

车前对铝胁迫生理响应的研究

胡雪华¹, 李蕴², 邹天才^{3*}

(1. 井冈山大学生命科学学院, 江西吉安 343009; 2. 南阳市一中, 河南南阳 473000; 3. 贵州科学院, 贵阳 550001)

摘要: 为探讨车前(*Plantago asiatica*)对铝胁迫的耐受特性及生理机理, 在不同铝浓度及胁迫时间下, 对其叶片的渗透调节物质、膜脂过氧化程度和体内保护酶系统进行了研究。结果表明, 低浓度铝处理对车前的生理指标无明显影响。随着铝浓度的升高, 叶片脯氨酸、可溶性糖、可溶性蛋白质含量呈先升高后下降趋势, 细胞质膜透性显著增大、MDA 含量显著增加。500 mg L⁻¹ 的 Al³⁺ 处理, 车前叶片的 SOD、CAT、POD 活性均明显提高。因此, 在铝胁迫下, 野生草本植物车前能通过体内的生理保护机制来减少 Al 胁迫, 表现出较强的耐铝特性。

关键词: 铝胁迫; 渗透调节物质; 膜脂过氧化; 保护酶; 车前

doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2014.05.011

Studies on Physiological Responses to Aluminum Stress of *Plantago asiatica*

HU Xue-hua¹, LI Yun², ZOU Tian-cai^{3*}

(1. School of Life Sciences, Jinggangshan University, Ji'an 343009, China; 2. Nanyang No. 1 High School, Nanyang 47300, China; 3. Guizhou Academy of Sciences, Guiyang 550001, China)

Abstract: In order to understand the physiological responses and mechanisms to aluminum stress in wild herb *Plantago asiatica*, the characteristics of osmolyte, membranous peroxidation and protective enzyme system under aluminum stress were studied. The results showed that there were no significant effects on physiological indexes of *P. asiatica* treated with low concentration of aluminum. With increasing of aluminum concentration, the contents of proline, soluble sugar and soluble protein in leaves rose at first and then descended. Under high concentration of aluminum stress, the membrane permeability and MDA content of leaves increased significantly. When treated with 500 mg L⁻¹ Al³⁺ or above, the activities of SOD, CAT, POD in *P. asiatica* leaves increased significantly. Therefore, wild herb *Plantago asiatica* could start physiological protection mechanism to reduce harm by aluminum stress, showing strong resistance to aluminum.

Key words: Al stress; Osmolyte; Membrane lipid peroxidation; Protective enzyme; *Plantago asiatica*

近年来, 有关土壤重金属及铝元素等对植物膜质过氧化及相关生化过程的影响已有较多研究报道。当植物受到伤害时, 细胞膜的完整性被破坏, 透性增大, 细胞内的可溶性物质发生外渗, 破坏了细胞内酶及蛋白代谢作用原有的区域性, 这是植物

体受害的原因之一^[1]。为了消除或减轻伤害, 植物通常通过主动积累脯氨酸、可溶性糖等渗透调节物质来维持渗透平衡和体内的水分^[2]。植物体自身还存在抗氧化酶系统, 如超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(POD) 和过氧化氢酶(CAT) 等, 能够清除自

收稿日期: 2013-10-14 接受日期: 2014-04-11

基金项目: 国家自然科学基金项目(31060069); 江西省科学技术厅支撑计划项目(2009ZDN10400)资助

作者简介: 胡雪华(1977~), 女, 实验师, 硕士, 主要从事植物学、植物生态学的教学与研究。E-mail: huxuehua1210@126.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zou_tiancai@msm.com

由基。通常认为, POD、SOD、CAT 活性的维持和提高是植物耐受重金属胁迫的物质基础之一^[3]。对重金属污染及铝毒等土壤环境问题的研究日益受到重视,但有关植物对毒害的某些适应机理还不清楚。以往的研究主要集中于剂量-效应的相互作用规律和机理上,由于生物体本身的差异以及金属元素毒性效应的不同,生物体的适应过程和机理极为复杂,很多机理和规律尚不清楚。

铝毒被认为是酸性土壤上作物生长最重要的限制因素之一,也是森林大面积退化、生态系统恶化的主要原因^[4]。虽然已开展了大量植物铝毒害及耐性机制的研究,但大多以农作物为研究对象^[5-6],对野生植物的相关研究鲜见报道。野生植物没有经过栽培驯化,可能保留了更多的耐性基因,这为更好地阐明植物耐铝机制提供了良好的研究材料^[7]。目前,对铝胁迫引发的植物生理生化反应的研究报道较多,但研究结论主要停留在推论假设阶段,尚未形成成熟理论。本文选取南方酸性土壤中常见的野生自然分布的草本植物车前(*Plantago asiatica*)为材料,研究不同浓度铝胁迫对车前保护酶活性和膜脂过氧化作用的影响,从而探讨车前的耐铝机制,为酸性土壤地区铝毒的高效、无污染生物治理提供一定的科学依据。

