

蔬菜高温逆境生理研究进展

闫世江¹, 张继宁¹, 刘洁²

(1, 山西省农业科学院蔬菜研究所, 030031; 2, 山西省农业科学院科技情报研究所, 030031)

摘要: 高温是影响当前农业生产的主要不利环境因子之一。根据高温胁迫下植物的生理机制研究, 综述了蔬菜在高温逆境下渗透调节、光合作用、呼吸作用、生物膜的稳定性、热激蛋白的变化情况和其耐热性的机制, 以及植物体内信号物质脱落酸(ABA)等对高温胁迫的响应。最后就今后这方面研究方向提出了思考, 供中国科研工作者参考, 并期望对提高国内蔬菜遗传研究与育种利用水平有所帮助。

关键词: 蔬菜; 高温逆境

温度是制约蔬菜产量和品质的主要环境因子。特别是设施园艺的迅速发展, 使得我国许多地区春夏之交时的温室和塑料大棚内高温危害日益突出。研究蔬菜高温伤害及其生理生化基础, 将有助于采取相应措施减轻高温危害, 为植物的生长创造有利条件^[1]。为此, 本文对蔬菜高温逆境下生理生化变化及一些相关研究进展作一综述, 以期为蔬菜育种提供一些理论依据。

1 渗透调节与水分变化

渗透调节是植物耐热和抵御高温逆境的重要生理机制, 高温胁迫诱发细胞脱水是高温伤害的重要原因^[2]。叶陈亮等发现耐热大白菜较不耐热品种在高温下失水较少, 束缚水与自由水的比值大, 蒸腾速率增加较少^[3]。有学者对萝卜高温胁迫下自由水/束缚水比值与死株率对比分析, 结果表明二者呈极显著正相关^[4]。

2 光合作用

光合作用是植物物质转换和能量代谢的关键, 温度逆境对其影响很大。经高温胁迫后, 菜豆叶片光合作用普遍受到抑制, 受抑程度因耐热性而异。

解除高温后光合速率又有一定回升, 不耐热品种的光合速率下降明显而回升缓慢^[5]。高温下菜豆因类囊体结构的重组导致光合系统I的应激性增加, 诱导了环式电子传递增加而NADP降低, 从而限制了CO₂的同化, 降低了光合能力^[6]。高温逆境胁迫后非气孔因素是净光合速率(Pn)降低的主要原因^[7]。Abar-Tsur等对番茄耐热品种“Saladette”和热敏感性品种“Roma”VF进行35~40℃的高温处理, 发现二者CO₂补偿点均被提高, 但前者CO₂固定能力较后者高出25%~30%^[8]。同一材料¹⁴C同位素示踪显示, 虽然高温下二个品种叶片同化效率和碳水化合物输出效率均降低, 但耐热品种降低幅度小于热敏品种, 这也是耐热品种能够抵抗高温逆境的重要原因之一^[9-10]。

笔者认为在关注高温逆境下光合作用变化的同时, 实质是高温对细胞结构的影响。甘蓝耐热品种“夏光甘蓝”在高温胁迫下, 叶肉细胞的结构基本保持正常状态和完整性。而感热品种“京丰甘蓝”叶肉细胞的超微结构则发生明显的变化, 叶绿体被膜出现不同程度的断裂, 解体, 类囊体片层松散, 排列紊乱, 基质片层模糊不清^[11]。换言之, 高温对细胞结构的影响程度取决于植物耐热性的强弱。与呼吸作用器官线粒体相比, 叶绿体结构更易受高温刺激破坏^[12-13]。

3 呼吸作用

温度之所以影响呼吸速度, 主要是影响呼吸酶的活性^[14]。司家钢等发现, 高温胁迫在不同程度上降低了大白菜各个品种的呼吸强度, 且耐热性越弱, 降低幅度越大^[15]。相反, 对黄瓜耐热品种津杂2号和感热品种中农11号进行高温处理发现, 二者呼吸速率均显著增强, 但前者增幅明显小于后者。表明耐热品种较感热品种在高温下可减少因呼吸增强对

有机物的消耗,维持代谢平衡^[16]。由此看来,一方面高温直接影响酶的活力,使呼吸强度降低,另一方面呼吸作用又可以降解、解除高温胁迫下体内一些有害物质,减轻高温逆境为害。

4 细胞膜热稳定性及保护酶系统变化

Martireau等认为植物在高温胁迫下的膜伤害与质膜透性的增加是高温伤害的本质之一^[17]。高温打破了细胞内超氧自由基、羟自由基、丙二醛的产生与消除间的平衡,造成超氧自由基、羟自由基、丙二醛的积累,引起膜蛋白与膜内脂的变化,从而改变膜透性,对植物造成高温伤害^[18-19]。吴国胜等^[20]用电解质透出率为50%时的50℃热致死时间来反映不同耐热性大白菜品种叶片细胞膜热稳定性差异,其结果与田间试验耐高温性相符。多数研究者通过电导率测量电解质的渗透量来评价高温下植株的相对热伤害程度,以此作为鉴定植物耐热性指标^[21-22]。大量试验表明,高温下细胞膜系统的稳定性与植物的抗热性呈正相关^[23-24]。

