

Ca²⁺ /CaM 信使对毛竹抗旱生理的影响

姜 琴 应叶青* 解楠楠 方 伟

(浙江农林大学 亚热带森林培育国家重点实验室培育基地 浙江 临安 311300)

摘要: 为了探讨钙信号对毛竹抗旱生理指标的影响, 在水分胁迫下用 EGTA、LaCl₃、heparin、CPZ 和 CaCl₂ 处理毛竹幼苗后, 研究干旱胁迫下毛竹叶片内保护酶活性、脯氨酸、丙二醛、过氧化氢和可溶性蛋白的变化。结果表明: 与对照相比, CaCl₂ 处理明显提高了毛竹叶片保护酶活性和可溶性蛋白含量, 降低了 MDA、脯氨酸和过氧化氢含量; EGTA、LaCl₃、heparin 和 CPZ 处理提高了毛竹过氧化氢含量, 抑制了 SOD 和 CAT 活性的上升, 破坏了脯氨酸和可溶性蛋白的积累。但 LaCl₃ 和 heparin 处理对 MDA 含量的影响不大, heparin 和 CPZ 处理对 POD 活性没有显著影响。这些结果暗示 Ca²⁺ /CaM 信使可能主要通过调节抗氧化酶活性、脯氨酸和可溶性蛋白提高毛竹对干旱的适应性, 且通过不同的传递路径调节以上生理指标。

关键词: 毛竹; 钙信号; 干旱胁迫; 钙信号阻断剂; CaCl₂

中图分类号: S795.7 文献标志码: A 文章编号: 1000-2286(2012)04-0743-06

Effect of Ca²⁺ /CaM Messenger on Drought Resistance of *Phyllostachys edulis*

JIANG Qin, YING Ye-qing* , XIE Nan-nan , FANG Wei

(The Nurturing Station for the State Key Laboratory of Subtropical Silviculture, Zhejiang Agriculture and Forest University, Lin'an 311300, China)

Abstract: The effect of calcium messenger on main drought resistance physiological indexes of *Phyllostachys edulis* was studied by investigating the activities of antioxidant enzymes, the content of proline, MDA, hydrogen peroxide and soluble protein in *Phyllostachys edulis* under water stress, after being blocked calcium messenger transduction by EGTA, LaCl₃ and heparin, CPZ and CaCl₂. Compared with the control, CaCl₂ treatment increased SOD, POD and CAT enzyme activity, and soluble protein content, decreased MDA, proline and hydrogen peroxide content. Compared with the control, EGTA, LaCl₃ and heparin, and CPZ could increase the hydrogen peroxide content, decrease SOD and CAT enzyme activity, and proline and soluble protein content. However, LaCl₃ and heparin led to little changes of MDA content; heparin and CPZ had no obviously effect on POD enzyme activity. The results suggested that Ca²⁺ /CaM messenger might control drought resistance of *Phyllostachys edulis* by affecting activities of antioxidant enzymes and contents of proline and soluble protein through different transduction paths to affect them.

Key words: *Phyllostachys edulis*; calcium messenger; drought stress; calcium signal blocking agent; CaCl₂

水分是植物赖以生存的最重要的环境因素之一。水分短缺不仅会造成农作物大量减产, 还是限制农作物种植面积扩展的一个重要制约因素。近年来, 植物的抗干旱性研究备受关注。植物在逆境下的

收稿日期: 2011-12-31 修回日期: 2012-02-14

基金项目: 浙江省科技厅重点项目(2009C12089)

作者简介: 姜琴(1985—), 女, 硕士, 主要从事竹林培育与利用研究, E-mail: jq629@sina.com; * 通讯作者: 应叶青, 副教授, 主要从事竹类植物研究, E-mail: yeqing@zafu.edu.cn。