1 材料和方法

1.1 材料

试验在井冈山大学生物园内进行。该地处于江西省吉安市青原区,赣江中游,罗霄山脉中段。位于北纬 25°58'32"~27°57'50",东经 113°46'~115°56'。气候温和、日照充足、雨量充沛,属亚热带季风湿润性气候^[8]。车前(*Plantago asiatica*)种子于 2007 年 8 月采自江西省井冈山荆竹山自然保护区的同一植株。于次年 3 月初选择健康且大小均匀的车前种子播于石英砂基质中,待幼苗两片子叶完全展开时,选择健壮幼苗栽于 20 cm×23 cm 的盆中,每盆 1 株,基质为泥炭土:沙土=3:1 的混合土。

1.2 试验设计

根据前期研究^[9-10],本试验设计 4 个 Al³⁺ 浓度梯度,用 AlCl₃ 溶液分别配制为 100、500、800、2000 mg L⁻¹,记为 Al₁₀₀、Al₅₀₀、Al₈₀₀、Al₂₀₀₀,以清水作对照。待植株进入快速生长期,从盆苗中挑选

长势一致的植株 60 盆,随机分成 4 组,分别用 Al³⁺ 处理 0、10、20 和 30 d。每处理 3 个重复。AlCl₃ 溶液用 HCl 调节到 pH 为 4.0 来模拟酸性土壤,每天每盆中加入 10 mL 铝溶液。

1.3 测定方法与数据处理

分别于铝处理 0、10、20 和 30 d 时,采集植株中上位成熟完好的叶片,测量叶片的相对含水量、细胞膜透性^[11]和可溶性糖含量^[12]。同时称取鲜叶片 0.5 g 多份,于超低温冰箱中保存备用,用于测定超氧化歧化酶(SOD)^[13]、过氧化物酶(POD)^[14]、过氧化氢酶(CAT)^[14]的活性和可溶性蛋白质^[15]、脯氨酸^[13]和丙二醛^[12]的含量。数据采用 SPSS 13.0 软件进行差异性分析,并用 Excel 进行数据处理与作图。

2 结果和方析

2.1 铝胁迫对车前生理特性的影响

鲜重 生物量变化是植物受铝毒害的外部表现特征之一。从表 1 可见, Al₁₀₀、Al₅₀₀ 处理与对照相比,车前地上部分的鲜重无显著差异;而 Al₂₀₀₀、Al₈₀₀ 处理的地上部分和地下部分的鲜重与对照的差异显著。处理 30 d 时, Al₅₀₀ 处理的车前地下部分的鲜重显著下降,表明车前地下部分已经受到铝的毒害。

干重 Al₁₀₀、Al₅₀₀ 处理的车前地上部分干重与对照无显著差异;Al₈₀₀ 处理 10 d 的地上部分干重与对照无差异,处理 20、30 d 则显著下降;Al₂₀₀₀ 处理的地上部分干重显著下降。不同浓度处理 10 d 的车前地下部分干重与对照没有显著差异;Al₂₀₀₀、Al₈₀₀ 处理 20、30 d 的地下部分干重显著低于对照。Al₅₀₀ 处理 30 d 的地下部分干重也显著下降,表明长期 Al₅₀₀ 处理虽然对车前的地上部分没有明显影响,但对根的生长有显著抑制作用。

相对含水量 随着铝处理时间的延长,叶片的相对含水量均呈下降趋势(图 1: A)。Al₁₀₀、Al₅₀₀、Al₈₀₀ 处理的相对含水量与对照无显著差异,Al₂₀₀₀ 处理 10 d 的相对含水量显著下降,至 30 d 时,相对含水量由 78.85% 下降到 71.48%。

丙二醛(MDA)含量 Al₈₀₀、Al₂₀₀₀ 处理的叶片丙二醛含量呈上升趋势,而低浓度(Al₁₀₀、Al₅₀₀)处理 10 d 略微上升,至末期(30 d)时与对照基本一致(图 1: B)。这说明高浓度铝胁迫使叶片细胞膜受

