

植物对荒漠生境的趋同适应

马 淼^{1,2,*}, 李 博², 陈家宽²

(1. 石河子大学新疆兵团绿洲生态农业重点实验室, 石河子, 新疆 832003;

2. 复旦大学生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 上海 200433)

摘要: 植物体的表型特征是其基因与生态因子二者共同作用的结果, 生活在荒漠生境中的植物由于遭受相同的自然选择压力, 在外部形态、内部结构、生活史特征、生理特性、次生代谢产物的合成以及大分子物质的诱导产生等诸多表型方面均表现出高度趋同的现象。随着研究手段的改善, 对植物趋同适应的研究已逐渐深入到了分子水平。研究荒漠生境中植物的趋同适应对于人们深刻地认识和理解植物与环境间的相互关系及其分子基础, 以及利用功能基因改良重要作物的抗逆性等将会产生深远的影响; 对极端干旱环境下特殊次生代谢产物的定向发现及重要先导化合物的筛选等有着重大的指导意义; 同时对我国的西部开发及干旱区的生态恢复亦有重要的参考价值。

关键词: 荒漠; 趋同适应; 生活史; 光合作用; 生物碱; 逆激蛋白

文章编号: 1000-0933(2006) 11-3861-09 **中图分类号:** Q142.9, Q948 **文献标识码:** A

Convergent adaptation of desert plants to their arid habitats

MA Miao^{1,2,*}, LI Bo², CHEN Jia-Kuan² (1. Xinjiang Bingtuan Key Laboratory of Oasis Eco-Agriculture, Shihezi University, Shihezi, Xinjiang 832003, China; 2. Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity and Ecological Engineering, Institute of Biodiversity Science, Fudan University, Shanghai 200433, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(11): 3861 ~ 3869.

Abstract: Plant phenotypes are controlled both by its genetic and environmental factors. Desert plants are of similar adaptation ways to their extremely arid living conditions as far as their morphological traits, life history strategies, photosynthesis characteristics, alkaloid accumulation and stress shock proteins induction are concerned, which can deepen our recognition of the mutual relationship between plants and their habitats, can help us to find and select some functional genes to improve the capability of photosynthesis and the resistance to environmental stresses of some important crops, and can illustrate us a reasonable way to find some special natural productions of plants under extremely arid conditions. It is also of some important reference value in ecological restoration in arid regions.

Key words: desert; convergent adaptation; life history strategy; photosynthesis; alkaloid; stress shock protein

干旱少雨, 蒸降比悬殊是干旱荒漠的显著特点。依地表组成物质, 荒漠可划分为沙漠、岩漠、砾漠、泥漠、盐漠等^[1]。世界陆地面积的 1/3 强处于干旱或半干旱气候带, 全球沙漠及沙漠化土地共 4773.4 万 km², 占全球土地面积的 31%。按其性质, 极端干旱荒漠占 13.5%, 沙化程度很高的占 46%, 中等程度的占 39.5%。按各洲分布, 非洲沙化面积占 58%, 美洲为 19.5%, 亚洲为 37%, 澳洲荒漠达 80%, 而欧洲仅为 9.5%。最近的研究表明, 大规模的经济损失和人类苦难与沙漠化有关^[2]。事实上干旱、半干旱区沙漠化问题已成为威胁人类生存环境的主要因素^[3]。研究植物对干旱荒漠环境的适应, 有助于更好地理解植物与环境之间的相互关系,

基金项目: 国家重大基础研究前期研究专项基金资助项目 (2002CCA02800); 国家科技部科技攻关新疆专项资助项目 (2001EP050012)

收稿日期: 2006-01-09; **修订日期:** 2006-09-29

作者简介: 马淼 (1970~), 男, 回族, 博士, 副教授, 主要从事植物种群生态学研究。E-mail: mamiaogg@sina.com; mamiaogg@126.com

Foundation item: The project was financially supported by Early Stage Special Research of National Program on Key Basic Research Projects (973) of China (No. 2004CCA02800); The National Key Program of Science and Technology (No. 2001EP050012)

Received date: 2006-01-09; **Accepted date:** 2006-09-29

Biography: MA Miao, Ph. D., Associate professor, mainly engaged in plant population ecology. E-mail: mamiaogg@sina.com; mamiaogg@126.com

对沙漠化土地的人工防治,对干旱区的生态恢复及资源的可持续利用具有深远的意义。

干旱可以是永久的(如在荒漠区),也可以是季节性的(如在干湿季节分明的地方)或是不可预测的(如在许多湿润的气候区中)^[4]。干旱对植物的影响不尽相同,可表现为使植物体体积变小、生理活性减弱、产量降低,甚至可以导致植物死亡。在湿润气候区,偶遇短暂的无雨期对植物很可能造成极其严重的影响,其后果甚至可以超过长期滴雨未降的干旱荒漠。在一些干旱区,降雨的现象几乎是偶然的,有些地方实际上是终年不雨,但当地的植物种群却能藉特殊的适应机制顽强地生存并繁衍着。干旱荒漠中自然生长的植物,通常具有耐受长期干旱环境的特殊能力,Callaway^[5], Callaway & Aschehoug^[6]等指出,一群落中的物种一般都具有对特定物理环境的相似的适应性。干旱区植物群落的区系组成,由于所处的地理环境和地史原因而具有明显的差异,但由于长期适应于干旱荒漠环境,在相同或相近的选择压力下,植物在外貌形态、内部结构、生活史特点、生理特征及发育等诸多方面都表现出相似性,呈现出干旱荒漠环境中植物类群趋同适应(Convergent adaptation)的现象。植物表型是由遗传和环境两方面因素共同作用的结果,但由于每一物种的遗传基础不同,因而在对其环境的趋同适应过程中,又各有特点,即适应的具体途径又必然是多样的。

在进化过程中植物受环境作用而发生变异,经自然选择而保留有利于物种生存的性状,因而适应总是趋向于与环境的协调。植物对干旱荒漠的适应有着异常悠久的历史,究其渊源一直可追溯到原始水生植物的最初登陆,植物在由水生环境向陆生环境演进过程中极其关键的限制因子之一就是能否适应干旱裸露的陆地环境。较高等的类群比较低等的类群有着更加完善的适旱机制,被子植物以其多样的适旱途径而称霸于当今的陆地环境。适旱能力的增强是生物进化最为显著的特征之一。对干旱的适应也发生在植物个体发育的过程中,绝大多数植物的营养体较其种子含有更多的水分,种子常以其耐干化的特性形成潜在种群而度过严酷的干旱季节^[7],所以对干旱的适应在植物界是一个十分普遍的事实。

