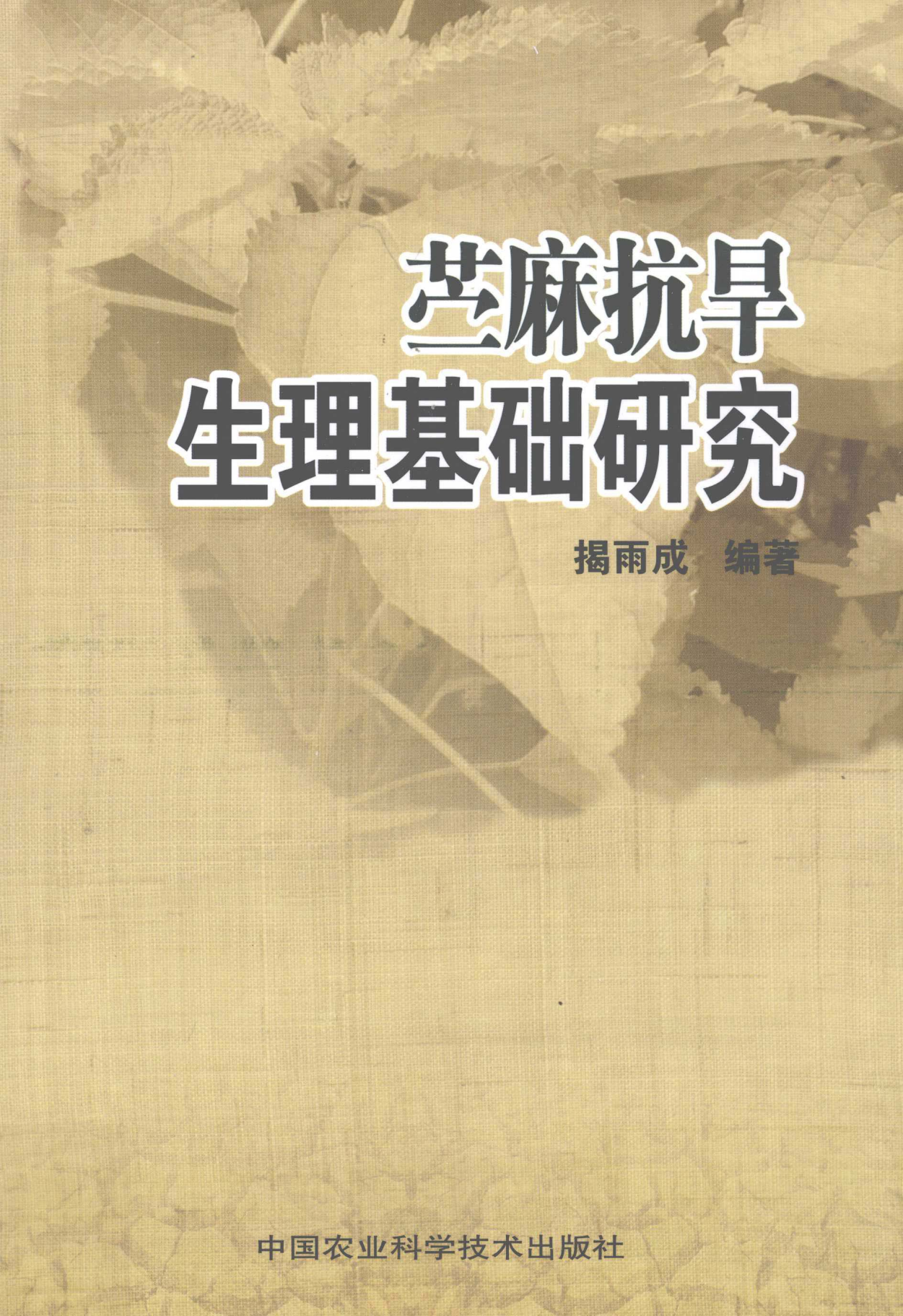




苎麻抗旱 生理基础研究

揭雨成 编著

中国农业科学技术出版社

苎麻抗旱 生理基础研究

揭雨成 编著

中国农业科学技术出版社

图书在版编目(CIP)数据

苎麻抗旱生理基础研究 / 揭雨成编著. —北京: 中国农业
科学技术出版社, 2011. 3

ISBN 978 - 7 - 5116 - 0393 - 7

I. ①苎… II. ①揭… III. ①苎麻 - 抗旱 - 植物生理学
IV. ①S563. 1

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2011) 第 016843 号

责任编辑 鱼汲胜
责任校对 贾晓红

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)82106629(编辑室) (010)82109704(发行部)
(010)82109703(读者服务部)
传 真 (010)82109709
网 址 <http://www.castp.cn>
经 销 者 新华书店北京发行所
印 刷 者 北京富泰印刷有限责任公司
开 本 787mm×1 092mm 1/16
印 张 10. 625
字 数 170 千字
版 次 2011 年 3 月第一版 2011 年 3 月第一次印刷
定 价 36. 00 元

版权所有·翻印必究

《苧麻抗旱生理基础研究》

编委会

主 编 揭雨成

编写人员 崔国贤 刘飞虎 邢虎成 余 玮
 罗中钦 康万利 王 栋

审稿人员 肖之平 刘飞虎

序 言

中国干旱半干旱地区约占全国土地面积的 1/2, 随着人口的增加、经济的发展以及全球气候的变化, 世界性的干旱趋势将持续加重。提高植物自身的抗旱性成为一个关键的问题和最终的潜力所在。

