

# 园艺植物水分胁迫的调节机制

刘绍洪, 赵九洲

(江西财经大学资源与环境管理学院, 南昌 330032)

**摘要:** 对水分胁迫下, 植物体抗旱性的生理调节机制进行了综述。在遭受水分胁迫条件下, 植物体内存在着一系列的防御机制, 包括抗氧化(oxidation resistance)防御机制, 水杨酸(salicylic acid, SA)的调节作用, Lea蛋白的保护作用, 渗透调节机理(Osmoregulation), ABA调节机制, 6-BA调节及其它, 茉莉酸(jasmonate, JA)及茉莉酸甲脂(methyl jasmonate, MJ)的调节机制, 以及协同作用机制。

**关键词:** 植物; 水分胁迫; 调节机制

**中图分类号:** Q945.78 **文献标识码:** A

**文章编号:** 1001-0009(2006)04-0078-02

水分胁迫导致植物体伤害, 诱导气孔关闭, 叶片萎蔫和渗透调节, 水分胁迫也降低叶绿素和蛋白质含量, 改变的细胞膜的结构和功能, 增加活性氧的活性。在水分胁迫下, 随着胁迫程度的加强, 枝条节间变短, 叶面积减少, 叶数增加缓慢, 细胞的扩大和分裂受限制; 分生组织细胞分裂减慢或停止, 细胞伸长受到抑制, 生长速率大大降低。故遭受一段时间水分胁迫后的植株个体低矮, 光合叶面积明显减少, 导致产量显著降低。植物水分胁迫的调节是近年国内外学者研究的重点问题之一, 有着重大的生产实践意义。现对水分胁迫调节机制进行探讨, 以期寻求减轻或免除水分胁迫对植物伤害的途径。

## 1 抗氧化防御机制

植物体内的抗氧化系统主要有非酶保护系统和保护酶系统二类。

### 1.1 保护酶系统

保护酶系统包括超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)等; 抗氧化系统的主要作用是清除植物体内的活性氧和自由基, 避免或减轻它们对植物造成的氧化伤害。SOD主要清除 $O_2^-$ , CAT、ASA-POD、GSH或POD清除 $H_2O_2$ 。 $OH^-$ 的酶清除系统尚未发现, 而水分胁迫下积累的亲水性溶质如甘露醇<sup>[1]</sup>、Pro等能补偿植物体内源 $OH^-$ 清除机制。然而, 只有在抗氧化系统的两个系统的协同作用下, 才能完成活性氧或自由基的清除, 达到保护细胞的目的。如SOD将 $O_2^-$ 转化成 $H_2O_2$ , 而ASA、GSH或POD再将 $H_2O_2$ 转化成 $O_2$ 和 $H_2O$ <sup>[2]</sup>。

### 1.2 非酶保护系统

该系统包括Lea蛋白、抗坏血酸(ASA)、谷胱甘肽(GSH)、细胞色素f(Ctyf)、铁氧还蛋白和类胡萝卜素等。研究认为Lea蛋白是在水分胁迫过程中对植物起保护作用的重要物质, 使植物细胞免受伤害。特别是在极端水分胁迫的情况下诱导的Lea蛋白, 对植物的保护作用更加重要。推测Lea蛋白可能有三方面作用。第一作为脱水保护剂, Lea蛋白在结构上富含不带电荷的亲水氨基酸, 它一方面与胞内其它蛋白质发生相互作用, 使其结构稳定; 另一方面, 它可能给细胞内的束缚水提供了一个结合衬质, 从而使细胞结构在脱水时不致遭受更大的破坏。第二作为一种调节蛋白而参与植物的OA。第三通过与核酸结合而调节细胞内其它基因的表达<sup>[7]</sup>。

