

不同种源马尾松幼苗对水分胁迫的生理响应

袁小凤¹, 施积炎², 丁贵杰³

(1. 浙江中医药大学 生命科学学院, 浙江 杭州 310053; 2. 浙江大学 环境与资源学院, 浙江 杭州 310029; 3. 贵州大学 林学院, 贵州 贵阳 550025)

摘要: 为了探索不同种源马尾松 *Pinus massoniana* 幼苗对水分胁迫的生理响应, 用不同质量浓度聚乙二醇(PEG6000)对广东信宜、浙江淳安和贵州都匀等3个种源的马尾松幼苗进行人工水分胁迫处理。结果表明, 水分胁迫下, 各种源叶绿素质量分数都有所下降, PEG质量浓度为250 g·L⁻¹时, 广东信宜与浙江淳安2个种源分别下降了17.51%和17.69%, 而贵州都匀种源则下降了14.98%。PEG质量浓度为350 g·L⁻¹时, 广东信宜、浙江淳安种源下降幅度为25.70%和27.27%, 贵州都匀种源则为18.21%。质膜相对透性随着水分胁迫的加剧呈上升趋势, PEG质量浓度为250~350 g·L⁻¹时上升幅度明显加大。过氧化酶(POD)活性呈先上升后下降的趋势, 在300 g·L⁻¹PEG处理下, 广东信宜种源POD活性下降幅度达43.90%, 浙江淳安和贵州都匀种源下降幅度较小, 分别为23.99%和27.06%。随着水势下降, 各种源针叶可溶性糖的质量分数总体呈上升趋势, 其中, 浙江淳安种源上升幅度较大, 200 g·L⁻¹PEG处理时增加了42.78%, 300 g·L⁻¹PEG处理增加了49.01%, 相比之下, 广东信宜种源只分别增加了19.49%和37.15%, 上升幅度较小。硝酸还原酶活性下降, 贵州都匀种源下降幅度较小, 广东信宜种源下降幅度较大。综合评价认为, 不同种源马尾松耐旱性存在着较大的种内遗传变异性, 贵州都匀和浙江淳安种源耐旱性相对较强, 而广东信宜种源耐旱性相对较弱。图4表2参15

关键词: 植物学; 马尾松; 种源; 水分胁迫; 生理响应

中图分类号: S718.43

文献标志码: A

文章编号: 1000-5692(2008)01-0042-06

Physiological response from different provenances of *Pinus massoniana* seedlings to water stress

YUAN Xiao-feng¹, SHI Ji-yan², DING Gui-jie³

(1. Life Science College, Zhejiang Chinese Medical University, Hangzhou 310053, Zhejiang, China; 2. College of Environmental and Resource Science, Zhejiang University, Hangzhou 310029, Zhejiang, China; 3. Forestry College, Guizhou University, Guiyang 550025, Guizhou, China)

Abstract: The objective of this study was to determine the physiological response from three different provenances (Xinyi of Guangdong Province, Chun'an of Zhejiang Province and Duyun of Guizhou Province) of masson pine (*Pinus massoniana*) to water stress. Water stress on masson pine seedlings from three provenances was applied using concentrations of 0 (control), 100, 200, and 300 g·L⁻¹ polyethylene glycol (PEG6000) for determining the concentrations of soluble sugar, peroxidase activity (POD) and nitrate reductase (NR) activity; and 0 (control), 150, 250, 350 g·L⁻¹ PEG 6000 for determining chlorophyll content and membrane permeability. As water stress increased from 0 to 250 g·L⁻¹ PEG, chlorophyll content from each provenance decreased (Xinyi - 17.51%, Chun'an - 17.69%, and Duyun - 14.98%). When treated with 350 g·L⁻¹ PEG, the decrease compared to the control was: Chun'an, 27.27%; Xinyi, 25.70%; and Duyun, 18.21%. As PEG concentration went from 250 to 350 g·L⁻¹, membrane permeability increased obviously. POD increased first and then decreased with the increasing of PEG concentration. When treated with 300 g·L⁻¹ PEG, POD

