

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201608007

引文格式: 任迎虹, 刘松青, 祁伟亮, 等. 干旱胁迫下桑树叶片中超氧阴离子的变化规律 [J]. 广西植物, 2017, 37(9):1122-1129

REN YH, LIU SQ, QI WL, et al. Changes of super oxygen anion in mulberry varieties under water stress [J]. *Guihaia*, 2017, 37(9):1122-1129

干旱胁迫下桑树叶片中超氧阴离子的变化规律

任迎虹, 刘松青, 祁伟亮, 罗翠华, 龚壁燃, 欧莉萍

(成都师范学院 化学与生命科学学院, 成都 611130)

摘要: 该研究以 6 个四川桑树品种为对象, 对供试桑树品种进行连续的人工干旱处理, 利用生理方法明确保护酶系(SOD)的变化规律, 并采用硝基四氮唑蓝(NBT)还原试验进行超氧阴离子 $O_2^{\cdot-}$ 组织化学的可视化检测。结果表明: 随着干旱胁迫的加剧, SOD 的含量明显高于对照组, 其中 SOD 活性呈先升后降的变化趋势, 而超氧阴离子一直呈加重的趋势。6 个桑树品种的 SOD 含量从正常到中度胁迫都呈现不同程度的上升趋势, 上升趋势明显的品种是九龙拐和湖桑 32, 上幅分别为 62.7% 和 60.1%, 其次是云桑 1 号和荷叶白一号上幅, 分别为 52.2%、58.2%, 油桑和充桑的上幅为 50.8% 和 47.4%, 说明 SOD 正发挥着积极的作用。在中度胁迫之后 SOD 的含量与活性氧的水平表现出相反的趋势, 原因可能是随着干旱胁迫的加剧, $O_2^{\cdot-}$ 达到最大值且超出一定域值, 从而导致 SOD 活性的降低。通过电镜观察发现, 超氧阴离子由叶脉向周围扩散, 同时面积逐渐增大。其中, 抗旱性强的品种湖桑 32 叶片表面茸毛比较长, 且基部膨大, 端部有明显的刺状突起, 而抗旱性弱的品种荷叶白 1 号叶片表面茸毛比较细短且端部的刺状突起不明显, 因此推测叶片表面茸毛的特性与抗旱性存在一定关系。

关键词: 桑树, 干旱胁迫, 超氧化物歧化酶, 超氧阴离子, 叶片表面茸毛

中图分类号: Q945.78, S888.2 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2017)09-1122-08

Changes of super oxygen anion in mulberry varieties under water stress

REN Ying-Hong, LIU Song-Qing, QI Wei-Liang, LUO Cui-Hua,
GONG Bi-Ran, OU Li-Ping

(College of Chemistry and Life Sciences, Chengdu Normal University, Chengdu 611130, Sichuan, China)

Abstract: We used six mulberry varieties in Sichuan Province as the research object, by using physiological method and used NBT test to determine the activities of SOD and to study the changes of super oxygen anion ($O_2^{\cdot-}$) in the leaf blade tissues under different drought conditions. The results showed that the SOD content of six mulberry varieties were significantly higher than those of the controls. The change trend of SOD activity was raised and then fell later, and super oxide anion grew steadily. Possible reasons were that reactive oxygen beyond a certain threshold, which led to SOD activity de-

收稿日期: 2016-10-26 修回日期: 2016-11-18

基金项目: 四川省科技厅应用基础项目(2015JY0144); 四川省教育厅创新团队项目(15TD0036) [Supported by Department of Science and Technology of Sichuan Province (2015JY0144); Supported by Sichuan Provincial Department of Education of Creative Team (15TD0036)]。

作者简介: 任迎虹(1964-), 四川达州人, 女, 教授, 从事作物遗传育种研究, (E-mail) renyinghong@163.com。

creased. Under different drought conditions, from normal stress treatment to middle stress, the SOD content of six mulberry varieties also demonstrated rapid growth. Jiulonggui and Husang 32 showed a rising trend and increased by 62.7% and 60.1% obviously; followed by Yunsang 1 and Heyebai 1 raised to 52.2% and 58.2%; Yousang and Chongsang were increased to 50.8% and 47.4%, respectively. This showed that the SOD played an active and effective role to reduce O_2^- . After moderate stress level of SOD and active oxygen showed the opposite trend, which showed significant degradation effect, and had a mechanism of active oxygen injury. Super oxide anion spread around the veins, area of super oxide anion gradually increased, which were observed by transmission electron microscope. It is observed that Husang 32 has its ability to eliminate the superoxide free radical, and its drought resistance abilities and leaf blade surface hairs were higher than that of Heyebai 1. Hence, it can be inferred that the length of leaf blade surface hairs has a certain relationship with drought resistance.

