

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

Acta Ecologica Sinica



第31卷 第9期 Vol.31 No.9 **2011**

中国生态学会
中国科学院生态环境研究中心
科学出版社

主办
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第 31 卷 第 9 期

2011 年 5 月 (半月刊)

目 次

EAM 会议专刊述评——气候变化下旱区农业生态系统的可持续性	李凤民, Kadambot H. M Siddique, Neil C Turner, 等 (I)
第二届生态系统评估与管理(EAM)国际会议综述	李朴芳, 赵旭喆, 程正国, 等 (2349)
应对全球气候变化的干旱农业生态系统研究——第二届 EAM 国际会议青年学者论坛综述	赵旭喆, 李朴芳, Kadambot H. M Siddique, 等 (2356)
微集雨模式与降雨变律对燕麦大田水生态过程的影响	强生才, 张恒嘉, 莫非, 等 (2365)
黑河中游春小麦需水量空间分布	王 瑶, 赵传燕, 田风霞, 等 (2374)
祁连山区青海云杉林蒸腾耗水估算	田风霞, 赵传燕, 冯兆东 (2383)
甘肃小陇山不同针叶林凋落物量、养分储量及持水特性	常雅军, 陈 琦, 曹 靖, 等 (2392)
灌水频率对河西走廊绿洲菊芋生活史对策及产量形成的影响	张恒嘉, 黄高宝, 杨 斌 (2401)
玛纳斯河流域水资源可持续利用评价方法	杨 广, 何新林, 李俊峰, 等 (2407)
西北旱寒区地理、地形因素与降雨量及平均温度的相关性——以甘肃省为例	杨 森, 孙国钧, 何文莹, 等 (2414)
黑河河岸植被与环境因子间的相互作用	许莎莎, 孙国钧, 刘慧明, 等 (2421)
干旱胁迫对高山柳和沙棘幼苗光合生理特征的影响	蔡海霞, 吴福忠, 杨万勤 (2430)
树锦鸡儿、柠条锦鸡儿、小叶锦鸡儿和鹰嘴豆干旱适应能力比较	方向文, 李凤民, 张海娜, 等 (2437)
胡杨异形叶绿素荧光特性对高温的响应	王海珍, 韩 路, 徐雅丽, 等 (2444)
柠条平茬处理后不同组织游离氨基酸含量	张海娜, 方向文, 蒋志荣, 等 (2454)
玛河流域扇缘带盐穗木土壤速效养分的“肥岛”特征	涂锦娜, 熊友才, 张 霞, 等 (2461)
摩西球囊霉对三叶鬼针草保护酶活性的影响	宋会兴, 钟章成, 杨万勤, 等 (2471)
燕麦属不同倍性种质资源抗旱性状评价及筛选	彭远英, 颜红海, 郭来春, 等 (2478)
光周期对燕麦生育时期和穗分化的影响	赵宝平, 张 娜, 任长忠, 等 (2492)
水肥条件对新老两个春小麦品种竞争能力和产量关系的影响	杜京旗, 魏盼盼, 袁自强, 等 (2501)
猪场沼液对蔬菜病原菌的抑制作用	尚 斌, 陈永杏, 陶秀萍, 等 (2509)
不同夏季填闲作物种植对设施菜地土壤无机氮残留和淋洗的影响	王芝义, 郭瑞英, 李凤民 (2516)
不同群体结构夏玉米灌浆期光合特征和产量变化	卫 丽, 熊友才, Baoluo Ma, 等 (2524)
脱硫废弃物对碱胁迫下油菜幼叶细胞钙分布及 Ca^{2+} -ATPase 活性的影响	毛桂莲, 许 兴, 郑国琦, 等 (2532)
过去 30a 玛纳斯河流域生态安全格局与农业生产力演变	王月健, 徐海量, 王 成, 等 (2539)
基于 RS 和转移矩阵的泾河流域生态承载力时空动态评价	岳东霞, 杜 军, 刘俊艳, 等 (2550)
毛乌素沙地农牧生态系统能值分析与耦合关系	胡兵辉, 廖允成 (2559)
民勤绿洲农田生态系统服务价值变化及其影响因子的回归分析	岳东霞, 杜 军, 巩 杰, 等 (2567)
青岛市城市绿地生态系统的环境净化服务价值	张绪良, 徐宗军, 张朝晖, 等 (2576)
基于 3S 技术的祖厉河流域农村人均纯收入空间相关性分析	许宝泉, 施为群 (2585)
专论与综述	
全球变化下植物物候研究的关键问题	莫非, 赵 鸿, 王建永, 等 (2593)
区域气候变化统计降尺度研究进展	朱宏伟, 杨 森, 赵旭喆, 等 (2602)
干旱胁迫下植物根源化学信号研究进展	李冀南, 李朴芳, 孔海燕, 等 (2610)
山黧豆毒素 ODAP 的生物合成及与抗逆性关系研究进展	张大伟, 邢更妹, 熊友才, 等 (2621)
旱地小麦理想株型研究进展	李朴芳, 程正国, 赵 鸿, 等 (2631)
小麦干旱诱导蛋白及相关基因研究进展	张小丰, 孔海燕, 李朴芳, 等 (2641)

期刊基本参数: CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 306 * zh * P * ¥ 70.00 * 1510 * 35 * 2011-05



封面图说: 覆膜-垄作燕麦种植——反映了雨水高效利用和农田水生态过程的优化(详见强生才 P2365)。

彩图提供: 兰州大学干旱与草地生态教育部重点实验室莫非 E-mail: mofei371@163.com

干旱胁迫下植物根源化学信号研究进展

李冀南¹, 李朴芳¹, 孔海燕¹, 熊俊兰¹, 王绍明², 熊友才^{1,2,*}

(1. 兰州大学干旱与草地生态教育部重点实验室, 甘肃兰州 730000; 2. 石河子大学生命科学学院, 新疆石河子 832003)

摘要: 土壤干旱胁迫诱导植物根系产生根源化学信号, 经运输系统长距离传输到地上部分, 降低气孔导度, 抑制蒸腾作用, 从而提高植物的水分利用效率。根源化学信号包括脱落酸(ABA)、细胞分裂素(CTK)、生长素、木质部 pH 值和钙离子(Ca²⁺)等, 其中以 ABA 为主的植物根源信号通路研究得最为广泛和深入。总结了几种主要的化学根源信号物质的基本性质、主要功能和调节机制, 重点对这些信号参与气孔行为、差别基因表达和生长发育方面的研究进展进行了综述。由于干旱条件下植物根源信号反应涉及到从分子到群体的一系列复杂过程, 各种信号的生理效应呈现交互作用、耦合发生的特点, 今后的热点领域将集中在研究交互网络中合成的关键物质和揭示这些物质在分子及生理水平上的作用机理上。根源化学信号研究正朝向“以分子和生理研究为基础、不同尺度的结构和功能耦合”的方向发展。

关键词: 干旱胁迫; 根源信号; 机制; 脱落酸(ABA); 钙离子

Current progress in eco-physiology of root-sourced chemical signal in plant under drought stress

LI Jinan¹, LI Pufang¹, KONG Haiyan¹, XIONG Junlan¹, WANG Shaoming², XIONG Youcai^{1,2,*}

1 MOE Key Laboratory of Arid and Grassland Ecology, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China

2 College of Life Science, Shihezi University, Shihezi 832003, China

Abstract: Since Blackman and Davies found root-sourced chemical signals formed when soil was drying, many subsequent experiments have elucidated how root-shoot communication might operate. Chemical root-sourced signals are transmitted long-distance to aboveground parts via the transpiration stream, lowering the stomatal conductance, and inhibiting the transpiration rate so as to improve the water use efficiency of plants. It has been shown that the chemical signals act as an “early-warning” response to soil drying in plants. These root-sourced chemical signals include abscisic acid (ABA), cytokinins (CTK), auxin, xylem pH, Ca²⁺, of which the ABA-based root signal pathway has been the most extensively and thoroughly studied in plants. This paper summarizes the basic properties, main functions and regulatory mechanisms of several major root-sourced chemical agents. Most content is focused on current research progress on stomatal behavior regulation, differential gene expression, and plant growth and development processes under the operation of these signals. Over the last two decades, most research regarding the eco-physiology of chemical root-sourced signals has been accumulated on the crops such as wheat, maize and legumes. According to Xiong and Fan, the soil water content interval (SWCI) from “switching on” to “turning off” root signals was wider in modern wheat varieties than in older varieties. There is a significant correlation between SWCI and other parameters such as lethal leaf water potential, maintenance rate of grain yield and water use efficiency. The results support the influence of root signals on regulatory mechanisms of reactive oxygen species, osmotic and antioxidant enzyme system in wheat and legume crops. On the other hand, the molecular mechanism of ABA regulating plant drought adaptation as a major chemical root-sourced signal is one of the hottest issues in this field. Important progress was achieved by Miyazono et al. who showed that the PYR/PYL/RCAR family of START

