

作物抗性生理

赵可夫 王韶唐 主编

农业出版社

编写人员

主 编：赵可夫（山东师范大学）

王韶唐（西北农业大学）

编写者：赵可夫（山东师范大学）（第一、六、七章）

王韶唐（西北农业大学）（第四、五章）

王以柔（中国科学院华南植物所）（第二章）

何若韞（沈阳农业大学）（第三章）

肖 甫（曲阜师范大学）（第八章）

作物抗性生理

赵可夫 王韶唐 主编

• • •

责任编辑 张本云

农业出版社出版（北京朝阳区枣营路）

新华书店北京发行所发行 农业出版社印刷厂印刷

850×1168mm 32开本 125印张 286千字

1990年5月第1版 1990年5月北京第1次印刷

印数 1—1,015册 定价 6.95元

ISBN 7-109-00623-9/S·471

目 录

第一章 导论	1
一、植物生活必需的环境因子	1
(一) 物理生态因子	2
(二) 化学生态因子	4
(三) 有机生态因子	7
二、植物的逆境	8
(一) 逆境的概念	8
(二) 植物逆境形成的原因	8
(三) 胁迫和胁变	9
(四) 胁迫因子对植物的伤害作用	10
三、植物的抗逆性	11
(一) 植物抗逆性的种类	11
(二) 耐逆性和避逆性的比较	11
(三) 植物的抗逆性是怎样产生的	13
(四) 抗逆性与植物年龄及发育阶段的关系	14
四、作物的抗性生理	15
(一) 作物抗性生理的定义和意义	15
(二) 作物抗性生理学的研究方向	16
五、提高作物抗逆性的途径	16
(一) 提高植物抗逆性的可能性	16
(二) 提高作物抗逆能力的主要途径	17
第二章 作物抗冷生理	19
一、冷害	20
(一) 直接伤害	20
(二) 间接伤害	22
(三) 次级胁迫伤害	24

二、冷害的生理学反应	26
(一) 呼吸作用	26
(二) 细胞显微结构、原生质流动性和细胞质粘度	29
(三) 膜的结构与功能	30
(四) 光合作用	37
(五) 物质代谢的变化	43
(六) 低温胁迫的激素反应	47
三、作物冷害及抗冷性机理	48
(一) 冷害机理的研究	48
(二) 作物抗冷性机理的研究	58
四、作物冷害及抗冷性研究的实践意义	60
(一) 作物对低温的敏感性	60
(二) 作物冷害及抗冷性研究的实践意义	61
第三章 作物抗冻生理	65
一、植物的过冷与结冰	65
(一) 植物的过冷现象	65
(二) 细胞外结冰	66
(三) 细胞内结冰	68
(四) 植物体结冰的测定和结冰曲线	69
二、植物的冻害	72
(一) 冻害的类型	72
(二) 冻融速率与冻害的关系	75
(三) 冰冻时间长度和反复冻融	77
(四) 冻害出现的时间	78
(五) 冻害的修复	79
三、植物的抗冻性	80
(一) 抗冻的类型	80
(二) 回避环境低温	81
(三) 回避结冰	81
(四) 回避细胞内结冰	84
(五) 忍耐细胞外结冰	85
(六) 植物耐冻性的测定	90
四、植物冻害与抗冻的机理	92

(一) 冻害与抗冻的早期理论	92
(二) 冻害的膜伤害理论	95
(三) 冻害的SH假说	98
(四) 冻害和抗冻理论的总结	101
五、植物的寒冷驯化	103
(一) 寒冷驯化的阶段和诱导条件	104
(二) 寒冷驯化中形态结构与生理变化	109
(三) 寒冷驯化中的调控	115
第四章 作物抗热生理	120
一、植物的温度状况	121
二、高温对植物生命活动的影响和伤害	125
(一) 碳素平衡——光合和呼吸	126
(二) 对于蛋白质、核酸的影响——变性、凝固、分解和合成	127
(三) 对于生物膜结构和功能的影响	128
(四) 代谢紊乱——生化伤害和毒物累积	129
(五) 对于生长发育的影响	130
(六) 其它	131
三、植物的抗热性	132
(一) 植物适应高温的方式	132
(二) 植物抗热性的作用机理	136
四、如何防止和减轻作物的热害	141
第五章 作物抗旱生理	145
一、植物的水分状况及其测定	146
二、干旱对于作物生命活动和产量的影响	151
(一) 光合和呼吸	151
(二) 碳水化合物代谢和同化产物的运输	153
(三) 蛋白质和核酸代谢	154
(四) 激素水平	156
(五) 水分关系与矿质吸收	158
(六) 生长和发育	159
(七) 干旱对于作物产量的影响	166
三、植物对于干旱的适应	170
(一) 植物的避旱性	171

