文章编号:1000-7601(2015)03-0124-06 doi:10.7606/j.issn.1000-7601.2015.03.20

干旱胁迫对玉米苗期植株生长和保护酶活性的影响

杜彩艳[1,2],段宗颜[1],潘艳华[1],雷宝坤[1],胡万里[1],付 斌[1],
陈安强[1],陈拾华[1],杨艳鲜[1],金桂梅[1]

(1.云南省农业科学院农业环境资源研究所,云南 昆明 650205;2.云南农业大学植物保护学院,云南 昆明 650201)

摘 要: 以 2 个不同抗旱性玉米品种云瑞 47(抗旱性强)和云瑞 88(抗旱性弱)为材料,采用盆栽控水试验,设置轻度干旱胁迫(LS)、中度干旱胁迫(MS)、重度干旱胁迫(SS)3 个干旱处理和正常灌水(CK),研究了干旱胁迫对 2 个玉米品种苗期株高、叶面积、生物量、根冠比和保护酶活性的影响,以探讨干旱胁迫对玉米苗期生长发育及其生理过程的影响机制。结果表明:(1) 干旱胁迫抑制 2 个玉米品种苗期植株生长,导致植株株高降低、叶面积减少、整株生物量显著下降,根冠比增加,且抗旱性弱的品种云瑞 88 对干旱胁迫的敏感性高于抗旱性强的品种云瑞 47。(2) 干旱胁迫下 2 个玉米品种叶片的超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)活性表现为先升高后降低趋势,在 MS 处理下达到最高。与 CK 相比,云瑞 47 叶片 SOD、POD 和 CAT 分别增加了 27.04%、16.95%和 19.13%;云瑞 88 叶片 SOD、POD 和 CAT 分别增加了 22.55%、11.20%和 12.64%;(3) 干旱胁迫增加了 2 个品种叶片丙二醛(MDA)含量,随着干旱胁迫程度的加剧,云瑞 47(耐旱性强)叶片 MDA 变化幅度小于云瑞 88(耐旱性弱),尤其 SS 处理下云瑞 88 的 MDA 积累量是云瑞 47 的 1.31 倍。云瑞 47 的各生理参数比云瑞 88 受旱影响小,干旱胁迫下仍具有较强的保护酶活性和较低的 MDA 含量,是云瑞 47 适应干旱环境的主要生理原因。

关键词: 玉米;苗期;干旱胁迫;保护酶活性;植株生长

中图分类号: S513.501 **文献标志码:** A

Effect of drought stress on growth and activities of antioxidant enzymes of maize seedling

DU Cai-yan[1,2], DUAN Zong-yan[1], PAN Yan-hua[1], LEI Bao-kun[1], HU Wan-li[1], FU Bin[1],
CHEN An-qiang[1], CHEN Shi-hua[1], YANG Yan-xian[1], JIN Gui-mei[1]

(1. *Institute of Agricultural Environment & Resources, Yunnan Academy of Agricultural Sciences, Yunnan Kunming* 650205, *China*;
2. *Plant Protection College, Yunnan Agricultural University, Kunming, Yunnan* 650201, *China*)

Abstract: Two cultivars with contrasting drought resistance, Yunrui47 (drought resistant) and Yunrui88(drought sensitive) were grown in pots experiment with four treatments, including mild drought (LS), moderate drought (MS), severe drought (SS) and normal treatment (CK). The study aims to investigate the effect of drought stress on plant height, leaf area, total biomass, ratio of root to shoot and antioxidant enzyme activities during seedling stage. The results showed that drought stress inhibited growth of the two maize cultivars, resulting in the significant decline in plant height, leaf area and biomass, while the ratio of root to shoot were increased. The drought sensitivity of Yunrui88 was greater than that of Yunrui47. Compared to CK, the activities of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), catalase (CAT) increased firstly then decreased rapidly, being the highest in MS treatment. SOD, POD and CAT contents of Yunrui47 increased by 27.04%, 16.95% and 19.13%, and the SOD, POD and CAT contents of Yunrui88 increased by 22.55%, 11.20% and 12.64%, respectively. Compared to CK, MDA in leaf of the two cultivars was increased under drought stress. With the increasing of drought stress, Yunrui88 showed larger increase in MDA than Yunrui47 did.