表 1 铝胁迫对车前干鲜重的影响

Table 1 Fresh and dry weight of *Plantago asiatica* under Al stress

		Al (mg L ⁻¹)	时间 Days			
			0	10	20	30
鲜重 Fresh weight	地上部分 Above ground	0	4.050±0.386	6.587±0.416a	11.043±0.942a	11.290±0.955a
		100		6.487±0.604a	11.063±1.005a	11.223±1.096a
		500		7.307±0.599a	11.100±0.752a	9.777±0.618a
		800		5.170±0.344b	8.377±0.356b	7.170±0.650b
		2000		4.373±0.313b	5.043±0.107c	1.790±0.619c
	地下部分 Under ground	0	2.370±0.230	4.410±0.137a	5.523±0.532a	6.927±0.479a
		100		4.380±0.555a	5.960±0.241a	6.560±0.624a
		500		3.940±0.282a	5.220±0.067a	3.633±0.150b
		800		3.167±0.405b	4.800±0.151b	3.310±0.102b
		2000		2.707±0.206c	3.173±0.141c	1.467±0.105c
干重 Dry weight	地上部分 Above ground	0	0.583±0.059	0.960±0.040a	1.941±0.294a	1.797±0.137a
		100		0.983±0.066a	1.983±0.239a	1.897±0.102a
		500		1.027±0.062a	2.081±0.242a	1.597±0.166a
		800		0.817±0.038a	1.395±0.066b	1.337±0.088b
		2000		0.727±0.029b	1.074±0.096c	0.473±0.138c
	地下部分 Under ground	0	0.212±0.043	0.410±0.060a	0.810±0.042a	1.133±0.094a
		100		0.410±0.051a	0.864±0.056a	1.130±0.075a
		500		0.367±0.033a	0.753±0.044a	0.577±0.072b
		800		0.360±0.026a	0.619±0.048b	0.620±0.061b
		2000		0.353±0.012a	0.465±0.022c	0.380±0.006c

同列数据后不同字母表示差异显著($P<0.05$)。

Data followed different letters within column indicate significant difference at 0.05 level.

到明显破坏,而低浓度铝对植株生长的影响不明显。

细胞质膜透性 各处理的前 10 d,细胞质膜透性均呈上升趋势,对照和 Al₁₀₀、Al₅₀₀、Al₈₀₀ 处理 10~30 d 呈下降趋势, Al₂₀₀₀ 处理 10~20 d 呈下降趋势,此后又大幅上升(图 1: C)。与对照相比,低浓度铝(Al₁₀₀、Al₅₀₀)处理对车前叶片细胞质膜透性的影响不大,但 Al₂₀₀₀ 处理 10 d 时车前叶片细胞质膜透性增加了 99%,处理 30 d 时比对照提高了 1.7 倍,说明高浓度的铝可导致车前叶片细胞质膜透性明显增加。

2.2 对叶片渗透调节物质的影响

脯氨酸含量 中高浓度(Al₅₀₀、Al₈₀₀、Al₂₀₀₀)处理的叶片脯氨酸含量先上升后下降,而 Al₁₀₀ 处理的与对照差异不显著,呈缓慢上升趋势。处理 30 d

各处理的脯氨酸含量比对照略高, Al₅₀₀、Al₈₀₀、Al₂₀₀₀ 处理的比对照分别提高了 23%、21% 和 18% (图 2: A)。

可溶性糖含量 低浓度(Al₁₀₀、Al₅₀₀)处理的可溶性糖含量与对照的变化趋势一致。而 Al₈₀₀ 处理 10 d 的明显上升,以后缓慢下降,且显著高于对照。而 Al₂₀₀₀ 处理的呈先上升后下降再上升的变化趋势,处理 10 d 的可溶性糖含量显著高于对照,随后下降,20 d 时低于对照,30 d 时虽有所上升,但仍比对照低(图 2: B)。

可溶性蛋白质含量 不同铝处理 10 d 的可溶性蛋白质含量与对照的变化趋势一致。随着处理时间的延长,不同浓度处理的可溶性蛋白质含量均呈先上升后下降的变化趋势,高浓度(Al₈₀₀、Al₂₀₀₀)处理的变化更为明显(图 2: C)。