湖南农业大学苎麻研究所揭雨成同志长期致力于苎麻抗旱生理基础研究, 基于较丰厚的基础编著了《苎麻抗旱生理基础研究》一书。该书详细阐述了苎麻抗旱生理研究的基础, 较系统介绍了苎麻形态、生理生化、抗旱性鉴定、抗逆生物技术以及抗旱栽培技术。

该书重点突出、条理清晰, 本书作者结合自己的长期研究, 对一些问题进行了很有见解的思考和探讨, 给予读者启发, 对农作物的抗旱性研究具有重要的参考价值。我很高兴为此书作序, 并希望这本书成为相关科研单位和高等院校从事植物抗旱生理基础研究的科技工作者、教师和学生的一本好参考书。

中国工程院院士

安建云

2010, 12, 2.

前 言

干旱对农业生产及社会生活有极为严重的影响。越来越多的有识之士认识到提高植物抗旱性的重要性，据统计，世界干旱、半干旱区就占地球陆地面积的 $1/3$ ，中国干旱、半干旱地区约占国土面积的 $1/2$ ，水资源的短缺将是世界未来发展的头等限制因子。因此，改良和提高植物品种的抗旱性显得尤为迫切和重要，而植物抗旱机理的研究则是前提和基础。

苎麻是荨麻科 (Urticaceae) 苎麻属 (Boehmeria) 的多年生宿根性韧皮纤维作物，茎叶生长茂盛，蒸腾量大，需水多。缺水严重影响苎麻的生长和发育，最终影响产量和品质。我国苎麻主要分布于长江流域，一般年收 3 次，种植面积以平原湖区居多，山、丘区较少。但随着人均耕地日益缩小和粮麻争地矛盾的日趋突出，平原湖区苎麻必然要转向山、丘区。由于缺乏灌溉条件，山、丘区苎麻往往因夏、秋干旱而使二三麻严重减产甚至失收。如何改善和提高苎麻的抗旱性已提到苎麻栽培、育种研究的议事日程，而苎麻抗旱机理研究是开展上述研究的基础和前提。目前，该领域已引起了广泛的关注，并在某些方面的研究取得了初步进展，但国内尚无系统介绍苎麻作物抗旱生理基础研究的专业书籍。

在长期从事苎麻生理生化、生物技术和品种资源相关研究工作的基础上，结合本人课题组长期的研究和国内外最新发展动态，编著了《苎麻抗旱生理基础研究》一书。此书可作为农、林、环境专业及其相近专业的教师、学生的课外参考书，也可作为专业技术人员的阅读资料。

