

# 植物生理学译丛

第二輯

中国科学院植物生理研究所編

845085

6

C.1

上海市科学技术编译館

植 物 生 理 学 译 丛

第 二 輯

中国科学院植物生理研究所編

\*

上海市科学技术編译館出版

(上海南昌路59号)

新华书店上海发行所发行 各地新华书店經售

商务印书館上海厂印刷

\*

开本 787×1092 1/16 印張 7 字数 217,000

1965年2月第1版 1965年2月第1次印刷

印数 1-3,500

編 号 : 63 · 256

定 价 : 0.90 元

## 目 录

|                            |                           |     |
|----------------------------|---------------------------|-----|
| 因缺水而引起的植物生理变化 .....        | O. Stocker                | 1   |
| 缺水条件下中生植物能量代谢的破坏 .....     | В. Н. Жолкевич            | 19  |
| 原生质胶体化学特性对于植物抗旱性的意义 .....  | К. А. Баданова            | 26  |
| 植物体中的微量元素代谢 .....          | E. J. Hewitt              | 30  |
| 植物光合作用中二氧化碳的转变途径 .....     | J. A. Bassham 和 M. Calvin | 53  |
| 光合作用中光能的传递和贮存 .....        | E. Rabinowitch            | 62  |
| 光合磷酸化和光合作用的统一概念 .....      | D. I. Arnon               | 77  |
| 叶绿素的光化学、光合生物的色素状态与变化 ..... | A. A. Красновский         | 91  |
| 氮素营养对一年生植物个体发育的影响 .....    | Н. И. Володарский         | 95  |
| 植物发育中的衰老 .....             | A. C. Leopold             | 102 |
| 果树的耐寒性 .....               | И. И. Туманов             | 109 |

# 因缺水而引起的植物生理变化\*

Stocker, O.

«Plant-water relationships in arid and semi-arid Conditions.»

Unesco 1960, 63~104 [英文]

## 問題的提出

对于干旱地区植物的水分关系作因果分析有二个目的:(1)对自然界干旱地点的生活条件作生态的研究。(2)对因缺水而引起的一般植物结构与功能的变化作纯生理的研究,研究对象不仅限于干旱地区的物种(旱生植物)。这些变化,正如最初 Iljin<sup>[139]</sup> 和 Максимов<sup>[210,211]</sup> 所强调指出过的那样,可追溯到作为植物生命的基础的原生质中的过程。

有关原生质中诸过程的知識不仅对抗旱性学说是必需的,它还提供了提高抗旱性的实际可能性。例如,Генкель<sup>[118]</sup> 提出种子可通过暂时的湿润而接受事先的锻炼处理;苏联有些研究工作者认为这种原生质中的干旱刺激可作为对干旱的适应而遗传下去<sup>[284]</sup>。可惜的是我们关于干旱条件对原生质作用的認識是很不完全的,試驗結果本身是有些矛盾的,因而学者們如 Iljin<sup>[144~147]</sup>, Максимов<sup>[210,211,213]</sup>, Генкель<sup>[112,113]</sup>, Levitt<sup>[193,194]</sup>, Stocker<sup>[351,353,354]</sup>, Parker<sup>[256]</sup> 等在有些观点上持不同的意見。在 Crafts, Currier 和 Stocking<sup>[60]</sup> 和 Kramer<sup>[169]</sup> 的著作中有簡短的提要,Курсанов<sup>[180]</sup> 对近年苏联文献作了概述。

## 細胞水分关系

决定細胞生理活性的因素并不是水分的量而是它的热力学状态,后者决定于水的化学势能<sup>[340,341,349,353]</sup>。

某一状态的水的化学势能  $\mu$  与绝对温度  $T$  和蒸汽压  $p$  的关系是

$$\mu = \mu_0 + RT \ln \frac{p}{p_0} \quad (1)$$

$\mu_0$  代表在绝对温度  $T$  和 1 大气压时的标准状态的水的化学势能,其蒸汽压为  $p_0$ <sup>[340, 第 256 頁]</sup>。具有化学势能为  $\mu$  的水与标准条件下化学势能为  $\mu_0$  的水比較,其能量的减少为:

$$\mu_0 - \mu = -RT \ln \frac{p}{p_0} \quad (2)$$

或将  $\ln \frac{p}{p_0}$  展成对数級数,并略去高次項,得:

$$\mu_0 - \mu = RT \frac{p_0 - p}{p_0} \quad (3)$$

这就是說,在一个給定的温度下能量的降低若以热力学上的方程式表示出来,大致与蒸汽压的相对降低成正比<sup>[340, 第 263 頁]</sup>。

在一个不論为溶液、溶胶或凝胶的含水的系統上,相对蒸汽压可以作为該系統中水的化学势能的相对量度,测定其绝对值是不可能的。Walter 的“水度”(Hydratur)<sup>[407]</sup>,它原来的意义是相对蒸汽压的函数,所以实际上等于水的化学势能。不幸,后来这种概念由于把它当作以冰点下降法測得的压榨液的渗透值而变得混乱了,近来的著作中就以这种意义来应用它,Renner<sup>[269,270]</sup>, Walter<sup>[408]</sup>, Stern<sup>[341]</sup> 和 Fukuda<sup>[93]</sup> 討論过这一題目。

渗透压可代替相对蒸汽压作为溶液中水的化学势能的量度。它可简单地表示如下:

$$O = \frac{RT}{V_0} \ln \frac{p_0}{p} \quad (4)$$

$V_0$  代表水的分子体积,  $p_0$  与  $p$  代表蒸汽压如  $\mu$  方程式所示。就能量的多少而言,表示的方程式如下:

$$O \cdot V_0 = RT \ln \frac{p_0}{p} \quad (5)$$

相当于  $\mu$  方程式。图 1 指出了溶液渗透压与相对蒸汽压之間的关系。胶体中,以吸漲压代替渗透压。

在緊張的細胞中,彈性伸張的細胞壁抵銷了与渗透压处于平衡状态的細胞液的渗透压或原生质的吸漲压。在这种情况下,由于晶体和胶体的水合作用而引起細胞液能量的减少,在热力学上为它的压缩所抵偿,在完全緊張的細胞中,細胞液的势能最大,即等于細胞周圍的自由水或溶液(盐水)的势能,不論細胞的渗透压是多少。如果可利用的水不足以保持完全緊張度,就是說細胞壁未完全伸張,能量的渗透降低有一部分未能得到补偿,因而产生吸取力(扩

\* 本文是作者在植物水分关系专题討論会上的綜合报告,原題是“因缺水而引起的植物生理和形态变化”,这里只譯出了其中的生理变化部分——譯者。

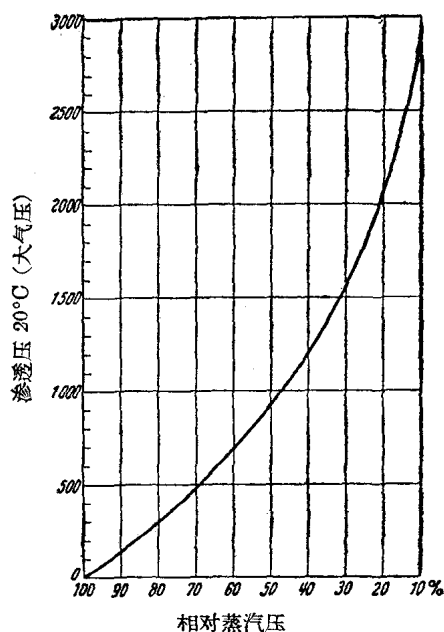


图1 溶液的渗透压与相对蒸汽压之间的关系 (Stocker<sup>[353]</sup>)

散压差), 可用下式来表示:

$$S = O - W$$

其中  $S$  为吸取力(扩散压差),  $O$  为渗透压,  $W$  为壁压(膨压)。即使在这样的细胞中, 紧张度有限, 细胞液的化学势能是由吸取力而不是由渗透压表示出来。只有在完全松弛的细胞中,  $W$  等于零,  $S$  等于  $O$ , 只有在这种初始“萎蔫”状态, 由冰点下降法测得的渗透压——或在这种初始质壁分离状态由质壁分离法测得的渗透压——才能作为细胞内水的热力学状态的衡量指标。然而仍可能有不确之处, 因为压榨液不一定等于细胞液, 或者因为组织内的张力形成了吸取力<sup>[220]</sup>。

简单的提一下方法问题, 可以指出个别细胞的渗透压能够根据 Höfler 的质壁分离法和原生质容积测量法测定<sup>[124]</sup>。在大规模的田间试验中, 用 Walter<sup>[405]</sup> 特别设计的方法比较方便, 即用冰点下降法测定压榨液的冰点降低<sup>[177]</sup>。为了要测定吸取力, 必须求得糖溶液的某一浓度, 细胞在其中既不吸水也不失水。相应的方法很复杂, 很化费时间, 而且还没有从理论上得到足够的澄清; 最常用的方法是 Ursprung<sup>[384]</sup> 的测定组织小条长度的变化, 和测定所用糖液的折射率变化以推知浓度的增减<sup>[191]</sup>。

在平衡时细胞内水的化学势能必和周围基质中的相等。水生植物受试的细胞, 这一水平由水的渗透压测定, 陆生植物由大气的相对湿度测定, 一般同

节植物(细菌、藻类、真菌、地衣和苔藓)都如此。高等植物包括羊齿和被子植物具备一些形态结构能保护自己不受大气中湿度变动的影响, 而且能通过它们的根系, 从土层中吸取具有相当化学势能的水分。如果土层中水的化学势能降低了, 例如在干旱区的干旱时期内, 则植物必须提高自己的吸取力。在一定限度内这一点可通过膨压的降低来完成。更有效的而且常见的方式是提高渗透值, 例如通过淀粉向糖的转化。Walter<sup>[407]</sup> 在这一课题上提供了大量资料。在任何情况下, 吸取力的提高总伴随着细胞内水分化学势能的降低。

