

NaHSO₃ 对姜叶片光合作用与活性氧及氮代谢关键酶活性的影响

李海东¹, 张永征¹, 徐坤^{1,*}, 肖静²

(¹ 山东农业大学园艺科学与工程学院/作物生物学国家重点实验室/农业部黄淮地区园艺作物生物学与种质创制重点实验室, 山东泰安 271018; ² 山东省泰安市岱岳区农业局农技站, 山东泰安 271000)

摘要: 采用光呼吸抑制剂 NaHSO₃ 抑制光呼吸后, 测定了姜叶片光合作用相关参数、叶绿素荧光参数、米勒反应及氮代谢关键酶活性等的变化。结果表明, NaHSO₃ 处理姜叶片 1 d 后, 净光合速率较对照上升了 19%, 但随后呈现出下降趋势, 至处理后 6 d 时比对照降低了 17%, 同时伴随着 G_s 及 C_i 的降低, NaHSO₃ 处理显著降低了 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 、 q_p , 提高了 NPQ, 增强了米勒反应, 增加了过氧化氢含量, 降低了硝酸还原酶、谷氨酰胺合成酶和谷氨酸合酶活性, 表明 NaHSO₃ 抑制姜叶片光呼吸的同时, 也显著抑制了碳氮代谢。

关键词: 姜; 光呼吸; 光能耗散; 氮代谢

中图分类号: S 632.5

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2013) 08-1494-07

Effects of NaHSO₃ on Photosynthesis and Reactive Oxygen and Nitrogen Metabolism Enzyme Activity in Ginger Leaves

LI Hai-dong¹, ZHANG Yong-zheng¹, XU Kun^{1,*}, and XIAO Jing²

(¹College of Horticulture Science and Engineering, Shandong Agricultural University/State Key Laboratory of Crop Biology/Key Laboratory of Biology and Genetic Improvement of Horticultural Crops in Huanghuai Region, Ministry of Agriculture, Tai'an, Shandong 271018, China; ²Agrotechnical Station, Agricultural Bureau of Daiyue District, Tai'an, Shandong 271000, China)

Abstract: Gas exchange, chlorophyll fluorescence, the Mehler reaction, and activities of nitrate reductase, glutamine synthetase, and glutamate synthase were measured after addition of the photorespiration inhibitor NaHSO₃ in ginger leaves. According to our results, after 1 day of NaHSO₃ treatment, the net photosynthetic rate increased by 19% compared with the control. The rate subsequently decreased and was reduced by 17% compared with the control on day 6. Meanwhile, stomatal conductance and the intercellular CO₂ concentration decreased. NaHSO₃ treatment significantly decreased the F_v/F_m , Φ_{PSII} , q_p , and activities of nitrate reductase, glutamine synthetase and glutamate synthase, and increased NPQ, the Mehler reaction, and H₂O₂ concentration. These results show that carbon and nitrogen metabolism is reduced when NaHSO₃ inhibits photorespiration in ginger leaves.

Key words: ginger; photorespiration; light energy allocation; nitrogen metabolism

收稿日期: 2013-02-10; 修回日期: 2013-06-17

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31171953)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: xukun@sdau.edu.cn)

C₃ 植物的光合碳代谢包括碳同化和光呼吸, 光呼吸分解的有机物约占光合合成有机物的三分之一 (Decker, 1955)。因此抑制光呼吸, 在理论上有利于同化物的积累和产量的提高 (Zelitch, 1974, 1992; Maurino & Peterhansel, 2010)。亚硫酸氢钠 (NaHSO₃) 可以作为一种有效的光呼吸抑制剂 (Zelitch, 1966)。虽然已有关于叶面喷施 NaHSO₃ 使作物增产的报道 (彭若福和张其德, 1988; 王宪泽等, 2002), 但多数研究认为, 光呼吸受抑后, 光合速率或光合机构并没有得到改善。陈明霞等 (2011) 的研究表明, 使用光呼吸抑制剂处理水稻后, 其叶片光合速率下降; Takahashi 等 (2007) 的研究表明, 拟南芥光呼吸突变体的光呼吸反应受阻, 光抑制明显加重; 郭连旺等 (1995) 发现, 通过降低氧气浓度抑制光呼吸以后, 棉花叶片出现了明显的光抑制; 谭实和沈允钢 (1987) 研究发现, 菠菜叶片外施 NaHSO₃ 后第 1 天光合速率上升 20%, 至第 7 天时则与对照无显著差异; 而烟草和小麦外施 NaHSO₃ 导致叶片的气孔导度下降。

