 高等学校规划教材

植物抗性 生物学

ZHIWU KANGXING SHENGWUXUE

主编 王三根 宗学风



 西南师范大学出版社
国家一级出版社 全国百佳图书出版单位



植物抗性 生物学

ZHIWU KANGXING SHENGWUXUE

主 编 王三根 宗学凤
副主编 梁 颖 高焕晔
贾 翔 吕 俊



西南师范大学出版社
国家一级出版社 全国百佳图书出版单位

图书在版编目(CIP)数据

植物抗性生物学 / 王三根, 宗学风主编. —重庆:
西南师范大学出版社, 2015.12
ISBN 978-7-5621-7705-0

I. ①植… II. ①王… ②宗… III. ①植物—抗性育
种—植物生理学—研究 IV. ①S332

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2015)第 296222 号

植物抗性生物学

主 编:王三根 宗学风
副主编:梁 颖 高焕晔 贾 翔 吕 俊

责任编辑:杜珍辉

书籍设计:周 娟 尹 恒

照 排:重庆大雅数码印刷有限公司·张艳

出版、发行:西南师范大学出版社

(重庆·北碚 邮编:400715

网址:www.xscbs.com)

印 刷:重庆市正前方彩色印刷有限公司

开 本:787mm×1092mm 1/16

印 张:13

字 数:350 千字

版 次:2015 年 12 月第 1 版

印 次:2015 年 12 月第 1 次

书 号:ISBN 978-7-5621-7705-0

定 价:28.00 元

编委会

主 编:王三根 宗学风

副主编:梁 颖 高焕晔 贾 翔 吕 俊

编写者(以拼音排序):

陈世军(黔南民族师范学院)

陈文俊(成都农业科技职业学院)

代其林(西南科技大学)

范曾丽(西华师范大学)

高焕晔(贵州大学)

贾 翔(重庆交通职业学院)

梁 颖(西南大学)

林 春(云南农业大学)

吕 俊(西南大学)

王三根(西南大学)

向小奇(吉首大学)

徐秋曼(天津师范大学)

张 蕊(周口职业技术学院)

宗学风(西南大学)

前 言

植物不断地与外界环境进行着物质、能量和信息的交流。在适宜的环境条件下,植物才能正常生长发育,否则会受到伤害,甚至濒临死亡。而在自然界中的任何一个地区,植物需要的环境因子很难达到最适水平。实际上,植物经常会遇到不良环境或某种因子的剧烈变化,抗性就是植物在对环境的逐步适应过程中形成的。在胁迫环境中,通过选择,植物的有利性状被保留下来,并不断加强;不利性状逐渐遭到淘汰,以求生存与发展。

在生产实践中,经常会遇到各种不同程度的自然灾害,如干旱、洪涝、低温、高温、盐渍以及病虫害侵染等。随着现代工农业的发展与城市化进程的加快,又出现了大气、土壤和水质的污染,这些不仅危及动植物的生长和发育,还威胁着人类的生活和生存。在逆境条件下,植物需采取不同的方式去抵抗适应各种胁迫因子,通过信号转导将发育水平、细胞代谢水平和分子水平的反应整合在一起,使其在整体上对环境胁迫做出应答。

大数据时代,世界仍然存在着人口、食物、能源、环境和资源等问题,为了直面挑战,必须培养更高产和稳产的作物品种,对土壤、水分和病虫害的控制需更精细有效,通过传统方法和生物技术相结合去发展可持续农业生产。研究植物在不良环境下生命活动规律的生物学,对于提高农业生产力,保护环境有现实意义。

新世纪的生命科学日新月异,《植物抗性生物学》从不同层次、不同水平和不同角度,纵横交错地探索植物生命活动与环境相互作用的方方面面。本书大致分为两部分:第一部分是关于植物抗性生物学的综合论述,包括第一章植物抗性生物学概论,第二章自由基与植物抗性,第三章信号转导与植物抗性,第四章逆境蛋白与抗逆相关基因和第五章植物激素与抗性;第二部分则分别论述了植物对各种逆境的响应,包括第六章温度胁迫与植物抗性,第七章水分胁迫与植物抗性,第八章光胁迫与植物抗性,第九章盐胁迫和养分胁迫与植物抗性,第十章病虫害与植物抗性以及第十一章环境污染与植物抗性。

多年来,作者坚持开展植物抗性的研究,本书也是结合作者研究成果,注重植物抗性生物学发展前沿,参考大量文献资料,理论联系实际的产物。贯穿于全书的是植物抗逆现象本质及代谢规律的主线条,而植物逆境活动过程中物质代谢、能量转换、信号转导以及由此表现出的形态建成诸方面的有机联系应是本书的特点。由于著者学养识见有限,书中定有许多未安之处,敬请广大同仁和读者不吝赐教,以俟异日修订。

