

青花菜采收后花球衰老生理

蒋欣梅, 于锡宏

(东北农业大学园艺学院, 哈尔滨 150030)

中图分类号: S635.3 文献标识码: A

文章编号: 1001-0009(2004)02-0009-02

衰老(senescence)是机体各个部分功能的衰退和老化的过程。Strehler认为衰老的概念分几种类型:原发性:衰老是随发育而出现的变化,是原发性改变;障碍性:衰老是机体异常状态,必须伴有某种机能障碍;渐进性:衰老是随着机体发育而出现的进行性较为明显变化,具有积累的性质,是一种不可逆的变化;普遍性:衰老是生命发展的普遍规律,是任何生物也都逃脱不了的变化,因此衰老是普遍出现于机体、组织、细胞内部的代谢改变;也是直线的,缓慢进行的个体和组织功能低下而导致机体内环境稳定性减退。著名的植物生理学家 Thimann K. V. 将衰老定义为“导致植物自然死亡的一系列衰老过程(deterioration)”。即成熟细胞有序降解,并导致这些细胞的死亡。它可能是遗传控制,也可能是环境诱导的。这包括:第一,衰老是植物生长发育的最后一个阶段;第二,这是一个走下坡路的正常阶段,是不可逆的;第三,这一阶段包括一系列代谢变化,错综复杂。这些复杂的衰退过程也称为“衰老综合症”(senescence syndrome)。衰老常常发生在植物成熟转向生殖期。衰老普遍特征之一就是蛋白质的迅速丧失,伴有RNA的水解以及绿色植物组织中的叶绿素迅速破坏。同时,在植物中还有呼吸速率的变化及乙烯的产生。

青花菜(Brassica oleracea Var Italica)又名木立花椰菜、西兰花、绿菜花、茎椰菜、意大利芥兰等,原产于意大利,为十字花科芸薹属甘蓝种一个变种。其食用部分为带有花蕾群的肥嫩花枝花茎,风味独特、色泽鲜艳、营养成分齐全、营养价值很高。每100g(克)食用部分含蛋白质4.3g(克),脂肪0.3g(克),糖类5.9g(克),维生素A2500国际单位,维生素B₁0.02mg(毫克),维生素B₂0.23mg(毫克),维生素C113mg(毫克),胡萝卜素720mg(微克),钙103mg(毫克),磷78mg(毫克),铁1.1mg(毫克)。同时它还具有药用价值,1992年美国生物学家雷迪等研究发现青花菜等十字花科蔬菜含有抗癌物质,因此而备受人们的青睐。因能加工成菜汁,是饮料业的新原料,还可速冻和脱水,也是出口创汇的蔬菜种类之一。从青花菜可食部分的组织特点看,其花球是由幼嫩的小花梗和无数的小花蕾组成,代谢十分旺盛,采后极易衰老。随着青花菜的衰老,叶绿素降解而使花球黄化,且由于组织失水,茎和花蕾失去充盈态而变松软。使其品质大大降低。一般来说,贮藏保鲜难度很大,但是由于它对低温具有强的忍受能力,呼吸的温度系数又比较大,所以在贮藏过程中充分利用快降温这一手段,不但可以有效地控制其代谢,延缓生理生化进程,同时对病原微生物也可以更好地抑制,从而达到贮藏保鲜的目的。研究青花菜花球衰老生理,对青花菜抗衰老品种的选育与早期鉴定;控制外因以提高青花菜的抗逆性以及青花菜贮藏、保鲜的新技术开发等具有重要意义。

1 衰老机制及假说

1.1 营养亏缺理论

Molisch(1928)最早提出“生殖器官从其他器官获取大量营养物质,以致使其他器官缺乏营养而死亡”这一观点。在此基础上经修改、补充后统称营养亏缺理论。营养亏缺可能来自两方面原因:一是营养物质从不同的衰老器官转向生殖器官(营养分流或营养转移);二是从营养供应器官(根和叶)获得维持生存和生长必须的营养,转运给生殖器官,或从营养器官中运出(营养分流)。该假说不能圆满解释雌雄异株植物,如菠菜、大麻等雄株的衰老。雄花消耗养分少,去雄时延缓衰老同样有效。据光周期和基因型对碳水化合物在豌豆株中的分布及其与顶芽衰老的关系,有人对该假说又进行了修正,提出繁殖器官库容强度大,而营养器官库容强度较小,繁殖器官垄断了所有的营养物质,而这种库容强度的相对差异不仅依赖于繁殖器官,且受植株整体(特别是根系)的调节。此外,还有一些实验结果难于用该理论解释。

1.2 植物激素调控理论

该理论认为整株植物的衰老是由一种植物激素或多种激素的综合作用所调控。然而,有不少报道表明,赤霉素等没有延缓作用,并且组织中赤霉素、生长素含量等与衰老无关。Woolhouse(1982)提出新的观点:认为植物营养生长阶段,地上部和地下部器官所合成的激素,通过运输在体内形成一个反馈环,相互协调,维持植物正常的生长和代谢。当顶端开始花芽分化时,这种反馈环破坏,果实生长成熟中释放的乙烯或衰老因子进一步促进衰老。

