

## 综述 Reviews

气体信号分子H<sub>2</sub>S在植物中的研究进展

李顺, 景举伟, 严金平, 陈宣钦, 徐慧妮\*

昆明理工大学生命科学与技术学院, 昆明650500

**摘要:** 硫化氢(hydrogen sulfide, H<sub>2</sub>S)是继一氧化氮(nitric oxide, NO)和一氧化碳(carbon monoxide, CO)之后的第三个气体信号分子。近年来,人们对动物中H<sub>2</sub>S的内源性生成、生物学效应及其分子机制等方面进行了广泛研究,但H<sub>2</sub>S在植物中的研究相对较少。本文综述了植物体内H<sub>2</sub>S的性质及存在方式、产生途径、在植物生长发育及非生物胁迫下的作用、与其他信号分子的互作等的最新研究进展。

**关键词:** 硫化氢; 气体信号分子; 植物; 信号分子互作

## Research Progress in the Gasotransmitter Hydrogen Sulfide in Plants

LI Shun, JING Ju-Wei, YAN Jin-Ping, CHEN Xuan-Qin, XU Hui-Ni\*

College of Life Science and Technology, Kunming University of Science and Technology, Kunming 650500, China

**Abstract:** Hydrogen sulfide (H<sub>2</sub>S) is considered as the third new member of gasotransmitter family, following nitric oxide (NO) and carbon monoxide (CO). Recently, many researches have been done about the production, biological effect, and molecular mechanisms of H<sub>2</sub>S in animals, but the researches of H<sub>2</sub>S in plants are relatively few. This paper summarized the new research progress in the characteristics, production pathway, functions in plant growth and development and under abiotic stresses, as well as the cross talk with the other signaling molecules of endogenous H<sub>2</sub>S.

**Key words:** hydrogen sulfide; gasotransmitter; plant; signaling molecules interactions

数百年来,人们普遍认为H<sub>2</sub>S是工业生产中产生的有害气体,直到上世纪90年代中后期人们发现哺乳动物体内半胱氨酸代谢可生成H<sub>2</sub>S,其生理作用及其重要性才逐步得到研究人员的重视(Guidotti 1996)。在动物中研究发现H<sub>2</sub>S具有调节神经系统、消化系统以及心血管系统的作用(Kimura 2002)。随着对H<sub>2</sub>S作为气体信号分子研究的深入,H<sub>2</sub>S的诸多新生理功能和H<sub>2</sub>S引发的效应逐渐引起人们的兴趣,并认为是继NO和CO之后的第三种内源性气体信号分子(Wang 2002)。H<sub>2</sub>S作为信号分子的研究已成为生物学研究的新热点之一。我们在前人研究和综述的基础上(Wang等2012; 崔为体和沈文飏2012; 金竹萍和裴雁曦 2013),对H<sub>2</sub>S作为信号分子在植物中的最新研究进展进行了综述。

1 H<sub>2</sub>S的性质及存在形式

H<sub>2</sub>S是一种具有臭鸡蛋刺激性气味的无色有毒气体,其分子量为34.08。H<sub>2</sub>S极易溶于水,在水溶液中可以解离为H<sup>+</sup>、HS<sup>-</sup>和S<sup>2-</sup>。在水溶液中H<sub>2</sub>S

的水解平衡反应是:  $H_2S = H^+ + HS^- = 2H^+ + S^{2-}$ ,在pH=7.4时,有1/3的H<sub>2</sub>S以未解离的形式存在,其余2/3以HS<sup>-</sup>形式存在,在高pH条件下,HS<sup>-</sup>可以接着解离为H<sup>+</sup>和S<sup>2-</sup>(Wang 2002)。与NO、CO信号分子一样,H<sub>2</sub>S也是亲脂性的,可以自由的通过细胞膜,但是离子态的HS<sup>-</sup>不能通过细胞膜(Kabil和Banerjee 2010)。内源性H<sub>2</sub>S主要通过形成硫酸盐或硫代硫酸盐而最终排出体外(Hosok等1997; Furne等2001)。

2 植物中H<sub>2</sub>S的产生2.1 植物中H<sub>2</sub>S的产生途径

目前在细菌、动物和植物中均发现有内源H<sub>2</sub>S的产生。在动物机体内,H<sub>2</sub>S主要是在依赖磷酸吡哆醛的5'-磷酸酶[包括胱硫醚-β-合酶(cystathionine-β-synthase, CBS)或胱硫醚-γ-裂解酶(cystathi-

收稿 2014-12-19 修定 2015-03-31

资助 国家自然科学基金(31101557和31460526)、云南省应用基础研究面上项目(2010ZC053)和云南省教育厅科学研究基金项目(2011Z109)。

\* 通讯作者(E-mail: hnxusun@126.com; Tel: 0871-65920623)。

onine- $\gamma$ -lyase, CSE)和半胱氨酸氨基转移酶等]催化半胱氨酸产生,同时生成氨和丙酮酸盐(Gadalla和Snyder 2010)。次要途径是非酶产生的,如:在糖的氧化中由元素硫生成 $H_2S$  (Searcy和Lee 1998)。

