

# 藜对干旱胁迫的生理生化反应

孙存华<sup>1</sup>, 李 扬<sup>1</sup>, 贺鸿雁<sup>1</sup>, 孙东旭<sup>2</sup>, 杜 伟<sup>1</sup>, 郑 曦<sup>1</sup>

(1. 徐州师范大学生命科学学院, 江苏省徐州市铜山新区, 徐州 221116;  
2. 江苏省药用植物生物技术重点实验室, 江苏省徐州市铜山新区, 徐州 221116)

**摘要:** 干旱是植物最易遭受的胁迫之一, 每年由于干旱胁迫给农业造成的损失几乎相当于其他所有环境因子胁迫所造成的损失的总和。通过人工控制水分模拟干旱来研究生长期的藜对干旱胁迫的生理生化反应, 以期望为干旱农业的高效生产提供理论依据。以盆栽的藜为材料, 用控制浇水的方法分对照、轻度胁迫、中度胁迫、重度胁迫 4 个组, 研究了不同程度干旱胁迫对藜叶片的水分状况、渗透调节物质、活性氧代谢以及内生保护系统的影响。结果表明: 在干旱胁迫下, 藜叶片相对含水量(RWC)、自由水含量(FWC)下降, 束缚水含量(BWC)上升; 可溶性糖、脯氨酸、 $K^+$ 、 $Ca^{2+}$  含量增加, 表现出藜对适度干旱有一定的适应性。但重度干旱胁迫,  $O_2^-$  产生速率和丙二醛(MDA)含量显著提高, 导致膜损伤, 质膜透性上升; 超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)活性先上升, 后下降; 抗坏血酸(ASA)含量降低。过分干旱胁迫对藜会造成一定伤害。

**关键词:** 藜; 干旱胁迫; 渗透调节物质; 膜脂质过氧化; 保护酶

文章编号: 1000-0933(2005)10-2556-06 中图分类号: Q143, Q945 文献标识码: A

## Physiological and biochemical responses of *Chenopodium album* to Drought Stresses

SUN Cun-Hua<sup>1</sup>, LI Yang<sup>1</sup>, HE Hong-Yan<sup>1</sup>, SUN Dong-Xu<sup>2</sup>, DU Wei<sup>1</sup>, ZHENG Xi<sup>1</sup> (1. Life Science College, Xuzhou Normal University, Tongshan Xinqu, Xuzhou, Jiangsu 221116, China, 2. Major Medical Lab with Botanical and Biological Technology, Xuzhou Normal University, Tongshan Xinqu, Xuzhou, Jiangsu 221116, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(10): 2556~2561.

**Abstract:** Drought is one of the stress conditions that often severely effects plant growth. The loss of agricultural production due to drought stress is estimated to nearly equal the total losses caused by all other environmental stresses. In this study, the physiological and biochemical responses of *Chenopodium album* L. under artificially simulated drought stresses were examined to provide a theoretical basis for effectively increasing agricultural production in arid areas.

*C. album* L. was grown from freshly harvested seeds under natural light. Twelve pots of plants showing similar growth were divided into 4 groups and treated with different levels of drought stress by controlled irrigation: no stress (control), watered once a week for 4 weeks; light stress, watered once a week for the first 3 weeks; moderate stress, watered once a week for the first 2 weeks; severe stress, watered once in the first week only. Each time the water was allowed to fully saturate the moisture capacity of soil. The pots were protected from exposure to rain. Leaf samples were taken after the fourth week (the final week) of the experiment. The following parameters were determined: relative water content (RWC), free water content (FWC), bound water content (BWC), soluble sugars, free proline,  $K^+$ ,  $Ca^{2+}$ , malondialdehyde (MDA) and free ascorbic acid (ASA), membrane permeability, the production rate of  $O_2^-$ , and activities of superoxide dismutase (SOD) and peroxidase (POD). The relative water content in leaves of the control, lightly-stressed, moderately-stressed and severely-stressed plants were 94.07%, 87.01%, 76.35% and 64.03%, respectively. The water content in soil 5~7 cm under the surface in the 4 groups of pots at the same time were 23.33%, 16.92%, 10.82% and 7.73%, respectively. Under moderate

