

旱盐交叉胁迫对燕麦幼苗叶片生理特性的影响

刘建新,王金成,王瑞娟,贾海燕

(陇东学院生命科学与技术学院/甘肃省高校陇东生物资源保护与利用省级重点实验室,甘肃庆阳 745000)

摘要:以‘定莜 6 号’燕麦幼苗为试材,分析了旱盐交叉胁迫下叶片 O_2^- 和 H_2O_2 产生、膜脂过氧化及抗氧化系统的变化。结果表明,随着干旱和盐胁迫程度的提高,叶片活性氧代谢失调,细胞膜受到严重伤害,表现为 SOD、POD 和 APX 活性先升高后降低,AsA 含量下降,CAT 活性及 GSH 和丙二醛(MDA)含量升高, O_2^- 和 H_2O_2 产生增加。0.3% 的土壤含盐量可显著提高轻度(土壤含水量占田间持水量 65%)和中度(土壤含水量占田间持水量 50%)干旱胁迫下燕麦幼苗叶片 SOD、POD 和 APX 的活性,降低 O_2^- 产生速率及 H_2O_2 和 MDA 含量;0.6% 的土壤含盐量对轻度干旱胁迫燕麦幼苗叶片的 O_2^- 产生速率及 H_2O_2 和 MDA 含量无明显影响,却使中度干旱胁迫下的 O_2^- 产生速率及 H_2O_2 和 MDA 含量显著升高;在重度干旱(土壤含水量占田间持水量 35%)胁迫下,随着土壤含盐量的增加,燕麦叶片 SOD、CAT、POD、APX 活性和 AsA、GSH 含量显著下降, O_2^- 产生速率及 H_2O_2 和 MDA 含量明显增加。表明适量的土壤含盐量可通过提高抗氧化系统的活性缓解轻、中度干旱胁迫对燕麦幼苗的伤害,而过量的盐分则加重干旱损伤。

关键词: 燕麦;旱盐交叉胁迫;抗氧化系统;膜脂过氧化

中图分类号: S512.6; Q945.78 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-7601(2014)03-0024-05

Effects of drought and salinity combined stress on activities of physiological characteristics in *Avena nuda* seedling leaves

LIU Jian-xin, WANG Jin-cheng, WANG Rui-juan, JIA Hai-yan

(University Provincial Key Laboratory for Protection and Utilization of Longdong Bio-resources in Gansu Province;
College of Life Science and Technology, Longdong University, Qingyang, Gansu 745000, PR China)

Abstract: The pot culture experiment was conducted to study the response to drought and salinity combined stress of reactive oxygen species (ROS), including O_2^- and H_2O_2 , as well as malondialdehyde (MDA) content and antioxidative system in leaves of naked oat (*Avena nuda* L. ‘Dingyou No’6) seedlings. The results showed that the cell membrane was seriously damaged due to the disturbed ROS metabolism, activities of cell antioxidant enzymes and antioxidant content. Catalase (CAT) activity and glutathione (GSH) content increased, ascorbic acid (AsA) content decreased. Superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), and ascorbate peroxidase (APX) increased to the peak and then decreased. Furthermore, O_2^- generation rate and contents of H_2O_2 and MDA significantly increased in leaves of naked oat seedlings. Compared with the control soil, salinity of 0.3% significantly enhanced the activities of SOD, POD and APX in leaves under the conditions of low drought stress (65% soil field capacity) and medium stress (50% soil field capacity). In addition, soil salinity at 0.6% showed no significant influence on ROS and MDA under mild drought stress. But it significantly increased O_2^- generation rate and contents of H_2O_2 and MDA under moderate drought stress. Under severe drought stress (35% soil field capacity), activities of SOD, CAT, POD and APX, and contents of AsA and GSH in naked oat leaves significantly decreased, while O_2^- generation rate and contents of H_2O_2 and MDA increased with degree of salinity stress. These findings suggest that low stress of salinity (0.3%) could partially repair the oxidative damages induced by slight or medium drought stress.

