

钙对低温胁迫下玉米幼苗氧化损伤的保护作用

王芳¹,王丹丹¹,赵娟¹,马沛¹,师永沿²,王汉宁¹

(1. 甘肃省干旱生境作物学重点实验室, 甘肃农业大学农学院, 甘肃 兰州 730070;

2. 甘肃省白银市农业科学研究所, 甘肃 白银 730900)

摘要: 采用室内盆栽试验, 利用不同浓度的 CaCl_2 ($0, 5, 10, 15, 20 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$) 处理低温胁迫下的玉米幼苗, 研究了钙对玉米幼苗抗冷性的作用。结果表明: 与对照相比, 低温处理明显抑制了玉米幼苗的生长, 减缓了可溶性蛋白和可溶性糖含量的积累, 抗氧化酶活性下降, 脯氨酸含量减少, 丙二醛(MDA)含量增加, 质膜透性增大。适宜浓度的钙($5 \sim 10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)能减缓低温胁迫下玉米幼苗质膜相对透性和丙二醛(MDA)含量的增加, 促进脯氨酸(Pro)、可溶性糖和可溶性蛋白的积累, 提高超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)和过氧化物酶(POD)活性, 其中 $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Ca}^{2+}$ 处理的效果最为明显。

关键词: 玉米幼苗; 钙; 低温胁迫; 氧化损伤

中图分类号: S513.01 文献标志码: A 文章编号: 1000-7601(2014)01-0155-06

Positive effect of calcium on oxidative damage in maize seedling under chilling stress

WANG Fang¹, WANG Dan-dan¹, Zhao Juan¹, MA Pei¹, SHI Yong-yan², WANG Han-ning¹

(1. Drought Environment Crop Cultivation of Key Laboratory in Gansu Province/Department of Agronomy, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China; 2. Baiyin Academy of Agricultural Sciences, Gansu Province, Baiyin 730900, China)

Abstract: The effect of calcium at different concentrations ($0, 5, 10, 15 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ and $20 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$) on physiological characteristics of maize seedling leaves under chilling stress was studied. The results showed that compared with the CK, the growth of maize seedling were inhibited and the accumulation of soluble protein and soluble sugar content were maintained, the antioxidant enzymes activities and proline content were reduced, whereas MDA content and membrane permeability were increased under chilling stress. The Ca^{2+} treatment with the concentration ranging from 5 to $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ showed mitigating effect of maintaining membrane permeability and the activities of SOD, POD and CAT, and promoting the accumulation of proline, soluble sugar and soluble protein content in maize seedling. In addition, concentration of $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Ca}^{2+}$ showed the largest positive influence on seedling growth.

Keywords: maize seedling; calcium; chilling stress; oxidative damage.

玉米(*Zea mays*)是典型的喜温 C_4 植物, 对冷害的抗性较弱, 低温冷害是玉米生产中最主要的灾害之一。芽期、苗期和灌浆期对低温较敏感, 是限制我国北方地区玉米产量提高的一个重要因素。有研究^[1]表明, 每 3 ~ 4 年, 我国北方地区玉米主产区发生 1 次低温冷害, 导致减产 20% ~ 30%。因此, 在玉米生产中提高其苗期抗寒性有重要的意义。

钙是重要信号物质, 也是植物生长发育所必需的营养元素之一, 在植物生理过程中有非常重要的作用。已有研究表明, 钙在植物抗病、抗虫及应答各种非生物胁迫反应中具有重要作用^[2]。钙对增加逆境下脯氨酸的含量、降低细胞膜的透性, 维持细胞质膜的完整性等多种抗逆的生理过程有作用^[3]。另外, 钙能提高逆境下植物组织或细胞的多种抗性, 如一定浓度的 Ca^{2+} 处理可提高黄皮(*Clausena lansium* [Lour.] Skeels cv. Jixin)种子萌发过程中的淀粉酶

收稿日期: 2013-05-09
基金项目: 甘肃农业大学盛彤笙科技创新基金(GSAU-STC-1229); 973 计划前期研究专项(2012CB722902)
作者简介: 王芳(1980—), 女, 甘肃民勤人, 讲师, 主要研究方向为种子生理及玉米分子育种。E-mail: wangfang@gsau.edu.cn。

活性和发芽率^[4],提高水稻 (*Oryza sativa*) 种子的活力和抗寒能力^[5],诱导小麦 (*Triticum aestivum*) 热激蛋白的表达^[6],降低低温胁迫下水稻幼苗的丙二醛 (MDA) 含量^[7],提高小麦的抗盐性^[8],提高黑麦草 (*Lolium perenne*) 膜保护酶活性以及抵抗铝胁迫^[9]等。

