

细胞氧化还原状态在植物对干旱胁迫响应与适应中的作用

曹家畅, 周倩, 龚明*

(云南师范大学生命科学学院, 生物能源持续开发利用教育部工程研究中心, 云南省生物质能与环境生物技术重点实验室, 云南昆明 650500)

摘要 植物细胞在正常的生理状况下, 存在着氧化还原状态的动态平衡, 对维持生物大分子正常的理化性质、酶活性以及植物的正常代谢具有重要作用。在干旱胁迫下, 植物细胞会发生氧化还原代谢的紊乱, 导致植物细胞中活性氧大量积累, 进而对植物形成氧化胁迫。氧化胁迫的持续, 会使细胞氧化还原状态失衡, 最终造成植物大分子(例如 DNA、蛋白质、脂质等)的氧化损伤, 甚至导致植物细胞的死亡。在植物细胞中, 主要通过蛋白巯基系统、谷胱甘肽、抗坏血酸以及吡啶核酸[NAD(H)和NADP(H)]等实现对植物细胞氧化还原状态的调节。阐述植物细胞内氧化还原状态平衡的调控, 及其在植物对干旱胁迫响应与适应过程中的作用。

关键词 干旱胁迫; 氧化还原状态; 植物细胞; 蛋白巯基系统; 谷胱甘肽

中图分类号 Q945 文献标识码 A 文章编号 0517-6611(2018)28-0006-05

Roles of Intracellular Redox State in Response and Adaptation of Plants to Drought Stress

CAO Jia-chang, ZHOU Qian, GONG Ming (School of Life Sciences, Yunnan Normal University, Engineering Research Center of Sustainable Development and Utilization of Biomass Energy, Ministry of Education, Key Laboratory of Biomass Energy and Environmental Biotechnology of Yunnan Province, Kunming, Yunnan 650500)

Abstract Under the normal physiological conditions, there is a dynamic equilibrium of redox state in plant cells, which plays an important role in maintaining the normal physicochemical properties, enzyme activities, and normal metabolism of the biological macromolecules. Under drought stress, plant cells will undergo disorder of redox metabolism, resulting in a large accumulation of reactive oxygen species in the plant cells, thus leading to oxidative stress on plants. The persistence of oxidative stress will cause the redox state of the cells to be unbalanced, eventually cause oxidative damage to plant macromolecules (such as DNA, proteins, lipids, etc.) and even death of plant cells. The redox status in plant cells was mainly controlled by the protein sulfhydryl system, glutathione, ascorbic acid, and pyridine nucleic acids [NAD(H) and NADP(H)]. Regulation of balance of intracellular redox state and the roles of the redox status in response and adaptation of plants to drought stress were reviewed.

Key words Drought stress; Redox state; Plant cells; Protein sulfhydryl system; Glutathione

当今世界, 水资源非常短缺, 植物的生长必然面对干旱胁迫的挑战。细胞的氧化还原状态对植物适应性、维持植物正常生理代谢和各种生命活动的进行以及传递外界环境信号具有非常重要的意义。在调节细胞氧化还原状态的过程中, 蛋白巯基系统、谷胱甘肽、吡啶核酸(NAD(H)和NADP(H))以及抗坏血酸(ASA)等发挥了至关重要的作用, 它们之间既存在各自的调节机制又相互联系。

1 植物细胞的氧化还原状态

植物细胞氧化还原状态的平衡是由氧化系统和还原系统共同发挥作用来维持的。氧化系统主要包括活性氧(ROS)和活性氮(RNS), 植物细胞中的活性氧主要有超氧阴离子($O_2 \cdot^-$)、过氧化氢(H_2O_2)、羟自由基($\cdot OH$)、单线态氧(1O_2)等^[1], 活性氮主要有NO、ONOO⁻、NO⁺、N₂O₃等, 产生的部位主要包括线粒体、叶绿体、质膜和过氧化物酶体等^[2]。植物细胞内的还原系统主要包括抗氧化酶类(如谷胱甘肽还原酶、过氧化氢酶、谷胱甘肽过氧化物酶等)、抗氧化剂(如谷胱甘肽、抗坏血酸、V_E等)以及硫氧还蛋白系统和谷氧还蛋白系统。抗氧化酶大多数是通过调节谷胱甘肽和抗坏血酸的代谢发挥作用的。

