

文章编号: 1007-0435(2007)01-0029-06

唐古特山苣荬抗氧化系统成分对环境变化的响应

李以康^{1,2}, 韩发^{1*}, 吴兵^{1,2}, 王学英^{1,2}, 师生波¹

(1. 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810008; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要: 对西宁地区唐古特山苣荬(*A. nisodus tanguticus*)抗氧化系统成分的季节变化及日变化的研究发现: 抗氧化物质谷胱甘肽和类胡萝卜素的含量在生长的前3个阶段变化趋势一致, 由低升高再降低; 日变化显著差异; 抗氧化酶的活性表现不一致, 过氧化物酶、过氧化氢酶和抗坏血酸过氧化物酶的活性随生长进程表现出降低-升高-降低的变化趋势, 均为枯黄期活性最低; 日变化活跃, 但是没有明显的规律性; 超氧化物歧化酶活性在营养生长初期最高并且日变化幅度大, 其他时期日变化不大; 丙二醛含量在返青期上午较高而在午后迅速降至最低水平; 营养生长初期和后期的含量低, 日变化差异不大; 枯黄期的含量总体表现出较高的水平。研究结果表明抗氧化物质和抗氧化酶在不同生长季节具有协同性和互补性, 山苣荬在不同的生长期可能存在不同的抗氧化机制。

关键词: 青藏高原; 山苣荬; 抗氧化系统

中图分类号: S812; Q948.1

文献标识码: A

Responses of Antioxidative Ingredients of *A. nisodus tanguticus* Maxim. Pascher to the Environmental Changes

LI Yi-kang^{1,2}, HAN Fa^{1*}, WU Bing^{1,2}, WANG Xue-ying^{1,2}, SHI Sheng-bo¹

(1. Institute of Northwest Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining, Qinghai Province, 810008, China;

2. Institute of Graduate Studies of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China)

Abstract: To study the seasonal and diurnal variations of the antioxidative system ingredients in *A. nisodus tanguticus* Pascher, the plant leaves were collected from the *A. tanguticus* Pascher cultivated garden near Xining city during the plant growing season. The results show that the contents of glutathione and carotene exhibited the same variation tendency in the nutrient periods: first ascending then descending; the difference of diurnal change was significant. The activities of antioxidative enzymes were varied during the plant growing season: the activity of peroxidase, catalase, and ascorbate peroxidase ebbed and flowed in a descend-ascend-descend tendency from the early vegetative growth period to the deficient state in the withering period. Significant changes occurred in the daytime, though with no regularity. The activity of superoxide dismutase was intense in the early vegetative growth period and, more particularly, the enzyme diurnal change was more notable than in the other three periods. The malondialdehyde content in the plant leaves was high during the plant turning-green period but rapidly descended to the lowest. The MDA content in the plant early and late vegetative growth periods fell to the lowest and showed no significant diurnal varieties; though during the plant withering period, the MDA content became higher than in any other periods. All these results show that *A. nisodus tanguticus* Pascher boasts a different antioxidative mechanism in each different growing

收稿日期: 2006-03-22; 修回日期: 2006-11-20

基金项目: 国家科技攻关计划(2005BA901A20)、国家自然科学基金(30170154)和国际科技合作重点项目计划(2002CB714006)资助

作者简介: 李以康(1973-), 男, 汉族, 硕士研究生, 主要从事植物抗氧化系统和恢复生态方面研究。E-mail: lyk0309@21cn.com; * 通讯作者

Author for correspondence, E-mail: hanfa@mail.nwipb.ac.cn

season; its capacity of antioxidation is determined by the whole antioxidative system; and the changes of contents or activities of a few substances cannot impair its antioxidative capacity.