姜作为一种 C₃ 植物, 其光呼吸可以耗散过剩光能, 外施 NaHSO₃ 抑制光呼吸后, 光抑制加重 (徐坤等, 2002), 表明抑制光呼吸后, 姜的光能利用及过剩光能的耗散发生了改变。但如何变化, 尚未见报道。本试验中研究了光呼吸抑制剂 NaHSO₃ 对姜叶片光合作用及过剩光能耗散途径的影响, 以期揭示光呼吸在姜叶片光能利用过程中的作用。

1 材料与方法

1.1 试验设计

试验于 2011 年在山东农业大学园艺实验站进行。供试品种为‘莱芜大姜’, 4 月中旬播种于直径 30 cm, 高 50 cm 的陶盆内, 以酸洗洁净的石英砂作栽培基质, 浇灌 Hoagland 营养液, 置防雨棚内培养。7 月中旬, 待姜长至 3~4 个分枝时, 对植株喷施 200 mg·L⁻¹ 的 NaHSO₃ 溶液以抑制光呼吸, 以喷施去离子水为对照。试验设 3 次重复, 每重复 40 盆, 随机区组排列。

1.2 试验方法

选取姜主茎上数第 3 片展开功能叶, 分别于处理的 0、1、3、6 和 9 d 的 11 时左右测定相关指标, 每次测定均重复 3 次。为消除不同处理被测叶片因时间变化所致的光强差异, 测定时均采用仪器的内置光源, 并根据防雨棚内 11 时左右的自然光强统一设定为 960 μmol·m⁻²·s⁻¹。

采用 PP-Systems 公司生产的 Ciras-1 便携式光合测定系统分别测定大气 (21% O₂, 360 μmol·mol⁻¹ CO₂) 与自配低氧气体 (2% O₂, 360 μmol·mol⁻¹ CO₂) 条件下叶片的光合速率 (P_n), 气孔导度 (G_s), 胞间 CO₂ 浓度 (C_i) 等光合参数, 并计算气孔限制值 (L_s), 每次测定选取 3 株。计算光呼吸速率 $P_r = P_{n2} - P_{n1}$, 式中 P_{n2} 为低氧气体下的 P_n , P_{n1} 为大气条件下的 P_n 。

采用 Hansatech 公司生产的 FMS-2 便携式调制荧光仪测定叶片叶绿素荧光参数。每次测定光适应下叶片的荧光参数时, 将待测定叶片夹入暗适应夹, 立即启动 FMS-2 设定的光化光, 照光 10 min 后, 测定光适应下叶片的 F_m' , F_s , 启动远红光后测定 F_o' 。整个测定过程用事先设置在 FMS-2 中的控制程序完成。叶片经暗适应 15 min 后, 照射检测光 (< 0.05 μmol·m⁻²·s⁻¹) 测定初始荧光 (F_o), 再照射饱和脉冲光 (12 000 μmol·m⁻²·s⁻¹) 测定最大荧光 (F_m)。根据测得参数计算, 实际光化学效率 $\Phi_{PSII} = (F_m' - F_s) / F_m'$ (Genty et al., 1989), 最大光化学效率 $F_v/F_m = (F_m - F_o) / F_m$, 光化学淬灭系数 $q_p = (F_m' - F_s) / (F_m' - F_o')$ 和非光化学淬灭 $NPQ = F_m/F_m' - 1$ 。

米勒反应以 Miyake 和 Yokota (2000) 的方法进行测算。按公式 $Je (PS II) = PFD \times \Phi_{PSII} \times \alpha$ 计算总电子流 $Je (PS II)$, 其中 $\alpha = 4 \times (P_n + R_d) / (PFD \times \Phi_{PSII})$; 按公式 $Ja = Je (PS II) - [Je (PCR) + Je$

(PCO)]计算额外电子流 J_a , 而 J_e (PCR) + J_e (PCO) = $(P_n + R_d) \times (4C_i + 8\Gamma) / (C_i - \Gamma)$, 其中 R_d 为暗呼吸速率, Γ 为 CO_2 补偿点。通过光合仪与荧光仪联用分别测定和计算出大气条件 (21% O_2 , $360 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1} \text{CO}_2$) 与自配低氧气体 (2% O_2 , $360 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1} \text{CO}_2$) 条件下的 J_a 和 J_a' , 根据下式计算米勒反应: 米勒反应 = $J_a - J_a'$ 。

