

植物逆境胁迫中活性氧和钙信号的关系

王海波^{1,2}, 黄雪梅², 张昭其²

(1. 广东食品药品职业学院, 广东 广州 510520; 2. 华南农业大学 园艺学院, 广东 广州 510642)

摘 要: 钙信号参与植物对逆境的应答反应已被广泛证实, 但近年来许多研究发现, 活性氧信号也参与了植物对逆境胁迫的应答反应。现介绍植物中活性氧和钙信号的产生机制、活性氧和钙信号对植物逆境胁迫的应答机制, 探讨了植物逆境胁迫中活性氧与钙信号之间的相互关系。

关键词: 逆境; 活性氧信号; 钙信号

中图分类号: Q 948. 12⁺ 2. 4 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001—0009(2010)22—0189—06

植物处于不断变化的环境条件中, 不适宜的环境条件限制了作物的生长范围, 导致作物品质下降、产量降低。然而, 植物在长期演化过程中也形成了对各种生物或非生物逆境的适应性, 即抗逆性。钙离子作为重要的胞内第二信使, 参与了植物对环境信号的应答反应。各种生物或非生物逆境包括病原菌侵染、干旱、盐害、冷害、热害等均能诱导植物细胞质 Ca^{2+} 浓度提高, 从而将信号通过钙结合蛋白如钙调素、依赖钙的蛋白激酶、依赖钙的磷酸化酶等转导放大^[1]。此外, 逆境胁迫还导致

植物细胞内活性氧(Reactive Oxygen Species)的动态平衡破坏, 引起超氧化物阴离子自由基(O_2^-)、羟自由基($^{\circ}\text{OH}$)、过氧化氢(H_2O_2)等活性氧的迅速累积。活性氧过去一直被认为是植物代谢过程中的毒副产品, 然而, 近年来越来越多的证据表明, 活性氧也是细胞信号转导和调控的重要组成部分^[2,4]。细胞质内 Ca^{2+} 浓度(钙信号)取决于质膜 Ca^{2+} 通道活性或开放程度、质膜 Ca^{2+} 泵的激活程度等, 而活性氧对上述调节因素都表现出一定的调控作用^[9]。反过来, Ca^{2+} 也可激活 NADPH 氧化酶, 诱导活性氧的产生, 随后诱导一个更大的胞质 Ca^{2+} 内流(钙信号)^[6]。可见, 植物体内钙信号和活性氧信号是密不可分的。该文综述了近年来在植物逆境信号转导过程中活性氧与钙信号关系方面的研究进展。

第一作者简介: 王海波(1981-), 男, 博士, 讲师, 研究方向为农产品贮藏与加工。
通讯作者: 张昭其(1965-), 男, 博士, 教授, 研究方向为农产品贮藏与加工。E-mail: zqzhang@scau.edu.cn。
基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30471219, 30771515); 广东省联合基金重点资助项目(U0631004); 广东省自然科学基金团队资助项目(06200670)。
收稿日期: 2010—08—23

Issues and Countermeasure on the Sustainable Developmen of Vegetable Industry in Shouguang

XUE Qi-qin, LI Mei-qin, PEI Hua-li, QIAO MIAO Jin-shan
(Weifang University of Science and Technology, Shouguang, Shandong 262700)

Abstract: By making a deep investigationg and research through various links in the production chain, the result showed that there were five restrictive factors for vegetable industry' s developmen: High-quality and high-end vegetable products were relatively insufficien; The agroecological environment worsens day by day along with the growth of vegetables planting agelimit; The vegetables commercial and intensive processing had lagged behind; The level of mechanization for vegetables planting was low; The excellent varieties of intellectual property rights were insufficient; The peasantry quality was relatively low .Based on these restrictive factors, some strategies on how to carry out the sustainable development were offered. Suggestions contain carrying out the new soil management system; Expanding the organic vegetables production and enhancing the intensive proccessing; Using the experience of other countries for reference and enhancing mechanization and automation for vegetables industry. Strengthening cooperation with research institutions and raising widely the level of domestic vegetables seed; Reinforcing training to improve the peasantry quality.

