

许美秋,周晶晶,李 田,等. N^6 -甲基腺苷修饰在植物响应逆境胁迫中的功能研究进展[J]. 江苏农业科学,2025,53(7):1-10.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2025.07.001

N^6 -甲基腺苷修饰在植物响应逆境胁迫中的功能研究进展

许美秋,周晶晶,李 田,路梦涵,任艳歌,贾曼丽,押辉远
(洛阳师范学院食品与药品学院,河南洛阳 471934)

摘要:植物在其生长过程中会不可避免地遭遇多种环境挑战,包括生物胁迫和非生物胁迫,这些因素显著限制了植物的生长并影响作物产量。在这些不利条件下,精确调控应激响应 RNA 的命运和功能对于植物的存活与适应至关重要。近期研究表明, RNA 修饰在基因表达、稳定性和翻译效率等方面起着重要作用。其中, N^6 -甲基腺苷(N^6 -methyladenosine, m^6A)修饰作为真核生物 mRNA 中最普遍的内部修饰,对转录后调控发挥着关键作用。 m^6A 修饰是一个动态可逆的过程,涉及甲基转移酶(编码器, writer)、去甲基化酶(消码器, eraser)和 m^6A 识别蛋白(读码器, reader)的协同作用。随着研究技术的不断发展,特别是高通量测序技术和 m^6A 特异性免疫沉淀测序(m^6A -Seq)的应用,植物在响应各种胁迫时 mRNA 的 m^6A 修饰分布和模式逐渐明晰。本文综述了近年来 m^6A 修饰及其在植物应激响应中的动态、分布、调控和生物学功能方面的研究进展。这不仅加深了对 m^6A 修饰在植物响应外界不良环境中调控机制的理解,而且为开发新型耐胁迫作物品种提供了理论基础。

关键词: N^6 -甲基腺苷修饰;生物胁迫;非生物胁迫; m^6A 调节因子;基因表达调控

中图分类号:S184 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2025)07-0001-09

全球气候变化导致了对植物有害的环境条件,这些变化可能显著阻碍植物生长并降低全球农作物产量。特别是在不断变化的环境中,植物常遭遇各种非生物胁迫(如干旱、盐害、温度变化和重金属污染)以及生物胁迫(如病原菌侵染和昆虫攻击)^[1]。因此,植物已进化出多种策略来有效地应对各种环境压力,并在逆境中生存下来。例如,与应激反应相关的基因在转录和转录后水平上经历了精确的重编程^[2]。在应激条件下,一种高效的转录后调控机制迅速调节 RNA 的水平和状态,这一过程类似于表观遗传调控^[3]。这种调控涉及复杂的分子机制,其中 RNA 修饰起着至关重要的作用。近期的研究表明, RNA 修饰在表观转录调控中扮演着关键角色,其通过在转录后水平调节 RNA 代谢来影响基因表达^[4-5]。特别是, N^6 -甲基腺苷(N^6 -

methyladenosine, m^6A)修饰,作为大多数真核生物 mRNA 中最关键的内部修饰,不仅广泛存在于 RNA (包括 mRNA、tRNA、miRNA 和长链非编码 RNA)中,还参与多种 RNA 代谢过程,如核细胞质输出、RNA 稳定性调控、pre-mRNA 剪接和初级 miRNA 的加工等,约占 RNA 甲基化修饰总量的 80%^[6]。

自 20 世纪 70 年代首次发现 m^6A 修饰以来,研究已确认它存在于包括细菌、病毒以及各种真核生物(如植物、真菌和哺乳动物)的 mRNA 中^[7]。然而,到目前为止,大多数 m^6A 修饰研究主要集中在人类和其他哺乳动物上,而在植物中的研究相对较少,尤其是在植物响应胁迫中的研究更少。本文综述了 m^6A 修饰在植物响应逆境胁迫中的最新研究进展,并探讨了目前研究存在的问题,以期更加全面地揭示 m^6A 修饰在植物响应逆境胁迫中的复杂调控机制。

1 m^6A 修饰的生物学机制

m^6A 修饰是一个动态可逆的修饰过程,通过甲基转移酶(编码器, writer)、去甲基化酶(消码器, eraser)和 m^6A 识别蛋白(读码器, reader)组成的复杂网络进行动态写入、擦除和读取,影响 mRNA 的

收稿日期:2024-04-21

基金项目:河南省自然科学基金(编号:242300421583)。

作者简介:许美秋(1991—),女,河南新乡人,博士,讲师,主要从事采后水果与病原菌互作和水果采后病害防治研究。E-mail: xmq196319@outlook.com。

通信作者:押辉远,博士,教授,主要从事植物遗传与药用植物应用的研究。E-mail: yahuiyuan@lynu.edu.cn。

前体剪接、出核、稳定性、翻译效率等^[8]。初步研究表明, m^6A 甲基组的变化可以显著影响植物对干旱、盐碱和温度等胁迫的响应, 其通过调节编码关键应激响应蛋白的 mRNA 的稳定性和翻译来实现。例如, m^6A 修饰模式的改变已被证明影响水分平衡、离子平衡和温度适应等方面的转录本丰度和功能^[9]。

1.1 m^6A 甲基转移酶

m^6A 修饰过程由 m^6A 甲基转移酶介导完成, 这些 m^6A 甲基转移酶通常以高度保守的复合体形式发挥功能。在哺乳动物中, 主要的甲基转移酶包括 METTL3、METTL14 和 WTAP 等, 其中 METTL3 和 METTL14 形成复合体共同执行甲基化功能, 而 WTAP 则发挥调节作用。这些酶通过在 RNA 的特定腺苷残基上添加甲基团, 调节各种 RNA 分子的命运和功能, 并参与多种生物学过程, 如细胞分化、发育调控、免疫反应和肿瘤发展^[10-11]。例如, Xu 等研究发现 METTL3 影响骨髓间充质干细胞 (bone marrow mesenchymal stem cells, BMSC) 的成骨分化能力; 在 BMSC 中敲除 METTL3 基因会减少血管内

皮生长因子 A (vascular endothelial growth factor A, VEGFA) 的 2 种剪接变体的 mRNA 表达。此外, 还发现 METTL14 在少突胶质细胞谱系细胞的成熟中发挥关键调控作用, 缺失 METTL14 基因会导致这些细胞中多种 RNA 转录本的异常剪接^[12]。

在植物中, MTA (METTL3 同源蛋白) 和 MTB (METTL14 同源蛋白) 是甲基转移酶的核心亚基, 另外 3 个元件 (包括 FIP37、VIR 和 HAKAI) 形成了 m^6A 沉积完全或部分必需的 writer 复合物^[13-14] (图 1)。最近研究发现, FIONA1 (METTL16 同源蛋白) 和 EDM2 (enhanced downy mildew 2) 也是植物 m^6A 甲基转移酶^[15-16] (图 1)。Zhang 等研究发现, 小麦中的 TaMTB (METTL14 同源蛋白) 作为 m^6A 甲基转移酶, 通过正向调节小麦植物中特定区域的 m^6A 修饰水平, 从而促进小麦黄矮病毒 (wheat yellow mosaic virus, WYMV) 的侵染^[17]。此外, Bhat 等的研究表明, 在拟南芥 (*Arabidopsis*) 中, MTA 对多种编码和非编码 RNA 进行 m^6A 修饰, MTA 缺失突变体表现出 miRNA 水平降低但原 miRNA 转录物 (pri-miRNA) 积累增加的特征^[18]。

