

植物涝害逆境研究进展

王 闯¹, 李中勇², 徐公义¹, 葛长城¹, 刘 敏¹, 豆惠敏¹, 毛志泉³

(1.聊城职业技术学院, 山东聊城 252000; 2.河北农业大学园艺学院, 河北保定 071001;

3.作物生物学国家重点实验室, 山东农业大学园艺科学与工程学院, 泰安 271018)

摘要: 低氧胁迫对植物造成一系列的伤害, 而植物对胁迫作出响应机制, 发生一系列的生理生化反应。

关键词: 低氧胁迫; 伤害; 适应

中图分类号: S422 文献标识码: A 文章编号: 1002-2767(2009)03-0132-03

O₂是植物正常生长发育必不可少的条件, 有 O₂植物根系才能维持正常的呼吸作用, 发挥其吸收矿质营养、水分及合成氨基酸、植物激素等功能, 植物才能完成其生长发育过程。O₂是细胞线粒体膜上氧化磷酸化电子传递的最终受体, 驱动 ATP 和 NAD(P)⁺的合成, 构成整个植物生命体代谢的核心^[1]。由于土壤淹水或水培中的微生物和植物根的呼吸, 很快使植物根际浓度降低, 造成了种种低氧(hypoxia)和无氧(anoxia)状态^[2]。低氧所造成的逆境胁迫影响了植物的生长发育, 其伤害往往是不可逆转的。分子氧一旦枯竭, 植物就利用氧以外的物质作为末端电子受体, 根际的氧化还原电位降低, 通过一系列的生理生化代谢反应, 以适应或缓解低氧胁迫所带来的伤害^[3]。

1 低氧胁迫对植物的伤害机理

1.1 有氧呼吸被抑制, ATP 合成减少

氧气供应充分时, 呼吸底物通过糖酵解形成丙酮酸, 丙酮酸进入三羧酸循环, 随后通过电子传递链, 被彻底氧化分解为 CO₂和 H₂O。在此过程中产生的 NADH 经呼吸链将电子传递给分子氧, 能量储存在 ATP 中, 1 mol 葡萄糖完全氧化可生成 36 mol ATP^[4]。而在低氧条件下, 由于三羧酸循环和电子传递链的末端电子受体 O₂亏缺, 影响三羧酸循环和电子传递系统的畅通运转。因而在低氧条件下, 植物通过无氧呼吸, 实现了 NAD⁺的再生, 使糖酵解得以继续进行。但是在无氧呼吸时, 呼吸底物分解为不彻底的氧化产物: 乳酸和乙醇, 葡萄糖分子的大部分能量仍保存在丙酮酸、乳酸或乙醇分子中, 1 mol 葡萄糖经无氧呼吸只能产生 2 mol ATP^[5]。因此在低氧逆境下植物细胞内的 ATP 水平下降, 细胞能荷显著降低, 旱生植物的能荷一般从 0.8~0.95 下降到 0.1~0.3^[6]。Pradet 等^[7]认为植物对

涝渍的耐性在于维持较高的能荷来保证 DNA、RNA 和蛋白质的合成, 同时也保持那些依赖 ATP 调节构象的酶的活性。

低氧胁迫破坏了线粒体结构, 因而减少了 ATP 的合成。Vartapetian^[8]等发现 *Oryza sativa* L. 根线粒体的完整性在很大程度上依赖于 O₂的供应。在低氧处理 1 h 后, 线粒体的嵴出现膨胀扩张, 当再次置于氧气充足环境中时, 只要嵴没有退化, 线粒体仍能恢复正常的形态和呼吸能力^[1]。因此, 低氧下植物线粒体结构破坏, 无氧呼吸低能效, 导致根系呼吸功能降低, 植物缺乏足够的 ATP 维持生长。

