

干旱对植物的影响及植物干旱适应性反应研究进展 ——以桑树为例

李瑞雪, 周荣, 苏雪强, 汪泰初*

(安徽省农业科学院蚕桑研究所, 合肥市 230061)

摘 要 为了深入探索干旱对桑树等植物的影响和危害以及植物对干旱的适应性反应, 从干旱胁迫的概念、干旱对桑树等植物的影响和危害、植物对干旱适应性反应以及在今后植物应用中的展望4个方面阐释了植物尤其是桑树在遭受干旱后, 为响应干旱胁迫, 在形态、生理生化以及分子水平作出的一系列适应性改变, 为桑树等植物的抗旱机制研究和抗旱品种改良选育的工作提供参考。

关键词 干旱; 植物; 桑树; 影响; 适应性反应

中图分类号 S888.6; **文献标志码** B; **文章编号** 1006-1657(2021)04-0029-09

目前, 在全球范围内土地干旱呈现日益严重的趋势^[1], 约36%的土地处于干旱和半干旱状态, 占耕地总面积的43%^[2]。我国干旱、半干旱地区总面积为297.6万 km², 占国土总面积的38.30%^[3-4]。在异常气候影响下, 干旱天气出现得越来越频繁, 并成为我国主要的自然灾害之一, 不但严重影响农业生产和粮食安全, 造成巨大损失, 还会严重破坏生态环境。目前, 干旱已经成为全球性的问题^[5]。植物常受到来自自然环境的生物或非生物胁迫, 其中干旱是对植物损害最严重的非生物胁迫之一^[6]。干旱会导致植物发生水分亏缺, 从而产生渗透胁迫, 进而影响植物的生长发育以及作物产量, 严重时还会导致植物死亡^[7]。了解干旱对桑树等植物生长的影响和植物对干旱的适应性反应及调控机制, 可为增强植物抗旱性、提高

植物水分利用率、选育抗旱优良品种、发展高产耐旱农业提供参考, 同时为选择适生植物来进行受损生态系统的修复和人工生态系统的构建提供依据。桑树在我国分布广泛, 各地均有种植。在我国传统的农作物中, 桑树为叶用植物, 主要用于家蚕饲养, 其快速生长需要消耗大量的水分。因此, 相对其他木本植物来说, 桑树是一种高耗水的树种。干旱对桑树的正常生长发育有着极大的影响, 是影响桑叶产量和品质的重要因素之一^[8]。干旱程度的加重会导致桑幼苗叶片出现失绿发黄, 叶片边缘焦枯症状加剧, 叶片数和分枝数减少, 株高、地上部位鲜重下降^[9], 所以, 筛选出抗旱的桑树品种并研究桑树的抗旱胁迫机理是桑树栽培领域内亟需解决的问题。本文综述了干旱对桑树等植物的影响和危害以及植物干旱

收稿日期: 2021-10-28; 接受日期: 2021-11-12

项目资助: 安徽省自然科学基金项目(No.1908085MC76); 安徽省农科院科研团队项目(No.2021YL030);

安徽省农科院学科建设项目(No.2021YL075); 财政部和农业农村部: 国家现代农业产业技术体系(No.ARS-18)。

第一作者信息: 李瑞雪(1982—), 女, 博士, 副研究员。主要从事桑树育种与桑树分子生物学研究。

E-mail: li-ruixue@163.com

通信作者信息: 汪泰初(1970—), 男, 硕士。E-mail: 18949853828@189.com

适应性反应方面的研究进展, 以期为桑树等植物抗旱机制和抗旱品种改良选育等工作提供参考依据。

1 干旱胁迫

干旱胁迫会导致植物的渗透势改变、细胞膜被破坏、色素含量减少、光合系统受影响、生长受到抑制、产量降低甚至死亡等^[10-12]。同时胁迫强度、发生时期及各种胁迫因子的协同作用会加重环境胁迫对植物的危害, 特别是会导致作物减产, 干旱造成的农作物减产大于其他环境胁迫所造成的减产总和^[13]。

干旱会引起植物水分亏缺, 由于植物种类繁多, 干旱造成水分亏缺的程度很难用统一的标准来划分。中生植物的水分亏缺程度可分为轻度、中度、重度3类。水分供应良好的植物, 叶水势(ψ_w)在-0.4~0 MPa之间, 压力势(ψ_p)在0.8~1.2 MPa之间, 相对含水量(RWC)>95%。轻度亏缺时, ψ_w 为-0.8~-0.4 MPa,

ψ_p 为0.4~0.8 MPa, RWC>90%。中度亏缺时, ψ_w 为-1.2~-0.8 MPa, ψ_p 为0~4 MPa, RWC为90%~80%。重度亏缺时, ψ_w 为-1.8~-1.2 MPa, ψ_p <0 MPa, RWC<80%^[14]。小麦细胞汁液浓度对水分亏缺具有既敏感又稳定的反应, 其中拔节期细胞汁液浓度在11%~12%之间时, 为适宜范围, 大于12%则处于轻度缺水, 大于13.5%则为严重缺水; 抽穗至灌浆前期, 12%~14%为适宜范围, 大于14%为轻度亏缺, 大于15%就是严重亏缺^[15]。干旱程度也可用土壤含水量表示, 以土壤相对含水量70%作对照, 50%为轻度亏缺, 35%为中度亏缺, 25%为严重干旱^[16]。

根据引起水分亏缺的原因, 可将干旱分为3种类型(图1), 这3种干旱类型可同时发生, 也可能是交叉发生的^[17]。干旱可以是永久性的, 也可以是季节性的(有明显干湿季节差别的), 也可以是不规律性的。

