

二氧化硫胁迫导致拟南芥防护基因表达改变

仪慧兰*, 李利红, 仪 民

(山西大学生命科学与技术学院, 环境科学与工程研究中心, 太原 030006)

摘要: 研究 SO_2 熏气对拟南芥细胞中 mRNA 和蛋白质表达的影响, 分析植株对逆境胁迫的响应机制。结果表明, $30 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ SO_2 熏气 72 h 后拟南芥地上组织中差异表达 1 倍以上的基因有 494 个, 其中抗氧化酶、谷胱甘肽硫转移酶 (GST)、硫氧还蛋白等多种与逆境生理关系密切的基因表达上调; $2.5 \sim 30 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ SO_2 熏气可导致超氧化物歧化酶 (SOD)、过氧化物酶 (POD)、过氧化氢酶 (CAT)、谷胱甘肽过氧化物酶 (GPX) 和 GST 的活性诱导性增高, SOD、CAT 同工酶谱带特征改变。研究结果表明, SO_2 胁迫能够诱导拟南芥中防护基因在 mRNA 和蛋白质表达水平的改变, 这些基因的差异性表达可能对逆境生理过程有益。

关键词: 拟南芥; SO_2 ; 基因表达; 酶活性; 同工酶谱

文章编号: 1000-0933(2009)04-1682-06 中图分类号: Q142, Q945 文献标识码: A

Expression of *Arabidopsis* defense-related genes in response to sulfur dioxide fumigation

YI Hui-Lan*, LI Li-Hong, YI Min

School of Life Science and Technology, Research Center of Environmental Science and Engineering, Shanxi University, Taiyuan 030006, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(4): 1682 ~ 1687.

Abstract: Sulfur dioxide (SO_2) is one of the most common and harmful air pollutants. It results primarily from the combustion of sulfur containing fossil fuels, metallurgical processes involving sulfide ores, the production of sulfuric acid and volcanic activity. Exposure to high concentration of SO_2 can induce leaf necrosis, plant growth inhibition and DNA damage in leaves and roots. However, plants adapt to environmental stresses by developing a number of mechanisms for regulation of defense response. Expression of stress responsive gene increases under rapidly changing environmental conditions, which may play important roles in regulating responses to abiotic stresses. To further understanding the adaptive mechanisms of higher plants, effects of SO_2 exposure on generation of reactive oxygen species (ROS), mRNA level, isoenzymes characteristics and activities of defense enzymes were investigated in *Arabidopsis thaliana* (L.).

By using oligonucleotide arrays, a genomic-wide gene expression was investigated in shoots of *A. thaliana* Col-0. Our experiments found that 494 genes showed more than one fold difference in mRNA levels between SO_2 fumigation and the control, and many defense-related genes including antioxidant defense enzymes, glutathione s-transferase (GST) and thioredoxins genes showed enhanced expression after exposure to $30 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ SO_2 for 72 h.

Exposure to SO_2 (2.5 , 10 and $30 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$, respectively) increased $\text{O}_2^{\cdot -}$ production rate and H_2O_2 content. Both $\text{O}_2^{\cdot -}$ production and H_2O_2 content rised up with increasing SO_2 concentration and prolonged period, demonstrating an accumulation of ROS in *A. thaliana* leaves.

Analysis of differential protein expression carried out by detecting difference in anti-oxidative enzymes activities and the characteristics of superoxide dismutase (SOD) and catalase (CAT) isoenzymes banding patterns between SO_2 fumigation and the control. Results of the present study showed that exposure to SO_2 (2.5 , 10 and $30 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$, respectively) induced significant increases in activities of SOD, peroxidase (POD), glutathione peroxidase (GPX) and glutathione S-transferase

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30470318); 山西省留学回国基金资助项目 (200603)

