

# 外源过氧化氢和脱落酸对 3 种萱草抗旱性的影响

廖伟彪<sup>1</sup>, 张美玲<sup>2</sup>

(1. 甘肃农业大学农学院, 甘肃 兰州 730070; 2. 甘肃农业大学理学院, 甘肃 兰州 730070)

**摘要:**以‘东方不败’、‘常绿’和‘C069’3种萱草(*Hemerocallis* sp.)为材料,研究了不同浓度的外源脱落酸(ABA)和过氧化氢(H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>)对植物抗旱性的影响。结果表明,ABA和H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>对3个萱草品种的抗旱性呈现明显的剂量效应,当浓度适宜时能提高其抗旱性。干旱条件下喷施200 μmol·L<sup>-1</sup> ABA,‘东方不败’和‘C069’比其它处理保持了更高的叶片RWC和气孔密度以及更低的气孔电导率和气孔开度。可见,200 μmol·L<sup>-1</sup> ABA和H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>对提高‘东方不败’和‘C069’抗旱性的效果最为明显;而500 μmol·L<sup>-1</sup> ABA和H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>处理显著地提高‘常绿’的抗旱性。初步推断,ABA和H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>均可能包含在萱草抗旱的信号途径中,但是两者的信号功能及其关系有待进一步研究。

**关键词:**脱落酸(ABA);过氧化氢(H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>);萱草(*Hemerocallis* sp.);抗旱性

**中图分类号:** S567.23; Q945.78 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-7601(2013)03-0173-05

## Effects of exogenous abscisic acid and hydrogen peroxide on drought resistance of 3 *Hemerocallis* cultivars

LIAO Wei-Biao<sup>1</sup>, ZHANG Mei-Ling<sup>2</sup>

(1. College of Agronomy, Gansu Agricultural University, Lanzhou, Gansu 730070, China;

2. College of Science, Gansu Agricultural University, Lanzhou, Gansu 730070, China)

**Abstract:** In attempt to study effects of exogenous abscisic acid and hydrogen peroxide on plant drought resistance, different concentrations of abscisic acid (ABA) and hydrogen peroxide (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) were tested on 3 *Hemerocallis* cultivars ‘Dongfangbubai’, ‘Changlv’ and ‘C069’. The results showed that application of suitable concentrations of ABA and H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> obviously alleviated the symptoms of drought stress of *Hemerocallis* leaves in a dose-dependent manner. Under water stress, 200 μmol·L<sup>-1</sup> ABA treatments sustained a much higher leaf water relative content and stomatal density in ‘Dongfangbubai’ and ‘C069’ than other treatments did. At same time, leaf relative electricity conductivity and stomatal relative open of ‘Dongfangbubai’ and ‘C069’ were lower in the 200 μmol·L<sup>-1</sup> ABA treatments than in the other treatments. The 200 μmol·L<sup>-1</sup> ABA and H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> treatment achieved the maximum improvement of drought resistance for ‘Dongfangbubai’ and ‘C069’. Meanwhile, ‘Changlv’ gained the best drought resistance at 500 μmol·L<sup>-1</sup> ABA and H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> treatment. Based on results in this paper, we proposed that ABA and H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> may be involved in the downstream of drought stress signaling cascades of *Hemerocallis*. But their roles and relationship in the drought stress signal cascades are not clear and need further investigation.

**Keywords:** abscisic acid (ABA); hydrogen peroxide (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>); *Hemerocallis* sp.; drought resistance

脱落酸(ABA)是一种对植物生长、发育、抗逆性、气孔运动和基因表达等都有重要调节功能的植物激素<sup>[1,2]</sup>。在水分亏缺时,ABA的一个重要生理功能就是促进离子流出保卫细胞和降低保卫细胞膨压,诱导气孔关闭,从而降低水分损耗,增加植株在干旱条件下的保水能力<sup>[3]</sup>。此外,外源ABA引起叶片表皮气孔的关闭不但控制蒸腾,且影响光合。因

此,ABA与植物抗旱性的问题受到重视。

过氧化氢(H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>)除具有毒害作用外,对植物还具有多种生理功能,是一种重要的信号分子<sup>[4]</sup>。H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>信号对植物细胞的某些生理过程具有重要的调控作用。H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>可能在植物细胞的分化和形态建成的过程中充当着发育信号的角色<sup>[5]</sup>。H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>信号有助于植物产生系统获得抗性(SAR)和高度敏感抗

