文章编号:1000-7601(2019)05-0099-07

doi:10.7606/j.issn.1000-7601.2019.05.15

干旱-复水条件下氮素对高粱光合特性 及抗氧化代谢的影响

艾雪莹,吴 奇,周宇飞,张瑞栋,陈小飞,张 姣,黄瑞冬,许文娟

(沈阳农业大学农学院,辽宁 沈阳 110866)

摘 要:采用盆栽试验,以持绿性品系高粱 B35 和非持绿性高粱品系三尺三为试验材料,设置两个施氮处理(每盆0和6g 尿素),在灌浆期干旱-复水条件下测定光合特性及抗氧化代谢指标。结果表明,氮素显著提升 B35 和三尺三在干旱胁迫下净光合速率(Pn)、胞间 CO2浓度(Ci)和蒸腾速率(Tr),提高了光系统 II(PSII)反应中心活性;干旱胁迫下,施氮显著提高磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(PEPCase)活性,施氮使 B35 和三尺三 PEP 羧化酶分别提高了29.17%和25.66%,而二磷酸核酮糖羧化酶(RuBPCase)活性对氮素不敏感。与三尺三相比,氮素对 B35 的光合能力的促进作用更加明显。干旱胁迫下氮素显著提升了超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化物酶(POD)活性,B35 和三尺三的 SOD 活性分别提高了25.56%和17.07%,POD 活性分别提高了48.97%和76.62%。B35 抗氧化酶的活性均高于三尺三。同时,氮素降低了 B35 和三尺三丙二醛(MDA)含量。复水后,氮素显著提升 B35 和三尺三 Pn、Tr 和 PEP 羧化酶活性,Pn 升高幅度分别为33.66%和60.01%,Tr 升高幅度分别为36.59%和41.57%,PEP 羧化酶活性升高幅度分别为23.47%和18.64%,同时显著降低了初始荧光值(Fo)、Fo 降低幅度分别为18.50%、10.98%。施氮有利于提高复水后的B35 和三尺三抗氧化酶活性,降低细胞膜脂过氧化程度。复水后,与三尺三相比,B35 的光合特性和抗氧化酶活性较高。两个施氮处理的B35 产量均高于三尺三、氮素使B35 和三尺三生物产量分别增加9.73%和10.08%,籽粒产量分别增加24.47%和21.79%。氮素调节气孔导度及光系统II活性,降低干旱对光合机构的损伤;复水后,氮素通过提高光系统II活性,提高光合酶活性,光合性能提升。干旱及复水条件下,施氮提升抗氧化酶活性,减轻膜脂过氧化的损伤。氮素有利于干旱及复水条件下B35 和三尺三光合特性及抗氧化酶系统能力的提升。

关键词:高粱;干旱胁迫;复水;光合特性;抗氧化酶

中图分类号:S514:S184 文献标志码:A

Effects of nitrogen on photosynthesis and antioxidant enzyme activities of sorghum under drought stress and re-watering

AI Xue-ying, WU Qi, ZHOU Yu-fei, ZHANG Rui-dong, CHEN Xiao-fei, ZHANG Jiao, HUANG Rui-dong, XU Wen-juan

(College of Agronomy, Shenyang Agricultural University, Shenyang, Liaoning 110866, China)

Abstract: In this study, stay-green sorghum (B35) and non-stay green sorghum (Sanchisan) were used as experimental materials. Sorghum plants were planted in pots with two N application levels (0 and 6 g N per pot, respectively) to determine photosynthetic properties and antioxidant enzyme activities under drought stress and re-watering during filling stage. The results showed that nitrogen significantly increased the photosynthetic (Pn), intercellular CO_2 concentration (Pn), transpiration rate (Pn), and activity of reaction center in photosystem II activity (PSII) under drought stress. Under drought condition, the activities of phosphoenolpyruvate carboxylase (PEPCase) in B35 and Sanchisan were increased by 29.17% and 25.66% with nitrogen application, respectively. Nevertheless, the activity of ribulose diphosphate carboxylase (RuBPCase) was not sensitive to nitrogen. Compared with Sanchisan, the photosynthetic ability of B35 was obviously promoted by nitrogen. Under drought stress, nitrogen

