

植物对营养胁迫的生理生化反应研究进展

刘厚诚¹ 邝炎华²

(1 华南农业大学园艺系; 2 华南农业大学生物技术学院, 广州 510642)

摘要 综述了在营养胁迫, 特别低 P 胁迫条件下, 植物根系形态和代谢、专一性根分泌物、碳水化合物同化作用、特异蛋白的形成及营养胁迫与植物激素和多胺等生理生化反应。

关键词 营养胁迫; 生理生化反应

中图分类号 Q 945.1

植物生长的自然环境总是在不断变化着, 有时变化幅度超过植物正常生长的范围, 即形成胁迫(stress)。植物对营养胁迫可能适应也可能不适应, 研究植物对营养胁迫的生理生化反应对建立植物耐营养胁迫生理生化指标, 阐明其抗性机理及选育高抗性作物品种具有重要意义。

植物体内许多生理生化过程都受营养胁迫影响, 目前研究较多的主要有以下几个方面。

1 对植物根系形态和代谢的影响

P 胁迫下, P 分配至植物根系增多。Smith 等(1990)发现 P 胁迫下, P 从地上部通过韧皮部运转到根部供分生组织利用, 即使地上部生长停止, 根还能维持线性生长速率。胁迫后期, P 能从根系老的部分转移到分生组织维持一定的根系生长以提高植物从土壤中获得 P 的能力。

营养胁迫下根系形态最明显的变化是簇生根(proteoid root)的形成。许多研究表明羽扇豆在 P 胁迫下形成了一定量的簇生根。Johnson 等(1996 b)发现缺 P 时白羽扇豆种子萌发后 9 d 就有簇生根形成, 萌发后 14 d 约 2/3 的次级根都是簇生根。簇生根可占 P 胁迫下根系干质量的 50%。

簇生根能显著增加根系的表面积。有机酸尤其是柠檬酸在植物获得养分, 尤其是获得 P 素起着重要作用。柠檬酸使土壤中磷酸铁盐等难利用的 P 可被植物利用。P 胁迫下, 植物根系中的 PEP 羧化酶(PEPC)活性提高 2~7 倍(Johnson et al, 1996a), 含量也增加。簇生根中苹果酸脱氢酶和柠檬酸合成酶活性都比普通根高(Johnson et al, 1994), 柠檬酸量增加。缺 P 使 C₃ 植物白羽扇豆叶片 PEPC 活性增强, 固定的 C 运转到根, 形成柠檬酸和苹果酸排出。簇生根中柠檬酸的相对量似乎与 P 胁迫时间呈正相关。P 胁迫诱导 PEPC 活性在转录水平上受调节(Johnson et al, 1996a), 肉眼可观察到簇生根形成后 1 d 之内 PEPC 的 mRNA 表达就增强了, 2 d 后就可检测到 PEPC 固定的 C 转变为苹果酸和柠檬酸分泌到根际。

P 胁迫下, 植物根系另一个明显特点是酸性磷酸酯酶(APA)的变化。P 胁迫下, 植物根系合成和排出 APA, 使生长介质中的有机态 P 释放出来供植物利用。Goldstein 等(1988)的研究表明, APA 的合成是根系已有某种蛋白质转变和从头合成两方面的结果。PAGE 分离结果表

明, P 胁迫时番茄根排出的 APA 可能是 2 种同工酶, 也可能是仍保持酶活性的 2 个亚基。某种情况下, 该酶可聚合成 1 个高分子量单位, 有 APA 活性同时又出现新的碱性磷酸酯酶活性。磷酸酯酶通过质膜排出是一个受外界极低浓度 ($1 \mu\text{mol/L}$) Pi 负调控和二价离子正调控的主动过程。P 胁迫 24 h 内就可检测到 APA 活性增强, 10 d 后达到高峰。

