

## NaCl胁迫下AM真菌对滨梅叶片中抗坏血酸-谷胱甘肽循环的影响

宰学明<sup>1,2,\*</sup>, 郝振萍<sup>1</sup>, 张焕仕<sup>2</sup>, 钦佩<sup>2</sup>, 吴国荣<sup>3</sup>

<sup>1</sup>金陵科技学院园艺学院, 南京210038; <sup>2</sup>南京大学盐生植物实验室, 南京210093; <sup>3</sup>南京师范大学生命科学学院, 南京210097

**摘要:** 以接种*Glomus mosseae*的滨梅幼苗为试材, 研究了AM真菌对2.0% NaCl胁迫下滨梅叶片抗坏血酸-谷胱甘肽循环系统的影响。结果显示, NaCl胁迫下滨梅幼苗叶片H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>含量呈增加趋势, 但接种菌幼苗叶片H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>含量显著低于未接种苗的。NaCl胁迫下菌根苗叶片抗氧化酶(APX、DHAR和GR)活性、AsA和GSH含量、氧化还原力(AsA/DHA值和GSH/GSSG值)均显著高于未接种苗。这表明, NaCl胁迫下, AM真菌能促进滨梅叶AsA-GSH循环快速有效地运转, 维持体内抗氧化物质较强的再生能力, 从而提高抗氧化胁迫能力, 菌根苗表现出较强的耐盐性。

**关键词:** AM真菌; NaCl胁迫; 滨梅; 抗坏血酸-谷胱甘肽循环

## Effects of AM Fungi on Ascorbate-Glutathione Cycle Metabolism in Leaves of *Prunus maritima* Marshall under NaCl Stress

ZAI Xue-Ming<sup>1,2,\*</sup>, HAO Zhen-Ping<sup>1</sup>, ZHANG Huan-Shi<sup>2</sup>, QIN Pei<sup>2</sup>, WU Guo-Rong<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Department of Horticulture, Jinling Institute of Technology, Nanjing 210038, China; <sup>2</sup>Halophyte Research Lab of Nanjing University, Nanjing 210093, China; <sup>3</sup>College of Life Science, Nanjing Normal University, Nanjing 210097, China

**Abstract:** The effects of AM fungi on ascorbate-glutathione cycle metabolism in leaves of beach plum (*Prunus maritima*) seedlings under 2% NaCl stress were studied, in which inoculated with *Glomus mosseae*. The resulted showed that under NaCl stress, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> content increased in leaves of beach plum seedlings, and the H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> content in leaves of inoculated seedlings was significantly lower than that of non-inoculated seedlings. Also, the activities of antioxidant enzymes (APX, DHAR and GR), the contents of AsA and GSH and the ratios of AsA/DHA and GSH/GSSG in leaves of inoculated seedlings were significantly higher than those in non-inoculated seedlings. These concluded that inoculated seedlings had efficient metabolism of ascorbate-glutathione cycle, which scavenged the H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> rapidly to alleviate the oxidative damage of NaCl stress; therefore, inoculated seedlings had a stronger tolerance to salt stress.

**Key words:** AM fungi; NaCl stress; beach plum (*Prunus maritima*); ascorbate-glutathione cycle

盐胁迫是制约植物生长发育的主要逆境因素之一。盐胁迫下植物会出现营养失衡和渗透功能受损, 诱导氧化胁迫, 进而引起膜系统氧化损伤、光合电子传递系统失活、激素平衡破坏及生物量积累明显下降等(Zhu等2007; Miller等2010)。植物则通过限制盐分的过量吸收和调节抗氧化系统清除活性氧积累等途径减轻或抵御盐胁迫对细胞的伤害(赵琪和戴绍军2012)。抗氧化系统包括抗氧化酶类及抗氧化剂等非酶物质, 这些酶及抗氧化剂的协同作用能有效清除由盐胁迫产生的活性氧, 保护膜的完整性, 提高植物耐盐性, 其中抗坏血酸-谷胱甘肽循环(ascorbate-glutathione cycle, AsA-GSH)在植物抵抗氧化胁迫、清除活性氧自由基方面具有重要作用(高俊杰等2009; Miller等2010)。

丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi,

AM真菌)能够与80%以上的植物建立共生关系, 提高植物的抗逆性, 促进植物生长。盐胁迫下AM真菌对植物接种效应的报道较多, 主要集中在AM真菌能够改善植物养分及水分的吸收(Eelin等2009)、减缓盐离子对植物的毒害(孙吉庆等2012)、强化植物的渗透调节作用(陆爽等2011)、刺激根系发育和改变根系形态(Sheng等2009)等方面。大量的研究还表明, AM真菌能够影响盐胁迫下植物抗氧化酶的活性, 增强植物的抗氧化防御系统, 降低氧化胁迫造成的伤害(Ghorbanli等2004; He等

收稿 2012-10-11 修定 2012-12-05

资助 国家林业公益性行业科研专项项目(200904001)和江苏省农业科技支撑计划项目(BE2012418)。

\* 通讯作者(E-mail: zaixueming680825@yahoo.com.cn; Tel: 025-85393314)。

2007; 曾广萍等2011), 但目前对AM真菌调控盐胁迫下ASA-GSH循环代谢的研究尚未见报道。

滨梅又名海滨李、沙李, 隶属蔷薇科(Rosaceae)李属(*Prunus*), 产于美国东北部北大西洋沿岸。滨梅具有耐旱、耐贫瘠、耐盐碱等特性, 其花大而密, 果实酸甜可口, 可用于贫瘠山地、沿海滩涂的绿化和果品加工(Yan等2009)。南京大学盐生植物实验室的研究表明, 引种滨梅能与多种土著AM真菌形成共生结构, 菌根的形成能提高滨梅的耐盐能力(Zai等2012)。Glomus mosseae是盐碱土壤中的优势菌种, 是潜在适合给盐碱土壤接种的菌种之一(刘润进等1999)。本试验以滨梅幼苗为试材, 通过Glomus mosseae盆栽接种试验, 对NaCl胁迫下AM真菌在AsA-GSH循环中抗氧化酶活性和抗氧化物质含量的变化差异进行比较, 探讨AM真菌接种苗耐受NaCl胁迫的生理生化基础, 以便为滨梅在盐碱地区的引种及菌根技术的应用提供依据。

## 材料与方法

### 1 实验材料与处理

2010年3月于南京市溧水县傅家边农业观光园滨梅苗木基地, 剪取正常生长前年新生的滨海(*Prunus maritima* Marshall)半木质化枝条, 采回后将其扦插在金陵科技学院幕府校区苗木繁育砂床上, 在扦插苗生根生长2个月后, 选取生长良好、外形近似的1 000株滨梅苗移栽于盛有下述处理基质的盆中(实验组500盆, 对照组500盆)。

取普通耕作土, 添加5% (W/W, 下同)草炭、1%河沙和0.5%过磷酸钙改良, 拍碎、混匀、过筛后作为栽培基质, 将供试的基质进行160 °C高温灭菌2 h, 然后装于直径15 cm的无菌新塑料盆中, 盆底有孔, 装基质前孔上垫一层滤纸, 每盆装基质400 g, 均分2组备用。实验组500盆, 将25 g供试菌接种剂(BGCJX01, 1 285个Glomus mosseae孢子·20 mL<sup>-1</sup>菌剂)施入每盆内; 对照组每盆施25 g灭菌接种物和10 mL不灭菌接种物的水滤液, 以保持微生物区系一致性。基质基本成分如下: 有机质1.35%、速效氮0.048‰ (W/W)、速效磷0.0248‰和速效钾0.148‰, pH 7.2。

生长1个月后, 从中挑选出600株长势基本一致(高度20~30 cm)的滨梅幼苗, 其中300株为接种菌剂且已有Glomus mosseae侵染的菌根苗, 另300

株为未接种菌剂的对照苗, 分别进行盐胁迫处理。试验设含2.0% NaCl的土壤2组, 其中一组(50株)为菌根苗(Gm+NaCl), 另一组为未接种苗(-Gm+NaCl), 分别以不加盐胁迫的菌根苗(Gm)和未接种苗(-Gm)为对照。各处理均重复3次。供试土壤含盐量按基质干重计, 取相应量NaCl兑水至3 000 mL, 1周内分3次均匀浇入, 对照组浇等量的自来水。偶有溶液渗漏到托盘中, 于1 h后返浇入盆。盐胁迫处理完毕后, 每5 d浇1次自来水, 每次每盆500 mL, 直至盐胁迫后14 d。于盐胁迫0、3、6、9、12 d取叶片进行各项指标的测定。

