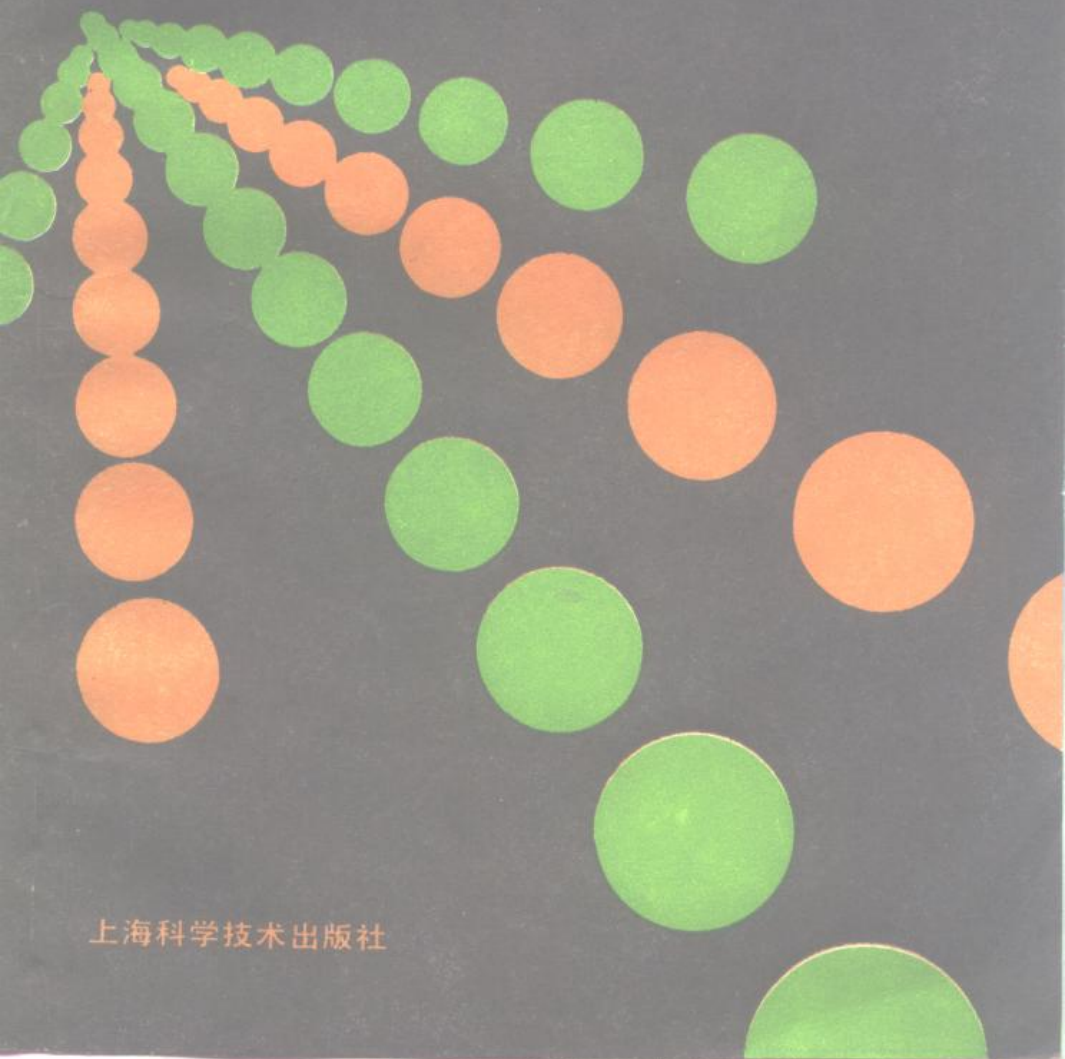


王洪春 编著

生物膜结构功能 和渗透调节



上海科学技术出版社

生物膜结构功能 和渗透调节

王洪春 编著

上海科学技术出版社

内 容 提 要

本书简明地介绍了植物抗性的一般概念和植物各种抗性中生理代谢上的变化规律,以及植物抗性生理与生物膜结构功能、渗透调节和其基因工程之间关系方面的最新科研成果和进展情况。同时,对激素在调节植物抗性的作用也作了一些介绍。