Key words: vegetable industry; sustainable developmen; issues and countermeasure

1 活性氧的产生及其与植物逆境胁迫的关系

1.1 活性氧的产生

植物在代谢过程如呼吸作用和光合作用中必然会导致植物线粒体、叶绿体和过氧化物酶体中活性氧的产生。活性氧能够与植物体内的蛋白质、DNA 和脂类物质反应, 从而造成对植物体的伤害。但在正常生理情况下, 植物体内不断产生活性氧, 也会不断清除, 并不显示出对植物机体的损伤^[7]。当植物受到逆境胁迫时, 通过短时间内大量产生活性氧信号分子来调节基因的表达和细胞代谢, 使植物及时对逆境胁迫做出反应, 以适应环境的变化^[8,9]。不同的植物可能存在不同的活性氧产生机制, 甚至同一种植物也可能具有多条活性氧的产生途径。在绿色植物组织中, 光合电子传递系统是活性氧的主要来源。在逆境胁迫下, 植物对光能的吸收效率降低, 植物体内二氧化碳固定受阻, 氧气等被用作电子的受体, 从而形成超氧阴离子, 而超氧阴离子能引发一系列的链式反应, 导致更多活性氧物质的形成^[10]。在植物呼吸作用过程中, 线粒体是活性氧产生的主要器官。在呼吸电子传递过程中, 电子传递给末端氧化酶之前漏出呼吸链与氧反应可生成超氧自由基(O_2^-)^[7]。近年来的研究表明, NADPH 氧化酶与植物逆境胁迫下活性氧的产生密切相关。当细胞受到病原菌的刺激时, 细胞质膜上的 NADPH 氧化酶在短时间内产生大量的 O_2^- , O_2^- 很快歧化为 $\cdot OH$ 和 H_2O_2 等其它活性氧^[11]。进一步研究发现, Rho 小 G 蛋白可直接激活 RHD2/ AtrbohC NADPH 氧化酶, 诱导活性氧的产生^[12]。Jones 等人的研究结果也表明, NADPH 氧化酶调控产生的活性氧对于拟南芥根毛的生长是必须的, 并且发现这种调控作用是依赖于 ROP GTPase 在上游的调控作用^[13]。

1.2 活性氧与植物逆境胁迫的关系

活性氧作为胞内信号分子, 在植物的生物胁迫、非生物胁迫、调节气孔关闭、植物根系的激素信号和向重性等方面都起着重要的作用^[7]。首先, 当植物受到非生物逆境胁迫或病原菌侵染时, 体内活性氧含量迅速上升, 这一现象被称为“氧化迸发”(Oxidative burst)。香草草和马樱丹在冷害温度下, 其活性氧水平大幅度升高^[14], 豌豆在水分胁迫下, 其活性氧含量迅速大量增加^[15]。拟南芥悬浮细胞在高温胁迫下, 其 H_2O_2 水平迅速增加; 37℃和 44℃处理 1 h H_2O_2 含量分别达到对照的 2.3 和 2.5 倍^[16]。活性氧参与了豆科植物和根瘤菌共生关系的建立^[17]。在豆科植物和根瘤菌开始相互作用的早期, 根瘤菌首先在寄生根毛中生长为侵入丝, 然后通过植物内吞作用伸入根细胞内。在根部接种根瘤菌, 可诱导一组泡囊通行基因磷脂酰肌醇 3-激酶(PI3K) 基因的表达, PI3K 可刺激质膜内吞作用和产生活性氧。

抑制 PI3K 则阻碍了质膜内吞作用和活性氧产生, 从而防止了根毛卷缩和侵入丝形成。第二, 诱导活性氧含量提高的处理能启动一系列防御反应基因的表达和信号转导途径, 例如, 植物在病原菌侵染过程中, 能激发 NADPH 氧化酶和过氧化物酶的活性, 诱导活性氧的产生, 产生的活性氧能激发谷胱甘肽硫转移酶和谷胱甘肽过氧化物酶等防御基因的表达^[8]; 在拟南芥中病原菌侵染诱导产生的活性氧能调控系统获得性抗性(SAR)中的一个关键调控因子—NPR1, 诱导植物产生 SAR^[18]; 在马铃薯中发现病原菌侵染导致活性氧和 NO 的猝发, 增加了对植物病原菌的抗性, 表明在抗胁迫信号转导途径中, 需要活性氧和 NO 的共同参与调控来适应更广谱的抗菌效果^[20]; 在紫杉细胞培养中用外源 100 μM 茉莉酸甲酯(MeJA)处理, 诱导了 H_2O_2 的产生, 同时诱导了抗逆相关酶 LOX 和 PAL 活性的增加^[21]。Xia 等人用油菜素内酯(BR)能诱导黄瓜幼苗 H_2O_2 含量在 3 h ~ 3 d 的积累, 增强了对光氧化、低温和黄瓜花叶病毒等胁迫的抗性, 而抑制 H_2O_2 产生的处理(DPI 和 DM TU)都降低了幼苗对各胁迫的抗性, 认为由 NADPH 氧化酶诱导产生的 H_2O_2 在 BR 诱导的抗胁迫反应中起到了重要的作用^[22]。第三, 直接采用外源活性氧处理也能提高植物的抗逆性, 如绿豆幼苗用 0.1% H_2O_2 预处理, 能够推迟绿豆幼苗冷害的发生^[23]; 经外源 H_2O_2 处理后的拟南芥悬浮细胞中 PAL (Phenylalanine ammonia-lyase)、GST (Glutathione s-transferase)的 mRNA 丰度增加^[24]。此外, ABA 处理玉米幼苗叶片能够诱导质膜 NADPH 氧化酶活性、 O_2^- 的产生以及保护酶(SOD、CAT、APX 和 GR)活性的增加, 增强了幼苗的抗氧化胁迫能力, 此过程能被 NADPH 氧化酶抑制剂 DPI (Diphenylene-iodonium)、imidazole 以及 pyridine 所抑制^[25], 表明活性氧信号起到了关键作用。近年来, 更多证据表明, 活性氧作为一个信号分子广泛参与了植物的抗逆胁迫反应, 如活性氧的快速产生参与了对杨树盐胁迫的抗逆反应^[26]; 活性氧在小麦和水稻植株的抵抗麦瘿蝇的攻击中起到了重要的积极作用^[27]; H_2O_2 在大麦根尖抵抗镉、汞和渗透等非生物胁迫的时候起到了一个重要的信号分子的作用^[28]; 活性氧在控制向日葵种子发芽中起到了重要的作用, 并在 HCN 打破种子休眠中起到了第二信使的作用^[29]。

