

淹水胁迫对不结球白菜抗坏血酸-谷胱甘肽循环的影响

郭欣欣^{1,2}, 李晓峰¹, 朱红芳¹, 朱玉英^{1,*}, 刘金平^{1,2}

¹上海市农业科学院园艺研究所, 上海市设施园艺技术重点实验室, 上海201106; ²南京农业大学园艺学院, 南京210095

摘要: 采用双套盆法模拟淹水实践, 探讨不同涝渍时间及深度(根淹、半淹)处理下不结球白菜幼苗根系中活性氧物质含量及抗坏血酸-谷胱甘肽循环的变化规律。结果表明: 淹水胁迫显著增加了不结球白菜幼苗根系中的 H_2O_2 含量及 $\text{O}_2^{\cdot-}$ 产生速率, 随着胁迫时间的延长, 半淹处理的升幅更大。胁迫解除后仍未恢复至对照水平。淹水胁迫期间, 不结球白菜幼苗根系中抗氧化物质含量(AsA和GSH)和氧化还原力(AsA/DHA、GSH/GSSG)降低, DHA和GSSG含量则显著升高, 且半淹处理的增幅或降幅均高于根淹处理, 即随胁迫加剧, 不结球白菜所受到的伤害越大。胁迫初期不结球白菜幼苗根系可通过保持相对较高的APX、DHAR和GR活性, 抵御胁迫带来的损伤。综上表明, 不结球白菜幼苗根系在胁迫初期可通过保持相对较高的APX、DHAR、GR活性, 促进AsA和GSH的再生, 但由于不结球白菜非耐涝植物, 后期仍导致植物根系中抗氧化物质含量降低, 严重影响了AsA-GSH循环的运作效率, 使过量产生的 H_2O_2 未能能够被及时清除, 进而影响植株生长。

关键词: 不结球白菜; 淹水胁迫; H_2O_2 ; 抗坏血酸-谷胱甘肽循环

Effects of Waterlogging Stress on Ascorbate-Glutathione Cycle in *Brassica campestris* ssp. *chinensis*

GUO Xin-Xin^{1,2}, LI Xiao-Feng¹, ZHU Hong-Fang¹, ZHU Yu-Ying^{1,*}, LIU Jin-Ping^{1,2}

¹Horticultural Research Institute, Shanghai Academy of Agricultural Science, Shanghai Key Lab of Protected Horticultural Technology, Shanghai 201106, China; ²College of Horticulture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China

Abstract: The change rule of active oxygen content and ascorbate-glutathione cycle was analyzed under different treatment time (1, 3, 5, recovery 7 d) and different level (root flooded and half submerged) in non-heading Chinese cabbage (*Brassica campestris* ssp. *chinensis*). Waterlogging stress significantly increased the hydrogen peroxid content (H_2O_2) and the producing rate of superoxide anion radical ($\text{O}_2^{\cdot-}$) in Pak-choi seedlings. With the rising stress levels, the hydrogen peroxid content (H_2O_2) and the producing rate of superoxide anion radical ($\text{O}_2^{\cdot-}$) were increased, and they were still lower than the control after the relief of waterlogging stress. During the period of waterlogging stress, the abscisic acid (AsA) content, glutathione (GSH) content, the AsA/DHA value and GSH/GSSG value were significant reduced, while the dehydroascorbic acid (DHA) content and oxidized glutathione (GSSG) content were significantly increased. Early the stress, non-heading Chinese cabbage seedlings can maintain the relatively higher ascorbic acid peroxidase (APX), dehydroascorbic acid reductase (DHAR), glutathione reductase (GR) activity for resisting the stress and promote the synthesis of AsA and GSH. But the antioxidant substance content were reduced in the late and the AsA-GSH circulation efficiency were serious effected after the waterlogging stress, resulting in the produced excess H_2O_2 can not be cleared in time and plant growth were effected.

