

植物抗逆性的获得与信息传导¹

缪颖 伍炳华 (细胞生物学与肿瘤细胞工程教育部重点实验室; 厦门大学生命科学学院植物细胞与分子生物学实验室, 厦门 361005)

The Acquisition of Stress Response Characteristics and Signal Transduction in Plants

MIAO Ying, WU Bing-Hua (*The Key Laboratory of Ministry of Education for Cell Biology & Tumor Cell Engineering; Laboratory for Plant Cell & Molecular Biology, College of Life Science, Xiamen University, Xiamen 361005*)

摘要 概述了逆境下植物细胞水平的信号传导和生理反应及其相关基因表达的研究进展, 并着重讨论了植物抗逆性获得与基因组 DNA 水平分子信号传递的可能机理。提出植物抗逆性获得的细胞分子生物学机制的模型。

关键词 植物抗逆性 信号传导 生理反应 基因表达

生物体的新陈代谢和生长发育主要受遗传信息及环境信息的调节控制。遗传基因规定个体发育的潜在模式, 其实现在很大程度上受控于环境信息。植物有别于动物, 它难以逃避环境剧烈变化的影响, 因此适应多变的环境是其维持生存的主要出路。随着全球环境的恶化, 植物如何通过细胞感受逆境信号, 传导逆境刺激, 激活一系列分子途径并调控相关基因表达和生理反应以适应逆境, 在逆境中获得抗逆性, 即植物细胞的信息传导, 已成为现代植物生物学的研究热点。近 10 年来这方面的研究已取得许多重要进展, 主要集中在逆境下植物细胞水平的信号传递和生理反应, 以及部分相关基因的表达上。本文结合自己的研究工作, 综述近年在细胞和分子水平上的研究成果, 并对植物抗逆性获得的细胞分子生物学机制进行讨论。

1 植物逆境反应与植物抗逆性的获得

植物在个体发育中当环境发生变化时, 往往会发生相应的性状变异。相应于自然环境的变异就是适应, 相应于人工环境的变异就是驯化。这些变异性状在生物学中称为获得性状 (acquired characteristics)。植物在逆境下发生一系列变异。例如, 触摸能使植物生长受抑而变矮; 旱生条件下的蒲公英叶形发生很大的变异; 冰叶日中花 (*Mesembryanthemum crystallinum*) 在盐渍或干旱条件下生长时, 其碳固定方式可由 C₃ 途径转向 CAM 途径^[1]; 海边铺地黍 (*Panicum repens*) 在湿生状态下

植株直立生长, 叶宽大呈长条状, 盐生时植株匍匐, 叶短小。逆境下产生的变异只表现在细胞生理反应和表现型上的称为逆境反应, 逆境下产生的变异发生基因型变化的称为抗逆性的获得。逆境信息通过细胞信号传导引起植物生长发育的这些变化可归纳为两类: 一类通过基因活化与蛋白质合成, 甚至基因组变异, 此谓长期反应 (long term responses), 如泌盐器官建成, 光形态建成及向触性形态建成等等; 另一类发生细胞生理反应, 与基因活化及蛋白质合成无直接关系, 称之为短期反应 (short term responses), 如仅是激活酶和引起细胞运动反应等^[2]。

2 逆境下细胞水平的信号传导

近年来, 人们越来越注意与信号传导有关的植物环境刺激因子的研究。这些因子包括光、温度、水分、盐分、重金属、病原激发子 (elicitors) 等。这些环境因子所引起的信号传导的分子途径陆续有学者作了归纳^[35], 其中孙大业等^[6]归纳的分子途径已可勾画出一个细胞水平传导的分子途径的轮廓。但信号系统之间的相互关系及时空性并不是一种简单因果事件的线形链, 实际上是一种信息网络。多种信号相互联系和平衡决定一个特异的细胞反应。人们已用“crosstalk”一词代替以往的“interaction”来描述这种关系。当胞外环境因子和胞内信号刺激细胞时, 细胞膜上受体直接感受信号, 通过细胞壁-质膜-细胞骨架连续体 (continuum)^[7], 引起细胞骨架蛋白变构而传递信息^[8], 并与胞内的 G 蛋白、第二信使系统以及调节因子构成信息网络 (图 1), 特定刺激引起特定基因