Keywords: naked oat; drought and salinity combined stress; antioxidative system; lipid peroxidation

土壤盐渍化和干旱是影响农业可持续发展重要的限制因子。据统计,全球耕地约20%受到盐害的威胁,43%受到干旱胁迫^[1]。盐渍和干旱导致土壤溶液水势降低,植物吸水困难而影响生长和发育^[2]。在盐渍和干旱条件下,植物体内活性氧(O_2^- 、 $\cdot OH$ 、 1O_2 、 H_2O_2 等)大量产生,并引发细胞膜脂过氧化^[3-4],而植物在长期进化过程中演绎形成的抗氧化系统在防御活性氧伤害中发挥着重要作用^[5]。植物抗氧化系统主要包括两类物质:一类是抗氧化酶,如超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)和抗坏血酸过氧化物酶(APX)等;另一类是非酶抗氧化剂,如抗坏血酸(AsA)、谷胱甘肽(GSH)、维生素E(V_E)等。它们分工协作共同抵御活性氧对细胞膜系统的伤害^[6]。关于盐害或干旱单一因子胁迫对植物抗氧化系统影响的研究较多,而早盐交叉胁迫下植物的抗氧化机制却鲜见报道。

燕麦(*Avena nuda*)是禾本科燕麦属一年生粮饲兼用作物,中国北方盐渍化土壤上种植的燕麦常遭受盐分和干旱的双重胁迫,尤其是耐盐性较低的苗期正遇干旱少雨的春季返盐阶段,早盐交叉胁迫是造成燕麦保苗难和个体生长发育不良的重要因素。因此,探讨燕麦对早盐交叉胁迫适应的生理机制,对其栽培管理及其盐渍化土壤的改良利用具有重要意义。本研究探讨干旱条件下不同土壤盐分对燕麦幼苗活性氧代谢的影响,以期为干旱盐渍区燕麦的高产、稳产栽培提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料与处理

试验于2010年4—7月在甘肃省高校陇东生物资源保护与利用省级重点实验室生物科技园进行。‘定莜6号’燕麦种子由甘肃省定西市旱作农业科研推广中心提供。精选的种子用0.5% NaClO消毒30 min,蒸馏水洗净后播种于装有6.0 kg风干土的塑料盆(盆口直径25 cm,高30 cm)中,盆土为中壤质黑垆土的耕层土壤。土壤理化性状:pH 8.36,有机碳 $7.42\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、碱解氮 $86.02\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、速效磷(P_2O_5) $12.08\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、速效钾(K_2O) $214\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、可溶性盐 $0.72\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、田间持水量21.8%。每盆土壤施入0.30 g磷酸二铵和1.0 g尿素。浇足水后置防雨棚内萌发生长,常规管理。幼苗二叶一心期间苗,每盆保留一致壮苗约120株。三叶一心期进行早盐交叉胁迫处理,处理前先称量植株的鲜重和干重,试验共

16个处理,包括4个盐分水平(即土壤含NaCl占风干土重为0%,0.3%,0.6%和0.9%)和4个水分水平(土壤含水量占田间持水量(θ_f)的80%,65%,50%和35%,即土壤实际含水量分别为17.4%,14.2%,10.9%和7.6%,分别代表正常供水、轻度胁迫、中度胁迫和重度胁迫)。土壤含盐量通过梯度灌入盐溶液来实现,5 d后达到预定土壤含盐量,然后开始控制水分条件。水分控制采用称盆补水办法,6 d后达到预定土壤含水量,以后每天早晚称盆补水两次。试验重复3次,随机区组排列。处理14 d后取幼苗第2和第3片功能叶用液氮速冻 -80°C 保存,测定相关生理指标。

1.2 测定指标与方法

1.2.1 超氧阴离子(O_2^-)产生速率、 H_2O_2 和丙二醛(MDA)含量的测定 称取0.50 g叶片,5 mL 50 mmol $\cdot\text{L}^{-1}$ PBS(pH7.0)冰浴研磨,10 000 g 冷冻离心30 min,上清液为待测提取液。取0.5 mL上清液,按Sui等^[7]的方法测定 O_2^- 产生速率。1.0 mL上清液加入0.1 mL 20% $TiCl_4$ 摇匀,然后加入0.2 mL浓氨水,采用Moloi和Westhuizen^[8]的方法测定 H_2O_2 含量。取1.0 mL上清液,加2.5 mL 0.5% TBA,沸水浴20 min,冰浴终止反应在35 000 g离心10 min,取上清液按Predieri等^[9]的方法测定MDA含量。

1.2.2 抗坏血酸(AsA)和谷胱甘肽(GSH)含量的测定 称取0.20 g叶片,分别用2.0 mL 5%三氯乙酸和15%偏磷酸溶液研磨,将匀浆液15 000 g离心20 min,上清液定容至2.0 mL。分别采用Ellman^[10]和Arakawa等^[11]的方法测定GSH和AsA含量。

