声　明

本电子书由中国农业出版社数字出版，相关权利归中国农业出版社拥有。读者、著作权人和（或）依法可以行使著作权的权利人如有疑问，请与中国农业出版社联系：

地址：北京市朝阳区麦子店街 18 号楼

邮编：100026

电话：010-64194921 010-65005894

E-mail:lishanzhao@sina.com

中国农业出版社

需要全本请访问 www.ertongbook.com

植物生理学教学参考丛书

植物水分逆境生理

刘友良 编著

农业出版社

植物生理学教学参考丛书

植物水分逆境生理

刘友良　编著

农　业　出　版　社

（京）新登字060号

植物生理学教学参考丛书

植物水分逆境生理

刘友良　编著

*　*　*

责任编辑　王琦瑢　张本云

农业出版社出版（北京市朝阳区农展馆北路2号）
新华书店北京发行所发行　　农业出版社印刷厂印刷

787×1092mm32开本　　6.125印张　　126千字
1992年8月第1版　　1992年8月北京第1次印刷
印数　1—1,560册　　定价 3.25 元
ISBN 7-109-02258-7/Q·109

前　言

植物生理学是一门研究植物生命活动规律的基础学科。近年来，一方面随着物理学、化学、生物学以及各种新的测试手段的发展，特别是70年代以来分子生物学的渗透与生物化学的深化，将植物生理学推进到了一个新的阶段，许多功能及其机理的研究已达分子水平，不少概念正在出现较准确的量化指标。另一方面随着现代农业的发展，又对植物生理学提出了许多新的挑战，迫切要求植物生理学尽快地为提高作物生产力提供新的理论与技术。基于这样的背景，当前植物生理学正面临更新理论、深化内容的新的发展阶段，原有理论的修正充实、新理论的引进都在日新月异，同时还出现许多新的分支如生理生态学、生理遗传学、病理生理学、作物生理学等，正在形成新的体系，对原有植物生理学体系也产生着很大冲击。显然，不论从宽度与深度考虑，仅靠教材是不够的。由于它受学时规定与篇幅的局限，教材只能提供最基本内容，不宜加深与拓宽。为了及时反映植物生理学发展新面貌，补充教材不足，帮助院校师生更新与拓宽知识领域，我们邀请有关专家编写了这套丛书，初步计划编写：《光合作用及其产物运输》、《植物矿质营养及其诊断》、《植物水分逆境生理》、《植物激素对生长、发育的调控》、《植物生长与分化》、《植物衰老与调控》、《植物生理学名词释意》

需要全本请访问 www.ertongbook.com

等七个分册。显然，这些专册并不能代表植物生理学全部内容，但至少也可反映植物生理学近年发展的几个主要领域，今后尚可继续组织编写使丛书逐步完善。

本丛书以国内新编教材为主要依据，以农业院校广大师生为主要读者对象。要求各册编写内容比教材应适度深化与拓宽，既能进一步阐述已有的理论，又能反映近年来新的发展，宏观与微观并重，注意理论联系实际，除引用国外资料外，应特别重视国内成果，图表清晰正确，主要资料出处交待清楚。力求使丛书水平要高于教材，但又不同于一般的专著，既可为教师备课提供参考，又可为学生提供拓宽知识的读物。我们本着这些要求，力求把丛书各册写得深浅适度、简明易懂，反映出植物生理学发展的新水平。

本套丛书系邀请各有关专家编写，除编写规格力求一致外，其他如资料引用范围、深浅掌握程度、文字风格等，必然还具有作者自己的特点。因此，丛书既是配套系列性参考读物，各册又有相对独立的特征。我们希望这套丛书对提高农业院校植物生理学教学质量，促进植物生理学学科发展有所增益，但很可能有考虑不周或其他缺陷之处，尚希读者给予指正。

主编　高煜珠

韩碧文

饶立华

1990.12.

