

土壤水分有效性对梨枣叶片光合参数和抗旱性的影响

刘 倩¹, 张国壮¹, 李海超¹, 孙永林¹, Roger Kjelgren², 刘西平¹

(1. 西北农林科技大学 生命科学学院, 陕西 杨凌 712100;
2. 犹他州立大学 农学院, 美国 犹他州 洛根 84322)

摘 要: 利用自动称量和补水系统, 对三年生梨枣树进行适宜水分、轻度和重度干旱三种土壤水分处理(土壤含水量分别为田间持水量的 75% ± 5%、60% ± 5% 和 45% ± 5%), 旨在探究不同土壤水分对梨枣叶片光合参数和抗旱性的影响。结果表明: (1) 轻度干旱对梨枣叶片的光合参数没有显著影响, 但重度干旱引起净光合速率 (P_n)、蒸腾速率 (Tr)、气孔导度 (G_s)、胞间 CO_2 浓度 (C_i) 和光能利用率 (LUE) 明显降低, 而水分利用效率 (WUE) 和气孔限制值 (L_s) 增加。 (2) 轻度干旱对梨枣叶片丙二醛 (MDA) 含量影响不大, 过氧化氢酶 (CAT) 活性则显著上升; 而重度干旱下 MDA 含量显著上升, 同时超氧化物歧化酶 (SOD) 和过氧化物酶 (POD) 活性以及抗坏血酸 (ASA) 和还原型谷胱甘肽 (GSH) 含量明显升高, 但仍不能消除重度干旱对梨枣叶片膜系统造成的严重伤害。因此, 轻度干旱并未引发梨枣叶片显著的生物学胁迫, 而在重度干旱条件下梨枣叶片的光合能力和膜系统均受到严重影响。

关键词: 梨枣树; 土壤水分; 光合作用; 抗旱性
中图分类号: S665.101 **文献标志码:** A

Effects of soil water availability on leaf photosynthetic and drought-tolerant parameters of pear-jujube tree

LIU Qian¹, ZHANG Guo-zhuang¹, LI Hai-chao¹, SUN Yong-lin¹, Roger Kjelgren², LIU Xi-ping¹

(1. Northwest A&F University, College of Life Science, Yangling, Shaanxi 712100, China;
2. Utah State University, Department of Soil, Plants and Climate, College of Agriculture, Logan, UT, 84322, USA)

Abstract: Using automatic weighing and irrigation system, three-years-old pear-jujube tree were exposed to suitable soil water condition, medium drought and severe drought, corresponding to 75% ± 5%, 60% ± 5%, 45% ± 5% of field water capacity, respectively, to examine effects of soil water availability on leaf photosynthetic and drought-resistant parameters. Results showed that: (1) Medium drought did not have significant effect on leaf photosynthetic parameters, while severe drought significantly reduced leaf net photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (Tr), stomatal conductance (G_s), intercellular CO_2 concentration (C_i), and light use efficiency (LUE), but increased the water use efficiency (WUE) and the stomatal limitation value (L_s). (2) Medium drought did not influence leaf malonaldehyde (MDA) content, but significantly increased catalase (CAT) activity, whereas severe drought significantly increased MDA content, the activity of superoxide dismutase (SOD) and peroxidase (POD), and increased the contents of ascorbic acid (ASA) and glutathione (GSH). However, the increases in activities of SOD and POD and contents of ASA and GSH could not repair the damage of membrane system by severe drought. Hence, medium drought did not cause an abiotic stress for pear-jujube leaves, but severe drought had significant impacts on leaf photosynthetic parameters and membrane system, indicating the necessity of irrigation when severe drought occurs.

