

植物中活性氧的产生及清除机制

杜秀敏* 殷文璇** 赵彦修 张 慧

(山东师范大学逆境植物实验室, 济南 250014)

摘 要 环境胁迫使植物细胞中积累大量的活性氧, 从而导致蛋白质、膜脂、DNA 及其它细胞组分的严重损伤。植物体内有效清除活性氧的保护机制分为酶促和非酶促两类。酶促脱毒系统包括超氧化物歧化酶(SOD)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)、过氧化氢酶(CAT)和谷胱甘肽过氧化物酶(GPX)等。非酶类抗氧化剂包括抗坏血酸、谷胱甘肽、甘露醇和类黄酮。利用基因工程策略增加这些物质在植物体内的含量, 从而获得耐逆转基因植物已取得一定的进展。

关键词 活性氧, 氧化损伤, 酶促脱毒系统

中图分类号 Q943 文献标识码 C 文章编号 1000-3061(2001)02-0121-05

全球由于环境胁迫给作物造成的品质下降, 产量降低的损失是惊人的。当作物生长的外在条件如温度、湿度、土壤中的水分、盐浓度等发生急剧变化或当大气污染(如 SO₂、臭氧)紫外线辐射、某些农药如 Paraquat(一种光解除草剂)及病原体等作用于植物时, 都会使植物体内产生大量的活性氧(Reactive Oxygen Species, ROS), 形成氧化损伤。这些比氧活泼的含氧化合物包括: 超氧根阴离子(O₂^{·-})、氢氧根离子(OH⁻)、羟自由基(·OH)、过氧化氢(H₂O₂)等。产生的活性氧可导致蛋白质、膜脂和其它细胞组分的损伤^[2]。某些活性氧可以充当信号分子, 在病原体的初始侵袭后传递信号, 从而使植物组织产生一系列的抗病防御反应。

1 植物中的活性氧

1.1 活性氧产生的机制

在植物细胞正常代谢过程中, 活性氧可由多种途径产生。如叶绿体、线粒体和质膜上的电子传递产生了一个不可避免的后果: 即电子传递至分子氧上, 随之产生活跃的、具有毒性的活性氧。生物和非生物胁迫的介入都可使活性氧的水平升高。

高等植物叶绿体光合电子传递链 PSI 的受体端存在大量的自动氧化酶类, 能够通过米勒反应将氧还原成超氧化物, 这些超氧化物或参与 PSI 电子循环, 或从类囊体腔扩散至基质膜表面, 在那里超氧根阴离子可通过酶促反应歧化成 H₂O₂ 和 O₂; 或在 Fe 或 Cu 的存在下通过 Fenton 或 Haber-Weiss 反应产生 OH⁻ 和 O₂^[1]。最近研究发现, 在强光处理的类囊体及完整的叶绿体中, 超氧化物和 H₂O₂ 同样可由

PSII 产生。

1.2 活性氧造成的氧化损伤

当环境胁迫长期作用于植株, 使其产生的活性氧超出活性氧清除系统的能力所及时, 就会产生氧化损伤。活性氧可以攻击蛋白质的氨基酸残基, 尤其是 Tyr、Phe、Trp、Met 和 Cys 形成羰基衍生物^[27]。此外, 活性氧可以促进分子内和分子间的交联, 如二硫键的形成和蛋白质的断裂, 超氧化物可使一些含金属的酶类失活, 或产生羟自由基, 引发磷脂的过氧化^[1]。10 μmol/L 的 H₂O₂ 可以抑制碳固定, 在 1 μmol/L 的低浓度下, 它可使卡尔文循环中的一些巯基酶类失活。最主要的是 H₂O₂ 能够通过 Haber-Weiss 反应产生更活跃、更有毒性的 OH⁻, 从而导致膜脂过氧化、碱基突变、DNA 链的断裂和蛋白质的损伤^[1]。OH⁻ 可以修饰一些蛋白质使它们对蛋白水解酶的作用更敏感^[6], 一旦被破坏, 蛋白质就会进一步被肽链内切酶降解, 已发现在类囊体的膜上存在这样的酶。此外, 一种具有多种催化功能的蛋白酶复合体已在哺乳动物和植物中被证实它具有选择性地降解活性氧所破坏的蛋白质^[21]。

