

α -NAA 和 UV-B 辐射对栝楼幼苗光合色素及保护酶活性的影响

刘 芸^{1,2}, 钟章成^{1*}, Marinus J. A. Werger³, 操国兴¹, 尹克林⁴, 龙 云¹

(1. 西南师范大学生命科学学院, 重庆 400715; 2. 西南农业大学农学及生命科学学院, 重庆 400716; 3. 荷兰乌德列支大学植物生态学系, 乌德列支 80084, 3508; 4. 西南农业大学园艺系, 重庆 400716)

摘要: 温室条件下研究 UV-B 辐射 ($0.029\text{J}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$) 和外施 α -萘乙酸 (α -NAA) ($2\text{mg}/\text{L}$) 对栝楼叶片光合色素及保护酶活性的影响。实验结果表明: 外施 α -NAA, 能提高栝楼幼苗叶片叶绿素及类胡萝卜素的含量, 提高保护酶 SOD、CAT、POD、ASP 的活性, 细胞膜相对透性和膜脂过氧化产物 MDA 含量相对稳定。UV-B 辐射单独处理, 则极显著地降低叶绿素 a 的含量, 叶绿素 b 含量也呈明显地下降趋势, 类胡萝卜素含量稍有下降, 极显著降低栝楼幼苗叶片 SOD、POD、CAT、ASP 活性, 引起细胞膜相对透性明显增大, MDA 含量显著增加。 α -NAA 与 UV-B 辐射共同处理栝楼幼苗, 与 UV-B 辐射处理相比, 叶绿体色素含量都有不同程度增加, 而细胞膜相对透性、MDA 含量则有不同程度降低, SOD、POD、ASP 活性上升, CAT 活性显著上升。以上结果暗示, UV-B 辐射对生长的影响可能是: (1) 破坏光合色素而导致光合能力下降; (2) 降低保护酶 SOD、POD、CAT、ASP 活性, 导致膜脂过氧化, 膜结构遭到破坏, 膜透性增加。而外施 α -NAA, 能部分减轻由增强的 UV-B 辐射对栝楼幼苗造成的这种伤害, 其原因可能是 α -NAA 提高了保护酶活性, 维持了活性氧产生与清除之间的平衡, 即是维持了膜结构的稳定性。可见, α -NAA 能增加栝楼对 UV-B 辐射的抗性。
关键词: α -萘乙酸; UV-B 辐射; 光合色素; 保护酶; 栝楼

Effects of α -NAA and UV-B radiation on photosynthetic pigments and activities of protective enzymes in *Trichosanthes kirilowii* Maxim leaves

LIU Yun^{1,2}, ZHONG Zhang-Cheng^{1*}, Marinus J. A. Werger³, CAO Guo-Xing¹, YIN Ke-Lin¹, LONG Yun¹ (1. School of Life Science, Southwest China Normal University, Chongqing 400715, China; 2. College of Agronomy and Life Science, Southwest Agricultural University, Chongqing 400716, China; 3. Department of Plant Ecology, Utrecht University, TB Utrecht 80084, 3508, Holland; 4. Department of Horticulture, Southwest Agricultural University, Chongqing 400716, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(1): 8~13.

Abstract: Effects of α -NAA and UV-B radiation on photosynthetic pigments and activities of protective enzymes in greenhouse-grown *Trichosanthes kirilowii* Maxim leaves were investigated. The results showed that addition of $2\text{mg}/\text{L}$ α -NAA could increase the content of chlorophyll and carotenoids and the activities of superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT), peroxidase (POD), and ascorbate peroxidase (ASP), but

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (39870160)

收稿日期: 2002-06-19; **修订日期:** 2002-11-09

作者简介: 刘 芸 (1966~), 女, 四川资中人, 博士。主要从事植物生理生态学研究。Email: Liuyun19970205@sina.com

* 通讯作者 Author for correspondence; E-mail: zzhong@swnu.edu.cn

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (39870160)

