

环境因子诱导的植物细胞程序性死亡*

高 赟 琴英玉 李绍波[△]

(南昌大学生命科学与食品工程学院 江西 南昌 330031)

摘要 细胞发生程序性死亡(Programmed cell death, PCD)是多细胞生物用以消除多余的或有害的细胞的一种重要方式。对于植物个体来说,细胞发生程序性死亡(PCD)是抵抗逆境的一种十分有效的途径。因此,揭示环境因子诱导的植物 PCD 现象的分子本质就具有十分重要的现实意义。近十年来,有关环境因子诱导的植物 PCD 研究报道逐年增加。本文重点综述了环境因子与植物 PCD 相关的研究进展,并对植物 PCD 的主要生物学意义和研究展望进行了讨论。

关键词 植物细胞 细胞程序性死亡 环境因子

中国分类号 Q942 Q756 **文献标识码** A **文章编号** :1673-6273(2011)06-1178-03

Programmed Cell Death Induced by Environmental Factors in Plants*

GAO Yun, QIN Ying-yu, LI Shao-bo[△]

(College of Life Sciences and Food Engineering, Nanchang University, Nanchang 330031, China)

ABSTRACT: Apoptosis or programmed cell death (PCD) aims at eliminating redundant or harmful cells during the life cycle of multicellular organisms. For plants, PCD is also an effective way to resist biotic or abiotic stress. Therefore, it is of great importance in practice to reveal the molecular mechanisms of PCD induced by environmental factors in plants. In the recent 10 years, reports about plant PCD induced by environmental factors are increasing year by year. In this paper, the general characteristics of plant PCD was briefly introduced, then we emphasized to summarize the advances of plant PCD induced by adverse environmental factors. In addition, the biological significance of plant PCD and prospect of studies on plant PCD were also discussed.

Key words: Plant cell; Programmed cell death; Environmental factors

Chinese Library Classification(CLC): Q942, Q756 **Document code:** A

Article ID:1673-6273(2011)06-1178-03

前言

细胞程序性死亡(programmed cell death, PCD)是指生物细胞自主、有序地通过启动体内固有的代谢途径诱发细胞死亡,以满足个体发育或适应环境胁迫需要的一种生物学现象^[1]。动物中的细胞凋亡在个体发育、形态建成和适应环境胁迫中的作用机理已有大量的研究报道^[1-3],而在植物细胞 PCD 的研究中发现,一方面,植物与动物细胞 PCD 存在着许多相似的特征^[4]:染色质边缘化、核浓缩、形成凋亡小体、梯状电泳条带(DNA Ladder)等;另一方面,植物与动物 PCD 也存在一定差异:细胞壁使植物细胞不会像动物细胞表现出明显的细胞“发泡”现象,动物细胞中由巨噬细胞和嗜中性细胞进行自我吞噬凋亡小体,而植物中则是由液泡和内质网降解内容物等。在植物细胞中存在着细胞程序性死亡和细胞坏死两种截然不同的生物学现象,它们有着本质上的区别,但又有一定的联系^[5]。植物 PCD 主要受到基因的调控由体内的生理和病理因子诱导,是个体发育和生长所需要的正常生理现象,细胞坏死主要是由有害信号的极度刺激造成细胞损伤引起的一类病理性死亡,是一种在病理因素下细胞膜失去完整性导致细胞溶解的被动死亡方式^[5]。

由此可知,植物 PCD 是植物生长过程中重要的生理组成部分,但由于研究起步较晚,其机理还有待于进一步探索。本文重点就环境因子与植物 PCD 相关的研究进展做一扼要综述。

