

逆境条件下植物体内渗透调节物质的积累与活性氧代谢^①

王娟 李德全

(山东农业大学生命科学学院 泰安 271018)

摘要 本文介绍逆境胁迫下植物体内渗透调节物质的积累和作用,及其对活性氧的产生与清除的影响。阐述以脯氨酸为代表的渗透调节物质对活性氧的直接清除作用, Ca^{2+} 、甜菜碱等对抗氧化酶活性及抗氧化剂含量的影响。近年来人们广泛利用转基因技术合成脯氨酸、甜菜碱,为提高作物的抗氧化能力及培育抗逆新品种提供了一条有效途径。

关键词 逆境胁迫,渗透调节物质,活性氧代谢

The Accumulation of Plant Osmoticum and Activated Oxygen Metabolism under Stress

WANG Juan LI De-Quan

(College of Life Sciences, Shandong Agricultural University, Taian 271018)

Abstract This paper is a review about the roles of plant osmoticum and its effect on activated oxygen metabolism under stress. The role of proline in removing activated oxygen and the effects of Ca^{2+} and glycinebetaine on protective enzymes activity and antioxidant content are described. In recent years, molecular biological technology has been widely used in the synthesis of proline and glycinebetaine, which is an effective way for increasing the antioxydization ability of crops and breeding new stress-tolerant varieties.

Key words Stress, Osmoticum, Activated oxygen metabolism

自然界诸多环境因子如低温、干旱、盐渍等都会限制或影响植物的正常生长发育,尤其是干旱和盐渍,是影响最普遍的两种胁迫因子。在发生水分胁迫和渗透胁迫时植物细胞主动积累溶质,降低渗透势和水势,维持膨压,进行渗透调节。受胁迫的同时,植物在代谢过程中通过多种途径产生的活性氧及其清除系统的平衡遭到破坏。轻中度胁迫下,清除酶的活性增加,活性氧造成的伤害得以缓解,植物的抗氧化能力提高(李广敏等,1994;朱抗申和黄丕生,1994; Ishitani *et al*, 1995)。因此,渗透调节物质的积累与抗氧化能力的提高,是植物在逆境下得以生存的两种重要机制。从最近报道的资料来看,渗透调节物质对活性氧的产生及清除有一定的影响,如脯氨酸、甘露醇有清除活性氧的能力, Ca^{2+} 能提高清除酶的活性(蒋明义,1999; Shen *et al*, 1997; 宋军锋,1999)。本文就逆境下植物体内渗透调节物质和活性氧代谢的最新研究进展作一简要介绍。

^① 国家自然科学基金(39870526)和国家重点基础研究专项经费(G1999011704)资助项目。

作者简介:王娟,女,1975年生,在读硕士,主要从事根系渗透调节与活性氧代谢的研究,研究工作为国家自然科学基金资助课题的一部分。李德全,男,教授,博士生导师,山东农业大学生命科学学院副院长,山东省植物生理学会副理事长,享受国务院特殊津贴。多年来主要从事逆境生理尤其是干旱生理的科研工作。

