中国北方杂草稻幼苗对干旱胁迫的生理响应

丁国华,马殿荣,刘晓亮,孔德秀,高 齐,杨 光,
唐 亮,高明超,徐正进,陈温福*
(沈阳农业大学水稻研究所/农业部东北水稻生物学与遗传育种重点实验室/北方超级粳稻育种教育部重点实验室, 辽宁 沈阳 110161)

摘 要: 以杂草稻 heb07 – 2、wr04 – 6 及巴西陆稻 IAPAR9 为研究材料,采用人工气候箱培养幼苗,利用 20% 聚乙二醇 6000(PEG – 6000)模拟干旱条件,研究了杂草稻及巴西陆稻幼苗叶片和根系生理特性标的变化。结果表明:干旱胁迫下,杂草稻 heb07 – 2 幼苗的叶片与根系具有较高的超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)活力;杂草稻 heb07 – 2 的可溶性糖含量、可溶性蛋白含量高于其它材料。杂草稻 heb07 – 2 细胞膜系统保持完整,膜质过氧化程度小于其它材料,表明干旱胁迫对杂草稻 heb07 – 2 伤害较小,具有较强苗期抗旱性。

关键词: 杂草稻;干旱胁迫;苗期;生理响应
中图分类号: S511.034 **文献标志码**: A **文章编号**: 1000-7601(2013)06-0127-07

Physiological responses of weedy rice to drought stress at seedling stage

DING Guo-hua, MA Dian-rong, LIU Xiao-liang, KONG De-xiu, GAO Qi, YANG Guang,
TANG Liang, GAO Ming-chao, XU Zheng-jin, CHEN Wen-fu*
(*Rice Research Institute/Key Laboratory of Rice Biology and Breeding, Ministry of Agriculture/Key Laboratory of Northern Japonica Super Rice Breeding, Ministry of Education, Shenyang Agricultural University, Shenyang* 110866, *China*)

Abstract: Physiological responses of weedy rice and upland rice to drought stress were investigated using weedy rice (heb07 – 2 and WR04 – 6) and upland rice (IAPAR9). Changes in physiological parameters of leaves and roots of weedy rice and upland rice at 20% polyethylene glycol 6000(PEG – 6000) in an artificial climate chamber were investigated. The results showed that the physiological indexes of leaves and root of weedy rice and upland rice exhibited a different trend except for peroxidase(POD) and proline. The weedy rice heb07 – 2 leaves and roots had higher activities of superoxide dismutase(SOD), catalase(CAT), ascorbate peroxidase(APX) under drought stress. Due to less injury and membrane lipid peroxidation, the cell of membrane of weedy rice heb07 – 2 remained intact. The soluble sugar and soluble protein contents of heb07 – 2 were higher than those of IAPAR9 and WR04 – 6 under drought stress. It indicated that weedy rice heb07 – 2 was less sensitive to drought at seedling stage.

Keywords: weedy rice; drought stress; seeding stage; physiological response

随着全球气候的变化,水资源短缺已经成为全球面临的危机,严重制约着农业的发展。水稻大约占农业用水的 70%,是农业中用水最多、也是最受水分限制的作物,我国每年因干旱胁迫损失的水稻产量大约为 440 万吨,与其相关的直接或间接损失高达 8.8 亿美元。因而,寻找耐旱的水稻种质资源,对培育节水耐旱型水稻,提高水分利用率具有重要的现实意义。

杂草稻遗传多样性丰富,是一类潜在种质资源[1]。杂草稻是指在稻田或稻田周边耕地里作为杂草类型而伴随栽培稻生长的水稻植株。杂草稻又被称作杂草型稻或杂草种系,多表现与野生稻相似特性[2]。我国史书上称杂草型稻为“昵稻”、“侣稻”、“旅稻”、“稽稻”。有关杂草稻的起源问题仍存在争议,主要存在四种假说:(1) 野生稻入侵稻田生境,在逐渐适应过程中形成杂草稻。(2) 籼稻与粳稻通

收稿日期:2013-05-27
基金项目:公益性行业(农业)科研专项(201203026);辽宁省自然科学基金项目(20102192);现代农业产业技术体系建设专项资金(CARS – 01 – 13)
作者简介:丁国华(1984—),男,博士生,主要从事水稻种质资源创新研究。E-mail:hucheng229@163.com。
* **通信作者**:陈温福(1955—),男,教授,院士,主要从事水稻超高产育种研究。E-mail: Wfchen5512@yahoo.com.cn。

过杂交和遗传重组,产生落粒性和休眠性形成杂草稻。(3) 栽培稻和野生稻杂交后代入侵稻田,长期适应稻田生境形成杂草稻;(4) 栽培稻回复突变,形成落粒和休眠机制形成杂草稻[3-4]。孙健等[5]最新研究表明在中国北方杂草稻基因组逐渐形成过程中,与伴生栽培稻不断异交,经历了强选择后,保留了对其生存有利的性状 - 驯化相关基因,而基因供体很有可能是当地农家品种。

