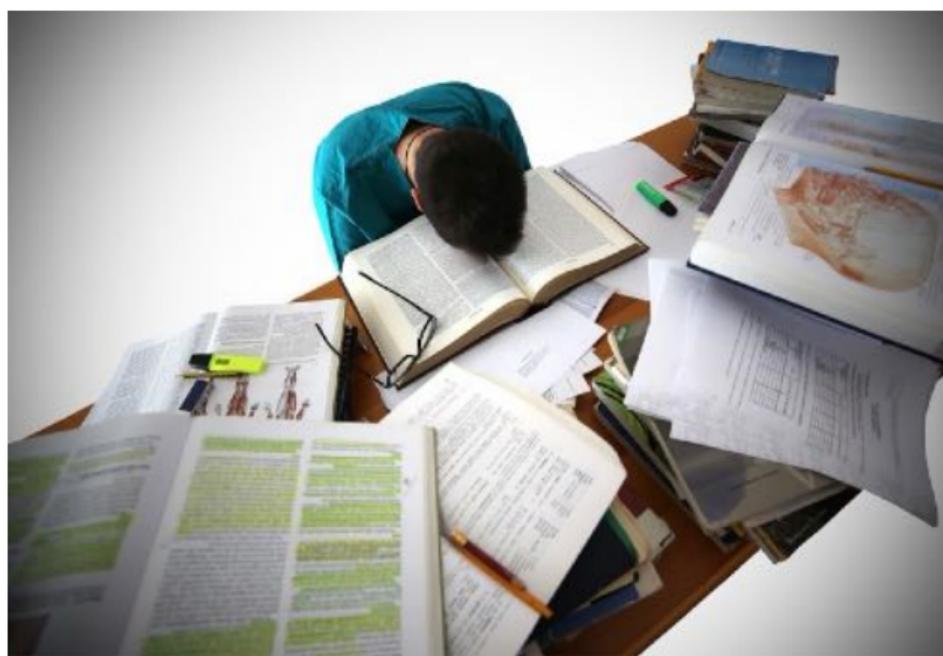


# 植物抗逆性生理

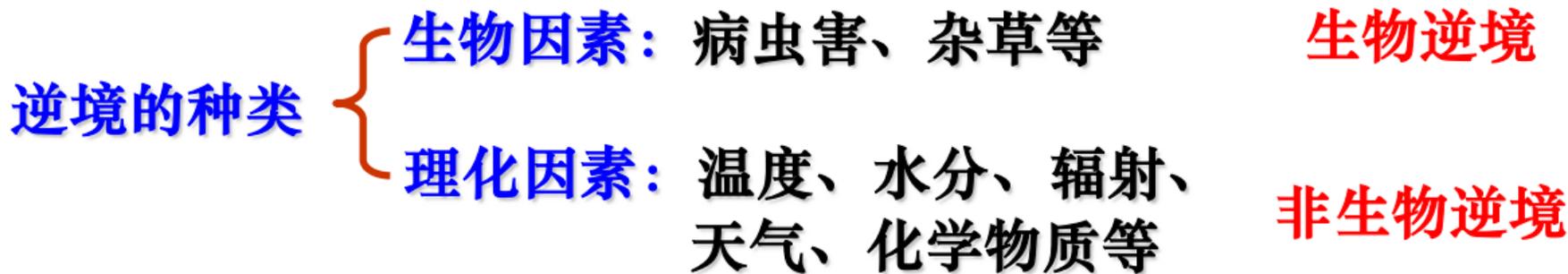
1. 逆境的种类与植物的抗逆性
2. 逆境对植物代谢的影响
3. 植物对逆境的适应
4. 植物抗逆性的获得及整体抗性
5. 抗寒性（自学为主）
6. 抗旱性（自学为主）



