

叶绿体运输蛋白的转运方式和运输机制研究

褚佳辰¹, 刘 梭², 周 峰², 华 春², 王仁雷³, 张边江², 贲爱玲²

(1. 南京晓庄学院 生物化工与环境工程学院, 江苏 南京 211171; 2. 南京晓庄学院 行知学院, 江苏 南京 211171; 3. 江苏教育学院, 江苏 南京 210013)

摘要:叶绿体的空间结构有 6 个区隔:外膜、膜间隙、内膜、基质、类囊体膜和类囊体腔。重点介绍了运输蛋白的跨外膜转运和跨内膜转运的运输机制,分别在叶绿体外膜易位子 TOC 和内膜易位子 TIC 的协助下实现跨膜转运。同时,介绍了分子伴侣的作用,它可提供前体蛋白运输的动力。

关键词:叶绿体;运输蛋白;分子伴侣

中图分类号:Q732

文献标识码:A

文章编号:1002-2767(2011)12-0025-02

叶绿体的祖先是古老的光合细菌,被原始真核生物吞噬并保留,形成共生体。在长期的生命进化过程中,共生体逐渐演变为能进行光合作用的自养真核生物。根据内共生起源学说,叶绿体可能起源于早期的原核生物蓝细菌。叶绿体是一种由内生蓝细菌转化来的,叶绿体由磷脂双分子膜环绕,这种双层的膜被认为是由古代蓝细菌的内外膜演化而来。叶绿体的基因组和独立生存的蓝细菌相比已经较大幅度地退化,但是存留下来的部分仍然显示了它们之间的联系。在进化过程中,当细菌基因转移到细胞核中时,相应的蛋白又会转运回原来的细胞器中。由于质体的大部分遗传信息从其原核基因组转移到真核细胞内,其自主性丧失。叶绿体行使功能所需要的蛋白质须由核基因编码,并在胞质中合成。这个过程中,叶绿体运输蛋白的作用就显得尤为重要。叶绿体大约含 2 000~2 500 种蛋白,叶绿体基因组编码的不足 100 种,因此大量的蛋白质也是由核基因编码,在细胞质中合成,然后定向转运到叶绿体。转运至叶绿体后,叶绿体才能实现其各种功能。因此,研究叶绿体运输蛋白的跨膜转运具有重要意义。叶绿体运输蛋白的整个过程都需要调控,从早期的前体蛋白到后期的定位过程以及氧化还原调控,研究叶绿体运输蛋白的作用机制和调控方式,

对于探讨叶绿体的生物发生,光合器官的建成和功能以及真核生物的起源和进化等都具有重要的意义,并且具有潜在的应用前景^[1]。

1 叶绿体的结构

叶绿体有 2 层膜,此外,还有 1 层独立的类囊体膜,上面有光合膜蛋白复合体。它们形成了 6 个区隔:外膜、膜间隙、内膜、基质、类囊体膜和类囊体腔。因此叶绿体的蛋白转运途径比线粒体更复杂一些。叶绿体运输蛋白质需要经过 3 个障碍,到达叶绿体、通过叶绿体的外膜和内膜、正确的定位和装配。而类囊体蛋白还要跨过类囊体膜到达类囊体腔,一共要通过 3 层膜,即外膜、内膜和类囊体膜。

2 跨叶绿体外膜转运

定位于叶绿体蛋白质新生肽链的 N 端或 C 端,约 4 kDa 的肽段。起引导作用,使新生肽链能正确地定位。进入叶绿体后,此肽段被切除。叶绿体外膜上负责转运的蛋白简称 TOC,在叶绿体外膜易位子 TOC 的协助下,前体蛋白通过外膜,到达膜间区域(见图 1)。TOC 复合物中最重要的部分是 TOC 核心复合物,大小约为 500 kDa,主要由 3 种不同的蛋白组成:Toc159、Toc34 和 Toc75^[2]。通过对拟南芥的基因组分析发现,拟南芥编码的 Toc34 亚基有 2 种,Toc33 和 Toc34;Toc159 亚基有 4 种,Toc159、Toc132、Toc120 和 Toc90。Toc159 和 Toc34 定位的外膜通过它们的 C 末端,而它们的大 N 末端与 GTP 结合位于叶绿体表面。Toc75 镶嵌在膜中,TOC 通道主要由该蛋白构成。对 Toc75 的氨基酸进行比较序列分析发现该蛋白包含多条可跨膜的 β 链,形成桶状结构,构成一个膜通道,使得未折叠的前体

收稿日期:2011-07-18

基金项目:江苏省高等教育教改重点资助项目(2011);江苏省高等学校大学生实践创新训练计划资助项目(2011);江苏省植物生理学精品课程建设资助项目(2010);江苏省现代教育技术研究重点资助项目(2010)