基金项目: 江苏省教育厅自然科学基金资助项目(02KJD18007); 江苏省植物资源重点实验室资助项目(KJS03042)

收稿日期: 2004-07-22; 修订日期: 2005-02-15

作者简介: 孙存华(1954~), 男, 江苏徐州人, 教授, 主要从事植物生理生态研究. E-mail: chsun193@sohu.com

**Foundation item:** Science Foundation of Education Department of Jiangsu Province(No. 02KJD18007) and the item of key laboratory with plant resources of Jiangsu Province(No. KJS03042)

**Received date:** 2004-07-22; **Accepted date:** 2005-02-15

**Biography:** SUN Cun-Hua, Professor, mainly engaged in plant physiological ecology. E-mail: chsun193@sohu.com

drought stress, the RWC and FWC in leaves were decreased while the BWC was increased. The activities of SOD and POD in leaves reached the highest level among the four treatments. Membrane permeability, MDA content and the  $O_2^-$  production rate in leaves declined; whereas osmoregulatory molecules such as soluble sugars, proline,  $K^+$  and  $Ca^{2+}$  in leaves accumulated rapidly, indicating that *C. album* has the ability to adapt to drought stress by regulating the internal osmolarity and protecting the membrane. Under severe drought stress, however, the  $O_2^-$  production rate and the MDA content increased remarkably, causing membrane damage and increasing membrane permeability of leaf cells. The activities of SOD and POD were initially increased as compared to those under the moderate drought stress and then declined; ASA content was also decreased. These results suggest that *C. album* is vulnerable to damage by severe drought stress.

**Key words:***Chenopodium album*; drought stress; osmoregulatory molecules; membrane lipid peroxidation; protective enzyme

干旱是植物最易遭受的胁迫之一,每年由于干旱胁迫给农业造成的损失几乎相当于其他所有环境因子胁迫所造成的损失的总和。前人曾从不同角度以不同植物为材料对植物在干旱胁迫下的生理生化反应及调节适应能力进行了研究。藜是藜科藜属的一年生草本植物,是人们喜食的一种野生蔬菜,是新型的蔬菜资源和饲料资源<sup>[1]</sup>。藜分布较广,全国各地均有其踪迹,可在各类土壤上生长,具较强的耐旱性,特别在盐碱较重的土壤上也能很好的生长<sup>[2]</sup>。孙存华曾报道模拟干旱对藜抗旱力的影响<sup>[3]</sup>,但藜对干旱胁迫的生理生化反应及适应调节的研究未见报道。本文通过人工控制水分模拟干旱来研究的藜对干旱胁迫的生理生化反应,以期对干旱农业的高效生产和新型蔬菜——藜的人工栽培及推广提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

藜(*Chenopodium album*)用2000年秋收获的徐州本地的种子在自然条件下盆栽。盆直径为25cm,高为23cm,盆土为黄潮土,以黄河沉积物为主,土壤中的碳酸钙及可溶性盐含量略偏高,略呈碱性反应,有机质含量不高,饱和浇水后最大含水量为29.8%。2001年2月25日播种,于5月2日,选择长势一致的植株共12盆进行干旱胁迫处理,自然光照。分为对照、轻度胁迫、中度胁迫、重度胁迫4个组,雨天搬入屋内,以避免实验处理期间受自然降雨影响,每组均为3盆。处理过程见表1。

表1 实验材料处理  
Table 1 Treatment of *Chenopodium album*

处理 Treatment	5月7日 May 7	5月14日 May 14	5月21日 May 21	5月28日 May 28
对照 Control	+	+	+	+
轻度胁迫 Light stress	+	+	+	—
中度胁迫 Moderate stress	+	+	—	—
重度胁迫 Severe stress	+	—	—	—

