

第十二章 植物的抗性生理



Figure 26-2 The desert east of Phoenix, Arizona, on the northern edge of the horse latitudes. A giant saguaro (pronounced sah-WAH-ro) cactus dominates the picture, with a much smaller cholla (CHAW-yuh) at its base and to the left. Numerous desert shrubs dominate the vegetation; the Superstition Mountains are in the background. The photograph was taken in mid-July. (Saguaro is *Cereus giganteus*; cholla is an *Opuntia* species, a common desert genus with many species. Photograph by F. B. Salisbury.)

目录

- 1 抗性生理通论
- 2 植物的抗旱性
- 3 植物的抗寒性
  - 3.1 抗冻性
  - 3.2 抗冷性
- 4 植物的抗涝性

前言

植物或作物的一生完全生活在绝对顺适的环境中的情况是罕见的，它们时常会遭遇这样或那样的不适环境因素（逆境）的胁迫，逆境影响它们的生存、生长与繁殖，从而限制它们的分布、产量与品质。

据统计，地球上比较适于栽培作物的土地不足10%，其余全为干旱和半干旱地、盐碱土、冷土等。所以，恶劣的气候、土壤盐碱有毒离子、病虫害危害仍然是限制作物生产的最重要因素。

据报道，由于气候与土壤逆境（非生物逆境）的原因，美国主要农作物的产量水平只是其遗传潜力的22% (Boyer,1982)。

就水稻而言，其产量也只发挥了其潜力的2-3成。据研究，水稻的遗传潜力可达20 t.ha<sup>-1</sup>左右，而实际全球水稻平均单产仅为 3.8 t.ha<sup>-1</sup>（中国为6.3 t.ha<sup>-1</sup>，FAO,1999），与最高产量差距甚远，这在很大程度上也是因为各种逆境的限制。

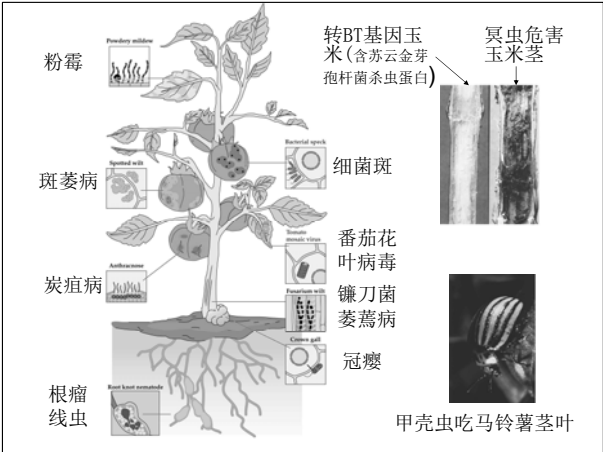
湖南三大自然灾害（除病虫害）是：湘南的旱灾；湘北的涝灾；春季寒潮与秋季寒露风。给水稻稳产与高产带来很大的威胁。

因此,研究植物的抗逆性生理，提高作物的抗逆性，对于确保作物稳产、高产具有十分重要的意义。

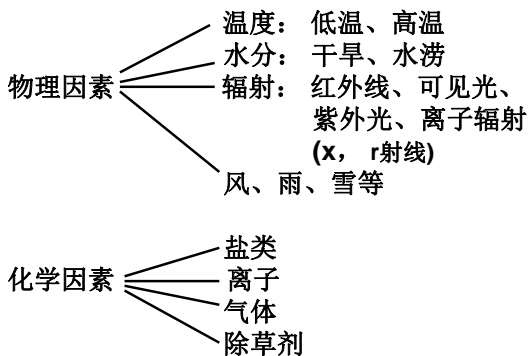
1 抗性生理通论

1.1 逆境及其种类

- 1.1.1 逆境 (Stress)：指对植物生存与生长发育不利的各种环境因素的总称, 又称胁迫, 如干旱, 低温等。
- 1.1.2 逆境种类
  - 生物逆境：其它生物的伤害或竞争, 包括病害, 虫害, 杂草等。



## ●非生物逆境:



## 1.2 抗逆性及其方式

### 1.2.1 抗逆性 (Resistance, Hardiness)

植物对逆境的适应性和抵抗力叫抗逆性,如抗旱性,抗寒性等。

### 1.2.2 抗逆性方式

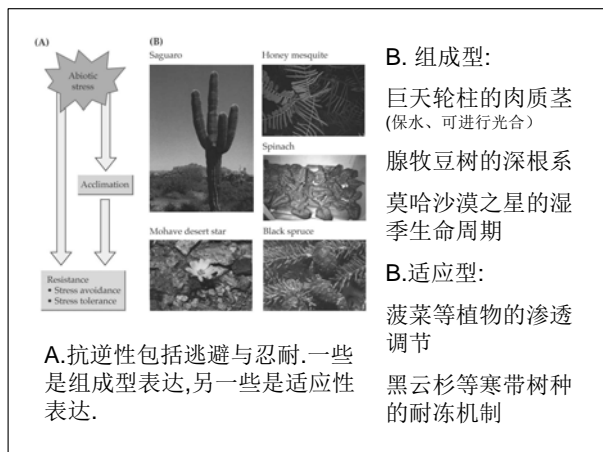
#### ①逆境逃避 (Stress avoidance)

●空间隔离: 仙人掌, 旱稻 (开源节流)

●时间隔离: 沙漠短命植物

#### ②逆境忍耐 (Stress tolerance)

生理生化方面的适应性变化



## 1.3 逆境对植物生理代谢的影响

逆境 (低温, 干旱等) → 膜结构损坏 → 膜透性、膜酶活性改变 → 生理生化变化:

光合下降

呼吸异常

- 冰冻、高温、盐渍、淹水: 呼吸下降
- 低温、干旱: 呼吸先升后降
- 病菌感染: 呼吸上升

可溶性物质增加: 如糖类, 游离氨基酸等.

激素浓度改变: IAA, GA, CTK下降; ABA, Eth升高

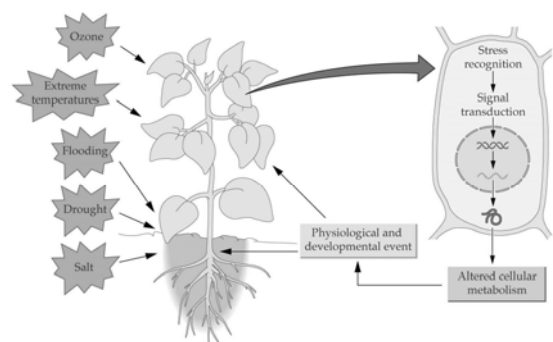
## 1.4 植物抗逆的生理生化基础

### 1.4.1 生物膜与抗逆性

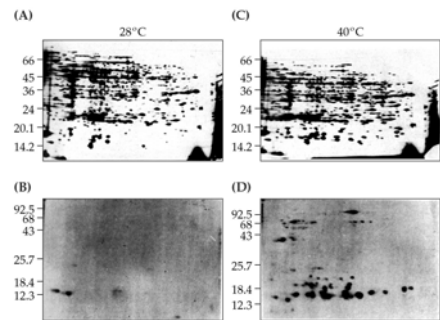
研究表明: 膜脂不饱和脂肪酸含量越高, 不饱和度越高, 抗寒性越强。

有人认为: 逆境下, 膜蛋白越能维持活性, 抗逆性越强。

### 1.4.2 逆境蛋白 (胁迫蛋白) 与抗逆性



①热激蛋白:高温诱导大量表达的蛋白。已发现几十种. 属于5个蛋白质家族: Cpn60, Cpn70, Cpn90, Cpn100及小分子量(17~30KD)的Cpn. 近年来发现其中很大一部分为监护蛋白(Chaperone, Cpn), 是一种辅助蛋白分子, 主要参与生物体内新生肽的运输, 折叠, 组装, 定位以及变性蛋白的复性和降解。