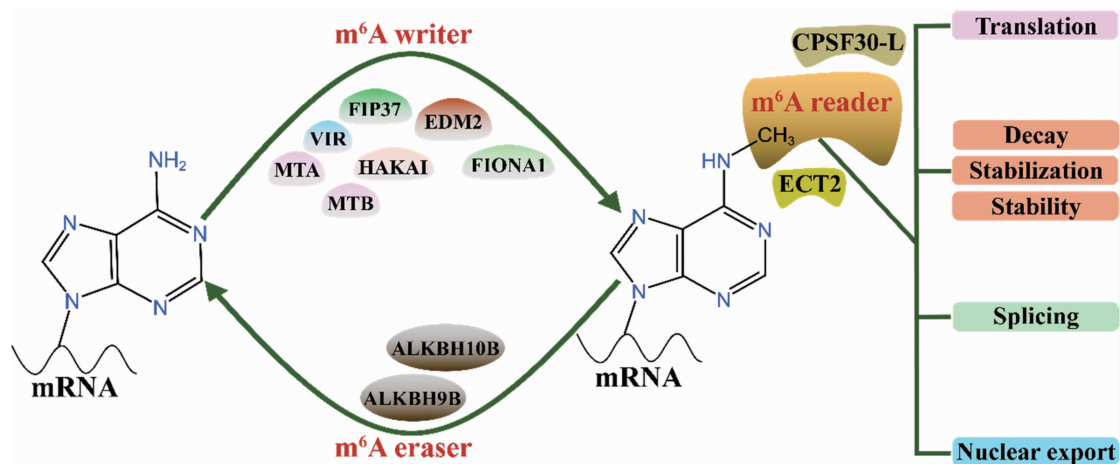


图1 植物中参与 m^6A 修饰的细胞组分及其功能^[8, 19-20]

1.2 m^6A 去甲基化酶

作为消码器的去甲基化酶主要功能是识别 m^6A 修饰并将其从 RNA 分子上去除, 其与甲基转移酶协同作用, 共同调控 m^6A 修饰的动态可逆变化。在哺乳动物中, 已知的 m^6A 去甲基转移酶主要包括肥胖相关蛋白 (FTO) 和 ALKB 家族蛋白^[21]。FTO 是最早被发现的 m^6A 去甲基转移酶, 属于 ALKB 相关的非血红素铁和 α -酮戊二酸依赖性氧化酶家族, 不仅在肥胖相关疾病中发挥关键作用, 而且还影响多种癌症的发生、发展和预后, 如急性髓性白血病、乳

腺癌、肝癌和肺癌。此外, FTO 还显示与免疫和病毒感染密切相关^[22]。ALKBH5 作为 ALKB 家族蛋白的一员, 是继 FTO 之后发现的另一种 m^6A 去甲基转移酶^[23]。尽管它在结构上与 FTO 相似, 但在组织分布和功能上表现出明显差异。ALKBH5 在癌细胞中通过修饰 RNA 上的 m^6A 来动态调控基因表达和细胞内代谢分子, Chen 等的研究表明, 抑制 ALKBH5 的表达可以显著抑制胃癌细胞的增殖和转移潜力, 并诱导细胞走向死亡^[24]。

目前, 植物中鉴定到的 m^6A 去甲基化酶主要属

于依赖 Fe (II) / α - 酮戊二酸的 ALKB 家族双加氧酶, 比如 ALKBH9B 和 ALKBH10B^[25-26] (图 1)。Martínez - Pérez 等研究发现, ALKBH9B 参与了苜蓿花叶病毒 (alfalfa mosaic virus, AMV) 在植物体内的系统性侵染过程, 它的缺失可能会影响病毒对植物的系统性致病力^[27]。同样, Tang 等探讨了 ALKBH10B 在拟南芥种子萌发过程中对脱落酸 (abscisic acid, ABA) 反应的调节作用, 研究发现, ALKBH10B 能够调节植物对 ABA 的敏感性, 进而影响种子的萌发率和发育; 此外, ALKBH10B 还在对抗逆境应答 (如盐分和渗透压应激) 中扮演着重要角色^[28]。

1.3 m⁶A 识别蛋白

m⁶A 修饰需要招募一种特定的 RNA 结合蛋白 (作为读码器的 m⁶A 识别蛋白), 该蛋白通过直接识别并结合到 m⁶A 修饰的 mRNA 上, 进而改变 mRNA 代谢过程来转导其下游调节作用, 从而实现对 mRNA 的生物学调控功能^[29] (图 1)。截至目前, 仅鉴定出了少量 m⁶A 识别蛋白 (如 ECT2 和 CPSF30 - L), 而且这些蛋白的功能还有待研究^[13] (图 1)。利用甲醛交联和免疫沉淀技术 (formaldehyde cross - linking and immunoprecipitation, FA - CLIP), Wei 等鉴定出拟南芥 YTH 结构域家族蛋白 ECT2 是一个 m⁶A 识别蛋白, 并揭示了其在维持正常绒毛形态中的 m⁶A 修饰结合功能的重要性; 该研究发现, ECT2 主要结合于目标基因的 3' 非翻译区 (3' UTR), 在核内 3' UTR 加工和细胞质中 mRNA 稳定性的调控中起着双重作用; 此外, 缺失 ECT2 基因会加速与绒毛形态生成相关的 3 种 mRNA 的降解, 进而影响绒毛分支的形成^[30]。Hunt 的研究揭示了在拟南芥中, CPSF30 - L 蛋白直接参与连接 mRNA 聚腺苷酸化与 m⁶A 修饰, 并阐明了其在调节 mRNA 代谢过程中, 尤其是在维持 mRNA 稳定性和调控方面扮演着重要角色^[31]。

综上所述, m⁶A 修饰通过 m⁶A 甲基转移酶、m⁶A 去甲基化酶和 m⁶A 识别蛋白的协同作用, 构建了一个复杂而精细的调控网络, 深刻影响着 RNA 的代谢过程和细胞的生物学功能。m⁶A 修饰及其相关因子的进一步研究, 尤其是在植物对逆境响应机制的理解方面, 将有助于揭示植物生长发育和逆境适应的分子机制, 为作物改良和逆境管理提供新的策略。

2 m⁶A 修饰在植物响应胁迫中的功能研究

2.1 非生物胁迫响应

在植物生物学领域, 关于 m⁶A 修饰的研究已成

为一个关键的研究领域, 特别是在理解植物如何响应胁迫方面。在胁迫条件下, 对不同植物的 m⁶A 甲基组进行鉴定和定位的研究已取得重要进展, 这为深入研究这种修饰机制铺平了道路。随着模式植物中 m⁶A 甲基转移酶、去甲基化酶和识别蛋白的鉴定与表征, 越来越多的研究开始聚焦于 m⁶A 修饰如何调节植物对非生物和生物胁迫的响应。虽然不同植物间 m⁶A 修饰的总体模式显示出一定的保守性, 但在面对不同胁迫时, 植物体内 m⁶A 修饰水平和分布却表现出动态的调节特性^[32]。

