

## 外源谷胱甘肽对大豆种子萌发过程中铜毒害的缓解效应

陈玉胜

(南京晓庄学院 生物化工与环境工程学院,江苏 南京 211171)

**摘要:**设置0、0.5、1.0、2.0和4.0 mmol·L<sup>-1</sup>铜离子浓度梯度,同时在各浓度梯度中分别添加0.16和0.32 mmol·L<sup>-1</sup>的谷胱甘肽(GSH),进行大豆种子萌发试验,通过测定萌发率、相对电导率、脯氨酸含量及α-淀粉酶活性等指标研究了GSH对大豆种子铜胁迫的缓解效应。结果表明:1.0 mmol·L<sup>-1</sup>以上浓度铜显著降低大豆种子的活力指数及幼根长,显著提高电解质渗透率及脯氨酸含量;2.0 mmol·L<sup>-1</sup>以上浓度铜离子显著降低大豆种子的发芽指数及α-淀粉酶活性;4.0 mmol·L<sup>-1</sup>铜离子显著抑制萌发率。添加0.16和0.32 mmol·L<sup>-1</sup>的GSH能显著提高1.0 mmol·L<sup>-1</sup>以上浓度铜毒害条件下α-淀粉酶活性,降低脯氨酸含量,增加幼根长,并能显著降低2.0 mmol·L<sup>-1</sup>以上浓度铜毒害下的电解质渗透率;4.0 mmol·L<sup>-1</sup>浓度铜毒害条件下,添加0.32 mmol·L<sup>-1</sup>的GSH能显著提高大豆种子的萌发率、发芽指数和活力指数。综合考虑,0.16和0.32 mmol·L<sup>-1</sup>的GSH能够通过提高α-淀粉酶活性来增强大豆种子的萌发能力,并通过维持细胞膜完整性来缓解一定浓度的铜胁迫。

**关键词:**铜毒害;GSH;大豆;α-淀粉酶;相对电导率;脯氨酸

中图分类号:S565.1

文献标识码:A

文章编号:1000-9841(2012)02-0247-05

## Alleviation Effects of Exogenous Glutathione on Copper Toxicity during Soybean Seeds Germination

CHEN Yu-sheng

(School of Biochemical and Environmental Engineering, Nanjing Xiaozhuang University, Nanjing 211171, Jiangsu, China)

**Abstract:** The alleviation effects of exogenous GSH on copper toxicity during soybean seeds germination was studied in this paper. The soybean seeds were soaked in solution with different copper concentrations of 0, 0.5, 1.0, 2.0, 4.0 mmol·L<sup>-1</sup>, supplied with 0.16 and 0.32 mmol·L<sup>-1</sup> GSH, and then the seeds germination rate, relative permeability, proline content and activity of α-amylase were investigated. The results showed that the copper concentration of 1.0 mmol·L<sup>-1</sup> or above evidently decreased the activity index and radicle length, but the relative electrolyte permeability and proline content were enhanced remarkably; 2.0 mmol·L<sup>-1</sup> or above copper concentration notably reduced the germination index and activity of α-amylase; 4.0 mmol·L<sup>-1</sup> copper observably restrained the germination rate. Under 1.0 mmol·L<sup>-1</sup> or above copper stress, 0.16 and 0.32 mmol·L<sup>-1</sup> GSH markedly improved the activity of α-amylase and radicle length, but reduced proline content. Under 2.0 mmol·L<sup>-1</sup> or above copper stress, 0.16 and 0.32 mmol·L<sup>-1</sup> GSH evidently decreased the relative electrolyte permeability. Under 4.0 mmol·L<sup>-1</sup> copper stress, 0.32 mmol·L<sup>-1</sup> GSH remarkably enhanced the germination rate, germination and activity index. These results indicated that 0.16 and 0.32 mmol·L<sup>-1</sup> GSH improved the ability of soybean seeds germination via enhancing the activity of α-amylase, meanwhile, alleviated copper toxicity on soybean seeds in a certain extent to maintain the integrity of cell membrane.

