

过量表达 *Trxs* 对  $H_2O_2$  胁迫下大麦幼苗叶片抗氧化酶活性的影响

李巧云, 牛洪斌, 任江萍, 李永春, 尹钧\* (河南农业大学国家小麦工程技术研究中心, 河南郑州 450002)

**摘要** [目的]分析过量表达 *Trxs* 对大麦幼苗叶片抗外源氧化剂胁迫的影响,为分析 Trx 参与植物抗氧化胁迫机制提供理论依据。[方法]以转 *Trxs* 基因大麦株系(LSY-11-1-1)及其非转基因对照株系为试材,研究了在 1.5 mmol/L  $H_2O_2$  胁迫条件下,*Trxs* 过量表达对大麦幼苗叶片抗氧化酶活性的影响。[结果]在  $H_2O_2$  胁迫下,转基因大麦的  $F_v/F_m$  与  $F_v/F_o$  值高于对照,而丙二醛与  $H_2O_2$  含量低于对照;转基因大麦的过氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)与谷胱甘肽过氧化物酶(GSH-PX)活性普遍高于对照;转基因大麦与对照的 SOD 与 GSH-PX 活性变化趋势不一致;转基因大麦出现 2 次活性高峰,而对照仅 1 次。[结论]过量表达 *Trxs* 能够通过增强抗氧化酶活性有效地缓解  $H_2O_2$  胁迫对转基因大麦幼苗生长所造成的氧化损伤。

**关键词** 硫氧还蛋白 s 基因(*Trxs*);大麦; $H_2O_2$ ;氧化胁迫;抗氧化酶

**中图分类号** S512.3 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2009)35-17423-02

Effects of Over Expressing *Trxs* on Antioxidant Enzymes Activities in Transgenic Barley Seedling Leaves under  $H_2O_2$  Stress

LI Qiao-yun et al (National Engineering Research Center for Wheat, Henan Agricultural University, Zhengzhou, Henan 450002)

**Abstract** [Objective] The study aimed to analyze effects of over expressing *Trxs* on antioxidant enzymes activities in transgenic barley seedling leaves and provide the theoretical basis for analyzing the mechanism of Trx participating in antioxidant stress of plants. [Method] With the transgenic barley line with over expressing *Trxs* (LSY-11-1-1) and its CK line (LSY) as the tested materials, the effects of over expressing *Trxs* on antioxidant enzyme activities of barley seedlings leaves were researched under 1.5 mmol/L  $H_2O_2$  stress. [Result] Under 1.5 mmol/L  $H_2O_2$  stress, the damage degrees caused by salt stress in the transgenic barley seedling was much less than CK as reflected by higher value of  $F_v/F_m$  and  $F_v/F_o$  and the contents of malondialdehyde and  $H_2O_2$  in the transgenic line were lower than that in CK. In comparison with CK, the activities of superoxide dismutase (SOD), guaiacol peroxidase (POD) and glutathione peroxidase (GSH-PX) in the transgenic barley leaves were generally higher. The activity changes tendency of SOD and GSH-PX was different between transgenic barley and its CK seedlings. There were twice activity peaks in the transgenic barley but one time in the CK. [Conclusion] Over expressing *Trxs* could effectively protect barley seedlings from the oxidative damage through enhancing activities of antioxidant enzymes to relieve the excessive reactive oxygen species (ROS) caused by  $H_2O_2$  stress.