2.1.1 干旱胁迫响应 m⁶A 修饰在植物响应干旱胁迫中的复杂作用, 凸显了其在适应环境挑战中的精细调节机制。目前, 许多研究已经揭示了 m⁶A 修饰如何通过多种方式在不同植物中提升其抗旱性能。例如, Hou 等研究发现, 在苹果树 (apple tree) 上 m⁶A 甲基转移酶 MdMTA 对抗旱能力有增强作用, 其通过调整 mRNA 稳定性和翻译效率来发挥作用, 尤其是那些与木质素沉积和活性氧 (reactive oxygen species, ROS) 清除有关的基因。这种分子层面的调节不仅加强了植物的结构完整性, 也提升了其对抗氧化压力的能力^[33]。此外, Mao 等的研究揭示了在我国特有的苹果属海棠 [*Malus prunifolia* (Willd.) Borkh] 中 m⁶A 修饰模式与关键 RNA 处理和应激响应基因功能之间的关系, 表明 m⁶A 修饰在干旱条件下具有更广泛的调节作用^[34]。

m⁶A 修饰的调节作用也在西瓜中被发现, He 等鉴定出 m⁶A 甲基转移酶 CLMTB, 并发现在干旱胁迫条件下, CLMTB 基因的表达略微增加。值得注意的是, 在烟草 (tobacco) 中过表达 CLMTB 基因不仅显著增强了其抗氧化系统的活性, 减轻了干旱对光合作用的影响, 还调整了与应激响应相关的基因表达, 有效提升了抗旱能力^[35]。在杨树 (*Populus trichocarpa*) 中, Lu 等发现 m⁶A 甲基转移酶 PtrMTA 在毛状体和根系发育中起关键作用, 并通过这种机制参与抗旱反应。具体而言, 过表达 PtrMTA 基因的杨树相比野生型表现出更密集的毛状体和更发达的根系, 从而拥有更强的抗旱能力^[36]。同样, 在水稻 (rice) 和马铃薯 (potato) 中, 过表达去甲基化酶基因 FTO 能够有效地刺激根分生组织细胞的增殖和分蘖芽的形成, 并提高光合作用效率, 显著增强植物对干旱条件的耐受性^[37]。

值得注意的是, 虽然这些酶都属于 m⁶A 去甲基化酶, 但对 m⁶A 修饰的影响在不同植物中表现出显

著的差异。例如,在棉花(cotton)中, m^6A 修饰主要在3'UTR,通过调节关键基因 mRNA 丰度来提高抗旱性^[38]。相比之下,Zhang 等在沙棘(*Hippophae rhamnoides* Linn.)的研究中发现,干旱胁迫下 m^6A 修饰水平呈下降趋势,并且这一变化与 mRNA 丰度呈正相关,特别是在参与 ABA 生物合成路径的基因中。此外,该研究还发现沙棘中 3 种 m^6A 去甲基酶基因(*HrALKBH10B*、*HrALKBH10C* 和 *HrALKBH10D*) 在干旱条件下表达量显著增加,这可能是 m^6A 修饰水平下降的主要原因^[39]。这种相反的关系加上特定 m^6A 去甲基酶基因表达的增加,强调了 m^6A 修饰与植物应激反应之间复杂的相互作用。为进一步探索抗旱机制,Luo 等研究了小米(*Setaria italica*),并揭示了 YTH 家族基因 *SiYTH1*(一种编码 m^6A 识别蛋白的基因)对抗旱性的积极调控。这种 m^6A 识别蛋白不仅增强了植物的抗旱能力,还微调了植物的应激反应机制,包括气孔关闭和 ROS 清除^[40]。

以上这些研究发现凸显了 m^6A 修饰在增强植物对于干旱胁迫的耐受性方面所扮演的多重角色。通过调节复杂的分子网络, m^6A 修饰影响植物的关键生理和生化途径,不仅提供了关于改进作物抗旱性的潜在遗传和生物技术策略的深刻洞见,还为作物品种的遗传改良和生物技术应用指明了方向。具体而言,通过增强作物中 m^6A 甲基转移酶的表达或调节特定的去甲基酶和识别蛋白的活性,可以精确调控与干旱响应相关的基因的表达,如通过改善水分吸收能力、提高渗透调节能力、增强抗氧化防御系统以及优化气孔开闭来增强植物的抗旱能力。此外,通过生物技术手段,如基因编辑技术 CRISPR/Cas9,可以精确修改植物基因组中的特定位点,从而提高作物的抗旱性。这种对 m^6A 修饰作用的深入理解,为在挑战性环境条件下保持作物生产力的创新农业实践提供了新的途径。

2.1.2 盐胁迫响应 m^6A 修饰在增强植物对盐碱胁迫的抵抗力方面起着至关重要的作用。Zheng 等通过比较 2 种耐盐性不同的高粱基因型(盐耐受型 M-81E 和盐敏感型 Roma),展示了 m^6A 修饰的重要性。该研究发现,在胁迫条件下,一些与盐耐受性相关的转录本上的 m^6A 修饰增加,尤其是在 Roma 品种中。这表明了 m^6A 修饰与增强 mRNA 稳定性之间的重要联系,其有助于提高高粱对盐胁迫的响应能力^[41]。Wang 等进一步利用 m^6A -Seq 技术,探索了 m^6A 修饰在水稻对盐胁迫响应中表观转

录组的调控作用。该研究表明, m^6A 修饰可能通过在不同组织中特异性地调节转录、ROS 平衡和生长素信号传导来介导水稻的盐耐受性^[42]。同样,Chen 等对水稻品种日本晴在盐胁迫条件下的根部进行了转录组范围内的 m^6A 分析,发现盐处理后共鉴定出 18 115 个 m^6A 修饰峰和 12 516 个基因;研究还发现, m^6A 修饰的盐应答基因,如 *HAK4*、*CIPK06*、*RBOHH*、*Myb10* 和 *ERF067* 等,可能涉及转录调控和多种钙、ABA 和 ROS 信号途径^[43]。此外,Wang 等在棉花中进行了转录组范围的 m^6A 修饰分析,并比较了正常和盐胁迫处理下棉花根组织的 m^6A 修饰图谱。该研究发现,棉花中的 YTH 域基因 *GhECT6* 在抵御盐胁迫中起到了重要作用,在盐胁迫后,*GhECT6* 基因的表达显著增加,而沉默该基因则降低了棉花对盐胁迫的耐受性^[44]。

在甜菜(*Beta vulgaris*)中,Li 等研究发现 m^6A 修饰通过控制 mRNA 稳定性来调节与盐耐受性相关的基因表达,从而增强甜菜的盐耐受性^[45]。在拟南芥中,Cai 等发现的 m^6A 甲基转移酶 FIONA1 是盐胁迫响应中的关键因素,强调了 FIONA1 介导的 m^6A 修饰在调控应激响应基因和 ROS 产生中的重要性^[46]。此外,Huong 等研究了 *ALKBH8B* 基因,突出了其在调节盐胁迫和 ABA 信号传导过程中的作用,特别是在拟南芥早期发育阶段^[47]。Hu 等研究发现,在拟南芥中,缺失 m^6A 修饰的关键组成部分(包括 MTA、MTB、VIRILIZER 和 HAKAI)的突变株,对盐胁迫更加敏感。该研究还表明,VIR 介导的 m^6A 修饰通过调节某些盐胁迫负调控因子的 mRNA 稳定性来控制 ROS 的平衡^[48]。

