

H₂O₂ 参与大豆根尖铝毒调节的研究

杨 喆¹, 王芳妹², 王 瀚¹, 许杭涛¹, 何贞泉¹, 蔡妙珍¹

(1. 浙江师范大学 地理与环境学院, 浙江 金华 321004; 2. 浙江师范大学 化学与生命科学学院, 浙江 金华 321004)

摘 要:以浙春3号大豆为材料, 研究100 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ Al³⁺处理下, 外源H₂O₂对大豆铝毒的缓解效应以及可能的生理生化调节机理。结果表明:0.1 mmol $\cdot \text{L}^{-1}$ H₂O₂显著降低根尖Al含量, 减轻了根尖活性氧(ROS)的积累及质膜通透性, 增强了SOD和CAT活性, 并且该缓解作用可以被150 U $\cdot \text{mL}^{-1}$ 过氧化氢酶(CAT)消除。表明H₂O₂作为信号分子可以通过诱导保护酶活性的提高来缓解铝毒害。

关键词:大豆; 铝毒; H₂O₂; 缓解效应

中图分类号:X503.231

文献标识码:A

文章编号:1000-9841(2011)01-0105-04

Hydrogen Peroxide Involved in Regulation Aluminum Toxicity in Root Tips of Soybean

YANG Zhe¹, WANG Fang-mei², WANG Han¹, XU Hang-tao¹, HE Zhen-quan¹, CAI Miao-zhen¹

(1. College of Geography and Environmental Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua 321004; 2. College of Chemistry and Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua 321004, Zhejiang, China)

Abstract: The alleviating effect of exogenous H₂O₂ on aluminum (Al) toxicity and its possible mechanisms of physiological and biochemical regulation were studied in soybean. Pretreatment with 0.1 mmol $\cdot \text{L}^{-1}$ H₂O₂ during soybean exposure to Al significantly reduced aluminum content, active oxygen species accumulation and membrane permeability in the root tip. Pretreatment with H₂O₂ also increased the protective enzyme activity of SOD and CAT. Moreover, the alleviating effect was reversed by the addition of H₂O₂ scavenger CAT. These findings indicated that H₂O₂ act as a signal molecule involved in the protection of plants against Al toxicity by enhancing protective enzyme activity.

Key words: Soybean; Aluminum toxicity; H₂O₂; Alleviating effect

铝(Al)作为地壳中含量最丰富的金属元素之一,通常以难溶性的硅酸盐或氧化物的形式存在,对植物无危害。但当pH<5的条件下,难溶性铝会变成可溶性铝(主要是Al³⁺),从而对植物产生危害^[1]。土壤pH值的下降导致铝逐渐释放出来,导致铝毒的发生。当土壤中单体铝的活度达到4~15 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,就会影响大多数植物根系的生长^[2]。

H₂O₂是活性氧(ROS)的一种,具有损伤生物大分子对细胞造成毒害的作用。另一方面,作为植物体内的信号分子,其可以扩散到细胞的各个部位,诱导细胞产生CAT和SOD等抗氧化酶以消除过氧化所产生的活性氧物质,防御植物细胞膜过氧化,降低植物细胞受伤害的程度,所以H₂O₂越来越多地受到人们的关注。研究发现,番茄果皮内H₂O₂含量增加可以诱导番茄耐冷性的增强^[3],适宜浓度的H₂O₂对提高辣椒种子发芽势和发芽率均有一定

的效果^[4]。H₂O₂还与其它信号系统特别是激素信号相互作用^[5],植物体内的H₂O₂可以诱导与逆境适应相关的抗氧化酶的基因表达,发挥信号分子的作用^[6]。此外,现已广泛地认识到与H₂O₂相关的氧化还原状态调节是调整细胞活动的关键因子^[7]。许多胁迫反应使过氧化氢酶(CAT)在胞内含量发生改变,这也是H₂O₂在体内变化的一种标志性反应,因此对CAT的研究将有助于了解H₂O₂的信号传导机制和多种信号网络的调控作用^[8]。

