

# 8 作物耐旱原動力－滲透調節物

朱德民

國立中興大學農藝學系

E-mail:tmchu@dragon.chu.edu.tw

摘要	98
壹、前言	98
貳、作物發生水分逆境的原因	98
參、作物遭受水分逆境的反應	99
肆、作物耐旱性	99
伍、作物在水分逆境下的滲透調節	99
陸、常見的滲透調節物	100
柒、近期陸續被發現的滲透調節物	100
捌、調節物的利用	102
玖、展望	102
拾、參考文獻	103
英文摘要	104

# 8 作物耐旱原動力—滲透調節物

朱德民

國立中興大學農藝學系

E-mail:tmchu@dragon.chu.edu.tw

## 摘要

作物在水分逆境下，生長受阻，產量減少，但是一些耐旱品種可以合成一些滲透物質，維持細胞膨壓，增加耐旱能力。這些滲透物質除了調節滲透勢外，尚可保護逆境下的酵素作用。除了過去常見的碳水化合物、胺基酸；近年來一些滲透物質陸續被發現，主要有甜菜鹼、proline-衍生物和糖醇類。目前利用遺傳工程，將這些調控因子轉殖作物上，以增加作物耐旱能力的工作已陸續展開。

關鍵詞：水分逆境、滲透調節物、耐旱性。

## 壹、前言

眾所週知，水分是維持作物生長最主要的成分；水分亦是決定作物生長、分佈的主要環境因子之一。其原因是作物必須藉著水分維持其細胞的膨壓、傳遞物質的運轉，調節體溫及進行光合作用等，因此作物在其一生中必須要有適當水分供應，以維持正常的水分代謝作用。

作物所需要的水分主要由根部自土壤中吸收，除少數水分被利用外，大部分經葉部蒸散而出。作物藉著根部吸收、莖部運轉、葉部蒸散而維持一個完整的水分平衡(water balance)體系，這種水分平衡系統維繫著作物一生的生長與發育。

## 貳、作物發生水分逆境的原因

當作物體水分平衡遭受破壞，作物會發生水分逆境(water stress)。常見的水分逆境包括乾旱(drought)或缺水(water deficit, water stress)或淹水傷害(flooding stress)。造成作物水分平衡破壞原因主要有三：

- (1) 作物根部吸水不足。
- (2) 作物葉部過度蒸散失水。
- (3) 作物根部吸水不足及葉部過度蒸散同時發生。

不同發生原因造成作物的水分逆境並不相同。作物根部吸水不足主要是土壤水分缺少，土壤發生乾旱或土壤溶液濃度太高，作物無法吸收水分。此外作物根部發生吸收障害，亦可能使吸水不足現象發生。作物葉部過度失水主要是溫度過高，蒸散作用旺盛，蒸散作用與吸水作用同時發生時間差距(time lag)，二個作用無法完全配合。一般而言，前者原因所造成的傷

害較後者為嚴重(朱, 1990)。

## 參、作物遭受水分逆境的反應

作物遭受水分逆境後會產生相當複雜的反應，反應的癥狀、形式、大小程度隨著作物種類、逆境大小及逆境時作物生長環境不同而不同。一般而言，可從三個層次說明：

(1)形態層次：作物形態最明顯的反應為葉片捲曲脫水、黃化，植株逐漸枯萎最後死亡。作物生長停止、結實降低、產量驟減。

(2)生理層次：作物葉片氣孔關閉，光合作用減少，細胞伸長受到抑制，呼吸作用減少，水分潛勢(water potential)明顯下降。

(3)生化層次：蛋白質合成受抑制，分解增加；DNA與RNA含量減少，作物內生荷爾蒙含量改變，離層酸(abscisic acid；ABA)含量增加，細胞分裂素(cytokinin)含量減少。

