

张永福,黄鹤平,银立新,等. 冷(热)激对干旱胁迫下玉米活性氧清除及膜脂过氧化的调控机制[J]. 江苏农业科学,2015,43(5):56-60.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2015.05.017

冷(热)激对干旱胁迫下玉米活性氧清除及膜脂过氧化的调控机制

张永福,黄鹤平,银立新,陈泽斌,刘佳妮,彭声静

(昆明学院农学院/云南省高校都市型现代农业工程研究中心,云南昆明 650214)

摘要:为了揭示冷(热)激对干旱胁迫下玉米活性氧清除系统及膜脂过氧化的调控机制,以会单 2 号幼苗为试材,经冷(热)激预处理后,待苗长至 50 cm 左右时用 15% 聚乙二醇(PEG-6000)模拟干旱处理。结果表明,随着干旱胁迫时间的延长,玉米叶片的相对电导率、丙二醛含量显著增加,质膜遭到损害,其中对照质膜的损害明显比冷(热)激处理的严重;SOD 和 POD 活性在干旱胁迫初期迅速升高,随着胁迫时间的延长而逐渐变缓并略有下降,冷(热)激处理对干旱胁迫下玉米叶片这 2 种酶活性的响应差异较大,具有相互协调的作用;冷(热)激能显著降低玉米叶片在干旱胁迫下 O_2^- 产生速率和 H_2O_2 含量;叶绿素和类胡萝卜素含量在干旱胁迫初期呈现上升趋势,但随后便有不同程度的下降,其中冷(热)激处理能够显著地减缓这种下降的速率;在干旱胁迫初期,各试材根系活力的下降幅度较小,但到了干旱胁迫中期以后,各试材根系活力迅速下降,其中冷(热)激预处理能够显著减缓根系活力的下降速率。可见,冷(热)激处理能够显著增强干旱胁迫下玉米叶片活性氧清除系统的功效,减轻膜质过氧化对玉米叶片的伤害,增强其耐旱性,其中以 4 ℃ 冷激处理的效果最显著。

关键词:玉米;冷(热)激;干旱胁迫;活性氧;膜质过氧化;调控机制

中图分类号: Q945.78;S513.01

文献标志码: A

文章编号: 1002-1302(2015)05-0056-05

玉米(*Zea mays* L.)是世界主要粮食作物之一,以其适应性广、产量高而著称。但近年来,由于气候异常,每年玉米生长季节中干旱灾害频繁,制约着玉米的高产稳产。因此,研究

玉米在干旱逆境下的生长生理及抗旱机制具有重要意义。植物的抗旱性与活性氧代谢密切相关,干旱胁迫下植物体内会产生大量的 H_2O_2 、 O_2^- 等活性氧自由基,导致膜脂过氧化,进而造成膜系统的损伤^[1-2]。植物体内的酶促和非酶促的抗氧化剂能够清除活性氧,保护其细胞免受活性氧的伤害,维持膜系统的稳定,以增强植株的耐旱性^[3-4]。诱导植物对不同逆境的交叉适应性是其获得抗逆性的一种经济、环保的有效手段^[5]。关于各种逆境诱导植物的交叉适应性的报道较多。在玉米上,热激预处理可诱导对热、冷、干旱和盐胁迫的交叉

收稿日期:2014-05-30

基金项目:云南省教育厅科学研究基金(编号:2012Z097、2012Z096);

昆明学院引进人才科研项目(编号:YJL11030、YJL12002、YJL12007)。

作者简介:张永福(1981—),男,云南弥勒人,博士,副教授,主要从事植物抗性生理方面的研究。E-mail:123017360@qq.com。

[9]管长娟,梁维维,陈全家,等. 高质提取棉花总 DNA 的方法及引物多态性应用[J]. 江苏农业科学,2013,41(1):29-31.

[10]傅荣昭,孙勇如,贾士荣. 植物遗传转化技术手册[M]. 北京:中国科学技术出版社,1994.

[11]岳继承,李洪生,夏其志,等. 不同方法提取棉花 DNA 的比较[J]. 江西棉花,2010,32(6):11-15.

[12]田海燕,田新惠,李艳军,等. 棉花 DNA 的提取及其 SSR 分子标记体系的建立[J]. 石河子大学学报:自然科学版,2007,25(2):150-152.

[13]叶磊,王茜. 一种适于 SSR-PCR 的棉花基因组 DNA 提取方法[J]. 分子植物育种,2007,5(5):738-742.