1.3 活性氧的积极作用

虽然活性氧对植物细胞有很强的毒害作用, 但在有些代谢过程中它却能被有效利用: ①当病原体侵染植物后, 细胞内的活性氧水平迅速提高, 从而引起过敏细胞死亡。②活性氧参与细胞壁中富含羟脯氨酸的糖蛋白交联过程, 这也有利于抵御病原体侵入细胞。③活性氧很可能作为第二信使调控抗病相关基因的表达并启动植物抗毒素合成基因的转录^[10]。

收稿日期 2000-07-26, 修回日期 2000-12-18。

基金项目 国家海洋 863 资助项目(819-08-03)。

* 联系作者。济南军区总医院检验科(250031), Tel 86-531-2187681 转 66314。

** 北京协和医科大学基础医学研究院博士生。

© 中国科学院微生物研究所期刊联合编辑部 <http://journals.im.ac.cn>

2 活性氧的酶促脱毒系统

2.1 超氧化物歧化酶(SOD)

SOD作为植物抗氧化系统的第一道防线,清除细胞中多余的超氧根阴离子。在高等植物中,SOD根据其辅基部位结合的不同金属离子分为3类:Mn-SOD、Fe-SOD、Cu/Zn-SOD^[5]。对SOD基因家族的深入研究是在玉米中进行的。已得到的序列分析表明,广泛存在于真核生物中的Cu/Zn-SOD与Fe-SOD和Mn-SOD不同源。

现已从多种材料中分离纯化了Cu/Zn-SOD,该酶由两个亚基组成,每个亚基各含一个铜离子及一个锌离子。在植物中,Cu/Zn-SOD是3种超氧化物歧化酶中含量最丰富的一类,主要存在于叶绿体、胞质和过氧化物酶体中^[2]。Mn-SOD和Fe-SOD每个亚基都只含一个金属离子,Mn-SOD主要存在于线粒体中,从Fe-SOD的一些生化指标及前导序列推测,该酶存在于叶绿体中。Mn-SOD与Fe-SOD具有序列相似性,并且含有完全相同的特征结构域,将存在于线粒体中的Mn-SOD导入烟草、苜蓿的叶绿体后,转基因植物对臭氧及干旱胁迫的抗性增强^[29]。但将Fe-SOD过量表达的植株与Mn-SOD过量表达的植株同时用Paraquat处理时,前者比后者具有更强的抗氧化性。为了解释这一实验结果, Van Camp等(1996)提出了一个假说:一方面可能是由于这两种蛋白分子本身的特性所决定;另一方面可能是由于它们在叶绿体中具有不同的亚细胞定位所造成。

2.2 抗坏血酸过氧化物酶(APX)

APX是清除H₂O₂的主要酶类,根据其在植物细胞中的定位分为4类:类囊体APX、基质APX、微体APX和细胞质APX。APX催化H₂O₂还原的化学反应如下:2抗坏血酸+H₂O₂→2单脱氢抗坏血酸+H₂O^[32]。产生的单脱氢抗坏血酸可通过不同的途径被还原。

臭氧可以诱导APX基因的表达,提高APX的活性可以增强植物对臭氧的耐受力。研究发现,转基因烟草细胞质APX反义RNA的表达降低了其内源APX mRNA水平及APX的催化活性,从而加大了转基因烟草在高浓度臭氧下的氧化损伤;在低浓度的臭氧中,转基因烟草较对照植株也表现出明显的区别,表明即便是APX活性的部分丧失也不能全部被其他抗氧化剂所弥补。

2.3 过氧化氢酶(GAT)

过氧化氢酶主要存在于植物过氧化物酶体与乙醛酸循环体中,它与APX一样都是清除H₂O₂的主要酶类。过氧化氢酶可催化如下反应:2H₂O₂→O₂+2H₂O。它与APX的不同之处在于:前者不需要还原力且具有较高的酶活速率,但对H₂O₂的亲合力较弱,后者需要还原性底物,并对H₂O₂具有较高的亲合力。这些酶的亚细胞分布表明:叶绿体APX主要清除米勒反应产生的H₂O₂,而过氧化氢酶主要清除光呼吸中产生的H₂O₂。然而情况并非如此简单,这不但因为两种酶的催化活性不同,而且因为H₂O₂可以穿过膜扩散,而非严格的区域化^[32]。研究表明,过氧化氢酶是C₃植物中