收稿日期: 2007-12-10; **修订日期:** 2008-09-16

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yihuilan@yahoo.com.cn

(GST), but decreases in activities of SOD and CAT in *A. thaliana* leaves exposed to $30 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3} \text{SO}_2$ for 72 h. Meanwhile both FeSOD and CuZnSOD isoforms increased, along with CAT2 and CAT3 isoforms decreased. Changes in both activities of anti-oxidative enzymes and characteristics of SOD and CAT isoenzyme (bands) demonstrated the differential expression levels of defense proteins in *A. thaliana* leaves. These results showed that SO_2 caused changes in mRNA and protein expression levels of anti-oxidative defense enzymes. In addition, contents of reduced glutathione (GSH) increased significantly in *A. thaliana* leaves during SO_2 fumigation. Our results suggest that defense response genes may have a particular function in plant adaptation to environmental change. Antioxidant therapy may play a major role in preventing SO_2 damage in plant cells.

Key Words: *Arabidopsis thaliana*; sulfur dioxide; gene expression; enzyme activity; isoenzymes characteristics

SO_2 是一种常见的全球性大气污染物,环境中高浓度的 SO_2 能引起敏感植物种死亡,多数植物生长发育抑制,从而干扰生态平衡。 SO_2 通过气孔进入植物细胞,溶于细胞液形成 HSO_3^- 和 SO_3^{2-} , SO_3^{2-} 很快被氧化成 SO_4^{2-} ,同时产生活性氧(ROS),如超氧阴离子($\text{O}_2^{\cdot-}$)、过氧化氢(H_2O_2)、羟基自由基($\cdot\text{OH}$)等^[1,2]。高浓度 ROS 会损伤植物细胞,使蛋白质、核酸、膜脂等生物大分子结构损伤、功能异常,导致细胞生理活动紊乱,但一定浓度的 ROS 可以诱导某些抗氧化酶基因的表达,提高酶活性^[3,4],增强植株的防护能力。研究发现, H_2O_2 可作为细胞信号转导分子,诱导与逆境适应相关的基因表达^[5],Levine 等^[6]报道了植物受病原体侵袭时, H_2O_2 诱导防护基因 GST(谷胱甘肽硫转移酶)和 GPX(谷胱甘肽过氧化物酶)等的表达。 SO_2 胁迫可诱导植物抗氧化系统活性增高,使抗氧化酶 SOD(超氧化物歧化酶)、APX(抗坏血酸过氧化物酶)等活性提高^[1,2,7,8],但有关生物响应的分子机制尚不清楚。

本文以模式植物拟南芥为材料,研究 SO_2 暴露对拟南芥中活性氧的诱导以及部分防护基因 mRNA 和蛋白质表达水平的影响,探讨植物对逆境胁迫的适应机制。

1 材料和方法

1.1 植株培养

拟南芥(*Arabidopsis thaliana* L.) Columbia 生态型(Col-0)。播种于泥炭藓、蛭石和珍珠岩按体积比 1:1:1 均匀混合的培养介质中,4℃春化 2d 后置于培养间,培养温度(22 ± 1)℃,光/暗周期为 16h/8h,光照强度 $\geq 3000 \text{ lx}$,相对湿度约 70%。

1.2 SO_2 熏气处理

取 4 周龄的拟南芥植株,采用体积 0.512 m^3 的密闭箱静态熏气,温度和光照同上。根据 $\text{K}_2\text{S}_2\text{O}_5 + 2\text{HCl} \rightarrow 2\text{KCl} + \text{H}_2\text{O} + 2\text{SO}_2$ 的原理,定量产生 SO_2 气体,并采用甲醛吸收-副玫瑰苯胺分光光度法测定 SO_2 浓度,保持 SO_2 浓度稳定。设 4 个处理(0、2.5、10、 $30 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$),在熏气前 1d 将植株移入熏气箱中适应箱内环境,之后连续熏气,在熏气 6、24h 和 72h 后分别取植株地上部分用于酶活、同工酶谱和基因表达谱的分析。