Keywords: pear-jujube; soil water; photosynthesis; drought-tolerance

枣树 (*Ziziphus jujuba*) 为鼠李科 (Rhamnaceae) 枣 属 (*Ziziphus Mill*) 落叶乔木, 是我国最具特色的民族

收稿日期: 2014-03-31
基金项目: 国家科技支撑计划项目 (2007BAD88B05); 旱区农业创新引智基地 (“111” 项目)
作者简介: 刘 倩 (1988—), 女, 陕西渭南人, 硕士研究生, 主要从事枣树抗旱性研究。E-mail: 2364872249@qq.com。
通信作者: 刘西平 (1963—), 男, 陕西周至人, 教授, 博士生导师, 主要从事植物逆境生理研究。E-mail: xpliu@163.com。

果树之一。枣果实以其丰富的营养价值、药用功效，深深地融入了我国的风俗习惯和药食文化之中。近几十年来，枣树更是凭借其较强的抗风、耐旱、耐瘠薄等生理生态学特性，以及整形修剪方便、早果速丰、经济效益显著等优点^[1]，成为我国干旱半干旱地区生态修复、兼顾地方经济发展的重要选择树种之一。在诸如陕北贫困山区等许多水资源缺乏地区，红枣的生产、加工和销售已成为当地经济发展的一个重要产业链。但由于这些地区干旱少雨、地表蒸腾和植被蒸发强烈，水分是限制枣树生长发育、枣果实产量和品质以及当地居民收入的一个关键因素^[2]。

在植物代谢和发育过程中，光合作用是能够快速反映环境因素变化的一个敏感生理指标，因此，土壤水分有效性对植物光合作用的影响始终是一个极其重要的研究内容^[3]。当植物遭受水分亏缺时，植株和叶子的生长受到抑制，光合面积减少，光合器官易受到光氧化伤害^[4]。同时，一系列氧化酶和过氧化物酶催化的以及一系列 H_2O_2 参与的氧化还原反应被激活，引起活性氧大量积累^[5-6]。这些过量的活性氧导致膜脂过氧化和脱脂化、蛋白质变性、膜结构和功能改变、透性增强，进而影响到光合碳代谢过程的进行^[7]。此外，在水分胁迫下，叶子的膨压消失，气孔开张度降低或关闭，光合碳吸收和同化能力降低^[8-9]，导致作物产量和品质下降。枣树的前期研究表明，干旱胁迫引起枣树叶片的 photosynthetic capacity 降低^[10]、枣果实产量和品质显著下降^[11]，进而导致枣树栽植的经济效益以及枣农的经济收入显著下降^[12]。因此，在水资源有限的情况下，能否通过适当地增加土壤水分含量，以促进枣树的生长发育和光合碳代谢能力，提高枣果实的产量和品质是红枣生产和相关产业发展中亟待解决的问题。

本试验利用美国犹他州立大学 (Utah State University) 提供的自动称量和补水系统 (Load Cell System) 控制补水量，在适宜水分、轻度和重度干旱三种水分条件下研究了土壤水分有效性对梨枣树叶片碳

代谢和抗旱性的影响，以期对枣树的栽培管理以及红枣产量和品质的提高提供科学的理论指导。

1 材料与方法

1.1 试验材料 with 处理

选取 30 棵长势良好、大小均一的三年生梨枣树苗，于 2012 年 3 月初单株栽植于直径 40 cm、高 50 cm，并装有耕作层 1 m 以下深层瘠土 29 kg (田间持水量为 34.03%，且深层瘠土为自然土壤，适应性广，而土壤的近地表层受该区居民影响较大) 的容器中，树木间距 90 cm (便于已经固定好的传感器称重)。桶的侧边设有 1 根直径约 1.5 cm 的 PVC 管插入桶底用于补充土壤水分，并保证补充水分在土壤下层能较为均匀分布。栽植苗木后的初期充分供水，以保证其成活、萌芽、发叶、开花和坐果。7 月初，从中选取 18 棵长势良好、大小均一的苗木，设置 3 个水分处理：适宜水分、轻度干旱和重度干旱胁迫，相对应的土壤含水量分别为田间持水量的 75% ± 5%、60% ± 5% 和 45% ± 5%，每个处理设 6 个重复。晴天露天生长，雨天防雨棚遮盖 (以避免降雨对土壤水分含量的影响)。八月初，测定不同水分含量下的枣树光合日变化，随后收取叶子样品，用于抗旱性相关的生理生化指标测定。

