



植物中谷氨酸代谢及其在响应逆境胁迫中的作用

葛硕实^{1, #}, 袁柱东^{2, #}, 刘运通¹, 崔海¹, 杨晓¹, 杜绍媚¹, 朱梓桐¹, 杨利云^{1, *}

¹玉溪师范学院化学生物与环境学院, 云南省高校滇中农业生物资源开发利用与环境保护重点实验室, 云南省高校玉溪特色农业资源发掘与利用重点实验室, 云南玉溪653100

²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中心, 云南省生物质能与环境生物技术重点实验室, 昆明650500

[#]并列第一作者

^{*}通信作者(yly@yxnu.edu.cn)

摘要: 植物中广泛存在与哺乳动物细胞中离子型谷氨酸受体(ionotropic glutamate receptors, iGluRs)同源的谷氨酸受体(glutamate receptors-like receptors, GLRs)。谷氨酸(glutamate, Glu)可广泛调控植物形态建成、生长发育及其对环境胁迫的响应和适应, 暗示着Glu在植物中可能作为一个新型信号分子发挥作用。结合最新研究进展, 本文综述了Glu在植物体内代谢及其在植物形态建成、生长发育、响应和适应各种环境胁迫中的作用及机制, 以期植物抗逆性研究提供新的思路 and 方向。

关键词: 谷氨酸代谢; 信号分子; 耐逆性

Glutamate metabolism and its functions in responses to environmental stress in plants

GE Shuoshi^{1, #}, YUAN Zhudong^{2, #}, LIU Yuntong¹, CUI Hai¹, YANG Xiao², DU Shaomei¹, ZHU Zitong¹, YANG Liyun^{1, *}

¹Key Laboratory of Exploration and Utilization of Characteristic Agricultural Resources of Yuxi of Institution of Higher Education of Yunnan Province, Key Laboratory of Development, Utilization and Environmental Protection of Agricultural Biological Resources of Central Region of Yunnan of Institution of Higher Education of Yunnan Province, School of Chemical, Biological and Environmental Sciences, Yuxi Normal University, Yuxi, Yunnan 653100, China

²Key Laboratory of Biomass and Environmental Biotechnology of Yunnan Province, Engineering Research Center of Sustainable Development and Utilization of Biomass Energy, Ministry of Education, School of Sciences, Yunnan Normal University, Kunming 650500, China

[#]Co-first authors

^{*}Corresponding author (yly@yxnu.edu.cn)

Abstract: Glutamate receptors-like receptors (GLRs) and their encoded proteins, which are homologous to ionotropic glutamate receptors (iGluRs) in mammalian cells, are ubiquitous in plants. Glutamate (Glu) extensively regulates morphogenesis, growth, development, response and adaptation to environmental stress in plants, suggesting that Glu may function as a novel signaling molecule in these processes. Based on the current advances in the field of Glu, Glu synthesis and metabolism, the effects of Glu on morpho-

收稿 2024-10-12 修定 2024-12-26

资助 云南省地方本科高校基础研究联合专项(202101BA070001-065)、云南省中青年学术和技术带头人后备人才项目(202305AC160090)和中国烟草总公司云南省公司科技项目(yxyc2023031)。

genesis, growth and development, response and adaptation to environmental stress in plants were summarized, and the research direction in Glu signaling in plant resistance was discussed.

Key words: glutamate metabolism; molecular signal; stress tolerance

由于大多数植物固着生活的习性,常遭受各种生物及非生物胁迫,从而对其种子萌发、生长发育、物质代谢、产量和品质等造成不利影响(Zhu 2016)。随着全球气候变暖,各种极端天气频发,持续探究和增强植物应对各种胁迫环境的耐性,并降低由此引起的经济损失及粮食危机等问题,成为各国科学家持续关注的研究领域及热点问题(Janni等2024)。

研究证实谷氨酸(glutamate, Glu)在动物体内具有双重功能:浓度较低时主要作为信号分子参与机体正常生长发育及其对环境变化的响应和适应;而当胞内Glu积累至较高浓度时则会引起活性氧(reactive oxygen species, ROS)爆发,导致细胞氧化胁迫及毒害,即Glu的氧化毒性(oxidative toxicity)作用(Vaglio-Garro等2024)。但目前并不清楚在植物中Glu是否也具有类似其在动物体内的双重功能。研究表明, Glu在植物体生长发育过程中同样发挥着许多重要功能,具体如下: (1)植物中95%以上的 NH_4^+ ,包括经根系吸收的 NH_4^+ 和 NO_3^- 经硝酸还原酶(nitrate reductase, NR)和亚硝酸还原酶(nitrite reductase, NiR)还原产生的 NH_4^+ 都需经谷氨酰胺合成酶/谷氨酸合成酶(glutamine synthetase/glutamate synthase, GS/GOGAT)循环同化固定, Glu处在该循环中心位置,因此Glu在高等植物氮代谢中发挥着重要作用(Fortunato等2023)。(2) Glu及其相关代谢产物还直接参与植物中糖类、脂肪酸、其他氨基酸等含氮化合物合成及代谢,扮演着连接碳、氮两大代谢途径的重要角色(Baslam等2021)。(3) Glu也是植物中叶绿素合成的重要前体物质及关键调控点,进而影响植物的生长发育(Qiu等2020)。(4)自从在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中首次发现与哺乳动物中离子型谷氨酸受体(ionotropic glutamate receptors, iGluRs)相似的谷氨酸受体(glutamate receptors-like receptors, GLRs)的同源序列后,大量研究已证实GLRs基因及其编码蛋白在植物中亦广泛

存在(Naz等2022),暗示着Glu在植物中也可作为一个潜在的重要信号分子,参与调控植物生长发育及对逆境胁迫响应和适应。

针对植物中谷氨酸代谢、信号作用、GLRs与植物生长发育及抗逆性已进行了部分报道,并取得一定研究进展(艾千群等2023; Forde等2013; Li等2017; Qiu等2020),但目前有关Glu如何调控植物形态建成、生长发育及对逆境胁迫的响应与适应、与其他信号分子间的关系、逆境下Glu水平如何变化、外源施用Glu如何调节植物生长及抗逆性,暂时还没有系统的总结及分析;且在植物中GLRs不仅可被Glu激活,同时还可以被甘氨酸(glycine, Gly)及精氨酸(arginine, Arg)等多种氨基酸激活并引起胞外 Ca^{2+} 内流及相关信号转导(Grenzi等2022),因而只单一讨论GLRs基因突变或者过表达处理下植株的抗逆性,还不能充分说明Glu代谢与植物抗逆性之间的联系与机制。因此本文基于前人研究基础及近年来相关研究进展,结合正常生长环境、外源施用及逆境下内源Glu水平变化、其代谢关键酶活性及基因表达变化等角度,对这些问题进行系统的综述和分析,以揭示其中的联系和规律,并提出未来的研究方向。