收稿 1999-09-30 修定 2000-03-08

1 国家自然科学基金和福建省自然科学基金重点项目资助课题。

表达和特定生理反应。目前已报到的受体有激素受体、光受体和病原激发受体。激素受体如生长素结合蛋白(ABP)、ABA结合蛋白和乙烯受体。分析这些受体蛋白序列结构的结果表明,它们与植物特有的具有受体功能的丝氨酸/苏氨酸激酶有很大同源性^[9,11]。植物信号系统内G蛋白与植物激素、光敏色素、蓝光信号作用和IP₃生成有关。第二信使如cAMP、Ca²⁺-CaM系统、IP₃信使等也有了大量报道。最近蔡南海实验室报道cADPR参与干旱和盐胁迫诱发ABA信号传导途径,同时Ca²⁺-CaM参与此过程的调控^[12,13],这为植物体内cAMP第二信使功能提供了直接证据。细胞壁寡聚糖或糖蛋白的合成与降解受胞间Ca²⁺信号的调节,同时寡聚糖或糖蛋白可能为一种信号分子,参与逆境和病原激发引起特定基因表达和特定生理反应^[14,15]。激素结合膜上受体后,使得膜附近的磷脂酶C活化,水解膜脂释放IP₃,IP₃在细胞内易移动与膜上带正电荷的受体结合,活化Ca²⁺泵,引起Ca²⁺的跨膜运输和Ca²⁺-CaM系统的活化,激活蛋白激酶C,引起细胞内信号的联级放大反应,

而IP₃消耗了磷酸基团后降解为IP₂和IP₁,又重新转化为膜上的磷脂。人们根据IP₃的这种结构、分布与在植物体内的作用,推测了IP₃的信使功能。这些研究结果表明细胞信号系统具有“立体交叉”的特点。在信号传导时细胞的空间结构中一组特定地域的受体、离子通道、酶泵和CaM结合蛋白可能形成一个具有特定反应的transducons。自由大分子如CaM和IP₃可穿梭于不同transducons之间^[6,9,16,17]。目前几个研究小组陆续报道了细胞骨架与一些信号网络分子的关系,如一种依赖于Ca²⁺/CaM的蛋白质磷酸酶(calcineurin)与质膜-细胞骨架相连,参与细胞间Ca²⁺信号传导^[10]。Mikani认为IP₃是细胞骨架结构形成的调节因子,其前体磷酸甘油4磷酸激酶的编码基因受水分胁迫和ABA诱导^[18]。冷逆境可以引起Ca²⁺信号变化和细胞骨架蛋白变构而传递信息^[8]等等。这些说明细胞内信号传导途径的复杂性与内在功能相连接,而这个复杂的网络系统在细胞结构水平上可能如同动物细胞的神经系统一样^[19,20]是通过细胞骨架系统支持的(图1)。

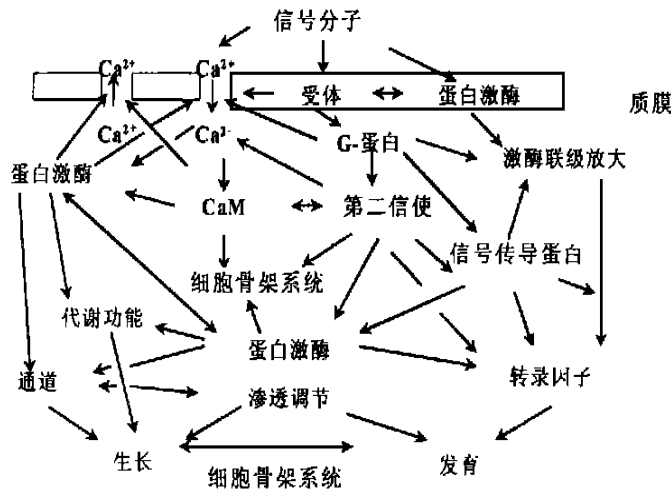


图1 植物细胞信号传导网络^[4]

3 逆境下基因水平的信号传导

3.1 基因表达水平的调控 由于分子生物学方法的应用,许多植物受体的研究发展很快。与逆境胁迫直接相关的ABA和乙烯的受体蛋白基因及逆境响应基因的报道在1998至1999年间就有近200篇,这些报道大多数集中在基因表达水平上。

