

## 外源有机酸缓解水稻幼苗根系铝毒的生理机制<sup>\*</sup>

师瑞红 谢国生<sup>\*\*</sup> 曾汉来 张端品

(华中农业大学植物科学技术学院 武汉 430070)

**摘要** 以 4 种杂交水稻品种为材料,进行溶液培养,测定了不同 Al 胁迫处理下发芽期幼苗的根长、根重、根电导率以及根系线粒体中重要的活性氧清除酶 POD、CAT 和 APX 的变化,研究了水稻幼苗对外源有机酸和 Al 毒响应的生理机制。结果表明:1.5mmol/L Al 胁迫下水稻幼苗根系受到轻微伤害,同时 POD 和 APX 活性明显增加,CAT 活性变化不大;而添加有机酸后,Al 胁迫得到明显缓解,其中琥珀酸的缓解效果最为明显,柠檬酸、苹果酸、柠檬酸+琥珀酸的效果表现出品种的特异性;且加入外源有机酸后,POD 和 APX 活性呈下降趋势,CAT 的活性变化相对较小。表明 Al 胁迫引起水稻根细胞线粒体中活性氧代谢平衡发生变化,而有机酸的加入调节了 Al 胁迫下根系细胞线粒体中活性氧清除酶的活性,从而缓解了发芽期水稻幼苗的 Al 毒。

**关键词** 水稻 Al 胁迫 外源有机酸 线粒体 活性氧清除酶

**Physiological mechanism of alleviating aluminum toxicity in rice seedling root by exogenous organic acids.** SHI Rui-Hong, XIE Guo-Sheng, ZENG Han-Lai, ZHANG Duan-Pin(College of Plant Science and Technology, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China), *CJEA*, 2007, 15(4):97~101

**Abstract** Hydroponic culture experiment was carried out to investigate the use of exogenous organic acids in aluminum detoxification at the germination stage of four hybrid rice varieties. Root length and fresh weight of root, root leakage of electrolytes were detected and antioxidant enzymes(e.g.POD, CAT and APX) activity levels also analyzed. Results show that 1.5mmol/L aluminum treatment slightly hurts rice seedling root and POD and APX activities increase distinctly, though that of CAT has no significant change. Al stress is differentially alleviated after the addition of three different organic acids. Succinic acid shows the most obvious Al stress alleviation. Citric acid, malic acid and the mixture of citric acid and succinic acid have specific effects of variety. At the same time, POD and APX activities exhibit a downward trend while that of CAT changes relatively little after addition of exogenous organic acids, suggesting that metabolic homeostasis of reactive oxygen species (ROS) is disrupted by Al stress. The activity level of antioxidant enzymes in mitochondria is then regulated by exogenous organic acids which causes detoxification of aluminum toxicity during rice germination.

**Key words** Rice, Aluminum stress, Exogenous organic acid, Mitochondria, Antioxidant enzyme

(Received May 28, 2006; revised Aug. 16, 2006)

Al 是地壳中含量最高、分布最广的金属元素,它在地壳中主要以硅酸盐和氧化物的形式存在,约占地壳总重量的 8%<sup>[19]</sup>。在酸性条件下,土壤中的 Al 大量溶出,以游离态 Al<sup>3+</sup> 存在,而 Al<sup>3+</sup> 在一定浓度下即可在植物器官、组织和分子水平上影响植物的生命过程<sup>[1]</sup>,Al 毒影响细胞的伸长和分裂,影响矿质元素的吸收与代谢,破坏细胞膜的结构与功能,影响酶的活性等<sup>[2]</sup>。Al 毒已成为抑制植物根系生长的最重要因素之一。

Ryan 等<sup>[20]</sup>的研究表明,在体外实验中,在有过量 Al<sup>3+</sup> 的培养液中,加入有机酸几乎能完全消除 Al<sup>3+</sup> 对植物根系的毒害。陈梅等<sup>[3]</sup>报道,Al 胁迫下外加柠檬酸或草酸可以缓解 Al 对小麦(*Triticum aestivum*)幼苗根系和地上部生长的毒害,但外源有机酸能否被根系吸收,从而参与植物内部解 Al 毒机制,迄今未见报告。何龙飞等<sup>[4]</sup>在小麦中的研究表明,在 Al 胁迫下,加入外源有机酸能缓解 Al 对小麦的毒害作用,且在 Al 敏感品种中更明显。但以往的多数研究都侧重于有机酸对植物 Al 毒害形态上的缓解作用,很少涉及对植物体生理方面的影响。