目前有关铝诱导大豆的氧化胁迫已有一些研究,但作为信号分子的H₂O₂对提高豆科作物耐铝性的研究尚鲜有报告。该研究旨在探究信号分子—H₂O₂的作用机理,研究铝诱导的大豆氧化胁迫以及外源H₂O₂对铝胁迫下生理生化功能的调节,探讨外源H₂O₂对豆科作物铝毒的缓解效应,以期缓解植物在酸性土壤中生长受抑制提供理论依据及有效对策。

收稿日期:2010-12-14

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30800705);浙江省自然科学基金资助项目(Y307535, Y304185)。

第一作者简介:杨喆(1989-),男,在读学士,现主要从事植物逆境营养方面的研究。E-mail: 08300136@163.com。

通讯作者:蔡妙珍(1978-),女,博士,副教授,主要从事植物营养逆境生理与细胞生物学等方面的研究。E-mail: sky120@zjnu.cn。

1 材料与方法

1.1 试验设计

供试材料为浙江省农科院大豆组提供的浙春 3 号大豆 (*Glycine max* L.)。挑选出大小相近籽粒饱满的大豆,对其消毒后用蒸馏水浸种 4 h,将浸好的大豆平铺于蒸馏水湿润的纱布上,置于培养箱中催芽(培养箱设置为光照 14 h,黑暗 10 h,温度 25℃)。大豆种子露白后,在大容器内进行砂培。当大豆根长至 3~4 cm 时,取长势较一致的幼苗移至装有 18 mL 溶液(以蒸馏水中分别加入各处理试剂为培养液,不添加任何营养液)的试管中水培,培养液分别为:(1) -Al: 0.5 mmol · L⁻¹ CaCl₂, pH 4.5; (2) +Al: 100 μmol · L⁻¹ Al³⁺; (3) H₂O₂ + Al: 100 μmol · L⁻¹ Al + 0.1 mmol · L⁻¹ H₂O₂; (4) CAT + Al: 100 μmol · L⁻¹ Al + 150 U · mL⁻¹ CAT; (5) H₂O₂ + CAT + Al: 100 μmol · L⁻¹ Al + 0.1 mmol · L⁻¹ H₂O₂ + 150 U/mL CAT。每组处理重复 30 次。处理(1)和(2)先用蒸馏水预处理 16 h,处理(3)、(4)、(5)分别以 0.1 mmol · L⁻¹ H₂O₂、150 U · mL⁻¹ CAT、0.1 mmol · L⁻¹ H₂O₂ + 150 U · mL⁻¹ CAT 预处理 16 h (H₂O₂ 和 CAT 同时加入),再换成 100 μmol · L⁻¹ Al³⁺ 溶液处理(-Al 处理组用 0.5 mmol · L⁻¹ CaCl₂ 处理),经 Al 处理 24 h 后用 0.5 mmol · L⁻¹ CaCl₂ 清洗根系 10 min,再用蒸馏水冲洗干净,测定各相关指标。

1.2 测定项目与方法

根长采用刻度尺测量,以最长根为准,每组处理重复 20 次。量取 Al 处理前和 Al 处理 24 h 后的大豆根系长度,Al 处理前后的根系长度差即为根伸长量,计算根相对伸长率;根尖 Al 含量(mg · g⁻¹ 干重)的测定采用 ICP 测定法^[9];根尖 H₂O₂ 含量(μg · g⁻¹)的测定参照李忠光的二甲酚橙法^[10];ROS 的测定方法参照王爱国和罗广华^[11]的羟胺法;CAT 活性的测定采用硫代硫酸钠滴定法^[12];SOD 活性的测定采用王爱国的方法^[13];质膜透性用电导仪测定^[14],用相对渗透率(%)表示。