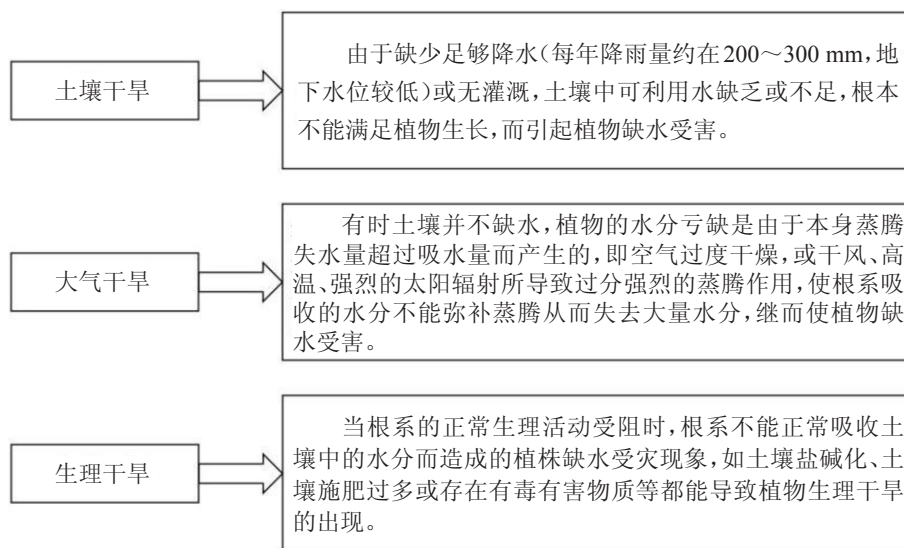


图1 干旱类型

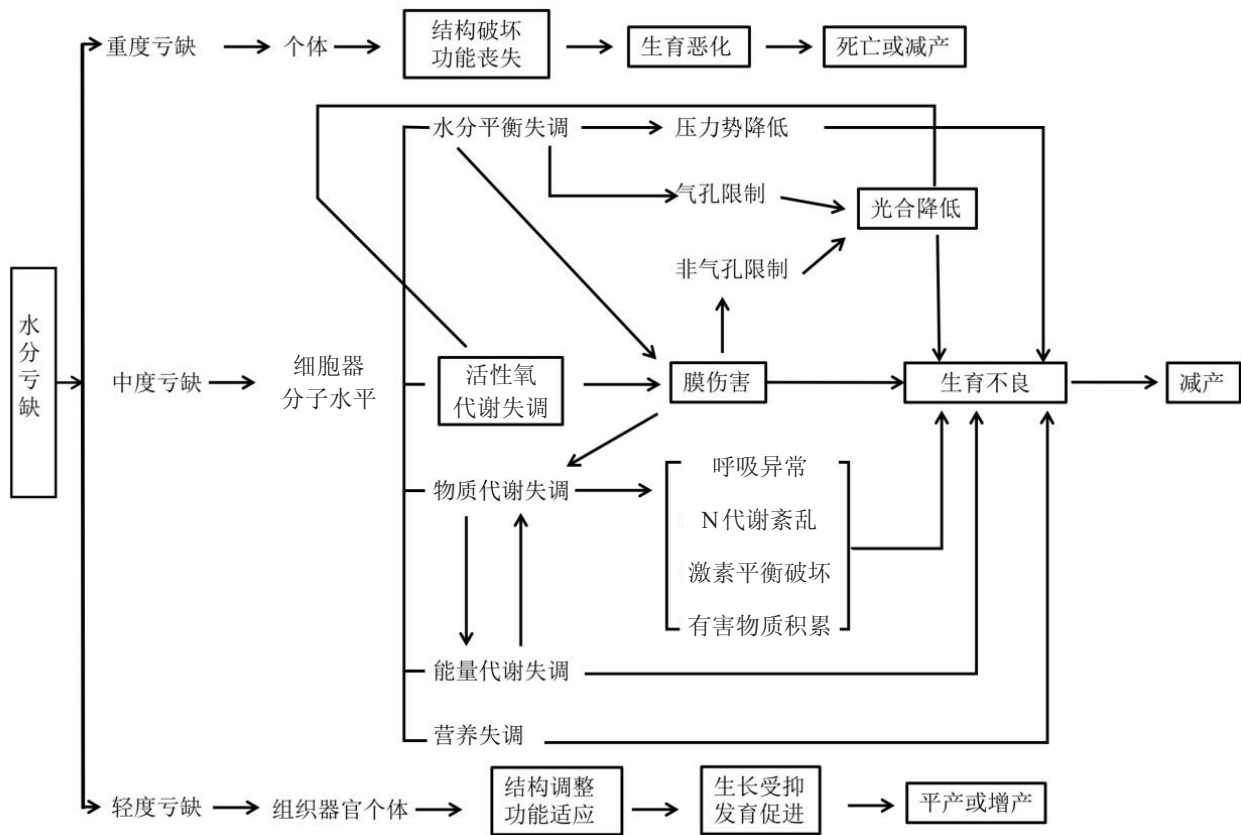
2 干旱对植物的影响和危害

干旱对植物有非常广泛而深刻的影响和危害^[18](图2)。植物遭到轻度或短时间的缺水胁迫时, 叶片和茎基幼嫩部会出现下垂的暂时萎蔫现象。当干旱胁迫时间过长, 植物由适应性萎蔫(植物为了适应干旱胁迫进行的适度萎蔫, 可以减少光合作用、蒸腾作用等, 进而起到自我保护的效果)转为永久性萎蔫, 就可能造成植物死亡。

2.1 抑制植物生长发育

水分亏缺能够改变细胞壁的伸展性能, 如小麦、

大豆、玉米等植物在水分亏缺下由于细胞壁的伸展程度降低, 生长明显受到抑制, 胞壁物质在植物延伸生长中起到关键作用^[19-21]。缺水会导致植物叶片卷缩或老叶掉落^[22]。土壤水分不足会抑制小麦植株茎节生长, 降低株高。随着干旱胁迫程度的加剧, 各部位叶片的长度及面积减少, 且其长和宽的比值也会相应减小^[15]。桑树的株高和地茎受干旱胁迫抑制显著, 且胁迫程度越深, 抑制效果越明显^[23]。与其他植物相似, 在干旱胁迫下, 农桑14号、农桑12号和强桑1号等3种桑树的生长速率均出现显著降低, 其中, 农桑14号和农桑12号的叶干重、茎干重、根干重和总

