

根施甜菜碱缓解黑麦草幼苗盐胁迫效应研究^{*}

何丽丹 刘广明[†] 杨劲松 李金彪 吕真真

(土壤与农业可持续发展国家重点实验室(中国科学院南京土壤研究所),南京 210008)

MITIGATIVE EFFECT OF ROOT-APPLICATION OF GLYCINEBETAINE ON SALT STRESS OF *LOLIUM PERENNE* SEEDLINGS

He Lidan Liu Guangming[†] Yang Jingsong Li Jinbiao Lü Zhenzhen

(State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture, Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China)

关键词 甜菜碱; NaCl 胁迫; 黑麦草; 幼苗生长; 生理效应

中图分类号 Q945 文献标识码 A

土壤盐渍化是影响农业生产以及生态环境的一个全球性问题,它也是目前制约着我国农业增产的两大土壤因素之一^[1]。研究表明,植物在盐逆境条件下,细胞内活性氧产生与清除之间的平衡遭到破坏,膜脂过氧化作用增强,从而导致了细胞质膜透性增大、离子平衡失调、代谢紊乱^[2],植物体内产生的过氧离子等自由基是引发细胞逆境伤害的重要原因。盐胁迫造成了植物细胞中能够清除活性氧自由基的保护酶系,如超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)等活性的降低,以及膜脂过氧化产物丙二醛(MDA)含量的增加。随着农业结构调整和生态重建加快,畜牧业发展迅速。我国相当一部分牧草种植在立地条件较差的土壤上,土壤盐渍化是其生长发育和畜牧业可持续发展的重要制约因素^[3]。以往对牧草盐胁迫问题的研究主要集中在植株生长及其生理机制探讨上^[4],而针对如何减轻盐胁迫对牧草伤害的报道相对较少。

甜菜碱(GB)是一种天然无毒的渗透相溶性物质,广泛分布在植物、动物和细菌体内^[5]。细胞中积累甜菜碱能提高细胞的渗透调节能力,稳定逆境条件(如高盐、冷害、冻害等)下酶和蛋白质复合物

的结构和功能^[6],能保护细胞质膜免受逆境伤害^[7],维持膜的完整性^[6]。近年来研究表明,外源甜菜碱能增强植株的抗盐性^[8-9]。张士功等^[10]认为外源甜菜碱能提高小麦幼苗抗盐性和对盐分胁迫的适应性。高雁等^[11]研究表明,用甜菜碱处理能有效缓解盐胁迫对棉花幼苗的伤害,并以施用 5 mmol L⁻¹甜菜碱效果较好。此外,陈传芳等^[7]成功将山菠菜甜菜碱醛脱氢酶 BADH 基因转入白三叶草,转基因植株的耐盐性有一定程度的提高。甜菜碱对盐胁迫下牧草的作用尚未见报道。本研究以多年生黑麦草(*Lolium perenne*)为材料,在 NaCl 胁迫下通过根施甜菜碱,探究外源甜菜碱对盐胁迫下黑麦草幼苗的影响机制,旨在为甜菜碱缓解牧草盐胁迫伤害及盐渍土高效利用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料与处理

供试材料为多年生黑麦草,选取籽粒饱满的黑麦草种子,用 0.1% HgCl₂ 消毒 20 min 后,用自来水和蒸馏水各冲洗 3 次,滤纸吸干表面水分备用。用天平称

^{*} 公益性行业(海洋)科研专项经费项目(201105020)、中国科学院创新方向项目(KZCX2—YW—359)、公益性行业(农业)科研专项经费项目(200903001)和国家自然科学基金项目(41171178,41171181)共同资助

[†] 通讯作者, E-mail: gmlu@issas.ac.cn

作者简介:何丽丹(1987—),女,河南濮阳人,硕士,主要从事植物耐盐性方面的研究。E-mail: ldhe@issas.ac.cn

收稿日期:2013-01-22;收到修改稿日期:2013-05-24

取等量(2.00 g)的黑麦草种子播种于塑料钵(20cm × 15cm × 9 cm)中,培养基质为蛭石(0.20 kg 钵⁻¹),出苗后灌溉 1/2 Hoagland 营养液(调节 pH 至 6.5 ± 0.1)。于播种第 10 天(幼苗株高约 5 cm)选择长势一致的幼苗进行分组灌溉处理,根据浇灌溶液组成将实验共分为 6 组:处理 I, Hoagland 营养液(CK);处理 II ~ VI 分别为 150 mmol L⁻¹ NaCl、150 mmol L⁻¹ NaCl + 3.0 mmol L⁻¹ GB、150 mmol L⁻¹ NaCl + 6.0 mmol L⁻¹ GB、150 mmol L⁻¹ NaCl + 9.0 mmol L⁻¹ GB 和 150 mmol L⁻¹ NaCl + 12.0 mmol L⁻¹ GB, 处理 II ~ VI 的溶液均由 Hoagland 营养液配制而成。

