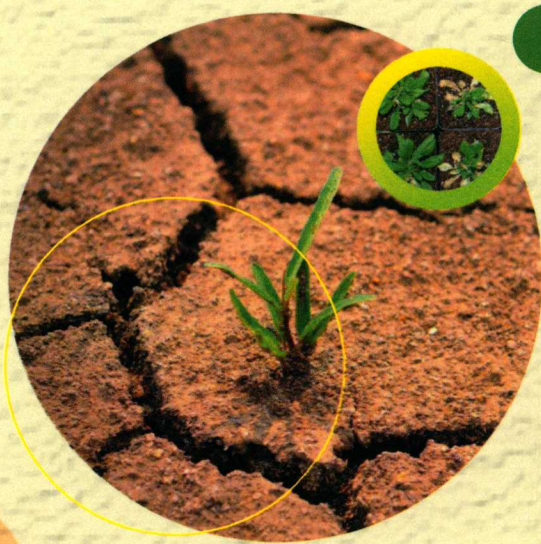


植物干旱胁迫响应机制

魏志刚 王玉成 著



科学出版社

植物干旱胁迫响应机制

魏志刚 王玉成 著

科学出版社

北 京

内 容 简 介

本书分4章论述了植物干旱胁迫的响应机制：第一章主要内容是植物生长发育、形态组织结构、光合呼吸和其他生理生化过程对干旱胁迫的响应；第二章介绍了植物体内活性氧的种类、特点、产生部位，干旱胁迫对植物体内活性氧代谢的影响，重点阐述了植物体内的活性氧清除体系；第三章阐述了植物对干旱信号的感知、传导及反馈的分子基础，重点介绍了植物体内干旱信号的传导途径；第四章介绍了植物干旱胁迫响应基因，重点阐述了植物应对干旱胁迫调控基因的种类、特点及功能。

本书主要适合高等院校及科研机构从事植物干旱逆境生物学与植物抗逆育种的教师和科研人员、博士与硕士研究生阅读。

图书在版编目(CIP)数据

植物干旱胁迫响应机制/魏志刚, 王玉成著. —北京: 科学出版社, 2015.3

ISBN 978-7-03-042574-4

I. ①植… II. ①魏… ②王… III. ①植物-水分胁迫-响应-研究 IV. ①Q945.78

中国版本图书馆CIP数据核字(2014)第273729号

责任编辑: 张会格 / 责任校对: 郑金红

责任印制: 徐晓晨 / 封面设计: 耕者设计工作室

科学出版社出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码: 100717

<http://www.sciencep.com>

北京京华虎彩印刷有限公司印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2015年3月第 一 版 开本: 720×1000 1/16

2015年3月第一次印刷 印张: 17 7/8

字数: 348 000

定价: 98.00 元

(如有印装质量问题, 我社负责调换)

前 言

当前，干旱问题已成为世界农林生产最严重的问题之一。据统计，气象灾害引起的损失占各类自然灾害造成的总损失的 85%，而干旱又占气象灾害损失的 50% 左右。中国是世界上干旱半干旱地区面积较大的国家，旱地面积占全国总土地面积的 52.5%。干旱对植物的影响，在各种自然逆境中占首位，其危害相当于其他自然灾害的总和。我国每年由干旱引起的农田受灾面积达 860 万 hm^2 ，造成的直接和间接损失达 2600 亿元。因此，探讨植物的抗旱机制、认识植物抗旱的本质、提高农林作物干旱胁迫响应的能力已成为目前备受关注的研究内容。

干旱胁迫下，植物会从生长发育、形态结构、生理生化、活性氧代谢、信号转导及基因的表达调控等多个层次对干旱胁迫作出响应。长期以来，国内外研究者从植物应对干旱胁迫的不同层次开展了深入和细致的研究，并取得了长足的进展，这些工作为推动植物抗旱育种发挥了巨大的作用。随着生物学理论与技术的不断发展，从系统水平研究植物对干旱的胁迫响应成为一种趋势。然而，要想从系统水平，如全基因组或功能基因组水平了解植物的干旱胁迫响应机制，必须对植物在干旱胁迫下的系统响应特点有所了解，这样才能深入分析植物应对干旱胁迫响应的不同机制，也才能针对不同植物制定不同抗旱育种策略。目前为止，国内尚无从植物生长发育、形态特征、生理生化、活性氧代谢、信号转导和基因表达调控等不同角度系统阐述植物响应干旱胁迫的相关书籍。这在一定程度上影响了该领域研究者对植物干旱响应机制复杂性的认识。

