

## 非生物胁迫条件下植物H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>的代谢及信号转导

潘孝武<sup>1</sup>, 黎用朝<sup>2</sup>, 李小湘<sup>2</sup>, 黄荣峰<sup>3</sup>

(1. 中南大学研究生院隆平分院, 长沙 410125; 2. 湖南省水稻研究所, 长沙 410125;  
3. 中国农业科学院生物技术研究所, 北京 100081)

**摘要:** H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>是一种多效性分子,在植物应对非生物胁迫过程中起着重要作用。在一定的浓度范围内,H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>作为信号分子通过参与多种信号转导途径调节相关的基因表达以及生理代谢过程,但是H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>的过度积累会引起细胞组分的降解,导致细胞死亡。因此,维持植物体内H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>的动态平衡十分必要。综述了非生物胁迫条件下H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>在植物中的产生、降解及在信号传导中的作用。

**关键词:** 非生物胁迫;过氧化氢代谢;信号转导

doi:10.3969/j.issn.1008-0864.2010.02.08

中图分类号:Q946.92

文献标识码:A

文章编号:1008-0864(2010)02-0038-06

## Metabolism and Signal Transduction of H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> in Plants under Abiotic Stresses

PAN Xiao-wu<sup>1</sup>, LI Yong-chao<sup>2</sup>, LI Xiao-xiang<sup>2</sup>, HUANG Rong-feng<sup>3</sup>

(1. Longping Branch, Graduate School, Central South University, Changsha 410125;

2. Rice Research Institute of Hunan, Changsha 410125;

3. Biotechnology Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

**Abstract:** Hydrogen peroxide (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) is a pleiotropic molecule, playing key roles in regulating plant response to various abiotic stresses. As a signal molecule, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> is involved in controlling the expression of stress-related genes and physiological processes via different signal transduction pathways in a certain range of concentration. Excess concentration of H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> will cause the degradation of cell components and cell death. Thus, it is necessary to maintain the balance between production and scavenging of H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>. This paper reviews the generation, scavenging and roles of H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> in plant abiotic stress response.

**Key words:** abiotic stresses; hydrogen peroxide metabolism; signal transduction

外界不良环境(包括生物胁迫和非生物胁迫)会严重影响植物的生长和发育,这些胁迫因子会引起植物体内代谢紊乱、膜系统瓦解、光合作用速率下降和营养物质吸收失衡等,同时在植物组织细胞中积累活性氧(reactive oxygen species)。活性氧是有氧代谢的副产物,在正常的生长条件下,植物中活性氧的产生与清除处于动态平衡状态,逆境条件会破坏这种平衡状态引起氧化胁迫。越来越多的证据表明,植物适应氧化胁迫的能力与植物的抗逆性密切相关<sup>[1]</sup>。活性氧包括超氧阴离子(O<sub>2</sub><sup>-</sup>·)、羟自由基(HO·)、过氧化氢

(H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>)和单线态氧(<sup>1</sup>O<sub>2</sub>)等,它们之间能够相互转换。活性氧分子特别是H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>,近年来被认为是重要的信号分子参与调节植物的生长和发育。H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>在植物抗病反应中的作用已经得到了广泛的研究,而在非生物胁迫条件下,它同样扮演了关键的调控作用,参与多种生理生化过程,包括光合作用、光呼吸、气孔运动与细胞程序性死亡等。前人已有活性氧代谢以及H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>信号转导方面的综述报道<sup>[2,3]</sup>,本文将结合本实验室最新的研究结果,综述H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>在非生物胁迫条件下的产生、降解以及信号转导方面所取得的研究进展。

收稿日期:2010-01-28;修回日期:2010-03-16

基金项目:国家转基因生物新品种培育重大专项(2009ZX08001-009B);国家自然科学基金项目(30730060)资助。

作者简介:潘孝武,硕士研究生,主要从事植物生理和分子生物学方面的研究。Tel:010-82106401; E-mail:pxw137@163.com。通讯作者:黎用朝,研究员,从事水稻遗传育种研究。Tel:0731-84692719; E-mail:yongchao\_1@hotmail.com

## 1 $H_2O_2$ 的产生

$H_2O_2$  及其他的活性氧分子是植物进行有氧代谢的副产物,光合作用、呼吸作用以及光呼吸等过程都会产生  $H_2O_2$ 。 $H_2O_2$  的产生部位包括叶绿体、线粒体、过氧化物酶体、胞质以及胞外空间,其中叶绿体和过氧化物酶体是最主要的合成部位。据估计,在具有光合活性的植物细胞中,叶绿体和过氧化物酶体约产生了总  $H_2O_2$  的 90%<sup>[4]</sup>。非生物胁迫能够激活植物体内不同的代谢途径,引起  $H_2O_2$  含量的上升<sup>[5,6]</sup>。

