

植物中L-谷氨酸代谢与信号转导研究进展

李文新¹, 王乐², 马燕^{1*}, 黄现青¹, 宋莲军¹, 乔明武¹, 程永霞¹

(1. 河南农业大学食品科学技术学院/河南省食品加工与流通安全控制工程技术研究中心, 郑州 450002; 2. 河南省食品检验研究院, 郑州 450002)

摘要: L-谷氨酸(L-glutamic acid, L-Glu)是植物中常见的氨基酸, 在氨基酸代谢中占有关键地位, 协调了植物的重要生理代谢功能, 包括氨的同化或异化和氨基酸转氨作用, 并为在植物逆境中发挥关键作用的氨基酸(如 γ -氨基丁酸、脯氨酸和精氨酸)的生物合成提供碳骨架和 α -氨基。L-Glu不仅作为代谢物和营养物质, 更是作为信号分子在植物生理代谢中发挥重要作用, 它参与种子萌发、根系生长、花粉管伸长、光合作用等生长发育过程, 也参与病原体抵抗、非生物胁迫(如盐、冷、热和干旱等)应激响应。植物中L-Glu代谢与信号转导的研究对粮食产物的高产稳产具有重要意义, 本文概述了植物中L-Glu的合成与代谢、在植物生长发育、胁迫响应中的重要生物学功能及缓解逆境胁迫的作用机制, 为植物源性食品的开发利用提供理论依据。

关键词: L-谷氨酸; 代谢; 胁迫响应; 信号转导

Advances in L-glutamic acid metabolism and signal transduction in plants

LI Wen-Xin¹, WANG Le², MA Yan^{1*}, HUANG Xian-Qing¹, SONG Lian-Jun¹,
QIAO Ming-Wu¹, CHENG Yong-Xia¹

(1. School of Food Science and Technology, Henan Agricultural University, Henan Engineering Technology Research Center of Food Processing and Circulation Safety Control, Zhengzhou 450002, China; 2. Henan Institute of Food Inspection, Zhengzhou 450002, China)

ABSTRACT: L-glutamic acid (L-Glu) is a common amino acid in plants and plays a key role in amino acid metabolism, coordinating the important physiological and metabolic functions of plants, including the assimilation or isomerisation of ammonia and amino acid transamination, and providing the carbon backbone and α -amino groups for the biosynthesis of amino acids that play a key role in plant stress resistance, such as γ -aminobutyric acid, proline and arginine. L-Glu plays an important role in plant physiological metabolism not only as a metabolite and nutrient, but also as a signalling molecule, participating in growth and developmental processes such as seed germination, root growth, pollen tube elongation and photosynthesis, as well as in pathogen resistance and stress response to abiotic stresses such as salt, cold, heat and drought. The study of L-Glu metabolism and signal transduction in plants is of

基金项目: 国家自然科学基金项目(32201942)、河南青年人才托举工程项目(2023HYTP018)、河南农业大学科技创新基金项目(KJ CX2021C04)、河南省自然科学基金项目(青年科学基金项目)(222300420179)、河南省研究生联合培养基地项目(YJS2022JD16)、河南省高校科技创新团队项目(23IRTSTHN023)

Fund: Supported by the National Natural Science Foundation of China (32201942), the Henan Youth Talent Promotion Project (2023HYTP018), the Science and Technology Innovation Fund of Henan Agricultural University (KJ CX2021C04), the Natural Science Foundation of Henan Province (Youth Science Foundation Project) (222300420179), the Henan Graduate Joint Training Base Project (YJS2022JD16), and the Henan University Science and Technology Innovation Team (23IRTSTHN023)

*通信作者: 马燕, 博士, 副教授, 主要研究方向为食品营养与安全。E-mail: mayan201509@163.com

*Corresponding author: MA Yan, Ph.D, Associate Professor, College of Food Science and Technology, Henan Agricultural University, No.95, Wenhua Road, Jinshui District, Zhengzhou 450002, China. E-mail: mayan201509@163.com

great significance for the high and stable yield of food products, this paper provided an overview of the synthesis and metabolism of *L*-Glu in plants, its important biological functions in plant growth and development, stress response and the mechanisms of action to alleviate adversity stress, providing theoretical basis for the development and utilization of plant-derived foods.

KEY WORDS: *L*-glutamic acid; metabolism; stress response; signal transduction

0 引言

L-谷氨酸(*L*-glutamic acid, *L*-Glu)又称 α -氨基戊二酸,在动物系统中是一种重要的兴奋性神经递质,在突触中介导神经信号转导,参与认知、学习、记忆和其他生理过程^[1]。*L*-Glu 作为动物系统中的信号分子已被发现超过 50 年,在突触前细胞中, *L*-Glu 通常通过两类受体发挥信号传导作用,即离子型谷氨酸受体(ionotropic glutamate receptors, iGluRs)和代谢型谷氨酸受体(metabotropic glutamate receptors, mGluRs)^[2]。*L*-Glu 天然存在于谷物、蔬菜、海产品、肉、蛋、奶酪等多种食品中,也是应用最广泛的,在世界范围内生产和销售的氨基酸。近年来,越来越多的研究表明 *L*-Glu 在许多植物生理过程中也作为新的信号转导作用存在,它在植物生长发育及对环境胁迫的响应和适应中起着非常重要的作用。*L*-Glu 可以通过与 Ca^{2+} 、活性氧(reactive oxygen, ROS)、电信号的串扰,在细胞、组织、器官乃至整个植物之间充当长距离的信号传感器^[3], 这为研究人员试图通过调控 *L*-Glu 信号水平增强农作物抗性、提高农作物产量提供可能。本文将从 *L*-Glu 的代谢、生理功能、调控果蔬保鲜及缓解植物逆境胁迫的作用机制等方面介绍近年来植物 *L*-Glu 研究领域的重要进展, 以期植物耐逆性机制研究及抗逆性作物育种提供新的思路和方向, 为谷氨酸作为新型食品保鲜剂应用开发提供理论参考。

