高级植物生理学

ADVANCED PLANT PHYSIOLOGY

郑炳松　朱 诚　金松恒　主编



ZHEJIANG UNIVERSITY PRESS
浙江大学出版社

需要全本请访问 www.ertongbook.com

高级植物生理学

Advanced plant physiology

郑炳松　朱　诚　金松恒　主编

ZHEJIANG UNIVERSITY PRESS
浙江大学出版社

图书在版编目(CIP)数据

高级植物生理学 / 郑炳松,朱诚,金松恒主编. —杭州:浙江大学出版社,2011.9
ISBN 978-7-308-09010-0

Ⅰ.①高… Ⅱ.①郑…②朱…③金… Ⅲ.①植物生理学 Ⅳ.①Q945

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2011)第 169228 号

内容简介

高级植物生理学是一门研究植物生命规律及其调控的综合学科。本教材全面总结了当前植物生理学和植物分子生物学研究的进展,内容涉及植物水分代谢、植物营养生理、植物光合代谢、植物激素、植物成花生理、植物逆境生理、植物次生代谢等领域。

本教材内容翔实,理论性强,主要作为从事植物生理学和植物分子生物学及相关领域的研究生教材,同时也可作为综合性大学、高等师范院校、高等农林院校植物生理学、生物化学、分子生物学及其相关学科的教师、研究生、本科生以及研究机构的研究和教学人员的重要参考书。

高级植物生理学

郑炳松 朱 诚 金松恒 主编

责任编辑 季 峥(really@zju.edu.cn)
封面设计 林智广告
出版发行 浙江大学出版社
(杭州天目山路 148 号 邮政编码 310007)
(网址:http://www.zjupress.com)
排 版 浙江时代出版服务有限公司
印 刷 德清县第二印刷厂
开 本 787mm×1092mm 1/16
印 张 19.5
字 数 500 千
版 印 次 2011 年 9 月第 1 版 2011 年 9 月第 1 次印刷
书 号 ISBN 978-7-308-09010-0
定 价 39.00 元

版权所有 翻印必究 印装差错 负责调换
浙江大学出版社发行部邮购电话(0571)88925591

浙江农林大学研究生教材建设基金资助出版

高 级 植 物 生 理 学

主　编　郑炳松(浙江农林大学)
朱　诚(中国计量学院)
金松恒(浙江农林大学)
副主编　张启香(浙江农林大学)
孙梅好(浙江师范大学)
陶月良(温州大学)
易可可(浙江省农业科学研究院)
陆开形(宁波大学)
程龙军(浙江农林大学)
编　委　(按姓氏笔画排序)
丁艳菲　王　强　孙骏威　孙梅好
朱　诚　闫道良　张启香　杨　玲
陆开形　易可可　郑炳松　金松恒
陶月良　黄有军　程龙军

前　言

当今世界，人类面临粮食、能源、资源、环境和人口五大问题。植物利用太阳能合成有机物质，不仅为人类提供食物、工业原料和能源，而且在固土保水、调节气温、保护以及改善环境等方面发挥着重要作用，可见植物生理学在解决人类的这五大问题中具有举足轻重、不可替代的地位。近 20 年来，由于植物生理学和植物分子生物学的迅猛发展，植物生命科学的面貌发生了革命性的变化。为了及时跟进学科的发展，结合近年来相关领域的最新进展和成果，由长期从事植物生理学、生物化学和植物分子生物学教学与科研的工作者共同编写了本教材。本教材吸取了不同版本的《高级植物生理学》、《植物生理与分子生物学》、《植物营养分子生理学》等教材的优点，结合编者多年教学科研中的理论和经验，力求在阐明传统植物生理学知识的同时，反映本学科的最新成就。

本教材以植物生理学体系为基础，每章选取一两个专题，涉及植物的水分代谢、营养生理、光合代谢、激素、细胞信号转导、成花生理、逆境生理、次生代谢等相关内容，共计 22 个专题。专题 1“植物水孔蛋白的功能”由孙梅好（浙江师范大学）完成，专题 2“植物氮素营养”和专题 5“植物铁素营养”由程龙军（浙江农林大学）完成，专题 3“植物磷素营养”由易可可（浙江省农业科学研究院）完成，专题 4“植物钾素营养”、专题 8“生长素”、专题 9“赤霉素”、专题 15“植物衰老的生理及其调控”和专题 19“植物重金属抗性的分子生理”由郑炳松（浙江农林大学）完成，专题 6“Rubisco 与 Rubisco 活化酶的分子生理”和专题 18“植物耐热胁迫的分子生理”由金松恒（浙江农林大学）完成，专题 7“植物光保护的有效途径和机制”由陆开形（宁波大学）完成，专题 10“细胞分裂素”和专题 11“脱落酸”由张启香（浙江农林大学）完成，专题 12“乙烯”和专题 13“油菜素内酯”由孙骏威（中国计量学院）完成，专题 14“植物的成花生理及其调控”由黄有军（浙江农林大学）完成，专题 16“植物抗旱的分子机理”由杨玲（浙江师范大学）完成，专题 17“植物抗盐的分子生理”由闫道良（浙江农林大学）完成，专题 20“MicroRNA 在植物生长发育与逆境中的调控”由朱诚和丁艳菲（中国计量学院）完成，专题 21“植物一氧化氮的生理功能”由陶月良（温州大学）完成，专题 22“植物次生代谢及其应用”由王强（浙江大学宁波理工学院）完成。

