



植物中心碳代谢途径参与生长发育及逆境胁迫响应的研究进展

董文科 张玉娟 马晖玲

Research advances in the role of central carbon metabolic pathways in plant growth, development and stress responses

DONG Wenke, ZHANG Yujuan, MA Huiling

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2024-0356>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

牧草microRNA研究现状及展望

Research progress and prospects of microRNAs in forage crops

草业科学. 2024, 41(12): 2984 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2024-0206>

盐碱胁迫下燕麦叶片代谢组差异分析

Differential analysis of oat leaf metabolism under salt and alkali stress

草业科学. 2023, 40(10): 2607 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2022-1001>

不同氮处理和弱光下高羊茅生长及其碳氮代谢特征

Effects of different nitrogen treatments on the growth and carbon-nitrogen metabolism of tall fescue under low-light stress

草业科学. 2022, 39(1): 96 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2021-0302>

入侵杂草喜旱莲子草WRKY转录因子家族鉴定及其除草剂胁迫表达特征

Identification of WRKY transcription factor family and herbicide stress expression characteristics of the exotic weed *Alternanthera philoxeroides*

草业科学. 2024, 41(11): 2517 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2023-0338>

转录组及代谢组联合解析胡麻根部对盐胁迫的响应机制

Conjoint transcriptome and metabolome analysis of the response mechanism of flax root to salt stress

草业科学. 2022, 39(6): 1151 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2021-0529>

不同退化程度高寒草甸生态系统碳通量

Dynamics of carbon flux of alpine meadows along a degradation gradient

草业科学. 2022, 39(9): 1733 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2021-0676>



关注微信公众号，获得更多资讯信息

DOI: 10.11829/j.issn.1001-0629.2024-0356

董文科, 张玉娟, 马晖玲. 植物中心碳代谢途径参与生长发育及逆境胁迫响应的研究进展. 草业科学, 2025, 42(7): 1709-1720.
DONG W K, ZHANG Y J, MA H L. Research advances in the role of central carbon metabolic pathways in plant growth, development and stress responses. Pratacultural Science, 2025, 42(7): 1709-1720.

植物中心碳代谢途径参与生长发育及 逆境胁迫响应的研究进展

董文科, 张玉娟, 马晖玲

(甘肃农业大学草业学院 / 草业生态系统教育部重点实验室 / 甘肃省草业工程实验室 /
中-美草地畜牧业可持续发展研究中心 / 农业农村部饲草种质创新与新品种选育重点实验室, 甘肃 兰州 730070)

摘要: 中心碳代谢途径是广泛存在于植物中的一种糖代谢途径, 由糖酵解、三羧酸循环和磷酸戊糖途径共同组成, 主要参与调控植物呼吸作用中碳水化合物的分解代谢过程, 在植物的生长发育和应对逆境胁迫时发挥着重要作用。本文综述了中心碳代谢途径参与调控植物生长发育和逆境胁迫响应的功能, 重点阐述了中心碳代谢介导的抗逆响应机制, 包括温度、水分、离子等非生物胁迫和病原菌、虫害等生物胁迫, 讨论了中心碳代谢途径在植物分子生物育种和新型绿色农业技术开发中的应用潜力。深入开展植物中心碳代谢途径的研究具有重要的科学意义和应用前景, 可以为植物抗逆研究提供新的思路 and 方向。

关键词: 碳通量; 糖酵解; 三羧酸循环; 磷酸戊糖; 胁迫响应

文献标识码: A 文章编号: 1001-0629(2025)07-1709-12

Research advances in the role of central carbon metabolic pathways in plant growth, development and stress responses

DONG Wenke, ZHANG Yujuan, MA Huiling

(College of Pratacultural Science, Gansu Agricultural University / Key Laboratory of Grassland Ecosystem, Ministry of Education / Pratacultural Engineering Laboratory of Gansu Province / Sino-U.S. Center for Grassland Ecosystem Sustainability / Key Laboratory of Forage Gerplasm Innovation and Variety Breeding of the Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Lanzhou 730070, Gansu, China)

Abstract: The central carbon metabolic pathway is a sugar metabolic pathway widely present in plants and consists of glycolysis, the tricarboxylic acid (TCA) cycle, and the pentose phosphate pathway. It primarily regulates the catabolic process of carbohydrates during plant respiration and plays a crucial role in plant growth, development, and stress responses. This study reviews the functions of the central carbon metabolic pathway in regulating plant growth, development, and stress responses, focusing on the stress resistance mechanisms mediated by this pathway, including abiotic stresses such as temperature, water, and ion stresses, as well as biotic stresses such as pathogens and insect pests. In addition, the application potential of the central carbon metabolic pathway in plant molecular breeding and development of novel green agricultural technologies is discussed. In-depth research on the central carbon metabolic pathways in plants holds significant scientific and practical implications, providing new insights and directions for studies on plant stress resistance.

Keywords: carbon flux; glycolysis; tricarboxylic acid cycle; pentose phosphate pathway; stress response

Corresponding author: DONG Wenke E-mail: dongwk2021@163.com

收稿日期: 2024-06-07 接受日期: 2025-03-07

基金项目: 国家自然科学基金项目 (32201457); 草业生态系统教育部重点实验室 (甘肃农业大学) 开放课题项目 (KLGE202210)

通信作者: 董文科 (1990-), 男, 甘肃金昌人, 副教授, 博士, 研究方向为草类植物种质资源及育种。E-mail: dongwk2021@163.com

碳水化合物包括蔗糖、果糖、葡萄糖和海藻糖等可溶性糖类物质,即作为碳源、能源和结构物质在植物细胞渗透调节、活性氧的清除、稳定生物膜及生物大分子等功能发挥其直接作用,又作为信号分子整合到植物激素、营养物质及下游转导信号等的合成发挥其间接作用^[1]。高等植物中碳水化合物作为光合作用的产物和呼吸作用的底物,不仅为植物细胞提供碳骨架,也为植物的生长发育提供能量和营养,同时在抵御逆境胁迫中发挥重要作用^[2]。中心碳代谢途径是由糖酵解途径 (glycolytic pathway, EMP)、三羧酸循环 (tricarboxylic acid cycle, TCA) 和磷酸戊糖途径 (pentose phosphate pathway, PPP) 共同构成,广泛存在于植物呼吸作用中用于分解转化碳水化合物的能量代谢过程,是植物呼吸作用的中心,并与蛋白质代谢、脂质代谢、核酸代谢、有机酸代谢及次生物质代谢等途径连接作用于植物的整个生命活动过程^[3]。

多数研究表明,当逆境胁迫发生时,中心碳代谢途径会通过调节碳水化合物进入各代谢途径碳通量的控制来调节渗透物质含量平衡细胞内外的渗透稳态,促进三磷酸腺苷 (adenosine triphosphate, ATP) 和还原型辅酶 II (nicotinamide adenine dinucleotide phosphate, NADPH) 等能量产生,控制气孔闭合和活性氧 (reactive oxygen species, ROS) 产生以及促使抗性基因表达及蛋白质合成等多种作用形式提高植物对逆境的抵御能力^[4-7]。近期,Olmedo 等^[8]利用蛋白组学和代谢组学整合分析经细胞分裂素 [N-(2-chloro-4-pyridyl)-N'-phenylurea, CPPU] 处理后的葡萄 (*Vitis vinifera*) 果实与中心碳代谢相关途径,发现 CPPU 处理的葡萄果实中 EMP 酶和 TCA 循环酶的丰度增加,同时相关物质和碳水化合物在各代谢途径之间也存在差异。因此,基于中心碳代谢途径在植物中的最新研究进展,进一步探讨中心碳代谢途径在植物生长发育过程中的作用及其在响应温度、水分、离子等非生物胁迫和生物胁迫中的调控机理,以期为今后的理论研究提供新的思路和方向。

1 植物中心碳代谢途径概述

植物通过光合作用将大气中的 CO₂ 转化为能够吸收利用的碳水化合物,同时通过呼吸作用将碳水化合物特异化为 CO₂ 完成碳在植物体内的循环利用过程,且在经 EMP、TCA 循环、PPP 以及乙醛

