

甲烷: 一种新的植物气体信号分子?

张毅华¹, 方玮¹, 崔为体¹, 孙学军², 沈文飏^{1,*}

¹南京农业大学生命科学学院, 南京210095; ²第二军医大学海军医学系, 上海200433

摘要: 甲烷(methane, CH₄)是大气中含量最丰富的还原性有机化合物。尽管很早以前人们就发现微生物、动物及植物能够产生并释放CH₄, 但一直以来不清楚其产生的来源及生理功能。最近的研究表明, CH₄在动物中具有抗炎症、抗氧化和抗细胞凋亡等生理效应。植物中的研究提示, CH₄不仅能提高耐逆性, 而且能促进根的形态建成, 其中的分子机理还涉及到对靶基因的转录水平和翻译后水平的调控。本文阐述了微生物、动物和植物中内源CH₄的产生和释放、生物学效应以及分子机理, 并提出CH₄可能是一种新的植物气体信号分子的假说。

关键词: 甲烷; 信号分子; 产生机理; 生物学效应

甲烷(methane, CH₄)是一种无色、无味、无毒、易燃易爆的气体, 微溶于水; 高浓度的CH₄能够造成头疼、乏力, 甚至窒息死亡。从分子层面来讲, CH₄是一种易挥发的气体分子, 属于最简单的烃, 也是大气中最丰富的还原性有机化合物, 因此在大气化学中发挥着重要作用(Solomon等2009)。CH₄在海洋中通常是以“可燃冰”的形式存在, 属于清洁能源范畴。目前的观点认为, 除二氧化碳(carbon dioxide, CO₂)之外, CH₄是对温室效应影响最大的气体(Wang等2008; Heimann 2010)。

从上世纪90年代开始, 随着对一氧化氮(nitric oxide, NO)的研究逐步深入, 更多的“气体信号分子”逐步被发现并成为了研究对象, 目前已经发现的包括NO、一氧化碳(CO)、硫化氢(H₂S)和氢气(H₂)。作为一种与NO相似的气体小分子, CH₄的生物学研究也逐渐成为研究热点。尽管很早以前人们就发现微生物、动物及植物能够产生并释放CH₄, 但一直不清楚其产生的来源及生理功能。最近的研究提示, CH₄对动物以及植物均有广泛的生物学调节作用。其中, 动物中的生物学效应包括抗氧化和抗炎症等, 植物学效应包括提高对非生物胁迫的耐性和促进不定根发生等(Cui等2015; Ye等2015; Chen等2016; Zhu等2016; Han等2017; Qi等2017; Samma等2017), 本文综述相关的研究进展。

1 CH₄的生物来源

从工业革命以来, 大气环境中的CH₄含量迅速增长, 从1750年的715 nL·L⁻¹迅速增加到2009年的1 800 nL·L⁻¹ (Forster等2007; Dlugokencky等2009), 增长幅度达到156%。数据表明, 平均每年从土壤中产生的甲烷就有3×10⁷~4×10⁷ t, 其中稻田在75 d内产生的甲烷含量就达到4.5~15.9 g·m⁻² (Sass等

1990; King和Schnell 2009)。根据产生途径的不同, CH₄的来源被分为生物来源和非生物来源, 其中工业上的大量排放是大气CH₄的重要非生物来源。与非生物来源相比, CH₄生物来源非常广泛, 除了广泛报道的微生物来源(主要是产甲烷杆菌, *Methanogenus*)外, 还存在动物和植物等生物来源。此外, 各种环境因子也能影响CH₄的产生与释放(图1)。

1.1 微生物中CH₄的产生与释放

一直以来, 科学界普遍认为大部分生物来源的CH₄是通过复杂的微生物代谢产生的, 主要是产甲烷菌的作用。这种严格厌氧的微生物通常分布在厌氧消化器、与氧气隔绝的水底和反刍动物的胃中, 且能生物利用H₂还原CO₂生成CH₄时产生的能量(Woese等1990; Conrad 1996, 2005; Schimel 2004)。最近的研究还表明, 某些真菌可以在有氧条件下产生并释放CH₄ (Lenhart等2012; Watanabe等2012)。