Key words: *Brassica campestris* ssp. *chinensis*; waterlogging stress; H_2O_2 ; ascorbate-glutathione cycle

淹水胁迫会导致植物体内产生和积累较多的活性氧, 使得细胞膜脂过氧化程度加剧、蛋白质变性、核苷酸损伤加重等, 甚至导致细胞死亡。植物为防御涝渍胁迫带来的危害, 可经过自身调节作出适应性反应, 减少活性氧对细胞的伤害, 保持稳定的膜系统。抗坏血酸-谷胱甘肽循环系统(ascorbate-glutathione cycle, AsA-GSH循环)是抗坏血酸(abscisic acid, AsA)、还原型谷胱甘肽(gluta-

thione, GSH)等物质在谷胱甘肽还原酶(glutathione reductase, GR)、脱氢抗坏血酸还原酶(dehydroascorbic acid reductase, DHAR)、单脱氢抗坏血酸还

收稿 2015-07-22 修定 2015-11-17

资助 上海市绿叶蔬菜产业体系项目和“863”项目(2013AA-103006)。

* 通讯作者(E-mail: yy5@saas.sh.cn; Tel: 021-52235455)。

原酶(monodehydroascorbate reductase, MDHAR)、抗坏血酸过氧化物酶(ascorbic acid peroxidase, APX)等酶的催化作用下发生反应,来清除过氧化氢(hydrogen peroxid, H_2O_2)并维持抗坏血酸和谷胱甘肽氧化的还原状态平衡,预防氧化伤害(Aravind and Prasad 2005)。有研究显示,APX的失活会导致 H_2O_2 的积累增加,导致植物的生长受到抑制(Pnueli等2003)。植物的抗逆性与还原型谷胱甘肽和抗坏血酸含量的高低有着密切的联系(陈坤明等2004)。

目前,关于植物抗氧化酶系统以及AsA-GSH循环在盐胁迫(刘正鲁等2007)、低温胁迫(高俊杰等2009)等逆境中的变化规律已有较多报道,不同物种,如辣椒(徐小万等2008)、黄瓜(康云艳等2007)、油菜(吕艳艳等2013)等在低氧、淹水等逆境胁迫下抗氧化酶活性变化亦有相关报道,但有关淹水胁迫对不结球白菜AsA-GSH循环以及AsA等抗氧化酶活性的影响尚未见报道。不同种类的植物对淹水胁迫的耐受机制不完全相同,因此,本文拟以不结球白菜品种‘新夏青2号’为材料,利用双套盆法模拟大棚生产实践,研究淹水胁迫及解除胁迫后 H_2O_2 含量、 $O_2^{\cdot -}$ 的产生速率(rate of superoxide anion radical)、AsA-GSH循环中关键酶和抗氧化物质的动态变化,探讨淹水胁迫对不结球白菜AsA-GSH循环代谢的作用及植物的恢复能力,为进一步研究不结球白菜的耐涝性机制奠定基础。

材料与方法

1 供试材料与处理

以不结球白菜(*Brassica campestris* ssp. *chinensis* Makino) ‘新夏青2号’为试材,由上海市农业科学院设施园艺研究所青菜组提供。

试验于2014年6月~8月在上海市农业科学院设施园艺研究所温室内进行。将‘新夏青2号’种子播种于上口口径为15 cm、下口径为10 cm、高为10 cm的塑料营养钵中。待植株长到四叶一心时,选择生长良好、基本一致的试验用苗随机分成3组处理:对照、根淹和半淹。对照进行常规的水分管理;采用双套盆法进行淹水处理,根淹为水面高于基质表面0~1 cm至淹没植株根部基质为准;半淹为水面刚好淹过植株生长点。分别于处理后1、3和5 d,及解除淹水胁迫后(恢复)7 d取植株根样,进行活性氧物质($O_2^{\cdot -}$ 、 H_2O_2 等)、抗氧化物质

[AsA、DHA、GSH和氧化型谷胱甘肽(GSSG)]含量以及AsA-GSH循环关键酶活性的测定,试验重复3次,每次重复取3株植株。

2 测定指标与方法

2.1 $O_2^{\cdot -}$ 产生速率和 H_2O_2 含量

超氧阴离子($O_2^{\cdot -}$)产生速率参考王爱国和罗广华(1990)的方法测定,单位用 $\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}(\text{FW})\cdot\text{min}^{-1}$ 表示。过氧化氢(H_2O_2)含量按照高洪波和郭世荣(2004)的方法,于550 nm下测定光密度值,单位用 $\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}(\text{FW})$ 表示。