与其他作物相比,水稻(*Oryza sativa* L.)是比较耐 Al 的作物,但其耐性机制至今仍不完全清楚。综观

<sup>\*</sup> 华中农业大学博士后启动基金(02108)和创新基金项目(03Z018)资助

<sup>\*\*</sup> 通讯作者

收稿日期:2006-05-28 改回日期:2006-08-16

目前文献资料,不管是在 Al 内部解毒机理中还是在 Al 外部排斥解毒机理中,有机酸均起到不可忽视的作用<sup>[5]</sup>。关于有机酸对 Al 毒的缓解机制目前的研究多集中在质外体水平,而有机酸对 Al 胁迫下水稻根系细胞线粒体中活性氧清除酶的变化研究很少。线粒体是细胞的动力工厂,是植物代谢的中心,也是产生活性氧(ROS, Reactive oxygen species)的主要细胞器,Al 胁迫以及加入有机酸后线粒体中与 ROS 代谢有关的活性氧清除酶必然受到很大影响。本试验探讨了有机酸对发芽期水稻幼苗 Al 毒的缓解机理,为农业生产上施用有机肥缓解 Al 毒害以及有机废弃物的利用提供理论依据。

## 1 试验材料与方法

试验以“Ⅱ优 725”、“金优 725”、“两优培九”、“粤优 938”4 个杂交水稻组合为材料。选饱满的水稻种子,经 3% 的 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 消毒 10 min,依次用自来水和蒸馏水冲洗 2~3 遍后,浸种 2 d,期间换水 4~5 次。33℃ 催芽 1 d,挑选发芽整齐一致的种子播于培养皿(直径为 9 cm)中的湿滤纸上,每个培养皿中 30 粒。用 Yoshida 溶液水培水稻幼苗,并进行不同处理。Al 以 AlCl<sub>3</sub>·6H<sub>2</sub>O 形式提供。8 个处理分别为 Yoshida 溶液(CK)、Yoshida 溶液+Al(1.5 mmol/L)(Al 胁迫, I)、Yoshida 溶液+Al(1.5 mmol/L)+苹果酸(1 mmol/L)(Al 胁迫+苹果酸, II)、Yoshida 溶液+Al(1.5 mmol/L)+柠檬酸(1 mmol/L)(Al 胁迫+柠檬酸, III)、Yoshida 溶液+Al(1.5 mmol/L)+琥珀酸(1 mmol/L)(Al 胁迫+琥珀酸, IV)、Yoshida 溶液+Al(1.5 mmol/L)+苹果酸(1 mmol/L)+柠檬酸(1 mmol/L)(Al 胁迫+苹果酸+柠檬酸, V)、Yoshida 溶液+Al(1.5 mmol/L)+苹果酸(1 mmol/L)+琥珀酸(1 mmol/L)(Al 胁迫+苹果酸+琥珀酸, VI)、Yoshida 溶液+Al(1.5 mmol/L)+柠檬酸(1 mmol/L)+琥珀酸(1 mmol/L)(Al 胁迫+柠檬酸+琥珀酸, VII)。以上各处理调 pH 至 4.5,每处理两个重复。播种前后 4 d 用蒸馏水培养,4 d 后进行上述处理。以后每天在培养皿中加满处理液,隔 1 d 换 1 次溶液。材料放在光照培养室中培养,培养温度为 26℃,光周期为昼 10 h/夜 14 h。处理 11 d 后进行各项指标的测定。

