

谷胱甘肽在动植物领域的应用研究进展

孙国祥, 张旭, 张成国, 杨修亮 (山东金城生物药业有限公司, 山东淄博 255130)

摘要 谷胱甘肽是一种抗氧化剂, 具有提高生物抗氧化功能、促进生长、提高生物应对不利环境影响的能力。综述了谷胱甘肽的生物学功能及其在动物、植物领域中的应用, 为谷胱甘肽的进一步推广和应用提供了参考。

关键词 谷胱甘肽; 抗氧化剂; 生物学功能; 动物; 植物

中图分类号 S-3 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2018)08-0042-04

Application of Glutathione in Animal and Plant Fields

SUN Guo-xiang, ZHANG Xu, ZHANG Cheng-guo et al (Shandong Jincheng Biopharmaceutical Co., Ltd., Zibo, Shandong 255130)

Abstract Glutathione is an antioxidant, which has the ability of improving biological antioxidant function, promoting growth and improving biological response to adverse environmental effects. This paper reviewed the biological function of glutathione and its application in animal and plant fields, and provided references for the further popularization and application of glutathione.

Key words Glutathione; Antioxidant; Biological function; Animal; Plant

谷胱甘肽(glutathione)是一种天然三肽, 由 γ -谷氨酰、半胱氨酸和甘氨酸组成, 广泛分布在哺乳动物、植物和微生物细胞内^[1]。谷胱甘肽分为还原型谷胱甘肽(reduced glutathione, GSH)和氧化型谷胱甘肽(oxidized glutathione, GSSG), 在生产生活中广泛使用的是GSH^[2]。

GSH分子式为 $C_{10}H_{17}O_6SN_3$ ^[3], 多个具有特殊功能的化学基团是其产生抗氧化、促生长、提高机体抗应激能力的基础和前提。GSH在动植物生长中广泛应用, 笔者综述了GSH的生物学功能及其在动物、植物领域中的应用, 为GSH的进一步推广和应用提供借鉴。

1 GSH生物学功能

1.1 GSH的抗氧化功能 GSH作为一种抗氧化剂, 抗氧化功能是主要作用之一, 可帮助机体清除自由基和过氧化物, 维持生物体相对稳定的状态。GSH分子结构中, 半胱氨酸侧链基团上活泼巯基^[4]可保护细胞内蛋白巯基不被氧化, 与自由基结合, 加速自由基的清除, 减少自由基对机体的氧化损伤, 是GSH抗氧化功能的结构基础。同时GSH在细胞内是GSH过氧化物酶(glutathione peroxidase, GSH-Px)和GSH转移酶(glutathione transferase, GST)的特有底物, GSH在2种酶的作用下从 H_2O_2 处接受电子, 自身被氧化为GSSG, 同时将 H_2O_2 还原成 H_2O , 从而减少了自由基的产生, 发挥其抗氧化作用, 维持细胞正常的生理功能^[5]。

因此, GSH可通过巯基直接结合并清除自由基, 也可通过提高GSH-Px和GST 2种抗氧化酶活力间接达到清除自由基从而提高机体抗氧化功能的目的。

1.2 GSH的促进生长功能 GSH是一种天然三肽, 参与细胞内的 γ -谷氨酰循环, 在氨基酸等营养物质的转运中起着十分重要的作用^[6]。氨基酸等营养物质被小肠吸收后, 通过血液循环进入细胞的过程中, γ -谷氨酰循环对整个转运的过程至关重要。GSH在酶的作用下与氨基酸等营养物质反应, 生成 γ -谷氨酰基酸及半胱氨酰甘氨酸, 在细胞液内 γ -

谷氨酰基酸在 γ -谷氨酰环化转移酶和5-氧脯氨酸酶的催化作用下, 分解为谷氨酸、半胱氨酸和甘氨酸等, 最后由于ATP的分解而将氨基酸吸收于细胞内, 从而促进细胞对氨基酸等营养物质的转运、吸收和利用, 促进细胞内蛋白质的合成, 提高其生长性能。同时GSH的促生长作用是一个多种因素综合作用的结果, GSH可通过提高机体抗氧化能力及抗应激能力的方式, 提高机体的整体健康水平, 使机体处于相对稳定的状态下, 促进生物的生长。

