

# 铝胁迫下不同耐性的小黑麦及其异源亲本活性氧代谢研究

张涛, 李强, 陈教云, 董登峰\*

(广西大学农学院, 广西南宁 530005)

**摘要** [目的] 将耐铝的黑麦(389 和 390)与不耐铝的四倍体小麦(5020)远源杂交获得耐铝的小黑麦( $5020 \times 389$  和  $5020 \times 390$ )，比较铝胁迫下小黑麦及其异源亲本活性氧代谢。[方法] 通过水培及 Al 胁迫处理，检测不同处理时间小黑麦及其亲本的膜稳定性、活性氧含量及代谢。[结果]  $\text{AlCl}_3$  处理后  $5020$ 、 $5020 \times 389$  和  $5020 \times 390$  的 MDA 含量与质膜透性显著增加，铝处理 2 和 12 d，与无铝处理相比增幅为 57.7%、11.1%、10.8% 和 22.8%、17.4%、2.2%。Al 促进  $5020$ 、 $5020 \times 389$  和  $5020 \times 390$  活性氧含量的显著提高，铝处理 2 d 时， $\text{H}_2\text{O}_2$  含量分别增加了 63.2%、47.1%、37%，且在铝处理 12 d 时，只有  $5020$  活性氧显著增加。 $5020$ 、 $5020 \times 389$  和  $5020 \times 390$  的 SOD 活性在铝处理 2 和 12 d 时分别增加了 74.5%、63.2%、61.7% 和 45.1%、31.4%、20.1%。Al 处理 12 d 时，与对照相比  $5020$  除了 CAT 外 APX、GPX、GR 活性均减小显著减小了 74.1%、69%、18%； $5020 \times 389$  和  $5020 \times 390$  叶中 APX、GPX、GR 活性增加显著分别增加了 3.56 倍、9.54 倍与 2.96 倍、1.22 倍与 2.4 倍、5.74 倍。 $5020$ 、 $5020 \times 389$  和  $5020 \times 390$  的 GSH 含量和 GSSH 含量均在铝处理 12 d 显著增加分别增加了 54.0%、118.2% 和 25.3%、18.0% 和 22.0%、12.3%。[结论] 小黑麦  $5020 \times 389$  和  $5020 \times 390$  表现为耐铝，且耐铝性  $5020 \times 390$  稍强于  $5020 \times 389$ 。同时，研究表明不同耐铝品种间叶中 APX、GPX 和 GR 活性差异是小黑麦及其异源亲本耐铝性差异显著的原因之一。APX 与 GPX 可能是  $5020 \times 390$  耐铝的主要作用酶，GR 可能是  $5020 \times 389$  耐铝的主要作用酶。

**关键词** 小黑；远源杂交；铝毒；活性氧

中图分类号 S501 文献标识码 A 文章编号 0517-6611(2018)15-0039-05

## Effect of Aluminum on Reactive Oxygen Species in Triticale and Their Heterogeneous Parents Differing in Aluminum Tolerance

ZHANG Tao, LI Qiang, CHEN Jiao-yun et al (College of Agronomy, Guangxi University, Nanning, Guangxi 530005)

**Abstract** [Objective] Aluminum-tolerant triticale ( $5020 \times 389$  and  $5020 \times 390$ ) were obtained from the aluminum-resistant rye (389 and 390) and aluminum-deficient tetraploid wheat (5020), and to compare the triticale and its heterologous parents active oxygen metabolism under aluminum stress. [Method] The membrane stability, active oxygen content and metabolism of triticale and its parents in different treatment time were detected by hydroponics and Al stress treatment. [Result] The contents of MDA and plasma membrane permeability of  $5020$ ,  $5020 \times 389$  and  $5020 \times 390$  were significantly increased after  $\text{AlCl}_3$  treatment. The contents of MDA and membrane permeability of Al treatments were significantly increased after treatment with  $\text{AlCl}_3$  for 2 and 12 d (57.7%, 11.1%, 10.8% and 22.8%, 17.4%, 2.2%), respectively. Al promoted the content of active oxygen in  $5020$ ,  $5020 \times 389$  and  $5020 \times 390$ , and the contents of  $\text{H}_2\text{O}_2$  increased by 63.2%, 47.1%, 37% and 63.2%, 41.1%, 37%, respectively, and only  $5020$  reactive oxygen species increased significantly after 12 days of aluminum treatment. The activities of SOD at  $5020$ ,  $5020 \times 389$  and  $5020 \times 390$  increased by 74.5%, 63.2%, 61.7% and 45.1%, 31.4%, 20.1% at 2 d and 12 d, respectively. After Al treatment for 12 days, the activities of APX, GPX, and GR in  $5020$  except CAT were significantly reduced by 74.1%, 69%, and 18%, respectively, compared to the control. The activities of APX, GPX, and GR in  $5020 \times 389$  and  $5020 \times 390$  leaves were significantly reduced. The increase was significantly increased by 3.56 times, 9.54 times and 2.96 times, 1.22 times and 2.4 times and 5.74 times respectively. GSH content and GSSH content of  $5020$ ,  $5020 \times 389$  and  $5020 \times 390$  increased significantly by 54.0%, 118.2% and 25.3%, 18.0% and 22.0%, 12.3% respectively after 12 d of aluminum treatment. [Conclusion] Triticale  $5020 \times 389$  and  $5020 \times 390$  are resistant to aluminum, and the aluminum tolerance  $5020 \times 390$  is slightly stronger than  $5020 \times 389$ . At the same time, the results showed that the differences of APX, GPX and GR activity among different aluminum tolerant cultivars were one of the reasons that the differences of aluminum tolerance between triticale and its heterologous parents were significant. APX and GPX may be the main action enzymes of  $5020 \times 390$  aluminum-resistant, and GR may be the main action enzyme of  $5020 \times 389$  aluminum-resistant.