收稿日期:2018-10-26

修回日期:2019-08-28

基金项目:国家现代农业产业技术体系建设专项(CARS-06-135-A17)

作者简介: 艾雪莹(1994-), 女, 辽宁沈阳人, 硕士生, 研究方向为作物生理生态。E-mail: 951811389@ qq.com

通信作者:周宇飞(1979-),男,辽宁朝阳人,博士,副教授,主要从事作物生理生态研究。E-mail;zhouyufei2002@aliyun.com

significantly increased the activities of superoxide dismutase (SOD) and peroxidase (POD). The activities of SOD and POD in B35 and Sanchisan were increased by 25.56% and 17.07%, and 48.97% and 76.62% with nitrogen application, respectively. The activities of antioxidant enzymes in B35 were higher than that of Sanchisan. At the same time, nitrogen decreased the malondialdehyde (MDA) contents of B35 and Sanchisan. After Re-watering, nitrogen significantly increased Pn, Tr and PEPCase activity and reduced the initial fluorescence value (Fo). Pn, Tr and PEPCase activity of B35 and Sanchisanwere promoted by 33.66% and 60.01%, 36.59% and 41.57%, and 23.47% and 18.64%, respectively. However, Fo was decreased by 18.50% and 10.98%. Nitrogen application was beneficial to improve the activities of antioxidant enzymes of B35 and Sanchisan; and reduced the degree of lipid peroxidation in cell membrane after re-watering. After re-watering, the photosynthetic characteristics and antioxidant enzyme activities of B35 were higher than that of Sanchisan. The yield of B35 in two different nitrogen levels was higher than Sanchisan. The biological and grain yield of B35 and Sanchisan with nitrogen application were increased by 9.73% and 10.08%, and 24.47% and 21.79%, respectively. The damage of photosynthetic apparatus by drought was alleviated with nitrogen application by regulating stomatal conductance and photosystem II activity. After re-watering, the photosynthetic ability was promoted by higher photosystem II activity and the activities of photosynthetic enzyme which were increased with nitrogen application. Under drought and re-watering conditions, nitrogen increased antioxidant enzyme activities and reduced the degree of lipid peroxidation in cell membrane. Nitrogen is beneficial to the enhancement of photosynthetic and antioxidant enzyme systems ability of B35 and Sanchisan under drought and re-watering conditions.

Keywords: sorghum; drought stress; re-watering; photosynthetic performance; antioxidant enzyme

随着全球气候的变化,干旱是影响农业发展的最主要因素[1]。干旱胁迫会抑制植物的生长和光合作用,影响植物的活性氧、细胞渗透势等生理代谢^[2],从而抑制作物的生长,降低产量和品质。而复水常常是干旱的后续过程,作物在复水后的恢复能力往往也是其抗旱性的显著标志^[3]。研究表明,干旱一复水条件下,作物在胁迫解除后可以弥补其在干旱胁迫期间的损失;发生补偿性生长,且恢复的过程是一个滞后事件,不同作物在恢复过程中表现有所不同^[4-5]。但有研究表明,干旱胁迫对根系的伤害,使复水后作物生长发育在短时间内不能有效恢复^[6]。

氮素是植物体内蛋白质、核酸、及叶绿素等分子的重要组分,是影响作物光合作用及作物体内保护酶活性的重要因素^[7]。研究表明,干旱胁迫下施用氮素可以提高作物叶片的光合性能、促进作物的生长发育,并降低水分不足对作物产量造成的不利影响^[8]。氮素还可提高植物体内保护酶活性,有效清除细胞内活性氧的产生和积累,维持细胞膜系统的稳定性,降低植物生物膜受损程度^[9-10],有利于植物抗旱性的提高^[11-12]。刘瑞显等^[13]研究发现,干旱胁迫下适量施氮有利于棉花光合作用,而供氮不足及施氮过量都会加重其受迫程度。同时,氮素还会显著影响干旱及复水后棉花内源激素平衡、叶片内源保护酶活性,改善其光合性能^[10]。但是,也有

