

王亚丽, 仪慧兰, 韩彦莎. SO<sub>2</sub>对谷子幼苗根系镉胁迫的缓解作用[J]. 农业环境科学学报, 2017, 36(3):443–448.

WANG Ya-li, YI Hui-lan, HAN Yan-sha. Sulfur dioxide alleviates cadmium toxicity in the roots of foxtail millet seedlings [J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2017, 36(3): 443–448.

## SO<sub>2</sub>对谷子幼苗根系镉胁迫的缓解作用

王亚丽, 仪慧兰\*, 韩彦莎

(山西大学生命科学学院, 太原 030006)

**摘要:**以谷子幼苗为材料,采用SO<sub>2</sub>衍生物(SO<sub>3</sub><sup>2-</sup>:HSO<sub>3</sub><sup>-</sup>, 3:1, mmol·L<sup>-1</sup>/mmol·L<sup>-1</sup>)预处理方式,研究外源SO<sub>2</sub>对镉(Cd)致根系毒性的影响。研究发现:250、500 μmol·L<sup>-1</sup> Cd胁迫下,谷子幼苗根生长受到明显抑制,根组织中活性氧(ROS)大量产生,膜脂过氧化增加;与Cd单独处理组相比,用500 μmol·L<sup>-1</sup> SO<sub>2</sub>衍生物预处理后,Cd对根系生长的抑制作用减弱,根组织中ROS水平降低,膜脂氧化损伤减轻,谷胱甘肽(GSH)含量提高,过氧化物酶(POD)、谷胱甘肽过氧化物酶(GPX)和谷胱甘肽硫转移酶(GST)等酶活性明显增加。结果表明:一定浓度的SO<sub>2</sub>衍生物能够通过上调抗氧化酶系统POD和GPX的活性来有效缓解Cd胁迫造成的谷子根系氧化损伤,并很可能通过维持较高的GSH水平和提高GST活性来增强谷子根系的Cd解毒能力。

**关键词:**谷子;二氧化硫;镉;根系;抗氧化系统

**中图分类号:**X503.231 **文献标志码:**A **文章编号:**1672-2043(2017)03-0443-06 **doi:**10.11654/jaes.2016-1338

### Sulfur dioxide alleviates cadmium toxicity in the roots of foxtail millet seedlings

WANG Ya-li, YI Hui-lan\*, HAN Yan-sha

(School of Life Science, Shanxi University, Taiyuan 030006, China)

**Abstract:** Sulfur is an essential element for plant growth and responses to environmental stress. We show that exogenous SO<sub>2</sub> derivatives(SO<sub>3</sub><sup>2-</sup>:HSO<sub>3</sub><sup>-</sup>, 3:1, mmol·L<sup>-1</sup>/mmol·L<sup>-1</sup>) alleviated cadmium(Cd) toxicity in foxtail millet(*Setaria italica* L.) seedlings, mainly focusing on seedling roots. The results show that 250 μmol·L<sup>-1</sup> and 500 μmol·L<sup>-1</sup> Cd markedly inhibited root growth, increased the production of reactive oxygen species(ROS), and caused higher levels of lipid peroxidation product malondialdehyde(MDA) in roots of foxtail millet seedling. Compared to Cd treatment alone, pretreatment with 500 μmol·L<sup>-1</sup> SO<sub>2</sub> derivatives weakened the inhibitory effects of Cd on root length and dry weight, and decreased the ROS and MDA levels in millet roots under Cd stress. Moreover, the activities of peroxidase(POD), glutathione peroxidase(GPX) and glutathione S-transferase(GST) as well as glutathione(GSH) contents in SO<sub>2</sub> pretreatment groups were also significantly higher than those in Cd treatment alone. These results indicate that activities of POD, GPX and GST enzymes, and increase of GSH content induced by SO<sub>2</sub> pretreatment play important roles in plant adaptation to Cd stress. Our results suggest that SO<sub>2</sub> could alleviate Cd-induced toxicity through activating antioxidant enzymatic and non-enzymatic components, which could enhance the detoxication capacity in plants.

