

紫外辐射与复合胁迫对植物抗氧化酶系统的影响*

闫生荣 周青**

(江南大学工业生物技术教育部重点实验室 无锡 214036)

摘要 植物抗氧化酶系统对 UV-B 辐射增强与复合胁迫的响应是植物抵御逆境伤害的关键机制之一。结合近年来国内外研究成果,概述了 UV-B 辐射对植物抗氧化酶基因表达、转录与翻译的影响,植物抗氧化酶系统对 UV-B 辐射与干旱、臭氧、高温、盐渍、重金属及酸雨复合胁迫的响应,以及 CO₂、抗坏血酸、 α -萘乙酸、硒、激光辐射和稀土等调节因子对 UV-B 辐射下植物抗氧化酶系统的作用。

关键词 UV-B 辐射 复合胁迫 植物抗氧化酶系统 调节因子

Effects of supplementary UV-B radiation and combined stresses on plant antioxidant enzymes. YAN Sheng-Rong, ZHOU Qing (The Key Laboratory of Industrial Biotechnology, Ministry of Education, Southern Yangtze University, Wuxi 214036, China), *CJEA*, 2007, 15(3): 195~197

Abstract Response of plant antioxidant enzymes to supplementary UV-B radiation and combined stresses is one of the crucial mechanisms to resist stress. Based on recent researches at home and abroad, effects of UV-B radiation on gene expression, transcription and translation of plant antioxidant enzymes were summarized; responses of plant antioxidant enzymes to combined stresses between UV-B radiation and drought, ozone, high temperature, salt, heavy metal and acid rain were also analyzed; impacts of regulatory factors, such as carbon dioxide, ascorbic acid, α -NAA, selenium, laser radiation and rare earths, on plant antioxidant enzymes were outlined as well.

Key words Supplementary UV-B radiation, Combined stresses, Plant antioxidant enzymes system, Regulatory factor
(Received May 26, 2005; revised Nov. 24, 2005)

新近观察表明,地球南、北极和中纬度地区上空的臭氧层仍处在消耗中,这将使抵达地球表面的太阳 UV-B 辐射增强。纵使各国严格遵守《蒙特利尔议定书》的大气污染物排放标准,臭氧层延至 2050 年才可恢复到 1970 年前的水平。环境生态学研究揭示,由超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)和过氧化物酶(POD)构成的植物抗氧化酶系统是植物抵御 UV-B 辐射与复合胁迫伤害植物的关键机制之一。其防护效果取决于 UV-B 辐射与复合胁迫下植物体内活性氧(Reactive oxygen species, ROS)产消平衡,一旦防御系统超荷,细胞内 ROS 积聚增多,氧化胁迫伤害随之形成。本文依据近年国内外研究成果,对植物抗氧化酶系统与 UV-B 辐射及复合胁迫关系作一概述。

1 UV-B 辐射增强对植物抗氧化酶系统的影响

UV-B 辐射能提高水稻、黄瓜与马铃薯的抗氧化酶活性^[2],其中 CAT 活性升高与过氧化物酶体中晶状体出现时间吻合,应是积累的 CAT。进一步研究发现,高 UV-B 辐射胁迫下,洋兰(*Sophrolaelio cattleya*) POD 与 CAT 活性比弱辐射时高,而兰花(*Cymbidium ochid*)SOD 和 CAT 活性比弱辐射低^[3]。同样,野生型大麦(*Maris mink*)在 UV-B 辐射下,CAT 和抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性增加,SOD 活性未见改变,缺乏 CAT 突变体“RPr79/4”的 CAT 酶活,如预料中那样低于 *Maris mink*,作为补偿 APX 酶活却高于 *Maris mink*^[4]。上述差异反应说明,不同植物对 UV-B 辐射的响应方式不同。

从基因层次探讨抗氧化酶对 UV-B 辐射胁迫的适应性反应是揭示植物抗氧化酶应激反应的一条新途径。Brosche 等^[5]对拟南芥中 DNA 序列进行了微阵列实验,鉴定出 70 个 UV-B 应答基因,其中包括抗氧化酶、转录因子等。Strid 等^[6]认为,UV-B 辐射可以影响改变抗氧化酶基因的表达。大豆核糖体蛋白 S26 参