Radin (1990) 发现 N 和 P 胁迫下棉花幼苗根系细胞膨压增加, 水分交换变慢。N 胁迫还使细胞壁弹性系数变大, 水分传导率 (hydraulic conductivity) 下降。营养胁迫下, 可能根系内皮层细胞膜的生物物理性质限制了水分流向中柱, 因而限制了地上部的生长。N 或 P 缺乏主要影响水分在根中的径向流动, 对轴向流动影响较小。

2 营养胁迫下的根系专一性分泌物

专一性根分泌物是植物受某一养分胁迫诱导, 在体内合成并通过主动分泌进入根际的代谢产物。其合成和分泌只受该养分胁迫因子的专一诱导和控制, 改善这一营养状况就能抑制或终止此化合物的合成和分泌。植物缺乏某一养分时, 植物合成专一性物质并分泌到根际土壤中, 活化该养分, 提高其利用效率, 克服或缓解该养分胁迫。其组成随胁迫条件的变化而变化。

缺 P 时白羽扇豆簇生根分泌柠檬酸, 释放量占干质量的 23% (Dinkelaker et al, 1989)。Grierson (1992) 发现 *Banksia integrifolia* 在低肥力沙地上簇生根层含有大量有机酸, 其中柠檬酸、苹果酸和顺乌头酸分别占 50%、18% 和 17%。木豆利用土壤难溶性铁磷能力很强是因为其根系能大量分泌番石榴酸和甲氧苄基酒石酸 (Ae et al, 1990)。

麦根酸类植物高铁载体是一类非蛋白质组分的氨基酸, 对 Fe、Cu、Zn 和 Mn 等元素的整合效率特别高。其合成、分泌、整合及吸收过程是禾本科植物适应缺 Fe 环境特异功能的实质。缺 Fe 还诱导根细胞原生质膜上可能存在的 Fe^{3+} -植物高铁载体复合体专性吸收和运载蛋白的活化, 植物对 Fe^{3+} -植物高铁载体复合体的吸收效率比其他人工整合铁制剂的吸收效率高近千倍, 植物高铁载体在植物适应缺铁反应中起关键作用。

3 对碳水化合物同化作用的影响

Fredeen 等 (1989) 发现, 大豆植株缺 P 时叶面积减少 67%, 新叶发生减少 43%, 光合速率降低 43%。认为光合速率下降是在叶面积减少后发生的, 叶面积减少主要是叶片扩展速率下降引起的。这可能是缺 P 影响到细胞分裂素 (CTK) 水平而抑制叶片表皮细胞扩展。Ewing 等 (1995) 的研究表明, 营养胁迫下, 植物叶片扩展速率明显下降, 光谱反射特性改变, CO_2 交换率明显下降。因此, 营养胁迫下, 植物干物质积累明显减少, 地上部干质量减少最长达 78%。

P 胁迫下玉米叶片 PEPC、RuBP 羧化酶、果糖 1, 6-二磷酸醛缩酶、叶绿体和细胞质果糖 1, 6-二磷酸化酶等酶活性明显降低 (Usuada et al, 1992)。PEPC 相对分子质量为 109 的亚基、RuBP 羧化酶大亚基减少, 严重降低了光合速率。Usuada (1995) 发现 P 胁迫下玉米叶片鲜质量减少, 叶绿素、总 P、酯化 P、磷酸、总还原 N、可溶性蛋白态 N、非可溶性蛋白态 N 含量都降低, 且老叶特别明显。认为 P 胁迫导致老叶中 N 转移的提早和加速, 叶片衰老提早和加速。

营养胁迫不仅使碳同化减少, 而且植物体内碳水化合物种类及其分配改变。大豆缺 P 时, UDPG-焦磷酸化酶活性提高 (Fredeen et al, 1989), 催化形成的 UDPG 形成细胞壁多糖, 使结构性碳水化合物增加, 焦磷酸水解释放出 Pi 可供植物利用。缺 P 也使 ADPG-焦磷酸化酶活

性提高,葡萄糖合成为淀粉贮存起来.可能是为了减少 P_i 从叶绿体中运出,以满足叶绿体对 P 的需求.

