



山黧豆根系对 H_2O_2 诱导氧化胁迫的生理应答

蒋景龙, 李 丽, 徐 皓, 赵 桦, 咎丽霞

(陕西理工学院 生物科学与工程学院, 陕西汉中 723001)

摘 要:以水培 7 d 苗龄的山黧豆幼苗为材料, 向水培溶液中施加不同浓度 H_2O_2 处理山黧豆幼苗 24 h, 分析山黧豆根系受氧化胁迫的程度与抗氧化系统的应答特征, 以揭示山黧豆对氧化胁迫的耐受机制。结果显示: (1) 随外源 H_2O_2 处理浓度的不断增加, 山黧豆幼苗侧根的数目无显著变化, 而其根的鲜重则显著降低。 (2) 同时, 根系组织的内源 H_2O_2 染色范围和程度显著增高, 但根尖区域始终保持较低水平的 H_2O_2 ; 相反, O_2^- 染色范围和程度明显减少, 根尖区域却始终保持较高水平的 O_2^- 。 (3) 同期根系抗坏血酸(ASC)含量及过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)与抗坏血酸过氧化物酶(APX)的活性均表现出了先升高后降低的趋势, 而超氧化物歧化酶(SOD)一直表现为持续上升的趋势。研究表明, 在外源 H_2O_2 胁迫条件下, 山黧豆根系 O_2^- 的积累可能与其生长和活力呈正相关, 而根系 H_2O_2 的积累则与其受氧化胁迫程度呈正相关; 低浓度的 H_2O_2 处理可以提高山黧豆抗氧化系统对体内活性氧的清除能力。

关键词: 山黧豆; 过氧化氢; 氧化胁迫; 过氧化氢酶; 丙二醛

中图分类号: Q945.79

文献标志码: A

Physiological Responses of Grass Pea Root to Oxidative Stress Induced by H_2O_2

JIANG Jinglong, LI Li, XU Hao, ZHAO Hua, ZAN Lixia

(School of Biological Science and Engineering, Shaanxi University of Technology, Hanzhong, Shaanxi 723001, China)

Abstract: Grass pea (*Lathyrus sativus* L.) seedlings cultured in hydroponic solution for 7 days were used as experimental materials. Different concentrations of H_2O_2 were applied to hydroponic solution for 24 h to stress *L. sativus* seedlings. In order to reveal the tolerance mechanisms of oxidative stress in *L. sativus* roots, the extent of oxidative stress and the response of antioxidant system to oxidative stress were analyzed in roots. Results showed that: (1) The weight of fresh roots reduced significantly. However there was no significant change in the number of lateral roots with H_2O_2 concentration increasing. (2) The scope and extent of H_2O_2 staining was significantly increased, but the apical region always remained relatively low levels of H_2O_2 . In contrast, the scope and extent of O_2^- staining were significantly reduced and the apical region always maintained a high level of O_2^- . (3) The content of ascorbic acid (ASC) and the activities of catalase (CAT), peroxidase (POD) and ascorbate peroxidase (APX) all exhibited a decrease trend after an initial increase. However, superoxide dismutase (SOD) has been showing an upward trend. The results above showed that O_2^- accumulation could be positively related to the growth and vigor of *L. sativus* root and H_2O_2 accumulation could be positively related to the extent of oxidative stress. The studies also confirmed that low concentrations of H_2O_2 treatment could improve the scavenging ability of antioxidant system for ROS in *L. sativus* roots.

Key words: *Lathyrus sativus* L.; hydrogen peroxide; oxidative stress; catalase; malondialdehyde

收稿日期: 2014-03-12; 修改稿收到日期: 2014-07-07

基金项目: 陕西省科技厅自然科学基金基础研究计划项目(2014JQ3113); 陕西理工学院科研基金项目(博士启动基金)(SLGQD13-11)

作者简介: 蒋景龙(1980—), 男, 博士, 讲师, 硕士生导师, 主要从事信号分子 H_2O_2 对植物生长发育及抗逆性的影响研究。E-mail: jiangjinglong511@163.com