鉴于此，作者在综合科研工作、教学工作和参考国内外该领域研究成果基础上，编著了《植物干旱胁迫响应机制》一书。希望本书的出版能对推动我国该领域的教学和科研工作尽一份绵薄之力。

本书由魏志刚、王玉成编著，其中第一至三章由魏志刚撰写，第四章由王玉成、魏志刚共同撰写。魏志刚对全书进行了统稿。本书也是集体智慧的结晶，在此向为本书出版作出贡献的刘莹莹、魏敏静、曲赞霜、赵双菁、王晓稳、毕志宏和王鑫等同学表示感谢。同时，本书中引用了国内外众多学者的研究成果，在此

对他们表示衷心的感谢！

本书由教育部“新世纪优秀人才资助项目”(No. NCET-13-0713)和863课题(2011AA100202)经费资助。

由于作者知识水平有限，书中不足之处在所难免，恳请读者批评指正！

作 者

2014年5月

目 录

前言

干旱概述	1
第一章 植物干旱胁迫下的形态与生理生化响应机制	2
1.1 植物对水分因子的生态适应类型	2
1.2 植物应对干旱胁迫响应的基本概念	2
1.2.1 植物应对干旱胁迫响应的类型	2
1.2.2 植物应对干旱胁迫的生理生化响应机制	3
1.2.3 植物应对逆境胁迫的交叉适应	4
1.3 植物生长发育及形态结构对干旱胁迫的响应	5
1.3.1 植物气孔对干旱胁迫的响应	5
1.3.2 植物叶形态结构对干旱胁迫的响应	7
1.3.3 植物叶片超微结构对干旱胁迫的响应	11
1.3.4 植物茎结构对干旱胁迫的响应	12
1.3.5 植物根对干旱胁迫的响应	13
1.3.6 植物生长对干旱胁迫的响应	16
1.3.7 植物体内物质分配对干旱胁迫的响应	16
1.3.8 植物旱后复水的响应及补偿机制	17
1.4 植物细胞壁对干旱胁迫的响应	19
1.4.1 细胞壁多糖组分对干旱胁迫的响应	20
1.4.2 细胞壁蛋白质对干旱胁迫的响应	20
1.4.3 细胞壁过氧化物酶对干旱胁迫的响应	21
1.5 植物角质层对干旱胁迫的响应	21
1.5.1 角质层组成及其合成	21
1.5.2 角质层蜡质对干旱胁迫的响应	22
1.6 植物膜系统对干旱胁迫的响应	23
1.6.1 膜脂脂肪酸组成对干旱胁迫的响应	23
1.6.2 细胞膜透性（电导率）对干旱胁迫的响应	23
1.7 植物光合作用对干旱胁迫的响应	24
1.7.1 干旱胁迫对植物光合生理指标的影响	24
1.7.2 植物光合作用对干旱胁迫的响应	24
1.7.3 植物光合抑制对干旱胁迫的响应	29
1.7.4 植物光合途径对干旱胁迫的响应	29

1.8 植物蒸腾作用对干旱的响应	30
1.8.1 植物蒸腾速率对干旱胁迫的响应	30
1.8.2 旱生植物蒸腾作用对干旱胁迫的响应	31
1.9 植物呼吸作用对干旱胁迫的响应	31
1.10 植物细胞核结构与功能对干旱胁迫的响应	32
1.11 植物氮代谢对干旱胁迫的响应	33
1.11.1 干旱胁迫下植物体内蛋白质含量减少、游离氨基酸含量增多	33
1.11.2 干旱胁迫下植物体内新蛋白质合成	33
1.11.3 植物硝酸还原酶对干旱胁迫的响应	33
1.12 植物渗透调节对干旱胁迫的响应	34
1.12.1 概念	34
1.12.2 植物体内渗透调节物质的种类	34
1.12.3 干旱胁迫下渗透调节的重要性	35
1.12.4 干旱胁迫下有机渗透调节物质渗透调节的局限性	36
1.12.5 植物体内响应干旱胁迫的有机渗透调节物质	36
1.12.6 植物可溶性糖与糖醇类渗透调节物质对干旱胁迫的响应	44
1.12.7 植物体内无机离子对干旱胁迫的响应	47
1.13 植物干旱胁迫响应诱导蛋白	50
1.13.1 植物干旱诱导功能蛋白	50
1.13.2 植物调节蛋白对干旱胁迫的响应	71
1.13.3 干旱胁迫与植物其他一些重要蛋白质	72
1.14 植物激素对干旱胁迫的响应	75
1.14.1 植物 ABA 对干旱胁迫的响应	75
1.14.2 植物水杨酸对干旱胁迫的响应	77
1.14.3 植物乙烯对干旱胁迫的响应	79
1.14.4 植物油菜素甾族化合物对干旱胁迫的响应	81
1.14.5 植物茉莉素类物质对干旱胁迫的响应	84
1.14.6 植物多胺对干旱胁迫的响应	85
1.15 植物 NO 对干旱胁迫的响应	88
1.15.1 NO 在植物体内的来源	88
1.15.2 NO 对干旱胁迫的响应	89
1.16 植物 5-ALA 对干旱胁迫的响应	89
1.17 植物泛素化途径对干旱胁迫的响应	90
1.17.1 泛素化过程	90
1.17.2 E2 蛋白结构特点及种类	91
1.17.3 E2 蛋白功能	91
参考文献	92