1 植物中Glu代谢

1.1 Glu的合成代谢

在高等植物中GOGAT作为反应的关键酶催化谷氨酰胺(glutamine, Gln)将氨基转移至 α -酮戊二酸(α -ketoglutaric acid, α -OG),同时生成2分子Glu,其中1分子Glu和氨($\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$)在GS催化下再生为1分子Gln,另1分子的Glu则作为合成其他氨基酸/蛋白质、核酸等含氮化合物的原料,该反应是植物中Glu合成主要途径;其次,当 C_3 植物在强光胁迫下因光呼吸或因其他逆境胁迫产生并积累大量氨时,此时谷氨酸脱氢酶(glutamate dehydrogenase, GDH)逆向催化反应合成Glu [$\text{L-Glu} + \text{H}_2\text{O} + \text{NAD(P)} \rightleftharpoons \alpha$ -戊

二酸+ NH_3 + NAD(P)H_2], 并起到解除氨毒的作用(Qiu等2020); 此外, 其他蛋白质降解也是Glu另一个重要来源之一(Batista-Silva等2019)。

1.2 Glu的分解代谢

植物中存在多条Glu分解代谢途径: (1) Glu可在GDH催化下分解, 该途径也是植物中 NH_4^+ 同化的另一条途径, 但因GDH对 NH_3 亲和力较低($K_m=5\sim70\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$), 因此该反应主要朝着Glu降解方向进行, 通常认为Glu在高等植物中降解主要由GDH负责, 并且在碳、氮代谢中发挥着重要作用(Liao等2022)。(2)当Gln合成受阻导致蛋白质合成降低而分解增加时, Glu可在谷氨酸脱羧酶(glutamate decarboxylase, GAD)催化下, 在其 α -位置发生脱羧反应生成 γ -氨基丁酸(γ -aminobutyric acid, GABA), 起到“临时储存氮库”的功能, 以维持植物生长发育, 且GABA作为植物中一类含量较高的非蛋白质氨基酸, 已被证实可作为一个信号分子, 调控植物生长发育及耐逆性形成(Caspi等2023)。(3)当植物因环境胁迫引起渗透胁迫或氮素亏缺时主要以Glu为底物, 并在吡咯啉-5-羧酸合成酶(pyrroline-5-carboxylate synthetase, P5CS)和吡咯啉-5-羧酸还原

酶(pyrroline-5-carboxylate reductase, P5CR)催化下生成脯氨酸(proline, Pro); 而在氮素充足时则以鸟氨酸途径为主合成Pro, 进而有效增强植物耐逆性(Alvarez等2022)。(4)在叶绿素合成过程中, Glu作为重要前体及关键调控点, 与叶绿素从头合成及植物生长发育密切相关(Qiu等2020)。(5)在GS/GOGAT循环中再生的1分子Glu和 α -酮酸在转氨酶催化下生成 α -OG和其他氨基酸, 并进一步用于自身蛋白质、多胺、核酸和含氮化合物(Majumdar等2016; Qiu等2020)的合成(图1)。

2 Glu调控植物形态建成、生长发育及耐逆性

一种物质在植物中能作为信号分子的前提是其既可在应对环境刺激时快速合成或经自身释放并积累至一定浓度, 刺激结束后又可迅速降解或将其转运储存并恢复至正常生理水平, 这就需要该物质具备多条合成(或释放)及降解(或储存)途径间的密切协调, 以发挥其作为信号分子的功能(Zhu 2016), 而Glu在植物体中具备多条合成及代谢途径, 已满足其作为潜在信号分子发挥调控效应的前提。通常植物中Glu维持在相对稳定水平, 因植

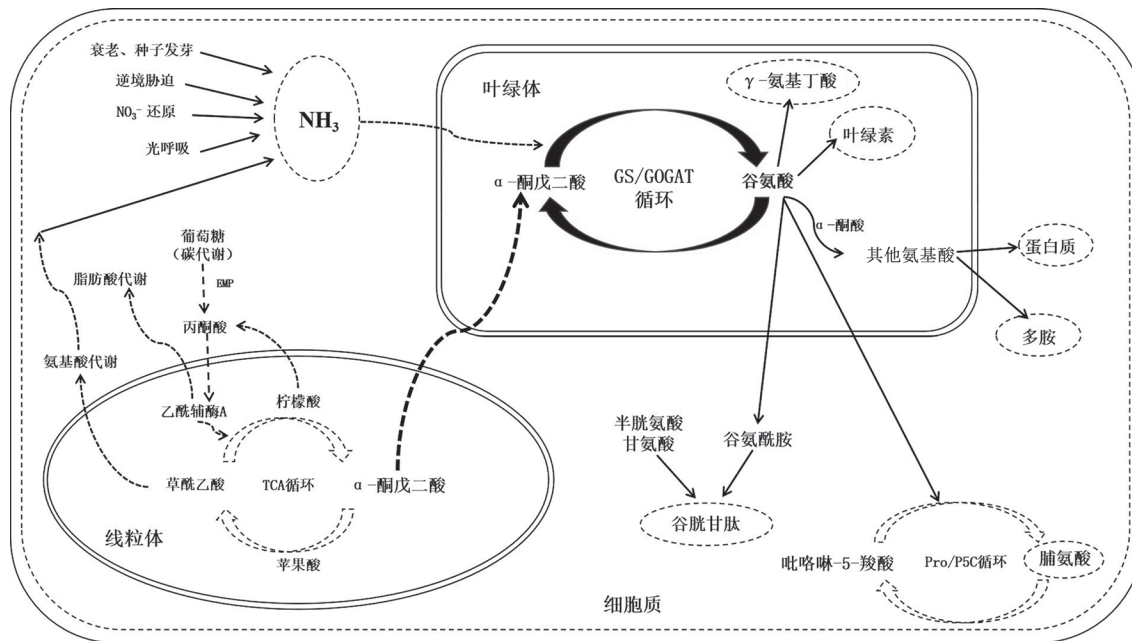


图1 植物中谷氨酸代谢及其与其他物质代谢的关系

Fig. 1 Glutamate and its relation to metabolism of other substances in plants

物种类、器官、生长发育、昼夜节律等因素影响而不同,当植物应对不同环境刺激时,可通过快速积累内源Glu,调节植物生长发育、碳/氮代谢、积累渗透调节物质等方式以适应环境变化(Qiu等2020)。同时,研究也发现植物界中也广泛存在与哺乳动物细胞中*iGluRs*同源、结构、作用机制相似的*GLRs*基因,其编码蛋白是细胞质膜上一类Glu门控离子通道,负责将 Na^+ 和 Ca^{2+} 跨膜转运入胞内,进而诱发胞内钙信号和细胞膜生理电信号,并在植物响应和适应环境胁迫中发挥重要调控作用(Toyota等2018),这也为Glu作为潜在的信号分子调控植物生长发育及其对环境刺激的响应和适应奠定了结构及功能基础。

