

·综述·

植物甾醇在植物逆境胁迫中的研究进展

何小钊, 徐慧妮, 龙娟, 陈丽梅, 李昆志*

(昆明理工大学生命科学与技术学院, 中国云南昆明 650500)

摘要: 植物甾醇是一类重要的生理活性物质, 对植物的生长发育具有重要作用, 对响应植物逆境胁迫也具有重要功能. 植物甾醇是细胞膜和脂质筏的重要组分, 与膜的稳定性密切相关, 主要通过甾醇含量的相对变化维持膜的稳定性及影响脂质筏的生物功能响应逆境胁迫. 植物甾醇作为信号分子参与逆境胁迫中的信号传导, 油菜素内酯类(BRs)是植物甾醇合成途径的重要产物, 作为一种重要的信号分子调控植物甾醇合成酶基因的表达以响应逆境胁迫.

关键词: 植物甾醇; 油菜素内酯; 脂质筏; 逆境胁迫

中图分类号: Q945.78

文献标识码: A

文章编号: 1007-7847(2013)03-0267-07

Progresses on Phytosterols in Plant Stress

HE Xiao-zhao, XU Hui-ni, LONG Juan, CHEN Li-mei, LI Kun-zhi*

(College of Life Sciences and Technology, Kunming University of Science and Technology, Kunming 650500, Yunnan, China)

Abstract: Phytosterols is an important class of physiologically active substance, which has an important role in the plant growth and development. Phytosterols also plays an important role in response to plant stress. Phytosterols is an important component of cell membrane and lipid rafts, which is closely related to the stability of the membrane, mainly by the relative change of the sterol content to maintain the stability of the membrane and affect the biological function of lipid rafts in response to stress. Phytosterols is involved in signaling transduction in plant stress as a signaling molecule, brassinosterols (BRs) is one of the important products of the phytosterols biosynthetic pathway and its function is in response to plant stress by regulating the phytosterols synthase genes expression.

Key words: phytosterols; brassinosteroids; lipid rafts; stress

(Life Science Research, 2013, 17(3): 267~273)

植物甾醇(phytosterols)是以环戊烷全氢菲为骨架的三萜类化合物, 在动植物中发挥重要作用, 被誉为“生命的钥匙”^[1]. 植物甾醇是生物膜系统的重要组分, 不仅参与植物的生长发育, 还响应生物胁迫和非生物胁迫, 如病原体、盐碱、极端温度等. 植物主要通过植物甾醇含量的相对变化响应各种逆境胁迫, 此外, 植物甾醇还作为信号分子参与逆境胁迫反应, 油菜素内酯类(brassinosteroids, BRs)作为一种重要的植物激素, 在逆境胁迫

响应中有重要的作用^[2].

1 植物甾醇

植物甾醇广泛存在于植物的根、茎、叶、果实和种子中, 以游离甾醇和结合甾醇的形式存在. 目前为止已经在植物中鉴定出超过 250 种植物甾醇, 其中主要有谷甾醇(sitosterol)、豆甾醇(stigmasterol)、油菜甾醇(campesterol)和胆固醇(cholesterol)^[3, 4]. 植物甾醇与动物甾醇(主要是胆固醇)的区别是 C-24

收稿日期: 2012-12-27; 修回日期: 2013-01-20

基金项目: 云南省应用基础研究面上项目(2010ZC053); 云南省教育厅科学研究基金资助项目(2001Z109); 国家自然科学基金资助项目(31101557)

作者简介: 何小钊(1986-), 男, 湖北孝感人, 硕士研究生, 主要从事植物营养基因工程研究; *通讯作者: 李昆志(1963-), 男, 云南昆明人, 昆明理工大学生命科学与技术学院教授, 博士, 主要从事植物营养基因工程研究, Tel: 0871-65920623, E-mail: likunzhikm@yahoo.com.cn.

位置多了个额外的烷基,这个过程由甾醇甲基转移酶(SMTs)完成. SMTs 是植物甾醇代谢中的关键酶,另外还有 C-4 甾醇脱甲基酶(C-4demethylase), 鲨烯合酶(SQS)和 C22-甾醇去饱和酶(C22-desaturase, CYP710A1)等(图 1)^[5].

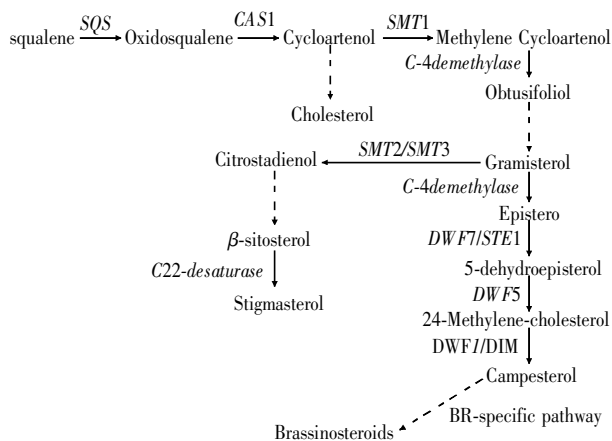


图 1 植物甾醇生物合成途径

斜体为对应反应步骤的酶; BR 途径产生油菜素内酯类^[5].

