



低温胁迫对不同品系甘蓝幼叶AsA-GSH 循环代谢的影响

山溪, 秦文斌, 张振超, 姚悦梅, 肖燕, 戴忠良*

(江苏丘陵地区镇江农业科学研究所, 江苏 句容 212400)

摘要:【目的】分析低温(4 ℃)胁迫下甘蓝(*Brassica oleracea* L.)幼叶中还原型抗坏血酸—还原型谷胱甘肽(AsA-GSH)循环代谢的变化,为选育和推广抗寒甘蓝品种提供参考依据。【方法】以4个不同耐寒性甘蓝品系为试验材料,测定分析低温胁迫下其过氧化氢(H₂O₂)、丙二醛(MDA)、AsA、GSH、氧化型谷胱甘肽(GSSG)、氧化型抗坏血酸(DHA)含量和AsA/DHA、GSH/GSSG及抗坏血酸过氧化物酶(APX)、谷胱甘肽还原酶(GR)和单脱氢抗坏血酸还原酶(MDAR)活性的变化情况。【结果】随低温胁迫时间的延长,4个甘蓝品系幼叶的H₂O₂和MDA含量均明显增加;耐寒甘蓝品系231和235的AsA、GSH和GSSG含量显著增加($P < 0.05$,下同),不耐寒甘蓝品系161和163的AsA、GSH和GSSG含量则呈先增加后减少的变化趋势;DHA含量均呈增加趋势,AsA/DHA和GSH/GSSG均呈先增加后减少的变化趋势,但不同耐寒性甘蓝品系间存在差异;AsA-GSH循环中的APX、GR和MDAR活性在低温胁迫期间均呈上升趋势,而脱氢抗坏血酸还原酶(DHAR)活性呈先升高后降低的变化趋势。【结论】耐寒甘蓝品系231和235能更迅速响应低温胁迫,可有效清除H₂O₂,减轻氧化应激损伤,维持甘蓝体内的氧化还原平衡。

关键词: 甘蓝; 低温胁迫; AsA-GSH循环; 生理生化指标

中图分类号: S635.1

文献标志码: A

文章编号: 2095-1191(2018)11-2230-06

Effects of low temperature stress on leaf AsA-GSH cycle metabolism in different varieties *Brassica oleracea* L.

SHAN Xi, QIN Wen-bin, ZHANG Zhen-chao, YAO Yue-mei,

XIAO Yan, DAI Zhong-liang*

(Zhenjiang Institute of Agricultural Sciences in Hilly Area, Jurong, Jiangsu 212400, China)

Abstract:【Objective】This study was undertaken to investigate the effects of low temperature stress(4 ℃) on the reduced ascorbic acid -glutathione(AsA-GSH) cycle metabolism in leaves of cabbage seedlings and provide reference for breeding and improving cold resistant cabbage varieties.【Method】Under low temperature stress, variations of hydrogen peroxide(H₂O₂) content, malondialdehyde(MDA) content, AsA content, GSH content, glutathione disulfide(GSSG) content, dehydroascorbic acid(DHA) content, AsA/GSH ratio, GSH/GSSG ratio, ascorbate peroxidase(APX) activity, glutathione reductase(GR) activity, monodehydroascorbate reductase(MDAR) activity were determined on four cold resistant cabbage lines.【Result】As low temperature stress time expanded, H₂O₂ and MDA contents in leaves of four cabbage lines increased largely, the contents of AsA, GSH and GSSG in cold-resistant cabbage lines(231 and 235) showed a significant increasing trend($P < 0.05$, the same below). While the contents of AsA, GSH and GSSG in cold-sensitive lines(161 and 163) increased first, and then decreased. The DHA content in the four lines increased. The AsA/GSH ratio and GSH/GSSG ratio increased first, and then decreased, but difference existed between different cold resistant lines. Activities of APX, GR and MDAR presented increasing trend in AsA-GSH cycle under low temperature stress, but dehydroascorbate reductase(DHAR) activity increased first, and then reduced.【Conclusion】Cold resistant lines 231 and 235 can respond to low temperature stress quickly, eliminate H₂O₂ effectively, mitigate oxidative injury, and maintain redox equilibrium in cabbage.