### 1.1 叶绿体

叶绿体是进行光合作用的主要场所,其中内囊体膜上的光合反应中心 PS I 和 PS II 是叶绿体中产生  $H_2O_2$  的主要位点<sup>[2]</sup>。PS I 的电子受体一侧包含有一系列的活性调节蛋白包括 Fe-S、硫氧还蛋白和铁氧还蛋白等,当内囊体内缺乏电子受体  $NADP^+$  时,这些调节蛋白就可能将电子传递给氧分子从而产生活性氧。相关研究表明,PS II 在光诱导下也能够生成  $H_2O_2$  等活性氧分子<sup>[7]</sup>。 $O_2\cdot^-$  很不稳定,在光合反应中心 PS I 附近的 Cu/ZnSOD 酶或者 Fe-SOD 酶的催化下产生  $H_2O_2$ 。叶绿体中  $H_2O_2$  的产生受到生理代谢和外界环境的影响,当光子的强度超过了固定  $CO_2$  所需要的能量时, $H_2O_2$  的产生速率上升。干旱、高盐等非生物胁迫条件会引起植物叶片的气孔关闭,组织细胞内可用于固定的  $CO_2$  浓度下降,从而引起光合电子传递链过度还原,电子最终传递给光合作用的产物氧分子,通过 Mehler 反应生成超氧阴离子  $O_2\cdot^-$ ,然后再转变成  $H_2O_2$ <sup>[8]</sup>。

### 1.2 过氧化物酶体

在植物中,过氧化物酶体主要参与脂肪酸的  $\beta$ -氧化以及光诱导的光呼吸过程,是植物特别是 C3 植物中  $H_2O_2$  产生的最重要部位,据估计,它产生的  $H_2O_2$  量约为叶绿体产生量的 2 倍,约为线粒体产生量的 50 多倍<sup>[4]</sup>。光呼吸过程产生的乙醇酸从叶绿体中转移出来进入过氧化物酶体,在依赖于黄素单核苷酸(FMN)的乙醇酸氧化酶(glycolate oxidase)催化下生成乙醛酸,同时产生  $H_2O_2$ 。在过氧化物酶体中,乙醇酸氧化酶控制的酶促反应是  $H_2O_2$  的主要来源。在拟南芥叶绿体中过表达乙醇酸氧化酶基因将引起  $H_2O_2$  和乙醛酸的积累,转基因植株在弱光照条件下表现正常,

但是在强光下则表现出生长发育异常、莲座叶微黄以及光合作用受阻等症状<sup>[9]</sup>。另外,脂肪酸的  $\beta$ -氧化过程以及其他的氧化过程也能够产生  $H_2O_2$ <sup>[10]</sup>。有研究表明,过氧化物酶体中还存在着一种特殊的亚硫酸盐氧化酶(sulfite oxidase),它利用氧分子作为电子受体,在将亚硫酸盐氧化为硫酸盐的同时产生  $H_2O_2$ , $H_2O_2$  在没有酶催化的条件下能够继续氧化亚硫酸盐生成硫酸盐。这些研究表明亚硫酸盐氧化酶具有双重作用,它既能够消除亚硫酸盐对植物的伤害,又能在亚硫酸盐浓度高的情况下降解  $H_2O_2$ ,防止  $H_2O_2$  对植物细胞的破坏<sup>[11]</sup>。

### 1.3 线粒体及其他来源

在植物细胞的线粒体中,呼吸电子传递链中的 NADPH 脱氢酶复合体以及细胞色素 bc1 复合体是产生  $H_2O_2$  的主要位点<sup>[12]</sup>。在光存在的条件下,线粒体中产生的  $H_2O_2$  比叶绿体和过氧化物酶体产生的少,但是在黑暗条件下,非绿色组织中的线粒体能够产生大量的  $H_2O_2$ <sup>[13]</sup>。与叶绿体不同,线粒体中存在着交替氧化酶(AOX),它能利用泛醌还原氧分子,与细胞色素 bc1 复合体竞争电子,从而减少 ROS 的产生<sup>[14]</sup>。