土壤水分含量的控制利用自动称量和补水系统进行。该系统主要由植物栽植容器、“S”型微型重量传感器 (美国 Campbell Scientific 公司生产)、CR1000 控制器 (美国 Campbell Scientific 公司生产)、电磁阀 (美国 Rain Bird 公司)、供水管道以及太阳能电池板等组成。其工作原理是：按照容器和植物的重量设定一个基础值；当植物蒸腾散失水分后，重量传感器感受并将重量的变化传输到控制器主板；然后通过继电控制器打开供水电磁阀，启动灌溉系统并补充水分至设定值，随后关闭灌溉系统 (如图 1)。根据实验需要，可以在一天中定时称重并根据植物蒸腾散失的水分重量，自动补水至所设重量，其精度可达 $0.25\text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ ，是精确、连续监测植物蒸腾耗水过程的理想设备。

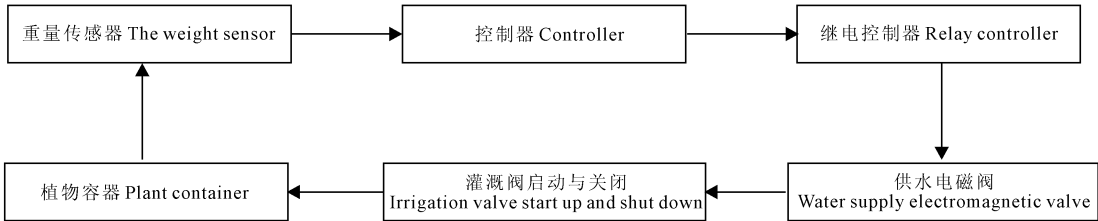


图 1 自动称量和补水系统运行基本原理图
Fig.1 Diagram of Load Cell System's fundamental principle

1.2 光合参数日变化的测定

选择晴朗少云天气,利用 LiCor-6400 便携式光合测定系统(LI-6400XT,LI-COR Inc.,USA)对枣树成熟叶片的蒸腾速率(Tr)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)以及净光合速率(P_n)等主要光合参数从 7:00—19:00 的日变化进行测定,每 2 h 测定 1 次。测定时的光强、空气温度等均以自然环境为准。 CO_2 浓度设置为 $400\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$,在仪器预热期间,对样品室、参比室的 CO_2 浓度进行匹配。每组选择三棵枣树,每棵树分别在三个方向的相同高度选择成熟复叶的第三片叶子进行测定。然后,计算叶子瞬时水分利用效率($WUE = P_n/Tr$)、光能利用效率($LUE = P_n/PAR$)以及气孔限制值($LS = 1 - C_i/C_a$)。

1.3 抗旱性相关的主要生理生化指标测定

测完光合之后,分别从每个处理的个体植株中选取长势良好、大小均一的枣树成熟叶片 10 片,立即储存至 -80°C 冰箱。试验前将叶子样品在液氮冷却条件下研磨,取适量样品,测定其与抗旱性相关的生理生化指标。

1.3.1 主要渗透调节物质含量的测定 叶片中可溶性糖含量采用蒽酮比色法测定^[13];淀粉含量的测定参照高俊风^[13]的方法进行;可溶性蛋白含量采用考马斯亮蓝 G-250 法^[14]测定;脯氨酸含量采用茚三酮比色法进行测定^[13]。

1.3.2 主要抗氧化酶活性的测定 叶片中超氧化物歧化酶(SOD)活性采用氮蓝四唑(NBT)光还原法^[15]测定,以 1 min 内每克鲜重抑制 NBT 光还原反应 50% 所需的酶量为 1 个酶活单位(U);过氧化物酶(POD)活性采用愈创木酚法^[16]测定,以 1 min 内 A_{470} 升高 0.1 为一个酶活单位(U);过氧化氢酶(CAT)活性参照 Jiang and Zhang^[17]的方法进行测定,以 1 min 内 A_{240} 降低 0.1 为一个酶活单位 U。

SOD、POD 和 CAT 的活性用每克鲜重的酶活单位表示($\text{U}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$)。

1.3.3 主要非酶促抗氧化剂含量的测定 抗坏血酸(ASA)含量的测定采用钼蓝比色法^[18];还原型谷胱甘肽(GSH)含量的测定采用 TDNB 法(二硫代双-二硝基苯甲酸)^[19];叶片中 ASA 含量、GSH 含量单位均为 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$ 。