因此, GSH可通过直接参与细胞内的氨基酸转运方式, 提高机体对氨基酸的吸收利用, 促进蛋白质的合成, 提高其生长性能, 也可通过提高机体的整体抗氧化能力和健康状态, 促进其生长潜力的发挥, 实现间接促生长的作用。

1.3 GSH的解毒功能 GSH具有减弱有毒物质毒性、清除体内有毒物质的作用。与GSH抗氧化作用的方式相似, GSH可直接与重金属离子、致癌物、黄曲霉素等有毒物质结合, 在酶的作用下将之排出体外, 阻止其与巯基酶的-SH结合对机体产生毒性^[7]。同时GSH具有广谱解毒作用, GSH作为底物, 通过提高GSH-Px和GST 2种酶的活力, 在二者的催化下与机体有毒物质结合并排出体外, 实现解毒的作用。

因此, GSH也可通过2种方式降低有毒物质对机体的损害, 实现解毒的功能。一是可通过直接与有毒物质结合, 使之排出体外; 二是可通过提高GSH-Px和GST 2种酶的活力, 间接实现对有毒物质的清除, 最终减弱或清除有毒物质对机体的影响。

2 GSH在动物生产中的应用

GSH在动物生产中的研究主要集中在提高动物的抗氧化性能、生长性能、抗应激能力和繁育能力, 近年来在水产动物、猪、鸡、羊和牛等动物中得到广泛的应用。

2.1 GSH对动物抗氧化性能的影响 GSH可显著提高动物的抗氧化性能。在水产动物的研究中, 朱选等^[8]发现饲料添加GSH可显著提高草鱼血清和肝脏的GSH-Px、GST活力和总抗氧化能力(T-AOC), 显著降低血清和肝脏中活性氧(ROS)和丙二醛(MDA)含量。刘晓华等^[9]在对虾的研究中发现, 饲料添加GSH可显著提高对虾肝胰腺的超氧化物

歧化酶(SOD)和过氧化氢酶(CAT)活力。周婷婷等^[10]发现,GSH可显著提高罗非鱼肝脏GST mRNA和SOD mRNA的表达量。在鲤鱼^[11]、牙鲆^[12]和皱纹盘鲍^[13]的研究中,均发现GSH可显著提高试验动物的抗氧化性能。在猪的研究中,张延涛等^[14]在28日龄的断奶仔猪日粮中添加GSH,结果表明,添加GSH试验组断奶仔猪血清GSH-Px活力和IgG含量显著高于对照组。在鸡的研究中,俞伟辉等^[15]发现GSH可显著提高肉鸡血清的GSH和IgG含量。在羊的研究中,姜宁等^[16]发现饲料中添加GSH的试验组育肥羊血清中SOD和CAT等抗氧化酶活力显著高于对照组。宋增廷^[17]发现GSH可显著降低肉羊血清中MDA含量,显著提高血清GSH-Px和CAT的活性,并显著提高血清T-AOC。

2.2 GSH对动物生长的影响 GSH可显著提高动物的生长性能。在水产动物的研究中,GSH可显著提高海鲈幼鱼消化酶的活力,提高幼鱼的成活率^[3]。赵红霞等^[18]发现日粮中添加5种不同水平的GSH饲养草鱼,试验组的生长性能指标显著高于对照组,其中添加350 mg/kg GSH试验组的存活率、特定生长率和饲料利用率等指标显著高于其他试验组。周婷婷等^[19]在吉富罗非鱼的研究中发现,GSH可显著提高罗非鱼的增重率、特定生长率、蛋白质效率及肝脏RNA/DNA值。Ming等^[20]发现,日粮中添加GSH可显著提高鲤鱼的增重率和特定生长率,提高IGF-1 mRNA的表达量。在对虾^[21]、牙鲆^[22]、奥尼罗非鱼^[23]等水产动物中,GSH均可提高试验动物的生长性能。在猪的研究中,郑梦奇等^[24]发现,在育肥猪日粮中添加20 mg/kg GSH可显著提高试猪的日增重、胴体瘦肉率和饲料利用率。刘平祥等^[25]在断奶仔猪的研究中发现GSH试验组猪的血清IGF-1水平显著高于对照组,且肝脏和肌肉的IGF-1 mRNA的表达量也显著高于对照组。同时,在GSH对离体猪腺垂体影响的研究中发现适宜剂量的GSH可显著提高离体腺体细胞的GH分泌量^[26]。在鸡的研究中,韦建福等^[27]发现GSH可显著提高黄羽肉鸡的增重率和饲料利用率。刘丽等^[28]在GSH对离体培养鸡小肠上皮细胞影响的研究中发现GSH试验组显著提高鸡小肠上皮细胞增殖的能力、葡萄糖吸收功能和细胞膜酶活性。同时他们还发现GSH可显著提高肉鸡的血清IGF-1水平、肝脏和肌肉组织中的IGF-1 mRNA表达量^[29]。在羊的研究中,宋增廷等^[30]发现日粮中添加GSH的试验组,肉羊的增重率和饲料利用率较对照组显著提高。姜宁等^[31]指出,GSH可显著提高肉羊血清IGF-1和GH水平。