收稿日期:2012-12-25

基金项目:国家自然科学基金(31160398);中国博士后科学基金项目(2012T50828,20100470887);教育部科学技术研究重点项目(211182);甘肃省自然科学基金项目(1010RJZA211)

作者简介:廖伟彪(1976—),男,江西大余人,博士,主要从事观赏植物生长发育调控与抗逆机理研究。E-mail:liaowb@gsau.edu.cn。

性(HR)<sup>[6]</sup>。H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>亦能充当信号分子诱导细胞程序性死亡(PCD)和一些防御基因的表达<sup>[7]</sup>。在ABA诱导气孔关闭中亦发挥重要功能<sup>[8]</sup>。至今关于H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>诱导植物抗旱的研究报道较少,尤其是关于ABA和H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>在植物抗旱中的关系研究不多。萱草属(*Heimerocallis* sp.)植物为百合科(Liliaceae)多年生宿根草本。其植物种质资源丰富、功用广泛,可作为观赏、药用和食用植物。近年来,市场对萱草属植物需求不断增加。‘东方不败’、‘常绿’和‘C069’等3种萱草适应性强、管理经济,适合各种形式的园林栽植,目前在园林绿化中被广泛应用。因此,本研究在干旱条件下对这3个萱草品种叶面喷施不同浓度的ABA和H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>,测定其相对含水量、质膜透性、气孔密度和气孔开度等指标,研究ABA和H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>对萱草抗旱性的影响。

## 1 材料和方法

### 1.1 材料与试验处理

试验在甘肃省兰州市植物园2号温室进行,供试材料为3个萱草品种,分别为‘东方不败’、‘常绿’和‘C069’。盆栽,选取长势基本一致的一年生苗定植于25 cm×20 cm的瓦盆中,每盆1株。栽培基质为田园土、珍珠岩和羊粪(4:1:1)的混合物,每盆装相同质量的基质。温室平均温度白天为25℃,夜间为16℃;平均空气湿度为30%;白天光照为252~288 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>。正常栽培管理30 d以缓苗,所有植株浇水量保持一致,随后停止浇水产生自然干旱。在干旱期间,10~20 cm土层的土壤含水量从24%下降到8%。整个试验期间均为植株营养生长期。在干旱处理前5 d对植物连续叶面喷施如下试剂:(1)蒸馏水(CK);(2)不同浓度ABA(200、500、1000、2000 μmol·L<sup>-1</sup>);(3)不同浓度H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>(200、500、1000、2000 μmol·L<sup>-1</sup>)。每天每盆植株喷施1次,共计5次;每盆每次喷施量均保持一致,为20 mL。每个处理3个重复,每个重复15盆。

### 1.2 测定指标与方法

干旱处理20 d后测定如下指标。叶片相对含水量(RWC):取处理后的叶片,称鲜质量后泡水至饱和,称质量后烘干,再称质量,求算相对含水量,每个样品3次重复。相对含水量=(鲜重-干重)/(饱和鲜重-干重)×100%。质膜透性采用电导法,用叶片相对电导率表示。

气孔密度和相对开度:将叶片用滤纸吸干,用镊子撕下下表皮,用品红染色剂染色,制成切片放在倒置显微镜下观察并测量气孔总数和气孔内纵横径长度。每处理观测15个视野,取平均值。气孔密度为

每mm<sup>2</sup>内的气孔数。气孔开张度即为开张气孔的纵横径之比。

## 2 结果与分析

### 2.1 ABA和H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>对干旱条件下萱草叶片相对含水量的影响

RWC反映植物的水分状况,常用作植物抗逆性测定的生理指标。与CK相比,干旱条件下,适宜浓度的ABA和H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>均可提高萱草叶片的RWC(图1)。200、500 μmol·L<sup>-1</sup>和1000 μmol·L<sup>-1</sup> ABA和H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>处理的‘东方不败’的叶片RWC均显著高于CK,而2000 μmol·L<sup>-1</sup> ABA和H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>低于CK。所有ABA和H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>处理的‘常绿’的叶片RWC均显著高于CK。200 μmol·L<sup>-1</sup>和500 μmol·L<sup>-1</sup> ABA和H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>处理的‘C069’的叶片RWC显著高于CK。‘东方不败’和‘C069’以200 μmol·L<sup>-1</sup>的ABA和H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>的效果最好;‘常绿’以500 μmol·L<sup>-1</sup>的ABA和H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>的效果最好(图1)。

