

逆境下茶树叶绿体的理化特征研究进展

郭雅玲^{1*}, 郭丽^{1,2}, 严文滨¹, 王赞¹, 陈文凤¹, 陈敏星¹

(1. 福建农林大学园艺学院, 福州 350002; 2. 中国农业科学院茶叶研究所, 杭州 310008)

摘要: 在逆境下, 茶树叶绿体脂质过氧化程度加剧, 会积累较多丙二醛, 增强超氧化物歧化酶活性; 活性氧代谢改变, 致使抗氧化酶活性升高, 一些毒害类物质(O_2^- 、 H_2O_2 等)增多, 一些非酶抗氧化性物质减少; 并且叶绿体的类囊体和基粒片层等超微结构也发生变化。同时, 通过施用抗坏血酸等外源物质能一定程度上减轻逆境对叶绿体造成的损伤。然而, 有关茶鲜叶中的叶绿体在加工中的变化特征研究相对较少, 不利于深度解析机械胁迫对乌龙茶品质的影响。本文通过对茶树叶绿体的生理生化响应特征的阶段性研究文献综述, 阐明水分胁迫、光照胁迫、氟胁迫等非生物胁迫对茶树叶绿体的影响。本文进行乌龙茶加工中叶绿体的理化特征研究, 期待从细胞器水平上研究乌龙茶加工原理。

关键词: 叶绿体; 逆境; 脂质过氧化; 活性氧; 抗坏血酸-谷胱甘肽循环; 乌龙茶

Progress in the effect of stress on physiological and chemical characteristics of tea tree chloroplast

GUO Ya-Ling^{1*}, GUO Li^{1,2}, YAN Wen-Bing¹, WANG Zan¹, CHEN Wen-Feng¹, CHEN Min-Xing¹

(1. College of Horticulture, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China; 2. Tea Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Hangzhou 310008, China)

ABSTRACT: Under the stress, the lipid peroxidation of tea plant chloroplast aggravates, much malondialdehyde is accumulated, and the activity of superoxide dismutase is also enhanced. When active oxygen metabolism alters, the activity of antioxidant enzymes and the content of some toxic substances (O_2^- , H_2O_2 and so on) increase, meanwhile some non enzymatic oxidation materials reduce and the ultrastructure of chloroplast thylakoid and grana lamella also changes. At the same time, application of some exogenous substrates such as ascorbic acid can alleviate the adversity damage. However, literatures on changes of chloroplast characteristics during the fresh tea leaves processing are relatively little, and it is difficult to deeply analyze the influence of mechanical stress on the quality of Oolong tea. This paper reviewed the physiological and biochemical response characteristics of tea plant chloroplast in recent years, illustrated the effects of different abiotic stresses including water stress, illumination stress and fluoride stress on the chloroplast. Therefore, it investigated the physical and chemical characteristics of chloroplast, looking forward to exploring the principle of Oolong tea processing from the organelle level.

KEY WORDS: chloroplast; stress; lipid peroxidation; active oxygen; ascorbate-glutathione recycle; Oolong tea

基金项目: 福建农林大学 2016 年度科技创新项目(CXZX2016102)、现代农业产业技术体系资助项目(CARS-23/2016)、福建省人力资源和社会保障厅项目-郭雅玲评茶师技能大师工作室

Fund: Supported by the Project of Science and Technology Innovation of Fujian Agriculture and Forestry in 2016 (CXZX2016102), Modern Agricultural Industry Technology System (CARS-23/2016) and the Project of Department of Human Resources and Social Security of Fujian Province-GUO Ya-Ling Skill Master Studio in Tea Evaluation

*通讯作者: 郭雅玲, 教授, 研究茶叶加工与质量评价。E-mail: yaling7819@126.com

*Corresponding author: GUO Ya-Ling, Professor, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China. E-mail: yaling7819@126.com

1 引言

非生物胁迫下茶树的生理代谢变化一直是研究热点,如水分胁迫^[1]、低温胁迫^[2]及重金属铅^[3]、镉^[4]和铝^[5]等胁迫都影响着茶树生长。目前多以茶树叶片为研究对象,研究结果仅能反映不同胁迫对茶树叶片整体代谢变化的影响。随着科学研究的不断深入,现已逐渐转向受外界因素影响的植物细胞器代谢变化研究,叶绿体就是其关注的对象。叶绿体是植物的主要细胞器,既能进行光合作用,又是部分氨基酸、核苷酸、淀粉和脂肪酸等物质的合成场所。然而当植物器官与植株分离时,叶绿体的生理功能将不能正常进行,即其代谢发生变化,如叶绿素的降解、超微结构的变化、抗氧化酶活性的变化等^[6]。茶鲜叶采摘后进行加工,其实质正是利用这些生理变化来铸就茶叶的优良品质。只是目前对于茶树中叶绿体研究主要集中在茶叶加工中叶绿素含量的变化及其对茶叶色泽的影响,对茶树叶片中叶绿体内的生理代谢变化研究还是较为少见的。本文综述了植物叶片在不同胁迫下叶绿体代谢特征,概述了当前叶绿体在茶树叶片中相关的研究进展,以期开展茶叶加工过程中叶绿体生理代谢的相关研究提供参考依据。