2.3 GSH对动物抗应激的影响 GSH可显著提高动物的抗应激能力,提高动物在不利环境的抵抗能力及存活率。在水产动物的研究中,董桂芳等^[32]在黄颡鱼中发现,饲料中添加GSH的试验组的肝脏、肾脏等部位的微囊藻毒素和MDA显著低于对照组,并随着GSH的增加呈先降低后稳定的趋势。这说明GSH可有效降低微囊藻毒素对黄颡鱼的胁迫,并提高抗应激能力。王琳等^[33]研究发现,GSH可显著提高微囊藻毒素胁迫下罗非鱼肝脏去毒相关基因的表达。张甬元等^[34]在草鱼的研究中也有类似的发现,GSH可显著降低

微囊藻毒素对草鱼的不利影响。在鸡的研究中,苏荣胜等^[35]研究发现,GSH可抑制高浓度铜离子对肉鸡肝细胞线粒体的不利作用,保护肉鸡的线粒体呼吸链复合体。刘玫珊等^[36]用鸡球虫卵囊感染健康雏鸡,研究GSH对雏鸡抗病力的影响,发现GSH可提高雏鸡对球虫病的抗病力,提高雏鸡的存活率。

2.4 GSH对动物繁育的影响 GSH对动物繁育中的细胞保存具有良好的作用。在猪的研究中,Gadea等^[37]研究发现,在保存液中加入1 mmol/L GSH能够减少精子的氧化损伤,显著降低精液中MDA、H₂O₂含量,显著提高精液的SOD活力。朱林炜^[38]的发现与之类似,猪精液稀释剂BTS中加入1 mmol/L GSH能降低精子的氧化损伤,提高精液的SOD活力。李博玲等^[39]发现在培养液中添加1 mmol/L 谷胱甘肽,能减少精液冷冻过程中ROS的生成,显著提高冷冻精子解冻后的活率、活力和顶体完整性等。在羊的研究中,唐淑红等^[40]发现在绵羊精子的冷冻稀释液中添加1 mmol/L GSH可以显著增加冷冻解冻精子的活力以及精子质膜、顶体膜和DNA的完整性,并在一定程度上提高体外受精的卵裂率及囊胚率。Sinha等^[41]的研究也证明,培养液中加入GSH的冷冻山羊精液在解冻时活力、顶体的完善性和生育能力显著高于对照组。在牛的研究中,张文举等^[42]研究发现,在培养液中添加3.2 mmol/L GSH可显著提高冷冻保存解冻后牛精子的活力、寿命和受精率。魏红芳等^[43]在GSH对牛卵母细胞进行体外受精和受精卵体外培养影响的研究中发现,培养液中添加GSH的试验组的桑椹胚和囊胚的发育率显著高于对照组。De Matos等^[44]也有类似的发现,在体外胚胎发育过程中,培养液中添加GSH可提高各阶段胚胎的发育成功率和成活率。

3 GSH在植物中的应用

植物所处的环境较动物变化更加剧烈,GSH可提高植物的抗逆能力,对植物抵御环境因素的变动有着重要作用。近年来,相关研究主要集中在GSH对植物处于不利环境中的抗逆作用上。