[14]曲延英,张强,孔祥祯,等. 4 种快速提取棉花总 DNA 方法的比较[J]. 新疆农业大学学报,1999,22(4):320-322.

[15]孙志栋,王学德,倪西源,等. 棉花 DNA 提取方法的探讨[J]. 浙江农业学报,2004,16(4):177-181.

[16]蓝海燕,刘桂珍,王长海. 棉叶总 DNA 提取的改良方法[J]. 棉花学报,2000,21(1):53.

[17]高文伟,陈全家,曲延英,等. 棉花 DNA 提取及优化 SSR 反应体系的建立和应用[J]. 新疆农业大学学报,2009,32(6):34-37.

[18]孙鑫,崔洪志,胡宝忠,等. SDS-CTAB 结合法提取棉花总 DNA[J]. 生物技术通报,2004(5):45-47.

[19]卢东柏,李晓方,刘志霞. 改良 SDS 法提取棉花基因组 DNA 研究[J]. 广东农业科学,2008(5):14-16.

[20]吴冠芸,潘华珍. 生物化学与分子生物学实验常用数据手册[M]. 北京:科学出版社,1999:263.

[21]李丽,王海岗,张晓丽,等. SSR 分子标记在作物遗传育种中的应用[J]. 山西农业科学,2008,36(3):15-18.

[22]孟全业,赵建宗,李巧英,等. SSR 分子标记方法鉴定杂交向日葵品种纯度研究[J]. 山西农业科学,2008,36(5):42-44.

[23]孙林静,马忠友,苏京平,等. 一种简单快速的 DNA 提取方法在水稻上的应用[J]. 天津农学院学报,2007,14(3):1-4.

[24]卢振宇,李明顺,谢传晓,等. 玉米叶片 DNA 快速提取方法改进研究[J]. 玉米科学,2008,16(2):50-53,55.

适应性^[6];在葡萄上,高温锻炼和低温锻炼能够诱导对温度逆境的交叉适应性^[7-8];在黑麦上,冷锻炼后能够明显提高其耐热性^[9]。但有关这种交叉适应的生理机制还不够清楚,武杭菊等认为干旱、低温交叉逆境和 ABA 处理下小麦幼苗活性氧清除能力的增强是交叉适应的生理机制之一^[10]。那么能否通过冷(热)激处理来提高干旱胁迫下玉米植株的抗氧化能力,减轻活性氧的伤害,保护膜结构和功能,缓解干旱逆境对玉米的伤害?为了解决这个问题,采用冷(热)激预处理玉米发芽种子,待幼苗长至 50 cm 左右时采用聚乙二醇(PEG-6000)模拟干旱,研究玉米叶片电导率、丙二醛、 H_2O_2 、叶绿素含量的差异,以及叶片保护酶活性、 $O_2^{\cdot-}$ 产生速率和根系活力等的变化规律,旨在探讨冷(热)激对干旱胁迫下玉米活性氧代谢系统的生理机制,为提高玉米耐旱性及其高产稳产提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

参试玉米品种为会单 2 号,于 2013 年 5—7 月在昆明学院农学院校园实训基地进行试验。

1.2 方法

玉米种子置于 50 ℃温水中浸泡 10 min 后用 10% 过氧化氢浸泡 10 min 消毒,然后每个培养皿中放入 50 粒种子,于 25 ℃生化培养箱中催芽。待芽长至 2~3 cm 时,把小苗放入 25 cm × 35 cm 搪瓷盘中,置于盛有 Hoagland's 营养液光照培养箱中分别进行冷(热)激处理。设置 2 个冷激处理(4、8 ℃)和 2 个热激处理(36、40 ℃),时间 72 h,室温为对照(CK)。每个处理 3 次重复。培养箱昼-夜时间设置为 14 h-10 h,白天光量子通量密度约为 100 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。处理 3 d 后移入 10 cm × 10 cm 营养钵中,每钵种植 2 株,基质为草炭:蛭石:珍珠岩 = 2:2:1,每 3 d 更换 1 次 Hoagland's 营养液(pH 值为 6.5)。待幼苗长至 50 cm 左右时,向营养液中加入 15% PEG-6000 进行模拟干旱处理。

分别于干旱处理 0、2、4、6、8、10 d 采样,样品为叶或根。剪取功能叶和根尖,混合取样后测定各项指标。氧自由基($O_2^{\cdot-}$)产生速率测定采用羟胺法^[11],丙二醛(MDA)和过氧化氢(H_2O_2)含量测定参照邹琦的方法^[12],超氧化物歧化酶(SOD)活性测定采用 NBT 光还原法^[12],过氧化物酶(POD)活性测定采用愈创木酚显色法^[13],相对电导率测定采用电导仪法^[12],叶绿素含量的测定采用酒精提取法^[12],根系活力的测定采用 TTC 染色法^[11]。每个样品重复 3 次,取平均值。