第二章 植物活性氧代谢系统对干旱胁迫的响应	110
2.1 植物体内 ROS 的产生及分子机制	110
2.1.1 植物体内 ROS 产生的机制	110
2.1.2 植物体内 ROS 产生的部位	111
2.1.3 植物体内 ROS 的特征	112
2.1.4 植物体内 ROS 的清除途径	114
2.2 植物体内 ROS 的检测方法	114
2.3 植物体内 ROS 的功能	115
2.3.1 参与植物的防御反应	115
2.3.2 参与植物对干旱等非生物胁迫的响应	115
2.3.3 影响植物的生长发育	116
2.3.4 参与植物的信号转导	116
2.3.5 对植物的毒害作用	116
2.4 植物体内 ROS 代谢的影响因子	117
2.4.1 逆境胁迫对植物 ROS 代谢的影响	117
2.4.2 矿质元素对植物 ROS 代谢的影响	118
2.5 植物体内 ROS 的清除机制	118
2.5.1 酶促清除系统	119
2.5.2 非酶促清除系统	126
2.6 植物 ROS 清除酶转基因工程	138
2.6.1 导入 <i>SOD</i> 等基因	138
2.6.2 导入 <i>APx</i> 基因	138
2.6.3 导入其他抗氧化酶基因	139
2.6.4 同时导入多个抗氧化酶基因	139
参考文献	140
第三章 植物干旱胁迫信号传递	149
3.1 植物干旱胁迫信号	149
3.1.1 水信号	149
3.1.2 电信号	149
3.2 植物干旱胁迫传递的次生信号	149
3.2.1 植物激素信号	150
3.2.2 Ca^{2+}	150
3.2.3 肌醇三磷酸	151
3.2.4 磷脂酸	151
3.2.5 植物 ROS 胁迫信号	151
3.3 植物对干旱等逆境胁迫信号的感知	152
3.3.1 植物对干旱胁迫感知的两种形式	152
3.3.2 植物感知干旱信号的双组分系统	153

3.4	植物干旱胁迫信号细胞内转导途径与调控机制	157
3.4.1	以 MAPKKK/MAPKK/MAPK 级联物为介导的渗透/氧化胁迫信号传递支路	158
3.4.2	依赖于 Ca^{2+} 并以 CDPK 激酶为介导的胁迫信号传递支路	158
3.4.3	依赖于 Ca^{2+} 并以 SCaBP/PK (如 SOS3/SOS2) 激酶为介导的胁迫信号传递通路	159
3.5	植物蛋白激酶与干旱等逆境胁迫信号的转导	159
3.5.1	植物蛋白激酶的分类	160
3.5.2	植物蛋白激酶的结构	160
3.5.3	与干旱等逆境胁迫信号转导相关的主要蛋白激酶	160
3.5.4	植物蛋白激酶的作用机制	171
3.6	植物脂酶 D 对干旱胁迫信号的转导	172
3.6.1	PLD 的分类及其结构特点	172
3.6.2	PLD 响应植物逆境胁迫的机制	173
3.7	Ca^{2+} 对植物干旱胁迫的响应机制	174
3.7.1	Ca^{2+} 生理功能简介	174
3.7.2	Ca^{2+} 参与植物渗透胁迫的调控途径	175
3.8	植物保卫细胞中 ABA、 H_2O_2 和 NO 信号网络对干旱等逆境胁迫的响应	176
3.8.1	保卫细胞 ABA 和 NO 信号网络	176
3.8.2	ABA、 H_2O_2 和 NO 信号途径中的其他信号分子	178
	参考文献	178
第四章	植物干旱胁迫响应基因	185
4.1	植物干旱胁迫响应基因的分类	185
4.1.1	干旱胁迫响应基因按编码蛋白质功能的分类	185
4.1.2	功能基因	185
4.1.3	调控基因	185
4.2	按调控途径对胁迫响应基因的分类及各自特点	186
4.2.1	按调控途径对干旱胁迫响应基因的分类	186
4.2.2	依赖 ABA 途径的基因特征	187
4.2.3	ABA 非依赖途径基因特征	189
4.3	功能蛋白基因	191
4.3.1	渗透调节有机物质合成相关的功能基因	191
4.3.2	胚胎晚期丰富蛋白基因	198
4.3.3	脱水素基因	199
4.3.4	AQP 基因	200
4.3.5	气孔发育相关基因及调控机制	200
4.3.6	叶表面蜡质合成相关基因	202