1.2 动物中CH₄的产生与释放

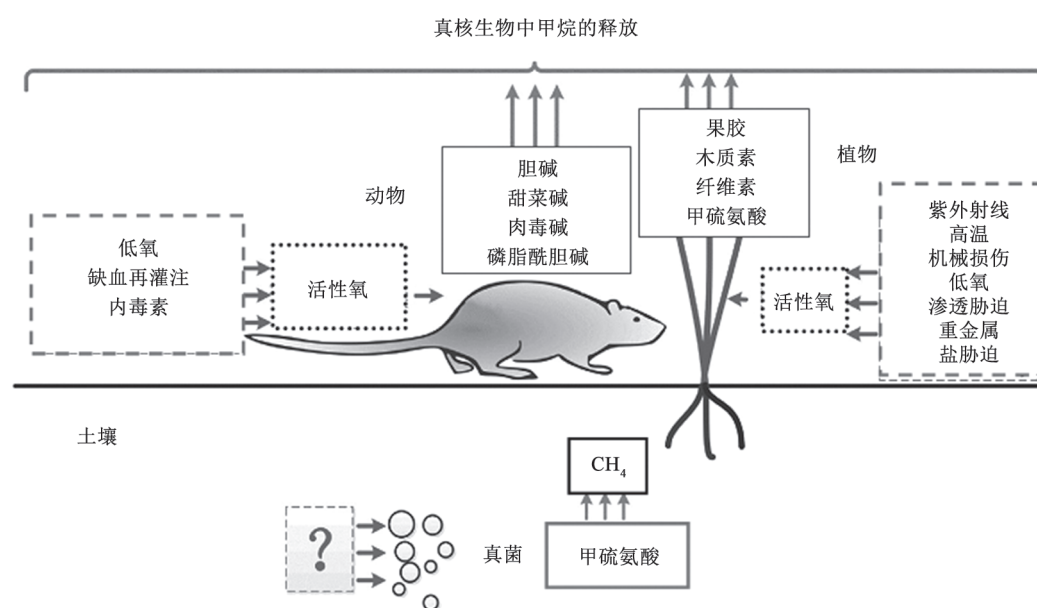
研究表明, 1/3~2/3的人呼吸气中可以检测到CH₄, 某些动物呼出的气体中也同样含有CH₄。由于在哺乳类动物肠道中存在可利用碳水化合物的厌氧菌和产甲烷菌, 因此通常认为动物释放CH₄是由这些微生物的代谢活动所产生的(Nose等2005; Costello等2013; Tuboly等2013)。

由于一般认为CH₄对人类没有生物学活性, 因此长期以来被视作生理惰性气体。但是, 早期的

收稿 2017-04-09 修定 2017-06-09

资助 国家自然科学基金(31572116)、中国博士后科学基金(2015T80560)和中央高校基本科研业务费专项资金(KYTZ201402)。

* 通讯作者(E-mail: wbshenh@njau.edu.cn)。

图1 真菌、动物和植物等真核生物中CH₄的产生和释放Fig.1 Direct CH₄ production and emission by eukaryotes including fungi, animals and plants

根据Liu等(2015)和Han等(2017)文献修改。

一些发现也暗示CH₄可能有生理活性,例如, Dougherty等(1967)将¹⁴C标记的CH₄注射进羊的血液后,发现在羊呼出的气体中带有¹⁴C标记的CO₂。Boros等(1999)通过对狗进行肠内缺血再灌注治疗,发现其呼出气体中CH₄的水平上升,提示动物呼出气体中的CH₄可能有两个来源:一个是通过肠道菌群代谢活动释放的CH₄,另一个是通过动物自身代谢途径产生的CH₄ (Tuboly等2013)。有意思的是,胁迫能诱导动物体内CH₄水平上升。例如,以低氧条件下的大鼠为研究对象,发现其肝脏线粒体等需氧器官能够产生CH₄和氧自由基,其中氧自由基可以被CH₄激活的代谢途径而清除(Ghyczy等2003)。Tuboly等(2013)发现,叠氮化钠结合血红素化合物可以干扰细胞色素C氧化酶的功能,从而使线粒体功能紊乱,最终导致CH₄水平的提高;此外,CH₄能够通过介导L-甘油磷酸胆碱来减缓炎症效应。