1.2 细胞质酸化学说

在低氧开始的初期植物进行乳酸发酵, 产生乳酸, 造成根细胞质 pH 降低。随着低氧时间延长, 细胞的能荷水平下降, 因而液泡膜上的 H⁺-ATP 酶活性下降导致细胞质进一步酸化^[9]。一般认为这是导致细胞厌氧死亡的重要原因。支持这一理论的证据有: 耐低氧的白菖(*Acorus calamus*)根中积累的大量碱性氨基酸、精氨酸可有效缓解细胞质中 pH 下降; 玉米乙醇脱氢酶(ADH)缺失突变体的发酵能力减低, 根细胞中 pH 下降快, 死亡早于野生型等; 特别是 Roberts^[10]用¹³C 与³¹P核磁共振(NMR)法, 原位测出低氧下玉米根中细胞质与液泡中 pH 下降的结果支持了这一学说。

1.3 低氧下氧自由基伤害学说

在各种胁迫条件下, 活性氧的产生被认为是植物受伤害的一个重要原因。氧气供应受阻时, 植物细胞能荷值降低, 电子传递链饱和、还原力水平高, 这些条件都有利于氧自由基的产生^[11]。活性氧攻击蛋白质的氨基酸残基, 形成羰基衍生物。此外, 活性氧可以促进分子内和分子间的交联, 如二硫键的形成和蛋白质的断裂, 超氧化物可使一些含金属的酶类失活, 或产生轻自由基, 引发磷脂的过氧化^[12]。在低氧胁迫下, 玉米、烟草的超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)活性下降, 而膜脂过氧化产物丙二醛(MDA)含量增加, 细胞质膜相对透性增大, 表明植物细胞抗氧化系统变得

收稿日期: 2008-07-29

第一作者简介: 王闯(1980-), 男, 山东东阿人, 硕士, 主要从事园艺植物逆境研究。Tel: 0635-8375417; E-mail: chuanguang2004@163.com。

通讯作者: 毛志泉, E-mail: mzhiquan@scau.edu.cn。

脆弱,体内活性氧清除剂清除自由基的能力下降,从而引起活性氧代谢失调,对植物造成伤害^[13]。此外,王闯等^[14]研究发现淹水条件下,加入 NO_3^- 可以提高甜樱桃根系抗氧化酶活性,降低活性氧含量。

1.4 还原性物质毒害学说

低氧下产生的还原性物质如 Fe^{2+} 、 Mn^{2+} 及小分子有机酸等积累到一定程度,可能对植物根系产生生理毒害^[15]。有人比较了小麦不同生育期淹水对土壤表层 5 cm 上层内氧化还原电位(Eh)的影响,表明拔节后渍水对土壤 Eh 的降低最严重。

1.5 能源物质缺乏学说

厌氧呼吸会导致植物同化力下降和同化作用受阻,糖类和氨基酸类等能源物质耗竭。长期缺氧时,由于合成不能补偿分解,作物逐渐饿死;短期严重缺氧时,蛋白质分解,原生质结构破坏而致死^[16]。

2 植物对低氧胁迫的适应

2.1 形态适应

2.1.1 产生通气组织 低氧下在根皮层外的一些成熟细胞发生溶解(程序性死亡),融合形成一个中空的通道(通气组织)。空气由叶片气孔或茎部皮孔进入,沿着通气组织输送到低氧根部,缓解了低氧危害^[17]。根皮层细胞中一系列相关酶在低氧下诱导表达,细胞液泡化,细胞壁微纤丝断裂重接,使中皮层细胞中央贯通,形成大的通气腔。且周围仍有细胞质流,并不影响离子吸收和运输^[18]。湿地植物可通过茎叶将地上部空气中的氧输送到根部,甚至向根际泌氧^[19,20]。植物在低氧条件下根皮层细胞常发生程序性死亡,生成通气组织^[21-23]。抗涝植物比不抗涝植物有较好的空气运输系统,将空气由进入植物的部位运向根^[23]。

