

胁迫与植物细胞壁关系研究进展 Advances on Research of the Relationship between Stresses and Plant Cell Wall

丁宝莲 谈宏鹤 朱素琴
Ding Baolian Tan Honghe Zhu Suqin

(江苏省南通师范学院生物系 南通 226007)
(Dept. of Biology, Nantong Teacher's College, Nantong, 226007)

摘要 概述水分亏缺、重金属和营养缺乏等对植物所产生的胁迫表现及其与细胞壁伸展生长、细胞壁中某些主要成分如过氧化物酶和松弛酶等变化关系的研究成果。多种胁迫对植物细胞壁的影响主要表现在对细胞壁结构完整性的影响。细胞壁酶影响细胞壁多聚体的网络形成和解聚。细胞壁结构的生化修饰与基因表达有关。认为研究植物在胁迫下的生长受抑机制和耐性机制有助于常规育种。应用遗传工程、细胞工程等创造出不同细胞壁结构的遗传突变体将是今后努力的方向。

关键词 胁迫 水分亏缺 重金属 营养缺乏 植物细胞壁

中图分类号 Q 945.78

Abstract The expression of plants under the environmental stresses such as water deficit, heavy metals, nutritional disorder was released. The researches on the relationship of the expansion of plant cell wall and some wall-bind enzymes such as peroxidase and xyloglucan endotransglycosylase are described. The influence of the multiple stresses is mostly on the integrity of the cell wall. The structuring behavior of the cell wall by polymers are impacted by the wall-bind enzymes. The biochemical modification of the cell wall is related to the expression of gene. Research activity on the mechanisms of cell growth inhibition and tolerance under stress is helpful to the breeding of crops. Creation of mutants with different structures of the cell wall through genetic engineering and cell engineering is a way to go.

Key words stress, water deficit, heavy metal, nutritional disorder, plant cell wall

胁迫是指对植物产生伤害的环境,也称逆境,如低温、重金属污染、水分亏缺、缺素、病虫害等。这些不良环境条件作用于植物,整体上,植物生长缓慢,植株萎黄;细胞及亚细胞水平上,细胞生长减慢,细胞体积小,细胞壁增厚、硬化,叶绿体、线粒体等细胞器受损,细胞膜系统受害,透性增大;分子水平上,壁结构多聚体组成成分比例失调,细胞内容物成分变化,酶活性变化,从而影响生理代谢等。

本文将重点讨论水分亏缺、重金属污染和缺素等对细胞壁的影响。

1 水分亏缺与细胞壁的伸展性及生理生化

植物生长受抑是水分亏缺所诱导的第一个可测得的生理效应^[1]，而植物生长的基础是细胞的生长。植物体有两类器官可作为研究生长的材料：一是禾本科植物的胚芽鞘，它在胚中已完成分化，萌发后细胞只进行延伸生长^[2]，且生长周期短。二是禾本科植物的初生根的延伸生长，主要是纵向生长。在一定培养条件下，当禾本科植物初生根延伸生长达到稳态或接近稳态时，其生长区长度在一定时间范围内保持不变，因而可用绝对延伸生长速率代替相对的延伸生长速率^[1]。早期的研究认为，细胞膨压对细胞延伸生长过程起主导作用，但近来一些研究表明，植物细胞壁的伸展性在调控细胞延伸生长方面具有重要作用。李连朝等^[1]指出水分亏缺下，膨压并非总是植物细胞延伸生长的主要决定因素，暗示植物细胞壁的特性可能在调控植物细胞延伸生长对水分亏缺的应答方面具有更重要的作用。而且有实验证明，地上部和根部组织的延伸生长对水分亏缺的反应恰好相反：地上部膨压保持不变，生长严重受抑；而根即使膨压显著下降，却几乎不影响根的延伸生长。在 Chazen 和 Neumann 的研究中发现^[3]：玉米幼苗在用 PEG 处理 2 min 后，即可检测到基离体叶片细胞壁的硬化响应，当用活根系进行时，亦可见玉米根系因渗透胁迫而快速导致远距离的地上部叶片细胞壁硬化是水力信号的传递结果，而不是激素或电信号。根系方面快速反应的机制尚不清楚，但有证据表明细胞壁酸化或氧化偶联速度的变化也具有快速反应的特点。在水分亏缺条件下，植物细胞生长受抑的一连串响应事件中，细胞壁的硬化响应可能是一种原初事件。

水分亏缺条件下，细胞壁的多种成分都参与响应机制。

(1) 细胞壁多糖：细胞壁多糖主要为纤维素、半纤维素和果胶，细胞延伸生长时，一般前两种组分含量上升，而果胶含量则下降。水分亏缺时，由于延伸生长受抑，细胞体积变小，细胞壁含量便增加，并且壁多糖组成比例亦有变化，据用鹰嘴豆研究表明，细胞壁中的 α -纤维素和半纤维素含量的变化与细胞延伸生长有关，而果胶组分的变化与细胞壁松弛有关^[1]。

