

植物抗性生理学

刘祖祺 张石城 主编



中国农业出版社

植物抗性生理学

刘祖祺 张石城 主编

中国农业出版社

序 一

逆境灾害是世界作物生产上的一大威胁，也是迫切需要解决的大问题之一。

中国地域辽阔，物产丰富，但同时也是“靠天吃饭”的大国，自然灾害频繁，受害面广，受害频率高，给中国农业腾飞带来不可低估的影响。

中国从50—60年代引入以苏联Maximov为代表的植物抗性生理专著，从70—80年代又引入美国Levitt为代表的植物抗性生理专著，当时都起了积极作用。近年来也有《植物对环境胁迫的反应》和《作物抗性生理》等专著，虽然在理论上有较深刻的阐述，但对农业生产联系不够紧密。

本书主编南京农业大学刘祖祺教授和山西农业大学张石城教授，积三四十年的教学、科研与生产经验，尤其近十年来受省、国家基金及农业部的资助，加紧了前沿课题的研究。他们广泛收集了国内及国际抗性生理资料，并紧密结合全国南北农业生产情况，取得了第一手资料，撰写了具有中国特色的植物抗性生理专著。这不仅是我国第一代植物抗性生理朱健人老先生生前的遗愿，同时也是时代的需要。专著对抗性生理的新理论作了详细的阐述，对取得的新成就做了精炼的概括，对农业生产中存在的大量问题提出了行之有效的技术措施，同时首次把植物抗性生理与分子生物学结合起来，为开创跨学科的学术思想和新的研究体系提供了理论依据，因此本书具有广泛的应用价值。

本书共有九章，内容新颖、全面而系统，既反映了最新理论又密切联系当前的农业实践问题。无疑对植物抗性生理的深入研究及农业抗灾保丰收起着积极的推动作用。

本书是一部适合中国国情的现代科学专著，值得向国内外同行推荐。

值此南京农业大学校庆80周年庆贺之际，作为一份贺礼是十分可喜的。实深庆幸，并志祝贺。

金善宝

中国农业科学院

1994年5月31日

序 二

农业生产是在自然环境中进行的“开放式”的大生产，由于自然环境多变，经常使粮、棉、油、茶、果、蔬、林、草等植物的生长发育和经济产品的形成受到环境的限制，尤其不同地区的农业生产均会遭受不同类型、不同程度环境胁迫而减产。为了克服或缓解环境胁迫的危害，植物抗性生理已受到国内外学者和生产者的重视。我国许多从事教学和科研的人员针对各地区农业生产中由环境引起的灾害性问题开展了广泛而深入的研究和总结。目前已经提出了防御各种自然灾害的一些可行的技术和理论。这些技术和理论尽管还不能全面地阐明植物抗性机理，但为解决各地区的实际问题来说都是宝贵而实惠的。目前较系统而全面地总结植物抗性生理并密切联系农业生产的专著实在太少，虽然已有《植物对环境胁迫的反应》和《作物抗性生理》等专著，它们在理论上虽有深刻而详尽的阐述，但对农业生产缺乏紧密联系。本书的内容不仅总结了已有的理论而且根据不同气候、土壤、作物等特点对不同地区存在的环境胁迫问题提供了较系统的防御经验和理论，可以认为本书的出版将会在植物抗性生理研究工作的开展上和农业抗灾保丰收上起着积极的推动作用。

本书是由刘祖祺、张石城教授等编著的，他们在较短的时间内完成了九章，约57万字的编写任务，这表明他们对农业生产高度热爱和多年来对植物抗性生理钻研和开拓的成绩。他们具有广泛而深入的理论基础，又拥有丰富的实践经验，对国内外近年来的新理论和在实践上的新成就都做了详尽而精炼的概括。本书不仅探讨了基本理论，而且在阐述基本理论的基础上紧密地联系着我国农业生产中存在的大量实际问题，将植物抗性生理与农业栽培、土壤改良、水利设施、良种繁育和遗传工程等贯通起来，这就更增加了本书的实用价值。

