

DOI: 10.13376/j.cbils/2021098

文章编号: 1004-0374(2021)07-0903-09

# 甲基乙二醛信号在植物耐逆性形成中的研究进展

向汝华, 王加琪, 李忠光\*

(云南师范大学生命科学学院, 生物能源持续开发利用教育部工程研究中心, 云南省生物质能与环境生物技术重点实验室, 昆明 650500)

**摘要:** 植物耐逆性形成通常涉及甲基乙二醛 (methylglyoxal, MG) 脱毒系统、抗氧化保护系统和渗透调节系统。因 MG 具有细胞毒害剂和信号分子的双重功能, 故其在植物细胞中的浓度受 MG 脱毒系统的严密调控。MG 脱毒系统包括乙二醛酶系统和非乙二醛酶系统, 乙二醛酶系统在维持细胞内 MG 动态平衡中起着关键的作用。MG 作为信号分子, 在细胞分裂、种子萌发、气孔运动、植物生长发育和耐逆性形成中具有重要的调节作用。该文基于最新研究进展, 主要讨论了外源 MG 诱导的植物耐热性、耐冷性、耐盐性和重金属胁迫耐性, 以及环境引发和化学引发诱导的植物耐热性、耐盐性、耐旱性、金属胁迫耐性和其他胁迫耐性与 MG 信号的关系, 并对相关研究方向进行了展望。

**关键词:** 甲基乙二醛信号; 环境胁迫; 耐逆性; 信号分子

**中图分类号:** Q945.78 **文献标志码:** A

## Progress in methylglyoxal signaling in the formation of stress tolerance in plants

XIANG Ru-Hua, WANG Jia-Qi, LI Zhong-Guang\*

(Key Laboratory of Biomass Energy and Environmental Biotechnology of Yunnan Province, Engineering Research Center of Sustainable Development and Utilization of Biomass Energy, Ministry of Education, School of Life Sciences, Yunnan Normal University, Kunming 650500, China)

**Abstract:** The formation of plant stress tolerance is usually involved in methylglyoxal (MG) detoxification, antioxidant defense, and osmoregulation systems. As a cytotoxin and a signal molecule in plants, MG has dual functions, and its concentration in plant cells must be closely regulated by MG detoxification system. MG detoxification system includes glyoxalase system and non-glyoxalase system, and glyoxalase system plays a key role in the homeostasis of MG in plant cells. MG, as a signal molecule, plays an important regulative role in cell division, seed germination, stomatal movement, plant growth and development, as well as the formation of plant stress tolerance. Based on the latest research progress, this review discussed the relationship between MG signaling and the exogenous MG-induced heat, cold, salt, and heavy metal stress tolerance, as well as the environment priming- and chemical priming-induced stress tolerance, such as heat, salt, drought, metal, and other stress tolerance. In addition, the future research direction was also prospected.

**Key words:** methylglyoxal signaling; environmental stress; stress tolerance; signal molecule

植物在生长发育过程中经常同时或相继遭受到各种各样的生物和非生物胁迫, 故环境胁迫成为世界范围内作物生产的主要威胁。然而, 以高温、低温、干旱、盐渍和重金属胁迫等为代表的非生物胁迫是造成植物伤害的最常见胁迫因子, 可对植物的整个生长发育过程产生不利影响<sup>[1]</sup>。为适应这些胁迫,

植物在长期进化过程中发展了许多抵抗或适应环境胁迫的策略, 这些策略包括乙二醛酶系统、抗氧化

收稿日期: 2021-02-03; 修回日期: 2021-03-09

基金项目: 国家自然科学基金项目(31760069)

\*通信作者: E-mail: zhongguang\_li@163.com; Tel: 0871-65941365

防御系统、渗透调节系统、逆境蛋白、生物膜完整性和细胞区域化的修复等<sup>[2]</sup>。此外,植物在响应环境胁迫时,会引发许多信号分子,如钙(calcium,  $\text{Ca}^{2+}$ )、活性氧(reactive oxygen species, ROS)、一氧化氮(nitric oxide, NO)、硫化氢(hydrogen sulfide,  $\text{H}_2\text{S}$ )、甲基乙二醛(methylglyoxal, MG)等<sup>[3]</sup>。这些信号分子的共同特征是具有双重作用,即高浓度下是毒性分子,而低浓度下是第二信使<sup>[4]</sup>。在植物耐逆性形成过程中,这些信号分子构成庞大的信号网络,通过多条信号转导途径调控基因表达和蛋白质功能,继而调节细胞代谢和植物的生长发育过程,最终抵抗和适应环境胁迫<sup>[5]</sup>。

由于过量的MG可导致蛋白质、核酸和脂质糖基化(glycosylation),产生晚期糖基化终末产物(advanced glycation end products, AGEs)和晚期脂质过氧化终末产物(advanced lipid peroxidation end products, ALEs),继而毒害细胞,所以长期以来,MG被认为是一种细胞毒害剂<sup>[6]</sup>。近年来,关于MG的研究已从细胞毒害剂逐渐转向细胞信号<sup>[7]</sup>。MG作为糖代谢产生的一种新型植物信号分子,在细胞分裂、种子萌发、气孔运动、植物生长发育以及响应和适应环境胁迫中发挥重要作用<sup>[6]</sup>。在植物中,MG信号的引发和稳态可通过调控其在细胞内的酶促途径和非酶促途径来实现。在酶促途径中,其关键酶是磷酸丙糖异构酶(triosephosphate isomerase, TPI)、MG合酶(methylglyoxal synthase, MGS)、丙酮醇单加氧酶(acetol monooxygenase, AMO)、氨基脲敏感胺氧化酶(semicarbazide sensitive amine oxidase, SSAO)、乙二醛酶I(glyoxalase I, Gly I)、乙二醛酶II(glyoxalase II, Gly II)、乙二醛酶III(glyoxalase III, Gly III)、乳酸脱氢酶(lactate dehydrogenase, LDH)、酮还原酶(ketoreductase, KOR)、醛-酮还原酶(aldo-keto reductase, AKR)、短链脱氢/还原酶(short-chain dehydrogenase/reductase, SDR)等<sup>[6-8]</sup>(图1)。