非生物逆境,如盐胁迫、水分胁迫、温度胁迫及重金属胁迫影响植物正常生长及生理过程[6]。其中干旱胁迫是非生物逆境中限制作物生长发育、影响作物产量的重要因素。干旱胁迫能够打破细胞内活性氧代谢平衡,产生过量的超氧阴离子(ROS),如超氧阴离子自由基、过氧化氢、羟自由基等,导致膜质过氧化、蛋白及酶失活,从而破坏正常的新陈代谢。植物通过调节自身代谢状况抵御干旱胁迫,这一过程包括感知环境信号、将环境信号转化为代谢调节信号,改变生理生化过程,从而应对不良环境胁迫[7]。植物体内清除活性氧的酶主要有 SOD、POD、CAT、APX 等。SOD 将超氧阴离子转化为过氧化氢和水,CAT 将过氧化氢转化为水和氧气[8]。过氧化物酶位于细胞质、液泡和泡外空间,通过氧化底物清除过氧化氢。在高等植物的细胞质和细胞器中,存在很多 APX 的同工酶,它们以抗坏血酸盐为电子供体将过氧化氢转化为水[9]。APX 在保护细胞防止过氧化氢伤害方面起到重要作用。植物在遭受干旱胁迫、盐胁迫时,体内会积累脯氨酸、可溶性糖、甜菜碱等渗透调节物质以维持膨压,维持生物体正常的生理功能[10]。这些渗透调节物质不影响细胞的正常生命活动。脯氨酸是众多渗透调节物质中分布最广泛的,在逆境胁迫下不仅植物中积累脯氨酸,其它生物中也积累脯氨酸[11]。脯氨酸也可作为植物耐旱强弱的一个重要指标。Levy[12]研究发现,旱敏感马铃薯中积累更多脯氨酸。Karamanos 等[13]研究发现,小麦中积累更多的脯氨酸能够提高其避旱性。干旱胁迫下积累可溶性糖也是防止细胞失水的一种适应性机制。

杂草稻对周边环境具有极强的适应能力。海南省杂草稻对环境适应性较强,具有较强抗逆性[14]。杂草稻还具有耐盐、耐低温及耐药等优良特性[15]。余柳青等[16]研究发现,杂草稻可耐 0.5% 的盐胁迫。张丽丽等[17]也发现辽宁省杂草稻具有一定的耐盐性,且筛选出了耐盐性较强的杂草稻材料。Vinod 等[18]发现,部分美国杂草稻对除草剂咪草烟(imazethapyr)具有较强的抗性。但对于杂草稻苗期耐旱性研究方面鲜有报道。本文以先期筛选出的耐旱性较强的杂草稻作为试材,研究了干旱胁迫下杂草稻生理生化变化,以期为杂草稻种质的利用提供一定理论依据。

1 材料与方法

1.1 植物材料

本试验以杂草稻 heb07 - 2(黑龙江)、wr04 - 6(辽宁)和巴西陆稻 IAPAR9 为试材,巴西陆稻为旱稻,其良好的抗旱性已得到证实。

1.2 试验设计

试验于 2012 年沈阳农业大学水稻研究所进行。在 RXZ - 500C 人工气候箱中进行幼苗培养。试验用种子经过 10% 次氯酸钠消毒后,于 30℃恒温催芽 3 d,之后选取长势一致的杂草稻和巴西陆稻种子播于 96 孔 PVP 板中,并置于盆中(长 24 cm × 宽 24 cm × 高 10 cm),培养前 2 周放入水中培养,于第 3 周时置于木村 B 半营养液中,于第 4 周时放入木村 B 全营养液中,将生长 4 周的幼苗置于 20% PEG - 6000 中模拟干旱胁迫,分别处理 5 h、24 h,以不进行干旱胁迫的营养液培养的幼苗为对照(CK,正常条件)。为防止根系缺氧,用加氧设备定期加氧。人工气候箱白天温度设定为 29℃,夜间设定为 27℃,14 h 光照/10 h 黑暗,光强为 22 000 lx。

胁迫结束后马上取样,取幼苗所有叶片和根,用铝箔纸包好,放入液氮中迅速冷冻,然后保存于 - 80℃超低温冰箱中储存,用于生理指标的测定。

1.3 测定的生理指标与测定方法

超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)测定:参照李合生[19]方法测定。

可溶性蛋白测定:参照李合生[19]G - 250 比色法测定。

丙二醛含量:参照李合生[19]硫代巴比妥酸比色法测定。

可溶性糖和脯氨酸含量:参照郝建军等[20]的方法,采用蒽酮法测定可溶性糖含量,采用酸性茚三酮法测定脯氨酸含量。

1.4 数据处理

采用 SPSS17.0 软件进行处理数据。

2 结果与分析

2.1 抗氧化酶活性的变化

从图 1 可以看出,在正常条件下,杂草稻 heb07 - 2 的叶片 SOD 活力与巴西陆稻相当,显著低于杂

草稻 wr04 – 6。在胁迫 5 h 后,杂草稻 heb07 – 2 叶片的 SOD 活性与杂草稻 wr04 – 6 相当,显著大于巴西陆稻;胁迫 24 h 后,杂草稻 heb07 – 2 叶片的 SOD 活力显著高于其它两个品种。杂草稻 heb07 – 2 根系 SOD 活力在胁迫 24 h 后显著大于其它两个材料。杂草稻 heb07 – 2 叶片的 POD 活力及增大倍数在胁迫 5 h、24 h 后均显著高于同处理的 wr04 – 6 和巴西陆稻;杂草稻 heb07 – 2 根系的 POD 活力上升幅度较小,杂草稻 wr04 – 6 的根系 POD 活力在处理 24 h 后显著大于其它两个材料(图 2)。

