

岩溶区 4 种石山植物光合作用的光响应

张中峰¹, 黄玉清¹, 莫凌¹, 袁维园^{1,2}

(1. 广西壮族自治区、中国科学院 广西植物研究所, 广西 桂林 541006; 2. 广西师范大学, 广西 桂林 541002)

摘要: 为阐明石山植物对光与水分的适应能力, 采用 Li-6400 光合作用测定系统, 对岩溶区石山植物红背山麻杆、九龙藤、青檀和圆叶乌桕生长盛期的光响应曲线进行了测定, 并利用非直角双曲线模型对 4 种植物光合作用生理参数进行拟合。结果表明: 红背山麻杆具有较高的光饱和点 L_{sp} ($1\ 026.57\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、最大净光合速率 P_{\max} ($11.52\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 和较低的光补偿点 L_{cp} ($3.87\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 表现为典型的喜阳性特点; 九龙藤的表观量子效率 α (0.075) 最大, L_{sp} ($627.71\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、 L_{cp} ($2.06\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、 P_{\max} ($6.68\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 最低, 表现为弱阳性特点; 青檀和圆叶乌桕表观量子效率较低, 分别为: 0.054 、 0.060 , L_{sp} 和 L_{cp} 都相对较高, 表现为阳性植物特点; 九龙藤与红背山麻杆水分利用效率高于乔木树种青檀与圆叶乌桕。九龙藤与红背山麻杆在高温干旱的岩溶环境下具有较好的适应性, 而青檀与圆叶乌桕虽然光合能力较强, 但较低的水分利用效率不利于在石山上生存, 这可能是岩溶区石山上高大乔木较少, 而以灌丛植被类型为主的原因之一。

关键词: 岩溶区; 石山植物; 光合作用; 光响应曲线; 水分利用效率

中图分类号: S718.43 文献标识码: A 文章编号: 1001-7461(2009)01-0044-05

Photosynthesis Light Response Characteristics of Four Limestone Plants in Karst Area

ZHANG Zhong-feng¹, HUANG Yu-qing¹, MO Ling¹, YUAN Wei-yuan^{1,2}

(1. Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuangzu Autonomous Region and the Chinese Academy of Sciences, Guilin, Guangxi 541006, China; 2. Guangxi Normal University, Guilin, Guangxi 541002, China)

Abstract: The aim of this study was to reveal the adaptation response of limestone plants to light and water. The light response curves of limestone plants *Alchornea trewioides*, *Bauhinia championii*, *Pteroceltis tatarinowii*, *Sapium rotundifolium* were measured with Licor-6400 Photosynthesis Analyzer in Karst area, and parameters of photosynthesis were simulated by non-rectangle hyperbolae function. The results showed that *A. trewioides* had high light saturation point (L_{sp} $1\ 026.57\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) high maximum net photosynthetic rate (P_{\max} $11.52\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), and low light compensation point (L_{cp} $3.87\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), featuring in typical sciophytes characteristic. *B. championii* had high apparent quantum yield α (0.075) and low L_{sp} ($627.71\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), L_{cp} ($2.06\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), P_{\max} ($6.68\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), featuring in weak sciophytes characteristic. *P. tatarinowii* and *S. rotundifolium* showed sciophytes characteristic, they had low α and high L_{sp} and L_{cp} . The water use efficiency (WUE) of *A. trewioides* and *B. championii* were higher than those of *P. tatarinowii* and *S. rotundifolium*. *B. championii* and *A. trewioides* could adapted well to the drought and thermal Karst environment. While *P. tatarinowii* and *S. rotundifolium* have higher light utilizing capability and lower WUE. This maybe one result of limestone

hills were lack of tree but mainly distributing shrubbery in Karst area.