**Key words:** Copper stress; Glutathione; Soybean; α-amylase; Relative permeability; Proline

由于工农业的迅速发展,土壤重金属污染已成为近年来人们关注的焦点<sup>[1]</sup>。铜是植物生长发育必需的几种微量元素之一,对植物正常的生理代谢及生长发育、作物产量的提高及品质的改善等都有着极其重要的影响<sup>[2]</sup>。但过量的铜会对植物产生毒害作用,葛才林等<sup>[3]</sup>研究表明,25~100 μmol·L<sup>-1</sup>的Cu<sup>2+</sup>处理水培的小麦或水稻7 d就会产生显著

的遗传毒性;于敏等<sup>[4]</sup>研究表明,50 μmol·L<sup>-1</sup>的Cu<sup>2+</sup>能显著抑制水稻种子的发芽率、活力指数及幼苗发育。植物细胞在长期进化过程中形成了各种抗铜素毒害的机制,如细胞壁的固着作用、质膜的限制作用、有机小分子(有机酸、植物螯合肽、金属硫蛋白)螯合作用等。谷胱甘肽是植物体内普遍存在的小分子抗氧化物质,它在组织抗氧化特性维持

收稿日期:2012-02-07

基金项目:江苏省科技厅资助项目(BE2009375)。

作者简介:陈玉胜(1968-),男,实验师,硕士,现主要从事植物生理生化研究。E-mail:yschen@njzc.edu.cn。

和对氧化还原敏感的信号传导的调节中起着关键性作用<sup>[5-9]</sup>,谷胱甘肽(GSH)水平的高低与植物对各种生物异源物质及生物与非生物环境胁迫的忍耐密切相关<sup>[10]</sup>。钱猛等<sup>[11]</sup>研究表明,一定浓度的GSH可以缓解 $100\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}\text{Cu}^{2+}$ 对海州香薷的毒害作用,促进根系伸长生长,增加生物量,提高叶绿体色素含量,降低MDA含量。陈玉胜<sup>[12]</sup>研究表明, $100\ \text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 的外源GSH能显著提高水稻种子的发芽率、发芽指数和活力指数,并能缓解铜毒害对水稻种子 $\alpha$ -淀粉酶活性的抑制。

$\text{Cu}^{2+}$ 能够抑制大豆种子的萌发<sup>[13]</sup>,但GSH能否缓解 $\text{Cu}^{2+}$ 对大豆种子萌发过程中的铜胁迫尚未见报道。该文探讨了GSH对 $\text{Cu}^{2+}$ 胁迫下大豆种子萌发过程中发芽率、发芽指数、活力指数、幼根长、电导率、脯氨酸含量及 $\alpha$ -淀粉酶的影响,为进一步阐明大豆耐铜性机理及谷胱甘肽在农业生产上应用的可能性提供生理生化依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验设计

供试材料为苏豆4号,由江苏省农业科学院提供。铜胁迫采用 $\text{CuCl}_2$ (分析纯),GSH购于Sigma公司。挑选健壮饱满的大豆种子用75%的酒精消毒5 min,无菌水冲洗3次。分别置于处理液中浸泡6 h,铜离子浓度梯度分别为0、0.5、1.0、2.0、4.0  $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ ,添加的GSH浓度梯度分别为0、0.16和0.32  $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ ,每个处理40粒种子,3次重复。浸种后,播种于加有2层纱布的培养皿中,遮

光, $25^\circ\text{C}$ 萌发,每天用处理液使纱布保持湿润。

### 1.2 测定项目与方法

发芽期间,统计发芽粒数,计算发芽率G,发芽指数GI,活力指数VI。计算公式如下:

$$G(\%) = (Ga/Gn) \times 100$$

Ga:发芽终止时的全部发芽种子数;Gn:供试种子总数;

$$GI = \sum(Gt/Dt)$$

Gt:在第t天的全部正常发芽数;Dt:发芽天数;

$$VI = GI \times W$$

W:第4天发芽大豆的单株平均鲜重。

幼根长的测定:种子萌发第4天测量全部发芽种子的幼根长,取平均值。

电导率测定采用DDS-IIA型电导仪,测定浸出液和煮沸后浸出液电导率的相对比率<sup>[14]</sup>,脯氨酸含量的测定参照李合生<sup>[15]</sup>的方法; $\alpha$ -淀粉酶活性采用3,5-二硝基水杨酸(DNS)测定还原糖方法测定<sup>[16]</sup>。

