

植物气孔生物学

ZHIWU QIKONG SHENGWUXUE

郝福顺 编著

河南大学出版社

中国·开封

序 言

植物叶表面的气孔是植物体与外界环境进行气体和水分交换的窗口,它调控植物的两个主要生理代谢过程——光合作用和蒸腾作用,因此气孔运动不仅深刻影响植物的生长发育,影响农作物的产量和品质,而且在植物应答生物和非生物逆境胁迫反应中发挥重要作用。

植物气孔通过开放和关闭调节全球水分、二氧化碳和氧气的循环和平衡,与人类的生活密切相关。多年来气孔一直是植物生理学、细胞生物学和分子生物学科学工作者关注的焦点,也是植物研究的重要模式系统。近年来,随着细胞学、分子生物学、遗传学和基因组学技术的应用,气孔的研究取得了长足的发展,新成果不断涌现。

在教学和科研工作中,我们发现许多大学生、研究生和科研工作者对气孔非常感兴趣,对气孔的研究进展格外关注,但目前国内缺乏系统介绍气孔研究的书籍,因此作者编著了本书。

在编著过程中,我们参阅了国内外相关文献和专著,努力运用最新资料,反映最新成果,以期对相关专业的科研工作者提供最大帮助。

河南大学生命科学学院的孙立荣老师为本书资料的搜集整理、书稿的校对以及索引的编排等做了大量工作,河南大学

植物逆境生物学重点实验室的赵祥老师对第四章的编写提出了宝贵的修改意见,研究生赵世领、张换、马丽娅和陆宝石对文稿进行了校对,在此一并表示感谢。

由于水平有限,时间仓促,书中肯定有不少缺点和错误,敬请读者批评指正,本人不胜感激。

郝福顺

于河南大学生命科学学院
植物逆境生物学重点实验室

2009年5月

内 容 简 介

本书系统介绍了植物气孔结构、气孔代谢、气孔运动和气孔发育等有关内容。全书共分十章,书末附有主要英文名词索引。主要内容包括:气孔的分布、大小和类型,气孔代谢的特点以及气孔代谢与气孔运动的关系,保卫细胞质膜和液泡膜上的 K^+ 通道、阴离子通道和 Ca^{2+} 通道的特点、作用及调控,光、低浓度 CO_2 、细胞分裂素、生长素和乙烯等调节气孔开放的详细机理,ABA、高浓度 CO_2 、茉莉酸、茉莉酸甲酯、水杨酸、乙烯、臭氧、湿度、生物胁迫、黑暗、低温和活性氧等调控气孔关闭的具体作用机制,气孔发育的过程、调控气孔发育的主要基因以及影响气孔发育的环境因素等。本书可作为生物、农业和林业等专业本科生、研究生以及教师、科研人员的参考用书。

目 录

1	气孔概述	(1)
1.1	气孔的分布、大小和类型	(1)
1.2	保卫细胞的结构	(3)
1.3	调控气孔运动的主要因素	(4)
1.4	气孔运动调控机理假说	(6)
2	保卫细胞代谢	(12)
2.1	光合作用	(13)
2.1.1	保卫细胞中光合酶的特点	(14)
2.1.2	保卫细胞光合作用与气孔运动	(15)
2.2	呼吸作用	(18)
2.2.1	保卫细胞的呼吸作用	(18)
2.2.2	保卫细胞呼吸作用对气孔运动的影响 ...	(19)
2.3	碳水化合物的转运	(20)
2.4	外界刺激对保卫细胞代谢的影响	(22)
2.4.1	光	(22)
2.4.2	水分胁迫	(23)

