

植物不同器官和植物激素对 叶片衰老的影响

肖凯 王殿武

张荣铨 方敏

(河北农业大学农学系 071001)

(南京农业大学农学系 210014)

摘要 植物叶片是光合作用的重要器官,延缓叶片的衰老和延长叶片的功能期对于增加植株的光合生产量具有重要的意义。本文就不同器官间的关系和植物激素对植物叶片衰老的影响进行了概述,旨在为今后进一步进行该方面的研究和生产,延缓叶片衰老进而增加籽粒产量提供理论依据。

关键词 植物激素 叶片衰老 器官间关系

Thimann(1980)将植物的衰老定义为:“衰老是导致植株或器官自然死亡的一系列恶化过程。”衰老可以发生在整株植物水平上,也可以发生在器官或细胞水平上(曹宗巽等,1980)。就作物来说,似可把在植株生长发育过程中,植株或某些器官中发生导致生命活动自然终止的败坏过程叫作衰老的现象(李雁鸣等,1991)。衰老是生物存在的普遍现象,植物经衰老到死亡,是自然规律。但认识到衰老的原因,推迟衰老的开始日期,延缓衰老进程,防止早衰(非正常衰老)的发生,对于提高作物的光合生产量和籽粒产量具有重要的意义(Evans等,1969;刘道宏,1983)。

不同器官间的关系对叶片衰老的影响

Kao(1977)对叶片衰老的基本规律研究表明,叶片衰老自顶部开始,然后渐渐向下,基部衰老最晚。叶片衰老过程中,叶片内氨基酸发生极性向基部转移是叶片衰老的结果,而不是衰老的原因。

叶片衰老的形态指标 由绿变黄是叶片衰老的最明显标志。Leopold等(1959)按叶片变黄程度,将叶片衰老分为5级:0级——全叶青绿;1级——叶尖失绿坏死;2级——叶尖叶缘坏死;3级——半叶失绿坏死;4级——全叶坏死。李雁鸣等(1988)对小麦叶片的衰老过程研究表明,叶片衰老以前全叶保持绿色,从叶尖变黄至叶片全叶干枯的整个衰老过程中,依叶色形态可分为缓慢衰老阶段(叶尖变黄至叶

长1/8)、快速衰老阶段(黄叶叶长1/8至全叶变黄)、失水枯死阶段(叶片变黄至全枯)。

地下部分与地上部分的关系与叶片衰老 研究已证实,根系特别是幼苗根尖(0—1mm)是植物激素合成的场所,该处合成的细胞分裂素的赤霉素均能防止叶片的衰老(刘道宏,1983)。如将切除种子根、不定根或全部根系的水稻幼苗,置于 10^{-4} M 苄基腺嘌呤溶液中,能明显地延缓叶片的衰老和死亡(高景辉,1979),这表明,根系除吸收土壤中的矿质营养和水分供应给地上部植株外,还参与着合成、供应给地上部激素类物质并延缓其衰老的重要作用。

叶片间的相互关系与叶片衰老 许多研究表明,叶片之间存在着对根部供应的细胞分裂素的竞争,去叶能延缓相邻叶片的衰老,增加该叶中细胞分裂素的供应量(Kao,1979)。对大豆幼苗的试验同样表明,除去顶叶和第一复叶,可推迟初生叶片的衰老时间(Thomas,1978)。

营养器官与生殖器官间的关系与叶片衰老 研究表明,摘除生殖器官能延缓叶片的衰老。对小麦的研究发现,抽穗后去除生殖器官,能延缓植株上部叶片的衰老延长其功能期(Patterson等,1980)。研究结果还说明,在生育中后期,生殖器官(库)对营养器官物质的片集强度和数量很大,营养器官叶片的光合产物一般不能满足强大库容的需要,而导致叶片内养

