

# 植物的向重力性反应及其机理概述

崔大勇<sup>1 2</sup> 吴姝鸽<sup>1</sup> 徐丽娜<sup>3</sup>

(1 齐鲁师范学院生命科学学院 济南 250200; 2 聊城大学生命科学学院 聊城 252000; 3 山东省乳山市教研中心 威海 264500)

**摘 要** 植物感知重力信号,并通过向重力性反应指引器官的生长方向。近年来,随着分子生物学技术的进步,对向重力性反应的重力信号感受、信号转导和弯曲生长反应的研究,均取得了重要的进展。本文从这三个阶段以及向重力性与其他向性间的相互作用方面,对植物向重力性反应及其机理进行综述。

**关键词** 向重力性 重力感受 信号转导 生长素

由于相对固着生活的特性,植物适应于相对复杂多变的外界环境,发展出了感知某些环境因子的变化并对自身器官的生长方向做出有效的调整的能力。植物器官的这种受到外界因子的刺激而发生定向运动的特性称为向性(tropism)。例如,植物的器官能向着光、水分、矿物质的方向生长,表现为向光性、向水性和向化性。重力作用于地球上所有物体,指向地心。植物能以重力指引生长方向,这种特性即向重力性(gravitropism)。植物的根向着地心引力的方向生长,表现为正向重力性,以便固着植物体和吸收所需的水分和矿物质;而茎则背离地心引力而向上生长,表现为负向重力性,以利于地上器官吸收光和二氧化碳,进行光合反应。为便于研究,植物的向重力性过程可划分为三个阶段:重力信号的感受、重力信号的转导和响应器官的弯曲生长。

## 1 重力信号的感受

早期的研究发现,切除植物的根冠会导致植物根的横向生长,即植物丢失了向重力性反应的能力,从而证明根冠是感受重力最主要的部位<sup>[1]</sup>。随着科技的发展,研究人员利用激光消融术、基因敲除技术和重离子束辐照技术进一步将重力信号的感受部位定位于根冠中的柱状细胞(columella cell)<sup>[2]</sup>。近来更有研究显示,植物地上器官的感受部位是下胚轴和茎的内皮层细胞(endodermis cell)<sup>[3]</sup>。这些细胞内含有大量的淀粉体(amyloplast),由于其比重比细胞质大,会有规律地沉降到细胞的底部。这些特定细胞内的淀粉体被认为是重力的感受器,在植物体内发挥着平衡石(statolith)的作用。当植物器官受到重力刺激时,淀粉体会发生位移,从而将物理信号转换为生物学信号。这就是受到人们普遍认可的淀粉—平衡石假说(starch-statolith hypothesis)。这一假说已经得到一系列实验的证明:植物根和花茎受到重力的90°旋转刺激,这些淀粉体会很快发生沉降,重新定位于细胞的新底部;通过高梯度磁场产生的有质驱动力使根冠柱状细胞的淀粉体位置发生改变,从细胞的底侧移到细胞侧壁附近,植物的根响应这一刺激,引起弯曲反应;体内缺乏淀粉体的拟南芥

突变体 *pgm* 根和花茎的向重力性弯曲受到明显抑制;而一些拟南芥基因发生突变引起感受细胞内的淀粉体沉降速度降低,造成花茎的向重力性反应缺陷。另外,有研究表明植物体内的由肌动蛋白丝等组成的细胞骨架、小液泡和管状内质网参与了淀粉体介导的重力信号感受这一过程<sup>[4]</sup>。

尽管淀粉—平衡石假说得到了普遍支持,但仍有一些实验现象用淀粉—平衡石假说解释不了:首先,上面所说的激光消融实验显示,去除根冠的植物根在一定程度上仍具有向重力方向弯曲的能力;其次,缺乏淀粉体的拟南芥突变体 *pgm-1* 的根虽然表现一定的向重力性缺陷,但延长重力刺激时间,仍然能够发生一定的弯曲,因此推测可能还存在另外的感受机制。正如系列研究所证明的,植物的原生质体也能感受重力刺激<sup>[5]</sup>,而且有人据此提出了原生质体假说。该假说认为细胞中的原生质体在重力场上的取向发生改变时,原生质体的上部的细胞膜和细胞壁之间的张力增强,这种张力的改变通过细胞膜和细胞壁与细胞骨架之间特异的区域,传递到细胞膜上进而改变细胞膜的张力,活化离子通道,最终引起植物器官的向重力性弯曲<sup>[5]</sup>。