1.2.3 SOD、POD、CAT和APX活性及GSH、AsA含量的测定 按Tan等^[12]的氯化硝基四氮唑蓝(NBT)法测定SOD活性,以抑制NBT光化还原的50%为一个酶活性单位;愈创木酚法测定POD活性,将每分钟 OD_{470} 值增加0.01定义为1个活力单位。在3.0 mL反应体系中,包括0.3% H_2O_2 1.0 mL, H_2O 1.9 mL,最后加入100 μL 待测液,测定CAT活性,以每分钟 OD_{240} 值减少0.01定义为1个活力单位。在3.0 mL反应体系中,包括0.3 mmol $\cdot\text{L}^{-1}$ AsA 100 μL , 50 mmol $\cdot\text{L}^{-1}$ PBS(pH7.0) 1.8 mL, 0.1 mmol $\cdot\text{L}^{-1}$ H_2O_2 100 μL ,然后加入1.0 mL提取液测定APX活性,以每分钟 OD_{290} 值降低0.01定义为1个酶活性单位。

1.3 数据统计分析

所有数据以单位材料干重进行计算,用平均值 \pm 标准误表示,SPSS16.0软件方差分析,Duncan法多重比较($P < 0.05$)。

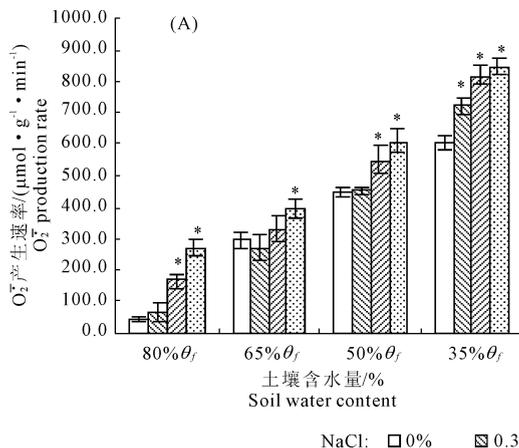
2 结果与分析

2.1 旱盐交叉胁迫下燕麦叶片中 MDA 含量的变化

MDA 是膜脂过氧化的产物。由图 1 可见,单一干旱胁迫下,随着土壤含水量的降低,燕麦叶片 MDA 含量呈显著递增趋势($P < 0.05$)。在 80% 土壤田间持水量的正常供水条件下,0.3% NaCl 处理的燕麦叶片 MDA 含量与无盐处理无显著差异,而 0.6% 和 0.9% NaCl 处理使 MDA 含量显著提高。在 65% 土壤田间持水量的轻度胁迫下,0.3% 和 0.6% NaCl 处理的燕麦叶片 MDA 含量较无盐处理有所降低,其中 0.3% NaCl 处理的下降程度达显著水平,而 0.9% NaCl 处理的 MDA 含量显著高于无盐处理;在 50% 土壤田间持水量中度干旱胁迫下,与无盐处理相比,0.3% NaCl 处理的 MDA 含量显著降低,0.6% 和 0.9% NaCl 处理的 MDA 含量明显提高;在 35% 土壤田间持水量的重度干旱胁迫下,随着土壤 NaCl 含量的提高,燕麦叶片 MDA 含量呈显著增加趋势。

2.2 旱盐交叉胁迫下燕麦叶片 O_2^- 产生速率和 H_2O_2 含量的变化

O_2^- 和 H_2O_2 是造成细胞膜脂过氧化的两种活性氧。在单一土壤干旱胁迫下,燕麦叶片中 O_2^- 产生速率随土壤含水量的降低而显著提高($P < 0.05$) (图 2A),而 H_2O_2 含量呈升-降-升趋势变化(图 2B)。在 80% 田间持水量条件下,随土壤含盐量的



增加,燕麦叶片中 O_2^- 产生速率和 H_2O_2 含量均呈明显增加趋势;在 65% 田间持水量轻度干旱胁迫下,0.3% 和 0.6% NaCl 处理的燕麦叶片 O_2^- 产生速率和 H_2O_2 含量与无盐处理无明显差异,但 0.9% NaCl 处理下两者均显著升高;在 50% 田间持水量中度干旱胁迫下,与无盐处理相比,0.3% NaCl 处理并未造成燕麦叶片 O_2^- 产生速率和 H_2O_2 含量的明显变化,但 0.6% 和 0.9% NaCl 处理导致 O_2^- 产生速率和 H_2O_2 含量显著提高;在 35% 田间持水量重度干旱胁迫下,随着土壤 NaCl 含量的增加,燕麦叶片中 O_2^- 产生速率和 H_2O_2 积累呈显著递增趋势。

