

活性氧在植物非生物胁迫响应中功能的研究进展

李格, 孟小庆, 蔡敬, 董婷婷, 李宗芸*, 朱明库*

江苏师范大学生命科学学院, 江苏省系统发育与比较基因组学重点实验室, 江苏徐州221116

摘要: 活性氧(ROS)是植物在响应非生物胁迫过程中不可或缺的组成部分。适量的ROS可通过参与信号转导途径调节植物响应多种胁迫, 而过量的ROS致使植物处于氧化应激状态。植物中每个亚细胞室都含有一套独立的ROS产生和清除途径, 各自的ROS稳态水平及氧化还原状态也在不断发生变化, 表现出各自独特的ROS特征。本文综述了近年来有关ROS在植物非生物胁迫响应过程中功能的研究进展及其在介导快速系统信号转导中的作用, 为深入研究ROS在植物非生物胁迫响应中的功能提供参考。

关键词: 活性氧; 非生物胁迫; 共胁迫; 系统性信号传递

活性氧(reactive oxygen species, ROS)是氧气被部分还原或激活的形式, 是性质极为活泼、氧化能力很强的含氧物的总称, 包括超氧阴离子(O_2^-)、过氧化氢(H_2O_2)、羟自由基($\cdot OH$)和单线态氧(1O_2)等。约2.5亿年前放氧光合生物出现后, ROS就伴随着地球生命有氧代谢成为不可避免的副产物(Mittler等2011)。植物在长期进化过程中不仅获得了保护自身免受ROS毒害的ROS清除系统, 并可使ROS作为信号分子发挥积极作用。逆境条件可能破坏细胞中ROS产生与清除之间的平衡, 导致ROS浓度不断增加, 并对生物膜、蛋白质、DNA和RNA等造成氧化损伤, 进而抑制植物生长和发育, 严重时可导致死亡(Hossain等2015; Jain和Gould 2015; 薛鑫等2013), 所幸ROS清除系统可以缓解此过程的发生。生物体存在两类抗氧化系统, 一类是酶促抗氧化系统, 包括超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、抗坏血酸过氧化物酶(ascorbate peroxidase, APX)与过氧化氢酶(catalase, CAT)等; 另一类是非酶促抗氧化系统, 包括维生素C、维生素E、谷胱甘肽、褪黑素与微量元素铜、锌、硒等。植物细胞中不同的代谢适应也有助于减少ROS的产生, 并通过调控游离金属离子(如 Fe^{2+})水平, 防止Fenton反应生成高毒性 $\cdot OH$ (Choudhury等2017)。此外, 植物主动通过NADPH氧化酶(也称为呼吸爆发氧化酶同系物, respiratory burst oxidase homologs, RBOHs)、超氧化物酶和过氧化物酶在质外体中产生用作信号转导分子的ROS, 并且可能通过其他途径在叶绿体、线粒体、过氧化物酶体等亚细胞室中产生(Asada 2006; Dietz等2016; Suzuki等2011)。ROS持续产生和清除过程发生在细

胞各个区室, 并由ROS基因网络控制(Mittler等2004)。各亚细胞室都会建立并调控其自身的ROS稳态水平, 因此不同亚细胞室中的不同ROS稳态机制可被看作其独特的ROS特征(图1)。

图1显示了在非生物胁迫条件下ROS的两个主要来源——代谢紊乱产生的代谢ROS和参与非生物胁迫响应信号转导的信号ROS (Choudhury等2017)。代谢ROS可以直接改变限速酶的氧化还原状态并调控细胞中的代谢通量, 从而改变不同的代谢反应以响应环境胁迫。此外, 代谢ROS还可通过氧化还原修饰改变关键调节蛋白的功能来影响基因的转录和翻译。信号ROS作为对胁迫感应器应答产生的响应信号, 受质膜上 Ca^{2+} 或磷酸化介导的RBOH激活调节。RBOH作为植物ROS信号转导网络中的关键节点, 可使植物ROS信号与多种信号转导途径相链接(Suzuki等2011)。信号ROS也被认为可直接改变调节蛋白的氧化还原状态, 并调节转录和翻译, 从而激活适应性反应。代谢ROS和信号ROS可以在不同亚细胞室中产生, 并可影响彼此间的ROS水平, 甚至可在不同亚细胞室间移动, 如叶绿体中的代谢ROS和在质外体中的信号ROS(Tian等2016)。

不同亚细胞室具有不同的ROS稳态水平, 形

收稿 2018-02-05 修定 2018-05-25

资助 国家自然科学基金(31700226)、江苏省自然科学基金(BK20160215)、江苏省高校自然科学基金(16KJB210004)、江苏师范大学博士教师科研启动基金(15XLR030)、江苏高校优势学科建设工程(PAPD)和国家现代农业产业技术体系建设专项(CARS-10-B3)。