此外,糖酵解途径中的3-磷酸甘油醛(glyceraldehyde 3-phosphate, G3P)、磷酸二羟丙酮(dihydroxyacetone phosphate, DHAP)和葡萄糖,也可通过非酶促途径合成MG<sup>[6]</sup>(图1)。关于植物中MG的代谢,许多文献中已有详细的陈述<sup>[6-9]</sup>,这里不再赘述。在上述MG代谢关键酶的共同作用下,环境引发的MG信号可通过对蛋白质进行翻译后修饰——甲基乙二醛化(methylglyoxalation),继而调节植物的生长发育及耐逆性(图1)。

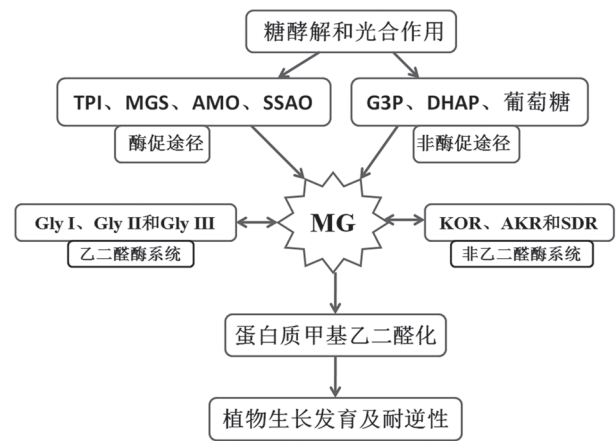


图1 植物中MG代谢机制

然而,作为信号分子的MG如何调控植物耐逆性的形成,相关综述鲜有报道。所以,本文基于最新进展,主要讨论外源MG诱导的植物耐逆性,包括耐热性、耐冷性、耐盐性和重金属胁迫耐性;以及环境引发(environment priming)和化学引发(chemical priming)诱导的耐逆性,包括耐热性、耐盐性、耐旱性、金属胁迫耐性和其他胁迫耐性;并展望了未来的研究方向。希望能够推动MG信号在植物生物学,特别是植物逆境生物学中的研究进展。

## 1 外源MG诱导的植物耐逆性

MG作为信号分子,外源添加模拟MG信号<sup>[9-10]</sup>可直接或间接(与其他信号分子互动)激活MG脱毒系统、抗氧化系统和渗透调节系统,改变膜组分和合成转运蛋白,从而抑制MG胁迫、氧化胁迫、渗透胁迫、膜损伤和蛋白质变性,最终提高植物对热、冷、盐和重金属胁迫的抵抗能力(图2)。

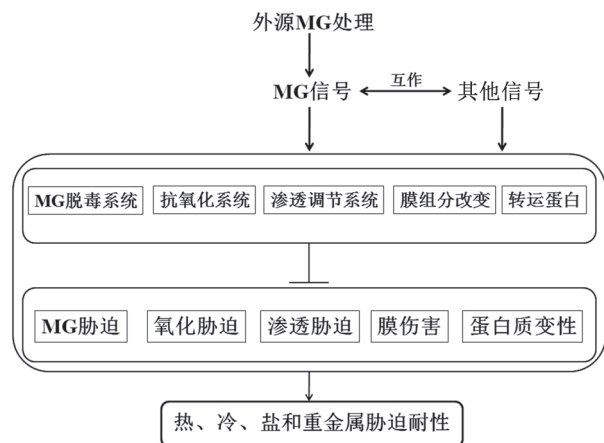


图2 外源MG诱导植物耐逆性的可能机理

### 1.1 外源MG诱导的耐热性

随着温室效应和极端天气的加剧, 高温已成为农作物减产的主要胁迫因子<sup>[11]</sup>。高温不仅导致直接损伤, 即蛋白质变性及生物膜完整性和选择透过性丧失; 也导致间接损伤, 即MG胁迫、氧化胁迫、渗透胁迫、离子胁迫等<sup>[5]</sup>。这些伤害最终导致植物生长抑制和发育迟缓, 甚至是死亡。

玉米 (*Zea mays* L.) 是重要的粮食、能源和饲料作物, 外源MG处理可提高其耐热性。本课题组前期的研究表明, 外源50  $\mu\text{mol/L}$  MG灌根处理可提高玉米幼苗MG脱毒系统 (Gly I 和 Gly II) 和抗坏血酸-谷胱甘肽 (ascorbate-glutathione, AsA-GSH) 循环系统中抗坏血酸过氧化物酶 (ascorbate peroxidase, APX)、谷胱甘肽还原酶 (glutathione reductase, GR)、脱氢抗坏血酸还原酶 (dehydroascorbate reductase, DHAR)、单脱氢抗坏血酸还原酶 (monodehydroascorbate reductase, MDHAR) 的活力及AsA和GSH的含量, 继而降低内源MG、ROS [过氧化氢 (hydrogen peroxide,  $\text{H}_2\text{O}_2$ ) 和超氧阴离子自由基 (superoxide radical,  $\text{O}_2^{\cdot-}$ )] 水平, 从而减少氧化胁迫产物丙二醛 (malondialdehyde, MDA) 的积累, 最终提高高温胁迫下玉米幼苗的存活率; 而高浓度 (150  $\mu\text{mol/L}$ ) MG处理则削弱存活率<sup>[12]</sup>。这暗示, 适宜浓度的MG可以通过驱动MG清除系统和AsA-GSH循环系统来触发植物的耐热性。

进一步的研究表明, 在MG驱动的玉米幼苗耐热性形成过程中, 存在与另外一个信号分子 $\text{H}_2\text{S}$ 的互动。首先, 50  $\mu\text{mol/L}$  MG和500  $\mu\text{mol/L}$   $\text{H}_2\text{S}$ 灌根处理可通过相互激活彼此的代谢酶, 诱导它们在玉米幼苗中的积累。其次, MG诱导的耐热性可被 $\text{H}_2\text{S}$ 合成抑制剂炔丙基甘氨酸 (propargylglycine, PGA) 和清除剂亚牛磺酸 (hypotaurine, HT) 所削弱; 反过来,  $\text{H}_2\text{S}$ 诱导的耐热性也可被MG清除剂N-乙酰半胱氨酸 (N-acetylcysteine, NAC) 和氨基胍 (aminoguanidine, AG) 所削弱。再者,  $\text{H}_2\text{S}$ -MG互动可通过调控MG脱毒系统 (Gly I、Gly II和MG还原酶)、抗氧化酶 [包括过氧化氢酶 (catalase, CAT)、APX、过氧化物酶 (peroxidase, POD)、DHAR、MDHAR和GR]、抗氧化剂 (AsA、GSH、黄酮和类胡萝卜素) 和渗透调节系统 [脯氨酸 (proline, Pro)、海藻糖 (trehalose, Tre)、甜菜碱 (glycine betaine, GB) 和总可溶性糖 (total soluble sugar, TSS)], 实现对耐热性的调控<sup>[10, 13]</sup>。

