

植物铁蛋白与植物发育

宁春红, 杨东鹤, 蔡秋艺, 毛文艳, 郭长虹

(哈尔滨师范大学生命与环境科学学院, 哈尔滨 150080)

摘要: 植物铁蛋白是一类铁贮存蛋白, 可以贮藏可溶、无毒和生物体可以利用形式的铁。简要介绍了植物铁蛋白在植物发育方面的作用。

关键词: 铁; 铁蛋白; 植物发育

中图分类号: Q 946 文献标识码: A 文章编号: 1002-2767(2007)04-0103-02

Plant Ferritin and Plant Development

NING Chun-hong YANG Dong-he, CAI Qiu-yi, MAO Wen-yan, GUO Chang-hong

(College of Life and Environment Sciences, Harbin Normal University, Harbin 150025)

Abstract: Plant ferritin, an iron storage protein, can store the iron in a non-toxic and bio-available form. This paper introduced the effect of plant ferritin on plant development.

Key words: iron; ferritin; plant development

铁蛋白是一种铁贮存蛋白, 广泛存在于动物、植物和微生物中。植物铁蛋白主要积累在非绿色质体中, 如: 前质体、黄化质体、造粉质体、芽、根的顶部、种子或豆科植物的根瘤等特异组织中, 可以贮藏可溶、无毒和生物体可以利用形式的铁, 在植物发育过程中发挥重要作用^[1]。本文对这一领域的研究进展作一介绍。

1 植物铁蛋白的结构及其在植物发育过程中的作用

在单子叶植物和双子叶植物中已克隆了一些编码铁蛋白的 cDNA 序列, 证实植物铁蛋白由 24 个亚单位组成, 每个亚单位包括一个 4 重 α 螺旋对称轴, 其中第 5 个螺旋与轴成 60° , 形成一个中空的蛋白质外壳。在其结构的空腔中可储存 4 500 个铁原子^[2]。植物铁蛋白亚基的 N-末端含有一个额外序列——突出肽(extension peptide), 含一个 α 螺旋, 位于蛋白质外壳的外表面, 可能是铁蛋白与其环境间进行铁交换的通道。在体外铁交换的过程中, 这

个突出肽是自由基裂解的位点, 并且在体内可能导致铁蛋白的降解。自由基的破坏已显示出蛋白酶解的高敏感性, 经突变体分析确认突出肽在维持铁蛋白的蛋白质稳定中起作用。植物铁蛋白亚单位的 C-末端与动物铁蛋白虽无序列同源性, 但也是 α 螺旋对称, 这种螺旋与蛋白质外壳的通道形成有关, 动物中这些通道由疏水残基组成, 植物中它们可能是亲水的, 参与铁核与壳外部之间铁的交换^[3]。

植物铁蛋白在植物体种子形成、叶片衰老或环境中铁的过量积累方面有着重要功能, 它可以在种子萌发或质体绿化过程中释放铁, 从而调节植物对铁的吸收和释放。而细胞内铁的浓度可以通过对其吸收和储存两个水平上进行严格控制。此外, 利用铁蛋白基因进行的转基因植物研究表明, 铁蛋白基因不仅能提高转基因植物中铁的含量, 而且在这种转有铁蛋白基因的植株后代中可大量积累铁蛋白, 从而可以对一些真菌的感染、病毒引起的坏死等表现出抗性, 保护细胞免受因各种环境胁迫而导致

收稿日期: 2006-09-30

基金项目: 黑龙江省自然科学基金资助项目(C2005-07); 哈尔滨市学科后备带头人项目(2005AFXJ016); 黑龙江省青年基金资助项目(QC05C60); 哈尔滨师范大学大学生科技创新科研项目(2006041)

第一作者简介: 宁春红(1986-), 女, 黑龙江依兰县人, 学士, 主要从事植物遗传学研究。

通讯作者: 郭长虹, 博士, 教授, 主要从事植物遗传学研究。Tel: 13936622308; E-mail: kaku3008@yahoo.com.cn.

的细胞氧化性损伤^[4]。

用电子显微镜观察铁富集的铁蛋白分子,能清晰地看见植物铁蛋白存在于各种发育器官和组织中,如种子、幼苗和根的顶部以及植物导管细胞、维管形成层、生殖细胞和衰老的细胞中,植物铁蛋白积累在种子的细胞质和胚轴中,而在绿色器官根和叶中含量很低,通过实验表明,在种子萌发的前几天发现有铁蛋白的降解及释放,在分生层的细胞质中和冬眠的马铃薯块茎的叶原基中,当芽露出时铁蛋白消失。黄化质体中铁蛋白的存在和叶绿体中铁蛋白的缺乏证明了黄化过程中铁蛋白中的铁被用于含铁蛋白酶的合成,有关实验已经证明种子中的铁有20%~30%来自于储存在绿色器官中铁的重新移动,这种铁的流动性质发生在韧皮部,它与衰老叶片中铁蛋白的积累有关,而在含铁的衰老叶片中,叶绿体解体并且被破坏掉,在韧皮部能观察到铁蛋白,除光合作用外,铁在含铁的蛋白,如豆血红蛋白和固氮酶的氮固定中也起非常重要的作用,铁蛋白积累在大豆根瘤中,与固氮有关,因此,叶或根瘤中的铁蛋白可作为最初的铁储存库,植物铁蛋白是铁流进植物组织的细胞内缓冲液^[5]。

