

文章编号: 0258-7025(2010)08-2170-07

过氧化氢在 CO₂ 激光预处理提高小麦耐旱性中的作用

邱宗波¹ 史 静¹ 张梦梦¹ 于荣山¹ 岳 明^{2*}

(¹ 河南师范大学生命科学学院, 河南 新乡 453007; ² 西北大学生命科学学院, 陕西 西安 710069)

摘要 用 CO₂ 激光(20.1 mW/mm²)辐照小麦种子 3 min,待幼苗长至二叶一心时,用质量浓度为 100 g/L 的聚乙二醇 6000(PEG6000)胁迫其幼苗,并通过添加过氧化氢酶(catalase, CAT; H₂O₂ 清除剂)、抗坏血酸(ascorbate, AsA; H₂O₂ 清除剂)和二苯基碘(diphenylene iodonium, DPI; NADPH 氧化酶抑制剂),研究过氧化氢在 CO₂ 激光预处理提高小麦耐旱性中的作用。结果表明,激光预处理可使干旱胁迫的小麦幼苗丙二醛(malondialdehyde, MDA)含量显著降低($p < 0.05$),而超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶(peroxidase, POD)和 CAT 活性、叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素含量和株高、根长和根干重却显著增加($p < 0.05$)。而经过适当剂量激光辐照干旱胁迫小麦幼苗再加外源 CAT(L+P+C),AsA(L+P+A)或 DPI(L+P+D)处理能有效逆转激光对于干旱胁迫小麦幼苗的防护作用。从而说明激光预处理主要通过诱导内源 H₂O₂ 产生而对植物在生理生化水平上起到一定的防护作用,且 H₂O₂ 的形成与 NADPH 氧化酶途径有关。

关键词 医用光学与生物技术;激光生物学;H₂O₂;生理实验;CO₂ 激光;干旱胁迫

中图分类号 Q 631 文献标识码 A doi: 10.3788/CJL20103708.2170

Effect of Hydrogen Peroxide on CO₂ Laser Pretreatment Induced Drought Tolerance in Wheat Seedlings

Qiu Zongbo¹ Shi Jing¹ Zhang Mengmeng¹ Yu Rongshan¹ Yue Ming²

(¹ College of Life Science, Henan Normal University, Xinxiang, Henan 453007, China)
(² College of Life Science, Northwest University, Xi'an, Shaanxi 710069, China)

Abstract The objective of this study is to test whether hydrogen peroxide (H₂O₂) is involved in laser pretreatment induced drought tolerance in wheat seedlings due to its nature as a second messenger in stress responses. Plant is treated with 3 min CO₂ laser pretreatment, laser pretreatment in combination with catalase (CAT), ascorbate (AsA) or diphenylene iodonium (DPI) and their effects on the lipid peroxidation, the activities of antioxidant enzymes and the concentration of photosynthesis pigment and seedlings growth and development were compared. The results show that 3 min laser pretreatment can enhance drought tolerance in wheat seedlings by decreasing the concentration of malondialdehyde (MDA) and increasing the activities of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), catalase (CAT) and the concentration of chlorophyll a, chlorophyll b, carotenoid and plant height, root length and root dry weight. But the promotive effect of laser pretreatment induced drought tolerance in wheat seedling is effectively reversed by the addition of CAT, AsA or DPI. The results suggest that H₂O₂ is involved in laser pretreatment induced drought tolerance in wheat seedlings and laser induced protective effect is likely related to NADPH oxidase-dependent H₂O₂ production.

Key words medical optics and biotechnology; laser biology; hydrogen peroxide; physiology experiment; CO₂ laser; drought stress

收稿日期: 2009-11-19; 收到修改稿日期: 2010-01-27

基金项目: 国家自然科学基金(30670366)、河南省生物化学与分子生物学重点学科、河南师范大学青年科学基金(2008qk15)和河南师范大学(国家)大学生创新性实验计划(2009277 和 2009468)资助课题。