2 茶树叶绿体的脂质过氧化研究

叶绿体是具有双层膜结构的细胞器,其两层膜的透性不同,在叶绿体中含有类囊体和基质,类囊体是植物的“能量转换站”和“养料制造车间”,是形成高能化合物三磷酸腺苷(adenosine triphosphate, ATP)的场所。植物叶绿体中的脂质过氧化已有较多研究^[7-9],多见于不同的胁迫条件对植物叶绿体脂质过氧化的影响^[10]。甘蔗和白菜叶片在水分胁迫下,叶绿体中脂质过氧化会加剧,最明显的就是丙二醛(malonaldehyde, MDA)含量会明显升高,同时活性氧基团(reactive oxygen species, ROS)清除系统的能力也会降低。其中,抗旱性不同的品种,其脂质过氧化程度具有明显不同的表现^[11,12]。小麦叶片在相同条件下也会产生类似结果,同时水分胁迫能导致叶绿体中超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)活性的升高^[13];紫杉针叶在紫外线辐射下,随着时间的延长,脂质过氧化也会加剧,主要表现为:一些非酶抗氧化性物质及抗氧化酶活性都有不同程度的降低,一些毒害类物质,如丙二醛等则不同程度的增加,该现象主要与PSII电子传递活性有关^[14]。强辐射时,台湾沟叶结缕草也会产生叶绿体膜脂过氧化加剧^[15],可见光照辐射能加剧叶绿体内的脂质过氧化作用。

添加外源物质也会导致叶绿体内脂质过氧化物的变化。当喷施维生素C(Vc)浓度大于1.0 mmol/L时,会明显加剧叶绿体的膜脂过氧化,其原因与Vc加快了叶绿体的电子传递速率,使O₂的产生速率升高有关^[16]。在冰冻条件下,

施用花生凝集素能提高水曲柳叶的叶绿体外被膜流动性^[17];茶树遮阴或暗光处理也可减轻脂质过氧化伤害,并能增强蛋白酶活性,促进氨基酸含量上升^[18]。

综上所述,逆境胁迫对植物叶绿体中的脂质过氧化作用有着十分重要的关系,具体表现为:加剧了叶绿体膜脂过氧化,增加了一些毒害类物质,以及降低了ROS清除系统的能力。

3 茶树叶绿体中的活性氧代谢研究

植物叶绿体中的活性氧代谢研究较多^[19-21],主要集中在外界胁迫对植物叶绿体内活性氧代谢的影响,主要包括水分胁迫、光照和外源物质。水分胁迫下,沙丘芦苇叶绿体中抗氧化酶活性高于水生芦苇,可能是由于叶绿体内抗氧化系统的高活性降低了叶绿体内的PSI因水分胁迫所受到的伤害^[22];幼苗在水分胁迫下,叶绿体中的一些毒害类物质(O₂⁻、H₂O₂和MDA)持续上升,一些非酶抗氧化性物质(ascorbate和glutathione)则一直保持下降,而抗氧化酶活性在轻度水分胁迫下显著升高,重度水分胁迫条件下降低^[23-25]。因此,水分胁迫对叶绿体中的抗氧化系统有着较为重要的影响作用。

不同植物在不同光强下,叶片叶绿体中ROS产生具有明显差异,这与ROS产生的相关酶活性密切相关。其中最重要的包括黄嘌呤氧化酶(xanthine oxidase, XOD)及脂氧合酶(lipoxygenase, LOX)。自然光下,植物中LOX活性高,而在较低光强下,LOX活性较低,XOD的变化趋势与LOX相似^[26],这对于研究植物耐受光强的机制研究具有重要意义。