图2 水分亏缺危害植物生理示意图^[18]

干物质质量均显著降低^[24]。

水分是植物细胞内切酶促反应的介质,水分含量的降低导致植物体内蛋白质合成酶活性减弱,减少蛋白质的合成,影响植物正常的酶促反应,导致代谢活动下降,进而抑制植物的生长与发育^[25]。水分的缺失会导致游离氨基酸的增加和呼吸作用的加强,导致植物体内物质降解加快,进而使得物质积累也降低,这是干旱引起作物减产的主要原因之一^[26]。另一方面,桑树等植物水分亏缺时,乙烯和脱落酸(Abscicic acid, ABA)等延缓或抑制植物生长的内源激素增多,乙烯含量升高加快植物部分器官的脱落,ABA能促进气孔关闭,降低光合作用,而赤霉素、生长素和细胞分裂素等促进生长的内源激素含量减少^[27-28]。

2.2 损伤质膜及膜系统

质膜是植物细胞与外界环境进行物质和能量交互的门户,膜系统被认为是干旱胁迫的最初和关键部位^[29]。磷脂极性与水分子的相互连接可以维持细胞膜脂分子层的正常排列,细胞过度失水会破坏膜的蛋白和磷脂双分子层结构,导致膜选择通透性丧失,可溶性糖、氨基酸及无机离子等胞内小分子物质

向胞外渗透,同时细胞内膜系统的区室化被破坏,附着于细胞膜的酶丧失活性^[30]。细胞失水过度也会破坏内质网膜系统,致使植物正常代谢发生紊乱^[31]。

干旱胁迫造成的细胞膜系统的损害是由细胞内活性氧的产生与清除的不平衡引起的。干旱胁迫造成植物体内活性氧自由基的主要清除酶类如超氧化物歧化酶(SOD)等的活性及主要清除类物质如谷胱甘肽、 α -生育酚与抗坏血酸等的含量下降明显,自由基积累增多,细胞内活性氧积累过多会加快膜脂过氧化自由基链式反应的进程,加剧了膜脂过氧化与脱脂化反应^[32],导致膜的正常功能遭到破坏,使维持细胞区域化的膜系统受损或瓦解^[33-34]。干旱胁迫会导致桑树膜脂过氧化,引起膜脂分子结构改变,膜脂流动性遭到破坏^[35]。膜脂氧化的最终产物丙二醛(MDA)是一种有细胞毒性的物质,它的产生和累积会加剧植物受伤害的程度^[36]。干旱胁迫过程中产生的大量超氧阴离子、过氧化氢和MDA又会诱导桑树酶促和非酶促活性氧清除系统启动,SOD、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)、谷胱甘肽还原酶(GR)等抗氧化物酶以及维生素E、类胡萝卜素等化合物活

性升高^[37-38]。

2.3 诱导植物衰老和细胞程序性死亡

干旱胁迫能够诱导植物衰老和细胞程序性死亡(Programmed cell death, PCD)^[39]。PCD是植物发育及应答环境反应过程中的一个重要组成部分,可维持细胞内环境稳定,保证植物正常生长发育,减缓不利条件对植物的伤害,使植物更好地适应生存环境^[40]。在模拟干旱胁迫处理下,平邑甜茶和新疆野苹果叶片中RNA和DNA相对表达量不断下降,而相对电导率不断升高,推断干旱胁迫会诱导甜茶和苹果叶细胞发生程序性死亡^[41-42]。

2.4 造成细胞机械损伤

细胞原生质体和细胞壁间的收缩及膨胀程度存在差异,当细胞因为失水而体积缩小时,两者之间的连接被破坏,原生质体被拉破,原生质体与细胞壁间不再是正常生长下的紧贴状态。反之当存活的细胞吸水继而体积增大时,原生质体由于膨胀速度较慢会再次遭受机械损伤,干旱造成植株死亡的主要原因可能就是其对细胞产生的这种机械损伤^[43]。

2.5 抑制光合作用

干旱胁迫对植物光合作用影响非常大,在轻度胁迫下,光合速率呈现小幅度下降,植物体能维持生长。随着干旱胁迫的进一步加剧,光合速率大幅度下降,光合作用部分或完全受到抑制,植物就会面临死亡。在水分胁迫下,叶绿素、核酸和蛋白质等物质遭到破坏,生物膜结构被损伤,部分功能丧失,同时气孔导度下降、气孔关闭,继而导致植物光合作用降低。

桑树受到干旱胁迫后,叶片气孔限制值升高,净光合速率、瞬时光能利用效率、光呼吸速率、蒸腾速率、气孔导度、初始荧光值以及暗呼吸速率等主要光合气体交换参数显著降低,重度胁迫下甚至接近于0^[44]。PS II 电子受体侧的电子传递受阻,电子传递效率降低,放氧复合物OEC活性也受到抑制,从而使得PS II 的活性受到显著抑制^[45]。在重度干旱条件下,桑叶气孔导度显著下降,气孔的关闭限制了桑树的光合作用,净光合速率和胞间二氧化碳浓度均显著下降^[24]。桉楠叶片的净光合速率随着干旱胁迫的加剧,呈现明显下降的趋势,重度干旱胁迫导致大量叶片气孔关闭,阻碍叶片光合色素的合成,进而使得光合作用持续降低甚至停止^[46]。干旱胁迫引起叶绿体膨胀和排列紊乱,类囊体层肿胀或解体,导致光合器官的超微结构遭到破坏^[47]。干旱胁迫可导致水稻体内活性