2 结果与分析

2.1 外源 H₂O₂ 对大豆铝毒的缓解效应

2.1.1 外源 H₂O₂ 对根相对伸长率的影响 Al 处理显著降低根相对伸长率,Al 抑制了根的伸长(图 1)。与单 Al 处理相比,Al 毒下添加 H₂O₂ 的处理组根伸长的抑制有所缓解,表明 H₂O₂ 能够缓解铝毒害。H₂O₂、CAT 和 Al 共处理,根相对伸长率与单 Al 处理无显著差异。表明 CAT 作为 H₂O₂ 清除剂,在 150 U · mL⁻¹ 下消除了外源 H₂O₂ 对大豆铝毒在根系伸长方面的缓解作用。

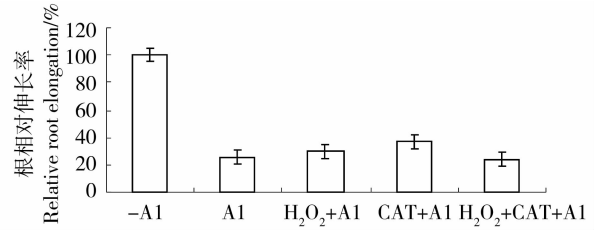


图 1 外源 H₂O₂ 对铝毒下大豆根伸长的影响

Fig. 1 Effects of exogenous H₂O₂ on root elongation in soybean under Al toxicity

2.1.2 外源 H₂O₂ 对根尖 Al 含量的影响 加 Al 处理的大豆根尖 Al 含量显著高于对照(图 2)。Al 毒下添加 H₂O₂ 显著降低根尖 Al 含量,表明 0.1 mmol · L⁻¹ H₂O₂ 缓解大豆根尖的铝毒,降低 Al 在大豆根尖积累。H₂O₂、CAT 和 Al 共处理,根尖的 Al 含量与单 Al 处理无显著差异。

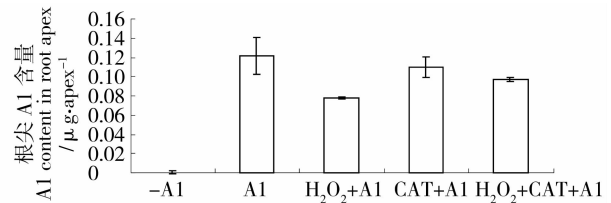


图 2 外源 H₂O₂ 对铝毒下大豆根尖 Al 含量的影响

Fig. 2 Effects of exogenous H₂O₂ on Al content in root apex of soybean under Al toxicity

2.2 外源 H₂O₂ 对根尖 H₂O₂ 含量的影响

单 Al 处理组与 H₂O₂ + CAT + Al 处理组根尖 H₂O₂ 含量较为接近,CAT + Al 处理组较其它处理组的 H₂O₂ 含量少(图 3),推测大豆在正常生长过程中会产生微量 H₂O₂,而当受到 Al 毒害时,大豆会产生多于正常量的 H₂O₂ 以防御。CAT 作为 H₂O₂ 清除酶,使 CAT + Al 处理组根尖 H₂O₂ 含量较 Al 和 H₂O₂ + CAT + Al 处理组少。

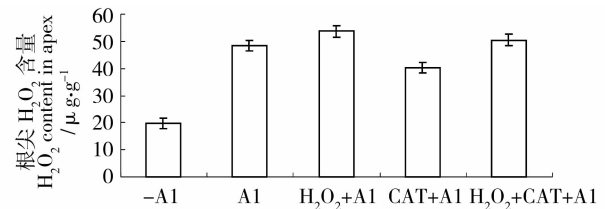


图 3 外源 H₂O₂ 对铝毒下大豆根尖 H₂O₂ 含量的影响

Fig. 3 Effects of exogenous H₂O₂ on H₂O₂ content in root apex of soybean under Al toxicity