收稿日期: 2007-03-28; 修回日期: 2007-06-06

基金项目: 贵州省跨世纪科技人才专项(20009802)

作者简介: 袁小凤, 讲师, 硕士, 从事植物学和保护生物学研究。E-mail: sjyxf@sohu.com。通信作者: 施积炎, 副教授, 博士, 从事树木生理生化和环境污染生物修复研究。E-mail: shijiyang@zju.edu.cn

decreased compared to the control with Xinyi decreasing 43.90%, Chun'an 23.99%, and Duyun 27.06%. Compared to no water stress, with 200 g · L⁻¹ PEG, soluble sugar increased for Chun'an (42.78%) and Xinyi (19.49%), while at 300 g · L⁻¹ PEG Chun'an increased 49.01% and Xinyi 37.15%. Also, NR activity decreased with small changes for the Duyuan source but relatively large changes for the Xinyi source. This study showed that drought tolerance in Duyun and Chun'an was stronger than the Xinyi provenance. [Ch, 4 fig. 2 tab. 15 ref.]

Key words: botany; masson pine (*Pinus massoniana*); provenance; water stress; physiological response

马尾松 *Pinus massoniana* 是优质建筑、纤维、松香(脂)材,也是我国南方主要造林树种。选择生长快,适应性广,抗性强的优良种源,是种源试验的重要目的之一^[1]。目前,对马尾松耐旱适应性及其种内不同种源耐旱遗传变异性研究甚少,而这些研究对马尾松人工林立地的合理选择和培育技术的制订具有理论和现实指导意义。以不同种源马尾松幼苗为材料,重点从光合色素、质膜相对透性、过氧化物酶(POD)活性、可溶性糖质量分数和硝酸还原酶活性等方面研究了它们对干旱胁迫的生理响应,并比较和分析不同种源间的差异,进而探讨马尾松的耐旱特性及其机制。

1 材料与方法

1.1 材料及处理

选择地理分布上有一定代表性的广东信宜、浙江淳安和贵州都匀等3个种源马尾松种子(种源所在地基本情况见表1),经筛选和消毒后,在27℃培养箱中萌发3d,精选露芽种子播于石英砂中,置于温度(24±1)℃,12h·d⁻¹光照培养箱中培养,并用1/2 Hoagland 培养液浇灌。以80d龄的幼苗供作试验。质膜相对透性与光合色素的测定用120d龄的幼苗。

表1 种源基本情况

Table 1 The conditions of each provenance of *Pinus massoniana*

种源	种子区	北纬/(°)	东经/(°)	年平均 气温/℃	1月均温/ ℃	7月均温/ ℃	≥10℃年 积温/℃	年降水量/ mm	无霜期/ d
广东信宜	南带 西区	21.5~24.05	108.13~112.43	18.1~22.6	8.0~14.6	26.7~28.7	5 920~8 013	1 108~2 179	285~363
浙江淳安	中带 东区	26.21~29.36	110.09~120.49	16.5~19.5	4.1~10.1	27.9~29.6	5 156~6 135	1 273~1 841	242~267
贵州都匀	中带 西区	24.17~28.25	106.72~109.50	12.8~18.1	2.4~7.8	21.9~28.3	3 672~5 859	960~1 424	231~277

将培养苗移入含聚乙二醇(PEG6000)质量浓度为100(约-0.20 MPa),200(约-0.60 MPa),300 g · L⁻¹(约-1.20 MPa)的1/2 Hoagland 培养液中进行根际胁迫处理24h后,测定可溶性糖质量分数、硝酸还原酶和POD活性。质膜相对透性与光合色素的测定时幼苗处理的PEG质量浓度分别为150(约-0.40 MPa),250(约-0.86 MPa),350 g · L⁻¹(约-1.60 MPa)。PEG6000为日本进口产品分装。对照材料用不含PEG6000的1/2 Hoagland 溶液培养。