3.1 GSH对植物抗干旱胁迫能力的影响 植物生长对水分具有严格的要求,植物缺水往往造成叶片萎缩、光合作用减弱、细胞膜破坏、细胞萎缩,影响植物正常生理功能的完成^[45]。GSH有利于提高植物在干旱胁迫下的抗逆能力。韩刚等^[46]发现在干旱条件下,沙生灌木花棒的GSH水平较正常条件显著提高。马玉华等^[47]在苹果中也有类似的发现,在干旱条件下,苹果叶片的GSH水平显著提高,说明在该条件下,机体分泌GSH的量显著增加,以维持缺水不利条件下的机体正常生理功能的完成。在刺槐^[48]、柠条^[49]等植物中均证实干旱条件下植物的GSH水平显著提高。在干旱条件下,由于缺水造成的植物结构和功能的破坏,细胞的MDA、自由基过氧化物H₂O₂等显著提高^[50],GSH可直接或间接地清除体内的自由基和过氧化物,降低二者对机体的胁迫,以维持机体的稳定,故在干旱胁迫时,植物的GSH水平显著提高,以降低自由基和过氧化物的氧化损伤。

3.2 GSH 对植物抗温度胁迫能力的影响 温度是植物种子萌发、生长和发育的关键,温度过高和过低时,都会显著降低植物酶的活性,降低机体复杂的生理化学反应的效率,会对植物的生长产生不利的影响^[51]。Kocsy 等^[52]发现茎秆涂抹 GSH 的试验组较对照组可显著提高低温处理的玉米的 GSH 水平,并显著提高抗冷基因的表达水平。Ding 等^[53]发现 GSH 可显著提高低温环境中烟草植物细胞 GSH 水平和抗坏血酸过氧化物酶(ascorbate peroxidase, APX)活力,维持叶绿体的光合作用。鹿宁^[54]发现在高温条件下,龙须菜 GSH 含量和 SOD 活力显著提高,认为 GSH 对高温下的龙须菜有保护作用。陈大清等^[55]发现 GSH 可显著降低高温胁迫下玉米叶片叶绿素和可溶性蛋白的损失,降低高温对叶片产生的不利影响。

3.3 GSH 对植物抗重金属胁迫能力的影响 对大多数植物来说,土壤和水是植物营养物质的来源,植物在吸收养分的过程中,土壤和水中的重金属被植物吸收后,对植物的生长产生不利的影响^[56]。GSH 可结合植物机体内的重金属,使之排出体外,保持机体内的稳定状态。Grill 等^[57]发现 GSH 可显著降低麦瓶草组织的重金属 Cu^{2+} 含量, GSH 可通过络合机体内重金属的方式使之排出体外。陈玉胜^[58]发现水稻种子用 GSH 浸泡后,可缓解 Cu^{2+} 对其萌发的毒害作用。同时他们在大豆^[59]的研究中也有类似的发现, GSH 可减低 Cu^{2+} 对种子萌发过程中的毒害作用,促进种子的萌发和幼根的生长。在拟南芥^[60]、烟草^[61]等植物中均证实 GSH 可降低植物体内的重金属含量,降低重金属对植物的毒性。

4 结语

GSH 具有独特的分子结构,使其具备抗氧化、促生长和解毒等多种生理功能, GSH 对动植物的健康生长具有十分重要的作用。在 GSH 对动物作用的研究中, GSH 可显著提高动物抗氧化性能、生长性能、抗应激能力和繁育能力。而 GSH 对植物的作用主要是提高抗逆能力,如对于干旱、温度和重金属等不利因素胁迫下的抗逆能力。

目前, GSH 对动物作用的研究在水产动物中比较系统,在其他动物中的研究相对薄弱。 GSH 对植物作用的研究主要集中在其对植物抗逆能力的影响,而 GSH 对植物抗氧化能力和生长性能的研究及外源 GSH 添加作用研究相对较少。同时 GSH 对动植物作用的研究缺乏系统的机制方面的研究,这些方面都需要进一步探讨。

随着 GSH 研究的逐步深入, GSH 对动植物产生作用的相关机制和原理将更加清晰, GSH 也将作为一种常用的抗氧化剂被人们认可,其应用前景将更加广阔。

参考文献

- [1] RUDNEVA I I. Blood antioxidant system of Black Sea elasmobranch and teleosts[J]. Comparative biochemistry and physiology, 1997, 118(2): 255 - 260.
- [2] KOVAČEVIĆ T B, BORKOVIĆ S S, PAVLOVIĆ S Z, et al. Glutathione as a suitable biomarker in hepatopancreas, gills and muscle of three freshwater crayfish species[J]. Archives of biological sciences, 2008, 60(1): 59 - 66.
- [3] ZAMBONINO INFANTE J L, CAHU C L, PERES A, et al. Partial substitution of di- and tripeptides for native proteins in sea bass diet improves *Dicentrarchus labrax* larval development[J]. The journal of nutrition, 1997,