Fig.1 Phytosterols biosynthetic pathway

The italic corresponding to the reaction step of the enzyme; BR pathways produce brassinosteroids^[5].

植物甾醇在食品、临床医学和动物生产中都有广泛的研究. 已有研究表明, 植物甾醇具有很多生理功能和促进健康的功效, 如抑制肿瘤、降低血液胆固醇含量、调节免疫和抗衰老、抗菌消炎、抗溃疡、抗动脉粥样硬化等^[6]. 植物甾醇未来在人类食品和药物研发中将有广泛的应用前景, 但植物甾醇在植物中的功能有待深入研究. 植物甾醇在逆境胁迫中的功能及其作用机理的研究有助于我们更全面深入地理解植物甾醇的生理功能.

2 植物甾醇响应逆境胁迫

植物甾醇在植物体内发挥重要的作用, 研究表明植物甾醇参与植物的生长发育调控, 此外, 植物甾醇也响应不同的逆境胁迫, 如极端温度、盐碱、低氧、UV-B 以及细菌性病原体等非生物和生物胁迫.

2.1 植物甾醇响应非生物胁迫

植物甾醇响应盐胁迫, Surjusl 等^[7]研究表明, 大豆根在盐胁迫下谷甾醇的含量没有变化, 谷甾醇转化成豆甾醇的效率也没有改变, 但总甾醇含量减少 50%, 饱和脂肪酸大量增加, 这说明细胞膜中主要甾醇含量的稳定有助于克服盐胁迫引起的生理伤害. 拟南芥在盐胁迫下, 油菜甾醇与豆甾醇的含量分别降低 13%和 6%, 而谷甾醇增加

5%, 谷甾醇/豆甾醇比值由对照的 2.149 上升至 2.372, 谷甾醇/豆甾醇的比值的提高, 有利于盐胁迫下细胞膜功能的调节, 增强耐盐性^[8]. 此外, Grandmougin 等^[9]证明了在盐胁迫下特定的植物甾醇可以调控细胞膜结合的 H⁺-ATPase 的活性, 低浓度的豆甾醇和胆固醇可以刺激质子的外排, 而 24-甲基胆固醇和谷甾醇则起抑制作用.

BRs 是植物甾醇合成途径的产物, 油菜甾醇及其差向异构体是 BRs 合成的前体物质 (如图 1). BRs 具有广泛的生物学功能, 并在植物逆境胁迫的适应性方面具有重要作用^[10, 11]. Bajguza 等^[12]研究发现在盐胁迫下外施油菜素内酯可提高植物的耐盐性. 张永平等^[13]研究了 2, 4-表油菜素内酯(EBR) 处理对高温胁迫下甜瓜幼苗抗氧化酶活性和光合作用的影响, 结果表明 EBR 能有效促进高温胁迫下甜瓜幼苗的生长, 增强植株抗氧化能力, 缓解高温胁迫引起的膜脂过氧化伤害. 在低氧胁迫下, 外源 EBR 通过促进碳水化合物从叶片向根系的分配及根系糖酵解代谢酶活性的提高, 增强黄瓜植株耐低氧胁迫的能力^[14].

植物甾醇在植物环境温度变化的适应过程中有重要的作用. Erick 等^[15]研究发现植物在高温和低温胁迫下, 甲基甾醇大量转化成植物中主要的乙基甾醇(豆甾醇和谷甾醇), 这种甾醇结构的变化有利于增强细胞膜的内聚力, 调节植物体的温度变化以适应高温和低温环境. 这种甾醇结构的调整可能是植物适应环境温度变化的一种进化. Manish 等^[16]研究表明在低温环境下有助于植物甾醇的积累, 高温环境也有助于植物甾醇的积累, 在 2℃下番茄果实中自由甾醇的含量增加 2 倍之多, 此外还揭示了在高温和低温环境下植物甾醇浓度与土壤 pH 和碳水化合物含量变化是一致的, 但与植物蛋白和苯酚含量变化是相反的. 另外, 有研究者发现在高温地区, 大豆中总植物甾醇水平要高些, 其中油菜甾醇比例随温度升高而升高, 谷甾醇与豆甾醇的比值升高, 而当作物组织存在于低温环境中时, 谷甾醇与豆甾醇的比值常常下降^[17]. 植物甾醇在内质网(ER)内合成, 然后以膜相关途径从内质网(ER)运输到植物细胞膜, 这种转运在低温环境下被阻断, 莫能菌素和布雷菲德菌素 A 也能阻断这种转运^[18].

