

低温对开花期水稻颖花保护酶活性和过氧化物积累的影响

邓化冰^{1,2}, 王天顺¹, 肖应辉¹, 唐文帮¹, 盘毅¹, 陈立云¹

(1. 湖南农业大学 水稻研究所, 湖南 长沙 410128; 2 袁隆平农业高科技股份有限公司, 湖南 长沙 410001)

摘要: 以耐冷性不同的水稻品种 996 和 4628 为材料, 采用人工气候室进行低温 (19℃ (06 00–08 00, 19 00–23 00) / 21℃ (08 00–10 00, 16 00–19 00) / 23℃ (10 00–16 00) / 17℃ (23 00–06 00) 和适温 (24℃ (06 00–8 00, 19 00–23 00) / 26℃ (08 00–10 00, 16 00–19 00) / 30℃ (10 00–16 00) / 22℃ (23 00–06 00)) 处理, 研究了低温胁迫对水稻颖花中保护酶类活性和过氧化物积累的影响。结果表明, 低温处理期间水稻颖花中超氧化物歧化酶 (SOD), 过氧化物酶 (POX), 过氧化氢酶 (CAT) 和抗坏血酸过氧化物酶 (AsA-POX) 活性呈先升后降趋势; 随着低温处理时间延长, 膜脂过氧化产物丙二醛 (MDA) 和过氧化氢 (H₂O₂) 含量迅速上升。低温胁迫后期, 耐冷水稻品种 996 颖花中的 H₂O₂ 和 MDA 含量显著低于冷敏感水稻品种 4628, 这可能与耐冷水稻品种 996 低温胁迫期间的保护酶类活性显著高于冷敏感水稻品种 4628, 其活性氧的产生和清除较均衡有关。

关键词: 水稻; 低温胁迫; 颖花; 保护酶; 过氧化物

中图分类号: S511.01 文献标识码: A 文章编号: 1000-7091(2010)增刊-0062-06

Effect of Low Temperature on Protective Enzyme Activities and Hydrogen Peroxide Production in Spikelet of Rice at Flowering Stage

DENG Hua-bing^{1,2}, WANG Tian-shun¹, XIAO Ying-hui¹, TANG Wen-bang¹,
PAN Yi¹, CHEN Li-yun¹

(1. Rice Research Institute, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China; 2. Yuan Longping High-tech Agriculture Co. LTD., Changsha 410001, China)

Abstract The experiments were carried out in growth chambers to investigate the effects of low temperature stress during flowering period on protective enzyme activities and hydrogen peroxide production of spikelet using two rice cultivars including low-temperature tolerant cultivar 996 and low-temperature sensitive cultivar 4628. Seven day/night two treatments of optimal temperature (24℃ (06 00–8 00, 19 00–23 00) / 26℃ (08 00–10 00, 16 00–19 00) / 30℃ (10 00–16 00) / 22℃ (23 00–06 00)) and low temperature (19℃ (06 00–8 00, 19 00–23 00) / 21℃ (08 00–10 00, 16 00–19 00) / 23℃ (10 00–16 00) / 17℃ (23 00–06 00)) after heading were established. The results showed that superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT), peroxidase (POX) and ascorbic acid-peroxidase (AsA-POX) activities in spikelet of rice increased obviously at early stage of low temperature stress, then decreased rapidly. The contents of malondialdehyde (MDA) and hydrogen peroxide (H₂O₂) were increased remarkably with the overtime of low temperature. The increase of MDA content and H₂O₂ content in the cultivar 4628 was greater than that in the cultivar 996, which may relation with protective enzyme activities in the cultivar 996 were higher than that in the cultivar 4628 under low temperature stress. The above results indicated that the reactive oxygen metabolism of the cultivar 996 was more balanced than that in the cultivar 4628 under low temperature stress.