基金项目: 国家自然科学基金项目(31070372 和 30970447); 教育部新世纪优秀人才支持计划项目(NCET-07-0396); 兰州大学人才引进专项(582449); 国家公益性行业(气象)科研专项子课题(GYHY200806021-06 和 GYHY201106029)

收稿日期: 2010-10-30; **修订日期:** 2011-02-11

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xiongy@lzu.edu.cn

proteins received ABA to inhibit the phosphatase activity of the group-A protein phosphatases 2C (PP2Cs), which acted as major negative regulators in ABA signalling. The crystal structures of the ABA receptor PYL1 were bound with (+)-ABA, and produced a critical complex by the further binding of (+)-ABA-bound PYL1 with the PP2C protein ABI1. This result provided a breakthrough understanding on the structural basis of the mechanism of (+)-ABA-dependent inhibition of ABI1 by PYL1 in ABA signalling. In addition, other types of chemical root-sourced signals have been found to act in a different regulatory role. As a whole, the physiological effects of the various signals mutually interact and are involved with a range of complex processes from the molecular to the population level. Future research will investigate the key substances produced from the network of crosstalk and explore the regulatory mechanism of these substances at the molecular and physiological level. The eco-physiology for root-sourced chemical signals is following a trend of “revealing the coupling structural and functional relationship at different scales under the basis of molecular and physiological mechanisms”.

Key Words: drought stress; root-sourced signaling; mechanism; abscisic acid (ABA); Ca^{2+}

干旱胁迫下,植物根系产生根源化学信号,通过茎杆运输系统到达地上部分,抑制生长和调节植物的水分利用。1985 年,英国的 Blackman 和 Davies 用盆栽方法对玉米幼苗的分根实验中,提出了根冠通讯理论。试验发现,受到干旱胁迫的那部分根系能够引发地上部分叶片的气孔关闭,但是叶水势、叶膨和脱落酸的含量相比干旱处理以前并没有发生显著改变^[1]。综述前期研究,参与此过程的化学信号有脱落酸(ABA)、细胞分裂素(CTK)、生长素(IAA)、酸碱度 pH 值、钙离子(Ca^{2+})、乙烯前体、苹果酸和其他不可识别的因子(表 1)。以根源信号脱落酸(ABA)参与气孔行为调控的根冠通讯理论得到了众多研究提供的大量数据的支持^[2-7]。化学信号通过木质部的运输最终导致了叶片蒸腾减少和叶子生长减慢。化学信号的发生早于水力信号(Hydraulic root-sourced signal, HRS),因而被称为非水力根源信号(non-hydraulic root-sourced signal, nHRS, 简称为根信号或者根源信号)。在土壤水分缺失的条件下,两种信号都会导致气孔导度下降并抑止生长速率^[8]。在轻度或中度水分胁迫下,化学根源信号起着主导作用^[8]。

表 1 水分亏缺下几种植物根源化学信号物质及其作用

Table 1 Root-sourced chemical signal substances and their roles in plant under water deficit

信号物质名称 The name of the substances	作用 Functions	研究来源 References
脱落酸 Abscisic acid (ABA)	传递根源信号和控制气孔导度, 控制植物生长和蒸腾作用	[9-11]
细胞分裂素 Cytokinin (CTK)	干旱胁迫下信号响应物质	[12]
生长素 Auxin (IAA)	协同调节气孔关闭	[13]
木质部 pH Xylem pH	协同调节气孔关闭	[14-16]
钙离子 Ca^{2+}	引起如细胞生长、分化、胁迫忍耐、生长抑制及细胞死亡	[17-18]
乙烯和苹果酸 Ethylene and Malic Acid	远距离信号, 控制气孔关闭	[19-21]

根源化学信号作为一种重要的研究对象,不论是在自然条件还是干旱条件下都有重要的应用价值。它们在农业生产和植物水分利用效率方面有着广泛的应用^[8]。水在农业上是必不可少的,但是随着水分的供给受到限制,通过调节灌溉和让植物的根部局部干燥是当前常用的应对措施^[10-11]。这两种方法减少了植物的蒸腾并限制其营养生长,从而提高了植物的水分利用效率^[13]。一些研究表明,化学信号如 ABA 是随着土壤水分含量减少而产生的,并作用于叶子上,减少蒸腾和限制生长^[13]。

不同信号的功能差异很大,但都是相互关联的。ABA 是主导,其他信号同时也参与调节反应,彼此之间形成了复杂的信号交互过程。前期绝大多数的研究均集中在对某种单一信号的单一研究上,相互之间的协同或者拮抗效应研究不多,这正是植物根源化学信号的研究结果在实践应用上受限的主要原因。本文旨在总结各个不同根源化学信号的结构和功能研究进展,同时也概括信号交互的最新前沿。

1 植物根源信号特征及其生态学意义

以 ABA 为主的根源化学信号在干旱胁迫下对气孔开度的调控具有一定的变化特征。前期研究表明,根源信号调控下叶片气孔导度呈现有规律的下降趋势,小麦叶片的非水力气孔敏感性在不同品种之间的表现差异显著^[14]。通过对 3 个不同倍体小麦的气孔导度变化的回归分析表明,从充分供水到非水力根信号(Non-hydraulic root-sourced signal, nHRS)发生为第一阶段,从非水力信号(nHRS)发生到水力信号(Hydraulic root signal, HRS)开始启动为第二阶段,从水力信号开始到植株干死称之为第三阶段。根据根源信号的概念,第二阶段是 nHRS 发挥生理调控作用的阶段。该阶段叶片的气孔导度下降最快,但下降速率在不同倍体小麦中差异显著。其中二倍体和四倍体的下降速率要显著快于六倍体(图 1)。该模型是不同倍体小麦之间的非水力气孔敏感性变化的三‘Z’模型^[14]。

根源化学信号的生态学意义已被广泛研究。Johnson 等人对生长在城市环境下 5 个观赏树种的根源信号进行了跟踪,发现验证了干旱胁迫下以 ABA 为主导的根信号物质对抑制了叶片的生长,但提高了水分利用效率^[15]。在植物根系与根源信号的关系上,Davies 和 Zhang 认为如果在干土层中分布的根量较多,且这部分根系脱水情况越严重,那么根信号的强度就越大^[2]。因此说具有大量分蘖根的麦类作物非水力根信号和根系干物质分配的研究就具有了重要意义。Blum 等人用不同春小麦品种实验表明,0—30cm 土壤层中根量较少的品种表现出对土壤干旱和根化学信号敏感性较低,而籽粒产量较高^[16]。上述研究表明,干旱土层中的根量越多,植物根信号对地上部分的调节作用就越强。

近年来,根源化学信号在旱地作物上的研究最为深入。兰州大学作物生理生态研究团队利用麦类作和豆科作物上为材料,系统揭示了根源化学信号的生理效应和调控机理,并提出了多项量化模型^[14,17-18]。多项实验表明,随着不同品种的育成年代的更替,旱地作物从以自然选择为主,转向与人工选择共同发挥作用,同时人工选择的压力不断增强,旱地作物特别是旱地小麦品种的个体竞争能力不断下降,但根系效率、耐旱能力和水分利用效率逐渐提高。旱地作物的生产效率和存活能力不断提高的主要原因在于根源化学信号的积极调控^[14,17]。

以旱地六倍体小麦为例,在轻度和中度干旱胁迫下,现代品种的根源化学信号作用时间较古老品种以及野生近缘种明显延长。换句话说,现代品种在逐渐干旱过程中根源信号持续期间的土壤水分阈值区间(TISWC)较宽(图 1)^[14]。同时,小麦叶片渗透调节(osmotic adjustment, OA)从启动到消失的土壤水分水分阈值区间也具有类似的规律(图 2)^[17]。多项研究表明,叶片致死水势和 TISWC 显著负相关^[18],TISWC 与籽粒产量、收获指数、水分利用效率以及产量维持率(maintenance rate of grain yield, MRGY)均为显著正相关(图 2)^[14,17]。