1 病原体与植物 PCD

植物受病原体(真菌、细菌和病毒)感染时往往会发生过敏性细胞死亡,即过敏反应(hypersensitive response, HR):一方面死亡细胞可以将入侵寄主体内的病原病原微生物限制在感染点周围,阻止其进一步扩展而实现局部抗病性;另一方面也可进一步激活植物抗病防卫的相关信号通路,使植物获得对此后入侵的多种类型病原物的系统抗病性^[6]。现有研究结果表明,植物 HR 中的细胞死亡往往表现出 PCD 的典型特征。例如, Wakabayashi 等^[7]发现,生菜感染细菌后,细胞线粒体会增大,出现类似动物 PCD 的症状,细胞质内空泡化增加,使细胞丧失功能。Olszak 等^[8]用细菌侵染拟南芥突变体 acd11 后发现,拟南芥 AtFMO 基因蛋白的表达既可以激活细胞的防御系统,又可以促进细胞发生 PCD 现象,但并不是细胞发生 PCD 现象所必需的。

2 低氧与植物 PCD

* 基金项目 江西省教育厅科技计划项目(GJJ08053) 国家自然科学基金项目(30860155)资助

作者简介 高赟(1987-),女,硕士研究生,植物遗传学专业

[△]通讯作者 李绍波,南昌大学副教授,博士,硕士生导师,主要从事植物遗传学教学与科研,

Tel: 0791-3969537, Email: shaoboli@ncu.edu.cn

(收稿日期 2010-10-20 接受日期 2010-11-15)

由于淹水或水培中微生物和植物根的呼吸,降低了植物根际氧的浓度而出现了低氧或无氧状态,导致根部细胞发生 PCD 现象。He 等^[9]研究表明, Ca^{2+} 和蛋白质磷酸化与植物通气组织的形成有关,在正常供氧条件下 Ca^{2+} 通道抑制剂和蛋白质磷酸酯酶抑制剂都能促进玉米根中细胞的死亡,而在低氧的根中 Ca^{2+} 螯合物 EGTA 和蛋白激酶抑制剂都能防止细胞死亡。Xiong 等^[10]报道,玉米根尖细胞在淹水 24 小时后细胞核出现明显类似 PCD 现象的超微结构如质膜的变化,但并没有检测到明显的 DNA ladder 等 PCD 现象,由此推测,淹水条件下玉米根尖细胞的死亡是一种特殊的形式,既类似于 PCD 现象,也类似于细胞坏死现象。

3 温度与植物 PCD

温度的变化也会直接影响到植物细胞的正常生命活动,使部分器官乃至整个植株的生长发育受到抑制。Koukalova 等^[11]报道,体外培养的烟草细胞在低温胁迫下会出现梯状 DNA 带、染色质浓缩等典型的 PCD 特征。何文锦等^[12]发现,低温胁迫下灰木相思的组培苗细胞核出现明显的 PCD 特征,且组培苗细胞对低温的耐受性是有限的。Zuppini 等^[13]研究表明,大豆悬浮细胞在 44℃ 下处理 2h,经过 24h 恢复后进行 HO/PI 双染发现有 50% 的细胞染色质凝集,20% 的细胞被碘化丙啶(PI)染色,并且 TUNEL 检测呈阳性,说明细胞发生 PCD 使 DNA 降解。Doyle 等^[14]研究表明,在 55℃ 条件下,拟南芥悬浮细胞发生了 apoptotic-like(AL)PCD 现象,其程度受光照、叶绿体、活性氧(ROS)以及一些相关的核蛋白的共同调控。

4 金属盐离子与植物 PCD

金属盐离子如铝(Al)、镉(Cd)、铁(Fe)等均能诱导植物发生 PCD 现象。Panda 等^[15]报道,用 50 μM 的铝处理烟草悬浮细胞 18h 出现了细胞色素 c 泄漏、ATP 含量下降、线粒体膜结构不正常、核 DNA 片段化等现象。Wang 等^[16]对烟草悬浮细胞研究发现, Bcl-2 的同源基因 Ced-9 基因表达可提高烟草抵抗铝毒害的能力。Zhang 等^[17]研究表明, 400 $\mu\text{mol/L}$ 的铁离子能诱导水稻 IR64 根尖细胞发生 PCD 现象,并引起了 SOD、POD 和 CAT 含量的显著变化。