**Key words** Thioredoxin s gene (*Trxs*); Barley;  $H_2O_2$ ; Oxidative stress; Antioxidant enzymes

硫氧还蛋白(Thioredoxin, Trx)是所有生物中共有的一类小蛋白家族,分子量约 12 kDa,有 1 个含 2 个半胱氨酸的活性中心,通过二硫键与巯基的可逆变化,Trx 在多种反应中起氧化还原载体的作用,参与生物体内水解酶活性调节、信号传导、转录因子调控、自交不亲和机制等许多重要的生命活动过程<sup>[1]</sup>。越来越多的研究表明,Trx 可以通过多种途径参与植物抗氧化胁迫机制:Trx 是重要的氧化还原剂<sup>[2]</sup>;Trx 基因的表达常常与活性氧(ROS)的增加有关<sup>[3]</sup>;Trx 的靶蛋白参与抗氧化机制,比较重要的有过氧还蛋白(Prx)、甲硫氨酸亚砷还原酶(Msr)<sup>[3]</sup>,以及过氧化物歧化酶(SOD)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)、过氧化氢酶(CAT)等<sup>[2]</sup>。这些研究为 *Trxs* 的过量表达能提高植物抗氧化胁迫能力提供了重要的理论依据。国家小麦工程技术研究中心生物技术研究室用基因枪转化法将源于 *Phalaris coerulea* L. 的硫氧还蛋白 s 基因(*Trxs*)转入不同品种的啤酒大麦,获得了外源基因稳定遗传并高效表达的转基因大麦纯合株系<sup>[4]</sup>,已有研究证实,过量表达 *Trxs* 能增强大麦幼苗的抗铝胁迫能力<sup>[4]</sup>,提高大麦对籽粒灌浆后期高温干旱等逆境的耐受能力<sup>[5]</sup>,但是过量表达 *Trxs* 对大麦抗外源氧化剂胁迫的影响还未见报道。笔者用 1.5 mmol/L  $H_2O_2$  处理转 *Trxs* 大麦纯合株系 LSY-11-1-1 幼苗,分析 *Trxs* 对  $H_2O_2$  胁迫下大麦幼苗抗氧化酶活性的影响,从而为研究 Trx 与植物抗氧化胁迫的关系提供理论依据,并为高抗性大麦新品种培育提供实践支持。

## 1 材料与方法

**1.1 试验材料** 以啤酒大麦品种“来色衣”(LSY)为受体获得的 T5 代转 *Trxs* 基因大麦株系(LSY-11-1-1)<sup>[4]</sup>为试验材料(T),非转基因受体材料为对照(CK)。精选 T 与 CK 饱满、成熟种子,表面灭菌后,于培养箱中培养至 2 叶 1 心期。选择生长健壮一致的幼苗,用含 1.5 mmol/L  $H_2O_2$  的 Hoagland 完全营养液(pH 值 6.5)进行处理,分别在处理的 0、5、10、14 h 取样,称重后 -70 °C 保存备用。

## 1.2 试验方法

**1.2.1 叶绿素荧光参数测定。**在处理的 0、5、10、14 h,用 OS-30 型便携式叶绿素荧光仪测定初始荧光( $F_o$ )、最大荧光( $F_m$ )、PSII 的原初光能转化效率( $F_v/F_m$ )和潜在活性( $F_v/F_o$ )等荧光参数。

**1.2.2  $H_2O_2$  与丙二醛(MDA)含量测定。**用南京建成生物工程研究所的  $H_2O_2$  测试盒测定  $H_2O_2$  含量,硫代巴比妥酸法测定 MDA 含量<sup>[6]</sup>。

**1.2.3 抗氧化酶活性测定。**谷胱甘肽过氧化物酶(GSH-PX)活性测定参照赵耀的 DTNB 显色法<sup>[7]</sup>;SOD 活性测定参照 Meloni 等的分光光度法<sup>[8]</sup>;POD 活性测定用愈创木酚法<sup>[9]</sup>;可溶性蛋白质含量测定参考 Bradford 的方法<sup>[10]</sup>,牛血清蛋白作标线。试验均设 3 次重复,试验数据用 SPSS 11.5 统计软件进行方差和差异显著性分析。

## 2 结果与分析

**2.1 过量表达 *Trxs* 对大麦幼苗荧光参数的影响**  $F_v/F_m$  与  $F_v/F_o$  分别反映了 PSII 反应中心内原初光能转换效率与潜在活性,是评价光化学反应状况的 2 个重要参数<sup>[11]</sup>。由表 1 可知,正常情况下大麦幼苗叶片的  $F_v/F_m$  与  $F_v/F_o$  值变化