收稿日期:2014-04-30
基金项目:国家科技支撑计划(2012BAD40B02);国家科技支撑计划(2012BAD40B01)
作者简介:杜彩艳(1977—),女,云南维西人,博士生,副研究员,主要从事植物营养和环境生态方面研究。E-mail:caiyandu@126.com。
通信作者:段宗颜(1964—),男,研究员,主要从事植物营养与农业面源污染方面研究。E-mail:duanzongy@163.com。
潘艳华(1964—),女,研究员,主要从事农业环境综合治理研究。E-mail: kmpyh829@163.com。

In particular for SS treatment, the MDA of Yunrui 88 was 1.31 times than that of Yunrui47, suggesting the higher antioxidant enzymes and lower MDA contents in Yunrui47 were responsible for its strong resistance to drought stress.

Keywords: maize; seedling; drought stress; antioxidant enzyme activity; plant growth

随着大气温室气体的增加,气温和水资源分配不均一性也随之增加,使得干旱、半干旱地区的水分缺乏与干旱危害日趋加剧[1-2],严重影响了植物的生存、生长和产量[3-4]。植物对土壤干旱胁迫的响应包含着极其复杂的生理生化变化,并形成了受遗传性制约的适应机制[5-8]。植物体在长期进化过程中形成了酶促和非酶促两大类保护系统以清除活性氧,减轻或避免活性氧对细胞造成的伤害,这些抗氧化酶系的表达量和渗透调节物质的积累量与植物对逆境胁迫的抗性密切相关,最终体现为植物对干旱胁迫的适应或产生抗性[7,9-10]。同时,渗透调节物质含量和膜脂过氧化代谢亦与作物抗旱性关系密切,且对干旱胁迫的响应较为复杂,不仅与作物类型、基因型、胁迫程度及持续时间、不同生育期等密切相关,而且与酶的类型有关[11-12]。

玉米在中国的播种面积和总产量仅次于水稻和小麦,近年来发展速度很快,尤其在干旱半干旱区。玉米光热资源增产潜力巨大,但水分成为限制其生长的主要生态因子[13],由于水分胁迫导致的减产超过其它因素造成减产的总和[14-15]。玉米是对水分胁迫敏感的作物之一[16-17],关于水分胁迫对玉米形态和生理生化的影响迄今已展开了大量研究,并主要涉及水分胁迫对玉米各生育期根叶保护酶、膜质过氧化产物以及苗期的根冠比、根长、根直径及根的分布等的影响[18-23]。张仁和等[24]研究表明,干旱胁迫下 2 个品种叶片的超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)活性先升高后降低,而丙二醛(MDA)含量一直升高。干旱胁迫还抑制玉米根系的生长,使其根冠比增加[19-20]。

云南省近几年连续发生干旱,呈现出干旱出现早、持续时间长、影响范围广、灾情程度重的特点。影响玉米种子萌发和幼苗的正常生长,给玉米生产带来巨大损失。关于云南玉米地方品种在干旱胁迫下体内保护酶活性与植物的抗旱性的关系这方面的研究,至今鲜见相关报道。因此,有针对性地加强云南玉米地方品种抗旱性研究是十分必要的。本试验研究了干旱胁迫对玉米生长发育和保护酶活性的影响,旨在揭示玉米地方品种对干旱胁迫的适应机制,为云南干旱、半干旱地区实施节水高产栽培和制定合理的减灾措施提供理论依据。

1　材料与方法

1.1　供试材料

本课题组采用苗期反复干旱法,并运用标准差系数赋予权重法对购自云南省农科院粮食作物研究所的 8 个玉米品种进行耐旱性筛选试验,筛选出抗旱性较强的云瑞 47 和抗旱性较弱的云瑞 88 作为供试材料。

