

甲基乙二醛: 植物中一种新的信号分子

王月, 周志豪, 叶芯好, 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: 由于甲基乙二醛(methylglyoxal, MG)会破坏蛋白质、DNA、RNA和生物膜, 故长期以来被认为是一种细胞毒害剂。近年来的研究初步表明, 低浓度的MG是一种信号分子, 参与种子的萌发、植物的生长、发育、生殖及胁迫耐性的获得。本文结合最新的研究进展, 综述了植物体内MG的合成代谢和分解代谢、环境刺激引发的MG信号, 以及与MG有关的植物耐逆性(包括耐盐性、耐旱性、重金属胁迫耐性、耐热性和耐冷性)的形成, 并指出未来的研究方向。

关键词: 甲基乙二醛; 乙二醛酶系统; 信号分子; 耐逆性

由于植物固着生活的特性, 致使其在生长发育过程中不可避免地会遭受到各种各样的生物或非生物的胁迫, 如高温、低温、盐渍、干旱、强光等(闵雄等2016)。这些胁迫因子严重影响植物的代谢、生长、发育和产量(闵雄等2016)。由于环境胁迫与植物之间相互作用的复杂性, 诱发植物从形态、生理、生化到分子的适应性变化, 最终导致植物产生对不同环境胁迫的适应能力, 使其能够在胁迫条件下正常生长发育(Sharma等2013)。因此, 理解植物对环境胁迫的感受、响应和适应显得至关重要。

植物在受到环境胁迫时, 产生过量有毒的醛类化合物, 而甲基乙二醛(methylglyoxal, MG), 又称丙酮醛, 就是其中最常见的一种(Li 2016)。由于MG含有醛基和羰基两个活性基团, 是一种具有很强反应能力的 α,β -酮醛。MG是糖酵解、光合作用、脂质过氧化、葡萄糖氧化和蛋白质糖基化的副产物, 是生命系统中自发的、不可避免的结果。一般认为, 葡萄糖氧化中, 约有0.05%~0.3%葡萄糖可转化为MG (Li 2016)。由于MG的高反应性, 可导致蛋白质、DNA、RNA和生物膜的破坏, 这种破坏作用称为MG胁迫(methylglyoxal stress)或羰基胁迫(carbonyl stress), 类似于活性氧(reactive oxygen species, ROS)引发的氧化胁迫。故长期以来, MG被认为是一种细胞毒害剂(Li 2016)。最新的研究表明, MG具有双重作用, 即高浓度下是一种细胞毒素, 而低浓度下是一种信号分子, 调节种子萌发、植物生长、发育、生殖等多种生理过程和耐逆性的形成(Li 2016)。在正常生理条件下, 植物细

胞内MG水平受到严格的调控, 维持在较低的无毒的生理水平, 一般为25~75 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$, 因植物种类而异(Yadav等2005)。然而, 在胁迫条件下, 植物细胞内MG水平迅速上升, 增加2~6倍, 成为植物对环境胁迫的响应信号(Yadav等2005; Li 2016)。为维持植物细胞内MG的动态平衡, 植物在进化过程中, 发展了一套独特而有效的MG脱毒系统(methylglyoxal detoxification system), 即乙二醛酶系统(glyoxalase system)。一般认为, 该系统承担植物细胞中99% MG脱毒, 起着重要作用(Li 2016)。

尽管MG的代谢和生理功能在植物体内已取得较大进展, 但MG作为信号分子在植物感受、响应和适应逆境胁迫方面的总结还不多。因此, 本文结合最新的研究进展, 对MG合成代谢和分解代谢、环境刺激引发的MG信号及与MG有关的植物耐逆性的形成进行了综述, 并提出了未来的研究方向。

1 MG代谢

1.1 MG合成代谢

一般认为, 细胞质、线粒体、叶绿体和细胞核是MG合成的主要场所。植物细胞中MG合成包括非酶促途径和酶促途径(Li 2016; 图1)。非酶促途径主要是糖酵解或光合作用产生的甘油醛-3-磷酸(glyceraldehyde-3-phosphate, G3P)和磷酸二羟丙

收稿 2017-11-12 修定 2017-12-20

资助 国家自然科学基金(31760069和31360057)。

* 通讯作者(zhongguang_li@163.com)。

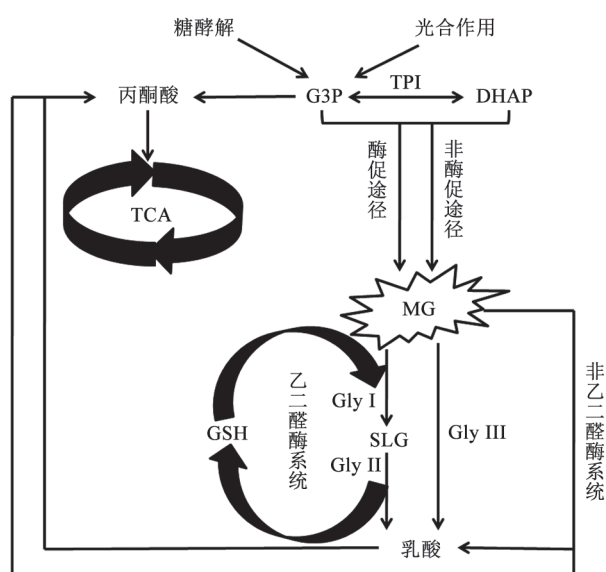


图1 植物中MG的主要代谢途径

Fig.1 The principal metabolic pathways of methylglyoxal (MG) in plants

酮(dihydroxyacetone phosphate, DHAP)自发脱去无机磷, 转变为MG的过程。此途径产生的MG, DHAP贡献最大。由于G3P和DHAP在磷酸丙糖异构酶(triosephosphate isomerase, TPI)的作用下相互转化, 故TPI是此途径中调节MG形成的关键酶, TPI活性常与MG的积累呈负相关(Li 2016; 图1)。正常生理条件下, 植物细胞主要靠非酶促途径合成MG (Li 2016)。

