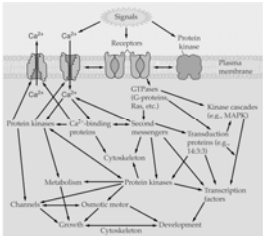


个人简介

徐孟亮
湖南师范大学 研究员、教授（2002-）
中国科学院 博士（2009）
承担的教学工作
本科生植物生理学理论与实验教学；
研究生水稻生物学、高级植物生理学实验。
主要研究方向
作物耐非生物逆境的分子与生理机制。

第七章 植物细胞信号转导



课件制作：徐孟亮（湖南师大生科院）

目录

- 导言
- 植物细胞信号转导的概念与研究内容
- 信号转导在植物生命活动中的意义
- 环境刺激和胞间信号
- 受体与跨膜信号转换
- 细胞内信号分子和第二信使系统
- 信号转导途径的特征
- 信号转导中的蛋白质可逆磷酸化
- 信号转导中的蛋白质泛素化降解

Signal Perception and Transduction

Anthony Trewavas

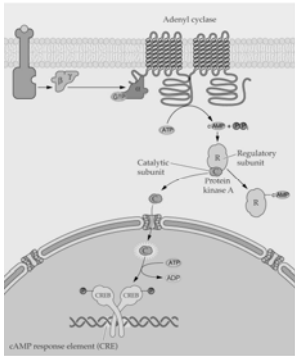
Introduction

Plant cells are constantly bombarded with information to which they must react. **Signal transduction**, the means whereby cells construct responses to a signal, is a recently defined focus of research in plant biology. The application of biochemical and molecular genetic techniques has resulted in major advances in elucidating the mechanisms that regulate gene expression and in identifying components of many signal transduction pathways in diverse physiological systems. Today, signal transduction research contributes to all aspects of plant science, linking many fields of study in much the same way that signal transduction pathways link myriad cellular processes.

导 言

植物细胞不断地受到各种信息的“轰炸”，它们必须对此做出反应。信号转导（signal transduction），细胞对信号应答的必经方式，是近来植物生物学研究的一个热点。由于生物化学和分子遗传学技术的发展和运用，目前人们在阐明调控基因表达机制方面，以及在鉴定不同种类的生理反应中各种信号转导途径的组分方面都已经取得了重要进展。植物细胞信号转导的研究工作由于涉及了多个细胞学过程，又将许多研究领域联系起来，因此这项研究工作对植物科学的发展做出了重要贡献。

一、植物细胞信号转导的概念与研究内容



概念：细胞偶联各种刺激信号（包括各种内外源刺激信号）与其引起的特定生理效应之间的一系列分子反应机制（王小菁主编，植物生理学，第8版，P184）。

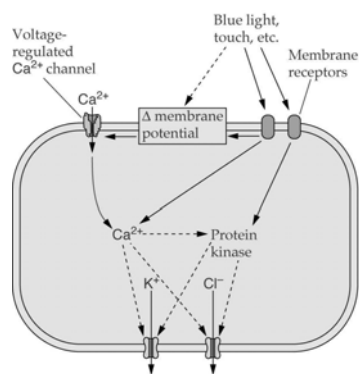
研究内容：包含植物细胞感受、转导环境刺激的分子途径及其在植物个体发育与适应环境变化过程中如何调节基因表达和代谢生理反应。

信号转导环节：信号、受体、信号转导网络（相当于胞内信息高速公路）和细胞反应。

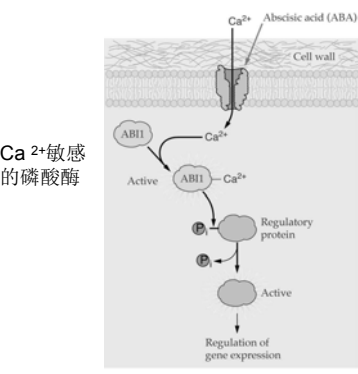
二、信号转导在植物生命活动中的意义

通过对植物细胞代谢、生理或基因表达的调节使植物适应变化的环境或使植物完成个体发育。

- 例1：土壤干旱时——→植物根尖合成ABA——→导管——→叶片保卫细胞——→保卫细胞内Ca²⁺等信号转导——→生理生化反应——→气孔关闭。
- 例2：秋天来临时(SD)——→植物体内合成ABA——→落叶、代谢降低、糖增加——→适应严寒、越冬。
- 例3：黑暗（土壤深处）种子萌发——→下胚轴伸长——→以便集中养分快速出土。
- 例4：光周期、低温对开花的调控。



图示信号转导对生理代谢的调节



图示信号转导对基因表达的调节

三、环境刺激和胞间信号

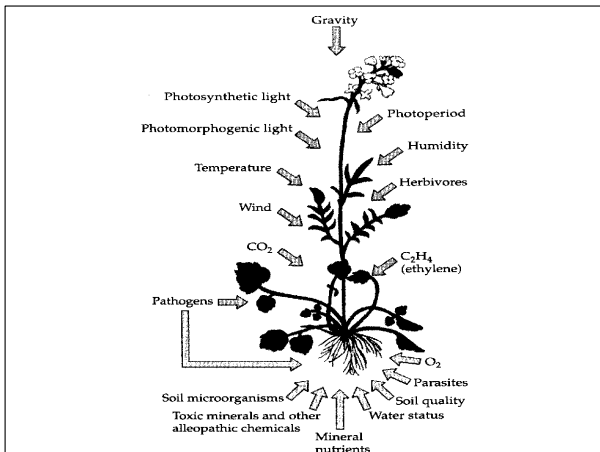
1、信号：是信息的物理体现形式和物理过程 / 是信息的载体。简单的说，刺激就是信号。

