

# 外源亚精胺对渗透胁迫下南瓜幼苗抗氧化酶活性等生理特性的影响

吴旭红<sup>1</sup>, 冯晶旻<sup>2</sup>

(1. 齐齐哈尔大学生命科学与农林学院, 黑龙江 齐齐哈尔 161006; 2. 齐齐哈尔市卫生监督所, 黑龙江 齐齐哈尔 161005)

**摘要:** 选用南瓜品种银辉 2 号为材料, 以 PEG 模拟水分胁迫, 采用砂培法研究了不同浓度外源亚精胺 (Spd) 对南瓜幼苗生长、活性氧代谢、抗氧化酶活性及非酶抗氧化剂和渗透调节物质含量的影响。结果表明: 0.9、1.2 mmol·L<sup>-1</sup> 外源 Spd 处理, 使渗透胁迫下南瓜幼苗的生物量分别增加了 43.40% 和 36.69%, 根系 O<sub>2</sub><sup>-</sup> 生成速率和膜脂过氧化产物 MDA 的积累量下降了 56.33%、43.50%; 0.6、0.9 mmol·L<sup>-1</sup> Spd 处理, 不同程度诱导增强了根叶抗氧化酶活性, 尤其以 0.9 mmol·L<sup>-1</sup> Spd 处理效果最佳, 根系和叶片超氧化物歧化酶 (SOD) 和抗坏血酸过氧化物酶 (APX) 活性分别为渗透胁迫下的 2.00 倍、1.83 倍和 5.47 倍、2.40 倍, 过氧化氢酶 (CAT)、过氧化物酶 (POD) 活性分别提高了 410.89%、300.50% 和 276.25%、331.18%, 叶片中脯氨酸 (Pro) 和可溶性糖含量提高了 1.76 倍、1.71 倍, 可溶性蛋白的积累量达渗透胁迫的 1.49 倍, 维持了较高的渗透缓冲和调节能力, 根系抗坏血酸 (ASA) 和谷胱甘肽 (GSH) 含量升高了 2.88 倍和 2.41 倍; 渗透胁迫下 0.9 mmol·L<sup>-1</sup> 外源 Spd 处理, 抑制了活性氧 (ROS) 的生成, 减轻了由此导致的氧化损伤, 抗氧化酶活性的响应和 ASA-GSH 循环, 保护了生物膜系统的稳定, 渗透调节物质的含量变化, 既维持了细胞与环境的渗透平衡, 又增加了光合碳同化产物和蛋白质的积累。表明 0.9 mmol·L<sup>-1</sup> 外源 Spd 维持了渗透胁迫下南瓜幼苗碳氮代谢的正常进行, 减轻了胁迫对南瓜苗期的氧化伤害。

**关键词:** 南瓜幼苗; 亚精胺; 渗透胁迫; 渗透调节物质; 抗氧化酶

**中图分类号:** S642.1 **文献标志码:** A

## Effects of extraneous spermidine on antioxidant enzyme activities and other physiological characteristics of pumpkin seedlings under osmotic stress

WU Xu-hong<sup>1</sup>, FENG Jing-min<sup>2</sup>

(1. College of Life Sciences, Agriculture and Forestry, Qiqihar University, Qiqihar, Heilongjiang 161006, China;

2. Qiqihaer Health Inspection Institute, Qiqihar, Heilongjiang 161006, China)

**Abstract:** To explore the physiological responses of different concentrations of exogenous (Spd) on pumpkin seedlings under osmotic stress, the effects of extraneous spermidine with different concentrations on pumpkin seedlings growth, reactive oxygen metabolism, antioxidant enzyme activity and the content of non-enzymatic antioxidant and osmotic regulation substances were studied through sand culture method with pumpkin variety - Yinhui No.2 as research material and the water stress simulated by PEG. The results showed that exogenous Spd with concentration of 0.9、1.2 mmol·L<sup>-1</sup> respectively increased the biomass of pumpkin seedlings by 43.40% and 36.69%. The accumulation rate of root O<sub>2</sub><sup>-</sup> and the accumulation of MDA decreased by 56.33% and 43.50%. application of exogenous Spd with concentrations of 0.6、0.9 mmol·L<sup>-1</sup> induced to enhance the antioxidant enzyme activity in roots and leaves in varying degrees; especially when treated by 0.9 mmol·L<sup>-1</sup> Spd, SOD and APX activity of roots and leaves were 2 times, 1.83 times and 5.47 times, 2.40 times those under osmotic stress; CAT and POD activity were respectively enhanced by 410.89% 300.50% and 331.18%, 276.25%. The Pro and soluble sugar in leaves were increased by 1.76 times and 1.71 times, and the accumulation of soluble protein reached 1.49 times those under osmotic stress, preserving higher osmotic buffering and regulating capacity. The contents of ASA and GSH in roots increased by 2.88 times and 2.41 times. Therefore, under osmot-

收稿日期: 2016-05-20

基金项目: 黑龙江教育厅科学技术项目 (10551332)

作者简介: 吴旭红 (1962—), 女, 黑龙江齐齐哈尔人, 教授, 主要研究方向为植物营养学和生物化学。E-mail: wvg25583681129@sina.com。

ic stress, extraneous  $0.9 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  Spd inhibited generation of ROS and alleviated the oxidative damage. Antioxidant activity response and ASA – GSH circulation protected the biological stability of membrane system. Content changes of regulating substance penetration maintained the osmotic balance of cells and the environment while increased the photosynthetic carbon assimilation and accumulation of protein, indicating that extraneous  $0.9 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  Spd maintained the normal carbon and nitrogen metabolism of pumpkin seedlings under osmotic stress and alleviated the oxidative damage of pumpkin seedlings.

