

超氧化物歧化酶的研究进展与植物抗逆性

魏婧^{1,2}, 徐畅^{1,2}, 李可欣^{1,2}, 贺洪军³, 徐启江^{1,2,3,*}

¹东北盐碱植被恢复与重建教育部重点实验室(东北林业大学, 哈尔滨150040)

²东北林业大学生命科学学院, 哈尔滨150040

³德州市农业科学研究院, 山东德州253015

摘要: 植物超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)广泛存在于动物、植物、微生物中, 是机体清除活性氧的第一道防线, 催化超氧化物的歧化反应, 增强了植物在逆境胁迫下的耐受能力。本文从SOD的分类分布、进化关系、结构特征、基因表达与调控以及其在植物抗逆性的表现等方面的研究进展进行了综述, 阐释其在植物逆境胁迫的防御响应下的重要作用。

关键词: 植物; 活性氧; 抗逆性; 超氧化物歧化酶

植物正常生命周期的代谢过程, 如光合作用、呼吸作用、电子传递、端粒缩短和一些小分子自身氧化, 常常伴随着活性氧(reactive oxygen species, ROS)的产生。ROS作为第二信使参与新陈代谢, 调控细胞生长和程序性死亡等, 在植物体内处于动态平衡状态。而当植物遭遇逆境胁迫或病理变化时, 大量ROS产生, 引发一系列生化反应, 造成细胞膜脂过氧化、蛋白质失活、DNA损伤, 严重时导致细胞功能紊乱甚至凋亡。长久的适应演化使植物进化出高效复杂的ROS清除系统, 该系统主要包括酶抗氧化防御系统和非酶抗氧化防御系统。动物、植物、微生物体内普遍存在超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD), 作为清除ROS的第一道防线, 催化超氧化物的歧化反应, 与过氧化氢酶(catalase, CAT)、谷胱甘肽过氧化物酶(glutathione peroxidase, GPX)、抗坏血酸过氧化物酶(ascorbate peroxidase, APX)协同作用, 发挥防御植物体内氧中毒, 有效保护细胞和机体本身, 增强植物在逆境胁迫下的耐受能力的功能。Cu/Zn-SOD作为SOD家族的一种, 在植物抵御ROS伤害过程中发挥了重要作用(图1)。

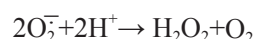
研究表明, 植物Cu/Zn-SOD基因表达模式不一, 也在不同水平上受到调控; Cu/Zn-SOD和其他抗氧化酶存在协同作用; SOD酶活性受到外源激素的调节, 且和植物的抗逆性存在紧密的联系, 一定程度上可以作为筛选抗逆植物品种的指标之一。本文从SOD的分类分布、进化关系、基因表

达与调控以及其在植物抗逆性的表现等方面的研究进展进行了综述。

1 概述

1.1 SOD的分类及亚细胞定位

1938年Mann和Keilin从牛红细胞中获得SOD, 证实SOD是生物体内专一清除O₂⁻的酶。催化反应如下:



随后, 研究者又陆续发现了结合有不同金属辅因子的四种SOD, 分别是Cu/Zn-SOD、Fe-SOD、Mn-SOD和Ni-SOD。酶活性中心的金属辅因子通过得失电子实现其对ROS清除反应的催化。图2显示了SOD催化的氧化还原过程的两步反应, X代表不同种类的SOD中的金属辅因子。

Ni-SOD在链霉菌中被发现, 目前发现其仅存在于少数原核生物如绿藻和细菌中; Cu/Zn-SOD广泛出现在动物、植物、微生物中, 植物的叶绿体和细胞质是Cu/Zn-SOD存在的主要场所, 过氧化物酶体和胞外少量存在; Fe-SOD主要存在于原核生物和一些植物细胞的叶绿体和细胞质基质中; Mn-

收稿 2020-07-03 修定 2020-10-15

资助 东北林业大学大学生创新训练项目(201910225499和201910225185)、中央高校基本科研业务费专项基金(2572014EA03和2572020DY15)和黑龙江省自然科学基金(C2018002)。

* 通讯作者(qijiangxu@nefu.edu.cn)。

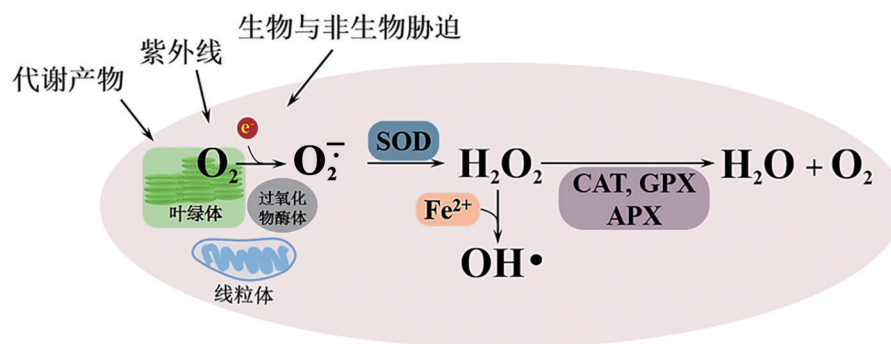


图1 活性氧产生及清除

Fig.1 Reactive oxygen species generation and removal

CAT: 过氧化氢酶 (catalase); GPX: 谷胱甘肽过氧化物酶 (glutathione peroxidases); APX: 抗坏血酸过氧化物酶 (APX ascorbate peroxidase)。

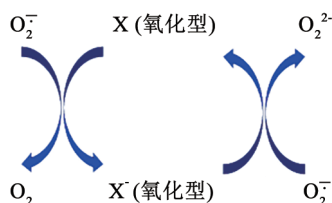


图2 SOD催化机制

Fig.2 SOD catalysis mechanism

SOD多分布于生物的线粒体(Wang等2016)。SOD的亚细胞和系统发育分布表明,后三种SOD亚型仅在植物中共存(Tsang等1991)。

1.2 SOD的理化性质

1.2.1 Ni-SOD

Ni-SOD在寡聚状态下由四个亚基组成,溶液中则是以六聚体的形式存在,其亚基构象是反向平行的四螺旋束,亚基之间以疏水键相连,通过 α -螺旋、 β -折叠等结构形成蛋白。镍离子和三个半胱氨酸以及一个组氨酸构成了Ni-SOD的活性中心。Ni-SOD的紫外光区的特征吸收峰在278 nm处,而其在380 nm处也有可见光区特征吸收峰(Youn等1996)。Ni-SOD最晚被发现,作为一种特殊的SOD,具有与其他蛋白质的重复序列较少的特点。

1.2.2 Mn-SOD

Mn-SOD呈粉红色,分布在真核细胞线粒体中,以同源四聚体的形式存在;原核细胞中,该蛋白由两个亚基组成。Mn-SOD的亚基中也都有一个锰离子(Tsang等1991)。Mn-SOD的活性中心由

锰离子、一个天门冬氨酸残基、三个组氨酸残基以及一个水分子配位形成。Mn-SOD的可见光区的特征吸收峰在475和280 nm处存在着紫外光区的特征性吸收峰(Wang等2016)。

1.2.3 Fe-SOD

Fe-SOD为黄褐色,由两个含铁离子的亚基组成,Fe-SOD和Mn-SOD的氨基酸序列相似,空间结构高度相似,并且活性中心结构也相似,但是,从一级结构来看,决定这两种酶与金属离子特异性结合的氨基酸不同。Fe-SOD在可见光区350 nm左右出现特征性吸收峰,Mn-SOD和Fe-SOD在280 nm紫外光区处都有特征性吸收峰(Tsang等1991)。

