

过氧化氢酶在植物生长发育和胁迫响应中的功能研究进展

刘 聪, 邓宇宏, 刘选明*, 林建中*

(湖南大学 生物学院 植物功能基因组学与发育调控湖南省重点实验室 国家耐盐碱水稻技术创新中心, 中国湖南长沙 410082)

摘要: 过氧化氢酶(catalase, CAT)作为过氧化氢(hydrogen peroxide, H₂O₂)的清除酶在植物生长发育和胁迫响应中扮演着十分重要的角色。CAT 的功能受到严格调控,其在正常条件下维持适当浓度的 H₂O₂ 作为信号分子以保证植物的生长发育;在胁迫下保持 H₂O₂ 稳态以增强植物耐逆性。本文对近年来 CAT 在植物生长发育和胁迫响应中的功能研究进展予以综述,特别是翻译后修饰和亚细胞定位对 CAT 功能的调控,并对植物 CAT 的调控机理研究进行了展望。

关键词: 过氧化氢酶(CAT); 胁迫; 生长发育; 调控机制; 植物

中图分类号: Q946.5

文献标志码: A

文章编号: 1007-7847(2023)02-0128-11

Research Advances in the Function of Catalase in Plant Growth, Development and Stress Response

LIU Cong, DENG Yuhong, LIU Xuanming*, LIN Jianzhong*

(College of Biology, Hunan Province Key Laboratory of Plant Functional Genomics and Developmental Regulation, National Center of Technology Innovation for Saline-Alkali Tolerant Rice, Hunan University, Changsha 410082, Hunan, China)

Abstract: Catalase (CAT) is a hydrogen peroxide (H₂O₂) scavenging enzyme and plays a central role in plant growth, development and stress response. Its function is strictly regulated to keep an appropriate concentration of H₂O₂ as a signal molecule under normal conditions to ensure plant growth and development, and to maintain H₂O₂ homeostasis under stress conditions to enhance plant stress tolerance. This review summarized the recent research progress of CAT in plant growth, development and stress response, especially the regulation of CAT function by post-translational modification and subcellular localization. It also made suggestions for future research on the regulatory mechanism of CAT in plants.

Key words: catalase (CAT); stress; growth and development; regulatory mechanism; plant

(*Life Science Research*, 2023, 27(2): 128-138)

活性氧(reactive oxygen species, ROS)在植物生长发育和胁迫响应中扮演着十分重要的角色,研究其产生和清除机制有着十分重要的意义。ROS 主要包括超氧阴离子(O₂⁻)、过氧化氢(hydrogen peroxide, H₂O₂)、羟基自由基(·OH)和单线态氧(¹O₂)

等^[1]。其中, H₂O₂ 是最稳定的存在形式,也是植物体内重要的信号分子,因此维持体内 H₂O₂ 稳态具有十分重要的意义^[2]。过氧化氢酶(catalase, CAT)是发现最早也是目前研究最透彻的 H₂O₂ 清除酶之一,其功能和相关调控机制仍是当下植物研究

收稿日期: 2023-01-01; 修回日期: 2023-03-07; 网络首发日期: 2023-04-10

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31871595); 湖南省自然科学基金资助项目(2020JJ4004); 国家耐盐碱水稻技术创新中心项目(2022PT1005); 杂交水稻国家重点实验室(湖南杂交水稻研究中心)开放课题(2019KF02); 海南省崖州湾种子实验室揭榜挂帅项目(B21HJ0108)

作者简介: 刘聪(1991—), 男, 河南郑州人, 博士; 刘聪和邓宇宏对本文的贡献相同, 为本文共同第一作者; * 通信作者: 林建中(1975—), 男, 湖南会同, 博士, 湖南大学副教授, 主要从事植物生理与分子生物学研究, Tel: 0731-85227502, E-mail: jianzhlin@hnu.edu.cn; 刘选明(1963—), 男, 湖南邵阳人, 博士, 湖南大学教授, 主要从事植物功能基因组学研究, Tel: 0731-88821721, E-mail: xmL05@hnu.edu.cn。

领域的热门话题。本文围绕 CAT 功能及其调控机制,对近年来关于 CAT 的研究进展进行了综述和展望。

1 植物 H₂O₂ 稳态与 CAT

H₂O₂ 是 ROS 的最稳定存在形式。尽管其化学活跃程度比其他 ROS 低,但依然可以直接将蛋白质氧化,从而影响蛋白质的功能,尤其是可以在亚铁、亚铜等芬顿还原剂的作用下转化为更具有威胁的羟基自由基^[2]。早期的研究认为 H₂O₂ 是一种有害成分,因此生物需要多种多样的 H₂O₂ 清除过程来消除氧化威胁。但是,后来的研究发现, H₂O₂ 也是一种重要的信号分子,广泛参与植物的生长发育和胁迫响应^[3]。尤其是位于细胞膜上的还原型烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸(reduced nicotinamide adenine dinucleotide phosphate, NADPH)氧化酶信号通路的发现^[4],改变了人们对 H₂O₂ 作用的认识,认为 H₂O₂ 的积累需要严格的调控而不是一味的消除。植物体内 H₂O₂ 的产生和清除过程受到严格的调控,其产生主要有如下途径(图 1): 1) 线粒体、叶绿体中电子传递链产生的 ROS 经超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)作用后产生 H₂O₂^[5-6]; 2) 脂质体中脂肪酸氧化产生的乙酰辅酶 A 在过氧化物酶体中氧化产生 H₂O₂^[7]; 3) 细胞膜上的 NADPH 氧化酶呼吸爆发氧化酶同源物(respiratory burst oxidase homolog, RBOH)感受到外界刺激后激活并产生较活跃的 ROS, ROS 经歧化作用产生 H₂O₂^[8]; 4) 过氧化物酶体中光呼吸产生的乙醇酸在乙醇酸氧化酶(glycolate oxidase, GLO)的作用下产生 H₂O₂^[9]。其中,细胞膜上 H₂O₂ 的产生主要由 RBOH 完成,并且 RBOH 的活性受到多种蛋白质激酶和钙离子的调控。为了维持体内 H₂O₂ 的稳态,植物进化出了感知和清除 H₂O₂ 的系统,特别是植物中 H₂O₂ 受体蛋白激酶 HPCA1 (H₂O₂-induced Ca²⁺ increases 1)的鉴定,让人们在植物生长发育和胁迫响应中所扮演角色的认知更加清楚。植物中可以清除 H₂O₂ 的酶主要有: CAT、抗坏血酸过氧化物酶(ascorbate peroxidase, APX)、过氧化物酶(peroxidase, PRX)、谷胱甘肽过氧化物酶(glutathione peroxidase, GPX)、硫氧还蛋白(thioredoxin, TRX)、谷胱甘肽转移酶(glutathione S-transferase, GST)等^[10]。与其他 H₂O₂ 清除酶不同, CAT 不需要任何还原剂就可以分解 H₂O₂。此外,虽然 CAT 对 H₂O₂ 的亲和力低,但是其清除 H₂O₂ 的速

度是其他酶的几百倍^[11-12]。这些特性使 CAT 在 H₂O₂ 信号通路研究中备受关注。

CAT 最早由勒夫发现并命名^[13]。不像其他过氧化物酶, CAT 可以直接催化 H₂O₂ 发生歧化反应,将其降解为无害的水和氧气,并且这一过程不需要还原剂的参与^[14-15]。植物体内通常含有多种依赖不同辅助因子的过氧化物酶家族,这些家族往往包含多个成员,其中 CAT 家族通常只由 3 个成员组成,部分植物含有的 CAT 成员超过 3 个^[16]。为了便于研究和区分植物中的不同 CAT 家族成员,研究人员对 CAT 家族进行了分类命名,但命名方式在不同物种间存在差异,例如:在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中研究人员采用了与 C4 植物玉米(*Zea mays*)一样的从 1 至 3 的命名方式,而在水稻(*Oryza sativa*)中却采用了从 A 至 C 的命名方式^[1]。此外, Willekens 等^[17]根据烟草(*Nicotiana tabacum*)中 CAT 的功能对其进行了分类:在光合作用组织中高表达的 CAT 被命名为 Class I;在维管组织中高表达的 CAT 被命名为 Class II;在种子和生殖组织中表达的 CAT 被命名为 Class III。尽管不同植物中的同一类型 CAT 的功能存在着一些差异,但是其功能基本保守。

