

百合组培苗对盐胁迫的生理反应

华智锐, 马锋旺, 李小玲, 陈 莉

(西北农林科技大学 园艺学院, 陕西 杨凌 712100)

[摘 要] 为探讨百合在盐胁迫下一些生理指标的动态变化及其作为抗盐性评价指标的可行性, 为百合抗盐机理的研究和抗盐品种的选育提供理论依据, 以预试验确定的 8 g/L NaCl 为百合组培苗的耐盐性阈值, 研究了 NaCl 胁迫对麝香百合 (*Lilium longiflorum*) 组培苗几种生理生化指标的影响。结果表明, 麝香百合根系和叶片丙二醛 (MDA) 含量及电导率均较对照明显升高, 且根系 MDA 含量低于叶片, 但脯氨酸 (Pro) 含量变化规律不明显; 随盐胁迫时间延长, 超氧化物歧化酶 (SOD)、过氧化物酶 (POD)、过氧化氢酶 (CAT) 和抗坏血酸过氧化物酶 (APX) 活性均呈先升后降的趋势, 但根系酶活性变化幅度明显小于叶片; 同时盐胁迫处理还降低了百合叶片和根系中的 ASA 含量, 但根系 ASA 含量下降幅度小于叶片。上述结果说明, 与叶片相比, 百合根系耐盐性更强; MDA 含量及电导率均可作为百合抗盐性评价的稳定指标, 而 Pro 含量则不宜。

[关键词] 麝香百合; 盐胁迫; 组培苗; 生理反应

[中图分类号] S682.2+9.01

[文献标识码] A

[文章编号] 1671-9387(2007)04-0179-06

Physiological effects of NaCl on salt stress of lily plantlets from tissue culture

HUA Zhi-rui, MA Feng-wang, LI Xiao-ling, CHEN Li

(College of Horticulture, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: In order to explore the feasibility of lily salt tolerance evaluation under salt stress and mechanism with a view to the selection of salt-resistant varieties and provide a theoretical basis, the physiological index changes of lily plantlets from tissue culture with NaCl treatment were determined. By experiment, the threshold about salt tolerance of lily microplants was 8 g/L NaCl. The results showed that the content of Malondialdehyde (MDA) and the leakage of electrolytes increased when treated with 8 g/L NaCl, and the changes in leaves were more obvious than that in roots. Proline (Pro) content did not show a obvious regulation. The activities of antioxidant enzymes (SOD, POD, CAT and APX) increased under first period of salt stress and then decreased. The change was more obvious in leaves than in roots. Meanwhile, the content of ASA decreased and it changed more rapidly in leaves than in roots. It was concluded that the roots of lily had better salt tolerance than the leaves. MDA and the leakage of electrolytes could be used as stable indicators of the salt tolerance evaluation and Pro is not appropriate.

Key words: *Lilium longiflorum*; salt stress; microplants; physiological effect

百合 (*Lilium*) 系百合科百合属重要的球根花卉, 观赏价值高, 植株刚直挺秀, 花大美丽且清雅脱

[收稿日期] 2006-09-15

[基金项目] 教育部留学回国人员科研基金(2003-14); 西北农林科技大学“拔尖人才支持计划”项目

[作者简介] 华智锐(1980—), 男, 湖北黄石人, 在读硕士, 主要从事园林植物生理生态研究。

[通讯作者] 马锋旺(1964—), 男, 山东汶上人, 教授, 博士, 博士生导师, 主要从事园艺植物抗性生理与生物技术改良研究。
E-mail: fwm64@sina.com

俗,芳香宜人,常被人们视为纯洁、光明、自由和幸福的象征,是目前国际上十分畅销的花卉之一。百合原产于北半球温带,少数产于南半球寒带及热带,适宜在排水良好的微酸性环境中生长,对盐较敏感。目前,盐胁迫对植物的伤害机理已有很多报道^[1-4],但对观赏植物的伤害机理研究甚少。本研究以麝香百合组培苗为材料,以细胞膜透性、脯氨酸含量、抗氧化酶活性及抗氧化剂含量为测定指标,探讨各指标的动态变化及其作为盐胁迫下抗盐性评价指标的可行性,以期百合抗盐机理的研究和抗盐品种的选育提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