生命活动受损伤的结果最后是以干物质生产和农业产量的降低表现出来, 然而这一关系的研究中常以渗透压代替化学势能。正如上面已经指出, 在细胞具有高度紧张度的范围内, 渗透压并不提供有用的资料<sup>[176]</sup>; 再者, 根据 Slavík<sup>[324]</sup> 的意见, 还必须考虑自由水与束缚水之间暂时不平衡现象, 所以从压榨液测得的渗透值无论如何不表示原生质的水状况, 而活跃的代谢过程正是在原生质内进行的(但 Walter 和 Schall<sup>[411]</sup> 有相反的发现)。在受灌溉的干旱地区, 植物长期地保持低的紧张度, 则渗透压与吸取力比较接近, 可以近似地用以衡量“水度”。于是可以看到植物细胞渗透压的增加伴随着产量的剧降(图2)。

我们说产量有赖于细胞内水的化学势能, 只不过是作了个摘要的叙述, 还没有深入探讨说明这一现象的各个生理过程。这些生理过程的变化一方面

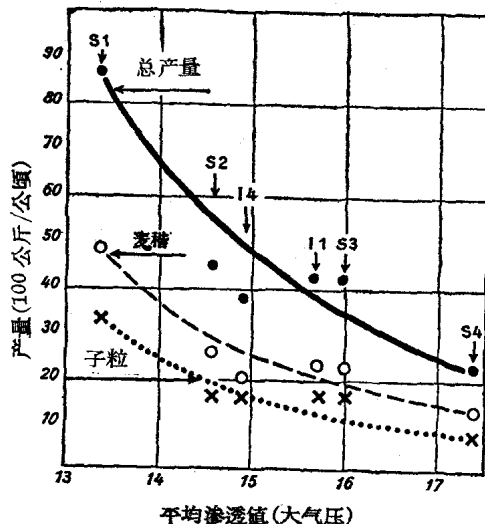


图2 大麦的产量和渗透值(在伊拉克),  $S$ =人工灌溉区 ( $S_4$ =弱盐土);  $I$ =灌溉小区 ( $I_4$ =盐土) (Kreeb<sup>[177]</sup>)

可能直接由于作为反应介质的细胞自由水的状态的变化所引起,另一方面,也可能由于作为酶促反应所在场所的原生质结构的变化而发生。下面我们就将讨论第二个课题,而且我们将看到这是决定性的课题。

## 原生质的结构

### 原生质结构的概念

原生质通过它的一切特化的组份——核、质体、线粒体、微粒体和细胞质——显示出遗传的基本构型。无疑,这一事实是生命的基本现象之一。这些结构的骨架是蛋白质分子,它能以独特的形式把酶反应的各种可能性和结构变化的各种可能性结合起来,所以能够协调无数代谢过程,并在变化着的外界条件下控制它们<sup>[89,90,91]</sup>。

为了解所讨论的问题,必须了解原生质的结构是基于分子内和分子间的键(Haftpunkte 附着点),它们在某些点上以特定的力量相连接,而且这种构型(Struktur muster)肯定地由胶体的水合作用而定,因而也取决于细胞的水分关系。这对由脂蛋白层所组成的内质网来说也是正确的<sup>[233]</sup>。

近年来由于生物化学与电子显微镜技术的发展,关于原生质胶体结构的观念已有所改变和推进,但是还不能得到任何被普遍接受的结论。现在最可能是正确的观点是:基本的组份是由多肽链折迭而成的球形大分子,根据键(即 Frey-Wyssling 称之为 Haftpunkte)是疏松(颗粒状)还是比较紧密(网状,纤维状或层状的)地相连接,因而使原生质能从溶胶状变为凝胶状<sup>[89,90,91,302]</sup>。很可能这种结构的变化是通过键结合形式的改变,而键似乎代表着活的“反应能力”的基本条件;但本文讨论专门的结构是次要的。关于附着点上键结合的种类的概念也已有了改变<sup>[89,90,91]</sup>。各种化学键和吸附键是由普通电子、正原子核、相反的电荷和偶极矩产生的。在后者的作用中,OH 和 NH 基之间的氢键(Wasserstoffbrücken 氢桥)起着特别重要的作用,它是蛋白质分子折迭的决定因素;蛋白质分子的水合作用也一样重要,它是由水的两性产生的,“水”键(Wasserbrücken 水桥)也能形成附着点(图 3)<sup>[55]</sup>。

因此一个复杂蛋白质分子上的极性基,特别是羟基、羧基、氨基和酰胺基能够接合约 20,000 个水分子<sup>[360,395]</sup>。分子内与分子间桥和分子的水合外壳都被认为与蛋白质分子的化学结构有关。水合作用与接合状态之间进一步的关系在于水合外壳遮

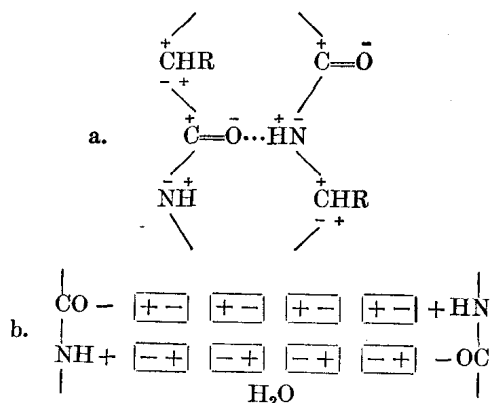


图3 肽链之间的氢桥 (a) 和偶极水桥 (b) (Frey-Wyssling<sup>[89]</sup>, Christophersen and Precht<sup>[55]</sup>)

盖了并保护了接合点和桥,也就是说一方面它阻碍形成新的桥;另一方面,它也使现存的桥难于断裂。所以,水合作用使现存的蛋白质结构稳定。然而,水壳并不是连续的,而是存在着不同的水合区域,所以并不是水合的量而是水合点与连接点的相对分布决定着对连接点的保护作用,Bogen<sup>[33]</sup>称之为水合构型。

为水合作用所“束缚”的水和“自由”水之间并没有明确的界限。电荷与偶极力随着距离而快速降低,所以被紧紧束缚的内层是为一层层束缚程度依次递减的水层所包围的。由此可见,“束缚水”不能严格地区分,难下明确的定义<sup>[134,172,416]</sup>。

### 粘度、透性和渗透压的关系

因为细胞内的束缚水和自由水呈平衡状态,所以细胞水分的损失必然导致原生质的收缩,它的吸胀压随着细胞液的渗透压成比例地增加。这种收缩伴随着原生质内结构变化而发生。例如,这种变化我们可以用放在与细胞汁之间有一定浓度差的蔗糖溶液中时细胞发生质壁分离的速度来度量。这里假定原生质越粘,则细胞内含物的收缩也越慢,质壁分离的时间因而就被作为原生质粘度的衡量<sup>[111, 113, 114, 295, 415]</sup>。为什么这里应用粘度这一名词还没有正确的解释<sup>[113, 303]</sup>,它当然不是指液体的粘度而是指结构粘度,是由原生质的蛋白质分子之间连接点网所决定的。当植物受振荡时,粘度及其他结构特性出现感震性的降低现象特别说明了这一点。

原生质粘度变化的时间进程,正如由刺激引起的原生质状态的变化一样,包含二个相反的阶段:(a)原生质因缺水而破坏,这时可称之为“作用期”,(b)损伤的恢复,可称之为“恢复期”。这些名词和感应性生理学中的命名法类同<sup>[152, 349, 351, 353, 354]</sup>。

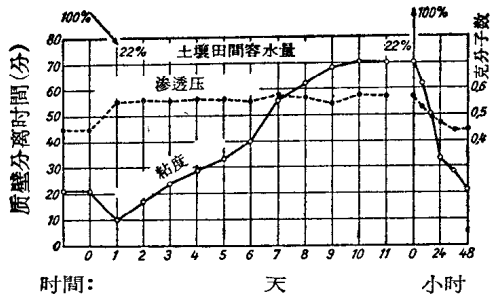


图4 斑点野芝麻 (*Lamium maculatum*) 原生质的粘度的作用期和恢复期。第0天时土壤在26小时内从100%田间含水量下降至22%，在第11天时复灌(时间开始以小时计)(Stocker和Ross<sup>[350]</sup>)

作为例子，图4指出了斑点野芝麻 (*Lamium maculatum*) 干旱试验的结果。长在最适土壤湿度的植物(即在田间含水量时)，放在温度与大气湿度恒定的温室中，使土壤在26小时内干至22%田间含水量，然后就保持在这一水平上，这样植物就受到干旱的刺激。最初看到，在作用期内，粘度降低至原来数值的一半，这时原生质结构必然发生了松懈；但是当土壤干至22%的田间含水量的稳定水平以后，恢复期就开始了，粘度重新开始上升，也就是说原生质有转变为更紧密相连接的趋势。由于这一趋势的结果，在第3天时就超过了原来数值，第9天达到了大于原来数值3倍半的平衡状态。这一增加稳定性的平衡状态就是习知的提高抗性的锻炼现象的基础。最后，第11天土壤回复到最适湿度即田间含水量时，粘度也回到原来状态，这是“正常化”时期。如果土壤干得很慢，延长到6天或6天以上，就没有作用期，恢复作用已有足够的时间去抵销当初加于原生质结构的损害，粘度不呈现最初的降低现象，而是立即开始增加，进入了锻炼状态。

Northern<sup>[246,247]</sup>也曾观察到藓类在作用期粘度降低，但他归之于另一原因，就是蛋白质的分解，引起吸胀的充进。他不知道作用期的概念。

原生质透性(Ross, 未发表)的变化也显示出作用期与恢复期。如果干燥进行得够快(36小时内)，就有作用期，其表现为对水、尿素和甘油的透性的增加。在紧接而来的恢复期内，对水和尿素的透性降至原来水平之下，而对甘油的透性则仍高<sup>[294]</sup>。复灌后，在“正常化”时期重又达到原来水平。关于透性在作用期和恢复期内有不同的表现，因为别的作者没有考虑到时间进程，所以很难与他们的结果作比较。Levitt和Searth<sup>[195]</sup>在受旱的鹰爪豆

(*Spatium junceum*) 的枝条上、Whiteside<sup>[419]</sup>在受旱的小麦上都看到对尿素透性的增加，如果能归之于作用期——这不是不可能的——则他们的观察都符合我们的学说。

