

植物种子衰老与线粒体关系的研究进展

田茜, 辛霞, 卢新雄, 陈晓岭, 张金梅

(中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100081)

摘要: 种子的衰老是一个复杂的从量变到质变的生物学过程。种子衰老与线粒体功能异常密切相关, 衰老的线粒体学说认为, 线粒体中活性氧的过量产生是种子衰老的主要原因。深入了解种子衰老过程中线粒体的变化对于揭示种子衰老机理和种子安全保存具有重要意义。本文主要介绍了当前有关种子衰老过程中线粒体结构、呼吸作用和抗氧化系统的研究现状, 并对种子衰老与线粒体关系研究中存在的问题进行了讨论。

关键词: 种子; 衰老; 线粒体; 呼吸作用; 抗氧化系统

Research Progress on Plant Seed Aging and Mitochondria

TIAN Qian, XIN Xia, LU Xin-xiong, CHEN Xiao-ling, ZHANG Jin-mei

(Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081)

Abstract: Seed aging is a complex biological progress from quantitative change to qualitative change. Seed aging is closely related to the dysfunction of mitochondria. In the view of the "mitochondria aging theory", the excessive accumulation of ROS in mitochondria is the main reason of seed aging. Understanding the changes takes place in mitochondria during seed aging is important to reveal the mechanism of seed aging and ensure safe conservation of seeds. In this paper, the current process of mitochondrial structure, respiration and antioxidant systems during seed aging were reviewed. Moreover, problems in the study of seed aging and mitochondria were discussed.

Key words: Seed; Aging; Mitochondria; Respiration; Antioxidant system

据 2009 年 FAO^[1] 报道, 全球共收集保存 740 万份种质资源, 其中 90% 是以种子形式保存在 1750 座低温种质库中。我国国家长期库保存的 36 万份种质资源, 也都是以种子形式保存于 -18℃ 低温库中。虽然低温库是保存种质的理想途径, 然而许多报道表明, 随着贮藏时间的延长, 种子仍会缓慢衰老而导致活力下降乃至丧失^[2-4]。对于低温库种质保存, FAO/IPGRI 建议当种子衰老至生活力降至起始发芽率的 85% 时, 就应当更新, 以维持种质的遗传完整性^[5]。在农业生产中, 种子衰老(劣变)可降低种子质量, 如活力、生活力、贮藏能力和田间建植率等, 对农业生产带来巨大的经济损失。据估计, 仅美国每年在种子销售方面, 因质量问题造成的损失可达 5 亿美元, 若考虑世界范围质量对产量等方面的影响, 损失将更大^[6]。因此研究种子衰老机理, 对于种质资源安全保存和农

业生产具有重要的理论和实践指导意义。线粒体作为能量代谢器官, 开展有关种子衰老与线粒体关系的研究将有助于揭示种子的衰老机理, 提出延缓和预测种子衰老理论和技术, 以确保种质的安全保存。本文介绍了种子衰老的线粒体学说及种子衰老过程中线粒体结构、呼吸作用和抗氧化系统的研究现状, 并对种子衰老与线粒体关系研究中存在的问题进行了讨论。

1 种子衰老的线粒体学说

种子的衰老是一个复杂的从量变到质变的生物学过程, 是各种生理生化反应的综合结果。种子采收后, 随着贮藏时间的延长, 其生理生化状态发生一系列变化, 包括膜结构和功能、呼吸作用、酶活性、合成能力、贮藏物质、内源激素及有毒物质等方面的变化。

收稿日期: 2011-01-21 修回日期: 2011-06-30

基金项目: 国家科技支撑计划项目(2006BAD13B10); 中国博士后科学基金(20100470424)

作者简介: 田茜, 硕士研究生, 研究方向: 作物种质资源保存。E-mail: tianqianqian1986@163.com

通讯作者: 卢新雄, 研究员。E-mail: xxlu@caas.net.cn

其结果导致种子生活力、活力逐渐下降,直至衰老死亡。人们把这种伴随着种子贮藏时间的增加而发生和发展的、自然的、不可逆的过程称为种子劣变(Deterioration)或老化(Aging)^[7]。目前,国内外关于种子衰老与生理代谢的研究报道较多^[6,8-10]。绝大多数研究发现,在种子老化过程中,膜通透性增加;呼吸速率降低,ATP含量下降;水解酶(如淀粉酶、蛋白酶和酯酶)以及氧化还原酶(如过氧化氢酶、过氧化物酶、抗坏血酸过氧化物酶和脱氢酶等)活性降低;蛋白质、DNA、RNA合成能力降低;可溶性糖、蛋白质含量降低;脱落酸增加,乙烯减少。