1.2.4 Cu/Zn-SOD

Cu/Zn-SOD是由两个相同亚基通过疏水键连接而成的蓝绿色同源二聚体。Cu/Zn-SOD的每个亚基各一个金属离子, Zn^{2+} 与天门冬氨酸以及三个组氨酸残基进行配位, Cu^{2+} 配位分子则是水分子及四个组氨酸残基,由一个组氨酸形成的咪唑桥将 Zn^{2+} 和 Cu^{2+} 相连。 Zn^{2+} 有助于维持活性中心结构,调节咪唑基和 Cu^{2+} ; Cu^{2+} 的存在和整个酶的催化活性关系紧密。Cu/Zn-SOD由于缺少色氨酸和酪氨酸,在紫外光区260 nm左右有特征吸收峰,而铜离子的存在则使Cu/Zn-SOD的可见光区特征吸收峰出现在680 nm处。

1.3 Cu/Zn-SOD的进化地位

铁和锰的SOD很可能来源于共同的祖先酶,而铜/锌的SOD在真核生物中与其他SOD是分开进

化的。作为SOD进化史上出现最晚的酶, Cu/Zn-SOD多出现在真核生物中, 革兰氏阴性菌中以较低水平存在。

1.3.1 Cu/Zn-SOD基因进化上具有高度同源性

对于Cu/Zn-SOD来说, 其在基因上有着高度保守的基因序列, 虽然不同物种编码的基因不尽相同, 但在进化上Cu/Zn-SOD (CSD)基因具有高度同源性。胞质和叶绿体的Cu/Zn-SOD在起源上可能有着同一个的祖先。

用Mega7的近邻相接法(neighbor-joining, NJ)对不同植物Cu/Zn-SOD基因序列进行分析并在此基础上构建进化树。进化树中数字代指bootstrap值, 重复检测1 000次。

结果表明, Cu/Zn-SOD根据进化时间的相对速度可被分为四大类, 进化相对较晚的是被子植物中的木本植物, 如橡胶树、毛果杨、麻风树等的分化时间较为集中, 其次是相对进化时间比较相似的禾本和草本植物, 而在Cu/Zn-SOD的进化上蕨类植物与裸子植物相近但较早一些(图3)。

在原生生物中至今未发现Cu/Zn-SOD基因的存在, 推测是由于内共生体形成线粒体时, 部分基因转移到细胞核后发生的丢失, 导致了原生生物中缺失Cu/Zn-SOD基因。

1.4 Cu/Zn-SOD基因表达特点

1.4.1 时空特异性

在同一植物的不同组织或不同生长时期, Cu/Zn-SOD基因的表达存在一定差异。CSD1在茄子中组成性表达, 但在不同组织中的该基因的表达量并不相同, SOD表达量排序为: 花>叶、茎>根(Zhou等2019); 陆地棉的27个发育阶段中, 陆地棉CSD1和CSD2的表达水平很高, 这两个基因可能参与了陆地棉种子、根、胚珠和纤维发育中的基础代谢; 陆地棉表达Cu/Zn-SOD的基因表示为GhCSD, GhCSD3和GhCSD4分别在花期后的胚珠和纤维中有较高表达水平, 它们参与细胞的伸长过程, 次生细胞壁的生物合成过程和植物纤维的成熟过程(Wang等2017)。

Cu/Zn-SOD基因在不同细胞定位中有明显的差异表达, Feng等(2016)发现番茄Cu/Zn-SOD1基因持续性表达, 并且细胞质型Cu/Zn-SOD1基因的表

达水平明显高于叶绿体型Cu/Zn-SOD4, 推测由于幼苗的光合作用较弱, 因此ROS主要产生于细胞质中的酶促反应和小分子自身氧化过程, 细胞质中Cu/Zn-SOD表达量较高。

1.4.2 Cu/Zn-SOD基因表达类型

正常情况下, ROS的产生和清除处于动态平衡中。细胞正常代谢过程如电子的传递过程, 小分子的自身氧化反应以及一系列酶促反应过程中产生少量ROS, 在酶抗氧化防御系统和非酶抗氧化防御系统中保持较低水平。ROS作为第二信使诱导相关基因表达, 以及促进细胞壁糖蛋白相互作用等, 有利于细胞代谢。这部分ROS主要来自于细胞内线粒体、叶绿体、过氧化物酶体; 另外外界不良条件和外源物刺激使得植物产生过量ROS, 对自身造成损伤。

四种SOD的表达方式并不完全相同。Cu/Zn-SOD和Fe-SOD在植物体内一些细胞器如线粒体、叶绿体、过氧化物酶体中含量稳定, 其基因为组成型表达, 清除细胞代谢过程中产生的少量ROS, 维持植物体内的动态平衡, 也参与形成植物抗逆性; Ni-SOD和Mn-SOD的表达极易受外界影响, 在逆境胁迫产生的大量ROS清除过程中发挥重要作用。王鹏等(2017)发现, 在根、茎、叶、雌蕊、雄蕊、颖壳中, 小麦Cu/Zn-SOD基因为组成型表达, 并且在多种非生物胁迫下做出不同程度的响应。

