

植物逆境生理学基础

东北农学院 庞士铨 主编

5
东北林业大学出版社

植物逆境生理学基础

庞士铨 主编

东北林业大学出版社出版发行

(哈尔滨市和兴路8号)

东北林业大学印刷厂印刷

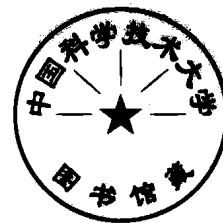
开本 787×1092 毫米 1/16 印张 11.875 字数 256千字

1990年8月第1版 1990年8月第1次印刷

印数 1—1 000 册

ISBN 7-81008-133-0/Q·13

定价: 4.90 元



内 容 提 要

本书是一本关于植物逆境生理学基础的专集。它可作为高等农业、林业、综合性大学，师范院校生物系的教材及教师、高年级学生和农林生物研究单位的科研人员参考之用。全书共分九个部分。着重阐述了逆境生理的意义及各种逆境的危害及其机理，并讨论了提高抗逆性的原理及生产措施。其中以旱、涝、寒、冻、盐害等为重点；其他逆境生理，也有相应的论述。膜系和逆境生理有不可分的关系，它已成为逆境危害的基础和原初反应的基地，以及调节作用的关键点。因而对膜系性质、结构及其抗逆作用，也有一定的论述。本书还可供有关专科师生，科技干部，及一般研究人员参考之用。

序

植物逆境生理学，是研究有关植物在逆境胁迫下本身动态的综合生命活动和体内各器官的机能的科学。它是植物生理学的重要分枝之一，并已成为独立的学科。在国外关于植物逆境问题，有较多的专门著作。近二十年来，结合农林业生产，关于逆境生理的研究又有新的进展。无论在理论上或实践上，均已取得了一些新的成就；在抗逆的经济效益上，也取得不少成绩。特别在逆境的危害和机理上，由于多方面宏观及微观研究的开展，有了新成果，也有了新不少的解说，并且大部分已被多数学者所公认。这些对于从事植物生理及农业、林业的教学及科研工作者，都是不可缺少的基础理论和重要知识。而我国到现在，尚没有这方面的专门著作。为应读者及工作者的需要，我们编写了此书。

本书是逆境生理学基础，不包罗万象，而主要是以阐明植物在逆境下的基本现象、机理和主要规律，特别是以基础理论和提高植物逆境原则及措施为重点。使读者能从中理解植物在逆境下，内部生理适应及代谢改变的中心环节和关键变化的内容。从而逐步明确和找出人工控制环境及调节代谢有效措施的可能性和可行性。并给开展科研和开发新生产实践的应用，提供方向和参考。

本书共分九章。第一章到第七章由庞士铨执笔；第八章由王文章执笔；第九章由郭维明执笔。本书除供作农、林、师范院校各有关专业的高年级本科生的必修或选修课教材外，尚可作为高等农林专科学校的学生以及从事生理学科、农林学科的教学科研人员的参考书。确定编写本书大纲及内容时，曾蒙原东北林业大学出版社总编辑陈大珂同志及东北农学院和东北林业大学植物生理教研室有关同志审阅，提供了许多宝贵意见，并对某些章节提出修改意见，在此一并表示谢意。本书前八章的一些插图，由王文章同志协助绘制，第九章由作者自绘，在此表示感谢。

由于编者水平所限以及收集资料的不全面，书中的论述，肯定会有不足之处和缺点，希望有关专家、教师和科研工作者，以及广大读者给予批评和指正。

庞 士 铨

一九八九年五月二十五日

目 录

第一章 导言	(1)
第一节 什么是植物的抗逆性和逆境生理	(1)
第二节 逆境的复杂性和植物适应的多样性	(2)
第二章 植物抗逆性的基础	(4)
第一节 抗逆性与膜系的相关性	(4)
第二节 膜的理化性与抗逆性的关系	(6)
第三节 线粒体膜、叶绿体膜、微管与微丝在抗逆性中的作用	(10)
第四节 膜的组分、更新、集合和生长在抗逆中的意义	(22)
第三章 植物的抗旱性	(31)
第一节 旱灾的种类及其危害	(31)
一、干旱的种类	(31)
二、干旱的危害	(32)
第二节 干旱危害的生理机理	(34)
一、膜的透性改变	(34)
二、蛋白质结构遭到破坏	(35)
三、酶活性及激素活性发生变化	(35)
第三节 水分亏缺的生理危害及其影响	(36)
一、水分亏缺对光合的影响	(36)
二、水分亏缺对呼吸作用的影响	(37)
三、水分亏缺对生长的影响	(38)
第四节 提高植物抗旱性的途径	(39)
一、抗旱锻炼	(40)
二、减低蒸腾的人工措施	(42)
三、其它农业措施	(42)
第四章 涝害及其机理	(45)
第一节 涝淹的种类及其危害	(45)
一、湿涝及其危害	(45)
二、淹涝及其危害	(45)
第二节 涝淹危害的机理	(45)
一、缺氧对代谢的影响	(46)
二、淹涝对生长的影响	(47)
第三节 植物抗涝性及提高抗涝的途径	(48)
一、植物的抗涝性	(48)

