

## 研究报告

## Research Report

# 不同浓度 NaCl 胁迫处理下豇豆幼苗抗氧化酶活性的变化

杜世章<sup>1</sup>, 代其林<sup>2</sup>, 奉斌<sup>2</sup>, 谢琳<sup>2</sup>, 杨娟<sup>2</sup>, 王劲<sup>3</sup>

1 绵阳师范学院, 绵阳, 621000;

2 西南科技大学生命科学与工程学院, 绵阳, 621010;

3 中国农业科学院生物技术研究所, 北京, 100081

✉ 通讯作者: [wjdsz@vip.sina.com](mailto:wjdsz@vip.sina.com); 作者

豆科基因组学与遗传学, 2012年, 第3卷, 第2篇 doi: 10.5376/lgg.cn.2012.03.0002

收稿日期: 2012年07月01日

接受日期: 2012年07月01日

发表日期: 2012年07月01日

本文首次发表在《基因组学与应用生物学》(2011年, 第30卷, 第3期, 第351-356页)上。现依据版权所有人授权的许可协议, 采用 Creative Commons Attribution License 协议对其进行授权, 再次发表与传播。只要对原作有恰当的引用, 版权所有人允许并同意第三方无条件的使用与传播。

引用格式(中文):

杜世章等, 2012, 不同浓度 NaCl 胁迫处理下豇豆幼苗抗氧化酶活性的变化, 豆科基因组学与遗传学(online), 3(2):8-13 (doi: 10.5376/lgg.cn.2012.03.0002)

引用格式(英文):

Du et al., 2014, Changes of Antioxidant Enzymes Activities in Cowpea (*Vigna unguiculata* Linn.) Seedlings under Different Concentrative NaCl Stress, DoukeJiyinzuxue Yu Yichuanxue (online) (Legume Genomics and Genetics), 3(2): 8-13 (doi: 10.5376/lgg.cn.2012.03.0002)

**摘要** 本研究主要探讨不同浓度 NaCl 胁迫处理下豇豆(*Vigna unguiculata* Linn.)幼苗叶片抗氧化酶活性的变化情况。研究表明, 在 0~250 mmol/L NaCl 胁迫下, 随着盐浓度的增加, 豇豆幼苗叶片可溶性蛋白质、脯氨酸和丙二醛含量逐渐增加, 在 150 mmol/L 浓度时, 3 者的含量都达到最大值; 而超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)的活性开始逐渐上升, 它们的活性分别在 100 mmol/L、150 mmol/L 和 150 mmol/L 时达到最大值, 然后逐渐下降。同时, 对 NaCl 胁迫下 3 种抗氧化酶基因的表达进行适时定量 PCR 分析, 分析结果显示 3 种抗氧化酶基因的转录表达与酶活性的变化一致。说明在不同浓度的 NaCl 胁迫下, NaCl 诱导了 sod、pod 和 cat 3 种抗氧化酶基因的表达, 3 种抗氧化酶活性相应地提高, 从而提高了豇豆应对 NaCl 胁迫的能力。本文结果将为今后豇豆在盐碱栽培生产提供一定的参考。

**关键词** NaCl 胁迫; 豇豆; 抗氧化酶; 脯氨酸; 丙二醛; 实时定量 PCR

## Changes of Antioxidant Enzymes Activities in Cowpea (*Vigna unguiculata* Linn.) Seedlings under Different Concentrative NaCl Stress

Du Shizhang<sup>1</sup>, Dai Qilin<sup>2</sup>, Feng Bin<sup>2</sup>, Xie Lin<sup>2</sup>, Yang Juan<sup>2</sup>, Wang Jing<sup>3</sup>

