

Study on the theory of plant aging

Lin Shu

Inner Mongolia Agricultural University, Inner Mongolia

Abstract: The plant senescence is an important period of plant development, which is a programmed process that is subjected to gene regulation. The cell structure, cell function, metabolism and gene expression of the plant go through a series of coordinated changes during the plant senescence. Some environmental and internal factors influence the plant senescence. The principal hypotheses that are used for explaining the plant senescence include the exhausted nutrient hypothesis and the death hormone hypothesis.

Key words: Plant senescence; Gene expression; Plant senescence hypothesis

Received: 2019-08-05; Accepted: 2019-08-31; Published: 2019-09-15

植物衰老学说的相关研究

林殊

内蒙古农业大学, 内蒙古

邮箱: shulin058174@163.com

摘 要: 衰老是植物发育的一个重要组成部分, 是受基因调控的程序性过程。在衰老过程中, 植物细胞在细胞结构、细胞功能、新陈代谢和基因表达等方面经历一系列的协调变化, 一些环境因素和内在因素影响着植物的衰老。解释植物衰老的学说主要有营养耗尽假说和衰老激素假说。

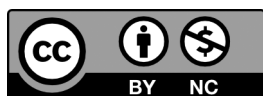
关键词: 植物衰老; 基因表达; 植物衰老学说

收稿日期: 2019-08-05; 录用日期: 2019-08-31; 发表日期: 2019-09-15

Copyright © 2019 by author(s) and SciScan Publishing Limited

This article is licensed under a [Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License](https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/).

<https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/>



植物的叶、花、果、茎、根都会发生衰老, 但衰老的时期通常是不相同的。多年生落叶植物, 在每年生育期的后期, 植物的叶子就会衰老死亡, 而茎和根仍不死亡。许多多年生草本植物, 如苜蓿, 整个地上部分每年基本上都衰老死亡, 但是根颈及根系仍然活着。还有许多植物都经历单花期衰老的生活周期, 即经历一次生殖生长后, 整株植物走向死亡, 这类植物包括一年生植物和二年生植物, 如大豆、小麦、玉米、萝卜等。还有一些多年生植物, 如竹子, 它们在果实和种子成熟后整株植物衰老和死亡。

1 衰老的概念

在生物学的发展过程中, 衰老是定义最模糊的概念之一。植物生长发育的各个阶段如发芽、开花和结果均有相对精确而简单的衡量标准, 而衰老却是定义相对粗放的一系列变化过程。

Leopold H 把植物的衰老描述为生长速度减慢、植株活力下降、对周围环境

的改变变得敏感、抗病虫能力减弱等。衰老导致的特征性后果是植株的死亡。Engvildt²¹则认为,衰老是受高度调控的一系列有序事件,包括光合作用能力的丧失、叶绿体解体、CO₂固定、酶和其它蛋白质降解、叶绿体丧失和氨基酸的去除等。

2 衰老的假说

推动植物衰老发生的最显而易见的因素是生殖生长,单花期植物的衰老总是在进入生殖生长阶段之后。早在本世纪二十年代,就有人发现龙舌兰(*Asaveamericana*)在不适于生殖生长的环境中可以存活一百年,阻止一年生植物的开花或者人工去掉果实可以有效地延缓或抑制植物衰老。在一定的非诱导开花的光照时间长度和温度下培养植物也可抑制其衰老的发生。

历史上有许多理论试图解释衰老的生理机制,其中解释一次开花植物衰老较有代表性的假说有两种:

一种是营养耗尽假说,该学说认为在器官竞争中,营养组织生产的同化物以及其它植物生长所必需的营养物质优先被生殖器官利用,这些物质的分流以致耗尽最终使得植物营养组织部位的营养被耗尽而衰老及死亡。