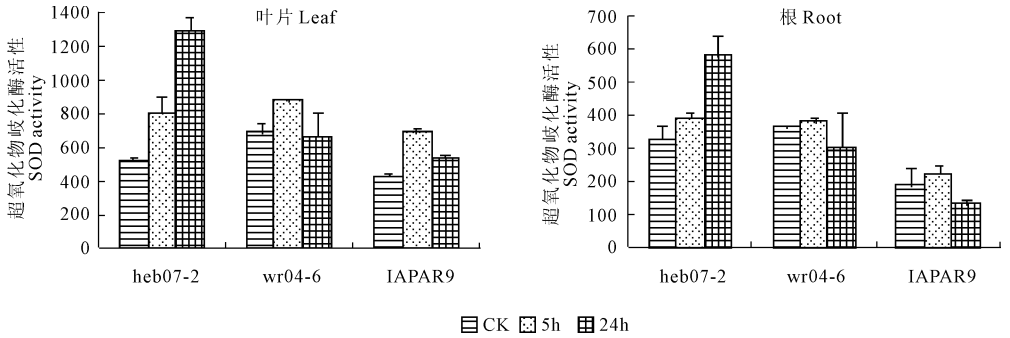

图 1　叶片与根系 SOD 活力

Fig.1　SOD activity in leaves and roots

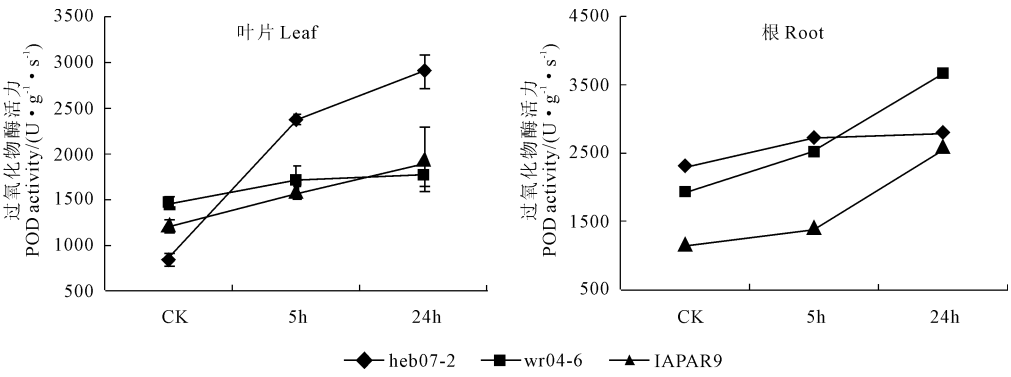

图 2　叶片与根系 POD 活性

Fig.2　POD activity in leaves and roots

由图 3 可以看出,在正常条件及胁迫 5 h 后,三个材料叶片 CAT 活性无显著差异,胁迫 24 h 后杂草稻 heb07 – 2 叶片的 CAT 活性显著大于杂草稻 wr04 – 6 和巴西陆稻。杂草稻 heb07 – 2 在胁迫 5 h、24 h 后根系 CAT 活性显著大于 wr04 – 6 和巴西陆稻。胁迫 5 h、24 h 后,杂草稻 heb07 – 2 叶片 APX 活力分别为对照的 1.47、1.34 倍,而巴西陆稻则为 1.24、0.92 倍,杂草稻 04 – 6 分别为 0.54、0.67 倍。在干旱胁迫下,杂草稻 heb07 – 2 根系的 APX 活力与对照差异显著且显著大于同处理其它两个材料;杂草稻 wr04 – 6 和巴西陆稻根系 APX 活力在胁迫条件下与对照相比未达到显著差异(图 4)。