這些反應無論就形態、生理、生化層次，均是呈連續性變化及漸進式改變，而且各個反應相互控制相互牽制的(Hsiao and Acevedo, 1974)。

## 肆、作物耐旱性

雖然作物遭受缺水逆境產生傷害反應，但有些作物具有耐旱(drought tolerance)能力，在水分逆境下仍然生長存活，特別是一些生長在沙漠的植物，可以容忍極端乾旱。作物可以利用許多不同方式達到耐旱的能力，但基本上不外是增加作物對土壤水分的吸收能力，以及減少作

物體內水分的消耗，以求作物體內水分保持平衡。

綜合而言，可分為兩方面說明作物達到耐旱能力：

### (1)形態方面

最常見葉片捲曲、變小或脫落，甚至一些葉片退化呈針狀，主要減少葉片水分的蒸散；此外葉、莖增加蠟質、毛茸，改變葉片生長的角度亦具有相同效果。

一些作物增加根長度與根毛數目來增加對深層土壤水分的吸收亦是常見耐旱的方式之一。

### (2)生理、生化方面

在作物生理、生化方面產生適應的方式相當多，但最主要是增加細胞溶質(solute)，調節細胞滲透潛勢(osmotic adjustment)，以減少細胞在乾旱過程中遭受缺水的衝擊，以達到細胞生存的能力。

## 伍、作物在水分逆境下的滲透調節

作物遭受缺水逆境時，最顯著的反應為葉片凋萎，嚴重時整株枯萎、死亡，顯然作物組織內水分含量明顯減少。一般常以『水分潛勢』來表示組織內水分狀態(water status)的變化。水分潛勢主要包括兩個成分即滲透潛勢(osmotic potential)及膨壓潛勢(turgor potential)。

當作物遭受缺水逆境時，作物水分潛勢明顯下降，相對地滲透潛勢及膨壓潛勢亦相伴下降，結果細胞膨壓(turgor)減少，細胞萎凋，植株枯萎。多數證據顯示，當作物遭受缺水逆境，水分潛勢下降時，若能維持膨壓或減少膨壓的改變，則作物可在水分逆境下生存，而表現其耐旱能力。

爲了達此一目標，作物必須進行滲透潛勢的調整，此即所謂的滲透調節(osmotic adjustment)。換言之，任何作物在缺水環境逆境下，其細胞滲透調節能力越大者，越具有耐旱能力。細胞內滲透潛勢的調整需要一些物質進行，這些物質稱滲透調節物(compatible osmotic solute)。

## 陸、常見的滲透調節物

參與細胞內滲透調節物的種類很多，不同作物滲透調節物並不相同，有時僅有一種，有時有數種；有些滲透調節物只發生在某些特殊科、屬植物中，但有一共同特性是這些調節物必須具有高度溶解性，在高濃度下對細胞沒有毒害；此外在細胞內可自行合成，或自外界吸收。

滲透調節物可分爲無機及有機二大類：

無機物：主要是 $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$ 、 $\text{Cl}^-$ 等離子。

有機物：

(1) 碳水化合物：包括glucose、fructose、sucrose，以sucrose爲主。

(2) 胺基酸：各種胺基酸，其中以proline爲主。

(3) 糖醇：如manitol、glycerol等。

(4) 四級硫化物：重要的有betain、glycinebetain等。

(5) 其他：有機酸。

不同植物或作物及細菌、海藻、動物細胞在不同逆境下所合成、累積的滲透調節物並不相同，並舉一些重要例子說明如下：

(1) 細菌：*Klebsiella*、*Salmonella*，以胺基酸glutamate、proline爲主。

(2) 真菌：*Saccharomyces rouxii*，以arabitol爲主。

(3) 海藻：*Chlorella pyrenoidosa*，以sucrose爲主。

(4) 高等植物：大麥以betaine、proline爲主，*Atriplex spongiosa*以betain爲主。

## 柒、近期陸續被發現的滲透調節物

近年來由於儀器精密，分析方法的發展，一些新的滲透物質逐漸被發現，證明存在於某些植物，或特定一群植物中。

(1) 糖醇(sugar alcohol，或polyols)