信号转导机制引起了许多学者的兴趣,有实验证实钙信使参与植物的抗旱性调节^[1-3],钙信号可能通过调节渗透胁迫反应过程中相关基因的表达以调节植物对干旱的适应性和抗性^[4-6],也可能通过调节植物体内的一些保护酶活性等调节植物的抗旱性^[7-9]。植物细胞在受到环境刺激后胞内钙离子浓度升高,与胞外低钙离子形成浓度梯度,产生钙信号。钙信号通过钙通道等进一步传递到钙受体,调节植物体内一系列的变化。其中一种钙受体叫钙调素(CaM),它既能调节胞内Ca²⁺浓度还能介导Ca²⁺的功能^[10],在第二信使调节体系中处于中心地位^[11]。本研究利用胞外Ca²⁺螯合剂EGTA、质膜钙通道阻断剂LaCl₃和胞内钙库钙通道阻断剂heparin、钙调素拮抗剂CPZ和CaCl₂处理毛竹苗后,研究毛竹叶片内保护酶活性、丙二醛、脯氨酸、可溶性蛋白和过氧化氢等生理指标的变化,以期探讨钙信号在毛竹响应干旱胁迫过程中的作用。

1 材料与方法

1.1 试验材料

选用的材料是从桂林单株采种培养于浙江农林大学智能温室内的3年生实生毛竹(*Phyllostachys edulis*)苗。2011年3月份移栽到黄土中培养,每盆下面套一个塑料托盘,以防止浇水后水分流失。

1.2 试验处理

2011年5月份取大小相近的健壮毛竹苗,分为6组,每组3个重复,田间持水量设置为40%(即中度水分胁迫)。第1组到第6组处理分别为:对照(不添加试剂)、添加EGTA、添加LaCl₃、添加heparin、添加CPZ、添加CaCl₂。各试剂配成溶液后分多次充分浇灌土壤,保证在土壤中均匀分布,并通过控制土壤中的水分调节不同试剂溶液在土壤中的浓度。参考相关文献并进行预试验后将上述5种试剂在土壤溶液中的浓度依次确定为:10、0.5、0.1、0.2、10 mmol/L。自然干旱到土壤含水量为40%时开始试验。每隔5 d采样1次,连续采6次,于08:30随机取毛竹功能叶片放入冰盒带到实验室进行相关指标的测定。采样期间每天17:00对每盆苗称重,并保持其土壤含水量为40%。

1.3 测定指标与方法

丙二醛(MDA)含量采用硫代巴比妥酸法(TBA)测定;超氧化物歧化酶(SOD)活性用NBT法,酶活性单位定义为将NBT的还原一直到对照一般时(50%)所需的酶量,以样品(鲜重)所含总蛋白量计算酶活性;过氧化物酶(POD)活性采用愈创木酚法,以样品(鲜重)所含总蛋白量计算酶活性;过氧化氢酶(CAT)活性采用紫外吸收法测定;脯氨酸含量采用酸性茚三酮闭塞法测定;可溶性蛋白含量采用考马斯亮蓝法测定;过氧化氢(H₂O₂)含量参照Mukherjee和Choudhari(1983)的方法测定。具体方法参照文献[12-14]进行。

1.4 数据统计分析

数据分析采用Excel和SPSS17.0进行分析,显著水平为 $P < 0.05$,极显著水平为 $P < 0.01$ 。

2 结果与分析

2.1 不同处理对MDA含量的影响

植物受到逆境胁迫时往往会发生膜脂过氧化作用,MDA是反应植物体膜脂过氧化程度的一个重要指标^[15]。测定结果表明,在持续干旱环境下,不同处理的毛竹叶片MDA含量均呈上升趋势(图1)。数据分析显示,不同处理间的差异达到显著水平($F = 53.303, P = 0.000$),处理天数之间的差异也达到显著水平($F = 152.902, P = 0.000$)。对照组的MDA含量明显低于EGTA、CPZ和heparin处理的MDA含量,高于CaCl₂处理的MDA含量,而与LaCl₃处理的差异不显著,并且EGTA和CPZ处理与heparin处理之间的差异达到显著水平($P < 0.05$)。说明EGTA、CPZ和heparin处理能明显提高毛竹叶片MDA含量,加剧了毛竹在干旱胁迫下的膜脂过氧化作用。另外,处理第1天与第5天和处理第10天与第15天之间MDA含量差异不显著,处理第15天、第20天和第25天之间MDA含量显著,说明干旱环境下,钙信号受阻时间越长,植物的膜脂过氧化作用越强,植物的膜结构和功能损坏越严重。