2 CAT 的酶促动力学特征及生理功能

2.1 CAT 的酶促动力学特征

CAT 按功能又可以分为单功能 CAT 和双功能 CAT。低等生物中主要是双功能的 CAT,它们像植物中的 APX 一样既可以催化 H₂O₂ 降解,也可以催化小分子有机过氧化物的分解。高等生物中主要为单功能的 CAT,它们一般催化 H₂O₂ 降解。深入研究表明,单功能的 CAT 也可以催化 H₂O₂ 依赖的小分子有机过氧化物的分解^[18]。植物中一般是单功能的 CAT,它们对抑制剂 3-氨基-1,2,4-三唑(3-amino-1,2,4-triazole, 3-AT)十分敏感^[1]。针对牛(*Bos taurus*)、青霉菌(*Penicillium*)、微球菌(*Micrococcus Cohn*)和大肠杆菌(*Escherichia coli*)的 CAT 晶体结构解析显示, CAT 单体结合一个血红素并组装成四聚体结构行使功能,其还含有 NADPH 的结合位点^[19]。CAT 催化 H₂O₂ 降解依赖于其结合的血红素,在低 H₂O₂ 浓度下, NADPH 的结合会抑制低活性 CAT 混合物的出现,从而维持合适的 H₂O₂ 清除能力^[20]。但植物 CAT 不含 NADPH 结合位点,其在低 H₂O₂ 浓度下抵抗失活的机制有待进一步探索。植物 CAT 单体的分子质量通常在 55~

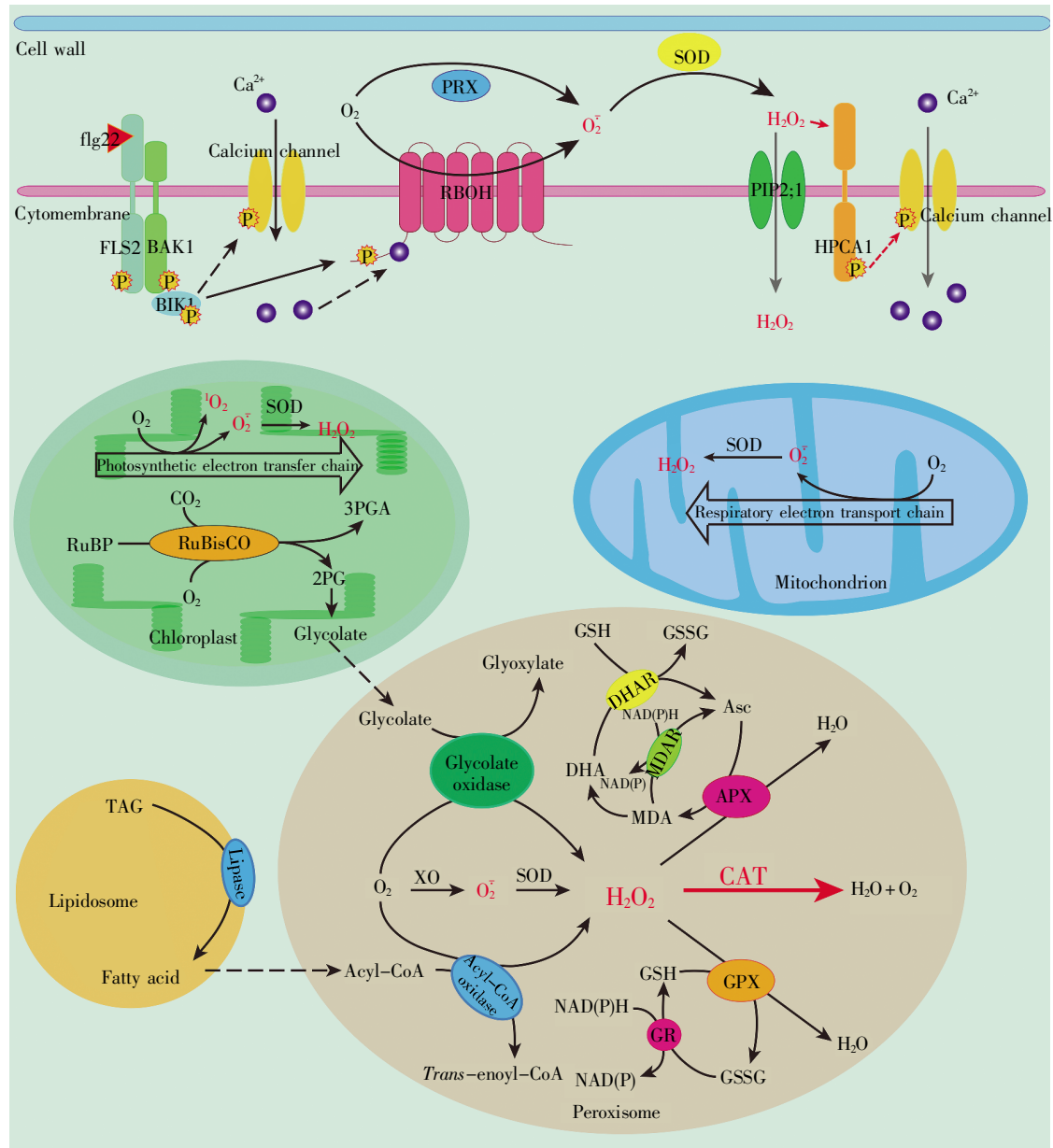


图1 植物细胞内 H_2O_2 的产生和清除过程

图片简要总结了植物细胞内主要的 H_2O_2 产生和清除的场所及过程。flg22: 鞭毛蛋白 22; FLS2: 鞭毛蛋白受体 2; BAK1: BRI1 相关类受体蛋白激酶 1; BIK1: 灰霉菌诱导蛋白激酶 1; RBOH: 呼吸爆发氧化酶同源物; SOD: 超氧化物歧化酶; HPCA1: H_2O_2 受体蛋白激酶; PIP2;1: 质膜内在蛋白; RuBP: 1,5-二磷酸核酮糖; RuBisCO: 1,5-二磷酸核酮糖羧化酶; 3PGA: 3-磷酸甘油酸; 2PG: 2-磷酸甘油酸; GSH: 还原型谷胱甘肽; GSSG: 氧化型谷胱甘肽; DHAR: 脱氢抗坏血酸还原酶; DHA: 脱氢抗坏血酸; MDA: 单脱氢抗坏血酸; MDAR: 单脱氢抗坏血酸还原酶; Asc: 抗坏血酸; APX: 抗坏血酸过氧化酶; XO: 黄嘌呤氧化酶; CAT: 过氧化氢酶; TAG: 甘油三酯; GR: 谷胱甘肽还原酶; GPX: 谷胱甘肽过氧化物酶; PRX: 过氧化物酶; NAD(P): 烟酰胺腺嘌呤二核苷酸(磷酸); NAD(P)H: 还原型烟酰胺腺嘌呤二核苷酸(磷酸)。

Fig.1 Production and scavenging of H_2O_2 in plant cells

The main subcellular sites and processes for H_2O_2 production and scavenging in plant cells are briefly summarized in this figure. flg22: Flagellin 22; FLS2: Flagellin-sensitive 2; BAK1: BRI1-associated receptor kinase 1; BIK1: Botrytis-induced kinase 1; RBOH: Respiratory burst oxidase homolog; SOD: Superoxide dismutase; HPCA1: H_2O_2 -induced Ca^{2+} increases 1; PIP2;1: Plasma membrane intrinsic protein 2;1; RuBP: Ribulose-1,5-bisphosphate; RuBisCO: Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase; 3PGA: 3-Phosphoglycerate; 2PG: 2-Phosphoglycolate; GSH: Glutathione; GSSG: Glutathione disulphide; DHAR: Dehydroascorbate reductase; DHA: Dehydroascorbate; MDA: Monodehydroascorbate; MDAR: Monodehydroascorbate reductase; Asc: Ascorbate; APX: Ascorbate peroxidase; XO: Xanthine oxidase; CAT: Catalase; TAG: Triacylglyceride; GR: Glutathione reductase; GPX: Glutathione peroxidase; PRX: Peroxidase; NAD(P): Nicotinamide adenine dinucleotide phosphate; NAD(P)H: Reduced nicotinamide adenine dinucleotide phosphate.