所謂糖醇是單糖分子上aldehyde group或keto group被hydroxyl取代。目前天然產生的糖醇有17種(圖1)，已被分離有十三種，其中以manitol分佈最廣，其他最常見有sorbitol、myo-inositol、D-pinitol、scyllitol等。圖2爲my-inositol及polyol合成途徑及相互關係(Popp and Smirnott, 1995)。

(2) 四級銨化物( quaternary ammonium ; QAC)

四級銨化物就是amino acid被一些methy group所取代而形成的化合物，一般稱此類化合物爲甜菜鹼(betain)(Hanson et al., 1995)。植物體內常見有glycinebetain、proline-betain、3-hydroxyproline betain、 $\beta$ -alaninebetain、trigoneline及choline等。其結構如圖3所列：

(3) 三級硫化物(tertiary sulphonium ; TSC)

在植物體發生較少，不如betain普遍。已知有 $\beta$ -dimethylsulphonio

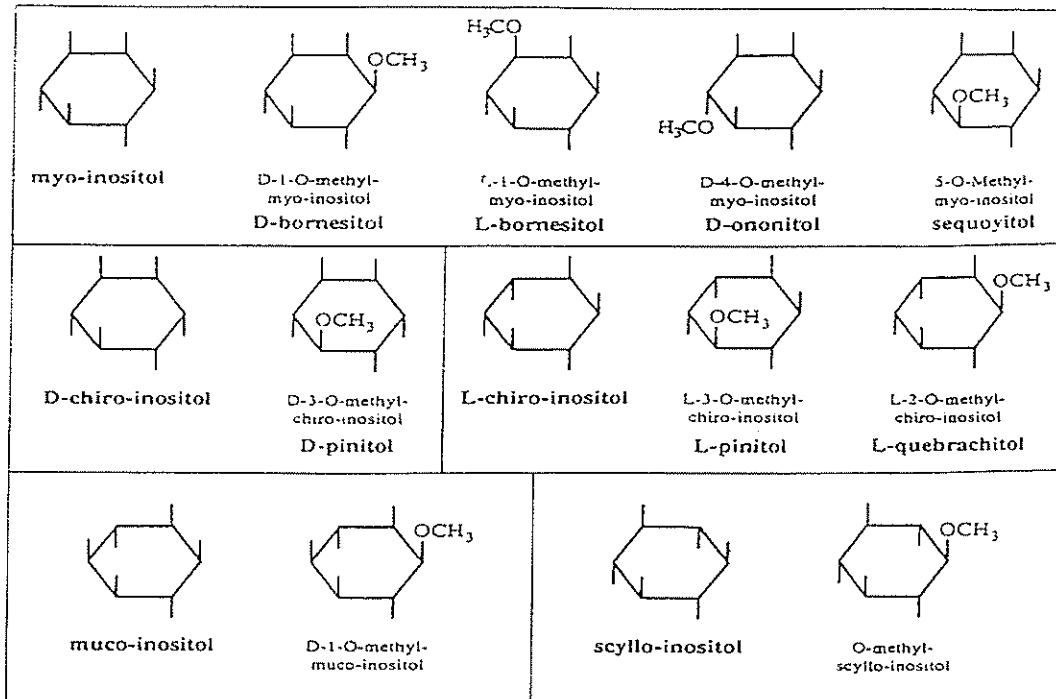