5	调控气孔开放的其他因素	(83)
5.1	CO ₂	(83)
5.1.1	CO ₂ 诱导气孔开放	(83)
5.1.2	CO ₂ 诱导气孔开放的机理	(84)
5.1.3	保卫细胞对低浓度 CO ₂ 的感受	(84)
5.2	生长素	(85)
5.2.1	生长素诱导气孔开放	(85)
5.2.2	生长素诱导气孔开放的机理	(86)
5.3	细胞分裂素	(87)
5.3.1	细胞分裂素诱导气孔开放	(88)
5.3.2	细胞分裂素诱导气孔开放的机理	(88)
5.4	乙烯	(89)
5.4.1	乙烯诱导气孔开放	(90)
5.4.2	乙烯诱导气孔开放的机理	(91)
5.5	ABA	(91)
5.5.1	ABA 抑制蓝光诱导的气孔开放	(92)
5.5.2	ABA 抑制蓝光诱导气孔开放的机理	(93)
5.5.3	其他	(94)
6	ABA 与气孔关闭	(101)
6.1	概述	(101)
6.2	ABA 受体	(103)
6.2.1	ABA 受体的定位	(103)
6.2.2	ABA 结合蛋白的分离和纯化	(105)
6.2.3	ABA 受体的类型	(106)
6.3	ABA 诱导气孔关闭的机理	(108)

6.3.1	ABA 使保卫细胞胞质 Ca^{2+} 浓度增加	… (108)
6.3.2	ABA 抑制质膜内向 K^{+} 通道电流	… (118)
6.3.3	阴离子外流导致质膜去极化	… (120)
6.3.4	ABA 激活质膜外向 K^{+} 通道	… (121)
7	CO_2 与气孔关闭	… (136)
7.1	保卫细胞对 CO_2 浓度变化的感受	… (137)
7.2	CO_2 诱导气孔关闭的机理	… (139)
7.2.1	CO_2 对质膜离子通道的调控	… (139)
7.2.2	Ca^{2+}	… (140)
7.2.3	pH	… (140)
7.2.4	激酶	… (141)
7.3	CO_2 信号与 ABA 信号的相互作用	… (142)
8	调控气孔关闭的其他因素	… (149)
8.1	茉莉酸和茉莉酸甲酯	… (149)
8.1.1	茉莉酸和茉莉酸甲酯诱导气孔关闭	… (150)
8.1.2	茉莉酸和茉莉酸甲酯诱导气孔关闭的 机理	… (150)
8.2	水杨酸	… (153)
8.2.1	水杨酸诱导气孔关闭	… (153)
8.2.2	水杨酸诱导气孔关闭的机理	… (154)
8.3	乙烯	… (155)
8.3.1	乙烯诱导气孔关闭	… (155)
8.3.2	乙烯诱导气孔关闭的机理	… (155)
8.4	臭氧	… (156)
8.4.1	臭氧诱导气孔关闭	… (157)

8.4.2	臭氧诱导气孔关闭的机理	(157)
8.5	湿度	(159)
8.5.1	湿度诱导气孔关闭	(159)
8.5.2	湿度诱导气孔关闭的机理	(159)
8.6	生物胁迫	(162)
8.6.1	生物胁迫诱导气孔关闭	(162)
8.6.2	生物胁迫诱导气孔关闭的机理	(162)
8.7	黑暗	(164)
8.8	低温	(164)
8.9	ROS	(165)
8.9.1	ROS 诱导气孔关闭	(165)
8.9.2	ROS 诱导气孔关闭的机理	(166)
9	保卫细胞体积变化与气孔运动	(178)
9.1	概述	(178)
9.2	保卫细胞液泡动态	(179)
9.3	保卫细胞微丝动态	(181)
9.3.1	保卫细胞的微丝骨架及动态	(181)
9.3.2	调节保卫细胞微丝骨架的上游信号成分	(182)
9.3.3	保卫细胞微丝骨架的下游成分	(184)
9.4	液泡与微丝的相互作用及其对气孔运动的调控	(186)
10	气孔发育	(192)
10.1	气孔发育过程	(192)
10.2	调控气孔发育的主要基因	(193)

10.2.1 气孔发育早期基因.....	(194)
10.2.2 气孔发育晚期基因.....	(197)
10.3 影响气孔发育的其他因素.....	(200)
附 主要名词缩写.....	(207)