以上研究结果阐明了 m^6A 修饰在植物响应盐胁迫中的多面角色,强调了其在控制 mRNA 稳定性、转录和对于应激耐受信号通路中的关键功能。这项工作不仅加深了对盐胁迫适应背后分子机制的理解,而且也通过调控 m^6A 修饰途径增强作物耐受性开辟了新途径。

2.1.3 温度胁迫响应 开花植物中,雄性生殖发育容易受到温度胁迫的影响,频繁的温度波动会导致大多数作物雄性不育,进而降低果实和种子的结实率以及最终产量^[49]。在适度低温(moderate low-temperature, MLT)胁迫下,番茄花药显示出特异的生长特性,其中 MLT 引起的花粉败育与微配子发生障碍、绒毡层退化和花粉壁形成受阻相关,这可能与转录本的 m^6A 修饰差异有关^[50]。Liu 等利用

m⁶A-Seq 技术进一步探究了 m⁶A 修饰在植物响应温度胁迫中的作用,通过分析青菜 (*Brassica rapa* ssp. *chinensis*) 在正常和高温胁迫条件下 RNA 的 m⁶A 修饰模式,发现高温胁迫下青菜中 m⁶A 修饰程度与转录水平之间存在一定的关系,这强调了 m⁶A 修饰在调控青菜基因表达中的重要作用^[51]。

在低温胁迫下,m⁶A 修饰在调节拟南芥生长中发挥着关键作用。研究表明,敲减拟南芥中 m⁶A 甲基转移酶基因 *MTA* 会显著降低低温环境下的植株生长,并且低温处理还会降低拟南芥 mRNA 的整体 m⁶A 修饰水平,尤其是在 3'UTR^[9]。Vicente 等进一步揭示了植物细胞内 m⁶A RNA 甲基组在低温条件下的多方面作用,尤其是在与叶绿体相关的功能上,其有助于稳定光合作用^[52]。具体来说,FIP37 (核心 m⁶A 甲基转移酶复合体的组成部分)在低温下正向调控植物叶绿体结构和光合功能,特别是对光系统 I、Cytb6f 复合体、循环电子传递蛋白和 Curvature Thylakoid1 的积累,但对光系统 II 和叶绿体 ATP 合成酶无影响。此外,FIP37 基因的下调影响了光合作用相关转录本的丰度和翻译,表明 m⁶A 修饰对叶绿体功能的翻译调控至关重要。这些研究综合揭示了 m⁶A 修饰如何通过多种机制调节植物对温度胁迫的响应,覆盖了从生殖发展的挑战到光合作用的调节等多个方面。这一系列的研究工作突出了深入探索 m⁶A 修饰途径以促进农业创新的重要性,其最终目的在于增强植物对温度波动的适应能力和耐受性。

2.1.4 金属离子胁迫响应 目前,越来越多的研究强调 m⁶A 修饰在植物响应金属离子胁迫中的重要作用,揭示了这种转录后修饰如何帮助植物适应多种金属离子的挑战。例如,Su 等通过对大麦根系在镉胁迫下的 m⁶A 修饰图谱分析,发现大麦根系 m⁶A 修饰水平在镉胁迫下被显著诱导提高,且主要富集在基因的终止密码子附近和 3'UTR^[53]。在此基础上,Han 等将研究范围扩展到大豆,并在相似的胁迫条件下进行全转录组分析。该研究发现,有 154 个基因的转录本表现出了差异性的 m⁶A 修饰和表达变化,这些变化主要关联到钙稳态、ROS 途径、多胺代谢、MAPK 信号传导以及与激素和生物应激反应相关的途径^[54]。

Chen 等通过研究水稻在镉胁迫下的萌发阶段 m⁶A 修饰和转录组情况,不仅发现镉处理后水稻根部出现了显著的 m⁶A 修饰变化,还发现部分与镉解

毒相关的基因出现上调表达,进一步表明 m⁶A 修饰在水稻响应胁迫中的调控作用的重要性^[55]。此外,与镉解毒相关的过氧化酶、金属硫蛋白等基因发生了 m⁶A 修饰并显著上调,这表明 m⁶A 修饰在水稻对镉胁迫响应中起到了重要的调控作用。Zhang 等应用 m⁶A-Seq 技术研究了大豆根对铅胁迫的响应,确定了 16 个具有 m⁶A 修饰和表达变化的候选基因,这些基因可能通过调节大豆根系对铅的吸收、运输和积累过程,以及激活 ROS 途径、酶系统、转运蛋白和激素反应,增强大豆对非生物胁迫的耐受性^[56]。在另一项专注于铜胁迫的研究中,Sharma 等探讨了铜诱导的氧化应激对拟南芥幼苗 m⁶A 修饰的影响。结果表明,用硫酸铜处理导致与氧化应激相关的转录本发生了广泛的 m⁶A 修饰变化,这些变化影响了转录本的丰度和翻译^[57]。值得注意的是,MTA 甲基转移酶基因缺失突变株对铜诱导的氧化应激表现出更高的敏感性,强调了 m⁶A 修饰在拟南芥响应铜的氧化挑战中具有保护作用^[57]。

以上这些研究共同揭示了 m⁶A 修饰在植物应对各种金属离子胁迫中扮演的核心角色。通过调控关键的基因路径和强化抗胁迫能力,m⁶A 修饰被证明是植物适应环境挑战的关键策略之一,为提高未来农业生产力和韧性提供了充满希望的视角。

2.2 生物胁迫响应

2.2.1 昆虫及病毒胁迫响应 m⁶A 修饰对植物在昆虫侵袭和病毒侵染中的防御作用,及其与宿主间相互作用的影响,突显了一个关键且尚待深入研究的植物防御机制。虽然 RNA 甲基化与宿主-病原体间相互作用的具体机制还未完全明了,但新兴的研究已经提供了一些重要的见解。在拟南芥中,EDM2 基因通过调控识别寄生霜霉的机制来抵抗霜霉病,因此被视为一种具有特定功能的基因^[58]。最近的研究发现将 EDM2 定位为水稻中的一种新型 m⁶A 甲基转移酶,扩展了其潜在的功能范围^[16]。然而,鉴于拟南芥中的 EDM2 缺少典型的甲基转移酶结构域,其在调节 m⁶A 修饰方面的作用目前仍然是一个未解之谜。

在烟草对烟草花叶病毒 (tobacco mosaic virus, TMV) 侵染的响应中,m⁶A 修饰发挥了关键作用。特别是,病毒侵染促进了烟草中 *ALKBH5* 基因 (一种潜在的编码去甲基化酶的基因) 在侵染后第 14 天和第 21 天的表达量增加,同时,潜在甲基转移酶基因的表达量减少,导致了 m⁶A 修饰水平的下降^[59]。

然而, m^6A 修饰在烟草花叶病毒的抗性以及宿主与病毒互作中的确切作用仍需进一步研究。在探索 m^6A 修饰在水稻中的角色时, Tian 等研究发现, m^6A 修饰能够抑制水稻黑条矮缩病毒 (rice black streaked dwarf virus, RBSDV) 在其昆虫媒介——小型褐飞虱 (small brown planthopper, SBPH) 中的复制。这一过程涉及到对与 m^6A 修饰相关的基因 *LsMETTL3* 和 *LsMETTL14* 的表达进行干扰, 从而有效减少病毒的复制。这一发现直接展示了 m^6A 修饰在控制病毒传播方面的作用, 并强调了其在生物胁迫响应中作为表观遗传调节器的重要性^[60]。此外, Alvarado - Marchena 等在拟南芥中对 m^6A 去甲基化酶 ALKBH9B 的功能区域进行了映射研究, 识别出了特定的结构域, 这些结构域能够与 AMV RNA 绑定及与其外壳蛋白互作, 进一步揭示了 m^6A 修饰在植物与病原体相互作用中的复杂角色^[61]。