1 Mianyang Normal College, Mianyang, 621000;

2 School of Life Science and Engineering, Southwest University of Science and Technology, Mianyang, 621010;

3 Biotechnology Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing, 100081

✉ Corresponding author, [wjdsz@vip.sina.com](mailto:wjdsz@vip.sina.com); Authors

**Abstract** This study focused on the changes of the antioxidant enzymes activities in cowpea seedlings (*Vigna unguiculata* L.) under different concentrative NaCl stress. The results showed that the content of soluble protein, proline and MDA in cowpea seedlings were gradually increased under 0~250 mmol/L NaCl stress, and their contents were maximum at 150 mmol/L NaCl. However, the activities of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD) and catalase (CAT) were gradually increased and their activities were maximum at 100 mmol/L, 150 mmol/L and 150 mmol/L, separately, and the activities falling thereafter. Meanwhile, quantitative real-time PCR analysis of expression of 3 antioxidant genes under NaCl stress also revealed that the over express of 3 antioxidant enzymes were induced by NaCl, and were consistent with the variance of their enzymic activities. Then the increasing of 3 enzymic activities enhanced the tolerance of cowpea against NaCl stress. The results of this paper would provide a certain

theoretical significance for cultivating and producing of cowpea in the future.

**Keywords** NaCl stress; *Vigna unguiculata* L.; Antioxidant enzymes; Proline, MDA; Quantitative real-time PCR

NaCl 等盐胁迫是限制作物产量的一个重要因子, 因为 NaCl 等盐胁迫几乎影响了植物所有的代谢功能(Bohnert and Jensen, 1996), 如光合作用受抑制, 质膜流动性受到影响及细胞内活性氧和代谢毒物(如丙二醛)积累增多等(Hasegawa et al., 2000)。在 NaCl 等盐胁迫下, 甘蓝型油菜体内的含水量逐渐下降, 质膜流动性增大, 电解质渗出率增加(代其林等, 2009)。在盐等逆境胁迫下, 植物体内还会产生活性氧(reactive oxygen species, ROS) (Mittler, 2006; Kavitha et al., 2008)。微量的活性氧可以作为一种信号分子传递到植物的其它部位(Apel and Hirt, 2004; Mittler, 2002), 产生一系列的代谢变化; 而大量活性氧使植物体内处于氧化胁迫(Gossett et al., 1996; Gómez et al., 1999; Saviouré et al., 1999), 甚至会严重地破坏植物细胞内的平衡和正常代谢, 使其体内的生物大分子物质受到氧化损伤, 如脂类、核酸和蛋白质损伤等(Baxter et al., 2007)。

为了应对和适应非生物氧化胁迫环境, 植物调动一系列的分子反应体系, 维持其自身的正常生理状态(Baxter et al., 2007)。植物通过其抗氧化酶体系清除活性氧自由基, 达到避免受氧化损伤的目的(Asada, 1999)。而参与活性氧代谢的酶类主要有超氧化歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)和过氧化物酶(POD)等。甘蓝型油菜在 200 mmol/L NaCl 胁迫下, POD、SOD 和 CAT 的酶基因的表达及其酶活性均显著提高(代其林等, 2009)。同时, 植物细胞还积累一些小分子可溶性渗透调节物质(Hare and Cress, 1997; Jain and Selvaraj, 1997; Nelson et al., 1998; Bohnert and Shen, 1999; Hasegawa et al., 2000)来维持细胞的膨胀状态(Hernández et al., 2001)及丙二醛(MDA)和脯氨酸(Pro)含量的增加(Zhu, 2002)。

豇豆(*Vigna unguiculata* Linn.)属于豆科豇豆属, 是我国重要的蔬菜作物, 在整个生长发育期对盐胁迫都很敏感。本实验中我们选取豇豆作为研究对象, 考察不同浓度 NaCl 胁迫处理下豇豆幼苗叶片抗氧化酶活性的变化, 同时也测定了丙二醛(MDA)和脯氨酸(Pro)含量的变化, 初步探索了豇豆幼苗叶片 3 种抗氧化酶基因在不同盐浓度下基因表达水平的变化, 以期今后豇豆在盐碱地栽培生