NADPH 氧化酶作为质膜上催化  $H_2O_2$  生成的关键酶利用 NAD(P)H 作为电子供体,还原氧分子生成的超氧阴离子在超氧化物歧化酶的作用下迅速转变成  $H_2O_2$ <sup>[15]</sup>。在哺乳动物的吞噬细胞中,外界微生物入侵激活 NADPH 氧化酶,大量氧气被消耗并产生  $H_2O_2$ ,这个过程被称为呼吸爆发或氧爆。与吞噬细胞中形成的 NADPH 氧化酶复合体不同,植物中只拥有催化亚基的同源基因,这些同源基因被命名为 rboh 并且已经在不同的植物物种中分离出来<sup>[16,17]</sup>。本实验室的研究结果表明,离体干旱处理能够引起部分水稻品种叶片内  $H_2O_2$  含量的迅速上升,推测这可能与 NADPH 氧化酶的诱导表达有关。

近年来的研究表明,其他的氧化酶如胞外的过氧化物酶、草酸氧化酶和胺氧化酶等也能够催化  $H_2O_2$  的生成<sup>[18-20]</sup>。它们中间的一部分酶能直接产生  $H_2O_2$ ,其他一些酶则需要有活性的中间介质如超氧阴离子、单线态氧等的参与才能起作用。这些氧化酶是否受到非生物胁迫的影响,目前还没有相关的报道。

## 2 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>的降解

植物在有氧代谢过程中不断产生 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 等活性氧分子,当这些活性氧分子的浓度超过一定阈值时就会对植物造成伤害,引起组织细胞中的蛋白质、DNA 以及磷脂的损伤<sup>[14]</sup>。植物为了将活性氧的量严格限制在一定的浓度范围内,进化出了一系列复杂的酶促与非酶促降解途径来清除活性氧,维持活性氧的动态平衡。

### 2.1 非酶促降解途径

植物体内存在着大量的小分子抗氧化物质,包括抗坏血酸(AsA, 又称维生素 C)、谷胱甘肽、生育酚(维生素 E)、类黄酮、生物碱以及内胡萝卜素等,其中抗坏血酸与谷胱甘肽是最重要的两种物质<sup>[14]</sup>。

AsA 是一种可溶性的抗氧化物质,广泛分布在植物体内且含量丰富,在很多的抗氧化反应中扮演电子受体的作用。AsA 能够直接作用于 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, 也能在抗坏血酸过氧化物酶(APX)的催化下降解 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, 同时生成单脱氢抗坏血酸(MDA), MDA 能够被继续氧化生成双脱氢抗坏血酸(DHA)。越来越多的证据表明,AsA 与植物的抗逆性密切相关。在拟南芥的 AsA 合成缺陷突变体 *vtc-1* 中,AsA 的含量约为野生型的 30%, 经过盐胁迫处理后,突变体中还原性的 AsA 含量显著下降引起 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 的含量上升,突变体对盐胁迫更加敏感<sup>[21]</sup>。另外有研究表明,抗坏血酸氧化酶(AO)能够将 AsA 氧化生成 MDA, 在烟草中过表达黄瓜中的 AO 基因,转基因植株表现出 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 含量上升以及气孔开度减少,植株在离体状况下失水率下降<sup>[22]</sup>。

谷胱甘肽是一种含有巯基的小分子肽类物质,分成还原型(GSH)和氧化型(GSSG)两种形式,在生理条件下以还原型谷胱甘肽占绝大多数。通过 GSH-AsA 循环,AsA 氧化后的产物 MDA, DHA 以及氧化型谷胱甘肽(GSSH)都能够分别再生成 AsA 和 GSH<sup>[14]</sup>。GSH 具有重要的抗氧化作用和整合解毒作用,在拟南芥半胱氨酸合成酶的一个突变体 *oas-a1* 中,半胱氨酸与谷胱甘肽的含量减少,同时谷胱甘肽还原型与氧化型的比例下降,引起 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 的代谢发生紊乱,植物的抗逆性下降<sup>[23]</sup>。

其他的抗氧化物质如生育酚、类黄酮等由于

在植物体内浓度较低,因此降解 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 的效应较小。最近有研究表明,植物中一些富含半胱氨酸的小分子蛋白如金属硫蛋白(MTs)、赤霉素诱导蛋白(GIP)也能够降解 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, 半胱氨酸残基中的巯基是 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 的作用位点,过表达这些抗氧化蛋白能够显著降低非生物胁迫处理后植株中的 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 含量,从而提高转基因植株的抗逆性<sup>[24,25]</sup>。