硝酸还原酶 (NR) 活性参照赵世杰等 (2002) 的方法测定, 谷氨酰胺合成酶 (GS) 活性参照赵全志等 (2008) 的方法测定, 谷氨酸合酶 (GOGAT) 活性参照 Singh 和 Srivastava (1986) 测定, 过氧化氢含量参照 Sairam 和 Srivastava (2002) 的方法, 过氧化氢酶活性 (CAT) 参照赵世杰等 (2002) 的方法测定。

试验数据用 DPS 数据处理系统进行分析, 采用 Duncan's 新复极差法进行显著性检验 ($P < 0.05$)。

2 结果与分析

2.1 NaHSO_3 对姜叶片光呼吸速率的影响

图 1 显示, 在整个试验过程中, 对照的叶片光呼吸速率 P_r 虽然有波动, 但是变化不显著, 基本维持在 $3.9 \sim 4.4 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间; 外施 NaHSO_3 1 d 后, 叶片 P_r 降低到对照的 20% 左右, 在随后的 8 d 中, 其 P_r 变化不显著, 在 $0.8 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右。这表明姜叶片喷施 NaHSO_3 , 可显著抑制其 P_r 。

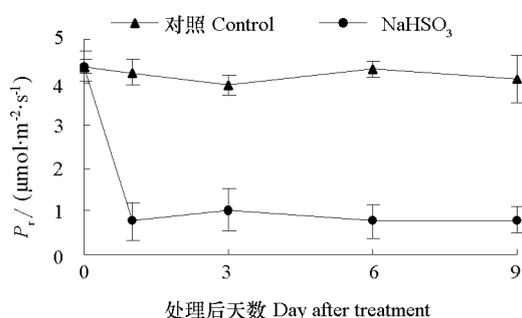


图 1 NaHSO_3 处理对姜叶片光呼吸速率 (P_r) 的影响
Fig. 1 Effects of NaHSO_3 on photo-respiratory rate in ginger leaves

2.2 NaHSO_3 对姜叶片光合参数的影响

从图 2 可以看出, 对照的叶片 P_n 在整个试验过程中变化不大, NaHSO_3 处理 1 d 后 P_n 较

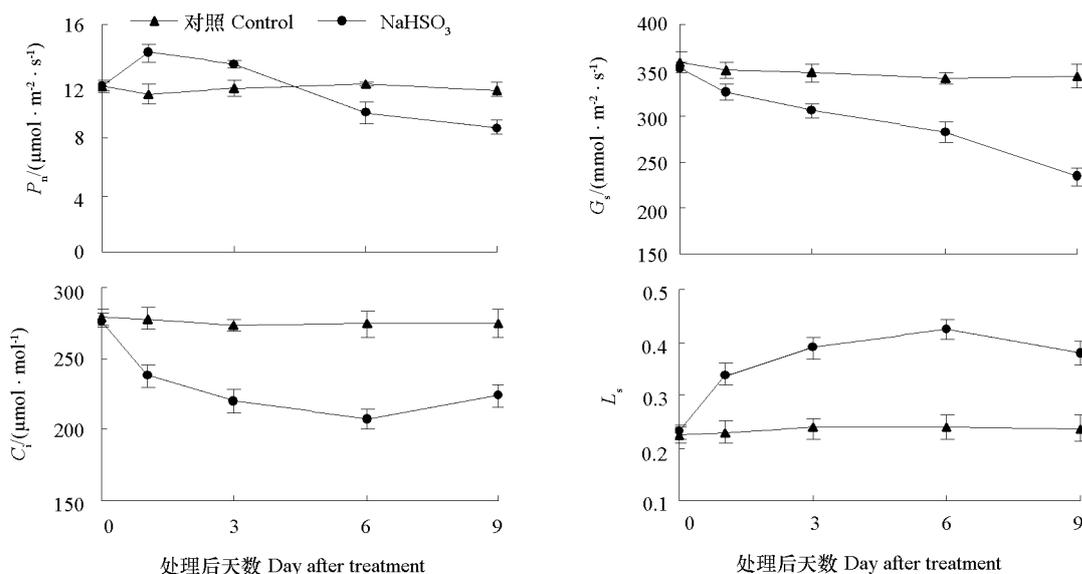


图 2 NaHSO_3 处理对姜叶片光合参数的影响
Fig. 2 Effects of NaHSO_3 on photosynthetic parameters in ginger leaves