Key words: Qinghai-Tibet Plateau; *A. tanguticus* Pascher; Antioxidative system

青藏高原平均海拔 4000 m 以上, 被誉为地球的第三极, 是全球气候变化最为敏感的地区之一。这一地区的植被脆弱, 生存环境恶劣。植物在其生长季节里, 经常遭受极端低温、强 UV-B 辐射、干旱等不良环境因子的影响^[1]。有研究表明, 各种环境胁迫因子如低温^[2]、干旱^[3]、紫外^[4]、盐碱^[5]等都会导致植物体内活性氧(reactive oxygen species, ROS)水平的升高, 引起植物体内大分子物质如脂类、蛋白质和 DNA 等的损伤, 甚至导致植物死亡。而抗氧化系统(抗氧化物质和抗氧化酶)在清除活性氧自由基方面的重要作用已受到广泛关注。关于高寒环境中的植物如何在逆境中繁衍生息, 科学工作者从外在形态^[6]和生理特性^[7]等方面做了大量工作。近年来关于青藏高原植物抗氧化系统方面的研究多集中在不同海拔高度的比较^[8,9], 部分文献给出了抗氧化物质的季节变化情况^[10], 但有关抗氧化系统在不同生长季节的日变化情况报道尚属空白。山萮蓉(*Anisodus tanguticus*)为多年生草本植物, 生长于海拔 2300~4150 m 的环境中, 为重要的藏医和中医药用植物。同时植物来源的 SOD 等抗氧化酶及其他小分子抗氧化物质在医药和化妆品领域的使用越来越多。本文以山萮蓉为材料, 研究叶片内抗氧化系统成分在不同生长季节的日变化及季节变化情况, 探讨抗氧化物质和抗氧化酶在抵抗外界不良环境时的协同关系, 以深入了解抗氧化系统在青藏高原植物适应高寒强辐射环境中的变化规律, 为山萮蓉的引种栽培和采收利用提供参考。

1 材料与方法

1.1 样地概况

实验样地位于距西宁市 15 km 处的廿里铺。西宁地区东经 101°49'17"、北纬 36°34'13"。市区平均海拔为 2300 m。西宁地区属高原大陆性半干旱气候, 日照时间长, 辐射强, 昼夜温差大, 年均气温 6.1℃。年均降水量为 371.2 mm, 年均日照为 2473 h^[11]。

1.2 实验设置

在植物返青期、草盛初期、草盛期和枯黄期(5月上旬—8月中旬), 选取晴天采样, 从 7:00-

20:00, 每隔 2~3 h 采样 1 次。取生长健康、长势一致的山萮蓉叶片, 用打孔器避开主脉沿叶脉均匀打孔取样, 立即投入液氮罐带回, 低温冰箱保存用于各项指标的测定。重复取样 3 次, 重复 2~3 d。

1.3 测定方法

1.3.1 酶液的提取 酶提取液为 5 ml 0.15 mol/L 磷酸缓冲液(pH 7.0, 含 0.3% PVPP), 于冰浴中研磨至匀浆, 滤液在 15000 r/min 下离心 10 min, 取上清液用于酶活性的测定。

1.3.2 超氧化物歧化酶(SOD)测定 按 Giannopolitis 等方法^[12], 依据 SOD 抑制 NBT 在光下的还原作用来确定酶活性的大小。以抑制 NBT 光还原 50% 作为一个酶单位(U); 酶活性以 U·mg⁻¹蛋白表示。

1.3.3 过氧化物酶(POD)测定 按 Omann 方法^[13], 依据有 H₂O₂ 存在时, POD 能使愈创木酚氧化生成茶褐色物质, 用比色法测定。以每分钟 A₄₇₀ 增加 0.01 为一个酶活单位(U), 酶活性以 U·mg⁻¹蛋白表示。

1.3.4 过氧化氢酶(CAT)测定 按 Chance 和 Mahly 方法^[14], 测定 H₂O₂ 减少时 A₂₄₀ 的变化, 以每分钟酶转变 1 μmol/L H₂O₂ 为一个酶活单位(U), 酶活性以 U·mg⁻¹蛋白表示。

1.3.5 抗坏血酸过氧化物酶(AP)的测定 参见 Nakano & Asada (1981) 法^[15], 测定 H₂O₂ 减少时 A₂₉₀ 的变化, 以每分钟酶转变 1 μmol/L H₂O₂ 为一个酶活单位(U), 酶活性以 U·mg⁻¹蛋白表示。