* 国家发展改革委员会稀土专项委员会稀土专项基金(GFZ040628)资助

** 通讯作者

收稿日期:2005-05-26 改回日期:2005-11-24

与结合信使 RNA(mRNA),暗示 UV-B 在转录水平调节了基因表达,在翻译过程中影响了蛋白质重新合成。Casati 等^[7]认为,暴露于太阳 UV-B 胁迫下的植物会从基因组尺度上对转录水平作再调整,继而在维持生理动态平衡及 UV-B 抑制生长速率最小化等方面起作用。耐联二-N-甲基吡啶(Methyl viologen)的拟南芥突变体 rcd1-2 质体铜(锌)-SOD 和基质 APX 的稳态 mRNA 水平比野生型高,但暴露于 UV-B 后,后者 mRNA 水平比 SOD 得到更多提升^[8],说明两者在转录水平上对 UV-B 响应存在差异。

尽管在植物中已经鉴定出越来越多的参与转录调节的蛋白质,但我们对现有转录因子介导植物胁迫响应的知识依然有限。mRNA 水平分析表明,对 ZPT2-2-LUC 表达的调节能反映出内生的矮牵牛花锌指转录因子基因 ZPT2-2 表达的调节。经 6h UV-B 照射后,荧光素酶(LUC)报告基因活性大约是对照的 5 倍多,说明 UV-B 辐射加强了对锌指转录因子 ZPT2-2 基因的表达^[9]。

鉴于编码抗氧化酶转录水平的变化未必引起相应酶活性变化,提示我们应从转录丰度、蛋白浓度和酶活性等方面考虑 UV-B 辐射对植物的影响。对照与 UV-B 处理的豌豆黄化芽中,APX、SOD1 和 SOD3 的转录水平持续 12h 都有可比的较小增加,此后对照转录水平下降,UV-B 处理组不变。进一步研究发现,对照黄化芽的 3 种酶活性持续 12h 增加,其中 APX 和 SOD 活性显著上升,此后 SOD 酶活性保持稳定,APX 酶活性缓慢下降。经 UV-B 辐射处理的黄化芽,在 12h 之前的变化趋势与对照类似,但 12h 后酶活性增幅明显大于对照。表明黄化芽的转录水平与酶活性之间无明显相关性^[10]。

2 UV-B 与环境因子复合胁迫对植物抗氧化酶系统的影响

考察植物对自然环境中复合因子胁迫的响应更接近现实。然而有关植物抗氧化酶对 UV-B 辐射与其他环境因子(如干旱、O₃、高温、盐胁迫、重金属及酸雨等)复合胁迫响应的报道较少。Alexieva 等^[11]发现,UV-B 辐射和干旱复合胁迫诱导了豌豆与小麦抗氧化酶活性升高,两者作用方式为协同作用。O₃ 胁迫下,云杉(*Picea abies*)和松树(*Pinus sylvestris*)针叶的 CAT 与 POD 活性升高,SOD 活性未见改变。但 O₃ 与 UV-B 复合胁迫使云杉总 SOD 活性增加,松树 CAT 活性止升转降,结果是前者呈现较高的抗氧化保护效应,后者则承受着更高的氧化胁迫^[12]。适当升温有益于植物修复 UV-B 伤害,其原因同较高温度下 ROS 清除系统功能增强有关^[13]。此外,无论是 UV-B 或盐的单一胁迫,还是两者复合胁迫均使 *Cylindrotheca closterium* 的 SOD 活性升高,APX 仅被 UV-B 诱导,而单脱氢抗坏血酸还原酶(MDHAR)为复合胁迫所诱导,但谷胱甘肽还原酶(GR)不受影响^[14]。*Plectonema boryanum* 遭受 UV-B+Cd 胁迫后,CAT 和 SOD 活性均增高,但 SOD 的增幅大于 CAT。UV-B 辐射使质膜透性增大,导致 Cd 吸收量增加,故 UV-B+Cd 的协同作用使其受到更严重伤害^[15]。有关 UV-B 与酸雨复合胁迫也有新发现,Liang 等^[16]以水培试验法研究了紫外辐射与酸雨单一和复合胁迫对油菜幼苗 CAT 活性的影响及恢复过程,结果表明,与单一胁迫相比,复合胁迫对 CAT 酶活性呈协同效应。在酸雨和 UV-B 辐射单一胁迫后的 0~64h 内,CAT 酶活性可以恢复,而复合胁迫下 CAT 酶活性恢复时间后延,至 64h 仍与 CK 差异显著,自我恢复过程缓慢。