作者在写作过程中先后参阅大量参考文献，由于篇幅有限，未能一

一列出，在此对所有列出和未列出的参考文献的作者表示感谢。此书得到湖南农业大学苎麻研究所科研工作者的大力支持，特别是肖之平先生和刘飞虎先生为此书的审稿和修订付出了辛勤的劳动，此外还要对我的亲人、朋友和同事所给予的无私帮助表示衷心的感谢！

由于编者的研究范围和水平有限，书中还会存在许多不足之处，敬请读者和专家多提宝贵意见并予以纠正错漏。

揭雨成

2011. 2. 1

目 录

序 言	(1)
前 言	(1)
第一章 植物抗旱性基础研究	(1)
第二章 作物抗旱性鉴定的指标	(18)
第三章 苧麻与水分的关系	(31)
第四章 苧麻抗旱的形态解剖基础	(43)
第五章 苧麻抗旱性的生理生化基础	(54)
第六章 苧麻的抗旱性鉴定	(67)
第七章 苧麻品种的抗旱性与其他抗性	(81)
第八章 苧麻抗逆生物技术研究	(112)
第九章 苧麻产量品质与生态环境的关系及抗旱栽培技术	(141)

第一章 植物抗旱性基础研究

干旱对农业生产及社会生活有极为严重的影响。据统计,世界干旱、半干旱区就占地球陆地面积的 $1/3$,我国干旱、半干旱地区约占国土面积的 $1/2$ 。即使在非干旱农业区,也不时地受到季节性旱灾侵袭。干旱对世界植物产量的影响,在诸多自然逆境中占居首位,其危害相当于其他自然灾害之和。因此,改良和提高植物的抗旱性显得尤为迫切和重要,而植物抗旱机理的研究则是前提和基础。前人有关抗旱机制的研究大致分为两个方面:①形态解剖机制,主要有:增加根系深度、密度等以增加吸水;其次是增加叶片气孔和角质层阻力,降低叶片对光能的吸收和减少蒸腾表面等以减少失水;②生理、生化及分子机制,主要包括渗透调节和细胞膜系统的稳定性及其相关的基因表达等。

植物的抗干旱性是指植物在干旱条件下具有的适应性和抵抗力。即在土壤干旱或大气干旱下,植物所具有的伤害最轻,产量下降最少的能力。不同的植物对干旱表现出不同的抗旱能力。抗旱鉴定就是按植物抗旱力的大小进行筛选、评价的过程,通过抗旱性的鉴定可以确定不同植物的干旱适应能力。要鉴定植物的抗旱性,既要有合适的鉴定方法,也要有建立在合适方法基础上的量化指标。近年来,国内外有关专家在这方面做了大量的工作,并提出了一些有关植物抗旱鉴定的指标。本文从直接指标和间接指标方面综述了植物抗旱性鉴定的指标,并简要讨论了抗旱性的综合评价问题。

1 植物抗旱的生理生化机理

植物与逆境相遇时,主要是通过两种途径来适应,一是渗透调节方面的适应,二是细胞膜系统结构功能的适应,其他生理生化反应可能都是次级反应。

1.1 渗透调节

渗透胁迫下,植物细胞中溶质主动积累,渗透势降低,从而产生渗透调节现象。渗透调节的主要功能在于维持膨压,继而影响其他生理生化过程。在干旱、低温、高盐等环境胁迫下,很多植物开始积累一些低分子量的生物相容性物质。这些相容性物质包括无机离子、糖类、多元醇、氨基酸和生物碱等。这些物质通过降低细胞质的渗透势而使细胞保持较低水势,从而有利于植物在环境胁迫下的水分吸收。此外,生物相容性物质还有助于维持各种细胞器及细胞质系统的活性。

在渗透胁迫下,植物既要避免大量失水,又要吸收 CO_2 用于光合作用。因此,气孔开闭在控制同化与蒸腾的平衡中起关键的作用。气孔调节是气孔对水分胁迫的有益反应。渗透调节能力提高可导致气孔有效关闭时水势降低。试验表明,渗透调节能力强的高粱品种其气孔关闭时的水势比渗透调节能力低的品种低 0.6MPa。在水分胁迫下,植物的光合作用除受到气孔因素影响外,还受非气孔因素的制约,即气孔关闭后,外界 CO_2 不能进入叶片内部所造成的光合器官的光抑制作用,通过渗透调节能维持部分气孔开放和一定的光合作用强度,从而避免或减轻光合器官所受的光抑制作用。