研究表明,尽管施加氮肥在一定程度上可以改变春小麦对干旱的适应方式,但未明显提高作物自身的生理耐旱性[14]。

高粱是干旱、半干旱地区栽培的重要作物之一,也是抗旱研究中的模式作物^[15]。目前,已有许多试验就高粱对干旱的生理调节能力开展了研究^[16-17],且有关干旱条件下氮素对作物影响研究较多^[18-20],对干旱复水条件下氮素对高粱光合作用及抗氧化代谢影响的研究比较少见。开展干旱复水条件下氮素对高粱光合特性及抗氧化代谢研究,对生产上合理施用氮肥调控高粱生长具有重要指导意义。

1 材料与方法

1.1 试验设计

本试验于 2015—2016 年在沈阳农业大学试验 基地进行,采用室外盆栽试验,盆高 30 cm,直径 33 cm,每盆装土 20.0 kg,试验用土取自沈阳市浑南区 英达镇旱田土壤。土壤 pH 值 6.68,有机质含量 35.03 g·kg⁻¹,全磷 0.30 g·kg⁻¹,全钾 15.58 g·kg⁻¹,碱解氮 120.42 mg·kg⁻¹,速效磷 6.86 mg·kg⁻¹,速效钾 116.21 mg·kg⁻¹。盆钵排列垄行距为 66 cm,双行行距为 33 cm,每盆 1 株。供试材料为高粱 B35 和三尺三(SCS),5 月 20 日播种,9 月 27 日 收获。

本试验设置 2 个水分处理: 在灌浆期(8 月 8 日)进行干旱处理和复水处理。每种水分处理下设2 个氮素处理: 施氮处理(N1)、不施氮处理(N0)。每个处理至少 20 盆重复。干旱处理为中度干旱胁迫,即土壤含水量为田间最大持水量的 45%~50%(土壤含水量为 12%~14%)。处理期间盆钵置于移动防雨棚内,每日 17:00,用土壤水分仪(ML2x型,英国 DELTA-T)测量当日土壤含水量,并用量筒定量补充水分以控制土壤含水量。干旱胁迫持续 10 d,10 d 后测定各项指标。复水处理为干旱胁迫解除后恢复正常供水,即土壤含水量为田间最大持水量的 75%~80%(土壤含水量为 20%~22%)。恢复10 d 后测定各项指标。施氮处理播种时每盆施用3 g尿素,拔节期追施3 g 尿素,不施氮处理播种时和拔节期均不施氮肥。

1.2 测定项目与方法

SPAD 值的测定:分别在干旱胁迫后 10 d 和复水后 10 d,采用 SPAD-502 叶绿素仪,对高粱植株上数第二片叶的相对叶绿素含量进行测定,测定叶片上、中、下 3 个不同点。每处理取 15 株代表性植株,取其平均值。

光合参数的测定:采用便携式光合系统测定仪 (LI-6400XT,LI-COR,美国),对高粱植株顶端第二片叶的气孔导度(Gs)、净光合速率(Pn)、蒸腾速率 (Tr)及胞间二氧化碳浓度(Ci)进行测定。每处理测定 10 株,取其平均值。

叶片荧光参数的测定:采用 Junior-PAM 荧光仪,对高粱顶端第二片叶的叶绿素荧光指标进行测定。首先使叶片暗适应 30 min,然后测定光系统 $\mathbb{I}(PS\mathbb{I})$ 的初始荧光(Fo)、最大光合效率(Fv/Fm)、光化学淬灭系数(qL)以及电子传递效率(ETR)等指标。

光合酶活性的测定:磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶 (PEPCase)活性和二磷酸核酮糖羧化酶 (RuBPCase)活性采用由德国IBL公司提供的试剂 盒方法测定。PEP 粗酶液提取方法按照张志良方法[21];RUBP 粗酶液提取方法按照李合生方法[22]。