2.2 不同处理对毛竹叶片SOD、POD和CAT活性的影响

SOD、POD和CAT是植物抗氧化防御系统中的保护酶类物质,能清除逆境下体内产生的氧自由基

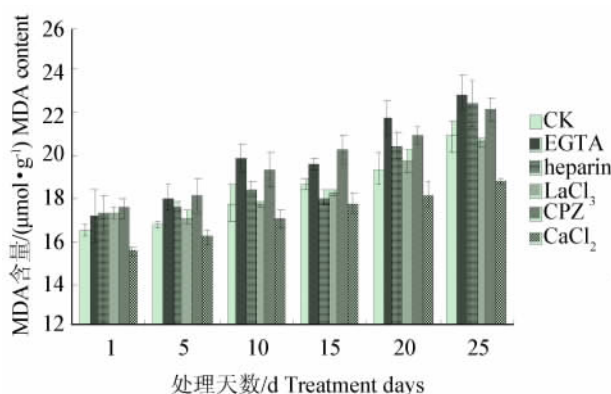


图1 不同处理对水分胁迫下毛竹叶片 SOD 活性的影响

Fig.1 Effect of different treatments on MDA content in leaves of *Phyllostachys edulis*

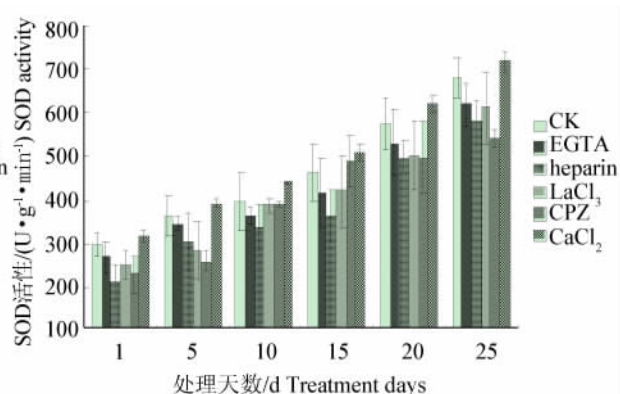


图2 不同处理对水分胁迫下毛竹叶片 MDA 含量的影响

Fig.2 Effect of different treatments on SOD activity in leaves of *Phyllostachys edulis*

或抵御活性氧对植物造成的氧化损伤与致死效应。在干旱过程中,毛竹叶片的 SOD 活性上升(图2)。数据分析结果显示:不同处理对毛竹叶片 SOD 活性的差异达到显著($F = 52.135, P = 0.000$);对照组的 SOD 活性明显高于 heparin、CPZ、 LaCl_3 和 EGTA 处理的 SOD 活性,低于 CaCl_2 处理的 SOD 活性。而且 heparin 与 LaCl_3 和 EGTA 处理之间,CPZ 与 EGTA 处理之间的差异也达到显著($P < 0.05$)水平。说明 heparin、CPZ、 LaCl_3 和 EGTA 这几种钙信号阻断剂能抑制毛竹在干旱环境下 SOD 活性的上升,并且抑制作用随干旱时间的延长而加剧。

测定结果表明,CAT 活性在干旱过程中呈上升趋势(图3)。不同处理对 CAT 的活性影响是显著的($F = 90.916, P = 0.000 < 0.05$), LaCl_3 、heparin、EGTA 和 CPZ 处理明显低于 CaCl_2 处理的 CAT 活性, CaCl_2 处理明显高于对照组的 CAT 活性, LaCl_3 、heparin 和 EGTA 处理与对照组叶片的 CAT 活性差异达到显著($P < 0.05$)。这说明外源 CaCl_2 能提高在干旱胁迫下毛竹体内 CAT 的活性,而钙信号阻断剂能抑制毛竹 CAT 酶的活性的上升。