# What is stress?

# 1. 逆境的种类与植物的抗逆性

**逆境** (environmental stress) 指对植物生长和生存不利的各种环境因素的总和，又称**胁迫**。



## 植物的环境胁迫因素

物理类	化学类	生物类
干旱	元素缺乏	竞争
热害	元素过剩	抑制
冷害	低 pH	生化互作
冻害	高 pH	共生微生物缺乏
淹水 (涝, 渍)	盐碱	人类活动
光辐射	空气污染	病虫害
机械损伤	杀虫剂除草剂	动物危害
电伤害	毒素	有害微生物
磁伤害	生化互作物质	
风害		

# Definitions of stress in Plant Science

**Any factor that decreases growth and reproduction below a genotype's potential**

*Osmond et al (1987)*

**External conditions that adversely affect growth, development or productivity**

*Buchanan et al (2000)*

**Stressful environments are “less than optimal for plant growth”**

*Smith et al. (2010)*

**A disadvantageous influence exerted on a plant by external abiotic or biotic factors**

*Taiz and Zeiger (2010)*

**Changes in physiology that occur when species are exposed to extraordinary unfavorable conditions**

*Larcher (1980)*

**Deviations from normal average conditions of the plant**

*Leclerc (2003)*

# Definitions of stress in Plant Science

Any factor that decreases growth and reproduction below a genotype's potential

*G&R... which one?  
Potential... under what conditions?*

External conditions that adversely affect growth, development or productivity

*External only?  
Growth = devt = productivity*

Stressful environments are “less than optimal for plant growth”

*∴ Nearly all environments are stressful!  
Also, growth can lead to stress.*

A disadvantageous influence exerted on a plant by external abiotic or biotic factors

*Disadvantageous wrt what?  
External only?*

Changes in physiology that occur when species are exposed to extraordinary unfavorable conditions