4.3.7	ABA 胁迫成熟诱导蛋白基因对干旱胁迫的响应	204
4.3.8	植物非特异性脂转移蛋白基因	205
4.4	调节基因	205
4.4.1	信号转导相关基因	205
4.4.2	转录因子基因	207
4.4.3	AP2/EREBP 类转录因子	213
4.4.4	MYB 转录因子对干旱胁迫响应	226
4.4.5	WRKY 转录因子	231
4.4.6	NAC 转录因子	236
4.4.7	植物响应干旱等非生物胁迫诱导基因的顺式组件	239
4.4.8	展望	242
4.5	植物磷酸烯醇丙酮酸羧化酶对干旱胁迫的响应	243
4.5.1	高等植物 PEPC 的催化机制	243
4.5.2	外源 PEPC 在 C ₃ 植物中过表达后的生理影响	245
4.6	植物 NADP-ME 对干旱等逆境胁迫的响应	247
4.6.1	NADP-ME 简介	247
4.6.2	NADP-ME 对干旱胁迫的响应	247
4.6.3	NADP-ME 对盐胁迫的响应	248
4.6.4	NADP-ME 对温度对胁迫的响应	249
4.7	植物 microRNA 对干旱等逆境胁迫的响应	249
4.7.1	植物 microRNA 简介	249
4.7.2	miRNA 在植物生长发育中的生物学功能	250
4.7.3	植物 miRNA 对干旱等逆境胁迫的响应	252
4.8	植物组蛋白修饰对干旱胁迫的响应	255
4.8.1	组蛋白修饰简介	255
4.8.2	组蛋白修饰与逆境胁迫	255
4.9	植物基因组 DNA 甲基化对干旱胁迫的响应	256
4.9.1	DNA 甲基化的形成	256
4.9.2	植物基因组 DNA 甲基化修饰对干旱等逆境胁迫的响应	257
4.9.3	植物基因组 DNA 甲基化在抗旱性育种中的应用	258
4.10	植物光信号受体对干旱胁迫的响应	258
4.10.1	光信号受体对气孔发育的调控	258
4.10.2	光敏色素介导的光信号与 ABA 反应	259
4.10.3	光敏色素对干旱胁迫的响应	259
4.11	干旱基因工程研究	260
	参考文献	261

干旱概述

全球干旱半干旱地区占陆地总面积的 45%，养育着世界上 38% 的人口，是生态系统和水资源系统最脆弱的地区之一，也是降水变率最大的地区。当前，干旱问题已成为世界农业生产最严重的问题之一，干旱会引起牲畜死亡、人类饥荒和社会动荡，同时会造成环境恶化和土壤沙漠化。据统计，气象灾害引起的损失占各类自然灾害造成的总损失的 85%，而干旱又占气象灾害损失的 50% 左右。

中国是世界上干旱半干旱地区面积较大的国家，旱地面积占全国总土地面积的 52.5%。干旱对世界植物的影响，在各种自然逆境中占首位，其危害相当于其他自然灾害的总和。我国是农业国家，每年由干旱引起的农田受灾面积达 860 万 hm^2 ，造成的直接和间接损失达 2600 亿元。因此，探讨植物的抗旱机制、认识抗旱的本质、提高农林作物干旱胁迫响应的能力已成为目前备受关注的研究内容。

