

植物对土壤干旱的识别与逆境信使的产生和传输

杨洪强¹, 张连忠¹, 李林光², 李 军³

(1 山东农业大学园艺系, 泰安 271018; 2 山东果树研究所, 泰安 271018; 3 山东平邑植物育种中心, 平邑 273300)

摘 要: 干旱条件下, 植物并不是被动的受害者, 它具有对环境变化快速感知和主动适应的能力。主要介绍植物对土壤干旱信号的识别与转导、脱落酸(ABA)作为根源逆境信使的确认、脱落酸的产生和传输等方面的内容。
关键词: 干旱; 逆境信使; 信号转导; 植物
中图分类号: S152.7, Q575.1 文献标识码: A 文章编号: 1005-3409(2001)03-0072-05

Perception of Drought Signal and the Production and Transport of Stress Messenger in Plant

YANG Hong-qiang¹, Zhang Lian-Zhong¹, LI Lin-guang², LI Jun³

(1 Department of Horticulture, Shandong Agricultural University, Taian 271018 Shandong Province, China;
2 Shandong Pomology Institute, Taian 271018, Shandong Province, China;
3 Center of Plant Breeding in Pingyi County 273300, Shandong Province, China)

Abstract: Plant is not the passive casualty in drought environment. It is able to perceive fleetly and adapt to the change of condition. In this article, it is reviewed that the signal perception and transduction of water stress, the affirmance of abscisic acid (ABA) as stress messenger and the production and transport of ABA under water stress in plant.
Key words: drought; stress messenger; signal transduction; plant

由于近年来干旱频繁发生, 水分利用问题日益突出, 因此, 植物对水分胁迫的适应与反应机制格外引人注目。面对干旱, 植物并不是完全被动和消极的, 它能够通过促进根系吸水, 减小气孔开度, 防止过度蒸腾失水等方式, 以充分利用有限的水资源来维持必要的生长。而这一过程的机理是植物通过根系感应和识别周围土壤水分变化, 快速合成和输出某些信号物质(信使), 并经木质部蒸腾流运抵地上部, 再通过调节地上部的变化来适应或抵抗干旱^[1, 2]。这一过程可分为三个阶段, 一是感受细胞对原初信号(环境刺激, 如干旱)的感知转导和反应, 结果产生胞间信使(如脱落酸); 二是胞间信使在细胞或组织间传递, 并最终到达受体细胞的作用位点; 三

是受体细胞对胞间信使的接受、转导和反应, 结果导致受体组织中生理、生化和功能的最优化组合, 最终体现为植物对环境刺激或逆境的适应或抗性^[1, 2]。这一机理对于植物适应不良环境具有非常重要的意义^[1, 2]。本文主要介绍植物对土壤干旱的识别与转导、根源逆境信使(脱落酸)的产生和传输等方面的研究进展。

1 植物对干旱信号的识别

干旱是一种环境刺激, “刺激——反应”偶联的实质就是信号的转导。“刺激”为输入信号, “反应”为输出信号, 输入的信号必须首先被识别, 然后经过转

* 收稿日期: 2001-06-06
山东省人民政府可持续发展科技示范工程“山区生态资源保护及综合开发利用技术的研究与示范”项目资助。
作者简介: 杨洪强, 男, (1965-), 博士, 副教授。现在山东农业大学博士后流动站。主要从事果树生理和绿色果品等方面研究。获省部级科研奖励 4 项, 在“科学通报”、“园艺学报”等刊物上发表论文 40 余篇, 参编“苹果学”等专著 3 部。

换和传导才能变为输出信号。受体是激素等信号的识别因子, 干旱信号不象激素那样可以用标记的信号分子去寻找和研究其受体, 因此, 这方面的研究进展很缓慢^[1]。但是干旱信号可以转化为机械胁迫或渗透胁迫甚至氧化胁迫信号, 而这些信号的识别近年来已有一定的进展^[3~8]。