H₂O₂清除的关键酶,而且是C₃植物耐受胁迫所必需的^[32]。

烟草中3种过氧化氢酶基因产物的功能均已得到确定^[31]:Cat1基因产物主要清除光呼吸过程中产生的H₂O₂;Cat2基因产物可能特异地清除氧化胁迫过程中产生的H₂O₂;Cat3基因产物的主要作用是清除乙醛酸循环体中由于脂肪酸β氧化而产生的H₂O₂。

3 活性氧的非酶促清除及相关分子

非酶促清除机制具有一些形态学特征,如:植物表面及叶部具有蜡质、产生非光化学抑制过程如紫黄质和玉米黄质循环及光呼吸等。非酶类抗氧化剂包括类黄酮、α-生育酚、抗坏血酸、谷胱甘肽、胡萝卜素和甘露醇。这些物质既可直接同ROS反应,将其还原;又可作为酶的底物在ROS的清除中发挥重要作用。

3.1 抗坏血酸和谷胱甘肽

抗坏血酸和谷胱甘肽在活性氧脱毒过程中起重要作用,它们可直接同ROS反应,将其还原,又可作为酶的底物在活性氧的清除过程中扮演重要角色。抗坏血酸、还原型谷胱甘肽及APX、GR、SOD和MDHAR都参与了植物细胞中抗氧化剂的再生过程。此外,抗坏血酸在α-生育酚和玉米黄质的再生循环中充当还原剂。抗坏血酸的第三种功能是在叶绿体类囊体表面作为还原剂参与抗坏血酸过氧化物酶介入的过氧化氢的清除,在这一过程中,抗坏血酸被氧化成单脱氢抗坏血酸。在完全氧化的脱氢抗坏血酸产生的情况下,还原型谷胱甘肽作为还原剂参与抗坏血酸的再生,产生的氧化型谷胱甘肽可以通过谷胱甘肽还原酶得到还原。由于抗坏血酸在清除活性氧的过程中发挥了重要作用,故而在叶绿体中,这一与氧的摄入、APX的功能及分子氧还原相关的过程最近被称为“米勒-抗坏血酸过氧化物酶光呼吸”^[20]。

3.2 甘露醇

甘露醇是已知的氢氧根离子清除剂。在氧化胁迫下,甘露醇可以保护巯基酶类或其他巯基调控的叶绿体组分,如黄素蛋白、硫氧还原蛋白和谷胱甘肽。这可通过离体类囊体实验证明:在适当浓度的还原态金属离子存在下,离体类囊体可以产生OH⁻,磷酸核酮糖激酶(PRK)作为卡尔文循环中巯基酶类的代表可与产生的OH⁻发生作用,然后分别加入甘露醇、甲酸钠、过氧化氢酶,通过检测PRK的活性来验证它们对OH⁻的清除能力。实验发现,甘露醇和甲酸钠及过氧化氢酶能够保护PRK,使之不被氧化失活,这说明H₂O₂的毒性可能是由OH⁻引起的,而且巯基酶的失活也不是H₂O₂的直接作用^[25]。将细菌编码甘露醇-1-磷酸脱氢酶的基因(Mt1D)转入烟草中,使之在叶绿体中表达积累甘露醇,分离转基因植株的类囊体进行体外实验表明,叶绿体中甘露醇含量至少为100nmol/L,并且在H₂O₂处理下较对照植株具有较高的PRK活性^[24]。尽管甘露醇对巯基酶具有保护作用,但体内的直接证据仍未获得,故仍需进一步研究以阐明甘露醇对细胞保护的重要性。<http://journals.im.ac.cn>

3.3 类黄酮

最近研究发现类黄酮与抗坏血酸和 α -生育酚一样,是主要的活性氧清除剂。体外研究表明类黄酮可以直接清除活性氧,如超氧化物($O_2 \cdot^-$)、过氧化氢(H_2O_2)、氢氧根离子(OH^-)或单氧($\cdot O_2$)^[34]。但在体内却未必如此,因为类黄酮主要定位于液泡,而活性氧离子并不能从叶绿体扩散至液泡中,因而在植物细胞中,类黄酮只能在活性氧的产生部位或附近部位进行清除,如液泡或细胞壁。而 H_2O_2 却比较稳定而且能够穿过生物膜,故而类黄酮在 H_2O_2 的清除中扮演极为重要的角色。

