

DOI:10.11937/bfyy.201521050

水分胁迫下植物根系的蛋白质组学研究进展

刘 海 臣, 杨 文 军, 张 春 兰, 霍 红 雁, 高 颖, 张 继 星

(内蒙古民族大学 生命科学院, 内蒙古 通辽 028042)

摘 要:水分胁迫是非生物胁迫的重要因子之一,对植物的生长发育、新陈代谢和品质产量等产生重要的影响。水分胁迫下植物根系的蛋白质组学研究可以系统的揭示植物根系蛋白质的表达状况,从而深入了解水分胁迫下植物根系的基因表达调控机制、植物根系响应水分胁迫机理。该研究对植物根系在干旱和洪涝胁迫下蛋白质组学的研究进行了综述,探讨了干旱和洪涝胁迫下植物根系蛋白水平的动态变化,描述了特定蛋白网络及其相关应答机制。

关键词:蛋白质组学;水分胁迫;根系;应答反应

中图分类号:Q 946 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2015)21-0194-03

植物在生长发育过程中会受到各种不利的生物和非生物因子的影响,如干旱、洪涝、低温、高温、盐渍以及病虫侵染等。水分作为一种重要的非生物因素,对植物的生长发育有着重要影响。在正常生长条件下,根系从土壤中吸收水分和养分并运输到地上部分,从而维持细胞动态平衡。但是,当植物根系在水分胁迫条件下,这种平衡就会发生改变。植物根系感受这种逆境信号后,通过信号转导途径,调节细胞内抗逆性相关蛋白的表达,进而调整自身的生理状态或形态来提高其对逆境的耐受能力^[1]。

利用蛋白组学技术可以对蛋白质表达的种类、丰度、修饰状况、蛋白质相互作用和蛋白复合体组成进行系统研究,从而为水分胁迫下植物根系的基因表达调控机制、植物响应胁迫的机理研究提供新的突破口。在全球气候变暖、环境持续恶化的情况下,深入了解植物抗逆反应机制,对农业生产实践具有重要的指导意义。

1 植物蛋白质组学研究的兴起

蛋白质组学是对细胞或生物体全部蛋白质的系统鉴定、定量并阐释其生物学功能的学科。从 21 世纪初开始,随着高精度、高灵敏度和快速扫描质谱仪的出现和快速发展以及微量蛋白质组样品高效分离技术的进步,蛋白质组学获得了快速发展,并在生理过程与病理

机制研究等几乎所有生命科学研究领域得到了广泛的应用。目前,植物蛋白质组学在响应环境非生物胁迫方面的研究主要集中在盐分、干旱、水涝、高温和低温等方面,通过研究可以分析植物在不同胁迫因素下的调控机制和防御策略。从 1996 年世界上第一个蛋白质组研究中心(APAF)在澳大利亚成立,到 2001 年 Science 杂志把蛋白质组学列为热点研究领域,经历十几年的时间,国内外相继成立众多的蛋白质组学研究中心,蛋白质的鉴定、翻译后修饰、蛋白质功能的研究得到迅速发展。飞速发展的蛋白质组学技术为深入探讨非生物胁迫条件下植物代谢和调控机制提供了先进而全面的技术平台。植物适应胁迫的各个阶段所发生的生理代谢水平的改变在其蛋白质组构成中均能体现,高通量的植物逆境蛋白质组学研究不但能揭示逆境胁迫相关代谢应答机制,而且还能反映不同胁迫因子作用的特异性,因此,蛋白质组学的研究备受人们关注。近年来,蛋白质组学在植物响应逆境胁迫方面的研究取得许多成果,为深入研究植物对非生物胁迫的响应机制提供了重要信息。

2 水分胁迫下植物根系的蛋白质组学研究

2.1 干旱胁迫下植物根系的蛋白质组学研究

干旱是影响植物新陈代谢和植物生长发育的非生物胁迫因子之一,根系作为植物吸水的主要器官,在干旱胁迫应答中起了非常重要的作用。过去的十几年,人们已广泛采用比较蛋白质组学的方法研究根部参与抗旱应答机制,对各种抗旱应答的功能性蛋白进行了比较和分析。据报道,大豆^[2]、野西瓜^[3]和油菜^[4]在干旱处理 1 d 后,根部有丰富的碳、氮代谢相关蛋白如端粒酶、苹

第一作者简介:刘海臣(1973-),男,内蒙古通辽人,硕士,实验师,现主要从事植物抗逆生理与蔬菜栽培等研究工作。E-mail: liuhaichen3@126.com.