### 1.3 数据分析

所有数据均取3次重复平均值,采用SPSS 13.0软件进行数据分析和差异显著性检验。

## 2 结果与分析

### 2.1 GSH对铜胁迫下大豆种子萌发的影响

2.1.1 萌发率 表1表明,随着外界铜离子浓度的增加,大豆种子的萌发率逐渐下降,当铜离子浓度达到 $4.0\ \text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,则显著抑制大豆种子的萌发率。 $4.0\ \text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 铜离子胁迫下,添加 $0.32\ \text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ GSH能显著缓解铜胁迫。

表1 GSH对铜胁迫下大豆种子萌发率的影响

Table 1 The effect of GSH on germination rate of soybean seeds under  $\text{Cu}^{2+}$  stress (%)

铜离子浓度 $\text{Cu}^{2+}$ concentration/ $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$	谷胱甘肽浓度 GSH concentration/ $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$		
	0	0.16	0.32
0	97.73 ± 0.551	98.57 ± 0.404	98.70 ± 0.700
0.5	98.00 ± 0.361	98.90 ± 0.436	97.17 ± 0.850
1.0	97.87 ± 0.231	98.20 ± 0.721	95.03 ± 0.950
2.0	95.23 ± 0.681	92.90 ± 0.361	93.00 ± 1.000
4.0	86.33 ± 0.577 <sup>+</sup>	82.50 ± 0.500 <sup>+</sup>	92.73 ± 0.643 <sup>++</sup>

<sup>+</sup>, <sup>++</sup>和<sup>+++</sup>分别表示同一GSH浓度下铜离子浓度处理与对照(铜离子浓度为零)相比的差异显著性水平,分别为 $P < 0.05$ ,  $P < 0.01$ 和 $P < 0.001$ ; \*和\*\*分别表示同一铜胁迫浓度下不同浓度GSH处理与对照(GSH浓度为零)相比的方差差异显著性,分别为 $P < 0.05$ 和 $P < 0.01$ ;下同。<sup>+</sup>( $P < 0.05$ ), <sup>++</sup>( $P < 0.01$ ) and <sup>+++</sup>( $P < 0.001$ ) separately denote the level of significant difference under different copper concentration stress compared with the control(no copper stress) at the same GSH concentration; \* ( $P < 0.05$ ) and \*\* ( $P < 0.01$ ) separately denote the level of significant difference under different GSH concentration treatments compared with the control(no GSH adding) at the same copper concentration stress; the same below.

2.1.2 发芽指数 从表 2 可以看出,浓度为 0 ~ 1.0 mmol·L<sup>-1</sup> 铜离子对大豆种子的发芽指数无抑制作用,当铜离子浓度达到 2.0 mmol·L<sup>-1</sup> 及以上时,大豆种子的发芽指数显著下降。有别于萌发率的是,1.0 mmol·L<sup>-1</sup> 铜离子对发芽指数不但无抑制

效应,反而起显著的促进作用,比对照提高了 17.1%。4.0 mmol·L<sup>-1</sup> 铜离子胁迫下,添加 0.32 mmol·L<sup>-1</sup> GSH 能够显著缓解对大豆种子发芽指数的抑制。

表 2 GSH 对铜胁迫下大豆种子发芽指数的影响

Table 2 The effect of GSH on germination index of soybean seeds under Cu<sup>2+</sup> stress(%)

