

# 逆境植物 生物学

Plant Biology  
Under Stress

主编 王宝山

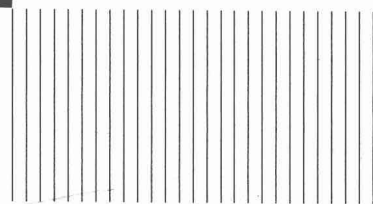


高等教育出版社  
HIGHER EDUCATION PRESS



# 逆境植物 生物学

Nijing Zhiwu  
Shengwuxue



主 编 王宝山

副主编 范 海 宋 杰 隋 娜



高等教育出版社·北京  
HIGHER EDUCATION PRESS BEIJING

### 图书在版编目(CIP)数据

逆境植物生物学/王宝山主编. —北京:高等教育出版社, 2010. 8

ISBN 978-7-04-029593-1

I. ①逆… II. ①王… III. ①植物学-研究生-教材  
IV. ①Q94

中国版本图书馆CIP数据核字(2010)第151839号

策划编辑 王莉  
责任绘图 尹莉

责任编辑 刘思涵  
责任印制 韩刚

封面设计 张楠

出版发行 高等教育出版社  
社址 北京市西城区德外大街4号  
邮政编码 100120

经销 蓝色畅想图书发行有限公司  
印刷 高等教育出版社印刷厂

开本 787×1092 1/16  
印张 14.25  
字数 340 000  
插页 1

购书热线 010-58581118  
咨询电话 400-810-0598  
网址 <http://www.hep.edu.cn>  
<http://www.hep.com.cn>  
网上订购 <http://www.landaco.com>  
<http://www.landaco.com.cn>  
畅想教育 <http://www.widedu.com>

版次 2010年8月第1版  
印次 2010年12月第2次印刷  
定价 32.00元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题,请到所购图书销售部门联系调换。

版权所有 侵权必究

物料号 29593-00



# 前 言

随着世界人口的急剧增加及人类对提高生活水平要求的无限膨胀,人类生存的环境在不断地恶化,而且恶化的速度越来越快。这种恶化的环境不仅对人类造成损害,也对植物造成严重伤害。这些不利环境所产生的问题主要包括:大量土壤的盐碱化、荒漠化导致可耕地面积减少;淡水资源(包括地上和地下)日益匮乏,农业、城市及乡村用水困难越来越突出;气候变化造成的降雨不均衡导致地区性干旱及洪涝;温室效应等造成的海平面上升、高温胁迫及地域性突然产生的低温伤害;大量使用化肥、农药产生的土壤污染及工业废气、废水和废渣等造成大气污染、水环境污染及土壤污染等等。这些不利的环境都对植物的生长发育,乃至生存产生深刻的影响。

在19世纪至20世纪人口增加了近6倍。为了满足人类对粮食的需要,主要通过品种改良、使用化肥及扩大灌溉来提高产量。19世纪初世界总人口约10亿,19世纪末增加到15亿,20世纪末增加到53亿,21世纪20年代将达到60亿。在此期间灌溉地面积也急剧增加,19世纪初世界总灌溉地约为800万公顷;19世纪末增加到约4000万公顷;20世纪末达到42000万公顷。灌溉虽然提高了粮食产量,但消耗了大量淡水资源。估计世界淡水消耗的65%~70%用于农业生产,而其中绝大部分为无效用水。另一方面,大量灌溉造成大面积土地的盐渍化,使良田变成盐碱地。我国20世纪50—60年代引黄河水灌溉农田等也造成了黄河流域大量土地次生盐碱化。同样印度、巴基斯坦、澳大利亚等国家存在这种因不合理灌溉产生盐渍化问题。关键问题是一旦土壤发生盐碱化就几乎不可能完全恢复原来的状况,而且去盐碱化是一项耗资巨大而又十分复杂的系统工程。而令人担忧的是世界及我国的盐碱地面积还在逐年增加,到2000年我国盐碱地达到2000多万公顷,其中耕地占670万公顷。

干旱和洪涝也是世界性问题。约有一半左右粮食减产是因干旱和洪涝造成。在我国干旱主要发生在长江以北地区,尤其是西北地区几乎是十年九旱。而洪涝主要发生在长江以南地区,几乎也是年年洪涝。无论是水分过少(干旱)还是水分过多(涝)都对植物生长发育不利,严重时植物根本不能生存。我国西北干旱及半干旱地区植物稀少、自然环境脆弱、粮食产量很低,甚至绝产,这也是西部地区落后的地理生态因素。其次,在20世纪50—60年代把大量森林和草原变成农田也加速了该地区生态气候因子的恶化,造成今天沙漠化速度加快及沙尘暴频度加大、强度更强和范围更大。而今天的退耕还林,退耕还草的措施就是要恢复该地区生态,但完全恢复很难,