* 共同通讯作者: 朱明库(mingkuzhu007@126.com)、李宗芸(zongyunli@jsnu.edu.cn)。

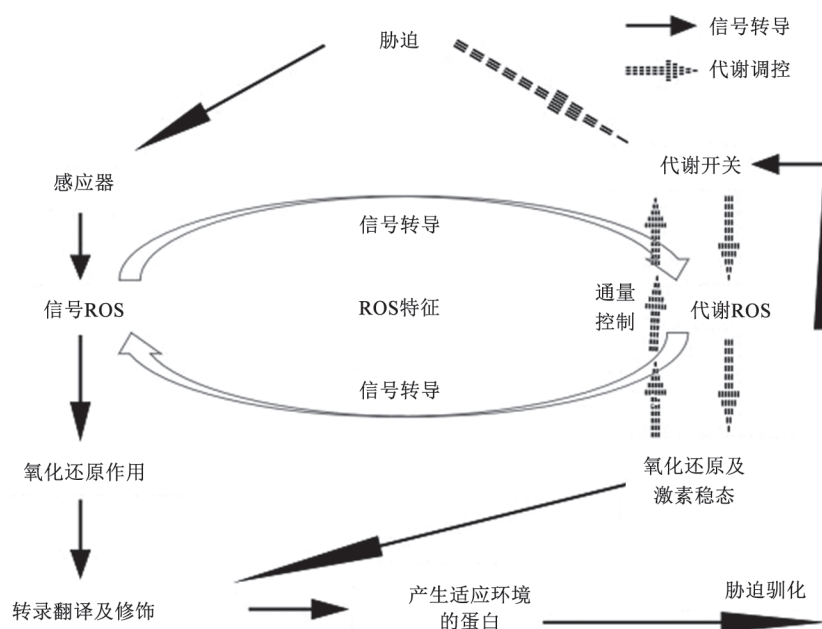


图1 ROS在植物非生物胁迫响应过程中的可能作用

Fig.1 Possible role of ROS in plant responses to abiotic stresses

参照Choudhury等(2017)文献修改。

成了不同组织或细胞在响应不同非生物胁迫时所表现出的总体ROS特征。图2显示了非生物胁迫中产生的ROS与氧化还原信号、氧化胁迫及各亚细胞室之间的相互作用。在质膜上, Ca^{2+} 、磷酸化、激素和NO等对RBOH的调节可在质外体中产生信号ROS, 随后其通过调控水通道蛋白进入细胞质, 并与叶绿体、线粒体和过氧化物酶体中产生的代谢或信号ROS共同改变关键调节蛋白的氧化还原状态, 如其可影响调控基因表达的转录因子(transcription factor, TF)(Noctor和Foyer 2016; Choudhury等2017)。然而, 如果细胞中存在不稳定的 Fe^{2+} , 其可与 H_2O_2 反应生成高毒性的 $\cdot\text{OH}$, 导致氧化应激反应和细胞损伤。Jain和Gould (2015)提出液泡中可能的ROS清除假说, 即液泡中存在发挥抗氧化剂功能的色素(如花青素、甜菜红色素等), 可以直接中和液泡中的 H_2O_2 , 但具体机制尚待深入研究。

1 非生物胁迫中ROS的来源及清除

非生物胁迫下ROS产生部位主要有叶绿体、线粒体、过氧化物酶体、质外体等(Noctor和Foyer 2016; 张梦如等2014)。叶绿体类囊体中的光系统I(photosystem I, PSI)和PSII反应中心是ROS产生的

主要部位, ROS在光合作用中的产生主要受生理和环境因素影响(Asada 2006)。叶绿体中 $^1\text{O}_2$ 的产生也可能会导致核基因表达的重新编程, 进而导致褪绿和细胞程序性死亡, 并且其能够通过类囊体膜相关的两种核编码叶绿体蛋白EXECUTER1(EX1)和EX2诱导产生与生物和非生物胁迫相关的反应(Dietz等2016; Choudhury等2017)。叶绿体中的ROS是由一系列清除ROS的酶促反应和抗氧化剂降解的(Mittler等2004)。在非生物胁迫过程中, 线粒体中ROS的积累由电子从复合体I和III中泄漏产生的 $^1\text{O}_2$ 所致, 其可以通过Mn-SOD转化为 H_2O_2 , 该应激过程可以由线粒体内膜中的交替氧化酶、II型NAD(P)H脱氢酶和解耦联蛋白缓解(Huang等2016; Noctor等2007)。在非生物胁迫过程中, 过氧化物酶体中产生的ROS主要是由增强的光呼吸导致乙醇酸氧化酶产生的 H_2O_2 (Noctor等2007)。光呼吸产生的 H_2O_2 主要由CAT缓解, 缺乏CAT的突变体已经成为研究应激过程中 H_2O_2 信号的重要材料(Kerchev等2016)。