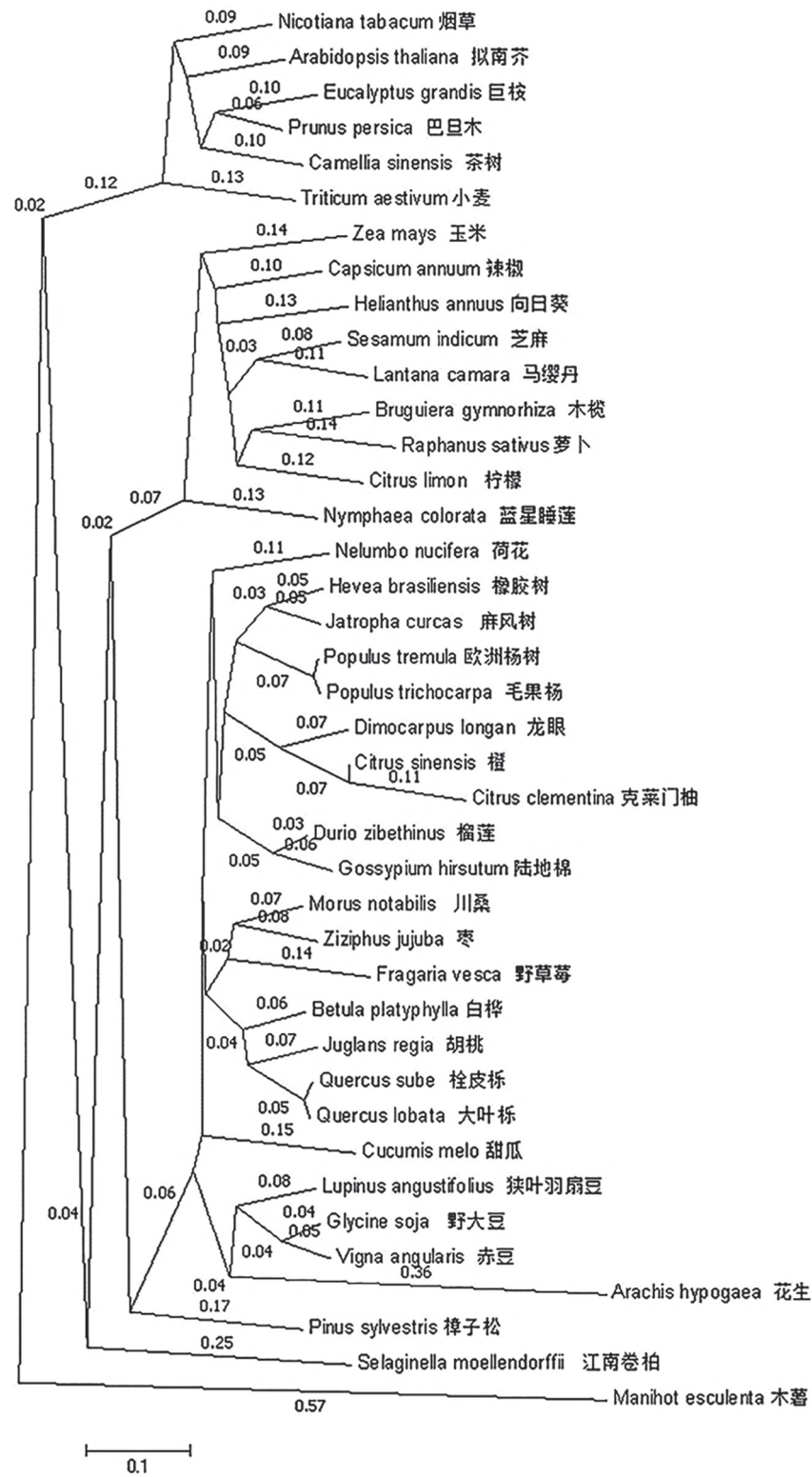
1.4.3 不同种抗氧化酶基因间互相影响

不同种类SOD基因之间存在协同作用, 共同为生物体清除ROS的歧化反应服务。植物在外界不良环境压力下会产生氧化应激, SOD需要保证一定的活性和表达量应对。当一种酶的表达被抑制时, 其他种类的SOD表达将被诱导进行调整, 对植物抵御逆境胁迫做出积极响应。低温胁迫下茶树Fe-SOD基因受到抑制, Cu/Zn-SOD和Mn-SOD在不同阶段上调表达(Zhou等2019)。

1.5 Cu/ZnSOD基因表达调控

1.5.1 转录水平调控

WRKY TF (WRKY transcription factor)作为重要的转录因子可以通过调节下游相关基因在植物中发挥多种作用。对转MuWRKY3基因花生进行干旱胁迫发现植物内SOD基因表达明显上调

图3 *Cu/Zn-SOD*基因进化关系分析Fig.3 Phylogenetic analysis of *Cu/Zn-SOD* gene

(Kiranmai等2018)。转录因子SPL7作为调节Cu/Zn-SOD的主要调控因子,当植物体内缺乏铜离子时,负调控CSD1、CSD2的表达以适应铜离子缺乏胁迫(Mermod等2019)。

1.5.2 转录后水平调控

Cu/Zn-SOD基因的表达在转录后主要受miRNA和可变剪接的调控,这可能是植物逆境胁迫下的关键基因调控机制。

福建天宝蕉表达Cu/Zn-SOD的基因为MaCSD。MaSOD基因家族转录本的多样性与可变的转录起始位点、可变剪接和可变多聚腺苷酸化直接相关:在MaCSD家族中, MaCSD1B的3种转录本是由可变的转录起始位点和可变剪接共同作用引起的;而可变的转录起始位点和3'UTR的可变多聚腺苷酸化则引起了MaCSD2A的2种转录本的产生(冯新等2016)。Zhou等(2019)的实验发现, miR398直接切割茶树表达于叶绿体的CSD4基因。低温胁迫下, miR398表达量减少,对靶基因CSD4表达的抑制作用被减弱。

1.5.3 翻译水平调控

Cu/Zn-SOD的翻译水平的调控主要体现对多肽的折叠、修饰及相应金属的离子结合等方面。以福建天宝蕉的MaCSD基因家族翻译的蛋白为例

(冯新等2016), Cu/Zn-SOD翻译后形成蛋白时多发生磷酸化,而磷酸化的氨基酸位点各不相同。对蛋白的翻译水平修饰进行更精细的调控,这为不同类型Cu/Zn-SOD的构型和活性的差别提供了更多可能。此外, Cu/Zn-SOD的激活主要是依赖铜分子伴侣(CCS)将铜离子结合到蛋白上而实现的,但也有不依赖铜伴侣的激活途径在近年的研究中被发现。

2 植物SOD与逆境胁迫

植物在生长发育中受到环境胁迫时,依靠自身抗逆性能够抵抗逆境带来的不良影响。逆境胁迫主要分为生物胁迫和非生物胁迫。生物胁迫主要有病虫害、病原菌等;非生物胁迫有旱涝、温度、盐碱、光照、重金属、紫外线(UV照射)、臭氧、农药等。植物应对胁迫时会引发次级氧化胁迫,产生氧化应激反应,造成体内大量ROS积累。在细胞及分子水平上, ROS会破坏生物膜,引起膜脂过氧化,改变蛋白质核酸的空间结构;个体水平上,植物体内生理平衡被打破,难以维持正常生长发育。SOD作为清除ROS的活性酶发挥重要作用,并且协同其他抗氧化酶缓解ROS给植物带来的伤害。在植物遭受逆境胁迫时,可以通过施加外源

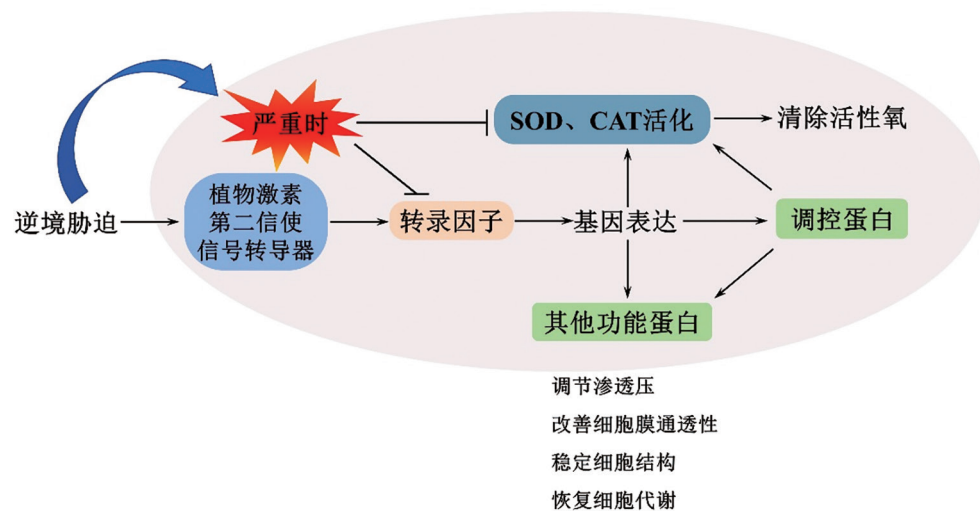


图4 植物SOD耐受性机制

Fig.4 Mechanism of SOD tolerance to plants

→和⊥分别代表激活和抑制作用。

物质在一定程度上调节抗氧化酶活性, 增强植物体抗逆性。

2.1 非生物胁迫

2.1.1 高温胁迫

高温胁迫在实验条件下分为短时间较高温度的胁迫和长期稍高温度的胁迫, 前者更容易造成直接伤害, 后者倾向于产生对植物的间接伤害。叶绿体的光合活性是最容易受到高温影响的, 叶绿体电子传递链产生大量ROS, SOD酶活性随之变化。对植物喷施一些抗热性物质被认为有助于提高植物的耐热性。植物的抗氧化胁迫特性与品种, 胁迫程度以及胁迫处理时间有关。

吴永波和叶波(2016)研究发现, 高温胁迫下的构树幼苗叶片SOD酶活性有一定程度的升高。在四季桂中也发现了相同现象(许馨露等2018)。逆境胁迫下不同个体SOD活性变化趋于一致, 而SOD活性变化幅度有着一定差异。Siddiqui等(2015)研究不同基因型的蚕豆在轻度高温胁迫下叶片SOD酶活性变化时发现, 其活性是增强的, 但不同品种对胁迫的响应是不同的。因此SOD活性变化可以作为植物耐热性品种筛选的一个重要评价指标。SOD酶的活性上升对植物抗逆性增强是有一定阈值的, 其后植物SOD的酶活性会呈下降趋势。随着时间延长, SOD酶活性下降, 持续高温破坏了酶的构象, 无法有效清除ROS。高温干旱复合胁迫下, 构树幼苗叶片SOD含量升高更加明显。而高温重度干旱复合胁迫会使四季桂(许馨露等2018)叶片SOD酶活性显著降低。表明复合胁迫加剧对植物的损害, 而植物可以通过改变SOD酶活性缓解ROS损害, 但这种能力是有一定限度的。