另一种是衰老激素假说,该学说认为花、果实或种子产生某种或某些能诱导衰老的物质,并运至植物的其它部位以促使程序性衰老的起始,导致营养器官的死亡。

3 衰老过程的生理变化

衰老并不是一个简单的衰退过程,而是再利用过程,即将衰老器官的有用成分运至植株其它部位进行再利用。如营养物质从茎、叶、芽等器官运出,用于种子发育和果实生长。

植物的衰老过程中,碳吸收(光合作用)停止,水解酶活性增加、参与乙醛酸循环的酶、核酸酶、叶绿素分解代谢酶增加,继而叶绿体和蛋白质、膜磷脂及RNA等大分子发生分解,以便释放出养分被重新利用。

衰老开始时,植物细胞发生一系列确定的亚细胞变化。最早和最有意义的

变化是含有 70% 叶蛋白的细胞器—叶绿体完整性的丢失，而核破裂则相对发生得较。因为叶细胞中大部分的氮源存在于叶绿体中，叶片衰老时，叶绿体先破裂，核等其它组分保持完整以完成再利用过程。研究发现叶绿体衰老是由核直接调控的。一些细胞的质体分裂成差不多相等的两个半份，两个都含有叶绿体，但只有一个有核，有核的叶绿体在预期时间衰老，而无核部分仍然保持光合作用。另外，叶片衰老能够被蛋白质和 RNA 合成抑制剂阻止，也说明核基因表达对叶片衰老是必需的。

4 影响衰老的因素

象许多其它程序性过程一样，植物的衰老，特别是它们的发生受环境因素和内在因素的调节。环境因素包括温度、水分、营养、光照等。内因包括年龄、生殖生长和激素水平。

4.1 环境因素

极度温度、干旱、臭氧、营养缺乏、病原体感染、伤害和遮阴等都是引起植物衰老的因素。有限的水和营养供应是引起植物衰老的主要因素。植物进化过程中发展一套对抗逆境的机制，某些器官或组织的衰老被引发，营养物质更多地分流到生殖器官，以减少生活力低的器官的水消耗和保证植物在逆境下完成一个生活周期。对衰老这一生理过程的了解主要是通过对叶片衰老的研究而获得的，叶片衰老是植物发展过程中必不可少的部分。光敏色素信号途径和光合作用水平与叶片衰老的引发机制有关。植株上部叶片和株冠下避阴处叶片比较，前者优先吸收红光，所以避阴处叶片获得较低的红光，远红光比率。减少 PAR (Preferential absorbance of red photons, 红光优先吸收率) 和降低红光 / 远红光比率是引发避阴处叶片衰老。事实证明，转基因烟草过量表达 phyA (光敏色素 A) 可以延一缓避阴处叶片的衰老 [1]。这是由于 phyA 过量表达可以增加避阴处叶片对强光的或者对红光 / 远红光的感受性。黑暗是一种极度的避阴现象，研究认为暗诱导叶片衰老与程序性衰老是同步发生的。当光合作用降低于叶片不再向植株其它部分供应固定碳的接近或补偿点，即临界值时，叶片开始

衰老。

4.2 内在因子

在没有外界刺激加速衰老的情况下，叶片年龄和生殖生长对引发衰老起主要作用。几乎所有的激素家族都影响植物的衰老。细胞分裂素、生长激素和赤霉素也对单花期植物的衰老过程具有显著的延缓作用，在多数植物中细胞分裂素（CTK）具有抗衰老作用，叶片中细胞分裂素浓度的提高可以促使植物的衰老过程得以推迟，可以延缓植物的死亡；赤霉素（GA）也有延缓衰老的功能，但其作用明显依赖于生长素的来源或植物组织的年龄及对生长素的敏感性，当作用于叶片时，它有时刺激衰老的发生。另两大激素—乙烯和脱落酸（ABA）被认为有可能是致死激素，乙烯参与了很多衰老现象，特别是花的枯萎和果实的成 凋，但没有直接的证据表明乙烯与一次开花植物的死亡有关。由于乙烯是一种气体，有人认为其气态的流动性不适于作为致死激素。但是，乙烯的前体氨基环丙烷羧酸是可运输的，而且乙烯在植物组织中是一种第二信使。脱落酸可促进植物的叶子脱落及休眠，但其对整株植物的活性较低，并且脱落酸的浓度与植物的死亡并没有多少相关性。

