

牧草抗旱生理学

马宗仁 刘荣堂 著

兰州大学出版社

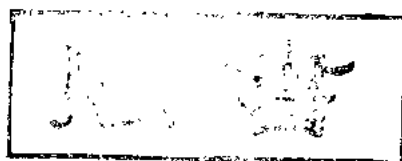
MR/MZR

S540.1

M19

牧草抗旱生理学

马宗仁 刘荣堂 著



* 0 0 6 5 9 9 8 9 *

兰州大学出版社

(甘)新登字第 02 号

牧草抗旱生理学

马宗仁 刘荣堂 著

兰州大学出版社出版发行

(兰州大学校内)

兰州大学印刷厂印刷

开本:787×1092 毫米 1/32 印张:12.25

1993 年 12 月第 1 版 1993 年 12 月第 1 次印刷
字数:300 千字 印数:1-2000 册

ISBN7-311-00699-6/S·13 定价:8.98 元

序 言

干旱是个全球范围的问题，几乎是无处不有。对于占陆地面积 $\frac{1}{3}$ 的干旱地区来说，干旱总是不时地在威胁着农牧业生产的正常进行。我国干旱、半干旱地区面积很大，约占国土总面积的一半。干旱不利因素会造成农业大幅度减产，甚至颗粒无收。根据估测，全世界每年由于干旱缺水对农牧业潜在产量所造成的损失比其他不利因素总和的损失还要多。因此，对干旱进行研究为世人注目，是一件具有重大战略意义的问题。这本书的问世正是从这一基本事实出发，目的为了把干旱地区的农牧业生产搞得更好，将干旱不利因素带来的损失减少到最低限度。

现代科学技术的发展，为人们认识干旱不利因素的规律及防止干旱带来的损失方面积累了极为丰富的知识和经验。近一、二十年里，许多科学工作者对植物抗旱生理方面进行了广泛而深入的研究，开阔了人们的视野。作物抗旱栽培技术和方法的研究也雨后春笋般地出现，在生产实践中发挥了作用。在此情况下，科学工作者应将这些成果编撰成册，以飨读者。可惜的是，在这本书形成时人们还没有看到过同类专著。因此，本书的出版是一件非常值得庆幸的事，它将为我国草业的发展添砖增辉。

这本书构思新颖严谨，取材深广，叙述简明，启人深思。作者旁征博引，大量搜集国内外有关牧草抗旱生理以及有关方面的问题

和最新研究成果，其内容十分丰富，从牧草的抗旱生理特性到栽培技术和抗旱品种的筛选，全面系统。在作者笔下，读者不仅可以从宏观上看到牧草在自然界里对于旱不利因素的各种适应和表现，而且还可以从微观上深入到机体内部去了解抗旱生理。作者成功地论述了有关牧草抗旱生理的基本原理、生态生理、生理生化、气孔生理、测定方法和抗旱栽培技术方面的问题，综合性强，易为读者理解接受。在讨论问题时，作者不仅努力将前人的研究成果尽收其中，而且能根据自己的研究，提出一些新的看法和独特的见解。

我国草业科学起步较晚，和先进国家相比还有差距。因此，需要更多的层次较高的科技工作者为之探索、为之奋斗。我深信这本书一定能给予有志于这个领域的研究工作者及从事于这方面工作的读者以好处，从中汲取有益的知识，共同为发展我国的草业科学做出贡献。

一粒种子落入土中，一棵幼苗破土而生，它的成长需要阳光沃土，需要扶持培育。在科学技术飞速发展的今天，人才在脱颖而出，他们都在吐丝奉献，我热忱地希望他们更加成熟更加充实。

郭博

1992. 11. 26

前 言

人类自从进入农牧业社会后即产生了和自然灾害，其中主要是和干旱缺水作斗争的问题。因为风调雨顺的地区和年份并不总是经常的，而水源和灌溉地面也是有限的。特别是近年来随着生态环境的日趋恶化，世界面临水源短缺，已成为威胁人类生存的关键性因素。

以往的抗旱经验固然不少，也确实发挥了重要的作用。但大多数抗旱技术属于被动性质，即环境适应植物的方法。这显然已不敷目前日益严重的干旱环境。因此，需要从植物内部构造入手或植物适应干旱的途径出发来解决水分亏缺的困境。改善植物内部构造通常需要研究植物在干旱胁迫下的生理、生化变化，以此为基础才有可能通过生物技术筛选成高抗牧草品种。