**Keywords:** pumpkin seedling; spermidine; osmotic stress; osmoregulation substance; antioxidant enzyme

亚精胺(Spd)作为多胺(PA)中的一种具强烈生理活性的小分子脂肪族含氮碱,对植物生长发育具有多方面的调节作用<sup>[1-2]</sup>。植物在逆境下,细胞内常会积累大量多胺,能够对多种生物和非生物逆境作出应答<sup>[3-4]</sup>。尤其亚精胺(Spd),除参与植物性别分化、果实成熟与衰老等过程外,还作为逆境下的直接胁迫保护物质,以其独特的分子结构,在胁迫信号转导中直接参与胁迫抗性机制的构建<sup>[5]</sup>。亚精胺(Spd)和精胺(spm)在 DNA 复制中,因能与拓补异构酶之间发生交互作用,稳定酶-模板复合物;在转录后修饰、蛋白质合成的后加工过程中参与其磷酸化等,从而影响 DNA 复制、RNA 转录和蛋白质的生物合成<sup>[6]</sup>。在植物的生长发育中介导了胞内离子平衡、酶活调控、细胞分化等多种生理过程。目前,施用外源多胺已成功应用于提高植物的抗逆性<sup>[7-9]</sup>。

我国有大量的可耕地处于干旱、半干旱地区,加之大部地区处于亚洲季风气候区,更加重了旱灾的普遍性和持续性。土壤水分是影响植物生长发育的主要因子<sup>[10]</sup>,在干旱逆境下,通过应用外源调节物质如多胺类,探索植物自身的生化响应机制和生理变化规律,对植物避旱和耐旱能力的研究具有重要意义。刘怀攀等<sup>[11]</sup>发现,Spd 能通过抑制 NADPH 氧化酶活性提高抗氧化酶活力,从而降低叶片内 ROS,达到提高玉米苗期抗旱性;段辉国等<sup>[12]</sup>报道了 Spd 处理能缓解渗透胁迫对小麦幼苗造成的伤害,提高小麦抗渗透胁迫能力;闫刚等<sup>[13]</sup>研究表明,Spd 能促进干旱处理下番茄幼苗内糖类的转换和利用,通过参与番茄生育早期碳水化合物的代谢,促进番茄的生长发育。以往 Spd 对植物逆境生理生化的影响多以玉米、小麦、大豆、水稻和蔬菜番茄、黄瓜为试材,在南瓜上的研究鲜见报道。南瓜是重要的粮食、饲料、油料及观赏作物,早期干旱尤其是东北、西北地区频发的春旱,严重制约了南瓜种植面积的扩大和产量的提高。本研究以南瓜为材料,通过外施不同浓度 Spd,探讨南瓜苗期生长、ROS 的产生和清除、抗氧化体系的生理响应及有机渗透调节物质的变化,揭示 Spd 提高南瓜幼苗耐旱性的生理机制,以期

为外源 Spd 缓解胁迫伤害及南瓜的抗逆栽培提供依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

供试南瓜(*Cucurbita moschata* Duch)品种为银辉 2 号,由齐齐哈尔市种子经销处提供。

### 1.2 方法

1.2.1 试材培育 试验于 2013 年 3-7 月在齐齐哈尔大学生化实验室进行。精选饱满均匀一致的南瓜种子,先经  $0.1\% \text{ HgCl}_2$  浸泡消毒 10 min,再用去离子水反复冲洗干净后放入  $55^\circ\text{C}$  温水中浸泡 10 min,并不断搅拌使水温降至  $30^\circ\text{C}$  恒温浸泡 6 h,之后置于铺有 3 层纱布的培养皿中,每皿 20 粒,于  $25^\circ\text{C}$  恒温培养箱中进行催芽。将培养基细砂经清水浸泡 1 h,高温灭菌 3 h( $130^\circ\text{C}$ ),等量称重装盒,之后将露白后的种子播入花盆中,每盆播 11 粒,于人工气候培养箱中( $25^\circ\text{C}/20^\circ\text{C} \pm 1^\circ\text{C}$ ,光照/黑暗:14 h/10 h,相对湿度 60%~70%),每 3 天用 1/4 Hoagland 营养液浇灌。待幼苗第三片真叶展开时,拔除长势差和太密集的幼苗,从人工气候箱中取出转为自然培养,自然培养 2 周后,每盆定苗 8 株。

1.2.2 Spd 溶液配制 亚精胺(Spd)为 Sigma 公司产品,先用去离子水配成  $100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  母液, $4^\circ\text{C}$  保存,稀释成相应浓度待用。

1.2.3 试验处理 当幼苗长至 4~5 片真叶时,将其随机分为三组。分别为:对照 CK1:1/4 Hoagland 营养液 + 叶喷蒸馏水;对照 CK2:1/4 Hoagland 营养液 + PEG-6000  $200 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$  + 叶喷蒸馏水;1/4 Hoagland 营养液 + PEG-6000  $200 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$  + 叶喷 Spd (T1: $0.3 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ ;T2: $0.6 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ ;T3: $0.9 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ ;T4: $1.2 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ ),分别用不同浓度 Spd 于每天 8:30 和 14:30 叶面喷施二次,每次喷施量为  $10 \text{ ml} \cdot \text{盆}^{-1}$ 。以叶片正反面都无溶液滴下为宜,共处理 7 d。每处理 32 株苗,每次取样 8 株,3 次重复。

### 1.3 测定项目和方法

1.3.1 幼苗生长及鲜重、干重的测定 取幼苗并将

地上、地下部分分开,迅速用蒸馏水洗净并吸干表面水分,称取鲜重后,110℃烘箱杀青 10 min,之后转至 75℃烘干至衡重,称干重。地上部鲜重和干重以 8 株幼苗的平均值表示,单位为  $g \cdot \text{株}^{-1}$ ,按干重/鲜重计算干物率(%);根系活力用 TTC 法测定<sup>[14]</sup>;耐性指数% = (处理总生物量/对照总生物量)% - 100%。

1.3.2 超氧阴离子( $O_2^-$ )产生速率和  $H_2O_2$ 、丙二醛(MDA)含量及相对电解质渗透率的测定 超氧阴离子自由基( $O_2^-$ )产生速率测定参照王爱国、罗广华的方法<sup>[15]</sup>;  $H_2O_2$  含量采用刘俊等的方法<sup>[16]</sup>;用硫代巴比妥酸(TBAD)比色法测定 MDA ( $nmol \cdot g^{-1}$ ) 含量<sup>[17]</sup>;电导仪法测定相对电解质渗透率<sup>[17]</sup>。

1.3.3 抗氧化酶活性及抗氧化物质含量的测定 超氧化物歧化酶(SOD)活性用氮蓝四唑(NBT)光化还原法测定,以抑制氮蓝四唑(NBT)光化还原 50% 为一个酶活单位(U)表示<sup>[18]</sup>;过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)活性按张志良等<sup>[14]</sup>的方法测定;抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性按照 Nakano 和 Asada<sup>[19]</sup>的方法,测定 1 min 内 290 nm 紫外吸收值的变化,酶活以  $\mu mol \text{ ASA} \cdot h^{-1} \cdot g^{-1} \text{ FW}$  表示;抗坏血酸(ASA)和谷胱甘肽(GSH)参照李晓云等<sup>[20]</sup>的方法定量。

1.3.4 渗透调节物质含量的测定<sup>[17]</sup> 脯氨酸含量的测定采用酸性茚三酮比色法;萘酚比色法测可溶性糖含量;可溶性蛋白用考马斯亮蓝法;氨基酸总量