酸循环 (glyoxylic acid cycle, GAC) 等呼吸途径时释放能量,为植物体内有机物质的合成提供中间产物和还原力^[9-10]。作为呼吸作用的代谢底物,碳水化合物又与激素、环境和其他代谢途径紧密相连,并通过储存和营养再动员来协调植物组织中的细胞生长,从而推动植物的发育^[11];此外,在植物中,碳水化合物会作为细胞代谢的信号分子和主要调控因子,通过感知胞内外浓度梯度的变化从而控制其他有机物质的输出和储存^[12],又作为糖信号调控胞内外渗透势、膨压和氧化还原势,并调控相关酶的活性和基因表达^[13];因此,植物的生长发育很大程度上取决于其对光合作用合成碳水化合物的利用能力^[14]。

EMP、TCA 循环以及 PPP 在植物呼吸过程中对碳水化合物的代谢分解至关重要^[10]。植物经光合作用产生的碳水化合物通过 EMP 途径生成终产物丙酮酸 (pyruvate, Pyr), Pyr 通过线粒体内膜上的转运体进入线粒体后在丙酮酸脱氢酶复合体 (pyruvate dehydrogenase complex, PDC) 和苹果酸脱氢酶 (malate dehydrogenase, MDH) 的协同作用下^[15],为 TCA 循环提供了碳骨架^[16];同时,TCA 循环中的苹果酸可以在 MDH 和 NAD-苹果酸酶 (malic enzyme, NAD-ME) 的作用下氧化为草酰乙酸 (oxaloacetic acid, OAA),完成 TCA 循环^[17];EMP 和 TCA 循环的中间产物或终产物又可以进入 PPP,通过相应的磷酸脱氢酶发生磷酸化反应使得碳水化合物分子分解成更小的亚组分,从而合成其他有机物质,如草酸、糖苷和有机酸等 (图 1)。其次,经这 3 个途径产生的 NADH (NADPH) 又与氧化磷酸化过程相偶联,产生大量的 ATP,供有机体利用。因此,通过 Pyr 为主要连接底物的 EMP 与 TCA 循环以及 PPP 共同构成的中心碳代谢途径 (central carbon metabolism pathway, CCM),也被称为能量代谢,为生物体所需能量提供主要来源,并为其他代谢提供前体物质,维持着植物最基本的生命活动,同时,在植物响应盐胁迫、低温胁迫和干旱胁迫等逆境胁迫中发挥着重要作用^[18]。

2 植物中心碳代谢途径在生长发育及逆境胁迫响应中的作用

2.1 在生长发育中的作用

中心碳代谢途径作为植物能量的来源中心,通

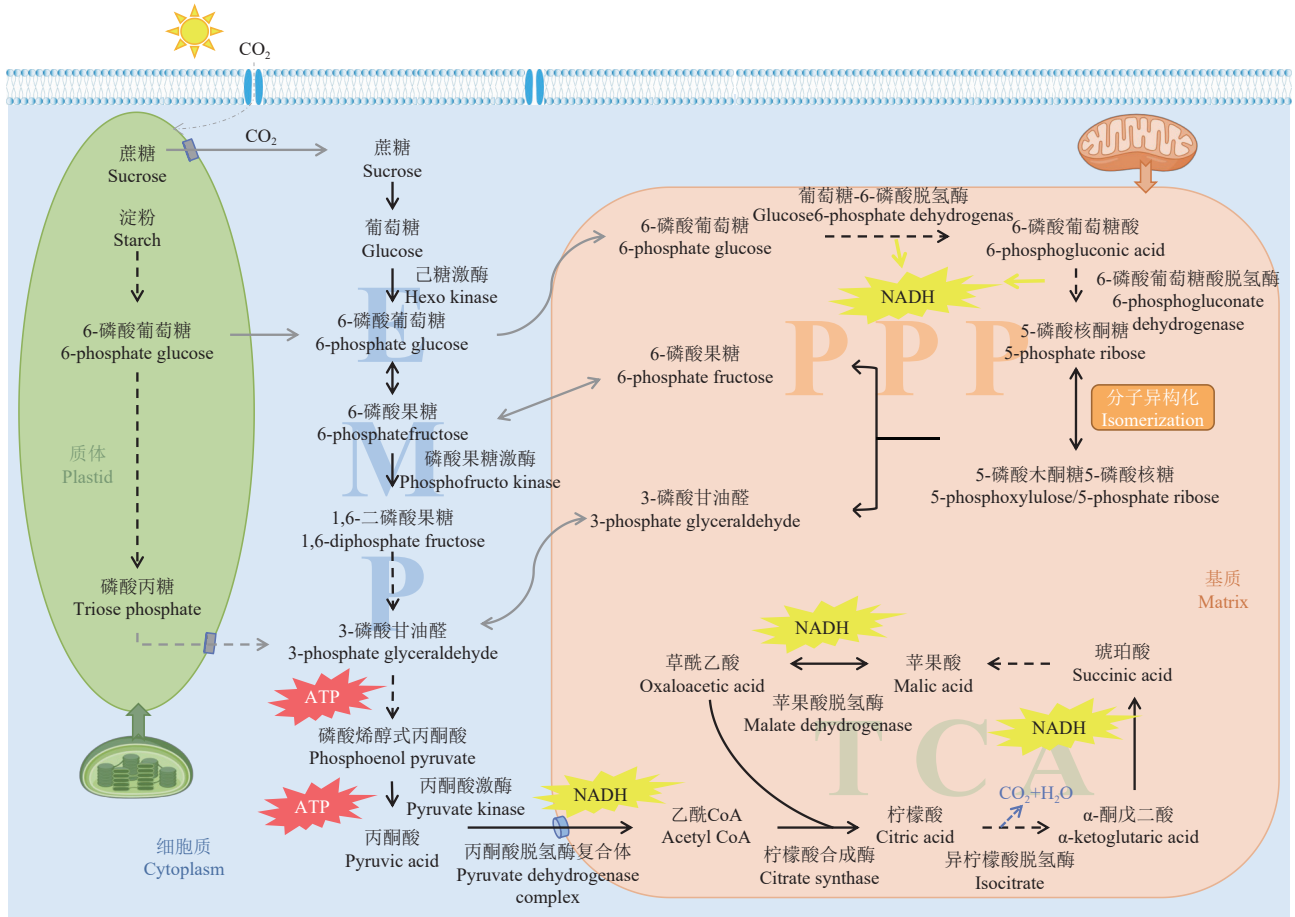


图 1 中心碳代谢途径示意图

Figure 1 Schematic diagram of the central carbon metabolic pathway

通过对碳水化合物的分解和转化为植物从胚胎的发生到衰老提供营养物质, 在维持植物的整体结构和生长发育中发挥重要作用, 并与蛋白质、次生代谢物质、脂质及核酸等多种物质发生交联进而响应植物的生长发育和逆境胁迫^[19-20]。中心碳代谢途径还可有效控制进出植物细胞的碳通量。有研究发现在植物早期生长发育的氧化应激反应中 EMP 和 TCA 循环相关酶翻译后的氧化还原修饰有利于提高 PPP 所需的碳通量, 从而产生应对 ROS 增加所必需的 NADPH^[4]。此外, 该途径还通过改变脂肪酸合成所需的前体物质和能量, 从而改变脂质代谢影响植物组织或种子中油脂的积累^[4]; Graham 等^[21]研究发现, 中心碳代谢途径与碳水化合物的分解、GAC 循环关键酶苹果酸合成酶 (malate synthase, MS) 和异柠檬酸裂合酶 (isocitrate lyase, ICL) 密切相关, 并作为细胞内代谢反应或特定发育的信号调节 GAC 循环, 从而影响植物种子萌发后生长早期脂质的储备; 该研究团队还发现, 植物通过对线粒体和细胞

质 EMP 相关酶的分配从而防止由细胞质中产生的 EMP 中间体在相关酶的竞争过程中退出, 又保护线粒体产生额外的 Pyr 来进行呼吸作用并顺利连接其他两个途径, 从而达到既响应植物呼吸需求又为其他代谢提供底物的动态平衡^[22]。因此, 由 EMP、TCA 循环和 PPP 构成的中心碳代谢途径自身也通过互相辅助、互相牵制控制植物的生长发育。

2.2 在响应非生物胁迫中的作用

2.2.1 温度胁迫

因全球气候变化导致的极端温度严重影响植物细胞膜的流动性、抗氧化酶活性、植物组织多种蛋白质和次级代谢物的合成并改变激素信号的传导从而造成细胞损伤阻碍植物发育甚至导致其死亡^[23]。植物通过调整中心碳代谢途径的运转效率和对碳水化合物的分解速率提高对低温胁迫的耐受能力; 比如: 玉米 (*Zea mays*) 在低温胁迫前期会促进种胚中心碳代谢途径关键酶活性, Pyr 含量的上升并提

