

PEG 模拟干旱胁迫对不同抗逆性棉花的生理特性的影响

胡根海, 董娜, 晁毛妮, 张志勇, 王清连

(河南科技学院, 现代生物育种河南省协同创新中心, 河南 新乡 453003)

摘要: 为了筛选培育棉花抗旱性的有用指标, 利用聚乙二醇(PEG6000)模拟干旱, 对不同类型棉花苗期干旱处理响应进行了评价。基质育苗后, 采用 5 种不同浓度聚乙二醇胁迫棉花幼苗, 7 d 后测定叶片的叶绿素、可溶性糖、可溶性蛋白、游离脯氨酸和丙二醛(MDA)含量的变化, 比较过氧化物酶(POD)、超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化氢酶(CAT)活性的差异, 结果表明: 棉花苗期在不同浓度 PEG 胁迫下, 叶绿素含量在 5% 的 PEG 胁迫下, 表现含量略升高, 高于 10% PEG 浓度胁迫, 叶绿素含量呈现下降的趋势; 可溶性糖在 10% ~ 25% 的 PEG 胁迫下表现高的含量; 可溶性蛋白在 5% PEG 胁迫时, 其含量开始增加并高于对照; 游离脯氨酸含量表现为随着胁迫浓度的加大而升高, 抗旱、抗盐品种增加的量高于敏感材料; 丙二醛含量亦表现为随着胁迫浓度的加大而升高, 在 5% ~ 15% 的范围内, 抗旱抗盐品种升高幅度低于敏感材料, 在 20%, 25% 的高浓度胁迫下, 三种材料的差别很小; 三种抗氧化保护酶活性在不同材料不同胁迫浓度中表现出差异, POD 酶活性在 5% PEG 干旱胁迫时即表现出上升趋势, 在 10%、15% 胁迫浓度时达到最高值; SOD 酶活性在 5% 的胁迫下高于对照, 随着 10%、15%、20% PEG 浓度逐渐增高, SOD 酶活性均表现稳定的高活性; CAT 酶活性在 5%、10% PEG 胁迫时呈现增高趋势, 在 15% 以上的 PEG 胁迫时活性迅速下降。由此认为, 叶绿素、可溶性蛋白、脯氨酸和丙二醛含量可能是干旱胁迫下的植株被动响应的指标, 可溶性糖合成可能是一种重要渗透调节方式; 在不同干旱级别中不同抗氧化保护酶在起主导作用, SOD 酶可能是较好的抗旱性选择指标。

关键词: 棉花; 干旱处理; 苗期; 生理指标

中图分类号: S562.034 **文献标志码:** A

Effects of drought stress simulated by PEG6000 on physiological characteristics of different upland cotton

HU Gen-hai, DONG Na, CHAO Mao-ni, ZHANG Zhi-yong, WANG Qing-lian

(Henan Institute of Science and Technology, Collaborative Innovation Center of Modern Biological Breeding He'nan Province, Xinxiang, He'nan 453003, China)

Abstract: In order to find useful indexes of the drought resistance cotton, treatment response of different cotton types seedlings was evaluated by using PEG6000 simulated drought. First, using matrix seedlings, and then the cotton seedlings were stressed by five different concentration of PEG. After the stress lasted for seven days, the content changes of chlorophyll, soluble sugar, soluble protein, proline and malondialdehyde of seedling leaves were measured, and the differences of peroxidase, superoxide dismutase and catalase activity were compared. The results showed that the cotton seedling presented different physiological characteristics under the stress of different concentration PEG stress, Chlorophyll content increased slightly under 5% PEG stress than the control, and chlorophyll content was lower than control in the 10% PEG stress; soluble sugar content showed higher levels under 10% ~ 25% PEG stress; Soluble protein content increased more than control under 5% PEG stress; Proline content in leaves increased with the increase of stress concentration, But proline content of drought resistant and salt resistant varieties were higher than sensitive materials; malondialdehyde content in leaves had similar trends as proline, but in the range of 5% ~ 15%, the drought resistant and salt resistant varieties were lower than the sensitive materials, under 20%, 25% PEG stress, the difference of three kinds of

