

doi:10.16779/j.cnki.1003-5508.2018.02.003

## 高温胁迫下柠条抗氧化系统的响应

李玉<sup>1,2</sup>, 王杰<sup>1,2</sup>, 权丽<sup>1,2\*</sup>, 向玫<sup>1,2</sup>

1. 甘肃省白龙江林业管理局林业科学研究所, 甘肃兰州 730046;  
2. 甘肃白龙江森林生态系统国家定位观测研究站, 甘肃舟曲 746300

**摘要:**以兰州市北山九州台主要造林树种柠条(*Caragana korshinskii*)为研究对象,分别进行30℃、35℃、40℃和45℃高温胁迫处理后,测定分析其叶片内丙二醛(MDA)、超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、抗坏血酸(ASA)、脯氨酸含量等指标的变化。结果表明,高温胁迫下柠条叶片MDA含量持续增加,说明高温胁迫使柠条叶片细胞膜脂过氧化作用增强,超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)活性呈先升后降的变化趋势,ASA含量以及脯氨酸含量总体呈上升趋势。说明高温胁迫下柠条可通过提高SOD和POD酶的活性来清除自由基,起到一定的抗氧化保护作用,但随胁迫温度的增加,其抗氧化胁迫能力具有一定的限度。ASA和脯氨酸对增强柠条叶片的抗氧化胁迫能力起到了重要的作用,它们构成了柠条适应高温逆境的重要物质基础。

**关键词:**柠条; 高温胁迫; 抗氧化酶; 抗氧化物质

**中图分类号:**793.3 **文献标识码:**A **文章编号:**1003-5508(2018)02-0013-05

## The Response of Antioxidation System of *Caragana korshinskii* to High Temperature Stress

LI Yu<sup>1,2</sup> WANG Jie<sup>1,2</sup> QUAN Li<sup>1,2\*</sup> XIANG Mei<sup>1,2</sup>

1. Institute of forestry Science, Bailongjiang Forestry Management Bureau of Gansu province, Lanzhou 730070, Gansu, China;  
2. GanSu Bailongjiang National Forest Ecosystem Research Station, Zhouqu 746300, Gansu, China

**Abstract:** Using *Caragana korshinskii* from Jiuzhoutai of the North Mountains in Lanzhou city, measurement and analysis were made of the contents of Malondialdehyde(MDA), Superoxide dismutase(SOD), Peroxidase(POD), Ascorbic acid(ASA) and Proline in leaves after high temperature stress treatments of 30℃, 35℃, 40℃ and 45℃ respectively. The results showed that the content of MDA increased consistently, which indicated that the peroxidation function of membrane lipid was enhanced at high temperatures. The activity of SOD and POD increased first and then decreased, and the contents of ASA and proline increased on the whole, which demonstrated that *C. korshinskii* could resist oxidation by enhancing the activity of SOD and POD to eliminate the free radicals at high temperatures, but with the increasing of temperature, the ability of antioxidation was limited. The ASA and proline played an important role in strengthening the ability of antioxidation of *C. korshinskii*.