1 气孔概述

光合作用(photosynthesis)和蒸腾作用(transpiration)是植物的两个主要代谢过程,植物通过光合作用将水和二氧化碳(CO_2)转化为有机物,释放氧气(O_2),通过蒸腾作用散失水分,降低叶片温度,同时驱动根系吸水,维持植物体内水分的平衡。光合作用和蒸腾作用都受气孔(stomata)运动调控。气孔打开,大气中的 CO_2 通过气孔进入植物体内进行光合作用,同时,植物体内绝大部分水分通过气孔散失到大气中;气孔关闭,则 CO_2 不能进入植物体内,同时,植物体内水分的散失显著减少,因此,气孔在维持全球 CO_2 、水分以及 O_2 的循环及平衡中发挥关键作用。另外,气孔运动与植物对于干旱、高盐、冷和病菌等的抗性大小以及农作物的产量和品质密切相关,因此多年来气孔一直是植物生理学、细胞学和分子生物学科学工作者关注的焦点,气孔也成为研究植物的重要模式系统(Blatt, 2000; Schroeder et al, 2001)。

1.1 气孔的分布、大小和类型

气孔主要存在于植物叶片的上下表皮。有些植物幼嫩茎、叶柄、花序、花萼、花瓣、卷须和发育果实的表面都有气孔分

布。禾谷类植物叶片上表皮与下表皮气孔的数目较为接近,双子叶草本植物叶片下表皮气孔的数目一般比上表皮多,木本植物如苹果(*Malus pumila*)和桃(*Amygdalus persica*)等植物叶片的气孔只分布在下表皮,而一些水生植物如水葫芦(*Eichhornia crassipes*)和睡莲(*Nymphaea tetragona*)等的气孔仅存在于叶片的上表皮(潘瑞炽等, 2008)。

不同植物,其气孔在茎叶表皮上的分布规律不完全相同。有的植物如天竺葵(*Pelargonium graveolens*)叶片上的气孔是散生的;地钱(*Marchantia polymorpha*)的气孔位于叶状体背面菱形或多角形小区中央;蕨类植物问荆(*Equisetum arvense*)的气孔分布在茎上,茎分节,气孔纵行排列在节间的沟槽中;有些裸子植物,其气孔在条形叶片上纵向单列排成两条气孔带。

通常情况下,气孔与其他表皮细胞(epidermal cell)大致位于相同的平面上,但有些植物的气孔突出于叶表面,而有的植物气孔是下陷的(任尚峰, 1998)。

气孔的大小随植物种类和器官不同而异,一般长约 7~30 μm ,宽约 1~6 μm ,每平方毫米叶面上约有 100 个气孔,多的可达 2000 多个。气孔总面积一般不到叶面积的 1%。

气孔由两个保卫细胞(guard cell)构成。根据形态不同可将气孔保卫细胞分为两类,一类为肾型保卫细胞,另一类为哑铃型保卫细胞。肾型保卫细胞形状像肾脏,两个肾型保卫细胞并列形成椭圆形的气孔,中间是通气小孔。哑铃型保卫细胞形状像哑铃,两个哑铃型保卫细胞构成气孔,细胞之间的空隙为通气孔。苔藓植物、蕨类植物、裸子植物、绝大多数双子叶植物以及许多单子叶植物的气孔由肾型保卫细胞构成,而禾本科颖花类植物的气孔由哑铃型保卫细胞构成。有些植物两个保

卫细胞的外侧有 2~4 个完全发生分化的表皮细胞被称为副卫细胞(subsidiary cell)。保卫细胞和副卫细胞共同组成气孔复合体(stomatal complex)或称气孔器(stomatal apparatus)。

植物气孔的类型比较复杂,依据副卫细胞的有无及分布,人们把双子叶植物的气孔分为四种类型:①无规则型:保卫细胞附近没有分化的副卫细胞;②不等型:保卫细胞周围有三个副卫细胞包围,其中一个较小;③平列型:保卫细胞外侧面有一个至几个副卫细胞,其排列与保卫细胞长轴平行;④横列型:保卫细胞周围有一对副卫细胞,副卫细胞的共用横壁与保卫细胞的长轴垂直(任尚峰,1998)。