抗氧化酶活性和丙二醛含量测定:采用氮蓝四唑(NBT)光还原法测定 SOD 活性^[23],采用紫外吸收法测定 CAT 活性^[23],采用愈创木酚法测定 POD 活性^[23],采用硫代巴比妥酸(TBA)法测定丙二醛(MDA)含量^[24]。

产量测定:成熟期,每处理随机选取 10 株,风干后进行考种,测定生物产量、籽粒产量,并计算抗旱指数和收获指数。

抗旱指数 = $(MD \times MD/MW)/M \sum MD$ 。其中,

 $MD = 某品种干旱处理的平均产量; MW = 某品种对照的平均产量; <math>M \sum MD =$ 所有供试品种干旱处理的平均产量。

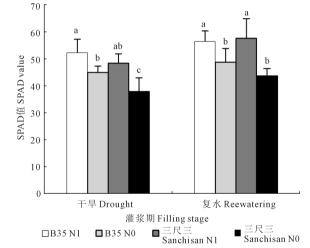
1.3 统计分析

采用 EXCEL 2013 进行数据整理, SPSS 18.0 进行数据统计分析,由于 2015、2016 年数据表现趋势一致,以 2 a 数据平均值作图并进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 干旱-复水条件下氮素对高粱叶绿素含量的 影响

由图 1 可知,灌浆期干旱胁迫下,不同氮素处理的 B35 和三尺三的 SPAD 值差异显著,N1 水平下B35 和三尺三 SPAD 值比 N0 水平分别增加 16.49%和 29.62%。复水后,B35 和三尺三在 N1 水平下显著高于 N0 水平,分别增加 18.21%和 29.58%,三尺三较 B35 在 N1 下 SPAD 值的上升幅度明显。



注:不同字母表示差异显著(P<0.05)。下同。

Note: Different letters represent significant difference at P < 0.05 level. The same as below.

图 1 干旱-复水条件下氮素对高粱 SPAD 的影响

Fig.1 Effect of nitrogen levels on SPAD of sorghum under drought and re-watering conditions

2.2 干旱-复水条件下氮素对高粱光合参数的影响

由图 2 可见,灌浆期干旱胁迫下,B35 和三尺三净光合速率(Pn)和气孔导度(Gs)低于复水下的 Pn 和 Gs。B35 和三尺三在 N1 水平 Pn 和 Gs高于 N0 水平,N1 水平的 Pn 比 N0 水平分别显著高出 23.78%和 29.01%,Gs分别高出 21.26%和 17.92%。复水后,N1 水平下 B35 和三尺三的 Pn 比 N0 水平分别增加 33.66%和60.01%,Gs分别增加 16.13%和 33.76%。干旱胁迫下,灌浆期的 B35 和三尺三的胞间 CO_2 浓度(Ci)和蒸腾速率(Tr)较低。B35 和三尺三在 N1 水平下的 Ci 比 N0 水平增加 41.69%和 50.00%,Tr增加

44.17%和43.09%,表明氮素使B35和三尺三Gs下降幅度降低,使 CO_2 通过气孔向叶肉细胞间隙中得以扩散,对叶片水分代谢能力和Pn有促进作用。复水处

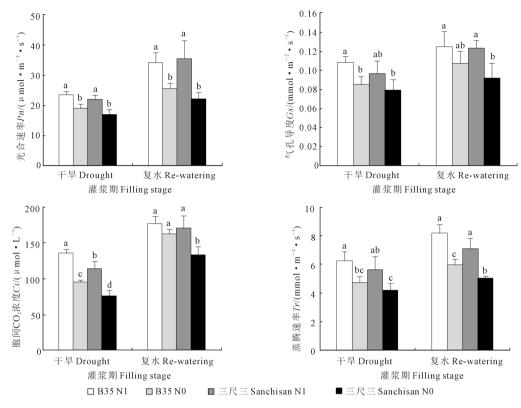


图 2 干旱-复水条件下氮素对高粱光合参数的影响

Fig.2 Effect of nitrogen levels on photosynthetic parameters of sorghum under drought and re-watering conditions