信息论认为：信息与物质、能量一样，都属于基本概念，只能用“消息”、“情报”等 synonym 加以说明，无法用更基本的概念加以定义。信息一般要通过一定的物理量——信号体现出来，甚至要转换或编码为某种符号加以传输，如打电报时的电码——电波、打电话时送话者的声音——电流等。因此可以说，信号是信息的物理体现形式和物理过程。

2、环境刺激信号(体外刺激信号)

植物体每时每刻都处于大量环境刺激信号之中，包括物理刺激信号、化学刺激信号及生物刺激信号三大类。

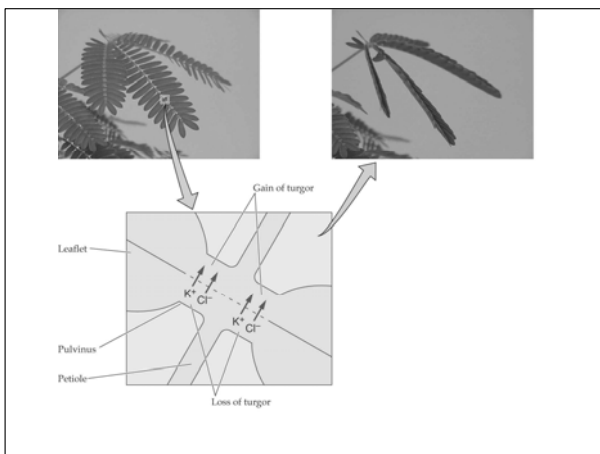
例如：光照、温度、重力、风、雨、湿度、机械刺激、触摸、伤害、水分胁迫、气体（CO₂、O₂、C₂H₄）、矿物质、病原因子等。



3、胞间信号(体内刺激信号)

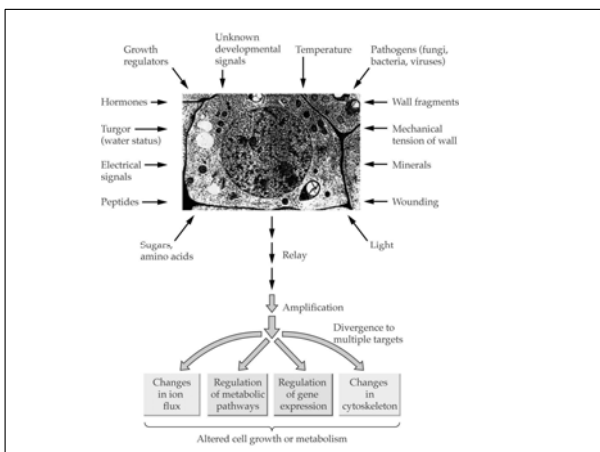
物理信号：温度、光、渗透胁迫、机械刺激、电信号等。

姜成后认为植物受到环境刺激时可产生电波，通过维管束、共质体、质外体快速传递信息，类似于动作电位的传递（如含羞草的感性性）。



化学信号：主要是激素，此外还有寡聚糖、多肽、CaM等

生物信号：真菌、细菌、病毒



4、第一信使与第二信使

第一信使是指胞外化学信号，如**激素**。

第二信使是指胞内化学信号，如cAMP、Ca²⁺、IP₃、DAG等

四、受体与跨膜信号转换

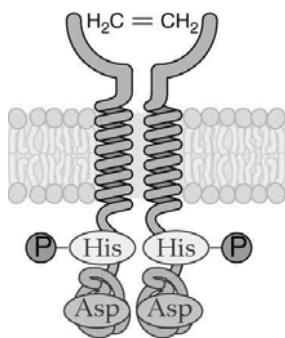
1、受体的概念：是细胞表面或亚细胞组分中的一种天然分子，可以识别并特异地与有生物活性的化学信号物质（配体）结合，从而激活或启动一系列生物化学反应，最后导致该信号物质特定的生物效应。

受体有两方面的功能：①识别自己特异的信号物质——配体，识别的表现在于两者结合（**接收信号**）；②把识别和接受的信号准确无误地放大并传递到细胞内部，启动一系列胞内生化反应，最后导致特定的细胞反应（**放大并传递信号**）。要使胞间信号转换成胞内信号，受体的两个功能缺一不可。

2 受体与配体结合的主要特征

① 特异性

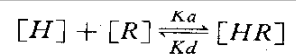
受体蛋白质分子内部通过疏水作用形成口袋。如配体与受体空间结构互补，则会进入口袋，如果能形成氢键、离子键的，就会靠得更近一些，致使范德华力发生作用，形成更紧密的结合，此过程导致受体构象变化而激活。类似于酶与底物的结合。



图示乙烯与其受体的特异性结合

② 高亲和力

配体与受体的结合服从质量作用定律，它可用简单的可逆平衡式表示：



$$K_a = \frac{[HR]}{[H][R]}$$

$$K_d = \frac{1}{K_a} = \frac{[H][R]}{[HR]}$$

这里 $[H]$ 为游离配体浓度， $[R]$ 为未结合的受体浓度， $[HR]$ 为配体—受体复合物浓度。 K_a 和 K_d 分别为结合常数(亲和常数)和解离常数。