值得注意的是, 植物在病毒胁迫下的 m^6A 修饰对基因表达水平的影响因病毒种类和植物物种的不同而有所差异, 这与其在响应非生物胁迫时所表现出的多样性一致。比如, 在黄瓜绿斑驳花叶病毒 (cucumber green mottle mosaic virus, CGMMV) 侵染的西瓜中, 观察到 m^6A 修饰与转录本丰度呈负相关, 但在水稻条纹病毒 (rice stripe virus) 或 RBSDV 侵染的水稻中, m^6A 修饰与基因丰度之间的关系取决于 m^6A 修饰在转录本中的具体位置^[32, 62]。由此表明, m^6A 修饰对植物转录本丰度的影响因胁迫、物种或序列的不同而有所差异, 因此无法一概而论。以上这些研究总体上揭示了 m^6A 修饰在介导植物对昆虫和病毒胁迫响应中的多面角色, 强调了其作为植物防御中一个关键调节机制的潜力。 m^6A 修饰在不同胁迫和物种中效果的多样性指向了一个复杂的表观遗传调节领域, 等待进一步的探索。

2.2.2 微生物胁迫响应 最近的研究显示, m^6A 修饰也在植物响应细菌和真菌的过程中发挥调节作用。例如, Han 等通过 m^6A - Seq 技术研究了 m^6A 修饰在梨树响应火疫病病菌侵染时的作用, 发现梨树 m^6A 修饰程度与转录本水平呈显著正相关, 表明 m^6A 修饰在梨树响应病原菌侵染中具有正向调节作用^[63]。同样, Guo 等探讨了苹果 YTH 结构域家族蛋白 MhYTP2 (一种 m^6A 识别蛋白) 在提高苹果树对白粉病抗性方面的作用, 特别是通过 *MhYTP2* 基因的过表达来增强对抗粉状霉菌的能力^[64]。该研究揭示了 MhYTP2 通过提升 m^6A 修饰

水平及目标基因 mRNA 的翻译效率来增强植物的防御能力, 从而扩展了植物对病原菌的抗性。以上这些研究不仅加强了 m^6A 修饰在植物免疫反应的分子构架中的重要性, 而且也通过针对 m^6A 修饰途径的生物技术干预来增强作物对病害的耐受性开辟了新途径。

值得注意的是, 关于 m^6A 修饰在水果响应病原菌侵染中作用的研究较少, 其具体的调控机制尚不清楚。例如, Xu 等的前期研究表明, 在梨果响应扩展青霉 (*Penicillium expansum*) 侵染过程中, 部分已被报道的抗性基因 (如 *PIP2 - 7*、*NADP - ME*、*ABCB20* 和 *PUB32*) 在基因和蛋白水平呈现相反的表达趋势, 并且这些基因的 mRNA 上均含有多个 m^6A 修饰位点^[65]。此外, 在梨果响应 *P. expansum* 侵染的转录组数据中, 发现了 14 个表达量显著变化的 m^6A 甲基转移酶^[66]。由此表明, 梨果响应 *P. expansum* 侵染时, 梨果 mRNA 可能受到转录后调控作用, 其中 m^6A 修饰在此调控过程中起着关键作用。然而, 关于 m^6A 修饰在梨果响应 *P. expansum* 侵染中的作用机制, 目前尚不清楚。不同胁迫下不同植物中的 m^6A 修饰相关蛋白及其功能详见表 1。

3 结论与展望

m^6A 修饰作为真核生物 mRNA 内部修饰的核心, 对 RNA 代谢具有深远影响。近年来, 对其功能多样性的理解快速增进, 尤其在揭示植物生长发育和对环境胁迫响应方面, 这些研究极大地丰富了对植物 m^6A 修饰作用的理解。目前, 虽然已知 m^6A 修饰在植物应对环境胁迫中扮演重要角色, 但其精确的调控机制的许多方面仍然是一个谜。突出的问题包括 m^6A 修饰如何应激依赖性地加入或从 mRNA 中去除, 以及如何在不同胁迫条件下调节特定应激反应转录本的表达量。特别值得关注的是, m^6A 修饰在采后水果响应病原菌侵染方面的研究尚处于起步阶段。鉴于我国是全球最大的水果消费国, 消费量占全球总量的 60% 以上, 而水果采后因病原菌侵染造成的损失高达 20% ~ 30%, 严重阻碍了水果产业的健康发展。因此, 探索 m^6A 修饰调控采后水果响应病原菌侵染的机制不仅迫在眉睫, 而且能够为采后病害的防治开辟新思路。

当前的研究主要集中在使用依赖抗体的 m^6A - Seq 技术来监测 m^6A 修饰在不同压力条件、品种、发育阶段和组织样本中的分布。这些研究虽然揭示了

表 1 不同胁迫下不同植物中的 m⁶A 修饰相关蛋白及其功能

胁迫类别	m ⁶ A 修饰相关蛋白	基因	物种	功能	参考文献
干旱胁迫	m ⁶ A 甲基转移酶及其复合物	<i>MdMTA</i>	苹果树	通过调节木质素沉积和 ROS 清除相关基因的 mRNA 稳定性和翻译效率,提高苹果树对干旱的耐受性	[33]
		<i>ClMTB</i>	烟草	通过增强烟草抗氧化系统活性,缓解干旱对光合作用的影响,并调整应激响应相关基因表达,提高其抗旱能力	[35]
		<i>PtrMTA</i>	杨树	促进杨树毛状体和根系的发育,提高其抗旱能力	[36]
	m ⁶ A 去甲基化酶	<i>FTO</i>	水稻、马铃薯	促进根部细胞增殖和分蘖芽形成,提高光合效率,显著增强植物对干旱的耐受性	[37]
		<i>GhALKBH10B</i>	棉花	降低棉花 m ⁶ A 修饰水平,提高其抗旱能力	[38]
		<i>HrALKBH10B</i> 、 <i>HrALKBH10C</i> 、 <i>HrALKBH10D</i>	沙棘	降低沙棘中 mRNA 丰度转录本水平和 m ⁶ A 修饰水平	[39]
	m ⁶ A 识别蛋白	<i>SiYTH1</i>	小米	通过调节气孔关闭和 ROS 清除相关的 m ⁶ A 修饰转录本,增强植物对干旱应激的反应	[40]
	m ⁶ A 甲基转移酶及其复合物	<i>FIO1</i>	拟南芥	通过调节参与盐胁迫响应的基因的 mRNA 稳定性和 ROS 产生,增强拟南芥对盐胁迫的抗性	[46]
		<i>VIR</i>	拟南芥	调节盐胁迫负调控因子的 mRNA 稳定性来控制 ROS 平衡	[48]
盐胁迫	m ⁶ A 去甲基化酶	<i>ALKBH8B</i>	拟南芥	通过调节盐胁迫和 ABA 信号相关基因的表达,参与拟南芥对盐胁迫和 ABA 的响应	[47]
	m ⁶ A 识别蛋白	<i>GhECT6</i>	棉花	提高棉花对盐胁迫的耐受性	[44]
温度胁迫	m ⁶ A 甲基转移酶及其复合物	<i>MTA</i>	拟南芥	提高 mRNA 的整体 m ⁶ A 修饰水平,有助于植株在低温下生长	[9]
		<i>FIP37</i>	拟南芥	在低温下正向调控植物叶绿体结构和光合功能	[52]
铜胁迫	m ⁶ A 甲基转移酶及其复合物	<i>MTA</i>	拟南芥	增强植物对铜诱导的氧化应激的抗性	[57]
昆虫胁迫	m ⁶ A 甲基转移酶及其复合物	<i>EDM2</i>	拟南芥	作为 <i>RPP7</i> 基因表达的调节剂,影响拟南芥的防御反应	[58]
病毒胁迫	m ⁶ A 甲基转移酶及其复合物	<i>LsMETTL3</i> 、 <i>LsMETTL14</i>	水稻	降低病毒滴度	[60]
	去甲基化酶	<i>ALKBH5</i>	烟草	m ⁶ A 修饰水平的降低	[59]
		<i>ALKBH9B</i>	拟南芥	结合苜蓿花叶病毒外壳蛋白	[61]
微生物胁迫	m ⁶ A 识别蛋白	<i>MhYTP2</i>	苹果树	提高 mRNA m ⁶ A 修饰水平和翻译效率来提高苹果树的抗病性	[64]

