

• 研究论文 •

甲哌鎗对甜椒幼苗抗寒性的诱导作用研究

罗立津¹, 徐福乐², 洪淑珠², 翁华钦², 段留生¹, 李召虎^{*1}

(1 植物生长调节剂教育部工程研究中心, 中国农业大学 农学与生物技术学院; 北京 100193)

2 福建超大现代农业科技研究所, 福州 350003)

摘要:以甜椒为材料, 采用砂培法, 用不同浓度 (50、175 和 500 mg/L) 甲哌鎗灌根处理 (10 mL/株) 并于低温 (10~15 °C) 下生长 30 d 后, 研究低温 (5 °C, 48 h) 胁迫下幼苗生长、细胞质膜透性、渗透物质、内源激素平衡、植株体内活性氧代谢及其抗氧化酶活性的变化特征, 探讨甲哌鎗对甜椒抗寒性的诱导作用及机理。结果表明, 甲哌鎗灌根处理对甜椒幼苗生长和抗寒性有显著的调控作用, 表现为超氧化物歧化酶 (SOD) 和过氧化氢酶 (CAT) 活性提高, 从而能更加有效地清除体内的过氧化氢, 并通过提高叶片脯氨酸、可溶性糖等渗透调节物质的含量, 增加脱落酸 (ABA) 的积累, 从而减轻低温胁迫造成的伤害, 表现出相对电导率和丙二醛 (MDA) 含量降低。因此, 甲哌鎗对提高甜椒抗寒性有一定的应用前景, 且其适宜的使用浓度在 175~500 mg/L 之间。

关键词: 甲哌鎗 (N,N-二甲基哌啶鎗氯化物); 甜椒; 抗寒; 逆境生理

DOI: 10.3969/j.issn.1008-7303.2010.02.05

中图分类号: TQ452

文献标志码: A

文章编号: 1008-7303(2010)02-0142-07

Inducing effects of mepiquat chloride on the chilling resistance of sweet pepper (*Capsicum annuum*) seedlings

LUO Li-jin¹, XU Fu-le², HONG Shu-zhu², WENG Hua-qin²,
DUAN Liu-sheng¹, LI Zhao-hu^{*1}

(1. Engineering Research Center of Plant Growth Regulator, Ministry of Education,

College of Agriculture and Biotechnology, China Agricultural University, Beijing 100193, China;

2 Fujian Chada Modern Agriculture Technology Research Institute, Fuzhou 350003, China)

Abstract To study the physiological effects and mechanisms of mepiquat chloride (N,N-dimethyl piperidinium chloride) on the chilling resistance of sweet pepper (*Capsicum annuum*), the effects of mepiquat chloride on the lipid peroxidation, electrolyte leakage, reactive oxygen species, hormones balance and antioxidant enzyme activities of sweet pepper seedlings were examined under cold stress. Sweet pepper seedlings were irrigated with 10 mL/plant of 50, 175 and 500 mg/L mepiquat chloride and planted under 10–15 °C for 30 d and then cold stressed under 5 °C for 48 h. The results showed that the growth of seedlings were restrained by mepiquat chloride and the development of lateral root

收稿日期: 2010-04-06 修回日期: 2010-05-16

作者简介: 罗立津 (1978-), 男, 福建永安市, 博士研究生, E-mail: luolijin@sina.com; * 通讯作者 (Author for correspondence): 李召虎 (1967-), 男, 内蒙古呼和浩特市, 教授, 博士生导师, 从事作物抗逆高产调控机理与化控技术研究, 电话: 010-62733427, E-mail: lizhaohu@cau.edu.cn

基金项目: 国家高技术研究发展计划 (“863”计划) 项目 (2006AA10A213).

© 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

was promoted. The content of ABA, proline, the efficiency of H_2O_2 eliminating were increased in the seedlings treated with different mepiquat chloride concentration, and the content of malondialdehyde (MDA) was reduced which consequently relieved the damage of the membrane. Under cold stress, the activities of antioxidant enzymes superoxide dismutase (SOD, EC 1.15.1.1), catalase (CAT, EC 1.11.1.6) in leaves were increased. In conclusion, mepiquat chloride between 175 mg/L and 500 mg/L could induce the chilling resistance of sweet pepper seedlings.

Key words mepiquat chloride (N, N-dimethyl piperidinium chloride); sweet pepper (*Capsicum annuum*); chilling resistance; stress physiology