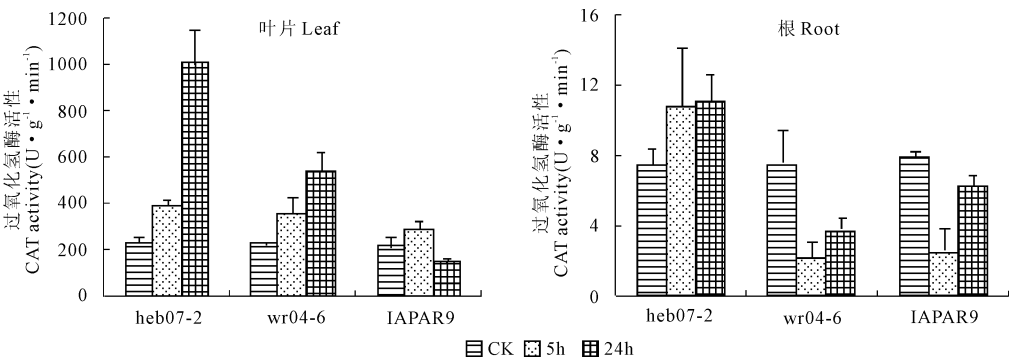

图 3　叶片与根系过氧化氢酶的活性

Fig.3　CAT activity in leaves and roots

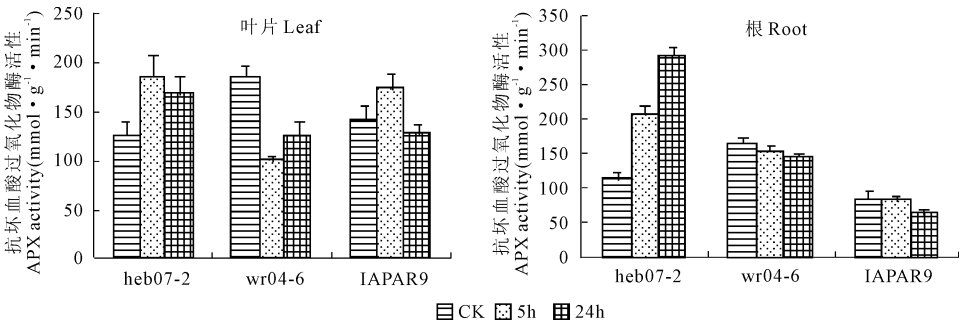

图 4 叶片与根系 APX 活性

Fig.4 APX activity in leaves and roots

2.2 可溶性蛋白与可溶性糖含量的变化

在胁迫 5 h、24 h 后杂草稻 heb07 – 2 叶片可溶性蛋白含量逐渐上升,分别为对照的 1.19 和 2.13 倍,而杂草稻 wr04 – 6 和巴西陆稻则呈现先升后降的趋势(图 5)。杂草稻 heb07 – 2 胁迫 24 h 后可溶性蛋白含量显著大于其它两个品种;3 个材料根系可溶性蛋白含量变化趋势一致,在胁迫下都呈上升趋势,杂草稻 heb07 – 2 各处理与对照差异显著,在胁迫 24 h 后显著大于其它两个参试材料。巴西陆稻各处理间根系可溶性蛋白含量无显著差异,杂草稻 wr04 – 6 在胁迫 24 h 根系可溶性蛋白含量显著大于对照。

杂草稻 heb07 – 2、巴西陆稻、杂草稻 wr04 – 6 在胁迫 5 h、24 h 后叶片中可溶性糖含量均与对照差异显著,杂草稻 heb07 – 2 胁迫 24 h 后叶片中可溶性糖含量显著高于其它两个材料(图 6)。在胁迫 5 h、24 h 后杂草稻 heb07 – 2 根系可溶性糖含量分别为对照的 1.50 倍、1.62 倍,与对照差异显著;杂草稻 wr04 – 6 胁迫 5 h 后根系可溶性糖含量为对照的 1.58 倍,差异显著;胁迫 24 h 后为对照的 1.12 倍,无显著差异;巴西陆稻胁迫处理后根系可溶性糖含量分别为对照的 1.08 倍、1.18 倍,均未达到显著差异。

