

· 综 述 ·

植物脂质应答逆境胁迫生理功能的研究进展

刘俊羽¹, 杨帆¹, 毛爽¹, 李书鑫¹, 林海蛟³, 阎秀峰⁴, 蔺吉祥^{1,2}

1 东北林业大学 生命科学学院 东北盐碱植被恢复与重建教育部重点实验室, 黑龙江 哈尔滨 150040

2 东北林业大学 园林学院, 黑龙江 哈尔滨 150040

3 哈尔滨市第二十四中学, 黑龙江 哈尔滨 150066

4 温州大学 生命与环境科学学院, 浙江 温州 325035

刘俊羽, 杨帆, 毛爽, 等. 植物脂质应答逆境胁迫生理功能的研究进展. 生物工程学报, 2021, 37(8): 2658-2667.

Liu JY, Yang F, Mao S, et al. Advances in the physiological functions of plant lipids in response to stresses. Chin J Biotech, 2021, 37(8): 2658-2667.

摘 要: 脂质是生命有机体中一类重要的化合物, 可以参与并调节多种生命活动, 并且在植物应答非生物胁迫 (盐胁迫、干旱胁迫和温度胁迫等) 过程中发挥着重要生理功能。但长期以来, 对于脂质的研究多集中于动物细胞和医学领域, 却疏于关注植物研究领域。借助于“组”学思想和生物技术的快速发展, 脂质组学由于可以深层次、全面地揭示脂质的组分与功能, 近年来备受关注。基于此, 文中通过对脂质的功能与分类、脂质组学技术进展、植物脂质响应干旱胁迫、盐胁迫和温度胁迫生理功能进展等的国内外现有研究进行了归纳与总结, 并提出了不足与展望, 为探索脂质在植物抗逆过程的生理功能和脂质组学等领域深入研究提供一定的基础。

关键词: 盐胁迫, 干旱胁迫, 温度胁迫, 脂质, 脂质组学

Advances in the physiological functions of plant lipids in response to stresses

Junyu Liu¹, Fan Yang¹, Shuang Mao¹, Shuxin Li¹, Haijiao Lin³, Xiufeng Yan⁴, and Jixiang Lin^{1,2}

1 Key Laboratory of Saline-alkali Vegetation Ecology Restoration, Ministry of Education, College of Life Sciences, Northeast Forestry University, Harbin 150040, Heilongjiang, China

2 College of Landscape Architecture, Northeast Forestry University, Harbin 150040, Heilongjiang, China

3 Harbin No.24 Middle School, Harbin 150066, Heilongjiang, China

4 School of Life & Environmental Sciences, Wenzhou University, Wenzhou 325035, Zhejiang, China

Abstract: Lipids are important components of living organisms that participate in and regulate a variety of life activities. Lipids in plants also play important physiological functions in response to a variety of abiotic stresses (e.g. salt stress, drought

Received: September 21, 2020; **Accepted:** December 1, 2020

Supported by: Heilongjiang Post-doctoral Research Foundation Project, China (No. LBH-Q19063), Outstanding Youth Fund Project of Heilongjiang Natural Science Foundation, China (No. YQ2019C005).

Corresponding author: Jixiang Lin. Tel/Fax: +86-451-82192185; E-mail: linjixiang@nefu.edu.cn

黑龙江省博士后科研启动基金项目 (No. LBH-Q19063), 黑龙江省自然科学基金优秀青年基金项目 (No. YQ2019C005) 资助。

stress, temperature stress). However, most research on lipids focused on animal cells and medical fields, while the functions of lipids in plants were overlooked. With the rapid development of “omics” technologies and biotechnology, the lipidomics has received much attention in recent years because it can reveal the composition and function of lipids in a deep and comprehensive way. This review summarizes the recent advances in the functions and classification of lipids, the development of lipidomics technology, and the responses of plant lipids against drought stress, salt stress and temperature stress. In addition, challenges and prospects were proposed for future lipidomics research and further exploration of the physiological functions of lipids in plant stress resistance.

Keywords: salt stress, drought stress, temperature stress, lipid, lipidomics

脂质是生命有机体中一类难溶于水而易溶于氯仿、醇、醚等非极性有机溶剂的重要化合物。脂质不仅是生物膜的主要成分,还在能量转换、碳储备、信号转导以及胁迫应答等多方面发挥着不可估量的作用^[1]。脂质构成细胞双分子层结构,可以使其成为整个生命有机体中的子单元,并相对独立于外部环境;脂质作为疏水介质,可以提供实现膜蛋白的功能并与其相互作用的场所;另外,脂质可以参与并调节多种生命活动,尤其是在逆境胁迫下,脂质代谢是植物响应胁迫的重要方式。如在高温胁迫下,植物体内脂肪酸含量往往大幅度降低^[2],在高盐、干旱以及低温胁迫下,作为第二信使的磷脂酸可以快速积累,以调节气孔、骨架重排和囊泡运输等多种细胞过程^[3]。

细胞中的脂质分子大致可以分为3类:极性脂质(糖脂类、鞘脂类和磷脂类)、非极性脂质(胆固醇、胆固醇酯和甘油三酯)以及脂质代谢物(脂质合成或分解的产物,它们中许多是具有生理活性的第二信使物质)^[4]。根据脂质的结构和亲水性又可以分为磷脂类(Glycerophospholipids, GP)、鞘脂类(Sphingolipids, SP)、糖脂类(Saccharolipids, SL)、甘油酯类(Glycerolipids, GL)、脂肪酰类(Fatty acyl, FA)、固醇脂类(Sterol lipids, ST)、萜烯类(Prenol lipids, PR)和聚酮类(Polyketides, PK)脂质^[5]。

在脂质研究过程中,脂质组学(Lipidomics)是对脂质整体进行系统分析的一门新兴学科。它是通过研究脂质在组织或细胞等生物样品中的组成、结构,阐明脂质在细胞水平上的代谢方式,

