

## 乙二醛酶系统及其在植物响应和适应环境胁迫中的作用

叶芯妤<sup>#</sup>, 邱雪梅<sup>#</sup>, 王月, 李忠光<sup>\*</sup>

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:** 环境胁迫下, 植物细胞会过量积累甲基乙二醛(methylglyoxal, MG)、乙二醛(glyoxal, GO)和3-脱氧葡萄糖醛酮(3-deoxyglucosone, DOG), 尤其以MG的积累更为显著, 继而产生羰基胁迫, 导致生物大分子蛋白质、DNA、RNA、脂质和生物膜的破坏。面对此胁迫, 植物进化出一套独特而有效的清除机制, 即乙二醛酶系统(glyoxalase system), 以清除过量的MG, 维持其在细胞中的动态平衡, 发挥信号功能。本文基于最新的研究进展, 对乙二醛酶系统的组成、结构、功能、分布、细胞定位、基因家族, 以及其在植物响应和适应环境胁迫中的作用进行了综述, 并提出了未来的研究方向。

**关键词:** 甲基乙二醛; 乙二醛酶系统; 环境胁迫; 耐逆性; 响应和适应

许多研究表明, 在环境胁迫下, 植物两大代谢光合作用和呼吸作用可通过酶促途径和非酶促途径产生过量的有毒醛类化合物, 如甲基乙二醛(methylglyoxal, MG)、乙二醛(glyoxal, GO)和3-脱氧葡萄糖醛酮(3-deoxyglucosone, DOG) (Li 2016; Mostofa等2018)。具体来说, 在酶促途径中, 参与MG合成的主要酶包括甲基乙二醛合酶(methylglyoxal synthase, MGS)、丙酮醇单加氧酶(acetol monooxygenase, AMO)和氨基脲敏感型胺氧化酶(semicarbazide-sensitive amine oxidase, SSAO), MGS催化甘油醛-3-磷酸(glyceraldehyde-3-phosphate, G3P)和磷酸二羟丙酮(dihydroxyacetone phosphate, DHAP)产生MG; AMO和SSAO以丙酮醇(来自脂肪酸代谢)和氨基丙酮(来自氨基酸代谢)为底物, 催化其合成MG。非酶促途径主要是指G3P和DHAP相互转化过程中, 自发产生MG; 葡萄糖氧化中, 约0.05%~0.3%葡萄糖转化为MG (Li 2016; Hossain等2018)。

与其他信号分子一样, 高浓度的MG会破坏生物大分子, 会导致羰基胁迫[类似于活性氧(reactive oxygen species, ROS)引发的氧化胁迫]。首先, MG能与蛋白质的氨基酸残基精氨酸、赖氨酸和半胱氨酸反应, 产生不可逆的晚期糖基化终产物(advanced glycation end products, AGEs); 其次, MG也能与膜脂反应, 产生不可逆的晚期脂质过氧化终产物(advanced lipid peroxidation end products, ALEs); 此外, MG可诱发ROS的产生, 继而产生氧化胁迫, 破坏蛋白质、DNA、RNA、脂质和生物膜(Mostofa等2018)。

所以植物也存在“糖尿病”的症状。当然, 最新的研究表明, 低浓度的MG是一种新颖的信号分子, 通过与其他信号分子如Ca<sup>2+</sup>、H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>、一氧化氮(NO)、硫化氢(H<sub>2</sub>S)的交互作用形成信号网络, 进一步调节种子萌发、植物生长、发育、生殖等多种生理过程和耐逆性的形成(王月等2018)。因此, 维持MG在细胞中的动态平衡, 显得尤为重要。

为了生存, 植物进化出多种行之有效的脱毒机制, 包括乙二醛酶系统(glyoxalase system)和非乙二醛酶系统。乙二醛酶系统包括级联反应的乙二醛酶I [Gly I, 又称乳酰谷胱甘肽裂解酶(lactoylglycathione lyase), EC 4.4.1.5]和乙二醛酶II [Gly II, 又称羟酰谷胱甘肽水解酶(hydroxyacylglycathione hydrolase), EC 3.1.2.6], 以及独立反应的乙二醛酶III [Gly III, 又称D-乳酸脱水酶(D-lactate dehydratase), EC 4.2.1.130]; 非乙二醛酶系统主要包括甲基乙二醛还原酶/甲基乙二醛脱氢酶(methylglyoxal reductase/methylglyoxal dehydrogenase, MGR/MGDH)、醛糖/醛还原酶(aldose/aldehyde reductase, ALR)和醛酮还原酶(aldo-keto reductase, AKR) (Li 2016)。植物通过这些脱毒系统的协同作用, 维持细胞中的MG动态平衡。在这些脱毒系统中, 乙二醛酶系

收稿 2018-10-24 修定 2019-03-28

资助 国家自然科学基金(31760069和31360057)和云南师范大学研究生科研创新基金(yjs2018118)。

<sup>#</sup> 并列第一作者。

<sup>\*</sup> 通讯作者(zhongguang\_li@163.com)。

统是最重要的防线, 占整个MG清除比例的99% (Mostofa等2018)。此外, 乙二醛酶系统中的Gly I 在清除过量的MG的同时, 以还原型谷胱甘肽(glutathione, GSH)为辅因子, 产生中间产物S-D-乳酰谷胱甘肽(S-D-lactoylglutathione, SLG), 继而被Gly II 转变为乳酸, 同时再生GSH (王月等2018)。由此可见, 乙二醛酶系统不仅可清除过量的MG以保持其稳态(homeostasis), 也可通过调节GSH的再生, 维持细胞中的氧化还原平衡(redox homeostasis), 在植物感受、响应和适应环境胁迫中起着重要的作用(图1)。