产提供一定的参考。

## 1 结果与分析

### 1.1 NaCl胁迫下豇豆幼苗叶片中总可溶性蛋白含量的变化

可溶性蛋白参与植物细胞渗透势的调节, 较高质量分数的可溶性蛋白质, 有利于植物细胞维持较低的渗透势, 抵御盐胁迫带来的伤害(Kavitha et al., 2008)。在不同浓度 NaCl 胁迫 12 h 后, 随着盐胁迫浓度的增加, 可溶性蛋白含量逐渐增加(图 1), 在 150 mmol/L NaCl 时最高, 为 821.32 mg/g DW, 随后又逐渐下降。

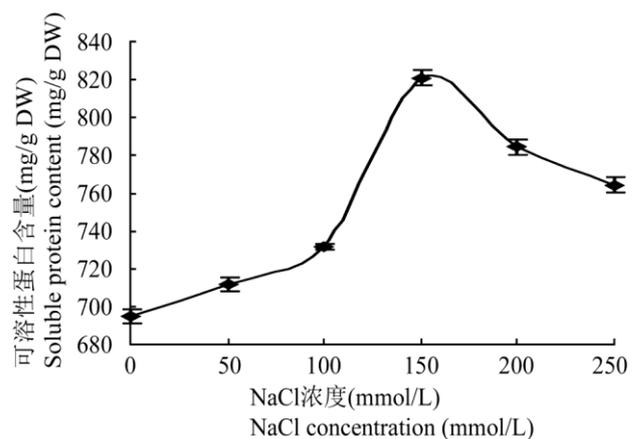


图 1 NaCl 胁迫下豇豆幼苗叶片可溶性蛋白含量的变化

注: DW: 干重

Figure 1 Changes of the content of soluble protein from leaves of cowpea seedlings under NaCl stress

Note: DW: Dry weight

### 1.2 NaCl 胁迫下豇豆幼苗叶片中丙二醛(MDA)含量的变化

豇豆幼苗在经 0~250 mmol/L NaCl 胁迫 12 h 后, 豇豆叶片的丙二醛含量均升高(图 2)。随着 NaCl 浓度的增加, 豇豆幼苗叶片丙二醛含量也逐渐增加, 在 150 mmol/L NaCl 时, 豇豆幼苗叶片丙二醛含量最高, 然后逐渐下降, 但都比没有用 NaCl 处理的幼苗叶片丙二醛含量高。表明在 NaCl 胁迫下, 豇豆幼苗叶片通过提高丙二醛含量来抵御外界胁迫的影响。

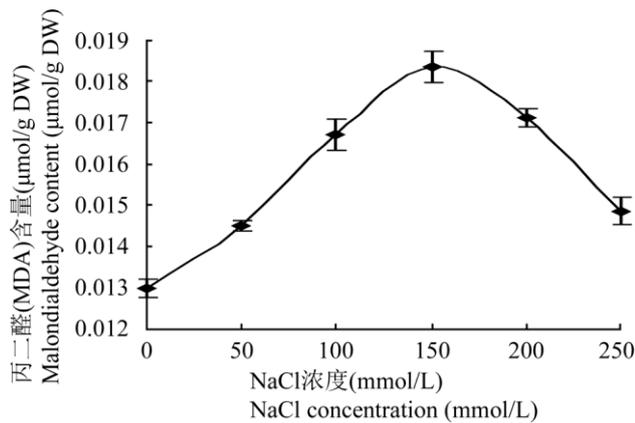


图 2 NaCl 胁迫下豇豆幼苗叶片丙二醛含量的变化

注: DW: 干重

Figure 2 Changes of the content of MDA from leaves of cowpea seedlings under NaCl stress

Note: DW: Dry weight

### 1.3 NaCl 胁迫下豇豆叶片中脯氨酸(Pro)含量的变化

植物中游离脯氨酸具有较强的渗透调节能力及保护细胞膜结构稳定的作用(汤章诚, 1984, 植物生理学通讯, 1(1): 15-21)。在不同浓度的 NaCl 胁迫下, 豇豆幼苗叶片的脯氨酸含量逐渐上升, 在 150 mmol/L NaCl 时达到最大值, 然后逐渐下降(图 3)。说明豇豆受到 NaCl 胁迫时, 能够通过增加脯氨酸含量来提高细胞渗透势, 从而提高豇豆抗性。