由干旱引起的原生质结构变化具有特殊性质，当我们注意渗透压的变化进程，就变得特别清楚了(图4)，这里没有作用期和恢复期的区别，渗透压随水亏缺而增加，然后保持在一个新的水平上，复灌后回复正常。干旱对渗透压的影响常被研究和讨论<sup>[309, 385, 407, 409]</sup>。干旱开始时，用冰点下降法测得压榨液的渗透压增高了，并在干旱期内继续保持高渗透压状态，这一事实可能只是细胞失水的后果。用质壁分离的方法或象我们自己的例子中用原生质容积测量法时，细胞失去的水份为质壁分离剂所补偿，就不应有所增加。当我们和其他作者<sup>[140, 294, 295, 308, 385]</sup>用这些方法发现增加时，这只能这样来解释：在作用期形成了新的渗透物质，这些物质当然大部分是糖<sup>[141, 265, 339]</sup>；我们仍缺乏有关时间进程的資料和有机酸与盐类起作用的详细資料。Lemie<sup>[190]</sup>还提到酶活力和光合作用活性的一定影响。

#### 原生质的结构变化

作用期内原生质结构的变化是由于蛋白质分子亲水基团的收缩，这导致机械的张力和键的暴露，结果是键的断裂，使结构多多少少遭到破坏和松懈。这一点说明了为什么粘度的降低并不是以如图4中所表示的简单的形式均匀地进行，而是以不断增加的张力的突然放松的形式进行。当干燥快速进行时，粘度降低发生在大約30%田间含水量附近，而当干燥慢慢发生时，较长期地施加于键的应力使它们在40%田间含水量时破裂。

Iljin<sup>[139, 142, 144, 146, 147]</sup>第一个清楚地认识到旱害不是由于原生质的干燥，而是由于它的结构被撕裂和破坏而引起的。他把显花植物的组织切片暴露在空气中，发现细胞对干燥非常敏感；髓和贮水组织的大细胞在大气相对湿度为99%时死亡；水生植物的叶肉和表皮细胞在97~98%时死亡；而有些旱生植物的细胞只在85%时才死亡。如果干燥过程是在不同浓度的 $H_2SO_4$ ——或 $CaCl_2$ ——溶液上非常缓慢地进行，或在依次增加浓度的蔗糖溶液中起质壁分离时，他能使被研究的各类细胞在干燥状态下在室内大气中至少存活2、3天，而红甘蓝的表皮细胞可在干燥器内存活几个星期。重新润湿时必须同样慢慢地小心地进行。

细胞的结构特性中，所有能减小原生质在干燥

和收縮過程中的張力的特性，都對原生質抵抗撕裂有利。這些特性中，細胞形狀小和液胞體積對原生質體積的比值低<sup>[142]</sup>特別有利，但也有例外，如細胞液在乾燥過程中變硬<sup>[143, 281]</sup>。值得注意的是原生質的乾燥狀態是可變的，忍耐是有一定時間限度的。

很多同節植物，特別是苔蘚和地衣在氣候變化時常能渡過嚴重的、長期的乾旱期。Höfler<sup>[125, 126]</sup>和Abel<sup>[1]</sup>曾詳細研究過地錢和苔蘚的原生質對乾燥的抵抗力。他們發現抵抗性的程度不是不變的，在乾旱期中通過原生質結構的變化而增強。

後面我們將指出，為使乾燥了的、不活動的原生質結構恢復到能重新行使功能的生理狀態是需要消耗能量的，能量的耗用在較高的呼吸水平上反映出來。

不足為奇的是動物受乾燥也有同樣的報告。我們只提Lindau對moss-rotatoria的研究作為例子。這種小動物只能忍受慢慢地乾燥，甚至在乾燥前它們已收縮成小的“圓筒”狀，這樣在乾燥時可使破裂減小到最低限度。乾燥的程度越重，時間超長，則恢復活動所需的時間也越長。

恢復期中，不僅是回到正常狀態，而且還發生原生質結構變化，這種變化是由乾燥的程度決定的。它和正常結構不僅有量的差異，如表現為粘度的提高和透性的降低，而且還有質的不同，例如對甘油的透性和對水及尿素的透性比較起來，其相關性也有所改變，這表示蛋白質-類脂系統中有結構的轉變<sup>[294]</sup>。這種原生質結構的轉變使生理功能變得更能抵抗缺水的有害影響，這就是習知的鍛煉現象。結構變化的程度，如測定粘度所得結果（圖4），決定於缺水的程度，而不決定於乾燥的速度。然而到目前為止，對這些結構變化的性質還不知其詳。

Генкель<sup>[113]</sup>對已進入鍛煉狀態的原生質結構進行了大量研究。他發現小麥和向日葵可這樣進行乾旱鍛煉，即把種子濕潤48小時，加水量相應地約為干重的40~45%或50%，然後讓它們再變為氣干。以後的發芽力並不受這種處理的損害，在乾旱條件下這樣得到的植株可能比未加處理的對照植株有更高的產量。這樣“鍛煉”的植株在許多原生質特性上和未受鍛煉的有所不同。用測定質壁分離和離心的時間的方法所得的粘度在我們的試驗中是增加的；原生質的彈性也同樣是增加的，Генкель認為這是避免結構破損的方式，他是用離心的方法測定彈性的，細胞事先以稍低的低滲蔗糖溶液處理過，因此原生質對細胞壁的粘附力大部已經消除，原生質抵

抗變形的時間就可作為它的彈性的量度。Генкель敘述的鍛煉植株的第三個特性是吸脹水的增加，也就是原生質水合性的加強。Генкель的結果還指出，在恢復期和鍛煉期，原生質的結構通過水合性的加強而強化，變得穩定。

常把“束縛水”作為抗旱性的因素而賦以特殊的重要性<sup>[6, 7, 8, 51, 69, 113, 188, 192, 193, 194, 222, 229, 267, 268, 269, 288, 297, 306, 366, 388, 420]</sup>。這一名詞用來指比較緊密地與膠體相結合的那一部分細胞水分，可用比色法、膨脹測定法、冰點下降法或其他方法加以測量。束縛水隨着乾燥而增長，在抗性種類中也是如此，根據Алексеев<sup>[7]</sup>和Алексеев以及Гусев<sup>[8]</sup>的意見，它受陽離子和陰離子平衡的影響。Calvert<sup>[51]</sup>在球基藟草（*Phalaris tuberosa*）的榨出液汁中發現日變化節奏，自由水在早晨，而束縛水則在下午達到最高量。“束縛水”的概念實在是很難下明確的定義的<sup>[134, 172, 416]</sup>。水合作用的概念在物理化學上比較清楚，雖然不容易準確地加以測量；Ruhland<sup>[283]</sup>和Kessler & Ruhland<sup>[161]</sup>曾指出它在抗性方面的重要性。

根據我們已經提到過的Bogen<sup>[33]</sup>的研究，穩定作用的決定因素並不是總的水含量，而是蛋白質分子某些特殊基團的水合作用，所以對前者的測定並不是在所有情況下都能給出清楚的圖景。如果假定原生質穩定性的提高總是伴隨着總水含量的增加的話，則根據我們的概念可以預期在作用期水合作用減低而在恢復期增加。事實上，不僅Генкель<sup>[113]</sup>曾觀察到這一點，而且Rosa<sup>[280]</sup>也觀察到了，他應用膨脹測定法發現生長在水分不足的土壤上的甘藍植株中，不能以冰凍除去的那一部分水分的量是增加的。Calvert<sup>[51]</sup>在压榨液中所見到的日變化進程也支持這一設想。如果在高濃度的葡萄糖培養液中的真菌的培養和乾旱作用的恢復-鍛煉期有相似的平行關係的話，則Todd和Levitt用黑麴霉（*Aspergillus niger*）所作的試驗指出了同一方向。他們發現當葡萄糖的滲透濃度從7增至132大氣壓時，束縛水也從為菌絲體重量的3%增加到40%左右，束縛水的量度是在室溫真空中乾燥的重量和烘箱中乾燥的重量之差。與此相反，Füchtbauer<sup>[92]</sup>在酵母和小球藻上進行了同樣的試驗，未發現束縛水有任何增加，他也考慮到對Todd和Levitt的試驗可能作另一個解析，象Christophersen和Preeht在抗熱性方面所作的一樣，就是滲透活性物質的增加。Levitt<sup>[194]</sup>對此有所爭論。

Levitt<sup>[193, 194]</sup>在某些方面不同意我們對於乾旱作

用于原生质的意見。在这里我不想討論我們的不同点<sup>[353,354]</sup>，这样的討論是比較困难的，因为事实是 Levitt 否认作用期和恢复期的存在，坚持所有观察到的現象都属于鍛炼期。他还认为干旱引起的原生质过程在本质上与抗冻性和抗热性中所包括的过程一样，所以他倾向于把冷冻研究的結果（这是他自己的研究的主要方面）也作为干旱作用的假說。在他的书中表 109 与 110 同时包括了贊成和反对抗冻性与抗旱性之間有相关性的資料。原生质的結構是分子結構小单位及其相互連接（依物种不同而变）的非常复杂的构型，如果我們接受这一有完善基础的观点，則就不能設想象热、冷、缺水、盐等如此不同的影响会引起相同的結構变化，何况在每一种情况下鍛炼后稳定性的增加能发生許多效果。所以把有相关与沒有相关并列是十分难于理解的。实在并沒有确实的証据甚至沒有可能性來說明有总的和統一的“生理抵抗性”存在，这也是 Генкель 的意見<sup>[113]</sup>。

## 生理功能

### 光合作用和呼吸作用

#### (1) 作用期和恢复期

首先我們將指出在原生质結構变化中所观察到的作用期和恢复期，在呼吸及光合作用的生理过程中也是存在的。我們將先討論呼吸作用，因为这里相互关系最明显，而且研究得最詳細。

Iljin<sup>[138]</sup> 本人在干旱对呼吸的作用方面曾近似地作过作用期和恢复期的区分，他写道：“这样可以假定，植物在脱水时經過不同的阶段：首先分解代謝增强，漸漸达到最大值；当发生过度失水时，它降低至正常水平之下。”1933年 Кусанов 等<sup>[167]</sup>对糖甜菜进行的研究清楚地显示出两个阶段的存在，但是他們沒有作这样称呼。Collorio<sup>[58]</sup> 收集了大量关于初始失水时呼吸提高的資料。Yunker<sup>[433]</sup>，Smith<sup>[326]</sup>，Палладин 等<sup>[264]</sup>，Bouillenne-Warland<sup>[39]</sup>，Schäfer<sup>[290]</sup>，Mothes<sup>[229]</sup>，Bouillenne-Demaret<sup>[38]</sup>，Wood 等<sup>[427]</sup>，Schneider 等<sup>[296]</sup>，Henrici<sup>[118]</sup>，Bolli<sup>[35]</sup>，Parker<sup>[255]</sup>，Simonis<sup>[312]</sup>，Wager<sup>[401]</sup>，Barner<sup>[22]</sup>，Жолкевич<sup>[485]</sup> 进一步得到关于叶子的呼吸和水亏缺的关系的資料。