### 2.2 酶促降解途径

植物体内主要的活性氧清除酶包括超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)以及谷胱甘肽过氧化物酶(GPX)。其中,超氧化物歧化酶是抵抗活性氧的第一道防线,分布在细胞的各个组成部位,能迅速地将超氧阴离子转变成 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, 随后 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 被其他清除酶 CAT、APX 和 GPX 所降解。

在光合细胞中,H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 的降解主要由 CAT 来完成,CAT 催化 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 分解成水和氧分子。CAT 主要定位于过氧化物酶体中,参与降解光呼吸以及脂肪酸  $\beta$ -氧化过程所产生的 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>。在烟草中过表达芸苔中的 CAT 基因(*BJCAT3*)能够降低镉处理下的 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 含量,从而提高转基因植株的耐镉能力<sup>[26]</sup>。而拟南芥 *AtCAT2* 的 T-DNA 插入突变能引起 CAT 活性显著下降,叶片中的 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 含量上升,突变体植株对盐、低温和高光强等非生物胁迫表现更为敏感<sup>[27]</sup>。

APX 与 GPX 分别使用还原型的抗坏血酸和谷胱甘肽作为电子受体,催化 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 的降解,同时生成 MDA 或者 GSSG。APX 是植物细胞中 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 清除的主要酶,在叶绿体、线粒体、过氧化物酶体以及胞质中都有分布<sup>[28]</sup>。拟南芥 APX 基因的突变能够引起 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 含量显著上升,在非生物胁迫条件下突变体表现出氧化胁迫症状,其中胞质中 APX1 的功能尤其显著,在高光强下不仅能够清除 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, 还能够保护其他部位的 APX<sup>[28,29]</sup>。与 APX 的功能相类似,拟南芥 GPX 基因的突变体 (*AtGPX3*) 与转 *ATGPX3* 植株表现出相反的干旱敏感性,前者敏感而后者抗旱,这种表型是由植株中 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 的代谢差异所引起的<sup>[30]</sup>。本实验室在拟南芥中过表达一个番茄中的 ERF 转录因子,转基因植株通过增强氧化胁迫相关基因如 *AtCAT1*, *AtAPX1* 的表达提高了植株的抗逆性<sup>[31]</sup>。

其他活性氧清除酶包括 MDAR、DHAR 以及 GR 虽然不直接作用于 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, 但是它们在 AsA 以及 GSH 的再生过程中起着重要作用,因此间接影

响到 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 在组织细胞内的代谢。例如,在烟草中过表达拟南芥 MDAR 基因 (*AtMDAR1*) 引起还原型的 AsA 比例上升, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 含量下降, 转基因烟草表现出对臭氧、盐和聚乙二醇 (PEG) 的抗性增强<sup>[32]</sup>。

另外, 抗氧化酶 (peroxiredoxin) 作为一种重要的 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 清除蛋白, 还未受到足够的重视。它广泛存在于各种生物体中, 能够降解 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 以及其他的过氧化物<sup>[33]</sup>。Peroxi-redoxin 蛋白的催化区域中包含有 1 个或者 2 个半胱氨酸残基, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 等过氧化物能将半胱氨酸残基氧化生成次磺酸, 当有外部电子供体如硫氧还蛋白、谷氧还蛋白、亲环素类或谷胱甘肽存在的条件下, 次磺酸会被再生为半胱氨酸, 从而恢复 peroxiredoxin 的活性。研究发现, 在羊茅属中过表达拟南芥的 peroxiredoxin 基因, 转基因植物对高温与氧化胁迫的抗性增强<sup>[34]</sup>。

非生物胁迫条件在提高 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 含量的同时会引起植物抗氧化酶的应答反应。有研究表明, 干旱和盐处理能够引起拟南芥中 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 的上升以及 CAT 基因的诱导表达, 这个过程是由 MAPK 激酶类蛋白 AtMEK1 所介导的<sup>[35]</sup>。植物对非生物胁迫的应答反应与胁迫的强度密切相关。甘蓝经过短暂的盐处理后, 根部的抗氧化酶活性下降, 但是随着处理时间的延长, 其中 CAT 和过氧化物酶 (POD) 的活性又逐渐上升<sup>[36]</sup>。不同组织器官的胁迫响应机制也存在明显差异, 豇豆的根和叶在盐处理后表现出相反的氧化应答反应<sup>[37]</sup>。另外, 本实验室的研究表明, 干旱处理能够引起水稻中 SOD 和 CAT 的活性升高, 但是不同水稻品种的上升速度并不一致, 抗旱的品种上升快, 相反对于旱敏感的品种上升较慢。