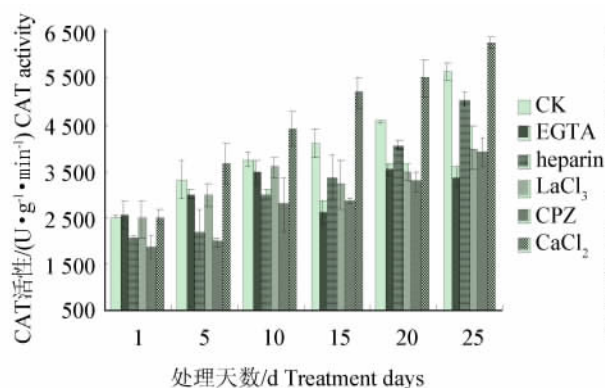


图3 不同处理对水分胁迫下毛竹叶片 CAT 活性的影响

Fig.3 Effect of different treatments on CAT activity in leaves of *Phyllostachys edulis*

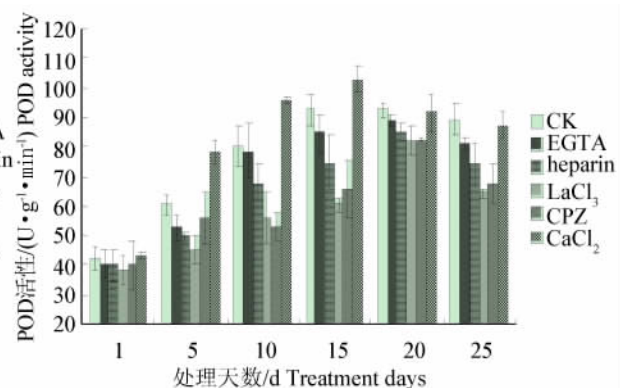


图4 不同处理对水分胁迫下毛竹叶片 POD 活性的影响

Fig.4 Effect of different treatments on POD activity in leaves of *Phyllostachys edulis*

从总体上讲,不论是对照组还是处理组的毛竹叶片,在干旱过程中,POD 活性的变化趋势都是先升高后下降(图4)。差异显著性分析表明,不同的试剂处理对毛竹叶片 POD 活性的影响具有显著作用($F = 45.702, P = 0.000 < 0.05$),其中 EGTA、heparin 和 LaCl_3 处理的 POD 活性明显低于对照组,CPZ 处理的 POD 活性与对照之间不具显著差异,而对照组明显低于 CaCl_2 处理的 POD 活性。且在胁迫的第 1 天到 10 天钙信号阻断剂类处理对毛竹叶片 POD 活性的抑制作用较大,在胁迫的第 15 天到 25 天抑制效果减弱。

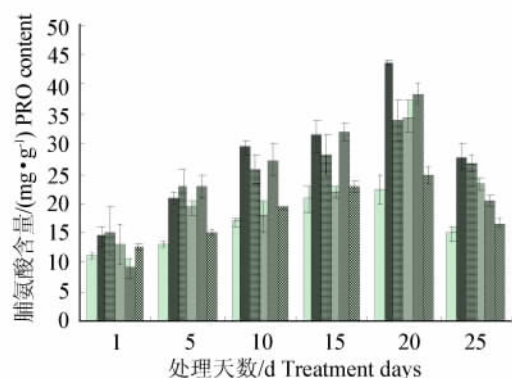


图 5 不同处理对水分胁迫下毛竹叶片脯氨酸含量的影响

Fig. 5 Effect of different treatments on proline content in leaves of *Phyllostachys edulis*

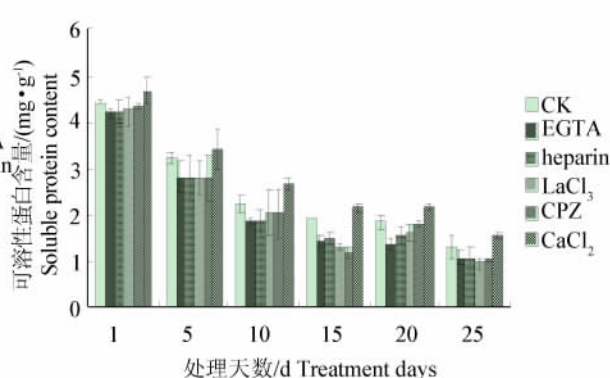


图 6 不同处理对水分胁迫下毛竹叶片可溶性蛋白含量的影响

Fig. 6 Effect of different treatments on soluble protein content in leaves of *Phyllostachys edulis*