2 干旱胁迫对植物氧化系统的影响

2.1 干旱胁迫导致活性氧的大量生成 干旱胁迫对植物氧化系统的影响主要体现在ROS的大量产生, RNS是由一氧

化氮(NO)作为氧化还原信号分子与ROS发生反应生成的^[3]。因此, 可以认为ROS的大量产生是干旱胁迫下细胞氧化还原状态改变的根本原因。干旱胁迫下, 植物由于缺水, 导致光合作用或者呼吸作用电子传递过程中发生电子泄露以及正常生理代谢出现异常, 从而产生大量活性氧。很多研究证明, 干旱胁迫下活性氧大量产生, 打破植物细胞原有的氧化还原状态的平衡。陈珺^[4]发现, 干旱胁迫下, 小叶黄杨、金叶女贞和大叶黄杨的过氧化氢和超氧阴离子的含量在干旱胁迫初期升高。李海超^[5]研究发现, 干旱胁迫下, 刺槐叶片和根中超氧阴离子含量显著升高, H₂O₂含量也显著升高, 并且在叶脉中的分布范围扩大。

2.2 干旱胁迫下植物的氧化损伤以及信号分子作用 当植物长时间处于干旱胁迫下, 自身的活性氧水平超出正常范围时, 就会造成植物的氧化损伤(图1)。例如, 活性氧可造成氨基酸残基生成羰基衍生物, 分子内以及分子间的交联, 造成二硫键的生成和蛋白质分子的断裂、金属酶类的失活、DNA损伤以及磷脂的过氧化, 对植物质膜系统造成损伤^[6]。此外, 活性氧也具有信号分子的作用, 能够调节细胞的程序性死亡以及作为第二信使^[7]。

3 干旱胁迫下还原系统对细胞氧化还原状态的调节

干旱胁迫下, 植物体内氧化胁迫加剧, 活性氧大量积累, 造成植物细胞氧化还原状态的失衡。此时就需要还原系统发挥作用, 维持细胞氧化还原状态的稳定。植物细胞氧化还原状态的维持主要依赖于谷胱甘肽和抗坏血酸的合成和循环代谢, 从而达到清除活性氧、减小植物细胞的氧化损伤的目的。硫氧还蛋白(Trx)和谷氧还蛋白(Grx)在植物细胞氧

基金项目 国家自然科学基金项目(31460059)。

作者简介 曹家畅(1992—), 男, 山东邹平人, 硕士研究生, 研究方向: 植物逆境生物学。*通讯作者, 教授, 博士, 博士生导师, 从事植物逆境生物学方面研究。

收稿日期 2018-05-02

化还原状态的调节中也发挥了非常重要的作用。

3.1 谷胱甘肽 谷胱甘肽 (glutathione) 在维持细胞功能和调节巯基的状态中有非常重要的作用。在正常生理条件下,还原型谷胱甘肽 (GSH) 是主要存在形式,当植物受干旱胁迫

时, GSH 可被氧化成 GSSG 或者 GSSR (谷胱甘肽-半胱氨酸的衍生物), 使植物免受氧化损伤, 还原型谷胱甘肽和氧化型谷胱甘肽的比值是评价植物细胞氧化还原状态的重要指标之一。

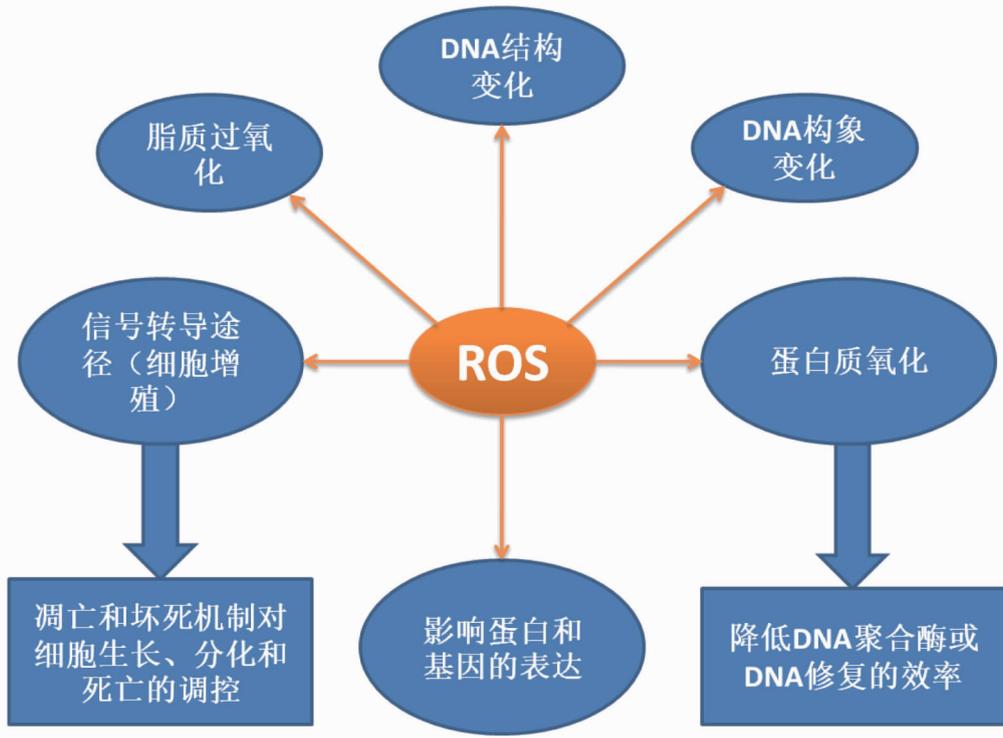


图1 ROS对植物细胞的伤害和作用^[6]