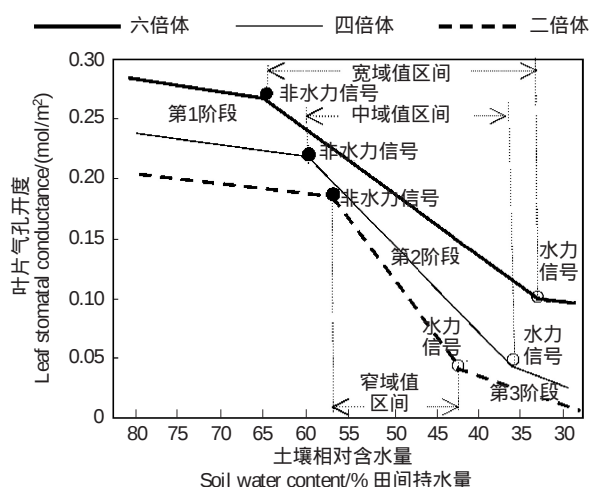


图 1 气孔开度变化受土壤水分变化的三‘Z’模型^[14]

Fig. 1 Triple ‘Z’ model of stomatal aperture as a result of varying soil moisture^[14]

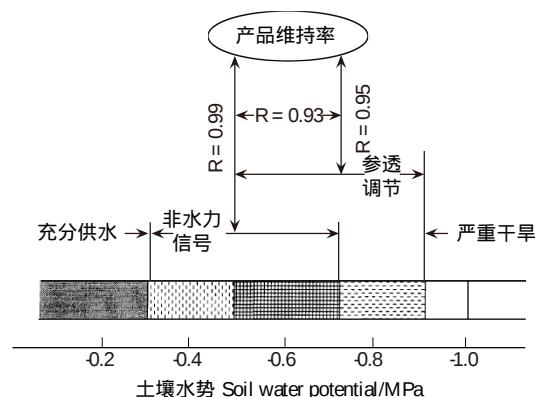


图 2 根源信号和渗透调节与籽粒产量相关性模式图^[17]

Fig. 2 A model of correlations between root-sourced signal, osmotic adjustment and grain yield^[17]

2 脱落酸(ABA)参与气孔调控的过程

脱落酸(ABA)的主要任务就是干旱下传递根源信号和控制气孔导度的变化^[19]。ABA在根和叶中都能合成^[20],但是在根部合成的准确部位并不清楚,可能受到植物感受和监测土壤含水量的影响。在许多的植物物种中,根部的ABA含量与土壤湿度及相关的根部含水量密切相关^[21-22]。

通过对保卫细胞的信号转导途径的研究表明,ABA能直接导致保卫细胞发生形态学弯曲,从而导致气孔关闭^[22]。一些研究使用生物测定方法发现,干旱胁迫下根部合成的ABA可被传递给植物叶片,减少叶片气孔开度,降低蒸腾作用,增加植株保水能力^[19,24]。ABA诱导气孔关闭过程涉及3种离子通道:阴离子通道、钾离子通道和钙离子通道^[25-26]。ABA影响气孔保卫细胞运动的模式如图3表示。

当发生渗透驱动水分进入两个保卫细胞使其膨胀和扩张,从而导致气孔毛孔张开,也就是气孔开放。相反,当保卫细胞内渗透驱动水分体积减少,导致了两个保卫细胞缩小,即气孔相互关闭。ABA在此过程中通过各种离子的进出通道既抑制气孔开放,又促进气孔关闭^[27]。

尽管许多的实验和试验方法都有力地证明ABA的主要角色是控制气孔导度,但是木质部汁液中可能还有其他物质与ABA一起协同作用来控制干旱引起的气孔关闭^[9,20]。木质部中的许多其他化学信号也给根冠提供了信号联系^[28]。例如,最近的研究表明在干旱胁迫下茉莉酸和ABA之间相互作用^[29]。嫁接实验也证明确定干旱诱导产生气孔关闭的来源是ABA,其中的一些实验表明叶源的ABA对于气孔关闭是很重要的^[30],但从根部运输到叶部的合成ABA的前体物质的影响还不确定,因此,对于根部在化学信号传递中所扮演的角色还不能完全下定论^[20]。总之,ABA在控制生长和蒸腾作用方面是一个主要的信号物质,但是其他物质也可能是非常重要的。虽然根源ABA的角色和重要性仍存在争议,但原因可能是干旱胁迫的强度和水分亏缺的时间不同造成的^[8]。

ABA的研究一直是根源化学信号研究者关注的焦点,但由于ABA能引发的反应过多,包括激酶、磷酸酶、G蛋白、泛素通路中的蛋白等都参与了ABA信号的调控。因此ABA受体的发现与研究在基础理论和实践应用方面有着重大意义。PP2C作为ABA的一种受体,在植物没有ABA的情况下,磷酸酶PP2C可以自由的抑制了SnRK激酶家族的磷酸化。当有ABA存在的情况下,ABA和PYR/PYL/RCAR蛋白家族结合,并隔离PP2C,这时SnRK激酶家族可以自动激活,随后磷酸化并激活转录因子,从而在ABA启动子位置开始转录^[31]。最近一项研究发现新的ABA受体PYL1,ABA结合PYL1并与PP2C形成一个复杂的结构ABI1,ABA与PYL1结合于起始蛋白特异性受体结合位点,在其封闭盖子的表面形成一个疏水性的囊状结构,这说明ABA信号结构基础是依赖PLA1受体形成的ABI1复合物^[32]。

利用pyrabactin发现目标受体PYR1,并通过一个绑定结构的化学和分子生物学的方法来确定pyrabactin的选择性,结果表明,与受体结合的囊状结构的开闭控制生产性和非生产性模式方向。囊状结构的关闭时非生产性结合,防止受体激活。这为ABA受体的研究提供了一个新的框架,并为设计相关启动因子提供了新的机制和方法^[33]。ABA受体的研究可谓是越来越深入,这些研究结果对植物生物学研究甚至更广泛的领域带来很大的帮助,ABA受体的发现及其结构越来越清晰,可帮助植物对抗干旱等恶劣生存条件,有望让科学家设计出新的保护作物不受长期干旱伤害的方法,从而提高农作物的产量,并有助于人们在边缘土地上种植特定植物以生产生物燃油。

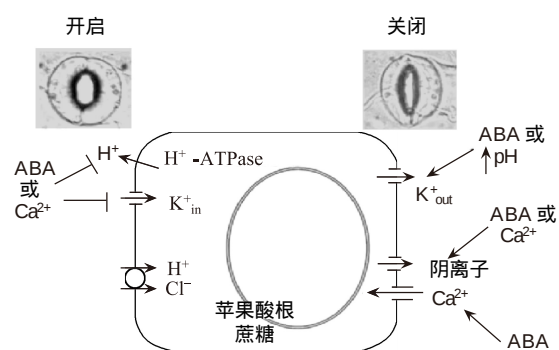


图3 ABA在保卫细胞质膜转运位点(尖箭头表示激活;T型箭头表示未激活)^[27]

Fig. 3 Known sites of ABA action on plasma membrane transporters of guard cells (Pointed arrows indicate activation; blunted arrows indicate inhibition)^[27]

3 细胞分裂素 (CTK) 在根源信号反应中的作用

细胞分裂素也可以是一个非常重要的细胞根源信号。根部产生的细胞分裂素在干旱响应中也非常重要^[34]。干旱条件下关于细胞分裂素的研究主要集中在玉米素和玉米素核苷这两种物质上。在葡萄树中发现,经过局部根区干燥 (PRD) 处理的植物,玉米素 (Z) 和玉米素糖核苷 (ZR) 减少了 50%^[35]。对番茄的根部经过局部干旱处理后,发现其木质部玉米素核苷的含量减少了,但是减少的量与减少的作用没有提到^[36]。在向日葵中发现干旱胁迫下,木质部汁液中结合形式的玉米素 (Z) 和玉米素糖核苷 (ZR) 及结合形式的异戊烯腺嘌呤 (isopentenyladenine) 和异戊烯腺苷 (isopentenyladenosine) 的浓度下降^[37]。木质部汁液中的 ABA/CTK 这个比值也作为一个重要的信号标志^[38]。具体说来,细胞分裂素介导的根源信号是一个受体上的双组分系统的磷酸化过程,通过组氨酸磷酸化,调节下游反应。下游物质 A 型 ARR 的转录受细胞分裂素的介导,这个过程说明细胞分裂素和蛋白酶通路共同参与信号的调控^[39]。拟南芥中,细胞分裂素参与信号的预定义表达,每一步的信号级联反应都由几个成员组成,成员基因的编码序列和顺式调控已经明确。细胞分裂素并且影响其表达的灵敏度,从而导致本地信号放大和衰减,细胞分裂素在信号转导和表达上起到精确地作用^[40]。尽管最新数据表明,干旱胁迫下木质部的细胞分裂素含量会下降,但是目前还不清楚是否所有的植物中叶和保卫细胞中的细胞分裂素以同样的方式响应干旱胁迫^[41]。

