

水分胁迫下玉米叶片光合作用、脂质过氧化及超微结构变化的关系*

陈 军

戴俊英

(中国农业博物馆, 北京 100026) (沈阳农业大学, 沈阳 110161)

Correlation among photosynthesis, Lipid Peroxidation and Ultrastructural Changes of Mesophyll Cells in Corn Leaves under Water Stress

Chen Jun

Dai Junying

(Chinese Agricultural Museum) (Shenyang Agricultural University)

Abstract: The correlation among photosynthesis and respiration, lipid peroxidation, destruction of membrane systems and ultrastructure changes of mesophyll cells at different growth stages under water stress was studied between two corn hybrids, drought tolerant cv. Yuyu No. 3 and more drought sensitive cv. Xinhuangdan 85-1. The plants were exposed to water deficit for 7 days at the different growth stages, photosynthesis and respiration in leaves decreased, SOD activity lowered, MDA content increased obviously, permeability of plasma membrane increased, and the cellular organs and membrane of mesophyll cell were ruined severely. The results indicated that the increase of lipid peroxidation might cause disorder and damage of membrane systems, and decrease of photosynthesis and respiration resulting from damaged ultrastructure was the physiological factor resulting in decreased grain yield.

Key Words: Maize; Leaf; Photosynthesis; Lipid peroxidation; Cell ultrastructure; Water stress.

摘要 研究了不同耐旱性品种在不同生育时期水分胁迫下叶片光合作用和呼吸作用、脂质过氧化作用、膜系统伤害、叶肉细胞超微结构变化之间的关系。在各生育时期水分胁迫下,光合作用和呼吸作用强度下降, SOD 活性降低, 脂质过氧化作用增强, 膜透性增加, 叶肉细胞的细胞器和质膜遭到严重破坏。结果表明, 水分胁迫下脂质过氧化作用增强是造成细胞内膜系统紊乱和伤害的原因, 而超微结构的破坏造成光合作用和呼吸作用的降低是导致作物减产的生理因素。

关键词 玉米 叶片 光合作用 脂质过氧化作用 细胞超微结构

* 本文得到上海植生所王洪春先生的指导, 在此表示感谢!

迄今,干旱仍是影响世界粮食产量的重要因素之一。关于干旱对植物的伤害机理,前人已做过大量研究^{[5][4]}。然而许多问题仍未解决,尤其是对干旱伤害的“原初机制”仍不十分清楚。

水分胁迫下植物细胞的膜系统是受害的原初部位和主要部位。水分胁迫下原生质损伤导致电解质、有机物质大量外渗^[1]。一些电镜研究结果也表明,水分胁迫下造成膜系统破坏,叶绿体变形^[8]。但以往的研究仅限于植物的苗期,而对作物来说,对产量起关键作用的是生长中后期,对此尚缺乏系统的研究,同时对于水分胁迫下生物膜的伤害机制尽管有某些假说,但仍然缺乏足够的证据。

在有关耐旱机理的一些假说中,自由基假说(Free Radical)越来越受到人们的重视。生物膜的主要成份是脂质和蛋白质。由于脂质的过氧化作用,改变了膜的性质,可以说明与干旱和复水有关的细胞的变化。超氧化物歧化酶(SOD)是一切需氧有机体中普遍存在的一种含金属的酶,它可以消除超氧化物自由基或减轻脂质过氧化作用对膜的伤害^{[3][2]}。脱水处理可导致膜的过氧化破坏,Dhindsa曾报道过地衣在遭受干旱时SOD酶具有保护作用。武宝玟等研究表明,在小麦不同组织和器官中,在不同发育阶段的幼苗中,SOD活性与脱水耐受力呈正相关关系。本试验进一步研究了玉米生育中后期水分胁迫下,叶片光合作用和呼吸作用、脂质过氧化作用、膜系统伤害以及叶肉细胞超微结构变化等之间的关系,以探讨不同发育时期水分胁迫对玉米叶片膜系统伤害机理和造成产量降低的生理因素。