早期研究盐、干旱胁迫和ABA诱导基因表达水平的变化,主要集中在结构蛋白如LEA蛋白基因、Em蛋白基因、脱水素蛋白基因^[21]和一些编码

与渗透素生物合成有关的酶,如醛糖还原酶、甜菜碱醛脱氢酶^[22],以及具有调节功能和信号传导功能蛋白如RNA结合蛋白(RNA-bound protein)、myb-like、b-Zip-type、转录因子(transcription factors)^[23,24]、假想蛋白激酶(putative protein kinases)^[25]和组蛋白(histone)^[21]等表达产物上。近两年则转向对逆境应答的基因表达调控的研究,报道最多的是顺式作用元件和反式调节因子。如已证明水稻中由ABA诱导的Rab16基因的启动子中

TACGTGGC、CGCCGCGCCTCC 和 CGC/GCGCGCT 定位在-295-25 之间,认为这段对 ABA 的应答是重要的,也有可能和核蛋白作用^[26],因此认为 *Rab16* 基因在 ABA 应答引起基因表达过程中起调控作用的顺式作用元件。大麦中由 ABA 和干旱诱导的基因 *HVA 22*,它至少有 3 个元件,其中两个定位在启动子区,一个定位于第一个内含子中,高水平 ABA 诱导其表达,启动子区的两个顺式元件即是典型的 ABARE 结构序列,消除其中一个元件便使 ABA 应答极显著降低,其产物含有已知的调控蛋白保守结构的特点^[27]。因此,ABA 和干旱诱导的基因表达是受多重顺式作用元件顺序调控的。盐胁迫下水稻中 ABRE 响应元件结合的两个多肽链的合成受 GTP 调节,这两个多肽链可能为反式调节因子^[28]。玉米中 ABA 和水胁迫应答蛋白 *Rab17*(*Leu* 基因的产物)高度磷酸化,定位于核内,与核内定位信号肽结合,以磷酸化的形式在核内出现。*Rab17* 与 NLS(核内定位信号肽)的结合依赖于磷酸化^[29],而 NLS 是反式调节因子的典型结构序列。玉米中干旱和 ABA 响应基因 *VP1* 与核内染色质的结合状态依赖于转录因子的磷酸化和脱磷酸化共激活^[30]。玉米 *rab* 基因中发现一个 RNA 结合蛋白(RNA-bound protein)的保守序列,它与 GU 丰富的 RNAs 作用有关^[31]。由此可知,逆境诱导的基因表达是通过信息传导对顺式作用元件和反式调节因子的激活而实现的。

近两年对另一个与逆境相关的激素——乙烯感受途径的研究也取得了很大进展。乙烯信号传导途径的遗传学模型为 ETO1、ETO2、ETO—ETR1—CTR1—EIN2—EIN3—三重反应^[32]。其中一些成分是蛋白激酶,如 ETR1,CTR1 蛋白的氨基酸序列与原核生物中双组分系统(two-component system)的蛋白质超家族具有显著的相似性,这种双组分信号调控系统由感受器(sensor)和应答调节器(response regulator)组成,位于细胞质膜上的组氨酸蛋白激酶作为感受器,其 N 末端部分具有感受环境信号的结构域,G 末端则为传递信号功能域,含有 240 氨基酸,有几个保守的小区域,其中之一为 H 盒,应答调节器用于调节基因表达或传递来自感受器的信号。这种结构为植物对外界环境变化的适应性反应提供有效机制^[33]。EIN3 可能是一种转录因子^[34]。拟南芥的两个反式调节因子 DREB1、DREB2 由于干旱和低温诱导表达,结构

分析表明,它们均含有一个 DNA 结合域和一个乙烯应答区^[35]。因此,逆境应答的基因转录调节这一信息传递过程正是利用了基本元素组合的原理。转录因子可分成两大类,一类是基本转录因子,它们是一类较为通用的转录因子,例如与某些启动子序列的共有序列 TATA 盒子相结合的 TBP(TATA box binding protein),即基本转录因子。另一类则为特异性较强的转录因子,某些组织特异性转录因子即属此类。这些转录因子常与 DNA 调控区的某些特异识别部位,例如增强子序列相结合,使某些具组织特异的蛋白质得到表达。多个转录因子与 RNA 聚合酶构成复合酶系统,在接受特异信号传递后,可能参与信号传导而调节特异基因的转录。但是,逆境信号和激素如何传递到这些因子或元件上;这些蛋白质的浓度是否改变;蛋白质与蛋白质、蛋白质与 DNA 结合中是否涉及磷酸化、脱磷酸化等等问题尚待研究。