在热天蒸騰强的时期中可观察到（Kraft, Stocker<sup>[350,351]</sup>）干旱对呼吸的一种作用。燕麦幼株即使在最适供水条件下，中午时呼吸显著提高，这不是由温度所决定的（图 5），更可能的解釋是因为上午发生了水亏缺，于是开始了干旱反应的作用期，

引起呼吸提高。其他作者也观察到呼吸提高的这一反应期（如 Schneider 等<sup>[296]</sup>，Smith<sup>[326]</sup>）。如果下午水分平衡不繼續恶化，就开始了恢复期，表现出呼吸逐渐降低，当水亏缺解除，接着就进行夜間的正常化时期。在多云的日子，不发生水亏缺，因而呼吸也不提高（图 5）。这两种不同的反应过程可称为“好天气型”和“坏天气型”。值得注意的是在干旱室內的小麦也表现出抗旱性的日变化进程：抗旱性在早晨（作用期）比下午（恢复期）低<sup>[159]</sup>。

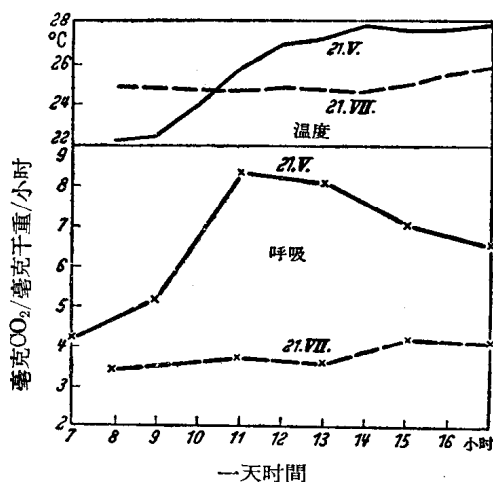


图 5 燕麦幼苗的呼吸作用的“坏天气型”(21.VII.) 和“好天气型”(21.V.) (Kraft, Stocker<sup>[354]</sup>)

Kraft 用两个燕麦品种的 13 天幼苗研究土壤干燥过程中的干旱效应（图 6）。植物长在含水量为 70% 田間容水量的土壤上，7 月 21 日停止澆水，到 7 月 26 日土壤干至 30% 田間容水量，这段时间內天气暖和晴朗（第一天除外），以后恒定保持这一含水量。7 月 21 日是試驗中唯一的坏天气，开始时呼吸曲线是在一个低水平上，对这种天气而言这是典型的；但是当叶子的含水量在下午开始降低时，作用期开始了，曲线在下午与傍晚上升。以后的日子中，水亏缺的增长伴随着呼吸不断地繼續上升，甚至在夜間也不中断。7 月 24 日呼吸达最高值。以后恢复期出現，从 7 月 26 日起土壤湿度恒定地保持 30%，呼吸水平开始降低，特别是在抗旱品种“Beseler”燕麦中明显。如果植物繼續长在这种具有同样恒定干燥程度的土壤上，表征出恢复期的特点的呼吸的降低也繼續着，一直降至原来水平之下。这就是鍛炼期，此时呼吸的降低和因为原生质水份状况的恶化而引起的光合作用和干物质生产的降低相当。土壤愈干旱，鍛炼期內呼吸的降低也愈大（图 7）。

由此可見，对呼吸来讲也有作用期和恢复期，在

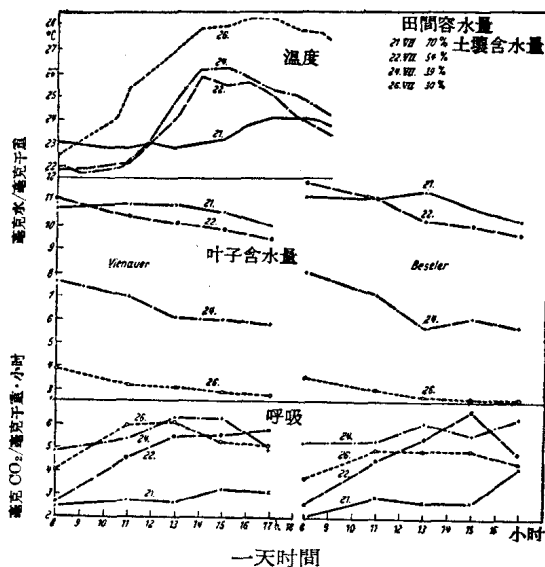


图6 生长在干土上的13天燕麦植株的呼吸作用和含水量,“Vienauer”品种不抗旱,“Beseler”品种抗旱(Kraft, Stocker[364])

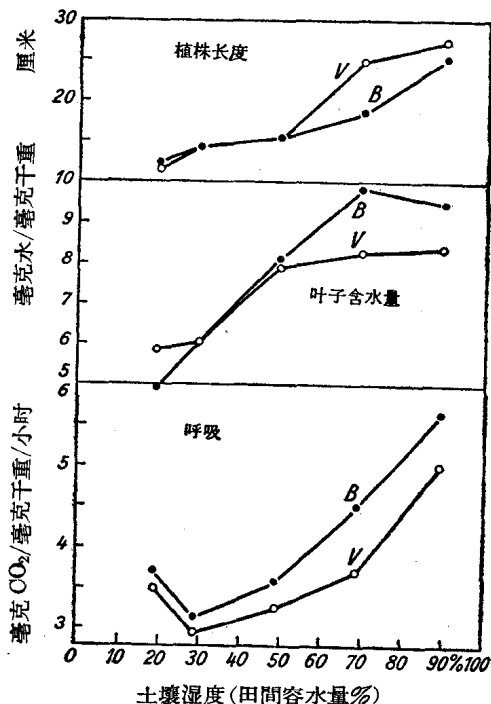


图7 生长在恒定土壤湿度上的燕麦幼株的长度、含水量和呼吸作用。V代表不抗旱品种“Vienauer”,B代表抗旱品种“Beseler”(Kraft, Stocker[364])

前一时期中呼吸增加而在后一时期中降低,在锻炼期则降至正常水平之下。这和原生质中的结构变化完全相似,因为酶系统的活力依赖于原生质的状态。酶促反应依赖于催化辅酶和酶蛋白的结合效应。酶

蛋白的功能是作为辅酶的载体和反应物质的给体。缺水时,在粒线体中和原生质结合着的酶蛋白象原生质一样地发生结构的变化。我们有理由假定,在作用期发生的原生质结构的松懈必继之发生水解和氧化活动的增强,而在恢复期发生的结构的强化伴随着合成和还原活动的增加。

光合作用的表现刚好和呼吸相反。早在1923年,Iljin[137]已指出光合作用随着缺水的增长而减弱,其中气孔的开度和原生质的水分状况都起着作用。Dastur[62], Dastur等[68], Bolas等[34], Melville[219], Petrie[261], Loustalot[199], Negisi等[237], Eckardt[74], Kozrobsky[168], Barner[22]等提供了进一步的资料。至于过程中的分期,Курсанов等[167]1933年在甜菜上已最先认识到,开始干旱时最初的作用就是光合降低而呼吸增高,随后呼吸降低时,光合增高至原来水平之上。这两个时期就是我们称之为作用期和恢复期[350]。最近Оканенко等[248]在甜菜、玉米上, Lemaeva[189]在棉花上也观察到同样现象。

在高等植物方面分析光合作用对水亏缺的依赖关系是比较困难的,因为其作用不仅直接通过原生质的水份状况,而且也间接通过气孔的开度(见Rabinowitch[267])。为了排除后一因素, Watler[405, 406]和Greenfield[102]研究在糖溶液中的水生植物,水是以渗透方式被拉出来的。许多以无气孔的、陆生的同节植物进行的干燥试验都比较明确[23, 75, 151, 266, 278, 334, 335, 344, 357]。

图8作为作用期内光合作用时间进程的例子,指出了海藻的干燥试验的结果,海藻是在低潮时落潮区内自然受干的。曲线开始上升部分可能并不决定于原生质,而是因为组织有“过饱和”状态,其时细胞间隙充满了水,只能供应有限的CO<sub>2</sub>的缘故。当这一部分细胞外的水分蒸发后,细胞的水亏缺开始发展,化学能的下降起先对光合作用强度只发生微弱影响,但后来使曲线剧降,可能是因为这时引起原生质内张力放松,产生了结构上较大的破坏。

Ensgraber对地钱(*Conocephalum*)的试验指出[75]:与某一特定含水量相对应的光合作用强度并不是固定的,而是紧密地依赖于由它的“历史”所决定的原生质结构状况。这方面,有关的因素之一是干燥的速度,这当然也是原生质结构变化的一个决定因素。例如,当地钱的失水速度变动于0.43~140毫克/平方厘米/小时范围内时,如果失水越快,则某一含水量时的光合作用水平也越低。高等植物中

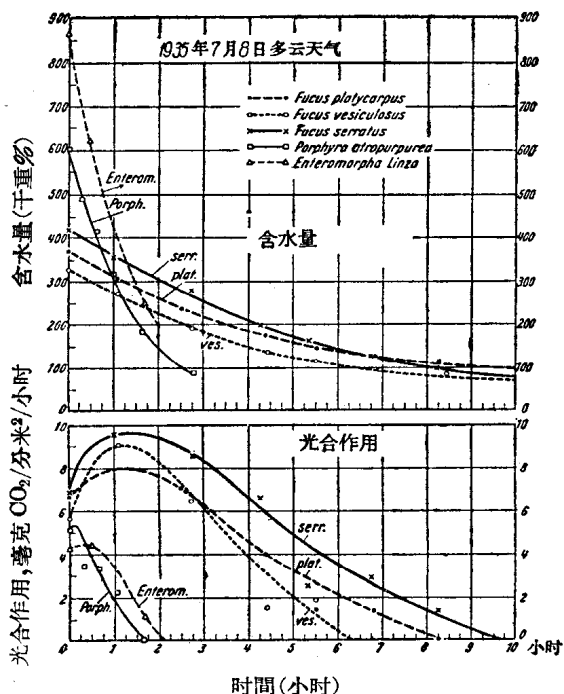


图8 Heligoland 海藻受干时的含水量和光合作用 (Stocker 和 Holdheide<sup>[357]</sup>)