2.2 还原型抗坏血酸(AsA)和氧化型抗坏血酸(DHA)含量

AsA和DHA含量测定参考Murshed等(2014)的 Fe^{3+} 还原法。称取0.3 g植株样品,加6%三氯乙酸(TCA, *W/V*)于4 °C研磨成浆,定容至6 mL,16 000×g、2 °C离心10 min,收集上清液。测定AsA的4 mL反应体系中含0.8 mL 0.2 mol·L⁻¹磷酸缓冲液(PBS, pH 7.4)、0.2 mL提取液、1.0 mL 10% TCA、0.8 mL 42%磷酸(H_3PO_4)、0.8 mL 2% 2,2'-双吡啶、0.4 mL 3%三氯化铁。混匀后42 °C水浴60 min,测525 nm处的吸光值。测定总抗坏血酸的方法与AsA的不同之处是:在加10% TCA之前,先加0.2 mL 6 mmol·L⁻¹二硫苏糖醇(DTT),混匀后42 °C水浴15 min,再加0.2 mL 0.4% *N*-乙基马来酰亚(NEM),混匀室温放置2 min。作标准曲线计算总抗坏血酸和AsA含量,总抗坏血酸与AsA的差值即为DHA含量。

2.3 谷胱甘肽(GSH)和氧化型谷胱甘肽(GSSG)含量

参考Griffith (1980)的方法,测定412 nm处二硫双对硝基苯甲酸(DTNB)的还原。提取液是7% (*W/V*)的碘基水杨酸。测定总谷胱甘肽含量的3 mL反应体系含有0.1 mL 0.2 mol·L⁻¹ PBS (含5 mmol·L⁻¹ EDTA, pH 7.2)、0.2 mmol·L⁻¹ NADPH、1 U GR及1 mmol·L⁻¹ DTNB提取液,27 °C反应30 min,412 nm处比色。GSSG的测定需要在反应体系中加入0.1 mmol·L⁻¹ 2-乙烯吡啶27 °C反应60 min。作标准曲线计算总谷胱甘肽和GSSG的含量,GSH为总谷胱甘肽和GSSG的差值。

2.4 APX、DHAR和GR酶活性测定

粗酶液提取方法:称取0.8 g植株样品,在50 mmol·L⁻¹, pH 7.5的磷酸缓冲液[含0.1 mmol·L⁻¹ EDTA、0.3% Triton X-100和4% (*W/V*) PVP-40]中

研磨成匀浆, 定容至8 mL, 2 °C、16 000×g离心15 min, 提取上清酶液, 分别按以下方法测定各种酶的活性。

按照程玉静等(2010)的方法测定APX活性。3 mL的反应体系含50 mmol·L⁻¹ Hepes-KOH (pH 7.6)、1.0 mmol·L⁻¹ H₂O₂、0.5 mmol·L⁻¹ AsA及0.05 mL酶提取液, 测定290 nm处吸光值的变化。

按照Murshed (2014)的方法测定DHAR活性。3 mL的反应体系含有100 mmol·L⁻¹ Hepes-KOH (pH 7.0)、2.5 mmol·L⁻¹ GSH、0.2 mmol·L⁻¹ DHA及0.1 mL酶液, 测定265 nm处吸光值的变化。

参照Ma和Cheng (2003)的方法测定GR活性。3 mL的反应体系含0.1 mol·L⁻¹ Tris-HCl (pH 8.0)、1 mmol·L⁻¹ GSSG、0.2 mmol·L⁻¹ NADPH及0.1 mL酶液, 测定340 nm处吸光值的变化。

酶活性(U·g⁻¹·min⁻¹)=($\Delta A_{340} \times V_0$)/(0.01× $V_1 \times t \times W_{FW}$)。其中, ΔA_{340} 为t时间内吸光值变化的代数和, V_0 为酶提取液体积, V_1 表示测定时用酶液体积, t是测定变化时间, W_{FW} 为样品鲜重。以每分钟OD值变化0.01为1个酶活性单位(U)。

3 数据处理与分析

采用Microsoft Excel (Office 2007)软件对试验数据进行处理, 用SPSS 20.0统计软件进行方差分析, 运用新复极差法(Duncan)进行差异性检验。