1.3.6 抗氧化物质(GSH、Car)含量测定 谷胱甘肽(GSH)测定: 参见 Ellman (1959) 法^[16], 用 DTNB (5,5'-二巯基-2,2'-二硝基苯甲酸)显色法测定 412 nm 波长下的光吸收值, 通过做 GSH 标准曲线来计算样品中 GSH 含量, 单位为 μmol/Gfw。类胡萝卜素(Car)测定: 取各个生长季节所采的新鲜叶片, 分别立即煎碎混匀, 用千分之一的电子天平取 0.2 g 浸入 25 mL 80% 丙酮提取液中, 密封, 闭光浸提至叶片呈无色时测定。用 UV-1601 紫外分光光度计测定波长在 663, 646, 470 nm 处的吸光度值, 按下列公式计算:

$$\text{叶绿素 a (Chla)} = (12.21A_{663} - 2.81A_{646}) * V / 1000V$$

$$\text{叶绿素 b (Chlb)} = (20.13A_{646} - 5.03A_{663}) * V / 1000V$$

$$\text{Car} = (4.4A_{470} - 0.01 * \text{chla} - 0.45 * \text{chlb}) * V /$$

1000W

式中, A 为吸光值, V 为提取液总体积 (Ml), W 为叶片鲜重 (g)。

1.3.7 膜脂过氧化物丙二醛 (MDA) 含量测定 据《植物生理学实验指导》^[17] 中方法, 用比色法测定。

2 结果与分析

2.1 不同生长季节 MDA 含量

MDA 是膜脂过氧化作用的最终产物, 其含量反映膜脂氧化的程度。由图 1 可知, 返青期的 MDA 含量日变化最明显, 在 12:00 左右达到最高, 之后迅速下降, 一天中高低相差达 8.97 倍。这可能与返青期的气候环境有关: 温度和湿度较低并且早晚变化大, 夜间温度特别低, 出现了活性氧的积累, 导致上午 MDA 含量较高。之后由于抗氧化系统的调控作用, 使得 MDA 维持在低水平。营养生长初期和营养生长后期的 MDA 含量相对较低, 一天中的变化幅度不大, 可能是由于度过了返青期的植物叶片已经能较好地适应外界的环境条件, 也可能与植物本身已经形成了一套比较完善的消除逆境胁迫的抗氧化机制有关。枯黄期的 MDA 总体含量比其他月份高, 日变化在

14:00 左右降至整个生长季的最低值, 之后回升至早晨的水平。

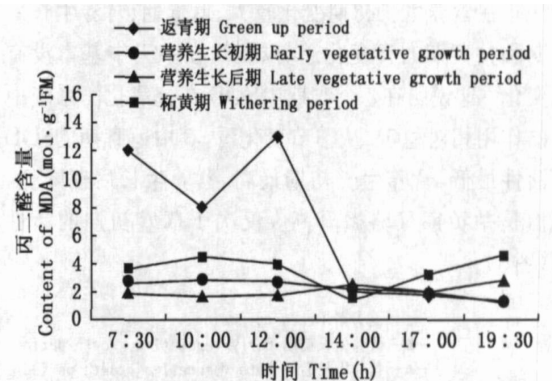


图 1 不同生长季节山莨菪叶片中丙二醛含量日变化

Fig 1 Diurnal variation of MDA activity in *A. tanguticus* Pascher leaves in different growing seasons

2.2 不同生长季节谷胱甘肽含量

GSH 是植物体内一种重要的抗氧化剂。由表 1 可见: 营养生长初期的含量最高, 枯黄期次之, 营养生长后期最低。不同生长季节含量变化呈现出低-高-低-高的变化趋势。同一天不同时间点的方差分析显示, 各生长季节每一天的含量变化均出现显著差异 ($P < 0.05$)。不同生长季节同一时间点的方差分析显示上午的 3 个时间点不同季节均差异极显著 ($P < 0.01$), 下午的 3 个时间点差异显著 ($P < 0.05$)。