除了非酶促途径外, 植物中MG也可通过酶促途径合成。酶促途径主要包括G3P和DHAP在MG合酶(methylglyoxal synthase, MGS)作用下合成MG的过程, 以及分别来源于脂肪酸代谢的丙酮醇(acetol)和氨基酸代谢的氨基丙酮(aminoacetone)在丙酮醇单加氧酶(acetol monooxygenase, AMO)和氨基脲敏感胺氧化酶(semicarbazidesensitive amine oxidase, SSAO)的催化下转变为MG的过程(Li 2016; 图1)。酶促途径在植物中尚未完全证实。

1.2 MG分解代谢

由于MG的双重作用, 其在植物细胞中的浓度受到严密的调控, 这种调控主要靠其合成代谢和分解代谢(清除代谢)来实现。虽然MG的清除途径很多, 但在植物中主要的清除系统是乙二醛酶系统(glyoxalase system), 也称MG脱毒系统(methylglyoxal detoxification system) (图1), 占MG脱毒的

99%。乙二醛酶系统包括乙二醛酶I (glyoxalase I, Gly I)、乙二醛酶II (glyoxalase II, Gly II)和乙二醛酶III (glyoxalase III, Gly III)。Gly I以还原型谷胱甘肽(glutathione, GSH)为辅因子, 将MG转化为中间产物S-D-乳酰谷胱甘肽(S-D-lactoylglutathione, SLG), 后者被Gly II转变为乳酸, 同时再生GSH。产生的乳酸在乳酸脱氢酶(lactate dehydrogenase, LDH)的作用下转变为丙酮酸, 所以高活性的LDH有利于MG脱毒。与Gly I和Gly II所不同的是, Gly III不需要GSH参与, 可将MG直接转变为乳酸 (Ghosh等2016; Li 2016; 图1)。

除了乙二醛酶系统外, 在植物中还存在醛糖/醛还原酶(aldose/aldehyde reductase, ALR)、醛酮还原酶(aldo-keto reductase, AKR)和MG还原酶/脱氢酶(methylglyoxal reductase/dehydrogenase, MGR/MGDH) (Li 2016; 图1)。它们利用还原型烟酰胺腺嘌呤二核苷酸(nicotinamide adenine dinucleotide, NADH)将MG转变为乳酸或丙酮酸, 完成MG脱毒过程。通常把这些毒酶称为非乙二醛酶系统(non-glyoxalase system) (Li 2016; 图1)。但在正常情况下, 非乙二醛酶系统清除MG的比重很小, 不到1%。当乙二醛酶系统受到阻碍的情况下, 此系统才发挥重要作用(Li 2016; 图1)。通过乙二醛酶系统和非乙二醛酶系统产生的丙酮酸最后进入三羧酸循环(tricarboxylic acid cycle, TCA), 进一步调节能量代谢和氧化还原平衡(Li 2016; 图1)。

2 MG参与植物耐逆性的形成

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, 如乙二醛酶系统和抗氧化防御系统的增强、渗透调节物质的积累、逆境蛋白的合成、生物膜的修复等(闵雄等2016; 周志豪等2017)。近年的研究表明, 干旱、盐渍、重金属、极端温度等非生物胁迫可引发植物体内源MG水平的提高(图2), 以此作为第二信使, 继而激活乙二醛酶系统等的活性和基因表达, 从而诱导植物耐逆性的形成(表1)。

2.1 环境刺激引发MG信号及其与其他信号的交互作用

植物耐逆性的形成通常涉及到诸多信号分子(如 Ca^{2+} 、 H_2O_2 、 NO 、 H_2S)的引发、信号转导, 以及信号网络的形成(闵雄等2016; 周志豪等2017; Li

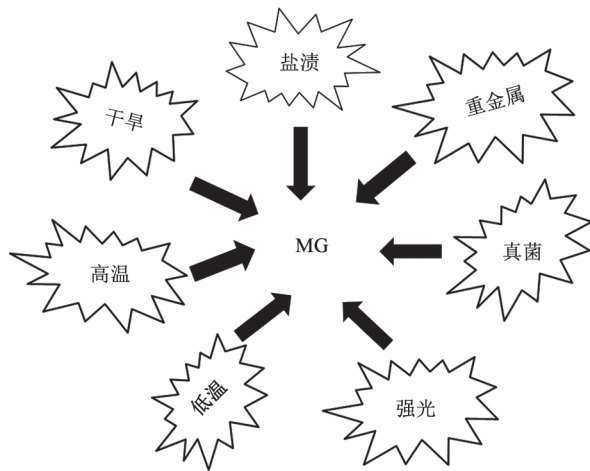


图2 环境刺激诱发MG信号

Fig.2 Environmental stimuli-induced methylglyoxal (MG) signaling in plants

等2016)。信号分子的最大特点是, 当植物需要的时候(一般是响应环境刺激时), 能够迅速的产生或合成而积累; 当植物不需要的时候(一般表现在植物完成环境刺激的响应后), 能够被快速而有效的