在植物体内,  $H_2S$ 可以通过半胱氨酸脱巯基酶分解出 $H_2S$ 、丙酮酸盐和 $NH_3$ 。在拟南芥中, L-半胱氨酸脱巯基酶(L-cysteine desulfhydrase, LCD)和D-半胱氨酸脱巯基酶(D-cysteine desulfhydrase, DCD)分别以L/D-半胱氨酸为底物产生 $H_2S$  (Rennenberg等1987; Riemenschneider 2005; Álvarez等2012a)。已有相关的编码LCD和DCD的基因被克隆, 如拟南芥中位于线粒体的AtNFS1/AtNifs (At5g65720)、位于质体的AtNFS2/AtSUF (At1g08490)和位于细胞核的L-CDesI (At3g62130) (Papenbrock等2007)。Riemenschneider (2006)在油菜中发现了AtNFS1、AtNFS2、L-CDesI和D-CDesI的同源基因, Xie等(2013)克隆和鉴定了油菜中的LCD基因*BnDES1*。拟南芥中的类半胱氨酸合酶(cysteine synthase-like) (At5g28030)发现具有DES活性, 被重新命名为AtDES1(Álvarez等2010)。此外, 从拟南芥和番茄中分离了编码DCD的基因(Riemenschneider等2005; Todorovic等2008)。在拟南芥中DES1是唯一一个被鉴定出位于细胞质的L型半胱氨酸脱巯基酶, DES1的T-DNA插入突变体妨碍了 $H_2S$ 的产生并显著影响了植物的代谢(Álvarez等2012b)。DES1缺失突变体叶肉原生质体中发现与衰老相关的空泡。此外, DES1的缺失刺激了与自体吞噬过程有关的ATG8蛋白的积累和脂质化。

此外,  $H_2S$ 可以通过亚硫酸盐还原酶的作用生成(Rausc和Wachter 2005; Papenbrock等2007)。硫同化过程中产生 $H_2S$ 和半胱氨酸等含硫防御性化合物(sulfur-containing defence compounds, SDCs)

(图1)。植物通过高亲和性转运体从土壤中吸收的硫酸盐( $SO_4^{2-}$ )转运到地上部, 在叶片中通过ATP硫酸化酶生成5'-腺苷酰硫酸(5'-adenylylsulfate, APS), APS在APS还原酶的作用下, 以谷胱甘肽(GSH)作为电子供体生成亚硫酸盐( $SO_3^{2-}$ )。此外, APS可以进一步在APS激酶的作用下生成3'-磷酸腺苷酰硫酸(3'-phosphoadenylylsulfate, PAPS), 可以进一步生成硫代葡萄糖苷等。 $SO_3^{2-}$ 在亚硫酸盐还原酶作用下生成 $H_2S$ 。硫酸盐同化反应在质体进行, 而 $H_2S$ 的释放在质体、线粒体和细胞质中进行。

## 2.2 $H_2S$ 的产生与半胱氨酸的关系

$H_2S$ 与O-乙酰基-L-丝氨酸在O-乙酰基-L-丝氨酸(硫醇)裂解酶[O-acetyl-L-serine(thiol)lyase, OASTL]作用下生成半胱氨酸(Álvarez等2012a)。半胱氨酸是许多重要的分子物质如维生素、辅因子、抗氧化物质和许多防御物质等的代谢前体。半胱氨酸可以进一步生成其他富硫化合物(sulfur-rich proteins, SRPs)、植物螯合肽和GSH等。OASTL的主要同工型OAS-A1和降解半胱氨酸的细胞质型巯基酶DES1影响细胞质的半胱氨酸稳态平衡(Álvarez等2012a)。对OAS-A1和DES1敲除突变体转录组的荟萃分析(meta-analysis)表明它们与生物胁迫的应答有很大相关性, 其中*des1*突变体对活体营养型和坏死营养型病原体有很强的抗性, 而*oas-a1*敲除突变体对这些病原体高度敏感(Álvarez等2012a)。

## 3 $H_2S$ 在植物生长发育中的作用

以前认为 $H_2S$ 对植物的生长和发育是有毒害作用的, 如 $H_2S$ 抑制6种水稻幼苗的氧气释放(Joshi等1975)。高浓度  $H_2S$ 导致苜蓿、葡萄、生菜、甜菜、水稻、松树、冷杉植株生长减小, 但低浓度  $H_2S$ 处理下植株的生长显著增加(Thompson和Kats 1978; 梁峥和汤佩松1980), 由此表明低浓度的 $H_2S$

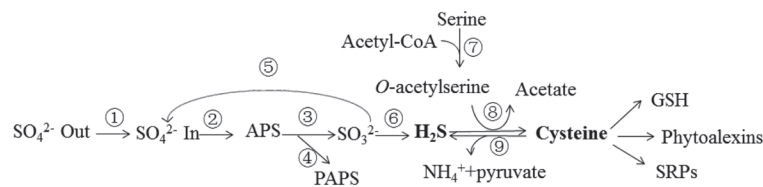


图1 硫同化过程中产生 $H_2S$ 和半胱氨酸等含硫防御性化合物

Fig.1 Sulfur assimilation as a platform for the biosynthesis of sulfur-containing defence compounds of  $H_2S$  and cysteine

①: 高亲和性转运体; ②: ATP硫酸化酶; ③: 5'-腺苷酰硫酸(APS)还原酶; ④: APS激酶; ⑤: 亚硫酸盐氧化酶; ⑥: 亚硫酸盐还原酶; ⑦: 丝氨酸乙酰基转移酶; ⑧: O-乙酰基-L-丝氨酸(硫醇)裂解酶; ⑨: 脱巯基酶。参考Rausc和Wachter (2005)文献, 有所修改。

