

植物中游离氨基酸在水淹胁迫下响应的研究进展

赖媛媛 (东华理工大学地球科学学院, 江西南昌 330013)

摘要 游离氨基酸含量的变化可以用来指示环境压力的变化。近年来, 研究植物形态、分布格局等对水淹的响应较多, 但对植物中氨基酸代谢机制的研究较少。综述水淹下植物中氨基酸代谢的变化, 主要包括植物组织中游离氨基酸 GABA、Glu 在水淹胁迫下的响应, 以及植物中其他游离氨基酸的响应情况, 提出以后研究应关注复合压力胁迫下植物中游离氨基酸的响应。

关键词 游离氨基酸; 水淹; γ -氨基丁酸

中图分类号 S-3; X173 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2018)10-0025-03

Progress on Responding of Free Amino Acids in Plants to Flooding Stress

LAI Yuan-yuan (College of Earth Sciences, East China University of Technology, Nanchang, Jiangxi 330013)

Abstract Changes in free amino acids content can be used to indicate changes in environmental stress. Very little attention has been paid towards the response of free amino acids mechanism in plants to the flooding stress compared to morphology and distribution pattern. Amino acid mechanism to response to flooding stress was reviewed, not only the response of free amino acids GABA and Glu under plant flooding, but also the responses of other free amino acids in plants. Response of free amino acids in plants to composite environmental stress should be focused in future research.

Key words Amino acid; Flooding; GABA

水是植物生长的重要影响因子, 不同植物对水深都有一定的耐受范围, 超过植物所承受的范围, 就会影响植物的生长及死亡^[1]。

水淹胁迫是主要的非生物胁迫, 环境中的水分含量决定了植物的生态分布, 水分过多或过少均会对植物的生长产生不利的影响^[2]。植物组织中游离氨基酸能直接或间接对环境中的非生物胁迫做出响应^[3]。对苹果树、番茄物种的研究结果支持应激条件下诱导氨基酸含量增加的这一结论^[4-5]。接下来 Koppitz 等^[6]的研究也证实, 芦苇在受到极端洪水的影响下氨基酸可以作为生理胁迫的指标, 淹没部分中生长的芦苇植物显示总氨基酸含量明显增高, 并且碳水化合物的总含量低于未淹没区域。在水淹缺氧条件下, 游离氨基酸含量的变化能反映植物的耐淹能力^[7]。

虽然洪水是一种复合压力, 但大多数研究集中在阻碍氧化磷酸化和低光合速率引起的诱导能量和碳水化合物危机^[8], 以及设置不同水位梯度来探讨对植物生长的影响^[9], 对游离氨基酸含量的变化来探讨植物组织中氨基酸代谢机制的研究较少。综述了植物在水淹胁迫下通过代谢途径探讨各个氨基酸之间的关系, 了解植物组织中游离氨基酸在环境胁迫下的作用以及各游离氨基酸的代谢机制, 为植物对水位的适应提供依据, 为生态系统多样性的保护提供理论基础。

1 植物体内氨基酸适应水淹胁迫环境的响应 当植物遇到外界胁迫条件时, 氨基酸、蛋白质、糖的代谢都会发生变化^[10], 氨基酸主要通过参与改变植物体内某些生理代谢, 或调节相关基因表达和关键酶活性等方式来增强植物对各种逆境的适应性反应^[11]。洪水是一种非生物胁迫, 会阻碍植物的正常生长, 洪水胁迫会导致植物浸没部分中的低光强并

且处在缺氧的环境中, Bailey 等^[8]指出水淹会导致低光照强度, 抑制光合作用; 洪水是一种复合应激, ATP 合成和碳水化合物资源的限制对植物的生长和存活具有重要的影响, 在缺氧的条件下, 能量短缺导致蛋白质合成速率下降, 引起对氨基酸的需求也降低, 这可能是游离氨基酸积累的原因^[12]。Koppitz^[13]指出在洪水下会造成植物缺氧, 有限的氧气导致呼吸磷酸化减少和糖酵解中间体(乙醇和丙酮酸)的累积, 它们可以通过转氨作用, 形成氨基酸。有学者提出, 缺氧下的游离氨基酸(特别是丙氨酸)在维持组织的渗透压方面起作用, 缺氧条件下氨基酸积累的能力似乎与组织存活相关^[10-14]。