图示热激蛋白,A & C银染,B & D放射自显影

②低温诱导蛋白:已发现上百种低温诱导蛋白。其中在拟南芥中发现的COR6.6及油菜中发现的BN28的AA序列与两极冰水中鱼类血液中的抗冻蛋白有相识性, 鱼抗冻蛋白能结合在冰核表面, 阻止冰晶生长。

③渗透素(Osmotin):是一组阳离子蛋白。可能是盐适应过程中形成的储藏蛋白, 亲水性强。

④厌氧多肽:厌氧下形成, 有一些是酒精脱氢酶、糖酵解酶或与糖代谢有关的酶。

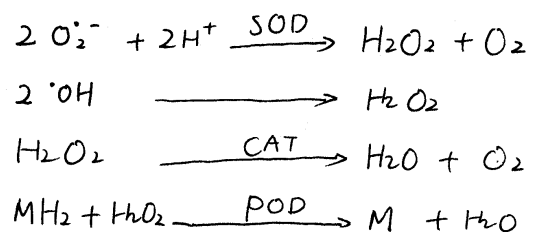
### 1.4.3 保护酶与抗逆性

植物代谢过程中会产生活性氧(reactive oxygen species, ROS)(表)。它们具有很强的氧化性, 可以氧化脂类、核酸、蛋白质等生物大分子, 伤害细胞。

化合物	简写符号	代表性结构	来源
分子氧	$O_2$ , $\Sigma$	$:\ddot{O}=\ddot{O}:$	氧气的最常见的形式
(三线基态)		$1s^2 2s^2 (2p_x)^2 (2p_y)^2 (2p_z)^2 (3s)^2 (3p_x)^2$	
单线态氧	$^1O_2$ , $\Delta$	$:\ddot{O}=\ddot{O}:$	紫外射线, 光抑制, 光合系统II的 $e^-$ 转移反应(叶绿体)
(第一激发单线态)		$1s^2 2s^2 (2p_x)^2 (2p_y)^2 (2p_z)^2 (3s)^2$	
超氧阴离子	$O_2^-$	$:\ddot{O}=\ddot{O}:\cdot^-$	线粒体 $e^-$ 转移反应, 叶绿体梅勒(Mehler)反应( $O_2$ 由光合系统I的 $P_680$ —反应中心F <sub>680</sub> 还原), 乙醇酸循环体的光呼吸, 过氧化物酶活性, 质膜, 百草枯的氧化, 固氮, 对病原体的防御, 质外体空间中 $O_2$ 和 $OH^\cdot$ 的反应
过氧化氢	$H_2O_2$	$H-\ddot{O}-\ddot{O}-H$	光呼吸, $\beta$ -氧化, 质子诱导的 $O_2^-$ 分解, 对病原体的防御
羟基自由基	$OH^\cdot$	$:\ddot{O}-H$	质外体空间中 $H$ 原子在 $O_2$ 的分解, 对病原体的防御
过氧羟基自由基	$O_2H^\cdot$	$:\ddot{O}-\ddot{O}-H$	质外体空间中 $O_2$ 和 $OH^\cdot$ 的反应
臭氧	$O_3$	$\begin{array}{c} \text{O} \\ \diagup \quad \diagdown \\ \text{O} \quad \text{O} \end{array}$	平流层的放电或紫外辐射, 对流层中化石燃料的燃烧产物与紫外辐射的反应

图 22.36 植物中有活性的各种活性氧物质的分子结构: 单线态氧, 过氧化氢, 超氧阴离子和羟基自由基及过氧羟基自由基。

植物体内存在酶和非酶抗氧化剂, 其中超氧化物歧化酶(SOD), 过氧化物酶(POD)及过氧化氢酶(CAT)属于酶抗氧化剂, 它们能将活性氧清除, 以免伤害生物大分子. 这三种酶称为保护酶。



逆境下, 保护酶系统功能受损, 自由基增多, 对细胞起伤害作用 (使膜脂过氧化并产生丙二醛等有毒物质), 导致膜结构破坏, 引起代谢紊乱, 伤害植物。因此, 逆境下保护酶活性越强, 抗逆性越强。

除了保护酶之外, 植物体内的谷胱甘肽、抗坏血酸、维生素E、胡萝卜素等非酶物质也有抗氧化的作用。

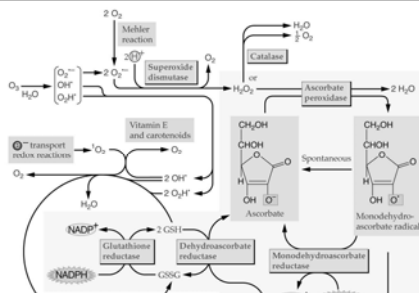
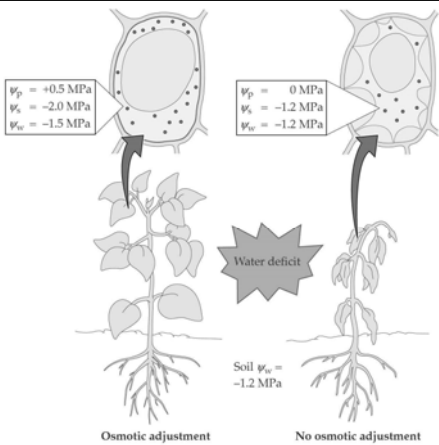


图 22.17 抗氧化剂防御系统。详细介绍了酶和非酶抗氧化剂。图中强调了抗坏血酸-谷胱甘肽循环。超氧化物歧化酶可以消除超氧化物自由基  $O_2^{\cdot -}$ 。该反应会产生过氧化氢  $H_2O_2$ 。过氧化氢可通过氧化还原酶的作用转化为水和氧气, 或通过抗坏血酸的氧化还原反应生成水。抗坏血酸可由两种机制再生。单脱氢抗坏血酸的酶促还原发生于质体中。另外, 单脱氢抗坏血酸可自发歧化为脱氢抗坏血酸。单脱氢抗坏血酸在脱氢抗坏血酸还原酶的作用下与谷胱甘肽反应, 产生抗坏血酸和氧化型的谷胱甘肽 (GSSG)。GSSG 可通过谷胱甘肽还原酶还原。此过程需要消耗 NADPH。单线态氧和羟基离子可以在谷胱甘肽途径中清除。非酶抗氧化剂, 即维生素 E 和类胡萝卜素, 也可减少单线态氧和羟基离子的破坏作用。

#### 1. 4. 4 渗透调节与抗逆性

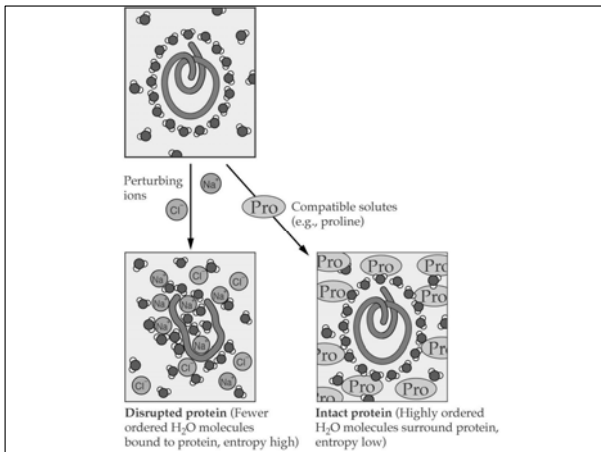
①渗透调节: 许多逆境下会产生水分胁迫 (渗透胁迫)。渗透胁迫时, 胞内溶质颗粒浓度增加, 渗透势下降, 水势降低, 吸水与保水能力增强, 这种现象叫渗透调节。渗透势下降有两方面原因: 一是细胞失水时胞内溶质浓缩; 二是细胞内溶质数量增加。其中后者作用更大。