在非生物胁迫响应过程中, 对质外体ROS的产生的主要研究内容是连接 Ca^{2+} 和ROS信号并在质外体中产生超氧阴离子的质膜上的RBOH蛋白

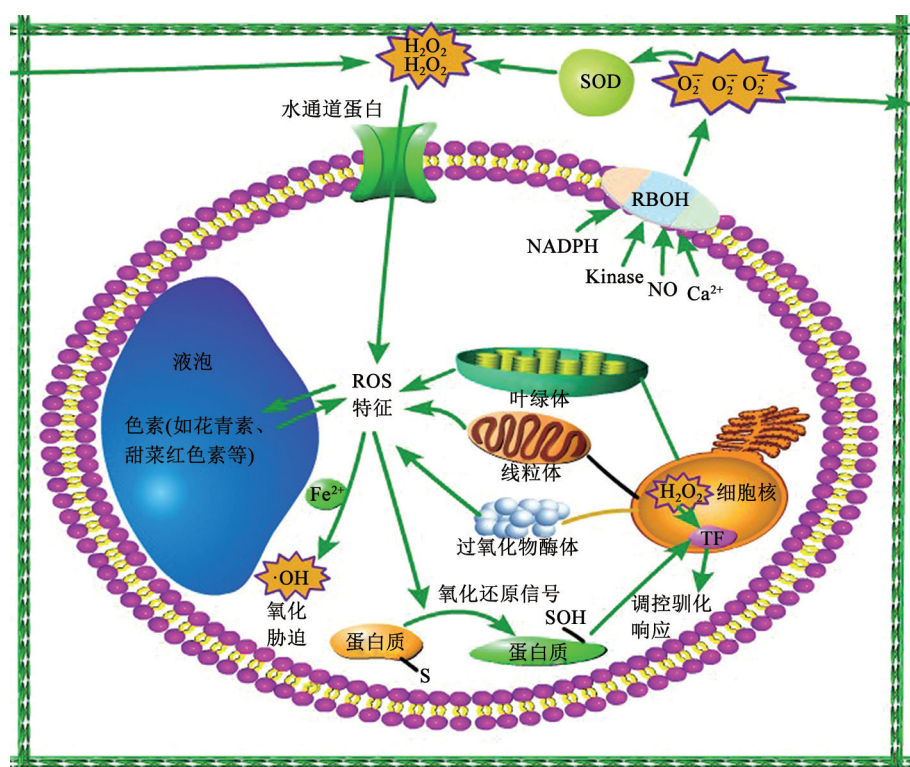


图2 植物细胞中ROS的作用

Fig.2 The roles of ROS in plant cells

参照Choudhury等(2017)、Jain和Gould (2015)文献修改。

(Gilroy等2016)。前面已提到RBOH在信号转导中发挥关键作用, 缺乏RBOHs的突变体(如 $rbohD$ 和 $rbohF$)已经成为研究ROS与非生物胁迫相互作用的重要材料(Suzuki等2011)。非生物胁迫期条件下, 质外体ROS的产生也可以由过氧化物酶和草酸氧化酶介导, 如由前者介导产生的ROS可参与调节根生长和对钾缺乏的响应(Kim等2010), 由后者介导产生的 H_2O_2 对适应干旱胁迫起重要作用(Voithuluru和Sharp 2013)。限制质外体中ROS水平的是CuZn-SOD、APX、细胞壁结合的过氧化物酶和低水平的抗坏血酸等。实际上, 质外体ROS清除机制并没有细胞内ROS清除系统那么有效, 并且质外体允许ROS积累到较高水平, 而这也是系统信号转导和病原体防御所必需的(Choudhury等2017)。

各亚细胞室的ROS稳态水平和氧化还原状态都会随植物遭遇的非生物胁迫类型的不同而发生改变, 因此不同的逆境条件(如干旱、盐、冷热等)都会导致特定的细胞ROS特征和氧化还原稳态, 进而激活针对某种逆境的适应性反应(图2)。ROS激

活适应性反应最初可能通过与不同蛋白质和激素相互作用介导, 包括ROS诱导的蛋白质修饰(磺酰化、羧基化、谷胱甘肽化、S-亚硝基化等)、调控植物代谢、激活转录调控网络等。因此, 研究ROS介导的蛋白质修饰或激素变化对于了解ROS在非生物胁迫过程中如何影响代谢和基因表达具有重要意义(Choudhury等2017; 周文菲等2017)。

2 ROS与应激激素的相互作用

植物激素在植物响应非生物胁迫过程中发挥重要作用, 研究已证实非生物胁迫条件下, 植物激素和ROS之间存在复杂的相互作用, ROS会影响不同植物激素的水平和功能, 如脱落酸(abscisic acid, ABA)、生长素吲哚乙酸(indoleacetic acid, IAA)、油菜素类固醇(brassinosteroids, BRs)、赤霉素(gibberellins, GAs)、水杨酸(salicylic acid, SA)、茉莉酸(jasmonate acid, JA)和信号分子NO等(朱晓琛等2017)(图3)。

应激诱导的ROS可以改变植物中IAA梯度并干扰IAA介导的信号转导, 反过来, IAA也可诱导

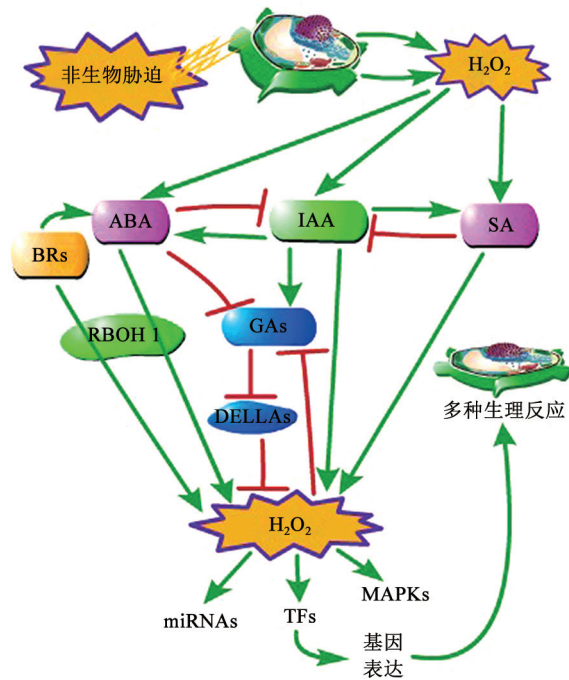


图3 ROS (H_2O_2) 转导网络和植物细胞中不同激素信号之间的相互作用

Fig.3 Interactions between the ROS-transduced network and different hormonal signaling in plant cells
参考Hossain等(2015)和Zhou等(2014)文献修改。

ROS的产生并调节其稳态水平, 这暗示IAA与氧化应激之间存在密切关系(Mittler等2011)。此外, ROS可激活丝裂原活化蛋白激酶(mitogen-activated protein kinase, MAPK)级联途径, 从而抑制依赖IAA的信号转导并激活氧化应激反应。已知MAPK级联途径是位于第二信使和激素下游常见的多功能信号转导组分, 其可与ROS和激素相互作用激活适应性反应, 在植物应对各种胁迫反应中起着核心作用(Raja等2017)。

BRs被称为植物中第六类激素, 与许多生物化学和生理过程相关, 也参与植物应对非生物胁迫的适应性反应。BRs可诱导RBOH转录使质外体 H_2O_2 增加(Hossain等2015)。Zhou等(2014)的研究表明, ABA诱导RBOH的表达和质外体 H_2O_2 的产生与BRs类似, 并发现了BRs通过激活RBOH诱导 H_2O_2 瞬时积累与诱导ABA生物合成之间存在的正反馈机制, 这种机制将长效诱导 H_2O_2 的产生和植物胁迫适应性反应, 同时证明了 H_2O_2 的产生在BRs和ABA诱导植物胁迫耐受性中至关重要。