### 2 测定项目及方法

#### 2.1 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>含量的测定

采用Patterson等(1984)的方法, 略加修改。样品提取液与浓度20%的TiCl<sub>4</sub>盐酸溶液、氨水反应, 生成过氧化物-Ti复合物, 12 000×g离心10 min, 取沉淀加3 mL浓度1 mol·L<sup>-1</sup> H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>溶解, 410 nm下测OD值。

#### 2.2 抗氧化酶APX、GR和DHAR活性的测定

叶片加酶提取液(50 mmol·L<sup>-1</sup> PBS, pH 7.8, 1 mmol·L<sup>-1</sup> EDTANa<sub>2</sub>, 2% PVP), 冰浴研磨, 12 000×g冷冻离心20 min, 上清液即为酶提取液。抗坏血酸过氧化物酶(ascorbate peroxidase, APX)活性测定参照Nakano和Aasada (1981)以及Foyer和Halliwell (1976)的方法, 每个酶活性单位(U)为每分钟吸光度的变化; 脱氢抗坏血酸还原酶(dehydroascorbate reductase, DHAR)活性的测定按Krivosheeva等(1996)的方法。谷胱甘肽还原酶(glutathione reductase, GR)活性测定参照Foyer和Halliwell (1976)的方法, 稍加修改: 取0.2 g叶片, 加入1.6 mL Tricine-NaOH缓冲液(pH 7.8)冰浴研磨, 4 °C下15 000×g离心20 min, 将上清液定容至2 mL进行酶活性测定。3 mL反应体系包括: 0.3 mL 0.2 mmol·L<sup>-1</sup> NADPH、1.8 mL 0.1 mol·L<sup>-1</sup> Tricine-NaOH缓冲液(pH 7.8)、酶液0.6 mL和0.3 mL 5 mmol·L<sup>-1</sup>氧化型谷胱甘肽(oxidized glutathione, GSSG), 以不加GSSG做对照, 测定OD<sub>340</sub>变化值, 以每分钟变化0.1为1个酶活性单位。

#### 2.3 非酶抗氧化物质AsA、GSH、GSSG和DHA含量的测定

选择2.2节提取的酶提取液进行还原型抗坏血酸(reduced ascorbic acid, AsA)、还原型谷胱甘肽

(reduced glutathione, GSH)、GSSG和脱氢抗坏血酸(dehydroascorbic acid, DHA)含量的测定。AsA和DHA测定按照Jin等(2003)的方法; GSH及GSSG按照Gossett等(1994)的方法测定。

### 3 数据处理

用SAS软件进行单因素方差分析, 并用Duncan's新复极差法对平均数进行多重比较, Microsoft Excel软件制图。

## 实验结果

### 1 NaCl胁迫下AM真菌对滨梅叶片H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>含量的影响

由表1可知, 随NaCl胁迫时间增加, Gm+NaCl和-Gm+NaCl处理的H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>含量均有所增加。-Gm+NaCl处理的H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>含量在胁迫期间快速增加, 胁迫6 d后均显著高于-Gm的, 胁迫12 d时为-Gm处理的2.07倍。Gm+NaCl处理的H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>含量在胁迫9 d后均显著增加, 胁迫12 d时为Gm处理的1.32倍。胁迫下的Gm+NaCl处理的H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>含量均显著低于-Gm+NaCl的, 胁迫12 d时为后者的62%。

表1 NaCl胁迫下AM真菌对滨梅叶片H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>含量的影响

Table 1 Effect of AM fungi on H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> content in leaves of beach plum under NaCl stress

胁迫时间/d	H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> 含量/ $\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$ (FW)			
	-Gm	Gm	-Gm+NaCl	Gm+NaCl
0	6.07±0.33 <sup>a</sup>	5.86±0.40 <sup>a</sup>	6.02±0.30 <sup>a</sup>	6.07±0.21 <sup>a</sup>
3	6.24±0.30 <sup>a</sup>	5.89±0.31 <sup>a</sup>	6.48±0.60 <sup>a</sup>	5.94±0.15 <sup>a</sup>
6	6.06±0.32 <sup>b</sup>	5.92±0.24 <sup>b</sup>	7.52±0.20 <sup>a</sup>	6.36±0.03 <sup>b</sup>
9	6.07±0.30 <sup>c</sup>	6.09±0.10 <sup>c</sup>	9.63±0.40 <sup>a</sup>	6.98±0.19 <sup>b</sup>
12	6.15±0.24 <sup>c</sup>	6.02±0.23 <sup>c</sup>	12.79±1.25 <sup>a</sup>	7.96±0.35 <sup>b</sup>