**基金项目** 河南省科技成果转化计划项目(0636000005);国家自然科学基金项目(30871530)。

**作者简介** 李巧云(1971-),女,河南汤阴人,博士,讲师,从事麦类品质分子改良研究。\*通讯作者。

**收稿日期** 2009-08-14

不大,1.5 mmol/L H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 处理的  $Fv/Fm$  与  $Fv/Fo$  值显著降低,表明 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 处理已经严重抑制大麦幼苗的光合性能。转基因大麦叶片的  $Fv/Fm$  与  $Fv/Fo$  值在整个处理过程中始终高于 CK。在处理的 10 h 与 14 h,其  $Fv/Fm$  值分别比 CK 高

2.1% 与 2.8%;  $Fv/Fo$  值分别比 CK 高 11.8% 与 15.4%, 差异显著,表明过量表达  $Trxs$  可赋予转基因大麦对 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 胁迫更强耐受能力,降低 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 胁迫对大麦幼苗 PSII 的损伤。

表 1 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 处理对转基因大麦及其对照幼苗  $Fv/Fm$  值和  $Fv/Fo$  值的影响

Table 1 Effects of H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> stress on  $Fv/Fm$  and  $Fv/Fo$  value of transgenic barley and CK

处理 Treatment	$Fv/Fm$				$Fv/Fo$			
	0 h	5 h	10 h	14 h	0 h	5 h	10 h	14 h
CK	0.839 a	0.838 ab	0.850 a	0.843 a	5.210 a	5.173 c	5.690 d	5.350 c
T	0.837 a	0.842 a	0.845 a	0.844 a	5.150 a	5.310 c	5.453 c	5.397 c
H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> -CK	0.838 a	0.819 c	0.804 c	0.793 c	5.187 a	4.510 a	4.103 a	3.820 a
H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> -T	0.839 a	0.832 b	0.821 b	0.815 b	5.223 a	4.953 b	4.587 b	4.407 b

注:数据均为均值( $n=3$ )。数据后不同小写字母表示差异显著( $P<0.05$ )。下同。

Note: The data are the means ( $n=3$ ). Data followed by different small letters are significantly different ( $P<0.05$ ). The same as below.

**2.2 过量表达  $Trxs$  降低了大麦幼苗叶片内 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 与 MDA 含量** 由表 2 可知,H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 处理引起大麦幼苗叶片中 MDA 和 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 含量的极显著增加,转基因大麦叶片的 MDA 与 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 含量在处理过程中始终低于 CK。如在处理的 10 h,其 MDA 含量与 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 含量仅为 CK 的 86.85% 与 93.08%,在处理的 14 h,仅为 CK 的 71.17% 与 88.65%,差异极显著,这说明  $Trxs$  能够有效缓解由于 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 胁迫对大麦幼苗的氧化损伤。

**2.3 过量表达  $Trxs$  增强了大麦幼苗叶片抗氧化酶活性** 由表 3 可知, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 处理引起大麦幼苗叶片内 SOD、POD 与 GSH-PX 等抗氧化酶活性的极显著升高。转基因大麦的 3 种酶活性普遍高于 CK,如在处理的 14 h,其 SOD、POD 与 GSH-PX 活性分别比 CK 高 46.97%、11.79% 与 20.56%, 差异极显著。转基因大麦与 CK 的 SOD 与 GSH-PX 活性的变化趋势不完全一致,尤其是在处理的最长时间(14 h)时,CK 的 SOD 和 GSH-PX 2 种酶活性均呈下降趋势,而转基因大麦

却出现上升趋势,这说明  $Trxs$  不仅增强了转基因大麦的抗氧化酶活性,而且也可能改变其基因表达的模式。

表 2 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 处理对转基因大麦及其对照幼苗 MDA 与 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 含量的影响

Table 2 Effects of H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> stress on MDA and H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> content of transgenic barley and CK