需要全本请访问 www.ertongbook.com

虽然本教材的编写人员都是植物生理学教学科研第一线的教研人员,在编写过程中也尽可能反映植物生理学研究领域的最新进展,但一方面由于本领域的研究成果如雨后春笋般涌现,全面、准确地总结和反映所有的新进展将面临前所未有的挑战;另一方面作者水平有限,而且植物生理学、生物化学和分子生物学研究内容涉及面很广,书中难免存在错误和不妥之处,敬请广大同行与使用者不吝赐教,以便能进一步完善这部教材。

在本教材的编写过程中,陈苗、任君霞、方佳和何勇清等研究生对书稿的修订和校读付出了辛勤的劳动,特此感谢!

本教材由浙江农林大学研究生工作部、研究生处、学科建设办公室(合署)研究生教材建设专项基金资助出版。

编　者

2011 年 6 月 10 日于临安东湖

目　　录

专题 1　植物水孔蛋白的功能 …… (1)
1.1　AQP 的功能鉴定 …… (1)
1.2　植物 AQP 的发现 …… (2)
1.3　植物 AQP 的分类 …… (3)
1.4　植物 AQP 的分布及调控 …… (3)
1.5　AQP 的结构 …… (4)
1.6　植物 AQP 的功能 …… (5)
参考文献 …… (9)
专题 2　植物氮素营养 …… (10)
2.1　植物可利用的氮形态 …… (10)
2.2　植物氮吸收与转运的生理特征 …… (11)
2.3　植物氮吸收的分子机制 …… (12)
2.4　氮吸收与代谢的分子调节机制 …… (18)
参考文献 …… (21)
专题 3　植物磷素营养 …… (23)
3.1　植物体内磷的分布及低磷信号 …… (23)
3.2　植物磷饥饿应激响应机制 …… (24)
3.3　磷的吸收与转运 …… (27)
3.4　磷饥饿信号调控网络 …… (28)
参考文献 …… (30)
专题 4　植物钾素营养 …… (31)
4.1　钾离子的吸收与转运 …… (31)
4.2　钾离子通道蛋白的结构与功能 …… (32)
参考文献 …… (40)
专题 5　植物铁素营养 …… (42)
5.1　植物铁吸收机制的分子生物学 …… (43)
5.2　植物铁运输的分子生物学 …… (47)
5.3　植物对铁的感应和信号调控 …… (48)
5.4　激素、其他信号分子在植物铁缺乏响应中的作用 …… (52)
5.5　特殊的铁吸收植物——水稻 …… (55)

参考文献 …… (58)
专题 6 Rubisco 与 Rubisco 活化酶的分子生理 …… (59)
6.1 Rubisco 的结构及功能 …… (59)
6.2 Rubisco 的钝化和活化 …… (61)
6.3 Rubisco 活化酶 …… (63)
参考文献 …… (73)
专题 7 植物光保护的有效途径和机制 …… (74)
7.1 光合电子传递链 …… (75)
7.2 光抑制的作用机理 …… (76)
7.3 植物光保护机制 …… (80)
参考文献 …… (94)
专题 8 生长素 …… (96)
8.1 生长素的生物合成 …… (96)
8.2 生长素的信号转导 …… (98)
8.3 生长素的极性运输 …… (100)
8.4 生长素的极性运输对植物生长、发育的影响 …… (103)
参考文献 …… (108)
专题 9 赤霉素 …… (109)
9.1 赤霉素的生物合成 …… (109)
9.2 赤霉素的信号转导 …… (114)
9.3 赤霉素的生理功能 …… (119)
参考文献 …… (121)
专题 10 细胞分裂素 …… (122)
10.1 细胞分裂素的生物合成 …… (122)
10.2 细胞分裂素的信号转导 …… (124)
10.3 细胞分裂素的生物学功能 …… (126)
10.4 细胞分裂素与生长素的相互作用 …… (130)
参考文献 …… (131)
专题 11 脱落酸 …… (132)
11.1 脱落酸的生物合成 …… (132)
11.2 脱落酸的信号转导 …… (134)
11.3 脱落酸的生物学功能 …… (135)
11.4 胁迫与脱落酸调控的基因表达 …… (138)
11.5 脱落酸与其他信号的相互作用 …… (139)
参考文献 …… (141)
专题 12 乙 烯 …… (142)
12.1 乙烯的结构和含量 …… (142)
12.2 乙烯的相关突变体 …… (143)
12.3 乙烯的生物合成 …… (144)