Key words: Karst area; limestone plants; photosynthesis; light response curve; water use efficiency

我国西南岩溶区面积达 50 万 km² 多,这一区域生态系统较脆弱,石漠化不断加剧,并且以 2 500 km²/a 的速度不断扩展^[1]。岩溶区的石漠化不仅严重破坏了生态地质环境,而且造成土地生产力下降,严重影响了农林牧的生产和人类生存。研究这一地区植物光合作用对环境因子的响应特点,探讨石山植物对环境的适应能力,对恢复岩溶区退化的植被生态系统有着重要意义。谢会成等^[2]与彭晓邦等^[3],分别对栓皮栎(*Quercus variabilis*)林和锐齿栎(*Q. aliena*)林内植物光合特点进行了研究,结果发现植物光饱和点、光补偿点均表现为乔木>灌木>草本,灌木与草本对弱光的利用能力较强,乔木占据上层优势,光合与蒸腾都较下层植物强烈。渠春梅等^[4]的研究表明,藤本植物水分利用效率最高,乔木和灌木差别不大。黄玉清等^[5]对西南岩溶石漠化地区先锋植物种类光合、蒸腾与水分利用效率的研究发现,乔木任豆(*Zenia insignis*)有较好的耐受强光的能力,蒸腾作用受气孔调节明显,有较好的适应能力,并能够对下层藤灌植物适当遮荫,提高下层植物水分利用效率。刘锦春等^[6]对重庆石灰岩地区灌木十大功劳(*Mahonia fortunei*)光合特性研究发现,十大功劳有较高的水分利用效率,但以牺牲光能利用效率为代价,认为灌木的这种特性适应高大乔木较少的石灰岩地区。余龙江等^[7]通过解剖学方法研究了岩溶区灌木黄荆(*Vitex negundo*)和糙木(*Loropetalum*)的生理特征,发现植物叶片维管组织发达程度、叶片及上下表皮厚度等均高于非岩溶区,这些特点有利于适应岩溶区的高温干旱环境。本文以藤本植物九龙藤、灌木红背山麻秆、乔木青檀和圆叶乌桕为材料,用 Licor-6400 光合测定系统测定 4 种植物的光响应曲线,并采用非直角双曲线模型拟合光合参数,比较不同植被层植物光合生理特征,探讨石山植物对环境的适应能力,为岩溶区退化生态系统植被恢复、不同尺度的植被生理生态过程模拟和森林生态系统生产力等研究提供理论依据。

1 材料与方 法

1.1 试验地概况

研究地区位于桂林市雁山公园方竹山,为典型岩溶地貌类型,地理位置 110°18'E, 25°04'N。该地区属中亚热带季风气候区,年降雨量 1 900 mm,年平均日照约 1 550 h,年平均气温为 19 ℃。山顶处海拔为 184 m,山体高差<50 m,总体岩石裸露度山

体上部>80%,下部约 40%,土壤为棕黑色石灰土,土层平均厚度约 6~9 cm。山顶植物群落乔木层主要有圆叶乌桕(*Sapium rotundifolium*)、水冬瓜(*Sinoadina racemosa*)、青檀(*Pteroceltis tatarinowii*)等种类,高度约 4~6 m,盖度 45%;灌木层主要以九龙藤(*Bauhinia championii*)、粗糠柴(*Mallotus philippensis*)、红背山麻秆(*Alchornea trewioides*)、雀梅藤(*Sageretia thea*)等石山特性较强的植物种类为代表,攀爬于裸岩上,盖度约 50%。试验材料中,红背山麻秆为大戟科灌木,九龙藤为蝶形花科常绿攀援藤本,圆叶乌桕为大戟科落叶乔木,青檀为榆科落叶乔木。