二、提高抗涝的途径	(48)
第五章 植物热害与植物抗热性	(50)
第一节 高温危害的表现	(50)
第二节 高热危害的机理	(50)
一、蛋白质遭受损害	(50)
二、脂类液化	(51)
三、氨的产生及毒害	(51)
四、代谢失调及物质损害	(51)
五、蛋白质合成受到阻碍	(51)
第三节 植物耐热性及其提高途径	(52)
一、耐热方式	(52)
二、提高耐热性的途径	(52)
第六章 温度胁迫及植物对低温的抗性	(54)
第一节 温度胁迫和植物的反应	(54)
第二节 低温冷害及其生理机理	(55)
一、低温为害的表现	(55)
二、低温危害的机理	(57)
第三节 结冰冻害及其生理机理	(60)
一、冻害的涵义及其伤害	(60)
二、结冰冻害的生理机理	(62)
三、冻害的举例及其分析	(68)
第四节 提高抗寒与抗冻的途径	(70)
一、提高抗低温冷害的途径	(70)
二、提高抗冻性的途径	(71)
第七章 盐害及植物抗盐性	(74)
第一节 盐分过多的危害	(74)
一、盐分过多的涵义	(74)
二、盐多危害的表现	(75)
三、盐多为害的机理	(76)
第二节 盐生植物避盐及耐盐的生理	(77)
一、排盐作用	(78)
二、拒盐作用	(78)
三、稀盐作用	(78)
第三节 提高植物耐盐性的途径	(78)
一、提高耐盐的生理锻炼	(78)
二、渗透调节及改变膜的组分	(79)
第八章 大气污染及植物减轻环境污染的作用	(83)
第一节 大气污染的一般概况及其化学变化	(83)

一、大气污染的一般概况.....	(83)
二、主要污染物在大气中的化学变化	(85)
第二节 主要大气污染物对植物的伤害	(90)
一、污染物进入植物体的途径.....	(90)
二、主要大气污染物对植物的伤害	(90)
第三节 气体污染物引起的植物生理伤害及其机理	(101)
一、对气孔开张的影响	(101)
二、污染气体对植物细胞膜透性的影响	(102)
三、对叶绿素和光合作用的影响	(103)
四、对呼吸作用和酶类的影响.....	(105)
五、对植物水分代谢的影响	(107)
六、对还原糖和氨基酸的影响	(109)
七、对体内乙烯的影响	(110)
第四节 植物对污染的抗性	(110)
一、植物对有害气体抗性的差异	(110)
二、树木对大气污染物的抗性机理	(111)
三、影响植物抗性的因素.....	(111)
四、提高植物对大气污染抗性的办法	(113)
第五节 减轻环境污染的途径	(114)
一、植物对大气污染的吸收和净化作用	(114)
二、植物吸尘和杀菌作用.....	(117)
第六节 大气污染的植物监测	(118)
一、利用植物监测大气污染的依据	(119)
二、大气污染的指示植物和监测植物	(119)
三、植物在监测环境污染中的应用	(120)
第九章 植物的抗病性和抗虫性	(121)
第一节 病原微生物对植物的危害和植物的抗病性	(121)
一、病原物对植物的危害.....	(121)
二、植物抗病性的概念	(128)
三、抗病性的机理	(129)
四、提高植物抗病性的途径—抗病育种	(141)
第二节 植物的抗虫性	(143)
一、植物抗虫性的概念	(144)
二、抗虫性的机理	(146)
三、抗虫育种的方向及展望.....	(158)
主要参考文献	(159)
附录——中英文词会编——名词缩写或简称表	(168)

第一章 导 言

第一节 什么是植物的抗逆性和逆境生理

地球上现存的植物，约有五十多万种。它们都是经过系统发生和个体发生相结合，并经受长期（地质计年）自然选择及人工选择而保留下来的现存种类。回顾过去多少类群，在系统发展过程中已被淘汰而死亡绝种。但植物本身对维持种系发展及个体生存和繁殖延续后代，都有保存它们自己巧妙的适应性。改变结构，改变性能及代谢方式，以求满足它们最低的，适应它们萌发，生长及发育和成熟繁殖的环境条件。但自然环境经常变化，并不能完全适合它们的要求；当环境的突然变化，超过它们能适应的范围，或远远超过它们能忍受的最高限度时，某些类群终将被自然变化所淘汰。但自由空间，特别是地球上仍然生存这样多的植物类群，说明现存植物对环境变迁及不良环境有足够的适应和抵抗能力。这种能力是在长期逆境中逐步形成和发展的。而对不同类型的逆境，不同植物品系，又各有其不同程度的抵抗能力。植物是生命体。生命体与非生命体的本质区别在于它有高度的适应环境性，又有自己发展的规律性。这也就是生命体的特殊性和微妙处。植物由于长期适应不良环境而形成某种程度的抗逆能力的特性，就叫作抗性或抗逆性。各类植物例如野生的、栽培的高等植物（草本、木本、及作物等）及低等植物，它们对逆境的适应方式以及忍耐逆境的能力各有不同；同时逆境胁迫的种类、幅度、时间、和危害严重性，也千差万别。植物本身抗逆的能力，不仅因品类而异，就是同一植物，在不同生育时期，抗逆能力的大小也不相等。所以植物的抗逆性问题，是极复杂而又属于综合性很强的生理生化问题。不仅如此，抗逆性既要受系统发生的遗传基因所控制，又要受个体发育中生理生态所制约；因而抗逆性是植物生理中涉及面最广，又和常态不同，属于综合性整体性强的特殊反应的生理。正因如此，研究抗逆性问题，要求必须掌握植物的正常生理生化原则和知识，再来分析和认识逆境生理的特殊性及其机理的复杂性。

