

文章编号: 1005-0906(2007)06-0140-04

植物渗透调节的研究进展

崔震海¹, 王艳芳², 樊金娟¹, 阮燕晔¹, 高翠玲³, 张立军¹, 马兴林⁴

(1. 沈阳农业大学生物科学技术学院, 沈阳 110161; 2. 沈阳农业大学理学院, 沈阳 110161;

3. 沈阳联星生物技术有限公司, 沈阳 110011; 4. 中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100018)

摘要: 介绍了渗透调节的过程, 并从植物信号转导、渗透调节物质、水通道蛋白等方面对植物渗透调节研究进展进行了探讨。

关键词: 渗透调节; 信号转导; 渗透调节物质; 水通道蛋白

中图分类号: S513

文献标识码: A

Research Advance of Plant Osmoregulation

CUI Zhen-hai¹, WANG Yan-fang², FAN Jin-juan¹, RUAN Yan-ye¹,GAO Cui-ling³, ZHANG Li-jun¹, MA Xing-lin⁴

(1. College of Biological Science and Technology, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110161;

2. College of sciences, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110161;

3. Shenyang United Stars Industry Co., Ltd., Shenyang 110011;

4. Institute of Crop Science Research, Chinese Academy of Agricultural Science, Beijing 100081, China)

Abstract: The process of osmoregulation was introduced, and introduced the research of osmoregulation in recent years on plant signal transduction, osmotic solute, aquaporin, and so on.

Key words: Osmoregulation; Signal transduction; Osmotic solute; Aquaporin

干旱和盐胁迫是影响植物生长的两个主要逆境。为了适应这两种逆境, 植物采用了一种主动的调节方式称之为渗透调节。所谓渗透调节(Osmoregulation, osmotic adjustment) 是指细胞通过增加或减少溶质以降低或提高渗透势的调节作用。对于植物在环境胁迫时的渗透调节专指增加溶质而降低渗透势的作用。在干旱和盐胁迫时, 植物通过渗透调节防止

水分的过度散失, 保持细胞的膨压, 从而保持细胞的生长、气孔开放和光合作用等生理过程的正常进行。从 1924 年 Harris 发现长期暴露于干旱和盐渍条件下的植物能进行渗透调节以来, 由于其在抗逆反应中表现出的重要作用, 人们对渗透调节的兴趣不断增加。通过几十年的研究, 渗透调节的过程已日益清晰(图 1)。

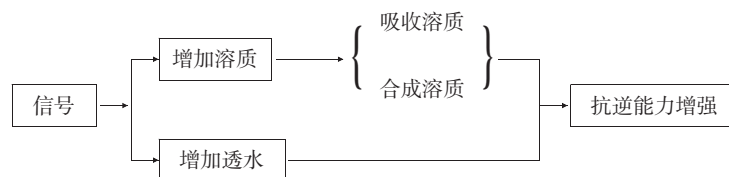


图 1 植物渗透调节的过程

Fig 1 The process of plant osmoregulation

收稿日期: 2006-08-20

基金项目: 国家高技术研究发展计划(2002AA2Z4011、2002AA2Z4021)

作者简介: 崔震海(1978-), 硕士, 助教, 从事植物发育与环境生理研究。Tel: 024-88430860 13840319545

E-mail: oldpresant@sina.com

马兴林为本文通讯作者。

1 诱发渗透调节的信号

1.1 渗透感受器

在这方面的研究中,直接有关植物的实验证据并不多见。但与植物有诸多相似的酵母的信号转导途径已经查明,在 HOG1 途径中 Sln1—Ypd1—Ssk1 双组分系统参与了酵母细胞对渗透胁迫信息的感受、传递过程。在大肠杆菌的研究中也发现存在 EnvZ—OmpR 双组分系统,该系统在感受渗透胁迫信号、调节细胞渗透势等方面起着重要的作用。有关双组分系统充当渗透感受器的机理,邱全胜(2000)指出:主要由组氨酸蛋白激酶(HPK)和响应调节蛋白(RR)两个组分组成。HPK 具有感受外界信号的输入模件,并与蛋白激酶催化模件相连接,在外界信号的刺激下 HPK 自身磷酸化变成 HPK—Pi,再把 Pi 转移至 RR 使其磷酸化,磷酸化的 RR 可起到转录因子、去甲基化、调节 MAPK 等作用,从而达到信号输出的目的。在高等植物中虽然尚未找到典型的双组分系统,Shinozaki 在拟南芥的研究中发现了一种与酵母渗透感受器具有同源性的蛋白;Maeda 也发现了一种叫 Sholp 的蛋白有类似双组分系统的作用。这就说明在植物中很可能存在双组分系统在逆境胁迫中起到渗透感受器的作用。