用茚三酮显色法测定。

## 1.4 统计分析

实验数据用 Microsoft Excel 软件绘图,用 SAS 统计软件对平均数进行数据统计分析,采用最小差异法(LSD)进行多重比较和差异显著性分析( $\alpha = 0.05$ )。

## 2 结果与分析

### 2.1 外源 Spd 对渗透胁迫下南瓜幼苗生长的影响

植物生长受到抑制是干旱的表现生理效应。由表 1 可见,渗透胁迫处理 7 d,南瓜幼苗地上、地下部干重和根系活力均显著低于正常生长条件,降幅分别达到 34.41%、47.73%、56.06%,说明南瓜幼苗干物质增长受阻,且对根系影响大于地上部分。不同浓度 Spd 处理,均使胁迫下幼苗的生物量增加,但不同浓度 Spd 对幼苗生物积累的影响效应有较大差异。T3 处理( $0.9 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  Spd),地上、地下部干物质积累分别较 CK2 提高了 39.22%、66.29%,根系活力提高了 1.81 倍( $P < 0.05$ ),耐性指数降至最低,调控幼苗生长的效果最显著。T4 处理( $1.2 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  Spd),干物质增长和根系活力开始呈下降趋势,耐性指数升高。Spd 处理对南瓜幼苗表现出明显的适宜浓度促进而高浓度抑制的双重效应,且根系对 Spd 的响应比地上部更敏感。

表 1 外源亚精胺对渗透胁迫下南瓜幼苗生长的影响

Table 1 Effects of exogenous spermidine on the growth of pumpkin seedlings under osmotic stress

| 处理<br>Treatment | 地上部干重/( $g \cdot \text{株}^{-1}$ )<br>Shoot dry weight/( $g \cdot \text{plant}^{-1}$ ) | 地下部干重/( $g \cdot \text{株}^{-1}$ )<br>Root dry weight/( $g \cdot \text{plant}^{-1}$ ) | 根系活力( $\mu g \cdot g^{-1} \cdot h^{-1}$ )<br>Root activity | 耐性指数/%<br>Dry tolerance index |
|-----------------|---|--|--|-------------------------------|
| CK1             | 5.87 ± 0.13a  | 1.76 ± 0.07a   | 53.64 ± 2.76a  | 0                             |
| CK2             | 3.85 ± 0.09d  | 0.92 ± 0.11e   | 23.57 ± 0.43d  | -37.88                        |
| T1              | 4.02 ± 0.24d  | 1.02 ± 0.03d   | 25.69 ± 1.58d  | -33.67                        |
| T2              | 5.09 ± 0.11c  | 1.26 ± 0.17c   | 34.98 ± 1.21c  | -16.78                        |
| T3              | 5.36 ± 0.22b  | 1.48 ± 0.13b   | 42.55 ± 0.66b  | -10.35                        |
| T4              | 5.15 ± 0.19c  | 1.37 ± 0.06c   | 40.31 ± 2.04b  | -14.55                        |

注:同一列数据后不同小写字母表示差异显著( $P < 0.05$ ),下同。

Note: values with different lowercase in same column are significantly different( $P < 0.05$ ), the same below.

### 2.2 外源 Spd 对渗透胁迫下南瓜幼苗 $O_2^-$ 、 $H_2O_2$ 、MDA 及相对电解质渗透率的影响

由表 2 可以看到,渗透胁迫下南瓜幼苗根、叶 ROS 大幅升高, $O_2^-$  生成速率和  $H_2O_2$  含量分别达对照的 3.11 倍、3.01 倍、2.27 倍和 1.98 倍;根系中 MDA 积累和相对电解质渗透率升幅分别达 2.53 倍、2.59 倍;叶片中则达 1.82 倍、2.04 倍( $P < 0.05$ ),表明渗透胁迫破坏了南瓜根叶细胞膜的结构和稳定性,且对根系的氧化损伤大于地上部分。外源 Spd

处理后,除  $0.3 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  Spd 处理外,各指标随 Spd 浓度升高而下降, $0.9 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  Spd 处理,根系  $O_2^-$  生成速率和  $H_2O_2$  含量降低了 56.33%、46.97%,MDA 积累减少 43.50%,膜透性下降 50.51% ( $P < 0.05$ );叶片降幅则分别为 44.01%、36.45%、34.26%、31.99% ( $P < 0.05$ ),对根系的调控作用大于叶片。 $0.6$ 、 $0.9 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  Spd 处理,不同程度降低了南瓜幼苗的膜脂过氧化水平,缓解了氧化损伤。而较高浓度 Spd 的处理对降低 ROS 的累积,减缓组

织自动氧化速率的调控作用已经减弱。

表 2 外源 Spd 对渗透胁迫下南瓜幼苗  $O_2^-$  产生速率和  $H_2O_2$ 、MDA 含量及相对电解质渗透率的影响

Table 2 Effects of Spd on producing  $O_2^-$  rate, content of MDA and  $H_2O_2$ , electrolyte leakage in pumpkin seedlings under osmotic stress

| 处理<br>Treatment | $O_2^-$ 产生速率/( $nmol \cdot g^{-1} \cdot min^{-1}$ )<br>$O_2^-$ productive rate |               | $H_2O_2$ 含量/( $nmol \cdot g^{-1}$ )<br>$H_2O_2$ content |               | MDA 含量/( $nmol \cdot g^{-1}$ )<br>MDA content |              | 相对电解质渗透率/%<br>Electrolyte leakage |               |
|-----------------|--|---------------|---|---------------|---|--------------|-----------------------------------|---------------|
|                 | 根系 Root  | 叶片 Leaves     | 根系 Root   | 叶片 Leaves     | 根系 Root                                       | 叶片 Leaves    | 根系 Root                           | 叶片 Leaves     |
|                 | CK1  | 1.37 ± 0.10e  | 1.58 ± 0.03e  | 12.77 ± 0.09e | 17.81 ± 0.71d                                 | 4.53 ± 0.03e | 5.32 ± 0.07e                      | 18.34 ± 1.33e |
| CK2             | 4.26 ± 0.21a   | 3.59 ± 0.06a  | 38.45 ± 2.36a   | 35.17 ± 3.12a | 11.47 ± 0.16a                                 | 9.72 ± 0.09a | 47.46 ± 3.17a                     | 31.69 ± 2.06a |
| T1              | 3.97 ± 0.11a   | 3.25 ± 0.04b  | 40.23 ± 2.38a   | 36.84 ± 1.75a | 10.66 ± 0.51a                                 | 8.90 ± 0.23b | 45.53 ± 3.01a                     | 30.05 ± 2.30a |
| T2              | 2.84 ± 0.04b   | 2.66 ± 0.07c  | 29.56 ± 1.68b   | 25.27 ± 2.24b | 8.79 ± 1.03b                                  | 6.67 ± 0.05d | 29.88 ± 1.89b                     | 24.78 ± 1.93c |
| T3              | 1.86 ± 0.03d   | 2.01 ± 0.08d  | 20.39 ± 1.47c   | 22.35 ± 2.07c | 6.48 ± 0.31d                                  | 6.39 ± 0.20d | 23.49 ± 1.79d                     | 21.55 ± 0.93d |
| T4              | 2.29 ± 0.14c   | 2.43 ± 0.11cd | 21.18 ± 0.89c   | 22.19 ± 1.49c | 7.59 ± 0.35c                                  | 7.28 ± 0.15c | 26.91 ± 2.24c                     | 26.37 ± 1.09b |

