

# 干旱胁迫对分蘖期转基因水稻抗旱性生理生化指标的影响

尉荣蓉, 隋亚珍, 许萌萌, 刘杨, 赵昕\* (首都师范大学生命科学学院, 北京 100048)

**摘要** [目的] 通过比较野生型日本晴株系水稻 WT 和 *OsCAS* 基因过表达株系水稻 777 在分蘖期的抗旱性生理生化指标, 分析 *OsCAS* 基因高表达株系水稻的抗旱能力。[方法] 用 10% 和 15% 的 PEG 模拟干旱胁迫, 测定 2 种株系水稻的 CAT、POD 和 SOD 活性及 MDA 和 Pro 含量。[结果] 在 10% PEG 处理下, WT 和 777 的 3 种保护酶活性均有增加; 在 15% PEG 处理下, WT 的 3 种保护酶活性明显降低, 777 的 3 种保护酶却能够保持相对较高的活性; 此外, WT 和 777 的 MDA 和 Pro 含量都随干旱胁迫程度的加深而增加, 在同一胁迫条件下 WT 的 MDA 和 Pro 含量要明显高于 777 的。[结论] *OsCAS* 基因高表达株系 777 在分蘖期较 WT 对干旱有较强的抗性, 特别是在严重干旱胁迫(15% PEG)时优势尤为明显。

**关键词** 干旱胁迫; *OsCAS* 基因; 水稻; 生理生化指标

**中图分类号** S188 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2013)11-04747-03

**Effects of Drought Stress on Physiological and Biochemical Indices of Drought-resistance in Genetically Modified Rice Tillering Stage**  
WEI Rong-rong et al (College of Life and Science, Capital Normal University, Beijing 100048)

**Abstract** [Objective] To study the drought resistance of 777 (a kind of rice with *OsCAS* gene overexpression), we compared the physiological and biochemical indices of drought-resistance between the WT (a kind of wild rice, Nipponbare rice) and 777. [Method] Two different drought resistant varieties were treated by 10% and 15% PEG. Their CAT, SOD and POD activity and Pro and MDA contents were measured. [Result] The results indicated that under 10% PEG treatment, the CAT, SOD and POD activity were increased in both WT and 777. Under 15% PEG treatment, the CAT, SOD and POD activity decreased in WT but maintained relatively higher level in 777. In the two different varieties, the MDA and Pro content augmented with PEG concentration increasing. There were more Pro and MDA in WT than 777 under the same drought stress. [Conclusion] In tillering stage, the 777 has a stronger ability to resistant the drought stress than the WT, especially under serious drought stress (15% PEG).

**Key words** Drought stress; *OsCAS* gene; Rice; Physiological and biochemical indices

世界上干旱半干旱地区约占总土地面积的 36%, 占总耕地面积的 42.9%<sup>[1]</sup>。在农业生产中, 经常会出现频率高、分布地域广、延续时间长的干旱, 对粮食生产造成不可估量的损失。全世界每年因此而造成的粮食生产损失几乎等于其他所有环境因子造成损失的总和, 因此作物抗旱一直是人们研究的热点问题。Ca<sup>2+</sup> 是植物细胞的第二信使, 调节多种生理生化过程<sup>[2]</sup>, 外源 Ca<sup>2+</sup> 处理能提高植物的抗旱性<sup>[3-4]</sup>。近年来, 在拟南芥中发现了一种外源 Ca<sup>2+</sup> 的敏感受体蛋白——CAS (calcium-sensing receptor) 蛋白。该蛋白大小为 40 kD, 位于叶绿体的类囊体膜上, 能够感受外源 Ca<sup>2+</sup> 的浓度变化并引起胞质中 Ca<sup>2+</sup> 的瞬间振荡, 并与气孔的关闭有着密切的联系<sup>[5-6]</sup>。在序列分析中发现 CAS 蛋白中含有一个类似于硫氰酸酶的结构域<sup>[5]</sup>, 该结构域在一些抗逆反应中具有一定的作用<sup>[7-8]</sup>。用拟南芥 CAS 基因序列在 GeneBank 中比对, 在水稻中发现了与之相似性很高的序列, 采用同源克隆的策略, 在水稻中克隆得到了 *OsCAS* 基因, 分析发现 *OsCAS* 基因序列中也包含类似硫氰酸酶的结构域, 且 *OsCAS* 基因的表达对水稻的生长发育非常重要, 当该基因的表达受到抑制时, 植株表现出长势弱、抽穗晚、抗逆(盐)性降低等现象<sup>[9-10]</sup>。笔者所在实验室还利用农杆菌转化的方法, 将该基因转入水稻, 建立了能够稳定遗传的 *OsCAS* 高表达株系 777<sup>[9]</sup>。在文中, 笔者通过检测野生型株系(WT)和转基因株系(777)的抗旱性生理生化指标来研究 *OsCAS* 基因过表达株