70 kD。研究者通过非变性胶分离发现,植物 CAT 的分子质量在 220~240 kD,说明植物 CAT 也是以四聚体的形式发挥功能^[1, 21];单体 CAT 几乎没有活性,而组装成四聚体后其活性大幅度提高^[12]。CAT 对 H₂O₂ 的 K_m 值在 40~600 mmol/L,而其他过氧化物酶对 H₂O₂ 的 K_m 值远小于 100 mmol/L,表明 CAT 对 H₂O₂ 的亲合力远低于其他过氧化物酶(如 APX、PRX 等),然而 CAT 的活性是其他 H₂O₂ 清除酶的几百倍^[1, 3, 12, 18, 22-24],表明 CAT 能够高效地消除 H₂O₂,在维持 H₂O₂ 稳态中起着重要作用。

2.2 CAT 参与光呼吸

光合作用进程中的电子传递链和光呼吸进程中的乙醇酸氧化都可以产生大量的 H₂O₂^[25]。其中,光呼吸进程中的乙醇酸氧化主要发生在过氧化物酶体,能产生大量的 H₂O₂,而 CAT 在光呼吸产生的 H₂O₂ 清除过程中发挥重要作用^[26]。植物体内通常包含多个 CAT 家族成员,但不是所有的 CAT 都参与此过程。例如,拟南芥含有 3 个 CAT 成员,只有 CAT2 参与了光呼吸。在正常大气环境中,CAT2 突变会造成莲座叶生物量减少以及氧化胁迫信号的激活;在改变 CO₂ 浓度的环境中这种现象则会减弱或者消失^[3]。CAT2 主要表达于叶片,并且因受到光和生物钟调控而在早晨激活表达^[27]。近期研究还发现,拟南芥 CAT 在高光条件下被油菜素内酯(brassinolide, BR)受体激酶 BRI1 相关类受体蛋白激酶 1 (BRI1-associated receptor kinase 1, BAK1)磷酸化并激活,降解过量积累的 H₂O₂ 以维持正常的生长发育^[28]。水稻 *CatC* 的表达也受到昼夜节律的调控,并且 *CatC* 的缺失突变会造成叶片的早衰,说明水稻 *CatC* 在光呼吸中也发挥重要作用^[16]。有研究者通过将草酸氧化酶(oxalate oxidase, OsOXO3)、OsGLO3 和 *CatC* 特异地表达在叶绿体中构建光呼吸旁路,获得了高光合作用效率和高产的水稻材料^[29]。这些研究结果说明,CAT 不仅在植物光呼吸中发挥重要作用,而且在光响应中也扮演着十分重要的角色。

2.3 CAT 参与植物免疫

CAT 是植物免疫的负调控因子,植物和病原菌互为拮抗地调控 CAT 的功能以实现防御或者入侵。细胞程序性死亡(programmed cell death, PCD)是植物防御病原菌入侵的有效策略之一。植物既可以通过调控 CAT 功能使 ROS 积累,从而激活 PCD 进程以防御病原菌入侵,也可以通过积累的 ROS 直接杀死病原菌^[30]。为了减弱植物免疫反应

以实现入侵,病原菌会分泌一些效应因子。其中,部分效应因子可以与 CAT 相互作用或者调控 CAT 表达,从而影响植物 H₂O₂ 稳态,减弱免疫反应,最终实现入侵。例如,大豆疫霉菌(*Phytophthora sojae*)分泌的 PsCRN63 (crinkling- and necrosis-inducing protein 63)和 PsCRN115 能够与烟草 CAT 相互作用,并将 CAT 转移至细胞核,以维持核内 H₂O₂ 稳态,抑制植物 PCD 进程和免疫反应,从而实现侵染植物^[31-32]。凤果花叶病毒(*Pepino mosaic virus*, PepMV)分泌的效应因子 TGBp1 (triple gene block protein 1)与番茄 CAT1 相互作用,调节 CAT 活性,以减弱宿主的免疫反应^[32]。尽管 ROS 的积累可以提高植物免疫能力,但是免疫激活的 ROS 大量积累也会危害植物的生长发育,严重时甚至杀死植物,所以植物会通过及时调控 ROS 清除酶功能来避免过度反应。Gao 等^[33]发现了一条由钙离子结合蛋白水稻抗病蛋白 1 (resistance of rice to diseases 1, ROD1)参与的植物平衡免疫和生长发育的新机制。正常条件下,ROD1 与 CatB 相互作用,调控 ROS 清除且抑制免疫,从而平衡水稻免疫反应和生长发育;当病原菌侵染时,ROD1-CatB 被激活,并消除免疫应激产生的 H₂O₂,从而避免免疫过激伤害水稻。稻瘟病菌入侵产生的效应因子 AvrPiz-t 会激活 CatB,抑制 H₂O₂ 积累,从而抑制免疫反应;同时,水稻 RIP1/APIP6 泛素连接酶被激活,激活的 RIP1/APIP6 促进 AvrPiz-t、CatB 和 ROD1 的降解,导致 H₂O₂ 积累和免疫增强^[33]。由此可见,CAT 可通过调控体内 H₂O₂ 稳态来调节植物免疫反应,植物和病原菌则可通过直接或者间接地调控 CAT 功能来实现免疫或者入侵。

2.4 CAT 参与植物非生物胁迫响应

环境变化造成的非生物胁迫也会使植物产生大量 ROS, CAT 在清除非生物胁迫积累的 ROS 中也扮演着重要角色^[10]。金属离子胁迫是近年来植物领域的研究热点之一,既包括铜、锰、锌、钙等植物生长发育所需的元素,也包括镉、汞、铅等有毒重金属元素^[34]。锰的缺乏会造成 CAT 活性不足,并影响植物正常生长发育;外源添加锰可以促进 CAT 的表达并提高 CAT 活性,增强植物对胁迫的抗性^[35]。过量的铜不仅可提高植物 CAT 活性,还能够刺激 CAT 的表达,提高植物对铜胁迫的耐受性^[36]。汞和铅胁迫会诱导植物 CAT 的表达,从而维持铅、汞胁迫下的 ROS 稳态^[37-38]。不同植物 CAT 基因响应镉胁迫的方式存在很大差异。豌豆

(*Pisum sativum*) CAT 活性受到镉胁迫的诱导^[39], 向日葵(*Helianthus annuus*)和芥菜(*Brassica juncea*)叶片中 CAT 的表达也受到镉胁迫的诱导^[40-41], 而玉米和裂片石莼(*Ulva fasciata*) CAT 的表达则不受镉胁迫影响, 但是其活性既可被低浓度镉胁迫激活, 又可被高浓度镉胁迫抑制^[42-43]。由此可见, CAT 在植物金属离子胁迫响应中起着重要的调控作用。

干旱和盐等非生物胁迫也会造成 ROS 过量积累, 从而影响植物生长发育, 因此提高抗氧化胁迫能力也是植物提高胁迫耐受性的有效措施^[34]。多种植物 CAT 的活性受到干旱和盐胁迫的诱导。在盐敏感水稻品种 BRR1 dhan 49 中, CAT 的活性在盐胁迫下被抑制, 而在耐盐的 BRR1 dhan 54 中, CAT 的活性因盐胁迫诱导而提高^[44]。本课题组的研究也发现, 盐耐受类受体胞质蛋白激酶 1 (salt tolerance receptor-like cytoplasmic kinase 1, STR-K1)可以磷酸化并激活 CatC, 提高水稻 ROS 清除能力, 增强水稻耐盐性^[45]; 在水稻中过表达 *CatC*, 能显著提高转基因植株的耐盐性^[46]。此外, 有研究报道, 过表达金属硫蛋白基因 *OsMT1a* 的水稻表现出较高的 CAT 活性和耐旱性^[47]; 异源表达大肠杆菌的 *CAT* 基因能显著增强烟草的耐旱性^[48]。相关研究还发现, 小麦 CAT 活性也受到干旱胁迫的调控^[49]。这些研究结果说明, CAT 在植物非生物胁迫响应中起着重要作用。

2.5 CAT 参与植物激素信号转导

CAT 在植物激素参与的 ROS 稳态调控中发挥重要作用。水杨酸(salicylic acid, SA)会抑制 GLO 与 CAT 在水稻叶片中相互作用, 从而诱导 H₂O₂ 积累, 进而激发水稻的胁迫响应; SA 不仅可通过直接和 CAT 结合来抑制 CAT 活性, 也可通过激活 WRKY62/76 转录抑制子的表达来抑制 CAT 的表达, 从而维持植物根分生组织的活力^[50]。脱落酸(abscisic acid, ABA)通过调控水稻 *CatB* 的表达来抑制干旱胁迫下 H₂O₂ 的积累, 提高水稻的耐旱性^[51]。BR 受体激酶 BAK1 在高光下会磷酸化并激活 CAT, 清除过量积累的 H₂O₂, 从而维持植物正常的生长发育^[28]。外源添加 2,4-表油菜素内酯(24-epibrassinosteroid, EBR)可以诱导 *APX* 和 *CAT* 的表达, 增强植物的抗氧化性^[52]。这些结果暗示, BR 也可以通过 CAT 来调节体内 ROS 的稳态。乙烯在植物生长发育和果实成熟中发挥重要作用。有研究发现, ROS 会直接影响乙烯的合成, 外源添加乙烯会诱导 CAT 等 ROS 清除酶基因的表达,