1.2 测定方法

1.2.1 光合色素的测定^[2,3] 取不同处理针叶0.1g,将它们剪成2~3mm长的小段,放入加塞试管中,然后加入10mL无水乙醇和丙酮的混合液,二者的体积比为1:1,最后在室温(25℃左右)下置于暗处浸提,浸提时摇动试管数次,至管内材料完全变白为止。取浸提液用754型紫外分光光度计测定663,645,470nm等3个波段的吸光度(A)。然后按下列公式计算叶绿素a的质量浓度(mg · L⁻¹): $C_a = 12.72A_{663} - 2.69A_{645}$; 叶绿素b的质量浓度: $C_b = 22.9A_{645} - 4.68A_{663}$; 总叶绿素质量浓度 $C_T = C_a + C_b$; 类胡萝卜素质量浓度 $C_{x,c} = (1000D_{470} - 3.27C_a - 104C_b)/229$ 。

1.2.2 质膜相对透性测定 称取0.2 g鲜样,以无离子水洗净,剪成2~3 mm长的小段,放入有塞试管,并加入20 mL无离子水,振荡30 min后,用DDS-11C电导仪测定溶液的电导率 E_1 。然后置沸水浴中10 min,冷却后测定溶液总电导率 E_2 ,无离子水电导率为 E_0 。质膜相对透性(P)按公式: $P = [(E_1 - E_0)/(E_2 - E_0)] \times 100\%$ 计算;膜伤害度按公式:伤害度(%) = $(P_1 - P_{ck})/(1 - P_{ck}) \times 100\%$ 计算。其中: P_1 为处理的相对膜透性, P_{ck} 为对照的相对膜透性。

1.2.3 其他指标测定方法 可溶性糖质量分数采用蒽酮比色法^[4,5]测定。过氧化物酶活性用愈创木酚比色法^[4,5]测定。硝酸还原酶活性用磺胺比色法^[4,5]测定。水分胁迫梯度的设置:用聚乙二醇模拟水分胁迫环境是最常用的方法,也是目前最有效的方法^[6,7]。本文参照了陈京^[8]的方法,将PEG6000分成3个梯度,以模仿环境中相应的水势梯度。

2 结果与分析

2.1 水分胁迫对马尾松幼苗光合色素质量分数的影响

从表2可以看出,随着胁迫程度的增大,各种源叶绿素a、叶绿素b、叶绿素总量、叶绿素a/b值以及类胡萝卜素质量明显降低。从叶绿素总量看,广东信宜与浙江淳安2个种源的下降幅度相差不大,PEG质量浓度为 $250 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ (约-0.86 MPa)时与对照相比,下降幅度分别为17.51%和17.69%,而贵州都匀种源下降幅度则相对较小,为14.98%。PEG质量浓度为 $350 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ (约-1.60 MPa),广东信宜和浙江淳安种源下降幅度为25.70%和27.27%,贵州都匀种源则为18.21%。从叶绿素a/b值看,广东信宜种源下降幅度相对较大,从对照的1.830 8下降到PEG质量浓度为 $350 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ 时的1.384 0,而浙江淳安与贵州都匀2个种源下降幅度则相对较小。

表2 水分胁迫下不同种源针叶光合色素质量分数变化

Table 2 The change of photosynthetic pigment on leaves from different provenances during water stress