+ 饱和浇水,浇水后的土壤含水量是29.8%,The water was allowed to fully saturate the moisture capacity of soil,the water content of soil was 29.8% after irrigating;— 表示不浇水 no water

4周后不同处理植株长势出现明显差异,对照和轻度胁迫组在植株大小上没有明显差异,中度胁迫和重度胁迫的植株明显小于对照,特别重度胁迫一组植株最小,叶片相对小但叶片变厚。6月21日(即对照组最后一次浇水后的第3天)进行取样,取第1片完全展开叶下数的第3~8片功能叶进行分析测定。土壤含水量是取土表下5~7cm的土壤来测定。每个参数测定3次,取平均值,然后3盆取平均值。2004年重复一次并将部分实验参数作了修正。

### 1.2 测定方法

叶片相对含水量(RWC)用饱和含水量法测定,自由水含量(FWC)和束缚水含量(BWC)用阿贝氏折射仪法测定<sup>[4]</sup>;可溶性糖含量用3,5-二硝基水杨酸法测定<sup>[5]</sup>;游离脯氨酸含量用茚三酮比色法测定<sup>[6]</sup>;K<sup>+</sup>、Ca<sup>2+</sup>测定是将烘干磨碎的样品0.25g放入具塞试管中,加入20ml 1mol/L HCl浸泡24h,期间摇动数次过滤为测试液。K<sup>+</sup>含量用比色法测定<sup>[7]</sup>;Ca<sup>2+</sup>含量用甲基百里香酚蓝比色法测定(钙试剂盒购买于南京建成生物工程研究所);质膜相对透性用电导仪法测定<sup>[8]</sup>;超氧离子自由基 $O_2^-$ 产生速率参照罗广华等方法测定<sup>[9]</sup>;丙二醛(MDA)含量按张承烈方法测定<sup>[10]</sup>;超氧化物歧化酶(SOD)活性用NBT法测定<sup>[11]</sup>;过氧化物酶(POD)活性用愈创木酚法测定<sup>[12]</sup>;抗坏血酸(ASA)含量用2,6-二氯酚靛酚法<sup>[12]</sup>测定。

## 2 结果与分析

### 2.1 干旱胁迫对藜叶片水分状况的影响

测定生理参数时(6月21日),对照,轻度,中度及重度胁迫4组的土壤含水量分别为:23.33%、16.92%、10.82%、7.73%。其相对应的叶片的相对含水量为:94.07%、87.01%、76.35%、64.03%(图1)。与Hsiao<sup>[13]</sup>的标准划分的水分胁迫程度相符。结果表明:随着土壤干旱胁迫的加重,叶的相对含水量降低。从图1还可知,随着胁迫程度的加剧,自由水含量降低,而束缚水的含量则相对增加。藜叶片的上述指标的变化表现了藜植株对干旱胁迫的一种适应性反应。

## 2.2 干旱胁迫对藜叶片几种渗透调节物质的影响

### 2.2.1 干旱胁迫对藜叶片无机离子含量的影响

随着干旱胁迫的加剧,  $K^+$ 、 $Ca^{2+}$  含量都明显的增加(图2),  $K^+$  在轻度,中度,重度胁迫下的含量分别为对照的1.25、1.54、2.50倍;  $Ca^{2+}$  在轻度,中度,重度胁迫下的含量分别为对照的3.50、6.30、9.67倍,  $Ca^{2+}$  在不同程度的干旱胁迫下增加幅度远大于  $K^+$  的增加幅度。

### 2.2.2 干旱胁迫对藜叶片可溶性糖和脯氨酸含量的影响

图3表明,在干旱胁迫下,藜叶片的可溶性糖以及脯氨酸的含量都明显增多,且胁迫愈重,可溶性糖和脯氨酸积累愈多,相关分析表明,它们二者含量的增加均与叶的相对含水量的降低呈显著的负相关( $r$  值分别是:  $-0.99304$ ,  $-0.96009$ ),而与束缚水的含量增加呈显著的正相关( $r$  值分别是:  $0.98582$ ,  $0.99381$ ),说明藜在干旱胁迫下保水性的提高与可溶性糖和脯氨酸含量的增加有关,反映出藜对干旱胁迫的适应性变化。