表 1 不同生长季节山莨菪叶片中谷胱甘肽含量日变化

Table 1 Diurnal variations of GSH content of *A. tanguticus* Pascher in different growing seasons

	5月(返青期) May (turning green period)	6月(营养生长初期) June (early vegetative growth period)	7月(营养生长后期) July (late vegetative growth period)	8月(枯黄期) August (withering period)
7:30	401.822 ± 0.558 ^C	682.988 ± 1.686 ^{BA}	287.404 ± 9.655 ^{BD}	538.518 ± 9.161 ^{BB}
10:00	465.590 ± 5.633 ^{CC}	631.201 ± 2.263 ^{BB}	377.413 ± 11.37 ^{AD}	699.970 ± 12.692 ^{AA}
12:00	561.936 ± 2.742 ^{BB}	748.737 ± 4.388 ^{AA}	363.402 ± 0.797 ^{ABD}	496.534 ± 12.739 ^{CC}
14:00	525.646 ± 0.647 ^{CC}	675.462 ± 4.588 ^{BA}	331.914 ± 2.156 ^{DD}	548.915 ± 8.645 ^{BB}
17:00	488.315 ± 0.524 ^{CC}	551.490 ± 12.38 ^{DA}	343.598 ± 2.851 ^{DD}	520.843 ± 9.402 ^{BBB}
19:30	674.274 ± 2.178 ^{BB}	694.870 ± 6.358 ^{BA}	346.915 ± 1.466 ^{BD}	510.545 ± 9.161 ^{CC}

注: 数据以平均数 ± 标准差表示。小写字母为同一列中的数据相比较, 大写字母为同一行中的数据相比较, 同一列(行)标相同字母为差异不显著 ($P < 0.05$)

Note: Data shown above give the mean ± SD. Superscript small letters show the result of comparison of figures within the same column; superscript capital letters show that of the same row; same small or capital letters within the same column or row indicate the values are not significantly different at $P < 0.05$ according to the LSD multiple test.

2.3 不同生长季节类胡萝卜素含量变化

不同生长季节类胡萝卜素含量的日变化差别较大, 返青期和营养生长初期的含量变化相似, 在中午均有不同程度的下降。营养生长后期的含量在清晨最高, 之后逐渐下降, 枯黄期类胡萝卜素含量在早晨最

低, 然后逐渐略微升高, 一天之中变化不大。从不同生长期看, 类胡萝卜素含量依次为营养生长初期 > 返青期 > 营养生长后期 > 枯黄期 (图 2)。

2.4 不同生长季节超氧化物歧化酶活性变化

超氧化物歧化酶作为一种重要的抗氧化剂, 可催

化超氧自由基发生的歧化反应,生成 H_2O_2 和 O_2 , 从而消除超氧自由基对细胞的伤害。SOD 活性的日变化在营养生长初期变化较大。返青期、营养生长后期和枯黄期的日变化趋势相似,在一天中基本没有变化。这说明在 3 个时期中 SOD 在抗氧化酶系统中的作用相对稳定。从季节变化看,其中返青期的 SOD 活性最低,营养生长初期最高,营养生长后期降低,但是枯黄期又略微升高,仅次于草盛初期的活性(图 3)。

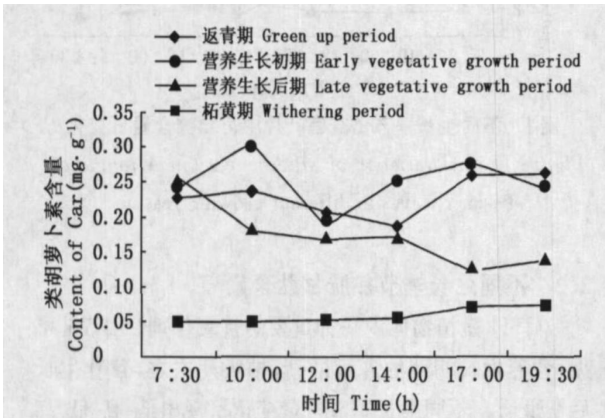


图 2 不同生长季节山苣荬叶片中类胡萝卜素含量日变化
Fig. 2 Diurnal variations of Car activity in *A. tanguticus* Pascher leaves in different growing seasons