**Key words:** *Caragana korshinskii*, High temperature stress, Antioxidant enzyme antioxidants

近年来有关高温胁迫对植物伤害的研究表明, 高温引起植物体内活性氧水平升高,从而直接或间接

收稿日期:2017-12-11

基金项目:甘肃省林业科技项目(2016kj058,2016kj062)。

作者简介:李玉(1985-),男,甘肃永登人,主要从事林业生态研究,邮箱:173763825@qq.com。

\*通讯作者:权丽(1986-),女,甘肃会宁人,主要从事林业生态研究,邮箱:1336190642@qq.com。

接启动膜脂过氧化作用,导致膜伤害和破坏,严重时造成细胞死亡<sup>[1]</sup>。植物内源保护系统的抗氧化能力及生物膜的稳定性是决定植物对逆境胁迫响应特征的关键因素<sup>[2]</sup>。大量研究证实,植物在高温胁迫下体内活性氧积累超过正常水平,超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)等抗氧化酶由于底物浓度增加而被诱导合成,用以抵御和清除活性氧,防止膜脂过氧化,增强植物的自我保护能力<sup>[3]</sup>。许多研究表明,高温首先破坏细胞膜结构,致使细胞内溶物外渗,细胞膜的热稳定性即高温胁迫下细胞的电导率直接反映植物的耐热程度<sup>[4]</sup>;膜脂过氧化作用是导致膜结构破坏,引起植株损伤甚至死亡的重要原因,植物体内过氧化物酶(POD)、超氧化物歧化酶(SOD)等细胞膜保护酶与植物的耐热性有关,可以作为耐热性筛选指标<sup>[5]</sup>。另有研究指出,植物体内脯氨酸水平与抗逆性有关<sup>[6]</sup>。柠条是黄土高原地区重要的灌木树种,具有广泛的适应性和很强的抗逆性,是营造水土保持林、防风固沙林、薪炭林和饲料林的优良树种<sup>[7]</sup>。目前,有关柠条热适应机理研究报道很少,本研究对柠条枝条进行了高温胁迫,通过测定不同温度处理下柠条的相关抗氧化指标,研究柠条抗氧化系统对高温逆境的响应,以揭示柠条的抗氧化保护特性和机制。

## 1 材料与方 法

### 1.1 样地概况

兰州市北山的九州台,地理位置为 $35^{\circ}58'54'' \sim 36^{\circ}11'20''N$ , $103^{\circ}12'47'' \sim 103^{\circ}58'09''E$ ,海拔2066.8 m。该地区属于黄土高原半干旱地区,土壤为黄土母质上发育起来的灰钙土,有机质含量0.5%~1.5%左右,pH 8~9。气候干燥少雨,年均降水在320 mm左右,年平均蒸发量1468 mm,是降水量的4.4倍,年平均日照时数2607.6 h;无霜期185 d~200 d;年平均风速仅为 $0.94 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ ,坡度 $22^{\circ} \sim 43^{\circ}$ <sup>[8]</sup>。土壤以淡灰钙土为主,颗粒较粗,沟坡分布有红胶泥和红沙土,pH值8.0~9.0<sup>[9]</sup>。受水分条件制约,该区自然植被生长稀疏,主要物种有荒漠锦鸡儿(*Caragana roborovskyi*)、芨芨草(*Achnatherum splendens*)、红砂等。人工栽培植物种主要以柠条(*Caragana korshinskii*)、白刺(*Nitraria sibirica*)、紫穗槐(*Amorpha fruticosa*)、怪柳(*Tamarix austrogonica*)、刺槐(*Robinia pseudoacacia*)、油松(*Pinus tabulaeformis*)等为主。

### 1.2 材料及处理

在兰州市北山的九州台,选取在同一地点,生长良好的柠条植株,采种时间段为早晨9:00~10:00,将采好的柠条枝条快速处理后,放入冰盒中,带回实验室,将柠条枝条浸泡在水中,以室温为对照,在人工气候箱内,设定30℃、35℃、40℃、45℃为高温处理温度,分别处理2h后,采集叶片进行生理指标的测定。

### 1.3 测定指标及方法

#### 1.3.1 丙二醛含量的测定

MDA含量测定采用TBA法<sup>[10]</sup>,取0.5 g植物样品(叶),加5 mL5% TCA,研磨后所得匀浆在 $3000 \text{ r} \cdot \text{min}^{-1}$ 下离心10 min。取上清液2 mL,加2 mL0.67% TBA,混合后在100℃水浴上煮沸30 min,冷却后再离心一次。分别测定上清液在450 nm、532 nm和600 nm处的吸光度值,按下式计算MDA的含量:

$$C/\mu\text{mol/L} = 6.45(\text{OD}_{532} - \text{OD}_{600}) - 0.56\text{OD}_{450}$$

式中 $\text{OD}_{532}$ 、 $\text{OD}_{600}$ 、 $\text{OD}_{450}$ 分别代表450 nm、532 nm和600 nm波长下的吸光度值。

#### 1.3.2 超氧化物歧化酶(SOD)酶活性测定

0.5 g鲜材料加 $0.05 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ (pH7.8)磷酸缓冲液研磨,匀浆在 $1000 \text{ r} \cdot \text{min}^{-1}$ 冷冻离心20 min,取上清液进行酶活性测定。