对照上升了 19%，但随后即呈现出下降趋势，至处理 6 d 时比对照降低了 17%，9 d 时仅为对照的 76%。对照的气孔导度 (G_s)、胞间 CO₂ 浓度 (C_i) 及气孔限制值 (L_s) 变化不大，但 NaHSO₃ 处理的叶片 G_s 持续降低，至处理 9 d 时仅为对照的 68%，而 C_i 虽在处理的前 6 d 持续降低，但 6 d 后开始升高，至第 9 天时也仅为对照的 81%。NaHSO₃ 处理的姜叶片 L_s 在整个试验过程中均显著高于对照，表明气孔的关闭是造成光合速率下降的重要因素。

2.3 NaHSO₃ 对姜叶片叶绿素荧光参数的影响

图 3 显示，在整个试验过程中，对照植株叶片最大光化学效率 (F_v/F_m) 变化不显著，NaHSO₃ 处理后， F_v/F_m 显著下降，显示 NaHSO₃ 处理加重了姜叶片的光抑制程度。此外，对照的实际光化学效率 (Φ_{PSII})、光化学淬灭系数 (q_p) 和非光化学淬灭 (NPQ) 均变化不大，但 NaHSO₃ 处理导致 Φ_{PSII} 及 q_p 大幅度下降，到处理第 9 天时分别仅为对照的 56% 和 55%，而 NPQ 则上升，至处理 9 d 时接近对照的 2 倍，表明 NaHSO₃ 处理显著降低了光能利用效率，增加了热耗散。

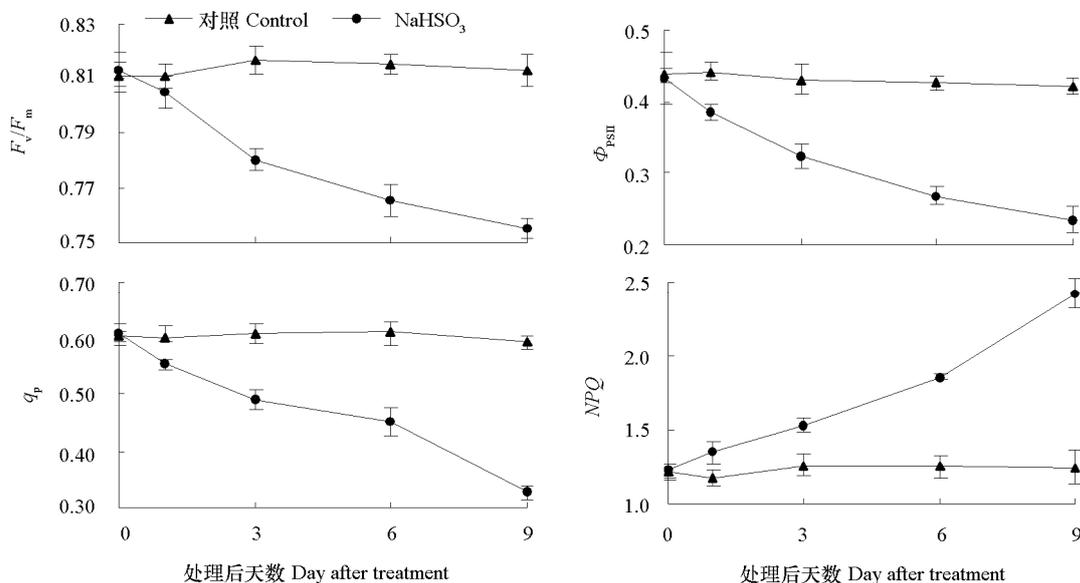


图 3 NaHSO₃ 处理对姜叶片荧光参数的影响

Fig. 3 Effects of NaHSO₃ on fluorescence parameters in ginger leaves

2.4 NaHSO₃ 对姜叶片米勒反应及活性氧代谢的影响

图 4 显示，对照植株叶片用于米勒反应的电子流较为稳定，NaHSO₃ 处理后 1 d，米勒反应增加为对照的近 2 倍，随后呈现为逐渐下降的趋势，但至处理后 9 d 时，仍然显著高于对照。