1.3.4 MDA 含量的测定 叶片中丙二醛(MDA)含量的测定采用硫代巴比妥酸法^[20],单位为 $\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$ 。

1.4 数据处理与分析

试验数据采用 Excel 2003 软件计算平均值和标

准差,用 SPSS 17.0 软件中的 Duncan 检验法分析不同处理之间的差异显著性($P < 0.05$),并用 Origin 8.0 软件作图。

2 结果与分析

2.1 土壤水分含量对梨枣叶片主要光合参数日变化的影响

受光照、大气温度和相对湿度等环境因子影响,梨枣叶片的 P_n 、 Tr 和 G_s 日变化在 7:00 和 19:00 均较低(图 2, A、B、C)。一天内,轻度干旱处理的 P_n 、 Tr 和 G_s 与适宜水分处理差异不大,而 9:00 以后重度干旱胁迫的 P_n 、 Tr 、 G_s 低于其他处理,且 11:00—17:00 尤为显著,说明土壤含水量的减少会明显降低梨枣叶片的 P_n 、 Tr 和 G_s 。且适宜水分和轻度干旱的 P_n 和 G_s 最高值出现在 13:00,而重度干旱胁迫出现在 11:00,说明重度干旱胁迫会导致 P_n 、 G_s 日变化峰值的提早到来。

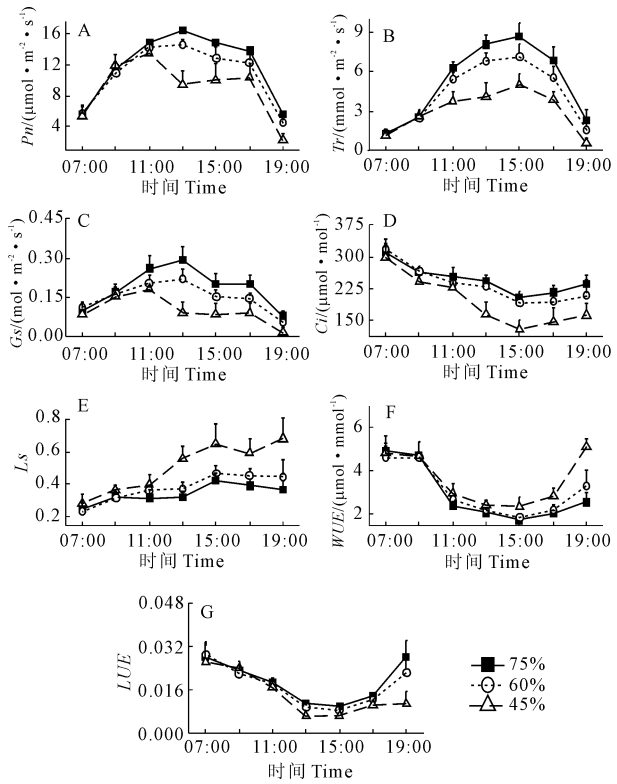


图 2 不同土壤水分下梨枣叶片主要光合参数日变化
Fig.2 Diurnal variations of main photosynthetic parameters of pear-jujube leaves under different soil water contents

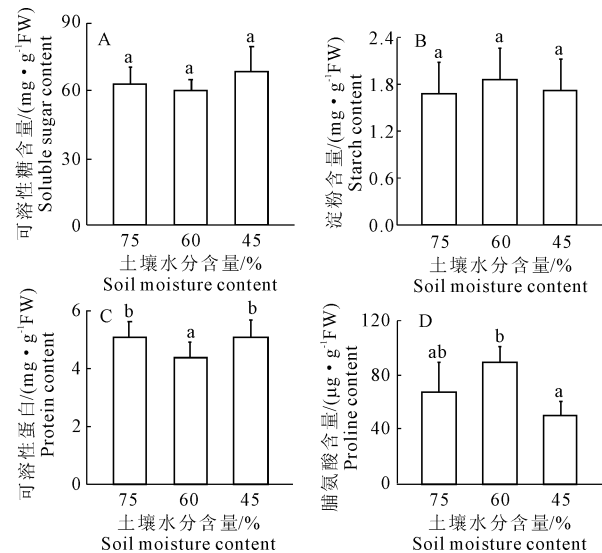
C_i 取决于 G_s 和叶肉细胞对胞内 CO_2 的同化能力^[21]。图 2D 中,不同土壤水分条件下 C_i 值均在 7:00 最高,7:00—15:00 C_i 持续下降,15:00 以后,随着光强降低,植物对 CO_2 利用能力下降以及呼吸作用释放的 CO_2 积聚在叶片细胞间隙中,促使 C_i 回