铜离子浓度 Cu <sup>2+</sup> concentration/mmol·L <sup>-1</sup>	谷胱甘肽浓度 GSH concentration/mmol·L <sup>-1</sup>		
	0	0.16	0.32
0	34.33 ± 0.577	34.83 ± 1.041	35.53 ± 0.303
0.5	35.83 ± 0.289	36.53 ± 0.451	36.77 ± 0.493
1.0	40.17 ± 0.289 <sup>+</sup>	34.10 ± 0.173	30.37 ± 0.551
2.0	29.67 ± 0.577 <sup>+</sup>	24.43 ± 0.513 <sup>+</sup>	26.57 ± 0.313 <sup>+</sup>
4.0	21.47 ± 0.251 <sup>++</sup>	20.87 ± 0.231 <sup>++</sup>	26.90 ± 0.161 <sup>++</sup>

2.1.3 活力指数 表 3 表明,活力指数对铜离子比较敏感,且随铜离子浓度的增加而逐渐降低,1.0 mmol·L<sup>-1</sup> 铜离子已表现出显著的抑制效应( $P < 0.01$ ),当铜离子浓度达到 2.0 mmol·L<sup>-1</sup> 及以上时,抑制效应极显著( $P < 0.001$ )。添加 0.16 和 0.32

mmol·L<sup>-1</sup> GSH 能提高大豆种子的活力指数,但 0.16 mmol·L<sup>-1</sup> GSH 对铜离子胁迫下大豆种子的活力指数无显著的缓解效应,而 0.32 mmol·L<sup>-1</sup> GSH 能显著提高 1.0 及 4.0 mmol·L<sup>-1</sup> 铜离子胁迫下大豆种子的活力指数。

表 3 GSH 对铜胁迫下大豆种子活力指数的影响

Table 3 The effect of GSH on activity index of soybean seeds under Cu<sup>2+</sup> stress(%)

铜离子浓度 Cu <sup>2+</sup> concentration/mmol·L <sup>-1</sup>	谷胱甘肽浓度 GSH concentration/mmol·L <sup>-1</sup>		
	0	0.16	0.32
0	161.33 ± 1.528	178.00 ± 2.031	179.53 ± 0.203 <sup>*</sup>
0.5	155.00 ± 2.000	157.00 ± 5.351 <sup>+</sup>	156.77 ± 0.593 <sup>+</sup>
1.0	121.67 ± 1.162 <sup>++</sup>	124.10 ± 1.143 <sup>++</sup>	136.37 ± 0.551 <sup>+++</sup>
2.0	99.67 ± 1.567 <sup>+++</sup>	98.43 ± 1.503 <sup>+++</sup>	100.57 ± 0.813 <sup>+++</sup>
4.0	81.17 ± 1.551 <sup>+++</sup>	90.87 ± 0.531 <sup>+++</sup>	93.90 ± 0.661 <sup>+++</sup>

2.1.4 幼根长 表 4 表明,大豆种子的幼根对铜离子也比较敏感,1.0 mmol·L<sup>-1</sup> 及以上浓度铜离子能够显著抑制幼根长,添加 0.16 及 0.32 mmol·L<sup>-1</sup>

GSH 能显著缓解 1.0 mmol·L<sup>-1</sup> 及以上浓度铜离子对幼根长的抑制。

表 4 GSH 对铜胁迫下大豆种子萌发幼根长的影响

Table 4 The effect of GSH on radicle length of soybean seeds under Cu<sup>2+</sup> stress(cm)

铜离子浓度 Cu <sup>2+</sup> concentration/mmol·L <sup>-1</sup>	谷胱甘肽浓度 GSH concentration/mmol·L <sup>-1</sup>		
	0	0.16	0.32
0	4.27 ± 0.028	5.90 ± 0.141 <sup>*</sup>	4.90 ± 0.103
0.5	4.17 ± 0.055	4.13 ± 0.151 <sup>+</sup>	3.37 ± 0.113 <sup>+</sup>
1.0	2.83 ± 0.022 <sup>+</sup>	3.67 ± 0.173 <sup>++</sup>	4.37 ± 0.151 <sup>*</sup>
2.0	3.13 ± 0.177 <sup>+</sup>	3.93 ± 0.113 <sup>++</sup>	3.93 ± 0.103 <sup>++</sup>
4.0	2.17 ± 0.051 <sup>++</sup>	3.43 ± 0.131 <sup>+++</sup>	3.30 ± 0.261 <sup>++</sup>