种源	PEG 质量浓度/ ($\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$)	叶绿素 a/ ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	叶绿素 b/ ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	叶绿素(a+b)/ ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	叶绿素 a/ 叶绿素 b	类胡萝卜素/ ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)
广东信宜	0	1.057 3 ± 0.022 4	0.577 5 ± 0.042 1	1.634 8 ± 0.060 1	1.830 8 ± 0.026 0	0.202 6 ± 0.002 3
	150	0.933 6 ± 0.052 8	0.536 4 ± 0.035 8	1.440 0 ± 0.109 8	1.684 6 ± 0.035 4	0.143 2 ± 0.000 4
	250	0.809 3 ± 0.062 3	0.539 2 ± 0.067 5	1.348 6 ± 0.013 1	1.500 9 ± 0.068 7	0.108 4 ± 0.000 2
	350	0.705 1 ± 0.050 3	0.509 5 ± 0.052 6	1.214 6 ± 0.083 2	1.384 0 ± 0.095 4	0.085 1 ± 0.002 5
浙江淳安	0	1.163 0 ± 0.016 0	0.645 4 ± 0.056 0	1.808 4 ± 0.085 1	1.802 0 ± 0.049 8	0.215 1 ± 0.001 4
	150	0.952 0 ± 0.036 2	0.608 9 ± 0.042 5	1.560 9 ± 0.084 1	1.563 5 ± 0.025 8	0.129 2 ± 0.004 2
	250	0.898 7 ± 0.063 8	0.589 8 ± 0.025 6	1.488 5 ± 0.090 2	1.523 8 ± 0.047 8	0.113 4 ± 0.006 5
	350	0.785 7 ± 0.081 2	0.529 7 ± 0.026 5	1.315 4 ± 0.098 7	1.483 3 ± 0.062 3	0.109 5 ± 0.006 9
贵州都匀	0	1.019 3 ± 0.026 5	0.566 5 ± 0.075 1	1.585 8 ± 0.085 6	1.799 3 ± 0.012 5	0.194 0 ± 0.008 5
	150	0.833 9 ± 0.036 9	0.558 4 ± 0.090 1	1.392 3 ± 0.104 2	1.493 3 ± 0.048 9	0.119 3 ± 0.009 1
	250	0.819 8 ± 0.075 1	0.528 4 ± 0.087 4	1.348 2 ± 0.142 1	1.551 6 ± 0.068 7	0.114 8 ± 0.005 4
	350	0.779 9 ± 0.023 1	0.517 0 ± 0.025 8	1.296 9 ± 0.562 1	1.508 6 ± 0.048 7	0.108 9 ± 0.006 8

2.2 水分胁迫下马尾松幼苗质膜相对透性的变化

随着水分胁迫程度的增加,各种源质膜相对透性总体呈上升趋势(图1),PEG质量浓度250~350 $\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,上升幅度明显加大。说明在重度水分胁迫时膜的伤害程度也加剧了。与对照相比,250 $\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ PEG(水势-0.86 MPa)处理下,广东信宜种源膜伤害度为14.38%,浙江淳安种源为10.28%,贵州都匀种源为6.91%。350 $\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ PEG(水势-1.60 MPa)处理下,各种源膜伤害度进一步加剧,广东信宜种源为25.50%,浙江淳安种源为20.72%,贵州都匀种源为19.94%。从以上分析可以看出,在水分胁迫下,贵州都匀种源膜受伤害程度较小,而广东信宜种源则相对较大。这说明贵州都匀种源组织耐干化和抵御膜伤害的能力要比广东信宜种源强。

2.3 水分胁迫对马尾松幼苗 POD 活性的影响

POD 作为 SOD (超氧化物歧化酶) 的协同保护酶, 是细胞内有毒物质 H_2O_2 的重要清除剂。 H_2O_2 毒性不仅是由于它本身积累直接导致的伤害, 更重要的是 H_2O_2 可以转化成反应力极强的 $\cdot OH$ 和 1O_2 [9]。试验表明, $100\text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ PEG (水势 -0.20 MPa) 处理下, 各种源 POD 与对照相比均有较大幅度的上升。 $200\text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ PEG (水势 -0.60 MPa) 处理下, 各种源 POD 活性有所下降, 但仍高于对照水平。 $300\text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ PEG (水势 -1.20 MPa) 处理下, 各种源 POD 活性开始大幅下降, 广东信宜种源下降幅度达 43.90% , 浙江淳安和贵州都匀种源下降幅度较小, 分别为 23.99% , 27.06% 。3 个种源 POD 活性随着水势的下降总体呈先上升后下降的趋势 (图 2), 与杉木 *Cunninghamia lanceolata* [9], 诸葛菜 *Orychophragmus violaceus* [10] 等的研究结果相似, 而与陈京 [8] 对不同甘薯 *Ipomoea batatas* 品种随水势下降而下降的研究结果不一。这说明不同植物对水分胁迫反应和适应方式是不同的, 因而导致的 POD 随水势的变化情况也有所不同。