而且代价巨大。

高温和低温也是主要的逆境因素之一。现在夏季许多地区发生 40℃ 以上高温天气,中午地面温度达 50℃,沙漠地区更高。而在北方地区春末夏初之际,高温加上大风(干热风)也经常发生。这些高温天气对植物,特别是作物生长发育是十分不利的。另一方面,虽然现在低温天气在世界范围越来越少,但突如其来的寒流对植物的伤害更为严重,这在我国南方早春的水稻生产、茶叶生产经常发生。2008 年我国南方大面积低温冰雪天气对农业和林业都造成了严重危害。北方的果树生产及大棚栽培中经常发生低温伤害。

当然,除了以上提到的盐碱、干旱、洪涝、低温和高温等逆境外,自然界还有病虫、重金属、大气污染和营养元素亏缺等都对植物产生危害。但本书将重点对盐碱、水分逆境和温度逆境下植物种类资源、形态解剖学特性及这些逆境对细胞超微结构、生理生态的影响及分子机制进行介绍。本书分为 6 章:第一章:逆境植物生物学概论;第二章:盐渍逆境植物生物学;第三章:干旱逆境植物生物学;第四章:洪涝逆境植物生物学;第五章:低温逆境植物生物学;第六章:高温逆境植物生物学。第一章和第二章由王宝山教授编写,第三章和第四章由范海教授编写,第五章由宋杰副教授编写,第六章由隋娜博士编写。第一章主要介绍逆境植物生物学的一些基本概念、不同逆境下植物的共同响应及其机制,为学习和了解以后某种具体逆境下的植物生物学奠定基础。第二至第六章都将按照以下层次对某种逆境植物生物学进行讨论,简要介绍逆境条件下,自然环境中植物种类及适应该逆境的形态结构;该逆境对细胞超微结构的影响;植物抵抗该逆境的生理生态学机制;植物抵抗该逆境的分子机制及基因工程等方面内容。

据我们所知,目前世界上还没有逆境植物生物学专著,而某种逆境下植物学某个方面的专著很多,如《中国盐生植物》、《作物抗性生理》和《逆境植物细胞生物学》等。但是,随着植物生活环境的不断恶化及我国对农业、林业和环境保护的重视,我国从事植物(作物、林木、花卉和蔬菜)逆境植物研究及教学的队伍不断扩大,尤其是近年来随着生命科学日益成为带头学科,学习植物科学的大学生成倍增长,从事逆境植物研究的科研人员和研究生也快速增加,已形成了一支庞大的队伍。但是,相应的基本概念、基础知识及最新研究成果都跟不上形势发展。本书是在我们二十多年研究生教学和科研工作并参考国内外同行研究结果的基础上修改补充编写的,因编者水平所限,不可能把不同逆境下的各方面知识都详尽阐述,而是就逆境下植物生物学的最基本问题尽可能阐述清楚,在此基础重点深入讨论植物适应盐渍、水分和温度逆境的生理生化及分子机制。希望本书对于学习、研究逆境条件下植物生命现象的人员有参考价值。

本书使用了大量同行的数据及结果,并得到“国家海洋‘863’重点项目”(2007AA091701)、“山东省研究生教育创新计划项目”(SDYY07067)和“山东师范大学出版基金”资助。本书得到高等教育出版社编辑在文字、图表及其格式的修改审定方面的大力帮助。在此一并表示衷心感谢。

由于作者水平有限书中定有疏漏、错误及不妥之处,敬请读者批评指正。

王宝山

2009 年 12 月于济南

# 郑重声明

高等教育出版社依法对本书享有专有出版权。任何未经许可的复制、销售行为均违反《中华人民共和国著作权法》，其行为人将承担相应的民事责任和行政责任，构成犯罪的，将被依法追究刑事责任。为了维护市场秩序，保护读者的合法权益，避免读者误用盗版书造成不良后果，我社将配合行政执法部门和司法机关对违法犯罪的单位和个人给予严厉打击。社会各界人士如发现上述侵权行为，希望及时举报，本社将奖励举报有功人员。

**反盗版举报电话：**(010)58581897/58581896/58581879

**传 真：**(010)82086060

**E - mail：**dd@hep.com.cn

**通信地址：**北京市西城区德外大街4号

高等教育出版社打击盗版办公室

**邮 编：**100120

**购书请拨打电话：**(010)58581118



# 目 录

<b>1 逆境植物生物学概论</b> .....	1
1.1 逆境、逆境植物及植物适应性 .....	1
1.1.1 逆境 .....	1
1.1.2 逆境植物 .....	1
1.1.3 植物的适应性 .....	2
1.2 逆境条件下植物的生长及形态变化 .....	3
1.2.1 生长的概念 .....	3
1.2.2 生长的测量 .....	3
1.2.3 形态变化 .....	4
1.3 逆境条件下植物的生理变化与抗逆性 .....	4
1.3.1 生物膜与植物抗逆性 .....	4
1.3.2 活性氧与植物抗逆性 .....	5
1.3.3 渗透调节与植物抗逆性 .....	10
1.3.4 激素与植物抗逆性 .....	13
1.3.5 逆境蛋白与植物抗逆性 .....	14
1.3.6 植物对逆境的交叉适应 .....	15
主要参考文献 .....	16
思考题 .....	17
<b>2 盐渍逆境植物生物学</b> .....	18
2.1 盐渍土壤的形成 .....	19
2.1.1 盐的来源 .....	19
2.1.2 盐土、碱土、盐碱土和次生盐碱土 .....	19
2.1.3 盐碱土的分布 .....	21