2.3 外源 H₂O₂ 对 ROS 产生的影响

单 Al 处理显著提高根尖 ROS 产生速率(图 4),Al 毒下添加 H₂O₂ 的处理根尖 ROS 产生速率明显低于单 Al 处理,与对照组的结果较为接近。表明 0.1 mmol · L⁻¹ H₂O₂ 减少 Al 毒下 ROS 的产生,缓解了 Al 毒诱发的 ROS 对植物的毒害。Al 毒下添加 CAT 的处理,ROS 产生速度明显高于添加 H₂O₂ 的处理,表明 CAT 消除了外源 H₂O₂ 对大豆铝毒害的

缓解作用。 H_2O_2 、CAT 和 Al 共处理,根尖 ROS 的产生速率与单 Al 处理无显著差异。

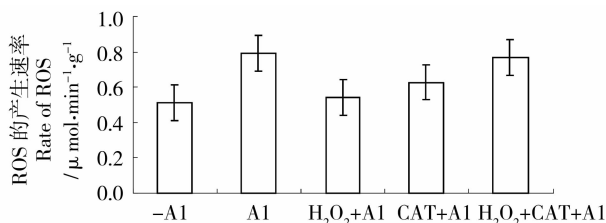


图4 外源 H_2O_2 对铝毒下大豆根尖 ROS 产生速率的影响

Fig. 4 Effects of exogenous H_2O_2 on rate of ROS in root apex of soybean under Al toxicity

2.4 外源 H_2O_2 对抗氧化酶活性和膜透性的影响

由表 1 可知, H_2O_2 + Al 处理组 CAT 活性相比对照组显著增强, Al 处理组的 CAT 活性也显著大于对照组,说明外源 H_2O_2 和 Al 胁迫都可以增加大豆叶片 CAT 活性, CAT + Al 和 H_2O_2 + CAT + Al 处理组的 CAT 活性也显著增加,推测其原因是引入外源 CAT 酶导致的。处理组的大豆叶片 SOD 活性明显高于对照组,其中 H_2O_2 + Al 处理组 SOD 活性最大,说明了在铝毒胁迫下大豆叶片 SOD 的活性升高,而外源 H_2O_2 可以进一步提高 SOD 活性。Al 处理组相比对照组电导率最大,说明在铝毒胁迫作用下,大豆根尖受到氧化伤害,细胞膜完整性受阻,透性增大。而 H_2O_2 + Al 处理组的电导率小于其它处理组但大于对照组,也证明了外源 H_2O_2 一方面对细胞造成氧化伤害,另一方面作为信号分子缓解了铝毒害。

表 1 外源 H_2O_2 对铝毒下 CAT 和 SOD 活性及膜透性的影响

Table 1 Effects of exogenous H_2O_2 on antioxidant enzymes activity and membrane permeability in soybean leaves under Al toxicity

处理组 Treatment	CAT 活性 CAT activity /U · g ⁻¹ FW	SOD 活性 SOD activity /U · g ⁻¹ FW	电导率 Conductivity /%
-Al	1.58 ± 1.58	364.54 ± 4.39	13.50 ± 1.56
+ Al	6.18 ± 1.46	555.57 ± 66.14	26.00 ± 1.30
H_2O_2 + Al	5.80 ± 0.70	593.12 ± 128.95	18.60 ± 4.65
CAT + Al	6.42 ± 1.07	543.39 ± 32.39	22.60 ± 4.60
H_2O_2 + CAT + Al	7.07 ± 2.06	538.33 ± 56.37	25.20 ± 2.62

数据为平均值 ± 标准误差。

Mean ± standard error of data.