单次灌溉定额为持水量的 2 倍,约有 2/3 溶液流出,以保持处理液浓度恒定。于分组处理后第 0、2、4、6 和 8 天浇灌黑麦草幼苗,共浇灌 5 次。第 0、3、6 和 9 天(试验结束)采集植物样品测定生理指标,于分组处理前后(第 0 和 9 天)分别测定植物形态指标。

1.2 指标测定

形态指标测定:将完整黑麦草幼苗植株从培养钵中取出,先用自来水反复冲洗干净,再用蒸馏水冲洗 5 次,吸水纸吸干表面水分后测量幼苗株高,将植株分为地上、地下两部分,分别称量鲜重,然后置于烘箱中 105℃ 杀青 15 min, 75℃ 烘干至恒重,称量干重。株高增加值(cm) = 试验结束时(第 9 天)株高 - 开始分组处理时(第 0 天)株高。

生理指标测定:细胞质膜透性的测定采用相对电导率法^[12]。丙二醛(MDA)含量采用赵世杰等^[13]方法测定。超氧化物歧化酶(SOD)采用氮蓝四唑(NBT)光化还原法测定^[13],以抑制光还原 NBT50% 为一个酶活性单位;过氧化物酶(POD)采用愈创木酚法^[14];过氧化氢酶(CAT)参照 Chance 和 Maehly^[15]方法测定。

1.3 数据处理与分析

采用 Microsoft Excel 2003 软件对数据进行处理

和绘图,采用 SPSS 软件对数据进行差异显著性检验(Duncan 法)。

2 结果

2.1 甜菜碱对 NaCl 胁迫下黑麦草幼苗的影响

从表 1 可知,150 mmol L⁻¹ NaCl(处理 II)胁迫导致黑麦草幼苗的各项形态指标较对照(处理 I)均显著降低;NaCl 胁迫下根施甜菜碱黑麦草幼苗各项形态指标较单独 NaCl 胁迫处理 II 均有不同程度提高,且幼苗鲜重、干重随甜菜碱浓度增加均表现出先增加后降低的规律性。150 mmol L⁻¹ NaCl 胁迫下黑麦草幼苗株高增加值、地上部分鲜重和干重分别较对照降低 47.7%、30.3% 和 25.8%;地下部分鲜重和干重分别降低 24.1% 和 16.8%。NaCl 胁迫下,根施甜菜碱浓度为 3.0 ~ 12.0 mmol L⁻¹ 时(处理 III ~ VI),黑麦草幼苗的株高增加值随甜菜碱浓度增加逐渐减小,且均显著高于单独 150 mmol L⁻¹ NaCl 胁迫处理,其中甜菜碱浓度为 3.0 mmol L⁻¹ 时(处理 III)的株高增加值(5.35 cm)最大,较处理 II 提高了 50.7%,地上部分鲜重、干重分别提高了 26.8% 和 22.9%;地下部分鲜重、干重分别提高了 28.0% 和 16.9%。甜菜碱浓度为 6.0 mmol L⁻¹ 时(处理 IV)的地上部分鲜重、干重最大,分别为 27.79 和 3.02 mg 株⁻¹,较处理 II 分别提高了 32.7% 和 28.0%;地下部分鲜重、干重亦最大,分别为 13.31 和 1.46 mg 株⁻¹,较处理 II 分别提高了 28.4% 和 17.7%。甜菜碱浓度为 6.0 ~ 12.0 mmol L⁻¹ 时,地上及地下部分的鲜重、干重均表现为随甜菜碱浓度增高而降低。