SOD活性测定参照邹琦的方法<sup>[11]</sup>。取3支试管,1支为遮光对照管,1支为照光对照管,剩余1支为测试管。分别加入 $1.5 \text{ mL} 0.05 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ (pH值7.8)磷酸缓冲液,0.3 mL130  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 甲硫氨酸,0.3 mL750  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  NBT,0.3 mL100  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  EDTA- $\text{Na}_2$ ,0.3 mL20  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 核黄素,0.5 mL蒸馏水。两支对照管加入0.05 mL(pH值7.8)磷酸缓冲液,测试管中加0.05 mL酶提取液,立即对遮光对照管遮光处理,将照光对照管,测试管轻轻摇匀,在4000 lx下照光30 min进行光化还原。以遮光对照管为对照,测定其它两管的 $\text{OD}_{560}$ 。重复3次。已知SOD活性单位以抑制NBT光化还原的50%为一个酶活性单位表示,按下式计算SOD活性。

$$\text{SOD总活性} = ((A_{\text{CK}} - A_{\text{E}}) \times V) / (1/2 \times A_{\text{CK}} \times W \times V_t)$$

式中:SOD总活性以鲜重酶单位每克表示; $A_{\text{CK}}$ 为照光对照管的吸光度; $A_{\text{E}}$ 为样品管的吸光度; $V$ 为样品液总体积,mL; $V_t$ 为测定时样品用量,mL; $W$ 为样鲜重,g。

### 1.3.3 过氧化物酶(POD)活性的测定

采用愈创木酚法测定 POD 活性<sup>[12]</sup>。称取 0.3g 新鲜材料,放入预冷研钵中,加 5ml (pH = 6.5) 磷酸缓冲液冰浴下研磨成浆。将匀浆全部转入离心管,于 3 000 r · min<sup>-1</sup> 冷冻离心 10 min,上清液为 POD 粗酶液,低温保存。

配 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, 蒸馏水调零(对照),向比色杯中加 0.1 ml 测定液,2.6 ml 0.3% 愈创木酚,将比色杯放入比色槽,加 0.3 ml 0.6% H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, 立即开始计时启动反应,自动计时设 2 min,波长为 470 nm,记录 470 nm 下 2 min 内的吸光度值的变化。重复 3 次。结果计算,以每分钟内  $\Delta OD_{470}$  增加 1 为 1 个酶活性单位:

$$\text{POD 活性} = [(\Delta OD_{470} / \text{min} \times \text{提取液总体积}) / \text{测定时用酶液体积}] / \text{取样质量}$$

### 1.3.4 抗坏血酸(ASA)含量的测定

利用比色法进行测定<sup>[13]</sup>,取 0.25 g 鲜叶 + 1.5 ml 2% 草酸,研磨匀浆,加少许 1% 草酸,转入 25 ml 容量瓶,用 1% 草酸冲洗研钵数次,再给上述溶液中加入 0.25 ml 30% 硫酸锌,摇动,再加 0.25 ml 15% 亚铁氰化钠,用 1% 草酸定容至 25 ml,抽滤,滤液为待测液。经过测定绘制出标准曲线,从标准曲线上查 AsA 含量。用如下公式计算 AsA 含量:

$$\text{AsA 含量}(\text{mg/gFW}) = [(\text{查得的 AsA 含量} \times \text{提取液总体积} / \text{测定用的体积}) / 1\ 000] / \text{样重} = [(\text{查得的 AsA 含量} \times 50 / 4) / 1\ 000] / 0.5 = \text{查得的 AsA 含量} \times 25 / 1\ 000$$