本书是一本有关抗性生理的分子生物学基础理论参考书,专题性较强,可供从事于植物生理学和农学研究的工作人员、研究生,以及农业院校的教师、学生阅读参考。

生物膜结构功能和渗透调节

王洪春 编著

上海科学技术出版社出版

(上海瑞金二路450号)

本书在上海发行所发行 上海东方印刷厂印刷

开本 787×1092 1/32 印张 4 字数 87,000

1987年3月第1版 1987年3月第1次印刷

印数: 1—2,300

统一书号: 13119·1390 定价: 0.84元

前 言

地球上的植物种类是多种多样的，由于受地理环境的影响，在一定地区范围内分布着有数的植物种。例如热带、温带、寒带的植物种类和植被就完全不同；随着海拔的增加，植物种和植被也完全相异，这就是以温度为主的植物分布情况。此外，如湿度、降水量等也会影响植物的分布。但是，与温度的影响相比较，湿度和降水量等的影响要小得多。这说明植物的生长适宜地区与温度的关系最为密切。

在世界任何地区，植物生长的环境条件基本上是开放式的，天气好坏是植物生长和收获好坏的主要依据，无论是棉、粮、油、茶，还是果、蔬、林、草，它们的生长过程及其产品都严格的受着环境条件的制约。近几年来，我国的植物生产连年增产是与“风调雨顺”的环境条件密切有关。假如把植物生产的地区细分一下，就可以看到全国年年丰收的条件下，仍有局部地区的植物生产并不是丰收的，这是因为局部地区经常出现降雨过于集中，形成洪水泛滥、土壤水分和地下水位增高、排水不畅扩大了土壤盐碱化，久旱不雨和高温干旱等灾情，寒流入侵气温骤然下降、早霜出现构成短暂的冰冻天气。这些短暂而难以预测的灾害性天气的出现和由它而加剧的土壤条件的恶化，对植物生产造成明显地减产。此外，植物的产品也是种类繁多，除谷物、豆类、纤维材料外，还有含水量高的瓜果蔬菜，在运输贮存供销过程中，也时刻受到环境条件的影响，使其质量降低，营养价值丧失或腐烂，尤其在低温贮运果蔬中，尽管采用了低温设施，增加了果蔬的保鲜率，但却出现了低温冷害的伤害症状，使一些果蔬在冷库中就发生变质和

腐烂现象,也使一些果蔬降低了投放市场的销售时间,影响了人们的日常需要。为此,研究植物,包括其产品对不同环境的适应和伤害机理,在不同水平上查明其适应过程与环境的关系,为防御环境危害提供指导性的理论和技术措施的科学依据,同时研究物理化学技术在防御环境胁迫中的作用机理,可为植物产品的丰收和贮运提供可行的技术措施。因此,植物抗性生理的研究不论在理论上还是在实践上都有重要意义。

现在栽培的许多植物种是经过人们长期选育而成的,它们对环境都具有一定的适应力,因而人们不断地种植着这些具有适应力的种或品种。但随着社会生产力的发展,人们对植物产品的数量和质量的要求日益增高。目前有些栽培植物的产品数量和质量很难满足人们的需要,如籼稻产量虽比粳稻高,但其米质已不受人们的欢迎。我国到2000年人民的生活要达到“小康水平”,那时对植物产品的质和量的要求也会大大提高,现行的栽培植物种和品种也完全难以适应人们的需要。因此,植物资源的开发利用研究也需要有计划的安排。要研究各种植物资源中有关的问题,如对环境适应力及环境条件对产品质量的影响,这些也都与植物抗性生理密切相关。