MG除了与 $\text{H}_2\text{S}$ 互动调控植物耐热性外, 也表

现出与钙信号的互动。在玉米幼苗中, 50  $\mu\text{mol/L}$  MG触发的耐热性可被外源钙所强化, 而被钙螯合剂乙二醇双(2-氨基乙基醚)四乙酸 (ethylene glycol bis(b-aminoethylether)-N,N'-tetraacetic acid, EGTA)、质膜钙通道阻滞剂镧 ( $\text{La}^{3+}$ )、胞内钙通道阻塞剂钌红 (ruthenium red, RR) 以及钙调素 (calmodulin, CaM) 抑制剂氯丙嗪 (chlorpromazine, CPZ) 和三氟拉嗪 (trifluoperazine, TFP) 所削弱<sup>[14]</sup>。但二者互动调控植物耐热性的机理有待于进一步研究。

### 1.2 外源MG诱导的重金属胁迫耐性

随着工业化和城市化进程, 重金属污染问题日趋严重, 重金属不仅影响植物的生长发育, 还通过食物链影响人类的健康<sup>[15]</sup>。由于重金属胁迫通常造成MG胁迫和氧化胁迫, 故植物可通过提高乙二醛酶防御系统和抗氧化系统来保护自身免受重金属的毒害<sup>[13]</sup>。

本课题组前期的工作也表明, 外源700  $\mu\text{mol/L}$  MG处理可激活镉胁迫下小麦 (*Triticum aestivum* L.) 幼苗GR和GSH合成关键酶 $\gamma$ -谷氨酰半胱氨酸合成酶 ( $\gamma$ -glutamylcysteine synthetase,  $\gamma$ -ECS), 继而提高GSH水平; 这些效应可被MG清除剂NAC、GR专一抑制剂二羟基苄胺 (2,4-dihydroxy-benzylamine, DHBA) 和1,3-二氯乙基亚硝基脲 [1,3-bis(2-chloroethyl)-1-nitrosourea, BCNU]、GSH合成抑制剂丁硫氨酸亚砷胺 (buthionine sulfoximine, BSO) 和GSH清除剂N-乙酰马来酰亚胺 (N-ethylmaleimide, NEM) 所削弱<sup>[13]</sup>。此外, MG处理可提高镉胁迫下小麦幼苗Gly I和Gly II活性并降低内源MG水平, 但这些效应可被Gly I抑制剂(异抗坏血酸和方酸)和MG清除剂NAC所逆转; 此外, 还可减少镉胁迫下小麦幼苗 $\text{H}_2\text{O}_2$ 和膜脂过氧化产物MDA的积累<sup>[13]</sup>。这些结果表明, MG可通过协同诱导乙二醛酶系统和GSH库, 继而提高植物对镉胁迫的耐性。

同样在小麦幼苗中, 铅 (plumbum, Pb) 胁迫可激活叶片和根系中的Gly I、Gly II、APX、GPX和CAT, 并不同程度地提高Pro、Tre和TSS水平。而这些激活可被外源1 mmol/L MG进一步强化, 暗示MG脱毒系统、抗氧化系统和渗透调节系统三者协同作用, 改善小麦幼苗对Pb胁迫的耐受性<sup>[16]</sup>。类似地, 在芜菁 (*Brassica rapa* L.) 中, 锆 (zirconium, Zr) 胁迫可抑制种子的萌发和幼苗的生长, 而外源MG处理可激活MG脱毒系统 (Gly I和Gly II) 和抗氧化系统 [超氧化物歧化酶 (superoxide dismutase, SOD)、APX和CAT], 继而改善锆胁迫下芜菁种子

的萌发和幼苗的生长<sup>[17]</sup>。

### 1.3 外源MG诱导的耐盐性

全球约 20% 的耕地受盐渍影响, 每年约 200 万公顷的耕地因盐碱化而恶化。预计到 2050 年, 盐碱化将导致 50% 的农业用地损失。因此, 为确保全球粮食安全, 必须努力提高作物对盐胁迫的抵抗能力<sup>[18]</sup>。盐胁迫可引发 MG 胁迫、氧化胁迫、渗透胁迫、离子毒害和营养缺乏, 从而减弱合成代谢、破坏植物细胞结构和抑制生长发育<sup>[18-19]</sup>。本课题组前期的工作也表明, 在小麦幼苗中, 盐胁迫可抑制种子的萌发和幼苗的生长; 而外源 1 mmol/L MG 处理, 可激活盐胁迫下小麦幼苗 MG 脱毒系统 (Gly I 和 Gly II) 和抗氧化酶 (SOD、CAT、APX 和 GR), 以及提高抗氧化剂 (AsA 和 GSH) 水平, 继而降低内源 MG、H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 和 O<sub>2</sub><sup>-</sup> 水平, 从而减少氧化胁迫产物 MDA 的积累<sup>[20]</sup>。此外, MG 处理可诱导盐胁迫下小麦幼苗渗透调节物质 Pro、GB 和 TSS 的积累<sup>[20]</sup>。进一步的实验表明, MG 诱发的上述效应可被其清除剂 NAC 所削弱, 进一步支持了 MG 的积极效应<sup>[20]</sup>。这些结果表明, MG 作为信号分子, 可通过激活乙二醛酶系统、抗氧化系统和渗透调节系统, 提高植物对盐胁迫的抵抗能力。