在种子衰老机理的研究中,被广泛接受的是衰老的自由基学说。衰老的自由基学说最早由Harman^[11]在20世纪50年代提出,之后这一学说被多次证实并加以完善。Miquel等^[12]于1980年提出了衰老的线粒体学说,该学说认为,衰老过程中线粒体活性氧(reactive oxygen species,ROS)生成增加,ROS的积累导致线粒体脂类、蛋白质和核酸的氧化损伤,引起细胞、组织、器官的异常,最终加速衰老的进程。线粒体中的呼吸链是种子内源性ROS的最主要来源,同时线粒体又是调控细胞生长、分化、凋亡的众多分子、信号途径的联系枢纽。因此,线粒体与衰老的发生密切相关。在种子衰老过程中,细胞核、内质网、线粒体以及膜系统都在逐渐地发生变化。前人研究证明,线粒体是种子老化最先损伤的部位,也是各细胞器中与衰老关系研究最多的一个细胞器^[13-16]。

2 种子衰老过程中线粒体变化

线粒体是细胞的“动力工厂”,是一切生物进行生命活动的动力之源,是细胞进行氧化磷酸化、产生ATP的主要场所。因此,在种子衰老过程中,线粒体的变化问题受到人们极大的关注。对花生^[14](*Arachis hypogaea* L.)、红松^[15](*Pinus koraiensis* Sieb.)、大豆^[16](*Glycine max* L.)等种子的研究中均证明衰老影响了线粒体的结构与功能。

2.1 线粒体结构的变化

20世纪60年代Bain等^[17]用电子显微镜观察到干种子中线粒体是“低分化的细胞器”。干种子中线粒体具有双层膜结构,但内部结构难以分辨,脊很少,基质很稀;且呼吸速率、三羧酸循环(tricarboxylic acid cycle, TCA)酶活性较低^[18-19]。然而,线粒体可以在萌发过程中得到发育与修复。对种子萌发过程中细胞超微结构的观察发现,干种子中难以分辨的线粒体,通过萌发变成易分辨的具有清晰的脊和浓稠基质的

线粒体;同时,线粒体的完整性、TCA酶活性、呼吸速率和呼吸控制率(respiratory control ratio, RCR)也随着萌发时间的延长逐渐增加^[18-21]。

种子衰老影响了线粒体的结构。在红松种子高温加速老化过程中吸胀后的胚根线粒体发生肿胀或破碎^[15]。Benamar等^[20]研究发现,未老化豌豆(*Pisum sativum* L.)种子吸胀22h后线粒体表现出典型的形态学结构,具有清晰可辨的内膜、外膜、脊和基质;而老化种子吸胀22h后线粒体的形态学发生严重改变,基质很稀且基本上观察不到脊的存在,大部分线粒体外膜难以分辨,内膜模糊不清。Yin等^[22]对大豆低温吸胀的研究中也有相似发现,萌发24h后的大豆胚轴线粒体含有大量发育完好的脊,具有清晰可辨的内外膜,而在受低温吸胀影响生活力降低的胚轴中,线粒体含量较少,并缺乏完整的内部结构。Frey等^[23]指出线粒体内膜结构对于氧化磷酸化产生ATP至关重要,ATP的生产受线粒体脊的数量和形状的影响^[24]。因此,种子衰老过程中线粒体内外膜以及脊的变化会影响种子萌发过程中线粒体的发育与修复,使萌发过程中ATP供应不足,进而影响种子的发芽率和出苗率。

