

DOI:10.13718/j.cnki.zwyx.2023.03.001

论植物死亡

丁伟¹, 张贺翠²

1. 西南大学 植物保护学院; 重庆 400715;
2. 西南大学 农学与生命科学学院; 重庆 400715

摘要: 植物的死亡即一株植物生命活动的终结, 具有完结性和不可逆性, 可分为正常死亡和非正常死亡。无论是正常死亡还是非正常死亡, 都意味着生命意义的丧失, 而且有其经济、社会乃至生态的属性。植物的正常死亡是植物生命活动规律的必然, 而植物的非正常死亡则是有多种原因, 大规模、持续性的植物非正常死亡将会给农、林业带来严重的损失, 也可能会给生态、气候和环境带来极大的影响。植物非正常死亡的原因及机制探究, 以及如何避免植物的非正常死亡已经成为现代生命科学、农业科学和植物医学的重要科学问题。本文论述了植物死亡的概念、死亡的判断标准、死亡的原因、死亡的过程与机制等, 从避免植物非正常死亡的角度分析了植物健康管理的意义, 呼吁人们积极探索避免植物非正常死亡的有效措施, 把消除导致植物不健康及非正常死亡的因素、避免植物的非正常死亡当作植物医学最为重要的事业。

关键词: 植物健康; 植物死亡; 植物死亡标准;
植物死亡机制; 植物健康管理

中图分类号: Q945.48

文献标志码: A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



文章编号: 2097-1354(2023)03-0001-15

Discuss on Plant Death

DING Wei¹, ZHANG Hecui²

1. College of Plant Protection, Southwest University, Chongqing 400715, China;
2. College of Agriculture and Life Sciences, Southwest University, Chongqing 400715, China

Abstract: The death of a plant is the end of the life activities, which is terminate and irreversible, and can be divided into normal death and abnormal death. Whether it is normal death or abnormal death, it means the loss of the meaning of life, and has its economic, social and ecological attributes. The normal death of plants is the inevitable result of the law of plant life activi-

收稿日期: 2022-07-05

作者简介: 丁伟, 教授, 主要从事天然产物农药、植物健康调控研究。

ties, while the abnormal death of plants has multiple causes. Large-scale and sustained abnormal death of plants will cause serious losses to agriculture and forestry, and may also have a great impact on ecology, climate and environment. The cause and mechanism of plant abnormal death and how to avoid it have become important scientific issues in modern life science, agricultural science and phytomedicine. This paper discusses the concept of plant death, the criteria for judging death, the cause of death, the mechanism of death and the measures to avoid abnormal death, analyzes the significance of plant health management from the perspective of avoiding abnormal death of plants, calls on people to actively explore the effective mechanism to avoid abnormal death of plants, and regards eliminating the factors that lead to unhealthy and abnormal death of plants as the most important cause of phytomedicine.

Key words: plant health; plant death; plant death standard; plant death mechanism; plant health management

植物是有生命的,其生命的意义在于能够适应环境,制造、积累和传递能量及有机物质,是自然界生命世界中最为重要的生产者,为人类、动物和微生物提供基本的生存物质;植物是有生命的,其生命的基本特征是遗传、生长、繁衍、死亡,周而复始,生生不息;植物是有生命的,其生命的价值是绿色创造者、环境美化者、生态构筑者,系统维护者^[1].呵护植物健康,满足其需求,治疗其疾病,让其更好地完成生命周期,更好地体现其生命的价值,避免其死亡是人类的基本责任,也是植物医学和植物医生的重要使命^[2].但我们却不得不经常面临植物的死亡问题,特别是非正常死亡的大面积发生.植物死亡带来的不仅是一株植物生命的完结,更重要的是会给人类带来严重的影响,给生态环境带来极大的伤害.如在2010年,干旱引发了美国的白杨枯死,严重影响了科罗拉多州以及美国西部和加拿大部分地区约17%的白杨森林,引发了一系列的生态问题^[3].这种事件不仅仅发生在北美,在世界范围内,干旱和高温气候导致的森林大面积死亡事件屡见不鲜.2022年重庆发生的连续高温天气,导致了山体树木、行道树、园林花卉和农田作物等植物的大量死亡,造成了严重的经济损失.这些大面积的植物死亡事件不仅影响生态平衡,也会对人类社会产生严重影响,例如,降低空气质量、破坏土壤结构、减少水资源等.实际上,因为生物因子(如物种组成、种内和种间竞争、植物自身的衰老、人类活动和病虫害等)和非生物因子(如阳光、温度、水、空气、土壤等)导致的植物的非正常死亡是一种普遍现象,几乎随时都在发生.近5年来,我国农作物病虫害年均发生面积4.3亿 hm^2 、每年仅因病虫害导致的植物死亡造成的损失十分惊人^[4].如何维护植物的正常生长,充分展示植物的基因潜力,避免不正常死亡,已经成为人们关注的一个重要的科学问题.在植物生长过程中,植物一般会处于健康状态或者亚健康状态,极端的情况才是死亡状态.植物医学的责任是保障植物的健康,减少亚健康,消除病态,避免植物的非正常死亡.但鉴于植物的特殊性,什么状态才算是死亡,其死亡的标准是什么,目前还没有很好的界定;植物死亡的原因、过程以及机制等也没有很好地深入探究.本文尝试就这些问题进行分析和讨论,以引起人们对植物死亡问题的重视,能够自觉地从如何避免和预防植物非正常死亡的角度进行植物的健康管理.

1 植物死亡的概念

1.1 关于死亡

生物学概念中,死亡(death)即是一个生命体的终结,意指维持一个生物存活的所有生物学功能和属性的完全丧失,且不可逆转的终止.

《系统医学原理》认为死亡是内稳机制(internal stability mechanism)以及相应的内稳态(homeostasis)整体的消失或崩溃.死亡是生命的基本特征之一,是自然循环链中的一个环节,是活的世界变化中的必然.没有死就没有生,死亡后系统的遗产是其他既有或者新生事物的相应材料^[5].

从一般意义上理解,死亡对于一个生命体来说是可悲的,任何生物都有畏惧死亡和逃避死亡的本能,但任何生物都不得不面临死亡.对于那些不该死亡的生命体来说,由于他们尚没有完成生的使命,当他们面临死亡威胁的时候,他们会尽全力挣扎,努力找回生的希望,这是一个自然的程式,充满了各种可歌可泣的故事.人类更能理解生死的意义,无论是对自己还是对别的个体,避免死亡,拯救生命,哪怕有一丝希望,也不轻言放弃.

我们这里讨论的死亡是一个生命体的结局,其含义不同于物种的灭绝,物种灭绝意味着这个物种的不可再生性地消失或者不复存在,是个体死亡导致群体灭亡的最终结局.一个瑞典和英国研究团队发表于《自然—生态与进化》的一项研究显示,自18世纪中叶以来,人类活动平均每年导致两种以上植物从地球上消失,从1753年到2018年,有571种植物灭绝^[6].这是我们要关心重视植物死亡问题的另一个重要原因,因为物种的灭绝是个体死亡所带来的极端结果.