1.3 数据处理

数据单因素方差分析用 SPSS 17.0 软件,并运用 Duncan's 新复极差检验差异显著性,并用 Excel 2007 作图。

2 结果与分析

2.1 冷(热)激对干旱胁迫下玉米叶片相对电导率和 MDA 含量的影响

在 PEG 模拟干旱胁迫中,通过冷(热)激处理可有效地降低玉米叶片电解质渗出率。由图 1 可以看出,在干旱胁迫 0~2 d,各处理与 CK 的相对电导率基本保持稳定,但之后 CK 的相对电导率开始迅速上升,到试验结束时达 42.17%,显著

高于冷(热)激处理的植株。而冷(热)激处理的植株叶片相对电导率直到干旱胁迫 6 d 以后才快速上升,到干旱胁迫结束时,40 ℃热激的植株叶片相对电导率最低,为 37.51%。

干旱胁迫前,冷(热)激处理对 MDA 含量具有一定的影响,其中 38 ℃热激的植株叶片 MDA 含量最高,为 8.02 $\mu\text{mol}/\text{g}$,显著高于其余各个处理和 CK。干旱胁迫开始后,CK 的 MDA 含量急剧上升,到干旱胁迫 6 d,MDA 含量达到最高,为 13.76 $\mu\text{mol}/\text{g}$,随后开始下降,到干旱胁迫结束时降至 11.10 $\mu\text{mol}/\text{g}$ 。从干旱胁迫 4 d 到干旱胁迫结束的整个过程中,CK 的 MDA 含量均显著高于冷(热)激处理。在干旱胁迫 0~4 d,8 ℃冷激的植株叶片 MDA 含量最低,4 d 以后开始上升,到胁迫 6 d 达到最高水平,随后开始缓慢下降,但变化不大。其余 3 个处理在整个试验期间 MDA 含量均比较平稳。由此可见,干旱胁迫开始后,CK 的膜脂过氧化加剧,受伤严重,到干旱胁迫 6 d 以后,已经开始出现叶肉组织死亡的现象(图 1)。

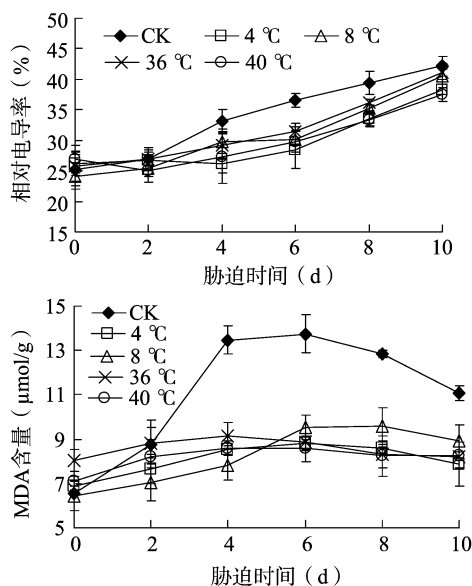


图1 冷(热)激对干旱胁迫下玉米叶片相对电导率和丙二醛含量的影响

2.2 冷(热)激对干旱胁迫下玉米叶片 SOD 和 POD 活性的影响

从图 2 可看出,冷(热)激处理后,在干旱胁迫前,4 ℃预处理的玉米植株 SOD 活性为 115.60 U/g,显著低于其余各个处理和对照。干旱胁迫 0~2 d,所有试材的 SOD 活性均迅速上升,其中 40 ℃预处理的最高,这种趋势一直保持到干旱胁迫 6 d,之后便开始下降。在整个干旱胁迫期间,8 ℃预处理和 CK 的植株 SOD 活性均差异不显著,到干旱胁迫结束时,4 ℃预处理的植株仍保持较高的 SOD 活性,2 个高温预处理的植株 SOD 活性基本相同。

图 2 还显示,在干旱胁迫前,各个处理和 CK 植株的 POD 活性均较低,且差异不大。在干旱胁迫 0~2 d,各试材的 POD 活性迅速上升,到干旱胁迫 2 d 时,4 ℃预处理植株的 POD 活性最高,为 1.26 U/(mg · min),而 CK 最低,为 0.98 U/(mg · min),二者差异显著。此后,在整个干旱胁迫期间,各个处理和 CK 的 POD 活性均逐渐上升,且一直保持