作者

2015年4月

目 录

第一章 植物抗性生物学概论	001
一、植物的逆境和抗性	001
二、逆境下植物的形态与生理响应	006
三、生物膜与抗逆性	012
四、渗透调节与植物抗性	015
五、细胞程序性死亡与植物抗性	020
六、植物的交叉适应及逆境的相互作用	023
第二章 自由基与植物抗性	032
一、自由基与活性氧的作用	032
二、植物对自由基的清除和防御	036
第三章 信号转导与植物抗性	043
一、植物的信号转导系统	043
二、逆境下植物不同水平的信号转导	056
第四章 逆境蛋白与抗逆相关基因	061
一、植物逆境蛋白的多样性	061
二、若干逆境蛋白的特性与功能	069
第五章 植物激素与抗逆性	082
一、植物激素的作用	082
二、ABA与植物抗逆性	083
三、ETH与植物抗逆性	088
四、SA与植物抗逆性	091
五、茉莉酸与植物抗逆性	094
六、细胞分裂素(CTK)与植物抗逆性	097
七、油菜素内酯(BR)与植物抗逆性	099
第六章 温度胁迫与植物抗性	104
一、寒害与植物的抗寒性	104
二、热害与植物的抗热性	113

第七章 水分胁迫与植物抗性	123
一、旱害与植物的抗旱性	123
二、涝害与植物的抗涝性	131
第八章 光胁迫与植物抗性	141
一、太阳辐射与植物的适应性	141
二、强光胁迫与植物抗性	144
三、弱光胁迫与植物抗性	151
四、紫外光辐射与植物抗性	154
第九章 盐胁迫和养分胁迫与植物抗性	160
一、植物盐害及其生物学特性	160
二、养分胁迫与植物抗性	165
第十章 病虫害与植物抗性	172
一、病害与植物抗病性	172
二、虫害与植物抗虫性	179
第十一章 环境污染与植物抗性	185
一、植物对环境污染的响应	185
二、主要污染物胁迫与植物的抗性	192
参考文献	200

第一章 植物抗性生物学概论

一、植物的逆境和抗性

(一) 植物生活环境与逆境

1. 植物生活的环境因子

在地球生物圈中,植物是主要的生产者,动物是主要的消费者,微生物是主要的分解者。绿色植物依靠无机物和太阳能,合成它赖以生存的各种有机物,建成其躯体,成为自养生物(Autotroph),还能为其他生物提供食物。因此,植物在物质循环和能量流动中处于十分重要的地位,成为整个生物圈运转的关键。

植物体是一个开放系统,决定植物生长发育的因素包括遗传潜力和外界环境。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。植物环境包括物理的、化学的和生物的生态因子。物理的生态因子,如辐射和温度;化学的生态因子,如水分、空气和无机盐等;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、抑制和相克等。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产生作用的。

世界面临着人口、食物、能源、环境和资源问题的挑战。资料显示,全球人口以每天270000人,每年9000万到1亿人的水平增长,而人均耕地面积1950年为 0.45hm^2 ,1968年为 0.33hm^2 ,2000年又降至 0.23hm^2 ,预计到2055年将降至 0.15hm^2 。全球适合耕作的土地面积不多,约占全球土地面积的22%(表1-1)。我国的形势也很严峻,人口总数为世界之最,人均耕地面积则很少。因此,研究植物在不良环境下的生命活动规律,对于提高农业生产力,保护环境有现实意义。

表 1-1 全球陆地资源状况及其对作物生产的主要限制

陆地资源	面积($1 \times 10^6 \text{hm}^2$)	所占百分率(%)
冰雪覆盖地区	1490	10
太寒冷地区	2235	15
太干燥地区	2533	17
太陡峭地区	2682	18
太浅薄地区	1341	9
太潮湿地区	596	4
太贫瘠地区	745	5
小计	11622	78
较低生产力土地	1937	13
中等生产力土地	894	6
较高生产力土地	447	3
小计	3278	22
总计	14900	100

2. 逆境的概念及种类

植物的生存需要众多的环境因子,只有这些因子适宜时,植物才能正常进行代谢活动和生长发育,完成其生活周期。而在自然界中的任何一个地区,植物适宜的环境因子很难达到最适水平。实际上,植物经常会遇到不适宜环境条件或某种环境因子的剧烈变化。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。

逆境(Environmental stress or stress)是指对植物生存与发育不利的各种环境因素的总称。对植物而言,逆境就是环境胁迫,故“stress”一词也常被译为胁迫。对植物产生的胁迫可分为生物性胁迫(Biotic-stress)和非生物性胁迫(Abiotic-stress)两种类型(图 1-1)。生物性胁迫和非生物性胁迫在全球范围内所造成的作物产量损失是相当巨大的,可使平均产量下降65%~87%(表 1-2)。

