

甲醇对植物的作用及其生理机制

卫培培, 於丙军*

(南京农业大学 生命科学学院, 南京 210095)

摘要: 甲醇是植物生长发育和代谢过程中体内产生的最简单的一碳化合物之一, 与植物的很多生理过程(如光合作用、 C_1 -四氢叶酸和某些植物激素生物合成以及植物耐逆性等)密切相关。本文对近年来国内外有关植物中甲醇的产生与释放途径、体内代谢、外施甲醇对植物的效应及其生理机制等方面研究进行了综述, 并提出存在的问题和今后研究方向。

关键词: 甲醇; 植物; 叶面喷施; 光合效率; 耐逆性

中图分类号: Q945 **文献标志码:** A

Roles of Methanol on Plants and Its Physiological Mechanisms

WEI Peipei, YU Bingjun*

(College of Life Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

Abstract: The methanol, which is one of the simplest organic C_1 compounds produced during the plant growth, development and metabolisms, is related to many plant physiological processes (such as photosynthesis, biological synthesis of C_1 -tetrahydrofolate and some phytohormones, and stress tolerance). In this paper, the pathways for methanol production and emission, metabolisms, and the role of exogenous applying methanol on plants and its physiological mechanisms are summarized according to the existing references, and on that basis, the present occurred problems and future research focus are also discussed.

Key words: methanol; plants; foliar spray; photosynthesis efficiency; stress tolerance

甲醇是结构最简单的饱和一元醇, 其化学式为 CH_3OH , 它最早是由木材和木质素干馏制得。甲醇是现代石油化工行业的常用原料之一, 除用于燃料外, 也广泛应用于其它化学加工过程, 包括生产塑料、粘合剂、有机溶剂以及污水处理等^[1]。在植物生长发育和代谢过程中其体内也会产生少量的甲醇, 它是高等植物中重要的一碳化合物之一^[2]。植物体内产生和释放的甲醇也是构成森林大气系统的一种主要挥发性有机物 (volatile organic compounds, VOCs)^[3-4]。甲醇与植物的很多生理过程密切相关。本文从植物中甲醇的产生与释放途径、体内代谢、外

施甲醇对植物的效应及其生理机制等方面做了综述和归纳, 并在此基础上对存在的问题和今后的研究方向做了分析和探讨, 旨在为该领域的研究提供有益的学术参考资料。

1 植物中甲醇的产生与释放

1.1 植物中甲醇的产生

植物在生长发育过程中产生的甲醇, 其中一部分通过蒸腾作用从叶片气孔中排放到空气中, 剩余部分会通过植物体自身的代谢机制将其转变为其它中间产物, 供其自身生长发育所需^[2]。植物叶片是

收稿日期: 2013-03-25; 修改稿收到日期: 2013-12-28

基金项目: 国家转基因生物新品种培育重大专项 (2009ZX08004-008B)

作者简介: 卫培培 (1989—), 男, 硕士研究生, 主要从事植物耐逆生理及分子机理研究。E-mail: 2012116035 @njau.edu.cn

* 通信作者: 於丙军, 教授, 博士生导师, 主要从事植物逆境生理、化学调控与分子遗传改良研究。E-mail: bjyu@njau.edu.cn

产生甲醇的主要部位,一般认为有三种产生途径,即细胞壁果胶质的去甲基化、细胞壁木质素的降解和细胞内蛋白质损伤的修复途径^[4]。此外,在马铃薯块茎等植物组织中,通过甲醛歧化作用或者还原作用也可以形成甲醇^[2]。

1.1.1 细胞壁果胶质的去甲基化 植物细胞壁中含有大量的果胶质和纤维素,其中的果胶质是由不同种类的多聚糖构成,如半乳糖醛酸(主要组分)、阿拉伯糖和鼠李糖等。在双子叶植物中,植物细胞壁中的果胶质可占细胞壁干重的 35% 左右。在植物细胞壁伸展形成的过程中,果胶质的前体中富含大量的半乳糖醛酸甲酯,它们在果胶质甲基酯酶(pectin methylesterase, PME)的作用下脱去甲基就会形成半乳糖醛酸和甲醇。在此过程中形成的半乳糖醛酸的羧基化侧链通过与 Ca^{2+} 结合,从而形成稳定的刚性细胞壁结构^[5]。细胞壁果胶质去甲基化过程中产生的甲醇虽然是一种副产物,但被认为是植物体内合成甲醇的主要来源^[6]。叶面喷施甲醇可增强叶片特定果胶甲基酯酶(PME)基因在拟南芥(如 *At-Pme1*)和番茄(如 *Pest2*)植株的表达^[7]。通过反义 RNA(antisense RNA)技术对番茄 PME 基因进行抑制表达后,其果实内果胶质代谢明显受到影响,可溶性固形物含量增加,甲醇含量下降,但果实发育进程未受影响^[8-9]。