2.3 干旱-复水条件下氮素对高粱叶绿素荧光参数 的影响

由图 3 可见,灌浆期干旱胁迫下,B35 和三尺三 初始荧光(Fo)差异不显著,但B35 和三尺三的Fo在N1 水平下低于N0 水平。不同氮素处理三尺三的最大光合效率(Fv/Fm)达到显著差异,N1 水平比N0 水平高出了29.40%。复水后,B35 和三尺三在N1 水平的Fo比N0 水平分别下降18.50%和10.98%,而Fv/Fm差异未达显著水平,N1 水平高于N0 水平。在灌浆期干旱胁迫下,B35 和三尺三的光化学淬灭系数(qL)在N1 水平比N0 水平分别增加21.16%和30.30%。B35 在N1 水平的电子传递效率(ETR)比N0 水平增加12.86%,而三尺三的ETR差异不显著。复水后,B35 和三尺三 qL和ETR上升,在不同氮素处理间未达到显著差异,N1 水平高于N0 水平,表明施加氮素有效地提高PSII反应中心的活性程度,且三尺三敏感度强。

2.4 干旱-复水条件下氮素对高粱光合关键酶的 影响

由图 4 可见,灌浆期干旱胁迫下,B35 和三尺三 N1 水平 PEP 羧化酶活性显著高于 N0 水平,升高幅

度分别为29.17%和25.66%。复水后,在N1水平下B35和三尺三PEP 羧化酶活性显著高于N0水平,升高幅度分别为23.47%和18.64%;而干旱胁迫及复水后,不同氮素处理的2个高粱品种RuBP羧化酶活性未达到显著差异,B35RuBP羧化酶活性要高于三尺三。PEP羧化酶活性对干旱和氮素敏感性较高。

理后,B35 和三尺三的 Ci 和 Tr 增加,三尺三在 N1 水

平下的 Ci 高于 NO 水平 27.41%, B35 和三尺三在 N1

水平下的 Tr 比 NO 水平分别提高 36.59%和 41.57%。

2.5 干旱-复水条件下氮素对高粱抗氧化代谢的 影响

在灌浆期干旱胁迫下,不同氮素处理 B35 叶片 SOD、POD 活性显著高于三尺三,B35 在 N1 水平下 SOD、POD 活性比 N0 水平分别增加 25.56%和48.97%,三尺三在 N1 水平下 SOD、POD 活性比 N0 水平分别增加 17.07%和 76.62%(图 5)。复水后,不同氮素处理的 B35 和三尺三 SOD 活性未达到显著差异,B35 叶片的 POD 活性差异显著,而三尺三差异不显著,干旱胁迫及复水后,B35 和三尺三叶片 CAT 活性在不同氮素处理间均未达显著差异。

干旱胁迫下氮素能够降低 MDA 含量,不同氮素处理 B35 和三尺三叶片 MDA 含量差异显著, B35 和三尺三叶片 MDA 含量在 N1 水平显著低于 N0 水

平,分别降低 27.29% 和 21.5%,且不同氮素处理 B35MDA 含量低于三尺三,表明三尺三膜损伤程度 较严重。复水后,不同氮素处理下 B35 和三尺三叶片差异未达显著水平。

2.6 干旱-复水条件下氮素对高粱产量的影响

由表 1 可知, B35 和三尺三籽粒产量和生物产量在不同氮素处理下差异达到显著水平, B35 在

N1 水平下籽粒产量和生物产量比 N0 水平分别增加 24.47%和 9.73%,三尺三籽粒产量和生物产量在 N1 水平比 N0 水平分别增加 21.79% 和 10.08%。 B35 和三尺三在 N1 水平上收获指数分别高于 N0 水平,B35 的抗旱指数高于三尺三。表明施氮可促进 B35 和三尺三的同化物向穗部转移,且 B35 的氮转化能力高于三尺三。