表 1 甜菜碱对 NaCl 胁迫下黑麦草幼苗株高、鲜重和干重的影响

处理	株高增加值	地上部分		地下部分	
		鲜重	干重	鲜重	干重
I	6.79 ± 0.24a	30.05 ± 0.87a	3.18 ± 0.15a	13.67 ± 0.75a	1.49 ± 0.11a
II	3.55 ± 0.21d	20.94 ± 0.91e	2.36 ± 0.09e	10.37 ± 0.70b	1.24 ± 0.08b
III	5.35 ± 0.16b	26.55 ± 1.33bc	2.90 ± 0.09bc	13.27 ± 0.54a	1.45 ± 0.06a
IV	4.96 ± 0.13c	27.79 ± 0.65b	3.02 ± 0.15ab	13.31 ± 0.45a	1.46 ± 0.16a
V	4.88 ± 0.16c	24.91 ± 1.48cd	2.73 ± 0.13cd	12.74 ± 0.40a	1.41 ± 0.09ab
VI	4.78 ± 0.19c	23.79 ± 0.97d	2.62 ± 0.08d	12.57 ± 0.49a	1.39 ± 0.11ab

注:表 1 中各处理分别为处理 I: Hoagland 营养液(CK);处理 II: 单独 150 mmol L⁻¹ NaCl;处理 III ~ VI: 150 mmol L⁻¹ NaCl + 3.0 mmol L⁻¹ GB, 150 mmol L⁻¹ NaCl + 6.0 mmol L⁻¹ GB, 150 mmol L⁻¹ NaCl + 9.0 mmol L⁻¹ GB, 150 mmol L⁻¹ NaCl + 12.0 mmol L⁻¹ GB。同一列中不同字母表示在 $p < 0.05$ 水平上差异显著

盐胁迫下喷施适宜浓度的甜菜碱可以改善大麦幼苗的抗逆性,促进植物生长^[16]。本研究试验结果表明,150 mmol L⁻¹ NaCl 胁迫下,根施适宜浓度的甜菜碱增加了黑麦草幼苗株高、鲜重和干物质累积量,促进了黑麦草幼苗的生长,从而有效减轻了盐胁迫对黑麦草幼苗的伤害。150 mmol L⁻¹ NaCl 胁迫下,甜菜碱的最佳施用浓度为 6.0 mmol L⁻¹,与单独 150 mmol L⁻¹ NaCl 胁迫情况相比,黑麦草幼苗株高增加值、地上部分的鲜重和干重分别提高 39.7%、32.7% 和 28.0%,地下部分的鲜重和干重分别提高 28.4% 和 17.7%。3.0 mmol L⁻¹ 甜菜碱缓解效果其次。

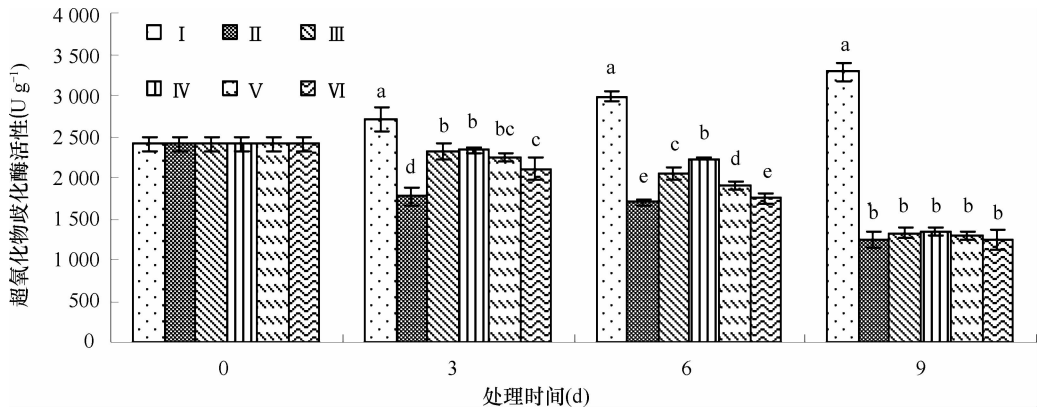


图 1 甜菜碱对 NaCl 胁迫下黑麦草幼苗 SOD 活性的影响

注:图 1 中各处理分别表示处理 I:Hoagland 营养液(CK);处理 II:单独 150 mmol L⁻¹ NaCl;处理 III~VI:150 mmol L⁻¹ NaCl + 3.0 mmol L⁻¹ GB,150 mmol L⁻¹ NaCl + 6.0 mmol L⁻¹ GB,150 mmol L⁻¹ NaCl + 9.0 mmol L⁻¹ GB,150 mmol L⁻¹ NaCl + 12.0 mmol L⁻¹ GB。同一处理时间不同字母表示各处理间在 $p < 0.05$ 水平上差异显著(图 2~图 5,下同)