1 形态结构水平的趋同适应

在对植物适旱机制的研究过程中最早引起人们注意的是植物的形态适应,早在达尔文的《物种起源》一书中就已有这方面的论述,维持水分平衡是保证旱生植物生存繁育的首要条件^[8]。由于水分散失和植物水分吸收的主要器官分别是叶和根,故对植物形态适应的研究主要集中在了叶和根两个器官上,适应于干旱环境的叶片有助于保持植物体内的水分,而根对干旱环境的适应则趋向于积极地从环境中获得水分。Oppenheimer^[9]较系统地总结了近 20 项有利于旱生植物适应于其生存环境的形态特征,如通过减小叶面积,减少叶片数目,减小气孔密度,增加叶面角质层厚度,产生躲避辐射特征(调节叶位)等以减少体内水分的散失;通过器官早期的木质化,肉质化,积累粘液等方式以提高植物抗脱水的能力^[10]。随着入射光的移动,植物叶片尽量保持与入射光线平行,以最大程度减少叶平面接收到的太阳辐射^[11]。遭受水分胁迫的阳生植物大豆(*Glycine max*)^[12]和适应于遮荫生境的野豌豆(*Oxalis oregana*)^[13]突然暴露于强光时,二者均会通过避光运动消除或缓解光抑制发生;而禾本科植物的叶则能因其上表皮泡状细胞的失水而导致叶片卷合,从而使有效叶面积减小,减缓因叶面蒸腾而导致的水分亏缺,以便适应干旱缺水的环境^[14]。生长于干旱沙漠的植物根中,皮层细胞层数减少,从而缩短了土壤和中柱之间的空间距离,有利于根的吸水;其凯氏带占据了整个内皮层细胞的径向壁和横向壁,比中生环境下植物的凯氏带要宽得多,这对生长在砂土环境中的植物来说,是一种适应特征^[15]。20 世纪 60 年代末期进一步的研究指出在多年生旱生植物中,有通过增大根/冠比来适应环境的明显趋势^[16,17]。其伸长的根一般有两种类型:在几无降水而土层深厚的干旱环境中,植物主要趋向于形成主根明显的直根系而从土壤深层获得地下水以供植物生命所需;而在有季节性降水的环境中,根系则趋向于主根不明显而侧根发达,借分布浅而广的根系,植物可在降雨期迅速、高效地捕获土壤浅层的水分,并及时地储存在肉质化的器官中,以备早期利用。荒漠中 1 年生植物根系规模一般较小,且常以形成拥有较大表面积的须根系为特征^[18]。旱生植物常具较发达的输导组织,往往具有较大口径的导管。干旱生境中植物的这些共性都与增强吸水及保水能力和降低体内水分散失密切相关。

2 生活史策略水平的趋同适应

植物对环境的适应主要体现在不断地提高对环境的适应性,并能够成功地完成其生活史过程。在自然选择的作用下,植物生活史的各环节必然要作出相应的生物学响应,以最大限度地适合环境,于是构成了一物种有别于它物种的生活史策略。物种的生活史策略是物种维持生长和繁殖的资源最佳分配方式。物种的适应性不仅表现在形态结构上,而且也体现在其生活史特征上^[19,20],生活史特征在一定意义上决定了一个种适合度的大小。而当环境压力相同或相近时,生活于其中的物种的生活史策略有明显趋同的现象。

有关生活史策略的研究始于 20 世纪 50 年代 Cole 的工作,他比较分析了一次性繁殖和多次性繁殖生物在进化上的意义,认为前者较后者更为进化^[20]。Cole 开创性的研究在生物学界曾掀起了一个有关研究生活史策略的热潮。据统计,在 1975~1979 年间就有 24 家期刊共收录了 138 篇该领域的文章^[21]。进入 20 世纪 80 年代后人们对该领域的关注有增无减,仅 1999 年就发表了至少 141 篇该领域的文章。

Wilbur 指出生活史特征应包括繁殖效率、繁殖期长短、初次繁殖年龄和结实力等^[22],并于 1976 年又提出繁殖策略的概念,将植物生活史划分为 3 个时期:(1)种子萌发,幼苗发生和成熟植株的存活;(2)开花,包括花量,花序着生位置,开花时机以及与传粉者的协同进化关系;(3)结实,包括种粒大小,种子数量,种子成熟时间,种子散布和土壤种子库(比如种子寿命)^[23]。为了讨论方便起见,本文暂将植物的生活周期划分为 3 个阶段,即(1)种子萌发与植物营养生长期,(2)结实期,(3)散布期。

2.1 种子萌发与植物营养生长期

在植物的生活周期中,种子萌发与植物营养生长期很关键,因这两个时期植物有机体的死亡率最高。幼苗建成与否将会直接影响到物种的生存与分布。种子休眠是寻求最佳萌发时机的过程,一般认为在土壤中种子寿命长的种,其种粒较小,种子大小、休眠和寿命间的关系有赖于种子的休眠机制,休眠程度与种粒大小成反比^[24]。有关理论模型也证明,增加环境的不确定性将必然导致生长季节中 1 年生植物种子自然休眠比例的增加^[25,26],但在干旱荒漠环境中这条理论似乎并不完全适用。美国内华达沙漠研究所的 Frits Went 对洛杉矶以东沙地中的 1 年生植物种子萌发习性进行了研究,结果表明除非以 16mm,最好是用 25mm 水分进行一次性浇灌,否则实际上将无一粒种子萌发^[27~29]。有工作证明在温带沙漠中 1 年生植物种子不存在自然休眠现象,个体的存活率只依赖于激活种子萌发的降水质量,对植株生长后期降水的依赖性很小^[30,31]。在保证个体成活率的条件下种子在生长季节中的自然休眠行为是一种极大的浪费,在生物进化中这种休眠行为是要被淘汰的。黄培祐的研究指出干旱环境中的胡杨(*Populus euphratica*)、红柳(*Tamarix* spp.)及梭梭(*Haloxylon* spp.)等高大乔木的种子亦无自然休眠习性,其种子是否正常萌发主要取决于土壤环境中是否有足够的适宜水分可供萌发和生长所需,因此充足的水分是决定干旱荒漠环境中种子萌发的首要因素^[32,33]。种子萌发的时间异质性和连续性及在土壤中长期休眠的适应,待有适合的条件出现而部分萌发生长是沙区植物生存适应的重要对策^[34]。