material was very small. Three kinds of antioxidant protection enzymes showed different change patterns of activity under different material treatments. The enzyme activity of peroxidase increased from 5% PEG stress, and the highest enzyme activity of peroxidase were displayed in 10%, 15% stress concentration. The enzyme activity of SOD in 5% PEG stress was higher than that of the control, and along with the increased PEG stress(10%, 15%, 20%), SOD enzyme activities were stable and keeping higher levels. The enzyme activity of CAT increased in low concentration PEG stress(5%, 10%), and it decreased rapidly in more than 15% PEG stress. In conclusion, chlorophyll content, soluble protein, proline and malondialdehyde may be indexes of passive response of plants under drought stress. The soluble sugar is a kind of important osmotic regulation substance. In different levels of drought, different antioxidant protection enzymes play leading role, SOD enzyme may be a better drought resistance selection index.

Keywords: cotton; drought treatment; seedling stage; physiological indexes

近年来随着全球气候变暖,干旱对农业生产的影响更加严重,我国人多地少粮棉争地的矛盾也更加突出。随着中原粮食核心区建设步伐的加快,棉花种植面积逐年萎缩,为了稳定棉花种植面积,业内人士开始在新疆和内蒙开荒植棉。黄河流域属于大陆性季风气候,气候干燥,降雨量严重不足,不论是内蒙新开棉区,还是新疆、黄河流域棉区,在棉花苗期经常遇到干旱危害,干旱问题已成为严重制约棉花种植的关键问题。棉花苗期的核心任务是一播全苗,在干旱少雨的情况下,种植抗旱品种也是一条出路。前人对棉花干旱胁迫的生理响应方面已做过一些研究,费克伟等^[1]研究表明抗旱性强的棉花品种的超氧化物歧化酶活性随着干旱处理时间延长而增加;在干旱胁迫下,耐旱型棉花品种可以通过增加根系渗透调节物质游离脯氨酸含量来提高其耐旱性^[2],不同铃重的棉花品种各部位果枝叶片中丙二醛含量与干旱相关^[3]。已有试验只是对某类或单一品种做了研究^[4-6],比较在不同程度的干旱条件下,不同抗逆型品种的生理差异的研究尚未见报道,本试验以抗旱、抗盐、敏盐和敏旱的不同类型棉花品种为材料,设置 PEG 梯度干旱胁迫处理,探讨了在不同程度干旱条件下,棉花叶片叶绿素、可溶性糖、可溶性蛋白、游离脯氨酸、丙二醛含量和抗氧化酶活性等生理指标的变化特征,以期对抗旱棉花品种选育和抗旱栽培提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

以 3 个不同抗逆类型的陆地棉品种作供试材料:中 S9612(敏旱、敏盐)、中 H117(抗旱)、中 9835(抗盐)(中国农科院棉花研究所叶武威课题组提供)。

1.2 设计与处理

材料于 2015 年 4 月 20 日播种于装有无纺布育苗基质的培养箱中,定期喷水使基质保持湿润,待棉花长出 3 片真叶时开始起苗并轻轻用自来水冲掉基质,置于 MS + PEG 营养液中进行胁迫处理,每个处理 10 株,3 次重复,PEG 的浓度分别为 5%、10%、15%、20%、25%,以蒸馏水为对照,胁迫处理后 7 d 对棉花苗取样,每次每个处理取样 3~5 片叶,用蒸馏水冲洗干净后,吸水纸吸干,剪碎,称取棉花叶片,每份 0.3 g 左右,编号包装,用液氮速冻后,置于 -20℃ 冰箱中保存备用。

1.3 测定指标与方法

取处理样品测定各生理指标(鲜重),用丙酮浸提法测定叶片的叶绿素含量($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$),考马斯亮蓝 G-250 染色法测定可溶性蛋白含量($\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$),蒽酮法测定可溶性糖含量($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$),用茚三酮比色法测定脯氨酸含量;用硫代巴比妥比色法测定丙二醛含量;愈创木酚氧化法测定过氧化物酶(POD)酶活性(1 个酶活力单位 U 定义为每克鲜重组织每分钟所引起的 $0.01\text{OD}_{470\text{nm}}$ 的变化),邻苯三酚自氧化法测定超氧化物歧化酶(SOD)酶活性(1 个酶活力单位 U 定义为:在 25℃ 恒温条件下,每毫升反应液中,每分钟抑制邻苯三酚自氧化率达 50% 的酶量),过氧化氢酶测定采用紫外吸收法(以 1 min 内 A_{240} 减少 0.1 的酶量为 1 个酶活力单位)^[7]。