- 127(4): 608 - 614.
- [4] LU S C. Regulation of hepatic glutathione synthesis: Current concepts and controversies[J]. The FASEB Journal, 1999, 13(10): 1169 - 1183.
- [5] CERIELLO A. Hyperglycaemia: The bridge between non-enzymatic glycation and oxidative stress in the pathogenesis of diabetic complications[J]. Diabetes, nutrition & metabolism, 1999, 12(1): 42 - 46.
- [6] MEISTER A. Glutathione metabolism and its selective modification[J]. Journal of biological chemistry, 1988, 263(33): 17205 - 17208.
- [7] PENNINCKX M. A short review on the role of glutathione in the response of yeasts to nutritional, environmental, and oxidative stresses[J]. Enzyme and microbial technology, 2000, 26(9/10): 737 - 742.
- [8] 朱选, 曹俊明, 赵红霞, 等. 饲料中添加谷胱甘肽对草鱼组织中谷胱甘肽沉积和抗氧化能力的影响[J]. 中国水产科学, 2008, 15(1): 160 - 166.
- [9] 刘晓华, 曹俊明, 吴建开, 等. 饲料中添加谷胱甘肽对凡纳滨对虾肝胰脏抗氧化指标和脂质过氧化物含量的影响[J]. 水产学报, 2007, 31(2): 235 - 240.
- [10] 周婷婷, 曹俊明, 黄燕华, 等. 饲料中添加谷胱甘肽对吉富罗非鱼肝脏生长及抗氧化相关基因 mRNA 表达量的影响[J]. 广东农业科学, 2012, 39(14): 146 - 149.
- [11] SAEIJ J P J, VAN MUISWINKEL W B, VAN DE MEENT M, et al. Different capacities of carp leukocytes to encounter nitric oxide-mediated stress: A role for the intracellular reduced glutathione pool[J]. Developmental & comparative immunology, 2003, 27(6): 555 - 568.
- [12] 王芳倩, 张文兵, 麦康森, 等. 饲料中添加还原型谷胱甘肽对牙鲆生长和抗氧化能力的影响[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2011, 41(4): 51 - 56.
- [13] 陈齐勇, 张文兵, 麦康森, 等. 饲料中硒和 α -硫辛酸对皱纹盘鲍稚鲍抗氧化反应的影响[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2011, 41(5): 38 - 42.
- [14] 张延涛, 傅伟龙, 刘平祥. 谷胱甘肽(GSH)对断奶仔猪血清 GSH-PX 活性及 IgG 含量的影响[C]//中国畜牧兽医学动物生理生化分会. 全国动物生理生化第九次学术交流会论文摘要汇编. 北京: 中国畜牧兽医学, 2006: 1.
- [15] 俞伟辉, 张春勇, 郭荣富. 谷胱甘肽螯合锌对肉鸡生化指标的影响[J]. 饲料研究, 2011(7): 35 - 37.
- [16] 姜宁, 杨坤, 张爱忠, 等. 谷胱甘肽对育肥羊机体抗氧化能力的影响[J]. 饲料工业, 2015, 36(23): 45 - 48.
- [17] 宋增廷. 谷胱甘肽对肉羊瘤胃发酵、生长及肉质调控作用的研究[D]. 大庆: 黑龙江八一农垦大学, 2008.
- [18] 赵红霞, 谭永刚, 周娟, 等. 饲料中添加谷胱甘肽对草鱼生长、生理指标和抗病力的影响[J]. 中国水产科学, 2007, 14(4): 678 - 683.
- [19] 周婷婷, 曹俊明, 黄燕华, 等. 饲料中添加谷胱甘肽对吉富罗非鱼生长、组织生化指标和非特异性免疫相关酶的影响[J]. 水产学报, 2013, 37(5): 742 - 750.
- [20] MING J H, YE J Y, ZHANG Y X, et al. Effects of dietary reduced glutathione on growth performance, non-specific immunity, antioxidant capacity and expression levels of IGF-I and HSP70 mRNA of grass carp (*Ctenopharyngodon idella*)[J]. Aquaculture, 2015, 438: 39 - 46.
- [21] 刘晓华, 曹俊明, 朱选, 等. 谷胱甘肽对凡纳滨对虾生长、存活和饵料系数的影响[J]. 饲料工业, 2007, 28(8): 21 - 23.
- [22] 王芳倩. 饲料中还原型谷胱甘肽、 α -硫辛酸及二者分别与硒的交互作用对牙鲆(*Paralichthys olivaceus*)生长和抗氧化的影响[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2010.
- [23] 梁春梅. 还原型谷胱甘肽对奥尼罗非鱼(*Oreochromis niloticus* × *O. aureus*)幼鱼生长、免疫功能的影响及其机理研究[D]. 广州: 华南农业大学, 2006.
- [24] 郑梦奇, 应志豪, 蔡志军. 育肥猪日粮中添加谷胱甘肽的使用效果试验[J]. 畜牧与兽医, 2009, 41(8): 46 - 47.
- [25] 刘平祥, 傅伟龙, 刘丽, 等. 谷胱甘肽对断奶仔猪的生长及血清 IGF-1 水平、组织 IGF-1 mRNA 表达的影响[C]//中国畜牧兽医学动物营养学分会. 中国畜牧兽医学动物营养学分会: 第九届学术研讨会论文集. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2004: 1.
- [26] 刘平祥, 傅伟龙, 余斌, 等. GSH 对离体猪腺垂体细胞分泌 GH 的影响[C]//中国畜牧兽医学动物营养学分会. 中国畜牧兽医学动物营养学分会: 第九届学术研讨会论文集. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2004: 1.
- [27] 韦建福, 刘丽, 傅伟龙, 等. 肌肽、GSH 对黄羽肉鸡生产性能及血液 FT3、FT4、IGF-1 含量的影响[C]//中国畜牧兽医学动物生理生化分会, 中国畜牧兽医学动物营养学分会, 中国畜牧兽医学养牛学分会. 动物生理生化分会第八次学术会议暨全国反刍动物营养生