调节体内的 ROS 稳态^[53-54]。H₂O₂ 处理会造成拟南芥生长素相关蛋白质(生长素含量标志蛋白 DR5、输入蛋白 AUX1、输出蛋白 PIN1 和 PIN2)的表达量下降, 说明 H₂O₂ 对植物生长素的合成和运输起一定的抑制作用; 该研究还发现, 吲哚乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)可以通过直接和 CAT 相互作用来调节 CAT 的功能^[55]。以上研究结果说明, CAT 介导的 H₂O₂ 稳态调控在各种激素合成和信号转导中发挥重要作用, 也证明 H₂O₂ 是细胞内一种重要的信号分子。

2.6 CAT 参与植物体内活性氮代谢

活性氮(reactive nitrogen species, RNS)是一种活性氮氧化物, 也是一种重要的信号分子, 在生物学和医药领域有着十分重要的应用价值^[56]。对动物而言, 氮氧化物是一种重要的信号分子, 在神经、血管和免疫系统中起着重要调控作用。例如, 硝酸甘油产生的一氧化氮(nitric oxide, NO)能扩张血管平滑肌, 使血管舒张^[57]。ROS 和 RNS 之间存在紧密的联系。有研究发现, 肺动脉内皮细胞的内皮素 1 受到 NO 刺激后, 蛋白激酶 C δ (protein kinase C δ , PKC δ)被磷酸化和激活, 激活的 PKC δ 磷酸化 CAT 的第 167 位丝氨酸(Ser-167), 促进 CAT 四聚体的组装, 激活 CAT 的 H₂O₂ 清除能力, 抑制 ROS 的积累, 说明 CAT 在动物 ROS 和 RNS 调节中发挥重要作用^[57]。尽管早在 1960 年研究人员就已经观察到 NO 会影响植物^[58-59], 但是植物 RNS 的研究起步较晚, 直至最近 20 年左右植物学家才开始对植物 NO 的功能开展研究。2012 年, 研究人员发现, NO 和蛋白质亚硝基化修饰通过 CAT 来影响 H₂O₂ 稳态, 从而调控水稻叶片细胞死亡, 该研究还初次证明植物 CAT 也参与了 RNS 的代谢^[60]。Chen 等^[61]系统地分析了拟南芥和水稻 CAT 家族蛋白的功能, 发现拟南芥 CAT3 和水稻 CatA 并不是经典的过氧化氢酶, 而是一种转亚硝基化酶, 主要参与植物体内的 RNS 信号通路; CAT2/3 和 CatB/C 则主要行使过氧化氢酶功能, 但是它们在 RNS 信号通路中也起着重要的调控作用。由此可见, 无论在动物还是植物中, CAT 在关联 ROS 和 RNS 信号通路中都发挥重要的作用。

3 CAT 的调控机制

CAT 在植物生长发育和胁迫响应中扮演着十分重要的角色, 维持着细胞内 H₂O₂ 稳态, 使之既满足植物生长发育的需求, 又不至于在胁迫下

过量积累而杀死植物。因此,植物体内 CAT 的功能及活性受到精细且系统的严格调控(图 2)。

3.1 转录和翻译调控

转录调控是调控基因表达的重要手段之一,不同时空特异性、条件特异性表达使得一个基因可以在多个组织、器官和时期发挥不同功能。CAT 的表达直接受到 H_2O_2 诱导, H_2O_2 预处理可以显著增强 CAT 的表达,提高玉米对盐胁迫的耐受性^[62]。CAT 的表达还受到各种植物激素的影响。其中,SA 可通过激活 WRKY62/76 转录抑制子来抑制 CAT 的表达,维持植物根分生组织的活力^[50];转录因子 WRKY75 能通过诱导 SID2 (SA induction-deficient 2) 并抑制 CAT2 的表达来调节 H_2O_2 稳态,影响叶片早衰^[63]。ABA 可通过调控水稻 CatB 的表达来抑制干旱胁迫下 H_2O_2 的积累,提高水稻的耐旱性^[51]。外源添加乙烯和 BR 也能促进 CAT 的表达,提高植物对氧化胁迫的耐受性^[64]。此外,胁迫也会影响 CAT 的表达。例如:高温会抑制 CatB 的表达,降低水稻花粉的 CAT 活性,造成花粉发育不良,最终产量降低^[65];镉胁迫通过调控基因组 DNA 的甲基化来激活 SOD 和 CAT 基因的表达,使镉诱导产生的 ROS 得到清除,最终提高植物对镉胁迫的耐受性^[66]。有研究报道,遭受氧化胁迫时,木薯 (*Manihot esculenta*) 蛋白质激酶 MeK-IN10 直接磷酸化转录因子 MeRAV1/2 (related to ABI3/VP1) 的 Ser-44 和 Ser-45,磷酸化的 MeRAV1/2 结合到 MeCAT6/7 启动子上,提高 MeCAT6/7 的表达量,消除胁迫下过量积累的 H_2O_2 ,增强木薯对氧化胁迫的耐受性^[67]。植物可以通过抑制 CAT 转录来增强免疫,而病原微生物能通过分泌效应因子抑制 CAT 转录来抑制植物免疫反应。例如,大豆疫霉菌分泌的效应因子 PsCRN63/115 不仅能够将 CAT 招募到细胞核,还能够作为转录调节因子调控 CAT 的表达,从而调节 PCD 以抑制宿主免疫^[31]。

动物 CAT 含有 NADPH 的结合位点,在 H_2O_2 浓度较低时会结合 1 分子 NADPH 以避免 CAT 失活^[20]。植物 CAT 不含有 NADPH 结合位点,因此可能存在其他的保护机制^[1]。虽然植物含有大量 CAT,但是它们很容易失活。光钝化现象是已知的一种 CAT 失活方式,即使中等光照强度下,增加光强也会发生光钝化现象^[1, 68]。当环境扰动造成 CAT 再合成速率低于光钝化速率时, CAT 活力急剧下降,影响叶片乃至整个植物活力,特别是在寒冷、干

旱、盐碱和强光等条件下该现象更明显。为了减弱 CAT 光钝化对植物的影响,植物通过增强 CAT 的蛋白质翻译能力来维持光照条件下正常的 CAT 含量。例如:黑麦草 (*Secale cereale*) 通过增加 CAT1 转录本的甲基化程度来提高翻译速度,并且这种提高受到蓝光的强烈诱导;过氧化物和 ROS 产物也会激活 CAT1 的翻译能力^[69-70]。

3.2 翻译后修饰调控

蛋白质翻译后修饰是指对翻译后的蛋白质进行共价加工的过程,它通过在一个或者多个氨基酸残基加上修饰基团,可以改变蛋白质的物理、化学性质,进而影响蛋白质的结构、功能以及稳定性。磷酸化是最常见也是最重要的翻译后修饰之一,主要由蛋白质激酶和磷酸酶分别对目标蛋白质进行可逆的磷酸化和去磷酸化,在调控蛋白质功能、稳定性和亚细胞定位方面起着重要作用,也是细胞信号转导中的重要分子开关^[45]。在动物中,PKC δ 和激酶复合体 c-Abl/Arg 磷酸化 CAT,从而调控 CAT 聚合状态和稳定性^[57, 71]。在植物细胞中也有类似的机制被解析。钙依赖蛋白激酶 8 (calcium-dependent protein kinase 8, CPK8) 在干旱胁迫下能够磷酸化 CAT3 的 Ser-261,激活 CAT3,提高植物 H_2O_2 清除能力,增强拟南芥的耐旱性^[72]。BR 信号通路中,BR 受体激酶 BAK1 在高光下会磷酸化并激活 CAT,从而清除过量积累的 H_2O_2 以维持植物正常生长发育,但是其磷酸化 CAT 的具体位点尚不清楚^[28]。盐超敏感 (salt overly sensitive, SOS) 信号通路中,蛋白激酶 SOS2 (salt overly sensitive 2) 和核苷二磷酸激酶 (nucleoside diphosphate kinase, NDPK) 也被报道可以与 CAT 相互作用,调节 CAT 活性,但是其调控机制尚不清楚^[12]。本课题组也筛选到一个酪氨酸蛋白激酶 STRK1,其在盐胁迫下磷酸化 CatC 的第 210 位酪氨酸 (Tyr-210),激活 CatC,从而清除过量积累的 H_2O_2 ,提高水稻耐盐性^[45]。值得指出的是,STRK1 是植物中迄今发现的唯一能将 CAT 酪氨酸残基磷酸化的激酶。此外,STRK1-CatC 介导的盐胁迫响应信号还受到 S-酰化修饰的影响,STRK1 的第 5、10、14 位半胱氨酸 (Cys-5、Cys-10 和 Cys-14) 被 S-酰化修饰后定位到细胞膜上,且该 S-酰化修饰是 STRK1 参与水稻盐胁迫响应所必需的^[45]。尽管已有多个 CAT 的蛋白激酶被鉴定和报道,但是迄今还未见 CAT 的磷酸酶被鉴定和报道,其去磷酸化且关闭 CAT 活性的机制有待进一步探索。