食品化学研究表明,类黄酮与过氧化物酶反应时作为电子供体。Takahama(1989)提出类黄酮过氧化物酶反应可能在体内外一样起清除 H_2O_2 的作用。由于活性氧的产生和清除是持续进行的,所以类黄酮过氧化物酶反应不可能作为一个主要的脱毒系统而起作用。然而当细胞中的 H_2O_2 水平在植物快速生长或受到胁迫、或在幼年叶片中抗坏血酸不足、或在抗坏血酸缺失突变体中升高时,有可能是类黄酮作为一个替补的防护措施^[8,33]。应该指出的是抗氧化功能不是类黄酮的自身特征,而是植物酚类的一个总特征^[7]。

4 提高植物抗氧化能力的基因工程

现已证实增强植物耐逆性的途径之一是提高植物体内抗氧化酶类活性及增强抗氧化代谢的水平。利用基因工程手段获得高效表达的转基因植株,为了研究抗氧化酶类在清除活性氧方面的功能及作用提供了可行途径。清除活性氧的重要性已在几种酶类的转基因植株中得到证实。转基因植株中 SOD、APX、GR 和过氧化氢酶的过量表达提高了植株对氧化胁迫的抗性。在各种抗氧化酶类中,研究最深入的是 SOD 同功酶。

几种 SOD cDNAs 已从植物中得到克隆并用来转化不同的植物^[3,4],最终获得 SOD 活性增强的转基因植株。SOD 在转基因烟草、苜蓿、土豆和棉花叶绿体中的过量表达提高了它们对氧化胁迫的耐受性;SOD 在苜蓿线粒体和土豆细胞质中的过量表达也具有同样的效果^[22];转基因苜蓿叶绿体中 SOD 的过量表达提高了植株对冻害的耐受性^[17];Mn-SOD 在转基因烟草叶绿体中的过量表达提高了植株对冷害的耐受性^[9];酵母线粒体 Mn-SOD 在水稻叶绿体中的过量表达提高了转基因植株对盐胁迫的耐受性,而且盐胁迫下转基因植株中 SOD 和 APX 的活性都较对照株提高了 1.5~2.0 倍,CAT 活性降低的程度小于对照株^[35];拟南芥耐盐突变株幼苗对 MV 的抗性较对照株提高了 10 倍,SOD 和 APX 的活性分别比野生型提高 1.3 和 3 倍^[16]。然而转基因烟草 Fe-SOD 的过量表达并未提高其对冷害和盐胁迫的耐受性;用矮牵牛叶绿体 Cu/Zn-SOD cDNA 转化烟草得到的转基因植株 Cu/Zn-SOD 活性提高了 30~50 倍,但植株并未提高对 Paraquat 或臭氧引起的氧化损伤的耐受性^[23];用同样的基因表达框架转化番茄,得到的转基因植株也未提高对低温和强光诱导的光抑制的耐受性。转基因植株中存在的这些区

别说明:①SOD 同功酶可能具有不同的抗氧化功能;②转基因植株中基因表达水平有所差异,SOD 同功酶的表达只在一定的范围内是有效的,超出这一范围的过量表达往往是有害的;③SOD 与其它活性氧清除酶类如抗坏血酸过氧化物酶和谷胱甘肽还原酶之间的酶活性平衡可能是很关键的。

在光培养中,只有叶绿体中 SOD 的过量表达赋予植株显著的 MV 抗性,而在暗培养中,SOD 在叶绿体及线粒体中的过量表达均赋予植株较高的 MV 抗性^[4,26]。目前研究表明:(1)强光下生长的植株较弱光下生长的植株具有较高的 MV 耐受性。(2)只有在强光下,Mn-SOD 在叶绿体中的过量表达才能提高植株对 MV 的耐受性。这可能是因为 SOD 只是叶绿体抗氧化酶类中的一环,只有当活性氧的清除能力不受其它抗氧化酶类及底物制约时,SOD 的过量表达才能提高植株对氧化胁迫的耐受性。在光照条件下生长的转基因植株能够提高这些酶及底物的表达,从而增强了植株对 MV 的抗性。