1 植物中 *L*-Glu 的代谢

1.1 *L*-Glu 的合成代谢

植物体内合成 *L*-Glu 主要有两种途径,一种依赖于谷氨酸合成酶(glutamate synthetase, GOGAT, 也称之为谷氨酰胺- α -酮戊二酸氨基转移酶), 另一种依赖于谷氨酸脱氢酶(glutamate dehydrogenase, GDH)。谷氨酰胺合成酶(glutamine synthetase, GS)/GOGAT 循环是植物细胞内将无机 NH_4^+ 转化为谷氨酰胺(glutamine, Gln)和 *L*-Glu 的主要氮同化途径^[4]。GDH 催化可逆反应使 *L*-Glu 脱氨或 α -酮戊二酸(α -oxoglutarate, α -OG)氨基化形成 *L*-Glu, GDH 合成 *L*-Glu 的氨化功能仅在胁迫条件下发生,以防止 NH_4^+ 毒性。GOGAT 是 *L*-Glu 生物合成中的关键酶,植物细胞中的 *L*-Glu 主要产生于 GOGAT 的催化反应途径。GS/GOGAT 循环是植物体内合成 Gln 和 *L*-Glu 的主要途径, *L*-Glu 的生

物合成与氮同化和碳代谢密切相关。在 GS 催化下, *L*-Glu 是将氨氮同化为 Gln 的骨架,由三羧酸(tricarboxylic acid, TCA)循环产生的 Gln 和 α -OG 经 GOGAT 转化为两个 *L*-Glu 分子^[5]。植物中的 GOGAT 以两种不同的形式存在,一种以还原铁氧还蛋白(ferredoxin, FD)作为电子供体,另一种以还原型烟酰胺腺嘌呤二核苷酸(reduced form of nicotinamide-adenine dinucleotide, NADH)作为电子供体。FD 依赖性酶通常存在于光合组织的叶绿体中,能够直接利用光能作为还原剂的供应, NADH 依赖性酶主要位于非光合作用细胞中,其中还原剂由磷酸戊糖途径提供^[6]。

由于 GOGAT 是负责 *L*-Glu 合成的主要酶,因此影响 GOGAT 表达或活性的转录因子或调节蛋白将直接影响细胞中的 *L*-Glu 水平。已知编码 GOGAT 的基因表达受植物中碳和氮代谢物的调控,大多数关于植物氮信号通路的研究都与硝酸盐响应有关,拟南芥 *GLU1*、*GLU2* 和 *GLT1* 是硝酸盐应答基因^[7]。但是,目前很少有转录因子被证明直接与 *GLU1*、*GLU2* 或 *GLT1* 基因结合。这些基因基于突变或过表达背景上调或下调^[8],一些转录因子也参与调节 *GLU* 和 *GLT* 基因的表达。拟南芥 DNA 结合单指蛋白(DNA binding with one finger, Dof)转录因子家族成员 *CDF3* (cyclic DOF FACTOR3)参与氮素应答, *GLU1* 的表达在 *CDF3* 过表达体中表达上调,在 *CDF3* 突变体中表达下调^[9]。但是目前还没有一个分离的转录因子被用于研究它们与 GOGAT 基因启动子的相互作用, GOGAT 基因的转录调控需要在植物中进一步研究。

此外,植物中也存在另一类参与 *L*-Glu 合成的酶,即 GDH。 NH_4^+ 可以通过 GDH 直接与 α -OG 反应产生 *L*-Glu,这是一个可逆反应。因此, GDH 在 *L*-Glu 分解代谢和合成代谢中具有双重作用。在植物中发现 GS/GOGAT 之前, GDH 曾被认为是同化 NH_4^+ 的主要酶。来自生物化学、生理和分子遗传学研究表明, GDH 优先催化 *L*-Glu 脱氨生成 α -OG, α -OG 进入 TCA 循环,并释放 NH_4^+ ^[10],从而将 GS/GOGAT 循环与 TCA 循环连接起来,但当细胞内 NH_4^+ 浓度显著升高时, GDH 可参与 NH_4^+ 同化生成 *L*-Glu。因此, GDH 的氨化功能可以在胁迫条件下防止 NH_4^+ 毒性^[11]。此外,有研究表明 GDH 参与番茄果实成熟过程中 *L*-Glu 的生物合成和 NH_4^+ 再同化^[12],这再次表明了 GDH 的合成代谢功能是将过量的 NH_4^+ 解毒为 *L*-Glu。

1.2 植物中 *L*-Glu 的分解代谢

L-Glu 是植物中常见的氨基酸, 处于高等植物代谢的中心位置, 为其他氨基酸的生物合成提供碳骨架和 α -氨基, 在氨基酸代谢过程中发挥重要作用。*L*-Glu 的 α -氨基可以直接参与氨的同化与异化, 并转移到其他氨基酸中。碳骨架和 α -氨基都是合成 γ -氨基丁酸 (*gamma*-aminobutyric acid, GABA)、精氨酸 (arginine, Arg) 和脯氨酸 (proline, Pro) 的基础, α -氨基在天冬氨酸转氨酶的作用下转移到草酰乙酸上形成天冬氨酸, α -氨基也可以通过丙氨酸转氨酶的作用转移到丙酮酸形成丙氨酸^[13]。KISHOR 等^[14]发现在高等植物中, Pro 是由 *L*-Glu 通过吡咯啉-5-羧酸合酶 (pyrroline-5-carboxylatesynthase, P5CS) 和吡咯啉-5-羧酸还原酶 (pyrroline-5-carboxylatesynthase, P5CR) 合成的。*L*-Glu 在 P5CS 的作用下催化生成谷氨酸半醛 (glutamate semi-aldehyde, GSA), 谷氨酸半醛自动环化成吡咯啉-5-羧酸 (1-pyrroline-5-carboxylinelic acid, P5C), 最后在 P5CR 的作用下生成 Pro。Pro 是一种环状氨基酸, 它的产生受多种非生物胁迫的调控, 并依赖于 P5CS 的活性^[15]。