1.4 数据统计与分析

所测数据均为 3 次重复的平均值,在 Excel 2003 软件中进行整理分析。

2 结果与分析

2.1 梯度干旱胁迫对叶片叶绿素含量的影响

干旱胁迫下叶绿素含量的变化,在一定程度上可以反映植物抵抗干旱胁迫能力的强弱。从图 1 可

看出,干旱胁迫对棉花叶片叶绿素含量产生了显著影响,在5%的PEG浓度胁迫处理下,三个材料的叶绿素含量均升高;在10%以上PEG浓度时,随着PEG浓度的加大,各处理叶绿素总量均呈现逐渐降低的趋势,且下降幅度随胁迫浓度增加而增大。各处理内均表现为抗旱品种中H177和抗盐品种中9835比敏感品种中S9612的叶绿素含量略高。

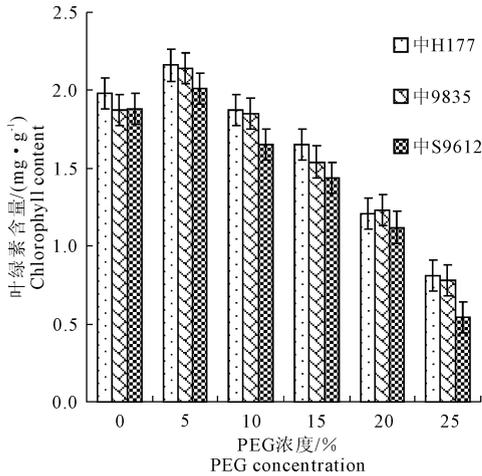


图1 PEG梯度浓度处理7d叶片内叶绿素含量

Fig.1 The variation of leaf chlorophyll content under PEG concentration gradient processing within 7 days

2.2 梯度干旱胁迫对叶片可溶性糖含量的影响

渗透调节是植物在干旱环境胁迫发生时的重要生理调节适应机制之一,在干旱条件下,植物细胞可以通过增加可溶性糖的含量来保持渗透势的平衡。如图2所示,不同强度的干旱胁迫条件下3个不同抗逆性棉花品种叶片中可溶性糖的变化表现出差异,随着干旱胁迫的加重,在相同处理时间内可溶性糖含量均呈上升趋势。与对照相比,5%的浓度胁迫处理后可溶性糖含量没有显著性增加。在10%、15%PEG胁迫下,处理后可溶性糖含量中H177和中9835与对照分别增加41.4%、40.8%和40.8%、39.4%,但敏感早盐品种中S9612只增加了0.08%,表明可溶性糖具有重要的生理调节功能,可缓解、抵抗干旱对植物造成的伤害,不同抗逆性品种增加可溶性糖的渗透调节能力有差别,抗旱、抗盐品种在10%PEG干旱胁迫下可溶性糖有较高数量的增加。

2.3 梯度干旱胁迫对叶片可溶性蛋白含量的影响

植物在逆境条件下通过提高可溶性蛋白的合成速率,增加其含量来直接参与适应逆境胁迫,高含量的可溶性蛋白可使细胞维持较低的渗透势,抵抗水分胁迫带来的伤害。从图3可以推知,3个不同抗逆类型棉花品种在同等的干旱胁迫下表现出类似的

响应,但响应存在差异。在低浓度5%胁迫下,各品种可溶性蛋白的合成均迅速增加,中H177、中9835和中S9612增加的倍数分别为1.76、2.00和1.65;在10%胁迫下增加倍数为2.71、3.00、2.20,这显示在低浓度的PEG胁迫下,棉花可溶性蛋白会迅速增加,但抗旱、抗盐品种增加倍数仅略高于敏感材料。在15%PEG浓度胁迫下,中H177和中9835仍然有较高的可溶性蛋白含量,但敏感品种已经低于对照,在20%、25%高浓度的PEG胁迫下,3个品种的可溶性蛋白含量均低于对照。