1.1 植物组织中 γ -氨基丁酸(GABA)在水淹胁迫下的响应 GABA 是一种四碳非蛋白质氨基酸, 是大多数原核和真核生物中游离氨基酸的重要组成部分^[15]。GABA 来源于谷氨酸, 然后转化为琥珀半醛(SSA)和琥珀酸, 进入三羧酸循环^[16]。

GABA 被认为是应激指标, 可以在水淹、缺氧、寒冷等压力胁迫下快速积累^[13]。GABA 在第 8 天洪水期间从最初的约 10% 增加到约 55%^[17]。Kreuzwieser 等^[18]指出, 在洪水下, GABA 在根中的浓度大量增加。Koppitz 等^[6]发现 GABA 含量与 Asn 负相关, 即随着天冬酰胺含量的增加, GABA 下降; GABA 含量又与 Ala 和 Pro、Ser 正相关。Mustroph 等^[19]发现, 缺氧时植物根中大量积累 GABA, 而嫩芽中没有大量累积。分析 GABA 积累的原因, 有研究者认为应激条件下胞质酸化以及诱导谷氨酸脱羧酶活性的增强, 加快了 GABA 的合成速率, 导致 GABA 的积累^[15]; 或者 GABA-T 活性受限, 从而导致 GABA 的积累^[16]。GABA 积累还可以参与细胞溶质 pH 平衡的调节(因为其产生消耗质子), 渗透调节或活性氧(ROS)的代谢^[19]。综上所述, GABA 可以在不同应激条件下的各种植物组织中快速积累, 以响应缺氧、寒冷和机械的影响。

1.2 植物组织中谷氨酸在水淹胁迫下的响应机制 在游

基金项目 国家自然科学基金项目(41463007)。

作者简介 赖媛媛(1993—), 女, 云南昆明人, 硕士研究生, 研究方向: 环境地球化学。

收稿日期 2017-11-21

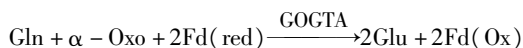
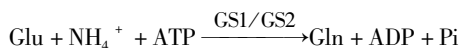
离氨基酸中,谷氨酸发挥着重要的作用,被认为是植物氮代谢中“宇宙的中心”^[20],谷氨酸是厌氧代谢的一些特征化合物(丙氨酸、氨基丁酸)的前身^[10]。植物从周围环境获得氮素后,被植物同化为氨基酸等有机含氮化合物,参与植物的蛋白质合成^[21]。一般认为植物同化的主要途径是^[22]:



NR:硝酸还原酶;NiR:亚硝酸盐还原酶;GS:谷氨酰胺合成酶;GOGAT:谷氨酸合成酶。

GS 和 GOGAT 循环有助于氮的再同化作用和硝酸盐的初级同化作用,并且不断地合成谷氨酸用于合成其他化合物^[10]。Glu 和 Gln 是植物合成有机氮化合物的第一步,在其他有机氮化合物的合成中具有重要地位^[21]。铵盐在植物体内谷氨酰胺合成酶(GS)的作用下与谷氨酸(Glu)结合形成谷氨酰胺(Gln),Gln 又可以提供酰胺基,在谷氨酸合成酶(GOGAT)的作用下和 α -酮戊二酸生成 Glu;环境中的氮也可以直接与 α -酮戊二酸在谷氨酸脱氢酶的作用下合成

Glu^[23]。谷氨酰胺合成酶(GS)有 2 种同工酶,即分别位于细胞质和叶绿体的 GS1 和 GS2。GS2 的主要功能是把叶绿体和光呼吸再合成的 NH_4^+ 转变为谷氨酰胺(Gln)^[22]。氮同化及其循环的生化反应过程^[22,24-25]如下:



式中, $\alpha\text{-Oxo}$ 为 α -酮戊二酸;Pi 为磷酸。

上述的第一个反应式为谷氨酸作为氮的受体而形成谷氨酰胺,该反应为谷氨酰胺合成酶(GS)催化;第二个反应式为谷氨酰胺在谷氨酸合成酶(GOGAT)的作用下转变为谷氨酸,这 2 个反应式简称 GS-GOGAT 途径;在叶绿体内 GS 途径需要光合磷酸化产生的 ATP 才能进行,说明叶绿体中 GS 途径是强烈需要光的^[22]。谷氨酸是鸟氨酸、精氨酸、脯氨酸以及氨基丁酸、谷氨酰胺的前体^[20](图 1),Glutamate $\leftrightarrow$ Orn $\leftrightarrow$ Arg、Glu $\leftrightarrow$ Pro、Orn $\leftrightarrow$ Pro 是可逆线路^[20]。