2.2 线粒体呼吸作用的变化

2.2.1 呼吸速率的变化 种子衰老影响呼吸速率。呼吸作用与种子的生命活动密切相关。呼吸作用产生的ATP不仅能为种子提供生命活动所需的能量,也是种子萌发所必须的能量来源。在人工加速老化的甜菜^[25](*Beta vulgaris* L.)种子中发现,三羧酸循环的重要酶—苹果酸脱氢酶(malate dehydrogenase, MDH)活性随老化程度的加深大幅度降低。这表明三羧酸循环功能受阻,呼吸底物的供给受到了限制。对大豆^[26]、甘蓝^[27](*Brassica oleracea* L.)、木豆^[28](*Cajanus cajan* L.)的研究证明,种子的生活力与呼吸速率成正比,种子生活力越低,呼吸速率越低。Benamar等^[20]报道,老化降低了豌豆种子萌发过程中线粒体的呼吸速率和RCR。线粒体RCR反映线粒体氧化磷酸化偶联状况。种子在衰老过程中,线粒体RCR的降低,一方面说明线粒体合成ATP能力降低,但另一方面也说明,电子传递链中电子传递速率降低。Yin等^[22]研究发现,低温吸胀降低了大豆种子的活力,同时也降低了吸胀22h大豆胚轴线粒体对外源NADH和琥珀酸的耗氧速率。另外,在高温加速老化的甜菜^[25]、低温吸胀的大豆^[22]种子中发现,随着种子活力的降低,细胞色素c氧化酶(cytochrome c oxidase, COX)的酶活性逐渐降低。COX是线粒体的标

志酶,也是植物体内最主要的末端氧化酶,承担细胞内约 80% 的耗氧量^[29],其活性的降低会提高电子传递链还原性,增加电子漏及 ROS 产生的机会。

2.2.2 呼吸途径的变化 种子衰老影响呼吸途径。植物中存在多条呼吸途径,包括细胞色素途径、交替途径(alternative pathway,也称抗氰呼吸)、解偶联途径(uncoupling pathway)等。在电子传递过程中,氢传递体通过电子势梯度把质子从线粒体内膜内侧泵到膜间间隙。在细胞色素途径中复合体I、III、IV同时泵出 H^+ ,每传递 2 个电子经 ATP 合酶生成 2.5 个 ATP(即 P/O 比为 2.5);交替途径只经复合体I泵出 H^+ ,每传递 2 个电子生成 1 个 ATP(即 P/O 比为 1);解偶联途径直接把 H^+ 释放到线粒体内膜内侧,无电子传递、无耗氧,也没有 ATP 的生成。在正常或胁迫条件下,这 3 种途径同时存在,植物根据细胞中 ATP 的水平来调节这 3 种途径^[29]。Amable 等^[26]模拟大豆收获前老化,发现随着老化时间的延长,吸胀 3h 的胚轴和吸胀 8h 的子叶中细胞色素途径耗氧率下降。周功克等^[30]研究证明,烟草(*Nicotiana rustica* L.)愈伤组织衰老期间交替途径呼吸速率先升高后降低,推测交替呼吸可能参与了烟草愈伤组织起始衰老过程。这些研究表明,在衰老或胁迫条件下,细胞通过降低细胞色素途径呼吸速率,加强交替途径的活性,以减少 ATP 的产生,低量维持所需能量和中间产物。交替途径的运行,一方面可使 TCA 循环正常运行,保证底物继续氧化,以维持生命活动各方面需要,另一方面有助于阻止泛醌库的过度还原,减少线粒体 ROS 的产生^[31]。Vercesi 等^[32]首次在植物中发现了解偶联蛋白(uncoupling protein,UCP)。胁迫条件下,UCP 通过调节电化学质子势和 ROS 的产生参与细胞的能量代谢^[33]。在种子老化中关于 UCP 的报道较少,因此在今后的研究中,需要加强 UCP 在种子老化过程的研究,揭示其在种子衰老过程中发挥的重要作用。

TCA 循环、COX 的酶活性、电子传递速率的降低以及呼吸途径的改变表明,种子衰老影响了线粒体呼吸系统,导致呼吸底物供应不足、呼吸酶活性降低、呼吸速率降低、ROS 增多,使得氧化损伤加剧,ATP 合成不足,最终影响种子的活力。

2.3 线粒体抗氧化系统的变化

线粒体是 ROS 产生的主要细胞器,植物组织中耗费的氧,约有 1% 用于线粒体 ROS 的产生^[34]。在种子中不含有叶绿体,ROS 主要由线粒体产生。ROS 的积累通常被认为是种子衰老的主要原因之一。人工加速老化研究发现,大豆^[35]种子中 O_2^- 产生速率、