通过添加一定的外源物质, 可以诱导SOD活性的升高进而促进植物抵抗逆境胁迫。叶面喷施甜菜碱后, 高温处理的小麦旗叶SOD酶活性提高(Ramani等2017)。外源施加的脱落酸、水杨酸或油菜素内酯也可以提高叶片SOD酶活性, 减少植物受高温胁迫后体内ROS的积累。

2.1.2 低温胁迫

低温胁迫带来的损害通常有两种, 以零摄氏度为界限分为零度以上的冷害和零度以下的冻害。冷害的症状并不明显, 细胞膜膜相改变, 抑制

自身发挥正常功能, 影响植物的整个生长过程; 冻害主要引起植物细胞的结冰伤害包括原生质脱水导致不可逆的凝胶化, 蛋白质变性和因冰晶导致的机械损伤等。一些外源物质如脱落酸、油菜素内酯、多效唑的添加等可以减轻植物受到的伤害, 提高植物抗寒性。低温条件下, 黄瓜幼苗的SOD酶活性先升高后降低, 有利于抵抗冻害。5-氨基乙酰丙酸(5-aminolevulinic acid, ALA)作为四吡咯生物合成途径中的前体, 是一种重要的植物生长调节剂。外源ALA的应用增加了低温胁迫的耐受性, ALA显著提高黄瓜叶片中抗氧化酶的活性, 稳定了ROS和丙二醛的产生(Anwar等2018)。同样地, 外源褪黑素、油菜素甾醇也被证明通过增加SOD等抗氧化酶的活性水平有效缓解了植物在冷应激中受到的迫害。

低温胁迫下SOD可以对逆境胁迫做出响应, Liu等(2013)研究燕麦暴露于低温下的生理变化时发现, 低温胁迫下, 燕麦中SOD酶活性呈现先升高后降低的特点。过低的温度抑制了SOD酶的活性, 植物体内大量ROS积累, 对植物造成不可逆损伤。在Zhang等(2016)的研究中证实低温环境中越冬期小麦的SOD活性低于冬前和春季生长期, 小麦品种的耐冷性可能与抗氧化酶的活性有关。同一胁迫条件下, 不同植物SOD活性变化程度不同。SOD表达含量通常不作为不同物种抗冻性评价指标, 但是对于同种植物耐寒性植株的选育, SOD活性可以作为一个有效的筛选标准。

Cu/Zn-SOD在植物对低温胁迫下的响应有着至关重要的作用。饶丽莎等(2018)发现低温胁迫下, 杉木组培苗Cu/Zn-SOD的表达量呈现先升高后降低的趋势。基因表达量的迅速上调有利于植物积极应对低温胁迫, 后期由于长时间低温胁迫导致植物不可逆损伤, 抗寒能力下降。Xu等(2013)将CSD基因和CAT1基因导入木薯可以得出耐寒的转基因木薯SOD酶比活力相比提高显著。利用转基因技术使植物体CSD基因过表达, 从而显著增强植物的抗冻性, 为逆境环境下作物品种的改良与选育提供了新思路。

2.1.3 水分胁迫

水是影响植物生态活性的重要因素。干旱或

洪涝胁迫下, 植物正常水分调节平衡被打破, 进而影响植物呼吸和光合作用。随着胁迫程度加深, 植物细胞产生大量ROS, 造成细胞膜过氧化, 膜的结构功能遭破坏, 甚至影响到叶绿体结构与酶的功能, 严重威胁植物的生存。SOD高活性表达可以降低ROS对植物机体造成的危害, 从而赋予植物一定程度上的耐受性, 抵御水分失常造成的氧化应激。

SOD活性变化情况与水分胁迫下植物响应机制有很大联系, 干旱胁迫下植物SOD的活性变化趋势因种类而不同, 雾冰藜在干旱环境下SOD活性表现为先下降后上升(Chen等2019), 木薯SOD活性呈逐渐上升的趋势, 大多数植物都通过SOD活性的上调增强对于干旱胁迫下的抗逆性(Shan等2018)。

研究表明, SOD活性变化速度与活性水平对植物的干旱耐受力有直接影响, SOD活性上升速度较快的植物, 同胁迫阶段下活性较高的往往对干旱的耐受性较好。冯晓敏和张永清(2019)对水分胁迫下耐旱性糜子的研究发现, 耐旱品种比普通品种对水分胁迫做出的更快响应, 是通过较短时间内快速提升SOD活性实现的。植物通过调节抗氧化系统抵御干旱环境, 干旱程度的加深, SOD活性明显下降; 超过阈值, SOD酶活性受到抑制, ROS平衡无法得到控制, 植物细胞结构将进一步损伤。外源施加某些物质可以增强植物对于干旱环境的适应能力。褪黑素、2,4-表油菜素内酯(EBR)能

够通过提高SOD活性, 最小化水分亏缺胁迫的不利影响。

SOD活性可以作为植物抗旱性的重要评价。干旱胁迫下, 在敏感的基因型玉米中SOD活性显著降低, 但胁迫下的耐性基因型玉米中的SOD活性保持不变, 因此Chugh等(2011)将SOD表达水平作为不同基因型玉米的抗旱性评价的重要标准。

过表达*Cu/Zn-SOD*基因的木薯干旱耐受性增强(Xu等2013), 证明基因工程聚合ROS清除酶, 从而控制细胞ROS水平是获得水分胁迫耐受植物的有效途径。

2.1.4 盐碱胁迫

盐碱胁迫是植物面临的一种常见的影响性较大的非生物胁迫。盐碱胁迫下, 一方面盐胁迫造成植物细胞渗透压发生改变, 生物膜受到一定损伤; 另一方面碱胁迫引起酸碱平衡失调和离子毒害作用, 产生大量ROS。植物酶抗氧化系统迅速反应提高SOD活性水平, 增强植物盐碱胁迫下的耐受性, 具体机制如图5。

Ahmad等(2017)对盐碱胁迫下的银胶菊进行检测发现, 实验组银胶菊SOD活性与对照组相比, 大幅度增加。植物应激诱导的SOD活性的升高促使植物适应盐碱毒害环境。Cheng等(2018)通过对盐碱胁迫下的白三叶草施加 γ -氨基丁酸从而激活提升SOD基因的转录水平, 提高SOD表达活性, 从而清除ROS及缓解膜质过氧化, 增强其盐耐碱能力。

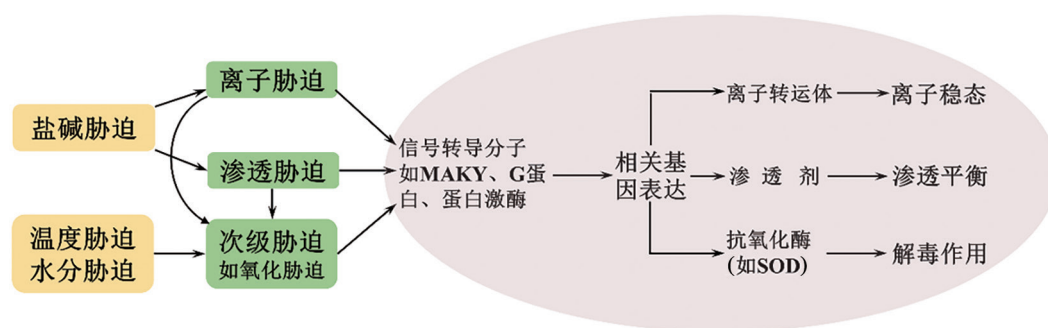


图5 SOD参与植物逆境胁迫的调控网络

Fig.5 SOD involved in the regulatory network of plant stress

参照张金林等(2015)略有改动。

在盐碱胁迫下, SOD活性的增强对植物耐性的提升是有一定限度的。马书荣等(2020)证实随着盐碱处理浓度的升高, 蒙古柳雌雄株扦插苗均呈先升高后降低的趋势。当植物体内的ROS水平超过阈值, 植物的抗氧化系统就会遭到破坏, 导致植物ROS代谢失调, 对植物自身造成一定损伤。