正常情况下, 细胞壁和细胞质膜相接触, 质壁之间相互作用。由于质壁的刚性不同, 细胞失水质膜收缩时质壁必然相互“撕扯”, 这种“撕扯”实际是一种机械作用, 机械刺激可引起胞内游离钙离子浓度增加^[3], 也能诱导植物活性氧迸发^[4], Legendre 等^[5]和 Collen 等^[6]曾分别看到大豆悬浮细胞和红巨藻(*Eucheumaplatelycladum*) 在磁棒的搅动下活性氧大量积累。胁迫下活性氧迸发与质膜上的某些通道有关, Yahraus 等报道^[4], 拉伸通道的抑制剂钆离子(gadolinium , Gd^{3+}) 能抑制机械刺激诱导的活性氧积累, 阴离子通道抑制剂对病原激发子引起的活性氧迸发也有明显的抑制作用^[7]。另外, NADPH 氧化酶的抑制剂 DPI (diphenyleneiodonium) 能够有效地抑制机械和渗透作用等诱导的活性氧产生^[4, 8], 因此, NADPH 氧化酶也可能是胁迫下活性氧迸发的一个中间因子。同时植物病理学研究表明, G 蛋白、磷脂酶 C 和多种蛋白激酶等均参与胁迫诱导的活性氧迸发^[9]。据报道, 一定浓度的活性氧对动物细胞内钙离子浓度和蛋白磷酸化及 DNA 的合成与基因表达有明显激活作用^[10], 且同时能引起植物细胞内钙离子浓度升高^[11], 诱导基因表达^[12]。因此, 水分胁迫信号可能先转化为质壁间的机械作用, 而为质膜上的某些因子(如拉伸通道、G 蛋白和磷脂酶 C 等) 感受, 从而激活 NADPH 氧化酶等和引起活性氧迸发成为识别信号, 最终导致胞内信号物质的变化。另外, 机械作用也可能为专门的“机械感应器”识别, Bogre 等^[13]认为这种“机械感应器”是一种细胞分裂素激活的蛋白激酶(Mitogen-activated protein kinase, MAPK), 其活性在机械刺激后 1 min 就能被激活。

细胞失水一是引起膨压变化, 再一是引起渗透势变化。膨压本身是一种机械作用, 水分胁迫信号在某些情况下可能转化为机械胁迫而为植物识别, 在另一些情况下则可能转化为渗透作用, 再借助“渗透感受器”而被识别。Roger 等^[14]测定拟南芥细胞膨压与生理反应的关系时并没有见到细胞内存在“膨压感受器”, 但发现可能存在所谓的“渗透感受器”。植物“渗透感受器”研究尚处于起步阶段^[1]。微生物学和分子生物学研究表明, 典型的“渗透感受器”是一

种“双组分系统”, 在细菌中广泛存在, 由 EnvZ 和 OmpR 两种蛋白组成, 前者是一个组氨酸激酶, 在高渗环境下自身发生磷酸化, 起感应器的作用; 后者是反应调节器, 含有天冬氨酸残基, 接受来自 EnvZ 的磷而被磷酸化, 磷酸化的 OmpR 可作为转录因子而将来自 EnvZ 的信号输出^[15]。酵母中也有类似的“双组分系统”, 磷酸化的反应调节器可激活 MAPK 级联系统而诱导渗透保护物质的合成^[16]。尽管植物中尚未找到典型的“渗透感应器”, 但在拟南芥中已发现一种蛋白, 它在水分胁迫下可被激活, 与酵母“渗透感应器”有同源性^[1]; 而且发现乙烯受体 ETR1 类似于细菌双组分系统的组氨酸激酶, 位于 ETR1 下游的 CTR1 则是 MAPK 级联环节的一部分^[17]。最近 Imamura 等^[18]在拟南芥中又找到了“双组分系统”的另一部分“反应调节器”, 这说明植物中也有起“感受器”或“受体作用”的双组分系统。此外, Maeda 等^[19]曾报道另一种跨膜感受器 Sho1p 蛋白, 此种蛋白含有 4 个堆在一起的疏水跨膜多肽, 其碳端在胞外, 它在高渗条件下激活 MAPK 级联系统, 由此看来 Sho1p 蛋白也有可能是植物的另一种类型的“渗透感受器”。