## 2.3 干旱胁迫对藜叶片膜脂过氧化和保护酶体系的影响

### 2.3.1 干旱胁迫对藜叶片膜脂过氧化水平的影响

由图4可知,轻度干旱胁迫下藜叶片的质膜相对透性提高,中度干旱胁迫膜相对透性与轻度胁迫相比反而有所降低,重度干旱胁迫膜的相对透性又显著的提高;而  $O_2^-$  的产生速率及膜脂过氧化产物丙二醛(MDA)含量也有与膜相对透性变化相似的趋势(图5),即轻度干旱胁迫下  $O_2^-$  产生速率及丙二醛含量提高,中度干旱胁迫  $O_2^-$  产生速率及丙二醛含量与轻度胁迫相比反而有所降低,重度干旱胁迫二者又显著的提高。统计分析表明:干旱胁迫下,膜透性与  $O_2^-$  产生速率及丙二醛含量的上升呈正相关( $r$  值分别为  $0.96860$ ,  $0.84186$ );  $O_2^-$  产生速率、MDA 含量的增加也呈显著的正相关( $r$  值是  $0.94948$ )。说明在干旱胁迫下膜的透性提高与  $O_2^-$  产生速率的提高和 MDA 的积累所诱导的膜脂过氧化作用增强密切相关。

### 2.3.2 干旱胁迫对藜叶膜保护体系影响

超氧化物歧化酶(SOD),过氧化物酶(POD)是植物防御活性氧伤害的重要酶。从(图6)可以看出,随着干旱胁迫强度的增加,SOD、POD 活性表现出先提高后降低的趋势,说明一定强度的干旱胁迫可使藜叶片的保护酶SOD、POD产生一定的适应性变化,活性上升;但严重的干旱胁迫则可能抑制了SOD、POD活性,而使之降低。抗坏血酸(ASA)是非酶促防御系统中的重要抗氧化剂<sup>[14]</sup>,图7表明,在不同的干旱胁迫下,藜叶片的ASA含量明显下降,这与Price等<sup>[15]</sup>在11种非旱生植物中观察到的结果一致。ASA含量的降低与干旱胁迫强度正相关,说明藜叶片的ASA对干旱胁迫比较敏感。

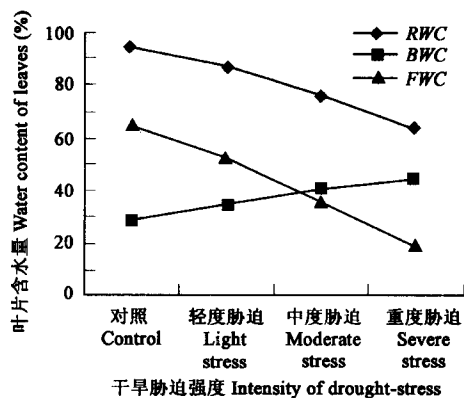


图1 干旱胁迫对藜叶片水分状况的影响

Fig. 1 Effects of drought stress on water status in leaves of *Chenopodium album*

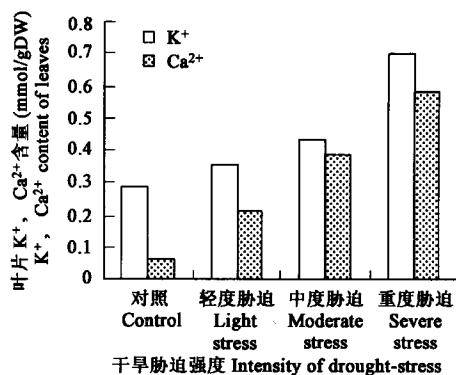


图2 干旱胁迫对藜叶片  $K^+$ 、 $Ca^{2+}$  含量的影响

Fig. 2 Effects of drought stress on content of  $K^+$ 、 $Ca^{2+}$  in leaves of *Chenopodium album*