在此我愿意向国内外同行们推荐这本专著，它可作为研究生的教材，也可供从事植物抗性生理研究和农业生产的同行们参考。

王洪春

1992.4.14于上海

前 言

我国及世界大部地区的植物生产到目前为止，基本上还是“靠天吃饭”，因之创造“风调雨顺”的环境及增强植物抗逆性是获得植物高产优质的关键因素。由于环境条件的不断变化，致使不同地区间的植物产量不平衡。除植物生长受环境影响外，谷物、果实、蔬菜的运贮供销过程中也常受环境条件影响，从而降低产品的质量和营养价值。为此，也应研究植物生产及其产品对环境的适应和受逆境伤害的机理，为防御环境胁迫提供指导性理论和技术措施。

现在栽培的植物种类大多是人们长期选择的优良种类，它们对不同逆境都有一定的适应能力。但随着社会的不断发展，对植物产品的质和量的要求日益增长，2000年我国将达到“小康水平”，那时人们对植物产品的需求肯定会发生明显的变化，因而对栽培植物种与品种及野生植物抗逆性的研究是非常需要与迫切的。

为了充分认识和掌握植物对环境的适应能力，我们必须广泛而深入地研究不同环境条件下的植物生长发育和生理代谢上的各种变化，从细胞水平与分子水平上研究其适应机理，还要从生态和生理生化角度来查明环境胁迫影响植物的最初反应过程和部位。只有这样才能有效地控制植物生长发育，造福于人类。

本书也为缅怀已仙逝十年的我国植物抗性生理的创始人，原中国植物生理学会理事，江苏省植物生理学会理事长朱健人老教授而作。

全书共分九章，详细讨论了植物对冷、冻、旱、涝、热、病、盐、环境污染及实验技术等九方面的抗性生理及防护技术。为我国科技兴农提供了详实的科技知识与技术措施。

本书由刘祖祺教授主持组编，负责全面的编审工作，并参与了七章的编写，张石城教授领衔编写了四章，参加编写的还有章元寿副教授、卞咏梅副研究员、陈凯（博士）副教授以及林定波博士在研研究生。王洪春研究员审阅了六章，还有南京农业大学叶钟音教授审阅了病理生理一章，在此一并致谢。

由于时间较紧，水平有限，书中定有不妥之处，恳请读者指正，以便再版补充与更正。

刘祖祺 张石城

1993年5月于南京农业大学

目 录

第一章 绪论	1
一、植物抗性与农业生产	1
二、植物抗性研究的概况	1
(一) 抗性生理与原生质透性	2
(二) 抗性生理与水分状况	3
(三) 抗性生理与矿质营养	3
(四) 抗性生理与光合作用	3
(五) 抗性生理与呼吸作用	4
(六) 抗性生理与物质代谢	4
三、抗性生理与分子生物学	5
(一) 抗病毒的植物基因工程	6
(二) 抗虫的植物基因工程	6
(三) 抗除草剂的植物基因工程	6
(四) 提高抗逆性的植物基因工程	7
第二章 植物寒害及抗寒生理	8
一、植物抗寒特性与类型	8
(一) 抗寒植物的特性	8
(二) 抗寒植物的类型	8
二、冻害霜害	9
(一) 结冰冻害的生理原因	10
(二) 抗寒性的生理基础	14
(三) 抗冻性与生长发育	15
(四) 抗寒性与环境条件	16
(五) 抗寒锻炼提高抗寒性	16
三、低温冷害	19
(一) 植物冷害的症状	19
(二) 冷害的生理变化	19
(三) 代谢过程的生理障碍	20
(四) 膜结构功能与抗冷性机理	20
(五) 抗寒性与酶系统多态性	24
四、抗寒性中的几个主要问题	27
(一) 植物抗寒性的差异	27
(二) 植物抗寒的方式	28
(三) 植物抗寒的机理	28
(四) 影响冰冻过程的因素	29