氧的积累、叶绿素含量下降,净光合强度降低,而呼吸速率则先升后降^[48]。

3 植物对干旱适应性反应

为适应干旱胁迫,植物在形态、生理生化以及分子水平都会做出一系列适应性改变来积极响应干旱环境,如降低生长速度、降低光合活性、关闭气孔、积累渗透调节物质、激活酶防御系统、改变抗旱基因表达、合成抗旱相关蛋白等^[49-51]。

3.1 适应干旱的植物种类

目前,适应干旱的植物种类可分为5类^[7],有短命植物、深根植物、肉质植物、非肉质节水型植物、真旱生植物(图3)。桑树属于深根植物。

3.2 植物适应干旱的生理策略

经过长期的自然选择和协同进化,植物形成了多种适应干旱的生理生态策略。YOSHIMURA等^[52]将植物抗旱策略分为避旱、御旱和耐旱3大类。VERSLUES等^[53]依据植物外部形态特征和体内水分状况的特点,把植物从受旱开始到死亡前的整个过程分为4个阶段:逃避低水势→忍耐低水势→逃避脱水→忍耐脱水。安玉艳等^[54]提出了植物应对干旱胁迫的阶段性响应策略,从干旱开始到植株死亡有应激响应→主动适应→被动适应3种响应机制。

这些生理策略主要体现在植物外部形态结构的变化和内在生理生化变化。植物在遭受一定程度的干旱胁迫后,通过短期复水,在生长发育和生理代谢等方面会产生补偿或超补偿的正面效应,以弥补干旱胁迫对植物造成的伤害^[55]。例如,干旱胁迫会破坏油菜叶片细胞中叶绿体的结构、降低叶绿素合成速率,降低叶片的抗氧化能力,导致植株光合作用被抑制,进而减少失水^[56]。沙芥幼苗根系主根长、主根体积和根冠比随着干旱胁迫天数的延长不断增加,随着胁迫程度的加重,根系中可溶性蛋白、脯氨酸(Pro)、可溶性糖含量先上升后下降,同时根系会启动抗氧化酶系统来抵抗逆境,根系中POD、CAT、抗坏血酸等酶活性升高,MDA含量和根系质膜透性也随着胁迫程度增加逐渐上升^[57]。在干旱胁迫下,拟南芥中信号分子硫化氢(H₂S)和ABA含量显著升高,它们促使拟南芥积极响应干旱胁迫,且H₂S位于ABA的下游参与调控拟南芥的信号过程^[58]。在自然干旱条件下,2种桑树砧木实生苗光合速率(Pn)、蒸腾速率(Tr)、气孔导度(Gs)和胞间CO₂浓度(Ci)随干

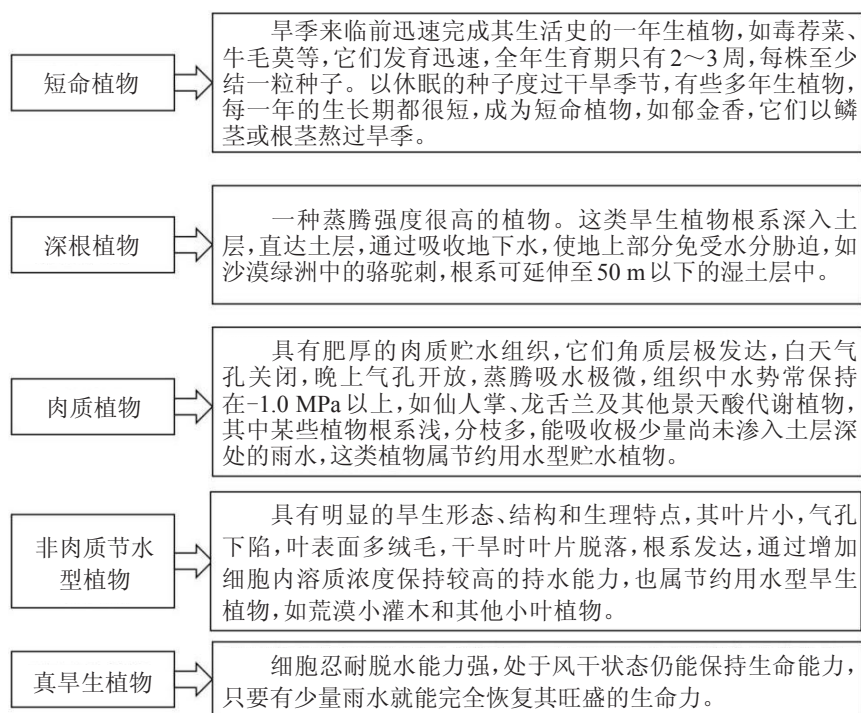


图3 适应干旱的植物种类

旱处理时间的增加而下降,进而减弱光合作用,促使桑苗积极响应干旱胁迫^[59]。随着干旱胁迫的加强,抗旱性强的桑树品种通过提高过氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)活性来适应干旱胁迫,减弱胁迫的危害^[37]。

3.3 植物适应干旱的分子响应

干旱胁迫会干扰正常的蛋白质合成过程,导致植株内蛋白质分解;还会破坏核酸的代谢过程,导致细胞内DNA、RNA合成下降。植株可通过干旱胁迫关联功能基因和转录因子等调控基因的表达调节以及干旱诱导蛋白的合成变化等来响应干旱胁迫,进而积极适应不良环境^[60-62]。