另外,人们还提出植物通过配体—受体模型方式来感受重力的变化。由此看来,大多数研究结果支持植物主要通过淀粉体感受重力信号,而其他感受途径也可能参与其中,但它们如何协同作用仍需进一步揭示。

## 2 重力信号的转导

植物通过淀粉体的移动感受重力信号,经过细胞骨架,激活与之相连的离子通道。实验表明,主要是钙离子通道参与了这一过程。例如,植物受到重力的作用后,钙离子通道激活,细胞内  $\text{Ca}^{2+}$  浓度瞬间增加<sup>[6]</sup>;人为使用钙离子类似物可以增强植物根和下胚轴的向重力性反应,而使用钙离子抑制剂则会降低植物的向重力性反应<sup>[7]</sup>;  $\text{Ca}^{2+}$  的下游信号分子——钙调蛋白(calmodulin, CaM)和钙结合蛋白也参与了重力信号的转导过程<sup>[8]</sup>。以上研究表明钙离子作为重要的第二信使分子介导植物的重力信号转导过程。此外,另一个

第二信使分子 1,4,5-三磷酸肌醇(InsP<sub>3</sub>)也参与了植物的向重力性反应。玉米和燕麦叶枕在受到重力刺激后的极短时间内,InsP<sub>3</sub>合成酶活性增加,引起InsP<sub>3</sub>的浓度急剧增加。拟南芥*5pt13*突变体中的InsP<sub>3</sub>降解酶5PTase13失活,导致InsP<sub>3</sub>含量增加,根的向重力性反应增强。外源施加InsP<sub>3</sub>合成抑制剂,则会降低拟南芥根中InsP<sub>3</sub>的含量,从而减弱根的向重力性反应。

除了Ca<sup>2+</sup>和InsP<sub>3</sub>外,活性氧、一氧化氮(NO)和pH值也会影响植物的重力信号转导过程:当用重力单侧刺激垂直生长的玉米的根时,内皮层的凸面活性氧的浓度瞬间增大,进而引起根的弯曲生长;共聚焦显微镜观察发现,水平放置的大豆根中NO集中在根的下侧,通过激活环磷酸鸟苷导致器官产生弯曲,而当用抑制剂抑制NO合酶时,NO的积累量显著降低,根尖的向重力性弯曲程度也随之降低;在受到重力的刺激后,拟南芥根冠细胞与玉米的叶枕细胞中的pH值增加。

植物通过上述信号分子将重力信号传递给重要的生长调节物质植物激素,由后者介导植物的向重力性弯曲反应。相关研究显示,生长素、乙烯、赤霉素、油菜素内酯和独脚金内酯均参与其中,但生长素在该过程中起着主导作用。

早在20世纪初期,Cholodny和Went<sup>[9]</sup>就提出向性刺激,包括重力和单侧光,诱导了生长素向着植物器官的下侧运输。较高浓度的生长素促进茎而抑制根的生长,生长素浓度梯度对应地促进了茎的向上和根的向下弯曲生长<sup>[9]</sup>。目前的研究表明,植物通过细胞膜上的运输载体AUX1/LAX蛋白、PIN家族蛋白以及ABCB家族蛋白协同调控生长素在植物体内的运输。

AUX1/LAX蛋白是生长素的输入载体,主要定位在植物的细胞膜上,将细胞外的生长素运输到胞内。如果AUX1/LAX蛋白功能缺失,植物根中生长素的运输受到影响,其向重力性弯曲能力明显降低。

PIN家族蛋白是一类非常重要的生长素输出载体。拟南芥含有8个PIN蛋白,PIN1、PIN2、PIN3、PIN4和PIN7的功能已经明确,介导了生长素在器官中极性运输,其中PIN2、PIN3和PIN7直接参与重力刺激器官中的生长素不对称梯度的形成,而PIN5、PIN6和PIN8可能参与了生长素在细胞内分布的调控。PIN1分布在中柱薄壁细胞中,将茎尖合成的生长素向下运输到根尖柱状细胞附近,形成最大的生长素浓度。PIN3和PIN7非极性地位于中柱细胞的质膜上,可以将根尖处的生长素向周围组织运输。PIN2定位于根的内皮层细胞或表皮细胞的顶端,将根尖的生长素沿根表面向上运输到根的伸长区细胞。植物的根受到重