1.2 第二信使(Ca^{2+})及蛋白质磷酸化

在渗透调节过程中, Ca^{2+} 在信号转导中起第二信使的作用。 Ca^{2+} 水平的改变往往依赖 Ca^{2+} 通道和 Ca^{2+} 泵(Ca^{2+} —ATPase)的改变。关军锋等指出,干旱胁迫抑制根系对 Ca^{2+} 的吸收,细胞内钙可作为第二信使传递干旱信号,调节干旱胁迫导致的生理反应。 PMCa^{2+} —ATPase(质膜 Ca^{2+} 泵)受细胞内 Ca^{2+} 和 CaM 调节,干旱对根系 PMCa^{2+} —ATPase 活性的调节可能是干旱影响根系细胞内钙转运的机制之一,并由此导致根系 Ca^{2+} 吸收和运转发生变化。盐胁迫诱导 Ca^{2+} 水平变化依赖于盐浓度,当介质中 NaCl 浓度为 90 ~ 120 mmol/L 时, Ca^{2+} 水平陡然上升,超出这个浓度范围则变化不明显,表明胁迫信号感受系统受特殊的胁迫水平所激活。实验进一步显示,Li 降低 NaCl 诱导的 Ca^{2+} 水平的增加。由于 Li 是抑制磷酸肌醇再生的,因此推测由 NaCl 诱导的 Ca^{2+} 的增加来源于胞内 Ca^{2+} 库。植物与动物一样, Ca^{2+} 由胞内钙库进入细胞的主要是内膜系统中的 Ca^{2+} 通道。但在植物遭受胁迫后具体的 Ca^{2+} 通道、增加 Ca^{2+} 途径的细致研究还未见报道。

Ca^{2+} 信使的下游信号传递,一般都是通过蛋白

激酶及蛋白磷酸酶组成的蛋白质可逆磷酸化。在动物中钙依赖蛋白激酶为 Ca^{2+} /CaM 依赖的蛋白激酶 CaMK 和 Ca^{2+} / 磷脂依赖的蛋白激酶 PKC。在植物中,虽然 CaMK 和 PKC 的存在均已有报道,但一般认为它们在植物信号转导中的作用和数量远不及钙依赖、钙调素不依赖的蛋白激酶 CDPKs,这方面的研究主要集中于 CDPKs。

在渗透调节时 CDPKs 首先参与胁迫应答,起正调节因子的作用,促进植物相关胁迫应答基因的表达。以 0.2 mol/L NaCl 对玉米根尖进行盐胁迫,质膜的一种受钙激活的蛋白激酶(表现为 CDPK 的特性)的活性迅速增加。从冰叶日中花中分离的 CDPK (McCDPK1)是盐和干旱诱导的。Urao 等从拟南芥中分离了编码 CDPK 的 2 个 cDNA 克隆(cATCDPK1 和 cATCDPK2)。Northern blot 分析表明在干旱和高盐胁迫下,这两个基因的 mRNA 被迅速诱导。其次 CDPK 还参与了糖代谢、水孔蛋白、氯离子通道、钾离子内向通道(KAT1)和质膜 ATPase 的跨膜运输,这些生理活动都是渗透调节的重要组成部分,它们的变化进一步引发水势降低、气孔运动和 PH 值的变化。

1.3 胞间信使—脱落酸(ABA)

ABA 是植物感受逆境与植物细胞内产生抗逆信号和抗逆反应的传递者,通常称之为胞间信使。人们曾经认为在植物感受逆境时,是“膨压感受器”引发 ABA 合成的。但 Roger 等测定拟南芥细胞膨压与生理反应的关系时,并没有发现细胞内存在“膨压感受器”,而可能存在“渗透感受器”。引发 ABA 合成的过程却没有进一步的研究进展。但有研究表明,水分亏缺诱导细胞中 ABA 的合成可被转录抑制剂(如放线菌素 D、cordycepin)和细胞质蛋白质合成抑制剂环己亚胺等抑制,这说明渗透胁迫诱导的 ABA 合成涉及核基因的转录和蛋白质的合成。王伟等用外源 ABA 处理的玉米幼苗根系,发现 ABA 可以通过增加细胞内某些有机溶质的含量,如脯氨酸、可溶性糖等,降低渗透势,增加渗透调节能力,增强吸水,从而保持良好的水分状况,提高植物的抗旱性。