可以促进植物生长,但是过量的H<sub>2</sub>S抑制植物生长。

### 3.1 H<sub>2</sub>S促进种子萌发和根的发育

研究发现H<sub>2</sub>S通过刺激萌发早期β-淀粉酶的活性促进小麦种子的萌发,但对α-淀粉酶和总淀粉酶活性影响不显著(Zhang等2010a; 刘锐锋等2010)。此外, H<sub>2</sub>S还可以促进植物根系的生长,如低浓度外源H<sub>2</sub>S (0~40 μmol·L<sup>-1</sup>)促进豌豆胚根生长(李东波等2010)和黄瓜不定根的形成(Lin等2012)。Zhang等(2009a)发现随着H<sub>2</sub>S供体硫氢化钠(NaHS)的施加,甘薯茎尖的内源H<sub>2</sub>S、吲哚乙酸(indoleacetic acid, IAA)和NO含量依次增加,表明H<sub>2</sub>S可能通过IAA和NO来诱导植物不定根的发生。

### 3.2 H<sub>2</sub>S与气孔运动

NaHS处理能诱导蚕豆(*Vicia faba*)和凤仙花(*Impatiens walleriana*)等植物的气孔关闭(García-Mata和Lamattina 2010, 2013)。H<sub>2</sub>S可能是气孔调节的一个重要环节, H<sub>2</sub>S影响脱落酸(ABA)受体的表达,而ABA影响H<sub>2</sub>S的产生,表明H<sub>2</sub>S和ABA的相互作用负责干旱胁迫下拟南芥的气孔调节(Jin等2013)。Lisjak等(2010)研究发现NaHS和GY4137都引起光下气孔打开并阻止黑暗下气孔关闭,推测H<sub>2</sub>S通过抑制NO的产生来导致气孔开放。Scuffi等(2014)的研究表明在依赖ABA的气孔关闭过程中H<sub>2</sub>S位于NO的上游。H<sub>2</sub>S还可能作为H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>的下游信号(叶青等2011; 王兰香等2012; 张丹丹等2013),介导茉莉酸(jasmonic acid, JA)诱导的蚕豆气孔关闭(侯智慧等2011)。此外, H<sub>2</sub>S参与乙烯诱导的蚕豆和拟南芥(刘菁等2011a; Liu等2012; Hou等2013)气孔关闭。

### 3.3 H<sub>2</sub>S与光合作用

早在1973年, Gassman报道H<sub>2</sub>S能够使发黄的豆叶子光系统蛋白质的二硫键发生断裂而使其发生可逆变性,接着多数研究表明外源H<sub>2</sub>S可以增加植物叶片的叶绿素含量。NaHS增加菠菜叶片的叶绿素含量,改变叶绿体超微结构和提高光合速率, H<sub>2</sub>S可能通过调节Rubisco活性和巯基化合物的氧化还原修饰来增强光合作用(Chen等2011)。Stefano和Mauro研究(2013)发现H<sub>2</sub>S抑制地衣光合共生生物的PSII ( $F_v/F_m$ )。

### 3.4 H<sub>2</sub>S延长花期及延缓衰老

适当浓度的NaHS处理可提高植物体内过氧

化氢酶(CAT)、超氧化物歧化酶(SOD)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)、过氧化物酶(POD)的活性,进而降低切花的H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>和O<sub>2</sub><sup>-</sup>水平,延长各类切花的观赏期(Zhang等2011)。用H<sub>2</sub>S烟熏草莓发现,外源H<sub>2</sub>S可维持低的腐烂指数、高的果实硬度、低的呼吸密度以及聚半乳糖醛酸酶活性,从而延长草莓采摘后保鲜期(Hu等2012)。

## 4 H<sub>2</sub>S在植物非生物胁迫下的作用

H<sub>2</sub>S作为一种信号分子,和其他信号分子一样,在逆境胁迫下发挥重要作用,可以提高植物在非生物胁迫下的抗性。

### 4.1 H<sub>2</sub>S与水分胁迫

H<sub>2</sub>S作为信号分子,通过上调抗氧化酶活性改变H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>的水平,提高番薯幼苗的抗旱性(Zhang等2009b),还可以通过调控抗坏血酸和谷胱甘肽代谢来缓解水分胁迫引起的氧化伤害,减轻水分胁迫对小麦幼苗的影响(Shan等2011)。H<sub>2</sub>S通过和ABA相互作用来负责干旱胁迫下拟南芥的气孔调节,提高拟南芥的抗旱性(Jin等2011, 2013)。土壤的洪涝灾害对植物根系产生低氧胁迫,在豌豆中, H<sub>2</sub>S通过阻止活性氧对细胞膜的伤害并减少乙烯的产生来减轻低氧胁迫诱导的根尖死亡(Cheng等2013)。在动物中, H<sub>2</sub>S通过钙激活的钾离子感受低氧信号(Li等2010)。

### 4.2 H<sub>2</sub>S与盐胁迫

H<sub>2</sub>S可以缓解盐胁迫对小麦、苜蓿种子萌发的抑制作用(鲍敬等2011; Wang等2012)。NaHS处理不同程度的激活了SOD、CAT、POD和APX的同工酶活性或相应转录物,从而减轻NaCl胁迫引起的氧化损伤。朱会朋等(2013)应用非损伤微测技术发现H<sub>2</sub>S能够减弱K<sup>+</sup>外流,促进Na<sup>+</sup>外排,提高盐胁迫下杨树的抗性。

### 4.3 H<sub>2</sub>S与高温胁迫

高温不仅会直接致使植物细胞蛋白质变性,增加膜脂的流动性,而且会间接损伤叶绿体和线粒体,引起酶的失活、蛋白质降解、膜的完整性损失,并最终导致细胞损伤甚至死亡。Li等(2012)研究发现, NaHS预处理能显著增加热胁迫下烟草悬浮培养细胞的存活率以及热胁迫后的再生能力,同时减少电解液的渗漏和丙二醛(MDA)的积累,这个过程可能与Ca<sup>2+</sup>信号转导有关。NO和H<sub>2</sub>S都