山黧豆(*Lathyrus sativus* L.)是一种全世界广泛种植的豆科作物,具有很高的蛋白质含量和极强的耐旱能力,因而成为一些干旱、贫困和人口众多地区的主要饲料和食物;随着人类对粮食、蛋白质和新型食物资源需求的日益增长,山黧豆的研究引起了世界各国学者的重视^[1]。中国栽培的山黧豆约有65种,主要为普通山黧豆,分布在东北和西北地区,为肥饲兼用作物^[2]。由于山黧豆在各种环境胁迫下表现出极高的抗逆性,近年越来越多的研究者开始把它作为一种抗逆性的模式作物来研究。

生物胁迫和非生物胁迫(如盐碱、干旱、高温、低温、重金属或高光强度等)都严重影响植物的生长和发育,如造成植物体内代谢紊乱、膜系统损伤、光合作用速率下降以及营养吸收失衡等,同时在植物组织细胞中积累过量的活性氧(reactive oxygen, ROS)等^[3]。ROS是有氧代谢的副产物,由叶绿体、线粒体的电子传递过程中产生,植物细胞内活性氧的产生与清除在正常条件下处于动态平衡状态,然而在逆境胁迫条件下植物体内的活性氧代谢平衡被打破,从而造成氧化胁迫^[4]。植物细胞可以通过非酶系统和抗氧化剂清除过多的ROS来维持细胞代谢的氧化还原平衡。非酶系统主要是一些抗氧化物质,如抗坏血酸(ASC)、还原型的谷胱甘肽(GSH)、 α -生育酚及一些小分子的蛋白;抗氧化酶清除系统主要包括抗坏血酸过氧化物酶(APX)、过氧化氢酶(CAT)、超氧化物歧化酶(SOD)、谷胱甘肽过氧化物酶(GPX)、过氧化物酶(POD)等^[5]。过氧化氢(H_2O_2)作为活性氧中的一种,在植物体内扮演着双重角色,一是植物正常代谢中的有毒副产物,导致植物的氧化胁迫;二是在各种胁迫条件下作为一种信号分子发挥信号转导作用^[6]。Wan等^[7]用外源 H_2O_2 处理水培12 d苗龄的水稻6 h,然后分析了水稻的叶片生理生化反应,并采用蛋白质组学的方法研究了水稻叶片对 H_2O_2 处理引起的蛋白质水平变化,结果发现了细胞防御、氧化还原、信号转导、蛋白合成与降解、光合和呼吸以及糖类和能量代谢方面的蛋白参与了水稻叶片对 H_2O_2 的应答。外源施加 H_2O_2 处理植物时最先受到胁迫的是植物的根系,包括Wan等众多研究者在施加外源 H_2O_2 处理后却均没有以植物的根作为材料进行研究。另外,Jiang等^[8]在比较山黧豆与豌豆的干旱抗性时发现山黧豆比豌豆具有更强的抗氧化和渗透调节能力。因此,本研究以抗逆性极强的山黧豆作物作为实验材料,使用不同浓度 H_2O_2 处理作为探讨不同程度

氧化胁迫的模型,分析了山黧豆根系在不同氧化胁迫程度下根系内 H_2O_2 与 O_2^- 的组织化学定位以及 H_2O_2 和 O_2^- 的含量变化,同时也检测了抗氧化系统的Asc含量以及SOD、CAT、POD、APX的活性变化规律,为揭示山黧豆对氧化胁迫的耐受机制提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 材料培养

山黧豆种子由兰州大学细胞活动与逆境适应教育部重点实验室302课题组提供。将山黧豆种子播种在湿润的蛭石中萌发4 d,然后将萌发的幼苗转至Hoagland营养液中培养,每天换1次营养液并持续通入空气,3 d后用于胁迫处理。培养室的温度为25℃/18℃(白天/夜晚),空气相对湿度为80%,光照时间为16 h/8 h(白天/夜晚),光照强度为 $250 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

1.2 胁迫处理

将水培的山黧豆幼苗分为2组,一组向Hoagland营养液中分别加入5、10和20 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ H_2O_2 溶液作为处理组,诱导不同程度的氧化胁迫,另一组仅含有正常的Hoagland营养液培养作为对照组(CK)。 H_2O_2 处理24 h后分别取对照组与处理组的山黧豆根系作为实验材料,待侧根数目、根鲜重、 H_2O_2 和 O_2^- 染色指标测量后,其余每份均取0.5 g用锡箔纸包好保存在-80℃冰箱中以检测其他生理指标。