Key words Rice (*Oryza sativa*); Low temperature stress; Spikelet; Protective enzyme; Hydrogen peroxide

收稿日期: 2010-10-10

基金项目: 湖南省博士后基金项目 (2008RS4009); 湖南省自然科学基金项目 (10JJ3091); 湖南农业大学作物种质创新与资源利用国家重点实验室培训基地开放基金项目 (10KFXM10)

作者简介: 邓化冰 (1973-), 女, 湖南邵阳人, 博士, 副教授, 主要从事水稻耐冷生理及育种工作。

通讯作者: 陈立云 (1949-), 男, 湖南华容人, 教授, 博导, 主要从事水稻遗传育种工作。

水稻抽穗开花期的适宜温度范围为 25~30℃, 此期遇到低温会造成育性下降, 受精不良, 导致结实率降低。南方籼稻区的一季晚稻或双季晚稻主要是由于抽穗开花期遭遇低温造成结实率大幅度下降而减产, 如 2001 年 9 月 5–7 日, 湖南岳阳的日平均气温仅为 19.9、19.2、21.4℃, 导致正处于抽穗开花期的岳优 63 较正常年份减产 24.9%; 1997 年 9 月 14 日至 10 月 1 日湖南常德连续 18 d 日平均气温低于 22℃, 导致处于抽穗开花灌浆期的金优 198 结实率比正常年降低 15.2%, 减产 11.2%^[1]。因此, 如何提高籼稻后期的耐冷能力, 充分利用温光资源, 扩大双季稻的种植面积, 稳定和提高水稻产量已是亟待解决的问题。目前大多数的研究表明, 水稻孕穗开花期低温造成水稻结实率低的主要原因是由于低温冷害引起细胞功能降低和紊乱, 花药不能供给花粉足够养分, 花粉发育受阻及延迟, 花药内可育花粉数减少, 不育花粉数增多, 以致开花期花药不能正常开裂, 不能完成受精作用^[2-3]。至于低温胁迫究竟如何降低细胞功能? 前人就低温胁迫对水稻剑叶光合色素含量、抗氧化酶活性、膜脂过氧化及脂肪酸组分的影响进行了研究, 结果表明低温胁迫使剑叶中抗氧化酶活性之间变得不平衡, 使活性氧的产生与清除失衡, 过氧化物迅速积累, 膜脂过氧化加剧, 脂肪酸不饱和度上升, 从而导致水稻剑叶净光合速率降低^[4-5]。目前关于低温对水稻的伤害机理主要集中在对剑叶功能的伤害机理上, 且主要集中在幼苗期^[6-8]。而关于低温胁迫对颖花的抗氧化酶活性及过氧化物积累的影响还未见报道。本研究以抽穗期遇低温结实率高、耐冷性强的早稻品种 996(通过国审的超级杂交早稻组合陆两优 996 的父本) 及抽穗期遇低温结实率低、耐冷性弱的早稻品种 4628 为材料^[9], 通过人工模拟低温胁迫下水稻颖花保护酶活性和过氧化物积累的变化, 探讨低温胁迫对颖花本身的伤害机理, 旨在为广适性水稻品种选育和耐冷高产栽培提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 材料与处理

试验于 2009 年在湖南农业大学水稻科学研究所进行。供试材料为耐冷水稻品种 996 和冷敏感水稻品种 4628, 均由湖南农业大学水稻科学研究所提供。其中冷敏感水稻品种 4628 于 2009 年 5 月 1 日播种, 5 月 26 日移栽; 耐冷水稻品种 996 于 2009 年 5 月 7 日播种, 6 月 1 日移栽, 使两个供试材料的始穗期基本一致。低温处理前 15 d 选择生长发育进程基本一

致的植株移栽于盆钵中(盆钵内径 266 mm, 高度 190 mm), 每钵 3 株, 供试材料各 40 盆, 当每株有 3 个分蘖穗抽出剑叶 1 cm 左右时, 用纤维绳标记稻穗, 将供试材料移入人工气候室的中间位置(面积为 10.36 m²) 分别进行适温和低温处理(每个品种各 20 盆)。适温处理: (24℃ (06 00–08 00 19 00–23 00) / 26℃ (08 00–10 00 16 00–19 00) / 30℃ (10 00–16 00) / 22℃ (23 00–06 00)); 低温处理: (19℃ (06 00–08 00 19 00–23 00) / 21℃ (08 00–10 00 16 00–19 00) / 23℃ (10 00–16 00) / 17℃ (23 00–06 00))。光照强度 1 500 lx, 日光照时间 13.5 h, 相对湿度控制在 75% 左右。连续处理 7 d 后, 将处理材料移到室外让其自然生长。成熟后考察标记穗的平均结实率, 计算结实率下降值。分别于处理的第 48、96、144 和 192 h 取标记稻穗的上部 3 个一次枝梗上的第 1~5 朵颖花进行各项生理指标测定, 每处理重复 3 次。