SEIFI 等^[16]发现 *L*-Glu 参与碳氮平衡的协调, 连接氨基酸代谢和 TCA 循环。线粒体中的 *L*-Glu 还可以通过 *L*-Glu 转运体输出到细胞质中, 然后通过谷氨酸脱羧酶降解为 GABA。随后, GABA 通过位于线粒体内膜上的 GABA 通透酶导入线粒体, 进而由 GABA 转氨酶 (GABA transaminase, GABA-T) 转化为琥珀酸半醛 (succinic acid hemialdehyde, SSA), SSA 脱氢酶 (succinate semialdehyde dehydrogenase, SSADH) 催化 SSA 转化为琥珀酸, 琥珀酸进入 TCA 循环, 进一步调节氧化还原平衡和能量代谢^[17]。GABA 支路不仅是碳氮代谢的桥梁, 而且在能量、氧化还原、碳/氮、Glu/GABA 平衡等方面发挥着非常重要的作用^[18]。此外, GABA 可以通过与 GABA 假定的受体结合来触发其他信号分子 (如 Ca^{2+} 、活性氧、NO 和乙烯), 进而调节多胺代谢和植物生长^[19]。

2 植物中 *L*-Glu 的生理功能

2.1 *L*-Glu 参与植物生长发育过程

L-Glu 是人体内的一种神经递质, 是一种蛋白质氨基酸, 它在植物的生长发育中也起着非常重要的作用。在过去几十年里, 关于 *L*-Glu 在植物生长发育各方面信号功能的研究已经大大深入^[20]。*L*-Glu 信号转导的主要进展来源于植物中 *L*-Glu 受体同源物的发现, *L*-Glu 已被证实可以激活植物中的谷氨酸受体 (glutamate receptors, GLRs), 能引起细胞膜电位的去极化并激发瞬间 Ca^{2+} 的胞内流^[21], 从而调控植物生长发育。

2.1.1 *L*-Glu 促进种子萌发

对于种子植物来说, 种子萌发是植物生命周期中的

第一步, 也是关键的一步, 是植物成功繁殖的重要基础。一般来说, 种子萌发受到内源性信号 (主要是脱落酸、赤霉素、乙烯等植物激素) 和外源性信号 (如光、温度、水和氧气) 的影响。种子萌发对环境胁迫敏感而脆弱, 已成为植物信号转导的重要研究方向。这种信号模式涉及到许多信号分子 (Ca^{2+} 、活性氧、NO、 H_2S 和植物激素) 及其相互作用^[22]。大量研究表明, *L*-Glu 可以通过植物细胞膜上的 Ca^{2+} 通道控制 Ca^{2+} 通量, Ca^{2+} 进入细胞质参与种子萌发^[23]。在拟南芥中, GLR 同源体 3.5 (AtGLR3.5) 的基因表达在萌发种子中显著上调, 从而增加细胞质 Ca^{2+} 浓度, 最终通过抵消脱落酸的抑制作用促进种子萌发^[24]。CHANG 等^[25]研究表明 Glu 能有效减轻盐胁迫诱导的种子萌发抑制作用, 且该缓解作用是 *L*-Glu 特有的, 这一发现表明 *L*-Glu 是参与种子萌发过程的重要信号分子。

2.1.2 *L*-Glu 影响植物根系结构

L-Glu 对许多植物根系发育的影响最为明显^[26]。在拟南芥中, *L*-Glu 抑制主根根尖分生组织中的细胞分裂, 同时刺激主根尖附近的侧根的生长, 产生更短和更多分枝的根系, 这种效应可以在极低的外部 *L*-Glu 浓度 (50 $\mu\text{mol/L}$) 下观察到^[27]。LOPEZ-BUCIO 等^[28]通过分子遗传学研究表明, *L*-Glu 通过丝裂原活化蛋白激酶 (mitogen-activated protein kinase, MAPK) 信号通路的组成部分, 如丝裂原活化蛋白激酶 1 (mitogen-activated protein kinase 1, MKP1) 和丝裂原活化蛋白激酶 6 (mitogen-activated protein kinase 6, MPK6), 调控拟南芥根的发育。对 *L*-Glu 和 MAPK 信号通路中相关元素的阐明有助于深入了解 *L*-Glu 调控植物根发育的分子机制。

2.1.3 *L*-Glu 促进植物光合作用

L-Glu 能促进植物的光合作用。*L*-Glu 是叶绿素合成的起始物质, 提高植物体内的 *L*-Glu 的含量有利于提高叶绿素的生物合成, 从而提高植物的光合效率^[29]。*L*-Glu 可以通过激活 H_2O_2 迸发和 Ca^{2+} 与 H_2O_2 信号之间的串扰, 作为耐寒性的外部信号, 从而导致抗氧化酶活性增加, 促进光合成分 (叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素) 的生物合成, 提高光合效率^[30]。LEE 等^[31]发现, 在低温处理前对番茄植株施用 *L*-Glu (2.5 mM) 可提高低温下番茄植株的光合效率, 增强抗氧化酶的活性, 从而缓解低温处理对番茄植株造成的氧化损伤。此外, *L*-Glu 还能缓解重金属对植物光合作用的不利影响, MUNAWAR 等^[32]发现, 外源 *L*-Glu 处理显著提高了镉 (Cd) 胁迫下黄瓜植株的叶绿素含量, 促进了黄瓜植株的生长。

2.1.4 *L*-Glu 促进植物花粉萌发和花粉管生长

在高等植物中, 花粉萌发和花粉管生长是实现受精的基础, 是植物整个生命周期的关键阶段。这一过程需要感知和整合各种信号分子, 如 Ca^{2+} 、ROS、NO、 H_2S 和植物激素, 最终形成一个复杂的信号网络, 控制花粉萌发和