Fig.1 Injury and effects of ROS on plant cells^[6]

谷胱甘肽是由2步酶促反应合成: γ -谷氨酰半胱氨酸合成酶 (γ -GCS, EC 6.3.2.2) 催化 L-半胱氨酸和 L-谷氨酸合成 γ -谷氨酰半胱氨酸 (γ -glutamylcysteine, γ -GS), 之后, 在谷胱甘肽合成酶 (GS, EC 6.3.2.3) 的催化下, 在 γ -谷氨酰半胱氨酸的碳末端添加甘氨酸生成谷胱甘肽 (图2)。 γ -GCS 被认为是谷胱甘肽合成的限速酶^[8]。这两步反应主要发生于

植物细胞的细胞质和叶绿体中, 而线粒体中并没有发现^[9]。此外, 因为 γ -GCS 是一种异质聚体, 它的合成也受到细胞氧化还原状态的调控^[10]。GshF 是谷胱甘肽合成的另一种酶, 它同时具有 γ -GCS 和 GS 的活性^[11], 并且几乎不受 GSH 的负反馈调节, 因此即使在 GSH 浓度很高时, 依然可以合成 GSH。

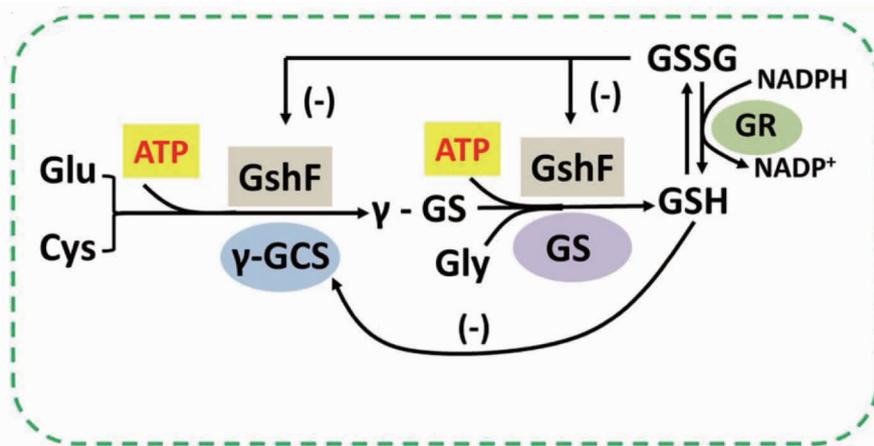


图2 谷胱甘肽的生物合成^[12]

Fig.2 Biosynthesis of glutathione^[12]

在植物谷胱甘肽的代谢中, 主要有3种非常重要的酶: 谷胱甘肽还原酶 (glutathione reductase, GR, EC 1.6.4.2)、谷胱甘肽

过氧化物酶 (glutathione peroxidase, GPX, EC 1.11.1.9)、谷胱甘肽硫转移酶 (glutathione S transferase, GST, EC 2.5.1.8), 这3种

酶在植物抵御干旱以及其他环境胁迫中,对维持细胞的谷胱甘肽库和氧化还原状态的平衡具有重要意义。

在发生氧化胁迫时,GSH被氧化成GSSG,而GR的生理功能是将GSSG还原为GSH,它在植物细胞中主要分布于叶绿体、线粒体和胞质中,有研究表明,叶绿体中的GR的酶活性大约为总酶活的50%^[13]。GR是以NADPH作为唯一的还原力和电子供体,对维持细胞内高的GSH/GSSG的比率有非常重要的作用^[14]。此外,GR还存在很多同工酶类,例如豌豆中至少存在8种同工酶^[15],均参与植物对逆境胁迫的抵抗。