植物甾醇还响应光照、干旱、ABA 等非生物胁迫. Mariana 等^[19]研究发现低 UV-B 照射葡萄时与膜相关的豆甾醇、谷甾醇增加, 在幼叶中豆甾

醇和谷甾醇增加得更明显,但谷甾醇与豆甾醇比值增加了7倍,并且与胁迫相关的ABA含量也随之增加,另外,低UV-B胁迫下辣椒中也有类似的甾醇变化^[20]。植物甾醇是生物膜系统的重要组分,在干旱胁迫下,植物甾醇以其独特的分子结构调节细胞膜的流动性和通透性抑制水分的流失^[21]。植物甾醇能抑制由ABA所引起的膜透性的提高,从而最终维持膜的正常功能^[22]。

2.2 植物甾醇响应生物胁迫

植物甾醇除了响应非生物胁迫外,还响应微囊藻、细菌性病原体以及疫霉属等引起的生物胁迫。Zhang等^[23]利用微囊藻处理眼子菜7d后,眼子菜中主要的油菜甾醇、豆甾醇和谷甾醇分别增加23.1%、40.4%和40.8%,总甾醇的含量也明显增加,谷甾醇转化为豆甾醇的效率没有改变,表明眼子菜科植物通过甾醇含量的增加和谷甾醇/豆甾醇比值的稳定提高细胞膜的稳定性,响应微囊藻释放的有毒物质。此外,低浓度微囊藻释放的有毒物质胁迫时,甾醇含量增加,高浓度微囊藻释放的有毒物质胁迫时,甾醇含量降低。植物对各种非寄生性细菌病原体存在免疫应答。Keri等^[24]通过基因沉默来研究植物甾醇参与细菌性病原体的免疫应答,这些基因包括鲨烯合酶(SQS)、甾醇甲基转移酶2(SMT2)、C22-甾醇去饱和酶(CYP710A1),其突变体促进细胞中营养物质向质外体外排,促进细菌性病原体的生长,然而拟南芥过表达CYP710A1植株抑制营养物质向质外体外排,这表明植物通过调控植物甾醇含量的变化控制细胞中营养物质的外排,响应细菌引起的免疫应答。

植物甾醇可以通过防御反应识别真菌,然而疫霉属不能合成甾醇,只能依赖从宿主中获得甾醇^[25]。Michaela等^[26]研究发现拟南芥磷脂:甾醇酰基转移酶(erp1)突变体感染疫霉属后,自由甾醇含量没有明显变化,甾醇糖苷(SG)比野生型增加了两倍,酰基甾醇糖苷(ASG)明显减少,被感染的野生型拟南芥表现出比突变体较强的疫霉属抗性,这说明结合甾醇含量的变化对病原体防御反应有重要作用,植物可能通过减少对寄生性疫霉属甾醇的供应增强植物的疫霉属抗性。豆甾醇被鉴定为拟南芥中病原体的易感因子,在疫霉属感染的拟南芥叶中豆甾醇含量增加,由于豆甾醇能够激活质膜上H⁺-ATPase,豆甾醇含量的增加可能会直接影响膜的功能^[27],因此我们可以推测erp1

突变体中甾醇含量的改变可能影响细胞膜上信号的传导及对病原体的响应^[26]。此外,越来越多的研究表明脂质筏(lipid rafts)可能参与微生物与植物间的相互作用,白粉病菌感染拟南芥和大麦时,利用非律平染色发现在脂质筏区域植物甾醇大量积累^[26]。DRMs(detergent-resistant membranes,清除不溶解物的膜微区)是分离的脂质筏,并且与信号激活密切相关,DRMs参与植物对微生物胁迫的响应过程,如干扰寄生性病原体,病毒的进入以及免疫反应^[29]。总之,植物甾醇对抵御病原体有一定的作用,但是其具体的作用机理尚不清楚。

2.3 植物甾醇响应逆境胁迫机理

2.3.1 植物甾醇作为膜组分响应逆境胁迫

植物首要的胁迫伤害是膜结构和功能的改变。植物甾醇作为疏水基团插在膜磷脂双分子层中,并与脂肪酸链相平行,一方面可以强烈限制脂肪酸酰基链的摆动,降低膜的流动性,另一方面又能阻止双层膜由液晶相向凝胶相转变,保持膜的完整性^[17]。由于植物甾醇结构和胆固醇结构的类似以及控制细胞膜的特性,改变甾醇含量及其组成可以影响膜的通透性,烃链顺序,内聚力及膜的流动性^[27]。此外,多种形式的甾醇位于膜上影响膜结构和功能,如甾醇酯、游离甾醇、SG和ASG,后3种类型植物甾醇是细胞膜的主要组成部分,起着稳定细胞膜结构和功能、调节膜流动性的重要作用,并增强膜对外界温度的适应性^[30]。游离甾醇是植物甾醇存在的主要形式,游离甾醇自由羟基使甾醇与细胞膜中磷脂、蛋白质发生专一性相互作用,呈现亲水性功能调节膜的流动性,其中 β -谷甾醇和油菜甾醇调节膜的流动性效率最高^[31]。游离甾醇在膜中分布不均匀,在相变温度以下,游离植物甾醇对膜脂流动性的增大作用,使植物膜系统在较低的温度下能维持正常生理功能;在相变温度以上,游离植物甾醇通过与膜脂的相互作用,提高了脂双层的有序性和凝聚性,增加了膜透性和流动性^[32],从而保证植物膜系统对环境的适应。

目前发现,具有抗氧化功能的植物甾醇共同特征是其分子侧链上都有一个亚乙基。具有亚乙基侧链的植物甾醇抗氧化效应归因于它们能在29-烯丙基处快速形成一个自由基,此自由基随即异构化为一个叔自由基,该叔自由基比脂肪酸碳中心自由基更稳定,从而阻断脂肪酸链氧化反应^[33]。 β -谷甾醇分子的构象较豆甾醇更平面化一些且具有亚