桑树 *MnACO* 基因的启动子为干旱、胁迫诱导型启动子, *MnACO1* 的启动子兼具组成型启动子特性, *MnACO2* 的启动因子兼具组织特异型启动子特性,在转 *MnACO1* 基因拟南芥植株中对干旱胁迫响应能力更强,能提高转基因拟南芥的耐旱能力^[63]。在桑树中沉默 *MmSK* 基因后,叶片中可溶性蛋白含量、SOD活性、POD活性、Pro含量均出现不同程度的降低,而MDA的含量显著增加;随着干旱胁迫的加重,叶片中可溶性蛋白含量、Pro含量和MDA含量均逐渐增加,SOD活性和POD活性均呈现先上升后下降的趋势,与 *MmSK* 基因表达量变化趋势一致^[64]。植

物促分裂原活化蛋白激酶(MAPK)在桑树响应非生物胁迫中发挥着重要的作用。WEI等^[65]的研究表明 *MnMAPK* 基因参与了干旱胁迫应答的ABA依赖途径。在高盐、干旱、低温和H₂O₂处理下,在拟南芥中过表达桑树 *MnMAPK5* 基因抑制了转基因拟南芥植株的萌发和生长,在干旱胁迫下,过表达 *MnMAPK5* 提高了植株中的MDA和H₂O₂含量,降低了CAT和POD活性,降低了拟南芥对干旱胁迫的抵抗能力,表明 *MnMAPK5* 在逆境胁迫下起着负调控作用^[66]。黄仁维等^[67]基于桑树转录组测序结果及基因组数据库,获得桑树2C型蛋白磷酸酶基因 *MaPP2C8* 的cDNA及其启动子序列,并检测 *MaPP2C8* 在干旱胁迫处理下的表达特性。研究结果表明 *MaPP2C8* 基因受干旱胁迫诱导上调表达,并在复水处理后,表达量显著下调,可以得出 *MaPP2C8* 基因在桑树响应干旱胁迫过程中可能起重要作用。此外,在脯氨酸合成过程中最主要的酶有2种: *P5CS* (吡咯啉-5-羧酸合成酶)和 *P5CR* (吡咯啉-5-羧酸还原酶)。童伟^[68]通过研究获得了桑树中 *P5CS* 基因的完整序列,通过分析 *P5CS* 在干旱胁迫条件的表达情况,发现 *P5CS* 基因表达量先迅速增加,到达最大值之后又迅速降低,并将正常生长和处于干旱胁迫下的桑树样本进行转录组测序,得到54 736个片段,1 051个基因在两

种植株上共同显著表达,产生大量SSR分子标记,为后期发掘抗旱关联基因和构建桑树遗传图谱奠定基础。*miR166f*过表达能使桑树中一些与抗旱能力相关的酶类(SOD、POD)活性和代谢物(Pro和可溶性蛋白)的含量提高,使有害物质(MDA)含量降低,从而使植株耐旱能力增强^[69]。在干旱、低温和盐碱胁迫下,过表达*MnDREB4A*基因促进了转基因烟草的根系生长,提高了Pro含量和叶片含水量,降低了MDA含量,进而增强了烟草对干旱胁迫的抵抗能力,表明*MnDREB4A*在逆境胁迫下起着重要调控作用^[70]。拟南芥转录因子*ERF1*能激活抗逆功能基因表达,与对照植株相比,在拟南芥中,过表达*ERF1*的转基因植株对干旱、高盐和高热的抗性均显著提高,且转基因植株能够通过减小气孔孔径降低叶片水分流失^[71]。WRKY转录因子对植物耐旱性具有重要作用,能调节植物响应干旱胁迫,*SbWRKY30*可以与高粱耐旱基因*SbRD19*启动子中的W-box元件结合,进而诱导*SbRD19*表达提高植株的抗旱性,转*SbWRKY30*的基因拟南芥和水稻在干旱胁迫下Pro含量、SOD活性、POD活性和CAT活性均显著升高,MDA含量降低,调节细胞保持稳态来适应干旱^[72]。干旱环境还会诱导植物产生应激诱导蛋白,如水稻可以通过*HVA1*基因的表达来合成胚胎晚期丰富蛋白,从而提高植株的耐旱性^[73]。

另外,BARANWAL等^[74]对川桑(*Morus notabilis*)的水孔蛋白基因家族做了较为详尽的分析,通过一系列比对分析发现了36个川桑水孔蛋白基因,并将其分为PIPs、TIPs、NIPs、XIPs和SIPs五大类。此外,通过对不同基因家族的水孔蛋白进行功能分析,发现有2个PIP和2个NIP参与了桑树生长素调控,2个NIP和2个PIP参与了桑树的ABA信号通路,5个NIP、3个PIP1、1个SIP和1个TIP参与了桑树根系发育的调控以及有1个NIP、1个SIP、2个PIP和2个TIP参与了桑树维管组织的表达调控。

4 展望

干旱胁迫严重影响植物的正常生长发育,常会造成作物减产,是造成农作物损失最严重的非生物胁迫之一。随着全球性淡水资源的日益匮乏,干旱已成为各国农业生产上不可忽视的严峻问题。因此,干旱对植物的不利影响和伤害机理以及植物相应的适应性反应方面的研究愈来愈受到国内外植物

学学者的关注。在充分了解植物特别是作物在不同时期对干旱的适应性反应的基础上,挖掘耐旱关联基因,揭示植物耐旱的分子机理,有助于筛选抗旱种质资源,开展抗旱品种选育,能有效提高植物在实际生产应用中的耐旱性。

我国对桑树的干旱胁迫研究主要还是集中在桑树对短期干旱的应急生理生化响应,对干旱适应机制的研究还比较少。在重度和极端干旱方面的研究也仅局限于一些旱生的荒漠植物,如梭梭树,沙棘,柽柳等。在全球气温日益升高的大背景下,干旱和半干旱区域有着扩张的趋势,即使原本水分充足的地区也有可能会出现极端干旱,所以对非旱生的桑树在重度干旱下能够稳定存活,其形态和用水方案如何调整,光合产物如何分配,生理响应和生化系统怎样调控等方面的研究对今后桑树抗旱品种的选育具有一定价值。例如,在干旱胁迫严重的石漠化地区种桑养蚕不仅能提高经济收入,还能够缓解石漠化地区人多地少的矛盾,此外对生态修复也具有一定的作用。