许多研究表明, N 、 P 胁迫下,光合产物向根运转增加,提高根冠比.根冠比提高可能是植物增加养分吸收的适应性反应,但在韧皮部移动性较差的 Ca 、 B 等元素缺乏时,根冠比不提高. Marschner 等(1996)认为矿质元素缺乏直接通过韧皮部卸载和转运或间接通过抑制库的需求来影响光合产物的分配.

4 特异蛋白的形成

逆境胁迫可引起植物基因表达的变化,使某些正常蛋白质合成受阻,逆境蛋白(stress protein)被诱导合成,使植物在代谢和结构上发生调整,增强抵御不良环境的能力.

P 胁迫后番茄细胞排出的蛋白质组分改变(Goldstein et al, 1989). 水平提高的蛋白质分为 3 类: (1)明显是 P 胁迫引起的,生长受到抑制前,蛋白水平已提高. 相对分子质量为 42.9、53.6,可能还有 59.5 的属于此类; (2)生长受到抑制的同时蛋白质水平提高,相对分子质量为 45.3、48.2、67.2 的属于此类; (3)蛋白质水平不受养分胁迫影响. 免疫分析表明,相对分子质量为 53.6 的蛋白是 P 胁迫诱导的 APA, 其它蛋白的性质还不清楚.

Brassica nigra 悬浮细胞在 P 胁迫下,一种对 PEP 特异的磷酸酶活性提高(Duff et al, 1989),该酶被确认为是参与一条糖酵解“旁路”;有 4 种新蛋白质从头合成(Fife et al, 1990),它们的合成速度较快,可能是细胞适应 P 胁迫而具有活跃的代谢或结构活性的蛋白质,但总蛋白质含量不受 P 胁迫的影响.

P 胁迫下玉米叶片可溶性蛋白 450 多种多肽中,18 种多肽相对丰度增加(Usuada et al, 1995),可能有几种情况: (1)衰老和未衰老叶片中丰度都增加的可能对降解敏感性低或在叶片衰老时还有相当高的合成速率; (2)只在衰老叶片中出现的多肽可能在衰老中有特殊功能; (3)可能是蛋白质降解的中间产物和/或者转录后修饰的产物; (4)多肽含量的变化可能直接由叶片的 P 状态变化引起.

低 P 胁迫下,番茄细胞诱导产生 4 种核糖核酸酶(RN)(Lofflere et al, 1992),其中 3 种位于液泡,另一种在液泡外,恢复供 P 后 4 种 RN 减少. 表明番茄细胞在低 P 胁迫下,合成 RN 降解 RNA,提供 P 给细胞利用.

5 营养胁迫与植物激素、多胺变化

植物在营养胁迫下的一些异常变化可能与植物体内的激素变化有关. N 素不足时,植物叶片中脱落酸(ABA)含量提高,根中 ABA 含量减少、提高或不变(Chapin et al, 1988). ABA 降低细胞壁的伸展性,使叶片扩展减弱. ABA 还使气孔阻力增加,降低了光合速率.

Kuiper(1988)认为,根尖 CTK 的产生对矿质元素浓度敏感,因而影响地上部的生长和根冠比. N 可能是 CTK 产生的效应物,调节植物体代谢活性及 RNA 和蛋白质含量,导致植物对矿质营养变化产生生长和根冠比的适应性反应. Kuiper 等(1989)认为矿质营养减少降低了地上部和根的 CTK 浓度,从而降低相对增长率、根系呼吸,提高根冠比;外加 6-苄基嘌呤(BA)改善营养缺乏症提高了植物内源 CTK 水平,CTK 可能起着调控作用.