Key words: mulberry, drought stress, superoxide dismutas, super oxygen anion, leaf blade surface hairs

桑树属桑属 (*Morus* L.) 桑科 (Moraceae), 我国约 15 个种, 分布于北温带, 属于多年生的双子叶落叶乔木, 具有食用、药用、材用及观赏等多种利用价值, 是一种重要的经济作物 (秦俭等, 2010)。蚕桑产业是四川传统特色产业, 是四川省重点发展的“十大”农业产业之一。而干旱是桑树种植最主要的非生物胁迫因素, 严重影响桑叶的产量和品质。植物在受到干旱胁迫时会发生 PSII 和 PSI 的光抑制现象, 而 PSI 的光抑制现象与活性氧 (ROS) 的产生紧密相关 (Liu et al, 2004; Asada, 2006)。体内活性氧含量的增加, 如过氧化氢 (H_2O_2)、超氧阴离子 (O_2^-), 对植物的生长会产生不利影响 (Strid et al, 1994; Yu et al, 2006; Pradedova et al, 2011)。因此, 植物在干旱或者盐胁迫下正常生长的关键是控制叶绿体中活性氧的平衡 (Tseng et al, 2007)。为防止超氧化物对细胞体的破坏, 植物将启动酶和非酶的防御系统来有效清除活性氧, 以保护细胞膜等免受氧化伤害, 从而有利于维持其他生理代谢的正常进行 (Prochazkova et al, 2001; Gutteridge & Halliwell, 2010)。其中, 超氧化物歧化酶 (superoxide dismutase, SOD) 在保护细胞免受氧自由基的毒害中发挥着重要作用 (Kim et al, 2010), SOD 通过歧化反应把 O_2^- 转化为 H_2O_2 , H_2O_2 再被过氧化氢酶和氧化物酶转化为 H_2O , 从而达到清除细胞内氧自由基, 来缓解植物受到的逆境胁迫 (Tian & Lei, 2007; Miller et al, 2010)。因此, 抗氧化酶的活性与植物的抗逆性强弱有关 (Kochhar & Kochhar, 2005)。应朝阳等 (2006)、谢亚军等 (2008) 和陈珺 (2013) 分别采用不同的植物花生、甘草以及四种观赏植物红叶

石楠、小叶黄杨、金叶女贞及大叶黄杨, 研究土壤干旱胁迫下对活性氧代谢及保护酶活性的影响变化规律。任迎虹 (2009) 研究报道在干旱条件下桑树保护酶活性随干旱胁迫的加强而提高。

前人研究当中经常使用紫外—可见吸收分光光度的方法, 进行检测 O_2^- , 但此法难以准确用于 O_2^- 的定性分析。Donahue (1997) 和 Liang et al (2003) 利用硝基四氮唑蓝 (NBT) 还原法进行 O_2^- 的组织化学定位, 此法测定灵敏度高。廖展如等 (2003) 模拟干旱胁迫利用 NBT 还原法, 对水稻、棉花、小麦、玉米、油菜、花生等作物进行 O_2^- 组织化学检测、光镜及电镜观察。在桑树抗逆性研究中, 利用硝基四氮唑蓝还原法进行 O_2^- 的研究报道比较少。因此, 本研究以 6 个四川桑树品种为研究对象, 进行干旱胁迫处理, 利用生理生化方法来明确活性氧 (O_2^-) 及保护酶系 (SOD) 的变化规律, 采用电镜细胞化学标记技术在亚细胞水平上对 O_2^- 的空间分布进行定位, 以研究活性氧在不同干旱胁迫下的变化规律, 这为细胞学研究提供理论依据。