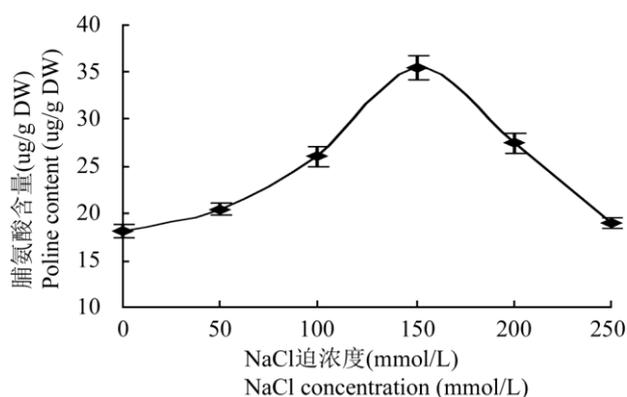


图 3 NaCl 胁迫下豇豆幼苗叶片脯氨酸含量的变化

注: DW: 干重

Figure 3 Changes of the content of proline from leaves of cowpea seedlings under NaCl stress

Note: DW: Dry weight

### 1.4 NaCl 胁迫下豇豆叶片抗氧化酶活性的变化

在非生物胁迫下, SOD、POD 和 CAT 等酶系是植物体内抗氧化防御体系中最重要保护酶类。在不同浓度 NaCl 胁迫下, 豇豆叶片中 POD、SOD 和 CAT 等酶系活性都不断增加(图 4; 图 5; 图 6), 其中 SOD 酶活性在 100 mmol/L 浓度时达最大, 而 POD 和 CAT 等酶系活性在 150 mmol/L 时达最大, 然后又逐渐下降。说明在不同浓度的盐胁迫过程中, 植物体内不同的抗氧化酶不是同步起作用的。

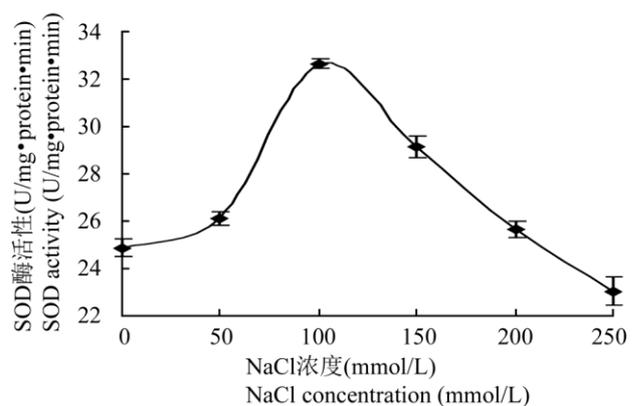


图 4 NaCl 胁迫下豇豆幼苗叶片 POD 酶活性的变化

注: U: 酶活力单位

Figure 4 Changes of the activity of POD from leaves of cowpea seedlings under NaCl stress

Note: U: Unit of the enzyme activity

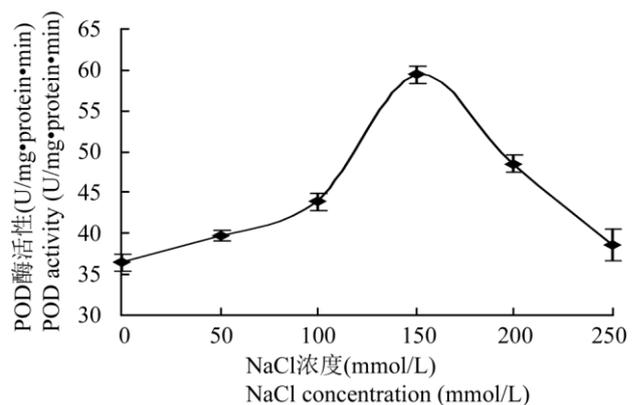


图 5 NaCl 胁迫下豇豆幼苗叶片 SOD 酶活性的变化

注: U: 酶活力单位

Figure 5 Changes of the activity of SOD from leaves of cowpea seedlings under NaCl stress