1.3 植物中CH₄的产生与释放

过去人们普遍的观点是,植物产生的CH₄是由与植物共生的微生物所产生,植物组织仅作为运输通道将CH₄释放到空气中(Sorrell和Boon 1994)。但随后有研究证实,即使在正常生长条件下,植物本身也能够产生并释放CH₄,因为采用γ-射线杀菌

后依然能够检测到CH₄的部分释放(Keppler等2006)。离体叶片和茎尖的离体组织研究也证实了上述观点(Wang等2007)。另外,在多种非生物胁迫下,例如缺水、高温和紫外线等,均能提高植物CH₄的释放(McLeod等2008; Vigano等2008; Bruhn等2009, 2014; Messenger等2009; Qaderi和Reid 2009; Bloom等2010)。因此,推测植物自身可以产生CH₄,并且可能是应答环境胁迫的一种防御手段。

进一步研究表明,果胶可能是植物产生CH₄的前体(McLeod等2008)。Keppler等(2008)以氢同位素分析法证明果胶中的甲氧基是释放CH₄的基团来源。此外,高温和紫外线等非生物胁迫也能促进果胶产生CH₄ (Vigano等2008; Bruhn等2009)。有研究表明,CH₄形成的前体可能是果胶甲基酯化基团,因为在有氧条件下,果胶甲基酯酶能够通过去甲基化,从而大幅减少CH₄的释放(McLeod等2008; Bruhn等2009)。包括纤维素、抗坏血酸和木质素等物质也被认为可能是植物释放CH₄的潜在前体(Althoff等2010; Wang等2011)。

不利的外界环境通过体内代谢产生的活性氧(reactive oxygen species, ROS),可能也参与植物体

内CH₄的产生(Messenger等2009; 图1)。有报道发现, 环境胁迫引起的ROS积累是促使果胶中甲氧基分解产生CH₄的关键因子(McLeod等2008)。包括高温(Bruhn等2009)、紫外线辐射(Vigano等2008)、物理损伤(Wang等2009)、病原菌侵染(McLeod等2008)和水分胁迫(Qaderi和Reid 2009)等环境胁迫条件下, 也会大量增加植物的CH₄释放量。由于上述胁迫均能诱导ROS的积累, 因此ROS可能也是植物产生CH₄的关键因子之一(Keppler等2009)。不过, 总体而言, 还没有明确植物体内CH₄生成的具体生物化学途径。

2 CH₄参与调控的生物学效应

2.1 CH₄的动物生物学效应

作为一种效应分子, CH₄在哺乳动物体内的调节作用正在受到越来越多的关注。Boros等(2012)发现, 让狗吸入非窒息剂量的外源CH₄, 能够在一定程度上缓解由肠缺血再灌注引起的炎症反应, 如减少白细胞数量、降低氧化和硝化应激水平等, 证明CH₄在免疫系统中具有一定的调节功能; 在体外实验中, 将原代培养的大鼠中性粒细胞培养皿中预混入2.5%的CH₄能够有效抑制超氧化物的产生, 同样也具有抗炎的效果。CH₄通过调节大鼠的*miR-192-5p*和*miR-335*基因表达, 参与治疗糖尿病的视网膜病变(Wu等2015)。最新的报道显示, 富含CH₄的生理盐水对心脏和肝脏缺血再灌注损伤具有一定的缓解效果, 并主要是通过抗氧化、抗凋亡和抗炎作用来实现的, 上述缓解效应与CH₄的浓度呈现一定的相关性(Ye等2015; Chen等2016)。此外, CH₄还能缓解结肠癌、憩室和炎症性肠病的相关症状(Roccarina等2010; Sahakian等2010; Costello等2013)。

2.2 CH₄在植物非生物胁迫响应中的作用

铜是一种植物生长必不可少的微量元素, 由于其与氧化磷酸化、蛋白质运输、光合作用、氧化应激、细胞壁重塑以及多种酶的活性调节都有关, 因此铜在生长发育和新陈代谢过程中发挥着重要作用(Yruea 2005; Burkhead等2009)。但是, 过量的铜也会抑制植物的生长甚至导致死亡, 明显的症状包括抑制种子萌发、抑制根的伸长以及生物量等。Samma等(2017)最近的研究发现, 苜蓿种子在萌发过程中, 铜胁迫能明显诱导其内源CH₄