揭示脂质在生命现象中的作用机制,目前应用较为广泛。早在2003年,Han和Gross就首次提出脂质组学的概念,他们认为脂质组学是研究生物体内所有脂质分子特性,以及它们在蛋白质表达和基因调控过程中的作用^[6]。随着检测技术的进步,脂质组学研究方法近年来也不断取得突破性的进展。由于代谢物种类的复杂多样性,脂质组学可以利用薄层色谱法、气相色谱质谱联用法、电喷雾电离质谱法、基质辅助激光解吸电离飞行时间质谱法和核磁共振法等一系列手段通过特定脂类生物标志物的确认^[4],挖掘生物体中所有脂质分子的特性及其在基因调控和蛋白质表达过程中的作用。另外,由于脂质代谢的复杂性,很难对各类脂质及其分子种类进行系统的分析。联合基因组学、转录组学和蛋白质组学,利用多组学技术协同对植物体内所有代谢产物进行定性和定量分析以挖掘植物应答胁迫因子的机理也显得尤为必要。截至目前,对于脂质组学的研究在动物细胞以及医学领域研究较多^[7-9],而针对植物脂质组学的报道数量还很有限。因此,本文总结了国内外脂质组学技术以及植物应答逆境胁迫的脂质组学研究进展,并提出了展望,为今后深入探索植物耐逆机理研究提供科学依据。

1 脂质研究技术的进展

脂类化合物种类繁多,生物样品基质复杂,给脂质检测带来了诸多不便。近年来,随着脂质组学检测设备不断的精进,脂质组学分析方法也更为广泛。脂质组学分析首先要将脂类物质提取

出来, 而现阶段的提取方法以具有较高萃取率的液液萃取法为主^[10]。针对脂类化合物的分析则有全脂分析 (Global analysis) 和目标分析 (Targeted analysis) 两类 (表 1)。全脂分析是指对从含有全部的脂类化合物及其代谢产物的样品中筛选标志物, 而目标分析则是针对几种脂质化合物 (如标志物) 进行高速的定性和定量分析。当前针对脂质的分析依赖于各种色谱技术, 例如薄层色谱 (Thin layer chromatography, TLC) 法、气相色谱 (Gas chromatography, GC) 法、液相色谱 (Liquid chromatography, LC) 法、超临界流体色谱 (Supercritical fluid chromatography, SFC) 法、高效液相色谱 (High performance liquid chromatography HPLC) 法和各种质谱 (Mass spectrum, MS) 技术以及色谱-质谱联用技术^[11]。

一般来说, 全脂分析主要利用薄层色谱法 (TLC)、气相色谱 (GC) 法和色谱-质谱联用方法等。TLC 是最早用于磷脂分析的方法, 并且目前仍在广泛应用。TLC 可以分为一维 (1-D) 薄层色谱、二维 (2-D) 薄层色谱和对原有薄层色谱法进行改进的高效薄层色谱法 (High performance thin layer chromatography, HPTLC)^[12]。相比于 (2-D) 薄层色谱法的一次只能分离一个样品, (1-D) 薄层色谱法一次可以分离多个样品。而高效薄层色谱法 (HPTLC) 由于使用的固定相是更细致的改性硅胶和纤维素, 因此分离时间会大幅降低, 分离效果也更好, 实现了正相和反相薄层色谱分离^[13]。早在 1952 年, James 等就将气相色谱法 (GC) 应用于检测脂肪酸分离^[14]。在质谱技术快

速发展以后, 将 MS 连接到 GC 上作为检测器使用, 使其灵敏度显著提高。但是 GC-MS 也有一定的局限性, 它只能检测具有挥发性的有机化合物, 对于不挥发性的脂质则需水解以提高它们的挥发性, 这样的衍生化处理要耗费额外的时间并需要大量的样品, 且易引起样品的变化。这种缺陷也限制了 GC-MS 法在测定复杂脂质分子上的应用。液相色谱 (LC) 法相比于 TLC 和 GC 的模式更为多样, 它可以分离复杂的脂类化合物, 且无需衍生化, 各种高分辨的 MS 和串联 MS (常使用 MS/MS) 与 LC 共同使用, 使得 LC-MS 具备了较好的分离和鉴定能力^[15]。

目标分析法可以直接使用 MS 进行分析, MS 具有皮克级高灵敏度和数据采集速度, 能检测超过 1 000 种代谢物特征, 因此是代谢组学最常用的工具之一, 其鉴定原理主要基于保留时间、分子量和质谱碎片与纯品色谱图和碎片信息的比较。MS 技术包括四级杆、三重四级杆、飞行时间、离子阱等质谱分析仪。然而不经分离直接用 MS 分析, 会常常遇到其他化合物干扰的问题, MS 分析直接用于脂质组学目标分析仍需面临许多挑战, 因此 MS 分析需要联合色谱技术协同进行研究。

另外, 针对动物脂质的研究同样能给植物带来一定的借鉴。一般来说, 脂质是重要的内源性代谢物, 与多种动、植物生命活动密切相关。现有的此类研究在动物领域应用广泛, 例如疾病脂类生物标志物的识别、疾病诊断、药物作用机制等^[16], 并且研究手段也较多, 如利用软电离电喷

表 1 脂质分析方法

Table 1 Lipid analysis method

Analysis method	Global analysis	Targeted analysis
Analysis principle	Screening markers in samples containing all lipids and metabolites	Qualitative and quantitative analysis of lipid markers
Analytic technique	TLC, GC, GC-MS, LC-MS	MS, RPLC
Advantages	Many testing methods	High sensitivity, fast acquisition speed
Disadvantages	Low sensitivity, difficulty in separating complex lipids	Other compound interference

雾质谱技术分析癌症早期诊断标志物^[17]、利用高通量核磁共振技术探讨家族性高胆固醇血症脂质代谢的改变等^[18]。这些技术也同样可以应用于植物的研究中,有针对性地检测逆境条件下植物脂质组分和功能的变化,为植物抗逆新品种培育提供更为深入的科学依据。