圖1. 天然產生的polyols。

*Rathinasabapathi—Engineering Stress Tolerance*

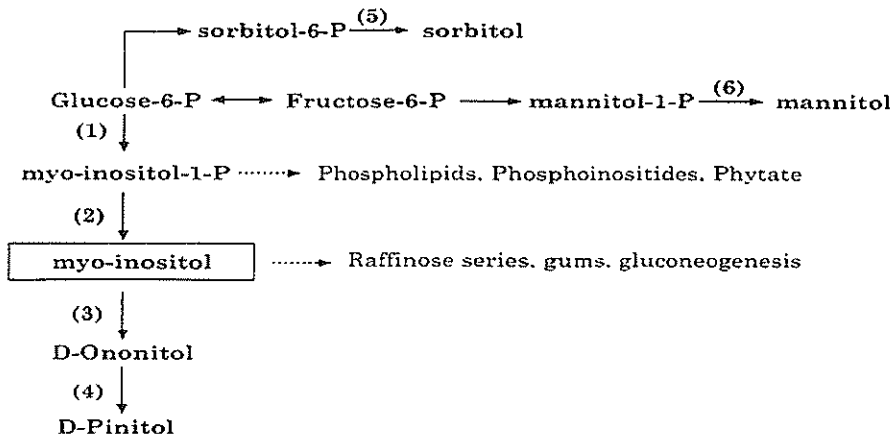


圖2. poly合成的途徑。

propionate (DMSP) 以及  $\delta$ -dimethylsulphoniopentanoate (Hanson et al., 1995)。 $\beta$ -dimethylsulphonio propionat 構造式與  $\beta$ -alaine betain 相同，只是其中 N 被 S 取代，主要累積在藻類及一些耐鹽高等植物。四級銨化物及三及硫化物，一般是植

物遭受較嚴重、長期缺水逆境才會累積，其含量約在  $50-250 \mu \text{mol g}^{-1} \text{dwt}$ ，累積速度較其他溶質為慢。

(4) proline 的衍生物

重要的有 N-methyl-L-proline (MP)、N-methyl-trans-4-hydroxy-L-proline (MMP)、

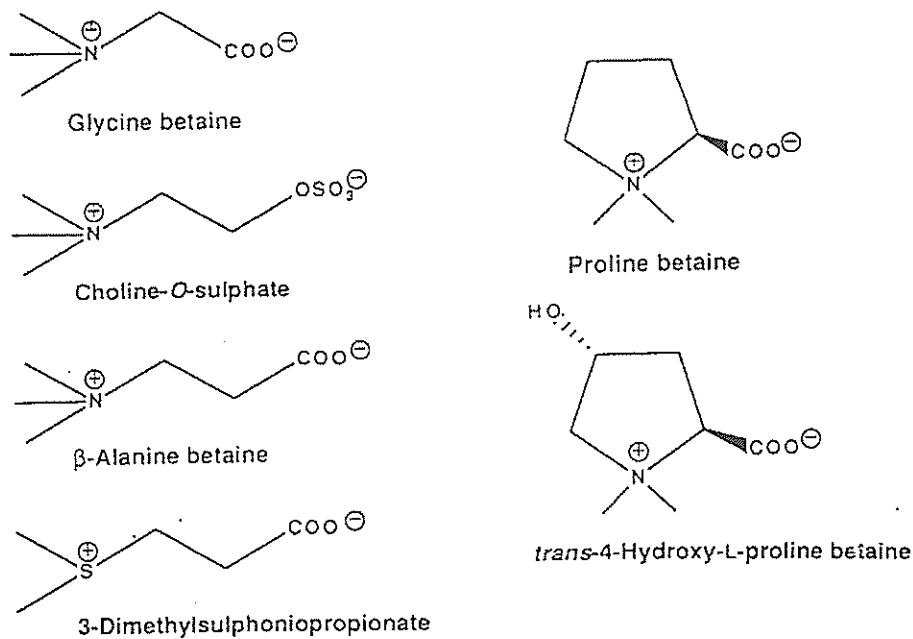
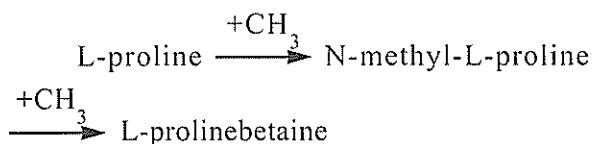