含量的增加; 外源富甲烷水(methane-rich water, MRW)预处理不仅提高内源CH₄的合成, 而且能够降低铜的积累, 诱导超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)和抗坏血酸过氧化物酶(ascorbate peroxidase, APX)等抗氧化酶的相关基因表达, 提高SOD、APX、过氧化氢酶(catalase, CAT)、过氧化物酶(peroxidase, POD)和淀粉酶(包括 α -淀粉酶和 β -淀粉酶)的活性, 从而缓解铜对苜蓿种子萌发的抑制, 上述效应可能与CH₄能降低铜的积累、促进淀粉酶活性和提高抗氧化防护有关。

盐胁迫也能诱导苜蓿种子萌发过程中CH₄的产生(Zhu等2016), MRW预处理种子能够显著增强其耐盐性, 包括缓解盐害对种子的萌发和生长的抑制, CH₄诱导的APX、POD和SOD活性以及相应的转录本均能被血红素加氧酶-1 (heme oxygenase-1, HO-1)的抑制剂锌原卟啉(zinc protoporphyrin, ZnPP)所阻断, 结合CH₄上调*HO-1* mRNA的结果, 提示HO-1可能介导了CH₄保护效应, 同时CH₄还能重建盐胁迫下苜蓿幼苗的离子稳态。

对渗透胁迫的玉米耐性品种('ZD958')和敏感品种('ZJY1')的研究发现, 'ZD958'幼苗在胁迫下能够比'ZJY1'产生更多的CH₄, 甲硫氨酸可能是CH₄产生的一种前体; 采用外源CH₄模拟内源CH₄的功能, 发现其能够通过改善玉米中糖和抗坏血酸的代谢, 减少ROS产生, 从而增强玉米耐渗透胁迫的能力(Han等2017)。

2.3 CH₄调控植物不定根发生

近年的研究表明, CH₄在植物根形态建成中可能扮演着重要角色。不同浓度的MRW对黄瓜下胚轴不定根发生具有不同程度的诱导效果, 生长素极性运输阻断剂1-萘基邻氨甲酰苯甲酸(1-naphthylphthalamic acid, NPA)处理明显抑制黄瓜不定根的发生, 但是可以被外加MRW或氯化血红素(HO-1的底物和诱导剂)所缓解; 此外, CH₄还能够提高*HO-1*转录本及其蛋白水平, 同时提高*CsDNAJ-1*、*CsCDPK1/5*、*CsAUX22B/D-like*和*CsCDC6*等不定根发生相关基因的表达。上述MRW的诱导效应能被ZnPP抑制, 提示HO-1/CO信号系统可能介导了CH₄诱导的黄瓜外植体不定根发生。进一步的药理学实验还发现钙(Ca²⁺)信号也是CH₄生物学效应的下游信号(Cui等2015)。最近的研究还证实, CH₄

诱导黄瓜不定根发生可能是由NO介导(Qi等2017), 其中类似动物一氧化氮合酶(nitric oxide synthase, NOS)的蛋白和二胺氧化酶(diamine oxidase, DAO)可能是NO的来源, 因为CH₄诱导不定根发生的效果可以分别被动物NOS和DAO的抑制剂N^G-硝基-L-精氨酸甲酯(N^G-nitro-L-arginine methyl ester, L-NAME)和β-羟乙肼(β-hydroxyethylhydrazine, β-HEH)所抑制, 而且CH₄的诱导效应至少部分与NO介导的蛋白质翻译后修饰(S-亚硝基化)有关, 但是不清楚具体的靶蛋白。

3 CH₄与其他信号分子的互作

目前的研究发现, CH₄与HO-1/CO、NO和Ca²⁺信号存在一定的互作。例如, 在调控不定根发生的过程中, CH₄能够通过NO介导调控不定根的发生, 此外, HO-1/CO信号系统和Ca²⁺信号也可能是其相关的下游信号。另外, 在植物响应非生物胁迫中, CH₄能够上调HO-1基因的表达并提高其酶活性, 调节抗氧化酶活性, 从而增强植物对逆境的耐受性。就目前研究来说, 植物中CH₄与NO、HO-1/CO信号系统和Ca²⁺信号之间有着密切的互作效应(图2)。