干旱胁迫下，植物对干旱均会作出一定的响应，这种响应不是某一个因素单独起作用的，而是多种因素相互作用所产生的一个综合反应，主要涉及植物生长发育、形态结构、生理生化、活性氧代谢、干旱胁迫信号转导及干旱胁迫的基因表达调控等多方面的特性。长期以来，国内外对植物不同层次的干旱响应机制开展了广泛而深入的研究。然而，目前为止，国内尚未出版系统描述植物的生长发育、形态特征、生理生化、活性氧代谢、干旱信号转导及基因表达等不同层次、不同水平对干旱胁迫响应的相关书籍。因此，通过系统分析和总结植物干旱响应机制，不仅能从整体上了解植物应对干旱胁迫的各种策略与方法，还可为农林植物的选择育种、杂交育种和分子育种等提供理论基础和技术支撑。

第一章 植物干旱胁迫下的形态 与生理生化响应机制

干旱胁迫下，植物在形态结构和生理生化特征上对干旱的响应主要包括生长发育、形态适应特征、光合作用、氧化酶活性、丙二醛、渗透调节物质、内源激素含量变化及干旱诱导蛋白等。本章主要围绕以上内容阐述干旱胁迫下植物生长发育、形态结构与生理生化的响应特征。

1.1 植物对水分因子的生态适应类型

根据栖息地，通常把植物划分为水生植物和陆生植物。

水生植物生长在水中，长期适应缺氧环境，根、茎、叶形成连贯的通气组织，以保证植物体各部分对氧气的需要。水生植物的水下叶片很薄，且多分裂成带状、线状，以增加吸收阳光、无机盐和 CO_2 的面积。水生植物又可分成挺水植物、浮水植物和沉水植物。

生长在陆地上的植物统称陆生植物，可分为湿生植物、中生植物和旱生植物。湿生植物多生长在水边，抗旱能力差。中生植物适应范围较广，大多数植物属中生植物，能忍受较短时间或较轻程度的干旱。旱生植物生长在干旱环境中，能忍受较长时间的干旱，其对于干旱环境的适应表现在根系发达、叶面积很小、有发达的贮水组织及高渗透压的原生质等。

本书中如果没有明确指出，一般指的是中生植物或旱生植物。

1.2 植物应对干旱胁迫响应的基本概念

1.2.1 植物应对干旱胁迫响应的类型

根据综合生理指标，可将植物对干旱响应分为 3 个主要类型^[1]：①干旱逃避型。生长周期很短，在干旱季节来临之前能够完成其生活周期，如短命植物。②干旱避免型。通过限制水分消耗和（或）发展出大量的根系而避免植物被旱死，这些植物往往在干旱季节保持较高且稳定的蒸腾和光合速率，如深根系的荒漠灌木。③干旱忍受型。在没有水分供根系吸收的情况下也能生存，如仙人掌类植物^[2]。

“逃避”干旱的植物显示出高度发达的可塑性，在生理上的水分亏缺发生之前它们就能够完成其生活史。逃避策略依赖于在极端胁迫开始之前的成功繁殖。这一点在干旱地区是重要的，在这里，本土的一年生植物可能同时具有短暂的生活史周期和高速的生长与气体交换，当土壤中残存最后一点水气的时候最大化地利用可获得的资源。

植物也能够“避免”组织脱水，在此期间保持尽可能高的组织水势，或者通过忍耐较低的组织水势来忍受长期的干旱环境。脱水避免在一年生植物和多年生植物中都很常见，并且与多种适应性特征相联系。这些特征包括水分损失最小化和水分吸收最大化。植物可通过气孔关闭或者卷成筒状的叶片减少光吸收来最小化水分损失，通过浓密的毛状体层增大反射系数，通过陡的叶片角度减少蒸腾，或者通过降低生长速度和老叶脱落减小冠层叶面积来最小化水分损失。植物还可以通过调整分配模式来进行最大化水分吸收，即增加对根的投入。另外，有助于水分节约的老叶脱落可被视为植物内在的再循环过程，它允许贮存在老叶中的营养再分配到茎或幼叶。

耐旱性可以分为高水势下耐旱和低水势下耐旱两种，高水势下耐旱是指干旱环境中的植物，能通过增加吸水或减少失水的方式，来保持植物自身水势，以此推迟植物组织脱水过程的发生。低水势下耐旱是指植物要耐受脱水，还需要在低水势下保持一定的膨压和正常的代谢功能，这就需要植物具备渗透调节、细胞体积变小和组织弹性增加等功能。