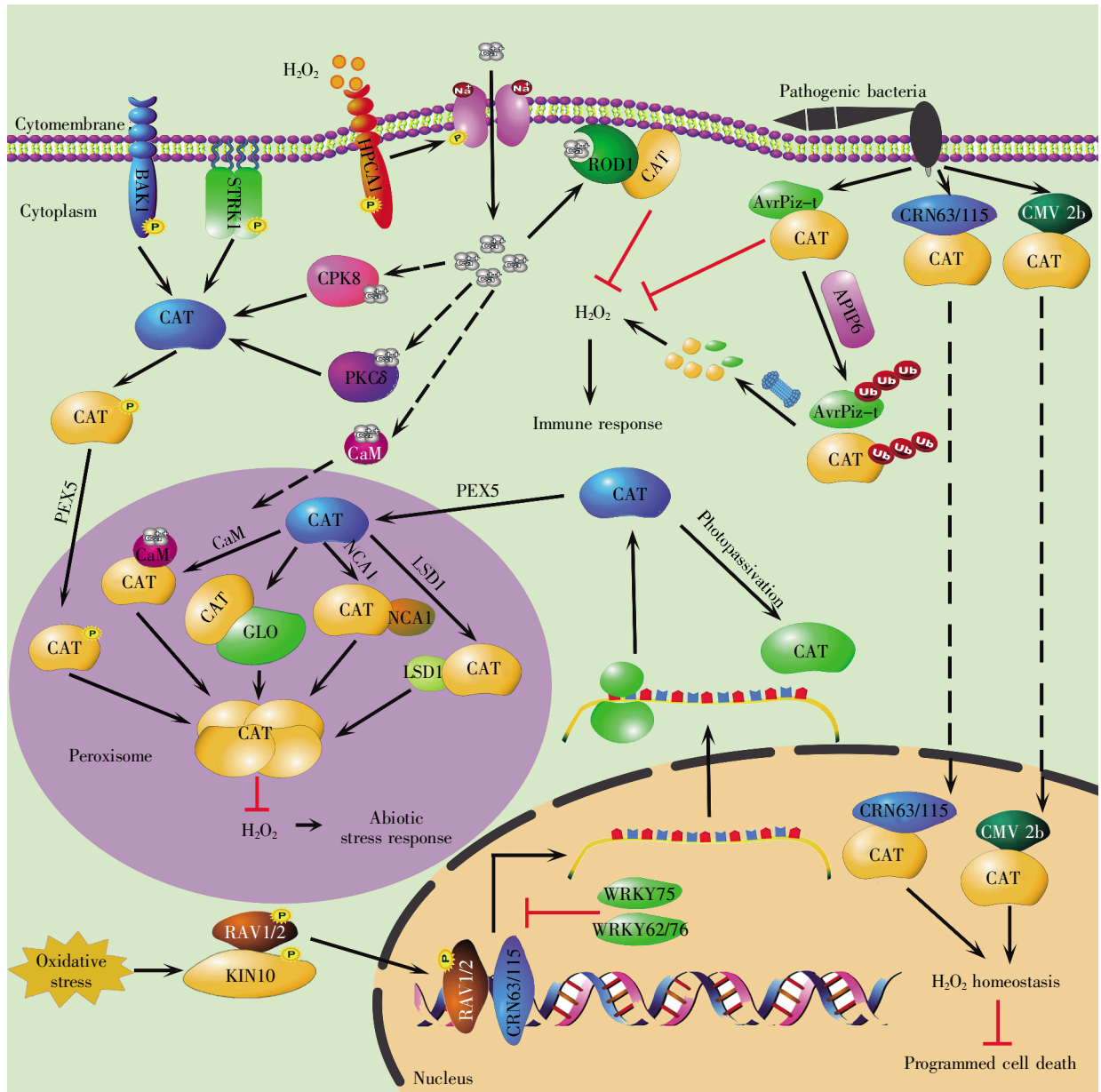


图 2 植物细胞中的 CAT 调控机制

CAT 作为重要的 H_2O_2 清除酶之一，在植物生长发育和胁迫响应中发挥着重要作用，并受到多种因素的严格调控以维持细胞内 H_2O_2 稳态。图片对 CAT 的转录调控、磷酸化和泛素化修饰及亚细胞定位调控进行了总结。BAK1: BRI1 相关类受体蛋白激酶 1; STRK1: 盐耐受类受体胞质蛋白激酶 1; HPCA1: H_2O_2 受体蛋白激酶; ROD1: 水稻抗病蛋白 1; AvrPiz-t: 稻瘟病菌效应因子; CRN63/115: 大豆疫霉菌效应因子; CMV 2b: 黄瓜花叶病毒蛋白 2b; CPK8: 钙依赖蛋白激酶 8; PKCδ: 蛋白激酶 Cδ; CaM: 钙调蛋白; APiP6: AvrPiz-t 相互作用蛋白 6; PEX5: 过氧化物酶体转运蛋白 5; NCA1: RING 型锌指结构蛋白, 缺失后 CAT 活性几乎消失; LSD1: 模拟疾病损伤蛋白 1; GLO: 乙醇酸氧化酶; KIN10: 蛋白激酶 10; RAV1/2: ABI3 相关转录因子; WRKY75: WRKY 家族转录因子 75; WRKY62/76: WRKY 家族转录因子 62/76。

Fig.2 Mechanisms of CAT regulation in plant cells

As one of the important H_2O_2 scavenging enzymes, CAT plays an important role in plant growth, development and stress response. It is regulated by a variety of factors to maintain intracellular H_2O_2 homeostasis. This figure represents a summary of the transcriptional regulation, phosphorylation and ubiquitination, and subcellular localization regulation of CAT. BAK1: BRI1-associated receptor kinase 1; STRK1: Salt tolerance receptor-like cytoplasmic kinase 1; HPCA1: H_2O_2 -induced Ca^{2+} increases 1; ROD1: Resistance of rice to diseases 1; AvrPiz-t: Avirulence Piz-t; CRN63/115: Crinkling- and necrosis-inducing proteins 63/115; CMV 2b: Cucumber mosaic virus 2b protein; CPK8: Calcium-dependent protein kinase 8; PKCδ: Protein kinase Cδ; CaM: Calmodulin; APiP6: AvrPiz-t interacting protein 6; PEX5: Peroxin 5; NCA1: No catalase activity 1; LSD1: Lesion simulating disease 1; GLO: Glycolate oxidase; KIN10: Protein kinase 10; RAV1/2: Related to ABI3/VP1 1/2; WRKY75: WRKY family transcription factor 75; WRKY62/76: WRKY family transcription factor 62/76.

泛素化作为另一种重要的蛋白质翻译后修饰,主要通过一系列特殊酶的作用将泛素分子添加到目标蛋白质上,其在蛋白质的定位、代谢和降解中起着重要作用^[73]。蛋白质的泛素化和磷酸化之间经常会相互影响,例如:c-Abl/Arg 磷酸化 CAT 的 Tyr-231 和 Tyr-386 后,会加速 CAT 的泛素化,进而使其通过 26S 蛋白酶体途径降解^[74]。近年来研究发现,水稻 CAT 可以被泛素连接酶 APIP6 泛素化,然后通过 26S 蛋白酶体途径降解^[75];而且,APIP6 不仅能够降解 CAT,还能够将稻瘟病菌分泌的效应因子 AvrPiz-t 泛素化并降解,解除 AvrPiz-t 对 CAT 的促进作用,增强水稻的免疫反应,抑制病原菌入侵^[33]。泛素连接酶 APIP6 的发现对解析 CAT 泛素化降解过程有着重要的意义。

分子伴侣是细胞内一类协助分子组织和蛋白质折叠的蛋白质,在目标蛋白质功能的调节中具有重要作用。分子伴侣也参与了 CAT 功能的调控。例如:拟南芥分子伴侣 NCA1 (no catalase activity 1) 与 CAT2 结合并改变后者构象,从而提高其活性^[37];水稻光呼吸途径中的 GLO 能与 CAT 结合并增强其活性^[76]。另外,植物钙调蛋白(calmodulin, CaM)在结合 Ca^{2+} 之后与 CAT 相互作用并激活 CAT,但在动物、细菌和人中此类现象尚未见报道^[77]。LSD1 (lesion simulating disease 1) 是植物 PCD 中的一个重要调节因子,能够与 CAT 相互作用并增强其活性,进而调控光依赖的细胞死亡;SA 也参与了 LSD1-CAT 介导的 PCD 调控^[78]。多种翻译后修饰协同或者拮抗地调控 CAT 的功能,使之能够顺利维持植物生长发育和胁迫响应中 H_2O_2 的稳态。