H_2O_2 含量在老化初期逐渐上升,随后降低。在人工加速老化的西瓜(*Citrullus vulgaris* Schrad.)^[36]、大豆^[37]、棉花(*Gossypium hirsutum* L.)^[38]种子中,过氧化物含量均随老化时间的延长而增加。这些研究表明,种子在衰老过程中,细胞内 ROS 逐渐积累。ROS 的积累会造成线粒体结构和功能损伤,导致线粒体呼吸和 ATP 合成的功能发生障碍,同时又会导致种子产生更多的 ROS,使种子线粒体内 ROS 浓度剧增,加剧线粒体内生物大分子的氧化损伤,进而形成一种恶性循环,最终影响种子的活力甚至导致种子死亡。

在线粒体中存在着一系列有效的抗氧化机制,以维持 ROS 的正常水平。线粒体抗氧化系统包括超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)和抗坏血酸-谷胱甘肽(ASC-GSH)循环,该循环包括抗坏血酸过氧化物酶(ascorbate peroxidase, APX)、脱氢抗坏血酸还原酶(dehydroascorbate reductase, DHAR)、单脱氢抗坏血酸还原酶(monodehydroascorbate reductase, MDHAR)和谷胱甘肽还原酶(glutathione reductase, GR),以及抗坏血酸(ascorbate acid)和谷胱甘肽(glutathione)。线粒体抗氧化系统对于线粒体 ROS 的清除、减少线粒体损伤具有重要作用。然而,国内外关于种子抗氧化系统的研究主要集中于细胞水平,很少关注线粒体内抗氧化系统的变化;并且关于线粒体抗氧化系统的研究在叶片衰老过程中较多,而种子老化过程中线粒体抗氧化系统的研究较少。Jiménez 等^[39]在 1997 年最早证明了在豌豆叶片线粒体中存在完整的 ASC-GSH 循环,并且证明了 ASC-GSH 循环在线粒体 ROS 清除中发挥重要作用。Jiménez 等^[40]证明,豌豆叶片衰老过程中线粒体 Mn-SOD, APX, MDHAR, DHAR, GR 的活性降低,抗坏血酸库、还原型(ASC)与氧化型抗坏血酸(DHA)的比值(ASC/DHA)以及谷胱甘肽库、还原型(GSH)与氧化型谷胱甘肽(GSSG)的比值(GSH/GSSG)均下降。而 Palma 等^[41]研究表明,随着衰老时间的延长,正常豌豆叶片中 DHAR、GR 的活性升高,APX、MDHAR 活性降低,ASC 含量上升, GSH 含量降低;而在具有根瘤菌结瘤的叶片中,APX、MDHAR、DHAR、GR 的活性均上升,ASC 含量降低, GSH 含量升高。del Río 等^[42]发现,衰老的豌豆叶片中,线粒体 Mn-SOD 转录水平和 Mn-SOD 活性降低。最近有关其他胁迫对叶片线粒体抗氧化系统的研究也较多。Mittova 等^[43]报道,盐胁迫上调了野生耐盐番茄(*Lycopersicon Pennellii* Corr.)根线粒体的抗氧化系统,而在不耐盐的栽培品种(*Lycopersicon esculentum* Mill.)中,丙二醛(malonaldehyde,

MDA) 含量增高, 抗氧化酶活性降低, ASC、GSH 的含量及 ASC/DHA 和 GSH/GSSG 的比值下降。在感染黄瓜花叶病毒的黄瓜 (*Cucumis sativus* L.) 和番茄叶片中, 伴随着线粒体中 H_2O_2 含量增加, SOD 和 ASC-GSH 循环酶的活性也升高^[44]。总体而言, 种子老化过程中线粒体抗氧化系统的研究较少。线粒体抗氧化系统对于种子衰老过程中 ROS 代谢及大分子的保护具有重要作用, 因此, 今后需要深入研究种子衰老过程中线粒体抗氧化系统的变化, 揭示种子衰老过程中线粒体抗氧化系统对整个细胞的保护机制。

3 展望

种子线粒体与衰老关系的研究在近 50 年来取得较大进展, 线粒体在衰老中的重要地位已得到了肯定, 因此需优先对以下问题开展研究, 以推进种子衰老机理研究的深入开展和延缓种子衰老技术的发展。