植物中也可能存在不依赖 ABA 的干旱胁迫信号转导途径。Jonak(1996)在苜蓿中发现一种蛋白激酶 p^{MMK4} ,用专一多肽抗体证明, p^{MMK4} 是 MAP 信号途径 MAPKKK—MAPKK—MAPK 中 MAPK 的同源蛋白。干旱胁迫能诱导 p^{MMK4} 基因转录水平升高,但干旱胁迫不能诱导 p^{MMK4} 蛋白的积累,表明 MMK4 激酶活性是翻译后水平调控的。ABA 不能诱导 p^{MMK4} 基因 mRNA 水平升高,且 p^{MMK4} 激酶活性也不能被 ABA

激活。这表明苜蓿中激酶介导的干旱胁迫信号途径不依赖于 ABA。而且人们发现小麦 Em, 玉米 *RAB17*、*RAB28* 等基因的表达在 ABA 不存在的情况下, 也可由其它环境因子(干旱、低温等)诱导。

2 增加溶质

渗透调节有两种增加溶质的过程: 一是吸收环境中的无机离子, 二是主动在细胞内合成小分子的有机渗透调节物质。在盐胁迫中这两种适应方式都起着重要的作用。

2.1 吸收离子

参与渗透调节的无机离子主要有 Na^+ 、 K^+ 和 Cl^- 。由于高浓度的 Na^+ 会造成毒害, 因此除了盐生植物能通过积累 Na^+ 进行渗透调节, 一般的非盐生植物主要利用 K^+ 。关于 Cl^- 在渗透调节中的作用还有争议, 可能是作为平衡 Na^+ 或 K^+ 电荷的物质被动进入细胞内, 对植物的渗透调节的作用不大; Rodriguez 等认为 Cl^- 在玉米根系受到盐胁迫初期, Cl^- 的快速吸收促进了根系的渗透调节, 只是 Cl^- 进行渗透调节要依靠 Na^+ 或 K^+ 。

K^+ 在植物营养生长、向性、酶平衡和渗透调节中起着至关重要的作用, 对于它的研究也成为近年的热点。植物根系对钾的吸收牵涉到两类系统, 即高亲和性吸收系统和低亲和性吸收系统 (以离子通道为主)。王丽燕等对盐胁迫下玉米幼苗生理响应的研究表明, 由于叶片和根系的 K^+ 离子含量降低, 生长受到抑制。如果在渗透胁迫下, 提高编码高亲和系统和钾离子通道基因的表达量, 增加细胞内 K^+ 的含量, 把过多的盐分排出细胞外, 将会提高植物的耐盐能力。影响 K^+ 通道开放的因素有很多, 如膜电位、通道抑制剂、第二信使 cAMP 和 Ca^{2+} 、植物激素、光、温等。以气孔的开闭为例, 逆境诱导产生的 ABA 激活保卫细胞质膜上的非特异性阳离子通道, Ca^{2+} 内流, 胞内 Ca^{2+} 浓度增加, 活化依赖电压的阳离子通道, 质膜去极化, 去极化大于 -40 mV 时, K^+ 外流通道开放, K^+ 内流通道关闭, K^+ 从保卫细胞流出, 保卫细胞膨压丧失, 气孔关闭。可见多种逆境信号经过链式或网式的转导, 诱导了 K^+ 通道的开闭, 进行渗透调节。

在分子生物学方面的研究中, 首先从拟南芥各种组织的 cDNA 库, 通过 K^+ 缺乏运输体的酵母突变体功能互补的方法克隆得到了 KAT1 和 AKT1 两个 K^+ 通道基因。进一步的研究表明, KAT1 是一种提供低亲和力 K^+ 吸收进入保卫细胞的途径, 因而在气孔

开放和关闭中伴演着重要角色; 与 KAT1 不同, AKT1 主要在根中表达, 特别是在成熟根表皮、皮层和内皮层, 这些部位有较大的 K^+ 内流发生。AKT1 负责从土壤中通过顶端根细胞以低亲和力方式吸收 K^+ 。随后又有更多的通道基因被发现, 它们的功能和相互的差异研究也在进行, 将对 K^+ 如何参与渗透调节提供更清晰的蓝图。

2.2 合成溶质

无论是盐生植物还是非盐生植物, 吸收过多的无机离子都会对细胞造成伤害, 因而, 一般的吸收的无机离子大都被区域化到液泡中。而细胞质还是要通过主动合成溶质来进行渗透调节的。