实验结果

1 淹水处理对不结球白菜幼苗根系和H₂O₂含量O₂⁻产生速率的影响

淹水胁迫下, 不结球白菜幼苗根系的O₂⁻产生

速率和H₂O₂含量均呈逐渐上升的趋势(图1)。淹水第1天, 根系中H₂O₂含量相比对照差异不大, 但胁迫3和5 d后, 根淹和半淹处理下H₂O₂含量均显著高于对照, 且半淹处理的升高幅度显著大于根淹处理; 胁迫5 d后, 根淹和半淹处理分别是对照的1.94倍和2.37倍。恢复7 d后, 植株根系中H₂O₂含量相比胁迫期间下降, 但仍显著高于对照(图1-A)。

淹水处理下, 不结球白菜根系中O₂⁻产生速率在淹水初期(1 d)与对照相比差异也不显著, 淹水3 d后, 根淹、半淹与对照间均具有显著性差异, 且半淹的升高幅度大于根淹; 淹水5 d后, 根系中O₂⁻产生速率分别是对照的3.13倍、3.27倍, 显著高于对照, 但根淹和半淹处理间无显著性差异。恢复7 d后, O₂⁻的产生速率虽有所降低, 但仍显著高于对照(图1-B)。

2 淹水处理对不结球白菜幼苗根系抗氧化物质含量的影响

2.1 淹水胁迫对不结球白菜根系中AsA和DHA含量的影响

淹水处理下, 不结球白菜根系AsA的含量总体呈先上升后下降的趋势(图2-A)。淹水1 d后, 根淹处理差异不显著, 半淹处理显著高于对照; 淹水3 d后, 淹水处理均显著高于对照, 且半淹显著高于对照; 淹水5 d后, AsA含量显著下降, 且根淹和半淹均显著低于对照; 恢复7 d后, 半淹处理仍显著低于对照。表明淹水胁迫下, 不结球白菜根系中的AsA含量在胁迫后期受到显著抑制。

不结球白菜根系中DHA含量在淹水胁迫期间呈逐渐上升的趋势(图2-B)。淹水1 d后, 处理显著

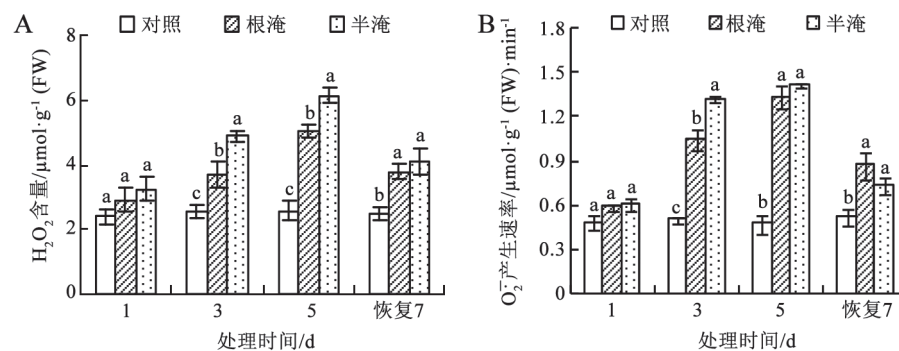


图1 淹水胁迫对不结球白菜根系H₂O₂含量和O₂⁻产生速率的影响

Fig.1 Effects of waterlogging stress on O₂⁻ productive and H₂O₂ content in roots of non-heading Chinese cabbage