2.1 Glu调控植物形态建成及生长发育

2.1.1 Glu调控植物根系形态建成

拟南芥主根根尖是根系感知Glu的敏感部位,外源L-Glu处理可高度、专一抑制根尖分生组织活性,抑制主根伸长,并促进靠近根尖部位的侧根发生及生长,该过程受相对高浓度的Glu处理促进,且经过一段时间后新生侧根才会对Glu处理敏感,表明侧根对Glu的感知受其发育进程和Glu浓度的共同调控(Forde等2013; Walch-Liu和Forde 2007; Walch-Liu等2006); 进一步研究证实高浓度Glu抑制根系生长是因为Glu为酸性氨基酸,其浓度较高时易对根系造成低pH胁迫(Kim等2010)。使用17种氨基酸分别对萌发后3 d的拟南芥幼苗根系进行处理,只有Glu处理显著促进了主根及侧根的生长,其余氨基酸处理均在一定程度上抑制了根系的生长,证实了Glu对根系形态建成调控的独特性和专一性(Forde等2013)。此外,外源 Ca^{2+} 及Glu处理还可显著缓解生长素运输抑制剂(1-N-naphthylphthalamic acid, NPA)对拟南芥主根伸长和侧根发生的抑制作用(Singh和Chang 2018)。这些结果均表明,Glu作为信号分子协同 Ca^{2+} 信号及*GLRs*共同参与了拟南芥根系的形态建成的调控。

2.1.2 Glu与种子萌发的关系

拟南芥种子萌发时*GLR3.5*基因表达上调,从而诱发胞内钙信号并与脱落酸(abscisic acid, ABA)交互作用,抑制ABA信号转导,从而促进种子的萌发;通过基因工程抑制*GLR3.5*表达增强了种子

对ABA的敏感性,延迟了种子的萌发,而过表达*GLR3.5*基因的种子则缩短了萌发所需时间(Kong等2015)。类似研究发现,盐胁迫显著抑制黄瓜(*Cucumis sativus*)种子萌发,并伴随着种子内乙烯(ethylene, C_2H_4)水平的上升,而外施Glu可显著抑制盐胁迫下黄瓜种子萌发过程中 C_2H_4 的产生,并促进种子的萌发和幼苗根系的生长(Chang等2010)。因此,调控种子萌发过程中Glu代谢途径,并进一步明确其与其他信号分子间的交互作用,可成为解决一些种子萌发率低、成苗素质差的新途径,对此还有待深入探究。

2.1.3 Glu调控植物生长发育

对植物喷施氨基酸处理可在一定程度上提高内源Glu水平(3~4倍),但对烟草(*Nicotiana tabacum*)幼苗饲喂 α -OG (Glu合成前体)则可使幼苗中内源Glu水平显著提高,这可能因GS/GOGAT和GDH是维持植物体内Glu浓度相对恒定的关键酶,而 α -OG则处在该过程的关键调控点。对番茄(*Solanum lycopersicum*)幼苗叶片外施Glu可通过促进茎秆加粗、提高叶片光合速率的方式促进幼苗生长,且当Glu和Asp同时使用时效果更佳,表明Glu与Asp间存在协同效应(Alfosea-Simón等2020),但Glu与其他氨基酸之间在调控植物生长发育时是否存在相互作用还有待验证。外施Glu处理对水稻(*Oryza sativa*)幼苗地上部和地下部生长均有较好的促进作用,并显著提高了幼苗叶绿素含量;转录组分析表明外施Glu处理30 min后,水稻根系中与代谢、转运、信号转导、胁迫响应相关的122种基因被快速诱导表达,伴随着特定转录因子、激酶、磷酸酶的诱导和激活;表明Glu可以作为信号分子参与了植物营养、代谢及信号转导过程,且在此过程中Glu起到高效放大信号并与其他信号分子相互作用调控生长发育、代谢及防御反应的作用(Kan等2015, 2017)。对玉米(*Zea mays*)幼苗分别外施 $1\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ Glu和 $40\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ α -OG处理也显著促进了幼苗地上部和根系生长、提高了总叶绿素、主要渗透调节物质含量和抗氧化酶活性,并增强了幼苗的组织活力(艾千群等2023)。综合来看,Glu在一定浓度范围内,可通过促进植物生长发育及对环境胁迫的响应,增强植物对环境胁迫的适应性。

2.1.4 Glu调控花粉管萌发及受精

小立碗藓(*Physcomitrella patens*)因仅含2个编码GLR蛋白的基因,成为研究GLR基因及其编码蛋白功能的理想材料。2017年发表在*Nature*的研究表明,与正常表达GLR基因的小立碗藓植株相比,GLR突变体*glr1*和*glr2*虽能正常生长,但不能有效引导精子游向颈卵器,且在受精过程中,精子需要GLR蛋白来翻译颈卵器信号,以顺利完成受精过程;此外,GLR基因编码质膜非选择性Ca²⁺通道可调节胞内Ca²⁺水平,并诱导受精卵发育所需BELL1蛋白表达,且GLR基因参与调控植物细胞间通讯的作用在植物进化过程中是高度保守的(Ortiz-Ramírez等2017)。发表在*Science*的研究也证实,GLR蛋白可将胞外Ca²⁺跨膜转运入胞内,诱发胞内钙信号,进而调控拟南芥和烟草植株花粉管萌发和形态建成,并在雌、雄配子细胞通讯间及受精过程中发挥着重要作用(Michard等2011)。进一步研究表明,在拟南芥中CHRNICHON HOMOLOG (CHIN)蛋白亦可激活GLR,进而调控花粉管的萌发和生长进程(Simon等2023; Wudick等2018)。通过对烟草花粉管外施GABA发现,GABA处理可经GLR诱导胞内Ca²⁺信号,并联合GDH负反馈调控Ca²⁺内流,从而促进花粉管生长;而利用Glu处理也可诱发花粉管细胞中Ca²⁺的内流,但GABA诱发的Ca²⁺信号更强,且两条途径是相对独立的,表明花粉管细胞最少表达1种上的GLR,但针对Glu是否可直接促进花粉管的生长还有待进一步的探究(Yu等2014)。以上结果表明由Glu介导的植物中雄配子和雌蕊组织之间的通信模式与动物神经系统中常见的由氨基酸介导的通信方式极为相似,也再次证实GLR在进化过程中高度保守的特性。

2.2 Glu调控植物耐热性

Li等(2019)研究发现Glu预处理可通过质膜上GLR,使胞外Ca²⁺跨膜转运入胞内,诱导胞内Ca²⁺水平升高(钙信号),并经钙调素(calmodulin, CAM)介导及信号下游元件响应,显著提高玉米幼苗在热胁迫下的存活率。施用Glu和 α -OG提高玉米幼苗外源和内源Glu水平,证实Glu信号可通过促进热胁迫前后幼苗生长、增强主要渗透调节物质积累以提高渗透调节能力、提高主要抗氧化酶活性以