2.3 不同处理对毛竹叶片脯氨酸含量的影响

测定结果显示,干旱过程中脯氨酸含量的变化趋势跟 POD 活性的变化趋势相似(图 5),即先升高后降低,钙信号阻断剂和 CaCl₂ 处理过的毛竹叶片脯氨酸含量明显高于对照组的含量 ($F = 90.984, P < 0.01$)。各处理间,仅 heparin 与 CPZ 处理的脯氨酸含量没有差异,其余处理两两间均呈显著 ($P < 0.05$) 和极显著水平 ($P < 0.01$)。这说明,EGTA、CPZ、heparin、LaCl₃ 和 CaCl₂ 处理能明显增加毛竹在水分胁迫下脯氨酸的积累,脯氨酸的积累可能与钙信号系统有关,脯氨酸积累的多少可以反映毛竹受干旱胁迫的程度。

2.4 不同处理对毛竹叶片可溶性蛋白含量的影响

由图 6 可知,毛竹叶片可溶性蛋白含量随干旱的加剧逐渐减小,并且在胁迫的第 1 天至第 10 天,可溶性蛋白含量的下降速度较快,胁迫后期,下降速度减缓。EGTA、LaCl₃、heparin 和 CPZ 处理可溶性蛋白含量明显低于对照的可溶性蛋白含量 ($P < 0.05$),且差异依次减小,对照的可溶性蛋白含量明显低于 CaCl₂ 处理的可溶性蛋白含量,不同处理天数间可溶性蛋白含量只在第 15、20 和 25 天之间差异不明显。这说明 EGTA、LaCl₃、heparin 和 CPZ 处理显著加剧了水分胁迫下毛竹可溶性蛋白含量的下降,在胁迫前期影响更显著。

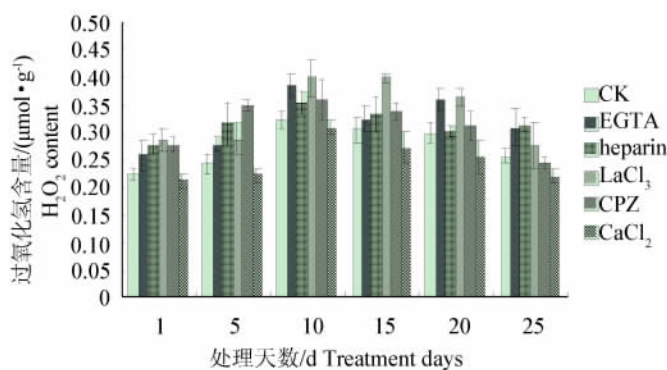


图 7 不同处理对水分胁迫下毛竹叶片过氧化氢含量的影响

Fig. 7 Effect of different treatments on hydrogen peroxide in leaves of *Phyllostachys edulis*

2.5 不同处理对毛竹叶片过氧化氢含量的影响

水分胁迫过程中,处理组和对照组毛竹叶片过氧化氢的含量变化都呈先上升后下降的趋势(图 7)。经分析,LaCl₃、EGTA、heparin、CPZ 处理与对照之间的毛竹叶片过氧化氢含量差异达到显著水平 ($F = 4.570, P = 0.003 < 0.05$),对照组过氧化氢含量明显高于 CaCl₂ 处理的过氧化氢含量。这说明 LaCl₃、EGTA、heparin 和 CPZ 处理能促进毛竹在干旱环境下诱导产生更多的过氧化氢毒害植物细胞。胁迫第 10 天到第 25 天过氧化氢含量下降,可能是 CAT 酶活性不断上升,清除活性氧自由基的能力增强,因此过氧化氢含量相应下降。