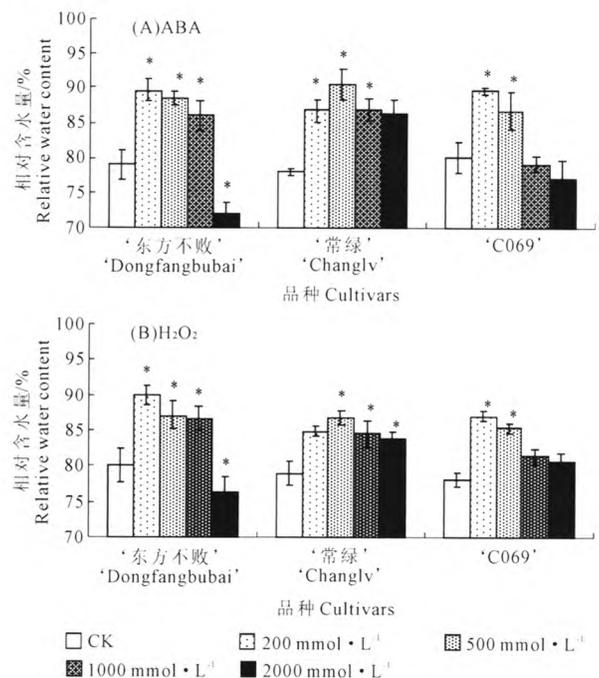


图1 不同浓度ABA和H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>对3种萱草叶片相对含水量的影响

Fig.1 The effects of various concentrations of ABA and H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> on leaf relative water content of 3 *Hemerocallis* cultivars

### 2.2 ABA和H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>对干旱条件下萱草叶片相对电导率的影响

质膜透性是植物对干旱胁迫反应的一个重要指标,电导率是反应质膜透性的数量指标。由图2可以看出,在ABA和H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>浓度为200、500 μmol·L<sup>-1</sup>和1000 μmol·L<sup>-1</sup>时‘东方不败’和‘C069’叶片相对电

导率值显著低于 CK。说明物质膜破坏程度较小,减少了细胞质液的外流。2000  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  ABA 和  $\text{H}_2\text{O}_2$  处理‘东方不败’和‘C069’的相对电导率则显著高于 CK。除 200  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  ABA 处理的相对电导率与 CK 无显著差异外,其它 ABA 和  $\text{H}_2\text{O}_2$  处理的电导率均显著低于 CK(图 2)。

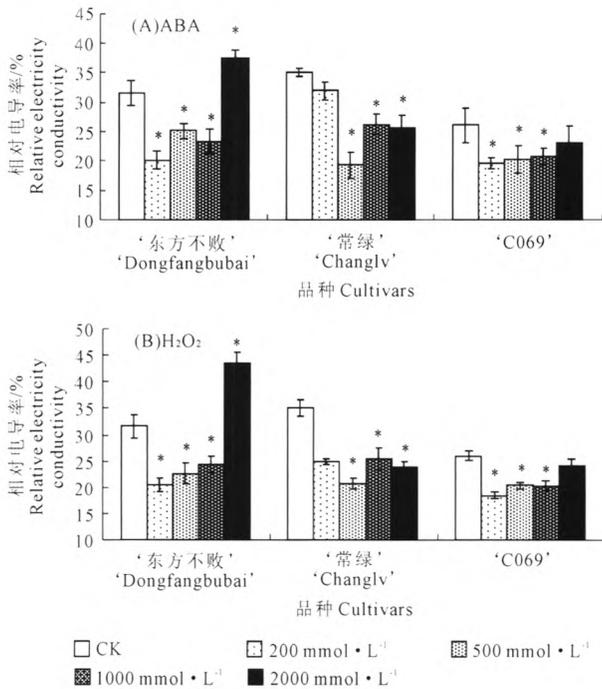


图 2 不同浓度 ABA 和  $\text{H}_2\text{O}_2$  对 3 种萱草叶片相对电导率的影响

Fig.2 The effects of various concentrations of ABA and  $\text{H}_2\text{O}_2$  on leaf relative electricity conductivity of 3 *Hemerocallis* Cultivars