虽然乙二醛酶系统的发现已有上百年的历史, 但进展一直都比较缓慢, 随着科学技术的进步, 特别是组学(omics)的发展, 近年来关于乙二醛酶系统的研究取得较大进展, 特别是在植物感受、响应和适应环境胁迫方面尤为突出(王月等2018)。本文结合最新的研究进展, 对乙二醛酶系统的组成、结构、功能、分布、细胞定位、基因家族, 以及在植物感受、响应和适应环境胁迫种的作用进行了归纳和总结, 并指出未来的研究方向。

## 1 乙二醛酶系统的组成及功能

乙二醛酶于1913年发现于动物系统中, 直到20世纪末期才在植物中被报道, 这也标志着植物中乙二醛研究的序幕拉开(Kaur等2014)。现已研究表明, 乙二醛酶系统是由相互协同作用的级联反应的Gly I (包括辅因子GSH)和Gly II, 以及独立反应的Gly III组成。Gly I以MG、GO或DOG为底物, 以GSH为辅因子, 催化MG转化为SLG; 而Gly II以SLG为底物, 将其转变为乳酸(L-lactate, LAC), 同时再生GSH。在此反应中, Gly II与GSH的作用具有较高的特异性, 研究报道, 当人(*Homo sapiens*)的Gly II GSH结合位点发生突变时, 该酶完全失活(Yadav等2007)。酶促动力学研究表明, 乙二醛酶系统的级联反应速率, 主要由Gly II控制(Hoque等2017), 也暗示该酶在清除过量MG中的重要性。最后, 来自于Gly II的反应产物LAC, 在乳酸脱氢酶(lactate dehydrogenase, LDH)的作用下氧化脱氢, 转变为丙酮酸(pyruvate, PYR), 进入线粒体的三羧酸循环(tricarboxylic acid cycle, TCA), 继而产生

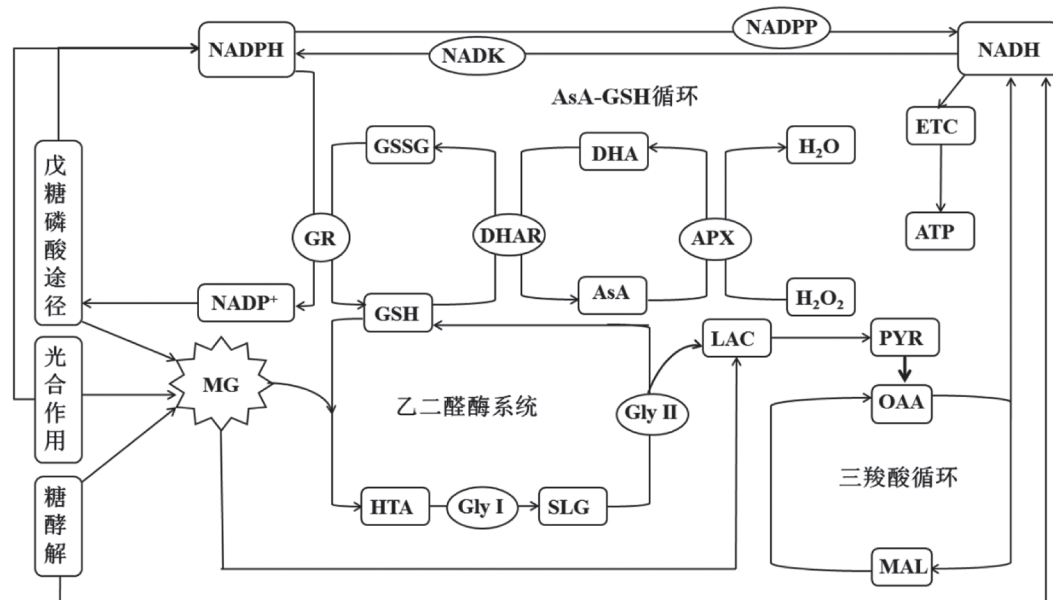


图1 乙二醛酶系统和抗氧化系统协同作用调控植物细胞MG和ROS稳态

Fig.1 Synergistic effects of glyoxalase system and antioxidant system controlling the homeostasis of MG and ROS in plant cells

箭头代表在酶的催化下物质之间的转变过程。APX: 抗坏血酸过氧化物酶; AsA: 还原型抗坏血酸; ATP: 三磷酸腺苷; DHA: 脱氢抗坏血酸; DHAR: 脱氢抗坏血酸还原酶; ETC: 电子传递链; Gly I: 乙二醛酶I; Gly II: 乙二醛酶II; GR: 谷胱甘肽还原酶; GSH: 还原型谷胱甘肽; GSSG: 氧化型谷胱甘肽; HAT: 半硫缩醛; LAC: 乳酸; MAL: 苹果酸; MG: 甲基乙二醛; NADH: 辅酶I; NADK: 辅酶I激酶; NADP<sup>+</sup>: 氧化型辅酶II; NADPH: 还原型辅酶II; NADPP: 辅酶II磷酸酶; OAA: 草酰乙酸; PYR: 丙酮酸; SLG: S-D-乳酰谷胱甘肽。

NADH (部分为FADH<sub>2</sub>)。NADH进入呼吸电子传递链(electron transport chain, ETC)后, 通过电子传递和氧化磷酸化产生ATP; 也可通过NADH激酶(NADH kinase, NADK)的作用转化为NADPH, 后者也可在NADPH磷酸酶(NADPH phosphatase, NADPP)的作用下转变为NADH, 通过与磷酸戊糖途径和光合作用的协同作用, 进一步调控细胞氧化还原平衡和能量代谢(图1)。