### 1.4 外源MG诱导的耐冻性

低温也是限制世界农业生产的主要非生物因子之一。低温可使植物水分平衡失调、改变呼吸速率和呼吸途径、减弱光合速率和抑制酶活性<sup>[21]</sup>。2020 年, 有研究报道, 在小麦幼苗中喷施 10 mmol/L MG 对正常生长条件下小麦的光合参数和鲜重无显著影响, 但可促进低温胁迫下小麦幼苗抗氧化酶谷胱甘肽-S-转移酶 (glutathion-S-transferase, GST) 和脂肪酸脱饱和酶的基因表达<sup>[22]</sup>。此外, MG 喷施也可提高 MG 脱毒系统 KOR、AKR、SDR 和 Gly I 的活性和渗透调节物质山梨醇的含量, 继而提高小

麦的抗冻性<sup>[22]</sup>。这暗示, 外源 MG 可通过激活 MG 脱毒系统、抗氧化系统和渗透调节系统, 实现对植物耐冻性的调控。

综上所述, 适宜浓度的外源 MG 模拟 MG 信号, 可直接或间接调节 MG 脱毒系统、抗氧化系统、渗透调节系统和转运蛋白的活性, 改变生物膜组分, 缓解逆境胁迫诱发的 MG 胁迫、氧化胁迫、渗透胁迫、膜伤害和蛋白质变性, 最终提高植物的耐热性、耐冷性、耐盐性和耐重金属胁迫耐性。

## 2 环境引发和化学引发诱导的植物耐逆性与MG信号的关系

MG 作为信号分子, 除了其外源处理模拟 MG 信号可提高植物的耐逆性外, 环境引发和化学引发也可诱导 MG 信号<sup>[9-10]</sup>, 继而通过与 MG 脱毒系统交互作用, 以及激活抗氧化系统、渗透调节系统和转运蛋白等方式, 提高植物对热、盐、金属和其他胁迫的耐性 (图 3)。

### 2.1 耐热性与MG信号

如上所述, 高温是限制作物产量的主要胁迫因子, 高温胁迫通常诱发 MG 胁迫, 因此 MG 脱毒系统活性的增强是提高植物耐热性的主要途径之一。在模式植物拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 和玉米, 以及非模式植物茼蒿、芥菜 (*Brassica juncea* L.)、番茄 (*Solanum lycopersicum*)、大豆 (*Glycine max*)、高粱 (*Sorghum bicolor*)、水稻 (*Oryza sativa*)、萝卜 (*Raphanus sativus* L.) 等植物中, 热胁迫 (heat stress, HS) 可激活 MG 脱毒系统 (Gly I、Gly II、Gly III 和 LDH) 的基因表达, 继而缓解高温胁迫下 MG 的过量积累, 减轻 MG 胁迫, 从而提高植物对高温胁迫的抵抗能力<sup>[11]</sup>。同样在绿豆 (*Vigna radiata*) 幼苗中, 高温胁迫导致 MG 胁迫 (MG 积累) 和氧化胁迫 (ROS 和膜脂过氧化产物 MDA 的积累), 叶片

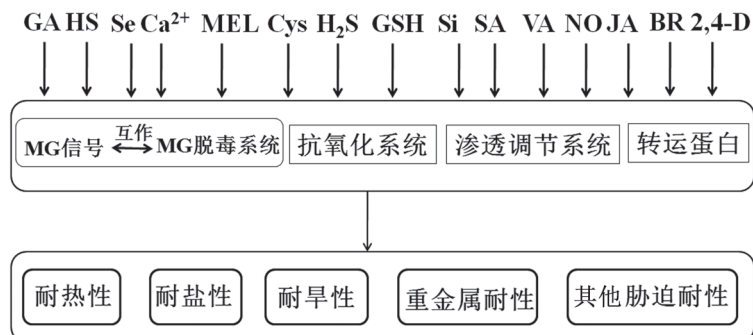


图3 环境引发和化学引发诱导的植物耐逆性与MG信号的关系

光合色素含量和含水量降低; 而外源 GSH 灌根处理可激活乙二醛酶系统 (Gly I 和 Gly II) 和抗氧化系统 (ASA、GSH、APX、MDHAR、DHAR、GR、GST 和 POD), 继而缓解 MG 胁迫和氧化胁迫, 提高绿豆的耐热性<sup>[23]</sup>。

本课题组前期的研究也表明, 在玉米幼苗中, 褪黑激素 (melatonin, MEL) 灌根处理可提高高温胁迫下玉米幼苗 MG 脱毒系统 (Gly I 和 Gly II)、抗氧化酶 (SOD、CAT、APX 和 GR) 的活性及抗氧化剂 (AsA 和 GSH) 的含量, 继而降低内源 MG 和 ROS ( $H_2O_2$  和  $O_2^{\cdot-}$ ) 水平, 从而减少氧化胁迫产物 MDA 的积累<sup>[24]</sup>。此外, MEL 处理可诱导高温胁迫下玉米幼苗渗透调节物质 Pro、GB 和 TSS 的积累<sup>[24]</sup>。这些暗示, MEL 作为信号分子, 可通过激活乙二醛酶系统、抗氧化系统和渗透调节系统, 增强玉米幼苗的耐热性。

## 2.2 耐盐性与MG信号

盐胁迫是限制种子萌发、幼苗生长、植物生长发育和产量的主要环节因子之一。不同引发 (priming), 如植物激素引发 (phytohormone priming) 和化学引发, 可提高植物对盐胁迫的抵抗能力。如在欧洲油菜 (*Brassica napus* L.) 中, 外源水杨酸 (salicylic acid, SA) 处理可提高乙二醛酶系统 (Gly I 和 Gly II)、抗氧化酶和 AsA-GSH 循环酶的活性, 从而有效地消除盐胁迫诱发的 MG 胁迫和氧化胁迫对植物的伤害<sup>[25]</sup>。外源  $\beta$ -氨基丁酸预处理也可提高 Gly I、Gly II 和抗氧化酶活性, 降低内源 MG 含量, 从而增强欧洲油菜的耐盐性<sup>[26]</sup>。同样, 在小麦幼苗中, 外源杀菌剂戊唑醇和肟菌酯处理可激活 MG 解毒系统和抗氧化系统, 继而削弱 MG 和 ROS 的积累, 增强小麦幼苗对盐胁迫的耐受性<sup>[27]</sup>。此外, 钙和  $H_2S$  作为植物中重要的第二信使, 对绿豆进行外源灌根处理可激活乙二醛酶系统 (Gly I 和 Gly II)、抗氧化系统 (SOD、CAT、APX、GR、DHAR、GSH 和 AsA) 和渗透调节系统 (Pro 和总可溶性碳水化合物) 的活力, 继而缓解盐胁迫下绿豆幼苗中 MG 和 ROS 的积累, 减轻 MG 胁迫、氧化胁迫和渗透胁迫, 从而提高绿豆对盐胁迫的抵抗能力<sup>[28]</sup>。

