

DOI: 10.5846/stxb201804200902

刘建新, 欧晓彬, 王金成. 镧胁迫下外源 H_2O_2 对裸燕麦幼苗叶绿素荧光参数和光合碳同化酶活性的影响. 生态学报, 2019, 39(8): - .
Liu J X, Ou X B, Wang J C. Effects of exogenous hydrogen peroxide on chlorophyll fluorescence parameters and photosynthetic carbon assimilation enzymes activities in naked oat seedlings under lanthanum stress. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(8): - .

镧胁迫下外源 H_2O_2 对裸燕麦幼苗叶绿素荧光参数和光合碳同化酶活性的影响

刘建新*, 欧晓彬, 王金成

甘肃省高校陇东生物资源保护与利用省级重点实验室/陇东学院生命科学与技术学院, 庆阳 745000

摘要: 稀土污染已成为制约农业发展的一种重要因素, 为探讨外源过氧化氢(H_2O_2)缓解裸燕麦镧(La)胁迫伤害的光合生理机制, 以‘白燕7号’裸燕麦幼苗为材料, 采用砂培方法, 研究了5 mmol/L H_2O_2 喷施预处理对1.20 mmol/L La^{3+} 胁迫下裸燕麦幼苗生长、叶片叶绿素荧光参数和碳同化关键酶活性的影响。结果表明: La胁迫下, H_2O_2 预处理的裸燕麦幼苗根长、株高和生长量的降幅及叶片叶黄素循环脱环氧化状态 $(A+Z)/(V+A+Z)$ 显著下降, PS II最大光化学效率(F_v/F_m)、实际光化学效率(Φ_{psII})、光化学猝灭系数(qP)和吸收光能用于光化学反应的份额(P)显著提高, PS II非光化学猝灭系数(NPQ)、调节性能量耗散 $Y(NPQ)$ 、非调节性能量耗散 $Y(NO)$ 、吸收光能用于天线热耗散的份额(D)、PS II反应中心非光化学耗散的份额(E_x)和双光系统间激发能分配不平衡偏离系数($\beta/\alpha-1$)明显降低, 同时1, 5-二磷酸核酮糖羧化酶(Rubisco)、1, 7-二磷酸景天庚酮糖酯酶(SBPase)和1, 6-二磷酸果糖醛缩酶(FBAase)活性显著提高, 但转酮醇酶(TKase)活性无显著变化。表明外源 H_2O_2 能够通过提高PS II光化学效率和碳同化关键酶活性而非依赖叶黄素循环的热耗散来减轻La胁迫导致的光抑制, 从而缓解La胁迫幼苗生长的受抑程度, 增强裸燕麦对La胁迫的适应性。

关键词: 过氧化氢; 裸燕麦; 镧胁迫; 叶黄素循环; 叶绿素荧光参数; 碳同化酶

Effects of exogenous hydrogen peroxide on chlorophyll fluorescence parameters and photosynthetic carbon assimilation enzymes activities in naked oat seedlings under lanthanum stress

LIU Jianxin*, OU Xiaobin, WANG Jincheng

University Provincial Key Laboratory for Protection and Utilization of Longdong Bio-resources in Gansu Province/College of Life Sciences and Technology, Longdong University, Qingyang 745000, China

Abstract: Pollution with rare earths has become an important factor restricting agricultural development. The objective of this study was to analyze the photosynthetic physiological mechanism of exogenous hydrogen peroxide (H_2O_2) mitigating lanthanum (La) induced stress damage in naked oat (*Avena nuda*) seedlings. Seedlings of naked oat cultivar ‘Baiyan 7’ were used in a sand culture experiment to investigate the effect of spraying 5 mmol/L H_2O_2 on seedling growth, leaf chlorophyll fluorescence parameters, and photosynthetic carbon assimilation enzyme activities upon a 1.20 mmol/L La^{3+} treatment. The results showed that root length, plant height, and biomass, and the leaf de-epoxidation extent of xanthophyll cycle $(A+Z)/(V+A+Z)$ of naked oat seedlings sprayed with the H_2O_2 decreased significantly, and PS II maximal photochemistry efficiency (F_v/F_m), practical photochemical efficiency (Φ_{psII}), photochemical quenching coefficient (qP), and quotient of absorbed luminous energy used for photochemical action (P) apparently increased. However, PS II non-

基金项目: 国家自然科学基金项目(31560125)

收稿日期: 2018-04-20; 网络出版日期: 2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liujx1964@163.com

photochemical quenching coefficient (NPQ), regulated energy dissipation $Y(NPQ)$, non-regulated energy dissipation $Y(NO)$, quotient of absorbed luminous energy used for antenna heat dissipation (D), quotient of absorbed luminous energy used for non-photochemical dissipation (E_x) in reaction center of PS II, and unbalanced distribution of coefficient deviation on excitation energy between two photosystems ($\beta/\alpha-1$) decreased significantly under La stress. Moreover, the activities of ribulose 1, 5-bisphosphate carboxylase (Rubisco), sedoheptulose-1, 7-bisphosphatase (SBPase), and fructose-1, 6-bisphosphate aldolase (FBAase) increased significantly. However, there was no significant change in transketolase (TKase) activity. These results show that exogenous H_2O_2 can decrease photoinhibition caused by La stress through improving PS II photochemical efficiency and carbon assimilation key enzyme activity, but not based on the xanthophyll cycle-dependent energy dissipation, which showed to mitigate inhibition of La stress on seedling growth and enhanced adaptability of naked oat to La stress.

Key Words: hydrogen peroxide; naked oat; La stress; xanthophyll cycle; chlorophyll fluorescence parameter; carbon assimilation enzyme

中国是稀土(Rare Earths, RE)储量、生产和消费大国, RE 农用给中国农业带来巨大经济效益,但随着 RE 资源开发和农用普及, RE 元素在农田土壤积累产生的环境安全问题引起人们的高度关注^[1]。我国已将 RE 确定为主要环境污染物之一^[2]。RE 元素在土壤中的积累导致农作物生理代谢紊乱和产质量降低^[3]。镧(La)是 15 种 La 系元素和钪、钇组成的 RE 元素中丰度最大、性质最活泼的一种。研究表明, La 胁迫导致黑麦草(*Lolium perenne*)幼苗活性氧积累、碳氮代谢紊乱、矿质元素吸收障碍和光合作用降低^[4-5], 高浓度 La 处理下烟草(*Nicotiana tabacum*)的光化学反应^[6]和碳同化酶活性^[7]受抑、光合速率和干物质积累下降^[8], 水稻(*Oryza sativa*)营养吸收分配^[9]和黄瓜(*Cucumis sativus*)膜脂脂肪酸组成^[10]改变、类囊体结构破坏和光系统 II (PS II)活性降低^[11], 高浓度 La 和酸雨复合胁迫时大豆(*Glycine max*)幼苗叶绿体超微结构破坏、生长显著受到抑制^[12]。因此, 探索提高农作物对 RE 胁迫的抗性途径是克服 RE 应用负面效应亟需解决的问题。

