

超氧化物歧化酶与植物抗逆性^{*}

覃 鹏¹, 刘飞虎¹, 梁雪妮²

(1. 云南大学生命科学与化学学院, 昆明 650091; 2. 云南大学成人教育学院, 昆明 650091)

摘要: 生活在自然界的植物之所以能够适应一定程度的逆境是因为它们都具有一套抵御逆境伤害的机制。作为一种重要的氧自由基清除酶—超氧化物歧化酶(SOD), 其活性水平对植物抗逆性有着重要影响。本文综述了 SOD 与植物抗逆性的国内外研究进展。

关键词: 超氧化物歧化酶(SOD); 抗逆性; 植物

中图分类号: Q 946 文献标识码: A 文章编号: 1002-2767(2002)01-0031-04

Superoxide Dismutase and Plant Resistance to the Environmental Stress

QIN Peng¹, LIU Fei-hu¹, LIANG Xue-ni²

(1. Yunnan University, Life Science and Chemistry College, Kunming, 650091; 2. Yunnan University, Adults Education college, Kunming 650091, China)

Abstract: The plants, growing in the nature, can tolerate the environmental stress to some extent profiting from their ability and mechanisms that prevent themselves from injury caused by the stress. The activity of superoxide dismutase(SOD), an important enzyme that can eradicate the oxygen free radicals, has great influence on the stress resistance of plant. This paper reviews the progress in research on the relation between SOD and stress resistance of plant in home and abroad.

Key words: superoxide dismutase; stress resistance; plant

植物生长随时可能遭受到不良环境因子诸如病菌、高温、低温、干旱、水涝、强光以及高盐的影响, 这些环境因子的变化有时非常剧烈, 超过了植物正常生长所能忍受的范围, 从而导致植物伤害。这些不良环境因子所构成的不良环境就是逆境。处于逆境中的植物生长发育会受到不同程度的影响, 如生长抑制物质增多、光合作用下降、呼吸作用紊乱等, 轻则出现生长不良、代谢紊乱、萎蔫、部分坏死等, 重则导致整株植物死亡。植物在漫长的进化过程中逐渐获得了对不良环境的抵抗能力, 即抗逆性。植物的抗逆性主要包括两个方面, 一是避逆性, 就是在环境胁迫和它们所作用的活体之间设置某种障碍, 从而避开或部分避开不良环境的作用, 如在逆境胁迫到来之前就已经完成了其整个生育周期, 不与逆境相遇; 二是耐逆性, 即活体承受了全部或者部分的不利环境的作用而没有引起伤害, 或只引起相对较小的

伤害, 如通过代谢过程迅速修复破坏了的结构和功能^[1]。

1 逆境影响植物的作用机制

需氧生物不能离开氧气而生存。O₂ 接受单电子还原为水的过程中所通过的 4 次还原产物依次是超氧阴离子(O₂⁻)或其质子化产物氢过氧自由基(HO₂[·])、过氧化氢(H₂O₂)、羟自由基(·OH)等活性氧类(AOS), 这些活性氧类具有还原性、高能和不稳定等特点^[2]。少量的活性氧对植物生长无碍、甚至是有益的, 如可以使病原—植物产生不亲和性, 从而导致过敏反应的发生; AOS 既可以作为毒性分子杀死病原, 又可以通过引起细胞木质化、胼胝体合成等加固细胞壁结构, 阻碍病原的继续入侵。然而过量的 AOS 则会对植物造成氧化胁迫, 使细胞产生细胞水平和分子水平上的不可逆损伤, 导致膜流动性的

* 收稿日期: 2001-10-19

作者简介: 覃鹏(1971-), 男, 湖北省利川市人, 云南大学生命科学与化学学院硕士研究生, 从事植物遗传育种与基因工程方面的研究。

降低和透性的增加、蛋白质功能丧失及 DNA 的损伤与突变, 从而造成细胞死亡和异常蛋白质形成, 最终对植物体造成伤害^[3]。

植物衰老的自由基伤害学说认为, 衰老是氧伤害的结果。即使在正常环境下, 植物的生命过程中也潜伏着氧伤害的积累, 尽管氧伤害是复杂而缓慢的, 当它积累到一定程度, 植物就出现衰老或死亡。而在逆境条件下, 植物更会产生过量的 AOS, 因此逆境对植物的伤害实际上可以归结为过量的 AOS 对植物产生的伤害。植物之所以能够在漫长的进化过程中度过难以计数的自然灾害和其它不良环境而生存下来, 就是因为具有一整套完备的防护机制, 从而免于被活性氧伤害。这就是植物抗氧化系统, 包括非酶抗氧化剂和抗氧化酶类。