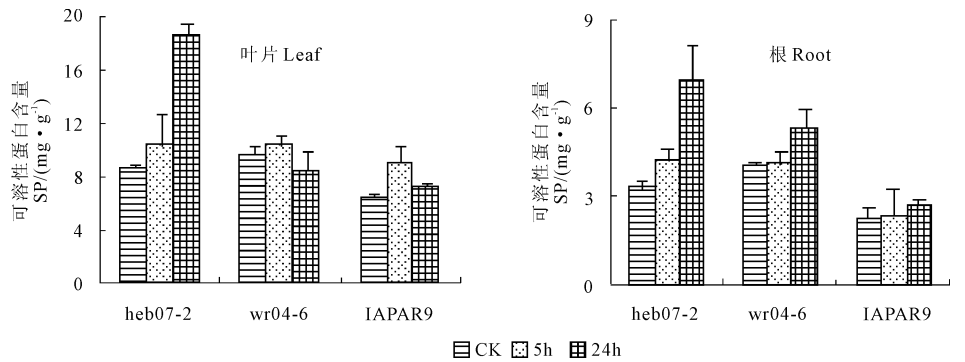

图 5 叶片与根系的可溶性蛋白含量

Fig.5 Soluble protein content in leaves and roots

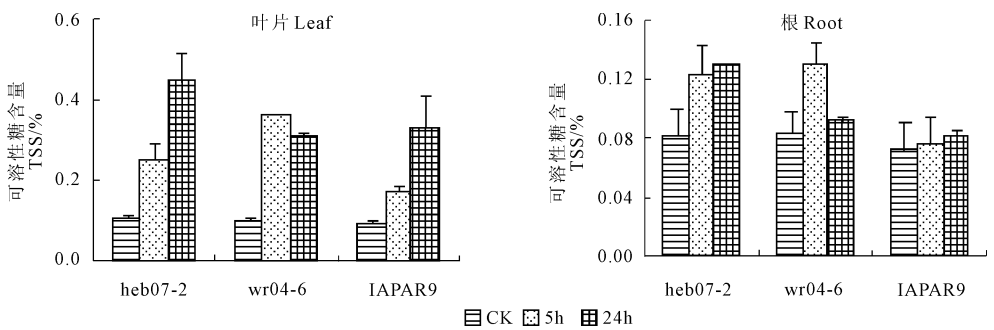

图 6 叶片和根系中可溶性糖的含量

Fig.6 Soluble sugar content in leaves and roots

2.3　脯氨酸与丙二醛含量的变化

巴西陆稻叶片脯氨酸上升幅度最大,分别为对照的 3.91、5.32 倍,与对照差异显著($P<0.05$);杂草稻 heb07－2 分别为对照的 2.16 倍、3.48 倍,显著大于对照($P<0.05$);杂草稻 wr04－6 则为 3.11 倍、3.41倍,与对照差异显著(图 7)。杂草稻 heb07－2 根系脯氨酸含量先上升后略有下降,而杂草稻 wr04－6 和巴西陆稻脯氨酸含量在胁迫下一直上升。杂草稻 heb07－2 胁迫 5 h、24 h 脯氨酸含量与对照差异显著。杂草稻 04－6 胁迫 24 h 后脯氨酸含量与对照差异显著($P<0.05$);巴西陆稻各处理间脯氨酸含量差异均显著($P<0.05$)。

杂草稻 heb07－2 在胁迫 5 h、24 h 后,叶片 MDA 含量分别为对照的 1.82、1.64 倍;杂草稻 wr04－6 则为 1.73、2.02 倍;巴西陆稻为 1.51,1.76 倍。杂草稻 heb07－2 胁迫 24 h 后叶片 MDA 含量显著小于杂草稻 wr04－6 和巴西陆稻($P<0.05$)。杂草稻 heb07－2 在胁迫 5 h、24 h 后,根系 MDA 含量与对照无显著差异;杂草稻 04－6 在胁迫 5h 后根系 MDA 含量显著小于对照($P<0.05$),胁迫 24 h 后 MDA 含量与对照差异不显著。巴西陆稻根中 MDA 含量先升后降,胁迫 5 h 后 MDA 含量显著大于对照,胁迫 24 h 后与对照差异不显著($P<0.05$)。

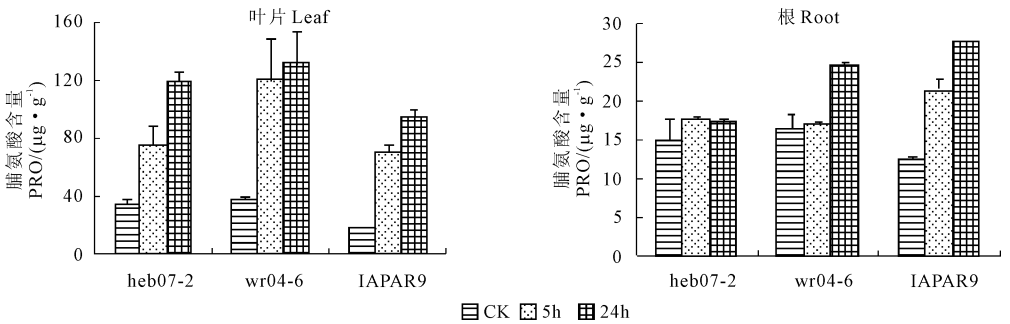

图 7　叶片与根系的脯氨酸含量

Fig.7　Proline content in leaves and roots

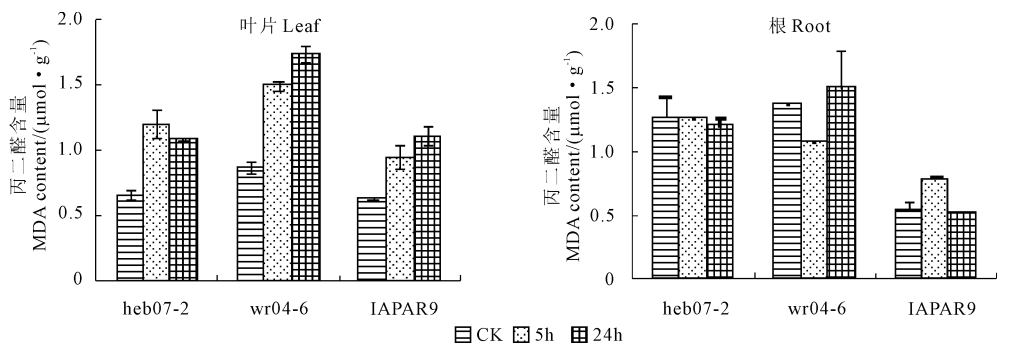

图 8　叶片与根系的丙二醛含量

Fig.8　MDA content in leaves and roots

3　结论与讨论

PEG 是一种能溶解于水、非离子、无渗透性的长链惰性物质,能够用其模拟土壤干旱胁迫的发生[21]。利用 PEG－6000 模拟干旱胁迫,研究植物在大田环境下的表现已很广泛[22]。