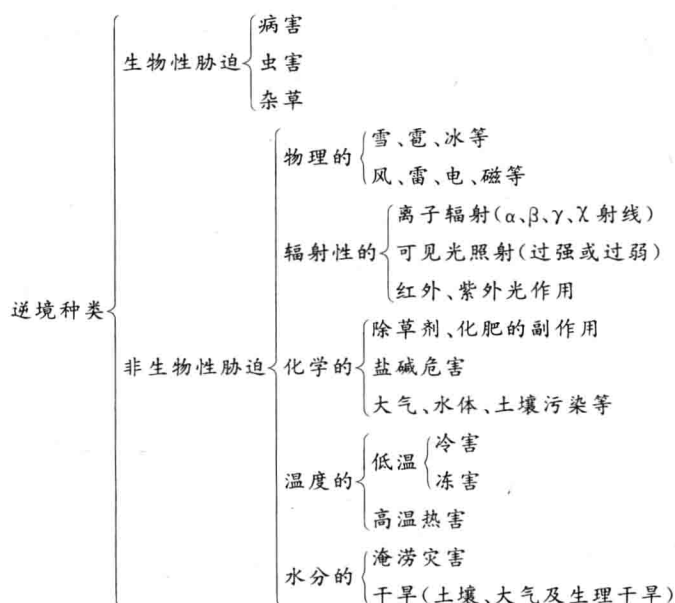


图 1-1 逆境的种类

表 1-2 八种主要作物的平均产量与最高产量以及胁迫所造成的损失(Buchanan 等,2004)

作物	最高产量 (kg/hm ²)	平均产量 (kg/hm ²)	平均损失(kg/hm ²)		非生物性平均损失 产量占最高产量 的百分比(%)
			生物性	非生物性	
玉米	19300	4600	1952	12700	65.8
小麦	14500	1880	726	11900	82.1
大豆	7390	1610	666	5120	69.3
高粱	20100	2830	1051	16200	80.6
燕麦	10600	1720	924	7960	75.1
大麦	11400	2050	765	8590	75.4
马铃薯	94100	28300	17775	50900	54.1
甜菜	121000	42600	17100	61300	50.7

注:生物因子包括疾病、昆虫和杂草。非生物因子包括但不限于干旱、高盐、涝害、低温和高温。

3. 植物对逆境的响应水平

植物对环境胁迫的反应与环境因子的性质和胁迫的特性有关,包括胁迫的持续时间、胁迫的强度、环境因子的组合和胁迫的次数。植物对环境胁迫的反应还与植物自身的特性有关,包括植物的器官或组织、植物的发育阶段、植物的受胁迫经历和植物的种类或基因型(图 1-2)。

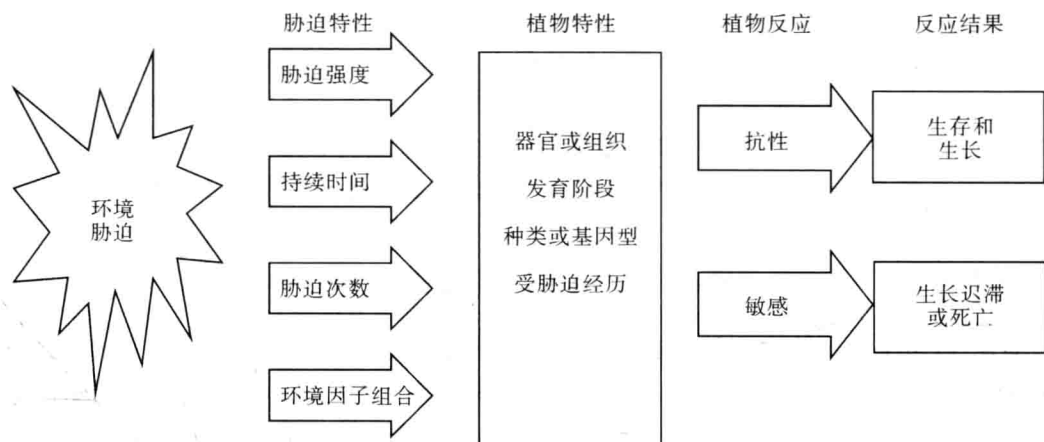


图 1-2 植物对胁迫的响应

植物对逆境的响应可分为四个水平,即整体水平(也称为生理或发育水平)、细胞和代谢水平、分子水平和信号转导水平。植物在整体水平上对逆境的抗性反应往往称为系统抗性,包括发育时期改变、根系的扩大、地上部分生长变缓和叶片脱落、叶片萎蔫等。植物在细胞水平上对逆境的抗性反应一般称为细胞抗性,包括进行渗透调节、增强活性氧清除能力、激素平衡发生变化、积累保护性物质以及膜组分和结构发生改变等。在逆境条件下,植物通过信息传递的变化将发育水平、细胞和代谢水平、分子水平和信号传递水平的反应整合在一起,使植物在整体上对环境胁迫做出应答。

提高植物抗性,增强植物对环境的适应能力,对于农业生产的可持续发展有十分重要的意义。而这一切都离不开对植物抗逆性调控机制的了解。对植物抗性调控机制进行深入研究可在如下方面展开,即形态结构调控、生长发育调控、生理响应调控、代谢调控、激素调控、基因调控等。

(二) 植物抗性的方式及其比较

1. 植物抗性的方式

植物没有动物那样的运动机能和神经系统,基本上是生长在固定的位置上,因此常常遭受不良环境的侵袭。虽然生活在自然界中的植物随时随地都可能遇到不同的胁迫因子,但受到胁迫后的境况却不同。一些植物被伤害致死,而一些植物的生理活动尽管受到不同程度的影响,它们却可以存活下来。植物对逆境的抵抗和忍耐能力叫植物抗逆性,简称抗性(Stress resistance or hardiness)。