2 植物抗氧化系统与超氧化物歧化酶

作为植物体中抗氧化系统之一, 非酶抗氧化剂主要是一些有机小分子, 如谷胱甘肽、氢醌、甘露糖醇、维生素 C、生物碱和 E、 β 胡萝卜素等。植物体中更重要的抗氧化系统是抗氧化酶类, 存在于叶绿体和细胞质中。到目前为止, 在植物中发现的抗氧化酶类包括抗坏血酸过氧化物酶 (APX)、谷胱甘肽还原酶 (GR)、过氧化氢酶 (CAT) 及超氧化物歧化酶 (SOD) 等, 其中 CAT 能催化 H_2O_2 生成 O_2 和 H_2O , 减轻 H_2O_2 的毒害作用, 但由于它有光敏感性、释放氧气以及定位在植物的过氧化物体中等特点, 因此在植物抗氧化胁迫中并不占重要地位^[3]; 谷胱甘肽还原酶主要通过抗坏血酸—谷胱甘肽循环使植物细胞中两种重要的抗氧化剂抗坏血酸和谷胱甘肽再生。作为植物细胞中最主要的抗氧化酶, 超氧化物歧化酶是通过催化 $\text{O}_2^{\cdot -}$ 的歧化反应: $2\text{O}_2^{\cdot -} + 2\text{H}^+ \rightarrow \text{H}_2\text{O}_2 + \text{O}_2$, 将 $\text{O}_2^{\cdot -}$ 歧化为过氧化氢 (H_2O_2) 和氧气 (O_2), 而 H_2O_2 又被抗坏血酸和过氧化氢酶 (前者是主要的) 分解为 H_2O 和 O_2 , 从而解除 $\text{O}_2^{\cdot -}$ 所造成的氧化胁迫。

超氧化物歧化酶是 1938 年 Mann 和 Keitin 在进行牛血红细胞分级分离时发现的, 为淡蓝色含铜蛋白, 但由于当时对它的功能尚不清楚, 所以称之为血铜蛋白。1969 年 Fridovich 和他的研究生 McCord 重新发现了这种蛋白, 且弄清了它催化 $\text{O}_2^{\cdot -}$ 发生歧化反应的性质, 所以正式将其命名为超氧化物歧化酶 (superoxide dismutase)。在迄今所发现的几十种 SOD 中, 大致可以分为三类: Cu^+Zn -SOD、Fe-SOD 和

Mn-SOD。其中 Cu^+Zn -SOD 为蓝绿色, 亚基分子量约为 16 000 道尔顿; 分子为二聚体, 含有两个亚基, 每个亚基各含一个铜和一个锌; 不含色氨酸, 含有较多的 β -折叠 (45% 以上), 存在于真核细胞质中。Fe-SOD 呈黄褐色, 亚基分子量约为 20 000 道尔顿; 由两个亚基组成, 每个亚基各含一个铁; 为 α -螺旋; 主要存在于原核生物和高等植物的叶绿体基质中。Mn-SOD, 呈紫红色, 亚基分子量约为 20 000 道尔顿; 来自原核细胞的由两个亚基组成, 为二聚体; 来自真核细胞的由四个亚基组成, 为四聚体; 为 α -螺旋; 主要存在于原核细胞和真核细胞的线粒体中^[4,5]。

据研究表明, SOD 是一种酸性蛋白, 有较宽的 pH 范围。从实验结果看, 三类 SOD 的稳定性都在 pH 5.0~10.0 之间; 其中 Cu^+Zn -SOD 对氰化物和过氧化氢都敏感, Fe-SOD 对过氧化氢敏感而对氰化物不敏感, 而 Mn-SOD 对这两种抑制剂都不敏感^[9]。