4 ℃ 预处理的活性最高,CK 的活性最低的规律,其余 3 个处理的 POD 活性居中,且差异不大。到干旱胁迫结束时,4 ℃ 预处理植株的 POD 活性为 1.70 U/(mg·min),CK 植株的 POD 活性为 1.42 U/(mg·min)。

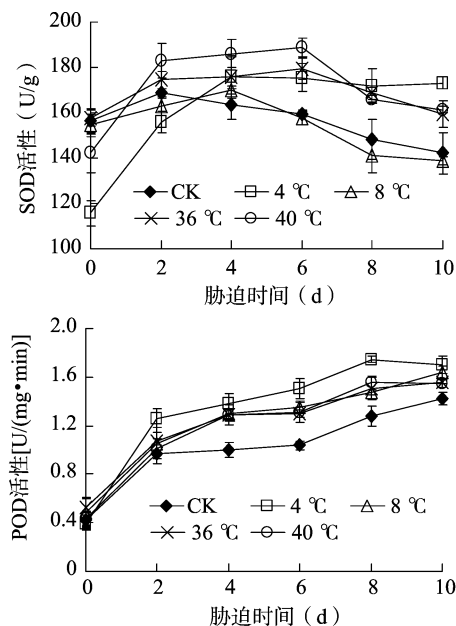


图2 冷(热)激对干旱胁迫下玉米叶片过氧化物酶(POD)和超氧化物歧化酶(SOD)活性的影响

2.3 冷(热)激对干旱胁迫下玉米叶片氧自由基产生速率和过氧化氢含量的影响

图3显示,冷(热)激处理能够降低干旱胁迫下玉米叶片的氧自由基产生速率。在干旱胁迫前,除40 ℃热激的植株叶片氧自由基产生速率略低以外,其余3个处理和CK的氧自由基产生速率几乎相同,且在干旱胁迫0~2 d均几乎无变化。干旱胁迫2 d开始,各个处理和CK的氧自由基产生速率均快速上升,到干旱胁迫10 d以后,CK的氧自由基产生速率一直保持最高。到干旱胁迫结束时,CK的氧自由基产生速率是原来的4.3倍,而4 ℃冷激处理的氧自由基产生速率是原来的3.0倍,为最低。

从图3还可以看出,冷(热)激处理对玉米叶片的过氧化氢含量具有一定的影响。干旱胁迫后,各个处理和CK植株叶片过氧化氢含量均迅速上升,其中CK上升速度最快,且在整个试验期间均高于冷(热)激处理,到干旱胁迫结束时,增长了21.45 μmol/g。4 ℃冷激处理的玉米叶片过氧化氢含量从干旱胁迫4 d开始一直到干旱胁迫结束,均保持最低水平,在整个试验期间仅增长了14.36 μmol/g。

此外,图3还显示,冷激处理比热激处理更能有效地降低干旱胁迫下玉米叶片氧自由基产生速率和过氧化氢含量,减轻氧自由基对玉米叶片的伤害,提高其抗旱性。

2.4 冷(热)激对干旱胁迫下玉米叶片叶绿素含量的影响

由图4可以看出,在干旱胁迫前,各处理的叶绿素a含量相差不大,均在0.8~1.0 mg/g之间,但在PEG模拟干旱处理2 d时,叶绿素a含量急剧上升,其中上升幅度最大的是36 ℃热激处理的材料,是原来的2.4倍,而CK的上升幅度最小,是原来的2倍。随后,除4 ℃冷激处理的材料继续缓慢上

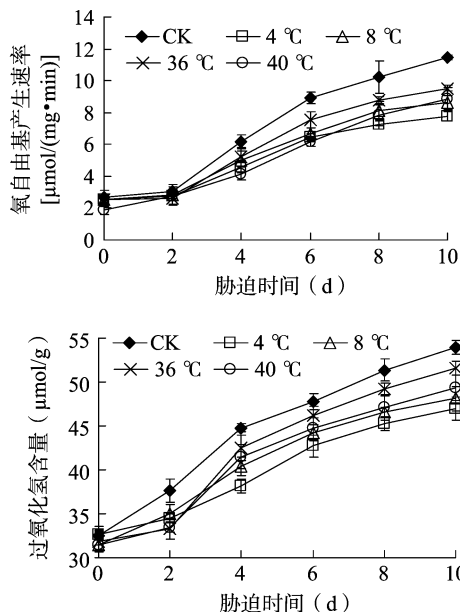


图3 冷(热)激对干旱胁迫下玉米叶片氧自由基产生速率和过氧化氢含量的影响

升外,其余3个处理和CK均开始下降,在整个下降过程中,CK的叶绿素a含量均显著低于冷(热)激处理,而4 ℃冷激处理的材料则保持相对较高的水平。干旱胁迫结束后,CK的叶绿素a含量已降至1.0 mg/g,而冷(热)激处理的含量则在1.5 mg/g以上,显著高于CK。