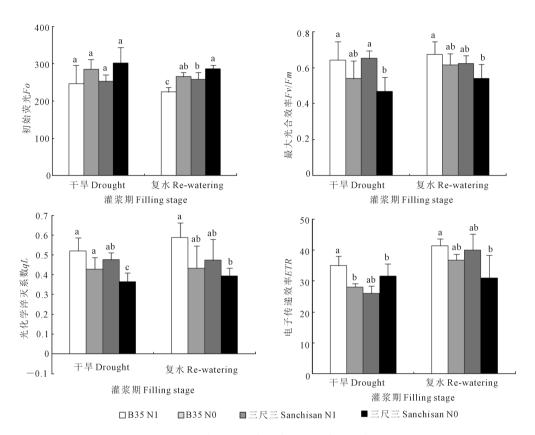


图 3 干旱-复水条件下氮素对高粱叶绿素荧光参数的影响

Fig.3 Effect of nitrogen levels on chlorophyll fluorescence of sorghum under drought and re-watering conditions

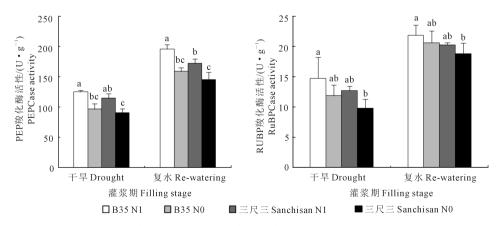


图 4 干旱-复水条件下氮素对高粱磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(PEPCase)活性和 二磷酸核酮糖羧化酶(RuBPCase)活性的影响

Fig. 4 Effect of nitrogen levels on PEPCase and RuBPCase activity of sorghum under drought and re-watering conditions

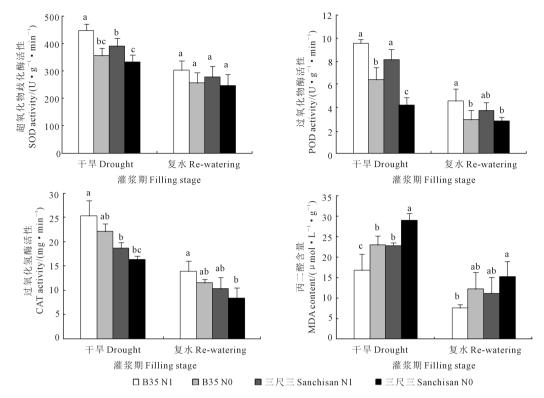


图 5 干旱-复水条件下氮素对高粱抗氧化酶活性的影响

Fig.5 Effect of nitrogen levels on antioxidant enzyme activities of sorghum under drought and re-watering conditions

表 1 干旱-复水条件下氮素对高粱产量及其相关指标的影响

Table 1 Effect of nitrogen levels on yield and relevant factors of sorghum under drought and re-watering conditions

品系 Line	处理 Treatment	籽粒产量/(g·株 ⁻¹) Grain yield/(g·plant ⁻¹)	生物产量/(g·株-1) Biological yield/(g·plant-1)	收获指数 Harvest index	抗旱指数 Drought resistance index
B35	N0	39.29e	155.21be	0.25	0.89
	N1	48.91a	170.86a	0.29	
SCS	NO	34.84c	149.06c	0.23	0.77
	N1	42.44b	163.57ab	0.26	

注:同列不同字母表示差异显著(P<0.05)。

Note: There are significant difference in different letters in the same column (P < 0.05).