类似地, 在小麦幼苗中, 盐胁迫导致 MG 胁迫和氧化胁迫, 而 2,4-二氯苯氧乙酸 (2,4-dichlorophenoxyacetic acid, 2,4-D) 处理可提高 Gly I、Gly II、APX、DHAR、MDHAR、GST、GR、CAT 和 POD 的活性, 以及 GSH 和 AsA 水平, 继而减少  $H_2O_2$  和 MDA 的积累及膜损伤<sup>[27]</sup>。这说明 2,4-D 处理可

提高 MG 脱毒系统和抗氧化系统的活性, 缓解盐胁迫触发的 MG 胁迫和氧化胁迫。此外, 在番茄中, 酚化合物香草酸 (vanillic acid, VA) 灌根处理可激活 MG 脱毒系统 (Gly I 和 Gly II) 和抗氧化系统 (SOD、CAT、POD、GST、APX、GR、DHAR、MDHAR、GSH 和 AsA), 缓解盐胁迫导致的生长抑制、光合色素含量下降、氧化损伤和 MG 胁迫, 最终提高番茄对盐胁迫的抵抗能力<sup>[29]</sup>。同样是在番茄幼苗中, 植物激素 MEL 和赤霉素 (gibberellin, GA) 处理也可激活乙二醛酶系统 (Gly I 和 Gly II)、抗氧化系统 (GSH、AsA、CAT、APX、GR、DHAR、MDHAR、POD 等) 和渗透调节系统 (Pro 和 GB), 继而改善盐胁迫下番茄幼苗的生长状况<sup>[30]</sup>。

## 2.3 耐旱性与MG信号

干旱是影响植物生长发育的主要胁迫因子, 通常引发 MG 胁迫、氧化胁迫和渗透胁迫, 植物耐旱性的获得通常与这三种胁迫的缓解有关。研究表明, 操纵植物 MG 代谢和信号途径可以提高植物对干旱胁迫的抵抗能力; MG 作为信号分子, 可激活促分裂原活化蛋白激酶 (mitogen-activated protein kinase, MAPK) 和脱落酸结合蛋白转录因子, 启动干旱胁迫信号转导过程, 最终提高植物耐旱性<sup>[31]</sup>。此外, MG 可诱发钙信号、活性氧信号、脱落酸信号和钾信号, 从而促进气孔关闭, 减少水分散失, 以此来提高植物的耐旱性<sup>[31]</sup>。在欧洲油菜幼苗中, 利用聚乙二醇 (polyethylene glycol, PEG) 模拟干旱胁迫可引发 MG 胁迫、氧化胁迫和渗透胁迫, 导致幼苗光合色素和生物量减少; 而渗透调节物质处理 PEG 胁迫下的幼苗, 可增强乙二醛酶系统 (Gly I 和 Gly II) 和抗氧化系统 (GSH、AsA、APX、MDHAR、DHAR、GR、CAT 和 POD) 的活性, 继而缓解 PEG 对幼苗的伤害<sup>[32]</sup>。

仍然是在欧洲油菜幼苗中, 盐胁迫可导致氧化胁迫 (ROS 和 MDA 积累), 降低光合色素含量和抑制生物量的增加, 而外源茉莉酸 (jasmonic acid, JA) 喷施处理可提高 MG 脱毒系统 (Gly I 和 Gly II) 和抗氧化系统 (AsA、GSH、APX、MDHAR、DHAR、GR、GST、POD 和 CAT) 的活性以及内源 Pro 的含量, 减少 MG 和 ROS 的积累, 缓解氧化损伤, 继而提高幼苗的耐盐性<sup>[33]</sup>。此外, 在甘蔗 (*Saccharum officinarum* L) 中异源表达斑茅 Gly III, 可增加 Gly III、SOD 和 POD 活性, 提高光合色素含量, 积累渗透调节物质 Pro 和 TSS, 从而提高甘蔗对干旱胁迫的耐性<sup>[34]</sup>, 进一步支持乙二醛酶系统在植物耐旱

性形成中的作用。

#### 2.4 金属胁迫耐性和其他胁迫耐性与MG信号

如上所述,随着城市化和工业化的进程,金属(包括重金属)和非金属的污染严重影响植物产量和人类健康,而化学引发可不同程度地提高植物对金属和非金属胁迫的抵抗能力。在番茄幼苗中,铬胁迫可抑制植物生长,降低光合速率和蒸腾速率,引发MG胁迫和氧化胁迫;而油菜素内酯(brassinolide, BR)处理可提高Gly I、Gly II、SOD、CAT、GST、APX、GR、MDHAR和DHAR活性以及GSH和AsA含量,继而降低MG和ROS的积累,减少MG胁迫和氧化损伤,最终提高番茄的铬耐性<sup>[35]</sup>。此外,在芸苔植物<sup>[36]</sup>和玉米幼苗<sup>[37]</sup>中,外源SA、NO和H<sub>2</sub>S处理也可通过类似的机理提高植物对铬胁迫的抵抗能力。

在芜菁幼苗中,镉胁迫可导致植物生长抑制、光合色素下降、活性氧积累和膜损伤<sup>[38]</sup>;而外源H<sub>2</sub>S处理可提高镉胁迫下芜菁幼苗的抗氧化剂多酚和半胱氨酸的含量及GR活性,继而减少ROS和MG的积累及膜损伤,最终提高芜菁对镉胁迫的抵抗能力<sup>[38]</sup>。在镉胁迫下的玉米幼苗中,外源H<sub>2</sub>S处理也可观察到类似的缓解结果<sup>[39]</sup>。在蚕豆(*Vicia faba* L.)幼苗中,砷胁迫可抑制幼苗的生长,降低光合和蒸腾速率,产生MG胁迫和氧化胁迫;而NO处理可提高MG脱毒系统(Gly I和Gly II)和抗氧化系统(SOD、CAT、APX、GR、DHAR、MDHAR、GSH和AsA)的活力,降低MG和ROS的积累,缓解MG胁迫、氧化损伤和生长抑制<sup>[40]</sup>。同样,在砷胁迫下的豌豆幼苗中,H<sub>2</sub>S处理可激活乙二醛酶系统、AsA-GSH循环、抗氧化保护系统和渗透调节系统,继而缓解砷毒害<sup>[41]</sup>。在汞胁迫下的大豆幼苗中,NO处理也可得到类似的缓解效果<sup>[42]</sup>。

