

果实内源乙烯的生物合成

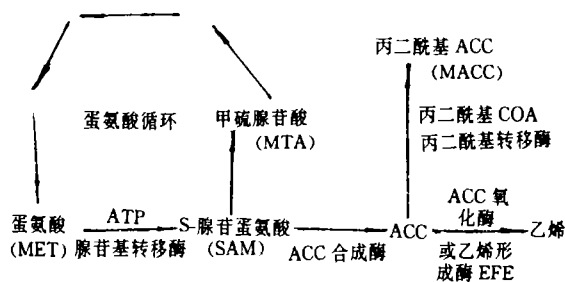
任运宏 张敏 马文 赵辉

(东北农业大学食品科学系·哈尔滨)

(甘肃省防疫站·兰州)

很早以前人们就知道,一只碰伤的苹果能使一箱苹果很快成熟并烂掉;一只成熟的香蕉能使周围的香蕉很快变黄。到本世纪20年代科学家们发现照明用的煤油灯燃烧产生的气体可以使柠檬变黄,并认识到这种气体的有效成分是乙烯。50年代末,随着气相色谱技术的迅速发展,对乙烯测定的灵敏度得到了极大提高,从而加速了对乙烯生理功能的研究。人们逐步认识到乙烯广泛地存在于植物的各种组织中,是五种内源植物激素之一,对植物的生长发育有广泛影响。虽然所有植物组织都能产生乙烯但主要是处于种子萌发,叶片脱落,器官衰老和果实成熟等发育过程中的组织合成乙烯。各种逆境也可引起乙烯生物合成的迅速增加。因乙烯对果实的成熟所具有强烈的促进作用而被誉为“果实成熟激素”。

早在1957年Burroughs^[13]首先从做酒的梨和做苹果汁的苹果中分离出Acc(1-氨基环丙烷羧酸),但是当时对这种物质在果实成熟过程中的作用并不清楚。Adams和Yarg(1979)发现,Acc是乙烯生物合成的直接前体,并确定了高等植物体内乙烯合成的途径。



催化SAM向Acc转化和Acc向乙烯转化的酶分别是Acc合成酶和EFE,它们是植物体内这一途径特有的酶。由

于Acc合成酶及EFE分离纯化困难,直到最近对这两类酶的基因克隆才取得成功,并使乙烯生物合成代谢的研究取得了重要进展。

Acc合成酶是一种以磷酸吡哆醛为辅基的酶。氨基乙氧基乙烯甘氨酸(AVG)和氨氧乙酸(AOA)可抑制Acc合成酶的活性。其机理是它们可与Acc合成酶的辅基(吡哆醛-5-磷酸)竞争与酶蛋白的结合。Acc合成酶对底物SAM的磺酰中心和Met半体的 α -碳具有立体专一性,而SAM又对Acc合成酶具有抑制作用,由于酶纯化过程蛋白水解酶的剪切作用,翻译后的蛋白质的修饰及Acc合成酶的特异性,出现了不同形态的Acc合成酶,另外,由于研究方法的差别,得到了Acc合成酶的单聚体、二聚体及三聚体等不同的结构,有关这方面的研究还有待进一步深入。

EFE是乙烯生物合成中最后一个酶。和大多数酶类一样,在一定范围内,随温度的升高,酶活性增大。对同一品种来说,温度对乙烯生成量影响的实质是温度对EFE活性的影响。EFE对底物具高度立体专一性,细胞内自由基数量,维生素K,多胺及 Co^{2+} 等能强烈地调节酶活性。一般情况下,Acc合成酶是乙烯生物合成途径的限速酶。通常认为EFE是一种膜结合酶,亲脂类化合物、温度、渗透压、振动及某些金属离子能抑制Acc转变为乙烯。这是由于它们破坏了膜的结构,进而影响了EFE的活性。根据产物分解,Adams和Yang首先提出Acc转化成乙烯之前需要经过一位氨基被氧化或羟基化这样一个中间过程,催化这一过程的可能是一种羧化酶。Peiser等的研究也表明在Acc转变成乙烯过程中,Acc的羧基碳转变成 CO_2 ,而一位碳则转变成与乙烯等摩尔数的 β -氰丙氨酸结合物。

另外,Liu和Kionka等都分别从黄化绿豆胚轴中分离了Acc:丙二酰基转移酶。该酶催化Acc向MAcc转化,广泛分布于植物体内。其表达是组成型的。此酶活性最适

pH 为 8.0, 能被高浓度的 CoA 和丙二酰基 CoA 抑制。巯基试剂亦能强烈抑制自由基活性。它对 D 和 L 型的氨基酸底物具有立体专一性。一般认为 MAcc 是 Acc 的一种非活性终端产物。因此 Acc: 丙二酰基转移酶的研究较少受到重视。但不少资料表明, 它可能与乙烯的生物合成的调节有关。在一些植物组织中, 乙烯生成的自我抑制作用是由于 Acc: 丙二酰基转移酶活性增加的结果。