图中数据为平均值±标准误; 不同小写字母表示同一时期不同处理间在0.05水平上存在显著性差异, 下图同此。

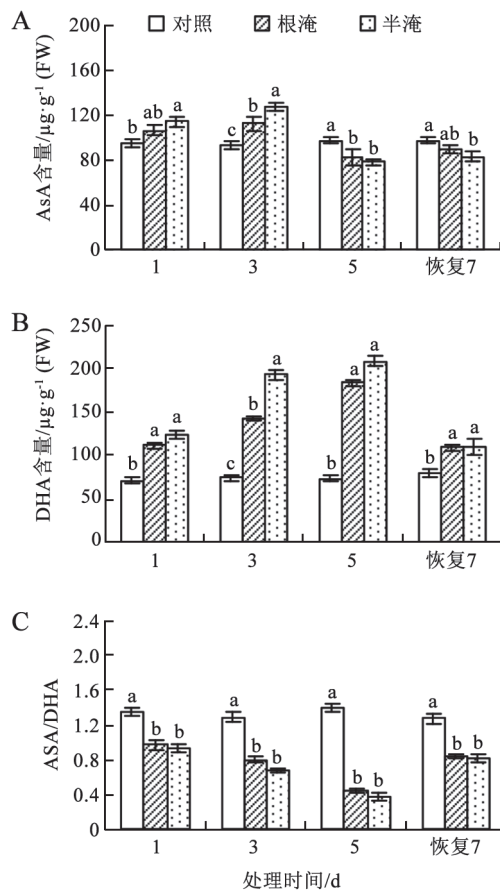


图2 淹水胁迫对不结球白菜根系抗坏血酸含量的影响
Fig.2 Effects of waterlogging stress on abscisic acid content in roots of non-heading Chinese cabbage

高于对照, 半淹和根淹间无显著差异; 胁迫3和5 d后, 根淹和半淹处理与对照相比均显著升高; 恢复7 d后, 根系中DHA含量相比胁迫期间显著下降, 与对照之间的差异也减小, 但处理仍显著高于对照。

淹水过程中, 不结球白菜根系中AsA/DHA的比值总体上呈逐渐下降趋势(图2-C)。不结球白菜的AsA/DHA的比值在处理下各期均显著低于对照, 在胁迫5 d, 根淹和半淹处理较对照分别降低67.8%和72.6%。恢复7 d后, 相比胁迫期间显著升高, 但仍显著低于对照。

2.2 淹水胁迫对不结球白菜根系GSH和GSSG含量的影响

淹水逆境过程中, 不结球白菜幼苗根系中的GSH含量均呈先升后降的趋势(图3-A)。淹水1 d后, 不结球白菜根系中GSH含量无显著变化; 淹水3 d后, 根淹和半淹处理均显著高于对照; 淹水5 d

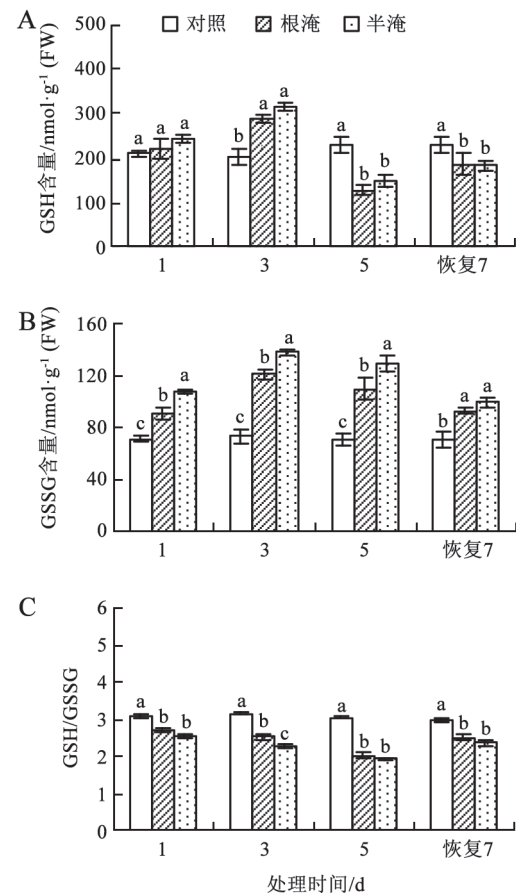


图3 淹水胁迫对不结球白菜根系谷胱甘肽含量的影响
Fig.3 Effects of waterlogging stress on glutathione content in roots of non-heading Chinese cabbage

后, 相比胁迫3 d后显著降低, 与对照相比分别显著下降了44.6%、35.4%; 恢复7 d后, 处理后根系中GSH含量则仍显著低于对照。

不结球白菜幼苗根系中的GSSG含量在胁迫期间总体上呈逐渐上升的趋势(图3-B)。在整个胁迫期间处理显著高于对照, 且半淹处理的增幅显著大于同期的根淹处理。恢复7 d后, 相比胁迫期间显著降低, 但仍显著高于对照, 根淹与半淹处理无显著差异。