1.1.2 细胞壁木质素的降解 细胞壁中木质素的降解也是植物体乃至生物圈中甲醇的来源之一。木质素是植物次生细胞壁的主要组成成分,它是由 4 种醇单体(对香豆醇、松柏醇、5-羟基松柏醇、芥子醇)形成的一种复杂酚类聚合物,含有大量的甲基醚基团。在自然界中,有很多腐木真菌和细菌能够利用自身的酶解反应来分解这些甲基醚基团,伴随该过程产生的甲醇会进入到植物、土壤或大气中^[4]。

1.1.3 蛋白质损伤修复途径 前人研究表明:包括植物在内的所有生物有机体在生长发育的过程中,一般都会经历由于各种化学反应而发生某些蛋白质损伤的情况,其中有些损伤就发生在蛋白质的天冬酰胺或天冬氨酸残基上,即天冬酰胺被脱去酰氨基后形成 L-异天冬氨酸和 L-天冬氨酸,再通过外消旋作用形成 D-天冬氨酸。蛋白质 L-异天冬氨酸或 D-天冬氨酸-O-甲基转移酶[protein L-isoadipate(或 D-aspartate)-O-methyltransferase, PIMT] 可以识别这些受损伤蛋白质的侧链,并催化其发生依赖 S-腺苷甲硫氨酸(S-adenosylmethionine, SAM)的甲基化作用。由此而产生的甲基醚基团会自发性地发生

去甲基化作用,并形成环亚酰胺结构,重新排列形成正确的氨基酸侧链结构。植物在修复损伤蛋白而发生甲基醚基团去甲基化过程中所脱去的甲基可进一步转化而形成甲醇。参与损伤修复过程的 PIMT 广泛存在于包括植物、动物和细菌在内的所有生物有机体中,特别是在植物种子中含量较高,这可能与参与修复种子萌发过程中因种子休眠而产生的多种损伤蛋白有关^[4]。不过,植物体内的 PIMT 活性相当低,以番茄为例,其叶片和根中的 PME 活性约为 PIMT 活性的 6 倍以上^[10]。因此,蛋白质损伤修复途径可认为是植物体内甲醇产生的一种辅助途径。

1.2 植物中甲醇的释放

人们采用气相色谱技术或者直接的酶学方法[通过检测由甲醇氧化酶(来源于毕赤酵母)催化产生的荧光信号物质]来测定和分析植物叶片所释放的甲醇含量^[3]。以 C_3 植物为例,在植物释放到大气中的主要 VOCs 中,甲醇的释放速度一般在 $0.3 \sim 17 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$, 介于其它主要生物源产生的 VOCs, 如异戊二烯和单萜烯的中间水平^[4]。植物叶片内释放的甲醇量与叶片的发育程度有很大关系,叶片伸展早期(即新生叶)较为明显^[7],主要是通过叶片上、下表面上的气孔释放到外界大气中,因此气孔导度也就成为制约叶片释放甲醇速度的关键因素^[3]。

2 植物中甲醇的代谢

在植物正常生长发育过程中,其体内产生的甲醇除了部分从气孔处释放外,甲醇库中的甲醇还能通过甲醇(CH_3OH) \rightarrow 甲醛(HCHO) \rightarrow 甲酸(HCOOH) \rightarrow 二氧化碳(CO_2) 路径进行代谢,中间代谢产物甲醛和甲酸也可进行其它同化和异化代谢^[11]。其中,甲醛代谢为甲酸主要通过两种途径进行:一是依赖于谷胱甘肽的甲醛脱氢酶途径,二是依赖于四氢叶酸(tetrahydrofolate, THF)的 10-甲酰-四氢叶酸脱甲基酶途径。甲酸的代谢主要通过异化作用分解为 CO_2 , CO_2 可再做为碳源通过 Calvin-Benson 循环(即光合 C_3 循环)参与植物的光合作用过程,当然也可以直接通过植物叶片上的气孔释放到大气中;或在乙醛酸合成酶作用下转化为乙醛酸,或在依赖于 ATP 的 10-甲酰-四氢叶酸合成酶作用下由 THF 介导转化为细胞内组分(如丝氨酸、甲硫氨酸等)^[2]。许多植物施用 ^{14}C 标记的甲醇后, ^{14}C 会出现在有机酸、糖、氨基酸、脂肪、 CO_2 、嘌呤和胸