1.2 关于植物的死亡

在生命的意义中,有生就有死,但植物的生命意义似乎超越了简单的生死.正常情况下,植物个体或者细胞,生生不息,无论是茂密深林的参天大树,还是离离原上的无名小草,它们或者落叶,或者枯枝,以特殊的方式应对着自然,看似枯萎凋零了,但生命还在.从伦理和人文的角度讨论植物的死亡,意义不大.我们关注的是在一些因素的影响下,许多不该死亡的植物,却失了天命甚至夭折这一现实问题.

植物的死亡是指一株植物其一切生命特征都丧失了,而且永久性不可逆转,最终变成无生命特征的物质^[7].一般草本植物的死亡,会干枯残败;木本植物死亡,会形成木材,虽然仍然会有物体的存在,但其已没有任何生命特征.无论什么植物,死亡后在微生物的作用下,结合合适的温湿条件,最后都会腐烂,转变成基本元素,回归自然^[8].

植物的生命周期包括种子的萌发、植株的生长发育、开花、结果、衰老和死亡等几个阶段.植物的死亡主要分为正常死亡和非正常死亡^[7].植物的正常死亡(normal death)是植物生命周期的最后一个阶段,其完成了一系列生命过程,达到了基因表达的最终目的,因衰老而死亡,这有其重要的自然生态意义,是自然循环发展的必然,如果植物都不死亡,自然界就将崩溃.绝大多数植物的寿命是有限的,它的机体到了一定年限就会衰弱,自身也会分泌有害物质,导致自然死亡,属于正常死亡.

植物的非正常死亡(abnormal death),也称非自然死亡(unnatural death)是指植物在生长发育过程中,受到了各种不良环境因素的影响,包括各种病害、虫害、自然灾害、污染和人为因素等,导致本该正常生长的植物出现病态而导致的死亡.非正常死亡可发生在植物生命周期的任何一个阶段,即使在衰老的过程中,由于受各种因子的影响而表达出了非自然死亡,这也是非正常死亡^[9].植物受各种生物因子和非生物因子的影响和伤害,出现各种病害导致的植株死亡,属于非正常死亡;多年生或者一年生植物的生命周期内,本该正常生长的植物受到了内因或者外因的作用,不能完成其生活史,半途夭折而失去天命,是典型的非正常死亡.

一年生植物(annual plant)受其寿命的影响,如玉米、水稻、花生、豆类等一年就完成其生命周期,要通过植株死亡来度过不良环境;两年生植物(biennial plant)虽然可以跨年,但仍是

一个生命周期,只是把生命周期的阶段分配到两年的不同季节中,完成了开花结实的生育过程后,也会衰老死亡,如小麦、油菜等^[7];多年生植物(perennial plant),如木本植物,理论上可以寿命很长,例如,我国贵州省福泉市黄丝镇李家湾一棵古银杏树已经有5 000年的历史,而在瑞典的一个国家公园发现的一棵欧洲云杉的根系至少已经有9 500年历史^[10],这些树木可以千年、万年的存在,生命之树常青^[11].对于植物正常生命周期的死亡有其生物学意义,因为他们已经完成了繁衍后代的使命,要把不能适应的形态死去,以种子的形态来换得新生;而参天大树已经有了应对各种生存挑战的对策,如果突然死亡,或者是一年生的植物正处在生长期时的死亡,还没有完成其开花结果的使命,就出现了死亡,这些都可以理解为植物的非正常死亡^[7].

本文重点讨论的是植物的非正常死亡,因此,植物正常生命过程中表现出死亡的一些理论这里不做论述.

2 植物死亡的判断

2.1 判断植物死亡的三要素

判断一个生命体是不是已经死亡是一件非常严肃的事情.比如人体,脑死亡和心脏停止跳动都意味着死亡,可是,把一个心脏停止跳动但是脑还没有死亡的人判定为死亡,将是最大的医疗事故;而脑已经死亡,身体的其他器官虽然还有生命体征,实际上已经意味着一个人生命的终结.1968年,人类成功地进行心脏移植的第2年,美国哈佛大学医学院将人死亡的标准由原来的“心脏停止跳动”改为“脑死亡”^[12].

植物没有大脑,植物死亡的标准是什么,目前几乎找不到相应的定义.当一个植物体的根、茎、叶、花、果实等所有器官都没有活力,而且这种活力也没有恢复的可能,就可以理解为这株植物已经死亡了.从这个意义上讲,植物的死亡要素应包括以下几个方面:一是系统性的生命特征的丧失,不能吸收水分和营养,不能进行光合作用,不能进行呼吸作用;二是植物组织细胞的完全死亡,组织器官整体出现不可逆的坏死;三是无论采取什么措施,也无法恢复其生命活动,这3种情况都存在就意味着植株的完全死亡.

判断一株植物是不是死亡的三要素:一是能不能进行光合作用;二是能不能传导水分;三是组织细胞有没有活力.

以上3个要素都具备,说明这个植物已经死亡;只有一个要素或者两个要素具备,则一般不能确定为植物的死亡,如冬季植物叶子完全脱落,不进行光合作用,如果给与温度和光照,植物就会复苏;关于组织细胞活力,要进行全面判断,局部的细胞没有活力,也不能判断植物死亡,而应该从根、茎、叶各个组织进行判断,各个组织都没有活力了,就意味着这株植物死亡了.

2.2 判断植物死亡的基本程序

植物的死亡在外观和内在都有表现.外观的表现最为典型的是失绿,内在的特征最为典型的是失水.

判断植株死亡的基本程序:

1)观察植物的外观表现.同周边正常的植物相比,该植物是否有植株干枯、组织坏死、叶色脱落、茎秆受伤等现象.

2)进行基本的物理判断.可以先掰断或剪断植物的枝条,看看横截面是否还有水分和颜色,如果还有较多的水分,里面的颜色比较鲜艳,表明植株还是有生命活力;然后要看茎秆和枝条里面是否干透,用剪刀在茎干上刻一刀,看一下表皮层是不是已经变得干褐,如果没有任何绿

色,已经褐变,那就意味着这里的组织已经死亡.

3)观察植株的根系活力.如果植株的根系腐烂或者干枯程度不深,那就可能还具有生机,如果根系腐烂很严重,没有一点活力迹象,那就说明已经死了.

4)测量植物的生理指标.死亡的植物测不出任何的生理指标,没有呼吸量,没有光合作用能力等.

2.3 植物死亡判断的几种特殊情况

2.3.1 植株的死亡

1)针对一年生或二年生的植物,在开花结实后,整体植株衰老枯竭,失去了生命力,这是正常的死亡.

2)植株个体局部个别细胞没有死亡(如枝条、块茎、叶片),在自然情况下,不会因为这些细胞或者组织的存活而导致原植株的复活,就可以算作原植株的死亡^[13].

3)通过克隆、扦插或者无性繁殖等形式获得了新个体,但原植株已经死亡的,仍判断原植株为死亡^[14].

4)一株植物死亡后,其种子携带着基因,在一定条件下,种子萌发又表达出新的个体,这实际是一个新的生命体的诞生,而原来的植株已经死亡.如尽管土豆一直一代代地无性生殖下来,但是当收获之后,这棵土豆植株已经死亡了^[15].