收稿日期 2000-07-20

接受日期 2001-01-17

责任编辑 程红焱

1 逆境下植物细胞内渗透调节物质的积累及作用

植物积累的渗透调节物质基本上分为两大类：一是外界环境进入细胞内的无机离子，二是细胞内合成的有机溶质，主要是多元醇和含氮化合物。50 年代 Kemble 等首先发现在受旱的多年生黑麦草叶子中有游离脯氨酸积累，此种现象现已在小麦、高粱、玉米等多种植物中发现。最近(赵福庚等,2001)的研究表明，盐胁迫明显激活脯氨酸合成的鸟氨酸途径，该途径对脯氨酸含量上升的贡献是谷氨酸途径的 1.0~1.5 倍。另外，许多植物特别是藜科、禾本科植物在水分或盐分胁迫下，细胞内甜菜碱大量积累。在豆科植物中也有甜菜碱的积累(Stevens *et al*,1997)。苜蓿在盐胁迫下积累葫芦巴碱(Tramontano and Jouve, 1997)。季胺化合物对干旱、盐渍条件下的植物生理反应起重要作用(Zamarreno *et al*, 1997)，盐胁迫促进了大麦幼苗体内多胺的精氨酸合成途径，使多胺的合成比脯氨酸合成对盐胁迫更敏感(赵福庚和刘友良,2000)。但溶质的积累在不同的植物中有所不同，如水稻、烟草、草莓体内不能合成甜菜碱(Rathinasabapathi *et al*,1993；朱抗申和黄丕生,1994)。王邦锡等(1989)的实验结果表明， C_4 植物玉米、高粱积累脯氨酸的数量低于 C_3 植物小麦。即使是同一物种，不同基因型的植物积累的溶质也不同(Weretilnyk and Hanson,1990；Rhodes *et al*, 1989)。渗透调节物质的积累还可相互促进， Ca^{2+} 对无花果细胞盐诱导脯氨酸的积累有促进作用(汪良驹等,1999)。商振清等(1989)观察到 Ca^{2+} 处理可提高水分胁迫下小麦体内脯氨酸的含量。

植物积累的渗透调节物质行使其调节、保护、清除活性氧、促进生长等功能。脯氨酸和甜菜碱在细胞质内积累时，可作为渗透调节剂或抗冷剂起作用(Nolte *et al*,1997)。梁峥(1996)指出甜菜碱的积累水平与植物的抗胁迫能力成正比。甜菜碱在细胞内的积累可提高细胞的渗透调节能力，稳定细胞内大分子蛋白质与生物膜的结构和功能，还可保护细胞内许多重要代谢活动所需酶类的活性。脯氨酸积累引起的渗透调节对低水势下维持玉米幼根伸长有重要作用(Voetberg and Sharp,1997)。在渗透调节过程中，化合物的积累是一种适应性反应，积累的化合物还可以保护亚细胞结构。根据上述脯氨酸所起的作用可以概括为：调节细胞质的渗透势；保护蛋白质分子，增加蛋白质分子的水合度；维持光合活性；作为活性氧的清除剂等。

渗透调节物质的作用大小，实验结果不尽一致。Flowers(1986)认为无机离子对中生植物渗透调节作用较小。刘丹(1990)认为水分胁迫下小麦幼苗渗透调节有机溶质作用较大，而无机离子则较小。李春香等(1999)测定水分胁迫下玉米幼苗中各种渗透调节物质的相对贡献率大小顺序为： K^+ > 可溶性糖 > 游离氨基酸 > 脯氨酸，小麦生育中后期则是： K^+ > 可溶性糖 > 游离氨基酸 > Ca^{2+} > Mg^{2+} > 脯氨酸。渗透调节物质相对贡献率的差异，可能与植物的种类、生育期、所处环境、胁迫强度、胁迫时间等多种因素有关，不能一概而论。总之，渗透调节物质对提高植物抗逆能力有重要作用。

2 渗透调节物质与活性氧代谢

<https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t20-103>

2.1 渗透调节物质与活性氧的产生

逆境胁迫下，植物体内活性氧大量积累，破坏正常代谢时活性氧的产生与清除的平

衡。尤其是 $O_2^{\cdot -}$ 的产生可以转化成 H_2O_2 及攻击性更强的 $\cdot OH$, 进而引发膜脂的过氧化和脱酰化, 直接攻击核酸和蛋白质等, 从而导致核酸结构损伤、蛋白质交联和聚合、多肽链断裂, 酶蛋白失活等。而有些渗透调节物质则可以减轻活性氧的伤害。宋纯鹏等(1992)用电子顺磁共振的方法研究不同浓度 Ca^{2+} 下叶绿体中 $O_2^{\cdot -}$ 的产生、膜的流动性和 ACC 向乙烯的转化, 将高浓度 Ca^{2+} (0.1 mol/L) 直接加到叶绿体反应体系中, 结果叶绿体 $O_2^{\cdot -}$ 产量下降, 膜的伤害减轻, 乙烯生成减少, 这似乎是 Ca^{2+} 作为膜的稳定剂的一个佐证。梅慧生等(1990)实验证明 $O_2^{\cdot -}$ 参与 ACC 转化成乙烯的反应。因此, Ca^{2+} 抑制 $O_2^{\cdot -}$ 的生成也可跑是乙烯生成减少的原因之一。由于活性氧之间有相互转化的特点, Ca^{2+} 抑制 $O_2^{\cdot -}$ 的生成, 因而 H_2O_2 及 $\cdot OH$ 的生成也相应有所下降。