升。*Ls* 和 *Gi* 日变化趋势相反(图 2,E)。但 *Ls* 和 *Gi* 日变化曲线均表明,轻度干旱对二者的影响不大且其值接近适宜水分,而重度干旱胁迫的 *Gi* 和 *Ls* 在 11:00 以后与其他处理差异明显。这可能因为适宜的土壤干旱水平有利于叶肉细胞同化 CO₂, 并且降低了气孔对 CO₂ 扩散的限制。

另外,由图 2F 可知,轻度干旱的 *WUE* 在 11:00—19:00 高于适宜水分,且 15:00 以后增速较快。9:00 以后重度干旱各时刻的 *WUE* 均较高。轻度、重度干旱的 *WUE* 日均值分别比适宜水分上升了 4.8%、23.3%,表明轻度的干旱有利于一天中的一些时间段内枣树 *WUE* 的提高。而对于 *LUE*(图 2G),仅 7:00—9:00 轻度干旱的 *LUE* 高于其他处理,9:00 以后轻度和重度干旱的 *LUE* 均低于适宜水分,但轻度干旱的 *LUE* 与适宜水分的变化值接近,而重度干旱的 *LUE* 在 13:00 后明显低于其他处理,表明重度干旱胁迫会降低枣树对光能的利用效率。

2.2 土壤水分含量对梨枣叶片主要抗旱生理生化指标的影响

2.2.1 土壤水分含量对梨枣叶片渗透调节物质含量的影响 图 3 显示,在三种土壤水分条件下,梨枣叶片的可溶性糖和淀粉含量均没有显著差异。轻度干旱下可溶性蛋白含量显著降低,而重度干旱胁迫下的脯氨酸含量显著低于轻度干旱。



注:不同字母表示在 $P < 0.05$ 水平有显著差异。下同。
Note: Different letters represent significant difference of $P < 0.05$. The same below.

图 3 不同土壤水分下梨枣叶片渗透调节物质的含量
Fig.3 Contents of compatible osmolytes in pear-jujube leaves under different soil water contents

2.2.2 土壤水分含量对梨枣叶片抗氧化系统的影响

与适宜水分相比,轻度和重度干旱胁迫下 SOD 活性均显著升高,其中重度干旱胁迫的 SOD 活性升高更为明显(图 4,A);同时,轻度和重度干旱胁迫下 POD 的活性也显著升高(图 4,B)。CAT 活性仅在轻度干旱时显著升高,而在重度干旱胁迫下有所下降,但未表现出统计学显著性(图 4,C)。因此,随着土壤水分的减少,枣树能够通过提高 SOD、POD 和 CAT 等抗氧化酶活性来提高对干旱环境的适应能力。

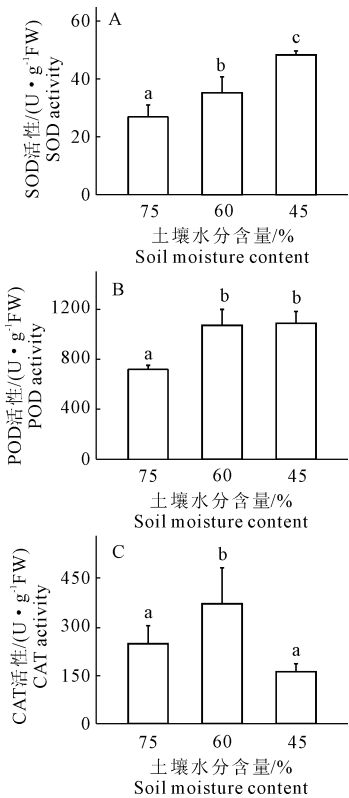


图 4 不同土壤水分下梨枣叶片抗氧化酶活性
Fig.4 Activity of anti-oxidant enzymes in pear-jujube leaves under different soil water contents