2 钙信号的产生以及其与植物逆境胁迫的关系

2.1 钙信号的产生

钙离子作为第二信使, 在植物的生长、发育以及抗逆性等方面都起到了极为重要的作用。正常情况下, 胞质钙离子浓度维持在相对低的非激活静止状态(100 ~ 200 nmol/L), 而在细胞壁钙离子(胞外 Ca^{2+})和钙库(如液泡、细胞核、内质网、叶绿体和线粒体)(胞内 Ca^{2+})的

浓度则比胞质高几个数量级, 约为 $1 \sim 10 \text{ mmol/L}$ [30,31]。当细胞受到刺激时, 胞外和胞内钙库的 Ca^{2+} 分别通过质膜上的钙通道内流和通过细胞器膜上的钙通道释放到胞质, 引起胞质 Ca^{2+} 浓度大幅度增加, 产生钙信号 [32]。运用将钙报告基因定位于某一细胞器的转基因植物或不同钙通道的专一性阻断剂, 可确定钙信号是来源于胞外钙的内流还是胞内钙的释放, 如将钙报告基因—水母蛋白定位于拟南芥幼苗液泡膜胞质一侧的试验表明, 甘露醇处理引起的胞质钙的增加是由于液泡钙的释放 [33]。Knight 等 [34] 在烟草上的研究发现, 冷诱导钙信号可被质膜钙通道阻断剂所抑制, 但细胞器钙通道阻断剂对其却无影响, 相反, 风诱导的钙信号可被细胞器阻断剂所抑制, 而不被质膜钙通道阻断剂所抑制, 表明冷诱导的钙信号来源于胞外钙的内流, 而风诱导的钙信号来源于胞内钙的释放。不同环境刺激引发植物细胞的钙信号不但在形成途径上不同, 而且在变化幅度、动力学及空间分布方面也不同, 即钙信号存在时空特异性 (Spatio-temporal characteristics) [35]。不同刺激所引发的特异性钙信号是植物体感受和传递不同信号的一种机制, 从而可以相应地引起不同的生理反应以应答不同的外界刺激。然而植物细胞是怎样识别不同的外界刺激以及如何引发不同钙信号的机制目前尚不清楚。

2.2 钙信号与植物逆境胁迫的关系

钙信号参与植物对逆境的应答反应已被广泛证实, 目前已经发现多种逆境胁迫, 如低温、高温、水分胁迫、氧胁迫、致病因子、缺氧、渗透胁迫和重金属离子胁迫等, 均会引起胞质 Ca^{2+} 浓度增加, 而且许多下游的逆境反应如某些基因表达的变化也被证实与所产生的钙信号有关 [1]。在胞质可表达水母蛋白的转基因拟南芥幼苗中, 发现干旱、盐胁迫均引起胞质的钙离子浓度迅速增加, 质膜钙通道抑制剂 La^{3+} 或钙离子专一性螯合剂 EGTA 预处理均能削弱这 2 种胁迫所引起的胞质 Ca^{2+} 浓度增加, 同时也削弱胁迫对脯氨酸合成关键酶 (Pyrroline-5-carboxylate synthetase (P5CS)) 等基因表达的诱导 [36,37]。缺氧能引起玉米幼苗和悬浮细胞胞质钙的提高, 胞内钙库的钙通道抑制剂 Ruthenium Red (RR) 能阻断缺氧引起的胞质钙浓度的增加, 同时也抑制了缺氧诱导的乙醇脱氢酶 (ADH) 和蔗糖合成酶的表达, 并导致缺氧后幼苗和细胞的成活率下降; 咖啡因能诱导胞质钙在有氧条件下增加, 同时也诱导了 ADH 基因在有氧下表达, 这些结果充分证实钙信号在植物适应缺氧胁迫中的作用 [38,39]。拟南芥中, 钙离子感受器 CBL5 (钙调磷酸酶 B 类蛋白) 的过表达增强了植株对渗透和干旱胁迫的抗性, 说明钙信号在拟南芥抗渗透和干旱胁迫中起到了重要的积极作用 [40]。热处理和低温处理凹头苋 (*Amaranthus lividus* L.) 幼苗产生活性氧胁迫, 研究发现钙信号在抑制由热处理和低温处理造成的活性氧胁迫, 在上游调控抗氧化反应, 有利于恢复凹头苋 (*Amaranthus lividus* L.) 幼苗的发芽和生长 [41]。苜蓿悬浮细胞在 4°C 低温下 20 min 便能检测到比常温细胞高 15 ~ 20 倍的同位素标记的 $^{45}\text{Ca}^{2+}$ 的流入, Ca^{2+} 专一性螯合剂 BAPTA 能消除低温诱导的 $^{45}\text{Ca}^{2+}$ 流入, 也抑制了低温诱导的冷驯化专一性基因 (Cold acclimation specific genes, *cas15* 和 *cas18*) 的表达, 运用钙离子通道促进剂 (Ionophore A 23187) 可人为地增加常温下 $^{45}\text{Ca}^{2+}$ 的流入, 同时促进 *cas15* 基因的表达, 这些结果说明了 Ca^{2+} 在冷驯化中的信号转导作用 [42]。