**Keywords:** foxtail millet; sulfur dioxide; cadmium; root; antioxidant system

收稿日期:2016-10-21

作者简介:王亚丽(1991—),女,山西长治人,在读硕士,主要从事植物逆境生理研究。E-mail:810670551@qq.com

\*通信作者:仪慧兰 E-mail:yihl@sxu.edu.cn

基金项目:国家自然科学基金项目(30870454, 30470318, 31371868);高等学校博士学科点专项科研基金项目(20070108007, 20121401110007)

Project supported: The National Natural Science Foundation of China(30870454, 30470318, 31371868); The Specialized Research Fund for the Doctoral Program of Higher Education of China(20070108007, 20121401110007)

随着工业三废的排放以及农业生产中含镉(Cd)农药、化肥的过量使用,人类赖以生存的土壤、水体受到不同程度的Cd污染。据不完全统计,我国Cd污染农田面积达 $2.0 \times 10^5 \text{ hm}^2$ ,严重影响农业生产<sup>[1]</sup>。Cd毒害可直接或间接引发植物体活性氧自由基(Reactive oxygen species, ROS)的积累,高水平ROS会破坏叶绿素、核酸和蛋白质等生物大分子结构,影响细胞结构和功能,抑制植物生长发育,甚至导致死亡<sup>[2]</sup>。近年来,如何解决Cd污染土壤上的耕作问题受到广泛关注。在污染条件下,通过施加外源物质来缓解或抑制Cd对植物的毒害作用是相对快速和简便的措施,科研人员致力于寻求适合的外源物质来减轻Cd污染对植物生长发育带来的影响。

硫是植物生长必需的一种营养元素,大气中低浓度的二氧化硫( $\text{SO}_2$ )可作为植物硫营养的来源。环境中的 $\text{SO}_2$ 经气孔进入植物体,在细胞内溶于水产生 $\text{SO}_3^{2-}$ 和 $\text{HSO}_3^-$ 。研究表明,一定浓度的 $\text{SO}_2$ 能够诱导植物抗氧化系统应答<sup>[3-4]</sup>。我们前期研究发现,  $30 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$   $\text{SO}_2$ 预处理后,拟南芥对于干旱胁迫的耐受性和对灰霉菌感染的抗性均明显增强<sup>[5-6]</sup>。但是, $\text{SO}_2$ 在作物重金属毒害中的缓解作用少有报道。

谷子(*Setaria italica* L.)又称粟,在我国北方干旱半干旱地区广泛种植,是山西省传统的优质杂粮作物。本研究以谷子幼苗为实验材料,采用 $\text{SO}_2$ 衍生物( $\text{SO}_3^{2-}:\text{HSO}_3^-$ , 3:1,  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}/\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ )处理<sup>[7]</sup>,研究 $\text{SO}_2$ 对幼苗根系Cd毒性的缓解作用,为人工降低Cd污染对谷子幼苗的危害提供实验依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 植物培养

供试谷子(*Setaria italica* L.)品种为“长农44号”,谷种由山西省农业科学院谷子研究所郭二虎研究员惠赠。

选取籽粒饱满的谷种,用0.5%的次氯酸钠浸泡7 min,双蒸水冲洗后浸种3 h,湿纱布包裹催芽,将露白一致的谷种均匀摆放于无菌纱布上,水培法培养谷子幼苗,光周期为16 h/8 h(昼/夜),温度( $25 \pm 2$ )  $^{\circ}\text{C}$ ,相对湿度45%~65%。

### 1.2 实验分组与处理

根据预实验结果,选择对谷子幼根生长有促进作用的 $\text{SO}_2$ 衍生物( $\text{Na}_2\text{SO}_3:\text{NaHSO}_3$ , 3:1,  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}/\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ )浓度 $500 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ (浓度以总S含量计算),及对谷子幼根生长有抑制作用的Cd( $\text{CdCl}_2 \cdot 2.5\text{H}_2\text{O}$ )浓度250

$\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 和 $500 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ,作为后续实验浓度。

选取生长10 d且长势良好的谷子幼苗分为6组, $\text{SO}_2$ 干预组用 $\text{SO}_2$ 衍生物预处理1 d后转入Cd溶液中处理3 d,Cd处理组水培1 d后改用Cd溶液处理3 d。具体分组处理如下:

(1)对照组(CK):水培4 d。

(2) $\text{SO}_2$ 处理组(S500): $500 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$   $\text{SO}_2$ 衍生物处理1 d+水培3 d。

(3)Cd处理组 I (Cd250):水培1 d +  $250 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  Cd处理3 d。