GPX是以GSH或Trx为底物,催化H₂O₂或脂质过氧化物的还原,被认为是植物清除活性氧以及应对外界环境胁迫的关键酶^[9]。在玉米中发现GPX家族的11个成员^[16]。在植物模式生物拟南芥中,共发现GPX家族的8个成员,其中AtGPX1,-2,-5和-6的蛋白体外表达后只利用Trx为电子供体,还原过氧化氢和有机氢过氧化物,且还原过氧化氢的活性很高^[17]。从大白菜中分离的GPX的蛋白也具有相同的特点^[18]。从杨树中分离的6个GPX的同工酶,也仅以Trx为电子供体^[19]。因此,有研究认为,植物的GPX更倾向于利用Trx作为还原剂^[20]。GPX在植物体内可以分为2类:依赖硒的GPXs和非依赖硒的GPXs^[22]。在非依赖硒的GPX的氨基酸序列中是由1个半胱氨酸残基代替了终止密码子UGA出的1个硒代半胱氨酸^[21]。

GST是由多基因家族编码的,它的作用主要是催化谷胱甘肽与亲电子物质结合,从而达到植物体对外源的化学物质(如致癌物质、环境污染物、药物等)解毒的目的。另外,它也可以对一些内源的物质进行脱毒,如羟烷基、丙烯醛基和DNA羟过氧化物等。GSTs一般由微粒体酶和可溶性的酶组成,微粒体酶一般定位于膜上,负责调解类十二烷酸和GSH的代谢,它的可溶性酶的成员有8个亚基 α 、 κ 、 μ 、 ω 、 π 、 σ 、 θ 和 ξ ^[23]。例如,在研究酸雨对黄瓜的影响中发现,酸雨能够使黄瓜的GST活性升高,原因在于酸雨诱导黄瓜产生一些有毒物质,而GST能够将这些有毒物质与谷胱甘肽偶联,从而达到解毒的目的^[24]。

3.2 抗坏血酸 抗坏血酸(ASA)是一种在植物体内广泛存在的小分子抗氧化物质,对植物抵抗氧化胁迫有重要作用。还原型抗坏血酸与氧化型抗坏血酸的比值是评价细胞氧化还原状态的重要指标。

截至目前,抗坏血酸的合成途径主要是L-半乳糖途径,是普遍认可的途径,其他的代谢支路途径还包括:半乳糖醛酸途径、古洛糖途径和肌醇途径等^[25]。在L-半乳糖途径中,抗坏血酸的合成前体是L-半乳糖- γ -内脂,L-半乳糖- γ -内脂脱氢酶(L-GLDH)是抗坏血酸生成的关键酶,能够催化L-半乳糖- γ -内脂生成抗坏血酸。中间产物包括D-甘露糖-1-P、GDP-D-甘露糖、L-半乳糖-1-P、L-半乳糖等(图3)。

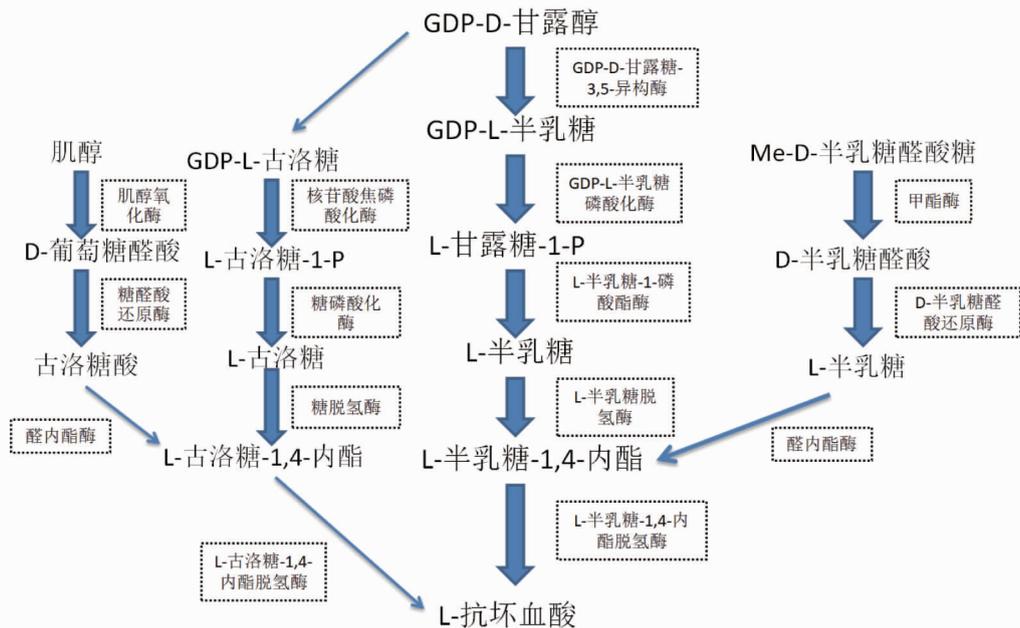


图3 ASA的生物合成^[26]

Fig.3 Biosynthesis of ASA^[26]