五、测定抗寒性的方法	30
(一) 测定自然冰冻后的抗寒性	31
(二) 利用冰箱测定植物抗寒性	31
(三) 实验室中测定植物抗寒性	31
(四) 放热分析法与差热分析法	34
(五) 间接法测定植物的抗寒性	34
六、植物冻害	35
(一) 冻害的类型及其内因	35
(二) 结冰种类	36
(三) 冻害机理	37
(四) 直接观察冻害	38
七、植物抗寒性鉴定指标	39
(一) 生态指标	40
(二) 形态指标	41
(三) 代谢指标	42
(四) 生化指标	43
(五) 理化指标	45
八、低温锻炼与解除锻炼	46
(一) 环境因子影响	47
(二) 马铃薯的锻炼	47
(三) 代谢物质变化	50
(四) 抗寒锻炼过程中的推动力	53
(五) 锻炼结果导致抗寒性提高	55
(六) 抗寒锻炼与细胞生理活动强度	56
(七) 抗寒锻炼中细胞结构的适应性	57
(八) 抗寒锻炼中细胞物质及酶活性变化	60
(九) 植物抗寒锻炼的阶段与保护机理	66
九、作物抗寒性栽培育种	69
(一) 作物抗寒的栽培措施	69
(二) 果树抗寒栽培方法	71
(三) 柑桔防冻的措施	73
(四) 抗寒育种的途径	77
(五) 抗寒性化学调控	79
(六) 超冷现象与防霜冻	80
第三章 植物旱害及抗旱生理	84
一、抗旱生理的研究进展	84
(一) 抗旱生理的研究动向	84
(二) 抗旱生理的研究现状	84
(三) 抗旱生理研究中值得注意的问题	86
二、植物对于旱的反应和适应性	87
(一) 形态解剖反应和适应性	87

(二) 生理反应和适应性	89
(三) 植物的抗旱类型	93
(四) 干旱与作物防旱措施	94
三、作物的抗旱生理与生态	97
(一) 干旱对作物生态生理的影响	97
(二) 作物抗旱的生态生理基础	99
(三) 脯氨酸积累与抗旱性的关系	101
(四) 干旱对硝酸还原酶的影响	111
四、作物抗旱性的测定	114
(一) 抗旱性的测定原理	114
(二) 抗旱性的筛选鉴定	119
(三) 抗旱性的测定方法	121
五、抗旱生理与旱作农业	123
(一) 重视发展旱作农业	123
(二) 旱作农业生理生态研究	127
(三) 建立开放系统发展旱作农业	131
(四) 发展旱作农业的增产途径	133
(五) 发展旱作农业的技术措施	143
(六) 抗旱育种的生理遗传与选择程序	153
第四章 植物涝害及抗涝生理	160
一、涝渍的含义与伤害	160
(一) 湿害	160
(二) 涝害	160
二、涝害对植物的影响	161
(一) 水涝对植物生长形态的损害	161
(二) 水涝对光合呼吸代谢的影响	161
(三) 水涝引起植物营养失调	162
三、植物的抗涝性	162
(一) 形态结构	162
(二) 生理代谢	163
四、植物抗涝性的研究	164
(一) 细胞分裂素对渍水小麦衰老的影响	164
(二) 乙烯产生对小麦抗涝性的影响	164
(三) 小麦受渍后MACC的形成	165
(四) 涝渍伤害与膜脂过氧化作用和保护酶活性	165
(五) 活性氧清除剂对受渍玉米的影响	167
(六) 乙醇脱氢酶活性与耐涝性的关系	168
(七) 涝渍逆境下玉米根系磷酸戊糖途径的变化	170
五、洪涝灾害的农业技术对策	171
(一) 抢时间争主动, 排除田间积水	171
(二) 调整江河沿岸作物种植结构	171