高对碳水化合物的分解速率从而保证了低温胁迫下物质代谢和能量的产生^[24]; Dong 等^[7] 研究同样发现低温胁迫下耐寒品种‘青海扁茎早熟禾’(*Poa pratensis* var. *anceps* Qinghai) 叶片 EMP 关键酶活性及对应的编码基因 *PpHK*、*PpPFK* 和 *PpGADPH* 等相对表达量的上调使得 Pyr 含量显著上升。Pyr 含量的上升不仅促进了 EMP 的运转效率, 又为 PPP 和 TCA 循环提供底物且促进 TCA 循环中的关键酶活性的增加和相关基因 *PpMDH*、*PpSDH* 和 *PpIDH* 等的上调表达, 从而提高 TCA 循环下游途径中柠檬酸、苹果酸和琥珀酸的含量, 增强了植物对低温的抗性^[7]。此外, 中心碳代谢途径与植物能量和脂质的积累及抗冻蛋白的合成密切相关。低温锻炼时, 植物 PPP 效率的提高会增加供还原性生物合成需要的 NADPH 和 ATP 的含量从而为氨基酸和脂肪酸合成提供原料和电子供体, 进而促进抗冻性相关蛋白和脂质的合成增强植株对低温的适应能力^[25]。

高温胁迫通常会率先影响植物的光合作用和呼吸作用, 且光合作用可能对高温更加敏感^[26]。植物对光合作用和呼吸作用反应的差异会导致碳水化合物在光合碳固定中合成的量与呼吸作用分解代谢的量之间供需失衡, 而以蔗糖为主要底物的中心碳代谢途径会对有限的碳水化合物进行再分配并提高利用效率^[27]。水稻 (*Oryza sativa*) 在高温胁迫引起的籽粒重量下降很可能是由于高温对中心碳代谢途径的抑制和高温环境下水稻对碳水化合物利用的损害^[28]; 而李光彦^[29] 研究中心碳代谢途径与水稻应对高温热害响应之间的关系发现, 一定的高温环境下蔗糖转化酶活性的提高诱导水稻颖花的能量代谢, 并促进花粉管伸长, 平衡能量的产生和消耗, 维持水稻在高温胁迫下的生长。综上, 植物能够借助调整中心碳代谢途径的运转效率以及碳水化合物的分解速率来提升对温度胁迫的耐受能力。

2.2.2 水分胁迫

干旱胁迫通过影响植物的光合作用、呼吸作用、根系离子吸收、养分的代谢及抗氧化系统等生理生化过程对植物生长产生负面影响, 反之植物也通过适应性调节反应抵御干旱胁迫^[30]。干旱胁迫下植物的保绿能力与碳水化合物的积累密切相关。Tovignan 等^[31] 研究发现耐旱性较强的高粱 (*Sorghum bicolor*) 品种在开花后会优先积累茎部的碳水化合

物且会使茎部保持绿色利于光合作用的发生和渗透调节, 而耐旱性弱的品种会调动茎部的碳水化合物到穗部进行籽粒灌浆且表现出低的保绿能力。另外, 碳水化合物可作为植物信号物质在干旱胁迫下调节中心碳代谢途径影响植物细胞内外的渗透势。吴晓菲^[5] 利用代谢组学对玉米响应干旱胁迫的代谢机理进行分析发现, 干旱胁迫影响光合作用的碳同化过程及呼吸作用中 TCA 循环和 EMP 等途径物质含量的变化, 从而影响碳水化合物的合成与分解。碳水化合物的合成与分解又与植物细胞的渗透势密切相关, 而渗透势的改变又造成植物细胞内外水势的差异, 从而影响在干旱胁迫下气孔的开闭等活动。此外, 有研究发现, 在干旱胁迫下 EMP 的关键酶 PFK 会作为植物中心碳代谢途径的碳流率限制酶并参与到氨基酸的生物合成从而提高植物的抗旱能力^[32]。有趣的是, 参与 EMP 和 TCA 循环的关键基因 *CsPK*、*CsHK*、*CsIDH* 和 *CsSCS* 等在重度干旱胁迫的茶叶 (*Camellia sinensis*) 中均显著上调, 在为抵御干旱胁迫提供能量和代谢底物的同时, 还会使 EMP 的上游“淀粉和蔗糖代谢”合成途径相关基因的上调表达和降解途径相关基因的下调表达, 从而促进干旱胁迫下植物碳水化合物由代谢向贮藏的转变以完成在干旱胁迫造成伤害前能量和物质的储存^[33]。除此之外, 中心碳代谢还通过调控气孔的闭合进而响应干旱胁迫; EMP 中丙酮酸载体的编码基因 *AtMPC1* 可以通过增加拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 中 Pyr 含量从而负调控保卫细胞脱落酸 (ABA) 信号的传导, 进而诱导保卫细胞的气孔闭合并激活了慢型阴离子通道, 同时, Pyr 含量的增加还可以调节保卫细胞中的 ROS 浓度以响应干旱胁迫^[6]。

水淹胁迫是普遍存在的一种环境胁迫, 是继干旱胁迫之后又一对植物生长发育、地理分布和产量有重要影响的自然灾害^[34]。水淹环境下, 土壤含氧量下降, 导致根系缺氧, 植物正常生理活动受到影响, 水分和矿质元素吸收受阻, 有毒次级代谢产物增加^[35]。植物在水淹环境下, 机体供氧不足, 会启动无氧呼吸, 产生 ATP 和 NAD⁺ 的能力严重下降^[36-37]。为减轻低氧胁迫的伤害, 植物会调控中心碳代谢途径 (EMP、PPP 和 TCA 循环) 以产生更多的能量供植物正常生长发育^[34]。秦嗣军等^[38] 研究发现水淹胁迫导致东北山樱 (*Cerasus sachalinensis*) 根系呼吸代谢

受阻, TCA 循环中 MDH、异柠檬酸脱氢酶 (isocitrate, IDH) 和琥珀酸脱氢酶 (succinate dehydrogenase, SDH) 活性下降, 而诱导 PPP 途径的关键酶葡萄糖-6-磷酸脱氢酶 (glucose 6-phosphatedehydrogenase, G-6-PDH) 活性升高, 使呼吸途径由 TCA 循环为主转为 PPP 途径为主, 调整呼吸底物的消耗和中间产物的积累, 最终形成耐水淹的生理机制。周勃等^[39]对不同耐淹性牡丹 (*Paeonia suffruticosa*) 品种在根际低氧胁迫下呼吸代谢应答差异进行分析发现, 低氧胁迫使牡丹植株 MDH、IDH 和 SDH 活性显著下降, 且不耐淹品种的下降幅度大于耐淹品种; 同时, 低氧胁迫均可诱导两个品种 G-6-PDH 活性的升高, 以催化 PPP 途径产生更多的代谢中间产物和 NADPH, 为蛋白质、脂肪酸、固醇等物质的合成提供底物, 并提高线粒体中 ATP 的还原力, 以增强对根际低氧胁迫的耐受性。综合来看, 植物遭受水淹胁迫时, 其呼吸途径仍以 EMP 途径进入 TCA 循环途径为主^[40-41], 但 PPP 途径所占比例随胁迫的持续逐渐增大^[38]。

2.2.3 离子胁迫

盐碱胁迫主要通过限制植物对水分和矿物质的吸收, 并通过离子毒害作用产生离子失衡诱导渗透胁迫的发生, 从而阻止植物的细胞分裂和增殖导致植物生长发育受损^[42]。虽然盐胁迫和碱胁迫都是对植物的渗透调节、离子平衡和抗氧化过程等产生影响, 但植物的中心碳代谢途径对两种胁迫的响应不尽相同; 李俊伟^[43]研究发现在燕麦 (*Avena sativa*) 中相比碱胁迫响应盐胁迫的代谢路径类型更丰富, 但 TCA 循环中的有机酸代谢物仅在碱胁迫处理下特异性积累, 且中心碳代谢途径中的差异表达基因在碱胁迫下显著富集, 反之盐胁迫下 EMP 差异基因表达量较低; 其原因可能是在高 pH 环境下更容易使植物细胞 Na^+ 积累造成毒害作用, Na^+ 毒害通过对光合器官的破坏影响卡尔文循环, 从而严重抑制 EMP, 并使得 TCA 循环也受到影响^[44]。不过, 陈晓晶^[45]通过研究燕麦对盐胁迫的响应时发现, 盐胁迫下燕麦根系总呼吸速率会有所降低, 但是却提高了耐盐品种中 EMP 和 PPP 的速率; 该团队还通过对不同燕麦品种的各个生育时期的呼吸代谢途径进行研究发现在生育前期耐盐品种会提高 EMP 与 TCA 循环途径向 PPP 的转化, 增强对盐胁迫的适应性^[46]。除此之外, 中心碳代谢途径内的编码基因也