Key words: cabbage; low temperature stress; AsA-GSH cycle; physiological and biochemical index

收稿日期: 2018-01-29

基金项目: 江苏省重点研发计划项目(BE2018423); 江苏省自主创新项目[cx(17)2019]

作者简介: *为通讯作者, 戴忠良(1968-), 研究员, 主要从事蔬菜遗传育种与栽培研究工作, E-mail: daizhongliang2008@163.com. 山溪(1990-), 主要从事蔬菜遗传育种与栽培研究工作, E-mail: saiwaicanxue1990@163.com

0 引言

【研究意义】甘蓝(*Brassica oleracea* L.)是我国各地广泛栽培的蔬菜品种,常年种植面积约90万ha(杨丽梅等,2011),但冬季低温常影响其幼苗的生长发育,对植株造成氧化伤害,致使产量和品质降低。还原型抗坏血酸(AsA)和还原型谷胱甘肽(GSH)属非酶抗氧化剂,与抗坏血酸过氧化物酶(APX)、单脱氢抗坏血酸还原酶(MDAR)和谷胱甘肽还原酶(GR)等抗氧化酶构成的AsA-GSH循环系统能有效清除低温胁迫产生的自由基(Foyer and Noctor, 2011),但至今对低温胁迫下不同品系甘蓝幼苗AsA-GSH循环代谢的抗氧化机制尚不清楚。因此,探讨低温胁迫对甘蓝幼苗AsA-GSH循环代谢的影响,对选育推广耐寒甘蓝品种具有重要意义。【前人研究进展】Tibor等(2003)、Esen等(2006)研究认为,植物在正常生长条件下可通过酶和非酶抗氧化剂的联合作用清除其体内多余的活性氧(ROS),包括超氧阴离子自由基(O_2^-)、过氧化氢(H_2O_2)和羟基自由基($\cdot OH$)等,维持细胞的稳态水平(韩一林等,2018;温泽林等,2018),而低温会引起ROS积累并对植物产生伤害。Ruelland和Zachowski(2010)、Matteucci等(2011)研究发现,低温胁迫可使植物萎蔫、萎黄或坏死,同时植株的细胞膜结构和膜脂组成发生变化、细胞电解质和氨基酸泄露、原生质流向改变、细胞钙离子再分布、蛋白质含量和酶活性改变。Foyer和Noctor(2011)研究认为,AsA-GSH循环中的4种酶主要为APX、MDAR、脱氢抗坏血酸还原酶(DHAR)和GR,其中APX对 H_2O_2 的清除需在MDAR、DHAR和GR辅助下完成,AsA和GSH作为清除 H_2O_2 的还原底物,最终再生为三磷酸腺苷和盐碱腺嘌呤二核苷酸进行再循环。付晴晴等(2018)研究发现,GR是维持AsA-GSH循环运行的关键酶,能利用还原型辅酶II(NADPH)的电子将氧化型谷胱甘肽(GSSG)还原成GSH,使植株细胞内GSH库能维持还原状态。【本研究切入点】目前,国内关于低温胁迫对不同品系甘蓝幼苗AsA-GSH循环代谢影响的研究鲜见报道。【拟解决的关键问题】探讨低温胁迫对甘蓝幼苗抗氧化酶和非酶抗氧化剂的影响,探究其植株抵御低温胁迫的抗氧化机制,为选育耐寒甘蓝品种提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试耐寒甘蓝品系231、235和不耐寒甘蓝品系

161、163均由江苏省镇江农业科学研究所蔬菜花卉研究室提供。选取其饱满种子播于营养钵中,发芽后适时浇灌营养液以确保植株正常生长。待植株长至4叶1心时,选取整齐一致的植株进行低温胁迫处理。

1.2 试验方法

1.2.1 试验设计 将4个甘蓝品系幼苗放入光照培养箱进行4℃低温胁迫,其他生长条件不变,分别于处理1、3和5 d时取样,剪取幼苗叶片于-80℃保存,以备后续试验测定使用。

1.2.2 测定指标及方法 H_2O_2 含量参照邹琦(2001)的方法进行测定,丙二醛(MDA)含量参照汤章城(2004)的方法进行测定,AsA和总抗坏血酸氧化型抗坏血酸(AsA+DHA)含量参照Costa等(2002)的方法进行测定,GSSG和总谷胱甘肽(GSH+GSSG)含量参照Nogalakshmi(2001)的方法进行测定,APX和GR活性参照魏国芹等(2017)的方法进行测定,DHAR和MDAR活性参照宋松泉等(2005)的方法进行测定。

1.3 统计分析

试验数据采用SPSS 20.0进行方差分析、综合性分析和制图,以Duncan's进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 低温胁迫对甘蓝品系幼叶 H_2O_2 和MDA含量的影响

从图1-A可看出,随低温胁迫时间的延长,4个甘蓝品系幼苗的 H_2O_2 含量均呈显著增加趋势($P < 0.05$,下同);品系161和163在低温胁迫1~5 d的 H_2O_2 含量均明显高于品系231和235。说明低温胁迫下,不耐寒甘蓝品系幼叶中积累了过量的 H_2O_2 ,可能对其植株产生氧化伤害。