(三) 因地制宜采用抗涝播种技术	171
(四) 避免大跨度越区引种植	172
(五) 加强散墒增温为中心的田间管理	172
六、怎样种好水淹地	173
(一) 水淹地的主要特点	173
(二) 对水淹地宜采取的措施	173
(三) 水害低产田的改造效果	174
(四) 山垄冷浸田低产原因及改良	175
七、水稻涝害及补救对策	176
(一) 渍水害的类型及危害性	176
(二) 渍水害的防御和补救	177
(三) 涝灾对水稻产量的影响	178
(四) 晚稻涝害的补救措施	179
(五) 阴雨害对水稻的影响及防御对策	181
八、三麦湿害原因及防治对策	182
(一) 湿害原因	183
(二) 防湿措施	183
(三) 渍害对小麦生长发育的影响	184
(四) 丘陵麦田湿害防治	184
(五) 防御小麦湿害经验	186
(六) 稻田种麦预防湿害	187
(七) 大麦种质资源耐湿性鉴定	188
九、玉米涝害及抗御对策	190
(一) 涝害原因及抗御措施	190
(二) 芽涝对出苗及生长影响	191
(三) 株龄对土壤涝渍的敏感度	192
十、水涝与经济作物生产	193
(一) 水淹棉花抗涝的经验	193
(二) 夏大豆涝害防治措施	194
(三) 芝麻对水渍的生态反应	195
(四) 抗霖夺取油菜丰收	196
第五章 植物热害及抗热生理	198
一、植物的温度环境	198
二、植物热害的基本概念	199
三、高温伤害植物的机理	199
(一) 间接伤害	199
(二) 直接伤害	200
四、植物适应温度的范围	200
(一) 植物三基点温度指标	201
(二) 植物受热害的温度指标	203
(三) 植物致死的高温指标	204

五、植物对高温胁迫的反应	206
(一) 高温对植物生物膜的影响	206
(二) 高温对植物体内蛋白质的影响	208
(三) 高温对植物体内碳素代谢的影响	209
(四) 高温对植物体内激素平衡的影响	211
(五) 高温对植物生长和发育的影响	211
六、植物的抗热生理	213
(一) 植物抗热的表现类型	213
(二) 植物抗热的途径	215
(三) 植物抗热性的机理	215
七、植物热害及其对策	216
(一) 植物热害的症状	216
(二) 植物热害的发生条件	217
(三) 植物热害与干旱胁迫的关系	218
(四) 防止植物热害的对策	219
第六章 植物盐害及抗盐生理	222
一、植物的盐碱危害	222
(一) 盐害与植物生活	222
(二) 植物抗盐碱的性能	223
(三) 盐碱对种子萌发出土的影响	225
(四) 盐碱对生长发育及产量的影响	226
二、植物抗盐性的研究	227
(一) 植物抗盐机理的研究	227
(二) 提高抗盐性的新进展	229
(三) 植物抗盐性的理论问题	230
(四) 提高抗盐性的理论与实践	233
三、作物抗盐性的诊断	237
(一) 作物抗盐性观察试验	237
(二) 作物盐害的生理诊断	240
(三) 高浓度盐对植物的影响	242
(四) 植物对盐碱土壤的适应性	243
四、植物抗盐性的生物学基础	246
(一) 植物抗盐性的细胞学基础	246
(二) 盐对细胞膜的毒害作用	249
(三) 盐与细胞膜的功能结构	251
(四) 细胞膜 K^+ 、 Na^+ 交换与抗盐性	255
(五) 叶片在盐和水胁迫适应中的结构变化	263
五、作物抗盐育种技术	270
(一) 抗盐育种的意义和策略	270
(二) 抗盐育种的经济效益	272
(三) 抗盐育种的技术方法	277