5 药物与植物 PCD

有关药物诱导植物 PCD 的研究也很多。任丽梅等^[18]研究表明,经过一定浓度过氧化氢处理后的小麦悬浮细胞表现出典型的 PCD 特征,并且随着过氧化氢浓度的增加以及处理时间的延长细胞死亡率逐渐上升。Yakimova 等^[19]发现,乙烯本身不能诱导西红柿悬浮细胞 PCD,但却能促进镉诱导的西红柿悬浮细胞发生 PCD 现象。Shkute 等^[20]则认为, DNA 甲基化抑制剂 5-氮杂胞苷(5-Azacytidine)可以抑制暗培养导致的大麦第一片叶细胞发生的 PCD 现象。

6 水分与植物 PCD

曹慧等^[21]以苹果属抗旱能力较强的八棱海棠和较弱的平邑甜茶水培幼苗为材料,模拟水分胁迫进行研究发现,两个材料的出现 PCD 特征,由此表明,水分胁迫能诱导苹果属植物发

生 PCD 现象,其中八棱海棠 PCD 发生的时间长于平邑甜茶。谭冬梅等^[22]用聚乙二醇对苹果属植物平邑甜茶和新疆野苹果幼苗进行水分胁迫处理,实验结果表明,干旱胁迫可以诱导两种苹果属植物发生 PCD 现象,并且在 PCD 发生过程中叶片中都有类 Caspase-3 蛋白酶的产生。沈嘉和张振文^[23]用聚乙二醇处理酿酒葡萄赤霞珠幼苗,在电镜下观察干旱胁迫不同时期其叶片和根系的超微结构发现,叶片和根系中均出现了细胞核和线粒体的变化,叶绿体也出现典型的 PCD 现象,由此说明干旱胁迫可以诱导赤霞珠叶片及根系发生 PCD 现象。

7 光照辐射与植物 PCD

光照辐射如紫外线(Ultraviolet)等可以诱导植物发生 PCD 现象。在拟南芥中,Danon 等^[24]报道了过量的 UV-C 照射能引起拟南芥细胞发生明显的 PCD 现象。Zhang 等^[25]进一步研究发现,在过量的 UV-C 照射引起拟南芥细胞发生 PCD 现象的过程中, Caspase-3-like 蛋白酶活性起到了关键作用,并开创了一项在生物活体内实时检测 Caspase-3-like 蛋白酶活性的 FRET (Fluorescence Resonance Energy Transfer)方法。此外,在水稻中 Su 等^[26]也报道, 1500 $\mu\text{J}/\text{m}^2$ 的紫外线 UV-B 照射处理下,与动物凋亡基因同源的水稻 PCD 相关基因蛋白 OsPDCD5 表达量明显上调。

8 结语

细胞程序性死亡(PCD)在植物生长发育和抵抗逆境方面具有重要意义。在细胞水平上,PCD 是维持细胞数量平衡的重要手段;在发育中,PCD 有形态建成和去除无用组织细胞的作用,而且还是抵御病原体入侵和环境胁迫的重要机制之一^[27]。植物在遇到环境胁迫如病害、高盐、水涝和低温时,某些部位的细胞需要发生 PCD 来度过不良环境,这是植物在进化过程中自身形成的对环境的适应能力。每年全球农林作物都受到自然界旱、涝、盐碱以及高低温等不良环境因子的严重影响,深入研究植物 PCD 的发生机制,阐明植物生长发育的本质及环境因子诱导的植物 PCD 的自身调控机理,对控制植物病害的发生、农作物品种选育、粮食生产及贮藏保鲜的改良等具有重要意义。