1 材料与方法

供试品种为前几年试验基础上选出的耐旱型品种“豫玉3号”和非耐旱型品种:“豫玉5号”。室外盆栽种植。盆钵直径34cm,高30cm。盆内插有土壤湿度计,不同生育时期

视土壤水分状况补充水分。干旱处理,每一品种植株为3组,每组6株,分别于孕穗期(7月3日)、开花期(7月13日)和灌浆期(8月3日)通过停止浇水或减少浇水量造成人为干旱,延续时间7天,然后取样测定。重复3次。

1.1 光合作用和呼吸作用测定

采用LI-6200型便携式光合仪进行活体测定。

1.2 叶片SOD活性测定

根据刘鸿先等介绍的NBT光还原法测定^[3]。

1.3 叶片脂质过氧化测定

测定丙二醛(MDA)含量推测脂质过氧化作用的强弱^{[6][7]}。

1.4 叶片膜透性

用电导法测定,并以相对电导率表示。用DDS-11型电导仪测定。

1.5 叶肉细胞超微结构的电镜观察

取与生化指标测定的同一叶片和干旱7天后的根(距根尖1cm处)切成小段,2.5%戊二醛和1%锇酸固定,酒精逐级脱水,环氧丙烷过渡,用Epon 812包埋。超薄切片用醋酸双氧铀和柠檬酸铅双重染色后,透射电镜观察并拍照。

2 结果与分析

2.1 水分胁迫下光合作用和呼吸作用的变化

作物籽粒产量来自于光合作用制造的有机物质,呼吸作用是作物维持生命活动的必须条件。因此,水分胁迫下它们的变化情况直接影响作物的产量。测定结果表明,水分胁迫下,孕穗期玉米叶片的光合速率和呼吸强度明显下降,而且随着胁迫时间的延长,下降幅度增大。耐旱品种“豫玉3号”在整个胁迫过程中,光合速率和呼吸强度相对下降得较为缓慢,胁迫7天以后总下降幅度也较不耐旱品种“豫玉5号”小(图1)。

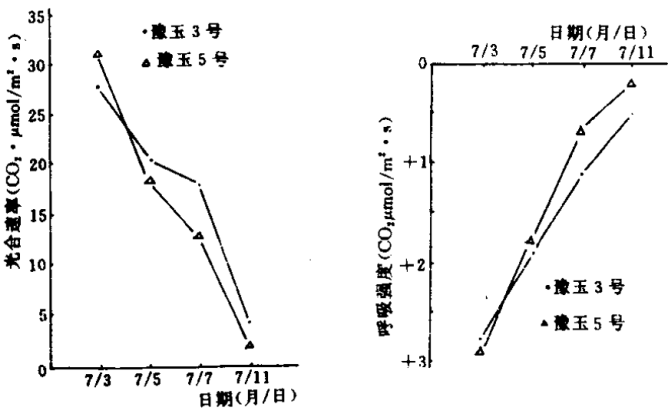


图 1 水分胁迫对光合作用和呼吸作用的影响

2.2 不同时期水分胁迫叶片 SOD 活性和丙二醛(MDA)含量的变化

各时期水分胁迫 7 天后均导致叶片 SOD 活性下降,其下降幅度因品种而异,“豫玉 3 号”下降幅度明显较“豫玉 5 号”小(表 1)。

表 1 不同时期水分胁迫 7 天时 SOD 活性的变化(酶单位/克干重)

品 种	生 育 期	孕 穗 期	开 花 期	灌 浆 期
		(%)	(%)	(%)
豫玉 3 号	对 照	100	100	100
	干 旱	94.4	94.5	93.6
豫玉 5 号	对 照	100	100	100
	干 旱	69.4	81.2	72.3