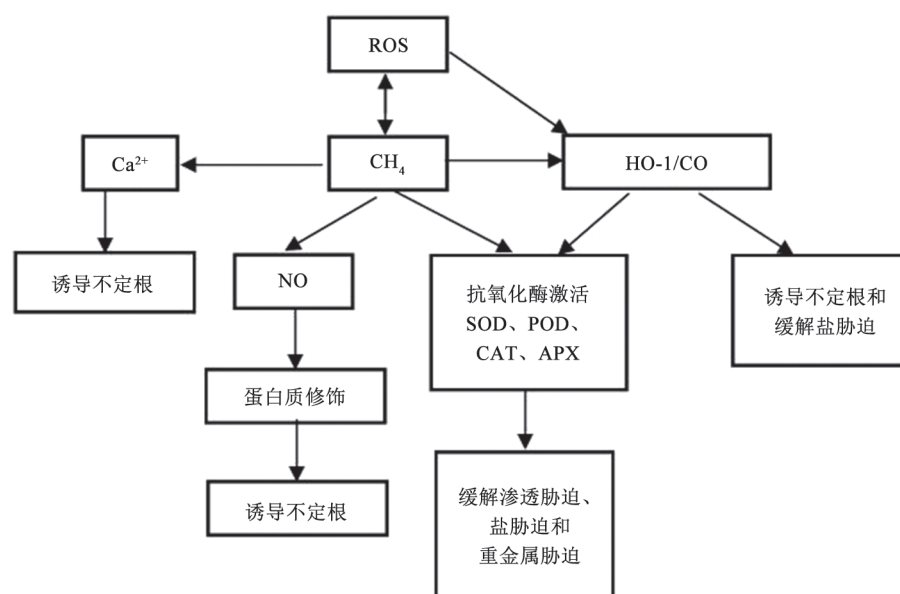


图2 植物中CH₄与其他信号分子的相互作用

Fig.2 The interaction between CH₄ and other signalling molecules in plants

信号分子的一般定义为: 既不是营养物质也不是结构物质或能源物质的某些分子, 而且也不是酶, 主要作用是用来在细胞间和细胞内传递信息(Wang 2012)。CH₄基本符合上述定义, 但是还不清楚是否具备信号分子的特点。例如, 目前尚不清楚CH₄发挥生物学作用的方式及其代谢途径, 因此不清楚是否具备信号分子的特异性和可被灭活的特点。另外, 由于大气中存在的CH₄浓度超出了一般信号分子的浓度范围, 所以其高效性也一直存在一定的争议。

4 展望

总体而言, 有关CH₄的植物学效应研究还处于起步阶段, 有以下问题亟待解决: (1)目前主要是通

过气相色谱(gas chromatography, GC)来测定植物CH₄的产生, 该方法比较繁琐且花费较高, 因此CH₄的专一性荧光染料探针的开发与利用还有待突破; 同时, CH₄的酶学或非酶学产生途径, 以及CH₄产生后是如何释放到体外的相关机制和生物学意义值得进一步的探索。(2) CH₄生物学效应的多样性及其与NO和CO信号分子的互作, 暗示CH₄在细胞内可能存在多个靶点, 但是不清楚其与其他激素(包括脱落酸、生长素、乙烯、细胞分裂素、赤霉素等)之间的关系, 更不清楚它们之间是单独还是协同参与对植物生长、发育以及抗性的的调控。(3) 虽然发现CH₄诱导的黄瓜不定根发生与NO介导的S-亚硝基化修饰有关, 但是尚未发现CH₄是否能够