3.1 线粒体的发育与修复问题 种子萌发过程中线粒体逐渐发育与修复。有人提出在成熟的干种子中存在前线粒体^[18-19]。前线粒体可能是成熟线粒体分裂的结果, 在种子发育过程中成熟脱水前就产生^[18]。在种子萌发过程中, 未分化的前线粒体通过一系列有序的事件发育成典型的线粒体。这个成熟过程依赖于有活性的蛋白质转运载体, 并伴随着呼吸活动的增加, 具有各种功能的转录本的有序积累, 线粒体蛋白质表达谱从生物发生组分到代谢组分的变化, 电子传递链中多亚基复合体的组装以及亚铁血红素合成能力的增加^[19]。线粒体蛋白质中只有一小部分为线粒体 DNA 编码, 绝大部分由核基因编码, 核基因编码的蛋白质在细胞质中合成, 通过特殊的方式输入线粒体。种子的衰老可能影响了种子萌发过程中核基因的正常表达、线粒体蛋白质的运输与组装、线粒体 DNA 合成或者膜修复中的某一或多个环节, 从而影响了线粒体的修复与发育, 但具体机制还需进一步研究。

3.2 不同类型种子衰老过程中线粒体结构和功能的变化 虽然大部分种子具有相同的发育过程和生理特征, 但是它们在大小、结构、储存物、生态学等方面的差异很大。研究表明, 萌发过程中, 淀粉类和油脂类种子的生物发生是不同的。淀粉类种子线粒体的生物发生预计从预存线粒体结构的修复开始, 而油脂类种子则从线粒体的重新合成开始^[20]。那么, 不同类型和性质的种子, 在衰老过程中其线粒体结构和功能的变化是否也存在差异呢? 因此, 有必要从不同类型和性质的种子出发, 结合生理和分子方法研究种子

衰老过程中线粒体的结构功能变化。

3.3 线粒体抗氧化防御系统 细胞内 ROS 对脂质、蛋白质和 DNA 等大分子的有害损伤, 尤其是线粒体大分子的损伤, 是种子衰老的主要原因之一。抗坏血酸-谷胱甘肽循环是种子线粒体重要的抗氧化防御系统, 但是线粒体抗氧化系统的酶和 ASC、GSH 都是从细胞质合成, 然后运输到线粒体内的, 并且 ASC 合成路径的最后一步所需的酶, 即 L-半乳糖-1,4-内酯脱氢酶 (L-galactono-1,4-lactone dehydrogenase, GLDH) 定位于线粒体内膜上, 利用电子传递链中的细胞色素 c 作为电子受体^[45]。然而, 重新合成的 ASC 并不能立即用于基质中的 ASC-GSH 循环, 据推测, 可能存在一种 ASC 转运载体运输 ASC 跨过线粒体内膜, 但目前还没有证实^[34]。那么, 抗氧化酶、ASC、GSH 是怎么跨过线粒体内膜运输到线粒体中的呢? 种子的老化影响了相关酶的基因表达, 还是影响了酶的活性, 或是酶的转运? 目前, 这些问题仍不清楚。因此, 加强种子线粒体抗氧化防御系统的研究, 揭示种子衰老过程中线粒体抗氧化酶表达的调控, 及其进入线粒体的转运机制对于种子衰老代谢、延长种子寿命和种子的安全保存具有深远的实际意义。

3.4 线粒体损伤的其他保护机制 Stupnikova 等^[46]发现, 豌豆种子线粒体对极端温度的耐受性远远高于豌豆黄化胚轴线粒体。种子线粒体在极端温度如 40℃ 和 -3.5℃, 可以进行有效的氧化磷酸化, 而黄化胚轴线粒体的呼吸速率在低于 0℃ 时很低, 高于 30℃ 时迅速下降, 研究证明这是由于种子线粒体积累胁迫蛋白 HSP22 和 LEAm, 同时种子线粒体表现出独特的磷脂组成, 线粒体中磷脂/卵磷脂比例较低, 即不饱和脂肪酸的比例较低, 有利于降低胁迫过程中的氧化损伤^[46]。然而, 这种保护机制是否在种子衰老过程中发挥作用尚不清楚。因此, 在分子水平上揭示生物大分子的保护和修复机制, 对于揭示种子衰老机理来说意义重大。

参考文献

- [1] FAO. Draft second report on the state of the world's plants genetic resources for food and agriculture [R]. Intergovernmental Technical Working Group on Plant Genetic Resources for Food and Agriculture, Italy, 2009: 47.
- [2] Lu X X, Chen X L, Cui C S. Germination ability of seeds of 23 crop plant species after a decade of storage in the National Gene Bank of China [J]. Plant Genet Resour Newsl, 2004, 139: 42-46.
- [3] Walters C, Wheeler L M, Grotenhuis J M. Longevity of seeds in a genebank: species characteristics [J]. Seed Sci Res, 2005, 15: 1-20.
- [4] Specht C E, Keller E R J, Freytag U. Survey of seed germinability after long-term storage in the Gatersleben genebank [J]. Plant Genet Resour Newsl, 1997, 111: 64-68.