原则上情况也一样<sup>[199,296]</sup>。

历史中另一重要因素是因最适水分条件引起的“软化”(Softening-Verweichlichung), 它使原生质结构变得不大稳定, 因此在发生水亏缺时使原生质容易受害。这一点 Туманов<sup>[378,379]</sup> 看得特别清楚, 他试验了周期性的萎蔫对向日葵和蕎麦的抗旱性的影响。在同节植物中也有同样的现象。例如旱生地衣-囊梅衣-(*Permelia physodes*) 湿润 24 小时继之干燥时, 光合作用的下降比用水饱和 20 分钟的更为迅速<sup>[78]</sup>。这方面, 还必需提到地衣在潮湿的条件下抗热性降低了<sup>[183]</sup>。

一般说来, 抗热性可能在原生质抗旱性中起着重要的作用<sup>[150]</sup>。Генкель<sup>[118]</sup>, Генкель等<sup>[116]</sup> 在高等植物中也赋予这一因素以极大的重要性, 他把提高粘度作为提高抗热性的手段。Lange<sup>[184]</sup> 在撒哈拉南部所作的观察也指出了这一因素的重要性。

Курсанов等<sup>[167]</sup>, Оканенко等<sup>[248]</sup> 和 Lemaeva<sup>[189]</sup> 都曾观察到从作用期向恢复期的过渡, 虽然他们没有用这些名词, 这一点我们已经提到过了。恢复的结果就是锻炼期, 例如在生长于长久干旱条件下的植物上表现出来。锻炼期内由光合作用实际生产的干物质量与水亏缺密切相关<sup>[43,137,167,386]</sup>, 以单位叶面积来表示, 在极端的条件下比在湿润的条件下要低得多。例如在两个燕麦品种中 (Vienauer 和

Beseler), 它相应地等于长在湿润条件下的对照植株的 32% 和 62%<sup>[358]</sup>; Туманов<sup>[378]</sup> 在向日葵上得到同样数值, 即 27%。这些数字的意义因下面的事实而降低, 即必需考虑气孔的不同开度的影响。无疑地是, 由于水的化学能的降低而引起的原生质因素, 即使是在已适应于干旱的干旱地区的植物身上, 也会在极端条件下大大降低实际的光合作用 (Сказкин<sup>[322]</sup>, Stocker<sup>[352,355]</sup> 以及 Stocker 所引用的其他文献<sup>[356]</sup>)。另一方面, 曾经看到在不十分极端的条件下, 长在干旱条件下的植物(由物种的抗性而定)在锻炼期显示了比长在湿润条件下的同一物种的植物有更强的光合生产, Крусанов等<sup>[167]</sup> 在甜菜上, Simonis<sup>[310]</sup> 在红三叶草上都会观察到这一现象, Petri 等<sup>[261]</sup> 进行的研究也获得同样结论, 他们研究了番茄植株的“净同化”(以蛋白质表示)和从土壤中吸收氮及蛋白质含量的关系。不可忽视的是: 这里是指单位叶面积的光合作用, 如以总生产而言, 则长在干旱条件下的植株总不如长在湿润条件下的植株, 因为新叶的形成因缺水而受阻碍, 所以同化面积变小。

恢复期和锻炼期间的的光合潜力, 即当叶组织重新水饱和之后可能获得的光合生产量要比正常状态的高。Simonis<sup>[309,310,311,312]</sup> 就这一问题对生长在干旱与潮湿的条件下的各种类型植物(一年生植物, 红三叶草, 巢菜属, *Rorippa Andromede*)进行了详细的研究。他在 Van der Paauw 装置内测定了叶子的  $O_2$  的释放, 其中叶子活跃地吸水, 并有高的  $CO_2$  含量(约 0.9%)。在所有情况下长在干旱条件下的植株都表现出优越性。在引用的各种基数中, 以叶面积为基数时得到最可信服的结果。图 9 指出了一个真正的恢复现象, 当形成老叶(4)的时候不存在干旱, 这一片叶子的光合作用数值在干、湿条件下生长的植株上都一样, 含水量也相同。旱地生长植株的优越性最初表现在上面的嫩叶上, 它们的含水量比生长在湿地植株的要低。

Morton 等<sup>[228]</sup>, Van der Paauw<sup>[386]</sup> 和 Tombesi<sup>[372,373]</sup> 所得的结果都和 Simonis 的观察一致。通过周期性萎蔫而受锻炼的植物上也看到同样现象, Туманов<sup>[378]</sup> 进行的试验指出, 蕎麦经过这样处理后光合作用强度两倍于始终生长在湿润条件下的对照植株(见 Сказкин<sup>[322]</sup>)。Ashton<sup>[17]</sup> 用甜菜做的工作发现在经过一段土壤低湿的时期后, 光合作用提高并持续了三天, 当干旱期重复五次以后, 光合作用甚至更高了。

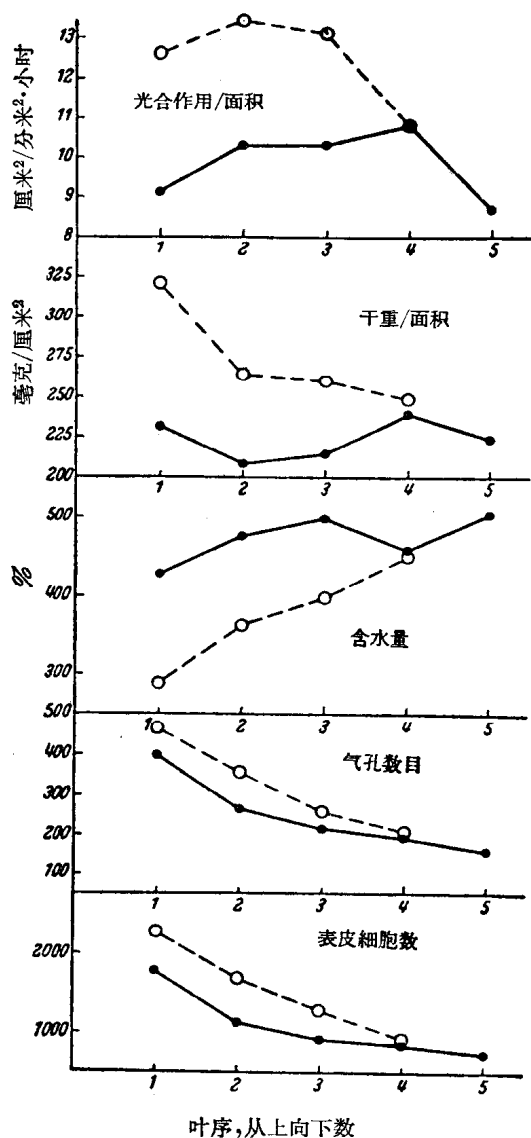


图9 生长在 80% (—·—·—·—) 和 30% (○—○—○—○) 田间含水量下的 *Trifolium incarnatum* 的光合作用,含水量和大小比值 (Simonis<sup>[310]</sup>)

除了质体内发生原生质结构的变化外,很可能叶绿素含量的增加也起了一定作用。Курсанов等<sup>[187]</sup>在甜菜上, Stocker等<sup>[388]</sup>在甜菜和燕麦上, Tombesi<sup>[872, 378]</sup>和 Simonis<sup>[811]</sup>在其他几种植物上,最近 Farkas等<sup>[88]</sup>在番茄上, Amer等<sup>[12]</sup>在 *Pelargonium zonale* 上,都曾发现这一点。

这些问题具有重大的实践意义。以土地面积计算的干物质的生产既与单位土地面积上的总叶面积有关,也与单位叶面积的光合作用强度有关。前者由于经济上的原因不能任意增加,农学家的注意力应该转向增强光合作用生产的可能性<sup>[240, 240a, 286]</sup>。在

干旱地区,某些特殊物种在锻炼期内的原生质抵抗性在这方面有决定性的意义。

## (2) 钝化和重新活化时期

同节植物,特别是藓类和地衣在干燥空气中失水很快、直到气干状态。在这种状态,它们进行光合作用、生长和其他组成性生命过程 (anabolic life processes) 的能力都停止了,呼吸即使未停止也降至极微弱的程度<sup>[348]</sup>,原生质被钝化了。钝化过程在作用期即已开始(呼吸有所提高),这一事实一直被忽视,但如果我们的理论是正确的话,则是可以料想得到的,如果应用灵敏的方法就可以把它加以证明。例如地钱 (*Conocephalum conicum*)<sup>[75]</sup> 从水饱和下降到 40~50% 含水量的干燥幅度中,呼吸增加至正常水平的 150% 左右(图 10)。只有在这以后钝化作用的效应才开始,引起呼吸降低,约在含水量为 20~25% 时降至原来水平之下。

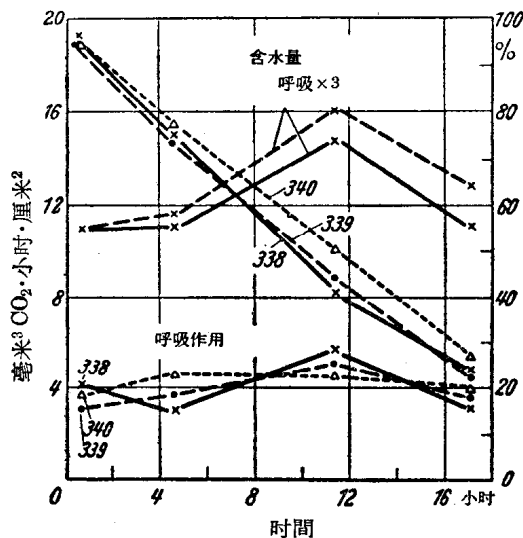


图10 地钱 (*Conocephalum conicum*) 的叶状体在干燥的作用期中的呼吸作用,上面的曲线是平均值 (3×), 虚线校正了初始温触 (Engraber<sup>[75]</sup>)