乙基,因而具有比甾醇较强的降低膜水透性的能力,抑制高温引起的氧化反应,保护高温条件下细胞膜脂肪酸不发生氧化降解^[34],这可能与甾醇在植物甾醇中占很大比例是一致的。

逆境胁迫导致各种植物甾醇含量的变化,谷甾醇与豆甾醇的比值是植物代谢失调的一个重要指标,细胞膜中甾醇含量的变化有助于克服逆境胁迫引起的生理伤害,从而调控细胞膜的稳定性,这与植物对环境的适应密切相关^[7]。影响甾醇含量变化的基因主要包括 *SQS*, *SMT2*, *CYP710A1* 等。鲨烯合酶(*SQS*)是甾醇生物合成中第一个关键酶,对植物甾醇生物合成途径中的甾醇含量有重要影响。在 *SQS* 沉默表达植物中,不仅表现出对病原体免疫力的下降,而且对逆境胁迫的基本抵抗能力也降低,这表明 *SQS* 对响应逆境胁迫有重要的作用^[27]。*SMT2* 催化植物甾醇生物合成途径中第 2 个甲基的加成,是影响甲基甾醇与乙基甾醇比例的一个重要酶,Francine 等研究表明 *smt2* 突变体植物对逆境胁迫缺乏抗性,表现出如叶片坏死等表型,这表明 *SMT2* 通过调控甲基甾醇和乙基甾醇含量的变化参与植物逆境胁迫反应^[36]。*CYP710A1* 催化谷甾醇生成豆甾醇,豆甾醇和谷甾醇在植物甾醇中占很大比例,Griebel 等^[37]研究发现植物细菌性角斑病激活 *CYP710A1* 基因的表达,使豆甾醇含量增加,抑制病原体诱导的防卫调控子黄素依赖性单加氧酶的表达,这可能是由于 *CYP710A1* 控制谷甾醇和豆甾醇比例的结果,此外,在病原体感染的拟南芥叶中豆甾醇大量积累,豆甾醇又能激活质子泵改变膜的结构和功能以响应免疫反应^[38]。总之,植物通过植物甾醇合成酶的表达调控控制甾醇含量的变化,从而引起膜性质的改变以响应病原体等逆境胁迫。

2.3.2 植物甾醇作为脂质筏的主要成分参与逆境胁迫

植物膜上有很多区室,膜的区室化作用有利于植物抵抗逆境胁迫^[39]。在低温下非离子化清洁剂(如 Triton X-100, 聚乙二醇辛基苯基醚)抵抗增溶作用的膜微区被定义为脂质筏,这是一类富含植物甾醇及鞘脂类的膜微区,表现出脂类自我合成以及促进蛋白质聚合和复杂分子形成的特性^[40]。分离的该膜微区称为 DRM,也称为 DIM(detergent-insoluble membranes),其结构分离,流动性差^[41]。DRM 与信号激活密切相关,参与很多生理过程,如细胞极性、信号传导和免疫应答等^[42]。从

生物膜中分离的 DRM 与磷脂双分子层中抵抗增溶作用的膜区域是一致的,DRM 功能的改变可能是由于依赖清洁剂的蛋白质和脂质的改变、清洁剂与脂类的比例以及不同的细胞类型^[43]。

植物甾醇在 DRM 中大量存在,微生物和动物中 DRM 主要甾醇分别是麦角甾醇和胆固醇,高等植物细胞中包括较多类型的甾醇,如谷甾醇、豆甾醇和油菜甾醇等^[44]。DRM 中油菜甾醇、豆甾醇和谷甾醇能抑制二棕榈酰-磷脂酰胆碱小囊泡的溶解,也能抑制棕榈酰-油酰基磷脂酰胆碱双分子层的溶解使植物膜保持稳定,适应较大范围内的温度变化^[40]。定量分析烟草叶和苜蓿根中 DRM 甾醇含量是蛋白质含量的 1.7 倍,大豆叶和拟南芥中分别达到 2.7 倍和 4 倍,此外,玉米幼苗和拟南芥幼苗 DRM 中自由甾醇含量是蛋白质含量的 1.3 倍,这些比例的不同可能影响清洁剂的功能^[45]。SG 和 ASG 是植物中结合甾醇的主要组分,脂质组学研究发现 DRM 中 SG 和 ASG 的含量不同,这可能是由于它们在 DRM 中的不同功能。Tjellstrom 等^[46]研究发现在拟南芥幼苗 DRM 中并没有发现自由甾醇的大量积累,SG 和 ASG 在这个区域大量积累,在燕麦根中结合甾醇在质膜(PM)和 DRM 这两个区域同样能够观察到,自由甾醇也可以明显地观察到,在烟草叶的 DRM 中总甾醇量明显增加,这主要是因为自由甾醇和 ASG 的大量增加,在低温和磷酸盐胁迫下 DRM 区域中 ASG 浓度也增加。为了研究韭葱幼苗胞内 DRM 的分布,Marie 等^[41]通过丁苯吗啉(FEN, 环烯醇-钝叶醇异构酶抑制剂)胁迫处理研究甾醇参与脂质筏的形成。胁迫处理下 DRM 在高尔基体(GA)中大量存在,GA 上 DRM 中植物甾醇的含量大量增加。在韭葱幼苗 DRM 中甾醇在中性脂质中占 71%,PM 中只占 35%。在韭葱 PM 中谷甾醇占 63%,甲基胆固醇占 11%,胆固醇占 19%,豆甾醇占 6%,在 DRM 中甾醇也有类似的相对丰度,表明甾醇分子形成植物细胞膜膜和脂质筏的效率可能相同。虽然有研究发现大部分 DRM 起源于 PM,但 FEN 处理后,GA 中分离的 DRM 比在 PM 中分离的 DRM 多,在内质网上基本没有发现 DRM 的存在^[41]。

