

逆境胁迫下植物线粒体生理响应研究法在 乌龙茶加工中的应用分析

奉红琼, 郭雅玲*, 兰小惠, 严文滨

(福建农林大学园艺学院, 福州 350002)

摘要: 乌龙茶加工中叶片的生理生化变化一直是业界的研究热点之一, 线粒体是细胞中重要的细胞器, 也是最受关注的细胞器之一, 随着近年研究发现线粒体还有调控细胞凋亡、参与细胞信号转导、生产活性氧等功能, 也正成为线粒体研究领域内的新热点之一。本文对近年来其他植物线粒体在逆境胁迫下生理响应的研究进行综述, 发现此研究领域是乌龙茶加工研究中的一个值得探讨的新方向, 提出了对脂质过氧化和保护酶的研究从全叶向叶片线粒体深入、叶片显微结构观察向叶细胞线粒体超微结构观察深入、对乌龙茶加工中叶片是否发生细胞凋亡现象, 开展乌龙茶加工中叶片线粒体研究, 以期将乌龙茶加工过程的研究深入到细胞器水平, 对丰富乌龙茶加工过程中的生理生化与品质形成关系具有深入研究的价值。

关键词: 乌龙茶; 加工; 线粒体; 逆境胁迫

Application analysis for the methods of plant mitochondrial physiological response under adversity stress in Oolong tea processing

FENG Hong-Qiong, GUO Ya-Ling*, LAN Xiao-Hui, YAN Wen-Bin

(College of Horticulture, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China)

ABSTRACT: The research of physiological and biochemical changes in leaves is one of the industry's focal points in Oolong tea processing. Mitochondria is an important organelle in a cell, and is one of the hot spots in all organelles. As recent studies found, the regulation of apoptosis, involved in cellular signal transduction, production of reactive oxygen species(ROS) and other functions became the new hot spot in the field of mitochondrial research. In this paper, plant mitochondrial physiological response under adversity stress were reviewed. These will be a new direction to discuss in processing of Oolong tea. Lipid peroxidation and protective enzymes of entire leaves further to leaves mitochondria, microstructure of leaves further to ultrastructure of leaves mitochondria, whether apoptosis of leaves will occur or not in Oolong tea processing, all these researches ought to do in organelle level and exist a significant value for further research between the physiological and biochemical and formation of quality in Oolong tea processing.

KEY WORDS: Oolong tea; processing; mitochondria; adversity stress

基金项目: 现代农业产业技术体系资助项目(CARS-23)、乌龙茶做青叶细胞变化研究(Q930102)

Fund: Supported by the Contemporary Agricultural Industry Technology System (CARS-23), and Researches on the Changes of Cells in the Making Tea Green of Oolong Tea (Q930102)

*通讯作者: 郭雅玲, 副系主任, 教授, 主要研究方向为茶叶加工与质量评价研究。E-mail: yaling7819@126.com

*Corresponding author: GUO Ya-Ling, Associate Head of Tea Department, Professor, College of Horticulture, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China. E-mail: yaling7819@126.com

1 引言

乌龙茶为中国特产, 业界称之为青茶。乌龙茶属于半发酵茶, 其初制工序为: 萎凋(晒青)→做青→炒青→揉捻→干燥(烘焙)^[1]。乌龙茶加工在六大茶类的加工中有重要地位, 其叶片在加工中的生理生化变化一直是业界的研究热点之一。如加工中的做青工序是乌龙茶的特有工序, 同时也是形成乌龙茶特有品质特征的关键工序, 是奠定乌龙茶独特香气和滋味的基础。叶片在加工中的物理化学变化是复杂的, 叶片在摇青过程中的翻滚、跳动使其叶细胞损伤, 同时多酚类物质在局部和一定变化范围内的部分氧化, 使叶片边缘颜色逐渐加深, 且伴随着叶片水分缓慢蒸发、内含物质转化、香气物质逐渐形成的过程^[2]。目前对于乌龙茶加工过程中的叶片理化变化主要集中在整叶上, 尚未深入到线粒体细胞器水平上。线粒体是细胞中重要的细胞器, 其一直是研究最多的细胞器之一。线粒体是进行呼吸代谢和能量转换的主要场所^[3], 细胞生命活动所需的能量大约有 95% 来自线粒体^[4], 常被称作是细胞的“动力工厂”。近年来研究发现, 线粒体还具有其他重要的功能, 包括调控细胞凋亡、参与细胞信号转导、生产活性氧等; 由线粒体产生的活性氧如何影响线粒体的功能、对机体会造成何种影响一直是科学家关注的课题, 也正成为线粒体研究领域内的新热点之一^[5]。因此, 本文对近年来植物叶片线粒体在逆境胁迫条件下的生理响应进行归纳总结, 以期对茶鲜叶采摘离体后在加工这一胁迫条件下的线粒体相关理化变化的研究提供参考。