清除(如 H_2O_2 、NO和 H_2S 信号)或转移(如 Ca^{2+} 信号)而恢复, 从而使信号维持在较低的生理水平, 即维持动态平衡(Neill等2002)。信号的诱发与恢复, 需要多条合成(如 H_2O_2 、NO和 H_2S 信号)或释放(如 Ca^{2+} 信号)途径和清除(如 H_2O_2 、NO和 H_2S 信号)或转移(如 Ca^{2+} 信号)途径的协同作用(Neill等2002)。如上所述, MG合成与分解代谢的多途径为其作为信号分子奠定了重要的基础, 使得它在需要时可迅速合成, 而不需要时被及时清除。MG与 Ca^{2+} 、 H_2O_2 、NO和 H_2S 信号相似, 环境刺激可引发其迅速积累, 以此作为植物感受环境胁迫的第二信使, 诱发植物耐逆性的形成。例如, 在盐胁迫下, 与对照相比, BY2烟草(*Nicotiana tabacum*)细胞、马铃薯(*Solanum tuberosum*)和南瓜(*Cucurbita maxima*)幼苗中的MG含量分别增加了67%、50%和77% (Banu等2010; Upadhyaya等2011)。同样是在南瓜幼苗中, 干旱、盐渍、镉、高温、低温、强光胁迫等不同程度地增加幼苗中的MG含量, 分别增加了175%、188%、163%、112%、125%和225% (Hossain等2009)。

表1 化学或环境引发诱导的植物耐逆性与乙二醛酶系统的关系

Table 1 Chemical or environment priming-induced abiotic stress tolerance and its relation to glyoxalase system in plants

植物	耐逆性	引发	乙二醛酶系统	参考文献
绿豆	盐	Put、Spm和Spd	Gly I↑、Gly II↑	Nahar等2016a
绿豆	盐	Pro和GB	Gly I↑、Gly II↑	Hossain和Fujita 2010
水稻	盐	Ca^{2+}	Gly I↑、Gly II↑	Rahman等2016d
水稻	盐	Tre	Gly I↑、Gly II↑	Mostofa等2015a
水稻	盐	H_2S	Gly I↑、Gly II↑	Mostofa等2015b
烟草	盐	Pro和GB	Gly I↑	Hoque等2008
小麦	盐	MG	Gly I↑、Gly II↑	Li等2017a
芥菜	盐和干旱	热激	Gly I↑、Gly II↑	Hossain等2013
油菜	干旱	Se	Gly I↑、Gly II↑	Hasanuzzaman和Fujita 2011
油菜	PEG	SNP	Gly I↑、Gly II↑	Hasanuzzaman等2017c
小麦	Cd	MG	Gly I↑、Gly II↑	Li等2017b
绿豆	Al	Spd	Gly I↑、Gly II↑	Nahar等2017b
绿豆	Cd	Spm	Gly I↑、Gly II↑	Nahar等2016b
水稻	Cd、As	Ca^{2+}	Gly I↑、Gly II↑	Rahman等2015, 2016b
油菜	Cd	Si	Gly I↑、Gly II↑	Hasanuzzaman等2017a
油菜	Cd	H_2O_2	Gly I↑、Gly II↑	Hasanuzzaman等2017b
芥菜	Cr	GABA	Gly I↑、Gly II↑	Mahmud等2017
红花	Zn	SA和SNP	Gly I↑、Gly II↑	Namdjoyan等2017
水稻	盐、Cd	Mn	Gly I↑、Gly II↑	Rahman等2016a, c
绿豆	高温和干旱	Spm	Gly I↑、Gly II↑	Nahar等2017a
绿豆	高温、干旱和盐	GSH	Gly I↑、Gly II↑	Nahar等2015a, b, c
油菜	高温	Se	Gly I↑、Gly II↑	Hasanuzzaman等2014
茶	低温	Pro和GB	Gly I↑、Gly II↑	Kumar和Yadav 2009

类似地, 干旱胁迫下, 绿豆(*Vigna radiate*)幼苗中MG的含量也被迅速地提升, 增加了107% (Hossain和Fujita 2010)。水稻幼苗在重金属Cd和Cu胁迫下, 与对照相比, MG含量分别增加260%和156% (Nahar等2015b; Mostota等2015b, c)。此外, 玉米幼苗在遭受真菌浸染时, MG含量增加250% (Chen等2004)。我们前期的研究也表明, 在盐胁迫下, 小麦幼苗中的MG水平增加160% (Li等2017a)。这些研究表明, 环境刺激可增加植物体内MG水平, 以此作为植物感受环境刺激的第二信使, 继而调节植物耐逆性的形成。

MG与Ca²⁺信号的交互作用。在原核生物大肠杆菌(*E. coli*), MG可以浓度依赖的方式诱导细胞Ca²⁺水平的迅速增加, 并且这种增加被质膜Ca²⁺通道阻塞剂La³⁺所抑制, 暗示Ca²⁺的增加需要胞外Ca²⁺跨膜进入细胞(Campbell等2007)。同样地, 在真核生物酿酒酵母(*Saccharomyces cerevisiae*)中, MG仍可激活质膜Ca²⁺通道, 引发以钙调磷酸酶(calcineurin)为中心的信号传导途径(Maeta等2005)。此外, 钙调素(calmodulin, CaM)抑制剂三氟啦嗪(trifluoperazine, TFP)和氯丙嗪(chlorpromazine, CPZ)可抑制甘蓝叶圆片中的Gly I活性(Bagga等1987)。相反, 在芥菜(*Brassica juncea*)中, Ca²⁺和CaM可激活Gly I活性(Deswal和Sopory 1999)。这些研究表明, MG可引发细胞中Ca²⁺信号, 反过来, MG信号可被Ca²⁺和CaM削弱。