K_d 值为50%受体被配体结合时的配体浓度，其值愈小，亲和力愈高。如胰岛素受体与胰岛素的 K_d 值为 $2 \times 10^{-8} \text{ mol/l}$ 或 $0.12 \mu\text{g/ml}$ ，因为每毫升血液的总蛋白达几十毫克，所以胰岛素可在比它高10万倍的其它蛋白质存在时，特异地与胰岛素受体结合。

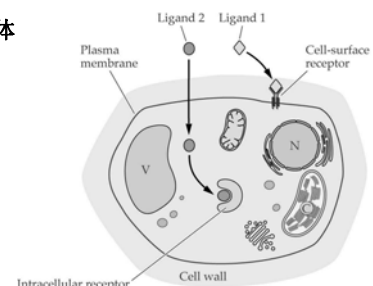
③ 饱和性

配体与受体的结合，一般很快达到饱和，亲和力很高，称为特异性结合，如果配体浓度很高时也不能达到饱和，则为非特异性结合，它们的亲和力很低，可能是一种物理吸附作用。特异性结合很容易达到饱和，反应出受体在靶细胞上的数目是一定的。

④ 可逆性

3 受体的种类

- 细胞表面受体
- 细胞内受体



① **细胞内受体**：存在于亚细胞组分（如细胞核、液泡、内质网等）上的受体。

● **动物细胞内受体**

甾类激素的受体属于此类。甾类激素是疏水性小分子（一般300D左右），可以靠简单扩散进入胞内，然后与胞内受体结合，引起其构象变化，最终起调节基因转录活性的作用。

现已基本清楚，激素—受体复合物可以识别并结合到专一的DNA序列，从而诱导基因转录活性，即它本身就是一种转录因子。

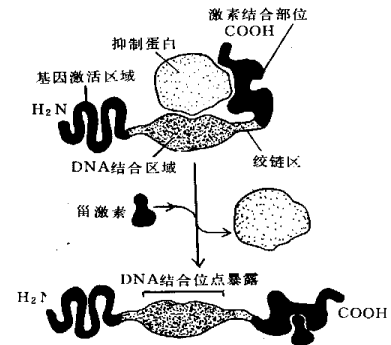
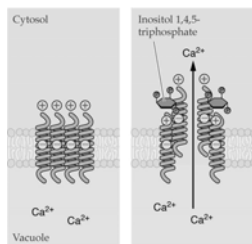


图 3.4 甾类激素受体的作用模型（据 Alberts）

● **植物细胞内受体**

植物胞内液泡膜、内质网膜、胞质等拥有受体，有的具有离子通道的作用（图示如下）、有的接受并传递光信号或激素信号（如位于胞质的光敏素、位于内质网的乙烯受体）



② **细胞表面受体**：位于细胞膜上的受体。大多数胞间信号分子受体属于细胞表面受体。这些信号分子与细胞表面受体结合后，经过跨膜信号转换，将胞外信号在胞内通过第二信使放大并传递。

