

硫化氢在植物中的生理功能及作用机制

尚玉婷, 张妮娜, 上官周平, 陈娟*

西北农林科技大学黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 杨凌 712100

摘要 硫化氢(H₂S)是继一氧化氮(NO)和一氧化碳(CO)之后第3个气体信号分子, 在植物体内参与许多重要的生理活动, 能够促进植物光合作用和有机物的积累, 缓解各种生物和非生物胁迫并促进植物生长发育。该文综述了植物体内H₂S的物理化学性质、产生机制、主要生理功能和作用机制以及与其它信号分子的互作关系, 并展望了H₂S信号分子的研究前景。

关键词 硫化氢(H₂S), 信号分子, 生理功能, 作用机制

尚玉婷, 张妮娜, 上官周平, 陈娟 (2018). 硫化氢在植物中的生理功能及作用机制. 植物学报 53, 565–574.

在过去很长一段时间内, 人们对硫化氢(hydrogen sulfide, H₂S)的了解仅限于有毒有害气体。随着科学研究的深入, 硫化氢背后的秘密逐渐被人们发现。近几年, 随着H₂S功能逐渐被揭示, 人们也开始对其有了新的认识。目前已有大量研究证实了H₂S在动物体内的各种生理功能。Kimura (2002)研究表明, H₂S信号分子在心血管、神经、消化和免疫等多个系统中均发挥重要作用。Yang等(2008)也发现H₂S在治疗心血管疾病与高血压等多种疾病中具有重大功效, 由此对H₂S的研究才逐步展开。但与动物领域相比, 对于H₂S在植物体内的生理作用研究还非常少。

早在1978年, Wilson等(1978)已发现大豆(*Glycine max*)、黄瓜(*Cucumis sativus*)和棉花(*Gossypium* spp.)等植物的叶片都能释放H₂S, 但人们并没有对其功能进行深入研究。直到近年来, 人们才逐渐对H₂S在植物体内的生理功能进行探究, 发现其不仅可以参与植物生长发育, 如调节气孔运动、增强植物光合作用和有机物的积累及促进植物根的伸长等(Zhang et al., 2009a; García-Mata and Lamattina, 2010; Lisjak et al., 2010; 李东波等, 2010; Chen et al., 2011), 也可以提高植物对逆境的适应性, 如缓解各种离子胁迫、渗透干旱胁迫和重金属胁迫等(Zhang et al., 2008, 2009b, 2010a, 2010b, 2010c; Wang et al., 2010; Jin et al., 2011)。此外, Chen等(2015)发现H₂S还能通过提高植物对缺铁环境的适应性而最终影

响植物光合作用。由此可见, H₂S在植物体内的生理功能已经有了较充分的研究, 但由于对H₂S的研究时间较短, 对其在植物中的作用机制并不是很清楚。本文综述了H₂S在植物体内生理功能的研究进展, 并对H₂S在植物生长发育中的功能及其与其它信号和激素的相互作用进行阐述。

1 H₂S的性质与形成

1.1 H₂S的性质

在标准大气条件下, H₂S是1种无色带有臭鸡蛋气味的酸性气体, 分子量为34.08, 相对密度为1.19 kg·m⁻³, 在空气中化学性质不稳定, 能溶于水形成弱酸性溶液, 从而解离为HS⁻和S²⁻ (李顺等, 2015); 而中性环境下的H₂S大都以HS⁻形式存在。H₂S经一系列连续的氧化反应可形成SO₂、硫酸及其它硫化物(孙晓莉等, 2016)。

1.2 植物中H₂S的形成过程

Wilson等(1978)观察到, 黄瓜、玉米(*Zea mays*)和大豆等高等植物叶片可以释放H₂S, 但是关于H₂S究竟是如何从植物体内产生的还不是很清楚。已有研究表明, 植物中H₂S的产生途径主要有: 通过多种酶催化半胱氨酸(Cys)降解生成H₂S (Papenbrock et al., 2007); 在亚硫酸盐还原酶(sulfite reductase, SiR)的作用下, SO₃²⁻发生还原反应, 直接生成H₂S (Khan et

收稿日期: 2017-05-16; 接受日期: 2017-08-30

基金项目: 国家自然科学基金(No.31501822)

* 通讯作者。E-mail: chenjuan@nwsuaf.edu.cn

al., 2010)。

在植物体内H₂S形成过程中,有多种以Cys为底物产生H₂S的酶,主要包括半胱氨酸脱巯基酶(cysteine desulfhydrases, CDes)、半胱氨酸脱巯酶、β-氰丙氨酸合酶及O-乙酰丝氨酸硫醇裂解酶。其中功能最为明确的酶是L-半胱氨酸脱巯基酶(L-cysteine desulfhydrase, LCD)和D-半胱氨酸脱巯基酶1 (D-cysteine desulfhydrase 1, DCD1) (崔为体和沈文飏, 2012; Wang, 2012), 它们分别以L-Cys和D-Cys为底物, 在5'-磷酸吡哆醛(pyridoxal-5'-phosphate, PLP)的辅助作用下降解Cys, 生成H₂S、丙酮酸盐和NH₃ (Papenbrock et al., 2007)。这也是植物体内源H₂S形成的主要途径。由于植物体内Cys存在的主要方式为L-Cys, 因此可以推断, 以L-Cys为底物的半胱氨酸脱巯基酶在内源H₂S形成的过程中发挥重要作用(裴雁曦, 2016)。

2 H₂S在植物生长发育中的作用

2.1 促进植物种子萌发和根部发育

H₂S在种子萌发这一重要生理过程中具有十分重要的意义(表1)。外源添加H₂S供体硫氢化钠(sodium hydrosulfide, NaHS)可以有效减弱Cu胁迫对小麦

