

外源 GSH 对盐胁迫下番茄幼苗生长及 抗逆生理指标的影响

周 艳^{1,2}, 刘慧英^{1,2*}, 王 松^{1,2}, 张健伟^{1,2}, 莘冰茹^{1,2}

(1 石河子大学 农学院园艺系, 新疆石河子 832003; 2 新疆生产建设兵团特色果蔬栽培生理与种质资源利用重点实验室, 新疆石河子 832003)

摘要: 采用营养液栽培法, 研究外源谷胱甘肽(GSH)对 NaCl 胁迫下番茄幼苗生长、根系活力、电解质渗透率和丙二醛(MDA)、脯氨酸(Pro)、可溶性糖含量以及超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)活性的影响, 为利用外源物质减轻盐胁迫伤害提供理论依据。结果显示: (1) NaCl 胁迫显著抑制了番茄幼苗的生长、根系活力和 SOD、POD、CAT 活性, 提高了电解质渗透率及 MDA、Pro、可溶性糖含量; (2) 外源喷施 GSH 能够诱导 NaCl 胁迫下番茄幼苗叶片抗氧化酶 SOD、POD、CAT 活性上调, 电解质渗透率及 MDA 含量下降, Pro 和可溶性糖含量恢复至对照水平; (3) 外源喷施还原型谷胱甘肽抑制剂(BSO)使 NaCl 胁迫下番茄幼苗的根系活力以及抗氧化酶 SOD、POD、CAT 活性下降, 脯氨酸含量提高; (4) 喷施 GSH 可诱导 BSO 和 NaCl 共处理番茄植株的根系活力、SOD、POD、CAT 活性提高, MDA 和 Pro 含量降低。研究表明, 外源 GSH 可通过提高促进盐胁迫下番茄幼苗植株渗透调节能力及清除活性氧的酶促系统的防御能力、降低细胞膜脂过氧化程度、保护膜结构的完整性, 从而有效缓解 NaCl 胁迫对番茄幼苗生长的抑制, 提高其耐盐性。

关键词: 番茄; 谷胱甘肽; NaCl 胁迫; 生长; 生理指标

中图分类号: Q945.78

文献标志码: A

Effect of Exogenous GSH on Tomato Seedlings Growth and Physiological Indexes of Resistance Stress under Salt Stress

ZHOU Yan^{1,2}, LIU Huiying^{1,2*}, WANG Song^{1,2}, ZHANG Jianwei^{1,2}, XIN Bingru^{1,2}

(1 Department of Horticulture, College of Agronomy, Shihezi University, Shihezi, Xinjiang 832003, China; 2 Key Laboratory of Special fruits and vegetables Cultivation Physiology and Germplasm Resources Utilization of Xinjiang Production and Construction Crops, Shihezi, Xinjiang 832003, China)

Abstract: Hydroponic experiments were conducted to investigate the effects of exogenous GSH on plant growth and root activity, as well as electrolytic leakage rate, the contents of lipid peroxidation (MDA), proline (Pro) and soluble sugar and the activities of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD) and catalase (CAT) in leaves of tomato seedlings under NaCl stress. The result shows that: 1) NaCl stress significantly inhibited the growth and root activity of tomato seedlings and decreased the activities of SOD, POD and CAT, and increased electrolyte leakage rate and the contents of MDA, proline (Pro) and soluble sugar in leaves of tomato seedlings. 2) The application of exogenous GSH induced the up-regulation of POD, SOD and CAT activities, decreased the electrolyte leakage rate and MDA contents, and returned the contents of proline and soluble sugar to control level in leaves of NaCl-stressed tomato seedlings. 3) The application of exogenous BSO decreased root activity and POD, SOD and CAT activities, and increased proline contents in leaves of tomato seedlings under NaCl stress. 4) Spraying GSH increased the root activity and SOD, POD

收稿日期: 2015-12-17; 修改稿收到日期: 2016-03-09

基金项目: 国家自然科学基金(31160391, 31360478); 国家星火重点项目(2015GA891008); 兵团国际合作项目(2014BC002)

作者简介: 周 艳(1991-), 女, 在读硕士研究生, 主要从事蔬菜学研究。E-mail: 286138826@qq.com

* 通信作者: 刘慧英, 教授, 主要从事蔬菜生理生化设施园艺研究。E-mail: hyluok@aliyun.com

and CAT activities, decreased the contents of MDA and Pro in combined stressed (NaCl and BSO) plants. These results suggested that GSH alleviated salt-induced growth inhibition and enhanced salt-tolerance by promoting the osmotic adjustment capacity and the defense ability of antioxidant enzyme system to decrease membrane lipid peroxidation and protect the integrity of membrane structure in tomato seedlings under NaCl stress.