类似地,在芥菜幼苗中,镍胁迫诱发MG胁迫和氧化胁迫,导致生物膜完整性丧失;而SA处理可提高镍胁迫下幼苗的Gly I、Gly II、SOD、CAT、GST、APX、GR、MDHAR和DHAR活性以及AsA和GSH水平,继而缓解MG胁迫和氧化胁迫,提高幼苗对镍胁迫的耐性<sup>[43]</sup>。同样地,硒(selenium, Se)和硅(silicon, Si)处理也可激活乙二醛酶系统和抗氧化系统,提高芥菜幼苗<sup>[44]</sup>和欧洲油菜<sup>[45]</sup>对镍胁迫的抵抗能力。此外,SA和H<sub>2</sub>S处理也可以类似于缓解镍胁迫伤害的机理,提高玉米幼苗对铅胁迫的耐性<sup>[46]</sup>。

对于其他胁迫耐性,在水稻幼苗中,氟化钠

(sodium fluoride, NaF)胁迫可诱发MG胁迫和氧化胁迫,导致MG和ROS积累,引发膜损伤;而Si处理可通过增强Gly I和Gly II活性以及抗氧化剂花青素、多酚、类胡萝卜素、叶黄素、黄酮、AsA和GSH水平,从而缓解NaF对水稻幼苗的伤害<sup>[47]</sup>。同样是在水稻幼苗中,多胺(polyamine, PA)处理也可提高乙二醛酶系统(Gly I和Gly II)和抗氧化系统(SOD、POD、CAT、GR、DHAR和MDHAR)的活性,继而提高水稻幼苗对NaF的耐性<sup>[48]</sup>。

总之,环境引发和化学引发类似于直接的MG处理,都可触发MG信号,继而调控MG脱毒系统、抗氧化系统、渗透调节系统和转运蛋白,维持细胞内MG和ROS稳态以及离子、渗透和营养平衡,缓解和修复生物膜和蛋白损伤,最终提高植物对热、盐、旱、金属和其他胁迫的抵抗能力。

### 3 小结与展望

近年来,在植物中关于MG的研究已从细胞毒性逐渐转向其信号分子作用,并已初步证实其在细胞分裂、种子萌发、气孔运动、植物生长发育以及响应和适应环境胁迫中发挥重要作用。在这些生理过程中,MG信号可独立或(和)与其他信号分子如钙、ROS、NO等互动,形成信号网络,调控植物生长发育和耐逆性的形成。现已表明,MG作为信号分子,外源处理可提高植物对高温、低温、盐渍、重金属胁迫等的抵抗能力。类似地,环境引发和化学引发仍可诱发MG信号,继而触发植物对高温、盐渍、干旱、金属和其他胁迫的耐性。总的来说,无论是外源MG处理(灌根和叶面喷施),还是环境引发和化学引发,都可触发MG信号,继而调控MG脱毒系统、抗氧化系统、渗透调节系统和转运蛋白,缓解逆境诱发的MG胁迫、氧化胁迫、渗透胁迫和蛋白变性,最终提高植物对高温、低温、盐渍、干旱、金属(包括重金属)和其他胁迫的抵抗能力(图2、3),暗示MG信号在植物耐逆性形成中发挥重要作用。这些研究结果对于植物生产和科学研究具有积极的指导意义。

目前,植物体内MG的定量方法有多种,涉及比色法、荧光法、色谱法、质谱法等<sup>[49]</sup>,但由于其检测灵敏度和及时性的限制,MG在细胞和亚细胞中的真实浓度尚未达成一致,有待进一步统一。此外,如前所述,MG是糖代谢(主要是糖酵解和卡尔文循环)的副产物,其具有脂溶和水溶的特性,故可自由地出入生物膜,暗示其受体可能定位于细

胞内而非细胞表面; 而且, MG 可导致加糖作用 (glycation), 也就是与蛋白质、核酸甚至膜脂进行非酶促的共价结合, 继而改变这些生物大分子的结构和功能。2021 年, Fu 等<sup>[50]</sup> 的研究表明, MG 可对拟南芥 71 个蛋白进行翻译后修饰, 即甲基乙二醛化 (类似于甲基化和乙酰化), 这些蛋白涉及糖酵解、三羧酸循环、光合作用、呼吸作用、脂肪代谢及生物和非生物胁迫响应; 此外, MG 也可对组蛋白 H3 进行甲基乙二醛化修饰, 继而调控拟南芥中盐胁迫响应基因的表达。但关于 MG 的受体, 目前仍未找到。糖 (包括葡萄糖、蔗糖、果糖、海藻糖等) 不仅是一种能源物质, 也是一种信号分子<sup>[51]</sup>; 而 MG 又是糖代谢的产物, 暗示在植物诸多生理过程中, 甚至是响应逆境胁迫的过程中, MG 信号和糖信号可能存在互作, 但二者如何互作尚未阐明。除了糖信号以外, MG 也被初步发现可与其他信号分子, 如 H<sub>2</sub>S、NO、植物激素等互作, 但互作的机理仍未完全阐明, 需要进一步的补充和完善。再者, 虽然 MG 作为信号分子可介导多种胁迫耐性, 但 MG 在响应和适应环境胁迫过程中的分子机制需要进一步用组学, 甚至多重组学的手段, 进行更深入的解析。