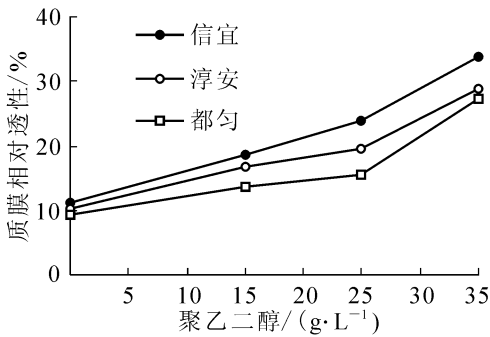


图 1 水分胁迫下不同种源质膜相对透性

Figure 1 The permeability of membrane of different provenance

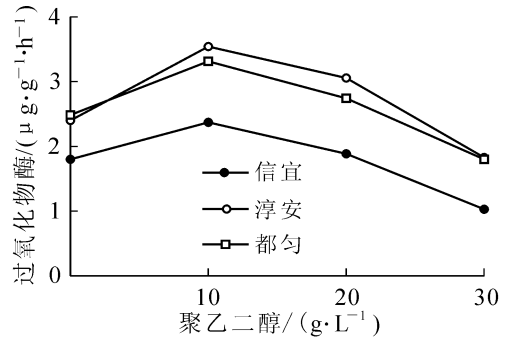


图 2 水分胁迫下不同种源 POD 活性

Figure 2 POD activity of different provenance

2.4 水分胁迫对可溶性糖质量分数的影响

随着水势的下降, 各种源针叶可溶性糖质量分数总体呈上升趋势 (图 3)。经方差分析, 不同处理及不同种源间差异显著。与对照相比, $100\text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ PEG (水势 -0.20 MPa) 处理下, 各种源可溶性糖质量分数增加不多。 $200\text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ PEG (水势 -0.60 MPa) 处理下, 各种源可溶性糖开始有较大幅度增加, 其中广东信宜种源增加 19.49% , 浙江淳安种源增加了 42.78% , 贵州都匀种源增加了 31.28% 。 $300\text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ PEG (水势 -1.20 MPa) 处理下, 各种源可溶性糖继续增加, 广东信宜种源增加幅度较小为 37.15% , 浙江淳安种源增幅最大为 49.01% 。

2.5 水分胁迫对硝酸还原酶活性的影响

图 4 表明, 3 个种源幼苗硝酸还原酶活性均随着水势的下降而下降。与对照相比, 经 $100\text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ PEG (水势 -0.20 MPa) 处理 1 d, 各种源硝酸还原酶活性下降幅度都不大。 $200\text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ PEG (水势 -0.60 MPa) 处理下, 各种源开始有较大幅度下降, 广东信宜种源下降幅度为 27.09% , 浙江淳安种源下降 29.08% , 贵州都匀种源下降 12.17% 。 $300\text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ PEG (水势 -1.20 MPa) 处理下, 硝酸还原酶活性继续下降, 广东信宜种源降幅较大, 为 44.62% , 浙江淳安、贵州都匀则相对较小, 分别为 30.72% 和 26.28% 。以上分析说明在水分胁迫下, 广东信宜种源氮素代谢水平受影响的程度最大, 耐旱能力较弱; 而贵州都匀和浙江淳安种源氮素代谢水平受影响的程度相对较小, 因此耐旱能力相对较强。