1.3 H_2O_2 和 O_2^- 组织化学定位与染色

本试验分别采用二氨基苯胺(3,3-diaminobenzidine, DAB)和氮蓝四唑(nitroblue tetrazolium, NBT)染色的方法检测不同氧化胁迫状态下山黧豆根中内源 H_2O_2 和 O_2^- 的组织分布变化。 H_2O_2 的DAB组织化学染色和 O_2^- 的NBT组织化学染色均参照Jiao等^[9]的方法。然后依据根系染色范围和染色程度判断山黧豆根中内源 H_2O_2 和 O_2^- 的组织分布变化。

1.4 生理指标测定

H_2O_2 与 O_2^- 的含量测定均参照Jiang等^[8]的方法;MDA与ASC含量测定分别参照Farooq等^[10]和Mishra等^[11]的方法;SOD、CAT、POD、APX活性的检测均参照Jiang等^[12]的方法。

1.5 数据处理

实验数据采用Origin 7.5 SR1和SPSS 16.0软件进行制图和统计分析。

2 结果与分析

2.1 H₂O₂ 引起的氧化胁迫对山黧豆根生长的影响

由表 1 可以看出,随着 H₂O₂ 处理浓度增加,山黧豆根的鲜重有显著降低的趋势,5~20 mmol·L⁻¹ H₂O₂ 处理分别比对照显著降低了 8.87%、24.19%和 32.46%(*P*<0.05)。然而,随着氧化胁迫程度的不断增强,山黧豆侧根的数目却没有发生显著变化(*P*>0.05)。这些结果表明不同程度的氧化胁迫抑制了根的代谢和生长,造成了根鲜重的显著减少,但短时期内并没有直接影响侧根的数目。

2.2 不同氧化胁迫状态下山黧豆根中 H₂O₂ 和 O₂⁻ 的组织化学定位分析

DAB 能够与 H₂O₂ 反应生成红褐色物质,因此红褐色物质的出现就表示 H₂O₂ 在组织内的存在。从图 1,A~D 中可以看出,随着氧化胁迫程度的加重,山黧豆根中 H₂O₂ 染色范围和染色程度均显著增高,并呈现出 H₂O₂ 染色范围从根的顶部向根尖部位逐渐扩散趋势。其中,在对照组和 5 mmol·L⁻¹ H₂O₂ 处理组中山黧豆根部组织几乎没有被 DAB 染色,表明没有受到氧化胁迫或处于轻度氧化胁迫状态下,根的组织内 H₂O₂ 的积累程度也较低(图 1,A、B);但当 H₂O₂ 处理浓度增加至 10 和 20 mmol·L⁻¹ 时,根的组织内 H₂O₂ 的积累迅速增加(图 1,C、D),表明此时山黧豆遭受了严重的氧化胁迫;然而随着氧化胁迫程度的加重,根尖区域却始终保持较低水平的 H₂O₂。同样,NBT 能够与组织细胞中的 O₂⁻ 反应生成深蓝色物质,从而被用来定位组织中的 O₂⁻。NBT 的染色结果表明,随着氧化胁迫程度的加重,山黧豆根中 O₂⁻ 染色范围和程度明显地减少,并呈现出 O₂⁻ 染色范围从根尖向根的上部逐渐减少的趋势,同时根尖区域始终保持较高水平的 O₂⁻(图 1,E~H)。因此,在氧化胁迫程度越来

越严重的情况下,山黧豆根中 H₂O₂ 和 O₂⁻ 的组织分布却表现出了完全相反的变化趋势。

2.3 不同氧化胁迫状态下山黧豆根中 H₂O₂、O₂⁻ 和 MDA 的积累水平

由表 2 可以看出,随着氧化胁迫程度的不断增强,山黧豆根中的 H₂O₂ 积累呈现出增加的趋势。与对照组相比,5 mmol·L⁻¹ H₂O₂ 处理诱导的氧化胁迫状态下山黧豆根中的 H₂O₂ 积累显著提高了 10.71%,当 H₂O₂ 处理浓度达到 10 mmol·L⁻¹ 时山黧豆根中的 H₂O₂ 积累达到了最高(提高约 30%),但 20 和 10 mmol·L⁻¹ H₂O₂ 处理组间没有表现出显著性差异。随着氧化胁迫程度的不断增强,山黧豆根中的 MDA 积累与 H₂O₂ 含量变化趋势相同(表 2)。同时,山黧豆根中 O₂⁻ 的积累趋势却随着氧化胁迫程度的不断增强而逐渐降低,且处理组均显著低于对照组,表现出与 MDA 和 H₂O₂ 积累相反的趋势。这些结果与上述 H₂O₂ 和 O₂⁻ 的组织化学定位结果基本一致。