(二) 植物的御旱性	172
(三) 气孔调节	180
(四) 渗透调节	186
(五) 植物的耐旱性	193
(六) 植物激素在抗旱中的作用	198
(七) 二氧化碳的固定途径和在植株内的再循环	201
(八) 农作物的用水效率	205
四、人工防旱和抗旱的途径	216
第六章 作物抗涝生理	226
一、水涝对作物的危害	226
(一) 次生 O_2 亏缺胁迫的伤害作用	228
(二) CO_2 和乙烯胁迫对植物的伤害作用	231
(三) 水涝胁迫诱导的离子胁迫对植物的伤害	233
(四) 水涝胁迫诱导的缺水胁迫对植物的伤害作用	233
二、植物的抗涝性及抗涝机理	234
(一) 对缺氧的避性及其机理	235
(二) 对缺 O_2 的耐性及其机理	242
三、提高植物的抗涝性以及治涝的途径	244
(一) 提高植物抗涝性的途径	244
(二) 防涝和治涝的途径	245
第七章 作物抗盐生理	249
一、植物生存的极限盐度	250
二、盐分过多对植物的伤害	253
(一) 原初直接盐害	254
(二) 原初间接伤害	255
三、植物的抗盐性	275
(一) 植物抗盐性的概念	275
(二) 按照抗盐能力划分的植物类群	276
(三) 不同环境因子对植物抗盐性的影响	277
(四) 发育阶段对植物抗盐能力的影响	279
四、植物的抗盐机理	280
(一) 植物的避盐机理	280
(二) 植物的耐盐机理	291

五、提高作物抗盐性的途径	300
(一) 培育抗盐的作物品种	300
(二) 通过种子处理提高植物的抗盐性	302
(三) 利用施肥提高作物的抗盐性	304
(四) 激素处理法	304
(五) 突变体选择法	305
(六) 遗传工程法	305
六、作物抗盐性的测定	306
(一) 避盐性的测定	306
(二) 耐盐性的测定	306
第八章 作物抗病生理	314
一、植物病害的概念和病原生物	314
(一) 植物病害的概念	314
(二) 植物病害的病原生物	315
二、植物病原生物对植物的侵染及其机理	317
(一) 侵染的过程	317
(二) 侵染的机理	319
(三) 植物病害的症状	321
三、病菌对植物的危害	322
(一) 对质膜透性的影响	322
(二) 对植物水分代谢的影响	323
(三) 对有机物质运输的影响	324
(四) 对呼吸作用的影响	324
(五) 对 CO_2 固定的影响	325
(六) 对核酸代谢的影响	326
(七) 对蛋白质的影响	326
四、植物的抗病性及其机理	326
(一) 植物抗病性的概念	326
(二) 植物的结构抗病性	327
(三) 植物体内产生抑制病原体的物质	330
(四) 受侵染组织木质化的抗病作用	334
(五) 促进组织坏死防止病原生物扩展	335

(六) 植物激素的抗病作用	335
(七) 加强氧化酶的活性	335
五、影响植物抗病的因子	336
(一) 内部因子	336
(二) 外部因子	337
六、提高作物抗病性和防治作物病害的途径	338
(一) 提高植物抗病性的途径	338
(二) 防治植物病害的途径	340