3 结论与讨论

3.1 水分胁迫对马尾松幼苗光合色素的影响

叶绿素是植物进行光合作用原初反应的光能“捕获器”, 同时又在光能传递与转换中起着重要的

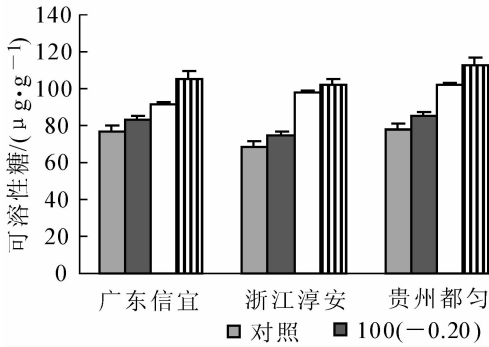


图3 水分胁迫下针叶可溶性糖质量分数变化

Figure 3 soluble sugar content of leaves during water stress

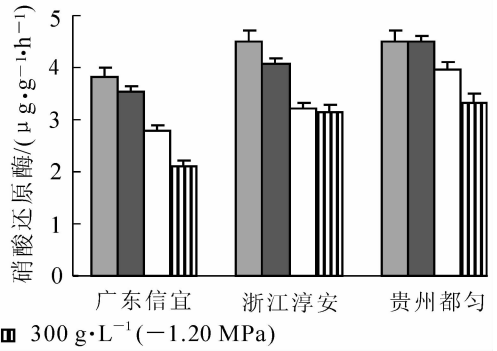


图4 水分胁迫下针叶硝酸还原酶活性变化

Figure 4 NR activity of leaves during water stress

作用。类胡萝卜素是植物体内非酶促性的活性氧清除剂，也是最重要的¹O₂猝灭剂。叶绿素质量分数是植物对水分胁迫反应敏感性的生理指标。许多实验表明，水分胁迫可使叶绿素质量分数降低^[10,11]。水分胁迫下叶绿素下降的原因主要是由于水分亏缺抑制了叶绿素的合成，并促进分解。Albert 等认为主要是叶绿体片层中的 chl a/b-Pro 复合体合成受到抑制。近年来研究认为：叶绿素质量分数的降低不仅是由于合成受阻，而且与水分胁迫下诱导叶绿体发生膜脂过氧化而产生的活性氧和丙二醛对叶绿素的破坏有关^[10]。

水分胁迫下，各种源叶绿素质量分数都有所下降，广东信宜与浙江淳安种源下降幅度相对较大，而贵州都匀种源下降幅度则相对较小。由于叶绿素与光合作用直接联系，因此，贵州都匀种源可能具有较强的耐旱力。

3.2 水分胁迫下马尾松幼苗质膜相对透性的变化

质膜相对透性随着水分胁迫的加剧呈上升趋势。广东信宜种源质膜相对透性较大，贵州都匀种源相对较小。在水分胁迫下，植物质膜损伤和膜透性的增加是干旱伤害的本质之一。研究发现，原生质膜对干旱最敏感。植物干旱失水时，细胞内水势降低，膜系统中的水分子间隙和氢键定位都会发生变化，可能使膜蛋白变构和膜脂成有序排列而导致质膜透性的改变，相对透性增大。另外，水分亏缺所导致的膜脂过氧化的中间产物生物自由基(O₂⁻，—OH 等)和最终产物丙二醛都会对生物膜产生严重损伤，导致膜透性增加，离子大量泄漏^[6,9]。

3.3 水分胁迫对马尾松幼苗 POD 活性的影响

从分析结果看，广东信宜种源 POD 活性不仅值较小，而且随着胁迫的加剧，增幅较小，降幅较大，因此，抗氧化和抗水分胁迫的能力较弱；贵州都匀与浙江淳安种源 POD 活性则相对较高，也就具有较强的抗氧化和抵抗水分胁迫的能力。

3.4 水分胁迫对可溶性糖质量分数的影响

水分胁迫时树木体内碳水化合物中的淀粉迅速分解为可溶性碳水化合物，从而增加细胞内的溶质数量而迅速提高细胞液浓度，急速降低细胞渗透势而维持细胞的正常膨压，产生细胞渗透的调节作用。Tan 等^[12]对 4 个黑云杉 *Picea mariana* 半同胞家系研究发现，水分胁迫导致渗透势显著降低，大约降低渗透势的 60% 应归于可溶性碳水化合物，葡萄糖是主要渗透调节物质。Meier 等^[13]观察到在水分胁迫下，单糖在火炬松 *Pinus taeda* 针叶中积累而产生渗透调节现象。因此，从各种源可溶性糖随着水分胁迫程度增加而上升的幅度看，浙江淳安种源可能具有较强的渗透调节能力，而广东信宜种源渗透调节能力可能相对较弱。但从目前研究结果看，用生化代谢产物做耐旱性指标仍存在着争论，选用生化代谢产物作植物耐旱性指标应十分慎重。