抗性生理是专门研究和讨论分析植物在不同的环境胁迫下，它们的生理反应和生理生化活动规律的科学。例如分析研究植物（包括林木），对高低温，旱涝灾害，盐碱致害，风暴冰雹，毒气毒物，病虫致害生理等问题，都属于逆境生理范畴。从微观分析，每一类均可成为一门独立学科。抗性研究，既有其深远的理论意义，又有它的现实生产意义。所以从70年代以后，各国学者又加强了抗性研究。植物对逆境的反应，既有它们的共同性，又有它们独自的特异性。因而必须根据植物遗传和代谢特点，利用植物的可塑性时期，进行锻炼，提高其抗逆性。但是想诱导提高植物的抗逆性，不是简单从事就可生效的。因为抗逆性是植物长期形成的特性。虽然有可塑性，但保守性也极强。因而必须长期或累代处理，以求能改变它的结构特点及代谢方式，从而使其从本质上提高

其抗逆能力。

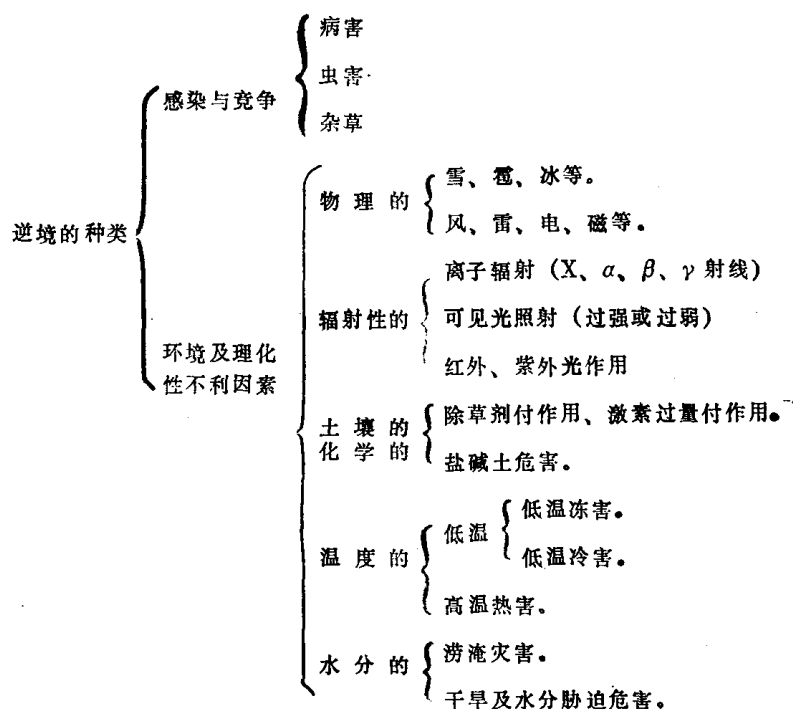
第二节 逆境的复杂性和植物适应的多样性

植物的抗逆问题，是客观存在的古老的课题。我国古代在驯化农作物时，早已重视对自然灾害下植物反应的观察。并总结出抗旱，抗涝，抗冷冻，抗盐碱等农业措施。我国古农书“齐民要术”曾有关于植物抗旱、涝、冷冻灾害的叙述。只是没能分析作物的内部适应变化原因和形成理论。但它是具有重要实践价值的。就现代科学来说，从 17 世纪以来，植物学家曾注意分析植物适应逆境的抗性问题。在微观研究手段发明以前，以及理化学说进展以前，很难观察和分析细胞内部的微观变化。因而真正研究抗性生理，还不到百年的历史。而且研究进展也较慢。自 1970 年以后，特别是近几年各国生理学家、农林学家、生态学家，从生产要求出发，又大力开展抗性研究，并取得明显进展。例如，澳、亚、非、苏、美的一些干旱盐碱沙漠地区，都成立了相应的研究所，发表了一些报导文章。但对逆境危害的中心机理问题；这个极端复杂的，特别对于原初反应问题，争论很多，研究还不够深入，还须作进一步多方探讨；至于内因和外因的相互联系，更需要今后从理论与生产结合的角度，作具体地多方面研究，才有可能使生产收到实效，并使理论有新的突破。

“逆境”是指植物处于不利环境下的总称。自然界气候变化及地理特殊条件，以及小气候的多变因子，使逆境表现极为复杂。从性质分析可分为物理性的，化学性的，环境气候性的等等。而这些又不是孤立的，也可以互相渗透和互相影响的。植物对它们的反应，也是多种多样的。适应效果，也是不等的。有人概括逆境种类如表 1-1。

表 1-1

逆 境 的 种 类



植物对逆境的适应是多种多样的，（内部分析）但从整体来看，主要有两种方式：

1) 躲避逆境方式：沙漠地带某些植物和少数短命植物，能利用缩短生命循环史方式，借以避开春寒、秋冻、或夏季严重干旱，而完成其生命周期。但在高等植物（作物及林木）这种避力则极小。菌、藻、苔、藓类某些品系，也有躲避适应的方式。

2) 适应逆境生活方式：在逆境下，高等植物多采用以下方式求得生存和繁殖后代。主要适应方法是由于改变形态，结构，或调节内部生理及代谢方式，以延长和保存生命，并完成生命循环史。但也有遭受严重危害及死亡的危险性。所以有人认为抵抗逆境的适应有双重性，特别表现在抗旱、抗冻及抗热等方面。也就是说避性和耐性可以同时出现，或在不同部位同时出现。下面简表，可以证明植物抗逆的双重性。