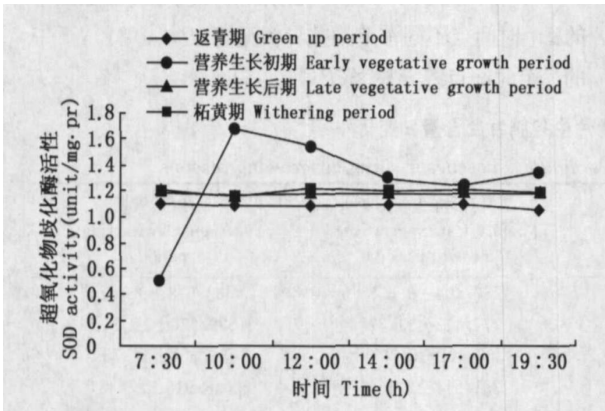


图 3 不同生长季节山苣荬叶片中超氧化物歧化酶活性日变化

Fig. 3 Diurnal variations of SOD activity in *A. tanguticus* Pascher leaves in different growing seasons

2.5 不同生长季节过氧化物酶活性变化

POD 的活性除营养生长初期外,其他 3 个时期的日变化比较明显,营养生长后期的活性最高。随生长进程表现出降低-升高-降低的变化趋势。在营养生长初期的活性最低,说明 POD 在营养生长初期的抗氧化系统中作用相对较弱,而在其他 3 个时期中作用活跃;但是同一天中 POD 活性变化趋势无明显规律。

枯黄期的活性仅比营养生长初期略高。

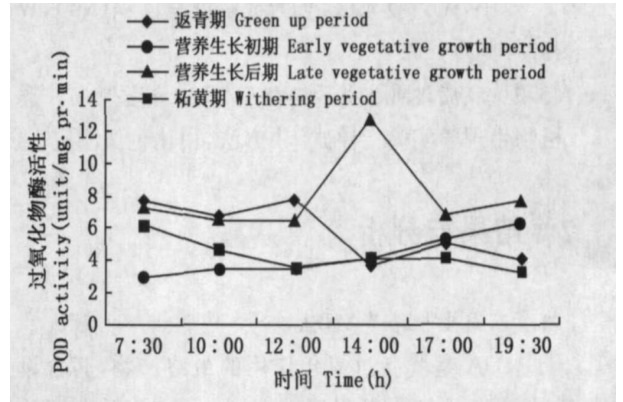


图 4 不同生长季节山苣荬叶片中过氧化物酶活性日变化
Fig. 4 Diurnal variations of POD activity in *A. tanguticus* Pascher leaves in different growing seasons

2.6 不同生长季节过氧化氢酶活性变化

不同生长期含量相比较,返青期和营养生长后期 CAT 的相对含量高,并且变化幅度大,营养生长初期的 CAT 酶活性小一些,并且在一天中的含量呈下降趋势。枯黄期的活性最小,也呈下降趋势,其活性在中午之后下降幅度较大,差异显著,一天之中最大值与最小值相差 8.024 倍。不同生长季节酶活性的变化随生长进程也同 POD 一样表现出了降低-升高-降低的变化特点,枯黄期降到最低(图 5)。

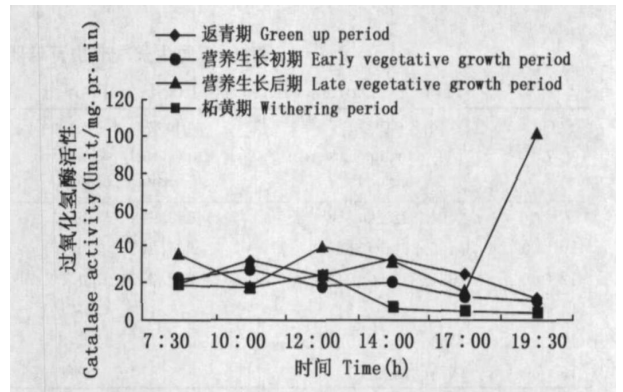


图 5 不同生长季节山苣荬叶片中过氧化氢酶活性日变化
Fig. 5 Diurnal variations of CAT activity in *A. tanguticus* Pascher leaves in different growing seasons