试材为麝香百合(*Lilium longiflorum*)品种“white elegance”的组培苗。

1.2 方法

在继代培养基 MS + 1.0 mg/L 6-BA + 0.2 mg/L NAA 上培养 35 d 后,选取生长基本一致的百合组培苗 108 瓶(每瓶装 2 株),随机分为 2 组,每组 54 瓶,其中 1 组根据预试验结果向继代培养基中加入 8 g/L NaCl 作为 NaCl 胁迫处理,另 1 组不加 NaCl 作为对照。2 组组培苗均置于光照强度 4 000 lx、光照 14 h/d、温度 25 ℃、空气湿度 70%~80% 的条件下培养,并于处理 0, 2, 4, 6, 8 和 10 d 时,取生长基本一致的材料进行生理生化指标测定,重复 3 次。

1.3 生理生化指标测定

1.3.1 膜透性、丙二醛(MDA)含量、脯氨酸含量测定 参照李合生^[5]的方法并稍有改动。(1)膜透性测定。用相对电导率法,取百合组培苗上部叶片和根系各 0.1 g,剪成大小一致的小块,装入干净的试管,用蒸馏水定容至 20 mL,真空抽气 1 h 致材料沉入水中,摇匀、静置 1 h 后用电导仪测定电导率 e_1 ,然后各试管 100 ℃ 水浴 30 min,冷却、摇匀、静置后再测电导率 e_2 ,最后求出 e_1/e_2 值即为相对电导率。(2)丙二醛(MDA)含量测定。取百合组培苗叶片和根系各 0.5 g,用 5 g/L 的三氯乙酸(TCA)研磨、定容至 5 mL,3 000 g 4 ℃ 离心 10 min,取上清液 2 mL,加 2 mL 6.7 g/L 的硫代巴比妥酸(TBA)于试管中并于 100 ℃ 水浴 30 min,待冷却后 3 000 g 4 ℃ 离心 10 min,分别测定 600, 532 和 450 nm 波长处的吸光值。(3)脯氨酸(Pro)含量测定。取百合组培苗叶片和根系各 0.5 g,用 30 g/L 磺基水杨酸研磨

并定容至 5 mL,沸水浴 10 min(提取过程中经常摇动),冷却后过滤得到脯氨酸提取液。然后向加入 2 mL 提取液的试管中再加入 2 mL 冰醋酸及 2 mL 酸性茚三酮,沸水浴 30 min,待冷却后再加入 4 mL 甲苯,摇匀、静置片刻后取上层液于 3 000 r/min 离心 5 min。最后取上层红色溶液于比色杯中,以甲苯为空白对照,测 520 nm 波长处的吸光度值。

1.3.2 抗氧化酶的提取与活性测定 (1)酶液提取。参照 Asish 等^[6]的方法。称取百合叶片或根系 0.5 g,加入 50 mmol/L pH 为 7.0 的 PBS 研磨,定容至 10 mL,10 000 g 4 ℃ 离心 10 min,取上清液用于酶活性测定。(2)超氧化物歧化酶(SOD)活性测定。采用氮蓝四唑光化还原法测定。3 mL 的反应混合液中含甲硫氨酸 0.3 mL (130 mmol/L)、NBT 0.3 mL (750 μ mol/L)、核黄素 0.3 mL (20 μ mol/L)、50 mmol/L pH 为 7.8 的磷酸缓冲液 1.5 mL,酶液 0.1 mL。以不加酶液(用缓冲液代替)的光对照管为最大光还原管,用加缓冲液的暗对照管作空白。然后将各管放在 4 000 lx、25 ℃ 光照培养条件下反应 20 min,测定反应液在 560 nm 波长处的吸光值。以抑制 NBT 光化还原 50% 所需酶量为 1 个酶活性单位(U),酶活性 $n = [(OD_{max} - OD_{560}) / OD_{max}] / 2$,以 U/g 表示。(3)过氧化物酶(POD)活性测定。采用愈创木酚法。在 4 mL 反应体系中,含 1.8 μ L/mL H_2O_2 1 mL、1 μ L/mL 愈创木酚 1 mL、pH=7.0 的 PBS 1 mL,以 1 mL 酶液启动反应,测定 470 nm 处 OD 值增加速度,将每分钟 OD 值增加 0.01 定义为 1 个活力单位,用 U/g 表示。(4)过氧化氢酶(CAT)活性测定。在 2.9 mL 反应体系中,含 200 mmol/L H_2O_2 0.2 mL、pH=7.8 的 PBS 1.5 mL、蒸馏水 1 mL,加入 0.2 mL 酶液启动反应,测定 240 nm 波长处的 OD 值降低速度。将每分钟 OD 值降低 0.01 定义为 1 个酶活力单位,用 U/g 表示。(5)抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性测定。参考 Sarita 等^[7]的方法并稍有改动。在 1 mL 反应体系中,含 50 mmol/L pH 为 7.0 的 PBS 0.8 mL(内含 0.1 mmol/L EDTA 和 0.5 mmol/L ASA),1.0 mmol/L H_2O_2 0.1 mL,提取酶液 0.1 mL,以不加提取酶液为对照(酶液用 PBS 补充),记录 OD_{290} 变化。以 1 min 内 OD_{290} 变化 0.01 定义为 1 个酶活力单位,以 U/g 表示。