表 1-2 植物抗逆的方式

逆 境	避 性	耐 性
1. 低 温 { 寒 害 冻 害	0℃以上的低温 0℃以下的轻度脱水	严冷：0℃以下，不过低 严寒：胞外结冰
2. 干 旱	高水势的	低水势的，耐脱水
3. 盐 害	低盐浓度	高盐浓度（或排盐）
4. 涝 害	高氧浓度	低氧浓度（通气组织）

现已观察到大豆在角质层未形成以前，可以产生几天的萎蔫现象。待数日后，角质层发育完整，抗性加强，萎蔫又可清除，这就是抗性与避性双重的内容。我们应注意这些微小的变化，来寻找对作物及树木等提高抗逆的有效措施（见表1-3，表1-4）。

表 1-3 胁迫伤害的种类

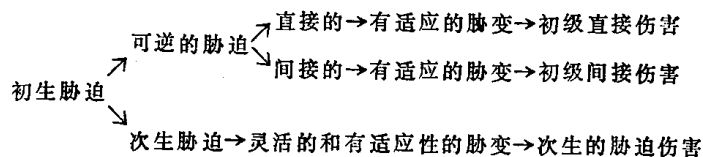
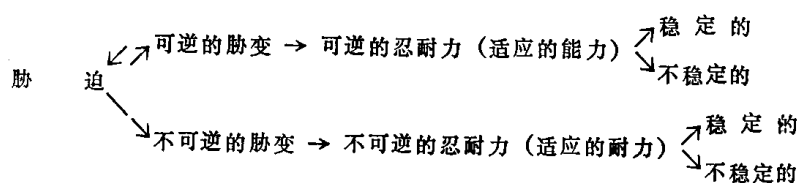


表 1-4 胁迫的适应



第二章 植物抗逆性的基础

自然环境经常在变化。除深海植物外，陆生植物时时要受环境变化的袭击。高等植物都是由原核生物进化到真核生物，再进化发展到多细胞体系的各类植物，最高发展到以种子繁殖后代的高等植物。高等植物有六种器官，各有分工，但进行基本生理过程以及和外界发生联系，都必须通过以细胞为基本单位进行活动和工作。至于开展内部生理变化及代谢活动的进程，又必须通过细胞膜系的联络站和转动站，来完成其物质及能量的进出、转送和利用的过程。而植物能敏锐地对环境变化有所反应，这都和膜系的变化有关。因此研究植物抗逆性，就首先必须了解膜系和抗逆的关系，否则不可能认识到抗逆性的本质和变化的关键所在。

第一节 抗逆性与膜系的相关性

根据近年来许多方面的研究报导，已逐步明确和肯定了各类逆境胁迫对植物的危害，首先都在膜系中有所表现。例如旱、涝、热、寒、冻等伤害，第一步都体现在膜的性质改变，进而在结构和功能上也发生变化。不仅如此，并且已有证明，膜已成了几种胁迫危害的原初反应基地^[31]。如果在胁迫下，膜系的性质和结构不受危害，保持其稳定性，即使内部发生变化也是相对较轻的，并且危害往往是可逆的。如果膜的性质和结构遭到严重破坏，不仅其局部，甚至多部以至整体都要受害，最后可以达到死亡。到底膜系为什么有这么大的作用呢？为此就不能不分析膜系的理化组分、结构特性，以及膜系上的组分脂类、蛋白质、核酸等的特性和功能。膜系的形成、组分和结构特性是细胞代谢的产物，而膜系的性质、结构和功能又可能和必然影响细胞及整体的代谢。这就是生物体结构与功能的辩证关系，也是生命体高级运动发展形式的特点。膜系在正常环境下，它的结构和活动也是正常的。一般可通过植物的形态、解剖观察认识其基本特点。80年代以来，借助电子显微镜及其他先进仪器的分析中，对它的微观结构及分子生物学特性又有了新的认识。^{[13][14][15]}这对研究和了解植物抗逆性有极大的相助。从而了解抗性在膜中的静态结构和性质。但抗性研究则多着重于它的动态变化^{[27][30]}，例如膜的结构形式，组成物质类别含量、组成主要物质脂类和蛋白质的比例，以及膜系透性大小变化的范围、特别是膜系上的酶系统及离子泵等活动方式，在正常生活条件下，都是有规律的。但当植物处于逆境胁迫下，首先对膜系有所冲击，因而它首先发生相应的反应。能否受害，要看胁迫的强度、时间、和部位的不同而有所不同。有一点较为明确，随着逆境胁迫的深度和时间，而使膜系的受害程度有明显的变化。通过近几年各方面研究报导，基本上能够肯定膜系性质和结构组分的变化，用来检定和说明胁迫的深度和性质是有根据的^{[27][31][96]}。多数学者认为，膜系已成为胁迫危害的原初反应基地。如旱、寒、

冻害等几种胁迫，无论是直接危害或是间接危害，都是首先反应在膜的透性改变上；至于膜上酶蛋白的变化及脂类的组成上，也可随胁迫的深化而有所改变，这已成为无可争辩的事实。膜上的电解质、电离梯度以及载体的类别和作用，也在一定胁迫下有新的变化。以上这些改变，必然对内部代谢发生很大的影响。依此，我们才能分辨出某些植物抗逆性大小的物质基础。膜系除了作为物质和能量交流、运转和出入站外，它还是分解、合成、储存（临时）和供应的基地。也正由于它有这些特性，它才有条件和可能对植物抵抗不良环境，起着关键性的作用。