目前,人们也逐渐开始研究一些外源物质对植物叶绿体中活性氧代谢的影响。如盐胁迫下,外源抗坏血酸(ascorbate acid, AsA)能提高水稻品种叶绿体中抗氧化性酶的活性,增加叶绿体内非酶抗氧化物质(ascorbate和glutathione)的含量,减少毒害类物质(H₂O₂和MDA)的含量,从而提高叶绿体ROS的清除能力^[27]。而在相同条件下,外源Si对黄瓜幼苗叶绿体^[28]及外源Ca²⁺和H₂O₂对枸杞叶片叶绿体^[29]的实验中均得到了一样的结果,从而说明植物在外界胁迫条件下,通过添加一些外源物质可以提高植物叶绿体的活性氧清除能力,进而提高植物对逆境的耐受力。

综上所述,适当的逆境胁迫有助于提高植物叶绿体内抗氧化酶的活性,能增加叶绿体内非酶抗氧化物质的含量,减少毒害类物质的含量,从而提高叶绿体ROS的清除能力,对于提高植物抗逆境的研究有着重要的意义。但过度的逆境胁迫却也会导致植物无法正常生长发育。因此,可通过适当添加一些外源物质来提高植物叶绿体的活性氧清除能力,这对于提高植物的抗逆性有着极其重要的作用。

4 茶树叶绿体的超微结构变化研究

通过对叶绿体超微结构变化的观察,能很明显地看出叶绿体的功能性与其完整性的关系,通过观察结构完整性变化来研究叶绿体脂质过氧化作用是较为直观的。逆境胁迫下,叶绿体细胞器的超微结构都会发生不同程度的变化。研究表明,在高温干旱胁迫下黑麦草品种叶肉细胞中,伤害较轻叶绿体的类囊体片层会发生膨胀,伤害较重的则会出现叶绿体的基粒片层膨胀、溶解或空泡化、破裂,通过光镜还发现叶绿体中脂质球体数量呈现出增加、聚合、体积增大的趋势^[30]。在水分胁迫的情况下,也出现相似的超微结构上的变化^[31],并且冷害时其结构的变化与半乳糖脂的含量相关^[32]。叶绿体超微结构的观察在茶树种质资源中的应用也正日渐受到重视^[33],如将叶绿体中嗜饿颗粒的含量作为选育高香型茶树品种和筛选茶叶适制性的参考依据^[34,35],通过观测叶绿体超微结构,探明安吉白茶在返白过程中叶绿体从解体到重建的一系列变化^[36],发现茶树在进化过程中叶绿体结构的演化是由简单到复杂^[37]。

5 茶树叶绿体中抗坏血酸-谷胱甘肽循环研究

抗坏血酸-谷胱甘肽(ascorbate-glutathione, AsA-GSH)循环能有效清除叶绿体中产生的 H_2O_2 ,在叶绿体的活性氧代谢中占有重要地位^[38,39]。目前,较多研究关注外源物质^[40]等对此循环的影响。然而多数是使用植物叶片,并未将研究对象细致到植物细胞器。亚细胞定位研究表明AsA-GSH循环在叶绿体中的抗氧化性是最高的^[41-45]。因此,研究植物叶绿体中的AsA-GSH循环对于探明叶绿体的活性氧清除机制具有重要意义。

抗坏血酸过氧化物酶(ascorbate peroxidase, APX, EC1.11.1.11)是AsA-GSH循环中重要的酶类,氟胁迫下其活性降低,气孔导度下降^[46]。孙云^[47]测定了不同茶树品种的鲜叶和不同叶位的茶树鲜叶中APX活性,发现APX活性品种间和叶位间存在差异;芽中的APX活性会比较强,老叶的APX活性最差,APX活性从嫩到老呈递减趋势。在茶鲜叶萎凋中,APX基因的表达式呈现“升高-降低-再升高-再降低”的趋势^[48],一定程度上表明APX影响茶叶品质的形成。目前对于茶叶加工中AsA-GSH整个循环的研究还是较为少见的,一般只是对于该循环中单个酶类或化合物进行研究,至于茶叶加工中叶绿体中的AsA-GSH循环研究就更为少见。

6 茶树叶绿体中次生代谢研究

目前关于茶树中叶绿体的研究^[49,50]还相对较少。茶叶中关于叶绿体的物质合成代谢,一直是研究的重点。有研究认为茶叶叶绿体中存在苯丙酸盐代谢途径,其中至少还

含有催化相关物质转化的酶系^[51],还有研究表明,茶叶叶绿体不具备单独合成儿茶素的能力^[52],而近年来在茶树叶绿体内测出了儿茶素合成相关酶的活性,进一步推测茶叶叶绿体具备合成儿茶素的能力^[53]。因此,茶叶叶绿体是否能够合成儿茶素还有待进一步研究。再者,离体鲜叶在乌龙茶加工中,能否有此功能,也期待揭示。