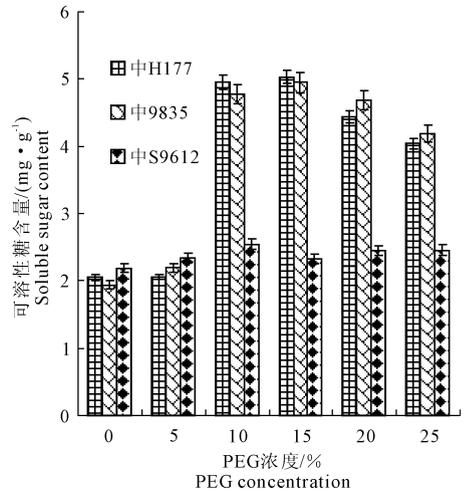


图2 PEG梯度浓度处理7d叶片内可溶性糖含量

Fig.2 The variation of leaf soluble sugar content under PEG concentration gradient processing within 7 days

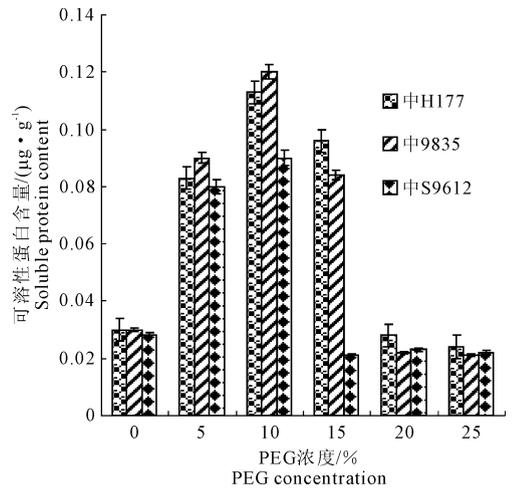


图3 PEG梯度浓度处理7d叶片内可溶性蛋白含量

Fig.3 The variation of leaf soluble protein content under PEG concentration gradient processing within 7 days

2.4 梯度干旱胁迫对叶片内游离脯氨酸的影响

在植物遇到干旱时,植物体内会积累大量的游离脯氨酸,细胞内脯氨酸含量的增加降低了水势,从而使细胞在干旱环境下继续吸水。图4结果表明,

随着 PEG 胁迫浓度的增加,三个品种的棉花叶片中游离脯氨酸的含量也逐渐增加,但不同品种与对照比较增加的幅度不同,在 5%、10%、15%、20% 和 25% PEG 胁迫下,抗旱品种中 H177 分别增加 53.3%、70.2%、86.7%、160.0% 和 162.0%;抗盐品种中 9835 分别增加 45.3%、51.6%、75.4%、132.0% 和 147.3%;敏早敏盐品种中 S9612 分别增加 12.4%、50.3%、73.6%、122.0% 和 122.4%。在同一胁迫浓度下,一般是抗旱品种中 H177 增加最高,敏早敏盐的材料中 S9612 增加最少。

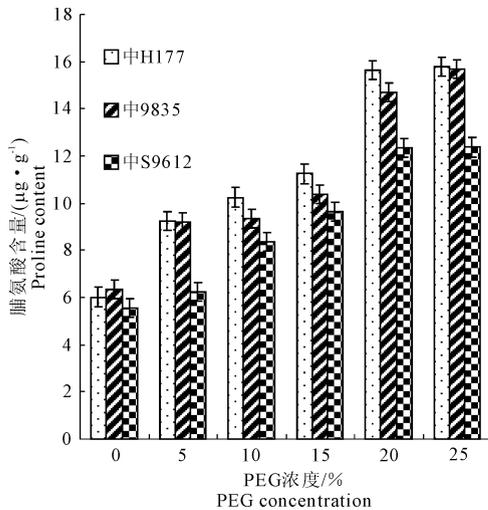


图 4 PEG 梯度浓度处理 7 d 叶片内游离脯氨酸含量

Fig.4 The variation of leaf proline content under PEG concentration gradient processing within 7 days