Key words: tomato; GSH; NaCl stress; growth; physiological indexes

目前,土壤盐渍化已成为设施农业生产的主要限制性因素和可持续发展的严重障碍。盐胁迫是限制作物生长和产量的最严重的环境因子之一。盐胁迫所引起的失水亏缺和离子毒害通过干扰生理过程,特别是光合作用而导致植株生长受到抑制。近年来,通过使用外源物质来缓解盐胁迫对作物的伤害已成为一种有效克服土壤盐渍化的途径。

谷胱甘肽(GSH)是植物中含量丰富的含巯基的低分子肽,是机体内重要的水溶性抗氧化物质,在抗氧化和对氧化还原(redox)敏感的信号传导的调节中起着关键性作用。近年来的研究表明,GSH能调节器官内硫的分布,同时是还原性硫的主要储存形式^[1]。GSH可以调节防御基因的表达^[2]。GSH还是结合过量重金属的植物螯合肽的前体物质^[3-4];GSH水平的高低与植物对各种生物和非生物环境胁迫的忍耐能力密切相关^[5]。植物细胞中GSH库受到严格的稳态调控,当植物细胞感知调节氧化还原平衡的GSH库高度稳态遭到破坏,则积极进行细胞或基因表达的适应性改变^[6-7]。但目前GSH参与调控植物耐盐性上的研究依然十分有限。本试验以番茄幼苗为材料,通过对NaCl胁迫下番茄幼苗叶片喷施GSH(还原型谷胱甘肽)和BSO(还原型谷胱甘肽抑制剂),以探讨外源GSH对NaCl胁迫下番茄植株生长和一些抗逆生理生化指标的影响,为利用外源物质减轻盐胁迫伤害提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料与试验设计

试验在石河子大学农学院试验站进行。以番茄(*Lycopersicon esculentum* Mill.)品种‘中蔬4号’为试材。种子催芽后播种于草炭和蛭石(2:1,V/V)混合而成的基质中。待四叶一心时,挑选形态长势整齐一致的番茄幼苗移入带泡沫盖板的12L水桶中,装入10L用去离子水配制的Hoagland营养液(pH 6.2)。待幼苗长至六叶一心时进行不同处理,其中NaCl于处理时直接加入营养液中,GSH和BSO以叶片喷施的方式于每日9:00喷施。试验期间营养液全天通气。

试验设置6个处理:(1)不喷施GSH不加

NaCl,叶片喷施蒸馏水(CK);(2)加入100 mmol · L⁻¹ NaCl和叶面喷施蒸馏水(NaCl);(3)叶面喷施5 mmol · L⁻¹ GSH(GSH);(4)添加100 mmol · L⁻¹ NaCl和叶片喷施5 mmol · L⁻¹ GSH(NG);(5)添加100 mmol · L⁻¹ NaCl和叶片喷施1 mmol · L⁻¹ BSO(NB);(6)添加100 mmol · L⁻¹ NaCl和叶片喷施1 mmol · L⁻¹ BSO、5 mmol · L⁻¹ GSH(NBG)。试验采取随机区组设计,重复3次,每个处理2桶,每桶5株。处理后10d取样进行相关生理指标的测定。

1.2 测定指标与方法

1.2.1 生长指标 处理10d后,测量幼苗株高(从子叶到生长点的高度)、茎粗、叶长、叶宽;分别取幼苗地上部和地下部,用清水冲洗表面杂物,再用去离子水冲洗干净,擦干水分后,分别称鲜样质量,105℃杀青15 min,75℃烘至恒重,称干样质量。

1.2.2 生理指标 根系活力测定采用TTC法^[8];叶片电解质渗透率的测定采用电导法,使用DSJ-1数字式电导仪测定;脯氨酸含量测定采用茚三酮比色法^[9];可溶性糖含量测定采用蒽酮比色法^[10];MDA含量采用硫代巴比妥酸法^[11];SOD活性测定参照文献^[12]的方法,POD和CAT活性测定参照文献^[13]的方法。