作者简介: 邱宗波(1978—),女,博士,副教授,主要从事植物生理生化及激光生物学方面的研究。

E-mail: zongboqiu7711@163.com

* 通信联系人。E-mail: yueming@nwu.edu.cn

1 引言

适当剂量的激光辐照可以提高植物种子的萌发能力^[1]、种子内能(焓变和熵变)、种子生物光子的辐射强度和酶活性及叶绿素含量^[2~6]。韩榕等^[7]报道用 He-Ne 激光辐照小麦可提高其酶活性,对细胞膜损伤具有修复作用,增强抗逆性。齐智等^[8,9]发现 He-Ne 激光辐射蚕豆幼苗可提高超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)的活性,改变 SOD, CAT 同工酶谱从而对 UV-B 辐射损伤具有一定的防护和修复作用。邱宗波等^[10]报道 CO₂ 激光预处理可提高小麦谷胱甘肽(GSH)和抗坏血酸(AsA)含量以及 SOD, POD 和 CAT 活性从而对干旱胁迫引起的小麦幼苗脂质过氧化伤害起到一定的防护作用。

过氧化氢(hydrogen peroxide, H₂O₂)是生物细胞代谢过程中产生的一种活性氧(reactive oxygen species, ROS),由于 ROS 对细胞有氧化损伤作用,一直认为 H₂O₂ 是一种对细胞有毒害作用的化学分子。而近来的研究发现, H₂O₂ 等活性氧可能是一种新的第二信使物质,微量的 H₂O₂ 等活性氧在某些生理现象的调控中发挥着重要作用,特别是在参与细胞信号转导方面^[11~13]。薛林贵等^[14]报道外源 H₂O₂ 对绿豆幼苗不定根形成和发育有一定的促进作用,外源 H₂O₂ 预处理小麦种子可以缓解盐胁迫诱导的小麦叶片膜脂过氧化,从而提高耐盐性^[15,16]。邱宗波等^[17]通过添加一氧化氮(nitric oxide, NO)的供体硝普钠(sodium nitroprusside, SNP)和血红蛋白(hemoglobin, Hb; NO 清除剂),研究 NO 在 CO₂ 激光预处理提高小麦耐旱性中的作用。发现激光对干旱胁迫损伤具有明显的防护作

用但不是通过 NO 起作用。这促使人们研究 H₂O₂ 参与激光预处理对干旱胁迫的调节作用。所以推测 CO₂ 激光预处理提高植物的耐旱性是否通过激发植物体内 H₂O₂ 的产生,从而由 H₂O₂ 发挥作用来提高植物的耐旱性。这有助于进一步了解激光提高植物抗逆性的生理机制。为此,本研究以小麦为材料,证实 H₂O₂ 在 CO₂ 激光预处理提高植物耐旱性中的作用。

2 材料与方法

2.1 材料培养及处理

由杨凌示范区种子公司提供春小麦(*Triticum aestivum* L.)绵阳 26 号为实验材料。

选取籽粒饱满、大小均匀的小麦种子用质量分数为 0.1% HgCl₂ 消毒 3 min 后,用自来水冲洗 30 min 后,无激光和干旱胁迫处理的种子为对照组(CK),进行激光照射的种子为处理组。所用 CO₂ 激光器的波长为 10600 nm,光斑直径为 30 mm,辐射剂量为 20.1 mW/mm²,距离为 36 cm,直射小麦种子胚,辐射时间分别为 3 min,根据文献^[10]选择激光剂量,然后置于 25 °C 恒温箱中浸种 36 h,播种在铺有两层滤纸的培养皿中催芽,40 粒/皿,每组 5 个重复,培养皿直径为 18 cm。待出芽后,培养于 25±1 °C 人工气候室内,浇以荷格伦特(Hoagland)营养液,有效光量子密度为 250 μmol/(m²·s),光暗周期为 12h/12h,昼夜温度为 25 °C/18 °C,相对湿度为 70%。待幼苗长至二叶一心时,用质量浓度为 100 g/L PEG6000(聚乙二醇)溶液进行干旱胁迫处理。在干旱胁迫的第 3 天分别取小麦幼苗叶片和根测定各项指标。具体实验设计见表 1。

表 1 激光预处理、外源 H₂O₂ 和干旱胁迫处理

Table 1 CO₂ laser pretreatment, H₂O₂ treatment and drought stress

Group / treatment	CO ₂ laser treatment / min	Drought stress /(g/L)	CAT (H ₂ O ₂ scavenger) / (U/mL)	AsA (H ₂ O ₂ scavenger) / (mmol/L)	DPI (NADPH oxidase inhibitor) / (μmol/L)
Hoagland (the control, CK)	0	0	0	0	0
PEG6000 (P)	0	100	0	0	0
Laser treatment+PEG6000 (L+P)	3	100	0	0	0
Laser treatment+PEG6000+100U CAT (L+P+C)	3	100	100	0	0
Laser treatment+PEG6000+2 mmol/L AsA (L+P+A)	3	100	0	2	0
Laser treatment+PEG6000+5 μmol/L DPI (L+P+D)	3	100	0	0	5