编　者　说　明

本书承蒙江苏农学院高煜珠教授热心指导、审阅并修改，深表谢意。其中第四部分第五小节“抗旱性鉴定”由龚明同志执笔，其余部分由刘友良编写。

编著者

目　录

绪　言 …… 1

一、植物水分状况的度量 …… 3

（一）水分状况指标 …… 3

（二）水分状况的测定 …… 10

二、植物水分平衡 …… 21

（一）水分运动方式 …… 22

（二）水分运输方程 …… 26

（三）土壤水势与水分运动 …… 31

（四）经根系的水分运动 …… 34

（五）木质部和叶肉细胞的液相水分运动 …… 39

（六）气相水分运动——蒸腾作用 …… 42

（七）水分亏缺进展 …… 50

三、水分胁迫对植物生理过程的影响 …… 54

（一）水分胁迫与生理功能的一般关系 …… 54

（二）生长 …… 57

（三）硝酸盐还原和蛋白质合成 …… 65

（四）激素平衡 …… 69

（五）光合作用 …… 77

（六）脯氨酸与甜菜碱代谢 …… 84

（七）离子吸收与呼吸作用 …… 91

（八）产量与产量因素 …… 92

四、植物的抗旱性 …… 102

（一）干旱与抗旱性的概念 …… 102

(二) 适应干旱的植物类群 ……106
(三) 抗旱机理 ……109
(四) 提高水分利用效率的途径 ……127
(五) 抗旱性鉴定 ……138
五、植物的耐涝性 ……144
(一) 涝害 ……144
(二) 耐涝机理 ……177
(三) 防止涝害，提高耐涝性的途径 ……185

绪　言

植物的生长和产量是植物遗传基因在特定环境下表达的产物，是植物新陈代谢类型和强度在形态上的综合表现。植物的地理分布、生长发育的节奏以及产量形成均受环境制约，同时，植物又随时影响环境，它是维持环境中生态平衡的重要要素。生态平衡又是植物正常生活的基础。因此，植物与环境之间是相互联系、又相互制约的一种动态关系。

许多作物的实际产量与该作物的最高记录产量常常相差数倍，乃至10—20倍之多。作物产量潜力不能充分发挥的主要原因是不良环境的危害，其中最主要的是理化逆境的影响。

按照莱维特（Levitt）对逆境的分类，水分逆境是指环境中水分不足——干旱，或水分过多——洪涝。就当今世界和我国的农业生产而言，干旱对作物的威胁最大。水源丰富的地区往往是富沃的鱼米之乡。

全球有三分之一以上的土地处于干旱和半干旱地区，其它地区在作物生长季节也发生不同程度的干旱。我国华北、西北、内蒙古和青藏高原的绝大部分地区属于干旱、半干旱和半湿润易旱地区，约占全国土地面积的45%。黄淮海平原、长江中下游、东南沿海、松花江和辽河中下游等地区是我国洪涝灾害的易发地区。我国从公元前206年到1949年间的2155

年中，有旱灾记录的年份多达1056年次，有较大涝灾记录的有1092年次。从1950—1979年的29年中，全国平均每年干旱受灾面积为2.94亿亩，成灾面积达1.01亿亩。1950年以来，我国平均每年涝灾面积约1.1亿亩，成灾达0.61亿亩。

解放以来，党和政府十分重视我国的水利建设。治理黄河、治理淮河、治理海河、治理沙漠、植树、种草、大力兴修灌排工程。先后在黄河三门峡、刘家峡和长江葛洲坝等地修建拦河大坝。在淮河、海河流域和长江中下游进行大规模综合治理。“南水北调”工程正在实施之中。然而，解决旱涝威胁并不能完全依赖灌排工程，同时，应该加强对水分逆境生理的研究，探讨植物在旱涝逆境下的生理反应、检测手段及其抗逆机理，提高植物自身的抗逆能力。进一步通过抗逆基因的分离和转移，培育抗旱耐涝的植物新品种，这将是摆脱旱涝威胁的根本途径。

旱害的实质是植物缺水（water deficit），即水分胁迫（water stress）。涝害的实质是根系通气不良，主要是缺氧，即通气胁迫（aeration stress）或氧胁迫（oxygen stress）。