由图 1 可知,仅进行 Hoagland 营养液灌溉(处理 I,CK)条件下的黑麦草幼苗体内的 SOD 活性最高,且随时间延长 SOD 活性逐渐升高;NaCl 胁迫导致黑麦草幼苗 SOD 活性显著降低,NaCl 胁迫下根施不同浓度甜菜碱幼苗 SOD 活性均高于单独 NaCl 胁迫处理,且随甜菜碱浓度增加幼苗 SOD 活性先升高后降低,其中 150 mmol L⁻¹ NaCl + 6.0 mmol L⁻¹ GB 处理的 SOD 活性最高。单独 NaCl 胁迫和 NaCl 胁迫下根施甜菜碱处理黑麦草幼苗的 SOD 活性均随胁迫时间延长逐渐降低。胁迫处理第 3 天,对照(处理 I)的 SOD 活性为 2 704 U g⁻¹;150 mmol L⁻¹ NaCl 处理的 SOD 活性为 1 773 U g⁻¹,较对照降低 34.4%;NaCl 胁迫下根施不同浓度甜菜碱幼苗 SOD 活性分别较单独 NaCl 胁迫处理均有显著提高。胁迫处理第 9 天,处理 III~VI 幼苗 SOD 活性较处理 II 已无显著差异。

POD 亦是清除超氧自由基最重要的一种酶。

2.2 甜菜碱对 NaCl 胁迫下黑麦草幼苗抗氧化酶活性的影响

植物细胞内存在清除氧自由基的酶促保护系统和非酶促的保护系统。SOD、POD 和 CAT 是酶保护系统中的重要组成^[17-18],这些保护酶类在植物体内协同作用,在逆境胁迫中清除过量的活性氧,维持活性氧的代谢平衡、保护膜结构,从而使植物在一定程度上忍耐、减缓或抵御逆境胁迫伤害^[19]。SOD 催化超氧阴离子自由基发生歧化反应进而解除其毒性伤害,而歧化反应过程中所产生的 H₂O₂则由 CAT、POD 等来清除^[20-21]。

当植物遭受盐分胁迫时,POD 活性就会降低。仅进行 Hoagland 营养液灌溉(CK)条件下的黑麦草幼苗体内的 POD 活性最高,且随时间推移逐渐升高;NaCl 胁迫导致幼苗 POD 活性较 CK 显著降低,NaCl 胁迫下外源甜菜碱的供应可不同程度提高幼苗 POD 活性,且随着甜菜碱浓度的增加,POD 活性亦表现出先升高后降低的规律性,其中以 6.0 mmol L⁻¹ 甜菜碱处理的 POD 活性最高;不同浓度甜菜碱与 150 mmol L⁻¹ NaCl 胁迫复合作用下,黑麦草幼苗 POD 活性均随胁迫时间延长逐渐降低(见图 2)。黑麦草幼苗遭受 NaCl 胁迫时,同一胁迫时间,施用不同浓度甜菜碱均可提高黑麦草幼苗的 POD 活性,其中以 6.0 mmol L⁻¹ 甜菜碱的提高幅度最大。胁迫处理第 3 天,NaCl 胁迫的 POD 活性为 2 388 U g⁻¹,较 CK 降低 29.6%;NaCl 胁迫下根施不同浓度甜菜碱(处理 III~VI)幼苗 POD 活性较处理 II 均有显著提高。胁迫处理第 9 天,处理 III~VI 幼苗 POD 活性较

处理 II 亦有显著提高。

施用甜菜碱对 NaCl 胁迫下黑麦草幼苗体内 CAT 的影响与 SOD、POD 相似(见图 3)。与 CK 相比,150 mmol L⁻¹ NaCl 胁迫显著降低了黑麦草幼苗的 CAT 活性;施用不同浓度甜菜碱条件下,黑麦草幼苗体内 CAT 活性均有所提高,且随甜菜碱浓度增加幼苗 CAT 活性先增大后减小。胁迫处理第 3 天,处理 II 的 CAT 活性为 129.8 U g⁻¹,较 CK 降低 54.1%;施用不同浓度甜菜碱条件下(处理 III ~ VI)的幼苗 CAT 活性较处理 II 显著提高。胁迫处理第 9 天,处理 III ~ VI 的幼苗 CAT 活性较处理 II 亦有显著提高。