### [参 考 文 献]

- [1] Nadarajah KK. ROS homeostasis in abiotic stress tolerance in plants. *Int J Mol Sci*, 2020, 21: 5208
- [2] Banerjee A, Tripathi DK, Roychoudhury A. Hydrogen sulphide trapeze: environmental stress amelioration and phytohormone crosstalk. *Plant Physiol Biochem*, 2018, 132: 46-53
- [3] 周志豪, 王月, 闵雄, 等. 硫化氢信号与其他信号交互作用调控植物的耐旱性. *生物技术通报*, 2017, 33: 1-9
- [4] Tardieu F, Tuberosa R. Dissection and modelling of abiotic stress tolerance in plants. *Curr Opin Plant Biol*, 2010, 13: 206-12
- [5] Ali S, Rizwan M, Arif MS, et al. Approaches in enhancing thermotolerance in plants: an updated review. *J Plant Growth Regul*, 2020, 39: 456-80
- [6] Li ZG. Methylglyoxal and glyoxalase system in plants: old players, new concepts. *Bot Rev*, 2016, 82: 183-203
- [7] Mostofa MG, Ghosh A, Li ZG, et al. Methylglyoxal--a signaling molecule in plant abiotic stress response. *Free Rad Biol Med*, 2018, 212: 96-109
- [8] Hoque TS, Hossain MA, Mostofa MG, et al. Methylglyoxal: an emerging signaling molecule in plant abiotic stress responses and tolerance. *Front Plant Sci*, 2016, 7: 1341
- [9] 王月, 周志豪, 叶芯好, 等. 甲基乙二醛: 植物中一种新的信号分子. *植物生理学报*, 2018, 54: 10-8
- [10] Ye XY, Qiu XM, Sun YY, et al. Interplay between hydrogen sulfide and methylglyoxal initiates thermotolerance in maize seedlings by modulating reactive oxidative species and osmolyte metabolism. *Protoplasma*, 2020, 257: 1415-32
- [11] Garai S, Bhowal B, Pareek A, et al. Expression dynamics of glyoxalase genes under high temperature stress in plants. *Plant Physiol Rep*, 2020, 25: 533-48
- [12] Wang Y, Ye XY, Qiu XM, et al. Methylglyoxal triggers the heat tolerance in maize seedlings by driving AsA-GSH cycle and reactive oxygen species-/methylglyoxal-scavenging system. *Plant Physiol Biochem*, 2019, 138: 91-4
- [13] Li ZG, Nie Q, Yang CL, et al. Signaling molecule methylglyoxal ameliorates cadmium injury in wheat (*Triticum aestivum* L.) by a coordinated induction of glutathione pool and glyoxalase system. *Ecotoxicol Environ Safet*, 2018, 149: 101-7
- [14] Li ZG. Regulative role of calcium signaling on methylglyoxal-improved heat tolerance in maize (*Zea mays* L.) seedlings. *Plant Signal Behav*, 2020, 15: 1788303
- [15] 凌珑. 外源施加甲基乙二醛和硫化氢对镉胁迫旱柳抗氧化系统活性及抗逆基因表达的影响[D]. 沈阳: 辽宁大学, 2019
- [16] Li ZG, Shi YH, Ai L. Signaling molecule methylglyoxal remits the toxicity of plumbum by modifying antioxidant enzyme and osmoregulation systems in wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings. *Russ J Plant Physiol*, 2019, 66: 564-71
- [17] Bless Y, Ndlovu L, Gokul A, et al. Exogenous methylglyoxal alleviates zirconium toxicity in *Brassica rapa* L. seedling shoots. *South Afr J Bot*, 2017, 109: 327
- [18] Pang Q, Zhang A, Zang W, et al. Integrated proteomics and metabolomics for dissecting the mechanism of global responses to salt and alkali stress in *Suaeda corniculata*. *Plant Soil*, 2016, 402: 379-94
- [19] El-Shabrawi H, Kumar B, Kaul T, et al. Redox homeostasis, antioxidant defense, and methylglyoxal detoxification as markers for salt tolerance in Pokkali rice. *Protoplasma*, 2010, 245: 85-96
- [20] Li ZG, Duan XQ, Min X, et al. Methylglyoxal as a novel signal molecule induces the salt tolerance of wheat by regulating the glyoxalase system, the antioxidant system, and osmolytes. *Protoplasma*, 2017, 254: 1995-2006
- [21] Sanghera GS, Wani SH, Hussain W, et al. Engineering cold stress tolerance in crop plants. *Curr Genomics*, 2011, 12: 30-43
- [22] Majlath I, Eva C, Tajti J, et al. Exogenous methylglyoxal enhances the reactive aldehyde detoxification capability and frost-hardiness of wheat. *Plant Physiol Biochem*, 2020, 149: 75-85
- [23] Nahar K, Hasanuzzaman M, Alam MM, et al. Exogenous glutathione confers high temperature stress tolerance in mung bean (*Vigna radiata* L.) by modulating antioxidant defense and methylglyoxal detoxification system. *Environ Exp Bot*, 2015, 112: 44-54
- [24] Li ZG, Xu Y, Bai LK, et al. Melatonin enhances thermotolerance of maize seedlings (*Zea mays* L.) by modulating antioxidant defense, methylglyoxal