在玉米抗寒生理方面,已有低温胁迫下玉米内源激素、蛋白质、脯氨酸、抗氧化酶活性、光合特性等变化的研究^[10-14],但关于钙对低温胁迫下玉米生理特性影响的研究报道较少。本试验通过模拟玉米幼苗生长的低温环境,研究了外源钙对玉米膜稳定性、渗透调节物质的变换及抗氧化酶活性的影响,对阐明外源钙调节玉米抗寒机理、减轻低温对玉米幼苗的伤害研究提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料及处理

试验玉米品种为“郑单 958”。挑选饱满均一的玉米种子,用 0.1% 的次氯酸钠消毒 10 min 后,漂洗干净,在 25℃ 下,以蒸馏水浸种 12 h 后播种到垫有清洗干净沙子的直径为 15 cm 的培养皿中,置于 25℃ 培养箱中,玉米出苗后,选取生长一致的三叶一心期的幼苗转移到直径为 15 cm 的塑料花盆中,蛭石培养(每盆 0.6 kg),每盆植苗 5 株,于人工气候室内常规培养,每 2 d 用 1/5 浓度的 Hoaglands 营养液浇灌,待第 4 片叶长出后,选取长势良好、一致的玉米幼苗进行低温胁迫试验。

分别用含 0 (营养液)、5、10、15 mmol·L⁻¹ 和 20 mmol·L⁻¹ 的 CaCl₂ 营养液 (Hoagland) 浇灌处理 3 d,在黑暗条件下,先于 10℃ 下预处理 2 h,缓慢降温至 4℃ 进行低温胁迫。分别于处理 0 h、24 h 和 48 h 后立即取材(第二片功能叶),用于测定各项生理指标,各重复 3 次。为了保证处理期间,培养液中的离子浓度相对恒定,每天用相当于盆中蛭石最大持水量 2 倍的营养液冲洗盆中蛭石,让多余的溶液从渗水孔流出,减少试验处理误差。

1.2 测定方法

取 0.5 g 玉米叶片,加入 5 mL 0.05 mol·L⁻¹ (pH 值为 7) 的磷酸缓冲液在冰浴下研磨至匀浆,转入到 5 mL 离心管中,再用 PBS 缓冲液洗涤研钵,将洗涤液全部转入离心管中,4℃ 下离心 (12 000 r·min⁻¹) 20 min,上清液为粗酶液,4℃ 保存备用^[15]。采用愈创木酚法测定 POD 的活性^[16],以每分钟内 A470 值减少 0.01 为 1 个过氧化物酶活力单位 (U),酶活性以 U·g⁻¹·min⁻¹ 表示。采用高锰酸钾滴定法测定

CAT 的活性^[17],酶活性以 H₂O₂ mg·g⁻¹·min⁻¹ 表示,用 NBT 法测定的 SOD 活性^[17],以酶液用量 (μL) 为横坐标,以 NBT 光化还原的抑制率 (%) 为纵坐标绘制二者相关曲线,NBT 光化还原被抑制 50% 的酶液量为一个酶活单位,以 U·g⁻¹·min⁻¹ 表示。采用茚三酮显色法测定脯氨酸的含量^[18],采用硫代巴比妥酸法测定 MDA 含量^[18],采用蒽酮比色法测定可溶性糖的含量^[18],采用考马斯亮蓝法测定可溶性蛋白的含量^[19],质膜相对透性的测定采用 DDS-11A 电导仪法,以相对电导率表示^[19]。

1.3 数据统计分析

数据采用 Microsoft Excel 2003 软件进行绘图,用 SPSS 16.0 软件进行方差分析。

2 结果与分析

2.1 钙对低温胁迫下玉米幼苗细胞膜透性和 MDA 含量的影响

由图 1-A 可以看出,低温胁迫前 (0 h),钙处理组质膜相对透性显著低于对照组 ($P < 0.05$),5、10、15、20 mmol·L⁻¹ 的钙处理比对照分别降低了 19.62%、21.89%、16.86%、14.34%;低温胁迫期间膜透性随胁迫时间的延长而增加,但钙处理组增加幅度较低温对照组小。在低温胁迫 24 h 后,低温对照苗的质膜相对透性较处理前 (0 h) 增加了 19.8%,而 5、10 mmol·L⁻¹ Ca²⁺ 处理苗分别比处理前增加了 10.7% 和 17.2%,且均显著低于低温对照 ($P < 0.05$)。低温胁迫 48 h 后,各处理组质膜相对透性又有所增加,对照的质膜相对透性增加最为显著,较处理前增加了 32.7%,而各钙处理幼苗质膜相对透性的增加都有不同程度的减缓。其中,10 mmol·L⁻¹ Ca²⁺ 处理的幼苗质膜相对透性与对照相比增加的幅度最小,比 24 h 处理组仅增加了 1.75%,比对照低 23.98%。