综合根施甜菜碱对黑麦草幼苗抗氧化酶活性的影响试验结果可知,仅进行 Hoagland 营养液灌溉处理的黑麦草幼苗体内的 SOD、POD 和 CAT 等抗氧化酶活性整体较高,且随时间延长酶活性呈逐渐上

升趋势。150 mmol L⁻¹ NaCl 胁迫下,黑麦草幼苗体内的抗氧化酶活性显著降低,且酶活性随胁迫时间延长呈逐渐下降趋势;施用不同浓度甜菜碱均能提升黑麦草幼苗抗氧化酶活性,有效清除黑麦草幼苗体内的活性氧自由基,维持活性氧的代谢平衡,从而缓解由 NaCl 胁迫诱导的氧化损伤。6.0 mmol L⁻¹ 甜菜碱对 150 mmol L⁻¹ NaCl 胁迫下黑麦草幼苗抗氧化酶活性的整体提升效果最佳。

2.3 甜菜碱对 NaCl 胁迫下黑麦草幼苗 MDA 含量及细胞膜透性的影响

正常情况下,植物细胞内自由基的产生与清除处于动态平衡,而当植物一旦处于盐胁迫下,这种平衡遭到破坏,导致了自由基的大量累积,自由基启动膜脂过氧化作用,膜内拟脂双分子层中含有的不饱和脂肪酸链被过氧化分解,从而造成膜的损伤