2.3 ABA 和  $\text{H}_2\text{O}_2$  对于干旱条件下萱草叶片气孔密度的影响

由图 3 可见,不同品种的萱草在 200  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 、500  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  和 1000  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  ABA 处理时,气孔密度都显著大于 CK。‘C069’在 2000  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  ABA 处理下气孔密度显著小于 CK。同样的,适宜浓度的  $\text{H}_2\text{O}_2$  处理显著增加了 3 个萱草品种的气孔密度,如 200  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  和 500  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 。而高浓度的  $\text{H}_2\text{O}_2$  处理(2 000  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ )则使其气孔密度显著小于 CK(图 3)。

2.4 ABA 和  $\text{H}_2\text{O}_2$  对于干旱条件下萱草叶片气孔开张度的影响

干旱胁迫下,适宜浓度的 ABA 和  $\text{H}_2\text{O}_2$  处理降低了叶片气孔的开张度(图 4)。200  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  和 500  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  ABA 和  $\text{H}_2\text{O}_2$  处理‘东方不败’的气孔开张度显著小于 CK,而 2000  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  ABA 和  $\text{H}_2\text{O}_2$  处理则使其气孔密度显著大于 CK。4 个 ABA 处理的‘常绿’的气孔开张度均显著小于 CK;500  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  和 1000

$\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$   $\text{H}_2\text{O}_2$  处理‘常绿’的气孔开张度显著小于 CK。500  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  和 1000  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  ABA 和  $\text{H}_2\text{O}_2$  处理的‘C069’叶片气孔开张度均显著小于 CK(图 4)。

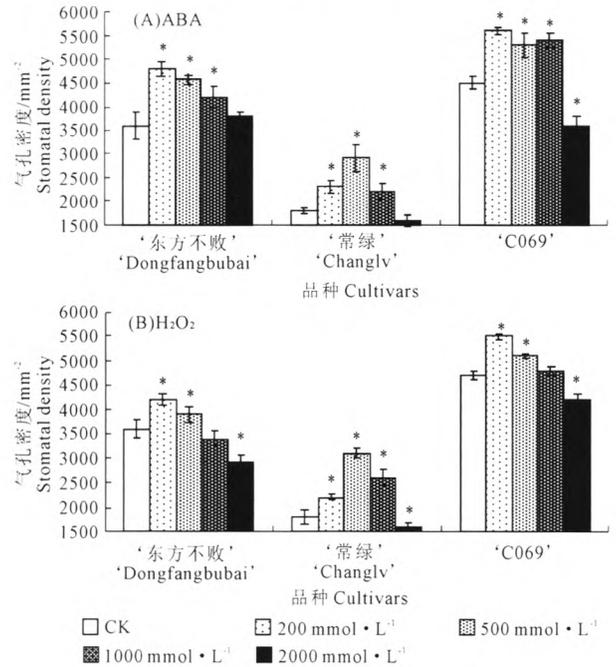


图 3 不同浓度 ABA 和  $\text{H}_2\text{O}_2$  对 3 种萱草叶片气孔密度的影响

Fig.3 The effects of various concentrations of ABA and  $\text{H}_2\text{O}_2$  on leaf stomatal density of 3 *Hemerocallis* cultivars

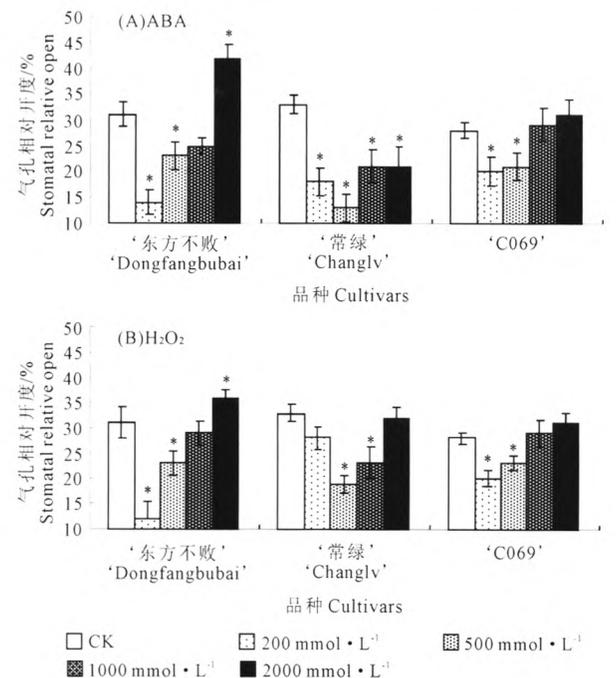


图 4 不同浓度 ABA 和  $\text{H}_2\text{O}_2$  的对 3 种萱草叶片气孔相对开度的影响

Fig.4 The effects of various concentrations of ABA and  $\text{H}_2\text{O}_2$  on leaf stomatal relative open of 3 *Hemerocallis* cultivars