(2) 胞壁蛋白：它包括结构蛋白和酶蛋白，都与壁伸展密切相关。前者如大豆下胚轴细胞壁中 HRGP (hydroxyproline-rich glycoprotein) 和 GRP (glycine-rich protein) 在水分亏缺时，表达降低，而 sbPRP1 (soybean proline-rich protein 1) 的表达升高。特别是 sbPRP1 的 mRNA 的表达在水分亏缺下，在大豆下胚轴生长区被诱导，在根尖却被抑制。根据 PRPs 给细胞壁提供刚性，那么与前述根和地上部在水分亏缺时的生长反应不同恰好相符。细胞壁酶，与细胞生长过程有关的是 α -半乳糖苷酶，与细胞壁松弛有关的是 β -半乳糖苷酶。特别引人关注的是细胞壁过氧化物酶 (peroxidase, POD)，和内切木葡聚糖转糖基酶 (xyloglucan endotransglycosylase, XET)。

已知，细胞壁 POD 与细胞壁多聚体组分的氧化偶联有关，如酪氨酸氧化偶联成异联酪氨酸，使细胞壁多糖形成一个网络系统，可以承载一定的机械强度。已有实验表明，渗透胁迫下，玉米根延伸生长区 POD 水平比对照显著升高，而且当用一参与细胞壁阿魏酸代谢的 POD 同工酶抗体对该同工酶水平进行测定时，玉米根细胞壁硬化，此同工酶活性升高^[1]。这些都证实细胞壁 POD 参与了细胞壁硬化。

XET 是一种新近被确认的细胞壁松弛酶，有水解和形成糖苷键的双重功能^[4]。

水分亏缺下，根和地上部生长反应不同，可能两者细胞壁发生了不同的生化修饰，导致伸展性发生差异。根据细胞壁伸展性取决于细胞壁的承重网络，因此研究文中提及的 POD 和

XET 两种细胞壁酶, 将是有意义的。加之细胞壁结构蛋白亦对细胞壁伸展性有贡献, 因此研究其表达的调控, 应用遗传工程, 细胞工程等创造出具不同细胞壁结构的遗传突变体, 将是今后需要努力的方向。

2 重金属、多种环境胁迫与植物细胞壁

重金属对植物的毒害是多方面的, 如表现在对生长和光合作用的抑制, 对呼吸速率的影响以及对酶活性的影响等。多种重金属离子还会形成复合的作用, 甚至影响植物水分关系。重金属镉强烈抑制细胞和整个植株的生长, 当绿豆 (*Phaseolus vulgaris*) 用 $3 \mu\text{mol/L}$ 的 Cd^{2+} 处理 4 h 后, 叶片细胞的伸长生长和初生叶的水分含量比对照减少 10%, 而对叶片膨压无明显影响。大多数 Cd^{2+} 是结合在细胞壁上的, 导致中胶层中果胶的交联, 由此导致细胞伸长生长受抑, 也可能是镉对生长素代谢和生长素载体的直接或间接的影响^[5]。

非生物多种因子, 如高 pH、高盐及高重金属含量等的胁迫使根内皮层的内切向细胞壁呈强烈的 U 型增厚, 这类增厚的壁成分中主要含有大量木质素^[6]。多种盐的综合作用导致细胞壁增厚, 从而降低植物根尖和叶片的相对伸展性^[7]。

重金属对植物的毒害作用很大, 但植物有多种耐性防御机制: 如对重金属的限制吸收、对吸入细胞的区域化积累或沉淀、诱导防护酶系统的三种酶活性升高等, 最突出的是重金属胁迫能诱导 Ubiquitin, 热休克蛋白 (HSP)、DnaJ-like 蛋白、几丁质酶、 β -1, 3 葡聚糖酶、富含脯氨酸细胞壁蛋白 (PRP)、富含甘氨酸细胞壁蛋白 (GRP) 和病原相关蛋白 (PR) 等基因的表达。其中 Ubiquitin 能引导细胞内变性的或短命蛋白质降解, 有的能防止蛋白变性, 有的能诱导植物系统防卫反应, PRP 和 GRP 则能参与受损细胞壁的修复和加固。这些胁迫蛋白的基因能响应多种重金属胁迫, 甚至可在多种其他胁迫下表达。近来人们已鉴定出许多主要由一个或两个基因控制的耐重金属 (As、Cd 和 Cu 等) 植物, 因此今后的方向是: 加强耐性基因的鉴定、分离、克隆、组织结构及其启动子活性研究, 以提高利用基因工程的方法改良植物耐重金属的能力^[8]。