相对动物细胞凋亡机制的研究,植物 PCD 研究起步较晚,其发生机理尚不够深入。近年来,植物 PCD 相关的研究报道也逐渐增多和深入^[28-30]。本文仅对国内外报道的一些环境因子诱导的植物 PCD 研究进行了一定的综述。实际上,环境因子诱导植物发生 PCD 是通过活性氧^[14]、乙烯^[19]、钙离子和 NO 等信号传导实现的,对于植物 PCD 发生的可能信号转导途径及类似动物细胞中的凋亡相关基因的表达调控机理还有待于进一步深入和系统的研究。

另外,从事植物 PCD 研究的工作者逐渐清楚地认识到,今后关于植物 PCD 研究仅停留于对 PCD 发生的主要特征以及信号转导分子变化的检测是非常不够的。Chen 等^[28]对盐胁迫下水稻根尖细胞发生 PCD 的相关蛋白质组进行了研究,找到了一个 HSP70 候选蛋白,并对其他可能的相关蛋白进行了讨论。Balk 等^[31]以及 Ku 等^[32]分别报道了 PCD 的发生与向日葵细胞质雄性不育系和水稻温敏雄性不育系中绒毡层的降解均存在

一定的联系。因此,植物 PCD 研究的长足发展还有待于广大工作者拓宽研究的思维方式和研究内容。

参考文献(References)