近年来,全球性气候变化异常,不断出现暴雪、暴雨等极端天气,我国气温也屡创新低,使得冷敏感植物的冷害问题受到广泛关注。甜椒 (*Capsicum annuum*) 是我国各地普遍栽培的大宗蔬菜之一,也是供应期最长的一种重要蔬菜,随着蔬菜的周年生产、均衡供应的需要,秋冬茬及春茬保护地甜椒栽培发展迅速。但由于甜椒是起源于亚热带的喜温蔬菜,南方早春时常有的倒春寒及北方的低温天气易使其发生冷害,导致光合速率明显降低,产量和品质受到很大影响^[1-2]。已有一些研究利用植物生长调节剂,如 4-氯苯氧乙酸 (PCPA)、萘乙酸 (NAA)、烯效唑 (S3307)、吲哚丁酸 (IBA) 等^[3-5]来提高甜椒的抗寒性,但由于使用效果不稳定,至今都未见在甜椒生产上大面积应用。甲哌鎗 (mepiquat chloride, N, N-二甲基哌啶鎗氯化物) 由于能有效地提高抗逆性和调节株型,在土壤中的半衰期只有 14 d 对人、畜、蜜蜂和鱼均无毒性^[6], 是一种环境友好型的植物生长调节剂,在许多作物 (特别是棉花) 上得到大面积应用,但其在甜椒生产上的应用尚未见报道。为了进一步明确甲哌鎗对甜椒抗逆性的调控作用,本实验研究了甲哌鎗对甜椒幼苗抗寒性的诱导效应和生理机制。

1 材料与方法

1.1 供试材料

甲哌鎗 (mepiquat chloride), 含量 (质量分数) > 99%, 由中国农业大学植物生长调节剂教育部工程研究中心提供。

供试甜椒品种为“红英达”, 由寿光先正达种子有限公司提供, 该品种抗烟草花叶病毒和耐马铃薯晚疫病。

1.2 试验方法

试验于超大现代农业集团福州黄山高科技试验示范农场的智能控制温室内进行。甜椒种子用质量分数为 0.08% 的高锰酸钾溶液浸种 20 min, 洗净, 恒温 30℃ 下催芽, 挑取露白种子播种于盛有已

消毒细砂的 72 孔聚乙烯塑料盘育苗。待长出真叶后, 每隔 2 d 用日本山崎的甜椒营养液 (含硝酸钙 354 mg/L, 硫酸钾 607 mg/L, 磷酸二氢铵 96 mg/L, 硫酸镁 185 mg/L, 其他微量元素按无土栽培通用配方配制) 浇灌。

待第 4 片真叶完全展开时, 挑取整齐一致的甜椒幼苗, 移栽至 6 cm 宽的方形小花盆内, 移栽 7 d 后, 分别用蒸馏水 (空白对照) 和 50、175、500 mg/L 的甲哌鎗对甜椒进行灌根处理, 每处理 60 株, 每株灌药 10 mL, 于 10~15℃ 下生长 30 d 后, 再进行低温 (5℃) 胁迫处理 48 h, 取样, 进行各项指标的测定。

1.3 生理指标测定

1.3.1 常规生理指标测定 分别取顶芽下第二片完全展开叶片测定各种生理指标。其中, 叶绿素、脯氨酸、丙二醛 (MDA) 含量的测定参照李合生^[7]的方法; 可溶性糖的测定参照邹琦^[8]的蒽酮法; 相对电导率的测定参照 Lutts 等^[9]的方法; 过氧化氢的测定参照 Vem a 等^[10]的方法: 冰浴条件下, 用预冷的 3 mL 丙酮提取叶片, 取 1 mL 提取液加 0.1 mL 5% 的硫酸钛和 0.2 mL 浓氨水, 待沉淀形成后于 3 000 r/min 下离心 10 min, 弃去上清液, 用丙酮洗涤沉淀 3 次, 加入 5 mL 2 mol/L 的硫酸, 完全溶解后在 415 nm 波长下进行比色测定。

1.3.2 抗氧化酶活性测定 酶液的提取参照李忠光等^[11]和 Kuk 等^[12]的方法。取一片液氮冷冻保存的第二片完全展开叶, 用液氮研磨至粉状, 冰浴条件下用 5 mL 50 mmol/L 的磷酸缓冲液 [pH = 7.0, 含质量浓度为 1% 的聚乙烯吡咯烷酮 (PVP), 0.1 mmol/L 的乙二胺四乙酸二钠 (EDTA- Na_2), 1 mmol/L 的 L-异抗坏血酸, 体积分数为 0.5% 的曲拉通 X-100] 提取, 4℃ 下 15 000 g 离心 30 min, 取上清液备用。

其中, 可溶性蛋白含量测定参照邹琦^[8]的考马斯亮蓝 G-250 染色法, 以牛血清白蛋白作标准曲线测定; 超氧化物歧化酶 (SOD, EC 1.15.1.1) 活性测

定参照 Mishra^[13] 和 Dhindsa^[14] 等方法, 用 SOD 抑制氯化硝基四氮唑 (NBT) 的光化还原法, 以抑制 NBT 光化还原 50% 所需的酶量为 1 个 SOD 活性单位; 过氧化氢酶 (CAT, EC 1.11.1.6) 活性测定参照李合生^[7] 方法, 用硫代硫酸钠滴定, 确定被酶分解的过氧化氢量, 来衡量 CAT 活性; 过氧化物酶 (POD, EC 1.11.1.7) 活性参照 Tatiana 等^[15] 方法测定, 用愈创木酚作底物, 加入过氧化氢后, 在波长 470 nm 进行时间扫描。