当失水进行甚快时,如同节植物中通常所发生的那样,就不可能恢复在作用期中所受的损害。当重新供水给这些已钝化的细胞时,在结构上已受损伤的原生质,和锻炼植株的原生质不同,不再具有正常的或增高的生产力,特别是光合作用生产力<sup>[405, 406]</sup>。为了修复损伤,需要一段重新活化的时期<sup>[336, 225, 226]</sup>。在藓类和地衣中这些容易被研究,它们在快速干燥后随着是深度的钝化<sup>[183, 275, 384, 385]</sup>。这些现象在不抗旱的菌藻植物如海藻<sup>[164]</sup>, 地钱<sup>[75]</sup> 和高等植物的叶子中也存在<sup>[199, 227, 296]</sup>。

图11可供作一般的介绍。它指出,驴蹄草 (*Caltha*

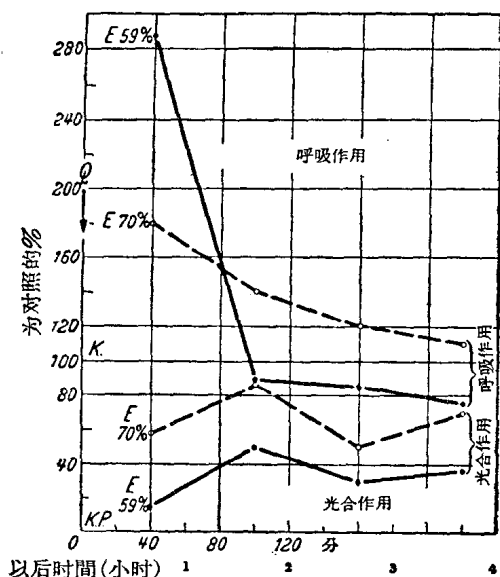


图 11 驴蹄草 (*Caltha palustris*) 的光合作用与呼吸作用的重新活化期, 叶子干至正常含水量的 70% 与 59%, 在 0 时复水, 数值为对照的百分率 (Montfort 和 Halm<sup>[287]</sup>)

*palustris*) 的叶子事先脱水后再水饱和, 缺水愈甚则以后呼吸的提高和光合作用的降低也愈大。例如干至 70% 含水量以后, 呼吸很快恢复至它的正常水平而光合作用则达到原来水平的 80%, 干至 59% 含水量以后则两个过程所受的损害都是不可逆的。

Engraber<sup>[76]</sup> 对地钱的光合作用的重新活化过程作了详细的分析。图 12 指出菌丝体在试验中以 0.43 毫克水/平方厘米/小时的速度非常缓慢地干至不同程度并在这种条件下保持一天, 然后以水饱和, 几天中在瓦勃呼吸器中观察它们的光合速度。只干至鲜重 70~75% 的话, 当它们重新水饱和以后不久就达到原有或较高的光合水平。较重地干至鲜重 60% 时, 光合作用降低, 一天以后才恢复到接近原来数值。干至 40% 则引起一些不可逆的损害, 干至 25% 时则更甚。

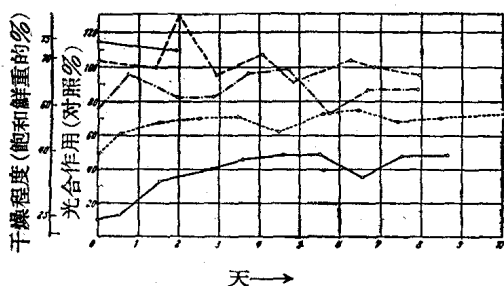


图 12 *Conocephalum conicum* 在一天中干到不同含水量后, 光合作用的重新活化期, 数值为正常水饱和状态的对照的百分率 (Engraber<sup>[76]</sup>)

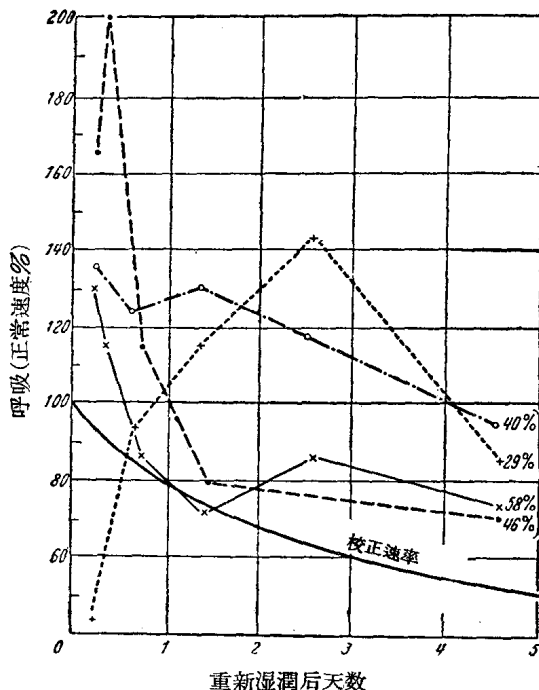


图 13 *Conocephalum conicum* 干至不同程度 (鲜重%) 以后, 呼吸作用的重新活化期。校正基数消除了试验开始时的温触作用 (Engraber<sup>[76]</sup>)

图 13 指出呼吸的重新活化。干燥至 58% 时损伤仍然属于可恢复的范围内, 呼吸作用的初始提高在第一天就下降。干燥至 46% 则需要较长的供能时期 (通过呼吸) 来修复结构的损伤, 干燥至 40% 和 29% 的即使几天后也不能恢复; 这时对光合系统的损伤已在不可逆的范围内了。

除了脱水的程度外, 脱水的时间也起着作用。图 14 所指出的一个试验是把地钱的菌丝体干至鲜重的 48% 后再在该条件下保持不同的时间。如脱水延续一天, 重新湿润后光合作用随即增至正常水平的 120%, 这是锻炼过程的后果。另一方面, 如果脱水延续数天, 就使伤害增大。只要脱水 4 天, 要恢复至原来水平就需要 5 天。11 天后则只有 60% 的损伤可以恢复, 16 天后损伤不再能恢复了。这些结果与我们的关于原生质结构伤害的假说符合: 脱水时发生变形与张力, 如果干燥既不超过一定程度也不超过一定时间, 变形和张力在蛋白质构架中可能潜伏而不表现, 但如果脱水时间延长, 则会引起越来越大的损害。

Schneider 等<sup>[296]</sup> 和 Loustalot<sup>[199]</sup> 作了进一步的观察, 苹果叶子萎蔫 5 天后, 蒸腾作用需要 4 天时间才能恢复, 呼吸与光合作用的恢复则需要 6 或 7 天, 虽则在重新湿润后数小时紧张度就恢复了。萎

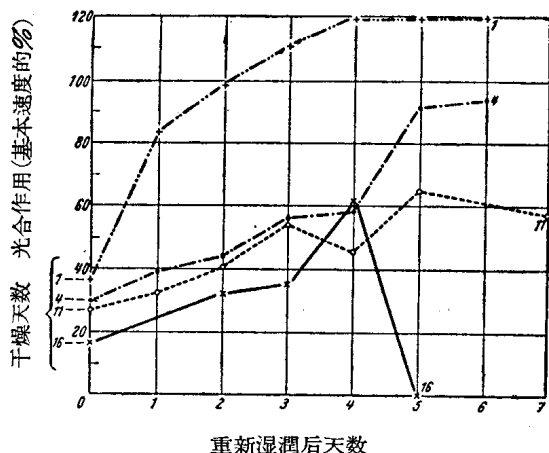


图 14 *Conocephalum conicum* 干至饱和鲜重的 48% 并经历了不同时期以后,光合作用的重新活化期 (Engraber<sup>[75]</sup>)

藓只经过一天的话,恢复就只要 1~2 天。

许多同节植物的情况基本类似,它们能忍受气干,不过气干状态并不能防止原生质因时间加长而解体。McKay<sup>[218]</sup> 曾看到藓类 *Grimmia montana* 当放入水中时,在 6~10 分钟之后光合作用才开始,经过 20 分钟后才达到补偿点。图 15 详细地指出了 Romose<sup>[278]</sup> 用藓类 *Homalothecium sericeum* 做的试验结果,气干之后在重新活化时呼吸有初始增加而光合降低,干燥时间越长,则两者反应也愈强烈而且持久。图 15 比较了 3 天和 2 月的钝化时期。如果 *Homalothecium* 不是在空气中而是在  $\text{CaCl}_2$  干燥器中干燥,原生质的伤害较大而且需要较长的重新活化时间,在干燥器中处理两个半月后,光合作用的重新活化大约需要 14 天,而且不再能完全恢复;在干燥器中 4 个半月以后,重新活化的尝试以呼吸的大大增强开始,以死亡而告终。但要注意,整株植物通过分生组织的新生仍能存活。

Stålfelt<sup>[334]</sup> 在另一藓类——多育糙藓 (*Hylacomium proliferum*) 中获得如下数值 (表 1):

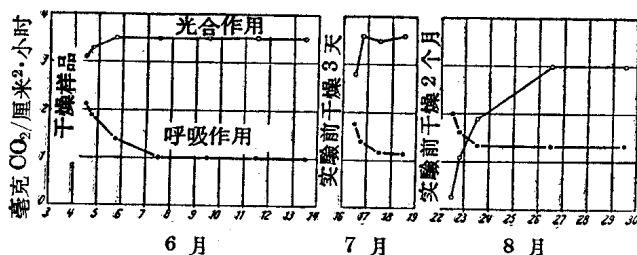


图 15 干燥时期对 *Homalothecium sericeum* 的光合作用和呼吸作用的重新活化期的影响 (Romose<sup>[278]</sup>)

表 1 多育糙藓 (拟) 8,000 勒克司, 19°C (根据 Stålfelt<sup>[334]</sup>)

| 日 期<br>(月·日) | 干燥时间<br>(天) | 植物灌水后使它们达到下面<br>数值所需小时数 |                          |          |
|--------------|-------------|-------------------------|--------------------------|----------|
|              |             | 补偿点                     | 正常光合作用的 $\frac{1}{2}$ 水平 | 正常光合作用水平 |
| 6.8          | 1           | 0                       | 0.6                      | 2        |
| 6.13         | 6           | 0.2                     | 1.1                      | 6        |
| 6.24         | 17          | 1.7                     | 5                        | 13       |
| 8.12~13      | 64          | 6                       | >24                      | 死亡       |