### 1.3.5 柠条叶片中脯氨酸含量的测定

参照李合生的方法,采用茚三酮比色法测定<sup>[10]</sup>。称取待测植物叶片 0.25 g,加入 5 mL 3% 的磺基水杨酸溶液,在沸水浴中提取 10 min,吸取 2 mL 提取液加入 2 mL 冰醋酸及 2 mL 酸性茚三酮试剂,在沸水浴中加热 30 min,溶液即呈红色。然后加入 4 mL 甲苯,摇荡 30 s,静置片刻,取上层液至 10 mL 离心管中,在 3 000 r · min<sup>-1</sup> 下离心 5 min。用吸管轻轻吸取上层脯氨酸红色甲苯溶液于比色杯中,以甲苯为空白对照,在分光光度计上 520 nm 波长处比色,求得吸光度值。根据回归方程计算出(从标准曲线上查出)2 ml 测定液中脯氨酸的浓度( $\mu\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$ ),根据公式计算出脯氨酸含量( $\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ )。计算公式为:

$$\text{脯氨酸含量} = (X \times 5 / 2) / (\text{鲜样重})。$$

式中: X 为测定液中脯氨酸的浓度。

### 1.3.6 数据处理

采用 Excel 和 SPSS17.0 进行统计分析,采用单因素方差分析(one-Way ANOVA)检验数据的显著性差异( $P < 0.01$ )。

## 2 结果与分析

### 2.1 高温胁迫下柠条叶片 MDA 含量的变化

丙二醛(MDA)是膜质过氧化作用的主要产物之一,也是细胞膜被破坏的标志物质<sup>[14]</sup>。其含量可以表示膜脂过氧化的程度和植物对逆境条件反映的强弱<sup>[15]</sup>。膜脂过氧化是高温对植物细胞膜造成伤害的原初机制,高温导致叶片细胞膜脂过氧化增强。

图 1 表明,随着高温胁迫的加剧,MDA 含量持续增加,膜脂过氧化程度加剧,30℃、35℃、40℃、45℃处理的 MDA 含量分别是对照的 1.12 倍、1.40 倍、1.58 倍和 1.68 倍。

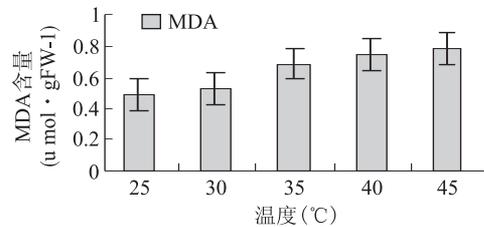


图 1 不同温度胁迫下柠条叶片内 MDA 含量的变化

表 1 MDA 单因子方差分析表

	平方和	df	均方	f	显著性
组间	0.234	4	0.059	1 246.588	0.000
组内	0.001	10	0.000		
总和	0.235	14			

经方差分析,由表 1 知各高温胁迫处理的 MDA 与对照值相比, $P = 0.000$ , $P < 0.01$ ,差异均达极显著水平。说明短时间的高温胁迫促进了植物 MDA 含量的持续积累,细胞表面膜质过氧化程度加强,这和尹坚贵等<sup>[16]</sup>的结论相同。

### 2.2 高温胁迫对柠条叶片超氧化物歧化酶(SOD)活性的影响

SOD 是植物体内清除活性氧自由基的关键酶,在保护细胞免受氧化损伤过程中具有十分重要的作用<sup>[17]</sup>。

由图 2 可以看出,随处理温度的升高,柠条叶片的 SOD 活性迅速上升,35℃ 时达最大值,而后呈下降趋势。表 2 可知各处理柠条 SOD 活性均与对照存在极显著差异( $P < 0.01$ )。说明柠条 SOD 酶对逆境能做出快速反应,但当胁迫增加到一定程度时,

活性开始持续下降。

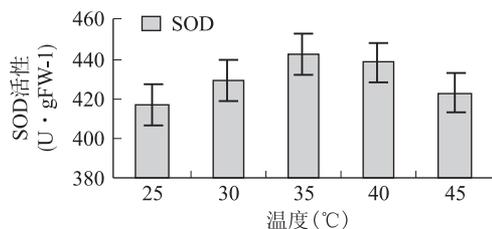


图2 不同温度胁迫下柠条叶片内SOD活性的变化

表2 SOD单因子方差分析表

	平方和	df	均方	f	显著性
组间	1 638. 715	4	409. 679	17. 618	0. 000
组内	232. 539	10	23. 254		
总和	1 871. 254	14			