3 讨论

铝毒害诱导多种植物发生氧化胁迫, H_2O_2 作为一种存在于生物体内的信使分子,可以减少非生物胁迫下植物体内 ROS 的积累,缓解各种胁迫造成的氧化损伤,从而增强植物的适应能力^[15]。最近的一些报道表明, Al 毒能诱导植物细胞产生活性氧 ROS,并激活一些氧化酶的活性。Richard 等^[16] 和 Ezaki

等^[17] 已经证实了 Al 毒能诱导拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 产生 ROS, 并且一些氧化胁迫相关的基因已被克隆和鉴定^[10]。研究发现 H_2O_2 在一定程度上降低铝胁迫下大豆根尖的 ROS 含量(图 4)。大豆受到氧化伤害时,细胞膜完整性受阻,透性增大,表现为电导率增大。该试验结果表明,在 H_2O_2 作用下,大豆根尖电导率降低,表明 H_2O_2 对大豆根尖受到铝毒的氧化伤害起到了一定的防御作用。

植物体内 CAT 和 SOD 活性大小的变化是植物抵御细胞氧化损伤的体现。这些抗氧化酶能够有效地清除胁迫诱导产生的 ROS,从而避免植物的氧化损伤^[18]。李忠光等发现,维持较高的还原型/氧化型抗氧化剂比例有助于提高植物的抗逆性^[19]。 H_2O_2 预处理后,玉米幼苗 GR、SOD 和 CAT 等的活性及还原型抗氧化剂(抗坏血酸等)水平提高,且 H_2O_2 预处理的幼苗在高温处理期间及其后的恢复过程中均能保持相对较高的抗氧化酶活力和还原型/氧化型抗氧化剂比例^[18]。研究发现, H_2O_2 是一种比较特殊的活性氧,参与植物对环境胁迫响应的细胞信号转导过程,其少量积累可诱导抗氧化酶基因的表达,从而提高植物的抗寒能力^[20]。张立军等发现,外源 H_2O_2 在低浓度下(低于 50 mmol · L⁻¹) 提高 CAT、SOD 活性^[21]。研究发现, H_2O_2 提高了 SOD 活性(表 1),表明 0.1 mmol · L⁻¹ 浓度的 H_2O_2 诱导抗氧化酶 SOD、CAT 基因的表达,从而缓解了铝毒对根尖的氧化胁迫作用。

根是对铝最敏感的器官,一般认为植物根尖 2 ~ 3 mm(根冠、分生区、伸长区)是铝诱导根系伸长受抑的最初作用靶位,是铝积累和识别铝胁迫的主要部位。该试验条件下, 0.1 mmol · L⁻¹ H_2O_2 有效降低铝毒胁迫下大豆根尖 Al 的积累(图 2)。根尖顶端 Al 的大量积累是导致根伸长严重抑制的最初原因。在 0.1 mmol · L⁻¹ H_2O_2 处理的根相对伸长量大于 100 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ Al 的处理(图 1)。表明 0.1 mmol · L⁻¹ H_2O_2 可以缓解浓度为 100 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ Al 胁迫对大豆根系伸长的抑制作用。虽然 H_2O_2 对于缓解铝毒的机制还尚未明确,但已有研究表明,活性氧可激发根尖分泌物的产生,最终减少根尖铝的积累^[22]。

然而,单 Al 以及 Al 与 H_2O_2 共处理下根尖相对伸长率及活性氧含量的结果差异不大。其原因可能是 H_2O_2 通过预处理的方式加入,无法持续性供应 H_2O_2 维持内源 H_2O_2 的含量,以及易分解,降低了其对于铝毒害的缓解作用。总体而言试验结果证明经外源 H_2O_2 处理缓解了铝毒害,从一定程度上增强了植株的耐铝能力,其可能的机制是 H_2O_2 作为信号分子,一方面诱导了抗氧化酶的表达,刺激植物体启动细胞内部的酶保护系统产生抗氧化酶(SOD、CAT 等),减少了根尖 ROS 的含量,缓解了铝胁迫引起的氧化伤害^[22],表现为相对电导率小;另一方面, H_2O_2 作为一种活性氧,本身 Al 诱导的氧化胁迫的产物,参

与调控植物体内激素含量的变化,激活相关控制基因,调控相关生理反应,最直接的表现是刺激植物根毛分泌物的增加来减少根尖对 Al 的吸收^[23],与图 2 的结果一致。