花粉管生长^[33]。MICHARD 等^[34]发现在烟草和拟南芥中, *L-Glu* 能激活 GLRs, 形成 Ca^{2+} 通道并促进 Ca^{2+} 流入质膜, 进而调节顶端 $[Ca^{2+}]_{cyt}$ 梯度, 从而调节花粉管生长和形态。相反, iGluR 拮抗剂 6-氰基-7-硝基喹啉-2,3-二酮(6-cyano-7-nitroquinoxaline-2,3-dione, CNQX)、6,7-二硝基喹啉-2,3-二酮(6,7-dinitroquinoxaline-2,3-dione, DNQX)和 *D,L*-2-氨基-5-磷酸基戊酸(*D,L*-2-amino-5-phosphonovaleric acid, *D,L*-AP-5)对 Ca^{2+} 信号通路和花粉管生长具有抑制作用。此外, AtGLR1.2 和 AtGLR3.7 突变体可以削弱花粉管中的 Ca^{2+} 信号, AtGLR1.2 突变体表现出异常畸形的尖端和花粉管, 而 AtGLR3.7 突变体花粉管的生长速度比野生型慢。这些结果表明, 在花粉萌发和花粉管生长过程中, 雄配子体和雌蕊组织之间存在 *L-Glu* 信号机制。

2.2 *L-Glu* 参与调控植物胁迫应答

植物生长经常受到不利环境条件的影响, 包括高盐度、干旱、极端温度和重金属污染。在植物中 *L-Glu* 具有双重身份: 作为酸性氨基酸参与植物的氨基酸代谢途径和作为信号分子参与植物的信号传导机制。近年来, 越来越多的研究发现植物中的 *L-Glu* 在响应逆境胁迫方面发挥着重要作用^[2]。在植物受到外界胁迫时, *L-Glu* 可以通过调节特定代谢途径中关键酶的活性或通过调节信号传导通路中关键基因的表达来积累抗性物质, 从而增强植物的适应性^[35]。

L-Glu 参与植物对盐胁迫的应答。盐胁迫具有渗透压和离子毒性效应, 对植物的影响最大。此外, 盐胁迫会导致细胞内 ROS 的过量产生和积累, 从而对核酸、脂质和蛋白质造成氧化损伤^[36]。植物通过积累相容性溶质来调节渗透势, 从而响应盐胁迫的渗透作用^[37]。在盐胁迫下, 种子的萌发率会下降, CHANG 等^[25]发现 *L-Glu* 能有效减轻盐胁迫对黄瓜种子萌发的抑制作用, *L-Glu* 会引起黄瓜种子产生乙烯, 并且 *L-Glu* 对种子萌发的影响在于其与乙烯的相互作用。同时, 盐胁迫对胚根生长的抑制作用也被 *L-Glu* 减弱, 说明 *L-Glu* 能促进盐胁迫下植物种子的萌发和植物根系建成。FARDUS 等^[38]研究表明 *L-Glu* 能降低盐对扁豆幼苗的氧化损伤, 使幼苗光合色素含量增加, 促进了幼苗的生长, 提高了扁豆幼苗成活率, 说明 *L-Glu* 对盐胁迫下扁豆幼苗生长有改善作用。

L-Glu 参与植物对干旱胁迫的应答。干旱胁迫在不同程度上干扰了植物许多生理过程, 如水分吸收、蒸腾、光合作用、种子萌发、植物生长和发育, 通过控制气孔运动来调节水平衡是植物抵御和适应干旱胁迫的主要方式之一^[39]。LA 等^[40]研究发现 *L-Glu* 触发了钙信号(主要是钙依赖性蛋白激酶), 从而增加了水杨酸的合成, 增强了干旱诱导的 Pro 积累, 从而通过调节细胞氧化还原电位来提高耐旱。另外, 在水稻中, 外源添加 *L-Glu* 使水稻叶片更不容易萎蔫, 干旱后的回复能力更强, 生物积累量、存活率和脯

氨酸含量增加, *L-Glu* 可通过提高水稻抗氧化酶活性, 减少活性氧的爆发来提高水稻的抗旱性^[41]。

L-Glu 参与植物对低温胁迫的应答。在植物中, 大量研究表明, 质膜是感知低温胁迫的主要部位。质膜感知低温胁迫可激活 Ca^{2+} 通道, 并触发以 Ca^{2+} 为中心的信号转导通路, 植物体最终响应并适应冷应激^[42]。LEE 等^[43]研究表明叶面施 *L-Glu* 可减轻白菜的生理损伤, 增强抗氧化酶活性, 提高白菜对低温的耐受性。JIA 等^[44]对生殖阶段的水稻进行低温处理, 通过调节水稻叶片 *L-Glu* 代谢水平, 提高了水稻的耐寒性, 减少低温处理对生育期籽粒产量和小穗不育的影响。在番茄果实中, LI 等^[45]研究发现 *L-Glu* 预处理冷驯化植物提高了 GLR3.3 和 GLR3.5 的转录水平, 增强了番茄在储藏期 4℃低温胁迫的耐受性, 进一步证实了 *L-Glu* 信号在植物低温胁迫下发挥重要作用。

L-Glu 参与植物对高温胁迫的应答。LI 等^[46]发现 *L-Glu* 处理可提高玉米幼苗在高温胁迫下的存活率。此外, *L-Glu* 诱导的耐热性被 Ca^{2+} 通道阻断剂($LaCl_3$)、 Ca^{2+} 螯合剂[乙二醇双(2-氨基乙基醚)四乙酸(ethylenebis(oxyethylenenitrilo)tetraacetic acid, EGTA)]、钙调素拮抗剂[三氟拉嗪(trifluoperazine hydrochloride, TFP)、氯丙嗪(chlorpromazine, CPZ)]、*L-Glu* 受体拮抗剂($MgCl_2$ 、DNQX)削弱, 这表明 *L-Glu* 可通过触发 GLRs 依赖的 Ca^{2+} 信号转导提高玉米幼苗的耐热性, 进一步阐明了 *L-Glu* 触发 Ca^{2+} 信号以应对高温胁迫的机制。