*Physiology only?  
Only extraordinary conditions?*

Deviations from normal average conditions of the plant

*"Normal" ill-defined for highly bred agricultural species*

# Environmental stress physiology

"Optimal" is different for growth and reproduction

Growth can create stress

"Normal" or "ordinary" conditions are hard to define

**Plant environmental ~~stress~~ physiology**



**Plant environmental physiology**

## 植物抵抗逆境的方式：

**避逆性** (stress avoidance) 指植物通过各种方式避开或部分避开逆境的影响；

**抗逆性** (stress resistance) 指植物对逆境的适应和抵抗能力。

**耐逆性** (stress tolerance) 指植物在不良环境中，通过代谢的变化来阻止、降低甚至修复由逆境造成的损伤，从而保证正常的生理活动。

First distinguish *tolerance, resistance* and *avoidance*

*Avoidance*: stress-inducing **conditions** are avoided

*Resistance*: stress-induced **damage** is prevented

*Tolerance*: stress-induced damage does not impact **performance**

## low temperature

### *Avoidance*

winter-deciduous habit;  
annual species  
冬季落叶/一年生植物

### *Resistance*

supercooling prevents freezing  
低温下不结冰

### *Tolerance*

freezing occurs but  
membranes are protected  
植物结冰了但膜功能不受损伤

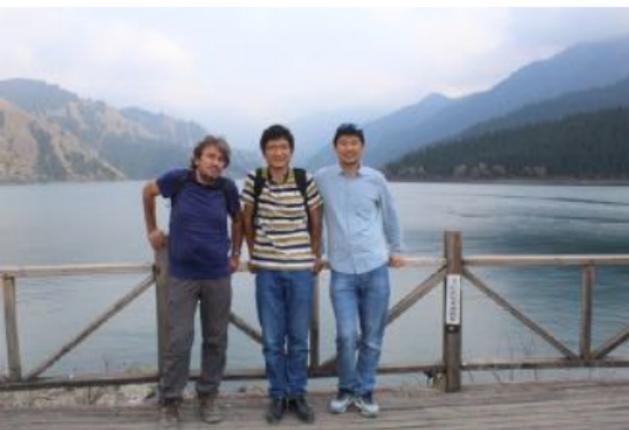
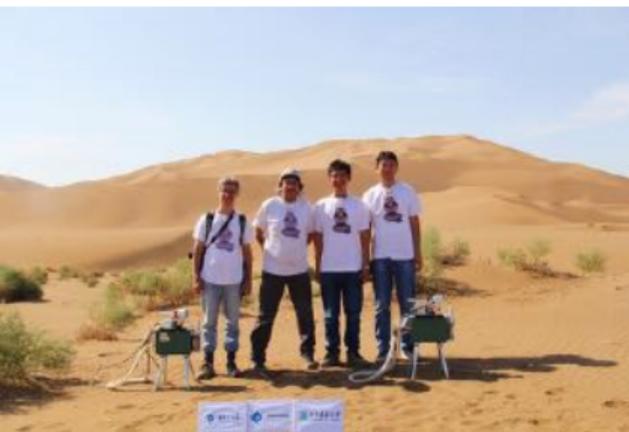
## low water availability

drought-deciduous habit;  
desert ephemerals  
干旱落叶/沙漠短命植物

stomatal closure prevents  
excessively low water potential  
气孔关闭，保持水势稳定

osmotic adjustment prevents  
dehydration despite low  
water potential  
渗透调节，组织失水







针叶树可以忍受 $-40^{\circ}\text{C}\sim-70^{\circ}\text{C}$ 的低温



# Resurrecting *Mohria*



## 2. 逆境对植物代谢的影响

### 1. 膜损伤

逆境引起膜相改变和膜结构破坏——①膜透性增大；  
②膜蛋白破坏；③膜上酶活性下降。

### 2. 活性氧伤害

逆境→活性氧 ( $O_2^{\cdot-}$ 、 $\cdot OH$ 、 $H_2O_2$ 、 $^1O_2$ 等) 累积→氧化膜脂、损伤生物大分子...

### 3. 代谢失调

- ① 水分代谢失调；
- ② 光合速率下降；
- ③ 呼吸速率改变；
- ④ 物质分解加强。

## 逆境引起的植物代谢失调：

**干旱**引起直接的水分胁迫；**低温、冰冻、盐渍、高温**引起间接的水分胁迫；

**任何逆境**均引起光合速率下降；

**冻害、热害、盐渍、涝害**引起呼吸速率下降；**冷害、干旱**时呼吸速率先升后降；**病害、伤害**呼吸速率显著增强，且PPP途径加强；

**各种逆境**下，物质的分解大于合成。

### 3. 植物对逆境的适应

1. 形态结构的适应

2. 生理适应

3. 交叉适应

# 1. 形态结构的适应

植物通过**形态结构的变化**来适应或抵抗逆境。



逆境下植物常见的**形态结构的适应性**变化有哪些？

- ▲根系发达、叶小、叶表蜡质层加厚——增强抗旱能力；
- ▲仙人掌的**肉质茎**——增强抗旱；
- ▲扩大根部通气组织、形成气生根——适应淹水；
- ▲生长停顿、休眠的**鳞芽**——抵抗低温、越冬...

## 2. 生理适应

——生物膜

——逆境蛋白

——抗氧化系统

——渗透调节

——植物激素

## (1) 生物膜与抗性

生物膜结构和功能的**稳定性**！

膜脂中碳链相对短、**不饱和脂肪酸多**时，植物的**抗冷性强**。

膜脂中**饱和脂肪酸**相对含量**高**(抗脱水能力强)，植物的**抗旱、抗热性强**。

## (2) 逆境蛋白与抗性

逆境条件诱导植物产生的、增强植物抗逆能力的特异性蛋白质统称为**逆境蛋白**(stress proteins)。

——热激蛋白

——低温诱导蛋白

——病程相关蛋白

——渗透调节蛋白

—— **热激蛋白** (heat shock protein, HSP)