L-半乳糖途径较为符合生理实际,但并不能完全解释植物抗坏血酸的合成,尤其是半乳糖醛酸的衍生物也可以合成抗坏血酸的现象^[27],这种途径是由葡萄糖醛酸和半乳糖醛酸衍生物合成抗坏血酸。糖醛酸途径被认为是一种交替途径,可能只发生于植物处于特殊的生理环境或者特殊组织中^[28]。

半乳糖醛酸途径中,来源于果胶的D-半乳糖醛酸被还原为L-半乳糖酸,后续和半乳糖途径相同;古洛糖途径中是GDP-D-甘露糖发生异构,生成GDP-L-古洛糖,经过几步反应后,由古洛糖生成抗坏血酸;肌醇途径中,D-葡萄糖醛酸是动物抗坏血酸生成的中间产物,可以由肌醇加氧酶催化生成,在植物中,人们找到肌醇加氧酶基因的同源物,因此认为肌

醇也是抗坏血酸的一种生成途径^[29]。

抗坏血酸的代谢主要是作为一种电子供体参与物质转化。在清除 ROS 的过程中,ASA 由 APX 催化还原过氧化氢的同时,自身被氧化成为单脱氢抗坏血酸(MDHA),MDHA 可以自身发生歧化反应,生成 ASA 和脱氢抗坏血酸(DHA),MDHA 也可以被单脱氢抗坏血酸还原酶(MDHAR)催化还原为 ASA。抗坏血酸在氧化态和还原态之间的循环很高,一般很少降解,降低从头合成的需求^[30]。还有研究表明,DHA 和 ASA 存在严格的分布区别,DHA 主要分布于质外体,而 ASA 主要分布于胞质和基质中,这样可以维持细胞微环境的还原势^[31-32]。

3.3 ASA 与 GSH 代谢参与干旱胁迫下植物细胞氧化还原状态调节 在干旱胁迫的过程中,抗坏血酸和谷胱甘肽代谢协调作用,共同来调节植物细胞氧化还原状态的平衡。王勇^[33]对干旱胁迫下酸枣的研究发现,干旱胁迫初期,酸枣的 CAT、SOD、APX、POD、GR 等酶的活性显著升高,ASC、GSH、总黄酮等抗氧化剂的含量有明显的升高趋势。张燕红等^[34]在研究干旱对杨树幼苗的抗氧化系统的影响中发现,干旱胁迫下,SOD、POD 活性先升高后下降,在干旱胁迫的末期,酶活性下降显著。李国龙等^[35]研究甜菜幼苗干旱胁迫下的抗氧化系统时,也得到相同的结论,在干旱胁迫下,SOD、POD、CAT 等酶以及 ASA 和 GSH 的含量呈先升高后下降的趋势,而且甜菜抗旱品种的生理指标具有增幅大或降幅小的特征,另外类胡萝卜素呈降低趋势。郑清岭等^[36]对沙芥和斧型沙芥研究发现,在干旱胁迫的过程中,抗坏血酸总量持续升高。综上所述,植物的还原系统在干旱胁迫下会产生剧烈的响应,植物细胞通过对抗坏血酸与谷胱甘肽的合成和代谢的调节,来维持自身的氧化还原状态平衡,从而适应干旱环境,维持自身生命活动的正常进行。不同植物之间,还原系统的响应程度存在一定的差异,这可能与不同植物之间的氧化胁迫的耐受能力以及调节能力的大小有关。

3.4 硫氧还蛋白系统 硫氧还蛋白是一类广泛存在于生物体内的小蛋白质,大约有 12 kD。具有一个非常保守的活性中心 Trp-Cys-Gly(Ala)-Pro-Cys。正是活性中心的 2 个半胱氨酸发挥了氧化还原的作用。在植物体内,一般存在着 2 种硫氧还蛋白系统:铁氧还蛋白-硫氧还蛋白还原酶(FTR)-硫氧还蛋白系统和 NADPH/NADP-硫氧还蛋白还原酶(NTR)-硫氧还蛋白系统。一般来讲,在植物的非光合组织中,存在依赖 NADP 的硫氧还蛋白系统,而在叶绿体、蓝藻中发挥作用的是依赖铁氧还蛋白的硫氧还蛋白系统^[37]。

近年来,随着研究的深入,根据氨基酸序列以及蛋白结构的不同,可将硫氧还蛋白分为六大类:Trxo、Trxm、Trxf、Trhx、Trxx、Trxy。其中,Trxm、Trxx、Trxy 被定义为是原核起源的,因为它的活性中心上只有 2 个半胱氨酸残基,而 Trxo、Trxf、Trhx 被定义为是真核起源的,除了活性中心的半胱氨酸残基外,还含有其他的半胱氨酸残基,能够通过共价修饰获得更多的功能^[38]。在硫氧还蛋白的定位中,Trxm、Trxf、Trxx 和 Trxy 主要分布于叶绿体,它们的 N-末端都具有一个延伸