- [1] Steller H. Mechanisms and genes of cellular suicide [J]. *Science*, 1995, 267: 1445-1449
- [2] Manaboon M, Iga M, Iwami M, et al. Intracellular mobilization of Ca^{2+} by the insect steroid hormone 20-hydroxyecdysone during programmed cell death in silkworm anterior silk glands [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2009, 55: 123-129
- [3] Iga M, Manaboon M, Matsui H, et al. Ca^{2+} -PKC-caspase 3-like protease pathway mediates DNA and nuclear fragmentation in ecdysteroid-induced programmed cell death [J]. *Molecular and Cellular Endocrinology*, 2010, 321: 146-151
- [4] Greenberg J T, Guo A, Klessig D F, et al. Programmed cell death in Plants: A pathogen- triggered response activated coordinately with multiple defense functions [J]. *Cell*, 1994, 77: 551-563
- [5] Greenberg J T. Programmed cell death: A way of life for plants [J]. *PNAS*, 1996, 93: 12094-12097
- [6] Lam E, Kato N, Lawton M. Programmed cell death, mitochondria and the plant hypersensitive response [J]. *Nature*, 2001, 411: 848-853
- [7] Wakabayashi T, Karbowski M. Structural changes of mitochondria related to apoptosis [J]. *Biological Signals and Receptors*, 2001, 10: 26-56
- [8] Olszak B, Malinovsky F G, Brodersen P, et al. A putative flavin-containing mono-oxygenase as a marker for certain defense and cell death pathways [J]. *Plant Science*, 2006, 170: 614-623
- [9] He C, Finlayson S A, Drew M C, et al. Ethylene biosynthesis during aerenchyma formation in roots of maize subjected to mechanical impedance and hypoxia [J]. *Plant Physiology*, 1996, 112: 1679-1685
- [10] Xiong H, Li Y, Li L, et al. A unique form of cell death occurring in meristematic root tips of completely submerged maize seedlings [J]. *Plant Science*, 2006, 171: 624-631
- [11] Koukalova B, Kovarik A, Fajkus J. Chromatin fragmentation associated with apoptotic changes in tobacco cells exposed to cold stress [J]. *FEBS Letters*, 1997, 414: 289-292
- [12] 何文锦, 代容春, 连玲等. 低温胁迫诱导灰木相思组培苗细胞凋亡 [J]. *福建农林大学学报(自然科学版)*, 2007, 36: 38-42
- [13] Zuppin A, Bugno V, Baldan B. Monitoring programmed cell death triggered by mild heat shock in soybean-cultured cells [J]. *Functional Plant Biology*, 2006, 33: 617-627
- [14] Doyle S M, Diamond M, McCabe P F. Chloroplast and reactive oxygen species involvement in apoptotic-like programmed cell death in Arabidopsis suspension cultures [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2009, 61: 473-482
- [15] Panda SK, Yamamoto Y, Kondo H, et al. Mitochondrial alterations related to programmed cell death in tobacco cells under aluminium stress [J]. *C. R. Biologies*, 2008, 331: 597-610
- [16] Wang W, Pan J, Zheng K, et al. Ced-9 inhibits Al-induced programmed cell death and promotes Al tolerance in tobacco [J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2009, 383: 141-145
- [17] Zhang Y, Zheng G H, Liu P, et al. Morphological and physiological responses of root tip cells to Fe^{2+} toxicity in rice [J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2010, DOI 10.1007/s11738-010-0590-y
- [18] 任丽梅, 张洁, 陈琰等. 过氧化氢诱导小麦悬浮细胞程序性死亡 [J]. *河北农业大学学报*, 2009, 32(1): 26-29
- [19] Yakimova E T, Kapchina-Toteva V M, Laarhoven L-J, et al. Involvement of ethylene and lipid signalling in cadmium-induced programmed cell death in tomato suspension cells [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2006, 44: 581-589
- [20] Shkute N, Stivrina N. 5-Azacytidine decreases fragmentation of nuclear DNA and pigment formation in first leaf cells of barley seedlings [J]. *Cell Biology International*, 2005, 29: 1025-1031
- [21] 曹慧, 李春霞, 王孝威等. 水分胁迫诱导八棱海棠和平邑甜茶细胞程序性死亡的研究 [J]. *园艺学报*, 2009, 36: 469-474
- [22] 谭冬梅, 许雪峰, 李天忠等. 干旱胁迫诱导苹果属植物细胞程序性死亡的研究 [J]. *园艺学报*, 2007, 34: 275-278
- [23] 沈嘉, 张振文. 人工模拟干旱条件下赤霞珠葡萄程序性死亡的细胞形态学研究 [J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2009, 37(10): 125-132
- [24] Danon A, Rotari V I, Gordon A, et al. Ultraviolet-C overexposure induces programmed cell death in Arabidopsis, which is mediated by caspase-like activities and which can be suppressed by caspase inhibitors, p35 and defender against apoptotic death [J]. *The Journal of Biological Chemistry*, 2004, 279: 779-787
- [25] Zhang L R, Xu Q X, Xing D, et al. Real-Time Detection of Caspase-3-Like Protease Activation in Vivo Using Fluorescence Resonance Energy Transfer during Plant Programmed Cell Death Induced by Ultraviolet C Overexposure [J]. *Plant Physiology*, 2009, 150: 1773-1783
- [26] Su W, Wu J, Wei C, et al. Interaction between programmed cell death 5 and calcineurin B-like interacting protein kinase 23 in *Oryza sativa* [J]. *Plant Science*, 2006, 170: 1150-1155
- [27] Reape T J, McCabe P F. Apoptotic-like programmed cell death in plants [J]. *New Phytologist* 2008, 180: 13-26
- [28] Chen X, Wang Y, Li J, et al. Mitochondrial proteome during salt stress-induced programmed cell death in rice [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2009, 47: 407-415
- [29] Mur L A J, Kenton P, Lloyd A J, et al. The hypersensitive response; the centenary is upon us but how much do we know? [J] *Journal of Experimental Botany*, 2008, 59: 501-520
- [30] Williams B, Dickman M. Plant programmed cell death: can't live with it; can't live without it [J]. *Molecular Plant Pathology*, 2008, 9: 531-544
- [31] Bulk J, Leaver C J. The PET1-CMS mitochondrial mutation in sunflower is associated with premature programmed cell death and cytochrome c release [J]. *Plant Cell*, 2001, 13: 1803-1818
- [32] Ku S, Yoon H, Suh H S, et al. Male-sterility of thermosensitive genic male-sterile rice is associated with premature programmed cell death of the tapetum [J]. *Planta*, 2003, 217: 559-565