3 植物逆境胁迫中活性氧信号和钙信号的相互关系

3.1 活性氧信号可激发钙信号的产生

逆境胁迫激发活性氧爆发, 而活性氧对细胞质膜 Ca^{2+} 通道活性或开放程度、质膜 Ca^{2+} 泵活性等都有一定的调控作用 [5]。叶绿体对低温非常敏感, 低温能改变叶绿体内 PSII 的还原状态, 使其产生高水平的活性氧, 随后活性氧激活内质网、液泡和线粒体等 Ca^{2+} 贮器, 促使其贮藏的 Ca^{2+} 释放到胞质中 [43]。在铺散矢车菊 (*Centaurea diffusa*) 和拟南芥根系中, Catechin 处理能够诱导活性氧的迅速产生, 接着活性氧诱导 Ca^{2+} 浓度增加, 表明存在一个活性氧诱导钙信号产生的机制 [44]。在岩藻 (*Fucus serratus*) 胚胎中, 发现尖端较高浓度的活性氧对于胚胎的极性生长是必须的, 进一步研究发现, 尖端局部较高浓度的活性氧刺激了尖端局部较高的钙离子浓度, 接着产生极性生长, 这些说明活性氧的快速积累诱导产生钙信号增强在岩藻 (*Fucus serratus*) 胚胎的生长发育中起到了重要的调控作用 [45]。在干旱、盐渍和低温等胁迫条件下, 植物细胞内脱落酸 (Abscisic acid, ABA) 含量增加, ABA 通过产生活性氧而广泛调节包括气孔关闭在内的各种胁迫反应。例如 ABA 处理可诱导拟南芥保卫细胞的活性氧含量提高, 而活性氧可大大激活离体细胞的钙通道活性 [46]。Murata 等 [47] 研究发现, 拟南芥蛋白磷酸化酶 2C (PP2C) 的变异株 *abi2-1* 打断了 ABA 激活 Ca^{2+} 通道的过程, 但用外源 ABA 能诱导活性氧的产生, 表明在 ABA 诱导气孔关闭过程中, 活性氧信号位于钙信号上游。

近年来许多研究发现, 植物的 NADPH 氧化酶通过短时间内大量产生活性氧信号分子激发钙信号来应对各种逆境胁迫以及调控植物的生长和发育。Kwak 等 [48] 认为 Ca^{2+} 是 NADPH 氧化酶的下游信号, 植物 NADPH 氧化酶可能通过在 Ca^{2+} 通道附近产生活性氧来调节质膜 Ca^{2+} 通道, 从而调控胞质 Ca^{2+} 浓度。烟草

悬浮细胞在对低渗胁迫和激发子的反应中, NADPH 氧化酶催化产生的活性氧不仅诱导 Ca^{2+} 通道的开放, 而且可导致 Cl^- 和 K^+ 的外流^[49]。Foreman 等^[50] 的研究也表明, 拟南芥 NADPH 氧化酶催化产生的活性氧, 使细胞膜发生超极化, 能激活质膜 Ca^{2+} 通道, 导致细胞质 Ca^{2+} 浓度升高(钙信号), 促进根细胞的伸长和根毛的发生。由 NADPH 氧化酶诱导产生的活性氧在细胞的生长和发育过程中也起到了重要作用, 活性氧通过控制钙离子通道活性来调控细胞的极性生长^[51]。