(4) $\text{SO}_2$ 干预组 I (Cd250+S500): $500 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$   $\text{SO}_2$ 衍生物处理1 d +  $250 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  Cd处理3 d。

(5)Cd处理组 II (Cd500):水培1 d +  $500 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  Cd处理3 d。

(6) $\text{SO}_2$ 干预组 II (Cd500+S500): $500 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$   $\text{SO}_2$ 衍生物处理1 d +  $500 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  Cd处理3 d。

处理期间的温度、湿度及光照条件同上。处理结束后,双蒸水冲洗,取根部迅速检测生理生化指标。以相同条件下3次生物学重复实验得到的材料来检测各处理组的相关指标。

### 1.3 生长指标检测

利用直尺测量每组20株植株的根长,随后将它们放在烘箱中 $105^{\circ}\text{C}$ 杀青20 min, $70^{\circ}\text{C}$ 烘至恒重,称其干重。

### 1.4 生理生化指标检测

取谷子幼根,用羟氨氧化法测定超氧阴离子( $\text{O}_2^{\cdot-}$ )产生速率,硫酸钛沉淀法测定过氧化氢( $\text{H}_2\text{O}_2$ )含量,硫代巴比妥酸法测定丙二醛(MDA)含量。超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)活性测定参照Li等<sup>[8]</sup>的方法。谷胱甘肽(GSH)含量测定参照Anderson等<sup>[9]</sup>的方法。谷胱甘肽过氧化物酶(GPX)活性测定参照Wendel等<sup>[10]</sup>的方法。谷胱甘肽硫转移酶(GST)活性测定参照Habig等<sup>[10]</sup>CDNB比色法。

### 1.5 数据统计分析

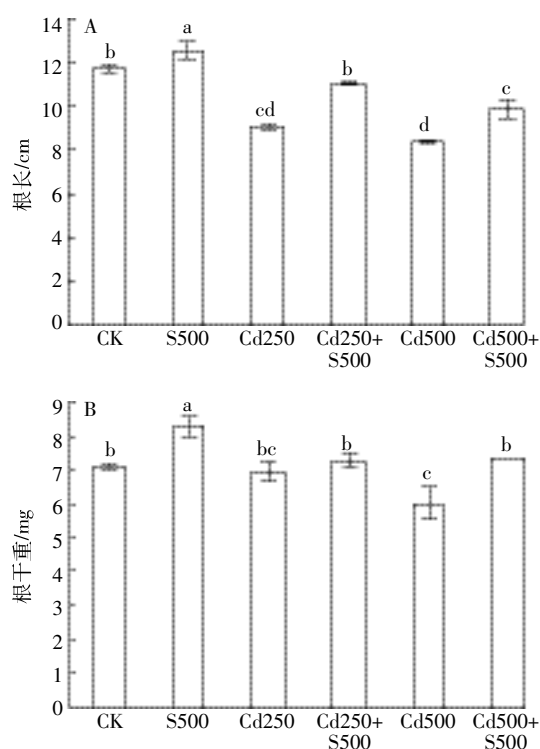
计算各组3个重复实验的平均值和标准误,采用SPSS 16.0软件进行方差分析,用Duncan方法对不同处理组的数据进行多重比较。图中不同字母表示组间差异显著( $P < 0.05$ ),相同字母表示组间差异不显著。

## 2 结果与分析

### 2.1 镉对谷子幼苗根长的影响及 $\text{SO}_2$ 的缓解作用

Cd胁迫后,谷子幼根生长受到明显抑制,250

$\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  Cd 和  $500\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  Cd 组的根长分别比对照降低了 30.4%和 39.8%(图 1A)。用  $500\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  SO<sub>2</sub> 衍生物预处理后,Cd 对根的生长抑制得到明显缓解,幼苗根长显著大于 Cd 单独处理组(图 1A)。 $250\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  Cd 对根干重的影响不明显,而  $500\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  Cd 处理组根干重显著降低(图 1B);用 SO<sub>2</sub> 衍生物预处理后, $500\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  Cd 组根干重显著大于 Cd 单独处理组(图 1B)。结果表明,Cd 对谷子根系生长具有明显毒性,一定剂量的 SO<sub>2</sub> 预处理可以缓解 Cd 对幼根生长的毒性作用。



图中不同小写字母表示差异显著( $P<0.05$ )。下同

Different lowercase letters indicate significant difference( $P<0.05$ ).