从图1-B可看出,随低温胁迫时间的延长,品系231和235的MDA含量显著增加,但在同一低温胁迫时间下品系231和235的MDA含量明显低于品系161和163;品系161和163的MDA含量也随低温胁迫时间的延长而增加,但其低温胁迫3和5 d时的MDA含量差异不显著($P > 0.05$,下同)。说明甘蓝幼苗经低温胁迫后,其体内的MDA含量发生了明显变化,其中耐寒品系可通过自身的调节减少植株体内MDA生成,从而增强其抵御低温胁迫的耐性。

2.2 低温胁迫对甘蓝品系幼叶非酶抗氧化剂含量的影响

从图2-A可看出,随低温胁迫时间的延长,品系231和235的AsA含量显著增加,且在同一低温胁迫

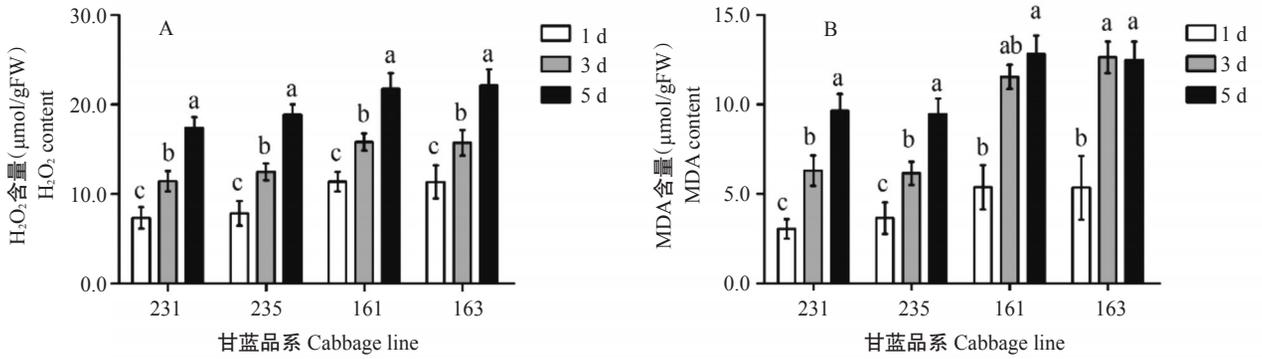


图 1 低温胁迫对甘蓝幼苗H₂O₂(A)和MDA(B)含量的影响

Fig.1 Effects of low temperature stress on H₂O₂(A) and MDA(B) contents in cabbage seedlings

同一品系圆柱上不同小写字母表示处理间差异显著(P<0.05)。图2~图4同

Different lowercase letters on the bar of the same line represented significant difference between treatments(P<0.05). The same was applied in Fig.2-Fig.4

时间下品系231和235的AsA含量明显高于品系161和163;品系161和163的AsA含量随低温胁迫时间的延长呈先增加后减少的变化趋势,其中,低温胁迫3 d时AsA含量显著高于低温胁迫1 d时,与低温胁迫5 d时差异不显著;在低温胁迫的1~5 d,品系231与235、品系161与163的AsA含量差异不明显,但品系231和235的AsA含量明显高于品系161和163。说明耐寒甘蓝品系能迅速响应低温胁迫产生AsA并维持较高水平以清除植株体内的ROS。

从图2-B可看出,4个甘蓝品系幼叶的总AsA含量在低温胁迫期间均显著增加,其中品系231和235的总AsA含量明显高于品系161与163,说明在低温胁迫下耐寒甘蓝品系的DHA含量会迅速增加,从而维持较高含量的总AsA。从图2-C可看出,低温胁迫期间4个甘蓝品系幼叶的DHA含量均呈不同程度增加趋势,其中品系231和235在低温胁迫3 d时的DHA含量与低温胁迫1 d时差异不显著,低温胁迫5 d时则显著增加,而品系161和163的DHA含量在低温胁迫期间均显著增加,说明低温胁迫后期甘蓝幼叶中的AsA被H₂O₂自由基氧化生成DHA并大量积累。

从图2-D可看出,低温胁迫1 d时,品系231和235的AsA/DHA明显高于品系161和163;低温胁迫3 d时,4个品系的AsA/DHA均达最高值,其中品系235的AsA/DHA明显高于品系231、161和163。说明在低温胁迫期间,耐寒品系235的植株可利用其体内较高水平的AsA来维持氧化还原平衡,耐低温胁迫能力更强。

从图3-A可看出,在低温胁迫的1~5 d,品系231和235的GSH含量呈显著增加趋势,且均明显高于品系161和163;品系161和163的GSH含量在低温胁迫3 d时达最大值,且显著高于低温胁迫1 d时,但与低温胁迫5 d时的差异不显著;各品系GSSG和GSH+