对干旱荒漠中季节间降水不均匀性的长期适应,演化出了一类特殊的植物类群,即短命植物(ephemeral plant),可分为一年生短命植物和多年生短生长周期植物两种类型,后者亦可被称为类短命植物(ephemeroid)^[35]。在亚洲、非洲及美洲的干旱荒漠中均有短命植物分布,且可分为春雨型、夏雨型和冬雨型等 3 种类型。其生活周期短暂,常常在 60~70d 内即可完成整个生活史过程,以其高效的生命机制来充分地利用干旱荒漠中温凉季节的降水,并在高温旱季来临之前形成成熟种子,以种子形式度过逆境。蒋瑞芬的研究指出短命植物种子的萌发与土壤环境中的含水量成正相关^[36]。十字花科的涩芥(*Malcolmia scorpioides*)和离子草(*Chorispora tenella*)广布于我国西北各省、区及华北、东北等地,在其它生境中均为普通的温带中生植物,生活周期较长,但在新疆准葛尔盆地短暂春雨的干旱荒漠中二者却成为 1 年生早春短命植物^[37]。有证据表明,短命植物在恶劣条件下能以短的生活周期而逃避物种的灭绝;但当环境水分条件改善,气候较温和时,又能呈现出类似 1,2 年生草本植物的特征而与其环境高度协调,有理由怀疑它们是由 1,2 年生植物在环境变化后特化而成的^[38]。这说明了短命植物是物种长期对季节间降水不均匀且温凉季节有较大降水量的干旱荒漠环境趋同适应的结果。

2.2 结实期

每一生物在其生活周期中都需要一定数量的适合资源,这些资源是以能量和营养物质的方式存在,不同环境中的生物在各种活动中的资源分配也有所不同。理论研究指出,生活史和竞争应当对繁殖分配具有深刻的影响,在开放生境中侵占种的适合度主要依赖于繁殖能力;而在拥挤生境中植物的适合度则主要取决于其竞争能力的强弱^[19]。生活史中只繁殖一次的植物(1年生植物和多年生1次性结实植物)应当比繁殖多次的植物(反复结实的多年生植物)有较高的繁殖分配。

Pianka 认为处于变动的不确定气候下的物种倾向于短寿命,大量小种子的 r -对策,反之则倾向于长寿命,低繁殖效力的 k -对策^[39]。黄培祐对各类植物生活型的研究表明,1年生植物在干旱荒漠区占有较高的比例,且与环境的干旱程度成正相关^[2]。一年生植物采取 r -对策来适应环境,而乔木类型如红柳(*Tamarix* spp.)、梭梭(*Haloxylon ammodendron*, *H. persicum*)、胡杨(*Populus euphratica*)等尽管其寿命较长,但仍然采取大量的小种子的策略来占领环境,即亦属于 r -对策。干旱荒漠环境中植物种子适合于风媒传播,采取 r -对策与其散布媒介的相对风险较大有密切关系,风传播的风险较大,浪费也大。大量结实则广泛而盲目地散布,这是对极不确定的出苗机会的一种适应机制,而且小种子能够在多风的沙漠中避免被沙掩埋,从而在适宜的环境条件下能凭借小种子中储存的有限养分迅速萌发并占据生境。这无疑是植物对干旱荒漠环境趋同适应的结果。在温带荒漠,常会由于干旱、酷暑、霜冻等突发事件而造成植物死亡,相比之下密度的影响小,故 r -对策(结实力强,发育快)比 k -对策(竞争力强,结实力低,发育慢)更为重要。繁殖后代与植物所处的群落演替状态有关,演替系列早期的物种倾向于比晚期的物种个体小,而分配给种子和附属繁殖结构的生物量却大。例如一枝黄花(*Solidago* spp.)的繁殖分配与植物个体大小和生境的成熟性成反比关系就是一个很好的例证^[40]。Werner & Platt 在研究弃耕地和成熟草原中的 *Solidago* spp. 的过程中发现种子大小与植物所处生境及其演替状态有关,演替晚期阶段即成熟草原中的瘦果平均重量要比演替早期阶段即弃耕地中的重得多^[41]。干旱荒漠基本上属于演替初期的生境,不存在光照竞争,所以小种子更容易占据生境。

2.3 散布期

种子散布是寻求最佳萌发空间的过程,是指种子借助某种外部力量,如风、水流等物理因素和哺乳动物、鸟类、鱼类及昆虫等生物因素的空间传播过程。良好的散布能力与种子小型、具有良好的附属散布结构、生活力持续时间短及固有的休眠习性差等综合特征相伴。干旱荒漠中大多数植物的种子都具有良好的散布结构,如种翅、种毛、果翅、果毛等,分配到散布结构中的能量越多,则散布能力就越强。由于这些结构能缓冲种子下落的速度,也就增大了种子散布的距离。在水平风速恒定的条件下,如果种子释放的高度越高,散布距离就越大;下落速度越慢,上升气流的作用越大,远距离散布的机会也就越大。由于干旱荒漠中植被密度较低,且地表蒸发量大,有足够的上升气流,这对种子的借风传播是十分有利的。在长期自然选择和物种进化适应的历程中,干旱荒漠中植物的种子形成了许多利于风力传播的特征^[42,43],新疆古尔班通古特沙漠中的绝大多数高等植物,从乔木类型的胡杨(*Populus euphratica*)、红柳(*Tamarix* spp.)、梭梭(*Haloxylon ammodendron*),到灌木类型的沙拐枣(*Calligonum* spp.)、灌木蓼(*Atraphaxis* spp.),以及草本类型的蒿(*Artemisia* spp.)、鼠毛菊(*Wpilasica carolasia*)、花花柴(*Karelinia* spp.)、猪毛菜(*Salsola* spp.)、沙蓬(*Agriophyllum arearius*)、刺沙蓬(*Salsola ruthenica*)、角果藜(*Ceratocarpus arenarius*)、角果毛茛(*Ceratocephalus orthoceras*)、大叶白麻(*Poacynun hendersonni*)、补血草(*Limonium eximium*)、芦苇(*Phragmites communis*)、三芒草(*Aristida pennata*)、独尾草(*Eremurus anisopterus*)等几十种植物都具有明显的适风传播的特征。

3 生理代谢水平的趋同适应

3.1 荒漠植物碳同化途径的趋同

C_3 植物中 C_4 途径的发现是伴随着 C_4 途径的发现而被发现的^[44]。20 世纪 60 年代中期, Kortschack 和 Hatch 分别在对夏威夷和澳大利亚甘蔗(*Saccharum officinarum*)的研究中,发现有一特殊的 CO_2 固定途径,即 C_4 双羧酸途径,后来的研究发现绝大多数热带和亚热带草本植物都有此途径。据统计, C_4 植物在被子植物中共