(*Triticum aestivum*)种子萌发的抑制作用,从而提高小麦种子的发芽率,在此过程中起主导作用的是H₂S或HS⁻,而不是其它含硫组分(SO₄²⁻、SO₃²⁻、HSO₄²⁻和HSO₃²⁻) (Zhang et al., 2008)。Li等(2012a)研究表明,用过氧化氢(hydrogen peroxide, H₂O₂)浸泡过的麻风树(*Jatropha carcas*)种子,其发芽率显著提高,L-CD的活性增强,进一步诱导H₂S含量增加;但H₂S的合成抑制剂氨基乙酸(aminooxy acetic acid, AOA)可以消除这种作用,由此也进一步证明了H₂S对麻风树种子的萌发具有显著的调控作用。此外,外源添加H₂S对黄瓜胚轴和胚根的生长有非常明显的促进作用,可使种子在最短的时间内萌发(于立旭等, 2011)。李东波等(2010)研究结果表明,较低浓度的H₂S能够有效地促进植物根部的生长发育。Zhang等(2009a)发现,外源H₂S还能够积极参与切根番薯(*Ipomoea batatas*)不定根的形成过程,NaHS浓度为0.2 mmol·L⁻¹时,不定根的数量与根长达到最大;同时也能明显提高番薯体内吲哚乙酸(indoleacetic acid, IAA)和NO的含量。Fang等(2014)发现,内源性H₂S可能作为下游信号分子与生长素(auxin)共同诱导番茄(*Lycopersicon esculentum*)侧根的形成;H₂S作为生长素信号的下游,还可通过上调细胞循环过程中的相关基因(如*SICDKA1*和*SICYCA2*)的表达来促

表1 H₂S在植物生长发育中的生理功能和缓解胁迫中的作用

Table 1 The function of H₂S in plant growth and development and stress mitigation

参与过程	生理功能	植物	参考文献
促进形态建成	种子萌发	小麦、麻风树和黄瓜	Zhang et al., 2008; 于立旭等, 2011; Li et al., 2012a
	根的形成	豌豆、番薯和番茄	Zhang et al., 2009a; 李东波等, 2010; Fang et al., 2014
调节生理生化过程	气孔调节	蚕豆、凤仙和拟南芥	García-Mata and Lamattina, 2010; Lisjak et al., 2010; Liu et al., 2012; Jin et al., 2017
	光合作用	甘薯、菠菜、水稻和玉米	Zhang et al., 2009b; Chen et al., 2011, 2015b; Duan et al., 2015
	物质代谢	拟南芥和豌豆	Müller et al., 2002; 李东波等, 2010; Shi et al., 2015
缓解非生物胁迫	延缓衰老	水蓼菜	Hu et al., 2015
	干旱胁迫	番薯、大豆、拟南芥、蚕豆、苏丹凤仙花、玉米和菠菜	Zhang et al., 2009b, 2010b; García-Mata and Lamattina, 2010; Jin et al., 2011; 单长卷和赵元增, 2015; Chen et al., 2016a
	盐胁迫	拟南芥、玉米、紫花苜蓿、杨树、小麦和大麦	Wang et al., 2012; 朱会朋等, 2013; Li et al., 2014; Shan et al., 2014; Lai et al., 2014; Chen et al., 2015a; Deng et al., 2016
	高、低温胁迫	玉米、烟草和白菜	Li et al., 2012b, 2013a, 2013b; 王鸿蕉等, 2015; Chen et al., 2016b
	重金属胁迫	黄瓜、小麦、苜蓿、豌豆、龙葵、油菜和水稻	Zhang et al., 2008, 2010a, 2010c; Wang et al., 2010; Ali et al., 2014; Shi et al., 2014; Cui et al., 2014; Singh et al., 2015; Liu et al., 2016; Chen et al., 2017

进拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)侧根发育。NaHS虽然能以剂量依赖性的方式延迟种子萌发,且无法解除种子的休眠,但却在种子的萌发过程中发现了内源H₂S含量的增加。此外,施加H₂S清除剂氨乙基亚磺酸(hypotaurine)与D/L-半胱氨酸脱巯基酶(D/L-cysteine desulfhydrase)抑制剂炔丙基甘氨酸(proper-glyglycine)均显著推迟种子的萌发。而且在拟南芥胞质L-半胱氨酸脱巯基酶(cytosolic L-cysteine desulfhydrase)发生突变的种子萌发过程中,可以发现突变的种子虽然不能因萌发而产生H₂S,但它们与野生型种子一样具有萌发的能力,能够对温度作出相似的响应,对于脱落酸(ABA)更是同样敏感。由此可见,在标准大气条件下,H₂S对拟南芥的种子萌发具有边际作用(Baudouin et al., 2016)。

2.2 参与植物气孔的调节

NaHS处理能够通过有效调控蚕豆(*Vicia faba*)和苏丹凤仙花(*Impatiens walleriana*)等植物的气孔运动来减少蒸腾作用,进而达到缓解干旱胁迫的目的(García-Mata and Lamattina, 2010)(表1)。此外,H₂S还积极参与乙烯(ethylene, Eth)诱导的蚕豆和拟南芥气孔关闭过程(Lisjak et al., 2010; Liu et al., 2012)。Scuffi等(2014)研究表明,敲除内源H₂S产生的半胱氨酸脱巯基酶(L-cysteine desulfhydrase, DES1)基因后,植物内源H₂S减少,进而通过调控脱落酸生成来影响气孔关闭,这一过程与内源NO信号分子也有密切关系,即NO在H₂S下游响应ABA诱导的气孔关闭。然而Lisjak等(2010)研究表明,H₂S供体GYY4137和NaHS通过抑制NO的产生来诱导暗处理下拟南芥气孔的开放,而且在光照条件下这种效果尤为明显。最新研究表明,内源H₂S可以调控质膜上K⁺的外流及Ca²⁺和Cl⁻内流,但与H⁺的内外流动无关。而且在H₂S响应拟南芥干旱胁迫时所调控的气孔运动过程中,K⁺通道成为主要的渗透剂应答者(Jin et al., 2017)。

2.3 增强植物的光合作用

外源添加H₂S能够有效增加植物叶片中叶绿素的含量。Zhang等(2009b)发现,向渗透胁迫下的甘薯(*Dioscorea esculenta*)叶片外源施加适当浓度的H₂S溶液后,黄化现象得到显著缓解。然而Chen等(2011)发现适当浓度范围内的NaHS处理都能够促进菠菜

(*Spinacia oleracea*)幼苗叶片生长、可溶性蛋白含量增加、促进植物光合作用、影响核酮糖1,5-磷酸羧化酶(ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase, RuBisCO)的活性和大亚基(rubisco large unit)的蛋白表达以及大亚基和小亚基(ribosomal small subunit)的基因表达,同时也会影响叶片巯基还原修饰。这一作用效果是以剂量依赖的形式起作用,其中以100 μmol·L⁻¹浓度时效果最佳。Duan等(2015)研究表明,0.01 mmol·L⁻¹ H₂S可以通过增加水稻(*Oryza sativa*)叶片气孔孔径和密度来增强光合作用。我们前期研究也发现,外源H₂S可以通过调控玉米幼苗铁的吸收、铁转运相关基因表达和植物铁螯合载体的含量来影响铁在玉米不同组织中的累积,由此促进玉米叶片RuBisCO和磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(phosphoenolpyruvate carboxylase, PEPC)的蛋白和基因表达并最终促进叶片光合作用(Chen et al., 2015b)。