2 植物脂质应答逆境胁迫生理功能的研究进展

2.1 植物脂质响应干旱胁迫生理功能的研究进展

干旱胁迫是指含水量严重低于植物正常生长耐受范围,从而产生的一种非生物胁迫。在这一过程中,植物会发生如叶片气孔关闭、抗氧化能力增强、光合速率降低等诸多生理变化,以此来减轻干旱胁迫对植物正常生长发育的影响^[19]。植物对干旱胁迫的响应是从单个基因到整个生物体水平的一系列复杂过程。植物细胞通过感知外界干旱信号,进行信号转导,引起各种生物化学反应来改变细胞内的相关代谢过程和细胞功能,以适应逆境胁迫条件^[20]。

在干旱胁迫下,植物细胞膜的反应非常敏感,会出现不饱和脂肪酸 (Polyunsaturated fatty acid, PUFA) 氧化以及磷脂分子降解等变化。细胞膜中积累的活性氧会攻击细胞膜甘油骨架上的不饱和脂肪酸 (PUFA),使其发生氧化,进而导致膜透性增加^[21]。郭延平等研究发现在干旱胁迫下,杏 *Armeniaca vulgaris* Lam. 叶片膜脂中物质组分发生变化,亚麻酸含量下降,硬脂酸、油酸及亚油酸含量上升以应对干旱胁迫^[22]。大豆 *Glycine max* (Linn.) Merr. 等多种植物在干旱胁迫下饱和脂肪酸会明显升高,叶片膜脂肪酸趋于饱和,大量脂质过氧化分解为小片段的碳氢化合物,如丙二醛 (Malondialdehyde, MDA)、4-羟基壬烯醛 (4-hydroxynonenal, HNE)、羟基脂肪酸和酮类脂肪酸以及它们的衍生物^[23]。伏毅等在研究干旱对

小麦 *Triticum aestivum* L. 幼苗脂类和蛋白质氧化损伤的影响时发现,干旱胁迫导致小麦幼苗的细胞膜透性和 MDA 含量显著增加,质膜系统遭到严重伤害^[24]。在植物受到干旱胁迫后,磷脂分子出现降解,磷脂酰胆碱 (Phosphatidylcholine, PC)、磷脂酰乙醇胺 (Phosphatidyl ethanolamine, PE) 和磷脂酰甘油 (Phosphatidylglycerol, PG) 是主要的降解目标^[25]。磷脂酶 D (Phospholipase D, PLD) 通过水解磷脂产生信使物质磷脂酸 (Phosphatidic acid, PA), 参与信号转导过程。PA 作为重要的第二信使与靶蛋白结合,将这些蛋白束缚于膜上,蛋白就无法转移到发挥调控效应的位置^[26]。例如 PA 诱导气孔关闭和抑制气孔开放降低水分蒸腾以应对干旱胁迫,Zhang 等发现 PA 可以与脱落酸 (Abscisic acid, ABA) 信号中的磷酸酶 (Phosphatidylglycerol, AB II) 结合,使其无法向细胞核移动,从而减少对 ABA 的抑制作用,促进气孔关闭^[27]。PA 也可以刺激 *PLD δ* 的活性以水解 PE, 产生更多的 PA^[28]。*PLD α* 产生的 PA 可以调节保卫细胞中的微管动态,微管的解聚气孔关闭中的一个步骤^[29]。G 蛋白改变了胞内 Ca^{2+} , Ca^{2+} 与微管互相影响,调节微管骨架动态变化,从而抑制气孔开放^[30]。除此之外磷脂酸 (PA) 是磷脂、糖脂及脂质合成的前体,在脂质合成代谢过程中具有重要作用。

与细胞膜不同的是,叶绿体被膜主要由甘油糖脂组成。在类囊体膜中,甘油糖脂约占膜脂的 80%, 磷脂中磷脂酰甘油 (PG) 只占 10%–20%。植物进行光合作用的光反应场所在类囊体膜上,因此甘油糖脂是光合膜的基本骨架。类囊体膜组分对干旱胁迫十分敏感,原佳乐等研究发现干旱导致光系统 II (Photosystem II complex, PS II) 反应中心失活,从而影响光能的吸收和转换^[31]。赵新西等研究发现,干旱胁迫会造成小麦类囊体膜上的单半乳糖脂甘油二酯 (Monogalactosyl diglyceride, MGDG)、双半乳糖脂甘油二酯 (Digalactosyl

diglyceride, DGDG)、磷脂酰胆碱 (PG) 以及叶绿素含量显著降低, 说明干旱胁迫下, 脂类的变化会使光合作用受到很大影响^[32]。

在干旱胁迫下, 油脂体作为储存脂肪的重要场所, 其中的油脂会进行一系列代谢分解, 并且许多中间代谢物会参与这一过程的调控。甘油及其磷酸化衍生物是甘油三酯 (Triglyceride, TAG) 和磷脂分解代谢的产物。Liu 等研究甘油代谢在水芹 *Oenanthe javanica* (Bl.) DC. 种子萌发过程中的作用时发现, 幼苗在遭受干旱胁迫时能快速分解储存营养的甘油酯以积累甘油, 甘油的积累可以提高与脱水相关的各种非生物胁迫^[33]。甘油三磷酸是糖酵解及甘油酯合成代谢反应中的必需成分, 也是植物生长过程中的一种重要代谢物。Gong 等研究发现甘油三磷酸积累可以提高拟南芥的抗干旱能力^[34]。在干旱胁迫下, 拟南芥甘油三磷酸合成的相关基因 *GLII*、*CYT*、*GLYI* 和 *GPDH3* 的表达水平提高, 同时下调甘油三磷酸转化的相关基因 *ACT1* 的表达水平, 以积累甘油三磷酸。