由图 1-B 可知,低温胁迫前 (0 h) 钙处理组玉米幼苗 MDA 活性均高于对照。随着胁迫时间的延长 (24 h),与单独低温胁迫相比,不同浓度的 Ca²⁺ 处理均降低了低温胁迫下 MDA 的含量,其中 10 mmol·L⁻¹ Ca²⁺ 处理组的 MDA 含量最低。低温胁迫 48 h 与 24 h 相比,5、10 mmol·L⁻¹ Ca²⁺ 处理 MDA 的含量均有明显下降 ($P < 0.01$),15、20 mmol·L⁻¹ Ca²⁺ 处理 MDA 的含量升高,说明低浓度 Ca²⁺ (10 mmol·L⁻¹) 处理比对照的 MDA 积累的少,降低了膜质过氧化程度,高浓度 Ca²⁺ (15 mmol·L⁻¹) 处理增加了 MDA 含量,加剧了植物的膜脂过氧化。

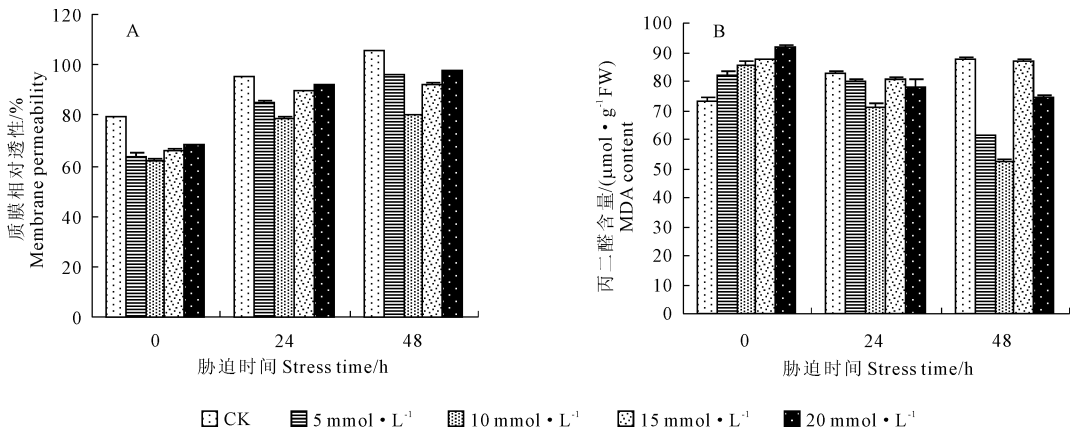


图 1 钙对低温胁迫下玉米幼苗细胞膜透性和丙二醛含量的影响

Fig.1 Effect of Ca^{2+} on membrane permeability and MDA content in maize seedling under chilling stress

2.2 钙对低温胁迫下玉米幼苗保护酶活性的影响

2.2.1 钙对低温胁迫下玉米幼苗 SOD 活性的影响

由图 2 可以看出,随着低温胁迫时间的延长, Ca^{2+} 对玉米幼苗 SOD 活性具有显著影响。低温胁迫前(0 h), Ca^{2+} 处理组 SOD 活性高于对照(CK);低温胁迫 24 h 后,各处理组 SOD 活性均有所上升,并达到最大值, Ca^{2+} 处理组玉米幼苗 SOD 活性均高于对照处理($P < 0.05$),5、10 mmol·L⁻¹ Ca^{2+} 与单独低温胁迫相比,SOD 活性分别提高了 15.0%和 21.5%。其中,10 mmol·L⁻¹ Ca^{2+} 处理其 SOD 活性极显著高于对照($P < 0.01$)。随胁迫时间的延长(胁迫 48 h 后),低温胁迫处理 SOD 活性迅速下降,但 Ca^{2+} 处理组玉米幼苗 SOD 活性均显著高于低温胁迫对照组。

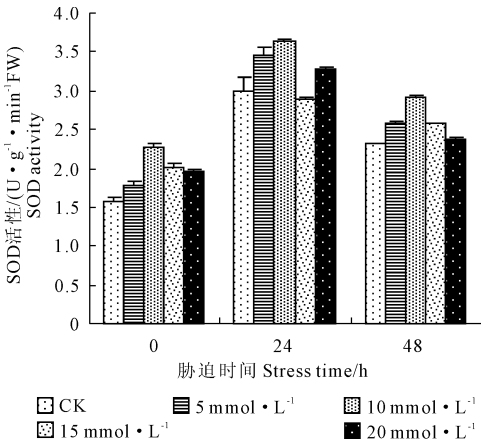


图 2 钙对低温胁迫下玉米幼苗 SOD 活性的影响

Fig.2 Effect of Ca^{2+} on SOD activity in maize seedling under chilling stress

2.2.2 钙对低温胁迫下玉米幼苗 CAT 活性的影响

由图 3 可知,外源 Ca^{2+} 处理可延缓低温胁迫下 CAT 活性的下降程度。低温胁迫前(0 h), Ca^{2+} 处理组 CAT 活性均极显著高于低温胁迫对照处理($P <$