1.3 基因表达谱分析

$30 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3} \text{SO}_2$ 熏气 72h 后,运用 Affymetrix 公司的拟南芥寡核苷酸芯片 ATH1 和技术流程,分析 SO_2 胁迫组和对照组的基因表达谱,以胁迫组与对照组信号比值的 $\log_2$ 值 ≤ -1 或 ≥ 1 作为显著差异。

1.4 生理指标检测

1.4.1 活性氧、GSH 含量和抗氧化酶活性测定

SO_2 熏气结束后随机选取每组数个植株,取地上部分检测下列指标。 $\text{O}_2^{\cdot-}$ 产生速率的测定参照王爱国等的方法^[3]; H_2O_2 含量测定参照林植芳等的方法^[9]。GSH 含量测定以 5, 5'-二硫代双(2-硝基苯甲酸)显色,于 412nm 处测 OD 值,同时以 GSH 作标准曲线,计算 GSH 含量^[10]。过氧化氢酶(CAT)活性测定用紫外吸收法,过氧化物酶(POD)活性测定用愈创木酚氧化法,SOD 活性测定用 NBT 光化还原法,以抑制光还原 50% 为

1 个酶活单位^[11];谷胱甘肽硫转移酶(GST)活性采用 Habig 等的 CDNB 比色法^[12];谷胱甘肽过氧化物酶(GPX)活性测定采用 DTNB 直接法^[10]。以 3 次重复实验的平均值作为各指标的检测值。

1.4.2 同工酶谱分析

采用薄层垂直板聚丙烯酰胺凝胶电泳法,常规方法制胶,CAT 分离胶 7.5%,SOD 分离胶 10%;浓缩胶均为 4%。SOD 染色采用氮蓝四唑(NBT)法^[11],CAT 染色参照 Zimmermann 的方法^[13]。

1.5 统计分析

计算 3 个重复实验组的平均值和标准误,用 SPSS 统计软件进行方差分析后,采用 Duncan 多重比较分析处理组与对照组间的差异显著性(* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$)。

2 结果与分析

2.1 SO₂对茎叶组织基因表达的影响

30 mg·m⁻³ SO₂熏气 72h 后,在拟南芥全基因组中找出胁迫组和对照组间 mRNA 表达改变 1 倍以上的基因 494 个,其中上调基因 220 个,下调基因 274 个。通过 TAIR 和 NCBI 检索相关基因信息,根据 GO 分类系统,这些基因主要涉及结合、代谢、物质转运、信号转导、转录调控功能相关基因,以及部分功能未知或不明确的基因。胁迫组中多个与逆境生理相关的基因表达改变,其中多个具有防护功能的基因表达上调,如硫氧还蛋白、谷胱甘肽硫转移酶(GST)、POD、GPX、细胞色素 P450、病程相关蛋白(PRs)、植保素(PDF)等基因,及木质素合成相关基因表达上调。基因表达谱分析结果说明,在 SO₂胁迫后植株能通过调控相关基因的表达增强来提高对逆境的适应性。

2.2 SO₂对叶片 O₂^{-·} 产率和 H₂O₂ 含量的影响

SO₂熏气导致叶组织中 O₂^{-·} 产生速率增大,胁迫组的 O₂^{-·} 产率呈浓度和时间依赖性增高(表 1),高浓度或长时间暴露后细胞具有较高的 O₂^{-·} 产率,与胞内积累较多的 SO₃²⁻,导致 SO₃²⁻ → SO₄²⁻ 的氧化过程增强有关。熏气引起 H₂O₂ 含量的增高,但增幅低于 O₂^{-·} 产率增幅,且 2.5 mg·m⁻³ 和 10 mg·m⁻³ 组的增幅较小。结果表明,SO₂熏气能引起拟南芥细胞内 O₂^{-·} 产率提高、H₂O₂ 含量增高,熏气期间细胞具有较高的活性氧生成率,会导致细胞的氧化胁迫。