L-Glu 参与植物中的真菌感染抑制。JIN 等^[47]研究表明外源 *L-Glu* 处理通过诱导防御反应, 包括激活防御相关蛋白表达和氨基酸代谢, 有效抑制了采后梨果实储藏期间的蓝霉病。此外, *L-Glu* 还可以有效抑制果实创口处孢子的萌发。*L-Glu* 增强了 β -1,3-葡聚糖酶、几丁质酶、苯丙氨酸解氨酶、过氧化物酶和多酚氧化酶的活性, 以及致病相关蛋白 1 (pathogenesis-related protein, PR1)、GLU、CHI3、CHI4 和 PAL 的基因表达, 从而引发采后梨果实的抗病性。除此之外, *L-Glu* 预处理还能促进氨基酸代谢, 特别是 GABA 和 Arg 积累。*L-Glu* 可以通过改变植物碳和氮的代谢来抑制植物的真菌感染, YANG 等^[48]研究表明在病原体入侵压力下, 植物对碳或能量的强烈需求可以通过 GDH 将 *L-Glu* 转入 TCA 循环, 提供中间体 α -OG, 参与 GS/GOGAT 循环的关键酶 GS 和 GOGAT 被 *L-Glu* 显著激活, 从而延缓了细胞的死亡, 增强植物对灰霉菌的抗性。SUN 等^[49]发现在番茄果实中, 外源 *L-Glu* 预处理可上调 9 个 GLRs 基因(*GLR1.1*、*GLR1.2*、*GLR2.1*、*GLR2.4*、*GLR2.5*、*GLR2.6*、*GLR3.1*、*GLR3.3*、*GLR3.6*)、4 个 PRs 基因(*PR1a*、*PR2a*、*PR3a*、*PR3b*)的表达, 以及促进 8 种内源性氨基酸(Glu、GABA、Met、Asn、Phe、His、Lys、Arg)在番茄果实中的积累, 这表明 *L-Glu* 处理可诱导番茄对灰霉菌产生抗性,

其调控作用与上调谷氨酸受体样基因、PRs 基因及番茄果实中氨基酸的积累有关。

2.3 L-Glu 参与调控果蔬保鲜

水果和蔬菜味道鲜美、营养丰富,是人类饮食的重要组成部分。然而,采摘后的果蔬因为呼吸作用、蒸腾作用、活性氧的伤害及微生物污染,会出现感官品质和营养价值下降、保质期缩短等问题^[50]。近年来研究发现,L-Glu 可有效抑制果蔬褐变,有望成为一种新型的食品保鲜剂。水蜜桃低温贮藏易发生冷害现象,邓旭东^[35]发现 0.1 g/L 的 L-Glu 处理能够较好地保持低温贮藏下的水蜜桃的可溶性固形物和可滴定酸含量,较好地保持了细胞膜的完整性,水蜜桃中的脯氨酸和 γ -氨基丁酸含量可得到有效累积。鲜切和贮藏过程中的酶促褐变影响鲜切马铃薯的品质和商品价值,ALI 等^[51]研究发现 L-Glu 处理可以通过螯合 Cu^{2+} 和降低 pH 抑制多酚氧化酶(polyphenol oxidase, PPO)活性、降低总酚含量、调节游离氨基酸含量,有效抑制鲜切马铃薯褐变。

3 L-Glu 缓解逆境胁迫的作用机制

植物在发育过程中会面对各种环境压力,对不同压力的常见反应是刺激产生自由基,尤其是 ROS,例如羟基自由基($\text{OH}\cdot$)、超氧阴离子(O_2^-)和过氧化氢(H_2O_2)、单线态氧($^1\text{O}_2$)。L-Glu 通过调节渗透物质、维持离子平衡、调节抗氧化系统和与生物小分子相互作用来缓解植物逆境胁迫。

3.1 调节渗透物质

在植物氨基酸代谢中,L-Glu 是许多氨基酸生物合成的常见底物。在应激条件下,L-Glu 是合成 Pro 和 GABA 的前体,它们可以在植物中形成渗透剂^[52-53],从而保护细胞免受损伤。SHARMA 等^[54]研究证明在干旱、盐度、低温、高温及重金属等多种非生物胁迫下,Pro 在植物中积累以缓解植物逆境遭到的损害。另外在植物中,GABA 已被广泛研究作为一种渗透分子,响应各种环境信号,例如缺氧、酸中毒、机械应力和冷应力。LIU 等^[55]研究发现 GABA 和 Pro 在水分胁迫下具有不同的积累模式,虽然 GABA 的绝对含量高于 Pro,但是 Pro 对早期水分胁迫的反应比 GABA 更敏感、更迅速,与 Pro 相比,GABA 对 O_2^- 、 H_2O_2 和 $^1\text{O}_2$ 具有更强的清除能力。

3.2 维持离子平衡

植物在遭受盐胁迫时,盐胁迫通过中断抗氧化防御系统和促进 Na^+ 毒性水平积累,引起氧化损伤,因此维持养分稳态和 Na^+/K^+ 比率对于植物在盐碱环境中的生长和生存能力至关重要。FARDUS 等^[38]研究表明 L-Glu 预处理通过减少 Na^+ 的积累从而减轻扁豆幼苗的盐害损伤,维持离子稳态。L-Glu 预处理恢复了 Na^+/K^+ 比率,同时还增加了小扁豆幼苗中的 K^+ 、 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 含量,扁豆幼苗响应盐

胁迫的存活率提高,表明 L-Glu 通过维持植物体内的离子平衡来缓解逆境胁迫。

3.3 调节抗氧化系统

L-Glu 可增强植物中的 ROS 清除酶的活性,如超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)和过氧化氢酶(catalase, CAT)的活性。SOD 通过将 O_2^- 转化为 H_2O_2 作用于抗氧化系统的第一防御机制^[29],然后 H_2O_2 迅速被 CAT、抗坏血酸过氧化物酶(ascorbic acid peroxidase, APX)和过氧化物酶(peroxidase, POD)解毒,在植物细胞器中催化 H_2O_2 还原成水^[56],这些抗氧化酶通过清除 ROS 和自由基保护植物细胞免受氧化应激引起的细胞损伤。LEE 等^[31]研究发现外源施用 L-Glu 提高了 CAT 蛋白的产生和抗氧化酶的活性,对造成番茄植株损害的低温胁迫有改善作用。

