

植物逆境细胞及 生理学

利容千 王建波 主编

植物在其生长发育过程中常受到各种环境条件的胁迫,随着全球气候变化此问题更趋严重。本书从细胞及生理学角度系统概述了逆境对植物的伤害及植物抵抗逆境的机理。



武汉大学学术丛书

WUHAN UNIVERSITY ACADEMIC LIBRARY 武汉大学出版社



武汉大学学术丛书

植物逆境细胞 及生理学

利容千 王建波 主编

武汉大学出版社

图书在版编目(CIP)数据

植物逆境细胞及生理学/利容千,王建波主编. —武汉:武汉大学出版社,2002.12

(武汉大学学术丛书)

ISBN 7-307-03519-7

I. 植… II. ①利… ②王… III. 细胞学:植物生理学 IV. Q942.5

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2002)第 026161 号

责任编辑:黄汉平 责任校对:黄添生 版式设计:支 笛

出版发行:武汉大学出版社 (430072 武昌 珞珈山)

(电子邮件:wdp4@whu.edu.cn 网址:www.wdp.whu.edu.cn)

印刷:湖北省黄冈日报社印刷厂

开本:850×1168 1/32 印张:15 字数:384千字 插页:3

版次:2002年12月第1版 2002年12月第1次印刷

ISBN 7-307-03519-7/Q·73 定价:25.00元

版权所有,不得翻印;凡购买我社的图书,如有缺页、倒页、脱页等质量问题,请与当地图书销售部门联系调换。



利容千 1933年生,广东人,现任武汉大学植物学教授、博士生导师,兼任武汉生物工程职业技术学院副院长,《武汉植物学研究》常务编委,曾任湖北省暨武汉市植物学会副理事长,武汉市科委技术经济咨询专家。主要从事植物细胞生物学、细胞遗传学研究,先后出版学术著作多部,发表论文70余篇。



王建波 1964年生,河南人,理学博士。现任武汉大学植物学教授、博士生导师,兼任生命科学学院副院长,中国植物学会青年工作委员会委员,湖北省植物学会副秘书长。主要从事植物逆境细胞生物学研究,承担国家及省部级科研课题多项,发表论文60余篇。

CA7-8 4 03

前 言

植物在竞争中求生存,在竞争中发生变异,得以繁衍,形成多样性。人类也正是利用了这一点发展了农业、林业,并使人类自身得以生存发展,由蒙昧走向文明。植物的生存离不开环境,能使植物产生伤害的环境条件称之为逆境。研究植物的抗逆性对于发展农业、林业及畜牧业都有显著的意义,有益于提高农产品的产量和质量。

植物抗逆性的研究发展迅速,已取得不少新成果。为了认识和掌握该领域当前发展的动态和趋势,深入总结不同环境条件下植物生长发育和生理代谢上的各种变化,在整体、细胞和分子水平上了解逆境的伤害和植物的适应机制,从细胞、生理和生化角度探讨对环境胁迫的反应过程和部位,使植物抗逆性研究得到更深入广泛的发展,我们编写了《植物逆境细胞及生理学》一书,内容包括干旱、淹涝、热胁迫、低温、盐碱、金属离子以及气体环境等逆境对植物的影响,以及植物适应这些逆境的细胞及生理学机理等方面。第1章由李家儒撰写,第2章由何之常撰写,第3章由李阳生撰写,第4章由利容千撰写,第5章由简令成撰写,第6章由赵可夫撰写,第7章由王建波撰写,第8章由王勋陵撰写。所涉猎的内容大多是作者长期研究的结晶。本书对于从事植物抗逆性理论与实践应用研究的人员将具有重要的参考价值。

本书为武汉大学学术丛书之一。在编写过程中得到武汉大学

学术丛书编审委员会和武汉大学出版社的大力支持；书中插图由陈宝联工程师绘制；阎春兰同志协助文字部分文字录入。在此一并致谢。

植物抗逆性的细胞学和生理学研究日新月异，故很难将所有资料囊括书中，在编写过程中，尽管力求致臻完美，但仍难免疏漏，敬请读者批评指正。

编 者

2002年8月1日于珞珈山

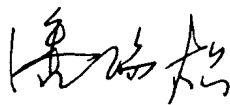
序

植物是地球的拓荒者,也是地球上众多生物得以生存的必备条件之一。然而,植物在生长发育期间,会受到环境条件的严格制约。在其漫长的发展过程中,植物形成了适应和抵御环境变化的能力,以繁衍生存。人类也因之而受益。