表中数据为3次重复平均值±标准误差, 同行数据不同小写字母表示差异达5%水平。

### 2 NaCl胁迫下AM真菌对滨梅叶片APX、DHAR和GR活性的影响

由图1-A可知, NaCl胁迫下, Gm+NaCl和-Gm+NaCl处理的APX活性均呈先上升后下降趋势。在胁迫3 d时, Gm+NaCl处理的APX活性达到最大值[3.39 U·g<sup>-1</sup> (FW)·min<sup>-1</sup>], 之后平缓下降; 同时-Gm+NaCl处理的APX活性也达到最大值[2.89 U·g<sup>-1</sup> (FW)·min<sup>-1</sup>], 之后直线下降。在胁迫期间, Gm+NaCl处理的叶片APX活性均高于-Gm+NaCl的, 且胁迫3 d后两者差异达显著水平。

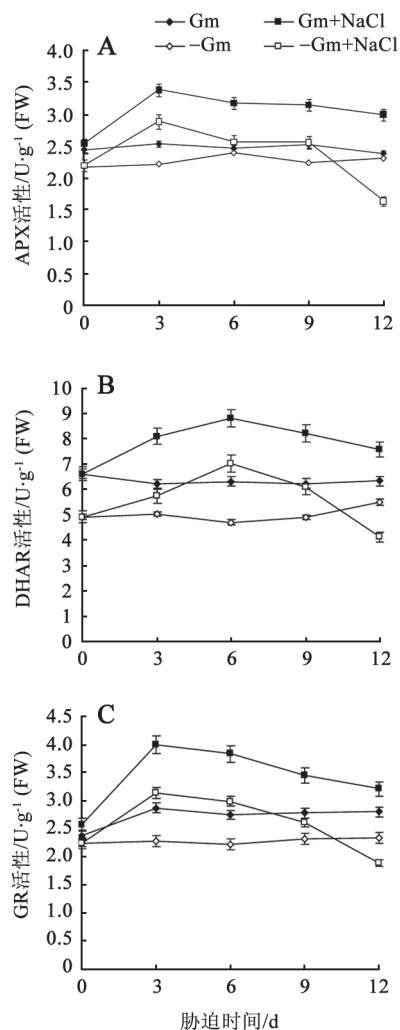


图1 NaCl胁迫下AM真菌对滨梅叶片APX、DHAR和GR活性的影响

Fig.1 Effects of AM fungi on APX, DHAR and GR activities in leaves of beach plum under NaCl stress

NaCl胁迫6 d时, Gm+NaCl和-Gm+NaCl处理的DHAR活性均达到最大值[分别为8.81和7.02 U·g<sup>-1</sup> (FW)·min<sup>-1</sup>], 之后均呈下降趋势(图1-B)。Gm+NaCl处理的叶片DHAR活性在胁迫期间均显著高于-Gm+NaCl的, 胁迫12 d时为后者的1.84倍。

NaCl胁迫下, Gm+NaCl和-Gm+NaCl处理的GR活性变化幅度大, 先快速上升, 胁迫3 d时达到峰值[分别为3.99和3.14 U·g<sup>-1</sup> (FW)·min<sup>-1</sup>], 之后均呈下降趋势(图1-C)。与在胁迫期间, Gm+NaCl处理的叶片GR活性均显著高于-Gm+NaCl的, 胁迫12 d时为后者的1.70倍。

### 3 NaCl胁迫下AM真菌对滨梅叶片AsA与DHA含量及AsA/DHA比值的影响

如图2-A所示, 随NaCl胁迫时间的延长, AsA含量变化均呈先上升后下降趋势。Gm+NaCl处理的AsA含量在胁迫9 d时达到最大值[51.38 ng·g<sup>-1</sup> (FW)], 之后平缓下降, 胁迫12 d时仍显著高于Gm处理的。-Gm+NaCl处理的AsA含量在胁迫6 d时达到最大值[43.9 ng·g<sup>-1</sup> (FW)], 胁迫9 d后快速下降, 胁迫12 d时显著低于-Gm处理的。Gm+NaCl与-Gm+NaCl相比, 前者处理的叶片AsA含量均高于后者, 且胁迫6 d之后两者差异均达显著水平。