水分胁迫下植物体内积累一些相容性溶质(如甘露醇、脯氨酸等)能补偿植物内源 $\cdot OH$ 的清除机制。Smirnoff(1989)证实甘露醇可作为 $\cdot OH$ 的有效清除剂。叶绿体中甘露醇的存在, 可以通过清除 $\cdot OH$ 而使植物免受氧化伤害, 甘露醇对植物的保护作用可能是保护敏感的巯基调节酶, 如磷酸核酮糖激酶、硫氧还蛋白、铁氧还蛋白等(Shen *et al*, 1997)。植物体内 $\cdot OH$ 的增加在破坏的组织内引发植物抗毒素的合成, 而一些相溶性溶质如山梨醇、甘露醇、肌醇和脯氨酸等均是 $\cdot OH$ 的高效清除剂, 但甜菜碱对 $\cdot OH$ 的清除无效(Smirnoff and Cumbes, 1989)。Alia 等(1995)研究受锌胁迫的芥菜和绿豆的结果证实, 锌含量高时, 植物体内自由基的产量增加, 脯氨酸同时大量积累, 脯氨酸的积累与自由基的非酶促清除有一定的相关性, 他们发现离体线粒体中, 脯氨酸可减少高光强诱导下自由基的产生。蒋明义(1999)报道, 水分胁迫下 $\cdot OH$ 可引起水稻幼苗体内脯氨酸大量积累, 积累的脯氨酸有明显的抗氧化作用。在外源 $\cdot OH$ 和 $^1O_2$ 作用下的水稻幼苗体内脯氨酸明显积累, 而 $O_2^{\cdot -}$ 和 H_2O_2 处理对稻苗体内脯氨酸含量无影响, 脯氨酸有一定的专一性, 只对 $\cdot OH$ 和 $^1O_2$ 有明显的清除活性(蒋明义等, 1997)。但对渗透调节物质与活性氧的产生的报道也不一致, 如 McCue 和 Hanson(1992)认为 $\cdot OH$ 的产生不受甘露醇的影响, 而随谷胱甘肽、半胱氨酸、脱落酸的减少而增加。

从以上实验结果可以看出, 渗透调节物质 Ca^{2+} 、脯氨酸、甘露醇对活性氧特别是 $O_2^{\cdot -}$ 和 $\cdot OH$ 的产生有抑制作用, 而对已生成的 $\cdot OH$ 则有清除作用。因此, 在逆境下这些物质的积累可有助于提高植物抗氧化能力及逆境适应性。显示渗透调节物质的积累对植物抗逆性有双重作用。

2.2 渗透调节物质与活性氧清除酶(剂)

处于干旱、盐渍等逆境下的植物本身常形成一些防御机制, 如活性氧的酶促与非酶促两大清除系统, 对胁迫造成的活性氧积累作出积极反应。其中, 超氧化物歧化酶(SOD)是抗氧化系统中一种极为重要和在生物体内普遍存在的金属酶, 与酶相连的金属交替地氧化或还原, 催化快速歧化反应, 可将 $O_2^{\cdot -}$ 歧化成 H_2O_2 和 O_2 , 在保护酶系中处于核心地位。许多报道认为水分胁迫下植物体内 SOD 活性与植物抗氧化胁迫能力呈正相关(Scandalio, 1993; Seel *et al*, 1992)。另一个研究较多的活性氧清除系统是抗坏血酸-谷胱甘肽循环。抗坏血酸过氧化物酶(AP)、谷胱甘肽还原酶(GR)是其中的关键酶, 直接清除叶绿体内的 H_2O_2 。抗坏血酸(AsA)能迅速地与 $O_2^{\cdot -}$ 、 $\cdot OH$ 、 $^1O_2$ 起反应, 再通过 AP 清除 H_2O_2 。GSH 能与