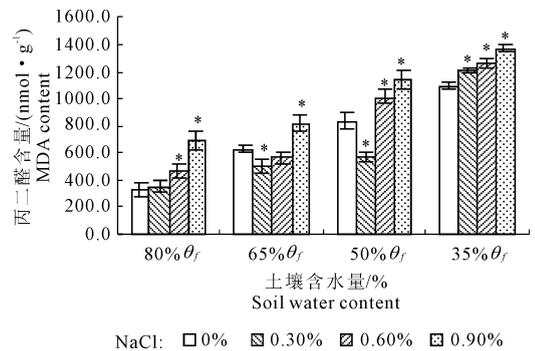


图 1 旱盐交叉胁迫下燕麦叶片中 MDA 含量的变化
Fig.1 The change of MDA content in *Avena nuda* leaves under drought and salinity combined stress

注: * 表示同一土壤含水量下不同土壤含盐量处理与无盐处理 5% 水平上差异显著,下同。

Note: * indicate significant difference at the 5% level within the same soil field capacity. The same as below.

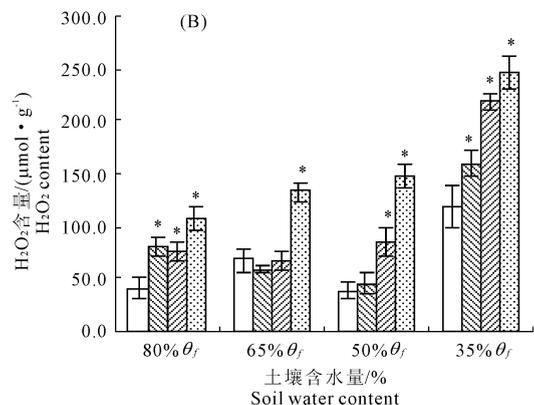


图 2 旱盐交叉胁迫下燕麦叶片 O_2^- 产生速率和 H_2O_2 含量的变化

Fig.2 The change of O_2^- production rate and H_2O_2 content in *Avena nuda* leaves under drought and salinity

2.3 旱盐交叉胁迫下燕麦叶片 AsA 和 GSH 含量的变化

燕麦叶片中 AsA 的含量随土壤干旱程度和含盐量的增加呈明显下降趋势($P < 0.05$) (图 3A)。单一干旱胁迫下,随土壤含水量下降,燕麦叶片 GSH 含量

呈增加趋势($P < 0.05$) (图 3B)。在 80% 土壤田间持水量条件下,不同 NaCl 处理的燕麦叶片 GSH 含量无显著差异;在 65% 和 50% 土壤田间持水量干旱胁迫下,与各自无盐处理相比,0.3% NaCl 处理的 GSH 含量变化不大,0.6% 和 0.9% NaCl 处理显著提高了

GSH 含量;在 35% 土壤田间持水量重度干旱胁迫下,

随土壤含盐量的增加,GSH 含量显著降低(图 3B)。

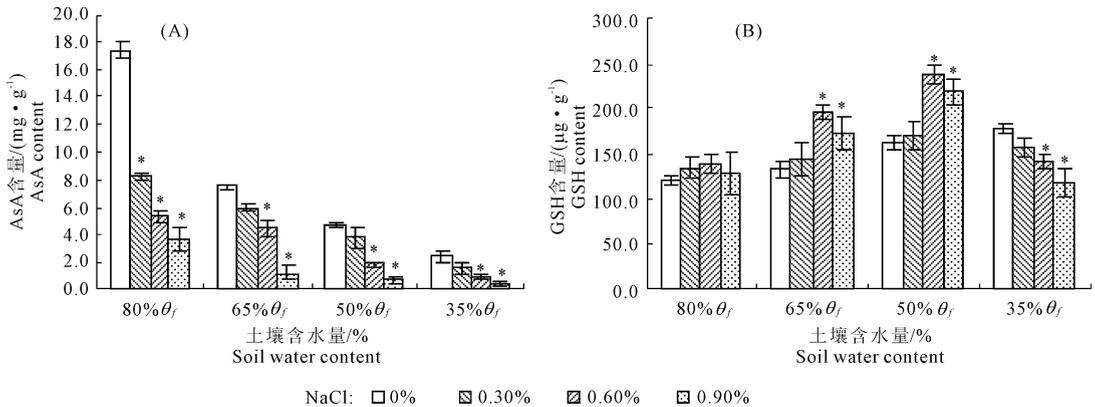


图3 早盐交叉胁迫下燕麦叶片 AsA 和 GSH 含量的变化

Fig.3 The change of contents of AsA and GSH in *Avena nuda* leaves under drought and salinity combined stress