区,可能做为前导肽,使其能够进入叶绿体中发挥作用^[39]。Trxo 位于线粒体,是由 laloi 等^[40]通过线粒体引入试验和 GFP 融合蛋白试验来证实的。Trhx 的分布较为广泛,在线粒体、质膜以及细胞核内都有可能分布。

硫氧还蛋白在 1964 年被发现时,它当时的作用是能够给核苷酸还原酶提供电子。随着研究的逐步深入,硫氧还蛋白越来越多的功能被发现。它发挥作用的方式是通过硫醇-二硫键之间的转换来实现对细胞氧化还原的调节,在这个过程中,还原态的硫氧还蛋白变为氧化态的硫氧化蛋白,之后,再由 NTR 或者 FTR 催化,NADPH 或者铁氧还蛋白提供还原力,将氧化态还原为还原态,这也是硫氧还蛋白的一个重要功能。其中和氧化还原相关的硫氧还蛋白的种类是 Trxx 和 Trxy。Trxx 能够还原过氧化物还原蛋白(Peroxiredoxin);而 Trxy 既能够还原叶绿体中谷胱甘肽过氧化物酶(GPX),也可以还原过氧化物还原蛋白,因此硫氧还蛋白在氧化胁迫中才能发挥作用^[41-42]。张媛等^[16]分析玉米 GPX 的生物信息学发现,很多 GPX 的结合底物并非谷胱甘肽而是 Trx,说明硫氧还蛋白能够与 GPX 发生反应。

3.5 谷氧还蛋白系统 植物谷氧还蛋白系统是由 GRX、NADPH、GR、GSH 组成。谷氧还蛋白是依赖 GSH 的一类氧化还原酶,和硫氧化蛋白类似,也是通过着巯基-二硫键之间的转换发挥作用,但是谷氧化蛋白没有相应的还原酶,而是通过 GSH 实现自身的还原,此外,对和 GSH 相连的二硫化物有高度特异性。谷氧还蛋白大小为 10~15 kD,活性位点的氨基酸序列为 CXXC 或者 CXXS^[43]。谷氧还蛋白主要作用是对蛋白氧化翻译后修饰,起到调控和信号的作用。

在植物遭受外界胁迫时,蛋白质会发生一种可逆的氧化修饰:谷胱甘肽化,即蛋白的半胱氨酸和 GSH 形成一种混合式的二硫键。被认为是一种保护蛋白的半胱氨酸巯基免受不可逆氧化胁迫的保护机制^[44]。而去谷胱甘肽化的过程是由谷氧还蛋白来催化,催化的机制分为 2 种,分别为单巯基机制和二巯基机制。单巯基机制中,谷氧还蛋白活性中心 N 端 Cys 的巯基亲核攻击目的蛋白(P-S-S-G)的二硫键,生成 P-SH 和 GRX-S-S-G 的反应中间体,之后 GRX-S-S-G 被 GSH 还原,生成还原态的 GRX 和 GSSG。二巯基机制中,是 GRX 活性中心 N 端 Cys 攻击目的蛋白(P-S-S-P)生成 GRX 和目的蛋白的二硫键的中间产物,之后 C 端的 Cys 攻击这个中间产物,生成 P-SH 和氧化态的 GRX,最后氧化态的 GRX 再被 GSH 还原生成还原型的 GRX 和 GSSG^[45]。

根据序列和活性位点的不同,谷氧还蛋白可以分为 3 类^[46]:第一类是 CPYC 类的 GPX,活性位点为 CXXC 或 CXXS,分布最广泛;第二类活性位点为单巯基活性位点(CG-FS),存在于所有光合生物中;第三类活性位点为 CCXX,称为 CC 类,被认为是高等生物特有的^[47]。

3.6 其他氧化还原调节物质 除了上述的抗氧化剂之外,植物细胞还存在一些其他的抗氧化剂,例如硫辛酸、尿酸、胡萝卜素、V_E 和辅酶 Q 等,还有一些植物的次级代谢产物,如多酚、黄酮类物质和生物碱。这些抗氧化剂主要是通过消除自

由基的中间体,达到阻止氧化还原反应的继续发生。它们一般在清除高活性自由基的同时会生成低活性的自由基,这种功能也可认为起到氧化还原调节的作用。

4 展望

植物细胞氧化还原状态是一个非常复杂的细胞内环境的稳态,关系着细胞的命运。当它产生变化时,意味着细胞内一系列的酶活性、蛋白状态、物质含量的改变。如果没有得到合理的调节,细胞可能会遭受不同程度的损伤,甚至走向死亡。而当今世界,随着水资源日渐短缺,植物的生长必然面对更多的干旱胁迫的挑战,明确植物氧化还原状态在干旱胁迫下的调节机制将会对人们了解植物如何适应干旱环境具有更多的帮助。此外,细胞中可能还存在其他的机制或者物质对细胞的氧化还原状态的调节,可能人们还不清楚或尚未发现,所以进一步阐明植物细胞氧化还原状态的调节系统具有重要的科学意义。