### 2.3 高温胁迫对柠条叶片过氧化物酶(POD)活性的影响

POD是植物对膜脂过氧化的酶促防御系统中重要的保护酶,POD在保护酶系统中主要是起到酶促降解 $H_2O_2$ 的作用,从而使植物抵抗在逆境胁迫下代谢过程产生的有害物质对细胞的伤害,表现出一定的抗逆性,其酶活性与植物抗旱性呈一定的相关性<sup>[18]</sup>。多数人已研究表明,抗旱性强的植物在高温胁迫下,POD保护酶系统仍能维持较高的活性水平,防止了因高温产生的毒害物质如活性氧自由基的积累,减轻了由膜脂过氧化所引起的膜伤害,从而增加了植物的抗旱能力<sup>[19]</sup>。

由图3可以看出,随着高温胁迫强度的增加,柠条叶片的POD活性呈先升后降的变化趋势。30℃、35℃、40℃和45℃处理下的POD活性依次比对照增加1.96倍、3.82倍、2.11倍、1.47倍。

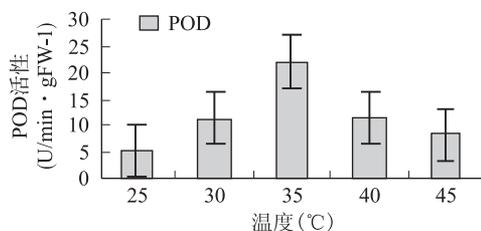


图3 不同温度胁迫下柠条叶片内POD活性的变化

表3 POD单因子方差分析表

	平方和	df	均方	f	显著性
组间	447. 039	4	111. 760	2995. 071	0. 001
组内	0. 373	10	0. 037		
总和	447. 412	14			

经方差分析得出,各高温处理与对照之间的POD活性差异均达极显著水平( $P < 0.01$ )。POD

的增加可能是活性氧在短时间内作为信号分子诱导酶活性的增高,但随着处理程度的加剧,POD活性明显下降,可能是高温胁迫使活性氧的大量积累,超出了POD保护酶的清除能力。

### 2.4 高温胁迫下柠条叶片抗坏血酸(ASA)含量的变化

抗坏血酸(AsA)是植物体内的一种抗氧化剂<sup>[20]</sup>,存在于叶绿体基质中,是 $O_2^-$ 和 $\cdot OH$ 的有效清除剂,同时也是单线态氧( $^1O_2$ )的猝灭剂。它可以清除膜脂过氧化过程中产生的多聚不饱和脂肪酸(PUFA)自由基。它可以在Halliwell-Asada循环中作为AP的底物,也可以作为抗氧化剂直接清除活性氧。ASA可还原 $O_2^-$ ,清除 $\cdot OH$ ,猝灭 $^1O_2$ ,歧化 $H_2O_2$ ,还可再生VE<sup>[14]</sup>。由于ASA有多种抗氧化功能,故有人认为ASA含量的降低可作为植物抗氧化能力总体衰退的指标<sup>[21]</sup>。

由图4可见,随着温度胁迫程度加重,柠条ASA的含量呈上升趋势,45℃处理下ASA含量最高,约为对照的3.5倍。

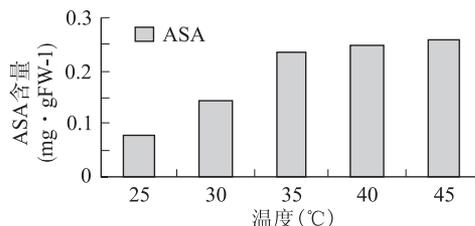


图4 不同温度胁迫下柠条叶片内ASA含量的变化

表4 POD单因子方差分析表

	平方和	df	均方	f	显著性
组间	0. 081	4	0. 020	89. 145	0. 003
组内	0. 002	10	0. 000		
总和	0. 083	14			

经方差分析,高温胁迫处理的ASA含量均与对照存在极显著差异( $P < 0.01$ ),柠条在严重高温胁迫下具有较高的ASA含量,说明ASA对减缓和抵御活性氧的伤害具有重要意义。