3.2 基因组变异水平的信号传导 由于分子生物学技术的深入应用,60 年代以后积累的大量资料证明,生物在生活过程中由于环境的变化,可以产生新的性状以适应新的环境,这种性状可以遗传。这显示逆境中获得的性状与 DNA 顺序的增加或丢失有关。如亚麻栽培在高氮土壤中 2~3 代后,其基因组中 rDNA 发生扩增^[36]。烟草培养细胞在受伤条件下逆转座子 Ttol 异常活跃,TtolRNA 转录激活,并大量表达,结构分析表明 Ttol 序列中有一个顺式调节区可以感受外界的刺激信号^[37]。自 1983 年在玉米中发现^[38]逆转座子以后又进一步证实其中有反转录酶基因,且此种酶可将 RNA 逆转录为 DNA^[39]。现有的大量资料表明,植物中存在反转录酶和 RNA 逆转录为 DNA 过程已是事实^[40]。逆境下植物中逆转座子被激活,反转录酶活性得到启动,促进 RNA 逆转录为 DNA,于是合成新的或多拷贝 cDNA 整合到基因组中^[41],从而获得新的性状^[42,43]。外界信号如何启动此种逆转录过程,并引起 DNA 序列变化的详细机制还不清楚。

4 植物抗逆性获得的细胞分子生物学机制

植物在逆境如干旱、盐胁迫等条件下,都有一定范围的适应性。如前面已经提及的可发生细胞水平上的生理反应、基因表达水平的变化和 DNA 水平的基因变异。长期在这种环境下,环境信息都可以或多或少地记录到生物上,使其获得抗逆反应和抗逆性,以适应不同的环境。个体通过感受外界

环境信号, 传导信息, 最终获得性状, 此种主动适应的过程定有其自身的反馈机制。现以图 2 模式作归纳。

生命的遗传物质核酸转录和转译产生相应的蛋白质, 这些蛋白质能适应环境而产生各种功能和结构等等性状。环境则通过对蛋白质的影响来调控核酸而有环境饰变, 产生个体、器官和细胞间的差异。长久的较为稳定的环境变化, 会使高频转录

产生的 RNA 通过逆转录方式形成 cDNA, 最后整合到 DNA 上, 从而有遗传物质的增量记录到 DNA 遗传信息库中, 在遗传上强化其性状或产生新性状^[44]。推动这种反馈调控的正是环境与生物之间信号传导即信息流和能量流。外界信号通过信号传导的分子网络的交替和联级放大到细胞反应、性状获得, 耗能与放能的过程。