渗透调节分两个阶段影响植物根、茎、叶的延伸生长,即水分胁迫期间渗透调节可使生长速率下降缓慢,生长停止时间推迟;复水后利于生长迅速恢复,如在真穗草上,周期性的中等程度的干旱所诱发的渗透调节推迟了叶片生长停止时间,使复水后的叶片生长迅速恢复。赵毓桔(1985)发现绿豆幼苗上胚轴的生长与细胞的有效渗透势之间的相关系数达 -0.76。有许多研究报道渗透调节与干物质积累呈正相关,如在小麦上,田间渗透调节的差异与干物质积累的差异呈正相关,小麦受到缓慢干旱后,通过渗透调节可增加干物质积累。渗透调节通过维持膨压,影响植物内部的生理过程和生长发育,最终影响植株存活和产量。这些因素之间也存在着错综复杂的关系。渗透调节也有一定的局限性,主要表现在植物种或品种之间渗透调节能力的差异和渗透调节作用的暂时性及渗透调节幅度的有限性。

1.2 细胞膜系统的稳定性

植物细胞主要是由膜系统组成的多分子动态体系。膜系统不仅是细胞结

构的组织形式，也是生命活动的结构基础；不仅是细胞质和胞外成分隔开的一种屏障，也是与环境发生物质交换的主要通道，也是对逆境感受最敏感的细胞成分。因此，细胞膜系统的稳定是植物进行生命活动所必需的。20 世纪 60 年代末，Fridovich 等提出了生物自由基伤害学说，已被广泛地用于需氧生物细胞毒害机理的研究。在通常情况下，植物体内产生自由基（ O_2 、 H_2O_2 、 $\cdot OH$ 及 1O_2 等）不足以使植物伤害，因为植物体内有一套行之有效的自由基清除系统。但是，一旦植物遭受环境胁迫，自由基的产生和清除的平衡体系就会被打破。现已发现，当植物处于干旱、高盐分、 SO_2 、 O_3 、 NO_2 、低温、衰老等情况下，植物细胞内自由基的产生和清除的平衡就会遭到破坏，自由基的增加会导致细胞的伤害。首先受自由基袭击的是膜系统，由于自由基链式反应引发膜脂过氧化，干扰生物膜上镶嵌的多种酶的空间构象，以致膜的孔隙变大，通透性增加，离子大量泄露，引起叶绿素的破坏，严重时会导致植物的严重伤害或死亡。水分胁迫下植物可动员酶性的和非酶性的防御系统保护细胞免遭氧化伤害。膜结构功能伤害的机理除了生物自由基伤害外，还可能是脱水引起膜构型改变，膜蛋白变性或主动运输过程受到抑制，后两种也能解释一些现象，但还有一些机理不清或缺乏足够的实验证据。

2 植物抗旱性的分子机理

2.1 渗透调节

在干旱发生的时候，植物体内会积累大量的代谢物质，调节植物细胞内渗透压与外界平衡，维持渗透平衡和体内水分，减轻或消除胁迫所造成的伤害。渗透调节物质主要有如下几类：氨基酸及其衍生物，如脯氨酸、甜菜碱等；糖类，如海藻糖、果聚糖等；多元醇，如甘露醇等；无机离子，如 K^+ 。此外，离子和水分通道的变化，调节着离子和水分进出细胞，也是渗透调节的重要方面。

2.1.1 渗透调节物质

2.1.1.1 脯氨酸 (*Prolin*)