受体激酶、G 蛋白和其他蛋白等信号蛋白参与生物和非生物胁迫,这些信号蛋白在很多植物 DRM 中发现^[47]。DRM 被当作质膜中与信号蛋白结合的特定部位,DRM 也参与病原体相关分子

信号途径和生长素的转运^[48],但DRMs在逆境胁迫中参与信号传导机制尚需深入研究.植物通过质膜蛋白调控植物的发育及生理反应,如分别位于顶膜和基膜的生长素转运体PIN2和AUX1,在逆境胁迫下脂质筏可以补充这些特异的蛋白^[49].此外,应对病原体等逆境胁迫时,脂质筏可能作为一个信号传导的中间体参与免疫反应过程中的信号传导^[40].

2.3.3 植物甾醇作为信号分子响应逆境胁迫

植物甾醇生物合成途径产生BRs,这是植物中重要的甾族信号分子,在植物逆境胁迫中有重要功能.BR反馈调节BR代谢途径的多种基因,这些基因不仅参与BR合成途径,也参与植物甾醇生物合成途径^[50].Kiwamu等^[50]用外源BR处理植物发现植物甾醇生物合成途径中的DWF4、CPD、BR6ox1和ROT3基因的表达量受Brz(brassinazole, BR抑制剂)和BL(brassinolide, 油菜甾醇内酯)处理的影响,DET2、FK、DWF5、DWF7和BAS1响应Brz和BL,SMT2和DWF1不响应这两种物质.外源BR的含量无论增加还是减少都影响甾醇生物合成途径基因的表达,并通过调控前体物质含量的变化控制BR的合成速率.然而,这些基因表达的不同不仅影响油菜甾醇及其差向异构体,也影响豆甾醇和谷甾醇的合成以及总甾醇含量的变化.在脂质筏中富含豆甾醇、谷甾醇、24-甲基甾醇、胆固醇和鞘脂类,因此外源BR浓度的变化不仅改变甾醇的含量和组成,也可能改变脂质筏的数量和性质,直接调控膜界面上BR感受器,影响逆境胁迫过程中的信号传导^[51].越来越多的报道指出植物甾醇作为信号分子与敏锐调控生成类固醇相关蛋白脂质转运体(START, steroidogenic acute regulatory protein-related lipid transfer)结合参与信号传导,而不仅仅作为膜组分影响植物的生长发育^[51].因此,BR可能通过调控植物甾醇的生物合成参与逆境胁迫下的植物甾醇信号途径,但是在一些研究中外源BR不响应逆境胁迫,外源BR是否直接或间接的响应逆境胁迫值得进一步研究^[52].其他很多信号分子如生长素、细胞分裂素、乙烯和赤霉素通过调控植物甾醇合成酶如FK、SMT1、SMT2和SMT3等参与植物甾醇信号途径^[53].此外,Pavlik等^[54]发现植物应对不同的环境胁迫如光照、温度、水、臭氧以及盐胁迫时,植物甾醇与植物激素类物质发生相互转化,但植物甾醇和激素类物质的相互转化机理尚不清楚.

植物甾醇在逆境胁迫中具有重要的作用,植物甾醇主要存在于细胞膜上,作为膜组分、脂质筏组分以及信号分子响应植物逆境胁迫.通过大量的研究发现逆境胁迫下植物甾醇含量发生相对变化影响细胞膜和脂质筏的结构和功能,也影响作为信号分子BR的生物合成.BR调控植物甾醇的生物合成,影响植物甾醇的含量,进而影响细胞膜和脂质筏的结构和功能^[51],BR也能通过对细胞膜的作用,增强植物对干旱、病害、盐碱等逆境的抵抗力^[55].植物甾醇响应逆境胁迫可能是通过这3种不同水平作用机理的相互协调完成的,植物甾醇作为膜组分、脂质筏组分以及信号分子响应逆境胁迫的具体作用机理及其相互之间的联系值得深入研究.

3 展望

植物甾醇作为一类重要的生理活性物质,除了调控植物的生长发育外,还响应多种生物和非生物逆境胁迫.植物甾醇独特的分子结构是保持细胞膜稳定性的基础,逆境胁迫下植物主要通过植物甾醇含量的相对变化维持细胞膜的稳定,并作为信号分子参与逆境胁迫引起的生理反应.植物甾醇响应逆境胁迫的生理机制比较复杂,未来研究植物甾醇合成酶的表达调控与植物甾醇含量的变化以及BR的含量与植物甾醇合成基因表达相关性是很有必要的.此外,植物响应逆境胁迫时,脂质筏可能作为一个信号传导的中间体参与逆境反应过程中的信号传导,这方面也有待深入研究.