3 调节因子对 UV-B 辐射胁迫下植物抗氧化酶系统的影响

从调控植物代谢、提高植物自身抗性的原则出发,运用适宜调节因子可起到增强植物抗 UV-B 辐射胁迫的作用。Yu 等^[17]发现 UV-B 单独作用下,SOD、POD 和 CAT 活性显著升高,而 CO₂ 与 UV-B 共同作用使上述抗氧化酶的酶活变化明显减小,即高浓度 CO₂ 对 UV-B 辐射胁迫所造成的伤害具有一定缓解作用。牧草(*Poa pratensis*)经外源抗坏血酸、抗坏血酸+ α -生育酚和着色剂(Green lawnger)预处理,SOD 与 CAT 活性在高剂量 UV-B 辐射胁迫 10d 后仍保持较高活性^[18]。刘芸等^[1]研究了外施 α -萘乙酸(α -NAA)对 UV-B 辐射(0.029J/m²·s)胁迫下栝楼叶片抗氧化酶的作用,结果是 α -NAA 可明显提高 UV-B 辐射胁迫下栝楼幼苗 SOD、POD 与 CAT 活性,进而维持了 ROS 产生与清除之间的代谢平衡,减轻了 ROS 对细胞膜结构的损伤。Xue 等^[19]指出,低剂量硒通过提高谷胱甘肽过氧化物酶(GSH-Px)、CAT 和谷胱甘肽-S-转移酶(GST)活性使黑麦草抵抗紫外辐射的耐性增强。Qi 等^[20]用 He-Ne 激光辐射蚕豆种子,蚕豆幼苗 SOD、POD 与 CAT 酶活性增加,SOD 与 CAT 同工酶谱改变,暗示激光对 UV-B 辐射损伤植物具有一定防护作用。近期本研究室用水培法研究了铈(Ce)对 UV-B 辐射胁迫下油菜幼苗膜保护酶的影响,证明 UV-B 辐射胁迫使油菜幼苗 SOD、CAT 与 POD 酶活性随胁迫时间先升后降,高剂量 UV-B 辐射下 POD 持续升高,3 者响应 UV-B 辐射胁迫的敏感序列是 SOD>CAT>POD。Ce 对 3 种保护酶的调控作用增强其清除 ROS 能力,维持质膜正常透性。从而在生态生理系统层面实现了 Ce 对 UV-B 辐射伤害油菜幼苗的防护^[21]。

4 展 望

现代生态学理论显示,建立于个体层次上的结果尚不能准确反映系统全貌,因此需加强紫外辐射对植物种群和生态系统影响的大尺度、长时间研究。在进行 UV-B 辐射对植物抗氧化酶影响研究时,须关注以下几点:一是剂量选择,大部分研究均假定未来 UV-B 辐射水平会提高,如中纬度地区的一些研究使用了 30% 或更高的 UV-B 辐射剂量,此与联合国环境规划署最新评估资料相悖;二是对 UV-B 辐射效应的解释欠准确,如早期的研究忽视了红外、远红外、光合有效辐射(PAR)、UV-A 等波段的相对辐照,当把温室中的研究结果外推到大田时,UV-B 效应往往会被夸大;三是自然界短期高剂量 UV-B 辐射时有发生,相对于慢性增强的 UV-B 暴露,几乎没有这方面的报道;四是大量的、自然条件下的连续长期观测研究是非常必要的。