1.2　试验设计

盆栽试验于 2013 年 5—10 月在云南省农业科学院农业环境资源研究所温室进行。供试土壤采自本地农田耕作层(0 ~ 20 cm)红壤。将土壤搅拌均匀过筛(3 mm),去掉石块、杂物,所用塑料盆高 35 cm,内径 28 cm,每盆装风干土 18 kg。土壤田间最大持水量为 29.79%,pH 为 5.7,有机质含量 37.12 $g\cdot kg^{-1}$,速效磷含量 53.55 $mg\cdot kg^{-1}$,全磷含量 2.50 $g\cdot kg^{-1}$,全钾含量 3.4 $g\cdot kg^{-1}$,速效钾含量 139.2 $mg\cdot kg^{-1}$,全氮含量 1.39 $g\cdot kg^{-1}$,碱解氮含量 89.68 $mg\cdot kg^{-1}$。每个品种分正常供水(CK,土壤田间最大持水量的 70% ~ 80%)、轻度干旱(LS,土壤田间最大持水量的 60% ~ 70%)、中度干旱(MS,土壤田间最大持水量的 50% ~ 60%)和重度干旱(SS,土壤田间最大持水量的 35% ~ 45%)4 个处理,试验共设 5 次重复,以正常供水处理为对照(CK)。播前每盆施用山东“施可丰”缓释复合肥 10 g。处理前各盆浇水量相同。2013 年 6 月 5 日播种后,置于云南省农科院农业环境资源研究所温室大棚内。五叶期定苗并开始控水,每天早晨 8:00 采用称重法(ES - 30KTS 型电子天平,最小感量为 1 g)补水控水并记录,待盆土水分自然干旱降至设定土壤含水量标准范围胁迫水时,持续 7 d 取第三片展叶测定各项指标。处理间除桶内土壤水分明显差异外,其它农事操作保持一致。

1.3　测定项目与方法

1.3.1　*叶面积*　在玉米苗期取样,测定各叶片长和最大叶宽,叶面积 = Σ(叶长 × 叶宽 × 0.75)。

1.3.2　*生物量及根/冠测定*　取整株,分别将其根和地上部器官用滤纸吸干表面水分并包好,迅速带回实验室称取鲜重,然后在 105℃下杀青 30 min,在 70℃下烘干至恒量,称量。

植株生物量 = 地上部生物量 + 根系生物量

根/冠 = 根生物量(干质量)/(茎 + 叶柄 + 叶片)

生物量(干质量)

1.3.3 保护酶活性测定 丙二醛(MDA)含量采用用硫代巴比妥酸法测定[25],超氧化物歧化酶(SOD)活性采用氮蓝四唑光化还原法测定[26],过氧化物酶(POD)活性采用分光光度法(420 nm)测定[27],过氧化氢酶(CAT)采用高锰酸钾滴定法测定[28]。