·OH 和 O_2^- 反应,从而保护有关酶的巯基,维持其活性。另外一个重要的抗氧化剂 α -生育酚可抑制类脂过氧化作用,清除 O_2^- 、 $\text{ROO}^\cdot$ 、 $\text{RO}^\cdot$ 、 $\text{R}^\cdot$ 、猝灭 O_2 。蒋明义等(1994)曾报道,活性氧清除剂 α -生育酚、抗坏血酸、甘露醇可阻抑渗透胁迫下增生的丙二醛,减少叶绿素的氧化损伤。

轻中度胁迫下,植物体内清除酶活性增加(李广敏等,1994;朱抗申和黄丕生,1994),随着胁迫时间的延长,细胞保护酶活性均有不同程度的下降,SOD 和过氧化氢酶(CAT)活性下降较早,过氧化物酶(POD)活性下降较迟(张敬贤等,1990;蒋明义等,1991)。小麦、大麦和棉花等多种作物中水分胁迫诱导 AP、GR 活性明显增加(Gamble and Burke,1984; Smirnoff and Colombe,1988; Burke *et al*,1985)。一般抗旱性品种在水分胁迫下保护酶维持较高的活性(李广敏等,1994)。盐胁迫下的抗性克隆植株与敏感克隆植株相比,其抗氧化酶系的所有酶活性均大幅度上升(Benavides *et al*,2000)。Sreenivasulu 等(2000)的实验结果表明耐盐品系幼苗在盐胁迫下 SOD、AP 活性增加,而盐敏感品系两种酶活性均下降。关军锋(1999)的研究表明, Ca^{2+} 能提高金冠苹果果肉园片中保护酶活性,不同浓度 Ca^{2+} (1 mmol/L、10 mmol/L、100 mmol/L)对酶活性的影响不同,SOD 活性、GSH 含量均随 Ca^{2+} 浓度增加而增加,CAT 活性和 AsA 含量则随 Ca^{2+} 浓度增加而降低,总的 H_2O_2 含量降低,膜结构受到保护,果实的衰老延缓,对生理病害的发生也有一定的抑制作用。张士功等(1999)以小麦为材料,研究甜菜碱对 NaCl 胁迫下小麦幼苗细胞保护酶系统影响的结果表明,外源甜菜碱 2.0 g/L 能够提高盐胁迫下小麦幼苗 SOD、CAT 和 POD 活性,降低活性氧自由基对质膜的伤害和膜脂过氧化作用水平,维持细胞质膜的稳定性和完整性。Abel 等(1996)从柠檬胚胎愈伤组织培养中选出的耐盐细胞系积累较多的钠离子和氯离子,抗氧化酶活性增加,产生一种新的 SOD 同工酶,POD 活性增加,CAT 活性不变,脯氨酸含量及总糖量(主要为蔗糖)大量增加。Kawk 和 Sun(1997)报道 2.0 mol/L Ca^{2+} 可使海藻 LOX(脂氧合酶)活性升高。杨依军^① 研究表明 Ca^{2+} 能激活水稻体内的 LOX。虽然 LOX 是发现较早的一种酶,它广泛地存在于高等植物体内,但其生理功能还不清楚。已知 LOX 专一催化具有顺,顺-1,4-戊二烯结构的多元不饱和脂肪酸的加氧反应,氧化生成含共轭双键的过氧化物。许多研究表明,LOX 在植物的生长、发育、抗逆及衰老等过程中起调节作用(Melan *et al*,1993;Heitz *et al*,1997;Riley *et al*,1996)。最近又有研究表明干旱胁迫下,细胞外存在高浓度 Ca^{2+} 时,根内 POD 同工酶活性显著提高,LOX 活性变化较小。

由此可以看出,以 Ca^{2+} 、甜菜碱为主的渗透调节物质,可提高抗氧化酶活性和抗氧化剂含量。但关于其它渗透调节物质如 K^+ 、可溶性糖等对植物抗氧化体系的影响尚少报道。我们就 K^+ 、脯氨酸对水分胁迫下玉米根系活性氧体系的影响进行了研究,结果(待发表)表明相同浓度的 K^+ 和脯氨酸对抗氧化酶活性均有促进作用,但程度不同,如 20 mmol/L 的 KNO_3 饲喂根系后,水分胁迫下 SOD 活性的增加显著高于脯氨酸饲喂的结果。关于渗透调节物质对胁迫条件下植物抗氧化体系的促进机理,还有待于进一步实验证明。