Received date: 2002-06-19; **Accepted date:** 2002-11-09

Biography: LIU Yun, Doctor. Mainly engaged in the research of plant physiology and ecology. Liuyun19970205@sina.com

did not significantly affect membrane permeability and lipid peroxidation (MDA content) in leaves. Exposure to $0.029\text{J}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ UV-B radiation significantly decreased chlorophyll a and chlorophyll b content and the activities of SOD, CAT, POD and ASP in leaves, but significantly increased the membrane permeability and MDA content. Compared to exposure to UV-B radiation, addition of α -NAA and exposure to UV-B radiation together increased the content of photosynthetic pigments and the activities of SOD, CAT, POD and ASP. CAT was significantly increased; however, the joint treatment decreased membrane permeability and MDA content. These results suggested that: (1) UV-B radiation induced the degradation of photosynthetic pigments and led to the decrease of photosynthesis; (2) Activities of protective enzymes SOD, CAT, POD and ASP were decreased by UV-B radiation, which resulted in membrane lipid peroxidation and enhancement of membrane permeability, and consequent damage of membrane structure. However, addition of α -NAA partly alleviate the damage of *Trichosanthes kirilowii* Maxim leaves caused by exposure to UV-B radiation. Activities of SOD, CAT, POD and ASP were increased by the addition of α -NAA, which maintain the balance between the production and elimination of producing and eliminating of O_2^- and H_2O_2 , thereby ensuring the stability of membrane structure. The analysis indicated that the treatment of plants with addition of α -NAA enhance the resistance to UV-B irradiation, and is therefore beneficial to the growth of plants.

Key words: α -NAA; UV-B radiation; photosynthetic pigments; protective enzyme; *Trichosanthes kirilowii* Maxim

文章编号: 1000-0933(2003)01-0008-06 中图分类号: Q494, Q945.11 文献标识码: A

UV-B 辐射可诱导氧自由基 O_2^- 、 H_2O_2 等的产生, 并降低 SOD、CAT、POD 等的含量, 使防御系统失去平衡而导致膜脂质过氧化, 其产物丙二醛(MDA)的积累增加^[1~5]。

杨景宏等^[6]报道, UV-B 辐射诱导小麦叶片内源 ABA 积累, 而 ABA 可诱导蚕豆气孔保卫细胞 H_2O_2 的产生^[7], 说明内源激素与氧自由基产生之间存在一定的关系。

内源激素是植物体生命活动的调节者, 在植物遭受逆境胁迫时, 激素起着重要的调节作用。多数实验表明, 植物通过内源激素的变化如 IAA(吲哚乙酸)和 CTK(细胞分裂素)浓度的减少和 ABA 浓度的升高来调节某些生理过程以达到适应逆境的结果^[8~11]。Tevini 等^[12]研究发现, 外施 3-甲基氧吲哚(IAA 受光氧化后的产物)可使植株下胚轴伸长受到抑制。Ros 等^[13]认为, UV-B 辐射对生长的影响可能由于光解破坏了 IAA 或者降低 IAA 活性, 继而引起的细胞壁扩张性降低。这些研究结果提示, UV-B 辐射对生长的影响是由于引起了植株内源激素含量变化(IAA 含量下降 ABA 含量升高), 而内源激素含量变化与保护酶活性下降可能有关。本研究的目的是通过外施 α -NAA(人工补充生长素类物质), 探讨 UV-B 辐射下保护酶活性的变化, 进一步探讨 UV-B 辐射影响植物生长的内在机理; 并试图探索 UV-B 辐射日益加剧后如何采取积极措施, 保护人类赖以生存的植物资源和生态环境, 造福人类。

1 材料与方法

1.1 材料和处理 选择攀援植物栝楼(*Trichosanthes kirilowii* Maxim)的幼苗为实验材料。栝楼种子由重庆市药用植物研究院提供。种子经 5% 次氯酸钠消毒 30min, 用自来水冲洗, 温水浸泡 24h, 种植温室内。昼夜温度 $25\text{C}/12\text{C}$, 光照强度为 $320\sim 400\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 相对湿度 $70\% \pm 10\%$ 。待长出 3 片真叶后将材料分为 4 组: 第 1 组作为对照(T_0), 不进行 UV-B 辐射及 α -NAA 处理, 第 2 组外施 α -NAA, 但不进行 UV-B 辐射处理(T_1), 第 3 组进行 UV-B 辐射处理, 但不外施 α -NAA(T_2), 第 4 组既用 UV-B 辐射处理, 又外施 α -NAA(T_3)。用国产紫外灯管(购自北京光电源研究所)平行悬挂于植株上方, 用于模拟 UV-B 辐射($280\sim 320\text{nm}$)处理。用北京师范大学生产的 UV-B 辐射测定仪测 297nm 处辐射强度。在预备实验的前提下, 设计 T_2 和 T_3 增加的 UV-B 辐射强度均为 $0.029\text{J}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ (以植株叶尖为准)。不断调整灯管与植株顶端之间的距离以保证植物接受恒定剂量的 UV-B 辐射, 同时每天调换同一处理组中植株的位置, 以保证同一处理