1.2 保卫细胞的结构

与植物其他细胞不同,保卫细胞具有特殊的结构,第一,保卫细胞胞壁的厚度不同。肾型保卫细胞,近气孔间隙的细胞壁厚,背气孔间隙的壁薄,细胞壁微纤丝从气孔中心呈扇形辐射排列。哑铃型保卫细胞,中间部分的壁厚,两头的壁薄,微纤丝径向排列。无论是肾型保卫细胞还是哑铃型保卫细胞,其厚壁部分坚韧而有弹性,薄壁部分可胀缩。当保卫细胞中溶质增多,细胞吸水膨胀时,细胞壁受到细胞内部与胞壁垂直向外的压力,在此压力下,肾型保卫细胞较薄的外壁易于纵向伸长,表面积明显增大,但较厚的内壁纵向伸长少,这样两个保卫细胞方向相反的运动使细胞向外弯曲,细胞之间的缝隙扩大,气孔张开;在细胞吸水膨胀的压力下,哑铃型保卫细胞微纤丝限制两端胞壁纵向伸长,促进横向膨胀,将两个保卫细胞从中部推开,气孔开放。保卫细胞溶质减少后,细胞内部膨压显著降

低或消失,细胞薄壁回缩,两个细胞互相靠拢,气孔关闭。第二,成熟的保卫细胞与副卫细胞或邻近的薄壁细胞(parenchymatous cell)之间没有胞间连丝(plasmodesmata),进出保卫细胞的各种溶质或代谢物必须经过细胞质膜和细胞壁。保卫细胞的相对独立有利于细胞通过调节渗透势改变其体积大小。第三,同一种植物的叶片保卫细胞,其体积一般比普通表皮细胞小很多,因而即使保卫细胞内合成或运入较少的渗透性调节物质,也能导致保卫细胞水势明显下降并吸水,从而使保卫细胞膨压增大,气孔开度增加。第四,保卫细胞中有叶绿体,但比叶肉细胞的小很多,数目也较少,不过也能进行光合作用(李合生, 2006)。

1.3 调控气孔运动的主要因素

气孔运动受到植物内部和外界环境各种因子的调控,植物激素、光照、空气湿度以及干旱等逆境胁迫对气孔运动的影响非常大。事实上,影响保卫细胞膨压状态发生变化的因素都影响气孔运动。

植物激素:脱落酸(abscisic acid, ABA)是引起气孔关闭的关键成分。在水分胁迫下,叶片中 ABA 含量升高,ABA 一方面促进气孔关闭,另一方面抑制气孔开放(Sirichandra, 2009)。生长素(auxin)和细胞分裂素(cytokinin, CTK)促进气孔开放,水杨酸(salicylic acid, SA)、茉莉酸(jasmonic acid, JA)和乙烯(ethylene)等则诱导气孔关闭,另外也有乙烯促进气孔开放报道。

光照:光是诱导气孔开放的主要环境因素,光照下气孔开

放,黑暗下气孔关闭。以前人们认为,光诱导气孔开放可能是由于保卫细胞的叶绿体进行光合作用,光合作用产生的糖类等渗透调节物质增大了保卫细胞内的渗透势,导致细胞吸水膨胀所致。后来的研究发现,不仅光合作用影响气孔开放,而且不依赖光合作用的因素如蓝光信号也调控气孔运动(Shimazaki et al, 2007)。

CO₂:CO₂ 显著影响气孔的开放和关闭。高浓度 CO₂ 促进气孔关闭,低浓度 CO₂ 则诱导气孔开放。研究发现,即使在光照下,高浓度 CO₂ 也能降低气孔的开度甚至关闭气孔,而在黑暗条件下,无 CO₂ 的空气能导致叶片的气孔开放(Israelsson et al, 2006)。

干旱:干旱条件下,植物根系吸水困难,由根系到达叶片的水分减少,叶片细胞水势升高,气孔开度减少或气孔关闭。

空气湿度:空气湿度与气孔的开闭密切相关,空气湿度太小时,植物很容易通过蒸腾作用而失水,为避免水分丧失太快,植物会关闭气孔。空气湿度增大后有利于气孔开放,但湿度太大时,叶片表皮细胞含水量高,体积大,挤压保卫细胞,导致气孔关闭,这样即使有充足的光照,气孔也不能开放,因此,空气湿度太大或太小都不利于气孔开放。

温度:太高和太低的温度都不利于气孔开放,在一定温度范围内,气孔开度随温度的升高而增大,不同植物,其气孔开放的最适温度不完全相同,一般植物在 30℃ 左右时气孔开度最大,高温(超过 35℃)和低温条件下(低于 10℃),即使长时间光照,气孔也不张开。