植物酶促防御系统是消除自由基的重要酶,其可以减轻膜脂过氧化程度,保持膜系统的稳定性^[24]。黄瓜^[23、25]、萝卜^[4]在高温胁迫下叶片中SOD活性下降,造成膜脂过氧化作用加剧,使膜系统进一步受到伤害。大白菜^[20]、黄瓜^[23]在高温下POD活性均下降,其可能与易受膜脂过氧化产物MDA的抑制及高温对酶的亚铁原叶琳基的破坏有关^[26]。

5 可溶性蛋白质

高温逆境下氮素代谢失调是影响植物正常生长的重要原因^[27]。耐热种类或品种在高温下能保持较高的蛋白质合成速率和较低的蛋白质降解速率^[3]。周莉娟等^[28]选用耐热品种津杂2号和不耐热品种中农II号高温处理发现,二个品种可溶性蛋白质含量显著低于常温时含量,且后者降幅为前者的2倍。耐热品种在解除高温胁迫后,蛋白质合成能力恢复较快。叶陈亮等^[3]在大白菜上也发现耐热品种较不耐热品种在高温下蛋白质降解较慢。

6 脯氨酸

高温处理在提高蛋白质降解速率的同时,发现高温胁迫使同一种类不同品种大白菜脯氨酸迅速增

加,增幅与品种的耐热性成正相关^[3-4],在黄瓜^[28]等上也得到了类似结果。Kuo等发现,番茄随着花蕾的生长发育,花药内脯氨酸含量逐渐增加,花期达到最高峰,而雌蕊内脯氨酸含量并不随之增加。高温逆境下花药和雌蕊内脯氨酸水平均比常温下低,但叶片中脯氨酸水平却有所提高。进一步试验发现,高温下番茄花粉萌发率与花粉中脯氨酸浓度呈正相关,坐果率则与叶内脯氨酸浓度呈负相关^[29-30]。花粉中高水平的脯氨酸可以提高高温逆境下花粉的授粉能力^[31]。高温下耐热品种脯氨酸含量迅速增加,可能是脯氨酸对膜结构起了保护作用^[32],也可能与脯氨酸参与渗透调节,增强细胞的抗脱水力有关^[3]。

7 内源激素的改变

研究逆境条件下内源激素含量变化与植物受伤的相互关系倍受研究者重视。对35d苗龄的番茄进行高温处理,发现体内ABA水平显著高于对照,且ABA含量的增加是体内合成增加的结果,但ABA水平并不一定与温度呈正相关^[38]。

一些研究发现果实的膨大总是伴随着子房内激素含量的变化,高温常造成果实内生长素水平降低^[33],而高水平的生长素能诱导坐果^[29]。因此高温是导致幼果脱落的重要原因。此外,高温处理也能减少果实中内源赤霉素的水平,而赤霉素可促进同化物向花器官中运输,以促进开花,防止落果^[34]。

8 诱导合成热激蛋白

热激蛋白(HSP)是高温胁迫下植物体内产生的应激蛋白质,其相当一部分居于监护蛋白(Cpn),主要参与生物体内新生肽的运输、折叠、组装、定位以及变性蛋白的复性和降解^[35-37]。非园艺植物应用35S-Met标记放射自显影和二维电泳技术,以菜豆下胚轴为材料,将小分子量组(18KD, 14KD, 11KD和10KD)4种HSP定位于质膜和液泡膜组分中^[38],对探明HSP与抗热性之间的机理起着重要作用。通过标记还发现35℃高温能诱导番茄果实内合成新的蛋白。Sabehat^[39]获得了二个热激蛋白的cDNA克隆,序列分析发现其完全与番茄成熟基因tom66和番茄叶绿体的HSP21基因tomIII同源,且可在果实、花、叶片、茎中表达。目前热激蛋白与植物抗热性之间的机理尚不清楚。尽管有关蔬菜高温的分子生物学