### 3 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 参与的信号转导

H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 在植物细胞中功能的多样性是由其化学结构决定的, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 中的 O 原子以 sp<sup>3</sup> 杂化轨道成键, 与其他的自由基活性氧分子相比较, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 不属于自由基, 而是一种较弱的氧化剂。在正常条件下, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 的半衰期比其他的活性氧分子长, 据估计, 超氧阴离子的半衰期约为 2 ~ 4 μs, 而 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 的半衰期能达到 1 ms<sup>[38]</sup>。研究表明, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 能够通过膜通道蛋白在植物体内跨膜运输, 从产生的位点向其他的部位扩散<sup>[39]</sup>。因此, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 具

备了细胞间信号分子的所有重要特征。

H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 作为一种信号分子, 在一定的浓度范围内, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 能够激活下游的信号组分, 引起相关基因的表达变化, 最终影响到植物的生理代谢过程。H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 参与调节植物的生长与发育过程, 如根毛与不定根的生长<sup>[40]</sup>。另外, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 与植物对非生物胁迫的应答反应密切相关, 例如, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 参与强蓝光诱导的叶绿体运动<sup>[61]</sup>、ABA 诱导的脯氨酸合成<sup>[41]</sup> 以及 BR 诱导的耐氧化胁迫和耐冷性<sup>[42]</sup>。

#### 3.1 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 调控基因表达

利用基因芯片技术, 已经从转录水平筛选到一部分受 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 调控的基因<sup>[15, 43]</sup>, 但是对调控的具体机理还不清楚。在酵母以及动物中的研究表明, 部分转录因子的活性受细胞内的氧化还原状态所控制, 蛋白质中半胱氨酸残基的巯基修饰可能是 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 调控的关键<sup>[44]</sup>。巯基被 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 等活性氧分子氧化, 然后在谷氧还蛋白等还原剂的作用下再生。巯基的修饰会引起蛋白质结构的变化, 从而改变蛋白质的活性。植物可能通过类似的方式激活转录因子, 调节下游相关基因的表达, 但是目前在植物中还没有发现这类靶蛋白。Geisler 等<sup>[45]</sup> 建立起一个运算法则并从基因组水平筛选到一些活性氧特异的顺式作用元件, 这些元件可能是转录因子结合的靶序列。

#### 3.2 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 调节气孔运动

保卫细胞能够整合来自外界环境的各种复杂信号, 通过气孔的开闭来调节植物体内的生理代谢过程, 从而适应不同的环境条件。干旱能够诱导植物体内 ABA 的生物合成, ABA 含量的上升引起气孔关闭, 减少叶片水分的散失。研究表明, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 参与蚕豆中 ABA 诱导的气孔关闭<sup>[46]</sup>, 这个过程涉及其他一系列的信号组分包括蛋白激酶、钙信号以及一氧化氮 (NO) 等。

ABA 通过激活丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶 OST1 诱导 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 的合成, 拟南芥 *AtOST1* 基因突变体经 ABA 的处理后不产生 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 且气孔不关闭, 但是外源 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 能够诱导突变体的气孔关闭<sup>[47]</sup>, 这说明 OST1 蛋白在 ABA 信号途径中处于 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 的上游。在蚕豆的叶片中, MAPK 类激酶 MEK1/2 以及 p38-like MAP 蛋白与 ABA 诱导的 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 信号转导途径密切相关, 使用这些激酶的特异抑制剂能够阻断 ABA 诱导的气孔关闭<sup>[48]</sup>。ABA 和 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 都能够激活质膜上的钙离子通道引起胞质内钙离子的浓度升高, 钙信号再通过钙调蛋白介

导下游的应答反应。拟南芥钙依赖性蛋白激酶 (CDPK) 基因 *CPK3* 和 *CPK6* 的双突变体部分阻断了 ABA 诱导的气孔关闭, 这表明 *CPK3* 和 *CPK6* 只是 ABA 信号中的一个支路<sup>[49]</sup>。近年来的研究表明,  $H_2O_2$  与信号分子 NO 能够相互作用, 共同调控气孔运动。在拟南芥的保卫细胞中, ABA 介导合成的  $H_2O_2$  需要有 NO 的参与才能够引起气孔关闭, NO 合成的特异阻断剂钨酸盐能够抑制 ABA 诱导的气孔关闭<sup>[50]</sup>。另外, 胞质中的 pH 以及氧化还原状态也会影响到  $H_2O_2$  介导的气孔关闭<sup>[51,52]</sup>。