2 线粒体与脂质过氧化及细胞凋亡

线粒体的结构与其功能是密不可分的。线粒体(mitochondria)是真核细胞中普遍存在的细胞器, 包括外膜、内膜、膜间隙和基质 4 个部分组成。内膜与外膜通透性不同, 内膜的通透性很低; 一般来说, 氧化磷酸化和电子传递链的酶存在于内膜中, 内膜在能量转化中占有重要的地位; 另外内膜上含有特征酶-细胞色素氧化酶; 基质中含有能催化三羧酸循环、脂肪酸和丙酮酸氧化等有关的酶类; 同时线粒体还是具有半自主遗传性的细胞器, 线粒体 DNA(mitochondrial DNA, mt DNA)能编码部分与自我功能相关的基因^[6]。

2.1 线粒体与脂质过氧化

2.1.1 线粒体易产生脂质过氧化

线粒体是易产生脂质过氧化的细胞器^[7,8], 这是由线粒体的结构和功能所决定的。脂质过氧化产物的产生是由于机体产生的活性氧(reactive oxygen species, ROS), 主要包括超氧阴离子自由基($O_2^{\cdot-}$)、过氧化氢(H_2O_2)、氢氧根离子(OH^{\cdot})等^[9]对生物膜磷脂中的多不饱和脂肪酸

(polyunsaturated fatty acid, PUFA)进行攻击, 进而引发脂质过氧化作用^[10]而产生的。叶绿体、线粒体和过氧化物体是产生活性氧的主要细胞器, 同时, 由于活性氧可以通过细胞空隙自由扩散进入线粒体, 所以线粒体成为活性氧伤害的主要攻击细胞器^[11-16]。再者, 对需氧生物来说, ROS 产生是其代谢过程中不可避免的产物^[17], 正常生理条件下, 摄入生物体的氧约有 2%在线粒体中转化为 ROS^[18-20], 是细胞内产生 ROS 的最主要部位, 即正常细胞产生的 ROS 中有 95%来源于线粒体, ROS 对线粒体的结构和功能均有破坏作用^[21]。

2.1.2 脂质过氧化与保护酶的相互作用

在正常状态下, 植物体内 ROS 与保护酶清除系统是处于平衡状态的, 脂质过氧化产物含量维持在较低水平。在胁迫条件下, 细胞内 ROS 含量迅速增加, ROS 与保护酶清除系统的平衡系统被打破, 过剩的 ROS 诱导或加剧膜脂过氧化, 导致脂质过氧化物水平迅速提高, 对生物体的正常生理功能造成严重影响^[22,23]。

脂质过氧化反应在生物体内普遍存在, 并且对生物体的损伤最严重^[10]。脂质过氧化能引起植物体内大分子物质如脂类、蛋白质及 DNA 的损伤^[24], 主要体现在线粒体膜和膜蛋白的损伤、线粒体蛋白质损伤、线粒体 DNA 损伤等^[25-27]。植物体内存在酶促和非酶促保护系统维持机体的平衡, 起着保护作用。保护系统主要包括酶促清除系统如超氧化物歧化酶(SOD), 抗坏血酸过氧化物酶(APX)及过氧化氢酶(CAT)等; 非酶促清除系统主要是指抗坏血酸(ascorbic acid, ASA)和还原型谷胱甘肽(glutathione, GSH), 以及生育酚(tocopherol, 又称维生素 E、Ve)、甘露醇、类胡萝卜素、类黄酮等抗氧化物质^[28,29], SOD、POD、CAT 是酶促清除系统的重要成员^[30], SOD、POD、CAT 酶保护系统也是茶树体内清除活性氧系统^[31]。

2.2 线粒体与细胞凋亡

细胞凋亡(apoptosis)通常也称为细胞程序性死亡(programmed cell death, PCD), 是 1972 年 J.F. Kerr 等三位科学家根据 PCD 的形态学特征表现命名的^[32]。细胞凋亡是细胞死亡的一种形式, 认为它是一种主动的、程序性的由基因控制的细胞自主性死亡方式, 是生理性细胞死亡。细胞凋亡是生物体漫长进化过程中, 在自然选择压力下形成的有利于生物体生存的一种机制, 对生物体的发育、生存都有着重要意义。

2.2.1 细胞凋亡的形态和生化特征

细胞坏死与细胞凋亡具有不同细胞形态表现, 且近年来研究发现已经证实了植物与动物细胞凋亡有类似的 PCD 过程^[33]。总结大量文献报道认为植物程序性死亡过程中有许多典型形态和生化特征, 包括: 细胞皱缩, 细胞骨架破坏; 染色质凝集, 出现边缘化(margination); 凋亡启动过程中有新蛋白质的合成; 存在细胞凋亡的负调控基因;

由于DNA降解产生大量3'-OH端, TUNEL检测为阳性, 即末端脱氧核苷酸转移酶介导的dUTP切口末端标记阳性; 出现超敏反应(植物细胞凋亡作为对不良环境的反应), 合成某些抗菌化合物, 系统抗病体系得到活化; 核DNA的降解断裂180~200 bp或其整数倍片断, 琼脂糖电泳检测出现DNA梯状条带(DNA ladders); 是否有DNA梯带的出现是评价细胞是否有凋亡产生的一个重要标准^[34,35]。