冷(热)激处理对干旱胁迫下玉米叶片叶绿素b含量的影响无明显规律。在干旱胁迫前,8 ℃冷激处理的叶绿素b含量最高,为0.65 mg/g;36 ℃热激处理的含量最低,为0.39 mg/g。到干旱胁迫2 d时,这种状况发生了较大的变化,4 ℃冷激处理的叶绿素b含量最高,是干旱胁迫前的3.1倍,而8 ℃冷激处理的含量最低,与干旱胁迫前相比并未明显上升。干旱胁迫2 d以后,各个处理的叶绿素b含量均表现出不同程度的下降,到干旱胁迫结束时,所有试材的叶绿素b含量均降至0.5 mg/g左右。

叶绿素a+b的变化规律总体上与叶绿素a的变化规律相似。干旱胁迫前,各试材的叶绿素a+b含量在1.3~1.6 mg/g之间,但在干旱胁迫0~2 d,各试材的叶绿素a+b含量均急剧上升,到干旱胁迫2 d时,36 ℃热激处理的材料叶绿素a+b含量最高,达3.46 mg/g,CK的叶绿素a+b含量最低,为2.86 mg/g。从干旱胁迫4 d起,各试材的叶绿素a+b含量便迅速下降,其中4 ℃冷激处理的叶绿素a+b含量在各个时段均基本保持最高水平,而CK则一直均为最低水平。到干旱胁迫结束时,CK的叶绿素a+b含量仅为1.62 mg/g,显著低于冷(热)激处理。

冷(热)激对干旱胁迫下玉米叶片类胡萝卜素含量的影响较大。在干旱胁迫前,36 ℃热激处理的类胡萝卜素含量最高,为0.14 mg/g,40 ℃热激处理的含量最低,为0.05 mg/g,二者差异显著。在干旱胁迫过程中,所有试材的类胡萝卜素含量均呈不同程度上升,其中40 ℃预处理的上升较慢,在干旱胁迫4 d时,其含量均显著低于其余3个处理和CK。到干旱胁迫结束时,冷(热)激处理的类胡萝卜素含量均显著高于CK,其中36 ℃热激的最高为0.31 mg/g,而CK为0.23 mg/g。