1.3.3 抗坏血酸(ASA)含量的测定 用钼蓝比色法^[8]测定。取百合的叶片和根系各 0.3 g,加入草酸-EDTA 溶液(称取 6.30 g 草酸和 0.75 g EDTA-

Na₂溶于蒸馏水并定容至1 000 mL)5 mL,研磨成匀浆,于4℃、3 000 r/min下离心10 min后,取上清液用于ASA含量测定。

2 结果与分析

2.1 盐胁迫对麝香百合叶片和根系膜透性与丙二醛(MDA)含量的影响

植物在遭受逆境胁迫时,首先影响的是细胞膜透性和膜脂过氧化,MDA是膜脂过氧化的产物,也是细胞膜受损伤程度的标志。由图1和图2可以看出,根对照的相对电导率和MDA含量均小于叶对照,且在NaCl胁迫下,百合组培苗叶片和根系的细胞膜透性和MDA含量均随胁迫时间的延长逐渐增大,尤以叶片增加趋势更为明显。在盐胁迫的第2,

4,6,8和10天,叶片相对电导率分别增加到对照的113.64%,121.54%,126.50%,123.11%和112.61%,MDA含量增加到对照的133.33%,134.48%,155.95%,146.92%和127.24%;但根系电导率仅增加到对照的109.41%,116.11%,109.17%,109.75%和110.90%,根系MDA含量增加到对照的125.47%,120.77%,126.32%,120.81%和117.60%,叶片MDA含量和电导率较对照增加幅度与根系相比,差异达显著水平($P<0.05$)。可见,在遭受盐胁迫时,根系电导率和MDA含量增加的幅度小于叶片,说明电导率和丙二醛含量的增加与膜损伤程度呈正相关,能作为逆境胁迫评定的有效指标,且根部耐盐性强于叶片。

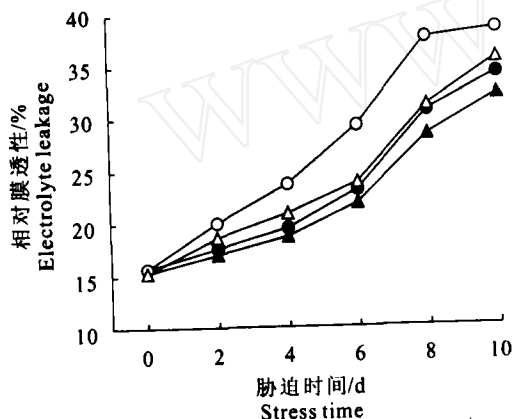


图1 盐胁迫对麝香百合叶片和根系膜透性的影响

—●—,叶对照;—○—,叶处理;—▲—,根对照;—△—,根处理

Fig. 1 Effect of salt stress on electrolyte leakage of

Lilium longiflorum in leaves and roots

—●—, Leaf control; —○—, Leaf treatment; —▲—, Root control; —△—, Root treatment

2.2 盐胁迫对麝香百合叶片和根系脯氨酸含量的影响

脯氨酸是渗透胁迫下易于积累的一种氨基酸,能在植物遭受逆境胁迫时起渗透调节作用。盐胁迫对麝香百合叶片和根系脯氨酸含量的影响见图3。从图3可以看出,在盐胁迫前4 d,叶片脯氨酸含量呈下降趋势,而后上升,到第10天却又低于对照;但根系刚好相反,在盐胁迫前4 d,脯氨酸含量呈上升趋势,然后急剧下降。在盐胁迫过程中,与对照相比,叶片和根系中脯氨酸含量均时高时低,变化没有明显规律,说明脯氨酸的积累与耐盐性存在较复杂的关系,这与张施军等^[9]的研究结果相似,金赞敏等^[10]在芦荟上也有相似的研究结果。