2 干旱信号的胞内转导

胞内信号转导需要经过第二信使和蛋白磷酸化过程。钙离子是最受瞩目的第二信使, 激素、病原激发子、机械胁迫、冷冻等环境信号均能引起胞内钙离子浓度升高^[3], 虽然还未见到水分胁迫影响胞内钙的专门报道, 但水分胁迫下细胞膨压发生变化, 而钙离子是参与膨压调节的^[3]。Yuasa 等^[20]的研究证实调节膨压需要钙依赖的蛋白激酶。高渗胁迫常导致水分胁迫, Frandsen 等^[21]证实高渗胁迫还能诱导钙离子结合蛋白产生。水分胁迫下质壁之间发生机械变化, 而机械刺激(如触摸)可使胞内 Ca^{2+} 升高^[3]。肌醇三磷酸(inositol 1, 4, 5-trisphosphate, IP_3) 是另一种第二信使, 可增加胞内钙离子浓度^[3, 22]; 催化形成 IP_3 的关键酶—磷脂酶 C (Phospholipase C, PLC), 其活性及基因表达均能为干旱强烈诱导^[23]。盐胁迫也会导致水分胁迫, 而盐胁迫信号转导可通过钙离子介导, Liu 等^[24]以对钠高度敏感的拟南芥突变体 SOS3 为材料, 发现 SOS3 因不能编码与酵母 Calcineurin B 亚单位及动物神经钙感受器有相似序列的蛋白而失去耐盐性, 因此他认为植物可以通过胞内钙离子浓度的升高激活基因, 进而经过蛋白磷酸化反应调节钾钠离子运输而提高耐盐性。

在动物和微生物信号转导中,蛋白质的磷酸化和去磷酸化是一种很普遍的传递或级联放大环境信号的方式,90年代以来的研究发现蛋白质的磷酸化/去磷酸化在植物信号转导中也起重要作用^[25]。干旱和高盐胁迫可诱导许多蛋白激酶的表达,Sheen等^[26]采用报告基因和效应基因共表达的方法,发现玉米原生质体钙依赖钙调素不依赖的蛋白激酶1(calcium-dependent protein 1, CDPK1)和CDPK1a能激活可为干旱和高盐胁迫诱导的启动子,去除CDPK1激酶区的突变体对干旱和高盐胁迫及ABA刺激没有反应。Pestenacz等^[27]发现玉米和高粱根中的CDPK经PEG处理1h后,其活性明显升高;Hong等^[28]报道,脱水和脱落酸均能快速诱导一种类似受体的蛋白激酶的表达。Conley等^[29]发现水分亏缺30min即可激活玉米中一个 M_r 为45000的不依赖钙离子的丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶。

MAPKs是一种丝氨酸/苏氨酸激酶,其底物以MBP(myelin basic protein)为最适,在动物胞内信号传递中起关键作用,它包含三个级联组分:MAP-KKKs, MAPKKs, MAPKs^[30]。植物中已发现多种MAPKs,除参与激素信号传递外,在胁迫信号传递中也起作用^[31]。Jonak等^[32]用专一多肽抗体证明 p^{44MMk4} 激酶是一种MAPK,能为干旱和冷冻激活,而脱落酸既不能诱导 p^{44MMk4} 基因的转录,也不能提高它的活性,因而认为MMk4介导的干旱信号传递不依赖脱落酸。Mizoguchi等^[33]报道的核糖体蛋白激酶S6也是一种MAPK,它能为触摸、冷冻和水分胁迫所激活。Chilau等^[34]观察到高渗胁迫能迅速激活 M_r 为40000和74000的蛋白激酶,后者是MEK1(动物中的一种MAPK)的一个类型。

催化磷酸化蛋白的去磷酸化,也是信号转导中的一个环节。Calcineurin(CaN)是一种钙和钙调素激活的蛋白磷酸酶,它可以通过调节磷酸化蛋白的去磷酸而参与酵母的抗盐反应,同样,植物中也有一种CaN,它是植物盐胁迫信号转导的一个中间环节^[35];Xu等^[36]最近从拟南芥中鉴定出的一种蛋白酪氨酸磷酸酶也参与盐胁迫信号转导。蛋白磷酸酶在信号转导中与蛋白激酶同样重要,但这方面的研究还很少。

