

植物表皮蜡质及极长链脂肪酸类物质的研究进展

胡晓君¹, 张正斌², 刘文¹, 韩庆典¹, 贾洪涛¹

(1. 临沂大学, 山东临沂 276000; 2. 中国科学院遗传与发育生物学研究所农业资源研究中心, 河北石家庄 050021)

摘要 作物表皮蜡质作为一种综合抗性指标, 在最近几年成为国际上一个研究热点。极长链脂肪酸类物质(VLCFA, Very-Long-Chain Fatty acids)及其衍生物是植物表皮蜡质的重要成分, 在增强植物抗旱保水能力、提高抗冷性、改良作物品质等方面发挥重要作用。该文介绍了表皮蜡质的主要成分, 表皮蜡质和 VLCFA 在植物抗逆过程中发挥的功能, 以及表皮蜡质的合成通路和分子生物学研究进展。

关键词 表皮蜡质; 成分; 极长链脂肪酸; 抗逆; 合成通路

中图分类号 S184 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2013)12-05176-03

Research Progress of Plant Cuticular Wax and Very-Long-Chain Fatty Acids (VLCFA)

HU Xiao-jun et al (Linyi University, Linyi, Shandong 276000)

Abstract Cuticular wax is the outermost layer of land plants. As an index of multiple kinds of abiotic stress tolerance, the study of cuticular wax becomes an international topic recently. VLCFA (Very-Long-Chain Fatty acids) and its derivatives are an important component of the plant cuticular wax. They are considered to play an important role to plant drought tolerance and water-holding capacity improvement, cold tolerance and crop quality improvement. The main components of the cuticular wax, the bio-function of cuticular wax and VLCFA in the plant defense stress process, synthetic pathways and molecular biology research progress of cuticular wax were introduced.

Key words Cuticular wax; Composition; Very-long-chain fatty acids; Abiotic stress tolerance; Synthetic pathway

表皮蜡质是覆盖在植物表面最外层的保护物质。作为一种综合抗性指标^[1], 作物表皮蜡质的研究在最近几年成为国际上一个研究热点。表皮蜡质具有阻止植物内部组织水分的非气孔性散失^[2]、防止有害光线损伤^[3]、维护表面清洁与表面防水^[4]、避免被病菌和一些昆虫侵害等功能^[5-6]。表皮蜡质是由脂肪族化合物、环状化合物以及甾醇类化合物等有机化合物组成的混合物。近来研究表明, 植物表皮蜡质中的一些成分在抗逆过程中发挥重要的作用, 其中极长链脂肪酸类物质(VLCFA, Very-Long-Chain Fatty acids)及其衍生物(碳链长度大于 20 个, $CL > C20$)在增强植物抗旱保水能力^[7-8]、提高抗冷性^[9], 甚至在改良产物品质^[10-11]等方面发挥重要作用。Zhang 等^[9]研究表明, 极长链烷烃和初级醇含量分别影响拟南芥的抗旱性和抗寒性; Hansjakob 等^[12]研究表明, 叶片中极长链醛类物质的缺失会降低玉米白粉病分生孢子的萌发率; Smirnova 等^[13]研究表明, VLCFA 及衍生物影响花粉形成和育性; Wang 等^[14]研究表明, VLCFA 影响小麦花粉育性以及花粉与柱头间的特异识别。另外, VLCFA 还参与生长素的极性运输^[15]和有丝分裂时赤道板的形成^[16]。笔者介绍了植物表皮蜡质及蜡质里 VLCFA 类物质的生物合成、功能及分子生物学研究进展。

1 表皮蜡质的成分

植物表皮蜡质成分非常复杂。利用质谱-气相色谱技术, 目前已鉴定出许多物种的表皮蜡质的 100 多种组分。脂肪族化合物是植物表皮蜡质中最常见的组分, 包括长链脂肪酸、醛、一级醇、二级醇。一般, 脂肪族化合物的碳链较短。

它们的碳链长度一般在 18~36 之间, 最少的仅为 12 个碳原子, 而蜡质酯的碳链较长, 有的甚至达到 60 个碳原子。环状化合物和甾醇类有机物在植物中比较少见, 但在某些植物中它们是表皮蜡质的主要成分^[1]。