蛋白质与核酸等大分子是生命的主要体现, 但

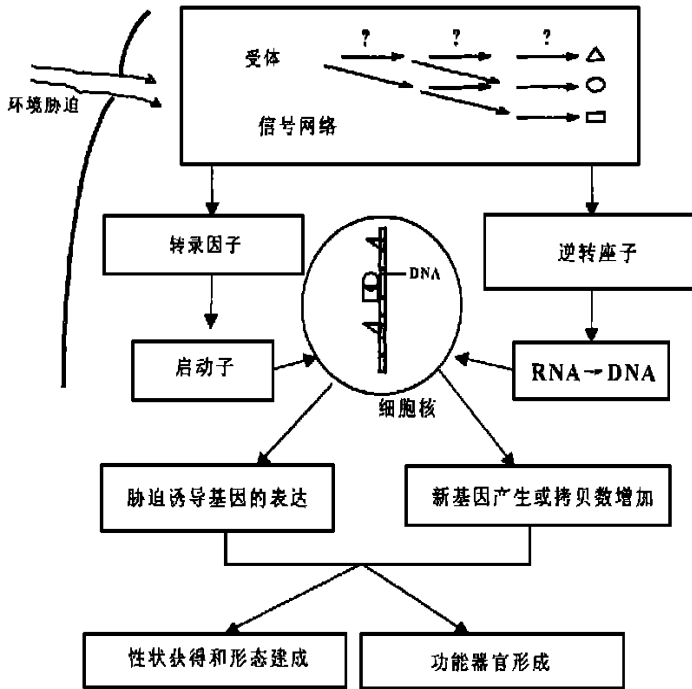


图 2 逆境下细胞抗性获得的细胞分子生物学机制模式

不是生命本身。生命的本质是这些生物大分子之间, 以及它们与环境之间复杂而有序的相互联系和相互作用。信号传导的最重要特征之一在于它是一个网络系统, 具有高度的非线性特点。细胞处于复杂外界环境的“信息轰炸”(signal bombard)之下, 这些信号分别或协同地启动细胞各种信号传导途径, 最终作出合理的生理反应。细胞信号传导的作用方式可以喻为电脑的工作, 即细胞所接受的外界信号如同于输入电脑的不同数字、字母或符号, 细胞内的各种信号传导途径及其组分就如同电脑线路中的各种集成块。信号在这些集成块中流动, 经分析、整合, 最终将结果显示在荧屏上。而在细胞中, 这些经分析、整合后的信号最终表现为已经调整的生理功能。但是最复杂的电脑也无法与最简单的细胞相比。电脑作为无生命的机械装置, 最

简单的操作失误或线路故障, 都可导致整个系统的瘫痪, 而细胞则有自动修复、补偿能力。一定程度的损伤并不能导致细胞死亡, 细胞信号传导途径中某一组合的丧失, 如含有某一编码基因的信号分子的缺失, 往往只会影响细胞功能的一个方面^[7]。但细胞是如何做到这一点的, 这将是 21 世纪生命科学的重大课题之一。

5 结束语

随着分子生物学技术的发展和其研究成果的大量积累, 环境与性状建成之间的信号传导的非线性内涵, 整合作用的实质, 已开始从组成部件研究走向更高层次的网络研究。但要最终阐明其内在机制, 还将取决于以下几个方面的研究:

(1) 逆境下细胞水平信号上的分子新成员的发

系统之间的相互关系和时空性。

(2) 在植物基因组计划的实施、植物信号受体和逆境响应蛋白基因的分离及其结构功能的分析, 以及基因表达调控机理的研究基础上, 揭示基因表达水平上的信号传递。

(3) 逆境胁迫下植物抗逆性的获得, 以及环境与基因组变异的信号传导问题的研究, 对推动分子遗传学与进化生物学的研究无疑也是重要的。

参考文献

- 1 Vemon DM, Bohenet HJ. A novel methyl transferase induced by osmotic stress in the facultative halophyte *Mesembryanthemum crystallinum*. *Embo J*, 1992, **11**: 2077~ 2085
- 2 Lichtenthaler HK. The stress concept in plants: an introduction. *Ann N Y Acad Sci*, 1998, **351**: 187~ 198
- 3 孙大业. 植物细胞信号传导研究进展. *植物生理学通讯*, 1996, **32**(2): 81~ 91
- 4 Trewavas A, Malho R. Signal perception and transduction: The origin of the phenotype. *Plant Cell*, 1997, **9**: 1181~ 1195
- 5 Mizoguchi T, Ichimura K, Shinozaki K. Environmental stress response in plants: the role of mitogen-activated protein kinases. *Trend in Biotechnol*, 1997, **15**: 15~ 19
- 6 孙大业, 郭艳林, 马力耕. 细胞信号传导. 北京: 科学出版社, 1999, 171~ 283
- 7 Wyatt SE, Carpita NC. The plant cytoskeleton-cell wall continuum. *Trends Cell Biol*, 1993, **3**: 413~ 416
- 8 Gilroy S, Trewavas T. A decade of plant signals. *Bio Essays*, 1994, **16**(9): 677~ 681
- 9 Trewavas A. How plants learn. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1999, **96**(8): 4216~ 4218
- 10 Kudla J, Xu Q, Harter K *et al.* Genes for calcineurin B-like proteins in *Arabidopsis* are differentially regulated by stress signals. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1999, **96**(8): 4718~ 4723
- 11 Liu J, Zhu JK. A calcium sensor homology required for plant salt tolerance. *Sci*, 1998, **280**(5371): 1943~ 1945
- 12 Wu Y, Kuzma J, Marechal E *et al.* Abscisic acid signaling through cyclic ADP-ribose in plants. *Sci*, 1997, **278**(5346): 2126~ 2130
- 13 Lee HC. Calcium signaling by cyclic ADP-ribose and NAADP, A decade of exploration. *Cell Biochem Biophys*, 1998, **28**(1): 1~ 17
- 14 缪颖, 伍炳华, 曾广文等. 缺钙诱发大白菜干烧心与细胞壁结构组分变化的关系. *植物生理学报*, 2000, **26**(2): 111~ 116
- 15 缪颖. 大白菜钙营养失调的细胞学和生理生化基础的研究 [博士论文]. 杭州: 浙江农业大学, 1996.
- 16 缪颖, 曹家树, 曾广文. 植物细胞内钙水平的调控. 见: 曾广文主编. *蔬菜科学研究*. 上海: 上海科技出版社, 1998. 135~