(四) 抗盐育种的遗传学	284
(五) 抗盐育种的遗传工程	285
第七章 植物病害及抗病生理	291
一、植物病害的基本概念	291
(一) 植物病害的定义	291
(二) 植物病害的病原	291
(三) 病原物的寄生性	292
(四) 病原物的致病性	292
(五) 植物病害的症状	292
二、植物病害的病原生物	292
(一) 植物病原真菌	292
(二) 植物病原细菌	294
(三) 植物病原病毒	295
(四) 植物病原类菌原体、类螺旋体和类立克次体	296
(五) 植物病原线虫	296
(六) 植物病原种子植物	297
三、侵染过程及其机理	297
(一) 真菌的侵染机理	297
(二) 细菌的侵染机理	298
(三) 病毒的侵染机理	300
四、罹病植物生物能量的改变及代谢失调	301
(一) 病原物对植物光合作用的影响	301
(二) 病原物对植物呼吸作用的影响	303
(三) 病原物对植物核酸、蛋白代谢的影响	304
(四) 病原物对植物酚类代谢的影响	305
(五) 病原物对植物水分生理的影响	307
(六) 病原物对植物膜结构及其活性的影响	307
(七) 病原物对植物体内激素平衡的影响	308
五、植物抗病性及其机理	310
(一) 植物固有的抗菌物质	310
(二) 侵染诱发的抗病因素	311
六、防治植物病害的对策	321
(一) 抗病育种的利用	321
(二) 加强栽培管理, 提高植物抗病性	322
(三) 生物防治及生化防御	322
(四) 物理防治	324
(五) 化学防治	325
七、植物病害基因工程研究新进展	327
(一) 基因工程用于抗病植物的培育	327
(二) 基因工程用于病原物致病基因的鉴定	329
八、结束语	331

第八章 大气污染对植物的影响与防护	333
一、污染环境植物的生长发育	333
二、大气污染的类型	333
(一) 硫氧化物	333
(二) 氮氧化物	334
(三) 光化学氧化剂	334
(四) 氟化物	335
(五) 其他污染气体	335
(六) 固体污染物	335
三、大气污染物对植物的影响	336
(一) 概述	336
(二) 大气污染对植物各级水平的影响	337
(三) SO_2 对植物的影响	339
(四) O_3 对植物的影响	345
(五) 氟化物对植物的影响	350
(六) 氮氧化物对植物的影响	354
(七) 酸雨对植物的影响	355
四、植物对大气污染的防御机理	359
(一) 屏蔽性	359
(二) 忍耐性	360
(三) 适应性	361
五、植物对大气污染的净化能力	362
(一) 植物对空气的净化功能	363
(二) 植物净化大气的机理	363
第九章 植物抗性生理实验技术	369
实验一 植物脯氨酸含量的测定	369
实验二 植物抗坏血酸氧化酶及多酚氧化酶活性的测定	370
实验三 过氧化物酶、超氧化物歧化酶SOD活性及丙二醛含量的测定	371
实验四 膜微囊 H^+ -ATP酶(H^+ -ATPase)活性的测定	372
实验五 乙醇脱氢酶ADH活性的测定	374
实验六 几种与抗性有关的酶同工酶的等电聚焦电泳分析	375
实验七 植物蛋白质分子量的测定及双向电泳技术	377
实验八 植物内源游离多胺的测定	380
实验九 酶联免疫法(ELISA)测定植物内源ABA	381
实验十 植物组织低温半致死温度的确定	382
实验十一 薄板层析测定生物膜类脂	383

第一章 绪 论

一、植物抗性与农业生产

在农业生产中，经常会遇到不良的环境条件，如水分缺少或过多，产生旱害或涝害；温度太低或过高，就产生寒害（包括冷害与冻害）或热害；土壤中的盐碱成分过多，就产生盐害或碱害；工业和交通运输中排放烟雾、污水等，引起烟害、酸（雨）害、污水害及土壤污染等。这些不良环境统称为逆境，逆境使作物发生各种生理障碍，这些都是非侵染性的，不象病虫害会传染，但也无药可治。

由于发生自然灾害的程度不同，轻者使作物产量不同程度地降低，严重时可能颗粒无收。因此研究植物的抗性生理，了解作物对逆境的生理反应，为采取有效措施与自然灾害作斗争，则有重要的理论与实践意义。