系的抗旱性。

在干旱胁迫条件下, 植物会产生一系列的生理变化, 其中生物活性氧的积累会导致脂膜过氧化作用, 造成膜系统的损伤<sup>[11]</sup>, 脂膜过氧化的最终产物丙二醛(MDA)可与细胞膜上的蛋白质、酶等结合、交联而使之失活, 从而破坏生物膜的结构与功能<sup>[12]</sup>, 而细胞内存在一些清除活性氧的保护酶系统(SOD、CAT、POD), 它们的协调作用可清除过剩的氧自由基, 防止细胞受到伤害<sup>[13-14]</sup>。遭受胁迫的植物细胞内表现为大量积累脯氨酸<sup>[15-16]</sup>, 因此有学者将脯氨酸作为抗胁迫性的重要生理指标。

## 1 材料与方法

**1.1 材料** 实验水稻品种为: 野生型日本晴株系 WT 和转基因 *OsCAS* 基因株系 777, 均种植在杭州水稻种植基地, 于自然条件下培养进行生长。

**1.2 干旱胁迫处理** 待幼苗长至分蘖期时, 选取长势相同的植株移至 Hoagland 完全培养液中培育缓苗。待植株适应水培后, 对植株进行 PEG 干旱处理。PEG 用 Hoagland 完全培养液配制成用于试验处理的原液。中度干旱胁迫为 10% PEG 处理, 严重干旱胁迫为 15% PEG 处理, 对照为不含 PEG 的培养液。处理 72 h 后取样测量各项生理生化指标。材料的培养主要在相对湿度为 70%~75%、光照时间 12 h/d、温度为 28℃ 的培养室中进行。

**1.3 生理生化指标的测定** 植物体内的保护酶 SOD、POD、CAT 活力的测定均使用南京建成试剂盒完成, 试验操作按试剂盒对应的说明书进行; 丙二醛(MDA)含量的测定采用硫代巴比妥酸法<sup>[17]</sup>; 叶片脯氨酸含量的测定采用酸性茚三酮比色法<sup>[18]</sup>。

**基金项目** 国家自然科学基金青年基金项目(30900771); 北京市自然科学基金面上项目(5102006)。

**作者简介** 尉荣蓉(1987-), 女, 山东烟台人, 硕士, 从事植物抗逆性研究, E-mail: weirongrong@163.com。\* 通讯作者。

**收稿日期** 2013-03-17

**1.4 数据分析** 试验设计 3 个重复,数据统计分析在 Excel 2003、SPSS 12.0 软件上进行。

## 2 结果与分析

**2.1 干旱胁迫下水稻分蘖期 SOD、POD 和 CAT 活性的变化** 由图 1 可知,WT 在 10% PEG 处理下,SOD 活性有所增加,增幅为 69.73%,但在 15% PEG 处理下,其 SOD 活性却降低了 26.57%。而 777 在 10% PEG 和 15% PEG 处理下,其 SOD 活性都有明显的增加,增幅分别为 213.39%、232.16%。这说明 WT 在中度干旱胁迫时能通过提高 SOD 活性来提高对自身的保护,而在严重干旱胁迫时 SOD 对自身的保护有所降低;与 WT 相比,777 在中度干旱胁迫和严重干旱胁迫的情况下均能通过提高 SOD 活性来提高对自身的保护。