1.2 方法

选择在 2006 年 7 月天气晴朗的 18 日、19 日,应用 LI-6400 便携式光合系统分析仪(LI-COR, Inc, USA)对九龙藤、红背山麻秆、青檀和圆叶乌桕 4 种植物的健康植株进行测定,测定时间选择在上午 9:00~12:00。叶片选取生长良好、中等成熟度的同龄向阳植物叶片。测定时,在自然 CO₂ 浓度条件下(约 375 μmol·mol⁻¹),叶片温度控制在(29±0.5)℃,利用仪器配备的红、蓝人工光源(LI6400-02B LED),设定光有效辐射强度(PAR)由高到低依次为 2 200, 1 800, 1 500, 1 200, 900, 600, 400, 200, 100, 50, 30, 15, 5 μmol·m⁻²·s⁻¹,每个光强下适应 3~5 min 后测定,每个树种重复测定 6 组叶片;仪器自动记录净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、胞间 CO₂ 浓度(C_i)、大气 CO₂ 浓度(C_a)等指标。

1.3 数据处理

用 SPSS13.0 对测定的光合数据采用非直角双曲线方法进行拟合,得出相应的参数,并分别对每个树种的各个参数值求平均。非直角双曲线模型^[8,9]:

$$P_n = \frac{\alpha Q + P_{\max} - \sqrt{(\alpha Q + P_{\max})^2 - 4\alpha Q K P_{\max}}}{2K} - R_{\text{day}}$$

其中 P_n:净光合速率, P_{max}:最大净光合速率, K: 曲角, R_{day}:光下呼吸速率, Q:光合有效辐射, α:初始量子效率;在拟合的光响应曲线中, P_n=0 时的 Q 值为光补偿点 L_{cp} (light compensation point); P_n=P_{max} 时的 Q 值为光饱和点 L_{sp} (light saturation point)^[10]; WUE (water use efficiency) 为水分利用效率,是净光合速率与蒸腾速率的比值。

2 结果与分析

2.1 不同树种的拟合参数比较

2.1.1 光补偿点与光饱和点 植物叶片的光饱和点与光补偿点反映了植物对光照条件的要求,光补偿点较低、光饱和点较高的植物对光环境的适应性较强;而光补偿点较高、光饱和点较低的植物对光照的适应性较弱^[11]。由表 1 知,九龙藤光饱和点与光补偿点均较低,表明它相对其它 3 种植物比较耐荫,光合能力相对较弱,但对弱光利用能力较强,这可能是它能在石山植被下层生长的原因之一;红背山麻杆光补偿点低而光饱和点高,表明其对光的适应能力较强。圆叶乌柏光补偿点与光饱和点在 4 种植物中最高,分别为 $16.59 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $1\ 036.64 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,青檀光补偿点仅次于圆叶乌柏为 $7.05 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,光饱和点为 $896.67 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,表明这两种乔木植物均具有较高的光合能力。

2.1.2 表观量子效率 表观量子效率是植物对 CO_2 同化的表观光量子效率,反映了植物光合作用

的光能利用效率,尤其是对弱光的利用能力^[12]。有研究表明植物的最大初始量子效率理论上在 0.08~0.125 之间,但在自然条件下的 α 值远小于理论值,植物的 α 值一般在 0.04~0.07 之间^[12~14],本文用拟合得出的表观量子效率在 0.054~0.075 之间(表 1)。4 种植物 α 大小顺序为:九龙藤>红背山麻杆>圆叶乌柏>青檀,可看出九龙藤与红背山麻杆叶片光能转化效率较高,而圆叶乌柏与青檀叶片光能转化效率低,其对光的响应敏感性较差。

2.1.3 最大净光合速率与暗呼吸速率 在适当的条件下得出的光饱和时的最大净光合速率是衡量叶片光合潜力的重要指标^[15],4 种石山植物中红背山麻杆 P_{max} 最大,九龙藤最小,圆叶乌柏与青檀居中(图 1)。暗呼吸速率主要受植物生长状态和温度的影响,本试验在植物的生长旺盛期进行,暗呼吸速率主要受空气温度影响,4 种植物中圆叶乌柏暗呼吸速率最高达 $1.043 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,九龙藤最小,仅 $0.270 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,这主要因为九龙藤生长在群落的下层,圆叶乌柏在群落上层,下层空气温度相对比上层低,使植物的暗呼吸速率有差异。