在各品种的处理中挑选 5 株有代表性的苗,量其根长、芽长,并计算平均值、方差。用吸水纸将上述 5 株苗的水吸干,称根鲜重,并计算平均单株的根鲜重。参考李合生<sup>[6]</sup>的方法用 DDS-307 型电导仪测定电导率,并计算单位根鲜重的电导率( $\mu\text{S}/\text{cm}\cdot\text{g}$ )。线粒体的制备参照柯玉琴等<sup>[7]</sup>的方法。将线粒体制成悬浮液用于 POD、CAT、APX 酶活性的测定。POD 的测定方法参考张治安等<sup>[8]</sup>的愈创木酚法。3 mL 反应混和液中加入酶液 0.1 mL,25℃ 下反应 3 min 后测定 470 nm 下的 OD 值吸光值,以每分钟内  $\Delta A_{470}$  变化 0.01 定义为一个酶活性单位(U)。POD 活性以 U/g 来表示。CAT 活性参照梁煜周等<sup>[9]</sup>的方法,反应 3 min,以每分钟内  $OD_{240}$  变化 0.01 定义为一个酶活性单位(U),酶活性以  $\Delta OD_{240}/\text{g}\cdot\text{min}$  来表示。APX 活性的测定参照华春等<sup>[10]</sup>的方法,反应 3 min,以每分钟内  $OD_{290}$  变化 0.01 定义为一个酶活性单位(U),酶活性以  $\Delta OD_{290}/\text{g}\cdot\text{min}$  来表示。

## 2 结果与分析

### 2.1 外源有机酸对 Al 胁迫下水稻根长、根长/苗长的影响

表 1 外源有机酸对 Al 胁迫水稻幼苗根长的影响

Tab.1 Effects of exogenous organic acid on root elongation of rice seedlings exposed to 1.5 mmol/L Al

处 理 Treatment	根长/cm Length of root			
	Ⅱ优 725 Eryou 725	金优 725 Jinyou 725	两优培九 Liangyoupeijiu	粤优 938 Yueyou 938
CK	5.12±0.58	5.88±0.96	5.88±1.24	7.40±1.73
I	3.98±0.77	4.42±1.12	3.52±0.79	4.64±0.62
II	8.04±1.65	7.56±0.29	6.36±1.18	6.40±1.06
III	8.14±1.09	4.98±1.00	3.84±1.06	6.20±1.47
IV	8.42±1.17	6.80±0.66	6.28±0.64	5.94±0.10
V	4.78±0.97	4.92±0.33	5.22±1.38	5.68±1.18
VI	5.58±0.64	5.90±1.14	6.54±1.65	9.52±1.91
VII	7.42±1.64	5.84±1.32	5.16±0.86	5.86±0.76

对 Al 胁迫下水稻生长缓解效果显著。

由表 1 和表 2 可以看出,Al 处理后水稻根伸长量全都下降,水稻根系伸长受抑,根长/苗长也显著下降,说明 Al 胁迫时直接对根产生毒害,而对苗的影响是间接作用,这与陈梅等<sup>[3]</sup>的报道一致。在营养液中添加有机酸后,根的受抑程度明显得到缓解,其中尤以琥珀酸的效果最好,柠檬酸对“Ⅱ优 725”的作用较佳。苹果酸对“Ⅱ优 725”、“金优 725”、“两优培九”、“粤优 938”的缓解作用很显著,这可能是由于不同材料根系分泌的有机酸种类不同,因此在添加有机酸时不同有机酸对不同品种会有不同效果。

用 Excel 和 DPS 数据处理系统对根冠比分析表明,各个处理间差异显著,说明添加有机酸

### 2.2 外源有机酸对水稻单根鲜重的影响

由图 1 可知,Al 胁迫处理后对水稻根重的影响并不大,这可能是因为供试水稻材料耐性较好。但在培养液中添加琥珀酸后 4 个品种的根鲜重增加尤为明显,加柠檬酸次之,添加其他有机酸效果不明显。至于 Al 胁迫下部分水稻材料的根重有所增加的原因推测可能是在相对较低 Al 浓度短期胁迫下,耐 Al 品种在环境胁迫初期的生理适应性反应,水稻被低浓度 Al 刺激生长的现象也先后被 Fageria<sup>[21]</sup>、

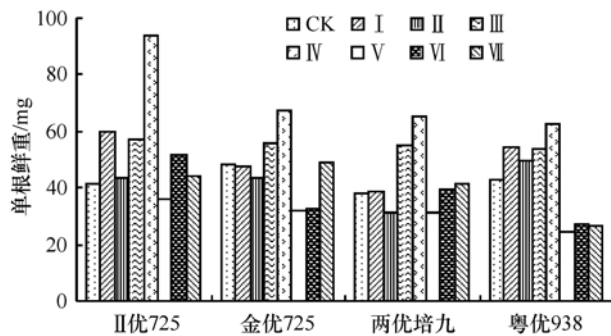


图 1 外源有机酸对水稻幼苗根重的影响

Fig.1 Effects of exogenous organic acid on the fresh weight of rice roots exposed to 1.5mmol/L Al