1.4 数据处理

利用 Microsoft Excel 2003 进行数据整理并作图,DPS v7.05 统计软件进行方差分析和相关分析[29]。

2 结果分析

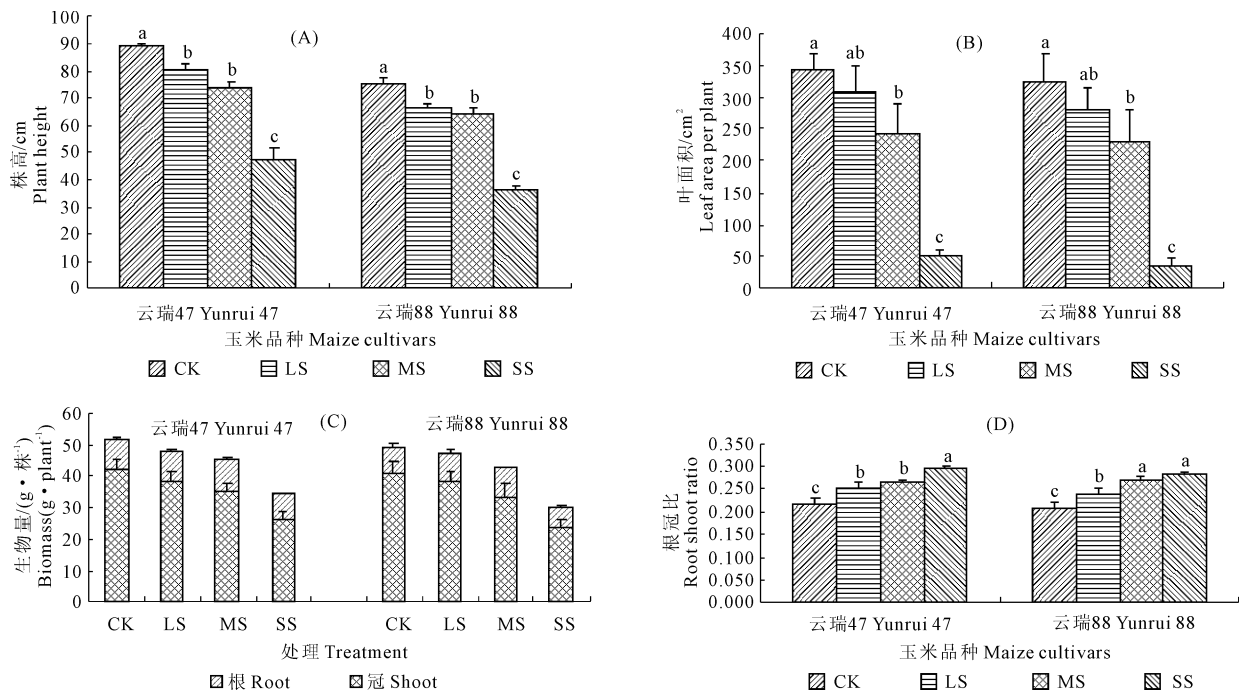
2.1 干旱胁迫下不同玉米品种苗期植株生长的变化

株高是指示作物在逆境下能否正常生长的重要指标之一。在干旱胁迫下,2 个玉米品种植株株高明显受到抑制。从图 1A 可见,2 个玉米品种单株株高随干旱胁迫程度的加剧呈下降趋势,随着干旱的持续下降幅度逐渐增大,SS 处理下云瑞 47 单株株高比 CK 降低 47.28%,云瑞 88 比对照降低51.85%。可见,干旱胁迫对玉米植株有不利影响,耐旱性弱的玉米品种云瑞 88 的生长对干旱胁迫更为敏感,而耐旱性强的云瑞 47 的生长对干旱胁迫的调节适应能力更强些。

干旱胁迫下,2 个玉米品种单株叶面积均有不同程度的下降,品种间差异明显。从图 1B 可以看出,2 个玉米品种单株叶面积随干旱胁迫程度加剧呈下降趋势,在同一干旱胁迫下,云瑞 47 单株叶面积大于云瑞 88。随着干旱的持续下降幅度逐渐增大,SS 处理下云瑞 47 单株叶面积比 CK 降低 80.04%,云瑞 88 比对照降低 89.21%。说明干旱胁迫对玉米品种叶片生长有不利影响,且耐旱性弱的玉米品种云瑞 88 比耐旱性强的云瑞 47 更为敏感。

生物量的高低是不同抗旱性玉米对干旱环境适应性反应的最终表现。干旱胁迫下,2 个玉米品种的生物量均不同程度地下降,且品种间差异显著(图 1C)。干旱胁迫导致 2 个玉米品种生物量降低,且抗旱性强的玉米品种云瑞 47 生物量高于抗旱性弱的品种云瑞 88。SS 处理下云瑞 47 生物量比对照 CK 降低 33.36%,云瑞 88 比对照 CK 降低 38.88%。

在干旱胁迫下,2 个玉米品种苗期的根冠比随干旱胁迫程度的加剧均不同程度增加,品种间差异显著(图 1D)。干旱胁迫导致 2 个玉米品种根冠比增加,且抗旱性强的品种云瑞 47 根冠比高于抗旱性弱的品种云瑞 88。SS 处理下云瑞 47 根冠比比对照 CK 增加了 36.20%,云瑞 88 比对照 CK 增加了 33.96%。



注:CK:正常供水;LS:轻度干旱;MS:中度干旱;SS:重度干旱。每个值包括平均值和标准误差,下同。

Note: CK: normal irrigation; LS: mild drought stress; MS: moderate drought stress; SS: severe drought stress. Values are mean ± SE of three replicates. The same as below.

图 1 干旱胁迫下云瑞 47 和云瑞 88 的株高、叶面积、总生物量和根冠比的变化

Fig.1 Plant height, leaf area, total biomass and the ratio of root to shoot in two maize cultivars (Yunrui 47 and Yunrui 88) under drought stress

2.2　干旱胁迫下不同玉米品种苗期叶片抗氧化酶活性的变化

SOD 是重要的活性氧清除酶,当外来胁迫导致大量活性氧产生时,它能及时有效地清除自由基,保护细胞免受活性氧胁迫的伤害[30]。从图 2A 可以看出,随着干旱胁迫的加剧,2 个玉米品种叶片的 SOD 活性变化趋势都是先升后降。在 MS 处理时达到最大,云瑞 47 和云瑞 88 比 CK 增加 27.04% 和 22.55%;而在 SS 处理下 SOD 活性显著下降,云瑞 47 下降速度较慢且活性高于云瑞 88。说明在轻度胁迫下,玉米可以应激提高体内 SOD 活性以清除干旱胁迫导致的活性氧自由基对细胞造成的危害;中度干旱诱导叶片 SOD 活性升高,减轻了干旱伤害;但当胁迫严重时产生的活性氧的增加远远超过正常歧化能力时细胞内多种功能受到破坏,生理代谢紊乱,SOD 活性反而受到抑制而下降;另外,耐旱品种的 SOD 活性要高于耐旱性弱的品种。