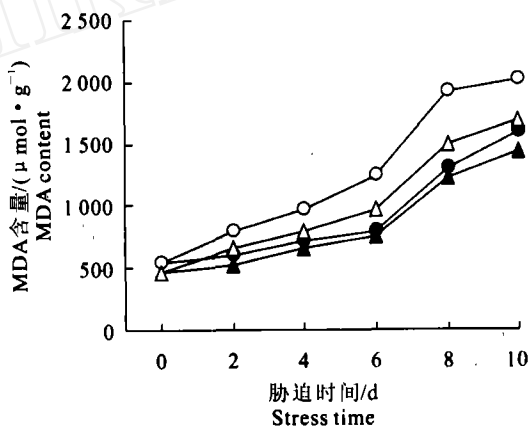


图2 盐胁迫对麝香百合叶片和根系MDA含量的影响

—●—,叶对照;—○—,叶处理;—▲—,根对照;—△—,根处理

Fig. 2 Effect of salt stress on MDA content of

Lilium longiflorum in leaves and roots

—●—, Leaf control; —○—, Leaf treatment; —▲—, Root control; —△—, Root treatment

2.3 盐胁迫对麝香百合叶片和根系SOD活性的影响

盐胁迫对麝香百合叶片和根系SOD活性的影响见图4。由图4可知,叶片和根系SOD活性均呈先升后降的趋势。在盐胁迫下,叶片SOD活性第2天就达到高峰,比对照提前4 d,且活性为对照的181.7%;而根系SOD活性高峰在第4天才出现,只比对照提前2 d,活性为对照的146.1%。同样,第6天叶片对照的SOD活性达到峰值,为处理的218.5%,二者差异达极显著水平($P<0.01$);根系对照SOD活性也于第6天达到峰值,但仅为处理的136.6%。这说明在盐胁迫下,叶片SOD活性变化幅度明显大于根系,根系耐盐性更强。

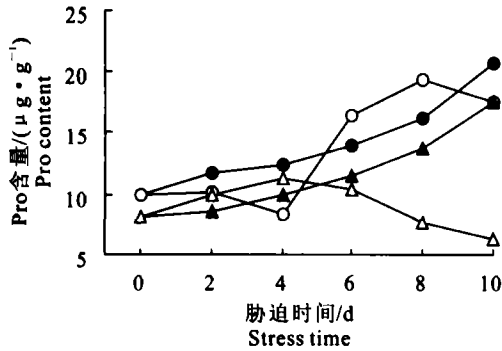


图 3 盐胁迫对麝香百合叶片和根系 Pro 含量的影响

—●—, 叶对照; —○—, 叶处理; —▲—, 根对照; —△—, 根处理

Fig. 3 Effect of salt stress on Pro content of *Lilium longiflorum* in leaves and roots

—●—, Leaf control; —○—, Leaf treatment; —▲—, Root control; —△—, Root treatment

2.4 盐胁迫对麝香百合叶片和根系 POD 活性的影响

由图 5 可以看出,盐胁迫下,叶片 POD 活性除在胁迫 2 d 时高于对照,为对照的 137.0%外,其余时间 POD 活性均较对照低,在盐胁迫 4,6,8 和 10 d 时,分别降为对照的 85.7%,70.0%,76.9%和 72.7%;而根系 POD 活性在盐胁迫 2,4,6,8 和 10 d 时,分别降为对照的 93.9%,92.1%,81.4%,71.4%和 77.9%。可见,根系 POD 活性下降幅度小于叶片,二者差异达显著水平($P < 0.05$)。