Sugiharto 等(1992)发现,玉米根系供应的有效 N 可能影响 PEPC 的基因转录而调控

PEPC 含量;有效 N 低,离体叶片中 PEPC 和碳酸酐酶(CA)的 mRNA 含量均降低,该效应不能被高水平硝酸盐所削弱,但在浸泡离体叶片的溶液中加入玉米素或 BA 则可削弱该效应。用 IAA 或 ABA 代替玉米素(或 BA)不能削弱该效应。由此推测,根系 N 供应对叶片 PEPC 及 CA 含量的影响可能是由 CTK 作为调控信号。离体叶片由于切断了 CTK 源(根系),其 PEPC 及 CA 的含量下降。

番茄植株缺 K、Ca、Mg 使体内乙烯的释放增加(Barker et al, 1988),腐胺浓度提高,缺 N、S、P 腐胺水平提高很少。水稻细胞在 P 胁迫下腐胺大量增加(Shih et al, 1996),亚精胺和精胺增加较少。Zheng 等(1994)的研究表明,缺 K 情况下,柑桔叶片丁二胺含量急剧增加,主要是精氨酸脱羧酶途径,由鸟氨酸脱羧酶途径合成的数量只占总量的 30%左右。缺素胁迫下腐胺的积累有利于保持植物体内 pH 的稳定和阴/阳离子的平衡。

有关营养胁迫条件下植物激素的变化目前研究还不很多,但植物激素在营养胁迫反应中可能起着一种信号作用,激素平衡的改变使植物体发生形态、生理上的变化以适应营养胁迫。

参 考 文 献

- Ae N, Arihara J, Okada K, et al. 1990. Phosphorus uptake by pigeon pea and its role in cropping systems of the Indian subcontinent. *Science*, 284: 477 ~ 480
- Barker A V, Corey K A, 1988. Ethylene evolution by tomato plants under nutrient stress. *HortScience*, 23(1): 202 ~ 203
- Chapin III F, Swalter C H S, Clarkson D T. 1988. Growth response of barley and tomato to nitrogen stress and its control by abscisic acid, water relations, and photosynthesis. *Planta*, 173: 352 ~ 366
- Dinkelaker B, Romheld V, Marschner H. 1989. Citric acid excretion and precipitation of calcium citrate in the rhizosphere of white lupin (*lupinus albus* L.). *Plant, Cell Environ*, 8: 693 ~ 699
- Duff S M G, Moorhead G B G, Lefebvre D D, et al. 1989. Phosphate starvation inducible 'bypass' of adenylate and phosphate dependent glycolytic enzymes in *Brassica nigra* suspension cells. *Plant Physiol*. 90: 1 275 ~ 1 278
- Ewing K, Mckee K L, Mendelsohn I A, et al. 1995. A comparison of indicators of sub-lethal nutrient stress in the salt marsh grass *spartina patens*. *Environ Exp Botany*, 35 (3): 331 ~ 343
- Fife C A, Newcomb W, Lefebvre D D. 1990. The effect of phosphate deprivation on protein synthesis and fixed carbon storage reserves in *Brassica nigra* suspension cells. *Can J Bot*, 68: 1 840 ~ 1 847
- Fredeen A L, Rao I M, Terry N. 1989. Influence of phosphorus nutrition on growth and carbon partitioning in *Glycine max*. *Plant Physiol*, 89: 225 ~ 230
- Goldstein A H, Danon A, Baertlein D A, et al. 1988. Phosphate starvation inducible metabolism in *Lycopersicon esculentum*: II Characterization of the phosphate starvation inducible-excreted acid phosphatase. *Plant Physiol*, 87: 716 ~ 720
- Goldstein A H, Mayfield S P, Danon A, et al. 1989. Phosphate starvation inducible metabolism in *Lycopersicon esculentum*: III Changes in protein secretion under nutrient stress. *Plant Physiol*, 91: 175 ~ 182
- Grierson P F. 1992. Organic acids in the rhizosphere of *Banksia integrifolia* L. *Plant Soil*, 144: 259 ~ 265
- Johnson J F, Allan D L, Vance C P, et al. 1996a. Root carbon dioxide fixation by phosphorus-deficient *Lupinus albus*. *Plant Physiol*, 112: 19 ~ 30
- Johnson J F, Vance C P, Allan D L. 1996b. Phosphorus deficiency in *Lupinus albus*. *Plant Physiol*, 112: 31 ~ 41
- Johnson J F, Allan D L, Vance C P. 1994. Phosphorus stress-induced proteoid root show altered metabolism in *Lupinus albus*. *Plant Physiol*, 104: 657 ~ 665
- Kuiper D. 1988. Growth response of *Plantago major* L. ssp. *Pleiosperma* (Pilger) to change in mineral supply-