0.01);低温胁迫 24 h 后,各处理组 CAT 活性均显著上升,且达到最大值,与对照相比,各 Ca^{2+} 处理组有较大的增加,5、10、15 mmol·L⁻¹ 和 20 mmol·L⁻¹ Ca^{2+} 处理组比低温对照胁迫分别增加了 40.0%、50.0%和 20.0%;低温胁迫 48 h 后,各处理 CAT 活性又有所下降,与胁迫 24 h 相比,低温对照苗下降了 19.1%,5、10 mmol·L⁻¹ 和 15 mmol·L⁻¹ Ca^{2+} 处理组分别下降了 14.3%、21.2%和 33.3%,差异达极显著($P < 0.01$)。

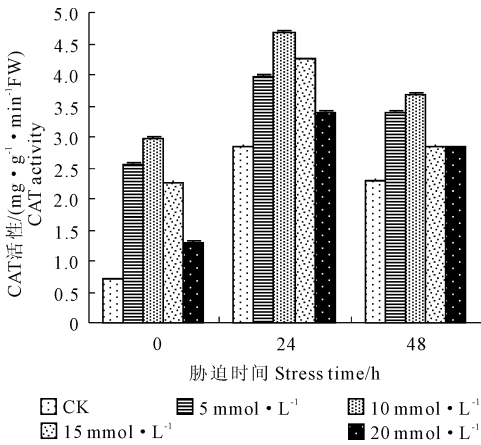


图 3 钙对低温胁迫下玉米幼苗 CAT 活性的影响

Fig.3 Effect of Ca^{2+} on CAT activity in maize seedling under chilling stress

2.2.3 钙对低温胁迫下玉米幼苗 POD 活性的影响

外源 Ca^{2+} 处理对 POD 活性的影响类似于 SOD 和 CAT,即呈先增加后减小的趋势(图 4)。低温胁迫 24 h 后, Ca^{2+} 各处理组 POD 活性达到最大值,与 CK 相比,5、10 mmol·L⁻¹ 和 15 mmol·L⁻¹ Ca^{2+} 处理下的 POD 活性极显著高于对照($P < 0.01$),增加了 37.50%、50.0%和 28.57%;在胁迫 48 h 后,POD 活性下降,但 5、10 mmol·L⁻¹ 和 15 mmol·L⁻¹ Ca^{2+} 处理

组玉米幼苗 SOD 活性均高于低温胁迫对照处理,其中,10 mmol·L⁻¹ Ca²⁺ 处理效果最为明显。

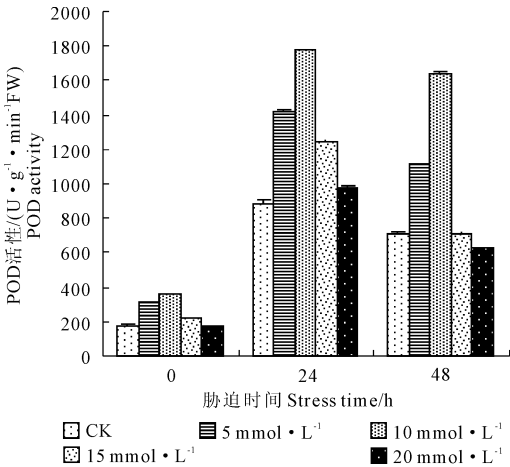


图 4 钙对低温胁迫下玉米幼苗 POD 活性的影响
Fig.4 Effect of Ca²⁺ on POD activity in maize seedling under chilling stress

2.3 钙对低温胁迫下玉米幼苗可溶性糖、可溶性蛋白和脯氨酸含量的影响

低温胁迫前及低温胁迫 24 h 后,不同浓度 Ca²⁺

处理组与对照相比,可溶性糖含量变化不大(图 5 - A)。低温胁迫 48 h 后,5、10 mmol·L⁻¹ 和 15 mmol·L⁻¹ Ca²⁺ 处理与对照相比分别提高了 20.3%、47.5% 和 7.7%,不同浓度 Ca²⁺ 处理的幼苗叶片可溶性糖含量均高于对照处理,其中,10 mmol·L⁻¹ Ca²⁺ 处理对提高玉米幼苗叶片可溶性糖含量效果最明显。

