

# 植物对干旱胁迫的生理机制及适应性研究进展

吴金山<sup>1</sup>, 张景欢<sup>1</sup>, 李瑞杰<sup>2</sup>, 李英英<sup>1</sup>, 高豪杰<sup>1,3</sup>, 赵庆杰<sup>1\*</sup>

(1. 海南大学 热带农林学院, 海南 儋州 571737; 2. 四川文理学院 四川 达州 635000;  
3. 广东省湛江农垦科学研究所, 广东 湛江 524086)

**摘要:** [目的]植物对干旱胁迫的耐受能力充分反应其抗旱性的强弱,在农业生产中需筛选出抗旱能力强的品种为优良品种的选育提供参考。[方法]采用文献综述法,对植物干旱胁迫研究现状以及存在的问题进行探究。[结果]干旱胁迫对植物生理生化、形态结构方面产生重要影响。[结论]本文可为进一步研究植物抗旱分子机制和培育抗旱新品种提供理论参考。

**关键词:** 植物; 干旱胁迫; 现状; 探究

中图分类号: Q945 文献标识码: A 文章编号: 1671-8151(2017)06-0452-05

DOI: 10.13842/j.cnki.issn1671-8151.2017.06.012

## The Plant's physiological mechanism and adaptability to drought stress

Wu jinshan<sup>1</sup>, Zhang jinghuan<sup>1</sup>, Li ruijie<sup>2</sup>, Li yingying<sup>1</sup>, Gao haojie<sup>1,3</sup>, Zhao qingjie<sup>1</sup>

(1. Tropical hainan university college of agriculture and forestry Hai nan danzhou 571737, China; 2. Sichuan University of Arts and Science Sichuan Danzhou 635000, China; 3. Guangxi Subtropical Crops Research Institute, Nanning, Guangxi 530001, China)

**Abstract:** [Objective] The endurance of a plant to drought stress was a reflection of its strength of drought resistance, selecting the varieties strong in drought-resistant ability can provide reference for the breeding of good varieties. [Method] This article explored the status quo and existing problems in the studies on plant drought stress. [Result] The result indicated the impact of drought stress on the physiology, biochemistry and morphological structure of plants. [Conclusion] It is supposed to provide references for further research on the molecular mechanism of plant drought resistance and the cultivation of new drought resistant varieties.

**Keywords:** Plant, Drought stress, Current situation, Research

干旱胁迫对植物的生长发育造成很大的影响,除生物胁迫外,其对农作物造成的伤害位居首位,现已成为严重制约农业生产的世界性问题。目前,环境与可持续发展农业之间的矛盾日益突出,虽然有些植物已演化出一套基本生存适应机制和策略,通过农业科技人员的不断努力选育出小麦、玉米及水稻等农作物新品种,但是,在耐旱机理方面仍有不足之处,常造成严重的经济损失。因此,加强植物逆境研究对提高作物优质、高产具有重要的理论指导和实践生产意义。

## 1 我国干旱胁迫现状

干旱不仅是一个全球性问题,而且也是我国农业最主要的自然灾害之一。据统计:全球干旱、半干旱地区已超过土地总面积的 1/3,而在我国,已占土地总面积的 47%,在耕地面积中干旱、半干旱地区已占 51%<sup>[1]</sup>。不仅北方干旱、半干旱地区会发生干旱威胁,南方也会因雨量,时空分布不均而经常发生强季节性干旱。三江平原和松嫩平原以中度及以上旱情为主;黄淮海平原超过 70%的面积呈中度及中度以上旱情。我国粮食产量因旱灾

收稿日期:2016-06-08

修回日期:2016-10-08

作者简介:吴金山(1984-),男(汉),河南信阳人,讲师,在读博士,研究方向:植物生理生化

\* 通信作者:赵庆杰,讲师, Tel:0898-23300035, E-mail: zqj20053@126.com

基金项目:海南省自然科学基金(314057);海南省普通高等学校研究生创新科研课题(Hyb2016-09);海南自然科学基金面上项目(20163068);四川省教育厅一般项目(314057)

而损失惨重。20世纪50~80年代,我国粮食损失量的50%是旱灾所导致<sup>[2~4]</sup>。据调查显示,我国每年因旱灾损失粮食已达50亿kg。目前,粮食种植区面临的干旱问题仍然十分严峻。