2.1.2 形成不定根 在低氧下许多植物的初生根受到伤害或死亡,根系功能受到很大损害。但随着淹水时间的延长,在低氧胁迫植物的茎基部出现水平生长的不定根,这些新生根靠近淹水表面,同时也与茎部的通气组织相联系。与淹水前的原有根系比较,新生的不定根更容易获得氧气^[24]。

2.2 代谢适应

2.2.1 避免细胞质酸化,呼吸代谢产物的多样性 在低氧的初期,短暂的乳酸发酵产生的乳酸酸化了细胞质。丙酮酸脱羧酶(PDC)在 pH6.8 时即被激活,从而使发酵途径由乳酸发酵转向乙醇发酵,发酵产物也由酸性的乳酸变为中性的乙醇^[25]。用¹³C 和³²P 标记离体玉米根尖,Roberts 等用 NMR(核磁共振)的方法研究发现:玉米根尖由通气状态转入低氧 20 min 后,即由于乳酸发酵而使细胞质出现短暂的酸化。这种酸化的细胞质随即抑制了 LDH 活性,却激活了 PDC;最终在细胞质酸化到对植物产生伤害之前使发酵产物转为乙

醇^[26]。Fox 等^[27]用弱碱甲胺处理低氧下的玉米根尖,使其根尖细胞的 pH 恢复到正常通气条件下的细胞质 pH 水平时,强烈抑制了乙醇产生,进一步说明 pH 水平在决定低氧玉米根尖转向乙醇发酵过程中起着重要的作用。另外,也有研究发现在一些耐低氧的植物中,LDH 和 ADH 活性是共存的,乳酸发酵并没有因为乙醇发酵而停止。植物之所以能耐低氧是因为在低氧条件下还存在多种呼吸代谢途径,这种方式能缓冲细胞质酸化,避免单一代谢末端产物的积累。

2.2.2 抗氧化机制的启动 主要是一些湿生植物在自然状态下具有较强的抵御缺氧后伤害的机能。Crawford 和 Braendle^[3]将这种内在机理分为诱导酶和抗氧化剂两类。非酶类抗氧化剂包括如抗坏血酸、 α -生育酚、谷胱甘肽及胡萝卜素等。这些抗氧化剂既可直接同活性氧反应,将其还原;又可作为酶的底物在活性氧清除中发挥重要作用。酶类有超氧化物歧化酶(SOD)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)、过氧化氢酶(CAT),另外还有与抗氧化物质合成有关的脱氢抗坏血酸酶(DHAR)、单脱氢抗坏血酸还原酶(MR)等。MR 能催化丙二醛还原,DHAR 则在 H_2O_2 的解毒系统中起作用。

2.2.3 植物的低氧诱导适应 许多证据表明,植物的低氧适应受低氧预处理的诱导。植物种间耐低氧性的遗传差异乃是植物根系长期适应不同氧分压的进化结果。同一种植物品种间的遗传差异亦有类似的适应过程。低氧信号能激活某些厌氧反应基因的表达。Xia 和 Saglio^[28]通过对玉米根部控制氧浓度,研究了低氧驯化适应的可能原因,指出低氧诱导呼吸酶类(如 ADH 和 PDC)活性升高,从而维持较高的 ATP 与能荷水平,而且也有利于控制细胞质 pH 的稳定。有人研究了芝麻(*Sesamum indicum*)根结构和呼吸酶活性变化的,结果表明,低氧锻炼可以诱导与根结构变化相关的基因表达,产生同期组织与不定根,从而使根中有氧呼吸速率增加,ATP 与 AEC 维持高水平。

2.2.4 基因表达的改变 低氧下植物的蛋白质合成分由于多核糖体的解体而下降,但也有一些特定的厌氧蛋白在低氧下诱导合成,使得植物的耐涝渍能力得到提高。目前分离出的在低氧和缺氧条件下表达的基因很多是与糖酵解和发酵途径有关的酶如 ADH、PDC、LDH、淀粉合成酶、葡萄糖-6-磷酸异构酶(GPI)等^[29]。诱导转录的信号途径可能通过细胞质 Ca^{2+} 介导^[30]。另外在低氧下诱导表达的基因还有:与细胞壁疏松化及通气组织形成有关的木葡聚糖转葡糖酶(XET)和纤维素酶基因,它们在低氧下表达并受乙烯的诱导调节;与乙烯合成有关的基因 ACC 合成酶,与抗氧化体系有关的 SOD 等^[31]。