2.4 影响植物体内的氧化还原平衡和物质代谢

H₂S熏蒸可以有效增加拟南芥地上部谷胱甘肽(glutathione, GSH)和Cys含量(Müller et al., 2002)。李东波等(2010)发现,在用较低浓度的H₂S处理豌豆(*Pisum sativum*)时,根尖组织可溶性蛋白含量显著增加,超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、抗坏血酸过氧化物酶(ascorbate peroxidase, APX)和过氧化物酶(peroxidase, POD)活性增强;过氧化氢酶(catalase, CAT)活性降低。而高浓度H₂S处理后,可溶性蛋白含量和边缘细胞存活率出现明显下降的趋势,APX和POD活性降低,CAT活性升高,SOD活性没有明显变化。Shi等(2015)发现,低浓度H₂S能够大幅提高植物在受到生物胁迫时的耐受能力,根本原因在于H₂S能够上调病程相关基因(*MIR-393a*和*MIR393b*)的表达及次级代谢产物氨基酸、有机酸、糖、糖醇(sugar alcohol)和芳香胺(aromatic amine)的含量。

2.5 延长花期并调控植物衰老

研究发现,外源施加H₂S对延缓植物花器官的开放和衰老有非常重要的作用(表1)。适宜浓度的外源NaHS处理能够显著增强植物体内相关抗氧化酶的活性,从而降低鲜切花的H₂O₂和O₂⁻含量,同时丙二醛(malonic dialdehyde, MDA)含量也随着H₂S浓度的增

加而降低。通过改变这些指标性物质的活性与含量来减弱其氧化损伤并延缓植物衰老,最终确保鲜切花的观赏期能够得到最大限度的延伸(Zhang et al., 2011)。近年来也有研究表明,对水蕹菜(*Ipomoea aquatic*)进行NaHS烟熏处理可以诱导内源H₂S的产生,从而改善植物能量状况、增强抗氧化能力及抑制呼吸速率,最终延缓植物叶片的黄化与衰老(Hu et al., 2015)。由此可以推断, H₂S对植物抗氧化过程具有一定的作用,也很可能在植物的开花过程中扮演重要角色,甚至是使其从营养生长转向生殖生长的关键因素。

3 H₂S参与植物的非生物逆境响应

3.1 干旱胁迫

施加NaHS能够显著缓解番薯叶片在遭受PEG6000模拟渗透胁迫时的叶绿素含量下降趋势(Zhang et al., 2009b)。在长期干旱环境下,用适当浓度的NaHS溶液浇灌大豆幼苗,可以显著延长幼苗存活时间,增加植物的生物量,有效缓解由干旱导致的叶绿素含量降低(Zhang et al., 2010b)。在干旱条件下,拟南芥体内的CDes活性增强,内源H₂S含量升高;同时,添加适当浓度H₂S能够减小叶片的气孔孔径,进而减弱植物蒸腾作用,以此提高植物对抗恶劣干旱胁迫的能力,从而实现提高幼苗存活率的目的(Jin et al., 2011)。另外,干旱条件下,通过添加NaHS预处理能够有效地增加蚕豆和苏丹凤仙花的相对含水量,进而减缓植物在干旱胁迫下受到的损伤(García-Mata and Lamattina, 2010);适当浓度的外源H₂S可以增加玉米叶片与根系的相对含水量,使玉米幼苗的耐旱能力进一步得到提升(单长卷和赵元增, 2015)。此外,我们前期研究表明,外源H₂S可以通过调控可溶性多糖包括葡萄糖、果糖、蔗糖和海藻糖(trehalose)的生物合成,以及多胺(polyamines)和甘氨酸甜菜碱(glycine betaine)的生物合成来影响菠菜幼苗叶片渗透势、水势和叶片相对水含量,最终提高菠菜幼苗对干旱环境的适应性(Chen et al., 2016a) (表1)。

3.2 盐胁迫

Li等(2014)研究发现, H₂S能够提高拟南芥根部的耐盐性,但其过程需要H₂O₂的参与。Shan等(2014)研究表明, NaHS预处理可以提高玉米幼苗抗氧化能力,

进而减缓盐胁迫下植物受到的伤害。Wang等(2012)在研究中发现, H₂S和NO的相互作用在提高紫花苜蓿(*Medicago sativa*)对盐胁迫的耐受性过程中起着非常重要的调控作用。Lai等(2014)发现,盐胁迫会引起紫花苜蓿幼苗根部细胞中的离子稳态受到破坏,造成K⁺向外流动,而NaHS预处理能够迅速阻止离子向外流动,从而保持胞内Na⁺和K⁺的稳态。朱会朋等(2013)研究发现, H₂S可以明显增强盐胁迫下杨树(*Populus popularis*)的抗性,主要是通过减缓K⁺外流、促进Na⁺外排实现。最近有研究表明,外源H₂S主要通过降低Na⁺含量来缓解小麦幼苗受到的盐胁迫伤害,从而增强其耐盐性(Deng et al., 2016)。我们前期的研究也表明,外源H₂S可以缓解高盐胁迫对大麦(*Hordeum vulgare*)幼苗的伤害,主要通过NO介导的Na⁺/H⁺转运子及H⁺-ATPase蛋白和基因表达来影响Na⁺和K⁺稳态,最终提高大麦幼苗对高盐环境的适应性(Chen et al., 2015a) (表1)。

3.3 高、低温胁迫

植物的生长发育需要适宜的温度,温度过高会破坏植物水分平衡及相关酶的活性,增强呼吸作用,并积累有害产物,最终减弱植物光合作用,抑制植物生长发育。Li等(2013a)发现, H₂S能够明显提高高温环境下玉米种子的发芽率和幼苗成活率,还在一定程度上减少根系电解质的外渗,有效地减缓了氧化伤害。H₂S可能作为下游信号分子和NO相互作用,以减弱高温胁迫对玉米幼苗造成的伤害(Li et al., 2012b, 2013b)。在高温条件下, H₂S诱导烟草(*Nicotiana tabacum*)中尼古丁的生物合成,并且H₂S位于茉莉酸(jasmonic acid, JA)的上游调节与JA生物合成相关的基因(*NtLOX*、*NtAOS*、*NtAOC*和*NtOPR*)的转录(Chen et al., 2016b) (表1)。