Note: U: Unit of the enzyme activity

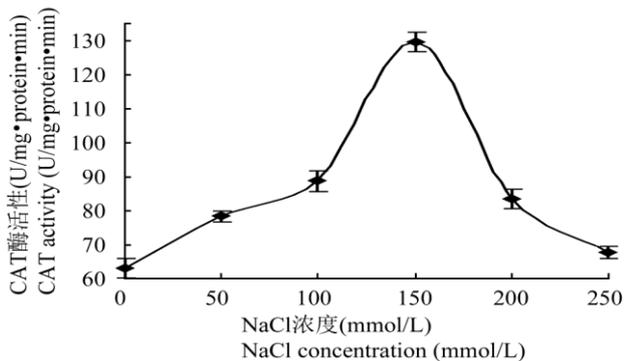


图 6 NaCl 胁迫下豇豆幼苗叶片 CAT 酶活性的变化  
注: U: 酶活力单位

Figure 6 Changes of the activity of CAT from leaves of cowpea seedlings under NaCl stress

Note: U: Unit of the enzyme activity

### 1.5 NaCl胁迫下豇豆叶片中抗氧化酶基因相对表达的变化

在不同浓度 (0 mmol/L, 50 mmol/L, 100 mmol/L, 150 mmol/L, 200 mmol/L 和 250 mmol/L) 的 NaCl 胁迫 12 h 后, 豇豆幼苗叶片 *pod*、*sod* 和 *cat* 酶基因的表达水平存在差异。其中没有用盐处理的 3 种抗氧化酶基因有少量表达; 在 50~250 mmol/L NaCl 胁迫下, 豇豆幼苗叶片的 *sod*、*pod* 和 *cat* 等抗氧化酶基因的相对表达水平都不同程度提高, 其中 *pod* 和 *sod* 基因在 150 mmol/L NaCl 浓度下达最大表达水平, 而 *cat* 基因在 100 mmol/L NaCl 浓度下达到最大表达水平, 然后三者的表达量都开始下降 (图 7)。

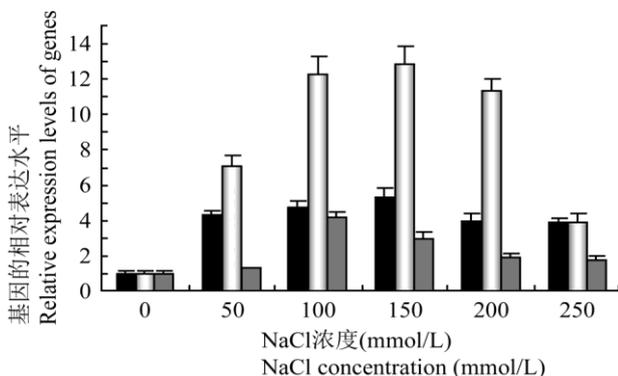


图 7 NaCl 胁迫下豇豆幼苗叶片 *sod*、*pod* 和 *cat* 基因表达的变化

Figure 7 Changes of the relative expression of *sod*, *pod* and *cat* genes from leaves of cowpea seedlings under NaCl stress