植物可以通过激活非酶性成分的抗氧化防御机制来应对逆境胁迫的损害,如抗坏血酸(ascorbic acid, ASA)、还原性谷胱甘肽(glutathione, GSH)和氧化性成分等。在植物生长发育过程中,L-Glu 可以转化为 Pro、GABA、GSH 等抗氧化剂从而调节植物的抗氧化防御机制^[57],GSH 是谷氨酸、半胱氨酸和甘氨酸的线性三肽,是所有生物体内主要的细胞内抗氧化剂^[58-59]。WANG 等^[60]研究表明,外源 L-Glu 提高了水稻幼苗根系 GSH 含量,且在 10~100 $\mu\text{mol/L}$ 范围内,GSH 含量随 L-Glu 浓度的增加而增加,谷胱甘肽生物合成能力的提高增强了植物的抗应激能力。

3.4 与生物活性小分子相互作用

L-Glu 与乙烯、 Ca^{2+} 等协同作用维持植物正常的生长发育。L-Glu 与乙烯相互作用能有效减轻盐胁迫对种子萌发的抑制作用,研究表明 L-Glu 会引起黄瓜种子产生乙烯,并且 L-Glu 对盐胁迫下种子萌发的缓解作用在于其与乙烯的相互作用,揭示了 L-Glu 和乙烯之间的串扰存在于盐胁迫条件下种子萌发的调节中^[25]。 Ca^{2+} 是植物体内重要的信号分子^[61],研究表明,L-Glu 信号和 Ca^{2+} 在植物根系结构构建方面具有协同作用,少量 Ca^{2+} 螯合剂能极大地抑制拟南芥的根伸长,而这种抑制作用能被 L-Glu 部分恢复^[2]。

4 总结与展望

L-Glu 是植物中非常活跃的氨基酸,在植物营养、代谢和信号转导方面发挥着重要作用。L-Glu 不仅是一种代谢介质,它参与许多有机化合物如氨基酸、GABA、叶绿素等的生物合成;同时也是一种新型的信号分子,涉及生物生命周期的各个方面,其功能由植物 GLRs 实现,与动物中的 iGluRs 相似。虽然在拟南芥、水稻、梨等多种植物中已经阐明了 GLR 的成员和功能,但 GLR 的组成和功能还有待于在多种植物中探索 and 发现。在植物生长发育和应对外界胁迫时,L-Glu 信号通常与其他信号分子相互作用,如化学信号(Ca^{2+} 、ROS、NO)和电信号,从而形成一个复

杂的信号网络, 最终准确地调节植物的生长、发育和防御反应, 但目前 *L*-Glu 与其他信号分子的串扰机制还不明确。为了充分揭示 *L*-Glu 信号调控的分子机制, 未来需要结合转录组学、代谢组学的分析来阐明 *L*-Glu 信号的作用机制及其在植物中的调控网络, 为进一步研究 *L*-Glu 调控植物抗性提供理论依据, 为采后果实防腐保鲜领域提供新的视角和策略, 对植物源性食品的开发利用具有重要意义。