低温胁迫前,不同浓度 Ca²⁺ 处理组与对照相比,可溶性蛋白含量均有所增加(图 5 - B)。低温胁迫 24 h 后,不同处理下可溶性蛋白含量均上升,5、10 mmol·L⁻¹ 和 15 mmol·L⁻¹ Ca²⁺ 与对照相比分别提高了 28.2%、41.7% 和 15.9%。

低温胁迫条件下出现脯氨酸累积,随胁迫时间的延长,玉米叶片内脯氨酸累积逐渐增加,处理 24 h 后,低温对照苗的脯氨酸含量比处理前提高了 16.6%(图 5 - C)。Ca²⁺ 处理组低温胁迫前脯氨酸含量均高于对照组,胁迫至 24 h 和 48 h 后,10 mmol·L⁻¹ Ca²⁺ 处理的玉米幼苗叶片的脯氨酸含量比对照苗增加了 18.98% 和 11.8%,效果最为明显。

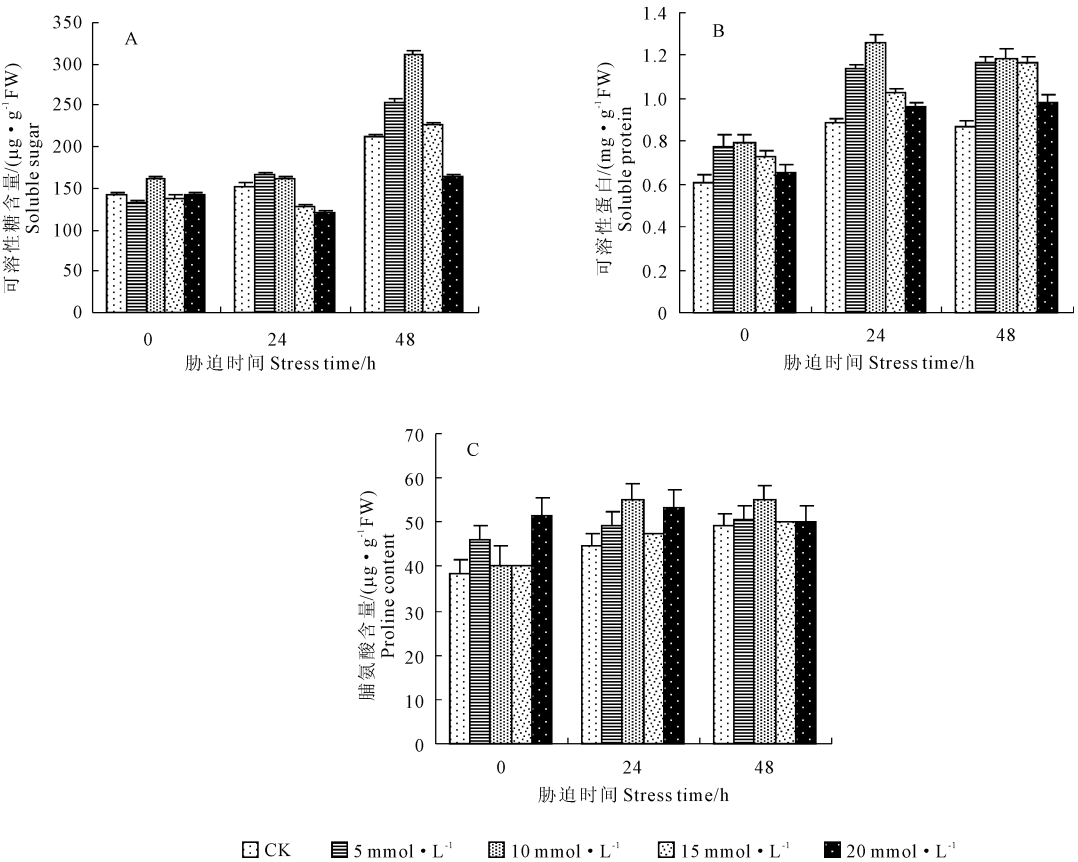


图 5 钙对低温胁迫下玉米幼苗可溶性糖、可溶性蛋白和脯氨酸含量的影响
Fig.5 Effect of Ca²⁺ on soluble sugar, soluble protein and proline content in maize seedling under chilling stress

3 讨论

植物遭受胁迫时,要通过改变细胞代谢和激发不同的防御机制来应对,植物的生存能力主要依赖于对外界刺激的识别、产生和传递信号、基因表达、代谢调节^[2]。钙是植物体必需的一种营养元素和重要的信号物质,对植物细胞的结构和生理功能起着重要作用。在低温胁迫下,植物受到刺激后,细胞内 Ca^{2+} 浓度会瞬间升高, CaM 作为 Ca^{2+} 重要受体被激活, Ca^{2+} 与之结合就形成钙信号系统 $\text{Ca}-\text{CaM}$, 从而调节基因的表达,推动植物体内相应生理生化变化^[20]。