2.2	盐生植物与非盐生植物 .....	21
2.3	盐生植物资源 .....	22
2.3.1	盐生植物起源 .....	22
2.3.2	盐生植物类型、种类及分布 .....	23
2.3.3	盐生植物在植物抗盐机理研究中的作用 .....	31
2.3.4	盐生植物的开发利用及保护 .....	32
2.4	盐生植物耐盐的形态学基础 .....	33
2.4.1	拒盐的形态学基础 .....	34
2.4.2	泌盐的形态学基础 .....	36
2.4.3	稀盐的形态学基础 .....	44
2.5	盐胁迫对植物的伤害 .....	47
2.5.1	盐害 .....	47
2.5.2	盐害和离子害 .....	47
2.5.3	原初盐害 .....	48
2.5.4	次生盐害 .....	55
2.5.5	盐对生长发育的影响 .....	57
2.6	植物抗盐的生理机制 .....	64
2.6.1	抗盐性 .....	64
2.6.2	植物的耐盐阈值 .....	65
2.6.3	影响植物抗盐性的因子 .....	67
2.6.4	对盐胁迫引发的渗透胁迫的抗性及其机理 .....	68
2.6.5	$\text{Na}^+$ 从外界进入细胞的可能途径 .....	80
2.6.6	盐离子的区域化作用机理 .....	82
2.7	植物对盐分胁迫信号的接受和传递 .....	90
2.7.1	渗透胁迫信号的接受和传递 .....	90
2.7.2	离子胁迫信号的接受和传递 .....	91
2.8	植物抗盐基因工程 .....	92
2.8.1	植物的抗盐性是由多基因控制的 .....	92
2.8.2	渗透调节溶质关键酶基因工程与抗盐性 .....	93
2.8.3	离子区域化转运蛋白基因工程与抗盐性 .....	94
2.8.4	植物抗氧化酶基因工程与抗盐性 .....	97
2.8.5	植物抗盐基因工程值得思考的问题 .....	97
	主要参考文献 .....	98
	思考题 .....	102
3	干旱逆境植物生物学 .....	103
3.1	水的结构和性质 .....	103
3.1.1	水的分子结构特性 .....	103
3.1.2	水的沸点 .....	104



3.1.3	水的比热	104
3.1.4	水的汽化热	105
3.1.5	水产生的内聚力、黏附力和表面张力	105
3.1.6	水的不可压缩性	105
3.1.7	水的透光性	106
3.1.8	水的溶解性	106
3.2	水在植物生命活动中的作用	106
3.2.1	细胞的主要组成成分	106
3.2.2	代谢的重要原料	106
3.2.3	各种生化反应和物质吸收、运输的介质	106
3.2.4	保持细胞和个体固有的姿态	106
3.2.5	调节植物体的温度	106
3.3	植物组织中水分的存在形式、状况及其测定	107
3.3.1	水分存在形式	107
3.3.2	含水量	107
3.3.3	水势	108
3.4	干旱生境中植物形态结构的变化	112
3.4.1	干旱及干旱类型	112
3.4.2	干旱生境中植物形态结构变化	113
3.4.3	干旱对细胞结构的影响	115
3.5	干旱对植物生理过程的影响	119
3.5.1	含水量	119
3.5.2	生长	120
3.5.3	矿质吸收	121
3.5.4	光合作用	122
3.5.5	激素	125
3.5.6	干旱与蛋白质	130
3.5.7	植物发育	136
3.6	植物抗旱的机制	138
3.6.1	植物抗旱的类型	138
3.6.2	植物耐旱的生理机制	141
3.7	植物抗旱的基因工程	148
3.7.1	基于细胞信号转导和基因调控的抗旱基因工程	149
3.7.2	渗透保护物质积累的基因工程	149
3.7.3	增强植物对活性氧自由基的清除能力的基因工程	150
3.7.4	基于改变细胞膜脂组分的基因工程	150
3.7.5	抗旱基因工程存在问题	152
	主要参考文献	152
	思考题	156