NaHSO₃ 处理的姜叶片 H₂O₂ 含量显著高于对照，并且呈持续上升趋势，在处理 1、3、6 和 9 d 分别比对照增加了 47%、62%、58% 和 82%，而其 CAT 活性显著下降，尤以处理后 1 d 下降较为迅速，随后逐渐趋缓，但对照的 CAT 活性变化不大。

2.5 NaHSO₃ 对姜叶片氮代谢关键酶活性的影响

图 5 显示，对照植株叶片硝酸还原酶 (NR) 活性在试验过程中仅有轻微上升，但 NaHSO₃ 处理后 NR 活性呈快速下降趋势，在处理 1、3、6 和 9 d 分别比对照下降了 10%、26%、35% 和 65%。NaHSO₃ 处理也显著降低了谷氨酰胺合成酶 (GS) 和谷氨酸合酶 (GOGAT) 活性，至处理后 9 d 时，二者分别仅是对照的 45% 和 34%。

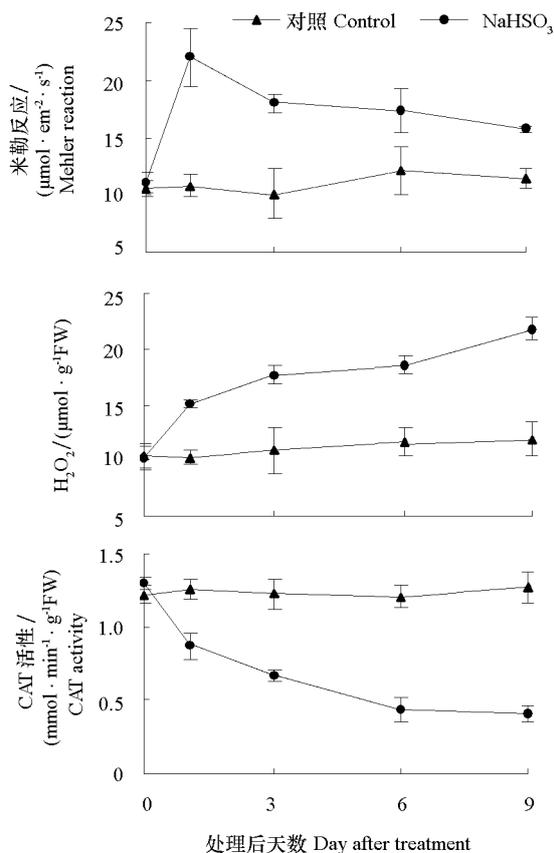


图4 NaHSO₃处理对姜叶片米勒反应、过氧化氢含量和过氧化氢酶活性的影响

Fig. 4 Effects of NaHSO₃ on Mehler reaction, H₂O₂ contents and CAT activity in ginger leaves

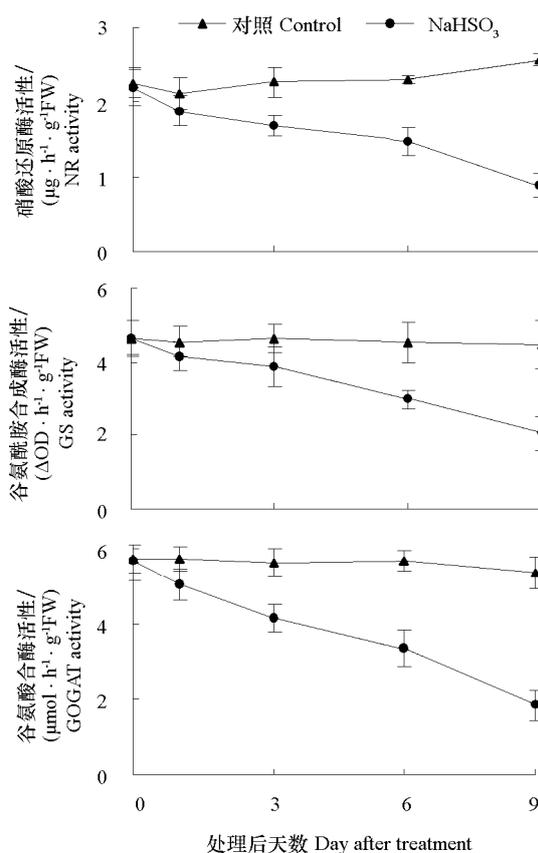


图5 NaHSO₃处理对姜叶片氮代谢关键酶活性的影响

Fig. 5 Effects of NaHSO₃ on key enzymes activities of nitrogen metabolism in ginger leaves