2.4 早盐交叉胁迫下燕麦叶片中 SOD、CAT、POD 和 APX 活性的变化

单一干旱胁迫下,随土壤含水量下降,燕麦叶片 SOD 活性呈先升后降变化(图 4A)。在 80% 土壤田间持水量条件下,0.3% 和 0.6% NaCl 处理显著提高了燕麦叶片 SOD 活性,0.9% NaCl 处理明显降低了 SOD 活性。在 65% 田间持水量轻度干旱和 50% 田间持水量中度干旱胁迫下,与各自无盐处理相比,0.3% NaCl 处理提高了 SOD 活性,0.6% NaCl 处理 SOD 活性无显著差异,0.9% NaCl 处理明显下降;在 35% 田间持水量重度干旱胁迫下,随着土壤 NaCl 含量的增加,SOD 活性呈显著下降趋势。

燕麦叶片的 CAT 活性随单一土壤干旱程度的提高呈显著升高变化($P < 0.05$)(图 4B)。在 80% 土壤田间持水量条件下,随土壤含盐量增加,CAT 活性明显提高;在 65% 田间持水量和 50% 田间持水量的轻、中度干旱胁迫下,与无盐处理相比,0.3% NaCl 处理 CAT 活性显著下降,而 0.6% 和 0.9% NaCl 处理的 CAT 活性显著提高;在田间持水量 35% 的重度干旱胁迫下,与无盐处理相比,0.3% NaCl 处理的 CAT 活性无显著变化,而 0.6% 和 0.9% NaCl 处理的 CAT 活性显著降低。

单一干旱胁迫下,与 80% 田间持水量相比,65% 田间持水量显著提高了燕麦叶片 POD 活性($P < 0.05$),而 50% 和 35% 田间持水量降低了 POD 活性($P < 0.05$)(图 4C)。在 80% 土壤田间持水量条件下,随土壤 NaCl 含量增加,POD 活性显著降低;在 65% 和 50% 田间持水量轻、中度干旱胁迫下,与无盐处理相比,0.3% NaCl 处理 POD 活性显著升高,0.6% NaCl 处理时下降至无盐处理水平,0.9% NaCl 处理 POD 活性降低;在 35% 田间持水量的重度干旱胁迫下,随着土壤含盐量增加,POD 活性显著下降。

单一干旱胁迫下,与 80% 正常供水相比,65% 和 50% 田间持水量轻、中度干旱胁迫使燕麦叶片 APX 活性显著提高,35% 田间持水量重度干旱胁迫时明显下降($P < 0.05$)(图 4D)。在 80% 土壤田间持水量条件下,与无盐处理相比,0.3% NaCl 处理的 APX 活性显著降低,0.6% NaCl 处理 APX 活性差异不显著,0.9% NaCl 处理 APX 活性显著降低;在 65% 田间持水量轻度干旱胁迫下,0.3% 和 0.6% NaCl 处理的 APX 活性显著高于无盐处理,0.9% NaCl 处理的 APX 活性显著低于无盐处理;在 50% 田间持水量的中度干旱胁迫下,与无盐处理相比,0.3% NaCl 处理显著提高了 APX 活性,0.6% 和 0.9% NaCl 处理明显降低了 APX 活性;在 35% 田间持水量的重度干旱胁迫下,随着土壤 NaCl 含量的增加,燕麦叶片 APX 活性呈显著下降趋势。

3 讨论

干旱、盐害不仅会提高细胞活性氧水平,也可诱导植物防御体系的建立,从而避免或减轻活性氧对植物的伤害^[3-5]。抗氧化系统是植物主要的防御体系之一,SOD、CAT、POD 和 APX 等是活性氧清除最重要的抗氧化酶类^[4]。SOD 通过歧化反应使 $O_2^{\cdot-}$ 转变为 H_2O_2 , H_2O_2 进一步被 CAT、POD 等清除,APX 通过 AsA-GSH 循环清除 H_2O_2 ,而 AsA 和 GSH 是 AsA-GSH 循环中两种重要的抗氧化物质^[13]。张俊环和黄卫东^[14]在研究葡萄对温度逆境交叉适应时发现,高温锻炼能够降低低温胁迫期间葡萄叶片的活性氧水平和 MDA 含量,增强抗氧化酶活性;低温锻炼同样能够增强高温胁迫期间葡萄的抗氧化能力。董绪兵等^[15]研究发现,干旱可诱导黄瓜幼苗对低温胁迫的交叉适应性,并认为这种适应性与渗透调节能力的增强有关。本试验结果表明,在同一土壤含