MG与ROS信号的交互作用。在拟南芥保卫细胞中, MG可激活细胞壁过氧化物酶(cell wall peroxidase, CWPOD)活性, 继而产生ROS, 后者进一步激活保卫细胞Ca²⁺通道, 导致Ca²⁺内流, 最终引发气孔的关闭(Hoque等2012)。此外, MG可催化光系统II的O₂还原, 产生超氧阴离子自由基(O₂⁻), 继而诱发ROS信号传导途径(Saito等2011)。

2.2 化学或环境引发的植物耐逆性与MG脱毒系统有关

如上所述, 环境胁迫(如盐渍、干旱、重金属、极端温度等)可诱发植物细胞中的MG信号(图2), 通过信号传递及与其他信号分子(如Ca²⁺、H₂O₂、NO和H₂S)的交互作用, 继而调节乙二醛酶系统(抵抗MG胁迫)、抗氧化系统(抵抗氧化胁迫)、渗透调节物质的积累(抵抗渗透胁迫), 以及逆境蛋白的合成等生理生化和分子过程, 最终导致植物耐逆

性的形成(Li 2016; 表1)。

2.2.1 盐胁迫与耐盐性

盐胁迫是影响植物种子萌发、生长和发育的一个重要的非生物因子(Pirasteh-Anosheh等2016)。盐胁迫与其他胁迫相似, 可导致MG胁迫、氧化胁迫、渗透胁迫等, 耐盐性的形成常与乙二醛酶系统和抗氧化系统活力的增强及渗透调节物质的积累密切相关(Li等2016)。在绿豆幼苗中, 脯氨酸(proline, Pro)、甜菜碱(glycine betaine, GB)、腐胺(putrescine, Put)、精胺(spermine, Spm)和亚精胺(spermidine, Spd)独立或组合处理, 可激活乙二醛酶系统(Gly I和Gly II)和抗氧化酶系统谷胱甘肽过氧化物酶(glutathione peroxidase, GPX)、谷胱甘肽-S-转移酶(glutathione S-transferase, GST)和谷胱甘肽还原酶(glutathione reductase, GR)活性, 以及抗氧化剂抗坏血酸(ascorbic acid, AsA)和GSH含量的增加, 继而降低MG胁迫和氧化胁迫, 从而提高绿豆幼苗的耐盐性(Hossain和Fujita 2010)。在烟草幼苗中, 也观察到类似的结果(Hoque等2008)。此外, 在水稻(*Oryza sativa*)幼苗中, 耐盐品种与盐敏感品种相比, 前者具有较高的Gly I和Gly II活性及较低的内源MG含量(El-Shabrawi等2010)。

2.2.2 干旱与耐旱性

干旱是限制作物产量最主要的环境胁迫因子, 干旱胁迫仍然可导致MG胁迫、氧化胁迫和渗透胁迫, 因此乙二醛酶系统和抗氧化系统活力的增强与渗透调节物质的积累是植物抵抗干旱的重要策略(周志豪等2017)。绿豆幼苗经外源GSH的处理后, 可提高干旱胁迫过程中的Gly I、Gly II、GPX、GR和脱氢抗坏血酸还原酶(dehydroascorbate reductase, DHAR)的活性, 减轻氧化损伤, 降低内源MG的含量, 从而提高幼苗的耐旱性(Nahar等2015a)。同样地, 在芸薹(*Brassica campestris*)幼苗中, 外源施加茉莉酸(jasmonic acid, JA)可增加Gly I、Gly II、GPX、GR和DHAR活性, 增强芸薹属幼苗的耐旱性(Alam等2014)。在油菜幼苗中, 外源硒(selenium, Se)或硝普钠(sodium nitroprusside, SNP; NO供体)处理, 仍可提高乙二醛酶系统和抗氧化系统活力, 继而提高幼苗的耐旱性(Hasanuzzaman和Fujita 2011; Hasanuzzaman等2017c)。这些研究表明, 乙二醛酶系统和抗氧化系统在化学引发诱导的植物耐逆性形成中起着重要的作用。

2.2.3 重金属污染与重金属胁迫耐性

随着工业化、农业现代化和城市化进程, 重金属污染不断加剧, 不仅毒害农作物, 对人类健康也存在较大的威胁(Nagajyoti等2010)。MG胁迫和氧化胁迫是重金属毒害作物的主要原因, 可造成脂质过氧化、蛋白质氧化、酶失活及DNA损伤(Nagajyoti等2010)。化学引发(chemical priming)可提高乙二醛酶系统和抗氧化防御系统的活力, 是提高植物耐逆性的重要手段。在水稻(*Oryza sativa*)幼苗中, Ca^{2+} 处理可降低幼苗对镉(cadmium, Cd)和砷(arsenic, As)的吸收, 提高Gly I、Gly II、超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化氢酶(catalase, CAT)、GST、单脱氢抗坏血酸还原酶(mono-dehydroascorbate reductase, MDHAR)和DHAR的活性, 从而减少MG和ROS过量积累, 最终提高幼苗的重金属胁迫耐性(Rahman等2015, 2016b)。类似地, 在绿豆、油菜、芥菜和红花幼苗中, 化学引发如Spm、Spd、硅酸钠、过氧化氢(hydrogen peroxide, H_2O_2)、水杨酸(salicylic acid, SA)、SNP和 γ -氨基丁酸(γ -aminobutyric acid, GABA)处理, 可提高幼苗的乙二醛酶系统和抗氧化系统的活力, 继而提高植物对重金属胁迫的抵抗能力(Hasanuzzaman等2017a, b; Mahmud等2017; Namdjoyan等2017)。