### 3 讨 论

干旱胁迫会对植物生长产生诸多影响,如叶片失水萎蔫、气孔关闭、生长停滞,甚至死亡。以往的研究表明,干旱条件下 ABA 能引起植物叶片气孔关闭,减少水分的蒸腾损失<sup>[9]</sup>。此外,ABA 能促进水流及离子流通过根系,从而有效地提高植物抗干旱胁迫的能力<sup>[8]</sup>。最近的研究表明外施 ABA 能增强甘蔗的抗氧化防护系统,提高抗旱性<sup>[10]</sup>。本试验结果表明,叶面喷施 ABA 对 3 种萱草的抗旱性影响因浓度和品种不同而不同。干旱条件下喷施  $200 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  ABA,‘东方不败’和‘C069’比其它浓度保持了更高的叶片 RWC 和气孔密度(图 1A 和图 3A)以及更低的叶片相对电导率和气孔开度(图 2A 和图 4A)。结果表明, $200 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  是外源 ABA 提高这两个品种抗旱性的最适浓度。而对于‘常绿’品种, $500 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  ABA 处理提高其抗旱性的效果最好。汪月霞等<sup>[11]</sup>近期的研究结果就表明外源 ABA 能够调控干旱胁迫下不同品种灌浆期小麦 psbA 基因的表达,从而提高灌浆期小麦的抗干旱胁迫能力。发现外源 ABA 处理对 psbA 基因转录的促进作用存在品种差异,‘陕麦 5 号中’强于‘豫麦 949’。另外,结果还显示干旱条件下叶面喷施  $2000 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  ABA 降低了‘东方不败’的叶片 RWC 和气孔密度(图 1A 和图 3A),增加了叶片相对电导率和气孔开度(图 2A 和图 4A)。可见, $2000 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  ABA 对‘东方不败’的抗旱能力产生了抑制作用。 $2000 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  ABA 对‘常绿’的抗旱性仍为促进作用,而  $2000 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  ABA 对‘C069’品种的抗旱性与 CK 无显著差异。表明 ABA 浓度对植物抗旱性的影响存在品种差异。同样,ABA 对同一植物的抗旱性存在剂量效应。不同浓度的 ABA 处理可不同程度地增加药用植物白术的光合速率及可溶性蛋白可溶性糖含量,提高超氧化物歧化酶和过氧化物酶活性,减少丙二醛积累量<sup>[12]</sup>。外源 ABA 对水曲柳苗木光合参数的影响也呈现浓度效应<sup>[13]</sup>。

活性氧  $\text{H}_2\text{O}_2$  很容易和膜脂、蛋白质、DNA 发生反应,损伤细胞膜和其它细胞结构<sup>[14]</sup>,因此,它一直被认为是植物代谢中产生的一种毒副产品。近年来,大量的证据表明  $\text{H}_2\text{O}_2$  可以作为一种第二信使,广泛地介导着温度、植物激素、干旱、伤害及病原菌感染等各种刺激对植物的影响<sup>[15,16]</sup>。本研究表明,适宜浓度的  $\text{H}_2\text{O}_2$  ( $200$ 、 $500 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  和  $1000 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ) 提高了 3 种萱草的叶片 RWC 和气孔密度(图 1B 和图 3B),降低了叶片相对电导率和气孔开度

(图 2B 和图 4B)。可见外源  $\text{H}_2\text{O}_2$  能提高萱草植物的抗旱性。内源  $\text{H}_2\text{O}_2$  已经被证明能有效地提高小麦叶片的抗氧化能力,从而提高其抗旱性<sup>[17]</sup>。最近的研究表明喷施  $\text{H}_2\text{O}_2$  也能有效地提高大豆的抗旱能力<sup>[18]</sup>。因此,本研究结果为外源  $\text{H}_2\text{O}_2$  能提高植物的抗旱性提供了新的证据。同样, $\text{H}_2\text{O}_2$  对 3 种萱草抗旱性的影响呈现了浓度和品种差异。 $2000 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$   $\text{H}_2\text{O}_2$  显著抑制了‘东方不败’的抗旱性,对‘常绿’的抗旱性保持促进作用,而对‘C069’的抗旱性无显著影响。在以往的研究中亦发现  $\text{H}_2\text{O}_2$  对植物的生长发育呈现浓度效应。Liao 等<sup>[16]</sup>的研究表明外源  $\text{H}_2\text{O}_2$  显著地促进了地被菊插穗的生根,且表现出明显的剂量效应。分析  $2000 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$   $\text{H}_2\text{O}_2$  抑制‘东方不败’抗旱性的原因,应该是高浓度的  $\text{H}_2\text{O}_2$  对其产生了过氧化作用。