1.3.3 内源激素含量测定 取幼苗植株的顶芽, 参照何钟佩^[16] 的间接酶联免疫方法 (enzyme-linked immunosorbent assays, ELISA), 测定生长素 (IAA)、脱落酸 (ABA)、玉米素 (ZR)、赤霉素 (GA₄) 和茉莉酸甲酯 (MeJA) 含量。所用试剂盒均由中国农业大学作物化学控制研究中心提供。

1.4 统计分析

所有数据均采用 SPSS 统计软件 Duncan's 新复极差法进行多重比较及差异显著性分析。

2 结果与分析

2.1 甲哌鎇对甜椒幼苗生长的影响

由图 1A、B、C 可知, 50、175 和 500 mg/L 甲哌鎇处理对甜椒幼苗都有显著的矮化作用, 株高分别比对照缩短了 20.82%、24.51% 和 24.51%; 并且主要是通过缩短子叶上节间 (即施药时正在伸长生长的节间) 的长度实现的, 分别为对照的 90.77%、76.15% 和 82.31%; 其茎分别比对照增粗了 10.72%、19.20% 和 40.40%; 但地上部分的鲜重无差异 (图 1D)。

由图 1E 可知, 适宜剂量的甲哌鎇处理对侧根的生长有一定的促进作用, 随着浓度的升高, 促进效果更加明显, 其中 175 和 500 mg/L 甲哌鎇处理的侧根鲜重比对照分别增加了 7.05% 和 18.59%; 其侧根重/茎重比值分别为 2.70 和 2.44 明显高于对照的 2.04。

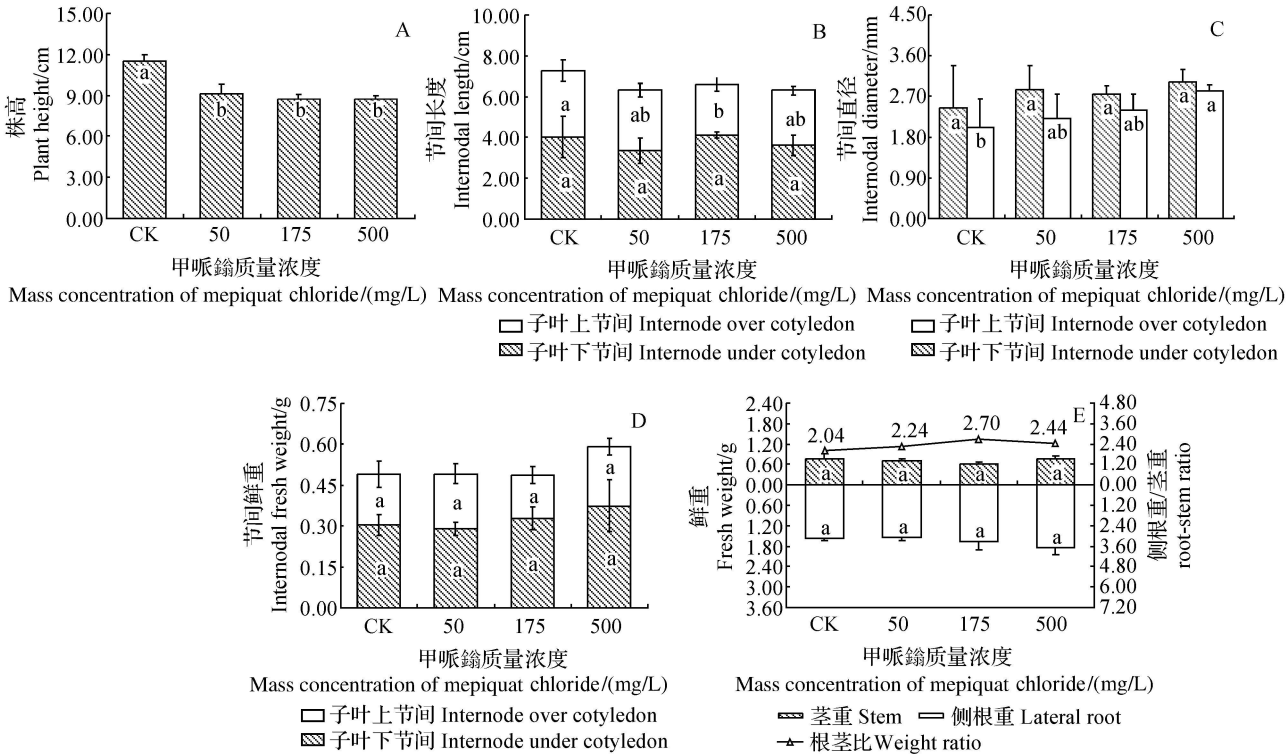


图 1 甲哌鎇处理对甜椒幼苗生长的影响

Fig 1 Effects of mepiquat chloride on the growth of sweet pepper seedlings

A. 株高; B. 节间长度; C. 节间直径; D. 节间鲜重; E. 茎和侧根鲜重及根/茎比。

柱状图中大、小写字母不同分别表示差异极显著 ($P < 0.01$) 和差异显著 ($P < 0.05$)。

A. plant height B. internodal length C. internodal diameter D. internodal fresh weight

E. the fresh weight of stem and lateral root and their weight ratio.

The different capital letters or lowercase letters in the bars show the statistically difference ($P < 0.01$) or difference ($P < 0.05$).