随着人类社会的进步和工业现代化进程的加速,环境日趋恶化。这不仅使植物的生存发展受到威胁,也使人类的生存遭到严峻的挑战。植物只有不断地对环境变化,特别是对逆境作出反应,改变自身的形态结构、代谢功能,增强适应能力,才能生存。研究植物在逆境下的形态结构和生命活动的变化规律,探索抗逆性的细胞及生理学基础,以更有效地利用、改良植物,对提高农业、林业生产力,以及保护环境都具有重大意义。

由利容千和王建波教授主编,我国一些专家学者编著的《植物逆境细胞及生理学》一书,较全面系统地阐述了当今国内外有关植物对干旱、淹涝、高温、寒害、盐碱及某些金属离子、气体条件等因素的抗逆性基础研究的进展,特别突出了在细胞学、生理学和分子生物学方面的最新成果。该书内容丰富、系统性较强,深入地阐明了植物抗逆性机理,对研究植物抗逆性有重要参考价值。

可以预见,该书的出版对深入开展植物抗逆性研究将起到重要作用。



于华南师范大学

2002年2月12日



武汉大学学术丛书
编委会

主任委员
副主任委员
秘书长
委员

侯杰昌

卓仁禧 胡德坤

江建勤

(以姓氏笔画为序)

丁俊萍 马费成 王秀珍

文习山 邓大松 石兢

龙泉明 宁津生 刘经南

李文鑫 李德仁 杨弘远

杨金忠 卓仁禧 易帆

罗以澄 周云峰 周茂荣

庞代文 胡德坤 侯杰昌

施雨湘 郭齐勇 谈广鸣

曾令良 樊明文

目 录

第 1 章	植物抗逆性的细胞及生理学基础概述 ·····	1
1.1	植物的逆境·····	2
1.2	植物的抗逆性·····	4
1.3	植物抗逆性的细胞及生理学一般特征·····	5
第 2 章	植物抗旱的细胞学及生理学基础 ·····	11
2.1	水分在植物生活中的作用·····	11
2.2	干旱生境中植物形态结构及某些基础物质的 变化·····	14
2.3	干旱胁迫下某些酶活性的变化与植物的抗旱性·····	29
2.4	植物生长物质在抗干旱胁迫中的作用·····	37
2.5	植物水分胁迫中的信息传递·····	45
第 3 章	植物耐淹涝的细胞及生理学基础 ·····	53
3.1	淹涝胁迫对植物生长发育的危害·····	54
3.2	植物适应淹涝胁迫的细胞和生理学基础·····	70
第 4 章	植物耐热胁迫的细胞及生理学基础 ·····	85
4.1	高温胁迫对植物伤害的概况·····	85
4.2	热胁迫对植物光合作用和呼吸作用的影响·····	89
4.3	热胁迫对于生物膜、蛋白质结构和酶的影响·····	93
4.4	热胁迫对于植物生殖生长发育的影响·····	96

4.5	热胁迫对于植物形态结构和细胞超微结构的 影响	104
4.6	植物的热锻炼及热激蛋白与耐热性	122
4.7	热胁迫下植物中物质的积累与耐热性关系	132
4.8	热胁迫的信号转导	133
第5章	植物抗寒的细胞及生理学基础	140
5.1	引言	140
5.2	冷害引起细胞生理生化及结构的改变	142
5.3	冷害机理的分析	144
5.4	冻害机理	149
5.5	植物抗冷和抗冻性的细胞及分子基础	154
5.6	抗寒锻炼过程中细胞生化及结构的变化	160
5.7	抗冻基因表达与调节	175
5.8	问题与展望	185
第6章	植物抗盐细胞及其生理基础	188
6.1	引言	188
6.2	盐度对植物的伤害	197
6.3	植物抗盐性	222
6.4	盐离子的吸收和运输以及植物对盐胁迫 信息的接受和传递	263
6.5	盐胁迫对植物作用的阶段性	269
6.6	植物抗盐基因及转抗盐基因植物	278
第7章	植物耐金属离子胁迫的细胞及生理学基础	285
7.1	植物耐铝离子胁迫的细胞及生理学基础	285
7.2	植物耐镉离子胁迫的细胞及生理学基础	302
7.3	植物络合素(PC)及其功能	311