- [5] FAO/IPGRI. Genebank Standards [R]. Rome, FAO/IPGRI, 1994
- [6] McDonald M B. Seed deterioration: physiology, repair and assessment [J]. Seed Sci Res, 1999, 27: 177-237
- [7] 郑光华. 种子活力的原理及其应用 [C]// 郑光华. 植物生理生化进展. 北京: 科学出版社, 1986: 154-179
- [8] Smith M T, Berjak P. Deteriorative changes associated with the loss of viability of stored desiccation tolerant and desiccation-sensitive seeds [C]// Kigel J, Galili G. Seed development and germination. New York: Marcel Dekker, 1995: 701-746
- [9] Priestley D A. Seed Aging: Implications for seed storage and Persistence in the soil [M]. New York: Comstock Publishing Associates: Ithaca, 1986: 304
- [10] 李驰, 林凤. 种子老化机理的研究进展 [J]. 安徽农业科学, 2006, 34(20): 5176-5177
- [11] Harman D. Aging: a theory based on free radical and radiation chemistry [J]. Gerontol, 1956, 11: 298-300
- [12] Miquel J, Economos A C, Fleming J, et al. Mitochondrial role in cell aging [J]. Exp Gerontol, 1980, 15: 579-591
- [13] 陈嘉龄, 郑光华. 种子活力 [M]. 北京: 科学出版社, 1991: 24-106
- [14] 博家瑞. 花生种子裂变中超微结构的研究 [J]. 植物生理学报, 1983, 9(1): 93-99
- [15] 赵垦田, 李立华. 人工老化过程红松种胚细胞物质外渗和超微结构变化 [J]. 东北林业大学学报, 2000, 28(3): 5-7
- [16] Amable R A, Obendorf R T. Soybean seed respiration during simulated preharvest deterioration [J]. Exp Bot, 1986, 37: 1364-1375.
- [17] Bain J M, Mercer F V. Subcellular organization of the cotyledons in germinating seeds and seedlings of *Pisum sativum* L. [J]. Aust J Bio Sci, 1966, 19: 69-84
- [18] Logan D C, Millar A H, Sweetlove L J, et al. Mitochondrial biogenesis during germination in maize embryos [J]. Plant Physiol, 2001, 125: 662-672
- [19] Howell K A, Millar A H, Whelan J. Ordered assembly of mitochondria during rice germination begins with promitochondrial structures rich in components of the protein import apparatus [J]. Plant Mol Biol, 2006, 60: 201-223
- [20] Benamar A, Tallon C, Macherel D. Membrane integrity and oxidative properties of mitochondria isolated from imbibing pea seeds after priming or accelerated ageing [J]. Seed Sci Res, 2003, 13: 35-45
- [21] Macherel D, Benamar A, Avelange-Macherel M H, et al. Function and stress tolerance of seed mitochondria [J]. Physiol Plantarum, 2007, 129: 233-241
- [22] Yin G K, Sun H M, Xin X, et al. Mitochondrial damage in soybean seed axis during imbibition at chilling temperatures [J]. Plant Cell Physiol, 2009, 50(7): 1305-1318
- [23] Frey T G, Mannella C A. The internal structure of mitochondria [J]. Trends Biochem Sci, 2000, 25: 319-324
- [24] Packer L. Metabolic and structural states of mitochondria [J]. Biol Chem, 1961, 236: 214-220
- [25] Song S Q, Fredlund K M, Moller I M. Changes in low-molecular weight heat shock protein 22 of mitochondria during high-temperature accelerated ageing of *Beta vulgaris* L. Seeds [J]. Acta phyto-physiologica sinica, 2001, 27(1): 73-81
- [26] Amable R A, Obendorf R T. Soybean seed respiration during simulated preharvest deterioration [J]. Exp Bot, 1986, 37: 1364-1375
- [27] Betty M, Finch-Savage W E. Respiratory enzyme activities during germination in brassica seed lots of differing vigor [J]. Seed Sci Res, 1996, 6: 165-173
- [28] Kalpana R, Madhava R V. Ultrastructural and Physiological changes associated with loss of seed viability in Pigeonpea [J]. Indian J Plant physiol, 1993, 36: 86-89