进行其他蛋白质修饰,包括巯基化修饰、磷酸化修饰、甲基化修饰、乙酰化修饰等。(4)尤其重要的是,CH₄发挥生物学作用的方式还不明确:是否存在受体蛋白;到底是修饰特定蛋白来发挥信号转导作用,亦或是经过复杂的信号转导反应最终成为细胞信号网络的一部分;与其他气体信号分子相比,CH₄的生物学浓度相对较高,是否存在降解的代谢途径。总之,随着研究的深入,今后通过筛选并获得CH₄代谢和敏感性的突变体,结合转录组学、蛋白组学、表型组学、代谢组学和表观遗传组学等研究技术,将会有助于加深人们对CH₄作为气体信号分子的再认识。

参考文献

- Althoff F, Jugold A, Keppler F (2010). Methane formation by oxidation of ascorbic acid using iron minerals and hydrogen peroxide. *Chemosphere*, 80: 286–292
- Bloom AA, Lee-Taylor J, Madronich S, Messenger DJ, Palmer PI, Reay DS, McLeod AR (2010). Global methane emission estimates from ultraviolet irradiation of terrestrial plant foliage. *New Phytol*, 187: 417–425
- Boros M, Ghyczy M, Érces D, Varga G, Tökés T, Kupai K, Torday C, Kaszaki J (2012). The anti-inflammatory effects of methane. *Crit Care Med*, 40: 1269–1278
- Boros M, Wolfard A, Ghyczy M (1999). *In vivo* evidence of reductive stress-induced methane production. *Shock*, 12: 56
- Bruhn D, Mikkelsen TN, Øbro J, Willats WGT, Ambus P (2009). Effects of temperature, ultraviolet radiation and pectin methyl esterase on aerobic methane release from plant material. *Plant Biol*, 11: 43–48
- Bruhn D, Mikkelsen TN, Rolsted MMM, Egsgaard H, Ambus P (2014). Leaf surface wax is a source of plant methane formation under UV radiation and in the presence of oxygen. *Plant Biol*, 16: 512–516
- Burkhead JL, Gogolin Reynolds KA, Abdel-Ghany SE, CoHu CM, Pilon M (2009). Copper homeostasis. *New Phytol*, 182: 799–816
- Chen O, Ye Z, Cao Z, Manaenko A, Ning K, Zhai X, Zhang R, Zhang T, Liu W, Sun X (2016). Methane attenuates myocardial ischemia injury in rats through anti-oxidative, anti-apoptotic and anti-inflammatory actions. *Free Radical Bio Med*, 90: 1–11
- Conrad R (1996). Soil microorganisms as controllers of atmospheric trace gases (H₂, CO, CH₄, OCS, N₂O, and NO). *Microbiol Rev*, 60: 609–640
- Conrad R (2005). Quantification of methanogenic pathways using stable carbon isotopic signatures: a review and a proposal. *Org Geochem*, 36: 739–752
- Costello B, Ledochowski M, Ratcliffe NM (2013). The importance of methane breath testing: a review. *J Breath Res*, 7: 024001
- Cui W, Qi F, Zhang Y, Cao H, Zhang J, Wang R, Shen W (2015). Methane-rich water induces cucumber adventitious rooting through heme oxygenase1/carbon monoxide and Ca²⁺ pathways. *Plant Cell Rep*, 34: 435–445
- Dlugokencky EJ, Bruhwiler L, White JWC, Emmons LK, Novelli PC, Montzka SA, Masarie KA, Lang PM, Crotwell AM, Miller JB, et al (2009). Observational constraints on recent increases in the atmospheric CH₄ burden. *Geophys Res Lett*, 36: L18803
- Dougherty RW, Toole JJ, Allison MJ (1967). Oxidation of intra-arterially administered carbon 14-labelled methane in sheep. *Proc Soc Exp Biol Med*, 124: 1155–1157
- Forster P, Ramaswamy V, Artaxo P, Berntsen T, Betts R, Fahey DW, Haywood J, Lean J, Lowe DC, Myhre G, et al (2007). Changes in atmospheric constituents and in radiative forcing. In: Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt KB, Tignor M, Miller HL (eds). *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. New York: Cambridge University Press, 129–234
- Ghyczy M, Torday C, Boros M (2003). Simultaneous generation of methane, carbon dioxide, and carbon monoxide from choline and ascorbic acid: a defensive mechanism against reductive stress? *FASEB J*, 17: 1124–1126
- Han B, Duan X, Wang Y, Zhu K, Zhang J, Wang R, Hu H, Qi F, Pan J, Yan Y, et al (2017). Methane protects against polyethylene glycol-induced osmotic stress in maize by improving sugar and ascorbic acid metabolism. *Sci Rep*, 7: 46185
- Heimann M (2010). How stable is the methane cycle? *Science*, 327: 1211–1212
- Keppler F, Boros M, Frankenberg C, Lelieveld J, McLeod A, Pirttilä AM, Röckmann T, Schnitzler JP (2009). Methane formation in aerobic environments. *Environ Chem*, 6: 459–465
- Keppler F, Hamilton JTG, Brass M, Röckmann T (2006). Methane emissions from terrestrial plants under aerobic conditions. *Nature*, 439: 187–191
- Keppler F, Hamilton JTG, McRoberts WC, Vigano I, Brass M, Röckmann T (2008). Methoxyl groups of plant pectin as a precursor of atmospheric methane: evidence from deuterium labeling studies. *New Phytol*, 178: 808–814
- King GM, Schnell S (1994). Effect of increasing atmospheric methane concentration on ammonium inhibition of soil methane consumption. *Nature*, 370: 282–284
- Lenhart K, Bunge M, Ratering S, Neu TR, Schüttmann I, Greule M, Kammann C, Schnell S, Müller C, Zorn H, et al (2012). Evidence for methane production by saprotrophic fungi. *Nat Commun*, 3: 1046
- Liu J, Chen H, Zhu Q, Shen Y, Wang X, Wang M, Peng C (2015). A novel pathway of direct methane production and emission by eukaryotes including plants, animals and fungi: an overview. *Atmos Environ*, 115: 26–35
- McLeod AR, Fry SC, Loake GJ, Messenger DJ, Reay DS, Smith KA, Yun BW (2008). Ultraviolet radiation drives methane emissions from terrestrial plant pectins. *New Phytol*, 180: 124–132
- Messenger DJ, McLeod AR, Fry SC (2009). The role of ultraviolet radiation, photosensitizers, reactive oxygen species and ester