The same below

图 1 外源 SO<sub>2</sub> 衍生物对镉胁迫下谷子幼苗根长和根干重的影响

Figure 1 Effects of SO<sub>2</sub> derivatives on length and dry weight of the roots of millet seedlings under Cd stress

## 2.2 镉对谷子幼根的氧化胁迫及 SO<sub>2</sub> 的缓解作用

Cd 处理后,根组织中 O<sub>2</sub><sup>·-</sup>产生速率增加,H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 含量显著升高, $250\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  Cd 和  $500\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  Cd 组的 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 含量分别比对照提高了 54.8%和 75.4%,MDA 含量比对照增加了 48.8%和 157.0%(图 2)。用 SO<sub>2</sub> 衍生物预处理后,Cd 处理组的 O<sub>2</sub><sup>·-</sup>产生速率、H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 和 MDA 含量不同程度降低,其中: $250\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  Cd 组 O<sub>2</sub><sup>·-</sup>产生速率和 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 含量分别降低 12.4%和 23.5%,MDA 含量

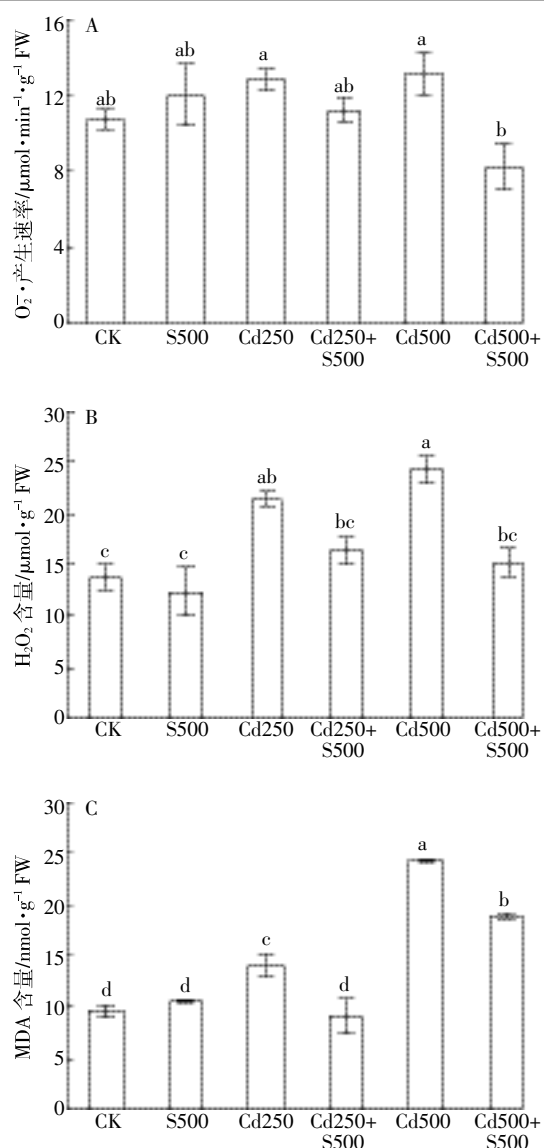


图 2 外源 SO<sub>2</sub> 衍生物对镉胁迫下谷子幼根 O<sub>2</sub><sup>·-</sup>产生速率、H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 和 MDA 含量的影响

Figure 2 Effects of SO<sub>2</sub> derivatives on O<sub>2</sub><sup>·-</sup> generation rate and contents of H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> and MDA in roots of millet seedlings under Cd stress

显著降低 35.6%; $500\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  Cd 组的 O<sub>2</sub><sup>·-</sup>产生速率、H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 和 MDA 含量均显著降低,降幅分别为 37.4%、37.5%和 21.8%(图 2)。结果表明,Cd 处理引发了谷子根部的氧化胁迫与氧化损伤,外用一定剂量 SO<sub>2</sub> 能抑制 Cd 引发的 ROS 升高,减轻膜脂损伤程度。

## 2.3 镉对谷子幼根抗氧化酶活性的影响及 SO<sub>2</sub> 的缓解作用

Cd 处理后,根部 POD 活性下降,GPX 和 CAT 活性变化不明显,SOD 活性上升(图 3)。用 SO<sub>2</sub> 衍生物预处理后,Cd 处理组 POD、GPX 活性均上升(图 3A