POD 是植物体内重要的抗氧化酶,能有效地清除 H_2O_2。从图 2B 可以看出,随着干旱胁迫的加剧,POD 活性变化同样也是呈先升后降的趋势。云瑞 47 和云瑞 88 的 POD 活性在 MS 处理时达到峰值,云瑞 47 的 POD 活性比 CK 增加 16.95%,云瑞 88 的 POD 活性比 CK 增加 11.20%,而后逐渐下降,云瑞 47 下降速度较慢且活性高于云瑞 88,说明耐旱性弱的云瑞 88 POD 活性对轻度胁迫比较敏感,而耐旱性强的云瑞 47 POD 活性对重度胁迫的调节能力更强些。

CAT 是抗氧化酶系统的重要组成成分,是以 H_2O_2 为底物的酶,分解 H_2O_2 为 O_2 和 H_2O,它对细胞内的 H_2O_2 分解有重要作用。从图 2C 可以看出,随着干旱胁迫的加剧,2 个玉米品种叶片的 CAT 活性变化也是呈先升后降的趋势。在 MS 处理时 CAT 活性达到最高,云瑞 47 和云瑞 88 分别比 CK 增加了 19.13% 和 12.64%,而后迅速下降;在 SS 处理下 CAT 活性显著下降,云瑞 47 下降速度较慢且活性高于云瑞 88,表明云瑞 47 清除叶片内活性氧的能力强于云瑞 88。

3 种抗氧化酶相比,干旱胁迫使 SOD 的活性提高幅度较大,其次是 CAT 和 POD,表明 SOD 对干旱胁迫反应更敏感,是玉米适应干旱胁迫的主要保护酶(图 2)。

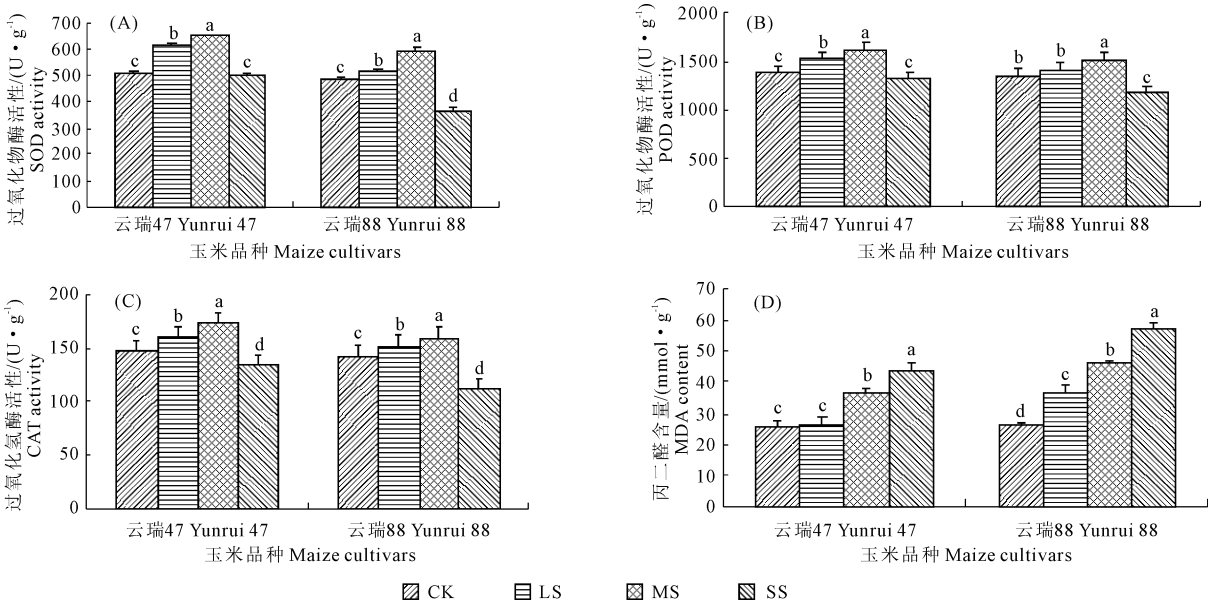


图 2　干旱胁迫下玉米品种云瑞 47 和云瑞 88 叶片保护酶活性和丙二醛含量的变化

Fig.2　Activities of superoxide dismutase(SOD), peroxidase(POD), catalase(CAT) and contents of malondialdehyde (MDA) of cultivars of Yunrui47 and Yunrui88 under drought stress