植物在高于正常生长温度 (  $10\sim 15^{\circ}\text{C}$  ) 刺激下诱导合成的新蛋白称**热激蛋白 / 热休克蛋白**。

**热激蛋白的功能：**防止蛋白质变性、维持和恢复原有的**空间构象和生物活性**，增强植物的抗热性。

## ——低温诱导蛋白

植物经过低温处理后重新合成的一些特异性蛋白质，称为**低温诱导蛋白**（low-temperature-induced protein）/**冷响应蛋白**（cold responsive protein）/**冷激蛋白**（cold shock protein）。

**冷激蛋白的功能**：减少细胞失水和**防止细胞脱水**的作用，有助于提高植物对冰冻逆境的抗性。

## —— 病程相关蛋白

**病程相关蛋白**（Pathogenesis related protein, PR）是植物受到病原菌侵染后合成的一类参与抗病作用的蛋白质。

如**几丁酶**和 **$\beta$ -1, 3-葡聚糖酶**，能够抑制病原真菌孢子的萌发，降解病原菌细胞壁，抑制菌丝生长。

**$\beta$ -1, 3-葡聚糖酶**分解细胞壁的产物还能诱导与其它防卫系统有关的酶系，从而提高植物抗病能力。

## ——渗透调节蛋白

植物在干旱或盐渍条件下合成的参与渗透调节的蛋白质称为**渗调蛋白**（osmotin）。

**渗调蛋白的功能：降低细胞的渗透势**和防止细胞脱水，有助于提高植物对**盐碱和干旱胁迫**的抗性。

### (3) 抗氧化防御系统

—— 保护酶系统、抗氧化物质（非酶促系统）

**超氧化物歧化酶 (SOD)** -- 使 $O_2^{\cdot-}$ 发生歧化反应，  
生成 $O_2$ 和 $H_2O_2$ ；

**过氧化物酶 (POD)** -- 催化过氧化物的分解；

**过氧化氢酶 (CAT)** --  $H_2O_2 \longrightarrow H_2O + O_2$

## ——抗氧化物质（非酶促系统）

如**抗坏血酸**（Asb）、还原型谷胱甘肽（**GSH**）、**维生素E**（**V<sub>E</sub>**）、**类胡萝卜素**（**Car**）、**巯基乙醇**（**MSH**）、**甘露醇**等，是植物体内<sup>1</sup>O<sub>2</sub>的**猝灭剂**。

植物体内的一些次生代谢物如**多酚**、**单宁**、**黄酮类**等，可有效地清除O<sub>2</sub>·<sup>-</sup>。

#### (4) 渗透调节与抗逆性

水分胁迫时植物体内**主动积累各种有机和无机物质**来提高细胞液浓度，降低渗透势，增强细胞持水能力，从而适应水分胁迫环境，这种现象称为**渗透调节**（osmoregulation / osmotic adjustment）。