有 1324 种,分属于 20 科,其中禾本科 (Gramineae) 中最多,占已知总数的 75 %,另外莎草科 (Cyperaceae),藜科 (Chenopodiaceae),大戟科 (Euphorbiaceae),苋科 (Amaranthaceae) 和菊科 (Compositae) 等都有较多的数量^[45]。随着研究的日益深入,人们发现 C₃ 植物和 C₄ 植物的区分并非是绝对的^[46],环境因子能导致 C₃ 途径向 C₄ 途径的转化。Ueno 等发现两栖类植物荸荠已经进化成在不同的生长条件下具有不同的光合途径,在陆生条件下表现出 C₄ 代谢特征,而在水生条件下则表现为 C₃ 植物特征^[47]。Tease 发现在高温条件下黄花菊类似 C₄ 途径的特征表现增强^[48]。Reiskind 发现黑藻 (*Hydrilla*) 极易通过诱导出现类似 C₄ 途径的特征,从而提高 CO₂ 的同化率^[49]。

许多适应干旱环境的肉质植物,如仙人掌科 (Cactaceae),百合科 (Liliaceae),凤梨科 (Bromeliaceae),大戟科 (Euphorbiaceae),景天科 (Crassulaceae) 的肉质化植物,都具有气孔稀少,下陷,夜间开放而白天关闭,经济用水等生态学特点。其光合作用过程比较特殊,夜间气孔开放时,吸收并固定 CO₂ 形成苹果酸等有机酸,白天有机酸释放出 CO₂ 供光合作用所需,此代谢途径被称为 CAM 途径,即景天酸代谢途径。这种巧妙的经济用水与光化学过程的协调,是植物对干旱,高温环境长期趋同适应的结果。最近的研究证明此种代谢途径中的有机酸能中和植物在高温,干旱环境中代谢时所产生的氨类,以避免植物氨中毒,从而提高植物的耐旱能力^[50]。

禾本科植物中完全属于 C₄ 植物的画眉草亚科分布在热带,亚热带的干燥地区。黍亚科中 C₄ 型的细柄草属在降雨量季节性变化大的热带季风地区较多。兼有 C₃, C₄ 两型的黍属则主要分布在年平均降雨量多的美洲大陆热带地区。从日本禾本科植物的分布来看,发现 C₄ 植物所占的比例从北海道的十胜为 21.6 %,到石垣岛为 82.6 %,随南下而变高,与纬度和年均温度呈极显著的相关性。根据在缅甸、印度、斯里兰卡、巴基斯坦的调查表明,尽管包括各种气候条件,但这些地区 C₄ 植物的比例高达 70 %~80 %,生存在塔尔沙漠里的 85 种禾本科植物中有 84 种是 C₄ 型的。据在智利和加利福尼亚沙漠的调查结果,CAM 植物占据了整个群落的 25 %,在高等植物能生存的最干燥地区,CAM 植物确实表现出高度的优势。总之,可以认为 C₄ 植物以其对高温,强光及干燥条件的光合适应,使其分布在热带、亚热带为中心的干燥地区^[51];CAM 植物则借其对干燥条件的的光合和形态的双重适应,主要分布在沙漠里^[52]。而 C₃ 植物在光合作用方面除光合适宜温度偏低以外,未显示出其它的特殊适应,可能是因为较低的温度下生长良好,或者获得了固氮能力(如豆科植物),以及根系发达,生活类型多样化等,适应了各自的生活环境,从而广泛地分布于以温带为中心的地区^[45]。可见高等植物光合作用碳同化途径的生态地理分布规律是植物对干旱环境长期趋同适应的结果。

3.2 荒漠植物次生代谢产物的趋同

旱生植物的生理趋同不仅表现在物种初生代谢的碳同化途径方面,而且亦体现为其次生代谢的趋同适应。植物界的次生代谢产物种类繁多,方便起见就以生物碱为例来进行说明。生物碱是一类含氮的化合物,1840 年就有研究生物碱作用的文章报道^[53]。生物碱是植物源生理活性物质中最大的一类,由于其多样的生理功能,尤其是特殊的药理功效(抗癌,抑制肿瘤,避孕,消炎抑菌等),而成为植物学,化学,药学等学科的研究热点之一。20 世纪 50 年代已知的生物碱有 800 种,60 年代末已达 2000 种,70 年代末已知的生物碱种类超过了 6000 种,有人认为这个数目仅占植物界生物碱种类总数的 10 %~20 %^[53]。据不完全统计,在 1975~2000 年的 25 年间就发表了 8919 篇有关生物碱的研究论文。尽管生物碱的生物合成是受基因控制的,但每种植物由于受环境的影响所产生的生物碱在浓度和数量上均有明显的变化。环境条件(如光、温度、土壤湿度、海拔高度、土壤养分等)既影响植物的光合、呼吸与蒸腾,也影响其生物碱的形成和积累。大量的研究表明,干旱环境能促进植物生物碱的生物合成^[54~56]。据 Waller & Nowacki 的报道,70 %以上的植物是不产生生物碱的,而在荒漠植物区系中 60 %以上的植物都积累生物碱。金鸡纳树在雨季不形成喹宁;Kuzmenko 和 Tikhvinska 发现生长在土壤相对含水量较高(90 %)的大田里的烟草,只产生微量的烟碱,而生长在土壤相对含水量较低(30 %)的大田里的烟草烟碱的含量较高^[53]。Sharapov 的研究得出类似的结果:在多雨年份羽扇豆 (*Lupinus*) 中生物碱的含量比正常年份大大地减少,而在特别干燥的年份其生物碱的含量则明显增高^[53]。许多实验结果表明热

带干燥环境有利于罂粟 (*Papaver somniferum*) 生物碱的合成与积累。生长在夏季比较凉爽,生长在气候潮湿的波兰的罂粟中吗啡的含量仅为 0.36%,而在夏季炎热,干燥的匈牙利其吗啡含量却超过了 0.41%的水平,且已证明降雨对罂粟吗啡碱的形成确实是个主要影响因子,因为生长在波兰和前苏联相同纬度下的同一个品种,生长在前苏联干燥的气候条件下的罂粟中吗啡碱的含量显著地高于波兰的种群^[53]。Hofe M 的研究结果也指出干旱处理明显提高了 *Tabernaemontana pachysiphon* Stapf (Apocynaceae) 叶与根中生物碱的含量^[57]。