其次再谈谈膜系和逆境下代谢的关系。植物在正常环境下，有它正常的代谢活动方式，如水分代谢、光合作用、呼吸代谢、氮的代谢、矿质营养、生长发育进程和变化等。而各种代谢，又是互相协调，相辅相成的。但当处于较长期的胁迫下，植物由于膜系性质的改变、失调甚至破坏，使植物得不到物质能量的正常供应和正常调节。因而不得不改变某些代谢的过程、方向、幅度和强度，以维持特殊不利条件下的生活方式和生长发育进程。例如水分是由根部吸入体内的，再经过内部传导到植物体上部叶、花及生长点而被利用。同时又可由体表及叶气孔蒸腾排出体外。一般维持吸入量 $\geq$ 排出水量，从而维持体内的正常水势(ψ)及水分动态平衡。但植物处于干旱强烈时，或处于盐碱土壤中。根毛透性改变或根毛遭到破坏，很难或不能吸水，植物体内的水分，则必须重新分配，并减少水分消耗。体内必须加强保水力，使多水的分生组织失水，受到伤害；或是组织的水外流而遭到干枯。（如老叶等）如果局部水分调整，仍解决不了水分严重亏缺问题，就必然影响到其他代谢，如光合、呼吸、运输、生长等。这说明，一类灾害，一种代谢失调，也可影响到其他代谢失调，并可影响到其他灾害的产生。从此不难看出，植物在抗逆活动中，内部生理生化的变化，是多方面的，影响代谢也不限于一两个方面。现举几个例子说明其变化：在干旱下，玉米、胡萝卜光合速率随失水而不断下降；在盐渍下，小麦可降低光合强度30—50%；在低温（-7℃）下小麦叶片呼吸为正常呼吸的1/5—1/4；又知玉米、小麦，在高温（40℃）下它们的呼吸强度都明显降低。这都和水分代谢不正常、膜工作不正常直接相关。水稻植株，特别是叶片在淹水下，它的光合速率将降低15—60%；叶片呼吸也可降低40%以上。体内的物质代谢，在胁迫状态下，也表现十分突出。过去早已知道，当干旱时，体内储存的多糖和蛋白质可趋于水解。而新的糖和蛋白质的合成，则趋于缓慢甚至停止。例如小麦在干旱失水情况下，叶片中水解酶，分解酶活性加强；反而蔗糖合成酶和蛋白合成酶活性则明显降低。一般不抗旱品种，当水分丢失到20%时，叶片中合成酶几乎停止活动；只有抗旱品种，在失水到50%条件下，仍保留其40%的合成能力，苹果在抗寒中，也表现出合成酶活性下降，直至停止活性的现象。而水解酶活性反而增加，从而使高分子的多糖化合物，降解为单糖，增加渗透物质，以加强渗透调解作用，从而加强其抗寒性。

总之，逆境胁迫危害是深刻和多方面的。而它们的作用，首先体现在膜系的变化上。而植物的抗性强弱、大小、适应程度如何？也都和膜系的性质、结构和功能的改变及变化直接相关。现在基本明确，抗逆性的强弱，和膜系的性质，结构保持正常性和完整性（改变较小）相关；又和由膜引起内部代谢变化和调整的能力有关。实质上，抗逆性和膜系的性质、结构及其理化动态是分不开的。所以膜的性质、结构和功能的变化，