## 2 对植物生长生理的影响

### 2.1 植物生长方面的表现

干旱胁迫最显著的生理效应是使植物生长受到抑制。水分胁迫会严重影响植株叶片和主茎生长,表现在叶片生长缓慢;植株长势弱小低矮;叶面积指数低。干旱条件下,大豆幼苗的叶面积减小,株型紧凑,根上部生长减弱。于景华等对玉米丹玉13号、豫玉3号、郑单8号、杂交组合171×330和白鹤研究表明:玉米茎、叶的生长、光合产量都会受到干旱胁迫的抑制,抑制程度因干旱胁迫发生时期而不同,其中拔节期、孕穗期最为严重<sup>[5]</sup>。

### 2.2 植物的光合速率

光合作用影响植物的物质生产以及产量的形成,其受水分胁迫伤害尤为显著。干旱胁迫会抑制光反应和暗反应的某些过程,降低光合速率。在轻、中度水分胁迫下,由于气孔关闭导致叶片光合速率降低。重度水分胁迫下,叶绿体中一些参与碳固定的酶活性受到抑制,当叶片相对含水量低于30%时,叶绿体会发生不可逆破坏,此时非气孔因素是光合速率下降的主要因素。陈少良等通过对4种杨树无性系苗的研究发现:耐旱性差的杨树受干旱胁迫后,由于非气孔因素的影响,净光合速率剧烈下降。相比之下,耐旱性强的杨树,净光合速率下降的幅度小,此时气孔因素和非气孔因素都是影响光合作用的因子。

### 2.3 活性氧的危害

在干旱胁迫下,活性氧累积可导致膜受损,膜损伤导致植物组织受到伤害或衰老。植物为适应干旱胁迫,其细胞已进化出了一套保护酶系统来抵制活性氧伤害,因此,植物体在正常代谢过程中,活性氧自由基(如 $H_2O_2$ 、 $OH^-$ 等)的产生与清除处于动态平衡状态<sup>[6]</sup>。但植物遭受严重干旱胁迫后,初期活性氧增加对保护系统酶活性的升高有诱导作用,许多植物(如玉米、小麦等)体内歧化酶的活性都会显著提高<sup>[7]</sup>,但活性氧清除酶随时间的推迟活性不断降低,活性氧代谢平衡被打破,导致植物体内 $H_2O_2$ 积累,进而引发细胞的膜脂过氧化,使细胞受到氧化胁迫。林琪等以小麦为材料的研究表

明:小麦叶内 $H_2O_2$ 和 $O_2^-$ 水平随干旱胁迫和衰老进程的加快而逐渐升高,活性氧清除系统中的SOD和CAT活性逐渐下降。另外有研究指出,干旱胁迫下,苜蓿中的活性氧产生于自身与其根瘤菌共生体系形成的最初阶段,随着抗氧化防御体系的减弱,苜蓿根生突变体将会对根瘤造成伤害。

## 3 植物在形态结构方面对耐旱的反应

干旱胁迫会使植物形态结构发生变化,以适应生长发育需要,主要表现在以下两个方面:

### 3.1 根系

根系向地上部提供水分和营养物质,对植物的生长发育和产量形成起着至关重要的作用<sup>[8~10]</sup>。干旱胁迫下,高羊茅的根死亡率升高,当土壤含水量低于一定程度时,根系活力不断下降,植物发生不可逆转的死亡。杨春杰等研究表明:干旱处理对不同品种甘蓝型油菜主根长的伤害率达到30.6%~32.4%。一些耐旱性植物的根系发达,深扎,根冠比大,因此可以有效吸收利用土壤中的水分,特别是土壤深层水分。张彤等对高粱根系解剖时发现,高粱根系在有限水分条件下每天以3.4cm的稳定速率下伸,直到开花后约10d,吸水的多少由根系深度决定<sup>[11]</sup>。根系的吸收功能可用根水势能来表示,根水势能越低,代表根系吸水能力越强。