避免胁迫下ROS过量积累、降低热胁迫下细胞膜损伤、增强组织活力、进而提高热胁迫下幼苗存活率及耐热性(艾千群等2023)。该机制在Glu增强白菜(*Brassica rapa*)耐热性的研究中也得到证实(Quan等2022)。在热胁迫下,过表达MYB55转录因子水稻幼苗也可通过积累内源Glu和GABA提高植株耐热性(El-Kereamy等2012)。综合来看,植物在热胁迫下即可通过自身积累Glu,也可通过外源施用Glu的方式,增强植物在热胁迫下的渗透调节物质含量及抗氧化酶活性,以加强渗透调节水平和ROS清除能力,保护细胞膜的完整及功能,从而提高植物的耐热性。

2.3 Glu调控植物耐冷性

水稻生殖生长期是决定产量和品质的重要时期,对该时期的水稻进行低水温处理能够抑制植株生长、增加不育性、极大降低水稻产量,且暴露在低水温环境中时间越长影响越大;进一步分析表明,植株中Glu含量和GDH活性是决定低水温下水稻育性和产量的重要因素,通过调控该时期水稻植株中Glu代谢,增强Glu积累及其代谢产物GABA水平,可显著改善水稻植株耐冷性并缓解低温造成的小穗不育和籽粒产量降低(Jia等2015, 2017),类似的研究结果在烟草幼苗(Song等2024)的耐冷性研究中也得到证实。研究表明,对番茄幼苗外施Glu可显著增强低温胁迫下幼苗光合效率、抗氧化酶活性及编码与冷胁迫相关的CBF转录因子的基因表达水平,进而提高幼苗的耐冷性(Lee等2021)。对水稻幼苗根施Glu处理也可增加低温胁迫下幼苗鲜重、相对含水量、电解质渗漏率、光系统II最大量子效率(F_v/F_m)及光合效率,增强水稻在低温下的耐冷性(Steinbrecher和Leubner-Metzger 2017)。以上结果表明,无论是低温诱导植物积累内源Glu,还是外源施用Glu处理均可通过调节低温胁迫下氮代谢及其他氨基酸合成,特别是增强与抗逆性相关的Pro和GABA积累进而提高植物耐冷性。

2.4 Glu调控植物对水分胁迫的耐逆性

研究发现,干旱胁迫下2个抗旱性不同品种棉花(*Gossypium hirsutum*)幼苗根系及叶片中NR、GS及GOGAT活性均降低,但耐旱品种降低幅度较小,

而GDH活性、可溶性蛋白及游离氨基酸总量及总氮均增加,耐旱品种增幅较大,特别是游离氨基酸中Glu和Pro含量,此外耐旱品种复水后各指标恢复较快(曹让等2012, 2013);可见Glu不仅自身可作为渗透调节物质,还可作为底物合成Pro及GABA等重要渗透调节物质从而增强植株渗透调节能力,提高吸水和保水能力,进而增强其耐逆性。对抗旱性不同的2个小麦(*Triticum aestivum*)品种的研究也发现相似的规律,耐旱型品种小麦在干旱胁迫下旗叶主要以积累Pro和GABA为主,且Glu含量较高,而干旱敏感型小麦旗叶则以积累天冬酰胺(asparagine, Asn)和Arg为主,且Glu含量较耐旱型低,Asn和Arg作为胞内碳及氮储备,并未增强其耐脱水性,同时储藏物质转运效率降低,从而降低了干旱敏感型小麦产量(Saeedipour和Moradi 2012)。当植物遭遇水分胁迫时, Glu可作为底物或经P5CS和P5CR催化合成Pro,或在GDH催化下合成GABA(Caspi等2023)进而作为细胞中重要的渗透调节物质,增强植物抗逆性。进一步研究发现,在水分胁迫下烟草叶片中积累的GABA要远高于Pro,且二者合成的关键酶活性、基因表达水平均与GABA及Pro含量变化一致,且GABA对水分胁迫下叶片中ROS的清除能力强于Pro (Liu等2011)。那么对于同一植物不同发育时期,氨基酸代谢在响应水分胁迫中是否也有不同的表现呢?通过对水分胁迫下复活草(*Sporobolus stapfianus*)老叶和新叶的研究发现,老叶中可溶性蛋白在胁迫下降解较快, GOGAT及GS酶活性较低,对脱水更为敏感;而新叶可溶性蛋白在胁迫下降解较慢, GOGAT及GS酶活性降低幅度较老叶小,对脱水耐受性更强;水分胁迫下新叶和老叶中游离氨基酸总量均分别增加88%及6%,但老叶中主要积累Pro和GABA,而新叶则优先积累Asn及Arg为主,且新叶中Glu含量高于老叶中的Glu水平;这说明在复活草叶片不同发育时期,对水分胁迫有不同的氮和氨基酸代谢形式(Martinelli等2007)。与复活草在水分胁迫下的Glu代谢变化规律不同,对水分胁迫下春小麦(*Triticum aestivum*)和豌豆(*Pisum sativum*)研究则发现,积累较多的Pro和GABA更利于其提高耐旱性(Michaletti等2018; Al-Quraan等2021),这表明不同

植物通过不同的Glu代谢途径应对水分胁迫以适应环境的变化。研究发现对水分胁迫下油菜(*Brassica campestris*)幼苗外施Glu可上调钙依赖性蛋白激酶(calcium-dependent protein kinase, CDPK5)及水杨酸(salicylic acid, SA)合成途径中异戊二烯酸合成酶(isochorismate synthase 1, ICS1)基因表达水平,从而增强SA积累,而SA的积累及CDPK5表达上调又可进一步增强Pro合成关键酶及维持细胞氧化还原平衡状态的硫氧还蛋白(thioredoxin-h5, TRXh5)和谷氧还蛋白(CC-type glutaredoxin 9, GRXC9)表达水平,从而提高干旱胁迫下Pro积累及抗氧化系统活性,并增强ROS清除能力,从而提高油菜幼苗的耐旱性(La等2020)。类似的,对杨树(*Populus*)幼苗根系浇灌Glu处理可增加叶片相对含水量、抗氧化酶活性、内源Glu及Pro的积累、降低电解质渗透率、进而提高杨树苗的耐旱性;且这样的效应在干旱胁迫复水后仍然持续有效(刘钰等2023)。综合来看,在水分胁迫下,植物既可通过提高内源Glu水平又可通过外源施用Glu处理,并进一步积累Pro及GABA、加强抗氧化系统活性,从而提高植物对水分胁迫的耐逆性,并加强复水后的恢复及生长。