过氧化氢(Hydrogen peroxide, H_2O_2)是植物体内重要的第二信使分子, 它参与植物对逆境响应的调节, 能够提高植物对环境胁迫的抗性^[13]。研究表明, H_2O_2 介导脱落酸诱导的拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)气孔关闭^[14], 胞外 H_2O_2 参与铜胁迫对烟草细胞死亡的诱导作用^[15], 内源 H_2O_2 诱导大豆根尖和边缘细胞的耐铝反应^[16]。外源 H_2O_2 处理能够缓解干旱诱导的活性氧积累对黄瓜叶绿体膜的伤害^[17], 提高玉米(*Zea mays*)幼苗的耐盐性^[18], 增强葡萄(*Vitis*)对低温^[19]和水稻对镉(Cd)胁迫^[20]的耐性。光合作用是植物最为重要的生理代谢过程。Chen 等^[21]的研究表明, 高浓度 RE 占据 Mg^{2+} 作用位点竞争性抑制由 Mg^{2+} 激活的 1, 5-二磷酸核酮糖羧化酶活性, 降低番茄(*Lycopersicon esculentum*)的光合效率。Jiang^[22]等研究发现, 外源 H_2O_2 能够提高 PS II 的光化学效率和氧化态质体醌的比例。那么, 外施 H_2O_2 能否通过调控 PS I 和 PS II 的光能分配和碳同化酶活性缓解 La 胁迫对 PS II 的光抑制, 从而增强作物对 La 胁迫的适应性, 目前的研究尚未见报道。裸燕麦(*Avena nuda*)是我国北方和西南阴凉山地区广泛种植的禾本科燕麦属一年生小杂粮作物, 籽粒的蛋白质和脂肪含量远高于禾本科其它作物, 并富含黄酮和 β -葡聚糖等药效成分, 能够降低血清胆固醇和改善胃肠功能^[23]。本研究探讨喷施 H_2O_2 预处理对 La 胁迫下裸燕麦幼苗生长及叶片叶黄素循环、叶绿素荧光参数、光系统吸收光能分配和碳同化关键酶活性的影响, 揭示外源 H_2O_2 对 RE 胁迫下作物光合生理响应的调控机理, 以为深入探究 H_2O_2 调节光合作用的机理及利用 H_2O_2 增强作物 RE 胁迫耐性提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验于 2017 年 4—7 月在陇东学院生物科技园日光温室和甘肃省高校陇东生物资源保护与利用省级重

点实验室进行。供试裸燕麦选用中国东北和西北地区广泛种植的吉林省白城市农科院选育的新品种‘白燕7号’,该品种成熟期早、抗旱和抗病性强,产量高。挑选大小均一的‘白燕7号’裸燕麦种子300粒播种在塑料盆(口径20 cm,高14 cm)中,基质为珍珠岩,置日光温室常规培养,昼/夜温度为(25—36)°C/(15—21)°C,湿度约70%,光强420—580 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。待幼苗2叶1心时进行间苗,每盆选留一致壮苗约200株,并浇灌1/2 Hoagland 营养液250 mL以补充养分,幼苗3叶1心期时进行试验处理。以氯化镧(LaCl₃·6H₂O)提供La³⁺,供试30% H₂O₂为Sigma公司产品。

1.2 设计方案

参考曾青等^[24]的研究分别以La³⁺浓度为0.08、1.20 mmol/L和2.40 mmol/L氯化镧溶液浇灌3叶1心期裸燕麦幼苗进行预备实验,结果处理14 d后与浇灌蒸馏水的对照(CK)比较,0.08 mmol/L La³⁺处理的幼苗叶片光合速率(P_n)显著提高,而1.20 mmol/L和2.40 mmol/L La³⁺处理的 P_n 显著下降,且2.40 mmol/L La³⁺处理的 P_n 降幅显著大于1.20 mmol/L。因此,以La³⁺浓度1.20 mmol/L作为La胁迫浓度。H₂O₂喷施的有效生理浓度为1.5—10 mmol/L^[17,25-27]。为此,本试验设置如下4个处理:1) CK,幼苗喷施蒸馏水12 h后用Hoagland 营养液浇灌根部;2) La处理,幼苗喷施蒸馏水12 h后用含1.20 mmol/L La³⁺的Hoagland 溶液浇灌根部;3) La + H₂O₂处理,幼苗喷施5 mmol/L H₂O₂ 12 h后用含1.20 mmol/L La³⁺的Hoagland 溶液浇灌根部;4) H₂O₂处理,幼苗喷施5 mmol/L H₂O₂ 12 h后用Hoagland 溶液浇灌根部。喷施在19:30进行,喷施液中加2滴吐温-80以降低表面张力,喷施量每盆约15 mL。根部浇灌每天8:00进行,浇灌量300 mL/盆。为避免La³⁺和PO₄³⁻产生沉淀,Hoagland 溶液配制时缺少磷酸二氢盐,以喷施0.5 mmol/L KH₂PO₄替代。每处理3盆,重复3次,随机排列。根部浇灌幼苗14 d后测定各项指标。

1.3 测定指标和方法

1.3.1 植株生长量

将幼苗从盆中取出,洗净并擦干水分后用直尺测量自根结至最高叶尖高度和主根尖长度分别作为株高和根长,然后将幼苗从根结处分成根系和地上部,分别称量鲜重后置烘箱中105°C杀青30 min,65°C烘干至恒重,电子天平称量干重。

1.3.2 叶黄素组分

取0.50 g幼苗倒2叶于预冷研钵中,加5 mL 85%丙酮研磨匀浆后转入离心管4000转/min离心5 min,上清液用0.45 μm 微孔滤膜过滤后参考Cheng^[28]的方法用高效液相色谱仪测定紫黄质(V)、环氧玉米黄质(A)和玉米黄质(Z)含量,以(A+Z)/(V+A+Z)表示脱环氧化状态。