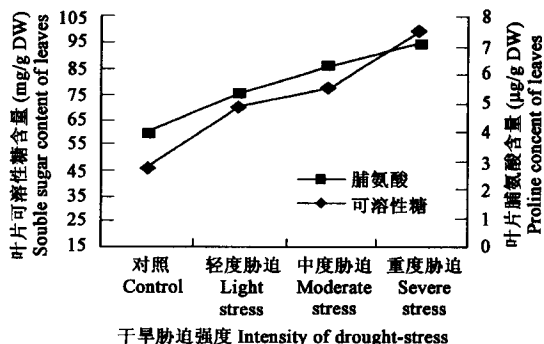


图3 干旱胁迫对藜叶片有机溶质的影响

Fig. 3 Effects of drought stress on organic solutes in leaves of *Chenopodium album*

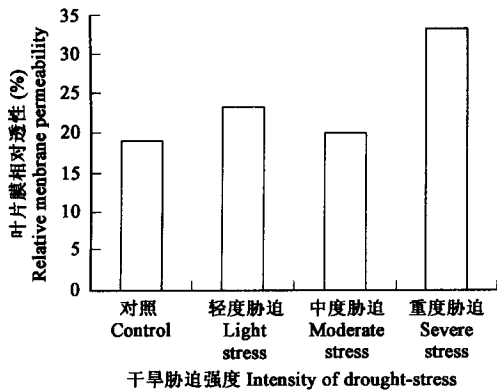


图 4 干旱胁迫对藜叶片质膜相对透性的影响  
Fig. 4 Effects of drought stress on relative membrane permeability in leaves of *Chenopodium album*

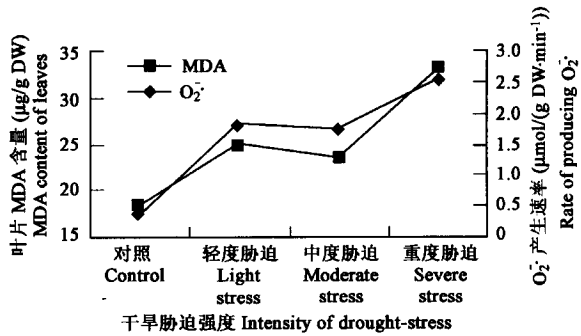


图 5 干旱胁迫对藜叶片超氧离子自由基产生速率,MDA 含量的影响  
Fig. 5 Effects of drought stress on the producing rate of Oand MDA content in leaves of *Chenopodium album*

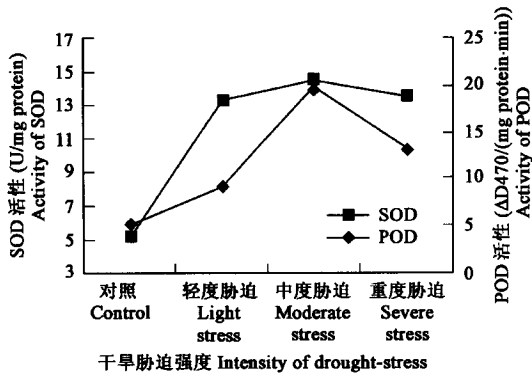


图 6 干旱胁迫对藜叶片 SOD、POD 活性的影响  
Fig. 6 Effects of drought stress on activity of SOD、POD in leaves of *Chenopodium album*

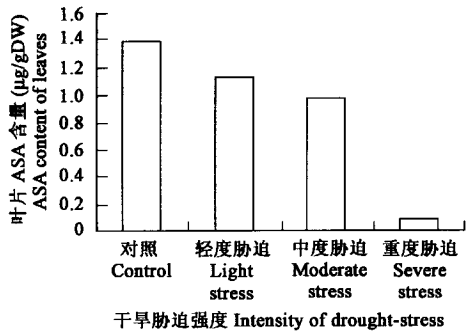


图 7 干旱胁迫对藜叶片 ASA 含量的影响  
Fig. 7 Effects of drought stress on the content of ASA in leaves of *Chenopodium album*