总体 m⁶A 修饰水平的动态变化,但关于转录本内特定 m⁶A 修饰位点的精确位置的详细信息仍然缺乏。因此,未来的研究需要更加深入地探讨 m⁶A 修饰在不同植物物种中的空间、时间和环境维度上的动态变化,及其对 mRNA 修饰偏好性的影响。此外,考虑到非编码 RNA(如 miRNA 和 lncRNA)在植物响应胁迫中的重要作用,研究 m⁶A 修饰在植物应激条件下对这些非编码 RNA 的潜在调控作用至关重要。探索 m⁶A 修饰如何影响这些 RNA 的生物学功能将为植物表观遗传学和转录组调控提供新的见解。

总而言之,尽管对 m⁶A 修饰功能的研究已取得显著进展,但对于植物在胁迫反应中 mRNA 修饰的全面理解仍处于初级阶段。未来的一个关键挑战在于识别和描述植物中 m⁶A 修饰(写入、擦除和读

取)的分子机制,并建立 m⁶A 修饰与植物胁迫适应性之间的联系。目前,研究依赖于 m⁶A - Seq 等技术来检测 m⁶A 修饰水平或特定 RNA 片段的 m⁶A 修饰位点,进而通过敲除或过表达相关基因来研究其功能,但对特定位点的修饰功能仍知之甚少。因此,开发针对 RNA 修饰的时空特异性编辑工具将对深入理解 RNA 的表观遗传调控具有重要意义,并有助于通过精确调控 m⁶A 修饰培育抗胁迫的作物品种。

参考文献:

[1] Jing Z Y, Liu N, Zhang Z X, et al. Research progress on plant responses to stress combinations in the context of climate change[J]. Plants, 2024, 13(4):469.

[2] Xu D R, Tang Q, Xu P, et al. Response of the organellar and nuclear (post) transcriptomes of *Arabidopsis* to drought[J]. Frontiers in

- Plant Science, 2023, 14: 1220928.
- [3] Davalos V, Blanco S, Esteller M. SnapShot: messenger RNA modifications [J]. Cell, 2018, 174(2): 498–566.
- [4] Chmielowska – Bak J, Arasimowicz – Jelonek M, Deckert J. In search of the mRNA modification landscape in plants [J]. BMC Plant Biology, 2019, 19(1): 421.
- [5] 聂文锋, 王金玉, 高春娟, 等. 表观遗传修饰调控园艺植物果实发育研究进展 [J]. 园艺学报, 2022, 49(3): 671–686.
- [6] Zhang M, Zeng Y P, Peng R, et al. N⁶ – methyladenosine RNA modification regulates photosynthesis during photodamage in plants [J]. Nature Communications, 2022, 13(1): 7441.
- [7] Fu Y, Dominissini D, Rechavi G, et al. Gene expression regulation mediated through reversible m⁶A RNA methylation [J]. Nature Reviews Genetics, 2014, 15(5): 293–306.
- [8] Kim J, Shim S, Lee H, et al. m⁶A mRNA modification as a new layer of gene regulation in plants [J]. Journal of Plant Biology, 2020, 63(2): 97–106.
- [9] Wang S, Wang H Y, Xu Z H, et al. m⁶A mRNA modification promotes chilling tolerance and modulates gene translation efficiency in *Arabidopsis* [J]. Plant Physiology, 2023, 192(2): 1466–1482.
- [10] Liu J Z, Yue Y N, Han D L, et al. A METTL3 ~ METTL14 complex mediates mammalian nuclear RNA N⁶ – adenosine methylation [J]. Nature Chemical Biology, 2014, 10(2): 93–95.
- [11] Ping X L, Sun B F, Wang L, et al. Mammalian WTAP is a regulatory subunit of the RNA N⁶ – methyladenosine methyltransferase [J]. Cell Research, 2014, 24(2): 177–189.
- [12] Xu Y Q, Zhang Y Z, Luo Y Z, et al. Novel insights into the METTL3 ~ METTL14 complex in musculoskeletal diseases [J]. Cell Death Discovery, 2023, 9(1): 170.
- [13] 汤仁坤, 周磊磊, 高广通, 等. m⁶A RNA 甲基化修饰在植物中的研究进展 [J]. 植物生理学报, 2023, 59(6): 1040–1055.
- [14] Su H, Meng L J, Qu Z C, et al. Genome – wide identification of the N⁶ – methyladenosine regulatory genes reveals *NtFIP37B* increases drought resistance of tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) [J]. BMC Plant Biology, 2024, 24(1): 134.
- [15] Xu T, Wu X W, Wong C E, et al. FIONA1 – mediated m⁶A modification regulates the floral transition in *Arabidopsis* [J]. Advanced Science, 2022, 9(6): 2103628.
- [16] Ma K, Han J L, Zhang Z X, et al. OsEDM2L mediates m⁶A of EAT1 transcript for proper alternative splicing and polyadenylation regulating rice tapetal degradation [J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2021, 63(11): 1982–1994.
- [17] Zhang T Y, Shi C N, Hu H C, et al. N⁶ – methyladenosine RNA modification promotes viral genomic RNA stability and infection [J]. Nature Communications, 2022, 13(1): 6576.
- [18] Bhat S S, Bielewicz D, Gulanicz T, et al. mRNA adenosine methylase (MTA) deposits m⁶A on pri – miRNAs to modulate miRNA biogenesis in *Arabidopsis thaliana* [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2020, 117(35): 21785–21795.
- [19] Deng X L, Su R, Weng H Y, et al. RNA N⁶ – methyladenosine modification in cancers: current status and perspectives [J]. Cell Research, 2018, 28(5): 507–517.
- [20] Hu J Z, Cai J, Xu T, et al. Epitranscriptomic mRNA modifications governing plant stress responses: underlying mechanism and potential application [J]. Plant Biotechnology Journal, 2022, 20(12): 2245–2257.
- [21] Deng L J, Deng W Q, Fan S R, et al. m⁶A modification: recent advances, anticancer targeted drug discovery and beyond [J]. Molecular Cancer, 2022, 21(1): 52.
- [22] Sheng L, Shen Y H, Yang H Y. Effect of demethyltransferase FTO on tumor progression [J]. Biocell, 2022, 46(11): 2387–2397.
- [23] Hong J Y, Xu K X, Lee J H. Biological roles of the RNA m⁶A modification and its implications in cancer [J]. Experimental & Molecular Medicine, 2022, 54(11): 1822–1832.
- [24] Chen C T, Zhai E T, Liu Y N, et al. ALKBH5 – mediated CHAC1 depletion promotes malignant progression and decreases cisplatin – induced oxidative stress in gastric cancer [J]. Cancer Cell International, 2023, 23(1): 293.
- [25] Martínez – Pérez M, Aparicio F, López – Gresa M P, et al. *Arabidopsis* m⁶A demethylase activity modulates viral infection of a plant virus and the m⁶A abundance in its genomic RNAs [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2017, 114(40): 10755–10760.
- [26] Duan H C, Wei L H, Zhang C, et al. ALKBH10B is an RNA N⁶ – methyladenosine demethylase affecting *Arabidopsis* floral transition [J]. The Plant Cell, 2017, 29(12): 2995–3011.
- [27] Martínez – Pérez M, Gómez – Mena C, Alvarado – Marchena L, et al. The m⁶A RNA demethylase ALKBH9B plays a critical role for vascular movement of alfalfa mosaic virus in *Arabidopsis* [J]. Frontiers in Microbiology, 2021, 12: 745576.
- [28] Tang J, Yang J B, Duan H C, et al. ALKBH10B, an mRNA m⁶A demethylase, modulates ABA response during seed germination in *Arabidopsis* [J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 712713.
- [29] Song P Z, Yang J B, Wang C L, et al. *Arabidopsis* N⁶ – methyladenosine reader CPSF30 – L recognizes FUE signals to control polyadenylation site choice in liquid – like nuclear bodies [J]. Molecular Plant, 2021, 14(4): 571–587.
- [30] Wei L H, Song P Z, Wang Y, et al. The m⁶A reader ECT2 controls trichome morphology by affecting mRNA stability in *Arabidopsis* [J]. The Plant Cell, 2018, 30(5): 968–985.
- [31] Hunt A G. CPSF30 – L: a direct connection between mRNA polyadenylation and m⁶A RNA modification in plants [J]. Molecular Plant, 2021, 14(5): 711–713.
- [32] He Y J, Li L L, Yao Y X, et al. Transcriptome – wide N⁶ – methyladenosine (m⁶A) methylation in watermelon under CGMMV infection [J]. BMC Plant Biology, 2021, 21(1): 516.
- [33] Hou N, Li C S, He J Q, et al. MdMTA – mediated m⁶A modification enhances drought tolerance by promoting mRNA stability and translation efficiency of genes involved in lignin deposition and oxidative stress [J]. New Phytologist, 2022, 234(4): 1294–1314.
- [34] Mao X S, Hou N, Liu Z Z, et al. Profiling of N⁶ – methyladenosine