1.3.3 叶绿素荧光参数

用FMS-2脉冲调制式荧光仪(Hansatech,英国)测定6000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 光强下幼苗倒2叶的稳态荧光(F_s)、最大荧光(F_m')和最小荧光(F_o')后,将叶片暗适应30 min,测定初始荧光(F_o)和最大荧光(F_m)。根据测定的荧光参数计算PS II最大光化学效率(F_v/F_m)= $(F_m - F_o)/F_m$,实际光化学效率 $\Phi_{\text{PSII}} = (F_m' - F_s)/F_m'$,光化学猝灭系数 $qP = (F_m' - F_s)/(F_m' - F_o')$ 和非光化学猝灭系数 $\text{NPQ} = F_m/F_m' - 1$,调节性能量耗散 $Y(\text{NPQ}) = 1 - \Phi_{\text{PSII}} - 1/[\text{NPQ} + 1 + qP \times F_o'/F_s \times (F_m/F_o - 1)]$,非调节性能量耗散 $Y(\text{NO}) = 1/[\text{NPQ} + 1 + qP \times F_o'/F_s \times (F_m/F_o - 1)]$ ^[29-30]。根据Braun等^[31]的公式计算两个光系统的激发能分配系数;PS I激发能分配系数 $\alpha = f/(1+f)$,PS II激发能分配系数 $\beta = 1/(1+f)$,其中 $f = (F_m' - F_s)/(F_m' - F_o')$,两个光系统间激发能分配的不平衡性用 $(\beta/\alpha - 1)$ 表示。按Demmig-Adams等^[32]的方法计算:吸收光能用于光化学反应的份额 $P = F_v'/F_m' \times qP$,天线热耗散的份额 $D = 1 - F_v'/F_m'$,非光化学反应耗散的份额 $E_x = F_v'/F_m' \times (1 - qP)$ 。

1.3.4 光合碳同化酶活性

取1.00 g液氮速冻后-70°C保存的幼苗倒2叶参照Rao等^[33]的方法进行酶液提取。1,5-二磷酸核酮糖羧化酶(Rubisco)、1,7-二磷酸景天庚酮糖酯酶(SBPase)、1,6-二磷酸果糖醛缩酶(FBAase)和转酮醇酶(TKase)活性按试剂盒(购自上海研吉生物科技有限公司)说明检测,用HBS-1096A酶标仪测定450 nm波长

的吸光值,计算其浓度,酶活性单位以 U/g 鲜重表示。

1.4 数据统计分析

采用 SPSS 20.0 方差分析和 Duncan 法多重比较(显著性水平 $\alpha = 0.05$)。数据结果以平均值 \pm 标准差表示。

2 结果与分析

2.1 La 胁迫下外源H₂O₂对裸燕麦幼苗生长的影响

由表 1 可知,与 CK 相比,La 胁迫下裸燕麦幼苗根长、株高及根系、地上部鲜重和干重显著降低;喷施 H₂O₂ 预处理显著缓解了 La 胁迫下幼苗根长、株高及根系、地上部鲜重和干重下降的程度,根长和株高降幅分别下降了 4.7% 和 8.2%,根系和地上部鲜重降幅分别下降了 9.0% 和 16.8%,根系和地上部干重降幅分别下降了 11.8% 和 9.4%。单一 H₂O₂ 处理与 CK 相比对裸燕麦幼苗根长、株高、根系和地上部鲜重、根系干重无显著影响,但显著提高了地上部干重,增幅为 10.1%。

表 1 La 胁迫下外源 H₂O₂ 对裸燕麦幼苗生长的影响

Table 1 Effect of exogenous H₂O₂ on the growth of naked oat seedlings under La stress

处理 Treatment	根长 Root length/cm	株高 Plant height/cm	植株鲜重		植株干重	
			Plant fresh weight/(mg/株)		Plant dry weight/(mg/株)	
			根系 Root	地上部 Shoot	根系 Root	地上部 Shoot
CK	17.62 \pm 0.78a	21.21 \pm 0.35a	142.9 \pm 2.82a	250.5 \pm 8.62a	14.29 \pm 0.67a	23.35 \pm 0.87b
La	12.42 \pm 0.93c	16.19 \pm 0.37c	76.3 \pm 4.69c	156.1 \pm 4.60c	10.15 \pm 0.22c	17.17 \pm 0.50d
La + H ₂ O ₂	15.51 \pm 0.36b	18.70 \pm 0.42b	105.0 \pm 2.37b	188.7 \pm 8.10b	11.89 \pm 0.45b	20.10 \pm 0.42c
H ₂ O ₂	18.01 \pm 0.21a	21.76 \pm 1.31a	150.3 \pm 1.40a	255.7 \pm 2.76a	14.32 \pm 0.64a	25.71 \pm 0.50a

CK: 喷施蒸馏水 12 h 后用 Hoagland 营养液浇灌处理, The seedlings were treated with Hoagland nutrient solution after leaf spaying H₂O for 12 h; La: 喷施蒸馏水 12 h 后用含 1.20 mmol/L La³⁺ 的 Hoagland 溶液浇灌处理, Hoagland nutrient solution containing 1.20 mmol/L La³⁺ after leaf spaying H₂O for 12 h; La + H₂O₂: 喷施 5 mmol/L H₂O₂ 12 h 后用含 1.20 mmol/L La³⁺ 的 Hoagland 溶液浇灌处理, Hoagland nutrient solution containing 1.20 mmol/L La³⁺ after leaf spaying 5 mmol/L H₂O₂ for 12 h; H₂O₂: 喷施 5 mmol/L H₂O₂ 12 h 后用 Hoagland 溶液浇灌处理, Hoagland nutrient solution after leaf spaying 5 mmol/L H₂O₂ for 12 h。同列不同字母表示差异显著($P < 0.05$)

2.2 La 胁迫下外源H₂O₂对裸燕麦幼苗叶片叶黄素循环的影响

叶黄素循环是类囊体膜上 V、A 和 Z 相互转化的现象, $(A+Z)/(V+A+Z)$ 与过剩光能耗散密切相关^[28]。从表 2 可见, La 胁迫下裸燕麦幼苗叶片 V 和 $(V+A+Z)$ 含量显著低于 CK, 而 A、Z 含量和 $(A+Z)/(V+A+Z)$ 与 CK 相比显著提高; 外施 H₂O₂ 显著提高了 La 胁迫下裸燕麦幼苗叶片的 V 含量, 却降低了 A、Z、 $(V+A+Z)$ 含量和 $(A+Z)/(V+A+Z)$, 降幅分别为 27.6%、13.4%、7.1% 和 10.4%。单一 H₂O₂ 处理与 CK 相比, V 含量显著降低, Z 含量和 $(A+Z)/(V+A+Z)$ 显著提高, A、 $(V+A+Z)$ 含量差异不显著。

表 2 La 胁迫下外源 H₂O₂ 对裸燕麦幼苗叶片叶黄素循环的影响

Table 2 Effect of exogenous H₂O₂ on xanthophyll cycle in leaves of naked oat seedlings under La stress