Ma等(2018)的研究指出, 盐碱胁迫下, 敏感品系水稻SOD的产生量低于耐用品系, SOD被发现在耐性品种中大量存在。这表明拥有高活性的SOD的品种往往具有更高的耐受性, 因此, SOD常常作为植物盐碱胁迫下耐性品检测与筛选的重要标准。

实验证明, *Cu/Zn-SOD*的过表达增强甘薯的盐胁迫耐受性(Yan等2016)。转基因植株的构建工作证明了*Cu/Zn-SOD*基因在植物抗逆性评价中所具有的重要作用。

2.1.5 重金属胁迫

土壤、水源的重金属污染是严重威胁植物生存的重要因素。重金属胁迫对细胞的毒害作用主要与ROS的产生以及由此引起的细胞氧化还原状态失衡有关。重金属破坏植物体内ROS的产生和清除平衡, 局部细胞ROS积聚, 一方面造成膜的过氧化作用, 影响生物膜的完整性, 损伤DNA、蛋白质、脂质和其他生物功能大分子, 甚至导致细胞凋亡; 另一方面, 氧化应激对光合作用产生抑制, 重金属胁迫下的叶片会表现出光合降低甚至萎蔫死亡的现象, 叶绿体膜系统遭受严重损伤。

研究表明, 对比正常土壤中的实验材料, 所有重金属污染试验土壤中生长的紫露草叶片中SOD亚型活性(染色强度)均较高(Šiukšta等2019)。植物可通过提高SOD酶的活性来减轻胁迫带来的伤害, SOD的表达量高低活性的强弱直接决定了植物的抗逆性。Jin等(2020)认为提升SOD活性使微藻适应重金属的毒性是一种可行的策略。

AbdElgawad等(2020)在对马齿苋在Cu、Cd胁迫下根和芽的氧化应激和抗氧化防御研究中发现, 马齿苋各器官中SOD酶活性随金属浓度呈先上升后下降的趋势。说明在一定限度内, SOD的高活性对植物降低氧化应激造成的损伤有一定的修补和适应能力, 但随着金属浓度上升, 酶抗氧化系统受损, 细胞结构被破坏, 功能丧失, 植物受到不可逆

伤害加重。SOD在植物响应重金属毒害的防御反应过程中的作用至关重要, 因此通过一定手段提升植物SOD酶活性从而增强植物对重金属环境的耐受力, 可以为重金属污染后土壤的生物修复提供新的思路与手段。

2.1.6 臭氧胁迫

臭氧从气孔进入植物, 在细胞内发生膜质反应或者转化成不同形式的ROS, 影响抗坏血酸-谷胱甘肽循环中抗氧化酶提供的内源性防御。过量ROS攻击植物细胞膜上的生物大分子, 引起膜脂过氧化, 细胞结构受到破坏。有研究表明, 长期低浓度的臭氧会使植物光合作用减弱, 生长受抑制; 短时间高浓度的臭氧严重情况下可能引起植物死亡。近年来出现很多臭氧在蔬果保鲜方面的研究。臭氧的强氧化作用可以杀菌, 分解有害气体和农残, 降低细胞呼吸等。少量臭氧有利于保鲜, 过量臭氧则加速蔬果衰败变质。

臭氧可以刺激SOD活性变化, 臭氧浓度达到一定的阈值前, SOD酶活性升高从而对臭氧带来的植物氧化应激做出反应。臭氧的熏蒸浓度, 熏蒸时间以及其交叉处理对叶片SOD酶活性都有显著影响。研究发现, 在猕猴桃冷藏期间通入臭氧, 发现不同浓度臭氧都能使猕猴桃内SOD酶活性升高(Goffi等2020)。一旦臭氧浓度突破阈值SOD活性受到抑制, 将会抑制SOD酶的活性从而对植物造成伤害。

研究发现, 梓树等木本植物在一定时间一定臭氧浓度内SOD酶活性变化不大, 未能有效清除体内ROS, 对臭氧的耐受能力较低(熊冬兰等2017)。SOD活性水平同样可以作为臭氧敏感性和抗性植株选育的标准, 另一方面通过一定程度的臭氧刺激可以提高作物体内SOD酶活性水平, 减少ROS自由基的积累, 从而有利于农产品的保存时间的延长。*Cu/Zn-SOD*也参与了植物对臭氧胁迫的响应: 纪光思(2017)发现在熏蒸后期, 高浓度实验组银杏叶片*Cu/Zn-SOD*基因表达量远超其他组, 高浓度组*Cu/Zn-SOD*基因在臭氧浓度达到银杏耐受阈值前做出了积极响应。

2.1.7 紫外线

一定强度的紫外线照射一方面对植物细胞膜

结构产生损伤,促使植物色素积累;另一方面对植物细胞内的生物大分子构象产生影响甚至促使其结构的破坏。紫外线照射也会使植物自身的保护机制发挥作用,例如紫外线的吸收物——脯氨酸的含量升高,抗氧化酶等物质的活性增加。

Kumari等(2010)在菖蒲中也证明了UV-B刺激下,菖蒲生长初期SOD、CAT等氧化酶活性显著升高,保持在较高水平以消除植株内部过多的ROS,保护生物膜不受损伤。

有研究证实添加亚磷酸盐、硝普钠等外源物质有效防止UV-B引起应激反应,是通过氧化的亚磷酸盐诱导叶片中SOD活性的增加,减少了ROS的积累实现的(Esringu等2016)。紫外线作用下,SOD活性增强这一特性为植物采摘后的保存提供新策略。施衡乐等(2018)提出通过短波紫外光照射提高紫背天葵酶抗氧化系统中SOD、POD、CAT活性,从而提高采后天葵贮藏品质和商品价值的新思路。

2.1.8 营养元素缺陷胁迫

氮、磷、氧元素是植物体生长所必须吸收的大量元素,当生长环境中这几种营养元素缺失时,植物对营养的吸收受阻,体内堆积大量的ROS,造成严重营养胁迫。

植物对低磷逆境下的响应机制中,SOD扮演了重要角色。低磷能够导致SOD酶活性发生变化,而其绝对活性大小与低磷浓度高低无关。高活性的SOD往往有利于植物生活在低磷环境中。低磷胁迫下,马尾松(乔光等2017)中的SOD活性也均呈现短期内活性迅速上升趋势,以维持应激条件下ROS平衡,防御超氧阴离子自由基对细胞的伤害。一段时间后随着植物受胁迫影响程度加深,细胞受到损伤,SOD的调节作用受到一定限制又呈下降趋势。外源添加的硝酸镧可以通过提高红小豆幼苗的SOD水平增强其磷素利用效率和对磷缺乏胁迫的耐受性(Lian等2019)。

低氧胁迫使甜瓜植株的根和叶片中的SOD酶活性显著上升,同时与低氧伤害相关的氧自由基, H_2O_2 和丙二醛等含量的急剧积累促进了 γ -氨基丁酸的增加,进一步提高了低氧胁迫下植株体SOD等抗氧化酶的活性(吴晓蕾等2019)。

在低氮胁迫下,大豆根系中Cu/Zn-SOD1基因被显著诱导。进化分析表明,该基因在大豆驯化过程中经历了很强的人工选择(Wang等2016),Cu/Zn-SOD基因在大豆氮限制抗性的适应性进化中起着至关重要的作用。在缺氮的黄瓜叶片中,抗氧化酶SOD相关基因表达迅速上调,SOD2约上调5倍,SOD酶活性显著上升,在处理48 h内处理上调约37% (张雪等2016)。这说明在缺氮胁迫下,植物通过快速上调SOD等抗氧化酶的活性快速适应逆境胁迫。增加SOD活性表达水平是一个对营养元素缺陷环境下植物的成活率和适应逆境胁迫的耐受力提升的有效途径。