至图 3B);250  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  Cd 诱发的 SOD 活性升高被显著抑制(图 3C);Cd250+S500 和 Cd500+S500 组 CAT 活性较 Cd250 和 Cd500 单独处理组明显下降(图3D)。结果表明,Cd 胁迫改变了谷子根细胞中的抗氧化酶活性,影响了细胞的氧化还原代谢过程,外源  $\text{SO}_2$  可增强 Cd 胁迫下植株根部的 POD、GPX 活性,有助于清除 ROS,缓解 Cd 造成的氧化胁迫。

#### 2.4 镉对谷子幼根 GSH 含量和 GST 活性的影响及 $\text{SO}_2$ 的缓解作用

Cd 处理组根中 GSH 含量提高,GST 活性升高。用  $\text{SO}_2$  衍生物预处理后,250  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  Cd 组 GSH 含量显

著增加 68.0%,500  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  Cd 组 GST 活性显著升高,增幅为 21.8%(图 4)。结果表明,Cd 处理组谷子根部重要抗氧化分子 GSH 含量和代谢解毒酶 GST 活性升高,参与对 Cd 胁迫的应答,施用  $\text{SO}_2$  衍生物能提高 250  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  Cd 组 GSH 水平,增强 500  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  Cd 组 GST 活性,进而提高植株对不同浓度 Cd 胁迫的适应能力。

### 3 讨论

根系是植物的重要组成部分,是植物生长发育、新陈代谢的重要营养器官。根系具有固着和支持植物体的作用,能够吸收土壤中的水分和无机盐并输送到

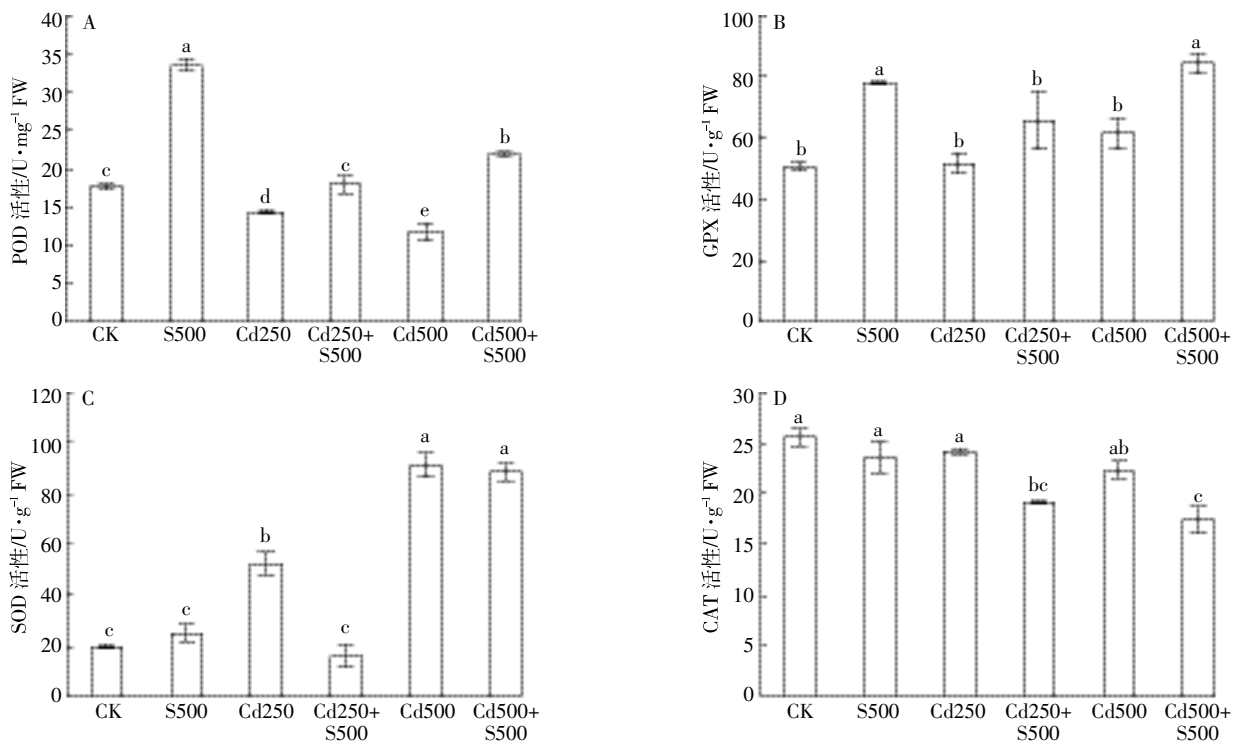


图3 外源  $\text{SO}_2$  衍生物对镉胁迫下谷子幼根 POD、GPX、SOD 及 CAT 活性的影响

Figure 3 Effects of  $\text{SO}_2$  derivatives on activities of POD, GPX, SOD and CAT in roots of millet seedlings under Cd stress