**Key words** Triticale; Wild hybridization; Aluminium toxicity; Reactive oxygen species

四倍体小麦(硬粒小麦 AABB)品质好,但由于没有 D 染色体,表现为不耐铝毒<sup>[1]</sup>,黑麦(RR)有广谱抗性,但品质差,将黑麦耐铝基因导入到硬粒小麦,可以提高硬粒小麦耐铝性。早在 20 世纪 60 年代国外已经获得的有六倍体小黑麦 Rosner 和 57 等品种<sup>[2]</sup>。我国育种学家鲍文奎等也通过远缘杂交成功合成了八倍体小黑麦。由于兼备了小麦和黑麦双亲的优良特点,小黑麦具有良好的高产性、较强的抗逆性和广泛的适应性,小黑麦的成功繁育促进了小麦品种的进化和黑麦改良小麦育种的进程<sup>[3]</sup>。活性氧主要包括  $\text{O}_2^-$ 、 $\text{H}_2\text{O}_2$ 、 $\cdot\text{OH}$  和  ${}^1\text{O}_2$ ,在正常情况下植物细胞内 SOD、GPX、CAT、GR、APX 等酶可以有效地清除细胞内的活性氧,维持细胞内活性氧代谢相对稳定。但如果活性氧过度积累,超过活性氧代谢

的酶分解能力,将引发细胞膜酯化,破坏细胞膜系统,更严重的将会引起细胞的死亡<sup>[4]</sup>。铝是地壳中最丰富的元素,且许多植物物种对土壤中铝十分敏感,尤其是  $\text{Al}^{3+}$  的形式的铝<sup>[5]</sup>,受到铝毒胁迫的植物表现出一种主要反应,即促进活性氧(ROS)的迅速产生,当植物受到铝胁迫时活性氧产生和清除无法平衡时,就会导致活性氧的积累,以及膜系统、DNA 分子、蛋白质及其他细胞成分的严重损伤<sup>[6-7]</sup>。笔者前期成功以四倍体小麦 5020 为母本,以黑麦近等系 389 和 390 为父本,远源杂交获得小黑麦  $5020 \times 389$  与  $5020 \times 390$ 。在此基础上,研究铝胁迫下小黑麦和异源亲本膜稳定性及活性氧代谢酶活性,从而提高硬粒小麦的耐铝性,并揭示其耐铝机理。

## 1 材料与方法

**1.1 试验材料** 四倍体小麦 5020, 近等系黑麦 390(耐铝性强)和 389(耐铝性弱)及其杂交种小黑麦  $5020 \times 390$  与  $5020 \times 389$ 。

基金项目 国家自然科学基金项目(31160054)。

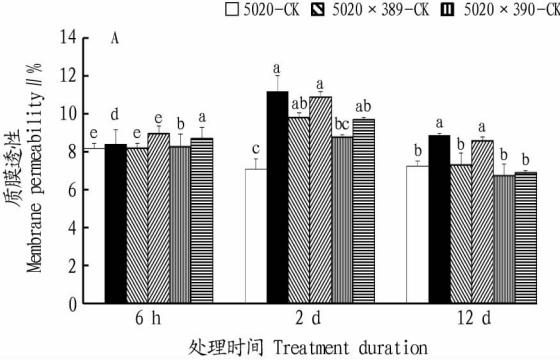
作者简介 张涛(1988—),男,河南商丘人,硕士研究生,研究方向:植物分子生物学。\*通讯作者,教授,博士,博士生导师,从事大豆与逆境生理研究。

收稿日期 2018-03-10;修回日期 2018-03-28

**1.2 试验材料的培养** 种子用 0.5% 次氯酸钠消毒、蒸馏水清洗后置于 4 ℃ 冰箱中催芽 24 h, 将露白发芽的种子进行沙培, 植株大约 10 cm 时移栽到 1/5 Hoagland 营养液中, 预培养 7 d 后进行处理, 对照用 1/5 Hoagland 营养液继续培养, 铝毒用含 0.5 mmol/L AlCl<sub>3</sub> 的 1/5 Hoagland 营养液培养, 水培过程中每 2 d 更换 1 次营养液、每天 08:00 和 18:00 调节 pH 使之维持在 4.5 以下, 每小时定时通气 10 min。处理开始后 6 h、2 d 和 12 d 取材料进行生理指标测定。