处理 Treatment	MDA 含量// $\mu\text{mol/g}$ (FW) MDA content				H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> 含量//nmol/mg (Pro) H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> content			
	0 h	5 h	10 h	14 h	0 h	5 h	10 h	14 h
	CK	1.05 A	1.18 B	1.12 C	1.24 C	198.34 A	197.34 C	202.01 C
T	1.09 A	1.26 B	1.15 C	1.18 C	196.80 A	202.20 C	196.47 C	201.92 C
H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> -CK	1.07 A	1.64 A	2.13 A	2.74 A	204.08 A	317.91 A	276.82 A	314.36 A
H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> -T	1.08 A	1.54 A	1.85 B	1.95 B	198.93 A	309.11 B	257.66 B	278.68 B

注:数据后不同大写字母表示差异极显著( $P<0.01$ )。下同。

Note: Different capital letters mean extremely significant difference ( $P<0.01$ ). The same as below.

表 3 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 处理对转基因大麦及其对照幼苗 POD、GSH-PX 与 SOD 活性的影响

Table 3 Effects of H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> stress on POD, GSH-PX and SOD activities of transgenic barley and CK

处理 Treatment	SOD 活性 SOD activity//U/mg (Pro)				POD 活性 POD activity// $\times 10^{-3}$ U/mg (Pro)				GSH-PX 活性 GSH-PX activity//U/mg (Pro)			
	0 h	5 h	10 h	14 h	0 h	5 h	10 h	14 h	0 h	5 h	10 h	14 h
CK	25.31 A	30.42 C	39.76 C	46.76 C	2.62 A	2.66 C	2.77 C	2.81 C	1.15 A	0.92 C	1.21 BC	1.06 C
T	28.93 A	38.13 C	30.27 D	37.40 C	2.90 A	2.43 C	2.33 C	2.98 C	1.08 A	1.06 C	1.01 C	1.04 C
H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> -CK	25.07 A	196.72 B	143.26 B	125.71 B	2.53 A	6.42 B	4.61 B	8.06 B	1.09 A	2.32 B	2.55 A	2.14 B
H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> -T	31.93 A	236.67 A	157.85 A	184.76 A	2.88 A	14.09 A	6.33 A	9.01 A	1.16 A	3.76 A	1.80 B	2.58 A

### 3 讨论

H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 是最稳定的 ROS 并且能快速透过细胞膜,低浓度的 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 能够激发植物抗氧化系统对 ROS 的清除<sup>[12]</sup>,如水稻幼苗经 10  $\mu\text{mol/L}$  H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 预处理后,冷适应性增加<sup>[13]</sup>;高浓度时 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 有毒害作用,如 0.8 mmol/L H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 处理大蒜试管苗的抗氧化酶活性升高,MDA 含量和电解质渗透率增加<sup>[14]</sup>。该试验结果表明, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 处理引起大麦幼苗叶片 SOD、GSH-PX、POD 等抗氧化酶活性的显著升高,这有利于大麦幼苗及时清除由于 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 胁迫而大量产生的 ROS,但随着处理时间的延长,大麦幼苗来不及有效清除过量积累的 ROS,从而对机体造成了氧化损伤,膜脂、蛋白质等生物大分子受损,MDA 含量增加,进而引起  $Fv/Fm$  与  $Fv/Fo$  值的降低,这与杨芸等对大蒜试管苗及王国莉对水稻的研究结果一致<sup>[14-15]</sup>。

转基因大麦的  $Fv/Fm$  与  $Fv/Fo$  值高于 CK 而 MDA 与

H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 含量低于 CK,表明过量表达  $Trxs$  缓解了 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 胁迫造成的氧化损伤,从而增强了转基因大麦对 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 胁迫的耐受能力,其原因可能是  $Trxs$  过量表达增强了抗氧化酶活性。酶活性测定结果证明了这一点,H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 处理下,转基因大麦幼苗的 SOD、POD 与 GSH-PX 等抗氧化酶活性普遍高于 CK,特别是随着处理时间的延长,CK 的 SOD 与 GSH-PX 活性呈下降趋势时,转基因大麦却出现上升趋势,从而使转基因大麦能更有效地清除由于盐胁迫而大量产生的 ROS。Trx 是重要的氧化还原剂,许多抗氧化酶,如 CAT、SOD(Cu-Zn) 和 GR 等都是 Trxh 的靶蛋白<sup>[2]</sup>,也许是还原型的 Trx 能为这些抗氧化酶活性提供还原当量,也许 Trx 参与了依赖于氧化还原状态的信号级联的调节,使转基因大麦从转录的水平调节与 GSH-PX 和 SOD 抗氧化酶合成相关基因的表达,对此有待于