1.2 测定项目与方法

1.2.1 花药开裂测定 于低温和适温处理第 4 天 10 00–12 00 每个处理取标记稻穗的 60 朵已开放小花, 用镊子将颖壳剥掉, 在显微镜下直接观察花药开裂情况, 计算花药开裂系数, 3 次重复。

1.2.2 SOD 活性的测定 将取样的颖花剪成细末, 充分混匀后称样, 测定方法参照李合生^[10]的方法。

1.2.3 POX 活性的测定 将取样的颖花剪成细末, 充分混匀后称样, 测定方法参照 Scobbie 等^[11]的方法。

1.2.4 CAT 活性的测定 将取样的颖花剪成细末, 充分混匀后称样, 测定方法参照张宪政^[12]的方法。

1.2.5 AsA-POX 活性的测定 将取样的颖花剪成细末, 充分混匀后称样, 测定方法参照 Nakano 和 Asada^[13]的方法。

1.2.6 MDA 含量测定, 将取样的颖花剪成细末, 充分混匀后称样, 采用硫代巴比妥酸 (TBA) 比色法, 测定方法参照 Heath 和 Pakcer^[14]的方法。

1.2.7 过氧化氢 (H₂O₂) 含量测定 将取样的颖花剪成细末, 充分混匀后称样, 测定方法参照 Kar 和 Choudhuri^[15]的方法。

1.3 数据分析

所有试验数据处理和方差分析用 Microsoft Excel 和 DPS 软件完成。

2 结果与分析

2.1 低温胁迫对水稻结实率及花药开裂的影响

水稻开花期低温胁迫对其结实率影响显著, 996 和 4628 低温胁迫下的结实率均显著低于其适温对

照,但结实率的下降幅度在耐冷性不同的品种间存在显著差异,996低温胁迫下的结实率极显著高于4628 结实率下降值极显著低于 4628 说明 996开花期耐冷性极显著强于 4628(表 1)。花药两端均开裂为完全开裂,花药只有一端开裂为部分开裂,两端均未开裂为未开裂,据此定义花药开裂系数(K)为: $K = (\text{完全开裂花药数} + \text{部分开裂花药数}) / \text{镜检花药总数}^{[16]}$ 。K 值的生物学意义在于表示花药散落花粉的效率, K 值大,散落花粉的效率,柱头上易着粉; K 值小,散落花粉的效率低,柱头上不易着粉。K 值的变幅为 0~ 1。从表 1 可看出, 适温下耐

表 1 低温胁迫下水稻结实率及花药开裂状况

Tab 1 Seed setting rate and anther dehiscence of rice under low temperature stress

品种 Varieties	处理 Treatment	结实率 % Seed setting rate	结实率下降值 % Seed-setting rate lowering value	花药完全开裂 Full dehiscence	花药部分开裂 Part dehiscence	花药未开裂 Full indhiscence	花药开裂系数 Anther dehiscence coefficient	花药开裂系数下降值 Anther dehiscence coefficient lowering value
996	低温	69.03±2.36 bB	21.81±2.11 bB	44±3.00 bB	8±1.53 aAB	8±0.58 bB	0.872±0.025 bB	0.083±0.017 bB
	对照 (CK)	81.87±3.42 aA		54±1.53 aA	3±1.53 aA	3±0.58 cC	0.955±0.025 aA	
4628	低温	30.11±1.78 cC	51.35±0.25 aA	28±2.00 cC	10±1.00 aA	22±2.08 aA	0.639±0.009 cC	0.339±0.019 aA
	对照 (CK)	81.46±2.02 aA		53±1.53 aA	5±1.15 bBC	2±1.15 cC	0.978±0.009 aA	