②植物渗透调节能力越强, 抗逆性越强。



③参与渗透调节的物质主要有两类:

一是细胞内大分子分解以及重新合成的化合物, 如氨基酸, 糖等。其中Pro-与甜菜碱变化最明显; 二是从环境进入植物细胞内的无机离子, 如  $K^+$ 、 $Cl^-$ 。前者比后者更重要, 因为它们浓度的提高不会干扰细胞代谢 (图)。



④渗透调节涉及与离子运输及物质合成、分解有关的酶的基因表达。

#### 1.4.5 ABA与抗逆性

①逆境下, ABA含量升高。

②外施ABA可以提高抗逆性。

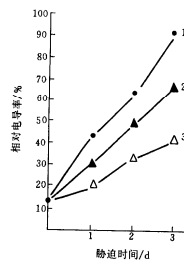


图 13-2 外加脱落酸对盐渍黄瓜幼苗子叶电解质渗透的影响  
1. 对照; 2.  $10^{-6}$  mol/L ABA 溶液;  
3.  $10^{-4}$  mol/L ABA 溶液

③ABA在交叉适应中起重要作用。

交叉适应: 植物处于一种逆境下锻炼, 能够提高对另一种逆境的适应性。如水分胁迫可提高抗寒性(图)。

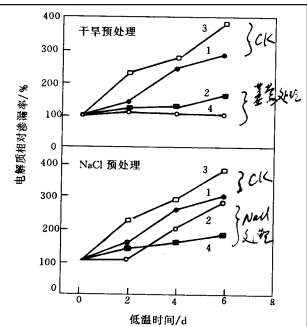


图 13-3 干旱或盐渍预处理对受冷水稻幼苗电解质相对渗透率的影响  
1, 2: 单生 1 号; 3, 4: 干旱预处理 2 号。干旱预处理—1, 3; 对照; 2, 4: 叶片稍萎蔫。NaCl 预处理—1, 3; 对照; 2, 4: 0.1 mol/L NaCl 溶液处理 24 h

#### 1.5 耐逆性与基因表达及基因表达调控

##### 1.5.1 逆境下, 许多基因的表达发生改变

采用基因芯片技术对拟南芥耐冷性、耐冻性、耐盐性、耐旱性的研究、对水稻耐盐性与耐旱性的研究以及对其它植物耐逆性的研究均表明有许多基因的表达在逆境胁迫后发生改变。

例如, Kawasaki等(2001)发现水稻在盐胁迫后, 在被检的1728个基因中, 有多达10%的基因表达改变;

近年来我们也采用基因芯片技术分析了水稻在逆境下的表达谱变化, 也发现有大量基因的表达量显著改变, 遗憾的是这些基因的功能大多不知。

Table 1 The numbers of up- and down- regulated genes in the genome of Pei'ai 64S under stresses ( $\geq 4$  fold change)

处理组合	上调数	下调数	变化总数	占全部基因%
Treatments	Up	Down	Sum of genes	% inWGT*
1LC	1771	1363	3134	6.11
2LC	1468	113	2601	5.07
2PC	697	300	997	1.94
3PC	609	351	960	1.87
2LD	818	719	1537	3.00
2PD	2284	2276	4560	8.89
3PD	142	264	406	0.79
2LH	880	933	1813	3.54
3LH	844	1016	1860	3.63

\*: whole genome transcripts

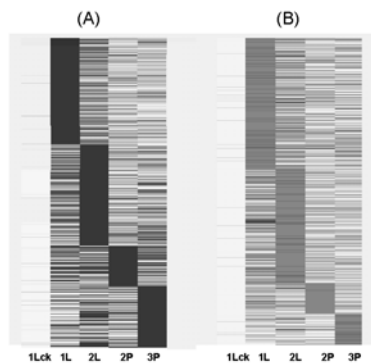


Fig. 4. Clustering of cold-induced genes. 1, 2, 3, three developmental stages of rice; ck, control; L, leaf; P, panicle.

### 1.5.2 目前已发现两条逆境信号转导途径调控耐逆相关基因表达

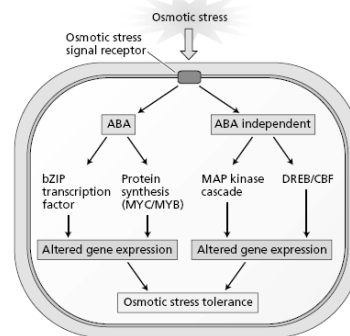
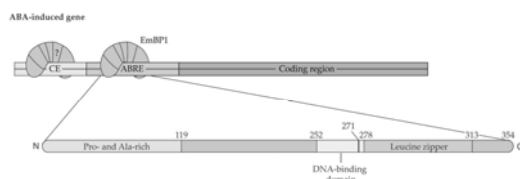


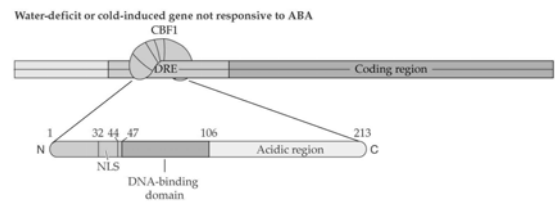
FIGURE 25-9 Signal transduction pathways for osmotic stress in plant cells. Osmotic stress is perceived by an as yet unknown receptor in the plasma membrane activating ABA-independent and an ABA-dependent signal transduction pathways. Protein synthesis participates in one of the ABA-dependent pathways involving MYC/MYB. The bZIP ABA-dependent pathway involves recognition of ABA-responsive elements in gene promoters. Two ABA-independent pathways, one involving the MAP kinase signaling cascade and the other involving DREB/CBF-related transcription factors have also been demonstrated. (After Shinozaki and Yamaguchi-Shinozaki, 2000.)

#### ● ABA dependent



图示:一种bZip的转录因子EmBP1与一个ABA诱导基因的ABA应答元件(ABRE)结合。ABRE序列特征:CACGTG

#### ● ABA independent



图示:不依赖ABA的干旱应答元件(DRE),也称C-重复,由CBF1蛋白结合。CBF1包含一个核定位信号、一个DNA结合结构域(AP2结构域)和一个酸性区域。DRE序列特征:G/ACCGAC

## 2 植物的抗旱性

### 2.1 旱害与抗旱性

2.1.1 概念:干旱对植物的危害叫旱害,植物对干旱的抵抗力或适应性叫抗旱性。

#### 2.1.2 干旱及其类型

①干旱:环境中水分少到不足以维持植物生命活动的状况。

②类型:土壤干旱与大气干旱。

●土壤干旱:指土壤缺乏植物能够利用的水分的状况。由久晴不雨而导致。土壤干旱时,水分收支失去平衡,体内水分亏缺,引起旱害。

●大气干旱:指大气温度高、相对湿度过低(<20%)的状况。由高温与干风导致,表现为干热风。大气干旱时,虽然土壤中有可利用的水分,但蒸腾过于强烈,导致植物水分收支不平衡,引起旱灾。大气干旱持续时间太长,蒸散过多,也会造成土壤干旱。在我国华北、西北及淮河流域广大地区时有大气干旱发生,对夏熟作物,尤其是小麦收成带来很大的威胁。

2.1.3 旱害的时空分布

世界近1/3的地区属于干旱地区;我国约有1/2的地区属于干旱、半干旱地区,如果把盐、碱土算在内则更多,真正比较适于耕种的土地只占10%左右。我国广大的西北、华北地区干旱问题突出,旱灾频繁,给农业生产造成巨大损失,在诸种自然灾害之中,旱害损失最大,是其它自然灾害损失之和。

即使在非干旱区,因降雨分布不均,也常常引起干旱,出现旱灾。如湖南的永州、郴州、衡阳等地。

就发生时间而言,一年四季均可发生。如夏旱、秋旱、夏秋连旱、夏秋冬连旱等。

因此,研究干旱对植物的影响与植物抗旱的生理生化机制,筛选抗旱品种,探索提高抗旱性的途径具有十分重要的理论与实际意义。引起了各国学者的高度重视,是植物生理与分子生物学的研究热点之一。

2.2 旱害的表现

旱害的表现因干旱程度、干旱持续时间长短、植物种类、器官、发育时期等因素的不同而不同。以水稻为例说明如下:

2.2.1 生长缓慢,植株矮化.