为了便于理解干旱和水涝对植物的生理效应和抗旱耐湿机理，本书先概要地介绍一些有关植物水分状况的度量和水分平衡动态分析的知识，作为讨论的基础。

需要全本请访问 www.ertongbook.com

一、植物水分状况的度量

水分状况泛指植物体内水分的含量、势能和状态。这是一个没有单位的术语，可以采用多种计量方法来定量地加以描述，如水势、相对含水量、紧张度等。

水是植物体的组成成分，是生命存在的必要条件。水分状况是植物最重要的生理参数之一，涉及植物体内各种主要生理功能。不同水分状况对植物的生理功能和生长发育的影响不同。在同一水分状况下，不同生理过程的表现也不同，有的生理过程受抑制，而另一些生理过程不敏感，甚至受促进。因此，水分状况的正确度量是研究植物水分生理的基础。

（一）水分状况指标

植物水分状况指标主要可分两类：一类按组织中水的势能计算，包括水势及其组分，即渗透势（ψ_π）、压力势（ψ_p）和衬质势（ψ_m）；另一类按组织中水量计算，包括绝对含水量、相对含水量和饱和水分亏缺。有时也采用形态指标，如叶片的萎蔫程度。

1.水势（water potential） 水势是植物水分状况最基本、应用最广泛的度量指标。定义为某物系中的水与同温度下纯水每偏摩尔体积的化学势差，即

$$\phi = \frac{\mu_w - \mu^\bullet_w}{\bar{V}_w} \qquad (1-1)$$

ϕ为水势；μ_w为某物系中水的化学势；μ°_w为同温度下纯水的化学势；$\bar{V}$为水的偏摩尔体积（partial molal volume），即在温度、压强及其它组分不变的条件下，加入1mol水，该物系的体积增量。水势单位为

$$\frac{erg/mol}{cm^3/mol} = erg/cm^3$$

因而水势也可定义为，同温度下，某物系中单位体积（cm^3）的水与纯水自由能之差。

为了符合传统习惯，水势常用压力表示。由于功＝力×距离，所以

$$erg/cm^3 = dyn \times cm/cm^3 = dyn/cm^2$$

能量单位就转换为压力单位了。

按照法定计量单位，现在统一用兆帕（MPa）作为水势的计量单位，它与习惯上使用单位——巴（bar）的关系为：

$$1MPa = 10bar = 10^6Pa = 9.87大气压$$

$$1Pa = 1N/m^2 = 10dyn/cm^2$$

水势梯度决定水分运输的方向和速率。充分紧张的细胞当含水量下降时，水势的变化相当敏感。但是，水势本身与组织生理功能之间不一定存在明显的关系，因为改变水势对水的化学活度（a_w）影响很小，ψ和a_w之间是对数关系：

$$\psi = \frac{RT}{\bar{V}_w} \ln a_w \qquad (1-2)$$

R为气体常数；T为绝对温度，$\bar{V}_w$为水的偏摩尔体积。按该方程式计算，水势下降2MPa，水的活度才下降1.5%。在代谢反应中，水可以作为底物或产物参予化学反应，但水势变化很大时，水的活度变化很小，不可能导致代谢过程的实质性变化。例如，当组织水势下降时，有时并不是膨压相应下降，而是ψ_π下降，膨压相对保持不变，组织的生理功能并不伴随水势的下降而发生明显的改变。

2.含水量　用测定组织中含有的水量作为植物水分状况的指标。含水量的表示方法有四种：①以鲜重为基础的含水量；②以干重为基础的含水量；③相对含水量；④饱和水分亏缺。

以鲜重为基础的含水量，用组织水重占鲜重的%表示。常用来比较不同植物或组织含水量的差异。当用来表示同一植物材料的水分亏缺进程时，往往不能反映植物组织真实的水分状况。因为伴随组织的水重下降，作为计算基础的分母，即鲜重也相应下降，因而含水%的变化很小。例如，试样鲜重为1g，干重为0.1g，含水量为90%。当组织