2.2.2 线粒体在细胞凋亡中起关键作用

线粒体在细胞凋亡中起着关键作用。当处于正常生理条件下的细胞受到损伤应激或受体介导的信号刺激, 线粒体产生一系列关键性变化包括线粒体中活性氧的大量产生、线粒体透性转换孔(mitochondrial permeability transition pore, MPTP, 简称PT孔)的开放、细胞色素C(cytochrome C, Cyt C)的释放、线粒体跨膜电位(mitochondrial transmembrane potential, 用 $\Delta\psi_m$ 表示)的下降、凋亡诱导因子(apoptosis inducing factor, AIF)等的释放、Bcl基因家族成员及半胱氨酸天冬氨酸蛋白酶(cysteiny aspartate specific proteinase, caspase)家族的介入等^[3,36,37], 进而引起细胞凋亡。PT孔被称作细胞的生死开关^[38], 在细胞凋亡中有重要作用; 线粒体释放Cyt C是PCD的关键环节^[6]。

3 逆境胁迫下植物线粒体生理响应的研究简述

目前, 在植物的线粒体研究上, 对叶片线粒体的研究比对根系线粒体的研究较少; 植物线粒体与活性氧及其抗氧化、植物线粒体与细胞凋亡等也是植物线粒体研究的活跃点。

目前在植物线粒体研究上, 学者对线粒体在逆境胁迫下的研究比较多层次, 不同逆境环境下从功能和结构同时对线粒体进行研究, 对逆境胁迫下脂质过氧化、保护酶、细胞凋亡等都有较多的文献报道。如陈少裕等^[39]研究了水分胁迫对甘蔗叶片线粒体膜流动性和膜脂过氧化的影响, 研究指出, 水分胁迫降低了线粒体膜的流动性, 且其下降幅度在不同品种之间表现不同, 抗旱性强的品种下降幅度较小; 干旱使甘蔗各品种叶片线粒体的MDA含量显著增大, 抗旱性强的品种其增加率低于抗旱性低的品种, 表明水分胁迫下使甘蔗叶片线粒体的脂质过氧化加剧, 这种加剧在抗旱性弱的品种上体现更为明显。

另外孟凡娟等^[40]利用NaCl和Na₂SO₄对二倍体刺槐和四倍体刺槐进行盐胁迫, 比较研究了两种盐胁迫环境下二、四倍体刺槐叶片线粒体功能及超微结构的变化, 表明在两种盐胁迫下, 细胞色素Cyt c/b的比值和SOD酶活性在两种材料中体现不同: 在二倍体刺槐均呈下降趋势, 而在四倍体刺槐呈上升趋势; H₂O₂和MDA含量在二者中表现一致, 均呈上升趋势。在线粒体的结构方面, 未受到盐胁迫处理时二者叶片细胞中线粒体结构均表现正常, 在受到盐胁迫时, 两种盐胁迫下二、四倍体刺槐随着胁迫时间的

延长, 其结构受损情况均加重; 另外二倍体刺槐对同一种盐分的反应存在着明显的不同, 从其结构被破坏的程度来看, Na₂SO₄比NaCl对其叶片线粒体破坏更为严重; 同时四倍体刺槐在两种胁迫下叶片线粒体受损与进行同样处理的二倍体刺槐相比较轻, 表明四倍体刺槐具有较强的耐盐性, 也进一步体现了同一植物对不同盐分所产生的胁迫效应是不同的。

在逆境胁迫条件下是否发生细胞凋亡的研究, 如对小麥^[41]、棉花^[42]、玉米^[43,44]、新疆野苹果和平邑甜茶^[45]等研究中, 结果显示表明在诱导其死亡过程中, 通过琼脂糖凝胶电泳图谱上观察到不同程度的DNA ladders, 说明诱导胁迫的过程中存在一个明显的细胞凋亡阶段。

4 茶叶加工中叶片脂质过氧化及保护酶的研究现状

在茶叶加工中, 关于叶片脂质过氧化作用与保护酶有过报道。苏金为等^[46]研究了毛蟹、黄桃2个茶树品种茶树新梢叶萎凋过程(总历时为5 h)中及新梢不同部位的SOD活性、MDA含量的变化, 表明随着新梢叶序下移及萎凋时间的延长, SOD活性降低, 脂质过氧化作用产物MDA含量升高, 新梢在离体的逆境胁迫下脂质过氧化作用加剧, 并对茶叶SOD同工酶进行分析得出不同品种茶树的SOD同工酶谱有差异。陆德彪等^[47]研究了茶鲜叶在摊放过程(总历时13 h)中保护酶SOD、CAT、POD活性及MDA含量的变化规律及其相互关系, 研究结果表明随着摊放时间的延长和叶片失水程度的增加, 叶片细胞膜透性和MDA含量则不断上升, SOD和CAT活性表现为先增强后迅速减弱, POD活性则一直保持增强的趋势。