表 3 不同水稻品种株高与产量 (徐孟亮, 1996 年旱季, 湖南湘乡)

品种 (组合)	水分状况	株高 (cm)	产量 (t/h)	抗旱系数	备 注
湘辐 93-4	干旱	80.4	6.14	0.859	
	C K	91.8	7.15		
91-1	干旱	84.9	5.74	0.859	
	C K	92.5	6.68		
辐丰早 92-124	干旱	87.8	6.06	0.850	
	C K	97.1	7.13		
雪 早	干旱	95.9	3.66	0.589	倒伏
	C K	104.7	6.21		倒伏
92A-97	干旱	90.1	2.03	0.518	倒伏
	C K	97.0	3.92		倒伏
超丰早	干旱	95.5	1.45	0.343	倒伏
	C K	112.4	4.23		倒伏

注: ① 干旱, 移栽至大田后即断水; CK, 常规灌溉。② 抗旱系数 = 干旱处理产量 / 常规灌溉产量。

表 4 不同水稻品种株高与产量 (徐孟亮, 1996 年旱季, 湖南湘乡)

品种 (组合)	水分状况	株高 (cm)	产量 (t/h)	抗旱系数	备 注
V989	干旱 1	74.4	5.68	0.714	
	干旱 2	80.7	6.30	0.791	
	C K	86.8	7.96		
V 优 46	干旱 1	81.5	6.00	0.702	
	干旱 2	82.6	6.83	0.799	
	C K	92.2	8.55		
培两优特青	干旱 1	86.7	5.22	0.600	
	干旱 2	92.3	5.75	0.661	倒伏
	C K	102.2	8.70		
汕优晚 3	干旱 1	90.2	4.51	0.593	倒伏
	干旱 2	92.6	5.70	0.749	倒伏
	C K	105.2	7.61		

注: ① 干旱 1, 移栽至大田后即断水; 干旱 2, 播种分化时开始断水; CK, 常规灌溉; ② 抗旱系数 = 干旱处理产量 / 常规灌溉产量。

2.2.2 叶片萎焉

●暂时萎焉(可恢复):蒸腾强烈,吸水跟不上失水;蒸腾减弱时,能恢复,其原因是:

$$\text{土水势} > \text{根水势}$$

●永久萎焉(不可恢复):即使降低蒸腾,也不能恢复,时间长,植物会死亡;其原因是:

$$\text{土水势} \leq \text{根水势}$$

表1 水稻营养生长期叶片萎蔫时盆中土壤含水量与叶片含水量（1999年）

Table 1 Water content in pot soil and rice leaves when the leaves are rolling at its vegetative stage (1999)						
品种（组合） Varieties (hybrids)	暂时萎蔫 Restorable leaf rolling			永久萎蔫 Not restorable leaf rolling		
	断水天数(d) Days of withholding water	土壤含水量(%) water content in pot soil	叶片含水量(%) water content in leaves	断水天数(d) Days of withholding water	土壤含水量(%) water content in pot soil	叶片含水量(%) water content in leaves
V989	3.5	16.0**	70.7	10.0	7.1**	17.0*
汕优 198	3.5	16.3**	68.2	10.0	7.4**	11.2
Shanyou 198						
培两优特青	4.0	16.9**	70.8	10.0	8.5*	10.9
Peiliangyou Teqing						
两优 681	4.0	15.3**	70.2	10.0	6.1**	11.5
Liang you 681						
IAPAR-9	3.5	19.4	69.2	10.0	9.2	12.8

\*/\*\*：表示与巴西陆稻 IAPAR-9 差异显著（5%水平）/ 极显著（1%水平）。下同。Significantly or very significantly different from that of Brazil upland rice IAPAR-9 at 5% and 1% level respectively. The same below.

2. 2. 3 叶片早衰

干旱时叶片容易发黄, 干枯, 寿命缩短。

2. 2. 4 易倒伏

干旱时植株容易倒伏，尤其是植株较高的品种。

表8 干旱对水稻植株叶状况的影响（徐孟亮，1996年晚季，湖南湘乡）

品种（组合）	水分状况	始卷叶日	卷叶天数	卷叶程度	黄叶程度	枯叶程度	倒伏日期
V 优 46	干旱	9月22日	18	+	+++	+++	—
	CK	—	0	—	—	—	—
V989	干旱	9月15日	27	+++	+	+	—
	CK	—	0	—	—	—	—
培两优 288	干旱	9月18日	14	+	+	+	—
	CK	—	0	—	—	—	—
培两优特青	干旱	9月15日	19	++	+++	+++	—
	CK	—	0	—	—	—	—
汕优晚 3	干旱	9月17日	16	++	++	++	9月27日
	CK	—	0	—	—	—	—
师大 109	干旱	9月15日	18	++	++	+++	—
	CK	—	0	—	—	—	—

注：—，正常；+，症状轻；++，症状中等；+++，症状重。

表4 不同水稻品种株高与产量（徐孟亮，1996年晚季，湖南湘乡）

品种（组合）	水分状况	株高 (cm)	产量 (t/h)	抗旱系数	备 注
V989	干旱 1	74.4	5.68	0.714	
	干旱 2	80.7	6.30	0.791	
	C K	86.8	7.96		
V 优 46	干旱 1	81.5	6.00	0.702	
	干旱 2	82.6	6.83	0.799	
	C K	92.2	8.55		
培两优 288	干旱 1	79.4	4.88	0.639	
	干旱 2	83.2	6.71	0.878	
	C K	93.0	7.64		
培两优特青	干旱 1	86.7	5.22	0.600	
	干旱 2	92.3	5.75	0.661	倒伏
	C K	102.2	8.70		
师大 109	干旱 1	86.4	4.22	0.676	
	干旱 2	96.7	5.69	0.912	倒伏
	C K	105.8	6.24		
汕优晚 3	干旱 1	90.2	4.51	0.593	倒伏
	干旱 2	92.6	5.70	0.749	倒伏
	C K	105.2	7.61		

注：① 干旱 1，移栽至大田后即断水；干旱 2，穗始分化时开始断水；CK，常规灌溉；② 抗旱系数 = 干旱处理产量 / 常规灌溉产量。

2. 2. 5 结实不良、产量下降

干旱引起每穗实粒数、结实率、千粒重下降，从而导致减产。

表5 水稻生殖生长期人工气候干旱对结实性状与产量的影响（1999年）

Table 5 Effects of drought treatment with phytotron on rice yield components and grain yield at its reproductive stage (1999)

品种（组合） Varieties (Hybrids)	干旱天数 Drought days	实粒数 Filled grains per panicle	结实率（%） Seed set rate	千粒重 (g) 1000-grain weight	实际产量 (g/穗) Harvested yield per panicle
汕优 198 Shanyou 198	0 (CK)	92.1	62.4	24.0	1.87
	3	79.4(-13.8%)*	55.4(-11.2%)*	25.0(+4.2%)	1.76(-5.6%)*
	6	56.6(-38.5%)*	39.7(-36.4%)*	23.5(-2.1%)	0.87(-53.4%)*
培两优特青 Peiliangyou Teqing	0 (CK)	116.3	64.8	21.0	1.73
	3	80.1(-31.2%)*	50.1(-22.7%)*	21.5(+2.4%)	1.57(-9.3%)*
	6	46.4(-60.1%)*	29.6(-54.3%)*	18.4(-12.4%)	0.66(-61.8%)*
IAPAR-9 (Upland rice from Brazil)	0 (CK)	104.1	72.4	29.3	2.03
	3	64.3(-38.2%)*	52.4(-27.6%)*	28.4(-3.1%)	1.48(-27.2%)*
	6	22.5(-78.4%)*	20.5(-71.7%)*	27.2(-7.2%)*	0.52(-74.3%)*
	9	12.5(-88.0%)*	12.3(-83.0%)*	14.0(-52.2%)*	0.16(-92.1%)*

注：①处理 12 与 15 天的材料复水后倒伏，失收；②括号内数据表示比 CK 增加或下降的百分率。Note: ① The rice plants treated by drought stress for 12 days and 15 days lodged after watering again and lost yield. ②Data in parentheses stand for ±% compared with CK.