4 洪涝逆境植物生物学 .....	157
4.1 涝害的定义和类型 .....	157
4.2 淹水对土壤的影响 .....	158
4.2.1 对土壤水—气平衡和气体状况的影响 .....	158
4.2.2 对土壤还原势的影响 .....	158
4.2.3 对土壤肥料的影响 .....	158
4.2.4 对土壤 pH 的影响 .....	159
4.3 洪涝对植物形态结构的影响 .....	159
4.3.1 根系 .....	160
4.3.2 叶片 .....	160
4.3.3 茎 .....	161
4.4 洪涝对植物生理生化过程的危害 .....	161
4.4.1 水分代谢 .....	161
4.4.2 呼吸作用 .....	162
4.4.3 光合作用 .....	162
4.4.4 矿质营养 .....	162
4.4.5 植物激素 .....	163
4.5 植物抗涝机制 .....	164
4.5.1 植物避涝性 .....	164
4.5.2 植物耐涝性 .....	167
4.5.3 植物对涝害的分子响应 .....	170
4.6 提高植物抗涝性的途径和措施 .....	174
4.6.1 提高植物抗涝性的途径 .....	174
4.6.2 防涝和治涝的措施 .....	175
主要参考文献 .....	175
思考题 .....	178
5 低温逆境植物生物学 .....	179
5.1 冷害与冷害机理 .....	179
5.1.1 冷害对细胞结构的影响 .....	179
5.1.2 冷害对植物生理生化的影响 .....	180
5.1.3 冷害机理 .....	184
5.2 冻害与冻害机理 .....	186
5.2.1 冻害 .....	186
5.2.2 冻害机理 .....	186
5.3 低温锻炼及适应性变化 .....	187
5.3.1 生理生化变化 .....	187
5.3.2 细胞结构的变化 .....	191

5.4	植物抗冻信号转导及抗冻基因工程 .....	191
5.4.1	抗冻信号转导 .....	191
5.4.2	抗冻基因工程 .....	192
5.5	提高植物抗低温能力的途径 .....	193
5.5.1	抗冻锻炼 .....	193
5.5.2	化学调控 .....	194
5.5.3	农业措施 .....	194
5.5.4	转基因技术 .....	194
	主要参考文献 .....	194
	思考题 .....	197
<b>6</b>	<b>高温逆境植物生物学</b> .....	<b>198</b>
6.1	植物对温度反应类型 .....	198
6.2	热胁迫对植物形态结构的影响 .....	198
6.2.1	外部形态变化 .....	198
6.2.2	内部结构的变化 .....	198
6.2.3	细胞超微结构的变化 .....	199
6.3	热胁迫对植物生理生化的影响 .....	200
6.3.1	光合作用 .....	200
6.3.2	呼吸作用 .....	203
6.3.3	膜功能 .....	203
6.3.4	酶及蛋白质 .....	204
6.4	植物对高温的形态适应 .....	204
6.4.1	物候学 .....	204
6.4.2	形态学适应 .....	204
6.5	植物对热胁迫的生理生化适应 .....	205
6.5.1	提高膜的耐热性 .....	205
6.5.2	通过改变蒸腾作用提高耐热性 .....	205
6.5.3	通过提高酶的热稳定性提高耐热性 .....	206
6.5.4	通过诱导产生热激蛋白提高耐热性 .....	206
6.6	植物耐热的分子机理 .....	207
6.6.1	热激蛋白与耐热性 .....	207
6.6.2	热胁迫的信号转导 .....	207
6.7	提高植物抗热性的途径 .....	208
	主要参考文献 .....	208
	思考题 .....	212
	名词索引(中英文对照) .....	213

# 1 逆境植物生物学概论

自然界中的植物并非总是生活在适宜其生长发育的环境中。由于不同的地理位置和气候条件,尤其近年来人类的活动造成了多种不良的环境,这些环境变化超出了植物正常生长、发育所能耐受的范围,导致植物受到伤害甚至死亡,因此,加强植物逆境生理及分子机理的研究,了解植物在不良环境条件下的生命活动规律,对于提高植物的抗逆性、增加农业产量及环境保护都具有十分重要的意义,同时也为植物抗逆基因工程提供理论依据和新思路。

植物对不同逆境既有共同的适应机制,又有其适应某种逆境的专一结构或机制。为避免重复及讨论方便起见,本章对逆境植物生物学的一些基本概念及植物适应不同逆境的共同适应机制进行介绍。

## 1.1 逆境、逆境植物及植物适应性

### 1.1.1 逆境

**逆境**(environmental stress)指对植物生长和发育不利的各种环境因素的总称,又简称**胁迫**(stress)。逆境的种类是多种多样的,可分为**生物逆境**(biotic stress)和**理化因素逆境**,又称**非生物逆境**(abiotic stress)(图1-1),这些逆境因子,一方面可以单独对植物造成伤害,另一方面它们之间又可以相互交叉、相互影响对植物产生协同影响。

### 1.1.2 逆境植物

**逆境植物**(stress plants; plants under stress)指生长在逆境条件下的植物。有两层含义:其一是自然逆境下的天然植物群落,这类植物因其长期生长发育在某种逆境环境中已在其形态解剖及生理生化方面产

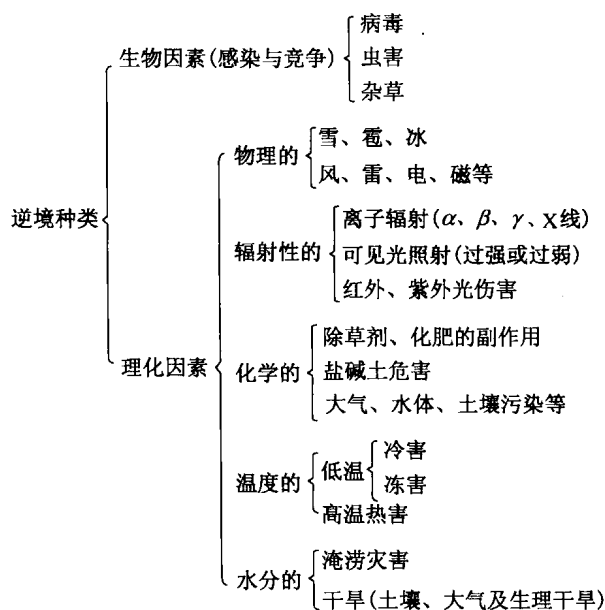


图1-1 逆境的种类  
(引自王宝山,2007)