2.5 Glu调控植物耐盐/碱性

研究发现随着盐胁迫强度增加,桑葚(*Morus alba*)幼苗和番茄(Surabhi等2008; Hossain等2012)幼苗中NiR、NR活性降低,蛋白酶活性增强,可溶性蛋白含量降低,游离氨基酸总量(其中Glu大量积累)及氨(NH_4^+)含量增加, GDH氨化作用加强而脱氨活性降低,反应朝着Glu合成方向进行,以清除盐胁迫下细胞和组织中过度积累的 NH_4^+ ,降低 NH_4^+ 毒害作用;同时伴随着GS、GOGAT及相关转氨酶活性增强,加强其他氨基酸合成,以配合GDH清除盐胁迫下过量积累的 NH_4^+ ,共同增强植物的耐盐性。类似的,在盐胁迫下玉米幼苗叶片中也观察到相似的规律(Eprintsev等2024)。野生型大豆(*Glycine max*)根系及叶片可积累较高的Pro及Glu,耐盐性较强,而栽培型Pro及Glu含量在胁迫下降低,耐盐性较弱(Li等2017; Zhang等2016),表明在盐胁迫下不同基因型大豆通过不同程度的积累Glu及Pro,对盐胁迫表现出不同的适应机制。对扁豆(*Lens culi-*

naris)幼苗叶片单独施用Glu处理, 可通过降低盐胁迫下胞内 Na^+ 积累、维持离子平衡、增强抗氧化酶活性, 降低盐胁迫对幼苗的损伤、并增强光合色素含量, 提高盐胁迫后幼苗存活率(Fardus等2021)。对番茄幼苗叶片同时施用Pro和Glu, 可显著提高叶片可溶性糖含量, 从而加强胁迫下细胞内过多ROS的清除, 促进盐胁迫下幼苗总生物量积累及生长, 提高幼苗耐盐性(Alfosea-Simón等2020)。游离氨基酸分析发现, 碱胁迫造成水稻幼苗细胞中 Na^+ 积累、抑制了叶绿体中GS/GOGAT循环对 NH_4^+ 的同化作用, 造成 NH_4^+ 毒害, 降低了植物中还原力、碳固定及净光合速率(P_n), 从而极大扰乱了幼苗中氨基酸代谢, 其中根系、叶片及叶鞘中Glu积累显著增加(Wu等2014)。以上结果表明, 在盐、碱胁迫下, 植物可通过快速大量积累Glu, 缓解盐碱胁迫下 Na^+ 及 NH_4^+ 的大量积累而对植物造成毒害作用, 并通过增强渗透调节水平, 维持离子平衡及相关酶的活性, 加强ROS清除从而提高植物的耐盐碱性。外施Glu可以起到相似的作用。

2.6 Glu调控植物对重金属胁迫的耐逆性

研究发现, 镉(cadmium, Cd)胁迫下苹果幼苗根系及叶片中NR、GS及GOGAT活性显著降低, 氮代谢及植株生长发育受到抑制, 但外源富里酸(falvic acid, FA)处理则可有效缓解这一影响并通过加强氮代谢提高幼苗对Cd胁迫的耐逆性(Yu等2024)。水稻幼苗叶片随着镍(nickel, Ni)胁迫浓度的增加, 叶片中 NO_3^- 浓度、NiR、NR、GS及GOGAT活性显著降低, 而 NH_4^+ 浓度和GDH活性增加, 氮代谢及植株生长受到抑制(Rizwan等2022)。向日葵幼苗在低浓度Ni胁迫下, 可通过增加游离脯氨酸及可溶性蛋白含量, 增强渗透调节和保护作用, 提高对Ni胁迫的耐逆性(曾小飏等2019)。而对Ni胁迫下小麦幼苗外源施用Pro处理也可显著提高幼苗对Ni胁迫的耐逆性(Atta等2024)。在砷(arsenic, As)胁迫下, 水稻幼苗中叶绿素含量降低, 氮代谢及生长受到抑制, 但通过外源施用茉莉酸(jasmonic acid, JA)则可有效提高幼苗中NR及GS活性, 增强Pro、自由氨基酸积累和氮含量, 从而提高幼苗对As胁迫的耐逆性(Attia和Alamer 2024)。类似的, 外源施用 K^+ 和JA处理也通过增强番茄幼苗中氮代谢关键酶

(NiR、NR、GS及GOGAT)活性, 提高幼苗中氮含量, 加强幼苗对As胁迫的耐逆性(Siddiqui等2024)。在番茄幼苗应对铬(chromium, Cr)胁迫的研究中也发现相似的规律, 并显著提升了自由氨基酸中的Glu比例(Chaffei-Haouari等2011)。以上研究表明, 在重金属胁迫下, 植物因氮代谢关键酶活性受到抑制, 导致氮代谢和生长受到抑制, 而植物可通过积累内源自由氨基酸特别是Glu和Pro, 或者通过其他外源生长调节剂调控, 加强氮代谢的方式增强植物对重金属胁迫的耐逆性。

2.7 Glu调控植物对低氧胁迫的耐逆性

对早期洪水胁迫下的小麦和水稻植株氨基酸代谢分析表明, 与水稻中相比, 虽然小麦在洪水胁迫下植株内Glu及GABA含量显著增加以加强渗透调节和抗氧化保护作用, 但无氧条件下酒精发酵相关酶活性增加, 抑制了小麦的生长(Komatsu等2024)。低氧胁迫下甜瓜(*Cucumis melo*)幼苗生长被抑制, 根系中可溶性蛋白降低, NR及GS活性及 NO_3^- 吸收增强, 氮素、游离氨基酸、热稳定蛋白、多胺及 H_2O_2 水平升高, 其中Glu和GABA含量与对照相比分别显著提高约6.9倍和4倍, 以适应低氧胁迫环境, 而外施钙可通过促进氮素吸收及合成其他氨基酸, 热稳定蛋白和多胺, 以增强甜瓜幼苗耐低氧胁迫能力(Gao等2011)。相似的结果在低氧胁迫下番茄幼苗中也有报道(Horchani和Aschi-Smiti 2010)。如上所述, 在低氧胁迫下, 植物可以通过增强NR活性, 促进了氮素吸收和利用, 并通过积累Glu、多胺及GABA等方式, 加强细胞渗透调节和渗透保护作用, 提高植物对低氧环境的抗逆性。

2.8 Glu调控植物对机械刺激的耐逆性

2018年发表在*Science*上的研究表明, 对拟南芥叶片外施Glu处理或在植株响应昆虫取食叶片时, 损伤部位将Glu作为信号分子释放, 通过GLRs蛋白家族感知, 提高胞内 Ca^{2+} 浓度并将胁迫信号长距离传导至植株其他部位, 提前激活植物系统性防御反应(Toyota等2018)。类似的, 对拟南芥进行触摸、机械损伤及外源施用Glu处理, 均可诱导胞内GLR3.4表达, 并引起 Ca^{2+} 浓度变化, 进而提高拟南芥对以上环境刺激的耐逆性(Meyerhoff等2005)。拟南芥根系受到损伤或被线虫取食时, 根系释放