### 3.2 叶片

水的含量大约占植物组织鲜重的65%~90%。因此干旱对植株最直观的影响是引起叶片、幼茎的萎蔫,使各部位水分重新分配。一般幼叶向老叶吸水,会促使老叶萎蔫死亡。同时,在长期干旱胁迫下,细胞内水分外渗引起细胞收缩,同时叶片细胞会变小以减少细胞收缩时受到的机械损伤。叶片的卷曲,萎蔫,以及角度和方位的改变都会降低对光能的吸收。植物叶片在形态和生理上有很多适应干旱的特征。比如叶片较小,窄而长,叶色淡绿,叶片薄。叶片具表皮毛及蜡质,可以避免阳光直射,减少蒸腾。叶片缩小变厚,栅栏组织发达,可减少植物缺水萎蔫时的机械损伤<sup>[12]</sup>。

## 4 植物耐旱性的生理学机理

### 4.1 气孔调节

气孔调节是指植物适应干旱环境过程中形成的调节机制<sup>[13~16]</sup>,可以维持植物体内水分平衡和气体交换过程。在干旱环境下,植物为了减少蒸

腾,降低水分流失,主要通过调节关闭气孔来完成。Nautiyal 等人研究速生树木对水分胁迫的响应时指出,气孔密度和孔长度随水分胁迫加剧而减少,但气孔宽度和单位叶面积上的开放气孔比率没有差异。据资料显示,不同程度干旱胁迫,5 种供试园林植物(除香茅外)为了能适应干旱环境,都会发生气孔导度的改变。如八宝景天、红叶石楠、杜鹃、马蔺的气孔导度均显著下降,降幅分别达 50%、45%、33%、32%<sup>[17]</sup>。干旱胁迫下,草坪草叶片气孔导度受阻,光合速率和呼吸速率下降,同化物形成减少。

## 4.2 渗透调节

渗透调节是指高等植物受水分匮乏时发生溶质积累现象。主要促进水分吸收,保持膨压,改善植物的生理功能,维持一定的生长和光合能力。逆境过程中,细胞膜结构与功能受损,会引起选择性渗透能力的降低,植物在干旱胁迫下为了从外界吸水保持膨压,会增加细胞内溶质浓度,降低渗透势。这些渗透调节物质主要分为无机离子( $K^+$ 、 $Cl^-$ 、 $Ca^{2+}$ 、 $Mg^{2+}$ 、 $Na^+$  等)和有机溶质(脯氨酸、甜菜碱、甘露糖醇、海藻糖、果聚糖等)。其中脯氨酸是最重要的调节物质,其具有很强的水合能力,可使蛋白质束缚更多的水,增加蛋白质的可溶性,降低蛋白质变性概率。脯氨酸不仅可保护酶和细胞结构、清除自由基等,而且还能保持氮含量,降低细胞酸度。干旱胁迫下脯氨酸累积量快速增加,比处理开始时含量高几十倍甚至几百倍<sup>[18]</sup>。持续干旱后,草坪草(如狗牙根、黑麦草、高羊茅等)叶片中的游离脯氨酸会快速积累<sup>[19~21]</sup>。园林植物八宝景天和红叶石楠在干旱胁迫下,脯氨酸含量也大幅增加,比胁迫前分别增加 1 855% 和 1 807%<sup>[17]</sup>。不同品种的甘蓝型油菜在干旱胁迫下,脯氨酸的平均含量比对照增加 2 204.9%。曹帮华等研究发现:刺槐无性系在持续干旱时会生成大量的脯氨酸和可溶性糖,可溶性蛋白明显下降。在干旱胁迫下,许多高等植物细胞内会大量积累甜菜碱,除可作为渗透调节物质外,还可对植物抗旱性起作用<sup>[18]</sup>。脯氨酸、甜菜碱有很好的亲水性,对生物大分子的结构和功能没有伤害,是非常理想的渗透调节物质。植物的渗透调节能力具有一定的范围,就干旱胁迫速度而言,渗透调节作用随着干旱胁迫的增强而增强,胁迫解除后渗透调节作用会逐渐丧失。