### 2.5 高温胁迫下柠条叶片脯氨酸含量的变化

脯氨酸主要是以游离状态广泛存在于植物中,它是水溶性最大的氨基酸,具有较强的水合能力<sup>[22]</sup>。逆境胁迫下植物体内游离脯氨酸积累是一个普遍现象。脯氨酸含量的大幅增加有利于水分的保持,从而减轻由于高温引起蒸腾作用加剧而产生的伤害<sup>[23]</sup>。脯氨酸在胁迫条件下可以调节渗透平衡,维持蛋白质、膜和亚细胞结构的稳定,清除活

性氧。

图 5 表明,随着高温胁迫程度的加剧,脯氨酸含量持续增加,30℃、35℃、40℃和 45℃处理脯氨酸含量依次比对照增加 4.01 倍、3.5 倍、3 倍、2 倍。

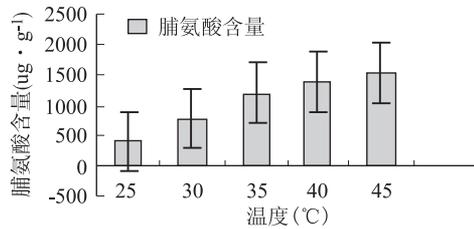


图 5 不同温度胁迫下柠条叶片内脯氨酸含量的变化

表 5 脯氨酸含量单因子方差分析表

	平方和	df	均方	f	显著性
组间	25 888 550.251	4	647 137.563	3 157.414	0.002
组内	2 049.581	10	204.958		
总和	2 590 599.832	14			

经方差分析,在不同程度的高温胁迫处理下, $P = 0.02$ ,柠条叶片脯氨酸的积累量均极显著地高于对照( $p < 0.01$ ),且各高温胁迫处理间的脯氨酸含量的差异也达到了极显著水平( $p < 0.01$ )。说明脯氨酸的积累是柠条适应高温胁迫的一种重要机制。

### 3 结论与讨论

在高温的自然环境下,植物的生长发育经常会受到高温胁迫的影响。植物为了逃避或者抵抗这种高温胁迫的伤害,激起或者提高了植物体内清除活性氧、保护膜系统的抗氧化防御系统的活性<sup>[24]</sup>。该系统主要由抗氧化酶类和抗氧化剂类组成,前者包括过氧化物酶、过氧化氢酶、超氧化物歧化酶、抗坏血酸过氧化物酶和谷胱甘肽还原酶等,统称为细胞的保护酶系统;后者则包括 $\alpha$ 维生素 E、抗坏血酸、谷胱甘肽、类胡萝卜素、脯氨酸等。

当植物处于逆境胁迫时,细胞内氧自由基产生和清除的平衡会遭到破坏,积累的氧自由基首先攻击膜系统,膜脂脂肪酸中的不饱和键被过氧化,最终形成 MDA。逆境条件下,细胞膜膜脂过氧化作用的增强是膜伤害的重要原因之一。高温胁迫下,柠条叶片内 MDA 含量持续增加,说明高温使柠条膜脂过氧化水平加重,细胞膜系统结构在一定程度上遭到破坏,高温胁迫程度与 MDA 增加程度具一定相关性<sup>[25]</sup>。

SOD 和 POD 酶是机体中清除  $O_2^-$  和  $H_2O_2$  的

酶,较高的酶活性可使生物自由基维持在一个低的水平,避免自由基对机体的攻击和伤害,尤其是对膜的攻击<sup>[26]</sup>。抗性强的植物比抗性弱的植物往往具有较高的保护酶活性和抗氧化剂含量。在本研究中,超氧化物歧化酶(SOD)活性和过氧化物酶(POD)活性随高温胁迫程度加重呈先上升后下降的趋势,证明叶片内保护酶系统在一定范围内的高温胁迫下能维持较高活性,协调一致作用,使活性氧保持在较低水平,显示出较强的抗氧化胁迫能力,但当温度超过 35℃后,活性氧的积累超出了保护酶的清除能力,膜系统受到伤害。高温胁迫下,ASA 和脯氨酸含量持续积累,说明这两种抗氧化物质对活性氧的清除起到了重要的作用。