低,因此电导率明显下降。就各个材料来说,柠檬酸对“两优培九”、“粤优 938”的效果明显,加入后电导率下降,苹果酸+柠檬酸对“II 优 725”效果较好。因此根的电导率可作为评价耐 Al 性的指标之一。

### 2.4 外源有机酸对水稻根系线粒体酶活性的影响

罗银玲等<sup>[11]</sup>的研究表明,植物体内存在 3 种氧化胁迫防御策略,即避免 ROS(Reactive oxygen species, 活性氧)的产生、ROS 的解毒作用、ROS 引起的伤害修复。当植物受逆境胁迫时 ROS 的解毒起很关键的作用。SOD、POD、CAT、抗坏血酸谷胱甘肽循环、谷胱甘肽过氧化物酶、硫氧还蛋白清除系统组成的活性氧清除系统是 ROS 解毒的重要系统。本研究测定了水稻幼苗在 Al 处理以及添加外源有机酸后根系线粒体中活性氧清除酶活性的变化。

POD 活性的变化。POD 是普遍存在于植物体内的一种抗氧化酶,具有清除过氧化物和自由基的作用<sup>[12]</sup>。由表 3 可知,相对于对照而言,Al 胁迫后 POD 活性呈增加趋势。线粒体中 POD 含量相对增加,表明幼苗在一定程度上能通过调节自身代谢来适应外界逆境,这与张治安等<sup>[13]</sup>在 Cd 对大豆的影响中的报道一致。李朝苏等<sup>[14]</sup>也发现在 Al 处理的荞麦幼苗叶片细胞中也存在同样的规律。但对于“金优 725”而言其 POD 却减少,这可能是因为“金优 725”耐 Al 性稍差,对胁迫下代谢的调节能力有限。添加有机酸对 Al 毒有明显缓解作用,加入有机酸后活性氧自由基的生成相对 Al 处理而言减少,POD 含量也相应降低。总体来说,添加外源琥珀酸的 POD 活性相对较高,这大概也是加琥珀酸的处理幼苗生长状况好于其他处理的原因。不同水稻品种对有机酸

表 2 外源有机酸对水稻幼苗根长/苗长的影响

Tab.2 Effects of exogenous organic acid on ratio of root length to shoot length of rice seedlings exposed to 1.5mmol/L Al

处 理 Treatment	处理间差异性 Difference of all treatments		根长/苗长 Ratio of root length to shoot length			
	显著水平 Level of significance		II 优 725 Eryou 725	金优 725 Jinyou 725	两优培九 Liangyoupeiju	粤优 938 Yueyou 938
	5%	1%				
	ab	AB	0.291	0.311	0.421	0.506
I	c	B	0.238	0.213	0.238	0.334
II	a	A	0.501	0.404	0.469	0.443
III	abc	AB	0.464	0.238	0.309	0.444
IV	ab	AB	0.474	0.354	0.418	0.396
V	bc	AB	0.329	0.228	0.331	0.405
VI	a	A	0.373	0.330	0.487	0.716
VII	ab	AB	0.484	0.316	0.369	0.436

Osaki 等<sup>[22]</sup>观察到,其原因还有待于进一步研究证实。

### 2.3 外源有机酸对水稻根电导率的影响

当植物受到逆境影响时,细胞膜遭到破坏,膜透性增大,从而使细胞内的电解质外渗,以至植物细胞浸提液的电导率增大,这样通过同一作物不同品种在相同胁迫下膜透性的增大程度可以比较植物的抗逆性强弱。由图 2 可知,Al 胁迫处理后水稻根的电导率“II 优 725”、“两优培九”、“粤优 938”增加明显。而加琥珀酸后 4 种材料电导率都下降,说明琥珀酸对 Al 胁迫有很好的缓解作用,这是因为琥珀酸在根部与 Al 形成螯合物,质外体和共质体中的 Al 浓度都明显降低,对细胞膜的破坏性大大降低