能提高热胁迫下玉米的存活率,缓解热胁迫引起的电解质外渗、组织活力的下降和MDA的积累, $H_2S$ 可能是NO诱导玉米耐热性的下游信号分子,NaHS增强玉米的耐热性可能还与增加内源性脯氨酸的含量有关(Li等2013a, b)。

#### 4.4 $H_2S$ 与离子胁迫

铝(Al)、铬(Cr)、镉(Cd)、铅(Pb)等金属元素是植物生长非必需元素,较低浓度时就对植物造成伤害,然而随着工业化的发展,在土壤中积累越来越多,对植物的伤害也开始显现出来。NaHS预处理可能通过水解酶和抗氧化酶来缓解Cr和Al对小麦萌发的抑制作用(Zhang等2010b, c)。NaHS缓解大麦Al毒害作用与ATPase活性增加、抑制Al的吸收和氧化胁迫损伤有关(Dawood等2012; Chen等2013)。NaHS可以缓解镉胁迫对黄瓜胚轴和胚根及狗牙根根系生长的抑制作用(于立旭等2011; Shi等2014)。 $H_2S$ 提高镉胁迫下苜蓿幼苗抗氧化酶活性,降低MDA含量,缓解了Cd导致的氧化损伤,并重建还原型谷胱甘肽和ROS代谢的平衡(Li等2012; Cui等2014)。Sun等(2013)采用荧光成像技术和非侵入振动离子选择微电极研究了胡杨细胞 $H_2S$ 对Cd毒的影响,发现NaHS预处理缓解了Cd诱导细胞程序性死亡,进一步研究表明,NaHS预处理通过提高抗氧化酶活性和细胞Cd的动态平衡来缓解Cd毒。

#### 5 $H_2S$ 与其他信号分子的互作

在动物中, $H_2S$ 的调节机制主要有两个途径: $H_2S$ 作用于ATP敏感的 $K^+$ 通道( $K_{ATP}$ )和通过AMP途径作用于神经系统(Zhao等2001; Eto等2002)。在植物中,大量证据表明 $H_2S$ 作为信号分子参与了NO、CO、 $H_2O_2$ 、 $Ca^{2+}$ 、ABA、乙烯等信号通路,进而参与植物生长发育和缓解逆境胁迫。

##### 5.1 $H_2S$ 与NO和CO的相互关系

$H_2S$ 、NO和CO三种气体分子并非各自孤立存在而是有着密切的关系。NaHS增加甘薯茎尖内源 $H_2S$ 、IAA和NO含量,而加入生长素转运抑制剂NPA和NO清除剂cPTIO能分别逆转IAA和NO对不定根的诱导作用,由此表明, $H_2S$ 可能位于IAA和NO信号转导途径的上游,通过IAA和NO来诱导植物不定根的发生(Zhang等2009a)。此外, $H_2S$ 可能通过NO途径促进苜蓿种子萌发(Wang等2012)。

$H_2S$ 和NO均参与乙烯诱导的拟南芥叶片气孔关闭,且NO可能位于 $H_2S$ 上游参与调控这一信号通路(刘菁等2011b)。Li等(2013a)发现 $H_2S$ 供体的施用增强了NO供体硝普钠(SNP)诱导的耐热性,而这种效应被 $H_2S$ 的合成抑制剂和清除剂所消除,由此表明 $H_2S$ 可能是NO诱导玉米耐热性的下游信号分子。

Lin等(2012)研究发现 $H_2S$ 和CO都能促进黄瓜不定根的形成,加入CO合成抑制剂ZnPPiX逆转了 $H_2S$ 和CO对不定根形成的作用,而加入 $H_2S$ 清除剂次牛磺酸(hypotaurine, HT)并不能改变CO对黄瓜不定根形成的作用,表明 $H_2S$ 作为CO的上游信号分子发挥作用。此外,还有文献报道, $H_2S$ 可以调节HO的表达,促进CO的产生从而缓解赤霉素(GA)触发的小麦糊粉层细胞程序性死亡(Xie等2014)。

##### 5.2 $H_2S$ 与 $Ca^{2+}$ /CaM的相互关系

在动物中 $H_2S$ 具有的还原作用与促进 $Ca^{2+}$ 内流有关(Wang 2002)。Eto等(2002)发现有 $Ca^{2+}$ /CaM时,由CBS催化生成的 $H_2S$ 是无 $Ca^{2+}$ /CaM时的3.5倍,CaM的抑制剂可抑制 $H_2S$ 的生成;单用CaM时,CBS活性微弱,而单用 $Ca^{2+}$ 时,CBS几乎无活性,说明CBS受 $Ca^{2+}$ /CaM的调节。在植物研究中,Li等(2012)发现应用外源 $Ca^{2+}$ 和它的离子载体A23187可显著加强NaHS诱导的高温抗性;而 $Ca^{2+}$ 螯合剂、乙二醇二乙醚二胺四乙酸(EGTA)、质膜通道阻滞剂 $La^{3+}$ 、钙调素拮抗剂氯丙嗪和三氟吡啶啉可削弱这种抗性,表明 $Ca^{2+}$ /CaM参与NaHS增加烟草悬浮培养细胞的抗热性过程。