当植物生长环境的温度过低时,也会影响很多生理活动的正常进行。例如,低温直接导致植株生长发育缓慢、MDA和H₂O₂含量增多、光合速率下降,造成叶片提前衰老(Zhao et al., 2012)。王鸿蕉等(2015)发现,在低温胁迫的环境中,外源施加H₂S可调控白菜(*Brassica pekinensis*)幼苗光合作用相关基因的表达,进而促进植物叶片的光合作用,提高光合产物的积累。外源施加H₂S也可以调节叶片细胞的渗透势,减缓水分流失,增强幼苗对低温胁迫的抵抗力,缓解

低温对白菜生长发育的诸多不利影响(表1)。

3.4 重金属胁迫

NaHS预处理可以显著减缓由硼(B)引起的对黄瓜幼苗根正常生长的抑制作用(Wang et al., 2010)。铜(Cu)胁迫下 H_2O_2 和 O_2^- 含量急剧上升, 致使小麦种子萌发受到一定程度的阻碍。外源添加NaHS能够通过调节相关酶的活性, 降低活性氧(reactive oxygen species, ROS)含量, 进而减缓Cu对小麦种子萌发的抑制作用, 以提高种子的萌发率(Zhang et al., 2008)。NaHS预处理也能够通过调节水解酶和抗氧化酶的活性来缓解铬(Cr)和铝(Al)对小麦种子萌发的抑制作用(Zhang et al., 2010a, 2010c)。NaHS能够显著减弱镉(Cd)毒害对黄瓜胚轴和胚根及狗牙根(*Cynodondactylon pers*)根系生长的抑制作用, 使根系生长恢复正常(Shi et al., 2014)。H₂S通过增强Cd胁迫下苜蓿幼苗抗氧化酶活性, 降低MDA含量, 从而减缓Cd造成的氧化损伤, 而且使GSH和活性氧代谢的平衡恢复正常(Cui et al., 2014)。H₂S也可以减轻砷(As)对水培豌豆的毒害, 增强豌豆幼苗对As的耐受性(Singh et al., 2015)。最新研究表明, H₂S能够有效地缓解龙葵(*Solanum nigrum*)根中过量的Zn毒性, 主要通过3个方面来实现: 首先通过下调Zn吸收或相关基因(*ZRT*、*IRT*、*NRAMP*、*MTP*和*HMA4*)的表达来降低游离Zn的含量; 其次增强能够螯合过量游离Zn的金属硫蛋白(metallothioneins, MT)的表达, 从而减少Zn的积累; 最后通过下调抗氧化酶相关基因(包括*CSD*、*FSD*和*pAPX*)和上调*CAT2*的表达, 最大限度地减少活性氧的积累, 以此减弱过量的Zn毒害所诱导的生长抑制, 从而增强对Zn毒害的抗性(Liu et al., 2016)。在铅(Pb)胁迫下, H₂S通过增强植物生长发育和光合气体交换能力以及减弱叶绿体超微结构损伤来缓解Pb对油菜(*Brassica campestris*)幼苗的伤害(Ali et al., 2014)。此外, H₂S还可以通过调节水稻根中ROS产生有效缓解汞(Hg)的毒性, 降低Hg在植物组织中的积累, 进而促进水稻幼苗的生长发育(Chen et al., 2017) (表1)。

4 H₂S信号分子在植物中的作用机理

4.1 H₂S与CO、NO、Ca²⁺和H₂O₂信号的相互作用

Lin等(2012)研究表明, H₂S和CO都能够促进黄瓜不

定根的形成, 但外源施加CO合成抑制剂锌原卟啉IX(ZnPPiX)时, 这种促进作用消失。然而当加入H₂S清除剂次牛磺酸(hypotaurine, HT)时, 却几乎不影响CO对黄瓜不定根形成的促进作用, 由此证明H₂S作为CO的上游信号分子发挥作用。Xie等(2014)研究表明, H₂S通过调节HO-1的表达, 刺激内源CO产生进而延缓赤霉素(gibberellin, GA)诱导的小麦糊粉层细胞程序性死亡。Li等(2013a)发现H₂S作为NO的下游信号分子, 提高NO供体硝普钠(sodium nitropruside, SNP)诱导的耐热性(图1)。

H₂S促进苜蓿种子的萌发与NO的产生及含量也有很大相关性(Lai et al., 2014)。H₂S在促进植物不定根的产生过程中也有IAA和NO的参与(Zhang et al., 2009a)。在H₂S诱导的气孔开闭过程也有NO的参与(Lisjak et al., 2010), H₂S增强NO诱导的玉米缺氧耐受性(Peng et al., 2016)。H₂S和NO可能在减少豌豆幼苗As的积累过程中有一定作用, 可增强其对As的耐受性(Singh et al., 2015)。可见, H₂S、CO和NO这3种气体信号分子彼此之间有复杂的关联性, 这可能是植物体内诸多生理活动的重要调节机制(图1)。

H₂O₂作为非常重要的细胞信号分子, 其参与的诸多生理过程受H₂S的调节(Zhang et al., 2008, 2011; Li et al., 2012b)。H₂O₂清除剂抗坏血酸能够在一定程度上削弱茉莉酸对H₂S含量变化的影响, 并缓解L/D-CDes活性的诱导效应(侯智慧等, 2011) (图1)。

外源Ca²⁺可以显著提高H₂S诱导的植物耐热性, 同时该效应也能够被Ca²⁺螯合剂所减弱, 表明Ca²⁺参与H₂S调控的植物耐热过程(Li et al., 2012b)。H₂S在提高植物抗旱性的同时, 也会干扰保卫细胞中Ca²⁺转运体相关基因的表达, 进而影响Ca²⁺含量(Jin et al., 2013) (图1)。

4.2 H₂S与其它激素的相互作用

在干旱胁迫下, H₂S和ABA可以共同调控拟南芥气孔的运动(Jin et al., 2013)。在JA诱导的蚕豆气孔运动过程中, H₂S也扮演了重要角色(侯智慧等, 2011)。当同时用GA与H₂S处理小麦种子时, 能够明显提高其发芽率(李东波等, 2010)。水杨酸(salicylic acid, SA)能够显著降低高温胁迫下玉米幼苗的死亡率, 在此过程中H₂S也被证明发挥了重要作用(Li et al., 2015)。此外, H₂S在SA提高拟南芥对Cd的耐受能力