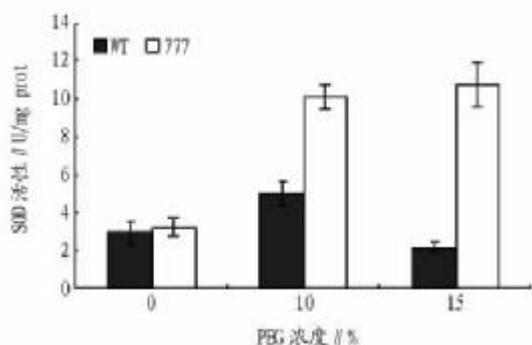


图 1 干旱胁迫下 WT 和 777 2 种水稻分蘖期的 SOD 活性变化

由图 2 可知,WT 在 10% PEG 和 15% PEG 处理下,POD 活性的增幅分别为 33.32%、13.43%,变化并不明显;而 777 在 10% PEG 和 15% PEG 处理下,POD 活性的增幅分别为 32.33%、336.27%。由此可看出,在中度干旱胁迫下 WT 和 777 的 POD 活性变化基本相同;但在严重干旱胁迫下 777 的 POD 活性增加了 3 倍之多,因此在严重干旱胁迫下 777 可通过提高 POD 活性来提高对自身的保护。

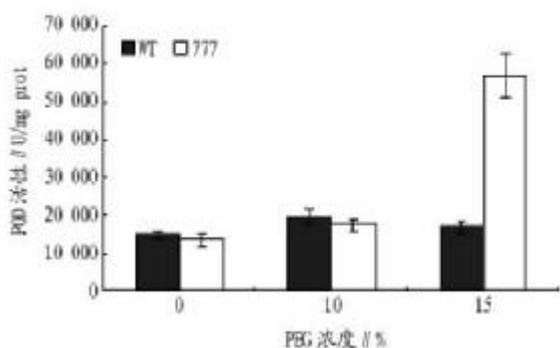


图 2 干旱胁迫下 WT 和 777 2 种水稻分蘖期的 POD 活性变化

由图 3 可知,在干旱胁迫下 WT、777 的 CAT 活性变化趋势基本相同。在 10% PEG 处理下,WT 和 777 的 CAT 活性都有所增加,其增幅分别为 47.79%、71.34%;在 15% PEG 处理下,WT 和 777 的 CAT 活性都较 10% PEG 处理时有所降低,但 777 的 CAT 活性与对照组的相比还是有所升高的,其增幅为 10.80%,而 WT 的 CAT 活性与对照组的相比却降低了,其降低幅度为 34.49%。因此在中度干旱胁迫时,WT 和 777 均可通过提高 CAT 活性来提高对自身的保护,而在严重干旱

胁迫时,777 的 CAT 活性能够保持相对较高的水平,对于干旱胁迫的耐性较好。

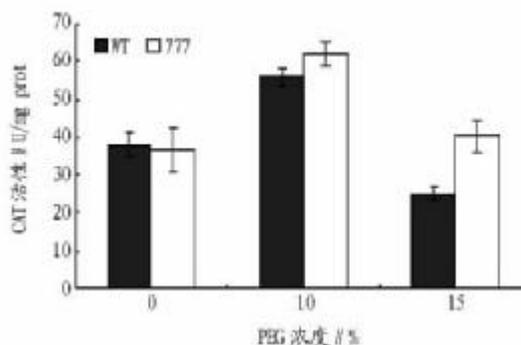


图 3 干旱胁迫下 WT 和 777 2 种水稻分蘖期的 CAT 活性变化

**2.2 干旱胁迫下 2 种水稻分蘖期脯氨酸和 MDA 含量的变化** 由图 4 可知,在干旱胁迫下,WT 和 777 脯氨酸含量的变化趋势基本相同。在 10% PEG 处理下,WT 和 777 的脯氨酸含量都迅速增加,其增幅分别为 1353.72%、340.07%;而在 15% PEG 处理下,WT 和 777 的脯氨酸含量较 10% PEG 处理时有所降低,其增幅分别为 137.60%、229.57%,并且在同一干旱胁迫条件下,WT 的脯氨酸含量始终要比 777 的脯氨酸含量高。