苷酸等(后两者参与细胞核酸组成)等物质中^[4]。Gout 等^[12]采用¹³C-NMR(nuclear magnetic resonance)技术研究发现,¹³C-甲醇在欧亚槭(*Acer pseudoplatanus* L.)悬浮细胞中可以代谢为丝氨酸、甲硫氨酸和卵磷脂等细胞组成物质。上述植物中甲醇逐步氧化的过程与动物组织、甲基营养菌和甲基营养型酵母非常相似,该反应步骤在甲基营养菌中是由其专一的甲醇脱氢酶和甲醛脱氢酶分别催化完成,在甲基营养型酵母中则是由位于过氧化物酶体中的甲醇氧化酶和位于细胞质中依赖谷胱甘肽的甲醛脱氢酶分别催化完成,但植物体中从甲醇到甲醛的具体反应过程目前还不甚清楚^[7,13-14]。有报道指出,植物体内产生的甲醇有可能在其细胞内过氧化物酶(CAT)介导并有 H₂O₂ 参与下,氧化形成甲醛,但目前学术界尚缺乏统一的认识^[2]。不过,催化甲酸氧化分解为 CO₂ 这一反应过程的甲酸脱氢酶(formate dehydrogenase, FDH)却在高等植物许多组织中都有发现,特别是在细胞线粒体等非光合细胞器中含量尤为丰富^[15]。

3 外源甲醇对植物的效应及其生理机制

已有较多研究表明:在植物叶片表面喷施一定浓度(0%~50%, V/V, 下同)的甲醇溶液可明显促进小麦、萝卜、花生、棉花等植物生长和提高产量,尤其是在干旱地区;叶施甲醇主要对 C₃ 植物有效,对 C₄ 植物效果不明显或无效;而且只有在太阳光照射下进行叶面喷施才有效,在弱光或遮阴或根施等条件下无效甚至出现毒害症状^[14,16-18]。例如:对 6 年生无籽葡萄树叶面喷施甲醇可显著增加植株叶片数量、面积和光合色素(包括叶绿素和类胡萝卜素)含量、葡萄产量、葡萄品质(如可溶性固形物和花青素含量、酸度等)也有明显改善,其中 30% 浓度最有效^[19]。用 20% 甲醇溶液对 C₄ 植物如玉米、高粱、狗牙根和约翰逊草进行叶片喷施,连续 5 次喷施后叶片大小、厚度和成熟期与对照无明显差异^[16]。Ramirez 等^[7]比较了叶面喷施和根施甲醇(2% 和 10%)对拟南芥、烟草和番茄 3 种植物的效应,结果表明:叶面喷施甲醇可明显增加拟南芥和烟草植株的鲜重、干重,对番茄无此效应;而根施甲醇时对上述 3 种植物都产生明显伤害症状。Salehi^[18]报道:对大豆植株叶面喷施不同浓度(0、10%、25%、50%)甲醇溶液后,仅浓度为 10% 时对大豆植株生长和产量的促进效应均达显著水平,仅浓度为 25% 时对分枝数产生显著促进效应。Rowe 等^[20]以番茄为研究

材料,发现根施甲醇(5%~20%)对植株产生了伤害作用,但叶施时均表现对植株生长的促进效应,其中在 20% 浓度下植株茎鲜、干重较对照分别增加了 22% 和 31%,叶鲜、干重较对照分别增加了 19% 和 17%。Dawood 等^[21]研究了叶面喷施不同浓度甲醇(10%、15%、20%、25%)和酵母提取物(1%、2%、3%、4%)对大豆植株生长、籽粒产量和品质(蛋白质、脂肪、碳水化合物、黄酮和丹宁含量及抗氧化活性等)的效应,结果表明 20% 甲醇或 3%~4% 酵母提取物喷施效果最好。Saadpanah 等^[22]发现在大田种植条件下叶面喷施甲醇于大豆植株时,15% 浓度对植株生长的促进效应优于 30% 浓度。这也说明植物外施甲醇的效应受试验条件(包括植物种类、喷施部位、甲醇溶液浓度和环境因素等)影响较大。不过,归纳起来,甲醇对植物产生效应的生理机制主要包括如下四个方面。