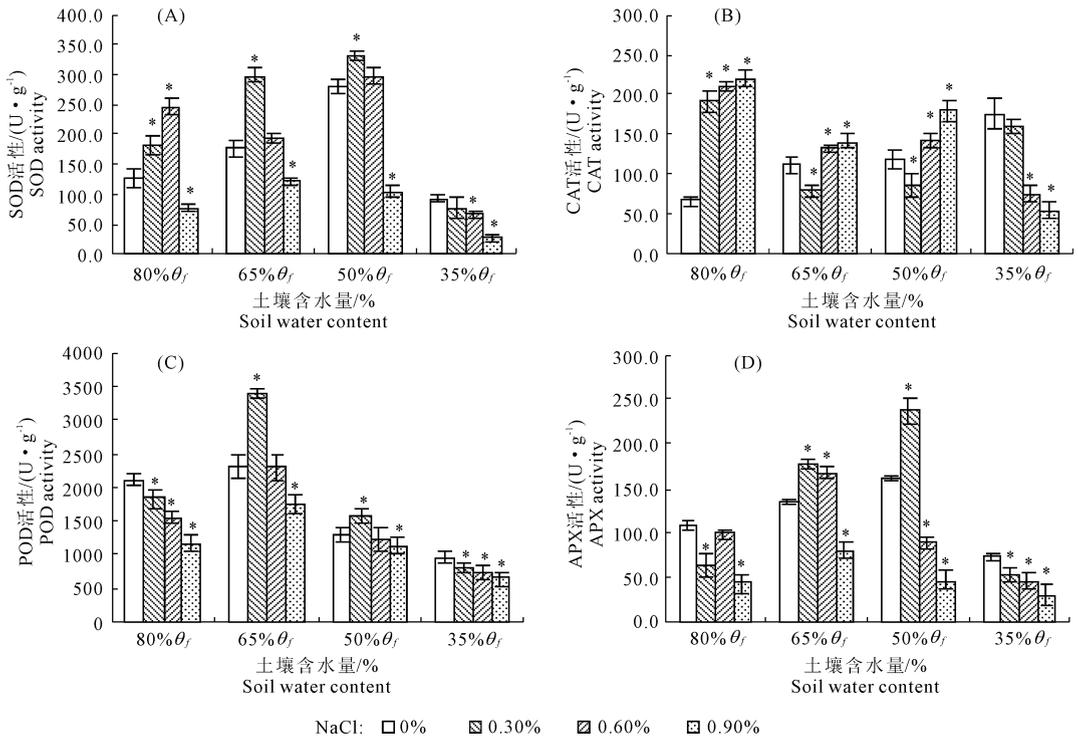


图 4 旱盐交叉胁迫下燕麦叶片 SOD、CAT、POD 和 APX 活性的变化

Fig.4 The change of activities of SOD, CAT, POD and APX in *Avena nuda* leaves under drought and salinity combined stress

盐量条件下,燕麦叶片 O_2^- 产生速率及 H_2O_2 和 MDA 含量随土壤含水量降低而升高(图 1, 2),说明干旱胁迫导致燕麦活性氧积累,从而产生膜脂过氧化伤害。在 65% 土壤田间持水量轻度干旱胁迫下,0.3% 和 0.6% 土壤含盐量处理使燕麦叶片 O_2^- 产生速率和 H_2O_2 含量维持在无盐处理水平,MDA 含量显著下降或与无盐处理无显著差异;在 50% 田间持水量中度干旱胁迫下,0.3% 土壤含盐量处理的 O_2^- 产生速率和 H_2O_2 含量与无盐处理差异不显著,而 MDA 含量明显降低。说明适度盐胁迫可增强燕麦对干旱胁迫的交叉适应性,其原因可能与适量盐分能够增强燕麦渗透调节能力有关^[16]。但土壤含盐量的增加导致 35% 田间持水量重度干旱胁迫下燕麦叶片 O_2^- 产生速率及 H_2O_2 和 MDA 含量的显著提高。

在正常供水条件下,随着土壤含盐量的增加,显著提高的 SOD、CAT 活性和维持不变的 GSH 含量可能成为燕麦活性氧清除的主要承担者,但因 POD、APX 活性和 AsA 含量的下降(图 3, 4),最终还是造成了活性氧清除能力的降低,导致 O_2^- 产生速率及 H_2O_2 和 MDA 含量增加(图 1, 2)。在轻、中度干旱胁迫下,0.3% 土壤含盐量处理提高了燕麦叶片的 SOD 活性,高活性的 SOD 有效清除了过量的 O_2^- , O_2^- 歧化产生的 H_2O_2 能够被活性提高的 POD 和 APX 及时清除,并未因 CAT 活性和 AsA 含量的下降引起 O_2^- 和 H_2O_2 含量的显著提高(图 2),相反 MDA 含量还