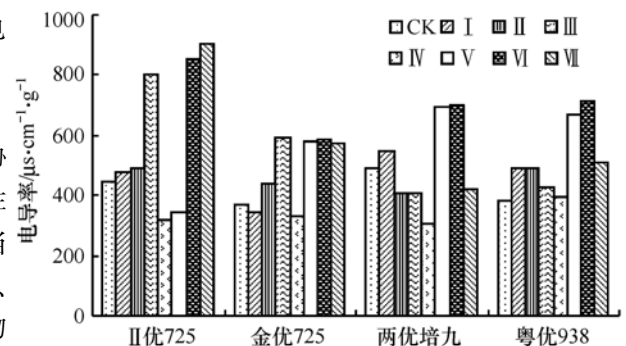


图 2 不同处理下水稻幼苗根系的电导率

Fig.2 The leakage of electrolytes of rice roots under different treatments

的专一性不同,对“Ⅱ优 725”来说,加琥珀酸、苹果酸的效果较好,对于“金优 725”来说,加苹果酸+琥珀酸、琥珀酸效果较好,对于“两优培九”来说,加苹果酸+琥珀酸、琥珀酸效果较好,对于“粤优 938”来说,加苹果酸+琥珀酸、苹果酸效果较好。说明有机酸间存在互作,它们的组合效果并不等于单个效果简单相加。

CAT 活性的变化。CAT 是植物细胞中清除  $H_2O_2$  的关键酶,催化  $H_2O_2$  分解为  $H_2O$  和  $O_2$ ,能够使  $H_2O_2$  维持在一个低水平上,防止膜脂过氧化<sup>[15,16]</sup>。由表 3 可知,“Ⅱ优 725”、“金优 725”Al 处理后 CAT 活性下降,该现象与陈忠林等<sup>[15]</sup>报道的 Pb 胁迫下小麦的表现一致,CAT 活性的下降将会造成  $H_2O_2$  的积累,从而导致线粒体膜结构的损伤,而加入有机酸后,CAT 活性随之发生变化。但不同有机酸效果不同。对“Ⅱ优 725”来说,琥珀酸加入后,CAT 活性明显增加,而添加琥珀酸+苹果酸后,相对于其他 2 种有机酸组合来说,CAT 活性下降较小。对“金优 725”来说,琥珀酸加入后,较其他 2 种有机酸单独加入后的 CAT 活性高。苹果酸+柠檬酸加入后,CAT 活性较高。对于“两优培九”来说,Al 处理后 CAT 活性增加,这可能是因为“两优培九”是耐 Al 性较强的品种,能够通过调节自身酶活性的变化来适应逆境,对于加有机酸的各处理来说,琥珀酸、苹果酸作用明显。对于“粤优 938”,琥珀酸、苹果酸+柠檬酸效果较好。不同有机酸对不同水稻品种效果不尽相同,这一方面是品种的原因,另一方面是有机酸的浓度并不一定是最合适的,且可能是有机酸间存在互作,其组合效果并不等于单个效果简单相加。李朝苏等<sup>[14]</sup>研究表明,不同有机酸,即使是同一种有机酸不同浓度对 Al 处理下幼苗中 POD 活性的影响规律也不尽相同,因此在进行有机酸缓解 Al 毒害时,要根据不同植物选择不同的有机酸及其浓度,以收到较好效果。

表 3 外源有机酸对 Al 胁迫下水稻根线粒体中 POD、CAT、APX 活性的影响

Tab. 3 Effect of exogenous organic acid on activities of POD, CAT and APX in mitochondria of rice roots exposed to 1.5mmol/L Al