1 材料与amp;方法

1.1 材料

供试材料充桑, 荷叶白 1 号, 九龙拐, 油桑, 湖桑 32 号, 云桑 1 号。均采集于四川省西昌市蚕种场品保园, 其中旱地对照材料为湖桑 32 号。

1.2 方法

1.2.1 干旱胁迫处理 2015 年 4 月室内模拟干旱条件对种子进行发芽后盆栽, 土壤混合比例 (土壤: 营

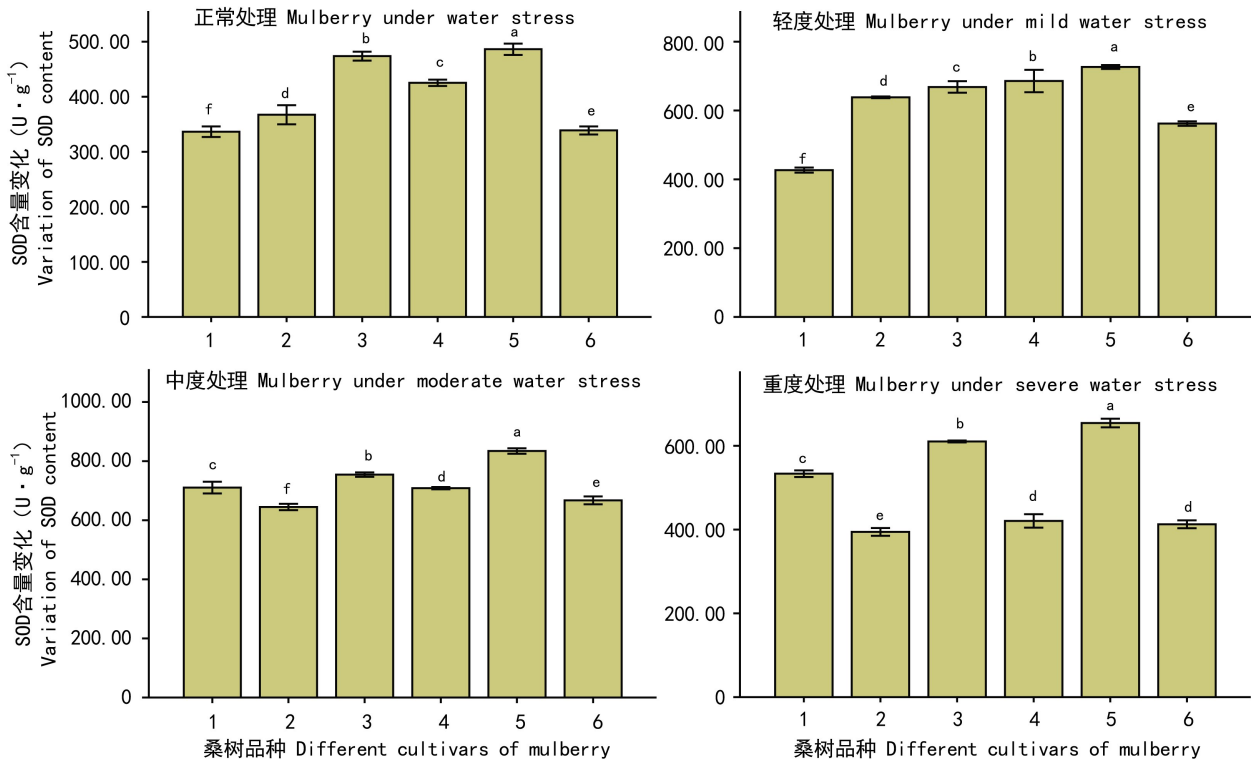


图 1 干旱胁迫下桑树超氧化物歧化酶的含量变化 1. 充桑; 2. 荷叶白 1 号; 3. 九龙拐; 4. 油桑; 5. 湖桑 32; 6. 云桑 1 号。

Fig. 1 Variation of SOD contents of mulberry under drought stress 1. Chongsang; 2. Heyebai 1; 3. Jiulongguai; 4. Yousang; 5. Husang 32; 6. Yunsang 1.

养土为 1:1)。7 月, 苗木高度在 40 cm 左右时, 选择长势相对一致的苗木, 对供试桑树品种进行连续的人工干旱处理。实验分成试验组和对照组, 每个品种为 12 盆, 待各品种桑树生长正常后, 选取长势基本一致的于 5 月初对试验组进行水分胁迫。将干旱和对照处理均浇透水后再分别处理, 试验组停止浇水, 自然失水, 对照组每隔 2 d 浇一次水, 每次每盆 1 500 mL。

分别于土壤干旱处理后 7、14、21 d 后的早上 8:00 取上部同叶位叶片, 进行各项指标的测定, 三次重复。测得田间最大持水量为 34.85%, 据此设为正常处理(含水量为 85%~100%)、轻度干旱(含水量为 65%~75%)、中度干旱(含水量为 50%~65%)、重度干旱(含水量为 30%~45%)。

1.2.2 $O_2\cdot$ 组织化学检测和 SOD 活性测定方法 $O_2\cdot$ 的可视化检测方法是按照 Wang et al (2011) 的方法,

作微小修改进行, 选取抗旱性强的品种湖桑 32 和抗旱性弱的品种荷叶白 1 号进行电镜观察, 观察超氧阴离子在细胞内部的变化规律。SOD 活性测定参考 Beauchamp & Fridovich (1971) 的测定方法。

1.2.3 数据统计分析 所有数据均为 3 次重复的平均值, 采用 EXCEL 和 SPSS 软件(王满莲等, 2014) 进行数据统计分析。

2 结果与分析

2.1 超氧化物歧化酶的活性变化

随着干旱胁迫的加剧, SOD 活性呈先升后降的变化趋势, 在各胁迫处理水平下, 6 个桑树品种的水分含量变化存在显著差异 ($P < 0.05$)。从 CK 到中度, 各品种在干旱胁迫下持续升高并达到最大值(图 1), 上升趋势明显的品种是九龙拐和湖桑 32, 分别升高了