## 4.3 抗氧化防御系统

为避免受活性氧的危害,植物会主动激活细胞膜保护酶系统来清除体内的活性氧,活性氧清除能力的大小直接影响植物对逆境胁迫抗性的高低。ASA、CAT、POD 和 SOD 等酶系可以清除超氧自由基、过氧化氢、过氧化物以及阻止或减少羟基自由基形成<sup>[22]</sup>。研究表明,干旱条件下,狗牙根、沟叶结缕草、草地早熟禾、高羊茅等草坪草体内的抗氧化酶(如 SOD、POD、CAT 等)在胁迫初期活性都增强。但单一的抗氧化酶或抗氧化物不足以防御这种氧化胁迫。它们协同作用共同抵抗干旱胁迫诱导的氧化伤害,维持植物体内活性氧离子代谢的动态平衡。据研究,SOD 和 POD 活性可以作为铁皮石斛抗旱能力的衡量指标之一。其中 SOD 是氧化防御系统中至关重要的抗氧化酶<sup>[23]</sup>。一般情况下,植物的抗旱性越强,干旱胁迫时 SOD 等酶的活性越高,说明其与抗氧化胁迫能力呈正相关。

## 4.4 脱落酸的影响

干旱胁迫使植物内源激素平衡遭到破坏,(脱落酸)水平显著增加。在干旱胁迫时,草坪草体内脱落酸、乙烯等激素含量会显著增加。柳小妮对早熟禾的研究发现:在干旱胁迫下,其叶片的 ABA 明显增加。ABA 不仅可以使气孔关闭,还能在抑制与生长有关基因的同时激活与抗旱有关的某些基因等。ABA 还具有促进芽的休眠,降低植物生长速率,促进同化物的积累,减少蒸腾能力。同时在植物胚胎发育、种子休眠与萌发等中也起着调节作用。干旱胁迫下植物产生 ABA,诱导  $H_2O_2$  从而提高植物抗氧化系统活性,增强植物的抗逆性<sup>[24]</sup>。有研究发现,在干旱环境中,胡杨体内脱落酸含量随地下水位的增加而呈有规律的变化。因为干旱胁迫下脱落酸的增加降低了胡杨的生长速度,促进其体内同化物质的积累,从而提高其保水能力。

## 4.5 Lea 蛋白的影响

Lea 蛋白产生于胚胎发生后期。逆境胁迫下,植物会产生抗逆性蛋白质来保护蛋白质正常的合成,避免伤害。这些蛋白质具有保护生物大分子,维持特定细胞结构,缓解干旱、盐等环境胁迫的作用。例如,胚胎发生后期富集 Lea 蛋白,可使植物组织细胞免受伤害<sup>[23]</sup>。脱水素也是植物体内的一种 Lea 蛋白,其可增强植物逆境胁迫的忍耐力。逆境胁迫下,其表达水平明显升高。推测 Lea 蛋白主要有 3 方面的作用:(1)作为脱水保护剂。Lea 蛋

白通过与细胞内其它蛋白发生相互作用,稳定其结构,同时还能保护细胞结构,使其不会在脱水过程中受到伤害。(2)作为渗透调节蛋白。(3)通过与核酸结合调控基因的表达。

## 5 植物干旱胁迫时的基因表达

干旱胁迫会使植物体内 DNA 发生损伤、断裂、甚至基因突变,对植物造成严重的伤害。因此在干旱胁迫下,植物会特异地表达一些基因,主要分为 3 类:(1)渗透调节物质合成基因,如果聚糖、脯氨酸、多醇类等合成基因。其中脯氨酸是理想的渗透调节物质和防脱水剂,其含量随干旱胁迫的程度的增加而增加,通过渗透调节,维持细胞一定的含水量和膨压势,使植物的抗旱能力和抗逆性增强。(2)具有解毒抗氧化胁迫相关基因(超氧化物歧化酶-SOD、过氧化物酶-POD、过氧化氢酶-CAT),这些保护酶不仅可以防御超氧自由基、过氧化氢、过氧化物,还可以减少羟基自由基形成。(3)保护生物大分子及膜结构相关基因(植物脱水蛋白,植物膜蛋白,大分子保护因子)。

## 6 我国防御干旱存在的问题

首先,我国在卫星遥感干旱应用技术方面存在许多问题,其中数据共享,数据质量和满足实时业务需求方面都亟待加强。其次,干旱监测结果没有统一干旱监测标准,不够规范<sup>[25~28]</sup>。要想有效的防御干旱,必须提高干旱监测水平,使农业干旱程度得到更准确的表达,并进行科学的管理。