随着土壤水分含量的减少,梨枣叶片的 ASA 含量逐渐升高,尤其在重度干旱胁迫下显著增加(图 5,A)。而 GSH 含量呈现出轻度干旱下显著降低、重度干旱下显著升高的变化趋势(图 5,B)。

2.2.3 土壤水分含量对梨枣树叶片 MDA 含量的影响 轻度干旱对枣树 MDA 含量的影响很小,而重度干旱胁迫下 MDA 含量显著升高(图 6)。说明本试验的轻度干旱处理并未对梨枣树造成胁迫伤害,但随着干旱程度的加重,膜脂过氧化程度加剧,细胞膜破坏加重。

3 讨 论

光合作用是植物生长和生物学产量形成的基础。干旱对植物光合作用的影响和对植物的伤害程

度不仅与干旱胁迫强度有关,而且与植物本身对干旱的敏感性和忍耐性有关^[22]。作为我国北方干旱半干旱地区的乡土树种,枣树以其较强的耐旱、耐瘠

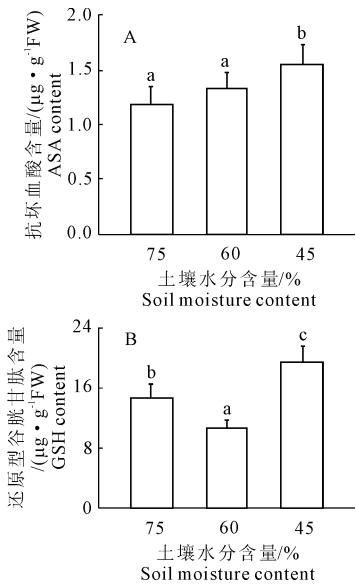


图 5 不同土壤水分下梨枣叶片 ASA 和 GSH 含量
Fig.5 The contents of ASA and GSH in pear-jujube leaves under different soil water contents

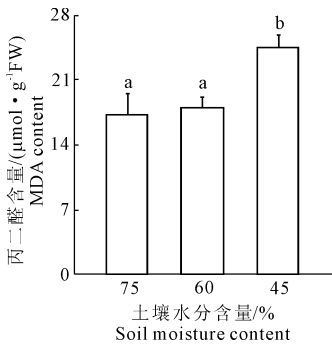


图 6 不同土壤水分下梨枣叶片 MDA 含量
Fig.6 MDA contents in pear-jujube leaves under different soil water contents

薄等特性,成为该类地区生态修复的重要选择树种。在本研究中,与适宜水分相比,梨枣叶片主要的光合参数(P_n 、 Tr 、 G_s 、 C_i 和 L_s)在轻度干旱下均未受到明显影响;而且,从膜脂过氧化产物 MDA 的含量看,轻度干旱对叶片膜系统也未造成明显伤害。这意味着,对梨枣树而言,土壤水分含量在田间持水量 $60\% \pm 5\%$ 的条件并不是一种具有显著效应的非生物学胁迫,这与前人在温室条件下对梨枣树^[23]和大田小麦^[24]的研究结果相近。那么,对生产实践而言,当土壤含水量波动在这一范围内,对梨枣树是不需要灌溉的。

虽然抗氧化酶和抗氧化剂均能清除代谢过程中

产生的活性氧,但目前对于植物体内酶活性和抗氧化性物质含量变化关系的研究结论不尽相同。研究证明,在干旱胁迫下一些植物可能是通过酶促反应清除有害活性氧的,一些植物则可能是通过抗氧化剂实现的,还有一些植物可能是通过保护酶和抗氧化剂的共同作用完成的^[25]。由此可见,两大类保护物质依据胁迫状况充分协调发挥作用,尽可能使植物组织内的活性氧含量维持在最低水平,保护细胞免受伤害。本研究中,轻度干旱下保护酶系统(SOD、POD、CAT)活性显著增加,抗氧化性物质(ASH、GSH)并未明显增加,所以认为,对于本试验材料而言,轻度干旱下抗氧化酶起了主导作用。而在重度干旱下,抗氧化酶和抗氧化剂在清除活性氧过程中可能同时发挥着重要作用。