3.2 钙信号可激发活性氧信号的产生

研究表明, 钙信号对活性氧信号也具有重要的调控作用。 Ca^{2+} 可直接激活 NADPH 氧化酶, 诱导活性氧的产生。钙离子能直接作用于 NADPH 氧化酶, 可能与 NADPH 氧化酶的 N 末端序列带有 2 个能与钙离子结合的 EF-手型结构有关^[52-53]。Michie 等^[54] 证明, 马铃薯 NADPH 氧化酶蛋白的 N 末端的 Ser-82 和 Ser-87 是潜在的磷酸化部位, 依赖于 Ca^{2+} 的蛋白激酶诱导了马铃薯 NADPH 氧化酶的磷酸化, 从而产生活性氧。Kadota 等^[6] 用激发子诱导了烟草悬浮细胞钙离子内流, 导致细胞质钙离子浓度增加和蛋白质磷酸化, 随后活性氧包括 O_2^- 和 H_2O_2 的含量迅速提高, 而 NADPH 氧化酶的抑制剂 DPI 能完全抑制激发子诱导的 O_2^- 和 H_2O_2 的产生, 但不能抑制钙离子浓度的增加, 表明依赖 NADPH 氧化酶而产生的活性氧信号是受钙信号调控的。Song 等^[55] 发现, 机械伤诱导了拟南芥叶片胞外 ATP 浓度的升高, 而胞外 ATP 能诱导胞内 Ca^{2+} 浓度升高, 并同时诱导 NADPH 氧化酶产生活性氧, 钙离子通道阻碍剂和螯合剂能抑制 ATP 诱导的活性氧的产生, 表明 Ca^{2+} 在活性氧的上游起调控作用。Jiang 和 Zhang^[29] 发现 ABA 能够诱导玉米幼苗叶片中质膜 NADPH 氧化酶活性的增加、 O_2^- 的产生以及保护酶(SOD、CAT、APX 和 GR)活性的增加, 此过程能被钙离子螯合剂 EGTA 或钙离子通道阻碍剂 La^{3+} 和 verapamil, NADPH 氧化酶抑制剂 DPI、imidazole 以及 pyridine 所抑制, 表明 ABA 激发钙离子内流, 胞内钙离子浓度增加刺激 NADPH 氧化酶而产生活性氧, 结果导致抗氧化酶活性的增加。此外, Ca^{2+} -ATPase 对植物逆境胁迫中钙信号的调控也起到了重要作用。Beffagna 等^[56] 发现, 低渗透胁迫可迅速激发拟南芥悬浮细胞钙离子的内流、抑制钙离子外流, 结果促使 H_2O_2 的积累; 但在 10~15 min 之后, 钙离子内流的速度减慢了, 而钙离子外流的速度却大大增加, 同时伴随着 H_2O_2 水平的迅速下降, 而这一过程可被细胞膜 Ca^{2+} -ATPase 的专一性抑制剂 EY 所抑制, 这些结果表明, Ca^{2+} -ATPase 参与调控了低渗透胁迫中钙离子内外流引起的活性氧的猝发。Choi 等用根癌土壤杆菌

(*Agrobacterium* spp.) 处理诱导了辣椒叶片的 CaCaM 基因的表达增强, 接着激活了活性氧和 NO 的产生, 产生 HR 反应。而用钙离子通道的抑制剂处理后抑制了活性氧和 NO 的猝发, 认为钙离子内流在 CaCaM 诱导的防御反应中是必须的。结果表明, 钙信号位于活性氧的上游, 在抗菌防御反应中起到了重要作用^[57]。

3.3 活性氧信号与钙信号协同参与了植物的逆境信号转导

许多研究表明, 活性氧信号与钙信号协同参与了植物的逆境胁迫信号的转导。 Ca^{2+} 能够激活 NADPH 氧化酶活性, 在短时间内产生大量的活性氧^[58], 而活性氧使细胞膜发生超极化, 激活质膜 Ca^{2+} 通道, 导致细胞质 Ca^{2+} 浓度升高(钙信号)^[46, 50], 这表明存在一个依赖于活性氧信号的钙信号的自我系统。Susana 等^[59] 发现, 锯齿形墨角藻胚细胞在高渗胁迫下产生的活性氧主要由 2 个不同的部分组成, 首先高渗胁迫引起细胞膜外活性氧的产生, 从而激活钙离子通道, 诱导胞内 Ca^{2+} 浓度的增加, 形成 Ca^{2+} 波, 因此, 胞外活性氧的产生决定了胞内 Ca^{2+} 波的时空模式。随着 Ca^{2+} 信号的传递, 又进一步促使细胞内线粒体产生活性氧。Hu 等^[60] 发现, ABA 或 H_2O_2 处理诱导了玉米叶肉细胞原生质体胞质 Ca^{2+} 浓度的显著升高, 促进了钙调素 CaM1 基因的表达和提高了叶片 CaM 含量, 从而促进了几种抗氧化酶基因的表达并提高了这些抗氧化酶活性; CaM 拮抗剂处理可抑制这些抗氧化酶基因表达的上调, 也可抑制 ABA 诱导的 H_2O_2 产生, 但活性氧的抑制剂或清除剂处理不影响 ABA 诱导的 CaM 含量上升。这说明 Ca^{2+} -CaM 参与了 ABA 诱导的抗逆境反应, 且 Ca^{2+} -CaM 与 H_2O_2 之间的应答(Cross-talk)在 ABA 的信号转导中起关键作用。从上述分析可看出, 钙信号可在活性氧产生的上游和下游起作用, 表明存在一个复杂的具有时空特异性的受钙离子调控的信号网络系统。