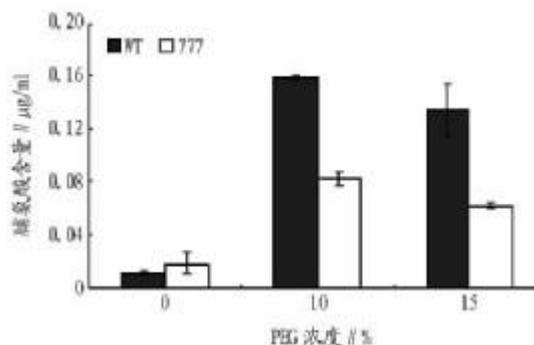


图 4 干旱胁迫下 WT 和 777 2 种水稻分蘖期脯氨酸含量的变化

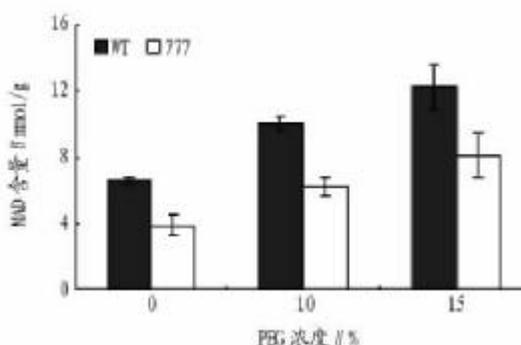


图 5 干旱胁迫下 WT 和 777 2 种水稻分蘖期 MDA 含量的变化

由图 5 可知,在干旱胁迫下 WT、777 的 MDA 含量变化趋势基本相同,均为随干旱胁迫程度的加深而增高。在 10% PEG 处理下,WT 和 777 MDA 含量的增幅分别为 52.67%、61.04%;在 15% PEG 处理时,其增幅分别为 86.62%、109.52%。但在同一干旱胁迫条件下,MDA 含量在 WT 和 777 之间的差异却很明显。在 10% PEG 处理下,WT 的 MDA

含量比 777 高 61.98%；在 15% PEG 处理下,WT 的 MDA 含量比 777 高 52.20%。由此可看出,随干旱胁迫程度的加深,水稻的膜系统受到伤害的程度也随之加深;在同一胁迫条件下,WT 的损伤程度要比 777 高。

表 1 不同干旱处理下 WT 株系水稻分蘖期生理生化指标的相关分析

指标	CAT 活性	SOD 活性	POD 活性	Pro 含量	MDA 含量
CAT 活性	1				
SOD 活性	0.928**	1			
POD 活性	0.557	0.560	1		
Pro 含量	0.238	0.375	0.803**	1	
MDA 含量	-0.282	-0.149	0.321	0.783*	1

注: \* 为  $P \leq 0.05$ , \*\* 为  $P \leq 0.01$ 。

**2.3 生理生化指标的相关分析** 如表 1 所示,在 WT 株系中,Pro 含量与 POD 活性及 SOD 活性与 CAT 活性呈极显著正相关;Pro 含量与 MDA 含量呈显著正相关;MDA 含量分别与 CAT 活性、SOD 活性呈负相关;MDA 含量与 POD 活性呈正相关,Pro 含量分别与 CAT 活性、SOD 活性呈正相关,POD 活性分别与 CAT 活性、SOD 活性呈正相关。

表 2 不同干旱处理下 777 株系水稻分蘖期生理生化指标的相关分析

指标	CAT 活性	SOD 活性	POD 活性	Pro 含量	MDA 含量
CAT 活性	1				
SOD 活性	0.551	1			
POD 活性	-0.262	0.631	1		
Pro 含量	0.806**	0.878**	0.273	1	
MDA 含量	0.195	0.888**	0.846**	0.626	1

注: \* 为  $P \leq 0.05$ , \*\* 为  $P \leq 0.01$ 。

如表 2 所示,在 777 株系中,MDA 含量分别与 SOD 活性、POD 活性呈极显著正相关,Pro 含量分别与 CAT 活性、SOD 活性呈极显著正相关;POD 活性与 CAT 活性负相关;MDA 含量分别与 CAT 活性、Pro 含量成正相关,Pro 含量与 POD 活性呈正相关,POD 活性与 SOD 活性呈正相关,SOD 活性与 CAT 活性呈正相关。

### 3 结论与讨论

在正常生理条件下,植物体内抗氧化系统可提供足够的抗活性氧损伤的保护作用<sup>[19]</sup>。在遭受干旱胁迫时,由逆境引起的活性氧积累会导致植物体生理代谢失调<sup>[20]</sup>。所以对植物细胞来说增强和维持抗氧化酶活性,维持活性氧产生与清除之间的平衡,从而避免胁迫对膜、光合器官等造成伤害是其抵御逆境伤害的重要途径<sup>[21]</sup>。关于干旱胁迫对 SOD、CAT 和 POD 活性影响,不同的研究者在不同植物上的研究结果颇为不同<sup>[22]</sup>。一般认为 CAT、SOD 和 POD 的活性均随着干旱胁迫的加深而增加,耐旱品种具有更大提高保护酶活性的能力,并能在遭受严重干旱胁迫时使保护酶保持较高的活性<sup>[23-24]</sup>。至今对胁迫条件下脯氨酸积累的生理意义仍存在分歧,有些研究表明脯氨酸积累的多少可作为植物抗逆性筛选的指标,但有些研究结果却认为脯氨酸的积累是伤害的