2.1.9 其他胁迫

农药喷施到植物表面后,保护其免受害虫侵害,但也通过表皮渗透进入植物组织内部,对植物本身造成一定影响。它在植物细胞内通过竞争酶结合位点,影响酶活性,改变细胞结构等干扰植物正常生理活动,打破了植物体内ROS的产生与清除平衡,引发细胞内ROS大量积累。SOD作为清除ROS的第一道防线,在植物抵御不良环境中发挥了重要作用。

Sharma等(2017)在研究吡虫啉胁迫下芥菜型油菜生理指标变化的实验中发现,农药胁迫能提高SOD酶活性,与其他抗氧化酶一起维持植物体内ROS平衡。外源物质的添加对植物造成了一定程度的胁迫,在这种胁迫中SOD活性水平的上升对植物耐受性有着明显的提升作用,由此给逆境胁迫下植物耐受性人为促进和提升提供了方法。

将一些外源物质施加到植物表面上进而调节SOD酶活性的技术手段已经有一些开发和应用。Ge和Zhang (2017)用外源四溴双酚A刺激大豆后发现,低浓度的四溴双酚A提高了大豆幼苗叶片SOD酶活性,因此对胁迫下的大豆可以通过添加较低浓度的四溴双酚A增强其耐受能力。

较低浓度的气体氟能够诱导SOD酶活性升高,高浓度氟则致使酶活力受到抑制(付正来2013)。SOD对甲醛的氧化应激也做出类似响应。在不同浓度处理下甲醛气体胁迫对植物的影响差距比较多,不同植物体之间抵抗甲醛的能力也是有很大差异的。在甲醛处理下,茉莉、红豆杉、八角金盘,

美人蕉叶SOD活性均呈现持续上升的趋势,因此增强了细胞内ROS的消除能力,降低对质膜的伤害程度(王庆玲2012)。这为筛选环境净化能力优良,观赏性好的花卉植物,分析花卉植物在实践应用中净化甲醛的效果,为大众在实际生活中的选择提供一定的依据。

2.2 生物胁迫

2.2.1 病原菌

病原菌侵染宿主,释放体内毒素,破坏植物细胞结构。寄主抵御毒素过程中,产生了大量的超出正常水平的ROS,这打破了植物体内ROS产生和消除之间的动态平衡,所以SOD水平的变化在植物-病原体相互作用中也发挥着重要作用。

在Aamir等(2019)的研究中,木霉侵染下的番茄防御的调控表现之一为ROS分子的积累,导致SOD活性在0~72 h内随时间的延长而逐渐升高。番茄可以通过木霉侵染带来的SOD水平的升高从而增强对枯萎病菌的防御作用。

目前的研究中大多数植物与病原菌互作系统如:番茄与木霉(Aamir等2019),柑桔与柑桔褐斑病菌(龙艳玲等2018)都说明了植物对病原菌侵害时产生的防御机制中SOD活性呈上升趋势以应对氧化应激反应。

虽然SOD活性变化情况在不同植物病原菌互作系统中表现不同,但对于同一种植物来说SOD活性变化在抗病品种和感病品种间存在显著差异,可作为一种生理生化指标,用来鉴定植物对病原菌的抗性程度,也为科学研究植物抗病机制以及人们选育抗病品种提供了参考。SOD活性变化已经被作为核桃等常见物种的抗病品种选育和鉴定工作的重要指标。将嗜热毛壳菌的*Cu/Zn-SOD*基因转入水稻中后,植物对水稻白叶枯病、细菌性条斑病、纹枯病的耐受性均显著提升(巨延虎等2015)。SOD对病菌胁迫下植物防御有着复杂而广泛的调控作用,在植物抗病分子育种中具有重要的应用价值。

2.2.2 病虫害

植物防御昆虫的机制有构成型和诱导型。构成型防御应答包括物理屏障和植物储存的异感物质;诱导型防御应答包括生物合成过程和调节基

因表达过程。害虫侵害植株后,会给植物造成组织损伤并激活植物体内相关创伤性信号途径,植物细胞产生组织型和诱导型的抗性化学剂。叶绿素降解物等异化产物积累,产生大量ROS。ROS引起细胞的防御反应,杀伤病原体,参与膜脂过氧化,诱导木质素产生以抵御昆虫。SOD是参与过氧化氢产生的重要酶类。

植物受到侵害后,自身会启动一定防御机制,在这之前SOD活性的提升和表达量的积累需要一定的时间,所以有一个短暂的氧爆发阶段,产生大量ROS。与未感染者相比,根结线虫侵染番茄幼苗导致叶片SOD酶活性明显升高(Bali等2020)。取食植物幼嫩组织的斜纹夜蛾侵害油菜幼苗后,SOD酶活性的变化和超氧根离子的产生是一致的,植物叶片的SOD酶活性都会升高,油菜细胞内酶抗氧化系统做出了迅速反应(Wang等2018)。而外源物质茉莉酸可以进一步上调根结线虫接种期间番茄幼苗SOD酶活性,降低生物胁迫的影响(Bali等2020)。岳文波等(2018)用斜纹夜蛾、二斑叶螨、西花蓟马取食或昆虫针刺穿处理菜豆中部,然后测定叶片及未处理部位SOD酶活性,发现不同昆虫SOD的激活时间和变化程度也不同。由此推断SOD在植物酶抗氧化保护系统中发挥重要作用。

3 展望

目前关于SOD的研究已经逐渐转移到转基因植物,从基因水平更加直观地阐述SOD在植物抵抗逆境胁迫中发挥的作用,转基因植物也因为被赋予了更好的抗逆性值得利用在农业生产中。我们克隆白桦*Cu/Zn-SOD*基因并构建表达载体,进行同源、异源转化,探究不同胁迫条件下基因的差异性表达。实验发现,该基因在植物根、茎、叶、雌花、雄花中均有表达,叶片中表达量最高,推测由于叶片是白桦进行光合作用的主要场所,SOD可以清除光呼吸过程中产生的少量ROS。而盐碱胁迫下*Cu/Zn-SOD*基因高表达,增强白桦抗逆性,对大量ROS做出积极响应。由于气候变化,白桦在生长过程中往往面临一系列逆境胁迫,严重影响白桦的生长。开展转*Cu/Zn-SOD*基因植物在不良条件下表现的研究,为今后利用这些基因做

物种改良有重要的理论和实践意义。此外, 研究人员利用转基因植物的SOD酶活性做为选育抗逆新品种的一项指标。将对SOD的研究运用在蔬果的冷藏保鲜, 品质改良过程中也是近来的热点。利用SOD对农业生产环境如重金属、盐碱土地的改良也有很大的应用前景。随着科研人员的不断探索, 植物SOD的研究将更加广泛, 应用在植物开发与改良等的领域。

参考文献(References)