脯氨酸是许多植物中调节渗透压的一种溶质，增加植物细胞中脯氨酸的

含量能提高其抗渗透胁迫的能力。植物中吡咯啉-5-羧酸合成酶 (P5CS) 和吡咯啉-5-羧酸还原酶 (P5CR) 先后催化脯氨酸合成反应, 现已证明, 脯氨酸合成酶 P5CS 是植物中脯氨酸合成的限速因子, 植物中 *p5cs* 基因对于干旱胁迫下的脯氨酸合成起主要作用。Kishor 等将从乌头叶豇豆中克隆到的 *p5cs* 基因与 CaMV 35s 启动子连接后转入烟草, 发现转基因烟草中脯氨酸含量比对照高 10 ~ 18 倍。在干旱胁迫下, 对照烟草叶中脯氨酸含量由 0.08mg/g 鲜重增加到 3mg/g 鲜重, 而转基因烟草脯氨酸含量由 1mg/g 鲜重增加到 6.5mg/g 鲜重。

2.1.1.2 甜菜碱 (*Betaine*)

甜菜碱是植物中的另一种重要的渗透调节物质。甜菜碱在植物中是以胆碱为底物经胆碱加单氧酶 (CMO)、甜菜碱醛脱氢酶 (BADH) 两步催化反应合成的。植物的 CMO 和 BADH 已被分离纯化, 菠菜中编码 BADH 的基因现在也已被克隆。由于甜菜碱合成途径简单, 进行遗传操作方便, 所以甜菜碱合成酶基因被认为是最重要和最有希望的胁迫抗性基因之一。肖岗等从耐盐性很强的藜科植物山菠菜中克隆了 BADH 的 cDNA, 后又将其导入草莓、烟草, 发现它们的渗透调节能力大大提高。梁峥等将菠菜的 *badh* 转到了烟草中, 转基因烟草具有一定的抗旱性和抗盐性。

2.1.1.3 海藻糖 (*Trehalose*)

海藻糖广泛存在于动物、植物和微生物中, 当细胞处于逆境时, 细胞内海藻糖含量迅速上升, 它能稳定蛋白质、核酸等生物大分子的结构, 起着保护剂的作用, 对于度过干旱等逆境至关重要。在不同的生物体中, 海藻糖具有不同的代谢途径, 其相关的酶及作用底物也不相同。在大肠杆菌和酿酒酵母中, 海藻糖的合成均通过海藻糖-6-酸合酶 (TPS) 和海藻糖-6-磷酸酯酶 (TPP) 催化, 且相应的基因均已被克隆。在大肠杆菌中, 海藻糖-6-磷酸合酶和海藻糖-6-磷酸酯酶分别由 *otsA* 和 *otsB* 基因编码, 它们构成一个操纵子 *otsBA*。

2.1.1.4 果聚糖 (*Tructans*)

果聚糖是一种可溶性的聚果糖分子, 可帮助植物耐受干旱引起的渗透胁迫。近年来已发现了多种果聚糖合成酶基因, 其中果聚糖蔗糖酶基因 *sacB* 是较早克隆的基因。Pilon-Smits 等发现转 *sacB* 基因的烟草在正常条件下, 对

照植物无显著差异；而在干旱胁迫下，转基因烟草中果聚糖的含量比对照高 7 倍，其鲜重和干重分别比对照增加 33% 和 59%，特别是转基因烟草的根重比对照增加 73%。

最近，有关果聚糖代谢的分子生物学研究已经开始。Hellwage 等在 Genbank 上发表了 *Cynara scolymus* 的果聚糖果糖基转移酶（FFT）的 mRNA 序列。Ebskamp 等将枯草芽孢杆菌果聚糖合成酶基因导入烟草植株，并发现转基因烟草中果聚糖的积累能明显提高植株的抗旱性。

2.1.1.5 糖醇 (Sugar alcohols)

糖醇是一种多元醇，亲水性能力强，能有效维持细胞内水活性，许多植物在渗透胁迫下，会合成并积累糖醇。甘露糖醇（*Mannitol*）是一种六碳糖醇，它不仅是韧皮部运输的一种重要的光合同化产物，也是介导耐渗透胁迫的一种重要的溶质。有几项研究已将编码细菌 1-磷酸-甘露糖醇脱氢酶的基因 *mtlD* 与 35s 启动子融合后转入本身不能合成甘露糖醇的烟草和拟南芥中，转基因植株能积累甘露糖醇，耐渗透胁迫能力得到提高。Shen 等将 *mtlD* 基因与豌豆的 N 端转运肽基因连接后构成一个嵌合基因转化烟草，转基因烟草叶绿体中可以积累 100mmol/L 的甘露醇，光合速率和其他性状均表现正常，证明了甘露糖醇可以起到渗透保护剂的作用。