3 讨论

提高光合速率增加产量一直是植物学研究人员的努力方向, NaHSO₃ 作为抑制光呼吸的廉价药品,可以降低光呼吸 (Zelitch, 1957), 进而减少对光合碳同化所积累有机物的消耗 (Khan, 2007)。本试验结果表明, NaHSO₃ 处理显著抑制了姜叶片的光呼吸速率, 由于光呼吸速率的下降, 净光合速率在处理 1~3 d 有了显著提高, 原先用于光呼吸的能量在抑制光呼吸后成为过剩光能, 推高了米勒反应。米勒反应是产生活性氧的重要生理过程, 活性氧含量的增加会对植物造成严重的伤害 (Chen et al., 2004a, 2004b), 且活性氧作为重要的信号物质, 在调控气孔开闭方面有重要作用 (Zhang et al., 2001; Desikan et al., 2003; Bright et al., 2006; She & Song, 2008), 因此, 从本质上看, 米勒反应的显著增强可能是气孔关闭的重要原因。随着气孔导度 (G_s) 的下降, 气孔导度成为限制光合作用正常进行的一个重要因素, 光合作用不能正常进行反应在荧光参数上就是实际光化学效率 (Φ_{PSII}) 和光化学淬灭系数 (q_p) 的下降。过氧化氢酶起着清除过氧化氢的作用, 而外施 NaHSO₃ 后姜叶片 CAT 活性呈下降趋势, 进一步加剧了过氧化氢的积累, 加剧了气孔的关闭 (Yao et al., 2013)。

非光化学淬灭起着把光能转变成热能而减轻过剩光能伤害的作用。在整个试验过程中, NaHSO₃ 处理与对照相比, 姜叶片非光化学淬灭大幅度地提高 (图 4), 但是光抑制仍然有所加重, 表明热耗散与产生光抑制的伤害因素相比, 仍不能有效地保护光合机构。徐坤等 (2002) 也观察到在干旱胁迫

迫下虽然叶黄素循环有了大幅度提高, 姜耗散过剩光能的能力增强, 但仍然出现了光抑制现象。

光呼吸与硝酸盐的同化以及蛋白质的合成有着密切的联系 (Wallsgrave et al., 1983; Novitskaya et al., 2002), 本试验抑制光呼吸后, 姜叶片硝酸还原酶活性也显著降低。光呼吸可通过调控 NADH 的供应来影响硝酸盐的还原 (Backhausen et al., 1998; Alberto et al., 2000; Abir et al., 2001), 蛋白质合成中的 GS/GOGAT (谷氨酰胺合成酶/谷氨酸合酶) 循环需要光呼吸过程中释放的 NH₄⁺ (Wallsgrave et al., 1983), 光呼吸受到抑制必然导致 NH₄⁺ 不能正常释放, 蛋白质合成不能顺利进行。本研究结果也证实, GS/GOGAT 活性在 NaHSO₃ 处理后显著降低。由于蛋白质代谢影响着众多酶的状态和活性, 蛋白质代谢一旦受到影响, 必然会影响到其它大量的生理过程, 例如光合机构中的 D1 蛋白的合成, 而 D1 蛋白对于减轻光抑制具有重要作用 (Pokorska & Romanowska, 2007)。

综上所述, 姜叶片喷施 NaHSO₃, 虽可在短期内提高净光合速率, 但同时导致米勒反应增强、活性氧含量上升以及氮代谢下降, 由此加重了姜叶片的光抑制和光合作用的气孔限制, 因此, NaHSO₃ 长期处理并不利于光合作用的改善, 显示光呼吸的存在有利于姜叶片维持光合作用的顺利进行。然而, 由于碳氮硫代谢之间的复杂性, NaHSO₃ 对光呼吸的抑制是否是姜叶片碳氮代谢受阻的原因, 还有待于进一步研究。