此外, Gly II催化反应再生的GSH可进入抗坏血酸-谷胱甘肽循环(AsA-GSH cycle), 在一系列AsA-GSH循环酶如谷胱甘肽还原酶(glutathione reductase, GR)、脱氢抗坏血酸还原酶(dehydroascorbate reductase, DHAR)、抗坏血酸过氧化物酶(ascorbate peroxidase, APX)等的协同作用下, 清除细胞过量的H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, 维持细胞氧化还原平衡(图1)。

所以, 植物细胞通过乙二醛酶系统和抗氧化系统的协同作用, 在保持MG稳态(MG homeostasis)的同时, 也通过调控细胞的NADH/NAD<sup>+</sup>、NADPH/NADP<sup>+</sup>、GSH/GSSG和AsA/DHA比例, 维持ROS稳态, 在植物细胞氧化还原平衡(redox equilibrium)、能量代谢(energy metabolism)和细胞代谢稳态(cellular metabolism homeostasis)中起着重要的调控作用, 这也可能是乙二醛酶系统在植物感受、响应和适应环境胁迫中的基础之一(图1)。

## 2 乙二醛酶系统的分布、细胞定位、结构及基因家族

### 2.1 Gly I

研究表明, 从低等到高等植物, 都能检测到乙二醛酶系统的存在, 可以说其无处不在, 但存在器官差异性(王月等2018)。如在芸薹属(*Brassica*)植

物中, Gly I存在于种子、根、下胚轴、子叶和花中(Deswal和Sopory 1998)。从细胞定位上来说, 细胞以糖代谢为枢纽, 所以在细胞中糖代谢活跃的区域, 是MG产生的主要部位, 也是乙二醛酶系统主要定位区域。但不同的乙二醛酶系统在细胞中的定位不完全相同(表1)。在模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中, Gly I和Gly II蛋白发现于细胞质和线粒体中, 而Gly I在过氧化物酶体中也被报道(曾正明2016)。在免疫定位研究中, 发现番茄(*Solanum lycopersicum*) Gly I基因在所有细胞类型都有分布, 但主要定位在细胞质, 并发现在韧皮部中Gly I优先积累(曾正明2016), 这可能与韧皮部中有较高的蔗糖浓度, 容易产生MG有关。

金属离子往往作为多种酶的辅因子, Gly I也不例外, 其为典型的含有金属结构域的金属蛋白酶, 需要二价金属进行激活, 其分子质量为42 kDa, 等电点(PI)在4.8~5.2之间(Yadav等2005)。根据金属离子的不同, 将Gly I分为Zn<sup>2+</sup>依赖型、Ni<sup>2+</sup>依赖型和Co<sup>2+</sup>依赖型。一般认为, Zn<sup>2+</sup>依赖型同时存在于真核生物和原核生物中, 而Ni<sup>2+</sup>依赖型和Co<sup>2+</sup>依赖型主要存在于原核生物中(董伟2016)。从结构上看, Gly I一般为同源二聚体, 蛋白中的β<sub>1</sub>β<sub>2</sub>β<sub>3</sub>β<sub>4</sub>结构域是离子结合中心; 然而, 在玉米(*Zea mays*)、酿酒酵母(*Saccharomyces cerevisiae*)和疟原虫(*Plasmodium falciparum*)中, Gly I也发现以单体的形式存在(曾正明2016), 这些结果说明Gly I具有多种功能结构域。

此外, Gly I为多基因家族。在细菌和酵母基因组中, 有1个Gly I基因; 而在高等真核生物中, Gly I通常包含多个成员的基因家族。如人基因组中至少有2个Gly I同源基因(Thornalley 2003), 拟南芥和

表1 植物细胞中Gly I、Gly II和Gly III比较

Table 1 Comparison of Gly I, Gly II and Gly III in plant cells

名称	功能	细胞定位	辅因子	结构	基因家族
Gly I	将MG转化为SLG	细胞质、线粒体和过氧化物酶体	Zn <sup>2+</sup> 、Ni <sup>2+</sup> 或Co <sup>2+</sup>	单体或同源二聚体	多基因家族, 因植物而异, 一般1~24个
Gly II	将SLG转化为乳酸, 产生GSH	细胞质和线粒体	Zn <sup>2+</sup> 、Fe <sup>2+</sup> 或Mn <sup>2+</sup>	单体	多基因家族, 因植物而异, 一般2~12个
Gly III	直接清除MG; 作为分子伴侣	细胞质、细胞核和叶绿体	无报道	同源二聚体	DJ-1超家族成员



水稻(*Oryza sativa*)基因组中至少有11个,而大豆(*Glycine max*)基因组中有24个(董伟2016)。组织表达特异性及胁迫诱导表达分析表明,*Gly I*基因在不同组织器官中的表达水平有差异,如水稻*Os-GLY110*基因在叶片中表达量最高,其次为颖花、茎和叶鞘,而在根中的表达量最低(曾正明2016),这可能是与不同器官中可溶性糖含量不同,故其诱发积累的MG水平不同有关。

## 2.2 Gly II

与Gly I一样,Gly II普遍存在于微生物、动物和植物中。虽然Gly II与Gly I催化的是级联反应,但从细胞定位上来说,二者有类似之处,但又不完全相同。Gly II蛋白在亚细胞中有多个定位,如细菌Gly II定位于细胞质中,酵母GLO2位于细胞质,而GLO4则位于线粒体基质(董伟2016)。在模式植物拟南芥中,其基因组中有5个基因编码Gly II,3个定位于线粒体,其他2个定位于细胞质。此外,水稻*OsGLY II-2*定位于细胞质(董伟2016)。