第 8 章 气体环境胁迫与植物抗逆性·····	320
8.1 气体环境的分布与组成·····	320
8.2 紫外辐射对植物的胁迫及其抗逆作用·····	321
8.3 二氧化碳(CO ₂)浓度增加对植物的影响·····	334
8.4 光化学烟雾对植物胁迫及其抗逆作用·····	347
参考文献·····	361

第 1 章 植物抗逆性的细胞 及生理学基础概述

植物生活空间的自然条件总和称为植物环境，包括许多性质不同的单因子，如水分因子、温度因子、土壤因子、光照因子、气体因子、生物因子及人类的社会经济活动等。植物在其整个生活周期中，无时不处于变化着的环境条件中。它们既可受益于环境条件，也可受害于环境条件。适宜的环境条件能保证或促进植物正常的生长发育，而不适宜的或恶劣的环境条件则能抑制或杀死植物，环境在植物的生命活动中处于非常重要的地位。在自然条件下，由于地理位置不同、气候条件变化和人为活动的影响，一些环境因子的变化有时非常剧烈，超出植物正常生长发育所能忍受的范围，对植物产生伤害。

世界上每年都发生不同程度的自然灾害。随着现代工农业的发展，环境污染成为日益严重的问题，这些不仅危及植物的生长发育，对人类的生活和生存也构成严重威胁。据统计，地球上适于耕种的土地不足 10%，其余为干旱、半干旱、冷土、沼泽和盐碱地等。我国 48% 的国土面积处于干旱、半干旱地区，1 亿公顷耕地中盐碱地约占 1/15，中、低产田约占 2/3，而且在不同地区经常会受到不同程度的自然灾害及环境污染。由于植物生长的固定性，植物只有不断对环境变化特别是逆境作出响应，增强其抗逆性即适应性，才能维持其生存。研究植物在不良环境下生命活动的规律，弄清其抗逆性的细胞及生理学基础并加以调控，不仅有助于全面和彻底了解植物的正常生理活动，而且对提高农业生

产力、保护环境也具有重要指导作用。

1.1 植物的逆境

1.1.1 逆境的概念和种类

凡是对植物生长发育不利的环境条件统称为逆境 (stress environment) 或胁迫 (stress)。通常将逆境分为生物胁迫和理化胁迫 (图 1-1)。这些胁迫因子常常相互关联, 同时或伴随出现。如果相互关联的胁迫因子互为因果关系, 一种胁迫因子出现后又引发新的胁迫, 前者称为原初胁迫, 后者称为次生胁迫。

1.1.2 协变的概念和种类

协变 (strain) 是指植物体受到胁迫后产生的功能和生长发育的下降或变化。协变可以表现为物理变化 (如原生质流动速度的变化、茎叶萎蔫) 和化学变化 (代谢变化) 两个方面。协变程度取决于胁迫强度和持续时间。如果解除胁迫后, 协变症状消失, 植物体恢复正常状况, 这种协变称为弹性协变 (elastic strain)。如果解除胁迫后, 在最适环境条件下, 植物体仍不能恢复正常状况, 这种协变称为塑性协变 (plastic strain)。协变可发生在不同水平上, 如整体、器官、组织、细胞和分子水平上。由于以往抗逆性研究主要着重于塑性协变, 所有胁迫的概念往往是同伤害联系在一起的。

植物对环境胁迫的响应非常复杂。胁迫因子作用于植物时, 往往首先直接使生物膜受害, 导致透性改变, 这种伤害称为原初直接伤害。质膜受伤后, 进一步导致植物代谢作用失调, 影响正常的生长发育, 此种伤害称为原初间接伤害。一些胁迫因子往往还可以产生次生胁迫伤害, 即不是胁迫因子本身作用, 而是由它引起的新的胁迫所造成的伤害。例如, 盐分胁迫除了原初盐害外, 由

