

# 热激蛋白与植物的抗逆性

邵 玲, 陈 向 荣

(广东省肇庆学院生物系, 526061)

中图分类号: Q 946. 1 文献标识码: A

文章编号: 1001-0009(2005)03-0073-02

热激蛋白 Heat-Shock Protein(HSP) 又称热休克蛋白或应激蛋白(Heat-Stress Protein), 是细胞在应激原(如高温)刺激下所生成的一组蛋白质。HSP 广泛存在于各种生物体内, 从低等的原核生物到高等动植物均发现有 HSP 的存在。对植物而言, 一般指高于植物正常生长温度 8℃~12℃的条件下, 在植物体内合成的一些新蛋白<sup>[1]</sup>。目前人们普遍认为, 热激蛋白在植物体内的表达具有多样性, 不但在热刺激条件下表达, 在其它条件下如冻害期、种子的萌发期和成熟期均有相应的 HSP 表达, 且不同机体在同样胁迫条件下产生的 HSP 不同。大部分的热激蛋白现在被鉴定为分子伴侣, 其实它们本来就存在于细胞中, 在正常的细胞活动中发挥着重要的分子伴侣功能, 细胞的应激反应实际上是原有分子伴侣作用的放大<sup>[2-3]</sup>。因此, 深入了解 HSP 与植物抗逆性的关系, 能进一步揭示植物的抗逆生理, 为生产上降低逆境对植物的伤害有着非常重要的理论意义和实践意义。

## 1 热激蛋白的种类和细胞定位

热激蛋白是一组糖蛋白, 种类多, 分子量从 15 kD~110 kD 或更高, 定位于多种细胞器。目前描述的热激蛋白主要是在十二烷基硫酸钠-聚丙烯酰胺凝胶电泳上表现的分子量。根据同源程度及分子量大小, HSP 可分为: 100~110 kD 大分子 HSP 家族、HSP90 家族、HSP70 家族、HSP60 家族、及 18~30 kD 小分子 HSP 家族(sHSPs)和泛素等 6 个家族<sup>[4]</sup>。植物热激蛋白的显著特点是 sHSPs 相当多, 如大豆有 27 种分子量在 15~25 kD 之间的 sHSPs, 其中 6 种是增加合成, 21 种是诱导合成。已研究过的植物大多 sHSPs 都在 20 种左右。此外, 有些植物在特殊环境下还诱导产生大分子量的 HSPs, 如番茄的 HSP95、大麦的 HSP99、小麦的 HSP103、棉花的 HSP100、烟草的 HSP100 和 120、及大豆的 HSP110 等<sup>[4]</sup>。

有关热激蛋白各家族的功能, 目前研究得最为清楚的是 HSP70/DnaK 和 HSP60/GroE 家族, 参与植物的许多代谢调控过程, 在此不再详述<sup>[3]</sup>。此外, 的 HSP100 属诱导蛋白, 参

与蛋白质聚集物的分解和降解过程; HSP90 是组成型表达蛋白, 可通过影响蛋白质的结构或折叠调节细胞内的信号传导过程, 防止蛋白质的热变性和聚集; sHSPs 是热胁迫诱导蛋白, 防止热诱导的蛋白质聚集、促进变性蛋白质的复性和不可逆转的受伤蛋白质降解等。

植物热激蛋白可在种子、幼苗、根、茎、叶等不同器官中产生, 也可存在于组织培养条件下的愈伤组织以及单个细胞之间。它们在亚细胞的定位很复杂, 可定位于细胞的多种细胞器, 包括细胞核、细胞质、叶绿体、线粒体和内膜系统等各个部分, 还可存在于胞间隙和细胞壁中(表 1)<sup>[1]</sup>。不少 HSP 可与生物膜相结合, 它们很可能担当了防止膜蛋白变性和生物膜受热破解的功能。一般 HSP70 在生物体中分布于核和胞浆中, 热应激期间, 这些蛋白质主要在核和核骨架中蓄积和浓缩。低分子量的 HSPs(15~32kD)在细胞内的分布, 随生物体和细胞类型的不同而异。刘箭等对番茄花药中小分子热激蛋白基因的转录试验证实, 在发育的花药中除了有组成性表达的细胞质定位的 sHSP 外, 并首次发现线粒体定位的 sHSP 也有较强的组成性表达, 但却没有从发育的花药中检测到组成性表达的内质网定位的 sHSPmRNA。同时, 番茄花药中 sHSP 组成性表达强度还与品种有较大的关系。此外, HSPs 基因转录和 HSPs 合成在发育的种子、吸胀种子的糊粉层和萌发的胚中都能发生。

常见的几种植物热激蛋白(HSP)在细胞中的定位表

分类	分子量(kD)	细胞内定位
HSP90	92~95	高尔基体
HSP90	80	液泡
HSP70	68~74	细胞质和细胞骨架, 热激蛋白合成后迁移至细胞核及核仁
HSP60	60	内质网
小分子 HSP	15~27	热激后凝聚成胞质的颗粒