2.2 植物脂质响应盐胁迫生理功能的研究进展

一般来说, 盐胁迫对植物的影响主要是抑制植物吸水造成生理性干旱 (渗透胁迫) 和改变核酸酶的代谢机制 (离子毒害), 从而破坏细胞膜结构和稳定、扰乱激素平衡^[35-37]。植物受到盐胁迫时, Na^+ 会在细胞中大量积累, 而对细胞膜具有稳定作用的 Ca^{2+} 则被替换, 从而破坏了细胞膜的稳定性和选择透过性。另外, 盐胁迫下细胞膜中脂肪酸的变化与植物耐盐性也密切相关^[38]。膜脂中较高的不饱和脂肪酸含量能保持膜的正常流动性, 以抵御盐胁迫对植物的伤害。Muries 等发现西兰花 *Brassica oleracea* L.var.italic Planch 的根可以通过增加不饱和脂肪酸 (PUFA) 的含量和膜脂饱和度, 以降低膜脂的受损程度, 提高了耐盐性^[39]。随着胁迫程度加强, 细胞膜脂会出现脱酯反应或膜脂过氧化, 损伤膜蛋白及膜脂结构, 最后干扰细胞膜的正常生理功能^[40]。同时, 作为

膜脂过氧化产物的 MDA, 会逆向影响细胞, 使胞内离子含量和活性氧系统失衡^[41]。

一般来说, 植物磷脂中大部分脂质分子没有特定的分布区域, 糖脂中双半乳糖甘油二酯 (DGDG)、硫代异鼠李糖甘油二酯 (SQDG) 和单半乳糖甘油二酯 (MGDG) 三种糖脂是植物光合膜脂的主要成分, 磷脂酰甘油 (PG) 是类囊体膜上唯一的磷脂成分^[42]。有研究发现, 磷脂酰胆碱 (PC) 含量的增加, 降低了小麦对 Na^+ 的吸收和 K^+ 的排出, 减轻离子毒害, 使植物更好地适应盐胁迫条件^[43]。磷脂分子磷脂酰甘油 (PG) 是 PS II 氧化电子输运的位点, 也是叶绿体发育的重要物质。在盐胁迫条件下, PS II 外周蛋白脱落, 使 PS II 反应中心尤其是放氧复合体失活, 而磷脂酰甘油 (PG) 含量的增加能够降低盐胁迫对植物光合能力的破坏。Sui 等研究发现, 碱蓬 *Suaeda glauca* Bunge 叶中磷脂酰甘油 (PG) 含量的增加提高了植株的耐盐性^[44]。细胞中 Na^+ 的积累使得糖脂含量出现异常, 从而干扰类囊体垛叠的形成, 使叶片中叶绿素的降解加速, 降低了叶绿体光反应速率。植物在盐胁迫条件下, 也可以通过改变膜脂类的含量和比例来减轻伤害。薛敏对沙冬青 *Ammopiptanthus mongolicus* 幼苗在盐胁迫处理后发现, 单半乳糖甘油二酯 (MGDG) 的含量均下降, 导致其 DGDG/MGDG 的比值增加, 硫代异鼠李糖甘油二酯 (SQDG) 的含量增加^[45]。盐胁迫条件下硫代异鼠李糖甘油二酯 (SQDG) 含量的增加有利于维持 PS II 的稳定性和 ATP 合酶活性^[46]。

2.3 植物脂质响应温度胁迫生理功能的研究进展

近年来, 全球气候变化明显, 极端气温时常出现, 使植物在生长发育阶段不断受到低温或高温胁迫的影响。低温胁迫会对膜脂分子的空间构象和物理状态造成不可逆的伤害。例如发生冻害时, 植物细胞内的水分会结冰, 胞内形成的冰晶会对胞内膜系统和细胞器造成机械损伤。而当冷

害发生时,生物膜上膜脂分子的流动性会降低并发生收缩现象,使膜蛋白被固定、不能移动,膜上出现裂缝,生物膜选择透过性降低,最终引起细胞代谢及功能紊乱^[47]。植物在低温胁迫下可以通过不同途径的代谢响应以降低逆境伤害,如改变膜脂含量或脂肪酸的不饱和程度等。陈晓龙研究发现,在低温胁迫下增加 DGDG/MGDG 的比值,可以维持质膜的流动性,降低低温对植物的伤害^[48]。王玉萍等研究发现,通过低温处理后的芸豆 *Phaseolus vulgaris* 子叶脂质组成中双半乳糖脂甘油二酯 (DGDG) 的含量显著增加,使黄瓜幼苗的低温抗性提高^[49]。另外,脂肪酸的不饱和程度也是保持膜流动性的重要指标,多不饱和脂肪酸的比例较高时,能够在较低温度下保持膜的流动性。Teixeira 等研究发现,低温胁迫下马齿苋 *Portulaca oleracea* 中不饱和脂肪酸的含量会增加^[50];杨明峰研究发现低温胁迫下烟草叶片中不饱和脂肪酸 (PUFA) 含量增加^[51]。耐冷的植物在低温胁迫条件下,类囊体膜脂中的 PG 分子的脂肪酸不饱和度会增加。与低温胁迫相反的是,高温胁迫会使细胞膜脂的饱和程度增加,植物调整膜脂组成成分,降低高温胁迫对植物的伤害^[52]。Djanaguiraman 等研究小麦 *Triticum aestivum* L. 在高温胁迫下的脂质变化时,发现总脂肪酸含量和成分保持不变,细胞内的不饱和脂肪酸显著降低,单半乳糖脂甘油二酯 (MGDG)、磷脂酰甘油 (PG) 和磷脂酰乙醇胺 (PE) 的含量降低,甘油三酯 (TAG) 和甘油二酯 (DAG) 含量增加^[53],非双分子层结构的单半乳糖脂甘油二酯 (MGDG) 大量存在于类囊体上^[54]。单半乳糖脂甘油二酯 (MGDG) 在高温下容易发生相变,会改变叶绿体中类囊体的结构和性质,破坏类囊体的正常功能,对植物光合作用产生巨大的伤害^[55]。