### 2.3 外源 Spd 对渗透胁迫下南瓜幼苗根叶保护酶活性的影响

如表 3 所示,渗透胁迫使南瓜幼苗叶片和根系的 SOD 活性均显著增加,分别比对照升高了 56.04%、63.94% ( $P < 0.05$ ),SOD 活性变化是 ROS 的诱导而使南瓜幼苗为抵抗和适应渗透胁迫逆境产生的应激响应;POD 活性在根系和叶片中的变化不同,渗透胁迫显著降低了叶片 POD 活性,降幅达

59.19% ( $P < 0.05$ ),但根系酶活仅减少 6.52%,并未受到显著影响 ( $P > 0.05$ );CAT 和 APX 活性呈现出不同的变化趋势,渗透胁迫处理,根、叶 CAT 活性分别下降了 28.20%、31.87%,而 APX 活性分别提高了 102.33%、72.55%,说明在南瓜内生性的保护机制中,SOD、APX 发挥了清除 ROS,以抵御和适应渗透胁迫的重要作用。

表 3 外源 Spd 对渗透胁迫下南瓜幼苗根、叶保护酶活性的影响

Table 3 Effects of Spd on activities of SOD,POD,CAT and APX in root-leaves of pumpkin seedlings under osmotic stress

| 处理<br>Treatment | SOD 活性/( $U \cdot g^{-1}$ )<br>SOD activity |                | POD 活性/( $U \cdot g^{-1} \cdot min^{-1}$ )<br>POD activity |               | CAT 活性/( $U \cdot g^{-1} \cdot min^{-1}$ )<br>CAT activity |               | APX 活性/( $U \cdot g^{-1} \cdot min^{-1}$ )<br>APX activity |              |
|-----------------|---|----------------|--|---------------|--|---------------|--|--------------|
|                 | 根系 Root                                     | 叶片 Leaves      | 根系 Root  | 叶片 Leaves     | 根系 Root  | 叶片 Leaves     | 根系 Root  | 叶片 Leaves    |
|                 | CK1   | 72.25 ± 3.88e  | 58.63 ± 1.92e  | 23.47 ± 0.76d | 39.57 ± 2.02c  | 3.05 ± 0.03e  | 3.86 ± 0.11d   | 0.43 ± 0.03f |
| CK2             | 112.74 ± 4.03d                              | 96.12 ± 2.37d  | 21.94 ± 1.34d  | 16.15 ± 0.77e | 2.19 ± 0.08d   | 2.63 ± 0.05e  | 0.87 ± 0.05e   | 1.76 ± 0.37c |
| T1              | 117.86 ± 5.21d                              | 108.59 ± 2.84d | 21.33 ± 1.02d  | 29.43 ± 1.38d | 3.17 ± 0.24c   | 4.88 ± 0.23c  | 1.51 ± 0.12d   | 2.85 ± 0.10b |
| T2              | 172.39 ± 5.75b                              | 141.33 ± 3.09b | 79.88 ± 2.79c  | 66.77 ± 2.58a | 6.39 ± 0.33b   | 8.21 ± 1.18a  | 2.53 ± 0.30c   | 3.96 ± 0.57a |
| T3              | 225.67 ± 7.33a                              | 175.67 ± 4.33a | 112.09 ± 3.87a   | 64.68 ± 2.03a | 8.24 ± 0.85a   | 11.34 ± 0.99a | 4.76 ± 0.26a   | 4.22 ± 0.18a |
| T4              | 144.33 ± 3.97c                              | 113.46 ± 2.72c | 85.20 ± 2.53b  | 57.87 ± 1.97b | 7.61 ± 0.34b   | 12.55 ± 1.36b | 3.04 ± 0.83b   | 2.69 ± 0.13b |

外源不同浓度 Spd 处理后,对南瓜幼苗根系和叶片 4 种酶活性的影响有所不同。随 Spd 浓度升高,根、叶 SOD 活性在  $0.9 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  Spd 处理时达到最大值,显著高于对照,达到渗透胁迫的 2.00、1.83 倍;POD 活性峰值分别出现在  $0.9$  和  $0.6 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  Spd 处理,叶片酶活随 Spd 浓度加大升幅较小,而根系从 Spd 浓度为  $0.6 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  开始升幅显著高于叶片;CAT 活性根、叶相差较大且变化趋势有所不同,叶片酶活性明显高于根系;根、叶 APX 活性都表现为随 Spd 浓度逐渐增大而先升后降的变化趋势,最大值同步出现在  $0.9 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  Spd 处理,分别较对照增加了 11.07 倍、4.14 倍。保护酶活性的变化表明, $0.9 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  Spd 处理,可诱发和激活南瓜幼苗在逆境下的保护性反应,提高植株清除 ROS 的能

力。但随处理强度加大,除叶片 CAT 活力持续升高外, $1.2 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  Spd 处理导致酶活显著下降,也说明这种保护性反应是有限的,当超过防御能力的阈值时,仍会造成细胞结构和功能的损害。

### 2.4 外源 Spd 对渗透胁迫下南瓜幼苗根系 ASA - GSH 循环抗氧化物质的影响

ASA 是存在于植物细胞质和叶绿体的小分子抗氧化剂,既可以通过自身氧化还原状态的可逆变化来清除由呼吸代谢和逆境压力产生的 ROS,也可以借助于抗坏血酸 - 谷胱甘肽循环 (ASA - GSH) 清除  $H_2O_2$ ,来降低氧化胁迫对植物所造成的损伤。由图 1 可知,渗透胁迫下,根系 ASA 含量比对照下降 46.01%,差异显著;DHA 比对照增加了 5.76 倍,达差异极显著。外源 Spd 处理后不同程度提高了根系