细胞分裂素的研究到目前为止还比较少,但极有可能成为以后研究的一个重要方向。在玉米木质部汁液中发现了高浓度的细胞分裂素 6-苄氨基嘌呤 (6-BA),由于水分胁迫 6-BA 的浓度提高得非常显著^[42]。最近质谱法应用于分析细胞分裂素,对于识别和测定细胞分裂素和根源信号物质是有帮助的。

4 生长素对在根源信号反应中的作用

生长素作为一种根源信号物质常与其他信号物质相互作用来参与信号反应。在调节气孔关闭的过程中,生长素与脱落酸常表现出相互拮抗作用的关系,这种拮抗作用通过调节离子通道活性来调节离子的进出和胞质的 pH,进而影响保卫细胞的膨压来调节^[43]。有研究表明生长素以剂量依赖型方式影响 K⁺ 通过^[44]。

生长素的一种突变体 *axr1-3* 的幼苗在红光和蓝光下气孔反应速度加快,而 *aba3-2* 突变体的幼苗则表现出气孔反应变慢,证明生长素和脱落酸在调节气孔大小中有拮抗作用^[45]。并且,一些分子遗传学证据也指出生长素和脱落酸在调控根生长和种子萌发中也是相互作用的。生长素应答基因 *AXR2/IAA7* 的显性突变在根生长中表现出对 ABA 不敏感的表型,*axr1* 和 *axr2* 则在种子萌发中表现出弱的 ABA 不敏感型突变体的表型^[46-47]。

生长素不仅与脱落酸共同作用参与信号反应,还与细胞分裂素、油菜素内酯、乙烯等信号物质共同作用参与信号反应。

5 木质部 pH 值在根源信号反应中的作用

木质部 pH 值是跟脱落酸协同作用的一种根源信号。一些研究表明干旱胁迫下,向日葵^[48]、菜豆^[49] 和鸭跖草^[50] 木质部的 pH 值较高,呈碱性,并将与 ABA 共同作用引起气孔关闭。在番茄叶片中 ABA 通过增加木质部汁液 pH 值来减少蒸腾作用和水分散失^[51]。这在大麦中也同样得到了证明^[52]。pH 的作用主要包括:(1) ABA 代谢的变化引起了叶中 ABA 浓度的增加;(2) 直接影响叶水势,从而改变保卫细胞的膨压或者对叶中 ABA 浓度具有感受作用;(3) 直接影响离子透过保卫细胞质膜;(4) 改变 ABA 在叶中的分布,尤其是增加了保卫细胞外质体中 ABA 的浓度^[51]。

有研究已经表明,pH 值并不是独立作用于保卫细胞或控制叶生长。例如,使用缺乏合成 ABA 的番茄^[53] 和大麦^[54] 的突变体研究表明,ABA 对于气孔关闭和叶子的生长抑制是必要的。在西红柿突变体 *flacca* 中,人为的使汁液的 pH 提高,蒸腾作用也随之增加。表明 ABA 对于防止气孔过大和水分散失也是非常必要的。在大麦突变体 *Az34* 中,ABA 对于 pH 作为干旱胁迫条件下的信号是必要的^[54]。许多将番茄作为模式系统的研究表明了 pH 在气孔关闭中的重要性,然而指出,在不同的物种或可能是同一物种的不同基因型之间 ABA 和 pH 的响应是不同的。干旱胁迫下木质部液体中 pH 的反应在所有的物种中并不是一致的,甚至在同一物

种的不同实验中也是不一致的。一项研究显示,当土壤变干时,向日葵和鸭跖草中,液体中 pH 变化并不显著,反之,番茄木质部汁液中的 pH 却提高^[55]。干旱胁迫下,两个葡萄品种木质部 pH 在不同时间有着不同的变化,并且发现采样时间可显著影响木质部 pH 值,黎明前后采样可精确反映葡萄汁液 pH 值在干旱下的影响。两个葡萄品种木质部 pH 根据不同气孔行为有着明显的差异,这些差异可能是不同葡萄品种对于干旱条件的适应程度不同^[56]。在 *Vitis labrusca* 中,ABA 的长距离运输过程中,木质部 pH 值从基地到顶点显著增加,而人为使木质部汁液 pH 增大,木质部 ABA 浓度会增加。研究结果表明,pH 的浓度可以使 ABA 信号强度增强,pH 的浓度的灵敏反应对植物干旱胁迫下的气孔行为起到一定的指示作用^[57]。

保卫细胞内部的 pH 改变的效果已经很明显^[58]。但是保卫细胞质外体中 pH 改变的效果如何,了解得还很少。因此,需要更多研究来阐明当保卫细胞内部的 pH 值维持恒定时,保卫细胞外部 pH 变化时的效果,如果当外部的碱性化导致了内部的 pH 值增加,它对于气孔的关闭可能是一个重要的信号的传递过程^[8]。

6 钙离子(Ca^{2+})信号在根源信号反应中的作用

Ca^{2+} 是干旱胁迫下脱落酸(ABA)诱导的信号转导中的第二信使^[59-60]。 Ca^{2+} 通过与蛋白受体相互作用传递胁迫信号到下游。主要的 Ca^{2+} 信号转导途径参与钙调节激酶介导的磷酸化过程,包括钙离子通过调节转录因子和 Ca^{2+} 敏感启动子元件调控下游基因表达调控^[61]。目前证实的植物里钙依赖性蛋白激酶(CDPKs)、钙调素(CaM)、钙调磷酸酶 B 类似蛋白(CBLs)三类钙结合蛋白,这些蛋白质可识别特定的 Ca^{2+} ,并依赖这些钙信号向下游转达以适应干旱胁迫。

CaM (calmodulin, 钙调素) 自发现以来是真核生物中了解最清楚的 Ca^{2+} 受体,CaM 本身没有催化活性,但一结合到 Ca^{2+} 就可以激活许多下游靶蛋白,调节这些靶蛋白的活性,最终引起如细胞生长、分化、胁迫忍耐、生长抑制及细胞死亡等生理反应^[62-63]。诱导的气孔关闭的过程具有依赖于 Ca^{2+} 的和不依赖于 Ca^{2+} 的两种类型^[64],其中依赖于 Ca^{2+} 的信号转导过程是主要类型。 Ca^{2+} 是与 CaM 形成复合物参与气孔行为的调节。蚕豆保卫细胞中 Ca^{2+} 可以使 H^+ -ATPase 活性下降^[65],TFP、FLP、W7、W5、compound 48P80 等多种抑制剂证明了 CaM 可以促进气孔关闭的过程^[66]。钙调素不仅在细胞内参与气孔关闭的过程,在植物的细胞壁里也发现了钙调素的存在。另有研究表明钙调素和 ROS 参与了脱落酸诱导的抗氧化防护,并且钙调素位于 ROS 产生的上游和下游,钙调素和 H_2O_2 之间的“交流”在脱落酸诱导的信号转导中起重要作用^[67]。然而这一研究中只是调查了外源脱落酸处理下钙调素与植物抗氧化防护系统之间的关系,且只研究了一个钙调素基因(CaM1),目前尚未见水分胁迫下各种钙调素基因转录变化的系统性研究。尽管对 Ca^{2+} 信号处理过程的了解令人瞩目的进展,但是用精确的研究方法证实了蛋白质相互作用、蛋白质磷酸化、细胞内外 Ca^{2+} 转换以及基因表达,并建立耦合的特异性刺激反应仍有待探索^[61]。

7 其他化学信号物质在根源信号反应中的作用

除了上述的一些化学信号外,木质部汁液中也鉴别出许多化合物参与根源信号反应,包括激素、无机离子、氨基酸、糖和有机酸^[9],但在木质部汁液含量丰富的有机酸中,只有苹果酸控制气孔关闭^[68]。苹果酸在欧洲白蜡树的叶子中阻止气孔开放。同样,提高蚕豆中细胞外苹果酸盐的浓度,也发现了气孔关闭的现象^[69]。乙烯可能也是干旱的条件下另一个重要的因子。ACC (1-氨基环丙烷-1-羧酸) 是乙烯的前体物质,它由根经木质部运输到芽^[70]。干旱胁迫下,木质部汁液中 ACC 的运输会导致叶片中乙烯进化的过量增大^[71]。在玉米叶子中乙烯的演化跟叶子的伸长没有相关性。研究还表明,在玉米中,ABA 对于叶子的伸长不起作用^[72]。这表明了乙烯在减少植物的叶子生长中起着重要作用,而且 ACC 可能是干旱胁迫下远距离根源信号的一个组成成分。脯氨酸是一种有机渗透调节物质。脯氨酸含量的增高能够降低叶片细胞的渗透势,防止细胞脱水;脯氨酸具有很高的水溶性,可以保护细胞膜系统。植物对水分亏缺的适应包括形态、生理以及亲水性渗透物质如糖及脯氨酸的积累等生化方面的变化^[73]。脯氨酸作为一种信号分子可以调节线粒体功能,影响细胞增殖或细胞死亡。尽管对脯氨酸的积累过程还有待研究,但可以确定的是脯氨酸可以提高植物对于干旱的耐受性^[74]。