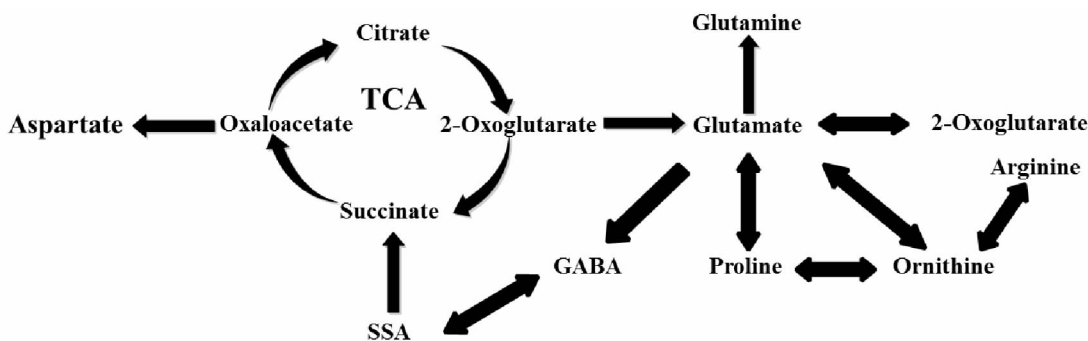


图 1 植物中谷氨酸的合成和代谢途径(改编自文献[24,26])

Fig. 1 Synthesis and metabolic pathway of glutamate in plants(adapted from references[24,26])

Mustroph 等^[19]指出,在缺氧胁迫下,植物中的 Glu 会随淹没时间的增加而下降,在拟南芥和其他物种中也发现这个规律,指示植物在应激时氨基酸代谢延长变化,但 Barding 等^[27]指出,在淹没水稻的芽中,Glu 会随淹没时间的增加而逐渐积累。说明物种间存在差异,导致氨基酸含量变化有差异。

1.3 植物组织中其他游离氨基酸在水淹胁迫下的响应 目前,关注较多的是 GABA、Glu 对水淹的响应,但是植物组织中其他游离氨基酸同样也对水淹胁迫产生响应。

Asp 是由 Glu 提供 α -氨基在天冬氨酸转氨酶(AST)的作用下合成的^[21]。Asp 在其他酶的作用下,形成其他氨基酸,如赖氨酸、苏氨酸、甲硫氨酸、蛋氨酸和异亮氨酸^[28]。Asp 通过天冬氨酸半醛脱氢酶(ASADH)生成天冬氨酸半醛(aspartate semialdehyde),在脱羧酶的作用下形成 Lys,在高丝氨酸脱氢酶(HSDH)的作用下转化为 Met 和 Thr,Thr 进而转化为 Val、Leu 以及 Ile^[21]。Narsai 等^[26]提出,在缺氧胁迫下观察到 Asp 会随淹没时间的增加而下降,在拟南芥和其他物种中也发现这个规律,指示植物在应激时氨基酸代谢延长的变化,但 Barding 等^[27]指出,在淹没水稻的芽中,Asp 会随淹没时间的增加而逐渐积累。说明物种间存在差异,导致氨基酸含量变化有差异。

在缺氧条件下,丙氨酸增加的比例远高于 GABA^[29]。Mustroph 等^[19]发现,根和嫩芽 2 种器官在缺氧时都积累丙氨酸(Ala)。植物在缺氧达 120 h 后会导致根和木质部汁液中丙氨酸的大量增加,根中丙氨酸的增加在 4 h 后就很明显,但木质部中的丙氨酸明显增加是在 8 h 后^[30]。而 Narsai 等^[26]研究指出,丙氨酸的积累与 Ala AT 的活性相关,水淹下,活性增强,造成 Ala 的累积。

甘氨酸(Gly)与几种氨基酸(包括 Ser 和 Thr)的代谢都直接相关,并且 Gly 的增加可能是由这些氨基酸的再循环产生^[27]。精氨酸(Arg)压力胁迫条件下积累^[24]。脯氨酸(Pro)非生物胁迫(干旱,低温和高温)下逐渐增加^[24],Chanu 等^[29]认为植物组织在水分胁迫过程中脯氨酸的产生和积累是一种适应性反应,这可能是由于在过量水分胁迫的诱导下脯氨酸的从头合成,或者是由于参与适应性机制以维持正常的渗透压调节。