总之,外源 H_2O_2 处理对铝毒胁迫下的大豆生长具有显著的缓解作用,在一定程度上促进了大豆植株根系伸长,增加了大豆根尖内源 H_2O_2 的含量,并且降低了铝毒下大豆根尖的 ROS 含量、根尖 Al 含量以及根尖电导率,提高了 SOD 和 CAT 活性。可见,如果能适当提高内源 H_2O_2 的水平,对于有效缓解铝胁迫引起的氧化损伤将具有重要的实践意义。但外源 H_2O_2 与铝胁迫下植株体内 H_2O_2 含量的直接关系和调节机理有待进一步深入研究。

参考文献

- [1] 许第发,钟天祥,徐冬梅,等. 酸沉降对土壤地球化学过程的影响[J]. 地质地球化学, 2002, 30(4): 68-74. (Xu D F, Zhong T F, Xu D M, et al. Effects of acid deposition on soil geochemical cycles[J]. Geolgy-Geochemisiry, 2002, 30(4): 68-74.)
- [2] 李德华,黄升谋,贺立源,等. 植物根系有机酸的分泌和解铝毒作用[J]. 植物生理学通讯, 2004, 40(4): 505-509. (Li D H, Huang S M, He L Y, et al. The organic acid exudation of plant and its role in aluminum toxicity elimination mechanism from plant roots [J]. Plant Physiology Communications, 2004, 40(4): 505-509.)
- [3] 刘鹏,徐根娣,姜雪梅,等. 铝对大豆幼苗膜脂过氧化和体内保护系统的影响[J]. 农业环境科学学报, 2004, 23(1): 51-54. (Liu P, Xu G D, Jiang X M, et al. Effects of aluminum on membrane lipid peroxidation and endogenous protective systems of soybean seedling[J]. Journal of Agro-Environment Science, 2004, 23(1): 51-54.)
- [4] 宋志荣. 几种药剂对辣椒种子发芽的影响研究[J]. 中国种业, 2003(6): 26-27. (Song Z R. Different chemical treatments on seed germination of pepper[J]. China Seed Industry, 2003(6): 26-27.)
- [5] Desikan, Soheila A, John T, et al. Regulation of the Arabidopsis transcriptome by oxidative stress[J]. Plant Physiology, 2001, 127(1): 159-159.)
- [6] Steven J, Neill, Andrew C, et al. Nitric oxide is a novel component of abscisic acid signaling in stomatal guard cells[J]. Plant Physiology, 2002, 128(1): 13-16.
- [7] Bethke P C, Jones R I. Cell death of barley aleurone protoplasts is mediated by reactive oxygen species[J]. Plant Physiology, 2001, 25: 19-29.
- [8] 赵风云,王元秀. 植物体内重要的信号分子— H_2O_2 [J]. 西北植物学报, 2006, 26(2): 427-434. (Zhao F Y, Wang Y X. Important signal molecule in plant— H_2O_2 [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2006, 26(2): 427-434.)
- [9] 李刚,徐芳杰,张奇春,等. 铝胁迫对不同耐铝性小麦基因型根尖抗氧化酶活性的影响[J]. 浙江大学学报, 2009, 35(6): 619-625. (Li G, Xu F J, Zhang Q C, et al. Effects of aluminum stress on antioxidant enzyme activity in root tips of wheat genotypes differing in aluminum tolerance[J]. Journal of Zhejiang University, 2009, 35(6): 619-625.)
- [10] 李忠光,宋玉泉,龚明. 二甲酚橙法用于测定植物组织中的过氧化氢[J]. 云南师范大学学报, 2007, 27(3): 50-54. (Li Z G, Song Y Q, Gong M. Xylenol orange method used for the measurement of hydrogen peroxide in plant tissue[J]. Journal of Yunnan Normal University, 2007, 27(3): 50-54.)
- [11] 王爱国,罗广华. 超氧阴离子自由基和羟胺之间反应的定量关系[J]. 植物生理学通讯, 1990, 6: 55-57. (Wang A G, Luo G H. Quantitative relation between the reation of superoxide anion and hydroxylamine[J]. Plant Physiology Communications, 1990, 6: 55-57.)