2.2 GSH 对铜胁迫下大豆种子 α-淀粉酶活性的影响  
从表 5 可以看出,萌发的大豆种子中 α-淀粉酶

活性随介质中 Cu<sup>2+</sup> 浓度增加而降低,2.0 mmol·L<sup>-1</sup> 及以上浓度的 Cu<sup>2+</sup> 能显著抑制 α-淀粉酶活性;无论在铜离子胁迫还是无胁迫条件下,0.16 和

0.32 mmol·L<sup>-1</sup>GSH 均能显著提高大豆种子的  $\alpha$ -淀粉酶活性。

表5 GSH对铜胁迫下大豆种子 $\alpha$ -淀粉酶活性的影响

Table 5 The effect of GSH on  $\alpha$ -amylase activity of soybean seeds under Cu<sup>2+</sup> stress (mg·g<sup>-1</sup>·min<sup>-1</sup>)

铜离子浓度 Cu <sup>2+</sup> concentration/mmol·L <sup>-1</sup>	谷胱甘肽浓度 GSH concentration/mmol·L <sup>-1</sup>		
	0	0.16	0.32
0	2.44 ± 0.018	4.60 ± 0.132 **	4.90 ± 0.234 **
0.5	2.17 ± 0.025	3.73 ± 0.112 *	4.37 ± 0.156 **
1.0	2.03 ± 0.022	3.67 ± 0.234 *	3.37 ± 0.213 **
2.0	1.43 ± 0.017 +	2.43 ± 0.221 **	2.43 ± 0.543 ***
4.0	1.17 ± 0.011 **	2.13 ± 0.109 ***	2.30 ± 0.531 ***

### 2.3 GSH对铜胁迫下大豆种子电解质渗透率的影响

从表6可知,在1.0 mmol·L<sup>-1</sup>及以上浓度Cu<sup>2+</sup>胁迫下,大豆种子的电解质渗透率显著上升;在2.0 mmol·L<sup>-1</sup>Cu<sup>2+</sup>胁迫下,添加0.16和0.32 mmol·L<sup>-1</sup>

GSH时,电解质渗透率显著下降,与对照相比,分别下降了9.0% ( $P < 0.05$ )和19.0% ( $P < 0.01$ )。在4.0 mmol·L<sup>-1</sup>高浓度Cu<sup>2+</sup>胁迫下,添加0.16和0.32 mmol·L<sup>-1</sup>GSH同样能显著降低电解质渗透率。

表6 GSH对铜胁迫下大豆种子电解质渗透率的影响

Table 6 The effect of GSH on relative permeability of soybean seeds under Cu<sup>2+</sup> stress (%)

铜离子浓度 Cu <sup>2+</sup> concentration/mmol·L <sup>-1</sup>	谷胱甘肽浓度 GSH concentration/mmol·L <sup>-1</sup>		
	0	0.16	0.32
0	32.44 ± 1.043	34.60 ± 0.132	34.90 ± 0.103
0.5	32.17 ± 1.134	33.73 ± 0.144	34.37 ± 0.113
1.0	42.03 ± 2.011 +	43.67 ± 0.166 +	33.97 ± 0.151
2.0	51.43 ± 1.018 **	42.43 ± 0.121 **	32.43 ± 0.181 **
4.0	51.17 ± 2.112 **	42.13 ± 0.108 **	42.30 ± 0.261 **