基金项目:国家自然科学基金资助项目(31260336)。

收稿日期:2015-07-23

果酸脱氢酶、 α -甘露糖苷酶、UDP-糖焦磷酸化酶、NADP-苹果酸酶、葡萄糖磷酸和 UDP-葡萄糖-6-磷酸脱氢酶等,这表明在胁迫期间根部释放了能量从而细胞间的活动得到了加强。同时,也观察到了根的生长速度有所增加,这可以由根生长相关的小 G 蛋白家族成员如 Ran GTP 酶的缺乏得到进一步证明^[3]。在干旱胁迫下,可以合成并储存高水平的渗透剂和跨膜水通道蛋白如液泡型 H^+ -ATPase 和质膜相关的阳离子结合蛋白^[5]。在干旱胁迫过程中,光合电子传递链明显受到抑制,结果活性氧(ROS)增多。为了清除 ROS 的有害影响,ROS 的清除剂在干旱条件下被诱导产生。包括从蛋白质组研究中观察到的脱水蛋白、脱氢抗坏血酸还原酶、醌还原酶、 α -谷氨酰半胱氨酸合成酶和谷胱甘肽-S 转移酶,这些在大豆^[6]、野西瓜^[3]、番茄^[7]、向日葵^[8]和其它植物物种^[9]的研究中都有发现。此外,在干旱胁迫下糖用甜菜^[10]、小麦^[11]和野西瓜^[3]的根部检测到了一些分子伴侣,如 HSP70、HSP60 等热休克蛋白。这些热休克蛋白具有通过防止非活性蛋白质的聚集和折叠来保护根部细胞的作用^[12]。

从一些蛋白质组学数据表明,不同植物根部应答干旱胁迫机制是基本相似的。例如,在干旱胁迫的油菜籽苗中^[4]和西瓜根系中^[3]检测到了蛋白水解酶的增多。但如果干旱条件一旦被解除,植物就进入恢复阶段,其特征可以通过蛋白质组学技术来测定。例如,在干旱条件解除后的大豆幼苗中可以观察到肌动蛋白异构体水平的增加^[2],肌动蛋白可以参与或修复破损细胞膜。在干旱的恢复阶段,根部细胞壁的结构也发生了改变。其中,在干旱诱导的野生西瓜^[3]和玉米^[13]根系发现,木质素生物合成有关的蛋白质如咖啡酰辅酶 A-O-甲基转移酶和过氧化物酶增多。木质素的增加可以增强细胞壁强度,从而防止土壤中根的干燥^[3]。此外,细胞壁特性的改变还用于减少细胞脱水,从而植物可以抵抗干旱。

2.2 洪涝胁迫下植物根系的蛋白质组学研究

排水不良的土壤发生强降雨或持续降雨易导致洪涝灾害,洪涝对植物生长会产生严重影响,尤其是在早期生长阶段。大豆、小麦、大麦和玉米属于洪涝敏感性植物,而水稻是洪涝耐受性植物。由于洪涝胁迫下易形成缺氧环境,进而影响植物有氧呼吸,由于蛋白翻译过程需要能量,所以蛋白质的合成受阻^[14]。为了应付洪涝胁迫,植物需要在基因表达和蛋白质水平上作出应答反应。

洪涝胁迫下的植物蛋白质组学研究已经鉴定出了许多差异调节蛋白,这为深入了解洪涝胁迫应答机制提供了有利证据。根部应答洪涝胁迫的早期会使参与初级代谢和次级代谢的相关蛋白质的丰度发生改变。例

如,糖和多糖(UDP-葡萄糖脱氢酶,UGP, β -葡萄糖苷酶)初级代谢的几类蛋白质、氨基酸(天冬氨酸转氨酶)、并脂类(脂肪氧化酶)都可以在洪涝胁迫下诱导产生^[14]。相反,酚类合成酶如 ISO 类黄酮合成酶、二氢还原酶、丙氨酸氨解酶、6-羟基酮合成酶等丰度降低。有人在大豆苗中发现,次生代谢相关蛋白质如腺苷甲硫氨酸合成酶、咖啡酸-3-O-甲基转移酶在洪涝胁迫下也发生了降低^[14]。