3 渗透调节基因工程

<https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t20-103>

——逆境条件下,植物体内积累的渗透调节物质脯氨酸和甜菜碱在渗透调节过程中起重

^① 杨依军,1997. 稻瘟病诱导的水稻脂氧合酶纯化、抗体制备及 cDNA 筛选. 中国农业大学博士论文,8

要作用,二者合成途径的酶被广泛应用于转基因技术中,为提高作物的抗逆能力,培育抗逆新品种提供了一条有效途径。如上所述脯氨酸具有清除活性氧的作用,甜菜碱可提高盐胁迫下清除酶活性,若运用生物技术提高植物合成此类化合物的效率,则逆境条件下植物的抗氧化能力也会得到一定程度的提高。

对于甜菜碱的合成,主要集中于对甜菜碱醛脱氢酶(BADH)活性的研究,它是一种核编码的叶绿体酶。目前,转 BADH 基因植物的研究取得了一定的进展。BADH 分子克隆的结果表明单基因调控的甜菜碱的积累在玉米的渗透调节中起关键作用(Weretilnyk and Hanson,1990)。转基因烟草中 BADH 蛋白及其酶活性的高水平表达,Northern 片段分析表明,生长在高盐浓度下的大麦叶片和根系 BADH 的 mRNA 水平分别增加 8 倍和 2 倍(Ishitani *et al*,1995)。转入 BADH 后的拟南芥抗冷性增加(Alia *et al*,1998)。BADH 基因转入到烟草、草莓中,提高了其耐盐性(刘风华等,1997)。转基因水稻对水分缺乏及渗透胁迫的抗性提高(Nguyen *et al*,1997)。郭北海等(2000)将山菠菜的 BADH 基因转入小麦并得以表达,而且在盐胁迫下部分植株相对电导率明显比亲本低,李银心等(2000)将 BADH 基因转入豆瓣菜,也得到类似结论。Kishitani 等(2000)将大麦的 BADH 基因转入不能合成甜菜碱的植物水稻中,转基因植株的抗盐性、抗冷性、抗热性均比对照有所提高。在高等植物中合成甜菜碱的另一重要酶是胆碱加氧酶(CMO),它催化甜菜碱合成的第一步。关于 BADH、CMO 基因的纯化、克隆,梁峥和骆爱玲(1995)综述中已详细介绍,在此不再赘述。

脯氨酸的合成主要途径为 $\text{Glu} \xrightarrow{\text{P5CS}} \text{吡咯啉-5-羧酸} \xrightarrow{\text{P5CR}} \text{脯氨酸}$,吡咯啉-5-羧酸合成酶(P5CS)催化脯氨酸合成的第一步反应,吡咯啉-5-羧酸还原酶(P5CR)催化第二步反应。业已证明,P5CS 是脯氨酸合成反应的限速因子,干旱条件下 P5CS 的基因被强烈诱导时,proDH 基因表达,P5CS 基因转入烟草中,其抗渗透胁迫能力增强(Yoshiba *et al*,1997),P5CS 基因在高等植物的叶片中表达及主要在盐胁迫的根系中诱导,表明 P5CS 在脯氨酸合成中起关键作用,可引起植物的渗透调节(Hu *et al*,1992)。

此外,甘露糖醇作为渗透调节剂和活性氧清除剂,合成它的甘露糖-1-磷酸脱氢酶转入烟草后,在细胞质内合成的甘露糖醇浓度达 100 mmol/L (Tarczynski *et al*,1993)。

4 结语与展望

综上所述,逆境胁迫下植物体内积累的主要渗透调节物质对活性氧的产生及清除均有一定的影响,特别是对自由基的清除和清除酶活性的增加有积极作用。以 SOD 为代表的清除酶和以脯氨酸、甜菜碱为代表的渗透调节剂在基因工程中得到广泛的应用。这些足以显示了渗透调节物质与抗氧化酶(剂)在抗逆胁迫中的显要地位。