12.4 乙烯的信号转导…… (148)
参考文献…… (155)
专题 13 油菜素内酯 …… (156)
13.1 油菜素内酯的生物合成和调控…… (157)
13.2 油菜素内酯的生理功能…… (159)
13.3 油菜素内酯与其他激素的关系…… (162)
13.4 油菜素内酯的信号转导…… (162)
参考文献…… (166)
专题 14 植物的成花生理及其调控 …… (167)
14.1 成花诱导相关的假说…… (167)
14.2 成花诱导的生理生化基础和分子机理…… (171)
14.3 花器官发育的分子机理…… (181)
参考文献…… (183)
专题 15 植物衰老的生理及其调控 …… (184)
15.1 植物衰老的类型和意义…… (184)
15.2 植物衰老的进程…… (185)
15.3 植物衰老的生理生化变化…… (187)
15.4 植物衰老的调控…… (191)
15.5 植物衰老的机制…… (197)
15.6 植物衰老的分子生物学基础 …… (200)
参考文献…… (204)
专题 16 植物抗旱的分子机理 …… (206)
16.1 植物对干旱的感知与信号传递…… (206)
16.2 干旱诱导基因的表达与转录调控…… (210)
16.3 干旱诱导表达基因在植物抗旱中的功能…… (211)
参考文献…… (215)
专题 17 植物抗盐的分子生理 …… (216)
17.1 植物的盐害…… (217)
17.2 植物抗盐的生理机理…… (218)
17.3 植物盐胁迫信号转导途径…… (223)
17.4 植物抗盐相关基因…… (225)
参考文献…… (227)
专题 18 植物耐热胁迫的分子生理 …… (229)
18.1 热胁迫对植物表型的影响…… (229)
18.2 热胁迫对植物生理生化的影响…… (230)
18.3 植物的热休克蛋白家族…… (236)
参考文献…… (242)
专题 19 植物重金属抗性的分子生理 …… (243)
19.1 植物对重金属的吸收…… (243)

19.2 植物对重金属的运输和转化 …… (244)
19.3 重金属污染对植物代谢和生长发育的影响 …… (245)
19.4 植物对重金属的耐性机制 …… (248)
参考文献 …… (254)
专题 20 MicroRNA 在植物生长发育与逆境中的调控 …… (256)
20.1 植物 miRNA 的发现 …… (257)
20.2 植物 miRNA 的生物合成与作用机制 …… (258)
20.3 miRNA 对植物生长发育的调控 …… (260)
20.4 miRNA 与植物的逆境胁迫 …… (264)
参考文献 …… (267)
专题 21 植物一氧化氮的生理功能 …… (269)
21.1 一氧化氮的生物合成 …… (269)
21.2 一氧化氮参与的生理调控 …… (272)
21.3 一氧化氮的信号转导 …… (275)
21.4 展望 …… (277)
参考文献 …… (277)
专题 22 植物次生代谢及其应用 …… (279)
22.1 植物次生代谢产物的种类 …… (280)
22.2 药用植物次生代谢产物累积与运输的特点 …… (284)
22.3 矿质元素对药用植物次生代谢的影响 …… (286)
22.4 药用植物次生代谢的环境调控 …… (289)
22.5 药用植物组织与细胞培养 …… (292)
22.6 促进培养细胞次生代谢产物的方法 …… (296)
22.7 生物反应器 …… (299)
参考文献 …… (303)

专题 1

植物水孔蛋白的功能
Function of Plant Aquaporin

水是一切生命活动的基础,没有水就没有生命。包括植物在内的一切生物的生命活动,都只有在一定的细胞水分状态下才能进行,否则,任何形式的生命活动都不能正常表现。水在植物体内的作用主要体现在:水是植物体的重要构成成分,可维持细胞的紧张度,保持一定的植物形态;水是根系吸收矿质元素以及体内转化和运输有机物的介质,也是植物细胞代谢的物质基础等。