50 年代 Kemble 等首次在受旱的多年生黑麦草叶子中发现脯氨酸的积累; 随后发现藜科和禾本科植物受到盐分和水分胁迫时, 细胞中积累甜菜碱, 积累水平与植物耐盐性成正比; 相继而来, 蔗糖、甘露糖醇、多胺等被归入渗透调节物质。由于细胞对渗透调节物质要求的苛刻, 能起渗透调节作用的有机物质并不多, 主要是多元醇和偶氮化合物。

在正常条件下, 植物体内渗透调节的物质含量很低。一旦遇到干旱或盐碱, 它的含量可增加数十倍甚至上百倍。这种反常性的合成普遍认为是合成中关键酶被激活的结果。在脯氨酸合成中, 主要途径为: $\text{Glu} \xrightarrow{\text{P5CS}} \text{吡咯啉-5-羧酸} \xrightarrow{\text{P5CR}} \text{脯氨酸}$ 。P5CS 吡咯啉-5-羧酸合成酶和 P5CR (吡咯啉-5-羧酸还原酶) 是这一反应的两个关键酶。已经证明, P5CS 是脯氨酸合成反应的限速因子, 干旱条件下 P5CS 的基因被强烈诱导时, *proDH* 基因表达, P5CS 基因转入烟草中, 其抗渗透胁迫能力增强。在甜菜碱合成中, 胆碱单氧化酶(CMO)和甜菜碱醛脱氢酶(BADH)是这一反应的两个关键酶, 主要途径为: $\text{胆碱} \xrightarrow{\text{CMO}} \text{甜菜碱醛} \xrightarrow{\text{BADH}} \text{甜菜碱}$ 。在这一部分研究主要集中于 BADH。目前, 在大麦、菠菜、甜菜中都观察到盐胁迫下 BADH 活力的提高幅度可达数倍。分析表明酶活力的增加是由于酶蛋白的增加, 而且也看到可翻译的 BADH mRNA 量在盐胁迫后明显增加。在转基因研究中也取得了一定的进展。Kishitani 等将大麦的 BADH 基因转入不能合成甜菜碱的植物水稻中, 转基因植株的抗盐性、抗冷性、抗热性均比对照有所提高; 郭北海等将山菠菜的 BADH 基因转入小麦并得以表达, 而且在盐胁迫下部分植株相对电导率明显比亲本低; 梁峥等将菠菜中的 BADH 基因转入烟草中获得转基因植株, 结果发现转基因植株具有一定的抗旱性。

3 增加膜透水性

水分的进出会直接影响植物细胞的渗透势。对于水分通道的研究日益受到人们的重视。水通道蛋白(AQP)是一类具有选择性的高效转运水分子功能的膜通道蛋白。许祥明认为在盐生植物和非盐生植物中,两组不同的水通道蛋白基因在对盐胁迫的反应上存在着明显的区别。例如,拟南芥的细胞膜上一种水通道蛋白 RD28 和冰草的细胞膜上的水通道蛋白 MIP,这两种蛋白的基因在盐胁迫下都被诱导,转录水平明显提高。但是与 MIP 不同的是,RD28 转录水平的提高并没有导致 RD28 蛋白量的增加,原因尚不明,可能与两种植物对 ABA 的反应不一样有关。水通道蛋白基因中相当一部分是受水分胁迫诱导表达的,它们的表达保证了在水分胁迫下细胞的伸长生长。另外在水分胁迫下,Yamada 发现冰草细胞内主要内在蛋白质(MIP)量增加,这种蛋白与已知的动物或植物中的水通道蛋白具有很高的同源性。

由于进出细胞的水分有 70%~90%通过 AQP,因此,人们希望掌握 AQP 的调控方法。张军锋指出, Ca^{2+} 、磷酸化、pH、激素、附属蛋白、汞等对 AQP 活性有调节作用。关于 Ca^{2+} 的调控 Netting 的研究指出,渗透胁迫下,水分亏缺引起的张力可激活质膜上的通道蛋白,进入细胞后,胞质中浓度升高,液泡膜上通道受到激活,于是胞质中浓度进一步升高。浓度足够高时,一方面引起质膜内向通道关闭,液泡膜通道打开;另一方面导致质膜 $\text{H}^{+}/\text{ATPase}$ 磷酸化失活,失活的 $\text{H}^{+}/\text{ATPase}$ 可激活 $\text{K}^{+}-\text{H}^{+}$ 共转运, H^{+} 向胞质内运输,质外体 pH 升高,同时进入细胞的 H^{+} 由液泡膜 $\text{H}^{+}/\text{ATPase}$ 转移到液泡中,以致胞质中 pH 升高。由于进入的 K^{+} 与 Ca^{2+} 的共同效应,质膜 $\text{H}^{+}/\text{ATPase}$ 进一步失活,同时 K^{+} 由外向 K^{+} 通道转移到胞外,细胞内外形成水势差,这时若 AQP 打开,水分就可由细胞流到质外体,膨压消失;若发生在保卫细胞,则气孔关闭。这说明不同种类的 AQP 所起的作用不同,水分运输的方向也不同,一些负责向胞外运输,而另一些则负责向胞内运输,两者均可作为胞质中高浓度的 Ca^{2+} 激活。