3.1 降低植物光呼吸,增强光合效率

甲醇是一种单碳小分子物质,比 CO₂ 小,脂溶性好,对植物本身无毒害作用,更容易透过植物细胞膜进入细胞,其降解产生的 CO₂ 有利于促进光合作用^[6,18,23]。人们根据植物叶面喷施甲醇只有在太阳光照射下进行才有效,在弱光或遮阴条件下无效甚至出现毒害症状,推测外施甲醇刺激植物生长应与光合效率增强有关。外施甲醇后,可观察到植物叶片紧张、直立,这种状况通常表明叶片气孔开放程度高,进入植物体内的 CO₂ 量增加,有利于光合作用的增强。此外,叶面喷施甲醇主要对 C₃ 植物有效,对 C₄ 植物效果不明显,由此得出外施甲醇刺激植物生长可能与降低 C₃ 植物光呼吸速率有关^[16,24]。研究表明:光呼吸可导致植物光合碳同化中约 25% 的碳素流失^[18]。叶面喷施适宜浓度(≤45%)甲醇溶液可对香薄荷(*Satureja hortensis* L.)植株形态(如叶片数量和重量、单株开花数等)、生理(如叶绿素含量)和农艺(如香精油含量)等指标产生积极效应,从而提高其产量和品质^[23]。低浓度(约 0.5%, V/V)甲醇处理较对照可提高单细胞绿藻(*Scenedesmus obliquus*)生物量 3 倍以上,可能主要由于甲醇氧化终产物 CO₂ 浓度增加,光合效率增强所致^[25]。对番茄、糖甜菜、油菜或玉米等作物进行甲醇处理后,植株叶片硝酸还原酶活性提高,N、Zn、Mn 等无机或矿质营养及光合效率增强^[26-28]。外源施用甲醇易引起毒害作用的植物(如西瓜、番茄等)加入甘氨酸(Gly)后,不仅毒害作用可以消除,而且增产效果明显。这暗示叶面喷施甲醇的效应可能涉及植物叶片

中碳/氮比值(C/N ratio)的调控,其短期效应是利用光呼吸来加速植物叶片中N素的代谢,例如把由光呼吸过程中产生的中间原料乙醛酸(可由外施甲醇代谢而来)进一步转化成的Gly,在甘氨酸脱羧酶(glycine decarboxylase,位于线粒体中)的作用下转变成丝氨酸(Ser),在此过程中释放出CO₂,这样既解除了外施甲醇早期的毒害效应,又增加了植物的碳源比率;长期效应是间接地抑制了C₃植物的光呼吸速率,叶片中可利用的CO₂浓度升高,从而加速或增强了植物体内碳素的光同化效率(通过Calvin-Benson循环),这体现出施用甲醇刺激植物生长过程中光呼吸和光合作用的高效协同效应^[16,29]。不过人们对其深入机制仍然不是十分清楚,也还存在着争议。

3.2 参与C₁-四氢叶酸生物合成途径

四氢叶酸(THF)是一种还原型叶酸,是生物体内一碳单位转移酶系统中的辅酶,在整个C₁生物代谢中起重要作用。¹⁴C标记的甲醇施于植物后,其¹⁴C出现在Ser、甲硫氨酸(Met)、嘌呤和胸苷酸等物质中^[11]。以Ser为例,此反应由其羧甲基转移酶(serine hydroxy-methyltransferase, SHMT)催化完成,该酶在细胞质和线粒体中都有分布,负责把甲酰四氢叶酸(5, 10-methylene-tetrahydrofolate, 5, 10-CH₂-THF)上的羧甲基转移至Gly,形成Ser。甲醇在植物体内代谢的第1个产物甲醛可作为THF的合成前体,甲醛可通过非酶催化途径,直接与THF形成甲酰四氢叶酸,或者转化成甲酸,然后再形成甲酰四氢叶酸,进入植物体C₁-四氢叶酸库中。甲醛或甲酸可进一步合成Ser、Met,或与S-腺苷甲硫氨酸(SAM)合成其它甲基化物质,以及组成核酸的嘌呤和胸苷酸等重要细胞组成物质,这都与C₁-THF的协同作用有关^[2]。

3.3 促进某些植物激素合成

甲基营养菌是一类能够以甲醇为唯一碳源的细菌,在土壤中或大多数植物上(如叶片)都有分布或寄生,它们可利用体内所特有的酶系分解并利用宿主植物所释放出或人工外源喷施到植物叶片上的甲醇,并促进某些植物激素(如细胞分裂素)的合成和植物叶片等营养器官的生长^[27]。Madhaiyan等^[30]采用盆栽和田间试验的方法,分别研究了叶施甲醇或粉红色兼性嗜甲醇细菌(pink-pigmented facultative methylobacteriums, PPFMs, 广泛分布于许多植物叶片表面的一种甲基营养菌)溶液对棉花和甘蔗植株生长和产量的效应,结果表明:喷施后株高、

干重、叶面积、棉花棉铃和甘蔗产量都较对照有显著增加,且对棉花(C₃植物)的效应大于甘蔗(C₄植物),其原因可能与喷施后这2种植物叶片上PPFMs种群密度显著提高,叶片中细胞分裂素(cytokinins, CTKs)浓度(主要来源于PPFMs合成)大幅提高,从而刺激其分生组织细胞分裂和促进植株生长有关。嗜甲醇细菌与植物共生产生的促进植物生长或延缓衰老的效应可能还与生长素或乙烯有关^[31]。