表 1 非直角双曲线模型拟合的 4 种植物光合作用参数

Table 1 Photosynthetic parameters of four limestone plants from non-rectangle hyperbola model

材料	α	$P_{\text{max}}/$ $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	$R_{\text{day}}/$ $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	$L_{\text{CP}}/$ $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	$L_{\text{SP}}/$ $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	K	R^2
红背山麻杆	0.071±0.004	11.519±2.162	0.316±0.191	3.868±2.404	1 026.57±42.517	0.93±0.05	0.966
九龙藤	0.075±0.006	6.680±0.575	0.270±0.137	2.063±3.597	627.71±2.343	0.88±0.19	0.982
青檀	0.054±0.002	9.715±1.284	0.454±0.033	7.045±0.267	896.67±34.874	0.79±0.17	0.998
圆叶乌柏	0.060±0.017	10.705±2.313	1.043±0.377	16.594±9.453	1 036.64±52.544	0.80±0.51	0.999

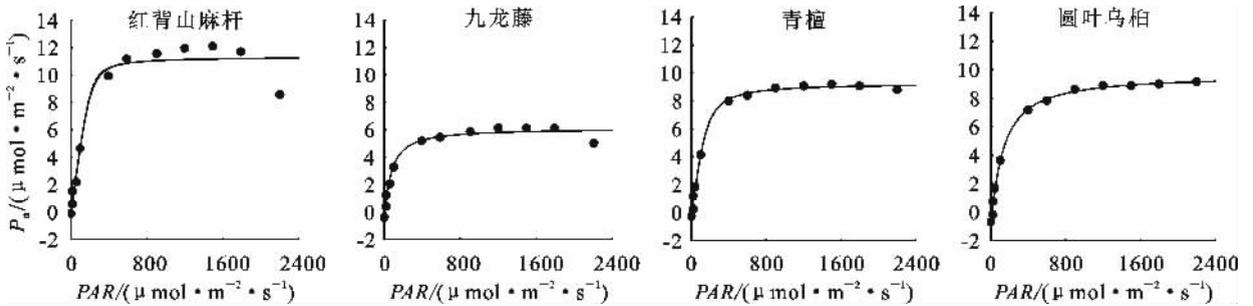


图 1 非直角双曲线拟合的 4 种石山植物光响应曲线

Fig. 1 Light response curves of four limestone plants fitted by non-rectangle hyperbola model

2.2 光合参数的光响应过程

2.2.1 胞间二氧化碳浓度与气孔导度 许大全^[16]认为,胞间 CO_2 浓度的下降是判定光合作用受气孔限制不可缺少的条件,气孔导度值 C_i 的增加则是光合作用非气孔限制的最可靠判断。在光强达到光饱和点之前,随着净光合速率的增加,青檀、圆叶乌柏和红背山麻杆 3 种植物的胞间 CO_2 浓度逐渐降低最后趋于平缓,而九龙藤胞间 CO_2 浓度一直在

降低(图 2);结合气孔导度值来看(图 3),青檀和圆叶乌柏在光合有效辐射达到饱和点之后气孔导度值仍然在升高,表明这 2 种植物净光合速率的降低不是由于气孔的关闭引起 CO_2 供应不足造成的,而是受强光下光抑制的加强等非气孔限制因素的影响。九龙藤在达到光饱和点后其气孔导度值持续下降,表明其光合速率的降低主要由气孔的关闭引起胞间 CO_2 浓度降低造成的。红背山麻杆在低光强下其

气孔导度值较低,在高光强下气孔导度值升高较快,在达到光饱和点之后,气孔导度值仍很高,在光强达到 $1\ 800\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 后气孔导度值逐渐下降,表明其对光的适应能力较强,净光合速率的降低主要受非气孔限制因素的影响。