各时期水分胁迫均导致叶片 MDA 含量升高,而且“豫玉 5 号”上升幅度明显较“豫玉 3 号”大(图 2)。

2.3 叶肉细胞质膜透性的变化

表 2 是各时期水分胁迫 7 天时玉米叶片的相对电导率,其中在开花期两个品种叶片的相对电导率变化幅度最大。“豫玉 3 号”品种在各个时期受干旱胁迫后的相对电导率变化值均小于“豫玉 5 号”品种。脂质过氧化产物 MDA 含量的变化与相对电导率变化的相关分析表明,两者具有极显著的正相关关系(图 3)。这是由于在脂质过氧化过程中,自由基攻击类脂中不饱和脂肪酸而引发一系列自由基反应,从而造成膜质和膜蛋白损伤致使细胞膜系统破坏^[6],大量离子和有机物外渗。

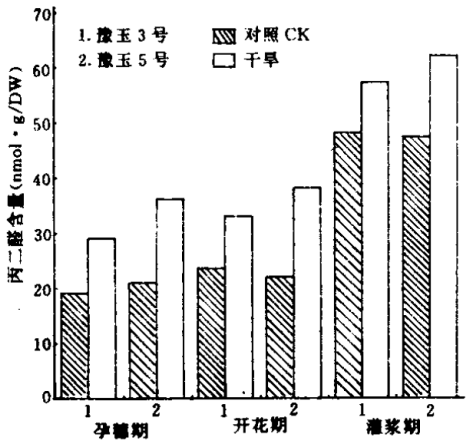


图 2 水分胁迫 7 天时叶片 MDA 含量变化

表 2 水分胁迫 7 天时叶组织相对电导率变化

品 种 \ 处 理	孕 穗 期		开 花 期		灌 浆 期	
	干 旱 对 照		干 旱 对 照		干 旱 对 照	
豫玉 3 号	11.18±0.78	9.47±0.62	13.60±1.01	11.00±0.70	16.41±1.12	13.82±0.81
		1.69		2.60		2.59
豫玉 5 号	14.83±0.79	11.37±0.48	16.19±0.92	11.21±1.27	18.87±0.98	15.22±1.21
		3.46		4.98		3.65

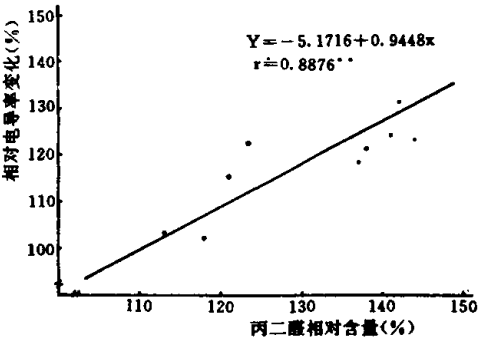


图 3 水分胁迫下玉米叶片脂质过氧化作用与膜透性相关分析

2.4 水分胁迫下叶肉细胞超微结构的变化

开花期根际干旱 7 天以后,叶肉细胞的膜系统和细胞器均发生明显变化。叶绿体由原来的椭圆形膨胀为园球形,内部脂质小滴增多,片层系统变得模糊不清,被膜部分瓦解或消失。线粒体外膜部分遭到破坏,变得模糊不清,内脊变得紊乱,部分区域内脊消失变成空腔。质膜与质壁分离,有些地方发生断裂甚至缺失。

从两个品种来看,“豫玉 3 号”叶肉细胞受到的伤害程度小于“豫玉 5 号”。表现为叶绿体内还可看到部分基粒存在,片层破坏程度也较小。线粒体外膜及破坏较轻,质壁虽发生分离,但质膜尚无断裂。