## 2 渗透调节机理

渗透调节也是植物御旱的一种重要方式。渗透调节的生理效应是增加细胞溶质浓度, 降低渗透势, 保持膨压, 缓和脱水胁迫, 有利于保持水分和细胞各种生理过程的正常进

行。水分胁迫渗透调节的生理机制有如下3个方面: 渗透调节物质作为一种渗压剂, 进行渗透调节, 稳定体内的渗压平衡, 从而增强植物的保水能力; 渗透调节物质可能作为一种溶剂, 代替水参与生化反应, 这种情况下渗透调节物质被称为低分子量伴侣<sup>[3]</sup>; 渗透调节物质在水分胁迫下与蛋白质疏水表面结合, 将疏水表面转化成亲水表面, 可使更多的水分子结合在蛋白质原来的疏水区域, 稳定了疏水表面保证蛋白质结构的稳定性。在水分胁迫下, 矿质元素的吸收能力下降, 因此, 在渗透调节中起主要作用的可能是小分子有机物, 如甜菜碱、可溶性糖和脯氨酸等。

### 2.1 甜菜碱

植物在水分胁迫或盐碱胁迫条件下, 在细胞中积累甘氨酸甜菜碱类物质, 以维持细胞的正常膨压。甜菜碱起着无毒渗透保护剂的作用, 它的积累使得许多代谢中的重要酶类物质在渗透胁迫下能保持活性。甜菜碱由胆碱经两步氧化得到, 两步反应发生在叶绿体基质中催化第一步反应的酶是一类单氧化物酶, 定名为胆碱单氧化物酶。催化第二步反应的是甜菜碱脱氢酶(BADH, EC1.2.1.8), 已经钝化了菠菜BADH酶并克隆及序列分析了菠菜及甜菜的BADH cDNA, 已证明菠菜叶和根中BADH的合成是受盐胁迫诱导的。山菠菜与菠菜同属藜科, 其耐盐性远高于菠菜。

外源甜菜碱喷洒幼龄梨树(Prus bretschnideri)叶片, 促进新枝生长, 增加叶片抗脱水能力, 降低叶片的萎蔫<sup>[4]</sup>。

### 2.2 脯氨酸

干旱胁迫、低温胁迫和盐胁迫均可导致脯氨酸积累, 且随胁迫时间的延长而加剧。在同一胁迫条件下, 耐性强品种脯氨酸累计较少, 敏感品种脯氨酸积累较多。水分胁迫诱导积累渗透调节物质—脯氨酸, 还具有清除活性氧作用<sup>[13]</sup>。

## 3 激素调节

### 3.1 水杨酸的调节作用

水杨酸(salicylic acid, SA), 即邻羟基苯甲酸, 是一种简单的酚类化合物。可直接参与植物的生长发育, 还可以通过影响其它内源植物激素的水平来调节植物的生长发育。因此, 目前SA已被确定为一种新型的植物激素, SA还可抑制ACC转变为乙烯。许多实验证明SA是重要的能够激活植物过敏反应(HR)和系统获得性抗性(SAR)的内源信号分子。SA调节活性氧和抗氧化酶(剂)而提高植物的抗性在非生物胁迫的研究中也有不少证据。用0.025~5.00mmol/L SA喷洒苹果叶片24h后, 叶片中SOD活性显著提高,  $O_2^-$ 含量则明显降低。SA在转录水平上还能激活与胁迫相关基因的启动子 $Mh-SOD$ 。

抗坏血酸过氧化物酶(APX)是重要的抗氧化酶, 直接负责清除 $H_2O_2$ , 它对 $H_2O_2$ 的亲合力远大于CAT。高浓度的

SA 几乎完全抑制叶片中可溶性 APX 活性, 而且这个过程是可逆的。在 SA 处理白芥苗(*Sinapis alba*)后 1h, APX 活性水平显著降低, 处理后 2h, 又显著升高, 一直到处理末才没有大的变化<sup>[7]</sup>。

3.2 ABA 调节机制

ABA 在植物发育的许多重要过程中起着重要的调节作用, 同时, 又在植物对逆境的反应中起着重要的调节因子的作用。使用外源激素 ABA 可模拟干旱胁迫的效应。ABA 诱导气孔关闭, ABA 的作用位点在质膜外面, 它通过控制质子由质膜流入质外体, 进而控制细胞壁酸化或通过降低酸诱导细胞壁松弛的能力, 来启动细胞扩张, 调节气孔关闭。ABA 对保卫细胞离子运输过程至少有 4 种效应: 抑制向内运输的  $K^+$  通道、激活向外运输的  $K^+$  通道、促进  $Ca^{2+}$  通道的开放和膜的极化。ABA 可诱导保卫细胞内  $Ca^{2+}$  浓度提高, 同时提高了细胞质的 pH 值, 促进气孔关闭; 而  $Ca^{2+}$  浓度的提高导致  $K^+$  从保卫细胞的净流出, 降低保卫细胞的膨压, 引起气孔关闭。在太阳花中, 气孔关闭仅依赖木质部汁液中 ABA 的含量。ABA 使细胞膜的透性增加, 抑制  $Ca^{2+}$ -ATPase,  $Mg^{2+}$ -ATPase 的活性, 降低光下叶绿体悬浮介质的 pH, 降低膜的电势值<sup>[8]</sup>。