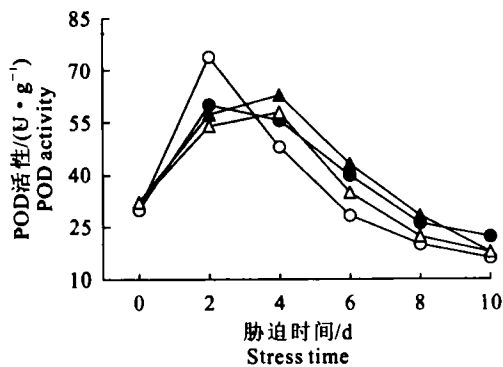


图 5 盐胁迫对麝香百合叶片和根系 POD 活性的影响

—●—, 叶对照; —○—, 叶处理; —▲—, 根对照; —△—, 根处理

Fig. 5 Effect of salt stress on POD activity of *Lilium longiflorum* in leaves and roots

—●—, Leaf control; —○—, Leaf treatment; —▲—, Root control; —△—, Root treatment

2.6 盐胁迫对麝香百合叶片和根系 APX 活性的影响

从图 7 可以看出,在整个盐胁迫过程中,叶片和根系的 APX 活性均呈先升后降的趋势。在第 2 天

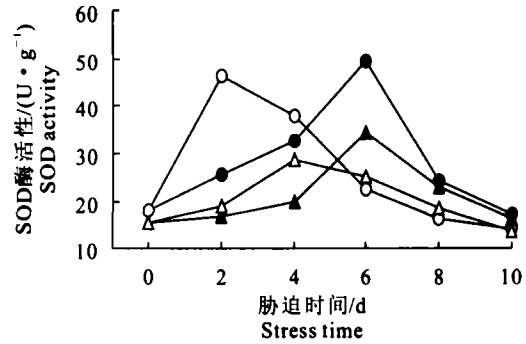


图 4 盐胁迫对麝香百合叶片和根系 SOD 活性的影响

—●—, 叶对照; —○—, 叶处理; —▲—, 根对照; —△—, 根处理

Fig. 4 Effect of salt stress on SOD activity of *Lilium longiflorum* in leaves and roots

—●—, Leaf control; —○—, Leaf treatment; —▲—, Root control; —△—, Root treatment

2.5 盐胁迫对麝香百合叶片和根系 CAT 活性的影响

图 6 表明,在盐胁迫 2,4,6 d 时,叶片 CAT 活性分别增加为对照的 136.67%,126.09% 和 137.33%,而根系增幅不大。盐胁迫使得百合叶片和根系的 CAT 活性高峰均较对照提前 2 d 到达,在盐胁迫的第 6~8 天,叶片 CAT 活性急剧下降,降幅为 26.21%,而根系的降幅为 5.12%,二者降幅差异显著($P < 0.05$)。这说明在盐胁迫下,百合组培苗根系 CAT 酶活性波动较小,而叶片波动幅度较大。

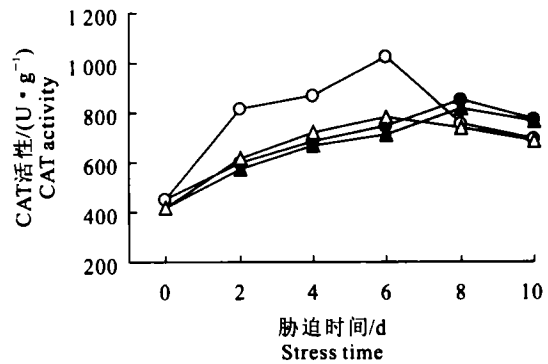


图 6 盐胁迫对麝香百合叶片和根系 CAT 活性的影响

—●—, 叶对照; —○—, 叶处理; —▲—, 根对照; —△—, 根处理

Fig. 6 Effect of salt stress on CAT activity of *Lilium longiflorum* in leaves and roots

—●—, Leaf control; —○—, Leaf treatment; —▲—, Root control; —△—, Root treatment

时,根系对照和处理的 APX 活性均达到最大值,此时根系处理为对照的 133.33%,而叶片处理为对照的 157.40%,二者升幅差异达显著水平($P < 0.05$)。叶片在盐胁迫第 4 天时 APX 活性达到峰值,比对照

提前了 2 d, APX 活性为对照的 146.21%, 随后活性下降。但是根系除在盐胁迫第 2 天 APX 活性高出对照外, 随后也一直下降, 但下降幅度小于叶片。