不同物种的蜡质成分差异很大, 如酮和烷烃是韭菜表皮蜡质的主要成分, 在大麦和玉米中却很难检测到^[17-18]。苜蓿叶片主要蜡质成分是初级醇, 而大豆主要是脂肪酸。同时, 大豆和苜蓿都富含烷烃, 但没有酮^[19]。不同栽培品种的作物表皮蜡质含量也有明显差异, 如不同品种小麦叶片蜡质含量从 1.51 mg/dm² 到 2.80 mg/dm² 不等^[20]。同一植株不同组织器官蜡质含量和成分也不相同。例如, 在豌豆叶表面近轴端和远轴端的烷烃含量相差达 10 倍。拟南芥茎表皮蜡质成分中酮的含量比叶表皮多 30 倍^[21]。VLCFA 是表皮蜡质中的重要成分。有的报道把 VLCFA 定义为碳链长度大于 C18^[10-11], 有的报道把 VLCFA 定义为碳链长度大于 C20^[21], 也有的报道把 VLCFA 定义为碳链长度大于 C22 或 C24^[22]。目前意见没有达到统一。

2 表皮蜡质、VLCFA 的抗逆功能研究

关于植物表皮蜡质的抗逆功能的早期研究报道, 主要关注表皮蜡质含量与逆境因子的关系。一些报道结果彼此矛盾。以干旱胁迫因子为例, 干旱胁迫可诱导普通小麦^[6]、硬粒小麦^[23]、velvetleaf^[24]、百里草^[25]、棉花^[26]、玫瑰^[27]、豌豆^[28]和花生^[29]等植物的单位叶面积的表皮蜡质含量升高。然而, 有研究得出不同的结论。Kim 等^[30]研究了干旱胁迫对 18 种芝麻品种的蜡质含量的影响, 结果表明干旱使其中 15 个品种的蜡质含量升高, 而使另外 3 个品种的蜡质含量明显降低。另外, 表皮蜡质含量的增加也能引起许多植物抗旱性能力的提高, 如燕麦、水稻、高粱、紫花苜蓿和冰草等^[31]。然而, 也有报道指出, 植物的表皮蜡质含量升高, 其抗旱性没有增强^[32]。另外, Mondal 等^[33]报道, 叶片蜡质含量与小麦的抗胁迫下的产量呈显著正相关, 推测表皮蜡质可以通过降低叶温

基金项目 国家自然科学基金青年项目(No. 31000744); 中国科学院知识创新重要方向性项目(KSCX2-EW-N-02); 山东省自然科学基金(No. BS2010SW004, No. ZR2011CQ038); 临沂大学博士启动基金(No. BS201018)。

作者简介 胡晓君(1981-), 女, 山东临沂人, 副教授, 博士, 从事小麦抗逆方面的研究, E-mail: huxiaojun19812003@126.com。

收稿日期 2013-04-07

来增强小麦的抗热性。

随着研究的深入,人们逐渐认识到,植物表皮蜡质的某些成分在植物抗逆过程中发挥着重要作用。逆境因子能使植物表皮蜡质成分发生变化。如,干旱胁迫使芝麻表皮蜡质中烷烃含量增加 34%,醛含量增加 28%,未知化合物总量增加 28%^[30]。霜冻条件下柳树的表皮蜡质中烷烃含量增加^[34]。逆境胁迫对 VLCFA 的影响较明显。干旱胁迫明显增加常春藤的表皮蜡质中的长链成分(C27 - C33)^[35]。一些抗植物病害药物^[36]和除草剂^[37]会抑制 VLCFA 的合成。表皮蜡质 VLCFA 成分的变化也能引起植物抗逆性的变化。Vogg 等^[2,7]对番茄突变体的研究表明,内表层蜡质长链脂肪族化合物(>C30)减少(比野生型低 50%),导致表层水分散失速度加快(比野生型高 4 倍)。转 *Wxp1* 基因拟南芥和转 *Wxp2* 基因拟南芥的蜡质含量均明显升高,然而转 *Wxp1* 基因拟南芥的抗冷性明显提高,转 *Wxp2* 基因拟南芥的抗冷性却明显下降。究其原因,发现与野生型相比,转 *Wxp1* 基因植株的初级醇含量明显升高,转 *Wxp2* 基因植株的初级醇含量明显降低^[9]。另有研究表明,VLCFA 及衍生的缺失能引起花粉育性降低^[12],减少白粉病发病率^[13]。