2 植物铁蛋白与铁

铁蛋白是一种长期贮存铁的重要蛋白质,而铁在植物的生长发育过程中有着重要作用。植物在生长发育过程中需要从土壤中吸收二价形式铁。铁有两个重要功能,一是某些酶和许多传递电子蛋白的重要组成,二是调节叶绿体蛋白和叶绿素蛋白的合成,铁不仅是氧化还原体系中血红蛋白和铁硫蛋白的组分,还是许多重要氧化酶的组分,又是固氮酶中铁蛋白和钼铁蛋白的金属成分,在生物固氮中起重要作用,对叶绿体蛋白如基粒中的结构蛋白合成起重要作用,光合链中的铁硫蛋白和铁氧化蛋白都是含铁蛋白,参与了光合作用中的电子传递。豆科植物根瘤中血红蛋白也含铁蛋白,与固氮有关。此外,铁在碱性土壤中或石灰土壤中易形成不溶性化合物而使植物缺铁,铁元素饥饿容易引起植物缺绿,使植物幼芽、幼叶发黄甚至变为黄色而下部叶片仍为绿色,然而在有氧气存在的条件下,铁是不溶且有毒的,通过缩减氧中间体产生的自由基是生物有机体使用这种元素的主要问题。由于不能移动位置,植物主要依赖它们所处的环境,而且要严格控制铁的吸收量。铁在各器官间的转运和储存,确保了植物能够最好地生长,而不会产生铁缺乏或铁中毒^[6]。

铁蛋白在分生区和叶的基部合成,在芽的发育

过程中消失,所有观察结果表明铁蛋白是光合作用所需的含铁蛋白的早期发育阶段铁的来源,植物铁蛋白在发育晚期的新合成可能与破坏光合作用的器官,铁储存这两个过程中铁的分解有关。铁蛋白也是一种长期储存铁的重要蛋白,豌豆种子中储存大量铁,且在种子发育早期根对铁的吸收量会逐渐增加,铁因此从营养器官被移动到种子中。此外,在种子萌芽时铁蛋白会降解,并且在这个过程中释放的铁被用于幼苗的生长。通过观察可知,当用抗坏血酸或光诱导纯的豌豆种子铁蛋白释放铁时,就可检测到铁蛋白的降解,这种降解可解释为铁蛋白释放铁,铁自由基分解改变了蛋白外壳的结构,从而导致蛋白质被蛋白酶降解^[2]。

3 植物铁蛋白基因表达的铁依赖型调控

通过比较铁蛋白亚基的氨基酸序列,发现植物铁蛋白和动物铁蛋白来自共同的祖先。但是,在这两个物种内,铁蛋白被定位在不同的区域,植物铁蛋白定位在质体中,而动物铁蛋白定位在胞质中。动物细胞中,对铁发生反应的铁蛋白调控主要发生在翻译水平上。已经在动物铁蛋白的 mRNA 的 5'非翻译区发现一种叫铁调控元件(IRE)的特殊结构。与动物不同,在任何已知的植物铁蛋白 mRNA 序列的 5'非翻译区中都没有发现 IRE 序列。这说明在植物和动物的细胞中,通过铁来进行铁蛋白合成的调控的机制是不同的^[7]。

为了研究这些调控机制,人们观察了植物中铁超载对铁蛋白基因表达的影响。由于叶绿素缺乏和光合作用受损,植物会因铁饥饿而导致失绿症。在这种情况下,将会激活根的铁吸收系统,增加铁的吸收量和维持生理活动的完整。通过向铁饥饿植株的培养基中添加过量的铁,使大量铁进入植物体内,这种铁在3 h被转运到叶中来恢复叶绿体的基本光合作用。这个回绿的过程需要24~48 h,铁蛋白被用做合成含铁蛋白所需的铁离子缓冲液和暂时贮存铁的场所。而且,已经证实给悬浮培养的铁饥饿的大豆细胞再次供给铁可在转录水平上诱导铁蛋白 mRNA 的积累。

对植物激素脱落酸(ABA)敏感的基因也在铁处理过的处于铁饥饿状态的玉米幼苗中表达。这就表明,铁蛋白合成的转导途径可能需要 ABA 的参与。实际上,玉米幼株铁的超载使根与叶中脱落酸的富集增加了5倍,随着外源脱落酸的施加,铁蛋白 mRNA 丰度也增加。脱落酸缺乏突变的实验验证

(下转 114 页)

3.4 提高办学人员素质,加强教师队伍建设

当今市场行业竞争是行业人员素质的竞争。一个高水准的行业应该有高水平的、高素质的业内人士,它的人员必须具备丰富的阅历、较好的心力、较高的学历和较强的能力。农广校想发展,必须抓好自己的体系建设。办学人员必须在“四力”上下工夫。努力学习,不断提高自己,使自己适应社会的竞争。要研究农广校的教育,研究它的历史,它的现状和它的将来,形成一个先进的办学理念并以此指导农广校办学方向。