水淹会导致天冬酰胺(Asn)显著减少,在经过 1 d 的洪水后,天冬酰胺从 40% 或更多降低至约 10%,在 8 d 后,天冬酰胺降低至小于 5%^[17]。在植物中,天冬酰胺是由在谷氨酰胺作为氨基供体,天冬氨酸在天冬酰胺合成酶(AS)催化的反应中形成的^[17]。Asn 在芦苇 N 代谢中是主要储存器和运输化合物^[6]。Masclauxdaubresse 等^[23]发现天冬酰胺具有比

谷氨酰胺更高的 N/C 比,尤其是在豆类中可以用作远程运输和储存植物中的氮化合物。Lea 等^[14]提出,天冬酰胺在应激条件下会积累,这可能是对应激条件的直接生物反应,有助于维持渗透压,也可能是在应激条件下限制蛋白质合成的间接结果。Kreuzwieser 等^[18]研究发现,在 beech 以及 Oak 物种的根中,Asp、Asn、Glu、Gln 氨基酸浓度会随着水淹时间的增加而显著减少,而 Oak 的叶片在经过水淹后氨基酸浓度组成没有变化。

2 结语

植物受环境胁迫下体内的游离氨基酸会做出响应。在水淹胁迫下,植物体内谷氨酸(Glu)、天冬氨酸(Asp)可能减少或者累积,而天冬酰胺(Asn)、 γ -氨基丁酸(GABA)、丝氨酸(Ser)、丙氨酸(Ala)、脯氨酸(Pro)、甘氨酸(Gly)、精氨酸(Arg)大量累积。但因物种间存在差异,或者处理方式存在差异,会导致植物中氨基酸含量变化有差异。目前,国内外对水淹以及盐胁迫下氨基酸浓度的研究较多,但复合压力下氨基酸浓度研究较少,以后研究应多结合实际环境情况。

参考文献

- [1] 张萌,倪乐意,徐军,等.鄱阳湖草滩湿地植物群落响应水位变化的周年动态特征分析[J].环境科学研究,2013,26(10):1057-1063.
- [2] 宋鹏华,曾其伟,商敬哲,等.植物对水淹胁迫响应的研究进展[J].蚕业科学,2013(1):160-165.
- [3] 徐宇,肖化云,郑能建,等.植物组织中游离氨基酸在盐胁迫下响应的研究进展[J].环境科学与技术,2016,39(7):40-47.
- [4] ŠIRCELJ H, BATIĆ F, STAMPAR F. Effects of drought stress on pigment, ascorbic acid and free amino acids content in leaves of two apple tree cultivars[J]. Phytol. annales rei botanicae, 1999, 39(3): 97-100.
- [5] ZUSHI K, MATSUZOE N. Effect of soil water deficit on vitamin C, sugar, organic acid, amino acid and carotene contents of large-fruited tomatoes[J]. Journal of the Japanese society for horticultural science, 1998, 67(6): 927-933.
- [6] KOPITZ H, DEWENDER M, OSTENDORP W, et al. Amino acids as indicators of physiological stress in common reed *Phragmites australis* affected by an extreme flood[J]. Aquatic botany, 2004, 79(4): 277-294.
- [7] 罗美娟,崔丽娟,张守攻,等.红树植物对水淹缺氧的生理响应研究进展[J].世界林业研究,2012,25(2):24-28.
- [8] BAILEY-SERRES J, VOESENEK L A. Flooding stress: Acclimations and genetic diversity[J]. Annu Rev Plant Biol, 2008, 59: 313-339.
- [9] 王秋林,陈静蕊,刘晖,等.两种挺水植物对水位变化的生长响应[J].水生生物学报,2012,36(3):583-587.
- [10] REGGIANI R, BERTANI A. Anaerobic amino acid metabolism[J]. Russian journal of plant physiology, 2003, 50(6): 733-736.
- [11] 宋奇超,曹凤秋,巩元勇,等.高等植物氨基酸吸收与转运及生物学功能的研究进展[J].植物营养与肥料学报,2012,18(6):1507-1517.
- [12] REGGIANI R, CANTU C A, BRAMBILLA I, et al. Accumulation and interconversion of amino acids in rice roots under anoxia[J]. Plant and cell physiology, 1988, 29(6): 981-987.
- [13] KOPITZ H. Effects of flooding on the amino acid and carbohydrate pat-