2.2 低温胁迫对水稻颖花氧化相关酶类活性变化的影响

2.2.1 低温胁迫对水稻颖花 SOD 活性的影响
SOD 是植物体内清除活性氧自由基的关键酶,其活性的强弱与植物抗氧化能力密切相关。由图 1 可以看出, 两品种低温下颖花中 SOD 活性均呈先升后降再升趋势, 即低温处理开始 SOD 活性开始增加, 于处理后的第 48 小时达到高峰, 而后呈下降趋势, 低

冷品种 996 与冷敏感品种 4628 的花药开裂系数差异不显著, 而低温胁迫下耐冷品种 996 与冷敏感品种 4628 的花药开裂系数差异极显著, 低温胁迫下耐冷品种 996 花药开裂系数的下降幅度显著低于冷敏感品种 4628。对花药开裂系数和结实率相关分析表明, 花药开裂系数与结实率存在显著正相关, 相关系数为 0.997 9。结果表明, 低温胁迫下耐冷品种 996 的花药开裂系数仍较高, 说明其花药仍保持较高的开裂能力, 使其花药散落花粉的效率, 因此柱头上有较多的花粉着落机会, 从而结实率高。

温胁迫结束后又急剧上升。低温处理初期耐冷品种 996 的 SOD 活性与其适温对照差异不显著, 至低温胁迫的第 96 小时和 144 小时, 耐冷品种 996 的 SOD 活性显著高于其适温对照; 而冷敏感品种 4628 低温处理期间的 SOD 活性却显著低于其适温对照。低温胁迫期间耐冷水稻品种 996 的 SOD 活性均显著高于冷敏感水稻品种 4628。

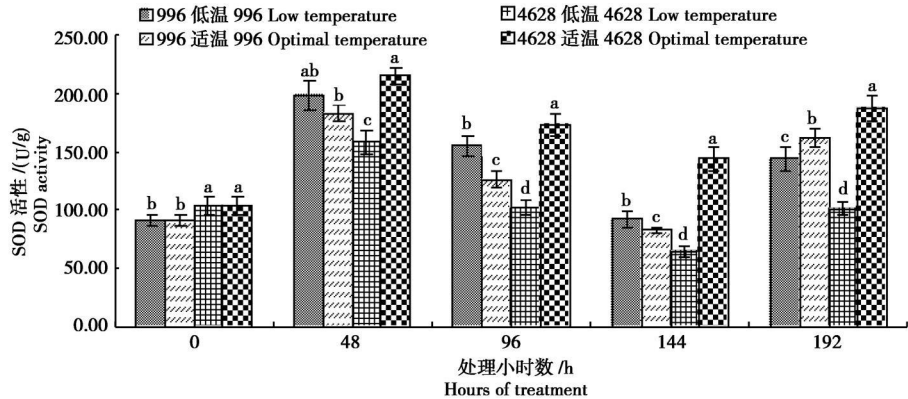


图 1 低温胁迫下水稻颖花 SOD 活性的动态变化

Fig 1 Dynamics and changes of SOD activity in spikelet of rice under low temperature stress

2.2.2 低温胁迫对水稻颖花 POX 活性的影响
由图 2 可以看出, 两品种低温胁迫下颖花 POX 活性均呈先升后降的趋势, 于低温胁迫后的第 96 小时达到高峰, 而后呈下降趋势。整个处理期间, 耐冷品种 996 的 POX 活性与其适温对照差异不显著; 而冷敏感品种 4628 低温处理期间和低温胁迫结束后恢复期的 POX 活性均显著低于其适温对照。低温胁迫

初期和低温胁迫结束后恢复期耐冷水稻品种 996 的 POX 活性与冷敏感水稻品种 4628 差异不显著, 而低温胁迫的第 96 小时和 144 小时, 耐冷品种 996 的 POX 活性显著高于冷敏感水稻品种 4628。

2.2.3 低温胁迫对水稻颖花 CAT 活性的影响
由图 3 可知, 耐冷品种 996 和冷敏感品种 4628 低温胁迫初期颖花 CAT 活性均急剧上升, 于低温胁迫后的

48 h达峰值, 尔后随着低温胁迫时间的延长, CAT 活性急剧下降。适温处理下, 耐冷品种 996和冷敏感品种 4628的 CAT活性差异不显著。除在低温胁迫后的 48 h时耐冷品种 996和冷敏感品种 4628低