植物不能像动物一样主动寻找水分。因此,植物进化了一系列调控水分吸收、利用以及散失的机制,以最大程度地满足生长发育的需要。从水分的长距离运输到细胞的生长和渗透调节,都需要水分的跨膜运输。属于跨膜通道膜内在蛋白(membrane intrinsic protein,MIP)大家族的水孔蛋白(aquaporin,AQP)是一种功能性跨膜运输水分的水通道蛋白(water channel protein)。水孔蛋白有利于水分的跨膜运输,参与了植物水分的长距离运输、细胞渗透平衡的调控以及生长发育等多种代谢过程。水孔蛋白的发现和进一步研究更新了我们原先对于水分透过植物胞膜的某些观念,使我们对于植物水分生理有了更加深入的认识。

1.1 AQP 的功能鉴定

细胞膜的水分透性可用渗透透性 P_f(osmotic water permeability)和扩散透性 P_d(diffusional water permeability)两种形式表示。P_f 表征了因水势梯度和渗透压梯度而造成的净水分运动,因为 AQP 的主导作用,P_f 值基本反映了 AQP 的活性或含量。而 P_d 则是水分在无动力情况下扩散形成的,包括透膜扩散及通过孔道的扩散。一般来说,P_f 值是 P_d 值的十几倍,这是因为 AQP 是水分顺水势梯度移动的通道,所以在渗透压梯度条件下测得

需要全本请访问 www.ertongbook.com

P_f 值比在等渗条件下测得的 P_d 值大得多。

水分透性很低的爪蟾卵母细胞体系是目前鉴定 AQP 的首选方法。首先将推测为表达 AQP 的 DNA 体外转录成 cRNA,并将此 cRNA 注射到卵母细胞中。两三天后,此 RNA 可以在卵母细胞内翻译成蛋白并整合到膜上。在低渗处理时,水分会通过膜上的 AQP 进入胞内,导致细胞迅速膨胀至最后破裂(图 1-1)。AQP 可以提高 5～20 倍的膨胀速度,P_f 值可以通过膨胀速率计算出来。表达 AQP1 的卵母细胞具有较大的 P_f 值,渗透压梯度引起的膨胀表现为很低的活化能以及氯化汞的可逆抑制;且高纯度的 AQP1 整合到脂质体(膜微囊泡)的验证结果也表明 AQP1 在胞膜上是选择性水通道蛋白。运用停-流(stop-flow)装置,根据渗透压梯度引起的膜微囊泡体积变化速率亦可计算 P_f 值。

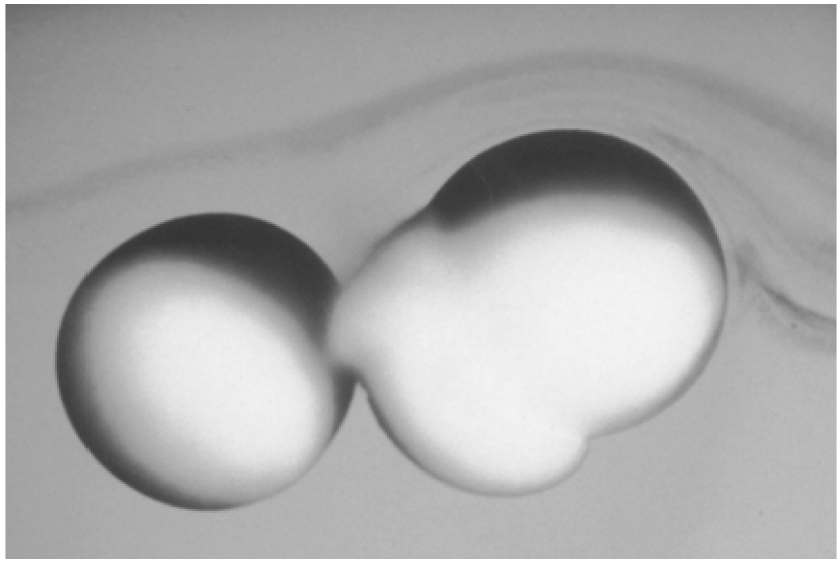


图 1-1　表达 AQP1 的爪蟾卵母细胞在低渗溶液中膨胀和破裂(右)以及注射水的对照(左)
(Preston 等,1992)

1.2　植物 AQP 的发现

陆生植物根系吸收的水分利用水势差,通过“土壤→植物→大气”构成的水分连续体运输到植物的各个组织器官中,其中少部分用于体内的代谢活动,绝大部分又通过蒸腾作用散失到大气中。

长期以来,人们一直认为水分透过活细胞膜的主要途径是基于单个水分子溶解或扩散到磷脂双分子层中的扩散作用。但在研究细胞膜水分透性的过程中,发现有些膜具很高的透水性。例如,轮藻细胞的 P_f 值可达到 $10^{-1}\,cm \cdot s^{-1}$;烟草悬浮细胞液泡膜的 P_f 值也可达到 $6\times10^{-2}\,cm \cdot s^{-1}$。而对氯高汞磺酸可增加水分运动的阻力,提高水分运动的活化能(16.8～32.6$kJ \cdot mol^{-1}$)。这表明对氯高汞磺酸可能使水分跨膜运动从一种方式(孔道介导)转换到另一种阻力更大的方式。