ABA 和  $\text{H}_2\text{O}_2$  都是植物逆境信号分子,且在不同生物体系反应中信号转导途径的类同性,干旱条件下两者在植物中应存在相互作用。本研究表明,外源  $\text{H}_2\text{O}_2$  和 ABA 均提高了 3 种萱草叶片 RWC 和气孔密度,同时降低了叶片相对电导率和气孔开度。结果暗示,ABA 和  $\text{H}_2\text{O}_2$  均可能包含在萱草抗旱的信号途径中。研究已经表明,外源 ABA 可以诱导蚕豆叶片下表皮保卫细胞内  $\text{H}_2\text{O}_2$  的产生<sup>[19]</sup>。在 ABA 诱导气孔关闭的过程中也发现了 CAT 的相关基因的表达, $\text{H}_2\text{O}_2$  有可能是 ABA 信号转导链的一个中间环节,参与 ABA 信号转导<sup>[20]</sup>。在 ABA 诱导气孔关闭过程中  $\text{H}_2\text{O}_2$  作为一个普遍而重要的信号中间物<sup>[21]</sup>。然而,本研究并未进一步探讨作为逆境信号分子的 ABA 和  $\text{H}_2\text{O}_2$  在萱草抗旱中的信号功能及其互作关系,这些均亟待研究。

概而言之,外源 ABA 和  $\text{H}_2\text{O}_2$  能提高 3 个萱草品种的抗旱性,且呈现浓度效应。 $200 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  ABA 和  $\text{H}_2\text{O}_2$  提高‘东方不败’和‘C069’的抗旱性的效果最好; $500 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  ABA 和  $\text{H}_2\text{O}_2$  对提高‘常绿’的抗旱性效果最为显著。此外,ABA 和  $\text{H}_2\text{O}_2$  均可能包含在萱草抗旱的信号途径中。

#### 参 考 文 献:

- [1] Testerink C, Munnik T. Phosphatidic acid: a multifunctional stress signaling lipid in plants[J]. Trends Plant Science, 2005, 10: 368-375.
- [2] Keun C S, Young R M, Hye S D, et al. The *Arabidopsis* RING E3 ubiquitin ligase *AtAIRP2* plays combinatorial roles with *atairp1* in abscisic acid-mediated drought stress responses[J]. Plant Physiol, 2011, 157: 2240-2257.