温处理下的 CAT 活性显著高于其适温对照外, 其余时间均显著低于其适温对照。低温胁迫期间耐冷水稻品种 996的 CAT 活性显著高于冷敏感水稻品种 4628

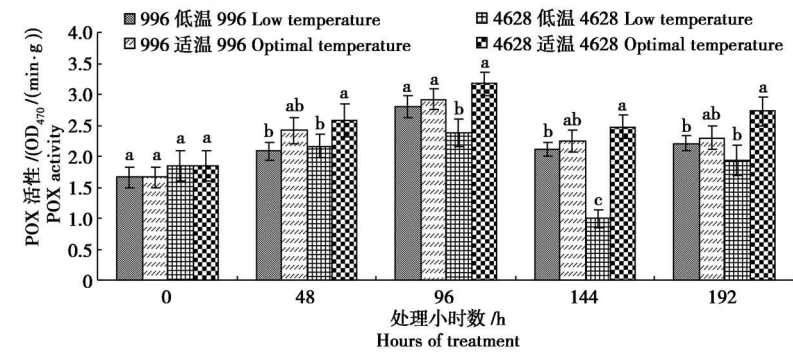


图 2 低温胁迫条件下水稻颖花 POX活性的动态变化

Fig 2 Dynamics and changes of POX activity in spikelet of rice under low temperature

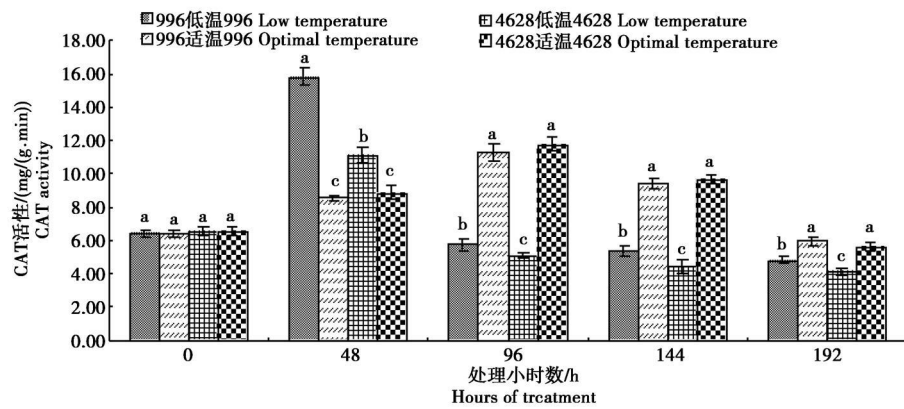


图 3 低温胁迫条件下水稻颖花 CAT活性的动态变化

Fig 3 Dynamics and changes of CAT activity in spikelet rice under low temperature stress

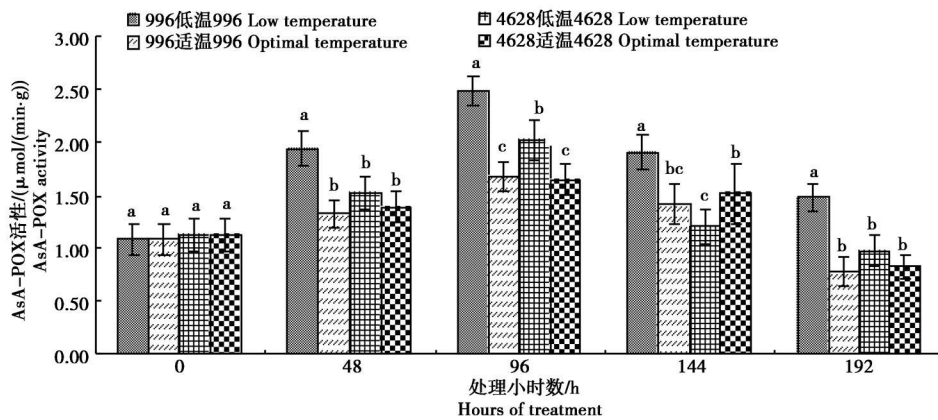


图 4 低温胁迫条件下水稻颖花 AsA-POX活性的动态变化

Fig 4 Dynamics and changes of AsA-POX activity in spikelet of rice under low temperature stress