抗性是植物在对环境的逐步适应过程中形成的。如果长期生活在这种胁迫环境中,通过自然选择,有利性状被保留下来,并不断加强,不利性状不断被淘汰,植物即产生一定的适应能力,即能采取不同的方式去抵抗各种胁迫因子,适应逆境,以求生存与发展。植物对逆

境的适应能力叫作植物的适应性(Adaptability)。植物对逆境的适应方式是多种多样的,图 1-3概括了植物的各种适应性及其相互关系。

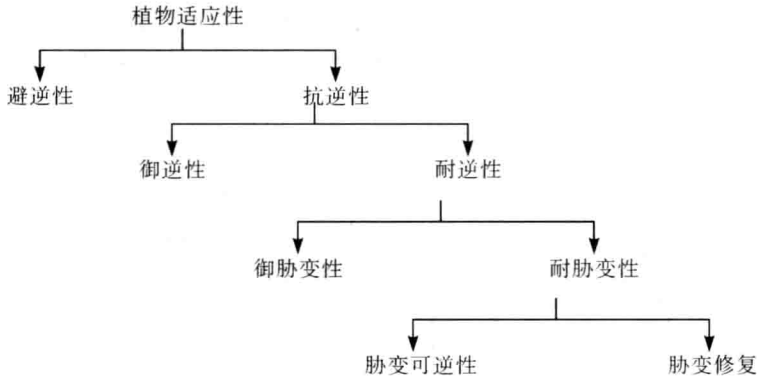


图 1-3 植物的各种适应性及其相互关系

避逆性(Stress escape)指植物通过对生育周期的调整来避开逆境的干扰,在相对适宜的环境中完成其生活史。如沙漠中的某些短命植物只在雨季生长。

通常指的植物抗逆性主要指御逆性和耐逆性,此时植物虽经受逆境影响,但它通过形态和生理反应而抵抗逆境,在可忍耐的范围内,逆境所造成的损伤是可逆的,即植物可以恢复正常状态;如果超过可忍范围,超出植物自身修复能力,损伤将变成不可逆的,植物将受害甚至死亡。

御逆性(Stress avoidance)指植物具有一定的防御环境胁迫的能力,处于逆境时能保持正常的生理状态。这主要是植物体营造了适宜生活的内环境,免除了外部不利条件对其的危害。

尽管植物很难改变外界的胁迫因子,但可以通过在体内建立某种屏障,完全或部分阻止胁迫因子进入它的组织内部,从而避免胁迫因子的进一步伤害作用。御逆性是植物避免和胁迫达到热力学平衡的一种努力,即植物在逆境下其体内仍能保持一部分缓冲胁迫的因素,使本身不至于受害,并能进行比较正常的生命活动。如仙人掌一方面在组织内贮藏大量的水分;另一方面,在白天关闭气孔,降低蒸腾速率,这样就能避免干旱对它的影响。

耐逆性(Stress tolerance)指植物处于不利环境时,通过代谢反应来阻止、降低或修复由逆境造成的损伤,使其仍保持正常的生理活动。如植物遇到干旱或低温时,细胞内的渗透物质会增加,以提高细胞抗性。

在这种情况下,植物尽管受到一定的胁迫,但它们可以采用各种对策全部或部分地忍受,而不致受到伤害或只引起比较小的伤害。耐逆性是植物通过与胁迫达到热力学平衡而不受严重伤害的一种能力。具有耐逆性的植物能够阻止、减少或者补偿由于这种胁迫诱导的有害胁变。

耐逆性可分为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。如蛋白质合成能力加强、蛋白质分子间的键结合力增强和保护性物质增多等,使植物对逆境的敏感性减弱。

耐胁变性(Strain tolerance)又可分为胁变可逆性与胁变修复两种情况。

胁迫可逆性(Strain reversibility)是指逆境作用于植物体后植物产生一系列生理变化,当环境胁迫解除后,各种生理功能能够迅速恢复正常的特性。

胁迫修复(Strain repair)是指植物在逆境下通过代谢过程迅速修复被破坏的结构和功能的特性。

总之,植物适应性的强弱取决于外界施加的胁迫强度和植物对胁迫的反应强度。同样胁迫强度下植物的胁迫取决于植物的遗传潜力,因此可以说植物的适应性是一个复杂的生命过程,是胁迫强度、胁迫时间与植物自身的遗传潜力综合作用的结果。

值得注意的是,植物对逆境的抵抗往往具有多重性,植物适应逆境的几种方式可在植物体上同时出现,或在不同部位同时发生。植物抗性生物学(Plant hardiness biology)主要研究逆境对植物生命活动的影响以及植物对逆境的抗御能力及其机制。

2. 胁迫与胁迫

胁迫一词在物理学上被称为胁迫或应力,其物理意义是指作用于物体单位面积上的力的大小。作用于物体上的力所造成的物体的大小、形状的变化被称作“胁迫”(Strain)。在生物系统和物理系统中,胁迫(或胁迫)和胁迫的含义是有所区别的。