2 2 甲哌鎗对甜椒幼苗叶绿素含量和根系活力的影响

由图 2可知, 各浓度甲哌鎗处理后叶片中叶绿素含量均无显著性差异。由图 3可知, 各浓度甲哌鎗处理都提高了根系活力, 且随着甲哌鎗浓度的增大, 根系活力不断增强, 175 和 500 mg/L 甲哌鎗处理分别比对照提高 12 08% 和 34 35%, 其中 175 mg/L 的甲哌鎗处理差异达显著性水平, 500 mg/L 处理达极显著水平。

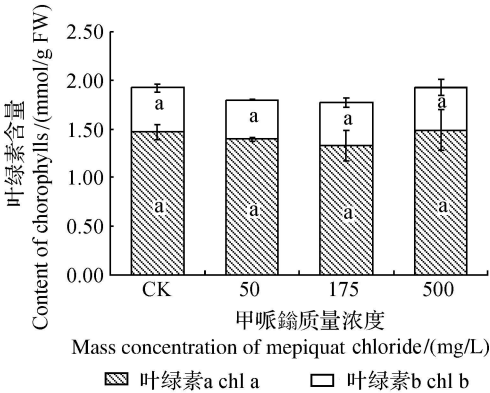


图 2 甲哌鎗处理对甜椒幼苗叶绿素含量的影响
Fig 2 Effects of mepiquat chloride on chlorophylls content of sweet pepper seedlings
柱状图中不同小写字母表示在 $P < 0.05$ 水平上差异显著。
The different low case letters in the bars show the statistically difference ($P < 0.05$).

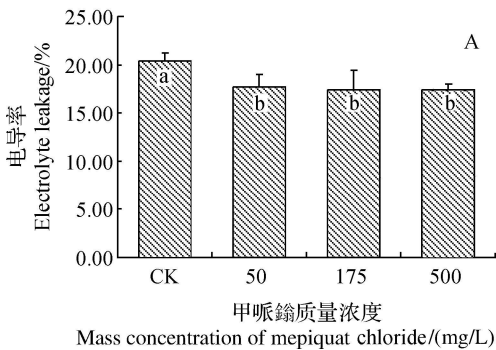


图 4 甲哌鎗处理对甜椒幼苗叶片幼苗质膜透性 (A) 和丙二醛积累 (B) 的影响

Fig 4 Effects of mepiquat chloride on electrolyte leakage(A) andMDA content(B) of the leaf of sweet pepper seedlings under cold stress
柱状图中不同大、小写字母分别表示差异极显著 ($P < 0.01$) 和差异显著 ($P < 0.05$).

The different capital letters or low case letters in the bars show the statistically difference ($P < 0.01$) or difference ($P < 0.05$).

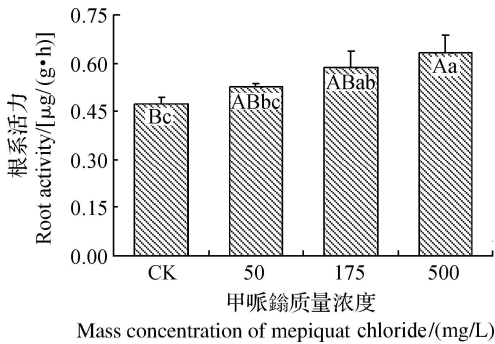


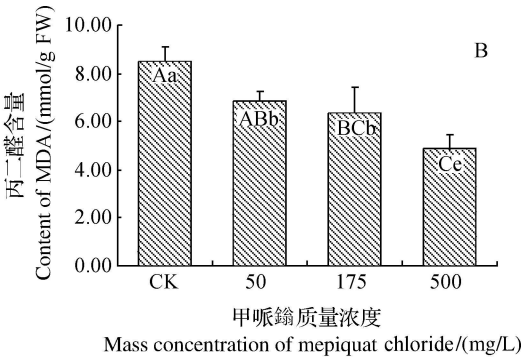
图 3 甲哌鎗处理对甜椒幼苗根系活力的影响

Fig 3 Effects of mepiquat chloride on respiratory rate of sweet pepper seedlings under cold stress
柱状图中大、小写字母不同分别表示差异极显著 ($P < 0.01$) 和差异显著 ($P < 0.05$).

The different capital letters or low case letters in the bars show the statistically difference ($P < 0.01$) or difference ($P < 0.05$).