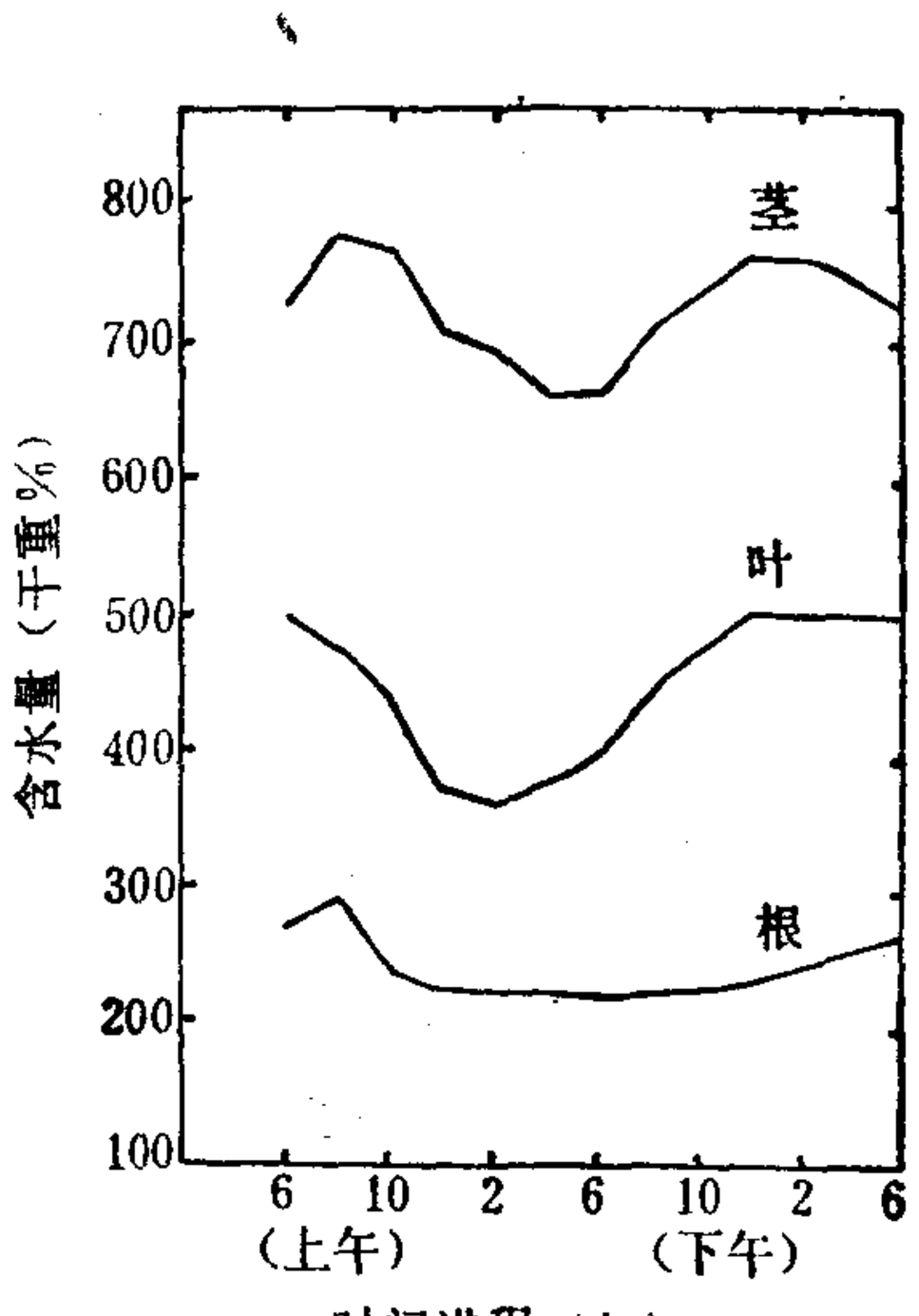


图 1—1　夏季潮湿土壤中生长的向日葵植株根、茎、叶含水量的日变化

（引自 Wilson et al. 1953，转引自 P.J.Kramer，1983）

失水0.2g时，以鲜重为基础的含水百分率才下降2.5%。

以干重为基础的含水量，是以组织水重占干重的%表示。由于植物组织在水分状况发生改变时，组织干重相对稳定，以干重为基础计算的含水%，可比较灵敏地反映组织的水分亏缺进展。上述试样（鲜重1g，干重0.1g），以干重为基础计算含水量为900%。组织失水0.2g后，含水量下降了200%。因此，用含水量占干重的%可表示短时间内（数小时），或植株不同器官水分状况的昼夜变化（图1—1）。但是，对生长迅速的幼年叶片，由于组织干重变化较大，因此，用该法表示组织的水分状况是不适宜的。

3.相对含水量（relative water content） 相对含水量（RWC）是组织水重占饱和组织水重的百分率，即：

$$RWC(\%) = \frac{W_f - W_d}{W_t - W_d} \times 100 \qquad (1—3)$$

式中W_f为组织鲜重，W_d为干重，W_t为饱和水后（充分紧张）的组织重。

相对含水量也称相对紧张度（relative turgidity），或相对膨压（relative turgor）。Weatherley和 Slatyer（1957）把相对含水量这一术语定义为相对膨压，但相对膨压是个不适当的术语。因为植物组织在许多情况下处于膨压等于零的状态，因此，相对膨压并不能真实反映细胞的紧张状况。虽然在零膨压以上，相对含水量与相对膨压之间存在一定的相关性。

使用相对含水量作为植物水分状况指标时，由于饱和组织水重（充分紧张的组织重与干重之差）比较稳定，可以避免绝对含水量计量上的缺陷。例如，上述植物试样（鲜重

1g，干重0.1g)，若W_t为1.1g，则RWC=90%，如果组织失水0.2g，RWC=70%。因此，与绝对含水量相比，能较为敏感地反映植物水分状况的改变。当组织水势较低时，ψ和RWC之间的变化关系，可以反映组织的持水能力，避免或忍耐脱水的能力，因而能较好地反映组织水分状况和生理功能之间的关系。