人类和干旱斗争的历史源远流长，但至今还很少见到全面系统地论述作物抗旱生理的专著，在牧草方面就更少了。而拙作在此方面仅作了一点尝试。本书共分六章，从牧草抗旱生理的原理出发，较全面系统地论述了牧草在水分胁迫下的一系列形态、生态、生理、生化和理化等方面的变化，讨论了鉴定和筛选抗旱牧草品种的指标、技术和方法。阐述了干旱地区牧草栽培抗旱生理的理论和实践。内容简要，所引资料大多是近代植物抗旱生理方面的研究成果和最新理论，适用于高等院校广大师生阅读，对从事抗旱生理研究的同道也同样有益。

本书得以完成，作者衷心感谢郭博教授悉心指教。郭先生不顾高龄，详细审阅了全书并提出了许多宝贵意见。另外，还要感谢张晋金教授、李学斌等同志在本书出版工作中的所给予的热情帮助。

作者自知学识浅陋，难免存在错误和缺点，热切渴望读者惠赠珠玉，不吝斧正！

作者

1992. 11. 18

目 录

第一章 牧草抗旱生理的基本原理	(1)
一、牧草的干旱逆境	(2)
(一)干旱逆境的概念	(2)
(二)干旱胁迫和胁变	(3)
二、干旱胁迫的进程	(4)
(一)干旱胁迫发生的时间	(5)
(二)牧草水分胁迫发生时间的表示	(7)
(三)干旱胁迫发生的阶段	(13)
三、干旱胁迫对牧草的伤害	(17)
(一)旱害	(19)
(二)旱害机理	(31)
(三)热害	(34)
(四)热害及抗热机理	(42)
四、牧草对干旱胁迫的反应	(46)
(一)避旱	(47)
(二)御旱	(48)
(三)耐旱	(61)
第二章 牧草抗旱生态生理	(72)
一、水分生态生理	(73)
(一)水的理化性质	(74)
(二)植物体内水的存在状态	(74)
(三)水分来源	(76)
(四)水分的生态生理作用	(76)
(五)牧草水分平衡原理	(77)
(六)牧草对水分的反应	(89)
(七)牧草的生长环境类型	(93)

二、温度生态生理.....	(95)
(一)牧草的体温.....	(96)
(二)影响植物体温的因素.....	(100)
(三)牧草对高温的反应.....	(104)
(四)影响植物耐热性的因素.....	(109)
第三章 牧草气孔抗旱生理.....	(112)
一、气孔结构.....	(113)
二、气孔的功能.....	(115)
(一)光合功能.....	(115)
(二)有氧呼吸作用.....	(115)
(三)保水作用.....	(115)
三、气孔蒸散过程的理论分析.....	(116)
四、干旱胁迫下气孔启闭机理.....	(121)
五、干旱胁迫下气孔运动.....	(129)
六、叶气孔行为与牧草抗旱的关系.....	(132)
(一)气孔关闭时间.....	(136)
(二)气孔大小.....	(139)
(三)气孔光合产量.....	(143)
第四章 牧草抗旱生理生化.....	(148)
一、水分胁迫下酶的代谢.....	(148)
(一)水分胁迫下酶活性的变化.....	(149)
(二)水分胁迫下酶活性变化的原因.....	(152)
(三)干旱胁迫下一些重要酶的变化.....	(157)
二、水分胁迫下碳代谢.....	(170)
(一)干旱胁迫下碳合成的变化.....	(170)
(二)干旱胁迫下碳分解的变化.....	(185)
(三)干旱胁迫下同化物运输的变化.....	(186)
三、水分胁迫下氮代谢.....	(187)