同时在水资源开发利用方面也存在一些问题。如水资源的数量、质量和开发利用水平是制约干旱区工农业生产发展与城市建设的重要条件,水资源浪费严重,开发严重失调,水环境质量下降,生态环境急剧恶化,水资源开发利用缺乏统筹兼顾和有效管理。因此,在实际过程中必须充分认识到干旱地

区水资源合理开发利用的重要性,强化节水意识,全面推行节约用水。在西北干旱地区必须切实加强保护、管理与优化组合水资源,合理地开发利用,同时也是西北干旱区生态环境和社会经济可持续发展的关键。

在以后的研究当中还需有针对性地研究抗旱品种,把主效功能基因和调节基因结合,加速抗性育种的节奏<sup>[29~32]</sup>。

## 7 展望

在农业发展方面,干旱胁迫是重要的逆境因子,提高植物自身抗旱性和水分利用效率有非常深远的意义,前景十分广阔。不同作物和品种适应干旱的方式不同,一些作物的抗旱特性需要几种机理共同起作用。所以研究者需要运用不同的方式,通过不同的指标来培育耐旱性强的品种,探讨如何提高作物的水分利用效率。目前,关于培育耐旱抗盐作物品种的主要方法有 4 种:(1)驯化野生耐旱植物,使其成为作物;(2)传统育种方式;(3)基因工程育种;利用基因工程技术,融合常规育种与遗传工程,培育出既耐旱又有高水分利用效率的抗旱新品系。(4)利用组培和诱变技术进行培育<sup>[33]</sup>。

通过植物在干旱胁迫下的形态变化指标观察植物的受害程度是远远不够的,应更多的从分子水平上对作物抗旱性进行阐述。目前分离并鉴定出与抗旱胁迫相关的基因,多用来研究单一基因或单一转录因子,而植物对干旱胁迫的应答是一个复杂的多方调控的应激反应,如何将相关基因有效地链接起来研究,利用好目前分离鉴定出的抗旱基因培育抗旱作物,将是今后抗逆胁迫研究的重点。今后不仅要加强抗旱适应性的分子机理研究,还应把生态、生理以及基因调控作为一个有机整体加以考虑,为抗旱品种的选育提供科学依据。

## 参 考 文 献

- [1]李智元,刘锦春.植物响应干旱的生理机制研究进展[J].西藏科技,2009(11):70-72.
- [2]康蕾,张红旗.中国五大粮食主产区农业抗旱能力综合评价[J].资源科学,2014,36(3):481-489.
- [3]Lang X U, Mei Y L. The evolution of drought in China and its impact on agriculture in recent years[J]. Agricultural Science & technology, 2011, 12(11):1699-1702.
- [4]Smith M, Allen R, Pereira L. Revised FAO Methodology for Crop Water Requirements[M]. Rome: Land and Water Development Division, 1998:52-58.
- [5]宋凤斌,戴俊英.玉米茎叶和根系的生长对干旱胁迫的反应和适应性[J].干旱区研究,2005,22(2):256-258.