### 参考文献:

- [1] 曹仪植,宋占午. 植物生理学. 兰州大学出版社,1998.
- [2] 孙业民, 马兰, 李朝周. 不同类型酸胁迫对云杉叶细胞膜及其保护系统损伤机制的比较[J]. 林业科学, 2012, 48(6): 56 ~ 62.
- [3] 杨鑫光,傅华等. 干旱胁迫下幼苗期霸王龙的生理响应[J]. 草业学报,2007,16(5):107 ~ 119.
- [4] 何晓明,林毓娥,陈清华,等. 高温对黄瓜幼苗生长,脯氨酸含量及 SOD 酶活性的影响[J]. 上海交通大学学报: 农业科学版, 2002, 20(1): 30 ~ 33.
- [5] 何森,王欢,徐鹏飞,等. 幼幼苗对复合盐碱胁迫的生理响应[J]. 西北植物学报, 2016, 36(3): 506 ~ 514.
- [6] 师晨娟,刘勇,荆涛. 植物激素抗逆性研究进展[J]. 世界林业研究, 2006, 19(5): 21 ~ 26.
- [7] 程积民,万惠娥,杜锋. 黄土高原半干旱区退化灌草植被的恢复与重建[J]. 林业科学,2001,37(4):51 ~ 57.
- [8] 蒋志荣,杨占彪,汪君,等. 兰州九州台四种绿化树种抗旱性机理比较研究[J]. 中国沙漠, 2006, 26(4).
- [9] 史元春,赵成章,宋清华,等. 兰州北山侧柏株高与冠幅,胸径异速生长关系的坡向差异性[J]. 生态学杂志, 2015, 34(7): 1879 ~ 1885.
- [10] 李合生,孙群等. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 高等教育出版社. 2000, 164 ~ 168, 248 ~ 249, 258 ~ 260.
- [11] 邹琦. 植物生理学实验指导[M]. 中国农业出版社, 1995, 173 ~ 175.
- [12] 邵麟惠,于应文等. 灌木抗旱机理研究[J]. 草业科学,2007, 24(3):22 ~ 27.
- [13] 陈鹏,潘晓玲. 干旱和 NaCl 胁迫下梭梭幼苗中甜菜碱含量和甜菜碱醛脱氢酶活性的变化(简报)[J]. 植物生理学通讯, 2001,37(6):520 ~ 522.
- [14] 萧浪涛,王三根. 植物生理学[M]. 中国农业出版社,2004.
- [15] 马德华,庞金安,霍振荣,等. 高温对黄瓜幼苗膜脂过氧化作用的影响[J]. 西北植物学报,2000,20(1):141 ~ 144.

(下转第 22 页)