ABA在植物发育、调节气孔功能和植物响应

非生物胁迫等方面起重要作用(Mittler等2011)。当植物暴露于胁迫条件下时, ABA的生物合成将增加, 并释放其共轭形式或减少其自身的降解, 高浓度ABA可诱导质外体和叶绿体产生 H_2O_2 (Boursiac等2013)。ABA一旦与其受体PYR/PYLs (pyrabactin-resistance protein/PYR-like proteins)复合物结合, 就会抑制蛋白磷酸酶2C (protein phosphatase 2C, PP2C), 并激活蔗糖非酵解型蛋白激酶家族2 (sucrose non-fermenting 1-related protein kinase family 2, SnRK2) 中蛋白激酶OST1, 进而激活质膜RBOH, 通过质外体CuZn-SOD作用产生超氧化物和 H_2O_2 (Mittler和Blumwald 2015)。由RBOH-SOD产生的 H_2O_2 进而导致 Ca^{2+} 通道开放, 并直接或通过CIPK26 (CBL-interacting protein kinase 26)间接地诱导相邻细胞RBOH的活化, 从而导致ROS的进一步生成, 并激活ABA调控的气孔闭合的正反馈调节(Mittler和Blumwald 2015)。

GAs通过控制细胞分裂和伸长来控制生长, 实现参与植物对非生物胁迫的响应。在胁迫时GAs通过负调控DELLA蛋白, 促使ROS猝灭增强(Hossain等2015) (图3)。GAs信号也能通过控制细胞氧化还原稳态来调节胁迫耐受性, 如水匮乏减少了玉米(*Zea mays*)叶片中GAs的含量, 进一步导致DELLAs活性增加而ROS猝灭增强, 促使其存活率相对提高, 但对玉米生长有较大影响, 如植株变得矮小、纤细、脆弱等(Achard等2009; Mittler等2011; Nir等2017)。

NO是最丰富的活性氮, 与许多植物生理过程有关。缺水时ABA诱导NO和ROS的产生, 并形成8-硝基-CGMP诱导气孔闭合(高晓霞等2017)。ROS和NO都参与长距离的信号转导, 即后面的ROS波和S-亚硝基谷胱甘肽(S-nitrosoglutathione, GSNO)的运输, 从而促进植物形成对非生物胁迫的获得性系统适应(Farnese等2016)。综上, ROS可在多方面影响或介导植物适应非生物胁迫, 但一些具体的机制仍需深入研究, 如在胁迫条件下植物产生信号ROS的确切感应器仍不清楚。

3 ROS和共胁迫

共胁迫和系统适应是ROS参与植物非生物胁迫响应研究中的两个新兴领域。虽然共胁迫早已被认为是全球作物减产的主要原因, 但近年才进行分子水平的研究(Cheng等2013)。一般两种或多

种非生物共胁迫对植物的负面影响要大于某种单一胁迫, 如在干旱和热共胁迫下, 植物将做出独特的基因表达反应, 其涉及数百个转录产物且不被某种单一胁迫影响(Rivero等2014; Suzuki等2016)。相反, 一些非生物胁迫(如臭氧)确实可以增强植物对另一种非生物(如干旱)或生物(如细菌感染)胁迫的耐受性(Shinozaki和Yamaguchi-Shinozaki 2007)。从ROS参与胁迫响应的角度看, ROS水平、不同ROS清除酶的表达和不同抗氧化剂水平在响应共胁迫时均显示出独特的模式, 与任何单一胁迫的情况不同。这些适应性特征具体反映在ROS(如 O_2^- 和 H_2O_2 等)的水平、脂质过氧化副产物的含量、清除酶(如SOD和APX等)的表达、抗氧化剂(如抗坏血酸盐、黄酮醇和生物碱等)和渗透保护剂(如脯氨酸等)的积累等方面(Choudhury等2017; Kim等2010)。假设两种或多种不同的胁迫对植物产生了独特的生理抑制效应(Bai等2017; Pandey等2015), 那么, 在共胁迫条件下产生的ROS特征可能也是唯一的(图4-A)。如植物对热和干旱共胁迫的响应: 开放气孔以冷却叶子是植物对热胁迫的典型反应, 同时关闭气孔以避免水分流失则是典型的干旱胁迫反应, 但对热和干旱共胁迫的实际适应表现只能是一种平衡状态(Miller等2010; Zhou等2014)。

目前, ROS对植物适应共胁迫的重要性已引起研究者高度重视, 研究发现由ROS升高所引起的转录产物已成为共胁迫适应机制中的关键组分(Bai等2017)。图4-B是Farnese等(2016)改编的对ROS、NO及其他信号分子参与多种非生物胁迫响应的相互作用示意图, 从图中可以看出, ROS是植物应对非生物胁迫的主要调控者, 且ROS和NO除了与信号转导途径中的组分相互作用之外, 还可通过蛋白质翻译后修饰(金属亚硝基化、酪氨酸硝基化、S-亚硝基化)和氧化翻译后修饰(oxidative post-translational modifications, Ox-PTM)传递信号。图4-B也显示了由抗氧化剂和NO储存(GSNO)导致的ROS降解以及GSNO还原酶和截短的血红蛋白(truncated hemoglobin, THB)的降解。

4 ROS与系统性信号传递

系统性信号传递是植物对逆境环境整体响应的结果, 其将许多信号整合到一系列相应的发育

和生理反应中。伤害、病原体侵袭和土壤中水分及营养物质的分布变化等对植物的刺激一般发生在局部, 但常引发整个植株的反应。这种引起植物系统性响应的信号是通过包括多肽、RNA、离子、代谢物和激素在内的一系列化学调节剂的重新分配来实现的。Choi等(2014)的研究显示植物具有基于 Ca^{2+} 波的快速应激信号系统, 其以高达约 $400 \mu m \cdot s^{-1}$ 的速率在植物体中传递。此外, 有诸多研究发现植物中ROS可在一个与 Ca^{2+} 信号传导甚至电波耦合的过程中介导快速系统信号传递, 以响应非生物胁迫(Gilroy等2016; Miller等2009; Mittler等2011)。