2.4 植物脂质响应不同胁迫差异的比较

首先,干旱胁迫会使植物细胞膜出现不饱和脂肪酸 (PUFA) 氧化、脂质过氧化等情况^[56]。而

盐胁迫则主要是过量有毒的 Na^+ 对 Ca^{2+} 进行了取代,进而造成了胁迫伤害。另外,植物不饱和脂肪酸 (PUFA) 和磷脂酰胆碱 (PC) 的含量也会在盐胁迫下有所增加以抵御逆境条件,最终也会造成不饱和脂肪酸 (PUFA) 的氧化 (图 1)^[57]。低温胁迫往往会造成膜蛋白的固定,植物为了维持细胞膜的流动性,不饱和脂肪酸 (PUFA) 的含量也会有一定程度的增加,并且 DGDG/MGDG 也有所提高;而高温胁迫则与干旱胁迫类似,会出现不饱和脂肪酸 (PUFA) 氧化等情况^[58]。

其次,在叶绿体水平上,干旱胁迫会使其类囊体膜上的脂质分子含量降低,导致光合作用受到影响^[56]。在盐胁迫下, Na^+ 的大量积累也会一定程度干扰糖脂的合成,影响类囊体的形成,并且 DGDG/MGDG 增加,硫代异鼠李糖甘油二酯 (SQDG) 的含量也有所增加^[57]。而在低温胁迫下,类囊体膜中的 PG 分子不饱和度增加;在高温胁迫下,PG 分子饱和度增加,单半乳糖脂甘油二酯 (MGDG) 易发生相变^[59]。由此也可以看出,面对不同类型的非生物胁迫,如干旱、高盐和极端温度等造成的伤害,植物的脂质也会表现出一定的生理适应性,且不同胁迫下有所差异。

3 总结与展望

脂质在植物应答逆境胁迫的过程中扮演重要角色。一方面,植物膜脂的稳定有利于植物抵御逆境胁迫;另一方面,脂质可以作为信号分子,参与非生物胁迫信号的转导。因此,研究植物脂质应答逆境胁迫的生理功能有重要的理论价值和实际意义。但是,目前受到技术的制约,植物脂质的作用机制还不是很清楚。纵观国内外对植物脂质的分类、研究方法及发展方向等领域的现状,可以在以下几个方面进行深入研究。

(1) 目前,对于植物响应逆境胁迫过程脂质功能的研究多集中于膜脂的生理变化。先前研究表明植物受到水分和温度等胁迫后,触发脂质依

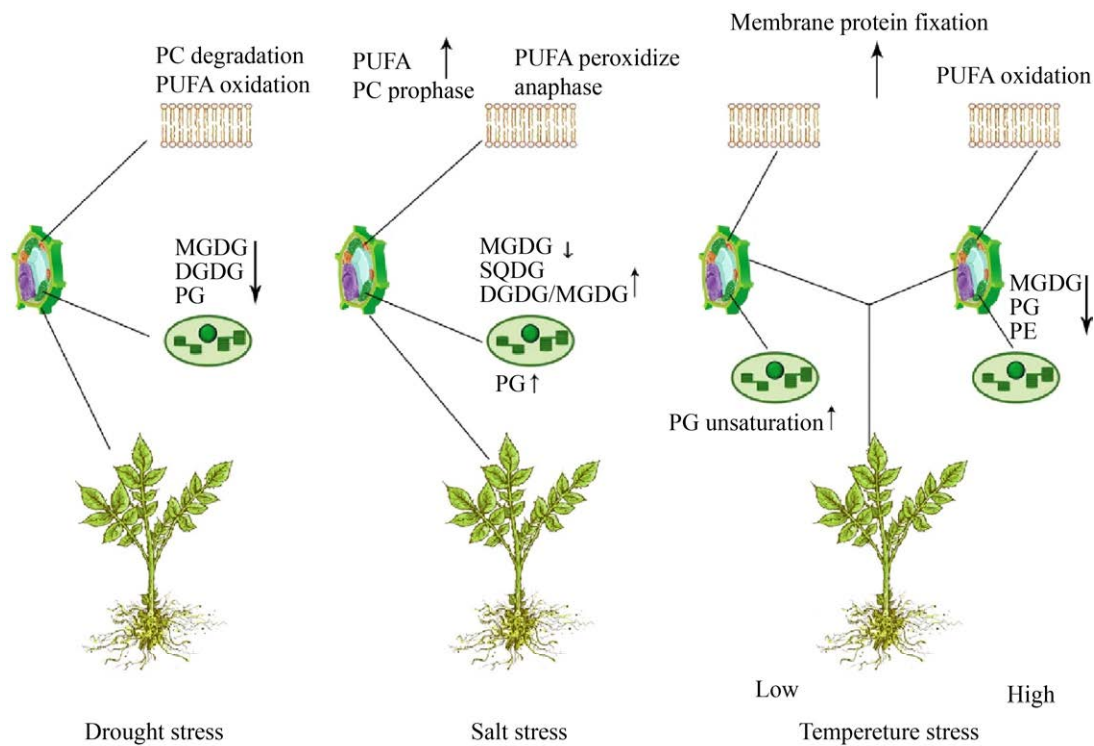


图1 不同类型胁迫下植物脂质的变化

Fig. 1 Profiles of plant lipids under different stress.