#### 4 展望

由于  $H_2O_2$  在植物体内具有双重效应, 在非生物胁迫条件下维持组织细胞内  $H_2O_2$  的动态平衡至关重要, 尤其是抗氧化系统对  $H_2O_2$  的清除扮演着关键作用。 $H_2O_2$  相关的信号转导途径一直是人们研究的热点, 但这些信号途径在  $H_2O_2$  的产生与抗氧化系统的调节方面是否存在协调机制, 以及如何协调  $H_2O_2$  的产生与降解, 尚需进一步研究。近年来突变体以及转基因的研究为解决这些问题提供了新的思路。鉴于  $H_2O_2$  的产生位点与它的作用部位的不一致, 普遍认为  $H_2O_2$  能够跨膜运输。在酵母与细菌中的研究表明  $H_2O_2$  的跨膜运输是受到限制的, 但植物中的  $H_2O_2$  的运输方式及控制  $H_2O_2$  定向运输的信号都还不清楚, 但生物体间可能具有的相似作用机理将为人们今后的研究提供了一条可借鉴的途径。另外, 生产应用是进行科学研究的目的, 可以通过对农作物氧化应答机制的研究, 从中克隆优良的基因, 为改进农作物的抗逆性提供基因资源。

#### 参 考 文 献

- [1] Cheeseman J M. Hydrogen peroxide and plant stress: a challenging relationship [J]. *Plant Stress*, 2007, 1(1): 4-15.
- [2] Miller G, Suzuki N, Ciftci-yilmaz S, et al. Reactive oxygen species homeostasis and signaling during drought and salinity stresses [J]. *Plant Cell Environ.*, 2010, doi:10.1111/j.1365-3040.2009.02041.x.
- [3] Cheng Y, Song C P. Hydrogen peroxide homeostasis and signaling in plant cells [J]. *Sci. China (Series C)*, 2006, 1:1-11.
- [4] Foyer C H, Noctor G. Redox sensing and signaling associated with reactive oxygen in chloroplasts, peroxisomes and mitochondria [J]. *Plant Physiol.*, 2003, 119:355-364.
- [5] Jiang M Y, Zhang J H. Water stress-induced abscisic acid accumulation triggers the increased generation of reactive oxygen species and up-regulates the activities of antioxidant enzymes in maize leaves [J]. *J. Exp. Bot.*, 2002, 53(379): 2401-2410.
- [6] Wen F, Xing D, Zhang L R. Hydrogen peroxide is involved in high blue light-induced chloroplast avoidance movements in *Arabidopsis* [J]. *J. Exp. Bot.*, 2008, 59(10):2891-2901.
- [7] Rappaport F, Guergova-Kuras M, Nixon P J, et al. Kinetics and pathways of charge recombination in photosystem II [J]. *Biochemistry*, 2002, 41:8518-8527.
- [8] Asada K. Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions [J]. *Plant Physiol.*, 2006, 141:391-396.
- [9] Fahnenstich H, Scarpeci T E, Valle E M, et al. Generation of hydrogen peroxide in chloroplasts of *Arabidopsis* overexpressing glycolate oxidase as an inducible system to study oxidative stress [J]. *Plant Physiol.*, 2008, 148:719-729.
- [10] Dat J, Vandenaabeele S, Vranov E, et al. Dual action of the active oxygen species during plant stress responses [J]. *Cell Mol. Life Sci.*, 2000, 57:779-795.
- [11] Hansch R, Lang C, Riebeseel E, et al. Plant sulfite oxidase as novel producer of  $H_2O_2$ : Combination of enzyme catalysis with a subsequent non-enzymatic reaction step [J]. *J. Biol. Chem.*, 2006, 281(10):6884-6888.
- [12] Miller I M. Plant mitochondria and oxidative stress; electron transport, NADPH turnover, and metabolism of reactive oxygen species [J]. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 2001, 52:561-591.
- [13] Rhoads D M, Umbach A L, Subbaiah C C, et al. Mitochondrial reactive oxygen species: Contribution to oxidative stress and interorganellar signaling [J]. *Plant Physiol.*, 2006, 141: 357-366.
- [14] Apel K, Hirt H. Reactive oxygen species; Metabolism, oxidative stress, and signal transduction [J]. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 2004, 55:373-99.
- [15] Desikan R, Hancock J T, Neill S J. Oxidative stress signaling [J]. *Top Curr. Genet.*, 2003, 4:129-149.
- [16] Groom Q J, Torres M A, Fordham-Skelton A P, et al. *rbhA*, a rice homologue of the mammalian gp91phox respiratory burst oxidase gene [J]. *Plant J.*, 1996, 10:515-522.
- [17] Torres M A, Onouchi H, Hamada S, et al. Six *Arabidopsis thaliana* homologues of the human respiratory burst oxidase (gp91<sup>phox</sup>) [J]. *Plant J.*, 1998, 14(3):365-370.
- [18] Choi H W, Kim Y J, Lee S C, et al. Hydrogen peroxide generation by the pepper extracellular peroxidase CaPO2 activates local and systemic cell death and defense response to bacterial pathogens [J]. *Plant Physiol.*, 2007, 145:890-904.
- [19] Bolwell G P, Bindschedler L V, Blee K A, et al. The apoplastic oxidative burst in response to biotic stress in plants: a three-component system [J]. *J. Exp. Bot.*, 2002, 53:1367-1376.
- [20] An Z F, Jing W, Liu Y L, et al. Hydrogen peroxide generated by copper amine oxidase is involved in abscisic acid-induced stomatal closure in *Vicia faba* [J]. *J. Exp. Bot.*, 2008, 18:23-34.
- [21] Huang C, He W, Guo J, et al. Increased sensitivity to salt stress in an ascorbate-deficient *Arabidopsis* mutant [J]. *J. Exp. Bot.*, 2005, 56:3041-3049.
- [22] Fotopoulos V, Tullio M C, Barnes J, et al. Altered stomatal dynamics in ascorbate oxidase over-expressing tobacco plants