不结球白菜根系中GSH/GSSG比值呈逐渐下降的趋势(图3-C)。在整个胁迫期间GSH/GSSG比值均显著低于对照, 且胁迫3 d后半淹亦显著低于根淹处理; 恢复7 d后淹水处理仍显著低于对照。总之, 淹水胁迫后不结球白菜根系中GSH含量受到显著抑制, 反而维持了较高的GSSG相对积累量, 使得GSH/GSSG比值较低, 进而影响AsA-GSH循环的运作。

3 淹水处理对不结球白菜幼苗根系AsA-GSH循环关键酶活性的影响

3.1 淹水胁迫对不结球白菜根系APX活性的影响

在胁迫期间, 不结球白菜幼苗根系中APX活性呈先前期逐步上升后期略有下降的趋势, 但总体APX活性显著高于对照(图4-A)。淹水初期(1 d), 半淹处理植株根系中的APX活性显著高于对照, 根淹处理的APX活性也有较大程度的上升, 但差异不显著; 淹水3~5 d后, 根淹和半淹处理植株根系中的APX活性均显著高于对照, 且根淹和半淹之间差异不显著; 胁迫5 d, 根淹和半淹处理植株根系中的APX活性有所下降, 但仍然高于对照, 分别为对照的1.56和1.52倍; 恢复7 d后, 处理下APX活性逐步下降, 与对照差异不显著。可见不结球白菜在淹水胁迫期间通过保持相对较高的APX活性, 来抵御胁迫产生的危害。

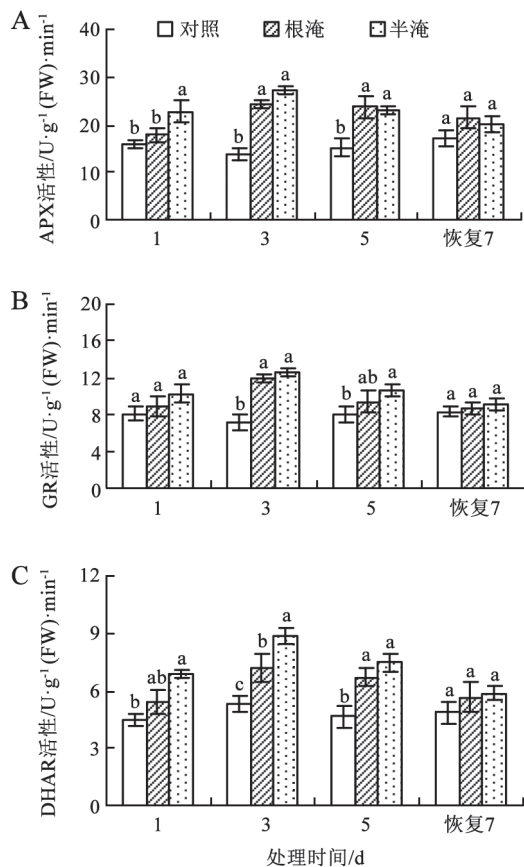


图4 淹水胁迫对不结球白菜根系中APX、GR和DHAR活性的影响

Fig.4 Effects of waterlogging stress on APX, GR and DHAR activities in roots of non-heading Chinese cabbage

3.2 淹水胁迫对不结球白菜根系GR活性的影响

胁迫过程中, 不结球白菜根系中GR活性也表现为前期逐步上升后期略有下降的趋势(图4-B)。淹水处理1 d后, 根系中GR活性有一定的提高, 但与对照差异不显著。随着淹水时间的持续, 植株根系中GR活性快速上升, 胁迫3 d后, 根淹和半淹处理植株根系中GR活性均已显著高于对照。不过, 随着淹水时间的进一步持续, 植株根系中GR活性有所下降, 至胁迫5 d后, 根淹处理GR的活性水平与对照相近, 但半淹处理GR的活性仍显著高于对照。恢复7 d后, 根系中GR活性均恢复至与对照水平接近。淹水胁迫后根系中GR活性受到显著诱导, 维持了相对较高的GR活性, 进而影响AsA-GSH循环。