2.2.4 极端温度伤害及温度胁迫耐性

极端的温度(高温和低温)对种子萌发和植物的生长发育产生不利影响, 主要表现在新陈代谢的失调、生理生化过程的紊乱, 最终导致产量的下降(Hasanuzzaman等2013)。极端温度可诱发MG和活性氧(reactive oxygen species, ROS)的超积累, 产生MG胁迫和氧化胁迫(Hasanuzzaman等2013)。所以, MG和ROS脱毒系统活力的增强, 是植物抵抗极端温度胁迫的主要战略。在高温胁迫下, GSH处理绿豆幼苗, 可增加Gly I、Gly II、GR、CAT、GST、MDHAR、DHAR、GPX和抗坏血酸过氧化物酶(ascorbate peroxidase, APX)的活性, 以此提高幼苗对高温胁迫的抵抗能力(Nahar等2015b)。在水稻幼苗中, 高温显著增加脂氧合酶(lipoxygenase, LOX)活性、膜脂过氧化产物丙二醛(malondialdehyde, MDA)、 H_2O_2 和Pro含量, 降低幼苗鲜重和叶绿素含量, 提高Gly I和Gly II的活性; 而叶片喷施亚精胺则降低MDA、 H_2O_2 和Pro含量, 增加AsA、

GSH和叶绿素含量和鲜重, 提高幼苗的耐热性(Mostofa等2014)。此外, 油菜幼苗外源施Se, 可提高Gly I、Gly II、GR、CAT、MDHAR、DHAR和GPX的活性, 以及Pro、AsA、GSH含量和GSH/GSSG的比值, 降低MDA、 H_2O_2 和MG含量(Hasanuzzaman等2014)。同样地, 低温可提高茶(*Camellia sinensis*)芽中的MG含量和增强脂质过氧化, 而外源施Pro和GB可减缓Gly I和Gly II活性的下降, 从而降低MG水平, 提高其对低温的耐受性(Kumar和Yadav 2009)。在拟南芥、水稻和洋葱中, 利用蛋白组学手段也进一步证实MG脱毒系统(Gly I和Gly II)参与植物耐冷性的形成(Goulas等2006; Lee等2009; Chen等2013)。

2.3 过量表达MG脱毒系统可提高植物的耐逆性

上述研究表明, 乙二醛酶系统(Gly I、Gly II和Gly III)在植物耐逆性形成中起着重要作用。在植物中过量表达Gly I和Gly II, 也可提高植物对逆境胁迫和高浓度MG的抵抗能力。在模式植物烟草中, 独立或共同超量表达Gly I、Gly II和Gly III, 可提高对应的酶的活性, 继而提高植株对盐、干旱、重金属(Cd和铅)、 H_2O_2 和MG胁迫的抵抗能力(Hoque等2008; Hasanuzzaman等2017d)。同样是在模式植物拟南芥中, 过量表达Gly III仍可观察到类似的结果(Hasanuzzaman等2017d)。此外, 在水稻幼苗中, 分别超表达Gly I和Gly II基因, 可提高幼苗对盐胁迫的抵抗能力(Verma等2005; Wani和Gosal 2011)。类似地, 在番茄和枳橙中, 同时超表达Gly I和Gly II基因, 可提高植物的耐盐性(Alvarez-Viveros等2013; Alvarez-Gerding等2015)。这些研究进一步证实, 乙二醛酶系统在植物耐逆性形成中扮演着重要的作用。但是, 目前转基因植物主要集中于模式植物烟草和拟南芥, 而其他乙二醛酶转基因植物和作物及耐逆性的关系, 有待于进一步研究。

2.4 MG引发的耐逆性

环境引发(environment priming)可诱发许多信号分子如 Ca^{2+} 、 H_2O_2 、NO、 H_2S 的积累, 而信号分子引发(signal molecule priming)可直接诱发植物耐逆性的获得(Li等2016; Rahman等2015, 2016d)。初步研究表明, 作为信号分子的MG, 也可直接诱发植物耐逆性的形成。锆(Zirconium, Zr)是地壳中最丰富的元素之一, 故常常引发Zr胁迫。Bless等

(2017)的研究表明, MG处理可诱发芜菁(*Brassica rapa*)幼苗对Zr胁迫的抵抗能力, 并且这种抵抗能力的提高与MG提高乙二醛酶系统(Gly I和Gly II)和抗氧化系统(SOD、CAT、APX、GR、GSH、GPX)的活力有关。我们以前的研究也表明, MG处理可提高小麦幼苗对重金属Cd的抵抗能力(Li等2017b)。类似地, 在小麦幼苗中, MG处理可提高Gly I、Gly II、SOD、CAT、APX、GR和GPX活性, 以及AsA和GSH含量, 继而降低盐胁迫下幼苗中MG和ROS水平, 减少膜脂过氧化, 改善盐胁迫下幼苗的生长状况(Li等2017a)。这些有益的MG效应被其清除剂N-乙酰半胱氨酸(N-acetyl-cysteine, NAC)所削弱, 进一步说明MG的信号分子功能(Li等2017a)。在玉米幼苗中, 我们最新的研究也表明, MG处理可提高幼苗对高温胁迫的抵抗能力, 并且这种提高存在与另外一个信号分子H₂S的相互作用(数据未列出), 其生理生化和分子机制, 有待于进一步研究。