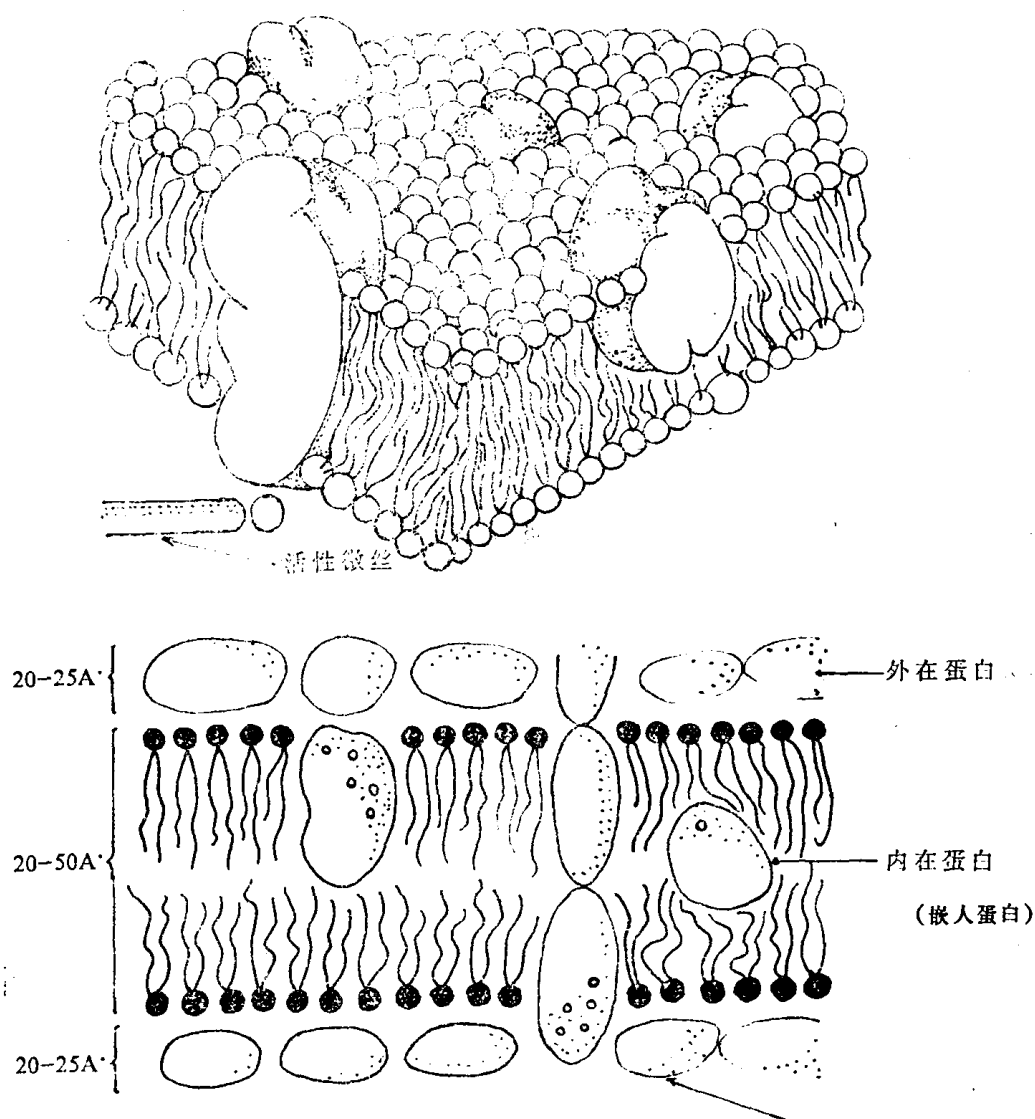


图 2-1 膜的液态镶嵌结构示意图

应该是研究逆境生理的关键所在。只有对膜的理化结构、基本特性及其主要功能有较深刻的理解，以及对植物的基本的正常生理生化有了基础认识，才有可能对植物在胁迫下，膜系的理化动态本身、适应胁迫特点，以及它和体内相关的各类代谢的生理生化变化幅度、过程、机理，得到科学的理解。再进一步结合其遗传特性、基因特点，调节体内外可变因子，在具体试验的基础（本地区，本品种的预备试验和研究结果）上，找出提高植物和作物抗逆性的有效途径。

第二节 膜的理化性与抗逆性的关系

膜系的作用在抗逆适应过程中占极重要的位置。但分析它起作用的本质和基础，还在于膜系的理化组成和它的理化特性。如果我们能对它的化学成分及其变化规律有所了解，我们就能掌握它适应抗逆的变化机理。下面先谈谈一般膜系的化学组成物质及其所

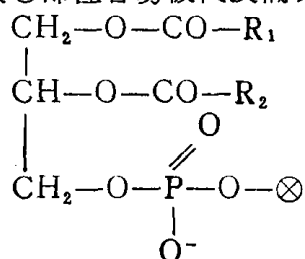
起的作用。

一、膜的化学组成物质及其作用

根据各类膜的化学分析，已经明确膜的主要组成化学物质为蛋白质、类酯、糖类（单糖及多糖）、水分及少量无机金属离子等。而其中占组成物比例最大和形成基本结构的乃是蛋白质和类脂两类化合物，并且体现在高、低等植物（以及动物膜其膜系组成和结构均基本相似。因此在研究膜系的抗逆作用、动物生化的理论时，有的也可应用于植物。但还有某些具体的差别（见分子生物学）。只是由于蛋白质和类脂的构成比例不同，而形成不同类的膜。一般蛋白质脂类的比值约在 0.25—4 之间。而内质网膜二者比值在 0.7—1.2 左右。线粒体外膜二者比值则为 1.2 左右，而内膜则可达 3.6；叶绿体的类囊体膜二者的比值又在 0.8—3 之间。但它们基本组成和模式结构都是二夹层（二边蛋白，中间脂类）的“液态镶嵌结构”形式。这种结构学说是在 1972 年由 S. I. Singer 和 G. C. Nicolson 所提出，并以后得到各种证明和被大家所公认（见图 2-1）。现在分别讨论各类化合物的组成和性质。

1. 膜中的类脂

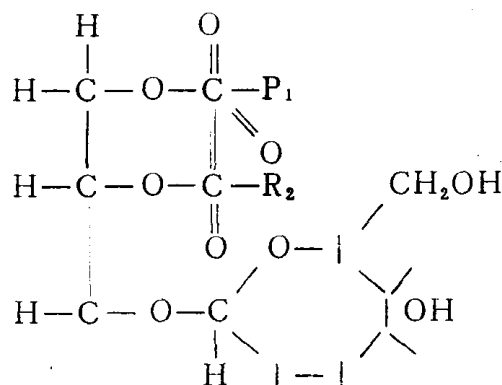
在真核细胞各类膜上，组成的类脂物质有磷脂、糖脂、鞘脂和甾醇、胆固醇等。其中以磷脂为主要构成物。并由它决定脂的透性和选择透性。磷脂结构的两端，包含二类性质分子，一端有疏水基团，另一端又有亲水基团。例如卵磷脂（磷脂酰胆碱）及磷脂酰乙醇胺等。而磷脂中的磷酸根 $\otimes$ 部位容易被代换而决定磷脂的类别和性质见下式。



注： $\otimes$ 是可变的基团，当 $\otimes = \text{H}$ 时，为磷脂酸；当 $\otimes = \text{CH}_2\text{CH}_2\text{N}(\text{CH}_3)_3$ 时，为磷酸脂酰胆碱；