(续表)

Hoagland+100U CAT (CK+CAT)	0	0	100	0	0
Hoagland+2 mmol/L AsA (CK+AsA)	0	0	0	2	0
Hoagland+5 μ mol/L DPI (CK+DPI)	0	0	0		5

2.2 生理生化指标测定

丙二醛(MDA)含量的测定按 Predieri 等的方法^[18]。SOD 活性根据 Giannoplitis 等的方法测定^[19]。以每单位时间内抑制光化还原 50% 的氮蓝四唑(NBT)为一个酶活性单位(U)。POD 活性测定参照文献^[20]的方法。CAT 活性测定参照 Cakmak 等的方法^[21]。叶绿素和类胡萝卜素含量测定参照 Arnon 的方法^[22]。株高和根长用直尺测定。将幼苗和根鲜样品材料置 105 $^{\circ}$ C 烘箱中杀青 10 min, 转至 80 $^{\circ}$ C 烘干至恒重, 分别称得干重和根干重。

2.3 统计分析

对所有数据进行方差分析, 处理间的差异显著性用新复极差(Duncan's)检验。 $p < 0.05$ 表示各处理在 0.05 水平上差异显著。整个计算过程在 SPSS 和 EXCEL 软件系统下完成。

3 结果和分析

3.1 CO₂ 激光处理对干旱胁迫小麦幼苗叶片丙二醛含量的影响

MDA 是活性氧启动膜脂过氧化过程中的主要产物之一, 其含量高低是衡量植物在逆境胁迫下活性氧伤害程度的常用指标。图 1 中不同字母表示不同处理之间方差分析结果的差异显著性($p < 0.05$, $n=3$), 从图 1 可以看出, 干旱胁迫处理(P)可使小麦叶片 MDA 含量显著增加($p < 0.05$), 而经过激光预处理(L+P)的小麦幼苗 MDA 含量显著下降($p < 0.05$), 其中 MDA 含量均是在鲜重(FW)状态下获得的。说明激光预处理可对于干旱胁迫损伤小麦幼苗起到一定的防护作用。而且, 预先经过激光处理的小麦幼苗再加 CAT(L+P+C), AsA(L+P+A)和 DPI(L+P+D)处理, MDA 含量与激光处理(L+P)相比差异显著。单独 CAT, AsA 和 DPI 处理的小麦幼苗 MDA 含量与对照相比无显著差异。说明 H₂O₂ 参与激光对于干旱胁迫损伤小麦幼苗的防护作用。

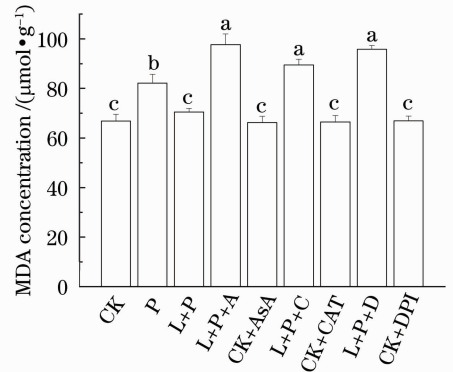


图 1 CO₂ 激光处理对干旱胁迫小麦幼苗叶片丙二醛含量的影响

Fig. 1 Effect of CO₂ laser treatment on MDA concentration in wheat seedlings under drought stress