Miller等(2009)认为, 为了更好地适应环境, 植物需要协调所有器官响应非生物胁迫, 这种协调是通过自动传递的ROS波实现的。ROS波即持续产生的ROS定向传递时形成的ROS流, ROS波是由一组首先感知到胁迫的细胞引发, 随后以约 $8.4 cm \cdot min^{-1}$ 的速率传递到整个植物(Miller等2009)。研究者们推测ROS波的可能机制为: 影响局部细胞的非生物胁迫导致 Ca^{2+} 流入细胞质, 形成的 Ca^{2+} 流则直接或间接激活RBOH, 接着在质外体产生ROS并被邻近的细胞感知, 进而触发相邻细胞中的 Ca^{2+} 流, 这又将激活其自身的RBOH, 反应依次循环往复进而形成ROS波(Gilroy等2016; Miller等2009; Mittler和Blumwald 2015; Choudhury等2017)(图5)。这种ROS介导的 Ca^{2+} 通量状态, 加上 Ca^{2+} 驱动的RBOHs激活, 随后在整个植物中从一个细胞自发传递到相邻细胞, 最终形成对非生物胁迫的系统性反应。在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中的研究也发现了由RBOHD介导的ROS波及系统性 Ca^{2+} 波(Choi等2014; Mittler 2017)。此外, ROS波也被证实是诱导针对光或热胁迫的系统适应反应以及非生物胁迫时一些电信号的产生所必需的(Suzuki等2013; Szechyńska-Hebda等2010)。在系统性获得性适应过程中, 类谷氨酸受体通道和NO可能具有整合ROS、 Ca^{2+} 和电波的作用(Gilroy等2016; Mittler和Blumwald 2015)。上述研究指出了ROS波在引发整个植物系统获得性适应反应中的关键作用(图5), 这与Farnese等(2016)的研究结果类似(图4-B), 都说明虽然植物没有神经系统, 但它们确实拥有一个感应网络, 其利用离子通道在特定的细胞类型中移动, 并在植物体内快速传递信息。

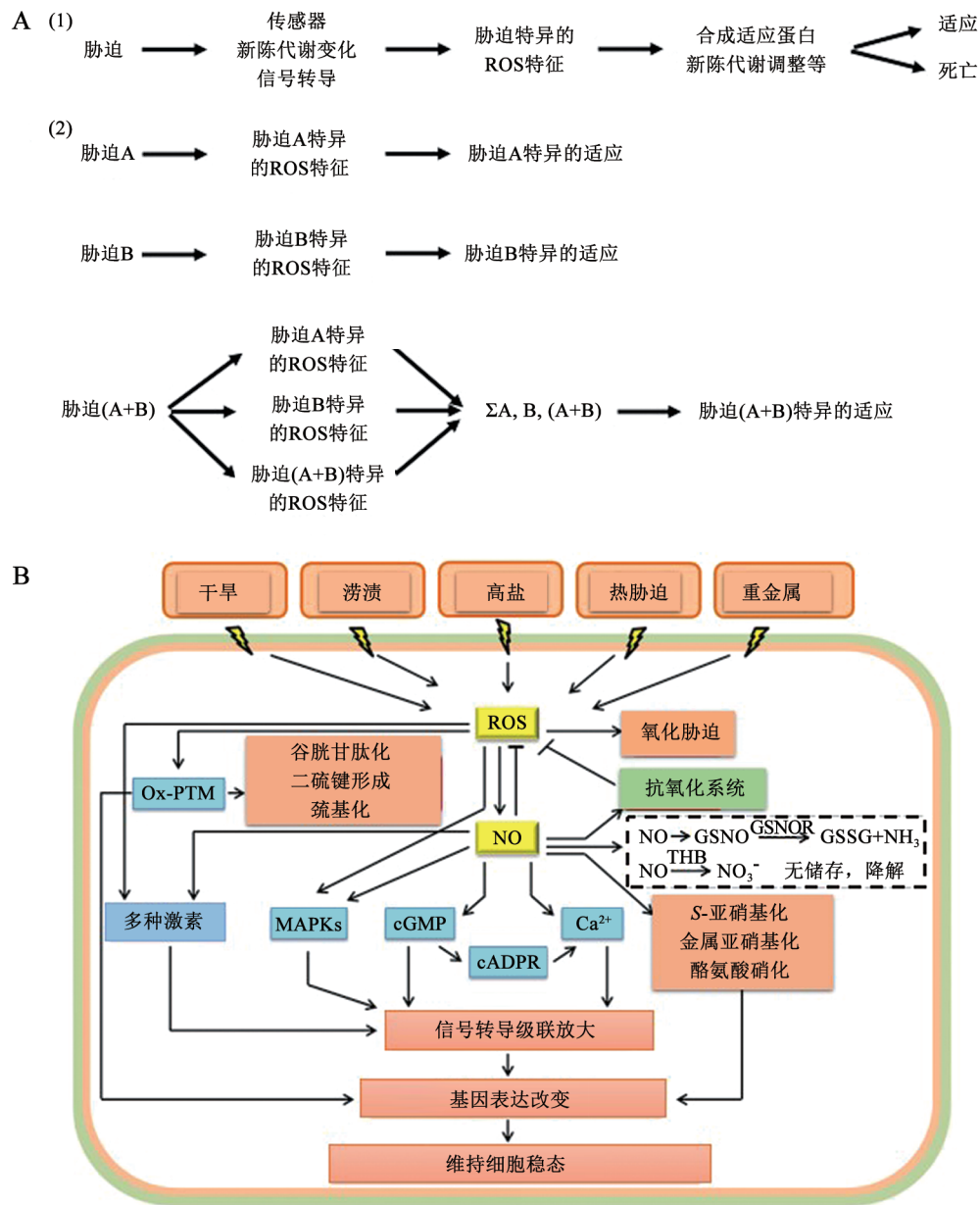


图4 植物适应非生物共胁迫的ROS特征(A)以及ROS、NO和其他信号分子响应非生物胁迫的相互作用(B)