作物的抗逆性是随着生长发育的进程与环境条件而变化的，一般来说，作物生长旺盛时期抗逆性较弱，休眠时期的抗逆性较强，在同样的条件下，生长健壮的植株抗逆性较强，生长衰弱的植株抗逆性较差。作物不同的生育期的抗逆性也不同，营养生长时期的抗逆性较强，开花时期的抗逆性较弱。制定抗灾的有效措施时必须根据作物本身不同的抗性程度和环境因素的不利程度，提出恰如其分的技术措施，这样才能增强抗逆性，战胜自然灾害，争取稳产高产。

高寒山区旱地的产量低而不稳，主要是受低湿和干旱的影响，只有提高这一地区的作物抗寒性和抗旱性，才能提高作物的产量。盐碱性低洼地也会受到盐害和涝害而成为低产田。除了培育抗性高产品种外，在耕作栽培措施上，要发展水利和改造盐碱地，建造基本农田，防止水土流失，发展有机旱作农业与地膜覆盖栽培。同时也要提高水分利用率与光合生产率，才能抗灾夺丰收。

二、植物抗性研究的概况

植物的发生和发展与动物一样，也是从原核细胞到真核细胞，从单细胞进化到多细胞体系，最后发展为具有根、茎、叶和花、果实、种子的完整植物，并能从种子到种子不断地繁育后代。植物与动物不同，它们总是生长在固定的位置上，不能自由移动逃避自然灾害。当环境条件经常发生变化时，它们的生命活动就会受到直接干扰，适应环境者可以生存下来，不适应的就被大自然淘汰。从达尔文进化论的观点来看，这就叫做适者生存。

因为植物生长和存活，容易遭受环境胁迫或逆境的伤害，它们的经济产量时常遭受损失。自古以来人们就重视植物抗逆性的观察和研究。我国的古农书《齐民要术》上，就有许多关于植物的旱害、冻害、冷害和洪水灾害方面的描述和抗御自然灾害各种耕作技术的

记载。实验科学发展以来，植物抗性生理的研究，也有100多年的历史。

自然环境因素是经常变化的，在农业上便形成了冷、冻、旱、涝、盐碱和干热风等自然灾害。随着现代工业的发展，又出现了大气、土壤和水质污染等灾害。这些灾害性气候环境，对植物的生长发育和产量形成过程都会产生不同程度的影响。

回顾近百年来植物抗性生理的研究，已经涉及到植物生理学的各个领域，应该对植物抗性生理有了比较全面一致的看法，但是已经获得的研究结果，往往只能解释植物抗性的某一方面生理反应，而不能说明抗逆生理的另外一些反应。

现在可以提出这样一个问题，就是植物遭受环境胁迫时，在所存的生理反应中哪一个是原初反应，哪一些是次生反应？从现存的研究资料中，还很难找到这个答案。原初反应，由于它的出现，才诱导产生其它生理生化过程的连锁反应。这是植物抗性生理研究中最关键性的重大问题。

研究植物对环境胁迫的原初反应，对阐明抗逆性生理是十分必要的。同时只有对原初反应和次生反应，有了深入而系统的研究，查明各种生理反应的内在联系，才有可能对生产实践中发生的各种逆境，所造成的自然灾害提出比较有效的防御措施。

为此把过去有关植物抗性生理的研究结果，综合分析一下各种抗性生理之间，在生理反应上有何异同，及其内在相互联系，或许对今后植物抗性生理的研究，能提出一条比较可行的新途径。同时使植物各种抗性生理研究起到相互促进，共同提高的目的，并可能使分散单独的抗性生理，汇集成一个协调的整体逆境生理或环境生理。