3.4 增强植物的耐逆性

植物遭受昆虫类害虫和食草动物侵袭等生物胁迫时,可通过产生甲醇等挥发性有机化合物来提高防御能力^[6,32]。把拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)和黑曲霉(*Aspergillus niger*)的PME基因(编号分别为No. NP_566842和XM_001390469)转至烟草中超表达后,转基因烟草叶片中甲醇含量明显增加(约超过对照16倍),对一些杂食性昆虫类害虫(如棉铃虫和斜纹夜蛾等)的抗性明显增强,并表现出广谱的抗虫性^[6]。这是目前通过转基因手段提高甲醇释放量从而增强植物广谱抗虫性的首篇文献报道。植物在遭受非生物胁迫伤害时,体内甲醇的产生和释放量也会有明显增加^[14]。在缺氧、低温、干旱、黑暗和机械损伤等不同逆境条件下,马铃薯叶片细胞线粒体中甲酸脱氢酶(FDH)的基因表达明显增强,外施甲醇后其表达增强更加显著,约为对照水平的30倍,这非常有利于提高逆境条件下叶片细胞中的有效CO₂浓度,增强植物光合效率^[29]。

叶面喷施甲醇可提高许多农作物(如大豆、棉花、大麦等)在干旱条件下的产量^[16]。比如:用30%甲醇叶面喷施(包括单独或与尿素复配)棉花,可以减少植株对水分的需求,提高其应对干旱胁迫的能力,籽棉产量可比对照增加达9%^[33]。在干旱条件下,对大豆植株叶面喷施一定浓度的甲醇溶液(0、7%、14%、21%、28%和35%),会对植株的叶绿素含量、相对含水量、籽粒产量和叶片荧光参数(F₀、F_v、F_m、F_v/F_m等)产生积极的影响,从而降低植株对水分的需求,提高其对于干旱胁迫的耐受能力^[34]。叶面喷施5%甲醇可以显著促进酸性黄壤(pH 4.55)中大豆“丹波黑”品种植株的生长^[35]。Bayat等^[24]研究了叶面喷施甲醇的时间和频次对干旱胁迫下大豆籽粒产量及其构成因素(如植株干重、株高、茎干粗度、单株节数和荚数、单株籽粒数和粒重等)的不同效应,结果表明:在正常供水条件下,于上午8:00~10:00和晚间7:00~9:00每隔14d对大

豆植株进行叶面喷施效果最好;在干旱胁迫时,于上午每隔 7 d 对大豆植株进行叶面喷施效果最好。Ajirloo 等^[36]研究了叶面喷施不同浓度甲醇(7%、21%、35%)对干旱胁迫条件下大豆植株籽粒产量及其构成因素(如单株荚数、籽粒数、千粒重、生物产量和籽粒产量及收获指数等)的不同效应,结果表明 21%甲醇喷施效果最好,喷施甲醇为 35%时会产生明显负作用。Moghadass 等^[37]研究了叶面喷施甲醇不同浓度(0、15%、30%)和时期(分蘖期、抽穗期和开花期)对大麦耐旱性的效应,发现在分蘖期叶面喷施 30%甲醇溶液效果最好。Aradooei 等^[31]研究了针对干旱条件下采用不同灌溉周期(4、8、12 d)和喷施不同浓度(0、10%、20%、30%,V/V)甲醇溶液对药用植物甜罗勒(*Ocimum basilicum* L.) 香精油产量的效应,结果表明在 8 d 灌溉周期和喷施 20%甲醇溶液可使香精油产量最高,且变化显著。我们的试验结果表明:对盐胁迫下耐盐性不同的栽培大豆 Jackson 品种(盐敏感)和 Lee68 品种(耐盐)幼苗叶面喷施一定梯度浓度(0、2.5%、5%、7.5%和 10%,V/V)甲醇溶液,都表现出缓解大豆幼苗盐害的效应,比如植株干物质和 K^+ 含量、叶面积和净光合速率(P_n)值均得到显著恢复,根和叶硫代巴比妥酸反应物(thiobarbituric acid reactive substances, TBARS)含量明显下降,植株 Na^+ 含量 Na^+/K^+ 值降低,并以 5%浓度较为适宜,对耐盐性较弱的 Jackson 品种效应更明显(待发表资料)。

另有研究表明,叶面喷施甲醇可引起正常或逆境条件下植物体内基因表达谱的变化,激活相关的解毒和信号通路。如 Downie 等^[38]报道:对拟南芥植株喷施甲醇 5%(V/V)后 72 h 过程中,其体内有 100 余种基因表达发生明显改变(上调或下调),导致以花青素为代表的植物类黄酮物质明显增多。外施甲醇时拟南芥叶片中果胶甲基酯酶基因 *AtPme1* 表达增强,这有利于植物成熟组织中 Ca^{2+} 的释放和向新生组织转移,从而促进新生组织的生长、延长及细胞壁的交联化^[7]。Wu 等^[39]采用 Affymetrix 基因芯片技术研究发现:酸性土壤(pH 4.6)中生长的栽培大豆“丹波黑”品种植株(以 pH 7.1 中性土壤为对照)叶面喷施 5%(V/V)甲醇 24 h 过程中发生显著表达变化的基因多达 516 个,其中表达上调的有 190 个,表达下调的有 326 个。这些基因中有涉及参与植物逆境应答的,如 6 个 POD 基因,3 个 CaM 基因;有涉及植物激素合成的,如赤霉素(GA)和生长素(Auxin)合成基因各 2 个;以及一些光合