- suggest a role for dehydroascorbate signaling [J]. J. Exp. Bot., 2008, 59(4):729–737.
- [23] Lopez-Martin M C, Becana M, Romero L C, *et al.*. Knocking out cytosolic cysteine synthesis compromises the antioxidant capacity of the cytosol to maintain discrete concentrations of hydrogen peroxide in *Arabidopsis* [J]. Plant Physiol., 2008, 147:562–572.
- [24] Wigoda N, Ben-Nissan G, Granot D, *et al.*. The gibberellin-induced, cysteine-rich protein GIP2 from *Petunia hybrida* exhibits in planta antioxidant activity [J]. Plant J., 2006, 48:796–805.
- [25] Xue T, Li X, Zhu W, *et al.*. Cotton metallothionein Gh-MT3a, a reactive oxygen species scavenger, increased tolerance against abiotic stress in transgenic tobacco and yeast [J]. J. Exp. Bot., 2009, 60(1):339–349.
- [26] Guan Z Q, Chai T Y, Zhang Y X, *et al.*. Enhancement of Cd tolerance in transgenic tobacco plants overexpressing a Cd-induced catalase cDNA [J]. Chemosphere, 2009, 76:623–630.
- [27] Bueso E, Alejandro S, Carbonell P, *et al.*. The lithium tolerance of the *Arabidopsis cat2* mutant reveals a cross-talk between oxidative stress and ethylene [J]. Plant J., 2007, 52:1052–1065.
- [28] Davletova S, Rizhsky L, Liang H J, *et al.*. Cytosolic ascorbate peroxidase 1 is a central component of the reactive oxygen gene network of *Arabidopsis* [J]. Plant Cell, 2005, 17:268–281.
- [29] Giacomelli L, Masi A, Ripoll D R, *et al.*. *Arabidopsis thaliana* deficient in two chloroplast ascorbate peroxidases shows accelerated light-induced necrosis when levels of cellular ascorbate are low [J]. Plant Mol. Biol., 2007, 65:627–644.
- [30] Miao Y, Lv D, Wang P, *et al.*. An *Arabidopsis* glutathione peroxidase functions as both a redox transducer and a scavenger in abscisic acid and drought stress responses [J]. Plant Cell, 2006, 18:2749–2766.
- [31] Wu L, Zhang Z, Zhang H, *et al.*. Transcriptional modulation of ethylene response factor protein JERF3 in the oxidative stress response enhances tolerance of tobacco seedlings to salt, drought, and freezing [J]. Plant Physiol., 2008, 148:1953–1963.
- [32] Eltayeb A E, Kawano N, Badawi G H, *et al.*. Overexpression of monodehydroascorbate reductase in transgenic tobacco confers enhanced tolerance to ozone, salt and polyethylene glycol stresses [J]. Planta, 2007, 225:1255–1264.
- [33] Tripathi B N, Bhatt I, Dietz K J. Peroxiredoxins; a less studied component of hydrogen peroxide detoxification in photosynthetic organisms [J]. Protoplasma, 2009, 235:3–15.
- [34] Kim K, Alam I, Lee K, *et al.*. Enhanced tolerance of transgenic tall fescue plants overexpressing 2-Cys peroxiredoxin against methyl viologen and heat stresses [J]. Biotechnol. Lett., 2010.
- [35] Xing Y, Jia W S, Zhang J H. AtMEK1 mediates stress-induced gene expression of CAT1 catalase by triggering H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> production in *Arabidopsis* [J]. J. Exp. Bot., 2007, 58(11):2969–2981.
- [36] Hernandez M, Fernandez-Garcia N, Diaz-Vivancos P, *et al.*. A different role for hydrogen peroxide and the antioxidative system under short and long salt stress in *Brassica oleracea* roots [J]. J. Exp. Bot., 2010, 61(2):521–535.