在测定技术上，也不需要复杂的仪器设备。

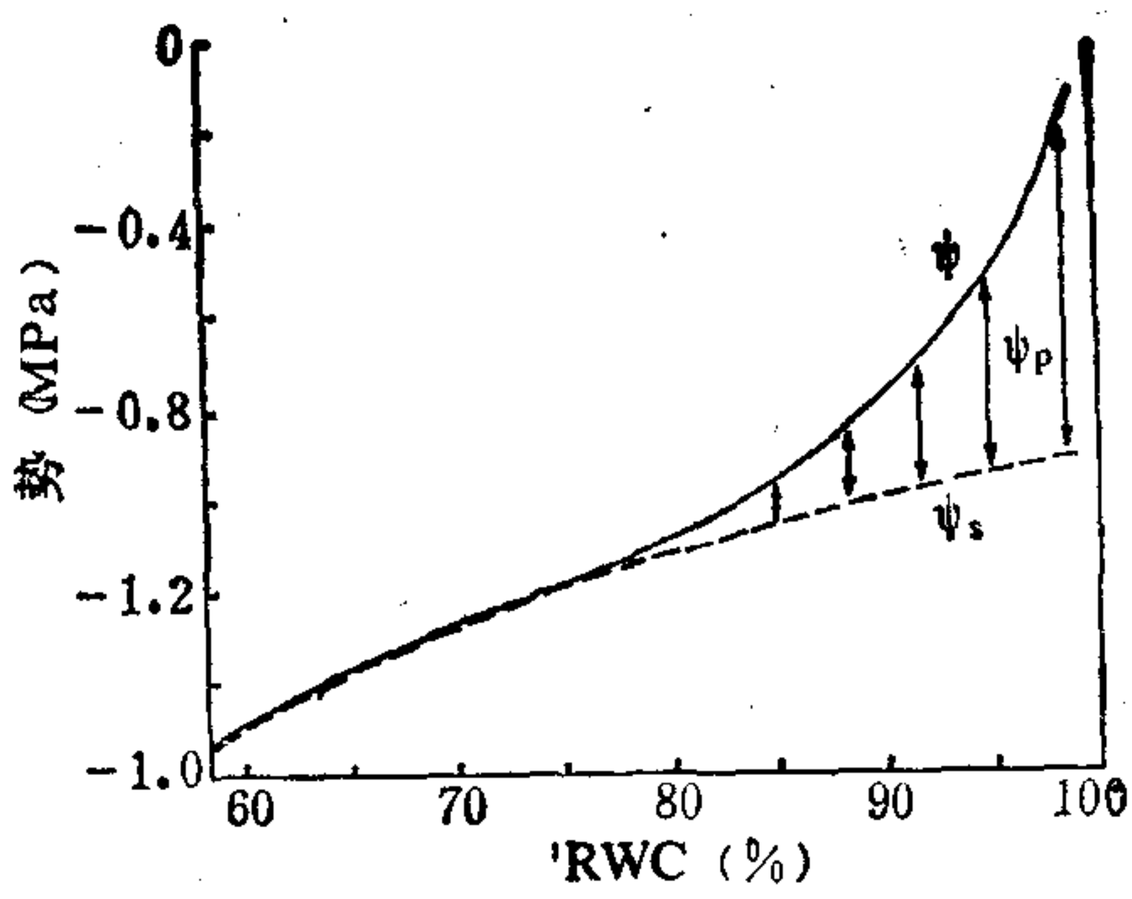


图 1—2　草本植物叶 ψ, ψ_s 与RWC之间的关系（ψ_p为正值）

(引自 T.C.Hsiao and E.Acevedo, 1974, Agri.Meteorology. 14：59—84)

相对含水量作为水分状况指标的缺点是：①充分紧张的植物组织在轻度失水时，RWC的变化没有水势敏感(图1—2)，RWC的微小变化会导致膨压和生理功能的明显改变。②充分紧张的组织重量很难测准，而且花费时间。

Smart和Bingham（1974）提出简化相对含水量的测定，免去组织干重的测定。计算如下：

$$RWC(\%) = \frac{W_f}{W_t} \times 100 \qquad (1—4)$$

但测定结果并不是真实的相对含水量。因而，使用并不普遍。

多数未经干旱锻炼的草本植物，供水良好时黎明前叶片水势值为－0.1—－0.2MPa，相对含水量接近100%。在阳光下，中午叶片水势值约为－0.9—－1.3MPa，RWC约为95—85%。当叶水势降至－1.3—－1.6MPa时，ψ_p接近于零，气孔关闭，出现萎蔫现象。水势降至 －3—－3.5MPa时，RWC约为40%，细胞迅速死亡。

水分饱和亏缺（water saturation deficit）也是常用的水分状况指标，按下式计算：

$$\text{水分饱和亏缺（WSD）} = \frac{W_t - W_f}{W_t - W_d} \times 100 \quad (1—5)$$

$$= 100 - \text{相对含水量}$$

4.渗透势（ψ_π） 渗透势取决于细胞中可渗透水量和渗透溶质的数量：

$$\psi_\pi = -\frac{RTn_s}{V_w} \quad (1—6)$$

式中n_s为渗透溶质摩尔数，V_w为可渗透水量，或溶剂水的体积，等于充分紧张组织中的总水量减去非渗透水量（或非溶剂水的体积）。由于绝大多数溶质存在于原生质中，所以，原生质中的束缚水及细胞壁和木质部的质外体水均为非渗透水或非溶剂水。

渗透势的数值明显地受环境条件（如光）和渗透调节能力的影响，在进行比较抗旱生理研究中是很重要的参数，但用作水分状况指标时，敏感性较差。充分紧张的细胞失水时，渗透势变化不大，然而对生理过程的影响却较大。

5.压力势（ψ_p） 物系中的水分承受外部压力而增加的

需要全本请访问 www.ertongbook.com