# 1 逆境植物生物学概论

生了适应性,能在某种逆境条件下完成生活史,如盐碱地上的盐生植物、干旱沙漠中的旱生植物等;其二是在非逆境条件下的植物因天然或人为因素遭受逆境影响,而且这种逆境往往对植物产生伤害,如植物突然遭受低温和高温胁迫等,通常我们所说的逆境植物一般是指第一种情况,但在科学研究过程中两种情况都有。

## 1.1.3 植物的适应性

研究逆境下的植物种群分布、形态特征、细胞结构、生理生化、分子生物学特征及机制称为**逆境植物生物学**(plant biology under stress)。植物自身对逆境的适应能力叫做植物的**适应性**(adaptability),植物对逆境的适应方式是多种多样的(图 1-2)(王宝山,2007)。**避逆性**(stress escape)是指植物整个生长发育过程不与逆境相遇,而是在逆境到来之前已完成其生活史,如沙漠中短命植物只在雨季生长发育完成生活史。**抗逆性**(stress resistance)是指植物对逆境的抵抗能力或耐受能力,简称为抗性,包括**御逆性**和**耐逆性**。**御逆性**(stress avoidance)是指植物具有一定的防御环境胁迫



图 1-2 植物的各种适应性

(引自王宝山,2007)

的能力,且在逆境条件下仍保持正常状态,如泌盐植物二色补血草,通过盐腺将大量盐分排出体外,一些植物叶表面覆盖茸毛、蜡质,强光下叶片卷缩等避免干旱的伤害。**耐逆性**(stress tolerance)是指植物通过生理生化变化来阻止、降低甚至修复由逆境造成的损伤,从而保证正常的生理活动,包括**御胁变性**和**耐胁变性**。**御胁变性**(strain avoidance)是指植物在逆境作用下能减低单位胁迫所引起的胁变,起着分散胁迫的作用,植物细胞膜稳定性强、蛋白质间的键合能力强及保护物质多等可以提高植物的抗性。**耐胁变性**(strain tolerance)又可分为**胁变可逆性**和**胁变修复**两种。**胁变可逆性**(strain reversibility)是指植物在逆境作用下产生一系列生理生化变化,当逆境解除后,各种生理生化功能迅速恢复正常。**胁变修复**(strain repair)是指植物在逆境作用下通过代谢过程修复被破坏的结构和功能。应该指出,植物对逆境的适应性的强弱取决于胁迫类型、胁迫强度、胁迫时间、胁迫方式和植物自身的遗传潜力。

另外,这里有两个概念需要解释:**适应**(adaptation)和**驯化**(acclimation)。适应和驯化都是指植物获得对某一逆境的耐性。但是,适应是指植物在形态结构和功能方面获得了可遗传的改变,从而增加了对逆境的抗性,如冰叶日中花(*Mesembryanthemum crystallinum*)经过一定时间的干旱或盐碱处理后,由C<sub>3</sub>途径变成CAM途径,并且在叶片和茎上产生盐囊泡等结构,而驯化是指植物个体在生理生化方面获得不可遗传的改变。这种改变是通过对个体逐步增加逆境强度获得的,一旦逆境解除,植物个体获得的抗性也消失,这种对逆境耐性的提高不能遗传给后代,如把烟草的愈伤组织逐步转接到NaCl浓度增加的培养基上,经过几十代继代培养后,可以在1%以上的NaCl培养基上生长,而由此愈伤组织获得植株的种子发育成的植株还是不抗盐。

植物对某一逆境的驯化过程叫做**抗性锻炼**(hardening),通过锻炼可以提高植物个体对某种

逆境的抵抗能力。植物的抗性锻炼在农业、园艺等领域有重要意义,但是,植物抗性的强弱主要是由其遗传所决定的。

## 1.2 逆境条件下植物的生长及形态变化

### 1.2.1 生长的概念

生长(growth)是指植物细胞、组织、器官或个体的体积或重量不可逆的增加。生长包括细胞个数的增加和细胞体积的增大,当然细胞的分裂和体积的增加是以物质和能量代谢为基础的,即以生理生化代谢为基础(Nilson 和 Orcutt,1996)。因此,生长指标既可以用细胞数目、细胞体积、器官体积、面积、长度、个体重量来表示,也可以用生理指标光合速率、光合生产率或经济产量等来表示。衡量抗逆性强弱最可靠的指标就是生长量或产量。因此,生长指标的测定在逆境植物生物学中就显得格外重要。