1992 年,Preston 等首次证实了源自人红细胞 AQP1 的水通道功能。1993 年,Maurel 等首次报道拟南芥的 γ-TIP 是植物 AQP。随着分子生物学以及生物信息学技术的发展,科学家们发现了越来越多的 *AQP* 基因。AQP 的发现极大改变了人们对于水分跨膜方式的认识,目前的观点普遍认为脂双层(胞膜)的自由扩散和膜转运蛋白可以通过少量水分,而水分跨膜运输主要通过 AQP 进行。

1.3 植物 AQP 的分类

和脊椎动物只有十几种 AQPs 不同,植物具有较多种类的 AQPs。例如,拟南芥有 35 种 *AQP* 基因;玉米和水稻有 33 种 *AQP* 基因;在非维管束苔藓植物球蒴藓(*Physcomitrella patens*)中也发现 23 种 *AQP* 基因。

根据 AQP 的定位及序列同源性和结构特征,目前通常将植物 AQPs 分为五类:①位于质膜上的质膜内在蛋白(plasma membrane intrinsic proteins,PIPs),又可分为 PIP1、2、3 三个亚类;②位于液泡膜上的液泡膜内在蛋白(tonoplast intrinsic proteins,TIPs),又分为 α、β、γ、δ 和 ε-TIP 五个亚类;③存在于共生根瘤类菌体周围膜上的类 Nod26 膜内在蛋白(nodulin 26-like intrinsic proteins,NIPs);④小分子碱性膜内在蛋白(small and basic intrinsic proteins,SIPs),分为 SIP1 和 SIP2 二个亚类;⑤类 GlpF(glycerol facilitator)膜内在蛋白(GlpF-like intrinsic proteins,GIPs)。球蒴藓基因组中除具有 PIPs、TIPs、NIPs、SIPs 和 GIPs 五类 AQP 外,还具有 HIPs(hybrid intrinsic proteins)和 XIPs(X intrinsic proteins)两个新类别。目前,HIP 仅发现于球蒴藓中,而 XIPs 还存在于多种双子叶植物中。据此,植物 AQP 的分类可扩展到七类。

根据通透小分子种类,可将 AQPs 分为两类:①选择性 AQP,只能通透水分;②多功能性 AQP,可通透水分、甘油等其他中性小分子物质。大部分 PIPs 和 TIPs 属于选择性通道蛋白;NIPs 则能同时介导水和甘油等多种小分子的跨膜运输;SIPs 是植物 AQP 中的最小家族,SIP1 具水通道的活性,而 SIP2 则可能是其他小分子或离子的运输通道;GIPs 对甘油有很高的通透性,而对水只有极低的通透性;HIPs 和 XIPs 在植物体内的分布以及功能尚需进一步研究。

1.4 植物 AQP 的分布及调控

AQP 广泛分布于植物的根、茎、叶、花、果实及种子等不同的组织、器官中。器官特异性表达的有拟南芥种子特异性的 α-TIP 和烟草根特异性表达的 TobRB7 等。大部分的 PIPs 和 TIPs 都在多种器官中表达,但是对于某个特定器官而言,它们的表达可局限在某些特殊细胞类型中。

到目前为止,研究发现 AQP 的调控主要在转录水平和翻译后水平。许多 AQP 是组成型表达的,有些受到环境因子的调控,如干旱、盐害、激素和蓝光等。已经报道的翻译后调控包括磷酸化、糖基化、甲基化、质子化和亚细胞区域化(转运与膜定位)等。