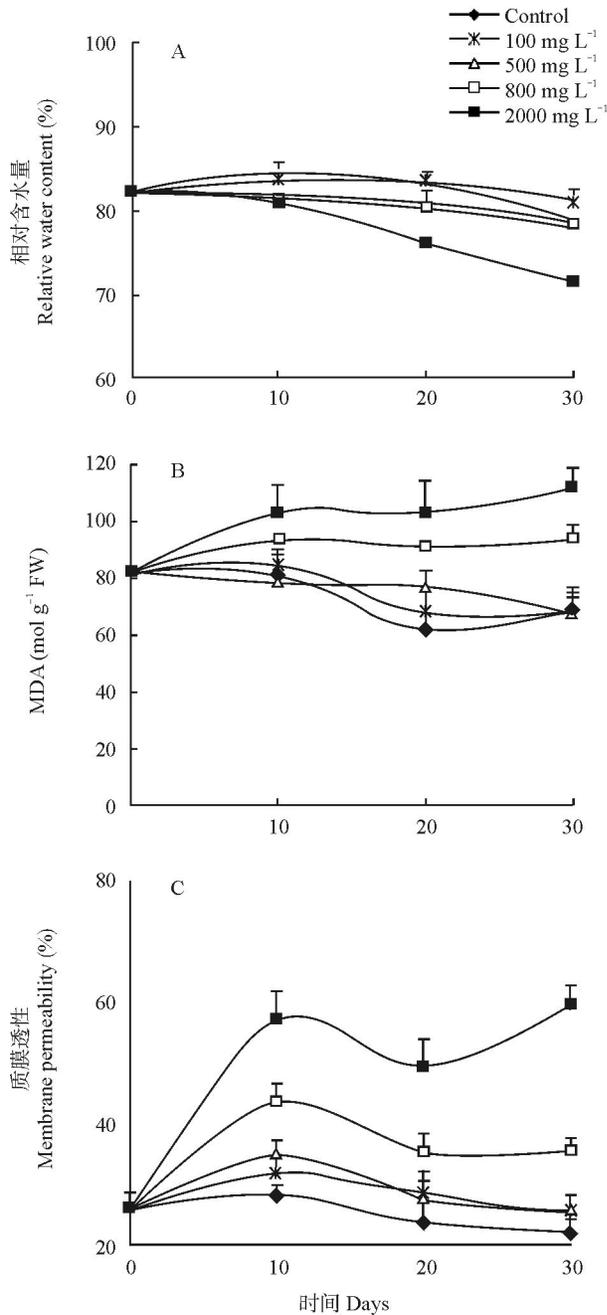


图1 铝胁迫对车前叶片相对含水量(A)、丙二醛含量(B)及质膜透性(C)的影响

Fig.1 Relative water content (A), MDA content (B) and membrane permeability (C) in *Plantago asiatica* leaves under Al stress

2.3 对叶片保护酶系统的影响

超氧化物歧化酶(SOD)含量 低浓度(Al₁₀₀)处理的SOD活性与对照的变化一致。Al₅₀₀、Al₈₀₀、Al₂₀₀₀处理10 d的车前叶片SOD活性显著上升(P<0.05), Al₅₀₀处理20 d的活性下降, 30 d基本恢复到对照水平;而Al₈₀₀、Al₂₀₀₀处理的SOD活性均随时间延长而持续增强(图3: A)。

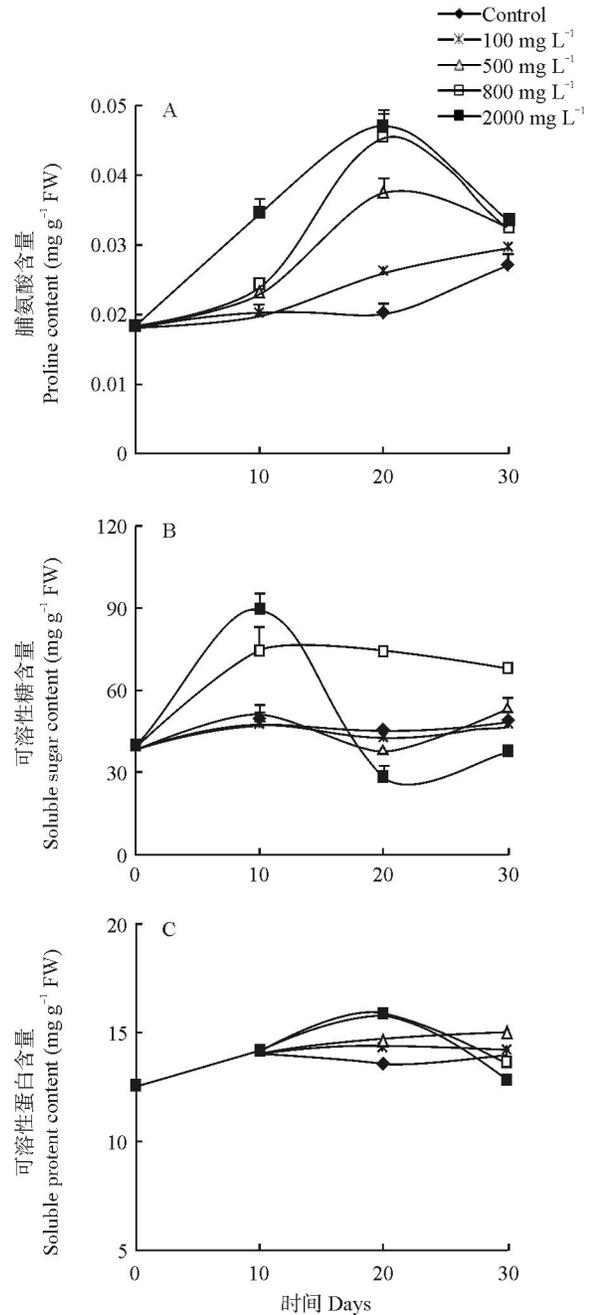


图2 铝胁迫对车前叶片脯氨酸(A)、可溶性糖(B)和可溶性蛋白质(C)含量的影响

Fig. 2 Effects of Al stress on contents of proline (A), soluble sugar (B) and soluble protein (C) in leaves of *Plantago asiatica*