处 理 Treat- ment	POD 酶活性/ $U \cdot g^{-1}$				CAT 酶活性/ $\Delta OD_{240} \cdot g^{-1} \cdot mm^{-1}$				APX 酶活性/ $\Delta OD_{290} \cdot g^{-1} \cdot min^{-1}$			
	Activity of peroxidase				Activity of catalase				Activity of ascorbate peroxidase			
	Ⅱ优 725	金优 725	两优培九	奥优 938	Ⅱ优 725	金优 725	两优培九	奥优 938	Ⅱ优 725	金优 725	两优培九	奥优 938
	Eryou 725	Jinyou 725	Liangyou- peijiu	Yueyou 938	Eryou 725	Jinyou 725	Liangyou- peijiu	Yueyou 938	Eryou 725	Jinyou 725	Liangyou- peijiu	Yueyou 938
CK	1063.76	966.52	1060.93	738.96	10.65	9.63	7.50	14.74	450.36	1048.04	1158.60	1847.39
I	1518.69	782.91	3226.67	1234.95	8.99	7.44	14.31	12.25	887.89	1861.54	1893.33	2315.49
II	864.70	769.12	1583.09	1306.67	6.76	6.43	10.58	6.43	660.69	915.58	1239.19	1117.14
III	670.22	955.20	752.91	1158.08	3.24	6.24	5.30	5.23	489.86	1080.65	523.61	922.68
IV	949.56	1017.69	1912.75	749.58	21.81	8.22	12.53	8.14	539.16	953.29	870.81	545.36
V	787.45	2091.63	2096.53	1571.28	6.13	11.70	4.12	7.79	701.85	1069.72	1742.08	1338.46
VI	861.39	492.63	985.25	575.57	8.99	1.68	4.54	2.21	958.75	1526.55	818.01	1183.23
VII	526.95	964.14	1235.45	588.68	1.86	1.63	5.04	1.85	1116.77	1426.30	424.60	784.91

APX 活性的变化。由表 3 可知,低浓度 Al 处理下 APX 活性明显增加,这可能是因为低浓度 Al 胁迫下活性氧自由基产生量增加,诱导了细胞内活性氧清除酶 APX 大量表达,以清除体内的活性氧。而在单独添加 3 种有机酸后,APX 活性呈降低趋势。就各个材料来说,对于“Ⅱ优 725”,柠檬酸+琥珀酸处理 APX 活性最高;对于“金优 725”,苹果酸+琥珀酸、柠檬酸+琥珀酸中 APX 活性高;对于“两优培九”,苹果酸、苹果酸+柠檬酸中 APX 活性高;对于“粤优 938”,苹果酸、苹果酸+柠檬酸、苹果酸+琥珀酸中 APX 活性高。抗坏血酸过氧化物酶(Ascorbate peroxidase, APX)是利用抗坏血酸(Ascorbic acid, AsA)为电子供体的  $H_2O_2$  的清除剂<sup>[17]</sup>,主要存在于叶绿体和细胞质中,关于它在线粒体中的报道很少,曾有在豌豆叶线粒体中已有完整的抗坏血酸——谷胱甘肽循环的报道,也就是说在线粒体活性氧清除酶系中可能也存在 APX,与 POD、SOD、CAT 等相互协调,共同参与逆境胁迫下活性氧的清除。对照 3 种活性氧清除酶活性变化还可发现,1.5mmol/L Al 胁迫下,POD 和 APX 对活性氧具较强的忍受性,起主要的活性氧清除作用。

### 3 小结与讨论

综合根长、根长/苗长、根重、根电导率以及根系线粒体中活性氧清除酶 POD、CAT、APX 活性的变化结果来看,低浓度 Al 胁迫下,水稻幼苗根受到轻微伤害,而在添加有机酸后,从形态指标和生理指标看,Al 胁迫得到缓解,其中琥珀酸的效果最为明显。李德华等<sup>[18]</sup>曾报道,在 Al 胁迫下耐 Al 性较强的玉米品系的根伤流液中可检出大量的琥珀酸,水稻中是否也存在此种现象还不太清楚,但可以肯定的是,琥珀酸在植物耐 Al 机制中发挥着非常重要的作用。当然,在有几项指标中,添加柠檬酸、苹果酸、柠檬酸+琥珀酸对某些品