2.7 不同生长季节抗坏血酸过氧化物酶活性的变化

研究表明,叶绿体分解 H_2O_2 的关键酶是抗坏血酸过氧化物酶^[18],它可以使叶绿体中 H_2O_2 的浓度降低,从而消除 H_2O_2 对光合成的抑制,起到保护叶绿体的作用。由图 6 可见,AP 活性的季节变化幅度较大,随生长进程整体上表现为降-升-降的变化趋势,

不同生长期活性大致为返青期> 营养生长后期> 营养生长初期> 枯黄期。除枯黄期外,其他生长季节变化都比较大。4 个生长期日变化幅度分别达 1.63, 1.9, 2.47, 1.39 倍。不同生长季节酶活性的变化随生长进程同 POD 和 CAT 一样表现出了降低-升高-降低的变化特点, 枯黄期降至最低。从日变化看约在中午达到最高。

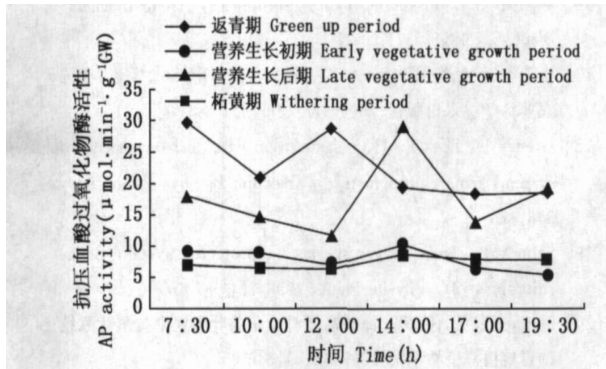


图 6 不同生长季节山莼苔叶片中抗坏血酸过氧化物酶活性日变化

Fig 6 Diurnal variations of AP activity in *A. tanguticus* Pascher leaves in different growing seasons

3 讨论与结论

3.1 植物体内具有一套复杂的抗氧化系统, 正常情况下植物体内活性氧的产生和清除处于动态平衡之中^[19], 而在逆境条件下, 这种动态平衡易被打破, 产生活性氧的积累, 从而对植物产生危害。所以活性氧的清除能力可能是抗逆境的关键因子^[20]。

3.2 MDA 的积累在一定程度上反映了体内自由基活动的状态, MDA 积累多, $\cdot\text{OH}$ 、 O_2 等自由基亦可能是高水平的^[21]。汪晓峰^[22]对生长在不同海拔的红景天的研究表明, 海拔升高导致温度降低, 高海拔红景天叶中的MDA 含量明显高于低海拔的。本研究发现, 山莼苔叶中MDA 含量在返青期和枯黄期高, 并且日变化幅度大。高寒地区有低温和强辐射气候特点, 在返青期和枯黄期气候变化尤为剧烈, 温差大, 甚至有霜雪出现。这些不利于生长的因素可能是导致MDA 含量高、日变化幅度大的原因。4 个生长季节总体上枯黄期的含量较高, 韩发^[23]认为高原植物在枯黄期叶组织中积累的MDA 含量达到最高值, 不仅受气温变化的影响, 而且与植物本身的衰老程度直接相关。