3.2 CO₂ 激光处理对干旱胁迫小麦幼苗叶片 SOD, CAT 和 POD 活性的影响

为了探知内源 H₂O₂ 是否参与 CO₂ 激光对于干旱胁迫小麦幼苗的防护作用, 用 H₂O₂ 的清除剂 CAT 或抗氧化剂 AsA(用于 H₂O₂ 清除的一种重要的还原性物质)与 CO₂ 激光进行共处理。激光处理对于干旱胁迫小麦幼苗叶片 SOD, POD 和 CAT 活性的影响如图 2 所示(所有数据均在鲜重状态下获得)。从图 2 可以看出, 经过激光预处理(L+P)的干旱胁迫小麦幼苗 SOD, POD 和 CAT 活性显著增加($p < 0.05$), 说明激光辐照可对干旱胁迫植物起到一定的保护作用。而经过激光预处理的干旱胁迫小麦幼苗再加外源 CAT(L+P+C), AsA(L+P+A)和 DPI(L+P+D)处理 SOD, POD 和 CAT 活性与 L+P 处理相比差异显著。单独 CAT, AsA 和 DPI 处理的小麦幼苗 SOD, POD 和 CAT 活性与对照相比无显著差异, 说明单独 H₂O₂ 的清除剂 CAT 或抗氧化剂 AsA 对激光预处理提高干旱胁迫下小麦幼苗叶片抗氧化酶活性的影响不大。这说明激光预处理主要通过诱导内源 H₂O₂ 产生而对植物起到一定的防护作用。

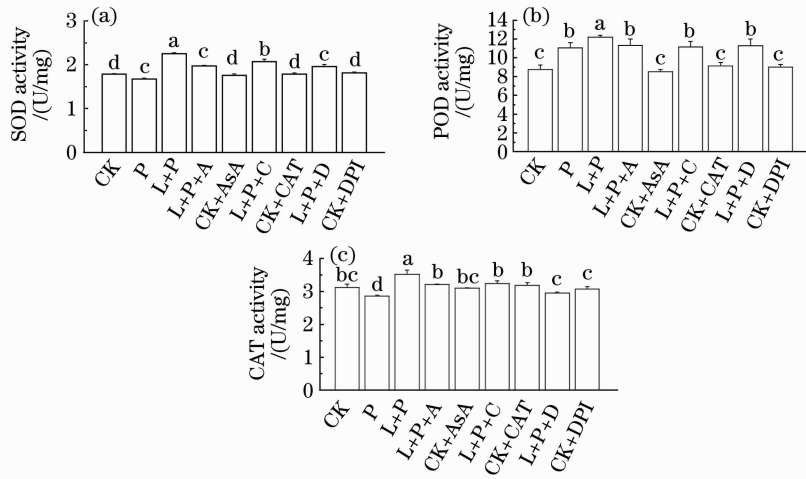


图 2 CO₂ 激光处理对于干旱胁迫小麦幼苗叶片 SOD, POD 和 CAT 活性的影响

Fig. 2 Effect of CO₂ laser treatment on the activities of SOD, POD and CAT in wheat leaves under drought stress

3.3 CO₂ 激光处理对于干旱胁迫小麦幼苗叶片光合色素含量的影响

叶绿素含量的高低在一定程度上可以反映植物利用光能及制造有机物的能力。表 2 表示不同处理对小麦叶片叶绿素 a, 叶绿素 b 和类胡萝卜素含量的影响。所有数据均在鲜重状态下获得, 同列数值不同字母表示方差分析结果的差异显著性 ($p < 0.05, n=3$)。从表 2 可以看出, 干旱处理 (P) 使小麦叶片叶绿素 b 含量显著下降, 而使类胡萝卜素含量略微下降, 但与对照相比无显著差异。复合处理

中 L+P+A, L+P+C 和 L+P+D 的叶绿素 a 和类胡萝卜素含量与 L+P 处理差异显著, 而 L+P 处理可使叶绿素 a 和类胡萝卜素含量显著增加 ($p < 0.05$)。对于叶绿素 b 含量, L+P+A, L+P+C 和 L+P+D 处理与 L+P 处理之间差异不显著。单独 CAT, AsA 和 DPI 处理的小麦幼苗叶绿素 a, 叶绿素 b 和类胡萝卜素含量与对照相比无显著差异。这说明激光预处理主要通过诱导内源 H₂O₂ 产生而对植物的光合作用起到一定的防护作用。

表 2 CO₂ 激光处理对于干旱胁迫小麦幼苗叶片光合色素含量的影响

Table 2 Effect of CO₂ laser treatment on photosynthetic pigment content in leaves of wheat seedlings under drought stress