被证实高度响应到缓解盐胁迫带来的伤害, 董柳柳^[47]通过构建水稻 PFK 的 *FLN2* 基因的 CRISPR/Cas9 敲除株系, 发现敲除株系对盐胁迫更加敏感, 且通过影响 Rubisco 酶的活性、与蔗糖合成代谢相关酶基因的表达量及调节磷酸烯醇式丙酮酸 (phosphoenolpyruvate, PEP) 依赖的质体基因的表达等调控水稻的耐盐性。

随着工业发展等人为活动的增加, 重金属造成的环境污染在世界范围内日益严重, 一定程度的重金属污染会阻碍植物的形态发育及生理生化功能, 并造成其他破坏性影响, 如: 致使细胞蛋白质变性、诱发 ROS 的过量产生及氧化应激反应等^[48]。相关报道指出, 植物糖类物质及糖代谢相关过程在遭遇重金属胁迫时能够通过缓解蛋白质变性和氧化胁迫等反应从而达到提高抵抗胁迫能力的效果^[49]。同样, 大量研究也证实了中心碳代谢途径对植物应答重金属胁迫发挥的积极作用; 如: 一定浓度的铅 (Pb) 和锌 (Zn) 胁迫均会使得蓖麻 (*Ricinus communis*) 叶片碳水化合物含量上升和 EMP 富集, 并且这些反应会通过影响开花时间、花序长和雌花率以抵御金属离子的胁迫^[50]; 高浓度的镉 (Cd) 胁迫下水稻还是通过提高碳水化合物含量及 EMP 和 TCA 循环的正向调控以抵御 Cd 毒害造成的氧化损伤^[51]。另外, 中心碳代谢过程还影响下游物质的积累过程。王晶晶^[52]利用气相色谱-质谱联用仪 (GC-MS) 对青梗菜 (*Brassica rapa*) 叶片和根系在铬 (Cr) 胁迫下代谢产物进行测定发现, 低浓度的 Cr 胁迫在使中心碳代谢途径关键物质增加的同时还促使有机酸和氨基酸物质的积累进而缓解了植物在胁迫下受到的伤害。除此之外, 中心碳代谢的各个途径中均有关键基因被挖掘和证实与植物应答重金属胁迫有关; 李萍^[53]利用 qRT-PCR 技术研究水稻在锰 (Mn) 胁迫后中心碳代谢途径相关基因的表达量发现, EMP 中 PK 基因 *AK103375* 表达量显著增加从而促进 CO_2 的固定过程降低了 Mn 毒害; Yang 等^[54]研究发现调控甘蔗 (*Saharum officinarum*) PPP 中 G6PDH 的关键基因 *ScG6PDH* 在 Cd 胁迫显著上调说明该基因参与甘蔗对重金属胁迫的响应; Liu 等^[55]也发现拟南芥线粒体丙酮酸载体蛋白 AtMPCs 通过调控 Pyr 含量的积累并促使乙酰 CoA 的合成从而维持 TCA 循环以提高对 Cd 耐受性。

2.2.4 其他胁迫

除上述胁迫外,植物中心碳代谢途径还参与其他非生物胁迫响应,例如营养胁迫^[55-57]、UV-B 辐射胁迫^[58-59]、遮阴胁迫^[60-61]和除草剂胁迫^[62]等。Liu 等^[55]对低氮胁迫下 2 种生态型野大豆 (*Glycine soja*) 幼苗代谢组学进行分析发现 EMP 代谢均显著增强,并且在耐贫瘠型野大豆中增幅明显;同时,耐贫瘠型野大豆可提供 TCA 循环效率,为氮吸收提供更多能量和中间产物。叶芝兰^[56]利用小 RNA 以及降解组分析不同耐受性大麦 (*Hordeum vulgare*) 响应低钾胁迫的 microRNAs 及其靶标,结果发现西藏野生大麦 XZ153 (耐低钾型)可能通过这 3 个 miRNA (miR164c、miR169h 和 miR395a) 及其靶标 MDH 和 2-氧戊二酸脱氢酶 (2-Oxoglutarate dehydrogenase, 2-OGDH) 的活性,以维持较高的 TCA 循环效率,为植物代谢提供能量;同时,该研究还鉴定到一个受 bdi-miR164c 抑制的丙酮酸激酶 (pyruvate kinase, PK) 同工酶 A,在低钾胁迫下,‘浙大 9 号’大麦 (低钾敏感型) 中的 bdi-miR164c 被上调表达,而在 XZ153 中无显著变化,这可能导致‘浙大 9 号’中 PK 活性降低,抑制了 EMP 过程中 Pyr 的合成。耐低磷水稻‘中早 18’在低磷胁迫初期可通过加强 EMP 途径为根系的生长提供物质基础和能量,同时提高 TCA 循环效率以产生更多有机酸分泌到土壤中活化难溶性磷,以利于根系的吸收;此外,低磷胁迫后期‘中早 18’水稻中磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶 (phosphoenolpyruvate carboxykinase, PEPC) 上调表达也为 TCA 循环提供了充足的碳源^[57]。UV-B 辐射胁迫对植物生长及生理代谢有显著影响。在低强度 UV-B 条件下,水稻调控碳在蔗糖与淀粉间的分配,同时参与 EMP 途径的关键酶蛋白含量显著下降,EMP 途径受到抑制^[58]。渠靖明^[59]研究发现,增强 UV-B 辐射后小麦 (*Triticum aestivum*) 幼苗 EMP 途径关键酶甘油醛-3-磷酸脱氢酶 (glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase, GAPDH) 表达量下调,而在 He-Ne 激光辐射处理后该酶表达量上调,由此说明 GAPDH 在小麦响应 UV-B 辐射胁迫及 He-Ne 激光修复过程中的 EMP 途径密切相关。遮阴胁迫对于植物中心碳代谢途径影响较大,例如遮阴处理下樱桃 (*Cerasus pseudocerasus*) 幼芽 EMP 途径效率下降, TCA 循环变化较小,而 PPP 途径效率上升,且双层遮阴处理的变化显著强

于单层遮阴处理^[60]。此外,李沪波^[61]对一个低弱光耐受性 *RGAI* 基因水稻突变体 (d1) 及其野生型 (WT) 和过表达株系进行遮阴胁迫时发现, d1 和 WT 的糖异生途径均不同程度上调,导致 EMP 途径被抑制,并且 d1 的糖异生途径上调幅度大于 WT,被遮阴大幅抑制的 EMP 途径显著影响了 d1 的能量转化,降低了 d1 和 WT 的弱光耐受性。孙冲冲^[62]在对拟南芥受除草剂咪唑乙烟酸胁迫后光合作用环式电子传递链进行研究,发现咪唑乙烟酸对拟南芥突变体 *pgr5* (*PGR5* 途径缺失) 光合作用破坏较为严重, *pgr5* 突变体 EMP 途径相关蛋白被显著上调,以缓解体内 ATP 不足的问题;而 TCA 循环相关酶的表达量在 *pnsB3* 突变体 (*NDH* 途径缺失) 中被上调表达,表明咪唑乙烟酸能通过刺激 TCA 循环来产生更多的有机酸以应对这种胁迫。以上这些研究表明,中心碳代谢途径在植物响应其他非生物胁迫时也起到了至关重要的作用。