## 2 讨论

植物在 NaCl 等盐胁迫时, 其生理特性发生巨大的变化。植物光合作用的过多光合电子传递到分子 O<sub>2</sub> 的比例相对增加, 可使体内活性氧含量大量增加 (汤章诚, 1984, 植物生理学通讯, 1(1): 15-21), 过量的活性氧对植物产生严重的氧化伤害, SOD、POD 和 CAT 是清除活性氧过程中最重要的 3 种酶类。其中超氧化自由基被 SOD 催化发生歧化反应生成 O<sub>2</sub> 和 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, 而产生的 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 再由 POD 和 CAT 分解 (余叔文和汤章城, 2003), 从而减轻 NaCl 等胁迫。脯氨酸与可溶性蛋白是植物体内普遍存在的物质, 在逆境条件下, 二者通过参与体内的某种代谢活动对植物进行保护性的调节, 以增强抗逆性 (汤章诚, 1984, 植物生理学通讯, 1(1): 15-21)。脯氨酸与盐胁迫也密切相关, 脯氨酸积累是植物体抵抗渗透胁迫的有效方式之一。脯氨酸的增高能够降低叶片细胞的渗透势, 防止细胞脱水; 而且脯氨酸具有很高的水溶性, 可以保护细胞膜系统, 维持细胞内酶的结构, 减少细胞内蛋白质的降解。大量研究表明, 许多植物在盐胁迫下脯氨酸迅速积累, 耐盐植物中的脯氨酸含量高于不耐盐植物 (汤章诚, 1984, 植物生理学通讯, 1(1): 15-21; 余叔文和汤章城, 2003)。MDA 是膜脂过氧化作用的最终产物, 其含量的高低是膜脂过氧化程度的重要标志 (汤章诚, 1984, 植物生理学通讯, 1(1): 15-21)。

本研究结果显示盐胁迫下豇豆幼苗叶片中 3 种抗氧化酶的活性与植物抗氧化胁迫能力相关联, 它们的活性高低可作为衡量植物抗逆性强弱的重要指标。由图 4、图 5 和图 6 可知, 豇豆幼苗在受到不同浓度的盐胁迫时, 其 SOD、POD 和 CAT 酶活性都增加了, 随着盐浓度增加, 其酶活性都逐渐增加, SOD 在 100 mmol/L 时活性最高, POD 和 CAT 在 150 mmol/L 活性最高, 他们分别达到 32.64 U·mg<sup>-1</sup> protein·min<sup>-1</sup>、59.43 U·mg<sup>-1</sup> protein·min<sup>-1</sup>、129.56 U·mg<sup>-1</sup> protein·min<sup>-1</sup>, 比没有用盐处理的酶活分别增加了 0.31 倍、0.63 倍和 1.04 倍。尽管盐胁迫使 SOD、POD 和 CAT 酶活性都有所提高, 但盐胁迫使细胞质膜处于氧化状态而受到损害, 所以随着盐浓度的增加, 脯氨酸和 MDA 含量增加, 质膜受损伤程度也逐渐加重。盐胁迫下豇豆幼苗叶片抗氧化酶基因的表达都发生了变化 (图 7), 在没有 NaCl 处理时豇豆叶片 *pod*、*sod* 和 *cat* 基因都

有微量表达, 在不同浓度的盐胁迫下, 3种抗氧化酶基因表达都增加。其中 cat 在 100 mmol/L, pod 和 sod 在 150 mmol/L NaCl 诱导后, 它们的基因表达量都达到最高, 然后均下降, 与相应酶的活性变化基本一致, 这与甘蓝型油菜在盐胁迫下基因表达与酶活性的变化情况一致(代其林等, 2009)。这说明这3个抗氧化酶基因都是诱导型表达的基因, 只要存在盐胁迫, 它们均过量表达。

由本研究可知, 一定程度的盐胁迫可诱导豇豆叶片中抗氧化酶活性的升高, 这些酶有可能协同作用共同抵抗盐胁迫造成的氧化伤害, 但这种诱导作用并非无限的, 重度胁迫可能对植物造成不可逆的伤害。我们推测严重盐胁迫对豇豆造成了一种不可逆伤害, 但具体机制还有待于进一步研究证实。

### 3 材料与方法

#### 3.1 供试材料

本实验所用豇豆品种为“翠宝 198 豇豆”, 购自江西丰城市洪鑫种业有限公司。该品种抗病特性强、特耐高温, 具有分枝多, 肉质脆嫩、爽甜及纤维少、不易老化等特点。