2.5 梯度干旱胁迫对叶片内 MDA 含量的影响

丙二醛(MDA)是反映植物干旱胁迫下细胞膜脂过氧化作用的重要指标,其积累是活性氧毒害作用的直接表现。从图 5 可以推知,在没有 PEG 胁迫的对照中,三个材料的丙二醛含量没有显著差异。在 5% PEG 胁迫下丙二醛浓度有所上升,在 PEG 胁迫浓度为 10%、15% 的处理中丙二醛含量继续上升,在 5%、10% 和 15% 的胁迫处理中抗旱、抗盐材料和敏早敏盐材料之间含量差异达到显著性差异水平($P \leq 0.05$),在 5% ~ 15% 范围内,三个材料比较,抗旱中 H177,抗盐中 9835 的丙二醛含量均低于敏早敏盐材料。但在 20%、25% 的高浓度 PEG 胁迫下,三个材料差别很小。

2.6 梯度干旱胁迫对叶片内 POD 活性的影响

POD 能清除植物体内过多的 H_2O_2 等过氧化物,防止 H_2O_2 对细胞膜造成伤害,是细胞内防御酶系统中重要的清除酶之一,从图 6 中可以看出在模拟干旱处理后,3 个不同抗逆类型品种表现出了不同的响应。在 5%、10% 的轻度干旱胁迫下,三个品种的

POD 活性均升高,胁迫越强升高越多;在 15% 中度胁迫时,中 H177 和中 9835 继续表现出 POD 活性升高,而敏感品种中 S9612 则表现为酶活性下降。在 20% PEG 浓度胁迫下所有材料均表现 POD 活性下降,但下降幅度不同,中 H177 和中 9835 仍然高于对照,敏感品种中 S9612 则低于对照。

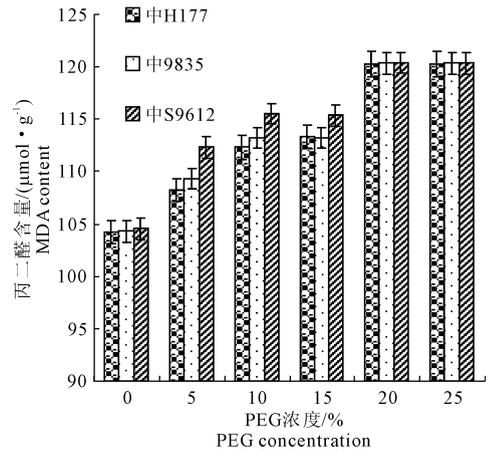


图 5 PEG 梯度浓度处理 7 d 叶片内丙二醛含量

Fig.5 The variation of leaf MDA content under PEG concentration gradient processing within 7 days

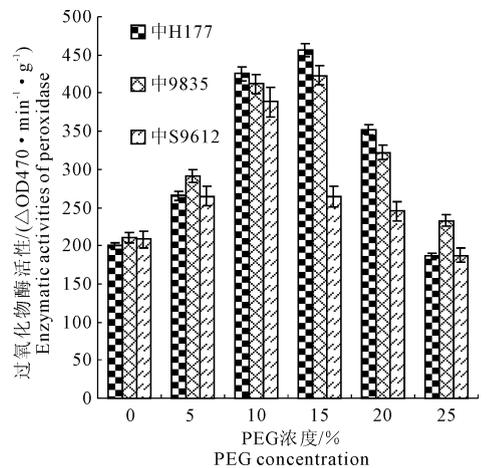


图 6 PEG 梯度浓度处理 7 d 叶片过氧化物酶活性的变化

Fig.6 The variation of leaf POD under PEG concentration gradient processing within 7 days

2.7 梯度干旱胁迫对叶片内 SOD 活性的影响

SOD 是植物组织防御系统中的重要保护酶,在逆境条件下能清除过氧化氢、活性氧等物质,从而保护细胞。从图 7 可推知,在不同 PEG 浓度处理下,SOD 的反应存在差别,5% ~ 20% 的胁迫可以诱导组织 SOD 活性升高,中 H177 和中 9835 随着干旱梯度增加 SOD 活性升高的幅度也在增加,在 15% PEG 梯度水平最高,中 S9612 表现在 5% PEG 浓度处理开始升高,在 10% PEG 浓度处理下达到酶活性最高值,