2.3 在响应生物胁迫中的作用

2.3.1 病原菌胁迫

植物病原菌是造成其生长发育受损的主要生物胁迫之一,当病原体进入时植物细胞会通过识别受体 (pattern recognition receptors, PRR) 感知与病原体相关的模式信号从而诱导植物体内的免疫反应^[63]。这些模式信号主要包括微生物相关分子模式 (microbe-associated molecular patterns, MAMP)、病原体相关分子模式 (pathogen-associated molecular patterns, PAMP) 和宿主产生的损伤相关分子模式 (damage-associated molecular patterns, DAMP), 碳水化合物不仅是植物主要的能量来源和其他有机物合成的基质,还作为 MAMP 或 DAMP 感知病原体并促使下游代谢反应的发生增强植物的防御能力^[64]。中心碳代谢途径作为联络碳水化合物代谢的桥梁在植物应答病原体的免疫机制中发挥关键而高效的作用。相关报道指出,在使用病原体或病原体衍生的诱发剂处理植物后,EMP、PPP、TCA 循环以及线粒体电子传递和 ATP 生物合成相关途径的转录本均会上调表达,并作为初级代谢途径抵御病原体的入侵^[65];此外,当植物内生真菌与植物细胞竞争碳水化合物时,真菌和植物细胞内的中心碳代谢途径均会被调节并分泌相应酶活性的信号以完成二者的生长发育^[66]。更有研究发现,感病植株的中心

碳代谢途径存在差异蛋白的显著富集,这些富集的差异蛋白通过调节被病原菌感染的植株的能量代谢和 ROS 的产生,启动寄主对病原菌感染的抗性^[67]。Scharte 等^[68]的研究发现烟草疫霉菌 (*Phytophthora nicotianae*) 在入侵烟草 (*Nicotiana tabacum*) 叶片的初期感染部位的光合诱导能力受到刺激后产生大量碳水化合物并且促使 PPP 的代谢水平增加,从而产生较多的 NADPH 为防御相关的质外体 ROS 的合成提供底物;因此,中心碳代谢途径对植物应答病原菌的响应可能是质外体 ROS 的产生引起过敏细胞的死亡,但与未感染的细胞保持密切分离且继续通过细胞壁完成碳水化合物在细胞间的快速交换抵御病原体侵入其他细胞。另外,中心碳代谢途径应答生物胁迫的相关基因也被挖掘;Xiong 等^[69]通过对拟南芥 PPP 中 6-磷酸葡萄糖酸内酯的编码基因 *PGL3* 分别进行敲除和转基因,发现缺乏该基因时不仅会抑制拟南芥的生长改变细胞的氧化还原状态而且会影响中心碳代谢途径中 NADPH 的产生从而降低对病原菌的抵御,但含 *PGL3* 基因的转化植株则恰好相反。

2.3.2 虫害胁迫

植物对植食性昆虫的防御主要分为直接防御和间接防御,直接防御又可分为:1)产生有毒次生代谢物直接杀死昆虫;2)产生防御蛋白降低昆虫消化能力;3)改变本身营养品质使昆虫无法获得足够的营养^[70]。而直接防御过程与中心碳代谢途径密切相关。‘YHY15’抗褐飞虱水稻被褐飞虱 (*Nilaparvata lugens*) 取食后葡萄糖和果糖含量下降,并促进了‘YHY15’的 EMP 途径,而增强的 EMP 途径为莽草酸途径提供大量起始底物 PEP,说明‘YHY15’的抗性可能依赖于糖酵解—莽草酸途径合成次生代谢产物^[71]。潘羽^[72]通过串联质谱标签技术结合 LC-MS/MS 技术对暗黑鳃金龟 (*Holotrichia parallela*) 幼虫取食玉米根系前后的差异蛋白质组学进行分析发现,差异积累蛋白主要聚类在 EMP 途径、PPP 途径、果糖和甘露糖代谢等糖类与能量代谢途径,其中 EMP 途径中的关键酶如 PK、磷酸甘油激酶 (phosphoglycerate kinase, PGK) 和果糖-1,6-二磷酸醛缩酶 (fructose 1,6-bisphosphate aldolase, FDA) 的积累量显著上调,而对应的根系中葡萄糖含量也呈下降趋势,这也暗示玉米根系可通过调节能量代谢改变

营养品质来影响害虫的取食。Hu 等^[73]研究发现,根结线虫 (*Meloidogyne* spp.) 侵染可以使拟南芥根系中 PPP 途径关键酶 G6PDH 酶活性升高,而 G6PDH 功能缺失突变体 *g6pd5/6* 根系内的 G6PDH 酶活性下降明显,同时其 ROS 水平、防御相关基因 PRs 及转录因子 WRKYs 的表达量明显低于对照材料,表现出对根结线虫更敏感。以上研究也证明,依赖 G6PDH 的 PPP 途径能够激活 ROS 信号,并且在调节拟南芥对根结线虫的防御反应中发挥着关键作用。

3 展望

植物光合作用通过碳同化过程将 CO₂ 进行固定生成碳水化合物,呼吸作用又通过中心碳代谢途径将碳水化合物进行分解和再分配,同时释放出能量用于植物的生命活动。前人的研究已经发现,中心碳代谢途径参与植物的种子萌发、籽粒灌浆、能量储备和其他代谢途径前体物质的形成等过程,以及其在逆境胁迫下通过植物渗透稳态的平衡、有机酸的积累、ROS 的调控和抗性基因和蛋白质的表达与合成等增强植物对逆境的耐受程度 (图 2)。然而,中心碳代谢由 EMP、TCA 循环和 PPP 3 个途径共同组成,因此,基于前人研究基础上,如何对逆境胁迫下的中心碳代谢调控网络的交互作用进行系统性研究?现阶段,大多数关于中心碳代谢相关途径的研究是与上游的碳同化过程相关联,那么,中心碳代谢途径如何激发下游的抗性信号的表达和转导?植物以碳水化合物为主要的能源物质,寄生于植物的病原体也会以寄主体内的糖类为能量来源,因此,中心碳代谢途径在分解代谢碳水化合物时是否会对病原体所需糖类物质的含量产生影响,在侵染期间的不同生育时期植物又是如何分配碳水化合物呢,以及植物在应答其他胁迫时碳水化合物如何进行分配?

在今后植物中心碳代谢途径的研究中,可以从以下几个方面开展:1)借助多组学技术(如基因组学、转录组学、蛋白质组学、代谢组学、脂质组学以及糖组学等)的深度融合,精度分析中心碳代谢途径的调控网络,揭示不同植物物种、不同生育阶段以及不同胁迫环境下中心碳代谢途径中各代谢物、酶和基因之间的互作关系及其动态变化规律。2)通过基因编辑、转基因等技术对中心碳代谢途径中特