142

- 17 Knight H, Brandt S, Knight MR. A history of stress alters drought calcium signaling pathways in *Arabidopsis*. *Plant J*, 1998, **16**(6): 681~ 687
- 18 Mikani K, Katagiri T, Tuchi S *et al.* A gene encoding phosphatidylinositol 4-phosphate-5-kinase induced by water stress and abscisic acid in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 1998, **15**(4): 563~ 568
- 19 Bhalla US, Lyengar R. Emergent properties of networks of biological signaling pathways. *Sci*, 1999, **283**: 381~ 386
- 20 Weng G, Bhalla US, Lyengar R. Complexity in biological signaling systems. *Sci*, 1999, **284**: 92~ 96
- 21 Bray EA. Molecular responses to water deficit. *Plant Physiol*, 1993, **103**: 1035~ 1040
- 22 McCue KF, Hanson AD. Effects of soil salinity on the expression of betaine aldehyde dehydrogenase in leaves: investigation of hydraulic ionic and biochemical signals. *Aust J Plant Physiol*, 1992, **19**: 555~ 564
- 23 Nakagawa H, Ohmiya K, Hattori T. A rice bZIP protein designated OSBZ8 is rapidly induced by abscisic acid. *Plant J*, 1996, **9**: 217~ 227
- 24 Urao T, Yakubov, Yamaguchi-shinozak K *et al.* Stress-responsive expression of genes for two-component response regulator-like protein in *Arabidopsis thaliana*. *FEBS Lett*, 1998, **427**(2): 175~ 178
- 25 Moons A, Gielen J, Vandekerckhove J *et al.* An abscisic-acid and salt-stress responsive rice cDNA from a novel plant gene family. *Planta*, 1997, **202**: 443~ 454
- 26 Leung J, Giraudat I. Abscisic acid signal transduction. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1998, **49**: 199~ 222
- 27 Shen Q, Zhang P, Ho TH. Molecular nature of abscisic acid (ABA) response complexes: composite promoter units that are necessary and sufficient for ABA induction of gene expression in barley. *Plant Cell*, 1996, **8**: 1107~ 1119
- 28 Gupta S, Chattopadhyay MK, Chatterjee P *et al.* Expression of abscisic acid-responsive element-binding protein in salt-tolerant indica rice (*Oryza sativa* L. cv *Pokkali*). *Plant Mol Biol*, 1998, **37**(4): 629~ 637
- 29 Adela G, Anders BJ, Francisco A. The maize abscisic acid-responsive protein Rab17 is located in the nucleus and interacts with nuclear localization signals. *Plant Cell*, 1994, **6**: 351~ 456
- 30 Busk PK, Pages M. Regulation of abscisic acid-induced transcription. *Plant Mol Biol*, 1998, **37**(3): 425~ 435
- 31 Marria P, Josep V, Mark JG *et al.* The cis-regulatory element CCACTGG is involved in ABA and water-stress responses of the maize gene rab28. *Plant Mol Biol*, 1993, **2**: 259~ 262
- 32 Johnson PR, Ecker JR. The ethylene gas signal transduction pathway: a molecular perspective. *Annu Rev Genet*, 1998, **32**: 227~ 254