实验表明,在过量表达叶绿体 Mn-SOD 的植株中,其内源 SOD 同功酶的活性都较非转基因植株低。同时 Sen Gupta 等的实验也证明豌豆叶绿体 Cu/Zn-SOD 在烟草中的过量表达,导致了转基因植株内源叶绿体 Cu/Zn-SOD 活性的降低。这说明内源 SOD 同功酶的表达是由超氧化物离子或超氧化物发生反应产生可动的信号分子诱导的。外源 SOD 基因的过量表达可以降低超氧化物或信号分子的浓度,从而导致内源 SOD 基因表达的降低。

此外,在对胁迫下 APX 同功酶的表达情况分析时发现,只有经强光及 MV 处理的菠菜叶片,其细胞质 APX 的转录水平显著升高,而叶绿体及微体 APX 的表达却不受影响^[15];同样发现经强光及 MV 处理的豌豆、玉米、水稻及拟南芥细胞质 APX 转录水平也有明显升高^[19,28];将生长在弱光中的拟南芥移于强光下,能在 15min 内引起核编码的 2 种 APX 基因的迅速表达,且伴随还原态与氧化态谷胱甘肽比率的降低。研究表明:① H_2O_2 和谷胱甘肽可能参与氧化胁迫下的信号传递过程;② 细胞质 APX 的表达除了受 H_2O_2 的浓度的影响外,还与叶绿体电子传递中氧化还原状态的变化有关^[13];③ 胁迫下 APX 同功酶的表达受各自细胞组分的调控,并且表达的各种 APX 在器官保护和减缓组织损伤中起协调作用。

然而,由于胁迫反应中基因表达的复杂性,通过传统育种及基因工程获得耐逆植株受到了一定的限制。目前大家期望通过对模式生物比较基因组学的研究,能够获得新的基因,通过对胁迫下其表达模式的分析可为更有效的基因工程奠定基础。实验显示,干旱胁迫下植物中一些认为与干旱胁迫无关的转录子及基因进行表达,对其表达模式的进一步研究发现抗性植株具有独特的调控基因^[12];对盐胁迫下水稻细胞悬浮培养物的 780 个表达序列标签子(EST)的随机测序表明,盐胁迫诱导了与三羧酸循环相关的某些酶的表达;随机选取 220 个拟南芥 ESTs 进行序列分析证实,与渗透胁迫有关的 5 个基因进行表达,且表达幅度分别增加 2~50

倍^[12]。此外,对基因表达调控因子的研究发现,某胁迫反应性转录因子在拟南芥中的组成型表达提高了转基因植株对冷害的耐受性^[11];拟南芥脱水反应组分结合蛋白(35S-CaMV 组成型启动子)在胁迫诱导型启动子调控下的表达,提高了转基因植株对冷害、干旱及盐胁迫的耐受性^[14]。

综上所述,由于植物中许多抗氧化剂参与活性氧的清除过程,而且在氧化胁迫下,许多细胞组分需要保护,所以单纯地转化某一个基因使之过量表达很难达到预期的效果。为改变耐受胁迫体系中的多个组分,就必需采取多基因克隆策略,如(1)靶基因克隆,如几种细胞组分中的活性氧清除酶类。(2)组装能够吸钾排钠的基因表达框架。(3)产生能够自发满足离子均衡、碳的分配及蛋白质保护的转基因组。(4)产生具有细胞组织、器官和发育特异性的转基因组。

5 存在的问题

目前仍需解决的问题是弄清植物在胁迫条件下,具有防御功能的基因的表达及表达产物的代谢与信号传导途径,以及在哪一发育阶段胁迫保护是必需的。解决这一任务需要寻求新的策略。如①将多个基因转化到模式生物-酵母菌、拟南芥、烟草和水稻中,测定基因的表达及表达产物的代谢情况。②重点进行代谢调控分析。第一种策略是在合适的启动子元件调控下转移所有与增加胁迫耐受性有关的基因;通过第二种途径,我们能够在植物原有代谢的基础上衡量提高植物耐受性的酶类或代谢途径的重要性。

REFERENCES(参考文献)

[1] Asada K ,Takahashi M. Production and scavenging of active oxygen in photosynthesis ,Elsevier Science Publishers ,Amsterdam , 1987 ,pp. 227~287

[2] Asada K. Production and action of active oxygen in photosynthetic tissue ,CRC Press ,Boca Raton FL ,1994 ,pp. 77~104