3 干旱条件下根源逆境信使的产生

3.1 土壤干旱时根系能够合成并输出多种信号物质

经过胞内转导,干旱信号被转换为其他形式的信号,这些信号能够以电化学波或以具体的化学物

质而从受干旱的细胞中输出,这些具体的化学物质是一种信号物质,或称逆境信使,它能够从产生部位向作用部位输送。对土壤干旱来说,就是由根系向地上部输送。

根据干旱条件下逆境信使含量的增加或减少,可分为正的或负的信号物质,脱落酸(ABA)和乙烯为正的信号物质,如前所述,胁迫条件下,根系ABA大量增加并能运到地上部促进气孔关闭。乙酰胆碱为负的信号物质,乙酰胆碱是动物的神经递质,在植物中也广泛存在,它同样能够以“神经递质”的身份出现在丝瓜卷须受刺激而发出的电化学波中,近日证实它参与调节气孔的运动。气孔开放需要根系输送的生理活性物质,断根后气孔导度减小,蒸腾下降,但如果去根后加入乙酰胆碱,则气孔孔径增大并恢复到断根前的水平。内源含量测定表明,蚕豆叶片下表皮(气孔密布处)乙酰胆碱含量变化和蒸腾作用密切相关。进一步研究证实,蚕豆根能够合成乙酰胆碱,半根渗透胁迫时(可保持叶片水势不变),经木质部运输的乙酰胆碱减少,叶片下表皮乙酰胆碱含量也明显下降,气孔导度减小,这足以证明乙酰胆碱可以作为根源负信号物质调控气孔运动^[37,38]。细胞分裂素也被认为是一种根源负信号物质,它能够在根系合成,并且能够通过木质部运到叶片诱导气孔开放,但在胁迫条件下根系细胞分裂素合成受到抑制,含量下降,运到地上部的量减少,气孔导度也下降。也有人对逆境下细胞分裂素的作用提出质疑,认为胁迫下其含量的下降对气孔的运动影响并不明确^[2,38]。

电化学波、伤素和水力信号(hydraulic signal)等在根源逆境信号的传输中也起作用。对植株进行局部灼伤,可检测到伤口处会释放出伤素并出现变异电波,该电波能以较快的速度沿主脉传递到叶片,随后则依靠变异电波释放的伤素以较慢的速度跨叶肉组织送达表皮,促使气孔关闭,蒸腾下降。将柳条插枝成活的小株中的导管切断,管内水液从伤口急剧流出,通过以导管为中心的连续水系统由近及远的各部位依次受到牵动,这样形成所谓的水力信号,其迅速传递甚至使叶片失水变薄,气孔被动拉开后随即关闭^[37,38]。

木质部汁液pH值的升高也能够象ABA一样作为一种信号形式,从根部输送到叶片调节气孔开度。Gollan等^[39]报道土壤干旱过程中向日葵木质部汁液pH值升高,木质部汁液pH值的升高可使叶片质外体pH值升高,而质外体pH值的升高会快速诱导ABA向保卫细胞分布进而引起气孔关闭^[40]。在

番茄上和鸭跖草也发现增大木质部汁液 pH 值能够降低叶片的失水率^[41, 42]。这说明木质部汁液 pH 值的变化可以传递根源信号。

3.2 ABA 作为根源逆境信使的确认

上面提到的多种物质均能够从根部输送到叶片而调节气孔开度等地上部的生理过程, 都具有根源信使的功能, 但它们的信使身份是否均已得到充分证实呢? 一般认为根源信使(根源逆境信号物质)需要满足下列条件: (1) 信使强度(浓度)的变化能对根系周围土壤环境变化作出即时响应, 并且能定量反应土壤环境的变化; (2) 信使浓度的变化能在数量和时间上解释由其所引发的地上部生理过程的变化; (3) 地上部生理过程的改变只对信使的浓度而不是通量(flux, 浓度与蒸腾流速的乘积)响应; (4) 地上部叶片具有快速代谢该物质的能力, 从而可避免由于信使的积累而影响响应的灵敏度; (5) 向根或其它器官饲喂外源该信使所引起的生理变化, 与根系所受逆境胁迫时引起的生理变化相类似^[43]。