为了充分认识植物对环境的适应力,必须广泛而深入地研究不同植物在各种环境条件下的生长、发育、生理代谢上的各种变化。不但要从不同种或品种、不同组织、不同细胞器等水平上研究其适应性,而更重要的是从分子水平上研究不同环境条件对能量代谢、渗透调节、细胞超微结构、蛋白质代谢、酶活性、膜结构功能、激素调节和基因调控等的影响,以查明环境条件影响植物最基本的最原始的反应,以及随之而发生的次生反应。对这些不同水平、不同深度的适应过程研究得越清楚,才越有把握地驾驭植物的生产为人类造福。

目 录

前言

一、植物适应性的一般概念	1
二、环境胁迫下植物的生理变化	5
1. 植物水分状况与抗性	5
2. 原生质膜透性与抗性	7
3. 光合作用与抗性	18
4. 呼吸作用与抗性	24
5. 物质代谢与抗性	29
三、生物膜结构	36
1. 生物膜结构的一般介绍	37
2. 脂质双分子层的性质	38
3. 膜蛋白质结构和性质	42
4. 膜结构功能	44
四、细胞超微结构与植物抗性的关系	46
五、植物抗性与生物膜膜脂结构	55
1. 膜脂结构对植物抗冷性的影响	56
2. 膜脂结构对植物抗冻性的影响	64
3. 膜脂结构对植物抗盐性的影响	68
4. 膜脂结构对植物抗旱性的影响	70
5. 膜脂结构对膜流动性的影响	71
6. 膜脂结构对膜结合酶活力的影响	79
7. 脂肪酸代谢与植物抗性的关系	82
六、植物抗性与膜蛋白质	88
1. 呼吸和线粒体活性	89

2. 线粒体膜的变化	89
3. 线粒体膜蛋白质—膜脂的相互作用	90
七、渗透调节、渗透基因与植物抗性.....	101
1. 渗透调节物质及其累积的生理意义	101
2. 渗透调节基因的选择与克隆	109
八、植物激素与抗性的关系	115

一、植物适应性的一般概念

植物对各种环境条件形成的干旱、霜冻、低温、高温、淹水、土壤过湿、盐碱、辐射、大气水质和土壤污染以及病虫害等不良环境条件的适应力是多种多样的，各种适应方式之间的界限并不太严格，同一种植物对不良环境的适应可能有几种方式。现将植物对不良环境的适应性概述如下（图1）。

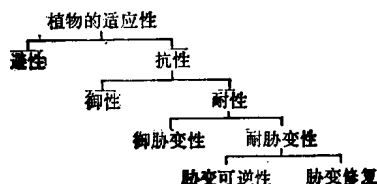


图1 植物适应性的模式图

植物的适应性分为两部分：一是避性，二是抗性。抗性又有二种方式：一是御性，二是耐性。耐性仍有二种方式：御胁变性和耐胁变性。耐胁变性又包括胁变可逆性和胁变修复。从概括植物适应性的模式中可以看出植物的适应性表现为五个方面，即避性、御性、御胁变性、胁变可逆性和胁变修复。

在这里首先介绍一下有关的名词和概念。stress 一词在力学上一般译为应力或胁强，在生物学上却把这一名词译为胁迫。stress 的原意是指施加于物体并能引起物体发生变化的外力时，物体产生对抗力，二者合成应力。在植物对环境的适应性中使用胁迫一词。不良温度、水分供应、土壤盐分、有害气体、土壤和水中的污染物都能对植物形成胁迫。strain 在力学上译为应变或胁变，其原意是指受力物体发生体积或形