##### 5.3 $H_2S$ 与 $H_2O_2$ 相互关系

$H_2S$ 可以通过激活以 $H_2O_2$ 为中间物质的抗氧化信号途径来提高植物对逆境胁迫的耐受性。Al和Cr胁迫下小麦种子 $H_2O_2$ 含量增加,NaHS预处理后 $H_2O_2$ 含量降低,从而缓解对种子萌发的抑制(Zhang等2008, 2010b, c)。同样,在干旱或渗透胁迫下,大豆和小麦中 $H_2S$ 可通过改变 $H_2O_2$ 的含量抵御胁迫(Zhang等2010d, e)。侯智慧等(2011)探讨 $H_2S$ 和 $H_2O_2$ 在JA调控气孔运动信号转导中的作用,结果表明 $H_2S$ 和 $H_2O_2$ 均参与了JA诱导的蚕豆气孔关闭,且 $H_2S$ 可能作为 $H_2O_2$ 的下游组分参与这一信号转导过程。由此表明在植物中 $H_2S$ 和 $H_2O_2$ 存在相互作用。

#### 5.4 H<sub>2</sub>S与激素之间的相互关系

大量研究表明, H<sub>2</sub>S与植物激素存在相互作用。H<sub>2</sub>S可能参与ABA、乙烯、JA诱导的气孔关闭过程(García-Mata和Lamattina 2010; Jin等2013)。H<sub>2</sub>S合成抑制剂能抑制ABA诱导的蚕豆气孔关闭, 外源ABA能够明显提高叶片的H<sub>2</sub>S水平及L-/D-半胱氨酸脱巯基酶活性, 且H<sub>2</sub>S的合成抑制剂可以逆转ABA所引起的效应(刘菁等2011a)。另外, 在乙烯(刘菁等2011b; Liu等2012; Hou等2013)及JA (侯智慧等2011)诱导的气孔关闭过程中也有H<sub>2</sub>S的参与。

有文献报道, H<sub>2</sub>S能够使甘薯茎尖的内源IAA增加, 进而诱发外植体不定根发生, 此过程受IAA和NO的调节, H<sub>2</sub>S可能位于IAA和NO信号通路的上游(Zhang等2009a)。H<sub>2</sub>S还参与IAA促进根细胞伸长的过程(Lin等2012)。Zhang等(2010a)研究了H<sub>2</sub>S和GA对小麦种子萌发的影响, 发现H<sub>2</sub>S对 $\beta$ -淀粉酶的活性诱导较GA高; H<sub>2</sub>S和GA共同处理比两者单独处理的酶活性高, 由此表明H<sub>2</sub>S和GA在植物种子萌发过程中具有协同效应。

#### 6 展望

H<sub>2</sub>S在植物生长发育及逆境胁迫方面起着重要的作用, 但关于其作用的研究仍然有限、不够全面, 现在仍然不清楚H<sub>2</sub>S在植物信号转导中的直接靶点和下游级联反应。此外, H<sub>2</sub>S与NO、CO、Ca<sup>2+</sup>等信号分子的互作, 以及在整个信号转导网络中的作用了解还有限。研究发现, NO通过S-亚硝基化(S-nitrosylation)影响靶蛋白的活性, 从而发挥作用(Hess等2005)。在动物中, H<sub>2</sub>S通过S-硫化作用(S-sulfhydration)翻译后修饰蛋白, 将很多蛋白中半胱氨酸的-SH转变为-SSH, 从而调控它们的活性, 如, 肌动蛋白、微管蛋白、甘油醛三磷酸等10%~25%的肝脏蛋白在生理条件下被硫化(Mustafa等2010)。而在植物中H<sub>2</sub>S是否通过S-硫化作用修饰靶蛋白未见报道。目前, 植物中H<sub>2</sub>S产生的途径主要来源于半胱氨酸脱巯基酶, 是否有途径产生H<sub>2</sub>S还需要进一步研究。

今后H<sub>2</sub>S研究工作可能会集中在以下几方面: 在研究技术上, 突出植物相关突变体材料的筛选及H<sub>2</sub>S荧光探针的研究及应用(Wang等2014); 在参与植物生长发育和逆境胁迫方面上, 重点深入其