与Gly I相类似,Gly II也是金属酶,其分子质量为34 kDa,等电点为83,其激活需要辅因子的参与;根据辅因子的不同,Gly II仍可分为Zn<sup>2+</sup>依赖型、Fe<sup>2+</sup>依赖型和Mn<sup>2+</sup>依赖型。从结构上说,Gly II与Gly I所不同的是,它以单体的形式存在,其活性位点包含一个由THxHxDH保守基序构成的双核金属离子结合位点和一个水分子结合位点(董伟2016)。此外,*Gly II*与*Gly I*一样,也是一个多基因家族,细菌中只有一个*Gly II*基因,而酿酒酵母中有*GLO2*和*GLO4*两个*Gly II*基因。高等真核生物中,*Gly II*有多个基因,如拟南芥有5个*Gly II*同源基因,水稻有3个直系同源基因,而大豆基因组中有12个(曾正明2016)。

## 2.3 Gly III

从功能上说,Gly III与Gly I和Gly II不同之处是,它可将MG不可逆地直接转化为无毒的乳酸,不需要辅因子GSH的参与。Gly III最早发现于大肠杆菌(*Escherichia coli*),在大肠杆菌中,此类蛋白以热激诱导的分子伴侣(molecular chaperone)形式,也就是热激蛋白(heat shock protein, HSP)的形式存在,因而被注释为Hsp31 (Ghosh等2016)。所以,Gly III属于DJ-1超家族成员(Ghosh等2016;曾正明2016)。

从分布上来说,*Gly III*与*Gly I*和*Gly II*也有所不同。*Gly III*基因广泛分布于真核生物中,但其数量变化差异较大。*Hsp31*和*DJ-1*属于同源基因而相互独立起源,*Hsp31*同源基因广泛分布在各种真菌中,而*DJ-1*只有少数真菌中有同源基因(曾正明2016)。此外,在念珠菌(*Nostoc*)和酿酒酵母中,只有一个*Hps31*同源基因,而在裂殖酵母(*Schizosaccharomyces pombe*)中则有两个*Hsp31*(即*Hsp3101*和*Hsp3102*)和一个*DJ-1*同源基因*SpDJ-1*(曾正明2016)。在哺乳动物中,只有一个*DJ-1*基因,而线虫(*Caenorhabditis elegans*)基因组中有两个同源基因。在模式植物拟南芥和水稻基因组中,各自至少有6个*DJ-1*同源基因(曾正明2016)。

Gly III在亚细胞中的定位与Gly I和Gly II也不完全相同。在拟南芥中,AtDJ-1a和人DJ-1都定位于细胞质和细胞核,而AtDJ-1b和AtDJ-1c则定位于叶绿体(陈彩平2015)。在裂殖酵母中,Hsp3101和SpDJ-1同样定位于细胞核和细胞质,而Hsp3102只定位于细胞核(陈彩平2015)。在线虫中,cDJR-1.1分布于整个细胞中,其中以细胞核含量最高,而cDJR-1.2只分布在细胞质中(陈彩平2015)。

## 3 乙二醛酶系统在植物响应和适应环境胁迫中的作用

虽然乙二醛酶系统在MG代谢中具有非常重要的作用,但它的体内保守性和分布的广泛性表明,除了清除MG之外,其在生物系统中还有很多重要作用,如参与糖酵解、细胞分裂和参与微管组装等(Sankaranarayanan等2017)。近年来的研究表明,乙二醛酶系统在植物感受、响应和适应环境胁迫中也起着重要的作用。

### 3.1 乙二醛酶系统参与植物重金属胁迫耐受性

在芥菜(*B. juncea*)幼苗中,马来酸(maleic acid, MA)处理可提高铬胁迫下幼苗Gly I、Gly II、APX、MDHAR、DHAR、GR、谷胱甘肽过氧化物酶(glutathione peroxidase, GPX)、超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化氢酶(catalase, CAT)和谷胱甘肽-S-转移酶(glutathione S-transferase, GST)活性,提高植物螯合素(phytochelatin, PCs)、非蛋白硫(non-protein thiols, NPTs)、GSH和AsA含