1.3 死亡因子学说

许多试验结果表明,衰老的最初原因并不是因为缺乏延缓衰老激素(如CTK和GA),而是由于从花或种子中形成促进衰老的因子,并转运到其他部位所致(Nooden等,1987)。Nooden和Leopold(1978)最先提出了衰老因子或死亡激素概念,乙烯、脱落酸曾被认为是“死亡激素”,但目前认为4-氯吡啶乙酸、茉莉酸衍生物等可能是衰老因子。衰老因子或死亡激素是否存在尚待进一步研究。

1.4 活性氧化学说

早在20世纪50年代中期,Harman(1956)就提出了衰老的自由基假说,但直到60年代末Mccord(1969)和Fridovich(1975,1978)等发现SOD后,关于生物体内的自由基反应及由此引起的脂质过氧化问题才引起人们重视,特别是活性氧自由基的研究成为一个活跃的研究领域,认识到生物体正常的物质代谢过程中,自由基的产生与清除的平衡对生物体起重要作用,这一平衡的紊乱将导致生物体衰老,甚至死亡。目前植物衰老过程中保护酶系统及自由基清除物质等方面研究愈加深入。

1.5 衰老基因调控学说

该假说认为:衰老是植物发育过程中的一个组成部分,必须和其他发育过程一样受遗传因子的控制,植物的衰老是衰老基因表达的结果。将叶片衰老定义为基因在环境条件下顺序表达所引起的一系列生理生化代谢的衰退过程。然而许多实验结果表明,衰老明显受环境因子影响,衰老遗传机制似乎是通过其他因子如CTK水平下降或ABA水平上升的影响起始衰老程序发挥作用的。

1.6 差误理论

由Orgel(1963)提出,该学说认为,在信息转移的各个步骤如转录和翻译中发生的差误,可以造成有缺陷蛋白质的积

累。当误差的产生超过某一阈值时,机能失常,出现衰老、死亡。这种误差包括在转录过程中将错误核苷酸掺入 mRNA,或者在转移中将氨基酸掺入蛋白质,形成氨基酸错误的无功能的酶。这些误差可以自我增值,使误差指数性地增加,进而导致“误差”灾难并造成细胞的衰老和死亡。

1.7 密码子限制学说

该学说以下列事实为基础:有人发现,在衰老组织中 DNA 和 RNA 含量都下降较多,其中 RNA 含量比 DNA 降低的更多;细胞中翻译作用的精确性,取决于对 mRNA 中密码子的解释能力,其中与精确阅读有关的是 tRNA 和氨基酰-tRNA 合成酶,因此氨基酸同 tRNA 的数量发生变化,可改变解释速率,从而影响转译作用。Obsome (1980) 曾发现种子 DNA 形成裂痕或缺损,种子活力减低。

2 青花菜采收后花球衰老生理

2.1 活性氧代谢与花球衰老

衰老与活性氧代谢平衡密切相关,这个平衡即活性氧物质产生与清除的动态平衡。衰老时活性氧物质增加。活性氧物质(H_2O_2 、羟自由基($\cdot OH$)和超氧自由基($O_2^{\cdot -}$)等)导致的膜脂过氧化对细胞具严重的伤害作用,导致衰老。而 O_2 可能是引起乙烯生成酶 EFE 活性及乙烯产生迅速上升的原因之一,从而可能是调节果实成熟衰老的重要的自由基。植物激素和生长调节剂可调节体内活性氧水平,延缓衰老的 GA_3 可降低 H_2O_2 和 O_2 水平;促使衰老的乙烯、乙烯利可提高 H_2O_2 和 O_2 水平(史国安等,1997)。据叶陈亮等人(1995)研究表明,采后花蕾的形态衰老进程明显快于花茎,这与生理上花蕾的呼吸速率和有机物质分解代谢强度明显大于花茎相一致。高的呼吸速率、呼吸跃变以及随后物质分解代谢的迅速加强是促进花蕾较花茎早衰的重要生理因素。伴随青花菜花蕾呼吸跃变之后出现的是花蕾形态上的由绿转黄。Leshem 等(1986)指出,跃变期呼吸的急增可导致具有高氧化潜力的过氧化物和自由基的形成,后者的增加可促进衰老和组织的最终解体。 O_2 直接引发叶绿素破坏,促进了形态衰老。

2.2 膜脂过氧化、脂氧合酶(LOX)与花球衰老

乙烷、丙二醛是膜脂过氧化的重要产物,能直接对细胞产生毒害作用。采后园艺产品衰老时,乙烷生成增多(Rogiers et al., 1998)、丙二醛(MDA)含量增加。MDA 含量与质膜透性呈正相关关系,乙烯、乙烯利促进 MDA 生成。而不适当的贮存温度,如高温或低温,均促进膜脂过氧化,导致生理失调、加速衰老(陈维信等,1998)。