3 超氧化物歧化酶与植物抗逆性关系

3.1 SOD 与温度胁迫

植物寒害是世界比较严重的自然灾害之一, 当环境温度降到一定程度时, 植物体就会受到伤害。低温逆境不可逆伤害的原初反应发生在生物膜系统的类脂分子的热致象变上, 因此植物对低温逆境的适应也就在于减轻或避免膜脂象变的发生^[7]。低温对植物的伤害按低温的程度和植物对低温的反应类型可以分为两种, 即冻害 (freezing injury, 指零下低温使植物产生冰冻伤害) 和冷害 (chilling injury, 未能引起组织、细胞结冰的零上低温对植物生理功能的伤害)。对植物进行低温处理后, SOD 的活性也会随之发生变化, 研究者普遍认为 SOD 的活性与植物抗寒能力的强弱有很大关系。用不同的材料在不同时期进行冷处理表明, 植物体内 SOD 活性普遍升高, 而且抗性越强升高越多; 例如水稻和黄瓜在白天 15℃、晚上 10℃的条件下处理 3 d, SOD 活性、浓度和稳定性均升高^[8]。也有少数报道说在冷处理后, 抗寒性不同的品种, 其 SOD 活性表现不同; 例如番茄在苗期和花期用 8℃的低温处理, 抗寒力强的品种活性升高, 而抗寒力弱的品种没有显著变化^[9]。

一般当植物处于 45℃左右的温度时, 就会受到伤害或引起死亡。高温对植物的伤害主要是损害细胞膜系统和蛋白质的热稳定性。蛋白质结构的破坏导致了生物学特性的丧失, 而高温使细胞膜系统的膜脂流动性增大, 以致不能保持原有的膜脂生理功

能^[10]。从国内外研究高温逆境对柑橘^[11]等影响的结果来看, 落花落果随着 SOD 活性水平的降低而明显加重。不同抗热性的卷心菜在 38℃ 高温处理过程中, 抗热性强的品种 SOD 活性明显升高, 而抗性弱的品种是下降的^[12]。

3.2 SOD 与水分胁迫

在植物体内, 水几乎参与所有的代谢过程。当环境中可利用的水分低到不足以维持植物的正常生命活动时, 植物的生长发育就会受到伤害。干旱对植物的影响非常广泛而深刻, 其影响主要表现在生长各阶段, 如萌发、营养生长、生殖生长, 以及一些代谢过程如光合作用、呼吸作用、水分和养分运输^[13]等方面, 所以植物的抗旱性非常重要。研究结果显示, SOD 对植物抗旱起着关键性作用。在研究中发现, 随植物种类的不同, SOD 活性也有升有降。如槭树在干旱胁迫下 SOD 活性先下降而后逐渐回升至接近正常的水平^[14]; 嫩茎花椰菜 SOD 活性在严重干旱胁迫下先下降后升高, 而在轻度干旱胁迫下急剧升高^[15], 这说明适度干旱胁迫对植物具有抗旱锻炼的效果, 但过度或过快的干旱处理则会使植物 SOD 失活。但是从总体而言, 当 SOD 活性升高时, 抗旱品种比对于干旱敏感的品种升高幅度更大; 而当 SOD 活性下降时, 抗性品种比对于干旱敏感的品种下降幅度更小。

水分不足固然会对植物造成损伤, 而水分过多对植物生长发育同样是不利的。在水分过多的情况下, 植物氧亏导致呼吸从有氧型变为无氧型, ATP 产率下降, 无氧呼吸形成有毒的末端产物, 从而导致植物伤害^[1]。目前国内外对 SOD 与植物抗涝性关系的研究还不是很多, 在杨树克隆苗的抗涝试验中, 叶片中 SOD 活性无明显变化^[16]; 而在转基因烟草和狭叶羽扇豆苗被浸泡 2 d 和 4 d 后, Cu⁺Zn-SOD 和 Fe-SOD 活性在水淹及恢复时期都是升高的, 总 SOD 和 Mn-SOD 活性在最初减少, 然后增加; 苗的生长量在水淹时未受到影响, 但恢复期间明显下降, 不过 SOD 转基因型植株较非转基因型植株下降幅度相应要小一些^[17]。

3.3 SOD 与高盐胁迫

自然条件下, 生长在干旱、半干旱地区的植物由于蒸发和植物蒸腾, 带走了土壤中的水分, 留下大量的盐分在土壤中, 因此常受盐害而不能存活。过多的盐分主要从两个方面影响植物的生长: 土壤渗透势的降低对植物造成水分胁迫, 或者土壤中某种离子浓度过高形成离子不平衡而产生毒害。大多数植