在乌龙茶做青工艺中茶树新梢叶片的脂质过氧化和保护酶也有一定的研究报道。禹利君等^[48]对乌龙茶做青过程中叶片不同部位包括整叶、叶缘、叶芯的多酚氧化酶(PPO)和POD活性做了研究, 得出: 三个部位的POD活性呈现不同的变化规律; 叶缘、叶芯及整叶的PPO、POD活性都呈现此消彼长的变化规律; PPO、POD活性与在制品含水量、pH值存在线性关系; 叶缘的PPO、POD活性变化与做青时的胁迫条件关系密切, 由于POD属于保护酶类, 对逆境胁迫条件如干旱、低温、盐碱、受机械损伤的刺激, POD发生保护性机制的表现即POD活性表现出增强的变化规律。黄福平等^[49]研究表明摇青和自然萎凋均能促进MDA累积, 做青前期的适当晒青和轻摇青可以提高SOD活力, 重摇青降低SOD活力。在此基础上探讨了做青强度对做青叶片脂质过氧化作用和茶叶品质的影响, 并且认为乌龙茶做青过程的香气形成亦与脂质过氧化作用有关。

目前, 对于乌龙茶加工过程中的脂质过氧化和保护酶的研究主要是在叶片的全叶上, 未见叶片线粒体上。

5 茶树抗性的叶片细胞器观察与乌龙茶做青叶片观察的研究现状

对茶树叶片结构的研究集中在生理、品种鉴定、抗性等方面, 而对于茶叶加工中显微结构的变化研究较少^[50]。

目前在对逆境胁迫下茶树叶片的结构有一定的研究报道, 如对李远志等^[51]对冻害条件下茶树叶片的叶绿体、线粒体、细胞核和质膜进行了观察研究, 研究以云南大叶种为材料, 得出当温度降到-3℃时, 叶绿体的膜和片层结构还较正常, 但叶绿体的形状由长椭圆形变成近圆形, 其他细胞器无明显变化, 说明-3℃下的损伤是具有可修复性的。当处理温度降到该品种的临界最低温度-6℃时, 细胞内的细胞器受到严重损伤, 叶绿体受到破坏, 体内的片层结构也受到损伤; 线粒体的内脊解体, 膜结构也受到破坏; 细胞核内的染色质凝聚成块, 出现空泡; 同时细胞的原生质膜也受到伤害, 且质壁分离现象出现; 表明在-6℃下造成的这种损伤不具有可修复性。王跃华等^[52]对茶树荧光性绿斑病变过程中的膜系统和细胞器进行观察, 表明病叶细胞质膜以及叶绿体、线粒体、内质网、液泡的膜系统遭到不同程度的损伤。

在乌龙茶方面, 黄晓敏^[53]、冯花^[54]分别对闽南、闽北茶区中不同乌龙茶品种叶片显微结构进行了比较研究, 并对铁观音品种做青过程中叶片上、下表皮、海绵组织及栅栏组织做了观察。对于乌龙茶加工过程中叶片线粒体结构观察未见公开报道。

6 细胞凋亡在茶树上的研究

在植物的正常生长发育中, 植物的各个阶段普遍存在着 PCD 现象, 同时植物在环境胁迫下也存在 PCD。

目前, 有关茶树在环境胁迫下发生程序性死亡的文献报道并不多, 苏金为等^[55]对在镉诱导下茶树苗的膜脂过氧化和细胞凋亡作出了相关研究, 研究采用 0.50 mmol/L 镉溶液对茶树幼苗进行处理, 通过测定胁迫环境下 SOD 活性、CAT 活性、脂质过氧化作用及观察细胞的超微结构, 结果显示在胁迫处理的第 5~7 d, 植物细胞发生了程序性死亡; 并且认为幼苗膜脂过氧化可能是诱发 PCD 的主要原因。对于乌龙茶加工中是否发生植物 PCD 过程还未见公开报道。

7 乌龙茶加工中叶片线粒体研究展望

7.1 脂质过氧化和保护酶的研究从全叶向叶片线粒体深入

脂质过氧化反应是普遍存在于生物体内的, 植物体内的保护系统对维持机体的平衡起着保护作用。如前文所见, 对于其他植物中线粒体的脂质过氧化和保护酶已有一定的研究报道, 而在乌龙茶加工过程中主要集中在叶片全

叶上, 对于乌龙茶加工中线粒体的脂质过氧化和保护酶的研究有助于填补在此领域上的空白, 深入到细胞器水平上对乌龙茶加工中线粒体的脂质过氧化和保护酶进行探讨研究, 同时可丰富乌龙茶加工过程中的生理生化研究。

7.2 叶片显微结构观察向叶细胞线粒体超微结构观察深入

线粒体的功能和结构是密切相关的, 维持正确的线粒体形态是保证细胞功能的关键^[56]。在逆境胁迫下茶树叶片和乌龙茶品种叶片结构观察的基础上, 结合逆境胁迫下其他植物在线粒体结构的观察, 对于观察乌龙茶加工过程中线粒体的结构变化是一个值得探讨的方向。