结果,不宜作为抗性筛选的指标<sup>[25]</sup>。

该研究表明,在分蘖期,WT 株系水稻的 SOD、POD 和 CAT 活性在 10% PEG 处理时都有所增加;而在 15% PEG 处理时,SOD、CAT 活性都比对照组的有所下降。777 株系水稻在 10% PEG 处理时,SOD、POD 和 CAT 活性都有所增加,特别是 SOD 活性,达到了对照组的 2 倍;在 15% PEG 处理时,虽然 CAT 活性比 10% PEG 处理时有所降低,但还是比对照组的有所增加,特别是 POD 活性,有显著的上升,达到了对照组的 3 倍,SOD 活性依然保持较高水平。WT 和 777 MDA 和脯氨酸含量变化的总趋势均为随着干旱胁迫程度的加深而增加,并且在同一胁迫条件下 777 的 MDA 和脯氨酸含量要明显低于 WT 的。由此可看出 777 对干旱胁迫有较好的适应性和耐受能力,特别是在严重干旱胁迫时其优势尤为明显。在不同处理下 WT 和 777 生理生化指标的相关性差异较大,特别是 MDA 和 Pro 含量与 3 种保护酶之间的相关性。WT 的 Pro 含量与 CAT、SOD 和 POD 活性相关性系数分别为 0.238、0.375、0.803,而 777 的 Pro 含量与 CAT、SOD 和 POD 活性相关性系数分别为 0.806、0.878、0.273;WT 的 MDA 含量与 CAT、SOD 和 POD 活性相关性系数分别为 -0.282、-0.149、0.321,777 的 MDA 含量与 CAT、SOD 和 POD 活性相关性系数分别为 0.195、0.888、0.846。这说明 2 种株系的生理生化指标在干旱胁迫过程中的变化是有差异的。推测 WT 和 777 2 株系水稻在干旱胁迫过程中生理生化指标的差异,即其抗旱性的差异主要是由 *OsCAS* 基因引起的,777 中的 *OsCAS* 基因过表达,从而使其抗旱能力增强。为证明这一推测,笔者接下来将对其分子水平进行进一步的研究。

### 参考文献

- [1] 吴波,卢琦.我国荒漠化基本特点及加快荒漠化地区发展的意义[J]. 中国人口·资源与环境,2002,12(1):99-101.
- [2] 龚明,李英,曹宗.植物体内的钙信使系统[J].植物学通报,1990,7(3):19-29.
- [3] 杨根平,盛宏达,赵彩霞,等.钙素和水分亏缺对大豆幼苗某些生理过程的影响[J].西北农林大学学报,1990,18(2):84-87.
- [4] 洪法水,董振吉,马成仓,等.  $Ca^{2+}$ 、PEG 预处理对干旱胁迫下小麦幼苗某些酶活性的影响[J].作物学报,1996,22(1):101-106.
- [5] HAN S C, TANG R H, ANDERSON L K, et al. A cell surface receptor mediates extracellular  $Ca^{2+}$  sensing in guard cells[J]. Nature, 2003, 425: 196-200.
- [6] VAINONEN J P, SAKURAGI Y, STAEL S, et al. Light regulation of CaS, a novel phosphoprotein in the thylakoid membrane of *Arabidopsis thaliana* [J]. Journal, 2008, 275: 1767-1777.
- [7] BORDO D, BORK P. The rhodanese/Cdc25 phosphatase superfamily. Sequence-structure-function relations[J]. EMBO Rep, 2002, 3: 741-746.
- [8] AZUMI Y, WATANABE A. Evidence for a senescence-associated gene induced by darkness[J]. Plant Physiol, 1991, 95: 577-583.
- [9] 赵昕.水稻 *OsCAS* (Calcium-sensing Receptor) 基因的克隆及功能分析[D].北京:首都师范大学,2007.
- [10] 赵昕,高雅,胡英考,等.水稻 CAS 基因的克隆及分析[J].安徽农业科学,2009,37(28):13488-13489.
- [11] 陈少裕.脂膜过氧化对植物细胞的伤害[J].植物生理学通讯,1991,27(2):84-90.
- [12] 曹锡清.脂质过氧化对细胞与机体的作用[J].生物化学与生物物理进展,1986(2):17-21.
- [13] 陈少裕,郎南军,贾利强,等.干旱胁迫对坡柳等抗旱树种幼苗膜脂过氧化及保护酶活性的影响[J].植物研究,2006,26(1):88-92.
- [14] 李阳,齐曼·尤努斯,安萍.渗透胁迫对新疆大果沙枣幼苗叶片膜脂过氧化及膜保护酶的影响[J].新疆农业大学学报,2005,28(2):47-50.