ASA 含量,降低了 DHA 水平。0.9 mmol·L<sup>-1</sup> Spd 处理,ASA 含量达渗透胁迫的 2.88 倍,DHA 含量降至胁迫处理的 29.34%。ASA 的还原状态是抗逆境胁迫的重要前提,0.6、0.9、1.2 mmol·L<sup>-1</sup> Spd 处理,ASA/DHA 分别较渗透胁迫下提高了 4.68、7.26 倍和 2.93 倍。说明外源 Spd 处理通过参与南瓜幼苗内 ASA - GSH 循环,有效提高南瓜幼苗 ASA 含量,0.9 mmol·L<sup>-1</sup> Spd 处理 ASA/DHA 达到最大值。

GSH 也是胞内过氧化物的的重要清除剂。渗透胁迫 GSH 含量比对照下降了 32.40%,氧化型谷胱甘

肽(GSSG)则增加了 96.31% ( $P < 0.05$ );0.6、0.9 mmol·L<sup>-1</sup> Spd 处理,GSH 含量分别比胁迫下提高了 2.25、2.41 倍,GSSG 则含量降至胁迫的 81.46% 和 69.95%;渗透胁迫处理 GSH/GSSG 比对照下降 72.05%,GSH/GSSG 比值随 Spd 处理浓度加大先升后降,0.9 mmol·L<sup>-1</sup> Spd 达到处理最大值,此后又下降。说明外源 Spd 在 ASA - GSH 循环中可以刺激和诱导 GSH 含量增加,减少 GSSG 生成,参与了 ASA - GSH 循环中 GSH 和 GSSG 含量的调节。

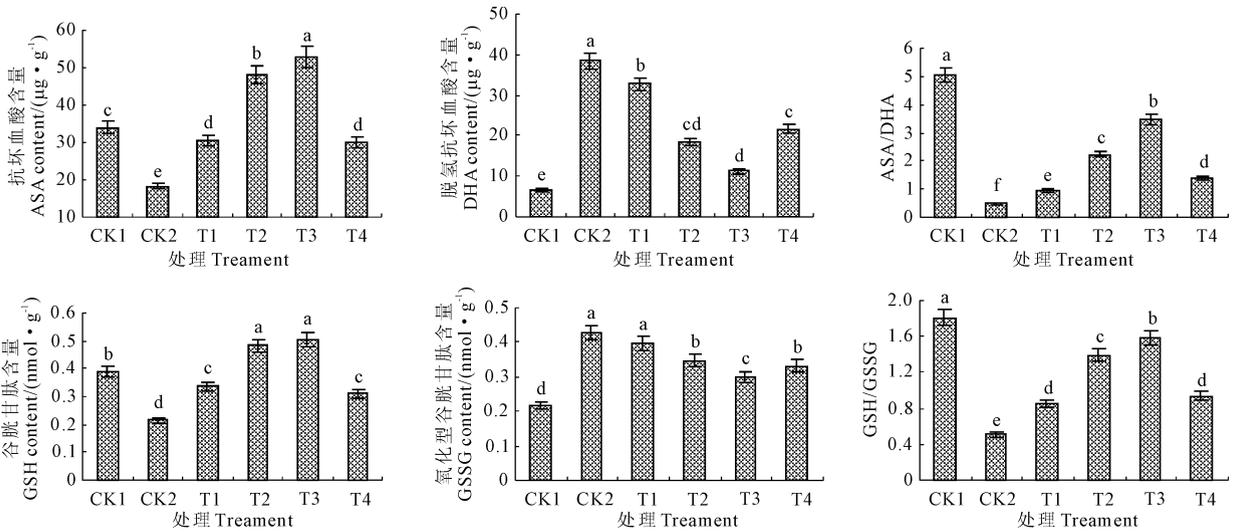


图 1 外源 Spd 对渗透胁迫下南瓜根系 ASA、DHA、GSH、GSSG 含量及 ASA/DHA 和 GSH/GSSG 的影响

Fig.1 Effects of exogenous Spd on ASA,DHA,GSH,GSSG contents and ASA/DHA and GSH/GSSG ratios of pumpkin roots under osmotic stress

### 2.5 外源 Spd 对渗透胁迫下南瓜幼苗叶片渗透调节物质含量的影响

南瓜叶片游离氨基酸含量在渗透胁迫下大幅升高,处理 7 d 时达对照的 2.74 倍。外源 Spd 处理后,南瓜叶片的氨基酸含量均显著下降,且随处理浓度加大游离氨基酸的积累呈先降后升的变化趋势。0.9 mmol·L<sup>-1</sup> Spd 处理效果最为显著,叶片游离氨基酸含量降至渗透胁迫处理的 54.19%。植物体内

的可溶性蛋白多为参与代谢活动的酶类,渗透胁迫逆境,叶片可溶性蛋白含量大幅下降。0.6、0.9 mmol·L<sup>-1</sup> Spd 处理,蛋白质含量分别比渗透胁迫升高了 61.47%、48.52% ( $P < 0.01$ )。由此表明,适宜剂量的 Spd 处理,可显著抑制南瓜叶片可溶性蛋白含量的下降。推测为以多聚阳离子状态存在的多胺,与胞内某些蛋白质之间因电荷效应抑制了蛋白质的降解或促进了某些蛋白质的合成。

表 4 外源 Spd 对渗透胁迫下南瓜叶片渗透调节物质含量的影响

Table 4 Effects of PEG and exogenous Spd on organic osmoregulation substance in leaves of pumpkin seedlings

| 处理 Treatment | 游离氨基酸/(mg·g <sup>-1</sup> )<br>Free amino acid | 可溶性糖/(mg·g <sup>-1</sup> )<br>Soluble sugar | 脯氨酸/(μg·g <sup>-1</sup> )<br>Proline | 可溶性蛋白/(mg·g <sup>-1</sup> )<br>Soluble protein |
|--------------|--|---|--------------------------------------|--|
| CK1          | 4.58 ± 0.24d                                   | 29.38 ± 3.26f                               | 178.51 ± 1.08d                       | 76.24 ± 8.55a                                  |
| CK2          | 12.53 ± 0.07a                                  | 42.69 ± 3.87e                               | 482.76 ± 1.35c                       | 40.46 ± 5.71f                                  |
| T1           | 11.44 ± 0.21a                                  | 63.58 ± 4.11c                               | 508.63 ± 1.77c                       | 47.87 ± 2.69e                                  |
| T2           | 9.06 ± 0.30b                                   | 78.61 ± 2.19a                               | 729.75 ± 1.81b                       | 65.33 ± 5.53b                                  |
| T3           | 6.79 ± 0.41cd                                  | 72.94 ± 3.51b                               | 848.37 ± 0.98a                       | 60.09 ± 7.24c                                  |
| T4           | 7.08 ± 0.28c                                   | 48.66 ± 2.88d                               | 789.68 ± 1.46b                       | 55.37 ± 4.79d                                  |