3 展望

综上所述, MG与其他信号分子(Ca²⁺、H₂O₂、NO、H₂S)相似, 也具有双重作用, 逐渐显现出信号分子的功能。虽然在植物中, MG和它的脱毒系统乙二醛酶系统在植物耐逆性, 包括耐盐性、耐旱性、重金属胁迫耐性、耐热性、耐冷性等的研究已取得较大的进展, 但MG作为一种新型信号分子, 以下几个方面还需要进一步阐明: (1)随着组学的发展, 利用转录组、蛋白质组学和代谢组学方法, MG合成代谢和分解代谢及其诱发的植物耐逆性形成的生理生化及分子机制需要进一步阐明; (2)在植物耐逆性形成中, MG信号与其他信号分子特别是NO和H₂S的确切交互作用, 仍有待于探讨; (3)MG可引发蛋白质的糖基化(glycation), 这些糖基化的蛋白是否就是MG的受体, 需要进一步证实; (4)为准确测定细胞或亚细胞中的MG浓度, 其专一性的离体和活体定量方法, 特别是荧光法急需探索。

参考文献(References)

- Alam MM, Nahar K, Hasanuzzaman M, et al (2014). Exogenous jasmonic acid modulates the physiology, antioxidant defense and glyoxalase systems in imparting drought stress tolerance in different *Brassica* species. *Plant Biotechnol Rep*, 8: 279–293
- Alvarez-Gerding X, Cortés-Bullemore R, Medina C, et al (2015). Improved salinity tolerance in carrizo citrange rootstock through overexpression of glyoxalase system genes. *BioMed Res Int*, 2015: 827951
- Alvarez-Viveros MF, Inostroza-Blancheteau C, Timmermann T, et al (2013). Overexpression of *GlyI* and *GlyII* genes in transgenic tomato (*Solanum lycopersicum* Mill.) plants confers salt tolerance by decreasing oxidative stress. *Mol Biol Rep*, 40: 3281–3290
- Bagga S, Das R, Sopory S (1987). Inhibition of cell proliferation and glyoxalase-I activity by calmodulin inhibitors and lithium in *Brassica oleracea*. *J Plant Physiol*, 129: 149–153
- Banu MNA, Hoque MA, Watanabe-Sugimoto M, et al (2010). Proline and glycinebetaine ameliorated NaCl stress via scavenging of hydrogenperoxide and methylglyoxal but not superoxide or nitric oxide in tobacco cultured cells. *Biosci Biotechnol Biochem*, 74: 2043–2049
- Bless Y, Ndlovu L, Gokul A, et al (2017). Exogenous methylglyoxal alleviates zirconium toxicity in *Brassica rapa* L. seedling shoots. *South Afr J Bot*, 109: 327
- Chen ZY, Brown RL, Damann KE, et al (2004). Identification of a maize kernel stress-related protein and its effect on aflatoxin accumulation. *Phytopathology*, 94: 938–945
- Chen K, Renaut J, Sergeant K, et al (2013). Proteomic changes associated with freeze-thaw injury and post-thaw recovery in onion (*Allium cepa* L.) scales. *Plant Cell Environ*, 36: 892–905
- Campbell AK, Naseem R, Holland IB, et al (2007). Methylglyoxal and other carbohydrate metabolites induce lanthanum-sensitive Ca²⁺ transients and inhibit growth in *E. coli*. *Arch Biochem Biophys*, 468: 107–113
- Deswal R, Sopory SK (1999). Glyoxalase I from *Brassica juncea* is a calmodulin stimulated protein. *Biochim Biophys Acta*, 1450: 460–467
- El-Shabrawi H, Kumar B, Kaul T, et al (2010). Redox homeostasis, antioxidant defense, and methylglyoxal detoxification as markers for salt tolerance in pokkali rice. *Protoplasma*, 245: 85–96
- Ghosh A, Kushwaha HR, Hasan MR, et al (2016). Presence of unique glyoxalase III proteins in plants indicates the existence of shorter route for methylglyoxal detoxification. *Sci Rep*, 6: 18358
- Goulas E, Schubert M, Kieselbach T, et al (2006). The chloroplast lumen and stromal proteomes of *Arabidopsis thaliana* show differential sensitivity to short- and long-term exposure to low temperature. *Plant J*, 47: 720–734
- Hasanuzzaman M, Fujita M (2011). Selenium pretreatment upregulates the antioxidant defense and methylglyoxal detoxification system and confers enhanced tolerance to drought stress in rapeseed seedlings. *Biol Trace Elem Res*, 143: 1758–1776
- Hasanuzzaman M, Nahar K, Alam MM, et al (2014). Modulation of antioxidant machinery and the methylglyoxal