参考文献

- [1] REINER A, LEVITZ J. Glutamatergic signaling in the central nervous system: Ionotropic and metabotropic receptors in concert [J]. *Neuron*, 2018, 98(6): 1080–1098.
- [2] QIU XM, SUN YY, YE XY, *et al.* Signaling role of glutamate in plants [J]. *Front Plant Sci*, 2020, 10: 1743.
- [3] TAM NC, KURENDA A, STOLZ S, *et al.* Identification of cell populations necessary for leaf-to-leaf electrical signaling in a wounded plant [J]. *Proc Nat Acad Sci*, 2018, 115(40): 10178–10183.
- [4] LI HW, NIAN JQ, FANG S, *et al.* Regulation of nitrogen starvation responses by the alarmone (p)ppGpp in rice [J]. *J Genet Genomics*, 2022, 49(5): 469–480.
- [5] YANG JL, WANG TF, DI JB, *et al.* *L*-glutamate inhibits blue mould caused by *Penicillium expansum* in apple fruits by altering the primary nitrogen and carbon metabolisms [J]. *Int J Food Sci Technol*, 2021, 56(12): 6591–6600.
- [6] CHAFFEI-HAOUARI C, HAJJAJI-NASRAOUI A, CARRAYOL E, *et al.* Glutamate metabolism on *Solanum lycopersicon* grown under cadmium stress conditions [J]. *Acta Bot Gallica*, 2011, 158(2): 147–159.
- [7] VIDAL EA, ALVAREZ JM, ARAUS V, *et al.* Nitrate in 2020: Thirty years from transport to signaling networks [J]. *Plant Cell*, 2020, 32(7): 2094–2119.
- [8] HUDSON D, GUEVARA D, YAISH MW, *et al.* GNC and CGA1 modulate chlorophyll biosynthesis and glutamate synthase (GLU1/Fd-GOGAT) expression in arabidopsis [J]. *PLoS One*, 2011, 6(11): e26765.
- [9] DOMINGUEZ-FIGUEROA J, CARRILLO L, RENAU-MORATA B, *et al.* The arabidopsis transcription factor CDF3 is involved in nitrogen responses and improves nitrogen use efficiency in tomato [J]. *Front Plant Sci*, 2020, 11: 601558.
- [10] FONTAINE JX, TERCE-LAFORGUE T, ARMENGAUD P, *et al.* Characterization of a NADH-dependent glutamate dehydrogenase mutant of arabidopsis demonstrates the key role of this enzyme in root carbon and nitrogen metabolism [J]. *Plant Cell*, 2012, 24(10): 4044–4065.
- [11] GAI Z, LIU J, CAI L, *et al.* Foliar application of alpha-ketoglutarate plus nitrogen improves drought resistance in soybean (*Glycine max* L. Merr.) [J]. *Sci Rep-UK*, 2022, 12(1): 14421.
- [12] GRABOWSKA A, NOWICKI M, KWINTA J. Glutamate dehydrogenase of the germinating triticale seeds: Gene expression, activity distribution and kinetic characteristics [J]. *Acta Physiol Plant*, 2011, 33(5): 1981–1990.
- [13] FORDE BG, LEA PJ. Glutamate in plants: Metabolism, regulation, and signalling [J]. *J Exp Bot*, 2007, 58(9): 2339–2358.
- [14] KISHOR PBK, SANGAM S, AMRUTHA RN, *et al.* Regulation of proline biosynthesis, degradation, uptake and transport in higher plants: Its implications in plant growth and abiotic stress tolerance [J]. *Curr Sci India*, 2005, 88(3): 424–438.
- [15] VERSLUES PE, SHARMA S. Proline metabolism and its implications for plant-environment interaction [J]. *Arabidopsis Book*, 2010, 8: e0140.
- [16] SEIFI HS, BOCKHAVEN J, ANGENON G, *et al.* Glutamate metabolism in plant disease and defense: Friend or foe? [J]. *Mol Plant Microbe Interact*, 2013, 26(5): 475–485.
- [17] LIU Y, WIREN N. Ammonium as a signal for physiological and morphological responses in plants [J]. *J Exp Bot*, 2017, 68(10): 2581–2592.
- [18] BOR M, TURKAN I. Is there a room for GABA in ROS and RNS signalling? [J]. *Environ Exp Bot*, 2019, 161: 67–73.
- [19] MICHAELI S, FROMM H. Closing the loop on the GABA shunt in plants: Are GABA metabolism and signaling entwined? [J]. *Front Plant Sci*, 2015, 6: 419.
- [20] QIU XM, SUN YY, YE XY, *et al.* Signaling role of glutamate in plants [J]. *Front Plant Sci*, 2020, 10: 1743.
- [21] DUBOS C, HUGGINS D, GRANT GH, *et al.* A role for glycine in the gating of plant NMDA-like receptors [J]. *Plant J*, 2003, 35(6): 800–810.
- [22] PRAKASH V, SINGH VP, TRIPATHI DK, *et al.* Crosstalk between nitric oxide (NO) and abscisic acid (ABA) signalling molecules in higher plants [J]. *Environ Exp Bot*, 2019, 161: 41–49.
- [23] VERMA G, KHAN S, AGARWAL SK, *et al.* Role of apoplastic calcium during germination and initial stages of seedling establishment in *Vigna radiata* seeds [J]. *J Plant Physiol*, 2019, 236: 66–73.
- [24] KONG DD, JU CL, PARIHAR A, *et al.* Arabidopsis glutamate receptor homolog3.5 modulates cytosolic Ca²⁺ level to counteract effect of abscisic acid in seed germination [J]. *Plant Physiol*, 2015, 167(4): 1630–1791.
- [25] CHANG CS, WANG BL, SHI L, *et al.* Alleviation of salt stress-induced inhibition of seed germination in cucumber (*Cucumis sativus* L.) by ethylene and glutamate [J]. *J Plant Physiol*, 2010, 167(14): 1152–1156.
- [26] FORDE BG. Glutamate signalling in roots [J]. *J Exp Bot*, 2014, 65(3): 779–787.
- [27] LIAO HS, CHUNG YH, HSIEH MH. Glutamate: amultifunctional amino acid in plants [J]. *Plant Sci*, 2022, 318: 111238.
- [28] LOPEZ-BUCIO JS, RAYA-GONZALEZ J, RAVELO-ORTEGA G, *et al.* Mitogen activated protein kinase 6 and MAP kinase phosphatase 1 are involved in the response of Arabidopsis roots to *L*-glutamate [J]. *Plant Mol Biol*, 2018, 96(4–5): 339–351.
- [29] EL-METWALLY IM, SADAK MS, SAUDY HS. Stimulation effects of glutamic and 5-aminolevulinic acids on photosynthetic pigments, physio-biochemical constituents, antioxidant activity, and yield of peanut [J]. *Gesunde Pflanz*, 2022, 74(4): 915–924.
- [30] TEIXEIRA WF, FAGAN EB, SOARES LH, *et al.* Foliar and seed application of amino acids affects the antioxidant metabolism of the soybean crop [J]. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 327.
- [31] LEE HJ, LEE JH, WI S, *et al.* 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 [J]. *Sci Hortic Amsterdam*, 2021, 277: 109817.
- [32] MUNAWAR S, GHANI MA, ALI B, *et al.* Attenuation of cadmium induced oxidative stress in cucumber seedlings by modulating the photosynthesis and antioxidant machinery through foliar applied glutamic acid [J]. *Hortic Sci*, 2022, 49(1): 19–28.
- [33] ZHOU LZ, DRESSELHAUS T. Friend or foe: Signaling mechanisms during double fertilization in flowering seed plants [J]. *Curr Top Dev Biol*, 2019, 131: 453–496.
- [34] MICHARD E, LIMA PT, BORGES F, *et al.* Glutamate receptor-like genes form Ca²⁺ channels in pollen tubes and are regulated by pistil *D*-serine [J].