(下转第 4796 页)

表1 不同处理烟叶产质

处理	产量			产值			上等烟			上中等烟		
	kg/hm <sup>2</sup>			元/hm <sup>2</sup>			%			%		
A	2 201.5	44 140.0	43.31	92.1								
B	2 173.0	43 221.0	42.79	92.7								
C	2 298.5	48 314.5	46.10	91.5								
CK	1 960.0	35 887.6	40.63	90.4								

表2 不同处理对烤烟化学成分的影响

处理	烟碱									蛋白质			总氮			总糖			还原糖			氧化钾			氯					
	下部			中部			上部			下部			中部			上部			下部			中部			上部					
A	2.14	3.47	4.09	5.03	4.28	5.48	1.98	1.85	2.27	27.1	38.2	31.3	20.6	27.1	22.4	2.36	1.57	1.72	0.45	0.26	0.40									
B	2.75	3.72	4.06	5.13	4.33	5.43	2.06	1.90	2.31	26.3	37.7	32.4	19.3	27.7	23.4	2.30	1.55	1.71	0.40	0.27	0.37									
C	2.44	2.99	3.75	4.95	4.30	5.36	1.90	1.64	2.14	30.2	38.5	31.8	22.1	26.4	22.9	2.20	1.58	1.59	0.48	0.27	0.38									
CK	2.34	3.95	4.08	5.02	4.8	5.6	1.91	2.01	2.28	27.2	35.2	32.6	20.4	23.7	22.8	2.49	1.62	1.73	0.51	0.28	0.33									

### 3 结论与讨论

(1) 施用有机肥可改善土壤的生态环境,对病原菌具有拮抗、抑制作用,使烟株营养供应趋于合理,新陈代谢增强,生长健壮,免疫力增加,有效增强烟株的抗病能力,其中以生物有机肥效果最好。

(2) 施用有机肥能够增加土壤的孔隙度,改善土壤的通气状况,调节土壤水分与空气之间的矛盾,为土壤提供较多的有效养分,为作物的生长创造良好的土壤条件。

(3) 各处理中以施用生物有机肥的处理上等烟比例、产量和产值最高。施用适量的生物有机肥可使烟叶的化学成分协调,内在品质提高,且生物有机肥不需发酵,使用也比较方便。它是一种优质肥料。

### 参考文献

- [1] 邓接楼,涂晓虹,王爱斌.生物有机肥在烟草上的应用研究[J].安徽农业科学,2007,35(29):9289-9290.
- [2] 韩锦峰,王凌,张秀英,等.生物有机肥对烤烟生长发育及其产量和品质的影响[J].河南农业科学,1999(6):11-14.
- [3] 孙燕,高焕梅,和林涛.土壤有机质及有机肥对烟草品质的影响[J].安徽农业科学,2007,35(20):6160-6161.
- [4] 曹鹏云,鲁世军,张务水.植烟土壤有机质含量与有机肥施用概况[J].中国烟草学报,2004,10(6):40-42.
- [5] 张新要,袁仕豪,易建华.有机肥对土壤和烤烟生长及品质影响研究进展[J].耕作与栽培,2006(5):20-21.
- [6] 彭智良,黄元炯,刘国顺,等.不同有机肥对烟田土壤微生物以及烟叶品质和产量的影响[J].中国烟草学报,2009,15(2):41-45.