分子机制及其相关信号作用机制的研究; 在应用上, 考虑其安全性, 真正发挥其应用的价值, 不应该只停留在实验室研究上。

#### 参考文献

- 鲍敬, 丁同楼, 贾文娟, 王灵燕, 王宝山(2011). 外源H<sub>2</sub>S对盐胁迫下小麦种子萌发的影响. 现代农业科技, 20: 40~42
- 崔为体, 沈文飏(2012). 植物中硫化氢的生理功能及其分子机理. 生命的化学, 32 (4): 385~389
- 侯智慧, 刘菁, 侯丽霞, 李希东, 刘新(2011). H<sub>2</sub>S可能作为H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>的下游信号介导茉莉酸诱导的蚕豆气孔关闭. 植物学报, 46 (4): 396~406
- 李东波, 肖朝霞, 刘灵霞, 王金成, 宋国力, 毕玉蓉(2010). 外源硫化氢对豌豆根尖及其边缘细胞的影响. 植物学报, 45(3): 354~362
- 梁峥, 汤佩松(1980). 硫化氢和低温对水稻幼苗生长和呼吸的影响. 植物生理学通讯, 6: 19~23
- 刘菁, 侯丽霞, 刘国华, 刘新, 王学臣(2011b). NO介导的H<sub>2</sub>S合成参与乙烯诱导的拟南芥气孔关闭. 科学通报, 56 (30): 2515~2522
- 刘菁, 侯智慧, 赵方贵, 刘新(2011a). H<sub>2</sub>S介导ABA诱导蚕豆气孔运动的生理机制研究. 西北植物学报, 31 (2): 298~304
- 刘锐锋, 郭希凯, 张华(2010). 硫化氢对小麦种子萌发早期淀粉酶活性的影响. 安徽农业科学, 38 (14): 7218~7219, 7226
- 金竹萍, 裴雁曦(2013). 植物H<sub>2</sub>S气体信号分子的生理功能研究进展. 中国细胞生物学学报, 5 (6): 1~9
- 王兰香, 侯智慧, 侯丽霞, 赵方贵, 刘新(2012). H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>介导的H<sub>2</sub>S产生参与干旱诱导的拟南芥气孔关闭. 植物学报, 47 (3): 217~225
- 叶青, 侯智慧, 刘菁, 刘瑞清, 刘新(2011). H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>介导H<sub>2</sub>S诱导的拟南芥气孔关闭. 植物生理学报, 47 (12): 1195~1200
- 于立旭, 尚宏芹, 张存家, 王秀峰, 魏珉, 杨凤娟, 史庆华(2011). 外源硫化氢对镉胁迫下黄瓜胚轴和胚根生理生化特性的影响. 园艺学报, 38 (11): 2131~2139
- 张丹丹, 车永梅, 侯丽霞, 赵方贵, 刘新(2013). G蛋白位于H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>上游参与H<sub>2</sub>S诱导的拟南芥气孔关闭过程. 植物生理学报, 49 (2): 181~187
- 朱会朋, 孙健, 赵楠, 马旭君, 张玉红, 沈昕, 陈少良(2013). 盐胁迫下硫化氢调控杨树根系的离子流. 植物生理学报, 49 (6): 561~567
- Álvarez C, Calo L, Romero LC, García I, Gotor C (2010). An O-acetylserine(thiol)lyase homolog with L-cysteine desulfhydrase activity regulates cysteine homeostasis in *Arabidopsis*. Plant Physiol, 152: 656~669
- Álvarez C, Bermúdez MÁ, Romero LC, Gotor C, García I (2012a). Cysteine homeostasis plays an essential role in plant immunity. New Phytol, 193: 165~177
- Álvarez C, García I, Moreno I, Pérez-Pérez ME, Crespo JL, Romero LC, Gotor C (2012b). Cysteine-generated sulfide in the cytosol negatively regulates autophagy and modulates the transcriptional profile in *Arabidopsis*. Plant Cell, 24 (11): 4621~4634
- Chen J, Wu FH, Wang WH, Zheng CJ, Lin GH, Dong XJ, He JX, Pei ZM, Zhen HL (2011). Hydrogen sulphide enhances photosynthesis through promoting chloroplast biogenesis, photosynthetic enzyme expression, and thiol redox modification in *Spinacia*