目前在桑树干旱胁迫方面的分子研究仅仅是探讨桑树中的一些基因是如何对干旱胁迫应答进行感知、传导、调控基因表达,最后做出应答的问题,而从分子生物学层面研究整个调控网络将会是今后分子研究上的重点方向。

在桑树干旱品种的选育方面,既需要从改良耐旱性的桑树品种出发,也需要从分子水平上阐述出相应的桑树干旱胁迫机理,进而通过基因工程的手段筛选出合适的桑树抗旱新品种。

[参考文献]

- [1] DAI A G. Drought under global warming: a review[J]. WIREs Clim Change, 2011(2): 45-65.
- [2] JOHNSON R S, HANDLEY D F, DAY K R, et al. Postharvest water stress of an early maturing plum[J]. Journal of Horticultural Science, 2015, 69(6): 1035-1041.
- [3] 孔祥彬, 白星焕, 王同芹, 等. 玉米抗(耐)旱性的分子遗传研究进展[J]. 玉米科学, 2009, 17(5): 58-60.
- [4] DEMIREVSKA K, ZASHEVA D, DIMITROV R, et al. Drought stress effects on Rubisco in wheat: changes in the Rubisco large subunit[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2009(31): 1129-1138.
- [5] 李芬, 于文金, 张建新, 等. 干旱灾害评估研究进展[J]. 地理科学进展, 2011(30): 891-898.

- [6] 贾琪, 吴名耀, 梁康迺, 等. 基因组学在作物抗逆性研究中的新进展[J]. 中国生态农业学报, 2014, 22 (4): 375-385.
- [7] SMITH S D, NOWAK R S. Ecophysiology of plants in the intermountain lowlands[J]. Springer Berlin Heidelberg, 1990(80): 179-241.
- [8] 姜晓丹, 郭军战. 不同果桑树品种在干旱胁迫下的光合生理变化[J]. 蚕业科学, 2012, 38(1): 18-24.
- [9] 陈颖, 彭鸿旭, 李健欣, 等. PEG模拟干旱对饲料桑幼苗生长及叶片光系统II的影响[J]. 浙江农业科学, 2018, 59(2): 7.
- [10] 刘辉. 野生一粒小麦(*Triticum boeoticum* L.)叶片和根干旱响应蛋白质组研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2015.
- [11] VURUKONDA S S K P, VARDHARAJULAS, SHRIVASTAVA M, et al. Enhancement of drought stress tolerance in crops by plant growth promoting rhizobacteria[J]. Microbiological Research, 2016(184): 13-24.
- [12] 李琬. 干旱对大豆根系生育的影响及灌溉缓解效应研究进展[J]. 草业学报, 2019, 28(4): 192-202.
- [13] SHAO H B, CHU L Y, JALEEL C A, et al. Understanding water deficit stress-induced changes in the basic metabolism of higher plants—biotechnologically and sustainably improving agriculture and the ecoenvironment in arid regions of the globe[J]. Critical Reviews in Biotechnology, 2009(29): 131-151.
- [14] 刘友良. 植物水分逆境生理[M]. 北京: 农业出版社, 1992.
- [15] 王晨阳. 土壤水分胁迫对小麦形态及生理影响的研究[J]. 河南农业大学学报, 1992, 26(1): 89-98.
- [16] 薛青武, 陈培元. 不同干旱胁迫方式对小麦水分关系和光合作用的影响[J]. 华北农学报, 1990, 5(2): 26-32.
- [17] 李吉跃. 植物耐旱性及其机理[J]. 北京林业大学学报, 1991, 13(3): 92-100.
- [18] BOWERS J E. Effects of drought on shrub survival and longevity in the northern sonoran desert[J]. Journal of the Torrey Botanical Society, 2016, 132(3): 421-431.
- [19] CRAMER G R, BOWMAN D C, KINETICS J L, et al. Cell-wall proteins induced by water deficit in bean (*Phaseolus vulgaris* L.) seedlings[J]. Plant Physiology, 1995(107): 1119-1128.
- [20] NEUMANN P M. Rapid and reversible modifications of extension capacity of cell wall in elongating maize leaf tissues responding to root addition and removal of NaCl[J]. Plant Cell & Environment, 2006, 16(9): 1107-1114.
- [21] 刘玉冰, 李新荣, 李蒙蒙, 等. 中国干旱半干旱区荒漠植物叶片(或同化枝)表皮微形态特征[J]. 植物生态学报, 2016, 40(11): 1189-1207.
- [22] 孙梅霞, 祖朝龙, 徐经年. 干旱对植物影响的研究进展[J]. 安徽农业科学, 2004, 32(2): 365-367.
- [23] 黄小辉, 尹小华, 刘芸, 等. 干旱胁迫对三峡库区消落带桑树生长的影响[J]. 重庆师范大学学报(自然科学版), 2012, 29(3): 57-60.
- [24] 郑俊明, 吕志强, 孙志鸿. 重度干旱对3种桑树生物量及其生理生化影响的机理探索[J]. 西北林学院学报, 2018, 33(4): 44-51.
- [25] RAMEGOWDA V, SENTHIL-KUMAR. The interactive effects of simultaneous biotic and abiotic stresses on plants: Mechanistic understanding from drought and pathogen combination[J]. Journal of Plant Physiology, 2015, 176(6): 47-54.
- [26] 吴敏, 张文辉, 周建云, 等. 干旱胁迫对栓皮栎幼苗细根的生长与生理生化指标的影响[J]. 生态学报, 2014, 34 (15): 4223-4233.
- [27] 孙磊, 程嘉翎. 桑树抗旱生理生化研究进展[J]. 江苏农业科学, 2010(6): 399-401.
- [28] DIEGO N D, SAIZ-FERNÁNDEZ I, RODRÍGUEZ J L, et al. Metabolites and hormones are involved in the intraspecific variability of drought hardening in radiata pine[J]. Journal of Plant Physiology, 2015(188): 64-71.
- [29] 刘碧云, 叶龙华. 干旱胁迫对植物光合特性及激素含量的影响[J]. 防护林科技, 2016(5): 64-66.
- [30] 徐萍, 李进, 吕海英, 等. 干旱胁迫对银沙槐幼苗叶绿体和线粒体超微结构及膜脂过氧化的影响[J]. 干旱区研究, 2016, 33(1): 120-130.
- [31] 温玉龙, 张文娟, 邵长芬, 等. 高温和干旱胁迫对2种景天植物膜脂过氧化及保护酶活性的影响[J]. 内蒙古农业大学学报(自然科学版), 2014(3): 37-40.
- [32] GRIFFITHS H, PARRY MA. Plant responses to water stress[J]. Annals of Botany, 2002, 89(1): 801-802.
- [33] XIONG L, ZHU J K. Molecular and genetic aspects of plant responses to osmotic stress [J]. Plant Cell & Environment, 2002, 25(2): 131-139.
- [34] BUDAK H, KANTAR M, KURTOGLU K Y. Drought tolerance in modern and wild wheat. The Scientific World Journal, 2013(1): 548246.
- [35] 宋红生, 徐静斐, 赵正龙. 干旱对桑树质膜透性脯氨酸积累的影响[J]. 蚕业科学, 1992, 18(2): 65-70.
- [36] CARVALHO R F, CAMPOS M L, AZEVEDO R A. The role of phytochrome in stress tolerance [J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2011, 53(12): 920-929.
- [37] 冀宪领, 盖英萍, 牟志美, 等. 干旱胁迫对桑树生理生化