4 结语

钙信号作为重要的胞内第二信使, 在植物逆境胁迫信号转导过程中起着中心作用。近年来活性氧信号成为人们研究的热点, 众多研究者认为植物逆境胁迫中 Ca^{2+} 水平的上升与活性氧的迸发是密不可分的, 二者可在植物防御反应中共同发挥作用。然而植物逆境胁迫中, 活性氧信号和钙信号的关系相当复杂, 不同的植物甚至同一植物的不同部位都可能存在不同的调控机制。目前仍有许多问题尚待解决, 活性氧在植物逆境中的作用机制及其对细胞活动的调控功能还不完全明了, 逆境胁迫下活性氧的信号转导途径、细胞如何感受和控制活性氧的水平以及引起细胞伤害的阈值等仍然知之甚少, 活性氧和钙信号在植物逆境中的互作关系需要进一步

深入研究。可以相信,随着植物生理以及分子生物技术的发展,人们对植物逆境胁迫中活性氧信号和钙信号的关系的认识将日益清晰。

参考文献

- [1] Medvedev S S. Calcium signaling system in plants [J]. Russian J Plant Physiol 2005, 52: 249-270.
- [2] Tamas L, Mistrik I, Huttova J, et al. Role of reactive oxygen species-generating enzymes and hydrogen peroxide during cadmium mercury and osmotic stresses in barley root tip [J]. Planta 2010, 231(2): 221-231.
- [3] Oracz K, El-Maarouf-Bouteau H, Kranner I, et al. The mechanisms involved in seed dormancy alleviation by hydrogen cyanide unravel the role of reactive oxygen species as key factors of cellular signaling during germination [J]. Plant Physiology, 2009, 150(1): 494-505.
- [4] Yoshioka H, Asai S, Yoshioka M, et al. Molecular mechanisms of generation for nitric oxide and reactive oxygen species and role of the radical burst in plant immunity [J]. Molecules and Cells 2009, 28(4): 321-329.
- [5] Gapper C, Dolan L. Control of plant development by reactive oxygen species [J]. Plant Physiol, 2006, 141: 341-345.
- [6] Kadota Y, Goh T, Tomatsu H, et al. Cryptogein-induced initial events in tobacco BY-2 cells: pharmacological characterization of molecular relationship among cytosolic Ca^{2+} transients, anion efflux and production of reactive oxygen species [J]. Plant Cell Physiol 2004, 45: 160-170.
- [7] Apel K, Hirt H. Reactive Oxygen Species: Metabolism, oxidative Stress, and Signaling Transduction [J]. Annu Rev Plant Biol 2004, 55: 373-399.
- [8] Sagi M, Fluhr R. Production of reactive oxygen species by plant NADPH oxidases [J]. Plant Physiol, 2006, 141: 336-340.
- [9] Skopecitis D S, Paranychiakis N V, Paschalidis K A, et al. Abiotic stress generates ROS that signal expression of anionic glutamate dehydrogenases to form glutamate for proline synthesis in tobacco and grapevine [J]. Plant Cell 2006, 18: 2767-2781.
- [10] Ort D R, Baker N R. A photoprotective role for O₂ as an alternative electron sink in photosynthesis [J]. Curr Opin Plant Biol 2002(5): 193-198.
- [11] Vignais P V. The superoxide-generating NADPH oxidase structural aspects and activation mechanism [J]. Cell Mol Life Sci 2002, 59: 1428-1459.
- [12] Carol R J, Takeda S, Linstead, et al. A RhoGDP dissociation inhibitor spatially regulates growth in root hair cells [J]. Nature 2005, 438: 1013-1016.
- [13] Jones M A, Raymond M J, Yang Z B. NADPH oxidase-dependent reactive oxygen species formation required for root hair growth depends on ROP GTPase [J]. J Exp Bot 2007, 58(6): 1261-1270.
- [14] Friedman H, Rot I. Characterization of chilling injury in Heliotropium arborescens and Lantana camara cuttings [J]. Postharvest Biol Technol, 2006, 40: 244-249.
- [15] Marino D, Gonzalez E M, Arrese-Igor C. Drought effects on carbon and nitrogen metabolism of pea nodules can be mimicked by paraquat: evidence for the occurrence of two regulation pathways under oxidative stresses [J]. J Exp Bot 2006, 57: 665-673.
- [16] Roman A, Volkov I I, Panchuk P M, et al. Heat stress-induced H₂O₂ is required for effective expression of heat shock genes in Arabidopsis [J]. Plant Mol Biol 2006, 61: 733-746.
- [17] Smadar P G, Hanne V, Alex L. Root hair curling and Rhizobium infection in Medicago truncatula are mediated by phosphatidylinositol-regulated endocytosis and reactive oxygen species [J]. Journal of Experimental Botany, 2007, 58(7): 1637-1649.