(下转第 17428 页)

合中筋小麦的标准(22.0%~32.0%),第 I、II、VII 播期均达到强筋小麦的标准;9356 均达到强筋小麦的标准;宁麦 9 号均超过弱筋小麦的标准,达到中筋小麦的标准,甚至第 VII 播期达到中筋小麦的标准,湿面筋含量最低的为第 IV 播期。

各供试品种直链淀粉含量随播期推迟呈现二次曲线的变化( $r$  分别为 0.959 2\*\*、0.939 4\*\*、0.951 7\*\*);支链淀粉含量随播期的推迟呈现递增趋势( $r$  分别为 0.992 6\*\*、0.991 7\*\*、0.980 1\*\*);总淀粉含量随播期的推迟也呈递增趋势;支/直随播期的推迟呈二次曲线变化( $R$  分别为 0.987 2\*\*、0.978 6\*\*、0.993 2\*\*)。扬麦 158 直链淀粉含量第 IV 播期最高;支链淀粉第 I 播期最低,第 VII 播期最高;总淀粉第 I 播期最低,第 VII 播期最高;支/直第 III 播期最低为 3.339,第 VII 播期最大为 3.737。9356 直链淀粉含量变化趋势与扬麦 158 相似,第 IV 播期最高;支链淀粉含量第 I 播期最低,第 VII 播期最高;总淀粉含量第 I 播期最低,第 VII 播期最高;支/直第 IV 播期最低,第 VII 播期最大。宁麦 9 号直链淀粉含量第 I~III 播期上升,第 III~VII 播期下降,第 III 播期最高;支链淀粉第 I 播期最低,第 VII 播期最高;总淀粉含量除第 III 播期外,均随播期呈递增关系,第 VII 播期含量最大,第 III 播期次之,第 I 播期最低。

### 3 结论与讨论

随播期的延迟,拔节期、抽穗期依次延后,成熟期差异不大;小麦全生育期所需天数缩短。春性品种在不同播期间拔节期变化大,且随播期的推迟,播种至拔节期所需的天数明显延长,拔节-抽穗所需的天数明显缩短,抽穗-成熟天数有所缩短但相对稳定。半冬性品种在不同播期间拔节期比较稳定,且随播期的推迟,播种-拔节期所需的天数明显缩

短,拔节-抽穗、抽穗-成熟所需的天数有所缩短但相对稳定。不同播期处理对小麦产量具有显著的调节作用,表现为播期与产量呈极显著的二次曲线关系,不同小麦品种的最高产量所对应的播期有所不同。播期对容重、出粉率、蛋白质含量、湿面筋含量、淀粉含量、支直淀粉比等都有明显的影响,但品种间有一定的差异。从生育安全、高产、优质三者综合协调分析,扬州地区春性品种扬麦 158、9356、宁麦 9 号的适宜播期范围为 10 月 28 日~11 月 4 日、10 月 27 日~11 月 4 日、10 月 26~29 日。