- oleracea* seedlings. *J Exp Bot*, 62 (13): 4481~4493
- Chen J, Wang WH, Wu FH, You CY, Liu TW, Dong XJ, He JX, Zheng HL (2013). Hydrogen sulfide alleviates aluminum toxicity in barley seedlings. *Plant Soil*, 362 (1-2): 301~318
- Cheng W, Zhang L, Jiao CJ, Su M, Yang T, Zhou LN, Peng RY, Wang RR, Wang CY (2013). Hydrogen sulfide alleviates hypoxia-induced root tip death in *Pisum sativum*. *Plant Physiol Biochem*, 70: 278~286
- Cui W, Chen H, Zhu K, Jin Q, Xie Y, Cui J, Xia Y, Zhang J, Shen WB (2014). Cadmium-induced hydrogen sulfide synthesis is involved in cadmium tolerance in *medicago sativa* by reestablishment of reduced (homo)glutathione and reactive oxygen species homeostases. *PLoS ONE*, 9 (10): e109669.
- Dawood M, Cao FB, Jahangir MM, Zhang G, Wu F (2012). Alleviation of aluminum toxicity by hydrogen sulfide is related to elevated ATPase, and suppressed aluminum uptake and oxidative stress in barley. *J Hazard Mater*, 209-210: 121~128
- Eto K, Ogasawara M, Umemura K, Nagai Y, Kimura H (2002). Hydrogen sulfide is produced in response to neuronal excitation. *J Neurosci*, 22 (9): 3386~3391
- Furne J, Springfield J, Koenig T, DeMaster E, Levitt MD (2001). Oxidation of hydrogen sulfide and methanethiol to thiosulfate by rat tissues: a specialized function of the colonic mucosa. *Biochem Pharmacol*, 62 (2): 255~259
- Gadalla MM, Snyder SH (2010). Hydrogen sulfide as a gasotransmitter. *J Neurochem*, 113: 14~26
- García-Mata C, Lamattina L (2010). Hydrogen sulfide, a novel gasotransmitter involved in guard cell signaling. *New Phytol*, 188: 977~984
- García-Mata C, Lamattina L (2013). Gasotransmitters are emerging as new guard cell signaling molecules and regulators of leaf gas exchange. *Plant Sci*, 201-202: 66~73
- Gassman ML (1973). A reversible conversion of phototransformable protochlorophyll(ide)<sub>650</sub> to photoinactive protochlorophyll(ide)<sub>633</sub> by hydrogen sulfide in etiolated bean leaves. *Plant Physiol*, 51: 139~145
- Guidotti TL (1996). Hydrogen sulphide. *Occup Med*, 46 (5): 367~371
- Hess DT, Matsumoto A, Kim SO, Marshall HE, Stamler JS (2005). Protein S-nitrosylation: purview and parameters. *Nat Rev Mol Cell Biol*, 6: 150~166
- Hosok R, Matsuki N, Kimura H (1997). The possible role of hydrogen sulfide as an endogenous smooth muscle relaxant in synergy with nitric oxide. *Biochem Biophys Res Commun*, 237 (3): 527~531
- Hou ZH, Wang LX, Liu J, Hou L, Liu X (2013). Hydrogen sulfide regulates ethylene-induced stomatal closure in *Arabidopsis thaliana*. *J Integr Plant Biol*, 55 (3): 277~289
- Hu LY, Hu SL, Wu J, Li YH, Zheng JL, Wei ZJ, Liu J, Wang HL, Liu YS, Zhang H (2012). Hydrogen sulfide prolongs postharvest shelf life of strawberry and plays an antioxidative role in fruits. *J Agr Food Chem*, 60 (35): 8684~8693
- Jin Z, Shen J, Qiao Z, Yang G, Wang R, Pei Y (2011). Hydrogen sulfide improves drought resistance in *Arabidopsis thaliana*. *Biochem Biophys Res Commun*, 414 (3): 481~486
- Jin Z, Xue S, Luo Y, Tian B, Fang H, Li H, Pei Y (2013). Hydrogen sulfide interacting with abscisic acid in stomatal regulation responses to drought stress in *Arabidopsis*. *Plant Physiol Biochem*, 62: 41~46
- Joshi MM, Ibrahim IKA, Hollis JP (1975). Hydrogen sulphide: effects on the physiology of rice plants and relation to straight-head disease. *Phytopathology*, 65: 1170~1175
- Kabil O, Banerjee R (2010). Redox biochemistry of hydrogen sulfide. *J Biol Chem*, 285: 21903~21907
- Kimura H (2002). Hydrogen sulfide as a neuromodulator. *Mol Neurobiol*, 26: 13~19
- Li L, Wang YQ, Shen WB (2012). Roles of hydrogen sulfide and nitric oxide in the alleviation of cadmium-induced oxidative damage in alfalfa seedling roots. *Biometals*, 25: 617~631
- Li Q, Sun B, Wang X, Jin Z, Zhou Y, Dong L, Jiang LH, Rong W (2010). A crucial role for hydrogen sulfide in oxygen sensing via modulating large conductance calcium-activated potassium channels. *Antioxid Redox Signal*, 12: 1179~1189
- Li ZG, Ding XJ, Du PF (2013a). Hydrogen sulfide donor sodium hydrosulfide-improved heat tolerance in maize and involvement of proline. *J Plant Physiol*, 170: 741~747
- Li ZG, Gong M, Xie H, Yang L, Li J (2012). Hydrogen sulfide donor sodium hydrosulfide-induced heat tolerance in tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) suspension cultured cells and involvement of Ca<sup>2+</sup> and calmodulin. *Plant Sci*, 185-186: 185~189
- Li ZG, Yang SZ, Long WB, Yang GX, Shen ZZ (2013b). Hydrogen sulphide may be a novel downstream signal molecule in nitric oxide-induced heat tolerance of maize (*Zea mays* L.) seedlings. *Plant Cell Environ*, 36: 1564~1572
- Lin YT, Li MY, Cui WT, Lu W, Shen WB (2012). Haem oxygenase-1 is involved in hydrogen sulfide-induced cucumber adventitious root formation. *J Plant Growth Regul*, 31 (4): 519~528
- Lisjak M, Srivastava N, Teklic T, Civalic L, Lewandowski K, Wilson I, Wood ME, Whiteman M, Hancock JT (2010). A novel hydrogen sulfide donor causes stomatal opening and reduces nitric oxide accumulation. *Plant Physiol Biochem*, 48 (12): 931~935
- Liu J, Hou ZH, Liu GH, Hou LX, Liu X (2012). Hydrogen sulfide may function downstream of nitric oxide in ethylene-induced stomatal closure in *Vicia faba* L.. *J Integr Agri*, 11 (10): 1644~1653
- Mustafa AK, Gadalla MM, Sen N, Kim S, Mu WT, Gazi SK, Barrow RK, Yang GD, Wang R, Snyder SH (2009). H<sub>2</sub>S signals through protein S-sulfhydration. *Sci Signal*, 2 (96): 1~15
- Papenbrock J, Riemenschneider A, Kamp A, Schulz-Vogt HN, Schmidt A (2007). Characterization of cysteine-degrading and H<sub>2</sub>S-releasing enzymes of higher plants: from the field to the test tube and back. *Plant Biol*, 9: 582~588
- Rausch T, Wachter A (2005). Sulfur metabolism: a versatile platform for launching defence operations. *Trends Plant Sci*, 10: 503~509
- Rennenberg H, Arabatzis N, Grundel I (1987). Cysteine desulphydrase activity in higher plants: Evidence for the action of L- and D-cysteine specific enzymes. *Phytochem*, 26 (6): 1583~1589
- Riemenschneider A (2006). Isolation and characterization of cysteine-degrading and H<sub>2</sub>S-releasing proteins in higher plants [Doctoral Thesis]. Hannover, Germany: University of Hannover,