3 讨论

植物体内自由水的含量制约着代谢强度,而束缚水的含量则与植物的抗性大小有密切关系<sup>[16]</sup>。在土壤干旱胁迫下,藜叶片的相对含水量降低,自由水含量减少,束缚水含量相对增加。由藜叶片的水分状况的变化趋势可以看出,在干旱胁迫下,藜是通过减少自由水含量,降低其代谢强度;增加束缚水含量,增强抗逆性以适应干旱胁迫。

渗透调节是植物适应干旱胁迫的一种重要生理机制。植物在干旱条件下可通过积累溶质,降低渗透势,维持一定膨压,从而维持细胞生长、气孔开放和光合作用等生理过程正常进行<sup>[17]</sup>。参与渗透调节的溶质主要是可溶性糖、脯氨酸、甜菜碱等有机渗透溶质和 K<sup>+</sup>,Ca<sup>2+</sup>等无机离子<sup>[18]</sup>。而藜在干旱条件下可溶性糖、脯氨酸、K<sup>+</sup>,Ca<sup>2+</sup>的含量增加,说明藜具有一定的渗透调节能力,对干旱具有一定的适应性。

质膜相对透性的大小是膜伤害的重要标志,MDA 是脂质过氧化的主要产物之一,其积累是活性氧毒害作用的表现,它的含量常被作为判断膜脂过氧化作用的一种主要指标<sup>[19]</sup>。藜叶片在干旱胁迫下,膜透性上升,丙二醛含量,自由基产生速率都明显增加,并且膜透性增大与 O<sub>2</sub><sup>-</sup> 产生速率、MDA 含量的上升呈显著的正相关,表明干旱胁迫造成了藜叶片的膜损伤,这种损伤是由于膜脂过氧化作用的结果。但叶片膜透性上升,丙二醛含量,自由基产生速率的增加并不与胁迫强度呈线性关系,在中度胁迫时,膜的透性、丙二醛含量和自由基产生速率低于轻度胁迫的叶片,重度干旱胁迫下,膜的相对透性、丙二醛含量和自由基产生速率最高,这可能与保护酶随胁迫强度的变化有关。

植物细胞中活性氧的清除主要是通过保护酶系统和抗氧化物质担负。在保护酶系中 SOD 能将 O<sub>2</sub><sup>-</sup> 清除而形成 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>,而 POD,CAT 可把 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 变为 H<sub>2</sub>O,它们协调一致的作用,可使活性氧维持于一个较低水平<sup>[20]</sup>。本试验表明,藜叶片在干旱胁迫下,SOD 活性先随干旱胁迫强度的增加而上升,中度胁迫时其活性最大,在达到重度胁迫时活性则下降。这可能是在中度胁迫

下,一定量的  $O_2^{\cdot -}$  积累诱导藜叶片 SOD 酶活性提高,使  $O_2^{\cdot -}$  被迅速歧化,使之破坏作用减小,因而膜的相对透性和 MDA 含量的增加相对较小,以适应胁迫的影响;但过度干旱则可能抑制 SOD 酶的活性,使其降低,因而膜的相对透性、MDA 含量和  $O_2^{\cdot -}$  的产生速率显著增加。藜叶片的 POD 活性变化有与 SOD 相似的趋势,这可能与 SOD 是 POD 的协同保护酶有关。

ASA 是植物体内重要的抗氧化剂之一,它可还原  $O_2^{\cdot -}$ ,清除  $\cdot OH$ ,猝灭 $^1O_2$ 及歧化  $H_2O_2$ , $V_E$  是迄今检测出的最好的 $^1O_2$ 的猝灭剂之一,ASA 可再生  $V_E$ <sup>[21]</sup>。在干旱胁迫下,植物体内 ASA 的降低是一种普遍现象<sup>[21]</sup>,藜叶片的 ASA 同样也出现了降低。ASA 水平的降低可作为植物抗氧化能力总体衰退的指标<sup>[18]</sup>,在重度干旱胁迫下,藜叶片的 ASA 含量的急剧降低也可能代表藜叶片的整个抗氧化能力的降低,因而导致膜脂过氧化加剧,膜系统受伤。