表 1 SO₂熏气对拟南芥叶片 O₂^{-·} 产生速率和 H₂O₂ 含量的影响

Table 1 Effect of SO₂ fumigation on O₂^{-·} production rate and H₂O₂ content in *A. thaliana* leaves

时间 Time(h)	O ₂ ^{-·} 产生速率增幅			H ₂ O ₂ 含量增幅		
	Increment of O ₂ ^{-·} production rate(%)			Increment of H ₂ O ₂ content(%)		
	2.5 mg·m ⁻³	10 mg·m ⁻³	30 mg·m ⁻³	2.5 mg·m ⁻³	10 mg·m ⁻³	30 mg·m ⁻³
6	8.22 ± 0.42	7.43 ± 0.73	15.38 ± 0.42 *	-2.49 ± 0.09	9.15 ± 0.93	15.18 ± 0.14 *
24	12.96 ± 1.13	28.83 ± 0.64 *	42.03 ± 1.10 *	3.44 ± 0.07	10.47 ± 0.42 *	27.45 ± 0.02 **
72	29.65 ± 0.08 *	58.82 ± 0.70 *	70.20 ± 0.18 **	8.77 ± 0.51 *	8.35 ± 1.06	30.20 ± 0.11 **

2.3 SO₂对叶片抗氧化系统活性的影响

SO₂熏气导致拟南芥叶细胞抗氧化酶 POD 和 GPX 活性显著提高,抗氧化分子 GSH 含量增大,细胞解毒酶 GST 活性显著提高(图 1)。SO₂熏气 6h 后,叶片 GPX、GST 活性及 GSH 含量迅即提高,并与 SO₂ 浓度显著正相关($r_{\text{GSH}} = 0.943$, $r_{\text{GPX}} = 0.954$, $r_{\text{GST}} = 0.896$),说明 SO₂胁迫后 GSH 及相关的防护酶在植物逆境生理中发挥了重要作用,可作为指示 SO₂胁迫的生物学指标。

GPX、POD、GST 活性和 GSH 含量在胁迫 6h 后增幅较大,72h 后胁迫组的 POD、GST 活性和 GSH 含量与对照的差异缩小,但仍显著高于对照,而 GPX 活性在熏气期间维持较高水平。SOD 和 CAT 活性的诱导需要较高的 SO₂ 浓度或较长的作用时间:SOD 活性在 30 mg·m⁻³ SO₂ 组最先被诱导,之后 10 mg·m⁻³ 组诱导性增高,但 2.5 mg·m⁻³ 组的 SOD 活性无明显变化。2.5 mg·m⁻³ 和 10 mg·m⁻³ SO₂ 熏气 72 h 后 CAT 活性有所增高,但前期无明显改变;30 mg·m⁻³ SO₂ 熏气初期 CAT 活性略高于对照,72 h 后低于对照。

CAT、POD 和 GPX 都具有清除胞内 H_2O_2 的能力,本文中 CAT 对 SO_2 熏气相对不敏感,POD 和 GPX 对 SO_2 胁迫的反应敏感而迅速,并在熏气期间维持较高水平,在 SO_2 胁迫生理中发挥了重要作用。