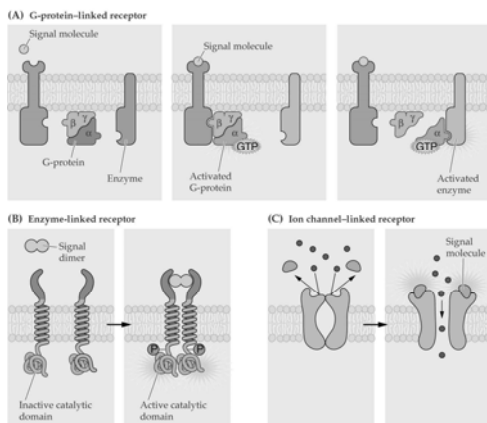
● **动物细胞表面受体分三类**

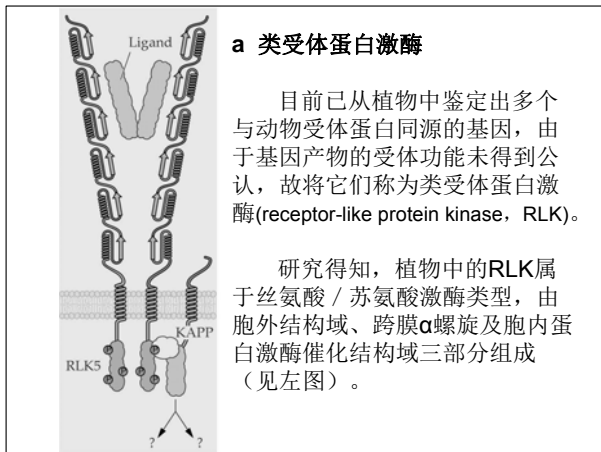
- G蛋白偶联型受体
- 具有酶活性的受体
- 离子通道型受体

● **植物细胞表面受体**

如细胞分裂素受体、蓝光受体向光素属于植物细胞表面受体。

目前人们对植物细胞表面受体的研究还处于初级阶段，对于它们介导的信号转导途径大多还远未搞清楚。植物细胞膜表面受体可能有下列几类：





根据胞外结构区的不同，将RLK分为3类：

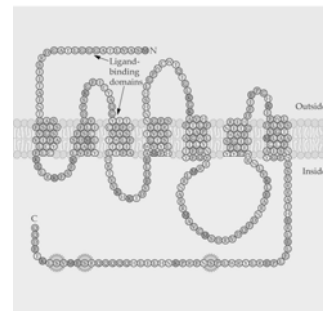
- 1) **含S-结构域的RLK**：其胞外结构域具有一段与调节油菜自交不亲和的s-糖蛋白同源的氨基酸序列。
- 2) **富含亮氨酸的RLK**：其胞外结构域中有重复出现的亮氨酸，参与植物抗病及发育，如受精过程的细胞-细胞识别等。最近发现，油菜素内酯(见第八章)的受体就属于这种RLK。
- 3) **类表皮生长因子的RLK**：其胞外结构域中具有类似动物细胞表皮生长因子的结构。从拟南芥叶绿体分离到1种这类RLK，称为Pro25，定位于叶绿体并能与LHCP结合，然而，质体上的信号转导知之甚少。

b G蛋白偶联型受体

目前只在拟南芥中报道了一种，与动物G蛋白偶联型受体有20%左右的同源性，50%左右的相似性，可能参与细胞分裂素的信号转导。

c 离子通道型谷氨酸受体

目前只在拟南芥中报道发现，由L-谷氨酸介导。



许多受体具有7个疏水的跨膜结构域(如G蛋白受体)

4、跨膜信号转换

概念：信号与细胞表面受体结合后，通过受体将信号传递到细胞内的过程。

植物跨膜信号转换特点：

动物中，G蛋白起重要作用

植物中，普遍通过二元系统和类受体蛋白激酶，此外，小G蛋白也起重要作用。

二元系统（双组分跨膜信号转导系统，two-component system）

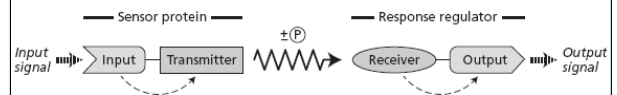
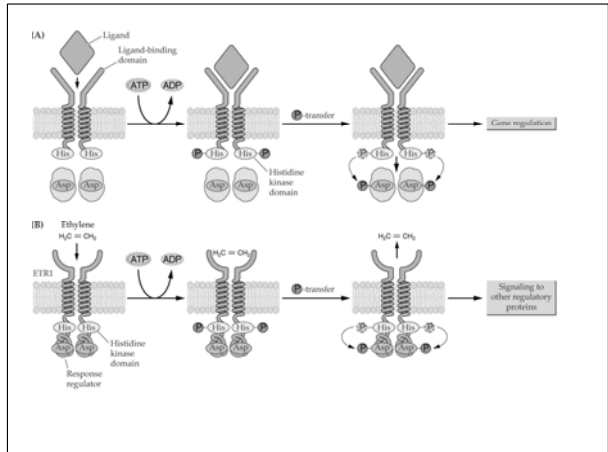
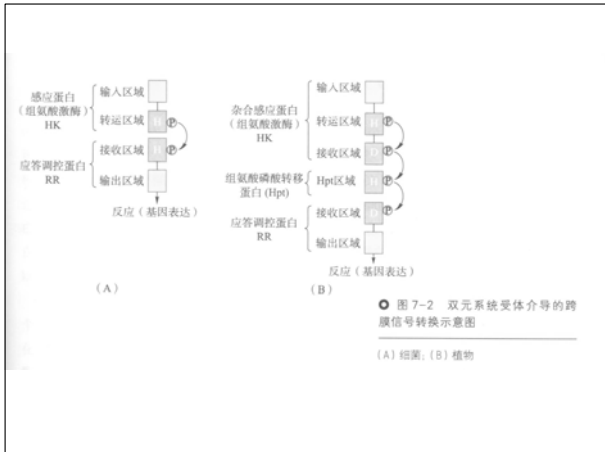


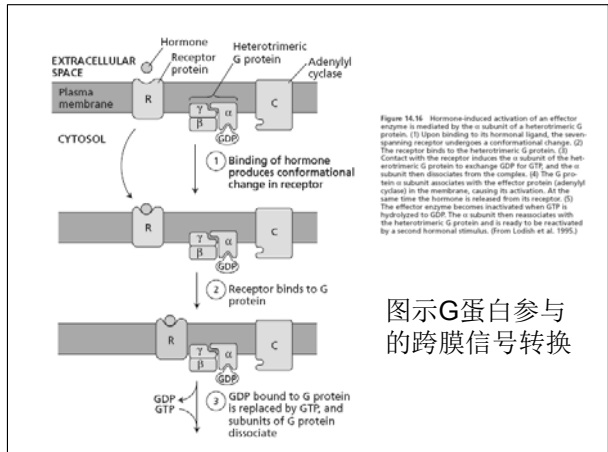
Figure 14.10 Signaling via bacterial two-component systems. The sensor protein detects the stimulus via the input domain and transfers the signal to the transmitter domain by means of a conformational change (indicated by the first dashed arrow). The transmitter domain of the sensor then communicates with the response regulator by protein phosphorylation of the receiver domain. Phosphorylation of the receiver domain induces a conformational change (second dashed arrow) that activates the output domain and brings about the cellular response. (After Parkinson 1993.)