干旱胁迫能够诱导产生大量的活性氧,导致膜质过氧化,破坏细胞膜的稳定性,产生丙二醛[23]。抗氧化系统中的酶类如 SOD、POD、CAT、APX 可有效清除活性氧,维持正常新陈代谢。SOD 在清除活性氧方面起主要作用。本研究表明,杂草稻 heb07－2 叶片与根系 SOD 活力随胁迫程度加重而升高,wr04－6 和巴西陆稻都是先上升后下降,这可能是由于随着胁迫程度的加重 wr04－6 和巴西陆稻的 SOD 不足以清除 ROS,从而加速了其分解或抑制了其合成,这也说明杂草稻 heb07－2 的 SOD 清除活性氧效率更高。CAT 催化过氧化氢生成水和氧气,其反应效率较高但是对过氧化氢亲合力较低,所以只有在过氧化氢浓度较高时其才发挥主要作用。本研究表明,3 个材料叶片中 CAT 活力显著大于根系,说明叶片比根系中积累更多的过氧化氢。随着胁迫程度的增强,杂草稻 heb07－2 叶片和根系 CAT 活力显著大

于 wr04 – 6 和巴西陆稻,说明其清除过氧化氢的能力更强,从而抑制了 ROS 的积累,防止膜质过氧化的发生,巴西陆稻的叶片和根,04 – 6 根中 CAT 活力随胁迫程度加深而减小,这与以往研究结果一致[24 – 25],这可能是由于随着活性氧不断的积累使 CAT 失活。

APX 属于抗坏血酸 – 谷胱甘肽循环途径中的酶类,能够有效清除过氧化氢[26 – 27]。在干旱胁迫和盐胁迫下,耐旱或耐盐的品种具有较高的 APX 活力,较低的膜质过氧化程度。这在番茄[28]、甜菜[29]和水稻[30]研究中已经得到证实。本研究表明,杂草稻 heb07 – 2 根系和叶片 APX 活力在胁迫下都呈上升趋势,而 wr04 – 6 和巴西陆稻根中 APX 活力则逐渐下降,且在胁迫 24 h 后显著小于杂草稻 heb07 – 2,说明杂草稻 heb07 – 2 具有更强的清除活性氧的能力,降低了干旱胁迫的危害。

抗逆性强的植物在非生物胁迫下往往具有较大的 POD 活力,这在以往的研究中已经得到证实[31],其上升的原因可能是因为高浓度过氧化氢刺激细胞膜释放 POD[32],除此之外水分胁迫还可以促进 POD 底物的形成,如谷胱甘肽、抗坏血酸及多酚类物质,同时这些物质也是活性氧清除剂[33 – 34]。本研究表明,杂草稻 heb07 – 2 叶片中 POD 活力在干旱胁迫下逐渐上升,显著大于 04 – 6 和巴西陆稻,说明其清除活性氧能力更强,有利于维持细胞正常的新陈代谢;但是其根中 POD 活力则没有叶片中上升幅度大,但其绝对值在胁迫 5 h 后大于 wr04 – 6 和巴西陆稻,这可能是由于其 CAT、APX 活力较高部分代替了 POD 生理功能所致。

Supratim Basu[35]研究表明在 PEG 模拟干旱胁迫下耐旱水稻品种中丙二醛含量积累较少,而旱敏感品种积累较多。本研究结果表明,heb07 – 2 叶中丙二醛含量先升后降,根中丙二醛含量逐渐下降,这可能是由于干旱胁迫下其具有较高的抗氧化酶活力所致。而 wr04 – 6 和巴西陆稻叶和根中的丙二醛含量一直呈上升趋势,但是巴西陆稻上升幅度较小,说明干旱胁迫下巴西陆稻受伤害程度小于 wr04 – 6。干旱胁迫下 3 个材料叶中丙二醛含量均高于根中丙二醛含量,这表明虽然根作为干旱胁迫的感受器,但是叶片对干旱胁迫的反应更为敏感。

干旱胁迫下植物积累脯氨酸和可溶性糖,增加植物细胞渗透势以利于保持水分。本研究表明,在干旱胁迫下 3 个材料叶片和根系脯氨酸含量都呈上升趋势,杂草稻 heb07 – 2 根系脯氨酸含量在干旱胁迫 5 h、24 h 后上升不明显,这可能与其可溶性糖在根中积累较多有关,而 wr04 – 6 和巴西陆稻根中可溶性糖在干旱胁迫下积累较少;同时杂草稻 heb07 – 2 在干旱胁迫 5 h、24 h 后叶片中积累的可溶性糖含量显著高于 wr04 – 6 和巴西陆稻;在干旱胁迫下杂草稻 heb07 – 2 同时积累较多的脯氨酸和可溶性糖,可以维持细胞膨压,降低细胞失水速率,维持正常的新陈代谢,同时积累较多的可溶性糖,可作为代谢的碳源,这也可能是其适应干旱胁迫的机制之一。