7.3 研究乌龙茶加工中叶片细胞凋亡现象

PCD 现象在动物细胞中的研究开始的比在植物细胞中早, 现在其已成为植物科学研究中的一个热点。植物在受到外界胁迫因子如病原体、温度、水涝(低氧)、干旱、高渗、UV、臭氧、机械胁迫(如离心)、CO₂ 浓度、营养因子的缺乏等及化学因子诱导时可发生植物 PCD^[57]。关于其他植物如小麦、棉花、玉米等在逆境胁迫下发生细胞凋亡过程的研究, 在乌龙茶加工中可以作为一个新的研究方向, 且对于细胞凋亡过程中可进行相关分子生物学的进一步研究, 具有深入研究探讨的价值。

根据目前乌龙茶加工中叶片线粒体的研究现状来分析, 学者们对已经在叶片脂质过氧化和保护酶、叶片结构、PCD 等方面做了一定的探索和研究, 让人们对此领域有了一定的了解, 为此领域的研究奠定了基础。目前, 在植物的线粒体研究上, 对叶片线粒体的研究比对根系线粒体的研究少, 且对于茶树叶片的线粒体研究较其他植物也存在一定差距。在今后的研究中有必要在现有的研究基础上进一步加强深入研究, 对加工过程中叶片的生理生化变化研究深入到细胞器水平。相信不久的将来, 通过学者们的不懈努力和努力, 探明乌龙茶加工中叶片的生理生化变化与品质形成的关系将有更进一步的发展。

参考文献

- [1] 陈荣冰, 林郑和, 彭艾. 30 年乌龙茶的研究进展[J]. 中国农业信息, 2008, 12: 23-26.
Chen RB, Lin ZH, Peng A. Research progress on Oolong tea for 30 years [J]. China Agric Info, 2008, 12: 23-26.
- [2] 安徽农学院主编. 制茶学[M]. 北京: 中国农业出版社, 1989, 05: 281-286.
Anhui agricultural college. Manufacture of tea [M]. Beijing: China Agriculture Press, 1989, 05: 281-286.
- [3] 吴兰芳, 杨爱珍, 刘和, 等. 线粒体调控细胞凋亡的研究进展[J]. 中国农学通报, 2010, 26(8): 63-68.
Wu LF, Yang AZ, Liu H, et al. The study progress of apoptosis of regulation of mitochondrial [J]. Chin Agric Sci Bull, 2010, 26(8): 63-68.
- [4] Chance B, Sies H, Boveris A. Hydroperoxide metabolism in mammalian