组内植株接受的紫外辐射较为均匀。每天处理 8h(9.00~17.00)。T₁ 和 T₃ 同时外施 α -NAA, 浓度为 2mg/L, 隔天喷施 1 次。每天浇水 1 次, 每 5d 施 1 次稀薄的完全营养液。每隔 7d 上午 10:00 定时采样, 选取植株倒数第 3 至第 6 片叶进行生理指标测定。每次测定设 3 个重复, 每项测定重复 3 次, 数据为各处理的平均值, 并进行 LSD 检验。

1.2 叶绿体色素含量测定 参照邹琦^[11]的方法。

1.3 酶活性等指标的测定 SOD 活性测定参照 Stewart 和 Bewley^[13]的 NBT 法, 以每单位时间内抑制光化还原 50% 的氮蓝四唑(NBT)为 1 个酶活单位。CAT、POD 活性测定参照 Chance 和 Maehly^[16]的方法, 定义在测定条件下以 OD240 值、OD470 值在 1min 内增加 0.1 分别为 CAT、POD 的 1 个酶活单位, 以样品鲜重计算酶活性。ASP 活性测定按 Nakano 和 Asada^[17]的方法, 定义在测定条件下每分钟氧化 1 μ mol 抗坏血酸为 1 个酶活单位, 以样品鲜重计算酶活性。MDA 含量测定按 Kramer 等^[12]的方法。膜相对透性测定按李锦树等^[18]的方法。

2 结果与分析

2.1 α -NAA 和 UV-B 辐射处理对栝楼幼苗叶片叶绿体色素的影响

UV-B 辐射下(T₂), 栝楼幼苗叶片叶绿素 a、b 含量随处理时间延长呈下降趋势(图 1), 其叶绿素 a 含量与对照(T₀)相比差异达极显著水平($P < 0.01$); 类胡萝卜素含量变化不大, 较对照略低。外施 α -NAA(T₁), 栝楼幼苗叶片叶绿素 a、b 含量随处理时间延长呈上升趋势, 与对照相比差异显著($P < 0.05$), 类胡萝卜素含量随处理时间延长略有升高。外施 α -NAA 和 UV-B 辐射共同处理(T₃), 叶绿素 a、b 含量仍随处理时间延长而下降, 但与 UV-B 辐射处理相比, 下降趋势明显减缓, 类胡萝卜素含量较 UV-B 辐射处理的略高。

以上结果表明, 适当浓度的 α -NAA 处理栝楼幼苗, 可不同程度地提高其叶绿素及类胡萝卜素含量, 在 UV-B 辐射下外施 α -NAA, 叶绿素含量下降趋势得到减缓, 类胡萝卜素含量维持在一个更加稳定的水平。叶绿体色素含量增加, 一方面能吸收、传递、转换更多的光能, 提高光合速率, 另一方面, 可避免过剩的光能对光合膜造成伤害, 破坏光系统。