参考文献(References):

- [1] 杨晓波,吴洁,齐懿鸣.植物甾醇的功能及应用前景[J].乳品加工(YANG Xiao-bo, WU Jie, QI Yi-ming. Plant sterol function and application prospect[J]. Dairy Processing), 2011, 111(3): 54-56.
- [2] CLOUSE S D, SASSE J M. Brassinosteroids: essential regulators of plant growth and development[J]. Annual Review Plant Physiology, 1998, 49(11): 427-451.
- [3] BENVENISTE P. Sterol biosynthesis[J]. Annual Review Plant Physiology, 1986, 37(11): 275-308.
- [4] BENVENISTE P. Biosynthesis and accumulation of sterols[J]. Annual Review Plant Physiol, 2004, 55(6): 429-457.
- [5] OTHMANE Merah, NICOLAS Langlade, MARION Alignan, et al. Genetic analysis of phytosterol content in sunflower seeds[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2012, 125(8): 1589-1601.
- [6] DAGUET D. Phytosterol: highly promising[J]. Lipid Technology, 2000, 12(4): 77-80.
- [7] SYRJUSL A, DUR M. Lipid changes in soybean root mem-

- branes in response to salt treatment[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1996, 47(1): 17-23.
- [8] BECK J G, MATHIEU D, LOUDET C, *et al.* Plant sterols in "rafts": a better way to regulate membrane thermal shocks[J]. *Faseb Journal*, 2007, 21(8): 1714-1723.
- [9] GRANDMOUGIN-FERJANI A, SCHULER-MULLER I, HARTMANN M A. Sterol modulation of the plasma membrane H⁺-ATPase activity from corn roots reconstituted into soybean lipids[J]. *Plant Physiology*, 1997, 113(1): 163-174.
- [10] DIVI U K, KRISHNA P. Brassinosteroid: a biotechnological target for enhancing crop yield and stress tolerance[J]. *New Biotechnology*, 2009, 26(6): 131-136.
- [11] XIA X J, WANG Y J, ZHOU Y H, *et al.* Reactive oxygen species are involved in brassinosteroid-induced stress tolerance in cucumber[J]. *Plant Physiology*, 2009, 150(2): 801-814.
- [12] BAJGUZ A, HAYAT S. Effects of brassinosteroids on the plant responses to environmental stresses[J]. *Plant Physiology Biochemistry*, 2009, 47(8): 1-8.
- [13] 张永平, 杨少军, 陈幼源. 2, 4-表油菜素内酯对高温胁迫下甜瓜幼苗抗氧化酶活性和光作用的影响[J]. *西北植物学报* (ZHANG Yong-ping, YANG Shao-jun, CHEN You-yuan. Effects of 2, 4-epibrassinolide on antioxidant enzyme activities and photosynthesis rate in melon seedlings under high temperature stress[J]. *Journal of Northwest Plant*), 2011, 31(7): 1347-1354.
- [14] 康云艳, 杨 暹, 郭世荣, 等. 2, 4-表油菜素内酯对低氧胁迫下黄瓜幼苗碳水化合物代谢的影响[J]. *中国农业科学* (KANG Yun-yan, YANG Xian, GUO Shi-rong, *et al.* Effects of 24-epibrassinolide on carbohydrate metabolism and enhancement of tolerance to root-zone hypoxia in cucumber (*Cucumis sativus* L.)) [J]. *Science Agriculture Sinica*), 2011, 44(12): 2495-2503.
- [15] ERICK J, DUFOURC W. The role of phytosterols in plant adaptation to temperature[J]. *Signaling & Behavior*, 2008, 3(2): 133-134.
- [16] MANISH Mathur. Variations in phytosterol composition in *Corchorus depressus* and their relation with bottom-up, top-down and plant metabolites[J]. *Journal of Natural Products*, 2012, (5): 179-187.
- [17] 吴时敏, 吴谋成. 植物甾醇的研究进展与趋向 (I) [J]. *中国油脂* (WU Shi-min, WU Mou-cheng. Phytosterol research progress and tendency (I) [J]. *China Grease*), 2002, 27(2): 73-75.
- [18] MARYSE Laloi, ANNE-MARIE Perret, LAURENT Chatre, *et al.* Insights into the role of specific lipids in the formation and delivery of lipid microdomains to the plasma membrane of plant cells[J]. *Plant Physiology*, 2007, 143(1): 461-472.
- [19] MARIANA Gil, MARIELA Pontin, FEDERICO Berli, *et al.* Patricia piccoli metabolism of terpenes in the response of grape[J]. *Phytochemistry*, 2012, 77(5): 89-98.