藜在中度干旱胁迫条件下,SOD、POD 活性最高,与之相对应的是叶片细胞膜的相对透性、膜脂过氧化产物 MDA 含量和  $O_2^{\cdot -}$  的产生速率相对降低,同时一些渗透调节物质含量相迅速增加,说明藜在渗透调节能力以及膜保护体系方面对干旱胁迫具有一定的适应性。

## References:

- [1] Li L, Li K L, Shi H L, *et al.* Premature plant of *Chenopodium album*. *Chinese Resource of Wild Plant*, 2002, **1**: 65.
- [2] Zhang J H, Yang R M, Zhou Y J, *et al.* Studies on fatty acids and morphology of seeds from saline soil area. *Journal of Central University for Nationalities Natural Science*, 2002, **11**(2): 133~136.
- [3] Sun C H. Effect of simulated drought inducement on drought resistance of *Chenopodium album*. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1999, **10**(1): 16~18.
- [4] Zhang Z L. *Experimental Manual of Plant Physiology*(second edition). Beijing: Higher Education Press, 1991. 1~3, 6~8, 154~155.
- [5] Bai B Z, Sun C H, Tian W X, *et al.* *Experimental Manual of Plant Physiology*(second edition). Beijing: Chinese Agricultural Press, 1998. 59~60.
- [6] Zhang D Z, Wang P H and Zhao H X. Determination of the content of free proline in wheat leaves. *Plant Physiology Communication*, 1990, (4): 62~65.
- [7] Sun C H. Modified colorimetric analysis of measuring  $K^+$  content of plant. *Plant Physiology Communication*, 1988, (3): 74~75.
- [8] Shanghai Society for Plant Physiology. *Experimental Manual of Plant Physiology*. Shanghai: Shanghai Scientific and Technical Publishers, 1985. 67~70.
- [9] Luo G H, Wang A G and Guo J Y. Effect of some factors on superoxide dismutase activity in soybean seedling. *Acta Phytophysiologica Sinica*, 1990, **16** (3): 239~244.
- [10] Zhang C L, Yang C D and Liang H G. The relationship between senescence and membrane-lipid peroxidation in detached cotyledons of radish. *Acta Phytophysiologica Sinica*, 1990, **16** (3): 227~232.
- [11] Shanghai Institute of Plant Physiology of Chinese Academy of Science. Shanghai Society for Plant Physiology. *Modern Experimental Manual of Plant Physiology*. Beijing: Science Press, 1985. 67~70.
- [12] Bai B Z, Sun C H and Tian W X. *Experimental Manual of Plant Physiology*(second edition). Beijing: Chinese Agricultural Press, 1998. 79~81, 107~108.
- [13] Hisao T. C. Plant responses to water stress. *Ann. Rew. Plant physiology*, 1973, **24**: 519~570.
- [14] Liu P and Yang Y A. Effects of molybdenum and boron on membrane lipid peroxidation and endogenous protective systems of soybean leaves. *Acta Botanica Sinica*, 2000, **42**(5): 461~466.
- [15] Price A H, Hendry G A F. Iron catalyzed oxygen radical formation and its possible contribution to drought damage in nine native grasses and three cereals. *Plant Cell Environment*, 1991, **14**: 477.
- [16] Pan R Z and Dong Y D. *Plant Physiology*(third edition). Beijing: Higher Education Press, 1983. 7~8.
- [17] Sun C X, Sheng X Y and Liu Z G. Status and advances in studies on the physiology and biochemistry mechanism of crop drought resistance. *Rain Fed Crops*, 2002, **22**(5): 285~288.
- [18] Wang X, Hou P and Yin L K. Plant adaptation on physiology under drought stress. *Arid Zone Research*, 2001, **13**(2): 42~46.
- [19] Zhang M K, Chen Q R and Yu S L. Mathematics analysis for the activity oxygen metabolism in the drought-stress leaves of sugarcane. *Acta Agronomica Sinica*, 1996, **22**(6): 729~734.
- [20] Jiang M Y, Jing J H and Wang S T. Water stress and membrane-lipid peroxidation in plant. *Acta Universitatis Agriculturae Boreali-Occidentalis*, 1991, **19**(2): 88~94.
- [21] Jiang M Y and Guo S C. Oxidative stress and antioxidation induced by water deficiency in plants. *Plant Physiology Communication*, 1996, **32**(2): 144~150.