2.4 不同氧化胁迫状态下山黧豆根中抗氧化系统分析

植物抗氧化系统中的抗氧化物质 ACS 和抗氧

表 1 不同浓度 H₂O₂ 处理对山黧豆根生长发育的影响
Table 1 Effects of different concentrations of H₂O₂ treatments on root growth of *L. sativus*

H ₂ O ₂ 处理浓度 H ₂ O ₂ concentration (mmol·L ⁻¹)	测定指标 Measure parameter	
	侧根数目 The number of lateral roots	根的鲜重 The fresh weight of root/g
0(CK)	38.28±1.96a	4.96±0.064a
5	37.425±3.08a	4.52±0.28b
10	37.37±4.7a	3.76±0.021c
20	39.25±4.57a	3.35±0.040d

注:同列不同字母表示不同处理组间在 0.05 水平存在显著性差异。
Note:The different normal letters in the same column indicate significant difference among treatments with different concentrations of H₂O₂ at 0.05 level.

表 2 不同浓度 H₂O₂ 处理对山黧豆根中 H₂O₂、O₂⁻ 和 MDA 积累的影响

Table 2 The effects of different concentrations of H₂O₂ treatments on the accumulation of H₂O₂, O₂⁻ and MDA in grass pea root

测定指标 Measure parameter	H ₂ O ₂ 处理浓度 H ₂ O ₂ concentration/(mmol·L ⁻¹)			
	0(CK)	5	10	20
H ₂ O ₂ 含量 H ₂ O ₂ content/(μmol·g ⁻¹)	0.56±0.030c	0.62±0.027b	0.74±0.067a	0.72±0.047a
O ₂ ⁻ 含量 O ₂ ⁻ content/(μmol·g ⁻¹)	3.08±0.15a	2.67±0.11b	2.09±0.16c	1.95±0.12c
MDA 含量 MDA content/(μmol·g ⁻¹)	2.21±0.40c	3.74±0.58b	5.64±0.18a	6.23±0.52a

注:同行不同字母表示不同处理组间在 0.05 水平存在显著性差异。
Note:The different normal letters in the same row indicate significant difference among treatments with different concentrations of H₂O₂ at 0.05 level.