高水势下耐旱植物一般指旱生植物，是在长期或间歇干旱环境中仍能维持水分平衡和正常生长发育的一种植物类型。为了长期适应干旱的生长环境，耐旱植物各自发展了不同的抗旱机制，但总的来说分为避旱和耐旱两种类型。避旱性是植物在干旱环境中，水分严重亏缺来临之前及时完成其生活史的能力，这类植物一般是在雨季短暂的无水分胁迫时期迅速地发芽生长、开花结果，果实成熟后即死去，而其余各季则以成熟的种子来逃避干旱的危害，如荒漠中的短命植物荒漠庭荠 (*Alyssum desertorum*) 等。

1.2.2 植物应对干旱胁迫的生理生化响应机制

1.2.2.1 干旱胁迫对植物的伤害

干旱胁迫时，植物原生质膜的组成和结构发生明显变化，细胞膜透性被破坏，细胞不能正常分裂和增大，叶表面气孔关闭，光合作用光能转换、电子传递、光合磷酸化和暗反应被抑制，叶绿素含量及光合酶活性下降。同时，由于得不到外界 CO_2 ，光反应所形成的化学能不能被用掉，叶片就会发生光抑制作用，造成叶

绿体超微结构的损害,最终导致光合作用下降。随着细胞脱水,核酸酶活性提高,DNA 和 RNA 含量减少,多聚核糖体解聚及 ATP 合成减少,蛋白质合成受阻、分解加强,游离脯氨酸、脱落酸、活性氧和丙二醛积累,超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)活性增强。此外,干旱胁迫还可能引起植株体内水分重新分配、氮代谢受到破坏及酶系统发生变化等。

1.2.2.2 植物应对干旱胁迫的响应

植物在特定地区的抗旱性表现是由自身的生理抗性、结构特性及生长发育进程的节奏与气候因素变化相配合的程度决定的。若该配合程度比较好,则说明该植物的抗旱性比较强,反之则说明该植物的抗旱性比较弱^[3]。从总体上看,植物抵抗和适应干旱的途径通常分为避旱和耐旱两种^[4]。

植物避旱途径主要有两种形式^[5]:①通过节水来保水,如气孔关闭、根的适应性生长和形态特征变化、CAM 型及 C₄ 植物型的光合作用等;②加快吸水,如较大的输导组织和非输导组织之比、高的根冠比、低渗透势的根系等。

植物耐旱的主要机制是渗透调节,高水势下耐旱是通过减少失水或维持吸水达到的,低水势下耐旱的途径是维持膨压或者耐脱水或干化。其中减少失水或耐干化的耐旱性是以降低产量为代价的。事实上,避旱和耐旱在植物体内可同时出现,这两种方式不能截然分开,植物对逆境的抵抗往往具有双重性^[4]。

植物对干旱胁迫的响应,即抗旱性指在干旱条件下,植物不仅能够生存,还具有维持正常或接近正常代谢水平及维持正常生长发育进程的能力,并且在干旱解除以后能迅速恢复正常的生长、发育和繁殖的能力。抗旱性受多种因素的影响,抗旱性较强的植物在形态或生理上具有某些特性。而且,同一植物的抗旱性会随季节、年龄的变化而变化;在不同生长季中,春季嫩枝生长期抗旱性最弱,老树与幼树的抗旱性也不同;另外,抗旱性还受植物生存环境的影响。

1.2.3 植物应对逆境胁迫的交叉适应

1.2.3.1 概念

在植物的整个生长过程中,往往会有多种逆境胁迫作用于同一植物体。如干旱与高温、低温与高温、高温与盐胁迫等,各种逆境的危害往往是相互关联的,植物对逆境的适应也是相互联系的。植物对逆境的抵抗也存在交叉适应现象,即植物在遭受某种非致死性不良环境作用后(持续的或间歇的),不仅会增强抵抗这种特定环境的能力,还能够产生抵抗其他不良环境的能力,这种现象被称为植物的交叉适应^[6]。

热激处理可以明显提高番茄(*Lycopersicon esculentum*)(西红柿)^[7]和香蕉

(*Musa paradisiaca*)^[8]幼苗的抗冷性。干旱预处理也可增强玉米(*Zea mays*)幼苗的耐冷性和天竺葵(*Pelargonium hortorum*)叶片的耐热性。孔红岭等^[9]通过对皂荚(*Gleditsia sinensis*)幼苗生长特性的研究发现,干旱逆境可以提高皂荚对盐胁迫的耐受性。张瑞霞等^[10]的研究也表明,野甘蓝(*Brassica oleracea*)种子萌发对低温和高温胁迫具有交叉适应性。由此可见,交叉适应在植物中普遍存在。