3 讨 论

60 年代 Fridovich⁽⁶⁾提出生物自由基伤害学说以来,已被广泛地用于需氧生物细胞

毒害机理的研究。某些生物氧化可产生超氧物自由基((O₂⁻),O₂⁻只有一个未偶电子,对细胞有害作用,转而与 H₂O₂ 反应生成单线态氧和一个(OH[·])基,这是一个高度潜在的氧化剂。这些可引起相当严重的破坏作用,特别对核酸、蛋白质、多糖和膜质分子的破坏作用更为严重。在水合组织中,正常生理状态下自由基的产生受到自由基清除系统的调控,过氧化物歧化酶便是其中一种,它可将 O₂⁻转变成 H₂O₂(O₂⁻ + O₂⁻ + 2H⁺ → H₂O₂ + O₂),H₂O₂ 再由过氧化氢酶催化生成 H₂O + O₂。本试验的测定结果表明,玉米植株孕穗、开花和灌浆期干旱胁迫一周后,叶片中 SOD 活性明显下降,而且不耐旱的“豫玉 5 号”品种下降幅度更大。这就扰乱了自由基产生和清除系统之间的平衡,从而使脂质过氧化作用增强,膜系统受到伤害,而由于耐旱品种“豫玉 3 号”SOD 活性相对维持较高水平,削弱了脂质过氧化作用,从而使叶肉细胞遭受损害的程度就较小。

对 MDA 的测定结果表明,水分胁迫下耐旱型“豫玉 3 号”品种 MDA 含量增加幅度较小,其叶组织膜透性增加也较小,膜受伤害程度较轻。目前已确定 MDA 是脂质过氧化的产物⁽⁴⁾,因此水分胁迫下,脂质过氧化作用的强弱可以认为是膜伤害的一个重要的原因。

电镜观察的结果表明,水分胁迫下叶肉细胞超微结构的变化与叶片光合作用和呼吸作用、脂质过氧化作用以及膜透性的变化趋

势相一致。水分胁迫下,耐旱型“豫玉3号”品种能维持相对较高的SOD活性水平,脂质过氧化作用相对较弱,膜透性变化也较小,叶肉细胞受伤害程度较轻,光合作用与呼吸作用减弱程度也较小。而不耐旱型品种“豫玉5号”则正好相反,由于线粒体和叶绿体是产生自由基的两个主要场所,而电镜观察结果,线粒体和叶绿体在水分胁迫下结构变化较为显著,因此暗示着细胞器的损伤可能是自由基伤害的结果。

该试验是在玉米生育中后期,也就是在生殖生长期进行。结果表明,玉米叶片的生理反应与以前人们利用不同植物幼苗或子叶研究的结果相似,这足以说明在干旱胁迫下,植物叶片在任何时期都具有相同的生理反应,而且还可以由此推断,干旱对不同植物各个生育期的伤害机理可能也是相似的。

另外,本试验对水分胁迫下的根细胞亦做了电镜观察。结果表明,根细胞受干旱伤害的程度远远大于叶肉细胞。开花期干旱7天以后,根细胞的质膜已完全脱离细胞壁,而且质膜断裂严重;线粒体外膜基本破坏,脊膜几乎完全消失,只剩下一个空腔。品种“豫玉5

号”受到的伤害更为严重。这说明植物遭受水分胁迫时,首先受到影响的是根,根细胞对干旱的反应也远较地上部敏感。关于干旱对根的伤害机理还有待进一步研究。

参 考 文 献

- [1]王洪春,植物抗性生理,《植物生理学通讯》,1981(6):72-81
- [2]王以柔等,在光照和黑暗条件下低温对水稻幼苗光合器官膜脂过氧化作用的影响,《植物生理学报》,1986,12(3):244-251
- [3]王爱国等,丙二醛作为植物脂质过氧化指标的探讨,《植物生理学通讯》,1986,(2):55-57
- [4]李锦树等,干旱对玉米叶片细胞透性及膜脂的影响,《植物生理学报》,1983,9:223-228
- [5]荆家海,肖庆德,玉米叶片生长部位渗透调节和生长的生物物理参数变化,《植物生理学报》,1988,14:385-390
- [6] Fridovich, I., Superoxide dismutase. *Ann. Rev. Biochem.*, 1975, 44: 147-159
- [7] Fridovich, I., oxygen radicals, hydrogen peroxide, and oxygen toxicity. In "Free Radical in Biology" (W. A. Pryor ed), Academic press, New York, chapter 6.
- [8] Giles, K. L., Bearbsell, M. F., Cohen D., 1974, Cellular and ultrastructure changes in mesophyll and bundle sheath cells of maize in response to water stress. *plant physiol* 1974, 24: 519-571