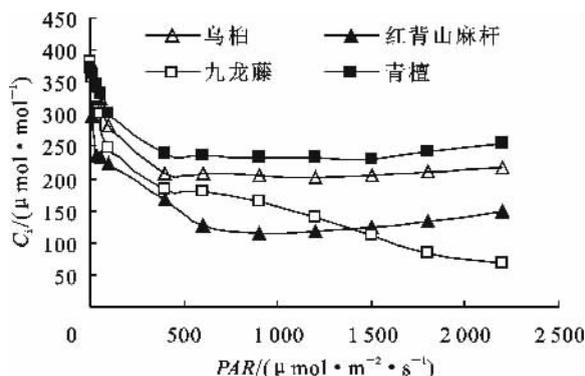


图 2 胞间二氧化碳浓度的光响应

Fig. 2 Light responses of C_i

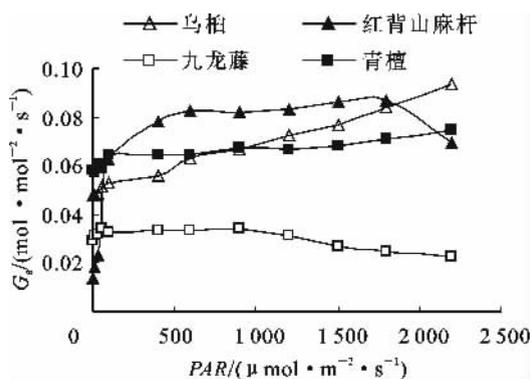


图 3 气孔导度的光响应

Fig. 3 Light responses of G_s

2.2.2 蒸腾速率与水分利用效率 随着光强的增加,青檀和圆叶乌柏蒸腾速率逐渐升高(图 4),尤其是圆叶乌柏蒸腾速率在 4 种植物中最高;红背山麻杆蒸腾速率随光强升高而不断增加,但随气孔导度值的变化而波动较大;九龙藤的蒸腾速率一直保持稳定的状态。4 种植物蒸腾速率的变化情况与气孔导度值的变化基本相似。从图 5 可看出,乔木植物青檀与圆叶乌柏的水分利用效率明显低于灌木植物红背山麻杆和藤本植物九龙藤;在光强达到 $800\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之前,4 种植物水分利用效率均持续上升,而后随光强的增加不断降低,只有九龙藤水分利用效率一直保持较高水平,在光强达到 $1\ 800\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 后才逐渐下降,表明在强光下九龙藤的水分利用效率有明显的优势,其光合与蒸腾作用相对较低,但水分利用效率保持较高水平,能充分利用水资源。从以上分析可以看出九龙藤与红背山麻杆对缺乏水分的岩溶石山有较强的适应性,而圆叶乌柏与青檀虽然其光饱和点较高,对光的利用能