- Organs [J]. *Physiol Rev*, 1979, 59(3): 527-605.
- [5] 庞(Pon, L.A.), 舍恩(Schon, E.A.), 等. 线粒体: 第二版[M]. 北京: 科学出版社, 2007: 1-4.
- Pon LA, Schon EA, *et al.* *Mitochondria (Second Edit)* [M]. Beijing: Science Press, 2007: 1-4.
- [6] 韩贻仁, 等. 分子细胞生物学(第四版)[M]. 北京: 科学出版社, 2012: 214-226, 464-465.
- Han YR, *et al.* *Molecular cell biology (Fourth Edit)* [M]. Beijing: Science Press, 2012: 214-226, 464-465.
- [7] Rich PR, Bonner WD. The sites superoxide anion generation in higher plant mitochondria [J]. *Biochem Biophys*, 1978, 188(2): 206-213.
- [8] 马淇, 刘垒, 陈仨. 活性氧、线粒体通透性转换与细胞凋亡[J]. *生物物理学报*, 2012, 07: 523-536.
- Ma Q, Liu L, Chen Q. Reactive oxygen species, mitochondrial permeability transition and apoptosis [J]. *Acta Biophysica Sinica*, 2012, 07: 523-536.
- [9] Halliwell B, Gutteridge JMC. *Free radicals in biology and medicine (3rd Edit)* [M]. Oxford: Oxford Univ Press, 1999.
- [10] 王贇. 植物脂质过氧化研究进展[J]. *安徽农业科学*, 2013, 41(6): 2370-2373.
- Wang Y. Research progress on lipid peroxidation of plant [J]. *J Anhui Agric Sci*, 2013, 41(6): 2370-2373.
- [11] 陶宗娅, 邹琦. 种子的吸胀冷害和吸胀伤害[J]. *植物生理学通讯*, 2000, 36(4): 368-376.
- Tao ZY, Zou Q. Seed imbibition of chilling injury and frost damage [J]. *Plant Physiol Commun*, 2000, 36(4): 368-376.
- [12] 郑光华, 梁峥, 林坚. 种子吸胀冷害和渗透调控的研究[J]. *中国科学院院刊*, 2001, (3): 182-187.
- Zhen GH, Liang Z, Lin J. Research on seed imbibition of chilling injury and osmotic regulating [J]. *Bull Chin Acad Sci*, 2001, (3): 182-187.
- [13] 杨永青, 汪晓峰, 王淑华. 渗透调节对低温伤害敏感大豆种子质膜氧化还原活性的影响[J]. *植物生理和分子生物学报*, 2004, 30(5): 589-594.
- Yang YQ, Wang XF, Wang SH. Osmotic regulating influenced on activity of plasma membrane redox in low temperature sensitive soybean seed [J]. *J Plant Physiol Molecular Biol*, 2004, 30(5): 589-594.
- [14] 孙海平, 汪晓峰. 植物线粒体中活性氧的产生与抗氧化系统[J]. *现代农业科技*, 2009, (8): 239-240, 242.
- Sun HP, Wang XF. The generation of reactive oxygen species and antioxidant system in plants mitochondria [J]. *Mod Agric Sci Technol*, 2009, (8): 239-240, 242.
- [15] Foyer CH, Noctor G. Redox senescence signalling associated with reactive oxygen in chloroplasts, peroxisomes and mitochondria [J]. *Plant Physiol*, 2003 (119): 355-364.
- [16] Clifton R, Lister R, Parker ICL. Tress-induced co-expression of alternative respiratory chain components in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant Mol Biol*, 2005 (58): 193-212.
- [17] 罗银玲, 宋松泉. 植物线粒体、活性氧与信号转导[J]. *西北植物学报*, 2004, 24(4): 737-747.
- Luo YL, Song SQ. Mitochondria, reactive oxygen species and signal transduction of plant [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2004, 24(4): 737-747.
- [18] Chance B, Sies H, Boveris A. Hydroperoxide metabolism in mammalian organs [J]. *Physiol Rev*, 1979, 59(3): 527-605.
- [19] 黄亚成, 秦云霞. 植物中活性氧的研究进展[J]. *中国农学通报*, 2012, 28(36): 219-226.
- Huang YC, Qin YX. Advances on reactive oxygen species in plants [J]. *Chin Agric Sci Bull*, 2012, 28(36): 219-226.
- [20] 赵云罡, 徐建兴. 线粒体、活性氧和细胞凋亡[J]. *生物化学与生物物理进展*, 2001, 28 (2): 168-171.
- Zhao YG, Xu JX. Mitochondria, reactive oxygen species and apoptosis [J]. *Prog Biochem Biophys*, 2001, 28(2): 168-171.
- [21] 王爱国, 邵从本, 罗广华. 活性氧对大豆下胚轴线粒体结构与功能的损伤[J]. *植物生理学报*, 1990, 16(1): 13-18.
- Wang AG, Shao CB, Luo BH. Reactive oxygen species damaged mitochondrial structure and function in soybean hypocotyls [J]. *Plant Physiol J*, 1990, 16(1): 13-18.
- [22] Sairam RK, Srivastava GC. Changes in antioxidant activity in fractions of tolerant and susceptible wheat in response to long term salt stress [J]. *Plant Sci*, 2002, 162: 897-904.
- [23] 黄志明, 陈宇, 吴晶晶, 等. 硝普钠对低温胁迫下枇杷幼果线粒体AsA-GSH循环代谢的影响[J]. *热带作物学报*, 2011, 32(8): 1469-1474.
- Huang ZM, Chen Y, Wu JJ, *et al.* Effects of exogenous sodium nitroprusside on ascorbate-glutathione circulation metabolism in mitochondria of young loquat fruits under low temperature stress [J]. *Chin J Tropical Crop*, 2011, 32(8): 1469-1474.
- [24] 田敏, 饶龙兵, 李纪元. 植物细胞中的活性氧及其生理作用[J]. *植物生理学通讯*, 2005, 02: 235-241.
- Tian M, Rao LB, Li JY. Reactive oxygen species (ROS) and its physiological functions in plant cells [J]. *Plant Physiol J*, 2005, 02: 235-241.
- [25] 丰卫华, 刘春颖, 杨桂朋, 等. 外源一氧化氮和金属铜对海洋微藻抗氧化系统的影响[J]. *中国海洋大学学报*, 2011, 41(12): 69-74.
- Feng WH, Liu CY, Yang GM, *et al.* Foreign NO and Cu affected antioxidant system of marine microalgae [J]. *J Ocean Univ China*, 2011, 41(12): 69-74.
- [26] 刘井波, 彭双清. 脂质过氧化作用与线粒体损伤[J]. *中国预防医学杂志*, 2005, 6(2): 167-170.
- Liu JB, Peng SQ. The lipid peroxidation and mitochondria damage [J]. *Chin Prev Med*, 2005, 6(2): 167-170.
- [27] 马晓蕾, 周丽娟, 孙孟超, 等. 线粒体复合体及其对活性氧的调控研究进展[J]. *安徽农业科学*, 2013, 41(19): 8095-8096, 8099.