3 VLCFA 和表皮蜡质的合成及关键酶

蜡质合成在植物表皮细胞的不同细胞器中进行。这是一个由多酶复合体参与的复杂过程^[1]。利用同位素示踪和气相色谱-质谱等技术,已基本阐明了几个物种表皮蜡质合成的生物化学通路。模式植物拟南芥的表皮蜡质合成生物通路最为清楚(图 1)^[38]。第一步,在表皮细胞的质体中,由脂肪酸合成酶复合物(FAS)催化乙酰辅酶 A (C2-CoA)的酰基链经过多个循环反应延伸成 C16 或 C18 酰基-ACP,再由酰基-ACP 硫解酶(FATB)催化形成自由的 C16 或 C18 脂肪酸,然后由长链酰基辅酶 A 合成酶(LACS)催化形成相应的酰基辅酶 A,再转移到内质网上。第二步,在内质网中,以 C16 或 C18 脂肪酸和丙二酰-CoA 为底物,在脂肪酸延伸酶复合体(FAE)的催化下,经过多个循环反应,被延伸成为具有足够碳链长度(20~34)的 VLCFAs。VLCFAs 是蜡质合成的直接前体物质,由 VLCFAs 合成蜡质成分主要通过 2 种途径。第 1 种是初级醇途径。在该途径中,VLCFAs 被还原成初级醇。初级醇可以在蜡质合成酶(WS/GAT)的催化下与饱和脂肪酸缩合形成烷基酯。第 2 种是烷烃途径。在该途径中,VLCFAs 在脂酰辅酶 A 还原酶(FAR)的作用下还原成醛,再由醛脱氢酶催化生成烷烃。烷烃由中链烷烃羟化酶(MAH)催化羟化反应后生成二级醇,二级醇经过 MAH 催化生成酮。

由于蜡质成分的复杂性以及许多参与蜡质合成和运输的酶是膜结合酶,局限于研究技术手段,对蜡质合成酶及其催化机理知之甚少。借助于突变体技术和转基因技术,鉴定出一些与蜡质分子碳链长度相关的基因。FAS 由 4 种可溶性酶组成,其中的 β -酮酰基 ACP 合成酶(KAS)具有一定的酰基链长度特异性,KASIII 催化的酰基链长度为 C2 到 C4,KASI(C4 到 C16),KASII(C16 到 C18)^[39]。FAE 复合体由 β -酮脂酰辅酶 A 合成酶(KCS)、 β -酮酰基辅酶 A 还原酶