分较早地向外输出和衰老。部分或全部摘除生殖器官(库),叶片内贮存养分向外输出的强度和数量降低,相对提高了其代谢活动,延缓了叶片的衰老时间。

植物激素与叶片衰老的关系

大量研究表明,植物激素与叶片衰老有密切的关系。一般认为,细胞分裂素、赤霉素和生长素能延缓叶片衰老,脱落酸和乙烯促进衰老。

细胞分裂素 细胞分裂素是研究植物衰老问题涉及最多的激素。通常认为,在植物幼根中能合成细胞分裂素,它被运输到叶片内并能有效地延缓叶片的衰老。Mothes等(1961)对菸草叶片的研究表明,在该植物叶片某个部位滴几滴激素溶液,发现当该植物叶片的其它部分变黄时,激动素处理过的部分依然保持绿色。将苍耳叶片置于水中和 $5\mu\text{g/g}$ 激动素溶液中各漂浮12d,结果蛋白质分别损失60%和15%,激动素溶液处理的叶片的蛋白质和叶绿素含量较置于水中的叶片明显提高(刘道宏,1983)。小麦叶片喷施玉米素后,叶片的呼吸强度降低,衰老延迟(Wittenbach,1982)。 $2\mu\text{g/g}$ 苄基腺嘌呤溶液能取代根系的作用延缓大豆植株的衰老(Sitton等,1987)。上述结果表明,细胞分裂素类物质对多种植物均具有延缓叶片衰老的作用。关于细胞分裂素延缓叶片衰老的原因,不同学者报道不一,可大致划分为以下几种观点。第一种观点认为,细胞分裂素延缓叶片衰老是促进叶绿素和蛋白质合成的结果(Richmond等,1957;Hess,1975;Skoog等,1970)。Fletcher等(1973)、Ford等(1979)和Naito等(1980)认为,细胞分裂素能促进叶绿素前体的合成,也可能具有诱导叶绿素前体合成酶量增加的作用,进而对防止叶片的衰老起着一定的作用。对小麦叶片的研究表明,细胞分裂素类物质6-苄基腺嘌呤(6-BA)能促进叶绿素前体(ALA)的合成,并具有逆转脱落酸对ALA合成的抑制作用(王玉琴等,1982;黄海等,1984)。研究表明,在离体叶片衰老的最初阶段,6-苄基腺嘌呤和脱落酸对叶绿含量的影

响,可能与这两种物质通过影响叶绿素前体在合成叶绿素方面起作用,即叶绿素前体在植物体内的合成可能受到脱落酸和细胞分裂素的共同调节(黄海等,1984)。细胞分裂素延缓衰老的另一种观点是细胞分裂素通过阻止叶片蛋白质的降解而延缓其衰老(Kuraish,1968;Tavares等,1987;赵毓桔,1978;1979)。Trevails(1972)则认为,供试条件不同,细胞分裂素防止叶片衰老可通过刺激蛋白质合成或通过阻止蛋白质降解或通过上述两种方式共同作用来实现。供试条件是决定细胞分裂素通过何种途径延缓叶片衰老的原因。试验发现,细胞分裂素对于延缓离体叶片衰老的效果显著,而对于连体植株叶片的衰老延缓效应不明显,这可能是由于连体条件下根部可合成细胞分裂素,不断向地上部叶片运输的结果(Wareing等,1967;Sitton等,1987)。王玉琴等(1982)和黄海等(1984)发现,细胞分裂素对于小麦幼苗的叶片具有转绿效果,这一结果可能意味着黄化幼苗中细胞分裂素的不足,对于成龄连体植株黄化叶片的转绿效果较差。不同苗龄叶片对细胞分裂素反应敏感程度的不同,可能起因于植株内源细胞分裂素水平的不同,而脱落酸与细胞分裂素的拮抗效应说明植株体内激素之间的平衡,尤其是脱落酸的水平也影响着外源细胞分裂素的效应(王玉琴等,1982;Bengtson等,1982)。

大量研究表明,叶片中的活性氧清除系统与叶片的衰老有密切关系(林植芳等,1988;Makae等,1982)。在叶片衰老过程中,植物叶片内活性氧的产生能力大于清除能力,过量的活性氧对细胞具有很强的氧化作用,强烈地影响了生物膜和其它生物大分子的结构与功能,进而导致叶片的衰老(Packer等,1979;林植芳等,1984)。对活性氧清除系统中SOD(过氧化物歧化酶)和CAT(过氧化氢酶)研究发现,6-BA处理可使该系统中关键酶SOD和CAT保持较高水平,使细胞始终较对照具有较高的活性氧清除能力,从而达到延缓衰老的目的(吴金贤等,1992)。综上所述,细胞分裂素可能通