第一章 导 论

一、植物生活必需的环境因子

植物体是一个开放系统，不断地与外界环境进行着物质、能量和信息的交流。在植物从外界环境不断地摄取物质、能量和信息的同时，也受到各种环境因子的影响。只有在它已经适应的环境条件下，植物才能进行正常的生长发育，否则，植物的生长发育即会受到影响，甚至导致死亡。植物体的各种特性，就是在对一定环境条件长期适应中形成的，因此，在不同的环境条件下，生长着不同的植物类群，例如水生环境中的水生植物，沙漠地区的旱生植物，盐渍土壤中的盐生植物，甜土地带的甜土植物（大豆、小麦、玉米、蔬菜、果树）等。同样，植物的生长发育现象和规律，也能反映出环境的各种特点。

由上所述，可以看出决定植物生长发育的应当是两套因素：（一）遗传潜力；（二）外界环境。这两类因素控制着植物的内部代谢过程和状态，这些过程和状态又控制着植物生长发育的强度和方向（图1—1）。本书仅讨论外界环境，特别是逆境对植

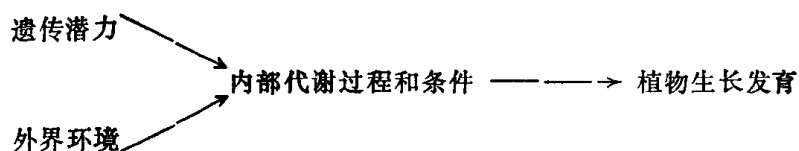


图1—1 两套因子——遗传潜力和外界环境对植物生长发育的调控作用示意图

（引自Noggle等，1975）

物生长发育的影响及其抗逆能力，不讨论植物遗传方面的问题。

植物环境是由许多生态因子组成的，其中包括一些物理的，

化学的和生物的生态因子。物理的生态因子中有辐射和温度；化学的生态因子有水分、空气、无机盐等；生物的生态因子有动物、植物、微生物等。生物之间有互助、共生和互利，也有竞争、抑制、相克等。生态因子不是孤立的，而是相互制约，相互补偿和综合地对植物发生作用的。

植物对各种生态因子的需要，都有一个最高、最低和最适的范围，在最适的范围内，植物生长发育得最好，高于或低于最适范围，对植物生长发育都不利，轻则产生一定的抑制作用，重则导致植物的死亡。

(一) 物理生态因子

1. 辐射 地球上所有的生命活动都是直接或间接来自太阳并进入生物圈的辐射能来维持的，特别是绿色植物，没有光就不能生存。

植物生长发育需要的辐射波长范围为3000—8000 Å

(可见光为4000—7000 Å)

(图 1—2)。除此，辐射强度、波长和辐射照射时间，对植物的生长发育都有影响。

绿色植物以光作为能源，CO₂和 H₂O为原料，在绿色细胞中进行光合作用，把CO₂和H₂O合成碳水化合物并放出O₂：

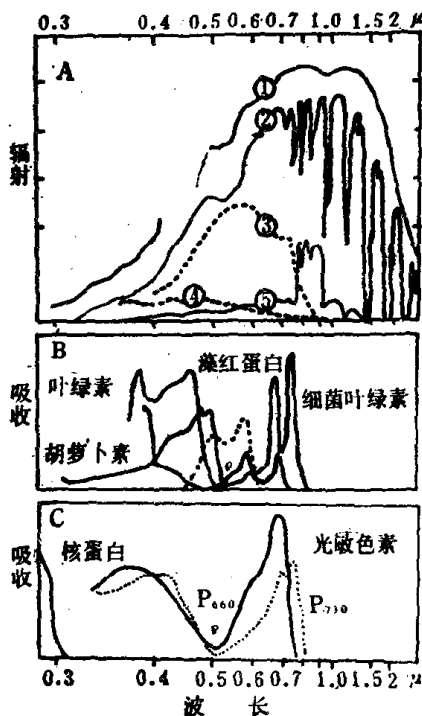
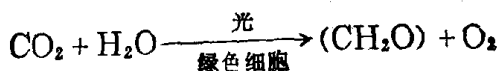


图 1—2 地球表面太阳辐射的光谱分布(A)，光合作用色素的吸收光谱(B)和光形态发生色素及核蛋白的吸收光谱(C)的示意图

①地球大气圈外缘的光能分布 ②海平面上直接太阳辐射 ③海洋沿岸地区水面下1m处的辐射 ④天空的散射辐射 ⑤植被覆盖下的辐射(引自Larcher, 1983)