表4 水稻营养生长期干旱对其产量的影响 (g/盆) (1999年)

Table 4 Effect of drought on rice grain yield at its vegetative stage (g/pot) (1999)

品种 (组合) Varieties (Hybrids)	断水天数 (d) Days of withholding water				
	0(ck)	2~4	6~8	10	15
V989	17.9	15.7	11.3	4.5	0.0
V989		(-12.3%)	(-36.9%)	(-74.9%)**	(-100%)
汕优 198	20.5	18.1	12.1	5.6	0.7
Shanyou 198		(-11.7%)	(-41.0%)	(-72.7%)**	(-96.6%)
培两优特青	17.1	16.2	9.5	5.6	0.2
Peiliangyou Teqing		(- 5.3%)	(-44.4%)	(-67.3%)**	(-98.8%)
两优 681	18.0	16.7	11.3	4.6	0.0
Liangyou 681		(- 7.2%)	(-37.2%)	(-74.4%)**	(-100%)
IAPAR-9	9.6	8.8	5.7	0.0	0.0
IAPAR-9		(- 8.3%)	(-40.6%)	(-100%)	(-100%)

注: 括号内数据表示比 CK 下降的百分率 Note: Data in parentheses stand for decreased percentage compared with CK.

## 2.2.6 干旱严重时导致植株死亡

例如, 盆栽条件下, 在日均温30℃以上, 相对湿度80%左右, 断水15天时, 水稻地上部分死亡, 而巴西陆稻整株死亡。

表2 水稻营养生长期干旱不同天数后复水表现 (1999年)

Table 2 Appearance of rice plants after watering again when they were subjected to drought for different days at its vegetative stage (1999)

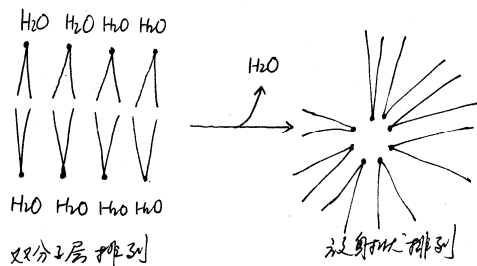
品种 (组合) Varieties (Hybrids)	断水天数 (d) Days of withholding water					
	2	4	6	8	10	15
V989	-	-	+	+	++	++
汕优 198	-	-	+	+	++	++
Shanyou 198						
培两优特青	-	-	+	+	++	++
Peiliangyou Teqing						
两优 681	-	-	+	+	++	++
Liangyou 681						
IAPAR-9	-	-	+	+	++	+++

注: “-” 表示恢复正常 Restorable; “+” 部分叶片枯死 Part of leaves withered; “++” 全部叶片枯死, 但能再生 All leaves withered but the plant can ratoon; “+++” 整株死亡, 不能再生 Plants died and can't ratoon. 下同 The same below.

## 2.3 旱害的机理

### 2.3.1 破坏膜上脂层分子排列

正常情况下, 膜脂分子呈双层排列, 这种排列主要靠磷脂的极性基团同水分子相互连接, 而把它们包含在水分子之间。所以膜内必需束缚一定量的水分才能保护膜中脂类分子的双层排列, 当干旱使得细胞严重脱水 (含水量降低到20%以下), 直至不能保护膜内必需水分时, 膜结构即发生变化 (图)。



膜结构损坏, 失去半透性 (选择透性), 透性增强, 电解质、AA、糖分子等物质大量外渗。另外, 膜蛋白脱离, 功能丧失, 引起代谢异常而产生旱害。

### 2.3.2 破坏正常代谢过程

- 1) 水分重新分配
- 2) 矿质吸收停止或减少
- 3) 光合作用下降 (图)
  - 气孔因素: 气孔关闭
  - 非气孔因素: 叶绿体受损, 叶绿素合成受抑制, RuBPC活性下降, 同化物运输受阻。
- 4) 呼吸作用异常 (图)

干旱引起多数植物呼吸降低, 但比光合下降缓慢。

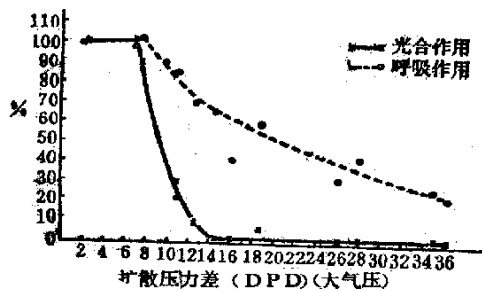


图 11.11 干旱对番茄植株的光合与呼吸的影响  
(依Brix, 1962, 转引自 J.Levitt, Responses of Plants to Environmental Stresses, vol. I, p. 39, 1980)

干旱也可使一些植物呼吸加强。如洋长春藤增加34-67%，小麦增加6%，对此没有明确的解释。有人认为：由于线粒体破坏，阻碍了电子传递过程，氧化磷酸化解偶联，P/O降低，因巴斯德效应而刺激无氧呼吸，消耗过多的有机物。

#### 5) 蛋白质含量下降, 脯氨酸积累

干旱对氮代谢的影响表现是：蛋白质含量减少，游离氨基酸增多，加速叶片早衰与死亡。原因如下：

● 蛋白质合成代谢降低：①干旱时多聚核糖体因膨压改变而离开信使RNA，使蛋白质合成减弱。②因光合、呼吸下降，蛋白质合成所需的ATP减少，故也使蛋白质合成减弱。如玉米水分亏缺3小时后，ATP含量减少40%，游离AA增加25%。

● 蛋白质分解代谢增强：奥巴林等认为催化合成的酶处于膜吸附状态，而催化分解的酶则是可溶的，当植物失水后，处于吸附状态的酶转变成可溶状态，故增强了分解代谢活性。

●关于蛋白质分解时脯氨酸的积累引起人们的兴趣。许多中生植物经受几小时中度至严重的干旱胁迫后，叶子中的Pro<sup>-</sup>常可增高10~100倍，达到总游离AA的40%以上，有时甚至可达200 μmol/g. 干重。

●干旱时Pro<sup>-</sup>增加的原因：

- ①蛋白质分解的产物；
- ②因蛋白质合成受阻，减少了它参与蛋白质的数量；
- ③脯氨酸合成活性受激 (glu → Pro<sup>-</sup>)；
- ④ Pro<sup>-</sup>氧化作用减弱 (正常情况下，Pro<sup>-</sup>很易氧化为glu, Pro<sup>-</sup> → glu)。

#### ●pro<sup>-</sup>大量积累的可能意义

- ①参加渗透调节；
- ②解除氨毒 (以pro作为储NH<sub>3</sub>的一种形式，作为直接利用的氮源；
- ③作为复水后还原力的库存，供复水后利用；
- ④保持膜结构的完整性。