SO_2 胁迫时间延长后,胁迫组除 GPX 外的其余酶的活性增幅减小或低于对照,表现对酶活性的氧化性抑制。

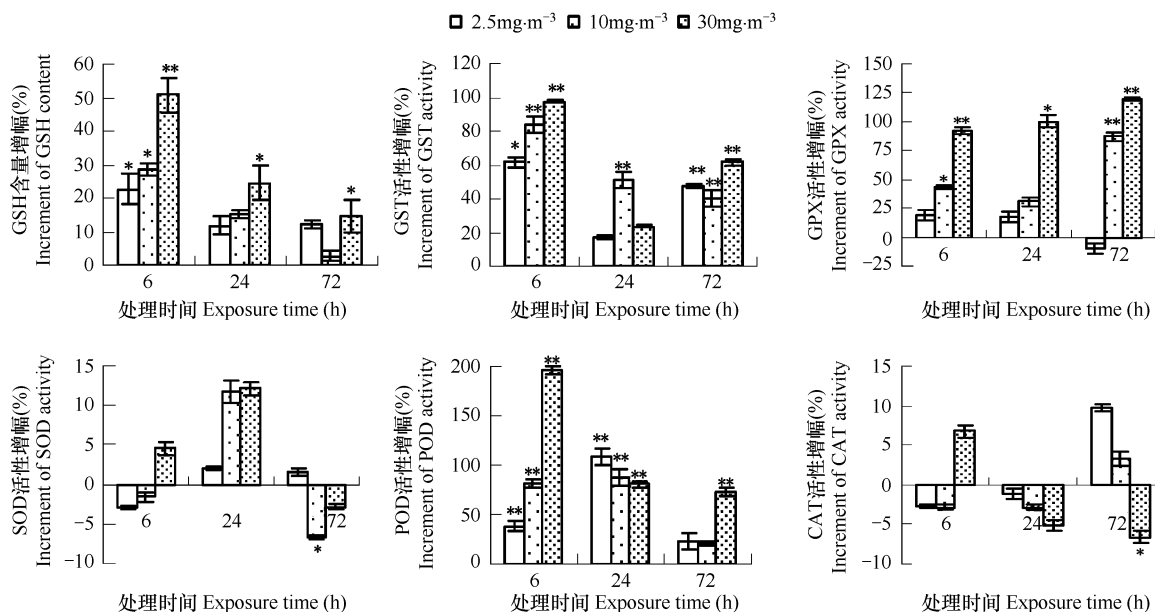


图1 SO_2 熏气对拟南芥叶组织抗氧化系统活性的影响

Fig. 1 Effect of SO_2 fumigation on antioxidative enzymes activities in *A. thaliana* leaves

2.4 SO_2 对叶片抗氧化酶同工酶谱的影响

SO_2 熏气 72h 后,拟南芥地上部分的 SOD 和 CAT 同工酶谱带特征改变(图 2),30 $mg \cdot m^{-3}$ 组与对照差异明显,与该组 $O_2^{\cdot -}$ 生成率最高、 H_2O_2 含量增幅最大相对应。根据 Kliebenstein 等^[14]报道的 SOD 同工酶特征,7 条谱带依次为 MnSOD(23kD)、FeSOD(22kD)、CuZnSOD。其中,胁迫组 MnSOD 与对照无明显差异,但 FeSOD 带强度增加,最前面 3 条 CuZnSOD 谱带在 2.5 $mg \cdot m^{-3}$ SO_2 组均增强,而 30 $mg \cdot m^{-3}$ 组中最前面 1 条带强度增加,相邻 2 条带强度减弱。

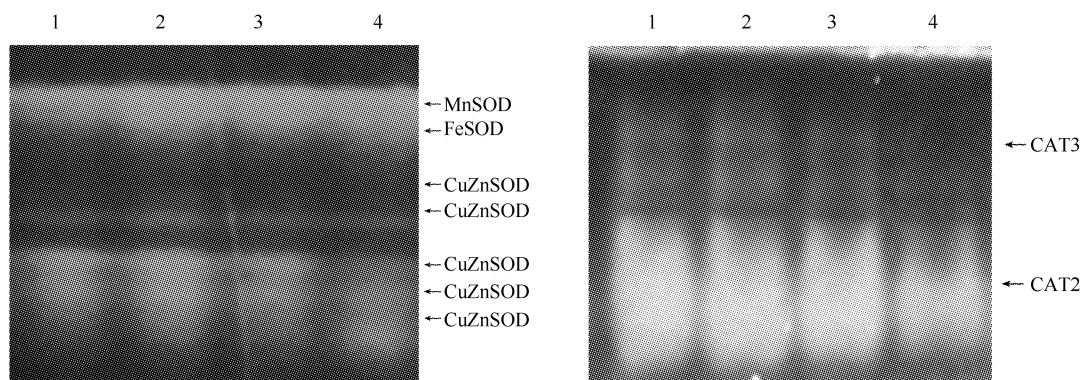


图2 SO_2 熏气 72h 后拟南芥叶片抗氧化酶同工酶电泳图

Fig. 2 Characteristics of the isoenzymes in *A. thaliana* leaves exposure to SO_2 for 72 h