尽管其它物质能否充当根源逆境信使尚难以肯定, 但经过多年争论后, 已有大量证据证明, 根系合成的 ABA 是最有可能作为根源逆境信使的化合物, 尤其在根系受到干旱胁迫时。ABA 符合上述条件。首先根系受到胁迫时能迅速合成 ABA, 其含量在水分胁迫下呈几倍甚至几十倍地增加。通过环割切断地上部 ABA 的供应, 或者通过分根处理使叶片保持完全膨压状态下, 胁迫处理照样使根系大量积累 ABA, 其浓度照样随着土壤含水量的降低而升高^[2, 44]。土壤干旱条件下, 根系 ABA 合成能力升高的同时, 叶片气孔导度和生长速度也下降, 而用外源 ABA 处理呈同样效果^[43]。Zhang 和 Davies^[45]将玉米植株种植在 1 m 长的 PVC 管内, 缓慢干旱 3 个星期, 土壤纵向层次间形成了水势梯度, 这时测定根系 ABA 含量, 结果表明随着水分亏缺向土壤深层发展, 根系 ABA 含量逐渐升高, 而且受干旱的土壤复水后, ABA 含量迅速恢复至对照水平, 这些均表明根系 ABA 含量能够测量根系周围土壤的水分状况。Ali 等^[46]在大田小麦上亦看到, 木质部 ABA 浓度随着土壤水势的下降而升高。根系合成的 ABA 能够通过木质部运到地上部, Liang 等^[44]观察到, 木质部 ABA 浓度与根系 ABA 含量间存在近线性关系, 表明木质部 ABA 浓度可以定量反应根源 ABA 的变化。

水分胁迫下木质部 ABA 浓度升高, 叶片气孔导度和生长速度下降, 用人工合成的 ABA 饲喂整株植物, 叶片气孔导度和生长速度均随着所用 ABA

浓度的提高而下降^[2, 43]; Davies 和 Zhang^[2, 45, 47]的实验也证实干旱引起的木质部 ABA 浓度升高与地上部诸多生理过程有密切关系, 它可以定量解释胁迫植株地上部的变化。但 Munns 等^[48]认为, 干旱引起的木质部 ABA 浓度升高并不能完全解释胁迫植株叶片生长的受抑机制, 木质部汁液中可能存在其它尚未揭示的抑制叶片生长的物质。这些结果不一致的原因, 可能是植物品种间对 ABA 响应的灵敏度存在很大差异, 以及叶片本身的生理状况(如含水量)和环境因素能够影响生长对木质部 ABA 浓度的响应性等^[43]。木质部 ABA 浓度决定于根系 ABA 的合成能力和木质部蒸腾流速, ABA 浓度与蒸腾流速的乘积构成了 ABA 的通量。Gowing 等^[49]通过给樱桃离体叶柄饲喂 ABA 的研究表明, ABA 浓度和通量对气孔导度都有显著的抑制作用, 但气孔导度主要取决于饲喂期间进入叶片的 ABA 绝对量。而 Jackson 等^[50]报道, 针叶树气孔导度与木质部 ABA 浓度成指数相关关系, 与 ABA 通量或细胞膨压无关。Jia 等^[51]在玉米上的实验也表明, 气孔导度受 ABA 浓度调节, 而与 ABA 通量无关。

根系除能够合成 ABA 外, 也能够代谢降解 ABA, 但其代谢能力远低于叶片, 经干旱处理后代谢能力更低^[43]。而叶片具有很强的代谢 ABA 的能力, Gowing 等^[49]将³H-ABA 饲喂樱桃叶片, 发现代谢摄入量 50% 所需的时间仅为 36.2 min。如此高的代谢活性足以防止 ABA 在作用部位积累, 从而维持气孔对木质部 ABA 浓度的灵敏度。Jia 等^[51]在玉米和鸭跖草叶片上的研究结果也证明了这一点。