3 展望

植物种类繁多, 生境各异, 不同植物在低氧胁迫下对胁迫适应的形态特点、生理及营养代谢方式差异显著, 对基础资料的继续积累可为进一步的研究创造条件。

研究材料从旱生栽培植物转向湿生野生模式植物。研究它们的形态、生理变化和相关基因的表达, 从模式植物中获得丰富的低氧生物多样性的资料, 为改良经济植物耐渍性提供新的基因库。

研究内容和方法更多转向分子生物学领域。植物在受到低氧胁迫后, 从低氧信号的接受到整个防御体系的建立, 各种机制是相互联系和相互作用的, 只有在分子水平上有了充分的认识 and 了解, 才能全面地掌握植物低氧胁迫的耐受性机制。这方面的工作主要集中在低氧信号转导机制及受体蛋白的研究以及对关键性酶基因的分离、鉴定和调节功能的研究。基因结构及转录调节机制的研究虽然是一个难点, 但随着植物基因组和蛋白质组计划的实施和完成, 大型的数据库的建立, 利用生物信息学研究方法和手段, 从基因筛选和表达谱分析中获得信息, 有望快速地分离和鉴定与低氧胁迫有关的所有候选蛋白和候选基因。通过对数据库模式植物资料的比较, 然后找到基因之间的级联关系, 以及特异信号的传导机制, 并了解蛋白与蛋白之间的特异相互作用。对已经掌握的与低氧胁迫响应的植物形态变化和生理生化知识, 我们就可以在基因组和蛋白质组水平上综合地理解, 并加以充分应用。

总之, 随着这一问题的基础研究的深入, 用已经掌握的来自模式生物的信息, 用生物技术转移模式植物中特殊耐低氧基因的方法合理地操纵和优化低氧胁迫耐受性状, 用于解决生产中的低氧胁迫和环境问题将更简单、容易而有效。

参考文献:

- [1] 王文泉, 张福锁. 高等植物厌氧适应的生理及分子机制[J]. 植物生理学通讯, 2001, 37(1): 63-70.
- [2] 郭世荣. 无土栽培学[M]. 北京: 中国农业出版社, 2003.
- [3] 连兆煌, 钟锡遵, 刘士哲. 水陆种槽槽深液流水培蔬菜生产线设计与应用[J]. 华南农业大学学报, 2002, 10: 152-154.
- [4] Kennedy R A, Fox T C, Everard J D. Biochemical metabolism to flood tolerance in Echinodloa[J]. Plant Physiol, 2004, 12: 584-589.
- [5] Crawford R M M. Physiological Responses to Flooding[J]. Plant Physiol. New Ser, 1982, 12: 453-477.
- [6] Saglio P H, Raymond B, Pradet A. Metabolic activity and energy charge and excised maize root tips under anoxia[J]. Control by soluble sugars. Plant physiol 1980 66: 1053-1057.
- [7] Pradet A, Bomsel J L. Adenine nucleotide ratios and adenylate energy change in energy metabolism[J] // Annual review of plant physiology, Hague: Holand: SPB Academic pub., 1983: 52.
- [8] Vartapetian B. Mitochondrial ultrastructure in roots of mesophyte and hydrophyte at anoxia and glucose feeding[J]. Protoplasma 1977 93: 243-256.
- [9] Davies D D, Grego S, Kenworth P. The control of the production of lactate and ethanol by higher plants[J]. Plant physiol. 1974 118:

297-310.