2.3.2 植株未死亡

1)当遇到极端天气或者极端伤害,整个植物地上部分都枯萎了,但根部没有死,过一段时间又可以长出新的植株.

2)整株植物叶子变黄脱落,甚至某些枝条出现坏死现象,但植株个体在一定条件下,仍可以抽芽长出新叶,或者从根部发出新芽来,说明生命得到了延续,这株植物没有死.

3)植株处于休眠状态,虽然看不出明显的生机,但遇到合适条件后仍可以焕发生机.

3 植物死亡的类型

3.1 导致植物死亡的胁迫因子

一株自然的或者栽培的植物,要完成其整个生命周期,保障其正常的生命活动,必须有空气、水分、养分和阳光,还特别需要合适的土壤^[7].植物能不能正常生长发育,确保其生命力的旺盛,还需要各种因素的协调作用.无论哪种因素出了问题,超过了一定的阈值,都有可能导致植物的死亡^[16].在植物医学领域,植物的非正常死亡通常伴随着病因,植物先是生病,然后才是死亡,在植物与各种病因相互博弈的过程中,植物战胜了病魔,就可能焕发青春,植物战胜不了病魔,就将面临死亡^[17].导致植物死亡的因子又叫胁迫因子(stress factor),在植物医学上可以把这些因子叫做致病因子,一般分为生物因子、非生物因子、生态因子和人类影响因子等^[18].主要的致死因子见图1所示.

植物体是一个开放系统,决定植物健康生长的因素包括长期进化形成的遗传潜力和环境胁迫.植物在环境压力下,不断地激发自身潜力,以抗御各种灾害.在逆境条件下,植物通过信息传递的变化将发育水平、细胞和代谢水平、基因表达水平整合在一起,使植物在整体上对环境胁迫做出应答^[19].当植物能够有效克服致害因子,就将适应并生存,当不能克服致害因子的伤害,或者受到伤害后不能及时修复,那么植物就将面临生命危险,最终导致死亡.

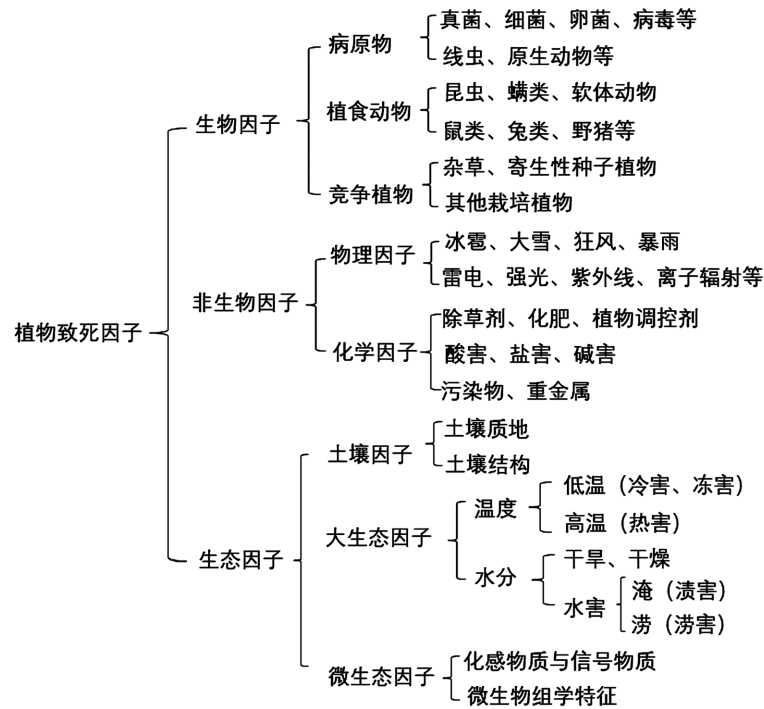


图1 植物致死因子的种类

3.2 植物死亡的类型

植物死亡的一些基本类型见表1.

表1 植物死亡的主要类型及原因

死亡类型	主要原因	主要表现	主要机制	备注
1 困死	土壤因子、营养因子等导致根部环境不适，根系发育受阻，水分和营养吸收困难	生长不良，发育受阻，引发其他疾病、枯萎	能量物质不能产生、基础代谢不能进行、组织器官受到伤害	不适合植物生长的环境条件都会导致植物困死
2 旱死	水分严重亏缺，土壤、大气及生理干旱	叶片失水、气孔关闭、植株萎焉、整株干枯	改变了膜结构及透性，破坏植物正常代谢，造成机械性损伤等	
3 淹死	水分过多产生渍害，水量过多产生涝害	根呼吸受阻、根系受伤、根腐烂，淹没部分或者全部植株，正常生理过程紊乱	液相缺氧，呼吸受阻；饥饿胁迫，有害产物伤害，自由基伤害等	叶片或者生长环境中湿度过大会导致病害致死
4 热死	温度过高，热害	过度蒸腾、植物萎焉	高温抑制光合作用、酶系变性、毒素积累、蛋白质分解等	热和干燥可联合发挥作用；热也可以和高湿联合发挥作用
5 冻死	冰点以上连续低温产生冷害，冰点以下连续低温产生冻害	冷害：表面损伤，水渍状坏死，脱水萎焉，褪色，加速衰老等； 冻害：叶片像烫伤一样，细胞失去膨压，组织柔软，叶色变褐，干枯死亡	冷害：植物生理活动受到抑制和失调，导致植物受伤、死亡； 冻害：胞间与胞内结冰，巯基减少，二硫键增多，膜伤害等	冻害和冷害都有时间效应

死亡类型	主要原因	主要表现	主要机制	备注
6 饿死	植物必需的营养元素缺失	缺素症,严重缺失出现抵抗力下降,生命活动不能进行	不能进行正常的光合作用和代谢活动,没有抗逆和抗病能力	大中微量元素在影响植物健康方面作用是一样的
7 撑死	营养不平衡,一种或多种元素过分吸收,盐害	植株体内一些元素含量过高导致代谢紊乱、生长受阻、畸形、枯死	生理代谢紊乱、渗透性改变、离子失调、膜透性改变	
8 病死	病原物侵染	组织受伤、畸形、腐烂、不能正常吸收水分和营养	直接竞争营养,毒素伤害,物理伤害,破坏光合和呼吸作用	
9 毒死	化学药剂、污染物伤害	叶片枯焦、产生枯斑、畸形、枯萎	破坏叶绿素,影响光合作用,破坏呼吸系统,破坏酶系统,膜伤害、组织器官伤害等	
10 老死	组织器官衰竭	整体生命活力下降、器官功能衰竭	基因调控,细胞程序性死亡(PCD)	
11 伤死	机械伤害,虫害咬食、冰雹、风、雷、电、火灾等	缺刻、空洞、断裂、干枯、枯焦	组织器官受伤,正常生命活动受阻	

3.3 导致植物死亡的原因分析

3.3.1 土壤因素一般导致植物困死

植物是不能移动的,一旦定植,就把自己的生命活动建立在了自己根系所能涉及的这片土地上.因此,土壤是植物健康生长的第一要素,同样也是导致植物不健康生长的关键.在植物生活的全过程中,土壤具有能供应与协调植物生长发育所需的水分、养分、空气和热量的能力,因此土壤是植物生长的基础,土壤性质、成分、pH值、密实度、水分状况、通气状况和营养状态以及根际微生物均会影响植物的生长发育和健康状况^[20].例如,土壤缺氧或者水分过多可以导致植株根部厌氧呼吸、根系腐烂,影响植株的正常生长和吸收养分,最终导致植株死亡.无论是种子萌发后的生根发芽、移栽,还是嫁接,当植物遇到与自己基本生长规律不符的土壤条件后,就可能会慢慢死亡.