处理 Treatment	V/(mmol/mol)	A/(mmol/mol)	Z/(mmol/mol)	V+A+Z/(mmol/mol)	$(A+Z)/(V+A+Z)$
CK	33.0 \pm 0.38a	10.7 \pm 0.42b	29.9 \pm 0.70d	73.5 \pm 0.75a	0.551 \pm 0.0061d
La	15.1 \pm 0.26d	12.7 \pm 0.60a	41.2 \pm 0.35a	69.0 \pm 0.78b	0.781 \pm 0.0015a
La + H ₂ O ₂	19.2 \pm 0.35c	9.2 \pm 0.36c	35.7 \pm 0.92c	64.1 \pm 1.07c	0.700 \pm 0.0087b
H ₂ O ₂	23.8 \pm 0.51b	11.1 \pm 0.31b	37.2 \pm 0.70b	72.1 \pm 0.57a	0.670 \pm 0.0061c

V: 紫黄质, Violaxanthin; A: 环氧玉米黄质, Antheraxanthin; Z: 玉米黄质, Zeaxanthin; $(A+Z)/(V+A+Z)$: 表示脱环氧化状态, Denotes de-epoxidation extent of xanthophyll cycle

2.3 La 胁迫下外源H₂O₂对裸燕麦幼苗叶片叶绿素荧光参数的影响

叶绿素荧光参数可反映植物吸收、传递、耗散和分配光能的特性, 是光合作用的探针^[30]。由表 3 可知, 与

CK 相比, La 胁迫裸燕麦幼苗叶片 PS II 最大光化学效率 (F_v/F_m)、实际光化学效率 (Φ_{PSII}) 和光化学猝灭系数 (qP) 分别显著降低 21.1%、70.8% 和 55.1%, 非光化学猝灭系数 (NPQ)、调节性能量耗散 $Y(NPQ)$ 和非调节性能量耗散 $Y(NO)$ 分别显著提高 72.6%、70.9% 和 24.9%。与 La 处理相比, La + H₂O₂ 处理显著抑制了裸燕麦叶片 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 、 qP 的下降及 NPQ、 $Y(NPQ)$ 、 $Y(NO)$ 的升高, 其 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 、 qP 分别提高了 15.7%、99.3% 和 62.7%, NPQ、 $Y(NPQ)$ 、 $Y(NO)$ 分别降低了 7.7%、14.1% 和 12.6%。单一 H₂O₂ 处理的上述各荧光参数与 CK 相比无显著差异。

表 3 La 胁迫下外源H₂O₂对裸燕麦幼苗叶片叶绿素荧光参数的影响

Table 3 Effect of exogenous H₂O₂ on chlorophyll fluorescence parameters in leaves of naked oat seedlings under La stress

处理 Treatment	F_v/F_m	Φ_{PSII}	qP	NPQ	$Y(NPQ)$	$Y(NO)$
CK	0.817±0.0015a	0.483±0.006a	0.686±0.005a	0.913±0.005c	0.316±0.006c	0.273±0.002c
La	0.645±0.0021c	0.141±0.002c	0.308±0.003c	1.576±0.006a	0.540±0.002a	0.341±0.001a
La + H ₂ O ₂	0.746±0.0015b	0.281±0.003b	0.501±0.004b	1.455±0.009b	0.464±0.003b	0.298±0.001b
H ₂ O ₂	0.816±0.0021a	0.479±0.003a	0.684±0.010a	0.908±0.014c	0.320±0.001c	0.273±0.008c

F_v/F_m : PS II 最大光化学效率, PS II maximal photochemistry efficiency; Φ_{PSII} : 实际光化学效率, Practical photochemical efficiency; qP : 光化学猝灭系数, Photochemical quenching coefficient; NPQ: 非光化学猝灭, Non-photochemical quenching coefficient; $Y(NPQ)$: 调节性能量耗散, Regulated energy dissipation; $Y(NO)$: 非调节性能量耗散, Non-regulated energy dissipation

2.4 La 胁迫下外源H₂O₂对裸燕麦幼苗叶片光系统间激发能和 PS II 吸收光能分配的影响

从表 4 可见, 与 CK 相比, La 胁迫下裸燕麦幼苗叶片 PS II 激发能分配系数 (β) 和双光系统间激发能分配不平衡系数 ($\beta/\alpha-1$) 及 PS II 吸收光能用于天线热耗散的份额 (D) 和非光化学反应耗散的份额 (E_x) 显著升高, 分别提高了 29.0%、390.2%、83.8% 和 42.5%, 而 PS I 激发能分配系数 (α) 和 PS II 吸收光能用于光化学反应的份额 (P) 则与之相反, 分别下降了 42.3% 和 70.8%。与单一 La 处理相比, La + H₂O₂ 处理显著抑制了 β 、($\beta/\alpha-1$)、 D 和 E_x 的升高及 α 和 P 的下降, 其 β 、($\beta/\alpha-1$)、 D 和 E_x 分别降低了 12.9%、55.6%、19.3% 和 11.1%, α 和 P 分别升高了 42.1% 和 99.3%。单一 H₂O₂ 处理和 CK 间上述各参数差异不显著。

表 4 La 胁迫下外源H₂O₂对裸燕麦幼苗叶片光系统间激发能和 PS II 吸收光能分配的影响

Table 4 Effect of exogenous H₂O₂ on distribution of excitation energy between two photosystems and PS II luminous energy in leaves of naked oat seedlings under La stress

处理 Treatment	α	β	$\beta/\alpha-1$	P	D	E_x
CK	0.407±0.002a	0.593±0.002c	0.458±0.011c	0.483±0.006a	0.296±0.004c	0.221±0.003c
La	0.235±0.002c	0.765±0.002a	2.245±0.025a	0.141±0.002c	0.544±0.004a	0.315±0.002a
La + H ₂ O ₂	0.334±0.002b	0.666±0.002b	0.997±0.015b	0.281±0.003b	0.439±0.004b	0.280±0.003b
H ₂ O ₂	0.406±0.004a	0.594±0.004c	0.463±0.021c	0.479±0.003a	0.300±0.006c	0.222±0.009c

α : PS I 激发能分配系数, PS I excitation energy distribution coefficient; β : PS II 激发能分配系数, PS II excitation energy distribution coefficient; $\beta/\alpha-1$: 双光系统间激发能分配的不平衡偏离系数, Unbalanced distribution of coefficient deviation on excitation energy between two photosystems; P : 光化学反应份额, Quotient of absorbed luminous energy used for photochemical action; D : 天线热耗散份额, Quotient of absorbed luminous energy used for antenna heat dissipation; E_x : 非光化学反应耗散份额, Quotient of absorbed luminous energy used for non-photochemical dissipation