- groups in mechanisms of methane formation from pectin. *Plant Cell Environ*, 32: 1–9
- Nose K, Nunome Y, Kondo T, Araki S, Tsuda T (2005). Identification of gas emanated from human skin: methane, ethylene, and ethane. *Anal Sci*, 21: 625–628
- Qaderi MM, Reid DM (2009). Methane emissions from six crop species exposed to three components of global climate change: temperature, ultraviolet-B radiation and water stress. *Physiol Plant*, 137: 139–147
- Qi F, Xiang Z, Kou N, Cui W, Xu D, Wang R, Zhu D, Shen W (2017). Nitric oxide is involved in methane-induced adventitious root formation in cucumber. *Physiol Plant*, 159: 366–377
- Roccarina D, Lauritano EC, Gabrielli M, Franceschi F, Ojetti V, Gasbarrini A (2010). The role of methane in intestinal diseases. *Am J Gastroenterol*, 105: 1250–1256
- Sahakian AB, Jee SR, Pimentel M (2010). Methane and the gastrointestinal tract. *Digest Dis Sci*, 55: 2135–2143
- Samma MK, Zhou H, Cui W, Zhu K, Zhang J, Shen W (2017). Methane alleviates copper-induced seed germination inhibition and oxidative stress in *Medicago sativa*. *BioMetals*, 30: 97–111
- Sass RL, Fisher FM, Harcombe PA, Turner FT (1990). Methane production and emission in a Texas rice field. *Global Biogeochem Cy*, 4: 47–68
- Schimel J (2004). Playing scales in the methane cycle: from microbial ecology to the globe. *Proc Natl Acad Sci USA*, 101: 12400–12401
- Solomon EA, Kastner M, MacDonald IR, Leifer I (2009). Considerable methane fluxes to the atmosphere from hydrocarbon seeps in the Gulf of Mexico. *Nat Geosci*, 2: 561–565
- Sorrell BK, Boon PI (1994). Convective gas flow in *Eleocharis sphacelata* R. Br.: methane transport and release from wetlands. *Aquat Bot*, 47: 197–212
- Tuboly E, Szabó A, Garab D, Bartha G, Janovszky Á, Erős G, Szabó A, Mohácsi A, Szabó G, Kaszaki J, et al (2013). Methane biogenesis during sodium azide-induced chemical hypoxia in rats. *Am J Physiol-Cell Physiol*, 304: C207–C214
- Vigano I, Weelden HV, Holzinger R, Keppler F (2008). Effect of UV radiation and temperature on the emission of methane from plant biomass and structural components. *Biogeosciences*, 5: 243–270
- Wang R (2012). Physiological implications of hydrogen sulfide: a whiff exploration that blossomed. *Physiol Rev*, 92: 791–896
- Wang Z, Keppler F, Greule M, Hamilton JTG (2011). Non-microbial methane emissions from fresh leaves: effects of physical wounding and anoxia. *Atmos Environ*, 45: 4915–4921
- Wang ZP, Gullledge J, Zheng JQ, Liu W, Li LH, Han XG (2009). Physical injury stimulates aerobic methane emissions from terrestrial plants. *Biogeosciences*, 6: 615–621
- Wang ZP, Han XG, Wang GG, Song Y, Gullledge J (2008). Aerobic methane emission from plants in the Inner Mongolia steppe. *Environ Sci Technol*, 42: 62–68
- Watanabe M, Watanabe Y, Kim YS, Koike T (2012). Dark aerobic methane emission associated to leaf factors of two *Acacia* and five *Eucalyptus* species. *Atmos Environ*, 54: 277–281
- Woese CR, Kandler O, Wheelis ML (1990). Towards a natural system of organisms: proposal for the domains archaea, bacteria, and eucarya. *Proc Natl Acad Sci USA*, 87: 4576–4579
- Wu J, Wang R, Ye Z, Sun X, Chen Z, Xia F, Sun Q, Liu L (2015). Protective effects of methane-rich saline on diabetic retinopathy via anti-inflammation in a streptozotocin-induced diabetic rat model. *Biochem Biophys Res Commun*, 466: 155–161
- Ye Z, Chen O, Zhang R, Nakao A, Fan D, Zhang T, Gu Z, Tao H, Sun X (2015). Methane attenuates hepatic ischemia/reperfusion injury in rats through antiapoptotic, anti-inflammatory, and anti-oxidative actions. *Shock*, 44: 181–187
- Yruela I (2005). Copper in plants. *Braz J Plant Physiol*, 17: 145–156
- Zhu K, Cui W, Dai C, Wu M, Zhang J, Zhang Y, Xie Y, Shen W (2016). Methane-rich water alleviates NaCl toxicity during alfalfa seed germination. *Environ Exp Bot*, 129: 37–47