另外,重度干旱条件对梨枣树光合过程产生明显的抑制作用。尽管在重度干旱下抗氧化酶 SOD 和 POD 的活性明显增强,非酶促抗氧化物质 ASA 和 GSH 的含量也显著增加,但这种代谢上的变化并不足以消除重度干旱对梨枣树叶膜系统造成的严重伤害,因而,膜脂过氧化产物 MDA 的含量显著升高。因此,在生产实践中,当土壤含水量降低到田间持水量的 $45\% \pm 5\%$ 时,需要及时灌溉,补充土壤水分,以提高土壤水分的有效性。前人的研究结果也表明,在干旱条件下,适当地增加土壤水分含量,可以明显提高梨枣叶片的光合能力,提高梨枣果实的单果质量与果实收获数,改善梨枣果实的风味品质与营养品质^[26]。

在植物对干旱的响应中,渗透调节是一个重要的生理适应过程,参与渗透调节的物质包括无机离子(如 K^+ 、 Na^+ 、 Ca^{2+} 、 Cl^- 等)和小分子的可溶性有机物质(如可溶性糖、氨基酸、可溶性蛋白、有机酸碱、醇类物质等)。在干旱胁迫条件下,这些渗透调节物质在植物组织和细胞内的含量会表现为不同程度的上升^[27],从而增加细胞汁液浓度、降低细胞水势,以提高植物从环境吸水的能力以及降低蒸腾水分散失,维持体内水分平衡和生理生化代谢正常。但是,各种渗透调节物质含量的变化却因植物种类和试验条件的不同表现出明显的差异。例如,在牛心朴子干旱胁迫后期,无机离子(如 K^+ 、 Na^+ 、 Ca^{2+})在叶片和根系中的渗透调节作用很小,且分配于根系的光合产物增加,根系中的可溶性糖明显升高,而叶片中的可溶性糖则随水分胁迫程度的加重而减少^[28]。干旱胁迫会抑制蛋白质的合成,并促进蛋白质的降解,因而,植物叶片中氨基酸、特别是脯氨酸含量明显增加,但可溶性糖含量却没有明显的增

加^[29],或者可溶性糖和脯氨酸含量变化不大^[30]。因此,在对干旱的响应中,不同植物种类渗透调节所起的作用不同,参与渗透调节的物质种类也有差异^[31],而且,在不同干旱胁迫阶段,渗透调节物质的累积时间和累积量都表现出明显的差异^[32]。本研究测定的渗透调节物质中,除可溶性蛋白轻度干旱下显著降低外,其他渗透调节物质的含量无论轻度干旱还是重度干旱下均未出现显著性变化。可以认为,在本试验条件下,这几种渗透调节物质可能不是梨枣叶片获得渗透调节能力的主要渗透调节物质,这也可能与梨枣树本身的抗旱机理以及代谢特点有关,有待于进一步试验验证。

参 考 文 献:

- [1] 张莹,刘芳,何忠伟.我国红枣产业的经济分析与前景展望[J].农业发展展望,2011,10:36-40.
- [2] 郭鹏,李新岗.陕北红枣产业发展现状和对策[J].陕西林业科技,2000,4:46-50.
- [3] 付士磊,周永斌,何兴元,等.干旱胁迫对杨树光合生理指标的影响[J].应用生态学报,2006,17(11):2016-2019.
- [4] Calos GM, Lorenzo L. Nitric oxide induces stomatal closure and enhances the adaptive plant responses against drought stress[J]. Plant Physiol, 2001,126:1196-1204.
- [5] 蒋明义,郭绍川.水分亏缺诱导的氧化胁迫和植物的抗氧化作用[J].植物生理学通讯,1996,32(2):144-150.
- [6] 贾学静,董立花,丁春邦,等.干旱胁迫对金心吊兰叶片活性氧及其清除系统的影响[J].草业学报,2013,22(5):248-255.
- [7] 孙侨南.干旱胁迫对黄瓜幼苗光合特性及活性氧代谢的影响[D].天津:天津大学,2008.
- [8] Chaves MM, Pereira JS, Maroco J, et al. How plants cope with water stress in the field: photosynthesis and growth[J]. Annals of Botany, 2002,89:907-916.
- [9] McDowell N, Pockman WT, Allen CD, et al. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? [J]. New Phytologist, 2008,178:719-739.
- [10] 冯宝春,陈学森,何天明,等.枣树抗旱性研究初报[J].石河子大学学报,2004,22(5):397-400.
- [11] Cui Ningbo, Du Taisheng, Kang Shaozhong, et al. Regulated deficit irrigation improved fruit quality and water use efficiency of pear-jujube trees[J]. Agricultural Water Management, 2008,95(4):489-497.
- [12] 赵英,汪有科,韩立新,等.不同土壤水势条件下枣树的生长发育研究[J].灌溉排水学报,2011,30(6):77-80.
- [13] 高俊凤.植物生理学实验指导[M].北京:高等教育出版社,2006.
- [14] Bradford MM. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding[J]. Analytical Biochemistry, 1976,72:248-254.
- [15] Giannopolits C N, Ries S K. Superoxide dismutases. II. Purification and quantitative relationship with water soluble protein in seedlings[J]. Plant Physiol, 1977,59(2):315-318.
- [16] Gao S, Yan R, Cao M, et al. Effects of copper on growth, antioxidant enzymes and phenylalanine ammonia-lyase activities in *Jatropha curcas* L. seedling[J]. Plant Soil Environ, 2008,54:117-122.
- [17] Jiang M Y, Zhang J H. Effect of abscisic acid on active oxygen species, antioxidative defence system and oxidative damage in leaves of maize seedlings[J]. Plant Cell Physiol, 2001,42:1265-1273.
- [18] Foyer CH, Halliwell B. The presence of glutathione and glutathione reductase in chloroplasts: A proposed role in ascorbic acid metabolism[J]. Planta, 1976,133(1):21-25.
- [19] Anderson M E. Determination of glutathione and glutathione disulfide in biological samples[J]. Methods Enzymol, 1985,11(3):548-555.
- [20] Dhindsa R S, Matowe W. Drought tolerance in two mosses: correlated with enzymatic defence against lipid peroxidation[J]. Journal of Experimental Botany, 1981,32(1):79-91.
- [21] 柴仲平,王雪梅,孙霞,等.红枣光合特性与水分利用效率日变化研究[J].西南农业学报,2010,23(1):168-172.
- [22] 李吉跃.植物耐旱性及其机理[J].北京林业大学学报,1991,13(3):92-100.
- [23] 马福生,康绍忠,王密侠,等.调亏灌溉对温室梨枣树水分利用效率与枣品质的影响[J].农业工程学报,2006,26:37-43.
- [24] 赵丽英,邓西平,山仑.不同水分处理下冬小麦旗叶叶绿素荧光参数的变化研究[J].中国生态农业学报,2007,15(1):63-66.
- [25] 陈立松,刘星辉.水分胁迫对龙眼幼苗叶片膜脂过氧化及内源保护体系的影响[J].武汉植物学研究,1999,17(2):105-109.
- [26] 王颖,李晓彬,范阳阳,等.不同水分处理对梨枣树花期光合特性影响研究[J].灌溉排水学报,2011,30(2):111-114.
- [27] 邵艳军,山仑,李广敏.干旱胁迫与复水条件下高粱、玉米苗期渗透调节及抗氧化比较研究[J].中国生态农业学报,2006,14(1):68-70.
- [28] 李树华,许兴,米海莉,等.水分胁迫对牛心朴子植株生长及渗透调节物质积累的影响[J].西北植物学报,2003,23(4):592-596.
- [29] 刘越.干旱胁迫对枣树生长及生理代谢的影响[D].长春:吉林农业大学,2010.
- [30] 刘遵春,陈荣江,包东娥.干旱胁迫对金光杏梅叶片渗透调节物质和光合作用的影响[J].华北农学报,2007,23(1):119-122.
- [31] 郭华军.水分胁迫过程中的渗透调节物质及其研究进展[J].安徽农业科学,2010,38(15):7750-7753,7760.
- [32] 刘艳,陈贵林,蔡贵芳.干旱胁迫对甘草幼苗生长和渗透调节物质含量的影响[J].西北植物学报,2011,31(11):2259-2264.