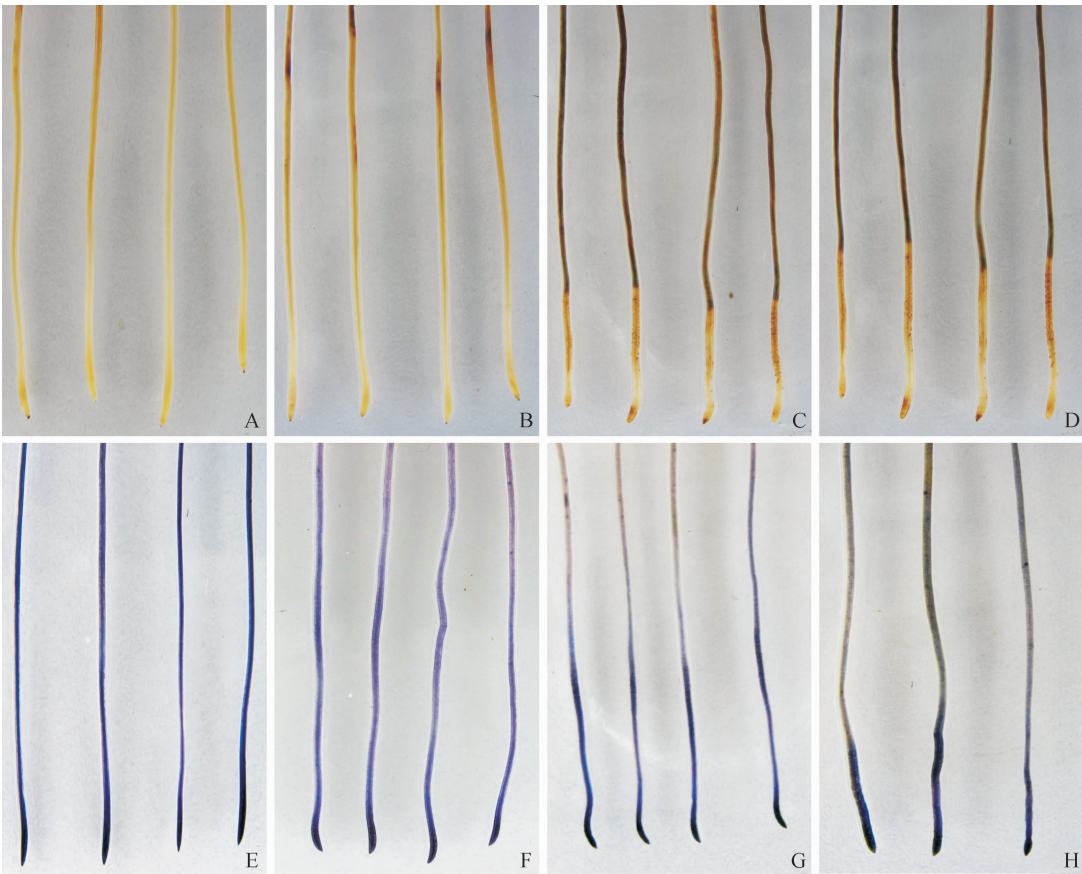


图 1 不同浓度 H_2O_2 处理下山黧豆根中 H_2O_2 (A~D)和 O_2^- (E~H)的组织化学定位
A(E)、B(F)、C(G)、D(H)分别表示 0、5、10、20 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ H_2O_2 处理

Fig. 1 H_2O_2 (A to D) and O_2^- (E to H) histochemical localisation of *L. sativus* roots treated with different concentrations of H_2O_2

A(E),B(F),C(G),D(H) stand for the stress treatments with 0,5,10,20 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ H_2O_2 , respectively

表 3 不同浓度 H_2O_2 处理对山黧豆根中抗氧化系统的影响

Table 3 The effects of different concentrations of H_2O_2 treatments on antioxidant system in grass pea root

测定指标 Measure parameter	H_2O_2 处理浓度 H_2O_2 concentration/($\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)			
	0(CK)	5	10	20
ASC 含量 ASC content/($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	0.41±0.038c	0.47±0.053bc	0.65±0.022a	0.56±0.013b
CAT 活性 CAT activity/($\text{mmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$)	0.62±0.024c	0.83±0.056b	1.18±0.091a	1.016±0.060ab
APX 活性 APX activity/($\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$)	0.86±0.066c	0.97±0.077c	2.5±0.23a	1.72±0.18b
POD 活性 POD activity/($\text{U} \cdot \text{mg}^{-1}$)	26.67±3.40c	30.43±0.96bc	42.35±3.15a	39.51±3.93ab
SOD 活性 SOD activity/($\text{U} \cdot \text{mg}^{-1}$)	57.03±3.22b	59.65±2.85b	93.25±3.49a	97.15±2.51a

注:同行不同字母表示不同处理组间在 0.05 水平存在显著性差异。

Note:The different normal letters in the same row indicate significant difference among treatments with different concentrations of H_2O_2 at 0.05 level.

化酶 CAT、POD 和 APX 均直接或间接参与清除细胞内产生的过多 H_2O_2 ,而 SOD 的主要功能则是清除植物细胞内过量产生的 O_2^- 。如表 3 所示,随着 H_2O_2 胁迫处理浓度的升高,山黧豆根中的 ACS 含量与 CAT、POD 和 APX 的活性总体上均表现出先升高后降低的趋势,并均在 H_2O_2 增至 10 $\text{mmol} \cdot$

L^{-1} 时达到最大值;而 SOD 活性却一直表现出了持续升高的趋势。与对照组相比,5 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ H_2O_2 处理时,只有 CAT 表现出了显著的上升,而 ACS 含量、POD 和 APX 均没有显著性变化;当 H_2O_2 处理升高至 10 和 20 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,ACS 含量及 CAT、POD、APX 和 SOD 活性均显著高于对照。以