物没有盐生植物那样的抗盐结构, 只能依靠其自身的代谢调节机制抵抗盐害。通过对水稻^[18]、狭叶羽扇豆^[19]、烟草^[20]等的研究结果看, 在盐害环境下 SOD 活性都是升高的, 只是 Cu⁺Zn-SOD 活性升高而其它 SOD 活性没有太大变化。只有在 NaCl 胁迫下, 转基因 SOD 植物中 Cu⁺Zn-SOD 活性不变而 Fe-SOD 和 Mn-SOD 活性下降, 而作为对照的几种非转基因植物的三种 SOD 活性都是下降的。

3.4 SOD 与化学药剂及有毒气体胁迫

作为人为的不良环境, 近几十年来已经成为植物生长发育的巨大威胁, 严重影响了农作物的产量和质量。在化学药剂(如百草枯)和有毒气体(如 O₃, SO₂ 等)作用下, 一般说来植物的 SOD 活性都是升高的, 这与上述逆境所导致的氧化胁迫增加相适应, 如莴苣叶片暴露在 O₃ 中后 SOD 活性明显升高^[21]。但是也有报道说烟草和西红柿中 SOD 没有表现出对百草枯的抗性。

3.5 SOD 与病害胁迫

植物在其一生的生命活动中, 除了会遇到一些物理、化学因子影响外, 还会受到一些生物因素的危害, 导致生病, 从而影响正常的生长发育过程, 严重时甚至死亡。国内用 SOD 防治烟草气候斑点病^[22]的效果极为显著; 烟草接种马铃薯 Y 病毒(PVY)^[23]后 2~4 d 内 SOD 活性没有明显变化, 随后才显著升高, 至第 8 d 达峰值, 而 14 d 后开始降低。国外对小麦斑点病^[24]、黄瓜霜霉病^[25]、棉花黄萎病^[26]等也进行了研究, 结果显示凡感染病害的植株其体内 SOD 活性都有所增强。

此外, 辐射胁迫对植物的影响也很大。在对 SOD 与植物抗辐射关系的研究中发现, SOD 活性在中午强光照射下最高^[27], SOD 活性随小麦受光氧化胁迫的时间增加而减少^[28]。

4 结语

这些研究表明, 不同种类的植物在各种逆境条件下的反应各不相同, SOD 活性表现有升有降。然而 SOD 活性不论是升高还是降低, 都表现出抗性强的品种比抗性弱的品种活性高, 即当 SOD 活性降低时, 抗性强的品种下降幅度小; 而当 SOD 活性升高时抗性强的品种升高幅度大; 或者抗逆性强的品种活性升高而抗逆性弱的品种降低。这说明在逆境条件下植物的抗性与植物体内能否维持较高的 SOD 活性水平有关。因此可以通过相同的逆境伤害后检测植物体中 SOD 活性水平来判断其抗逆性的强弱,

并以此为依据筛选出抗逆性强的品种;也可以采用各种方法,诸如人为轻微的逆境条件诱导植株体内 SOD 活性升高以及转基因手段使 SOD 基因在植物中高表达等,从而提高植物对逆境的抗性。

参考文献:

- [1] 汤章城. 植物对水分胁迫的反应和适应性 I. 抗逆性的一般概念和植物的抗涝性.[J]. 植物生理学通讯, 1983, (3): 24-29.
- [2] 孙存普, 张建中, 段绍瑾. 自由基生物学导论[M]. 合肥市: 中国科学技术大学出版社, 1999. 66.
- [3] 秦小琼, 贾士荣. 植物抗氧化逆境的基因工程[J]. 农业生物技术学报, 1997, 5(1): 14-21.
- [4] 邹国林, 裴名宜, 朱彤. 超氧化物歧化酶研究的历史、现状及应用前景[J]. 氨基酸杂志, 1991, (3): 28-32.
- [5] 郭中满, 苟仕金, 殷礼. 超氧化物歧化酶研究进展[J]. 中国兽医科技, 1991, 24(4): 45-47.
- [6] 张尔贤, 陈杰, 顾伟文, 等. 乌梅果超氧化物歧化酶的纯化和部分性质的研究[J]. 中国药物杂志, 1991, 26(7): 404-406.
- [7] 余叔文, 汤章城. 植物生理与分子生物学(第二版)[M]. 北京: 科学出版社, 1999. 722-723.
- [8] Wang YR, Zeng SX, Liu HX. Effect of cold hardening on SOD and glutathione reductase activities and on the contents of the reduced form of glutathione and ascorbic acid in rice and cucumber[J]. Acta Botanica Sinica, 1995, 37(10): 776-780.
- [9] Wang XX, Li SD, et al. Effect of chilling temperature on POD, esterase and SOD in tomato during seedling and flowering stages[J]. China Vegetables, 1997, (3): 1-4.
- [10] 曹仪植, 宋占午. 植物生理学[M]. 兰州: 兰州大学出版社, 1998. 380-381.
- [11] Hu AS, Guan YL, Jiang BF, et al. Study on the mechanism of high temperature damage of citrus and its prevention[J]. South China Fruits, 1998, 27(2): 13-14.
- [12] Ye CL, Ke YQ, Chen W. A study on the physiology of heat tolerance in Chinese cabbage III. Ability to scavenge active oxygen of enzyme and non-enzyme system and heat tolerance[J]. Journal of Fujian Agricultural University, 1997, 26(4): 498-501.
- [13] 汤章城. 植物对水分胁迫的反应和适应性 II. 植物对干旱的反应和适应性[J]. 植物生理学通讯, 1983, (4): 1-7.
- [14] Hu JJ, Gu ZY, Wen JL, et al. Effect of water stress on membrane lipid peroxidation in maple[J]. Journal of Northwest Forestry College, 1999, 14(2): 7-11.
- [15] Yang X. The effect of water stress on cell protective enzyme activity and membrane lipid peroxidation in broccoli (*Brassica oleracea* L. var. *italica* P.)[J]. Advances in Horticulture, 1998, (2): 567-571.
- [16] Tang IZ, Cheng SW, Xu XZ. Effects of waterlogging stress on leaf growth and physiological properties of poplar clone seedlings[J]. Journal of Plant Resources and Environment, 1999, 8(1): 15-21.
- [17] Yu Q, Rengel Z. Waterlogging influences plant growth and activities of superoxide dismutases in narrow-leaved lupin and transgenic tobacco plants[J]. Journal of Plant Physiology, 1999, 155(3): 431-438.
- [18] Hahn CK, Kim JP, Jung J. Induction of antioxidant enzymes as defense systems in plant cells against low temperature stress. Mn^{2+} -induced SOD activation and enhancement of cold tolerance in rice seedlings[J]. Hanguk Nonghwahak Hoechi, 1991, 34(2): 168-173.
- [19] Yu Q, Rengel Z. Drought and salinity differentially influence activities of superoxide dismutases in narrow leaved lupins[J]. Plant Science Limerick, 1999, 142(1): 1-11.
- [20] Yu Q, Osborne LD, Rengel Z. Increased tolerance to Mn deficiency in transgenic tobacco overproducing superoxide dismutase[J]. Annals of Botany, 1999, 84(4): 543-547.
- [21] Kang SJ, Oh JY, Chung JD. Changes of antioxidant enzyme activities in leaves of lettuce exposed to ozone[J]. Journal of the Korean Society for Horticultural Science, 1999, 40(5): 541-544.
- [22] 陈锦云, 林祥永, 兰志斌, 等. 超氧化物歧化酶防治烟草气候斑点病效果初报[J]. 福建农业科技, 1996, (5): 13.
- [23] 文才艺, 吴元华, 李浩戈, 等. 接种 PVYN 后烟草叶片 SOD 活性和 MDA 含量的变化[J]. 中国烟草科学, 1999, (1): 12-14.
- [24] Wang YP, Liu YQ, Shi L. SOD activity of wheat varieties with different resistance to scab[J]. Acta Phytophysiologica Sinica, 1993, 19(4): 353-358.
- [25] Yun XF, Li RX. Studies of induced resistance to downy mildew of cucumber with SOD isozyme protein in cotyledons[J]. Acta Phytopathologica Sinica, 1997, 27(3): 221-224.
- [26] Guo HJ, Dong ZQ, Lin YZ, et al. Effect of infection of *Verticillium* wilt on the SOD, POD activities and photosynthetic character in cotton leaves[J]. Scientia Agricultura Sinica, 1995, 28(6): 40-46.
- [27] Zou Q, Xu CC, Zhao SJ. The role of SOD in protecting the photosynthetic apparatus of soybean leaves from midday high light stress[J]. Acta Phytophysiologica Sinica, 1995, 21(4): 397-401.
- [28] Casano LM, Gomez ID, Lascano HR, et al. Inactivation and degradation of CuZn-SOD by active oxygen species in wheat chloroplasts exposed to photooxidative stress[J]. Plant and Cell Physiology, 1997, 38(4): 433-440.

欢迎投稿

欢迎订阅