References

- Abir U I, Natalia V B, Peter J L, Per G. 2001. The role of photorespiration in redox and energy balance of photosynthetic plant cells: A study with a barley mutant deficient in glycine decarboxylase. *Physiologia Plantarum*, 111: 427 - 438.
- Alberto Q, Ia G, Emilio F. 2000. Involvement of chloroplast and mitochondria redox valves in nitrate assimilation. *Trends in Plant Science*, 5: 463 - 464.
- Backhausen J E, Emmerlich A, Holtgreve S, Horton P, Nast G, Rogers J J M, Müller-Röber B, Scheibe Renate. 1998. Transgenic potato plants with altered expression levels of chloroplast NADP-malate dehydrogenase: Interactions between photosynthetic electron transport and malate metabolism in leaves and in isolated intact chloroplasts. *Planta*, 207: 105 - 114.
- Bright J, Desikan R, Hancock J T, Weir I S, Neill S J. 2006. ABA-induced NO generation and stomatal closure in *Arabidopsis* are dependent on H₂O₂ synthesis. *The Plant Journal*, 45: 113 - 122.
- Chen H X, Gao H Y, An S Z, Li W J. 2004a. Dissipation of excess energy in Mehler-peroxidase reaction in *Rumex* leaves during salt shock. *Photosynthetica*, 42: 117 - 122.
- Chen H X, An S Z, Li W J, Gao H Y, Zou Q. 2004b. Enhancement of the Mehler-peroxidase reaction in salt-stressed *Rumex* K-1 leaves. *Acta Botanica Sinica*, 46: 811 - 818.
- Chen Ming-xia, Zhou Cai-yun, Li Ming-jun, Cui Ke-hui, Nie Li-xiao, Huang Jian-liang. 2011. Effects on ammonia volatilization from shoot of rice by inhibitor. *Plant Science Journal*, 29 (2): 206 - 211. (in Chinese)
- 陈明霞, 周彩云, 李明军, 崔克辉, 聂立孝, 黄见良. 2011. 光呼吸和谷氨酰胺合成酶抑制剂对水稻冠层 NH₃ 挥发的影响. *植物科学学报*, 29 (2): 206 - 211.
- Decker J P. 1955. A rapid post illumination deceleration of respiration in green leaves. *Plant Physiology*, 30: 82 - 84.
- Desikan R, Cheung M, Bright J, Henson D, Hancock J T, Neill S J. 2003. ABA, hydrogen peroxide and nitric oxide signaling in stomatal guard cells. *Journal of Experimental Botany*, 55: 205 - 212.
- Genty B, Briantais J M, Baker N R. 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta*, 990: 87 - 92.
- Guo Lian-wang, Xu Da-quan, Shen Yun-gang. 1995. Relationship between photosynthetic light inhibition and photorespiration. *Chinese Science Bulletin*, 40: 1885 - 1888. (in Chinese)
- 郭连旺, 许大全, 沈允钢. 1995. 棉花叶片光合作用的光抑制和光呼吸的关系. *科学通报*, 40: 1885 - 1888.
- Khan M S. 2007. Engineering photorespiration in chloroplasts: A novel strategy for increasing biomass production. *Trends in Biotechnology*, 25: 437 - 440.
- Maurino V G, Peterhansel C. 2010. Photorespiration: Current status and approaches for metabolic engineering. *Current Opinion in Plant Biology*,