2 2 4 低温胁迫对水稻颖花 AsA-POX 活性的影响
AsA-POX 与 SOD、POX 及 CAT 作为活性氧的有效清除剂, 能够在逆境胁迫和衰老过程中清除植物体内过量的活性氧, 维持活性氧的代谢平衡、保护膜结构, 从而使植物在一定程度上忍耐、抵抗逆境胁迫, 减缓或延缓植物器官的衰老过程^[18]。从图 4 可看出, 低温胁迫开始时, 两品种颖花中 AsA-POX 活

性均有不同程度的增加, 低温处理后第 96 小时左右达到峰值, 其中耐冷品种 996 低温胁迫下 AsA-POX 活性的增幅显著大于冷敏感水稻品种 4628 而后随着低温胁迫时间的延长, AsA-POX 活性下降。适温处理下, 耐冷品种 996 和冷敏感品种 4628 的 AsA-POX 活性差异不显著。低温胁迫期间耐冷水稻品种 996 颖花中的 AsA-POX 活性均显著高于冷敏感

水稻品种 4628 和其适温对照。

2 3 低温胁迫与水稻颖花过氧化物积累的关系

2 3 1 低温胁迫与水稻颖花 H_2O_2 含量的关系

低温胁迫下,两品种颖花中 H_2O_2 含量均呈迅速上升趋势,但冷敏感水稻品种 4628 颖花中 H_2O_2 含量上升更为迅速,从低温处理第 48~192 小时,冷敏感水稻品种 4628 低温胁迫下的 H_2O_2 含量均显著高于其适温对照。而低温胁迫初期,耐冷水稻品种

996 低温胁迫下的 H_2O_2 含量与其适温对照差异不显著;从低温处理第 144~192 小时,耐冷水稻品种 996 低温胁迫下的 H_2O_2 含量均显著高于其适温对照。适温下耐冷水稻品种 996 颖花中 H_2O_2 含量与冷敏感水稻品种 4628 差异不显著;而低温胁迫下,耐冷水稻品种 996 颖花中 H_2O_2 含量显著低于冷敏感水稻品种 4628 (图 5)。

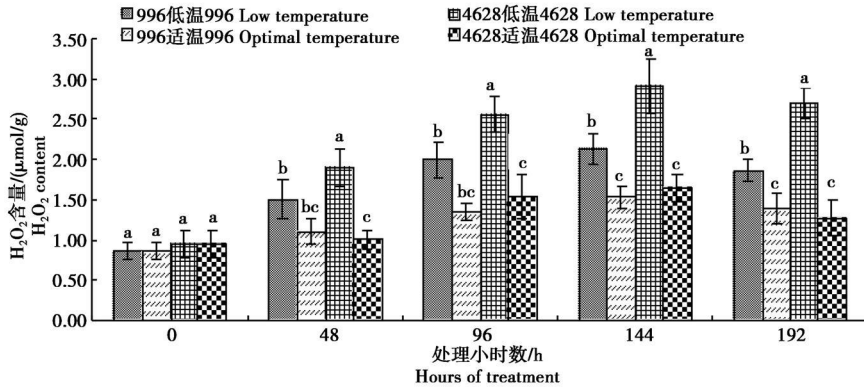


图 5 低温胁迫下颖花 H_2O_2 含量的动态变化

Fig 5 Dynamic changes of H_2O_2 content in spikelet under low temperature stress

2 3 2 低温胁迫对水稻颖花 MDA 含量的影响

低温胁迫使水稻颖花中 MDA 含量增加,随胁迫时间延长,MDA 含量迅速并持续上升。适温下耐冷水稻品种 996 颖花中 MDA 含量与冷敏感水稻品种 4628 差异不显著;低温胁迫初期,耐冷水稻品种 996

颖花中 MDA 含量与冷敏感水稻品种 4628 差异不显著,随着胁迫时间延长,冷敏感品种 4628 颖花中 MDA 含量急剧增加,显著高于耐冷水稻品种 996。说明低温胁迫下冷敏感品种 4628 颖花中 MDA 含量的上升幅度显著高于耐冷水稻品种 996 (图 6)。