山梨醇、甘露醇等糖醇的分子结构、理化性质和生理功能相近，不同的糖醇在植物中积累，可能具有协同或累加效应，会更大提高植物抗旱、耐盐等抗逆性。将双基因 *MtlD* 和 6-磷酸山梨醇脱氢酶基因 *GutD* 转入烟草，转基因烟草的抗渗透胁迫能力有了极大的提高。

2.1.2 水通道蛋白 (Aquaporin, AQP) 的作用

渗透胁迫下的水分供应，对于细胞保持膨胀，进行正常代谢活动是非常重要的。水通道蛋白是跨膜通道主嵌入蛋白（MIP）家族中具有运输水分功能的一类蛋白质，它可以形成选择性的水运输通道，允许水自由出入，而将离子或其他有机物拒之门外。在植物中发现的第一个水通道蛋白 g-TIP 是从拟南芥中分离出来的（Hofte et al., 1992）。现已在植物中发现多种水通道蛋白，根据水通道蛋白的亚细胞定位，结合系列同源性可分为四类：①植物液泡膜内在蛋白（TIPs），定位在液泡膜上；②质膜内在蛋白（PIPs），定位在细胞质膜上；③NLM 蛋白（NIPs），其中 NOD26 比较明确，分布于豆科根

瘤共生体膜上, 其他成员在细胞中的定位尚未确定; ④Chaumont 等 (2001) 在研究玉米 MD 的结构与分类时, 发现一类新的 MIP 即 SIPs, 其序列与 PIP 和 NIP 相似, 但对在细胞中的定位和功能了解较少。

植物水通道蛋白的功能可归纳为: ①促进水的长距离运输; ②在逆境应答等过程中促进细胞内外的跨膜水分运输, 调节细胞内外水分平衡; ③调节细胞的胀缩, 通过存在于液泡膜上的 TIP, 使水快速出入液泡以保证细胞能迅速膨胀和紧缩; ④运输其他小分子物质。所谓 AQP 专司水分运输的功能是相对的, 目前在植物中也发现少量 AQP 可同时运输其他小分子物质, 如 NOD26 等。因此, 在渗透胁迫下, 提高水通道基因的表达量, 可以提高细胞膜的透水性, 便于水分摄入, 在没有蒸腾作用下, 将水分迅速吸收到根中, 并长距离运输到地上组织和器官, 将是抗渗透胁迫基因工程的一条新路。

2.1 细胞膜系统保护

2.2.1 Lea 蛋白

Lea 蛋白是指胚胎发生后期种子中大量积累的一系列蛋白质。Lea 蛋白广泛存在于高等植物中。在植物个体发育的其他阶段, 也能因 ABA 或脱水诱导而在其他组织中高水平表达。一般认为, Lea 蛋白在植物细胞中具有保护生物大分子, 维持特定细胞结构, 缓解干旱、盐、寒等环境胁迫的作用。

Lea 蛋白大多是高度亲水的。高度亲水性有利于 Lea 蛋白在植物受到干旱而失水时, 能够部分替代水分子, 且蛋白质的多羟基还能保持细胞液处于溶解状态, 从而避免细胞结构的塌陷, 稳定细胞结构, 尤其是膜结构。

在干旱脱水过程中细胞液的离子浓度会迅速升高, 高强度的离子浓度会造成细胞的不可逆伤害。某些 Lea 蛋白的基元序列所构成的兼性 α -螺旋结构中, 亲水和疏水氨基酸分处于螺旋的特定位置, 形成分子内螺旋束, 其表面具有束缚阴离子和阳离子的能力, 因此, 也能控制高盐伤害。