7 乌龙茶加工中叶绿体代谢研究展望

7.1 乌龙茶加工中叶绿体的脂质过氧化和活性氧代谢的研究

目前在对于茶叶加工中的脂质氧化的研究停留在茶叶的鲜叶上^[54],有待深入到细胞器水平上的研究。至今,很少见到加工过程中在制品叶绿体的脂质过氧化以及活性氧代谢的研究报道。叶绿体作为植物中重要的细胞器之一,其中抗氧化反应及活性氧的清除机制对于茶叶整体的抗氧化起着至关重要的作用。

7.2 乌龙茶中叶绿体超微结构变化的研究

茶叶中叶绿体超微结构已有一些报道,叶绿体的结构的完整性与其功能是密切相关的,维持叶绿体形态是保证细胞功能的关键。结合逆境下茶树叶片结构的变化与叶绿体结构变化,观察乌龙茶做青过程中叶绿体结构变化,研究茶叶加工过程中叶绿体所发挥的作用有着十分重要的作用,这是值得探讨的一个方向。

7.3 乌龙茶加工过程中叶片叶绿体中AsA-GSH循环的研究

在乌龙茶的加工过程中,做青工序是最为重要的工序。做青中叶片所受到的逆境胁迫有水分缺失、机械力作用等,在这些胁迫的共同作用下,使乌龙茶叶片部分发生氧化,从而达到乌龙茶半发酵的要求。AsA-GSH循环具有重要的抗氧化性能,了解做青过程中其相关物质的含量的变化与其相关酶类活性的变化或许有助于我们对乌龙茶做青原理的进一步了解。

相比其他植物,目前对于叶绿体的研究现状来分析,在茶树中还是较为少见的,一般只集中在对叶绿体超微结构的观察,而对于叶绿体内物质的含量的变化以及酶活性的动态变化的研究公开报道甚少。乌龙茶加工是个动态变化的过程,特别是杀青之前的加工过程研究,探明乌龙茶加工中叶绿体的生理生化变化与茶叶品质形成的关系,将有助于探明乌龙茶做青工艺机制。

参考文献

- [1] 郭春芳,孙云,张云,等. 茶树叶片抗氧化系统对土壤水分胁迫的响应[J]. 福建农林大学学报(自然科学版), 2008, 37(6): 580-586.
- Guo CF, Sun Y, Zhang Y, et al. Response of antioxidant system to soil water stress in tea leaves [J]. J Fujian Agric For Univ (Nat Sci Ed), 2008,