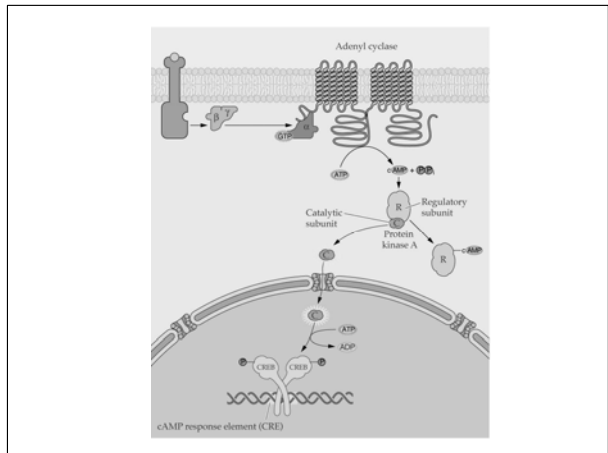
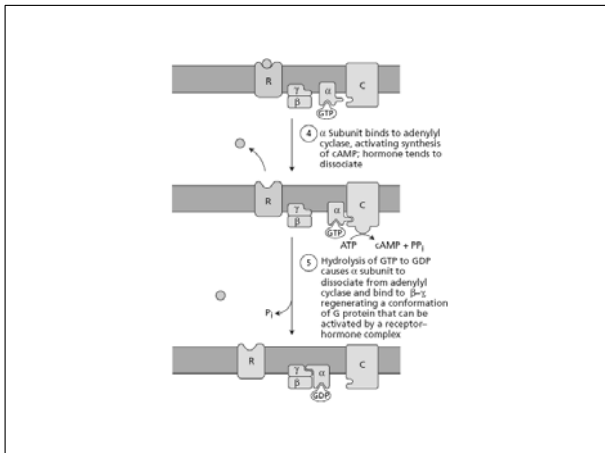
G蛋白参与的跨膜信号转换

G蛋白： 异三聚体GTP结合蛋白，具有GTP酶活性，由 α 、 β 、 γ 三种亚基组成，结合在膜的内侧。

配体（如激素） \rightarrow 受体活化 \rightarrow G蛋白活化 腺苷酸环化酶活化 \rightarrow cAMP \rightarrow G蛋白复原（非活化态）



图示G蛋白参与的跨膜信号转换



G蛋白的活化和非活化循环作为跨膜信号转换的分子开关，能将膜外的信号转换为膜内的信号并起放大信号的作用。放大信号是指每个与配体结合的受体可以激活多个G蛋白，每个G蛋白激活一个腺苷酸环化酶，每个腺苷酸环化酶又可催化形成大量的cAMP。这样可使信号放大1000倍左右。cAMP作为第二信使，还可通过以后的信号转导途径进一步传递与放大信号。

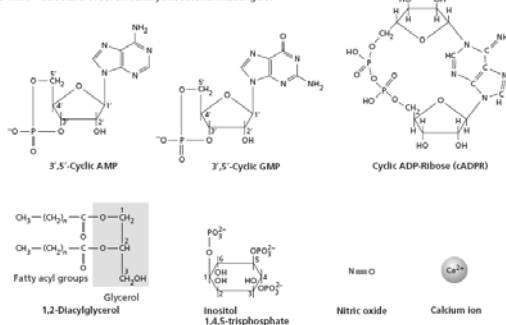
G蛋白除激活腺苷酸环化酶之外，也可激活磷脂酶C与离子通道。

五、细胞内信号分子和第二信使系统

1 目前发现并公认的第二信使：**cAMP（环腺苷酸）、cGMP（环鸟苷酸）、 Ca^{2+} 、 IP_3 （三磷酸肌醇）、DAG（二脂酰甘油）。**

也有人认为 H^+ 、某些氧化还原剂（抗坏血酸、谷胱甘肽、过氧化氢）、环ADP核糖（cADPR）、磷脂酸（PA）、磷脂酰肌醇（PI）、鞘脂、溶血磷脂、N-酰基乙醇胺、游离脂肪酸、花生四烯酸、NO等具有第二信使的作用。

Figure 14.13 Structure of seven eukaryotic second messengers.



2 信号分子的特征

① 一般分子小且易于移动

作为一个有效的，可传递信息的信号分子，首先要求它产生之后容易转移到作用靶位，因此，一般来说信号分子都是小分子物质而且可溶性较好，易于扩散。

② 应快速产生而且快速灭活

生物细胞为了对环境刺激尽快产生反应而且适可而止，就要求信号分子快速产生而且快速灭活。例如腺苷酸环化酶活化快速产生cAMP信号，而磷酸二酯酶（PDE）可将cAMP信号快速灭活； Ca^{2+} 通过离子通道开放很快进入胞质产生 Ca^{2+} 信号，通过关闭离子通道并在 Ca^{2+} 泵的作用下很快灭活 Ca^{2+} 信号。信号激活与灭活的协调是保证生命活动正常进行所必需。