1.3 数据分析

采用Excel 2007和SPSS16.0对所得数据进行处理和差异显著性检验(Duncan's法)。

2 结果与分析

2.1 外源GSH对NaCl胁迫下番茄幼苗生长的影响

表1显示,GSH处理番茄幼苗的叶长、叶宽、株高、茎粗以及地上干、鲜重和地下干、鲜重等生长指标均比对照(CK)不同程度增加,但仅叶长和地下干重达到显著水平;NaCl处理番茄幼苗的生长指标均比CK显著降低,降幅为23.3%~37.8%,植株生长受到显著抑制;与NaCl处理相比,NG处理植株各生长指标均不同程度提高(4.8%~17.8%),且株高和地下干重的增幅达到显著水平,但仍显著低于对照;NB处理致使NaCl胁迫下植株的各项生长指标均有所下降,但都未达显著水平,但仍显著低于对

表 1 外源 GSH 对 NaCl 胁迫下番茄幼苗生长指标的影响

Table 1 Effect of exogenous GSH on the growth characteristics of tomato seedlings under NaCl stress

指标 Index	处理 Treatment					
	CK	NaCl	GSH	NG	NB	NBG
叶长 Leaf Length/cm	9.30±0.75b	7.00±0.55cd	10.20±0.85a	8.00±0.43c	6.50±0.83d	7.20±0.41cd
叶宽 Leaf Width/cm	5.30±0.68ab	4.30±0.17b	5.70±0.9a	4.50±0.26b	4.00±0.31b	4.40±0.2b
株高 Plant Height/cm	31.70±1.04a	23.00±0.32cd	32.30±1.15a	25.10±0.76b	22.30±0.47d	23.80±0.61c
茎粗 Stem Diameter/cm	0.78±0.03a	0.63±0.03bc	0.79±0.01a	0.66±0.02b	0.62±0.02c	0.64±0.02bc
地上鲜重 Shoot FW/g	46.95±2.86a	23.06±3.46bc	48.39±2.52a	26.40±1.09b	20.24±3.29c	23.67±0.77bc
地上干重 Shoot DW/g	3.21±0.22a	1.68±0.41b	3.56±0.77a	2.19±0.31b	1.74±0.33b	1.92±0.06b
地下鲜重 Root FW/g	10.42±1.20a	6.06±1.67b	11.02±0.67a	7.63±1.89b	5.94±1.16b	6.35±1.27b
地下干重 Root DW/g	0.93±0.21b	0.36±0.23d	1.40±0.10a	0.79±0.34bc	0.47±0.09cd	0.52±0.08cd

注:CK.不喷施 GSH 不加 NaCl,叶片喷施蒸馏水;NaCl.加入 100 mmol·L⁻¹ NaCl 和叶面喷施蒸馏水;GSH.叶面喷施 5 mmol·L⁻¹ GSH;NG.添加 100 mmol·L⁻¹ NaCl 和叶片喷施 5 mmol·L⁻¹ GSH;NB.添加 100 mmol·L⁻¹ NaCl 和叶片喷施 1 mmol·L⁻¹ BSO;NBG.添加 100 mmol·L⁻¹ NaCl 和叶片喷施 1 mmol·L⁻¹ BSO、5 mmol·L⁻¹ GSH。同行不同小写字母表示处理间在 0.05 水平显著性差异。下同。

Note:CK. Foliar spraying with water only;NaCl. Adding 100 mmol·L⁻¹ NaCl and foliar spraying with water;GSH. Foliar spraying with 5 mmol·L⁻¹ GSH;NG. Adding 100 mmol·L⁻¹ NaCl and foliar spraying with 5 mmol·L⁻¹ GSH;NB. Adding 100 mmol·L⁻¹ NaCl and foliar spraying with 1 mmol·L⁻¹ BSO;NBG. Adding 100 mmol·L⁻¹ NaCl, foliar spraying with 1 mmol·L⁻¹ BSO and 5 mmol·L⁻¹ GSH; Different letters in the same row indicate significant difference among treatments at the 0.05 level; The same as below.

照;NBG 处理各指标则较 NB 处理不同程度提高,而较 NG 处理不同程度降低,但仅植株株高升降幅度达到显著水平(表 1)。以上结果说明 NaCl 抑制了番茄幼苗的生长,BSO 促进了 NaCl 的胁迫效应;外源 GSH 能缓解 NaCl 对番茄幼苗生长的抑制作用。