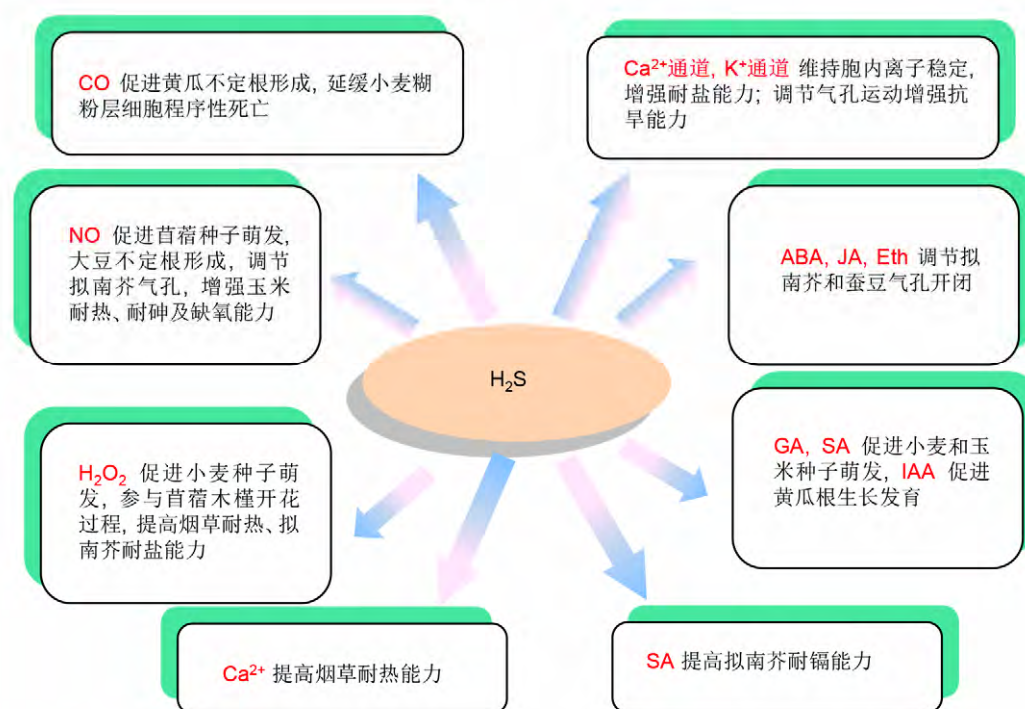


图1 H₂S与其它信号分子及信号元件的互作关系

Figure 1 The interaction relationship among H₂S and other signal molecules and signal elements

过程中也同样不可或缺(Qiao et al., 2015)。H₂S处于NO下游, 对乙烯介导的气孔关闭发挥作用(于立旭等, 2011)。Liu等(2011)研究表明, H₂S会促进IAA对植物细胞伸长的刺激, 显著增强植物根的生长发育(图1)。

4.3 H₂S参与离子通道的调控

最新研究表明, H₂S通过调节保卫细胞Ca²⁺和K⁺通道蛋白编码基因的表达, 调节保卫细胞的离子浓度, 进而调节气孔关闭(Jin et al., 2013)。H₂S通过调节质膜上的离子通道, 抑制K⁺外流, 保持较高的K⁺/Na⁺比值, 增强苜蓿对盐胁迫的耐受性(Lai et al., 2014)。H₂S还可以选择性地抑制K⁺内流通道活性, 在ABA诱导烟草气孔关闭过程中起到关键作用; 而胞质Ca²⁺在ABA调控K⁺内流通道的过程中发挥作用(Papanastasiou et al., 2015)。由此可见, H₂S和ABA诱导气孔关闭的信号通路可能有部分重叠, 但又具有独立性(图1)。

4.4 H₂S调控miRNA的表达

miRNA (MicroRNA)是1类在生物体内普遍存在的非编码、长度约为16–29 nt的小分子RNA, 由内源基因编码, 于转录后通过介导靶mRNA降解或翻译抑制来调控基因表达, 是真核细胞基因表达的重要调控机制。近年来, 有研究表明, miRNA在植物生长发育以及胁迫响应的过程中也扮演着重要角色, 参与调控植物体内的多种生理过程。研究表明, H₂S能有效调控Mir167a、Mir167c、Mir167d、Mir393a和Mir396a的转录水平, 提高拟南芥对干旱的耐受能力(Shen et al., 2013)。由此可见, H₂S可以通过调控miRNA相关基因的表达, 从而参与植物生长发育和非生物胁迫响应等过程。

4.5 H₂S与蛋白质的巯基化修饰

H₂S可与自由的Cys残基-SH或者-S-S-、-S-OH、S-NO状态的Cys反应, 形成-SSH, 该作用被称为巯基

化修饰(S-sulfhydration)。H₂S在动物体内可以通过巯基化修饰蛋白质来发挥其调节功能。但在植物体内,有关H₂S对蛋白质巯基化修饰的报道还较少。目前,研究表明NaHS处理可引起拟南芥谷氨酰胺合成酶(glutamine synthetase, GS)活性的下降及APX和甘油醛-3-磷酸脱氢酶(glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase, GAPDH)活性的升高(Aroca et al., 2015); H₂S信号通过提高蛋白质的巯基化水平参与谷子(*Setaria italica*)对低温、高温、盐、渗透和紫外胁迫的响应(刘志强等, 2015)。

5 研究展望

H₂S的功能贯穿于植物生长发育的整个过程,尤其是在植物响应逆境生物胁迫方面发挥至关重要的作用。相比NO信号分子在植物体内生理功能的研究,对H₂S生理功能和作用机制的研究仍然不够透彻。未来可能的研究方向主要包括以下几个方面。(1) 植物体内H₂S产生的途径及分子机制和调控网络还不清楚。目前植物中H₂S产生的途径主要来源于半胱氨酸脱巯基酶,是否还有其它H₂S生成途径?如何对胞内H₂S的定位和浓度进行实时监测也会成为重要的研究方向。(2) H₂S与NO、CO和Ca²⁺等其它信号分子以及ABA、GA和SA等各种生物激素的相互作用机制有待进一步阐明。H₂S在植物信号转导过程中的直接靶点和上下游级联反应还不了解,需要进一步深入研究。(3) 植物体内与H₂S产生相关的突变体材料的筛选,如H₂S生成受损转基因突变体材料的筛选,以及H₂S荧光探针的研究及应用需要深入探索。(4) 与植物H₂S合成及代谢直接相关的基因的克隆、定位及功能也是以后的研究方向之一。(5) H₂S信号分子作用于植物体内是通过受体还是另有其它作用机制尚不清楚,需要进行深入研究。另外,进行高效且经济的H₂S供体、清除剂和合成抑制剂的研制也是1个重要的研究方向。因此,未来应进一步探究其在植物逆境适应中的分子机制。此外, H₂S在农业生产中的应用也需要深入研究。

参考文献

崔为体, 沈文颺 (2012). 植物中硫化氢的生理功能及其分子机理. 生命的化学 32, 385–389.