2.5 La 胁迫下外源H₂O₂对裸燕麦幼苗叶片光合碳同化关键酶活性的影响

表 5 表明, La 胁迫下裸燕麦幼苗叶片 4 种光合碳同化关键酶活性显著降低, 1, 5-二磷酸核酮糖羧化酶 (Rubisco)、1, 7-二磷酸景天庚酮糖酯酶 (SBPase)、1, 6-二磷酸果糖醛缩酶 (FBAase) 和转酮醇酶 (TKase) 活性分别比 CK 下降了 46.1%、56.7%、60.5% 和 29.9%。La + H₂O₂ 处理的 Rubisco、SBPase 和 FBAase 活性分别比单一 La 处理显著提高了 36.2%、54.8% 和 70.5%, 但 TKase 活性差异不显著。单一 H₂O₂ 处理和 CK 相比, Rubisco 和 FBAase 活性显著提高, 而 SBPase 和 TKase 活性差异不显著。

表 5 La 胁迫下外源H₂O₂对裸燕麦幼苗叶片光合碳同化关键酶活性的影响Table 5 Effect of exogenous H₂O₂ on photosynthetic carbon assimilation key enzyme activities in leaves of naked oat seedlings under La stress

处理 Treatment	Rubisco 活性 Rubisco activity/ (U/g 鲜重)	SBPase 活性 SBPase activity/ (U/g 鲜重)	FBAase 活性 FBAase activity/ (U/g 鲜重)	TKase 活性 TKase activity/ (U/g 鲜重)
CK	3.43±0.160b	8.63±0.306a	3.77±0.097b	12.42±0.181a
La	1.85±0.092d	3.74±0.093c	1.49±0.070d	8.71±0.074b
La +H ₂ O ₂	2.52±0.065c	5.79±0.085b	2.54±0.100c	8.56±0.096b
H ₂ O ₂	4.17±0.217a	8.73±0.314a	4.45±0.070a	12.39±0.239a

Rubisco:1, 5-二磷酸核酮糖羧化酶, ribulose 1, 5-biphosphate carboxylase; SBPase: 1, 7-二磷酸景天庚酮糖酯酶, sedoheptulose- 1, 7-bisphosphatase; FBAase: 1, 6-二磷酸果糖醛缩酶, fructose-1, 6-bisphosphate aldolase; TKase: 转酮醇酶, transketolase

3 讨论

光合作用是植物生长发育物质和能量的来源,也是对 La 胁迫最敏感的生理过程之一^[6-8]。La 胁迫下,外源H₂O₂对裸燕麦幼苗生长抑制的缓解作用(表 1)最终归因于叶片光合功能的改善。叶绿素荧光是无损探查光合机构的有效探针,通过对叶绿素荧光参数的分析,结合光合碳同化关键酶活性的变化,可以揭示外源H₂O₂缓解裸燕麦幼苗 La 胁迫伤害的光合生理机制。

F_v/F_m 代表 PS II 原初光化学效率,其值降低是光抑制发生的重要特征; Φ_{PSII} 反映 PS II 实际光化学效率,其值大小与反应中心激发能捕获效率、开放程度及 Q_A 下游电子传递有关^[32]。La 胁迫下,裸燕麦幼苗叶片 F_v/F_m 和 Φ_{PSII} 显著降低(表 3),表明 La 胁迫引起了 PSII 反应中心的光抑制损伤,导致原初光能捕获效率降低,光合电子由 PSII 反应中心向 Q_A 、 Q_B 及 PQ 库的传递受到抑制。光合暗反应对 ATP 和 NADPH 的需求也会反馈影响 Φ_{PSII} ^[34]。因此,CO₂ 同化能力下降对 ATP 和 NADPH 需求减少也可能是 La 胁迫下裸燕麦 PS II 电子传递受限的因素之一。这与前人以烟草^[6]和黄瓜^[11]为材料研究得出的高浓度 La 破坏类囊体膜结构,导致 PS II 光合活性下降的研究结果类似。其原因可能与 La³⁺ 直接结合叶绿体蛋白或取代 Mg²⁺ 后改变叶绿体形态结构有关^[35]。田武英等^[36]研究表明,外源H₂O₂处理能够提高菜豆 (*Phaseolus vulgaris*) 叶片 Φ_{PSII} 和 qP ,而降低 NPQ 和 $Y(NPQ)$ 。本研究结果表明,外源H₂O₂显著提高了 La 胁迫下裸燕麦幼苗叶片的 F_v/F_m 和 Φ_{PSII} ,说明H₂O₂能够减轻 La 胁迫对 PS II 反应中心的损伤,从而增强了 PS II 电子传递速率和光能转换效率。 qP 是天线吸收的光能用于光化学电子传递的份额,代表 PS II 反应中心的开放程度^[30];NPQ 是 PS II 天线色素吸收的光能以热能形式耗散的部分^[32],NPQ 主要由调节性能量耗散 $Y(NPQ)$ 和非调节性能量耗散 $Y(NO)$ 组成, $Y(NPQ)$ 与高能态猝灭有关,并参与叶黄素循环的保护过程, $Y(NO)$ 与光抑制和光破坏有关^[37]。本试验中,La 胁迫显著降低裸燕麦幼苗叶片 qP 的同时,显著提高了 NPQ 和 $Y(NPQ)$ (表 3),说明 La 胁迫对光合机构的抑制降低了 PS II 的光化学效率,从而启动过剩激发能耗散机制以保护光合机构免遭光破坏。尽管如此,La 胁迫下光化学反应降低引起的过剩光能还是造成了光合机构的光抑制破坏 [$Y(NO)$ 上升]。NPQ 的诱导与依赖跨类囊体膜质子梯度的叶黄素循环密切相关^[28]。La 胁迫下裸燕麦幼苗叶片 NPQ 提高的同时(表 3),叶黄素循环组分 V 含量显著降低, A 、 Z 含量和脱环氧化状态 $(A+Z)/(V+A+Z)$ 显著提高(表 2),进一步说明依赖叶黄素循环中 V 向 Z 转化的热耗散机制可能是 La 胁迫下裸燕麦过剩光能耗散的重要途径。外源H₂O₂处理使 La 胁迫下裸燕麦叶片 qP 、 V 含量显著提高, A 、 Z 含量和 $(A+Z)/(V+A+Z)$ 及 NPQ、 $Y(NPQ)$ 和 $Y(NO)$ 显著降低(表 2,3),说明外源H₂O₂主要通过增加 PS II 反应中心开放比例提高光能利用效率,从而降低 La 胁迫引起的光抑制破坏,依赖叶黄素循环的非辐射能量耗散增强并非是 La 胁迫下H₂O₂保护裸燕麦叶片光合机构的主要机制。