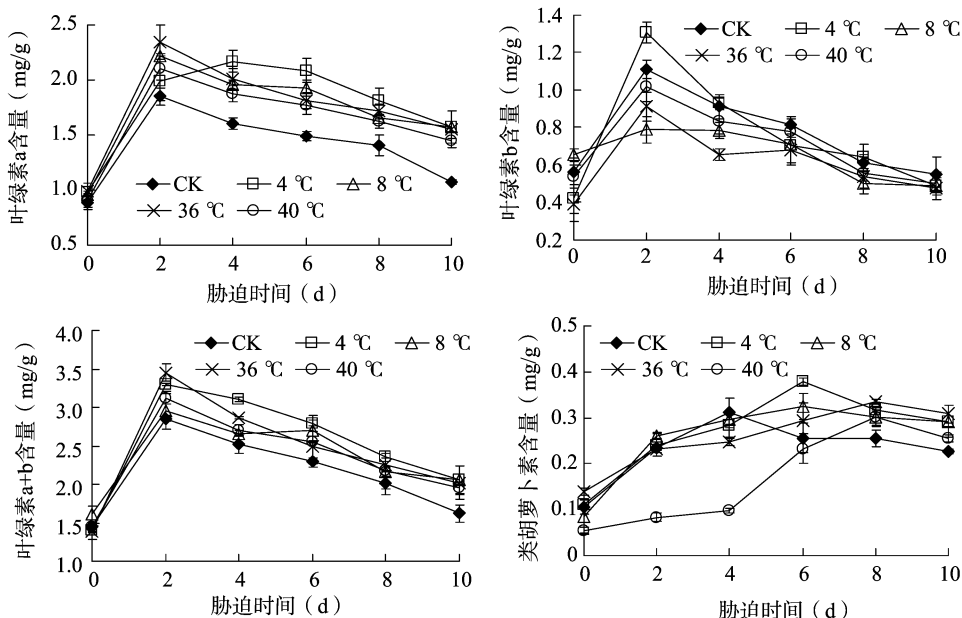


图4 冷(热)激对干旱胁迫下玉米叶片叶绿素含量的影响

2.5 冷(热)激对干旱胁迫下玉米根系活力的影响

图5显示,在PEG模拟干旱胁迫下,冷(热)激处理对玉米根系活力的影响较大。在干旱胁迫前,8 °C冷激处理的试材根系活力最高,TTC还原强度为 $1.71 \text{ mg}/(\text{g} \cdot \text{h})$,而36 °C热激处理的试材则根系活力最低,TTC还原强度为 $1.36 \text{ mg}/(\text{g} \cdot \text{h})$,二者差异显著。干旱胁迫后,各试材的根系活力便开始下降,其中4 °C冷激和36 °C热激处理的试材在干旱胁迫0~4 d根系活力下降缓慢,但干旱胁迫4 d以后,根系活力迅速下降。干旱胁迫4 d时及以后,4 °C冷激处理的试材根系活力在下降的过程中始终保持最高水平,而CK则始终处于最低水平。到干旱胁迫结束时,4 °C冷激处理的玉米根系活力显著高于其余处理和CK,TTC还原强度为 $0.87 \text{ mg}/(\text{g} \cdot \text{h})$,而CK的玉米根系活力则显著低于其余处理,TTC还原强度为 $0.50 \text{ mg}/(\text{g} \cdot \text{h})$ 。

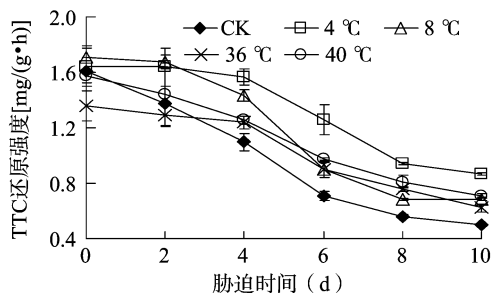


图5 冷(热)激对干旱胁迫下玉米根系活力的影响

3 结论与讨论

生物膜的透性对逆境反应比较敏感,植物在逆境条件下,质膜透性增大,内膜系统膨胀、收缩或破损。细胞膜透性与植物抗旱性呈负相关,干旱胁迫下,活性氧清除与产生系统平衡遭到破坏,大量积累的活性氧直接导致生物膜系统受到损伤,造成质膜过氧化。MDA是质膜过氧化的最终产物,当MDA积累到一定量时,膜系统的选择透性变大,膜功能减弱甚至完

全缺失^[14],进而导致无机盐离子和小分子有机物大量外流,细胞代谢紊乱,乃至植株死亡^[15];因此,MDA含量是质膜过氧化严重程度的重要评价指标之一^[16]。本试验结果表明,干旱胁迫下,冷(热)激处理能够缓解生物膜的损坏程度,降低电解质渗出率,减少MDA积累量,缓解干旱对玉米细胞膜系统的伤害,其中4 °C冷激和40 °C热激对缓解生物膜损伤的效果最好。

作物体内活性氧清除系统在正常情况下能够及时把自身产生的活性氧清除,避免植株受到伤害。其中,SOD、POD、CAT等被认为是清除活性氧过程中最主要的抗氧化酶类,SOD的主要功能是清除 $\text{O}_2^{\cdot -}$,而POD、CAT可以清除体内的 H_2O_2 。SOD活性与作物的抗氧化能力显著正相关,这已成为公认的观点。随着胁迫程度的加重,CAT和POD活性均呈上升趋势,且耐旱的品种上升幅度大于不耐旱的品种^[1,17]。而王振镒等发现,玉米老叶中的POD活性与其耐旱性之间没有规律性,仅玉米幼苗与前述规律相符^[18]。从本试验的结果来看,冷(热)激处理能够提高干旱胁迫下玉米叶片的SOD和POD活性,但不同温度处理的差异较大,其中,8 °C冷激处理对SOD活性的影响不大,4 °C冷激处理能够显著提高POD活性。由此可见,冷(热)激预处理能够提高玉米干旱胁迫下的抗氧化酶活性,提高其抗旱性。