3.3 亚细胞定位调控

CAT 主要定位于过氧化物酶体,其占到过氧化物酶体总蛋白质的 10%~25%,被誉为过氧化物酶体氧化还原平衡的守护者^[1]。CAT 结合血红素且形成四聚体是在过氧化物酶体中进行的,但其合成是在细胞质中进行的,且在细胞质中以单体的形式存在。大部分 CAT 的 C 端含有过氧化物酶体定位信号肽 PTS1 (peroxisomal targeting signal type 1),该信号肽可以被过氧化物酶体转运载体 PEX5 (peroxin 5) 识别并转运到过氧化物酶体中行使功能^[79]。然而,并不是所有的 CAT 都含有 PTS1 信号肽,部分 CAT 定位在细胞质中而不是过氧化物酶体中。例如,水稻中的 CatA 就定位在细胞质中^[77]。当前,关于 CAT 过氧化物酶体定位信号肽

的研究存在争议。有研究表明,CAT 的过氧化物酶体定位依赖于 C 末端的 QKL 序列而不是经典的 PTS1 [S(A)K(R)L];也有研究发现,CAT 的过氧化物酶体转运并不依赖于 CAT 的 C 末端的 PTS1 信号肽,CAT 的 C 末端的 18 个氨基酸序列被截取后,CAT 的亚细胞定位并无影响^[79]。此外,已有部分研究发现,一些蛋白激酶(CPK8、STRK1、BAK1)和钙离子感受器(ROD1)在接收到信号后会将 CAT 招募到细胞膜上并激活 CAT,激活后的 CAT 会被进一步转运到过氧化物酶体,形成活性更高的四聚体以维持体内的 H_2O_2 稳态^[28, 33, 45, 72]。为了抑制植物免疫,病原微生物能够分泌效应因子抑制植物的免疫反应,CAT 也是病原菌效应因子的靶蛋白之一。这些效应因子既可以直接改变 CAT 的活性和稳定性,从而抑制植物的免疫反应,也可以将 CAT 转运到细胞核来控制植物细胞 PCD,从而使病原菌更容易侵染植物。例如:大豆疫霉菌分泌的效应因子 PsCRN63/115 能够将 CAT 招募到细胞核;黄瓜花叶病毒(*Cucumber mosaic virus*, CMV)分泌的 CMV 2b 可以直接与 CAT 蛋白相互作用,并且将 CAT 招募到细胞核来调节细胞核内 H_2O_2 稳态,从而调控 PCD 以抑制宿主免疫^[31-32]。CAT 的亚细胞定位与其功能实现之间的关系也是未来 CAT 研究的热点问题之一。

4 结语与展望

H_2O_2 作为一种十分重要的信号分子,参与了植物生长发育、胁迫响应、细胞间信号转导等各个方面,但当其水平超过细胞所能承受的极限时,会杀死细胞乃至整个机体。作为 H_2O_2 清除的关键酶,CAT 的独特结构使得其可以高效地清除大量 H_2O_2 ,且倾向于清除胁迫下积累的 H_2O_2 ,进而使机体免受氧化损伤。胁迫不仅会促进 CAT 的表达,同时也会通过磷酸化等修饰提高 CAT 的活性和稳定性,从而提高机体 H_2O_2 清除能力。尽管 CAT 是发现最早的也是研究最透彻的 H_2O_2 清除酶之一,但是其功能和调控机制仍有以下几方面亟待探究:1) CAT 的晶体结构及聚合机制,尤其是重要农作物中 CAT 的晶体结构和关键氨基酸位点在聚合和解聚过程中的作用;2) CAT 在植物生长发育、生物胁迫和非生物胁迫响应间的协调机制;3) CAT 的失活机制,尤其是翻译后修饰水平如去磷酸化修饰的失活机制;4) CAT 的亚细胞定位调控机制,尤其是其在细胞膜的激活和细胞

核的定位调控机制。总之, CAT 的详细调控网络仍需要进一步挖掘, 彻底理清 CAT 在胁迫和非胁迫条件下的功能转换, 对于我们认识植物体如何协调生长发育和逆境响应有十分重要的意义。

参考文献(References):

- [1] MHAMDI A, NOCTOR G, BAKER A. Plant catalases: peroxisomal redox guardians[J]. Archives of Biochemistry and Biophysics, 2012, 525(2): 181–194.
- [2] FRIDOVICH I. Superoxide anion radical (O_2^-), superoxide dismutases, and related matters[J]. Journal of Biological Chemistry, 1997, 272(30): 18515–18517.
- [3] MHAMDI A, QUEVAL G, CHAOUCH S, *et al.* Catalase function in plants: a focus on *Arabidopsis* mutants as stress-mimic models[J]. Journal of Experimental Botany, 2010, 61(15): 4197–4220.
- [4] 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(6930): 442–446.
- [5] BINDSCHEDLER L V, DEWDNEY J, BLEE K A, *et al.* Peroxidase-dependent apoplastic oxidative burst in *Arabidopsis* required for pathogen resistance[J]. The Plant Journal, 2006, 47(6): 851–863.
- [6] SAGI M, FLUHR R. Production of reactive oxygen species by plant NADPH oxidases[J]. Plant Physiology, 2006, 141(2): 336–340.
- [7] GRAHAM I A. Seed storage oil mobilization[J]. Annual Review of Plant Biology, 2008, 59(1): 115–142.
- [8] KAYA H, NAKAJIMA R, IWANO M, *et al.* Ca^{2+} -activated reactive oxygen species production by *Arabidopsis* RBOHH and RBOHJ is essential for proper pollen tube tip growth[J]. The Plant Cell, 2014, 26(3): 1069–1080.
- [9] ROJAS C M, SENTHIL-KUMAR M, WANG K, *et al.* Glycolate oxidase modulates reactive oxygen species-mediated signal transduction during nonhost resistance in *Nicotiana benthamiana* and *Arabidopsis*[J]. The Plant Cell, 2012, 24(1): 336–352.
- [10] 刘聪, 董腊媛, 林建中, 等. 逆境胁迫下植物体内活性氧代谢及调控机理研究进展[J]. 生命科学研究(LIU Cong, DONG Laai, LIN Jianzhong, *et al.* Research advances on regulation mechanism of reactive oxygen species metabolism under stresses[J]. Life Science Research), 2019, 23(3): 253–258.
- [11] SOFO A, SCOPA A, NUZZACI M, *et al.* Ascorbate peroxidase and catalase activities and their genetic regulation in plants subjected to drought and salinity stresses[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2015, 16(6): 13561–13578.
- [12] LI J, LIU J T, WANG G Q, *et al.* A chaperone function of NO CATALASE ACTIVITY1 is required to maintain catalase activity and for multiple stress responses in *Arabidopsis*[J]. The Plant Cell, 2015, 27(3): 908–925.
- [13] LOEW O. A new enzyme of general occurrence in organisms[J]. Science, 1900, 11(279): 701–702.
- [14] MITTLER R, VANDERAUWERA S, GOLLERY M, *et al.* Reactive oxygen gene network of plants[J]. Trends in Plant Science, 2004, 9(10): 490–498.
- [15] MITTLER R, ZILINSKAS B A. Purification and characterization of pea cytosolic ascorbate peroxidase 1[J]. Plant Physiology, 1991, 97(3): 962–968.
- [16] IWAMOTO M, HIGO H, HIGO K. Differential diurnal expression of rice catalase genes: the 5'-flanking region of CatA is not sufficient for circadian control[J]. Plant Science, 2000, 151(1): 39–46.
- [17] WILLEKENS H, LANGEBARTELS C, TIRÉ C, *et al.* Differential expression of catalase genes in *Nicotiana plumbaginifolia* (L.) [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of USA, 1994, 91(22): 10450–10454.
- [18] CHELIKANI P, FITA I, LOEWEN P C. Diversity of structures and properties among catalases[J]. Cellular and Molecular Life Sciences, 2004, 61(2): 192–208.
- [19] KO T P, DAY J, MALKIN A J, *et al.* Structure of orthorhombic crystals of beef liver catalase[J]. Acta Crystallographica Section D: Biological Crystallography, 1999, 55(Pt 8): 1383–1394.
- [20] KIRKMAN H N, GAETANI G F. Mammalian catalase: a venerable enzyme with new mysteries[J]. Trends in Biochemical Sciences, 2007, 32(1): 44–50.
- [21] CORPAS F J, PALMA J M, SANDALIO L M, *et al.* Purification of catalase from pea leaf peroxisomes: identification of five different isoforms[J]. Free Radical Research, 1999, 31(Suppl.): S235–S241.
- [22] KANG S I, CHOI H W, KIM I Y. Redox-mediated modification of PLZF by SUMO-1 and ubiquitin[J]. Biochemical and Biophysical Research Communications, 2008, 369(4): 1209–1214.
- [23] MOLLER I M, JENSEN P E, HANSSON A. Oxidative modifications to cellular components in plants[J]. Annual Review of Plant Biology, 2007, 58(1): 459–481.
- [24] KÖNIG J, BAIER M, HORLING F, *et al.* The plant-specific function of 2-Cys peroxiredoxin-mediated detoxification of peroxides in the redox-hierarchy of photosynthetic electron flux[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of USA, 2002, 99(8): 5738–5743.
- [25] NIESSEN M, THIRUVEEDHI K, ROSENKRANZ R, *et al.* Mitochondrial glycolate oxidation contributes to photorespiration in higher plants[J]. Journal of Experimental Botany, 2007, 58(10): 2709–2715.
- [26] HACKENBERG C, KERN R, HÜGE J, *et al.* Cyanobacterial lactate oxidases serve as essential partners in N_2 fixation and evolved into photorespiratory glycolate oxidases in plants[J]. The Plant Cell, 2011, 23(8): 2978–2990.
- [27] HU Y Q, LIU S, YUAN H M, *et al.* Functional comparison of catalase genes in the elimination of photorespiratory H_2O_2 using promoter- and 3'-untranslated region exchange experiments in the *Arabidopsis cat2* photorespiratory mutant[J]. Plant, Cell & Environment, 2010, 33(10): 1656–1670.
- [28] ZHANG S, LI C, REN H H, *et al.* BAK1 mediates light intensity to phosphorylate and activate catalases to regulate plant growth and development[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2020, 21(4): 1437.
- [29] SHEN B R, WANG L M, LIN X L, *et al.* Engineering a new chloroplastic photorespiratory bypass to increase photosynthetic efficiency and productivity in rice[J]. Molecular Plant, 2019, 12(2): 199–214.
- [30] 高夕全, 阮辛森, 马亮, 等. 植物先天性免疫反应中的细胞死亡及其调控[J]. 南京农业大学学报(GAO Xiquan, RUAN Xinsen, MA Liang, *et al.* Regulation of programmed cell death responses in plant innate immunity[J]. Journal of Nanjing Agricultural University), 2018, 41(6): 971–982.
- [31] ZHANG M X, LI Q, LIU T L, *et al.* Two cytoplasmic effectors of *Phytophthora sojae* regulate plant cell death via interactions with plant catalases[J]. Plant Physiology, 2015, 167(1): 164–175.
- [32] MATHIOUDAKIS M M, VEIGA R S L, CANTO T, *et al.* *Pepino mosaic virus* triple gene block protein 1 (TGBp1) interacts with and increases tomato catalase1 activity to enhance virus accumulation[J]. Molecular Plant Pathology, 2013, 14(6): 589–601.