3.3 淹水胁迫对不结球白菜根系DHAR活性的影响

淹水胁迫同样也改变了不结球白菜根系中DHAR的活性, 呈先升后降的变化趋势, 并且在胁迫3 d后达到峰值(图4-C)。淹水1 d后, 根淹处理DHAR的活性略有上升, 但与对照相比无显著变化, 而半淹处理DHAR的活性却很快, 显著高于对照。随着淹水时间的持续, 根淹和半淹处理植株根系中DHAR的活性上升均很快, 淹水3 d后, DHAR活性均已显著高于对照。虽然随着淹水的进一步持续, 植株根系中的DHAR活性有所下降, 但仍然维持较高的水平, 至胁迫5 d后, 根淹和半淹植株根系中DHAR的活性分别为对照的1.38和1.59倍。恢复7 d后, 根系中DHAR活性快速下降, 已回到对照水平。说明胁迫初期不结球白菜幼苗根系中的DHAR活性受到显著诱导, 活性大幅增加, 保持了较强的活性优势。

讨 论

当植物处于涝渍状态时, 细胞内正常的活性氧代谢平衡逐渐遭到破坏, 可能是酶活性等的降低, 造成活性氧的积累, 尤其是 O_2^- 的增生。过多的活性氧自由基如果不能被及时清除, 就会生成破坏力更强的 $HO^·$, 加快膜脂过氧化进程, 降低膜系统的完整性, 同时损伤蛋白质、DNA等生物大分子, 致使细胞间物质交换平衡被打破, 最终导致植

物体内系列生理生化代谢紊乱,抑制植物生长发育(Ahmed等2002)。因此,过量的活性氧能否被及时清除,减轻植物细胞免受淹水胁迫的危害,表示出植物对逆境胁迫耐受力的强弱。研究表明,淹水胁迫显著增加不结球白菜幼苗根系中 O_2^- 的产生速率和 H_2O_2 含量,且半淹处理下显著高于根淹处理。说明淹水胁迫严重增加了不结球白菜根系的膜脂过氧化程度,且随胁迫的加剧,细胞膜损伤越严重。

AsA和GSH是自由基清除系统的重要组成物质,作为非酶促抗氧化物质普遍存在于植物体内,不仅在AsA-GSH循环清除 H_2O_2 过程中发挥着重要作用(Nie等2007),还可以直接清除活性氧;GSH可以保护细胞膜免受伤害,如调控膜蛋白中巯基与二硫键化合物的比率来实现其作用。植物体内较高含量的AsA和GSH,可以保证具有较丰富营养的植物产品,确保较强的植物抗逆境能力。逆境胁迫后植物体内可以增加GSH和AsA合成量来防御逆境带来的伤害(刘涛等2011)。本研究中,淹水胁迫下不结球白菜幼苗根系中AsA和GSH含量、AsA/DHA及GSH/GSSG比值显著降低,DHA和GSSG含量则显著升高,且半淹与根淹胁迫下各指标降低或升高均具有差异。说明不结球白菜对淹水胁迫的适应能力较差。胁迫期间破坏了根系中抗氧化物质的平衡,抑制了AsA-GSH循环快速持续的运行,导致活性氧不能及时清除,且随胁迫加剧,受破坏程度越严重。

AsA-GSH循环中的关键酶APX和DHAR活性的高低直接影响到AsA和DHA在AsA-DHA库中的含量。在NADPH作用下,GR催化GSSG转变为GSH,亦是AsA-GSH循环中最后一步的关键酶,对AsA和GSH的再生具有重要作用。本研究中,不结球白菜的APX、DHAR和GR活性在短期胁迫(3~5 d)期间显著升高,是植物对淹水胁迫的适应性反应,以维持AsA-GSH循环的正常运转,说明不结球白菜可以通过保持较高的酶活性抵御淹水胁迫产生的伤害。