状的改变,在植物对环境的适应性中译为胁变。

植物对环境的适应性中,避性是指植物的整个生长发育过程不与逆境相遇,在相当适宜的环境中完成其生育周期。例如,夏天生长的植物在严寒季节到来之前开花结实;一些沙生植物在雨季湿润条件下萌发、生长、开花结实,当土壤湿度降低到一定程度时,至少结出一粒种子进入休眠。这种避性在适应性中是非常重要的,人们在不同地区依据避性选用了许多有价值的植物材料进行生产。如春播用的小麦、早熟感温性强的水稻,遍及全国各地的荞麦等。御性指植物具有某些防御环境胁迫的能力,如发达的根系可以大量吸收水分和矿质元素、叶片狭小或退化成肉质茎,角质层和蜡质层厚可以降低植物体的蒸腾,输导系统发达可以加强有机物质和无机物质的运输,这些特征在环境胁迫下可以防止因蒸腾大于吸水所造成的萎蔫,也可以减低营养缺乏症的出现,总之可使植物在环境胁迫下的生理过程不受抑制。御胁变性主要是减少单位胁迫所形成的胁变,起着分散胁迫强度的作用,植物具有蛋白质合成能力强、蛋白质分子间键结合力强、保护性物质多等特点,能在环境胁迫下防止蛋白质变性和维持蛋白质的活力。膜脂含量和饱和状态以及还原力可以防御膜脂过氧化和保持逆境下膜系统的流动性,使环境胁迫对植物生理活动产生的不利影响达到最小限度。胁变可逆性是指环境胁迫作用于植物体后,植物产生一系列的生理变化,如光合作用下降、呼吸作用增强、糖酵解途径的改变、蛋白质的变性、膜脂相变、酶活力的平衡失调等,在一定范围内是可逆的。当胁迫解除时,这些生理变化都能迅速恢复正常,使植物免于或受到较轻的伤害。胁变修复是指环境胁迫时植物体的蛋白质合成、磷脂累积和还原物质增加,以修复被胁迫损伤了的蛋白质、离子

泵和膜系统,使植物不出现伤害或轻微伤害。

总之,植物的抗性可以用胁强/胁变的比值来表达,即植物抗性的强弱取决于外界环境条件对植物施加的胁迫强度和植物对环境胁迫作出的反应。同样环境胁迫下胁变程度取决于潜在的可塑能力或遗传潜力,因此,胁变能反映植物抗性的强弱。

Levitt 在论述“植物对环境的反应”一书中又概括地指出,不同环境胁迫作用于植物体时,都能对植物形成水分胁迫(图2)。干旱能直接形成水分胁迫;冰冻和低温通过胞间结冰和气孔张开能形成间接的水分胁迫;盐分通过土壤的低渗透势使植物难以吸收水分也间接地形成水分胁迫;高温和辐

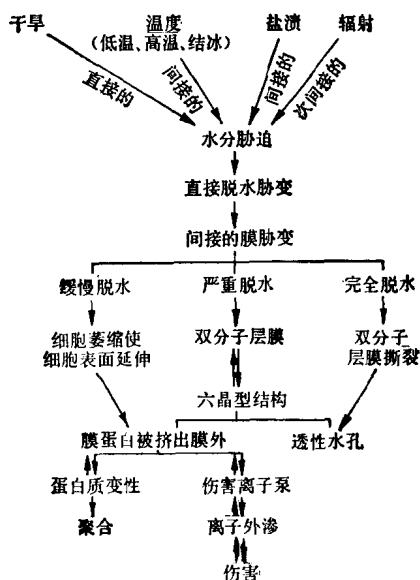


图2 各种环境胁迫引起水分胁迫及其伤害模式 (Levitt, 1980)

射通过植物和大气间的湿度差而间接地形成水分胁迫。当环境条件对植物构成水分胁迫时,植物便产生脱水,这时对植物的生物膜系统产生间接的影响。随后由于脱水程度和强度不同而发生三种反应:缓慢脱水条件下,细胞因失水而萎缩形成细胞表面的延伸,这时可将膜蛋白从膜结构中排出;严重脱水条件下双层膜脂转变成六晶型结构,使部分膜蛋白游离出来,并形成渗透性水孔,随之产生蛋白质变性和聚合、离子泵破坏、离子渗漏增大;如果处于完全脱水状态时,双层膜结构被撕裂,出现缝隙,造成离子渗漏。以上三种脱水情况下都会造成植物的伤害。这一概括可以说明不同的环境胁迫都会通过水分胁迫形成脱水,从而影响到膜结构和功能。如果能调节膜系统的结构阻抑水分子的越膜,就能解除或部分解除水分胁迫的强度,减轻或完全防止水分胁迫造成的伤害。