力较强,但其水分利用效率较低。

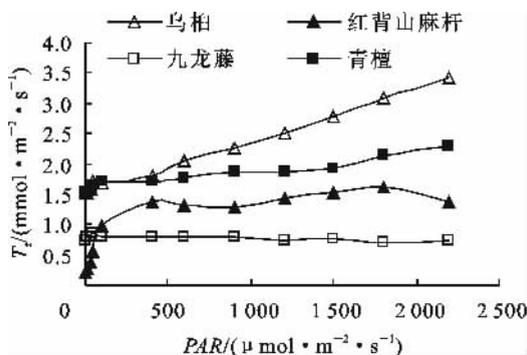


图 4 蒸腾速率的光响应

Fig. 4 Light responses of P_n

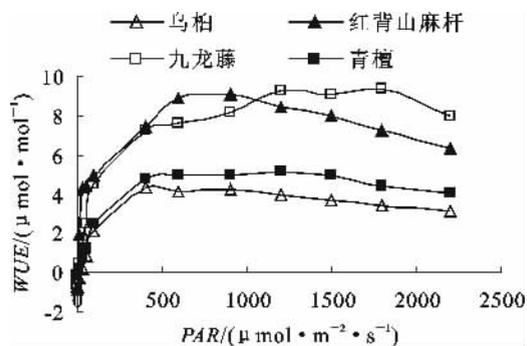


图 5 水分利用效率的光响应

Fig. 5 Light responses of WUE

3 结论与讨论

通过对 4 种石山植物光响应特征的研究,结果发现青檀、圆叶乌柏和红背山麻杆在光合有效辐射超过光饱和点时,净光合速率的降低主要受强光下光抑制的加强等非气孔限制因素影响;而九龙藤则能通过气孔调节来避免强光的伤害,净光合速率的降低主要由气孔的关闭引起胞间 CO_2 浓度的降低引起。九龙藤水分利用效率最高,红背山麻杆次之,这两种植物对干旱的岩溶石山环境有较强的适应能力;乔木树种青檀与圆叶乌柏生长在群落上层,能充分利用光能,但对水分的利用效率相对较低。

岩溶区森林群落一旦遭到破坏,进行乔木树种的恢复比较困难,而通常情况下藤本植物和灌木相对乔木树种有较高的水分利用效率,这可能是岩溶区植被常以灌丛为主,乔木林一旦被破坏很难恢复的原因之一。研究发现,桂西南岩溶石漠化区植被乔木树种少、组成简单,植被覆盖以灌木为主,进行恢复时灌木恢复能力明显强于乔木树种^[17]。对岩溶区常绿灌木十大功劳研究发现,十大功劳光合与蒸腾作用都很低,但有较高的水分利用效率,这使得它能很好地适应岩溶环境^[6]。水分因子常常是植物生长的限制因子,在干旱条件下,水分利用效率越大,则表明植物节水能力越强,耐旱生产力越

高^[18,19]。乔木植物为适应高温干旱环境,常具有较高的光合与蒸腾作用^[5]。但对于缺水的岩溶区,过度的蒸腾作用会使得土壤更加缺水,水分利用效率低的乔木树种最容易受到干扰和破坏。黄玉清等^[5]对岩溶区适生乔木树种任豆研究发现,相对于藤本植物金银花任豆不仅有较高的光合速率和蒸腾速率,而且水分利用效率也较高,这表明在岩溶区水分利用效率高的乔木树种也能成为植被恢复的先锋树种。

有研究表明非直角双曲线模型拟合的光合作用参数具有生物学意义,拟合的曲线比较符合植物的光响应过程^[14,20]。本文采用此模型拟合的4种石山植物光合作用生理参数比较理想,能反应石山植物光合特点。在非直角双曲线模型中,LSP的计算方法是利用 $200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以下的光有效辐射与光合速率拟合的直线方程,与经过最大净光合速率并平行于 x 轴的直线相交,交点对应的 x 值作为 L_{SP} ^[20~22],但用此方法计算所得 L_{SP} 值往往与实测值相差较大,本文采用双曲线拟合所得最大净光合速率对应的光合有效辐射值作为 L_{SP} 比较符合实测值。

参考文献:

- [1] 姚长宏,蒋忠诚,袁道先.西南岩溶地区植被喀斯特效应[J].地球学报,2001,22(2):159-164.
- [2] 谢会成,宋金斗,姜志林.栓皮栎林内的光照分布及植物的光合特性研究[J].福建林学院学报,2004,24(1):21-25.
- [3] 彭晓邦,蔡靖,姜在民,等.秦岭火地塘林区锐齿栎群落中6种植物光合特性研究[J].西北植物学报,2006,26(10):2099-2103.
- [4] 渠春梅,韩兴国,苏波,等.云南北双版纳片断化热带雨林植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的特点及其对水分利用效率的指示[J].植物学报,2001,43(2):186-192.
- [5] 黄玉清,王晓英,陆树华,等.岩溶石漠化治理优良先锋植物种类光合、蒸腾及水分利用效率的初步研究[J].广西植物,2006,26(2):171-177.
- [6] 刘锦春,钟章成,何跃军,等.重庆石灰岩地区十大功劳的光合