### 参考文献

- [1] 李友军,谷登斌,韩如岩,等.晚播小麦高产栽培途径与技术研究[J].麦类作物,1997,17(5):46-49.
- [2] 曹广才,吴东兵.不同类型小麦品种在非正常播期中的生育表现及其意义[J].中国农业气象,1992,13(6):1-5.
- [3] 姚国才,钱存鸣,姚金保,等.宁麦 8 号小麦的适宜播种期研究[J].江苏农业科学,1998(5):11-12.
- [4] 李本良,苏兴智,掌卫,等.播期播量对小麦个体与群体影响的研究[J].作物研究,1994,8(4):22-26.
- [5] 袁秋勇,李庚生,常龙福,等.冻害对小麦生育特性的影响及综防技术研究[J].江苏农学院学报,1996,17(1):37-42.
- [6] 杨栋.日平均气温的升高对小麦冻害的影响及适宜播期的关系[J].安徽农业科学,2000,28(1):43-46.
- [7] 蔡大同.氮肥与播期对优质小麦产量和加工品质的效应[J].安徽农业科学,1994,22(3):209-212.
- [8] 王有庆,马辉,朱惠琴.播种时期对春小麦籽粒增重过程和蛋白质含量变化的影响[J].青海大学学报,1997,15(3):51-54.
- [9] 王法宏,赵君实,荆淑民,等.小麦不同类型品种的籽粒产量及品质在不同生态区的表现[J].莱阳农学院学报,1997,14(2):100-104.
- [10] 何照范.粮油籽粒品质及其分析技术[M].北京:农业出版社,1983:57-60,305-307.
- [11] 史伟东,侯立白.沈阳地区分期播种对冬小麦产量的影响[J].内蒙古农业科技,2002(6):10-11.
- [12] 赵耀.亚硒酸钠诱导麦谷胱甘肽过氧化物酶生物合成机理的探讨[D].重庆:西南农业大学,2004:16.
- [13] MELONI D A, OLIVA M A, MARTINEZ C A, et al. Photosynthesis and activity of superoxide dismutase, peroxidase and glutathione reductase in cotton under salt stress[J]. Environ Exp Bot, 2003, 49: 69-76.
- [14] 张志良,瞿伟菁.植物生理学实验指导[M].北京:高等教育出版社,2003:123-124.
- [15] BRADFORD M M. A rapid and sensitive method for the quantification of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding[J]. Anal Biochem, 1976, 72: 248-254.
- [16] 张守仁.叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论[J].植物学通报,1999,16(4):444-448.
- [17] GRANT J, LOAKE G. Role of reactive oxygen intermediates and cognate redox signaling in disease resistance[J]. Plant Physiol, 2000, 124: 21-29.
- [18] 李美茹,刘鸿先,王以柔.氧化胁迫对水稻幼苗抗冷力的影响[J].热带亚热带植物学报,1999,7(4):323-328.
- [19] 杨芸,吴震,李翠花,等.外源 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 胁迫对大蒜试管苗玻璃化的影响[J].西北植物学报,2007,27(8):1637-1642.
- [20] 王国莉. H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 处理对水稻不同耐冷品种幼苗叶绿素荧光参数的影响[J].惠州学院学报,2006,26(3):5-10.

(上接第 17424 页)

进一步研究。总之,转基因大麦通过增强抗氧化酶活性有效清除 ROS,从而具有更强的抵御外源氧化剂 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 起氧化损伤的能力。该研究为分析 Trx 参与植物抗氧化胁迫机制提供了理论依据,也为我国高抗逆性大麦品种的培育提供了实践支持。

### 参考文献

- [1] LI X M, NIELD J, HAYMAN D, et al. Thioredoxin activity in the C terminus of Phalaris S protein[J]. Plant J, 1995, 8(1):133-138.
- [2] WONG J H, CAI N, BALMER Y, et al. Thioredoxin targets of developing wheat seeds identified by complementary proteomic approaches[J]. Phytochemistry, 2004, 65: 1629-1640.
- [3] VIERIA DOS SANTOS C, REY P. Plant thioredoxins are key actors in the oxidative stress response[J]. Trends Plant Sci, 2006, 11(7):329-334.
- [4] 李巧云,牛洪斌,王孟本,等.过量表达 Trxs 对铝胁迫下转基因大麦幼苗根系抗氧化酶系的影响[J].麦类作物学报,2007,27(6):1111-1116.
- [5] 牛洪斌,李巧云,王孟本,等. Trxs 基因对啤酒大麦籽粒灌浆后期抗氧化能力和荧光参数的影响[J].麦类作物学报,2007,27(6):1106-1109.
- [6] 张志良,瞿伟菁.植物生理学实验指导[M].北京:高等教育出版社,