- [10] Roberts J K M, Callis J, Wenmer D, et al. Mechanism of cytoplasmic pH regulation in hypoxic maize root tips and its role in survival under hypoxia[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 1984 81: 3379-3383.
- [11] John C D, Greenway H. Alcoholic fermentation and activity of some enzymes rice roots under anaerobiosis[J]. journal of plant Australian physiology, 1976 3: 325-336.
- [12] Asada K, Takahashi M. Production and scavenging of active oxygen in photosynthesis Elsevier Science Publishers[J]. Amsterdam, 1987, 5: 227-287.
- [13] 官长荣, 汪耀富. 淹水胁迫对烤烟生理生化特性的影响[J]. 中国农业科学, 1995 28: 126-130.
- [14] 王闯, 郭修武, 胡艳丽, 等. 淹水条件下硝态氮对甜樱桃根系抗氧化酶活性和活性氧含量的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2008 14(1): 167-172.
- [15] Bodelier P L E. Interactions between oxygen-releasing roots and microbial processes in flooded soils and sediment[M]. Ecological Studies, Springer, Hans de Kroon and Eric J. W. Visser(Eds.), 2003, 10: 331-362.
- [16] 刘川祺. 植物抗性生理学[M]. 北京: 中国农业出版社, 1994.
- [17] Drew M C. Soil aeration and plant root metabolism[J]. Soil Sci., 1992, 154: 259-268.
- [18] Yi Ting, Hsu Ching Huei Kao. Cadmium toxicity is reduced by nitric in rice leaves[J]. Plant Growth Regulation, 2004, 42: 227-231.
- [19] Xu Z, Adams P. Effects of interplanted rice on the growth of tomato in deep solution culture and on the response to Salinity[J]. J. Hout. Sci., 1994 69: 319-328.
- [20] 刘新, 张蜀秋, 姜成后. 植物体内一氧化氮的来源及其与其它信号分子之间的关系[J]. 植物生理学通讯, 2003, 39(5): 513-517.
- [21] Crawford R M M, Braendle R. Oxygen deprivation stress in a changing environment[J]. Jour Exp Bot. 1996 47: 145-149.
- [22] 王文泉, 郑永战, 梅鸿猷, 等. 不同耐渍基因型芝麻在厌氧胁迫下根系的生理与结构变化[J]. 植物遗传资源学报, 2003(4): 214-219.
- [23] 余叔文, 汤章诚. 植物生理与分子生物学[M]. 2 版. 北京: 科学出版社, 1992.
- [24] Ellmore G S. Root dimorphism in Ludwigia pepeloides(Oragraceae): structure and gas content of mature roots[J]. American journal botany, 1981 68: 557-568.
- [25] Johnson J, Cobb B G, Drew M C. Hypoxic induction of anoxia tolerance in root tips of Zea Mays[J]. Plant Physiol, 1989, 91: 837-841.
- [26] Joly C A. Flooding tolerance: a reinterpretation of Crawford's metabolic theory[J]. Proc of the Roy Soc Edinburg, 1994 102: 343-354.
- [27] Sakano K. Revision of biochemical Ph-stat: Involvement of alternative pathway metabolisms[J]. Plant cell Physiol, 1998, 39(5): 467-473.
- [28] Xia J H, Saglio P H, Roberts J K M. Nucleotide levels does critically determine Survival of maize root tips acclimated to a lower oxygen environment[J]. PlantPhysiol, 1995, 108: 589-595.
- [29] Rengifo E, Tezara W, Herrera A. Water relations, chlorophyll a fluorescence and contents of saccharides in tree species of a tropical forest in response to flood[J]. Photosynthetica, 2005, 43(2): 203-210.
- [30] Brown A P, Wary J L. Correlated changes of some enzyme activities and of factor and substrate contents of pea cotyledon tissue during germination[J]. Biochem Jour, 1968, 108: 437-444.
- [31] Albrecht G, Mustroph A. Sucrose Utilization via invertase and sucrose synthase with respect to accumulation of cellulose and callose synthesis in wheat roots under oxygen deficiency[J]. Russian Journal of Plant Physiology, 2003, 50: 813-820.