1: control; 2: 2.5 $mg \cdot m^{-3}$ SO_2 ; 3: 10 $mg \cdot m^{-3}$ SO_2 ; 4: 30 $mg \cdot m^{-3}$ SO_2

拟南芥基因组中有 3 个 CAT 基因, CAT1 在拟南芥种子和花中比较多,发育晚期(8~10 周)叶片中才出

现^[13]。本实验中只有 CAT2 和 CAT3 谱带,SO₂胁迫后 CAT2 和 CAT3 谱带的亮度和宽度均减弱,30 mg·m⁻³组的谱带与对照明显不同。

3 讨论

SO₂胁迫时,有较多的 SO₂进入植物细胞内,促进胞内 SO₃²⁻→SO₄²⁻ 氧化过程,提高了超氧阴离子的产生速率,使胞内 O₂⁻ 和 H₂O₂等活性氧自由基含量增高。活性氧可以作为细胞信号分子,诱导生物体内部分基因的表达。由于 H₂O₂的稳定性和较长的半衰期,在植物和哺乳动物细胞中具有胁迫信号作用,能通过蛋白激酶 MAPK 途径或其它方式影响转录因子活性,调节相关防护基因的表达^[5,8],介导细胞对环境胁迫的应答。研究发现,拟南芥 *gst6* 的启动子中存在有与哺乳动物细胞 NF-κB 序列中 H₂O₂作用元件相似的序列^[6,15];外源 H₂O₂处理拟南芥叶肉原生质体,可激活 MAPK 的上游因子,触发 MAPK 级联的信号传递,诱导 GST 基因表达^[16]。本文检测到 SO₂熏气后拟南芥胞内 O₂⁻、H₂O₂的增加,及抗氧化酶等防护基因在 mRNA、酶活性、同工酶谱带特征方面的改变,并运用半定量 PCR 技术证实了部分基因 mRNA 水平的改变,表明了 SO₂胁迫诱导的活性氧爆发(oxidative burst)及对植物基因表达的影响,证明了高浓度 SO₂暴露对植物的氧化胁迫,并为 SO₂胁迫后 H₂O₂可能作为信号分子参与植株对胁迫的适应过程提供了实验证据。

细胞中活性氧增加,可介导抗氧化酶等与逆境生理相关的基因表达增强,后者反过来影响胞内的活性氧含量。SO₂胁迫后 O₂⁻ 产率的增加诱导拟南芥 SOD 活性上升,SOD 将 O₂⁻ 歧化为 H₂O₂和 O₂,CAT、POD、GPX 及 APX 等可催化 H₂O₂转变为 H₂O 和 O₂。在细胞抗氧化系统中酶和非酶分子(GSH、抗坏血酸、胡萝卜素、V_E等)的协调作用下,胞内过量的活性氧被清除;但高浓度 SO₂长时间胁迫时,因胞内活性氧不能及时清除,过量的 H₂O₂可使 CuZnSOD 中的 Cu、Zn 丢失^[1,4],导致 SOD 活性下降,H₂O₂还可与过量的 O₂⁻ 生成毒性更强的·OH,损伤蛋白质和 DNA 等生物大分子,导致染色体结构和行为异常^[17,18]、抗氧化酶活性降低,从而引起细胞生理活动紊乱,植株生长发育异常^[18]。