赖性信号转导级联反应，调控基因表达，从而响应逆境胁迫^[60]。今后应更重视对响应过程中脂质合成、脂质信号转导的研究，为深入探索植物抗逆机理及在此过程中脂质功能与生理变化的关系提供科学依据。

(2) 利用液质联用、气质联用和基质辅助激光解吸质谱等当前热点的脂质组学技术，结合基因组学、转录组学、蛋白质组学等组学技术，在多个层面对脂质应答逆境胁迫的分子调控网络进行研究，从而更加全面系统地揭示植物脂质应答逆境胁迫机理。

(3) 单纯从定义来看，“脂质组学”实际是“代谢组学”的一个分支。但是由于脂类代谢在植物代谢中占据重要地位，参与能量运输、细胞间信号转导与网络调控，因此科学家们逐渐将“脂质组学”从“代谢组学”中单独划分出来，但是目前脂质组学的研究主要针对动物与生物医学领域，并且目前研究还多停留在对生物标志物的判断和测

定，并未有效地将脂质代谢途径及脂质信号转导整合到目前已建立的胁迫响应网络体系中，期待可以进一步探索更加精细的脂质代谢通路及在揭示生命现象中的重要作用。

(4) 尽管目前脂质组学在分析方法及应用领域取得了一定进展，但是由于起步较晚，与其他组学如蛋白组学和代谢组学等相比还有很大的差距。相对于核酸和蛋白质，人们对脂质的了解还很少，对植物脂质的了解则更少，而目前脂类分类规则较为混乱，所建立的脂质数据库都是各研究单位根据各自的研究范围建立的，对于科学研究和知识共享有一定的局限性。脂质作为信号分子通常在植物受到胁迫时以较低水平出现，在响应胁迫过程中快速转换，并且脂质代谢及脂质信号转导过程中存在许多多功能性酶，不同脂质种类可能相互组合形成复杂的调控网络，这就阻碍了对植物脂质的深入研究，尤其是对其响应逆境胁迫的研究。期待脂质数据库合并共享，脂质组学可以朝更加精细的方向发展。

REFERENCES

- [1] 姚楠. 植物脂质生物学进展. 植物生理学报, 2018, 54(12): 1747.
Yao N. Advances in plant lipid biology. Plant Physiol J, 2018, 54(12): 1747 (in Chinese)
- [2] 汪俊宇, 王小东, 马元丹, 等. ‘波叶金桂’对干旱和高温胁迫的生理生态响应. 植物生态学报, 2018, 42(6): 681-691.
Wang JY, Wang XD, Ma YD, et al. Physiological and ecological responses to drought and heat stresses in *Osmanthus fragrans* ‘Boyejingui’. Chin J Plant Ecol, 2018, 42(6): 681-691 (in Chinese).
- [3] Zhang Q, Xiao SY. Lipids in salicylic acid-mediated defense in plants: focusing on the roles of phosphatidic acid and phosphatidylinositol 4-phosphate. Front Plant Sci, 2015, 6: 387.
- [4] 张翠萍. SIRT5 调控炎症反应与血糖平衡的相关机制研究及巨噬细胞脂质组学研究[D]. 南宁: 广西医科大学, 2019.
Zhang CP. The role of SIRT5 in the regulation of inflammatory response and glucose homeostasis, and lipidomics study of macrophages[D]. Nanning: Guangxi Medical University, 2019 (in Chinese).
- [5] Yang WM, Wang ZR, Chen KQ, et al. Dynamic optical breast imaging[C]//2019 41st Annual International Conference of the IEEE Engineering in Medicine & Biology Society (EMBC). IEEE, 2019.
- [6] Han XL, Gross RW. Global analyses of cellular lipidomes directly from crude extracts of biological samples by ESI mass spectrometry: a bridge to lipidomics. J Lipid Res, 2003, 44(6): 1071-1079.
- [7] Jadia R, Scandore C, Rai P. Nanoparticles for effective combination therapy of cancer. Int J Nanotechnol Nanomed, 2016, 1(1): 1-27.
- [8] Stojanovska J, Tsodikov A, Lumeng C, et al. 3266 Understanding epicardial adipose biology by imaging, transcriptomic, and lipidomic profiling. J Clin Transl Sci, 2019, 12(4): 47-49.
- [9] Freudenmann LK, Marcu A, Stevanović S, et al. Mapping the tumour human leukocyte antigen (HLA) ligandome by mass spectrometry. Immunology, 2018, 154(3): 331-345.
- [10] Skorupskaitė V, Makareviciene V, Gumbyte M. Opportunities for simultaneous oil extraction and transesterification during biodiesel fuel production from microalgae: a review. Fuel Process Technol, 2016, 150: 78-87.
- [11] 刘虎威, 白玉. 脂质组学及其分析方法. 色谱, 2017, 35(1): 86-90.
Liu HW, Bai Y. Lipidomics and its analytical methods. Chin J Chromatogr, 2017, 35(1): 86-90 (in Chinese).
- [12] 王湘, 魏芳, 吕昕, 等. 磷脂分析方法与应用研究进展. 中国农业科技导报, 2015, 17(2): 141-150.
Wang X, Wei F, Lv X, et al. Phospholipid profiling method and progress on its application research. J Agric Sci Technol, 2015, 17(2): 141-150 (in Chinese).
- [13] Yi T, Fan LL, Chen HL, et al. Comparative analysis of diosgenin in *Dioscorea* species and related medicinal plants by UPLC-DAD-MS. BMC Biochem, 2014, 15: 19.
- [14] James AT, Martin AJP. Gas-liquid partition chromatography: the separation and micro-estimation of ammonia and the methylamines. Biochem J, 1952, 52(2): 238-242.
- [15] Cajka T, Fiehn O. Comprehensive analysis of lipids in biological systems by liquid chromatography-mass spectrometry. TrAC Trends Anal Chem, 2014, 61: 192-206.
- [16] Ghirotto B, Terra FF, Camara NOS, et al. Sirtuins in B lymphocytes metabolism and function. World J Exp Med, 2019, 9(1): 1-13.
- [17] 鞠响, 张洪, 于凯, 等. 质谱成像技术在肿瘤研究中的应用进展. 分析测试学报, 2020, 39(1): 28-34.
Ju Y, Zhang H, Yu K, et al. Application progress of mass spectrometry imaging technology in tumor research. J Instrum Anal, 2020, 39(1): 28-34 (in Chinese).
- [18] Nie QX, Xing MM, Chen HH, et al. Metabolomics and lipidomics profiling reveals hypocholesterolemic and hypolipidemic effects of arabinoxylan on type 2 diabetic rats. J Agric Food Chem, 2019, 67(38): 10614-10623.
- [19] Abboud S, Vives-Peris V, Dbara S, et al. Water status, biochemical and hormonal changes involved in the response of *Olea europaea* L. to water deficit induced by partial root-zone drying irrigation (PRD). Sci Horticult, 2021, 276: 109737.
- [20] 泰兹, 齐格尔. 植物生理学. 宋春平, 王小林, 周毅, 译. 北京: 科学出版社, 2015: 51-57.
Taiz L, Zeiger E. Plant Physiology. Song CP, Wang XL, Zhou Y, trans. Beijing: Science Press, 2015: 51-57 (in Chinese).
- [21] Olga G, Lyublinskaya NA, Pugovkina YG, et al. How to assess reactive oxygen species (ROS) concentration instead of ROS level in the cell and