- [12] 曾韶西,王以柔,刘鸿先. 低温光照下与黄瓜子叶片叶绿素降低有关的酶促反应[J]. 植物生理学报, 1991, 17(2): 177-182. (Zheng S X, Wang Y R, Liu H X. Some enzymatic reactions related to chlorophyll degradation in cucumber cotyledons under chilling in the light[J]. Acta Phytophysiological Sinica, 1991, 17(2): 177-182.)
- [13] 王爱国,罗广华,邵从本,等. 大豆种子超氧化物歧化酶的研究[J]. 植物生理学报, 1983, 9(1): 77-84. (Wang A G, Luo G H, Shao C B, et al. A study on the superoxide dismutase of soybean seeds[J]. Acta Phytophysiological Sinica, 1983, 9(1): 77-84.)
- [14] 张宪政. 作物生理研究法 [M]. 北京: 农业出版社, 1991. (Zhang X Z. Crop physiological research methods [M]. Beijing: Agriculture Press, 1991.)
- [15] 张绪成,上官周平,高世铭. NO 对植物生长发育的调控机制[J]. 西北植物学报, 2005, 25(4): 812-818. (Zhang X C, Shangguang Z P, Gao S M. Regulation mechanism of nitric oxide to plant growth and development[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2005, 25(4): 812-818.)
- [16] Richards K D, Sehott E J, Sharrna Y K, et al. Aluminum induces oxidative stress genes in Arabidopsis thaliana[J]. Plant Physiology, 1998, 116: 409-418.
- [17] Richards K D, Sehott E J, Sharrna Y K, et al. Aluminum induces induced genes in transgenic Arabidopsis plants can ameliorate aluminum stress and/or oxidative stress[J]. Plant Physiology, 2000, 122: 657-665.
- [18] Tian Q Y, Sun D H, Zhao M G, et al. Inhibition of nitric oxide synthase (NOS) underlies aluminum-induced inhibition of root elongation in *Hibiscus moscheutos* [J]. New Phytologist, 2007, 174: 322-331.
- [19] 李忠光,龚明. 抗氧化系统在 H_2O_2 诱导的玉米幼苗耐热性形成中的作用[J]. 植物生理学通讯, 2003, 39(6): 575-579. (Li Z G, Gong M. Involvement of antioxidant systems in the formation of H_2O_2 -induced heat tolerance in maize seedlings[J]. Plant Physiology Communications, 2003, 39(6): 575-579.)
- [20] Prasad T K, Anderson M D, Stewart C R. Acclimation, hydrogen peroxide, and abscisic acid protect mitochondria against irreversible chilling injury in maize seedlings[J]. Plant Physiology, 1994, 105(2): 619-627.
- [21] 张立军,宋广周,白霜,等. H_2O_2 对不同大豆品种低温萌发及主要抗氧化酶活性的影响[J]. 大豆科学, 2008, 27(1): 97-100, 105. (Zhang L J, Song G Z, Bai S, et al. Effect of exogenous H_2O_2 on germination rate and activities of main antioxidantase in soybean (*Glycine max* L.) seedlings under low temperature[J]. Soybean Science, 2008, 27(1): 97-100, 105.)
- [22] Jian F M. Role of organic acids in detoxification of aluminum in higher plants[J]. Plant Cell Physiology, 2000, 41(4): 383-390.
- [23] 王保义,李朝苏,刘鹏,等. 荞麦叶内抗氧化系统对铝胁迫的响应[J]. 生态环境, 2006, 15(4): 816-821. (Wang B Y, Li C S, Liu P, et al. The antioxidant response to Al-stress in buckwheat [J]. Ecology and Environment, 2006, 15(4): 816-821.)