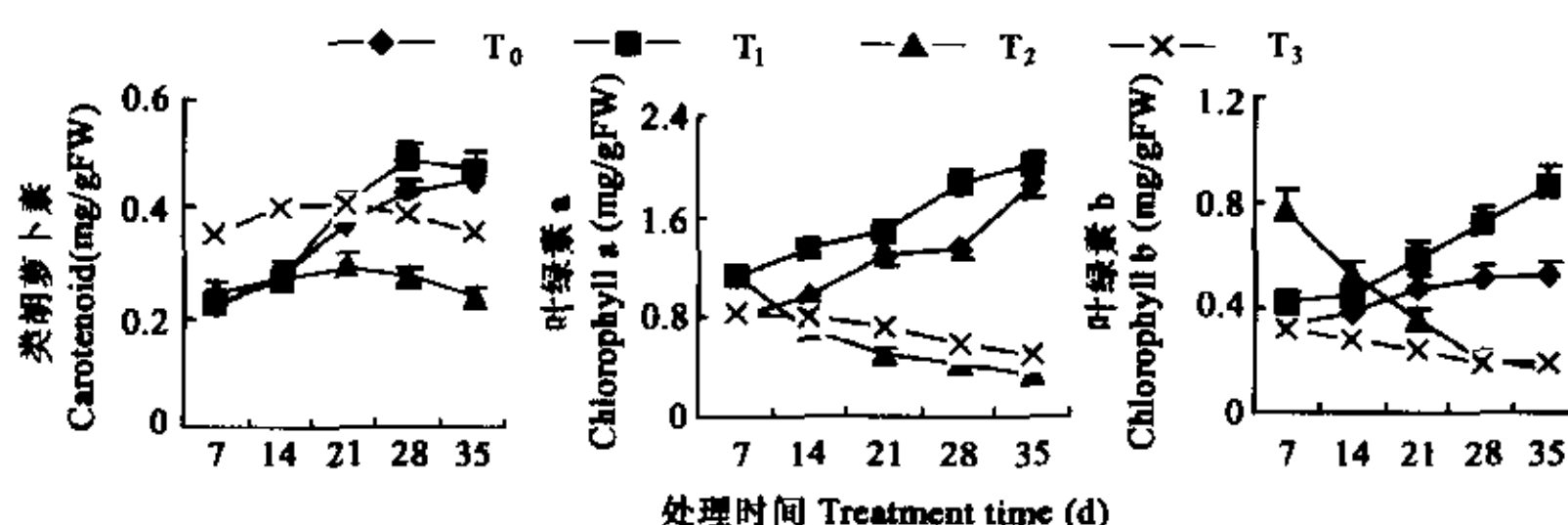


图 1 α -NAA 和 UV-B 辐射对栝楼叶片叶绿体色素的影响

Fig. 1 Effect of α -NAA and UV-B radiation on chloroplast pigments of *Trichosanthes kirilowii* Maxim leaves

T₀ 对照 Control; T₁ 外施 α -NAA Addition of α -NAA; T₂ 外加 UV-B 辐射, 不外施 α -NAA Exposure to UV-B radiation and no addition of α -NAA; T₃ 外加 UV-B 辐射并外施 α -NAA Exposure to UV-B radiation and addition of α -NAA

2.2 α -NAA 和 UV-B 辐射处理对栝楼幼苗叶片细胞膜相对透性和 MDA 含量的影响

图 2 显示, UV-B 辐射单独处理栝楼幼苗, 随处理时间延长, 叶片细胞膜相对透性增加, MDA 含量升高, 与对照相比, 差异达显著或极显著水平($P < 0.05$, $P < 0.01$)。而外施 α -NAA, 与对照相比, 叶细胞膜相对透性及 MDA 含量几乎没变化。 α -NAA 和 UV-B 辐射共同处理栝楼幼苗, 叶片细胞膜相对透性及 MDA 含量变化趋势也与 UV-B 辐射单独处理相似, 但其程度明显减轻。说明 UV-B 辐射下外施 α -NAA, 能减轻膜脂过氧化作用(MDA 含量降低), 降低 UV-B 辐射对膜的伤害。