Fig.4 ROS signatures to abiotic stress combination (A) and the interplay among ROS, NO and other signaling molecules in response to abiotic stresses (B) in plants

A: 参照Choudhury等(2017)文献修改。(1)非生物胁迫导致形成ROS特征并介导植物适应或死亡;(2)共胁迫产生了一种特有的不同于任一胁迫的ROS特征。B: 参照Farnese等(2016)文献修改。Ox-PTM: 氧化翻译后修饰; MAPKs: 丝裂原活化蛋白激酶; cGMP: 环鸟苷单磷酸; cADPR: 环腺苷二磷酸核糖; THB: 截短的血红蛋白。→和⊥分别表示激活和抑制。

5 ROS在植物中的生物学功能

植物生命活动中不可避免地要产生ROS。一方面, ROS的产生和清除之间的失衡将导致氧化胁迫, 因此过量的ROS对植物是有害的; 另一方面, 一些ROS可作为信号分子起作用, 响应各种胁迫并

激活信号转导过程(Tripathy和Oelmüller 2012)(图4-B), 因此, 适量的ROS对植物又是有益的。例如, 在植物细胞中, ROS产生水平的改变可将氧化还原信号从细胞器传递到细胞质和细胞核中(Baniulis等2013); 叶绿体中ROS的产生可以转移光合机构中的电子, 从而防止超过光合电子传递所需的光

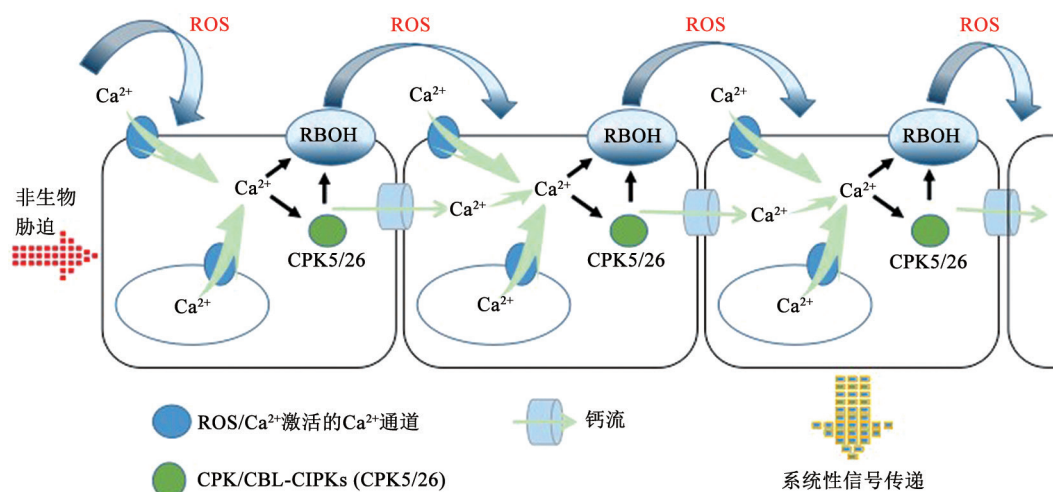


图5 ROS波形成及传递的可能机制

Fig.5 Possible mechanism of ROS wave formation and propagation

参照Mittler和Blumwald (2015)、Choudhury等(2017)文献修改。CPK5/26: CPK/CBL-CIPKs, Ca^{2+} -dependent protein kinases, Ca^{2+} 依赖的蛋白激酶。

能导致光抑制或光破坏; 还有研究表明, 一些生长在盐碱地植物的 Na^+ 稳态是由ROS调节木质部中钠浓度所赋予的(Jiang等2012); 而且我们的研究也发现, 超表达*STE1* (*SALT TOLERANCE ENHANCER 1*)基因的番茄(*Solanum lycopersicum*)正是通过增强清除ROS的能力, 从而增强转基因植株的耐盐性(待发表)。总的来说, 在非生物胁迫过程中ROS最有益的作用应该是在信号转导过程中激活胁迫适应性反应(图1~5)。Hossain等(2015)认为, ROS的应用是使植物为防御非生物胁迫做好准备, Mittler等(2004)和Suzuki等(2013)还发现ROS的产生或清除受损的突变体对非生物胁迫更加敏感, 并且不能在非生物胁迫期间介导系统性信号传递。

综上, 过低或过高的ROS水平都会损害植物的生长和发育, 而将ROS水平维持在适当的范围内则会促进植物健康生长。因此, 只要细胞能够有效清除ROS, 那么, ROS在非生物胁迫条件下对植物是有益的, 使植物能够调整其新陈代谢并建立适应性反应。

6 问题和展望

ROS是植物逆境及分子生物学的热点之一, 本文重点阐述了ROS的产生及其在植物非生物胁迫响应中的生物学功能, 但仍有许多问题尚待进一步阐释。例如, ROS在植物胁迫中的感应器是

什么? Zhu (2016)对植物非生物胁迫的感应器虽有所总结, 如感应高渗胁迫的OSCA1 (reduced hyperosmolality-induced calcium increase 1)和感应冷胁迫的COLD1, 但都只是猜测, 并未有实验证实。另外, 在共胁迫中ROS具体是如何代谢的? 能否在机体中实现ROS波可视化以及ROS波传递速率的测定技术等都是对未来ROS研究技术的挑战。此外, ROS波参与形成的整体信号系统是否是在植物的微管物质运输基础上完成的? Peiter (2016)的评论中强调了研究者将 Ca^{2+} 波与ROS波两种快速系统性信号传递机制紧密联系起来, 其对植物防御和适应胁迫的重要性日益显现。总之, 对植物ROS在响应非生物胁迫方面的研究还有很多需要进一步深入探索。