- 37(6): 580–586.
- [2] 时慧, 王玉, 周克福, 等. 低温胁迫下茶树叶片活性氧化代谢及渗透调节物质含量的变化规律[J]. 山东农业科学, 2012, 44(7): 22–25.
- Shi H, Wang Y, Zhou KF, *et al.* Changes of active oxygen metabolism and osmotic adjustment substances in tea leaves under low temperature stress [J]. Shandong Agric Sci, 2012, 44(7): 22–25.
- [3] 骆耀平, 康孟利, 任明兴. 铅污染对茶树生育及相关保护酶活性的影响[J]. 茶叶, 2004, 30(4): 213–216.
- Luo YP, Kang ML, Ren MX. Effects of lead pollution on the growth and related protective enzymes activities of tea tree [J]. J Tea, 2004, 30(4): 213–216.
- [4] 王春梅, 唐茜, 张小琴, 等. 高浓度镉胁迫对茶树生理及吸收积累特性的影响[J]. 茶叶科学, 2012, 32(2): 107–114.
- Wang CM, Tang Q, Zhang XQ, *et al.* High concentrations of cadmium stress on the physiological effects of tea uptake and accumulation characteristics [J]. J Tea Sci, 2012, 32(2): 107–114.
- [5] 林郑和, 陈荣冰. 铝对茶树叶片抗氧化系统的影响[J]. 热带作物学报 2009, -30(5): 598–602.
- Lin ZH, Chen RB. Effect of aluminum on antioxidant system of tea leaves [J]. Chin J Trop Crops, 2009, -30(5): 598–602.
- [6] 李丽萍, 路茜玉. 蒜苔采后组织结构的变化及贮藏处理对其的影响[J]. 北京农学院学报, 1991, 6(1): 14–21
- Li LP, Lu XY. Structure changes of garlic scape after harvest and effect on it with different treatments of storage [J]. J Beijing Univ Agric, 1991, 6(1): 14–21
- [7] 孙占晴, 林植芳. ABA 诱导叶绿体膜脂变化和脂褐素类似物积累[J]. 植物生理学报, 1988, 14(4): 395–397.
- Sun GC, Lin ZF. The accumulation of ABA induced chloroplast membrane lipid changes and lipofuscin analogues [J]. J Plant Physiol, 1988, 14(4): 395–397.
- [8] 张承烈, 陈靠山, 梁厚果. 菜豆叶片衰老过程中叶绿体被膜的相变特征[J]. 植物生理学报, 1990, 16(4): 333–339.
- Zhang CL, Chen KS, Liang HG. Bean chloroplasts during leaf senescence were transformation characteristics of film [J]. J Plant Physiol, 1990, 16(4): 333–339.
- [9] 林植芳, 李双顺, 林桂珠, 等. 衰老叶片和叶绿体中 H₂O₂ 的累积与膜脂过氧化化的关系[J]. 植物生理学报, 1988, 14(1): 16–22.
- Lin ZF, Li SS, Lin GZ, *et al.* The relationship between leaf senescence and H₂O₂ accumulation in the chloroplast and membrane lipid peroxidation [J]. J Plant Physiol, 1988, 14(1): 16–22.
- [10] Pospíši P, Yamamoto Y. Damage to photosystem II by lipid peroxidation products [J]. Biochim Biophys Acta, 2017, 1861(2): 457–466.
- [11] Zou, MQ, Yuan LY, Zhu SD, *et al.* Effects of heat stress on photosynthetic characteristics and chloroplast ultrastructure of a heat-sensitive and heat-tolerant cultivar of wucai (*Brassica campestris* L.) [J]. Acta Physiol Plant, 2017, 39(1): 30.
- [12] 罗俊, 张木清, 林彦铨. 甘蔗叶绿体荧光参数、MDA 含量及膜透性与耐旱性的关系[J]. 福建农业大学学报, 1999, 28(3): 257–262.
- Luo J, Zhang MQ, Lin YQ. The relationship between Sugarcane chloroplast fluorescence parameters, MDA content and membrane permeability and drought resistance [J]. J Fujian Agric Univ, 1999, 28(3): 257–262.
- [13] 周国顺, 刘自华, 李建东. 水分胁迫对小麦叶绿体膜脂过氧化化的影响[J]. 北京农学院学报, 2003, 18(2): 86–88.
- Zhou GS, Liu ZH, Li JD. Effect of water stress on membrane lipid peroxidation of chloroplast from wheat [J]. J Beijing Univ Agric, 2003, 18(2): 86–88.
- [14] 杜英君, 姜萍, 王兵. UV-C 对紫杉针叶叶绿体膜脂过氧化及 PSII 电子传递活性的影响[J]. 应用生态学报, 2003, 14(8): 1218–1222.
- Du YJ, Jiang P, Wang B. Effect of UV-C oxidation and PSII electron transfer activity of yew needles of chloroplast membranes [J]. Chin J Appl Eco, 2003, 14(8): 1218–1222.
- [15] 王加真, 夏更寿, 李建龙. 光盐交互胁迫下台湾沟叶结缕草生长、叶绿体膜脂过氧化和 ATPase 动态变化研究[J]. 江西农业大学学报, 2009, 31(3): 487–497.
- Wang JZ, Xia GT, Li JL. Under light and salt stress of Taiwan Zoysia matrella growth, chloroplast membrane lipid oxidation and the dynamic change of ATPase [J]. Acta Agric Univ Jiangxiensis, 2009, 31(3): 487–497
- [16] 张洪涛, 安旺盛, 曾福礼. 维生素 C 对黄瓜叶绿体膜脂过氧化化的影响[J]. 西北植物学报, 1999, 19(2): 321–324.
- Zhang HT, An WS, Zeng FL. Effect of vitamin C on lipid peroxidation of the chloroplast membrane of Cucumber [J]. Acta Bot Boreali-Occident Sin, 1999, 19(2): 321–324.
- [17] 吴楚, 王政权. 冰冻条件下两种外源植物凝集素对水曲柳幼叶叶绿体外膜的影响[J]. 湖北农学院学报, 2001, -21(2): 144–148.
- Wu C, Wang ZQ. Effects of two exogenous Phytolectins freezing conditions for young leaves of Fraxinus mandshurica chloroplast membrane [J]. J Hubei Agric Coll, 2001, -21(2): 144–148.
- [18] Chen YY, Fu XM, Mei X, *et al.* Proteolysis of chloroplast proteins is responsible for accumulation of free amino acids in dark-treated tea (*Camellia sinensis*) leaves [J]. J Proteomics, 2017, 157: 10–17
- [19] 林植芳, 林桂珠, 李双顺. 苋菜叶片和叶绿体消除活性氧能力的变化[J]. 植物生理学报, 1988, (5): 28–31.
- Lin ZF, Lin GZ, Li SS. The change of amaranth leaves and chloroplasts ability to eliminate active oxygen [J]. J Plant Physiol, 1988, (5): 28–31.
- [20] 林植芳, 林桂珠, 李双顺. 衰老叶片和叶绿体中超氧阴离子和有机自由基浓度的变化[J]. 植物生理学报, 1988, 14(3): 238–243.
- Lin ZF, Lin GZ, Li SS. The change of leaf senescence and chloroplast superoxide anion and organic radical concentration [J]. J Plant Physiol, 1988, 14(3): 238–243.
- [21] 张有福, 陈春艳, 孙会忠. 叶绿体光合代谢中活性氧的产生与清除[J]. 生物学杂志, 2011, -28(4): 78–80
- Zhang YF, Chen CY, Sun HZ. Production and scavenging of reactive oxygen species in photosynthesis chloroplast [J]. J Biol, 2011, -28(4): 78–80.
- [22] 朱学艺, 张承烈. 两种生态型芦苇叶绿体的光合电子传递和抗氧化保护体系[J]. 植物生理学报, 2000, 26(6): 476–480.
- Zhu XY, Zhang CL. Two ecotypes of reed photosynthetic electron transport and anti oxidative system [J]. J Plant Physiol, 2000, 26(6): 476–480.
- [23] 姚允聪, 张大鹏, 王有年. 水分胁迫条件下苹果幼苗叶绿体抗氧化代谢研究[J]. 果树科学 2000, 17(1): 1–6.
- Yao YC, Zhang DP, Wang YN. Study on chloroplast antioxidant metabolism of apple seedlings under water stress [J]. J Fruit Sci, 2000, 17(1): 1–6.
- [24] Chen YY, Fu XM, Mei X, *et al.* Water deficit induced oxidative damage in