- 侯智慧, 刘菁, 侯丽霞, 李希东, 刘新 (2011). H₂S可能作为H₂O₂的下游信号介导茉莉酸诱导的蚕豆气孔关闭. 植物学报 46, 396–406.
- 李东波, 肖朝霞, 刘灵霞, 王金成, 宋国力, 毕玉蓉 (2010). 外源硫化氢对豌豆根尖及其边缘细胞的影响. 植物学报 45, 354–362.
- 李顺, 景举伟, 严金平, 陈直钦, 徐慧妮 (2015). 气体信号分子H₂S在植物中的研究进展. 植物生理学报 51, 579–585.
- 刘志强, 裴雁曦, 方慧慧, 田保华 (2015). H₂S巯基化修饰蛋白质调节谷子响应逆境胁迫. 中国生物化学与分子生物学报 31, 1085–1091.
- 裴雁曦 (2016). 植物中的气体信号分子硫化氢: 无香而立, 其臭如兰. 中国生物化学与分子生物学报 32, 721–733.
- 单长卷, 赵元增 (2015). 外源硫化氢对干旱胁迫下玉米幼苗水分生理特性的影响. 干旱地区农业研究 33, 81–84, 231.
- 孙晓莉, 姜倩倩, 田寿乐, 许林, 沈广宁 (2016). 新型气体信号分子H₂S在植物中的研究进展. 山东农业科学 48(9), 151–156, 161.
- 王海燕, 张丽萍, 刘志强, 刘旦梅, 金竹萍, 裴雁曦 (2015). 外源硫化氢对冷胁迫下白菜幼苗生长和光合作用的影响. 西北植物学报 35, 780–786.
- 于立旭, 尚宏芹, 张存家, 王秀峰, 魏琨, 杨凤娟, 史庆华 (2011). 外源硫化氢对镉胁迫下黄瓜胚轴和胚根生理生化特性的影响. 园艺学报 38, 2131–2139.
- 朱会朋, 孙健, 赵楠, 马旭君, 张玉红, 沈昕, 陈少良 (2013). 盐胁迫下硫化氢调控杨树根系的离子流. 植物生理学报 49, 561–567.
- Ali B, Song WJ, Hu WZ, Luo XN, Gill RA, Wang J, Zhou WJ (2014). Hydrogen sulfide alleviates lead-induced photosynthetic and ultrastructural changes in oilseed rape. *Eco-tox Environ Safe* 102, 25–33.
- Aroca Á, Serna A, Gotor C, Romero LC (2015). S-sulfhydration: a cysteine posttranslational modification in plant systems. *Plant Physiol* 168, 334–342.
- Baudouin E, Poilevey A, Hewage NI, Cochet F, Puyaubert J, Bailly C (2016). The significance of hydrogen sulfide for Arabidopsis seed germination. *Front Plant Sci* 7, 930.
- Chen J, Shang YT, Wang WH, Chen XY, He EM, Zheng HL, Shangguan ZP (2016a). Hydrogen sulfide-mediated polyamines and sugar changes are involved in hydrogen sulfide-induced drought tolerance in *Spinacia oleracea* seedlings. *Front Plant Sci* 7, 1173.
- Chen J, Wang WH, Wu FH, He EM, Liu X, Shangguan ZP, Zheng HL (2015a). Hydrogen sulfide enhances salt tolerance.