植物 PS I 和 PS II 激发能的均衡分配是光合电子高效运转和协调传递的保证^[38]。本试验中,裸燕麦幼苗在 La 胁迫下分配给 PS I 的激发能 α 明显减少,而分配至 PS II 的激发能 β 显著增多,致使表征激发能分配不平衡的 $\beta/\alpha-1$ 增大(表 4),说明 La 胁迫导致激发能在两个光系统间的分配失衡。PS II 激发能的显著增加会

诱导反应中心可逆失活,甚至导致 PS II 和类囊体膜结构的破坏,从而使光合电子传递受阻,光合作用的高效运行受到制约^[39]。外源H₂O₂处理使 La 胁迫下的裸燕麦幼苗叶片 β 和 $\beta/\alpha-1$ 显著降低, α 显著升高(表 4),表明外源H₂O₂能够调节 La 胁迫裸燕麦叶片激发能的均衡分配,从而促进双光系统间光合电子的协调传递。外源H₂O₂对整个光合机构功能的改善是其提高 La 胁迫下裸燕麦幼苗光能光化学利用份额 P (表 4)的重要原因, P 值升高将减少 PS II 过剩光能的积累,从而使天线色素依赖 NPQ 耗散的激发能份额 D 值减小。在 PS II 反应中心关闭或失活使已传递到反应中心的激发能不能用于光化学反应时,只能通过反应中心耗散份额 E_x 的增加诱发大量活性氧的产生,并直接损伤反应中心叶绿素结构蛋白,造成 Φ_{PSII} 的降低^[34]。本试验结果表明,外源H₂O₂对 La 胁迫下裸燕麦叶片 E_x 升高有显著的减缓作用(表 4),说明外源H₂O₂可以通过降低 E_x 来缓解 La 胁迫对反应中心的损伤。这与外源H₂O₂处理能够通过提高活性氧清除能力减缓受旱黄瓜叶绿体膜伤害的研究结果类似^[17]。有研究报道,Cyt-b559 介导的环式光合电子传递^[40]和脱去外周天线的 PS II β 在基粒片层和基质片层间移动进行的双光系统光能分配^[41]是反应中心激发能耗散的两种主要方式。外源H₂O₂究竟以何种方式下调 La 胁迫下裸燕麦幼苗叶片的 E_x ,其作用机制尚需进一步研究。

植物光合碳同化酶与原初光化学反应、电子传递和光合磷酸化相比更易受环境胁迫的影响^[7,41]。如图 1 所示,外源H₂O₂缓解裸燕麦 La 胁迫伤害的诸多光合生理途径机制人们还不得而知。Rubisco 是催化 1,5-二磷酸核酮糖(RuBP)羧化和加氧反应的关键酶。干旱引起芦苇(*Phragmites communis*) Rubisco 活性降低,而盐渍逆境导致 Rubisco 含量下降^[42]。高浓度稀土元素抑制 Mg²⁺ 激活的 Rubisco,并占据 Mg²⁺ 作用位点抑制番茄净光合效率^[21]。La 胁迫对烟草 Rubisco 活性的降低表现为对该酶活化过程的抑制^[7]。因为 Rubisco 只有经过活化后才具有催化活力,而活化是 Rubisco 活性部位中一个赖氨酸的 ϵ -NH₂ 与 CO₂ 形成氨基甲酯后与 Mg²⁺ 键合生成酶-CO₂-Mg²⁺ 活性复合体的过程^[43]。本研究中,La 胁迫下裸燕麦叶片 Rubisco 活性显著下降(表 5),这一方面可能与 La 胁迫下光反应活性降低前馈抑制暗反应有关,另一方面可能是 La³⁺ 取代 Mg²⁺ 影响了 Rubisco 的活化过程。而外源H₂O₂有效减缓了 La 胁迫下 Rubisco 活性的下降(表 5),这可能与外源H₂O₂能够提高活性氧清除能力减轻叶绿体伤害程度有关^[7],但其具体机制有待探究。RuBP 作为光合暗反应中 CO₂ 的

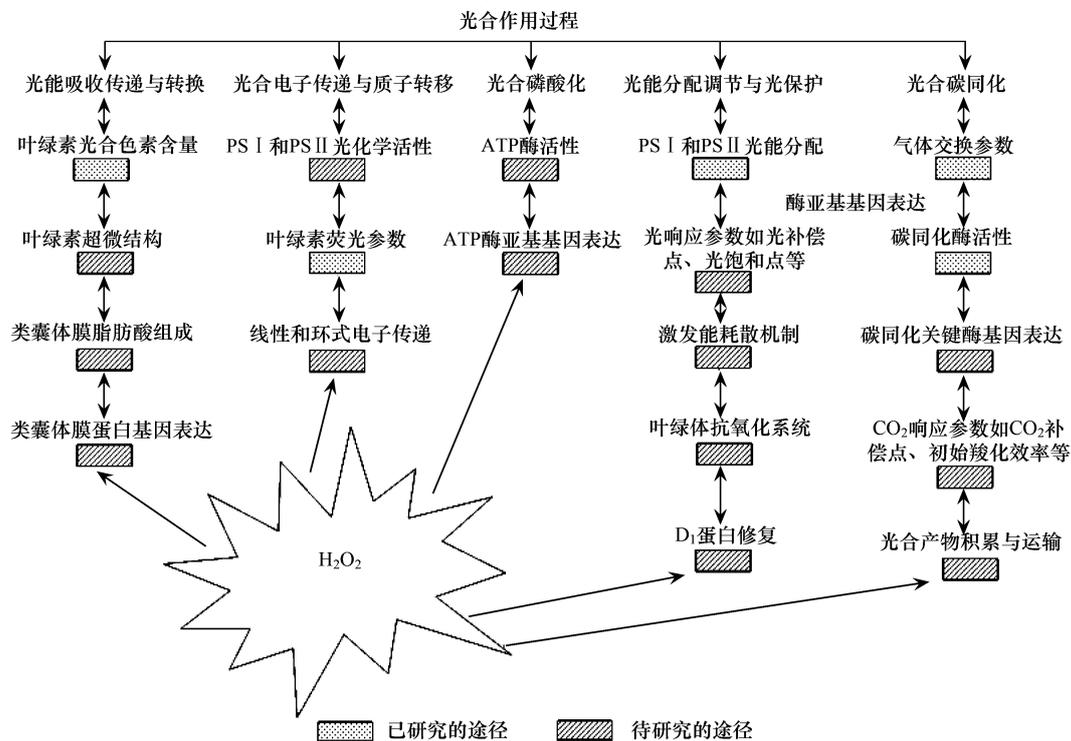


图 1 外源 H₂O₂ 缓解裸燕麦 La 胁迫伤害的光合生理途径图

Fig.1 Photosynthetic physiological pathway for exogenous H₂O₂ alleviates the harm caused by La stress to naked oats