- 理生化第三次学术研讨会论文摘要汇编. 北京: 中国畜牧兽医学, 2004; 2.
- [28] 刘丽, 韦建福, 傅伟龙, 等. GSH 对离体培养鸡小肠上皮细胞增殖和性能的影响[J]. 中国畜牧兽医学动物生理生化分会, 中国畜牧兽医学动物营养分会, 中国畜牧兽医学营养分会. 动物生理生化分会第八次学术会议暨全国反刍动物营养生理生化第三次学术研讨会论文摘要汇编. 北京: 中国畜牧兽医学, 2004; 1.
 - [29] 刘丽, 韦建福, 傅伟龙, 等. 还原型谷胱甘肽对肉鸡生长及血清 IGF-1 水平、组织 IGF-1 mRNA 表达的影响[J]. 中国兽医学报, 2008, 28(8): 982-986.
 - [30] 宋增廷, 姜宁, 等. 爱忠, 等. 谷胱甘肽对肉羊生长性能、屠宰性能及肉品质的影响[J]. 畜牧与兽医, 2008, 40(11): 14-17.
 - [31] 姜宁, 张爱忠, 宋增廷, 等. 谷胱甘肽对育肥羊生长性能及生长激素/胰岛素样生长因子-1 轴调控作用的研究[J]. 动物营养学报, 2009, 21(3): 312-318.
 - [32] 董桂芳, 朱晓鸣, 杨云霞, 等. 黄颡鱼饲料中添加谷胱甘肽降低藻毒素毒性作用的研究[J]. 水生生物学报, 2010, 34(4): 722-730.
 - [33] 王琳, 梁旭方, 陈晓艳, 等. 饲料添加剂硒和谷胱甘肽对微囊藻毒素胁迫下罗非鱼肝脏去毒相关基因诱导表达的影响[J]. 暨南大学学报(自然科学与医学版), 2010, 31(1): 95-99.
 - [34] 张甬元, 徐立红, 周炳升, 等. 鱼中谷胱甘肽对微囊藻毒素的解毒作用的初步研究[J]. 水生生物学报, 1996, 20(3): 284-286.
 - [35] 苏荣胜, 闫文龙, 潘家强, 等. 谷胱甘肽对铜孵育的肉鸡肝细胞粒体的保护作用[J]. 中国兽医学报, 2012, 32(4): 602-605.
 - [36] 刘政珊, 胡建民, 孙宝贵, 等. 鸡谷胱甘肽水平与抗病力的相关性研究[J]. 辽宁畜牧兽医, 1994(2): 11-13.
 - [37] GADEA J, SELLES E, MARCO M A, et al. Decrease in glutathione content in boar sperm after cryopreservation; Effect of the addition of reduced glutathione to the freezing and thawing extenders[J]. Theriogenology, 2004, 62(3/4): 690-701.
 - [38] 朱林炜. GSH 和 SOD 对猪精液常温保存效果的研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2015.
 - [39] 李博玲, 马恒东, 王贞. 褪黑素、谷胱甘肽对猪精液冷冻保存效果的影响[J]. 四川畜牧兽医, 2011, 38(7): 26-28.
 - [40] 唐淑红, 林嘉鹏, 吴阳升, 等. 谷胱甘肽(GSH)对绵羊细管冻精质量的影响[J]. 江西农业学报, 2015, 27(5): 79-83.
 - [41] SINHA M P, SINHA A K, SINGH B K, et al. The effect of glutathione on the motility, enzyme leakage and fertility of frozen goat semen[J]. Animal reproduction science, 1996, 41(3/4): 237-243.
 - [42] 张文举, 杨军祥, 黄金成, 等. 谷胱甘肽提高牛冻精活力及受胎率的研究[J]. 甘肃畜牧兽医, 1997(2): 13-14.
 - [43] 魏红芳, 张长兴, 咎林森, 等. 谷胱甘肽(GSH)对牛卵母细胞体外受精胚胎发育的影响[J]. 安徽农业科学, 2009, 37(33): 16398, 16404.
 - [44] DE MATOS D G, FURNUS C C. The importance of having high glutathione (GSH) level after bovine in vitro maturation on embryo development: Effect of β -mercaptoethanol, cysteine and cystine[J]. Theriogenology, 2000, 53(3): 761-771.
 - [45] SURENDRA P, NAWALAGATTI C M, CHETTI M B, et al. Effect of plant growth regulators and micronutrients on morpho-physiological and biochemical traits and yield in okra[J]. Karnataka journal of agricultural sciences, 2010, 19(3): 191-196.