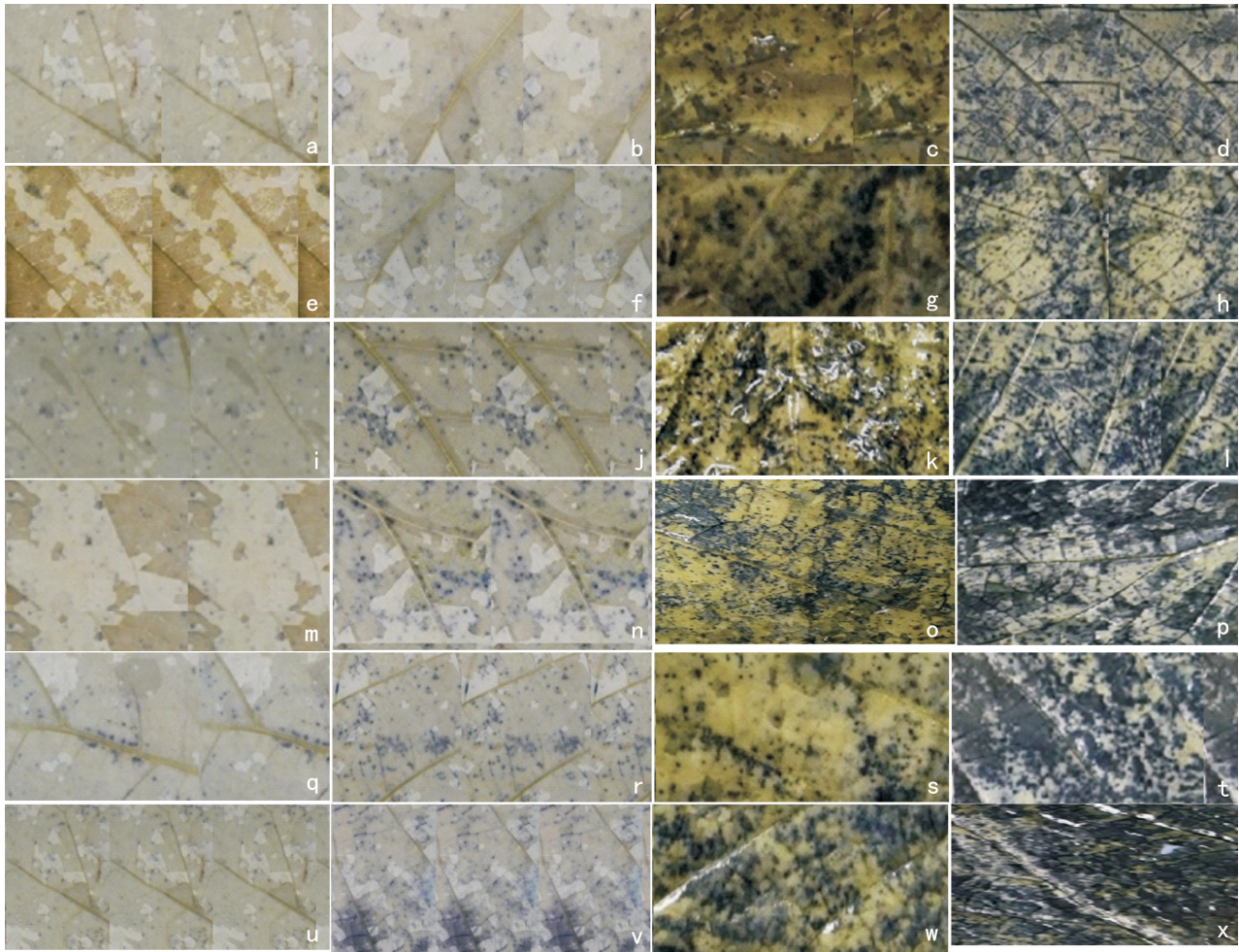


图 2 干旱胁迫处理下,利用氮蓝四唑法对桑树叶片中超氧阴离子的组织化学检测 a-x. 6 个桑树品种在正常(a, e, i, m, q, u)、轻度(b, f, j, n, r, v)、中度(c, g, k, o, s, w)、重度干旱(d, h, l, p, t, x)胁迫处理下的超氧阴离子分布规律,超氧阴离子用分散的蓝色的斑点聚合产物来指示。a-d. 湖桑 32, e-h. 九龙拐, i-l. 云桑 1 号, m-p. 充桑, q-t. 油桑, u-x. 荷叶白 1 号。

Fig. 2 Histochemical detection of $O_2\cdot^-$ with NBT in mulberry leaves under drought stress a-x. Representative to normal stress(a, e, i, m, q, u), mild stress (b, f, j, n, r, v) and moderate stress (c, g, k, o, s, w) and severe stress (d, h, l, p, t, x) of six mulberry varieties, respectively. Superoxide anion ($O_2\cdot^-$) were indicated by dispersion polymerization product of blue spots. a-d. Husang 32; e-h. Jiulongguai; i-l. Yunsang 1; m-p. Chongsang; q-t. Yousang; u-x. Heyebai 1.

62.7%和 60.1%,其次是云桑 1 号和荷叶白一号,分别升高了 52.2%、58.2%,油桑和充桑的分别升高了 50.8%和 47.4%,表明湖桑 32 和九龙拐的活性氧清除能力比较强。从中度到重度,SOD 活性呈下降趋势,各品种 SOD 活性从弱到强依次是荷叶白 1 号<油桑<充桑<云桑 1 号<九龙拐<湖桑 32。这说明自由基活性氧浓度未超过伤害“阈值”时,保护酶 SOD 活性会表现出积极应对;而超过“阈值”后,保护酶 SOD 活性下降,从而进一步促使了膜脂过氧化。