- Ma XL, Zhou LJ, Sun MC, *et al.* Research advance on plant mitochondria complexes and its regulation on active oxygen species [J]. *J Anhui Agric Sci*, 2013, 41(19): 8095–8096, 8099.
- [28] 张怡, 路铁刚. 植物中的活性氧研究概述[J]. *生物技术进展*, 2011, 04: 242–248.
- Zhang Y, Lu TG. The research of reactive oxygen species(ROS) in plants [J]. *Current Biotechnol*, 2011, 04: 242–248.
- [29] 杜秀敏, 殷文璇, 赵彦修, 等. 植物中活性氧的产生及清除机制[J]. *生物工程学报*, 2001, 02: 121–125.
- Du XM, Yin WX, Zhao YX, *et al.* The generation and removal mechanism of reactive oxygen species in plants [J]. *Chin J Biotechnol*, 2001, 02: 121–125.
- [30] 何龙飞, 黄咏梅, 莫长明, 等. 铝对花生根系膜脂过氧化和保护酶活性的影响[J]. *广西农业生物科学*, 2005, 24(3): 220–224.
- He LF, Huang YM, Mo CM, *et al.* Effect of aluminum on membrane lipid peroxidation and protective enzyme activity of peanut root tips [J]. *J Guangxi Agric Biol Sci*, 2005, 24(3): 220–224.
- [31] 王焯军, 廖万有, 朱振超. 茶树抗性生理评价研究进展[J]. *中国农学通报*, 2011, 27(2): 79–83.
- Wang YJ, Liao WY, Zhu ZC. Research progress on evaluating the physiological indexes of tea plant resistance [J]. *Chin Agric Sci Bull*, 2011, 27(2): 79–83.
- [32] Kerr JF, Wyllie AH, Currie AR. Apoptosis: a basic biological phenomenon with wide-ranging implications in tissue kinetics [J]. *Br J Cancer*, 1972, 26: 239–257.
- [33] 田向荣, 欧阳学智, 宋松泉. 种子发育与萌发过程中的程序性细胞死亡[J]. *云南植物研究*, 2003, 25(5): 579–588.
- Tian XR, OuYang XZ, Song SQ. Programmed cell death during seed development and germination [J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 2003, 25(5): 579–588.
- [34] 张贵友, 田瑞华, 戴尧仁, 等. 植物细胞凋亡的研究进展[J]. *生物工程进展*, 2001, 21(6): 8, 22–27.
- Zhang GY, Tian RH, Dai YR, *et al.* Research progress on plant cell apoptosis [J]. *Prog Biotechnol*, 2001, 21(6): 8, 22–27.
- [35] 苏虎, 江湖, 李玉萍. 植物细胞凋亡研究进展[J]. *安徽农业科学*, 2010, 38(30): 16767–16768, 16902.
- Su H, Jiang H, Li YP. Research progress on plant cell apoptosis [J]. *J Anhui Agric Sci*, 2010, 38(30): 16767–16768, 16902.
- [36] 冯阳, 刘建军, 黄钢, 等. 线粒体膜通透性转换孔结构与功能研究进展[J]. *上海交通大学学报(医学版)*, 2012, 32(3): 356–360.
- Feng Y, Liu JJ, Huang G, *et al.* Research progress of structure and function of mitochondrial permeability transition pore [J]. *J Shanghai Jiaotong Univ (Med Sci)*, 2012, 32(3): 356–360.
- [37] 刘晓婷, 王延让, 张明. 线粒体介导细胞凋亡的研究进展[J]. *环境与健康杂志*, 2013, 30(002): 182–185.
- Liu XT, Wang YR, Zhang M. Mitochondria-mediated apoptosis: a review of recent studies [J]. *J Environ Health*, 2013, 30(002): 182–185.
- [38] Brenner C, Moulin M. Physiological Roles of the Permeability Transition Pore [J]. *Circul Res*, 2012, 111(9): 1237–1247.
- [39] 陈少裕, 刘杰. 水分胁迫对甘蔗叶片线粒体膜流动性的影响及其与膜脂过氧化的关系[J]. *植物生理学报*. 1991. 03: 285–289.
- Chen SY, Liu J. Relation between mitochondria membrane fluidity and membrane lipid peroxidation in Sugarcane leaves under water stress [J]. *Plant Physiol J*, 1991, 03: 285–289.
- [40] 孟凡娟, 黄凤兰. 盐胁迫下刺槐叶片线粒体功能及超微结构的变化[J]. *经济林研究*, 2010, 02: 18–23.
- Meng FJ, Huang FL. Changes of function and ultrastructure of mitochondria in *Robinia pseudoacacia* leaves under salt stress [J]. *Nonwood Forest Res*, 2010, 02: 18–23.
- [41] 林久生, 王根轩. 渗透胁迫诱导的小麦叶片细胞程序性死亡[J]. *植物生理学报*, 2001, 27(3): 221–225.
- Lin JS, Wang GX. Programmed cell death induced by osmotic stress in wheat Leaves [J]. *Plant Physiol J*, 2001, 27(3): 221–225.
- [42] 张海艳. 盐胁迫诱导的棉花叶片细胞程序性死亡[J]. *中国农学通报*, 2009, 25(05): 158–159.
- Zhang HY. Programmed cell death induced by salt stress in cotton leaves [J]. *Chin Agric Sci Bull*, 2009, 25(05): 158–159.
- [43] 宁顺斌, 宋运淳, 王玲, 等. 低温胁迫诱导玉米根尖细胞凋亡的形态和生化证据[J]. *植物生理学报*, 2000, 26(3): 189.
- Ning SB, Song YC, Wang L, *et al.* The morphological and biochemical evidence of low temperature induced apoptosis in meristematic cells of maize roots [J]. *Plant Physiol J*, 2000, 26(3): 189.
- [44] 宁顺斌, 宋运淳, 王玲, 等. 药物诱导的玉米根尖细胞凋亡[J]. *植物学报*, 2000, 42(7): 693–696.
- Ning SB, Song YC, Wang L, *et al.* Cytotoxin induced apoptosis in meristematic cells of maize roots [J]. *Chin Bull Botany*, 2000, 42(7): 693–696.
- [45] 谭冬梅. 干旱胁迫诱导新疆野苹果和平邑甜茶细胞程序性死亡的研究[D]. 北京: 中国农业大学, 2005.
- Tan DM. Study on programmed cell death in *M. hupehensis* and *M. sieversii* seedlings under drought [D]. Beijing: China Agricultural University, 2005.
- [46] 苏金为, 王湘平. 茶树新梢生长及萎凋过程中 SOD 活性与脂质过氧化作用[J]. *福建农学院学报*, 1991, 03: 310–314.
- Su JW, Wang XP. The SOD activity and lipid peroxidation during tea new tips growing and withering [J]. *J Fujian Agric Coll*, 1991, 03: 310–314.
- [47] 陆德彪, 童启庆. 茶鲜叶摊放过程中脂质过氧化作用特点初探[J]. *浙江农业大学学报*, 1999, 25(2): 179–182.
- Lu DB, Tong QQ. Preliminary study on lipid peroxidation of tea fresh leaves during spreading [J]. *J Zhejiang Agric Univ*, 1999, 25(2): 179–182.
- [48] 禹利君, 史云峰, 杨伟丽, 等. 乌龙茶做青期间多酚氧化酶、过氧化物酶的活性变化[J]. *茶叶科学*, 2001, 21(2): 131–133.