3 钙信号及其转导途径

① 钙信号产生的基础 —— 自由钙分布不平衡 静息态时（钙稳态）：

胞质 Ca^{2+} 浓度为 $0.1\mu\text{mol/L}$ 左右；

胞外 Ca^{2+} 浓度为 $10\sim 1000\mu\text{mol/L}$ （比胞质高2~4个数量级）；

液泡 Ca^{2+} 浓度估计为 $1000\sim 10000\mu\text{mol/L}$ （比胞质高4~5个数量级）；

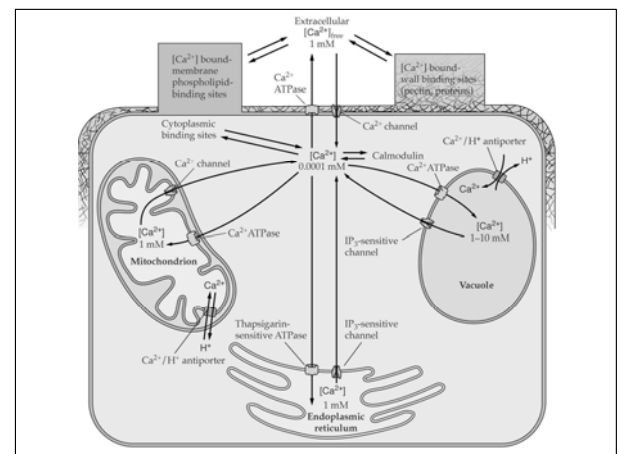
内质网 Ca^{2+} 浓度估计为 $1\sim 1000\mu\text{mol/L}$ （比胞质高出1~4个数量级）；

质体和线粒体中 Ca^{2+} 浓度亦高于胞质。

这些胞内外、胞器与胞质之间 Ca^{2+} 的梯度靠消耗ATP维持。

细胞受刺激时：

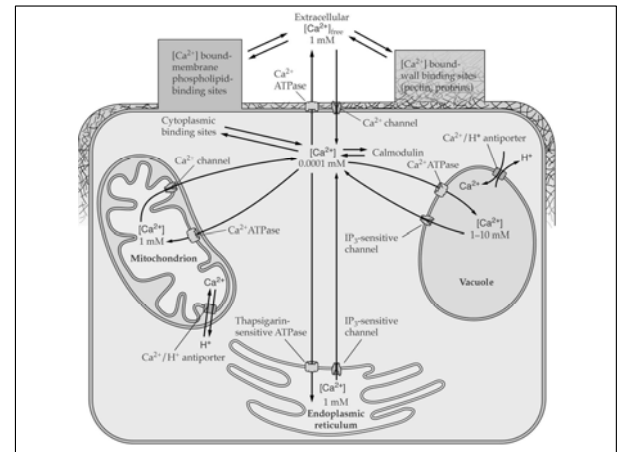
细胞 Ca^{2+} 分布发生改变（亦即钙稳态发生改变），胞质 Ca^{2+} 升高，从而产生钙信号。



② 钙稳态（钙分布）的调节

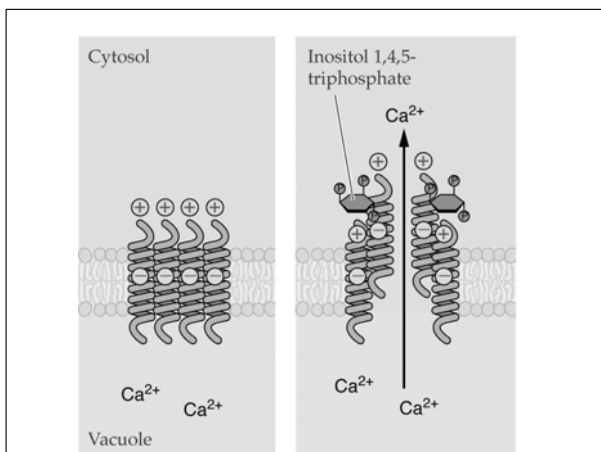
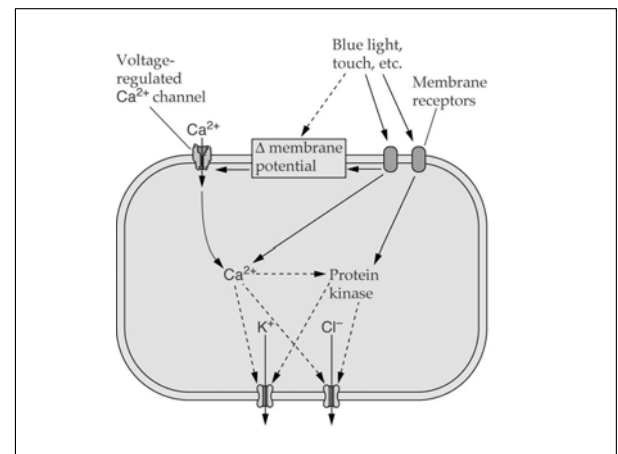
质膜上 Ca^{2+} 离子通道控制 Ca^{2+} 内流， Ca^{2+} 泵负责将胞内 Ca^{2+} 泵出细胞。

液泡膜、内质网膜、线粒体膜上的 Ca^{2+} 离子通道控制 Ca^{2+} 外流， Ca^{2+} 泵、 $\text{Ca}^{2+}/\text{H}^{+}$ 反向运输体控制 Ca^{2+} 内流。



③ 钙信号转导途径

刺激（电压、配体、张力） \rightarrow Ca^{2+} 通道打开 \rightarrow 胞质 Ca^{2+} 浓度上升 \rightarrow 钙结合蛋白（CaM、CDPK等） \rightarrow 代谢反应 \rightarrow 细胞反应（如孢子萌发、细胞分裂、原生质流动、向性运动、抗性反应等）