[22] Seel W E,Hend ry G A F and Lee J A. Effects of desiccation on some oxygen processing enzymes and antioxidants in mosses. *J. Exp. Bot.* , 1992,**43**:1031.

参考文献:

[ 1 ] 李沪,李坤林,石华丽,等. 藜的早熟栽培. 中国野生植物资源,2002,(1),65.

[ 2 ] 张经华,杨若明,周宜君,等. 几种耐盐植物种子的油脂成分及形态分析. 中央民族大学学报(自然科学版),2002,**11**(2):133~136.

[ 3 ] 孙存华. 模拟干旱诱导对藜抗旱力的影响. 应用生态学报,1999,**10**(1):16~18.

[ 4 ] 张志良. 植物生理学实验指导(第二版). 北京:高等教育出版社,1991. 1~3,6~8,154~155.

[ 5 ] 白宝璋,孙存华,田文勋,等. 植物生理学(下:实验教程)(第二版). 北京:中国农业出版社,1998. 59~60.

[ 6 ] 张殿忠,汪沛洪,赵会贤. 测定小麦叶片游离脯氨酸的方法. 植物生理学通讯,1990,(4):62~65.

[ 7 ] 孙存华. 教学中采用四苯硼钠比色法测定植物组织钾含量的改进. 植物生理学通讯, 1988,(3):74~75.

[ 8 ] 上海植物生理学会编. 植物生理学实验手册. 上海:上海科学技术出版社, 1985. 67~70.

[ 9 ] 罗广华,王爱国,郭俊彦. 几种外源因子对大豆幼苗 SOD 活性的影响. 植物生理学报, 1990, **16** (3) :239~ 244.

[10] 张承烈,杨承德,梁厚果. 萝卜离体子叶衰老与膜脂过氧化的关系. 植物生理学报, 1990, **16** (3) :227~ 232.

[11] 中国科学院上海植物生理研究所,上海植物生理学会编. 现代植物生理学实验指南,北京:科学出版社,1999. 314~315.

[12] 白宝璋,孙存华,田文勋,等. 植物生理学(下:实验教程)(第 2 版). 北京:中国农业出版社,1998. 79~81,107~108.

[14] 刘鹏,杨玉爱. 钼、硼对大豆膜脂过氧化及体内保护系统的影响. 植物学报,2000,42(5):461~466.

[16] 潘瑞炽,董愚得编. 植物生理学(第 3 版). 北京:高等教育出版社,1983. 7~8.

[17] 孙彩霞,沈秀英,刘志刚. 作物抗旱生理生化机制的研究现状和进展. 杂粮作物,2002,**22**(5):285~288.

[18] 王霞,候平,尹林克. 植物干旱胁迫的适应机理. 干旱地区研究,2001,**13**(2):42~46.

[19] 张木清,陈如凯,于松烈. 水分胁迫下蔗叶活性氧代谢的数学分析. 作物学报,1996,**22**(6):729~734.

[20] 蒋明义,荆家海,王韶唐. 水分胁迫与植物膜脂过氧化. 西北农业大学学报,1991,**19**(2):88~94.

[21] 蒋明义,郭绍川. 水分亏缺诱导的氧化胁迫和植物的抗氧化作用. 植物生理学通讯,1996,**32**(2):144~150.