但在高于 15% PEG 浓度时表现下降, 在 25% 重度干旱胁迫下, 其 SOD 活性已降至对照以下。

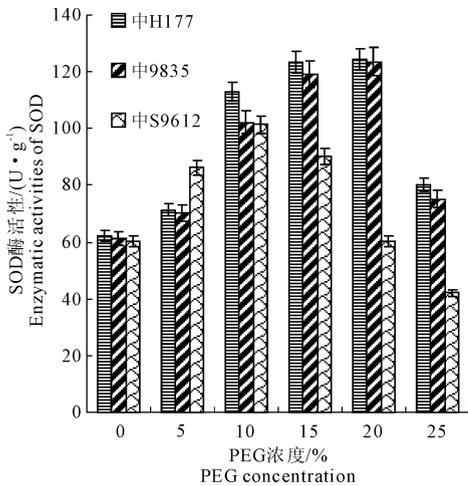


图7 PEG 梯度浓度处理 7 d 叶片超氧化物歧化酶活性的变化

Fig.7 The variation of leaf SOD under PEG concentration gradient processing within 7 days

2.8 梯度干旱胁迫对叶片内 CAT 活性的影响

CAT 作为过氧化物的重要清除剂, 在植物的抗逆性上起着重要的作用, 从图 8 可推知, 在不同 PEG 浓度处理下, CAT 的反应存在不同, 在 5%、10% 的胁迫下, 可以诱导组织使 CAT 活性升高, 并显著高于对照, 三个材料的 CAT 活性均随着干旱梯度增加而升高, 中 S9612 在 5% 低干旱梯度水平即达到最高, 中 9835 和中 H177 在 10% PEG 胁迫浓度时达到最高, 但中 H177 酶活性略低于中 9835, 在 15% PEG 浓度处理时酶活性均开始下降, 在 20%、25% 更高 PEG 浓度中, CAT 活性已降至对照以下。

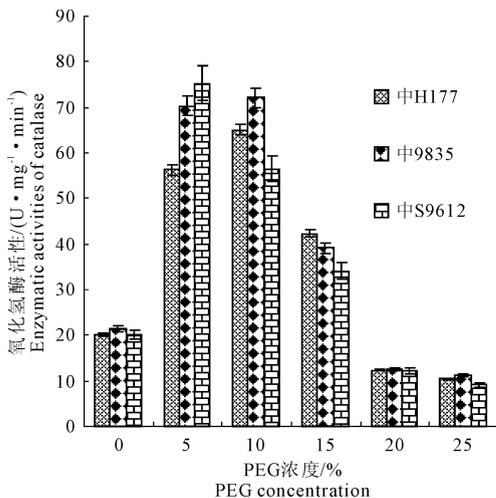


图8 PEG 梯度浓度处理 7 d 叶片过氧化氢酶活性的变化

Fig.8 The variation of leaf CAT under PEG concentration gradient processing within 7 days

3 讨论与结论

作物在受到干旱胁迫以后, 植物体会启动相应的防御机制, 以降低环境变化对植物体的损害。与作物干旱胁迫有关的指标有多个, 这些指标在不同等级干旱胁迫下是否都发挥作用, 或所起作用的大小是否有别还未见探讨。

本文首次对不同等级干旱胁迫下, 棉花的几个生理指标的干旱响应做了探讨。已有观点认为不同 PEG 胁迫时间会导致不同干旱胁迫响应指标达到峰值的时间不同^[8], 试验选取处理 7 d 后叶片对各指标进行测定评价, 结果显示叶绿素含量在 5% 的 PEG 胁迫下, 表现含量略升高, 高于 10% PEG 浓度胁迫下, 表现为叶绿素含量的下降; 该结论与玉米干旱处理下叶绿素含量变化一致^[9], 进一步分析显示抗旱抗盐材料叶绿素含量下降的幅度低于敏感材料。可溶性糖的分析显示, 可溶性糖含量在 10% ~ 25% 的 PEG 胁迫下表现高的含量, 在 10% 以上 PEG 胁迫下抗旱、抗盐的材料均有可溶性糖含量的渗透调节, 抗性材料有较高幅度的可溶性糖增加, 而敏感材料仅有较少的增加。就可溶性蛋白而言, 在 5% ~ 10% 浓度的 PEG 胁迫下, 棉花可溶性蛋白均会迅速增加, 但抗旱、抗盐品种增加倍数高于敏感材料, 在 15% 浓度下敏感材料和抗旱和抗盐品种有显著差异; 这说明或许在 15% 中度干旱胁迫下, 抗旱、抗盐的可溶性蛋白稳定性更强, 而敏感材料此时可溶性蛋白可能已经因干旱胁迫而分解。叶片中游离脯氨酸含量表现为随着胁迫浓度的加大而升高, 但抗旱抗盐品种升高数量高于敏感材料; 叶片中丙二醛含量表现为随着胁迫浓度的加大而升高, 在 5% ~ 15% 的范围内, 抗旱抗盐品种升高幅度低于敏感材料, 在 20%、25% 的高浓度胁迫下, 三种材料的差别很小; 干旱可以使棉花幼苗叶片脯氨酸和丙二醛含量升高的结论与干旱胁迫下马铃薯幼苗的生理反应特性相一致^[10], 但本试验进一步揭示了抗旱抗盐材料的增加幅度小于敏感材料的新观点。