2.2 外源 GSH 对 NaCl 胁迫下番茄幼苗根系活力的影响

根系活力能反映根系吸收水肥的能力,其强度高可在一定程度上反映植株的生长能力。由图 1 可以看出,与 CK 相比,番茄幼苗根系活力在 GSH 处理下显著提高 6.8%,而在 NaCl 处理下显著降低 93.8%;与 NaCl 处理相比,NG 处理番茄幼苗的根系活力显著提高 48.1%,NB 处理则显著下降 49.5%,但两者均显著低于对照;而 NBG 处理的根系活力较 NB 处理显著增加,仍显著低于 NG 处理和 CK。可见,番茄幼苗的根系活力在 NaCl 胁迫下受到显著抑制,BSO 则进一步加剧了 NaCl 的胁迫效应;外源 GSH 能够有效缓解 NaCl 胁迫对番茄幼苗根系活力的抑制作用,但不能完全恢复至对照水平。

2.3 外源 GSH 对 NaCl 胁迫下番茄幼苗电解质渗透率和丙二醛(MDA)含量的影响

2.3.1 电解质渗透率

逆境首先影响细胞膜,造成膜透性的改变或丧失,电解质渗透率的测定常作为植物膜透性和抗性研究的一个重要的生理指标。由图 2 可以看出,与 CK 相比,番茄叶片的电解质渗透率在单独 NaCl 胁迫下显著增加,而在单独喷施 GSH 处理下显著降低;喷施 GSH 显著降低了 NaCl 胁迫下番茄叶片的电解质渗透率,且与 CK 无显著

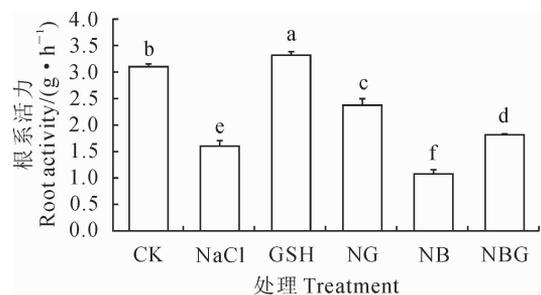


图 1 外源 GSH 对盐胁迫下番茄幼苗根系活力的影响

Fig. 1 Effect of exogenous GSH on the root activity of tomato seedlings under NaCl stress

差异;喷施 BSO 进一步增加了 NaCl 胁迫下番茄叶片的电解质渗透率,但与 NaCl 处理差异未达到显著水平;GSH 处理番茄幼苗叶片的电解质渗透率则比 NB 处理显著降低,比 NG 处理稍低。以上结果说明 NaCl 胁迫使番茄幼苗膜系统受到了损伤,BSO 加剧了 NaCl 胁迫;外源 GSH 保护了番茄幼苗的膜结构。

2.3.2 MDA 含量

MDA 是膜脂质过氧化的产物,可用 MDA 含量代表膜脂质过氧化的程度。由图 2 可以看出,与对照相比,NaCl 胁迫下番茄叶片的 MDA 含量显著提高;叶片分别喷施 GSH 和 BSO 均显著降低了 NaCl 胁迫下番茄叶片的 MDA 含量,NG 和 NB 两个处理间存在显著差异;NBG 处理的番茄幼苗叶片的 MDA 含量较 NB 处理显著降低,且降低至与 NG 处理间存在显著差异;与对照(CK)相比,只喷施 GSH 对 MDA 含量无显著影响。可见,NaCl 胁迫番茄幼苗膜脂过氧化程度加剧,外源 GSH 减轻了番茄幼苗的膜脂过氧化程度。

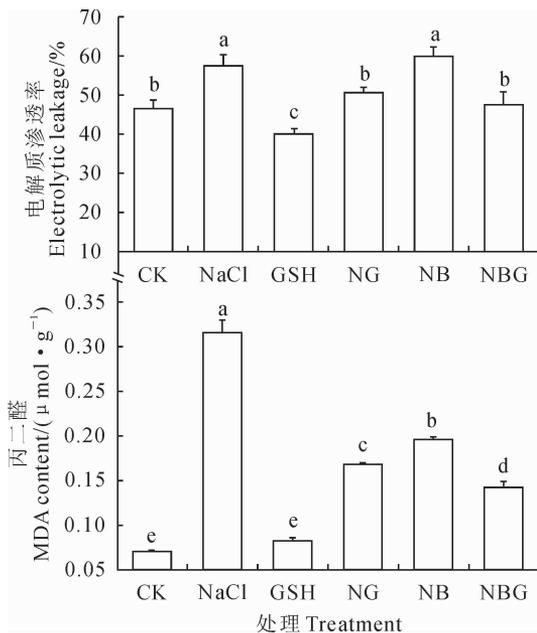


图2 外源 GSH 对盐胁迫下番茄幼苗叶片电解质渗透率和 MDA 含量的影响

Fig. 2 Effect of exogenous GSH on the electrolytic leakage and MDA content in leaves of tomato seedling under NaCl stress