较无盐处理明显降低(图 1),这与前人的研究结果基本一致^[17],其原因可能与适量盐分提高受旱燕麦可溶性蛋白等物质含量,增强细胞防护能力有关^[16]。当土壤含盐量增加至 0.6% 时,燕麦叶片 SOD、POD 活性已降低至轻、中度干旱胁迫下的无盐处理水平,而 CAT 活性和 GSH 含量显著升高,AsA 含量仍低于无盐处理,轻度干旱胁迫下的 APX 活性仍显著高于无盐处理,但中度干旱胁迫下的 APX 活性显著低于无盐处理。此浓度的土壤含盐量并未引起轻度干旱胁迫下燕麦叶片活性氧的积累和膜脂过氧化,却使中度干旱胁迫燕麦叶片造成了氧化伤害(图 1, 图 2),这可能是 APX 活性降低阻碍了清除活性氧的 AsA - GSH 循环有效运转所致^[18]。0.9% 的土壤含盐量导致轻、中度干旱胁迫下 SOD、POD、APX 活性和 AsA 含量的显著下降,活性氧仅依赖活性提高的 CAT 和含量增加的 GSH 来清除(图 4),活性氧清除能力进一步下降,膜脂过氧化程度加重(图 1、2)。在重度干旱胁迫下,随着土壤含盐量的提高,燕麦叶片 SOD、CAT、POD、APX 活性和 AsA、GSH 含量均显著降低。由此可见,适量的土壤盐分可增强燕麦对轻、中度干旱胁迫的交叉适应性,高盐环境或重度干旱条件下土壤盐分的增加都会破坏燕麦的抗氧化系统,加重干旱诱导的氧化损伤。

- 析[J]. 干旱地区农业研究, 1987, (1): 30-41.
- [4] 杨松, 刘俊林, 陶娜, 等. 河套灌区春玉米农业气候条件分析及适生种植区划[J]. 干旱地区农业研究, 2008, 26(2): 98-101.
- [5] 毛瑞洪, 严菊芳. 渭北旱区冬小麦田土壤水分动态及农田水分平衡的研究[J]. 干旱地区农业研究, 1995, 13(4): 52-57.
- [6] 刘宏谊, 马鹏里, 杨兴国, 等. 甘肃省主要农作物需水量时空变化特征分析[J]. 干旱地区农业研究, 2005, 23(1): 39-44.
- [7] 赵卫兵, 李国城. 河套地区水资源开发利用分析[J]. 内蒙古水利, 2013, (1): 63-64.
- [8] 巴彦淖尔市水文勘探局. 巴彦淖尔市水资源公报[R]. 内蒙古河套灌区管理总局, 2010.
- [9] Nash J E, Sutcliffe J V. River flow forecasting through conceptual models, Part I: A discussion of principles[J]. Journal of Hydrology, 1970, (10): 282-290.
- [10] 刘钰, Pereira L S. 气象数据缺测条件下参照腾发量的计算方法[J]. 水利学报, 2001, (3): 11-17.
- [11] 王任超, 张利平, 徐霞. 南水北调中线工程水源区蒸散发计算方法比较及影响因素分析[J]. 长江流域资源与环境, 2012, 21(Z1): 127-133.
- [12] Tang B, Tong L, Kang S, et al. Impacts of climate variability on reference evapotranspiration over 58 years in the Haihe river basin of north China[J]. Agricultural Water Management, 2011, 98(10): 1660-1670.
- [13] 韩松俊, 刘群昌, 杨书君. 黑河流域上中下游潜在蒸散发变化及其影响因素的差异[J]. 武汉大学学报(工学版), 2009, 42(6): 734-737.
- [14] Cohen S, Janetz A, Stanhill G. Evaporative climate changes at Bet Dagan, Israel, 1964—1998[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2002, 111(2): 83-91.
- [15] 左洪超, 李栋梁, 胡隐樵, 等. 近40a中国气候变化趋势及其同蒸发皿观测的蒸发量变化的关系[J]. 科学通报, 2005, 50(11): 1125-1130.
- [16] Li Z, Zheng F, Liu W. Spatiotemporal characteristics of reference evapotranspiration during 1961—2009 and its projected changes during 2011—2099 on the Loess Plateau of China[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2012, 154: 147-155.
- [17] 李艳, 刘海军, 罗雨. 北京地区潜在蒸散量计算方法的比较研究[J]. 灌溉排水学报, 2010, 29(5): 27-32.