### 其他酶促代谢过程

我们在上节中已指出,在干旱对呼吸和光合发生作用的不同阶段中,由于原生质结构的改变,酶促过程也有所变化。根据一个广泛被接受的生理学说,许多生活过程的时间进程可以认为是还原-合成代谢占优势的时期和氧化-分解代谢占优势的时期之间的交替。根据这一学说,干旱效应的作用期中呼吸的增加可视为氧化-水解-分解的时期,而恢复期为还原-综合-合成的时期,这些不同的趋势可追溯于放松的或束缚的不同原生质结构,例如表现在粘度和透性的变化上。根据这一学说,结构原因和功能效果之间的连结关键是依赖于原生质状态的酶活性。

这样的关系无疑是存在的<sup>[45]</sup>。某些研究工作者 (Опарин<sup>[249]</sup>, Опарин 等<sup>[250]</sup>, Курсанов<sup>[178,179,180]</sup>, Курсанов 等<sup>[181]</sup>, Сисакян<sup>[314,315,316]</sup>, Сисакян<sup>[317~321]</sup> 等) 曾指出酶可能游离存在,也可能或松或紧地结合在脂蛋白复合物上。通过内外因素例如:老化、pH 变化、渗透浓度的变更、脱水等等的的影响,结合键可能发生可逆的或不可逆的分离或松弛。酶的释放能引起水解活力的增强,而当酶处于结合状态时反应平衡趋向于合成。这可能关系到反应平衡与上述诸因素的依赖关系的最适曲线。例如 Сисакян<sup>[315,316]</sup> 用质体做的试验中发现,当渗透浓度增加时,起先使转化酶的结合程度增加,因而降低了它的水解活力,但是一旦达到某一浓度后,质体的结构解体,转化酶被释放,因而水解增强。从热力学的观点讲,水的化学势能稍有降低<sup>[340,341]</sup> 时据信就是活组织中的最适条件。也可设想还可能其他的机制来说明结构的变化影响到酶的活力,例如,通过对酶分子的水合作用的影响,根据 Овтинников<sup>[252]</sup> 的意见,这影响到过氧化氢酶的活力,或通过对脂质膜的

破坏<sup>[48]</sup>。

缺水对酶活性的作用引起了整个代谢的剧烈变化。这些变化将同时作为干旱效应来讨论。这里我们只简单地指出：象呼吸作用一样，最近 Дороганевская<sup>[67]</sup> 在 *Artemisia tianschanica* 上发现也有日变化过程。例如过氧化氢酶的活力，Дороганевская 把它作为整个代谢强度和生产率指标，在干旱条件下在热天清晨达到最适点，至中午降至最小值，傍晚重新开始上升。在湿润条件下，日变化进程比较平稳。

关于萎蔫叶子（即在干旱效应的作用期）的糖代谢，已在许多人进行的试验中得到资料，特别是 Henrieci<sup>[116,122]</sup>，Iljin<sup>[141]</sup>，Wood<sup>[423,424]</sup>，Васильев<sup>[389~392]</sup>，Spoehr 等<sup>[332]</sup>，Головина<sup>[99]</sup>，Сисакян<sup>[314,315]</sup>，Сисакян 等<sup>[319]</sup>，Woodhams 等<sup>[428]</sup>，Wager<sup>[401]</sup> 等人，最近 Mothes<sup>[232]</sup> 作了一个简要的综合评论。

图 16 是 Henrieci<sup>[121]</sup> 的资料，说明在萎蔫的紫花苜蓿叶子中所发生的糖变化，作为在水亏缺增长时发生时期变化的例子。作用期的水解倾向反映在淀粉的分解上，值得注意的是就可溶性糖而言，起初平衡在短期内趋向于合成，而这时蔗糖含量随着还原糖的减少而增加，这一点和上面提到过的 Сисакян 的关于质体内转化酶活力的观察相符合。此后随着转化酶的释放平衡趋于水解<sup>[319]</sup>，蔗糖含量下降，随着淀粉含量继续减少而还原糖含量上升。稍后，自 2 月 17 日起，相反趋势又复出现：伴着蔗糖的增加还原糖减少，最后淀粉也增加。这一回复到合成的趋势也许可看作为恢复期的后果，但因为干燥继续

进行，达到非常严重程度，已经导致致死效应，所以恢复期没有完成，从 2 月 21 日起代谢最后崩溃。

根据 Васильев<sup>[389,392]</sup> 的资料，在萎蔫的小麦叶子内糖的变化基本类似。这里淀粉由半纤维素代替。在第一个阶段当外观上还看不出叶子失去膨压时，单糖和双糖下降，可能这是早期光合作用受阻的结果。此后随着半纤维素减少，单糖 $\rightleftharpoons$ 双糖反应平衡趋向合成，这和紫花苜蓿中的情况一样。它是从下部萎蔫的叶子开始的，逐渐发展到上部叶子。此后又逆转到水解作用，单糖增加而双糖减少，奇怪的是半纤维素含量也同时增加了，可能是由于形成了有高度吸涨能力的多缩戊糖。当最后叶尖开始死亡时，随着糖的消耗、特别是蔗糖的消耗，糖代谢崩溃。

Eaton 和 Ergle<sup>[70]</sup> 在棉花植株上曾发现缺水引起淀粉大量减少而同时叶内以干重百分比计算的己糖增加，但是在茎内和根内，己糖、蔗糖和淀粉都增加。长期干燥，整株糖的百分浓度增加一倍。Eaton 等和 Clements<sup>[67]</sup> 和 Wood<sup>[423]</sup> 把这一点归之于干旱抑制了代谢，因而使同化物的消耗减少。Wadleigh 等<sup>[398]</sup> 提供有关大豆植株在干旱条件下生长时淀粉消失，复灌后再次出现的资料。

干旱效应的时间进程在质上和量上都与植物的发育时期密切相关<sup>[189,322,386]</sup>。禾谷类中花的形成期是一个特殊的“临界期”。此时缺水不仅引起严重的代谢失常，而且强烈地影响到酶促过程，例如导致花粉不育和抑制胚乳的形成<sup>[322]</sup>。

Iljin<sup>[141]</sup> 做过许多有关恢复期内糖代谢的测定，比较了干旱程度不同的地区中不同物种的糖含量。在所有情况下，干旱地区的植株可以认为已受过了锻炼，糖含量较高；例如小酸模（*Rumex acetosella*）如生长在湿草原上，细胞液总糖量为 0.69 克/100 厘米<sup>3</sup>，在干草原上为 1.04 克，在干旱沙丘上为 3.53 克。Amer 等<sup>[12]</sup> 研究 *Pelargonium zonale* 早栽时糖量的变化，8 周后生长在干旱条件下的植株，其全部叶子的淀粉、蔗糖和还原糖含量分别为栽培于潮湿条件下的植株的相应含量的 18、32 和 61%。因为“旱”叶的鲜重只相当于“湿”叶的 47%，所以如以单位重量计，或以单位叶面积计，淀粉减少了，蔗糖也减少，但减少程度较小，而还原糖是增加的。其他作者所提供的资料中<sup>[10]</sup>，我们可以提到 Eaton 等<sup>[70]</sup> 的观察：长期早栽的棉花，整株糖的平均浓度加倍，还有 Clements<sup>[67]</sup> 观察到大豆中的半纤维素和淀粉含量都提高。纤维素和木质素在早栽

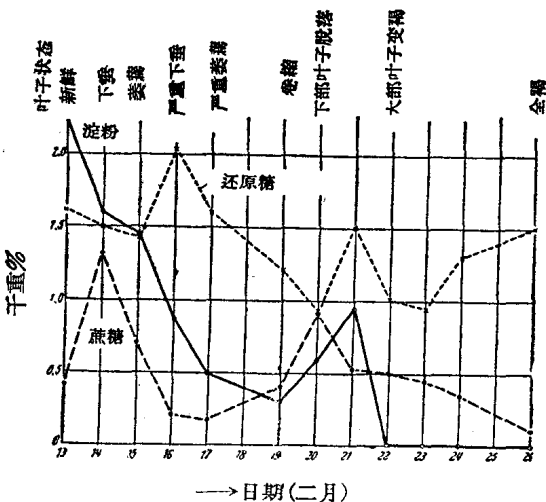


图 16 萎蔫的紫花苜蓿叶子中糖类的变化 (Henrieci<sup>[121]</sup>, Stocker<sup>[354]</sup>)

中常降低,但有相反的資料,如在馬蹄紋天竺葵 (*Pelargonium zonale*)上观察到的資料[376]。

恢复期的鍛炼效果在受旱植株复灌后表现出来:鍛炼植株的总糖量多于保持在經常湿润条件下的对照植株,而且反应平衡趋向合成,双糖与半纖維素增加而单糖减少[392]。Amer等[11,12]进行的試驗指出:栽培于干旱条件下的 *Pelargonium zonale* 植株,在复灌后糖濃度大大增加,叶内含糖量(以单位重量計)比生长在潮湿条件下的高得多。

糖变化的酶促基础已加以研究,特别是 Сисакян的工作[314,316]。在正常水分条件下小麦嫩叶的轉化酶和合成蔗糖的酶类的反应方向都是合成胜过水解,而且根据 Генкель[113]的研究,若将种子经过鍛炼后这种趋势还能进一步加强。萎蔫时趋势逆轉,但是经过种子处理的鍛炼植株比未經鍛炼者有较强的抗性,当后者已不能再形成淀粉的时候,前者还能形成淀粉[118]。当叶子失水 30~40% 时,磷酸酶的合成活力降低,而水解活力則增强;但是当干燥更烈,失水达 40~50% 时,合成活力又恢复,同时形成多量二磷酸酯[314,315,318]。使酶促活力趋于水解的影响在不抗旱的品种中比抗旱品种中大得多。酶的表现与上述糖代謝的干旱效应是一致的,糖代謝中糖水平的提高与作用期內呼吸作用的增强相呼应。