1.2.3.2 植物交叉适应的生理机制

细胞结构特别是膜结构的稳定性与植物的抗逆性关系密切^[11]。在冷锻炼期间,抗寒性强的冬小麦品种的叶绿体内贮存的淀粉粒消失,叶绿体膜转变成波浪形,以增强光合效能;幼叶细胞内线粒体的数量增加,体积增大,内脊增多,从而保证了逆境条件下的能量供应;液泡内可溶性糖、可溶性蛋白含量增加。此外,研究也发现,高温锻炼可减轻高温对葡萄(*Vitis vinifera*)叶片细胞超微结构的破坏。由此认为,细胞膜结构的变化可能是交叉适应产生的结构基础。

逆境胁迫对植物的效应之一为氧化胁迫。吕晓菡等^[12]研究表明,高温和盐胁迫下黄瓜(*Cucumis sativus*)幼苗的抗氧化酶活性在一定范围内随环境压力的增大而升高。短期的干旱预处理会提高玉米幼苗对于干旱胁迫、冷胁迫、热胁迫及盐胁迫的抗性,增强了作物的抗逆性,3种保护酶——超氧化物歧化酶、过氧化物酶和过氧化氢酶活性升高,表明玉米幼苗具有交叉适应能力^[13]。曾韶西等^[14]在以盐渍、低温、热激等处理诱导水稻抗寒性过程中发现,其酶促和非酶促膜保护系统及同工酶的变化有一定的相似之处。由此可见,交叉抗性与植物体内膜保护系统对活性氧的清除能力密切相关。

交叉适应的产生还可能与逆境下某些低分子化合物的积累有关。在一种逆境下引起的特殊低分子物质如多胺、脯氨酸、谷胱甘肽和渗透蛋白等的积累,可以增强多种植物对其他逆境的抵抗能力。小麦幼苗在干旱、低温单一及交叉逆境胁迫下,可溶性糖、脯氨酸、游离氨基酸和可溶性蛋白等渗透调节物质含量均升高,且交叉逆境下含量高于单一逆境处理^[15]。水分胁迫、盐胁迫和热激处理都可以使林生山黧豆(*Lathyrus quinquenervius*)体内游离氨基酸含量增加。

1.3 植物生长发育及形态结构对干旱胁迫的响应

1.3.1 植物气孔对干旱胁迫的响应

植物的气孔一般由一对保卫细胞围成,有些植物中还有与表皮细胞明显不同的副卫细胞围绕着这一对保卫细胞,组成气孔复合体或气孔器。大多数双子叶植物和许多单子叶植物、裸子植物、蕨类和藓类的保卫细胞呈“新月形”,靠近气孔

口一边的壁较厚，其余部分较薄，纤维素微纤丝从气孔向周围呈辐射状定向。当保卫细胞吸水，含水量增加，细胞体积增大，向外膨胀，壁薄的部分易于伸长，将孔口的厚壁拉开，气孔张开；当保卫细胞失水时，膨压降低，体积缩小，气孔关闭。气孔的启闭受光照、 CO_2 、温度、水分胁迫、空气湿度及内在因子的控制。反过来，气孔运动又会影响局部环境甚至全球大气湿度、温度的变化，进而有可能引起气候改变。

1.3.1.1 植物气孔行为对干旱胁迫的响应

植物叶片对干旱胁迫的初期响应可能是调节气孔导度，关闭气孔以减少失水，而植物的气孔指数、气孔密度、气孔大小和气孔形态结构等也与植物的抗旱性有密切关系。速生树种桉属 (*Eucalyptus*) 杂种和楝 (*Melia azedarach*) 的气孔密度和长度随水分胁迫加剧而减少，但气孔宽度和单位叶面积上开放气孔的比例两个树种之间没有差异。夹竹桃 (*Nerium indicum*) 有一些下陷的气孔窝，窝内或沟内覆盖有表皮毛，这样能更有效地减少水分自气孔的蒸发。而且，叶单位面积的气孔数目较多时也有利于增加气体的交换，在水分供应比较充分的季节，提高光合作用的效率，而当干旱季节来临时，植物以落叶或气孔关闭的方式来减少水分的蒸发。