8 植物信号交互作用

迄今为止,植物根源化学信号只在有限的途径和一些组件上进行了研究,但是对于信号之间的互相作用和串扰联系也有了相应的报道^[75]。所以根源化学信号之间的交互作用作为一个新的研究领域,主要分为几大类:生态学视角、生物胁迫信号、非生物胁迫信号以及光信号和生物钟信号这几种作用下的交互作用。这其中不同的信号物质在交互作用中起着不同的作用。脱落酸和钙离子的研究比较广泛,干旱胁迫下信号网络的转录因子、保卫细胞中级联反应的激酶等也有了一些报道^[76]。

水杨酸(SA)和茉莉酸(JA)在信号交互过程中有广泛的研究,在生物和非生物胁迫下,植物组织(根和地上部)内源或外源JA和SA都会发生动态变化。最先报道水杨酸(SA)参与信号交互作用是和ABA在抗大豆疫霉菌中起到间接防御途径^[77]。在非生物胁迫下,外源SA可以促进植物分生组织的分裂和生长,并使体内的ABA和IAA含量增加^[78]。SA不仅可以诱导植物体内病程相关蛋白基因表达及产生系统获得抗病性,还可以提高多种作物的抗旱性^[79]。茉莉酸类(jasmonates, Jas)是以茉莉酸(jasmonic acid, JA)及其甲酯为主体的一类植物生长调节物质。茉莉酸类物质在环境胁迫反应中是驱动植物防御基因表达和信号传递的重要组成部分,它能作为内源信号分子参与植物在生物逆境(病害和虫害)和非生物逆境胁迫(干旱、低温、盐胁迫等)中的抗性作用^[80-82]。在干旱条件下,两种基因型的大麦种子经5, 15 $\mu\text{mol/L}$ 的JA处理24 h后,较低浓度的JA明显减小对干旱诱导的大麦细胞质膜的伤害^[82]。通过细胞膜片钳试验,以蚕豆(*Vicia faba*)为材料,证实JA对保卫细胞K⁺通道有浓度效应,通过调节原生质膜K⁺的流量来促进气孔关闭^[84]。

在干旱胁迫下,根源化学信号的阈值区间与活性氧和抗氧化剂也存在一种动态平衡,土壤水分含量从(100%至0%)减少的过程中,化学信号的诱导导致ROS(Reactive oxygen specie)的产生和积累,然后土壤进一步干燥导致水力信号出现(图4)^[18]。

由于一些研究手段的限制,对于细胞色素p450和磷酸酶的研究比较少,这些物质在信号交互作用中都起着重要的角色。信号交互作用在环境胁迫和发展规律的整体研究也没有一个定论,但在包括植物的许多生物体中雷帕霉素受体(TOR)信号途径作为一个关键的因素参与细胞生长调控和生物以及非生物胁迫下的响应^[76]。另外,揭示交互作用形成的网络中的关键物质和这些物质在分子水平上是如何作用的,是今后的一个挑战。根源化学信号的交互作用研究随着深入的研究,在细胞和分子水平的作用机制和与环境之间的具体联系,对根源化学信号的实践意义有很大的推动作用。

9 结语

世界上干旱和半干旱地区占陆地面积的1/3以上,干旱是自然逆境因素中对植物影响最大的,所以干旱胁迫下植物根源信号作用机制研究有着举足轻重的作用。自从发现脱落酸(ABA)作为根源信号物质以来,其研究的方法有了很大程度的发展,荧光探针、自显影技术、膜片钳、酶联免疫技术等方法给研究带来了很大程度的方便,不仅在宏观指标上,对于细胞和分子水平上也有了深入的研究。植物根冠信号传递过程存在多种途径,他们并不是简单的线性关系,而是一个复杂的网络关系。水分缺乏条件下根源信号的产物跟蒸腾作用和(或)叶子生长的减少有关,然而根部化学物质的身份及相对应的信号传导作用仍然是有争议的。不通的物种之间的响应、胁迫处理的强度不同的响应以及不同的测定方法产生的结果等方面还有待进一步的研究^[85]。并且对于木质部的组成物质的清晰报道还很少^[86],同时,外源根源信号物质也可以通过一系列的机制来参与植物的信号转导过程,但是,这其中还有许多机制有待阐明。

干旱条件下植物根源信号反应涉及到从分子到群体的一系列复杂过程,信号之间的生理效应呈现交互作

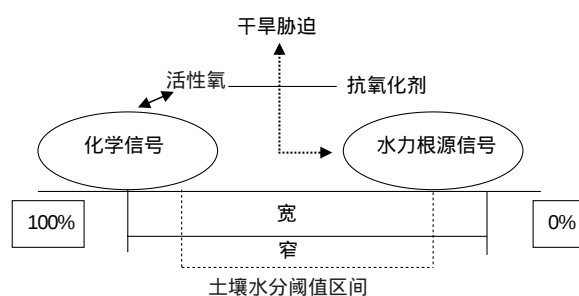


图4 根源化学信号作用期间活性氧和抗氧化剂的调控途径^[18]

Fig. 4 Regulatory pathway of reactive oxygen species (ROS) and antioxidants during the operation of nHRS^[18]

用、耦合发生的特点,信号之间的交互作用从生理水平到分子水平的研究已经有报道,但是信号交互作用形成的网络和关键物质的作用是以后研究的主要问题。根源化学信号研究正朝“以分子和生理研究为基础、不同尺度的结构和功能耦合”的方向发展。进一步研究其作用机理,并且利用已有的机制来应用于抗旱指导和培育耐旱新品种,运用现代生物技术深入的研究耐旱机制,在理论和实践上都有重大意义。

References:

- [1] Blackman P G, Davis W J. Root-to-shoot communication in maize plants of the effects of soil drying. *Journal of Experimental Botany*, 1985, 36 (1): 39-48.
- [2] Davies W J, Zhang J. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1991, 42: 55-76.
- [3] Gowing D J G, Davies W J, John H G. A positive root sourced signal as an indicator of soil drying in apple, *Malus domestica* Borkh. *Journal of Experimental Botany*, 1990, 41(12): 1535-1540.
- [4] Tardieu F, Zhang J, Katerji N, Bethenod O, Palmer S, Davies W J. Xylem ABA controls the stomatal conductance of field-grown maize subject to soil compacting and soil drying. *Plant, Cell & Environment*, 1992, 15(2): 193-197.
- [5] Zhang J, Schurr U, Davies W J. Control of stomatal behavior by abscisic acid that originated in roots. *Journal of Experimental Botany*, 1987, 38 (7): 1174-1181.
- [6] Zhang J, Davies W J. Absciscic acid produced in dehydrating roots may enable the plant to measure the water status of the soil. *Plant, Cell & Environment*, 1989, 12(1): 73-81.
- [7] Zhang J H, Davies W J. Sequential response of whole plant water relations to prolonged soil drying and the involvement of xylem sap ABA in the regulation of stomatal behavior of sunflower plants. *New Phytologist*, 1989, 113(2): 167-174.
- [8] Schachtman D P, Goodger J Q D. Chemical root to shoot signaling under drought. *Trends in Plant Science*, 2008, 13(6): 281-287.
- [9] Goodger J Q D, Sharp R E, Marsh E L, Schachtman D P. Relationships between xylem sap constituents and leaf conductance of well-watered and waterstressed maize across three xylem sap sampling techniques. *Journal of Experimental Botany*, 2005, 56(419): 2389-2400.
- [10] Fereres E, Soriano M A. Deficit irrigation for reducing agricultural water use. *Journal of Experimental Botany*, 2007, 58(2): 147-159.
- [11] Dos Santos T P, Lopes C M, Rodrigues M L, De Souza C R, Maroco J P, Pereira J S, Silva J R, Chaves M M. Partial rootzone drying: effects on growth and fruit quality of field-grown grapevines (*Vitis vinifera*). *Functional Plant Biology*, 2003, 30(6): 663-671.
- [12] Tang L S, Li Y, Zhang J H. Physiological and yield responses of cotton under partial rootzone irrigation. *Field Crops Research*, 2005, 94(2/3): 214-223.
- [13] Dry P R, Loveys B R. Grapevine shoot growth and stomatal conductance are reduced when part of the root system is dried. *Vitis*, 1999, 38(4): 151-156.
- [14] Xiong Y C, Li F M, Zhang T. Performance of wheat crops with different chromosome ploidy: root-sourced signals, drought tolerance, and yield performance. *Planta*, 2006, 224(3): 710-718.
- [15] Johnson T B, Augé R M, Green C D, Stodola A J W, Olinick J B, Saxton A M. Correlations of stomatal conductance with hydraulic, and environmental variables in five urban tree species. *Scientia Horticulture*, 2001, 90(3/4): 305-320.
- [16] Blum A, Johnson J W. Wheat cultivars respond differently to a drying topsoil and a possible non-hydraulic root signal. *Journal of Experimental Botany*, 1993, 44(7): 1149-1153.
- [17] Fan X W, Li F M, Xiong Y C, An L Z, Long R J. The cooperative relation between non-hydraulic root signals and osmotic adjustment under water stress improves grain formation for spring wheat varieties. *Physiologia Plantarum*, 2008, 132(3): 283-292.
- [18] Wang Z Y, Li F M, Xiong Y C, Xu B C. Soil-Water threshold range of chemical signals and drought tolerance was mediated by ROS homeostasis in winter wheat during progressive soil drying. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2008, 27(4): 309-319.
- [19] Zhang J, Davies W J. Antitranspirant activity in xylem sap of maize plants. *Journal of Experimental Botany*, 1991, 42(3): 317-321.
- [20] Thompson A J, Mulholland B J, Jackson A C, McKee J T, Hilton H W, Symonds R C, Sonneveld T, Burbidge A, Stevenson P, Taylor I B. Regulation and manipulation of ABA biosynthesis in roots. *Plant, Cell & Environment*, 2007, 30(1): 67-78.
- [21] Zhang J, Davies W J. Absciscic acid produced in dehydrating roots may enable the plant to measure the water status of the soil. *Plant, Cell & Environment*, 1989, 12(1): 73-81.
- [22] Liang J S, Zhang J H, Wong M H. How do roots control xylem sap ABA concentration in response to soil drying? *Plant and Cell Physiology*, 1997, 38(1): 10-16.
- [23] Schroeder J I, Allen G J, Hugouvieux V, Kwak J M, Waner D. Guard cell signal transduction. *Annual Review of Plant Physiology and Plant*