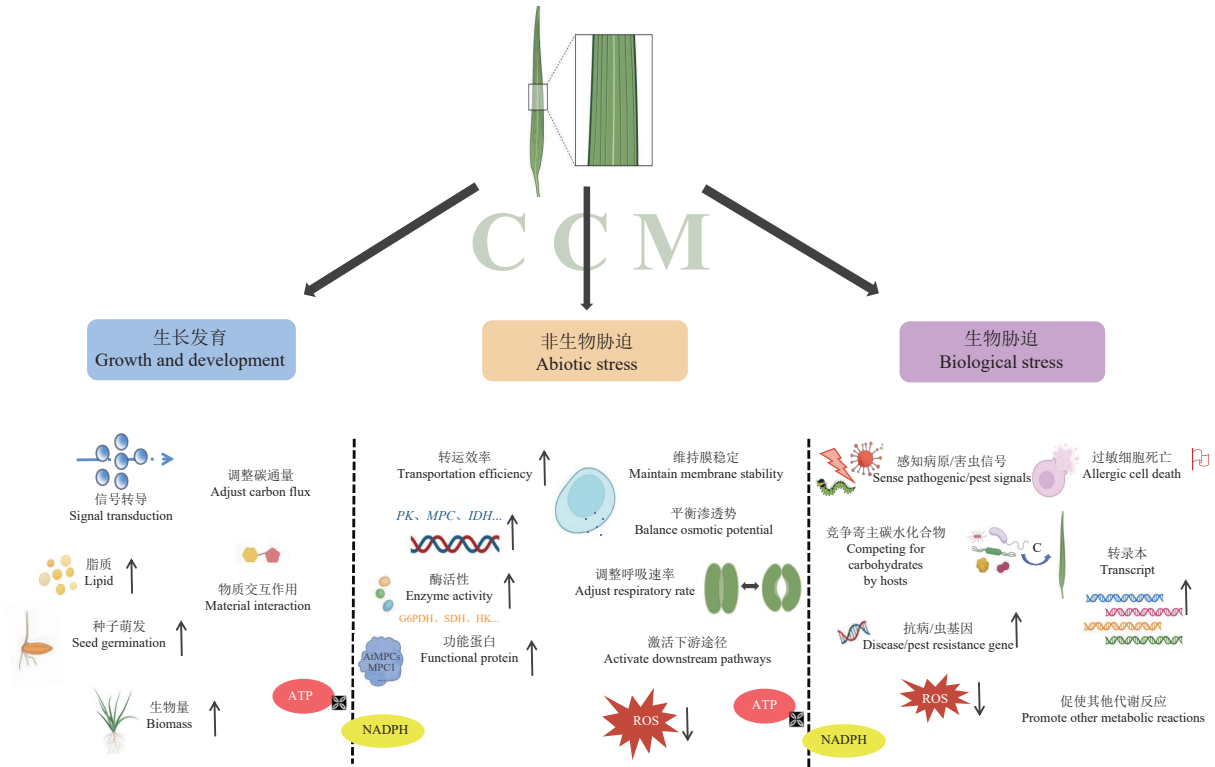


图 2 中心碳代谢途径在植物中的作用

Figure 2 The role of central carbon metabolic pathways in plants

↑表示正向调控, ↓表示负向调控。

↑ indicates positive regulation, ↓ indicates negative regulation.

定关键酶基因进行定向修饰、克隆、转化等方法, 增强农作物在水分胁迫下对碳水化合物的合成与贮藏能力, 或优化 TCA 循环效率以提升农作物在温度胁迫下的能量供应和物质转化能力, 以培育出适应不同逆境条件的“超级作物”。3) 聚焦中心碳代谢途径如何参与植物与有益微生物共生体系的建立与

维持, 以及在抵御病虫害入侵过程中中心碳代谢产物如何作为信号分子激活植物免疫系统等前沿问题, 开发基于植物-微生物互作调控机制的新型绿色农业技术, 如生物菌剂、植物源农药的研发与应用, 以提高农作物的养分吸收效率、增强抗病虫能力, 减少化肥和化学农药的使用, 实现农业绿色发展。

参考文献 References:

[1] YOON J M, CHO L H, TUN W, JEON J S, AN G. Sucrose signaling in higher plants. *Plant Science*, 2021, 302: 110703.

[2] 赵建华. 枸杞果实发育期糖分及其糖代谢相关基因表达分析. 北京: 北京林业大学博士学位论文, 2016. ZHAO J H. Study on sugar components and expression of sugar metabolizing genes in wolfberry (*Lycium* Lin.) fruit development. PhD Thesis. Beijing: Beijing Forestry University, 2016.

[3] 孙永梅, 刘丽杰, 冯明芳, 王军虹, 苍晶, 李速, 包雨卓, 王秀田. 植物在低温胁迫下的糖代谢研究进展. *东北农业大学学报*, 2015, 46(7): 95-102, 108. SUN Y M, LIU L J, FENG M F, WANG J H, CANG J, LI S, BAO Y Z, WANG X T. Research progress of sugar metabolism of plants under cold stress. *Journal of Northeast Agricultural University*, 2015, 46(7): 95-102, 108.

[4] DUMONT S, RIVOAL J. Consequences of oxidative stress on plant glycolytic and respiratory metabolism. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 166.

[5] 吴晓菲. 玉米对旱盐双重胁迫响应的代谢机制研究. 沈阳: 东北大学硕士学位论文, 2013. WU X F. Metabolic response of maize to the combination of drought and salt stress. Master Thesis. Shenyang: Northeastern

- University, 2013.
- [6] SHEN J L, LI C L, WANG M, HE L L, LIN M Y, CHEN D H, ZHANG W. Mitochondrial pyruvate carrier 1 mediates abscisic acid-regulated stomatal closure and the drought response by affecting cellular pyruvate content in *Arabidopsis thaliana*. *BMC Plant Biology*, 2017, 17: 217.
- [7] DONG W K, MA X, JIANG H Y, ZHAO C X, MA H L. Physiological and transcriptome analysis of *Poa pratensis* var. *anceps* Qinghai in response to cold stress. *BMC Plant Biology*, 2020, 20: 362.
- [8] OLMEDO P, NÚÑEZ-LILLO G, VIDAL J, LEIVA C, ROJAS B, SAGREDO K, ARRIAGADA C, DEFILIPPI B G, DONOSO A G P, MENESES C, CARPENTIER S, PEDRESCHI R, VARGAS R C. Proteomic and metabolomic integration reveals the effects of pre-flowering cytokinin applications on central carbon metabolism in table grape berries. *Food Chemistry*, 2023, 411: 135498.
- [9] 王忠. 植物生理学 (第二版). 北京: 中国农业出版社, 2008.
WANG Z. *Plant Physiology (Second Edition)*. Beijing: China Agriculture Press, 2008.
- [10] 张洁雯, 刘建国, 蔡墩旭, 陈日远, 朱云娜, 宋世威. Dof 转录因子在植物碳氮代谢中的调控作用综述. *江苏农业科学*, 2022, 50(15): 6-13.
ZHANG W J, LIU J G, CAI D X, CHEN R Y, ZHU Y N, SONG S W. Regulation of Dof transcription factors in plant carbon and nitrogen metabolisms: A review. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2022, 50(15): 6-13.
- [11] RUAN Y L. Sucrose metabolism: Gateway to diverse carbon use and sugar signaling. *Annual Review of Plant Biology*, 2014, 65(1): 33-67.
- [12] ZHAO H Y, SUN S M, ZHANG L H, YANG J J, WANG Z Y, MA F W, LI M J. Carbohydrate metabolism and transport in apple roots under nitrogen deficiency. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2020, 155: 455-463.
- [13] BAENA-GONZÁLEZ E, HANSON J. Shaping plant development through the SnRK1-TOR metabolic regulators. *Current Opinion in Plant Biology*, 2017, 35: 152-157.
- [14] WINGLER A, HENRIQUES R. Sugars and the speed of life-Metabolic signals that determine plant growth, development and death. *Physiologia Plantarum*, 2022, 2(174): e13656.
- [15] 沈建霖, 陈冬花. 丙酮酸转运体 AtMPC3 介导植物干旱胁迫响应机理研究. *山东大学学报 (自然科学版)*, 2018, 53(7): 1-6, 14.
SHEN J L, CHEN D H. Mitochondrial pyruvate carrier3 mediates abscisic acid-regulated stomatal closure and the drought response. *Journal of Shandong University (Natural Science)*, 2018, 53(7): 1-6, 14.
- [16] BRENDAN M. Playing with Pyr: Alternate sources of mitochondrial pyruvate fuel plant respiration. *The Plant Cell*, 2021, 33(8): 2519-2520.
- [17] HE L L, JING Y, SHEN J L, LI X N, LIU H P, GENG Z L, WANG M, LI Y Q, CHEN D H, GAO J W, ZHANG W. Mitochondrial pyruvate carriers prevent cadmium toxicity by sustaining the TCA cycle and glutathione synthesis. *Plant Physiology*, 2019, 180: 198-211.
- [18] YANG L Y, WANG Z X, ZHANG A Q, BHAWAL R, LI C L, ZHANG S, CHENG L L, HUA J. Reduction of the canonical function of a glycolytic enzyme enolase triggers immune responses that further affect metabolism and growth in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 2021, 34(5): 1745-1767.
- [19] 孟德义. 低温胁迫下冬小麦糖酵解代谢对外源 SA 的响应. 哈尔滨: 东北农业大学硕士学位论文, 2017.
MENG D Y. Glycolysis metabolic mechanism response exogenous salicylic acid under low-temperature of winter wheat. Master Thesis. Harbin: Northeast Agricultural University, 2017.
- [20] 田宇. 冬小麦 TaG6PDH 和 Ta6PGDH 响应低温胁迫的生理分子机制. 哈尔滨: 东北农业大学硕士学位论文, 2019.
TIAN Y. Physiological and molecular mechanisms of winter wheat TaG6PDH and Ta6PGDH in response to cold stress. Master Thesis. Harbin: Northeast Agricultural University, 2019.
- [21] GRAHAM I A, DENBY K J, LEAVER C J. Carbon catabolite repression regulates glyoxylate cycle gene expression in cucumber. *The Plant Cell*, 1994, 6(5): 761-772.
- [22] GRAHAM J W, WILLIAMS T C, MORGAN M, FERNIE A R, RATCLIFFE R G, SWEETLOVE L J. Glycolytic enzymes associate dynamically with mitochondria in response to respiratory demand and support substrate channeling. *The Plant Cell*, 2007, 19(11): 3723-3738.
- [23] RAZA A, CHARAGH S, GARCÍA-CAPARRÓS P, GÓMEZ M Á, GÓMEZ M T, CANO P, GÓMEZ M V, PICÓ J A. Melatonin-