可溶性糖是重要的渗透调节物质,胁迫导致可溶性糖含量升高。Spd 各处理分别比胁迫逆境增加了 48.93%、84.14%、70.86%、13.98%,说明在逆境下,0.6、0.9 mmol·L<sup>-1</sup> Spd 处理通过对碳代谢关键酶水平的调节,增加了光合碳同化产物积累,细胞渗透势下降,保持了细胞膨压和各种代谢的正常进行,提高了干旱逆境中南瓜幼苗的渗透保护能力。脯氨酸既是植物体内重要的渗透调节物质,又是抗氧化物质。当植物遭受渗透胁迫时,由于生理缺水,体内脯氨酸大量积累。表 4 显示,渗透处理使南瓜叶片脯氨酸含量比对照提高了 140.18% ( $P < 0.05$ )。外施 Spd 后不同程度促进了脯氨酸含量的提高,0.6、0.9、1.2 mmol·L<sup>-1</sup> Spd 处理,脯氨酸含量分别达到对照的 4.08、4.75、4.42 倍。由于脯氨酸是多集中于细胞质中的不带静电荷无毒的偶极含氮化合物,有极强的水合能力,因此在渗透胁迫环境下有助于细胞持水,通过调控自身水分平衡,缓解了南瓜幼苗遭受的胁迫伤害。0.9 mmol·L<sup>-1</sup> Spd 处理既保持了细胞与环境的渗透平衡,提高了细胞的保水能力,有效调控了南瓜叶片的脯氨酸代谢。

### 3 讨 论

根系是植物对渗透胁迫环境感应最早和最敏感的器官。本试验中渗透胁迫下,南瓜幼苗的地上、地下部干物重显著降低,根系活力的大幅下降而使幼苗耐性指数升至最高,与同期对照比较,对根系的影响明显大于地上部分。其可能原因为逆境下 ROS 增加,过氧化伤害导致膜结构受损,光合碳同化产物减少,游离氨基酸总量和可溶性蛋白减少。在形态建成过程中,C/N 代谢受阻,尤其是碳架不足,以及渗透调节能耗损失较大等由于渗透胁迫导致的生理干旱的原因而抑制了南瓜生长。外源 Spd 处理后,不同程度促进了干物质积累,提高了根系活力和耐性指数。0.9 mmol·L<sup>-1</sup> Spd 叶面喷施后,显著缓解了对根系和地上部分的生长抑制。表明外源 Spd 通过与膜结合,直接调控了膜的流动性,间接调节了膜结合酶的活性<sup>[6]</sup>,显著提高了旱害下南瓜幼苗的持水能力,缓解了水分亏缺造成的发育障碍,促进了细胞扩展和植株生长。这与宋维贤等<sup>[21]</sup>应用 Spd 促进了玉米幼苗生长的研究结果一致。刘怀攀等<sup>[11]</sup>的研究也证明了外源 Spd 可以通过抑制玉米叶片质膜 NADPH 氧化酶活性,从而减少了 ROS 的生成,减轻了渗透胁迫对玉米幼苗的伤害。

由于在诸多氧自由基中,以 O<sub>2</sub><sup>-</sup> 对植物早期损伤最为严重。在抗氧化酶系中,SOD 首先将超氧阴

离子自由基 O<sub>2</sub><sup>-</sup> 歧化为 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>,由 CAT、POD、APX 再将 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 转化为 H<sub>2</sub>O,故 SOD 是清除 ROS 的第一道屏障<sup>[22]</sup>。0.6、0.9 mmol·L<sup>-1</sup> Spd 处理,SOD 活性大幅度上调,且在南瓜幼苗根系中活性显著高于叶片,作为诱导酶其活性增强的可能原因为:一是根部将干旱的信号分子 ABA(脱落酸)运送到地上部,导致叶片中 Spd 积累,Spd 对保卫细胞的 K<sup>+</sup> 通道具有调控作用,而 K<sup>+</sup> 通道又调控气孔开闭,因此其类似于信使分子参与信号传递,从而诱导抗氧化酶的合成;二是 Spd 不仅为阳离子,且是载 H<sup>+</sup> 体,可部分代替 SOD 的作用,通过歧化而清除 O<sub>2</sub><sup>-</sup>;三是 Spd 与膜结合使膜电势降低的同时,膜静电特性的改变直接作用于酶分子,提高了酶活性。0.9 mmol·L<sup>-1</sup> Spd 也显著提高了渗透胁迫下南瓜幼苗根叶 POD、CAT 和 APX 活性,且叶片中 CAT 活性显著高于根系,这与李州等<sup>[23]</sup>采用半定量 RT-PCR 技术分析 Spd 对水分胁迫下抗氧化酶基因的影响研究中,发现外源 Spd 上调了白三叶叶片中 SOD、POD、CAT、APX 基因的表达水平,并使 CAT 基因在水分胁迫下始终保持了高水平的稳定表达的研究结果一致。

ASA 是抗氧化系统中高丰度小分子抗氧化剂,能与有毒的 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 在 APX 的催化下进行反应,自身首先被氧化成单脱氢抗坏血酸(MDHA),MDHA 继续氧化生成脱氢抗坏血酸(DHA),而 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 在 GSH 提供的电子和还原力(NADPH)的作用下还原为 H<sub>2</sub>O,从而解除 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 的毒性。ASA 可以由 DHA 和 MDHA 在 DHA 还原酶(DHAR)和 MDHA 还原酶(MDAR)作用下再生。本试验渗透胁迫使南瓜根系 ASA 含量下降,其可能原因为:一是胁迫逆境抑制了 ASA 的合成速度;二是胁迫下植物体内 ROS 大量生成,ASA 作为抗氧化剂参与了自由基的猝灭而自身被氧化,并同时导致 DHA 含量的升高和 ASA/DHA 比值的下降。外源 Spd 缓解了渗透胁迫下南瓜幼苗根系 ASA 含量的下降,降低了 DHA 含量,0.9 mmol·L<sup>-1</sup> 浓度的 Spd 维持了各处理最高的 ASA/DHA 比值,进一步说明,Spd 通过影响渗透胁迫下 GSH-ASA 代谢循环而调控了细胞内的氧化还原状态,并通过提高 ASA 再生和合成途径中的酶活性增强了南瓜幼苗的抗氧化能力。GSH 是植物细胞内含量丰富的巯基化合物,作为巯基保护剂,可以有效还原 S-S 键,因此其胞内含量水平与机体的抗氧化能力密切相关。本研究的结论也表明,渗透胁迫降低了 GSH 含量和 GSH/GSSG,0.9 mmol·L<sup>-1</sup> Spd 提高了胁迫环境下南瓜根系的 GSH 含量,降低了 GSSG 含量,提高了 GSH/GSSG。已有证据表明,GSH/GSSG 可作为胞内