(上接第28页)

参考文献:

- [1] 刘金萍, 高奔, 李欣, 等. 盐旱互作对不同生境盐地碱蓬种子萌发和幼苗生长的影响[J]. 生态学报, 2010, 30(20): 5485-5490.
- [2] Hu Y C, Burucs Z, von Tucher S, et al. Short-term effects of drought and salinity on mineral nutrient distribution along growing leaves of maize seedlings[J]. Environmental and Experimental Botany, 2007, 60(2): 268-275.
- [3] Bandoğlu E, Eyidoğan F, Yücel M, et al. Antioxidant responses of shoots and roots of lentil to NaCl-salinity stress[J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2004, 42: 69-77.
- [4] 裴斌, 张光灿, 张淑勇, 等. 土壤干旱胁迫对沙棘叶片光合作用和抗氧化酶活性的影响[J]. 生态学报, 2013, 33(5): 1386-1396.
- [5] Wei T, Ronald J. Newton polyamines reduce salt-induced oxidative damage by increasing the activities of antioxidant enzymes and decreasing lipid peroxidation in Virginia pine[J]. Plant Growth Regulation, 2005, 46: 31-43.
- [6] Liang Y C, Chen Q, Liu Q, et al. Exogenous silicon (Si) increases antioxidant enzyme activity and reduces lipid peroxidation in roots of salt-stressed barley (*Hordeum vulgare* L.) [J]. Journal of Plant Physiology, 2003, 160: 1157-1164.
- [7] Sui N, Li M, Liu X Y, et al. Response of xanthophylls cycle and chloroplastic antioxidant enzymes to chilling stress in tomato over-expressing glycerol-3-phosphate acyltransferase gene[J]. Photosynthetica, 2007, 45(3): 447-454.
- [8] Moloi M J, Westhuizen A J. The reactive oxygen species are involved in resistance responses of wheat to the Russian wheat aphid[J]. Journal of Plant Physiology, 2006, 163(11): 1118-1125.
- [9] Predieri S, Norman H A, Krizek D T, et al. Influence of UV-B radiation on membrane lipid composition and ethylene of evolution in 'Doyenne d'Hiver' pear shoots grown in vitro under different photosynthetic photo fluxes[J]. Environmental and Experimental Botany, 1995, 35: 152-260.
- [10] Ellman G L. Tissue sulphydryl groups[J]. Archives of Biochemistry and Biophysics, 1959, 82(1): 70-77.
- [11] Arakawa N, Tsutsumi K, Sanceda N, et al. A rapid and sensitive method for the determination of ascorbic acid using 4, 7-diphenyl-1, 10-phenanthroline[J]. Agricultural Biology and Chemistry, 1981, 45: 1289-1290.
- [12] Tan W, Liu J, Dai T, et al. Alterations in photosynthesis and antioxidant enzymes activity in winter wheat subjected to postanthesis waterlogging[J]. Photosynthetica, 2008, 46(1): 21-27.
- [13] Dixon D P, Davis B G, Edwards R. Functional divergence in the glutathione transferase superfamily in plants: Identification of two classes with putative functions in redox homeostasis in Arabidopsis thaliana[J]. Journal of Biological Chemistry, 2002, 277: 30859-30869.
- [14] 张俊环, 黄卫东. 葡萄幼苗在温度逆境交叉适应过程中活性氧及抗氧化酶的变化[J]. 园艺学报, 2007, 34(5): 1073-1080.
- [15] 董绪兵, 毕焕改, 刘业霞, 等. 黄瓜幼苗干旱-低温交叉适应与渗透调节的关系[J]. 中国农业科学, 2011, 44(2): 335-340.
- [16] 刘建新, 王金成, 王瑞娟, 等. 早盐交叉胁迫对燕麦幼苗生长和渗透调节物质的影响[J]. 水土保持学报, 2012, 26(3): 244-248.
- [17] 陈成升, 谢志霞, 刘小京. 早盐互作对冬小麦幼苗生长及其抗逆生理特性的影响[J]. 应用生态学报, 2009, 20(4): 811-816.
- [18] 单长卷, 韩蕊莲, 梁宗锁. 黄土高原原草叶片抗坏血酸和谷胱甘肽合成及循环代谢对干旱胁迫的生理响应[J]. 植物生态学报, 2011, 35(6): 653-662.