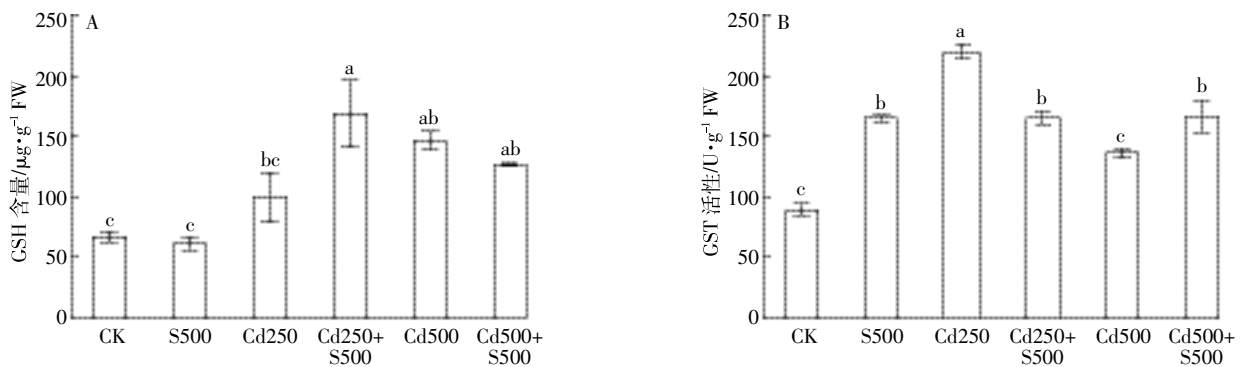


图4 外源  $\text{SO}_2$  衍生物对镉胁迫下谷子幼根 GSH 含量和 GST 活性的影响

Figure 4 Effects of  $\text{SO}_2$  derivatives on GSH content and the activity of GST in roots of millet seedlings under Cd stress

地上部供植株生长发育,还能合成和分泌多种化合物参与植物保护过程。因此,根系的生理状态会直接影响植株的正常生长发育。土壤 Cd 污染对植物的影响最先发生在根部,根部所在环境污染物浓度高,污染物与根部接触的时间长,致使植物根受害严重,影响植株的生长发育。本文研究 Cd 对谷子幼根的毒性及 SO<sub>2</sub> 衍生物的缓解作用,发现 500  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  SO<sub>2</sub> 衍生物预处理可缓解 Cd 对幼根生长的抑制(图 1)。

Cd 具有很强的毒性,可诱导植物体内 ROS 大量积累,导致细胞氧化损伤。本研究采用的 Cd 处理能使谷子幼根中 O<sub>2</sub><sup>·-</sup>大量产生,H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 水平升高,膜脂过氧化产物 MDA 含量提高;外源 SO<sub>2</sub> 衍生物在缓解 Cd 对谷子生长抑制的同时,明显降低了根组织的 ROS 积累,阻止或减轻了 Cd 引发的膜脂氧化损伤(图 2)。这与王云等<sup>[11]</sup>、Liang 等<sup>[12]</sup>的研究结果类似,他们也发现外施硫化化合物可减轻 Cd 对小麦、小白菜等作物造成的氧化损伤。