### 1.2.2 生长的测量

#### (1) 相对生长量

在逆境植物生物学研究过程中,比较不同种类植物绝对生长量往往会因为植物个体大小、生长发育阶段等不同而变得非常复杂。例如,比较同样 NaCl 溶液处理对小麦三叶期幼苗和两年龄杨树苗的绝对生长量就很难说明问题。在这种情况下,比较其相对生长量就能反映它们的抗性强弱。

相对生长速率(relative growth rate, RGR)指在单位时间内单位重量植物个体、器官或组织重量的增加值,可以用公式 1-1 表示。

$$RGR = \frac{dW}{dt} \frac{1}{W} \quad \text{g} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{d}^{-1} \quad (1-1)$$

其中  $t$  表示时间,而  $W$  表示重量。

这个公式假设个体越大相对生长速率就越大。然而,许多情况下并非如此。一般来说,个体越大,支持和机械组织越大,呼吸消耗也越大。因此, RGR 会随个体的增大而下降。如果生长速率处于指数生长期, RGR 则为常数。如果生长速率处于 S 生长(sigmoidal)或线性生长期,则 RGR 随时间而下降。所以, RGR 分析取样时间非常关键。

通常相对生长速率用下面公式表示:

$$RGR = \frac{\ln W_2 - \ln W_1}{t_2 - t_1} \quad \text{g} \cdot \text{d}^{-1} \quad (1-2)$$

其中,  $W_2$  和  $W_1$  分别表示在时间为  $t_2$  和  $t_1$  时个体的重量。重量单位为 g,时间单位为 d。

当然生长与光合作用叶面积有关。通常,叶面积越大生长速率越快。因此,可以用净同化比(net assimilation ratio, NAR)表示相对生长量,即单位叶面积在单位时间内使植物个体重量的增加值。NAR 可以用公式 1-3 表示。

$$NAR = \frac{dw}{dt} \frac{1}{LA} \quad \text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1} \quad (1-3)$$

其中  $t$  表示时间,而  $W$  表示重量, $LA$  是开始时( $t=0$ )个体的总叶面积。

公式 1-2 可以用于溶液培养单细胞藻类及植物细胞悬浮培养时细胞数量或体积的测定,也可以用于某个器官如根、叶相对生长的测定。

### (2) 绝对生长量

在某一时间测定整株植物器官(如果实、籽粒等)的生物量,是农业生产中经常用到的指标,也是逆境植物生物学应用于生产实际中判定植物抗性强弱的最终指标,这一指标通常是指最终经济产量。

### (3) 根生长分析

根通常生长在土壤中,且处于黑暗之中。因此,根的生长分析是非常困难的。过去关于逆境条件下植物根生长研究资料很少,但近年来由于技术上有新的进展,这方面资料逐渐增多,如在琼脂上分析根系生长;利用溶液培养分析根系生长;利用根系分析软件分析根系生长;特别是根系生长可视剖面装置的应用对逆境条件下根系生长分布情况成为可能。

## 1.2.3 形态变化

一般就个体而言,在逆境条件下植物生长下降或停止,个体变得矮小,目的是减少能量的消耗以抵抗逆境。另外,其器官也有明显形态变化,如干旱会导致植株矮小、叶片变红、叶面积减小、某些植物叶片卷曲、气孔开度减小甚至关闭,严重时幼嫩叶片和嫩茎萎蔫;淹水使叶片黄化、干枯、根系褐变甚至腐烂;高温下叶片变褐、出现死斑、树皮开裂;病原菌浸染叶片出现病斑;低温使叶片变红等。

逆境往往使细胞超微结构也发生改变(简令成和王红,2009)。如逆境使细胞膜变性,细胞膜选择透性降低甚至丧失,细胞与环境之间的物质交换平衡破坏,大量离子(如  $K^+$ )及代谢物质(糖和氨基酸等)渗漏到细胞外,而  $Na^+$  等有害离子进入细胞;叶绿体、线粒体等细胞器膜结构遭到破坏等,细胞的区域化被打破,正常代谢受到干扰,甚至紊乱。

## 1.3 逆境条件下植物的生理变化与抗逆性

逆境条件下植物不仅在形态结构方面发生可见的变化,而在此之前细胞内许多生理生化过程早已发生相应的改变,从而使植物适应改变了的环境。

### 1.3.1 生物膜与植物抗逆性

生物膜的透性对逆境的反应是比较敏感的,当植物受到干旱、冰冻、低温、高温、盐渍、 $SO_2$  污染、病害和  $O_2$  胁迫等逆境时,质膜透性都增大,各种细胞器的内膜系统出现膨胀、收缩或破损。这主要是由于膜脂过氧化,膜蛋白变性及膜脂流动性改变,造成膜相变和膜结构破坏所致。因此,生物膜结构和功能的稳定性与植物的抗逆性密切相关。