- 13: 249 - 256.
- Miyake C, Yokota A. 2000. Determination of the rate of photoreduction of O₂ in the water-water cycle in watermelon leaves and enhancement of the rate by limitation of photosynthesis. *Plant and Cell Physiology*, 41: 335 - 343.
- Novitskaya L, Trevanion S J, Driscoll S, Foyer C H, Noctor G. 2002. How does photorespiration modulate leaf amino acid contents? A dual approach through modeling and metabolite analysis. *Plant Cell and Environment*, 25: 821 - 835.
- Peng Ruo-fu, Zhang Qi-de. 1988. Effects of NaHSO₃ on increase on production in vegetables. *Chinese Vegetables*, (1): 31 - 34. (in Chinese)
彭若福, 张其德. 1988. 亚硫酸氢钠对蔬菜的增产效应. *中国蔬菜*, (1): 31 - 34.
- Pokorska B, Romanowska E. 2007. Photoinhibition and D1 protein degradation in mesophyll and agranal bundle sheath thylakoids of maize. *Functional Plant Biology*, 34: 844 - 852.
- Sairam R K, Srivastava G C. 2002. Changes in antioxidant activity in sub-cellular fractions of tolerant and susceptible wheat genotypes in responses in response to long term salt stress. *Plant Science*, 162 (6): 897 - 904.
- She X P, Song X G. 2008. Carbon monoxide-induced stomatal closure involves generation of hydrogen peroxide in *Vicia faba* guard cells. *Journal of Integrative Plant Biology*, 50: 1539 - 1548.
- Singh R P, Srivastava H. 1986. Increase in glutamate synthase (NADH) activity in maize seedlings in response to nitrate and ammonium nitrogen. *Physiologia Plantarum*, 66: 413 - 416.
- Takahashi S, Bauwe H, Badger M. 2007. Impairment of the photorespiratory pathway accelerates photoinhibition of photosystem II by suppression of repair but not acceleration of damage processes in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 144: 487 - 494.
- Tan Shi, Shen Yun-gang. 1987. The effects of sodium bisulfite on photosynthetic apparatus and its operation. *Acta Phytophysiological Sinica*, 13: 42 - 50. (in Chinese)
谭 实, 沈允钢. 1987. 亚硫酸氢钠对光合机构及其运转的影响. *植物生理学报*, 13: 42 - 50.
- Wallsgrave R M, Keys A J, Lea P J, Miflin B J. 1983. Photosynthesis, photorespiration and nitrogen metabolism. *Plant Cell and Environment*, 6: 301 - 309.
- Wang Xian-ze, Zhang Shu-qin, Tian Ji-chun, Zhao Shi-jie. 2002. The effects of sodium bisulfite on the yield and protein content of wheat grain. *Scientia Agricultura Sinica*, 35: 277 - 281. (in Chinese)
王宪泽, 张树芹, 田纪春, 赵世杰. 2002. 喷洒亚硫酸氢钠对小麦籽粒产量和蛋白质含量的影响. *中国农业科学*, 35: 277 - 281.
- Xu Kun, Zou Qi, Zheng Guo-sheng. 2002. Photorespiration and xanthophyll cycle in adaptation to strong light in ginger leaves. *Acta Horticulturae Sinica*, 29 (1): 47 - 51. (in Chinese)
徐 坤, 邹 琦, 郑国生. 2002. 强光下姜叶片的光呼吸及叶黄素循环. *园艺学报*, 29 (1): 47 - 51.
- Yao Y Q, Liu X P, Li Z Z, Ma X F, Rennenberg H, Wang X, Li H C. 2013. Drought-induced H₂O₂ accumulation in subsidiary cells is involved in regulatory signaling of stomatal closure in maize leaves. *Planta*, 238: 217 - 227.
- Zelitch I. 1957. α -hydroxysulfonates as inhibitors of the enzymic oxidation of glycolic and lactic acids. *Journal of Biological Chemistry*, 224: 251 - 260.
- Zelitch I. 1966. Increased rate of net photosynthetic carbon dioxide uptake caused by the inhibition of glycolate oxidase. *Plant Physiology*, 41: 1623 - 1631.
- Zelitch I. 1974. The effect of glycidate, an inhibitor of glycolate synthesis, on photorespiration and net photosynthesis. *Archives of Biochemistry Biophysics*, 163: 367 - 377.
- Zelitch I. 1992. Control of plant productivity by regulation of photorespiration. *BioScience*, 42: 510 - 516.
- Zhang X, Zhang L, Dong F, Gao J, Galbraith D W, Song C P. 2001. Hydrogen peroxide is involved in abscisic acid-induced stomatal closure in *Vicia faba*. *Plant Physiology*, 126: 1438 - 1448.
- Zhao Quan-zhi, Chen Jing-rui, Liu Hui, Qiao Jiang-fang, Gao Tong-mei, Yang Hai-xia, Wang Ji-hong. 2008. Relationship between activities of nitrogen assimilation enzymes and leaf color of rice. *Scientia Agricultura Sinica*, 41 (9): 2607 - 2616. (in Chinese)
赵全志, 陈静蕊, 刘 辉, 乔江方, 高桐梅, 杨海霞, 王继红. 2008. 水稻氮素同化关键酶活性与叶色变化的关系. *中国农业科学*, 41 (9): 2607 - 2616.
- Zhao Shi-jie, Shi Guo-an, Dong Xin-chun. 2002. The guidance of plant physiology experiments. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press: 42 - 44. (in Chinese)
赵世杰, 史国安, 董新纯. 2002. 植物生理学实验指导. 北京: 中国农业科学技术出版社: 42 - 44.