2.2 胁迫条件下对活性氧积累的影响

随着干旱胁迫的加剧,超氧阴离子的蓝色斑点聚合产物面积呈上升的变化趋势,面积越大表明植物对干旱胁迫的防御机制越差,抗旱性能力就越低。在正常处理水平下,6 个桑树品种的超氧阴离子蓝色斑点聚合产物均有少量的积累,表明叶片本身也存在少量的超氧阴离子(图 2:a, e, i, m, q, u)。轻度处理下,6 个桑树品种的超氧阴离子的蓝色斑点积累产物面积比较小且数目开始增加(图 2:b, f、

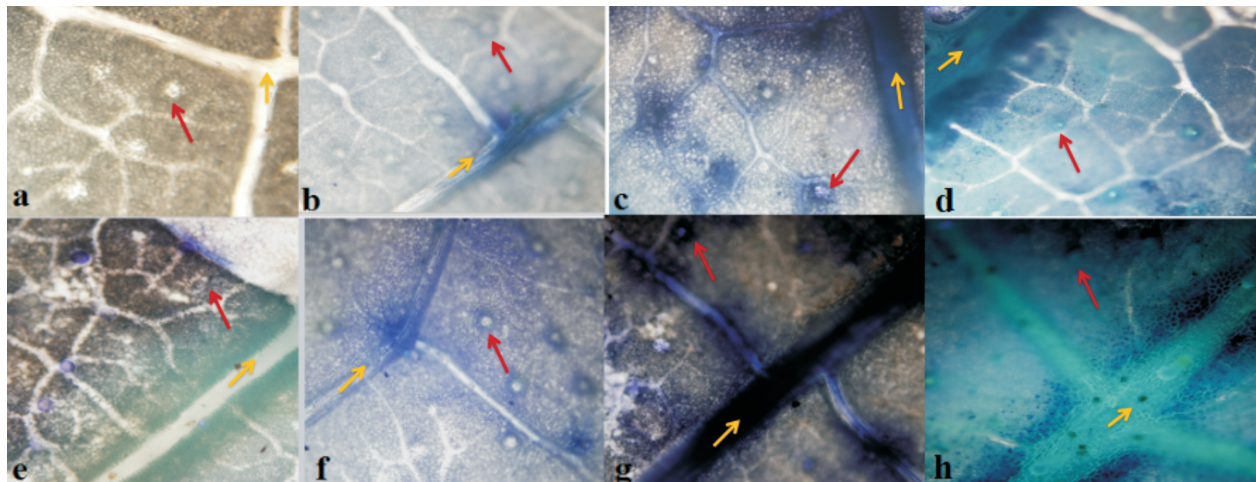


图 3 干旱胁迫处理下,桑树叶片中超氧阴离子的叶片表皮细胞化学定位观察 a、b、c、d. 抗旱性强的品种湖桑 32, e、f、g、h. 抗旱性弱的品种荷叶白 1 号在电镜下的细胞化学定位观察。a、e 为胁迫正常处理, b、f 为胁迫轻度处理, c、g 为中度胁迫, d、h 为重度胁迫处理。下同。其中红色箭头所指为叶片表面绒毛;黄色箭头所指为叶脉。

Fig. 3 Histochemical detection of O_2^- with NBT in epidermal cells of mulberry leaves under drought stress a, b, c, d. Drought resistance varieties of Husang 32, e, f, g, h. Drought-sensitive varieties of Heyebai 1. a-h. Representative two mulberry varieties in normal stress (a, e), mild stress (b, f) and moderate stress (c, g) and severe stress (d, h), respectively. The same below. Red arrows are leaf black surface hairs; yellow arrows are veins.