SO₂胁迫时 GSH 的合成增加可能与胁迫时胞内活性氧的增加有关^[19],而同期植株吸收了较多的 SO₂,促进了体内的硫还原过程,使硫还原产物 Cys 含量增高^[20],也能带动 GSH 的合成增加。GSH 能通过多种方式参与植物对环境胁迫的响应和抵抗^[19,21],胞内 GSH 增多还可能促进 GPX 和 GST 的活性提高,共同维持细胞氧化还原状态。GPX 能将脂质过氧化物和 H₂O₂还原成相应的醇和水,但随 SO₂胁迫时间的延长,SO₂体内衍生物与 GPX 活性中心的半胱氨酸残基形成 S-磺化半胱氨酸残基,使 GPX 催化活性下降^[10]。GST 是动物细胞中的二相解毒酶,已发现在植物逆境胁迫时能诱导表达。本实验期间 GST 活性呈上升趋势,可能与 SO₂暴露后拟南芥细胞中产生了某些有毒代谢物有关,GST 活性增高有利于植物细胞尽快排除胞内的有毒代谢产物。

胁迫组的 SOD 同工酶谱带发生改变,其中细胞质 CuZnSOD 和叶绿体 FeSOD 的活性诱导性增强,而位于线粒体的 MnSOD 活性对胁迫不太敏感,说明拟南芥线粒体和叶绿体对 SO₂暴露具不同响应。Kliebenstein 等^[14]报道,拟南芥暴露于 O₃或 UV-B 时,细胞质中 CuZnSOD 的 mRNA 和蛋白很快被诱导,而 MnSOD 的 mRNA、蛋白和酶活性的变化都是最小的,与本结果一致。胁迫组的 SOD、CAT 同工酶谱带特征的变异幅度与该组的 O₂⁻ 生成速率和 H₂O₂含量增幅相对应,表明了活性氧对抗氧化酶基因表达的诱导作用,也预示了期间可能存在的某种信号途径,有待进一步的研究。

References:

- [1] Qian Y C, Yu S W. Oxidation of sulfur dioxide on plants and anti-oxidation of plants. *Plant Physiol. Commu.*, 1991, 27(5):326—331.
- [2] Yi H L, Liu J. Protective effect of cysteine against SO₂-induced oxidative damage in barley. *J. Shanxi University (Nat. Sci. ed)*, 2007, 30(2): 270—273.
- [3] Zhu H J, Wang R G, Chen S L, *et al.* Genotypic differences between *Populus euphratica* and *P. populus* in antioxidative ability and salt tolerance under NaCl stress. *Acta Ecol. Sin.*, 2007, 27(10):4113—4121.
- [4] Drazkiewicz M, Skorzyńska-Polit E, Krupa Z. The redox state and activity of superoxide dismutase classes in *Arabidopsis thaliana* under cadmium or copper stress. *Chemosphere*, 2007, 67:188—193.
- [5] Desikan R, Mackerness S A H, Hancock J T, *et al.* Regulation of the *Arabidopsis* transcriptome by oxidative stress. *Plant Physiol.*, 2001, 127:

159—172.