1.3.1.2 植物气孔导度对干旱胁迫的响应

随叶片水分散失和叶片水势下降，气孔开度减小，气孔阻力增大， CO_2 进入叶片受阻，光合作用下降，同时气孔阻力的增加也减少叶片水分散失，阻碍水分亏缺进一步的发生和发展，减轻胁迫对光合器官的伤害，从而有利于复水后光合作用的恢复。近年来的研究表明，在快速或轻度干旱条件下，气孔限制是光合作用下降的主要原因，而缓慢干旱、中度干旱或严重干旱条件下，光合作用主要受非气孔因素限制。植物受旱后，叶片光合作用受抑制的主要原因都有从气孔因素向非气孔因素转变的过程，其转变时间因植物的抗旱能力、干旱程度及施加方式等因素而异。

1.3.1.3 干旱胁迫下气孔活动对光合作用的影响

朱教君等^[16]研究了水分胁迫对不同年龄沙地樟子松 (*Pinus sylvestris*) 幼苗存活与光合特性的影响，结果表明，在水分胁迫下，苗木气孔导度随之下降，但胁迫强度不同，气孔导度下降幅度不同。如两年生樟子松幼苗土壤含水量从对照降至 40% 田间持水量时，平均仅下降了 17.4%，当土壤含水量下降为 20% 时，则下降了 78.1%。冯金朝等^[17]发现，干旱地区植被蒸腾速率和气孔导度在旱季很低，雨季较高，而且蒸腾速率日变化的高峰无论在旱季还是雨季均出现在中午 1:00

左右,说明沙生植物蒸腾作用在旱季的降低和在雨季的增大与其叶片气孔在旱季的闭合和雨季的张开密切相关。从旱季植物蒸腾作用和气孔导度的明显降低可以看出,土壤水分亏缺对各种气象因子影响植物蒸腾作用和气孔导度的限制作用。

1.3.1.4 气孔对干旱胁迫的响应

当植物遭受水分胁迫时,控制气孔开闭的决定性因素就由光照和 CO_2 转而成为水分。气孔对水分胁迫的响应有前馈式响应和回馈式响应。气孔对空气湿度能作出响应,当空气干燥时,在空气饱和差引起叶水势下降之前,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。这是植物防止水分散失的“第一线防御”——前馈式响应,这种响应现象在葡萄属 (*Vitis*)、苹果属 (*Malus*)、草莓属 (*Strawberry*) 和桃属 (*Amygdalus*) 等的树木中相继被发现^[18]。叶片水势下降之后,气孔对脱落酸 (ABA) 水平提高的响应,便构成了“第二线防御”——回馈式响应。回馈式调节提供了另一个稳定水势的机制,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^[19]。

1.3.1.5 干旱胁迫下气孔关闭的机制

水分胁迫引起气孔关闭的机制问题是长期以来研究者争论的问题。目前,比较为多数人接受的观点是水分胁迫常增加 ABA 含量,而 ABA 作为一种触发器刺激气孔关闭。近年来,对 ABA 作用受体位置的研究取得了一些新的进展。鸭跖草属 (*Commelina*) 植物保卫细胞内的 ABA 并不参与抑制气孔运动,ABA 的作用受体位于保卫细胞原生质膜的外侧。但是,汤章城^[5]研究却证明 ABA 能从保卫细胞内调节气孔的开张度。随着水分胁迫强度的增大,中东杨 (*Populus berolinensis*) 气孔开度变小,气孔趋于关闭。伴随着气孔关闭,保卫细胞中最明显的变化就是 K^+ 、 Cl^- 含量的下降, Ca^{2+} 含量的上升,表明 K^+ 、 Ca^{2+} 等参与了气孔运动, K^+ 、 Ca^{2+} 的移动在膨压运动及气孔关闭现象中起着十分重要的作用。耐旱的群众杨 (*Populus simonii*) 气孔对水分亏缺的响应灵敏,保卫细胞中的离子含量随不同胁迫强度而表现出明显的变化,而不耐旱的 I-214 杨气孔对水分亏缺的响应较迟钝,在中度胁迫强度下保卫细胞中的离子含量没有明显的改变。

1.3.2 植物叶形态结构对干旱胁迫的响应

1.3.2.1 叶面积对干旱胁迫的响应

植物一般采用较高的叶组织密度、较大的叶厚度和很小的叶面积来适应干