GSSG含量的变化趋势与GSH相似(图3-B和图3-C)。说明在低温胁迫期间,耐低温甘蓝品系除可通过AsA清除ROS外,还可通过GSH来维持植株体内的氧化还原平衡。

从图3-D可看出,随低温胁迫时间的延长,4个甘蓝品系的GSH/GSSG均呈先增加后减少的变化趋势,而低温胁迫1 d时品系231和235的GSH/GSSG明显高于品系161和163,说明低温胁迫初期耐寒甘蓝品系能迅速响应低温胁迫调节体内的氧化还原状态;低温胁迫3 d时,4个甘蓝品系的GSH/GSSG均显著增加,其中品系231和235的GSH/GSSG明显高于品系161和163,说明耐寒甘蓝品系植株对氧化应激的保护性反应强于不耐寒品系;低温胁迫5 d时,品系231和235的GSH/GSSG明显高于品系161和163,说明GSH/GSSG也是衡量甘蓝植株氧化还原水平的一个指标。

2.3 低温胁迫对AsA-GSH循环中主要酶活性的影响

从图4-A可看出,随低温胁迫时间的延长,4个甘蓝品系的APX活性均呈升高趋势,且品系231和235的APX活性明显高于品系161和163。其中,低温胁迫3 d时,品系231、235和161的APX活性明显升高,而品系163的APX活性显著升高;低温胁迫5 d时,4个甘蓝品系的APX活性均维持在较高水平,且显著高于低温胁迫1 d时的APX活性,但与胁迫3 d时差异不显著。说明耐寒甘蓝品系的AsA-GSH循环对H₂O₂的清除效果优于对不耐寒品系。4个甘蓝品系的GR活性则随胁迫时间的延长显著上升(图4-B),其中耐寒品系的升幅明显高于不耐寒品系,说明耐寒甘蓝品系在低温胁迫期间清除H₂O₂的能力明显强于不耐寒品系。

从图4-C可看出,随低温胁迫时间的延长,4个甘蓝品系的MDAR活性均显著升高,且品系231和

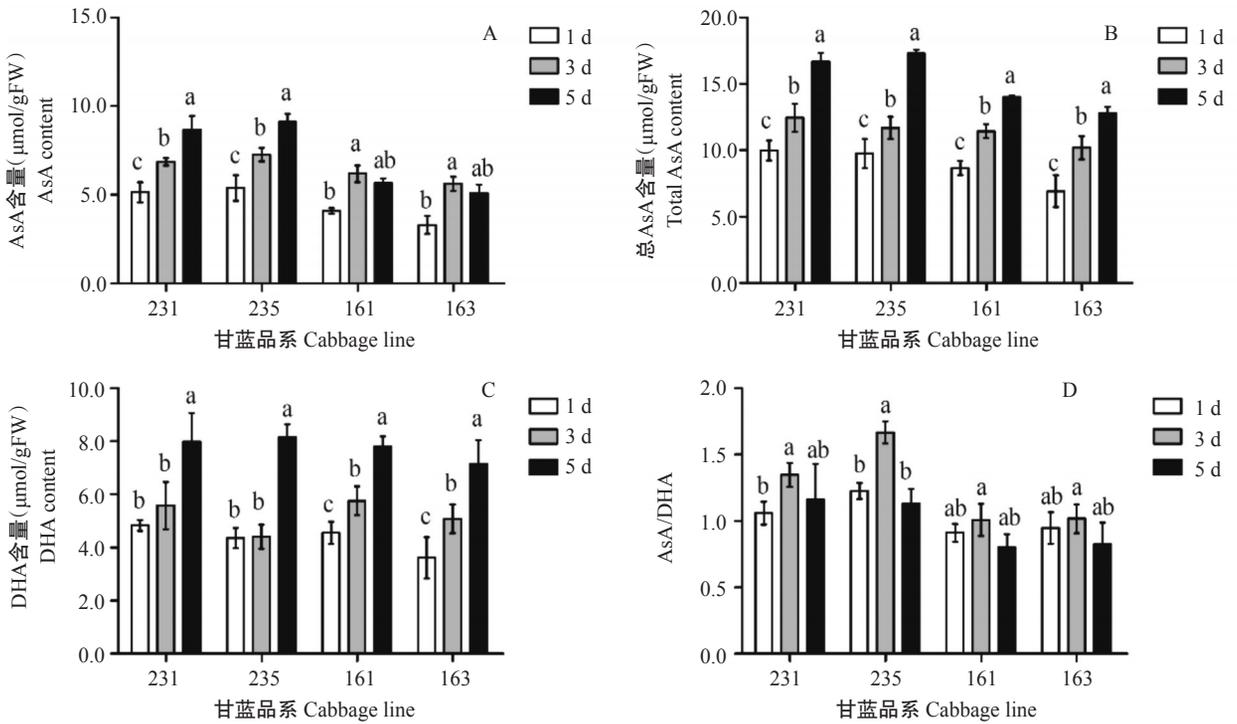


图 2 低温胁迫对甘蓝幼苗AsA(A)、总AsA(AsA+DHA)(B)、DHA含量(C)和AsA/DHA(D)的影响

Fig. 2 Effects of low temperature stress on AsA (A), total AsA (AsA+DHA) (B), DHA (C) contents and AsA/DHA ratio (D) in cabbage seedlings