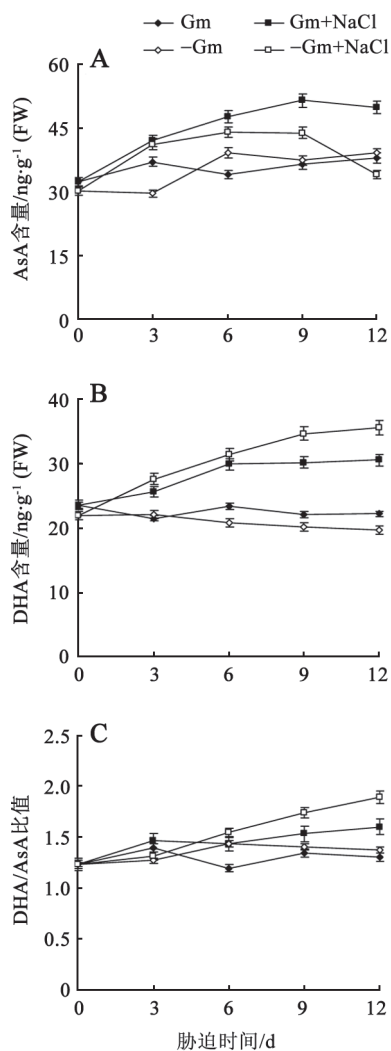


图2 AM真菌对NaCl胁迫下滨梅叶片AsA与DHA含量及AsA/DHA比值的影响

Fig.2 Effects of AM fungi on AsA, DHA contents and AsA/DHA ratio in leaves of beach plum under NaCl stress

随NaCl胁迫时间的延长, DHA含量均有所增加(图2-B)。胁迫3~6 d, Gm+NaCl处理的DHA含量低于-Gm+NaCl的, 但差异不显著; 胁迫9~12 d, Gm+NaCl处理的增加幅度平缓, DHA含量显著低于-Gm+NaCl处理的。

NaCl胁迫下, 叶片DHA/AsA比值均升高(图2-C)。Gm+NaCl处理的上升较平缓, 而-Gm+NaCl上升幅度大, Gm+NaCl与-Gm+NaCl相比, 前者处理的AsA/DHA比值均显著低于后者, 胁迫12 d时为后者的85%。

### 4 NaCl胁迫下AM真菌对滨梅叶GSH和GSSG含量及GSH/GSSG比值的影响

由图3-A可知, NaCl胁迫下, Gm+NaCl处理的GSH含量变化呈先上升后下降的趋势, 胁迫3 d时达到峰值[2.91 μg·g<sup>-1</sup> (FW)], 之后呈下降趋势, 胁迫12 d时接近Gm处理的水平。-Gm+NaCl处理的GSH含量变化幅度大, 胁迫3 d时达到峰值[1.94 μg·g<sup>-1</sup> (FW)], 此后快速下降。Gm+NaCl与-Gm+NaCl相比, 前者处理的GSH含量均显著高于后者, 胁迫12 d时为后者的2.61倍。

如图3-B所示, 随NaCl胁迫时间延长, 叶片GSSG含量均有所增加。Gm+NaCl处理的GSSG含量增加幅度小, 胁迫9 d时达到峰值[3.24 μg·g<sup>-1</sup> (FW)]。-Gm+NaCl处理的增加幅度较大, 胁迫9 d时达到峰值[3.87 μg·g<sup>-1</sup> (FW)]。Gm+NaCl和-Gm+NaCl相比, 前者处理的叶片GSSG含量在胁迫3 d及此后均显著低于后者, 胁迫12 d时为后者的84.65%。

NaCl胁迫下, 叶片GSH/GSSG比值均呈下降趋势(图3-C)。Gm+NaCl处理的GSH/GSSG比值下降较平缓, 而-Gm+NaCl的下降幅度大, Gm+NaCl和-Gm+NaCl相比, 前者在胁迫期间叶片GSH/GSSG比值均显著高于后者, 胁迫12 d时为后者的2.52倍。