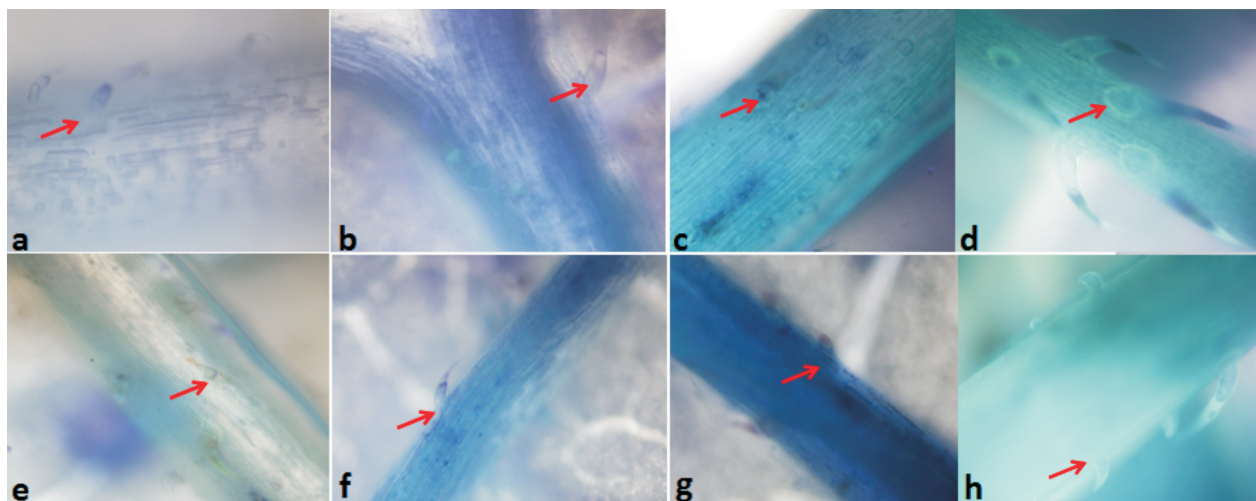


图 4 干旱胁迫处理下,桑树叶片中超氧阴离子的叶脉细胞化学定位观察 处理中度红色箭头所指为为叶皮表面茸毛。

Fig. 4 Histochemical detection of O_2^- with NBT in mulberry leaf vein cells of polish wheat seedling under drought stress Red arrows are leaf blade surface hairs.

j、n、r、v)。中度处理下,6 个桑树品种的超氧阴离子的蓝色斑点积累产物主要集中在叶脉附近,斑点面积增大,且数目开始增加(图 2:c、g、k、o、s、w)。在重度干旱胁迫处理下,超氧阴离子(O_2^-)的蓝色斑

点积累产物面积增大,且色度加深,其中湖桑 32 和九龙拐的蓝色斑点产物比较少(图 2:d、h),云桑 1 号和充桑的次之(图 2:l、p),荷叶白 1 号和油桑的最多(图 2:t、x)。这表明随着干旱胁迫的加剧湖桑

32 和九龙拐的自身防御机制比较强,抗旱能力比较好,云桑 1 号和充桑次之,荷叶白 1 号和油桑的抗旱能力较弱。

2.3 干旱胁迫下对超氧阴离子的叶片表皮细胞化学定位观察

随着干旱胁迫的加剧,超氧阴离子的蓝色斑点积累产物主要集中在叶脉附近,斑点面积逐渐增大,叶脉茸毛中的超氧阴离子积累也随之发生变化。在正常处理下,叶脉和细胞表面的蓝色斑点积累产物较淡(图 3:a、e),其中抗旱性强的湖桑 32 叶脉茸毛较长且呈透明状,抗旱性弱的荷叶白 1 号叶脉茸毛较短(图 4:a、e)。在轻度处理下,叶脉中不同部位出现淡蓝色斑点积累产物,叶脉茸毛末端部位有淡蓝色的产物积累,表明超氧阴离子的积累相对比较少(图 3:b、f,图 4:b、f)。在中度处理下,叶脉部位的蓝色斑点积累产物加深,细胞表面茸毛周围的超氧阴离子逐渐增多,而叶脉茸毛中的超氧阴离子蓝色斑点积累达到最大(图 3:c、g,图 4:c、g)。在重度处理下,细胞表面的超氧阴离子的积累产物面积增大,其中湖桑 32 在细胞表面及茸毛部位中的蓝色斑点面积区域增大且茸毛部位尖端呈透明状(图 3:d,图 4:d);而荷叶白 1 号超氧阴离子的蓝色斑点面积颜色较深、茸毛数量多颜色比较深(图 3:h,图 4:h),这表明抗旱性强的品种湖桑 32 超氧阴离子的清除能力比较强,荷叶白 1 号比较弱。

3 讨论

3.1 干旱胁迫下超氧化物歧化酶的活性变化

夏慧莉等(1999)研究表明,细胞内活性氧(reactive oxygen species, ROS)的积累能诱导细胞发生凋亡。通常细胞内有一系列有效的抗氧化防御机制,包括清除 ROS 的 SOD、CAT、POD 等,其中, SOD 是抵御活性氧自由基介导的氧化损伤的第一道防线,是抗氧化酶系统中的关键酶, SOD 能以 $O_2\cdot^-$ 为基质进行歧化反应(任永波等, 2001)。随着干旱胁迫的加剧,一旦活性氧水平超出一定域值,自由基产生与清除间的平衡失调,就会导致 SOD 酶活性的降低(林永英 2002)。在本研究中,随着干旱胁迫的加剧, SOD 活性总体呈现先上升后下降的变化趋势,超氧阴离子一直呈加重的趋势, 6 种桑树 SOD

活性变化与张旭颖等(2010)和陈珺(2013)的测定结果一致。SOD 的含量在中度胁迫下达到最大,说明 SOD 发挥着积极的作用。在中度胁迫之后 SOD 的活性与活性氧的水平表现出相反的趋势,原因可能是在重度处理下活性氧达到最大值,超出一定域值,从而导致抗氧化酶活性的降低。