二、环境胁迫下植物的生理变化

环境胁迫下植物的生理反应是多种多样的,过去的研究已经从生长到发育、从器官到细胞器、从酶系统到物质代谢等方面看到了环境胁迫下植物各种变化。不同环境胁迫条件下植物的生理反应是否相同,有无共同的规律可循,是一个需要总结的问题。现在从几个主要的生理反应上来讨论不同环境胁迫下各种生理反应的异同。

1. 植物水分状况与抗性

二十世纪前期的研究中,已经知道植物对不同环境胁迫的反应在水分状况上的变化是比较明显的。在冰冻、低温、高温、干旱、盐渍和病菌感染胁迫时,植物的水分状况都有如下的共同表现,即植物的吸水力降低、蒸腾量减少,但是蒸腾量大于吸水量,使植物组织的含水量降低,植物发生萎蔫。陈权龙等(1963)在水稻低温处理时,幼苗的吸水量比对照降低47%左右,蒸腾量比对照降低38%左右,吸水量比蒸腾量低10%左右,因而形成水稻幼苗含水量的降低(表1)。从伤流量

表1 低温对水稻幼苗水分状况的影响

(陈权龙等,1963)

处 理	吸水量	蒸腾量	吸水—蒸腾	伤流量(毫克/克
		(毫克/株/小时)		干重/小时)
对照	60.7	56.6	+4.1	0.907
低温处理	32.5	35.8	-3.3	0.045

的测定中，可以看出低温处理的水稻幼苗的伤流量比对照降低 95% 左右，说明吸收量的下降主要是由于根系吸水力的降低。胡荣海等(1980)在不同玉米品种抗冷性研究中也观察到不同品种幼苗含水量上的差异，经 2°C 低温处理 24 小时，不抗冷品种幼苗含水量低并发生叶片萎蔫；抗冷性强的品种幼苗含水量高叶片不发生萎蔫(图 3)。这种差异是由于低温下幼苗失水量不同所造成。低温处理时幼苗含水量低的品种钾

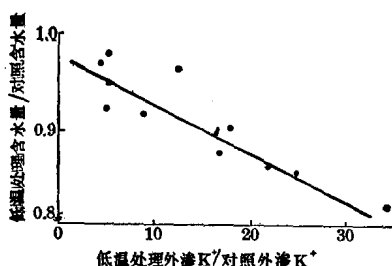


图 3 不同玉米品种幼苗低温处理后含水量与钾离子外渗量的关系(胡荣海等,1980)

离子外渗量大。Петин(1961) 在小麦、玉米幼苗高温处理中，同样看到幼苗水分状况的变化：小麦幼苗经 40°C 高温处理 48 小时，含水量比对照下降 2% 左右，自由水含量比对照降低 5%，束缚水含量增加 14%；玉米幼苗经 42°C 处理 48 小时，含水量降低较少，自由水含量比对照降低 11%，束缚水含量比对照增加 48%(表 2)恢复正常温度后 3 天内，小麦和玉米幼苗的水分状况能逐渐恢复正常。Шахов(1953)将桦树幼苗种植在不同盐类的营养液中，可看到桦树的吸水量随盐分浓度增加而降低，在氯化钙溶液中，0.05 M 浓度以下的溶液中吸水量迅速下降，浓度大于 0.05 M 以上时，吸水量保持在

表 2 高温对小麦和玉米幼苗水分状况的影响
(干重%, Петинoв, 1961)