土壤的酸碱性及有机质含量对植物的生长发育影响显著.主要表现在直接影响和间接影响两个方面,间接影响主要是通过对土壤物理、化学及生物学特性的影响而影响植物生长,直接影响主要表现在对植物外观形态、物质代谢、生长发育以及品质和产量等方面产生的作用^[20].在新开垦或者新修复的土地上,很多是新填土,此时土层或过于密实或过于疏松,未经过必要的自然熟化,土壤中固、液、气三相流动混乱,对栽培植物来说很难正常成活^[21].盐渍化的土地会造成作物脱水,随后抑制作物的呼吸作用,降低作物的免疫力,从而提高染病的几率,同时盐渍化的土地会导致作物出现长势弱、发黄、发蔫等缺素症状,严重时整株枯死.

3.3.2 水分因素导致植物早死或者淹死

水是生命之源,也是植物生存的基本保障,植物要想进行新陈代谢、生长发育、积累能量和流通物质,无论那一项生命活动都离不开水.水太少导致植物早死.干旱导致的“水力失衡”是高强度干旱胁迫下树木死亡的主要原因^[22].植物的叶片背面布满了气孔,这是植物失去水分的主要渠道,叶片越薄、面积越大,失去水分越快^[23].除了CAM呼吸的植物(多肉仙人掌、菠

萝等)在白天关闭它的气孔以外,其他植物的气孔都是24 h开着的,所以需要从根部吸取更多的水分才能补充回来^[24].此外,干旱导致土壤缺水,使土壤颗粒的水膜厚度降低,有机物质以及矿质元素的扩散路径变得曲折,进而导致植物营养获取受限,缺水时间过长最终导致植物死亡^[25].

水太多会导致植物淹死.淹水对植物的伤害并非是因为水分过多而造成的直接伤害,而是由于淹水造成CO₂过多、缺氧胁迫等次生胁迫,促使植株体内产生大量无氧呼吸产物,造成代谢紊乱,阻碍矿质养分的正常吸收,导致植株光速率与叶绿素含量降低,叶片相对含水量减少,干物质、氮素的积累与运转减少;同时也降低了光合产物向根系的分配比例,植株根变细,根系活力下降、生长受到抑制,甚至出现植株死亡的现象^[26-27].例如,植物受水淹胁迫后会处于极度缺氧的状态,根系的细胞进行无氧呼吸,乙醇、乙醛、乳酸在无氧呼吸的条件下大量积累,二氧化碳的积累会抑制吸氧菌的活动,厌氧性细菌活跃,从而产生一些有害物质,导致植物根部受伤腐烂^[28].

3.3.3 温度因子导致植物热死或者冻死

高温会导致植物热死.高温对植物生长的危害首先是破坏了光合作用和呼吸作用的平衡,使呼吸作用不同程度地超过了光合作用,不断加大体内积累的消耗,结果将使植物因长期饥饿而死亡^[29].高温也是加强植物蒸腾作用的主要原因,蒸腾作用加强,体内水分过分散失,体内水分平衡受到破坏,使植物因失水而萎蔫、枯死;当气温达到近45℃以上的高温时,可使植物体内蛋白凝固而影响植物的正常生长,除少数热带多汁植物外,绝大多数植物将会死亡^[30].大太阳烘烤下或者生长环境温度太高,植物就会热死.温度高加上足量的水,导致高温高湿环境,这个环境特别有利于病原微生物的滋生,由此导致植物容易感病死亡;温度高,空气中没有湿度,叠加水分的大量散失,加重植物的缺水死亡,如小麦快要成熟时最怕干热风,就是因为这时小麦的生长代谢需要大量的水分,而温度过高导致的过度蒸发,使植物的肌体代谢紊乱,器官衰竭,导致死亡^[31].

低温胁迫会导致植物冷死或者冻死.冷害是指植物在低温胁迫下的生理和生化反应,包括光合作用受阻、叶片脱水、细胞膜的液晶状态改变等.冻害则是指植物因长时间处于低温环境下,细胞组织结构和细胞膜被破坏,细胞内外液体形成晶体,导致植物死亡.温度太低,植物就无法进行正常的生命活动,一般温度低于0℃时植物不能生长,在零度以上的低温为冷害,而零度以下的低温为冻害.冷害或者冻害都会经常发生,持续的时间越长,对植物的影响就越大,植物就会出现死亡^[32].冻害也会和湿度一起发挥作用,又冷又湿,或者又冷又干,都会加速植物死亡^[33].

3.3.4 营养因素会导致植物饿死或者撑死

植物营养需求是植物生命活动的基本特征.元素营养讲究的是平衡性,根据土壤的养分结构和农作物需肥特性,科学配方,合理施肥,均衡地向农作物提供必需的营养元素,提高肥料的利用率和土壤肥力,对于保障植物健康,改善农产品品质十分重要^[34].一般情况下,植物正常生长发育所需要的17种元素一个都不能少,而且还要在生育期内保障其平衡需求.植物缺肥、植物营养不平衡,都会导致植物的缺素症,缺素症得不到缓解,植物就会死亡^[7].一般饿死的植物很多是发生在盆栽条件下,由于没有很好掌握施肥种类、施肥量、施肥时期、施肥方式,往往会造成植物出现缺素症,特别是需肥量大的植物几十天内就可以把养分消耗光,如果不能及时补充,过不了多久就饿死了^[7, 34].过量施肥也同样会导致植物出现不适.过量施肥,土壤中

的水势变小,低于根系细胞的水势,根系细胞无法从土壤中正常吸收水分,植物细胞失水,最终导致整株植物严重失水,出现枯萎,甚至死亡^[35]。如在植物幼苗期,对植株周围施肥浓度过高(浇粪水等),由于植株细胞失水严重,幼苗会出现快速死亡的现象;在农作物田间管理过程中,氮肥过量造成易受机械损伤(倒伏)和病害侵袭(如小麦赤霉病、水稻褐斑病、烟草青枯病等),容易出现非正常死亡^[36]。此外,过量施用化肥,会导致土壤板结、酸化加剧、盐碱化严重,而且导致肥料利用率极低,地下水遭受污染,作物长势差,抗性下降,容易死亡。