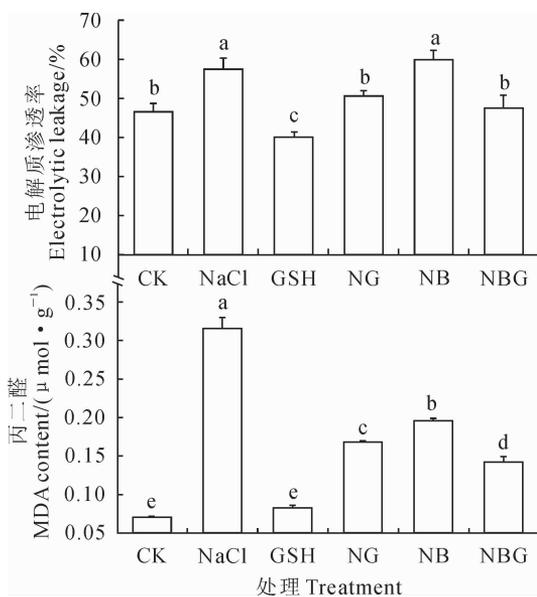


图3 外源 GSH 对盐胁迫下番茄幼苗叶片脯氨酸和可溶性糖含量的影响

Fig. 3 Effect of exogenous GSH on the contents of proline and soluble sugar in leaves of tomato seedlings under NaCl stress

2.4 外源 GSH 对 NaCl 胁迫下番茄叶片脯氨酸含量和可溶性糖含量的影响

2.4.1 脯氨酸(Pro)含量 脯氨酸作为一种重要的渗透调节物质,一般情况下,植物体内游离脯氨酸的含量不高,但在植物受到逆境胁迫时,游离脯氨酸的

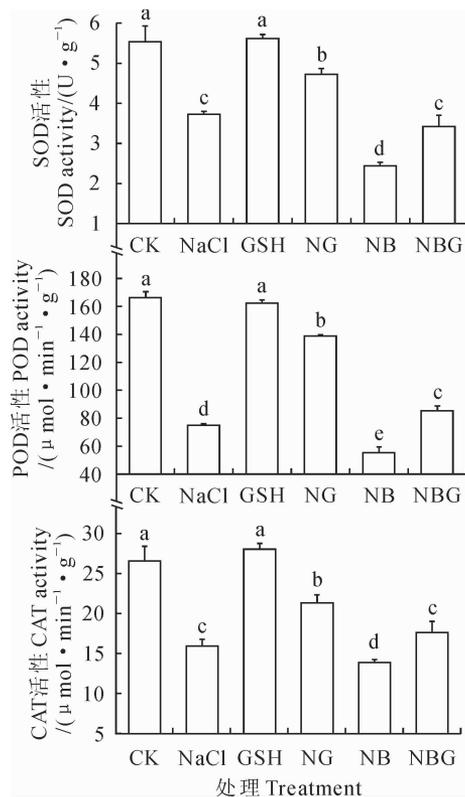


图4 外源 GSH 对盐胁迫下番茄幼苗抗氧化酶活性的影响

Fig. 4 Effect of exogenous GSH on antioxidant enzyme activities of tomato seedling under salt stress

含量明显增加,脯氨酸增加有利于阻止细胞质及阻止脱水,可缓解对膜系统的伤害。由图 3 可以看出,与对照相比,盐胁迫下番茄叶片的脯氨酸含量显著增加;叶片喷施 GSH 后,NaCl 胁迫下番茄叶片的脯氨酸含量较 NaCl 处理显著降低;喷施 BSO 后,NaCl 胁迫下番茄叶片的脯氨酸含量较 NaCl 处理显著增加;植株在胁迫下施用 BSO 再喷施 GSH 后(NBG 处理)叶片的脯氨酸含量较 NaCl 胁迫下喷施 BSO(NB)处理显著降低,且降低至与 NG 处理间有显著差异;与对照(CK)相比,只喷施 GSH 降低了叶片脯氨酸含量并存在显著差异。以上说明 NaCl 胁迫使脯氨酸含量增加,BSO 加剧了 NaCl 的胁迫作用;外源 GSH 缓解了 NaCl 对番茄幼苗的伤害。