在抗性生理中,胁迫应指(不良)环境因素对植物的作用力(影响)。胁迫应指植物体受到胁迫后产生的相应的变化。不过通常人们并未将二者明确分开。

胁迫产生的相应变化可以表现为物理变化(如原生质流动的变慢或停止,叶片的萎蔫)和生理生化变化(代谢的变化)等方面。胁迫的程度有大有小,程度小而解除胁迫后又能复原的胁迫称弹性胁迫(Elastic strain),程度大而解除胁迫后不能复原的胁迫称为塑性胁迫(Plastic strain)。

虽然不能排除植物所有的胁迫因子,但是有可能减轻胁迫或减小植物受到胁迫后所产生的胁迫。因此,了解胁迫因子对植物如何造成伤害,以及植物如何在胁迫条件下存活,是十分重要的课题。

胁迫对植物的伤害作用和植物的抗逆性,还可以借助物理学中弹性力学的胁迫与胁迫的关系图解来加以说明(图 1-4)。

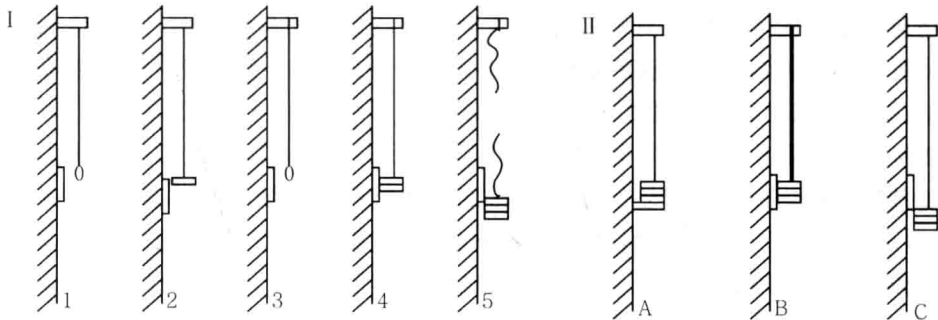


图 1-4 植物适应性中胁迫与胁迫的关系

I. 逆境伤害示意图:1.正常状态;2.胁迫下发生胁迫;3.去除胁迫后复原;4.加大胁迫后胁迫增大;5.继续增大胁迫并超过其负荷,物体即发生崩溃。II.三种对逆境适应性示意图:A.避逆性;B.避胁迫;C.耐胁迫

图 1-4 I 中的 1 是一个物体(代表植物)在正常状态下的长度;当胁迫加到这个物体(植物)上时(图 1-4 I 中的 2),物体(植物)即发生胁迫,物体被拉长;当胁迫去除后,物体的长度即恢复正常(图 1-4 I 中的 3)。如果胁迫继续加大,则物体被拉长、拉断(图 1-4 I 中的 4 和 5)。这可以说明胁迫对植物的伤害,当胁迫施加到植物体身上时,植物即发生胁迫,去除胁迫时,植物恢复正常,这是一种可逆的胁迫——弹性胁迫;如果胁迫加大到植物不能忍受的水平,植物即发生剧烈的胁迫,甚至导致植物体死亡。

从图 1-4 II 中可以看出,植物对外界胁迫有一定的避免能力,虽然胁迫加到植物体上,而植物可以阻止产生胁迫,因而不被伤害(A)。有的植物不能阻止产生胁迫,但可以避免胁迫产生的伤害,好比在物理学中将线加粗可以避免断裂那样(B)。有的植物不具备前两种能力,在胁迫来临时照常产生胁迫,但它能忍受这种胁迫,仍能存活下去,如 C 中的线不会断那样。

3. 胁迫的原初伤害与次生伤害

胁迫因子超过一定的强度,即会产生伤害。首先往往直接使生物膜“受害”,导致透性改变,这种伤害称为原初直接伤害。质膜“受伤”后,进一步可导致植物代谢的失调、影响正常的生长发育,此种伤害称为原初间接伤害。一些胁迫因子还可以产生次生胁迫伤害,即不是胁迫因子本身作用,而是由它引起的其他因素造成的伤害。如盐分的原初胁迫是盐分本身对植物细胞质膜的伤害及其导致的代谢失调,另外,由于盐分过多,使土壤水势下降,产生水分胁迫,植物根系吸水困难,这种伤害称为次生伤害。如果胁迫急剧发生或时间延长,则会导致植物死亡。

二、逆境下植物的形态与生理响应

在逆境条件下,环境胁迫直接或间接引起植物体发生一系列形态与细胞结构以及生理生化变化,包括有害变化和适应性变化,不同胁迫引起的变化存在一定的共性。

(一) 植物形态结构的变化

1. 生长速率

植物地上部分的伸长生长对环境胁迫非常敏感。如在干旱胁迫下,还未检测到光合速率的变化时,叶片的伸长生长已经变缓甚至停止了。然而,在干旱的开始阶段或在较轻的干旱胁迫下,根系的发育往往受到促进。