在本研究中,杂草稻 heb07 – 2 叶片和根中可溶性蛋白含量都呈上升趋势,且在胁迫 24 h 后显著大于 wr04 – 6 和巴西陆稻,而 wr04 – 6 和巴西陆稻叶片中可溶性蛋白含量变化趋势一致,即先略微上升后下降,这与脯氨酸在叶片中的变化规律相反,这说明脯氨酸在 wr04 – 6 和巴西陆稻叶片中的积累可能与可溶性蛋白水解有关,而 wr04 – 6 和巴西陆稻根中可溶性蛋白含量在胁迫下都呈上升趋势,但幅度较小,与对照比差异不显著。杂草稻 heb07 – 2 叶和根中可溶性蛋白含量的上升可能是其适应干旱胁迫的另一原因,这与商奇[36]研究结果一致。本研究结果表明,杂草稻 heb07 – 2 幼苗期耐旱性强于巴西陆稻及杂草稻 wr04 – 6,可能蕴含着独特的苗期耐旱性机制,有待进一步研究。

参 考 文 献:

[1] Tang L, Ma D R, Xu Z J, et al. Utilization of weedy rice for development of japonica hybrid rice[J]. Plant Sci, 2011,180(5):733-740.

[2] Suh H S, Sato Y I, Morishima H. Genetic characterization of weedy rice based on morphysiology, isozymes and RAPD markers[J]. Theor APPL Genet, 1997,94:316-321.

[3] Baker H G. The evolution of weeds[J]. Annu Rev Eco Syst, 1974,5:1-24.

[4] Londo J P, Schaal B A. Origins and polulation genetics of weedy rice in USA[J]. Mol Ecol, 2007,16:4523-4535.

[5] Sun Jian, Qian Qian, Ma Dian rong, et al. Introgression and seclection shaping the genome and adaptive loci of weedy rice in northern China[J]. New Phytologist, 2013,197:290-299.

[6] Riazi A, Matsuda K, Arslan A. Water-stress induced changes in concentrations of proline and other solutes in growing regions of young barley leaves[J]. J Exp Bot, 1985,36:1716-1725.

[7] Mittler R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance[J]. Trends Plant Sci, 2002,7:405-410.

[8] Karamanos A, Drossopoulos J B, Niavis C A. Free proline accumulation during development of two wheat cultivars with water stress[J]. J Agric. Sci, 1983,100:429-439.

[9] Csonka L N, Physiological and genetic responses of bacteria to osmotic stress[J]. Micorbiol Mol Biol Rev, 1989,53:121-147.

[10] Mallick N, Mohn F H. Reactive oxygen species: response of algal cells[J]. Journal of Plant Physiol, 2000,157:183-193.