参考文献

- 田敏,饶龙兵,李纪元.植物细胞中的活性氧及其生理作用[J].植物生理学报,2005,41(2):235-241.
- 张梦如,杨玉梅,成蕴秀,等.植物活性氧的产生及其作用和危害[J].西北植物学报,2014,34(9):1916-1926.
- HILL B G, DRANKA B P, BAILEY S M, et al. What part of nodon't you understand? Some answers to the cardinal questions in nitric oxide biology [J]. Journal of biological chemistry, 2010, 285(26):19699-19704.
- 陈珺.四种观赏植物的活性氧代谢对干旱胁迫的响应[D].杭州:浙江农林大学,2013.
- 李海超.干旱和外源 H₂O₂ 根系饲喂对刺槐活性氧代谢的影响[D].杨凌:西北农林科技大学,2016.
- HAKEEM K R, REHMAN R U, TAHIR I. Plant signaling: Understanding the molecular crosstalk [M]. Germany: Springer-Verlag, 2014.
- 薛鑫,张芊,吴金霞.植物体内活性氧的研究及其在植物抗逆方面的应用[J].生物技术通报,2013(10):6-11.
- LU S C. Glutathione synthesis [J]. Biochimica et biophysica acta, 2013, 1830(5):3143-3153.
- 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):1119-1130.
- HOTHORN M, WACHTER A, GROMES R, et al. Structural basis for the redox control of plant glutamate cysteine ligase [J]. Journal of biological chemistry, 2006, 281(37):27557-2765.
- JANOWIAK B E, GRIFFITH O W. Glutathione synthesis in Streptococcus agalactiae. One protein accounts for gamma-glutamylcysteine synthetase and glutathione synthetase activities [J]. Journal of biological chemistry, 2005, 280(12):11829-11839.
- WANG D Z, WANG C, WU H, et al. Glutathione production by recombinant *Escherichia coli* expressing bifunctional glutathione synthetase [J]. Journal of industrial microbiology & Biotechnology, 2015, 43(1):45-53.
- AONO M, SAJI H A, TANAKA K, et al. Paraquat tolerance of transgenic *Nicotiana tabacum* with enhanced activities of glutathione reductase and superoxide dismutase [J]. Plant & cell physiology, 1995, 36(8):1687-1691.
- ALSCHER R G. Biosynthesis and antioxidant function of glutathione in plants [J]. Physiologia plantarum, 1989, 77(3):457-464.
- 林源秀,顾欣昕,汤浩茹.植物谷胱甘肽还原酶的生物学特性及功能[J].中国生物化学与分子生物学报,2013,29(6):534-542.
- 张媛,张钟仁,咸丽霞,等.玉米谷胱甘肽过氧化物酶生物信息学分析[J].山西农业科学,2013,41(8):800-803.
- IQBAL A, YABUTA Y, TAKEDA T Y, et al. Hydroperoxide reduction by thioredoxin-specific glutathione peroxidase isoenzymes of *Arabidopsis thaliana* [J]. FEBS Journal, 2006, 273(24):5589-5597.
- JUNG B G, LEE K O, LEE S S, et al. A Chinese cabbage cDNA with high sequence identity to phospholipid hydroperoxide glutathione peroxidases encodes a novel isoform of thioredoxin-dependent peroxidase [J]. Journal of biological chemistry, 2002, 277(15):12572-12578.
- NAVROT N, COLLIN V, GUALBERTO J, et al. Plant glutathione peroxidases are functional peroxiredoxins distributed in several subcellular compartments and regulated during biotic and abiotic stresses [J]. Plant physiology, 2006, 142(4):1364-1379.
- 乔新荣,张继英.植物谷胱甘肽过氧化物酶(GPX)研究进展[J].生物技术通报,2016,32(9):7-13.
- 苗雨晨.拟南芥 AtGPX3 在 ABA 和干旱信号转导中的作用[D].北京:中国农业大学,2005.
- CNUBBEN N H P, RIETJENS I M C M, WORTELBOER H, et al. The interplay of glutathione-related processes in antioxidant defense [J]. Environmental toxicology & pharmacology, 2001, 10(4):141-152.
- 孙全贵,龙子,张晓迪,等.抗氧化系统研究新进展[J].现代生物医学进展,2016,16(11):2197-2200.