- why the quantitative redox biology approach is useful for the Analysis of ROS homeostasis in embryonic stem cells: overcoming misconceptions. *Free Rad Biol Med*, 2015, 87(S1): S16.
- [22] 郭延平, 李嘉瑞. 干旱胁迫下杏叶片膜脂脂肪酸组分和乙烯释放及 LOX 活性的变化. *浙江大学学报(农业与生命科学版)*, 2002, 28(5): 513-517.
- Guo YP, Li JR. Changes of fatty acid composition of membrane lipid, ethylene release and lipoxygenase activity in leaves of apricot under drought stress. *J Zhejiang Univ (Agric Life Sci)*, 2002, 28(5): 513-517 (in Chinese).
- [23] Katam R, Shokri S, Murthy N, et al. Proteomics, physiological, and biochemical analysis of cross tolerance mechanisms in response to heat and water stresses in soybean. *PLoS ONE*, 2020, 15(6): e0233905.
- [24] 伏毅, 戴媛, 谭晓荣, 等. 干旱对小麦幼苗脂类和蛋白质氧化损伤的影响. *作物杂志*, 2010(3): 45-50.
- Fu Y, Dai Y, Tan XR, et al. Effects of drought on lipids and proteins oxidative damage in wheat seedlings. *Crops*, 2010(3): 45-50 (in Chinese).
- [25] Wang YJ, Zhang XY, Huang GR, et al. Dynamic changes in membrane lipid composition of leaves of winter wheat seedlings in response to PEG-induced water stress. *BMC Plant Biol*, 2020, 20: 84.
- [26] Loewen CJR, Roy A, Levine TP. A conserved ER targeting motif in three families of lipid binding proteins and in Opi1p binds VAP. *EMBO J*, 2003, 22(9): 2025-2035.
- [27] Zhang W, Qin C, Zhao J, et al. Phospholipase D α 1-derived phosphatidic acid interacts with ABI1 phosphatase 2C and regulates abscisic acid signaling. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2004, 101(25): 9508-9513.
- [28] McGlew K, Shaw V, Zhang M, et al. An annotated database of *Arabidopsis* mutants of acyl lipid metabolism. *Plant Cell Rep*, 2015, 34(4): 519-532.
- [29] Rhaman MS, Nakamura T, Nakamura Y, et al. The myrosinases TGG1 and TGG2 function redundantly in reactive carbonyl species signaling in *Arabidopsis* guard cells. *Plant Cell Physiol*, 2020, 61(5): 967-977.
- [30] Shi CY, Qi C, Ren HY, et al. Ethylene mediates brassinosteroid-induced stomatal closure via G α protein-activated hydrogen peroxide and nitric oxide production in *Arabidopsis*. *Plant J*, 2015, 82(2): 280-301.
- [31] 原佳乐, 马超, 冯雅岚, 等. 不同抗旱性小麦快速叶绿素荧光诱导动力学曲线对干旱及复水的响应. *植物生理学报*, 2018, 54(6): 1119-1129.
- Yuan JL, Ma C, Feng YL, et al. Response of chlorophyll fluorescence transient in leaves of wheats with different drought resistances to drought stresses and rehydration. *Plant Physiol J*, 2018, 54(6): 1119-1129 (in Chinese).
- [32] 赵新西, 马千全, 杨兴洪, 等. 根施甜菜碱对干旱胁迫下小麦幼苗类囊体膜组分和功能的影响. *植物生理与分子生物学学报*, 2005, 31(2): 135-142.
- Zhao XX, Ma QQ, Zhang XH, et al. Effects of root-applied glycinebetaine on the composition and function of wheat thylakoid membrane under drought stress. *J Plant Physiol Mol Biol*, 2005, 31(2): 135-142 (in Chinese).
- [33] Liu FC, Ma HL, Peng L, et al. Effect of the inoculation of plant growth-promoting rhizobacteria on the photosynthetic characteristics of *Sambucus williamsii* Hance container seedlings under drought stress. *AMB Expr*, 2019, 9: 169.
- [34] Gong ZZ, Xiong LM, Shi HZ, et al. Plant abiotic stress response and nutrient use efficiency. *Sci China Life Sci*, 2020, 63(5): 635-674.
- [35] Vicente MJ, Martínez-Díaz E, Martínez-Sánchez JJ, et al. Effect of light, temperature, and salinity and drought stresses on seed germination of *Hypericum ericoides*, a wild plant with ornamental potential. *Sci Horticult*, 2020, 270: 109433.
- [36] Lucas WJ, Groover A, Lichtenberger R, et al. The plant vascular system: evolution, development and functions. *J Integrat Plant Biol*, 2013, 55(4): 294-388.
- [37] Buezo J, Sanz-Saez A, Moran JF, et al. Drought tolerance response of high-yielding soybean varieties to mild drought: physiological and photochemical adjustments. *Physiol Plantar*, 2019, 166(1): 88-104.
- [38] Vishwakarma K, Mishra M, Patil G, et al. Avenues of the membrane transport system in adaptation of plants to abiotic stresses. *Crit Rev Biotechnol*, 2019, 39(7): 861-883.
- [39] Muries B, Faize M, Carvajal M, et al. Identification and differential induction of the expression of aquaporins by salinity in broccoli plants. *Mol Biosyst*, 2011, 7(4): 1322-1335.
- [40] Reddy INBL, Kim BK, Yoon IS, et al. Salt tolerance in rice: focus on mechanisms and approaches. *Rice Sci*, 2017, 24(3): 123-144.
- [41] Bhatt T, Sharma A, Puri S, et al. Salt tolerance