参考文献(References)

- Achard P, Gusti A, Cheminant S, et al (2009). Gibberellin signaling controls cell proliferation rate in *Arabidopsis*. *Curr Biol*, 19 (14): 1188–1193
- Asada K (2006). Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions. *Plant Physiol*, 141 (2): 391–396
- Bai Y, Kissoudis C, Yan Z, et al (2018). Plant behaviour under combined stress: tomato responses to combined salinity and pathogen stress. *Plant J*, 93 (4): 781–793
- Baniulis D, Hasan SS, Stoffleth JT, et al (2013). Mechanism of enhanced superoxide production in the cytochrome b_6/f

- complex of oxygenic photosynthesis. *Biochemistry*, 52 (50): 8975–8983
- Boursiac Y, L eran S, Corratg e-Faillie C, et al (2013). ABA transport and transporters. *Trends Plant Sci*, 18 (6): 325–333
- Cheng YJ, Kim MD, Deng XP, et al (2013). Enhanced salt stress tolerance in transgenic potato plants expressing *IbMYB1*, a sweet potato transcription factor. *J Microbiol Biotechnol*, 23 (12): 1737–1746
- Choi W-G, Toyota M, Kim S-H, et al (2014). Salt stress-induced Ca^{2+} waves are associated with rapid, long-distance root-to-shoot signaling in plants. *Proc Natl Acad Sci USA*, 111 (17): 6497–6502
- Choudhury FK, Rivero RM, Blumwald E, et al (2017). Reactive oxygen species, abiotic stress and stress combination. *Plant J*, 90 (5): 856–867
- Dietz K-J, Turkan I, Krieger-Liszkay A (2016). Redox- and reactive oxygen species-dependent signaling into and out of the photosynthesizing chloroplast. *Plant Physiol*, 171 (3): 1541–1550
- Farnese FS, Menezes-Silva PE, Gusman GS, et al (2016). When bad guys become good ones: the key role of reactive oxygen species and nitric oxide in the plant responses to abiotic stress. *Front Plant Sci*, 7: 471
- Gao XX, Yin JM, Lu YC, et al (2017). Study on physiological regulation mechanism of endogenous nitric oxide and apoplastic reactive oxygen species in wheat seedlings. *J Plant Physiol*, 53 (4): 695–704 (in Chinese with English abstract) [高晓霞, 殷金梅, 陆昱成等(2017). 小麦幼苗内源一氧化氮与胞间活性氧生理调控机制的研究. *植物生理学报*, 53 (4): 695–704]
- Gilroy S, Bialasek M, Suzuki N, et al (2016). ROS, calcium, and electric signals: key mediators of rapid systemic signaling in plants. *Plant Physiol*, 171 (3): 1606–1615
- Hossain MA, Bhattacharjee S, Armin S-M, et al (2015). Hydrogen peroxide priming modulates abiotic oxidative stress tolerance: insights from ROS detoxification and scavenging. *Front Plant Sci*, 6: 420
- Huang S, Van Aken O, Schwarzl ander M, et al (2016). The roles of mitochondrial reactive oxygen species in cellular signaling and stress response in plants. *Plant Physiol*, 171 (3): 1551–1559
- Jain G, Gould KS (2015). Are betalain pigments the functional homologues of anthocyanins in plants? *Environ Exp Bot*, 119: 48–53
- Jiang C, Belfield EJ, Mithani A, et al (2012). ROS-mediated vascular homeostatic control of root-to-shoot soil Na delivery in *Arabidopsis*. *EMBO J*, 31 (22): 4359–4370
- Kerchev P, Waszczak C, Lewandowska A, et al (2016). Lack of *GLYCOLATE OXIDASE1*, but not *GLYCOLATE OXIDASE2*, attenuates the photorespiratory phenotype of *CATALASE2*-deficient *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 171 (3): 1704–1719
- Kim MJ, Ciani S, Schachtman DP (2010). A peroxidase contributes to ROS production during *Arabidopsis* root response to potassium deficiency. *Mol Plant*, 3 (2): 420–427
- Miller G, Schlauch K, Tam R, et al (2009). The plant NADPH oxidase RBOHD mediates rapid systemic signaling in response to diverse stimuli. *Sci Signal*, 2 (84): ra45
- Miller GAD, Suzuki N, Ciftci-Yilmaz S, et al (2010). Reactive oxygen species homeostasis and signalling during drought and salinity stresses. *Plant Cell Environ*, 33 (4): 453–467
- Mittler R (2017). ROS are good. *Trends Plant Sci*, 22 (1): 11–19
- Mittler R, Blumwald E (2015). The roles of ROS and ABA in systemic acquired acclimation. *Plant Cell*, 27 (1): 64–70
- Mittler R, Vanderauwera S, Gollery M, et al (2004). Reactive oxygen gene network of plants. *Trends Plant Sci*, 9 (10): 490–498
- Mittler R, Vanderauwera S, Suzuki N, et al (2011). ROS signaling: the new wave? *Trends Plant Sci*, 16 (6): 300–309
- Nir I, Shohat H, Panizel I, et al (2017). The tomato DELLA protein PROCERA acts in guard cells to promote stomatal closure. *Plant Cell*, 29 (12): 3186–3197
- Noctor G, De Paepe R, Foyer CH (2007). Mitochondrial redox biology and homeostasis in plants. *Trends Plant Sci*, 12 (3): 125–134
- Noctor G, Foyer CH (2016). Intracellular redox compartmentation and ROS-related communication in regulation and signaling. *Plant Physiol*, 171 (3): 1581–1592
- Pandey P, Ramegowda V, Senthil-Kumar M (2015). Shared and unique responses of plants to multiple individual stresses and stress combinations: physiological and molecular mechanisms. *Front Plant Sci*, 6: 723
- Peiter E (2016). The ever-closer union of signals: propagating waves of calcium and ROS are inextricably linked. *Plant Physiol*, 172 (1): 3–4
- Raja V, Majeed U, Kang H, et al (2017). Abiotic stress: interplay between ROS, hormones and MAPKs. *Environ Exp Bot*, 137: 142–157
- Rivero RM, Mestre TC, Mittler RON, et al (2014). The combined effect of salinity and heat reveals a specific physiological, biochemical and molecular response in tomato plants. *Plant Cell Environ*, 37 (5): 1059–1073
- Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K (2007). Gene networks involved in drought stress response and tolerance. *J Exp Bot*, 58 (2): 221–227
- Suzuki N, Bassil E, Hamilton JS, et al (2016). ABA is required for plant acclimation to a combination of salt and heat stress. *PLoS ONE*, 11 (1): e0147625
- Suzuki N, Miller G, Morales J, et al (2011). Respiratory burst oxidases: the engines of ROS signaling. *Curr Opin Plant Biol*, 14 (6): 691–699