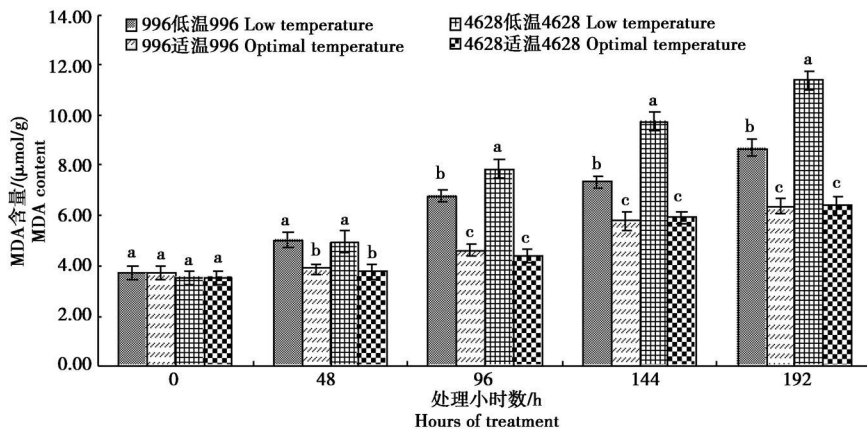


图 6 低温胁迫下颖花 MDA 含量的动态变化

Fig 6 Dynamic changes of MDA content in spikelet under low temperature stress

3 讨论

逆境胁迫下植物体内活性氧所造成的氧化伤害是一种普遍现象^[17]。植物体内活性氧的清除由酶促和非酶促两大系统完成。SOD、POX、CAT、ASA-POX 作为活性氧的有效清除剂,能够在逆境胁迫和衰老过程中清除植物体内过量的活性氧,维持活性

氧的代谢平衡,从而使植物免遭伤害^[18]。Prasad 等^[19]认为高水平的活性氧可使膜脂过氧化及大分子蛋白质之间聚合,从而导致膜结构和功能的破坏或蛋白质变性,引起膜结构的变化及电解质外渗。前人的研究表明,在一定的低温范围内,剑叶中保护酶类活性表现上升,有利于保持植物体内自由基的产生和清除之间的平衡,不致造成膜脂过氧化,但品

种间存在差异^[20, 21]。本研究结果表明, 耐冷水稻品种 996 和冷敏感水稻品种 4628 颖花中 SOD、POX、CAT 和 ASA-POX 这四种酶活性在低温胁迫期间表现先升后降趋势, 即胁迫初期, 这四种酶活性增加, 活性氧清除能力较高, 随着胁迫时间延长, 保护酶系统被破坏, 酶活性下降, 活性氧清除能力降低; 低温胁迫期间耐冷水稻品种 996 颖花中这四种酶活性均显著高于冷敏感水稻品种 4628 说明耐冷水稻品种 996 具有较强的活性氧清除能力, 从而能较好地维持细胞膜的稳定性, 因此其耐冷性强。

低温胁迫下, 由于活性氧的产生和清除不均衡, 使 H_2O_2 等活性氧浓度增加, 膜脂脂肪酸中不饱和键被过氧化, 膜脂过氧化程度加剧, 过氧化产物 MDA 含量上升, MDA 大量与膜蛋白结合, 造成膜结构破坏和功能丧失, 从而表现膜透性加大, 电解质外渗^[22]。本研究结果表明, 随着低温胁迫时间延长, SOD、POX、CAT、ASA-POX 等保护酶活性下降, 活性氧清除能力降低, 两品种颖花中的 H_2O_2 浓度增加, 膜脂过氧化程度加剧, 导致膜脂过氧化产物 MDA 含量的增加。冷敏感水稻品种 4628 颖花中 H_2O_2 和 MDA 含量均高于耐冷水稻品种 996 说明耐冷水稻品种 996 在低温胁迫下仍保持较高的保护酶活性, 其颖花中 MDA 的积累低于冷敏感水稻品种, 对膜结构的影响较小。因此耐冷水稻品种 996 在低温胁迫下仍能保持较正常的细胞功能, 能满足花粉发育所需的大部分养分, 花药能较正常开裂, 这可能是 996 低温胁迫下结实率高, 耐冷性强于 4628 的生理基础。