(一)蛋白质代谢·····	(187)
(二)游离氨基酸代谢的变化·····	(190)
(三)干旱胁迫下核酸代谢的变化·····	(217)
(四)水分胁迫下甜菜碱代谢的变化·····	(218)
四、水分胁迫下植物激素的变化·····	(221)
(一)生长素类·····	(221)
(二)赤霉素类·····	(224)
(三)细胞分裂素·····	(226)
(四)乙烯·····	(230)
(五)脱落酸·····	(232)
(六)水分胁迫下植物激素之间的关系·····	(233)
五、水分胁迫下细胞超微结构及其代谢·····	(237)
(一)水分胁迫下线粒体结构和代谢的变化·····	(238)
(二)水分胁迫下叶绿体结构和代谢的变化·····	(240)
(三)水分胁迫下细胞膜的变化·····	(243)
第五章 牧草抗旱指标的种类、测定技术和方法·····	(253)
一、牧草抗旱性鉴定的原理·····	(254)
二、鉴定和筛选牧草抗旱性的原则·····	(254)
(一)明确育种目标、筛选指标和筛选方案·····	(254)
(二)注意提纯复壮当地种和品种·····	(255)
(三)注意合理布局 and 搭配·····	(256)
三、牧草抗旱性鉴定的方法·····	(256)
(一)直接鉴定法·····	(256)
(二)室内抗旱鉴定法·····	(258)
四、牧草抗旱指标的种类及测定技术·····	(259)
(一)形态指标·····	(259)
(二)生态指标·····	(260)
(三)代谢指标·····	(265)

(四)生化指标·····	(278)
(五)理化指标·····	(282)
第六章 牧草栽培抗旱生理的理论和实践·····	(285)
一、干旱和旱灾的概念·····	(286)
二、干旱成因·····	(287)
(一)大气环流与干旱形成的关系·····	(288)
(二)地形地势与干旱形成的关系·····	(290)
(三)人类活动与干旱形成的关系·····	(291)
三、干旱气候的划分与指标·····	(291)
(一)降水量指标系统·····	(292)
(二)水温比指数体系或干燥度指标系统·····	(292)
(三)降水与干燥指数比值系统·····	(293)
(四)水分平衡指标系统·····	(293)
四、世界和我国干旱半干旱区的地理分布·····	(294)
(一)世界干旱半干旱地区的地理分布·····	(294)
(二)中国干旱半干旱地区的地理分布·····	(296)
五、干旱地区牧草栽培生理的基本理论·····	(302)
(一)牧草抗旱蓄水保墒的原理·····	(302)
(二)干旱地区牧草水分利用·····	(306)
(三)干旱地区牧草成苗理论分析·····	(322)
(四)牧草灌溉的基本原理·····	(335)
六、干旱地区牧草栽培抗旱生理的实践·····	(353)
(一)土壤抗旱耕作的一般原理·····	(353)
(二)干旱地区土壤耕作的主要技术·····	(354)
(三)牧草抗旱播种技术·····	(356)
(四)播前抗旱处理技术·····	(360)
(五)肥料抗旱技术·····	(368)
(六)化学物理抗旱技术·····	(371)

第一章 牧草抗旱生理的基本原理

处在自然环境下的植物，从种子到收获品，在其经历中经常遭受周围环境的干预。事实证明，人类获得的系列植物产品都是这些大小环境因素作用的结果。

就水分环境因素而言，它对植物的影响可区分为两个部分：一是需要部分，另一个是不需要部分。在一定的范围内对牧草的生长发育起促进作用，对牧草的生存是不可缺少的称为需要部分。但超过一定范围或不及，则对牧草的生长起着抑制的作用，因而这些超适部分则称为不需要部分。但可能对提高种质生存能力是有利的。因为植物受到干旱胁迫后，可适当提高其抗旱性，故许多牧草如黑麦草、苜蓿等解除干旱后，其抗旱性较原来都有所提高。在草业上根据这一原理经常用播前干旱锻炼获得一定的抗旱性从而提高在以后干旱逆境中的生存竞争能力。

一般而言，干旱环境因素在量上变化甚微，关键在于作用于牧草的干旱时间。干旱对牧草生长发育具有双重效应即干旱积累效应和牧草抗旱性积累效应。长期量化的结果必然引起牧草质的改变。牧草不像动物，它对改变逆境能力有限，只能通过趋同响应，不断地调整其内部构造去拓宽适应范围来求得生存和发展。由于地球上水热分配极不平衡，产生了不同的干旱适应类型。通常将 400mm 降雨量作为干湿交界