病菌:植物生活的环境中有很多病菌,病菌能够通过气孔进入植物体内,对植物造成伤害,现在研究发现,植物在受到病菌侵染时能够主动关闭气孔,抵御病菌的入侵(Melotto et

al, 2006)。

活性氧:在生物和非生物逆境下,植物体内的活性氧(reactive oxygen species, ROS)水平升高,ROS水平升高后能够诱导植物气孔关闭,抑制气孔开放(Pei et al, 2000; Zhang et al, 2001; Zhang et al, 2004)。

一氧化氮:信号分子一氧化氮(nitric oxide, NO)参与气孔运动的调控,不仅能诱导气孔关闭(Desikan et al, 2004),而且可抑制气孔开放(Zhang et al, 2007)。

其他因素:除了上述因素外,风、高盐、缺氧、紫外线照射和机械刺激等都能够调节气孔运动。微风可以适当降低叶片周围的湿度,因此有促进气孔开放的作用,但大风能促使气孔关闭。高盐、缺氧、紫外线照射和机械刺激均能诱导气孔关闭。

1.4 气孔运动调控机理假说

由于气孔运动不仅深刻影响植物的生长发育,而且与作物产量密切相关,因此气孔运动调控机理一直是植物科学工作者研究的重点,出现了多种揭示气孔运动机理的假说,其中主要的假说有三种,即淀粉—糖转化学说(starch-sugar conversion theory)、无机离子吸收学说(inorganic ion uptake theory)及苹果酸生成学说(malate production theory)。

淀粉—糖转化学说:20世纪20年代之后,人们提出了淀粉—糖转化学说。该学说主要根据保卫细胞叶绿体白天淀粉粒减少这一现象提出来的,认为保卫细胞水势变化是糖与淀粉互相转化的结果。植物在光照下,保卫细胞的叶绿体进行光合作用,消耗 CO_2 ,引起胞质pH升高(约由5升到7),淀粉磷酸

化酶促使淀粉转化为葡萄糖-1-磷酸,细胞内葡萄糖浓度增加,水势下降,副卫细胞(或周围表皮细胞)的水分通过渗透作用进入保卫细胞,气孔张开。在黑暗中,光合作用停止,植物通过呼吸作用排出 CO_2 ,使胞质 pH 降低(约由 7 降到 5),淀粉磷酸化酶促使糖转化为淀粉,保卫细胞里葡萄糖浓度降低,水势升高,水分从保卫细胞排出,气孔关闭。实验证明,将植物叶片放在 pH 值高的溶液中可引起气孔张开;反之,则引起气孔关闭。

事实上,保卫细胞中淀粉与糖的转化比较缓慢,而气孔的开闭要快得多。实验发现,早上气孔刚开放时,淀粉明显消失而葡萄糖并没有显著增多;傍晚气孔关闭后,淀粉确实重新增多了,但葡萄糖含量也非常高。另外,有的植物如葱(*Allium fistulosum*)的保卫细胞中没有淀粉,因此用淀粉-糖转化学说解释气孔开关的机理在某些方面不能令人满意。

无机离子吸收学说:20 世纪 60 年代末,人们发现气孔运动与保卫细胞积累 K^+ 的多少有关,据此提出了无机离子吸收学说。这是目前被广泛接受的假说。该学说认为,引起气孔开放和关闭的保卫细胞渗透势受 K^+ 和 Cl^- 等浓度变化的调节。植物在光下进行光合作用,产生储能物质腺嘌呤核苷三磷酸(adenosine triphosphate, ATP),保卫细胞外的大量离子在消耗 ATP 的情况下,通过质膜上的离子交换泵(如 H^+/K^+)进入保卫细胞, H^+ 与 K^+ 发生交换后转运到保卫细胞外, Cl^- 则进入保卫细胞内,质膜发生超极化(hyperpolarization),驱动 K^+ 通过质膜上的内向 K^+ 通道进入保卫细胞,细胞吸水膨胀,水势下降,气孔张开。相反,在黑暗等条件下,保卫细胞质膜上的离子泵活性被抑制, K^+ 从保卫细胞中扩散出去,保卫细胞水势升高,水分子流出保卫细胞,气孔关闭。人们发现气孔张开