量,降低ROS和MG含量,继而提高幼苗对铬胁迫的抵抗能力(AI Mahmud等2017)。同样在芥菜中,柠檬酸(citrate acid, CA)处理可提高镉胁迫下幼苗Gly I、Gly II、APX、MDHAR、DHAR、GR、GPX、SOD和CAT活性,降低脂氧合酶(lipoxygenase, LOX)活性及 $O_2^-$ 、 $H_2O_2$ 、丙二醛(malondialdehyde, MDA)和MG积累,继而提高幼苗对镉胁迫的耐性(AI Mahmud等2018)。此外,茉莉酸(jasmonic acid, JA)处理可提高镍胁迫下大豆幼苗的Gly I、Gly II、SOD、APX、CAT、MDHAR、DHAR、GPX、GST和GR活性,降低LOX活性,减少 $H_2O_2$ 、MDA和MG的增加,继而提高大豆对镍胁迫的抵抗能力(Mir等2018)。在水稻幼苗中, $Ca^{2+}$ 处理可提高Gly I和Gly II活性,减少幼苗对镉和砷的吸收,从而降低MG过量积累,最终提高幼苗的重金属胁迫耐性(Rahman等2016)。类似地,在重金属胁迫下,绿豆(*Vigna radiata*)、油菜(*B. napus*)和红花(*Carthamus tinctorius*)幼苗分别用硅酸钠、 $H_2O_2$ 、水杨酸(salicylic acid, SA)、一氧化氮供体硝普钠(sodium nitroprusside, SNP)和 $\gamma$ -氨基丁酸( $\gamma$ -aminobutyric acid, GABA)处理,均可同时提高重金属胁迫下幼苗乙二醛酶系统(Gly I和Gly II)和抗氧化系统(MDHAR、DHAR、CAT、APX、GST、GR、AsA和GSH)活力,降低 $O_2^-$ 、 $H_2O_2$ 、MDA和MG积累,继而提高其对重金属胁迫的抵抗能力(Hasanuzzaman等2017a, b; AI Mahmud等2017; Namdjoyan等2017)。我们前期的研究也表明,在小麦(*Triticum aestivum*)幼苗中进行适宜浓度的MG处理,可提高镉胁迫下小麦幼苗Gly I、Gly II、SOD、CAT、APX、GR和过氧化物酶(peroxidase, POD)活性,以及抗氧化剂(AsA和GSH)和渗透调节物质脯氨酸(proline, Pro)、甜菜碱(glycine betaine, GB)和可溶性糖(soluble sugar)的含量,缓解重金属胁迫下 $O_2^-$ 、 $H_2O_2$ 、MDA和MG的积累,从而改善小麦幼苗的生长状况(根长、苗高、鲜重和干重),暗示低浓度的MG可能作为信号分子调控植物重金属耐性的获得(Li等2017a, 2017b, 2018)。此外,在水稻幼苗中,重金属胁迫和氧化胁迫可诱导Gly I和Gly II的基因表达,继而降低内源MG含量,最终提高植物的胁迫耐性(Yadav等2005)。

### 3.2 乙二醛酶系统参与植物的耐盐性

在番茄幼苗中,用NaCl、甘露醇和脱落酸(abscisic acid, ABA)灌根处理,可观察到茎和叶中Gly I转录水平上调2~3倍,揭开乙二醛酶系统在植物感受、响应和适应环境胁迫的新篇章(Espartero等1995)。在大豆生殖期,外源GSH处理可提高盐胁迫下大豆的分枝、豆荚数、每个豆荚的种子数,以及种子的百粒重,最终提高大豆的产量(Akram等2017)。此外,产量的提高与GSH处理后较低的氧化损伤(低的 $H_2O_2$ 和MDA含量)和减少MG的积累有关(Akram等2017)。在绿豆幼苗中,用Pro、GB、腐胺(putrescine, Put)、精胺(spermine, Spm)和亚精胺(spermidine, Spd)处理,均可激活乙二醛酶系统Gly I和Gly II的活性,从而降低植物MG水平,提高绿豆幼苗的耐盐性(Hossain和Fujita 2010)。在水稻幼苗中,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)。外源信号分子 $H_2S$ 处理可增强卷心菜(*B. oleracea*)对碱( $NaHCO_3/Na_2CO_3$ )胁迫的抵抗能力,这种抵抗能力的获得与 $H_2S$ 激活乙二醛酶系统(Gly I和Gly II)和抗氧化系统(SOD、GSH和AsA)活力有关(Montesinos-Pereira等2018)。转录组学和蛋白质组学研究表明,在盐敏感和抗性水稻和番茄品种中,盐胁迫下Gly I基因在耐盐品种中转录和蛋白都有较高的表达水平(Chao等2005)。进一步的研究表明,耐盐品种的水稻幼苗与盐敏感品种相比,前者具有较高的Gly I和Gly II活性,以及较低的内源MG含量(El-Shabrawi等2010)。相反地,在拟南芥幼苗中,Gly II突变体对盐和缺氧胁迫敏感,而超表达Gly II则提高胁迫耐性,进一步支持Gly II在胁迫耐性中的作用(Devanathan等2014)。

### 3.3 乙二醛酶系统参与植物的耐旱性

在芸薹(*B. campestris*)幼苗中,用外源茉莉酸处理可增加Gly I和Gly II活性,继而增强幼苗的耐旱性(Alam等2014)。同样在芸薹幼苗中,二氧化硅处理可提高干旱胁迫下幼苗中的乙二醛酶系统(Gly I和Gly II)和AsA-GSH循环酶(CAT、APX、GST、GR、MDHARH和DHAR)的活性,以及抗氧化剂(GSH和AsA)含量,减少MDA和 $H_2O_2$ 积累,缓

解光合色素的下降,最终提高幼苗的耐旱性(Hasanuzzaman等2018b)。绿豆幼苗经外源GSH的处理后,可提高其在干旱胁迫下Gly I、Gly II、GPX、GR和DHAR的活性,降低内源MG含量,减轻氧化损伤,提高幼苗的耐旱性(Nahar等2015a)。在油菜幼苗中,外源硒(selenium, Se)或SNP处理,可提高乙二醛酶系统和抗氧化系统活力,缓解干旱胁迫下MDA、H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>和MG的增加,减少氧化胁迫和MG胁迫的伤害,最终提高幼苗的耐旱性(Hasanuzzaman等2017c)。Hasanuzzaman等(2018c)报道,在小麦幼苗中,NO和精氨酸处理可提高Gly I、Gly II、APX、CAT、GPX、GST、GR、MDHARH和DHAR活性,以及抗氧化剂AsA、GSH和Pro含量,减少LOX活性及O<sub>2</sub><sup>-</sup>、MDA和H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>积累,缓解光合色素的下降,从而提高幼苗的耐旱性。此外,干旱胁迫、山梨醇和ABA处理可上调水稻幼苗中Gly I和Gly II的基因表达,降低内源MG含量和提高幼苗的耐旱性(Yadav等2005)。在大豆幼苗中,全基因组分析研究表明,41个Gly I和23个Gly II蛋白分别被24和12个基因编码,并且Gly I6、Gly I9、Gly I20以及Gly II5、Gly II10在盐和干旱胁迫下强烈表达(Ghosh和Islam 2016),进一步支持Gly I和Gly II参与植物耐逆性的获得。