3.3.5 病原生物入侵植物导致植物病死

真菌、细菌和病毒等病原生物侵染植物,获取植物的营养和能量,植株一旦感染,受到的影响非常大,轻则局部枯死,重则全株死亡。由于植物的再生能力强,一般情况下如果局部受伤或者感染后,进行局部去除组织或器官的治疗和修复^[37],植物可以重新生长出能够替代原来组织和器官的结构^[38];但是如果植物的根部发生病害或者虫害,由于处于土壤之中,如果无法及时发现,可能导致根部受伤甚至腐烂,最终导致整体植株出现死亡的现象^[39]。

3.3.6 化学物质导致植物中毒死亡

有机化合物导致死亡最典型是化学除草剂,除草剂分为选择性和非选择性。非选择性除草剂如草甘磷对任何的绿色植物都有杀死作用;选择性除草剂在一定的剂量下,会对一些植物相对安全,而对另外一些植物则具有显著的致死作用,如二甲四氯,对单子叶植物如小麦相对安全,而对双子叶植物如花生则具有杀死作用^[40]。无机化合物如化肥是植物所需要的,但化肥过量或者在根际周围存留大量的化肥会导致植物根部腐烂,植物会逐渐死亡^[41]。

一些污染区的化学物质局部范围内浓度过大或者含量过高,也会导致植物死亡。强碱、强酸物质对生命细胞和组织的伤害十分严重,对植物来说,局部的强碱和强酸物质可能不致命,但对于茎秆和根部的伤害则是致命的。

地膜的使用也是化学物质对植物的影响。地膜覆盖的土壤如果管理不善,导致根部通透性差,局部温度过高等也会导致植物死亡;地膜覆盖后破碎地膜清理不完全,长期在土壤中残留,会导致根系受伤,也会逐渐影响到植物的存活。

3.3.7 基因突变、生理生化体系紊乱等导致系统性病害

受外界因素或者植物自身因素的影响,植物经常会出现基因突变或者基因变异,生理生化体系紊乱,一些生长素或者植保素等合成受阻,植物细胞受伤、器官受害、过度生长或者生长受阻等也会导致植物的死亡。假如没有脱落酸,就不会有乙烯的存在,也不会有秋天的落叶缤纷,更不会有春天的欣欣向荣,因为植物已经在冬天被冻死了;抗性丧失,或者适应性变化,导致植物自身在环境中受伤严重,也会导致植物死亡^[7]。

植物生命周期被打乱后,植物不该发芽的时候发芽,该开花的时候不开花,不该凋谢的时候凋谢,该休眠的时候不休眠等都预示着植物出现严重的生理问题,也预示着植物出现了生命障碍,救助不及时必然会导致植物的死亡^[7]。

3.3.8 极端天气一般导致植物意外死亡

极端天气对植物有很多影响,最重要的影响就是他改变了植物生长的环境,使植物生长发育受到影响,组织器官受到伤害,甚至使植物失去生命^[15]。例如:雷击会导致植物死亡(电死);冰雹会导致植物茎叶受损,严重时导致植物死亡;强烈的辐射影响,虽然植物能够耐受紫外线等辐射的伤害,但强烈的辐射会导致植物伤害致死。大风、狂风会吹断树木,也会对小草或者低等植物产生伤害,对植物连根拔起的大风必然会导致植物的死亡。短时间内极端的降温、极

端的升温,都可能导致植物的死亡.夏天,极端高温 45 °C 以上天气持续 7 d,就将会导致 50% 以上的旱地植物死亡;冬季连续的霜降冰冻,会导致一些不耐寒的植物快速死亡.

3.3.9 失火一般导致植物被烧死

植物遇到火一样的高温,植物的组织和细胞都会受到严重的损伤,但根部能不能到致死的程度,还要看过火的时间.合理的火烧能清除一些植被物、改善土壤的水热条件、保持植被物种多样性,促进生态系统的能量循环和物质循环,如草原火烧是自然生态系统维持稳定性与生态健康的重要干扰因子,但是严重的火烧能造成了岩石破碎和地表裸露,易受风力和水力侵蚀而使表土层有机物丢失,动物承载能力降低和土地退化.因失火烧死植物的现象是比较普遍的^[42].

3.3.10 人为因素导致植物被害死

从栽培植物的角度讲,很多植物的死亡都与人为有关.移栽植物的过程中,植物根系受伤严重,最终整株植物死亡^[43];将植物栽培到不适宜的地方或者地区,会导致植物的死亡;移栽后田间管理不当,会导致植物死亡,例如,人为喷洒不当药物;栽培后没有及时施肥和管理,会导致植物死亡;有时候甚至是无意间导致了植物的死亡,如不需要浇水的时候,人为多浇水;不需要肥料的时候,人为地多施肥;不需要长快的时候,人为地拔苗助长,打破植物的正常生长规律,导致植物死亡的现象经常出现^[6].

4 植物死亡的过程与机制

4.1 植物死亡过程

死亡是一种状况或状态,是死亡过程的终点.任何死亡都会有一定的原因,有一个发生和发展的过程.衰老的组织和生命体还是有活力的,死亡的组织和生命体已经没有活力,在这两种状态之间有一个过渡过程,就是死亡的过程(dying process)^[44].植物死亡不是突然发生的,即使雷击、火烧,也可能先是组织器官的坏死,然后才是整株的死亡.因此,判断一株植物是否死亡,以及要采取措施挽救一株即将死亡的植物,都需要看它处于死亡的什么时期和什么阶段.

植物死亡过程可以分为 3 个时期:初期、中期和晚期.在初期,植物开始出现生理变化,如叶片开始变黄、萎焉,果实开始出现腐烂等.这些变化可能是由于各种胁迫因素导致的,如干旱、高温、低温、病害等.在这个阶段,植物还有一些自我修复的能力,可以通过调节生理代谢,以及消除病因来恢复健康^[45].在中期,植物已经出现了明显的死亡征兆,如枝条和叶片开始干枯、凋萎,整个植株变得脆弱,容易折断.在这个阶段,植物已经失去了自我修复的能力,可能需要外界的帮助才能维持一段时间的生存.在晚期,植物绝大部分器官已经死亡,植株变得枯黄,根系开始腐烂,无论采取什么措施也难以恢复这株植物的生机.

从植株自身的反应来看,植物的死亡过程可分为以下 5 个阶段:首先是植物受到逆境或者轻微伤害时出现生理生化反应的变化;第二是有信号刺激后造成局部细胞损伤出现程序性死亡(programmed cell death, PCD)^[45];第三个阶段则是局部组织坏死;第四个阶段是根、茎、叶等器官损伤坏死;第五个阶段是植物系统功能障碍,丧失生存能力,进入死亡状态^[7].每一个阶段的具体特征见表 2.