[11] Riazi A, Matsuda K, Arslan A. Water-stress induced changes in

concentrations of proline and other solutes in growing regions of young barley leaves[J]. J Exp Bot, 1985,36:1716-1725.
[12] Levy D. Water deficit enhancement of proline and amino nitrogen accumulation in potato plants and its association with susceptibility to drought[J]. Physiol Plant, 1983,57:169-173.
[13] Karamanos A, Drossopoulos J B, Niavis C A. Free proline accumulation during development of two wheat cultivars with water stress[J]. J Agric Sci, 1983,100:429-439.
[14] 许　聪,吴万春.海南岛杂草稻的生态考察和鉴定[J].中国水稻科学,1996,10(4):247-249.
[15] 张忠林,谭学林,邓安凤.杂草稻种质资源的综合评价[J].植物遗传资源科学,2002,3(4):47-50.
[16] 余柳青,Mortimer A M,玄松南,等.杂草稻落粒粳的抗逆境特性研究[J].应用生态学报,2005,16(4):717-720.
[17] 张丽丽,马殿荣,林志强,等.耐盐杂草稻幼苗对 NaCl 胁迫响应及其生理基础[J].华北农学报,2010,25(4):123-129.
[18] Vinod K S, Nilda R B, Marites A S, et al. Polymorphisms in the ALS gene of weedy rice(*Oryza sativa I.*) accessions with differential tolerance to imazethapyr[J]. Crop Prot, 2010,29:336-341.
[19] 李合生.植物生理生化实验原理和技术[M].北京:高等教育出版社,2000:260-261.
[20] 郝建军,刘延吉.植物生理学实验技术[M].沈阳:辽宁科学技术出版社,2001:180-181.
[21] Couper A, Eley D. Surface tension of polyethylene glycolsolutions [J]. J Polym Sci, 1984,3:345-349.
[22] Menconi M, Sgherri CLM, Pinzino C, et al. Activated oxygen production and detoxification in wheat plants subjected to a water deficit programme[J]. J Exp Bot, 1995,46:1123-1130.
[23] McCue K F, Hanson A D. Drought and salt tolerance: towards understanding and application[J]. Trends Biotechnol, 1990,8:358-362.
[24] Dwivedi S, Kar M, Mishra D. Biochemical changes in excised leaves of Oryza sativa subjected to water stress[J]. Physiol Plant, 1979,45:35-40.
[25] Yancey P H, Clark M E, Hand S C, et al. Living with water stress: evdution of osmolyte systems[J]. Science, 1982,217:1214-1217.
[26] Foyer C H, Noctor G. Oxidant and antioxidant signalling in plants: a re-evaluation of the concept of oxidative stress in a physiological context[J]. Plant Cell Environ, 2005,28:1056-1071.
[27] Riazi A, Matsuda K, Arslan A. Water-stress induced changes in concentrations of proline and other solutes in growing regions of young barley leaves[J]. J Exp Bot, 1985,36:1716-1725.
[28] Shalata A, Tal M. The effect of salt stress on lipid peroxidation and antioxidants in the leaf of the cultivated tomato and its wild salt-tolerant relative *Lycopersicon pennellii*[J]. Physiol Plant, 1998,104:169-174.
[29] Mallick N, Mohn F H. Reactive oxygen species: response of algal cells[J]. Journal of Plant Physiol, 2000,157:183-193.
[30] Demiral T, Turkan I. Comparative lipid peroxidation, antioxidant systems and proline content in roots of two rice cultivars differing in salt tolerance[J]. Environ Exp Bot, 2005,53:247-257.
[31] Sekmen A H, Turkan I, Takio S. Differential responses of antioxidative enzymes and lipid peroxidation to salt stress in salt-tolerant Plantago maritima and salt-sensitive Plantago media[J]. Physiol Plant, 2007,131:399-411.
[32] Dieter Groden, Erwin Beck. H_2O_2 destruction by ascorbate-dependent systems from chloroplasts[J]. BBA, 1979,546:426-435.
[33] Elstner E F. Oxygen activation and oxygen toxicity[J]. Annu Rev Plant Physiol, 1982,33:73-96.
[34] Reddy A R, Chaitanya K V, Vivekanandan M. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants [J]. J Plant Physiol, 2004,161:1189-1202.
[35] Supratim Basu, Aryadeep Roychoudhury, Progya Paromita Saha, et al. Differential antioxidative responses of indica rice cultivars to drought stress[J]. Plant Growth Regul, 2010,60:51-59.
[36] 商　奇.PEG6000 模拟干旱胁迫对水稻蛋白质组的影响及差异蛋白功能分析[D].扬州:扬州大学,2009.

(上接第 102 页)

[7] 马冬云,郭天财,宋　晓,等.尿素施用量对小麦根际土壤微生物数量及土壤酶活性的影响[J].生态学报,2007,27(12):5221-5228.
[8] 温晓霞,殷瑞敬,高茂盛,等.不同覆盖模式下旱作苹果园土壤酶活性和微生物数量时空动态研究[J].西北农业学报,2011,20(11):82-88.
[9] 沈　宏,曹志洪,徐本生.玉米生长期间土壤微生物量与土壤酶变化及其相关性研究[J].应用生态学报,1999,10(4):471-474.
[10] 高　明,周保同,魏朝富,等.不同耕作方式对稻田土壤动物、微生物及酶活性的影响研究[J].应用生态学报,2004,15(7):1177-1181.
[11] 王　云,韩　宾,史忠强,等.保护性耕作对土壤微生物特性及酶活性的影响[J].水土保持学报,2006,20(4):120-122,142.
[12] 顾美英,徐万里,茆　军,等.连作对新疆绿洲棉田土壤微生物数量及酶活性的影响[J].干旱地区农业研究,2009,27(1):1-5,11.
[13] 娜布其,赵建宁,李　刚,等.转双价(Bt + CpTi)棉种植对土壤速效养分和酶活性的影响[J].农业环境科学学报,2011,30(5):930-937.
[14] 鲍士旦.土壤农化分析(第三版)[M].北京:中国农业出版社,2000.
[15] 关松荫.土壤酶及其研究法[M].北京:农业出版社,1986.
[16] 姚应槐,黄昌勇.土壤微生物生态学及其实验技术[M].北京:科学出版社,2006.
[17] 杨兰芳,曾　巧,李海波,等.紫外分光光度法测定土壤过氧化氢酶活性[J].土壤通报,2011,42(1):207-210.
[18] 郑　勇,高勇生,张丽梅,等.长期施肥对旱地红壤微生物和酶活性的影响[J].植物营养与肥料学报,2008,14(2):316-321.
[19] 王冬梅,王春枝,韩晓日,等.长期施肥对棕壤主要酶活性的影响[J].土壤通报,2006,37(2):263-267.
[20] 李粉茹,于群英,邹长明.设施菜地土壤 pH 值、酶活性和氮磷养分含量的变化[J].农业工程学报,2009,25(1):217-222.