上结果说明,在轻度的氧化胁迫条件下,山黧豆根仍然具有较高的抗氧化胁迫能力;而当氧化胁迫较为严重(H_2O_2 处理升高至 $20 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)时,所有的抗氧化生理指标均表现出了下降趋势,这时的氧化胁迫程度可能超出了抗氧化系统维持活性氧代谢平衡的能力范围。

3 讨 论

严格调控植物细胞中 H_2O_2 水平的相对稳定对于防止细胞伤害、维持各种逆境条件下植物细胞中的氧化还原平衡起着重要作用^[13]。因此,氧化代谢平衡是植物适应逆境胁迫的重要途径, H_2O_2 的代谢也是植物对逆境胁迫的原初反应^[14]。本试验建立了以 H_2O_2 作为氧化剂诱导植物根系氧化胁迫研究的模型,分析了 H_2O_2 处理浓度与山黧豆根系遭受氧化胁迫程度之间的相关性以及山黧豆根系在不同氧化胁迫状态下抗氧化系统的变化规律。结果发现,随 H_2O_2 胁迫不断增强,山黧豆的根系生长受到明显抑制,而侧根的数目却没有发生显著性的变化。据报道,豌豆在低氧胁迫 108 h 时主根和侧根均腐烂,而山黧豆侧根则生长良好。由此可见,山黧豆在不利环境中具有更强的适应性。

H_2O_2 和 O_2^- 染色与含量检测结果表明,随 H_2O_2 处理浓度的不断增加,山黧豆根系中的内源 H_2O_2 和 O_2^- 含量变化呈现出完全相反的趋势,即 H_2O_2 的含量显著升高和 O_2^- 含量显著降低。 O_2^- 主要由电子传递链上电子泄露所致,是导致自由基连锁反应的启动者^[15]。在根组织细胞中线粒体是细胞内产生超氧阴离子自由基最多的地方,并且 O_2^- 的产生速率与线粒体的呼吸作用成正比关系,也与线粒体的膜流动性呈正相关^[16-17]。因此,在植物遭受严重氧化胁迫情况下,根系组织的生长及细胞的代谢受到明显抑制,产生的 O_2^- 减少。李金亭等^[18]用 $0.05 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ H_2O_2 溶液处理小麦时,发现叶片中的 O_2^- 含量与对照组相比明显降低。陈沁等^[19]用 $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ H_2O_2 处理大麦后,发现大麦根系细胞中的线粒体膜的流动性明显下降,从而降低根细胞的呼吸速率。以上结果表明根的活力和组织细胞内的呼吸代谢强弱与 O_2^- 产生的多少呈正相关。在 SOD 的催化下 O_2^- 可以转变为 H_2O_2 ,但 H_2O_2 不仅仅通过 SOD 还原 O_2^- 来产生,还可以通过其他的途径如抗坏血酸(ASC)、硫醇、硫氧还原蛋白或者其他物质产生^[20]。在氧化胁迫愈加严重的

情况下,多余的 O_2^- 转变成了 H_2O_2 ,故山黧豆根系组织 H_2O_2 含量逐渐升高,根系组织内源 H_2O_2 染色范围和程度也随之显著增高。根尖是分生组织,受氧化胁迫影响较小,能保持较低水平 H_2O_2 ;而与其他组织相比,根尖组织的代谢活力较旺盛,仍保持较高水平的 O_2^- 。因此,山黧豆根系 H_2O_2 含量与其受氧化胁迫程度呈正相关,氧化胁迫越严重, H_2O_2 含量就越高;而其 O_2^- 含量则与根系组织的活力和代谢呈正相关,氧化胁迫越严重,根生长就会受到抑制, O_2^- 含量就越低。李俊容等^[21]用 H_2O_2 溶液处理拟南芥(包括野生型和突变体)诱导氧化胁迫,然后用 DAB 染色法进行拟南芥叶片中 H_2O_2 的定位,结果发现内源 H_2O_2 含量也显著升高。丙二醛(MDA)除了能够反映细胞膜的流动性和损害程度外,也经常被用来判断植物遭受氧化胁迫的严重程度^[22]。本研究表明,随 H_2O_2 处理浓度的不断增加,山黧豆根系内的 MDA 含量也明显地提高,表明山黧豆根系遭受了越来越严重的氧化胁迫。