为进一步分析 SO<sub>2</sub> 缓解 Cd 致谷子根系氧化损伤的机制,我们检测了根系中抗氧化系统的变化。研究发现,SO<sub>2</sub> 干预组根系 POD 和 GPX 活性提高,SOD 和 CAT 活性下降(图 3),主要抗氧化酶活性的改变与 Cd 浓度有关,但两个 SO<sub>2</sub> 干预组的 MDA 水平显著低于 Cd 单独处理组(图 2C),说明 SO<sub>2</sub> 处理能降低根组织氧化胁迫,缓解氧化损伤。POD 可催化由 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 参与的各种还原剂的氧化反应,起到清除 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 的作用,GPX 利用 GSH 将脂质过氧化物和 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 还原成相应的醇和 H<sub>2</sub>O,由此 SO<sub>2</sub> 干预组 POD 和 GPX 升高对降低 Cd 引发的氧化胁迫起到了重要作用。SOD 主要催化 O<sub>2</sub><sup>·-</sup>生成 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 和 O<sub>2</sub>,CAT 催化 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 生成 H<sub>2</sub>O 和 O<sub>2</sub>。虽然 SO<sub>2</sub> 干预组 O<sub>2</sub><sup>·-</sup>生成速率降低的原因尚不明确,但 SO<sub>2</sub> 干预组 SOD 活性下降可能与同期酶底物 O<sub>2</sub><sup>·-</sup>减少(图 2)有一定关系,还会导致 SOD 产物 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 减少,并可能引发下游 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 分解酶 CAT 活性的降低。此外,作为植物细胞中重要的抗氧化酶,SOD 和 CAT 有可能在 SO<sub>2</sub> 干预早期发挥作用。Zhu 等<sup>[13]</sup>在研究 SO<sub>2</sub> 衍生物缓解小麦铝毒害时发现,短期胁迫下(12~36 h),SO<sub>2</sub> 衍生物能上调 SOD、CAT 和 APX 等多种抗氧化酶活性,他们也认为外源 SO<sub>2</sub> 通过上调植物体内的抗氧化防御系统来提高植物对铝的耐受性。

抗氧化系统由酶和非酶系统组成,非酶组分包括抗坏血酸、GSH 等。研究表明 GSH 在植物抵抗 Cd 胁迫的过程中发挥了重要作用<sup>[14]</sup>。本研究结果显示,SO<sub>2</sub> 衍生物预处理能显著增加 250  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  Cd 处理组抗

氧化分子 GSH 水平,大量积累的 GSH 一方面可通过氧化还原途径清除 ROS(图 5),另一方面参与植物螯合肽(PCs)的合成,合成的 PCs 与 Cd<sup>2+</sup>结合,由细胞质进入液泡,从而降低对细胞的毒害<sup>[15]</sup>,减少 Cd 胁迫引发的根系氧化损伤(图 5)。GST 是植物细胞内重要的解毒酶,能催化 GSH 与重金属离子结合从而脱毒,还能结合胞内的代谢废物和有害物并将其转运至胞外<sup>[16]</sup>。本研究结果显示,SO<sub>2</sub> 衍生物预处理能提高 500  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  Cd 处理组的 GST 活性,GST 活性升高可促进 GSH 与 Cd 结合,并可加速胞内有害物的排出,从而减轻 Cd 的毒性,降低 Cd 对谷子生长的抑制。这也表明 SO<sub>2</sub> 干预效应受 Cd 浓度影响。

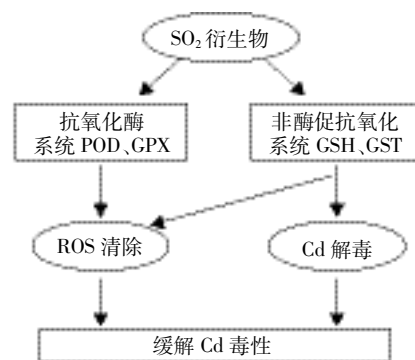


图 5 SO<sub>2</sub> 缓解谷子根系镉胁迫机理示意图

Figure 5 The sketch map of SO<sub>2</sub> alleviation the toxicity of Cd stress in millet seedlings roots

## 4 结论

在 250、500  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  的 Cd 胁迫下,谷子幼苗根组织中 ROS 大量积累,膜脂过氧化损伤程度增加,根生长受到抑制。500  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  外源 SO<sub>2</sub> 衍生物能够通过以下两种方式有效缓解 Cd 对谷子幼苗根系的毒性:(1)通过上调抗氧化酶系统的 POD 和 GPX 活性来清除 ROS;(2)通过维持较高的 GSH 水平和提高 GST 活性来减少 Cd 引发的氧化损伤,并增强 Cd 解毒能力。目前,关于 SO<sub>2</sub> 衍生物缓解谷子根系镉毒害的分子机制仍待探究,对于 SO<sub>2</sub> 衍生物是否能够减少谷子地上部分的 Cd 积累,还需进一步明确。

## 参考文献:

- [1] 李 婧,周艳文,陈 森,等.我国土壤镉污染现状、危害及其治理方法综述[J].安徽农学通报,2015,21(24):104-107.  
LI Jing, ZHOU Yan-wen, CHEN Sen, et al. Actualities, damage and management of soil cadmium pollution in China[J]. *Anhui Agriculture Science Bulletin*, 2015, 21(24): 104-107.