- Aamir M, Kashyap SP, Zehra A, et al (2019). *Trichoderma erinaceum* bio-priming modulates the WRKYs defense programming in tomato against the *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* (Fol) challenged condition. *Front Plant Sci*, 10: 911
- AbdElgawad H, Zinta G, Hamed BA, et al (2020). Maize roots and shoots show distinct profiles of oxidative stress and antioxidant defense under heavy metal toxicity. *Environ Pollut*, 258: 113705
- Ahmad J, Bashir H, Bagheri R, et al (2017). Drought and salinity induced changes in ecophysiology and proteomic profile of *Parthenium hysterophorus*. *PLOS One*, 12: e0185118
- Anwar A, Yan Y, Liu Y, et al (2018). 5-Aminolevulinic acid improves nutrient uptake and endogenous hormone accumulation, enhancing low-temperature stress tolerance in cucumbers. *Int J Mol Sci*, 19: 3379
- Bali SG, Kaur P, Jamwal VL, et al (2020). Seed priming with jasmonic acid counteracts root knot nematode infection in tomato by modulating the activity and expression of antioxidative enzymes. *Biomolecules*, 10: 98
- Chen J, Zhao X, Liu X, et al (2019). Growth and physiology of two psammophytes to precipitation manipulation in Horqin Sandy Land, Eastern China. *Plants (Basel)*, 8: 244
- Cheng B, Li Z, Liang L, et al (2018). The γ -Aminobutyric Acid (GABA) alleviates salt stress damage during seeds germination of white clover associated with Na^+/K^+ transportation, dehydrins accumulation, and stress-related genes expression in white clover. *Int J Mol Sci*, 19: 2520
- Chugh V, Kaur N, Gupta AK (2011). Evaluation of oxidative stress tolerance in maize (*Zea mays* L.) seedlings in response to drought. *Indian J Biochem Biophys*, 48: 47–53
- Esringu A, Aksakal O, Tabay D, et al (2016). Effects of sodium nitroprusside (SNP) pretreatment on UV-B stress tolerance in lettuce (*Lactuca sativa* L.) seedlings. *Environ Sci Pollut Res Int*, 23: 589–597
- Feng K, Yu J, Cheng Y, et al (2016). The SOD gene family in tomato: Identification, phylogenetic relationships and expression patterns. *Front Plant Sci*, 7: 1279
- Feng X (2016). Genome-wide identification and functional analysis of the superoxide dismutase gene family in *Musa spp* (dissertation). Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University (in Chinese with English abstract) [冯新 (2016). 香蕉SOD基因家族的全基因组鉴定及功能分析(学位论文). 福州: 福建农林大学]
- Feng XM, Zhang YQ (2019). Characteristics of protective enzyme activities and lipid peroxidation in broomcorn millet leaves under soil water stress. *Agr Res Arid Areas*, 37: 200–207 (in Chinese with English abstract) [冯晓敏, 张永清(2019). 水分胁迫下不同耐旱性糜子叶片保护酶活性及膜脂过氧化特性. 干旱地区农业研究, 37: 200–207]
- Fu ZL (2013). Effect of fluoride stress on antioxidant properties of tea (dissertation). Hefei: Anhui Agricultural University (in Chinese with English abstract) [付正来(2013). 氟胁迫对茶树抗氧化特性的影响(学位论文). 合肥: 安徽农业大学]
- Ge HL, Zhang FL (2017). Effects of tetrabromobisphenol a stress on growth and physiological characteristics of soybean seedling. *Bull Environ Contam Toxicol*, 98: 141–146
- Goffi V, Magri A, Botondi R, et al (2020). Response of antioxidant system to postharvest ozone treatment in 'Soreli' kiwifruit. *J Sci Food Agric*, 100: 961–968
- Ji GS (2017). Effects of high concentration of O_3 on antioxidant enzyme activity and gene expression in Ginkgo biloba leaves (dissertation). Shenyang: Liaoning University (in Chinese with English abstract) [纪光思(2017). 高浓度 O_3 对银杏叶片抗氧化酶活性及基因表达的影响(学位论文). 沈阳: 辽宁大学]
- Jin M, Xiao XF, Qin LG, et al (2020). Physiological and morphological responses and tolerance mechanisms of *Isochrysis galbana* to Cr (VI) stress. *Bioresour Technol*, 302: 122860
- Ju YH, Yang M, Kong LG, et al (2015). Overexpression of Cu/Zn-SOD gene from *Chaetomium thermophilum* enhanced resistance of transgenic rice against three major diseases. *Acta Phytopathol Sin*, 45: 297–306 (in Chinese with English abstract) [巨延虎, 杨旻, 孔令广等(2015). 过表达嗜热毛壳菌Cu/Zn-SOD基因提高转基因水稻对3种病害的抗性. 植物病理学报, 45: 297–306]
- Kiranmai K, Lokanadha RG, Pandurangaiah M, et al (2018). A novel WRKY transcription factor, *MuWRKY₃* (*Macrotyloma uniflorum* Lam. Verdc.) enhances drought stress tolerance in transgenic groundnut (*Arachis hypogaea* L.) plants. *Front Plant Sci*, 9: 346
- Kumari R, Singh S, Agrawal SB, et al (2010). Response of ultraviolet-B induced antioxidant defense system in a

- medicinal plant, *Acorus calamus*. Environ Biol J, 31: 907–911
- Lian H, Qin C, Zhang L, et al (2019). Lanthanum nitrate improves phosphorus-use efficiency and tolerance to phosphorus-deficiency stress in *Vigna angularis* seedlings. Protoplasma, 256: 383–392
- Liu W, Yu K, He T, et al (2013). The low temperature induced physiological responses of *Avena nuda* L., a cold-tolerant plant species. ScientificWorldJournal, 2013: 658793
- Long YL, Su JP, Hu JH, et al (2018). The effect of infection of *Cercospora* on defense enzyme activity of different resistant citrus Germplasm. South China Fruits, 47: 6–11, 16 (in Chinese) [龙艳玲, 苏基平, 胡军华等(2018). 柑桔褐斑病菌侵染对不同抗性柑桔种质防御酶活性的影响. 中国南方果树, 47: 6–11, 16]
- Ma SR, Li Y, Shi MY, et al (2020). Effects of salt and alkali stress on physiological characteristics of Mongolian wilow clones. Mol Plant Breed: 1–13 (2020-02-27). <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.s.20200226.2148.012.html> (in Chinese with English abstract) [马书荣, 李韞, 石美玉等(2020). 盐碱胁迫对蒙古柳无性系生理特性的影响. 分子植物育种: 1–13 (2020-02-27). <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.s.20200226.2148.012.html>]
- Ma NL, Che Lah WA, Abd Kadir N, et al (2018). Susceptibility and tolerance of rice crop to salt threat: physiological and metabolic inspections. PLOS One, 13: e0192732
- Mermod M, Takusagawa M, Kurata T, et al (2019). SQUAMOSA promoter-binding protein-like 7 mediates copper deficiency response in the presence of high nitrogen in *Arabidopsis thaliana*. Plant Cell Rep, 38: 835–846
- Qiao G, Cui BW, Wen XP, et al (2017). Physiological and biochemical responses to low phosphorus stress for different masson pine (*Pinus massoniana*) provenances. Seed, 36: 32–36, 41 (in Chinese with English abstract) [乔光, 崔博文, 文晓鹏等(2017). 不同种源马尾松幼苗对低磷胁迫的生理响应. 种子, 36: 32–36, 41]
- Ramani H, Mandavia M, Dave R, et al (2017). Biochemical and physiological constituents and their correlation in wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes under high temperature at different development stages. Int J Plant Physiol Biochem, 9: 1–8
- Rao LS, Xu SS, Huang TS, et al (2018). Analysis of Cu/Zn-SOD gene expression in Chinese fir under different stress. J For Environ, 38: 7–12 (in Chinese with English abstract) [饶丽莎, 许珊珊, 黄田盛等(2018). 不同逆境胁迫下杉木Cu/Zn-SOD基因表达分析. 森林与环境学报, 38: 7–12]
- Shan Z, Luo X, Wei M, et al (2018). Physiological and proteomic analysis on long-term drought resistance of cassava (*Manihot esculenta* Crantz). Sci Rep, 8: 17982
- Sharma A, Thakur S, Kumar V, et al (2017). 24-epibrassinolide stimulates imidacloprid detoxification by modulating the gene expression of *Brassica juncea* L. BMC Plant Biol, 17: 56
- Shi HL, Wu WJ, Gao HY, et al (2018). Effect of UV-C treatment on post-harvest storage quality of *Gynura bicolor*. J Nucl Agr Sci, 32: 1377–1383 (in Chinese with English abstract) [施衡乐, 吴伟杰, 邵海燕等(2018). 短波紫外线处理对紫背天葵采后贮藏品质的影响. 核农学报, 32: 1377–1383]
- Siddiqui MH, Al-Khaishany MY, Al-Qutami MA, et al (2015). Morphological and physiological characterization of different genotypes of faba bean under heat stress. Saudi J Biol Sci, 22: 656–663
- Šiukštė R, Bondzinskaitė S, Kleizaitė V, et al (2019). Response of Tradescantia plants to oxidative stress induced by heavy metal pollution of soils from industrial areas. Environ Sci Pollut Res Int, 26: 44–61
- Tsang EW, Bowler C, Hérouart D, et al (1991). Differential regulation of superoxide dismutases in plants exposed to environmental stress. Plant Cell, 3: 783–792
- Wang P, Duan WJ, Wang YK, et al (2017). Cloning and expression analysis of a cupro-zinc superoxide dismutase gene from wheat photo-thermosensitive genic male sterile line BS366. J Plant Gen Resources, 18: 939–951 (in Chinese with English abstract) [王鹏, 段文静, 王玉昆等(2017). 小麦光温敏雄性不育系BS366铜锌超氧化物歧化酶基因的克隆及表达分析. 植物遗传资源学报, 18: 939–951]
- Wang QL (2012). Physiological changes of four flower plants under formaldehyde stress (dissertation). Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University (in Chinese with English abstract) [王庆玲(2012). 甲醛胁迫下4种花卉植物生理变化的研究(学位论文). 福州: 福建农林大学]
- Wang SF, Ding TB, Xu ML, et al (2018). Bidirectional interactions between beet armyworm and its host in response to different fertilization conditions. PLOS One, 13: e0190502
- Wang W, Zhang X, Deng F, et al (2017). Genome-wide characterization and expression analyses of superoxide dismutase (SOD) genes in *Gossypium hirsutum*. BMC Genomics, 18: 376
- Wang W, Xia MX, Chen J, et al (2016). Gene expression characteristics and regulation mechanisms of superoxide dismutase and its physiological roles in plants under stress. Biochem (Moscow), 81: 465–480
- Wang XB, Zhang HW, Gao YL, et al (2016). Characterization of Cu/Zn-SOD enzyme activities and gene expression in soybean under low nitrogen stress. J Sci Food Agric, 96: 2692–2697