信号分子,对相关基因的表达、翻译速率、蛋白质疏基化以及酶活进行直接调控<sup>[24]</sup>。在 ASA - GSH 循环中,GSSG以NADPH作为还原力和电子供体还原为GSH,推测Spd通过提高该代谢途径的关键酶谷胱甘肽还原酶(GR)活力,维持了GSH的高含量水平和适合的GSH/GSSG,使之处于有利于抵御氧化损伤的胞内氧化还原状态。

植物在发育过程中,不断需要氨基酸来合成自身组织蛋白和功能性含氮有机物,渗透胁迫逆境下,游离氨基酸总量激增,可能是蛋白质对内源蛋白酶的敏感性升高,加速了贮存蛋白的水解所致。Spd处理后,首先由于氧自由基的清除,光合碳同化的改善促进了碳流的运转,大量游离氨基酸参与到蛋白质的合成中;其次适度增加的氨基酸为维持细胞水势起到了一定的渗透调节作用。可溶性糖和脯氨酸都是植物体内公认的渗透调节物质,本研究结果表明,0.6、0.9 mmol·L<sup>-1</sup> Spd提升了可溶性糖的积累,0.9 mmol·L<sup>-1</sup> Spd更有效地促进了光合碳代谢向氮代谢的转化,脯氨酸含量的大幅升高,推测外源Spd通过激活谷氨酸途径中脯氨酸合成的限速酶和关键酶活性促进了脯氨酸的积累,同时也提高了分解代谢关键酶ProDH的活性,加速了在南瓜叶片内的转化和利用。李州等<sup>[23]</sup>对白三叶(*Trifolium repens*)脯氨酸代谢的研究也证实,水分逆境下,Spd提高了脯氨酸合成途径(谷氨酸途径)合成代谢关键酶 $\Delta^1$ -吡咯啉-5-羧酸合成酶(P5CS)和分解代谢关键酶脯氨酸脱氢酶(ProDH)活性,促进了水分胁迫下脯氨酸的代谢。南瓜叶片经Spd(0.6、0.9 mmol·L<sup>-1</sup>)处理后,可溶性蛋白大幅度增加,其可能性为:一是Spd作为信息分子,在信号转导过程中,诱导了逆境蛋白相关基因的高水平表达,增加了蛋白质的合成;二是在蛋白质翻译后,多胺可与胞内原有的蛋白质发生共价交联,稳定了蛋白质的结构,减缓了蛋白质的降解<sup>[5]</sup>。

综上所述,外源Spd尤其是0.9 mmol·L<sup>-1</sup> Spd叶喷处理,可有效降低O<sub>2</sub><sup>-</sup>生成速率和MDA生成量,使膜的氧化损伤得以修复,有助于膜结构的稳定,通过增加可溶性糖、脯氨酸、游离氨基酸和可溶性蛋白等有机溶质提高了渗透调节能力。外源Spd发挥胁迫信号调节器的作用,显著提高了水分胁迫下南瓜叶片SOD、POD、CAT和APX活性和根系ASA、GSH含量,并通过ASA - GSH循环维持了较高的ASA/DHA和GSH/GSSG值。进一步证明外源Spd可高效修复南瓜幼苗因渗透胁迫引起的伤害,恢复和维持生理代谢和生化反应的恒稳状态,从而

增强了水分胁迫下南瓜幼苗的抗氧化胁迫能力,使南瓜幼苗在干旱逆境下的生长抑制得以缓解,提高了南瓜幼苗的抗旱性。

#### 参考文献:

- [1] Minocha R, Long S, Thangavl P, et al. Elevation dependent sensitivity of northern hardwoods to Ca addition at Hubbard Brook Experimental Forest, NH, USA[J]. *Forest Ecology Management*, 2010, 260(12): 2115-2124.
- [2] Khomutov A R, Keinanen T A, Grigorenko N A, et al. Methylated analogs of spermine and spermidine as tools to investigate cellular functions of polyamines and enzymes of their metabolism[J]. *Molecular Biology*, 2009, 43(2): 149-159.
- [3] 段辉国, 袁 澍, 刘文娟, 等. 多胺与植物逆境胁迫的关系[J]. *植物生理学通讯*, 2005, 41(4): 531-536.
- [4] Gill S S, Tuteja N. Polyamines and abiotic stress tolerance in plants[J]. *Plant Signal & Behavior*, 2010, 5(1): 26-33.
- [5] Kasukabe Y, He L X, Nada K, et al. Overexpression of spermidine synthase enhances tolerance to multiple environmental stresses and up-regulates the expression of various stress regulated genes in transgenic *Arabidopsis thaliana*[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2004, 45(6): 712-722.
- [6] 杜红阳, 常云霞, 刘怀攀. 多胺的作用机理研究进展[J]. *周口师范学院学报*, 2010, 27(5): 88-91.
- [7] Roychoudhury A, Basu S, Sengupta D N. Amelioration of salinity stress by exogenously applied spermidine or spermine in three varieties of rice differing in their level of salt tolerance[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2011, 168(4): 317-328.
- [8] Hu X H, Zhang Y, Shi Y, et al. Effect of exogenous spermidine on polyamine content and metabolism in tomato exposed to salinity-alkalinity mixed stress[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2012, 57(8): 200-209.
- [9] Sharma D K, Dubey A K, Manish S. Effect of paclobutrazol and putrescine on antioxidant enzymes activity and nutrients content in salt tolerant citrus rootstock sour orange under sodium chloride stress[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2013, 36(11): 1765-1779.
- [10] 刘锦春, Johannes H C, Cornelissen. CO<sub>2</sub>浓度变化下燕麦对干旱胁迫的生理响应[J]. *草业科学*, 2015, 32(7): 1116-1123.
- [11] 刘怀攀, 胡炳义, 刘天学, 等. 亚精胺对渗透胁迫的玉米幼苗叶片NADPH氧化酶和抗氧化酶活性的影响[J]. *河南农业大学学报*, 2007, 41(4): 363-367.
- [12] 段辉国, 雷 韬, 卿东红, 等. 亚精胺对渗透胁迫小麦幼苗生理活性的影响[J]. *四川大学学报(自然科学版)*, 2006, 43(4): 922-926.
- [13] 闫 刚, 张春梅, 邹志荣. 外源亚精胺对干旱处理下番茄幼苗碳水化合物代谢及相关酶活性的影响[J]. *干旱地区农业研究*, 2012, 30(1): 143-147.
- [14] 张志良, 瞿伟菁, 李小方. *植物生理学实验指导*[M]. 第四版. 北京: 高等教育出版社, 2009: 32-33, 227-229.
- [15] 王爱国, 罗广华. 植物的超氧自由基与羟胺反应的定量关系[J]. *植物生理学通讯*, 1990, 26(2): 55-57.
- [16] 刘 俊, 吕 波, 徐朗来. 植物叶片中过氧化氢测定方法的改