力刺激后,PIN3和PIN7的定位发生改变,极性分布到新的重力方向的底部质膜上,使生长素向根的近地侧运输。在PIN2的协助下,在伸长区形成更高浓度的生长素,抑制了近地侧的根生长,导致根的向重力性弯曲。*pin2 pin3*和*pin7*拟南芥突变体的根均表现出重力反应减弱的表型。在拟南芥茎中,PIN3定位于内皮层细胞。当受到重力刺激后,如同在根中,它特异性地定位于近地侧的细胞膜上,增加了向下的生长素运输,促进此处组织的伸长,导致茎的负向重力性弯曲生长。

综上所述,植物受到重力刺激后,通过调控生长素输出载体在细胞膜上的极性定位,在重力的效应部位形成了一个不对称性的浓度梯度,介导了植物器官的向重力性弯曲生长。

### 3 重力反应器官的弯曲生长

目前人们对植物向重力性的研究主要集中在重力信号的感受与包括弯曲部位生长素不对称梯度形成在内的信号转导途径,对生长素的不对称分布如何促进弯曲生长还知之不多。从生物物理学的角度看,植物细胞是一个被加压的、内含流动液体的囊泡,且被一层相对坚硬的细胞壁所限定从而维持一定的形状。细胞要生长而扩大体积,必须松弛它的细胞壁,同时吸收水分和溶质分子来填充囊腔和维持一定的膨压。研究发现,在受重力刺激的水稻叶枕(叶鞘基部)检测到细胞壁松弛酶木葡聚糖内切酶(OsXET)以及扩展素(OsEXPA4)编码基因的差异表达,近地侧具有更高的mRNA转录,施加生长素极性运输抑制剂,抑制了基因差异表达和叶鞘的向重力性弯曲<sup>[10,11]</sup>。同样,人们在受重力刺激的玉米叶枕中也检测到包括上述两种细胞壁松弛酶在内的编码基因差异表达<sup>[12]</sup>。此外,在重力刺激的近地侧水稻叶枕检测到更低的渗透势,这说明在此部位存在更低的水势,促使水分向此运输<sup>[10]</sup>。与之相一致,此处的水分运输通道蛋白水孔蛋白(aquaporin)的表达明显升高,施加水孔蛋白抑制剂能显著降低水稻叶鞘的向重力性弯曲<sup>[10]</sup>。同时,在重力刺激的近地侧水稻叶枕检测到增加的糖基化多肽OsRGP1和蔗糖合成酶OsSuS表达与可溶性己糖浓度的升高<sup>[13]</sup>。上述结果初步揭示了不对称性的生长素分布可能导致了弯曲部位的不对称的细胞壁松弛、水分和溶质分子的运输,继而促进了不对称性的弯曲生长。

### 4 向重力性与其他向性的交互

除重力指引植物根和茎的生长方向以外,还有许多环境因子影响植物器官的生长方向,如营养物质、光线、温度、水、病原菌和矿物质等。它们与重力互作

用,共同调控植物的生长与发育。

植物的地上器官向着光源生长,以便更好地吸收光用以进行光合作用,表现为正向光性;而根则背离光源生长,表现为负向光性。植物的向重力性与向光性紧密关联,交互作用,正常生长条件下,很难区分这两个生物学过程。但人们利用微重力环境或重力感受缺陷突变体,可以独立地研究植物的向光性。植物的重力与光的感受机理截然不同,但在信号的下游一致,形成了生长素的不对称性分布,继而引起弯曲生长<sup>[14]</sup>。植物的根具有避盐性(halotropism),以逃离高盐的毒害。后续研究揭示根感受盐浓度,同样在根的两侧通过形成不同生长素浓度梯度,克服向重力性,使它产生弯曲反应<sup>[15]</sup>。水分胁迫与随之引发的拟南芥根的向水性反应通常伴有柱状细胞内淀粉体的降解及减少的向重力性反应<sup>[16]</sup>,这就说明水分可以影响植物对重力的感受而改变植物的向重力运动。但植物的向水性不依赖于根冠的淀粉体,其信号转导也与上述向性不同,它依赖的植物激素是脱落酸(abscisic acid)和细胞分裂素(cytokinin)而不是生长素<sup>[16]</sup>。其他植物向性,如向触性(thigmotropism),也与向重力性发生相互作用。