## 讨 论

植物受到盐胁迫时, 体内会产生大量的活性氧自由基, 从而引起膜质的氧化伤害。植物体通过维持AsA-GSH循环的快速有效运转能够有效减轻逆境胁迫下植物的活性氧伤害(魏国平等2008; Miller等2010)。黄志明等(2011)研究表明适宜浓度的GSH处理可促进AsA-GSH循环, 显著增强叶绿

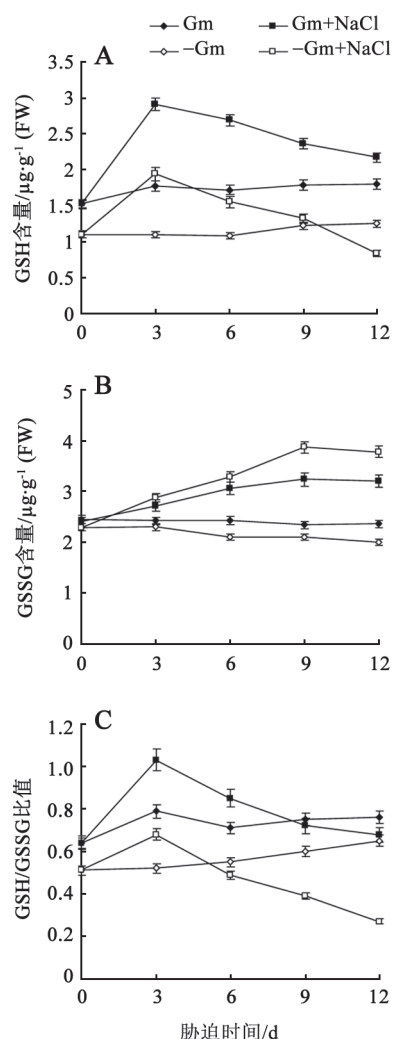


图3 NaCl胁迫下AM真菌对滨梅叶片GSH和GSSG含量及GSH/GSSG比值的影响

Fig.3 Effects of AM fungi on GSH, GSSG contents and GSH/GSSG ratio in leaves of beach plum under NaCl stress

体清除自由基的能力,使得枇杷幼果能够有效地抵抗低温胁迫。魏国平等(2011)等实验证实 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫下,嫁接能使茄子叶片保持良好的AsA-GSH循环效率,清除 $\text{H}_2\text{O}_2$ 效率较高,细胞受氧化损伤程度较轻,表现出较强的耐盐性。本研究结果发现,NaCl胁迫下,AM真菌接种能够显著提高滨梅叶中APX、DHAR和GR的活性,增加AsA和GSH的水平,致使 $\text{H}_2\text{O}_2$ 的清除效率明显提高。说明AM真菌接种能够促进滨梅叶片AsA-GSH循环的高效运行,有效减轻盐胁迫下的活性氧伤害,使得滨梅苗表现出较强的耐盐性。

APX、GR和DHAR是AsA-GSH循环系统中的

重要酶组分。研究表明,逆境胁迫下,植物体内APX、DHAR及GR活性在清除 $\text{H}_2\text{O}_2$ 等活性氧系统中发挥重要作用(Li和Zhang 2010; 黄志明等2011)。近年来,有研究者提出AMF共生体通过增强植物抗氧化酶的活性及诱导相关基因的表达,来减缓其在盐胁迫下受到的活性氧伤害。Ghorhanli等(2004)研究了 $100\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  NaCl对菜豆根部和地上部抗氧化酶活性的影响,发现接种幼套球囊霉(*Glomus etunicatum* Becker & Gerdemannii)的菌根植株根部和地上部均具有较高的SOD、POD和抗坏血酸氧化酶活性,表现出较强的耐盐性。贺忠群等(2006)研究表明,AM真菌的接种增强了番茄叶片的GSH-Px活性,减轻了活性氧对植株细胞膜的伤害,提高了番茄的耐盐性。本试验发现,盐胁迫下AM真菌接种的滨梅叶片中DHAR、APX和GR活性均高于未接种苗,且在胁迫后期菌根苗仍保持较高的APX、DHAR及GR活性,表明菌根苗在NaCl胁迫下清除过量活性氧的同时能较好地维持AsA-GSH循环系统的完整性,从而菌根苗在较长时间内仍表现出对NaCl胁迫的耐性。这与王聪等(2010)在大豆抗氧化酶活性的研究中报道,耐盐性强的品种比盐敏感品种具有更高的APX、DHAR和GR活性的结果相似。因此,保持较高的抗氧化酶活性可能是滨梅菌根苗耐NaCl胁迫的重要原因之一。