 - [46] 韩刚, 党青, 赵忠. 干旱胁迫下沙生灌木花棒的抗氧化保护响应研究[J]. 西北植物学报, 2008, 28(5): 1007-1013.
 - [47] 马玉华, 马锋旺, 马小卫, 等. 干旱胁迫对苹果叶片抗坏血酸含量及其代谢相关酶活性的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2008, 36(3): 150-154, 160.
 - [48] 高吉霞, 龚春梅, 刘西平. 水分胁迫对刺槐叶和根谷胱甘肽抗氧化系统的影响[J]. 西北植物学报, 2010, 30(7): 1409-1414.
 - [49] 韩刚, 党青, 赵忠. 柠条抗氧化保护系统对干旱胁迫的响应[J]. 草地学报, 2010, 18(4): 528-532.
 - [50] KUSVURAN S. Influence of drought stress on growth, ion accumulation and antioxidative enzymes in okra genotypes[J]. Int J Agric Biol, 2012, 14(3): 401-406.
 - [51] 闫志强, 刘隗, 吴小业, 等. 温度对五种沉水植物生长和营养去除效果的影响[J]. 生态科学, 2014, 33(5): 839-844.
 - [52] KOCSY G, PÁL M, SOLTÉSZ A, et al. Low temperature and oxidative stress in cereals[J]. Acta agronomica hungarica, 2011, 59(2): 169-189.
 - [53] DING S H, LEI M, LU Q T, et al. Enhanced sensitivity and characterization of photosystem II in transgenic tobacco plants with decreased chloroplast glutathione reductase under chilling stress[J]. Biochimica et biophysica acta (BBA)-Bioenergetics, 2012, 1817(11): 1979-1991.
 - [54] 鹿宁. 高温胁迫下龙须菜抗氧化系统的研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2012.
 - [55] 陈大清, 王健. 高温胁迫下谷胱甘肽对离体玉米叶片的保护效应[J]. 湖北农学院学报, 1997, 17(4): 254-256.
 - [56] 马敏, 龚惠红, 邓泓. 重金属对 8 种园林植物种子萌发及幼苗生长的影响[J]. 中国农业通报, 2012, 28(22): 206-211.
 - [57] GRILL E, LÖFFLER S, WINNACKER E L, et al. Phytochelatin, the heavy-metal-binding peptides of plants, are synthesized from glutathione by a specific γ -glutamylcysteine dipeptidyl transpeptidase (phytochelatin synthase)[J]. Proceedings of the national academy of sciences, 1989, 86(18): 6838-6842.
 - [58] 陈玉胜. 外源谷胱甘肽对水稻种子萌发过程中铜毒害的缓解效应[J]. 南京晓庄学院学报, 2007(6): 66-69.
 - [59] 陈玉胜. 外源谷胱甘肽对大豆种子萌发过程中铜毒害的缓解效应[J]. 大豆科学, 2012, 31(2): 247-251.
 - [60] XIANG C B, WERNER B L, CHRISTENSEN E M, et al. The biological functions of glutathione revisited in *Arabidopsis* transgenic plants with altered glutathione levels[J]. Plant physiology, 2001, 126(2): 564-574.
 - [61] 罗映虹, 张一扬, 刘晓颖, 等. 外源抗坏血酸与谷胱甘肽对打顶后烟草氧化还原平衡及烟碱的影响[J]. 中国生态农业学报, 2016, 24(3): 356-364.