渗透调节是在**细胞水平**上**通过代谢**来维持细胞的正常膨压。

## —— 渗透调节物质的种类与作用

**一是在无机离子：**  $K^+$ 、 $Na^+$ 、 $Ca^{2+}$ 、 $Mg^{2+}$ 、 $Cl^-$ 、 $NO_3^-$ 、 $SO_4^{2-}$ 等，累积在液泡；

**二是有机溶质：** 主要是脯氨酸、甜菜碱（偶极含氮化合物）、可溶性糖、甘露醇、山梨醇、多胺等，主要累积在细胞质。

干旱条件下，脯氨酸累积速度快，水分胁迫解除后，脯氨酸消失也快；甜菜碱累积速度慢，水分胁迫解除后，甜菜碱降解缓慢。

脯氨酸在抗逆中的作用：

——维持细胞的渗透平衡，防止失水；

——与蛋白质结合能增强蛋白质的水合作用，稳定蛋白质的结构与功能；

——逆境下物质分解加快，脯氨酸的形成也消除了底物分解产生的氨的毒害。

## (5) 植物激素与抗性

### ——ABA、ETH

**多种逆境**（低温、高温、干旱、盐碱...）促进**ABA**的**大量合成**—→**气孔关闭**—→减少植物失水—→增强植物抗逆性；

**逆境**（高温、干旱、伤害...）促进**ETH****大量合成**—→**器官**（叶片等）**脱落**—→维持植物水分平衡—→增强植物抗逆性（包括抗病性等）。

### 3. 交叉适应与抗性

植物经历某种逆境后，能增强其对另一些逆境的抵抗能力，这种对不良环境间的相互适应作用称为**交叉适应**（**cross adaptation**）。

交叉适应的作用物质——**ABA**（逆境激素）。

外施**ABA**或生长延缓剂能提高植物对多种逆境的抗性。

## 4 植物抗逆性的获得与整体抗性

### 1. 植物的整体抗逆性

### 2. 植物整体抗性的获得途径

## 1. 植物的整体抗逆性

植物应对**自然环境**变化的过程——**适应**

应对**人工环境**变化的过程——**驯化 / 锻炼**

植物的整体抗逆性——植物在生长发育过程中具有**由基因控制的、能够抵抗各种环境胁迫的能力**。

## 2. 植物整体抗性的获得途径

——自然进化

——品种改良

自然进化（自然选择）：基因突变、杂交

品种改良（人工选择）：杂交、诱变（物理、化学）、转基因。

## 5 寒害生理与植物抗寒性

### 5.1 冷害的概念及伤害类型

### 5.2 冷害引起的生理生化变化

### 5.3 冷害的机制

### 5.4 低温下植物的适应性变化

### 5.5 提高植物抗寒性的途径

## 5.1 寒害的概念及伤害类型

### ——冷害和冻害

#### 1. 冷害 (chilling injury)

指0°C以上低温对植物所造成的危害。

伤害类型：

- ①直接伤害 ——短时间内出现伤斑及坏死。如禾本科植物遇冷害后很快出现的芽枯、顶枯等现象。
- ②间接伤害 ——几天之后才出现组织柔软、萎蔫等。

## 2. 冻害 (freezing injury)

指冰点以下低温使植物组织内结冰引起的伤害。

伤害类型：

①胞间结冰 ——原生质脱水、机械损伤、融冰伤害

②胞内结冰 ——损伤生物膜、细胞器和衬质结构

## 5.2 冷害引起的生理生化变化

### 1. 细胞膜系统受损、物质代谢失调

冷害导致细胞膜透性增加

### 2. 根系吸收能力下降

低温下——呼吸减弱、根生长受抑、物质（如水分、矿质等）流动性降低

...—→植物**失水大于吸水**—→植株萎蔫、干枯

### 3. 光合作用减弱

低温使叶绿素合成受阻、光合酶活性低，光合速率下降。

### 4. 呼吸代谢失调

冷害引起植物呼吸速率**先升高后降低**；

长时间的低温引起氧化磷酸化解偶联、积累乙醛、乙醇等有毒物质。

## 5.3 冷害的机制

1. 膜相改变 ——由液晶相转变为**凝胶相**
2. 膜结构损坏 ——引起代谢紊乱，导致死亡

## 5.4 低温下植物的适应性变化

### 1. 含水量降低

自由水/束缚水比例下降；

### 2. 呼吸减弱、抗逆性增强；

凡是代谢强度弱的植物，其抗逆性强；

### 3. 脱落酸含量增高，生长停止，进入休眠；

#### 4. 保护物质累积

在温度下降过程中，一些**大分子物质水解加强**，使细胞内**可溶性糖**（葡萄糖、蔗糖等）含量增加；

**脂肪**集中在细胞质表层，防止原生质过度脱水；

#### 5. 低温诱导蛋白形成

降低细胞液的冰点，缓解细胞质的过度脱水。

## 5.5 提高植物抗寒性的途径

### 1. 低温锻炼（驯化）

温室育苗：移栽前，揭膜或通风降温（至 $10^{\circ}\text{C}$ 左右，1~2天），再移入大田可抵抗 $3\sim 5^{\circ}\text{C}$ 的低温；