种的效果也很好,这可能是由于不同材料对有机酸的专一性不同,有机酸浓度对不同材料的最适浓度不一致所致。

Al胁迫下有机酸的分泌是植物耐Al的一个很重要机制,在外部排斥Al和内部螯合Al机制中,有机酸都发挥着重要作用。外部斥Al机制认为,有机酸主要是通过与Al形成螯合物而降低外质体和共质体中的 $Al^{3+}$ 浓度,从而达到缓解Al毒的作用。目前,尽管人们在Al胁迫及有机酸的合成分泌机制,特别是Al刺激的阴离子通道方面已取得一些进展,但是内部螯合机制的研究还不深入。本试验研究了有机酸对Al胁迫下水稻根系细胞线粒体内活性氧清除酶活性的内部变化机制,探讨了水稻幼苗对外源有机酸和Al毒响应的生理机制(尤其是线粒体中相关酶的代谢变化机制),为进行编码代谢相关酶的基因克隆和水稻转基因方面的研究提供依据。

### 参 考 文 献

- 1 刘文新,栾兆坤,汤鸿霄.水体中铝(Ⅲ)的化学形态及其生态效应的研究进展.生态学报,1996,16(2):212~220
- 2 许玉凤,曹建敏,王文元,等.植物耐铝毒害的研究进展.沈阳农业大学学报,2002,33(6):452~455
- 3 陈梅,陈亚华,沈振国,等.外源有机酸对小麦幼苗铝毒的缓解作用.植物生理与分子生物学学报,2003,29(4):281~288
- 4 何龙飞,王爱勤.外源有机酸对小麦铝毒害的缓解效应.华北农学报,2002,17(增刊):75~79
- 5 孙琴,倪吾钟,杨肖娥.有机酸在植物解铝毒中的作用及生理机制.植物学通报,2002,19(4):496~503
- 6 李合生.植物生理生化实验技术.北京:高等教育出版社,2000.261~263
- 7 柯玉琴,叶明志,伍迪明,等.光对抗感白叶枯病水稻幼苗生长及感病后根叶线粒体ATPase活力的影响.福建农业大学学报,1997,26(1):119~122
- 8 张志安,张美善,蔚荣海.植物生理学实验指导.北京:中国农业科学技术出版社,2004
- 9 梁煜周,何若天.氯化胆碱对低温胁迫下水稻的保护作用.中国水稻科学,1999,13(1):31~35
- 10 华春,王仁雷,刘友良.外源AsA对盐胁迫下水稻叶绿体活性氧清除系统的影响.作物学报,2004,30(7):692~696
- 11 罗银玲,宋松泉.植物线粒体、活性氧与信号转导.西北植物学报,2004,24(4):737~747
- 12 蒋选利,李振歧,康振生.过氧化物酶与植物抗病性研究进展.西北农林科技大学学报(自然科学版),2001,29(6):124~129
- 13 张治安,王振民,徐克章.Cd胁迫对萌发大豆种子中活性氧代谢的影响.农业环境科学学报,2005,24(4):670~673
- 14 李朝苏,刘鹏,徐根娣,等.外源有机酸对荞麦幼苗铝毒害的缓解效应.作物学报,2006,32(4):532~539
- 15 陈忠林,张利红.有机酸对铝胁迫小麦幼苗部分生理特性的影响.中国农学通报,2005,21(5):393~395
- 16 孙建伟.二氧化硫对玉米细胞保护酶同工酶的影响.临沂师范学院学报,2005,27(3):42~45
- 17 孙卫红,王伟青,孟庆伟.植物抗坏血酸过氧化物酶的作用机制、酶学及分子特性.植物生理学通讯,2005,41(2):143~147
- 18 李德华,陈锦华,贺立源,等.铝胁迫下玉米根系生理反应的基因型差异.孝感学院学报,2004,24(3):5~9
- 19 Bojic A., Purenovic M., Kocic B., et al. The comparison of aluminum effects and its uptake by *Escherichia coli* in different media. Cent. Eur. J. Public Health, 2002, 10(1/2):66~71
- 20 Ryan P. R., Delhaize E., Randall P. J. Characterization of Al-stimulated efflux of malate from the apices of Al-tolerant wheat roots. Planta, 1995, 196(1):103~110
- 21 Fageria N. K., Wright R. J., Baligar V. C. Rice cultivar response to aluminum in nutrient solution. Communications in Soil Science and Plant Analysis, 1988, 19(7~12):1133~1142
- 22 Osaki M., Watanabe T., Tadano T. Beneficial effect of aluminum on growth of plants adapted to low pH soils. Soil Science and Plant Nutrition, 1997, 43(3):551~563