2.6 有机肥对烤后烟叶感观质量、内在化学成分的影响 对烟叶中主要化学成分进行分析,有助于采取合理的措施,提高烟叶的质量。由表2可知,各处理 K/Cl 比值都大于4,以处理 C 比较适中,烟叶燃烧性好;各处理氮/碱比都小于1,且以处理 C 和 B 居中,具有一定的生理强度;处理 A 稍高,CK 稍低。蛋白质和总氮含量以处理 C 比较适中。由此可知,生物有机肥处理烟叶化学成分最协调。

- [7] 王素英,陶光灿,谢光辉,等.我国微生物肥料的应用研究进展[J].中国农业大学学报,2003,8(1):14-18.
- [8] 夏振远,李云华,杨树军.微生物菌肥对烤烟生产效应的研究[J].中国烟草科学,2002(3):28-30.
- [9] 张建国,聂俊华,杜振宇.复合生物有机肥在烤烟生产中的应用研究[J].植物营养与肥料学报,2004,10(4):424-428.
- [10] 葛均青,于宪昌,王竹红.微生物肥料效应及其应用展望[J].中国生态农业学报,2003,11(3):87-88.
- [11] 李广才,李富欣,王留河.饼肥和腐殖酸对植烟土壤养分及烤烟生长影响[J].烟草科技,1993(3):39-41.
- [12] 彭艳,周冀衡,杨虹琦,等.烟草专用肥与不同有机肥配施对烤烟生长及主要化学成分的影响[J].湖南农业大学学报:自然科学版,2008,34(2):159-163.
- [13] 史瑞和.土壤农化分析[M].北京:农业出版社,1981.
- [14] 王瑞新,韩富根,杨素勤,等.烟草化学品质分析[M].郑州:河南科学技术出版社,1990.
- [15] 林大仪.土壤学[M].北京:中国林业出版社,2002:96-99.
- [16] 任树雨,谷志宏,孔凡红.生物有机肥及其应用述评[J].农技服务,2008,25(1):75.
- [17] 谈文,吴元华.烟草病理学[M].北京:中国农业出版社,2003:387-391.
- [18] 陈鹏峰,李帆,龙大彬,等.增施有机肥对烤烟 K326 上部烟叶产质量的影响[J].湖南农业科学,2013(2):27-28.
- [19] 赵瑞蕊,王林,任胜超,等.功能微生物制剂和腐殖酸钠对烤烟生长、产量和品质的影响[J].西南农业学报,2012(1):188-192.
- [20] 尚志强,徐刚,许志强,等.“因康生物调节剂”对烤烟生长发育及品质的影响[J].内蒙古农业科技,2011(6):62-63,72.
- [21] 倪霞,查宏波,黄鞞,等.不同氮素形态烤烟专用基肥与追肥配合施用对同品种烟叶产质量的影响[J].华北农学报,2011(S2):90-93.

(上接第4749页)

- [15] ALIA P, SARADHI P, MOHANTY P. Involvement of praline in protecting thylakoid membranes against free radical - induced photodamage [J]. Photochem Photobiol, 1997, 38(2):253-257.
- [16] 许祥明,叶和存,李国凤.脯氨酸代谢与植物抗渗透胁迫的研究进展[J].植物学通报,2000,17(6):536-542.
- [17] 陈贵.提取植物体内的溶剂及作为衰老指标的探讨[J].植物生理学通讯,1991,27(1):44-46.
- [18] 张志良,瞿伟菁.植物生理学试验指导[M].北京:高等教育出版社,2002.
- [19] 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.

- [20] 李雪梅,陈强,王兰兰,等.脱落酸(ABA)对小麦幼苗光合及抗氧化酶的影响[J].沈阳师范大学学报,2006,24(2):221-223.
- [21] 刘怀攀,陈龙.渗透胁迫和外源 ABA 对芦苇愈伤组织中 3 种保护酶活性的影响[J].植物生理学通讯,2002,38(1):27-29.
- [22] 卢少云,郭振飞,彭新湘等.干旱条件下水稻幼苗的保护酶活性及其与耐旱性关系[J].华南农业大学学报,1997,18(4):21-25.
- [23] 马廷臣,余蓉蓉,等. PEG-6000 模拟干旱对水稻苗期根系形态和部分生理指标影响的研究[J].中国农学通报,2010,26(8):149-156.
- [24] 蒋明义,荆家海,王韶唐.渗透胁迫对水稻幼苗膜脂过氧化及体内保护系统的影响[J].植物生理学报,1991,17(1):80-84.
- [25] 刘娥娥,宗会,郭振飞,等.干旱、盐和低温胁迫对水稻幼苗脯氨酸含量的影响[J].热带亚热带植物学报,2000,8(3):235-238.