植物体的干物质，90—95%来自光合作用。光合作用要求的光波主要是太阳辐射中的可见光中的红光（6400—6600 Å）和蓝紫光（4300—4500 Å）部分。

光对植物的生长和形态建成也有重要作用。高等植物的向光性、感光性以及低等植物的趋光性，均与光有关。辐射时间与植物的花芽形成和开花有着密切的关系，不同类型植物要求不同的辐射时间。根据植物对辐射时间的要求，将植物分为长日照植物、短日照植物和光中性植物等。另外，辐射时间与植物的休眠、分布、节间伸长、贮藏器官形成、种子萌发、叶片发育、气孔运动、叶绿素形成等，也有关系。辐射还能间接影响植物的一些生理功能，从而调控植物的生长发育。

如果辐射波长短于3000 Å和长于8000 Å，植物不但不能吸收，而且对植物有伤害作用，特别是短于3000 Å的一定强度的紫外线、X射线、γ射线和宇宙射线，这些都是有害的辐射，是植物发育过程中的胁迫因子。它们对植物的新陈代谢和生长发育，都会产生一定的抑制作用。

2. 温度 植物是一类变温有机体，其自身的温度随外界温度而变化，但植物的每一种新陈代谢过程，都只能在一定的温度范围之内才能正常进行，并且都有一个最适的范围，高于或低于这一范围，植物的代谢过程都会受到影响，生长发育将受到不同程度的抑制。

植物生存的温度界限，随植物种类而不同，现将植物界各种类型植物

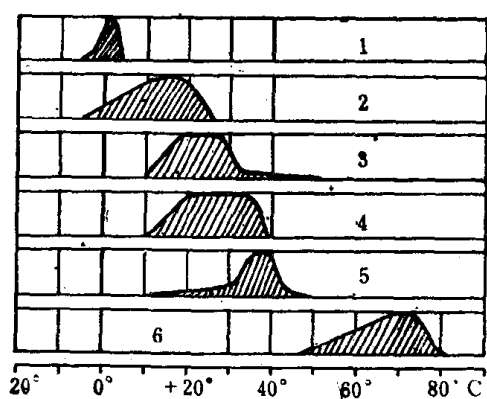


图 1—3 各种植物生存的温度范围

1. 雪衣藻类植物 2. 针叶树及其寄生菌类 3. 一般耐寒作物及其寄生菌类 4. 一般温带作物，高粱、玉米等 5. 热带植物及寄生菌类 6. 嗜温细菌与蓝藻

（改自Larcher, 1975）

生存的温度界限示于图 1—3 中。

温度在自然界中是周期性变化的环境因子之一，一日中的白天和黑夜，一年中的春、夏、秋、冬，温度都在进行着周期性的变化，生长在这种环境中的植物，必然要受到温度周期性变化的影响。

温度对植物生长发育的影响，主要是通过对生理活动的影响来实现的。温度之所以能够影响植物的生理活动，主要是因为控制这些活动的酶的活性对温度特别敏感。在 0—50℃ 之间，温度越高，酶的活力越大，但高到 50℃ 以上时，酶活力即降低。当接近 80℃ 时，绝大多数的酶的活性都被破坏。0℃ 以下，酶也会失活（图 1—4）。

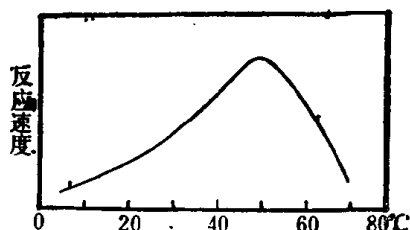


图 1—4 温度对酶促反应的影响

温度高于植物生存的温度范围，即产生热胁迫（高温胁迫），在热胁迫下的植物，会受到热害。温度低于植物生存的范围，可产生低温胁迫，在低温胁迫下的植物，会受到冷害（0℃ 以上的低温）或冻害（0℃ 以下的低温）。由温度胁迫（高温和低温）产生的伤害效应，对作物生长发育和产量都会产生不同程度的影响。