Glu或对受伤的根系外源施用Glu均可通过激活谷氨酸受体(*GLR3.3*及*GLR3.6*编码)使胞外 Ca^{2+} 的内流,引起根系到茎长距离的快速 Ca^{2+} 浓度波动(Ca^{2+} 信号)和慢波电位(电信号)传递,进而将系统损伤信号传递至植株各个部位,并增强植株的对机械损伤的耐逆性(Shao等2020)。在拟南芥应对蚜虫(*Myzus persicae*)和斜纹夜蛾(*Spodoptera litura*)取食的研究中也发现了相似的规律(Xue等2022)。以上结果表明,机械损伤、昆虫取食及外源施用Glu均可经诱导胞内的 Ca^{2+} 信号和电信号,将损伤信息经植物维管系统快速的传导至植株各个部位,进而提高植物的抗逆性,这为未来植物抗虫性的提高的研究,拓展了新的思路。

3 展望

综上所述, Glu在植物中也具有双重作用, 低浓度时可作为信号分子发挥作用, 高浓度时则会对细胞造成毒害。Glu可在逆境胁迫下可快速积累, 并作为信号分子经GLRs介导, 诱发细胞 Ca^{2+} 信号及生理电信号, 并通过调节碳、氮代谢途径, 积累渗透调节物质、加强抗氧化酶活性, 从而提高植物

的渗透调节水平和活性氧清除能力, 维持细胞膜系统完整性和功能的正常运转等方式调控植物形态建成, 生长发育及其对各类环境胁迫的响应和适应过程(图2)。在未来的研究中, 以下几部分工作还需要进行系统探索: (1)高浓度Glu对细胞的毒害作用除了 H^+ 毒害作用, 对细胞是否造成氧化胁迫还需进一步验证; (2) Glu作为信号分子诱导钙信号以增强植物耐逆性的过程中和其他信号分子间是否存在交互作用还有待证实; (3)植物对由Glu引起的生理电信号如何响应还需进一步研究; (4)在未来还需结合转录组、代谢组及蛋白组学手段以全面解析植物中Glu信号通路, 以期能为植物抗逆性的研究提供新的思路和视角。

参考文献(References)

- Ai QQ, Yang HQ, Yang SQ, et al (2023). Physiological and biochemical mechanism of glutamate signal on heat tolerance in maize seedlings. *Plant Physiol J*, 59 (10): 1923–1932 (in Chinese with English abstract) [艾千群, 杨慧琴, 杨思琦等(2023). 谷氨酸信号调控玉米幼苗耐热性的生理生化机制. *植物生理学报*, 59 (10): 1923–1932]
- Alfosea-Simón M, Simón-Grao S, Zavala-Gonzalez EA, et al (2020). Physiological, nutritional and metabolomic