2 3 甲哌鎗对甜椒幼苗叶片质膜伤害的减轻作用

低温逆境对植物的伤害往往始于对细胞膜结构和功能的损伤, 表现在膜透性的增加, 胞内电解质外渗^[17], 组织外渗电导率和 MDA 是反应质膜伤害程度的重要指标。由图 4A 可知, 3 种浓度甲哌鎗处理使叶片的相对电导率 (质膜透性) 分别由对照的 20 43% 降低至 17. 67%, 17. 40% 和 17. 43%; 由图 4B 可知, 低温胁迫下, 各浓度甲哌鎗处理也都显著降低了甜椒幼苗叶片中 MDA 的含量, 其中 175 和 500 mg/L 的甲哌鎗处理分别比对



照降低了 24 88% 和 42 11%, 与对照差异达极显著水平。由此说明, 甲哌鎗处理对低温逆境下叶片的伤害有显著的减轻作用。

2 4 甲哌鎗对甜椒幼苗叶片 H₂O₂ 积累的影响

由图 5可知, 175 和 500 mg/L 的甲哌鎗处理也降低了叶片中 H₂O₂ 的积累量, 但与对照之间的差

异未达显著水平。

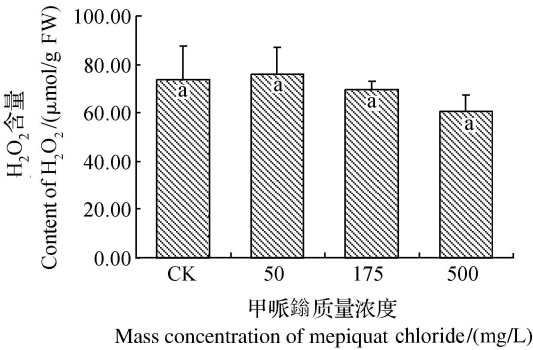


图 5 低温胁迫下甲哌鎗处理对甜椒幼苗叶片中 H₂O₂ 积累的影响

Fig 5 Effects of mepiquat chloride on H₂O₂ content in the leaf of sweet pepper seedlings under cold stress

柱状图中不同大、小写字母分别表示差异极显著 (P < 0.01) 和差异显著 (P < 0.05)。

The different capital letters or lowercase letters in the bars show the statistically difference (P < 0.01) or difference (P < 0.05).

2.5 甲哌鎗对甜椒幼苗叶片渗透调节物质含量的影响

脯氨酸和可溶性糖是植物抗逆的重要渗透调节物质。由图 6A 可知, 500 mg/L 的甲哌鎗处理显著提高了叶片中脯氨酸的含量 (比对照提高了 31.56%)。适宜剂量的甲哌鎗处理能通过增加脯氨酸积累增加来提高甜椒幼苗抗寒性。由图 6B 可知, 各浓度甲哌鎗处理都在一定程度上提高了叶片中可溶性糖的含量, 但与对照之间的差异均未达显著性水平。

2.6 甲哌鎗对甜椒幼苗抗氧化酶活性的影响

由图 7 可知, 各浓度甲哌鎗处理均极显著地提高了 SOD 的活性 (分别比对照提高了 43.73%, 44.16% 和 72.91%); 同时也明显提高了甜椒幼苗叶片的 CAT 活性, 其中 500 mg/L 的甲哌鎗处理比对照提高了 19.99%, 差异达显著性水平; 各处理对 POD 的活性也有一定提高, 但差异未达显著性水平。

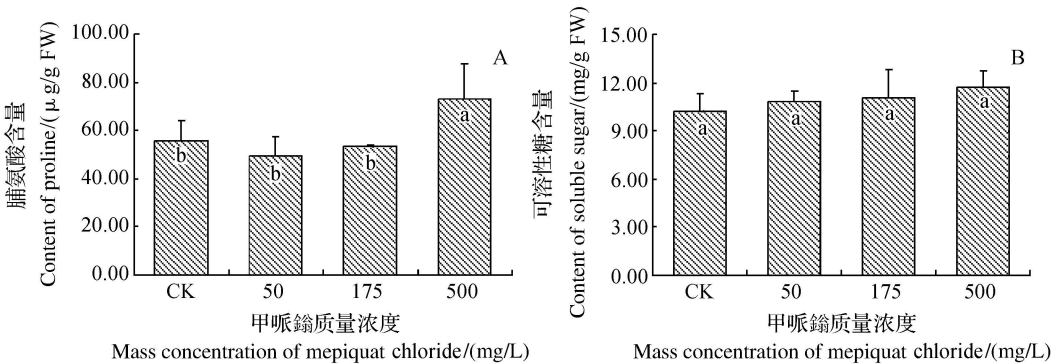


图 6 低温胁迫下甲哌鎗处理对甜椒幼苗叶片脯氨酸 (A) 和可溶性糖 (B) 含量的影响

Fig 6 Effects of mepiquat chloride on the content of proline (A) and soluble sugar (B) in the leaf of sweet pepper seedlings under cold stress

柱状图中不同小写字母表示在 P < 0.05 水平上差异显著。

The different lowercase letters in the bars show the statistically difference (P < 0.05).