（二）化学生态因子

1. 水分 水是地球上生物的“先天”环境。最早的植物是在水里生活的，而后才逐渐进化到陆生，所以植物的正常生命活动，只有在一定的细胞水分状态下才能进行。可以说，没有水，就没有生命。

水分在植物生命活动中的主要作用如下：

（1）水是原生质的重要组成部分。通常原生质的含水量都在 80% 以上，这样才能使原生质保持溶胶状态，使代谢活动得以顺利进行。

（2）水是植物某些代谢过程的原料。例如，光合作用中的

水。水解反应和呼吸作用也需要水分。

(3) 水是植物细胞中良好的介质。植物体内的许多生化反应都是在水中进行的，水又是良好的溶剂，许多有机和无机物质都是先溶解在水中，然后才能被植物吸收、运转和利用。

(4) 水分可使植物保持其固有姿态和促进延长生长。植物各个器官中虽有一定的机械组织起支持作用，但是幼嫩的正在进行旺盛代谢活动的组织主要依靠细胞的紧张度（膨压）维持其固有的形状、姿态和促进延长生长。

(5) 水具有很高的比热和汽化热以及较高的导热性。这些特性，有利于植物散发热量和保持一定体温。水还具有很大的表面张力和内聚力，有利于植物细胞吸附物质和运输水分。

植物细胞中的水分有两种状态，即束缚水 (bound water) 和自由水 (free water)。自由水参与各种代谢作用，其数量多少与植物代谢强度有关，含量越多，代谢越旺盛。束缚水不参与代谢作用，在总含水量中的比例越大，代谢强度越低。

植物从外界吸收的水分，约 99% 消耗在蒸腾作用中，只有 1% 保存在体内，并大部分集中在液泡中。

不同植物需要的水量是不一样的，只有在满足植物的需要下，植物才能正常地生长发育，水分过少或过多，对植物都会产生不利的影响，前者会造成旱害（干旱胁迫），后者会造成涝害（水涝胁迫）。

2. 空气 空气系由约 78% 的氮、21% 的氧、少于 1% 的氩、0.03% 的二氧化碳以及一些不固定的成分氨、二氧化硫、水气、烟塵和来自植物的挥发性物质组成的。

空气中对植物作用最大的气体就是 CO_2 和 O_2 。 CO_2 是光合作用的原料， O_2 是呼吸作用不可缺少的物质。显然，大气中 CO_2 和 O_2 的多少，都可以影响植物的光合和呼吸，进而会影响其他生理过程，以及正常的生长发育。

空气中的氮气一般植物不能利用，但豆科和某些非豆科植物的根瘤菌、一些土壤细菌和蓝藻共生即能够固定和吸收空气中的

氮气，把它合成为有机氮化物，供给自身和寄主的需要。

空气中除含有各种气体外，还含有或多或少的烟尘，附着在植物叶片上，可以降低植物的光合和呼吸。

近年来，由于工业生产发展，向自然界排出大量废气、废水和废渣（三废），造成大气、河流和土壤污染，对植物生长发育也会产生一定的毒害。

3. 土壤 土壤是植物生长发育的基地，植物要从土壤中吸收大量的水分、矿物质和空气。土壤还为植物提供一定的生活必需条件，例如适当的温度，一定的酸碱度等。

土壤中有许多空隙，充满着空气和水分，二者互为消长，其最适比例为1：1。土壤中的众多物质转化，只有在有水时才能进行。如果土壤水分过多，则土壤中空气不足，而且流动困难，产生涝害；如果水分缺乏，则影响根系的吸水和对养分的吸收，产生旱害。另外，土壤通气状况良好，会导致好气性细菌的氧化作用增强。

土壤中还含有植物必需的大量和微量矿质元素，如果其中的某种或某些元素缺乏，则会影响植物的生长发育。如果某种或某些矿质元素过多，会产生盐分胁迫或离子胁迫，抑制植物的生长和发育。盐害的原因为：（1）盐分过多使土壤水势降低，植物吸水困难，或根本不能吸收，甚至排出水分。（2）进入植物体的盐分增多，产生离子的毒害作用。