3 结论与讨论

植物在干旱胁迫下会遭受活性氧的伤害,SOD、POD、CAT 等保护酶能清除植物体内过多的活性氧,

减少活性氧对植物的损伤,从而增强植物的逆境适应性或抗性^[16-17]。孙景宽等^[18]研究发现随着干旱胁迫的加剧,沙枣叶中SOD和CAT活性呈上升趋势,且中、重度胁迫下POD和CAT清除过氧化氢的能力增强。本研究中,干旱胁迫下,毛竹的SOD、POD和CAT活性提高,过氧化氢含量先上升后下降,这说明毛竹能通过提高保护酶活性,降低活性氧的伤害。

植物的抗氧化系统受钙信使系统的诱导和调控, Ca^{2+} 可显著提高水分胁迫下黑比诺葡萄幼苗SOD和POD活性^[19],及低温胁迫下茄子幼苗的SOD和CAT活性^[20]。本实验中, CaCl_2 明显提高了SOD、POD和CAT活性,而钙信号阻断剂却抑制了SOD、POD和CAT活性的上升,加剧了过氧化氢和MDA含量的增加,表明钙信号阻断剂处理加剧了毛竹的活性氧损伤和膜脂过氧化作用。陈贵林等^[21]的研究表明 Ca^{2+} 显著提高高温胁迫下茄子幼苗POD活性表现在胁迫初期。本试验结果显示, CaCl_2 在干旱胁迫前期对POD的活性影响较后期大,heparin和CPZ在胁迫前期对毛竹叶片POD活性的抑制作用较大,后期抑制作用小,而钙信使阻断剂对CAT活性的影响在胁迫后期较大。猜测可能是钙信号系统对3种不同酶的生物合成途径的调节方式不一样,其具体原因还有待进一步研究。谷俊涛等^[9]的研究表明,CaM作为第二信使通过传递干旱信号对POD同工酶的表达具有重要作用。而本试验结果与之有所不同,钙调素拮抗剂CPZ对干旱下毛竹叶片的POD活性的抑制作用不明显,这可能跟物种不同有关。此外,在水分胁迫下外源CaM对SOD有激活作用,而钙调素专一性抑制剂三氟拉嗪(TFP)对其有抑制作用,表明CaM参与调节小麦中SOD的活性^[7],这与CPZ抑制毛竹叶片SOD活性的结果是一致的。由于EGTA是胞外 Ca^{2+} 螯合剂,heparin是胞内钙库钙通道阻断剂, LaCl_3 是质膜钙通道阻断剂,CPZ是钙调素拮抗剂,四者均能阻断钙信号的传导,本试验结果暗示,干旱胁迫下,钙信使可能通过增强保护酶活性来调节毛竹对干旱的适应性。本实验还发现,不同的钙信号阻断剂对3种不同的酶活性影响差异较大,说明钙信号系统可能通过不同的途径调节保护酶的活性。

逆境胁迫下 Ca^{2+} 能促进植物脯氨酸的积累,可能是 Ca^{2+} 提高植物抗逆性的生理基础之一^[22]。渗透胁迫下,多花黑麦草叶片脯氨酸含量呈先上升后下降再上升的变化趋势^[23]。本实验中,水分胁迫下毛竹体内脯氨酸含量先上升后下降,EGTA、CPZ、heparin、 LaCl_3 和 CaCl_2 处理明显提高了毛竹在水分胁迫下脯氨酸的积累。宗会等^[24]对稻苗的研究也发现 LaCl_3 和CPZ能加剧脯氨酸的积累,使干旱下的稻苗受损。脯氨酸的积累可能是阻断钙信号后植物抗逆性下降的一种应激反应,以抵抗逆境伤害。一些研究结果认为脯氨酸积累的多少可以作为植物抗逆性强弱的一个指标,但本实验的结果表明脯氨酸的含量可以反映毛竹的伤害程度,较宜作为一个伤害指标,而不宜作为抗性筛选指标^[24]。进一步分析发现胁迫初期,脯氨酸含量迅速积累,MDA含量变化较慢,胁迫后期脯氨酸含量积累减弱,而MDA含量急剧上升。说明脯氨酸的积累可能延滞膜的受损过程,可作为膜受损的早期信号^[23]。另外,发现脯氨酸的含量变化趋势与过氧化氢的变化趋势相似,说明植物体内活性氧对脯氨酸有诱导作用^[25]。