5 衰老过程中基因的差异表达

衰老过程中伴随基因表达的变化，体外翻译和凝胶电泳方法首先了这一点。体外蛋白翻译方法发现叶片衰老过程中，大部分 mRNA 丰度降低，而另一些可翻译的 mRNA 丰度增加。

衰老叶片组织 cDNA 文库的差别筛选证明大多数基因表达受衰老的负调节，而另一些受正调节。如光合作用相关蛋白转录水平在衰老过程中很快降低，而此过程中一些特定基因的 mRNA 有所增加，已从不同生物中分离出大约 30 种 SAGs（Senescence-associated genes，衰老相关基因，特指正调节基因）。如拟南芥、水稻和番茄。

叶片自然衰老过程的基因表达分析揭示了不同 SAGs 有不同的瞬时表达方式。SAGs 可分两类：一类是衰老特异 SAGs，只在衰老过程中才能检测到

mRNA 的存在；另一类 SAGs 在叶片发育的早期既可检测到一定水平的表达，随着衰老的发生，这些 SAGs 丰度增加。序列比较分析预示了一些 SAGs 的功能，其中一些 SAGs 的酶功能已得到实验证实。这些 SAGs 大多编码 RNA 酶、蛋白酶和磷脂酶等降解酶和参与营养运输的物质。金属硫蛋白和病理相关蛋白都属于 SAGs。

6 衰老的可塑性

SAGs 表达方式随着不同处理方式和处理程度而改变，在自然衰老和人工诱导衰老情况下，所有 SAG 基因和单个 SAG 的表达动力学都会改变。如 SAG 在自然衰老过程中表达，但黑暗、乙烯或 ABA 诱导的衰老起始阶段的叶片中检测不到，而且单个 SAG 的水平将随不同刺激而改变。最明显的例子是拟南芥 SEN1 基因。由此推测可能存在多种衰老调节途径，并激活不同基因。一些基因可能被某些途径单独调控，一些基因可能被几个途径共同调控，所有途径中共同的基因可能参与衰老过程，而特有的基因可能是衰老调节成分的上游调节基因。

比较几个 SAG 基因序列共同的驱动区未发现共同的顺式作用元件，说明 SAG 表达的调节可能受多因子控制。虽然 SAG 表达的调节比较复杂，但在不同植物间单个 SAG 基因表达的调节机制有时却是保守的，如 SAGs—GUS、SAGs13—GUS 嵌合体的表达在转基因烟草和拟南芥中是相同的。

有关衰老的生理生化研究使人们越来越认识到衰老是一个非常复杂的问题，不同物种的衰老过程并不相同，调控机制也很有可能存在差别。有些植物在进入生殖生长的早期顶端分生组织就很快转变成花序，停止产生新的节间，而另一些植物则能在进入花期后的相当长的时间内维持顶芽生长；有些植物的衰老可被细胞分裂素所推迟，有些则需要细胞分裂素与生长素的协同作用，有的只对赤霉素有反应，有的则对赤霉素和细胞分裂素均有反应；摘除花及果实在某些植物中可完全抑制其衰老，而在另一些植物中只能有限地延缓衰老。

参考文献

- [1] 江力，梁俊. 细胞分裂素类物质对植物叶片衰老的延缓作用及其分子遗传

- 研究 [J]. 合肥师范学院学报, 2000 (6):52-54.
- [2] 宋纯鹏. 植物衰老生物学 [M]. 1999.
- [3] 肖冬, 崔燕娇, 徐欣欣, 等. 植物叶片衰老机制的研究及其在大豆新品种培育中的应用 [C] // 2013 全国植物生物学大会. 2013.