### 3.4 乙二醛酶系统参与植物的耐热性和耐冷性

绿豆幼苗经外源GSH处理,可增加高温胁迫过程中的Gly I和Gly II活性,继而提高幼苗对高温胁迫的抵抗能力(Nahar等2015b)。在水稻幼苗中,叶面喷施Spd,可显著提高高温胁迫过程中Gly I和Gly II的活性,降低膜脂过氧化产物MDA、H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>和Pro含量,增加AsA、GSH、叶绿素含量和幼苗的鲜重,继而提高幼苗的耐热性(Mostofa等2014)。低温可提高茶(*Camellia sinensis*)芽中的MG含量和增加脂质过氧化,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)。此外,利用蛋白组学手段在拟南芥(Goulas等2006)、水稻(Lee等2009)和洋葱(*Allium cepa*) (Chen等2013)中进一步证实MG脱毒系统Gly I和Gly II参与植物耐冷性的形成。同样地,高温和低温可刺激水稻幼苗中Gly I和Gly II的基因表达,降低幼苗中的内源MG含量,继而提高幼苗的耐热和耐冷性(Yadav等2005)。

### 3.5 乙二醛酶系统参与植物对除草剂胁迫的耐性

在油菜中,NO处理可提高除草剂百草枯胁迫下乙二醛酶系统(Gly I和Gly II)和抗氧化系统(GR、CAT、APX、DHAR、GPX和GST)的活力,抑制LOX活性,缓解氧化胁迫(降低O<sub>2</sub><sup>-</sup>、H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>、MDA和MG积累),最终提高油菜对除草剂的抗性(Hasanuzzaman等2018a)。

### 3.6 乙二醛酶系统参与植物响应病原微生物侵染

Lin等(2010)初步报道,在禾谷镰刀菌(*Fusarium graminearum*)侵染下,小麦乙二醛酶系统Gly I基因被显著上调表达。在大白菜(*B. rapa*)中,全基因组分析表明,Gly I和Gly II分别被16和15个基因编码,这些成员在重金属胁迫下和根肿菌(*Plasmodiophora brassicae*)的侵染下,不同程度地被上调,从而提高对重金属和病菌的抵抗能力(Yan等2018)。这些结果暗示,乙二醛酶系统在响应病原微生物的侵染中起作用。

## 4 乙二醛酶系统耐逆基因工程

如上所述,乙二醛酶系统通过精密调控植物细胞中的MG和ROS稳态,在植物响应和适应环境胁迫中起着重要的作用。此外,由于乙二醛酶系统Gly I、Gly II和Gly III的基因已被定位和克隆,并且其同源性较高,因此构建过表达载体就显得比较容易。在此基础上,关于乙二醛酶系统抗逆的基因工程也取得较大的进展。总体来说,过表达乙二醛酶基因的转基因植物,通常能更好地维持GSH稳态、较高的抗氧化剂水平和乙二醛酶活性,有助于保持细胞内MG和ROS水平,发挥其信号作用,有效地防止过量MG和ROS积累所诱发的细胞损伤(Gupta等2018)。

研究表明,能源植物小桐子(*Jatropha curcas*)具有较强的耐旱性和耐盐性,这种耐性可能与其高活性的Gly I和Gly II有关(Mudalkar等2017)。在细菌和酵母中异源表达小桐子Gly I和Gly II基因,可提高细菌和酵母对干旱、盐胁迫和高浓度MG的抵抗能力(Mudalkar等2017),进一步阐明乙二醛酶系统在植物抵抗环境胁迫中的作用。在烟草(*Nicotiana tabacum*)中,过表达Gly I可提高其对更高MG浓度和高盐胁迫的耐受性(Veena等1999)。



在豇豆(*Vigna unguiculata*)中过表达*Gly I*基因, 可提高转基因植物的耐盐性(Bhomkar等2008)。在水稻中, *Gly II*基因的过表达也表现出对高MG和NaCl浓度的耐受性(Singla-Pareek等2008)。在芥菜中过表达*Gly II*基因, 可增加盐胁迫耐性(Saxena等2011)。此外, *Gly I*和*Gly II*的转基因烟草促进锌胁迫下植物螯合素产量的增加, 有效地缓解重金属毒害(Singla-Pareek等2006)。同样地, 小麦 *Gly I*基因在烟草植物中的表达, 可提高转基因烟草对锌的耐受性(Lin等2010)。

此外, 在盐和重金属胁迫下, 共表达*Gly I*和*Gly II*的转基因植物, 表现出比任一单基因转化系有更好的耐逆性(Singla-Pareek等2006), 且转基因植物在保持较低MG水平的同时, 也可维持氧化还原平衡, 从而提高植物对环境胁迫的抵抗能力(Yadav等2005)。同样, 在多种植物中过表达具有乙二醛酶系统的多个基因, 也表现出更好的耐逆性(Zeng等2016)。