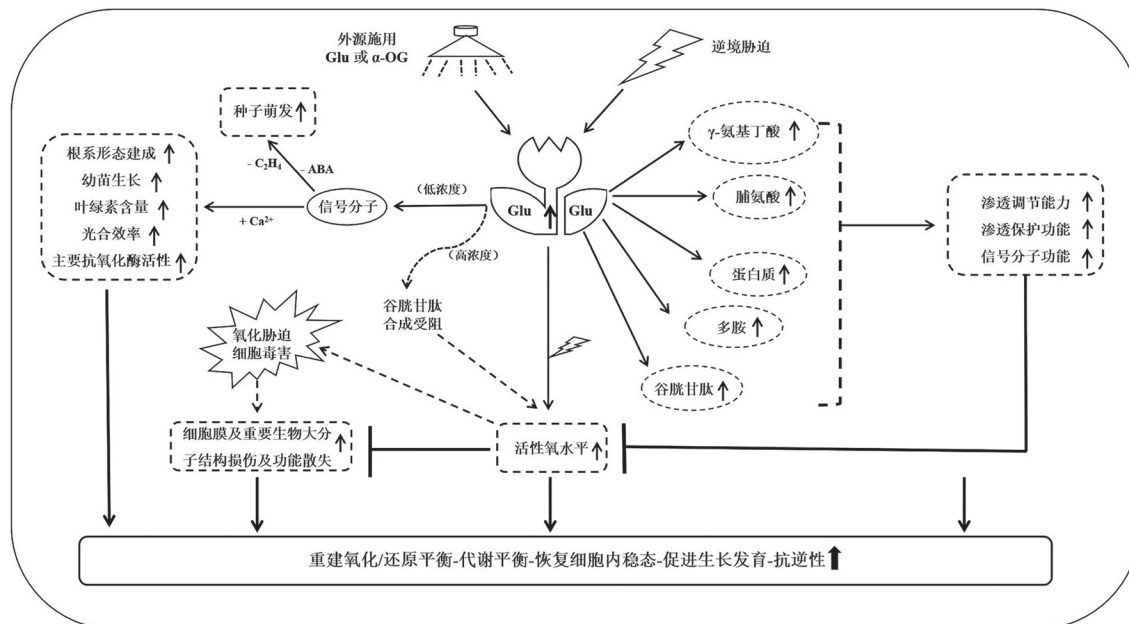


图2 谷氨酸信号调控植物耐逆性的机制

Fig. 2 Mechanisms of glutamate signaling on stress tolerance in plants

- responses of tomato plants after the foliar application of amino acids aspartic acid, glutamic acid and alanine. *Front Plant Sci*, 11: 581234
- Al-Quraan NA, Al-Ajlouni ZI, Qawasma NF (2021). Physiological and biochemical characterization of the GABA shunt pathway in pea (*Pisum sativum* L.) seedlings under drought stress. *Horticulturae*, 7: 125
- Alvarez ME, Savouré A, Szabados L (2022). Proline metabolism as regulatory hub. *Trends Plant Sci*, 27 (1): 39–55
- Atta N, Shahbaz M, Farhat F, et al (2024). Proline-mediated redox regulation in wheat for mitigating nickel-induced stress and soil decontamination. *Sci Rep*, 14 (1): 456
- Attia H, Alamer KH (2024). Supplementation of jasmonic acid mitigates the damaging effects of arsenic stress on growth, photosynthesis and nitrogen metabolism in rice. *Rice*, 17 (1): 31
- Baslam M, Mitsui T, Sueyoshi K, et al (2021). Recent advances in carbon and nitrogen metabolism in C₃ plants. *Int J Mol Sci*, 22 (1): 318
- Batista-Silva W, Heinemann B, Rugen N, et al (2019). The role of amino acid metabolism during abiotic stress release. *Plant Cell Environ*, 42 (5): 1630–1644
- Cao R, Liang ZS, Wu JY, et al (2012). Effects of progressive drying stress and the subsequent re-watering on root nitrogen metabolism in cotton seedlings. *J Soil Water Conserv*, 26 (6): 274–280 (in Chinese with English abstract) [曹让, 梁宗锁, 吴洁云等(2012). 干旱胁迫及复水对棉花幼苗根系氮代谢的影响. 水土保持学报, 26 (6): 274–280]
- Cao R, Liang ZS, Wu JY, et al (2013). Effects of progressive drought stress and the subsequent re-watering on leaf nitrogen metabolism in cotton seedlings. *J Nucle Agric Sci*, 27 (2): 231–239 (in Chinese with English abstract) [曹让, 梁宗锁, 吴洁云等(2013). 干旱胁迫及复水对棉花叶片氮代谢的影响. 核农学报, 27 (2): 231–239]
- Caspi Y, Pantazopoulou CK, Prompers JJ, et al (2023). Why did glutamate, GABA, and melatonin become intercellular signalling molecules in plants? *eLife*, 12: e83361
- Chang C, Wang B, Shi L, et al (2010). Alleviation of salt stress-induced inhibition of seed germination in cucumber (*Cucumis sativus* L.) by ethylene and glutamate. *J Plant Physiol*, 167 (14): 1152–1156
- Chaffei-Haouari C, Hajjaji-Nasraoui A, Carrayol E, et al (2011). Glutamate metabolism on *Solanum lycopersicon* grown under cadmium stress conditions. *Acta Bot Gallica*, 158 (2): 147–159
- El-Kereamy A, Bi YM, Ranathunge K, et al (2012). The rice R2R3-MYB transcription factor OsMYB55 is involved in the tolerance to high temperature and modulates amino acid metabolism. *PLOS One*, 7 (12): e52030
- Eprintsev AT, Anokhina GB, Selivanova PS, et al (2024). Biochemical and epigenetic regulation of glutamate metabolism in maize (*Zea mays* L.) leaves under salt stress. *Plants*, 13 (18): 2651
- Fardus J, Hossain MS, Fujita M (2021). Modulation of the antioxidant defense system by exogenous l-glutamic acid application enhances salt tolerance in lentil (*Lens culinaris* Medik.). *Biomolecules*, 11 (4): 587
- Forde BG, Cutler SR, Zaman N, et al (2013). Glutamate signalling via a MEKK1 kinase-dependent pathway induces changes in *Arabidopsis* root architecture. *Plant J*, 75 (1): 1–10
- Fortunato S, Nigro D, Lasorella C, et al (2023). The role of glutamine synthetase (GS) and glutamate synthase (GOGAT) in the improvement of nitrogen use efficiency in cereals. *Biomolecules*, 13 (12): 1771
- Gao H, Jia Y, Guo S, et al (2011). Exogenous calcium affects nitrogen metabolism in root-zone hypoxia-stressed muskmelon roots and enhances short-term hypoxia tolerance. *J Plant Physiol*, 168 (11): 1217–1225
- Grenzi M, Bonza MC, Costa A (2022). Signaling by plant glutamate receptor-like channels: what else! *Curr Opin Plant Biol*, 68: 102253
- Horchani F, Aschi-Smiti S (2010). Prolonged root hypoxia effects on enzymes involved in nitrogen assimilation pathway in tomato plants. *Plant Signal Behav*, 5 (12): 1583–1589
- Hossain M, Uddin MK, Ismail MR, et al (2012). Responses of glutamine synthetase-glutamate synthase cycle enzymes in tomato leaves under salinity stress. *Int J Agric Biol*, 14 (4): 509–515
- Janni M, Maestri E, Gulli M, et al (2024). Plant responses to climate change, how global warming may impact on food security: a critical review. *Front Plant Sci*, 14: 1297569
- Jia Y, Zou D, Wang J, et al (2015). Effect of low water temperature at reproductive stage on yield and glutamate metabolism of rice (*Oryza sativa* L.) in China. *Field Crop Res*, 175: 16–25
- Jia Y, Zou D, Wang J, et al (2017). Effects of γ -aminobutyric acid, glutamic acid, and calcium chloride on rice (*Oryza sativa* L.) under cold stress during the early vegetative stage. *J Plant Growth Regul*, 1 (36): 240–253
- Kan CC, Chung TY, Juo YA, et al (2015). Glutamine rapidly induces the expression of key transcription factor genes involved in nitrogen and stress responses in rice roots. *BMC Genomics*, 16 (1): 731
- Kan CC, Chung TY, Wu HY, et al (2017). Exogenous glutamate rapidly induces the expression of genes involved in metabolism and defense responses in rice roots. *BMC Genomics*, 18 (1): 186