2.3　干旱胁迫下不同玉米品种苗期叶片丙二醛(MDA)的变化

丙二醛是膜质过氧化的最终产物,是膜系统受伤害的重要标志之一,其含量可以表示膜质过氧化作用的程度。由图 2D 看出,随着干旱胁迫程度的增加,2 个玉米品种 MDA 含量均呈现升高趋势,但升高幅度不同。在 LS 处理下,云瑞 47 的 MDA 含量与 CK 差异不显著,在 MS 和 SS 处理下,MDA 含量分别比 CK 高42.30%、70.90%,云瑞 88 的 MDA 含量在 LS、MS 和 SS 处理下,分别比 CK 高出 42.15%、77.34%和120.11%,各处理间差异显著。在 SS 处理下云瑞 88 的 MDA 积累量是云瑞 47 的 1.31 倍,

云瑞 88 膜系统受损程度大。说明轻度胁迫对细胞膜脂过氧化作用的影响并不明显,重度胁迫则明显加重,且耐旱品种的膜脂化程度小于耐旱性弱的品种。

3 讨 论

3.1 干旱胁迫对玉米幼苗植株生长的影响

干旱胁迫对玉米的影响最终体现在植株生长上[31-32]。干旱胁迫时玉米通过降低生长速率和叶片衰老等途径来减少叶面积,尤其是重度干旱胁迫下,抑制了玉米的生长,导致生物量积累显著降低[33-34]。韩希英等[35]采用单株盆栽对玉米水分胁迫的研究结果显示,干旱胁迫下根冠比增大。本研究得到相似的结果。

本试验结果还显示,云瑞 88 的叶面积、生物量降低幅度比云瑞 47 大,其根冠比均小于云瑞 88,表明云瑞 88 对干旱胁迫的敏感性高于云瑞 47,这与张仁和等[36]得到的结论是一致的。

3.2 干旱胁迫下玉米苗期的保护酶作用

作物体内为保护自身免受氧化伤害形成一套相应的抗氧化保护酶系统(如 SOD、POD 和 CAT 等)来保护植物细胞膜和敏感分子免受活性氧的伤害[37]。张仁和等[24]对玉米三叶期持续 7 d 干旱胁迫的研究结果表明,干旱胁迫下 SOD、POD、CAT 活性先升高后降低,SOD 对干旱胁迫反应更敏感。本试验结果表明,在轻度干旱胁迫下保护酶 SOD、CAT 和 POD 活性呈上升的趋势,但在重度胁迫时,3 种保护酶活性都呈下降的趋势,其中 SOD 的酶活性下降速度较快,CAT、POD 较慢。说明在轻度胁迫时,外界胁迫能诱导体内保护酶活性提高,可以有效地清除一部分活性氧,不至于对植物产生严重伤害。但在出现严重的干旱胁迫时,植物体内保护酶系统的活力和平衡受到破坏,使活性氧积累,启动并加剧膜脂过氧化而造成整体膜的损伤。同时说明 POD、CAT 活性在抵御轻度干旱胁迫时发挥着重要作用,而在重度胁迫时 SOD 活性作用更大。这与王启明[38]的研究结论相一致。

本试验结果还显示,在干旱胁迫的过程中,耐旱品种云瑞 47 保护酶活性要高于耐旱弱的云瑞 88,可见植物体内保护酶活性越强其耐旱能力也越强。但有关保护酶系统与植物耐旱关系的研究已有不少报道[39-41],结果不尽相同。这可能与不同植物的抗旱能力不同,体内保护酶系统的活力及钙离子等营养元素的含量、分布和抗氧化物质含量等因子的不同都有关系[42]。保护酶系统对自由基的清除能力的变化可能是植物抗逆性的共同机制,植物体在逆境胁迫下保护酶的作用,可能是通过它们之间相互协调且保持一个稳定的平衡态所进行的。