- evidence for regulation by cytokinins. *Plant Physiol*, 87: 555~557
- Kuiper D, Kuiper P J C, Lambers H, et al. 1989. Cytokinin concentration in relation to mineral nutrition and benzyladenine treatment in *Plantago major* ssp. *Pleiosperma*. *Physiol Plant*, 75: 511~517
- Löffler A, Abel S, Jost W, et al. 1992. Phosphate-regulated induction of intracellular ribonucleases in cultured tomato (*Lycopersicon esculentum*) cells. *Plant Physiol*, 98: 1472~1478
- Marschner H, Kirkby E A, Cakmak I. 1996. Effect of mineral nutritional status on shoot-root partitioning of photoassimilates and cycling of mineral nutrients. *J Exp Bot*, 47(Special issue): 1255~1263
- Radin J W. 1990. Response of transpiration and hydraulic conductance to root temperature in nitrogen- and phosphorus-deficient cotton seedlings. *Plant Physiol*, 92: 855~857
- Shih C, Ching H. 1996. Growth inhibition in suspension-cultured rice cells under phosphate deprivation is mediated through putrescine accumulation. *Plant Physiol*, 111: 721~724
- Smith F W, Jackson W A, Berg P J V. 1990. Internal phosphorus flows during development of phosphorus stress in *Stylosanthes hamata*. *Australian J Plant Physiology*, 17(4): 451~464
- Sugiharto B, Burnell J N, Sugiyama T. 1992. Cytokinin is required to induce the nitrogen-dependent accumulation of mRNAs for phosphoenolpyruvate carboxylase and carbonic anhydrase in detached maize leaves. *Plant Physiol*, 100: 153~156
- Usuada H. 1995. Phosphate deficiency in maize: V Mobilization of nitrogen and phosphorus within shoots of young plants and its relationship to senescence. *Plant Cell Physiol*, 36(6): 1041~1049
- Usuada H, Shimogawara K. 1992. Phosphate deficiency in maize: III Changes in enzyme activities during the course of phosphate deprivation. *Plant Physiol*, 99: 1680~1685
- Usuada H, Shimogawara K. 1995. Phosphate deficiency in maize: VI Changes in the two-dimensional electrophoretic patterns of soluble proteins from second leaf blades associated with induced senescence. *Plant Cell Physiol*, 36(6): 1149~1155
- Zheng Y, Lovatt C J. 1994. Parallel changes in ammonia, arginine and putrescine content and metabolism in potassium-deficient *citrus limon* (L.). *HortScience*, 29(5): 540

PHYSIOLOGICAL AND BIOCHEMICAL RESPONSE OF PLANT TO NUTRIENT STRESS

Liu Houcheng¹ Kuang Yanhua²

(1 Dept. of Horticulture, South China Agric. Univ., Guangzhou, 510642;

2 College of Biotechnology, South China Agric. Univ.)

Abstract

This article reviewed physiological and biochemical response of plant to nutrient stress, especially to P-deficient stress, such as root morphological and metabolic changes, root specific excretion, carbohydrate assimilation changes, specific protein production and plant hormone and polyamine changes etc.

Key words nutrient stress ; plant physiological and biochemical response

[责任编辑 柴 焰]