AsA是一种普遍存在的非酶促抗氧化物质,其氧化形式是脱氢抗坏血酸(DHA),DHA可在脱氢抗坏血酸还原酶(DHAR)的作用下还原形成AsA,AsA的含量和AsA/DHA比值的大小与植物对逆境胁迫的响应密切相关(陈坤明等2004)。Shalata等(2001)研究结果表明,盐胁迫下耐盐番茄根系中的AsA含量明显升高,DHA含量显著降低,细胞氧化还原力(AsA/DHA)比值升高,表现出较强的耐盐性。魏国平等(2008)报道,嫁接茄子较好的耐盐性与茄子体内较高的AsA含量及AsA/DHA比值密切相关。GSH是生物体内另一种重要的抗氧化剂,可作为DHA再生AsA的电子供体,GSH含量及GSH/GSSG比值的大小与植物对盐胁迫的耐性密切相关(高俊杰等2009)。本试验发现,NaCl胁迫下幼苗叶片AsA、GSH含量先增加后降低,DHA和GSSG含量增加,AsA/DHA和GSH/GSSG比值下降,

而菌根苗叶片AsA和GSH含量、AsA/DHA和GSH/GSSG比值均显著高于未接种苗, DHA和GSSG含量均显著低于未接种苗。结果表明, 菌根苗对NaCl胁迫具有较强的耐受性, 在胁迫期间能够保持较高的抗坏血酸和谷胱甘肽代谢水平, 较好地维持了叶细胞内活性氧代谢的平衡。因此, 保持较高的非酶抗氧化物质AsA和GSH水平, 可能也是滨梅菌根苗耐NaCl胁迫的重要原因之一。

综上所述, NaCl胁迫下, AM真菌对滨梅叶的AsA-GSH循环发生了显著影响。AM菌根苗在胁迫期间能够保持较高且相对协调平衡的APX、DHAR和GR活性, 使得AsA-GSH循环能够快速有效地运转, 促进了AsA和GSH的再生, 进而维持了较强的氧化还原力和高水平的抗氧化物质, 使过量产生的H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>能被及时清除。说明NaCl胁迫下, AM真菌能促进滨梅叶AsA-GSH循环快速有效地运转, 维持较强抗氧化物质的再生能力, 从而提高滨梅的抗氧化胁迫能力, 使其表现出较强的耐盐性。