3.3 干旱胁迫下玉米苗期的渗透调节作用

丙二醛(MDA)是植物在逆境下遭受伤害脂膜过氧化最重要的产物之一。卜令铎等[43]研究表明随着干旱处理的持续,玉米叶片 MDA 不断上升。本试验表明,干旱胁迫下,随着胁迫程度的加剧,叶片 MDA 含量变化呈逐渐递增的趋势。在轻度胁迫时,MDA 含量变化幅度较小;SS 胁迫处理下,叶片 MDA 含量的增幅明显加大,表现为显著水平。这说明,轻度胁迫对细胞膜脂化过氧化影响较小,而重度胁迫则影响较大,膜损伤较重。该研究同时发现,干旱胁迫下玉米幼苗的 MDA 含量变化存在着品种差异,耐旱性强的品种的变化幅度小于耐旱性弱的品种,这是云瑞 47 抗旱性强于云瑞 88 的生理原因。这与其他研究结果相似[24,44]。

4 结 论

综上所述,随着干旱胁迫程度的加剧,不同玉米品种苗期株高、叶面积、地上部和根系生物量显著下降,根冠比增大,且抗旱性弱的品种云瑞 88 对干旱胁迫的敏感性高于抗旱性强的品种云瑞 47;干旱胁迫下 2 个品种叶片的超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)活性随着干旱胁迫程度的加剧而呈先升高后降低趋势,且耐旱品种云瑞 47 保护酶活性要高于耐旱弱的云瑞 88;随着干旱胁迫程度的加剧,叶片 MDA 含量变化呈逐渐递增的趋势,且耐旱性强的品种的变化幅度小于耐旱性弱的品种。云瑞 47 的各生理参数比云瑞 88 受旱影响小,具有较强的保护酶活性是云瑞 47 抗旱的重要生理原因。

参 考 文 献:

[1] Ipcc Climate change 2007: The physical science basis, summary for policymakers Switzerland: Ipcc Secretariat, 2007:1-18.

[2] 王克勤.集水造林与水分生态[M].中国林业出版社,2002:16-25.

[3] An Y Y, Liang Z S, Hao W F. Growth and physiological responses of the Periploca sepium Bunge seedlings to drought stress[J]. Acta Ecologica Sinica, 2011,31(3):716-725.

[4] Shan C J, Han R L, Liang Z S. Antioxidant properties of four native grasses in Loess Plateau under drought stress[J]. Acta Ecologica Sini-