第一作者简介:褚佳辰(1991-),男,江苏省靖江市人,在读学士,从事动植物检疫研究。

通讯作者:周峰(1978-),男,山东省淄博市人,博士,讲师,从事植物生理生化研究。E-mail:zfibcas@163.com。

蛋白可以通过该通道穿越叶绿体外膜。

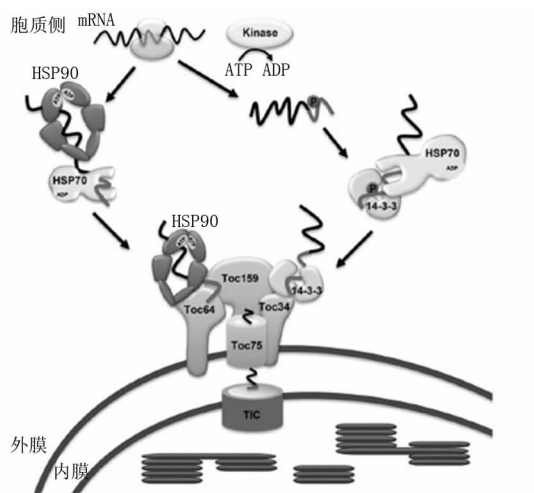


图1 叶绿体蛋白运输路径的组成

3 跨叶绿体内膜转运

内膜上负责转运的蛋白叫做 TIC,在叶绿体内膜易位子(TIC)的转运下通过叶绿体内膜到达基质。已经鉴定出有 Tic20、Tic21、Tic22、Tic32、Tic40、Tic55、Tic62 和 Tic110(见图2)。Tic22 参与 TOC 和 TIC 蛋白复合体的活性调节和前体蛋白的识别。Tic20、Tic21 和 Tic110 形成跨内膜的通道。Tic110 和 Tic40 以及分子伴侣 Hsp93 和 Hsp70 形成运输马达,驱动蛋白质运输。Tic32、Tic55 和 Tic62 参与 TIC 蛋白复合物的调节^[3-4]。

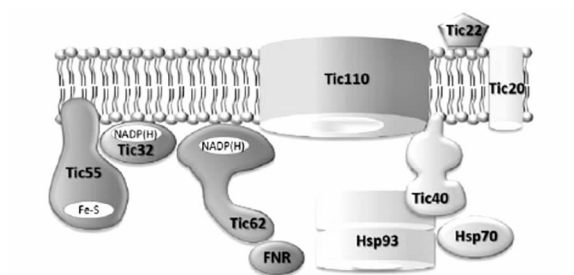


图2 TIC 运输体系示意图

4 运输机制

叶绿体运输蛋白转运可以分为3个阶段。第1阶段是可逆过程,并不需要 ATP 或 GTP,包括蛋白与蛋白以及蛋白与膜脂的交互作用。这一阶段发生了膜蛋白与叶绿体糖脂的相互作用,以及 TOC 受体的结合。第2阶段包括早期运输和中间运输体的形成,是不可逆的,需要低浓度的 ATP 和

GTP。GTP 主要是供给中间运输体 Toc159 和 Toc34 GTPases 使用。在这个过程,运输蛋白会穿越外膜,并与 TIC 复合体相互作用。第3阶段是完全的跨内膜运输,需要高浓度的 ATP 但不需要 GTP。在这个过程,前体蛋白被加工成成熟形式,运送到细胞器中。大量 ATP 的使用是为了供给位于基质侧的分子伴侣作为运输马达^[4]。

5 分子伴侣

分子伴侣是一类辅助蛋白分子,主要参与生物体内新生肽的运输、折叠、组装、定位以及变性蛋白的复性和降解^[5]。细胞质 Hsp70 和 14-3-3 可能在蛋白质转运的早期阶段,尤其是在将前体蛋白导向叶绿体外膜上的受体时,发挥很重要的作用。大多数叶绿体的前体蛋白都会结合热激蛋白 Hsp70。离体试验表明,Hsp70 可以促进前体蛋白向叶绿体的转运。膜间的 Hsp70 和 Hsp93 的作用可能是使正在被转运的蛋白不发生折叠和适合运输的状态,它也可能提供前体蛋白运输的动力。叶绿体基质中的分子伴侣的作用是借助蛋白的重新折叠和释放,产生牵引力将前体蛋白拉进叶绿体基质中。此外,14-3-3 蛋白会与 Hsp70 协同作用,14-3-3 蛋白家族在真核细胞中广泛表达并高度保守,它们主要以二聚体形式存在,可以同时与两个靶蛋白或一个靶蛋白的两个结构域相互作用。14-3-3 二聚体能结合在 RubisCo 的小亚基上以及其它前体,结合位于 14-3-3 的磷酸化位点上^[6]。

参考文献:

- [1] 贾婧婧,潘小军,张敏,等. 叶绿体的遗传进化[J]. 生物学通报,2011,44(11):7-9.
- [2] 曾喆,胡勇,刘祥林. 叶绿体蛋白转运的机制[J]. 山西师范大学学报:自然科学版,2010,24(2):74-79.
- [3] Aronsson H, Jarvis P. The chloroplast protein import apparatus, its components, and their roles[M]// Sandelius A S, Aronsson H. Plant Cell Monographs. Heidelberg, Germany: Springer-Verlag, 2009.
- [4] Schwenkert S, Soll J, Blter B. Protein import into chloroplasts-How chaperones feature into the game[J]. Biochimica Biophysica Acta, 2011, 1808:901-911.
- [5] 郭尚敬,陈娜,孟庆伟. 叶绿体小分子量热激蛋白介绍[J]. 植物学通报, 2005, 22(2):223-230.
- [6] May T, Soll J. 14-3-3 proteins form a guidance complex with chloroplast precursor proteins in plants[J]. Plant Cell, 2000, 12:53-64.

玉米密植高产高效栽培技术模式及效益分析

宫秀杰,钱春荣,于洋,赵杨,姜宇博,马军韬,王俊河

(黑龙江省农业科学院 耕作栽培研究所,黑龙江 哈尔滨 150086)

摘要:通过对玉米密植栽培技术、机械深松少耕技术、机械深施肥技术和秸秆还田技术等综合组装集成,在黑龙江省双城市3个试验点,推广示范玉米密植高产高效栽培技术模式,2010年核心示范面积6 hm²,示范面积60 hm²,辐射带动6 000 hm²,产量较农户模式增产2 926 kg·hm⁻²,差异达极显著水平,共节本增效0.27亿元。

关键词:玉米;密植;高产高效;技术模式;效益分析

中图分类号:S513

文献标识码:A

文章编号:1002-2767(2011)12-0027-04

联合国政府间气候变化专门委员会(IPCC)的最新研究发现,农业温室气体排放占全球温室气体排放总量的12%左右^[1],我国农牧业温室气体排放占全国总排放量的17%左右^[2],明显高于国际平均水平;随着我国农业现代化进程的稳步推进,农业机械化作业水平将快速提高,能源投入在农业生产成本中所占的比例正日益递增,而农机作业的主要成本之一是能源消耗^[3],因此,节能就意味着直接降低生产成本。社会公众对节能减

排的重视也多集中在工业和日常生活领域,对农田的节能减排认识非常不足。事实上,高投入、高能耗和高排放的不合理栽培模式不仅导致资源浪费,而且还引起严重的周边水域富营养化和农田环境有毒物质残留等面源污染问题^[4]。采用合理的耕作栽培技术,不仅可以获得较高的产量,而且节能减排潜力巨大。因此,在持续提高作物生产力,保障粮食安全的同时,如何通过技术创新和政策配套,促进农田系统节能减排已迫在眉睫^[5]。

黑龙江省是我国重要的玉米主产区和生产基地,玉米总产、人均占有量、商品化率均居全国前列,但黑龙江省玉米生产单产水平并不高,平均只有4 995 kg·hm⁻²,主要存在种植密度低,耕层蓄水能力差和肥料利用效率低等问题。2010年玉米播种面积达530多万hm²,对我国粮食安全及

收稿日期:2011-08-19

基金项目:黑龙江省科技成果推广资助项目(TC10B0601);公益性行业(农业)科研专项资助项目(200903001-06-5)

第一作者简介:宫秀杰(1978-),女,吉林省松原市人,硕士,从事作物遗传育种研究。E-mail:gongxiu2546@sina.com。

通讯作者:王俊河(1963-),男,黑龙江省绥化市人,研究员,从事作物耕作栽培研究。E-mail:wangjunhe63@163.com。

Transportation Mode and Mechanism of Chloroplast Transfer Protein

CHU Jia-chen¹, LIU Yan², ZHOU Feng², HUA Chun², WANG Ren-lei³, ZHANG Bian-jiang², BEN Ai-ling²

(1. Biochemical and Environmental Engineering College of Xiaozhuang University, Nanjing, Jiangsu 211171; 2. Xingzhi College of Xiaozhuang University, Nanjing, Jiangsu 211171; 3. Jiangsu Institute of Education, Nanjing, Jiangsu 210013)

Abstract: The spatial structure of chloroplast was consisted of 6 regions: outer membrane, intermembrane space, inner membrane, matrix, thylakoid membrane and thylakoid lumen. The transportation mechanism of chloroplast protein across outer membrane and inner membrane were emphasized. The chloroplast transfer protein was transported across membrane with the assistance of translocation complex TOC and TIC. The role of chaperones in chloroplast protein import was also discussed. It could provide motive for preprotein transportation of chloroplast.

Key words: chloroplast; transport protein; chaperones