表 2 植物受伤到死亡的几个阶段

阶段	可能原因	主要特征				
		叶片	茎秆	根部	生化指标	分子指标
生理生化指标异常	干旱、药物、温度变化、病原侵染、物理刺激	叶片变色、形状有轻微变化	几乎看不到变化	根毛颜色异常、须根变少	脯氨酸(Pro)、丙二醛(MDA)、可溶性糖、可溶性蛋白、超氧化物歧化酶(SOD)活性、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)活性的变化. 多酚氧化酶(PPO)、谷胱甘肽(GSH)等含量变化可测到	编码 PI 蛋白 1 和 2 能够测到
细胞程序性死亡(PCD)	涝灾、病原入侵、矿物离子胁迫、低温、热击、低渗以及 UV 辐射等	有色斑、坏死斑	局部坏死斑	颜色异常,根尖生长受阻,局部坏死	谷氨酸脱氢酶、氨基转换酶和水解酶的活性都增强	染色体边缘化、核浓缩、DNA 片段化,细胞皱缩及凋亡小体产生
组织坏死	病菌侵染、昆虫伤害、局部药害	各种形状、大小、颜色不同的斑点	表皮有坏死斑、维管束的褐变和韧皮部坏死	侧根腐烂,茎基部出现坏死斑	病变部位的组织结构消失,变为境界不甚清晰的颗粒状、小条或小块状无结构物质,呈强嗜酸性	纤维蛋白染色呈阳性
器官坏死	病菌侵染、局部药害、毒素伤害	叶片腐烂,褐变,有脱落	茎秆变色、维管束褐变	部分主根坏死、茎基部有坏死斑,有腐生菌丝产生	器官无生命指标	器官无活性基因
整株死亡	所有致死因子	叶片干枯、大量脱落、干燥情况下没有水分	茎秆干枯,没有青绿色,伴有腐生菌	主根坏死,茎基部有坏死斑,有腐生菌丝产生	整株无活性指标	整株无活性指标

4.2 植物死亡的机制

死亡机制(mechanism of death)指由损伤、中毒或疾病等死因引起的导致死亡的病理生理过程. 死亡机制与死因不同, 不能将死亡机制用作死因诊断, 大多数致死的因素并不一定会导致植物死亡, 植物有强大的抗逆抗灾和抗损伤能力^[46]. 植物死亡的机制可以从生理、细胞和分子水平上进行探讨.

在生理水平上, 植物死亡通常涉及生长和代谢的重要过程, 如光合作用、呼吸作用、蒸腾和营养物质转运等. 不同的环境因素或内部因素会对这些生理过程产生影响, 从而导致植物死亡.

在细胞水平上, 植物死亡通常涉及细胞凋亡、坏死和自噬等过程. 细胞凋亡是一种程序性死亡, 通常是由外部或内部因素引起的信号级联, 最终导致细胞死亡. 坏死是一种非程序性死亡, 通常是由急性创伤、热、毒素等因素引起的细胞死亡. 自噬是一种细胞质内的程序性降解, 通常是在逆境下启动以保护细胞.

在分子水平上, 植物死亡通常涉及 DNA、RNA 和蛋白质的异常. 不同的环境因素或内部因素会对这些分子的结构和功能产生影响, 从而导致细胞和组织的死亡.

总体而言, 植物死亡是一种复杂的过程, 涉及多种生理、细胞和分子水平上的相互作用.

当植物遇到损伤、中毒或者病原的影响时, 大多数情况下是通过自身的抗性与免疫机制,

修复伤害,恢复健康;但一旦植物的修复和免疫能力不足以抗住灾害时,就将面临着死亡的结局.对于动物来说常见的死亡机制是致病因子影响到心、肺、脑,最终都导致心、肺、脑活动停止而死亡^[5].但对植物来说,茎叶的光合作用是获取能量的关键,根部是获取水分和矿物最重要的器官,维管束是有机无机物质传送的通道,这3个方面的损伤都将是致命的.植物死亡的机制将是由致病因子导致了不能正常光合作用,不能正常吸收水分和矿物质,不能传导营养和水分等^[7].从目前研究的情况看,植物死亡的机制研究还不够深入,有些现象还没有解释清晰,这里简单概括几种植物的死亡机制.

4.2.1 植物死亡的生物学机制

对于一年生或者两年生植物,其正常死亡受基因控制,在一定的信号因子的刺激下,通过细胞程序性死亡,将器官活力降低,最后死亡,这应该是一种真正的老死现象,是一年生植物长期进化而形成的一种适应机制^[45].因此,植物的正常死亡可能是一种特定的生物过程,这个过程以一种可预测的方式向最终状态发展,当植物感应到刺激信号后,激素和其他信号分子、激酶和转录因子依次被激活,导致生理变化最终植物衰老死亡^[46];还有一种是非正常死亡,由于外界环境的刺激,导致植物正常的生长发育被打断,最后出现死亡的现象.

植物死亡的机制到底是什么?科学家们做了多种解释植物正常死亡的机制,其中有一种观点认为,死亡是受生物本身的内在因素决定的.植物体的死亡是因为它具有一种限定寿命的因素,到一定时期就达到了“天年”,必须死亡^[47].死亡并不是蛋白质、胶体、酶、激素、盐类等与生活有机体内其他作用因素有关的生命过程的简单停止,而是由于蛋白质发生了不可逆转的变化,也就是生活物质分解、腐败,植物体生活机制停止,主要结构都被破坏,这样,即使条件良好也不能恢复生命,“死神”就降临了^[7].第二种观点认为,死亡是外在因素支配的结果,认为植物体周围外界一切条件改变了,不能满足其正常存活的基本需要,它就可能出现死亡.直到目前,人们对植物生命停止的原因无法说得清楚,这是植物科学领域的一个未解之谜.

4.2.2 植物死亡的物理学机制

近来提出的干旱导致树木死亡的假说主要是从物理角度考虑的,其机制主要有3种:一是水力学失败假说,认为干旱导致的低水势阻碍植物体内水分的长距离运输,使植物因组织脱水干燥而死亡;二是碳饥饿假说,认为干旱过程中发生的气孔关闭会限制碳摄取,光合作用不能进行,导致植物体内可利用碳的耗竭;三是生物攻击假说,认为干旱中的植物易受生物因子(昆虫和病原体)的攻击而死亡^[3].3种假说都是需要发生一些物理学的过程,如水分的运输,植物气孔的关闭,以及生物的物理伤害等.这能解释一定的现象,但又都存在缺陷,主要问题是不能解释所有干旱导致树木死亡的现象.近年来的研究越来越关注这些机制之间的共同作用或相互作用,水力学失败、碳饥饿和生物因子之间会相互影响而加重干旱对植物的作用,尤其是水力学失败和碳饥饿相耦合已得到越来越多的认可^[3].

4.2.3 导致植物死亡的生物化学机制

一些化合物通过与植物生命器官内生命物质的结合,导致生理生化活动的异常,最后导致植物死亡,除草剂就是一种典型的致死因子,其导致植物死亡的机制主要有以下几种.

1)抑制植物光合作用.化学物质通过抑制植物的光合作用来切断能量来源致使植物死亡^[48].如三嗪类、取代脲类除草剂,是光合电子传递抑制剂,通过系列反应,使植物光合作用不能正常进行,进而使植物得不到生长必须的能量而死亡^[49].

2)破坏植物呼吸作用.一些化合物通过与呼吸作用中某些复合物反应,造成呼吸作用不能

正常进行而造成植物死亡^[50].