- [9] 有样亮,邢世岩,张友朋.等.核桃抗病育种研究进展[J].山东林业科技,2001(6):35-36.
- [10] 白仲奎.河北省核桃新品种选育决选研究[J].河北果树,2000(4):14-16.
- [11] 冯连芬,吕芳德,张亚萍,等.我国核桃育种及其栽培技术研究进展[J].经济林研究,2006,24(2):69-73.
- [12] 张清浩,刘同辉,李红杰,等.核桃嫩枝扦插育苗技术[J].河南林业科技,2009,29(2):101-102.
- [13] 付达荣.川西高海拔地区核桃良种繁育技术研究[J].林业科技通讯,2000,(1):28-29.
- [14] 陈雷,庄严.薄壳山核桃良种繁育技术[J].山西果树,2015,(6):31-33,42.
- [15] 胡继周,马朝阳.核桃优质苗木培育技术研究[J].林业科技开发,2002,16(5):47-49.
- [16] 吴利军,马朝阳,胡继周.核桃双刃刀方块芽接技术探究[J].甘肃农业,2006,(12):42.
- [17] 傅松玲,吴照柏.美国山核桃嫁接与栽培技术研究[J].经济林研究,2011,19(4):11-13.
- [18] 王根宪.核桃暖气温室嫁接技术研究[J].河北果树,1997,(3):30-31.
- [19] 杨华廷.核桃大树高接改劣换优技术[J].山西果树,1994,(1):22-24.
- [20] 奚声珂.核桃嫩枝嫁接技术的研究[J].林业科学研究,1992,5(5):531-535.
- [21] 张丽仙,付文.核桃整形修剪中存在的问题及对策[J].林业调查规划,2017,42(4):119-122.
- [22] 杨源.核桃丰产栽培技术[M].昆明:云南科技出版社,2008:35.
- [23] 林向群,黄佳聪,熊健.核桃提质增效技术实证研究[J].林业调查规划,2016,41(5):55-59.
- [24] 于菊梅,张建廷.核桃丰产栽培技术[J].中国林副特产,2011,(4):50-51.
- [25] 滕康利,金锡凤,杨兴华.核桃树的主要器官养分周年动态[J].山东农业科学,1996,(5):23-26.
- [26] 盖素芬,赵宝军,郑庆田.早实核桃不同生育期主要器官氮、磷、钾含量变化规律及特征[J].经济林研究,2002,20(2):63-66.
- [27] 赵明范.核桃叶片N、P、K元素营养诊断指标的研究[J].林业科学,1991,27(6):625-657.
- [28] 宫永红,盖素芬,赵宝军,等.核桃叶片中氮、磷、钾含量及年动态变化规律研究[J].辽宁林业科技,2002,(6):9-10,21.
- [29] 姬生锋,胡娃娃,刘文瑞,等.核桃主要病虫害综合防治技术[J].陕西林业科技,2004,(4):68-69.
- [30] 杨文衡,张建光.二十年来核桃科研的进展[J].河北农业大学学报,1983,6(3):33-44.
- [31] 中南林学院主编.经济林栽培学(第2版)[M].北京:中国林业出版社,1989.
- [32] 马婷,陈宏伟,熊新武,等.不同施肥处理对美国山核桃嫁接苗生长的影响[J].安徽农业科学,2012,40(02):871-872,971.
- [33] 李昌伟,连兆煌.农业化学研究法[M].北京:农业出版社,1980.
- [34] 河北农业大学主编.果树栽培学各论(北方本)(第2版)[M].北京:中国农业出版社,1994.
- [35] 闵安民,王宇,费楠.不同龄期及不同长势核桃的养分特征[J].经济林研究,2007,25(1):30-33.
- [36] 陈虹,董玉芝,朱小虎,等.新疆早实核桃品种测土配方施肥肥效试验初报[J].新疆农业科学,2010,47(8):1584-1589.

(上接第17页)

- [16] 尹坚贵,罗庆熙,王景东,等.番茄耐热性鉴定方法研究[J].西南农业学报,2001,14(2):62-65.
- [17] 王志会,夏新莉.我国柠条抗旱性研究现状[J].河北林果研究,2006,21(4):388-391.
- [18] Price A H, Hendry G A F. Iron catalyzed oxygen radical formation and its possible contribution to drought damage in nine native grasses and three cereals[J]. Plant Cell Environ. 1999, 14:477-481.
- [19] Ma C C, Gao Y B, Guo H Y, et al. Photosynthesis, transpiration, and water use efficiency of *Caragana microphylla*, *C. intermedia*, and *C. korshinskii*[J]. Photosynthetica, 2004, 42(1):65-70.
- [20] 夏新莉,郑彩霞,尹伟伦.土壤干旱对樟子松针叶膜脂过氧化膜脂成分和乙烯释放的影响[J].林业科学,2000,36(3):8-12.
- [21] 龚吉蕊,赵爱芬,张立新,张新时.干旱胁迫下几种荒漠植物抗氧化能力的比较研究[J].西北植物学报,2004,37(6):520-522.
- [22] 克雷默.植物的水分关系[M].许旭旦等译.北京:科学出版社,1989,461-481.
- [23] 张庆峰,徐胜,李建龙.高温胁迫下高羊茅生理生化特性研究[J].草业科学,2006,23(4):26-28.
- [24] 杨九艳,杨劼.5种锦鸡儿属植物渗透调节物质的变化[J].内蒙古大学学报(自然科学版),2005,36(6):677-682.
- [25] Turner N C. Concurrent comparisons of stomatal behavior, water status, and evaporation of maize in soil at high or low water potential[J]. Plant Physiology, 1975, 55(5):932-936.
- [26] 王娟,李德全.逆境条件下植物体内渗透调节物质的积累与活性氧代谢[J].植物学通报,2001,18(4):459-465.