- Molecular Biology, 2001, 52: 627-658.
- [24] Munns R. A leaf elongation assay detects an unknown growth inhibitor in xylem sap from wheat and barley. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1992, 19(2): 127-135.
- [25] Schroeder J I, Allen G J, Hugouvieux V, Kwak J M, Waner D. Guard cell signal transduction. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 2001, 52: 627-658.
- [26] Schroeder J I, Hedrich R. Involvement of ion channels and active transport in osmoregulation and signaling of higher plant cells. *Trends in Biochemical Sciences*, 1989, 14(5): 187-192.
- [27] Assmann S M. Absciscic acid signal transduction in stomatal responses. *Plant Hormones*, 2010, D: 399-426.
- [28] Davies W J, Tardieu F, Trejo C L. How do chemical signals work in plants that grow in drying soil? *Plant Physiology*, 1994, 104(4): 309-314.
- [29] Mahouachi J, Arbona V, Gómez-Cadenas A. Hormonal changes in papaya seedlings subjected to progressive water stress and re-watering. *Plant Growth Regulation*, 2007, 53(1): 43-51.
- [30] Holbrook N M, Shashidhar V R, James R A, Munns R. Stomatal control in tomato with ABA-deficient roots: response of grafted plants to soil drying. *Journal of Experimental Botany*, 2002, 53(373): 1503-1514.
- [31] Sheard L B, Zheng N. Signal advance for abscisic acid. *Nature*, 2009, 462(7273): 575-576.
- [32] Miyazono K I, Miyakawa T, Sawano Y, Kubota K, Kang H J, Asano A, Miyauchi Y, Takahashi M, Zhi Y H, Fujita Y, Yoshida T, Kodaira K S, Yamaguchi-Shinozaki K, Tanokura M. Structural basis of abscisic acid signalling. *Nature*, 2009, 462(7273): 609-614.
- [33] Peterson F C, Burgie S Y, Jensen D R, Weiner J J, Bingman C A, Chang C E A, Cutler S R, Phillips G N Jr, Volkman B F. Structural basis for selective activation of ABA receptors. *Nature Structural & Molecular Biology Volume*, 2010, 17(9): 1109-1113.
- [34] Sakakibara H. Cytokinins: activity, biosynthesis, and translocation. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 2006, 57: 431-449.
- [35] Stoll M, Loveys B, Dry P. Hormonal changes induced by partial rootzonedrying of irrigated grapevine. *Journal of Experimental Botany*, 2000, 51(350): 1627-1634.
- [36] Kudoyarova G R, Vysotskaya L B, Cherkozyanova A, Dodd I C. Effect of partial root zone drying on the concentration of zeatin-type cytokinins in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) xylem sap and leaves. *Journal of Experimental Botany*, 2007, 58(2): 161-168.
- [37] Hansen H, Dörffling K. Root-derived trans-zeatin riboside and abscisic acid in drought-stressed and rewatered sunflower plants: interaction in the control of leaf diffusive resistance? *Functional Plant Biology*, 2003, 30(4): 365-375.
- [38] Hansen H, Dörffling K. Changes of free and conjugated abscisic acid and phaseic acid in xylem sap of drought-stressed sunflower plants. *Journal of Experimental Botany*, 1999, 50(339): 1599-1605.
- [39] Ren B, Liang y, Deng Y, Chen Q G, Zhang J, Yang X H, Zuo J R. Genome-wide comparative analysis of type-A Arabidopsis response regulator genes by overexpression studies reveals their diverse roles and regulatory mechanisms in cytokinin signaling. *Cell Research*, 2009, 19(10): 1178-1190.
- [40] Müller B. Generic signal-specific responses: cytokinin and context-dependent cellular responses. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 6: 1-16.
- [41] Dodd I C. Hormonal interactions and stomatal responses. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2003, 22(1): 32-46.
- [42] Alvarez S, Marsh E L, Schroeder S G, Schachtman D P. Metabolomic and proteomic changes in the xylem sap of maize under drought. *Plant, Cell & Environment*, 2008, 31(3): 325-340.
- [43] Grabov A, Blatt M R. Co-ordination of signaling elements in guard cell ion channel control. *Journal of Experimental Botany*, 1998, 49: 351-360.
- [44] Blatt M R, Thiel G. K⁺ channels of stomatal guard cells: bimodal control of the K⁺ inward-rectifier evoked by auxin. *The Plant Journal*, 1994, 5(1): 55-68.
- [45] Eckert M, Kaldenhoff R. Light-induced stomatal movement of selected *Arabidopsis thaliana* mutants. *Journal of Experimental Botany*, 2000, 51(349): 1435-1442.
- [46] Timpte C, Wilson A, Estelle M. The *axr2-1* mutation of *Arabidopsis thaliana* is a gain-of-function mutation that disrupts an early step in auxin response. *Genetics*, 1994, 138: 1239-1249.
- [47] Nagpal P, Walker L M, Young J C, Sonawala A, Timpte C, Estelle M, Reed J W. *AXR2* encodes a member of the Aux/IAA protein family. *Plant Physiology*, 2000, 123(2): 563-574.
- [48] Gollan T, Schurr U, Schulze E D. Stomatal response to drying soil in relation to changes in the xylem sap composition of *Helianthus annuus*. I. The concentration of cations, anions, amino acids in, and pH of, the xylem sap. *Plant, Cell & Environment*, 1992, 15(5): 551-559.
- [49] Hartung W, Davies W J, Wilkinson S. Factors that regulate abscisic acid concentrations at the primary site of action at the guard cell. *Journal of Experimental Botany*, 1998, 49: 361-367.
- [50] Wilkinson S, Davies W J. Xylem sap pH increase: a drought signal received at the apoplastic face of the guard cell that involves the suppression of