3.3 6-BA 调节及其它

6-BA 可以减缓超氧化物歧化酶和过氧化氢酶活性下降, 提高过氧化物酶活性, 降低丙二醛含量和脱落酸含量, 减轻了水分胁迫下活性氧对膜的伤害, 6-BA 的作用可能通过调节内源激素水中而实现。胁迫信号首先激活 ABA 合成酶, 使 ABA 在细胞内迅速积累, 细胞感知内源 ABA, 导致特定的转录因子被活化, 与 ABA 相关的作用元件与其偶联元件结合后, 使相应基因被诱导表达<sup>[9]</sup>。而拟南芥的 RD29A 基因在外源 ABA 的作用下, 虽然能被缓慢诱导表达, 但是它们对低温和水分胁迫的快速应答反应是不依赖于 ABA 的作用的。

3.4 茉莉酸

茉莉酸(JA)与茉莉酸甲酯(MJ)影响多种生理生化反应。通常 JA 和 MJ 制约气孔的开闭, 细胞分化、植物生长、光合作用、花芽分化、种子萌发和胚胎形成。JA 和 MJ 也促进叶片衰老, 使叶柄形成离层, 使果实成熟, 叶绿素降解, 类胡萝卜素生物合成, 球根形成和蛋白质合成, MJ 的生物活性与 ABA 相似, 当外施与植物体, 会导致一系列的形态和生理的胁迫反应<sup>[10]</sup>; 在水分胁迫下, MJ 处理, 增加 POD 活性, 保持较高的 CAT 和 SOD 和 Vc 含量。研究认为山梨醇、甘露醇、Pro 等是  $OH^{\cdot}$  的高效清除剂, 但甜菜碱对  $OH^{\cdot}$ 、Pro 对  $OH^{\cdot}$  和  $O_2^{\cdot-}$  的清除具有一定专一性。高浓度  $Ca^{2+}$  可使叶绿体产生的  $O_2^{\cdot-}$  产量下降, 相应地降低  $H_2O_2$  和  $OH^{\cdot}$  的生成, 从而减轻膜伤害<sup>[11]</sup>。

4 渗透胁迫调节基因的表达

从太阳花 cDNA 中分离得到的水分胁迫诱导基因 HaDhn1 和 HaDhn2 及基因组 HaElip1 基因, 在耐旱品系  $R_1$  和对水分胁迫敏感品系  $S_1$  叶片中, HaElip1 基因对土壤脱水的反应是转录水平迅速提高; HaDhn1 和 HaDhn2 基因的转录水平有提高, 但 2 个品系无差别。当土壤逐渐水分胁迫时,  $S_1$  品系这 3 种基因转录水平提高直至土壤含水量达 2g/g 干土; 在  $R_1$  中, 当土壤含水量达此值时, HaDhn1 和 HaDhn2 基因的转录水平迅速提高, 至土壤含水量达 1.1g/g 干土时, 这 2 个基因的转录水平分别是  $S_1$  相应基因的 3 倍和 5 倍<sup>[12]</sup>。

5 协同作用机制

植物耐旱机制, 并非某种机制单独起作用, 几种机制间具有协同作用。研究发现, 渗透调节是由多基因控制的, 用 ABA 的调节作用来解释渗透调节较为合适; 水分胁迫胁迫诱导 ABA 的合成, 随后胁迫诱导基因 mRNA 的浓度提高,