过氧化氢酶(CAT)活性 低浓度(Al₁₀₀)处理对车前的CAT活性没有明显影响。Al₅₀₀、Al₈₀₀处理的CAT活性不断上升。而Al₂₀₀₀处理10 d的CAT活性显著升高,以后急剧下降,至30 d时降至最低水平(图3: B)。

过氧化物酶(POD)活性 低浓度(Al₁₀₀)处理对车前的POD活性基本没有影响;Al₅₀₀处理

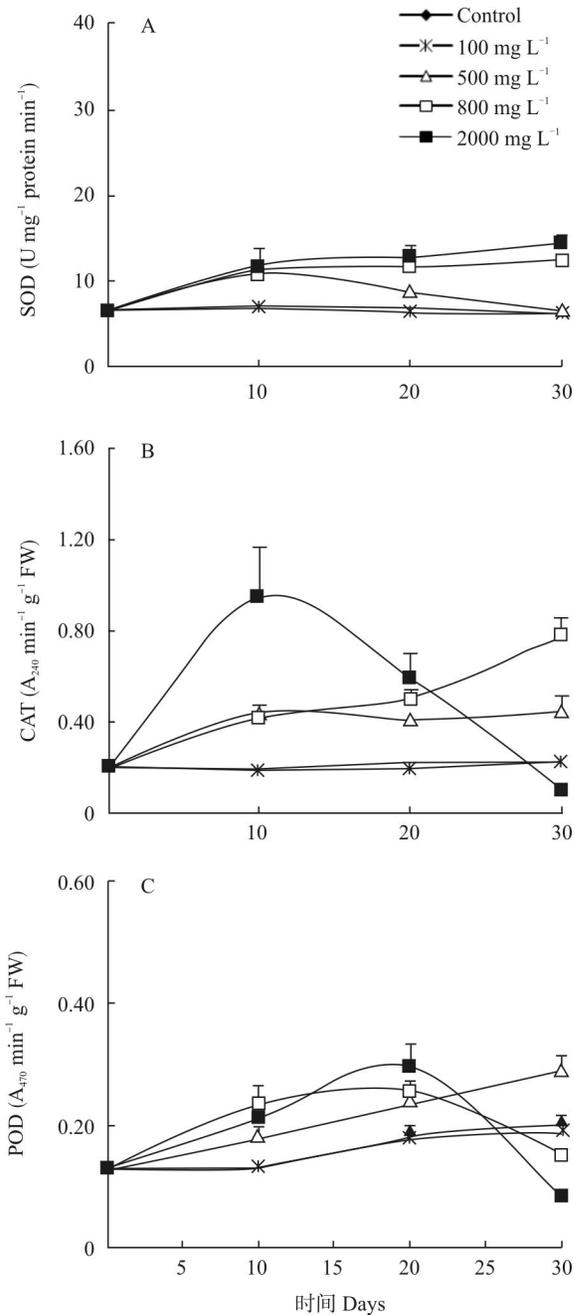


图3 铝胁迫对车前叶片SOD (A)、CAT (B)和POD (C)活性的影响
 Fig. 3 Activities of SOD (A), CAT (B) and POD (C) in *Plantago asiatica* leaves under Al stress

的 POD 活性持续上升。Al₈₀₀、Al₂₀₀₀ 处理 10 d 的 POD 活性上升, 20 d 出现下降, 处理 30 d 的 POD 活性显著低于对照(图 3: C)。