- Suzuki N, Miller G, Salazar C, et al (2013). Temporal-spatial interaction between reactive oxygen species and abscisic acid regulates rapid systemic acclimation in plants. *Plant Cell*, 25 (9): 3553–3569
- Szechyńska-Hebda M, Kruk J, Górecka M, et al (2010). Evidence for light wavelength-specific photoelectrophysiological signaling and memory of excess light episodes in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 22 (7): 2201–2218
- Tian S, Wang X, Li P, et al (2016). Plant aquaporin AtPIP1;4 links apoplastic H₂O₂ induction to disease immunity pathways. *Plant Physiol*, 171 (3): 1635–1650
- Tripathy BC, Oelmüller R (2012). Reactive oxygen species generation and signaling in plants. *Plant Signal Behav*, 7 (12): 1621–1633
- Voothuluru P, Sharp RE (2013). Apoplastic hydrogen peroxide in the growth zone of the maize primary root under water stress. I. Increased levels are specific to the apical region of growth maintenance. *J Exp Bot*, 64 (5): 1223–1233
- Xue X, Zhang Q, Wu JX (2013). Research of reactive oxygen species in plants and its application on stress tolerance. *Biotechnol Bull*, (10): 6–11 (in Chinese with English abstract) [薛鑫, 张芊, 吴金霞(2013). 植物体内活性氧的研究及其在植物抗逆方面的应用. *生物技术通报*, (10): 6–11]
- Zhang MR, Yang YM, Cheng YX, et al (2014). Generation of reactive oxygen species and their functions and deleterious effects in plants. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 34 (9): 1916–1926 (in Chinese with English abstract) [张梦如, 杨玉梅, 成蕴秀等(2014). 植物活性氧的产生及其作用和危害. *西北植物学报*, 34 (9): 1916–1926]
- Zhou J, Wang J, Li X, et al (2014). H₂O₂ mediates the crosstalk of brassinosteroid and abscisic acid in tomato responses to heat and oxidative stresses. *J Exp Bot*, 65 (15): 4371–4383
- Zhou WF, Bai J, Gong CM (2017). Research progress on the oxidative modification of plant proteins mediated by reactive oxygen species. *Biotechnol Bull*, 33 (4): 8–18 (in Chinese with English abstract) [周文菲, 白娟, 龚春梅(2017). 活性氧介导的植物蛋白质氧化修饰研究进展. *生物技术通报*, 33 (4): 8–18]
- Zhu JK (2016). Abiotic stress signaling and responses in plants. *Cell*, 167 (2): 313–324
- Zhu XC, Zhang HM, Nan WB (2017). Research progress on regulation of ABA in plant root development. *J Plant Physiol*, 53 (7): 1123–1130 (in Chinese with English abstract) [朱晓琛, 张汉马, 南文斌(2017). 脱落酸调控植物根系生长发育的研究进展. *植物生理学报*, 53 (7): 1123–1130]

Advances in the function of reactive oxygen species in plant responses to abiotic stresses

LI Ge, MENG Xiao-Qing, CAI Jing, DONG Ting-Ting, LI Zong-Yun*, ZHU Ming-Ku*

School of Life Sciences, Jiangsu Normal University, Jiangsu Key Laboratory of Phylogenomics & Comparative Genomics, Xuzhou, Jiangsu 221116, China

Abstract: Reactive oxygen species (ROS) are an integral part of plant responses to abiotic stresses. Appropriate ROS may participate in signal transduction pathways regulating plant responses to various stresses, but excessive ROS can expose plants to oxidative stress. Each subcellular compartment of plants contains a set of its own ROS-producing and -scavenging pathways, and their ROS steady-state levels and redox status are constantly changing, as these each unique ROS signature emerge. To provide a reference for further study on the roles of ROS in plant responses to abiotic stresses, recent advances in the functions of ROS in plant responses to abiotic stresses and mediating rapid systemic signal transduction during abiotic stresses are reviewed.

Key words: reactive oxygen species; abiotic stress; stress combinations; systemic signaling

Received 2018-02-05 Accepted 2018-05-25

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31700226), Natural Science Foundation of Jiangsu Province (BK20160215), Natural Science Fund for Colleges and Universities of Jiangsu Province (16KJB210004), Scientific Research Fund of Jiangsu Normal University (15XLR030), Priority Academic Program Development of Jiangsu Higher Education Institutions (PAPD), and National Modern Agricultural Industry Technical System Construction Project (CARS-10-B3).

*Co-corresponding authors: Zhu MK (mingkuzhu007@126.com), Li ZY (zongyunli@jsnu.edu.cn).