3 讨论与结论

光合作用是作物物质生产的基础^[25],干旱等逆境条件下作物维持一定的光合能力对产量的形成非常重要。一般来说,气孔开放度降低甚至关闭是植物应对干旱的重要调节手段,但是气孔关闭同样意味着同化 CO₂通道的关闭^[17]。干旱胁迫下,植株叶片气孔部分关闭导致的气孔限制和叶肉细胞光合活性低导致的非气孔限制是光合速率下降的主要原因^[26-27]。本试验结果表明,干旱胁迫下,氮素显著提升 B35 和三尺三高粱叶片的气孔导度,增强植物与外界气体的交换程度。尽管蒸腾速率在一定程度上也会增加,但植株水分的散失还与植株的保水能力有关^[28],而维持一定的 CO₂交换能力也是保证光合作用,确保最后产量形成的基础^[29]。从本

研究结果看,光合速率和气孔导度的变化保持一致,氮素可显著增强灌浆期高粱的光合水平,从而促进植株生物量增长,提升作物产量。张仁和等^[30]研究表明,由于气孔关闭限制了 CO₂同化,进而会造成由于能量过剩产生对光系统 II (PS II) 的破坏。在本试验中,氮素使干旱胁迫下高粱的 PS II 最大光化学效率、光化学猝灭系数与电子传递速率上升,降低光能过剩和光合作用光抑制,一定程度上减少光破坏及光合机构损伤,这可能是使净光合速率升高的内在原因。由于氮素是植株体内核酸、蛋白质、叶绿素、酶及一些激素、维生素和生物碱等重要化合物的组分,且通常与蛋白合成能力有关,以致在干旱胁迫下植株叶片光合作用与叶绿素荧光参数因氮素水平的不同而变化^[13]。干旱胁迫下,初始荧光显著上升,意味着干旱逆境对植株叶片 PSII

的活性中心产生伤害^[31],经过干旱-复水处理的B35与三尺三的初始荧光下降,且在施氮条件下显著降低,而SPAD值及光合酶活性显著增加,减少了PSII活性中心的伤害程度。持绿性高粱品系B35光合特性表现明显高于非持绿性高粱品系三尺三。

在生理的表现形式上,作物的抗旱性不仅与气 孔运动有关,目与抗氧化酶活性等紧密关联[32]。在 干旱条件下,活性氧的代谢平衡会被打破,使活性 氧的产生量增加[33],同时,植物体内抗氧化酶,如超 氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化 氢酶(CAT)等活性增强。作物的抗氧化酶活性是 其适应干旱的主要生理反应之一[34],提高抗氧化代 谢水平是增强作物抗逆境耐性的途径之一。张立 新等[35]等研究发现,施用氮肥增强了水分胁迫下作 物叶片 SOD、POD、CAT 活性,降低 MDA 含量,与本 研究结果基本一致。在干旱胁迫下施氮明显促进 叶片抗氧化酶活性,增强活性氧清除能力,其中主 要抗氧化酶 SOD、POD 活性升高尤为明显,施加氮 素显著降低了 MDA 含量,从而减轻膜脂过氧化的 损伤,且持绿型高粱品系 B35 的抗氧化酶活性均大 于非持绿型品系三尺三。由于灌浆期氮素供求关 系的平衡对于持绿性起决定性作用[36],持绿型高粱 品系 B35 的氮素利用效率较高,可能是其抗氧化代 谢的能力较高的原因。而刘瑞显等[10]研究发现,干 旱胁迫下适量施氮可增强 CAT 活性,降低膜脂过氧 化程度,施氮不足及过量施氮,均加重棉花植株的 干旱胁迫。本研究表明,复水后,施氮的 B35 与三 尺三 SOD_{POD} 和CAT活性仍均高于未施氮水平. 且 MDA 含量低于未施氮水平,可见,氮素对复水后 B35 与三尺三的保护酶活性有提升作用。氮素通过 协调光合作用和抗氧化酶活性的关系,从而保持较 高的光合速率和抗氧化代谢水平,提升其产量。

参考文献:

- [1] Hlavinka P, Trnka M, Semeradova D, et al. Effect of drought on yield variability of key crops in Czech Republic [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2009, 149(3-4):431-442.
- [2] Pandey D M, Yeo U D. Stress-induced degradation of D1 proteinand its photo-protection by DCPIP in isolated thylakoid membranesof barley leaf[J]. Biologia Plantarum, 2008, 52(2);291-298.
- [3] 曹丹, 陈道钳, 吴茜,等. 复水对旱后不同玉米品种植株生长恢复能力及其生理响应特性的影响[J]. 西北植物学报, 2015, 35(6): 1222-1228.
- [4] 王磊, 张彤, 丁圣彦. 干旱和复水对大豆光合生理生态特性的影响 [J]. 生态学报, 2006, 26(7): 2073-2078.
- [5] Sofo A, Tuzio A C, Dichio B, et al. Influence of water deficit and re-