[3] Bowler C ,Slooten L ,Vandenbranden S *et al.* Manganese superoxide dismutase can reduce cellular damage mediated by oxygen radicals in transgenic plants. *EMBO J* ,1991 ,**10** :1723~1732

[4] Bowler C ,Alliotte T ,De loose M *et al.* The induction of manganese superoxide superoxide superoxide dismutase in response to stress in *Nicotiana plumbaginifolia* . *EMBO J* ,1989 ,**8** :31~38

[5] Bowler C ,Van Montagu M ,Inze D. Superoxide dismutase and stress tolerance ,*Plant Mol Biol* ,1992 ,**43** :83~116

[6] Casamo L M. Hydroxyl radicals and a thylakoid- bound endopeptidase are involved in light and oxygen- induced proteolysis in oat chloroplasts. *Plant Cell Physiol* ,1994 ,**35** :145~152

[7] Castelluccio C ,Paganga G ,Melikian N *et al.* Antioxidant potential of intermediates in phenylpropanoid metabolism in higher plants ,*FEBS Lett* ,1995 ,**368** :188~192

[8] Conklin PL ,Williams EH ,Last R. Environmental stress sensitivity of an ascorbic acid-deficient *Arabidopsis* mutant ,*Proc Natl Acad Sci USA* ,1996 ,**93** :9970~9974

[9] Foyer Descourvieres P ,Kunert K J *et al.* Protection against oxy-

gen radicals :an important defense mechanism studied in transgenic plants ,*Plant Cell Enxiron* ,1994 ,**17** :507~523

[10] Inze D ,Van Montagu M ,Oxidative stress in plants ,*Curr Opin Biotechnol* ,1995 ,**6** :153~158

[11] Jaglo-ottosen K R ,Gilmour S J ,Zarka D G *et al.* Arabidopsis CBF1 overexpression induces COR genes and enhances freezing tolerance ,*Science* ,1998 ,**280** :104~106

[12] John C Cushman ,Hans Bohnert ,Genomic approaches to plant stress tolerance ,*Plant Biology* ,2000 ,**3** :117~124

[13] Karpinski S ,Reynolds H ,Karpinska *et al.* Systemic signaling and acclimation in response to excess excitation energy in Arabidopsis ,*Science* ,1999 ,**284** :654~657

[14] Kasuga M ,Liu Q ,Sersuko M *et al.* Improving plant drought ,salt and freezing tolerance by gene transfer of a single stress-inducible transcription factor ,*Nat Biotechnol* ,1999 ,**17** :287~291

[15] Kazuya Yoshimura ,Yukinori Yabuta ,Takahiro Ishikawa *et al.* Expression of Spinach Ascorbate Peroxidase Isoenzymes in Response to Oxidative stresses ,*Plant Physiology* ,2000 ,**123** :223~233

[16] Kazuo Tsugane ,Kyoko Kobayashi *et al.* A Recessive *arabidopsis* Mutant That Grows Photoautotrophically under Salt Stress Shows Enhanced Active Oxygen Detoxification ,*The Plant Cell* , 1999 ,**11** :1195~1206

[17] McKersie B D ,Chen Y. de Beus M *et al.* Superoxide dismutase enhances tolerance of freezing stress in transgenic alfalfa (*Medicago sativa* L.) ,*Plant Physiol* ,1993 ,**103** :1155~1163

[18] McKersie B D ,Bowley S R ,Harjanto *et al.* Water-deficit tolerance and field performance of transgenic alfalfa over expressing superoxide dismutase ,*Plant Physiol* ,1996 ,**111** :1171~1177

[19] Morita S ,Kaminaka H ,Masumura T *et al.* Induction of rice cytosolic ascorbate peroxidase mRNA by oxidative stress :the involvement of hydrogen peroxide in oxidative stress signalling , *Plant Cell Physiol* ,**40** :417~422

[20] Osmond C B ,Grace S C ,Perspectives on photoinhibition and photorespiration in the field. ,*J. Exp. Bot.* ,1995 ,**46** :1351~1362

[21] Pacific R E. Hydrophobicity as the signal for selective degradation of hydroxyl radical- modified hemoglobin by the multicatalytic proteinase complex ,proteasome- *J. Biol. Chem.* ,1993 ,**268** :15405~15411