- [18] Levine A, Tenhaken R, Dixon R, et al. H₂O₂ from the oxidative burst orchestrates the plant hypersensitive disease resistance response [J]. Cell 1994, 79: 583-593.
- [19] Mou Z, Fan W, Dong X. Inducers of plant systemic acquired resistance regulate NPR1 function through redox changes [J]. Cell 2003, 113: 935-944.
- [20] Yoshioka H, Asai S, Yoshioka M, et al. Molecular mechanisms of generation for nitric oxide and reactive oxygen species and role of the radical burst in plant immunity [J]. Molecules and Cells 2009, 28(4): 321-329.
- [21] Wang J W, Wu J Y. Nitric oxide is involved in methyl jasmonate-induced defense responses and secondary metabolism activities of Taxus cells [J]. Plant Cell Physiol 2005, 46: 923-930.
- [22] Xia X J, Wang Y J, Zhou Y H, et al. Reactive oxygen species are involved in brassinosteroid-induced stress tolerance in cucumber [J]. Plant Physiology, 2009, 150(2): 801-814.
- [23] Lin W C, Saltveit M E. Oxidative stress and chilling injury of mung bean seedlings [J]. Acta Horti 2005(2): 1293-1296.
- [24] Desikan B, Reynolds A, Hancock J T, et al. Harpin and hydrogen peroxide both initiate programmed cell death but have differential effects on defence gene expression in Arabidopsis suspension cultures [J]. Biochem J (London), 1998, 330: 115-120.
- [25] Jiang M, Zhang J. Cross-talk between calcium and reactive oxygen species originated from NADPH oxidase in abscisic acid-induced antioxidant defence in leaves of maize seedlings [J]. Plant Cell Environ 2003, 26: 929-939.
- [26] Chen S, Polle A. Salinity tolerance of Populus [J]. Plant Biology, 2010, 12(2): 317-333.
- [27] Liu X M, Williams C E, Nemacheck J A, et al. Reactive oxygen species are involved in plant defense against a gall midge [J]. Plant Physiology, 2010, 152(2): 985-999.
- [28] Tamas L, Mistrik I, Huttova J, et al. Role of reactive oxygen species-generating enzymes and hydrogen peroxide during cadmium, mercury and osmotic stresses in barley root tip [J]. Planta 2010, 231(2): 221-231.
- [29] Oracz K, El-Maarouf-Bouteau H, Kranner I, et al. The mechanisms involved in seed dormancy alleviation by hydrogen cyanide unravel the role of reactive oxygen species as key factors of cellular signaling during germination [J]. Plant Physiology, 2009, 150(1): 494-505.
- [30] Knight H. Calcium signaling during abiotic stress in plants [J]. Int Rev Cytol 2000, 195: 269-324.
- [31] White P J. Calcium channels in higher plants [J]. Biochim Biophys Acta, 2000, 1465: 171-189.
- [32] Reddy A S N. Calcium: silver bullet in signaling [J]. Plant Science, 2001, 160: 381-404.
- [33] Knight H, Trewavas A J, Knight M R. Cold calcium signaling in Arabidopsis involves two cellular pools and a change in calcium signature after acclimation [J]. Plant Cell, 1996(8): 489-503.
- [34] Knight M R, Smith S M, Trewavas A J. Wind-induced plant motion immediately increases cytosolic calcium [J]. Proc Natl Acad Science, 1992, 89: 4967-4971.
- [35] McAnish M R, Brownlee C, Hetherington A M. Calcium ions as second messengers in guard cell signal transduction [J]. Physiologia Plantarum, 1997, 100: 16-29.
- [36] Knight H, Trewavas A J, Knight M R. Calcium signalling in Arabidopsis thaliana responding to drought and salinity [J]. Plant J 1997(12): 1067-1078.
- [37] Henriksson E, Henriksson K N. Salt-stress signalling and the role of

calcium in the regulation of the Arabidopsis ATHB7 gene [J]. *Plant Cell Environ* 2005, 28: 202-210.

[38] Subbaiah C G, Bush D S, Sachs M M. Involvement of intracellular calcium in anaerobic gene expression and survival of maize seedling [J]. *Plant Physiol* 1994a, 105: 369-376.

[39] Subbaiah C G, Bush D S, Sachs M M. Elevation of cytosolic calcium precedes anoxic gene expression in maize suspension-cultured cells [J]. *Plant Cell* 1994b(6): 1747-1762.

[40] Cheong Y H, Sung S J, Kim B G, et al. Constitutive overexpression of the calcium sensor CBL5 confers osmotic or drought stress tolerance in Arabidopsis [J]. *Molecules and Cells* 2010, 29(2): 159-165.

[41] Soumen B. Involvement of calcium and calmodulin in oxidative and temperature stress of *Amaranthus lividus* L. during early germination [J]. *Journal of Environmental Biology*, 2009, 30(4): 557-562.

[42] Monroy A F, Dhindsa R S. Low-temperature signal transduction; induction of cold acclimation-specific genes of alfalfa by calcium at 25 degrees C [J]. *Plant Cell* 1995(7): 321-331.

[43] Kratsch H A, Wise R R. The ultrastructure of chilling stress [J]. *Plant Cell Environ* 2000, 23: 337-350.

[44] Mori I C, Schroeder J I. Reactive oxygen species activation of plant Ca^{2+} channels. A signaling mechanism in polar growth, hormone transduction, stress signaling, and hypothetically mechanotransduction [J]. *Plant Physiol* 2004, 135: 702-706.