黑龙江省教育部门出台的《十一五中等职业学校教师提高计划》强调:将大力提升职业教育师资队伍专业化水平,以培训在职教师和新任专业教师为重点。教师队伍建设是和办学人员一样,除了具有“四力”外,还要具备基本知识、基本理论和基本技能,要有社会知识。要不断学习,充实自己,让新的科技知识和新的社会知识伴随自己,使自己达到“双师型”教师要求。并不断地将自己的所学传递给农民工。这样才能够提高农广校教学质量,扩大农广

校声誉,为农广校发展壮大打下坚实的基础。

2006年12月5日中央经济工作会议提出“坚持以发展农村经济为重点,扎实推进社会主义新农村建设”,“坚持以人为本,不断促进社会和谐”。2007年“两会”提出大力发展职业教育年。农广校应该抓住这次政策,在好的形势下,加快发展。在稳固现有的办学规模基础上,大力发展适应社会须求的技术型农民技工。以利于提高农广校声誉,扩大农广校社会影响,强化农广校的队伍建设,巩固农广校的事业。对农村城镇化做一份贡献。为建设更高水准的小康社会,为建设“各尽其能、各得其所而又和谐相处的局面”发挥农广校在职业教育工作的作用。

参考文献:

- [1] 王凤秋. 教师职业能力[M]. 哈尔滨:东北林业大学出版社, 2007: 4-6; 88-91
- [2] 郑巍. 教育学教程[M]. 哈尔滨:东北林业大学出版社, 2007: 4-6; 170-175
- [3] 吴晓云, 许晖. 市场营销管理[M]. 天津:天大出版社, 2004: 73-85.

(上接 104 页)

了脱落酸实际上参与过量铁的诱导的铁蛋白的合成。类胡萝卜素是脱落酸合成的前提,玉米突变(Vp2)是类胡萝卜素生物合成中脱落酸的缺失导致的,在这一突变中,铁蛋白的 mRNA 的丰度大幅下降,说明了脱落酸参与铁—铁蛋白积累相对应的途径。然而,脱落酸的补充和铁施加表明,单独施加脱落酸不能引起对应铁的铁蛋白 mRNA 丰度的增加,这暗示还存在另外一个途径。现已克隆两个玉米铁蛋白 FM₁和 FM₂的 cDNA,可运用特异性探针区分这两个基因的转录物,FM₂的 mRNA 的积累与铁和脱落酸的施加相对应,FM₁mRNA 水平只因施加铁而增加,证明脱落酸独立途径是必需的^[8]。

4 小结

铁蛋白是植物贮存铁的主要形式。由于铁可调节植物铁蛋白的合成^[9],因此铁蛋白对于研究植物铁代谢具有重要意义。目前,对于铁蛋白在植物生理中所起的作用仍然知之不多,很多有关铁蛋白在植物发育过程中的作用关系仍有待于深入研究。对植物不同发育阶段铁蛋白家族的各类成员进行表达分析,是研究和确定这些蛋白在植物生理学中所起作用的必要手段。

参考文献:

- [1] Andrews SC, Arosio P, Bottke W, et al Structure, function and e-

volution of ferritins [J]. J Inorg Chem, 1992, 47: 161-174

- [2] Harrison P M, Arosio P. The ferritins: Molecular properties, iron storage function and cellular regulation [J]. Biochim Biophys Acta, 1996, 1275: 161-203.
- [3] Van Wuytswinkel O, Savino G, Briat J F. Purification and characterization of recombinant pea-seed ferritins expressed in Escherichia coli: influence of N-terminus deletions on protein solubility and core formation in vitro [J]. Biochem, 1995, 305: 253-261.
- [4] Deak M, Horvath GV, Davletova S, et al Plants ectopically expressing the iron binding protein, ferritin, are tolerant to oxidative damage and pathogens [J]. Nat Biotechnol, 1999, 17(2): 192-196
- [5] Joseph Seckbach. Studies on the deposition of plant ferritin as influenced by iron supply to iron-deficient beans [J]. Ultrastructure Res, 1968, 22: 413-423.
- [6] 何念祖. 植物的铁营养 [J]. 土壤学进展, 1980, 14(1): 19-23.
- [7] Kohler SA, Menotti E, Kuhn LC. Molecular cloning of mouse glycolate oxidase. High evolutionary conservation and presence of an iron-responsive element-like sequence in the mRNA [J]. Biol Chem, 1999, 274(2): 2401-2407
- [8] Fobis-Loisy I, Liron K, Lobreaux S, et al. Structure and differential expression of two maize ferritin genes in response to iron and abscisic acid [J]. Eur Biochem, 1995, 232 (3): 609-619
- [9] Lobreaux S, Massenet O, Briat J F. Iron induces ferritin synthesis in maize plantlets [J]. Plant Mol Biol, 1992, 19 (4): 563-575.