然而,在该领域内的研究,仍有许多问题还未解决,如渗透调节物质是如何对抗氧化酶(剂)起作用的,二者是否是相互作用,相互影响,共同促进的关系等,有关渗透调节物质的抗氧化机理及其间涉及的信号转导问题也有待进一步深入研究。渗透调节物质与抗氧化酶同工酶之间的关系,渗透调节物质与抗氧化酶(剂)在细胞内的区域化分布对二者关系的影响,这方面的研究甚少。因此,在亚细胞水平上研究二者的关系十分必要。近年来,对渗透调节物质与抗氧化酶在转基因方面的研究引起人们的重视,转基因技术的应

用,为人们研究植物抗逆性提供了一条新的思路。但转基因技术应该把握住合成反应的限速步骤、关键酶基因的克隆与表达。关于转入基因如何大量表达,而且在遗传上性状是否稳定,转基因植株中所转入基因的表达是怎样被调控的等一系列问题尚待解决。普遍认为,植物的抗逆性是由多基因控制的,若将抗氧化酶及渗透调节剂的关键基因有机地结合起来,共同应用于转基因技术中,可能会对植物抗逆性的提高有重要作用。因此,利用植物交叉抗性的特点,将抗逆过程中起主导作用的因素综合考虑,对提高作物抗逆性意义重大。