### 2.4 GSH对铜胁迫下大豆种子脯氨酸含量的影响

表7表明,在1.0 mmol·L<sup>-1</sup>及以上Cu<sup>2+</sup>胁迫下,萌发大豆种子中脯氨酸含量显著升高,添加

0.16和0.32 mmol·L<sup>-1</sup>GSH能显著降低脯氨酸含量。低浓度铜离子胁迫条件下,GSH缓解作用不显著。

表7 GSH对铜胁迫下大豆种子脯氨酸含量的影响

Table 7 The effect of GSH on proline content of soybean seeds under Cu<sup>2+</sup> stress ( $\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW}$ )

铜离子浓度 Cu <sup>2+</sup> concentration/mmol·L <sup>-1</sup>	谷胱甘肽浓度 GSH concentration/mmol·L <sup>-1</sup>		
	0	0.16	0.32
0	52.44 ± 2.017	51.60 ± 0.132	51.10 ± 0.201
0.5	52.16 ± 1.034	51.63 ± 0.251	50.36 ± 0.104
1.0	69.04 ± 2.011 +	58.66 ± 0.133 *	57.45 ± 0.162 *
2.0	71.45 ± 1.017 +	61.43 ± 0.158 *	61.43 ± 0.191 **
4.0	79.27 ± 2.011 **	62.13 ± 0.163 **	62.30 ± 0.299 **

## 3 讨论

种子萌发和幼苗建成是作物生长的关键期,种子发芽质量好坏直接影响农作物生长和经济效益<sup>[17]</sup>,该研究表明大豆种子在萌发过程中,其发芽指数、活力指数和幼根长对铜胁迫的敏感性高于萌发率。与对照相比,添加一定浓度的GSH能显著提

高大豆种子的萌发率、发芽指数、活力指数及幼根长,这说明GSH具有促进大豆种子萌发和缓解铜胁迫的效应,其可能机制是GSH能够增强大豆种子萌发过程中 $\alpha$ -淀粉酶的活性并降低膜透性,从而促进呼吸代谢,提高了种子的活力。

作为淀粉水解的起始酶, $\alpha$ -淀粉酶活性决定淀粉的水解强度,进而影响种子萌发。植物遭受生物

和理化因子伤害时,膜上受体接受并传递胁迫信号,引发质膜和细胞器的氧化猝发,产生 ROS(reactive oxygen species, ROS),ROS 的增加会损害膜系统,导致电解质外渗。该试验中,铜离子浓度达到  $2.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  时,电解质渗透率最大,一定浓度 GSH 降低了电解质的渗透率,起到保护膜系统的作用。

植物体内脯氨酸含量在一定程度上反映了植物的抗逆性,在重金属离子胁迫等逆境条件下,植物体内脯氨酸含量显著增加,以提高植物对重金属等逆境条件的抗性,脯氨酸可以通过降低重金属胁迫引起的自由基损伤并使胞质维持还原性状态,即通过提高 GSH 的水平来实现<sup>[18]</sup>。GSH 与  $\text{Cu}^{2+}$  络合物(GS-Cu)作为 phytochelatin(PC)合成的底物,促进 PC 大量合成,PC 与铜螯合,从而将过量的铜从细胞中清除。该试验中,在  $1.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  及以上铜离子胁迫下,添加 GSH 能显著降低脯氨酸含量,这进一步表明铜毒害得到显著缓解。