- 特性的影响[J]. 蚕业科学, 2004, 30(2): 117-122.
- [38] 李翊华, 魏金翠, 姚桂红. 干旱胁迫下佛甲草生理生化指标的变化[J]. 农业开发与装备, 2016(2): 59-60.
- [39] 陈卫英. 碱胁迫诱导向日葵程序性细胞死亡研究[J]. 北京农业, 2014(27): 1-2.
- [40] 胡庆辉. 盐与干旱胁迫诱导烤烟叶片细胞程序性死亡及多酚含量变化的研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2012.
- [41] 谭冬梅. 干旱胁迫对新疆野苹果及平邑甜茶生理生化特性的影响[J]. 中国农业科学, 2007, 40(5): 980-986.
- [42] 谭冬梅, 许雪锋, 李天忠, 等. 干旱胁迫诱导新疆野苹果细胞程序性死亡的细胞形态学研究[J]. 华北农学报, 2007, 22(1): 50-55.
- [43] 吴娟娟. 拟南芥转录因子 TGA7 参与植物响应干旱胁迫的机制研究[D]. 北京: 中国农业大学, 2014.
- [44] 姜晓丹, 郭军战. 不同果桑树品种在干旱胁迫下的光合生理变化[J]. 蚕业科学, 2012, 38(1): 18-24.
- [45] 滕志远, 张会慧, 代欣, 等. 干旱对桑树叶片光系统 II 活性的影响[J]. 浙江农业学报, 2016, 28(1): 1-8.
- [46] 王彬, 胡红玲, 胡庭兴, 等. 干旱胁迫对楨楠幼树生长及光合特性的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2019, 47(2): 10.
- [47] GUPTA N and THIND S. Improving photosynthetic performance of bread wheat under field drought stress by foliar applied glycine betaine[J]. Journal of Agricultural Science & Technology, 2015, 17(1): 75-86.
- [48] TCHINGA J B. Effects of drought stress on rice physiology and biochemistry [J]. Open Journal of Natural Science, 2020, 8(4): 220-226.
- [49] BLAIR M W, CORTÉS A J, THIS D. Identification of an ERECTA gene and its drought adaptation associations with wild and cultivated common bean[J]. Plant Science, 2016(242): 250-259.
- [50] 刘展鹏, 褚琳琳. 作物干旱胁迫补偿效应研究进展[J]. 排灌机械工程学报, 2016, 34(9): 804-808.
- [51] 滕志远, 张栩涵, 张会慧, 等. 干旱及复水对桑树叶片光合能力的影响[J]. 草业科学, 2018, 35(4): 848-856.
- [52] YOSHIMURA K, MASUDA A, KUWANO M, et al. Programmed proteome response for drought avoidance tolerance in the root of a C(3) xerophyte (wild watermelon) under water deficits[J]. Plant & Cell Physiology, 2008, 49(2): 226-241.
- [53] VERSLUES P E, AGARWAL M, KATIYAR-AGARWAL S, et al. Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status[J]. The Plant Journal, 2006, 45(4): 523-539.
- [54] 安玉艳, 梁宗锁. 植物应对干旱胁迫的阶段性策略[J]. 应用生态学报, 2012, 23(10): 2907-2915.
- [55] 任迎虹, 刘松青, 祁伟亮, 等. 干旱胁迫下桑树叶片中超氧阴离子的变化规律[J]. 广西植物, 2017, 37(9): 8.
- [56] 万林, 李张开, 李素, 等. 外源独脚金内酯对油菜苗期干旱胁迫的缓解效应[J]. 中国油料作物学报, 2020, 42(3): 461-471.
- [57] 张希吏, 王萍, 石磊, 等. 干旱胁迫对沙芥幼苗根系形态及抗氧化酶活性的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2016, 34(3): 160-164.
- [58] 赵敏, 王玥萱, 徐运飞, 等. 干旱胁迫下拟南芥中 H₂S 与 ABA 信号关系研究[J]. 植物研究, 2019, 39(1): 104-112.
- [59] 莫荣利, 李勇, 董朝霞, 等. 2 种桑树砧木实生苗对干旱和淹水的生理生化响应特征[J]. 蚕业科学, 2021, 47(2): 11.
- [60] 袁进成, 宋晋辉, 马海莲. 转玉米 *ZmABI3-L* 基因增加拟南芥的抗旱和耐盐性[J]. 草业学报, 2016(2): 124-131.
- [61] GOLLDACK D, LUKING L, YANG O. Plant tolerance to drought and salinity: stress regulating transcription factors and their functional significance in the cellular transcriptional network[J]. Plant Cell Reports, 2011, 30(8): 1383-1391.
- [62] LI R X, HU F, LI B, et al. Whole genome bisulfite sequencing methylome analysis of mulberry (*Morus alba*) reveals epigenome modifications in response to drought stress[J]. Scientific Reports, 2020, 10(1): 8013.
- [63] 余建, 刘长英, 赵爱春, 等. 桑树 1-氨基环丙烷-1-羧酸氧化酶基因 (*MnACO*) 启动子功能分析[J]. 作物学报, 2017, 43(6): 839-848.
- [64] LI R X, LIU L, DOMINIC K, et al. Mulberry (*Morus alba*) MmSK gene enhances tolerance to drought stress in transgenic mulberry[J]. Plant Physiology & Biochemistry, 2018(132): 603-611.
- [65] WEI C, LIU X, LONG D, et al. Molecular cloning and expression analysis of mulberry *MAPK* gene family[J]. Plant Physiol Biochem, 2014(77): 108-116.
- [66] 刘长英, 张梦, 魏从进, 等. 转桑树 *MAPK* 5 基因拟南芥在不同逆境胁迫下的抗性分析[J]. 林业科学, 2017, 53(9): 35-44.
- [67] 黄仁维, 祁伟亮, 曾睿, 等. 桑树 *MaPP2C8* 基因克隆及其干旱胁迫下的表达[J]. 西北植物学报, 2021, 41(6): 944-951.
- [68] 童伟. 桑树干旱胁迫转录组测序和 *P5CS* 基因的克隆及表达分析[D]. 镇江: 江苏科技大学, 2013.