2.4.2 可溶性糖含量 可溶性糖是植株体内的主要渗透调节物质,在逆境胁迫下其量增加,使植株更易于维持正常的膨压,保证植株各种代谢的正常进行。由图 3 可以看出,与对照相比,NaCl 胁迫下番茄叶片的可溶性糖含量显著增加;叶片喷施 GSH 后显著降低了 NaCl 胁迫下番茄叶片的可溶性含量;喷施 BSO 后增加了 NaCl 胁迫下番茄叶片的可溶性糖含量,与 NaCl 处理间达到显著差异;NBG 处理的番茄叶片的可溶性糖含量则较 NB 处理显著降

低;与对照(CK)相比,只喷施 GSH 对叶片可溶性糖含量无显著影响。以上说明 NaCl 胁迫使番茄叶片的渗透调节物质增加,BSO 加剧了 NaCl 胁迫程度;外源 GSH 抑制了 NaCl 对番茄幼苗的胁迫作用。

2.5 外源 GSH 对 NaCl 胁迫下番茄幼苗叶片抗氧化酶活性的影响

由图 4 可以看出,与对照相比,NaCl 胁迫下 SOD、POD 和 CAT 3 种抗氧化酶的活性均显著降低。叶片喷施 GSH 则显著提高了 NaCl 胁迫下 SOD、POD、CAT 的活性;喷施 BSO 显著降低了 NaCl 胁迫下番茄幼苗叶片的 SOD、POD、CAT 活性;NBG 处理的 SOD、POD、CAT 活性较 NB 处理显著提高,且提高至与 NaCl 处理无显著差异水平;与非胁迫条件(CK)相比,喷施 GSH 对 SOD、POD、CAT 的活性无显著影响。可见,NaCl 胁迫使番茄幼苗受到氧化损伤,BSO 加剧了 NaCl 的胁迫程度;外源 GSH 缓解了 NaCl 胁迫对番茄幼苗的抑制作用,但不能缓解至对照水平。

3 讨 论

植物耐盐性是一个受多种因素影响,较复杂的综合性状。植物生长过程对盐胁迫非常敏感,因此生长形态指标可作为评估盐胁迫程度和植物耐盐能力的可靠标准^[14-15]。目前已有大量研究表明盐胁迫会严重影响植物的生长发育,造成植物的生物量积累减少^[16]。盐胁迫会抑制植物的根系生长,植物的根系对逆境胁迫信号最为敏感,且会产生相应的生理反应,导致植物根系活力下降,从而影响其对水分和营养的吸收,进而影响整个植株的正常生长^[17]。本研究中,NaCl 胁迫显著降低了番茄幼苗的根系活力和抑制了番茄幼苗的生长,而外源喷施 GSH 显著提高了 NaCl 胁迫下幼苗株高、地下干重和根系活力,说明其可有效缓解 NaCl 胁迫对番茄幼苗生长的抑制作用和提高幼苗盐适应性。此外,外源喷施谷胱甘肽合成抑制剂 BSO 虽对 NaCl 胁迫下番茄幼苗的生长无显著影响,但进一步显著降低了根系活力,而 NB 处理后再喷施 GSH(NBG 处理)则较 NB 处理显著提高了植株株高和根系活力,亦说明外源 GSH 能使 NaCl 胁迫下植株仍保持较强的吸水吸肥能力而提高盐适应性。

植株在正常情况下,其体内活性氧产生与清除处于动态平衡状态,不会导致细胞伤害^[18]。在逆境下活性氧(ROS)代谢失调导致的氧化胁迫是需氧生物受害的普遍表现,也是逆境损伤的重要原因之一。为了保护细胞免受 ROS 的损害,细胞自身形成了酶

促和非酶促的活性氧清除系统以防止过氧化性胁迫损伤。MDA 含量和电解质渗透率是反映细胞膜膜脂过氧化作用强弱和质膜破坏程度的重要指标^[19],而 SOD、POD、CAT 则是植物体内主要的抗氧化保护酶^[20]。SOD 可以催化 O_2^- 发生歧化反应生成 H_2O_2 和 O_2 ;CAT 和 POD 则将 H_2O_2 分解成 H_2O 。本研究中,NaCl 胁迫下番茄幼苗叶片 SOD、POD、CAT 的活性降低,电解质渗透率和 MDA 含量提高,而外源喷施 GSH 显著逆转了上述各项指标变化趋势,说明 NaCl 胁迫下植株活性氧清除能力降低,导致膜脂过氧化作用加剧和膜系统损伤,外源 GSH 可通过提高抗氧化酶的活性来减轻膜脂过氧化程度和保护膜结构,从而有效地缓解盐胁迫对植株的氧化伤害。这与丁继军等^[21]在镉胁迫石竹幼苗上的结论一致。此外,本试验的 NaCl 胁迫条件下,叶片喷施 GSH 显著降低了番茄幼苗的电解质渗透率和 MDA 含量,喷施 BSO 也显著降低了番茄幼苗叶片 MDA 含量,但喷施 BSO 处理较喷施 GSH 处理显著下调了 SOD、POD 和 CAT 的活性,而喷施 BSO 后再喷施 GSH 可显著降低番茄叶片 MDA 含量和提高 SOD、POD、CAT 的活性,这进一步说明了外源 GSH 可以增强幼苗叶片抗氧化酶的活性和抗氧化能力,进而增强植株的耐盐性。