- rance through nitric oxide-mediated maintenance of ion homeostasis in barley seedling roots. *Sci Rep* **5**, 12516.
- Chen J, Wu FH, Shang YT, Wang WH, Hu WJ, Simon M, Liu X, Shangguan ZP, Zheng HL** (2015b). Hydrogen sulphide improves adaptation of *Zea mays* seedlings to iron deficiency. *J Exp Bot* **66**, 6605–6622.
- Chen J, Wu FH, Wang WH, Zheng CJ, Lin GH, Dong XJ, He JX, Pei ZM, Zheng HL** (2011). Hydrogen sulphide enhances photosynthesis through promoting chloroplast biogenesis, photosynthetic enzyme expression, and thiol redox modification in *Spinacia oleracea* seedlings. *J Exp Bot* **62**, 4481–4493.
- Chen XD, Chen Q, Zhang XM, Li RJ, Jia YJ, Ef AA, Jia AQ, Hu XW** (2016b). Hydrogen sulfide mediates nicotine biosynthesis in tobacco (*Nicotiana tabacum*) under high temperature conditions. *Plant Physiol Biochem* **104**, 174–179.
- Chen Z, Chen MS, Jiang M** (2017). Hydrogen sulfide alleviates mercury toxicity by sequestering it in roots or regulating reactive oxygen species productions in rice seedlings. *Plant Physiol Biochem* **111**, 179–192.
- Cui WT, Chen HP, Zhu KK, Jin QJ, Xie YJ, Cui J, Xia Y, Zhang J, Shen WB** (2014). Cadmium-induced hydrogen sulfide synthesis is involved in cadmium tolerance in *Medicago sativa* by reestablishment of reduced (Homo) glutathione and reactive oxygen species homeostases. *PLoS One* **9**, e109669.
- Deng YQ, Bao J, Yuan F, Liang X, Feng ZT, Wang BS** (2016). Exogenous hydrogen sulfide alleviates salt stress in wheat seedlings by decreasing Na⁺ content. *Plant Growth Regul* **79**, 391–399.
- Duan BB, Ma YH, Jiang MR, Yang F, Ni L, Lu W** (2015). Improvement of photosynthesis in rice (*Oryza sativa* L.) as a result of an increase in stomatal aperture and density by exogenous hydrogen sulfide treatment. *Plant Growth Regul* **75**, 33–44.
- Fang T, Cao ZY, Li JL, Shen WB, Huang LQ** (2014). Auxin-induced hydrogen sulfide generation is involved in lateral root formation in tomato. *Plant Physiol Biochem* **76**, 44–51.
- García-Mata C, Lamattina L** (2010). Hydrogen sulphide, a novel gasotransmitter involved in guard cell signaling. *New Phytol* **188**, 977–984.
- Hu HL, Liu D, Li PX, Shen WB** (2015). Hydrogen sulfide delays leaf yellowing of stored water spinach (*Ipomoea aquatica*) during dark-induced senescence by delaying chlorophyll breakdown, maintaining energy status and increasing antioxidative capacity. *Postharv Biol Technol* **108**, 8–20.
- Jin ZP, Shen JJ, Qiao ZJ, Yang GD, Wang R, Pei YX** (2011). Hydrogen sulfide improves drought resistance in *Arabidopsis thaliana*. *Biochem Biophys Res Commun* **414**, 481–486.
- Jin ZP, Wang ZQ, Ma QX, Sun LM, Zhang LP, Liu ZQ, Liu DM, Hao XF, Pei YX** (2017). Hydrogen sulfide mediates ion fluxes inducing stomatal closure in response to drought stress in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Soil* **419**, 141–152.
- Jin ZP, Xue SW, Luo YA, Tian BH, Fang HH, Li H, Pei YX** (2013). Hydrogen sulfide interacting with abscisic acid in stomatal regulation responses to drought stress in *Arabidopsis*. *Plant Physiol Biochem* **62**, 41–46.
- Khan MS, Haas FH, Samami AA, Gholami AM, Bauer A, Fellenberg K, Reichelt M, Hänsch R, Mendel RR, Meyer AJ, Wirtz M, Hell R** (2010). Sulfite reductase defines a newly discovered bottleneck for assimilatory sulfate reduction and is essential for growth and development in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell* **22**, 1216–1231.
- Kimura H** (2002). Hydrogen sulfide as a neuromodulator. *Mol Neurobiol* **26**, 13–19.
- Lai DW, Mao Y, Zhou H, Li F, Wu MZ, Zhang J, He ZY, Cui WT, Xie YJ** (2014). Endogenous hydrogen sulfide enhances salt tolerance by coupling the reestablishment of redox homeostasis and preventing salt-induced K⁺ loss in seedlings of *Medicago sativa*. *Plant Sci* **225**, 117–129.
- Li JS, Jia HL, Wang J, Cao QH, Wen ZC** (2014). Hydrogen sulfide is involved in maintaining ion homeostasis via regulating plasma membrane Na⁺/H⁺ antiporter system in the hydrogen peroxide-dependent manner in salt-stress *Arabidopsis thaliana* root. *Protoplasma* **251**, 899–912.
- Li ZG, Ding XJ, Du PF** (2013a). Hydrogen sulfide donor sodium hydrosulfide-improved heat tolerance in maize and involvement of proline. *J Plant Physiol* **170**, 741–747.
- Li ZG, Gong M, Liu P** (2012a). Hydrogen sulfide is a mediator in H₂O₂-induced seed germination in *Jatropha curcas*. *Acta Physiol Plant* **34**, 2207–2213.
- Li ZG, Gong M, Xie H, Yang L, Li J** (2012b). Hydrogen sulfide donor sodium hydrosulfide-induced heat tolerance in tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) suspension cultured cells and involvement of Ca²⁺ and calmodulin. *Plant Sci* **185–186**, 185–189.
- Li ZG, Xie LR, Li XJ** (2015). Hydrogen sulfide acts as a downstream signal molecule in salicylic acid-induced heat tolerance in maize (*Zea mays* L.) seedlings. *J Plant Physiol* **177**, 121–127.

- Li ZG, Yang SZ, Long WB, Yang GX, Shen ZZ** (2013b). Hydrogen sulphide may be a novel downstream signal molecule in nitric oxide-induced heat tolerance of maize (*Zea mays* L.) seedlings. *Plant Cell Environ* **36**, 1564–1572.
- Lin YT, Li MY, Cui WT, Lu W, Shen WB** (2012). Haem oxygenase-1 is involved in hydrogen sulfide-induced cucumber adventitious root formation. *J Plant Growth Regul* **31**, 519–528.
- Lisjak M, Srivastava N, Teklic T, Civale L, Lewandowski K, Wilson I, Wood ME, Whiteman M, Hancock JT** (2010). A novel hydrogen sulfide donor causes stomatal opening and reduces nitric oxide accumulation. *Plant Physiol Biochem* **48**, 931–935.
- Liu J, Hou LX, Liu GH, Liu X, Wang XC** (2011). Hydrogen sulfide induced by nitric oxide mediates ethylene-induced stomatal closure of *Arabidopsis thaliana*. *Chin Sci Bull* **56**, 3547–3553.
- Liu J, Hou ZH, Liu GH, Hou LX, Liu X** (2012). Hydrogen sulfide may function downstream of nitric oxide in ethylene-induced stomatal closure in *Vicia faba* L. *J Integr Agric* **11**, 1644–1653.
- Liu X, Chen J, Wang GH, Wang WH, Shen ZJ, Luo MR, Gao GF, Simon M, Ghoto K, Zheng HL** (2016). Hydrogen sulfide alleviates zinc toxicity by reducing zinc uptake and regulating genes expression of antioxidative enzymes and metallothioneins in roots of the cadmium/zinc hyperaccumulator *Solanum nigrum* L. *Plant Soil* **400**, 177–192.
- Müller M, De Kok LJ, Weidner W, Tausz M** (2002). Differential effects of H₂S on cytoplasmic and nuclear thiol concentrations in different tissues of *Brassica roots*. *Plant Physiol Biochem* **40**, 585–589.
- Papanatsiou M, Scuffi D, Blatt MR, García-Mata C** (2015). Hydrogen sulfide regulates inward-rectifying K⁺ channels in conjunction with stomatal closure. *Plant Physiol* **168**, 29–35.
- Papenbrock J, Riemenschneider A, Kamp A, Schulz-Vogt HN, Schmidt A** (2007). Characterization of cysteine-degrading and H₂S-releasing enzymes of higher plants from the field to the test tube and back. *Plant Biol* **9**, 582–588.
- Peng RY, Bian ZY, Zhou LN, Cheng W, Hai N, Yang CQ, Yang T, Wang XY, Wang CY** (2016). Hydrogen sulfide enhances nitric oxide-induced tolerance of hypoxia in maize (*Zea mays* L.). *Plant Cell Rep* **35**, 2325–2340.
- Qiao ZJ, Jing T, Liu ZQ, Zhang LP, Jin ZP, Liu DM, Pei YX** (2015). H₂S acting as a downstream signaling molecule of SA regulates Cd tolerance in Arabidopsis. *Plant Soil* **393**, 137–146.
- Scuffi D, Álvarez C, Laspina N, Gotor C, Lamattina L, García-Mata C** (2014). Hydrogen sulfide generated by L-cysteine desulfhydrase acts upstream of nitric oxide to modulate abscisic acid-dependent stomatal closure. *Plant Physiol* **166**, 2065–2076.
- Shan C, Liu H, Zhao L, Wang X** (2014). Effects of exogenous hydrogen sulfide on the redox states of ascorbate and glutathione in maize leaves under salt stress. *Biol Plant* **58**, 169–173.
- Shen JJ, Xing TJ, Yuan HH, Liu ZQ, Jin ZP, Zhang LP, Pei YX** (2013). Hydrogen sulfide improves drought tolerance in *Arabidopsis thaliana* by microRNA expressions. *PLoS One* **8**, e77047.
- Shi HT, Ye TT, Chan ZL** (2014). Nitric oxide-activated hydrogen sulfide is essential for cadmium stress response in bermudagrass (*Cynodon dactylon* (L.) Pers.). *Plant Physiol Biochem* **74**, 99–107.
- Shi HT, Ye TT, Han N, Bian HW, Liu XD, Chan ZL** (2015). Hydrogen sulfide regulates abiotic stress tolerance and biotic stress resistance in Arabidopsis. *J Integr Plant Biol* **57**, 628–640.
- Singh VP, Singh S, Kumar J, Prasad SM** (2015). Hydrogen sulfide alleviates toxic effects of arsenate in pea seedlings through up-regulation of the ascorbate-glutathione cycle: possible involvement of nitric oxide. *J Plant Physiol* **181**, 20–29.
- Wang BL, Shi L, Li YX, Zhang WH** (2010). Boron toxicity is alleviated by hydrogen sulfide in cucumber (*Cucumis sativus* L.) seedlings. *Planta* **231**, 1301–1309.
- Wang R** (2012). Physiological implications of hydrogen sulfide: a whiff exploration that blossomed. *Physiol Rev* **92**, 791–896.
- Wang YQ, Li L, Cui WT, Xu S, Shen WB, Wang R** (2012). Hydrogen sulfide enhances alfalfa (*Medicago sativa*) tolerance against salinity during seed germination by nitric oxide pathway. *Plant Soil* **351**, 107–119.
- Wilson LG, Bressan RA, Filner P** (1978). Light-dependent emission of hydrogen sulfide from plants. *Plant Physiol* **61**, 184–189.
- Xie YJ, Zhang C, Lai DW, Sun Y, Samma MK, Zhang J, Shen WB** (2014). Hydrogen sulfide delays GA-triggered programmed cell death in wheat aleurone layers by the modulation of glutathione homeostasis and heme oxygenase-1 expression. *J Plant Physiol* **171**, 53–62.
- Yang GD, Wu LY, Jiang B, Yang W, Qi JS, Cao K, Meng**