- tea (*Camellia sinensis*) plants [J]. *J Plant Physiol*, 2005, 162: 413–419
- [25] Chang L, Sun H, Yang H, *et al.* Over-expression of dehydroascorbate reductase enhances oxidative stress tolerance in tobacco [J]. *Electron J Biotechnol*, 2017, 25: 1–8.
- [26] 李美茹, 曾纪晴, 王以柔. 光强对木本植物叶绿体中活性氧产生的调控作用[J]. *热带亚热带植物学报*, 2001, 9(1): 1–6.
- Li MR, Zeng JQ, Wang YR. Regulation of light intensity of reactive oxygen species in chloroplasts of woody plants [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2001, 9(1): 1–6.
- [27] 华春, 王仁雷, 刘友良. 外源 AsA 对盐胁迫下水稻叶绿体活性氧清除系统的影响[J]. *作物学报*, 2004, 30(7): 692–696.
- Hua C, Wang RL, Liu YL. Exogenous AsA stress under the influence of rice on active oxygen scavenging system in chloroplasts of salt [J]. *Acta Agron Sin*, 2004, 30(7): 692–696.
- [28] 钱琼秋, 宰文珊, 朱祝军. 外源硅对盐胁迫下黄瓜幼苗叶绿体活性氧清除系统的影响[J]. *植物生理与分子生物学学报*, 2006, 32(1): 107–112.
- Qian QQ, Zai WS, Zhu ZJ. Effects of exogenous silicon in Cucumber Seedlings under stress on active oxygen scavenging system in chloroplasts of salt [J]. *J Plant Physiol Mol Biol*, 2006, 32(1): 107–112.
- [29] 毛桂莲, 付晓辉. 外源 Ca^{2+} 和 H_2O_2 对 NaCl 胁迫下枸杞离体叶片叶绿体中活性氧代谢的影响[J]. *干旱地区农业研究*, 2009, 27(5): 191–195.
- Mao GL, Fu XH. Ca^{2+} and H_2O_2 on NaCl under the stress of Chinese wolfberry from effect of active oxygen metabolism in the leaves of chloroplast [J]. *Agric Res Arid Areas*, 2009, - 27(5): 191–195.
- [30] 万里强, 石永红, 李向林等. 高温干旱胁迫下三个多年生黑麦草品种叶绿体和线粒体超微结构的变化[J]. *草业学报*, 2009, 18(1): 25–31.
- Wan LQ, Shi YH, Li XL, *et al.* Under the change of three Perennial Ryegrass Varieties of chloroplast and mitochondrial ultrastructure in the high temperature and drought stress [J]. *Acta Prata Sin*, 2009, 18(1): 25–31.
- [31] 郑敏娜, 李向林, 万里强等. 水分胁迫对 6 种禾草叶绿体、线粒体超微结构及光合作用的影响[J]. *草地学报*, 2009, 17(5): 643–649.
- Zheng MN, Li XL, Wan LQ, *et al.* Effect of water stress on 6 species of chloroplast, mitochondrial ultrastructure and photosynthesis [J]. *Acta Agrest Sin*, 2009, 17(5): 643–649
- [32] Skupie J, Wojtowicz J, Kowalewska L, *et al.* Dark-chilling induces substantial structural changes and modifies galactolipid and carotenoid composition during chloroplast biogenesis in cucumber (*Cucumis sativus* L.) cotyledons [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2017, 111: 107–118
- [33] 黎星辉. 茶树叶绿体超微结构的初步观察[J]. *茶叶通讯*, 1988, 8(4): 25.
- Li XH. Preliminary observation on chloroplast ultrastructure of tea plant [J]. *Tea Commun*, 1988, 8(4): 25.
- [34] 严学成. 不同品种茶的叶绿体超微结构的初步研究[J]. 1980, 22(4): 95–96
- Yan XC. A preliminary study on ultrastructure of chloroplast for different varieties of tea [J]. *Acta Botan Sin*, 1980, 22(4): 95–96
- [35] 陈玉银, 洪健, 童启庆. 茶叶叶绿体的嗜碱颗粒含量和适制茶类的关系[J]. *广西植物*, 1992, 12(4): 345–348.
- Chen YY, Hong J, Tong QQ. The relationship between tea chloroplast eosinophils e particle content and suitable for tea [J]. *Guihaia*, 1992, 12(4): 345–348.