- [29] 潘瑞炽. 植物生理学 [M]. V. 北京: 高等教育出版社, 2004: 99-124
- [30] 周功克, 李红玉, 孔英珍, 等. 甘肃黄花烟草愈伤组织在生长与衰老期间呼吸途径的动态变化 [J]. 西北植物学报, 2000, 20(5): 754-758
- [31] Amirsadeghi S, Robson C A, McDonald A E, et al. Changes in plant mitochondrial electron transport alter cellular levels of reactive oxygen species and susceptibility to cell death signaling molecules [J]. Plant Cell Physiol, 2006, 47(11): 1509-1519
- [32] Vercesi A E, Martins I S, Silva M A P, et al. PUMPing plants [J]. Nature, 1995, 375: 24
- [33] Vercesi A E, Borecky J, Maia I G, et al. Plant uncoupling mitochondria proteins [J]. Annu Rev Plant Biol, 2006, 57: 383-404.
- [34] Moller I M. Plant mitochondrial and oxidative stress: Electron transport, NADPH turnover, and metabolism of reactive oxygen species [J]. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 2001, 52: 561-591
- [35] Tian X, Song S, Lei Y. Cell death and reactive oxygen species metabolism during accelerated ageing of soybean axes [J]. Russian J Plant physiol, 2008, 55(1): 33-40
- [36] Chiu K Y, Wang C S, Sung J M. Lipid peroxidation and peoxide-scavenging enzymes associated with accelerated aging and hydration of watermelon seeds differing in ploidy [J]. Physiol Plantarum, 1995, 94: 441-446
- [37] Sung J M. Lipid peroxidation and peoxide-scavenging in soybean seeds during aging [J]. Physiol Plantarum, 1996, 97: 85-89
- [38] Goel A, Goel A K, Sheoran I S. Changes in oxidative stress enzyme during artificial ageing in cotton (*Gossypium hirsutum* L.) seeds [J]. J Plant Physiol, 2003, 160: 1093-1100
- [39] Jiménez A, Hernández J A, Pastori G, et al. Evidence for the presence of the ascorbate-glutathione cycle in mitochondria and peroxisomes of pea (*Pisum sativum* L.) leaves [J]. Plant Physiol, 1997, 114: 275-284
- [40] Jiménez A, Hernández J A, Pastori G, et al. Role of the ascorbate-glutathione cycle of mitochondria and peroxisomes in the senescence of pea leaves [J]. Plant Physiol, 1998, 118: 1327-1335
- [41] Palma J M, Jiménez A, Sandalio L M, et al. Antioxidative enzymes from chloroplasts, mitochondria, and peroxisomes during leaf senescence of nodulated pea plants [J]. J Exp Bot, 2006, 57(8): 1747-1758
- [42] del Río L A, Sandalio L M, Altomare D A, et al. Mitochondrial and peroxisomal manganese superoxide dismutase: differential expression during leaf senescences [J]. J Exp Bot, 2003, 54: 923-933
- [43] Mittova V, Guy M, Tal M, et al. Salinity up-regulates the antioxidative system in root mitochondria and peroxisomes of the wild salt-tolerant tomato species *Lycopersicon pennellii* [J]. J Exp Bot, 2004, 55(399): 1105-1113
- [44] Song X S, Wang Y J, Mao W H, et al. Effects of cucumber mosaic virus infection on electron transport and antioxidant system in chloroplasts and mitochondria of cucumber and tomato leaves [J]. Physiol Plantarum, 2009, 135: 246-257
- [45] Bartoli C G, Pastori G M, Foyer C H. Ascorbate biosynthesis in mitochondria is linked to the electron transport chain between complexes III and IV [J]. Plant physiol, 2000, 123: 335-344
- [46] Stupnikova I, Benamar A, Tolleter D, et al. Pea seed mitochondria are endowed with a remarkable tolerance to extreme physiological temperatures [J]. Plant physiol, 2006, 140: 326-335