- mediated temperature stress tolerance in plants. *GM Crops & Food*, 2022, 13(1): 196-217.
- [24] 任晓松, 王子沐, 焦健, 田礼欣, 刘赵月, 李晶. GA₃ 处理对低温胁迫条件下玉米种子呼吸代谢的影响. *生态学杂志*, 2020, 39(3): 847-854.
REN X S, WANG Z M, JIAO J, TIAN L X, LIU Z Y, LI J. Effects of GA₃ treatment on respiratory metabolism of maize seeds under low temperature stress. *Chinese Journal of Ecology*, 2020, 39(3): 847-854.
- [25] 黄骥, 王建飞, 张红生. 植物戊糖磷酸途径及其两个关键酶的研究进展. *植物学通报*, 2004, 2: 139-145.
HUANG J, WANG J F, ZHANG H S. Advances on plant pentose phosphate pathway and its key enzymes. *Chinese Bulletin of Botany*, 2004, 2: 139-145.
- [26] ZHOU R, YU X Q, WEN J Q, JENSEN N B, SANTOS T M, WU Z, ROSENQVIST E, OTTOSEN C O. Interactive effects of elevated CO₂ concentration and combined heat and drought stress on tomato photosynthesis. *BMC Plant Biology*, 2020, 20(1): 260.
- [27] 李良良, 李燕, 丁贵杰. 高温和干旱对木本植物碳代谢影响的研究进展. *山地农业生物学报*, 2022, 41(6): 30-36.
LI L L, LI Y, DING G J. Research progress on effects of high temperature and drought on carbon metabolism in woody plants. *Journal of Mountain Agriculture and Biology*, 2022, 41(6): 30-36.
- [28] ZHANG C X, FENG B H, CHEN T T, FU W M, LI H B, LI G Y, JIN Q Y, TAO L X, FU G F. Heat stress-reduced kernel weight in rice at anthesis is associated with impaired source-sink relationship and sugars allocation. *Environmental and Experimental Botany*, 2018, 155: 718-733.
- [29] 李光彦. 能量代谢影响水稻耐热性的作用机理. 武汉: 华中农业大学博士学位论文, 2022.
LI G Y. The mechanism of energy metabolism mediating rice heat resistance. PhD Thesis. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2022.
- [30] CAGRI M O, MURAT A, EZGI O, IREM P, MUSTAFA Y. Drought stress tolerance in plants: Interplay of molecular, biochemical and physiological responses in important development stages. *Physiologia*, 2022, 2(4): 180-197.
- [31] TOVIGNAN K T, ADOUKONOU-SAGBADJA H, DIATTA C, CLÉMENT-VIDAL A, SOUTIRAS A, CISSE N, LUQUET D. Terminal drought effect on sugar partitioning and metabolism is modulated by leaf stay-green and panicle size in the stem of sweet sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench). *CABI Agriculture and Bioscience*, 2020, 1(10): 527-531.
- [32] MEHARI T G, XU Y C, UMER M J, HUI F, CAI X Y, ZHOU Z L, HOU Y Q, WANG K, WANG B H, LIU F. Genome-wide identification and expression analysis elucidates the potential role of *PFK* gene family in drought stress tolerance and sugar metabolism in cotton. *Frontiers in Genetics*, 2022, 13: 922024.
- [33] GAI Z S, WANG Y, DING Y Q, QIAN W J, QIU C, XIE H, SUN L T, JIANG Z W, MA Q P, WANG L J, DING Z T. Exogenous abscisic acid induces the lipid and flavonoid metabolism of tea plants under drought stress. *Scientific Reports*, 2020, 10(1): 12275.
- [34] 曹敏. 木薯响应水淹胁迫的生理与组学研究. 海口: 海南大学硕士学位论文, 2021.
CAO M. Physiology and omics of cassava in response to waterlogging stress. Master Thesis. Haikou: Hainan University, 2021.
- [35] PARENT C, NICOLAS C, AUDREY B, MICHÈLE C. An overview of plant responses to soil waterlogging. *Plant Stress*, 2008(1): 2.
- [36] VISSER E J W, VOESENEK L A C J, VARTAPETIAN B B, JACKSON M B. Flooding and plant growth. *Annals of Botany*, 2003, 91(2): 107-109.
- [37] PERATA P, ALPI A. Plant responses to anaerobiosis. *Plant Science*, 1993, 93: 1-17.
- [38] 秦嗣军, 吕德国, 李志霞, 马怀宇, 刘灵芝, 刘国成. 水分胁迫对东北山樱幼苗呼吸等生理代谢的影响. *中国农业科学*, 2011, 44(1): 201-209.
QIN S J, LYU D G, LI Z X, MA H Y, LIU L Z, LIU G C. Effects of water stress on respiration and other physiological metabolisms of *Cerasus sachalinensis* Kom. seedlings. *Scientia Agricultura Sinica*, 2011, 44(1): 201-209.
- [39] 周勃, 郁敏, 米银法. 根际低氧对不同抗性牡丹植株呼吸代谢的影响. *河南农业大学学报*, 2016, 50(6): 734-738, 747.
ZHOU B, YU M, MI Y F. Effect of root zone hypoxia stress on respiratory metabolism between two *Paeonia suffruticosa* varieties. *Journal of Henan Agricultural University*, 2016, 50(6): 734-738, 747.
- [40] 李勤报, 梁厚果. 水分胁迫下小麦幼苗呼吸代谢的改变. *植物生理学报*, 1986(4): 379-387.
LI Q B, LIANG H G. Changes in respiratory metabolism of water stressed wheat seedlings. *Journal of Plant Physiology*, 1986(4): 379-387.
- [41] 陈亚飞, 杜国坚, 岳春雷, 宋其岩. 水分胁迫对普陀樟幼苗生长及生理特性的影响. *浙江林业科技*, 2009, 29(3): 24-29.