- [2] Toppi L S D, Gabbriellini R. Response to cadmium in higher plants[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 1999, 41(2):105-130.
- [3] Li L H, Yi H L. Effect of sulfur dioxide on ROS production, gene expression and antioxidant enzyme activity in *Arabidopsis* plants[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2012, 58:46-53.
- [4] Giraud E, Ivanova A, Gordon C S, et al. Sulphur dioxide evokes a large scale reprogramming of the grape berry transcriptome associated with oxidative signalling and biotic defence responses[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2012, 35(2):405-417.
- [5] 刘 佳. 二氧化硫在谷子和拟南芥干旱胁迫过程中的生理作用[D]. 太原:山西大学, 2015.
- LIU Jia. The important roles of SO<sub>2</sub> in plant response to drought stress in millet and *Arabidopsis*[D]. Taiyuan: Shanxi University, 2015.
- [6] 薛美昭, 仪慧兰. SO<sub>2</sub> 诱导拟南芥 miR393 转录介导植株抗病性增强[EB/OL]. 北京: 中国科技论文在线[2015-05-21]. <http://www.paper.edu.cn/releasepaper/content/201505-296>.
- XUE Mei-zhao, YI Hui-lan. MiR393 mediated disease resistance to *Botrytis cinerea* in *Arabidopsis* exposed to SO<sub>2</sub>[EB/OL]. Beijing: Scientific Papers Online[2015-05-21]. <http://www.paper.edu.cn/releasepaper/content/201505-296>.
- [7] Shapiro R. Genetic effects of bisulfite[J]. *Mutation Research*, 1977, 39(2):149-176.
- [8] Anderson M E. Determination of glutathione and glutathione disulfide in biological samples[J]. *Methods in Enzymology*, 1985, 113:548-555.
- [9] Wendel A. Glutathione peroxidase[J]. *Methods in Enzymology*, 1981, 77:325-333.
- [10] Habig W H, Pabst M J, Jakoby W B. Glutathione S-transferases the first enzymatic step in mercapturic acid formation[J]. *Biological Chemistry*, 1974, 249(22):7130-7139.
- [11] 王 云, 张海军, 唐为忠, 等. 硫对镉胁迫下小麦幼苗生长和一些生理特性的影响[J]. 农业环境科学学报, 2008, 27(3):1029-1032.
- WANG Yun, ZHANG Hai-jun, TANG Wei-zhong, et al. Effect of sulfur on plant growth and some physiological characteristics of wheat seedlings under cadmium stress[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2008, 7(3):1029-1032.
- [12] Liang T S, Han D, Guo D W. Sulfur decreases cadmium translocation and enhances cadmium tolerance by promoting sulfur assimilation and glutathione metabolism in *Brassica chinensis* L.[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2016, 124:129-137.
- [13] Zhu D B, Hu K D, Guo X K, et al. Sulfur dioxide enhances endogenous hydrogen sulfide accumulation and alleviates oxidative stress induced by aluminum stress in germinating wheat seeds[J]. *Oxidative Medicine and Cellular Longevity*, 2015. <http://dx.doi.org/10.1155/2015/612363>.
- [14] 蔡保松, 雷 梅, 陈同斌, 等. 植物螯合肽及其在抗重金属胁迫中的作用[J]. 生态学报, 2003, 23(10):2126-2132.
- CAI Bao-song, LEI Mei, CHEN Tong-bin, et al. Phytochelatins and their roles in phyto-tolerance to heavy metals: A review[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(10):2126-2132.
- [15] 段喜华, 唐中华, 郭晓瑞. 植物谷胱甘肽的生物合成及其生物学功能[J]. 植物研究, 2009, 30(1):98-105.
- DUAN Xi-hua, TANG Zhong-hua, GUO Xiao-rui. Biosynthesis and function of glutathione in plant[J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2009, 30(1):98-105.
- [16] Dixon D, Laphorn A, Edwards R. Plant glutathione transferase[J]. *Genome Biology*, 2002, 3(3).doi:10.1186/gb-2002-3-3-reviews3004.