3.3 抗氧化系统是保护植物抵抗逆境的内在机制, 生长在高海拔的植物比生长在低海拔的具有一套更

有效的抗氧化保护机制^[24]。GSH 具有还原 S-S 键, 稳定蛋白质中的 S-H 基团^[25], 以及维持膜结构完整和防止过氧化的作用。Car 存在于叶绿体内, 具有阻止激发态叶绿素分子的激发能从反应中心向外传递和保护叶绿素分子免遭光氧化损伤的作用^[26]。本实验结果显示在植物生长的前 3 个阶段两种抗氧化物质变化趋势一致(由低升高再降低), 表现出抗氧化物质在抵御外界不良环境、清除体内活性氧方面的协同作用。枯黄期类胡萝卜素的含量远低于其他生长期。类胡萝卜素含量大幅度降低可导致叶绿素分子遭受光氧化损伤, 引起活性氧的积累, 造成对植物体的伤害。而在青藏高原气压低、温差大、紫外辐射非常强烈的环境下, 类胡萝卜素含量大幅度降低对高原植物的影响更大。抗氧化物质在生长后期含量的下降可能是引起过氧化、导致MDA 含量增高的因素之一。

3.4 山莼苔在返青期上午MDA 含量特别高, 而SOD、POD、CAT 和AP 这 4 种抗氧化酶在返青期活性高, 可能与返青期活性氧的含量高有关, 促进抗氧化酶活性的升高很快消除活性氧的积累, 以保护植物免受氧化胁迫。SOD 活性在返青期、营养生长后期和枯黄期的日变化趋势相似, 在全天中基本没有变化, 与阳成伟^[27]在研究超高产杂交水稻剑叶衰老过程中的变化相一致。枯黄期的MDA 含量总体最高, 但是酶的活性很低, 只有SOD 的活性相对高些。SOD 能够催化超氧物阴离子自由基成为 H_2O_2 , H_2O_2 可以产生氧化能力极强的羟自由基($\text{OH}\cdot$)和单线态氧(O_2), 造成更大的伤害。在枯黄期AP 和CAT 的活性最低, POD 的活性接近最低。植物体中 H_2O_2 的清除需要CAT 和POD 的共同作用^[21], AP 是叶绿体中分解 H_2O_2 的关键酶。这三种酶的活性的降低导致细胞中出现了 H_2O_2 的积累, H_2O_2 进一步产生氧化能力更强的自由基, 对植物组织产生伤害。在枯黄期, 高寒地区气温急剧下降, 植物的生理代谢受到严重破坏, 氧化伤害加剧, 包括使膜脂过氧化, 破坏光合色素, 使光合酶失活^[28], 超出植物体的承受能力, 甚至引起死亡。多种抗氧化酶的活性的降低可能是导致MDA 含量居高不下的另一个重要因素。

3.5 本研究结果显示山莼苔在青藏高原高寒强辐射环境长期的适应过程中, 形成了一套复杂和完善的抗氧化系统, 在不同的发育阶段以及一天中的不同时间, 抗氧化系统不同成分的活性或含量都会发生变化。山莼苔叶中抗氧化成分的含量与抗氧化酶活性在不同生长阶段表现出的升高或降低现象, 可能是青藏高原植物适应环境条件的一种普遍现象。而抗氧化系

统不同成分在不同生长季节含量的高低,亦可作为我们加工药物时根据提取成分的不同而确定采收药物时间的一个参考。

参考文献:

- [1] 易现峰, 杨月琴, 贲桂英. 高寒草甸矮蒿草色素及抗氧化物质动态分析[J]. 青海草业, 1998, 7(4): 7-14
- [2] Steponkus P L. Role of the plasma membrane in freezing injury and cold acclimation[J]. Annu Rev Plant Physiol, 1984, 35: 543-584
- [3] Iturbe-Omaetxe I, Escuredo P R, Arreseigor C, Becana M. Oxidative damage in pea plants exposed to water deficit or paraquat[J]. Plant physiology, 1998, 116: 173-181
- [4] Jordan B R. The effects of ultraviolet-B radiation on plants: a molecular perspective[J]. Adv Bot Res, 1996, 22: 97-162
- [5] Sudhakar C, Lakshmi A, Giridarakumar S. Changes in the antioxidant enzyme efficacy in two high yielding genotypes of mulberry (*Morus alba* L.) under NaCl salinity[J]. Plant Sci, 2001, 161: 613-619
- [6] 侯扶江, 贲桂英, 韩发, 等. 浅析植物对太阳紫外线-B 辐射的适应[J]. 生态学杂志, 1997, 16(2): 31-35
- [7] Wildi B, Lutz C. Antioxidant composition of selected high alpine plant species from different altitude[J]. Plant Cell Environment, 1996, 19: 138-146
- [8] 韩发, 周党卫, 藤中华, 等. 青藏高原不同海拔矮蒿草抗氧化系统的比较[J]. 西北植物学报, 2003, 23(9): 1491-1496
- [9] 周党卫, 朱文琰, 藤中华, 等. 不同海拔珠芽蓼抗氧化系统的研究[J]. 应用与环境生物学报, 2003, 9(5): 489-492
- [10] 易现峰, 贲桂英. 高寒草甸珠芽蓼抗氧化物质含量的季节变化与太阳辐射的关系[J]. 西北植物学报, 2000, 20(2): 201-205
- [11] 王学英, 师生波, 吴兵. 西宁和海北麻花苣净光合速率和叶绿素荧光参数的日变化比较[J]. 西北植物学报, 2005, 25(12): 2514-2518
- [12] Giannopolitis C N, Ries S K. Superoxide dismutase II Purification and quantitative relationship with water soluble protein in seedlings[J]. Plant Physiol, 1997, 59: 315-318
- [13] Oman R G. Peroxide, levels and the activities of catalase, peroxidase and indoleacetic acid oxidase during and after chilling cucumber seedlings[J]. Plant Physiol, 1980, 65: 407-408
- [14] Chance B, Meeley A G. Assay of catalase and peroxidase[M]. Methods Enzymol, 1955, 2: 764-755
- [15] Nakano Y, Asada K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific in spinach chloroplasts[J]. Plant Cell Physiol, 1981, 22: 867
- [16] Elman G L. Tissue sulfhydryl groups[J]. Arch Biochem Biophys, 1959, 82: 70-77
- [17] 张治安, 张美善, 蔚荣海. 植物生理学实验指南[M]. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2004. 138-139
- [18] Groden D, Beck E. H₂O₂ destruction by ascorbate-dependent systems from chloroplasts[J]. Biochim Biophys Acta 1979, 546: 426
- [19] Salin M L. Toxic oxygen species and protective systems of the chloroplast[J]. Physiol Plant, 1998, 72: 681-689
- [20] 陈雄, 王宗灵, 任红旭. 海拔高度对大车前叶和根中抗氧化系统的影响[J]. 植物学报, 1999, 41(8): 846-850
- [21] 杨淑慎, 高俊凤. 活性氧、自由基与植物的衰老[J]. 西北植物学报, 2001, 21(2): 215-220
- [22] 汪晓峰, 任红旭, 孙国钧. 四裂红景天与长磷红景天叶中抗氧化系统随海拔梯度的变化[J]. 植物生态学报, 2005, 29(2): 331-337
- [23] 韩发, 岳向国, 师生波, 等. 青藏高原几种高寒植物的抗寒生理特性[J]. 西北植物学报, 2005, 25(12): 2502-2509
- [24] Streb P, Shang W, Feierabend J, Bligny R. Divergent strategies of photoprotection in high mountain plants[J]. Planta, 1998, 207: 313-324
- [25] 易现峰, 杨月琴, 贲桂英. 浅析植物抗氧化的物质基础[J]. 青海师范大学学报(自然科学版), 1999, 1: 40-47
- [26] 阎成仕. 水分胁迫下植物叶片抗氧化系统的响应研究进展[J]. 烟台师范学院学报(自然科学版), 2002, 18(3): 220-225
- [27] 阳成伟, 欧志英, 林桂珠, 等. 超高产杂交水稻衰老过程中的抗氧化性的变化[J]. 热带亚热带植物学报, 2003, 11, (2): 148-152
- [28] Smirnoff N. The role of active oxygen in response to water deficit and desiccation[J]. New Phytol, 1993, 125: 27-58

(责任编辑: 才杰)