关于缺水对生长于干旱条件下的植物的过氧化氢酶和过氧化物酶活力的影响問題尚无可靠資料[60,83]。根据 Farkas 等的資料,番茄植株从下部叶子到上部叶子过氧化氢酶的活力增强而过氧化物酶的活力下降,也就是說随着缺水程度增加而起变化。Сисакян[314]的資料指出:不抗旱品种的萎蔫叶子中过氧化物酶活力下降,而在抗旱品种中无明显变化。

細胞活力方面的氧化优势时期与还原优势时期之間的交替和氧化还原势的变化有关。这方面, Eisele 的試驗指出缺水对抗坏血酸系統有影响[350, 354],他以  $\frac{\text{氧化的抗坏血酸}}{\text{还原的抗坏血酸}}$  之比作为氧化还原势的相对測量值 (Aberg[2] 总结了抗坏血酸在植物中的重要性的資料)。

图 17 的日变化曲线表示在干旱效应的作用期中抗坏血酸系統的表现。四个試驗日的时序相当于干旱条件加剧的过程,在后面的两个日期,根据植物是生长于潮湿或干旱条件的情况受旱程度有所差异。6月4日,是潮湿期中的一个“坏”天气,无干旱效应,代謝是向合成方向进行,呼吸低,氧化还原

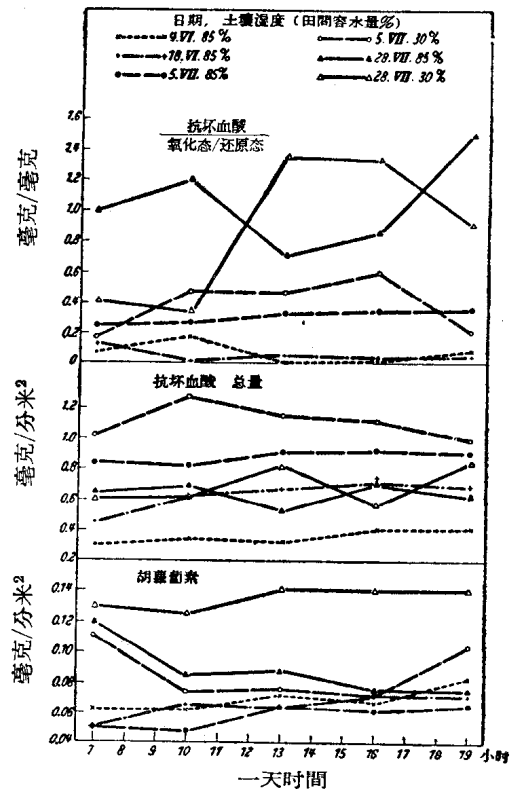


图 17 紫花苜蓿叶子中抗坏血酸和胡萝卜素的日变化。平均温度 (最高温度): 4. VI: 21° (25°), 18. VI: 23.7° (30°), 5. VII: 24.4° (31.0°), 28. VII: 30.5° (37.2°) (Eisele, Stocker[354])

商低,中午时由于稍有光合作用而降得更低,抗坏血酸总量由于无糖供应而保持在低水平。6月18日是一个“好”天气,在一段温和的天气之后还没有强烈的干旱。旺盛的光合作用提供了丰富的糖量,从而形成了抗坏血酸量的增加,但是氧化还原商仍然很低,因为没有强烈的干旱条件。由于7月5日已进入旱季,代謝在水解—分解方向进行,产生了充足的糖量,由此形成高水平的抗坏血酸并使氧化还原商增加。这些变化在中午更显著,旱栽(田间含水量 30%)比“湿”栽(田间含水量 85%)增加更多;如果没有鍛炼效应(这可从夜間的低值看出来)抵銷这一趋势,将增加得更为显著。在酷旱时期的7月28日显示出非常严重的干旱条件。在明显的氧化—分解期中的干旱效应使呼吸增高的程度和使光合降低的程度一样。由于基质的缺乏,抗坏血酸总量与7月5日相比是受到限制,但氧化—还原商很高,甚至超过 1.0。图 17 中指出的胡萝卜素的日变化过程并不与抗坏血酸有关,总的說来,胡萝卜素的量随干旱而增加。

恢复期中，也就是生长在含水量长久很低的土壤的植物中，氧化还原商的表现与呼吸作用的变化一致(图7)，就是随着土壤含水量的下降而减小，在极旱的条件下，氧化还原商因病理的原因而增加(表2)。抗坏血酸总量在中等干旱条件下(田间含水量50%)稍有增加，在极旱条件下(25%)很快达到异常高的水平，这一点正和异常的氧化还原商和提高的呼吸一样，只能作为是代谢彻底破坏的后果，水解作用供给了过量的己糖作为大量形成抗坏血酸的原料，抗坏血酸又受到病理上的强烈氧化。

**表2** 生长在恒定土壤上湿度的燕麦幼株(Vienauer品种)的抗坏血酸和胡萝卜素的平均值  
(引自 Eisele<sup>[350]</sup>)

| 土壤含水量<br>(田间含水量的%) | 抗 坏 血 酸 |                              | 胡萝卜素<br>(毫克/分米 <sup>2</sup> ) |
|--------------------|---------|------------------------------|-------------------------------|
|                    | 氧化还原商   | 总 量<br>(毫克/分米 <sup>2</sup> ) |                               |
| 75                 | 0.13    | 0.78                         | 0.124                         |
| 50                 | 0.11    | 0.88                         | 0.131                         |
| 25                 | 0.30    | 1.32                         | 0.178                         |

Farkas等<sup>[83]</sup>也观察到栽培在干旱条件下的番茄植株中抗坏血酸含量增加(表3)。在同一株番茄内，在每一种情况下从下部叶到上部叶都存在着一个抗坏血酸含量增加的梯度，和缺水增加的梯度相当。*Brassica rapa*如生长在含水量低的土壤上，上部叶子中的抗坏血酸如以鲜重表示则同样有些增加，但以干重为基础时则并不增加<sup>[135]</sup>。

Tombesi的试验得出了不同的结论：长在干旱条件下的植物，特别是马蹄纹天竺葵(*Pelargonium zonale*)，他看到抗坏血酸含量下降<sup>[374]</sup>，但是这些差异的证据还不能作为定论。这种抗坏血酸的减少，正如还原型谷胱甘肽减少一样，是和氧化酶活力的增长相伴发生，因此

$\frac{\text{抗坏血酸}}{\text{氧化酶活力}}$  和  $\frac{\text{抗坏血酸} + \text{谷胱甘肽}}{\text{氧化酶活力}}$

比值在“旱”栽时变小，在所有被研究的物种中确都如此。(菠菜 *Beta vclgaris*, 苜蓿 *Medicago sativa*, *Solanum lycopersicum*, 蓖麻 *Ricinus communis*, 烟草 *Nicotiana tabacum*)。Tombesi把这一点归之于组织氧化能力的提高，他认为它决定了呼吸的增加，通过对电子传递的加速而促进了光合作用。脂肪含量的降低也被认为与较高的氧化能力有关<sup>[61, 376, 377]</sup>。当我们讨论呼吸试验时，已提到很难准确地解释 Tombesi 的资料。因此需要进一步进行研究。

**表3** 番茄叶子中抗坏血酸含量的梯度  
(根据 Farkas等<sup>[83]</sup>)

| 叶 序<br>(茎部→顶部) | 抗 坏 血 酸 毫 克 % |          |
|----------------|---------------|----------|
|                | 受 灌           | 干 旱      |
| 4~5            | 176±9.6       | 250±8.0  |
| 10~12          | 280±8.1       | 310±10.0 |
| 18~20          | 365±8.1       | 392±7.6  |
| 25~30          | 520±7.1       | 503±6.4  |

Henrici<sup>[118]</sup>提供了有关干旱对糖苷代谢的影响的资料，糖苷代谢看来与糖代谢密切相关。萎蔫时糖供应的增加和过氧化物酶活力的降低起着作用，但是目前还不可能就少数观察总结成普遍结论<sup>[4]</sup>。这些过程导致牲畜啃食萎蔫植物后发生中毒现象，例如通过类皂角甙糖苷<sup>[121]</sup>或通过氢氰糖苷<sup>[1342]</sup>的形成而中毒。

Esdorn和Nöll<sup>[78]</sup>对 *Fagopyrum* 中的芸香糖苷和槲精苷所做的实验似乎指出，黄酮醇(Flavonol)的形成与光合作用紧密相关，因而也与代谢的组成阶段密切相关。所以不足为奇的是萎蔫时 *Fagopyrum* 花中黄酮醇的总含量和芸香甙的含量一起下降<sup>[244]</sup>。

Esdorn<sup>[78]</sup>和Kalitzki<sup>[153]</sup>假定精油是在代谢破坏时形成的。它们的量在干旱效应的作用期内增加是与这一点相一致，在唇形科、伞形科和桉树属<sup>[4, 76, 77, 136, 153]</sup>的萎蔫叶子中都看到它们的增加。在胡椒薄荷(*Mentha piperita*)中，薄荷醇和薄荷酮的比例在萎蔫时有所改变，即薄荷酮含量减少<sup>[4, 136, 153]</sup>。Schmidt等<sup>[293]</sup>研究了干燥土壤上生长的鼠尾草(*Salvia*)、罗勒(*Ocimum*)和桉树(*Encalyptus*)，也发现精油含量增加。可惜试验的设计不能确定与此有关的是作用期还是恢复期，可能只与前一时期有关。

萎蔫对蛋白质代谢的影响曾由 Mothes<sup>[229, 230, 232]</sup>特别研究过，Henrici<sup>[116]</sup>, Paech<sup>[253]</sup>, Nightingale等<sup>[242]</sup>, Wood<sup>[425]</sup>, Wood等<sup>[427]</sup>, Petrie等<sup>[262, 263]</sup>, Petrie<sup>[260]</sup>, Axelrod等<sup>[20]</sup>, Сказкин<sup>[322]</sup>, Chibnall<sup>[53, 54]</sup>等提供了进一步的资料。因为蛋白质也作为酶的载体，所以蛋白质代谢在整个生理过程中起着特别重要的作用<sup>[232]</sup>。缺水改变了蛋白质与氨基酸之间的浓度平衡，有利于后者的生成，但是对趋向于蛋白质分解的反应也有特殊影响<sup>[229, 230, 232, 263]</sup>，正如通过衰老和运转也可改变这种关系一样。根据 Chib-