- 响应研究[J].西南师范大学学报:自然科学版,2005,32(2):158-163.
- [7] 余龙江,吴耿,李为,等.西南岩溶地区黄荆和柃木叶片结构对其生态环境的响应[J].西北植物学报,2007,27(8):1517-1523.
- [8] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. Annu Rev Plant Physiol Mol Biol,1982,33:317-345.
- [9] Walker. Automated measurement of leaf photosynthetic O_2 evolution as a function of photon flux density[M]. Philosophical transactions of the Royal Society, 1989, 323:313-326.
- [10] 吴家兵,关德新,孙晓敏,等.长白山阔叶红松林主要树种及群落冠层光合特征[J].中国科学D辑,2006,36(A01):83-90.
- [11] 杨兴洪,邹琦,赵世杰.遮荫和全光生长的棉花光合作用和叶绿素荧光特征[J].植物生态学报,2005,29(1):8-15.
- [12] 蹇洪英,邹寿青.地毯草的光合特性研究[J].广西植物,2003,23(2):181-184.
- [13] 陆佩玲,于强,罗毅,等.冬小麦光合作用的光响应曲线的拟合[J].中国农业气象,2001,22(2):12-14.
- [14] Long SP, Humphries S, Falkowski PG. Photoinhibition of photosynthesis in nature[J]. Annu Rev Plant Physiol Mol Biol, 1994, 45:633-662.
- [15] 谢会成,姜志林,李际红.栓皮栎林光合特性的研究[J].南京林业大学学报:自然科学版,2004,28(5):83-85.
- [16] 许大全.光合作用气孔限制分析中的一些问题[J].植物生理学通讯,1997,33(4):241-244.
- [17] 吕仕洪,陆树华,李先琨,等.广西平果县石漠化地区立地划分与生态恢复试验初报[J].中国岩溶,2005,24(3):178-201.
- [18] 周海燕.科尔沁沙地主要植物种的生理生态学特性[J].应用生态学报,2007,11(4):587-590.
- [19] 龚吉蕊,赵爱芬,苏培玺,等.黑河流域几个主要植物种光合特征的比较研究[J].中国沙漠,2005,25(4):587-592.
- [20] 刘宇锋,萧浪涛,董建华,等.非直线双曲线模型在光合光响应曲线数据分析中的应用[J].中国农学通报,2005,21(8):76-79.
- [21] 许大全.现代植物生理学实验指南[M].北京:科学出版社,1999:89-91.
- [22] Richardson A. D. Berlyn G. Spectral reflectance and photosynthetic properties of *Betula Papyrifera* (Betulaceae) leaves along an elevational gradient on Mt Mansfield, Vermont USA [J]. American Journal of Botany, 2002,89(1):88-94.

(上接第38页)

- [14] 沈允刚,施教耐,许大全.动态光合作用[M].北京:科学出版社,1998:54-74.
- [15] 潘瑞炽,董恩得.植物生理学(上册)[M].北京:人民教育出版社,1979:56-57.
- [16] Dixon M, Webb E. C. 酶[M]. 戚正武译.上海:上海科学技术出版社,1964:134-140.
- [17] Gaspar T, Penel CL, Thorpe T, Greppin H. Peroxidases,

- 1970-1980. A Survey of Their Biochemical and Physiological Roles in Higher Plants [M]. Geneva, Switzerland, 1982:89-122.
- [18] Greppin H, Penel CL, Gaspar T. Molecular and Physiological Aspects of Plant Peroxidases[M]. University of Geneva, Switzerland, 1986.