- WYRWICKA A, SKŁ ODOWSKA M. Influence of repeated acid rain treatment on antioxidative enzyme activities and on lipid peroxidation in cucumber leaves [J]. Environmental & experimental botany, 2006, 56(2):198-204.
- 张凤霞,陶佩文,李汉霞,等.番茄抗坏血酸合成代谢研究进展[J].中国蔬菜,2016(1):18-23.
- 李京霞,夏惠,吕秀兰,等.抗坏血酸的代谢和调控:以模式植物和园艺植物为例[J].中国生物工程杂志,2018,38(3):105-114.
- 巩素娟,赵智慧,刘孟军.植物抗坏血酸的合成代谢及其生物学功能[C]//第八届全国干果生产、科研进展学术研讨会论文集.北京:中国林业出版社,2013.
- DAVEY M W, MONTAGU M V, INZ D, et al. Plant L-ascorbic acid: Chemistry, function, metabolism, bioavailability and effects of processing [J]. Journal of the science of food & agriculture, 2000, 80(7):825-860.
- 邹礼平,陈锦华.植物抗坏血酸的合成和代谢以及相关酶基因的调控[J].植物生理学报,2009,45(9):925-930.
- NOCTOR G. Metabolic signalling in defence and stress: The central roles of soluble redox couples [J]. Plant cell & environment, 2006, 29(3):409-425.
- FOYER C H, NOCTOR G. Ascorbate and glutathione: The heart of the redox hub [J]. Plant physiology, 2011, 155(1):2-18.
- FOYER C H, NOCTOR G. Managing the cellular redox hub in photosynthetic organisms [J]. Plant cell & environment, 2012, 35(2):199-201.
- 王勇.酸枣适应干旱的生理特征和氧化还原特征物质研究[D].北京:中国科学院大学,2016.
- 张燕红,吴永波,刘璇,等.高温和干旱胁迫对杨树幼苗光合性能和抗氧化酶系统的影响[J].东北林业大学学报,2017(11):32-38.
- 李国龙,孙亚卿,邵世勤,等.甜菜幼苗叶片抗氧化系统对干旱胁迫的响应[J].作物杂志,2017(5):73-79.
- 郑清岭,杨冬艳,刘建文,等.干旱胁迫对沙芥和斧形沙芥幼苗生长及抗氧化系统的影响[J].植物生理学报,2017,53(4):600-608.
- 孙虎,薛保国,杨丽荣,等.植物硫氧还蛋白系统[J].基因组学与应用生物学,2010,29(4):748-753.
- LEMAIRE S D, COLLIN V, KERYER E, et al. Characterization of thioredoxin y, a new type of thioredoxin identified in the genome of *Chlamydomonas reinhardtii* [J]. FEBS Letters, 2003, 543(1/2/3):87-92.
- GELHAYE E, ROUHIER N, NAVROT N, et al. The plant thioredoxin system [J]. Cellular & molecular life sciences, 2005, 62(1):24-35.
- LALOI C, RAYAPURAM N, CHARTIER Y, et al. Identification and characterization of a mitochondrial thioredoxin system in plants [J]. Proceedings of the national academy of sciences of the United States of America, 2001, 98(24):14144-14149.
- COLLIN V, ISSAKIDIS-BOURGUET E, MARCHAND C, et al. The *Arabidopsis* plastidial thioredoxins: New functions and new insights into specificity [J]. Journal of biological chemistry, 2003, 278(26):23747-23752.
- NAVROT N, COLLIN V, GUALBERTO J, et al. Plant glutathione peroxidases are functional peroxiredoxins distributed in several subcellular compartments and regulated during biotic and abiotic stresses [J]. Plant physiology, 2006, 142(4):1364-1379.
- FOMENKO D E, GLADYSHEV V N. CxxS: Fold-independent redox motif revealed by genome-wide searches for thiol/disulfide oxidoreductase function [J]. Protein science, 2002, 11(10):2285-2296.
- GALLOGLY M M, MIEYAL J J. Mechanisms of reversible protein glutathionylation in redox signaling and oxidative stress [J]. Current opinion in pharmacology, 2007, 7(4):381-391.
- 孙晓梅.小麦谷氧还蛋白和硫氧还蛋白的表达及其结构性质研究[D].广州:华南理工大学,2016.
- COUTURIER J, JACQUOT J P, ROUHIER N. Evolution and diversity of glutaredoxins in photosynthetic organisms [J]. Cellular & molecular life sciences, 2009, 66(15):2539-2557.
- ROUHIER N, COUTURIER J, JACQUOT J P. Genome-wide analysis of plant glutaredoxin systems [J]. Journal of experimental botany, 2006, 57(8):1685-1696.