## 2 热激蛋白与植物的抗逆性

### 2.1 热激蛋白与植物的耐热性

随着全球气温的持续升高, 高温胁迫(Heat stress)对植物生长的影响也越来越大。热激蛋白的出现与细胞耐热潜力的发挥有关, 它的出现为植物提供了一种暂时的保护机制。热激条件下, 大部分植物正常蛋白合成受到抑制, 热激蛋白的合成开始出现, 如大豆、烟草、蚕豆、番茄、黄瓜、无花果等。但也有部分植物例外, 如玉米在 45℃时正常蛋白的合成仍不停止, 只是这个温度下合成的热激蛋白与 40℃及其余温度条件下合成的 HSPs 类型不同<sup>[1]</sup>。大量的研究表明, 高温下植物产生的热激蛋白可保护机体蛋白质免遭损伤或修复已受损伤的蛋白质, 从而对植物起保护作用, 热激蛋白的诱导形成能使植物获得耐热性。

高温胁迫时, 植物细胞在分子水平上最突出的反应是热激蛋白的表达。一般在热激处理后 3 min~5 min(分钟)内 HSP 的 mRNA 的合成量迅速增加, 20 min(分钟)时便可检测到新合成的 HSP。目前虽然还不清楚已检测到的几十种 HSPs 中, 是否每一种都和产生耐热性所必需, 但结合多年的研究, 已证实某些 HSPs 的确与植物体的抗热能力相关联。例如, 热激时 HSP70 迅速移向核内, 并在核仁和核质中积累; 在热激恢复时, 又回到细胞质, 具有保护细胞或机体免受损伤的作用。大豆 HSP(60kD 和 17kD)可阻止经热诱导的大豆



第一作者简介: 邵玲, 女, 1973 年生, 理学硕士, 讲师。现于广东省肇庆学院生物系工作, 主要从事植物生理学、细胞生物学的教学和科研工作。

\*基金项目: 肇庆学院教学研究项目, 项目编号 0337

收稿日期: 2004-11-29

幼苗溶质渗漏。番茄及其它植物高温下在细胞质聚集形成的热激颗粒能对蛋白质的合成机器起保护作用。另外,更有研究证实,用不能合成 HSP 的突变体、HSP70 合成受阻遏的细胞以及不能合成 HSP70 的细胞为材料,发现热激时这些细胞对热的敏感性增加甚至死亡。

小分子热激蛋白(sHSPs)是植物热激表达的主要产物。热激下大豆细胞形成高度有序的结构复合体,至少由 15 种 15 kD~18 kD 的 I 类 sHSPs 组成。尽管水稻、豌豆、绿豆合成的 sHSPs 的数量不同, pI 和分子量不一样,但都形成大小相近的 270 kD~310 kD 的复合体。这种复合体有高度的热稳定性、不受高盐浓度和去垢剂的影响,所以 sHSP 被认为是提高植物细胞抗热能力的重要原因之一。sHSPs 不仅有抑制细胞凋谢、促进细胞骨架形成等功能,还有保护电子传递链(线粒体 sHSPs)和光系统 II 的电子传递(叶绿体 sHSPs)等作用。如位于美洲土荆芥叶绿体内囊体腔的 22 kD HSP 被抗体中和后,光系统 II 的电子传递中断;但加入外源的这种 HSP 后,光系统 II 的热稳定性增加,受到热刺激后,光系统 II 的电子传递仍能完整而正常地进行。可见, sHSPs 与生物膜热稳定性有关。热锻炼过程中有大量的 sHSPs 表达,大量的 sHSPs 富集在膜组分中,与膜蛋白发生分子互作,阻止膜蛋白的变性,稳定细胞膜系统,防止生物膜发生热破碎现象,从而提高植物耐热性。

## 2.2 热激蛋白与植物的耐冷性

低温是植物区域性和季节性的主要生态限制因子,低温冷害同样是农业生产中常见的现象。人们在开始研究植物热激蛋白的早期就已经注意到低温诱导合成的某些蛋白可能与热激诱导产生的蛋白有关。后来对冷驯化(非冷害低温)和热激期间合成的蛋白进行比较,电泳结果表明它们很相似。进一步用蛋白质印迹法分析受冷激(Coldshock)的玉米,发现其积累了 HSP,并且既有高分子量的,又有低分子量的。该现象在大豆和菠菜中同样得到了证实:冷处理时大豆中编码 27 kDHSP 的 RNA 含量有较大的提高;菠菜冷驯化过程中积累的分子量为 79 kD 的蛋白质与 HSP 有很高的同源性。由此可见,虽然热激反应和冷驯化涉及不同的适应性反应,诱导产生自己独特的逆境蛋白,但不同逆境同样可以诱导相同的蛋白。随着研究的深入,低温诱导热激蛋白的现象进一步得到了证实, HSPs 和植物的耐冷性直接相关。

