

植物衰老过程和调控

● Y · Y · 莱谢姆

● A · H · 哈勒维 著

● C · 法伦克尔

● 胡文玉 等 译

● 辽宁科学技术出版社



植物衰老过程和调控

Y.Y. 莱谢姆 A.H. 哈勒维 C. 法伦克尔 著

胡文玉 谢甫绵 李晓萍 译

陈凤玉 陈 贵 袁湘龙

胡文玉 校

辽宁科学技术出版社

**PROCESSES AND CONTROL OF
PLANT SENESCENCE**

Ya'acov Y. Leshem (Israel)

Abraham H. Halevy (Israel)

Chaim Frenkel (U. S. A.)

Elsevier Press, 1986

植物衰老过程和调控

Zhiwu Shuailao Guocheng He Tiaokong

Y. Y. 莱谢姆 A. H. 哈勒维 C. 法伦克尔 著

胡文玉 谢甫绛 李晓萍 译

陈凤玉 陈 贵 袁湘龙

胡文玉 校

辽宁科学技术出版社出版 (沈阳市南京街6段1里2号)

辽宁省新华书店发行 沈阳新华印刷厂印刷

开本: 787×1092 1/32 印张: 7¹/₈ 字数: 170,000

1990年4月第1版

1990年4月第1次印刷

责任编辑: 李贵玉 版式设计: 于 浪

封面设计: 秀 中 责任校对: 周 文

印数: 1—989

ISBN 7-5381-0828-9/Q·5 定价: 3.55元

内 容 简 介

本书共有三大部分：第一部分概述，对植物衰老的几个问题作梗概说明。第二部分为衰老因子分析，从衰老各因子阐述植物衰老的机制，其主要内容有：乙烯是衰老因子，脱落酸、叶黄氧化素、红花菜豆素与衰老关系；膜和衰老；生物系统中的氧化过程及其在植物衰老中的作用；自由基和衰老。第三部分论述植物器官的衰老，是从植物整体或器官角度综合阐述植物衰老，包括整株植物衰老，脱落；花的衰老；果实成熟等内容。各章末附有详细的必读书目和参考资料。

本书供高等院校生物学科、农科的本科生、研究生及从事与植物衰老研究有关的教学、科研人员阅读。

译者的话

《植物衰老过程和调控》一书是以色列的 Ya'acov Y Leshem, Abraham H. Halevy 和美国的 Chaim Frenkel 合作撰写完成。该书作者总结自己长期的理论研究和实践经验,从衰老机制着手,详细阐述植物衰老以及与它有关的各个因子的基础理论知识,包括乙烯是衰老因子;脱落酸、叶黄氧化素、红花菜豆素与衰老关系;膜和衰老;生物系统中的氧化过程及其在植物衰老中的作用;自由基和衰老。在此基础上又论述了植物器官的衰老,包括整株植物衰老,脱落;花的衰老;果实成熟等等。作者将前面的植物衰老理论与后面的调控器官衰老实践研究协调地衔接起来,成为一本系统论述植物衰老生理方面的著作。

长期以来,植物衰老生理是植物生理学的一个空白点,至今国内尚无一本系统的教科书或参考书。随着生物科学发展及实践应用的需要,植物衰老及其调控措施逐渐引起人们关注,特别是将人体、动物衰老的差误理论,自由基理论等引入植物衰老学科后,植物衰老的研究顿时活跃起来。不少高等学校开始招收植物衰老学的研究生,并开设植物衰老生理专题课。我们就在这种形势下,对《植物衰老生理》课程的教学方法做了适当改革,与研究生共同翻译本书,并在此基础上进行讨论式教学。通过教学实践,深感这是一本较为系统的参考书,有必要进一步整理出版,贡献给全国的同

行。

衰老是植物生长发育的最后一个阶段，对衰老生理的研究不仅在理论上填补了植物生理学的空白部分，而且在实践上对提高农作物产量、延缓农产品贮藏时期、提高种子活力、延长花的寿命都有重要的指导作用。我们从自己的研究工作中也深深体会到：它不仅是植物生理学的一个重要分支，而且它的发展将对植物生理学的进展起着推动作用。但愿此书能对从事植物衰老生理研究的教学、科研人员和实践工作者有所裨益，这将是我们的最大愿望。

《植物衰老过程和调控》一书涉及的科学面较广，再由于译者水平所限，错误和不当之处在所难免，敬请读者指正。

引 言

曾生活到94岁高龄的英国剧作家肖伯纳 (George Bernard Shaw) 撰写的 'Back to Methuselah' 剧本中, 有一个角色谈到: “……不是在我们逝世后的年代, 而是在我们活着的年代要细心的、尽责的发现和开掘每件事的实质……。”正象肖伯纳描写的角色一样, 我们在撰写本书各章时, 总的目标是介绍植物衰老进程中的各种变化, 但也试图指出人们是能够调节植物衰老的。我们力求提供给读者以基础和应用两方面知识: 既阐述植物衰老的现代理论, 提供世界各国在研究植物衰老方面的有关信息, 又介绍即使非常有限的但可资利用的调控衰老的方法。