植物	处理	水分状况	处理前	高温处理 48 小时	恢复 24 小时	恢复 72 小时
小麦	高温处理	含水量	845	843	835	866
		自由水含量	738	689	605	588
		束缚水含量	107	154	230	278
	对照	含水量	845	860	863	
		自由水含量	738	725	695	530
		束缚水含量	107	135	168	
玉米	高温处理	含水量	874	902	885	895
		自由水含量	676	561	564	614
		束缚水含量	198	341	321	281
	对照	含水量	874	866	898	904
		自由水含量	676	633	608	590
		束缚水含量	198	233	290	314

稳定的低水平上,氯化钾溶液中的吸水量与氯化钙溶液中不同,随氯化钾溶液浓度的增加而缓慢降低。在上述的一些试验结果中看到,不同环境胁迫下植物的含水量都明显降低,在一些盐分处理植物的研究中,也曾有不同的结果,即在较低盐离子浓度处理或盐分处理的初期,植物组织的含水量稍有增加,这是由于盐离子进入细胞后增加了组织的渗透浓度而加强了水分吸收的缘故。但是,在高浓度盐分或较长处理时间后,植物组织的含水量仍会明显降低。

2. 原生质膜透性与抗性

原生质膜透性在植物抗性中的反应是比较敏感的。Palta(1978)、Steponkus(1978)认为,冰冻胁迫伤害了原生质

膜结合的 ATP 酶和有机物质主动吸收酶系统,因而原生质膜丧失了主动吸收能力,胞内电解质和各种有机物,如氨基酸、有机酸、糖类和可溶性蛋白质等物质以扩散形式向胞外渗漏。Bewley 等(1982)认为在环境胁迫下细胞大量失水,由于液泡缩小使原生质膜出现许多不连续状态的撕裂现象,恢复水分状况时,原生质膜双分子层不能完全恢复,仍保留着破伤孔隙,因而细胞内含物出现明显的渗漏。轻微脱水时细胞体积也可收缩,细胞内可溶性物质的渗漏量增大,恢复正常水分时,细胞的渗漏减低,呈可逆性反应。这两种不同的观点都与原生质膜的结构功能有关。朱建军(1984)在小麦幼芽脱水处理与原生质膜透性相关的研究中,看到电解质外渗与体积流的向外迁移有关。Bewley 等(1982)认为膜结构与水分含量有关,在植物脱水时膜结构发生变化,当组织失水达到一定阈值时,莴苣种子含水量达 20~25% 以下,原生质膜及其附近的脂质由双分子层膜转变成六晶形结构,此时胞内可溶性蛋白质渗漏增大;吸胀了的莴苣种子使之干燥失水,在失水 12 小时时,生长速度快,可溶性蛋白质渗漏少;失水 24 小时时生长速度减低,可溶性蛋白质渗漏量增大;失水 36 小时时对渗漏的影响更大。正常生长条件下的植物,含水量一般都在 80~90% 之间,轻微脱水破坏原生质膜透性的机理至今尚不清楚,但是在各种环境胁迫下原生质膜的透性变化确实存在。

细胞内各种可溶性物质的渗漏量在环境胁迫下的表现各不相同,Palta 等(1978)指出:洋葱鳞片在冰冻处理后的外渗液中钾离子占 20%,糖类物质占 80%,钙离子外渗只有钾离子外渗量的 1/10。Mckersie 等(1980)在干旱处理 2 小时的 *Birdsfoot trifol* 未成熟的种子,其钾离子外渗量为总钾含量的 32%,磷酸盐和氨基酸外渗量为各自总含量的 18%,可溶