- Yu LJ, Shi YF, Yang WL, *et al.* Activity variations of polyphenol oxidase and peroxidase during zuoqing process of Oolong tea [J]. *J Tea Sci*, 2001, 21(2): 131–133.
- [49] 黄福平, 陈伟, 陈荣冰, 等. 乌龙茶做青过程脂质过氧化作用及其对茶叶品质的影响[J]. *茶叶科学*, 2002, 22(2): 147–151.
- Huang FP, Chen W, Chen RB, *et al.* Lipid peroxidation induced by Zuoqing process of Oolong tea and its effect on tea quality [J]. *J Tea Sci*, 2002, 22(2): 147–151.
- [50] 黄晓敏, 冯花, 郭雅玲. 茶树叶片显微结构及扫描电镜研究进展[J]. *福建茶叶*, 2011, 33(5): 2–4.
- Huang XM, Feng H, Guo YL. Research progress on leaves microstructure and scanning electron microscope of tea [J]. *Tea Fujian*, 2011, 33(5): 2–4.
- [51] 李远志, 赖红华. 冻害对茶树叶片细胞亚显微结构的影响[J]. *福建茶叶*, 1987, 04: 6–11.
- Li YZ, Lai HH. The cell sub-microstructure of tea leaves under impact on freezing [J]. *Tea Fujian*, 1987, 04: 6–11.
- [52] 王跃华, 张丽霞, 郭延奎, 等. 茶树荧光性绿斑病叶膜结构及相关生理变化研究[J]. *茶叶科学*, 2009, 29(4): 282–288.
- Wang YH, Zhang LX, Guo YK, *et al.* Studies on the membrane structure and its related physiological changes in the tea leaves with Fluorescent Green Spot Disease [J]. *J Tea Sci*, 2009, 29(4): 28–288.
- [53] 黄晓敏. 闽南茶区不同乌龙茶品种叶片显微结构比较研究[D]. 福州: 福建农林大学, 2010.
- Huang XM. A comparison research on leaves microstructure of different Oolong tea varieties from southern Fujian [D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2010.
- [54] 冯花. 闽北茶区不同乌龙茶品种叶片显微结构的对比研究[D]. 福州: 福建农林大学, 2010.
- Feng H. A comparison research on leaves microstructure of different Oolong tea varieties from northern Fujian [D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2010.
- [55] 苏金为, 王湘平. 镉诱导的茶树苗膜脂过氧化和细胞程序性死亡[J]. *植物生理与分子生物学报*, 2002, 28(4): 292–298.
- Su JW, Wang XP. Membrane lipid Peroxidation and programmed cell death induced by Cd in tea plant seedings [J]. *J Plant Physiol Molecular Biol*, 2002, 28(4): 292–298.
- [56] Chen H, Chan DC. Mitochondrial dynamic in mammals [J]. *Curr Top Dev Biol*, 2004, 59: 119–144.
- [57] 潘建伟, 陈虹, 顾青, 等. 环境胁迫诱导的植物细胞程序性死亡[J]. *遗传*, 2002, 24(3): 385–388.
- Pan JW, Chen H, Gu Q, *et al.* Environmental stress-induced programmed cell death in higher plants [J]. *Hereditas*, 2002, 24(3): 385–388.

(责任编辑: 杨翠娜)

作者简介



奉红琼, 硕士研究生, 主要研究方向为茶叶加工与加工工程。
E-mail: 47099674@qq.com



郭雅玲, 教授, 福建农林大学茶叶研究所副所长, 主要研究方向为茶叶加工与品质评价研究。
E-mail: yaling7819@126.com