4 分子水平的趋同适应

植物受水分胁迫时,体内脯氨酸与脱落酸 (ABA) 的含量及 SOD 等的活性会迅速升高的现象已多有报道^[58,59],作为渗透调节物质的脯氨酸及脱落酸在一定强度的胁迫条件下能提高植物的抗旱性能,这已是众所周知的植物对干旱环境的趋同反应。对脱落酸的研究以前主要集中在细胞水平上,如通过对保卫细胞的作用而影响到气孔的开闭等。近十年来由于分子生物学研究手段的渗透,对脱落酸的研究也逐步向分子水平深入。大量可被 ABA 诱导表达的基因——ABA 应答基因 (RAB 基因) 已被克隆和分析^[59~62],对多种 ABA 诱导蛋白及其性质和功能已做了深入的研究和报道^[63,64]。

在对不同水分环境中生长的同种植物的对比研究之后,人们发现干旱环境能诱导多种植物产生一些特殊的蛋白质,称之为逆激蛋白或脱水蛋白 (dehydrin)。脱水蛋白的最初研究始于 Mundy 对水稻中 RAB21 蛋白的报道^[65],后来人们发现谷物发育后期的胚胎或干旱胁迫下的幼苗中均能诱导大量的脱水蛋白得以表达,其含量可达植物可溶性蛋白总量的 1%,其结构、功能以及基因表达与调控引起了植物学界的普遍关注,并成为最近 10a 来的研究热点之一,迄今为止至少已进行了 320 例该方面的研究(据发表结果的不完全统计)。目前的研究结果证明各种不同的植物脱水蛋白具有相似的结构、功能及表达调控机制。

脱水蛋白最主要的特征在于其结构上的保守性^[66]。在对 55 种完整的脱水蛋白氨基酸测序后发现,都含有一个富含赖氨酸的片段,即 EKKGMDKIKEKLP,称之为 K 片段,该片段可重复出现,不同的脱水蛋白中具有不同拷贝数的 K 片段,一般在 1~11 个范围内变动。由 K 片段可形成一个兼亲性 (amphipathic) 的 α 螺旋。从代谢和物种进化的角度来分析,目前多数学者认为脱水蛋白是植物对干旱胁迫的一种积极的适应性的保护反应。

为了了解这些蛋白在植物逆境应答中的作用,Shinozaki & Yamaguchi^[67],Shinozaki 等^[68]从拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 中克隆了 40 多个干旱诱导基因,并将克隆到的基因序列与基因库中已知功能的序列相比较,经分析后认为脱水胁迫诱导蛋白的功能大致可分为两种类型,一类是在植物的干旱抗性中直接起作用的蛋白质,另一类是在信号转导和逆激基因表达过程中起调节作用的一类蛋白质,前者又可细分为五种:第一种是水通道蛋白。这类蛋白可通过改善细胞膜对水分的通透性,减小水分扩散的阻力而形成水运输通道,便于从环境中积极主动地吸收水分,从而使处于脱水胁迫下的细胞能够保持一定的膨压,以维持植物的正常生命活动。第二种是保护生物大分子以及细胞内膜系统的蛋白质。由于含有能形成兼亲性 α 螺旋的保守氨基酸序列单元,故一般具有较好的热稳定性,并可创造一种起保护作用的水相环境,可防止其它蛋白质的进一步变性,甚至能使已变性的蛋白质复性,特别是与已知的可溶性小分子溶质,如蔗糖、脯氨酸、甜菜碱等,联合作用时,其保护作用会更为突出,因此有人认为这种蛋白实际上起着蛋白质分子伴侣的作用^[68]。第三种是合成渗透保护性物质的关键酶类。这类酶可通过诱导渗透保护性物质的生物合成来降低细胞的渗透势,促进植物的水分吸收,提高植物抗干旱胁迫的能力。第四种是具有保护作用的酶类,如巯基蛋白酶等,此酶可降解已变性的蛋白质,为新蛋白质的合成提供原料。第五种是具有解毒作用的酶类,如 SOD 等,以还原消除植物在逆境下所产生并积累的多余自由基,避免多余自由基对植物的损害,从而提高植物抗干旱胁迫的能力。

Godoy 等的研究表明甘露醇处理番茄 (*Spinacia oleracea*) 时能诱导番茄 TAS14 基因的大量表达,说明该基因的表达很可能是受渗透调节控制的;而且当用外源氯化钠和 ABA 处理时,同样也能诱导该基因的大量表达^[67~73]。脱水蛋白的表达不仅受环境的诱导而且其表达还具有组织特异性,TAS14 基因在茎和叶中能大量表达,但在根中的表达量却非常少。Marttila 等发现脱水蛋白的表达要受植物发育阶段的影响^[74]。Shinozaki &

Yamaguchishinozaki 详细地研究了脱水胁迫下基因的表达调控,认为有 4 条信号传导途径,其中 2 条依赖于 ABA^[65,75]。

5 回顾与展望

回顾以往的研究历史,不难发现植物对干旱环境的趋同适应可体现在不同的层面上。迄今为止已由过去描述性的静态研究发展到了现今定量的动态研究,由直观的形态适应的描述逐步深入到了对生活史特征、生理生化代谢途径得研究以及对适旱的分子机制的探讨。以上各层次的研究尽管在产生时间上有先后之分,但各个领域的研究工作目前仍然方兴未艾。随着多学科的交叉,分散而具体的工作逐渐转为综合。另一个特点是研究过程中更加注重尺度效应,如在不同时空尺度上探讨植物种群的生活史特征^[76]、渗透调节物质的积累^[77]、植物次生代谢产物的形成动态^[54]、 C_3 、 C_4 及 CAM 途径的时空转化规律^[51]及逆激基因的时空表达特性^[78,79]等。第三,人们已不再满足仅对适应现象的认识,逐步深入的研究将揭示现象背后的实质性原因,但对内在机理的捕捉和揭示依赖于各方面具体研究素材的不断充实和研究手段的不断深入。在此过程中已越来越重视将人工控制下的实验结果与野外自然条件下的实验结果进行对比分析,使结果更具说服力。现业已证明在 C_3 植物中具有 C_4 途径已毋庸置疑,但如何提高 C_3 植物中 C_4 途径同化 CO_2 的强度,则是今后的重要研究课题。目前国内外学者运用遗传育种和转基因等分子生物学手段成功地培育出具有高 C_4 光合酶活性的 C_3 植物(大豆、烟草)的例子已有报道^[80,81],并随着对脱水蛋白研究的深入,可望在不久的将来能够培育出高光效、高产量、耐干旱的谷类作物品种。西部开发已成为我国的一项重要国策,如何进行西部干旱区的生态恢复,如何做到西部资源的可持续利用,都是摆在人们面前急待解决的问题。