- detoxification, and osmoregulation systems. *Protoplasma*, 2019, 256: 471-90
- [25] Kamran M, Xie K, Sun J, et al. Modulation of growth performance and coordinated induction of ascorbate-glutathione and methylglyoxal detoxification systems by salicylic acid mitigates salt toxicity in choysum (*Brassica parachinensis* L.). *Ecotoxicol Environ Safet*, 2020, 188: 109877
- [26] Mahmud JA, Hasanuzzaman M, Khan MIR, et al.  $\beta$ -aminobutyric acid pretreatment confers salt stress tolerance in *Brassica napus* L. by modulating reactive oxygen species metabolism and methylglyoxal detoxification. *Plants (Basel)*, 2020, 9: 45-7
- [27] Mohsin SM, Hasanuzzaman M, Parvin K, et al. Pretreatment of wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings with 2,4-D improves tolerance to salinity-induced oxidative stress and methylglyoxal toxicity by modulating ion homeostasis, antioxidant defenses, and glyoxalase systems. *Plant Physiol Biochem*, 2020, 152: 221-31
- [28] Khan MN, Siddiqui MH, Mukherjee S, et al. Calcium-hydrogen sulfide crosstalk during  $K^+$ -deficient NaCl stress operates through regulation of  $Na^+/H^+$  antiport and antioxidative defense system in mung bean roots. *Plant Physiol Biochem*, 2021, 159: 211-25
- [29] Parvin K, Nahar K, Hasanuzzaman M, et al. Exogenous vanillic acid enhances salt tolerance of tomato: insight into plant antioxidant defense and glyoxalase systems. *Plant Physiol Biochem*, 2020, 150: 109-20
- [30] Siddiqui MH, Alamri S, Alsubaie QD, et al. Melatonin and gibberellic acid promote growth and chlorophyll biosynthesis by regulating antioxidant and methylglyoxal detoxification system in tomato seedlings under salinity. *J Plant Growth Regul*, 2020, 39: 14881502
- [31] Askari-Khorasgani O, Pessarakli M. Manipulation of plant methylglyoxal metabolic and signaling pathways for improving tolerance to drought stress. *J Plant Nutr*, 2019, 42: 1268-75
- [32] Bhuiyan TF, Ahamed KU, Nahar K, et al. Mitigation of PEG-induced drought stress in rapeseed (*Brassica rapa* L.) by exogenous application of osmolytes. *Biocatal Agr Biotechnol*, 2019, 20: 101197
- [33] Alam MM, Nahar K, Hasanuzzaman M, et al. Exogenous jasmonic acid modulates the physiology, antioxidant defense and glyoxalase systems in imparting drought stress tolerance in different Brassica species. *Plant Biotechnol Rep*, 2014, 8: 279-93
- [34] Mohanan MV, Pushpanathan A, Sasikumar SPT, et al. Ectopic expression of DJ-1/PfpI domain containing *Erianthus arundinaceus* glyoxalase III (*EaGly III*) enhances drought tolerance in sugarcane. *Plant Cell Rep*, 2020, 39: 1581-94
- [35] Jan S, Noman A, Kaya C, et al. 24-Epibrassinolide alleviates the injurious effects of Cr(VI) toxicity in tomato plants: insights into growth, physio-biochemical attributes, antioxidant activity and regulation of ascorbate-glutathione and glyoxalase cycles. *J Plant Growth Regul*, 2020, 39: 1587-604
- [36] Kamran M, Wang D, Alhathloul HAS, et al. Jasmonic acid-mediated enhanced regulation of oxidative, glyoxalase defense system and reduced chromium uptake contributes to alleviation of chromium (VI) toxicity in choysum (*Brassica parachinensis* L.). *Ecotoxicol Environ Safet*, 2021, 208: 111758
- [37] Kharbech O, Sakouhi L, Massoud MB, et al. Nitric oxide and hydrogen sulfide protect plasma membrane integrity and mitigate chromium-induced methylglyoxal toxicity in maize seedlings. *Plant Physiol Biochem*, 2020, 157: 244-55
- [38] Li G, Shah AA, Khan WU, et al. Hydrogen sulfide mitigates cadmium induced toxicity in *Brassica rapa* by modulating physiochemical attributes, osmolyte metabolism and antioxidative machinery. *Chemosphere*, 2021, 263: 127999
- [39] Kharbech O, Massoud MB, Sakouhi L, et al. Exogenous application of hydrogen sulfide reduces chromium toxicity in maize seedlings by suppressing NADPH oxidase activities and methylglyoxal accumulation. *Plant Physiol Biochem*, 2020, 154: 646-56
- [40] Ahmad P, Alam P, Balawi TH, et al. Sodium nitroprusside (SNP) improves tolerance to arsenic (As) toxicity in *Vicia faba* through the modifications of biochemical attributes, antioxidants, scorbate-glutathione cycle and glyoxalase cycle. *Chemosphere*, 2020, 244: 125480
- [41] Alsahli AA, Bhat JA, Alyemeni MN, et al. Hydrogen sulfide ( $H_2S$ ) mitigates arsenic (As)-induced toxicity in pea (*Pisum sativum* L.) plants by regulating osmoregulation, antioxidant defense system, ascorbate glutathione cycle and glyoxalase system. *J Plant Growth Regul*, 2021, in press
- [42] Ahmad P, Alyemeni MN, Wijaya L, et al. Nitric oxide donor, sodium nitroprusside, mitigates mercury toxicity in different cultivars of soybean. *J Hazard Mater*, 2021, 408: 124852
- [43] Zaid A, Mohammad F, Wani SH, et al. Salicylic acid enhances nickel stress tolerance by up-regulating antioxidant defense and glyoxalase systems in mustard plants. *Ecotoxicol Environ Safet*, 2012, 180: 575-87
- [44] Abd\_Allah EF, Hashem A, Alam P, et al. Silicon alleviates nickel-induced oxidative stress by regulating antioxidant defense and glyoxalase systems in mustard plants. *J Plant Growth Regul*, 2019, 38: 1260-73
- [45] Ulhassan Z, Gill RA, Huang H, et al. Selenium mitigates the chromium toxicity in *Brassicca napus* L. by ameliorating nutrients uptake, amino acids metabolism and antioxidant defense system. *Plant Physiol Biochem*, 2019, 145: 142-52
- [46] Zanganeh R, Jamei R, Rahmani F. Pre-sowing seed treatment with salicylic acid and sodium hydrosulfide confers Pb toxicity tolerance in maize (*Zea mays* L.). *Ecotoxicol Environ Safet*, 2020, 206: 111392
- [47] Singh A, Roychoudhury A. Silicon-regulated antioxidant and osmolyte defense and methylglyoxal detoxification functions co-ordinately in attenuating fluoride toxicity and conferring protection to rice seedlings. *Plant Physiol*



- Biochem, 2020, 154: 758-69
- [48] Banerjee A, Samanta S, Roychoudhury A. Spermine ameliorates prolonged fluoride toxicity in soil-grown rice seedlings by activating the antioxidant machinery and glyoxalase system. *Ecotoxicol Environ Safet*, 2020, 189: 109737
- [49] Li ZG. Measurement of signaling molecules calcium ion, reactive sulfur species, reactive carbonyl species, reactive nitrogen species, and reactive oxygen species in plants [M]//Khan MR, Reddy PS, Ferrante A, et al. *Plant signaling molecules: role and regulation under stressful environments*. Cambridge: Elsevier, 2019: 83-103
- [50] Fu ZW, Li JH, Feng YR, et al. The metabolite methylglyoxal-mediated gene expression is associated with histone methylglyoxalation. *Nucleic Acids Res*, 2021, 49: 1886-99
- [51] Yoon J, Cho LH, Tun W, et al. Sucrose signaling in higher plants. *Plant Sci*, 2021, 302: 110703