### 参考文献

- 陈坤明, 宫海军, 王锁民(2004). 植物抗坏血酸的生物合成、转运及其生物学功能. 西北植物学报, 24 (2): 329~336
- 高俊杰, 秦爱国, 于贤昌(2009). 低温胁迫对嫁接黄瓜叶片抗坏血酸-谷胱甘肽循环的影响. 园艺学报, 36 (2): 215~220
- 贺忠群, 邹志荣, 贺超兴, 张志斌, 王军(2006). 盐胁迫下丛枝菌根真菌对番茄细胞膜透性及谷胱甘肽过氧化物酶活性的影响. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 34 (12): 53~64
- 黄志明, 吴锦程, 陈伟健, 蔡丽琴, 谢翠萍, 林良津, 黄世杰, 叶美兰(2011). SA对低温胁迫后枇杷幼果AsA-GSH循环酶系统的影响. 林业科学, 47 (9): 36~42
- 刘润进, 刘鹏起, 徐坤, 吕志范(1999). 中国盐碱土壤中AM菌的生态分布. 应用生态学报, 10 (6): 721~724
- 陆爽, 郭欢, 王绍明, 张霞(2011). 盐胁迫下AM真菌对紫花苜蓿生长及生理特征的影响. 水土保持学报, 25 (2): 227~231
- 孙吉庆, 刘润进, 李敏(2012). 丛枝菌根真菌提高植物抗逆性的效应及其机制研究进展. 植物生理学报, 48 (9): 845~852
- 王聪, 朱月林, 杨立飞, 陈磊(2010). NaCl胁迫对菜用大豆种子抗坏血酸-谷胱甘肽循环的影响. 植物营养与肥料学报, 16 (5): 1209~1216
- 魏国平, 朱月林, 刘正鲁(2008). 硝酸钙胁迫对营养液栽培嫁接茄子叶片抗坏血酸-谷胱甘肽循环的影响. 植物生态学报, 32 (5): 1023~1030
- 魏国平, 朱月林, 唐于银, 杨立飞, 张晓青(2011). 硝酸钙胁迫对水培嫁接茄子氮碳同化的影响. 江苏农业学报, 27 (5): 1063~1069
- 曾广萍, 张霞, 刘红玲, 谭勇, 朱丽洁(2011). 盐胁迫下AM真菌对红花耐盐性的影响. 植物生理学报, 47 (11): 1069~1074
- 赵琪, 戴绍军(2012). 蛋白质组学研究揭示的植物根盐胁迫响应机制. 生态学报, 32 (1): 0274~0283
- Eelin H, Kapoor R, Giri B (2009). Arbuscular mycorrhizal fungi in alleviation of salt stress: a review. Ann Bot-london, 104 (7): 1263~1280
- Foyer CH, Halliwell B (1976). The presence of glutathione and glutathione reductase in chloroplasts: a proposed role in ascorbic acid metabolism. Planta, 133: 21~25
- Ghorbanli M, Ebrahimzadeh H, Sharifi M (2004). Effects of NaCl and mycorrhizal fungi on antioxidative enzymes in soybean. Biol Plant, 48: 575~581
- Gossett DR, Millhollon EP, Lucas MC (1994). Antioxidant response to NaCl stress in salt-tolerant and salt-sensitive cultivars of cotton. Crop Sci, 34: 706~714
- He ZQ, He CX, Zhang ZB, Zou ZR, Wang HS (2007). Changes in antioxidative enzymes and cell membrane osmosis in tomato colonized by arbuscular mycorrhizae under NaCl stress. Coll Surf B: Biointerfaces, 59: 128~133
- Jin YH, Tao DL, Hao ZQ, Ye J, Du YJ, Liu HL, Zhou YB (2003). Environmental stresses and redox status of ascorbate. Acta Bot Sin, 45: 795~801
- Krivosheeva A, Tao DL, Ottander C, Wingsle G, Dube SL, Öquist G (1996). Cold acclimation and photoinhibition of photosynthesis in Scots pine. Planta, 200: 296~305
- Li YL, Zhang JG (2010). Effect of high-temperature stress on the activity of key enzymes in the AsA-GSH cycle in 'Yali' pears. Front Agric China, 4 (4): 463~467
- Miller G, Suzuki N, Ciftci-Yilmaz S, Mittler R (2010). Reactive oxygen species homeostasis and signalling during drought and salinity stresses. Plant Cell Environ, 33 (4): 453~467
- Nakano Y, Aasada K (1981). Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate specific peroxidase in spinach chloroplasts. Plant Cell Physiol, 22: 867~880
- Patterson BD, Macrae EA, Ferguson IB (1984). Estimation of hydrogen peroxide in plant extracts using titanium (W). Anal Biochem, 139: 487~492
- Shalata A, Mittova V, Volokita M (2001). Response of the cultivated tomato and its wild salt-tolerant relative *Lycopersicon pennellii* to salt-dependent oxidative stress: the root antioxidative system. Physiol Plant, 112 (4): 487~494
- Sheng M, Tang M, Chen H (2009). Influence of arbuscular mycorrhizae on the root system of maize plants under salt stress. Can J Microbiol, 55: 879~886
- Yan DL, Guo YQ, Zai XM, Wan SW, Qin P (2009). Effects of electromagnetic fields exposure on rapid micropropagation of beach plum (*Prunus maritima*). Ecol Eng, 35: 597~601
- Zai XM, Zhu SN, Qin P, Wang XY, Che L, Luo FX (2012). Effect of *Glomus mosseae* on chlorophyll content, chlorophyll fluorescence parameters, and chloroplast ultrastructure of beach plum (*Prunus maritima*) under NaCl stress. Photosynthetica, 50 (3): 323~328
- Zhu JH, Fu XM, Koo YD, Zhu JK, Jenney FE, Adams MWW, Zhu YM, Shi HZ, Yun DJ, Hasegawa PM et al (2007). An enhancer mutant of *Arabidopsis* salt overly sensitive 3 mediates both ion homeostasis and the oxidative stress response. Mol Cell Biol, 27 (14): 5214~5224