Treatment	Chla content	Chlb content	Car content
CK	(0.419±0.015)d	(0.687±0.062)a	(1.772±0.120)c
P	(1.434±0.048)b	(0.501±0.007)b	(1.743±0.030)c
L+P	(1.633±0.042)a	(0.563±0.013)ab	(2.031±0.035)a
L+P+A	(1.366±0.037)b	(0.481±0.011)b	(1.717±0.064)c
CK+AsA	(0.421±0.008)d	(0.572±0.014)ab	(1.762±0.011)c
L+P+C	(1.229±0.045)c	(0.422±0.025)b	(1.599±0.074)d
CK+CAT	(0.408±0.011)d	(0.607±0.021)ab	(1.798±0.023)c
L+P+D	(1.475±0.048)b	(0.532±0.014)ab	(1.877±0.102)b
CK+DPI	(0.412±0.021)d	(0.593±0.011)ab	(1.723±0.024)c

3.4 CO₂ 激光处理对于干旱胁迫小麦幼苗株高、干重、根长和根干重的影响

图 3 中不同字母表示不同处理之间方差分析结果的差异显著性 ($p < 0.05, n=18$), 从图 3 可以看出, 干旱胁迫处理 (P) 可使小麦幼苗株高、根长和根干重显著下降 ($p < 0.05$), 而经过激光预处理 (L+P) 的小麦幼苗株高、干重、根长和根干重显著增加 ($p < 0.05$)。说明激光预处理可影响干旱胁迫

损伤小麦幼苗的生长发育。而预先经过激光预处理的小麦幼苗再加 H₂O₂ 清除剂 CAT 或 AsA 处理 (L+P+C 或 L+P+A), 根长和根干重与激光预处理 (L+P) 之间差异显著, 可使根长和根干重显著下降。单独 CAT, AsA 和 DPI 处理的小麦幼苗株高、干重、根长和根干重与对照相比无显著差异。说明激光对于干旱胁迫损伤小麦幼苗起到一定的防护作用主要是通过 H₂O₂ 起作用的。

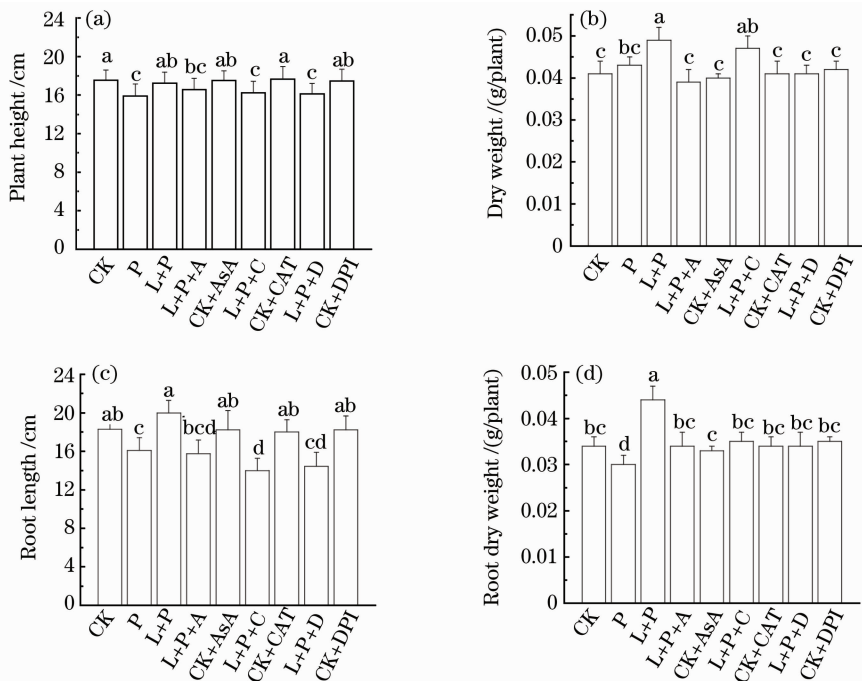


图 3 CO_2 激光处理对干旱胁迫小麦幼苗株高、干重、根长和根干重的影响

Fig. 3 Effect of CO_2 laser treatment on plant height, dry weight, root length and root dry weight of wheat seedlings under drought stress