●此外在一些禾本科和藜科植物中也发现有甜菜碱的积累。由Ser转变而来，与pro<sup>-</sup>有类似的作用。

#### 6) 破坏核酸代谢: RNA, DNA含量下降。

由于合成代谢减弱，分解代谢增强，故RNA, DNA含量下降，RNA, DNA含量下降会引起早衰。尤其是RNA酶活性增加，加速RNA的分解。

#### 7) 改变内源激素含量与比值

内源激素含量与比值的改变影响其它的生理过程。总的规律是：促进生长的激素减少而延缓或抑制生长的激素增多。主要变化如下：

ABA上升：合成增加；叶肉输出减少。ABA积累导致气孔关闭，蒸腾减弱。大量积累，抑制生长，引起早衰。

Eth上升：干旱时乙烯与ABA增加，促进棉铃脱落（落果落叶）。

CTK下降：CTK能降低RNase活性，延缓衰老，含量降低，难免促进早衰。

CTK / ABA下降：CTK降低RNase活性，ABA提高RNase活性，比值降低，RNase活性升高，早衰。

### 2.3.3 机械性的损伤

突然干旱或者干旱后突然复水均可使原生质受损而使植物受害。

●胞壁厚，失水时，收缩程度小，使原生质产生张力而破坏原生质。

●胞壁薄，失水时与原生质一起收缩，但复水时细胞壁吸水膨胀比原生质快，就会使原生质受到强大张力而破坏。

总之，旱害的影响是多方面的。大体分为两个方面：

失水 → 细胞结构破坏 → 伤亡（直接）

失水 → 代谢失调 → 早衰、减产，一般不死亡（间接）

## 2.4 植物抗旱机制

### 2.4.1 避旱：通过形态结构与生活习性躲避干旱

1) 根系发达而深扎，根/冠大。

2) 叶片细胞小（可减轻细胞收缩产生的机械损伤）。

3) 肉质化，角质化，蜡质，茸毛，刺（节水型植物）。

气孔白天关闭，晚上打开（CAM植物）（节水型植物）。

叶片迅速卷筒，减少蒸腾（节水型植物）。

4) 维管束发达，尤其叶脉致密，单位面积气孔数多，根/冠大（耗水型植物）。

5) 短命植物

### 2.4.2 耐旱

1) 细胞保水能力强

2) 渗透调节能力强

3) 干旱时，光合作用减弱不多，不会引起早衰。

4) 干旱时，蛋白质，酶合成还占优势。

5) ABA含量增加。

## 2.5 提高植物抗旱性的途径

### 2.5.1 抗旱品种选育

### 2.5.2 抗旱栽培技术

1) 干旱锻炼：如“双芽法”，“蹲苗”，“搁苗”，“饿苗”。

“双芽法”：播种前种子锻炼法，如小麦播种前进行吸水（风干重的40%）、风干、吸水、风干反复干干湿湿多次处理再播。

“蹲苗”：玉米、棉花、大麦、烟草等广泛采用苗期控制水分，抑制生长，提高抗旱性。

“搁苗”：蔬菜移栽前，拔起幼苗，让其萎蔫一段时间再栽。

“饿苗”：甘薯剪下的藤苗很少立即插播，放阴凉处1~3天后插播。

## 2) 合理施肥

- 增加有机肥与无机肥的比例(有机肥保水能力强)
- 偏施P, K, B肥, 适当施N肥
  - P: 促进蛋白质合成, 提高原生质胶体亲水性, 有利于抗旱;
  - K, B: 改善糖代谢, 增加原生质含水量, 有利于抗旱;
  - N过多, 徒长, 蒸腾强烈, N过少, 瘦弱, 均不利于抗旱

## 3) 稻草、地膜覆盖

## 4) 施用植物生长延缓剂及抗蒸腾剂

- ABA可促使气孔关闭, 利于抗旱, 但太昂贵, 不实用.
- CCC可提高细胞保水能力, 从而提高抗旱性.
- 抗蒸腾剂:
  - 醋酸苯汞( $10^{-4}M$ ) 可使气孔关闭2周, 但有毒; 乳胶, 聚乙稀, 聚丙稀膜能降低蒸腾, 但光合也受影响. 故抗蒸腾剂尚没有在生产上大面积应用.

## 3 植物的抗寒性

### 3.1 冻害与抗冻性

3.1.1 概念: 冰点以下的低温对植物的危害叫冻害; 植物对冰点以下低温的抵抗力或适应性叫抗冻性.

- 冻害的时空分布: 温带植物常遇冻害; 我国无论是北方还是南方, 都有冻害问题, 尤其是西北、东北以及江淮地区冬季与早春的冻害时有发生, 危害冬作物、果树林木, 给农、林生产造成很大损失.

- 冻害的温度限度: 因植物种类、生育时期、器官种类、生理状态、经受低温锻炼的时间长短不同而有很大变化, 很难概括统一。如:

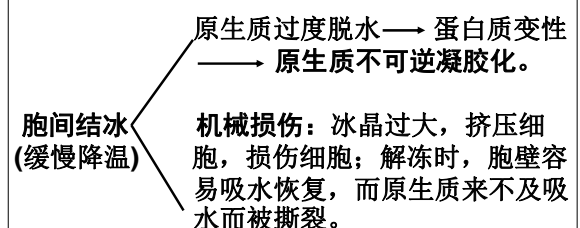
小麦、大麦、燕麦、苜蓿等越冬作物一般可忍耐 $-7\sim-12^{\circ}C$ 的严寒;  
白桦、颤杨、网脉柳等树木可以经受 $-45^{\circ}C$ 的严冬而不死;  
植物种子在短时期内(几天)可经受 $-100^{\circ}C$ 冷冻而仍保持发芽能力;  
植物的愈伤组织在液氮( $-196^{\circ}C$ )下保存4个月之久仍有活性。  
但水稻等极少有能耐 $0^{\circ}C$ 或 $0^{\circ}C$ 以下低温的.

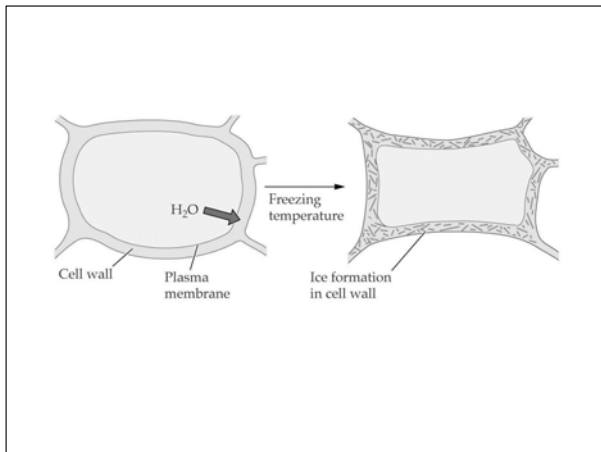
- 在自然界冻害的程度除温度幅度外, 与持续的时间及解冻速度均有密切关系。一般降温的幅度愈大, 霜冻持续时间愈长, 解冻愈突然, 对植物的危害愈大, 在缓慢的降温与缓慢的升温解冻情况下, 植物受害较轻。

遭受冻害的植物叶片就象烫伤一样, 细胞失去膨压, 组织柔软, 叶色变褐, 终至干枯死亡。

### 3.1.2 冻害机理

#### 1) 结冰伤害





胞间结冰并不一定使植物死亡。大多数经过抗寒锻炼的植物或者说一般越冬植物都能忍耐胞间结冰。某些抗寒性较强的植物(如白菜、葱)有时虽然被冻得像玻璃一样透明,但仍可安全度过而不死,解冻后仍然照常生长。

胞内结冰:有时细胞内的水分也结冰,即细胞内结冰。一般是先在细胞质结冰,然后在液泡内结冰。胞内结冰破坏膜,细胞器,衬质结构,引起代谢紊乱,导致植物伤亡。

## 2) 蛋白质变性

硫氢基假说 (Levitt, 1962): 结冰  $\longrightarrow$  原生质过度脱水  $\longrightarrow$  蛋白质分子外围水层变薄  $\longrightarrow$  蛋白质分子靠近  $\longrightarrow$  -SH氧化形成分子间、分子内-S-S-  $\longrightarrow$  蛋白质凝聚  $\longrightarrow$  解冻时,肽链松散,氢键断裂,空间结构破坏  $\longrightarrow$  蛋白质功能丧失  $\longrightarrow$  植物受害。