- detoxification system in selenium-supplemented *Brassica napus* seedlings confers tolerance to high temperature stress. *Biol Trace Elem Res*, 161: 297–307
- Hasanuzzaman M, Nahar K, Anee TI, et al (2017a). Exogenous silicon attenuates cadmium-induced oxidative stress in *Brassica napus* L. by modulating AsA-GSH pathway and glyoxalase system. *Front Plant Sci*, 8: 1061
- Hasanuzzaman M, Nahar K, Alam MM, et al (2013). Physiological, biochemical, and molecular mechanisms of heat stress tolerance in plants. *Inter J Mol Sci*, 14: 9643–9684
- Hasanuzzaman M, Nahar K, Gill SS, et al (2017b). Hydrogen peroxide pretreatment mitigates cadmium-induced oxidative stress in *Brassica napus* L.: an intrinsic study on antioxidant defense and glyoxalase systems. *Front Plant Sci*, 8: 115
- Hasanuzzaman M, Nahar K, Hossain MS, et al (2017c). Nitric oxide pretreatment enhances antioxidant defense and glyoxalase systems to confer PEG-induced oxidative stress in rapeseed. *J Plant Interact*, 12: 323–331
- Hasanuzzaman M, Nahar K, Hossain MS, et al (2017d). Coordinated actions of glyoxalase and antioxidant defense systems in conferring abiotic stress tolerance in plants. *Inter J Mol Sci*, 18: 200
- Hoque MA, Banu MN, Nakamura Y, et al (2008). Proline and glycinebetaine enhance antioxidant defense and methylglyoxal detoxification systems and reduce NaCl-induced damage in cultured tobacco cells. *J Plant Physiol*, 165: 813–824
- Hoque MA, Uraji M, Ye W, et al (2012). Methylglyoxal-induced stomatal closure accompanied by peroxidase-mediated ROS production in *Arabidopsis*. *J Plant Physiol*, 169: 979–986
- Hossain MA, Fujita M (2010). Evidence for a role of exogenous glycinebetaine and proline in antioxidant defense and methylglyoxal detoxification systems in mung bean seedlings under salt stress. *Physiol Mol Biol Plants*, 16: 19–29
- Hossain MA, Hossain MZ, Fujita M (2009). Stress-induced changes of methylglyoxal level and glyoxalase I activity in pumpkin seedlings and cDNA cloning of glyoxalase I gene. *Austr J Crop Sci*, 3: 53–64
- Hossain MA, Mostofa MG, Fujita M (2013). Heat-shock positively modulates oxidative protection of salt and drought-stressed mustard (*Brassica campestris* L.) seedlings. *J Plant Sci Mol Breed*, 2: 1–14
- Kumar V, Yadav SK (2009). Proline and betaine provide protection to antioxidant and methylglyoxal detoxification systems during cold stress in *camellia sinensis* (L.) O. Kuntze. *Acta Physiol Plant*, 31: 261–269
- Lee DG, Ahsan N, Lee SH, et al (2009). Chilling stress-induced proteomic changes in rice roots. *J Plant Physiol*, 166: 1–11
- Li ZG (2016). Methylglyoxal and glyoxalase system in plants: old players, new concepts. *Bot Rev*, 82: 183–203
- Li ZG, Duan XQ, Min X, et al (2017a). Methylglyoxal as a novel signal molecule induces the salt tolerance of wheat by regulating the glyoxalase system, the antioxidant system, and osmolytes. *Protoplasma*, 254: 1995–2006
- Li ZG, Duan XQ, Xia YM, et al (2017b). Methylglyoxal alleviates cadmium toxicity in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Cell Rep*, 36: 367–370
- Li ZG, Min X, Zhou ZH (2016). Hydrogen sulfide: a signal molecule in plant cross-adaptation. *Front Plant Sci*, 7: 1621
- Maeta K, Izawa S, Inoue Y (2005). Methylglyoxal, a metabolite derived from glycolysis, functions as a signal initiator of the high osmolarity glycerol-mitogen-activated protein kinase cascade and calcineurin/Crz1-mediated pathway in *Saccharomyces cerevisiae*. *J Biol Chem*, 280: 253–260
- Mahmud JAL, Hasanuzzaman M, Nahar K, et al (2017). γ -aminobutyric acid (GABA) confers chromium stress tolerance in *Brassica juncea* L. by modulating the antioxidant defense and glyoxalase systems. *Ecotoxicology*, 26: 675–690
- Min X, Zhou ZH, Li ZG (2016). The metabolism of signal molecule hydrogen sulfide and its role in the acquisition of heat tolerance in plants. *Plant Physiol J*, 52 (1): 37–46 (in Chinese with English abstract) [闵雄, 周志豪, 李忠光 (2016). 信号分子硫化氢的代谢及其在植物耐热性形成中的作用. *植物生理学报*, 52 (1): 37–46]
- Mostofa MG, Hossain MA, Fujita M (2015a). Trehalose pretreatment induces salt tolerance in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings: oxidative damage and co-induction of antioxidant defense and glyoxalase systems. *Protoplasma*, 252: 461–475
- Mostofa MG, Saegusa D, Fujita M, et al (2015b). Hydrogen sulfide regulates salt tolerance in rice by maintaining Na⁺/K⁺ balance, mineral homeostasis and oxidative metabolism under excessive salt stress. *Front Plant Sci*, 6: 1055
- Mostofa MG, Yoshida N, Fujita M (2014). Spermidine pretreatment enhances heat tolerance in rice seedlings through modulating antioxidative and glyoxalase systems. *Plant Growth Regul*, 73: 31–44
- Nagajyoti PC, Lee KD, Sreekanth TVM (2010). Heavy metals, occurrence and toxicity for plants: a review. *Environ Chem Lett*, 8: 199–216
- Nahar K, Hasanuzzaman M, Alam MM, et al (2015a). Roles of exogenous glutathione in antioxidant defense system and methylglyoxal detoxification during salt stress in mung bean. *Biol Plant*, 59: 745–756
- Nahar K, Hasanuzzaman M, Alam MM, et al (2015b). Glutathione-induced drought stress tolerance in mung bean: coordinated roles of the antioxidant defense and methylglyoxal detoxification systems. *AoB Plants*, 7: plv069