相关基因,如 *CabP*、*ChOS*、*PSIS VI*、*DXPS*、*PSIS III*、*RCA* 等,上述基因的协同表达作用改善了酸性土壤环境中大豆的生长和发育状况。Shen 和 Yea^[14]报道:在施用 50 mmol/L 甲醇条件下,金蝶兰属植物类球茎培养物(*Oncidium protocorm-like bodies*, PLB)内源抗坏血酸(AsA)和 H_2O_2 含量都明显上升,AsA 含量的上升与外施甲醇分解为甲醛过程中产生的 H_2O_2 作为第 2 信使激活其合成酶基因的表达有直接关系。AsA 的合成主要在细胞线粒体中进行,它在细胞质和质外体中维持细胞内正常的氧化/还原稳态过程中,离不开有“移动逆境信使物质”称号的 H_2O_2 的协同作用^[40]。综上所述,外施甲醇能够增强植物耐逆特性可能与施用甲醇后植物体内 AsA 和 H_2O_2 的含量变化及其参与的逆境信号转导、基因表达有关系,不过目前这方面的研究工作才刚刚起步,有待今后更加广泛和深入的探讨。

4 问题与展望

甲醇刺激植物生长的现象最早发现于 1985 年^[41],之后国内外虽然陆续有不少关于外施甲醇可促进植物或农作物(多集中在大豆上)生长、提高产量和耐逆性(以耐旱性居多)的相关报道,特别是近年来在其理论研究和生产应用方面较受伊朗^[18,23-24,27-28,34,36-37]、埃及^[19,21]、印度^[6]和中国^[35,39]等学者关注和重视,其中以伊朗学者的研究最多,但多以喷施生理和产量效应研究为主。由于外施甲醇对不同植物或作物的效应差异以及田间试验结果的多变性,使得其在农业生产上的应用受到很大程度的制约。在分子机理方面,Downie 等^[38]、Ramírez 等^[7]、Shen 等^[14]、Wu 等^[39]、Hourton-Cabassa 等^[29]和 Dixit 等^[6]分别以拟南芥(模式植物)、金蝶兰属植物类球茎培养物、大豆、马铃薯和转 PME 基因烟草为试验对象,在甲醇对植物的生长、产量及抗逆性效应等方面开展了一系列研究,取得了如前文所述的富有积极意义的研究进展,暗示我们可以在此基础上,围绕不同种类植物外施甲醇生理效应的关键分子机制(如与植物逆境应答、激素合成以及光合相关基因表达与调控间的内在联系)、甲醇合成关键酶(如 PME)和甲醇代谢关键酶(如 FDH)基因的表达特性及其对逆境的响应与调控,深入开展甲醇促进植物生长发育以及调控植物适应逆境能力的内在机理研究。这对于将来通过基因工程技术、甲醇施用或化学调控手段,增加植物或农作物产量,并提高其

耐逆性,应对全球不断加重的粮食危机和频繁出现的极端逆境环境,都具有非常重要的理论意义和实践价值。

参考文献:

- [1] GHADIMKHANI G, DE TACCONI N R, CHANMANEE W, *et al.* Efficient solar photoelectrosynthesis of methanol from carbon dioxide using hybrid CuO-Cu₂O semiconductor nanorod arrays[J]. *Chemical Communications*, 2013, 49: 1 297—1 299.
- [2] XU D(徐 迪), CHEN L M(陈丽梅), NIAN H J(年洪娟), *et al.* Research progresses on one-carbon compound metabolism in higher plants[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2009, 29(6): 1 284—1 289(in Chinese).
- [3] NEMECEK-MARSHALL M, MACDONALD R C, FRANZEN J J, *et al.* Methanol emission from leaves (Enzymatic detection of gas-phase methanol and relation of methanol fluxes to stomatal conductance and leaf development)[J]. *Plant Physiology*, 1995, 108: 1 359—1 368.
- [4] FALL R, BENSON A A. Leaf methanol-the simplest natural product from plants[J]. *Trends in Plant Science*, 1996, 9(3): 296—301.
- [5] VOINICIUC C, DEAN G H, GRIFFITHS J S, *et al.* FLYING SAUCER1 is a transmembrane RING E3 ubiquitin ligase that regulates the degree of pectin methylesterification in *Arabidopsis* seed mucilage[J]. *The Plant Cell*, 2013, 25(3): 944—959.
- [6] DIXIT S, UPADHYAY SK, SINGH H, *et al.* Enhanced methanol production in plants provides broad spectrum insect resistance[J]. *PLoS ONE*, 2013, 8(11): e79664. doi:10.1371/journal.pone.0079664
- [7] RAMÍREZ I, DORTA F, ESPINOZA V, *et al.* Effects of foliar and root applications of methanol on the growth of *Arabidopsis*, tobacco, and tomato plants[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2006, 25(1): 30—44.
- [8] TIEMAN D M, HARRIMAN R W, RAMAMOHAN G, *et al.* An antisense pectin methylesterase gene alters pectin chemistry and soluble solids in tomato fruit[J]. *The Plant Cell*, 1992, 4: 667—679.
- [9] FRENKEL C, PETERS J S, TIEMAN D M, *et al.* Pectin methylesterase regulates methanol and ethanol accumulation in ripening tomato (*Lycopersicon esculentum*) fruit[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 1998, 273: 4 293—4 295.
- [10] GAFFE J, TIEMAN D M, HANDA A K. Pectin methylesterase isoforms in tomato (*Lycopersicon esculentum*) tissues. Effects of expression of a pectin methylesterase antisense gene[J]. *Plant Physiology*, 1994, 105: 199—203.
- [11] COSSINS E A. The utilization of carbon-1 compounds by plants. I. The metabolism of methanol-C¹⁴ and its role in amino acid biosynthesis [J]. *Canadian Journal of Biochemistry*, 1964, 42: 1 793—1 802.
- [12] GOUT E, AUBERT S, BLIGNY R, *et al.* Metabolism of methanol in plant cells. Carbon-13 nuclear magnetic resonance studies[J]. *Plant Physiology*, 2000, 123(1): 287—296.
- [13] SONG G(宋 鸽), GUO CH H(郭长虹). Formaldehyde dissimilation in methylotrophic bacteria[J]. *Journal of Harbin Institute of Technology* (哈尔滨工业大学学报), 2009, 12(41): 202—205(in Chinese).
- [14] SHEN C H, YEA K W. Hydrogen peroxide mediates the expression of ascorbate-related genes in response to methanol stimulation in *Onocidium*[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2010, 167: 400—407.
- [15] COLAS DES FRANCS-SMALL C, AMBARD-BRETTEVILLE F, SMALL I D, *et al.* Identification of major soluble protein in mitochondria from nonphotosynthetic tissues as NAD-dependent formate dehydrogenases[J]. *Plant Physiology*, 1993, 102: 1 171—1 177.
- [16] NONOMURA A M, BENSON A A. The path of carbon in photosynthesis; Improved crop yields with methanol[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 1992, 89: 9 794—9 798.
- [17] MIRAKHORI M, PAKNEJAD F, MORADI F, *et al.* Effect of drought stress and methanol on yield and yield components of soybean max (L 17)[J]. *American Journal of Biochemistry and Biotechnology*, 2009, 5(4): 162—169.
- [18] SALEHI M. Effect of foliar application of methanol on the growth and yield of soybean[J]. *Journal of Environmental Treatment Techniques*, 2013, 1(2): 122—125.
- [19] RAMADAN T, OMRAN Y. The effect of foliar application of methanol on productivity and fruit quality of grapevine cv. Flame Seedless [J]. *Vitis*, 2005, 44(1): 11—16.
- [20] ROWE R N, FARR D J, RICHARDS B A J. Effects of foliar and root applications of methanol or ethanol on the growth of tomato plants (*Lycopersicon esculentum* Mill)[J]. *New Zealand Journal of Crop Horticultural Science*, 1994, 22: 335—337.
- [21] DAWOOD M G, EL-LETHY S R, SADAK M S. Role of methanol and yeast in improving growth, yield, nutritive value and antioxidants of soybean[J]. *World Applied Sciences Journal*, 2013, 26(1): 6—14.
- [22] SAADPANAH A, ROKHZADI A, MOHAMMADI K. Growth response of soybean to the application of *Bradyrhizobium japonicum* and