蛋白质是一种重要的渗透调节物质,逆境下能降低植物细胞的水势,起到渗透调节的作用^[26]。本试验结果显示:水分胁迫下,EGTA、 LaCl_3 、heparin和CPZ处理显著加剧了毛竹叶片可溶性蛋白含量的下降,而 CaCl_2 处理能抑制可溶性蛋白含量的下降。推测是由于EGTA降低了 Ca^{2+} 浓度, LaCl_3 和heparin阻断了钙信号的传递导致钙信号转导通路上的受体蛋白、蛋白激酶、转录因子等一系列蛋白的合成受阻,使可溶性蛋白含量下降^[27]。一些学者也发现钙离子螯合剂和钙离子通道阻断剂会阻碍逆境胁迫下植物体内蛋白或酶的合成。孙立平^[28]发现外源 Ca^{2+} 能诱导玉米幼苗在渗透胁迫下产生的63.5 ku蛋白含量增加,但是EGTA却因螯合了胞外的 Ca^{2+} 使该蛋白表达受到抑制。俞嘉宁等^[29]研究表明 Ca^{2+} 通道阻断剂(verapamil)处理小麦幼苗能抑制水分胁迫诱导的44.2 ku蛋白亚基的合成。这些结果表明钙信使对逆境诱导蛋白的表达可能起调控作用,参与胞内蛋白表达的信号传递过程。

钙信号阻断剂和外源 CaCl_2 对干旱胁迫下毛竹保护酶、脯氨酸、可溶性蛋白和过氧化氢具有重要的影响,说明钙信号系统主要通过调节保护酶、脯氨酸和可溶性蛋白等提高毛竹对干旱的适应性,同时还说明,钙信号可能参与毛竹干旱胁迫下的信号转导过程,钙信号对干旱指标的调节可能通过不同的传递路径进行。

参考文献:

- [1] Knight H, Trewaras A J, Knight M R. Calcium signaling in *Arabidopsis thaliana* responding to drought and salinity [J]. Plant