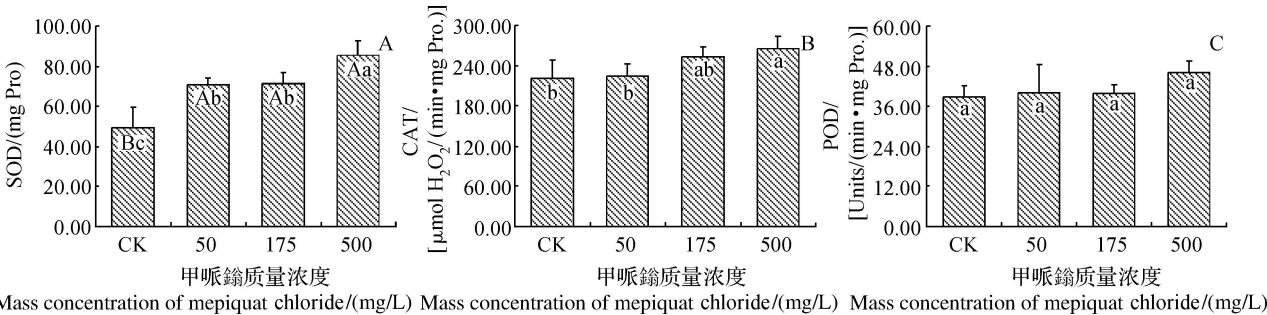


图 7 低温胁迫下甲哌鎗处理对甜椒幼苗抗氧化酶 (SOD, CAT 和 POD) 活性的影响

Fig 7 Effects of mepiquat chloride on the activities of antioxidative enzymes in sweet pepper seedlings under cold stress

A. SOD; B. CAT; C. POD

柱状图中不同大、小写字母分别表示差异极显著 (P < 0.01) 和差异显著 (P < 0.05)。

The different capital letters or lowercase letters in the bars show the statistically difference (P < 0.01) or difference (P < 0.05).

2 7 甲哌鎗对甜椒幼苗内源激素平衡的调控作用

由图 8A 可知, 几种浓度处理均同时提高了茎尖 IAA、ABA、ZR 和 GA₄ 的含量, 特别是 500 mg/L 甲哌鎗处理, IAA、ABA、ZR 和 GA₄ 含量分别是对照的 3.11、8.49、6.46 和 1.95 倍。但各处理均降低

了 ME-JA 的含量 (分别比对照降低了 30.54%、52.58% 和 61.87%)。此外, 从内源激素的平衡 (图 8B) 看, IAA/ZR 随甲哌鎗处理浓度的增大而不断降低, 而 ABA/GA₄ 的比值却随甲哌鎗处理浓度的增大而大幅度增加。

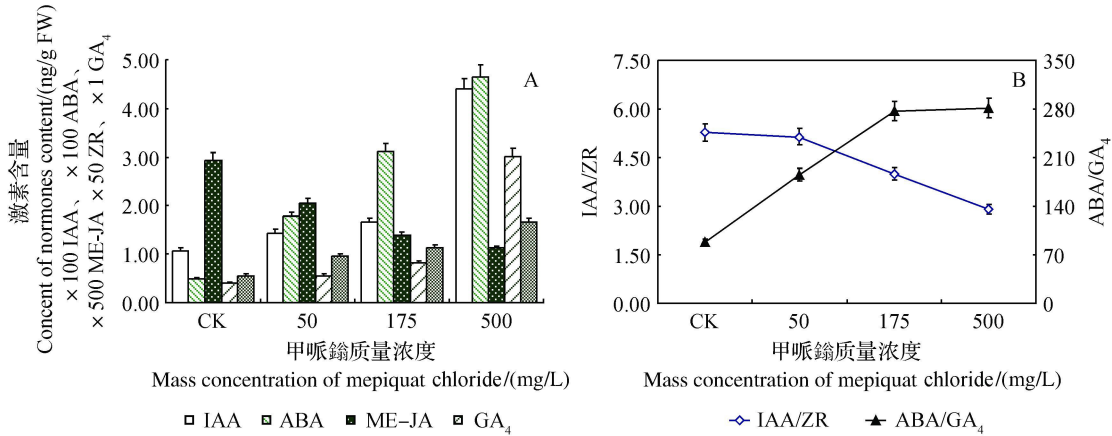


图 8 低温胁迫下甲哌鎗处理对甜椒幼苗茎尖内源激素 (IAA、ABA、M e-JA、ZR 和 GA₄) 含量的影响

Fig 8 Effects of mepiquat chloride on endogenous hormones (IAA, ABA, M e-JA, ZR and GA₄) content of stem apex in sweet pepper seedlings under cold stress
A. 茎尖内源激素的含量 (Hormones content); B. 内源激素的比值 (Ratio of hormones content).