**1.3 叶中和活性氧代谢途径相关的生理性指标测定** SOD 活性的测定参考 Gianopolitis 和 Ries(1977)<sup>[8]</sup>, CAT 活性的测定参考 Rao 等(1997)<sup>[9]</sup> 的方法, 丙二醛含量的测定参考 Dhindsa 等(1981)<sup>[10]</sup> 的方法, GR 和 APX 的活性测定参考李忠光等(2014)<sup>[11]</sup> 的方法。H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 含量根据 Yang 等<sup>[12]</sup> 的方法测定。GPX 酶活性测定参考黄爱缨等<sup>[13]</sup> 的方法。GSH 和 GSSG 按照 Aravind 等<sup>[14]</sup> 的方法测定。

**1.4 统计分析** 采用 SPSS Statistics 19 和 Microsoft Excel 2010 软件进行单因素方差分析, 对数据处理、分析及制图。



注:不同小写字母表示在 0.05 水平差异显著

Note: Different lowercases indicated significant differences at 0.05 level

图 1 铝胁迫对小黑麦及其异源亲本叶中质膜透性(A)和 MDA 含量(B)的影响

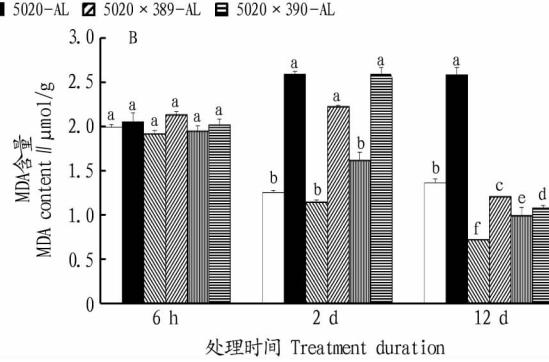
Fig. 1 Effects of aluminium stress on membrane permeability (A) and MDA content (B) in leaves of tritcale and their heterogeneous parents

**2.2 对小黑麦及其异源亲本叶中活性氧的影响** 植物受到铝胁迫时,会在植物细胞内大量产生和积累活性氧。铝处理使三者的 O<sub>2</sub><sup>-</sup>产生速率均不同程度的增加,且变化趋势为先增加后减小,铝处理 6 h 时 5020 × 389 和 5020 × 390 的叶中 O<sub>2</sub><sup>-</sup>产生速率显著增加,5020 增加不显著;铝处理 2 d 时三者的 O<sub>2</sub><sup>-</sup>产生速率增加显著,5020、5020 × 389 和 5020 × 390 叶中 O<sub>2</sub><sup>-</sup>产生速率比无铝处理增加 63.2%、41.1%、37%。且在铝处理 12 d 时只有 5020 增加显著。SOD 酶可催化 O<sub>2</sub><sup>-</sup>发生歧化反应,生成 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>。铝处理后 5020、5020 × 389 和 5020 × 390 叶的 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 含量变化趋势与 O<sub>2</sub><sup>-</sup>产生速率趋一致。铝处理 2 d 时三者叶中 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 含量显著增加,5020、5020 × 389 和 5020 × 390 增量为 63.2%、47.1%、37%。与对照相比,铝处理 12 d 时仅 5020 增加显著,表明铝处理促进了叶中活性氧的积累。

**2.3 对小黑麦及其异源亲本叶中 SOD 的影响** SOD 可以将植物细胞内超氧阴离子自由基歧化为氧分子和过氧化氢,其在维持细胞内 O<sub>2</sub><sup>-</sup>产生和清除的动态平衡中起到重要作

## 2 结果与分析

**2.1 对小黑麦及其异源亲本叶质膜透性、MDA 的影响** 铝胁迫后活性氧代谢平衡被打破,膜结构受破坏,透性增加,膜脂过氧化产物 MDA 大量积累。由图 1 可知,随着铝处理时间的延长,MDA 含量表现为先增加后减小。且在铝处理 2 和 12 d 时增加显著,5020、5020 × 389、5020 × 390 叶中 MDA 含量分别比无铝处理增加了 107.6%、93.9%、60.3% 和 90.0%、68.0%、9.0%。5020 叶中 MDA 含量显著高于 5020 × 389 和 5020 × 390。质膜透性的变化与 MDA 含量的变化一致,且在铝处理 2 和 12 d 时 5020、5020 × 389、5020 × 390 叶中质膜透性分别比无铝处理增加了 57.7%、11.1%、10.8% 和 22.8%、17.4%、2.2%。三者在铝处理 2 d 时均显著增加。铝处理 12 d 时与无铝处理相比,5020 和 5020 × 389 增加显著,5020 × 390 增加不显著,表明铝处理增加小黑麦及其异源亲本叶中膜质的过氧化及质膜透性,5020 × 389 和 5020 × 390 具有耐铝性,且显著高于 5020,而 5020 × 390 的耐铝性强于 5020 × 389。