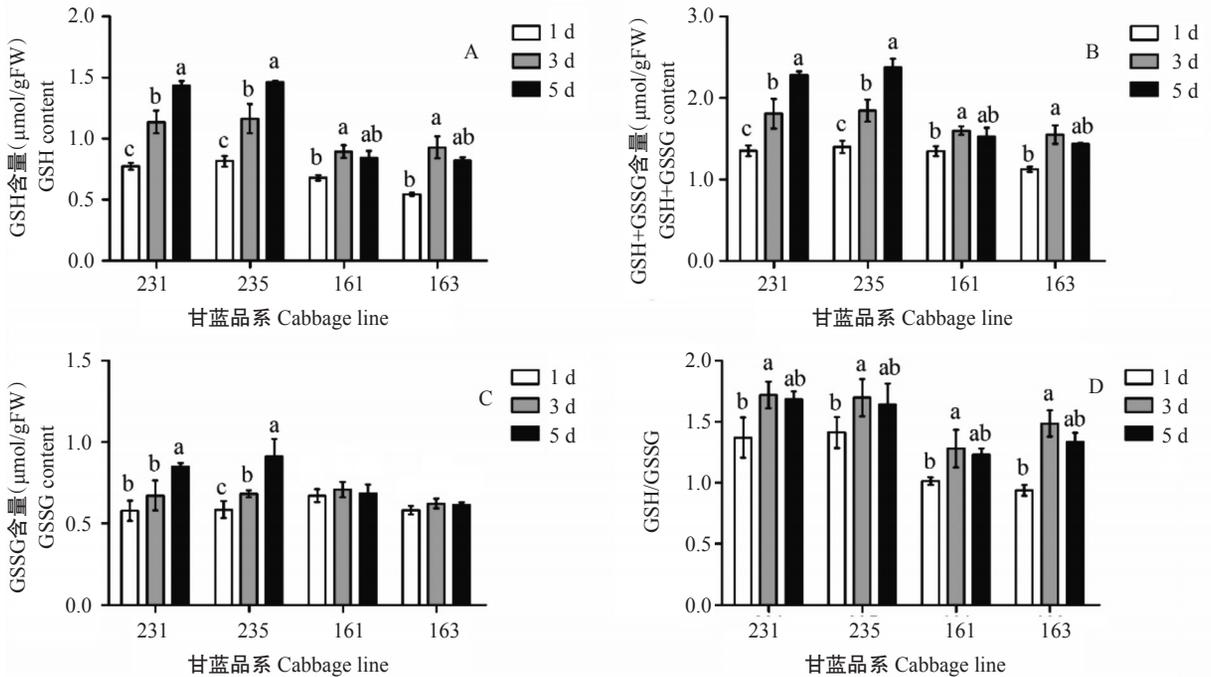


图 3 低温胁迫对甘蓝幼苗GSH(A)、总GSH(GSH+GSSG)(B)、GSSG(C)含量和GSH/GSSG(D)的影响

Fig. 3 Effects of low temperature stress on GSH (A), total GSH (GSH+GSSG) (B), GSSG (C) contents and GSH/GSSG ratio (D) in cabbage seedlings

235的MDAR活性明显高于品系161和163,说明低温胁迫均能迅速激活4个甘蓝品系植株体内的抗氧化系统,及时清除ROS,尤其以耐寒品系对ROS的清除效果更佳。4个甘蓝品系的DHAR活性均随低温胁迫时间的延长呈先显著升高后显著降低的变化趋势(图4-D),但品系231和235的DHAR活性明显高于