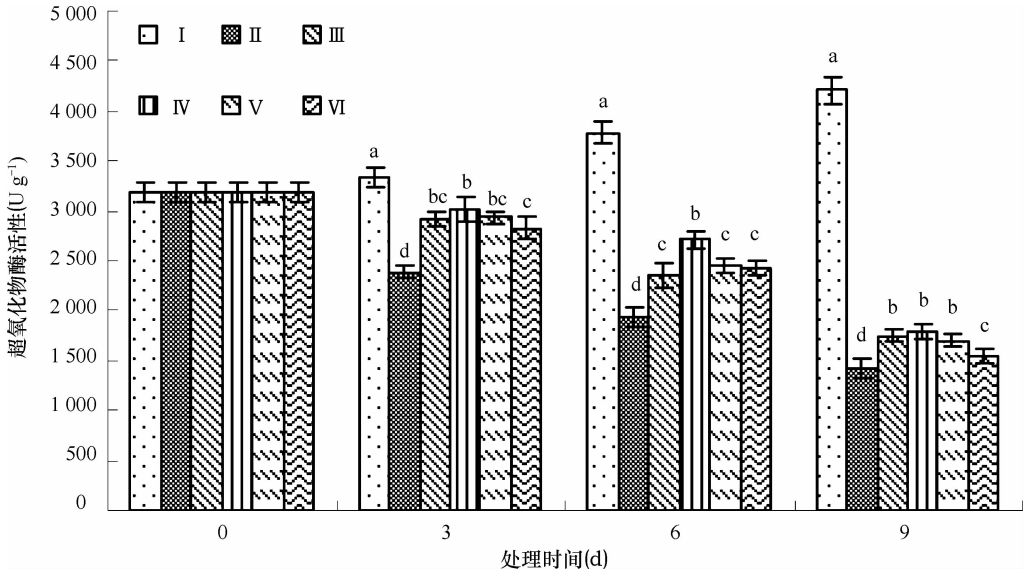


图 2 甜菜碱对 NaCl 胁迫下黑麦草幼苗 POD 活性的影响

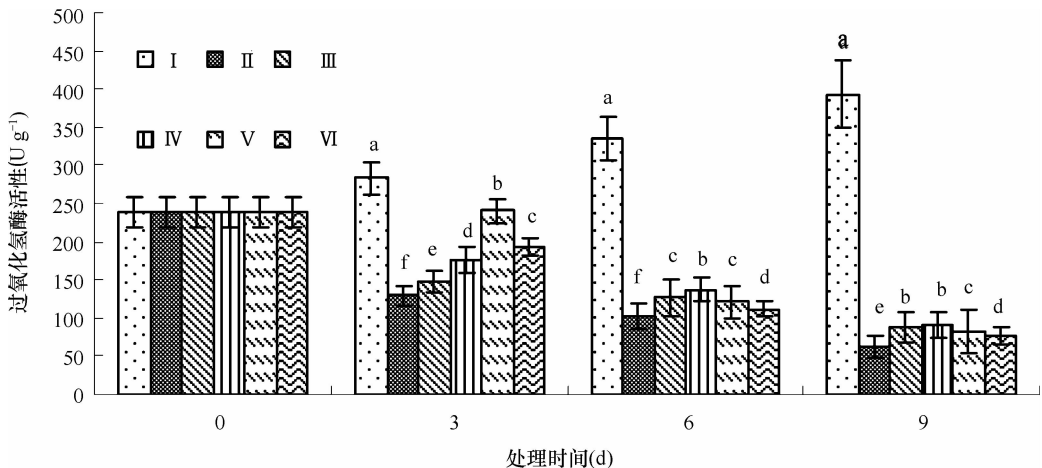


图 3 甜菜碱对 NaCl 胁迫下黑麦草幼苗 CAT 活性的影响

和破坏,膜系统的完整性丧失,进而引起电解质外渗^[22],严重时导致植物死亡。此外,自由基对含有饱和和双键的生物功能分子如叶绿素、核酸等也有破坏作用^[23]。

MDA 是膜脂过氧化作用的主要产物之一,其含量的高低和细胞质膜透性的变化是反映细胞膜脂过氧化作用强弱和质膜破坏程度的重要指标^[24]。由图 4 可知,仅进行 Hoagland 营养液灌溉的黑麦草幼苗体内 MDA 含量最低,且随时间延长 MDA 含量保持相对稳定。单独 NaCl 胁迫导致黑麦草幼苗体内 MDA 含量显著升高,膜脂过氧化作用增强,且随胁迫时间延长 MDA 含量逐渐增加。NaCl 胁迫下施用不同浓度甜菜碱的幼苗 MDA 含量均低于单独 NaCl 胁迫处理,且随胁迫时间延长 MDA 含量亦逐渐增加。胁迫处理第 3 天,CK 的幼苗 MDA 含量为 9.1 nmol g^{-1} ,处理 II 的 MDA 含量为 24.3 nmol g^{-1} ,