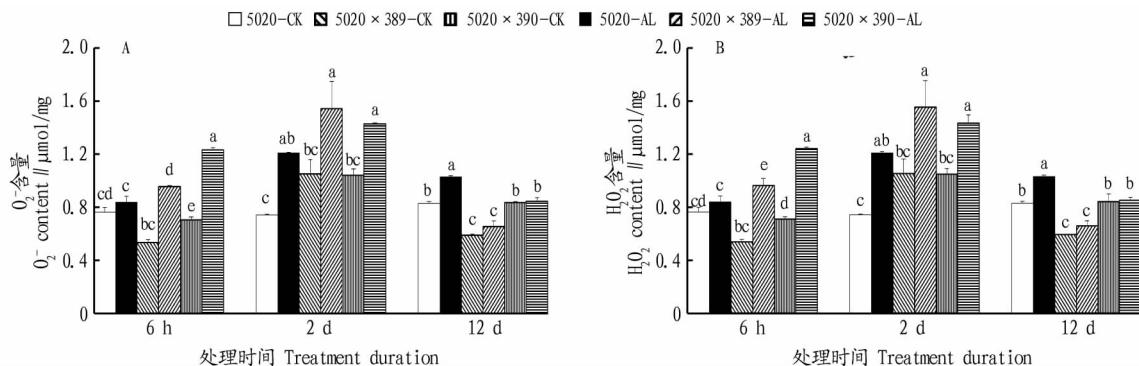


用。铝处理使三者叶中 SOD 的活性随着铝处理的时间的延长而增加。铝处理 6 h 时 5020 × 389 和 5020 × 390 叶的 SOD 酶活性显著高于 5020,由于铝处理初期 5020 × 389 和 5020 × 390 叶中的 O<sub>2</sub><sup>-</sup>产生速率的增加。铝处理 2 d 时和 12 d 与无铝处理相比三者 SOD 的酶活均显著增加,5020、5020 × 389 和 5020 × 390 的增量为 74.5%、63.2%、61.7% 和 45.1%、31.4%、20.1%。表明随着处理时间的延长,铝处理可以显著提高三者叶中 SOD 的酶活。

**2.4 对小黑麦及其异源亲本叶中 APX、CAT、GPX 和 GR 活性的影响** APX, CAT, GR 和 GPX 均可清除 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>。APX 主要存在植物叶绿体和细胞质中催化 AsA 与 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 反应的抗氧化酶。GR 是维持植物细胞内谷胱甘肽稳定的重要酶,催化 GSSG 还原为 GSH。GPX 以 GSH 为底物,清除 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>,生成 GSSH。与对照相比,铝胁迫 6 h 后 5020、5020 × 389 和 5020 × 390 叶中 APX 活性显著增加,分别增加了 51.6%、3.74 倍、11.9 倍;Al 胁迫 2 d 时 5020、5020 × 390 叶中 APX 活性分别显著减小了 16%、19%,而 5020 × 389 叶中 APX 活性显著增加了 87.7%;Al 胁迫 12 d 时,5020 叶中 APX 活性显

著减小了 75%, 5020×389 和 5020×390 叶中 APX 活性显著

增加, 分别增加了 3.56 倍、9.54 倍。

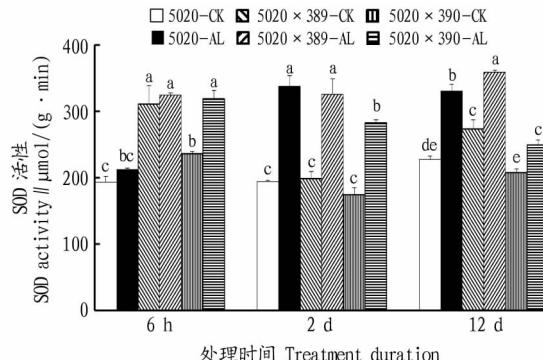


注: 不同小写字母表示在 0.05 水平差异显著

Note: Different lowercases indicated significant differences at 0.05 level

图 2 铝胁迫对小黑麦及其异源亲本叶 O<sub>2</sub><sup>-</sup>(A) 和 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>(B) 含量的影响

Fig 2 Effects of aluminium stress on H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> content and O<sub>2</sub><sup>-</sup> content in leaves of triticale and their heterogeneous parents



注: 不同小写字母表示在 0.05 水平差异显著

Note: Different lowercases indicated significant differences at 0.05 level

图 3 铝处理对小黑麦及其异源亲本叶中 SOD 活性的影响

Fig 3 Effects of aluminium stress on activity of SOD activity in leaves of triticale and their heterogeneous parents

与对照相比, 铝胁迫 2~12 d 时, 5020、5020×389 和 5020×390 叶中 CAT 活性显著增加, 分别增加了 112.6%、24.5%、21.4% 与 51.9%、8.85%、3.96%。