ca, 2012,32(4):1174-1184.
[5] 山　仑.旱地农业技术发展趋向[J].中国农业科学,2002,35(7):848-855.
[6] Smirnoff N. The role of oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation[J]. New Phytol, 1993,125:27-58.
[7] 李　霞,焦德茂,戴传超.转 PEPC 基因水稻对光氧化逆境的响应[J].作物学报,2005,31(4):10-15.
[8] Chaves M M, Oliveira M M. Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture[J]. J Exp Bot, 2005,55:2365-2384.
[9] 陈善福,舒庆尧.植物耐干旱胁迫的生物学机理及其基因工程研究进展[J].植物学通报,1999,16(5):555-560.
[10] 汤章城.逆境条件下植物脯氨酸的累积及其可能的意义[J].植物生理学通讯,1984,(1):15-21.
[11] Chowdhury R S, Choudhuri M A. Hydrogen peroxide metabolism as index of water stress tolerance in jute[J]. Physiol Plant, 1985, 65: 503-507.
[12] 姜慧芳,任小平.干旱胁迫对花生叶片 SOD 活性和蛋白质的影响[J].作物学报,2004,30(2):169-174.
[13] Wang W, Vinocut B, Altman A. Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genstress tolerance[J]. Planta, 2003,218(1):1-4.
[14] Desiosers M F. Cellular responses to endogenous electrochemicat gradients in morphological development[J]. Advances Space Research, 1996,17(6/7):27-33.
[15] Boyer J S. Plant productivity and environment[J]. Science, 1982, 218(4571):443-448.
[16] Vamerali T, Saccomani M, Bona S. Acomparison of root characteristics in relation to nutrient and water stress in two corn hybrida[J]. Plant Soil,2003,255:157-167.
[17] Farre I, Oilen M V, Leffelaar P A. Analysis of maize growth for different irrigation strategies in Northeastern Spain[J]. Eur J Agron, 2000,12:225-238.
[18] 关军锋,李广敏.干旱胁迫下根系功能的表达与调节[J].中国基础科学,2001,(3):25-28.
[19] 郭相平,康绍忠,索丽生.苗期调亏处理对玉米根系生长影响的试验研究[J].灌溉排水,2001,20(1):25-27.
[20] 赵先丽,张玉书,瑞　鹏,等.辽宁苗期玉米根叶对水分胁迫的响应[J].中国农学通报,2011,27(30):21-26.
[21] 李　博,王刚卫,田晓莉,等.不同干旱方式和干旱程度对玉米苗期根系生长的影响[J].干旱地区农业研究,2008,26(5):148-152.
[22] 刘晚苟,山　仑,邓西平.不同土壤水分条件下土壤容重对玉米根系生长的影响[J].西北植物学报,2002,22(4):831-838.
[23] 葛体达,隋方功,白莉萍,等.长期水分胁迫对夏玉米根叶保护酶活性及膜脂过氧化作用的影响[J].干旱地区农业研究,2005,23(3):18-23,32.
[24] 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.
[25] Janero D R. Malondialdehyde and thiobarbituric acid-reactivity as diagnostic indices of lipid peroxidation and peroxidative tissue injury [J]. Free Radical Biology and Medicine,1990,9(6):515-540.
[26] Beauchamp C, Fridovich I. Superoxide dismutase: improved assays and an assay applicable to acrylamide gels[J]. Analytical Biochemistry,1971,44(1):276-287.
[27] Tewari R K, Kumar P, Sharma P N. Signs of oxidative stress in the chlorotic leaves of iron starved plants[J]. Plant Science, 2005,169(6):1037-1045.
[28] Qing M Y, Xian H P, Wei B K, et al. Antioxidant activities of malt extract from barley (*Hordeum vulgare* L.) toward various oxidative stress in vitro and in vivo[J]. Food Chemistry,2010,118(1):84-89.
[29] Banziger M, Edmeades G O, Beck D, et al. Breeding for drought and nitrogen stress to lerance in maize: from theory to practice[M]. Mexico D F. Mexico, Cimmyt, 2000.
[30] 张玉秀,柴团耀,Gerard Burkard.植物耐重金属机理研究进展[J].植物学报,1999,41(5):453-457.
[31] 许大全.光合作用效率[M].上海:上海科学技术出版社,2002.
[32] 蒋高明.植物生理生态学[M].北京:高等教育出版社,2004.
[33] Efeoglu B, Ekmekci Y, Cicek N. Physiological responses of three-maize cultivars to drought stress and recovery[J]. South African J Bot, 2009,75:34-42.
[34] Ephrath J E. The effects of drought stress on leaf elongation, photosynthesis and transpiration rate in maize leaves[J]. Photosynthetica, 1991,25:607-619.
[35] 韩希英,宋凤斌.干旱胁迫对玉米根系生长及根际养分的影响[J].水土保持学报,2006,20(3):170-172.
[36] 张仁和,薛吉全,浦　军,等.干旱胁迫对玉米苗期植株生长和光合特性的影响[J].作物学报,2011,37(3):521-528.
[37] 马旭凤.水分亏缺对玉米生理指标、形态特性及解剖结构的影响[D].陕西杨凌:西北农林科技大学,2010.
[38] 王启明.干旱胁迫对大豆苗期叶片保护酶活性和膜脂过氧化作用的影响[J].农业环境科学学报,2006,25(4):918-921.
[39] 梁宗锁,李　敏,王俊峰.沙棘抗旱生理机制研究进展[J].沙棘,1998,11(3):8-13.
[40] 陈由强,叶冰莹,朱锦懋,等.渗透胁迫对花生幼叶活性氧伤害和膜脂过氧化作用的影响[J].中国油料作物学报,2000,11(4):24-25.
[41] 李　明,王根轩.干旱胁迫对甘草幼苗保护酶活性及脂质过氧化作用的影响[J].生态学报,2002,22(4):503-507.
[42] 万美亮,邝炎华,陈建勋.缺磷胁迫对甘蔗膜脂过氧化及保护酶系统活性的影响[J].华南农业大学学报,1999,2(2):58-61.
[43] 卜令铎,张仁和,韩苗苗,等.干旱复水激发玉米叶片补偿效应的生理机制[J].西北农业学报,2009,(2):88-92.
[44] 葛体达,隋方功,白莉萍,等.水分胁迫下夏玉米根叶保护酶活性变化及其对膜脂过氧化作用的影响[J].中国农业科学,2005,38(5):922-928.