2.3 α -NAA 和 UV-B 辐射处理对栝楼幼苗叶片保护酶活性的影响

随 UV-B 辐射时间延长, 栝楼幼苗叶片 SOD、POD、CAT、ASP 活性逐渐降低。外施 α -NAA, 栝楼幼苗

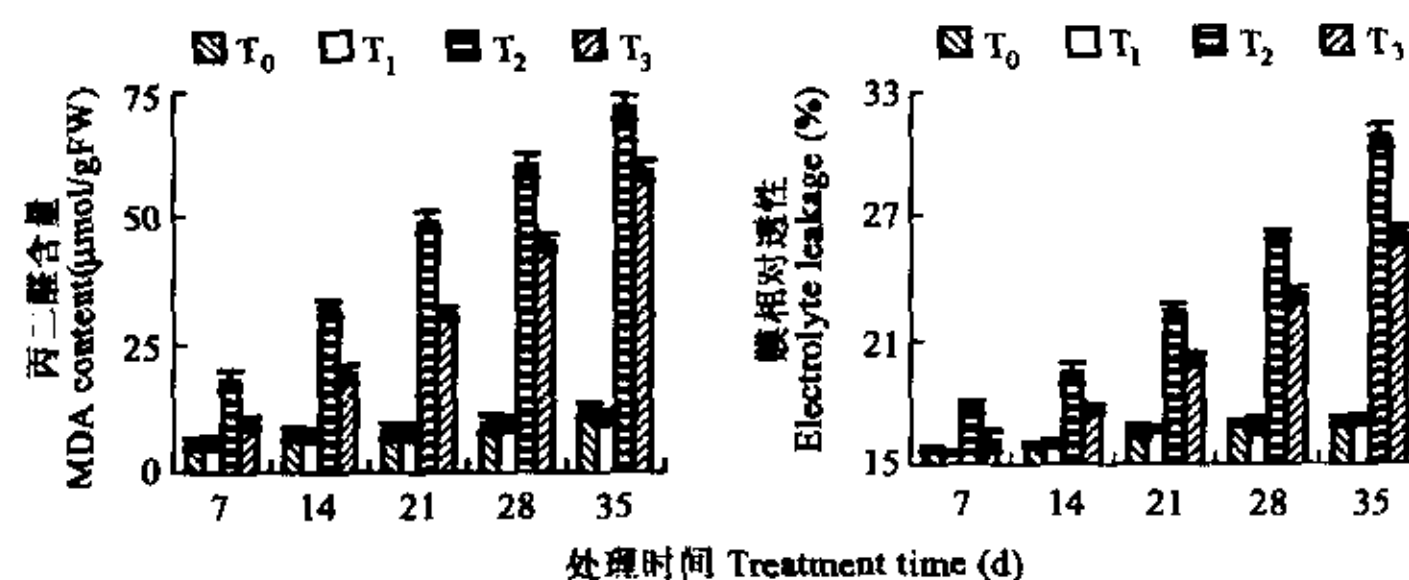
图2 α -NAA 和 UV-B 辐射对栝楼叶片细胞膜相对透性和 MDA 含量的影响

Fig. 2 Effect of α -NAA and UV-B radiation on electrolyte leakage and MDA content of *Trichosanthes kirilowii* Maxim leaves

T₀~T₃ 图例同图 1 Legend see fig. 1

叶片 SOD、POD、CAT、ASP 活性逐渐上升,其中 SOD、POD、ASP 活性与对照相比差异达极显著水平($P < 0.01$),CAT 活性较对照略有升高。UV-B 辐射下同时外施 α -NAA(图 3),SOD、POD、CAT、ASP 活性也呈下降趋势,但与 UV-B 辐射处理相比,这种趋势明显减缓。