4 展 望

在分子生物学和信号转导成为研究热点的今天,渗透调节的深入研究主要在以下 3 个方面:

(1)渗透胁迫的原初信号识别和传递,双组分系

统在植物中的存在和作用机制;

(2)信号物质及其与渗透调节物质的交互作用;

(3)水通道蛋白的调控方法。

参考文献:

- [1] 张立军,郝建军,刘延吉.植物生理学[M].吉林:吉林科学技术出版社,1991.
- [2] 邱胜全.双组分系统——细胞识别渗透胁迫信号的感应器[J].生物化学与生物物理进展,2000,27(6):593-596.
- [3] Shinozaki K, Shinozaki K Y. Gene expression and signal transduction in water-stress response[J]. Plant Physiol, 1997, 115: 327-334.
- [4] Maeda T, Takehara M, Saito H. Activation of yeast PBS2 MAPKK by MAPKKs or by binding of an SH3-containing osmosensor[J]. Sci., 1995, 269: 554-558.
- [5] 关军锋,李广敏. Ca^{2+} 与植物抗旱性的关系[J]. 植物学通报,2001, 18(4):473-478.
- [6] 章文华,陈亚华,刘友良.钙在植物细胞盐胁迫信号转导中的作用[J]. 植物生理学通讯,2000,36(2):146-153.
- [7] 杨万年,刘丹斌,刘 琼. CaM 激酶及其在植物体内的功能[J]. 湖北民族学院学报(自然科学版),2000,18(1):10-16.
- [8] 杨洪强,梁小娥.蛋白激酶与植物逆境信号传递途径[J]. 植物生理学通讯,2001,37(3):185-191.
- [9] 刘贯山,陈 珈.钙依赖蛋白激酶(CDPK5)在植物钙信号转导中的作用[J]. 植物学通报,2003,20(2):160-167.
- [10] 陈 武,陈 珈.盐胁迫对玉米根尖质膜受钙激活蛋白激酶的影响[J]. 植物生理学报,1998,24(4):367-372.
- [11] 王 玮,张 枫,李德全.外源 ABA 对渗透胁迫下玉米幼苗根系渗透调节的影响[J]. 作物学报,2002,28(1):121-126.
- [12] 万东石,李红玉,张立新,梁厚果.植物体内干旱信号的传递与基因表达[J]. 西北植物学报,2003,23(1):151-157.
- [13] 王丽燕,赵可夫.玉米幼苗对盐胁迫的生理响应[J]. 作物学报, 2005,31(2):264-266.
- [14] 张新春,庄炳昌,李自超.植物耐盐性研究进展[J]. 玉米科学, 2002,10(1):50-56.
- [15] 施卫明,王校常,曹志洪.植物钾离子通道研究现状[J]. 植物生理学通讯,1998,34(3):219-224.
- [16] 何龙飞,刘友良,沈振国,王爱勤.植物离子通道特征、功能、调节与分子生物学[J]. 植物学通报,1999,16(5):517-525.
- [17] 化党领,介晓磊,韩锦峰,等.植物钾吸收的分子水平研究[J]. 植物营养与肥料学报,2002,8(3):377-383.
- [18] 郭北海,张艳敏,李洪杰,等.甜菜碱醛脱氢酶基因转化小麦及其表达[J]. 植物学报,2000,42(3):279-283.
- [19] 梁 峥,马德钦,汤 岚,等.菠菜甜菜碱醛脱氢酶基因在烟草中的表达[J]. 生物工程学报,1997,13:236-240.
- [20] Yamada S, et al. A family of transcripts encoding water channel proteins: tissue-specific expression in the common ice plant[J]. The Plant Cell, 1995(7): 1129-1142.
- [21] 张军锋,邓西平,慕小倩.植物水通道蛋白[J]. 植物生理学通讯, 2002,38(1):88-91.

(责任编辑:朱玉芹)