## 5 展望

植物在环境胁迫下, 过度累积MG和ROS, 导致细胞氧化损伤, 影响植物的生长、发育, 乃至生存。目前, 利用生理生化、分子生物学、遗传学、转录组学和蛋白组学等手段, 已阐明乙二醛酶系统在植物感受、响应和适应环境胁迫中起着重要的作用。植物通过乙二醛酶系统和抗氧化系统的协同作用, 维持细胞中MG和ROS的稳态, 进一步调控信号转导、基因表达、生理生化以及形态建成的改变, 更好地适应对环境胁迫的抵抗能力。但是, 有关乙二醛酶系统在植物生长发育, 以及植物感受、响应和适应环境胁迫中的详细机理, 有待进一步阐明: (1)正常生长发育条件下或环境胁迫下, 植物如何引发MG信号与其他信号(如Ca<sup>2+</sup>、ROS、NO、H<sub>2</sub>S、植物激素等)的交互作用? 交互作用如何激活乙二醛酶系统的基因表达和活性? (2)乙二醛酶系统和抗氧化系统如何协同作用调控植物细胞的MG和ROS稳态以及氧化还原平衡? (3)利用转录组学、比较基因组学、蛋白组学和生物信息学的手段, 进一步阐明乙二醛酶系统在植物生长发育和抵抗环境胁迫中的新作用。(4)获得具

有多重抗性的乙二醛酶系统转基因植物, 特别是转基因农作物。

## 参考文献(References)

- Akram S, Siddiqui N, Hussain BMN, et al (2017). Exogenous glutathione modulates salinity tolerance of soybean [*Glycine max* (L.) Merrill] at reproductive stage. *J Plant Growth Regul*, 36: 877–888
- Al Mahmud J, Hasanuzzaman M, Nahar K, et al (2017). Maleic acid assisted improvement of metal chelation and antioxidant metabolism confers chromium tolerance in *Brassica juncea* L. *Ecotox Environ Safe*, 144: 216–226
- Al Mahmud J, Hasanuzzaman M, Nahar K, et al (2018). Insights into citric acid-induced cadmium tolerance and phytoremediation in *Brassica juncea* L.: coordinated functions of metal chelation, antioxidant defense and glyoxalase systems. *Ecotox Environ Safe*, 147: 990–1001
- Alam M, 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
- Bhomkar P, Upadhyay CP, Saxena M, et al (2008). Salt stress alleviation in transgenic *Vigna mungo* L. Hepper (blackgram) by overexpression of the *glyoxalase I* gene using a novel *Cestrum* yellow leaf curling virus (CmYLCV) promoter. *Mol Breeding*, 22: 183–184
- Chao DY, Luo YH, Shi M, et al (2005). Salt-responsive genes in rice revealed by cDNA microarray analysis. *Cell Res*, 15: 796–810
- Chen C (2015). Subcellular localization of human DJ-1 in fission yeast and the role of SpDJ-1 in stress response (dissertation). Nanjing: Nanjing Normal University (in Chinese with English abstract) [陈彩平(2015). 裂殖酵母中人DJ-1同源蛋白亚细胞定位及SpDJ-1在胁迫反应中作用的研究(学位论文). 南京: 南京师范大学]
- Chen K, Renaud 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
- Deswal R, Sopory SK (1998). Biochemical and immunochemical characterization of *Brassica juncea* glyoxalase I. *Phytochemistry*, 49: 2245–2253
- Devanathan S, Erban A, Perez-Torres R Jr, et al (2014). *Arabidopsis thaliana* glyoxalase 2-1 is required during abiotic stress but is not essential under normal plant growth. *PLoS ONE*, 9: e95971
- Dong W (2016). Genome-wide analysis of glyoxalase system of functional identification of *ZmGLYI-8* gene in maize (dissertation). Taian: Shandong Agricultural University (in

- Chinese with English abstract) [董伟(2016). 玉米乙二醛酶系统的基因组学分析及*ZmGLYI-8*基因的功能鉴定(学位论文). 泰安: 山东农业大学]
- 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
- Espartero J, Sánchez-Aguayo I, Pardo JM (1995). Molecular characterization of glyoxalase-I from a higher plant: up-regulation by stress. *Plant Mol Biol*, 29: 1223–1233
- Ghosh A, Islam T (2016). Genome-wide analysis and expression profiling of glyoxalase gene families in soybean (*Glycine max*) indicate their development and abiotic stress specific response. *BMC Plant Biol*, 16: 87
- 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
- Gupta BK, Sahoo KK, Ghosh A, et al (2018). Manipulation of glyoxalase pathway confers tolerance to multiple stresses in rice. *Plant Cell Environ*, 41: 1186–1200
- Hasanuzzaman M, Nahar K, Alam M, et al (2018a). Exogenous nitric oxide pretreatment protects *Brassica napus* L. seedlings from paraquat toxicity through the modulation of antioxidant defense and glyoxalase systems. *Plant Physiol Biochem*, 126: 173–186
- 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, Anee TI, et al (2018b). Silicon-mediated regulation of antioxidant defense and glyoxalase systems confers drought stress tolerance in *Brassica napus* L. *South Afr J Bot*, 115: 50–57
- 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 S, 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, Rahman A, et al (2018c). Exogenous nitric oxide donor and arginine provide protection against short-term drought stress in wheat seedlings. *Physiol Mol Biol Plants*, 24: 993–1004
- Hoque TS, Hossain MA, Mostofa MG, et al (2016). Methylglyoxal: an emerging signaling molecule in plant abiotic stress responses and tolerance. *Front Plant Sci*, 7: 1341
- 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, Li ZG, Hoque TS, et al (2018). Heat or cold priming-induced cross-tolerance to abiotic stresses in plants: key regulators and possible mechanisms. *Protoplasma*, 255: 399–412
- Kaur C, Ghosh A, Pareek A, et al (2014). Glyoxalases and stress tolerance in plants. *Biochem Soc Trans*, 42: 485–490
- 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, Nie Q, Yang CL, et al (2018). Signaling molecule methylglyoxal ameliorates cadmium injury in wheat (*Triticum aestivum* L.) by a coordinated induction of glutathione pool and glyoxalase system. *Ecotox Environ Safe*, 149: 101–107
- Lin F, Xu J, Shi J, et al (2010). Molecular cloning and characterization of a novel glyoxalase I gene *TaGly I* in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Mol Biol Rep*, 37: 729–735
- Mir MA, Sirhindi G, Alyemeni MN, et al (2018). Jasmonic acid improves growth performance of soybean under nickel toxicity by regulating nickel uptake, redox balance, and oxidative stress metabolism. *J Plant Growth Regul*, 37: 1195–1209
- Montesinos-Pereira D, de la Torre-González A, Blasco B, et al (2018). Hydrogen sulphide increases the tolerance to alkalinity stress in cabbage plants (*Brassica oleracea* L. ‘Bronco’). *Sci Hortic*, 235: 349–356
- Mostofa MG, Ghosh A, Li ZG, et al (2018). Methylglyoxal