- Wu XL, Zhang Y, Jia QY, et al (2019). Effect of exogenous γ -aminobutyric acid (GABA) on reactive oxygen species metabolism of melon under hypoxia stress. *Northern Hortic*, 13: 53–58 (in Chinese with English abstract) [吴晓蕾, 张颖, 贾邱颖等(2019). 低氧胁迫下 γ -氨基丁酸(GABA)对甜瓜植株活性氧代谢的影响. *北方园艺*, 13: 53–58]
- Wu YB, Ye B (2016). Effects of combined elevated temperature and drought stress on anti-oxidative enzyme activities and reactive oxygen species metabolism of *Broussonetia papyrifera* seedlings. *Acta Ecol Sin*, 36: 403–410 (in Chinese with English abstract) [吴永波, 叶波(2016). 高温干旱复合胁迫对构树幼苗抗氧化酶活性和活性氧代谢的影响. *生态学报*, 36: 403–410]
- Xiong DL, Li J, Xu S, et al (2017). Effects of elevated O_3 concentration on photosynthetic physiological characteristics of *Catalpa ovata*. *J Ecol*, 36: 944–950 (in Chinese with English abstract) [熊冬兰, 李静, 徐胜等(2017). 臭氧胁迫对梓树光合生理特性的影响. *生态学杂志*, 36: 944–950]
- Xu J, Duan X, Yang J, et al (2013). Coupled expression of Cu/Zn-superoxide dismutase and catalase in Cassava improves tolerance against cold and drought stresses. *Plant Signal Behav*, 8: e24525
- Xu ZL, Li DD, Ma YD, et al (2018). Responses of the antioxidant defense system of *Osmanthus fragrans* cv. 'Tian Xiang TaiGe' to drought, heat and the synergistic stress. *Chin Bull Bot*, 53: 72–81 (in Chinese with English abstract) [许馨露, 李丹丹, 马元丹等(2018). 四季桂抗氧化防御系统对干旱、高温及协同胁迫的响应. *植物学报*, 53: 72–81]
- Yan H, Li Q, Park SC, et al (2016). Overexpression of *CuZn-SOD* and *APX* enhance salt stress tolerance in sweet potato. *Plant Physiol Biochem*, 109: 20–27
- Youn HD, Kim EJ, Roe JH, et al (1996). A novel nickel-containing superoxide dismutase from *Streptomyces* spp. *Biochem J*, 318: 889–896
- Yue WB, Zhi JR, Liu L, et al (2018). Effects of pest insect feeding and mechanical damage on the defensive enzyme activities in leaves at different parts of kidney bean plants. *Acta Entomol Sin*, 61: 860–870 (in Chinese with English abstract) [岳文波, 郅军锐, 刘利等(2018). 害虫取食和机械损伤对菜豆不同部位叶片防御酶活性的影响. *昆虫学报*, 61: 860–870]
- Zhang B, Jia D, Gao Z, et al (2016). Physiological responses to low temperature in spring and winter wheat varieties. *J Sci Food Agric*, 96: 1967–1973
- Zhang JL, Li HR, Guo SY, et al (2015). Research advances in higher plant adaptation to salt stress. *Acta Pratacul Sin*, 24: 220–236 (in Chinese with English abstract) [张金林, 李惠茹, 郭姝媛等(2015). 高等植物适应盐逆境研究进展. *草业学报*, 24: 220–236]
- Zhang X, Li Q, Yu HJ, et al (2016). Response of antioxidant enzyme system to nitrogen deficiency in cucumber seedling. *Transac Chin Soc Agric Eng*, 32: 142–147 (in Chinese with English abstract) [张雪, 李强, 余宏军等(2016). 氮胁迫对黄瓜幼苗抗氧化酶系统的影响. *农业工程学报*, 32: 142–147]
- Zhou C, Zhu C, Fu H, et al (2019). Genome-wide investigation of *superoxide dismutase* (*SOD*) gene family and their regulatory miRNAs reveal the involvement in abiotic stress and hormone response in tea plant (*Camellia sinensis*). *PLOS One*, 14: e0223609
- Zhou L, Xu L, Jiang MM, et al (2019). Structural characterization and expression analysis of *SmCSD1* gene in eggplant (*Solanum melongena*). *Russ J Plant Physiol*, 66: 461–468

Progress on superoxide dismutase and plant stress resistance

WEI Jing^{1,2}, XU Chang^{1,2}, LI Kexin^{1,2}, HE Hongjun³, XU Qijiang^{1,2,3,*}

¹Key Laboratory of Saline-alkali Vegetation Ecology Restoration Ministry of Education, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

²College of Life Sciences, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

³Dezhou Academy of Agricultural Sciences, Dezhou, Shandong 253015, China

Abstract: Superoxide dismutase (SOD) is widely found in animals, plants and microorganisms. It is the first line of defense for the plant to remove reactive oxygen species. SOD catalyzes superoxide dismutase reaction, and enhances the tolerance of plants under stress. In this paper, the classification and distribution of SOD, its evolutionary relationship, structural characteristics, gene expression and regulation, as well as its expression in plant stress resistance were reviewed, and the important role of SOD in plant stress defense response was explained.

Key words: plants; reactive oxygen species; stress tolerance; superoxide dismutase

Received 2020-07-03 Accepted 2020-10-15

This work was supported by the Northeast Forestry University Training Program of Research for Undergraduates (201910225499 and 201910225185), the Fundamental Research Funds for the Central Universities (2572014EA03 and 2572020DY15) and Natural Science Foundation of Heilongjiang Province of China (C2018002).

*Corresponding author (qijiangxu@nefu.edu.cn).