过加速蛋白质的合成或减缓蛋白质的降解、改善体内激素平衡以及提高叶片内活性氧清除系统酶的活性等过程最终延缓叶片的衰老。

生长素 有关生长素与叶片衰老关系的报道较少。研究表明,用 100 $\mu\text{g/g}$ 生长素可延迟大豆叶片的衰老(Powles, 1984)。不同供试条件和不同浓度对叶片的衰老效应结果变异很大,其延缓叶片衰老的效应可能与减少叶片内蛋白质的水解有关(Powles, 1984)。

赤霉素 Fletcher 等(1966)指出,叶片衰老时,赤霉素在调节蛋白质和 RNA 合成中的作用可能大于细胞分裂素,赤霉素和细胞分裂素同时使用,则延缓叶片衰老的效果更好。Kao 等(1978)发现较高浓度(10^{-5} — 10^{-3})的赤霉素溶液,能明显推迟小麦叶片的衰老。彭永欣等(1992)研究发现,在小麦拔节期喷施赤霉素 15g/ha,对不同氮肥处理都可以不同程度地延缓冠层绿叶面积、叶绿素含量和叶片光合速率的衰减速率。如低氮处理,对照在花后 30d 时,冠层叶片光合面积、叶绿素含量、叶片光合速率均降至零点,而赤霉素处理尚有一定的光合功能,明显地延缓了叶片的衰老,补充了花后冠层光合源的相对不足。中氮和高氮处理结果趋势与低氮处理的结果基本一致,对于最终粒重,赤霉素处理对于不同氮肥处理均有不同程度的提高作用。小麦孕穗期喷施赤霉素(22.5—30g/ha),可使倒 3 叶、倒 2 叶和旗叶的功能期延长 5—7d,促进了植株的抽穗开花,加快了籽粒的灌浆速度,并通过减少每穗小穗退化和提高穗粒数、千粒重实现增产的效果(张朝显, 1992)。

脱落酸 脱落酸在叶片展开时即存在于叶片内(刘道宏, 1983)。脱落酸能抑制叶片内蛋白质的合成,加速叶片内蛋白质的 RNA 的分解,促使气孔关闭。脱落酸在植物体内含量的增加,是叶片衰老的重要内因(Thimann 等, 1980)。黄海等(1984)发现,在小麦叶片衰老过程中,脱落酸与细胞分裂素的作用相反,脱落酸明显抑制叶绿体前体的生物合成,且抑制效应随脱落酸浓度的提高而增强,用外源脱落酸

和细胞分裂素不同浓度配比处理小麦叶片,较短时间内即可看到植株体内叶绿体前体含量所表现的不同效应,即外源脱落酸与细胞分裂素浓度比值愈大,对叶绿体前体生物合成的抑制效应愈为明显。在植物体内,脱落酸和细胞分裂素普遍存在,在不同生长条件和不同生长阶段,两者之间可能存在一定比例,叶片衰老过程中内源脱落酸与内源细胞分裂素的比值增大(刘道宏, 1983)。沈波等(1989)研究表明,叶片衰老过程中叶绿素的上升呈极显著负相关。Gepstein 等(1980)也曾有过类似的报道。对环境条件与脱落酸之间的关系研究表明,黑暗、缺水和光照不足使植株体内脱落酸含量增加,强光、水分充足和使用细胞分裂素类物质可降低叶片内脱落酸水平并延缓叶片的衰老(刘道宏, 1983; Gepstein 等, 1980)。环境条件与植株体内脱落酸含量所存在的上述关系为人为地采取栽培措施降低叶片内源脱落酸水平进而延缓叶片的衰老提供了理论依据。