#### 3.2 种子预处理

将豇豆种子用 1% 的 NaClO 溶液浸泡 10 min, 流水冲洗 3~5 次后吸胀 12 h, 于 25°C 的光照培养箱中萌发 24 h, 再用蒸馏水清洗萌发的种子 2~3 次。将萌发一致的种子播种在已灭菌石英砂中, 浇上 MS 营养液, 置于人工培养室(25±1)°C 培养, 每天补充水 2 次。待所有幼苗的第一对真叶全部展开时, 选取长势一致的幼苗, 分成 5 组, 每组重复 3 次, 每组分别用含 0 mmol/L、50 mmol/L、100 mmol/L、150 mmol/L、200 mmol/L 和 250 mmol/L NaCl 的 MS 培养液对其进行盐胁迫处理, 处理时间 12 h。然后取其叶为实验材料, 每次实验均重复 3 次, 取其平均值。

#### 3.3 叶片酶粗液的提取

称取约 0.5 g 左右叶片组织于预冷的研钵中, 加少量石英砂, 2 mL (0.1 mol/L pH 6.8) 的 Tris-HCl 缓冲液, 在冰浴中研磨成匀浆, 用 2 mL 缓冲液冲洗研钵, 并将冲洗液也转至离心管中, 在 4°C 下, 4 000 r/min 离心 20 min。将离心管的上清液分装于

多个 1.5 mL 离心管中, 储存于 -80°C 冰箱中。

#### 3.4 丙二醛含量的测定

丙二醛含量的测定采用硫代巴比妥酸(TBA)比色法(李合生, 2000)。

#### 3.5 脯氨酸含量测定

脯氨酸含量用茚三酮法测定(李合生, 2000)。

#### 3.6 几种抗氧化酶的活性测定

用 NBT 光还原法测定超氧化物歧化酶(SOD)的活性(邵从本等, 1983, 植物生理学通讯, 5: 46-49)。按 Omran (1980)的方法测定过氧化物酶(POD)的活性。而过氧化氢酶(CAT)活性按 Beers 和 Sizer (1952)的方法进行。

#### 3.7 抗氧化酶基因的相对表达

用无 DNA 的 RNA 提取试剂盒(上海华瞬生物技术有限公司, W6711)提取豇豆幼苗叶片总 RNA, 然后把总 RNA 反转录合成第一链 cDNA(reverse-transcription Kit, Takara, Japan)。用 IQ5 Real-time PCR 仪(Bio-Rad), 根据 Two-step QuantiTect SYBR Green PCR Kit 实验指南对 pod、sod 和 cat 基因进行定量扩增, 用 iCycler 定量分析软件(iCycler real-time detection system software, version 2.0)分析基因的定量扩增数据。所有的实时定量 PCR 扩增都重复 3 次实验。

#### 作者贡献

本研究由王劲设计和指导, 实验部分主要由杜世章、代其林、奉斌、谢琳和杨娟完成。

#### 参考文献

- Apel K., and Hirt H., 2004, Reactive oxygen species: Metabolism, oxidative stress, and signal transduction, *Annu. Rev. Plant Biol.*, 55: 373-399
- Asada K., 1999, The water cycle in chloroplasts: Scavenging of active oxygen and dissipation of excess photons, *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 50: 601-639
- Baxter C.J., Redestig H., Schauer N., Reipsilber D., Patil K.R., Nielsen J., Selbig J., Liu J., Fernie A.R., and Sweetlove L.J., 2007, The metabolic response of heterotrophic