5020、5020×389 和 5020×390 叶中 GR 酶随着胁迫时间的延长逐渐增大。与对照相比, Al 处理 6 h 时 5020 叶中 GR 活性减小不显著, 5020×389 和 5020×390 叶中 GR 酶显著增加了 1.62、4.1 倍; Al 处理 2 d 时 5020、5020×389 和 5020×390 叶中 GR 酶分别显著增加了 10.1%、4.45 倍、1.05 倍; Al 处理 6 h 时 5020 叶中 GR 活性显著减小了 18.8%, 5020×389 和 5020×390 叶中 GR 酶增加显著增加了 2.96、1.22 倍。

与对照相比, 铝胁迫 2 d 后 5020、5020×389 和 5020×390 叶中 GPX 活性分别显著减小了 67.7%、58.0%、40.2%; 铝胁迫 12 d 后 5020 叶中 GPX 活性显著减小了 69.0%, 5020×389 和 5020×390 叶中 GPX 活性分别显著增加了 2.40、5.74 倍。

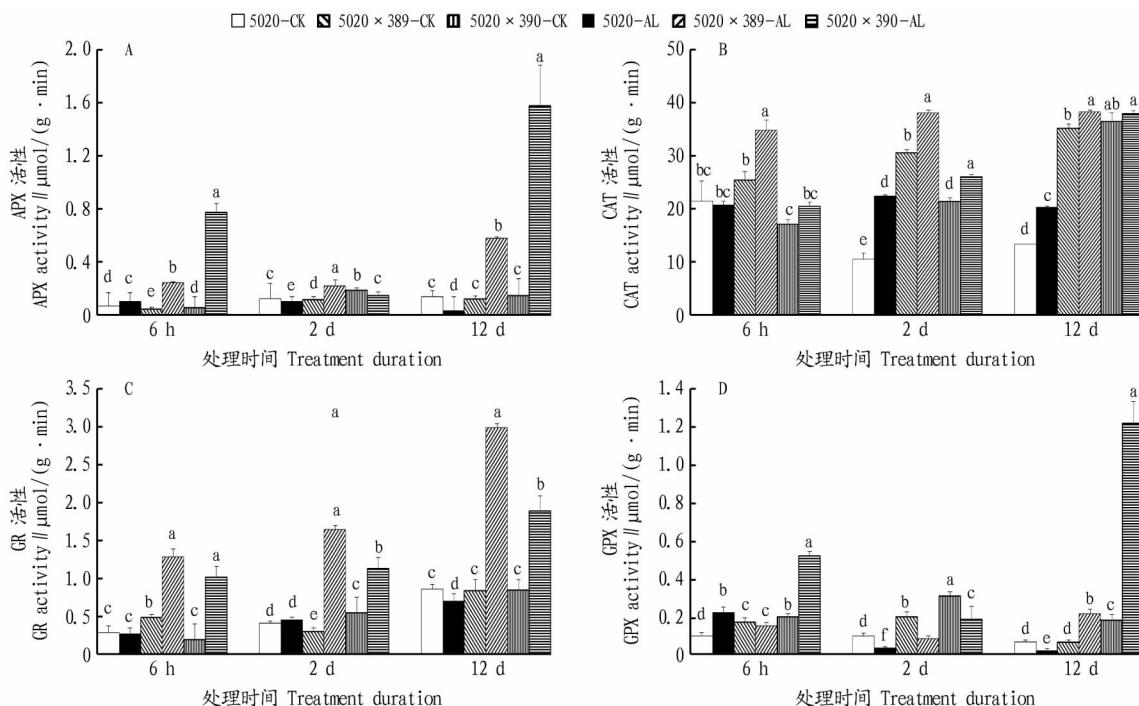
**2.5 对不同小黑麦及其异源亲本叶中 GSH 和 GSSG 含量的影响** GSH 在清除活性氧的过程中起到重要作用, 可直接与活性氧反应将其还原, 又可作为酶的底物在活性氧的清

除过程中扮演重要角色。GSH 可以和 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 反应生成 GSSH 来清除 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>。铝处理促进 5020、5020×389 和 5020×390 叶中 GSH 和 GSSG 含量的增加。5020、5020×389 和 5020×390 的对照组叶中 GSH 含量的变化为先减小后增加, 5020×389 的铝胁迫组叶中 GSH 含量的变化为先增加后减小, 且 GSSG 含量的变化趋势为先减小后增加。5020、5020×389、5020×390 的 GSH 和 GSSG 含量均在铝处理 12 d 时显著增加, 增量分别为 54.0%、118.2% 和 25.3%、18.0% 和 22.0%、12.3%。5020 叶中 GSH 含量在铝处理 12 d 时达到最大, 表明长时间的铝处理显著提高 5020 叶中 GSH 含量, 增加其清除 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 的能力。

### 3 讨论

植物受到 Al 胁迫后活性氧代谢平衡被打破, 膜结构受破坏, 透性增加, 膜脂过氧化产物 MDA 大量积累。铝胁迫促进 5020、5020×389 与 5020×390 的质膜透性、显著增加 MDA 含量, 且在铝处理 2 和 12 d 时 5020×389 与 5020×390 的质膜透性和 MDA 含量的增加量显著低于 5020, 表明 5020×389 与 5020×390 表现为耐铝性。5020×390 叶中质膜透性和 MDA 含量的增加量最小, 说明 5020×390 强于 5020×389。耐铝性的黑麦和不耐铝的四倍体小麦杂交可显著提高四倍体小麦的抗性。