④ 钙调素（CaM）：重要的钙离子结合蛋白

a 分布：胞内外（孙大业发现细胞壁中存在CaM）

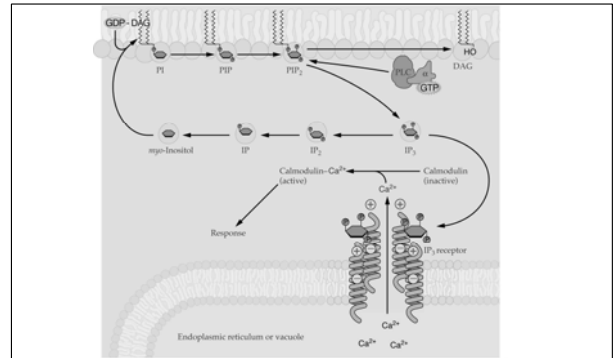
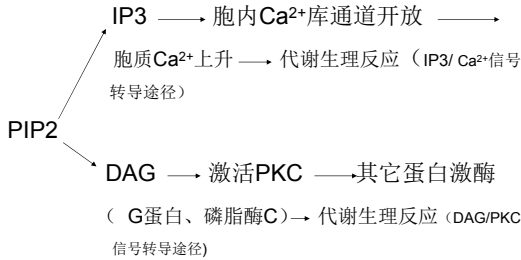
b 性质：耐热球蛋白，PI=4.0，相对分子量=16700

c 结构：一级结构是由148个氨基酸残基组成的单链多肽。空间结构呈哑铃形，两个球形头部各有2个 Ca^{2+} 结合部位，共有4个 Ca^{2+} 结合部位，它对所结合的离子的半径有严格的要求，是专一结合 Ca^{2+} 的决定因素。

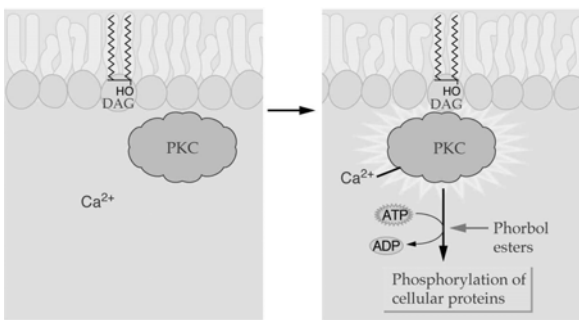
d 功能：调节靶酶的活性

③ 转导途径:双信使系统

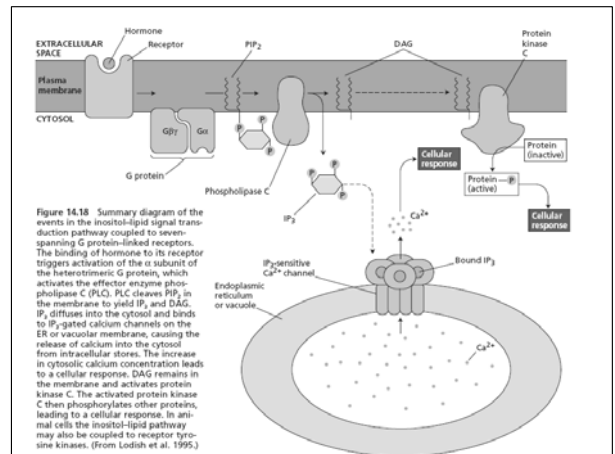
刺激 (光、激素) → 受体 → PLC活化 →



图示由PLC的激活到胞质Ca²⁺增加的转导顺序 (IP₃ / Ca²⁺ 信号传递途径)



图示由PLC作用形成的 DAG为其它下游转导过程所必需 (PKC / DAG信号传递途径)



六、信号转导途径的特征

1 信号转导途径的级联放大过程

一个原初的激素信号, 通过信号传递过程的级联放大, 可以引起成千上万个酶蛋白的活化, 因而, 数量有限的激素可以产生显著的细胞反应。

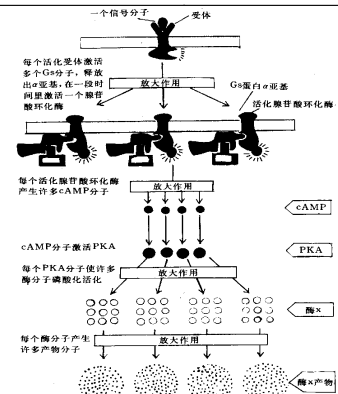
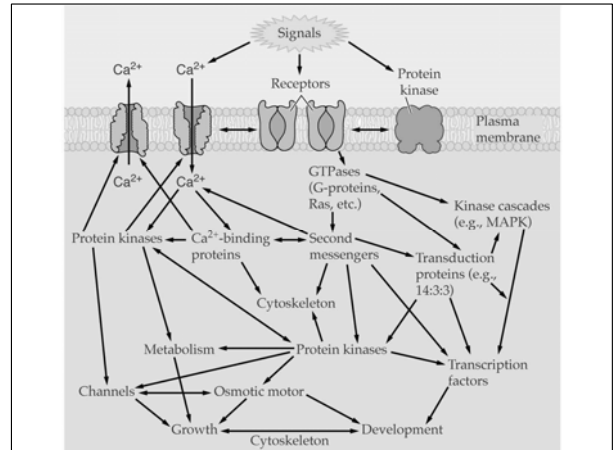