- terns of *Phragmites australis*[J]. Limnologia-ecology and management of inland waters, 2004, 34(1/2): 37-47.
- [14] LEA P J, SODEK L, PARRY M A J, et al. Asparagine in plants[J]. Annals of applied biology, 2007, 150(1): 1-26.
- [15] SHEL P B J, BOWN A W, MCLEAN M D. Metabolism and functions of gamma-aminobutyric acid[J]. Trends in plant science, 1999, 4(11): 446-452.
- [16] SHEL P B J, MULLEN R T, WALLER J C. Compartmentation of GABA metabolism raises intriguing questions[J]. Trends in plant science, 2012, 17(2): 57-59.
- [17] SOUZA S C, MAZZAFERA P, SODEK L. Flooding of the root system in soybean: Biochemical and molecular aspects of N metabolism in the nodule during stress and recovery[J]. Amino acids, 2016, 48(5): 1285-1295.
- [18] KREUZWIESER J, FÜRNISS S, RENNENBERG H. Impact of waterlogging on the N-metabolism of flood tolerant and non-tolerant tree species[J]. Plant cell & environment, 2002, 25(8): 1039-1049.
- [19] MUSTROPH A, BARDING G A JR, KAISER J A, et al. Characterization of distinct root and shoot responses to low-oxygen stress in *Arabidopsis* with a focus on primary C-and N-metabolism[J]. Plant cell & environment, 2014, 37(10): 2366-2380.
- [20] MAJUMDAR R, BARCHI B, TURLAPATI S A, et al. Glutamate, ornithine, arginine, proline, and polyamine metabolic interactions: The pathway is regulated at the post-transcriptional level[J]. Frontiers in plant science, 2016, 7(175): 78.
- [21] 高肖飞.植物叶片中游离氨基酸的测定及其对大气氮沉降的响应[D].南昌:南昌大学,2015.
- [22] 许振柱,周广胜.植物氮代谢及其环境调节研究进展[J].应用生态学报,2004,15(3):511-516.
- [23] MASCLAUXDAUBRESSE C, DANIELVEDELE F, DECHORGNAT J, et al. Nitrogen uptake, assimilation and remobilization in plants: Challenges for sustainable and productive agriculture[J]. Annals of botany, 2010, 105(7): 1141-1157.
- [24] FORDE B G, LEA P J. Glutamate in plants: Metabolism, regulation, and signalling[J]. Journal of experimental botany, 2007, 58(9): 2339-2358.
- [25] LAM H M, COSCHIGANO K T, OLIVEIRA I C, et al. The molecular genetics of nitrogen assimilation into amino acids in higher plants[J]. Annual review of plant physiology & plant molecular biology, 1996, 47(4): 569-593.
- [26] NARSAI R, ROCHA M, GEIGENBERGER P, et al. Comparative analysis between plant species of transcriptional and metabolic responses to hypoxia[J]. New phytologist, 2011, 190(2): 472-487.
- [27] BARDING G A JR, BÉNI S, FUKAO T, et al. Comparison of GC-MS and NMR for metabolite profiling of rice subjected to submergence stress[J]. Journal of proteome research, 2012, 12(2): 898-909.
- [28] AZEVEDO R A, LANCEN M, LEA P J. The aspartic acid metabolic pathway, an exciting and essential pathway in plants[J]. Amino acids, 2006, 30(2): 143-62.
- [29] CHANU W S, SARANGTHEM K. Changes in proline accumulation, amino acid, sugar and chlorophyll content in leaf and culm of Phourel-amubi, a rice cultivar of Manipur in response to flash flood[J]. Indian journal of plant physiology, 2015, 20(1): 10-13.
- [30] DE SOUSA C A F, SODEK L. Alanine metabolism and alanine aminotransferase activity in soybean (*Glycine max*) during hypoxia of the root system and subsequent return to normoxia[J]. Environmental and experimental botany, 2003, 50(1): 1-8.

科技论文写作规范

文内标题 文章内标题力求简短,一般不超过 20 字,标题内尽量不用标点符号。标题顶格书写,文内标题层次不宜过多,一般不超过 4 级,分别以 1;1.1;1.1.1;1.1.1.1 方式表示。

作者 论文署名一般不超过 5 个。中国人姓名的英文名采用汉语拼音拼写,姓氏字母与名字的首字母分别大写;外国人姓名、名字缩写可不加缩写点。