3 缺素与植物细胞壁

缺素常影响植物细胞壁结构和组成。据杨玉华等有关综述: 缺硼导致细胞壁增厚, 从而细胞延伸生长受抑; 细胞壁增厚与中层紊乱度相关, 这是由于缺硼新形成的果胶不能结合到细胞壁所致^[9,10]。Yamauchi 证实^[11], 硼钙均和细胞壁中的果胶结合, 对稳定中层有重要作用, 从而说明硼、钙共同稳定了细胞壁结构。缪颖等^[12]也报道, 缺钙处理大白菜以人为诱导干烧心, 在缺钙初期 (前 15 d), 细胞壁结构基本完整, 第 18 天, 细胞壁中胶层开始解体, 细胞间隙变大, 第 21 天, 细胞壁破坏, 中胶层消失。这说明钙在稳定细胞壁结构中的作用。

缺素对细胞壁产生物理性影响, 如缺硼, 细胞壁的机械强度、可塑性和伸展能力都降低。细胞壁硬化, 组织特别脆, 易折断。无强性的细胞壁不能承受正常的细胞延伸生长, 因而导致细胞伸长的迅速抑制^[12]。

除了对壁结构的影响, 缺素也对细胞壁活性蛋白即酶尤其是细胞壁 POD 活性产生影响。以缺硼为例, 由于油菜根系细胞壁 IAA 氧化酶和 POD 活性显著升高, 导致细胞壁内 IAA 含量下降, 降低了生长速率。另一方面 POD 主要功能是催化壁中多聚体聚合。其活性升高, 降低细胞壁伸展性, 细胞生长受抑^[13]。

对缺硼敏感性不同的油菜品种根系生长变化动态研究表明,可能将在缺硼基因型机理方面取得突破^[14],从而可将遗传工程等用于品种改良,培育耐性强的品种。

4 结语

所述研究结果表明,多种胁迫对植物细胞壁产生影响主要表现在对细胞壁结构的完整性上:水分亏缺时鹰嘴豆细胞壁中 α -纤维素和半纤维素含量比对照下降,但果胶变化不受影响;大豆下胚轴细胞壁 HRGP 和 GRP 表达下降, sbPRPT 表达升高;而硼是通过 RG-II (鼠李半乳糖醛酸聚糖-II) 形成 β RG-II 复合物在果胶网络形成上起重要作用等。对细胞壁酶的影响: POD 和 XET 对细胞壁多聚体的网络形成和解聚等产生影响。

植物对多种胁迫的耐性的研究显示,细胞壁结构的生化修饰、PRP 及 GRP 能参与受损细胞壁的修复与加固、POD、XET 等酶活性的升高、耐性品种的基因型等都与基因表达有关。从而提示,研究植物在胁迫中生长受抑机制及耐性机制有助于常规育种或为应用遗传工程、细胞工程等培育优良的抗性品种提供理论依据。

参考文献

- 1 李连朝,王学臣.水分亏缺下细胞延伸生长与细胞膨压和细胞壁特性的关系.植物生理学通讯,1998,34(3):161~167.
- 2 王 玮,邹 琦.渗透胁迫对不同抗旱性小麦品种胚芽鞘生长的影响.植物生理学通讯,1997,33(3):168~171.
- 3 Chazen O, Neumann P M. Hydraulic signals from the roots and rapid cell-wall hardening in growing maize (*Zea mays* L.) leaves are primary responses to polyethylene glycol-induced water deficits. *Plant Physiol*, 1994, 104: 1385~1392.
- 4 李连朝,王学臣.水分亏缺对植物细胞壁的影响及其与细胞延伸生长关系.植物生理学通讯,1996,32(5):321~327.
- 5 Prasad M H V. Cadmium toxicity and tolerance in vacular plant. *Envir Exper Botany*, 1995, 35(4): 525~545.
- 6 Birgit Degenhardt, Hartmut gimmler cell wall adaptations to multiple environmental stresses in marze roots. *J Exper Botany*, 2000, 51: 595~603.
- 7 Neumann P M, Azaizeh H, Leon D. Hardening of root cell walls: a growth inhibitory responses to salinity stress. *Plant Cell and Environment*, 1994, 17: 303~309.
- 8 张玉秀,柴团耀, Burkard G. 植物耐重金属研究进展. *植物学报*, 1999, 41(5): 453~457.
- 9 杨玉华,吴礼树,王运华等.硼营养与植物细胞壁关系的研究进展. *武汉植物学研究*, 1999, 17(2): 173~177.
- 10 Hening Hu, Patriek H. Brown localizaton of boron in cell walls of squash and tobacco and its association with pectin: evidence for a structural role of boron in cell wall. *Plant Physiol*, 1994, (105): 681~689.
- 11 Yamauchi T, Hara T, Sonda Y. Distribution of calcium and boron in the pectin fraction of tomato leaf cell wall. *Plant Cell Physiol*, 1986, 27(40): 729~732.
- 12 缪 颖,任炳华,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.
- 13 杨玉华,吴礼树,王运华等.硼对不同甘蓝型油菜品种细胞壁酶活性的影响. *植物营养与肥料学报*, 1999, 5(4): 341~346.
- 14 宋世文,曹享云,耿明建等.对缺硼反应不同的油菜品种根系生长特性的研究. *植物营养与肥料学报*, 2000, 6(2): 202~206.