- (m⁶A) modification landscape in response to drought stress in apple [*Malus prunifolia* (Willd.) Borkh.] [J]. Plants, 2021, 11(1):103.
- [35] He Y J, Li Y L, Yao Y X, et al. Overexpression of watermelon m⁶A methyltransferase CIMTB enhances drought tolerance in tobacco by mitigating oxidative stress and photosynthesis inhibition and modulating stress-responsive gene expression[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2021, 168:340–352.
- [36] Lu L, Zhang Y, He Q, et al. MTA, an RNA m⁶A methyltransferase, enhances drought tolerance by regulating the development of trichomes and roots in poplar[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2020, 21(7):2462.
- [37] Yu Q, Liu S, Yu L, et al. RNA demethylation increases the yield and biomass of rice and potato plants in field trials[J]. Nature Biotechnology, 2021, 39(12):1581–1588.
- [38] Li B Q, Zhang M M, Sun W N, et al. N⁶-methyladenosine RNA modification regulates cotton drought response in a Ca²⁺ and ABA-dependent manner[J]. Plant Biotechnology Journal, 2023, 21(6):1270–1285.
- [39] Zhang G Y, Lv Z R, Diao S F, et al. Unique features of the m⁶A methylome and its response to drought stress in sea buckthorn (*Hippophae rhamnoides* Linn.) [J]. RNA Biology, 2021, 18(sup2):794–803.
- [40] Luo W W, Tang Y X, Li S L, et al. The m⁶A reader SiYTH1 enhances drought tolerance by affecting the messenger RNA stability of genes related to stomatal closure and reactive oxygen species scavenging in *Setaria italica* [J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2023, 65(12):2569–2586.
- [41] Zheng H X, Sun X, Li J L, et al. Analysis of N⁶-methyladenosine reveals a new important mechanism regulating the salt tolerance of sweet sorghum[J]. Plant Science, 2021, 304:110801.
- [42] Wang Y X, Du F P, Li Y B, et al. Global N⁶-methyladenosine profiling revealed the tissue-specific epitranscriptomic regulation of rice responses to salt stress[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(4):2091.
- [43] Chen D Y, Fu L B, Su T T, et al. N⁶-methyladenosine methylation analysis reveals transcriptome-wide expression response to salt stress in rice roots[J]. Environmental and Experimental Botany, 2022, 201:104945.
- [44] Wang W, Li W X, Cheng Z M, et al. Transcriptome-wide N⁶-methyladenosine profiling of cotton root provides insights for salt stress tolerance [J]. Environmental and Experimental Botany, 2022, 194:104729.
- [45] Li J L, Wang J Y, Pang Q Y, et al. Analysis of N⁶-methyladenosine reveals a new important mechanism regulating the salt tolerance of sugar beet (*Beta vulgaris*) [J]. Plant Science, 2023, 335:111794.
- [46] Cai J, Hu J Z, Xu T, et al. FIONA1-mediated mRNA m⁶A methylation regulates the response of *Arabidopsis* to salt stress[J]. Plant Cell and Environment, 2024, 47(3):900–912.
- [47] Huong T T, Yang Z M, Ngoc L N T, et al. ALKBH8B, a putative RNA demethylase, plays a role in the response of *Arabidopsis* to salt stress and abscisic acid[J]. Journal of Plant Biology, 2022, 65(4):319–330.
- [48] Hu J Z, Cai J, Park S J, et al. N⁶-methyladenosine mRNA methylation is important for salt stress tolerance in *Arabidopsis* [J]. The Plant Journal, 2021, 106(6):1759–1775.
- [49] Pacini E, Dolferus R. Pollen developmental arrest: maintaining pollen fertility in a world with a changing climate[J]. Frontiers in Plant Science, 2019, 10:679.
- [50] Yang D D, Xu H C, Liu Y, et al. RNA N⁶-methyladenosine responds to low-temperature stress in tomato anthers[J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12:687826.
- [51] Liu G F, Wang J, Hou X L. Transcriptome-wide N⁶-methyladenosine (m⁶A) methylome profiling of heat stress in Pak-choi (*Brassica rapa* ssp. *chinensis*) [J]. Plants, 2020, 9(9):1080.
- [52] Vicente A M, Manavski N, Rohn P T, et al. The plant cytosolic m⁶A RNA methylome stabilizes photosynthesis in the cold [J]. Plant Communications, 2023, 4(6):100634.
- [53] Su T T, Fu L B, Kuang L H, et al. Transcriptome-wide m⁶A methylation profile reveals regulatory networks in roots of barley under cadmium stress [J]. Journal of Hazardous Materials, 2022, 423:127140.
- [54] Han X, Wang J L, Zhang Y, et al. Changes in the m⁶A RNA methylome accompany the promotion of soybean root growth by rhizobia under cadmium stress[J]. Journal of Hazardous Materials, 2023, 441:129843.
- [55] Chen J, Cao H, Chen D Y, et al. Transcriptome-wide analysis of m⁶A methylation reveals genetic responses to cadmium stress at germination stage in rice [J]. Environmental and Experimental Botany, 2023, 205:105130.
- [56] Zhang Y, Han X, Su D Q, et al. An analysis of differentially expressed and differentially m⁶A-modified transcripts in soybean roots treated with lead [J]. Journal of Hazardous Materials, 2023, 453:131370.
- [57] Sharma B, Govindan G, Li Y F, et al. RNA N⁶-methyladenosine affects copper-induced oxidative stress response in *Arabidopsis thaliana* [J]. Non-coding RNA, 2024, 10(1):8.
- [58] Eulgem T, Tsuchiya T, Wang X J, et al. EDM2 is required for RPP7-dependent disease resistance in *Arabidopsis* and affects RPP7 transcript levels[J]. The Plant Journal, 2007, 49(5):829–839.
- [59] Li Z R, Shi J, Yu L, et al. N⁶-methyladenosine level in *Nicotiana tabacum* is associated with tobacco mosaic virus [J]. Virology Journal, 2018, 15(1):87.
- [60] Tian S P, Wu N, Zhang L, et al. RNA N⁶-methyladenosine modification suppresses replication of rice black streaked dwarf virus and is associated with virus persistence in its insect vector [J]. Molecular Plant Pathology, 2021, 22(9):1070–1081.
- [61] Alvarado-Marchena L, Marquez-Molins J, Martinez-Perez M, et al. Mapping of functional subdomains in the at ALKBH9B m⁶A-demethylase required for its binding to the viral RNA and to the coat protein of alfalfa mosaic virus [J]. Frontiers in Plant Science, 2021,