乙烯 人们早就发现,乙烯能促进果实失绿,加速正值呼吸高峰果实的成熟。Gepstein 等(1981)指出,乙烯和脱落酸一样,能加速植物叶片的衰老。刘道宏(1983)指出,置于黑暗中的燕麦幼苗其叶片叶绿素破坏最快的时期也是内源乙烯释放最多的时期。离体叶片置于光照下叶绿素丧失缓慢,此时乙烯释放也慢。乙烯抑制剂 Ag^{2+} 、 Co^{2+} 、 Ni^{2+} 、AVG(氨基乙氧乙基甘氨酸)可抑制内源乙烯的产生,明显地抑制叶绿素的破坏,推迟叶片的衰老。而体外增施乙烯前体 ACC(1-氨基环丙烷-1-羧酸)可促进内源乙烯的产生,加速叶片的衰老。董建国等(1983)对小麦的研究也发现,用 ACC 或乙烯发生剂乙烯利喷洒地上部以提高体内乙烯产生时,可进一步促进衰老叶片叶绿素分解和丙二醛含量的增加,但这种作用,只加速衰老过程的进行,而不是加速叶片衰老速度的引发。地上部乙烯增生和叶片衰老加速的引发是植物体内两个各自独立的过程。如在渍水加速小麦衰老的引发过程中,乙烯是衰老的促进剂,但不是引发这一过程的“扳机”。引发小麦

小麦及其亲缘属植物染色体显带技术的研究和利用*

徐霞

(西北植物研究所 陕西 杨陵 712100)

摘 要 本文对小麦及其亲缘属植物染色体显带技术的研究和利用情况作了详细评述,为准确进行小麦及其亲缘属植物的染色体分析奠定了基础,可推动作物遗传育种科学研究的进一步开展。

关键词 小麦 亲缘属 染色体显带技术

自1974年第一次报道通过C-显带和N-显带鉴定小麦染色体以来,染色体显带技术在小麦细胞遗传学研究的各个方面得到了迅速发展和应用,特别是小麦及其亲缘属物种染色体模式图和染色体带命名系统的建立,为小麦及其亲缘属植物的染色体分析和鉴定奠定了基础。

染色体显带方法的研究

由于所使用染料不同,染色体显带技术分为荧光分带和Giemsa分带两大类。荧光分带需用荧光显微镜,所需的荧光染料也比较特殊,同时经荧光染料处理的玻片标本不易长期保存,所以荧光分带远不及后来发展起来的Giemsa分带应用广泛。在小麦及亲缘属方面,由于其植物细胞的特殊性,染色体分带比动物染色体分带较为复杂和困难,在植物染色体分带的诸多方法中,C-带技术是目前最重要的技术。到目前为止,已报道过许多改良的Giemsa C-分带方法。下面以Endo(1986)报道的方法为例来讨论小麦及亲缘属植物的C-分带技术流程。

(1)将发芽1.5—2.5 cm长的根尖在冰水中预处理22 h左右,然后在3:1的酒精—醋酸液中固定2—3 d。

(2)根尖在1%醋酸洋红中染色1 h左右,在45%醋酸中用标准压片法制片。

(3)用干冰或在-80℃超低温冰箱中冰冻揭片。

(4)上述制片浸在55—60℃的45%醋酸中处理10 min,气干过夜。

(5)上述制片在55—60℃的5%氢氧化钡溶液中5—10 min,然后在水中漂洗。

(6)在55—60℃的2×SSC(0.3M氯化钠,0.03M的柠檬酸钠)溶液中处理10 min,流水冲洗。

(7)制片在用Sorenson之磷酸缓冲液(pH=7.0)稀释的Giemsa或其它染液中染色适当时间至适度。除Giemsa外,Leishman和Wrights染液也可用于分带。染色的最适稀释倍数和染色时间因染料和实验材料而定。

一般小麦及亲缘属植物的染色体经过上述处理后,都可以产生C-带。B. S. Gill(1991)通过N-分带技术、C-分带技术和改良了的C-分带技术建立了中国春小麦的标准带型和染色体带模

* 陕西省杨陵青年科学基金资助项目。

地上部衰老加速的原因不是乙烯量的增加,而是植物体内细胞分裂素的不足(董建中等,1984)。

植物叶片衰老与激素之间的关系是一复杂的问题,衰老的引发以及衰老期间所发生的变化同植物体内激素的产生和运转机制失调、各

种激素间的平衡的发生破坏有关。进一步探讨激素与衰老间的机理,进而为生产中采用适宜的激素类物质和方法延缓叶片的衰老,以充分挖掘叶片的光合生产潜力,最终获得增产具有重要的实践意义。

(参考文献略)