4 讨 论

水分胁迫是限制作物产量和质量的主要环境因素之一^[23]。干旱胁迫对细胞的第一个作用靶就是细胞膜。膜结构与功能的改变可直接影响细胞的功能与代谢活动。MDA 含量的高低是反映细胞膜脂质过氧化作用强弱和质膜破坏程度的重要指标^[24]。本研究结果表明,干旱胁迫可使 MDA 含量显著增加,表明小麦幼苗细胞膜受到明显损伤。而适当剂量的激光辐照可使干旱胁迫植物的 SOD, POD 和 CAT 活性增强,MDA 含量降低,从而对干旱胁迫小麦幼苗的氧化损伤有缓解作用。这与 Qiu 等^[10,17]和 Azevedo Neto 等^[16]的实验结果相一致。 H_2O_2 作为信号分子参与植物逆境信号转导已受到越来越多的关注^[11~15],但是 H_2O_2 是否参与激光预处理对干旱胁迫的调节作用还未见报道。为了探知 H_2O_2 是否参与激光预处理对干旱胁迫的调节作用,用预先经过激光预处理的干旱胁迫小麦幼苗再加外源 CAT(H_2O_2 的清除剂),AsA(H_2O_2 清除的一种重要的还原性物质)或 DPI(NADPH 氧化酶抑制剂)进行处理(L+P+C, L+P+A 或 L+P+D)^[13,14,25]。实验结果表明,经过激光预处理的干旱胁迫小麦幼苗再加外源 CAT(L+P+C),AsA(L+P+A)和 DPI(L+P+D)进行处理 MDA 含量和抗

氧化酶活性与 L+P 处理之间差异显著(图 1 和图 2)。单独 CAT(CK+CAT),AsA(CK+AsA)或 DPI(CK+DPI)进行处理的小麦幼苗 MDA 含量和抗氧化酶活性与对照相比无显著差异。说明单独 H_2O_2 的清除剂 CAT,抗氧化剂抗坏血酸 AsA 或 NADPH 氧化酶抑制剂 DPI 对激光预处理提高干旱胁迫下小麦幼苗叶片抗氧化酶活性和膜脂质过氧化的影响不大。此结果暗示 H_2O_2 参与激光对干旱胁迫小麦幼苗的防护作用。这也可理解为激光预处理对干旱胁迫的作用过程中诱导内源 H_2O_2 参与,激光预处理通过 H_2O_2 对膜脂质过氧化的防护和抗氧化酶活性的提高来调节干旱胁迫下小麦幼苗的耐旱性。此外,激光辐照对干旱胁迫植物起到一定的防护作用可被 NADPH 氧化酶抑制剂 DPI 部分逆转。由于 NADPH 氧化酶被认为是植物细胞内 H_2O_2 来源的重要途径^[25~27],因此该结果不仅暗示 H_2O_2 参与激光对干旱胁迫小麦幼苗的防护作用,同时也表明激光对干旱胁迫小麦幼苗的防护作用过程中 H_2O_2 的形成与 NADPH 氧化酶途径有关。

干旱胁迫条件下,植物的光合作用会受到明显的影响,而维持光合功能是植物耐旱的重要机理之一^[28]。适当剂量的激光辐射可以提高种子的萌发率、提高酶的活性、叶绿素含量以及植物的抗逆

性^[1~10,17]。Jurandi Goncalves 等^[29] 研究发现外源 H₂O₂ 能提高抗氧化酶的活性和叶绿素的含量, 显著缓解低温对咖啡幼苗造成的伤害。本研究中激光预处理可使干旱胁迫小麦幼苗叶片叶绿素 a 和叶绿素 b 含量显著增加。复合处理中, L+P+C, L+P+A 或 L+P+D 的叶绿素 a 和叶绿素 b 含量与 L+P 处理相比差异显著。单独 CAT(CK+CAT), AsA(CK+AsA) 或 DPI(CK+DPI) 处理的小麦幼苗叶片叶绿素 a, 叶绿素 b 和类胡萝卜素含量与对照相比无显著差异。这说明激光预处理主要通过诱导 H₂O₂ 产生而对植物的光合作用起到一定的防护作用且 H₂O₂ 的形成与 NADPH 氧化酶途径有关。

适当剂量的激光辐照不但影响干旱胁迫小麦幼苗的膜脂质过氧化、抗氧化酶活性和光合色素的含量, 而且还影响小麦幼苗的生理生化代谢。激光预处理可使干旱胁迫小麦幼苗株高、干重、根长和根干重显著增加。而经过适当剂量激光辐照干旱胁迫小麦幼苗再加外源 CAT(L+P+C), AsA(L+P+A) 或 DPI(L+P+D) 处理能够有效逆转激光的防护效应, 使干旱胁迫小麦幼苗根长和根干重显著降低。