受体,其再生过程相关酶 1,7-二磷酸景天庚酮糖酯酶(SBPase)活性的略微下降则导致 CO₂ 固定的明显抑制^[44]。1,6-二磷酸果糖醛缩酶(FBAase)和转酮醇酶(TKase)在催化光合 C₃ 循环反应中控制着 CO₂ 的固定^[45]。因此,SBPase、FBAase 和 TKase 是光合 C₃ 循环中的关键酶。本研究表明,La 胁迫下裸燕麦叶片 SBPase、FBAase 和 TKase 活性显著下降,H₂O₂ 预处理使 La 胁迫下裸燕麦叶片的 SBPase 和 FBAase 活性降幅显著减小,但 TKase 活性的变化不大(表 5)。说明外源 H₂O₂ 可以调控植物光合碳同化过程,H₂O₂ 通过提高光合碳同化关键酶活性促进 La 胁迫下裸燕麦幼苗光合作用的进行。白晓娟等^[20] 研究指出,H₂O₂ 缓解水稻 Cd 毒害的作用与 H₂O₂ 降低 Cd 向地上部的转运、提高巯基物质(还原型谷胱甘肽、非蛋白巯基和植物络合素)解毒作用密切相关。张玲等^[46] 研究发现,H₂O₂ 预处理减轻裸燕麦 Cd 引发的氧化伤害与植株 SOD、CAT、POD 活性和 GSH/GSSG 比值提高有关。而外源 H₂O₂ 提高 La 胁迫下植物光化学效率和碳同化关键酶活性的生理和分子生物学机制尚需进一步探究。

4 结论

外源 H₂O₂ 通过增加 PS II 反应中心的开放比例,调节激发能在 PS I 和 PS II 间的均衡分配,提高了光能转换效率,从而降低了 La 胁迫对裸燕麦幼苗叶片 PS II 反应中心的损伤;并通过 PS II 捕获激发能用于光化学猝灭比例的提高及天线热耗散和反应中心非光化学耗散份额的降低,减轻了 La 胁迫下裸燕麦幼苗叶片过剩激发能引起的光抑制,而依赖叶黄素循环的非辐射能量耗散并未成为 La 胁迫下 H₂O₂ 保护光合机构的重要机制。另外,外源 H₂O₂ 还通过诱导光合暗反应关键酶活性升高,增强了 La 胁迫裸燕麦幼苗的碳同化能力,进而缓解了 La 胁迫对裸燕麦幼苗生长的抑制。

参考文献 (References):

- [1] 刘苏静,周青. 农用稀土的生态毒理学效应. 中国生态农业学报, 2007, 15(3): 187-190.
- [2] 曹睿,周青. 稀土细胞毒理效应研究进展. 中国生态农业学报, 2007, 15(4): 180-184.
- [3] 金姝兰,黄益宗. 稀土元素对农田生态系统的影响研究进展. 生态学报, 2013, 33(16): 4836-4845.
- [4] 刘建新,王金成,王瑞娟,贾海燕. 硝普钠对镧胁迫下黑麦草幼苗叶片碳氮代谢和抗氧化系统的影响. 中国稀土学报, 2012, 30(3): 365-372.
- [5] 刘建新,王金成,王瑞娟,贾海燕. 硝普钠对镧胁迫下黑麦草幼苗光合特性及矿质元素吸收的影响. 环境科学学报, 2012, 32(11): 2898-2904.
- [6] 陈为钧,魏正贵,陶冶,顾月华,赵贵文. 镧对烟草叶绿体光化学反应的影响. 作物学报, 2001, 27(4): 506-511.
- [7] 陈为钧,顾月华,王圣兵,赵贵文. 镧对烟草 RuBPCase 活性影响的研究. 中国稀土学报, 2000, 18(3): 258-261.
- [8] Chen W J, Tao Y, Gu Y H, Zhao G W. Effect of lanthanide chloride on photosynthesis and dry matter accumulation in tobacco seedlings. Biological Trace Element Research, 2001, 79(2): 169-176.
- [9] Xie Z B, Zhu J G, Chu H Y, Zhang Y L, Zeng Q, Ma H L, Cao Z H. Effect of lanthanum on rice production, nutrient uptake, and distribution. Journal of Plant Nutrition, 2002, 25(10): 2315-2331.
- [10] 史萍,曾福礼,邓汝温. 镧对黄瓜幼苗叶片细胞透性及膜脂的影响. 中国稀土学报, 2004, 22(2): 271-274.
- [11] 王立丰,李良璧,白克智,匡廷云. 高浓度 LaCl₃ 抑制黄瓜 (*Cucumis sativus* Linn) 光系统 II (PS II) 活性. 中国稀土学报, 2005, 23(6): 770-774.
- [12] Wen K J, Liang C J, Wang L H, Hu G, Zhou Q. Combined effects of lanthanum ion and acid rain on growth, photosynthesis and chloroplast ultrastructure in soybean seedlings. Chemosphere, 2011, 84(5): 601-608.
- [13] Neill S J, Desikan R, Clarke A, Hurst R D, Hancock J T. Hydrogen peroxide and nitric oxide as signalling molecules in plants. Journal of Experimental Botany, 2002, 53(372): 1237-1247.
- [14] Bright J, Desikan R, Hancock J T, Weir I S, Neill S J. ABA-induced NO generation and stomatal closure in Arabidopsis are dependent on H₂O₂ synthesis. Plant Journal, 2006, 45(1): 113-122.
- [15] 冯汉青,白晶月,管冬冬,贾凌云,孙坤. 胞外 H₂O₂ 及 NADPH 氧化酶参与了铜胁迫对植物细胞死亡的诱导. 植物研究, 2015, 35(5): 710-715.
- [16] 王芳妹,蔡妙珍,张淑娜,王宁,李华飞,胡雪娜,虞舒航. NO 和 H₂O₂ 诱导大豆根尖和边缘细胞耐铝反应的作用. 植物生态学报, 2011, 35(9): 981-989.
- [17] 刘忠静,郭延奎,林少航,白吉刚. 外源过氧化氢对于早胁迫下温室黄瓜叶绿体超微结构和抗氧化酶的影响. 园艺学报, 2009, 36(8):

1140-1146.