- saturable abscisic acid uptake by the epidermal symplast. *Plant Physiology*, 1997, 113(2): 559-573.
- [51] Wilkinson S. PH as a stress signal. *Plant Growth Regulation*, 1999, 29(1/2): 87-99.
- [52] Bacon M A, Wilkinson S, Davies W J. PH-regulated leaf cell expansion in droughted plants is abscisic acid dependent. *Plant Physiology*, 1998, 118(4): 1507-1515.
- [53] Wilkinson S, Corlett J E, Oger L, Davies W J. Effects of xylem pH on transpiration from wild-type and flacca tomato leaves. A vital role for abscisic acid in preventing excessive water loss even from well-watered plants. *Plant Physiology*, 1998, 117(2): 703-709.
- [54] Bacon M A, Wilkinson S, Davies W J. PH-regulated leaf cell expansion in droughted plants is abscisic acid dependent. *Plant Physiology*, 1998, 118(4): 1507-1515.
- [55] Jia W, Davies W J. Modification of leaf apoplast pH in relation to stomatal sensitivity to root-sourced abscisic acid signals. *Plant Physiology*, 2007, 143(1): 68-77.
- [56] Beis A, Zotos A, Patakas A. Influence of sampling time and sap extraction methodology on xylem pH values in two grapevine varieties grown under drought conditions. *Environmental and Experimental Botany*, 2009, 67(2): 305-311.
- [57] Li B B, Feng Z G, Xie M, Sun M Z, Zhao Y X, Liang L Y, Liu G J, Zhang J H, Jia W S. Modulation of the root-sourced ABA signal along its way to the shoot in *Vitis riparia* × *Vitis labrusca* under water deficit. *Journal of Experimental Botany*, 2010, 61(12): 3395-3405.
- [58] Schroeder J I, Allen G J, Hugouvieux V, Kwak J M, Waner D. Guard cell signal transduction. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 2001, 52: 627-658.
- [59] Bothwell J H F, Ng C K Y. The evolution of Ca^{2+} signalling in photosynthetic eukaryotes. *New Phytologist*, 2005, 166(1): 21-38.
- [60] Case R M, Eisner D, Gurney A, Jones O, Muallem S, Verkhatsky A. Evolution of calcium homeostasis; from birth of the first cell to an omnipresent signalling system. *Cell Calcium*. 2007, 42(4/5): 345-350.
- [61] Kudla J, Batistić O, Hashimoto K. Calcium Signals; The lead currency of plant information processing. *The Plant Cell*, 2010, 22: 541-563.
- [62] Parcy F, Giraudat J. Interactions between the *ABI1* and the ectopically expressed *ABI3* genes in controlling abscisic acid responses in *Arabidopsis* vegetative tissues. *The Plant Journal*, 1997, 11(4): 693-702.
- [63] Snedden W A, Fromm H. Calmodulin as a versatile calcium signal transducer in plants. *New Phytologist*, 2001, 151(1): 35-66.
- [64] Gilroy S, Read N D, Trewavas A J. Elevation of cytoplasmic Ca^{2+} by caged calcium or caged inositol triphosphate initiates stomatal closure. *Nature*, 1990, 346(6286): 769-771.
- [65] Kinoshita T, Nishimura M, Shimazaki K. Cytosolic concentration of Ca^{2+} regulates the plasmamembrane H^{+} -ATPase in guard cells of fava bean. *Plant Cell*, 1995, 7(8): 1333-1342.
- [66] Cottele V, Forestier C, Vavasseur A. A reassessment of the intervention of calmodulin in the regulation of stomatal movement. *Physiologia Plantarum*, 1996, 98(3): 619-628.
- [67] Hu X L, Jiang M Y, Zhang J H, Zhang A, Lin F, Tan M. Calcium-calmodulin is required for abscisic acid-induced antioxidant defense and functions both upstream and downstream of H_2O_2 production in leaves of maize (*Zea mays*) plants. *New Phytologist*, 2007, 173(1): 27-38.
- [68] Patonnier M P, Peltier J P, Marigo G. Drought-induced increase in xylem malate and mannitol concentrations and closure of *Fraxinus excelsior* L. stomata. *Journal of Experimental Botany*, 1999, 50(336): 1223-1229.
- [69] Hedrich R, Marten I, Lohse G., Dietrich P, Winter H, Lohaus G, Heldt H W. Malate-sensitive anion channels enable guardcells to sense changes in the ambient CO_2 concentration. *The Plant Journal*, 1994, 6(5): 741-748.
- [70] Else M A, Jackson M B. Transport of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) in the transpiration stream of tomato (*Lycopersicon esculentum*) in relation to foliar ethylene production and petiole epinasty. *Functional Plant Biology*, 1998, 25: 453-458.
- [71] Sobeih W Y, Dodd I C, Bacon M A, Grierson D, Davies W J. Long-distance signals regulating stomatal conductance and leaf growth in tomato (*Lycopersicon esculentum*) plants subjected to partial root-zone drying. *Journal of Experimental Botany*, 2004, 55(407): 2353-2363.
- [72] Voisin A S, Reidy B, Parent B, Rolland G, Redondo E, Gerentes D, Tardieu F, Muller B. Are ABA, ethylene or their interaction involved in the response of leaf growth to soil water deficit? An analysis using naturally occurring variation or genetic transformation of ABA production in maize. *Plant, Cell & Environment*, 2006, 29(9): 1829-1840.
- [73] Hur J, Jung K H, Lee C H, Ana G. Stress-inducible OsP5CS2 gene is essential for salt and cold tolerance in rice. *Plant Science*, 2004, 167(3): 417-426.
- [74] Szabados L, Savouré A. Proline: a multifunctional amino acid. *Trends in Plant Science*, 2010, 15(2): 89-97.
- [75] Taylor J E, McAinsh M R. Signaling crosstalk in plants: emerging issues. *Journal of Experimental Botany*, 2004, 55(395): 147-149.
- [76] Yoshioka K, Shinozaki K. Signal crosstalk in plant stress responses. Ames IA; Wiley-Blackwell, 2009: 23-38.
- [77] Ward E W B, Cahill D M, Bhattacharyya M K. Absciscic acid suppression of phenylalanine ammonia-lyase activity and mRNA, and resistance of soybeans to phytophthora megasperma f. sp. *glycinea*1. *Plant Physiology*, 1989, 91: 23-27.

- [78] Shakirova F M, Sakhabutdinova A R, Bezrukova M V, Fatkhutdinova R A, Fatkhutdinova D R. Changes in the hormonal status of wheat seedlings induced by salicylic acid and salinity. *Plant Science*, 2003, 164(3): 317-322.
- [79] Raskin I. Role of salicylic acid in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1992, 43: 439-463.
- [80] Harms K, Atzorn R, Brash A, Kuhn H, Wasternack C, Willmitzer L, Pena-Cortes H. Expression of a flax allene oxide synthase cDNA leads to increased endogenous jasmonic acid (JA) levels in transgenic potato plants but not to a corresponding activation of JA-responding genes. *Plant Cell*, 1995, 7(10): 1645-1654.
- [81] Thaler J S, Owen B, Higgins V J. The role of the jasmonate response in plant susceptibility to diverse pathogens with a range of lifestyles. *Plant Physiology*, 2004, 135(1): 530-538.
- [82] González-Aguilar G A, Tiznado-Hernández M E, Zavaleta-Gatica R, Martínez-Téllez M A. Methyl jasmonate treatments reduce chilling injury and activate the defense response of guava fruits. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2004, 313(3): 694-701.
- [83] Bandurska H, Stroiński A, Kubiś J. The effect of jasmonic acid on the accumulation of ABA, proline and spermidine and its influence on membrane injury under water deficit in two barley genotypes. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2003, 25(3): 279-285.
- [84] Evans N A. Modulation of guard cell plasma membrane potassium currents by methyl jasmonate. *Plant Physiology*, 2003, 131(1): 8-11.
- [85] Bacon M A, Wilkinson S, Davies W J. pH-regulated leaf cell expansion in droughted plants is abscisic acid dependent. *Plant Physiology*, 1998, 118(4): 1507-1515.
- [86] Alvarez S, Marsh E, Schroeder S G, Schachtman D P. Metabolomic and proteomic changes in the xylem sap of maize under drought. *Plant, Cell & Environment*, 2008, 31(3): 325-340.