3 讨论

逆境条件下, 植物体内的活性态氧是引起膜脂质过氧化的重要因素, 及时清除 H₂O₂ 对于维持叶绿体的光合能力是必要的^[18]。植物主要通过抗氧化酶系统和非酶系统及时清除活性氧。抗氧化酶系统包括 SOD、POD、CAT 等^[19-20]。其中 SOD 催化的反应为 O₂⁻ + 2H⁺ → H₂O₂ + O₂; CAT 催化的反应为 2H₂O₂ → 2H₂O + O₂; POD 催化的反应为 H₂O₂ + AH₂ (还原剂) → 2H₂O + A^[21-22]。本实验结果表明, 各浓度甲哌鎗处理均极显著地提高了 SOD 的活性, 同时适宜剂量的甲哌鎗也显著提高了甜椒幼苗叶片 CAT 的活性, 从而更加有效地清除体内的 O₂⁻ 和 H₂O₂, 以减缓低温逆境条件下膜脂质的过氧化, 从而减少低温胁迫下细胞质膜的伤害, 显著降低相对电导率和 MDA 含量。

IAA 能促进茎干的生长, 是控制茎细胞伸长的一个主要因子^[23]。本实验结果表明, 各浓度处理都明显提高了茎尖 IAA 的含量, 这可能暗示着经甲哌鎗处理的幼苗具有抵抗低温逆境、维持顶芽正常生长的潜能。IAA 与细胞分裂素的浓度比值决定顶端优势的强弱。通常顶部的 IAA/CTKs 比值的增高, 说明侧芽的生长受到抑制。本研究结果表明,

随甲哌鎗处理浓度的提高, IAA/ZR 的比值不断降低, 说明甲哌鎗通过调节 IAA/ZR 的平衡, 抑制了幼苗的顶端优势。这与甲哌鎗处理可延缓地上部分纵向生长的结果一致。

脱落酸 (ABA) 是植物各器官间传递的重要信号, 通过专一性地与 ABA 结合蛋白和系列信号转导途径, 产生适应或抵抗逆境的一系列生理反应^[24]。与脱落酸和赤霉素 (GA₄) 的绝对含量相比, ABA/GA₄ 的比值更能反映出与植物抗冷性的关系, 同一品种在抗冷锻炼期间, 随着 ABA/GA₄ 比值的升高, 抗冷性逐渐增强^[25]。本研究结果表明, 低温胁迫下, 几种浓度的甲哌鎗处理均使茎尖 ABA 的含量大幅度提高, 且 ABA/GA₄ 的比值随甲哌鎗处理浓度的提高而大幅增加, 这很好地解释了甲哌鎗诱导甜椒幼苗抗寒性的内源激素平衡机制。

茉莉酸类物质 (JAs) 是植物感受伤害、参与防御反应的重要信号分子, 可促进特异的 JA 诱导蛋白 (jasmonic acid induced protein, JIP) 的 mRNA 合成, 目前发现的大量 JIP 多是植物抗逆相关蛋白^[24-25]。本研究中, 随着甲哌鎗使用浓度增大, ME-JA 的含量不断降低, 这可能是由于经甲哌鎗处理的幼苗抗寒性提高, 受低温的伤害减轻, 从而使得作为感受伤害信号分子的 JAs 合成减少。

4 结论

甲哌鎇处理对甜椒幼苗的生长具有显著的调控作用,同时对其抗寒性有显著的诱导效应。通过缩短正在伸长生长的节间长度起到矮化作用,且使茎增粗,并显著促进根系的生长,提高根/茎比,使根系活力提高;低温胁迫下,甲哌鎇能提高 SOD 和 CAT 活性,从而能更加有效地清除体内的 H_2O_2 ,并通过增加茎尖 ABA 含量,提高叶片脯氨酸、可溶性糖等渗透调节物质的含量,以减轻低温胁迫造成的伤害,表现出相对电导率和 MDA 含量的降低。从各浓度甲哌鎇处理所表现出的抗寒生理指标看,可以初步确定其适宜质量浓度在 175~500 mg/L 之间。

参考文献:

- [1] WANG Yi(王毅), YANG Hong-fu(杨宏福), LI Shu-de(李树德). 园艺植物冷害和抗冷性的研究——文献综述 [J]. *Acta Horticulturae Sinica* (园艺学报), 1994, 21(3): 239–244
- [2] ZHANG Zhigang(张志刚), SHANG Qing-mao(尚庆茂). 低温、弱光及盐胁迫下辣椒叶片的光合特性 [J]. *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学), 2010, 43(1): 123–131
- [3] FU Yawen(付亚文), GUO Yong(郭泳), YU Xin(余鑫), et al. PCPA, NAA 防治甜椒落花的生理效应初探 [J]. *J Shenyang Agric Univ* (沈阳农业大学学报), 1997, 28(4): 278–282
- [4] YANG Jian-ping(杨建平). Studies on the Mechanism of Pepper (*Capsicum frutescens* L.) Flower Abscission and its Protective Cultivation (设施辣椒落花机理及应用研究) [D]. Nanjing (南京): Nanjing Agric Univ (南京农业大学), 1999.
- [5] QU Ya-ying(曲亚英), YU Jihua(郁继华), TAO Xing-lin(陶兴林), et al. S3307 和 BA + NAA 浸种对低温胁迫下甜椒幼苗抗冷性的影响 [J]. *J Gansu Agric Univ* (甘肃农业大学学报), 2006, 41(4): 52–55
- [6] PAN Rui-zhi(潘瑞炽), LI Ling(李玲). Plant Growth Regulator Principle and Application (植物生长调节剂: 原理与应用) [M]. Guangzhou (广州): Guangdong High Education Press (广东高等教育出版社), 2007: 22
- [7] LI He-sheng(李合生). Experimental Principle and Technology of Plant Biology and Biochemistry (植物生理生化实验原理和技术) [M]. Beijing (北京): High Education Press (高等教育出版社), 1999: 195
- [8] ZOU Qi(邹琦). Experimental Manual Plant Physiology (植物生理学实验指导) [M]. Beijing (北京): Chinese Agriculture Press (中国农业出版社), 2000: 110–130
- [9] LUTTS S, KNET J M, BOUHARMONT J. NaCl induced senescence in leaves of rice (*Oryza sativa* L.) cultivars differing in salinity resistance [J]. *Ann Bot London*, 1996, 78: 389–398
- [10] VERMA S, MISHRA S N. Putrescine alleviation of growth in salt stressed *Brassica juncea* by inducing antioxidative defense system [J]. *J Plant Physiol*, 2005, 162: 669–677
- [11] LI Zhong-guang(李忠光), LI Hong-hong(李红鸿), DU Chaokun(杜朝昆), et al. 在单一提取系统中同时测定五种植物抗氧化酶 [J]. *J Yunnan Normal Univ: Nat Sci Ed* (云南师范大学学报: 自然科学版), 2002, 22(6): 44–48
- [12] KUK Y I, SHIN J S, BURGO S N R, et al. Antioxidative enzymes offer protection from chilling damage in rice plants [J]. *Crop Science*, 2003, 43(6): 2109–2117
- [13] MISHRA H P, FRIDOVICH I. The role of superoxide anion in auto-oxidation of the epinephrine and a simple assay for superoxide dismutase [J]. *J Biol Chem*, 1972, 247(10): 3170–3175
- [14] DHINDSA R S, PLUM P, DHINDSA P, THORPE T A. Leaf senescence correlated with increased levels of membrane permeability, lipid peroxidation and decreased levels of superoxide dismutase and catalase [J]. *J Exp Bot*, 1981, 32(126): 93–101
- [15] TATIANA Z, YAMASHITA K, MATSUMOTO H. Iron deficiency induced changes in ascorbate content and enzyme activities related to ascorbate metabolism in cucumber roots [J]. *Plant Cell Physiol*, 1999, 40: 273–280
- [16] HE Zhong-pei(何钟佩). Experimental Manual on Crop Chemistry Control (农作物化学控制实验指导) [M]. Beijing (北京): Beijing Agricultural University Press (北京农业大学出版社), 1993: 60–68
- [17] TALEL Z, ZEIGER E. Plant Physiology (植物生理学) [M]. SONG Chun-peng(宋纯鹏), WANG Xue-hu(王学路), 译. Beijing (北京): Science Press (科学出版社), 2009: 384–550
- [18] ASADA K, TAKAHASHI M. Production and scavenging of active oxygen in photosynthesis [M] // KYLE D J, SOMMER C B, ARNTZEN C J. *Photoinhibition*. Amsterdam: Elsevier Science Publishers, 1987: 227–287
- [19] FOYER C H, NOCTOR G. Oxygen processing in photosynthesis: Regulation and signaling [J]. *New Phytol*, 2000, 146: 359–388
- [20] MITTLER R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance [J]. *Trends Plant Sci*, 2002, 7: 405–410
- [21] MITTLER R, VANDERAUWERA S, GOLLERY M, et al. Reactive oxygen gene network of plants [J]. *Trends Plant Sci*, 2004, 9: 490–498
- [22] ASADA K. Ascorbate peroxidase: a hydrogen peroxide-scavenging enzyme in plants [J]. *Physiol Plantarum*, 1992, 85: 235–241
- [23] YANG T, DAVIES P J, REID J B. Genetic dissection of the relative roles of auxin and gibberellin in the regulation of stem elongation in intact light-grown peas [J]. *Plant Physiol*, 1996, 110: 1029–1034
- [24] DUAN Lin-sheng(段留生), TIAN Xiaoli(田晓莉). The Principle and Technology of Crop Chemistry Control (作物化学控制原理与技术) [M]. Beijing (北京): China Agricultural University Press (中国农业大学出版社), 2005: 163–166
- [25] ZHAO Y, THILMONY R, BENDER C, et al. The Hip type III secretion system and coronatine of *Pseudomonas syringae* pv. tomato coordinately modify host defense by targeting the jasmonate signaling pathway in tomato [J]. *Plant Journal*, 2003, 36: 485–499

(责任编辑: 金淑惠)