总之,对干旱环境下植物物种适应机制的研究以后仍将成为研究的热点问题,并逐渐走向解释阶段。研究物种在多层次上与干旱环境的协调统一,无论对干旱区的生态恢复,对抗旱、抗病虫害及高光合效率作物品种的选育,还是对干旱生境中优质、高效天然产物的发现均具有重大的指导意义,有着极其广阔的研究前景。而我国在这方面的研究起步较晚,与国外的研究相比,仍有较大差距,但我国有丰富的植物资源,尤其是极端干旱的环境中孕育了一批独特的植物物种,所以在我国开展此项工作将大有可为。

References:

- [1] Feng D P, Tan J Z, Wang M Q. Concise Biological Dictionary. Shanghai: Shanghai Dictionary Publisher, 1982.
- [2] Huang P Y. Desert. Urumqi: Xinjiang University Press, 1993.
- [3] Tobe K, Zhang L P, Qiu G Y, et al. Characteristics of seed germination in five non-halophytic Chinese desert shrub species. J. Arid Environ., 2001, 47: 191 ~ 201.
- [4] Kramer P J. Drought, Stress and the Origin of Adaptations. In: Turner N C & Kramer P J eds. Adaptation of plants to Water and High Temperature. New York: A Wiley-interscience Publication, 1980. 7 ~ 20.
- [5] Callaway R M. Positive interactions in plant communities and the individualistic-continuum concept. Oecologia, 1997, 112(2): 143 ~ 149.
- [6] Callaway R M, Aschehoug E T. Invasive plants versus their new and old neighbors: A mechanism for exotic invasion. Science, 2000, 290: 521 ~ 523.
- [7] Larcher W. Physiological Plant Ecology. Berlin: Springer, 1997.
- [8] Darwin C. The Origin of Species. 6th ed. Beijing: Business Publisher, 1997.
- [9] Oppenheimer H R. Plant-water relationship in arid and semi-arid conditions. Paris: UNESCO, 1960.
- [10] Perea M C, Ezcurrez E, León de la Luz J L. Functional morphology of a sarcocaul-lescent desert scrub in the bay of La Paz, Baja California Sur, Mexico. J. Arid Environ., 2005, 62: 413 ~ 426.
- [11] Forseth I N, Ehleringer J R. Solar tracking response to drought in a desert annual. Oecologia, 1980, 44(2): 159 ~ 163.
- [12] Kao W Y, Forseth I N. Diurnal leaf movement, chlorophyll fluorescence and carbon assimilation in soybean grown under different nitrogen and water availabilities. Plant Cell Environ., 1992, 15(6): 703 ~ 710.
- [13] Powles S B, Björkman O. Leaves movement in the shade species *Oxalis oregan* all role in protection against injury by intense light. Washington Yearb. Carnegie Inst. 1981, 80: 63 ~ 66.
- [14] Shields L M. The evolution mechanism in leaves of certain xeric grasses. Phytomorphology, 1951, 1(3): 225 ~ 241.
- [15] Fahn A. Plant Anatomy. 3rd ed. Nanjing: Nanjing University Press, 1990.
- [16] Esau K. Anatomy of Seed Plants. 2nd ed. New York: Wiley, 1997.
- [17] Fahn A. Plant Anatomy. 2nd ed. Oxford: Pergamon Press, 1974.
- [18] Kuminerow J. Adaptation of roots in water-stressed native vegetation. In: Turner N C & Kramer P J eds. Adaptation of Plants to Water and High Temperature. New York: A Wiley-interscience Publication, 1980. 57 ~ 60.
- [19] Harper J L. A Darwinian approach to plant ecology. J. Ecol., 1967, 55: 247 ~ 270.