品系161和163,说明耐寒甘蓝品系在低温胁迫时迅速激活体内的抗氧化系统以减轻氧化伤害的效果优于不耐寒品系。

2.4 甘蓝AsA-GSH循环中主要代谢物质的综合性分析

从图5可看出,4个品系甘蓝幼苗的 H_2O_2 和MDA

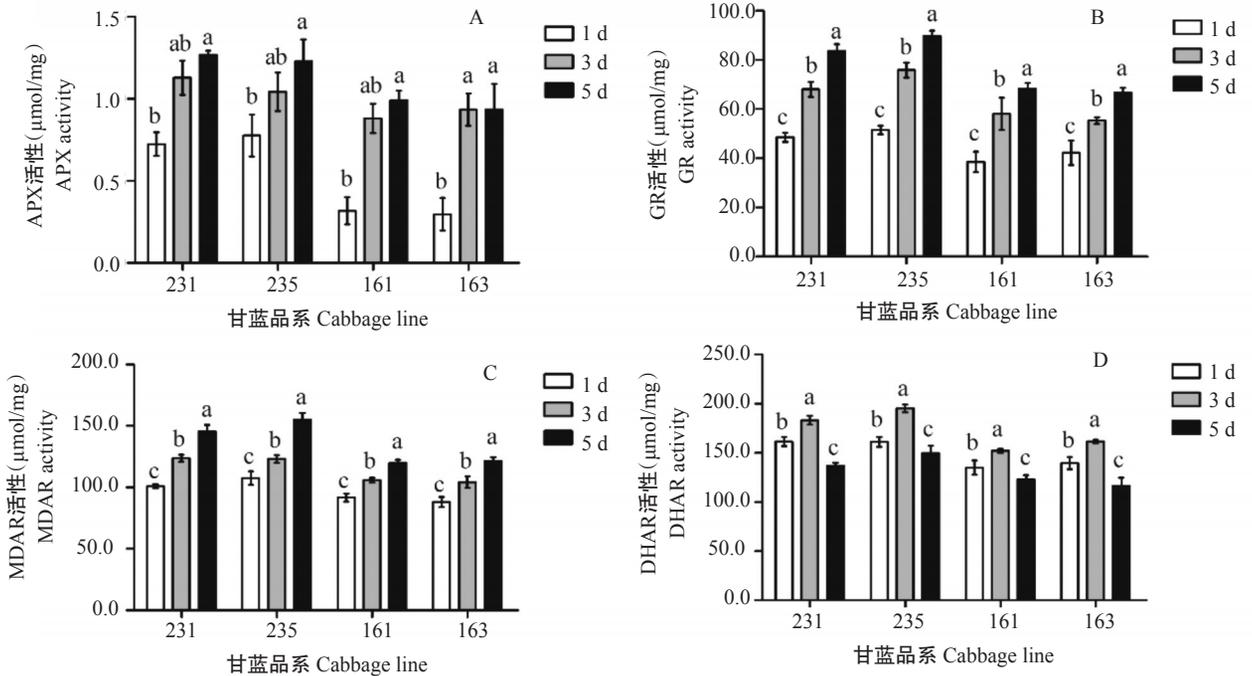


图 4 低温胁迫对甘蓝幼苗APX(A)、GR(B)、MDAR(C)和DHAR(D)活性的影响

Fig.4 Effects of low temperature stress on APX(A), GR(B), MDAR(C) and DHAR(D) activities in cabbage seedlings

含量变化趋势一致,但耐寒品系的变化量明显低于不耐寒品系;在低温胁迫5 d时,耐寒品系的AsA和GSH含量变化趋势与不耐寒品系相反,品系231和235在低温胁迫5 d时AsA和GSH含量达峰值。说明耐寒甘蓝品系能在低温胁迫期间维持较高水平的AsA-GSH循环来抵御氧化伤害。

系的MDA含量均呈增加趋势,与刘艳菊等(2016)对油棕、周丽霞等(2017)对椰子幼苗的研究结果一致。刘艳菊等(2016)研究认为,低温胁迫下油棕幼叶中H₂O₂含量显著增加,过量H₂O₂会造成严重的氧化应激和膜脂过氧化损伤,本研究结果与其一致,低温胁迫下4个甘蓝品系幼叶的H₂O₂均显著增加,但耐寒品系的H₂O₂含量明显低于不耐寒品系,说明耐寒品系能迅速响应低温胁迫引起的氧化损伤。

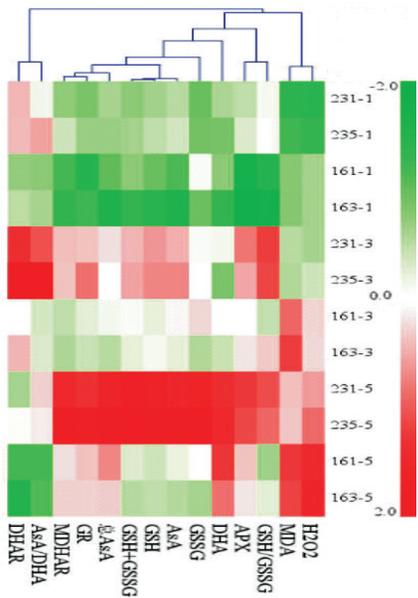


图 5 甘蓝AsA-GSH循环中主要代谢物质的综合性分析结果
Fig.5 Comprehensive analysis of main metabolism substances in cabbage AsA-GSH cycle