铝胁迫使植物体活性氧大量积累。活性氧包括超氧自由基、过氧化氢、羟自由基和单线态氧等。铝胁迫促进 5020、5020×389 与 5020×390 中 O<sub>2</sub><sup>-</sup> 产生速率, 显著增加 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 的含量。何虎翼等<sup>[15]</sup> 研究发现铝胁迫根中产生 O<sub>2</sub><sup>-</sup> 可能被 SOD 催化转变为 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, 再转运到叶片作为信号因子, 诱导整体植株的抗性, 这可能与铝胁迫 6 h 时 5020×389 与 5020×390 叶中 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 含量增加有关。SOD 酶作为抗氧化系统的第一道防线可以将 O<sub>2</sub><sup>-</sup> 转化为 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, 显著增加 O<sub>2</sub><sup>-</sup> 产生速率, 促进 SOD 酶活性增加, 进而促进 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 含量的增加, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 的含量的变化均呈先增加后减小的趋势。O<sub>2</sub><sup>-</sup> 产生速率和 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 含量的减小可能与 SOD、CAT、APX 等的抗氧化酶协作有关。

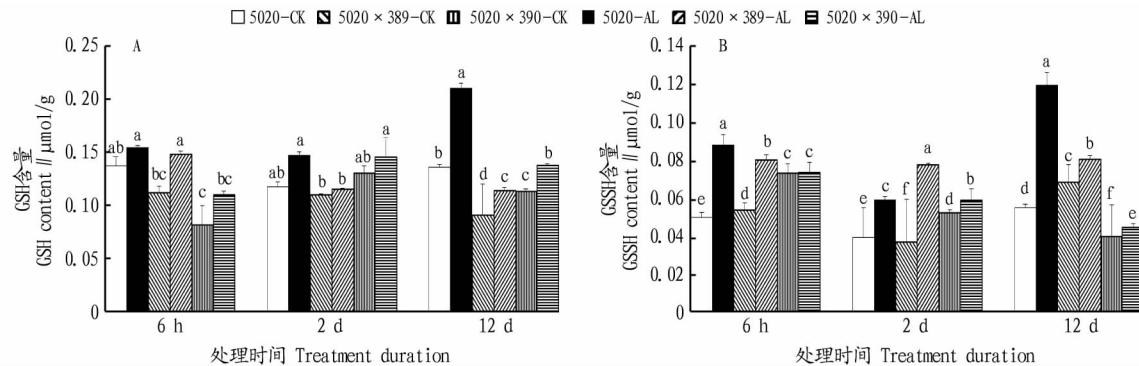


注:不同小写字母表示在 0.05 水平差异显著

Note: Different lowercases indicated significant differences at 0.05 level

图 4 铝处理对小黑麦及其异源亲本中 APX(A)、CAT(B)、GR(C)、GPX(D) 活性的影响

Fig. 4 Effect of aluminum stress on APX, CAT, GR, and GPX activities in leaves of triticale and their heterogeneous parents



注:不同小写字母表示在 0.05 水平差异显著

Note: Different lowercases indicated significant differences at 0.05 level

图 5 铝处理对小黑麦及其异源亲本中 GSH(A) 和 GSSG 含量(B) 的影响

Fig. 5 Effect of aluminium stress on GSH and GSSG contents in leaves of triticale and their heterogeneous parents

作为清除  $\text{O}_2^-$  的重要酶,SOD 在活性氧代谢中起到重要作用。铝胁迫促进 5020、5020 × 389 与 5020 × 390 叶中 SOD 酶活显著增加,尤其在铝处理 2 d 时。韦冬萍等<sup>[16]</sup>研究发现 200  $\mu\text{mol/L}$   $\text{Al}^{3+}$  浓度可显著提高油菜叶中 SOD 酶活性,与该试验结果一致。

CAT、APX、GR 和 GPX 均可清除  $\text{H}_2\text{O}_2$ 。在铝胁迫 12 h 时 5020 的 APX、GR 和 GPX 活性均显著减小,但 5020 × 389、5020 × 390 叶中 APX、GR 和 GPX 活性显著增加,表明提高活性氧代谢酶活性是小黑麦耐铝毒害的主要形式。5020 × 389、5020 × 390 在铝胁迫叶中 APX、GR 和 GPX 活性变化显示,APX 与 GPX 可能是 5020 × 390 耐铝的主要作用酶,GR 可能是 5020 × 389 耐铝的主要作用酶。5020 在铝处理 12 d