- [20] Cole L. The population consequences of life history phenomena. *Qua. Rev. Biol.*, 1954, 29:103 ~ 137.
- [21] Steans S C. A new view of life history evolution. *Oikos*, 1980, 35:266 ~ 281.
- [22] Wilbur H M. Environmental certainty, trophic level and resource availability in life history evolution. *Am. Nat.*, 1974, 108:805 ~ 817.
- [23] Wilbur H M. Life history evolution in seven milkweeds of the genus *Asclepins*. *J. Ecol.*, 1976, 64:223 ~ 240.
- [24] Andersson S. Seed size as a determinant of germination rate in *Crepis tectorum* (Asteraceae): Evidence from a seed burial experiment. *Can. J. Bot/Rev. Can. Bot.*, 1996, 14(4):568 ~ 572.
- [25] Cohen D. A general model of optimal reproduction in a randomly varying environment. *J. Ecol.*, 1968, 56:219 ~ 228.
- [26] Cohen D. Optimizing reproduction in a randomly varying environment. *J. Theor. Biol.*, 1966, 12:119 ~ 129.
- [27] Went F W. Ecology of desert plants. The effect of rain and temperature on germination and growth. *Ecology*, 1949, 30:1 ~ 13.
- [28] Went F W. Ecology of desert plants. Observations on germination in the Joshua Tree National Monument, California. *Ecology*, 1948, 29:242 ~ 253.
- [29] Went F W. The dependence of certain annual plants on shrubs in southern California deserts. *Bull. Torrey Bot. Club*, 1942, 69:110 ~ 114.
- [30] Wang Z L, Xu Y Q, Wang G. Germination strategies of annual sandy plants under limited precipitation. *J. Lanzhou University (Nature Science)*, 1998, 34(2):98 ~ 103.
- [31] Meyer S E, Pendleton B K. Factors affecting seed germination and seedling establishment of a long-lived desert shrub (*Coleogyne ramosissima*: Rosaceae). *Plant Ecol.*, 2005, 178 (2): 171 ~ 187.
- [32] Tobe K, Zhang L P, Omasa K. Seed germination and seedling emergence of three *Artemisia* species (Asteraceae) inhabiting desert sand dunes in China. *Seed Sci. Res.*, 2006, 16 (1): 61 ~ 69.
- [33] Tobe K, Zhang L P, Omasa K. Seed germination and seedling emergence of three annuals growing on desert sand dunes in China. *Ann. Bot.*, 2005, 95 (4): 649 ~ 659.
- [34] Wang Z L, Wang G, Liu X M. Germination strategy of the temperate sandy desert annual chenopod *Agriophyllum squarrosum*. *J. Arid Environ.*, 1998, 40: 69 ~ 76.
- [35] Li X Y, Ma M, Cui D F, *et al.* Analysis on characteristics of species diversity in Xinjiang. *J. Shihezi University*, 1998, 2(4): 289 ~ 303.
- [36] Jiang R F. The Preliminary research on the characteristics of the biology and ecology of the early spring plants near to Urumqi. *Acta Phytocologica et Geobotanica*, 1992, 16(4):354 ~ 362.
- [37] Mao Z M, Zhang D M. The conspectus of ephemeral flora in northern Xinjiang. *Arid Zone Res.*, 1994, 11(3):1 ~ 26.
- [38] Pan W B, Huang P Y. The ecology of four ephemeral plants. *Acta Phytocologica Sinica*, 1995, 19(1): 85 ~ 91.
- [39] Pianka E R. On r- and k-selection. *Am. Nat.*, 1970, 104:592 ~ 597.
- [40] Abrahamson W G, Gadgil M. Growth from and reproductive effort in goldenrods (*Solidago*, Compositae). *Am. Nat.*, 1973, 107:651 ~ 661.
- [41] Werner P A, Platt W J. Ecological relationships of co-occurring goldenrods (*Solidago*: compositae). *Am. Nat.*, 1976, 110(10):959 ~ 971.
- [42] Wang S M, Zhang X, Lia Y, *et al.* Spatial distribution patterns of the soil seed bank of *Stipagrostis pennata* (Trin.) de Winter in the Gurbantonggut Desert of north-west China. *J. Arid Environ.*, 2005, 63: 203 ~ 222.
- [43] Marone L, Rossi B E, Horno M E. Timing and spatial patterning of seed dispersal and redistribution in a South American warm desert. *Plant Ecol.*, 1998, 137 (2): 143 ~ 150.
- [44] Casati P. An intermediate form of NADP-malic enzyme from the C3-C4 intermediate species *Flaveria floridana*. *Plant Sci.*, 1999, 147: 101.
- [45] Zhong Z C. The classification, physioecology and geographic distribution of C3, C4 and CAM plants. In: Zhong Z C ed. *Advance in Plant Ecology*. Chongqing: Southwest China Normal University Press, 1997. 147 ~ 150.
- [46] Rowan F S. C4 photosynthesis in terrestrial plants does not require Kranz anatomy. *Trends Plant Sci.*, 2002, 7: 283 ~ 285.
- [47] Ueno O, Samejima M, Muto S, *et al.* Photosynthetic characteristics of an amphibious plant, *Eleocharis vivipara*-expression of C-4 and C-3 modes in contrasting environments. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1988, 85(18):6733 ~ 6737.
- [48] Tease P. Intraspecific variation for CO₂ compensation point and differential growth among variants in a C3-C4 intermediate plant. *Oecologia*, 1995, 102(3): 371 ~ 376.
- [49] Reiskind J B, Madsen T V, VanGinkel L C, *et al.* Evidence that inducible C-4-type photosynthesis is a chloroplastic CO₂-concentrating mechanism in hydrilla, a submersed monocot. *Plant Cell Environ.*, 1997, 20(2):211 ~ 220.
- [50] Liu Z Q, Zhang S C. *Resistance Physiology of Plant*. Beijing: Agricultural Publishers of China, 1994.
- [51] Sage R F. The evolution of C4 photosynthesis. *New Phytologist*, 2004, 161 (2): 341 ~ 370.
- [52] Silva H, Acevedo E, Silva P. Anatomy of the photosynthetic tissue in ten taxa of *Opuntia* established to the mediterranean arid zone of Chile. *Revista Chilena De Historia Natural*, 2001, 74 (2): 341 ~ 51.
- [53] Waller G R, Nowacki E K. *Alkaloid Biology and Metabolism in Plants*. Beijing: Science Press, 1978.
- [54] Ainouche A, Greinwald R, Witte L, Huon A. Seed alkaloid composition of *Lupinus tassilius* Maire (Fabaceae: Genisteae) and comparison with its related rough seeded lupin species. *Biochem Syst Ecol*, 1996, 24 (5): 405 ~ 414.
- [55] El-Shazly A M, Dora G, Wink M. Alkaloids of *Haloxylon salicornicum* (Moq.) Bunge ex Boiss. (Chenopodiaceae). *Pharmazie*, 2005, 60 (12): 949 ~ 952.
- [56] Bustamante R O, Chacon P, Niemeyer H M. Patterns of chemical defences in plants: an analysis of the vascular flora of Chile. *Chemoecology*, 2006, 16 (3): 145 ~ 151.
- [57] Hoft M, Verpoorte R, Beck E. Growth and alkaloid patterns of roots of *Tabernaemontana pachysiphon* and *Rauvolfia mombasiana* as influenced by environmental factors. *Bot. Acta*, 1998, 111(3): 222 ~ 230.
- [58] Zhou R L, Wang H O, Zhao H L. Response of protective enzymatic system in desert plants grown in different kinds of dunes to atmosphere dehydration and high temperature. *J. Desert Res.*, 1999, 19 (Supp. 1):49 ~ 54.
- [59] Liang Z S, Kang S Z, Gao J F. Plant sensation and transduction of root signals and regulation of water use in dry soil conditions. *Agric. Res. Arid Areas*, 1999, 17(2): 72 ~ 78.