在正常条件下,生物膜呈液晶相,当温度下降到相变温度时膜脂发生相变,即由液晶相转变为凝胶相。膜脂相变会导致原生质停止流动,膜结合酶活性降低,膜透性增大,电解质及某些小分子有机物大量渗漏,细胞物质交换平衡破坏,代谢紊乱,有毒物质积累,细胞受损。实验证实,植物的抗冷性与膜脂的种类、脂肪酸碳链的长度和不饱和程度有关。膜脂中脂肪酸碳链越长,膜

脂相变温度越高,抗冷性越低;碳链长度相同时不饱和双键越多,膜脂相变温度越低,抗冷性越强。

膜脂中磷脂酰胆碱(phosphatidyl choline, PC)等磷脂是生物膜主要脂类,而单半乳糖二酯酰甘油(monogalactosyldiacylglycerol, MGDG)和双半乳糖二酯酰甘油(digalactosyldiacylglycerol, DGDG)等糖脂是构成叶绿体类囊体膜的主要脂类,对维持植物的光合作用具有重要作用(杨福愉, 2005)。因此糖脂的种类和含量与植物的抗逆性有关。植物抗冻性增强时,膜脂中的磷脂含量显著增高。MGDG 含量低的植物吸收盐分少,抗盐性提高。

膜脂中饱和脂肪酸相对含量与植物的抗旱、抗热性有关。抗性品种细胞的饱和脂肪酸较多,不抗旱品种的脂肪酸比例(或组成)正好相反。此外,膜脂饱和脂肪酸含量与叶片抗脱水能力和根系吸水力密切相关。

膜蛋白与植物抗逆性也有关系,如甘薯块根线粒体在 0℃ 下几天,线粒体膜蛋白对磷脂的结合能力明显降低,继而磷脂(PC 等)从膜上游离出来,随后膜解体,组织坏死,这就是以膜蛋白为核心的冷害膜伤害假说。

### 1.3.2 活性氧与植物抗逆性

#### (1) 活性氧的化学特性

$O_2$  是植物生命活动所必不可少的物质之一,没有  $O_2$ ,植物生命就不能存在。然而, $O_2$  在参与新陈代谢的过程中会被活化成为活性氧(reactive oxygen species, ROS)。活性氧是指性质极为活泼、氧化能力很强的含氧物的总称,如超氧化物阴离子自由基( $O_2^-$ ),羟基自由基( $OH^\cdot$ ),过氧化氢( $H_2O_2$ ),脂质过氧化物( $ROO^\cdot$ )和单线态氧( $^1O_2$ )。在通常情况下,植物体内产生的活性氧不足以使植物受到伤害,因为植物在长期进化过程中形成了一个完善的清除活性氧的防卫系统,使活性氧的产生与清除维持在一个动态平衡,不会在体内积累。然而,一旦植物遭受到逆境胁迫,植物体内的氧代谢就会失调,活性氧的产生加快,而清除系统的功能降低,致使活性氧在体内积累,植物的结构与功能就会受到损伤,甚至导致个体死亡,即植物受到了氧伤害。

基态氧是三线态氧( $^3O_2$ ),其分子轨道最外层的两个电子没有配对且自旋方向相同,由于自旋限制使其在通常状况下表现出一定的惰性。在生物体内,只有少数物质具有与基态氧相同的电子构型而能与之发生氧化还原反应,而且也只有少数酶类能够催化  $O_2/H_2O$  之间的四电子氧化还原反应。因此, $O_2$  分子发生的反应倾向于单电子还原反应。同时,在各种理化因素的作用下,基态氧很容易吸收一定的能量而转变成高活性的单线态氧( $^1O_2$ )。 $^1O_2$  解除了自旋限制,很容易单电子还原,每接受一个电子就生成一个活性氧分子,最终接受四个电子而生成  $H_2O$ (图 1-3)(王宝山,2007)。

$^1O_2$  是  $^3O_2$  的激发态,具有较高的能量,其最外层的两个电子自旋方向相反且配对,从而解除了自旋限制,反应性极强。它既可以和其他物质发生结合反应,也可以将能量转移给其他物质而发生猝灭反应。 $O_2^-$  是  $^3O_2$  的单电子还原产物,带有一个负电荷。和其他活性氧相比, $O_2^-$  不很活泼,但因其寿命较长,可以从其生成位置扩散到较远的距离,而且质子化后形成的  $HOO^\cdot$  是疏水性的,较  $O_2^-$  更容易穿过生物膜从产生部位转移到其他部位,并在膜的疏水区积聚,同时  $HOO^\cdot$  氧化性远大于  $O_2^-$ 。因而,从这种意义上讲, $O_2^-$  有更大的危害性。 $O_2^-$  既可以接受一个电子氧化其他物质而被还原,又可以提供一个电子还原其他物质而被氧化。如 SOD 催化的歧化反



应( $2O_2^- + 2H^+ \longrightarrow H_2O_2 + O_2$ ); 夺取半胱氨酸、还原型细胞色素 C、谷胱甘肽(GSH)、维生素 C、维生素 E、胡萝卜素等的电子的氧化作用; 与  $H_2O_2$  发生的 Harber-Weiss 反应产生更多活性氧( $H_2O_2 + O_2^- \longrightarrow OH^- + OH^\cdot + ^1O_2$ ) 等。