5 结 论

适当剂量的激光辐照不但影响干旱胁迫小麦幼苗的膜脂质过氧化、抗氧化酶活性和光合色素的含量, 而且还影响小麦幼苗的生理生化代谢。激光预处理可使干旱胁迫小麦幼苗 MDA 含量显著下降, 叶绿素 a, 叶绿素 b 和类胡萝卜素含量、抗氧化酶活性及小麦幼苗株高、干重、根长和根干重显著增加。而经过适当剂量激光辐照干旱胁迫小麦幼苗再加外源 CAT, AsA 或 DPI 处理能够有效逆转激光的防护效应。从而说明激光在生理生化水平上对干旱胁迫损伤具有明显的防护作用且主要通过 H₂O₂ 起作用, 同时也表明激光对干旱胁迫小麦幼苗的防护作用过程中 H₂O₂ 的形成与 NADPH 氧化酶途径有关。

参 考 文 献

- 1 A. C. Hernandez, C. A. Carballo, A. Artola *et al.*. Laser irradiation effects on maize seed field performance [J]. *Seed Science and Technology*, 2006, **34**(1): 193~197
- 2 Guo Junyu, Han Rong. Effects of He-Ne laser on thylakoid membrane characteristic of wheat seedling exposed to enhanced UV-B radiation[J]. *Chinese J. Lasers*, 2009, **36**(3): 758~764
郭君瑜, 韩 榕. He-Ne 激光对增强 UV-B 辐射小麦类囊体膜特性的影响[J]. *中国激光*, 2009, **36**(3): 758~764
- 3 Zongbo Qiu, Xinjun Zhu, Fangmin Li *et al.*. The optical effect of semiconductor laser on protecting wheat from UV-B radiation damage[J]. *Photochemical & Photobiological Sciences*, 2007, **6**(7): 788~793
- 4 Qiu Zongbo, Zhu Xinjun, Li Fangmin *et al.*. Precaution against ultraviolet-B-induced damage by pre-treating with semiconductor laser in wheat seedlings[J]. *Chinese J. Lasers*, 2007, **34**(8): 1163~1168
邱宗波, 朱新军, 李方民 等. 半导体激光防护小麦幼苗紫外线-B 辐射损伤的作用[J]. *中国激光*, 2007, **34**(8): 1163~1168
- 5 Y. P. Chen, Y. J. Liu, X. L. Wang *et al.*. Effect of microwave and He-Ne laser on enzyme activity and biophoton emission of *isatis indigotica* fort[J]. *J. Integrative Plant Biology*, 2005, **47**(7): 849~855
- 6 Y. P. Chen, M. Yue, X. L. Wang. Influence of He-Ne laser irradiation on seeds thermodynamic parameters and seedlings growth of *isatis indigotica* [J]. *Plant Science*, 2005, **168**(3): 601~606
- 7 Han Rong, Wang Xunling, Yue Ming. Influence of He-Ne laser irradiation on the excision repair of cyclobutyl pyrimidine dimers in the wheat DNA[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2002, **47**(6): 435~438
韩 榕, 王勋陵, 岳 明. He-Ne 激光对小麦 DNA 环丁烷嘧啶二聚体切除修复的影响[J]. *科学通报*, 2002, **47**(6): 435~438
- 8 Zhi Qi, Ming Yue, Xunling Wang. Laser pretreatment protects cells of broad bean from UV-B radiation damage [J]. *J. Photochemistry and Photobiology B*, 2000, **59**(1-3): 33~37
- 9 Zhi Qi, Ming Yue, Rong Han *et al.*. The damage repair role of He-Ne laser on plants exposed to different intensities of ultraviolet-B irradiation[J]. *Photochem. and Photobiol.*, 2002, **75**(6): 680~686
- 10 Qiu Zongbo, Liu Xiao, Tian Xiangjun *et al.*. Effects of CO₂ laser pretreatment on drought stress resistance in wheat [J]. *J. Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 2008, **90**(1): 17~25
- 11 Shu-Hsien Hung, Chih-Wen Yu, Chin Ho Lin. Hydrogen peroxide functions as a stress signal in plants[J]. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*, 2005, **46**(1): 1~10
- 12 C. H. Foyer, H. Lopezdelgado, J. F. Dat. Hydrogen peroxide and glutathione associated mechanism of acclimatory stress tolerance and signalling[J]. *Plant Physiology*, 1997, **100**(2): 241~254
- 13 Shiweng Li, Linggui Xue, Shijian Xu *et al.*. Hydrogen peroxide involvement in formation and development of adventitious roots in cucumber[J]. *Plant Growth Regulation*, 2007, **52**(2): 173~180
- 14 Lingui Xue, Shijian Xu, Huyuan Feng *et al.*. Hydrogen peroxide acts as a signal molecule in the adventitious root formation of mung bean seedlings [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2009, **65**(1): 63~71
- 15 A. Wahid, P. Mubarak, G. Sadia *et al.*. Pretreatment of seed with H₂O₂ improves salt tolerance of wheat seedlings by alleviation of oxidative damage and expression of stress proteins [J]. *J. Plant Physiology*, 2007, **164**(3): 283~294
- 16 A. D. Azevedo Neto, J. T. Prisco, J. Eneas-filho. Hydrogen peroxide pre-treatment induces salt-stress acclimation in maize plants[J]. *J. Plant Physiology*, 2005, **162**(10): 1114~1122
- 17 Qiu Zongbo, Li Fangmin, Liu Xiao *et al.*. Effect of NO on CO₂ laser pretreatment inducing drought tolerance in wheat seedlings [J]. *Chinese J. Lasers*, 2008, **35**(7): 1111~1115
邱宗波, 李方民, 刘 晓 等. 一氧化氮在 CO₂ 激光预处理提高小麦耐旱性中的作用[J]. *中国激光*, 2008, **35**(7): 1111~1115
- 18 S. Predieri, H. A. Norman, D. T. Krizek *et al.*. Influence of UV-B radiation on membrane lipid composition and ethylene of evolution in 'Doyenne d'Hiver' pear shoots grown in vitro under different photosynthetic photo fluxes [J]. *Environmental Experimental Botany*, 1995, **35**(2): 151~160
- 19 Constantine N. Giannopolitis, Stanley K. Ries. Superoxide