图 5.10 cAMP 信号传递过程中的放大作用 (据 B. Alberts 等)

2 信号转导途径是一个网络系统

多数信号分子都可激活几条不同的细胞信号途径，信号途径中的一个组分也可激活其它途径，形成一个分支(如PLC活化可激活两条途径，蛋白激酶可使多种蛋白质磷酸化，其中包括其它激酶，从而引发下游的几个不同途径激活)；相反，几个不同途径也可在某一点激活同一种酶，使它们之间相互汇合到一起。细胞内的信号传递途径是错综复杂的网络系统，可比喻为细胞内的信息高速公路。



七、信号转导中的蛋白质可逆磷酸化

- 1 是翻译后蛋白质的重要修饰方式之一
- 2 由蛋白激酶与蛋白磷酸酶催化可逆反应

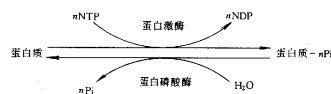


图 7-9 蛋白质的可逆磷酸化反应式
NTP 代表 ATP 或 GTP; NDP 代表 ADP 或 GDP

- 3 在信号转导中的重要作用

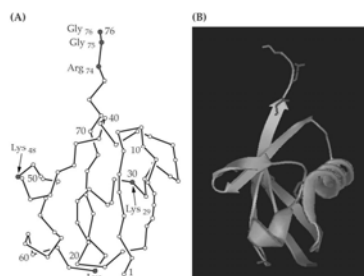
- 调节代谢反应
- 调节基因表达：组蛋白磷酸化，转录因子 (TF)

八、信号转导中的蛋白质泛素化降解

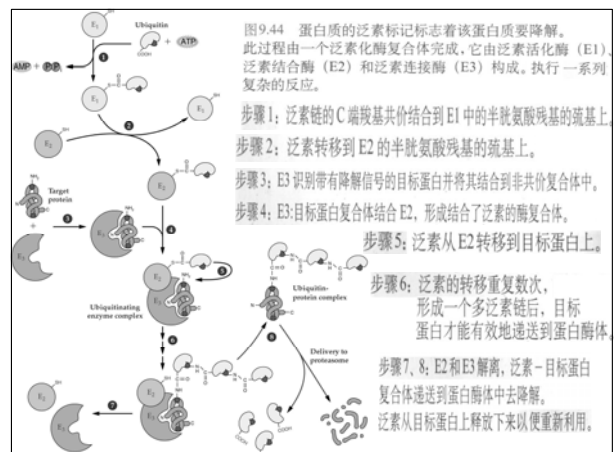
泛素-蛋白酶体途径 (教材 P194-195)

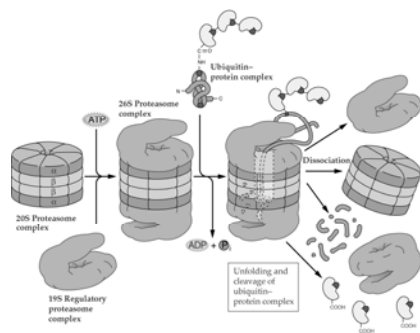
泛素-蛋白酶体途径 (ubiquitin-proteasome pathway) 是真核细胞内降解蛋白质的重要途径。泛素激活酶 E1、泛素结合酶 E2 和泛素连接酶 E3 在泛素与靶蛋白结合中起作用，而 26S 蛋白酶体识别泛素化标记的蛋白质后，将其降解成为小片段多肽 (图 7-6)。该途径在植物激素信号转导中发挥功能。植物激素赤霉素 (GA) 与受体 GID1 结合后，激发了受体与 SCF (多种亚基组成的 E3 连接酶) 的结合，使 GA 信号途径的负调控因子 DELLA 蛋白泛素化而被蛋白酶体降解。同样，生长素的受体 TIR1 作为 SCF 复合物的一个组分，参与抑制因子 AUX/IAA 的泛素化降解，使下游的生长素反应因子 ARFs 活化相关基因的表达。与生长素受体类似的还有茉莉酸 (JA) 的受体 COI1。

泛酸是一种小分子蛋白



图示 A 泛酸的三维结构，由一个突出的柔性C端片大和紧密球形结构域组成；B 泛酸的带状图解





蛋白酶体结构

课堂练习题

- 1 植物细胞中的 Ca^{2+} 浓度最低的部位是 ()
- A. 细胞间隙 B. 叶绿体
C. 细胞质 D. 线粒体
E. 内质网

【解析】C。

- 2 乙烯的受体与细菌的双元系统(two-component system)类似，细菌的双元系统由()与()两个部分组成。

【参考答案】 感应蛋白(组氨酸激酶,HK);
应答调控蛋白(RR) 。

- 3 作为信号分子的 IP_3 ，是通过调节胞质的()而传递信息的；而二酰甘油(DAG)则是通过激活()来传递信息。

【参考答案】 Ca^{2+} ； PKC。

- 4 植物细胞膜组分可产生脂质信号物质。

【参考答案】 \checkmark 。

- 5 G蛋白偶联受体被激活后，使相应的G蛋白解离成 α 、 β 、 γ 三个亚基，以进行信号传递。()

【参考答案】 x。