ACTA ECOLOGICA SINICA Vol. 31, No. 9 May, 2011 (Semimonthly)

CONTENTS

Guest Editorial from EAM Workshop—Sustainability of agricultural ecosystems in arid regions in response to climate change	
..... LI Fengmin, Kadambot H. M Siddique, Neil C Turner, et al (I)	
Overview on the 2 nd international workshop on ecosystem assessment and management (EAM)	
..... LI Pufang, ZHAO Xuzhe, CHENG Zhengguo, et al (2349)	
Arid agricultural ecology in response to global change: Overview on Young Scholar Forum of the 2 nd International Workshop on	
EAM	ZHAO Xuzhe, LI Pufang, Kadambot H. M Siddique, et al (2356)
The effects of micro-rainwater harvesting pattern and rainfall variability on water ecological stoichiometry in oat (<i>Avena sativa</i> L.)	
field	QIANG Shengcai, ZHANG Hengjia, MO Fei, et al (2365)
Spatial variation of water requirement for spring wheat in the middle reaches of Heihe River basin	
..... WANG Yao, ZHAO Chuanyan, TIAN Fengxia, et al (2374)	
Model-based estimation of the canopy transpiration of Qinghai spruce (<i>Picea crassifolia</i>) forest in the Qilian Mountains	
..... TIAN Fengxia, ZHAO Chuanyan, FENG Zhaodong (2383)	
Litter amount and its nutrient storage and water holding characteristics under different coniferous forest types in Xiaolong Mountain,	
Gansu Province	CHANG Yajun, CHEN Qi, CAO Jing, et al (2392)
Effect of irrigation frequency on life history strategy and yield formation in Jerusalem artichoke (<i>Helianthus tuberosus</i> L.) in oasis	
of Hexi Corridor	ZHANG Hengjia, HUANG Gaobao, YANG Bin (2401)
The evaluation method of water resources sustainable utilization in Manas River Basin	
..... YANG Guang, HE Xinlin, LI Junfeng, et al (2407)	
Correlation of topographic factors with precipitation and surface temperature in arid and cold region of Northwest China: a case	
study in Gansu Province	YANG Sen, SUN Guojun, HE Wenying, et al (2414)
The relationship between riparian vegetation and environmental factors in Heihe River Basin	
..... XU Shasha, SUN Guojun, LIU Huiming, et al (2421)	
Effects of drought stress on the photosynthesis of <i>Salix paraqulesia</i> and <i>Hippophae rhamnoides</i> seedlings	
..... CAI Haixia, WU Fuzhong, YANG Wanqin (2430)	
The comparison of drought resistance between <i>Caragana species</i> (<i>Caragana arborescens</i> , <i>C. korshinskii</i> , <i>C. microphylla</i>) and two	
chickpea (<i>Cicer arietinum</i> L.) cultivars	FANG Xiangwen, LI Fengmin, ZHANG Haina, et al (2437)
Response of chlorophyll fluorescence characteristics of <i>Populus euphratica</i> heteromorphic Leaves to high temperature	
..... WANG Haizhen, HAN Lu, XU Yali, et al (2444)	
Free amino acid content in different tissues of <i>Caragana korshinskii</i> following all shoot removal	
..... ZHANG Haina, FANG Xiangwen, JIANG Zhirong, et al (2454)	
“Fertile Island” features of soil available nutrients around <i>Halostachys caspica</i> shrub in the alluvial fan area of Manas River watershed	
..... TU Jinna, XIONG Youcai, ZHANG Xia, et al (2461)	
Analysis of the activities of protective enzymes in <i>Bidens pilosa</i> L. inoculated with <i>Glomus mosseae</i> under drought stress	
..... SONG Huixing, ZHONG Zhangcheng, YANG Wanqin, et al (2471)	
Evaluation and selection on drought-resistance of germplasm resources of <i>Avena</i> species with different types of ploidy	
..... PENG Yuanyang, YAN Honghai, GUO Laichun, et al (2478)	
Ecophysiological mechanism of photoperiod affecting phenological period and spike differentiation in oat (<i>Avena nuda</i> L.)	
..... ZHAO Baoping, ZHANG Na, REN Changzhong, et al (2492)	
Effects of water and fertilization on relationship between competitive ability and seed yield of modern and old spring wheat varieties	
..... DU Jingqi, WEI Panpan, YUAN Ziqiang, et al (2501)	

- Inhibitory effect of biogas slurry from swine farm on some vegetable pathogen SHANG Bin, CHEN Yongxing, TAO Xiuping, et al (2509)
- Effects of different summer catch crops planting on soil inorganic N residue and leaching in greenhouse vegetable cropping system WANG Zhiyi, GUO Ruiying, LI Fengmin (2516)
- Photosynthetic characterization and yield of summer corn (*Zea mays* L.) during grain filling stage under different planting pattern and population densities WEI Li, XIONG Youcai, Baoluo Ma, et al (2524)
- Effects of desulfurization waste treatment on calcium distribution and calcium ATPase activity in oil-sunflower seedlings under alkaline stress MAO Guilian, XU Xing, ZHENG Guoqi, et al (2532)
- The evolution between ecological security pattern and agricultural productive force in Manas River Basin for the past 30 years WANG Yuejian, XU Hailiang, WANG Cheng, et al (2539)
- Spatio-temporal analysis of ecological carrying capacity in Jinghe Watershed based on Remote Sensing and Transfer Matrix YUE Dongxia, DU Jun, LIU Junyan, et al (2550)
- The coupling relationship and emergy analysis of farming and grazing ecosystems in Mu Us sandland HU Binghui, LIAO Yuncheng (2559)
- Dynamic analysis of farmland ecosystem service value and multiple regression analysis of the influence factors in Minqin Oasis YUE Dongxia, DU Jun, GONG Jie, et al (2567)
- Environment purification service value of urban green space ecosystem in Qingdao City ZHANG Xuliang, XU Zongjun, ZHANG Zhaohui, et al (2576)
- The spatial relationship analysis of rural per capital revenue based on GIS in Zulihe River basin, Gansu Province XU Baoquan, SHI Weiqun (2585)

Review and Monograph

- The key issues on plant phenology under global change MO Fei, ZHAO Hong, WANG Jianyong, et al (2593)
- Recent advances on regional climate change by statistical downscaling methods ZHU Hongwei, YANG Sen, ZHAO Xuzhe, et al (2602)
- Current progress in eco-physiology of root-sourced chemical signal in plant under drought stress LI Jinan, LI Pufang, KONG Haiyan, et al (2610)
- ODAP biosynthesis: recent developments and its response to plant stress in grass pea (*Lathyrus sativus* L.) ZHANG Dawei, XING Gengmei, XIONG Youcai, et al (2621)
- Current progress in plant ideotype research of dryland wheat (*Triticum aestivum* L.) LI Pufang, CHENG Zhengguo, ZHAO Hong, et al (2631)
- Recent advances in research on drought-induced proteins and the related genes in wheat (*Triticum aestivum* L.) ZHANG Xiaofeng, KONG Haiyan, LI Pufang, et al (2641)

2009 年度生物学科总被引频次和影响因子前 10 名期刊★

(源于 2010 年版 CSTPCD 数据库)

排序 Order	期刊 Journal	总被引频次 Total citation	排序 Order	期刊 Journal	影响因子 Impact factor
1	生态学报	11764	1	生态学报	1.812
2	应用生态学报	9430	2	植物生态学报	1.771
3	植物生态学报	4384	3	应用生态学报	1.733
4	西北植物学报	4177	4	生物多样性	1.553
5	生态学杂志	4048	5	生态学杂志	1.396
6	植物生理学通讯	3362	6	西北植物学报	0.986
7	JOURNAL OF INTEGRATIVE PLANT BIOLOGY	3327	7	兽类学报	0.894
8	MOLECULAR PLANT	1788	8	CELL RESEARCH	0.873
9	水生生物学报	1773	9	植物学报	0.841
10	遗传学报	1667	10	植物研究	0.809

★《生态学报》2009 年在核心版的 1964 种科技期刊排序中总被引频次 11764 次,全国排名第 1;影响因子 1.812,全国排名第 14;第 1—9 届连续 9 年入围中国百种杰出学术期刊;中国精品科技期刊

编辑部主任 孔红梅

执行编辑 刘天星 段 靖

客座编辑 Guest Editors LI Fengmin XIONG Youcai Neil Turner Kadambot Siddique

生 态 学 报

(SHENGTAI XUEBAO)

(半月刊 1981 年 3 月创刊)

第 31 卷 第 9 期 (2011 年 5 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA

(Semimonthly, Started in 1981)

Vol. 31 No. 9 2011

编 辑	《生态学报》编辑部 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085 电话:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn	Edited by	Editorial board of ACTA ECOLOGICA SINICA Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China Tel:(010)62941099 www.ecologica.cn Shengtaixuebao@rcees.ac.cn
主 编	冯宗炜	Editor-in-chief	FENG Zong-Wei
主 管	中国科学技术协会	Supervised by	China Association for Science and Technology
主 办	中国生态学会 中国科学院生态环境研究中心 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085	Sponsored by	Ecological Society of China Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
出 版	科 学 出 版 社 地址:北京东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717	Published by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China
印 刷	北京北林印刷厂	Printed by	Beijing Bei Lin Printing House, Beijing 100083, China
发 行	科 学 出 版 社 地址:东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717 电话:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net	Distributed by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China Tel:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net
订 购	全国各地邮局	Domestic	All Local Post Offices in China
国外发行	中国国际图书贸易总公司 地址:北京 399 信箱 邮政编码:100044	Foreign	China International Book Trading Corporation Add:P. O. Box 399 Beijing 100044, China
广告经营 许 可 证	京海工商广字第 8013 号		



ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 70.00 元