[45] Coelho S M B, Brownlee G, Bothwell J H F. A tip high, Ca^{2+} -interdependent, reactive oxygen species gradient is associated with polarized growth in *Fucus serratus* zygotes [J]. *Planta* 2008, 227(5): 1037-1046.

[46] Pei Z M, Murata Y, Benning G, et al. Calcium channels activated by hydrogen peroxide mediate abscisic acid signaling in guard cells [J]. *Nature* 2000, 406: 731-734.

[47] Murata Y, Pei Z M, Mori I C, et al. Absciseic acid activation of plasma membrane Ca^{2+} channels in guard cells requires cytosolic NAD(P)H and is differentially disrupted upstream and downstream of reactive oxygen species production in *abi1-1* and *abi2-1* protein phosphatase 2C mutants [J]. *Plant Cell* 2001, 13: 2513-2523.

[48] Kwak J M, Mori I C, Pei Z M, et al. NADPH oxidase *AtbohD* and *AtbohF* genes function in ROS-dependent ABA signaling in Arabidopsis [J]. *EMBO J* 2003, 22: 2623-2633.

[49] Cazaň A G, Rouet-Mayer M A, Barbier-Brygoo H, et al. Oxidative burst

and hypoosmotic stress in tobacco cell suspensions [J]. *Plant Physiol* 1998, 116: 659-669.

[50] Foreman J, Demidchik V, Bothwell J H F, et al. Reactive oxygen species produced by NADPH oxidase regulate plant cell growth [J]. *Nature* 2003, 422: 442-446.

[51] Carol R J, Dolan L. The role of reactive oxygen species in cell growth: lessons from root hairs [J]. *J Exp Bot* 2006, 57: 1829-1834.

[52] Keller T, Damude H G, Werner D, et al. A plant homolog of the neutrophil NADPH-oxidase gp91phox subunit gene encodes a plasma membrane protein with Ca^{2+} binding motifs [J]. *Plant Cell* 1998(2): 255-266.

[53] Volotovskii I D, Sokolovsky S G, Molchan O V, et al. Second messengers mediate increases in cytosolic calcium in tobacco protoplasts [J]. *Plant Physiol* 1998, 117: 1023-1030.

[54] Michie K, Ikuko O, Kazuhito K, et al. Calcium-dependent protein kinases regulate the production of reactive oxygen species by potato NADPH oxidase [J]. *Plant Cell* 2007, 19(3): 1065-1080.

[55] Song C J, Steinebrunner I, Wang X Z, et al. Extracellular ATP induces the accumulation of superoxide via NADPH oxidases in Arabidopsis [J]. *Plant Physiol* 2006, 140: 1222-1232.

[56] Beggagna N, Buffoli B, Busi C. Modulation of reactive oxygen species production during osmotic stress in Arabidopsis thaliana cultured cells: involvement of the plasma membrane Ca^{2+} -ATPase and H^{+} -ATPase [J]. *Plant Cell Physiol* 2005, 46: 1326-1339.

[57] Choi H W, Lee D H, Hwang B K, et al. The pepper calmodulin gene *CaCaM1* is involved in reactive oxygen species and nitric oxide generation required for cell death and the defense response [J]. *Molecular Plant Microbe Interactions* 2009, 22(11): 1389-1400.

[58] Sagi M, Fluhr R. Superoxide production by plant homologues of the gp91(phox) NADPH oxidase; modulation of activity by calcium and by tobacco mosaic virus infection [J]. *Plant Physiol* 2001, 126: 1281-1290.

[59] Susana M C, Alison R T, Keith P R, et al. Spatiotemporal patterning of reactive oxygen production and Ca^{2+} wave propagation in *Fucus* Rhizoid cells [J]. *Plant Cell* 2002, 14: 2369-2381.

[60] Hu X L, Jiang M Y, Zhang J H, et al. Calcium-calmodulin is required for abscisic acid-induced antioxidant defense and functions both upstream and downstream of H_2O_2 production in leaves of maize (*Zea mays*) plants [J]. *New Phytol* 2007, 173: 27-38.

Relationship between Reactive Oxygen Species and Calcium Signaling in Plant Stress

WANG Hai-bo^{1,2}, HUANG Xue-mei², ZHANG Zhao-qi²

(1. Guangdong Food and Drug Vocational College, Guangdong, Guangzhou 510520; 2. College of Horticulture, South Agricultural University, Guangdong Guangzhou 510642)

Abstract: Accumulating evidence suggests that Ca^{2+} serves as a messenger in plant responses to stresses. Recently many results suggest that the reactive oxygen species also serve as signal molecules and be involved in plant stress resistance. This text summarized that the form mechanism of reactive oxygen species and calcium signaling in plant, the mechanism of reactive oxygen species and calcium signaling in plant responses to stresses. And the relationship between reactive oxygen species and calcium signaling in plant responses to stresses are also described.

Key words: stress; reactive oxygen species signaling; calcium signaling