2. 植物形态

逆境条件下植物形态有明显的变化。如干旱会导致叶片和嫩茎萎蔫,气孔开度减小甚至关闭;淹水使叶片黄化,枯干,根系褐变甚至腐烂;高温下叶片变褐,出现死斑,树皮开裂;病原菌侵染使叶片出现病斑。

3. 细胞结构

逆境往往使细胞膜变性,细胞的区域化被打破,原生质变性,叶绿体、线粒体等细胞器结构被破坏。

中度水分胁迫时,甘蔗叶片的叶绿体内部基质片层空间增大,基粒变得模糊不清,严重时,叶绿体形态结构发生明显变化,基质片层空间进一步增大,基粒类囊体膨胀,囊内空间变大,空泡化,类囊体的排列方式发生改变,产生扭曲现象。维管束鞘细胞叶绿体在水分胁迫

时,淀粉粒明显增加或增大,基质片层空间增大,变清晰,并在严重胁迫时有大空泡出现。

活性氧自由基 O_2^- 、 H_2O_2 和 $\cdot OH$ 引起大豆下胚轴线粒体结构的迅速膨胀,呼吸比率和氧化磷酸化效率降低以及细胞色素氧化酶活力下降。盐胁迫使线粒体膨胀、外膜变得模糊或消失,嵴数目减少;严重时外膜和内部结构大部分受到严重损伤,核膜被破坏,细胞器解体,以致整个结构崩溃。

4. 细胞膜

细胞膜(Cell membrane)往往是各种逆境引起伤害的原初作用部位。在逆境条件下,细胞膜结构受损,选择透性丧失,细胞可溶性内含物质外渗。引起膜损伤的原因,一个是逆境的直接效应,如干旱脱水、高温液化、低温相变;另一个是间接效应,如活性氧引起细胞膜脂的过氧化分解。

原生质透性在反映植物抗性的差异上是比较敏感的,在受冷、冻、旱、涝、盐、热、大气污染等胁迫时,都表现出原生质透性的破坏,大量电解质和非电解质溶质被动向组织外渗。如干旱胁迫使细胞膜的相对透性比对照增加 3~12 倍。恢复正常的供水后,组织含水量能迅速恢复,而原生质透性恢复缓慢。干旱程度越重,原生质透性伤害越大,恢复越慢或者不能恢复,而使植物死亡。

(二) 植物生理代谢的变化

在逆境下植物的生理反应是多种多样的,从生长到发育,从器官到细胞器,从酶系统到物质代谢等方面,都能看到逆境下植物生理反应的变化。

1. 水分代谢

在植物对各种环境胁迫的反应中,水分状况的变化是比较明显的。在冷害、冻害、热害、旱害、涝渍、盐渍和病害发生时,植物的水分状况往往有共同的表现,水分代谢呈相似的变化。植物的吸水量降低,蒸腾量也减少,但由于蒸腾仍大于吸水,植物组织的含水量降低,持水力增高,同时发生萎蔫现象。植物含水量的降低使组织中束缚水含量相对增加,可能又使植物抗逆性增强。

如在干旱和盐胁迫下,由于环境的低水势,直接影响植物的水分吸收,导致植物组织发生水分亏缺; $0^{\circ}C$ 以上的低温胁迫影响根系的吸水能力,引起生理干旱;冰冻胁迫使细胞间隙结冰时引起原生质体脱水,导致水分亏缺;越冬的木本植物地上部通过升华失去水分,由于得不到补充而使植物组织发生水分亏缺。植物应对水分亏缺的重要生理机制之一是进行渗透调节,即积累可溶性的渗透调节物质,降低细胞水势,增强吸水和保水能力。

葡萄植株遭受大气干旱时,叶片含水量明显降低。玉米幼苗经 $2^{\circ}C$ 低温处理 12h,叶片含水量降低,同时出现萎蔫现象。小麦生育中期遇到 $40^{\circ}C$ 高温时,叶片的含水量下降,束缚水含量明显增加。马铃薯叶片因受冻害也会发生萎蔫。在这些反应中,只有受到盐碱伤害时的表现稍有不同,较低浓度处理或在处理的初期,植物组织含水量稍有增加,这是离子进入细胞后增加了组织亲水性的缘故。但是在高浓度盐分,或较长时间处理下,组织含水量也要明显降低。

2. 光合作用

(1) 光合速率下降

在任何一种逆境下,植物的光合速率(Photosynthetic rate)都呈下降趋势。光合速率下

降是由气孔阻力增加,光合机构功能受损,叶绿体结构破坏,叶绿素含量减少等引起的。此外,环境胁迫也使植物生长受到抑制,叶面积减小而限制光合作用。

在高温条件下,光合速率的下降可能与酶的变性失活有关,也可能与脱水时气孔关闭,增加气体扩散阻力有关;在干旱条件下由于气孔关闭而导致光合速率的降低则更为明显;土壤盐碱化、过湿或积水、低温、二氧化硫污染等都能使植物的光合速率显著下降。