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，都能看到逆境下生理反应的变化。在不同逆境下，不同植物的生理反应是否相同，有没有共同的规律可循，是一个值得总结研究的问题。假如在不同的逆境下，植物的生理反应有个共同的规律，植物抗性就可能存在着共同的生理基础。现在从几个主要的生理活动方面，来讨论一下不同抗性间，各种生理反应的异同。

（一）抗性生理与原生质透性

原生质透性在反映植物抗性的差异上是比较敏感的，在冷、冻、旱、涝、盐、热、二氧化硫伤害等方面，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。

海蓬子幼苗用不同浓度的氯化钠处理时，随着盐浓度的增加，叶片电解质的外渗值明显增加。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，与此同时周围的水中发生酒精存在。

二氧化硫处理植物时，在未出现可见伤害时，细胞原生质的透性明显增加。当可见伤害出现时，透性破坏更为严重。植物发生寒害时，原生质的透性也明显受到破坏。

高温热害对原生质的透性也有显著影响，随着温度升高使原生质的透性增加。小麦在22—25℃范围内变化不明显，高于28℃时透性增大。高温对原生质透性的伤害，是与离子

大量渗出，破坏质膜透性有关。用 DDS-11 型电导仪测定不同温度下小麦幼苗的电导率：21.8℃为0.80mΩ，24.4℃为0.77 相差不大；28.2℃为0.92，30.2℃为0.98，34.7℃为1.03。

前苏联学者指出小麦低电阻的植株后代对零下低温的抗性比较低。电阻值为 60kΩ的植株在 -16℃下冷冻时，存活率为27%；电阻值为100kΩ的，存活率为79%；-18℃下冷冻时，存活率分别为0和11%。

上述的若干结果中，可以看出各种环境胁迫对原生质透性都有相同的破坏作用，原生质透性的破坏实质上是原生质膜透性破坏。至于质膜在逆境下的破坏机理已有几种假说，目前仍难做出肯定的判断，但逆境下质膜透性的变化确实存在。

（二）抗性生理与水分状况

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、旱害和病害发生时，植物的水分状况都有共同的表现。就是植物的吸水量降低，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。

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℃低温处理12小时，叶片含水量降低，同时出现萎蔫现象。小麦生育中期遇到40℃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，这是由于离子进入细胞后增加了组织亲水性的原故。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。

（三）抗性生理与矿质营养

低温和干旱都直接抑制根系的呼吸与吸收作用，影响水分与矿质离子在体内传导。随着温度的降低和干旱程度加重，有些元素的缺乏症状也会随之发生。营养物质尤其是碳水化合物贮备和含糖量增加是植物抗寒和抗旱性的重要内因。因此施用适当的氮、磷、钾肥及微量元素，都能增加植物的抗寒性和抗旱性。但如配合不当，施氮磷肥过多，尤其是氮肥过多时，可能造成植株徒长，影响营养物质的贮备，因而更容易受到冻害和旱害。

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。

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。

（四）抗性生理与光合作用

在任何一种不良环境胁迫下，植物都表现出光合作用速度下降、同化产物供应减少，

最后导致产量降低。例如玉米、向日葵、萝卜、桑树、白杨等不同植物，在干旱条件下，叶片因为失水而造成生理干旱，它们的相对光合速率都明显减弱。随着叶片失水量的增多，气孔关闭， CO_2 供应减少，光合作用不断下降。多年生的木本植物桑树和白杨的光合强度比向日葵和萝卜下降更为显著，玉米属于两类植物中间。

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，成比例的下降。

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，光合强度也明显的降低，而且随二氧化硫浓度和处理时间的增加，相应的降低更多。

植物在不同抗性反应中，都表现出光合强度的下降；这是由于气孔阻力增加，光合机构功能受损，叶绿体结构破坏，叶绿素含量减少，所以植物的光合强度就会下降。

（五）抗性生理与呼吸作用

在植物抗性生理的研究资料中，呼吸作用的变化趋势，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。例如小麦植株进行 -7°C 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%，而且伤害越重呼吸作用越低。