参考文献:

- [1] 孔佳良, 余冬林. 低温冷害对湖南晚稻危害特点及调控技术 [J]. 湖南农业科学, 2009(7): 67–69
- [2] 叶昌荣, 戴陆园, 王建军, 等. 低温冷害影响水稻结实率的要因分析 [J]. 西南农业大学学报, 2000 22(4): 307–309
- [3] 叶昌荣, 戴陆园, 廖新华, 等. 低温诱导下水稻花药和不育花粉数的变化及其与耐冷性的关系 [J]. 西南农业学报, 1996 9(3): 1–6
- [4] 施大伟, 张成军, 陈国祥, 等. 低温对高产杂交稻抽穗期剑叶光合色素含量和抗氧化酶活性的影响 [J]. 生态与农村环境学报, 2006 22(2): 40–44
- [5] 王 萍, 张成军, 陈国祥, 等. 低温对水稻剑叶膜脂过氧化和脂肪酸组分的影响 [J]. 作物学报, 2006 32(4): 568–572
- [6] 王 萍, 张成军, 陈国祥, 等. 低温对水稻幼苗类囊体膜脂肪酸组分和膜脂过氧化的影响 [J]. 中国水稻科学, 2006 20(4): 401–405
- [7] 王 静, 孙 磊, 张成军, 等. 杂交稻幼苗期对低温胁迫的生理反应 [J]. 作物学报, 2006 32(7): 1049–1056
- [8] 李 霞, 戴传超, 焦德茂, 等. 光照条件下低温对水稻籼粳亚种幼苗抗氧化物质含量的影响 [J]. 植物生理与分子生物学学报, 2006 32(3): 345–353
- [9] 邓化冰, 肖应辉, 唐文帮, 等. 两系杂交早稻父本 996 孕穗期和开花期耐冷性评价 [J]. 杂交水稻, 2009, 24(6): 62–65
- [10] 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 167–169
- [11] Scebba F, Sebastiani L, Vitagliano C. Protective enzymes against activated oxygen species in wheat (*Triticum aestivum* L.) seedling response to cold acclimation [J]. Plant Physiol 1999, 155: 762–768
- [12] 张宪政. 作物生理研究法 [M]. 北京: 农业出版社, 1992 201–212, 197–198
- [13] Nakano Y, Asada K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts [J]. Plant Cell Physiol 1981, 22: 867–880
- [14] Heath RL, Pakcer L. Photoperoxidation in isolated chloroplasts I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation [J]. Arch Biochem Biophys 1968 125: 189–198
- [15] Patterson B D, Macrae E A, Ferguson I B. Estimation of hydrogen peroxide in plant extracts using titanium (IV) [J]. Anal Biochem, 1984, 134: 487–492
- [16] 隗 溟, 王光明, 陈国惠, 等. 盛花期高温对两系杂交稻两优培九结实率的影响 [J]. 杂交水稻, 2002, 17(1): 51–53
- [17] 肖用森, 王正直, 郭绍川. 低温胁迫对杂交稻及其亲本幼苗内活性氧清除剂的影响 [J]. 杂交水稻, 1990, 5(5): 39–42
- [18] 刘家忠, 龚 明. 植物抗氧化系统研究进展 [J]. 云南师范大学学报, 1999 19(6): 1–11
- [19] Prasad T K. Mechanism of chilling-induced of dative stress injury and tolerance change in antioxidant system, oxidation of proteins and lipids and protease activities [J]. Plant 1996 10: 1017–1026
- [20] 王 静, 张成军, 陈国祥, 等. 低温对灌浆期水稻剑叶光合色素和类囊体膜脂肪酸的影响 [J]. 中国水稻科学, 2006 20(2): 177–182
- [21] 邵继荣, 刘永胜, 周仕春, 等. 冷锻炼对提高水稻幼苗抗寒性及其细胞器膜结构稳定性的影响 [J]. 作物学报, 1999, 25(5): 569–574
- [22] 李美茹, 刘鸿先, 王以柔, 等. 低温下水稻幼苗叶片细胞膜膜脂过氧化和膜磷脂脱酯化反应 [J]. 广西植物, 1998, 18(2): 173–176