3.2 超氧阴离子在细胞中的分布规律

叶脉系统是叶片里重要的水分输导系统,也是运输养分和光合产物的通道。叶脉密度和叶脉直径等,共同决定着叶脉系统的水力导度(Sack et al, 2013)。随着干旱胁迫加剧,超氧阴离子蓝色斑点积累产物最先出现在叶脉中,并且面积区域逐渐增大,其可能原因是土壤水分缺失,叶片中叶脉区域最先表现出超氧阴离子的积累,这与叶脉的疏导性存在一定的关系。段喜华等(2003)认为,叶片表皮毛数量较多,可以减少空气流对气孔的影响,也减少叶表蒸腾,因此,叶表皮茸毛在一定程度上反映植物的抗旱能力和抗逆特性。赵述文等(1991)通过大豆不同抗旱性品种叶片电镜观察,发现抗旱性强的品种叶片茸毛粗而长,茸毛基部膨大,抗旱性弱的品种茸毛细而短,上面的刺状突起不明显。该研究通过电镜观察及 $O_2\cdot^-$ 的叶片、叶脉表皮细胞化学定位观察,研究结果表明茸毛部位的超氧阴离子积累由基部向端部扩散,抗旱性强的品种湖桑 32 叶细胞表面茸毛比较长且端部比较尖。随着干旱胁迫的加剧,在重度处理下,湖桑 32 叶脉中超氧阴离子积累蓝色斑点产物颜色变浅,在茸毛的细胞基部和端部呈透明状、中部颜色加深,这表明湖桑 32 的氧自由基的清除能力比较强。而抗旱性弱的品种荷叶白 1 号,叶脉表面茸毛比较短,超氧阴离子积累蓝色斑点产物颜色并未发生明显变化。推测随着干旱胁迫的加剧,细胞表面茸毛越长能够减少叶表蒸腾,同时对超氧阴离子的清除能力比较强,从而表现出较好的抗旱性。

参考文献:

- ASADA K, 2006. Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions [J]. *Plant Physiol*, 141(2): 391-396.
- BEAUCHAMP C, FRIDOVICH I, 1971. Superoxide dismutase:

- improved assays and an assay applicable to acrylamide gels [J]. *Analyt Biochem*, 44(1): 276-287.
- CAI YY, CHEN J, 1999. Production and role of reactive oxygen species in plant defense responses [J]. *Chin Bull Bot*, 16(2):107-112. [蔡以滢, 陈珈, 1999. 植物防御反应中活性氧的产生和作用 [J]. *植物学通报*, 16(2):107-112.]
- CHEN J, 2013. Response of activated oxygen metabolism to drought stress of four ornamental species [D]. Zhejiang A & F University:1-51. [陈珺, 2013. 四种观赏植物的活性氧代谢对干旱胁迫的响应 [D]. 浙江农林大学:1-51]
- DONAHUE JL, CRAMER CL, GRABAU EA, et al, 1997. Responses of antioxidants to paraquat in pea leaves (relationships to resistance) [J]. *Plant Physiol*, 113(1): 249-257.
- DUAN XH, SUN LF, MA SR, et al, 2003. The studied of blade of adenophora potaniniin different altitude [J]. *Bull Bot Res*, (23):334-336. [段喜华, 孙立夫, 马书荣, 等, 2003. 不同海拔高度泡沙参叶片形态研 [J], *植物研究*, (23):334-336.]
- GUTTERIDGE J, HALLIWELL B, 2010. Antioxidants: molecules, medicines, and myths [J]. *Biochem Bioph Res Co*, 393(4): 561-564.
- KIM TY, JO MH, HONG JH, 2010. Protective effect of nitric oxide against oxidative stress under UV-B Radiation in maize leaves [J]. *J Environ Sci*, 19(12):1323-1334.
- KOCHHAR S, KOCHHAR VK, SINGH SP, et al, 2005. Differential rooting and sprouting behaviour of two *Jatropha* species and associated physiological and biochemical changes [J]. *Curr Sci*, 89(6):936-939.
- LIANG Y, CHEN Q, LIU Q, et al, 2003. Exogenous silicon (Si) increases antioxidant enzyme activity and reduces lipid peroxidation in roots of salt-stressed barley (*Hordeum vulgare* L.) [J]. *J Plant Physiol*, 160(10): 1157-1164.
- LIAO ZR, CEHN ZF, MENG XG, et al, 2003. Design and synthesis of anti-stress reagents mimicking metal loenzymes [J]. *J Centr Chin Norm Univ (Nat Sci Ed)*, 37(3):336-342. [廖展如, 陈战芬, 孟祥高, 等, 2003. 金属拟酶抗逆剂的设计与合成 [J]. *华中师范大学学报(自然科学版)*, 37(3):336-342.]
- LIN YY, 2002. Active oxygen damage to the cyclobalanopsis glauca leaves during process of water stress [J]. *J Fujian Coll For*, 22(1):1-3. [林永英, 2002. 水分胁迫对青冈叶片活性氧的伤害 [J]. *福建林学院学报*, 22(1):1-3.]
- MILLER G, SUZUKI N, CIFTCI-YILMAZ S, et al, 2010. Reactive oxygen species homeostasis and signalling during drought and salinity stresses [J]. *Plant Cell Environ*, 33(4):453-467.
- PRADEDOVA EV, ISHEEVA OD, SALYAEV RK, 2011. Classification of the antioxidant defense system as the ground for reasonable organization of experimental studies of the oxidative stress in plants [J]. *Russ J Plant Physiol*, 58(2):210-217.
- PROCHAZKOVA D, SAIRAM RK, SRIVASTAVA GC, et al, 2001. Oxidative stress and antioxidant activity as the basis of senescence in maize leaves [J]. *Plant Sci*, 161(4):765-771.
- QING J, HE NJ, HUANG XZ, et al, 2010. Development of mulberry ecological industry and sericulture [J]. *Sci Sericul*, 36(6): 984-989. [秦俭, 何宁佳, 黄先智, 等, 2010. 桑树生态产业与蚕丝业的发展 [J]. *蚕业科学*, 36(6):984-989.]
- REN YH, 2009. A research of the effects of drought stress upon protective enzyme activities and physiology of different mulberry varieties [J]. *J SW Univ*: 4-27. [任迎虹, 2009. 干旱胁迫对不同桑品种保护酶和桑树生理的影响研究 [J]. *西南大学学报*: 4-27]
- REN YB, WU ZJ, DUAN YJ, 2001. Study methods of drought resistant and identification indexes [J]. *Crops J Xichang Agric Coll*, 3(1): 1-12. [任永波, 吴中军, 段拥军, 2001. 作物抗旱研究方法 with 抗旱性鉴定指标 [J]. *西昌农业高等专科学校学报*, 3(1):1-12.]
- SACK L, SCOFFONI C, 2013. Leaf venation: structure, function, development, evolution, ecology and applications in the past, present and future [J]. *New Phytol*, 198(4):983-1000.
- STRID A, CHOW WS, ANDERSON JM, 1994. UV-B damage and protection at the molecular level in plants [J]. *Photosynth Res*, 39(3): 475-489.
- TIAN X, LEI Y, 2007. Physiological responses of wheat seedlings to drought and UV-B radiation. Effect of exogenous sodium nitroprusside application [J]. *Russ J Plant Physiol*, 54(5):676-682.
- TSENG MJ, LIU CW, YIU JC, 2007. Enhanced tolerance to sulfur dioxide and salt stress of transgenic PH Chinese cabbage plants expressing both superoxide dismutase and catalase in chloroplasts [J]. *Plant Physiol Biochem*, 45(10): 822-833.
- WANG C, ZHANG S, WANG P, et al, 2011. Salicylic acid involved in the regulation of nutrient elements uptake and oxidative stress in *Vallisneria natans*. Hara under Pb stress [J]. *Chemosphere*, 84(1):136-142.
- WANG ML, WEI X, KONG DX, et al, 2014. Effects of drought stress and rehydration on physiological characteristics of *Ardisia corymbifera* var. *tuberifera* seedlings [J]. *Guihaia*, 34(1): 105-110. [王满莲, 韦霄, 孔德鑫, 等, 2014. 干旱胁迫与复水对块根紫金牛生理特性的影响 [J]. *广西*