- [37] Cavalcanti F R, Lima, Ferreira-Silva S L, *et al.*. Roots and leaves display contrasting oxidative response during salt stress and recovery in cowpea [J]. J. Plant Physiol., 2007, 164:591–600.
- [38] Bhattacharjee S. Reactive oxygen species and oxidative burst: roles in stress, senescence and signal transduction in plant [J]. Curr. Sci., 2005, 89:1113–1121.
- [39] Bienert G P, Schjoerring J K, Jahn T P. Membrane transport of hydrogen peroxide [J]. Biochim. Biophys. Acta, 2006, 1758:994–1003.
- [40] Foreman J, Demichik V, Bothwell J H, *et al.*. Reactive oxygen species produced by NADPH oxidase regulate plant cell growth [J]. Nature, 2003, 3:422.
- [41] Verslues P E, Kim Y S, Zhu J K. Altered ABA, proline and hydrogen peroxide in an *Arabidopsis* glutamate: glyoxylate aminotransferase mutant [J]. Plant Mol. Biol., 2007, 64:205–217.
- [42] Xia X J, Wang Y G, Zhou Y H, *et al.*. Reactive oxygen species are involved in brassinosteroid-induced stress tolerance in cucumber [J]. Plant Physiol., 2009, 150:801–814.
- [43] Vandenaabee S, Vanderauwera S, Vuylsteke M, *et al.*. Catalase deficiency drastically affects gene expression induced by high light in *Arabidopsis thaliana* [J]. Plant J., 2004, 39:45–58.
- [44] Hancock J, Desikan R, Harrison J, *et al.*. Doing the unexpected: proteins involved in hydrogen peroxide perception [J]. J. Exp. Bot., 2006, 57(8):1711–1718.
- [45] Geisler M, Kleczkowski L, Karpinski S. A universal algorithm for genome-wide in silico identification of biologically significant gene promoter putative cis-regulatory elements; identification of new elements for reactive oxygen species and sucrose signaling in *Arabidopsis* [J]. Plant J., 2006, 45:384–398.
- [46] Zhang X, Zhang L, Dong F, *et al.*. Hydrogen peroxide is involved in abscisic acid-induced stomatal closure in *Vicia faba* [J]. Plant Physiol., 2001, 126:1438–1448.
- [47] Mustilli A C, Merlot S, Vavasseur A, *et al.*. *Arabidopsis* OST1 protein kinase mediates the regulation of stomatal aperture by abscisic acid and acts upstream of reactive oxygen species production [J]. Plant Cell, 2002, 14:3089–3099.
- [48] Jiang J, Song C P. MEK1/2 and p38-like MAP kinase successively mediate H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> signaling in *Vicia* guard cell [J]. Plant Sign. Behav., 2008, 3(11):996–998.
- [49] Mori IC, Murata Y, Yang Y, *et al.*. CDPKs CPK6 and CPK3 function in ABA regulation of guard cell S-type anion and Ca<sup>2+</sup> permeable channels and stomatal closure [J]. 2006, PLoS Biology, 4:1749–1762.
- [50] Bright J, Desikan R, Hancock J T, *et al.*. ABA-induced NO generation and stomatal closure in *Arabidopsis* are dependent on H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> synthesis [J]. Plant J., 2006, 45:113–122.
- [51] Hoth S, Dreyer I, Dietrich P, *et al.*. Molecular basis of plant-specific acid activation of K<sup>+</sup> uptake channels [J]. P N A S, 1997, 94:4806–4810.
- [52] Pnueli L, Liang H, Rozenberg M, *et al.*. Growth suppression, altered stomatal responses, and augmented induction of heat shock proteins in cytosolic ascorbate peroxidase (Apx1)-deficient *Arabidopsis* plants [J]. Plant J., 2003, 34:187–203.