由以上可见 ABA 完全符合逆境信使的条件, 能够充当根源逆境信使。

3.3 干旱条件下根源逆境信使 ABA 的产生

逆境胁迫信号经过识别与转导, 会在感受部位诱导胞间逆境信使(ABA)的合成。由于水分胁迫下, 叶水势很快下降, 所以起初认为脱落酸合成的启动依赖水势阈值, 后来认为膨压是控制脱落酸合成的关键, 即当膨压接近零时脱落酸才大量合成, 但这无法解释淹水条件下的脱落酸合成, 因此有人认为细胞体积及质壁关系的变化对于脱落酸合成更重要^[52]。Lahr 等^[53]发现分离的叶肉细胞原生质体在渗透胁迫下不能合成脱落酸, 因为它没有细胞壁, 而 Weiller 等^[54]发现无壁的保卫细胞原生质体在渗透胁迫下照样积累脱落酸, Bianco 等^[55]则发现尽管原生质体的来源不同, 但它们在渗透胁迫下均能积累 ABA, 只是有的 ABA 含量在短瞬间增加, 有的缓慢

而持续地增加。Roger 等^[56]在测定拟南芥膨压变化时也没有发现所谓的“膨压感受器”。因此,关于脱落酸合成的启动,尚有许多疑问,也许细胞中有一种浓度敏感物质,当细胞溶剂(水)量稍有变化时,该物质的结构或状态或性质就有可能发生很大变化,进而触发一系列的后续反应。

胁迫诱导 ABA 产生,最终必然涉及到 ABA 生物合成。研究发现,蛋白质转录和翻译抑制剂放线菌素 D 和环己亚胺能抑制逆境下脱落酸的合成,说明胁迫诱导脱落酸合成需要基因表达和新蛋白合成^[52]。蛋白激酶抑制剂也明显抑制水分胁迫对脱落酸合成的诱导^[57],因此,蛋白磷酸化过程也可能参与了 ABA 的生物合成。曾认为高等植物可能存在两条 ABA 生物合成途径:(1)直接途径,即三个异戊烯单位聚合成 C₁₅前体——法呢基焦磷酸(FPP),由 FPP 经环化和氧化直接形成 15 碳的 ABA;(2)间接途径,即先由甲羟戊酸(MVA)聚合成 C₄₀前体——类胡萝卜素,再由类胡萝卜素裂解成 C₁₅的化合物,如黄质醛(XAN),最后由 XAN 转变成 ABA^[52,58]。随着多种 ABA 生物合成缺陷型突变体的发现,以及同位素示踪技术和分子生物学技术的应用,人们越来越清楚地认识到,高等植物主要以间接途径合成 ABA,大致过程为:甲羟戊酸→法呢基焦磷酸→玉米黄质→环氧玉米黄质→紫黄质→新黄质→黄质醛→ABA 醛→ABA^[52,58]。

4 根源逆境信使 ABA 由根系向地上部的传输

干旱信号经过识别与转导,在植物的感受部位诱导了胞间逆境信使产生,而逆境信使必须经过传输并到达受体细胞的作用位点,才会被“靶”器官(对逆境刺激作出最终反应的器官,如叶片)识别。

4.1 根源 ABA 在木质部的运输

要实现其胞间信使功能,ABA 在根系合成后必须能迅速地运到木质部,并且能够沿木质部通过蒸腾流迅速到达地上部,是否真的如此呢?研究证明根系合成的 ABA 可迅速向木质部输送^[2]。植物细胞质膜对质子化的 ABA(ABA^H)有很高的透性,但对离子态 ABA(ABA⁻)的透性很低,这使得 ABA 极易向碱性区域移动,而水分胁迫可导致木质部汁液 pH 升高,使木质部发生碱化^[39],结果造成 ABA 由共质体向质外体释放,使 ABA 迅速流向木质部。胶体金免疫电镜定位表明,水分胁迫不仅使蚕豆根尖分生