参 考 文 献

- 1 刘芸,钟章成,Werger M.A.,等. α -NAA 和 UV-B 辐射对栝楼幼苗光合色素及保护酶活性的影响.生态学报,2003,23(1):8~13
- 2 Santos I.,Fidalgo F.,Almeida J.M., et al. Biochemical and ultrastructural changes in leaves of potato plants grown under supplementary UV-B radiation. Plant Science, 2004,167(4):925~935
- 3 Zhao X.,Li J.,Matsui S., et al. Effects of UV radiation on pigment contents and antioxidative enzyme activities in leaves of cattleya and cymbidium orchid plants. Journal of the Japanese Society for Horticultural Science, 2003,72(5):446~450
- 4 Mazza C.A.,Battista D.,Zima A.M., et al. The effects of solar ultraviolet-B radiation on the growth and yield of barley are accompanied by increased DNA damage and antioxidant responses. Plant, Cell & Environment, 1999,22(1):61~70
- 5 Brosche M.,Schuler M.A.,Kalbina I., et al. Gene regulation by low level UV-B radiation: identification by DNA array analysis. Photochemical & Photobiological Sciences, 2002,1(9):656~664
- 6 Strid A. Alteration in expression of defence genes in *Pisum sativum* after exposure to supplementary ultraviolet-B radiation. Plant and Cell Physiology, 1993,34(6):949~953
- 7 Casati P.,Walbot V. Gene expression profiling in response to ultraviolet radiation in maize genotypes with varying flavonoid content. Plant Physiology, 2003,132(4):1739~1754
- 8 Fujibe T.,Saji H.,Arakawa K., et al. A methyl viologen-resistant mutant of arabidopsis, which is allelic to ozone-sensitive *rcdl*, is tolerant to supplemental ultraviolet-B irradiation. Plant Physiology, 2004,134(1):275~285
- 9 Van der Krol A.R.M.,Van Poecke R.M.P.,Vorst O.F.J., et al. Developmental and wound-, cold-, desiccation-, ultraviolet-B-stress-induced modulations in the expression of the petunia zinc finger transcription factor gene *ZPT2-2*. Plant Physiology, 1999,121(4):1153~1162
- 10 Jansen M.A.K.,Babu T.S.,Heller D., et al. Ultraviolet-B effects on *Spirodela oligorrhiza*: induction of different protection mechanisms. Plant Science, 1996,115(2):217~223
- 11 Alexieva V.,Sergiev I.,Mapelli S., et al. The effect of drought and ultraviolet radiation on growth and stress markers in pea and wheat. Plant, Cell & Environment, 2001,24(12):1337~1344
- 12 Baumbusch L.O.,Eiblmeier M.,Schnitzler J.P., et al. Interactive effects of ozone and low UV-B radiation on antioxidants in spruce (*Picea abies*) and pine (*Pinus sylvestris*) needles. Physiologia Plantarum, 1998,104(2):248~254
- 13 Takeuchi Y.,Kubo H.,Kasahara H., et al. Adaptive alterations in the activities of scavengers of active oxygen in cucumber cotyledons irradiated with UV-B. Journal of Plant Physiology, 1996,147(5):589~592
- 14 Rijstenbil J.W. Effects of UV-B radiation and salt stress on growth, pigments and antioxidative defence of the marine diatom cylindrotheca closterium. Marine Ecology Progress Series, 2003,254:37~48
- 15 Prasad S.M.,Zeeshan M. UV-B radiation and cadmium induced changes in growth, photosynthesis, and antioxidant enzymes of cyanobacterium *Plectonema boryanum*. Biologia Plantarum, 2005,49(2):229~236
- 16 Liang C.J.,Huang X.H.,Tao W.Y., et al. Responses of antioxidant enzyme and photosynthesis in rape seedling to the combined stresses of acid rain and ultraviolet-B radiation. Journal of Environmental Sciences, 2005,17(6):1038~1041
- 17 Yu J.,Tang X.X.,Zhang P.Y., et al. Effects of CO₂ enrichment on photosynthesis, lipid peroxidation and activities of antioxidative enzymes of *Platymonas subcordiformis* subjected to UV-B radiation stress. Acta Botanica Sinica, 2004,46(6):682~690
- 18 Ervin E.H.,Zhang X.,Fike J.H., et al. Ultraviolet-B radiation damage on kentucky bluegrass. I. Antioxidant and colorant effects. HortScience, 2004,39(6):1465~1470
- 19 Xue T.L.,Hartikainen H. Association of antioxidative enzymes with the synergistic effect of selenium and UV irradiation in enhancing plant growth. Agricultural and Food Science in Finland, 2000,9(2):177~186
- 20 Qi Z.,Yue M.,Han R., et al. The damage repair role of He-Ne laser on plants exposed to different intensities of ultraviolet-B radiation. Photochemistry and Photobiology, 2002,75(6):680~686
- 21 Liang C.J.,Huang X.H.,Tao W.Y., et al. Effect of rare earths on plant under supplementary ultraviolet-B radiation. II: effect of cerium on antioxidant defense system in rape seedlings under supplementary ultraviolet-B radiation. Journal of Rare Earths, 2005,23(6):729~736