- [3] Antoni R, Rodriguez L, Gonzalez - Guzman M, et al. News on ABA transport, protein degradation, and ABFs/WRKYs in ABA signaling [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2011, 14:547-553.
- [4] Pitzschke A, Forzani C, Hirt H. Reactive oxygen species signaling in plants[J]. *Antioxid Redox Sign*, 2006, 8:1757-1764.
- [5] Liao W B, Huang G B, Yu J H, et al. Nitric oxide and hydrogen peroxide are involved in indole - 3 - butyric acid-induced adventitious root development in marigold[J]. *J Hort Sci Biotech*, 2011, 86: 159-165.
- [6] Chen Z, Silva H, Klessig D F. Active oxygen species in the induction of plant systemic acquired resistance by salicylic acid[J]. *Science*, 1993, 262:1883-1886.
- [7] Delledonne M, Zeier J, Marocco A, et al. Signal interactions between nitric oxide and reactive oxygen intermediates in the plant hypersensitive disease resistance response[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2001, 98:13454-13459.
- [8] Pei Z M, Murata Y, Benning G, et al. Calcium channels activated by hydrogen peroxide mediate abscisic acid signalling in guard cells[J]. *Nature*, 2000, 406:731-734.
- [9] Bright Jo, Desikan R, Hancock J T, et al. ABA - induced NO generation and stomatal closure in *Arabidopsis* are dependent on H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> synthesis[J]. *Plant J*, 2006, 45: 113-122.
- [10] 李长宁, Srivastava M K, 农倩, 等. 水分胁迫下外源 ABA 提高甘蔗抗旱性的作用机制[J]. *作物学报*, 2010, 36(5):863-870.
- [11] 汪月霞, 索标, 赵鹏飞, 等. 外源 ABA 对于旱胁迫下不同品种灌浆期小麦 *psbA* 基因表达的影响[J]. *作物学报*, 2011, 37(8):1372-1377.
- [12] 廖咏梅, 母容, 罗松青. 外源脱落酸(ABA)对白术幼苗生长的影响[J]. *西华师范大学学报(自然科学版)*, 2011, 32(3): 221-226.
- [13] 于洋, 王晶英, 肖云鹏. 干旱与外源 ABA 交互作用对水曲柳苗木光合参数的影响[J]. *东北林业的大学学报*, 2009, 37(3): 41-43.
- [14] Arora A, Sairam R K, Srivastava G C. Oxidative stress and antioxidative system in plants[J]. *Cur Sci*, 2002, 82(10):1227-1238.
- [15] Neill S J, Desikan R, Clarke A, et al. Hydrogen peroxide and nitric oxide as signalling molecules in plants[J]. *J Exp Bot*, 2002, 53: 1237-1242.
- [16] Liao Weibiao, Xiao Honglang, Zhang Meiling. Effect of nitric oxide and hydrogen peroxide on adventitious root development from cuttings of ground-cover chrysanthemum and associated biochemical changes [J]. *J Plant Growth Regul*, 2010, 29:338-348.
- [17] Feng Hanqin, Duan Jiangong, Li Hongyu, et al. Alternative respiratory pathway under drought is partially mediated by hydrogen peroxide and contributes to antioxidant protection in wheat leaves[J]. *Plant Prod Sci*, 2008, 11:59-66.
- [18] Ishibashi Y, Yamaguchi H, Yuasa T, et al. Hydrogen peroxide spraying alleviates drought stress in soybean plants[J]. *J Plant Physiol*, 2011, 168:1562-1567.
- [19] 苗雨晨, 宋纯鹏, 董发才, 等. ABA 诱导蚕豆气孔保卫细胞 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 的产生[J]. *植物生理与分子生物学报*, 2000, 26(1):53-58.
- [20] Kehler B, Hills S, Blatt M R. Control of guard cell ion channels by hydrogen peroxide and abscisic acid indicates their action through alternate signaling pathways[J]. *Plant Physiol*, 2003, 131:385-388.
- [21] Zhang Xiao, Dong Facai, Cao Junfeng, et al. Hydrogen peroxide induced changes in intracellular pH of guard cells precede stomatal closure[J]. *Cell Res*, 2001, 11:37-43.

(上接第 144 页)

- [12] Badano E I, Cavieres L A, Molina - Montenegro M A, et al. Slope aspect influences plant association patterns in the Mediterranean matorral of central Chile[J]. *Journal of Arid Environments*, 2005, 62(1):93-108.
- [13] Reich P B, Ellsworth D S, Walters M B, et al. Generality of leaf trait relationships: A test across six biomes[J]. *Ecology*, 1999, 80: 1955-1969.
- [14] Han W X, Fang J Y, Guo D L, et al. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China[J]. *New Phytologist*, 2005, 168:377-38.
- [15] He J S, Wang L, Flynn D, et al. Leaf nitrogen : phosphorus stoichiometry across Chinese grassland biomes[J]. *Oecologia*, 2008, 155:301-310.
- [16] Gusewell S, Koerselman W. Variation in nitrogen and phosphorus concentrations of wetland plants[J]. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2002, 5:37-61.
- [17] Reich P B, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101: 11001-11006.
- [18] Aerts R, Chapin III F S. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 2000, 30(2):1-68.
- [19] Elser J J, Bracken M E S, Cleland E F, et al. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems [J]. *Ecology Letters*, 2007, 10(12):1135-1142.
- [20] Tessier J T, Raynal D J. Use of nitrogen to phosphorus ratios in plant tissue as an indicator of nutrient limitation and nitrogen saturation[J]. *Journal of Applied Ecology*, 2003, 40(3):523-534.
- [21] 刘万德, 苏建荣, 李帅锋, 等. 云南普洱季风常绿阔叶林演替系列植物和土壤 C、N、P 化学计量特征[J]. *生态学报*, 2010, 30(23):6581-659.