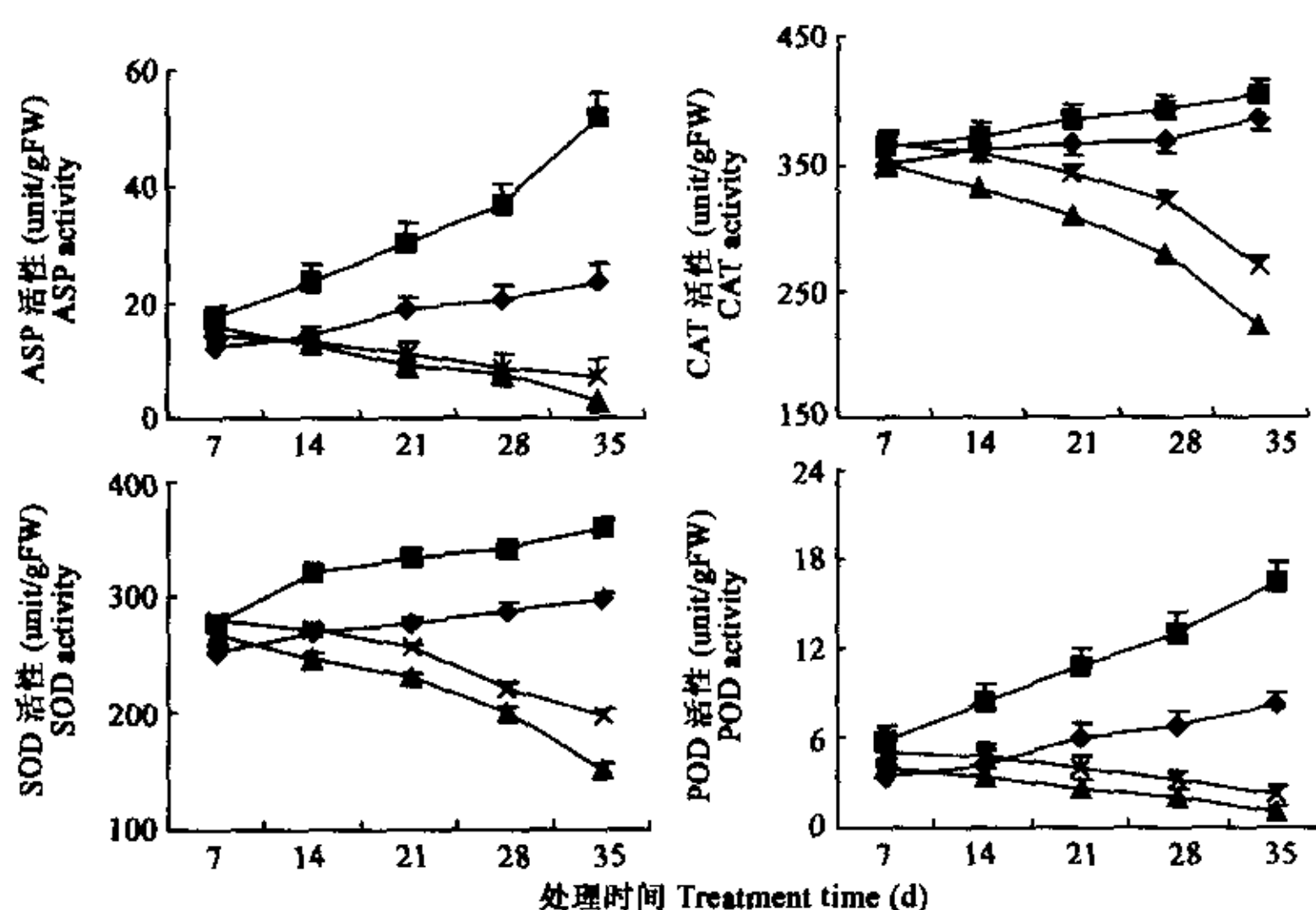
图3 α -NAA 和 UV-B 辐射对栝楼叶片保护酶活性的影响

Fig. 3 Effect of α -NAA and UV-B radiation on the activities of protective enzymes of *Trichosanthes kirilowii* Maxim leaves

◆T₀, ■T₁, ▲T₂, ×T₃ 图例同图 1 Legend see fig. 1

2.4 栝楼幼苗叶片保护酶活性变化与 MDA 含量及细胞膜相对透性的相关性

从表 1 可以看出,MDA 含量的增加与 SOD、CAT、POD、ASP 呈极显著的负相关($P < 0.01$),细胞膜相对透性与 MDA 含量呈极显著的正相关($P < 0.01$),而与 SOD、CAT 呈极显著的负相关($P < 0.01$),与 POD、ASP 呈显著的负相关($P < 0.05$)。以上表明,保护酶活性越高,MDA 含量越低,膜相对透性越小。而 MDA 为膜脂过氧化产物,其含量越低,表明膜受到的伤害越小,膜相对透性越小,说明膜结构越稳定。外施 α -NAA,降低了 UV-B 辐射下 MDA 含量,膜相对透性减小,暗示 α -NAA 通过增强或维持保护酶活性,从而维持自由基产生与消除之间的平衡,使膜免遭伤害或伤害程度减轻。

表 1 α -NAA 和 UV-B 辐射下栝楼幼苗叶片 MDA 含量、细胞膜相对透性与保护酶活性变化的相关性Table 1 Correlation of the activities of protective enzymes and MDA content and electrolyte leakage in *Trichosanthes kirilowii* Maxim leaves pretreated with α -NAA and UV-B radiation

	MDA	SOD	CAT	POD	ASP
Electrolyte leakage ^①	0.982**	-0.833**	-0.937**	-0.552*	-0.524*
MDA ^②	1.0000	-0.849**	-0.933**	-0.612**	-0.585**