线。在400mm以上为湿润区，400mm以下为干旱区，干旱区可按降雨量还可细分为几类。据统计，我国干旱区总面积占国土面积的58.6%。干旱区大部分自然降水不足300mm，但在这一地区却进行着主要粮食及畜牧业生产和繁衍生息着众多的牧草种类。由于干旱程度的差异，因而在这些牧草中形成了对缺水的种种适应。当然，干旱适应可在一定范围内保证牧草持续生长，具有随种而异的特异性，随着干旱加剧或发展，当所有适应方式都失灵时，就会产生伤害，甚至死亡。事实上，牧草经常处在水分亏缺之中。据估计，除其它自然因素造成的损失外，就现有收获的牧草产量来说，因干旱灾害而丧失的产量占相当一部分。这个潜力是相当大的，如何挖掘这一部分潜力是今后生理学家和育种学家面临的一个艰巨任务。

一、牧草的干旱逆境

（一）干旱逆境的概念

所谓逆境，即凡在自然界中牧草所需的某种物理的、化学的或生物学的环境因子发生亏缺或超越牧草所需的正常水平，并对牧草生长发育产生伤害效应的综和环境因子，均称为逆境。干旱逆境就是由于大气干燥和土壤缺乏可利用水造成植物生长停滞的一种不利生境。有必要指出，无论干旱逆境还是其它因子亏缺引起的不利环境在量上并不指一个点，而是指与具体牧草相联系的具体环境的一个弹性范围。例如在同一个干旱逆境下，有的牧草可能继续正常生长，有些种类可能已遭到干旱伤害，甚至死亡。因此，不同牧草种可能

对同一干旱逆境表现不同，往往显现出抗旱性的差异。另外，干旱逆境解除后，有活下来的植物其抗旱性与原来也明显有所不同。

（二）干旱胁迫和胁变

逆境是由许多胁迫因子构成的。因此任何一种使牧草内部产生有害变化的环境因子均可称之为胁迫，而由于干旱因子引起的胁迫则称之为干旱胁迫或有时也泛称为水分胁迫。

胁变在物理学上是应力的意思，在英文中为“Strain”，它有别于胁迫“Stress”。抗旱生理学应用这一词语专指牧草受到胁迫后产生的一系列形态、生理生化上的变化。干旱胁变就是由于干旱胁迫导致牧草发生一系列形态、生理生化上的变化。例如，牧草受旱后，在形态上表现植株矮型化，生长速度受抑；在超微结构上如叶绿体和线粒体嵴消失，膜透性增大，原生质流动变慢；在化学方面，蛋白质合成降低，分解加快，脯氨酸、脱落酸积累等。

由于干旱胁迫强弱不同，由此常导致与之相伴随的，相适应的胁变后果。植物所受干旱胁迫程度小，解除胁迫后，牧草又可恢复到原来正常水平，无伤害性或伤害性甚微，这种靠植物自行调节恢复原态的性质称修复。这种具修复性质的胁变称弹性胁变或可逆胁变。由于干旱胁迫程度大，解除干旱胁迫后，植物不能靠本身修复能力恢复原态，这种超越修复能力范围的胁变称之为塑性胁变或不可逆胁变。弹性胁变出现在前，塑性胁变在后。当然，随干旱强度或时间延长，无论弹性或塑性胁变，最终会导致植株死亡。可见弹性胁变、塑性胁变及植株死亡是一个发展过程，这个过程是否连续还是断开，全视干旱强度和干旱时间而定。因此，在理解胁变时，还应区别干旱胁迫的轻重缓急及作用时间长短。例如在不同

处理时间及用不同干旱强度处理红豆草、紫云英两种豆科牧草发现，轻微胁迫（相当于—3巴）和重度胁迫（相当于—15巴渗透压），因时间可出现不同结果。重度胁迫5小时后解除干旱，轻度胁迫96小时后解除干旱，其结果几乎一样。前者所用修复时间稍短于重度胁迫。可见，短时间重度干旱与长时间轻度胁迫其效果相近。另外，用上述材料进行同一时间但不同干旱级处理，其结果是重度干旱所用的修复时间明显长于轻微胁迫。但随着时间延长，恢复渐向不可逆方向发展。植株相继出现死亡现象。因此，区分弹性或塑性胁迫以及二者的范围主要决定于胁迫时间及其强度。但作用时间似乎更为重要。