的研究不多,但可以预见这将是今后研究热点之一。

参考文献

- [1] 喻方圆,徐锡增.植物逆境生理研究进展[J].世界林业研究,2003,16(5):6-12.
- [2] 刘祖横,张石城.植物抗性生理学[M].北京:中国农业出版社,1995.
- [3] 叶陈亮,柯玉琴,陈伟.大白菜耐热性的生理研究[J].福建农业大学学报,1996,25(4):490-493.
- [4] 陈火英,汪隆植.萝卜抗热性鉴定技术[J].上海蔬菜,1992(3):15-16.
- [5] 沈征言,朱海山.高温对菜豆生育影响及菜豆不同基因型的耐热性差异[J].中国农业科学,1993,26(3):50-55.
- [6] Claudia Pastene. Effect of high temperature on photo synthesis in beans II. CO₂ Assimilation and metabolite Contents. *Plant Physiol*,1996,112:1253-1260.
- [7] 马德华,庞金安,霍振荣,等.黄瓜对不同温度逆境的抗性研究[J].中国农业科学,1999,32(5):28-35.
- [8] Abar-Tsur, Rudich J Bravdo B. High temperature effects on CO₂ gas exchange in heat tolerance and sensitive tomatoes. *T Amer Soc Sci*,1985,110(4):582-586.
- [9] Dinar M Rudich J Zamski E. Effects of heat stress on Carbon transport from tomato leaves. *Ann Bot*,1982,50:97-103.
- [10] Dinar M Rudich J. Effect of heat stress on assimilate partitioning in tomato. *Annals of Botany*,1985,56:239-248.
- [11] 苗琛,利容千,王建波.甘蓝热胁迫叶片细胞的超微结构研究[J].植物学报,1994,36(9):730-732.
- [12] Ristic Z David D C. Chloroplast structure after water and high-temperature stress in two lines of maize that differ in endogenous levels of abscisic acid. *J Plant Sci*,1992,153:186-196.
- [13] Thebud r Santarius K A. Effects of high-temperature stress on Various biomembranes of leaf cell in sita and in vitro. *plant phgysl*,1982,70:200-205.
- [14] 潘瑞炽,王小青,李娘辉.植物生理学[M].北京:人民教育出版社,1979.
- [15] 司家钢,孙日飞,吴飞燕,等.高温胁迫对大白菜耐热性相关生理指标的影响[J].中国蔬菜,1995(4):4-6.
- [16] 吴国胜,王永健.大白菜热害发生规律及耐热性筛选方法的研究[J].华北农学报,1995,10(1):111-115.
- [17] Martineau. J R, Specht J E. Temperature tolerance in soybeans. *Crop Science*, 1979,19:75-81.
- [18] 际少裕.膜脂过氧化与植物逆境胁迫[J].植物学通报,1989,6(4):211-217.
- [19] Chen H Z shen Z Y. Adaptability of crop plants to high temperature stress. *Crop science*,1982,22:719-725.
- [20] Fridovich I. Superoxide dismutase *Ann Rew Biochem*,1975,44:147-159.
- [21] 吴国胜,曹婉虹,王永健,等.细胞膜热稳定性及保护酶和大白菜耐热性的关系[J].园艺学报,1995,22(4):353-358.
- [22] Chen H Z shen Z Y. Adaptability of crop plants to high temperature stress. *Crop science*,1982,22:719-725.
- [23] Doug las C M, Croxdale T Markley I L. Thermal damage to chloroplast envelope membranes. *Plant physiology*,1989,90:606-609.
- [24] 马德华,庞金安.温度逆境锻炼对高温下黄瓜幼苗生理的影响[J].园艺学报,1998,25(4):350-355.
- [25] Arron, G P et al. Superoxide dismutase in mictochondrin from *Helianthus tuberosus* and *Neurospora crassa*. *Biochem Soc Trans*,1976,4:618-620.
- [26] 孟焕文,张彦峰,程智慧,等.黄瓜幼苗对热胁迫的生理反应及耐热鉴定指标筛选[J].西北农业学报,2000,9(1):96-99.
- [27] 赵可夫,王韶唐.作物抗性生理[M].北京:农业出版社,1990.
- [28] 陈日远.蔬菜抗热生理研究进展[J].园艺学进展,2002(5):361-367.
- [29] 周莉娟,叶陈亮.高温胁迫对黄瓜幼苗N素及C素代谢的影响[J].福建农业大学学报,1999,28(3):28-293.
- [30] Kuo CG, chen H M, Ma L H. Effect of high temperature on praline Content in tomato floral buds and leaves. *J Amer Soc Hort Sci*,1986,111(5):746-750.
- [31] Stewart G R, Bos S F. Metabolism of 5-3H Proline by barley leaves and its use in measure in the effect of water stress on pryine oxidation. *plant physiology*,1978,61:654-657.
- [32] Zhang H Q, Cros A F. protection of Pollen germination from adverse temperature: a possible role for proline. *Plant cell & Environment*,1983,6:471-476.
- [33] 王韶唐.植物抗旱的生理机制[J].植物生理生化进展,1983,(2):120-133.
- [34] Iwa hori S. High temperature injuries in tomato IV. Development of normal flower buds and morphological abnormalities of flower buds treated with high temperature. *J Japan Soc Hort Sci*,1965,34:33-41.
- [35] Dinar M, Rudich J. Effect of heat stress on assimilate metabolism in tomato flower buds. *Annals of Botany*,1985,56:249-257.
- [36] 刘德立.植物热激蛋白及其功能[J].植物学通报,1996,13(1):14-19.
- [37] Vierling R L. The roles of heat shock proteins in plants. *Annu Rev plant physiology*,1991,42:257-260.
- [38] Elizabeth R W. Elizabeth Vierling. Evolution and function of the small heat shock proteins in plants. *J Exp Bot*,1996,47,(296):325-332.
- [39] 刘箭.菜豆热激蛋白在生物膜上的定位[J].植物学报,1995,37(2):87-90.
- [40] Sabehat A Susan L. DaNid W. Expression of small heat-shock proteins at low temperatures. *Plant physiol*,1998 117:651-658. 图