- [6] Levine A, Tenhaken R, Lamb C, *et al.* H₂O₂ from the oxidative burst orchestrates the plant hypersensitive disease resistance response. *Cell*, 1994, 79:583—593.
- [7] Kubo A, Saji H, Tanaka K, *et al.* Expression of *Arabidopsis* cytosolic ascorbate peroxidase gene in response to ozone or sulfur dioxide. *Plant Mol. Biol.*, 1995, 29:479—489
- [8] Hao L, Zhang H W, Xu X, *et al.* SO₂ caused oxidative stress and modulation of some signal molecules in wheat. *Chin. J. Appl. Ecol.*, 2005, 16:1038—1042.
- [9] Lin Z F, Li S S, Lin G Z, *et al.* Senescing leaves and chloroplasts in relation to lipid peroxidation. *Acta Phytophysiol. Sin.*, 1988, 14(1):16—22.
- [10] Meng Z Q, Zhang B, Qin G H. Oxidation damage of sulfur dioxide on various organs of mice. *Acta Sci. Cir.*, 2001, 21(6):768—773.
- [11] Rao M V, Paliyath G, Ormrod D P. Ultraviolet-B and ozone induced biochemical changes in antioxidant enzymes of *Arabidopsis thaliana*. *Plant physiol.*, 1996, 110:125—136.
- [12] Habig W H, Pabst M J, Jakoby W B. Glutathione S-transferases the first enzymatic step in mercapturic acid formation. *J. Biol. Chem.*, 1974, 249:7130—7139.
- [13] Zimmermann P, Heinlein C, Orendi G, *et al.* Senescence-specific regulation of catalases in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. *Plant Cell Environ.*, 2006, 29:1049—1060.
- [14] Kliebenstein D J, Monde R A, Last R L. Superoxide dismutase in *Arabidopsis*: an eclectic enzyme family with disparate regulation and protein localization. *Plant Physiol.*, 1998, 118:637—650.
- [15] Ulmasov T, Ohmiya A, Guilfoyle T, *et al.* The soybean GH2/4 gene that encodes a glutathione S-transferases has a promoter that is activated by a wide range of chemical agents. *Plant Physiol.*, 1995, 108:919—927.
- [16] Kovtun Y, Chiu W L, Tena G, *et al.* Functional analysis of oxidative stress-activated mitogen-activated protein kinase cascade in plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2000, 97: 2940—2945.
- [17] Yi H L, Jiang L. Chromosomal aberrations induced by sulfur dioxide hydrates in *Vicia faba* root tips. *Acta Ecol. Sin.*, 2007, 27(6):2318—2324.
- [18] Yi H L, Liu J, Zheng K. Effect of sulfur dioxide hydrates on cell cycle, sister chromatid exchange, and micronuclei in barley. *Ecotoxicol. Environ. Saf.*, 2005, 62:421—426
- [19] May M J, Leaver C J. Oxidative stimulation of glutathione synthesis in *Arabidopsis thaliana* suspension cultures. *Plant Physiol.*, 1993, 103:621—627.
- [20] Kopriva S. Regulation of sulfate assimilation in *Arabidopsis* and beyond. *Ann. Bot.*, 2006, 97:479—495.
- [21] Mates J M, Perez-Gomez C, Nunez de Castro I, *et al.* Glutathione and its relationship with intracellular redox status, oxidative stress and cell proliferation/death. *Int. J. Biochem. Cell Biol.*, 2002, 34:439—458.

参考文献:

- [1] 钱永常, 余叔文. SO₂对植物的氧化作用和植物的抗氧化作用. *植物生理学通讯*, 1991, 27(5): 326~331.
- [2] 仪慧兰, 刘静. 半胱氨酸对 SO₂致大麦氧化损伤的缓解作用. *山西大学学报*, 2007, 30(2):270~273.
- [3] 朱会娟, 王瑞刚, 陈少良, 等. NaCl 胁迫下胡杨和新疆杨抗氧化能力及耐盐性. *生态学报*, 2007, 27(10):4113~4121.
- [8] 郝林, 张惠文, 徐昕, 等. 二氧化硫对小麦的氧化胁迫及其某些信号分子的调节. *应用生态学报*, 2005, 16(6):1038~1042
- [9] 林植芳, 李双顺, 林桂珠, 等. 衰老叶片和叶绿体中 H₂O₂ 的积累与膜脂过氧化的关系. *植物生理学报*, 1988, 14(1):16~22.
- [10] 孟紫强, 张波, 秦国华. 二氧化硫对小鼠不同组织器官的氧化损伤作用. *环境科学学报*, 2001, 21(6):768~773.
- [17] 仪慧兰, 姜林. SO₂水合物诱发蚕豆根尖细胞染色体畸变效应. *生态学报*, 2007, 27(6):2318~2324.