信号传导引起气孔关闭,同时造成与作物正常生长有关的代谢活动减弱。

(8) 作物抗旱的信号传导 作物在漫长的进化过程中,已经逐步发展了对不同胁迫的适应机制,即干旱胁迫信号转导及干旱诱导基因表达调控机制。作物细胞对逆境信号的感受、传递从而引发作物对逆境适应性反应的过程称之为信号传导(signal transduction)。信号传导对阐明作物如何感受干旱信号的刺激以及如何在体内传递信息并据此作出适应性反应对生物学的发展有着至关重要的意义。

(二) 作物抗旱性的遗传、分子遗传学与分子标记研究

要改良作物的抗旱性,首要深入研究作物的遗传特征。作物的抗旱性状在基因型间有广泛的遗传变异,并且有极高的遗传力,同时与在干旱胁迫下的产量有较高的相关性,这个性状的基因才能有效地用于育种目的。多年来,研究人员对多个性状的基因进行过遗传分析,发现其中许多不乏有实用价值的特征,但是由于很多与抗旱性有关的性状在生理学上研究较多,在遗传方面研究不够深入,直接影响了抗旱性状优良新品种作物的培育。

分子遗传学(molecular genetics)是在分子水平上研究生

物遗传和变异机制的遗传学分支学科。经典遗传学的研究课题主要是基因在亲代和子代之间的传递问题；分子遗传学则主要研究基因的本质、基因的功能以及基因的变化等问题。生物进化的研究过去着眼于形态方面的演化，以后又逐渐注意到代谢功能方面的演变。自从分子遗传学发展以来又注意到 DNA 的演变、蛋白质的演变、遗传密码的演变以及遗传机构包括核糖体和 tRNA 等的演变。通过这些方面的研究，对于生物进化过程将会有更加本质性的了解。近年来，迅速发展的分子遗传学为进行抗旱性的遗传研究提供了有力的工具，特别是已经创立的“数量性状基因座作图法”极大地促进了作物抗旱性的遗传研究。

分子标记 (Molecular Markers) 是以个体间遗传物质内核苷酸序列变异为基础的遗传标记，是 DNA 水平遗传多态性的直接的反映。与其他几种遗传标记——形态学标记、生物化学标记、细胞学标记相比，DNA 分子标记具有的优越性有：大多数分子标记为共显性，对隐性的性状的选择十分便利；基因组变异极其丰富，分子标记的数量几乎是无限的；在生物发育的不同阶段，不同组织的 DNA 都可用于标记分析；分子标记揭示来自 DNA 的变异；表现为中性，不影响目标性状的表达，与不良性状无连锁；检测手段简单、迅速。随着分子生物学技术的发展，现在 DNA 分子标记技术已有数十种，广泛应用于遗传育种、基因组作图、基因定位、物种亲缘关系鉴别、基因库构建、基因克隆等方面。理想的分子标记必须达到以下几个要求：①具有高的多态性；②共显性遗传，即利用分子标记可鉴别二倍体中杂合和纯合基因型；③能明确辨别等位基因；④遍布整个基因组；⑤除特殊位点的标记外，要求分子标记均匀分布于整个基因组；⑥选择中性（即无基因多效性）；⑦检

测手段简单、快速（如实验程序易自动化）；⑧开发成本和使用成本尽量低廉；⑨在实验室内和实验室间重复性好（便于数据交换）。

三、作物抗旱性研究的重点和难点

虽然研究人员在作物抗旱性的研究上进行了许多有益的探索，但是由于作物抗旱性不仅与作物的种类、品种基因型、形态性状及生理生化反应有关，加之受干旱发生时期、地区、强度以及持续时间的影响，因此，作物抗旱性是一个复杂的微效多基因控制的数量性状。中国工程院院士、旱地农业生理生态学家山仑先生认为，不同作物和品种适应干旱方式是多种多样的，一些作物和品种具有综合的几种机制共同对作物抗旱性起作用。当前，作物抗旱性研究、改良作物抗旱性是一个应用前景广阔、但研究比较薄弱的研究方向，特别是深层次认识作物抗旱机理、改变作物遗传基础、提高作物抗旱性水平仍处在探索阶段。到目前为止，还没有一个科研人员已经在表型或遗传方面明确的给作物抗旱、耐旱性下定义，也没有一个科研人员能够清楚地指出作物的特定品种携带有什么样的抗旱、耐旱性。结合实际，作物抗旱性研究的难点主要表现在，单项研究的局限性和综合研究的复杂性两个方面。

（一）单项研究的局限性

现有对作物抗旱性的研究结果，多数是针对某个方面进行的单项机理研究，如单项生理或单项生化指标。而这些指标往往只在某一些时间范围内起有限作用，因此，研究结果有很大的局限性，达不到直接指导应用的效果和水平。

（二）综合研究的复杂性

我国以增加供给为目标的农业生产，在市场环境发生巨大

变化的今天，已开始暴露出过去短缺经济环境下掩盖住的一些深层次问题，其中农业整体质量不高、农业增产缓慢等问题是制约农业生产的主要因素之一。质量建设已成为当前我国农业生产必须高度重视和亟待解决的关键问题之一。作物质量、产量本身就是一个复杂的数量性状，要研究作物在干旱胁迫条件下的质量和产量问题，使得作物的抗旱性研究复杂了百倍。

正是基于这个原因，研究人员往往难以找到作物抗旱性研究工作的切入点和突破口。因此，尽管大量的研究人员在作物抗旱性研究方面投入了大量的精力，但却进展不大、收效甚微，尚未取得关键性突破。

第二节 作物叶片形态与抗旱适应

从作物水分和养分吸收利用的角度来看，根系的抗旱性要比地上部分显得更为重要；但从抗寒、抗高温、抗病（黄矮病、锈病、白粉病、赤霉病等）方面，作物地上部分的抗性比根系重要。

一、作物叶片对干旱的反应与适应

在干旱胁迫条件下，作物叶片反应与适应性的主要变化，既要有利于保水又要提高水分利用率。作物在水分亏缺严重时，细胞失去膨压，叶片和茎秆的幼嫩部位均产生下垂，这种现象成为萎蔫（wilting）。萎蔫分为暂时萎蔫（temporary wilting）和永久萎蔫（permanent wilting），前者是可逆变化，后者是不可逆变化。靠降低蒸腾即能消除水分亏缺以恢复原状的萎蔫，称为暂时萎蔫。例如：炎热的夏天，叶片水分强烈蒸腾，水分供应暂时不足，叶片及嫩茎就会出现萎蔫。等到傍