3 讨论

已有许多研究表明, 来自强酸性土壤上的野生植物比一般作物具有更强耐铝性。刘强

等通过研究植物根尖细胞壁对铝胁迫的反应, 认为野生蓼科(Polygonaceae)植物较油菜(*Brassica campestris*)更耐铝^[16]。Osaki 等^[17]的研究表明, 野生植物能很好地适应酸性土壤中的高 Al 浓度, 高浓度 Al 处理不影响甚至会激发某一些野生植物的生长。Schuttelndreier 等^[18]也报道一些禾本科(Poaceae)野生植物在高浓度 Al 处理下能够分泌有机酸, 并与 Al 结合。本研究结果表明, 当 500 mg L⁻¹ 以上 Al³⁺ 处理 10 d 时, 车前叶片的 SOD、CAT、POD 活性均提高, 说明车前对铝的反应敏感, 为避免遭受伤害, 在低浓度的铝处理车前即能启动保护酶作出适应性反应。用 2000 mg L⁻¹ 的高浓度铝处理 30 d 车前仍能存活, 表明车前具有较强的活性氧自由基清除能力, 膜脂过氧化水平稳定, 耐铝性好。尤江峰等^[19]比较了酸性和中性土壤上野生植物的抗 Al 性, 认为植物抗 Al 性与其生长地域的土壤性质有关, 土壤环境是寻找高抗 Al 植物的良好指示。因此, 可在酸性土壤上筛选抗铝野生植物, 挖掘抗 Al 基因, 为植物耐铝机制的研究提供材料。

铝胁迫引起植物 MDA 显著增加, 细胞质膜透性增大。细胞质膜透性和 MDA 含量是植物抗 Al 性研究中的重要生理指标^[20]。本研究结果表明, Al₁₀₀、Al₅₀₀ 处理对 MDA 含量与细胞质膜透性的影响不大, 胁迫 30 d 的 MDA 含量和质膜透性与胁迫前的水平相近。说明胁迫程度较低时, 对细胞膜脂过氧化及质膜透性的影响较小, 可能对膜脂过氧化起到一定的防御作用。这与李明等^[21]的研究结果一致。随着 Al 处理浓度的升高和处理时间的延长, 车前叶片中的 MDA 含量增多, 质膜透性增大, 表明车前叶片的细胞膜系统受到了损伤, 并且这种损伤与膜脂的过氧化作用密切相关。在正常情况下, 植物细胞内自由基的产生与消除处于平衡状态, 不易导致膜脂过氧化。当植物处于各种逆境下, 细胞内大量的不饱和脂肪酸在生物自由基的作用下易诱发膜脂过氧化, 从而使膜透性增加, 离子外渗^[22]。

植物细胞的渗透调节作用是植物适应环境, 增强抗逆性的基础。已有研究表明, 脯氨酸是植物应对逆境胁迫的主要渗透调节物质之一, 不仅有保护生物大分子和清除羟基的功能, 还能提供氮源、碳源和还原剂, 从而有助于受胁迫植物恢复正常^[23]。本研究结果表明, 低浓度铝处理对车前脯氨酸含量没有显著影响, 中高浓度铝处理(Al₅₀₀、Al₈₀₀、

Al₂₀₀₀)的叶片脯氨酸含量先上升后下降,处理 30 d 的脯氨酸含量比对照略高。植物游离脯氨酸含量的增加是植物对逆境胁迫的一种生理生化反应,是植物在逆境下的适应表现。中高浓度铝处理使车前的脯氨酸含量显著增加,可能是植物在较高浓度铝胁迫下启动了自身的保护机制,游离脯氨酸的大量合成、降解减少以及外源脯氨酸的运输使体内脯氨酸大量累积。可溶性糖是植物体内一种重要的渗透调节物质,在水分胁迫、盐胁迫、冷胁迫下植物体内的可溶性糖含量都会发生显著变化^[24]。本研究结果表明,短期高浓度的铝胁迫使车前的可溶性糖含量增加,但长期高浓度的铝胁迫则导致可溶性糖含量下降。这可能是植物在胁迫初期通过积累可溶性糖来增强抗逆性,但在高浓度长时间的作用下植物叶片受损,并破坏光合作用系统,使植物对 CO₂ 的固定减少,光合作用受阻,从而抑制了可溶性糖的合成和正常运输,最终导致其含量下降。

正常情况下,细胞内活性氧自由基的产生和清除处于动态平衡,活性氧自由基水平很低,不会伤害细胞。但当植物遭受逆境胁迫时,该平衡被打破,活性氧自由基在细胞内大量积累,极易导致膜脂过氧化作用、蛋白质变性等生理紊乱现象,影响植物的正常生长^[25]。SOD、CAT 和 POD 等酶类是细胞抵御活性氧伤害的重要保护酶系统,它们在清除超氧自由基、过氧化氢和过氧化物以及阻止或减少羟基自由基形成等方面起着重要作用^[26]。本研究结果表明,低浓度铝胁迫对车前保护酶系统的动态平衡影响较小,对膜脂的过氧化及膜透性的影响也较小。500 mg L⁻¹ 以上的 Al³⁺ 处理 10 d,车前的 SOD、CAT、POD 活性均提高,表明此时植物为避免遭受伤害已作出适应性反应,启动了自身的保护酶系统。同时,植物在逆境下,体内生成的活性氧自由基未能及时清除则引起膜脂过氧化,导致细胞膜系统的损伤。高浓度短时间的铝处理,可诱导车前 3 种保护酶活性提高,共同抵御逆境。但高浓度长时间的铝处理,CAT 和 POD 活性显著下降。这可能是活性氧自由基的产生已经大大超过 CAT 和 POD 的清除能力,从而导致其活性下降。Al₅₀₀ 和 Al₈₀₀ 处理的 SOD 酶,Al₈₀₀ 处理的 CAT 及 Al₅₀₀ 处理的 POD 活性均持续上升,说明不同保护酶对自由基的清除能力是有差别的。植物体在逆境胁迫下保护酶的作用是相互协调,并处于动态平衡状态的。