植物在受到干旱胁迫时, Lea 基因的高水平表达和 Lea 蛋白的大量积累也表明 Lea 蛋白基因具有干旱保护功能。Xu 等将大麦的 Lea 蛋白基因 hval 导入水稻, 在水稻 ACT1 启动子的调控下, 大麦 hval 基因得到高水平的表达, hval 蛋白在转基因水稻的根和叶部都有合成积累, 第二代转基因水稻的抗旱性和抗盐性明显提高。表现在干旱胁迫条件下, 该转基因水稻比对照生

长更快,受损伤出现的症状延迟,胁迫消除后恢复也较快。同时抗性高低程度明显与 hval 蛋白含量多少有关,从而证实了植物在干旱胁迫下,转入 Lea 蛋白基因来提高植物的耐旱性,是具有很大潜力的。

2.2.2 膜脂抗氧化防御系统

植物细胞在水分胁迫的条件下,能产生大量的活性氧,如超氧化物自由基(H_2O_2)等,它能破坏细胞结构。植物对潜在的活性氧伤害也有精细而复杂的防御体系,以保证细胞的正常机能。胁迫下植物体内的抗氧化防御系统是由一些能清除活性氧的酶和抗氧化物质组成的,它包括酶类如水分胁迫下植物可动员酶性的和非酶性的防御系统保护细胞免遭氧化伤害。前者包括超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(AsAPOD)、脱氢抗坏血酸还原酶(DHAR)、单脱氢抗坏血酸还原酶(MDAR)、谷胱甘肽还原酶(GR)、谷胱甘肽过氧化物酶(GP)、谷胱甘肽-S-转移酶(GST)等;后者则有还原型谷胱甘肽(GSH)、抗坏血酸(AsA)、 α -生育酚(VE)、类胡萝卜卡素(CAR)、类黄酮(FLA)、生物碱(ALK)、半胱氨酸(Cys)、氢醌(HQ)、山梨醇、甘露醇及脯氨酸等。并且各种保护物质协同起作用以共同抵抗胁迫诱导的氧化伤害。

2.2.3 可溶性糖

在严重干旱状态下,植物细胞中蔗糖含量迅速增加,对细胞具有保护作用。这种保护作用一方面是通过玻璃态化实现的,糖类的积累能产生具有固体机械特性的超饱和液体,从而避免发生细胞溶液结晶,防止细胞塌陷,限制大分子的混合,使细胞处于一种稳定的静止状态。另一方面,通过体外研究表明,蔗糖、麦芽糖、海藻糖等双糖能在干燥状态下稳定酶活性,也能保护膜结构。可见,糖类也是植物体中一类重要的脱水保护剂。

2.3 代谢调整

在长期干旱胁迫条件下,植物通过代谢途径的转变来适应环境。这方面研究较多的是冰叶午时花(*Mesembryanthemum crystallinum*)光合途径转变。

冰叶午时花是一种兼性盐生植物,在受到干旱或高盐胁迫时光合作用从 C_3 途径转变为景天酶代谢(CAM)途径,胁迫条件促进编码CAM途径相关酶的mRNA增加,这些酶的含量和活性随之提高。

磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶 (PEPC) 是 CAM 途径的关键酶之一, 水分胁迫能诱导冰叶午时花 PEPC 高水平表达。

烯醇化酶 (磷酸丙酮酸水合酶) 也是 CAM 途径的重要酶。编码该酶的 Cdna, Pghla 和 Pghlb 已从冰叶午时花中得到克隆。在受到干旱或盐胁迫时, 叶片中 Pghl 转录速率提高, 烯醇化酶转录产物在叶片中积累, 从而使叶片中烯醇化酶活性得到提高。胁迫引起的光合途径转变, 包含着复杂的调控机制, 且转录水平、转录后水平和翻译后水平都存在调节作用。

3 抗旱基因转化植物的研究

随着现代分子生物技术的飞速发展, 鉴定、克隆与抗旱有关的目的基因, 并加以利用, 已成为培育抗旱品种的主要途径之一, 一大批影响植物抗旱性的重要基因已相继被鉴定和克隆。