当 $\otimes = \text{CH}_2\text{CH}_2\text{NH}_2$ 时，则为磷脂酰乙醇胺。当 $\otimes = \text{CH}_2\text{CH}_2\text{NH}_2-\text{COOH}$ 时，则为磷脂酰丝氨酸。

这些化合物性质不同，在抗逆中可起不同的作用。糖脂——它与磷脂在结构上有相似的地方，也属于兼性化合物，但具体不同。糖脂的极性部分为糖基，非极性部分为一对不分枝的脂酸长链（ R_1R_2 ）。糖基可以是单糖或双糖残基。叶绿体膜中含有糖脂和磷脂。下式可以作为一例：



在植物膜系的磷脂、糖脂中，脂酸的成分，有饱和及不饱和脂酸两种，多属于14：0；16：0；18：0及不饱和的16：1；18：1；18：2；18：3等类型。在菠菜叶、燕麦根花椰芽线粒体内外膜中，磷脂与固醇在类脂总量中占有不同比例。在逆境条件下，这种比例又发生改变（见表2-1）。

表 2-1 燕麦根小片、磷脂和固醇存在的相对比例

脂 类	占 类 脂 的 % 比	
	质 膜	线 粒 体 膜
磷 脂	29	38
固 醇	24	18
固醇/磷脂	82%	47%

2. 膜中的蛋白质

膜上的蛋白质有数种，存在的部位不同，功能也各有异。分子范围可在2万—20万之间。也可成为简单蛋白及高级结构蛋白（三、四结构），但从蛋白存在膜上的部位来分，不外有两大类。它们存在的部位和氨基酸根露外与否以及透性和抗性均有重要关系。特别是膜上的酶蛋白，对物质的出入和能量的存放变化都有很大的影响，因而它对抗性有直接及间接的重要联系（如图2-1）。

1) 外周蛋白——外在蛋白：它存在于或附于膜的内外表面，成较弱的结合，容易被用稀的 EDTA 或强盐溶液提取下来，并溶于水。S. I. Singer 认为这类蛋白有三个特点：（1）一般是溶于水，有极性作用的。（2）在高离子或金属螯合下，不离开膜的结构。（3）在离开时，与磷脂分子不再结合。外在蛋白占膜总蛋白的20—30%，例如线粒体内膜的细胞色素C及可溶性 ATP 酶，都是外在蛋白的例子。这些蛋白和抗性有重要影响（见后后章）。

2) 内在蛋白（或嵌入蛋白）：它存在于内部，有的嵌入两脂层之内，也有的横穿全膜。它的量，约占膜蛋白总量的70—80%。它和膜脂结合紧密，不易提出，只有用剧烈的有机去污剂，才可溶解下来。膜上的蛋白质，不仅是结构组成物质，它还能起酶的作用。例如从细菌膜（及高植）上分离出来的透过酶和离子泵等。膜上的离子载体也属于膜蛋白之例。而膜上的膜蛋白及离子载体都和抗性直接相关。

3. 膜上的糖类

现在已知膜的外面有多糖的成分。胞膜多数含有糖蛋白和糖脂的碳水化合物。多糖约占膜组分的5%左右。多糖分子活性基因与蛋白质的活性基因相结合（见图2-14）。多糖分子可能使蛋白质，分子稳定和少发变性作用。粘性多糖对膜的流动和细胞免疫均有一定的关系。有人认为多糖在细胞表面起着天线作用。它可以接收外界刺激的信息，对抗性有重要作用。膜脂中的单糖和磷脂及蛋白质相联结也可对抗性有作用。

4. 膜中的水分子及金属离子

膜中水分约占膜重量的30—50%水可呈液晶态的结合水。它的粘度比纯水大数十倍。水和蛋白质分子及磷脂的极性基因，有顺序的排列。这也和膜的透性及细胞抗性有关。至于金属离子，如钙、镁等，可起盐桥作用。至于其他，如Na、K、Fe、Cu等离

子，不仅在酶中起作用，它们也可以单独起调节作用。

二、膜的特性与抗逆性的关系

由于膜在结构物质成分及分布上各有不同，或由于蛋白和脂类的比例不同，乃使膜产生某些特殊性质。膜属于溶胶和固胶之间的物质，因而内外环境的变化都可影响其特性，从而影响其对抗性的作用。根据近几年的研究进展已明确，膜有以下几种主要特性。

1. 膜系结构的不对称性

由电镜观察已明确，膜的内外层不仅成分比例有所差别，在结构上也是不对称的，同时其成分也是可变的。正由于膜结构的不对称和可变性，自然引起膜功能的正常性和可变性。这又是抗性可变的物质基础。

1) 蛋白质的不对称性：蛋白质在膜内外表面分布是不一致的，同时还有嵌入蛋白、穿过蛋白、变构蛋白及特殊酶蛋白、离子泵蛋白等。这是使蛋白质形成不对称的原因。至于蛋白质组成中氨基酸端群性质的不同，以及高级蛋白空间结构的不同，这是促成蛋白质不对称的又一原因。蛋白质结构和性质，又可随胁迫类别和深度而引起新的变化。这在干旱和抗寒的过程中，都有这类报导证明。