组织和伸长区 ABA 增加,更重要的是使根系维管组织质外体中 ABA 含量剧增,说明水分胁迫下根增加的 ABA 能较快地进入由根向地上部的运输渠道^[59]。Liang 等^[44]报道木质部 ABA 浓度与根系 ABA 含量呈线性相关,表明根系 ABA 向木质部的输送不是限制步骤。进入木质部的 ABA 也可以很快运到地上部,贾文锁等^[60]的研究表明,蚕豆根装载的³H-ABA 能够以 5.6 cm/min 以上的速率向冠部运输,5 min 即可到达叶片下表皮的保卫细胞和表皮细胞;而抑制蒸腾可降低 ABA 向叶片的运输积累。水分胁迫引起的木质部汁液 pH 升高同样会加速 ABA 在木质部的运输,Zhang 等^[47]给玉米和银合欢饲喂 ABA 溶液时,看到木质部输送的 ABA 量,随 pH 的升高(由 5 到 8)而增加。

4.2 根源 ABA 在叶片中的分布

干旱诱导的 ABA 由根系运到地上部,通常会导致气孔关闭及叶片生长的抑制等,但在某些情况下^[61],尽管木质部汁液及叶片中 ABA 浓度很高,但气孔导性并没有变化;而且胁迫解除后,即使 ABA 浓度恢复到对照水平,而气孔依然不能开放,等等,这些矛盾的结果使人们联想到植物对 ABA 的敏感性问题。植物对 ABA 的敏感性可以从以下四个方面考虑:(1)作用位点 ABA 量;(2)ABA 受体的数量;(3)ABA 与其受体的亲和力;(4)ABA 与其受体发生识别反应后,后面各级信息传递体的活化状态,等等。作用位点 ABA 量的多少,是决定到达叶片的根源信使能否实现其信使功能的第一步。据报道 ABA 调控气孔关闭的作用位点在保卫细胞质膜外侧^[22,62],所以根源 ABA 实现其功能必须能够到达保卫细胞并在那里积累。而研究表明,蚕豆根部饲喂的³H-ABA 能够在短时间内运到叶片并在气孔密布的下表皮积累,放射自显影技术显示 ABA 主要分布于保卫细胞和表皮细胞质外体,这意味着根源 ABA 可直接影响气孔的运动^[64]。

4.3 根源 ABA 对地上部的调节

干旱条件下叶片气孔关闭,只是根系调控的灵敏的地上部生理变化之一,除此之外,叶片的光合作用、叶片的生长、叶片细胞壁弹性调节和细胞渗透调节能力等,均会受到根源信号的调控。影响光合作用的因素概括起来有两种:气孔限制和非气孔限制。气孔是光合 CO₂ 进出的门户,气孔导度的下降必然对光合作用有抑制效应。中度以下的干旱胁迫下,气孔是控制叶片光合的主要因素。以前认为中度以上干旱对光合作用的抑制主要在于非气孔因素,近年来

(下转第 142 页)

光农业园区。目前,已累计投资 1 568 万元,完成了观光路的道路硬化、绿化和美化,改造果树老资源 330 hm²,新开发建设经济林 130 hm²。建起了 600 hm² 花卉基地和大型花卉市场。1999 年已接待游客 10 余万人次,年收入突破千万元。安家林小流域的水土保持型观光旅游农业利用治沟工程,考虑到沟道沿线也是游客理想的休息、娱乐的场所,所以在进行沟道治理时密切结合观光的需要,在水面周围的树荫下就地取材打造石桌石凳,在较大型的坝上修建风景亭等方式,因地制宜营造景点。治理期间重点建设柴草河景区,从梯子沟到直沟水库的 3.5 km 沟道中,沿沟修砌高规格石阶路,在固坡护岸的同时为发展观光旅游提供便利条件。