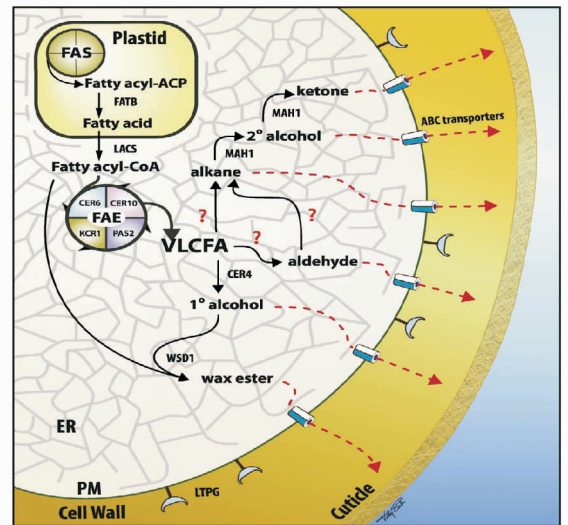


图 1 模式植物拟南芥表皮蜡质合成的生物化学途径

(KCR)、 β -羟酰基辅酶 A 水解酶(HCD)和烯酰基辅酶 A 还原酶(ECR)4 种酶构成。4 种酶中 KCS 具有严格的底物特异性。它的类型决定了循环反应的速度和最终得到的酰基辅酶 A 产物的酰基链长度^[38]。*Cer6* 基因是研究得最为透彻的 KCS。*Cer6* 突变体的花粉表面蜡质含量减少,花粉条件性不育,其育性在高湿度条件下部分恢复。Millar 等^[22]研究了 *Cer6* 基因表达被抑制的植株,发现 C24 的长链脂类大量积累。Hooker 等^[40]研究了 *Cer6* 在拟南芥的时空表达,发现 *Cer6* 在整个生育期内都有很高的表达量,专一在表皮细胞中和成熟花粉囊的毡绒细胞中表达,光因子是 *Cer6* 表达所需,渗透胁迫和 ABA 能引起 *Cer6* 表达量的增加。另外,*Cer6* 同源基因的突变能引起番茄表皮蜡质中 >28C 的 VLCFAs 含量减少,从而引起番茄果实失水速率极大增快^[2,7,12]; *Cer6* 同源基因在棉花中的突变能引起 >26C 的 VLCFAs 含量减少,棉纤维的延长受抑制^[10-11]。对小麦研究表明,PEG、ABA 和 SA 处理能使 *TaCer6* 表达量增加,盐胁迫和黑暗处理抑制 *TaCer6* 基因表达,而冷胁迫能使却能抗早抗寒品种晋麦 47 的 *TaCer6* 基因表达量增加,使抗旱品种石 4185 的 *TaCer6* 基因表达量降低^[41]。

借助于突变体技术和转基因技术,研究者们还鉴定出一些与 VLCFA 成分合成相关的基因,其中 *Cer1*、*MAH1*、*Cer22* 参与烷烃途径,*Cer4* 参与初级醇途径。拟南芥 *Cer1* 突变体茎表皮蜡质中烷烃含量减少,醛的含量上升^[41-43]。*Cer1* 基因的超表达能引起烷烃含量增加,并增强拟南芥多种生物胁迫和非生物胁迫抗性^[44]。对小麦研究表明,ABA 和 SA 处理抑制 *TaCer1* 基因的表达,在 PEG、NaCl、低温和黑暗处理条件下 *TaCer1* 基因表达量变化很大^[45]。拟南芥 *Cer4* 突变体表皮蜡质成分中初级醇和蜡酯的成分明显减少,在酵母中表达 *Cer4* 基因引起 C24 初级醇和 C26 初级醇含量的累积^[46]。除了以上突变体,研究者还发现很多突变体与茎表皮蜡质成分有关。这些突变体包括 *Cer2*、*Cer8* 和 *Cer19*。在这些突变体中,有的基因还没有被克隆出来(*Cer9*),有的基因虽然已经

被克隆出来,但它们所编码的蛋白的具体功能目前还不太清楚(*Cer3/Wax2/Yre/Flp*)。

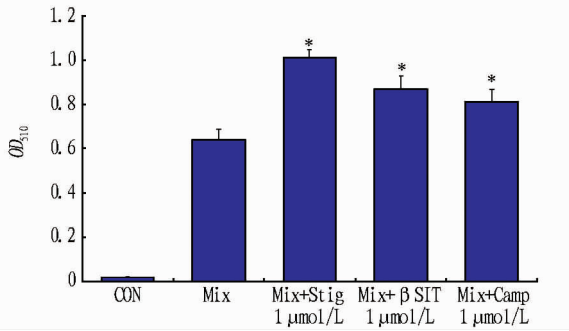
4 展望

植物能够适应外界环境的变化并生存下来的一个重要机制是分泌蜡质到植物表面,充当植物抵御逆境胁迫特别是紫外伤害和病虫害侵袭的第一道屏障。植物表面都被表皮蜡质覆盖。这种表皮蜡质层成为覆盖在植物最表层的保护层。蜡质微观结构、白霜表型,还是基因表达都响应逆境胁迫。在逆境条件下,蜡质含量与一些抗逆生理指标相关关系显著,如蒸腾速率、叶温等。表皮蜡质中一些成分的改变,特别是 VLCFA 类物质,又反过来影响植物的抗逆性和其他特性。然而,由于蜡质成分复杂,蜡质与抗逆性的关系至今仍有很大争议。突变体技术的应用给人们研究蜡质与抗逆性提供了新思路,能从分子机理方面着手研究蜡质的抗逆性。对植物表皮蜡质的进一步研究,将有利于提高植物的综合性能,缓解环境恶化所带来的生存压力。