Acc 合成酶和 EFE 都是果实跃变期到来前乙烯生成的限制因子。只有两者浓度都增加才能导致乙烯的大量合成。通常植物可产生与果实成熟有关的某种抑制物质, 抑制 Acc 合成酶和 EFE 的合成, 从而抑制乙烯的产生。在跃变型果实跃变前和非跃变果实中, 乙烯具有自我抑制作用; 在跃变型果实的跃变期, 乙烯具有自我催化作用。跃变型果实后熟的发动始于 Acc 合成酶的增长或活化。在果实后熟过程中, Acc 合成酶首先被合成或激活, 导致 Acc 在组织部分累积, 引起 Acc 向乙烯转化系统的活化和乙烯大量生成, 从而促进果实发生一系列后熟过程。组织内 Acc 积累水平取决于 Acc 合成速率和利用速率。目前测定 Acc 含量多数是应用 Lizada 和 yang 根据 Acc 可被 NaOCC 氧化产生乙烯的原理而提出的方法。此法的灵敏度和准确度取决于 Acc 转化为乙烯的效率。而 Acc 转化为乙烯的效率又受植物体内某些有机成分的影响。

有研究表明, 多胺能抑制植物组织中乙烯的生物合成。随着植物组织的衰老, 多胺含量逐步降低。多胺对乙烯生物合成的抑制机理表现为两个方面: 1. SAM 是 Acc 合成和多胺合成的共同底物, 促进多胺合成时, 便影响 Acc 的合成, 减少了乙烯生成; 反之, 当多胺合成减少时, 则有利于 Acc 合成, 增加乙烯的合成。2. 多胺可作为植物组织内自由基的清除剂, 能抑制依赖过氧化物进行的 Acc 转化为乙烯的生化过程。值得注意的是低温可促进多胺合成并增加 Acc 含量。韦军等认为在高温情况下, EFE 活性提高, Acc 含量降低, 由于 SAM 大量向 Acc 转化, 多胺合成减少。多胺含量的下降, 减少了对乙烯生物合成的抑制, 乙烯生成量增加; 在低温条件下, EFE 活性降低, Acc 含量增高, 有利于多胺的生物合成。含有大量的多胺, 增强了对 Acc 转化为乙烯生化过程的抑制, 减少了乙烯生成量。

目前, Ca 影响果实乙烯合成的报道较多, 其结果并不一致。归纳起来有两种影响方式: 1. 在衰老苹果组织中, 高浓度 Ca 可抑制乙烯生成。Ca 能抑制苹果、鳄梨等果实的乙烯释放。陈发河等亦报道 Ca 抑制香梨果实的乙烯合成; 2. Ca 能刺激跃变前期和降低跃变后期苹果果实中乙烯的释放。在苹果的果实切片中, 乙烯生成速率在切割后平稳地下降, Ca 处理可延缓其下降趋势, 它能使苹果原生质体维

持较高的生活力。吴有梅亦证实 Ca 能促进番瓜果实(粉红色期前)乙烯的生成。从以上可以看出, Ca 对乙烯生成的影响较复杂, 这可能与乙烯生成遭受的影响因素复杂性有关。在乙烯的生成过程中, Acc 含量和 EFE 活性是限制因素, 后者的活性与膜结构的完整性有关。Ca 能抑制过氧化作用, 减少自由基伤害, 保护膜结构的完整性。由于自由基能催化 Acc 向乙烯转化, 所以 Ca 处理能维持 EFE 活性, 又能抑制 Acc 向乙烯转化, 亦即 Ca 对乙烯生成具有双重作用。这些都显示对试验结果的多样性可因试验材料的生理状况而异。此外, Ca 还对果实中 Acc, MAcc 的生成系统产生影响。因此可以推测, Ca^{2+} -CaM (钙调蛋白是作为乙烯诱导或成熟的第二信使。乙烯通过 CaM 含量的增加调节和促进成熟。与此同时, CaM 含量增加还能诱导 Acc 合成酶合成和活化, 并进而促进乙烯的增加。这表明 CaM 可能是乙烯自我催化作用中的一个重要环节。

在搞清了乙烯与果实成熟的关系和乙烯合成途径后, 通过物理、化学和生物学的手段实现了生理生化水平上对果实成熟的调控。调控果实成熟的一个方面是催熟。即利用乙烯的催化和自催化作用, 通过施用外源乙烯(通常是乙烯利), 诱导呼吸跃变的提前到来或呼吸强度增高及乙烯的合成, 从而促进果实的成熟。现已广泛应用催熟的果蔬有香蕉、柿子、杏、蕃茄、西瓜等; 调控果实成熟的另一方面是贮藏保鲜。所谓保鲜即延缓果实的成熟过程。常用的方法是气调(低 O_2 高 CO_2 或 N_2), 减压气调(排除 O_2 和乙烯)通风(排除乙烯, 调节温度), 低温(降低生命活动)和化学处理等。其基本原理是抑制果实的呼吸和乙烯的产生及乙烯作用的原初反应。通过调控果实成熟, 延长了果实的上市时间, 减少了产品损失率。加强对乙烯生成的调控, 具有广阔的经济效益和社会效益。

欢迎订阅《农村科技开发》

《农村科技开发》杂志, 农业部主管, 河北农业大学主办, 双月刊, 彩色封面, 48 页, 邮发代号: 18—41, 每期定价: 2.1 元, 年价 12.60 元。在新的一年里, 本刊在内容和风格上将继续保持“多、广、实、活”的特色; 重点突出服务功能, 做好新产品的邮购与信息服务。

希望同新、老朋友更好地合作! 愿更多的读者成为我们的新朋友。(当地订不上, 可直接汇款至本刊发行部订购, 免收邮资费。)

联系地址: 河北保定市南关农大 邮编: 071001

联系电话: (0312) 2091298