### 2. 化学诱导

ABA、生长延缓剂等均能提高植物的抗冷性；

### 3. 合理施肥

适当增施磷、钾肥、厩肥，少施或不施速效氮肥

### 4. 选育抗寒品种

杂交育种、细胞工程、基因工程等。

## 6 干旱生理与植物抗旱性

### 6.1 旱害及其类型

### 6.2 干旱对植物的伤害

### 6.3 干旱伤害的机理

### 6.4 植物抗旱类型及特征

### 6.5 提高植物抗旱性的途径

## 6.1 旱害及其类型

### 1. 旱害的概念

旱害 (drought injury) ——土壤缺水或大气湿度过低对植物造成的危害。

### 2. 干旱的类型

土壤干旱、大气干旱（高温、强光）、生理干旱（土壤溶液离子浓度过高、土温过低、土壤缺氧）

## 6.2 干旱对植物的伤害

1. 细胞膜结构破坏
2. 生长受到抑制
3. 光合速率降低
4. 正常代谢破坏——物质分解大于合成，ABA、ETH大量合成
5. 体内水分重新分配——老叶枯萎、花果脱离落
6. 原生质机械损伤

## 6.3 干旱伤害的机理

### 1. 机械损伤学说

**细胞脱水**时，细胞壁与原生质粘连在一起收缩，细胞壁坚硬、收缩程度有限，原生质继续收缩而损伤；

**细胞复水**时，细胞壁吸水及恢复原状的速度快于原生质，粘连在细胞壁上的原生质被撕裂，导致细胞死亡。

## 2. 蛋白质变性学说

**干旱**导致蛋白质失水，使蛋白质相互靠近、相邻肽链外部的-SH形成二硫桥键（**-S-S-**）；

**复水**时，肽链松散，而-S-S-不易断开，蛋白质的空间构象不能复原，导致蛋白质变性失活。

## 6.4 植物抗旱类型与特征

植物对干旱的适应和抵抗能力称为抗旱性（drought resistance）。

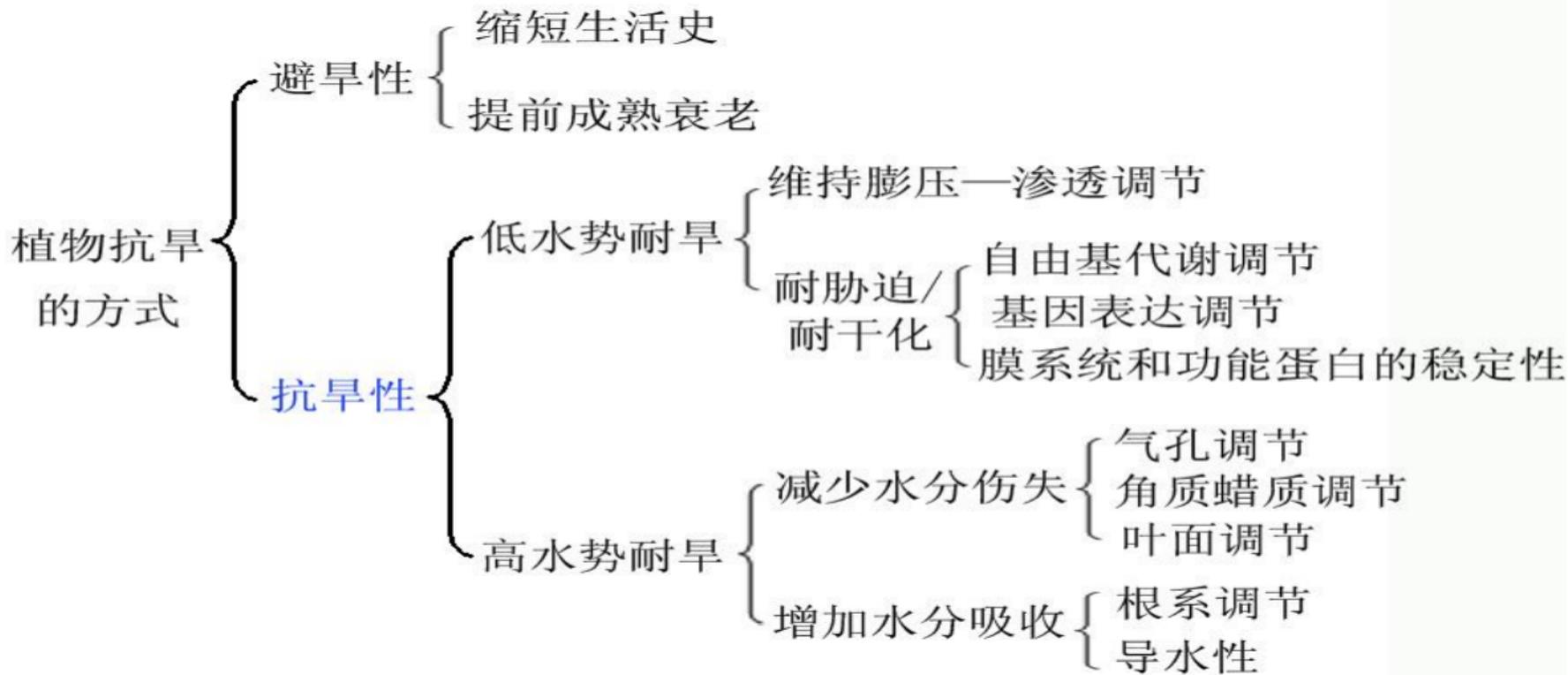