（3）造成营养亏缺。

土壤的pH值对植物生理

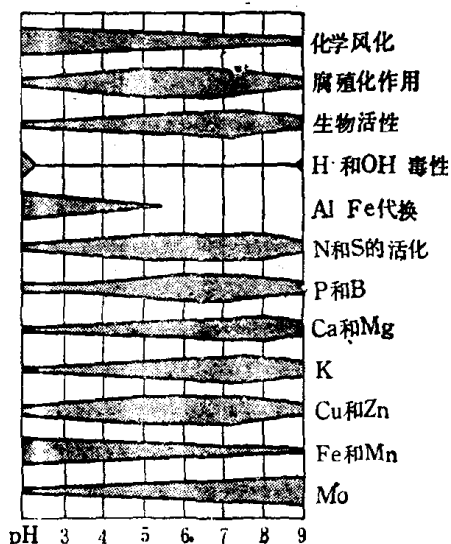


图1—5 土壤pH对土壤形成、矿质养分的活化和有效性以及土壤生活条件的影响。

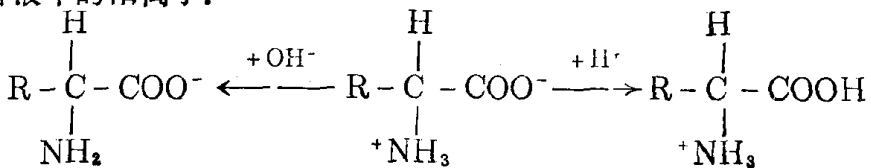
条带的宽度指示出过程的强度或养分的有效性

(引自Larcher, 1975)

活动也有巨大影响。pH值较低的酸性土壤，容易引起磷、钙、镁等化合物溶解度的降低，增大汞、铬、砷等化合物的溶解度，导致植物缺磷、钙和镁，同时引起植物的汞、砷中毒。pH值较高的碱性土壤，可以降低铁、锰、硼、锌等化合物的溶解度，引起植物的缺铁、锰、硼和锌症。各种矿质元素在不同pH值中的有效性，如图1—5所示。

不同植物对土壤酸碱度的反应不同，有的适应幅度较大，有的较小，大多数植物在pH3.5—9的范围内都能生存，但在最适pH中生长发育最好。根据植物对土壤酸碱度的反应和要求，可将植物分为酸性植物（pH<6.7），中性植物（pH6.7—7.0）和碱性植物（pH>7.0）。例如马尾松属酸性植物，款冬(*Tussilago farfara*)属碱性植物。一些农作物对pH的要求也不一样，如马铃薯最适pH为4.8—5.4；小麦、玉米、大豆等最适pH为6.0—7.0；甜菜的最适pH为7.0—7.5。

土壤pH还直接影响植物对矿质元素的吸收。植物根系细胞质的蛋白质组分为两性电解质，在酸性条件下，带阳电荷，易吸收外界溶液中的阴离子；在碱性条件下，带阴电荷，易吸收外界溶液中的阳离子：



（三）有机生态因子

自然环境中的植物，除受上述物理和化学的生态因子的影响外，也受一些有机生态因子——动物、植物、微生物等的影响，它们对植物可能有利，也可能有害。

一些植物在传粉受精和传播种子中，经常得到动物协助，达到有助于结实和播种接代。某些高等植物也可以与微生物共生。

有机生态因子对植物有害的例子也很多。同种或异种间竞争光照、水分和养料是最常见的，其结果是一胜一负，或者两败俱伤。黑胡桃(*Juglans nigra*)树下，其它植物不能生长，因为它可以分泌一种抑制其它植物生长的物质——胡桃醌。这类现象，

称为异株克生 (allelopathy)。一些细菌或真菌侵染高等植物，可使它们受到严重病害。

植物对外界环境也有一定的反作用，例如，森林可以从土壤中吸收大量的水分，不断地蒸腾出去，增加森林上方的水蒸汽，降低周围的气温。蒸腾到大气中的水蒸汽，又能汇集起来变成雨水降落地面。一部分被植物截留和吸收，一部分被土壤吸收，一部分以地面径流和地下潜流的方式流失。由于地面植物的阻挡，径流流速减缓，从而减少对土壤的冲刷。渗入地下的雨水，或储在地下，或成为潜流，这样，即调节自然界的水分循环，使林区风调雨顺，气温温和，空气湿润，形成一个良好地适于生物生存的环境。