参 考 文 献

- 王邦锡,黄久常,王辉,1989. 不同植物在水分胁迫条件下脯氨酸的积累与抗旱性的关系. 植物生理学报, 15(1): 46~51
- 关军锋,1999. Ca^{2+} 对苹果果实细胞膜透性保护酶活性和保护物质含量的影响. 植物学通报, 16(1): 72~74
- 刘丹,1990. 水分胁迫下小麦幼苗呼吸及渗透调节物质积累的变化. 云南农业大学学报, 5(1): 30~37
- 刘风华,郭岩,谷冬梅,肖岗,陈正华,陈受宜,1997. 转甜菜碱醛脱氢酶基因植物的耐盐性研究. 遗传学报, 24(1): 54~58
- 朱抗申,黄丕生,1994. 土壤水分胁迫与水稻活性氧代谢. 南京农业大学学报, 17(2): 7~11
- 宋纯鹏,梅慧生,储钟稀,程艳丽,1992. Ca^{2+} 对叶绿体中超氧化物自由基产生以及由 ACC 形成乙烯的影响. 植物生理学报, 18(1): 55~62
- 张士功,高吉寅,宋景芝,1999. 甜菜碱对 NaCl 胁迫下小麦细胞保护酶活性的影响. 植物学通报, 16(4): 429~432
- 张敬贤,李俊明,崔四平,魏建昆,1990. 玉米保护酶活性对苗期干旱的反应. 华北农学报, (5) 专刊: 19~23
- 李广敏,唐连顺,商振清,池书敏,1994. 渗透胁迫对玉米幼苗保护酶系统的影响及其与抗旱性的关系. 河北农业大学学报, 17(2): 1~5
- 李春香,李德全,王玮,1999. 不同抗旱性玉米、小麦根叶对水分胁迫的生理反应及渗透调节的研究. 中国植物生理学会植物环境生理学术讨论会论文汇编(昆明). P92
- 李银心,常凤后,杜立群,郭北海,李洪杰,张劲松,陈受宜,朱至清,2000. 转甜菜碱醛脱氢酶基因豆瓣菜的耐盐性. 植物学报, 42(5): 480~484
- 汪良驹,刘友良,马凯,1999. 钙在无花果果实盐诱导脯氨酸积累中的作用. 植物生理学报, 25(1): 38~42
- 赵福庚,刘友良,2000. 大麦幼苗多胺合成比脯氨酸合成对盐胁迫更敏感. 植物生理学报, 26(4): 343~349
- 赵福庚,孙诚,刘友良,2001. 盐胁迫激活大麦幼苗脯氨酸合成的鸟氨酸途径. 植物学报, 43(1): 36~45
- 郭北海,张艳敏,李洪杰,杜立群,李银心,张劲松,陈受宜,朱至清,2000. 甜菜碱醛脱氢酶基因转化小麦及其表达. 植物学报, 42(3): 279~283
- 商振清,李广敏,佟代言,韩建民,1989. 钙处理提高小麦抗旱性机理初探. 河北农业大学学报, 12(3): 16~19
- 梁峰,骆爱玲,1995. 甜菜碱和甜菜碱合成酶. 植物生理学通讯, 31(1): 1~8
- 梅慧生,宋纯鹏,蔡兴元,1990. 超氧自由基介导 ACC 转化成乙烯. 植物生理学会编辑. 上海: 中国植物生理学会第五次会议论文摘要汇编, 37
- 蒋明义,1999. 水分胁迫下植物体内 $\cdot\text{OH}$ 的产生与细胞的氧化损伤. 植物学报, 41(3): 229~234
- 蒋明义,荆家海,王韶唐,1991. 渗透胁迫对水稻光合色素和膜脂过氧化的影响. 西北农业大学学报, 19(1): 79~83
- 蒋明义,郭绍川,张学明,1994. 渗透胁迫诱导水稻幼苗的氧化伤害. 作物学报, 20(6): 733~738
- 蒋明义,郭绍川,张学明,1997. 氧化胁迫下稻苗体内积累的脯氨酸的抗氧化作用. 植物生理学报, 23(4): 347~352
- Abel P, Jose A H, Enrique O, Eladio H, Francisca S, 1996. Changes in antioxidant enzymes and organic solutes associated with adaptation of citrus cells to salt stress. *Plant Cell, Tissue and Organ Cult.*, 45: 53~60
- Alia, Hyashi H, Chen T H H, 1998. Transformation with a gene for choline oxidase enhances the cold tolerance of *Arabidopsis* during germination and early growth. *Plant Cell Environ.*, 21(2): 232~239
- Alia, Prasad K V S K, Saradhi P P, 1995. Effect of zinc on free radicals and proline in *Brassica* and *Cajanus*. *Phytochem.*, 39: 45~47
- Benavides M P, Marconi P L, Gallego S M, Comba M E, Tomaro M L, 2000. Relationship between antioxidant defence systems and salt tolerance in *Solanum tuberosum*. *Aust J Plant Physiol.*, 27: 273~278
- Burke J J, Gamble P E, Hatfield J L, Quisenberry J E, 1985. Plant morphological and biochemical responses to field water deficits. *Plant Physiol.*, 79: 415~419
- Flowers T J, 1986. Ion relations of plants under drought and salinity. *Aust J Plant Physiol.*, 13: 75~91
- Gamble P E, Burke J J, 1984. Effect of water stress on the chloroplast antioxidant system. *Plant Physiol.*, 76: 615~621
- Heitz T, Bergey D R, Ryan C A, 1997. A gene encoding a chloroplast-targeted lipoxigenase in tomato leaves is transiently induced by wounding, systemin, and methyl jasmonate. *Plant Physiol.*, 114: 1085~1093