[22] Perl A ,Perl-Treves R ,Galili S *et al.* Enhanced oxidative- stress defense in transgenic potato expressing tomato Cu/Zn superoxide dismutase ,*Theor Appl Genet* ,1993 ,**85** :568~576

[23] Picher L H ,Brennan ,Hurley A *et al.* Overproduction of petunia chloroplastic copper/zinc in transgenic tobacco ,*Plant Physiol* , 1991 ,**97** :452~455

[24] Shen B ,Jensen R G ,Bohnert H J *et al.* Increased resistance to oxidative stress in transgenic plants by targeting mannitol biosynthesis to chloroplast ,*Plant Physiol* ,1997 ,**113** :1177~1183

[25] Shen B ,Richard G ,Hans J *et al.* Mannitol protects against oxidation by hydroxyl radicals ,*Plant Physiol* ,1997 ,**115** :527~532

© 2016 中国生物工程学会, 1000-9019/2016/0017-0124\$05.00/0

- the resistance of higher plants against oxidative stress. ,*Mededelingen van de Faculteit Landbouwwetenschappen van de Universiteit Gent* ,1992 **57** :1477~1485
- [27] Stadtman E R ,Protein Oxidation and aging. ,*Science* ,1992 , **257** :1220~1224
- [28] Storozhenko S ,Pauw P D ,Montagu M V *et al.* The heat-shock element is a function component of the *Arabidopsis* APX1 gene promoter ,*Plant Physiol* **118** :1005~1014
- [29] Van Camp W ,Willekens H ,Bower C *et al.* Elevated levels of superoxide dismutase protect transgenic plants against ozone damage. -*Bio/Technology* ,1994 **12** :165~168
- [30] Van Camp W ,Caplan K ,Wan Montagu M *et al.* Enhancement of oxidative stress tolerance in transgenic tobacco plants overproducing Fe-superoxide dismutase in chloroplasts. *Plant Physiol* , 1996 **112** :1703~1714
- [31] Willekens H ,Chamnonngpol S ,Davey M *et al.* Catalase is a sink for H₂O₂ and is indispensable for stress defense in C₃ plants. , *EMBO J* ,1997 **16** :4806~4816
- [32] Willekens H ,Langebartels C ,Tire C *et al.* Differential expression of catalase genes in *Micotiana plumbaginifolia* . ,*Proc. Natl. Acad. Sic USA* ,1994 **91** :10450~10454
- [33] Yamasaki H ,Uefuji H ,Sakihama Y *et al.* Bleaching of the red anthocyanin induced by superoxide radical. ,*Arch Biochem Biophys* ,1996 **332** :183~186
- [34] Yamasaki H ,Heshiki R ,Ikehara N *et al.* Leaf-goldening induced by high light in *Ficus microcarpa* L. f. ,a tropical fig *J Plant Res* ,1995 **108** :171~180
- [35] Tanaka Y ,Hibino T ,Hayashi Y *et al.* Salt tolerance of transgenic rice overexpressing yeast mitochondrial Mn-SOD in chloroplasts ,*Plant Science* ,1999 **148** :131~138

The Production and Scavenging of Reactive Oxygen Species in Plants

DU Xiu-Min¹ YIN Wen-Xuan² ZHAO Yan-Xiu ZHANG Hui

(Laboratory of Stress Plant ,Shan Dong Normal University ,Jinan 250014 ,China)

Abstract The imposition of environmental stress leads to increased production of reactive oxygen species(ROS) in plant cells ,Which can damage proteins ,membrane lipids ,DNA and other cellular components. Plants have evolved enzymatic and no-enzymatic protection mechanisms that efficiently scavenge ROS. Enzymatic detoxication system includes superoxide dismutase(SOD) ,ascorbate peroxidase(APX) ,catalase(CAT) and glutathione peroxidase(GAX) ;no-enzymatic antioxidants include ascorbic acid ,glutathione ,mannitol and carotenoids ,which occur in high concentrations in plants. The over-expression and accumulation strategies of these antioxidants in plants have been followed up to now ,and have gained many transgenic plants showing increased stress tolerance.

Key words ROS , oxidative damage , enzymatic detoxication system

Received July 26 ,2000

This work was supported by Grant from National High Technology Program(819-08-03) .

* Corresponding author. Tel 86-531-2187681 ex 66314