洪涝胁迫下,活性氧的产生会受到抑制,因此,ROS 清除剂,如过氧化物酶、抗坏血酸过氧化物酶和超氧化物歧化酶,在洪涝胁迫下丰度会降低。涉及蛋白水解、蛋白折叠的相关蛋白质丰度会变高,例如,充当分子伴侣的一类热休克蛋白可以保护蛋白质聚集、易位、横跨膜、组装、拆卸或新生链多聚体蛋白质复合物、溶磷脂靶向蛋白常染色体或蛋白酶体降解^[15]。此外,小麦根部的疾病防御性蛋白,如糖化多肽、 α 淀粉酶、 α 枯草杆菌蛋白酶抑制剂和几丁质酶的丰度均在洪涝胁迫下加强^[16]。其中, α 淀粉酶/枯草杆菌蛋白酶抑制剂除了防御非生物胁迫,还能抵御微生物^[17]和几丁质酶的胁迫^[18]。这些参与蛋白折叠和降解的蛋白质在根部丰度变高,表示植物在逆境条件下会立即进行应答反应。

根系在洪涝胁迫后的恢复阶段也可以通过蛋白质组学研究得到一些信息。在根部恢复期间,通过 dDTP-葡萄糖-4-6-脱水反应产生脱氧糖可以促进细胞壁的生物合成^[19]。在洪涝胁迫时相关的次级代谢蛋白,如蛋白质-S 腺苷甲硫氨酸合成酶的丰度降低了,但是在恢复期丰度却上升了,这表明它们在洪涝胁迫过程中会促进代谢以克服洪涝影响^[20]。信号分子的蛋白水平如磷脂酰乙醇胺结合蛋白或 PEBPs 在洪涝恢复阶段也得到增强。

3 总结与展望

从水分胁迫下植物根系的蛋白质组学研究中,了解了参与水分胁迫应答蛋白质的重要信息。发现了相关的分子或细胞机制,干旱胁迫条件下,跨膜离子通道蛋白的丰度会更高,而这种现象在洪涝胁迫条件下没有观察到。活性氧清除剂在干旱胁迫的根部可以检测到丰度增高,相反,活性氧清除剂在洪涝胁迫下丰度却很低。

综上所述,植物根系响应和抗击水分胁迫是一个复杂的生理过程,涉及蛋白和基因多个网络的变化,人们利用蛋白质组学方法和技术在此方面作了大量的研究,增进了人类对植物根系应答水分胁迫机制的认识和了解。但这方面的研究还处于初级阶段,多数文献报道的是植物根系在干旱、洪涝胁迫下至少 24 h 后的蛋白质组变化。但是在 0~24 h 植物根系的蛋白质组变化却仍有待探索。因为蛋白质是动态变化的,而大多数发表的

蛋白质组学研究只是集中在单一时间点上,因此需要发展更精细巧妙的技术探索其动态变化。蛋白质组学的方法和技术虽然在植物根系研究中取得了一定成果,但是本身技术上的一些不足还需不断优化和改进。相信将来从基因到蛋白再到细胞等多层次揭示植物根系抗逆机制的同时,也能促进逆境胁迫植物种植和育种工作的发展。