时,APX 活性显著减小,这可能由于铝毒抑制 APX 活力,也可能与铝胁迫 APX 酶蛋白降解有关<sup>[17]</sup>。在铝处理 12 d 时,5020 的 CAT 酶活显著升高。有研究表明叶片中清除  $\text{H}_2\text{O}_2$  主要依靠叶绿体类囊体膜上的 APX 和微体中的 CAT<sup>[18]</sup>,在铝处理 12 d 时 5020 叶中 APX 酶活减弱,通过增强其叶中 CAT 的活力来增强清除叶中  $\text{H}_2\text{O}_2$  的能力。

GR 是维持细胞内 GSH 稳定的重要酶。Al 胁迫促进了叶中 GR 和 GSH 含量的增加,在铝处理 12 d 时 5020 和 5020 × 390 的叶中 GR 活性最大,同时其叶中 GSH 含量也最大。5020、5020 × 389 和 5020 × 390 的 GSH 含量与对照相比均显著增加,表明通过提高抗氧化剂的含量来提高小黑麦及其异源亲本耐铝毒害的能力。但是 5020、5020 × 389 和

5020×390 的 GR 活性变化趋势和 GSH 含量并不一致,这可能由于 GSH 并不是全由 GR 这一条途径合成,GSH 也可由  $\gamma$ -ECS 和 GS HS 催化合成。

#### 4 结论

小黑麦 5020×389 和 5020×390 表现为具有耐铝性,且 5020×390 耐铝性强于 5020×389。不同耐铝品种间叶的 APX、GPX 和 GR 活性差异是小黑麦及其异源亲本耐铝性差异显著的原因之一。APX 与 GPX 可能是 5020×390 耐铝的主要作用酶,而 GR 可能是 5020×389 耐铝的主要作用酶。

#### 参考文献

- [1] 曾道孝.硬粒小麦简介[J].农业科技通讯,1979(12):6.
- [2] WILSON A S. III. – On the fertilisation of the cereals [J]. Trans Proc Bot Soc Edinburgh,1873,12(1/2/3/4):84–95.
- [3] 杨漫宇.小麦-黑麦 1RS/1BL 易位系及 4RS/4DL 新型易位系的鉴定及分子细胞遗传学研究[D].雅安:四川农业大学,2014:2–3.
- [4] MITTLER R. Oxidative stress,antioxidants and stress tolerance [J]. Trends Plant Sci,2002,7(9):405–410.
- [5] CHEN L S,QI Y P,JIANG H X,et al. Photosynthesis and photoprotective systems of plants in response to aluminum toxicity [J]. Afr J Biotechnol, 2010,9:9237–9247.
- [6] INZÉ D,MONTAGU M V. Oxidative stress in plants [J]. Curr Opin Plant Biotech,1995,6(2):153–158.
- [7] DEL RIO L A. ROS and RNS in plant physiology:An overview [J]. J Exp Bot,2015,66(10):2827–2837.
- [8] GIANNOPOLITIS C N,RIES S K. Superoxide dismutases:I. Occurrence in higher plants [J]. Plant Physiol,1997,59(2):309–314.
- [9] RAO M V,PALIYATH G,ORMROD D P,et al. Influence of salicylic acid on  $H_2O_2$  production,oxidative stress, and  $H_2O_2$ -metabolizing enzymes [J]. Plant Physiol,1997,115(1):137–149.
- [10] DHINDSA R S,PLUMB-DHINDSA P,THORPE T A. Leaf senescence: Correlated with increased levels of membrane permeability and lipid peroxidation, and decreased levels of superoxide dismutase and catalase [J]. J Exp Bot,1981,32:93–101.
- [11] 李忠光,龚明.植物生理学综合性和设计性实验教程[M].武汉:华中科技大学出版社,2014:59–60.
- [12] YANG Y J,CHENG L M,LIU Z H. Rapid effect of cadmium on lignin biosynthesis in soybean roots [J]. Plant Sci,2007,172:632–639.
- [13] 黄爱霞,吴珍龄.水稻谷胱甘肽过氧化物酶的测定法[J].西南农业大学学报,1999,21(4):324–327.
- [14] ARAVIND P,PRASAD M N V. Modulation of cadmium-induced oxidative stress in *Ceratophyllum demersum* by zinc involves ascorbate–glutathione cycle and glutathione metabolism [J]. Plant physiology and biochemistry,2005,43(2):107–116.
- [15] 何虎翼,何龙飞,黎晓峰,等.铝胁迫对黑麦幼苗活性氧系统的影响 [J].麦类作物学报,2005,25(6):91–95.
- [16] 韦冬萍,刘鹏,徐根娣,等. Al 胁迫下油菜生物量 Al 积累及保护酶系统的响应[J].农业环境科学学报,2008,27(6):2351–2356.
- [17] 蒋明义,荆家海.植物体内羟自由基的产生及其与脂质过氧化作用启动的关系[J].植物生理学通讯,1993(4):300–305.
- [18] 冯婧,徐朗莱,叶茂炳,等.小麦叶片衰老过程中 CAT 和 APX 活力及其同工酶谱的变化[J].南京农业大学学报,1997,20(2):95–99.