LOX 也称脂肪氧化酶,其氧化产物参与组织的衰老过程。LOX 形成活性氧,刺激膜脂过氧化物,导致膜衰老。LOX 和乙烯合成酶 EFE 可能是生物体内存在的两个平衡的酶系,二者均有合成乙烯的能力(生吉萍等,1999)。LOX 促进衰老的可能机理包括:启动膜脂过氧化作用,破坏细胞膜;LOX 的膜脂过氧化作用进一步生成茉莉酸 JA 和脱落酸。是 JA 的关键酶,参与乙烯的生物合成。JA 可提高 EFE 的活性,促进乙烯的生成。而脱落酸的作用可能是:通过刺激乙烯的大量生成而其作用以及刺激一些酶如纤维素酶、苯丙氨酸解氨酶 PLA 活性,并使 LOX 活性高峰提前。

2.3 活性氧清除系统与花球衰老

活性氧清除系统包括保护酶超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)、谷胱甘肽过氧化物酶(GSH-PX)及抗氧化物质谷胱甘肽(CSH)和抗坏血酸等(ASA)。一些果实成熟衰老时,SOD、CAT、GSH-PX 的活性

降低;但也有报道认为,有些果实后熟衰老时,SOD 活性不下降,甚至升高,可能是果实细胞中自由基的生成能力大大超出 SOD 清除自由基能力,诱导果实 SOD 活性升高和导致果实衰老。此外,花衰老早期,SOD、POD、CAT 和抗坏血酸过氧化物酶(AP)活性先升高,之后再下降,可能是抗氧化防卫反应的一种机制,以调节氧化伤害反应(Bartoli et al., 1995)。另外,贮藏温度和品种影响 SOD 活性变化。一般耐贮品种的 SOD、CAT 活性高于不耐贮品种;不易黄化的叶片的 SOD、POD 活性高。 V_c 既是青花菜的一种营养成分,也是一种抗氧化剂,能提高 SOD 的活性,抑制脂质过氧化反应,延缓离体叶的衰老(Kunert 等,1985)。王志平的结果表明,品种本身 V_c 含量的多少与青花菜采后贮藏时霉点的产生和蔓延有密切关系。 V_c 含量高的品种,霉点的产生和蔓延较慢,抗病性较强。叶陈亮的结果显示(1995),青花菜的花蕾较花茎更富含 V_c ,但其衰老进程却明显快于花茎。从 V_c 的降解速率可以看出,花蕾进入衰老转捩期时明显加快,似乎表明花蕾和花茎为维持其正常生理活动所需的 V_c 水平有所不同,只有当其 V_c 含量降低至某一水平,失去了 V_c 应有的保护及其它生理功能时,才加速衰老进程。可见, V_c 作为食用营养因子和植物抗病性的因子,其作用机理是相当复杂的。

2.4 脂类代谢与花球衰老

花瓣衰老过程中膜磷脂含量减少,甾醇与磷脂的比率增大,膜的流动性降低,与膜结合的酶活性降低,进一步导致细胞吸收溶质的能力减弱,加之膜透性增强,最终导致细胞死亡。花瓣凋萎衰老时(Borochov 和 Woodson, 1989),膜相由液晶态变为凝胶态,膜流动性下降,从而损伤膜蛋白的作用,这一转变遭遇乙烯大量生成和脂膜透性明显增大。抑制乙烯生成时,抑制膜相转变,因而膜的相变是衰老的早期事件,也可能是调节衰老的基本变化。

2.5 水分及营养供应与花球衰老

青花菜采后由于切断了营养体向花球的水分等物质供应及信息的传输,代谢失控而失调,合成作用削弱,水解作用迅速加强,细胞失去了代谢补偿能力,促成了非遗传学的早衰进程。停止水分、物质的供应。水分的丧失,使膜透性增大,加速了乙烯生成和与衰老有关的蛋白质合成。而乙烯是导致植物衰老的重要激素。一些研究表明,花球早衰进程中发生的代谢变化极为相似,如呼吸速率先高后低、总糖和还原糖减少、蛋白质水解使游离氨基酸增加、叶绿素降解等,从而证明衰老是与有机物质分解代谢加强相联系的。

参考文献:

- [1] 宋纯鹏. 植物衰老生物学[M]. 北京大学出版社, 1998.
- [2] 沈成国等. 植物衰老生理与分子生物学[M]. 中国农业出版社, 2001.
- [3] 孟繁静. 植物花发育的分子生物学[M]. 中国农业出版社, 2000.
- [4] 莱谢姆 Y. Y. 等. 植物衰老过程和调控[M]. 辽宁科学技术出版社, 1990.
- [5] 伍泽堂. 超氧自由基与叶片衰老时叶绿素破坏的关系[J]. 植物生理学通讯, 1991, 27(4): 277~279.
- [6] 叶陈亮等. 青花菜花球衰老进程中呼吸及某些物质代谢的变化[J]. 园艺学报, 1995, 22(4): 367~371.
- [7] 李正国等. 贮藏温度对青花菜品质的影响[J]. 中国蔬菜, 2000(4): 6~9.
- [8] 王志平等. 青花菜贮藏过程中糖、 V_c 和蛋白质的变化[J]. 中国蔬菜, 2001(2): 27~29.