2.7 盐胁迫对麝香百合叶片和根系 ASA 含量的影响

从图 8 可以看出, 在盐胁迫下, 叶片和根系 ASA 含量降低, 除根系 ASA 含量在胁迫的第 2~4

天有所回升外, 其余情况下根系和叶片 ASA 含量均呈下降趋势, 但叶片下降趋势较根系更明显, 特别在盐胁迫第 2~4 天时, 叶片处理 ASA 含量分别下降为对照的 72.60% 和 69.05%; 而根系仅在盐胁迫第 2 天降幅达到最大, 降为对照的 77.88%, 随后下降趋势减缓, 叶片和根系降幅差异显著 ($P < 0.05$)。这再次证明, 根系耐受盐胁迫能力更强。

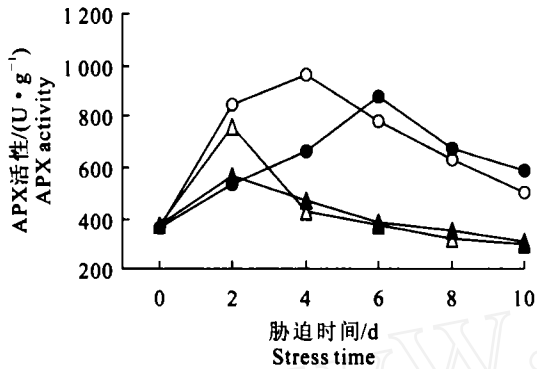


图 7 盐胁迫对麝香百合叶片和根系 APX 活性的影响

—●—, 叶对照; —○—, 叶处理; —▲—, 根对照;
—△—, 根处理

Fig. 7 Effect of salt stress on APX activity of *Lilium longiflorum* in leaves and roots

—●—, Leaf control; —○—, Leaf treatment; —▲—, Root control;
—△—, Root treatment

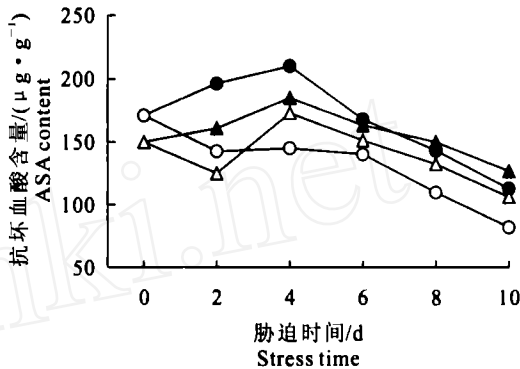


图 8 盐胁迫对麝香百合叶片和根系 ASA 含量的影响

—●—, 叶对照; —○—, 叶处理; —▲—, 根对照;
—△—, 根处理

Fig. 8 Effect of salt stress on ASA content of *Lilium longiflorum* in leaves and roots

—●—, Leaf control; —○—, Leaf treatment; —▲—, Root control;
—△—, Root treatment

3 讨 论

植物在遭受到逆境攻击时, 首先受到伤害的就是细胞膜。本试验结果表明, 盐胁迫下百合叶片和根系细胞膜呈不同程度的损伤, 相对膜透性持续增大, 致使电解质大量外渗, 最终导致植物受到伤害, 因此认为细胞膜透性的变化是盐胁迫的关键所在^[11], 在同样条件下, 叶片受害程度更大。MDA 作为膜脂氧化的产物, 也是细胞膜遭受伤害的标志性物质, 而脯氨酸含量在本试验中并没有反映出以上规律。有研究表明, 耐盐细胞内脯氨酸含量在盐胁迫下呈指数增加, 从而维持细胞膨压, 保护酶和膜系统免受伤害, 而不耐盐细胞即使在盐胁迫下也无脯氨酸积累^[12]。但也有人^[13]认为, 脯氨酸的积累只是植物在盐胁迫下的一种适应: 逆境下细胞代谢紊乱, 抑制脯氨酸参与蛋白质合成, 从而产生大量游离氨基酸, 或在盐胁迫下固氮酶活性降低, 引起内源氮缺乏, 而同时又要合成新的水胁迫蛋白和盐胁迫蛋白^[14], 因此脯氨酸的含量不升反降。本试验表明, 百合根部比叶片更具耐盐性; 脯氨酸不能作为盐胁迫下变化稳定的指标。因此, 对百合而言, 脯氨酸含