- Nahar K, Hasanuzzaman M, Alam MM, et al (2015c). Exogenous glutathione confers high temperature stress tolerance in mung bean (*Vigna radiata*, L.) by modulating antioxidant defense and methylglyoxal detoxification system. *Environ Exp Bot*, 112: 44–54
- Nahar K, Hasanuzzaman M, Alam MM, et al (2017a). Insights into spermine-induced combined high temperature and drought tolerance in mung bean: osmoregulation and roles of antioxidant and glyoxalase system. *Protoplasma*, 254: 445–460
- Nahar K, Hasanuzzaman M, Rahman A, et al (2016a). Polyamines confer salt tolerance in mung bean (*Vigna radiata* L.) by reducing sodium uptake, improving nutrient homeostasis, antioxidant defense, and methylglyoxal detoxification systems. *Front Plant Sci*, 7: 1104
- Nahar K, Hasanuzzaman M, Suzuki T, et al (2017b). Polyamines-induced aluminum tolerance in mung bean: A study on antioxidant defense and methylglyoxal detoxification systems. *Ecotoxicology*, 26: 58–73
- Nahar K, Rahman M, Hasanuzzaman M, et al (2016b). Physiological and biochemical mechanisms of spermine-induced cadmium stress tolerance in mung bean (*Vigna radiata* L.) seedlings. *Environ Sci Pollut Res*, 23: 21206–21218
- Namdjoyan S, Kermanian H, Soorki AA, et al (2017). Interactive effects of salicylic acid and nitric oxide in alleviating zinc toxicity of safflower (*Carthamus tinctorius* L.). *Ecotoxicology*, 26: 752–761
- Neill N, Desikan R, Hancock J (2002). Hydrogen peroxide signaling. *Curr Opin Plant Biol*, 5: 388–395
- Pirasteh-Anosheh H, Ranjbar G, Pakniyat H, et al (2016). Physiological mechanisms of salt stress tolerance in plants: An overview. In: Azooz MM, Ahmad P (eds). *Plant-Environment Interaction: Responses and Approaches to Mitigate Stress*. Chichester: Wiley, 141–160
- Rahman A, Alam MM, Nahar K, et al (2015). Calcium mitigates arsenic toxicity in rice seedlings by reducing arsenic uptake and modulating the antioxidant defense and glyoxalase systems and stress markers. *BioMed Res Intern*, 2015: 340812
- Rahman A, Hossain MS, Mahmud JA, et al (2016a). Manganese-induced salt stress tolerance in rice seedlings: regulation of ion homeostasis, antioxidant defense and glyoxalase systems. *Physiol Mol Biol Plants*, 22: 291–306
- Rahman A, Mostofa MG, Nahar K, et al (2016b). Exogenous calcium alleviates cadmium-induced oxidative stress in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings by regulating the antioxidant defense and glyoxalase systems. *Braz J Bot*, 39: 393–407
- Rahman A, Nahar K, Hasanuzzaman M, et al (2016c). Manganese-induced cadmium stress tolerance in rice seedlings: Coordinated action of antioxidant defense, glyoxalase system and nutrient homeostasis. *Comp Rend Biol*, 339: 462–474
- Rahman A, Nahar K, Hasanuzzaman M, et al (2016d). Calcium supplementation improves Na^+/K^+ ratio, antioxidant defense and glyoxalase systems in salt-stressed rice seedlings. *Front Plant Sci*, 7: 609
- Saito R, Yamamoto H, Makino A, et al (2011). Methylglyoxal functions as Hill oxidant and stimulates the photoreduction of O_2 at photosystem I: a symptom of plant diabetes. *Plant Cell Environ*, 34: 1454–1464
- Sharma R, De VD, Sharma MK, et al (2013). Recent advances in dissecting stress-regulatory crosstalk in rice. *Mol Plant*, 6: 250–260
- Upadhyaya CP, Venkatesh J, Gururani MA, et al (2011). Transgenic potato overproducing L-ascorbic acid resisted an increase in methylglyoxal under salinity stress via maintaining higher reduced glutathione level and glyoxalase enzyme activity. *Biotechnol Lett*, 33: 2297–2307
- Verma M, Verma D, Jain RK, et al (2005). Overexpression of *glyoxalase I* gene confers salinity tolerance in transgenic *japonica* and *indica* rice plants. *News Lett*, 22: 58–62
- Wani SH, Gosal SS (2011). Introduction of *OsglyII* gene into *Oryza sativa* for increasing salinity tolerance. *Biol Plant*, 55: 536–540
- Yadav SK, Singla-Pareek SL, Ray M, et al (2005). Methylglyoxal levels in plants under salinity stress are dependent on glyoxalase I and glutathione. *Biochem Biophys Res Commun*, 337: 61–67
- Zhou ZH, Wang Y, Min X, et al (2017). Crosstalk between hydrogen sulfide signal and other signal regulates drought tolerance of plant. *Biotechnol Bull*, 33 (6): 1–9 (in Chinese with English abstract) [周志豪, 王月, 闵雄等(2017). 硫化氢信号与其它信号交互作用调控植物的耐旱性. *生物技术通报*, 33 (6): 1–9]

Methylglyoxal: a new signaling molecule in plants

WANG Yue, ZHOU Zhi-Hao, YE Xin-Yu, 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: Methylglyoxal (MG) is considered to be a cytotoxin because it can destroy proteins, DNA, RNA, and biomembrane. The recent study showed that MG at low concentration is a signal molecule, participating in seed germination and plant growth, development, reproduction, as well as the acquisition of stress tolerance. In this review, based on the current advance in MG field, MG anabolism and catabolism, environmental stress-induced MG signaling, and the acquisition of abiotic stress tolerance (including salt, drought, heavy metal, heat, and cold tolerance) related to MG in plants were summarized, and the research direction in MG field in the future was pointed out.

Key words: methylglyoxal; glyoxalase system; signaling molecule; stress tolerance

Received 2017-11-12 Accepted 2017-12-20

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31760069 and 31360057).

*Corresponding author (zhongguang_li@163.com).