丙二醛是膜脂过氧化产物之一,它能破坏细胞膜结构,使细胞膜发生渗漏,导致磷脂降解,促使细胞膜分解^[21]。本研究结果表明,用不同浓度的外源 Ca^{2+} 处理均可降低低温胁迫下玉米幼苗细胞膜的质膜相对透性和 MDA 的含量,说明外源 Ca^{2+} 可以减轻或防止细胞膜系统伤害,降低膜质过氧化程度,稳定细胞膜结构,对植物细胞膜具有良好的保护或修复作用,从而减轻低温对玉米幼苗叶片细胞膜的伤害,提高玉米对低温胁迫的适应性。其中, $10\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的 Ca^{2+} 处理对细胞膜保护作用最为显著,这与钙可以提高辣椒幼苗的抗寒性^[22]和增强茄子幼苗抗膜脂过氧化能力^[23]的研究结果一致。

POD、CAT、SOD 等抗氧化酶普遍存在于植物的各种组织中,其通过催化植物体内的活性氧,防止发生过氧化反应,维持活性氧的代谢平衡、保护膜结构^[24]。而且,抗氧化酶活性的强弱与植物的代谢强度及抵御低温伤害的能力有密切的关系^[19]。逆境下,植物细胞产生更多的自由基,从而导致细胞膜的损伤和破坏,造成植物体内重要的活性氧清除酶(SOD、CAT 和 POD)活性降低,说明要增强植物对逆境胁迫的抵抗性,必须提高植物体内的 SOD、CAT 和 POD 活性,从而减缓植物的膜脂过氧化^[25-26]。本试验中适量的 Ca^{2+} 处理可提高低温胁迫下玉米幼苗 SOD、CAT 和 POD 的活性,并能维持在较高的水平上,减少活性氧物质的累积量,从而降低植物细胞内活性氧自由基对质膜和膜脂过氧化作用的伤害,维持细胞膜的稳定性和完整性。这与 Ca^{2+} 可以提高低温胁迫下黄瓜 (*Cucumis sativus*)、辣椒 (*Capsicum annuum*) 幼苗叶片 SOD、POD、CAT 活性,降低 MDA 含量,防止膜脂过氧化,维持膜的完整性的研究结果^[27-28]一致。

逆境条件下,植物通过可溶性糖、可溶性蛋白和脯氨酸等渗透调节物质的渗透调节提高对逆境的抵

抗能力,一定程度上反映了植物的抗逆性^[24]。本试验中,在低温胁迫下,一定浓度的外源 Ca^{2+} 处理可显著增加玉米幼苗叶片中可溶性糖、脯氨酸含量,促进了冷害过程中可溶性蛋白的合成,维持细胞的结构和调节渗透压,增强玉米对低温胁迫的抗性,即外源 Ca^{2+} 可提高低温胁迫下玉米幼苗的渗透保护能力。 $10\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ Ca^{2+} 处理对提高玉米幼苗叶片可溶性糖、可溶性蛋白和脯氨酸含量效果最佳,这与 Momroy 对苜蓿 (*Medicago sativa*)^[29]、苏梦云对杉木 (*Cunninghamia lanceolata*)^[30] 及毛俊娟等对麻疯树 (*Jatropha curcas*)^[31] 的研究结果一致。其原因可能是植物在低温胁迫时,细胞膜受到损害,通过外源 Ca^{2+} 可诱导启动自我修复功能,诱导了各种功能蛋白的表达,同时低温还促进淀粉转化为可溶性糖,提高了可溶性糖含量。

Ca^{2+} 作为植物生长发育的第二信使,在植物抗病、抗虫及逆境应答等各种非生物胁迫反应中起着重要作用。Minorsk^[32] 认为 Ca^{2+} 可能起低温信使的作用,使植物对冷胁迫能够感受和适应;De 等^[33] 认为在逆境下钙信使系统通过提高脯氨酸合成酶的活性从而促进脯氨酸的合成;Gong 等^[34] 认为是 Ca^{2+} 通过钙信使系统增强了 SOD 活性,进一步增强玉米幼苗的抗热性。本试验结果显示, Ca^{2+} 提高玉米幼苗的抗寒性与其提高幼苗的过氧化物酶、过氧化氢酶、超氧化物歧化酶等酶活性及脯氨酸、可溶性糖和可溶性蛋白含量等有关,据此推测 Ca^{2+} 对低温胁迫下玉米幼苗保护酶活性及膜保护物质脯氨酸、可溶性糖、可溶性蛋白含量的影响可能是通过钙信使系统而发挥作用。