- a signaling molecule in plant abiotic stress responses. *Free Rad Biol Med*, 122: 96–109
- 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
- Mudalkar S, Sreeharsha RV, Reddy AR (2017). Involvement of glyoxalases and glutathione reductase in conferring abiotic stress tolerance to *Jatropha curcas* L. *Environ Exp Bot*, 134: 141–150
- Nahar K, Hasanuzzaman M, Alam M, et al (2015b). 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 (2015a). Roles of exogenous glutathione in antioxidant defense system and methylglyoxal detoxification during salt stress in mung bean. *Biol Plant*, 59: 745–756
- Namdjoyan S, Keranian 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
- Rahman A, Mostofa MG, Nahar K, et al (2016). 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
- Sankaranarayanan S, Jamshed M, Kumar A, et al (2017). Glyoxalase goes green: the expanding roles of glyoxalase in plants. *Int J Mol Sci*, 18: 898
- Saxena M, Roy SD, Singla-Pareek SL, et al (2011). Overexpression of the glyoxalase II gene leads to enhanced salinity tolerance in *Brassica juncea*. *Open Plant Sci J*, 5: 23–28
- Singla-Pareek SL, Yadav SK, Pareek A, et al (2006). Transgenic tobacco overexpressing glyoxalase pathway enzymes grow and set viable seeds in zinc-spiked soils. *Plant Physiol*, 140: 613–623
- Singla-Pareek SL, Yadav SK, Pareek A, et al (2008). Enhancing salt tolerance in a crop plant by overexpression of glyoxalase II. *Transgenic Res*, 17: 171–180
- Thornalley PJ (2003). Glyoxalase I – structure, function and a critical role in the enzymatic defence against glycation. *Biochem Soc Trans*, 31: 1343–1348
- Veena, Reddy VS, Sopory SK (1999). Glyoxalase I from *Brassica juncea*: molecular cloning, regulation and its over-expression confer tolerance in transgenic tobacco under stress. *Plant J*, 17: 385–395
- Wang Y, Zhou ZH, Ye XY, et al (2018). Methylglyoxal: a new signaling molecule in plants. *Plant Physiol J*, 54 (1): 10–18 [王月, 周志豪, 叶芯好等(2018). 甲基乙二醛: 植物中一种新的信号分子. *植物生理学报*, 54 (1): 10–18]
- 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
- Yadava SK, Singla-Pareeka SL, Kumar M, et al (2007). Characterization and functional validation of glyoxalase II from rice. *Protein Express Purif*, 51: 126–132
- Yan G, Xiao X, Wang N, et al (2018). Genome-wide analysis and expression profiles of glyoxalase gene families in Chinese cabbage (*Brassica rapa* L.). *PLoS ONE*, 13: e0191159
- Zeng Z (2016). Functional characterization of glyoxalase I and xyloglucan endotransglycosylase in rice (*Oryza Sativa* L.) (dissertation). Chongqing: Chongqing University (in Chinese with English abstract) [曾正明(2016). 水稻乙二醛酶及木葡聚糖内糖基转移酶基因的生物功能研究(学位论文). 重庆: 重庆大学]
- Zeng Z, Xiong F, Yu X, et al (2016). Overexpression of a glyoxalase gene, *OsGly I*, improves abiotic stress tolerance and grain yield in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Physiol Biochem*, 109: 62–71

## Glyoxalase system and its role in response and adaptation of plants to environmental stress

YE Xin-Yu<sup>#</sup>, QIU Xue-Mei<sup>#</sup>, WANG Yue, LI Zhong-Guang<sup>\*</sup>

*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:** Under environmental stress, the plant cells can excessively accumulate methylglyoxal (MG), glyoxal (GO) and 3-deoxyglucosone (DOG), especially MG, which in turn leads to carbonyl stress, namely damage to biomacromolecules such as proteins, lipids, nucleic acids and biomembrane. To cope with this stress, plants have developed a unique and effective scavenging mechanism, glyoxalase system, to scavenger excessive MG and maintain its homeostasis in plant cells, further exerting its signaling molecule function. Following the emerging progress on glyoxalase system in plants, in this review, the constitution, structure, function, distribution, cellular localization and gene family of glyoxalase system in plants were discussed, and the role of glyoxalase system in response and adaptation of plants to environmental stress was summarized, as well as the research direction also was presented.

**Key words:** methylglyoxal; glyoxalase system; environmental stress; stress tolerance; response and adaptation

---

Received 2018-10-24 Accepted 2019-03-28

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31760069 and 31360057), and the Postgraduate Innovate Scientific Research Foundation of Yunnan Normal University, China (yjs2018118).

<sup>#</sup>Co-first authors.

<sup>\*</sup>Corresponding author (zhongguang\_li@163.com).