- CHEN Y F, DU G J, YUE C L, SONG Q Y. Effect of water stress on growth and physiological properties of *Cinnamomum japonicum* var. *chenii* seedlings. *Journal of Zhejiang Forestry Science and Technology*, 2009, 29(3): 24-29.
- [42] SEZER İ, KIREMIT M S, ÖZTÜRK E, SUBRATA B A G, OSMAN H M, AKAY H, ARSLAN H. Role of melatonin in improving leaf mineral content and growth of sweet corn seedlings under different soil salinity levels. *Scientia Horticulturae*, 2021, 288: 110376.
- [43] 李俊伟. 燕麦对盐胁迫和碱胁迫的响应机制. 呼和浩特: 内蒙古农业大学博士学位论文, 2023.
LI J W. The mechanism of oat response to salt stress and alkali stress. PhD Thesis. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2023.
- [44] 郭瑞, 周际, 杨帆, 李峰. 碱胁迫对小麦 (*Triticum aestivum* Linn) 叶片代谢过程的影响. *中国农业科学*, 2017, 50(2): 250-259.
GUO R, ZHOU J, YANG F, LI F. Effects of alkaline stress on metabonomic responses of wheat (*Triticum aestivum* Linn) leaves. *Scientia Agricultura Sinica*, 2017, 50(2): 250-259.
- [45] 陈晓晶. 燕麦响应盐胁迫的生理机制及蛋白组学研究. 呼和浩特: 内蒙古农业大学博士学位论文, 2022.
CHEN X J. The physiological mechanism and proteomic of oat in response to salt stress. PhD Thesis. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2022.
- [46] 陈晓晶, 徐忠山, 赵宝平, 米俊珍, 严威凯, 刘景辉. 盐胁迫对燕麦根系呼吸代谢、抗氧化酶活性及产量的影响. *生态学杂志*, 2021, 40(9): 2773-2782.
CHEN X J, XU Z S, ZHAO B P, MI J Z, YAN W K, LIU J H. Effects of salt stress on root respiratory metabolism, antioxidant enzyme activities, and yield of oats. *Chinese Journal of Ecology*, 2021, 40(9): 2773-2782.
- [47] 董柳柳. *SME1* 基因调控糖代谢和水稻耐盐性的分子机理研究. 金华: 浙江师范大学硕士学位论文, 2021.
DONG L L. *SME1* regulates the molecular mechanism of sugar metabolism and rice salt resistance. Master Thesis. Jinhua: Zhejiang Normal University, 2021.
- [48] MUHAMMAD S, BERTRAND P, CAMILLE D, MUHAMMAD N, MUHAMMAD A, ERIC P. Heavy-metal-induced reactive oxygen species: phytotoxicity and physicochemical changes in plants. *Reviews of Environmental Contamination and Toxicology*, 2014, 232: 1-44.
- [49] 陈宏艳, 李小二, 李忠光. 糖信号及其在植物响应逆境胁迫中的作用. *生物技术通报*, 2022, 38(7): 80-89.
CHEN H Y, LI X E, LI Z G. Sugar signaling and its role in plant response to environmental stress. *Biotechnology Bulletin*, 2022, 38(7): 80-89.
- [50] 高慧兵. 铅锌胁迫对蓖麻开花生理的影响. 长沙: 中南林业科技大学硕士学位论文, 2020.
GAO H B. Affect of lead & zinc stress on flowering physiology of *Ricinus communis* L. Master Thesis. Changsha: Central South University of Forestry and Technology, 2020.
- [51] 胡雪萍. 水稻响应镉胁迫代谢组学研究. 南昌: 南昌大学硕士学位论文, 2020.
HU X P. Metabonomics of *Oryza sativa* L. in response to cadmium stress. Master Thesis. Nanchang: Nanchang University, 2020.
- [52] 王晶晶. 铬污染胁迫下青梗菜的代谢响应. 温州: 温州大学硕士学位论文, 2020.
WANG J J. Metabolic response of *Brassica rapa* L. ssp. *Chinensis* L. under chromium pollution stress. Master Thesis. Wenzhou: Wenzhou University, 2020.
- [53] 李萍. 硅提高水稻抗锰毒害的生理和分子机制. 北京: 中国农业科学院博士学位论文, 2012.
LI P. The physiological and molecular mechanisms of silicon-enhanced resistance to high manganese stress in rice. PhD Thesis. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2012.
- [54] YANG Y T, FU Z W, SU Y C, ZHANG X, LI G Y, GUO J L, QUE Y X, XU L P. A cytosolic glucose-6-phosphate dehydrogenase gene, *ScG6PDH*, plays a positive role in response to various abiotic stresses in sugarcane. *Scientific Reports*, 2014, 4(1): 7090.
- [55] LIU D, LI M, LIU Y, SHI L X. Integration of the metabolome and transcriptome reveals the resistance mechanism to low nitrogen in wild soybean seedling roots. *Environmental and Experimental Botany*, 2020, 175: 104043.
- [56] 叶芝兰. 大麦响应低钾胁迫的基因型差异及其耐性机制研究. 杭州: 浙江大学博士学位论文, 2020.
YE Z L. Genotype differences in response to low potassium stress and the mechanism of low potassium tolerance in barley. PhD Thesis. Hangzhou: Zhejiang University, 2020.
- [57] 李利华. 水稻低磷胁迫基因表达谱分析. 武汉: 华中农业大学博士学位论文, 2009.

- LI L H. Transcriptomic analysis determined rice responses to low phosphorus stress. PhD Thesis. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2009.
- [58] 于光辉. 两优培九功能叶光反应特性和对低剂量 UV-B 辐射增强的光合响应机制. 南京: 南京师范大学博士学位论文, 2010.
YU G H. Characterization of light response of functional leaves and photosynthetic response mechanism to low-dose UV-B radiation enhancement in rice “Liangyoupeijiu”. PhD Thesis. Nanjing: Nanjing Normal University, 2010.
- [59] 渠靖明. He-Ne 激光和增强 UV-B 辐射对小麦幼苗叶和根蛋白质组的影响. 太原: 山西师范大学硕士学位论文, 2017.
QU J M. Effects of He-Ne laser and enhanced UV-B radiation on leaves and roots proteome of wheat seedlings. Master Thesis. Taiyuan: Shanxi Normal University, 2017.
- [60] 李霞, 李宪利, 高东升, 杨秀萍. 遮荫对休眠期大樱桃芽呼吸代谢的影响研究. 中国生态农业学报, 2005(1): 63-65.
LI X, LI X L, GAO D S, YANG X P. Effects of shading on the respiration metabolism of cherry buds in dormant period. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2005(1): 63-65.
- [61] 李沪波. *RGAI* 对水稻弱光耐受性的调控机制研究. 武汉: 华中农业大学博士学位论文, 2023.
LI H B. Study on the mechanism underlying the regulation of low-light tolerance by *RGAI* in rice. PhD Thesis. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2023.
- [62] 孙冲冲. 咪唑乙烟酸对拟南芥光合作用环式电子传递链的影响. 杭州: 浙江工业大学硕士学位论文, 2016.
SUN C C. The effect of imazethapyr on the cyclic electron transfer chain of photosynthesis in *Arabidopsis thaliana*. Master Thesis. Hangzhou: Zhejiang University of Technology, 2016.
- [63] BOLTON M D. Primary metabolism and plant defense-fuel for the fire. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2009, 22(5): 487-497.
- [64] VERSLUYS M, TARKOWSKI Ł P, VAN DEN ENDE W. Fructans as DAMPs or MAMPs: Evolutionary prospects, cross-tolerance, and multistress resistance potential. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 11(7): 2061.
- [65] ROJAS C M, MUTHAPPA S, VERED T, KIRANKUMAR S M. Regulation of primary plant metabolism during plant-pathogen interactions and its contribution to plant defense. *Frontiers in Plant Science*, 2014, 5: 17.
- [66] VINCENZO R D, THOMAS R, PHILIPP F. Extracellular glycolytic activities in root endophytic serendipitaceae and their regulation by plant sugars. *Microorganisms*, 2022, 10(2): 320.
- [67] LI L Y, BI Y, LI S G, XUE H L, LI Y C, PRUSKY D B. Sodium silicate prime defense responses in harvested muskmelon by regulating mitochondrial energy metabolism and reactive oxygen species production. *Food Chemistry*, 2019, 289: 368-376.
- [68] SCHARTE J, SCHON H, WEIS E. Photosynthesis and carbohydrate metabolism in tobacco leaves during an incompatible interaction with *Phytophthora nicotianae*. *Plant, Cell & Environment*, 2005, 28(11): 1421-1435.
- [69] XIONG Y Q, DEFRAIA C, WILLIAMS D, ZHANG X D, MOU Z L. Characterization of *Arabidopsis* 6-phosphogluconolactonase T-DNA insertion mutants reveals an essential role for the oxidative section of the plastidic pentose phosphate pathway in plant growth and development. *Plant & Cell Physiology*, 2009, 50(7): 1277-1291.
- [70] 秦秋菊, 高希武. 昆虫取食诱导的植物防御反应. *昆虫学报*, 2005(1): 125-134.
QIN Q J, GAO X W. Plant defense responses induced by insect herbivory. *Acta Entomologica Sinica*, 2005(1): 125-134.
- [71] 彭雷. 褐飞虱生物型 Y 致病性 QTL 定位以及褐飞虱与水稻互作的代谢研究. 武汉: 武汉大学博士学位论文, 2015.
PENG L. QTL mapping of virulence in biotype Y BPH and metabolism study of interaction between BPH and rice. PhD Thesis. Wuhan: Wuhan University, 2015.
- [72] 潘羽. 玉米根系响应暗黑鳃金龟幼虫取食的诱导防御机制. 长春: 吉林大学博士学位论文, 2024.
PAN Y. Induced defense mechanism of maize roots response to *Holotrichia parallela* larvae feeding. PhD Thesis. Changchun: Jilin University, 2024.
- [73] HU Y F, YOU J, LI J S, WANG C L. Loss of cytosolic glucose-6-phosphate dehydrogenase increases the susceptibility of *Arabidopsis thaliana* to root-knot nematode infection. *Annals of Botany*, 2018(1): 37-46.

(责任编辑 王芳)