性蛋白质外渗量为总含量的 14%，糖类外渗量为总含量的 8%。以上结果均说明了环境胁迫下植物组织的透性是有选择性的。

(1) 低温对原生质膜透性的影响 Murata 等(1979)在黄瓜、甜瓜和南瓜等植物上证明这些果实的切片在 $0\sim 30^{\circ}\text{C}$ 范围内,钾、钠和镁离子的外渗量与温度不呈线性关系,而在 $5\sim 10^{\circ}\text{C}$ 间出现折点,这一折点温度与低温伤害的温度一致。在折点温度以上时,钾离子外渗量保持稳定。在 0°C 或 5°C 下处理 7 天时,钾离子外渗量明显上升,钠、镁离子的外渗量在 5°C 下处理二周时也明显增加,处理六周时钾、钠、镁离子的外渗量约为对照的 5 倍。同时从番茄、辣椒、马铃薯也证明了低温对原生质膜透性的影响:番茄果实切片在 5°C 和 12.5°C 处理中电解质外渗量表现不同,辣椒和马铃薯在这两种温度处理后,电解质外渗量却没有差异,说明低温使植物原生质膜透性发生变化,但在不同植物种或品种间存在差异。胡荣海等(1981)在玉米抗冷性鉴定中看到,玉米幼苗经不同温度($2\sim 20^{\circ}\text{C}$)处理 24 小时后,不同品种的钾离子外渗量随处理温度的降低而增加; 10°C 处理 24 小时便能看到钾离子外渗量明显增加,但品种的差异不明显; $3\sim 4^{\circ}\text{C}$ 处理 24 小时,钾离子外渗量又有所增加,品种间的差异比较明显了; $2\sim 3^{\circ}\text{C}$ 处理 24 小时,钾离子外渗量明显增大,品种间差异十分明显。王育启等(1984)在水稻根端组织的透性与膜脂组分的关系研究中,看到不同水稻品种根端细胞原生质膜透性在 $0\sim 1^{\circ}\text{C}$ 低温处理时明显增大,处理 9 小时以内抗冷品种电解质外渗量增加极少,不抗冷品种的电解质外渗量比处理前增加了 50%,处理 24 小时两品种的电解质外渗量比原始外渗量分别增加 25% 和 400%,处理 120 小时后两品种外渗量仍保持明

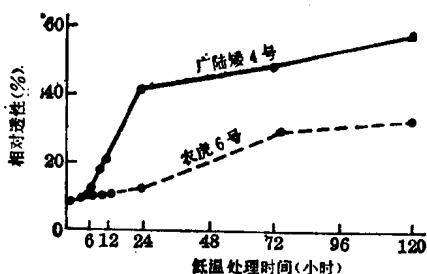


图4 低温处理过程中不同水稻品种根端组织原生质膜的透性(王育启等, 1984)

显的差异, 他们认为原生质膜透性与抗冷性密切相关(图4)。

戴国平等(1984)在585个水稻品种的幼苗期抗冷性研究中,

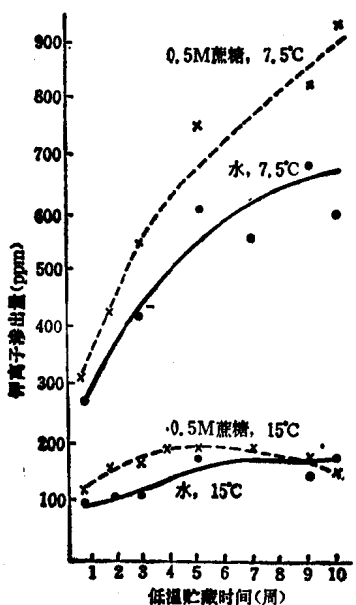


图5 低温对山芋块根切片钾离子外渗量的影响(Lieberman等, 1958)

看到 0°C 低温处理中抗冷性强的品种幼苗电解质外渗量小, 不抗冷品种幼苗电解质外渗量大, 品种间在电解质外渗量上只是量的差异, 没有质上的差异。Lieberman等(1958)在山芋块根低温贮藏研究中看到, 7.5°C 低温贮藏的山芋块根切片钾离子外渗率比15°C(对照)明显增大(2~8倍), 在0.5M蔗糖溶液中测定钾离子外渗率时, 看到钾离子外渗率比在水中测定时外渗率大(图5)。这一差异可能是由于在蔗糖溶液中切片脱水过程中增大了