在盐碱条件下生长的小麦,叶片光合强度比对照降低 36%~52%;不仅是单位叶面积的光合强度降低,而且净同化率也随盐分浓度的增加,成比例地下降。

在淹水条件下,水稻叶片的光合强度,比对照降低 15%~60%。二氧化硫处理植物时,光合强度也明显降低,而且随二氧化硫浓度和处理时间的增加,光合强度降低得更多。

(2) 光合作用的气孔和非气孔限制

在环境胁迫下,植物的光合速率下降往往是气孔因素和非气孔因素双重作用的结果,但在不同的胁迫阶段,两者所起作用的大小不同。在各种逆境下,当植物的水分供应受到限制或发生水分亏缺时,气孔保卫细胞的水势下降,气孔开度减小或部分气孔关闭,进而影响 CO₂ 的供应,使光合作用降低。在严重环境胁迫下,叶绿体的膜系统受到破坏,光反应和暗反应受到阻碍,这时尽管 CO₂ 供应充足,但是光合速率仍然下降。这就是光合作用的非气孔限制。

3. 呼吸作用

在环境胁迫下,植物呼吸作用的变化明显,主要表现在三个方面:

(1) 呼吸速率变化

植物在逆境下呼吸速率(Respiratory rate)的变化趋势,大体上可以分为三种类型:一是当植物受到环境胁迫时,呼吸强度下降;二是当植物受到环境胁迫时,呼吸作用先出现短时间的上升而后降低;三是当植物受到环境胁迫时,呼吸作用明显增强,并能维持相当长的时期,植物受害严重接近死亡时,呼吸作用才会下降。

在冻害、热害、盐害和涝害发生时,植物的呼吸作用都会降低。如对小麦植株进行 -7℃ 处理时,叶片呼吸强度只有对照的 1/5~1/4。生长在盐渍化土壤中的桦树叶片,呼吸强度比对照降低 10%~70%。在淹水条件下,水稻叶片的呼吸强度,比对照降低 40%~70%,而且伤害越重呼吸强度越低。

在冷害和旱害发生的初期,植物呼吸强度有增强的表现。甘薯块根在 0℃ 以上低温贮藏时,首先看到呼吸作用的加强,7~10d 以后呼吸强度明显下降。水稻在花期发生冷害时,颖花的呼吸作用,也是先增强而后降低。

植物遭受干旱时,随着组织脱水,植物体内可溶性物质和呼吸基质增加,因而呼吸作用略有增强。随后干旱程度增加,使可溶性物质减少,呼吸基质缺乏时呼吸强度就会明显降低。

植物发生病害时,呼吸速率显著加强,有时可比对照植株提高 10 倍以上,且这种呼吸速率的增强与菌丝体本身呼吸无关。但是当病害严重时,呼吸作用就会降低。

(2) 呼吸途径改变

在多数环境胁迫下,植物的糖酵解(Glycolysis, EMP)——三羧酸循环途径(Tricarboxylic acid cycle, TCA)减弱,磷酸戊糖途径(Pentose phosphate pathway, PPP)相对加强。PPP 的中间产物为许多化合物的合成提供原料。如 5-磷酸核糖是合成核苷酸的原料,也是 NAD⁺、NADP⁺、FAD 等的组分;4-磷酸赤藓糖可与糖酵解产生的中间产物磷酸烯醇式丙酮

酸合成莽草酸,最后合成芳香族氨基酸。所以 PPP 与植物对抗胁迫的反应过程中基因表达和核酸及蛋白质的代谢联系密切。如植物感病或受伤时,PPP 增强,植物的抗病能力得到提高。

在某些环境胁迫下,植物的有氧呼吸减弱,无氧呼吸增强。小麦在淹水条件下,因为进行无氧呼吸,植物体内积累酒精,当小麦组织内蛋白质开始降解时,植株内的酒精含量突然下降,与此同时在周围的水中发现酒精存在。

此外,高温、低温、干旱、盐胁迫以及机械损伤等,还可引起植物抗氰呼吸能力的改变。研究表明,多种化学因子、乙烯及水杨酸处理,切片陈化,低温胁迫、伤诱导,病原体侵染、缺磷和果实成熟等环境或生理条件,对抗氰呼吸的发生均有诱导作用。上述诱导作用不少已被证明与诱导交替氧化酶(Alternative oxidase, AOX)蛋白的表达密切相关。

(3)呼吸效率降低

多种逆境使线粒体的结构和功能改变,导致氧化磷酸化解偶联,以热形式释放的呼吸能量增加,而 ATP 的合成减少,P/O 比值降低。呼吸效率的降低可导致植物代谢能力下降,保护性物质生成减少,从而使植株对逆境的抗性减弱。

4.物质转化

逆境情况下常使植物合成代谢减弱,分解代谢加强,在不同环境胁迫下,植物的代谢变化趋势是一致的,都是趋向于大分子物质的降解。

(1)碳代谢

低温、高温、干旱、淹水胁迫等往往表现为淀粉水解作用的加强,促进淀粉降解为葡萄糖等可溶性糖,这可能与磷酸化酶活力的增加有关。

例如红薯和马铃薯,在低温下贮藏时都会变甜,这是淀粉水解变成葡萄糖和蔗糖的缘故。

在淹水条件下,小麦和水稻植株内贮藏的淀粉,水解成可溶性糖。在淹水过程中,可溶性糖又被无氧呼吸迅速利用,因此可溶性糖浓度在淹水初期明显增加,而后又迅速降低。淀粉水解成葡萄糖,为呼吸作用提供了基质,并能增加细胞的渗透压,在抵抗环境胁迫中具有一定的保护作用。