1.5 AQP的结构

目前已知的AQP为25～30kDa的多肽，包含6个跨膜区域和胞质N-端、C-端区域。目前已报道的AQPs晶体结构均为同源四聚体，每个AQP单体为一个功能性孔道。

现以AQP1为例说明AQP的结构。AQP1单体含有的六个倾斜跨膜α-螺旋组成一个右手螺旋束。AQP1氨基端位于胞质侧，螺旋1穿过胞膜，通过胞外的Loop A与螺旋2相连。螺旋2又顺邻近螺旋1的地方穿回膜内，并且靠近AQP1四聚体的轴心。在螺旋2的胞质侧，Loop B又折回膜内，将NPA结构放在膜的中间位置，紧接NPA结构形成螺旋HB，螺旋HB靠近螺旋6。在胞质侧，距离四聚体轴心最远的地方，HB从膜内出来和螺旋3相连接。螺旋3在邻近螺旋1的地方穿出胞膜。位于胞外的Loop C连接着螺旋3和4(图1-2a、b)。螺旋4穿过胞膜，通过靠近四聚体的Loop D与螺旋5连接。螺旋5穿过螺旋2和4的中间出膜。紧接螺旋5的Loop E又从胞外折回到膜内，将NPA结构置于分子的中心，与Loop B的NPA结构形成一个合适的角度，并且也在孔内形成了螺旋HE(图1-2c)。螺旋6靠近螺旋4从膜外穿膜到膜内，其C-端位于胞质侧。螺旋1和3(36.7°)、螺旋4和6(40.9°)、螺旋2和5(28.5°)三组α-螺旋交叉成一定的角度对于稳定右手螺旋的AQP1单体有重要的作用。

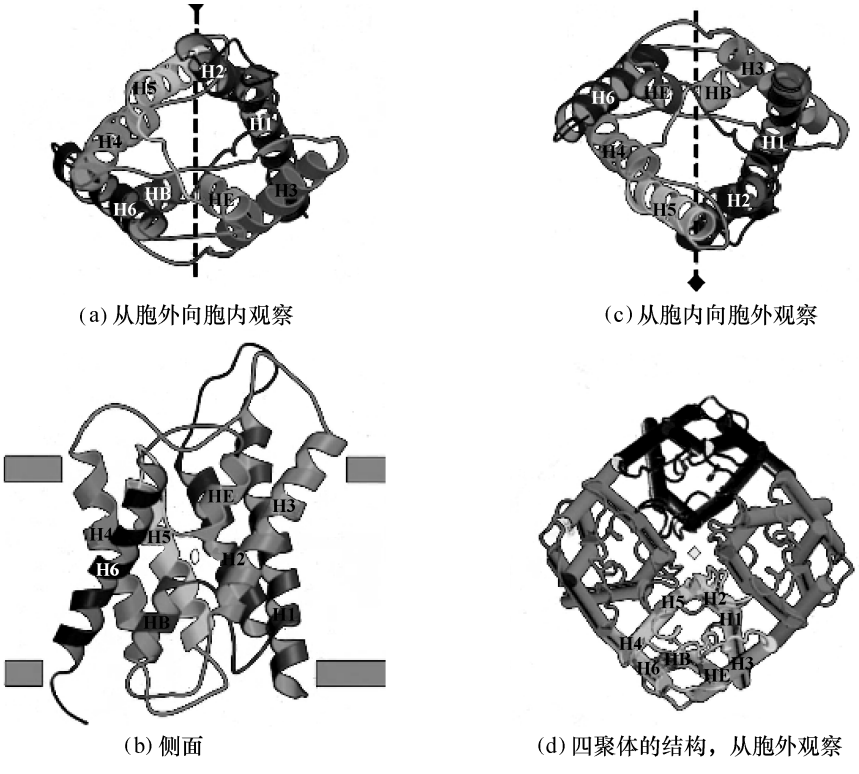


图1-2 AQP1的六个跨膜结构(Murata等，2000)

AQP1 单体螺旋 1 在胞外的表面与邻近单体螺旋 5 相互作用,螺旋 2 在胞内表面与邻近单体螺旋 4 相互作用形成 48.5°和 48.0°的交叉角度。单体外侧的螺旋 3 和 6,以及螺旋 HB 和 HE 的氨基酸残基可以和磷脂的酰基相互作用,从而稳定四聚体的结构。四个单体的 Loop A 和 Loop B 分别在胞外和胞内包围着四聚体的轴心(图 1-2d),它们之间的相互作用也有利于四聚体的稳定。

Loop B 和 Loop E 位于单体的中心位置,由 NPA 结构中脯氨酸(P76 和 P192)之间的范德华力联系在一起,形成了水孔的部分表面结构。螺旋 2 和 5,以及螺旋 1 和 4 的 C-端部分形成了水孔另外的表面部分。I60(螺旋 2)、F24(螺旋 1)、L149(螺旋 4)和 V176(螺旋 5)并排在水孔的内表面,形成了一个疏水表面,并且紧邻 NPA 结构的 N76 和 N192。孔内表面的疏水性、最窄处形成了一个正电区域以及很小的内孔径对于选择性通水具有至关重要的作用。

NPA 结构的两个丙氨酸残基和主链的基团形成氢键结构,N76 和 N192 与 V79 和 R195 形成氢键,且位于水孔最窄的限制区域。据推测,水分子的氧原子和 N76、N192 形成氢键而打断和其他水分子的氢键是透水的关键步骤之一。除了可能引起 AQP 构象变化外,汞离子主要通过氧化水通道中的半胱氨酸残基(如 AQP1 的 Cys189)而阻挡水分子的通过,引起 AQP 透水能力下降。