- [60] Marcotte W R. Absciscic acid responsive sequences from the Em gene of wheat. *Plant Cell*, 1989, 1:969 ~ 976.
- [61] Bray E A. Absciscic Acid. In: Davies W J & Jones H G eds. *Physiology, Biochemistry*. Oxford: Bios Scientific Publishers, 1991. 81 ~ 98.
- [62] Mundy J, Yamaguchishinozaki K, Chua N F. Nuclear proteins bind conserved elements in the absciscic acid-responsive promoter of a rice rab gene. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1990, 87:1406 ~ 1410.
- [63] Ditzer A, Bartels D. Identification of a dehydration and ABA-responsive promoter regulon and isolation of corresponding DNA binding proteins for the group 4 LEA gene CpC₂ from *C-platanineum*. *Plant Mol. Biol.*, 2006, 61 (4-5): 643 ~ 663.
- [64] Kim J B, Kang J Y, Kim S Y. Over-expression of a transcription factor regulating ABA-responsive gene expression confers multiple stress tolerance. *Plant Biotech. J.*, 2004, 2 (5): 459 ~ 466.
- [65] Yamaguchi-Shinozaki K, Koizumi M, Urao S, *et al.* Molecular-cloning and characterization of 9 cDNAs for genes that are responsive to desiccation in *Arabidopsis-thaliana*-sequence-analysis of one cDNA clone that encodes a putative transmembrane channel protein. *Plant Cell Physiol.*, 1992, 33(3):217 ~ 224.
- [66] Dure L, Crouch M, Harada J, *et al.* Common amino-acid sequence domains among the LEA proteins of higher-plants. *Plant Mol. Biol.*, 1989, 12(5): 475 ~ 486.
- [67] Mundy J, Chua N H. Absciscic-acid and water-stress induce the expression of a novel rice gene. *EMBOJ*, 1988, 7(8):2279 ~ 2286.
- [68] Close T J. Dehydrins: Emergence of a biochemical role of a family of plant dehydration proteins. *Physiol. Plant*, 1996, 97(4):795 ~ 803.
- [69] Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. Gene expression and signal transduction in water-stress response. *Plant Physiol.*, 1997, 115(1):327 ~ 334.
- [70] Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. Molecular responses to drought stress. In: Sato K, Murata N ed. *Stress Responses of Photosynthetic Organisms*. Amsterdam: Elsevier, 1998. 141 ~ 163.
- [71] Gdoy J A, Lunar R, Torresschumann S, *et al.* Expression, tissue distribution and subcellular-localization of dehydrin TAS14 in salt-stressed tomato plants. *Plant Mol. Biol.*, 1994, 26 (6):1921 ~ 1934.
- [72] Saavedra L, Svensson J, Carballo V, *et al.* A dehydrin gene in *Physcomitrella patens* is required for salt and osmotic stress tolerance. *Plant J.*, 2006, 45 (2): 237 ~ 249.
- [73] Deng Z X, Pang Y Z, Kong W W, *et al.* A novel ABA-dependent dehydrin ERD10 gene from *Brassica napus*. *DNA Sequence*, 2005, 16 (1): 28 ~ 35.
- [74] Marttila S, Tenhola T, Mikkonen A. A barley (*Hordeum vulgrel*) protein, HVA1, is abundant in protein storage vacuoles. *Planta*, 1996, 199(3):602 ~ 611.
- [75] Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K, Mizoguchi T, *et al.* Molecular responses to water stress in *Arabidopsis thaliana*. *J. Plant Res.*, 1998, 111(3):345 ~ 351.
- [76] Li B, Suzuki J I, Hara T. Latitudinal variation in plant size and relative growth rate in *Arabidopsis thaliana*. *Oecologia*, 1998, 115(3):293 ~ 301.
- [77] Wang X, Hou P, Yin L-K, *et al.* Effect of soluble substance of *Tamarix* under soil-water stress slowly. *Arid Zone Res.*, 1999, 16(2):6 ~ 11.
- [78] Egertonwarburton L M, Balsamo R A, Close T J. Temporal accumulation and ultrastructural localization of dehydrins in *Zea mays*. *Physiol. Plantarum*, 1997, 101(3):545 ~ 555.
- [79] Artlip T S, Callahan A M, Bassett C L, *et al.* Seasonal expression of a dehydrin gene in sibling deciduous and evergreen genotypes of peach (*Prunus persica* (L) Batsch). *Plant Mol. Biol.*, 1997, 33 (1): 61 ~ 70.
- [80] Gehlen J, Panstruga R, Smets H, *et al.* Effects of altered phosphoenolpyruvate carboxylase activities on transgenic C₃ plant *Solanum tuberosum*. *Plant Mol. Biol.*, 1996, 32(5):831 ~ 848.
- [81] Gallardo F, Miginiacmaslow M, Sangwan R S, *et al.* Monocotyledonous C₄ NADP(+) -Malate dehydrogenase is efficiently synthesized, targeted to chloroplasts and processed to an active form in transgenic plants of the C₃ dicotyledon tobacco. *Planta*, 1995, 197(2):324 ~ 332.

参考文献:

- [1] 冯德培,谈家桢,王鸣歧. 简明生物学词典. 上海:上海辞书出版社,1982.
- [2] 黄培祐. 荒漠. 乌鲁木齐:新疆大学出版社,1993.
- [8] Darwin Ch. 周建人,叶笃庄,方宗熙译. 物种起源. 北京:商务印书馆,1997.
- [15] Fahh A. 吴树明,刘德仪译. 植物解剖学(第三版). 南京:南京大学出版社,1990.
- [30] 王宗灵,徐雨清,王刚. 沙区有限降水制约下一年生植物种子萌发与生存对策研究. 兰州大学学报,1998,34(2):98 ~ 103.
- [35] 李学禹,马森,崔大方,等. 新疆植物物种多样性特点分析. 石河子大学学报,1998,2(4):289 ~ 303.
- [36] 蒋瑞芬. 乌鲁木齐附近早春植物生物学和生态学特性的初探. 植物生态学与地植物学学报,1992,16(4):354 ~ 362.
- [37] 毛祖美,张佃民. 新疆北部早春短命植物区系纲要. 干旱区研究,1994,11(3):1 ~ 26.
- [38] 潘伟斌,黄培祐. 四种短命植物的生态学特点. 植物生态学报,1995,19(1):85 ~ 91.
- [45] 钟章成. C₃, C₄ 与 CAM 植物的分类学,生理生态学以及地理分布的研究. 见:钟章成主编. 植物生态学进展. 重庆:西南师范大学出版社,1997. 147 ~ 150.
- [50] 刘祖祺,张石城. 植物抗性生理学. 北京:中国农业出版社,1994.
- [53] Waller G R, Nowacki E. K. 朱太平,冬绍华,马忠武,等译. 植物生物碱的生物合成与代谢. 北京:科学出版社,1978.
- [58] 周莲蓬,王海鸥,赵哈林. 不同类型沙地植物保护酶系统对干旱、高温胁迫的响应. 中国沙漠,1999,19(增刊):49 ~ 54.
- [59] 梁宗锁,康绍忠,高俊凤. 植物对土壤干旱信号的感知、传递及其水分利用的控制. 干旱地区农业研究,1999,17(2):72 ~ 78.
- [77] 王霞,侯平,尹林克,等. 水分胁迫对柽柳植物可溶性物质的影响. 干旱区研究,1999,16(2):6 ~ 11.