冷驯化使植物体内产生具有分子伴侣功能的热激蛋白。如马铃薯、甘蓝型油菜、水稻、菠菜等植物在冷胁迫时分别可检测到 sHSPs、HSP90、HSP110 和 HSP70 等系列热激蛋白的表达,部分热激蛋白还与细胞防脱水蛋白存在序列上的相似性,这能减轻冷胁迫对膜的损伤,减少溶质渗漏,抑制细胞脱水,从而增强了组织的抗冷性。另一方面,推测低温诱导的热激蛋白的功能可能是单独或者和其它 HSP 构成复合体参与把冷驯化中合成的多肽运输到质膜、核或细胞器中;也可能是发挥分子伴侣的功能,帮助冷胁迫造成的变性蛋白进行重新折叠,以恢复其活性。

一种逆境可以诱导植物对另一种逆境的抗性,近年来用热处理诱导植物抗冷性的现象日益受到人们重视,这在生产上特别是在提高采后果蔬的抗冷性上,具有重要的应用价值。

如绿熟的番茄在 36 °C、38 °C 或 40 °C 的培养箱中放置 3 d(天)后,在 2 °C 下贮藏 21 d(天)未发生冷害,但未经热处理的果实却表现出严重的冷害症状。又如油梨在 37 °C~38 °C 下处理 17 h~18 h(小时)后,抗冷性显著增强;在 38 °C 下处理 3、6、12 h(小时)以及 40 °C 处理 0.5 h(小时)后,可明显减轻油梨在 2 °C 贮藏期间的冷害,并且具有延迟成熟,延长贮后货架寿命的效果。许多其它采后果蔬上同样能观察到类似效果,如热水处理柑橘,热空气或热水处理芒果、黄瓜、甜椒、柿子等均可有效地减轻冷害的发生。由此可见,热激蛋白在增强植物耐冷性的研究上,已取得了较好的实际应用效果。

## 2.3 热激蛋白与植物的抗旱性

干旱逆境下作物热激蛋白表达的研究起步较晚,但目前已取得了一些进展。例如,水分胁迫时向日葵中可检测到 HSP176 和 HSP179 基因的表达,其 mRNA 表达水平与水分丧失程度呈正相关<sup>[20]</sup>。胞质 sHSPs 在复苏植物车前草(*C. plantagineum*)中组成性表达,但在不耐干旱的愈伤组织里则没有表达;当用外源脱落酸处理车前草后,其 sHSPs 大量增加。Albert 在 ABA 诱导燕麦悬浮培养细胞耐热性的研究中发现,ABA 诱导的一些热激蛋白(RAB 蛋白)与脱水蛋白和冷激蛋白有一定的同源性。这表明 HSP 对于干旱同样耐受,而且其表达可能受到脱落酸相关机制的调节。

干旱条件下新蛋白质的产生与水分胁迫的速度和程度有关。研究发现,水分胁迫可使玉米产生 HSP70,玉米胚轴在 -0.5~1.0 MPaPEG 溶液处理下,总的蛋白质合成明显减弱,其中有 5 种蛋白质消失,同时有 8 种新蛋白质产生,胁迫解除后,蛋白质合成又恢复到对照的模式。但也有不同的研究结果,Banham-Smith 等以每小时增加 -0.25 MPa 的胁迫处理玉米幼苗直到 -1.25 MPa,胚轴切段并不产生新的蛋白质。目前推测干旱诱导蛋白(含热激蛋白)可能有以下几个方面的作用:增强耐脱水能力;作为一种调节蛋白而参与渗透调节;保护细胞结构;分子伴侣的作用;制约离子吸收。

## 3 研究展望

综上所述,目前关于热激蛋白与植物的抗性研究和认识还处于初步阶段。植物体内热激蛋白的形成是一个比较复杂的过程,温度的改变是形成热激蛋白的主要因素,而其它相关逆境因素的胁迫也不容忽视。热激蛋白质一旦在体内形成,植物体就会尽快地适应外界环境,表现出很强的抗逆性。现有的研究大多数只限于热激蛋白适应逆境现象的发现,对其内在的发生机制缺乏较为深入、系统的研究,对其生物学特性及作用仍缺乏清晰的了解。因此,全面深入地认识热激蛋白的遗传机理,准确掌握热激蛋白在植物体内的理化性质及功能,将有助于了解植物对逆境的适应机制,有利于抗逆、抗病品种的选择和培育。

### 参考文献:

- [1] 陈忠,苏维埃,汤章城.豌豆热激蛋白 Hpc60 研究[J].植物学报,1999,41(10):1090~1093.
- [2] 向昀,李成琼,雷建军.热激蛋白与植物抗热性研究进展[J].北方园艺,1999(4):9~10.
- [3] 李守军,王洪斌.HSP70 研究进展[J].黑龙江畜牧兽医,2002(11):52~53.
- [4] 刘箭,庄野真理子.小分子热激蛋白基因在番茄花药中的转录[J].园艺学报,2001,28(5):403~408.