当仔细阅读本书时, 将会发现它是综合了两种不同的入门介绍模式 (即以各种器官为线索, 介绍它们的衰老过程, 或以衰老机制为线索, 介绍衰老进程的各种变化——译者)。在分章中集中介绍与衰老过程最为密切的两种植物激素——乙烯和脱落酸, 而对细胞分裂素、生长素、赤霉素则安排在描述它们怎样参与各种器官衰老过程时给予阐述。另外, 在撰写各种器官衰老的章节时, 读者将会发现缺少种子衰老和超微结构变化的内容, 这些问题已分散在有关各个基本过程的章节中作了介绍。

每章附有经过仔细挑选后推荐的参考书目, 其中包括本书所涉及研究课题的必读资料以及读者需要进一步钻研的参

考材料。对于后者，我们力求选择在大多数大学或研究机关的生物学图书馆中能够找到的材料。本书在介绍试验结果及推荐书目中定会有许多遗漏，包括很多同行进行的相当重要的有关研究资料。对此，我们只能请求谅解。这是因为受到本书篇幅所限、主观研究经验局限以及优先考虑科学家共同关注问题的选择原则所造成。

我们希望读者——生物、农学、生物化学学科的高年级学生、教师、研究工作者以及各部门的园艺工作者，能够利用这些资料，进一步掌握多因子衰老症的基础理论，并由此能在食品加工、贮藏和国际间长距离贸易，甚至在解决具有世界性的食物贮藏问题等方面起到某些作用。尤其在对如何调控植物衰老尚未研究出完善的解决方案之前，我们希望这些基础知识能有助于读者进一步了解现已使用的调控措施，并促使现用的调控方法得到进一步发展。

我们衷心感谢世界各国的许多科学家，他们的名字和授职机构已在本书提及，他们提供了许多例证材料以及这些材料的来源。其中特别要感谢杜克大学 Irwin Fridovich 教授以及美国路易斯安那州立大学 William Pryor 教授，他们对自由基一章做了评审。另外，还要感谢以色列比尔谢巴的本吉利昂大学 Chanan Itai 教授以及耶路撒冷的希伯利大学农学院的 Eliezer Goldschmidt 和 Joseph Rivov，他们各自评审了脱落酸、果实衰老和脱落各章。

在此提供的英文版是由一本希伯利文版扩展的最新版本，比原版本，它扩大了介绍的范围，在部分章节增加更重要内容，此外还增添了膜和衰老一章。Y. Y. Leshem 承担本书的主编和各章之间的协调，他还撰写了植物衰老、乙烯是一个衰老因子、脱落酸和有关化合物、膜和衰老、自由基和

衰老以及脱落各章（其中花的脱落一节由 A.H. Halevy 完成）。整株植物衰老和花朵衰老两章由 A. H. Halevy 完成。果实成熟和衰老由 C. Frenkel 完成，并奉献给故世于以色列的母亲。以色列 Bar-Ilan 大学化学系 Dr. Aryeh Frimer 撰写氧化过程一章的主要部分，该章标题及其它一些次要部分由 C. F. 和 Y. Y. L. 添写。

Ya'acov Y. Leshem
Abraham H. Halery
Chaim Frenkel

（胡文玉译）

目 录

引言

第一部分 概 述

第一章 植物的衰老	1
衰老曲线	3
整株植物的衰老因子	5
差误理论	5
DNA 和 RNA 代谢	6
多胺和衰老	7
蛋白质水解及蛋白质周转率降低	9
叶绿素和光合作用	11
光、暗和气孔	14
自由基伤害、脂质过氧化和光氧化	15
结束语	16
参考和必读文献	16

第二部分 衰老因子

第二章 乙烯是一个衰老因子	21
乙烯的生物合成模式	24
乙烯调节乙烯的生物合成	28
ACC 转变为 乙烯	28

乙烯形成的其他途径	31
乙烯形成的抑制剂	31
乙烯前身和多胺	31
乙烯代谢	32
乙烯与其他植物激素的相互关系	33
乙烯和果实成熟	34
调控乙烯的实践应用	36
促进成熟过程	36
延缓乙烯引起的果实成熟	37
钙和乙烯	38
植物病害和乙烯	38
参考和必读文献	39
第三章 脱落酸、叶黄氧化素和红花菜豆素	46
体内生物合成模式	47
脱落酸	47
叶黄氧化素和红花菜豆素	48
脱落酸：是一种抵御衰老或胁迫的激素	50
参考和必读文献	53
第四章 膜与衰老	57
磷脂和糖脂	58
膜蛋白	59
膜脂相及衰老时的相转变	60
液晶相或液相	61
凝胶相或固相	62
六方晶相	62
混合构型	64
相变温度	64