通过对菠菜 AQP SoPIP2.1 的晶体结构分析发现,Loop D 构象的变化(图 1-3)导致除了具有和 AQP1 非常类似的可透水开放构象(open conformation)以外,还具有一种不可透水的闭合构象(close conformation)。SoPIP2.1 的磷酸化、质子化及某些二价阳离子均可诱导这两种构象之间的变化,从而影响其透水能力。

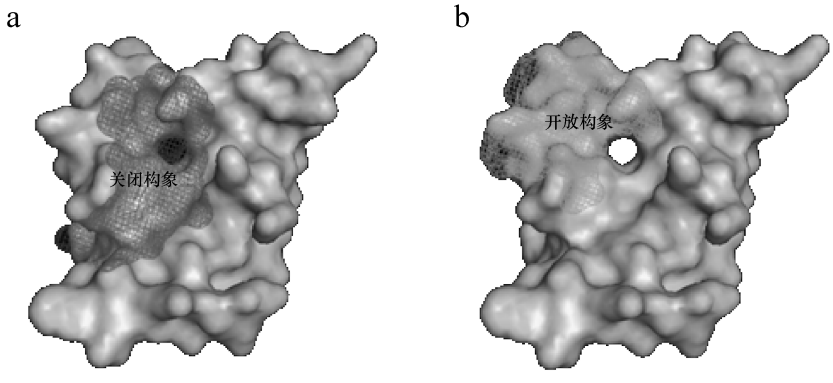


图 1-3　菠菜水孔蛋白 SoPIP2.1 的关闭构象(a)和开放构象(b)

1.6　植物 AQP 的功能

有关 AQPs 在植物体内功能的研究主要是利用抑制剂、表达部位、调控模式以及转基因植株的表型等进行的。由于多功能 AQPs 除了与植物的水分代谢密切相关外,还可通透 CO_2、氨、甘油、尿素、硼酸等小分子,所以研究人员推测 AQP 与植物的碳、氮、硼及硅代谢有

一定的关系。对一氧化氮或过氧化氢的通透性表明 AQP 也参与了细胞的信号转导。基于目前的研究结果,植物 AQPs 的功能主要表现为:①调节水分的快速运输,在细胞水平上调节渗透平衡及细胞的体积,在组织及器官水平上参与细胞间及植物体内水分的长距离运输;②参与植物的代谢;③参与植物的生长发育等。

1.6.1 调节水分的快速运输

1. 在细胞水平上维持胞内的渗透平衡及调节细胞的体积

在大多数植物细胞中,液泡占了胞内大部分的体积,细胞质仅为在液泡及质膜之间的一薄层。AQP 在不同细胞类型液泡中的大量表达表明,高透水性的液泡膜可以使细胞充分利用液泡来快速缓冲胞质中的渗透压变化(图 1-4),避免在胞外空间突然发生渗透压变化时胞质的渗透动荡,减少对胞质酶的伤害。在干旱条件下,植物降低 PIPs 的表达和活性,从而防止水分从细胞中流失,同时增加 TIPs 的表达和活性,尽可能地利用液泡的缓冲力量来维持胞质的渗透平衡。烟草液泡膜 Nt-TIPa 高通透尿素能力可能会加速这个渗透平衡过程。

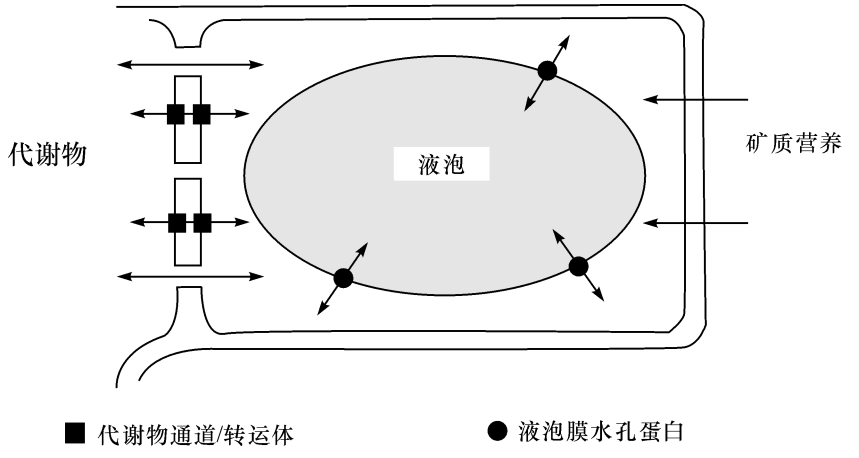


图 1-4 水孔蛋白在外界环境存在渗透动荡时的作用(Barrieu 等,1998)