## 5 小结

早在 1806 年,人们就认识到植物的向重力性。随着科学技术的进步,尤其是最近分子生物学技术的迅速发展,极大地加快了向重力性机理的研究进程,对植物重力的感受、重力信号的转导和生长素的不对称分布等方面都有了一定的了解。然而,相对整个的向重力性机理来说,仍有许多未解之谜。例如,植物体是如何将淀粉体位移所产生的物理信号转化为生理学信号?植物体内存在几条重力信号转导途径?不对称的生长素究竟是怎么参与植物的向重力性反应?向重力性与其他向性如何相互作用、协同调控植物器官的生长方向?生理、生化、遗传学、分子生物学、结构和功能基因组、结构生物学以及空间生物学等科学技术上的进步,必将推动对包括重力在内的众多环境因子调控植物生长反应分子机理的研究,最终为我们描绘一张完整的蓝图。

(基金项目:国家自然科学基金项目:拟南芥 CLS 介导的高温响应和地上器官发育的分子机制研究, No. 31471160; CUFs 调控叶卷曲和花茎向重力性弯曲的分子机理研究, No. 30971560)

## 主要参考文献

[1] MORITA MT, TASAKA M. 2004. Gravity sensing and signaling. *Current Opinion in Plant Biology*, 7(6): 712~718

- [2] SATO EM, HIJAZI H, BENNETT MJ, et al. 2015. New insights into root gravitropic signalling. *Journal of Experimental Botany*, 66(8): 2155~2165
- [3] FUKAKI H, WYSOCKA-DILLER J, KATO T, et al. 1998. Genetic evidence that the endodermis is essential for shoot gravitropism in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Journal*, 14(4): 425~430
- [4] ZHENG HQ, STAEHELIN LA. 2001. Nodal endoplasmic reticulum, a specialized form of endoplasmic reticulum found in gravity-sensing root tip columella cells. *Plant Physiology*, 125(1): 252~265
- [5] WAYNE R, STAVES MP. 1996. A down to earth model of gravisensing or Newton's Law of Gravitation from the apple's perspective. *Physiologia Plantarum*, 98(4): 917~921
- [6] TOYOTA M, FURUICHI T, TATSUMI H, et al. 2008. Cytoplasmic calcium increases in response to changes in the gravity vector in hypocotyls and petioles of *Arabidopsis* seedlings. *Plant Physiology*, 146(2): 505~514
- [7] SALMI ML, UL HAQUE A, BUSHART TJ, et al. 2011. Changes in gravity rapidly alter the magnitude and direction of a cellular calcium current. *Planta*, 233(5): 911~920
- [8] HEILMANN I, SHIN J, HUANG J, et al. 2001. Transient dissociation of polyribosomes and concurrent recruitment of calreticulin and calmodulin transcripts in gravistimulated maize pulvini. *Plant Physiology*, 127(3): 1193~1203
- [9] FRIML J, WISNIEWSKA J, BENKOVA E, et al. 2002. Lateral relocation of auxin efflux regulator PIN3 mediates tropism in *Arabidopsis*. *Nature*, 415(6873): 806~809
- [10] HU LW, CUI DY, NEILL JS, et al. 2007. *OsEXPA4* and *OsRWC3* are involved in asymmetric growth during gravitropic bending of rice leaf sheath bases. *Physiologia Plantarum*, 130(4): 560~571
- [11] CUI DY, NEILL JS, TANG ZC, et al. 2005. Gibberellin-regulated *XET* is differentially induced by auxin in rice leaf sheath bases during gravitropic bending. *Journal of Experimental Botany*, 56(415): 1327~1334
- [12] ZHANG Q, PETTOLINO FA, DHUGGA KS, et al. 2011. Cell wall modifications in maize pulvini in response to gravitational stress. *Plant Physiology*, 156(4): 2155~2171
- [13] HU LW, CUI DY, ZANG AP, et al. 2009. Auxin-regulated *OsRGPI* and *OsSuS* are involved in gravitropic bending of rice shoot bases. *Journal of Molecular Cell Biology*, 42(1): 27~34
- [14] FANKHAUSER C, CHRISTIE JM. 2015. Plant phototropic growth. *Current Biology*, 25(9): R384~389
- [15] GALVAN-AMPUDIA CS, JULKOWSKA MM, DARWISH E, et al. 2013. Halotropism is a response of plant roots to avoid a saline environment. *Current Biology*, 23(20): 2044~2050
- [16] TAKAHASHI N, YAMAZAKI Y, KOBAYASHI A, et al. 2003. Hydrotropism interacts with gravitropism by degrading amyloplasts in seedling roots of *Arabidopsis* and radish. *Plant Physiology*, 132(2): 805~810