- [33] GAO M J, HE Y, YIN X, *et al.* Ca²⁺ sensor-mediated ROS scavenging suppresses rice immunity and is exploited by a fungal effector[J]. *Cell*, 2021, 184(21): 5391–5404.e17.
- [34] ANJUM N A, SHARMA P, GILL S S, *et al.* Catalase and ascorbate peroxidase—representative H₂O₂—detoxifying heme enzymes in plants[J]. *Environmental Science and Pollution Research International*, 2016, 23(19): 19002–19029.
- [35] SAIDI I, NAWEL N, DJEBALI W. Role of selenium in preventing manganese toxicity in sunflower (*Helianthus annuus*) seedling[J]. *South African Journal of Botany*, 2014, 94: 88–94.
- [36] SOLANKI R, ANJU, POONAM, *et al.* Zinc and copper induced changes in physiological characteristics of *Vigna mungo* (L.)[J]. *Journal of Environmental Biology*, 2011, 32(6): 747–751.
- [37] HEIDENREICH B, MAYER K, SANDERMANN H, *et al.* Mercury-induced genes in *Arabidopsis thaliana*: identification of induced genes upon long-term mercuric ion exposure[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2001, 24(11): 1227–1234.
- [38] KABIR M H, WANG M H. Functional studies on two catalase genes from tomato (*Solanum lycopersicum* L.)[J]. *Journal of Horticultural Science & Biotechnology*, 2011, 86(1): 84–90.
- [39] ROMERO-PUERTAS M C, MCCARTHY I, SANDALIO L M, *et al.* Cadmium toxicity and oxidative metabolism of pea leaf peroxisomes[J]. *Free Radical Research*, 1999, 31(Suppl.): S25–S31.
- [40] LANG M L, ZHANG Y X, CHAI T Y. Identification of genes up-regulated in response to Cd exposure in *Brassica juncea* L.[J]. *Gene*, 2005, 363: 151–158.
- [41] AZPILICUETA C E, BENAVIDES M P, TOMARO M L, *et al.* Mechanism of CATA3 induction by cadmium in sunflower leaves[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2007, 45(8): 589–595.
- [42] KRANTEV A, YORDANOVA R, JANDA T, *et al.* Treatment with salicylic acid decreases the effect of cadmium on photosynthesis in maize plants[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2008, 165(9): 920–931.
- [43] WU T M, HSU Y T, LEE T M. Effects of cadmium on the regulation of antioxidant enzyme activity, gene expression, and antioxidant defenses in the marine macroalga *Ulva fasciata*[J]. *Botanical Studies*, 2009, 50: 25–34.
- [44] HASANUZZAMAN M, ALAM M M, RAHMAN A, *et al.* Exogenous proline and glycine betaine mediated upregulation of antioxidant defense and glyoxalase systems provides better protection against salt-induced oxidative stress in two rice (*Oryza sativa* L.) varieties[J]. *BioMed Research International*, 2014, 2014: 757219.
- [45] ZHOU Y B, LIU C, TANG D Y, *et al.* The receptor-like cytoplasmic kinase STRK1 phosphorylates and activates CatC, thereby regulating H₂O₂ homeostasis and improving salt tolerance in rice[J]. *The Plant Cell*, 2018, 30(5): 1100–1118.
- [46] 邓勇, 刘聪, 田野, 等. 过表达 *OsCatC* 基因水稻的获得及其耐盐性机理分析[J]. *西北植物学报*(DENG Yong, LIU Cong, TIAN Ye, *et al.* Obtainment of *OsCatC* overexpressing transgenic rice and analysis of its mechanism underlying salt tolerance[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*), 2021, 41(1): 1–8.
- [47] YANG F, WANG Y, MIAO L F. Comparative physiological and proteomic responses to drought stress in two poplar species originating from different altitudes[J]. *Physiologia Plantarum*, 2010, 139(4): 388–400.
- [48] SHIKANAI T, TAKEDA T, YAMAUCHI H, *et al.* Inhibition of ascorbate peroxidase under oxidative stress in tobacco having bacterial catalase in chloroplasts[J]. *FEBS Letters*, 1998, 428(1/2): 47–51.
- [49] SIMOVA-STOILOVA L, VASEVA I, GRIGOROVA B, *et al.* Proteolytic activity and cysteine protease expression in wheat leaves under severe soil drought and recovery[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2010, 48(2/3): 200–206.
- [50] XU L, ZHAO H Y, RUAN W Y, *et al.* ABNORMAL INFLORESCENCE MERISTEM1 functions in salicylic acid biosynthesis to maintain proper reactive oxygen species levels for root meristem activity in rice[J]. *The Plant Cell*, 2017, 29(3): 560–574.
- [51] YE N H, ZHU G H, LIU Y G, *et al.* ABA controls H₂O₂ accumulation through the induction of OsCATB in rice leaves under water stress[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2011, 52(4): 689–698.
- [52] LI P F, CHEN L, ZHOU Y H, *et al.* Brassinosteroids-induced systemic stress tolerance was associated with increased transcripts of several defence-related genes in the phloem in *Cucumis sativus*[J]. *PLoS One*, 2013, 8(6): e66582.
- [53] 柯德森, 王爱国, 罗广华. 活性氧在外源乙烯诱导内源乙烯产生过程中的作用[J]. *植物生理学报*(KE Desen, WANG Aiguo, LUO Guanghua. The effect of activated oxygen during the production of endogenous ethylene induced by exogenous ethylene[J]. *Acta Photophysiological Sinica*), 1997, 23(1): 67–72.
- [54] 柯德森, 王爱国, 罗广华. 成熟香蕉果实活性氧与乙烯形成酶活性的关系[J]. *植物生理学报*(KE Desen, WANG Aiguo, LUO Guanghua. The relationship between active oxygen and the activity of ethylene-forming enzyme in ripening banana fruit[J]. *Acta Photophysiological Sinica*), 1998, 24(4): 313–319.
- [55] ZHU X F, LU Y N, WANG J D, *et al.* Investigation of the interactions between indole-3-acetic acid and catalase: a spectroscopic study in combination with second-order calibration and molecular docking methods[J]. *Analytical Methods*, 2013, 5(21): 6037–6044.
- [56] DEL RÍO L A. ROS and RNS in plant physiology: an overview[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66(10): 2827–2837.
- [57] KUMAR S, SUD N, FONSECA F V, *et al.* Shear stress stimulates nitric oxide signaling in pulmonary arterial endothelial cells via a reduction in catalase activity: role of protein kinase C δ [J]. *American Journal of Physiology: Lung Cellular & Molecular Physiology*, 2010, 298(1): L105–L116.
- [58] FEWSON C A, NICHOLAS D J D. Utilization of nitric oxide by micro-organisms and higher plants[J]. *Nature*, 1960, 188(4753): 794–796.
- [59] NORITAKE T, KAWAKITA K, DOKE N. Nitric oxide induces phytoalexin accumulation in potato tuber tissues[J]. *Plant and Cell Physiology*, 1996, 37(1): 113–116.
- [60] LIN A H, WANG Y Q, TANG J Y, *et al.* Nitric oxide and protein S-nitrosylation are integral to hydrogen peroxide-induced leaf cell death in rice[J]. *Plant Physiology*, 2012, 158(1): 451–464.
- [61] CHEN L C, WU R, FENG J, *et al.* Transnitrosylation mediated by the non-canonical catalase ROG1 regulates nitric oxide signaling in plants[J]. *Developmental Cell*, 2020, 53(4): 444–457.e5.
- [62] GONDIM F A, GOMES-FILHO E, COSTA J H, *et al.* Catalase plays a key role in salt stress acclimation induced by hydrogen peroxide pretreatment in maize[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2012, 56: 62–71.
- [63] GUO P R, LI Z H, HUANG P X, *et al.* A tripartite amplification loop involving the transcription factor WRKY75, salicylic acid, and reactive oxygen species accelerates leaf senescence[J]. *The Plant Cell*, 2017, 29(11): 2854–2870.
- [64] 刘魁英, 赵宗芸. 植物激素对过氧化氢酶的影响[J]. *河北科技师范学院学报*(LIU Kuiying, ZHAO Zongyun. The Effect of plant hormone on hydrogen peroxidase[J]. *Journal of Hebei Normal University of Science & Technology*), 1990(3): 51–57.