- [20] SABATER-JARA A, ALMAGROA L, BELCHI-NAVARROA S, *et al.* Induction of sesquiterpenes, phytoesterols and extracellular pathogenesis-related proteins in elicited cell cultures of *Capsicum annuum* [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2010, 167(9): 1273-1281.
- [21] HARTMANN M A. Plant sterols and the membrane environment[J]. *Trends Plant Science*, 1998, 5(3): 170-175.
- [22] WHITAKER B D. Lipid changes in mature-green bell pepper fruit during chilling at 2 °C and after transfer to 20 °C subsequent to chilling[J]. *Plant Physiology*, 1995, 93(4): 683-688.
- [23] ZHANG S H, WU Z B, CHENG S P, *et al.* Phytosterol of *Potamogeton maackianus* and its change under the stress of *Microcystis aeruginosa* [J]. *Wuhan University Journal of Natural Sciences*, 2008, 13(1): 113-117.
- [24] KERI Wang, MUTHAPPA Senthil-Kumar, CHOONG-MIN Ryu, *et al.* Phytosterols play a key role in plant innate immunity against bacterial pathogens by regulating nutrient efflux into the apoplast[J]. *Plant Physiology*, 2012, 158(7): 1789-1802.
- [25] GRANADO J, FELIX G, BOLLER T. Perception of fungal sterols in plants (subnanomolar concentrations of ergosterol elicit extracellular alkalization in tomato cells) [J]. *Plant Physiology*, 1995, 107(3): 485-490.
- [26] MICHAELA Kopischke, LORE Westphal, KORBINIAN Schneeberger, *et al.* Impaired sterol ester synthesis alters the response of *Arabidopsis thaliana* to *Phytophthora infestans* [J]. *The Plant Journal*, 2012, 73(3): 456-468.
- [27] GRIEBEL T, ZEIER J. A role for beta-sitosterol to stigmasterol conversion in plant-pathogen interactions[J]. *Plant Journal*, 2010, 63(4): 254-268.
- [28] LEFEBVRE B, FURT F, HARTMANN M A, *et al.* Characterization of lipid rafts from *Medicago truncatula* root plasma membranes: a proteomic study reveals the presence of a raft-associated redox system[J]. *Plant Physiology*, 2007, 144(1): 402-418.
- [29] LAI E C. Lipid rafts make for slippery platforms[J]. *Journal Cell Biology*, 2003, 162(3): 365-370.
- [30] GRANDMOUGIN Ferjani A, SCHULER Muller I, HARTMANN M A. Sterol modulation of the plasma membrane from on roots reconstituted into soybean lipids[J]. *Plant Physiology*, 1997, 113(7): 163-174.
- [31] 左玉. 植物甾醇研究与应用[J]. *粮食与油脂* (ZUO Yu. Research and application of phytosterol[J]. *Grain and Oil*), 2012, 25(7): 1-4.
- [32] HENNESSEY T M. Effects of membrane plant sterols on excitable cell functions[J]. *Compare Biochemistry*, 1992, 101C(1): 1-8.
- [33] 吴时敏, 吴谋成. 植物甾醇的研究进展与趋向 (II) [J]. *中国油脂* (WU Shi-min, WU Mou-cheng. Phytosterol research progress and tendency (II) [J]. *China Grease*), 2002, 27(3): 60-63.
- [34] ASHUTOSH Singh. Sitosterol as an antioxidant in frying oils[J]. *Food Chemistry*, 2013, 137(1): 62-67.
- [35] GRIEBEL T, ZEIER J. A role for beta-sitosterol to stigmasterol conversion in plant-pathogen interactions[J]. *Plant Journal*, 2010, 63(7): 254-268.
- [36] FRANCINE Carland, SHOZO Fujioka, TIMOTHY Nelson. The sterol methyltransferases SMT1, SMT2, and SMT3 influence *Arabidopsis* development through nonbrassinosteroid products[J]. *Plant Physiology*, 2010, 153(2): 741-756.
- [37] DAISAKU Ohta, MASAHARU Mizutani. Sterol C22-desaturase and its biological roles[J]. *Isoprenoid Synthesis in Plants and Microorganisms*, 2013, 352(1): 381-391.
- [38] WANG K, SENTHIL-KUMAR M, RYU C, *et al.* Phytosterols play a key role in plant innate immunity against bacterial pathogens by regulating nutrient efflux into the apoplast[J]. *Plant Physiology*, 2012, 158(4): 1789-1802.
- [39] HANCOCK J F. Lipid rafts: contentious only from simplistic standpoints[J]. *National Review Molecular Cell Biology*, 2006, 249(7): 456-462.