- Science, 2011, 332(6028): 434–437.
- [35] 邓旭东. 谷氨酸调控水蜜桃冷害机制研究[D]. 天津: 天津科技大学, 2021.
- DENG XD. Mechanism of glutamic acid control chilling injury of peach [D]. Tianjin: Tianjin University of Science and Technology, 2021.
- [36] FRANZONI G, COCETTA G, TRIVELLINI A, *et al.* Effect of exogenous application of salt stress and glutamic acid on (*Lettuce sativa* L.) [J]. *Sci Hort* Amsterdam, 2022, 299: 111027.
- [37] WANG PH, LEE CE, LIN YS, *et al.* The Glutamate receptor-like protein GLR3.7 interacts with 14-3-3 omega and participates in salt stress response in arabidopsis thaliana [J]. *Front Plant Sci*, 2019, 10: 1169.
- [38] FARDUS J, HOSSAIN MS, FUJITA M. Modulation of the antioxidant defense system by exogenous L-glutamic acid application enhances salt tolerance in lentil (*Lens culinaris* Medik.) [J]. *Biomolecules*, 2021, 11(4): 587.
- [39] LAXA M, LIEBTHAL M, TELMAN W, *et al.* The role of the plant antioxidant system in drought tolerance [J]. *Antioxidants*, 2019, 8(4): 94.
- [40] LA VH, LEE BR, ISLAM MT, *et al.* Characterization of glutamate-mediated hormonal regulatory pathway of the drought responses in relation to proline metabolism in *Brassica napus* L [J]. *Plants-Basel*, 2020, 9(4): 512.
- [41] 左莹. 外源添加谷氨酸提高水稻抗旱性机制[D]. 福州: 福建农林大学, 2022.
- ZUO Y. Mechanism of improvement of drought resistance of rice by exogenous glutamic acid. [D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2022.
- [42] DING Y, SHI Y, YANG S. Advances and challenges in uncovering cold tolerance regulatory mechanisms in plants [J]. *New Phytol*, 2019, 222(4): 1690–1704.
- [43] LEE HJ, KIM JS, LEE SG, *et al.* Glutamic acid foliar application enhances antioxidant enzyme activities in kimchi cabbages leaves treated with low air temperature [J]. *Hortic Sci Technol*, 2017, 35(6): 700–706.
- [44] JIA Y, ZOU D, WANG J, *et al.* Effect of low water temperature at reproductive stage on yield and glutamate metabolism of rice (*Oryza sativa* L.) in China [J]. *Field Crop Res*, 2015, 175: 16–25.
- [45] LI HZ, JIANG XC, LV XZ, *et al.* Tomato GLR3.3 and GLR3.5 mediate cold acclimation-induced chilling tolerance by regulating apoplastic H₂O₂ production and redox homeostasis [J]. *Plant Cell Environ*, 2019, 42(12): 3326–3339.
- [46] LI ZG, YE XY, QIU XM. Glutamate signaling enhances the heat tolerance of maize seedlings by plant glutamate receptor-like channels-mediated calcium signaling [J]. *Protoplasma*, 2019, 256(4): 1165–1169.
- [47] JIN LF, CAI YT, SUN C, *et al.* Exogenous L-glutamate treatment could induce resistance against *Penicillium expansum* in pear fruit by activating defense-related proteins and amino acids metabolism [J]. *Postharvest Biol Technol*, 2019, 150: 148–157.
- [48] YANG JL, WANG TF, DI JB, *et al.* L-glutamate inhibits blue mould caused by *Penicillium expansum* in apple fruits by altering the primary nitrogen and carbon metabolisms [J]. *Int J Food Sci Technol*, 2021, 56(12): 6591–6600.
- [49] SUN C, JIN LF, CAI YT, *et al.* L-glutamate treatment enhances disease resistance of tomato fruit by inducing the expression of glutamate receptors and the accumulation of amino acids [J]. *Food Chem*, 2019, 293: 263–270.
- [50] 王安杏, 曹川, 张庆, 等. 壳聚糖复合膜在果蔬保鲜中的应用[J]. *食品安全质量检测学报*, 2023, 14(5): 164–172.
- WANG ANX, CAO C, ZHANG Q, *et al.* Application of chitosan composite film in fruits and vegetables preservation [J]. *J Food Saf Qual*, 2023, 14(5): 164–172.
- [51] ALI S, KHAN AS, NAWAZ A, *et al.* Glutathione application delays surface browning of fresh-cut lotus (*Nelumbo nucifera* Gaertn.) root slices during low temperature storage [J]. *Postharvest Biol Technol*, 2023, 200: 112311.
- [52] 张林, 陈翔, 吴宇, 等. 脯氨酸在植物抗逆中的研究进展[J]. *江汉大学学报(自然科学版)*, 2023, 51(1): 42–51.
- ZHANG L, CHEN X, WU Y, *et al.* Research progress of proline in plant stress resistance [J]. *J Jiangnan Univ (Nat Sci Ed)*, 2023, 51(1): 42–51.
- [53] ASGHER M, SEHAR Z, REHAMAN A, *et al.* Exogenously-applied L-glutamic acid protects photosynthetic functions and enhances arsenic tolerance through increased nitrogen assimilation and antioxidant capacity in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Environ Pollut*, 2022, 301: 119008.
- [54] SHARMA SS, DIETZ KJ. The significance of amino acids and amino acid-derived molecules in plant responses and adaptation to heavy metal stress [J]. *J Exp Bot*, 2006, 57(4): 711–726.
- [55] LIU CL, ZHAO L, YU GH. The dominant glutamic acid metabolic flux to produce gamma-amino butyric acid over proline in *Nicotiana tabacum* leaves under water stress relates to its significant role in antioxidant activity [J]. *J Integr Plant Biol*, 2011, 53(8): 608–618.
- [56] JI HS, BANG SG, AHN MA, *et al.* Molecular cloning and functional characterization of heat stress-responsive superoxide dismutases in garlic (*Allium sativum* L.) [J]. *Antioxidants-Basel*, 2021, 10(5): 815.
- [57] ASGHER M, SEHAR Z, REHAMAN A, *et al.* Exogenously-applied L-glutamic acid protects photosynthetic functions and enhances arsenic tolerance through increased nitrogen assimilation and antioxidant capacity in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Environ Pollut*, 2022, 301: 119008.
- [58] AVERILL-BATES DA. The antioxidant glutathione [J]. *Vitam Horm*, 2023, 121: 109–141.
- [59] HUANG SH, YANG XL, CHEN G, *et al.* Application of glutamic acid improved as tolerance in aromatic rice at early growth stage [J]. *Chemosphere*, 2023, 322: 138173.
- [60] WANG W, CANG L, ZHOU DM, *et al.* Exogenous amino acids increase antioxidant enzyme activities and tolerance of rice seedlings to cadmium stress [J]. *Environ Prog Sustain*, 2017, 36(1): 155–161.
- [61] JIANG Y, DING P. Calcium signaling in plant immunity: A spatiotemporally controlled symphony [J]. *Trends Plant Sci*, 2023, 28(1): 74–89.

(责任编辑: 郑丽于梦娇)

作者简介

李文新, 硕士研究生, 主要研究方向为食品营养与安全。

E-mail: lwx8087@163.com

马燕, 博士, 副教授, 主要研究方向为食品营养与安全。

E-mail: mayan201509@163.com