二、植物的逆境

(一) 逆境的概念

所谓逆境，即凡在自然环境中植物所需的某种物理的、化学的或生物的环境因子发生亏缺或超越植物所需之正常水平，并对植物生长发育产生伤害效应的环境因子，都称之为逆境(stress environment)。例如干旱、高温、盐渍等环境。

如前所述，植物的生长发育，需要众多的环境因子，只有这些因子适宜时，植物才能正常地进行代谢活动和生长发育，完成其生活周期。在自然界中的任何一个地区，植物需要的环境因子很少能完全具备，达到最适水平，实际上，植物经常会遇到不适宜环境条件或某种因素的剧烈变化。当亏缺或变化幅度超过植物正常生长要求的范围，即对植物产生伤害作用。

(二) 植物逆境形成的原因

1. 由于气候严峻而造成的逆境，例如干旱、炎热、冰冻和寒冷。

2. 由于地理位置和海拔高度而造成的逆境，例如，土壤盐分过多或缺乏，海拔过高等。高山上的逆境是多种逆境的综合。

3. 病害、虫害等生物因素造成的逆境。

4. 由于天然或人为产生的有害物质所造成的逆境，特别是由于工业“三废”的污染，包括大气、水域和土壤污染等。

5. 由于某种矿质元素的特殊亏缺。

上述的众多逆境，不是孤立的，而且是相互关联的。如高温与干旱常常伴随发生，所以植物旱害与热害有密切关系，再如盐分过多与干旱经常同时存在，故植物盐害和旱害所导致的组织脱水也难以分开。

(三) 胁迫和胁变

上述的逆境是由若干胁迫因子组成的，任何一种使植物内部产生有害变化的环境因子，均可称为胁迫 (stress)。例如，水分胁迫、盐分胁迫、温度胁迫等。

在自然界中，影响植物生长发育的胁迫因子很多，可以分为两大类——生物胁迫和物理化学胁迫 (图 1—6)。

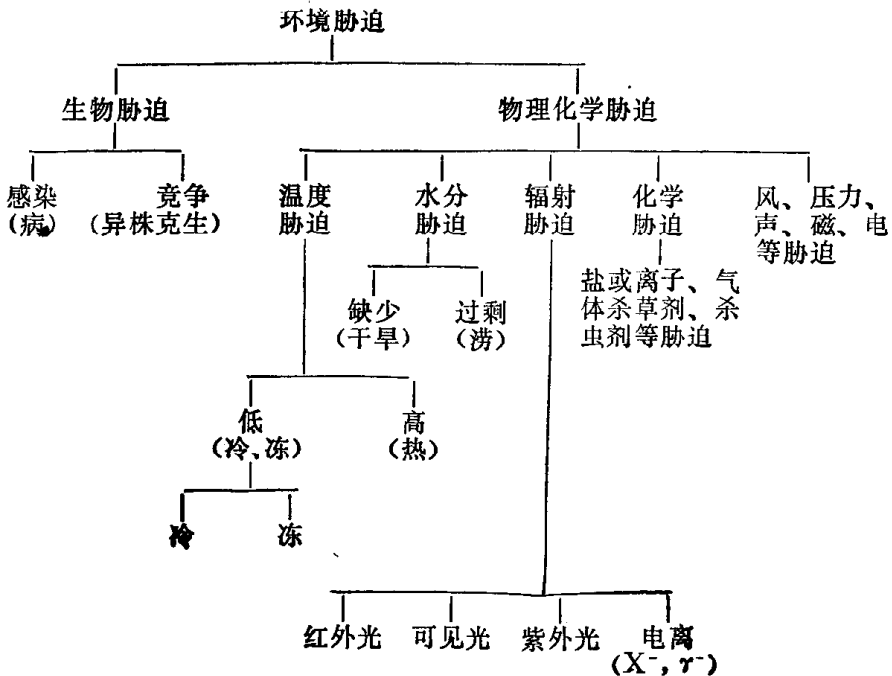


图 1—6 胁迫的种类

(引自 Levitt, 1980)