方朝阳,钱建财,张莉,等. 烤烟糖碱比及影响因素研究进展[J]. 江苏农业科学,2025,53(7):10-21.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2025.07.002

烤烟糖碱比及影响因素研究进展

方朝阳¹, 钱建财², 张莉², 杨超飞³, 闫凤丹³, 黄五星¹

(1. 河南农业大学烟草学院,河南郑州 450046; 2. 江苏中烟工业有限责任公司,江苏南京 210015;

3. 三门峡市烟草公司渑池县分公司,河南渑池 472400)

摘要:近年来,随着卷烟工业企业不同品牌对原料差异化需求的发展,糖碱比被广泛应用于烟草质量评价。糖碱比是从酸碱平衡角度判断烟叶化学成分协调性的重要指标,与烟草质量密切相关。鉴于糖碱比对卷烟配方质量和经济效益的直接影响,研究者对烤烟糖碱比与烟叶质量的关系以及不同因素对糖碱比的影响开展了大量研究,旨在明确糖碱比对烟叶质量的具体影响,探究影响糖碱比的关键因素。本文以文献计量法为基础,分析 1998—2022 年关于烟草糖碱比的研究趋势,综述了烤烟糖碱比与外观质量、物理特性、常规化学成分、感官质量等其他质量指标之间的关系;并从品种、生态条件、关键栽培措施、采烤与调制 4 个方面探讨了影响烤烟糖碱比的主要因素,总结分析了不同因素对烤烟糖碱比的具体影响;最后,讨论了烤烟糖碱比在烟草质量评价的应用中存在的问题,提出了现阶段关于烤烟糖碱比影响因素的研究存在的局限性,并在此基础上展望了未来的研究方向,以期为糖碱比在烟草质量评价中的科学应用以及通过有效调控糖碱比提升烟草的工业价值提供参考。

关键词:烤烟;糖碱比;质量;品种;生态;栽培

中图分类号:S572.04;TS44

文献标志码:A

文章编号:1002-1302(2025)07-0010-12

烟草是重要的模式植物和经济作物,而烟叶的质量直接影响到卷烟产品的优劣。烟叶质量是一个综合性概念,是对烟叶包括外观质量、物理特性、化学成分协调性和感官评吸质量等因素的综合评价^[1]。影响烟草质量的因素众多,对于烤烟而言,化学成分是烟叶外观质量和物理特性的物质基础,其协调性是影响感官质量的重要因素。烟叶化学

成分含量及其协调性直接影响烤烟质量与工业利用价值。因此,对烤烟化学成分与其质量之间的关系进行深入研究具有重要意义。而烟草化学成分复杂多样,找出影响烟草质量的关键指标可提高人们对烟草质量评价的效率。烟草化学成分中还原糖与烟碱的比值简称糖碱比,糖碱比主要反映烟气酸碱平衡,是判断烟叶化学成分协调性的重要指标。烟叶燃烧时,糖类的热解产物呈酸性,而烟碱的热解产物则呈碱性。当烟叶中的糖碱比达到协调状态时,烟气中的酸性物质和碱性物质含量达到平衡,烟气口感醇和,刺激性小,使烟叶在保持良好的吸味和香气的同时,也具备了适宜的劲头和浓度^[2-7]。而当糖碱比过高时,尽管抽吸时的烟味较

收稿日期:2024-05-07

基金项目:江苏中烟工业有限责任公司科技项目(编号:20220729)。

作者简介:方朝阳(2000—),男,河南洛阳人,硕士研究生,主要从事烟草品质生态与质量评价研究。E-mail:fzyatl@126.com。

通信作者:黄五星,博士,副教授,主要从事烟草品质生态与质量评价研究。E-mail:wxyang@henau.edu.cn。

12;701683.

[62] Zhang K, Zhuang X J, Dong Z Z, et al. The dynamics of N⁶-methyladenine RNA modification in interactions between rice and plant viruses[J]. *Genome Biology*, 2021, 22(1):189.

[63] Han C Y, Zhang F, Qiao X, et al. Multi-omics analysis reveals the dynamic changes of RNA N⁶-methyladenosine in pear (*Pyrus bretschneideri*) defense responses to *Erwinia amylovora* pathogen infection[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2022, 12:803512.

[64] Guo T L, Liu C H, Meng F X, et al. The m⁶A reader MhYTP2 regulates *MdMLO19* mRNA stability and antioxidant genes

translation efficiency conferring powdery mildew resistance in apple [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2022, 20(3):511-525.

[65] Xu M Q, Zhang X Y, Dhanasekaran S, et al. Transcriptome analysis of postharvest pear (*Pyrus pyrifolia* Nakai) in response to *Penicillium expansum* infection [J]. *Scientia Horticulturae*, 2021, 288:110361.

[66] Xu M Q, Godana E A, Dhanasekaran S, et al. Comparative proteome and transcriptome analyses of the response of postharvest pears to *Penicillium expansum* infection [J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2023, 196:112182.