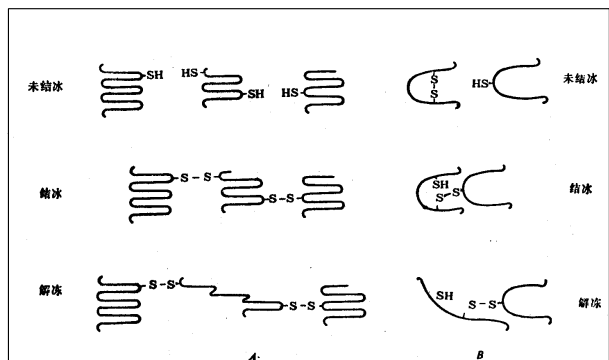


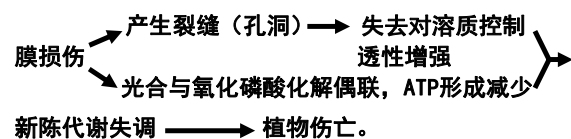
图11-3 结冰时由于分子间硫键形成而使蛋白质分子不折叠的可能机理

支持硫氢基假说的证据如下:

- 植物受冻组织蛋白质中“-S-S-”增多,通过标记蛋白质证明,冰冻后一部分-SH转变-S-S-。
- 植物匀浆中-SH含量与抗冻性成比率关系。
- 抗冻植物体内谷胱甘肽(GSH)氧化体系活性高,可排除 $O_2$ 或 $H_2O_2$ 或其它氧化剂,保护蛋白质中-SH不被氧化。
- 用低浓度的小分子硫醇可保护蛋白质分子上的-SH,减少-SH  $\rightleftharpoons$  -S-S-反应;高浓度的硫醇可裂解“-S-S-”,均可达到防冻效果。

## 3) 膜受损

- 冻害使膜脂相变,一些与膜结合的蛋白、酶(通过疏水键与类脂相连)脱落。
- 膜蛋白结构破坏(可用-SH假说解释)
- 膜脂结构破坏(如膜脂水解,膜脂过氧化作用)



3.1.3 抗冻机制

1) 避冻

- 一年生植物主要以干燥种子形式越冬；
- 大多数多年生草本植物越冬时地上部死亡，而以地下延存器官(如鳞茎、块茎等)度过冬天；
- 大多数木本植物形成或加强保护组织(如芽鳞片、木栓层等)和落叶。
- 防止胞内结冰与过冷却 (P292)

2) 耐冻

在冬季来临之前，随着气温的逐渐降低，植物体内发生一系列的适应低温的生理生化变，抗寒力逐渐加强。生理生化方面对低温的适应变化有以下几点：

- 含水量下降，束缚水相对增多。含水量下降可减少胞内外结冰，束缚水不易结冰和蒸腾，所以，总含水量减少和束缚水量相对增多，有利于植物抗寒。

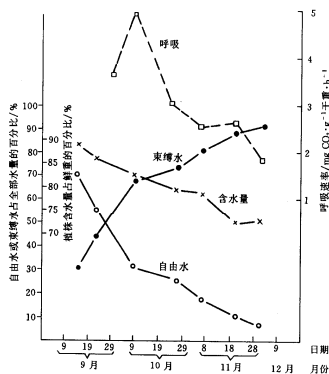


图 13-4 栽培于长春地区的冬小麦(品种“吉林”)在不同时期的含水量、自由水含量、束缚水含量和呼吸速率

- 呼吸减弱：降低代谢水平，积累糖分。
- ABA上升：促进脱落，抑制生长。
- 生长停止，进入休眠：呼吸减弱，ABA上升，核膜孔关闭——生长停止，进入休眠。
- 保护性物质增多：  
可溶性糖(葡萄糖、果糖、蔗糖)、多羟醇(山梨醇、乙二醇等)增多，降低冰点，防止脱水。  
脂类物质集中于细胞质表层，水分不易透过，防止脱水。  
低温诱导蛋白质如COR6.6与BN28产生，可阻止冰晶生长。

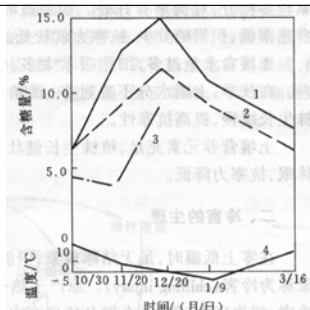


图 13-5 小麦越冬过程中温度和麦苗茎部含糖量的变化  
1. 农大183; 2. 碧蚂一号; 3. 碧玉; 4. 温度曲线 (—)

3.1.4 影响植物抗冻性的内外条件

1) 内部条件

植物原产地不同，抗冻性也不同。例如，生长在北方的桦树、黑松等树木，能安全度过-30~-40℃严寒，而生长在热带、亚热带的香蕉，则很易遭霜冻为害。

同一作物不同品种，抗冻性也不同。如冬小麦比春小麦抗冻。

同一植物不同生长时期的抗冻性也不同。如冬小麦苗期抗冻性最强，春化以后的开花期最弱。

## 2) 外界条件

●T: 冬季来临, 温度渐降, 进入休眠, 抗冻性提高; 越冬后, 温度升高, 生长渐旺, 抗冻性降低。

### ●光照

光长: 短日照促进休眠, 有利于抗冻;  
长日照阻止休眠, 不利于抗冻。

光强: 光照强, 光合速率高, 积累糖分多, 有利于抗冻;  
光照弱, 光合速率低, 积累糖分少, 不利于抗冻。

●土壤水分: 土壤含水量过多, 细胞吸水太多, 植物锻炼不够, 抗冻性差。在秋季, 土壤水分不宜过多, 以降低细胞的含水量, 使植株生长缓慢, 提高抗冻性。

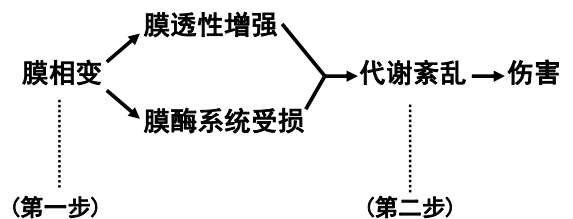
●矿物质: 土壤营养元素充足, 植株生长健壮, 有利抗冻; 但偏施氮肥, 消耗糖分, 植株徒长而延迟休眠, 抗冻性差。

## 3.2 冷害与抗冷性

3.2.1 概念: 冰点以上低温 (一般是0~10℃) 对植物的危害叫冷害; 植物对冰点以上低温的抵抗力或适应性叫抗冷性。

●冷害时空分布规律: 亚热带、热带植物常遭冷害。例如, 南方稻区春季寒潮常引起烂种、烂芽、烂秧、僵苗不发; 晚季寒露风常影响开花受精与籽粒灌浆充实, 产生大量空秕粒, 给水稻生产带来很大损失。

## 3.2.2 冷害机理



## 3.2.3 冷害过程的生理变化

●水分平衡破坏 (失水 > 吸水 → 萎蔫 → 死亡);

●光合速率下降 (低温影响叶绿素合成及光合代谢过程、破坏叶绿体结构);

●呼吸作用大起大落: 冷害初期呼吸升高, 中期更高, 后期突然下降。呼吸异常早衰, 因线粒体结构破坏, 解偶联, 能量利用率低, 消耗过多有机物, 无氧呼吸加强还积累酒精等有毒物质;

●酶活性改变: 蛋白质、糖、脂肪、核酸合成酶活性降低、而分解酶活性增强。

## 3.2.4 抗冷的生理生化基础

●不饱和脂肪酸含量与不饱和度与抗冷性正相关

TABLE 25.5

Fatty acid composition of mitochondria isolated from chilling-resistant and chilling-sensitive species

Major fatty acids <sup>a</sup>	Percent weight of total fatty acid content					
	Chilling-resistant species			Chilling-sensitive species		
	Cauliflower bud	Turnip root	Pea shoot	Bean shoot	Sweet potato	Maize shoot
Palmitic (16:0)	21.3	19.0	12.8	24.0	24.9	28.3
Stearic (18:0)	1.9	1.1	2.0	2.2	2.6	1.6
Oleic (18:1)	7.0	12.2	3.1	3.8	0.6	4.6
Linoleic (18:2)	16.4	20.6	61.9	43.6	50.8	54.6
Linolenic (18:3)	49.4	44.9	13.2	24.3	10.6	6.8
Ratio of unsaturated to saturated fatty acids	3.2	3.9	3.8	2.8	1.7	2.1

<sup>a</sup> Shown in parentheses are the number of carbon atoms in the fatty acid chain and the number of double bonds.  
Source: After Lyons et al. 1964.