3 讨论

本研究中,随低温胁迫时间的延长,4个甘蓝品

系的研究结果一致。刘艳菊等(2016)研究认为,低温胁迫下油棕幼叶中H₂O₂含量显著增加,过量H₂O₂会造成严重的氧化应激和膜脂过氧化损伤,本研究结果与其一致,低温胁迫下4个甘蓝品系幼叶的H₂O₂均显著增加,但耐寒品系的H₂O₂含量明显低于不耐寒品系,说明耐寒品系能迅速响应低温胁迫引起的氧化损伤。

本研究表明,低温胁迫耐寒甘蓝品系的AsA和GSH含量显著增加,且增幅明显高于不耐寒品系,说明耐寒甘蓝品系所受氧化损伤较轻,对低温胁迫的耐受性较强,与Liu等(2009)的研究结果一致;在低温胁迫期间,耐寒品系231和235的AsA/DHA和GSH/GSSG均高于不耐寒品系161和163,说明耐寒甘蓝品系可通过调节非酶抗氧化系统维持氧化还原平衡,从而增强植株的抗氧化能力,与Kamrun等(2015)、魏国芹等(2017)研究认为较高的AsA/DHA和GSH/GSSG能保证AsA-GSH循环代谢正常运转,提高植株清除ROS能力,缓解低温胁迫造成的氧化伤害的观点一致。

Li等(2010)研究认为,APX、MDAR、DHAR和GR是参与AsA-GSH循环的重要酶,能有效清除ROS。刘晶等(2017)研究发现,APX可通过AsA将H₂O₂还原为H₂O。本研究中,耐寒甘蓝品系的APX活性在低温胁迫期间呈上升趋势,较高活性的APX可能提高了对ROS的清除能力;随低温胁迫时间的延

长,不同甘蓝品系幼叶的MDAR活性均呈下降趋势,但不耐寒品系明显低于耐寒品系。

4 结论

4℃低温胁迫的甘蓝耐寒品系231和235及不耐寒品系161和163均表现出氧化应激响应,但品系231和235较品系161和163更能迅速响应胁迫,激活抗氧化系统,体内的抗氧化酶活性明显升高,非酶抗氧化剂含量明显增加,能有效清除过量的ROS,维持植株体内的氧化还原平衡,对低温的耐受性更强。

参考文献:

- 付晴晴,谭雅中,翟衡,杜远鹏. 2018. NaCl胁迫对耐盐性不同葡萄株系叶片活性氧代谢及清除系统的影响[J]. 园艺学报, 45(1): 30-40. [Fu Q Q, Tan Y Z, Zhai H, Du Y P. 2018. Effects of salt stress on the generation and scavenging of reactive oxygen species in leaves of grape strains with different salt tolerance[J]. Acta Horticulturae Sinica, 45(1): 30-40.]
- 韩一林,王鑫朝,许鑫露,高岩,温国胜,张汝民,王玉魁. 2018. 毛竹幼苗抗氧化酶和AsA-GSH循环对高温干旱及协同胁迫的响应[J]. 浙江农林大学学报, 35(2): 268-276. [Han Y L, Wang X Z, Xu X L, Gao Y, Wen G S, Zhang R M, Wang Y K. 2018. Responses of anti-oxidant enzymes and the ascorbate-glutathione cycle to heat, drought, and synergistic stress in *Phyllostachys edulis* seedlings[J]. Journal of Zhejiang A & F University, 35(2): 268-276.]
- 刘晶,张鹤婷,殷悦,陈慧萍. 2017. 外源硫化氢对干旱胁迫下萌发水稻种子抗氧化代谢的影响[J]. 南方农业学报, 48(1): 31-37. [Liu J, Zhang H T, Yin Y, Chen H P. 2017. Effects of exogenous hydrogen sulfide on antioxidant metabolism of rice seed germinated under drought stress[J]. Journal of Southern Agriculture, 48(1): 31-37.]
- 刘艳菊,林以运,曹红星,李静,雷新涛. 2016. 外源ABA对低温胁迫油棕幼苗生理的影响[J]. 南方农业学报, 47(7): 1171-1175. [Liu Y J, Lin Y Y, Cao H X, Li J, Lei X T. 2016. Effects of exogenous ABA on physiology of oil palm seedlings under cold stress[J]. Journal of Southern Agriculture, 47(7): 1171-1175.]
- 宋松泉,程红焱,龙春林,姜孝成. 2005. 种子生物学研究指南[M]. 北京:科学出版社. [Song S Q, Cheng H Y, Long C L, Jiang X C. 2005. Guide to Seed Biology Research[M]. Beijing: Science Press.]
- 汤章城. 2004. 现代植物生理学实验指南[M]. 北京:科学出版社. [Tang Z C. 2004. Modern Plant Physiology Experiment Guide[M]. Beijing: Science Press.]
- 魏国芹,杨洪强,付全娟,冉昆,余显美,杨兴华,候森,孙玉刚. 2017. H₂S对低温胁迫下甜樱桃柱头和子房AsA-GSH循环的响应[J]. 核农学报, 31(6): 1217-1225. [Wei G Q, Yang H Q, Fu Q J, Ran K, Yu X M, Yang X H, Hou S, Sun Y G. 2017. Effects of H₂S on ascorbate-glutathione cycle in sweet cherry stigma and ovary under low temperature stress[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 31(6): 1217-1225.]
- 温泽林,刘慧英,周艳,陈仙君,冯玉龙. 2018. 一氧化氮参与外源谷胱甘肽对盐胁迫下番茄幼苗抗氧化损伤的调控[J]. 植物生理学报, 54(4): 607-617. [Wen Z L, Liu H Y, Zhou Y, Chen X J, Feng Y L. 2018. The involvement of nitric oxide in exogenous glutathione regulates antioxidant defense capacity against salt stress in tomato seedlings[J]. Plant Physiology Journal, 54(4): 607-617.]
- 杨丽梅,方智远,刘玉梅,庄木,张扬勇,孙培田. 2011. “十一五”我国甘蓝遗传育种研究进展[J]. 中国蔬菜, (2): 1-10. [Yang L M, Fang Z Y, Liu Y M, Zhuang M, Zhang Y Y, Sun P T. 2011. Advances of research on cabbage genetics and breeding during ‘The Eleventh Five-year Plan’ in China[J]. China Vegetables, (2): 1-10.]
- 周丽霞,曹红星,肖勇. 2017. 外源水杨酸对低温胁迫椰子幼苗生理特性的影响[J]. 南方农业学报, 48(11): 2039-2045. [Zhou L X, Cao H X, Xiao Y. 2017. Effects of exogenous salicylic acid on physiological characteristics of *Cocos nucifera* L. young seedlings under cold stress[J]. Journal of Southern Agriculture, 48(11): 2039-2045.]
- 邹琦. 2001. 植物生理学实验指导[M]. 北京:中国农业出版社. [Zou Q. 2001. Plant Physiology Experiment Guide[M]. Beijing: China Agricultural Press.]
- Costa H, Gallego S M, Tomaro M L. 2002. Effect of UV-B radiation on antioxidant defense system in sunflower cotyledons[J]. Plant Science, 162(162): 939-945.
- Esen T, Okkes A, Barbaros N, Losanka P P. 2006. Effects of salicylic acid and cold treatments on protein levels and on the activities of antioxidant enzymes in the apoplast of winter wheat leaves[J]. Phytochemistry, 67(7): 710-715.
- Foyer C H, Noctor G. 2011. Ascorbate and glutathione: The heart of the redox hub[J]. Plant Physiology, 155(1): 2-18.
- Kamrun N, Mirza H, Md. M A, Masayuki F. 2015. Exogenous glutathione confers high temperature stress tolerance in mung bean (*Vigna radiata* L.) by modulating antioxidant defense and methylglyoxal detoxification system[J]. Environmental & Experimental Botany, 112(112): 44-54.
- Li Y, Liu Y, Zhang J. 2010. Advances in the research on the AsA-GSH cycle in horticultural crops[J]. Frontiers of Agriculture in China, 4(1): 84-90.
- Liu Y J, Zhao Z G, Si J, Di C X, Han J, An L Z. 2009. Brassinosteroids alleviate chilling-induced oxidative damage by enhancing antioxidant defense system in suspension cultured cells of *Chorispora bungeana* [J]. Plant Growth Regulation, 59: 207-214.
- Matteucci M, Dangeli S, Errico S, Lamanna R, Perrotta G, Altamura M M. 2011. Cold affects the transcription of fatty acid desaturases and oil quality in the fruit of *Olea europaea* L. genotypes with different cold hardiness[J]. Journal of Experimental Botany, 62(10): 3403-3420.
- Nagalakshmi N, Prasad M N V. 2001. Responses of glutathione cycle enzymes and glutathione metabolism to copper stress in *Scenedesmus hijugatus* [J]. Plant Science, 160(2): 291-299.
- Ruelland E, Zachowski A. 2010. How plants sense temperature[J]. Environmental & Experimental Botany, 69(3): 225-232.
- Tibor J, Gabriella S, Krisztina R, Otto V, Emil P. 2003. Comparative study of frost tolerance and antioxidant activity in cereals[J]. Plant Science, 164(2): 301-306.