参考文献

- [1] SHEPHERD T, GRIFFITHS D W. The effects of stress on plant cuticular waxes[J]. *New Phytologist*, 2006, 171: 469–499.
- [2] VOGG G, FISCHER S, LEIDE J, et al. Tomato fruit cuticular waxes and their effects on transpiration barrier properties; functional characterization of a mutant deficient in a very-long-chain fatty acid β -ketoacyl-CoA synthase[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2004, 55: 1401–1410.
- [3] SKÖRSKA E, SZWARC W. Influence of UV-B radiation on young triticale plants with different wax cover[J]. *Biologia Plantarum*, 2007, 51: 189–192.
- [4] NEINHUIS C, BARTHOLOTT W. Characterization and distribution of water-repellent, self-cleaning plant surfaces[J]. *Annals of Botany*, 1997, 79: 667–677.
- [5] JENKS M A, JOLY R J, PERTERS P J, et al. Chemically induced cuticle mutation affecting epidermal conductance to water vapor and disease susceptibility in sorghum bicolor[J]. *Plant Physiology*, 1994, 105: 1239–1245.
- [6] JOHNSON D A, RICHARDS R A, TURNER N C. Yield, water relations, gas exchange, and surface reflectances of near-isogenic wheat lines differing in glaucousness[J]. *Crop Science Society of America*, 1983, 23: 318–325.
- [7] LEIDE J, HILDEBRANDT U, REUSSING K, et al. The developmental pattern of tomato fruit wax accumulation and its impact on cuticular transpiration barrier properties; effects of a deficiency in a β -Ketoacyl-Coenzyme A synthase (*LeCER6*) [J]. *Plant Physiology*, 2007, 144: 1667–1679.
- [8] SEO P J, PARK C M. New cuticular wax biosynthesis as a way of inducing drought resistance[J]. *Plant Signal Behavior*, 2011, 6(7): 2161–2173.
- [9] ZHANG J Y, BROECKLING C D, SUMNER L W, et al. Heterologous expression of two *Medicago truncatula* putative ERF transcription factor genes, *WXP1* and *WXP2*, in *Arabidopsis* led to increased leaf wax accumulation and improved drought tolerance, but differential response in freezing tolerance[J]. *Plant Molecular Biology*, 2007, 64(3): 265–278.
- [10] QIN Y M, HU C Y, PANG Y, et al. Saturated very-long-chain fatty acids promote cotton fiber and *Arabidopsis* cell elongation by activating ethylene biosynthesis[J]. *The Plant Cell*, 2007, 19: 3692–3704.
- [11] QIN Y M, PUJOL F M, HU C Y, et al. Genetic and biochemical studies in yeast reveal that the cotton fibre-specific GhCER6 gene functions in fatty acid elongation[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2007, 58: 473–481.
- [12] HANSJAKOB A, RIEDERER M, HILDEBRANDT U. Wax matters: absence of very-long-chain aldehydes from the leaf cuticular wax of the glossy11 mutant of maize compromises the prepenetration processes of *Blumeria graminis*[J]. *Plant Pathology*, 2011, 60: 1151–1161.
- [13] SMIRNOVA A, LEIDE J, RIEDERER M, et al. Deficiency in a very-long-chain fatty acid β -ketoacyl-CoA synthase (*SICER6*) of tomato impairs microgametogenesis and causes floral organ fusion[J]. *Plant Physiology*, 2013, 161(1): 196–209.
- [14] WANG A, XIA Q, XIE W, et al. Male gametophyte development in bread wheat (*Triticum aestivum* L.): Molecular, cellular, and biochemical analy-