- Arabidopsis cells to oxidative stress, *Plant Physiology*, 143(1): 312-325
- Beers R.F. Jr., and Sizer I.W., 1952, Aspectrophotometric method for measuring the breakdown of hydrogen peroxide by catalase, *J. Biol. Chem.*, 195(1): 133-140
- Bohnert H.J., and Jensen R.G., 1996, Metabolic engineering for increased salt tolerance, *Australian Journal of Plant Physiology*, 23(5): 661-667
- Bohnert H.J., and Shen B., 1999, Transformation and compatible solutes, *Scientia Hort.*, 78(1-4): 237-260
- Dai Q.L., Feng B., Liu T.T., Tian X., Gong Y.Y., Sun Y.K., Wang J., and Du S.Z., 2009, Antioxidant responses to NaCl stress in Brassica rapeseed seedlings, *Jiyinzuxue Yu Ying-yong Shengwuxue (Genomics and Applied Biology)*, 28(4): 725-729 (代其林, 奉斌, 刘婷婷, 田霞, 龚元亚, 孙英坤, 王劲, 杜世章, 2009, 甘蓝型油菜幼苗对 NaCl 胁迫的抗氧化 应答, *基因组学与应用生物学*, 28(4): 725-729)
- Gómez J.M., Hernández J.A., Jiménez A., del R ó L.A., and Sevill F., 1999, Differential response of antioxidative enzymes of chloroplasts and mitochondria to long-term NaCl stress of pea plants, *Free Radic. Res.*, 31: S11-S18
- Gossett D.R., Banks S.W., Millhollon E.P., and Lucas M.C., 1996, Antioxidant response to NaCl stress in a control and an NaCl-tolerant cotton cell line grown in the presence of paraquat, butlione sulfoximine, and exogenous glutathione, *Plant Physiol.*, 112(2): 803-809
- Hare P.D., and Cress W.A., 1997, Metabolic implications of stress-induced praline accumulation in plants, *Plant Growth Regul.*, 21(2): 79-102
- Hasegawa P.M., Bressan R.A., Zhu J.K., and Bohnert H.J., 2000, Plant cellular and molecular responses to high salinity, *An- nu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 51: 463-499
- Hernández J.A., Ferrer M.A., Jiménez A., Barceló A.R., and Sevilla F., 2001, Antioxidant systems and O<sub>2</sub>-/H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> production in the apoplast of pea leaves. Its relation with salt-induced necrotic lesions in minor veins, *Plant Physiology*, 127 (3): 817-831
- Jain R.K., and Selvaraj G., 1997, Molecular genetic improvement of salt tolerance in plants, *Biotech. Annu. Rev.*, 3: 245-267
- Kavitha K., Venkataraman G., and Parida A., 2008, An oxidative and salinity stress induced peroxisomal ascorbate peroxidase from *Avicennia marina*: Molecular and functional characterization, *Plant Physiology and Biochemistry*, 46 (8-9): 794-804
- Li H.S., ed., 2000, *The physiological and biochemical principles and technology in plant*, Higher Education Press, Beijing, China, pp.258-261 (李合生, 主编, 2000, *植物生理生化实验原理和技术*, 高等教育出版社, 中国, 北京, pp.258-261)
- Mittler R., 2002, Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance, *Trends Plant Sci.*, 7: 405-410
- Mittler R., 2006, Abiotic stress, the field environment and stress combination, *Trends Plant Sci.*, 11(1): 15-19
- Nelson D.E., Shen B., and Bohnert H.J., 1998, Salinity tolerance-mechanisms, models, and the metabolic engineering of complex traits, In: Setlow J.K., ed., *Genetic engineering*, Vol.20, Plenum Press, New York, USA, pp.153-176
- Omran R.G., 1980, Peroxide levels and activities of catalase, peroxidase and indoleacetic acid oxidase during and after chilling cucumber seedlings, *Plant Physiol.*, 65(2): 407-408
- Savouré A., Thorin D., Davey M., Hua X.J., Mauro S., van Montagu M., Inzé D., and Verbruggen N., 1999, NaCl and CuZn-SO<sub>4</sub> treatments trigger distinct oxidative defense mechanism in *Nicotiana plumbaginifolia* L., *Plant Cell Environ.*, 22: 387-396
- Yu S.W., and Tang Z.C., eds., 2003, *Plant physiology and molecular biology*, the 2nd edition, Science Press, Beijing, China, pp.739-749 (余叔文, 汤章城, 编著, 2003, *植物生理与分子生物学*, 第二版, 科学出版社, 中国, 北京, pp.739-749)
- Zhu J.K., 2002, Salt and drought stress signal transduction plants, *Annu. Rev. Plant Biol.*, 53: 247-273