- 植物, 34(1): 105-110.]
- XIE YJ, WANG B, LIANG XH, et al, 2008. Effect of drought stress on active oxygen metabolism and activities of protective enzymes of licorice seedlings [J]. *J Agric Sci*, 29(4):19-22. [谢亚军, 王兵, 梁新华, 等, 2008. 干旱胁迫对甘草幼苗活性氧代谢及保护酶活性的影响 [J]. 农业科学研究, 29(4):19-22.]
- XIA HL, CHEN HM, 1999. Hydroxyl radicals induce apoptosis of tobacco cells [J]. *Acta Phytophysiol Sin*, (ISSN0257-4829), 25(4):339-342. [夏慧莉, 陈浩, 1999. 羟自由基诱导烟草细胞凋亡 [J]. 植物生理学报, (ISSN0257-4829), 25(4): 339-342.]
- YING ZY, LÜ LX, LIU GD, et al, 2006. Effect of soil drought stress on the growth and active oxygen metabolism of *Arachis duranensis* [J]. *Chin J Trop Crops*, 27(1):17-21. [应朝阳, 吕亮雪, 刘国道, 等, 2006. 干旱胁迫对多年生落花生生长和活性氧代谢的影响 [J], 热带作物学报, 27(1):17-21.]
- YU J, TANG XX, ZHANG PY, et al, 2004. Effects of CO₂ enrichment on photosynthesis, lipid peroxidation and activities of antioxidative enzymes of *Platymonas subcordiformis* subjected to UV-B radiation stress [J]. *Acta Bot Sin*, 46(6): 682-690.
- ZHANG XY, WANG LL, GUAN Y, et al, 2010. Effects of drought stress on lipid peroxidation and activity of defense of *Buxus microphylla* seedlings [J]. *Nat Sci J Harbing Norm Univ*, 26(2): 79-83. [张旭颖, 王玲玲, 关旻, 等, 2010. 干旱胁迫对小叶黄杨幼苗膜脂过氧化及保护酶活性的影响 [J]. 哈尔滨师范大学自然科学学报, 26(2): 79-83.]
- ZHAO SW, ZHOU SH, SONG XL, 1991. The study of different soybean with electron microscope in drought resistance [J]. *Jilin Agric Sci*, 1: 89-92. [赵述文, 邹淑华, 孙晓陆, 1991. 大豆不同抗旱性品种叶片电镜观察 [J]. 吉林农业科学, 1: 89-92.]