- mechanisms and approaches: future scope of halotolerant genes and rice landraces. *Rice Sci*, 2020, 27(5): 368-383.
- [42] Nakajima Y, Umena Y, Nagao R, et al. Thylakoid membrane lipid sulfoquinovosyl-diacylglycerol (SQDG) is required for full functioning of photosystem II in *Thermosynechococcus elongatus*. *J Biol Chem*, 2018, 293(38): 14786-14797.
- [43] Bajwa AA, Farooq M, Nawaz A. Seed priming with sorghum extracts and benzyl aminopurine improves the tolerance against salt stress in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Physiol Mol Biol Plants*, 2018, 24(2): 239-249.
- [44] Sui N, Han GL. Salt-induced photoinhibition of PS II is alleviated in halophyte *Thellungiella halophila* by increases of unsaturated fatty acids in membrane lipids. *Acta Physiol Plantar*, 2014, 36(4): 983-992.
- [45] 薛敏. 不同胁迫条件下沙冬青叶片膜脂组成和叶绿体 FAD 基因功能分析[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2019.
Xue M. Analyses of leaf membrane lipid composition and chloroplast FAD gene function in *Ammopiptanthus mongolicus* under different stress conditions[D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2019 (in Chinese).
- [46] Zhou Y, Diao M, Cui JX, et al. Exogenous GSH protects tomatoes against salt stress by modulating photosystem II efficiency, absorbed light allocation and H₂O₂-scavenging system in chloroplasts. *J Integrat Agric*, 2018, 17(10): 2257-2272.
- [47] Sevillano L, Sanchez-Ballesta MT, Romojaro F, et al. Physiological, hormonal and molecular mechanisms regulating chilling injury in horticultural species. Postharvest technologies applied to reduce its impact. *J Sci Food Agric*, 2010, 89(4): 555-573.
- [48] 陈晓龙. 盐胁迫下白沙蒿 α -生育酚对亚油酸性的调控机制研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2019.
Chen XL. The mechanism of α -tocopherol on regulating linoleic acid in *Artemisia sphaerocephala* Kraschen under salt stress[D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2019 (in Chinese).
- [49] 王玉萍, 郜春晓, 王盛祥, 等. 低温弱光胁迫下芸豆叶片光抑制与类囊体膜脂构成变化. *草业学报*, 2020, 29(8): 116-125.
Wang YP, Gao CX, Wang SX, et al. Changes in photoinhibition and fatty acid composition in the thylakoid membrane of kidney bean leaves under low temperature and weak light stress. *Acta Pratac Sin*, 2020, 29(8): 116-125 (in Chinese).
- [50] Teixeira MC, Coelho N, Olsson ME, et al. Molecular cloning and expression analysis of three omega-6 desaturase genes from purslane (*Portulaca oleracea* L.). *Biotechnol Lett*, 2009, 31(7): 1089-1101.
- [51] 杨明峰. 烟草 *NtFAD2* 基因的沉默及功能研究[D]. 北京: 中国科学院研究生院, 2005.
Yang MF. Silencing and functional analysis of *NtFAD2* gene from tobacco[D]. Beijing: Chinese Academy of Sciences, 2005 (in Chinese).
- [52] Schroda M, Hemme D, Mühlhaus T. The *Chlamydomonas* heat stress response. *Plant J*, 2015, 82(3): 466-480.
- [53] Djanaguiraman M, Narayanan S, Erdayani E, et al. Effects of high temperature stress during anthesis and grain filling periods on photosynthesis, lipids and grain yield in wheat. *BMC Plant Biol*, 2020, 20: 268.
- [54] Higashi Y, Okazaki Y, Myouga F, et al. Landscape of the lipidome and transcriptome under heat stress in *Arabidopsis thaliana*. *Sci Rep*, 2015, 5: 10533.
- [55] 刘华, 张建涛, 陈海燕, 等. 脂肪酸去饱和酶参与植物对胁迫的响应. *东北农业大学学报*, 2013, 44(1): 154-160.
Liu H, Zhang JT, Chen HY, et al. Fatty acid desaturation and plant responses to biotic and abiotic stresses. *J Northeast Agric Univ*, 2013, 44(1): 154-160 (in Chinese).
- [56] Tamiru M, Undan JR, Takagi H, et al. A cytochrome P450, OsDSS1, is involved in growth and drought stress responses in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Mol Biol*, 2015, 88(1/2): 85-99.
- [57] Singh M, Singh A, Prasad SM, et al. Regulation of plants metabolism in response to salt stress: an omics approach. *Acta Physiol Plantar*, 2017, 39: 48.
- [58] Chinnusamy V, Zhu JK, Sunkar R. Gene regulation during cold stress acclimation in plants. *Methods Mol Biol*, 2010, 639: 39-55.
- [59] De La Leyva-Pérez M, Valverde-Corredor A, Valderrama R, et al. Early and delayed long-term transcriptional changes and short-term transient responses during cold acclimation in olive leaves. *DNA Res*, 2015, 22(1): 1-11.
- [60] Hou QC, Ufer GD, Bartels D. Lipid signalling in plant responses to abiotic stress. *Plant Cell Environ*, 2016, 39(5): 1029-1048.

(本文责编 郝丽芳)