** $P < 0.01$; * $P < 0.05$; ①膜相对透性; ②丙二醛

3 讨论

UV-B 辐射通过影响植物的生理、生化代谢反应而影响植物的生长与发育^[19,20,22]。膜系统和光合器官是 UV-B 辐射伤害植物的关键靶^[8,20]。本研究结果表明,增强 UV-B 辐射引起叶绿素含量明显下降,细胞膜相对透性显著增加,SOD、POD、CAT、ASP 活性急剧降低,使细胞中产生具毒害作用的自由基,导致膜脂过氧化(MDA 浓度明显增加),表明栝楼幼苗膜系统和光合器官均受到损伤,该结果与前人的结论基本一致^[22~24]。所以,对植物细胞来说如何维持保护酶活性,维持自由基产生与清除之间的平衡,从而避免对膜、光合器官等造成伤害是其抵御 UV-B 辐射的重要途径。Dawar 等^[23]发现当向离体培养的叶绿体中加入芦丁、类黄酮等后,在 UV-B 辐射下,SOD、ASP、CAT 活性较对照增加,可阻止类囊体膜脂质过氧化;Kreslavski 等^[25]用胆碱类物质预处理豆类植株后再增加 UV-B 辐射,结果光合色素含量和 SOD、ASP、谷光甘肽还原酶活性均增加,增强了 PSII 对 UV-B 辐射和热伤害的抗性。本研究中,单独用 α -NAA 处理栝楼幼苗,与对照相比,叶绿体色素均有不同程度的升高,SOD、POD、ASP 活性明显增加,CAT 活性也有一定程度升高,MDA 含量及细胞膜相对透性变化不大,表明 α -NAA 的施用能在一定程度上增加叶绿素含量和维持膜系统的稳定性。采用 α -NAA 和 UV-B 辐射共同处理栝楼幼苗,与 UV-B 辐射处理相比,叶绿素含量有所上升,细胞膜相对透性及 MDA 含量降低,CAT 活性显著提高,SOD、POD 和 ASP 活性也有不同程度增加。该结果暗示,外施 α -NAA 之所以能清除细胞中起毒害作用的活性氧自由基,防止膜脂过氧化,主要是通过增加吸光色素含量和提高保护酶活性,维持活性氧产生与清除之间的平衡,保护膜结构免受伤害,从而保持光合机构的完整性,这对栝楼正常生长至关重要。

本研究中发现,栝楼幼苗对 UV-B 辐射具有一定的抵抗能力。短时间 UV-B 辐射处理的栝楼幼苗叶绿素含量及保护酶活性都上升,只是随 UV-B 辐射时间延长,各酶活性及叶绿素含量呈下降趋势,而细胞膜相对透性及 MDA 含量则一直呈上升趋势。此外,本试验类胡萝卜素含量一直维持在一个较稳定的水平。类胡萝卜素作为叶绿素的保护物质,一方面,可吸收过多的光能,另一方面可通过光解或氧化分解,转变为黄质醛,最终形成 ABA(脱落酸)^[21],以达到适应逆境的目的。

References

- [1] Murphy T M. Effects of broad-band ultraviolet and visible radiation on hydrogen peroxide formation by cultured rose cells. *Plant Physiol.*, 1990, **80**: 63~78.
- [2] Kramer G F, Norman H A, Krizek D T, et al. Influence of UV-B radiation on polyamines, lipid peroxidation and membrane lipids in cucumber. *Photochemistry*, 1991, **30**: 2101~2108.
- [3] Yan B, Dai Q J. Effects of ultraviolet-B radiation on active oxygen metabolism and membrane system of rice leaves. *Acta Phytophysiological Sinica*, 1996, **22**(4): 373~378.
- [4] Chen T, An L Z, Feng H Y, et al. The effect of UV-B radiation on membrane lipid peroxidation and mechanisms in broad bean leaves. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, **21**(4): 579~586.
- [5] Huang S B, Liu X Z, Dai Q J, et al. Effects of ultraviolet-B irradiation on lipid peroxidation in spinach leaves. *Acta Botanica Sinica*, 1998, **40**(6): 542~547.
- [6] Yang J H, Cheng T, Wang X L. Effect of enhanced UV-B radiation on endogenous ABA and free Proline contents in wheat leaves. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, **20**(1): 39~42.
- [7] Miao Y C, Song C P, Dong F C. ABA induced H₂O₂ production of protection cell of stomatal in bean leaves. *Acta Phytophysiological Sinica*, 2000, **26**(1): 53~58.