渗透调节是植物对逆境的一种适应性反应,大量实验表明,逆境会诱导参与渗透调节的基因表达,主动积累渗透调节物质,提高细胞液浓度,降低水势,使细胞能从外界吸水,维持植株正常生长^[22]。一些研究表明盐胁迫下脯氨酸积累的多少可以作为植物耐盐性强弱的一个指标,而另有研究结果表明脯氨酸积累似乎只是胁迫的结果,与耐盐性之间缺少相关性^[23]。逆境下可溶性糖含量的增加可能是由于淀粉等糖类的分解,以及光合产物形成过程中直接转向相对低分子质量的物质^[24]。本研究中,番茄幼苗叶片的脯氨酸和可溶性糖含量在 NaCl 胁迫下显著提高,并在盐胁迫下叶片喷施 BSO 后进一步提高,这应该是植物在逆境下的一种适应性反应;叶片喷施 GSH 分别显著降低了 NaCl 胁迫下和 NB 处理下的番茄幼苗叶片的脯氨酸和可溶性糖含量,说明外源 GSH 能够缓解和减弱 NaCl 逆境对番茄幼苗的胁迫程度,因而渗透调节物质含量降低。

值得注意的是,BSO 是谷胱甘肽合成抑制剂,在本试验中,其未对 NaCl 胁迫下番茄幼苗植株的各项生长指标产生显著影响,但显著下调了 NaCl 胁迫下幼苗根系活力和叶片 SOD、POD、CAT 活性,上调了叶片脯氨酸和可溶性糖含量。此研究结

果与外源 BSO 处理使 Cd 胁迫下东南景天氧化胁迫加剧和生长受抑的研究结果不同^[25],推测这可能与本试验喷施 BSO 的浓度、作用时间以及 NaCl 胁迫因子和胁迫强度等有关,从而导致生理指标的变化已先于形态生长指标表现出来。具体原因还有待进一步研究。

参考文献:

- [1] 闫慧芳,毛培胜,夏方山.植物抗氧化剂谷胱甘肽研究进展[J].草地学报,2013,(3):428-434.
YAN H F, MAO P S, XIA F S. Antioxidant Glutathione(Review)[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2013, (3): 428-434.
- [2] 王玮玮,唐亮,周文龙,等.谷胱甘肽生物合成及代谢相关酶的研究进展[J].中国生物工程杂志,2014,34(7):89-95.
WANG W W, Tang L, ZHOU W L, et al. Progress in the biosynthesis and metabolism of glutathione [J]. *China Biotechnology* 2014, 34(7): 89-95.
- [3] COBBETT, C., Goldsbrough, P. Phytochelatin and metallothioneins: roles in heavy metal detoxification and homeostasis [J]. *Annu. Rev. Plant Biol.* 2002, 53: 159-182.
- [4] YADAV S K. Heavy metal toxicity in plants: an overview on the role of glutathione and phytochelatin in heavy metal stress tolerance of plants [J]. *South African J. Bot.* 2012, 76: 167-179.
- [5] 陈坤明,宫海军,王锁民.植物谷胱甘肽代谢与环境胁迫[J].西北植物学报,2004,24(6):119-130.
CHENG K M, KONG H J, WANG S M. Glutathione metabolism and environmental stresses in plants [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2004, 24(6): 119-130.
- [6] NOCTOR G, ANA-CAROLINA M A, Jouanin L, et al. Glutathione: biosynthesis, metabolism and relationship to stress tolerance explored in transformed plants [J]. *J. Exp. Bot.*, 1988, 49: 623-647.
- [7] NOCTOR G, FOYER G H. Ascorbate and glutathione: keeping active oxygen under control [J]. *Ann. Rev. Plant Physiol. & Plant Mol. Bio.*, 1998, 49: 249-279
- [8] 李西开.土壤农业化学常规分析方法[M].北京:科学出版社,1983.
- [9] 邹琦.植物生理学实验指导[M].北京:中国农业出版社,2000:89-92.
- [10] 赵可夫.植物抗盐生理[M].北京:中国科学技术出版社,1993.
- [11] HERTH R L, PACKER L. Photoperoxidation in isolated chloroplasts I kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation [J]. *Arch. Biochem. Biophys.*, 1986, 125: 189-198.
- [12] GIANNOPLOTTIS C N, RIES S K. Purification and quantitative relationship with water soluble protein in seedling [J]. *Plant Physiology*, 1997, 59: 315-318.
- [13] 曾韶西,王以柔,刘鸿先.低温下黄瓜幼苗子叶硫氢基(SH)含量变化与膜脂过氧化[J].植物学报,1991,33(1):50-54.
ZENG Z X, WANG Y R, LIU H S. The change of the sulfhydryl group and the preoxidation of membrane lipids in the cotyledons of cucumber seedlings under low temperature [J]. *Acta Botanica Sinica*, 1991, 33(1): 50-54.
- [14] DHINDSA R S, PLUMBHINDSA P, THORPE T A. Leaf senescence correlated with increase levels of membrane permeability and lipid peroxidation and decrease levels dismutase and catalase [J]. *Journal of Experimental Botany*, 1982, 32: 91-101.
- [15] 杨志莹,赵兰勇,徐宗大.盐胁迫对玫瑰生长和生理特性的影响[J].应用生态学报,2011,22(8):1993-1998.
YANG Z Y, ZHAO L Y, XU Z D. Impacts of salt stress on the growth and physiological characteristics of *Rosa rugosa* [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2011, 22(8): 1993-1998.
- [16] 张新平.盐胁迫对番茄幼苗生长发育的影响研究[J].安徽农业科学,2007,35(19):5713-5714,5752.
ZHANG X P. Effects of salt stress on seedling growth development of tomato [J]. *Journal of Anhui Agri. Sci.*, 2007, 35(19): 5713-5714, 5752.
- [17] 张飞,梁燕.番茄对盐胁迫的反应及其耐盐性鉴定的研究进展[J].长江蔬菜,2011,(4):1-4.
- [18] KANAZAWA S, SANO S, KOSHIBA T, et al. Changes in antioxidative in cucumber cotyledons during natural senescence comparison with those during dark-induced senescence [J]. *Physiol Plant*, 2000, 109(2): 211-216.
- [19] 单长卷,付远志,彭贝贝.盐胁迫下谷胱甘肽对玉米幼苗根系抗氧化能力的影响[J].灌溉排水学报,2015,34(10):56-59.
- [20] 马彦霞,张国斌,颜建明,等.外源谷胱甘肽对自毒作用下辣椒幼苗叶片活性氧清除系统的影响[J].西北植物学报,2009,29(7):1380-1386.
MA Y X, ZHANG G B, JIE J M, et al. Effects of glutathione on active oxygen scavenging system in leaves of pepper seedlings under autotoxicity [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2009, 29(7): 1380-1386.
- [21] 丁继军,刘柿良,等.外源 AsA、GSH 对 Cd 胁迫下石竹幼苗生长的影响[J].应用生态学报,2014,25(2):419-426.
DING J J, LIU S L, et al. Effects of exogenous AsA and GSH on the growth of *Dianthus* seedlings exposed to Cd. [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2014, 25(2): 419-426.
- [22] 彭程.盐胁迫对植物的影响及植物耐盐研究进展[J].山东商业职业技术学院学报,2014,14(2):123-128.
PENG C. Advances in research on effects of salt stress on plant and adaptive mechanism of the plant to salinity [J]. *Journal of Shandong Institute of Commerce and Technology*, 2014, 14(2): 123-128.
- [23] LIU L. Techniques for preventing edible burdock from browning [J]. *Food and Machinery*, 1997, 1: 27-28.
- [24] 刘爱荣,张远兵,钟泽华,等.盐胁迫对彩叶草生长和渗透调节物质积累的影响[J].草业学报,2013,22(2):211-218.
LIU A R, ZHANG Y B, ZHONG Z H, et al. Effects of salt stress on the growth and osmotic accumulation of *Coleus blumei* [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2013, 22(2): 211-218.
- [25] 金晓芬.镉超积累植物东南景天谷胱甘肽代谢特征及比较蛋白质组学研究[D].杭州:浙江大学,2008.

(编辑:裴阿卫)