植物的抗旱性与活性氧代谢关系密切,逆境胁迫下植物体内会产生大量的 H_2O_2 、 $\text{O}_2^{\cdot -}$ 、 $\cdot\text{OH}$ 等活性氧,可导致膜脂过氧化,进而造成膜系统的损伤^[19]。干旱胁迫使植物体内活性氧增多,直接或间接启动膜脂过氧化链式反应产生MDA等,降低细胞膜的稳定性,促进膜的渗漏,造成膜损伤^[20-22]。本研究结果显示,干旱胁迫下,各试材的 $\text{O}_2^{\cdot -}$ 产生速率和 H_2O_2 含量均表现出上升趋势,但冷(热)激处理能够显著降低玉米叶片的 $\text{O}_2^{\cdot -}$ 产生速率和 H_2O_2 含量,缓解干旱胁迫对玉米膜系统的伤害,提高玉米耐旱性,其中4 °C冷激处理的效果最好。

植物的叶绿素对干旱胁迫的反应也十分敏感,大量研究

表明,干旱胁迫可抑制叶绿素合成,加速其分解,导致其含量迅速下降^[23-26]。桑子阳等在红花玉兰上发现,随着胁迫程度加剧,幼苗的叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素含量先升高后降低^[27],本研究的结果也如此。在干旱胁迫前期叶绿素含量上升可能是因为植物生长受到抑制,叶绿素含量上升对叶面积减小有补偿作用,使幼苗维持正常的光合速率;叶绿素含量下降可能是因为干旱胁迫下,膜脂过氧化而产生的活性氧、MDA 等物质使叶绿素受到破坏。本研究还发现,冷(热)激均能有效地缓解干旱胁迫下玉米叶绿素含量的降解速率,其中 4℃冷激处理的效果要明显优于其余 3 个处理。

根系活力是根系的吸收、合成、氧化和还原等各种能力的综合体现,反映根系的生长发育状况,是其生命力的综合指标,能够从本质上反映苗木根系生长与土壤水分及其环境之间的动态关系^[28-29]。研究表明,随着干旱胁迫加剧,玉米^[12]、苦槛^[30]和其他 6 种耐旱野生花卉^[31-32]的根系活力均呈现先升后降的趋势。但本研究并未发现随着干旱胁迫加剧而出现根系活力先升高后降低的现象,干旱胁迫开始以后,各试材的根系活力均出现了不同程度的下降,冷(热)激处理均能够使干旱胁迫下玉米根系活力显著高于 CK,其中 4℃冷激处理对缓解根系活力的下降效果最显著。

参考文献:

- [1] 王宝山. 生物自由基与植物膜伤害[J]. 植物生理学通讯, 1988 (2): 12-16.
- [2] Munné - Bosch S, Alegre L. Drought induced changes in the redox state of alpha - tocopherol, ascorbate and the diterpenecarnosic acid in chloroplasts of labiatae species differing in carnosic acid contents[J]. Plant Physiology, 2003, 131 (4): 1816 - 1825.
- [3] 孙国荣, 彭永臻, 阎秀峰, 等. 干旱胁迫对白桦实生苗保护酶活性及脂质过氧化作用的影响[J]. 林业科学, 2003, 39 (1): 165 - 167.
- [4] 陈吉虎, 余新晓, 孙明高, 等. 北方旱区不同树种抗氧化酶活性变化及与抗旱性的关系[J]. 干旱地区农业研究, 2006, 24 (5): 120 - 125.
- [5] Zhang J H, Huang W D, Liu Y P, et al. Effects of temperature acclimation pretreatment on the ultrastructure of mesophyll cells in young grape plants (*Vitis vinifera* L. cv. Jingxiu) under cross - temperature stresses[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2005, 47 (8): 959 - 970.
- [6] Gong M, Chen B, Li Z G, et al. Heat - shock - induced cross adaptation to heat, chilling, drought and salt stress in maize seedlings and involvement of H₂O₂[J]. Journal of Plant Physiology, 2001, 158 (9): 1125 - 1130.
- [7] 张俊环, 黄卫东. 葡萄幼苗在温度逆境交叉适应过程中活性氧及抗氧化酶的变化[J]. 园艺学报, 2007, 34 (5): 1073 - 1080.
- [8] 张俊环, 张国强, 刘悦萍, 等. 温度逆境交叉适应过程中葡萄幼苗质膜 Ca²⁺ - ATPase 的细胞化学定位与活性变化[J]. 中国农业科学, 2006, 39 (8): 1617 - 1625.
- [9] Fu P, Wilen R W, Roertson A J. Heat tolerance of cold - acclimated Puma winter rye seedlings and the effect of a heat shock on freezing tolerance[J]. Plant & Cell Physiology, 1998, 39: 942 - 949.
- [10] 武杭莉, 胡景江, 杨 峰, 等. 干旱 - 低温交叉逆境下小麦活性氧清除系统的变化与交叉适应的关系[J]. 干旱地区农业研究, 2007, 25 (4): 207 - 211.
- [11] 张志良, 瞿伟箐, 李小方. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2009.
- [12] 邹 琦. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [13] 李合生. 植物生理生化实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 1999.
- [14] 沈秀瑛, 徐世昌, 戴俊英. 干旱对玉米叶 SOD、CAT 及酸性磷酸酯酶活性的影响(简报)[J]. 植物生理学通讯, 1995, 31 (3): 183 - 186.
- [15] 刘国琴, 樊卫国. 果树对水分胁迫的生理响应[J]. 西南农业学报, 2000, 13 (1): 101 - 106.
- [16] 陈由强, 朱锦懋, 叶冰莹. 水分胁迫对芒果 (*Mangifera indica* L.) 幼叶细胞活性氧伤害的影响[J]. 生命科学研究, 2000, 4 (1): 60 - 64.
- [17] 周瑞莲, 王 刚. 水分胁迫下豌豆保护酶活力变化及脯氨酸积累在其抗旱中的作用[J]. 草业学报, 1997, 6 (4): 40 - 44.
- [18] 王振铤, 郭蔼光, 罗淑萍. 水分胁迫对玉米 SOD 和 POD 活力及同工酶的影响[J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 1989, 17 (1): 45 - 49.
- [19] Dat J, Vandenabeele S, Vranová E, et al. Dual action of the active oxygen species during plant stress responses [J]. Cellular and Molecular Life Sciences, 2000, 57 (5): 779 - 795.
- [20] 陈立松, 刘星辉. 水分胁迫对荔枝叶片活性氧代谢的影响[J]. 园艺学报, 1998, 25 (3): 34 - 39.
- [21] 叶冰莹, 陈由强, 朱锦懋, 等. 水分胁迫对三种木麻黄小枝活性氧伤害的研究[J]. 福建师范大学学报: 自然科学版, 2000, 16 (1): 76 - 79.
- [22] Arora A, Sairam R K, Srivastava G C. Oxidative stress and antioxidative system in plants[J]. Current Science, 2002, 82 (10): 1227 - 1238.
- [23] 张力思, 王 洁, 艾呈祥, 等. 外源 NO 对干旱胁迫下君迁子幼苗光合作用的影响[J]. 江苏农业学报, 2014, 30 (3): 623 - 628.
- [24] 李芳兰, 包维楷, 吴 宁. 白刺花幼苗对不同强度干旱胁迫的形态与生理响应[J]. 生态学报, 2009, 29 (10): 5406 - 5416.
- [25] 孟力力, 闻摇婧, 张摇俊, 等. Cd²⁺ 胁迫对鸡爪槭 PSII 叶绿素荧光动力学特性的影响[J]. 江苏农业学报, 2014, 30 (2): 398 - 404.
- [26] 李 阳, 齐曼·尤努斯, 祝 燕. 水和生物量的部分离子的大果沙枣光合特性的应力的影响[J]. 西北植物学报, 2006, 26 (12): 2493 - 2499.
- [27] 桑子阳, 马履一, 陈发菊. 干旱胁迫对红花玉兰幼苗生长和生理特性的影响[J]. 西北植物学报, 2011, 31 (1): 109 - 115.
- [28] 斯琴巴特尔, 吴红英. 不同逆境对玉米幼苗根系活力及硝酸还原酶活性的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2001, 19 (2): 67 - 70.
- [29] 曲复宁, 王云山, 张 敏, 等. 高温胁迫对仙客来根系活力和叶片生化指标的影响[J]. 华北农学报, 2002, 17 (2): 127 - 131.
- [30] 苗海霞, 孙明高, 夏 阳, 等. 盐胁迫对苦楝根系活力的影响[J]. 山东农业大学学报: 自然科学版, 2005, 36 (1): 9 - 12, 18.
- [31] 岳莉然, 孙妙婷. 紫叶酢浆草光合特性及耐旱性研究[J]. 江苏农业科学, 2013, 41 (8): 169 - 171.
- [32] 徐兴友, 张凤娟, 龙 茹, 等. 6 种野生耐旱花卉幼苗叶片脱水和根系含水量与根系活力对干旱胁迫的反应[J]. 水土保持学报, 2007, 21 (1): 180 - 184.