圖3. 各種甜菜鹼的結構。

L-proline betaine(stachydrine)、*trans*-4-hydroxy-L-proline betaine(betonicine; DMP)。這些proline衍生物並非所有植物都能累積，例如prolinebetain和*trans*-4-hydroxy-L-prolinebetain較proline更具滲透調能力(Samaras *et al.*, 1995)，目前對其特性、合成過程並不大了解。一些學者已證明苜蓿中N-methyl-L-proline為L-prolinebetain由proline合成過程的中間產物。



## 捌、調節物的利用

滲透調節物除了在逆境下調節滲透潛勢外，這些化合物並不會抑制酵素活性，

所以亦稱可相容溶質(compatible solute)(John *et al.*, 1968)，可避免酵素及膜系於逆境下所造成的破壞。亦有學者稱為滲透保護物(osmotic protective compound; Osmoprotectant)，除外一些其他功用亦陸續被發現，例如mannitol可以防止氫氧自由基氧化作用，減少逆境時所產生的氧化傷害。

## 玖、展望

目前許多證據顯示滲透物質在植物遇到逆境時，細胞可以合成，維持細胞膨壓，增加作物對逆境的耐性，對控制滲透物質合成的基因工程方面已展開研究。例如，將大腸桿菌的mannitol-1-phosphate(mtlD)基因轉殖至菸草及阿拉伯芥中可誘導甘露醇(mannitol)的生產及增加植物耐鹽性即為一成功的例子。

雖然如此，在自然界中，耐逆境植物具有廣泛但不同的逆境適應性，然而這些性狀在分子層次上的意義尚未被完全了解，確定這些因子並了解這些基因的功能而加以利用，這是吾人在作物逆境研究領域中應努力的方向。

### 拾、參考文獻

- 朱德民。1990。植物環境與逆境。國立編譯館。台北。
- Hanson, A. D., J. Rivoal, M. Burnet and B. Rathinasabapathi. 1995. Biosynthesis of quaternary ammonium and tertiary sulphonium compounds in response to water deficit. p. 189-198. In: Environment and Plant Metabolism. N. Smirnoff, ed. Bios Sci. Pub. Co., UK.
- Hsiao, T. C. and E. Acenedo. 1974. Plant response to water deficit, water use efficiency and drought resistance. *Agri. Meteorol.* 14: 59-84.
- Johnson, M. K., E. J. Johnson, R. D. MacElroy, H. L. Speer and B. S. Bruff. 1968. Effect of salts on the halophilic alga *Dunaliella viridis*. *J. Bacterology* 95: 1461-1468.
- Popp, M. and N. Smirnoff. 1995. Polyol accumulation and metabolism during water deficit. p. 199-215. In: Environment and Plant Metabolism. N. Smirnoff, ed. Bios Sci. Pub. Co., UK.
- Rathinasabapathi, B. 2000. Metabolic engineering for stress tolerance: Installing osmoprotectant synthesis pathways. *Ann. Bot.* 86: 709-716.
- Samaras, Y., R. A. Bressan, L. N. Csonka, M. G. Garcia-Rios, M. Paino D'urzo and D. Rnodes. 1995. Proline accumulation during drought and salinity. p. 161-188. In: Environment and Plant Metabolism. N. Smirnoff, ed. Bios Sci. Pub. Co., UK.

# A Key Factor Regulating Crop Tolerance to Water Stress - Osmotic Regulator

Teh-Ming Chu

Department of Agronomy, National Chung-Hsing University, Taichung, Taiwan (ROC)

E-mail:tmchu@dragon.chu.edu.tw

## Abstract

Abiotic environmental stress such as drought, salinity and low temperature are major limitation for crop growth and productivity. Certain crops have evolved a number of adaptations to such stress. Accumulation of organic solute (known as osmotic solute) is a common metabolic adaptation. These solutes protect enzymes against damage caused by stress, some solutes also protect the metabolic machinery against oxidative damage. Recently, some important solutes such as betain, proline-derivate and polyols have been found in diverse taxa. Future research avenues will be on the identification and exploitation of diverse osmotic solutes in naturally stress-tolerant plant at the molecular level.

**Key words: Water stress, Drought tolerance, Osmotic regulators.**