(2)氮代谢

在蛋白质代谢中,低温、高温、干旱、盐渍和涝害胁迫常促使蛋白质降解,可溶性氮增加。

多种逆境下植物体内蛋白质的水解大于合成;蛋白质降解为肽和氨基酸。这些降解产物在增加原生质亲水性方面有一定作用,但是进一步降解时会产生氨积累中毒现象。例如 40℃ 高温处理小麦和玉米植株时,叶片中的蛋白质含量明显降低,比对照降低 22%~30%,总含氮量下降 17%~22%。在淹水条件下,小麦植株内蛋白质含量也明显降低,而可溶性氮含量增加。

(3)相关酶活性

在干旱条件下小麦叶片失水以后,蛋白质与碳水化合物的水解与合成相关酶作用方向会发生明显的变化。这两类酶都趋于水解,随着干旱失水,叶片的酶水解力加强,合成比例逐渐降低。不抗旱小麦叶片失水达鲜重 20%时,酶合成能力已完全停止,抗旱小麦叶片失水 50%时,酶仍有 40%的合成能力。

参与合成作用的酶往往是多亚基酶或以多酶复合体的形式存在,并且存在于膜上或功

能受膜结构和膜功能的影响,当植物受到胁迫时,由于脱水效应(干旱、盐碱)、疏水键减弱(低温)、离子胁迫(盐碱)等使酶变性失活,从而导致合成作用的减弱。水解酶多是单亚基酶,活性受逆境的影响小,而且在逆境条件下,由于膜结构的破坏,还往往从所存在的细胞器中释放出来与底物接触,水解作用得到促进。

5. 矿质营养

钾肥较多时,会使植物生长受阻,可能增加细胞液中营养物质的贮备,因而也能增强植物的抗性。施用磷酸二氢钾和草木灰可以防干热风 and 倒伏。

用微量元素硫酸锌、硫酸锰、硫酸铜浸种,可以提高小麦的抗热性和抗旱性,能使发芽率和幼苗干重增加。氯化钙与硅酸钙也能提高小麦的抗逆性,在大气干旱条件下,减少叶片失水率,增加保水能力,提高植物的抗旱性与抗盐性。

6. 活性氧代谢

在环境胁迫下,组织活性氧的产生和积累增加是一个普遍的现象,也是多数环境胁迫引起伤害的重要机制之一。抗逆性强的植物在环境胁迫下会增加活性氧的清除能力(酶系统和非酶系统),防止活性氧的积累,减少伤害。

7. 激素平衡

逆境能使植物体内激素的含量和活性发生变化,并通过这些变化来影响生理过程。植物激素是抗逆基因表达的启动因素,逆境条件改变了植物体内源激素的平衡状况,从而导致代谢途径发生变化,代谢途径的变化很可能是抗逆基因活化表达的结果。

8. 基因表达与逆境蛋白

多种多样的环境因子刺激都会使植物产生相应反应,体内正常的蛋白质合成常会受到抑制,而诱导新的蛋白质形成,这些蛋白质可统称为逆境蛋白(Stress proteins)。环境胁迫常抑制植物的一些基因表达,但是同时也诱导植物一些与抗逆性有关的基因表达。这些基因主要分为两类,一类是直接参与植物抗逆生理生化反应有关的功能基因,如逆境蛋白基因等;另一类是调节蛋白基因(转录因子)或参与抗逆细胞信号转导的蛋白,如磷蛋白等的基因,后一类基因的表达是环境胁迫的早期事件(图 1-5)。

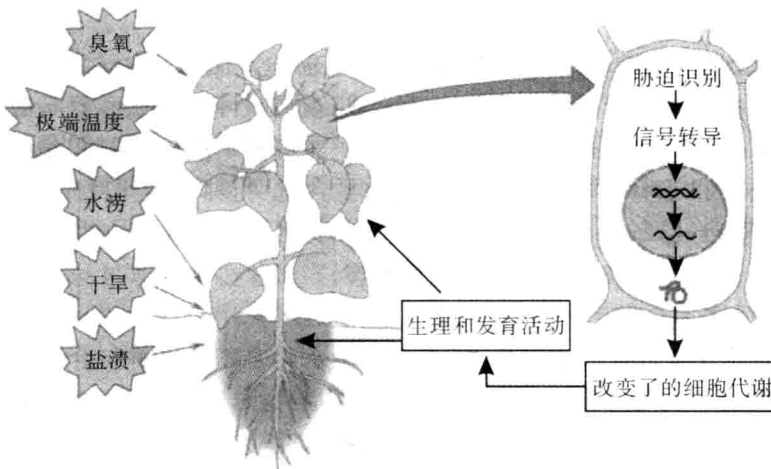


图 1-5 植物对胁迫的响应