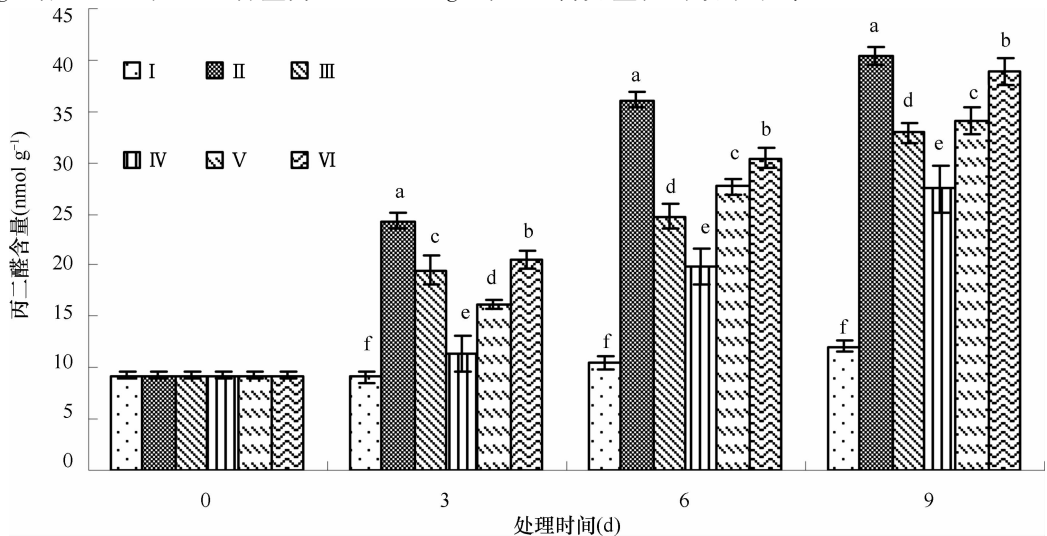


图 4 甜菜碱对 NaCl 胁迫下黑麦草幼苗丙二醛含量的影响

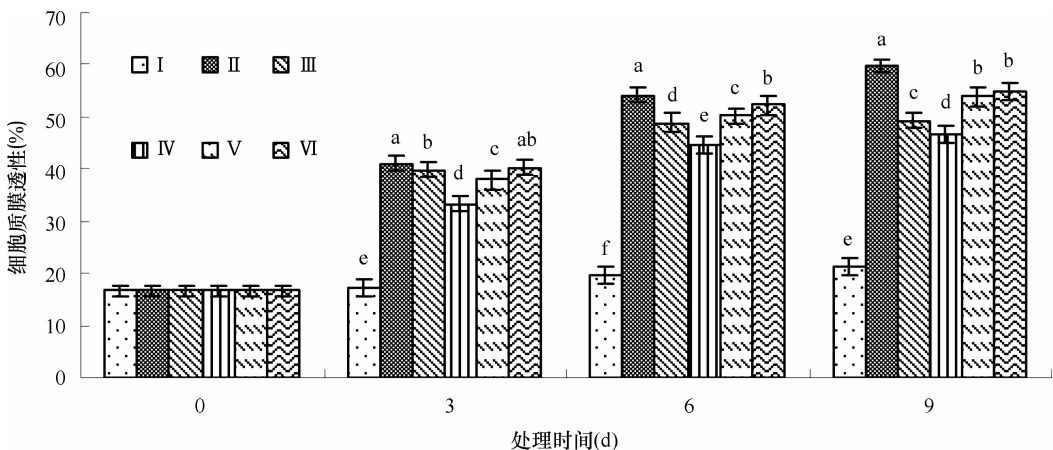


图 5 甜菜碱对 NaCl 胁迫下黑麦草幼苗细胞质膜透性的影响

是 CK 的 2.7 倍;施用不同浓度甜菜碱条件下(处理 III ~ VI)的幼苗 MDA 含量较处理 II 显著降低。胁迫处理第 9 天,处理 III ~ VI 幼苗 MDA 含量较处理 II 亦有显著降低。

细胞质膜透性也是反映细胞质膜受伤害程度的直接指标。由图 5 可知,黑麦草幼苗细胞质膜透性的变化趋势与 MDA 相似。CK 的黑麦草幼苗细胞质膜透性最低,且细胞质膜透性随时间延长保持相对稳定。单独 NaCl 胁迫下细胞质膜透性显著增大,且随胁迫时间延长呈逐渐增大趋势。NaCl 胁迫下施用不同浓度甜菜碱较单独 NaCl 胁迫的细胞质膜透性均有所降低,且随胁迫时间延长亦呈逐渐增大趋势。同一胁迫时间,甜菜碱施用浓度为 6.0 mmol L^{-1} 时的黑麦草幼苗细胞质膜透性最小。 6.0 mmol L^{-1} 甜菜碱对维持黑麦草幼苗细胞质膜结构完整性的效果最好。

与仅进行 Hoagland 营养液灌溉处理(处理 I)相比,150 mmol L⁻¹ NaCl 胁迫显著增加了黑麦草幼苗体内 MDA 含量,膜脂过氧化作用显著增强,细胞质膜透性显著增大,膜结构受到严重损伤。适宜浓度的甜菜碱可有效降低幼苗体内 MDA 含量和膜脂过氧化作用,减轻膜脂过氧化作用对植物细胞的伤害,其中以 6.0 mmol L⁻¹甜菜碱的效果最好。

3 结 论

150 mmol L⁻¹ NaCl 胁迫下,根施适宜浓度的甜菜碱可有效减轻盐胁迫对黑麦草幼苗的伤害,增加黑麦草幼苗株高、地上及地下部分的鲜重和干物质积累量。NaCl 胁迫导致黑麦草幼苗体内 SOD、POD 和 CAT 等抗氧化酶活性显著降低,且随胁迫时间延长不同酶活性均逐渐降低。施用适宜浓度甜菜碱可显著提高 NaCl 胁迫下黑麦草幼苗体内的 SOD、POD 和 CAT 活性,从而有效维持活性氧的代谢平衡,明显缓解黑麦草幼苗受到的盐胁迫伤害。NaCl 胁迫下,黑麦草幼苗体内 MDA 含量显著升高,细胞质膜透性显著增大,细胞质膜结构遭到严重破坏。适宜浓度的甜菜碱供应可显著降低 NaCl 胁迫下黑麦草幼苗体内的 MDA 含量和细胞质膜透性,从而有效维持细胞质膜的完整性,保证植物体各种代谢循环的正常进行。

参 考 文 献

[1] Liang Y C, Yang C G, Shi H H. Effects of silicon on growth and mineral composition of barley grown under toxic levels of aluminum. *Journal of Plant Nutrition*, 2001, 24: 229—243