2) 脂类的不对称性：一般想，脂层排列有极性和顺序性。多数人（过去）认为脂层应多显对称性。但根据近些年对膜脂的研究发现，膜中类脂的结构和排列亦显出多方的不对称性。例如已看到膜脂排列中有突起区段、膜脂还有一定流动性，这都足以说明它的不对称性。具体有以下几点：（1）外层多糖脂，多磷脂，而内层糖脂少，磷脂酰较多。（2）外层多中性磷脂，内层则多酸性磷脂。（3）中、外脂层的脂酰C—H链长短不一致。（4）内、外脂中的饱和及不饱和脂酸数量不等。（5）脂层中可分为流动区和固定区。以上足以证明膜脂层有明显的不对称性。

2. 膜的液晶性

物质在常温常压下表现为三态，这就是固态、液态和气态。而在由固态向液态变化中出现一种中间“相”态叫作“液晶态”。液晶态的特点是既有液态的流动性，同时又有晶液分子固定排列的顺序性。液晶态有上、下限。上限是清亮点，高于它为液态；下限是熔点，低于熔点为晶态。液晶态只有一维或二维结构；而晶态则有三维结构。液晶又可分为热致液晶——它是由固体加热到一定范围所形成的；另外也可由两种液体混合而形成溶致液晶。如病毒液晶等。膜的液晶态对膜的流动和相变，都给予有利条件。

3. 膜的运动性（流动性）

由于结构变型或组成物质改变，可使膜产生主动或被动的运动或流动。近年来由于研究手段的改进提高，对于了解运动给予方便。现在可通过光谱分析、相差分析、核磁共振、冰冻蚀刻、人工膜的拆离重组等实验，已证明胞膜确有一定程度的运动性。这种流动是生理活动改变的结果，同时它对整体代谢也有重要影响。蛋白质的运动较易理解，如膜蛋白的变构酶、周边蛋白及穿过蛋白都有运动表现。另外，蛋白还可向膜平面、垂直方向转动或旋转，其速度为 $3\mu\text{m/s}$ 。

膜脂分子在膜内也可产生不同的运动方式。脂肪酸的构型可产生旋转型运动，速度

可达 10^{-10} s。脂酸又可沿膜的平面垂直方向进行振荡运动,其速度可达 10^{-9} s。膜脂又能进行旋转运动,速度约在 10^{-9} — 10^{-8} s 之间。脂双分子层间也能进行翻转运动,每半寿期约需 20—30s。膜脂中不饱和脂酸多时,流动性较强,抗性也加强;反之则弱。膜的流动性对膜适应环境、物质进出、能量转变和膜的变构、融合、转化以及信息传递、物质分解、合成都有一定的作用。因而对抗性有重要影响。

4. 膜的相变性

1) 相变的含义:物质在常温常压下分数个相,相的转变,如气 $\rightleftharpoons$ 液 $\rightleftharpoons$ 固,叫相变。而膜的相变,主要是由液晶态 $\rightleftharpoons$ 固晶态和液态 $\rightleftharpoons$ 液晶态。膜在常温常压下为液晶态。但它是随环境(内外)的条件改变,而可发生相变的。

2) 相变的温度:膜脂的相变和分相是生物膜的一个基本特性。也就是说膜的全部中,出现流态区和固态区是较为普遍的,叫作分相。相变和温度有极重要的相关性。至于 pH 和 M^2 也可引起相变,但不如温度影响明显。另外,膜脂本身的 C—链长短、不饱和脂酸比例、也影响相变温度。例如固晶 $\rightarrow$ 液晶,二油酰卵磷脂(18:1)相变温度 -22°C (有不饱和脂酸);二硬脂酰卵磷脂(C—18)相变温度 58°C (饱和脂酸)。再如炭链长—相变温度高;炭链短—相变温度相对较低。

例如,二硬脂酰卵磷脂(C—18) 58°C (相变温度)

二内豆蔻酰卵磷脂(C—14) 23°C (相变温度)

磷脂在相变温度以下时,相对稳定,磷脂在相变温度以上时,易产生变动和移动。

3) 相变的生理作用:相变的难易和膜的性质、运动有关,同时对膜及细胞的抗逆力有直接的相关性。凡植物(高、低等)不能适应环境条件而发生相变的品种,它们的抗逆力相对较低,在自然环境中,易受自然淘汰。所以在育种中也应注意品种适应“相变”能力的特点。

第三节 线粒体膜、叶绿体膜及微管

微丝在抗逆性中的作用

一、线粒体膜的结构与功能

线粒体是细胞中的重要细胞器之一。它有一定的特殊形态、结构及特定的化学组成,并有它的特殊功能。这也是它对抗逆性起着其他细胞器所起不了的作用。线粒体内外表面均有膜。外膜与一般膜的结构、成分基本相同,而内膜则由于发展形成不同形式的嵴。嵴上还附生许多亚单位的 ATP 酶复合体,它是进行氧化磷酸化的基地。线粒体在细胞内存在的方式,有人主张来源于胞内的共生的原核生物^[12]。1890 年, R. A. Altmann 就指出线粒体的形状、大小都和细菌相似。从近年来对线粒体的研究观察,又发现它有自己的 DNA 和 RNA;并能合成自己的 mRNA、tRNA 及 rRNA,同时又可不受细胞核的绝对控制。这都可以证明和说明它的特殊性和独立性,以及它的某些特殊功能。线粒体的形状和体积大小是多种多样的。一般多为粒状或杆状;它的横径约 $1\text{—}5\mu\text{m}$;长径约为 $3\mu\text{m}$ 以上。杆状线粒体横径可为长径的 $1/2\text{—}1/10$ 。线粒体在各类