Methane: a new gaseous signalling molecule in plants?

ZHANG Yi-Hua¹, FANG Wei¹, CUI Wei-Ti¹, SUN Xue-Jun², SHEN Wen-Biao^{1,*}

¹College of Life Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; ²Faculty of Naval Medicine, Second Military Medicine University, Shanghai 200433, China

Abstract: Methane (CH₄) is the most abundant reducing organic compounds in the atmosphere. Although it is well known that fungi, animals and plants could produce and release CH₄, its biological source(s) and physiological functions are not fully elucidated. Recent results showed that CH₄ exhibited anti-inflammatory, anti-oxidative and anti-apoptotic actions in animals. Besides, some recent results in plants revealed that CH₄ could not only improve tolerance to abiotic stress, but also induce root morphogenesis. Above mechanism was at least partially contributed to the regulation of target genes at transcriptional and post-translational levels. In this paper, we provide a brief summary of new insight into CH₄ production and emission, biological roles and molecular mechanism. In addition, we propose that CH₄ may be a new gaseous signalling molecule in plants.

Key words: methane; signalling molecule; synthesis mechanism; biological responses

Received 2017-04-09 Accepted 2017-06-09

This work was supported by the Natural Science Foundation of China (Grant No. 31572116), China Postdoctoral Science Foundation (Grant No. 2015T80560), and the Fundamental Research Funds for the Central Universities (Grant No. KYTZ201402).

*Corresponding author (E-mail: wbshenh@njau.edu.cn).