- 33 Sakai H, Hua J, Chen QG *et al.* ETR2 is an ETR1-like gene involved in ethylene signaling in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1998, **95**(10): 5812~ 5817
- 34 Solano R, Stepanova A, Chao Q *et al.* Nuclear events in ethylene signaling: a transcriptional cascade mediated by ETHYLENE-INSENSITIVE3 and ETHYLENE-RESPONSE-FACTOR1. *Gene Rev*, 1998, **12**(23): 3703~ 3714
- 35 Liu Q, Kasuga M, Sakuma Y *et al.* Two transcription factors, DREB1 and DREB2, with an EREBP/AP2 DNA binding domain separate two cellular signal transduction pathways in drought- and low-temperature responsive gene expression, respectively in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 1998, **10**(8): 1391~ 1406
- 36 姚敦义, 张慧娟. 适应、进化与获得性遗传. 植物学通报, 1997, **14**(1): 19~ 23
- 37 Takeda S, Sugimoto K, Otsuki H *et al.* Transcriptional activation of the tobacco retrotransposon T101 by wounding and methyl jasmonate. *Plant Mol Biol*, 1998, **36**(3): 365~ 376
- 38 Elder RT, Loh EY, Darts RW. RNA from the yeast transposable element Ty1 has both ends in the direct repeats a structure similar to retrovirus RNA. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1983, **80**: 2432~ 2436
- 39 Boeke JD, Garfinkel DJ, Styles CA *et al.* Ty1 element transpose through an RNA intermediate. *Cell*, 1985, **40**: 495~ 500
- 40 Terzian C, Laprevotte I, Brouiller S *et al.* Genomic signatures: tracing the origin of retroelements at the nucleotica level. *Genetica*, 1997, **100**(1~ 3): 271~ 279
- 41 Bushman FD, Fujiwara T, Graigie R. Retroviral DNA integration directed by HIV integration protein in vitro. *Sci*, 1990, **249**: 1555~ 1558
- 42 Grandbastien MA, Lucas H, Morel JB *et al.* The expression of the tobacco Tnt1 retrotransposon is linked to plant defense response. *Genetica*, 1997, **100**(1~ 3): 241~ 252
- 43 Suonimäki A, Schmidt D, Schulman AH. BARE-1 insertion site preferences and evolutionary conservation of RNA and cDNA processing sites. *Genetica*, 1997, **100**(1~ 3): 219~ 230
- 44 曹家树, 缪颖. 生物多样性进化原理与保护对策. 生物多样性, 1997, **5**(3): 220~ 223

冷敏感植物的低温光抑制及其生化保护机制¹

刘鹏 孟庆伟 赵世杰 (山东农业大学植物科学系, 山东泰安 271018)

Chilling-induced Photoinhibition and Biochemical Protective Mechanism of Chilling-sensitive Plants

LIU Peng, MENG Qing Wei, ZHAO Shi Jie (Department of Plant Science, Shandong Agricultural University, Taian, Shandong 271018)

提要 阐述了冷敏感植物低温光抑制的发生机理、光与低温在光抑制中的关系及冷敏感植物在低温光抑制过程中的生理生化变化,并结合冷锻炼对植物的影响,介绍了植物防御光抑制破坏的生化机制。

关键词 冷敏感植物 低温光抑制 冷锻炼 生化保护机制

在暖温带地区种植的重要作物中,有很多热带和亚热带起源的一年生植物。这些作物一般来说是冷敏感植物,如水稻、玉米、棉花、豆类、黄瓜、番茄等农作物,它们在温度低于12℃时就会表现出冷害症状^[1]。低温对冷敏感植物生理代谢的影响是多方面的,其中光合机构对低温的敏感反应尤为

重要。因为这些植物易发生低温光抑制,严重的低温光抑制还会导致光氧化现象;低温下生长的植株光合功能很低,即使恢复到适宜条件后仍表现出持续的降低状态,从而对光合生产力造成影响^[2]。在植株早期生长的关键时期,低温期的延长、短期气温骤降等不利温度条件导致的低温光抑制,会使这些作物的生长期缩短并延迟冠层的形成,在以后的

收稿 2000-01-03 修定 2000-05-08

1 国家重点基础研究发展规划项目(G1998010100),国家自然科学基金(30070458)及山东省自然科学基金(Q99D10)资助项目。