参考文献

- [1] Tang D M, Wu J, Tang Y, et al. The research advance in toxic hazard of heavy metal stress on plant and its resistance mechanism [J]. *Sichuan Environ*, 2008, 27(5): 79–83.
唐东民, 伍钧, 唐勇, 等. 重金属胁迫对植物的毒害及其抗性机理研究进展 [J]. *四川环境*, 2008, 27(5): 79–83.
- [2] Wu N B, He F, Yang L P, et al. Effect of NaCl on the stress indexes and on the activity of protein kinase in *Raphanus sativus* [J]. *J SW Norm Univ (Nat Sci)*, 2004, 29(4): 651–654.
吴能表, 何凤, 杨丽萍, 等. NaCl对萝卜幼苗逆境指标及蛋白激酶活性的影响 [J]. *西南师范大学学报: 自然科学版*, 2004, 29(4): 651–654.
- [3] Pawlik-Skowrońska B. Correlations between toxic Pb effects and production of Pb-induced thiol peptides in the microalga *Stichococcus bacillaris* [J]. *Environ Poll*, 2002, 119(1): 119–127.
- [4] Zhang J, Li W X, Hu T X. Summary and evaluation on the researches about aluminum poison and forest recession [J]. *World For Res*, 1999, 12(2): 28–30.
张健, 李贤伟, 胡庭兴. 铝毒害与森林衰退研究评述 [J]. *世界林业研究*, 1999, 12(2): 28–30.
- [5] Liu N G, Mo B B, Yan X L, et al. Physiological mechanisms of soybean and rice in responses to aluminum stress [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2007, 18(4): 853–858.
刘尼哥, 莫丙波, 严小龙, 等. 大豆和水稻对铝胁迫响应的生理机制 [J]. *应用生态学报*, 2007, 18(4): 853–858.
- [6] Li X F, Ma J F, Matsumoto H. Pattern of aluminum-induced secretion of organic acids differs between rye and wheat [J]. *Plant Physiol*, 2000, 123(4): 1537–1544.
- [7] Liu Q, He G H, Long W W, et al. Physiological responses of three wild Polygonaceae plants to aluminum stress [J]. *J Huazhong Agri Univ*, 2011, 30(3): 342–347.
刘强, 贺根和, 龙婉婉, 等. 3种野生蓼科植物对铝胁迫的生理响应 [J]. *华中农业大学学报*, 2011, 30(3): 342–347.
- [8] Huang Z H, Liu B, Luo S X, et al. Primary investigation of birds in campus of Jinggangshan University [J]. *J Jinggangshan Univ (Nat Sci)*, 2006, 27(6): 13–20.
黄族豪, 刘宾, 罗水香, 等. 井冈山学院校园鸟类多样性初步调查 [J]. *井冈山学院学报: 自然科学版*, 2006, 27(6): 13–20.
- [9] Chen X, Hu X H, Xiao Y A, et al. Comparison of growth and chlorophyll fluorescence characteristics between *Plantago virginica* and *P. asiatica* under aluminum stress [J]. *Bull Bot Res*, 2011, 31(6): 680–685.
陈香, 胡雪华, 肖宜安, 等. 铝胁迫下北美车前和车前生长及叶绿素荧光特性的比较研究 [J]. *植物研究*, 2011, 31(6): 680–685.
- [10] Xiao Y A, Li X H, Li Y, et al. Effects of aluminum stress on photosynthetic physiological characteristics of *Plantago asiatica* [J]. *J Jinggangshan Univ (Nat Sci)*, 2010, 31(1): 48–52.
肖宜安, 李晓红, 李蕴, 等. 铝胁迫对车前光合生理特性的影响