- [69] LI R X, FAN T, WANG T C, et al. Characterization and functional analysis of *miR166f* in drought stress tolerance in mulberry (*Morus multicaulis*) [J]. Molecular Breeding, 2018(38): 132.
- [70] LIU X Q, LIU C Y, GUO Q, et al. Mulberry transcription factor *MnDREB 4A* confers tolerance to multiple abiotic stresses in transgenic tobacco [J]. Plos One, 2015, 10(12): e0145619.
- [71] CHENG M C, LIAO P M, KUO W W, et al. The *Arabidopsis* ethylene response factor1 regulates abiotic stress-responsive gene expression by binding to different cis-acting elements in response to different stress signals [J]. Plant Physiology, 2013, 162(3): 1566-1582.
- [72] YANG Z, CHI X, GUO F, et al. *SbWRKY 30* enhances the drought tolerance of plants and regulates a drought stress-responsive gene, *SbRD 19*, in sorghum [J]. Journal of Plant Physiology, 2020(2): 246-247.
- [73] CHEN Y S, LO S F, SUN P K, et al. A late embryogenesis abundant protein HVA1 regulated by an inducible promoter enhances root growth and abiotic stress tolerance in rice without yield penalty [J]. Plant Biotechnology Journal, 2014, 13(1): 105-116.
- [74] BARANWAL V K, KHURANA P. Major intrinsic proteins repertoire of *Morus notabilis* and their expression profiles in different species [J]. Plant Physiol Biochem, 2017(111): 304-317.

蚕业信息

2021年全区蚕桑产业对接乡村振兴 技术骨干培训班在南宁举办

2021年11月28日—12月1日,由广西蚕业技术推广站主办的2021年全区蚕桑产业对接乡村振兴技术骨干培训班在南宁举办。来自广西12个市和50个蚕桑生产县(市、区)蚕业部门的负责人、广西蚕业科学研究院各分院负责人、16个蚕种生产单位负责人及相关技术骨干共120多人参加培训。

在开班仪式上,广西蚕业技术推广站站长李标指出,2021年是实施“十四五”规划和全面推进乡村振兴的开局之年,蚕桑产业是广西重要的民生支柱产业和具有市场竞争力的特色优势产业,各级蚕业部门按照自治区党委、政府“强一产促增长”工作部署和目标要求,主动作为、积极工作,蚕桑生产顺利进行、蚕茧市场良好运转,为“十四五”开好局、起好步。李标站长希望全体学员提高认识、深刻理解对接乡村振兴技术骨干培训班对蚕桑产业发展的重要意义,学以致用、切实发挥知识技术在生产实践中的作用,巩固提升、推进乡村振兴蚕桑产业发展。

培训班邀请了国家蚕桑产业技术体系岗位科学家、华南农业大学教授刘吉平授课,讲授“乡村振兴背景下蚕桑产业高质量发展技术”;广西蚕业技术推广站专家闭立辉、汤庆坤分别讲授“桑蚕新品种桂蚕8号的育成”“广西蚕桑新品种新技术示范推广情况汇报”。培训班组织学员参观了广西蚕桑科技文化展示中心、人工饲料养蚕示范基地、桑树品种资源圃、桑黄栽培车间、蚕种质量检验检疫中心、蚕桑良种繁育与试验示范基地及广西现代农业技术试验站、广西果树良种繁育与试验示范基地。

通过培训,学员们对乡村振兴背景下广西蚕桑产业高质量发展方向有了更深的认识,提高了科技服务能力与水平,了解了如何更高效地推广应用蚕桑新品种新技术。

(广西蚕业技术推广站 冉艳萍)