固醇类·····	65
膜的X-射线衍射·····	66
微粘度与衰老·····	67
膜脂的分解代谢·····	68
磷脂酶·····	69
磷脂酶 A ₁ ·····	69
磷脂酶 A ₂ ·····	69
磷脂酶 B, 溶血磷脂酶和脂解酰基水解酶·····	70
磷脂酶 C·····	70
磷脂酶 D·····	70
脂氧合酶·····	71
钙、结钙蛋白和衰老调控·····	73
钙对衰老的延缓作用·····	73
钙进入细胞·····	74
结钙蛋白和膜磷脂分解·····	76
参考和必读文献·····	81
第五章 生物体系中的氧化过程及其在植物衰老中 作用·····	90
分子氧的电子结构·····	91
三线态分子氧 ³ O ₂ 的作用方式·····	95
活性氧的种类·····	97
光合作用中潜在的氧伤害·····	99
氧和衰老·····	100
参考和必读文献·····	103
第六章 自由基和衰老·····	107
潜在的有害自由基种类·····	108
生物合成模式·····	109

超氧自由基	109
羟自由基	110
自由基代谢的内在调节	111
清除剂	111
早期抑制自由基形成	113
多元不饱和脂肪酸的氧化、脂氧合酶和自由基的 形成	115
植物衰老、电子自旋共振(ESR)信号及自由基	116
自由基和环境中的臭氧污染	117
色氨酸分解、双加氧酶和超氧化物	119
小结	120
参考和必读文献	121

第三部分 植物器官的衰老

第七章 整株植物的衰老	126
营养亏缺理论	128
植物激素调控理论	129
衰老激素	130
脱落酸	131
乙烯	131
小结	132
参考和必读文献	132
第八章 脱落	134
叶子脱落	134
脱落的生理和解剖	136
花朵脱落	140

果实脱落	143
参考和必读文献	146
第九章 花的衰老	150
花瓣衰老过程中的生化、生物物理和超微结构变化	151
花瓣色素随年龄的变化	158
调控花朵衰老时涉及的植物激素	160
乙烯	160
对乙烯的敏感性	160
乙烯的形成	161
调节花冠衰老和乙烯形成的因子	163
其它植物激素	165
参考和必读文献	167
第十章 果实成熟	171
果实成熟的标志	171
颜色变化	171
果实成熟的味感变化	178
果实软化	180
根据成熟类型对果实分类	186
跃变型和无跃变型果实	186
呼吸跃变的代谢起因	194
呼吸跃变的可能作用	197
成熟的调节	197
成熟的激素调节	201
促进成熟的因子	201
抑制成熟的因子	207
环境对成熟的影响	208

温度	208
大气气体	208
二氧化碳	210
结束语	211
参考和必读文献	211

第一部分 概 述

第一章 植物的衰老

一些生物学家认为，一旦生物体发育完成，整个生物体就开始衰老。植物有机体的寿命与人类和哺乳动物不同，有着很大的变化范围。人类平均寿命为70岁，最大为120岁，某些水生动物如乌龟可超过180岁，而某些植物却比这长得多。根据计算年轮的树木年代学和¹⁴C资料表明，生长在加州白山上的个别刚毛球松树，到现在它们的树龄为4915岁。它们也许是地球上最老的生物种类（图1—1）。然而，如果我们将植物营养繁殖系作为种属延续的特殊手段，则可以断定某些草，如生长在北美大陆的布德罗草生存得更久。

众所周知，种子可保持其活力以延续生存时间。Osborne (1980)报道，在阿根廷前印加人葬洞中发现存活的美人蕉种子 (*Canna Compacta*)，估计其寿命已有620(±60)年了，这很可能是种子寿命最长的记录。

另一方面，有些植物从种子萌发到果实形成仅几周，这种植物被称为短命植物，并只能在限制这种植物生存很短时期的区域内找到。一个典型例子为高海拔上的高山植物（不局限于阿尔卑斯山），那里有适合的温度和土壤湿度，导致形成存活时间极短却丰富多采的晚春植被。另一个例子是热（而不是寒冷和湿度）的限制，导致以色列 Negev 沙漠北部的春季青绿植被繁茂而短暂。短命植物的优越性已被科学家们应用于生理研究中。十字花科植物拟南芥 (*Arabidopsis*