综上所述,淹水胁迫下,不结球白菜体内活性氧增多,保护酶活性的升高是不结球白菜对淹水

胁迫的一种应激反应。短期的淹水胁迫,不结球白菜幼苗根系可通过保持相对较高的APX、DHAR和GR活性,促进AsA和GSH的再生,但由于不结球白菜非耐涝植物,淹水时间过长及淹水深度增加仍会导致植物根系中抗氧化物质含量(AsA和GSH)和氧化还原力(AsA/DHA、GSH/GSSG)降低,严重影响了AsA-GSH循环的运作效率,使过量产生的 H_2O_2 未能能够被及时清除。因此,生产中当不结球白菜受淹后,应及时采取排水等措施,减轻胁迫对植物的伤害。

参考文献

- 陈坤明, 宫海军, 王锁民(2004). 植物谷胱甘肽代谢与环境胁迫. 西北植物学报, 24 (6): 1119~1130
- 程玉静, 郭世荣, 刘书仁, 田婧, 刘超杰(2010). 外源硝酸钙对盐胁迫下黄瓜幼苗叶片抗氧化系统及膜质子泵活性的影响. 生态学报, 29 (5): 892~898
- 高洪波, 郭世荣(2004). 外源Y-氨基酸对营养液低氧胁迫下网纹甜瓜幼苗抗氧化酶活性和活性氧含量的影响. 植物生理与分子生物学学报, 30 (6): 651~659
- 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
- 康云艳, 郭世荣, 段九菊(2007). 低氧胁迫对不同耐性黄瓜品种根系抗氧化系统的影响. 植物生理学通讯, 43 (4): 630~634
- 刘涛, 徐刚, 高文瑞, 郭世荣, 李德翠, 孙艳军(2011). ALA 对低温胁迫下辣椒植株叶片中AsA-GSH 循环的影响. 江苏农业学报, 27 (4): 830~835
- 刘正鲁, 朱月林, 魏国平, 杨立飞, 张古文, 胡春梅(2007). NaCl胁迫对茄子嫁接幼苗叶片抗坏血酸和谷胱甘肽代谢的影响. 西北植物学报, 27 (9): 1795~1800
- 吕艳艳, 金岩, 付三雄, 戚存扣(2013). 不同耐淹油菜品种的耐淹性生理差异. 植物生理学报, 49 (9): 959~967
- 徐小万, 曹必好, 陈国菊, 陈清华, 雷建军(2008). 高温高湿对辣椒抗氧化系统的影响及不同品种抗氧化性差异研究. 华北农学报, 23 (1): 81~86
- 王爱国, 罗广华(1990). 植物的超氧化物自由基与羟胺反应的定量关系. 植物生理学通讯, (6): 55~57
- Ahmed S, Nawata E, Hosokawa M, Domae Y, Sakuratani T (2002). Alterations in photosynthesis and some antioxidant enzymatic activities of mungbean subjected to waterlogging. Plant Sci, 163 (1): 117~123
- Aravind P, Prasad MNV (2005). Modulation of cadmium-induced oxidative stress in *Ceratophyllum demersum* by zinc involves ascorbate-glutathione cycle and glutathione metabolism. Plant Physiol Biochem, 43 (2): 107~116
- Griffith OW (1980). Determination of glutathione and glutathione

- disulfide using glutathione reductase and 2-vinylpyridine. Anal Biochem, 106: 207~212
- Ma FW, Cheng LL (2003). The sun-exposed peel of apple fruit has higher xanthophyll cycle-dependent thermal dissipation and antioxidants of the ascorbate-glutathione pathway than the shade peel. Plant Sci, 165: 819~827
- Murshed R, Lopez-Lauri F, Sallanon H (2014). Effect of water stress on antioxidant systems and oxidative parameters in fruits of tomato (*Solanum lycopersicon* L, cv. Micro-tom). Physiol Mol Biol Plants, 19 (3): 363~378
- Nie ZJ, Hu CX, Sun XC, Tan QL, Liu HE (2007). Effects of molybdenum on ascorbate-glutathione cycle metabolism in Chinese cabbage (*Brassica campestris* L. ssp. *pekinensis*). Plant Soil, 295 (1): 13~21
- Pnueli L, Liang H, Rozenberg M, Mittler R (2003). Growth suppression, altered stomatal responses, and augmented induction of heat shock proteins in cytosolic ascorbate peroxidase (Apx1) deficient *Arabidopsis* plants. Plant J, 34 (3): 187~203