- 进[J]. 生物化学与生物物理学研究进展, 2000, 27(5): 548-550.
- [17] 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.
- [18] 张宪政. 超氧化物歧化酶活性的测定[M]. 北京: 中国农业出版社, 1992.
- [19] Nakano Y, Asada K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate specific peroxidase in spinach chloroplasts[J]. *Plant Cell physiology*, 1981, 22(5): 867-880.
- [20] 李晓云, 王秀峰, 吕乐福, 等. 外源 NO 对铜胁迫下番茄幼苗根系抗坏血酸-谷胱甘肽循环的影响[J]. *应用生态学报*, 2013, 24(4): 1023-1030.
- [21] 宋维贤, 杜红阳, 刘怀攀, 等. 亚精胺对渗透胁迫下玉米幼苗生长和有机渗透调节物质的影响[J]. *西北植物学报*, 2010, 19(7): 66-70.
- [22] Amri E, Mohammadi M J. Effects of timing of drought stress on pomegranate seedlings (*Punica granatum* L. cv 'Atabaki') to exogenous spermidine and putrescine polyamines[J]. *African Journal of Microbiology Research*, 2012, 6(25): 5294-5300.
- [23] 李 州, 彭 燕. 亚精胺对水分胁迫下白三叶脯氨酸代谢、抗氧化酶活性及其基因表达的影响[J]. *草业学报*, 2015, 24(4): 148-156.
- [24] 樊怀福, 李 娟, 郭世荣, 等. 外源 NO 对 NaCl 胁迫下黄瓜幼苗生长和根系谷胱甘肽抗氧化酶系统的影响[J]. *西北植物学报*, 2007, 27(8): 1611-1618.

(上接第 235 页)

#### 参 考 文 献:

- [1] 武 阳, 王 伟, 赵 智, 等. 调亏灌溉对香梨叶片光合速率及水分利用效率的影响[J]. *农业机械学报*, 2012, 43(11): 80-86.
- [2] 张保玉. 葡萄光合作用光响应曲线的研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2009.
- [3] 张彦群, 王建东, 龚时宏, 等. 滴灌条件下冬小麦施氮增产的光合生理响应[J]. *农业工程学报*, 2015, 31(6): 170-177.
- [4] 陆红飞, 郭相平, 甄 博, 等. 旱涝交替胁迫条件下梗稻叶片光合特性[J]. *农业工程学报*, 2016, 32(8): 105-112.
- [5] 于 强, 王天铎. 光合作用-蒸腾作用-气孔导度的耦合模型及 C3 植物叶片对环境因子的生理响应[J]. *植物学报*, 1998, 40(8): 740-754.
- [6] 彭世彰, 庞桂斌, 徐俊增, 等. 节水灌溉条件下水稻气孔导度模型的改进[J]. *农业工程学报*, 2009, 25(4): 19-23.
- [7] 钟 楚, 朱 勇. 烟草气孔导度对光强的响应[J]. *中国生态农业学报*, 2013, 21(8): 966-972.
- [8] 王海珍, 韩 路, 徐雅丽, 等. 不同温度下灰胡杨叶片气孔导度对光强响应的模型分析[J]. *生态环境学报*, 2015, 24(5): 741-748.
- [9] 高冠龙, 张小由, 常宗强, 等. 植物气孔导度的环境响应模拟及其尺度扩展[J]. *生态学报*, 2016, 36(3): 1-10.
- [10] 张 玉. 土壤理化性质对红提葡萄品质的影响[J]. *现代园艺*, 2013, (20): 17-18.
- [11] 王永杰, 王全九, 苏李君, 等. 极端干旱区垂直线源灌方式对葡萄生长及水分利用效率的影响[J]. *干旱地区农业研究*, 2012, 30(3): 63-69.
- [12] 李小红, 周 凯, 谢 周, 等. 不同葡萄砧木对矢富罗莎葡萄嫁接苗光合作用的影响[J]. *果树学报*, 2009, 26(1): 90-93.
- [13] 李雅善, 李 华, 王 华, 等. 赤霞珠葡萄光合-光响应曲线拟合模型比较分析[J]. *西北林学院学报*, 2013, 28(2): 20-25.
- [14] 郑 睿, 康绍忠, 胡笑涛, 等. 水氮处理对荒漠绿洲区酿酒葡萄光合特性与产量的影响[J]. *农业工程学报*, 2013, 29(4): 133-141.
- [15] 杨艳芬, 王全九, 白云岗, 等. 极端干旱地区滴灌条件下葡萄生长发育特征[J]. *农业工程学报*, 2009, 25(12): 45-50.
- [16] Thornley J H M. *Mathematical Models in Plant Physiology*[M]. London: Academic Press(Inc.), 1976.
- [17] 叶子飘, 于 强. 光合作用光响应模型比较[J]. *植物生态学报*, 2008, 32(6): 1356-1361.
- [18] Ball J T, Woodrow I E, Berry J A. A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions[C]//*Progress in photosynthesis research*. Netherlands: Springer, 1987: 221-224.
- [19] 叶子飘, 于 强. 植物气孔导度的机理模型[J]. *植物生态学报*, 2009, 33(4): 772-782.
- [20] Jarvis P G. The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 1976, 273(927): 593-610.
- [21] 王荣荣, 夏江宝, 杨吉华, 等. 贝壳砂生境干旱胁迫下杠柳叶片光合光响应模型比较[J]. *植物生态学报*, 2013, 37(2): 111-121.
- [22] 王玉辉, 周广胜. 羊草叶片气孔导度对环境因子的响应模拟[J]. *植物生态学报*, 2000, 24(6): 739-743.