## 参考文献

- [1] Clemens S. Toxic metal accumulation, responses to exposure and mechanisms of tolerance in plants[J]. *Biochimie*, 2006, 88(11): 1707-1719.
- [2] 苟本富. 铜胁迫对蚕豆种子萌发及幼苗生长的影响[J]. 西南师范大学学报(自然科学版), 2010, 35(5): 116-120. (Gou B F. The effects of copper stress on germination and seedling growth of *Vicia faba* [J]. *Journal of Southwest China Normal University (Natural Science Edition)*, 2010, 35(5): 116-120.)
- [3] 葛才林, 阳小勇, 刘向农, 等. 重金属对水稻和小麦 DNA 甲基化水平的影响[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2002, 28(5): 363-368. (Ge C L, Yang X Y, Liu X N, et al. Heavy metal on the DNA methylation level in rice and wheat [J]. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 2002, 28(5): 363-368.)
- [4] 于敏, 王文国, 王胜华, 等. 外源柠檬酸对水稻铜毒害的缓解效应[J]. 应用与环境生物学报, 2010, 16(5): 617-621. (Yu M, Wang W G, Wang S H, et al. Alleviative effect of exogenous citric acid on rice under copper toxicity [J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2010, 16(5): 617-621.)
- [5] Cnubben N H, Rietjens I M, Wortelboer H, et al. The interplay of glutathione-related processes in antioxidant defense[J]. *Environmental Toxicology and Pharmacology*, 2001, 10(4): 141-152.
- [6] Didier H, Emmanuel B, Pierre F, et al. Reactive oxygen species, nitric oxide and glutathione: a key role in the establishment of the legume-*Rhizobium* symbiosis? [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2002, 40(6-8): 619-624.
- [7] José M M, Cristina P G, Ignacio N D C, et al. Glutathione and its relationship with intracellular redox status, oxidative stress and cell proliferation/death [J]. *The International Journal of Biochemistry & Cell Biology*, 2002, 34(5): 439-458.
- [8] 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(2): 460-468.
- [9] Sen C K. Glutathione homeostasis in response to exercise training and nutritional supplements [J]. *Molecular and Cellular Biochemistry*, 1999, 196(1-2): 31-42.
- [10] Mike J M, Teva V, Chris L, et al. Glutathione homeostasis in plants: implications for environmental sensing and plant development [J]. *Journal of Experimental Botany*, 1998, 49(321): 649-667.
- [11] 钱猛, 朱昌华. 外源 GSH 对海州香薷铜毒害的缓解作用[J]. 植物生理学通讯, 2010, 46(12): 1243-1246. (Qian M, Zhu C H. Alleviation of glutathione on copper toxicity of *Elsholtzia haichowensis* Sun [J]. *Plant Physiology Communications*, 2010, 46(12): 1243-1246.)
- [12] 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. (Chen Y S. Effects of copper toxicity on germination of rice seeds and alleviation role of exogenous glutathione [J]. *Journal of Nanjing Xiaozhuang University*, 2007(6): 66-69.)
- [13] 陈玉胜, 陈全战. 硫对铜胁迫下大豆种子的解毒作用[J]. 大豆科学, 2010, 29(4): 630-633. (Chen Y S, Chen Q Z. Detoxification of sulfur on soybean seeds under copper stress [J]. *Soybean Science*, 2010, 29(4): 630-633.)
- [14] 张志良. 植物生理学实验指导 [M]. 北京: 高等教育出版社, 1993. (Zhan Z L. *The experimental guide for plant physiology* [M]. Beijing: Higher Education Press, 1993.)
- [15] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2000: 258-260. (Li H S. *Principle and technology of plant physiology and biochemistry experiment* [M]. Beijing: Higher Education Press, 2000: 258-260.)
- [16] Sommer A L. Copper as an essential for plant growth [J]. *Plant Physiology*, 1931, 6(2): 339-345.
- [17] 何俊瑜, 任艳芳, 王阳阳, 等. 不同品种小麦种子萌发和幼苗生长对镉胁迫的响应 [J]. 麦类作物学报, 2009, 29(6): 1048-1054. (He J Y, Ren Y F, Wang Y Y, et al. Response to cadmium stress at seed germination and seedling growth of different wheat varieties [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2009, 29(6): 1048-1054.)
- [18] 支立峰, 余涛, 朱英国, 等. 过量表达脯氨酸的转基因烟草细胞对毒性重金属的抗性增强 [J]. 湖北师范学院学报(自然科学版), 2006(2): 14-19. (Zhi L F, Yu T, Zhu Y G, et al. Overexpression of  $\Delta 1$ -pyrroline-5-carboxylate synthetase enhanced tolerance to toxic heavy metals in transgenic tobacco cells [J]. *Journal of Hubei Normal University (Natural Science)*, 2006(2): 14-19.)