3.1 编码与干旱胁迫相关的功能蛋白的关键基因

近年来, 已经有许多起到抗旱作用的功能基因成功转入的例子。这些功能基因能够编码一些与渗透活性化合物、转运蛋白、伴侣蛋白和活性氧清除剂的合成有关的酶 (表 1.1)。

表 1.1 编码与干旱胁迫相关的功能蛋白的关键基因

类别	基因	基因受体	基因来源	表达	试验	参数	年份
渗透活性化合物							
果聚糖	SacB	烟草	枯草杆菌	CaMV35SP	5% ~ 10% PEG (土壤)	植物生长	1995
海藻糖	TPS1	烟草	酿酒酵母	CaMV35SP	干燥	鲜重, 耐受力	1996
肌醇	IMT1	烟草	冰草	CaMV35SP	水分扣除	光合作用	1997
脯氨酸	P5CS	水稻	蚕豆	AIPC-ABA 诱导	水分扣除	根生长	1998
海藻糖	OtsA OtsB	烟草	大肠杆菌	CaMV35SP	限制水分供应	叶干重 (生产力)	1998
果聚糖	SacB	甜菜	枯草杆菌	CaMV35SP	限制水分供应	生物量	1999
甘氨酸甜菜碱	COX	拟南芥/ 油菜/烟草	节杆菌	CaMV35SP	限制水分供应	茎芽生长	2000
肌醇半乳糖苷	AtGolS2	拟南芥	拟南芥	CaMV35SP	水分扣除	耐受力	2002

第一章 植物抗旱性基础研究

(续表)

类别	基因	基因受体	基因来源	表达	试验	参数	年份
海藻糖	TPSP (OtsA + OtsB)	水稻	大肠杆菌	ABA-诱导/ rbcSP	水分扣除	光合作用 茎芽生长	2002
海藻糖	TPSP (OtsA + OtsB)	水稻	大肠杆菌	玉米 Ubi-1P	水分扣除	光合作用, 茎芽生长	2003
甘露醇	mtlD	小麦	大肠杆菌	玉米 Ubi-1P	限制水分供应	茎芽生长, 生物量	2003
多胺	ADC	水稻	曼陀罗	玉米 Ubi-1P	20% PEG (土壤)	茎芽生长	2004
多胺	SPDS	拟南芥	黑籽南瓜	CaMV35SP	水分扣除	茎芽生长	2004
脯氨酸	P5CS	矮牵牛花	拟南芥, 水稻	CaMV35SP	水分扣除	耐受力	2005
海藻糖	TPS1	番茄	酿酒酵母	CaMV35SP	水分扣除	茎芽生长	2005
甘氨酸甜菜碱	GSM1 + DMT	拟南芥	盐生隐杆藻	CaMV35SP	水分扣除	光合作用, 茎芽生长	2005
保护蛋白							
LEA	HVA1	水稻	大麦	水稻 Act-1P	水分扣除	植物生长	1996
LEA	HVA1	小麦	大麦	玉米 Ubi-1P	限制水分供应	植物生长, 生物量	2000
分子伴侣	BiP	烟草	大豆	CaMV35SP	水分扣除	茎芽生长, 相对 含水量, 光合作用	2001
热激蛋白	AyHsp 17.6A	拟南芥	拟南芥	CaMV35SP	水分扣除	耐受力, 鲜重	2001
LEA	HVA1	水稻	大麦	水稻 Act-1P	水分扣除	茎芽生长, 相对 含水量, 水势	2004
LEA	LEA	白菜	油菜	CaMV35SP	水分扣除	茎芽生长, 耐受力	2005
活性氧清除蛋白							
解毒	MnSOD	紫花苜蓿	N. plumbaginifolia	CaMV35SP	水分扣除/ 小区试验	光合作用, 电漏, 产量	1996
脂质过氧化物	MsALR	烟草	紫花苜蓿	CaMV35SP	水分扣除	光合作用	2000
NAD ⁺ breakdown	PARP	油菜	-	CaMV35SP (RNAi)	水分扣除	鲜重, 茎芽生长	2005
其他							