AQP 在分生区、伸长区的细胞中大量存在,有利于水分迅速进入细胞以加速液泡的膨大和细胞的生长,提供细胞足够的水分以进行合成代谢,同时也加速了其他组织向这些细胞的水分供应。

构成植物气孔的保卫细胞内外渗透压变化会引起膨压的变化,从而改变细胞的形状,进而改变气孔的大小。AQP 在保卫细胞中的表达水平随着气孔的开关而有规律地变化,这表明 AQP 可加快水分进出保卫细胞的速度,引起保卫细胞膨压的快速变化。在豆科、竹芋科和酢浆草科植物中,叶片受叶枕运动细胞体积或形状的改变而产生运动。含羞草(*Mimosa pudica*)成熟运动细胞中 γ-TIP 的丰度与其运动的相关性,以及雨树(*Samanea saman*)AQPs 表达与叶片昼夜运动规律的一致性,均支持 AQP 参与了植物的运动过程。

AQP 也参与植物细胞的膨压和细胞体积的调节,如在种子发芽时或干燥以后的脱水植物细胞重新吸收水分。

2. 在组织及器官水平上利于水分的胞间及长距离运输

目前认为,水分在植物根中运输可分为质外体、共质体和穿过细胞三种途径(图 1-5),后两种统称为细胞对细胞途径。不同的植物或不同的生理状态,其运输途径可能存在差别。在蒸腾作用旺盛的作物玉米、棉花的根中,质外体途径起主导作用;而在大麦和菜豆的根中以细胞对细胞途径为主。同一植物在根的木栓层及凯氏带形成以后,以及在水分缺乏和蒸腾作用较低时,其细胞对细胞途径会成为主要途径。

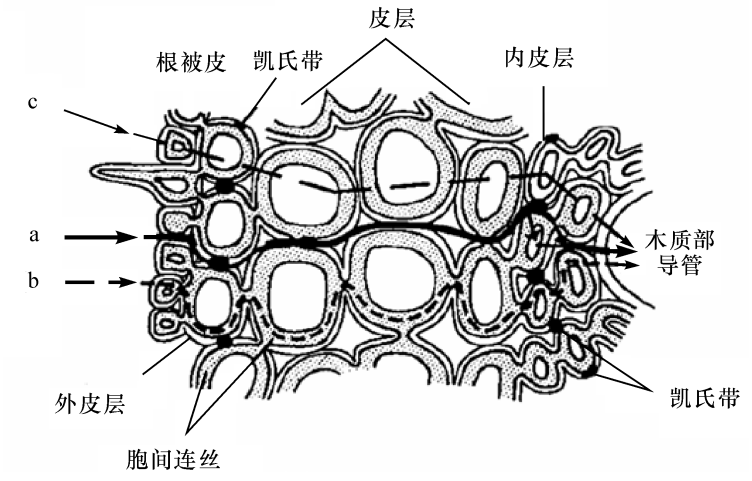


图 1-5 水孔蛋白在根水分运输中的作用(Steudle,2000)

(a.质外体途径;b.共质体途径;c. 穿过细胞途径)

利用汞离子作为 AQP 抑制剂的研究发现,AQP 在长距离水分运输中具重要作用。汞可令根系的水分吸收和运输速度降低 50% 以上,且汞敏感 AQP 的下调表达可造成根系水导度下降。AQP 在植物维管束中有大量表达,如拟南芥的 δ-TIP 和 PIP1b,玉米的 γ-TIP (ZmTIP1),菠菜的 δ-TIP(So-δ-TIP),冰草的 PIP1(MipA)。这表明 AQP 可能有利于水分进出维管束,以加快水分的吸收、运输。汞抑制作用也表明木质部薄壁组织细胞 AQP 参与了维持蒸腾流。虽然研究人员普遍认为细胞间水分流动主要是通过共质体运输(胞间连丝)进行的,但目前还不能利用实验来将其与穿过细胞(包括细胞膜和液泡膜)的水分运输区分开。凯氏带为水分运输的大屏障,根系较老部分水分运输的汞敏感性表明根系凯氏带为水分运输的质外体障碍,质外体的水流在此处需经共质体,所以 AQP 在此处的水分运输中占主导地位。

利用过量表达、降低表达甚至基因敲除等的研究表明,AQP 可促进水分的运输。过量表达 AQP 的植物在正常生长条件下其根系透水能力高于野生型,生长迅速,生理活动旺盛。PIP 表达量下降的转基因拟南芥根原生质体及根系水导度均大大降低,但可通过加大根系表面积加快水分的吸收,来弥补细胞水分透性的降低。

需要全本请访问 www.ertongbook.com