●低温可诱导酰基脂不饱和化酶产生, 提高脂肪酸不饱和度。

●糖含量、Pro-增加(有利于保水)。

●可溶性蛋白增加(主要是一些游离的酶), 有利于抗冷。

### 3.2.5 影响抗冷性的内外条件

#### ①内部条件:

●不同作物抗冷性不同(水稻、玉米、棉花差, 而小麦强);

●同一作物不同品种抗冷性不同(粳稻强于籼稻, 粳稻不饱和脂肪酸含量高于籼稻);

●同一品种不同生育期抗冷性不同(营养生长期强, 生殖生长期弱)。

#### ②外部条件:

●低温锻炼: 可提高膜脂不饱和度; 提高NADPH/NADP, 防止氧对不饱和脂肪酸的氧化。

●生长速率: 稳生稳长有利于抗冷, 生长过旺不利于抗冷。

●ABA、生长延缓剂: 可提高抗冷性。

## 4 植物的抗涝性

### 4.1 涝害与抗涝性

#### 4.1.1 涝害: 水分过多对植物的危害.

#### 4.1.2 抗涝性: 植物对水分过多的抵抗力或适应性.

●涝害时空分布: 涝害对农业生产的危害虽不及干旱和盐渍那么严重, 但也很大。涝害很普遍, 可以发生在各个地区, 不管是降雨量多的南方还是降雨量少的北方, 凡是暴雨或雨量连续集中的情况下, 都可造成淹没农田, 出现暂时或持久的涝灾, 损失很大, 有时甚至是毁灭性的, 我国几乎年年都有局部涝灾发生。

就湖南而言, 主要发生在湘北, 时有发生。洪涝、渍水、暴雨、山洪爆发均可导致涝灾。

### 4.2 涝害机理

#### 4.2.1 直接危害

缺氧, 根呼吸困难, 阻碍营养物质吸收, 影响作物的生长与发育;

如发生洪涝, 则光合减弱或停止, 有氧呼吸被无氧呼吸替代, 消耗大量有机物并积累酒精等有毒物质, 分解大于合成, 时间长会因饥饿与毒害而死。



#### 4.2.2 间接危害

缺 $O_2$ , 好气性细菌(如硝化细菌)活动受阻, 不利于矿质的供应:



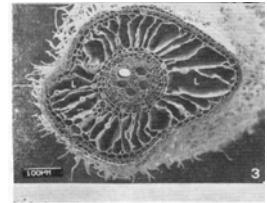
缺 $O_2$ , 嫌气性细菌(如丁酸细菌, 反硝化细菌)活跃, 通过呼吸产生 $CO_2$ 形成 $H_2CO_3$ , 并积累有机酸, 导致PH下降, 一方面影响矿质吸收, 另一方面增强土壤还原性, 产生有毒物质 $H_2S$ ,  $NH_3$ , 酒精,  $Fe^{2+}$ ,  $Mn^{2+}$ , 直接毒害根系。

#### 4.3 抗涝性

##### 4.3.1 发达的通气组织(莲藕, 水稻)



莲藕



3. 水稻老不定根横切面  
L. 通气腔

##### 4.3.2 淹水胁迫 $\longrightarrow$ Eth $\uparrow$ $\longrightarrow$ 纤维素酶活性增强 $\longrightarrow$ 产生通气组织(图)

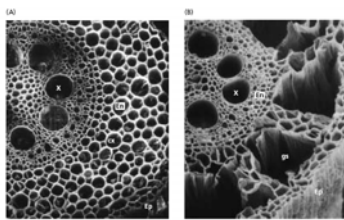
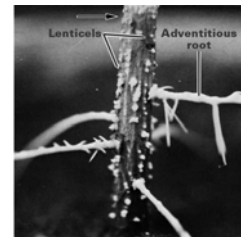


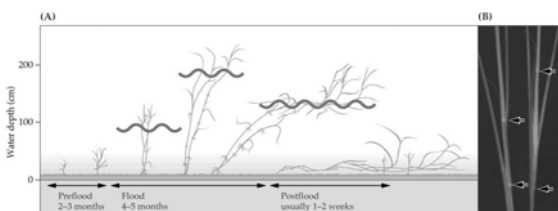
FIGURE 25.18 Scanning electron micrographs of transverse sections through roots of maize, showing changes in structure with oxygen supply. (A) Control root, supplied with air, with intact cortical cells. (B) Oxygen-deficient root growing in a nonaerated nutrient solution. Note the prominent gas-filled spaces (gl) in the cortex (cx), formed by degeneration of cells. The endodermis (en) and the epidermis (ep) remain intact. X, xylem. (Courtesy of J. L. Rieg and M. C. Drew)

玉米根在有氧(A)与无氧(B)下的横切面

##### 4.3.3 淹水胁迫 $\longrightarrow$ Eth $\uparrow$ $\longrightarrow$ 刺激土壤表面处形成不定根(表层往往 $O_2$ 分压高)(如番茄)



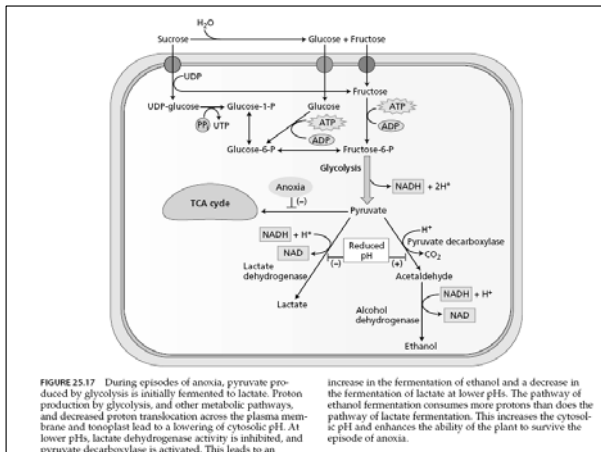
水涝后的洋白蜡树茎的不定根与皮孔



图示深水稻对洪涝的适应性生长

##### 4.3.4 代谢调整

防止乳酸产生, 以免细胞质酸中毒。



水稻牙鞘，玉米根在缺氧下，细胞色素氧化酶活性增强，减少无氧呼吸消耗。

甜菜属PPP途径占优势，以取代无氧呼吸途径，消除毒物积累。

NR活性上升，消耗NADH，防止乙醇、乳酸产生。

#### 4.4 抗涝途径

##### 4.4.1 兴修防洪水利工程（最根本）

##### 4.4.2 种植抗涝品种

##### 4.4.3 灾后补救措施

- 及时排涝, 洗苗, 补肥(不能排干)
- 补施生长调节剂(促进发根)
- 再生
- 补种, 直播, 改种其它作物