在正常生长条件下, 植物体内活性氧自由基的产生与保护酶系统 SOD、POD 及 CAT 等有效的清除共同维持氧化还原的动态平衡, 从而不会引起氧化伤害; 邓苕明等^[11]研究认为棉花花药保护酶活性随生育进程推进而逐渐改变酶活性, 耐高温棉花花药 SOD 和 POD 活性在花粉粒成熟期显著高于敏感类型, 而 CAT 活性在整个发育时期均分别显著高于敏感类型材料。李伶俐等^[12]在研究不同熟性的棉花叶片的抗氧化保护酶活性时也发现扩展期叶片的 SOD 活性高, 而 POD 活性较平稳; 中期叶片的 SOD、POD

活性均不断提高;后期叶片 SOD 表现分 2 类:一类持续升高,该类表现强抗旱性,另一类开始下降,该类表现不抗旱。本试验发现三叶期的棉花在不同 PEG 胁迫下,三种抗氧保护酶活性在不同材料之间也表现了活性差异。三种抗氧保护酶响应与 PEG 胁迫的强度存在某些关联,POD 活性在 5% 轻度 PEG 干旱胁迫即表现了酶活性上升,在 10%、15% 时达到 POD 的最高酶活性,在 20%、25% 高强度 PEG 干旱胁迫下表现酶活性下降。SOD 酶活性在 5% 的轻度胁迫下升高超越对照,在 10%、15%、20% 逐渐增加 PEG 干旱胁迫下均表现稳定的高活性,在 25% 的干旱胁迫下,抗旱抗盐材料的 SOD 酶活性仍高于对照。CAT 酶活性表现低浓度 PEG 胁迫时导致活性增高,15% 以上的 PEG 胁迫呈现活性迅速下降,在 20%、25% 胁迫下其酶活性均低于对照水平。酶活性的可诱导性与王燕芳的结果一致^[13]。实验结果认为在不同 PEG 干旱模拟胁迫下,三种酶活性可能存在差异,在 5% ~ 10% 的轻度 PEG 胁迫下棉花主要是 CAT 在起主导作用,在 10% ~ 15% 的中度胁迫下主要是 POD 酶在起主导作用,在 10% ~ 20% 的中高度胁迫下,SOD 酶起主导作用,抗旱抗盐与敏感盐材料比较均表现为抗性材料同期干旱胁迫下酶活性一般高于敏感材料,这说明依据抗氧保护酶活性之间的差异选择抗性材料有其理论基础,在研究不同材料玉米幼苗的抗氧保护酶的差别时也得到了一致的结果^[14],不同干旱强度胁迫下,起主导作用的抗氧保护酶也有差别,本试验结果显示中高强度的干旱胁迫下 SOD 起主导作用,这提示我们棉花苗期的叶片在受干旱胁迫时的抗性保护中 SOD 可能是最重要的保护酶,在抗干旱材料的选育中,可以在中高强度干旱胁迫下,依据 SOD 酶活性的高低进行材料的选择。试验结论反映了在不同干旱级别不

同酶在起主导作用,这也为抗旱材料选择提供理论基础。

参考文献:

- [1] 费克伟,罗晓丽,司怀军,等.五个棉花品种抗旱性与 SOD 活性相关性分析[J].作物杂志,2013,(6):134-136.
- [2] 曹 让,梁宗锁,吴洁云,等.干旱胁迫及复水对棉花叶片氮代谢的影响[J].核农学报,2013,27(2):0231-0239.
- [3] 刘灵娣,李存东,孙红春,等.干旱对不同铃重基因型棉花叶片细胞膜伤害、保护酶活性及产量的影响[J].棉花学报,2009,21(4):296-301.
- [4] 史文娟,康绍忠,宋孝玉,等.棉花调亏灌溉的生理基础研究[J].干旱地区农业研究,2004,22(3):91-95.
- [5] 李志博,林海荣,魏亦农,等.北疆主栽棉花抗旱性生育期差异评价及鉴定体系的初步建立[J].干旱地区农业研究,2011,29(3):84-90.
- [6] 戴茂华,刘丽英,庞昭进,等.花铃期干旱胁迫对棉花生理生化指标的影响[J].江西农业学报,2015,27(7):19-21.
- [7] 张志良,瞿伟菁.植物生理学试验指导(第三版)[M].北京:高等教育出版社,2003.
- [8] 辛 柯,陈 玲,罗 充,等.干旱胁迫对白刺花幼苗抗性的影响[J].贵州农业科学,2014,42(5):57-60.
- [9] 单长卷,赵元增.外源硫化氢对干旱胁迫下玉米幼苗水分生理特性的影响[J].干旱地区农业研究,2015,33(5):80-84.
- [10] 孙业民,张俊莲,李 真,等.氯化钾对干旱胁迫下马铃薯幼苗抗旱性的影响及其机制研究[J].干旱地区农业研究,2014,32(3):29-34.
- [11] 邓荏明,熊格生,袁小玲,等.棉花不同耐高温品系的 SOD、POD、CAT 活性和 MDA 含量差异及其对盛花期高温胁迫的响应[J].棉花学报,2010,22(3):242-247.
- [12] 李伶俐,房卫平,谢德意,等.不同熟性棉花品种叶片衰老特性研究[J].棉花学报,2007,19(4):279-285.
- [13] 王燕芳,吴 瑛.外源水杨酸对棉花相关抗虫酶活性诱导的时间和浓度效应[J].江苏农业科学,2015,43(4):138-140.
- [14] 杜彩艳,段宗颜,潘艳华,等.干旱胁迫对玉米苗期植株生长和保护酶活性的影响[J].干旱地区农业研究,2014,33(3):124-129.

(上接第 201 页)

- [13] 陈彩虹,叶道碧.4 种人工林土壤酶活性与养分的相关性研究[J].中南林业科技大学学报(自然科学版),2010,30(6):64-68.
- [14] 方 晰,田大伦,秦国宣,等.杉木林采伐迹地连栽和撂荒对林地土壤养分与酶活性的影响[J].林业科学,2009,45(12):65-71.
- [15] 倪进治,徐建民,谢正苗.土壤水溶性有机碳的研究进展[J].生态环境,2003,12(1):71-75.
- [16] 万忠梅,宋长春,杨桂生,等.三江平原湿地土壤活性有机碳组分特征及其与土壤酶活性的关系[J].环境科学学报,2009,29(2):406-412.
- [17] 贾娜尔·阿汗,赵 玉,张 维,等.伊犁河谷湿地镰叶锦鸡儿群落的植物组成分析[J].草业学报,2012,21(6):221-227.
- [18] 张 瑞,张贵龙,姬艳艳,等.不同施肥措施对土壤活性有机碳的影响[J].环境科学,2013,34(1):277-282.
- [19] 王 莹,刘淑英,王 平,等.不同土地利用方式对秦王川灌溉区土壤酶活性及土壤养分的影响[J].甘肃农业大学学报,2013,28(5):107-113.
- [20] 杨招弟,蔡立群,张仁陟,等.不同耕作方式对旱地土壤酶活性的影响[J].土壤通报,2008,39(3):514-517.
- [21] 柳 敏,宇万太,姜子绍,等.土壤活性有机碳[J].生态学杂志,2006,25(11):1412-1417.
- [22] 万忠梅,宋长春.小叶章湿地土壤酶活性分布特征及其与活性有机碳表征指标的关系[J].湿地科学,2008,6(2):249-257.