量只能作为一种辅助指标, 不宜用于抗盐性评定, 但电导率和 MDA 含量与植物的抗盐性有密切关系。

在盐胁迫下, 植物体内活性氧 (ROS) 产生与清除的动态平衡被打破, 造成活性氧的积累, 而 SOD、POD、CAT 和 APX 等酶促保护系统有清除活性氧的能力, 可使植物免受活性氧的伤害。本试验结果表明, 在盐胁迫过程中, SOD、POD、CAT 和 APX 活性均呈先升后降的趋势, 这与何文亮等^[15]的研究结果一致。盐胁迫下根系各种抗氧化酶活性变化幅度明显小于叶片, 证明根系在遭受逆境攻击时, 其保护酶活性相对叶片更稳定, 有利于植物抗盐。ASA 作为一种重要的抗氧化物质可以清除活性氧。本试验表明, 在整个盐胁迫过程中, 除根系 ASA 含量在第 2~4 天有所上升之外, 叶片和根系 ASA 含量在其他时间均呈下降状态, 但叶片在盐胁迫 0~4 d 时 ASA 含量下降趋势更加明显, 而根系在盐胁迫第 2 天 ASA 含量降幅达到最大, 这可能与 APX 在盐胁迫前期活性增强有关。在抗坏血酸—谷胱甘肽循环系统中, APX 能催化 ASA 清除 H_2O_2 , 把 ASA 氧化成单脱氢抗坏血酸 (MDHA), MDHA 在单脱氢抗坏血酸还原酶 (MDHAR) 作用下重新被还原为

ASA^[16]。本研究中 ASA 含量在盐胁迫前期急剧下降,其原因可能是 APX 催化 ASA 清除 H₂O₂,而 MDHAR 酶活性很低,难以还原 MDHA,所以导致 ASA 含量急剧下降。但盐胁迫后期 ASA 含量下降的原因有待进一步研究。总之,叶片和根系的 ASA 含量变化幅度再次证明了百合根部较叶片耐盐。

综上所述,百合根系比其叶片具有更强的耐盐胁迫能力;对百合而言,脯氨酸含量只能作为一种辅助指标,不宜用于抗盐性评定,但电导率和 MDA 含量与百合的抗盐性有密切关系,可以作为百合抗盐性评价的稳定指标。

[参考文献]

- [1] 华 春,王仁雷,刘友良. 外源 ASA 对盐胁迫下水稻叶绿体活性氧清除系统的影响[J]. 作物学报,2004,30(7):692-696.
- [2] 朱晓军,梁永超,杨劲松,等. 钙对盐胁迫下水稻幼苗抗氧化酶活性和膜脂过氧化作用的影响[J]. 土壤学报,2005,42(3):453-458.
- [3] 贺 岩,李志岗,李新鹏,等. 盐胁迫条件下两种基因型小麦生长及保护酶活性的反应[J]. 山西农业大学学报,2005,25(3):42-44.
- [4] 马纯艳,沈男男,李钢莹,等. 丹 2100、沈单 16 两个玉米品种生理生化指标的比较[J]. 杂粮作物,2005,25(3):158-161.
- [5] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京:高等教育出版社,2003:258-263.
- [6] Asish K P, Anath B D, Prasanna M. Defense potentials to NaCl in a mangrove, *Bruguiera parviflora*: Differential changes of isoforms of some antioxidative enzymes[J]. Journal of Plant Physiology, 2004, 161(12):531-542.
- [7] Sarita V, Shyam N M. Putrescine alleviation of growth in salt stressed *Brassica juncea* by inducing antioxidative defense system[J]. Journal of Plant Physiology, 2005, 162(8):669-677.
- [8] 孙 群. 植物生理学研究技术[M]. [出版地不详]:[出版者不详], 2004:133-134.
- [9] 张施军,周厚高,孔翠颜,等. 高温胁迫对抽薹期新铁炮百合的生理影响[J]. 中国农学通报,2004,5(3):191-193.
- [10] 金赞敏,王长海,刘兆普. 盐胁迫对芦荟几项生理生化指标的影响[J]. 食品与发酵工业,2004, 30(10): 1-4.
- [11] 王洪春. 植物逆境生理[J]. 植物生理学通讯,1981(6):72-81.
- [12] Lerner H R. Adaption to salinity at the plant cell level[J]. Plant and Soil, 1985, 7(1):49-54.
- [13] 汤章城. 逆境条件下植物脯氨酸的积累及可能的意义[J]. 植物生理学通讯,1984(3):51-54.
- [14] Lyer V, Fernands T A, Apte S K. A role for osmotic stress - induced proteins in the osmotolerance of a nitrogen - fixing cyanobacterium, *Anadaena* sp. Strain L-31[J]. J Bacteriol, 1994, 176(18):5868-5870.
- [15] 何文亮,黄承红,杨颖丽,等. 盐胁迫过程中抗坏血酸对植物的保护功能[J]. 西北植物学报,2004,24(12):2196-2201.
- [16] Virginia P, Sundus A. Stress tolerance in transgenic tobacco seedlings that overexpress glutathione transferase and glutathione peroxidase[J]. Plant Cell Physiol, 2000, 41(11):1229-1234.