参考文献:

- [1] 王小丽,裴玉贺,郭新梅,等.低温胁迫下玉米幼苗的几种生理生化指标的变化[J].植物生理学通讯,2009,45(5):487-490.
- [2] 彭向永,徐永茹,唐萍.外源钙对低温胁迫下甜瓜幼苗膜稳定性和渗透调节物质的影响[J].曲阜师范大学学报,37(1):81-84.
- [3] 王玉凤,王庆祥,商丽威.钙对 NaCl 胁迫下玉米幼苗保护酶活性等生理特性的影响[J].干旱地区农业研究,2008,26(3):119-123.
- [4] 段咏新,宋松泉,傅家瑞.钙在黄皮种子萌发中的作用[J].种子,1997,(2):4-6.
- [5] 梁颖,王三根. Ca^{2+} 对水稻种子活力和抗寒性的影响[J].西南农业大学学报,1996,18(5):491-495.
- [6] 樊志和,周人纲,李晓芝,等.钙和钙调素与小麦中热激蛋白的诱导[J].植物生理学报,2000,26(4):331-336.
- [7] 李美茹,刘鸿先,王以柔,等.水稻幼苗冷锻炼过程中钙的效应[J].植物学报,1996,38(2):735-742.
- [8] 赵可夫,卢元芳,衣建龙,等. Ca^{2+} 对小麦幼苗降低盐害效应的

研究[J]. 植物学报, 1993, 35(1): 51-56.

[9] 李其星, 唐新莲, 沈方科, 等. 铝胁迫下外源 Ca^{2+} 对黑麦幼根膜脂过氧化及保护酶活性的影响[J]. 广西农业科学, 2006, 37(3): 249-252.

[10] 张雪峰. 低温胁迫对玉米种子萌发过程中内源激素含量变化的影响[J]. 沈阳农业大学学报, 2011, 42(2): 147-151.

[11] 朱祥春, 矫洪涛, 苍 晶. 玉米幼苗低温诱导蛋白的鉴定[J]. 东北农业大学学报, 2004, 35(6): 674-679.

[12] 王 瑞, 马凤鸣, 李彩凤. 低温胁迫对玉米幼苗脯氨酸、丙二醛含量及电导率的影响[J]. 东北农业大学学报, 2008, 39(5): 20-23.

[13] 吴建慧, 杨 玲, 孙国荣. 低温胁迫下玉米幼苗叶片活性氧的产生及保护酶活性的变化[J]. 植物研究, 2004, 24(4): 456-459.

[14] 冯 锐, 武晋雯, 纪瑞鹏. 低温胁迫下春玉米生长参数及产量影响分析[J]. 干旱地区农业研究, 2013, 31(1): 183-187.

[15] Chander M S. Enzymic associations with resistance to rust and powdery mildew in pea[J]. Indian Journal of Horticulture, 1990, 47(3): 341-345.

[16] 张志良, 瞿伟菁, 李小方. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2009.

[17] 陈建勋, 王晓峰. 植物生理学实验指导[M]. 广州: 华南理工大学出版社, 2002.

[18] 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.

[19] 邹 琦. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000.

[20] 赫春长. 外源钙对低温下麻疯树生理生化调节效应的研究[D]. 福州: 福建农林大学, 2010.

[21] 杜润峰, 郝文芳, 王龙飞. 达乌里胡枝子抗氧化保护系统及膜脂过氧化对干旱胁迫及复水的动态响应[J]. 草业学报, 2012, 21(2): 51-61.

[22] 张化生, 郭晓冬, 王 萍. 低温胁迫下硝酸钙处理对辣椒幼苗抗寒性的影响[J]. 甘肃农业大学学报, 2008, 4(2): 66-69.

[23] 王风华, 王贵学, 赖钟雄, 等. CaCl_2 处理对茄子幼苗膜脂过氧化的影响[J]. 江西农业大学学报, 2005, 27(4): 545-547.

[24] 王 芳, 常盼盼, 陈永平, 等. 外源 NO 对镉胁迫下玉米幼苗生长和生理特性的影响[J]. 草业学报, 2013, 22(2): 178-186.

[25] 鲁 艳, 李新荣, 何明珠, 等. Ni 和 Cu 胁迫对骆驼蓬抗氧化酶活性的影响[J]. 草业学报, 2012, 21(3): 147-155.

[26] Kellogg E W, Fridovich I. Hydrogen peroxide, and single oxygen in lipid peroxidation by xanthine oxidase system[J]. Biochem, 1975, 250: 8812-8817.