- Kim TH, Kim EC, Kim SW, et al (2010). Exogenous glutamate inhibits the root growth and increases the glutamine content in *Arabidopsis thaliana*. *J Plant Biol*, 53 (1): 45–51
- Komatsu S, Egishi M, Ohno T (2024). The changes of amino-acid metabolism between wheat and rice during early growth under flooding stress. *Int J Mol Sci*, 25 (10): 5229
- Kong D, Ju C, Parihar A, et al (2015). *Arabidopsis* glutamate receptor homolog3.5 modulates cytosolic Ca^{2+} level to counteract effect of abscisic acid in seed germination. *Plant Physiol*, 167 (4): 1630–1642
- La VH, Lee BR, Islam MT, et al (2020). Characterization of glutamate-mediated hormonal regulatory pathway of the drought responses in relation to proline metabolism in *Brassica napus* L. *Plants*, 9 (4): 512
- Lee HJ, Lee JH, Wi S, et al (2021). Exogenously applied glutamic acid confers improved yield through increased photosynthesis efficiency and antioxidant defense system under chilling stress condition in *Solanum lycopersicum* L. cv. Dotaerang Dia. *Sci Hortic*, 277: 109817
- Li M, Guo R, Jiao Y, et al (2017). Comparison of salt tolerance in *Soja* based on metabolomics of seedling roots. *Front Plant Sci*, 8: 1101
- Liao HS, Chung YH, Hsieh MH (2022). Glutamate: a multi-functional amino acid in plants. *Plant Sci*, 318: 111238
- Liu C, Zhao L, Yu G (2011). The dominant glutamic acid metabolic flux to produce γ -amino butyric acid over proline in *Nicotiana tabacum* leaves under water stress relates to its significant role in antioxidant activity. *J Integr Plant Biol*, 53 (8): 608–618
- Liu Y, Qu MQ, Zheng RJ, et al (2023). Effect of exogenous application glutamate on drought tolerance of *Populus alba* $\times$ *P. glandulosa* ‘84K’. *Forest Res*, 36 (4): 59–71 (in Chinese with English abstract) [刘钰, 曲美桥, 郑瑞杰等 (2023). 外源谷氨酸对杨树耐旱性的影响. *林业科学研究*, 36 (4): 59–71]
- Majumdar B, Barchi B, Turlapai SA, et al (2016). Glutamate, ornithine, arginine, proline, and polyamine metabolic interactions: the pathway is regulated at the post-transcriptional level. *Front Plant Sci*, 7: 78
- Martinelli T, Whittaker A, Bochicchio A, et al (2007). Amino acid pattern and glutamate metabolism during dehydration stress in the ‘resurrection’ plant *Sporobolus stapfianus*: a comparison between desiccation-sensitive and desiccation. *J Exp Bot*, 58 (11): 3037–3046
- Meyerhoff O, Muller K, Roelfsema MR, et al (2005). *At-GLR3.4*, a glutamate receptor channel-like gene is sensitive to touch and cold. *Planta*, 222 (3): 418–427
- Michaletti A, Naghavi MR, Toorchi M, et al (2018). Metabolomics and proteomics reveal drought-stress responses of leaf tissues from spring-wheat. *Sci Rep*, 8 (1): 5710
- Michard E, Lima PT, Borges F, et al (2011). Glutamate receptor-like genes form Ca^{2+} channels in pollen tubes and are regulated by pistil D-serine. *Science*, 332 (6028): 434–437
- Naz R, Khan A, Alghamdi BS, et al (2022). An insight into animal glutamate receptors homolog of *Arabidopsis thaliana* and their potential applications – a review. *Plants*, 11 (19): 2580
- Ortiz-Ramírez C, Michard E, Simon AA, et al (2017). Glutamate receptor-like channels are essential for chemotaxis and reproduction in mosses. *Nature*, 549 (7670): 91–95
- Qiu XM, Sun YY, Ye XY, et al (2020). Signaling role of glutamate in plants. *Front Plant Sci*, 10: 1734
- Quan J, Zheng W, Tan J, et al (2022). Glutamic acid and poly- γ -glutamic acid enhanced the heat resistance of Chinese cabbage (*Brassica rapa* L. ssp. *pekinensis*) by improving carotenoid biosynthesis, photosynthesis, and ROS signaling. *Int J Mol Sci*, 23: 71
- Rizwan M, Usman K, Alsafran M, et al (2022). Nickel toxicity interferes with $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ uptake and nitrogen metabolic enzyme activity in rice (*Oryza sativa* L.). *Plants*, 11: 1401
- Saeedipour S, Moradi F (2012). Stress-induced changes in the free amino acid composition of two wheat cultivars with difference in drought resistance. *Afr J Biotechnol*, 11 (40): 9559–9565
- Shao Q, Gao Q, Lhamo D, et al (2020). Two glutamate- and pH-regulated Ca^{2+} channels are required for systemic wound signaling in *Arabidopsis*. *Sci Signal*, 13: eaba1453
- Siddiqui MH, Mukherjee S, Gupta RK, et al (2024). Potassium and jasmonic acid-induced nitrogen and sulfur metabolisms improve resilience against arsenate toxicity in tomato seedlings. *South Afr J Bot*, 167: 285–300
- Simon AA, Navarro-Retamal C, Feijó JA (2023). Merging signaling with structure: functions and mechanisms of plant glutamate receptor ion channels. *Ann Rev Plant Biol*, 74 (1): 415–452
- Singh SK, Chang IF (2018). Pharmacological studies with specific agonist and antagonist of animal iGluR on root growth in *Arabidopsis thaliana*. In: Samardzic J (ed). *GABA and Glutamate – New Developments in Neurotransmission Research*. Rijeka, Croatia: 47–63
- Song X, Wang H, Wang Y, et al (2024). Metabolomics combined with physiology and transcriptomics reveal how *Nicotiana tabacum* leaves respond to cold stress. *Plant Physiol Biochem*, 208: 108464
- Steinbrecher T, Leubner-Metzger G (2017). The biomechanics of seed germination. *J Exp Bot*, 68 (4): 765–783
- Surabhi G, Reddy AM, Kumari GJ, et al (2008). Modulations in key enzymes of nitrogen metabolism in two high

- yielding genotypes of mulberry (*Morus alba* L.) with differential sensitivity to salt stress. *Environ Exp Bot*, 64 (2): 171–179
- Toyota M, Spencer D, Sawai-Toyota S, et al (2018). Glutamate triggers long-distance, calcium-based plant defense signaling. *Science*, 361 (6407): 1112–1115
- Vaglio-Garro A, Kozlov AV, Smirnova YD, et al (2024). Pathological interplay between inflammation and mitochondria aggravates glutamate toxicity. *Int J Mol Sci*, 25 (4): 2276
- Walch-Liu P, Liu LH, Remans T, et al (2006). Evidence that L-glutamate can act as an exogenous signal to modulate root growth and branching in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol*, 47 (8): 1045–1057
- Walch-Liu P, Forde BG (2007). L-glutamate as a novel modifier of root growth and branching: What's the sensor? *Plant Signal Behav*, 2 (4): 284–286
- Wu ZH, Yang CW, Yang MY (2014). Photosynthesis, photosystem II efficiency, amino acid metabolism and ion distribution in rice (*Oryza sativa* L.) in response to alkaline stress. *Photosynthetica*, 52 (1): 157–160
- Wudick MM, Portes MT, Erwan M, et al (2018). CORNICHON sorting and regulation of GLR channels underlie pollen tube Ca^{2+} homeostasis. *Science*, 360 (6388): 533–536
- Xue N, Zhan C, Song J, et al (2022). The glutamate receptor-like 3.3 and 3.6 mediate systemic resistance to insect herbivores in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 73 (22): 7611–7627
- Yu GH, Zou J, Feng J, et al (2014). Exogenous γ -aminobutyric acid (GABA) affects pollen tube growth via modulating putative Ca^{2+} -permeable membrane channels and is coupled to negative regulation on glutamate decarboxylase. *J Exp Bot*, 65 (12): 3235–3248
- Yu B, Xue X, Nie P, et al (2024). Fulvic acid alleviates cadmium-induced root growth inhibition by regulating antioxidant enzyme activity and carbon–nitrogen metabolism in apple seedlings. *Front Plant Sci*, 15: 1370637
- Zeng XB, Tang JM, Zhu CH, et al (2019). Effects of heavy metal nickel stress on physiological and biochemical characteristics of *Helianthus annuus* seedlings. *Guihaia*, 39 (12): 1702–1709 (in Chinese with English abstract)
- [曾小飏, 唐健民, 朱成豪等(2019). 重金属镍胁迫对向日葵幼苗生理生化特性的影响. *广西植物*, 39 (12): 1702–1709]
- Zhang J, Yang D, Li M, et al (2016). Metabolic profiles reveal changes in wild and cultivated soybean seedling leaves under salt stress. *PLOS One*, 11 (7): e159622
- Zhu JK (2016). Abiotic stress signaling and responses in plants. *Cell*, 167 (2): 313–324