3)抑制植物的生物合成. 一是抑制植物脂类合成. 乙酰辅酶 A 羧化酶(ACCCase)是催化脂肪酶合成的关键酶. 通过抑制 ACCCase 即可抑制植物脂肪酸合成, 致使植物死亡^[51]. 二是抑制氨基酸及蛋白质的合成. 如乙酰乳酸合成酶(ALS)抑制剂通过抑制植物乙酰乳酸合成酶活性, 导致缬氨酸、亮氨酸和异亮氨酸合成受阻, 蛋白质合成停止, 使植物细胞分裂不能正常运行而死亡^[52]. 草甘膦作用靶标是植物体 5-烯醇式丙酮酸莽草酸-3-磷酸合成酶(EPSPS), 由于抑制了该酶的活性, 从而抑制莽草酸向苯丙氨酸、络氨酸及色氨酸的转化, 使蛋白质的合成受到干扰导致植物死亡^[53]. 三是抑制色素生物合成. 色素是植物生命活动中的关键因子, 例如叶绿体色素与光合作用密切相关.

4.4 植物死亡的微生态机制

在植物活的躯体周围及内部存在大量的微生物以及一些小动物, 他们相互适应, 协同进化, 建立动态复杂的微生态体系, 构成微生态系统(microecosystem), 这个微生态体系在能量的供应与消耗、营养的吸收与利用、物质的合成与分解等方面与植物建立密切的平衡关系, 这个平衡一旦被打破, 植物就将失去生存的支撑. 能寄生于植物的病毒、细菌、真菌和原生动物通常被称为植物的病原微生物, 在少量发生时只引起植物生长的失调并降低其在生态环境中的生活和竞争能力; 而这些微生物一旦条件合适, 种群数量得到大量增殖时, 则很快就可以导致植物死亡. 在植物体表或者体内大量存在的病原微生物通过各种途径干扰植物的正常功能并引起病害. 例如, 病原菌侵染导致植物叶组织坏死造成叶斑; 病原菌分泌的果胶酶和纤维素酶可使植物组织和细胞解体造成溃疡和腐烂^[54]; 气孔或输导组织被病菌侵染后可导致萎蔫和枯萎; 病原菌破坏叶绿素合成代谢功能则造成植株缺绿^[49]; 病原菌产生的吲哚乙酸等生长素类物质可使局部组织细胞过度增生而产生畸形、树瘿等特殊形态^[55]. 植物一旦受到病原微生物的危害之后常常会给某些条件致病菌造成侵染的机会, 两类或者多类微生物的双重或多重侵染又进一步加重了对植物的损害. 病原物以及植食性昆虫导致植物受伤或者死亡, 从致死的机制来说, 可以是物理的, 也可以是化学的, 但根本上是生物因子引起的, 少量发生可以刺激植物的抗性, 促进植物和这些生物的协同进化, 严重时则会导致植物个体的死亡, 群体死亡也会经常发展. 一个地区病害严重发生时导致的大面积死亡则会影响到一种作物在某一特定地区种植的可能性, 甚至能够让一个物种在一个地区都不能存活.

5 关注植物死亡的意义

讨论植物死亡是为了避免植物的非正常死亡, 找出其原因, 并给植物以医学关怀, 这是植物医学发展的必然. 其重要意义表现在: 一是植物大面积死亡不仅发生在森林中, 更重要地是经常而且普遍地发生在我们栽种的农作物中, 植物的大面积死亡给人类食物供应、生态环境、持续发展等都具有基础性的重要影响. 二是从科学的角度来讲, 我们更要重视植物死亡的过程与机制. 我们一般看到的田间单株的死亡与生物因子关系十分密切, 这是可以忽略的; 干旱或者高温导致的植物大面积死亡, 也可以归咎于天灾; 但实际上, 生物因子导致的植物死亡, 就像青枯病导致的茄科作物死亡, 马铃薯晚疫病导致的马铃薯大面积死亡, 稻飞虱导致的水稻的大面积死亡, 螨类刺吸危害导致的作物大面积死亡等却常常发生在我们身边, 是我们植物医生挥之不去的阴影, 重视植物死亡的过程与机制研究, 就能够明白植物管理的关键环节, 也能够理解植物保护学上常说的经济阈值的意义. 三是我们需要从救死扶伤的角度研究更切合实际需

求的防控措施,一方面要从消除植物死亡的病因中研发技术和产品,另一方面要从提升植物的抗逆能力,特别是要在植物的碳消耗、水分传导和根损伤这些关键致死途径上出现偏差,从根源上解决植物的健康维护问题,这些关键死亡途径的切断,对于我们防控植物病害的指导意义十分巨大.四是对于杂草来说,从死亡机制出发,开发致使杂草死亡的除草剂则更有针对性.也许,死亡对于一株植物来说是必然的结局,如果我们能够把那些面临死亡威胁或者处于死亡边缘的植物抢救回来,那么,我们的植物医生和植物医学能够体现出其应有的价值.

参考文献:

- [1] 许恒勤, 安立华, 许谭, 等. 森林植物生命能源开发与利用研究综述 [J]. 森林工程, 2010, 26(4): 37-38, 43.
- [2] 谢联辉. 农业绿色生产与病害生态调控 [J]. 植物医学, 2022, 1(1): 1-4.
- [3] 代永欣, 王林, 万贤崇. 干旱导致树木死亡机制研究进展 [J]. 生态学杂志, 2015, 34(11): 3228-3236.
- [4] VASCONCELOS T M, DUARTE I M. How can Global Change Affect Insect Population Dynamics in Mediterranean Ecosystems a Case Study with Pine Shoot Beetle and Pine Processionary Moth [M]// Theory and Practice of Climate Adaptation. Cham: Springer, 2018: 479-490.
- [5] 金观涛, 凌锋, 鲍遇海. 系统医学原理 [M]. 北京: 中国科学技术出版社, 2017.
- [6] 罗成茂. 园林植物死亡原因分析与对策 [J]. 现代园艺, 2014(15): 151-152.
- [7] 王三根, 梁颖. 植物生理学 [M]. 2版. 北京: 科学出版社, 2020.
- [8] BAENA-GONZÁLEZ E, SHEEN J. Convergent Energy and Stress Signaling [J]. Trends in Plant Science, 2008, 13(9): 474-482.
- [9] ALLY D, RITLAND K, OTTO S P. Aging in a Long-Lived Clonal Tree [J]. PLoS Biology, 2010, 8(8): e1000454.
- [10] MUNNÉ-BOSCH S, LALUEZA P. Age-Related Changes in Oxidative Stress Markers and Abscisic Acid Levels in a Drought-Tolerant Shrub, *Cistus clusii* Grown under Mediterranean Field Conditions [J]. Planta, 2007, 225(4): 1039-1049.
- [11] 刘道宏. 植物叶片的衰老 [J]. 植物生理学通讯, 1983, 19(2): 14-19.
- [12] 苏静静. 哈佛脑死亡定义与标准的历史探源 [J]. 北京航空航天大学学报(社会科学版), 2022, 35(1): 58-68.
- [13] WAN X C, LANDHÄUSSER S M, LIEFFERS V J, et al. Signals Controlling Root Suckering and Adventitious Shoot Formation in Aspen (*Populus tremuloides*) [J]. Tree Physiology, 2006, 26(5): 681-687.
- [14] 卢雪兰, 罗雯, 黄琼英, 等. 无性繁殖技术在植物中药材繁殖和生产中的应用研究进展 [J]. 现代园艺, 2021, 44(7): 31-35.
- [15] 徐永红. 极端天气对绿地植物的影响及应对措施 [J]. 现代农业科技, 2017(18): 127-128.
- [16] 范秀华. 长白山典型天然林群落形成与演变机制研究 [D]. 北京: 北京林业大学.
- [17] 宗兆锋, 康振生. 植物病理学原理 [M]. 2版. 北京: 中国农业出版社, 2010.
- [18] 丁伟. 论植物医学 [J]. 植物医学, 2022, 1(1): 5-17.
- [19] 王三根. 植物抗性生理与分子生物学 [M]. 北京: 中国出版集团现代教育出版社, 2009.
- [20] 唐琨, 朱伟文, 周文新, 等. 土壤 pH 对植物生长发育影响的研究进展 [J]. 作物研究, 2013, 27(2): 207-212.
- [21] 丁爱芳, 俞元春. 酸性土壤中铝的活化及其对植物生长的影响 [J]. 南京晓庄学院学报, 2000, 16(4): 25-28.
- [22] CHOAT B. Predicting Thresholds of Drought-Induced Mortality in Woody Plant Species [J]. Tree Physiology, 2013, 33(7): 669-671.
- [23] 董蕾, 李吉跃. 植物干旱胁迫下水分代谢、碳饥饿与死亡机理 [J]. 生态学报, 2013, 33(18): 5477-5483.
- [24] OLIVA J, STENLID J, MARTÍNEZ-VILALTA J. The Effect of Fungal Pathogens on the Water and Carbon Economy of Trees: Implications for Drought-Induced Mortality [J]. New Phytologist, 2014, 203(4): 1028-1035.
- [25] SALA A N, PIPER F, HOCH G. Physiological Mechanisms of Drought-Induced Tree Mortality are far from being Resolved [J]. New Phytologist, 2010, 186(2): 274-281.
- [26] 聂功平, 陈敏敏, 杨柳燕, 等. 植物响应淹水胁迫的研究进展 [J]. 中国农学通报, 2021, 37(18): 57-64.