$OH^\cdot$  是  $^3O_2$  的三电子还原产物, 是已知的氧化性最强的氧化剂, 比  $KMnO_4$  和  $K_2Cr_2O_7$  的氧化性还强。它的反应性极强, 但寿命极短, 在水溶液中仅为  $10^{-6}$  s。它几乎可以和所有的细胞成分发生反应, 对机体的危害极大。但它的作用半径小, 仅能和邻近分子发生反应。 $OH^\cdot$  能够发生抽氢、加成和电子转移等反应。

$H_2O_2$  是  $^3O_2$  的两电子还原产物, 具有较强的氧化性, 但当较强的氧化剂存在时, 也具有一定的还原性。 $H_2O_2$  能够很容易地穿过生物膜而与细胞质中的成分发生反应。近年来, 越来越多的实验证明  $H_2O_2$  是重要化学信号参与许多生长发育及代谢过程(Apel 和 Hirt, 2004)。

总之, 尽管活性氧的反应活性差别较大, 但都比基态氧( $^3O_2$ ) 和  $H_2O$  稳定性差。

### (2) 植物体内活性氧的产生

和其他生物相比, 在光照条件下, 植物细胞由于光合作用放  $O_2$ , 细胞中  $O_2$  的浓度最高, 因而更容易产生活性氧。活性氧产生的部位有叶绿体、线粒体、过氧化物体、细胞质、细胞核、质膜、质外体等。其中, 叶绿体、线粒体、过氧化物体是植物细胞活性氧产生的三大主要细胞器。

叶绿体中活性氧的产生 光合电子传递链是光合细胞活性氧产生的最主要场所。在光合电子传递过程中, 活性氧主要在三个部位产生(图 1-4)(Asada, 1999): ①PS II 的放氧复合体在水光解循环中由于状态 III( $S_3$ ) 的失活而释放活性氧; ②活性氧在 PS II 的还原侧产生。电子由 PS II 还原侧的受体  $Q_B$  漏给  $O_2$  而以较低的速率产生  $H_2O_2$ ; ③PS I 的还原侧是产生活性氧的主要部位。电子可直接在还原侧传递给  $O_2$  形成  $O_2^-$ , 也可以经过还原型铁氧还蛋白( $Fd_{red}$ ) 传递给  $O_2$

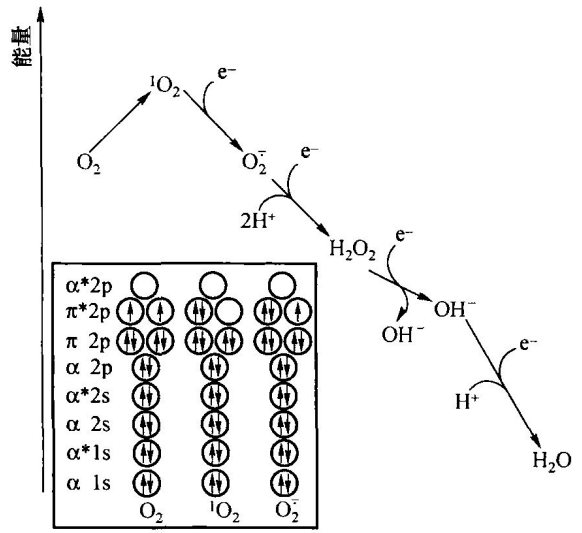


图 1-3 植物细胞活性氧的形成

电子自旋配对激活了基态氧, 随后的电子吸收是放能过程。左下角示基态氧( $O_2$ )、单线态氧( $^1O_2$ ) 和超氧阴离子自由基( $O_2^-$ ) 的分子轨道和电子构象。羟自由基( $OH^\cdot$ ) 和水( $H_2O$ ) 由进一步吸收电子和质子而形成。(引自王宝山, 2007)

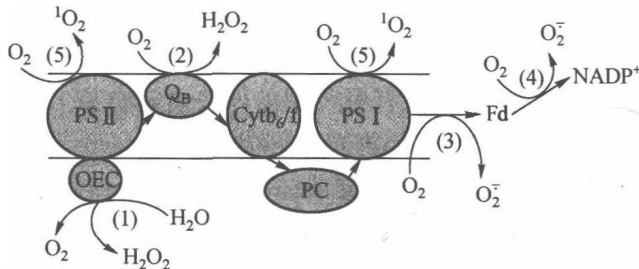


图 1-4 叶绿体光合电子传递链中活性氧的产生位点

光系统 II 放氧复合体处产生  $H_2O_2$  (1); 光系统 I 受体侧(3) 和还原型铁氧还蛋白( $Fd$ ) (4) 处产生  $O_2^-$ ; 光系统 II 受体侧产生  $H_2O_2$  (2);  $O_2$  的物理性激活产生  $^1O_2$  (5)。  $Q_B$ : 质体醌; PC: 质体蓝素。(引自 Asada, 1999)