### 1. 植物抗旱类型

①避旱型：调整或缩短**生育期**“逃避”干旱季节

②耐旱型：在干旱条件下仍**保持一定程度的代谢**活动而避免受到永久伤害。

植物抗旱的方式

## 植物抗旱的方式:



## 2. 抗旱植物的特征

### (1) 形态特征

叶片小而覆盖物多、根系发达——**节流、开源**

### (2) 生理特征

①原生质浓、**渗透势**低；②**渗透调节**能力强；③**水合补偿点**低（ $P_n=0$ 的含水量）；④ **ABA**合成快。

## 6.5 提高植物抗旱性的途径

### 1. 抗旱锻炼（驯化）

种子萌发期或幼苗期**干旱处理**；

生产中的**“蹲苗”**、**“搁苗”**、**“饿苗”**等。

### 2. 合理施肥

**增施P、K**，控制**N肥**；

**补充Ca<sup>2+</sup>、Zn<sup>2+</sup>**等。

### 3. 施用生长延缓剂和抗蒸腾剂

**生长延缓剂**：CCC、Pix、MeJA (~ABA) ...

**抗蒸腾剂**：脂肪醇、塑料乳剂等。

### 4. 集水、节水、调水，发展旱作农业

如按**需水规律**灌溉、分区**交替灌溉**、滴灌、**覆膜保墒**等。

## 其他抗性生理（自学）

- 盐碱
- 光胁迫（强光、弱光、紫外线）
- 高温胁迫
- 环境污染（大气、土壤、水体等）

## 本章内容提要

逆境(胁迫)是对植物生长和生存不利的各种环境因素的总称，包括非生物逆境和生物逆境。逆境往往引起细胞脱水，生物膜破坏，代谢紊乱。植物可通过避逆性和耐逆性两种方式来抵抗逆境。

植物对不良环境间的相互适应作用,称为交叉适应(交叉忍耐)，交叉适应的作用物质可能是ABA。植物在逆境条件下，调控相关基因表达和生理反应等以增强对逆境的抵抗。