- ses of a sporophytic contribution to pollen wall ontogeny[J]. *The Plant Journal*, 2002, 30: 613–623.
- [15] ROUDIER F, GISSOT L, BEAUDOIN F, et al. Very-long-chain fatty acids are involved in polar auxin transport and developmental patterning in *Arabidopsis*[J]. *The Plant Cell*, 2010, 22: 364–375.
- [16] BACH L, GISSOT L, MARION J, et al. Very-long-chain fatty acids are required for cell plate formation during cytokinesis in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Journal of Cell Science*, 2011, 124: 3223–3234.
- [17] WISNIEWSKA S K, NALASKOWSKI J, WITKA-JEZ EWSKA E, et al. Surface properties of barley straw[J]. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, 2003, 29(2/3): 131–142.
- [18] STURARO M, HARTINGS H, SCHMELZER E, et al. Cloning and characterization of *GLOSSY1*, a maize gene involved in cuticle membrane and wax production[J]. *Plant Physiology*, 2005, 138(1): 478–489.
- [19] SHAO S Q, MEYER C J, MA F S, et al. The outermost cuticle of soybean seeds: chemical composition and function during imbibition[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2007, 58(5): 1071–1082.
- [20] NIZAM U M, MARSHALL D R. Variation in epicuticular wax content in wheat[J]. *Euphytica*, 1986, 38: 3–9.
- [21] POST-BEITENMILLER D. Biochemistry and molecular biology of wax production in plants[J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1996, 47: 405–430.
- [22] MILLAR A A, CLEMENS S, ZACHGO S, et al. *CUT1*, an *Arabidopsis* gene required for cuticular wax biosynthesis and pollen fertility, encodes a very-long-chain fatty acid condensing enzyme[J]. *The Plant Cell*, 1999, 11: 825–838.
- [23] UDDIN M N, MARSHALL D R. Variation in epicuticular wax content in wheat[J]. *Euphytica*, 1988, 38: 3–9.
- [24] LEVENE B C, OWEN M D K. Effect of moisture stress and leaf age on benzotriazole absorption in common cocklebur (*Xanthium strumarium*) and velvetleaf (*Abutilon theophrasti*) [J]. *Weed Science*, 1995, 43: 7–12.
- [25] LETCHAMO W, GOSSELIN A. Transpiration, essential oil glands, epicuticular wax and morphology of *Thymus vulgaris* are influenced by light intensity and water supply[J]. *Journal of Horticultural Science*, 1996, 71: 123–134.
- [26] BONDADA B R, OOSTERHUIS B M, MURPHY J B, et al. Effect of water stress on the epicuticular wax composition and ultrastructure of cotton (*Gossypium hirsutum* L.) leaf, bract and boll[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 1996, 36: 61–69.
- [27] JENKS M A, ANDERSEN L, TEUSINK R S, et al. Leaf cuticular waxes of potted rose cultivars as affected by plant development, drought and paclobutrazol treatments[J]. *Physiologia Plantarum*, 2001, 112: 62–70.
- [28] SANCHEZ F J, MANZANARES M, DE ANDRES E F, et al. Residual transpiration rate, epicuticular wax load and leaf colour of pea plants in drought conditions: influence on harvest index and canopy temperature [J]. *European Journal of Agronomy*, 2001, 15: 57–70.
- [29] SAMDUR M Y, MANIVEL P, JAIN V K, et al. Genotypic differences and water-deficit induced enhancement in epicuticular wax load in peanut [J]. *Crop Science*, 2003, 43: 1294–1299.
- [30] KIM K S, PARK S H, JENKS M A. Changes in leaf cuticular waxes of sesame (*Sesamum indicum* L.) plants exposed to water deficit[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2007, 164(9): 1134–1143.
- [31] KUNST L, SAMUELS A L. Biosynthesis and secretion of plant cuticular wax[J]. *Progress in Lipid Research*, 2003, 42(1): 51–80.
- [32] RISTIC Z, JENKS M A. Leaf cuticle and water loss in maize lines differing in dehydration avoidance[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2002, 159: 645–651.
- [33] MONDAL S, MASON R E, BEECHER F, et al. Leaf epicuticular wax improves heat tolerance in wheat[C]//Plant & Animal Genomes XVII Conference. San Diego, CA, 2009: 293.
- [34] HIETALA T, MOZES N, GENET M J, et al. Surface lipids and their distribution on willow (*Salix*) leaves: a combined chemical, morphological and physicochemical study[J]. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, 1997, 8: 205–215.
- [35] HAUKE V, SCHREIBER L. Ontogenetic and seasonal development of wax composition and cuticular transpiration of ivy (*Hedera helix* L.) sun and shade leaves[J]. *Planta*, 1998, 207: 67–75.
- [36] GOTZ T, BOGER P. The very-long-chain fatty acid synthase is inhibited by chloroacetamides[J]. *Z Naturforsch C*, 2004, 59(7/8): 549–553.