- [65] ZHAO Q, ZHOU L J, LIU J C, *et al.* Involvement of CAT in the detoxification of HT-induced ROS burst in rice anther and its relation to pollen fertility[J]. *Plant Cell Reports*, 2018, 37(5): 741–757.
- [66] PENG H, ZHANG J. Plant genomic DNA methylation in response to stresses: potential applications and challenges in plant breeding[J]. *Progress in Natural Science*, 2009, 19(9): 1037–1045.
- [67] WANG P, YAN Y, BAI Y J, *et al.* Phosphorylation of RAV1/2 by KIN10 is essential for transcriptional activation of *CA1/6/7*, which underlies oxidative stress response in cassava[J]. *Cell Reports*, 2021, 37(11): 110119.
- [68] HERTWIG B, STREB P, FEIERABEND J. Light dependence of catalase synthesis and degradation in leaves and the influence of interfering stress conditions[J]. *Plant Physiology*, 1992, 100(3): 1547–1553.
- [69] SCHMIDT M, DEHNE S, FEIERABEND J. Post-transcriptional mechanisms control catalase synthesis during its light-induced turnover in rye leaves through the availability of the heme cofactor and reversible changes of the translation efficiency of mRNA[J]. *Plant Journal*, 2002, 31(5): 601–613.
- [70] SCHMIDT M, GRIEF J, FEIERABEND J. Mode of translational activation of the catalase (cat1) mRNA of rye leaves (*Secale cereale* L.) and its control through blue light and reactive oxygen[J]. *Planta*, 2006, 223(4): 835–846.
- [71] RAFIKOV R, KUMAR S, AGGARWAL S, *et al.* Endothelin-1 stimulates catalase activity through the PKC δ -mediated phosphorylation of serine 167[J]. *Free Radical Biology and Medicine*, 2014, 67: 255–264.
- [72] ZOU J J, LI X D, RATNASEKERA D, *et al.* *Arabidopsis* CA-LCIUM-DEPENDENT PROTEIN KINASE8 and CATALASE3 function in abscisic acid-mediated signaling and H₂O₂ homeostasis in stomatal guard cells under drought stress [J]. *The Plant Cell*, 2015, 27(5): 1445–1460.
- [73] DYE B T, SCHULMAN B A. Structural mechanisms underlying posttranslational modification by ubiquitin-like proteins[J]. *Annual Review of Biophysics & Biomolecular Structure*, 2007, 36: 131–150.
- [74] CAO C, LENG Y M, LIU X, *et al.* Catalase is regulated by ubiquitination and proteasomal degradation. Role of the c-Abl and Arg tyrosine kinases[J]. *Biochemistry*, 2003, 42(35): 10348–10353.
- [75] YOU X M, ZHANG F, LIU Z, *et al.* Rice catalase OsCATC is degraded by E3 ligase APIP6 to negatively regulate immunity[J]. *Plant Physiology*, 2022, 190(2): 1095–1099.
- [76] ZHANG Z S, XU Y Y, XIE Z W, *et al.* Association-dissociation of glycolate oxidase with catalase in rice: a potential switch to modulate intracellular H₂O₂ levels[J]. *Molecular Plant*, 2016, 9(5): 737–748.
- [77] YANG T, POOVAIAH B W. Hydrogen peroxide homeostasis: activation of plant catalase by calcium/calmodulin[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 2002, 99(6): 4097–4102.
- [78] LI Y S, CHEN L C, MU J Y, *et al.* LESION SIMULATING DISEASE1 interacts with catalases to regulate hypersensitive cell death in *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiology*, 2013, 163(2): 1059–1070.
- [79] AL-HAJAYA Y, KARPINSKA B, FOYER C H, *et al.* Nuclear and peroxisomal targeting of catalase[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2022, 45(4): 1096–1108.

(上接第 127 页)

- [42] SUN B, MA Y J, WANG F, *et al.* miR-644-5p carried by bone mesenchymal stem cell-derived exosomes targets regulation of p53 to inhibit ovarian granulosa cell apoptosis[J]. *Stem Cell Research & Therapy*, 2019, 10: 360.
- [43] TIAN W S, HEO S, KIM D W, *et al.* Ethanol extract of *Maclura tricuspidata* fruit protects SH-SY5Y neuroblastoma cells against H₂O₂-induced oxidative damage via inhibiting MAPK and NF- κ B signaling[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22(13): 6946.
- [44] LIEW S H, VAITHIYANATHAN K, COOK M, *et al.* Loss of the proapoptotic BH3-only protein BCL-2 modifying factor prolongs the fertile life span in female mice[J]. *Biology of Reproduction*, 2014, 90(4): 77.
- [45] CHEN J F, YU B X, YU R, *et al.* Monoclonal antibody Ztg4 targeting RON receptor tyrosine kinase enhances chemosensitivity of bladder cancer cells to epirubicin by promoting G1/S arrest and apoptosis[J]. *Oncology Reports*, 2017, 37(2): 721–728.
- [46] LÚ J L, ZHANG F, ZHAI C Y, *et al.* Bag-1 silencing sensitizes non-small cell lung cancer cells to cisplatin through multiple gene pathways[J]. *OncoTargets and Therapy*, 2019, 12: 8977–8989.
- [47] WANG W M, LIU Y Z, ZHAO L. Tambulin targets histone deacetylase 1 inhibiting cell growth and inducing apoptosis in human lung squamous cell carcinoma[J]. *Frontiers in Pharmacology*, 2020, 11: 1188.
- [48] HE M, SUN H G, HAO J Y, *et al.* RNA interference-mediated FANCF silencing sensitizes OVCAR3 ovarian cancer cells to adriamycin through increased adriamycin-induced apoptosis dependent on JNK activation[J]. *Oncology Reports*, 2013, 29(5): 1721–1729.
- [49] KHAN M S, ALOMARI A, TABREZ S, *et al.* Anticancer potential of biogenic silver nanoparticles: a mechanistic study[J]. *Pharmaceutics*, 2021, 13(5): 707.