(上接第 30 页)

- [24] CHEN X,LUO Y J,QI B K,et al. Improving the hydrolysis efficiency of soy sauce residue using ultrasonic probe-assisted enzymolysis technology [J]. Ultrasonics sonochemistry,2017,35(Part A):351–358.
- [25] AGUIRRE F J S,MILESI V,A NÓN M C. Effect of extraction and precipitation conditions during soybean protein isolate production on the genistein series content [J]. J Am Oil Chem Soc,2007,84(3):305–314.
- [26] 沈晗,金志刚,孙宝国,等.超声辅助双酶分步酶解酱渣蛋白的响应面条件优化[J].中国酿造,2010,29(3):16–22.
- [27] 吴国权,朱新贵,李学伟.单纯形法优化碱溶酱渣中粗蛋白的工艺研究[J].中国调味品,2017,42(8):106–110.
- [28] ZHAO X H,LI Y M,HE X W,et al. Study of the factors affecting the extraction of soybean protein by reverse micelles [J]. Mol Biol Rep,2010,37(2):669–675.
- [29] 黄诚,尹红.桐柏蛋白质提取工艺研究[J].现代农业科技,2008(7):11–12.
- [30] 肖诗英,万端极,吴正奇,等.酶法水解酱渣蛋白的工艺研究[J].中国调味品,2013,38(2):56–58.
- [31] 钱磊,包乐媛,鄂旭,等.脱脂豆粕酶法制备大豆肽[J].化学与生物工程,2007,24(3):39–43.
- [32] 胡杨,周梦舟.膳食纤维在食品中的研究进展[J].粮油食品科技,2017,25(4):48–51.
- [33] 姚茂昌.实用大豆制品加工技术[M].北京:化学工业出版社,2009:202–206.
- [34] MASILAMANI M,WEI J,SAMPSON H A. Regulation of the immune response by soybean isoflavones [J]. Immunol Res,2012,54(1/2/3):95–110.
- [35] 梅忠,孙健,孙恺,等.大豆异黄酮的保健功效、生物合成及种质发掘与遗传育种[J].核农学报,2014,28(7):1208–1213.
- [36] 王帅,朱新贵,李学伟.酱油渣中色素及大豆异黄酮的提取研究[J].中国酿造,2017,36(5):46–52.
- [37] TAKEBE M,SHIRAI SHI J. Product containing healthful component and process for preparing the same,6303161[P]. 2001–10–16.
- [38] OBATA A,MANAKA T,TOBE K,et al. Process for producing isoflavone glycone containing composition,6444239[P]. 2002–09–03.
- [39] 王丽娟,张永忠,杨薇薇.从酱渣饼中提取大豆异黄酮的研究[J].食品工业科技,2008,29(10):167–170.
- [40] BHATIA J,GREER F. Use of soy protein-based formulas in infant feeding [J]. Pediatrics,2008,121(5):1062–1068.
- [41] GOMAA A,BOYE J I. Impact of thermal processing time and cookie size on the detection of casein,egg,gluten and soy allergens in food [J]. Food Res Int,2013,52(2):483–489.
- [42] BU G H,ZHU T W,CHEN F S,et al. Effects of saccharide on the structure and antigenicity of  $\beta$ -conglycinin in soybean protein isolate by glycation [J]. Eur Food Res Technol,2015,240(2):285–293.
- [43] 蒲金平.可溶性大豆多糖和大豆膳食纤维在乳制品中的应用研究[D].上海:华东师范大学,2014:31–36.
- [44] 王研,杜先锋.大豆蛋白—大豆膳食纤维凝胶的流变特性[J].安徽农业大学学报,2016,43(1):11–16.
- [45] AKIYAMA T,ISHIDA J,NAKAGAWA S,et al. Genistein,a specific inhibitor of tyrosine-specific protein kinase [J]. Journal of biology chemistry,1987,262(12):5592–5595.
- [46] ZHANG Q T,TU Z C,WANG H,et al. Functional properties and structure changes of soybean protein isolate after subcritical water treatment [J]. J Food Sci Technol,2015,52(6):3412–3421.
- [47] 张晓霞,刘春雪.大豆异黄酮及其在猪生产中的应用研究进展[J].粮食与饲料工业,2017(10):53–56.
- [48] 林夏菁,蒋守群,林哲敏,等.大豆异黄酮和抗生素对文昌鸡生长性能、肉品质和血浆抗氧化指标的影响[J].华南农业大学学报,2018,39(1):1–6.
- [49] 景旭东,刘源,林海琳,等.共轭酱渣废油包膜肥对玉米生长的影响及膜层结构分析[J].江苏农业学报,2016,32(3):563–569.
- [50] CHEN N R,LIN Q J,RAO J P,et al. Water resistances and bonding strengths of soy-based adhesives containing different carbohydrates [J]. Ind Crops & Prod,2013,50(10):44–49.
- [51] WANG F P,WANG J F,WANG C P,et al. Fabrication of soybean protein-acrylate composite mini-emulsion toward wood adhesive[J]. European J Wood & Wood Prod,2017,76(1):305–313.