(上接第 18 页)

- [14] 韩锦峰, 朱大恒, 刘卫群, 等. 陈化发酵期间烤烟叶面微生物活性及其应用研究[J]. 中国烟草科学, 1997, 18(4): 13-14.
- [15] 雷丽萍, BUSH L, COYNE M S, 等. 烟叶生长和晾制期间细菌种群动态变化——烟草微生物细菌调控技术研究之一[J]. 中国烟草科学, 2001, 22(3): 4-6.
- [16] 厉昌坤. 自然陈化过程中烤烟叶面微生物变化及应用研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2008.
- [17] 王芳, 赖泳红, 米静, 等. 不同陈化烟叶叶面高温微生物多样性[J]. 应用与环境生物学报, 2012, 18(3): 471-476.
- [18] 罗家基, 朱子高, 罗毅, 等. 微生物在烟叶发酵过程中的作用[J]. 烟草科技, 1998, 31(1): 61.
- [19] KOSUGE T, KAMIYA H. Discovery of a pyrazine in a natural product: Tetramethylpyrazine from cultures of a strain of *Bacillus subtilis*[J]. Nature, 1962, 193: 776.
- [20] DEMAINE A L, JACKSON M, TRENNER N R. Thiamine-dependent accumulation of tetramethylpyrazine accompanying mutation in the isoleucine-valine pathway[J]. Bacteriol, 1967, 94: 323-326.
- [21] SHARPEL F H J. Comprehensive biotechnology[M]. Toronto: Pergamon Press, 1985: 965-981.
- [22] 孙爱东, 葛毅强, 张欣, 等. 水果制品增香技术研究进展[J]. 食品与发酵工业, 1998, 25(1): 44-49.
- [23] 朱大恒, 韩锦峰, 周御风, 等. 利用产香微生物发酵生产烟用香料技术及其应用[J]. 烟草科技, 1997, 30(1): 30-31.
- [24] 周元清, 周丽清, 赵雪冰, 等. 微生物对烟叶品质改善作用的研究[J]. 玉溪师范学院学报, 2006, 22(9): 88-90.

本刊提示 参考文献只列主要的、公开发表的文献, 序号按文中出现先后编排。著录格式(含标点)如下: (1) 期刊——作者(不超过 3 人者全部写出, 超过者只写前 3 位, 后加“等”)。文章题名[J]。期刊名, 年份, 卷(期): 起止页码。(2) 图书——编著者. 书名[M]。版次(第一版不写)。出版地: 出版者, 出版年: 起止页码。(3) 论文集——析出文献作者. 题名[C]//. 主编. 论文集名. 出版地: 出版者, 出版年: 起止页码。