小麦和玉米经 40°C 高温处理时，叶片的呼吸强度也明显降低，玉米叶片呼吸强度的降低大于小麦叶片。由于呼吸降低减少消耗，可以延长植物生命，但因供应量减少，也会影响生长，降低产量。

有冷害和旱害发生的初期，植物呼吸强度有增强的表现。甘薯块根在零上低温贮藏中，首先看到呼吸作用的加强，7—10天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。当干旱程度增加，使可溶性物质减少，和呼吸基质缺乏时就会明显降低。

植物发生病害时，呼吸作用显著加强，有时可比对照植株增大10倍以上。但是当病害严重时，呼吸作用就会降低。

环境胁迫对植物呼吸作用的影响，除冷害、旱害和病害，在受害初期有不同程度的增强外，呼吸作用都是降低的。在氧化磷酸化作用上，也表现出解偶联反应，因之ATP的形成与能量供应明显降低，因此就会影响到植物的生长。

（六）抗性生理与物质代谢

在植物抗性生理有关的物质代谢研究中，以碳水化合物与蛋白质代谢研究的较多。从

这两种物质代谢来看,所有抗性生理也都有共同的反应。在冷、冻、旱、热和涝害等抗性方面,都表现为淀粉水解作用的加强。例如红薯和马铃薯,在低温下贮藏时都会变甜,这是由于淀粉水解变成葡萄糖和蔗糖的原故。

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。

在冷、冻、旱、热、盐碱和涝害中,都能看到植物体内蛋白质的水解大于合成;蛋白质降解为氨基酸。这些降解产物在增加原生质亲水性上有一定作用,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,小麦植株内蛋白质也明显降低,而可溶性氮含量增加。

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合成酶作用方向会发生明显的变化。抗旱和不抗旱品种的蔗糖合成酶与蛋白质合成酶活性间存在明显差异;但是它们的表现趋势是相同的。这两种酶活性都趋于水解,随着干旱失水叶片的酶水解力加强,合成水解比例随着失水而降低。在干旱条件下淀粉水解为可溶性糖,蛋白质水解为肽和氨基酸。不抗旱小麦叶片失水达鲜重20%时,酶合成能力已完全停止。苹果树在越冬期间,不论抗寒的或不抗寒的品种,蔗糖合成酶与蛋白质合成酶活性间存在明显差异;这时它们的表现趋势是相同的。这两种酶活性都趋于水解,随着干旱失水,叶片的酶水解力加强,合成水解比例随着失水而降低。在干旱条件下淀粉水解为可溶性糖,蛋白质水解为肽和氨基酸。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,仍有40%的合成能力。苹果树在越冬期间,不论抗寒的或不抗寒的品种,蔗糖合成酶与蛋白质合成酶的合成能力都随温度下降而缓慢降低。当温度降到零下时,它们的合成作用完全停止,而水解作用仍在进行。以上资料可以说明: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。

植物在各种抗性生理中,存在着许多共同的反应,这些反应之间在时间上有没有顺序性,正是急需研究解决的一个问题。归纳上述的六个生理反应,首先看到植物的水分状况,对环境胁迫的反应比较敏感。例如含水量,蒸腾作用的降低,吸水力或持水力的增加。但是当植物恢复到正常的环境条件时,植物的水分状况恢复的较快;而其它的生理反应恢复较慢,或者不能恢复。因此,植物水分状况的变化,并不是环境胁迫造成伤害的主要原因。

其次,当不同逆境影响到植物时,细胞膜透性迅速发生变化,细胞内的离子和糖类物质大量外渗。透性的变化比其它生理反应出现得早些,它的变化导致了细胞间和细胞内各种微环境的变化。例如pH值、离子平衡等,因此而产生酶和底物间失去平衡,各种代谢过程失调,最终造成植物伤害。所以可能认为细胞透性的变化是环境胁迫作用的关键。

三、抗性生理与分子生物学

分子生物学这一“新”学科的产生和发展仅仅二三十年历史。在这方面最有贡献的如