[2] 刘友良,毛才良,汪良驹. 植物耐盐研究进展. *植物生理学通讯*,1987(4):1—7

[3] 汪月霞,孙国荣,曹文钟,等. NaCl 胁迫下星星草幼苗 MDA 含量与膜透性及叶绿素荧光参数之间的关系. *生态学报*, 2006,26(1):122—129

[4] Ali G, Srivastava P S, Iqbal M. Proline accumulation, protein pattern and photosynthesis in *Bacopa monniera* regenerants grown under NaCl stress. *Biol Plant*, 1999, 42(1): 89—95

[5] Prasad K V S K, Saradhi P P. Enhanced tolerance to photo inhibition to transgenic plants through targeting of glycinebetaine biosynthesis into the chloroplasts. *Plant Science*, 2004, 166(5): 1197—1212

[6] Gorham J. Betaine in higher plants-biosynthesis and role in stress metabolism// Wallsgrave R M. *Amino acids and their derivatives*

in higher plants. Cambridge:Cambridge University Press, 1995: 171—203

- [7] 陈传芳,李义文,陈豫,等. 通过农杆菌介导法获得耐盐转基因甜菜碱醛脱氢酶基因白三叶草. *遗传学报*,2004,31(1): 97—101
- [8] Holmstrom K O, Somersalo S, Mandal A, et al. Improved tolerance to salinity and low temperature in transgenic tobacco producing glycine. *Journal of Experimental Botany*, 2000, 51(343): 177—185
- [9] 张士功,高吉寅,宋景芝. 外源甜菜碱对盐胁迫下小麦幼苗体内几种与抗逆能力有关物质含量以及钠钾吸收和运输的影响. *植物生理学通讯*,2000,36(1):23—26
- [10] 张士功,高吉寅,宋景芝,等. 甜菜碱对小麦幼苗生长过程中盐害的缓解作用. *北京农业科技*,1998,16(3):13—17
- [11] 高雁,姜恺,李春. 盐胁迫下棉花幼苗对外源甜菜碱的生理响应. *农业工程学报*,2011,27(1):244—248
- [12] Yang G, Rhodes D, Joly R J. Effects of high temperature on membrane stability and chlorophyll fluorescence in glycinebetaine-deficient and glycinebetaine-containing maize lines. *Aust J Plant Physiol*, 1996, 23: 437—443
- [13] 中国科学院上海植物生理研究所. *现代植物生理学实验指南*. 北京:科学出版社,1999:12
- [14] 李美茹,刘鸿先,王以柔. 钙对水稻幼苗抗冷性的影响. *植物生理学报*,1996,22(4):379—384
- [15] Chance B, Maehly A C. Assay of catalases and peroxidases. *Methods in Enzymology*, 1955, 2: 746—755
- [16] 刘俊,刘怀攀,刘友良. 外源甜菜碱对盐胁迫下大麦幼苗体内多胺和离子含量的影响. *作物学报*, 2004, 30(11): 1119—1123
- [17] 王爱国. *植物的氧代谢*. 北京:科学出版社,1998:366—389
- [18] 蒋明义. 水分胁迫下植物体内的 OH 产生与细胞的氧化损害. *植物学报*,1999,41(3):229—234
- [19] Liang Y C, Chen Q, Liu Q, et al. Exogenous silicon (Si) increases antioxidant enzyme activity and reduces lipid peroxidation in roots of salt-stressed barley (*Hordeum vulgare* L.). *Journal of Plant Physiology*, 2003, 160: 1157—1164
- [20] 陈华新,李卫军,安沙舟,等. 钙对 NaCl 胁迫下杂交酸模幼苗叶片光抑制的减轻作用. *植物生理与分子生物学学报*,2003, 29(5):449—454
- [21] 邹琦. *植物生理学实验指导*. 北京:中国农业出版社,2000
- [22] 宰学明,吴国荣,陆长梅,等. Ca²⁺ 对花生幼苗耐热性和活性氧代谢的影响. *中国油料作物学报*,2001,23(1): 46—50
- [23] Liang Y C, Hu F, Yang M C, et al. Antioxidative defenses and water deficit induced oxidative damage in rice (*Oryza sativa* L.) growing on non-flooded paddy soils with ground mulching. *Plant and Soil*, 2003, 257: 407—416
- [24] 李明,王根轩. 干旱胁迫对甘草幼苗保护酶活性及脂质过氧化作用的影响. *生态学报*, 2002, 22(4): 503—507