3.3 特色自然游——天下第一桃园

阳光、水、土、生物是生命世界的主要保障,当温饱不成问题的时候,乡村田野里的某些景物会变得饶有情趣。古代文人墨客早已意识到,平淡如水的农耕生活所洋溢的诗意。如今的都市居民,也开始把这种整天置身其中的人们未必当回事的乡野情景,当成“回归自然游”的对象。从城市返乡间体验农耕文化,正成为都市人们消费休闲的重要选择。肥城市的“肥桃”又名“佛桃”,果实肥大,形美味甘,汁多而浓,营养丰富,天下闻名,为历代皇室贡品,被誉为群桃之冠。肥城市现有桃园 6 600 多 hm²,集中连片,已获得上海大世界吉尼斯总部授予的“天下第一桃园”称号,是我国独特的桃花风景观赏区。肥城的桃花观赏农业以“桃花盛开的地方”为整体形象定位,以桃文化旅游为中心,以“休闲娱乐和民俗旅游”

为主题,同时带动陶山商祖文化、左丘明史学文化及穆柯寨古山寨文化的开发,形成休闲旅游与文化旅游两种特色观光产品。

借助科研院所的技术支持和背靠泰山的地缘优势,近几年泰安市小流域治理中的观光农业迅速发展起来,涌现出一些适合经济发展和生态保护的典型观光农业小流域,如岱岳区木营子小流域的青山碧水自然风光、宁阳县葛石镇的梨花会及神童山的地质自然景观保护区、肥城市湖屯镇北部山区的花果山等。这些观光农业的一个显著特点是与小流域治理紧密联系,山、水、林、田、路综合治理,如湖屯的花果山,原是一座荒山,在有关专家的指导下,首先是修筑一条 50 km 长、6 m 宽的环山路,将原有范蠡墓、朝阳洞等人文景观连成一条线;其次是在环山路两侧大造观赏林、经济林,种植大枣、石榴、柿子等各类林木 330 hm²,形成了干鲜果树成片、处处鸟语花香的观光农业景观。

4 结 语

观光农业是农业与观光业相结合的一种复合型产业,这种新型的产业体现了传统农业向现代农业、传统旅游业向现代旅游业发展的趋势,同时也赋予旅游业新的文化内涵。

发展观光农业必须符合可持续发展的要求,在开发观光农业资源时,必须谋求经济发展与环境保护相协调、资源利用和资源保护相统一,将生态建设和环境保护放在发展观光农业的第一位来规划设计。归根到底,观光农业是生态持续性、经济持续性和社会持续性的统一发展。

(上接第 76 页)

随着测试技术的改进,人们发现土壤干旱常造成气孔的不均匀关闭,以前高估了非气孔因素的重要性^[43, 63]。根源信使 ABA 不仅诱导气孔关闭,对光合非气孔因素之一的光化学活性也有抑制作用。利用分根体系得出的结果也表明,土壤水分亏缺引起的光合速率的下降主要是根中 ABA 合成增加导致的气孔关闭所致^[43]。许多研究结果表明,土壤干旱引起的叶片生长的受抑,并不能用光合速率或水分或养分的下降来解释。因为许多情况下,叶片水分状况还没有改变,叶片的生长已受到抑制。Gowing 等^[49]将植物根系分植于两个盆中,一盆干旱处理,另一盆正常浇水,结果看到在这种条件下,叶片水分状况不变,但叶片生长受到抑制。更重要的是,如将受干旱(参考文献略)

的根切除,则叶片恢复生长。Davies 和 Zhang 认为^[2],这是由于土壤干旱引起木质部 ABA 浓度增加,通过 ABA 抑制了叶片生长。叶片细胞壁弹性调节和细胞渗透调节对于维持细胞膨压,进而维持细胞的生理活动和叶片生长有重要意义。Wu 等^[64]发现土壤干旱可以提高细胞壁中的一种松弛酶——木葡聚糖内转葡萄糖酶的活性,如用 ABA 合成抑制剂处理胁迫植株,则松弛酶活性降低,而用外源 ABA 直接处理,该酶活性即可增强,这说明 ABA 可以增大细胞壁的松弛性,即弹性伸缩能力。ABA 可以诱导渗透调节物质的合成,进而能够提高细胞的渗透调节能力。Lyer 和 Caplan 报道^[65],ABA 可诱导脯氨酸的积累,脯氨酸生物合成酶基因的表达对 ABA 和干旱反应敏感。