于盐分过多，使土壤水势下降，植物根系吸水困难，产生水分胁迫；由于竞争抑制作用，导致植物对一些矿质元素吸收困难，产生养分胁迫，这些胁迫对植物产生的伤害，称为次生胁迫伤害。次生胁迫的发生、发展需要一定的时间，次生胁迫伤害需要处在原初胁迫下相当长时间后才会表现出来。由于某种胁迫因子引起的变化并不是单一的，因而可能出现三级、四级胁迫。植物胁迫十分复杂，生产实践中要严格区分原初胁迫反应与次生胁迫反应并不是一件容易的事情。只有对原初胁迫反应和次生胁迫反应进行深入系统的研究，弄清各种反应之间的内在联系，才能针对各种逆境对植物所造成的伤害提出有效的防御措施。

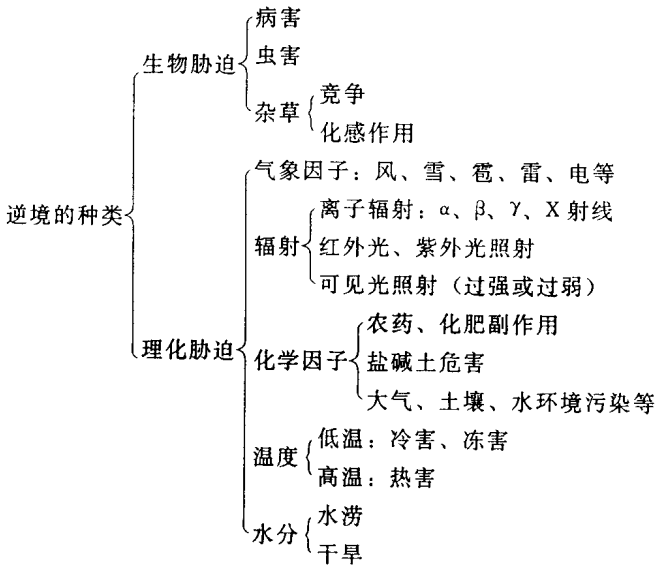


图 1-1 逆境的种类

植物对逆境的响应具有动态性，反应过程大体可分为三个阶段：①警报反应阶段 (alarm reaction stage)：受逆境胁迫后，有

关功能明显地偏离正常状态；②抗性阶段 (resistance stage) 或回复阶段 (restitution stage)：植物适应逆境引起的变化，将偏离了正常的功能向正常状态调整，但是很可能不能完全恢复正常；③衰竭阶段 (exhaustion stage)：如果逆境继续增强或持续，植物的功能再次强烈地偏离正常状态，最终导致死亡 (王智炘, 2000)。

1.2 植物的抗逆性

植物对逆境的抵抗或忍耐能力称为抗逆性，简称抗性 (stress resistance)。抗性是植物在长期演化过程中形成的对不良环境的适应性。由于大多数植物生长在固定位置上，不能运动，常常遭遇不良环境的侵袭。植物抗逆性大致可分为三种形式：

1. 避逆性 (stress escape) 指植物通过调整生长发育周期，在时间上不与逆境相遇，避开逆境的干扰。这种方式在植物进化上十分重要。例如，当有水时，有些沙漠植物会迅速发芽，在几小时到几天的时间里完成发芽、生长、发育到开花结实的生命全过程。避逆性的特点是植物不与逆境接触。

2. 御逆性 (stress avoidance) 指植物通过特定的形态结构摒拒胁迫因子的影响，使其在逆境下仍能进行基本正常的生理活动。逆境出现时，胁迫因子并未进入组织，植物体内不发生与环境变化相应的变化。例如，耐旱植物通过根系发达、叶片小、角质层厚、蒸腾低、输导组织发达等形态特征来抵御干旱胁迫。如仙人掌类植物叶片退化成刺，降低蒸腾，茎内贮存大量水分以避免干旱的不利影响。