- watering on the components of the ascorbate-glutathione cycle in four interspecific prunushybrids [J]. Plant Science, 2005, 169(2):403-412.
- [6] Xu X, Bland W L. Resumption and water uptake by sorghum after water stress[J]. Agronomy Journal, 1993, 85(3):697-702.
- [7] Milroy S P, Bange M P. Nitrogen and light responses of cotton photosynthesis and implications for crop growth [J]. Crop Science, 2003, 43 (43):904-913.
- [8] 范雪梅,姜东,戴廷波,等.花后干旱或渍水下氮素供应对小麦光 合和籽粒淀粉积累的影响[J].应用生态学报,2005,16(10): 1883-1888.
- [9] Zhang L X, Li S X, Zhang H, et al. Nitrogen rates and water stress effects on production, lipid peroxidation and antioxidative enzyme activities in two maize (*Zea mays L.*) genotypes[J]. Journal of Agronomy and Crops Science, 2007, 193(6):387-397.
- [10] 刘瑞显,郭文琦,陈兵林,等. 氮素对花铃期干旱及复水后棉花叶片保护酶活性和内源激素含量的影响[J]. 作物学报,2008,34 (9):1598-1607.
- [11] Bhan S, Misra D K. Effects of variety, spacing and soil fertility on root development in groundnut under arid conditions[J]. Indian Journal of Agricultural Science, 1970, 40(12):1050-1055.
- [12] 李生秀,李世清,高亚军,等. 施用氮肥对提高旱地作物利用土壤水分的作用机理和效果[J]. 干旱地区农业研究,1994,12(1):38-46.
- [13] 刘瑞显,王友华,陈兵林,等. 花铃期干旱胁迫下氮素水平对棉花 光合作用与叶绿素荧光特性的影响[J].作物学报,2008,34(4): 675-683.
- [14] 张岁岐,山仑. 氮素营养对春小麦抗旱适应性及水分利用的影响 [J]. 水土保持研究,1995,2(1):31-35.
- [15] 山仑,徐炳成. 论高粱的抗旱性及在旱区农业中的地位[J].中国农业科学,2009,42(7):2342-2348.
- [16] 黄瑞冬, 孙璐, 肖木辑, 等. 持绿型高粱 B35 灌浆期对干旱的生理 生化响应[J]. 作物学报, 2009, 35(3); 560-565.
- [17] 周宇飞,王德权,陆樟镰,等.干旱胁迫对持绿性高粱光合特性和内源激素 ABA、CTK 含量的影响[J].中国农业科学,2014,47(4):655-663.
- [18] Saneoka H, Moghaieb R E A, Premachandra G S, et al. Nitrogen nutrition and water stress effects on cell membrane stability and leaf water relation in agrostis palustris Huds[J]. Environmental and Experimental Botany, 2004, 52(2):131-138.
- [19] 张岁岐,山仑.土壤干旱条件下氮素营养对玉米内源激素含量影响[J].应用生态学报,2003,14(9):1503-1506.
- [20] 陈新红,刘凯,奚岭林,等.土壤水分与氮素对水稻地上器官脱落 酸和细胞分裂素含量的影响[J].作物学报,2005,31(11): 1406-1414.
- [21] 张志良, 曲伟菁. 植物生理学实验指导(第3版). 北京: 高等教育 出版社,2003; 274-277.
- [22] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术. 北京: 高等教育出版社, 2000;138-141.
- [23] Xu P L, Guo Y K, Bai J G, et al. Effects of long-term chilling on ultrastructure and antioxidant activity in leaves of two cucumber cultivars under low light[J]. Physiol Plant, 2008, 132(4): 467-478.

(下转第113页)