- QH, Mustafa AK, Mu WT, Zhang SM, Snyder SH, Wang R** (2008). H₂S as a physiologic vasorelaxant: hypertension in mice with deletion of cystathionine γ -lyase. *Science* **322**, 587–590.
- Zhang H, Hu LY, Hu KD, He YD, Wang SH, Luo JP** (2008). Hydrogen sulfide promotes wheat seed germination and alleviates oxidative damage against copper stress. *J Integr Plant Biol* **50**, 1518–1529.
- Zhang H, Hu LY, Li P, Hu KD, Jiang CX, Luo JP** (2010a). Hydrogen sulfide alleviated chromium toxicity in wheat. *Biol Plant* **54**, 743–747.
- Zhang H, Hu SL, Zhang ZJ, Hu LY, Jiang CX, Wei ZJ, Liu J, Wang HL, Jiang ST** (2011). Hydrogen sulfide acts as a regulator of flower senescence in plants. *Postharvest Biol Technol* **60**, 251–257.
- Zhang H, Jiao H, Jiang CX, Wang SH, Wei ZJ, Luo JP, Jones RL** (2010b). Hydrogen sulfide protects soybean seedlings against drought-induced oxidative stress. *Acta Physiol Plant* **32**, 849–857.
- Zhang H, Tan ZQ, Hu LY, Wang SH, Luo JP, Jones RL** (2010c). Hydrogen sulfide alleviates aluminum toxicity in germinating wheat seedlings. *J Integr Plant Biol* **52**, 556–567.
- Zhang H, Tang J, Liu XP, Wang Y, Yu W, Peng WY, Fang F, Ma DF, Wei ZJ, Hu LY** (2009a). Hydrogen sulfide promotes root organogenesis in *Ipomoea batatas*, *Salix matsudana* and *Glycine max*. *J Integr Plant Biol* **51**, 1086–1094.
- Zhang H, Ye YK, Wang SH, Luo JP, Tang J, Ma DF** (2009b). Hydrogen sulfide counteracts chlorophyll loss in sweet potato seedling leaves and alleviates oxidative damage against osmotic stress. *Plant Growth Regul* **58**, 243–250.
- Zhao JQ, Li S, Jiang TF, Liu Z, Zhang WW, Jian GL, Qi FJ** (2012). Chilling stress—the key predisposing factor for causing *Alternaria alternata* infection and leading to cotton (*Gossypium hirsutum* L.) leaf senescence. *PLoS One* **7**, e36126.

Physiological Function and Mechanism of Hydrogen Sulfide in Plants

Yuting Shang, Nina Zhang, Zhouping Shangguan, Juan Chen*

State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Northwest A & F University, Yangling 712100, China

Abstract Hydrogen sulfide (H₂S) is the third gas signaling molecule after nitric oxide (NO) and carbon monoxide (CO) and is of great importance in many physiological activities in plants. H₂S can promote plant photosynthesis, alleviate various stresses and promote plant growth and development. However, functional research of H₂S in plants is relatively scarce. This article summarizes the latest research of the physicochemical properties, main physiological functions and mechanism of H₂S and the interaction with other signaling molecules. Future prospects of H₂S signaling are discussed.

Key words hydrogen sulfide (H₂S), signal molecule, physiological function, mechanism

Shang YT, Zhang NN, Shangguan ZP, Chen J (2018). Physiological function and mechanism of hydrogen sulfide in plants. *Chin Bull Bot* **53**, 565–574.

* Author for correspondence. E-mail: chenjuan@nwsuaf.edu.cn

(责任编辑: 朱亚娜)