- [40] JEAN-LUC Cacas, FABIENNE Furt, MARINA Le Guédard, *et al.* Lipids of plant membrane rafts[J]. *Progress in Lipid Research*, 2012, 51(3): 272-299.
- [41] MARYSE Laloi, ANNE-MARIE Perret, LAURENT Chatre, *et al.* Insights into the role of specific lipids in the formation and delivery of lipid microdomains to the plasma membrane of plant cells[J]. *American Society of Plant Biologists*, 2007, 143(1): 461-472.
- [42] SUSAN L, URBANUS W, THOMAS Ott. Plasticity of plasma membrane compartmentalization during plant immune responses[J]. *Plant Science*, 2012, 181(3): 1-7.
- [43] SOT J, BAGATOLLI L A, GONI F M, *et al.* Detergent-resistant, ceramide-enriched domains in sphingomyelin/ceramide bilayers[J]. *Biophysiology Journal*, 2006, 90(3): 903-914.
- [44] GUO D A, VENKATRAMESH M, NES W D. Developmental regulation of sterol biosynthesis in *Zea mays*[J]. *Lipids*, 1995, 30(3): 203-219.
- [45] MINAMI A, FUJIWARA M, FURUTO A, *et al.* Alterations in detergent-resistant plasma membranes microdomains in *Arabidopsis thaliana* during cold acclimation[J]. *Plant Cell Physiology*, 2009, 50(2): 341-359.
- [46] TJELLSTROM H, HELLGREN LI, WIESLANDER A, *et al.* Lipid asymmetry in plant plasma membranes: phosphate deficiency-induced phospholipid replacement is restricted to the cytosolic leaflet[J]. *Faseb Journal*, 2010, 24(11): 28-38.
- [47] KIERSZNIOWSKA S, SEIWERT B, SCHULZE W X. Definition of *Arabidopsis* sterol-rich membrane microdomains by differential treatment with methyl-beta-cyclodextrin and quantitative proteomics[J]. *Molecular Cell Proteomics*, 2009, 257(8): 612-623.
- [48] KEINATH N F, KIERSZNIOWSKA S, LOREK J, *et al.* PAMP (pathogen-associated molecular pattern)-induced changes in plasma membrane compartmentalization reveal novel components of plant immunity[J]. *Journal Biology Chemistry*, 2010, 285(39): 140-149.
- [49] SWARUP R. Localization of the auxin permease AUX1 suggests two functionally distinct hormone transport pathways operate in the *Arabidopsis* root apex[J]. *Genes Development*, 2001, 15(9): 2648-2653.
- [50] KIWAMU Tanaka, TADAO Asami, SHIGEO Yoshida, *et al.* Brassinosteroid homeostasis in *Arabidopsis* is ensured by feedback expressions of multiple genes involved in its metabolism[J]. *Plant Physiology*, 2005, 138(2): 1117-1125.
- [51] TANAKA K, NAKAMURA Y, ASAMI T, *et al.* Physiological roles of brassinosteroids in early growth of *Arabidopsis*: brassinosteroids have a synergistic relationship with gibberellin as well as auxin in light-grown hypocotyl elongation[J]. *Journal Plant Growth Regulate*, 2003, 22(3): 259-271.
- [52] ANDRZEJ Baiguz. Origin of brassinosteroids and their role in oxidative stress in plants[J]. *Phytohormones and Abiotic Stress Tolerance in Plants*, 2012, 236(7): 169-183.
- [53] PAN Jian-wei, FUJIOKA Shozo, PENG Jian-ling, *et al.* The E3 ubiquitin ligase SCFTIR1/AFB and membrane sterols play key roles in auxin regulation of endocytosis, recycling, and plasma membrane accumulation of the auxin efflux transporter PIN2 in *Arabidopsis thaliana*[J]. *The Plant Cell*, 2009, 21(2): 568-580.
- [54] PAVLIK M, PAVILKOVA D, BALIK J, *et al.* The contents of amino acid and sterol in maize plant growing under different nitrogen conditions [J]. *Plant Soil Environment*, 2010, 56(3): 125-132.
- [55] 王三根. 高级植物生理教程[M]. 重庆: 西南师范大学出版社 (WANG San-gen. *Advanced Plant Physiology tutorial*[M]. Chongqing: Southwest Normal Press), 2010. 100-104.

(上接第 250 页)

- [4] GAMBHIR S S. Molecular imaging of cancer with positron emission tomography[J]. *Nature Review Cancer*, 2002, 2(9): 683-693.
- [5] HSU P P, SABATINI D M. Cancer cell metabolism: Warburg and beyond[J]. *Cell*, 2008, 134(5): 703-707.
- [6] PERONA R, SERANO R. Increased pH and tumorigenesis of fibroblasts expressing a yeast proton pump[J]. *Nature*, 1988, 334(6181): 438-440.
- [7] ZHAO R, FOLLOWS G A, BEER P A. Inhibition of the Bcl-xL deamidation pathway in myeloproliferative disorders[J]. *Journal of Medicine*, 2008, 359(26): 2778-2789.
- [8] ROEPE P D, WEI L Y, CRUZ J, *et al.* Lower electrical membrane and altered pH homeostasis in multidrug-resistant (MDR) cells: further characterization of a series of MDR cell lines expressing different levels of P-glycoprotein[J]. *Biochemistry*, 1993, 32(41): 11042-11056.
- [9] 王正国, 付小兵, 周元国. 分子创伤学[M]. 福州: 福建科学出版社 (WANG Zheng-guo, FU Xiao-bing, ZHOU Yuan-guo. *Molecular Traumatology*[M]. Fuzhou: Academic Publisher of Fujian), 2004. 220-229.
- [10] 詹启敏. 分子肿瘤学[M]. 北京: 人民卫生出版社 (ZHAN Qimin. *Molecular Oncology*[M]. Beijing: People's Publisher of Medicine), 2005. 403-434.
- [11] FISKUM G. *Mitochondrial Physiology and Pathology*[M]. New York: van Nostrand Reinhold Company, 1986. 180-202.