- [27] 杨熙,曾波,杨康,等. 典型耐淹植物主茎死亡特征对水压的响应 [J]. 西南大学学报(自然科学版), 2018, 40(10): 40-46.
- [28] 姜玉萍,郝婷,邹宜静,等. 淹水对植物生长发育的影响及适应机理的研究进展 [J]. 上海农业学报, 2013, 29(6): 146-149.
- [29] 宋敏丽,温祥珍,李亚灵. 根际高温对植物生长和代谢的影响综述 [J]. 生态学杂志, 2010, 29(11): 2258-2264.
- [30] 冯玉龙,姜淑梅,邵侠. 根系温度对苋菜生长及光合特性的影响 [J]. 植物研究, 2000, 20(2): 180-185.
- [31] LORETI E, VAN VEEN H, PERATA P. Plant Responses to Flooding Stress [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2016, 33: 64-71.
- [32] ASSE D, CHUINE I, VITASSE Y, et al. Warmer Winters Reduce the Advance of Tree Spring Phenology Induced by Warmer Springs in the Alps [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2018, 252: 220-230.
- [33] 于海英,杨莉琳,付素静,等. 暖温带森林木本植物展叶始期对低温和热量累积变化的响应 [J]. 植物生态学报, 2022, 46(12): 1573-1584.
- [34] 吴礼树. 土壤肥料学 [M]. 2版. 北京: 中国农业出版社, 2011.
- [35] 陆振华. 过量氮肥致多重“负效应”[J]. 二十一世纪报道, 2010(8):1.
- [36] 孙志广,王宝祥,陈庭木,等. 水稻灰飞虱的研究进展 [J]. 北方农业学报, 2018, 46(5): 107-112.
- [37] 许智宏,张宪省,苏英华,等. 植物细胞全能性和再生 [J]. 中国科学: 生命科学, 2019, 49(10): 1282-1300.
- [38] DUCLERCQ J, SANGWAN-NORREEL B, CATTEROU M, et al. De Novo Shoot Organogenesis: From Art to Science [J]. *Trends in Plant Science*, 2011, 16(11): 597-606.
- [39] 谢广桑. 植物保护技术与病虫害的综合治理研究 [J]. 种子科技, 2021, 39(10): 96-97.
- [40] 王险峰. 进口农药应用手册 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [41] 李明哲,王城坤. 土壤理化性质分析及精量施肥技术推广 [J]. 农业与技术, 2022, 42(19): 28-31.
- [42] 舒立福,田晓瑞,寇晓军. 计划烧除的应用与研究 [J]. 火灾科学, 1998, 7(3): 61-67.
- [43] 张作果. 造成蔬菜根系受伤的原因分析 [J]. 现代农村科技, 2013(11): 14.
- [44] THOMAS H. Senescence, Ageing and Death of the Whole Plant [J]. *New Phytologist*, 2013, 197(3): 696-711.
- [45] 何光明,邓兴旺. 死亡信号传递: 叶绿体与线粒体间信号交流调控植物程序性细胞死亡 [J]. 植物学报, 2018, 53(4): 441-444.
- [46] BRESHEARS D D, COBB N S, RICH P M, et al. Regional Vegetation Die-off in Response to Global-Change-Type Drought [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2005, 102(42): 15144-15148.
- [47] MOCHIZUKI N, TANAKA R, GRIMM B, et al. The Cell Biology of Tetrapyrroles: a Life and Death Struggle [J]. *Trends in Plant Science*, 2010, 15(9): 488-498.
- [48] 杨超博,李范洙,边雪,等. 农废热解液对植物病原菌的抑菌作用及稻苗生长的影响 [J]. 延边大学农学学报, 2017, 39(1): 66-70, 93.
- [49] 杨霞,张自常,李永丰. 取代脲类除草剂降解菌的分离、鉴定与降解特性的研究 [C]//第十三届全国杂草科学大会论文摘要集. 贵阳, 2017: 89.
- [50] 陶龙兴,王熹. 除草剂农美利的稻田除草效果及生理作用 [J]. 农药学学报, 1999, 1(3): 45-50.
- [51] 苏少泉. ACCase 抑制除草剂及杂草对其抗性的发展与治理 [J]. 农药, 2015, 54(6): 391-393, 406.
- [52] 张乐乐,郭文磊,李伟,等. 芥菜对乙酰乳酸合成酶抑制剂类除草剂的抗性水平及其分子机制 [J]. 农药学学报, 2016, 18(6): 717-723.
- [53] 任洪雷. 乙酰乳酸合成酶及 ALS 基因研究概述 [J]. 中国农学通报, 2016, 32(26): 37-42.
- [54] 张钰,唐明. 丛枝菌根真菌对青杨抗溃疡病生物量和抗病酶活性的影响 [J]. 菌物学报, 2021, 40(5): 1110-1122.
- [55] 王梦园,杜延全,蔡威威,等. 复合菌剂防治草莓根腐病的效果研究 [J]. 中国农业科技导报, 2020, 22(6): 100-110.