- dismutase: II. purification and quantitative relationship with water-soluble protein in seedlings[J]. *Plant Physiology*, 1977, **59**: 315~318
- 20 Jingxian Zhang, M. B. Kirkham. Drought-stress-induced changes in activities of superoxide dismutase, catalase and peroxidase in wheat species[J]. *Plant and Cell Physiology*, 1994, **35**(5): 785~791
- 21 Ismail Cakmak, Horst Marschner. Magnesium deficiency and high light intensity on enhance activities of superoxide dismutase, ascorbate peroxidase and glutathione reductase in bean leaves[J]. *Plant Physiology*, 1992, **98**(4): 1222~1227
- 22 Daniel I. Arnon. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*[J]. *Plant Physiology*, 1949, **24**(1): 1~15
- 23 P. D. Hare, W. A. Cress, J. Van Staden. Dissecting the roles of osmolyte accumulation during stress [J]. *Plant Cell and Environment*, 1998, **21**(6): 535~553
- 24 Tissa Senaratna, Bryan D. Mckersie, Robert H. Stinson. Simulation of dehydration injury to membranes from soybean axes by free radicals[J]. *Plant Physiology*, 1985, **77**(2): 472~474
- 25 A. C. Cazalé, M. A. Rouet-Mayer, H. Barbier-Brygoo *et al.*. Oxidative burst and hypoosmotic stress in tobacco cell suspensions [J]. *Plant Physiology*, 1998, **116**(2): 659~669
- 26 A. R. Barceló. The generation of H₂O₂ in the xylem of *Zinnia elegans* is mediated by an NADPH oxidase-like enzyme [J]. *Planta*, 1998, **207**(2): 207~216
- 27 M. Y. Jiang, J. H. Zhang. Involvement of plasma membrane NADPH oxidase in abscisic acid- and water stress-induced antioxidant defense in leaves of maize seedlings [J]. *Planta*, 2002, **215**(6): 1022~1030
- 28 A. K. Parida, A. B. Das. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2005, **60**(3): 324~349
- 29 Jurandi Goncalves de Oliveiraa, Pedro Luis da Costa Aguiar Alves, Angela Pierre Vitória. Alterations in chlorophyll a fluorescence, pigment concentrations and lipid peroxidation to chilling temperature in coffee seedlings[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2009, **67**(1): 71~76