3.5 水分胁迫对硝酸还原酶活性的影响

随着水分胁迫的加剧，硝酸还原酶活性下降。贵州都匀种源下降幅度较小，广东信宜种源下降幅

度较大。硝酸还原酶是氮代谢中的关键性酶类,其活力可以反映出植物氮素的同化水平,对光合作用、能量代谢均有重要影响。它对缺水的反应很敏感,而且缺水对其活性的影响因植物种类和生育期而异。Huffaker测定了轻度水分胁迫时大麦 *Hordeum vulgare* 的硝酸还原酶、亚硝酸还原酶、磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶、二磷酸核酮糖羧化酶等活性以及 NO_3^- 含量和蛋白质含量,并研究了其系统的恢复状况。结果表明 NR 活性下降幅度比其他各项都大^[14]。水分胁迫引起硝酸还原酶活性下降的原因主要有3个:①酶蛋白的合成过程受抑制;②还原剂数量下降;③硝酸盐吸收减少,底物浓度下降^[15]。

由上所知,不同种源马尾松耐旱性存在着较大的种内遗传变异性。综合评价认为,贵州都匀和浙江淳安种源耐旱性相对较强,而广东信宜种源耐旱性相对较弱。不同种源的耐旱性差异可能是通过种源所在地的气候因子(如年均温、年降水量、光照等),土壤因子,海拔等综合作用,并经过漫长的系统发育,产生不同变异的结果。

参考文献:

- [1] 周政贤. 中国马尾松[M]. 北京:中国林业出版社,2001.
- [2] 张宪政. 植物叶绿素含量测定——丙酮乙醇混合液法[J]. 辽宁农业科学,1986(3):26-28.
- [3] 李得孝,郭月霞,员海燕,等. 玉米叶绿素含量测定方法研究[J]. 中国农学通报,2005(6):153-155.
- [4] 张志良,翟伟菁. 植物生理学实验指导[M]. 3版. 北京:高等教育出版社,2004.
- [5] 潘瑞炽. 植物生理学[M]. 4版. 北京:高等教育出版社,2001:1-237.
- [6] 龚子端,李高阳. PEG干旱胁迫对植物的影响[J]. 河南林业科技,2006,26(3):21-23.
- [7] 朱教君,李智辉,康宏樟,等. 聚乙二醇模拟水分胁迫对沙地樟子松种子萌发影响研究[J]. 应用生态学报,2005,16(5):801-804.
- [8] 陈京. 抗旱性不同的甘薯品种对渗透胁迫的生理响应[J]. 作物学报,1999,25(2):232-236.
- [9] 沈惠娟,曾斌. 逆境对杉木幼苗体内一些酶活性的影响[J]. 南京林业大学学报,1992,16(4):54-57.
- [10] 李莉,钟章成,缪世利,等. 诸葛菜对水分胁迫的生理生化反应及调节适应能力[J]. 西南师范大学学报:自然科学版,2000,25(1):33-37.
- [11] SANCHEZ BLANCE M J, RUIZ-SANCHEZ M C, PLANES J, et al. Water relations of two almond cultivars under anomalous rainfall in non-irrigated culture [J]. *J Hort Sci*, 2002, 66(4):403-408.
- [12] TAN W X, BLAKE T J, BOYLET J B. Drought tolerance in faster and slower growing black spruce (*Picea mariana*) progenies (I) Osmotic adjustment and changes of soluble carbohydrates amino acids under osmotic stress [J]. *Physiol, Plant*, 1992, 85(4):645-651.
- [13] MEIER C E, PURYEAR J D, SEN S. Physiological response of loblolly pine seedlings to drought stress: Osmotic adjustment and tissue elasticity [J]. *J Plant Physiol*, 1992, 140:754-760.
- [14] 张福锁. 环境胁迫与植物根际营养[M]. 北京:北京农业大学出版社,1993.
- [15] 席万鹏,郁松林,王有科,等. 扁桃幼苗对水分胁迫的生理响应[J]. 西北农业学报,2006,15(6):135-139.