- [J]. 井冈山大学学报: 自然科学版, 2010, 31(1): 48–52.
- [11] Zou Q. Plant Physiology Experimental Guidance [M]. Beijing: Chinese Agricultural Press, 2001: 100–105.
邹奇. 植物生理学实验指导 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2001: 100–105.
- [12] Zhang Z L, Qu W J. Plant Physiology Experimental Guide [M]. 3rd ed. Beijing: China Higher Education Press, 2003: 50–60.
张志良, 瞿伟菁. 植物生理学实验指导 [M]. 第3版. 北京: 高等教育出版社, 2003: 50–60.
- [13] Li H S. Principles and Techniques of Plant Physiology and Biochemical Experiments [M]. Beijing: China Higher Education Press, 2000: 258–260.
李合生. 植物生理生化实验原理与技术 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2000: 258–260.
- [14] Chen J X, Wang X F. Plant Physiology Experiment Guide [M]. Guangzhou: South China University of Science and Technology Press, 2005: 119–123.
陈建勋, 王晓峰. 植物生理学实验指导 [M]. 广州: 华南理工大学出版社, 2005: 119–123.
- [15] Hu W H. Study on physiological and biochemical responses of tomato (*Lycopersicon esculentum*) to chilling under low light [D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2001: 25–26.
胡文海. 低温弱光对番茄生理生化影响的研究 [D]. 杭州: 浙江大学, 2001: 25–26.
- [16] Liu Q, Liu X G, Guo Z H, et al. Comparison of root apical cell wall response to aluminum stress between Polygonaceae plants and rape [J]. Acta Agri Univ Jiangxiensis (Nat Sci), 2010, 32(2): 260–264.
刘强, 刘先贵, 郭智慧, 等. 蓼科植物和油菜根尖细胞壁对铝胁迫反应的比较研究 [J]. 江西农业大学学报, 2010, 32(2): 260–264.
- [17] Oskai M, Watanabe T, Tadano T. Beneficial effect of aluminum on growth of plants adapted to low pH soils [J]. Soil Sci Plant Nutr, 1997, 43(3): 551–563.
- [18] Schöttelnderier M, Norddahl M M, Ström L, et al. Organic acid exudation by wild herbs in response to elevated Al concentrations [J]. Anna Bot, 2001, 87(6): 769–775.
- [19] You J F. The Characteristics of Al-induced organic acid anions secretion in *Polygonums* and rice bean [D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2006: 23–24.
尤江峰. 铝胁迫下蓼属植物和饭豆根系有机酸分泌特性研究 [D]. 杭州: 浙江大学, 2006: 23–24.
- [20] Li X H, Li Y, Hu X H, et al. Effects of aluminum stress on oxidative damage and antioxidant enzyme activities of *Solanum khasianu* leaves [J]. J Jingtangshan Univ (Nat Sci), 2011, 32(6): 41–45.
李晓红, 李蕴, 胡雪华, 等. 铝胁迫对喀西茄叶片的氧化伤害及抗氧化酶活性的影响 [J]. 井冈山大学学报: 自然科学版, 2011, 32(6): 41–45.
- [21] Li M, Wang G X. Effect of drought stress on activities of cell defense enzymes and lipid peroxidation in *Glycyrrhiza uralensis* seedlings [J]. Acta Ecol Sin, 2002, 22(4): 503–507.
李明, 王根轩. 干旱胁迫对甘草幼苗保护酶活性及脂质过氧化作用的影响 [J]. 生态学报, 2002, 22(4): 503–507.
- [22] Sun F X, Sun M G, Wei H X, et al. Effect of NaCl stress on lipid peroxidation and activity of cell defense enzymes in the leaves of *Cercis chinensis* seedlings [J]. J Hebei Agri Univ, 2006, 29(1): 16–19.
孙方行, 孙明高, 魏海霞, 等. NaCl胁迫对紫荆幼苗膜脂过氧化及保护酶活性的影响 [J]. 河北农业大学学报, 2006, 29(1): 16–19.
- [23] Jing X, Zhang Y, Li Y H. Research advance in plant tolerance to salinity stress [J]. Lett Biotechn, 2010, 21(2): 290–294.
景欣, 张咏, 李玉花. 植物耐盐研究进展 [J]. 生物技术通讯, 2010, 21(2): 290–294.
- [24] Liu F R, Chen H Y, Liu Y, et al. Changes in solute content of different tomato genotypes under salt stress [J]. J Plant Physiol Mol Biol, 2004, 30(1): 99–104.
- [25] Liu Q, Yang J L, He L S, et al. Effect of aluminum on cell wall, plasma membrane, antioxidants and root elongation in triticale [J]. Biol Plant, 2008, 52(1): 87–92.
- [26] Li Y. Effects of aluminum on physiological and ecological characteristics of *Solanum khasianum* and *Plantago asiatica* [D]. Chongqing: Southwest University, 2008: 17–28.
李蕴. 铝胁迫对喀西茄和车前生理生态特征的影响 [D]. 重庆: 西南大学, 2008: 17–28.