- foliar methanol spraying in field conditions[J]. *International Journal of Biosciences*, 2013, **3**(4): 128—134.
- [23] MEHRABI S, MEHRAFIN A, BADI H N. Clarifying the role of methanol and amino acids application on savory (*Satureja hortensis* L.)[J]. *Annals of Biological Research*, 2013, **4**(4): 190—195.
- [24] BAYAT V, PAKNEJAD F, ARDAKANI M, *et al.* Can spraying with methanol improve the reproductive performance of soybean under deficit irrigation[J]. *International Journal of Agronomy and Plant Production*, 2013, **4**(12): 3 164—3 170.
- [25] THEODORIDOU A, DÖRNEMANN D, KOTZABASIS K. Light-dependent induction of strongly increased microalgal growth by methanol[J]. *Biochimica et Biophysica Acta*, 2002, **1** 573(2): 189—198.
- [26] ZBIEĆ I, KARCZMARCZYK S, PODSIADLO C. Response of some cultivated plants to methanol as compared to supplemental irrigation [J]. *Electronic Journal of Polish Agricultural Universities, Series Agronomy*, 2003, **6**(1): 1—7.
- [27] YARNIA M, KHALILVAND BEHROUZYAR E, KHOI F R, *et al.* Effects of methanol and some micro-macronutrients foliar applications on maize (*Zea mays* L.) maternal plants on subsequent generation yield and reserved mineral nutrients of the seed[J]. *African Journal of Agricultural Research*, 2013, **8**(7): 619—628.
- [28] NADALI I, PAKNEJAD F, MORADI F, *et al.* Effects of methanol on sugar beet (*Beta vulgaris*) [J]. *Australian Journal of Crop Science*, 2010, **4**(6): 398—401.
- [29] HOURTON-CABASSA C, AMBARD-BRETTEVILLE F, MOREAU F, *et al.* Stress induction of mitochondrial formate dehydrogenase in potato leaves[J]. *Plant Physiology*, 1998, **116**: 627—635.
- [30] MADHAIYAN M, POONGUZHALI S, SUNDARAM S P, *et al.* A new insight into foliar applied methanol influencing phylloplane methylo-trophic dynamics and growth promotion of cotton (*Gossypium hirsutum* L.) and sugarcane (*Saccharum officinarum* L.) [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2006, **57**: 168—176.
- [31] ARADOOEI S, ZAKERIN A R, ABOUTALEBI A. Effect of different levels of irrigation period and foliar application of methanol on essence of sweet basil (*Ocimum basilicum* L.) [J]. *Annals of Biological Research*, 2013, **4**(6): 220—223.
- [32] GAQUEREL E, WEINHOLD A, BALDWIN I T. Molecular interactions between the specialist herbivore *Manduca sexta* (Lepidoptera, Sphingidae) and its natural host *Nicotiana attenuata*. VIII. An unbiased GCxGC-ToFMS analysis of the plants elicited volatile emissions[J]. *Plant Physiology*, 2009, **149**(3): 1 408—1 423.
- [33] MAKHDUM M L, MALIK M N A, DIN S U, *et al.* Physiological response of cotton to methanol foliar application[J]. *Journal of Research Sciences*, 2002, **13**: 37—43.
- [34] PAKNEJAD F, MIRAKHORI M, AL-AHMADI M J, *et al.* Physiological response of soybean (*Glycine max*) to foliar application of methanol under different soil moistures[J]. *American Journal Agricultural and Biological Sciences*, 2009, **4**(4): 311—318.
- [35] WU K H (武孔焕), TAN H (谭 浩), WANG Q F (王奇峰), *et al.* Effects of foliar methanol application on growth and physiological characteristics of Tamba Black soybean grown in different soil[J]. *Soybean Science* (大豆科学), 2012, **31**(3): 431—435 (in Chinese).
- [36] AJIRLOO A R, SHABAN M. Seed yield and its components changes of soybean under water stress and foliar application of methanol[J]. *International Journal of Agriculture and Crop Sciences*, 2013, **6**(2): 83—88.
- [37] MOGHADAS S M, SANI B, MOAVENI P. Study of foliar application of methanol on drought stress resistance in barley (*Hordeum vulgare* L.) [J]. *International Journal of Farming and Allied Sciences*, 2013, **2**(S2): 1 307—1 310.
- [38] DOWNIE A, MIYAZAKI S, BOHNERT H, *et al.* Expression profiling of the response of *Arabidopsis thaliana* to methanol stimulation [J]. *Phytochemistry*, 2004, **65**: 2 305—2 316.
- [39] WU K H, CHEN Q, XIAO S Q, *et al.* cDNA microarray analysis of transcriptional responses to foliar methanol application on Tamba black soybean plants grown on acidic soil[J]. *Plant Molecular Biology Reporter*, 2013, doi:10. 1007/s11105—013-0558-3.
- [40] MUNNÉ-BOSCH S, QUEVAL G, FOYER C H. The impact of global change factors on redox signaling underpinning stress tolerance [J]. *Plant Physiology*, 2013, **161**: 5—19.
- [41] BHATTACHARYA S, BHATTACHARYA N C, BHATNAGAR V B. Effects of ethanol, methanol and acetone on rooting etiolated cuttings of *Vigna radiata* in presence of sucrose and auxin[J]. *Annals of Botany*, 1985, **55**: 143—145.