(上接第 178 页)

- [2] 安华明,陈力耕,樊卫国,等. 高等植物中维生素 C 的功能、合成及代谢研究进展 [J]. 植物通报,2004,21(5):608-617.
- [3] 安华明,陈力耕,樊卫国,等. 刺梨果实半乳糖内酯脱氢酶基因 cDNA 片段的克隆及在不同器官的表达[J]. 中国农业科学, 2005,38(3):571-575.
- [4] 陈坤明,宫海军,王锁民,等. 植物抗坏血酸的生物合成、转运及其生物学功能 [J]. 西北植物学报,2004,24(2):329-336.
- [5] Stephan G, Glen L, Wheeler, et al. Antisense suppression of L-galactose dehydrogenase in *Arabidopsis thaliana* provides evidence for its role in ascorbate synthesis and reveals light modulated L-galactose synthesis[J]. The Plant Journal, 2002, 30(4):541-553.
- [6] Takahiro Mieda, Yukinori Yabuta, Madhusudhan Rapolu, et al. Feedback inhibition of spinach L-Galactose dehydrogenase by L-Ascorbate[J]. Plant and Cell Physiology, 2004, 45(9):1271-1279.
- [7] William A L, Nicky F, Sean B, et al. Kiwifruit L-galactose dehydrogenase: molecular, biochemical and physiological aspects of the enzyme [J]. Functional Plant Biology, 2004, 31(10):1015-1025.
- [8] Agius F, Lamoth R G, Caballero J L, et al. Engineering increased vitamin C levels in plants by over-expression of a D-galacturonic acid reductase[J]. Nature Biotech, 2003, 21:177-181.
- [9] Lorence A, Chevone B I, Mendes P. Myo-Inositol oxygenase offers a possible entry point into plant ascorbate biosynthesis[J]. Plant Physiology, 2004, 134(3):1200-1205.
- [10] Mark W D, Marc V M, Dirk I. Plant L-ascorbic acid: chemistry, function, metabolism, bioavailability and effects of processing[J]. Sci Food Agric, 2000, 80:825-860.
- [11] Glen L, Wheeler, Mark A, et al. The biosynthetic pathway of vitamin C in higher plants[J]. Nature, 1998, 393:365-369.
- [12] Oba K, Ishikawa S, Nishikawa M, et al. Purification and properties of L-galactono-1,4-lactone dehydrogenase, a key enzyme of ascorbic acid biosynthesis, from sweet potato roots[J]. Biochem, 1995, 117:120-124.
- [13] 侯义龙,张开春,吴禄平,等. 果树组织中总 RNA 提取的新方法[J]. 沈阳农业大学学报,2002,33(2):122-125.
- [14] Davey M W, Sanmartin M, Kanellis A, et al. Plant L-ascorbic acid: chemistry, function, metabolism, bioavailability and effects of processing [J]. Sci Food Agric, 2000, 80: 825-860.
- [15] 何文亮,黄承红,杨颖丽,等. 盐胁迫过程中抗坏血酸对植物的保护功能[J]. 西北植物学报,2004,24(12):2196-2201.