基因表达产物(渗透调节物质)积累, 产生渗透调节。许多实验证明, 水分胁迫诱导 ABA 产生, 同时 Pro 含量也增加, 而复水后二者几乎是同时下降。在离体水稻叶片上, 外施 ABA 可诱导 Pro 含量增加<sup>[13]</sup>, 其原因是水分胁迫后, 由 Glu 合成 Pro 这一过程的 2 个关键酶 P5cS 和 P5cR 中, 前者基因表达可被 ABA 促进<sup>[14]</sup>, 但 P5cS 的表达有 2 条途径: ABA 依赖型和 ABA 不依赖型。同时, ABA 还能诱导细胞内  $Ca^{2+}$  大量积累<sup>[15]</sup>, 显然 ABA 与渗透调节关系密切。但是 ABA 是怎样诱导渗透调节物质积累的, 需进一步研究。

6 结语

植物的耐旱机制具有复杂性, 单从某个方面研究还远远不够。因为植物的耐旱性是由多基因控制的, 不同的环境条件、不同的发育时期、不同营养状况和不同的植物种类, 其耐旱性不同。而一个转录因子可以调控多个与植物水分胁迫、高盐及低温耐性有关的功能基因的表达, 因此, 可利用转录因子来改良植物的抗逆性。随着植物分子生物学技术的不断发展, 人们将逐渐搞清园艺植物的耐旱机制, 为培育耐旱植物品种提供理论依据。

参考文献:

[1] SHEN B, JENSEN R G, BOHNERT H J. Mannitol protects against oxidation by hydroxyl radicals [J]. Plant Physiol., 1997, 115: 527-532.  
[2] UDOMPRASERT N, KIJANON J, THIRAPORN R, et al. Effect of water stress at tasselling on proline and abscisic acid levels and yield of maize [J]. Kasetsart Journal Natural Sci., 1999, 33 (3): 310-316.  
[3] BOHERT H J, JENSEN R G. Strategies for engineering water stress tolerance in plants [J]. Trends in Biotechnology., 1996a, 14: 89-97.  
[4] Xiu-ping Gao, Ji-yao Yan. Water stress induces in pear leaves the rise of betaine level that is associated with drought tolerance in pear, Journal of Horticultural Science & Biotechnology, 2004, 79 (1): 114-118.  
[5] JIANG M Y, GUO S C, ZHANG X M. Proline accumulation in rice seedlings exposed to hydroxyl radical stress in relation to antioxidant [J]. Chin. Sci. Bull., 1997, 42: 855-859.  
[6] 耿广东, 李建设. 水杨酸对茄子幼苗抗寒性的影响 [J]. 西北农林科技大学学报. 2002, 30(6): 101-103.  
[7] Dat J F, Lopez-Delgado H, Foye C H et al. Change in salicylic acid and antioxidants during induced thermotolerance in mustard seedlings. Plant Physiol 1998, 118: 1455-1461.  
[8] 魏道智, 江力, 张荣铄. ABA 和 ZT 对小麦细胞脂膜某些生理特性的影响 [J]. 西北植物学报, 2002, 22(6): 1360-1364.  
[9] 周至琦, 张贵有, 刘强. 植物对环境胁迫的分子应答 [A]. 走向 21 世纪的植物分子生物学 [C]. 北京: 科学出版社, 2000: 234-241.  
[10] Creelman R A, Mullet J E (1997) Biosynthesis and action of jasmonates in plants. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol 48: 355.  
[11] S. Y. Wang. Methyl Jasmonate Reduces Water Stress in Strawberry, Journal of Plant Growth Regulation, 1999, 18 (3): 127.  
[12] OUVREARD O, CEILLIER F, FERRARE K, et al. Identification and expression of water stress and abscisic acid-regulated genes in a drought-tolerance sunflowers genotype [J]. Plant ol. Biol., 1996, 31: 819-829.  
[13] YANG C W, WANG J W, KAO C H. The relation between accumulation of abscisic acid and proline in detached rice leaves [J]. Biologia-Plantarum., 2000, 43 (2): 301-304.  
[14] ARCHANA P, VEENA J, KAMAL D, et al. Proline metabolism under water stress in the leaves and roots of Brassica juncea cultivars differing in drought tolerance [J]. Journal of Plant Biochem and Biotech., 2000, 9(1): 35-39.  
[15] 刘强, 赵南明, YAMAGUCHI S K, 等. DREB 转录因子在植物抗逆性中的应用 [J]. 科学通报, 2000, 45 (1): 11-16.