注: CON 为无水乙醇, MIX 为诱导剂。* $P < 0.05$ 。

图4 Stig、 β -SIT、Camp 对 3T3-L1 脂肪化影响的 OD_{510}

3 讨论

目前,植物甾醇作为预防心血管疾病的功能性活性成分已经广泛应用于医药和食品领域^[1-3]。近来大量的研究表明,植物甾醇可以改善胆固醇代谢^[11-12],但是它能否调控脂质代谢的重要转录因子家族 SREBPs 还不清楚。固醇调控元件(SRE)是动物体 DNA 对甾醇类物质极为敏感的启动子元件。SREBP 能够与 SRE 结合,从而调控下游基因的表达^[7]。研究中,利用实验室构建的包含 SRE 元件的荧光素酶报告质粒,通过脂质体转染到 HepG2 细胞,检测 3 种植物甾醇对 SRE 元件的调控。研究表明,pGL3-basic-SRE1 转染的 HepG2 细胞中,Ins 和 Stig 可以显著增加 SRE 活性;而 pGL3-basic-SRE3 转染的 HepG2 细胞中,Ins 和 3 种植物甾醇均可显著增强 SRE 活性。由此可知,植物甾醇可以调控 SRE 元件,增强其活性。

植物甾醇具有调节 SRE 元件的活性,因此植物甾醇对转录因子固醇调节元件结合蛋白(SREBPs)的活性也具有一定的调节作用。其中,SREBP-1 参与调控脂质和甘油三酯的合成^[5-6]。因此,在 3T3-L1 细胞分化过程中加入植物甾醇的

处理,证明植物甾醇可以增强其脂肪化。

所以,植物甾醇可以显著增强 SRE 元件的活性,由此可能通过增强 SREBP 的活性来促进脂肪的合成。体外的结果可以预测到植物甾醇可能会影响到生物体内的脂质合成。这给植物甾醇生理活性的研究提供了一定的理论依据。而植物甾醇对 SREBP 活性调控及其下游脂质合成相关基因表达的影响,还需要进一步研究。