二、干旱胁迫的进程

干旱胁迫亦称水分亏缺（山仑，1983），它指一种降低了的含水量。换句话讲它是指植物组织缺水已达正常生理活动受干扰的程度。从广义上理解，水分亏缺不仅仅指土壤干旱和大气干燥所造成的牧草组织缺水，凡一切限制牧草吸水困难的因素都应包括在内，如土壤温度过低，常常引起根系吸水困难而发生萎蔫。淹水、冷冻同样会造成牧草缺水而枯死。另外，土壤盐分积累会降低土壤溶液的渗透势。牧草体内的水分被土壤夺去照样会发生吸水困难现象，不但种子难以萌发或延迟萌发，而且生长的牧草不能吸水或吸水很少，形成一种生理干旱状态。此外，牧草本身的特性也很重要，主要表现在根型，根分布等也与水分亏缺有关。不过，我们所指的干旱主要是指降水稀少或降水与牧草水分临界期或播种期

不相吻合的一种自然现象。因此，从狭义上来说，一般所谓的干旱就是指牧草因土壤缺水或大气干燥而引起的旱象或旱情。

在牧草生长过程中，光、温、水与生长发育的好坏有很大关系。特别是在干旱地区，水分生理过程与牧草关系最为密切。无水，就无草的生存可言。牧草虽在经常的胁迫过程中不断壮大，最后走向成熟，形成了人类所需要的草产品。问题是这些草产品内又包含了多少次水分胁迫，胁迫维持的时间多长，胁迫的强度又是多大，牧草弹性胁变和塑性胁变的极限为多少等，回答这些问题，必须了解干旱胁迫发生的过程。干旱胁迫过程包含二个主要方面的内容即干旱胁迫的时间和阶段。

（一）干旱胁迫发生的时间

判定水分亏缺发生的时间比较困难。而且常以研究目的不同而有所变化。依照水分亏缺的概念是指组织缺水已达正常生理活动受到干扰的程度。但牧草正常生理活动的范围到底有多大，当水分亏缺达到什么程度这种异常生理活动才会出现，当然这个问题依牧草种类而异。例如生长于干旱环境的植物常能忍受较大的脱水而不受伤害；反之，生长于潮湿环境下的植物对相似干旱程度其抵抗力则较差，较早出现伤害现象。这常与牧草抗旱机理有关。避旱植物和耐旱植物以及逃旱植物对干旱胁迫的御旱途径各不相同。逃旱植物常借缩短生育期逃过干旱以完成生活周期，因而它们不能算真正的抗旱性植物，也无干扰正常生理活动可言。但在生育期中也经常遭受干旱胁迫，其后果可想而知，耐旱及避旱植物显然能忍受长时间的脱水，但这种能力也是有限的。因为这两种机制的牧草占绝大多数，故我们这里讨论干旱胁迫发生

的时间重点是针对耐旱及避旱途径的植物。干旱胁迫发生的时间，还有人通过土壤湿度给以评判。但土壤指标得出的结果也太模糊。有时土壤表现干旱，但植物生长良好；有时土壤水分充足植物却表现出旱象，这可能与土壤性质有关。按形态变化确定，印象也太肤浅。也许形态还未发生旱象，内部生理生化变化却早已出现。如果按生理生化、超显微结构或电导率等理化指标来处理这一时间界限，终因技术、人力、财力受限，难以实施，且涉及问题复杂。例如生理生化发生紊乱的先后次序如何确定，即什么反应最敏感。也许脯氨酸刚刚积累，但光合磷酸化过程早已受抑，出现异常现象。看来上述评判方法都存在方法性或技术性等问题、确实需要研究上述各因素之间的关系，制定出一个既灵敏又简便的标准。研究干旱胁迫发生的时间问题不仅仅是一个理论问题，对实际生产意义也很大。例如，干旱地区草地经常遭受干旱缺水的威胁，而经常出现减产，因此，草地就需有计划的合理灌水，但不了解牧草何时受旱，就不能正确确定合理灌溉时间。漫灌，多灌不仅浪费水资源，且人力、财力也难承担得起。特别是在干旱地区水资源相当宝贵，一点一滴的水都要用在关键时刻。因此，判定正确的干旱胁迫发生的时间对指导草业生产十分重要。

人们知道，水分胁迫与水分亏缺意思基本相同。按水分亏缺的概念，干旱胁迫发生的时间至少与两个因素有密切关系即含水量和生理活动，只有在良好的供水条件下，正常的生理活动才能开展；否则，在干旱缺水的条件下，正常生理活动就受干扰，生理过程出现异常现象。由此人们可以设想，只要准确测定生理活动受抑时的植物含水量下限或正常生理活动所需要的含水量范围即可知晓干旱胁迫时的水分亏缺