[27] 李晓明, 陈劲枫, 逯明辉, 等. 低温下钙对黄瓜幼苗抗氧化酶活性及 POD 同工酶谱的影响[J]. 西北植物学报, 2006, 26(2): 241-246.

[28] 张化生, 郭晓冬, 王 萍. 低温胁迫下硝酸钙处理对辣椒幼苗抗寒性的影响[J]. 甘肃农业大学学报, 2008, 4(2): 66-69.

[29] Monroy A F, Sarhan F, Dhindsa R S. Cold-induced changes in freezing tolerance, protein phosphorylation, and gene expression: Evidence of a role of calcium[J]. Plant Physiol, 1993, 102: 1227-1235.

[30] 苏梦云. 杉木幼苗在渗透胁迫下脯氨酸积累及 Ca 的调节作用研究[J]. 林业科学研究, 2003, 16(3): 335-338.

[31] 毛俊娟, 王胜华, 陈 放. 不同温度和铝浓度对麻疯树生理指标的影响及外源钙的作用[J]. 北京林业大学学报, 2007, 26(6): 201-205.

[32] Minorsky P V. An heuristic hypothesis of chilling in Plants: a role for calcium as the Primary Physiology transducers of injury [J]. Plant, Cell & Environment, 1995, (8): 75-82.

[33] De B, Bhattacharjee S, Mukherjee A K. Short term heat shock and cold shock induced proline accumulation relation to calcium involvement in *Lycopersicon esculentum* cultured cells and seedlings[J]. Indian Journal of Plant Physiology, 1996, 14(1): 32-35.

[34] Gong M, Li Z G. Calmodulin-binding protein from *Zea mays* germs [J]. Phytochemistry, 1995, 40(5): 1335-1339.

(上接第 154 页)

[14] 吴长艾, 孟庆伟, 邹 琦. 小麦不同品种叶片对光氧化胁迫响应的比较研究[J]. 作物学报, 2003, 29(3): 339-344.

[15] 童淑媛, 宋凤斌, 徐洪文. 玉米不同叶位叶片 SPAD 值的变化及其与生物量的相关性[J]. 核农学报, 2008, 22(6): 969-874, 869.

[16] 王庆成, 牛玉贞, 徐庆章, 等. 株型对玉米群体光合速率和产量的影响[J]. 作物学报, 1996, 22(2): 223-227.

[17] 王 伟, 蔡焕杰, 王 健, 等. 水分亏缺对冬小麦株高、叶绿素相对含量及产量的影响[J]. 排水灌溉, 2009, 28(1): 41-44.

[18] 张仁和, 郑友军, 马国胜, 等. 干旱胁迫对玉米苗期叶片光合作用和保护酶的影响[J]. 生态学报, 2011, 31(5): 1303-1311.

[19] 江晓东, 王 芸, 侯连涛, 等. 少免耕模式对冬小麦生育后期光合特性的影响[J]. 农业工程学报, 2006, 2(5): 66-69.

[20] 赵天宏, 沈秀瑛, 杨德光, 等. 水分胁迫及复水对玉米叶片叶绿素含量和光合作用的影响[J]. 杂粮作物, 2003, 23(1): 33-35.

[21] 冯建灿, 胡秀丽, 毛训甲. 叶绿素荧光动力学在研究植物逆境生理中的应用[J]. 经济林研究, 2002, 20(4): 14-18, 30.

[22] 韦莉莉, 张小全, 侯振宏, 等. 杉木苗木光合作用及其产物分配对水分胁迫的响应[J]. 植物生态学报, 2005, 29(3): 394-402.

[23] 李 兴, 程满金, 史海滨, 等. 黄土高原半干旱区集雨补灌玉米增产机理的研究[J]. 干旱地区农业研究, 2008, 26(4): 7-12.

[24] 刘 明, 齐 华, 张振平, 等. 不同环境因子对玉米叶绿素荧光特性的影响[J]. 华北农学报, 2010, 25(6): 198-204.

[25] 王 艳, 张佳宝, 张丛志, 等. 不同灌溉处理对玉米生长及水分利用效率的影响[J]. 灌溉排水学报, 2008, 27(5): 41-44.

[26] 任小龙, 贾志宽, 陈小莉, 等. 半干旱区沟垄集雨对玉米光合特性及产量的影响[J]. 作物学报, 2008, 34(5): 838-845.

[27] 任稳江, 李耀辉. 半干旱区全膜玉米集雨补灌水分龙永效率研究[J]. 现代农业科技, 2010, (18): 43-45.

[28] 张德奇, 廖允成, 贾志宽, 等. 宁南旱区谷子地膜覆盖的土壤水温效应[J]. 中国农业科学, 2005, 38(10): 2069-2075.