- [18] de Azevedo Neto A D, Prisco J T, Enéas-Filho J, Medeiros J V R, Gomes-Filho E. Hydrogen peroxide pre-treatment induces salt-stress acclimation in maize plants. *Journal of Plant Physiology*, 2005, 162(10): 1114-1122.
- [19] 李希东, 侯丽霞, 刘新, 卢江. H₂O₂与葡萄 VvIPK2 基因表达及其低温胁迫响应的关系. *园艺学报*, 2011, 38(6): 1052-1062.
- [20] 白晓娟, 刘丽娟, 张春华, 葛滢, 程旺大. H₂O₂预处理对不同水稻品种 Cd 耐性的影响. *中国水稻科学*, 2010, 24(4): 391-397.
- [21] Chen W J, Tao Y, Hu T D, Zhao G W. Effect of Ln³⁺ on inhibition of tobacco RuBPcase. *Journal of Rare Earths*, 2002, 20(1): 71-74.
- [22] Jiang Y P, Cheng F, Zhou Y H, Xia X J, Mao W H, Shi K, Chen Z X, Yu J Q. Hydrogen peroxide functions as a secondary messenger for brassinosteroids-induced CO₂ assimilation and carbohydrate metabolism in *Cucumis sativus*. *Journal of Zhejiang University Science B*, 2012, 13(10): 811-823.
- [23] Roubroeks J P, Andersson R, Mastromauro D I, Christensen B E, Aman P. Molecular weight, structure and shape of oat (1→3), (1→4)-β-D-glucan fractions obtained by enzymatic degradation with (1→4)-β-D-glucan 4-glucanohydrolase from *Trichoderma reesei*. *Carbohydrate Polymers*, 2001, 46(3): 275-285.
- [24] 曾青, 朱建国, 成后龙, 谢祖彬, 褚海燕. 红壤中镧积累对水稻的生理生态效应. *环境科学学报*, 2003, 23(1): 17-21.
- [25] 康国章, 陶均, 孙谷畴, 王正询. H₂O₂和 Ca²⁺对受低温胁迫香蕉幼苗抗冷性的影响. *园艺学报*, 2002, 29(2): 119-122.
- [26] 王艳, 李建龙, 姜涛, 邓蕾. SA、H₂O₂和 6-BA 预处理对沟叶结缕草耐寒性的影响. *草业学报*, 2010, 19(2): 76-81.
- [27] 马纯艳, 徐昕, 郝林, 曹军. 小白菜幼苗对二氧化氮胁迫的应答及过氧化氢的调节. *中国农业科学*, 2007, 40(11): 2556-2562.
- [28] Cheng L L. Xanthophyll cycle pool size and composition in relation to the nitrogen content of apple leaves. *Journal of Experimental Botany*, 2003, 54(381): 385-393.
- [29] Schreiber U, Schliwa U, Bilger W. Continuous recording of photochemical and non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer. *Photosynthesis Research*, 1986, 10(1/2): 51-62.
- [30] Genty B, Briantais J M, Baker N R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-General Subjects*, 1989, 990(1): 87-92.
- [31] Braun G, Malkin S. Regulation of the imbalance in light excitation between photosystem II and photosystem I by cations and by the energized state of the thylakoid membrane. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1990, 1017(1): 79-90.
- [32] Demmig-Adams B, Adams III W W, Barker D H, Logan B A, Bowling D R, Verhoeven A S. Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation. *Physiologia Plantarum*, 1996, 98(2): 253-264.
- [33] Rao I M, Terry N. Leaf phosphate status, photosynthesis, and carbon partitioning in sugar beet: I. Changes in growth, gas exchange, and Calvin cycle enzymes. *Plant Physiology*, 1989, 90(3): 814-819.
- [34] 孙德智, 韩晓日, 彭靖, 范富. 外源水杨酸对 NaCl 胁迫下番茄幼苗 PS II 光化学效率及光能分配利用的影响. *园艺学报*, 2016, 43(8): 1482-1492.
- [35] 胡勤海, 叶畅, 叶兆杰. 稀土元素镧对金鱼藻生长生理及细胞叶绿体结构的影响. *环境科学学报*, 1997, 17(1): 82-86.
- [36] 田武英, 焦青松, 石岱龙, 孙坤, 贾凌云, 冯汉青. 胞外 ATP 通过 H₂O₂ 对菜豆叶片光系统 II 光化学特性的系统性影响. *植物研究*, 2016, 36(3): 368-373.
- [37] Gilmore A M. Mechanistic aspects of xanthophyll cycle-dependent photoprotection in higher plant chloroplasts and leaves. *Physiologia Plantarum*, 1997, 99(1): 197-209.
- [38] Rochaix J D. Regulation and dynamics of the light-harvesting system. *Annual Review of Plant Biology*, 2014, 65: 287-309.
- [39] Cui Z H, Wang Y P, Zhang A, Zhang L J. Regulation of reversible dissociation of LHC II from PS II by phosphorylation in plants. *American Journal of Plant Sciences*, 2014, 5(2): 42441.
- [40] Shinopoulos K E, Brudvig G W. Cytochrome *b*₅₅₉ and cyclic electron transfer within photosystem II. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 2012, 1817(1): 66-75.
- [41] Allen J F. Protein phosphorylation in regulation of photosynthesis. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1992, 1098(3): 275-335.
- [42] 赵相山, 陈国仓, 张承烈. 不同生境芦苇 1,5-二磷酸核酮糖羧化酶活性与二氧化碳固定关系. *兰州大学学报: 自然科学版*, 1993, 29(2): 153-154.
- [43] Andersson I. Large structures at high resolution: the 1.6 Å crystal structure of spinach ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase complexed with 2-carboxyarabinitol bisphosphate. *Journal of Molecular Biology*, 1996, 259(1): 160-174.
- [44] Harrison E P, Olcer H, Lloyd J C, Long S P, Raines C A. Small decreases in SBPase cause a linear decline in the apparent RuBP regeneration rate, but do not affect Rubisco carboxylation capacity. *Journal of Experimental Botany*, 2001, 52(362): 1779-1784.
- [45] Raines C A. The Calvin cycle revisited. *Photosynthesis Research*, 2003, 75(1): 1-10.
- [46] 张玲, 金丹丹, 陈红星, 曹翠岩, 赵岩, 毕晓华, 谢迪, 郝林. 水杨酸或过氧化氢减轻镧对裸燕麦毒性的研究. *沈阳师范大学学报: 自然科学版*, 2012, 30(2): 282-288.