参考文献

- [1] 阮松林,童建新,赵杭苹. 植物响应逆境胁迫蛋白质组学研究进展[J]. 杭州农业科技,2007(2):15-18.
- [2] MOHAMMADI P P, MOIENI A, HIRAGA S, et al. Organ-specific proteomic analysis of drought-stressed soybean seedlings[J]. Journal of Proteomics,2012,75(6):1906-1923.
- [3] YOSHIMURA K, MASUDA A, KUWANO M, et al. Programmed proteome response for drought avoidance/tolerance in the root of a C3 xerophyte (wild watermelon) under water deficits[J]. Plant and Cell Physiology,2008,49(2):226-241.
- [4] MOHAMMADI P P, MOIENI A, KOMATSU S. Comparative proteome analysis of drought-sensitive and drought-tolerant rapeseed roots and their hybrid F₁ line under drought stress[J]. Amino Acids,2012,43(5):2137-2152.
- [5] ASHOUB A, BECKHAUS T, BERBERICH T, et al. Comparative analysis of barley leaf proteome as affected by drought stress[J]. Planta,2013,237(3):771-781.
- [6] ALAM I, SHARMIN S A, KIM K H, et al. Proteome analysis of soybean roots subjected to short-term drought stress[J]. Plant and Soil,2010,333(1-2):491-505.
- [7] MITTOVA V, GUY M, TAL M, et al. Salinity up-regulates the antioxidative system in root mitochondria and peroxisomes of the wild salt-tolerant tomato species *Lycopersicon pennellii* [J]. Journal of Experimental Botany,2004,55(399):1105-1113.
- [8] GHAFARI M, TOORCHI M, VALIZADEH M, et al. Differential response of root proteome to drought stress in drought sensitive and tolerant sunflower inbred lines[J]. Functional Plant Biology,2013,40(6):609-617.
- [9] LU Y, LI N, SUN J, et al. Exogenous hydrogen peroxide, nitric oxide and calcium mediate root ion fluxes in two non-secreter mangrove species subjected to NaCl stress[J]. Tree Physiology,2013,33(1):81-95.
- [10] WEBB K M, BROCCARDO C J, PRENNI J E, et al. Proteomic profiling of sugar beet (*Beta vulgaris*) leaves during rhizomania compatible interactions[J]. Proteomes,2014,2(2):208-223.
- [11] DEMIREVSKA K, SIMOVA-STOILLOVA L, VASSILEVA V, et al. Drought-induced leaf protein alterations in sensitive and tolerant wheat varieties[J]. Gen Appl Plant Physiol,2008,34(1-2):79-102.
- [12] SAIBIL H. Chaperone machines for protein folding, unfolding and disaggregation[J]. Nature Reviews Molecular Cell Biology,2013,14(10):630-642.
- [13] DEGENHARDT B, GIMMLER H. Cell wall adaptations to multiple environmental stresses in maize roots[J]. Journal of Experimental Botany,2000,51(344):595-603.
- [14] NANJO Y, SKULTETY L, ASHRAF Y, et al. Comparative proteomic analysis of early-stage soybean seedlings responses to flooding by using gel and gel-free techniques[J]. Journal of Proteome Research 2010(9):3989-4002.
- [15] 孙锋,王云生. 盐胁迫下 AM 菌侵染的棉花幼苗根系蛋白质组分析[J]. 核农学报,2012,26(1):170-175.
- [16] KONG F J, OYANAGI A, KOMATSU S. Cell wall proteome of wheat roots under flooding stress using gel-based and LC MS/MS-based proteomics approaches[J]. Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Proteins and Proteomics,2010,1804(1):124-136.
- [17] YAMASAKI T, DEGUCHI M, FUJIMOTO T, et al. Rice bifunctional α -amylase/subtilisin inhibitor:cloning and characterization of the recombinant inhibitor expressed in *Escherichia coli* [J]. Bioscience, Biotechnology and Biochemistry,2006,70(5):1200-1209.
- [18] TENA G, BOUDSOCQ M, SHEEN J. Protein kinase signaling networks in plant innate immunity[J]. Current Opinion in Plant Biology,2011,14(5):519-529.
- [19] CHEN F, LIN L, WANG L, et al. Distribution of dTDP-glucose-4,6-dehydratase gene and diversity of potential glycosylated natural products in marine sediment-derived bacteria[J]. Applied Microbiology and Biotechnology,2011,90(4):1347-1359.
- [20] SENGUPTA D, KANNAN M, REDDY A R. A root proteomics-based insight reveals dynamic regulation of root proteins under progressive drought stress and recovery in *Vigna radiata* (L.) Wilczek[J]. Planta,2011,233(6):1111-1127.

Research Progress on Proteomics of Plant Roots Under Water Stress

LIU Haichen, YANG Wenjun, ZHANG Chunlan, HUO Hongyan, GAO Ying, ZHANG Jixing

(College of Life Sciences, Inner Mongolia University for Nationalities, Tongliao, Inner Mongolia 028042)

Abstract: Water stress is one of important factors in abiotic stress, which has a significant impact on plant growth, metabolism, quality and yield. Plant root proteomics can systematically reveal the protein expression level, under water stress plant root gene regulatory mechanism and its adaptive response can be deeply understood. This study elaborated proteomics research of plant root on drought and flood stress, explored the root protein dynamic change under the above condition and described specific protein network and its associated response mechanism.

Keywords: proteomics; water stress; root; adaptive response