3. 耐逆性 (stress tolerance) 指植物受到环境胁迫时，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。例如，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。耐逆性又包含避协变性 (strain avoidance) 和耐协变性 (strain tolerance)，前者是减少单位胁迫

所造成的协变，分散胁迫的作用，如蛋白质合成加强，蛋白质分子间的键结合力加强和保护物质增多等，使植物对逆境的敏感性减弱；后者是指植物忍受和恢复协变的能力和途径，它又可分为协变可逆性 (strain reversibility) 和协变修复 (strain repair)。协变可逆性指植物受环境胁迫作用后产生一系列生理变化，解除胁迫后各种生理功能迅速恢复正常。协变修复指植物在逆境下通过自身代谢过程迅速修复被破坏的结构和功能。

不同抗逆方式可在植物体上同时出现，或在不同部位同时发生。植物抗逆性方式随着其所处的生长发育阶段、生理状态及胁迫因子的性质、强度变化而变化。

植物对逆境胁迫的适应性常常相互关联。植物在经历了某种逆境后，增强了对另一些逆境的抵抗能力，这种现象称为植物的交叉适应 (cross adaptation)。如植物经历盐胁迫后，更耐空气污染，矿质缺乏、盐渍、硼毒害预处理可增强烟草对零下低温与缺氧的抵抗能力。

植物抗逆性强弱与植物生长发育阶段及年龄有关，一般营养生长期抗逆性强，开花期抗逆性弱，幼年期抗逆性弱，老年期及休眠期抗逆性强。不同地理起源、不同气候带生长的植物或品种具有不同的抗逆性。例如，高纬度地区生长的水稻品种，它的抗冷性要比低纬度生长的强。植物抗逆性的类型或程度是由植物的遗传性决定的，但植物个体所处的环境对抗逆性的表现有很大影响。植物在轻度的某种逆境锻炼 (hardening) 一段时间后，抗逆能力可以明显增强，而且对其他逆境的抗性往往也同时增强。经过锻炼后的植物如果回到正常条件下一段时间，又会回复到原来的状态。

1.3 植物抗逆性的细胞及生理学一般特征

植物抗逆性机理是一个十分复杂的问题。自然条件下，植物

所遭受的逆境往往不是单因子，各种逆境对植物的影响常常是相互关联的。所以植物抗逆性不一定是单一机制起作用的结果。已从细胞水平、生理代谢水平及分子水平等不同层次进行了植物抗性机理研究。细胞水平的研究在植物抗性生理学发展中占有重要地位，生理代谢水平的研究是植物抗逆性机理的核心。分子水平的研究目前十分活跃。我们目前只是对植物抗逆性过程的某些环节有所了解，要全面揭示植物抗逆性机理尚有待进一步深入系统的研究。

1.3.1 植物在逆境下的一般生理变化

(1) 逆境与植物细胞透性变化

植物细胞透性对逆境反应比较敏感，各种逆境都会导致细胞透性的破坏，使大量电解质和非电解质外渗。细胞透性破坏的实质是细胞膜透性的破坏。

(2) 逆境与植物的水分代谢

温度胁迫、水分胁迫及病害等各种逆境均导致植物水分代谢发生相似的变化：吸水量、蒸腾量降低，但蒸腾量大于吸水量，使植物组织含水量降低并产生萎蔫。植物组织含水量降低使组织中束缚水含量相对增加，从而使植物抗逆性增强。

(3) 逆境与植物光合作用

各种逆境均导致植物光合速率的下降和同化产物的减少。例如，在低温或高温时，气孔关闭， CO_2 扩散阻力增加，光合作用相关酶钝化或变性；在干旱时，气孔关闭， CO_2 扩散受阻；淹水时，水层阻碍 CO_2 扩散。

(4) 逆境与植物呼吸作用

各种逆境胁迫对植物呼吸作用均有明显影响。冻害、高温、盐渍和淹水胁迫时，植物的呼吸速率明显下降；冷害、旱害时，植物的呼吸速率则是先升后降，即胁迫开始时的短时间内上升，2~3 天后随着胁迫时间的延长又明显下降；植物遭受病害时，植物呼