- J, 1997, 12(5): 1067-1068.
- [2] Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. Gene expression and signal transduction in water-stress response [J]. *Plant Physiol*, 1997, 115: 327-334.
- [3] 宗会, 李明启. 钙信使在植物适应非生物逆境中的作用 [J]. *植物生理学通讯* 2001, 37(4): 330-335.
- [4] Zhu J K. Salt and drought stress signal transduction in plants [J]. *Annu Rev Plant Biol* 2002, 53: 247-273.
- [5] 郭秀林, 李广敏, 王瑞文, 等. Ca^{2+} /CaM 对渗透胁迫下小麦幼苗根和叶中 ABA 含量的影响 [J]. *植物生理学通讯*, 2001, 37(2): 124-125.
- [6] 郭秀林, 李孟军, 关军锋, 等. PEG 胁迫下小麦幼苗 ABA 与 Ca^{2+} /CaM 的关系 [J]. *作物学报* 2002, 28(4): 537-540.
- [7] 黄国存, 崔四平, 冯春红, 等. 水分胁迫下小麦幼苗中 CaM 水平变化及其与 SOD 活性的关系 [J]. *植物生理学通讯*, 1995, 31(5): 335-337.
- [8] 郭秀林, 李孟军, 关军锋, 等. 渗透胁迫下 Ca^{2+} /CaM 对小麦幼苗根叶 SOD 及 POD 活性的影响 [J]. *华北农学报* 2001, 16(3): 143-144.
- [9] 谷俊涛, 郭秀林, 李广敏, 等. 水分胁迫下钙、钙调素对小麦幼苗生长及过氧化物酶同工酶的影响 [J]. *华北农学报*, 2001, 16(3): 62-67.
- [10] 孟建朝, 刘子会, 李孟军, 等. CaM 对渗透胁迫下小麦幼苗 ABA 合成的介导作用研究 [J]. *华北农学报* 2007, 22(2): 106-110.
- [11] 孙大业, 郭艳林, 马力耕. 细胞信号转导 [M]. 北京: 科学出版社, 2000.
- [12] 邹琦. 植物生理学实验指导 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [13] 李合生, 孙群, 赵世杰, 等. 植物生理生化试验原理和技术 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2000.
- [14] Mukherjee S P, Choudhary M A. Implications of water stress-induced changes in the levels of endogenous ascorbic acid and hydrogen peroxide in *Vigna* seedlings [J]. *Physiologia Plantarum*, 1983, 6: 167-170.
- [15] 宗会, 徐照丽, 刘娥娥, 等. 干旱胁迫下 Ca^{2+} /CaM 信使系统对稻苗保护酶活性的影响 [J]. *西北植物学报*, 2004, 24(5): 843-849.
- [16] Smirnov N. The role of active oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation [J]. *New Phytologist*, 1993, 125: 27-58.
- [17] Bolwer C, Montagu M V, Inze D. Superoxide dismutase and stress tolerance [J]. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Bio*, 1992, 43: 83-116.
- [18] 孙景宽, 夏江宝, 田家怡, 等. 干旱胁迫对沙枣幼苗根茎叶保护酶系统的影响 [J]. *江西农业大学学报* 2009, 31(5): 879-884.
- [19] 惠竹梅, 孙万金, 张振文. 外源 Ca^{2+} 对水分胁迫下酿酒葡萄黑比诺主要抗旱生理指标的影响 [J]. *西北农林科技大学学报: 自然科学版* 2007, 35(9): 137-146.
- [20] 高洪波, 陈贵林. 钙调素拮抗剂与钙对茄子幼苗抗冷性的影响 [J]. *园艺学报* 2002, 29(3): 243-246.
- [21] 陈贵林, 贾开志. 钙和钙调素拮抗剂对高温胁迫下茄子幼苗抗氧化系统的影响 [J]. *中国农业科学* 2005, 28(1): 197-202.
- [22] De B, Bhattacharjee S, Mukherjee A K. Short term heat shock and cold shock induced proline accumulation relation to calcium involvement in *Lycopersicon esculentum* (Mill.) cultured cells and seedling [J]. *India Journal Plant Physiol*, 1996, 14(1): 32-35.
- [23] 刘宁, 高玉葆, 贾彩霞, 等. 渗透胁迫下多花黑麦草叶内过氧化物酶活性和脯氨酸含量以及质膜相对透性的变化 [J]. *植物生理学通讯* 2002, 36(1): 11-14.
- [24] 宗会, 刘娥娥, 郭振飞, 等. 干旱、盐胁迫下 LaCl_3 和 CPZ 对稻苗脯氨酸积累的影响 [J]. *作物学报* 2001, 27(2): 173-177.
- [25] 蒋明义, 郭绍川, 张学明. 氧化胁迫下稻苗体内积累的脯氨酸的抗氧化作用 [J]. *植物生理学报* 1997, 23(4): 347-352.
- [26] 谢安德, 唐春红, 潘启龙, 等. 干旱胁迫对不同种源麻风树幼苗生理特性的影响 [J]. *江西农业大学学报* 2011, 33(2): 306-311.
- [27] 翁笑艳, 张木清, 阮妙鸿, 等. 水分胁迫下钙对甘蔗幼苗抗氧化酶活性的影响 [J]. *中国农学通报* 2007, 23(7): 273-279.
- [28] 孙立平, 何宝坤, 吴学友, 等. 渗透胁迫下 ABA 及 Ca^{2+} /CaM 信使对玉米幼苗根系 63.5 ku 热稳定蛋白的调控作用 [J]. *作物学报* 2005, 31(1): 83-87.
- [29] 俞嘉宁, 高俊凤, 崔四平, 等. Ca^{2+} 对水分胁迫下小麦诱导蛋白产生的影响 [J]. *干旱地区农业研究* 1999, 17(1): 72-77.