- [6]赵雅静,翁伯琦,王义祥等. 植物对干旱胁迫的生理生态响应及其研究进展[J]. 福建稻麦科技, 2009, 27(2): 45-50.
- [7]高蕾. 干旱胁迫对植物的影响[J]. 福建农业, 2014(8): 19.
- [8]李洁. 植物干旱胁迫适应机制研究进展[J]. 广东农业科学, 2014, 41(19): 154-159.
- [9]Amiard V, Annette M B, Billard J P, et al. Fructans, but not the sucrosyl -galactosides, raffinose and lolise, are affected by drought stress in perennial ryegrass[J]. Plant Physiology, 2003, 132(4): 2218-2229.
- [10]Dubos C, Stracke R, Grotewold E, et al. MYB transcription factors in Arabidopsis [J]. Trend in Plant Science, 2010, 15(10): 573-581.
- [11]上官周平. 高粱抗旱机理的研究进展(综述)[J]. 国外农学—杂粮作物, 1993(1): 35-38.
- [12]郭慧, 吕长平, 郑智, 等. 园林植物抗旱性研究进展[J]. 安徽农学通报, 2009, 15(7): 53-55.
- [13]Davies W J, Zhang J. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil[J]. Annual review of Plant biology, 1991, 42(1): 55-76.
- [14]Bennett J M, Boote K J, Hammond L C. Relationship among water potential components, relative water content and stomatal resistance of field-grown peanut leaves[J]. Peanut Sci 1984, 11(1): 31-35.
- [15]Hirasawa T, Wakabayashi K, Touya S, et al. Stomatal responses to water deficits and abscisic acid in leaves of sunflower plants (*Helianthus annuus* L) grown under different conditions[J]. Plant and cell Physiology, 1995, 36 (6): 955-964.
- [16]Chaves M M, Pereira J S, Maroco J, et al. How plants cope with water stress in the field. Photosynthesis and growth[J]. Ann. Bot, 2002, 89(7): 907-916.
- [17]王瑛. 5 种园林植物的抗旱性比较研究[J]. 上海农业学报, 2013, 29(4): 31-35.
- [18]黄升谋. 干旱对植物的伤害及植物的抗旱机制[J]. 安徽农业科学, 2009, 37(22): 10370-10372.
- [19]应朝阳, 吕亮雪, 翁伯琦. 草坪草干旱胁迫研究进展[J]. 福建农业学报, 2006, 21(3): 262-267.
- [20]Fu J, Huang B. Involvement of antioxidants and lipid peroxidation in the adaptation of two cool-season grass to localized drought stress [J]. Environments Experiment Botany, 2001, 45 (2): 105-114.
- [21]Beard J B. Turfgrass water stress: drought resistance components, physiological mechanisms, and species-genotype diversity [C]. Takato H. (ed.), Proceedings of the 6th International Turfgrass Research Conference. Tokyo: Japan. Soc. Turf Sci. 1989: 23-28.
- [22]杨淑慎, 山仑, 郭蔼光, 等. 水通道蛋白与植物的抗旱性[J]. 干旱地区农业研究, 2005, 23(6): 218-222.
- [23]陈善福, 舒庆尧. 植物耐干旱胁迫的生物学机理及其基因工程研究进展[J]. 植物学通报, 1999, 16(5): 555-560.
- [24]赵宇, 蒋明义, 张阿英, 等. 水分胁迫诱导玉米 Zm rboh 基因表达及 ABA 在其中的作用[J]. 南京农业大学学报, 2008, 31(3): 26-30.
- [25]郭锐, 王小平. 遥感干旱应用技术进展及面临的技术问题与发展机遇[J]. 干旱气象, 2015(1): 1-18.
- [26]Brown J F, Wardlow B D, Tadesse T, et al. The Vegetation Drought Response Index (VegDRI) : A New Integrated Approach for Monitoring Drought Stress in Vegetation [J]. GIScience and Remote Sensing, 2008, 45(1): 16-46.
- [27]Zhang A, Jia G. Monitoring meteorological drought in semiarid regions using multi-sensor microwave remote sensing data [J]. Remote Sensing of Environment, 2013: 134: 12-23.
- [28]Almazroui M. Calibration of TRMM rainfall climatology over Saudi Arabia during 1998-2009 [J]. Atmospheric Research, 2011, 99(3-4): 400-414.
- [29]杨帆, 苗灵凤, 胥晓, 等. 植物对干旱胁迫的响应研究进展[J]. 应用与环境生物学报, 2007, 13(4): 586-591.
- [30]Chaves M M, Pereira J S, Maroco J. Understanding plant response to drought from genes to the whole plant[J]. Funct Plant Biol, 2003, 30(3): 239-264.
- [31]Jenks M A, Hasegawa P M. Plant Abiotic Stress[M]. Oxford: Blackwell Publishing Ltd, 2005: 14-36.
- [32]Riccardi F, Gazeau P, de Vienne D, et al. Protein changes in response to progressive water deficit in maize[J]. Plant Physiol, 1998, 117 (4): 1253-1263.
- [33]申亚梅, 童再康, 蔡建国, 等. 植物抗旱机制的研究进展[J]. 安徽农业科学, 2006, 34(20): 5214-5215, 5238.

(编辑: 张贵森)