- Hu C A A, Delauney A J, Verma D P S, 1992. A bifunctional enzyme catalyzes the first two steps in proline biosynthesis in plants. *Proc Natl Acad Sci USA*, **89**(19):9354 ~ 9358
- Ishitani M, Nakamura T, Han S Y, 1995. Express of the betaine aldehyde dehydrogenase gene in barley in response to osmotic stress and abscisic acid. *Plant Mol Biol*, **27**(2):307 ~ 315
- Kaw K S H, Sun H L, 1997. The requirements for Ca^{2+} , protein phosphorylation, and dephorylation for ethylene signal transduction in *Pisum sativum* L. *Plant Cell Physiol*, **38**(10):1142 ~ 1149
- Kishitani S, Takanami T, Suzuki M, Oikawa M, Yokoi S, Ishitani M, Alvarez-Nakase A M, Takabe T, 2000. Compatibility of glycinebetaine in rice plants: evaluation using transgenic rice plants with a gene for peroxisomal betaine aldehyde dehydrogenase from barley. *Plant Cell Environ*, **23**:107 ~ 114
- McCue K F, Hanson A D, 1992. Salt-inducible betaine aldehyde dehydrogenase from sugar beet: cDNA cloning and expression. *Plant Mol Biol Int J Mol Biol Biochem Genet Eng*, **18**(1):1 ~ 11
- Melan M A, Dong X, Endara M E, Davis K R, Ausubel F M, Peterman T K, 1993. An *Arabidopsis thaliana* lipoxygenase gene can be induced by pathogens, abscisic acid, and methyl jasmonate. *Plant Physiol*, **101**:441 ~ 450
- Nguyen H T, Babu R C, Blum A, 1997. Breeding for drought resistance in rice: physiology and molecular genetics considerations. *Crop Sci*, **37**(5):1426 ~ 1434
- Nolte K D, Hanson A D, Gage D A, 1997. Proline accumulation and methylation to proline betaine in Citrus: implication for genetic engineering of stress resistance. *J Am Hortic Soc*, **122**(1):8 ~ 13
- Rathinasabapathi B, Gage D A, Mackill D J, 1993. Cultivated and wild rices do not accumulate glycinebetaine due to deficiencies in two biosynthetic steps. *Crop Sci*, **33**(3):534 ~ 538
- Rhodes D, Rich P J, Brunk D G, Ju G C, Roodes J C, Pauly M H, Hansen L A, 1989. Development of two isogenic sweet corn hybrids differing for glycinebetaine content. *Plant Physiol*, **91**(3):1112 ~ 1121
- Riley J C M, Willemot C, Thompson J E, 1996. Lipoxygenase and hydroperoxide lyase activities in ripening tomato fruit. *Postharvest Biol and Technol*, **7**:97 ~ 107
- Scandalion J G, 1993. Oxygen stress and superoxide dismutases. *Plant Physiol*, **101**:7 ~ 12
- Seel W E, Hendry G A F, Lee J A, 1992. Effect of deiccation on some activated oxygen processing enzymes and anti-oxidants in mosses. *J Exp Bot*, **43**:1031 ~ 1037
- Shen B, Jensen R G, Bohnert H J, 1997. Mannitol protects against oxidation by hydroxyl radicals. *Plant Physiol*, **115**:527 ~ 532
- Smirnov N, Colombe S V, 1988. Drought influences the activity of enzymes of the chloroplast hydrogen peroxide scavenging system. *J Exp Bot*, **39**:1097 ~ 1108
- Smirnov N, Cumbes Q J, 1989. Hydroxyl radical scavenging activity of, compatible. *Biochem*, **28**(4):1057 ~ 1060
- Sreenivasulu N, Grimm B, Wobus U, Weschke W, 2000. Differential response of antioxidant compounds to salinity stress in salt-tolerant and salt-sensitive seedlings of foxtail millet. *Physiol Plant*, **109**:435 ~ 442
- Stevens R G, Cressen G P, Mullineaux P M, 1997. Cloning and characterisation of a cytosolic glutathione reductase cDNA from pea and its expression in response to stress. *Plant Mol Biol*, **35**(5):641 ~ 654
- Tarczynski M C, Jensen R G, Bohnert H J, 1993. Stress protection of transgenic tobacco by production of the osmolyte mannitol. *Sci*, **259**:508 ~ 510
- Tramontano W A, Jouve D, 1997. Trigonelline in salt-stressed legumes and the role of other osmoregulators cell cycle controlagents. *Phytochem*, **44**(6): 1037 ~ 1040
- Voetberg G S, Sharp R E, 1991. Growth of the maize primary root at low water potentials. *Plant Physiol*, **96**(4):1125 ~ 1130
- Weretilnyk E A, Hanson A D, 1990. Molecular cloning of a plant betaine aldehyde dehydrogenase, an enzyme implicated in adaption to salinity and drought. *Proc Natl Acad Sci USA*, **87**(7):2245 ~ 2249
- Yoshida Y, Kiyosue T, Nakashima K, Yamaguchi-shinozaki K, 1997. Regulation of levels of proline as an osmolyte in plants under water stress. *Plant Cell Physiol*, **38**(10):1095 ~ 1102
- Zamarreno A, Cantera R G, Garcia-Mia J M, 1997. Extraction and determination of glycinebetaine in liquid fertilizers. *J Agric Food Chem*, **45**(3):774 ~ 776