- [8] Li Y, Yue M. Ultraviolet radiation ecology. Beijing: Chinese Environmental Science Press, 2000. 112~116. 4~5.
- [9] Davenport T L, Morgan P W, Jordan W R. Reduction of auxin transport capacity with age and internal water deficits in cotton petioles. *Plant Physiol.*, 1980, **65**: 1023~1025.
- [10] Blackman P G, Davies W J. Cytokinins, abscisic acid and the control of plant water balance. *Acta Hort.*, 1985, **171**: 255~261.
- [11] Masia A, Pitacco A, Braggio L, *et al.* Hormonal response to partial drying of the root system of *Helianthus annuus*. *J. Exp. Bot.*, 1994, **45**(270): 69~76.
- [12] Tevini M, Teramura A H. UV-B effects on terrestrial plant. *Photochem. Photobiol.*, 1989, **50**: 479~487.
- [13] Ros J, Tevini M. Interaction of UV-radiation and IAA during growth of seedling and hypocotyls segments of sunflower. *J. Plant Physiol.*, 1995, **146**: 295~302.
- [14] Zou Q. Experimental induction of plant physiology and biochemistry. Beijing: Chinese Agriculture Press, 1995. 36~39.
- [15] Stewart R C, Bewley J D. Lipid Peroxidation associated with aging of soybean axes. *Plant physiol.*, 1980, **65**: 245~248.
- [16] Chance B, Maehly A C. Assay of catalases and peroxidases. *Methods in Enzymology*, 1955, **2**: 746~755.
- [17] Nakano Y, Asada K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. *Plant cell and physiology*, 1981, **22**: 867~880.
- [18] Li J S, Wang H C, Wang W Y. Effects of drought stress on electrolyte leakage and membrane lipid in corn leaves. *Acta Phytophysiologica Sinica*, 1983, **9**(3): 223~229.
- [19] Mirecki R M, Teramura A H. Effects of ultraviolet-B irradiation on soybean. V. The dependence of plant sensitivity on the photosynthetic photo flux density during and after leaf expansion. *Plant Physiol.*, 1984, **74**: 475~480.
- [20] Murphy T M. Membranes as targets of ultraviolet radiation. *Plant Physiol.*, 1983, **58**(2): 381~388.
- [21] Wang Z. *Plant Physiology*. Beijing: Chinese Agriculture Press, 2000. 288.
- [22] Kumar A N, Madhoolika A. Influence of supplemental UV-B radiation on photosynthetic characteristics of rice plants. *Photosynthetica*, 1997, **34**(3): 401~408.
- [23] Dawar S, Vani T, Singhal G S. Stimulation of antioxidant enzymes and lipid peroxidation by UV-B irradiation in thylakoid membranes of wheat. *Biologia Plantarum.*, 1998, **41**(1): 65~73.
- [24] Paula C, Maria V L, Carlos S A. Regulation of enzymes involved in C_4 photosynthesis and the antioxidant metabolism by UV-B radiation in *Egeria densa*, a submersed aquatic species. *Photosynthesis Research*, 2002, **71**(3): 251~264.
- [25] Kreslavski V D, Balakhnina T I, Khrustin M S, *et al.* Pre-Treatment of Bean Seedlings with Choline Compounds Increases the Resistance of Photosynthetic Apparatus to UV-B Radiation and Elevated Temperatures. *Photosynthetica*, 2001, **39**(3): 363~368.

参考文献

- [3] 晏斌, 戴秋杰. 紫外线 B 对水稻叶组织中活性氧代谢及膜系统的影响. *植物生理学报*, 1996, **22**(4): 373~378.
- [4] 陈拓, 安黎哲, 冯虎元等. UV-B 辐射对蚕豆叶膜脂过氧化的影响及其机制. *生态学报*, 2001, **21**(4): 579~586.
- [5] 黄少白, 刘晓忠, 戴秋杰等. 紫外光 B 辐射对菠菜叶片脂质过氧化作用的影响. *植物学报*, 1998, **40**(6): 542~547.
- [6] 杨景宏, 陈拓, 王勋陵. 增强 UV-B 辐射对小麦叶片内源 ABA 和游离脯氨酸的影响. *生态学报*, 2000, **20**(1): 39~42.
- [7] 苗雨晨, 宋纯鹏, 董发才. ABA 诱导蚕豆气孔保卫细胞 H_2O_2 的产生. *植物生理学报*, 2000, **26**(1): 53~58.
- [8] 李元, 岳明. 紫外辐射生态学. 北京: 中国环境科学出版社, 2000. 112~116, 4~5.
- [14] 邹琦. 植物生理生化实验指导. 北京: 中国农业出版社, 1995. 36~39.
- [18] 李锦树, 王洪春, 王文英. 干旱对玉米叶片细胞膜透性及膜脂的影响. *植物生理学报*, 1983, **9**(3): 223~229.
- [21] 王忠. 植物生理学. 北京: 中国农业出版社, 2000. 288.