- [36] 李素芳, 陈树尧, 成浩. 茶树阶段性返白现象的研究——叶绿体超微结构的变化[J]. *茶叶科学*, 1995, 15(1): 23–26.
- Li SF, Chen SY, Cheng H. The change of the stage albescent phenomenon in tea chloroplast ultrastructure [J]. *Tea Sci*, 1995, 15(1): 23–26.
- [37] 束际林. 不同进化程度茶树叶绿体超微结构的比较研究[J]. *浙江农业大学学报*, 1998, 24(8): 1–4.
- Shu JL. A comparative study of different degree of evolution of tea chloroplast ultrastructure [J]. *J Zhejiang Agric Univ*, 1998, 24(8): 1–4.
- [38] 陈花, 吴俊林, 李晓军. 叶绿体中活性氧的产生和清除机制[J]. *现代生物医学进展*, 2008, 8 (10): 1979–1981.
- Chen H, Wu JL, Li XH. Generation and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts [J]. *Prog Mod Biomed*, 2008, 8(10): 1979–1981.
- [39] 吴锦程, 梁杰, 陈建琴. GSH 对低温胁迫下枇杷幼果叶绿体 AsA-GSH 循环代谢的影响[J]. *林业科学*, 2009, -45(11): 15–19.
- Wu JC, Liang J, Chen JQ. Effect of GSH on chloroplast AsA-GSH metabolism in Young Loquat Fruits under low temperature stress [J]. *Sci Silva Sin*, 2009, 45(11): 15–19.
- [40] 马春花, 张敏, 李明军. 外源 AsA 对苹果果实采后衰老及 AsA-GSH 循环的影响[J]. *云南农业大学学报*, 2012, 27(3): 384–390.
- Ma CH, Zhang M, Li MJ. Effects of exogenous AsA on the senescence of apple fruit after harvest and AsA-GSH cycle [J]. *J Yunnan Agric Univ*, 2012, 27(3): 384–390.
- [41] 孙惠莉, 吕金印, 贾少磊. 硫对镉胁迫下小白菜叶片 AsA-GSH 循环和植物络合素含量的影响[J]. *农业环境科学学报*, 2013, - 32(7): 1294–1301.
- Sun HL, Lv JY, Jia SL. Effect of sulfur on Chinese cabbage leaves under cadmium stress AsA-GSH cycle and phytochelatins content [J]. *J Agro-Environ Sci*, 2013, - 32(7): 1294–1301.
- [42] 王利华, 章艺, 吴玉环. 水杨酸对桔梗 AsA-GSH 循环系统及耐寒性的影响[J]. *水土保持学报*, 2013, - 27(4): 234–240.
- Wang LH, Zhang Y, Wu YH. Effect of salicylic acid on *Trichosanthes* AsA-GSH circulation system and cold resistance [J]. *J Soil Water Conserv*, 2013, - 27(4): 234–240.
- [43] 林素英, 梁杰, 黄志明. 钙调素拮抗剂 TFP 对低温胁迫下枇杷幼果 AsA-GSH 循环的影响[J]. *热带作物学报*, 2012, 33(11): 1980–1984.
- Lin SY, Liang J, Huang ZM. Calmodulin antagonist TFP on loquat fruit AsA-GSH effect under low temperature stress cycle [J]. *Chin J Trop Crop*, 2012, 33(11): 1980–1984.
- [44] 薛延丰, 冯慧芳, 石志琦. N-苯基-2-萘胺对青菜生长及 AsA-GSH 循环影响研究[J]. *华北农学报*, 2013, 28(2): 191–196.
- Xue YF, Feng HF, Shi ZQ. Effects of N-phenyl-2-naphthylamine on the growth and ASA-GSH circulation metabolism in Chinese cabbage [J]. *Acta Agric Boreali Sin*, 2013, 28(2): 191–196.
- [45] 于飞. 低温胁迫下圆柏属植物抗氧化系统在叶片中的亚细胞定位研究[D]. 兰州交通大学, 2013.
- Yu F. The study of subcellular localization in the leaves of *Sabina* antioxidant system under low temperature stress [D]. Lanzhou Jiaotong University, 2013.
- [46] Cai HM, Dong YY, Li YY *et al.* Physiological and cellular responses to fluoride stress in tea (*Camellia sinensis*) leaves [J]. *Acta Physiol Plant*, 2016, 38(6): 1–11
- [47] 孙云. 茶叶抗坏血酸过氧化物酶(APX)的生理学与分子生物学研究[D]. 福建农林大学, 2009.
- Sun Y. Tea ascorbate peroxidase (APX) on physiological and molecular