参考文献

- [1] 许文林,沙鸥,钱俊红,等.混合植物甾醇中豆甾醇和 β -谷甾醇的高效液相色谱分析[J].分析测试学报,2003,22(6):98-100.
- [2] 吴时敏,吴谋成.植物甾醇的研究进展与趋向(II)[J].中国油脂,2002,27(7):60-63.
- [3] CHAI J W, LIM S L, KANTHIMATHI M S. Gene regulation in β -sitosterol-mediated stimulation of adipogenesis, glucose uptake, and lipid mobilization in rat primary adipocytes [J]. Genes Nutr, 2011, 6: 181-188.
- [4] 李建薇,田浩明,梁彦忠.固醇调节元件结合蛋白研究进展[J].中国糖尿病杂志,2007,15(2):115-116.
- [5] 童国玉,李果.固醇调节元件结合蛋白 1c 的研究进展[J].国外医学内科学分册,2002,22(5):328-331.
- [6] 兰英,王继文,曾兵,等.固醇调节元件结合蛋白-1c 在肝脂肪合成中转录调节[J].安徽农业科学,2005,33(3):499-501.
- [7] LIU J W, AHLBORN T E, BRIGGS M R, et al. Identification of a novel sterol-independent regulatory element in the human low density lipoprotein receptor promoter [J]. J Biol Chem, 2002, 275(7): 5214-5221.
- [8] MOON Y A, LIANG G S, XIE X F, et al. The Scap/SREBP pathway is essential for developing diabetic fatty liver and carbohydrate-induced hypertriglyceridemia in animals [J]. Cell Metabolism, 2011, 15: 240-246.
- [9] BROWN M S, GOLDSTEIN J L. The SREBP pathway: regulation of cholesterol metabolism by proteolysis of a membrane-bound transcription factor [J]. Cell, 1997, 89(3): 331-340.
- [10] TANG J J, LI J G, QI W. Inhibition of SREBP by a small molecule, betulin, improves hyperlipidemia and insulin resistance and reduces atherosclerotic plaques [J]. Cell Metabolism, 2011, 13(1): 44-56.
- [11] PARAMSOTHY P, KNOPP R H, KAHN S E, et al. Plasma sterol evidence for decreased absorption and increased synthesis of cholesterol in insulin resistance and obesity [J]. Am J Clin Nutr, 2011, 94: 1182-1188.
- [12] AWAD A B, BEGDACHE L A, FINK C S. Effect of sterols and fatty acids on growth and triglyceride accumulation in 3T3-L1 cells [J]. J Nutr Biochem, 2000, 11: 153-158.
- [13] TRENKAMP S, MARTIN W, TIETJEN K. Specific and differential inhibition of very-long-chain fatty acid elongases from *Arabidopsis thaliana* by different herbicides [J]. Pnas, 2004, 101(32): 11903-11908.
- [14] SAMUELS L, KUNST L, JETTER R. Sealing plant surfaces: Cuticular wax formation by epidermal cells [J]. Annul Review Plant Biology, 2008, 59: 683-707.
- [15] WU G Z, XUE H W. *Arabidopsis* β -Ketoacyl-[Acyl Carrier Protein] synthase I is crucial for fatty acid synthesis and plays a role in chloroplast division and embryo development [J]. The Plant Cell, 2010, 22(11): 3726-3744.
- [16] HOOKER T S, MILLAR A A, KUNST L. Significance of the expression of the CER6 condensing enzyme for cuticular wax production in *Arabidopsis* [J]. Plant Physiology, 2002, 129: 1568-1580.
- [17] HU X J, ZHANG Z B, FU Z Y, et al. Significance of a β -ketoacyl-CoA synthase gene expression for wheat tolerance to adverse environments [J]. Biologia Plantarum, 2010, 54(3): 575-578.
- [18] AARTS M G, KEIJZER C J, STIEKEMA W J, et al. Molecular characterization of the CER1 gene of *Arabidopsis* involved in epicuticular wax biosynthesis and pollen fertility [J]. The Plant Cell, 1995, 7: 2115-2127.
- [19] SAKURADANI E, ZHAO L F, HASLAM T M, et al. The CER22 gene required for the synthesis of cuticular wax alkanes in *Arabidopsis thaliana* is allelic to CER1 [J]. Planta, 2012, 2: 1-8.
- [20] BOURDENX B, BERNARD A, DOMERGUE F, et al. Overexpression of *Arabidopsis* ECERIFERUM1 promotes wax very-long-chain alkane biosynthesis and influences plant response to biotic and abiotic stresses [J]. Plant Physiology, 2011, 156: 29-45.
- [21] HU X J, ZHANG Z B, FU Z Y, et al. cDNA cloning and expression analysis of a putative decarbonylase TaCer1 [J]. Acta Physiol Plant, 2009, 31: 1110-1118.
- [22] ROWLAND O, ZHENG H Q, HEPWORTH S R, et al. Cer4 encodes an alcohol-forming fatty acyl-CoA reductase involved in cuticular wax production in *Arabidopsis* [J]. Plant Physiology, 2006, 142: 866-877.

(上接第 5178 页)