- 66~80
- Riemenschneider A, Wegele R, Schmidt A, Papenbrock J (2005). Isolation and characterization of a D-cysteine desulphydrase protein from *Arabidopsis thaliana*. FEBS J, 272: 1291~1304
- Scuffi D, Álvarez C, Laspina N, Gotor C, Lamattina L, García-Mata C (2014) Hydrogen sulfide generated by l-cysteine desulphydrase acts upstream of nitric oxide to modulate abscisic acid-dependent stomatal closure. Plant Physiol, 166: 2065~2076
- Searcy DG, Lee SH (1998). Sulfur reduction by human erythrocytes. J Exp Zool, 282: 310~322
- Shan CJ, Zhang SL, Li DF, Zhao YZ, Tian XL, Zhao XL, Wu YX, Wei XY, Liu RQ (2011). Effects of exogenous hydrogen sulfide on the ascorbate and glutathione metabolism in wheat seedlings leaves under water stress. Acta Physiol Plant, 33: 2533~2540
- Shi HT, Ye TT, Chan ZL (2014). Nitric oxide-activated hydrogen sulfide is essential for cadmium stress response in bermudagrass (*Cynodon dactylon* (L). Pers.). Plant Physiol Biochem, 74: 99~107
- Stefano B, Mauro T (2013). Hydrogen sulphide inhibits PSII of lichen photobionts. The Lichenologist, 45 (1): 101~113
- Stipanuk MH, Beck PW (1982). Characterization of the enzymic capacity for cysteine desulphhydration in liver and kidney of the rat. Biochem J, 206: 267~277
- Sun J, Wang RG, Zhang X, Yu Y, Zhao R, Li Z, Chen S (2013). Hydrogen sulfide alleviates cadmium toxicity through regulations of cadmium transport across the plasma and vacuolar membranes in *Populus euphratica* cells. Plant Physiol Biochem, 65: 67~74
- Thompson CR, Kats G (1978). Effects of continuous hydrogen sulphide fumigation on crop and forest plants. Environ Sci Technol, 12: 550~553
- Todorovic B, Glick BR (2008). The interconversion of ACC deaminase and D-cysteine desulphydrase by directed mutagenesis. Planta, 229: 193~205
- Wang K, Peng H, Wang B (2014). Recent advances in thiol and sulfide reactive probes. J Cell Biochem, 115 (6): 1007~1022
- Wang R (2002). Two's company, three's a crowd: can H<sub>2</sub>S be the third endogenous gaseous transmitter? FASEB J, 16: 1792~1798
- Wang Y, Li L, Cui W, Xu S, Shen WB, Wang R (2012). Hydrogen sulfide enhances alfalfa (*Medicago sativa*) tolerance against salinity during seed germination by nitric oxide pathway. Plant Soil, 351: 107~119
- Xie YJ, Lai DW, Mao Y, Zhang W, Shen WB, Guan RZ (2013). Molecular cloning, characterization, and expression analysis of a novel gene encoding L-cysteine desulphydrase from *Brassica napus*. Mol Biotechnol, 54: 737~746
- Xie YJ, Zhang C, Lai DW, Sun Y, Samma MK, Zhang J, Shen W (2014). Hydrogen sulfide delays GA-triggered programmed cell death in wheat aleurone layers by the modulation of glutathione homeostasis and heme oxygenase-1 expression. J Plant Physiol, 171: 53~62
- Zhang H, Dou W, Jiang CX, Wei ZJ, Liu J, Jones RL (2010a). Hydrogen sulfide stimulates  $\beta$ -amylase activity during early stages of wheat grain germination. Plant Signal Behav, 5 (8): 1031~1033
- Zhang H, Hu LY, Hu KD, He YD, Wang SH, Luo JP (2008). Hydrogen sulfide promotes wheat seed germination and alleviates oxidative damage against copper stress. J Integr Plant Biol, 50 (12): 1518~1529
- Zhang H, Hu LY, Li P, Hu KD, Jiang XC, Lou JP (2010b). Hydrogen sulfide alleviated chromium toxicity in wheat. Biol Plant, 54 (4): 743~747
- Zhang H, Hu SL, Zhang ZJ, Hu LY, Jiang CX, Wei ZJ, Liu J, Wang HL, Jiang ST (2011). Hydrogen sulfide acts as a regulator of flower senescence in plants. Posth Biol Tech, 60 (3): 251~257
- Zhang H, Jiao H, Jiang CX, Wang SH, Wei ZJ, Lou JP, Jones RL (2010d). Hydrogen sulfide protects soybean seedlings against drought-induced oxidative stress. Acta Physiol Plant, 32: 849~857
- Zhang H, Tan ZQ, Hu LY, Wang SH, Luo JP, Jones RL (2010c). Hydrogen sulfide alleviates aluminum toxicity in germinating wheat seedlings. J Integr Plant Biol, 52 (6): 556~567
- Zhang H, Tang J, Liu XP, Wang Y, Yu W, Peng WY, Fang F, Ma DF, Wei ZJ, Hu LY (2009a). Hydrogen sulfide promotes root organogenesis in *Ipomoea batatas*, *Salix matsudana* and *Glycine max*. J Integr Plant Biol, 51 (12): 1086~1094
- Zhang H, Wang MJ, Hu LY, Wang SH, Hu KD, Bao LJ, Luo JP (2010e). Hydrogen sulfide promotes wheat seed germination under osmotic stress. Russ J Plant Physiol, 57 (4): 532~539
- Zhang H, Ye YK, Wang SH, Lou JP, Tang J, Ma DF (2009b). Hydrogen sulfide counteracts chlorophyll loss in sweetpotato seedlings leaves and alleviates oxidative damage against osmotic stress. Plant Growth Reg, 58: 243~250
- Zhao WM, Zhang BJ, Lu Y, Wang R (2001). The vasorelaxant effect of H<sub>2</sub>S as a novel endogenous gaseous K<sub>ATP</sub> channel opener. EMBO J, 20: 6008~6016