- biology [D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2009.
- [48] 孙云, 林玉玲, 赖钟雄, 等. 茶树品种及萎凋过程中叶片 APX 基因表达的 qPCR 分析[J]. 福建农林大学学报(自然科学版), 2012, 41(4): 476–481.
- Sun Y, Lin YL, Lai ZX, *et al.* Tea leaf and withering process of APX gene expression in qPCR analysis [J]. J Fujian Agric For Univ (Nat Sci Ed), 2012, 41(4): 476–481.
- [49] Hatanaka. A, Kajiware T, Sekiya J. 茶叶叶绿体内 13-过氧化氢物参与从亚油酸形成正己醛[J]. 茶叶, 1980, 10(4): 57.
- Hatanaka. A, Kajiware T, Sekiya J. Tea chloroplast 13- hydrogen peroxide compounds formed from linoleic acid hexanal [J]. J Tea, 1980, 10(4): 57.
- [50] 刘乾刚. 茶多酚酶细胞内定位及其与红茶色素形成的研究进展[J]. 福建茶叶, 1988, 9 (3): 11–15.
- Liu QG. . Research progress of tea polyphenol enzyme in cells positioning and Black Tea pigment formation [J]. Tea Fujian, 1988, 9(3): 11–15.
- [51] 刘乾刚, 黄雨初. 茶叶叶绿体分离及其功能的研究[J]. 茶叶科学, 1989, 9(1): 65–72.
- Liu QG, Huang YC. Study on isolation and function of tea chloroplast [J]. Tea Sci, 1989, 9(1): 65–72.
- [52] 刘乾刚. 茶叶叶绿体在多酚类合成及其制茶转化中的作用[J]. 福建农业学报 2001, 16(3): 48–50.
- Liu QG. . Effect of tea polyphenols on chloroplast synthesis and transformation in tea [J]. Fujian J Agri Sci, 2001, 16(3): 48–50.
- [53] 张立明, 刘亚军, 王云生, 等. 茶叶叶绿体及其蛋白的分离研究[J]. 激光生物学报, 2011, 20(6): 802–808.
- Zhang LM, Liu YJ, Wang YS, *et al.* A study on isolation of chloroplasts and relative protein from tea leaves [J]. Acta Laser Biol Sin, 2011, 20(6): 802–808.
- [54] 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.* Oolong Tea Zuoqing process of lipid peroxidation and its influence on the quality of tea [J]. Tea Sci, 2002, 22(2): 147–151.

(责任编辑: 姜姗)

作者简介



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