植物对不同程度氧化胁迫导致植物体内 H_2O_2 含量的积累具有一定的控制能力,植物通过长期的进化使它在外部环境的变化中能够进行迅速和灵活的生理响应。轻度的氧化胁迫可以通过加强植物的防御生理响应、增强代谢系统的活动能力以及诱导特定基因表达等来维持体内的代谢平衡^[7,23-24]。本研究表明随 H_2O_2 处理浓度的不断增加,抗坏血酸(ASC)含量及过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)与抗坏血酸过氧化物酶(APX)的活性均表现出了先升高后降低的趋势,这表明轻度的氧化胁迫提高了山黧豆的 ROS 清除能力,增强了抗氧化酶的活性,积累了更多的抗氧化物质。但随 H_2O_2 处理浓度增至 $20 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时氧化胁迫已经较为严重,超出了抗氧化系统自我调节的范围,抗氧化系统活性又表现出了明显的下降趋势。王琳等^[25]也认为外源性添加高浓度的 H_2O_2 ,对于植物来说是一种胁迫,会破坏植物体内的正常代谢进而影响植物的生长与发育,而低浓度的 H_2O_2 预处理可以有效提高作物对环境胁迫的耐受性,显著地提高了黑豆根和叶片中 SOD 和 POD 的活性。吴国荣等^[26]研究证实适宜浓度 H_2O_2 预处理盐泽螺旋藻诱导提高了其 SOD、CAT 和 POD 的活性,有效地抑制了藻细胞内 O_2^- 的积累,这与本研究中 $5 \sim 10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ H_2O_2 胁迫下山黧豆根系的表现结果一致。

综上所述,山黧豆在遭受不同程度的氧化胁迫过程中,山黧豆根系中的内源 H_2O_2 和 O_2^- 含量变

化呈现出完全相反的趋势。根的活力和组织细胞内的呼吸代谢强弱影响 O_2^- 的产生,而 H_2O_2 的含量则与其受氧化胁迫程度呈正相关。同时,也进一步证实了低浓度的 H_2O_2 处理可以提高抗氧化系统对

ROS 的清除能力,而高浓度的 H_2O_2 会导致胁迫发生,破坏植物体内的正常代谢,进而影响植物的正常生长与发育。

参考文献:

- [1] JIANG J L(蒋景龙), LI L(李 丽), CAO X Y(曹小勇), *et al.* Advancement in research on stress resistance of grass pea[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.* (西北植物学报), 2013, **33**(10): 2 141—2 146(in Chinese).
- [2] DONG Y(董 滢), ZHOU Q A(周庆安). Advancement in research on grass pea[J]. *Feed Industry*(饲料工业), 2005, **26**(3): 50—53(in Chinese).
- [3] GAD M, NOBUHIRO S, SULTAN C Y, *et al.* Reactive oxygen species homeostasis and signaling during drought and salinity stresses[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2010, **33**: 453—467.
- [4] CHEESEMAN J M. Hydrogen peroxide and plant stress: a challenging relationship[J]. *Plant Stress*, 2007, **1**: 4—15.
- [5] APEL K, HIRT H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2004, **55**: 373—399.
- [6] LI S W, XUE L G, XU S J, *et al.* Hydrogen peroxide acts as a signal molecule in the adventitious root formation of mung bean seedlings[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2009, **65**: 63—71.
- [7] WAN X Y, LIU J Y. Comparative proteomics analysis reveals an intimate protein network provoked by hydrogen peroxide stress in rice seedling leaves[J]. *Molecular & Cellular Proteomics*, 2008, **7**: 1 469—1 488.
- [8] JIANG J L, SU M, CHEN Y R, *et al.* Correlation of drought resistance in grass pea (*Lathyrus sativus* L.) with reactive oxygen species scavenging and osmotic adjustment[J]. *Biologia*, 2013, **68**(2): 231—240.
- [9] JIAO C J, JIANG J L, LI C, *et al.* β -ODAP accumulation could be related to low levels of superoxide anion and hydrogen peroxide in *Lathyrus sativus* L. [J]. *Food and Chemical Toxicology*, 2011, **49**(3): 556—562.
- [10] FAROOQ M, BASRA S M A, WAHID A, *et al.* Improving the drought tolerance in rice (*Oryza sativa* L.) by exogenous application of salicylic acid[J]. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2009, **195**: 237—246.
- [11] MISHRA N P, MISHRA R K, SINGHAL C S. Changes in the activities of antioxidant enzymes during exposure of intact wheat leaves to strong visible light at different temperatures in the presence of protein synthesis inhibitors[J]. *Plant Physiol.*, 1993, **102**: 903—910.
- [12] JIANG J L, SU M, WANG L Y, *et al.* Exogenous hydrogen peroxide reversibly inhibits root gravitropism and induces horizontal curvature of primary root during grass pea germination[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2012, **53**: 84—93.
- [13] QUAN L J, ZHANG B, SHI W W, *et al.* Hydrogen peroxide in plants: a versatile molecule of the reactive oxygen species network[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2008, **50**(1): 2—18.
- [14] THOMAS O, JOANNE C, *et al.* Regulation of the photosynthetic electron transport chain[J]. *Planta*, 1999, **209**(2): 250—258.
- [15] ASADA K. The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygen and dissipation of excess photons[J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular*, 1999, **50**: 601—639.
- [16] ANJA L, ESTHER VAN DER Z, PETER S. Production of reactive oxygen (O_2^- , H_2O_2 and $\cdot OH$) intermediates by maize roots and their role in wall loosening and elongation growth[J]. *Plant Physiology*, 2004, **136**: 3 114—3 123.
- [17] ALVAREZ M E, PENNELL R I, MEIJER P J, *et al.* Reactive oxygen intermediates mediate a systemic signal network in the establishment of plant immunity[J]. *Cell*, 1998, **92**: 773—784.
- [18] LI J T(李金亭), ZHAO P P(赵萍萍), QIU Z B(邱宗波), *et al.* Effects of exogenous hydrogen peroxide on the physiological index of wheat seedlings under salt stress[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.* (西北植物学报), 2012, **32**(9): 1 796—1 801(in Chinese).
- [19] CHEN Q(陈 沁), ZHANG W H(章文华), LIU Y L(刘友良). Injury effect of exogenous H_2O_2 and $\cdot OH$ on membrane lipids and fluidity of the roots of barley seedlings[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.* (西北植物学报), 2001, **21**(3): 468—473(in Chinese).
- [20] CRISTINA L M, PINZINO S C, NAVARI-IZZO F. Sunflower seedlings subjected to increasing stress by water deficit: Change in O production related to the composition of thylakoid membranes[J]. *Plant Physiology*, 1996, **96**: 446—453.
- [21] LI J R(李俊容), YANG F X(杨凤玺), LIU ZH B(刘志斌), *et al.* First exploration on function of *Arabidopsis* AtOHRP1 in response to oxidative stress[J]. *Journal of Agricultural Science and Technology* (中国农业科技导报), 2013, **15**(5): 93—99(in Chinese).
- [22] LIGABA A, KATSUHARA M, RYAN PR, *et al.* The *BnALMT₁* and *BnALMT₂* genes from rape encode aluminum-activated malate transporters that enhance the aluminum resistance of plant cells[J]. *Plant Physiology*, 2006, **142**(3): 1 294—1 303.
- [23] PASTORI G M, FOYER C H. Common components, networks, and pathways of cross-tolerance to stress. The central role of “redox” and abscisic acid-mediated controls[J]. *Plant Physiology*, 2002, **129**: 460—468.
- [24] TREWAVAS A. Green plants as intelligent organisms[J]. *Trends Plant Science*, 2005, **10**: 413—419.
- [25] WANG L(王 琳), CHEN Q(陈 奇), WU K H(武孔焕), *et al.* Physiological mechanisms of pretreatment with hydrogen peroxide enhancing the capacity of the sensitive black soybean resistance to Al stress[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.* (西北植物学报), 2013, **33**(2): 336—342(in Chinese).
- [26] WU G R(吴国荣), ZHOU CH F(周长芳), LU CH M(陆长梅), *et al.* Enhancement of *Spirulina subsalsa* tolerance to Pb by pretreatment of paraquat and H_2O_2 [J]. *Journal of Lake Sciences* (湖泊科学), 2000, **12**(3): 240—246(in Chinese).