

doi:10.16779/j.cnki.1003-5508.2018.04.003

## 核桃抗旱性研究进展

王寒茹<sup>2</sup>, 李丕军<sup>2</sup>, 刘 华<sup>1\*</sup>, 邢文曦<sup>2</sup>, 郑崇文<sup>2</sup>

(1. 安徽农业大学, 安徽 合肥 230036; 2. 四川省林业科学研究院, 四川 成都 610081)

**摘要:**核桃是世界上著名干果,也是优质硬阔木材树种,主要分布在干旱、半干旱、湿润、半湿润地区,均会受到不同干旱程度的影响。干旱作为一种水分胁迫,对植物的影响主要表现在生长发育及其生理代谢过程。本文系统的综述了国内外关于核桃在干旱条件下核桃形态结构、组织水分状况、质膜系统、渗透调节物质和保护酶系统的变化情况,以期对筛选和培育抗旱高产的核桃品种,对核桃产业的可持续发展提供理论依据。干旱是植物经常遭受的一种逆境,全世界干旱、半干旱地区占全球的43%,在湿润、半湿润地区有时也会出现一定程度的夏旱。干旱对经济林的影响非常大,特别是在干旱胁迫下,对核桃的生长、产量以及坚果质量都有较大影响。为了了解不同核桃品种的抗旱能力,需要了解核桃在干旱条件下生理生化响应,探索机制。筛选和培育抗旱高产的核桃品种,对核桃产业的可持续发展提供理论依据。

**关键词:**干旱;核桃;抗旱性

**中图分类号:**S664.1 **文献标识码:**A **文章编号:**1003-5508(2018)04-0012-05

## Advances in Researches on the Drought Resistance of Walnuts

WANG Han-ru<sup>1,2</sup> LI Pi-jun<sup>2</sup> LIU Hua<sup>1\*</sup> XING Wen-xi<sup>2</sup> ZHENG Chong-wen<sup>2</sup>

(1. School of Forestry & Landscape Architecture. Anhui Agricultural University, Hefei 230036, China;

2. Sichuan academy of forestry science. Chengdu 610081, China)

**Abstract:** The walnut was one of the world's famous dried fruits. also a hardwood species with high quality. It was mainly distributed in arid, semi-arid, humid and semi-humid areas, and affected by different degrees of drought. Drought, as a water stress, impacted on plants mainly in the growth, development and physiological metabolic process. Native and foreign researches were systematically reviewed in the changes of walnut morphology, tissue water status, plasma membrane system, osmotic adjustment substances and protective enzyme system under drought conditions. In order to provide a theoretical basis for screening and breeding of drought-resistant and high-yield varieties of walnuts, and the sustainable development of walnut industry. Drought was an adversity that plants often suffered, the world's arid and semi-arid regions accounted for 43% of the world's total area, and sometimes there would be a certain degree of summer drought in the humid and semi humid areas. The impact of drought on economic forests was very large, especially on the growth, yield and quality of nuts. In order to acquaint the different varieties of walnut drought resistance, it was necessary to understand the physiological and biochemical response of the walnuts in drought conditions, and to explore the mechanism. It could provide a theoretical basis for sustainable development of walnut industry to screen and breed drought-resistant high-yield varieties of the walnut.

收稿日期:2018-07-06

基金项目:突破性林木育种材料与技术创新,编号2016NYZ0035;核桃耐涝抗旱砧木选择研究,编号2018JBKY07;四川核桃主栽品种选择研究,编号2018CZZX17。

作者简介:王寒茹(1993-),女,汉族,陕西西安人,在读硕士研究生,专业:园林植物与观赏园艺。e-mai:1216368936@qq.com。

\* 通讯作者:刘华(1976-),女,博士,副教授,主要从事森林培育,e-mail:liuhuanmg@126.com。

**Key words:** Drought, Walnut, Drought resistance

核桃(*Juglans regia*)又称胡桃、羌桃,为胡桃科胡桃属植物,具有健胃、补血、润肺、养神等功效,并与扁桃、腰果、榛子并称为世界著名的“四大干果”,其药用、食用和经济价值均很高。主要分布在中亚、西亚、南亚和欧洲,国内在四川,山东,云南等 21 个省(市、区)。不同地区不同核桃的品种之间也存在着差异。蔡利娟<sup>[1]</sup>对引进核桃香玲、新疆早熟核桃等,乡土核桃早实核桃、美罗 2 号等和杂交核桃蜀龄、早丰等进行测量,得出结论 3 种核桃总体树形差异不大,但杂交核桃的 3 径(腹径、缝径、果高)平均值最大,引进核桃次之,乡土核桃最小。在化学组成上杂交核桃 Vc 和粗蛋白比其他两种高,引进核桃粗脂肪最高,乡土核桃 Vc、粗蛋白和粗脂肪都适中。核桃的生长受到各个方面的影响,陈虹<sup>[2]</sup>采用田间实验与室内分析结合的方法发现影响核桃的因素包括生殖特性、环境胁迫、库源关系、基因调控。其中环境胁迫有水分胁迫和温度胁迫,水分胁迫有干旱胁迫和水淹胁迫。孙凡<sup>[3]</sup>采用盆栽法发现在实验中干旱对长山核桃生长的影响最大,20 天左右几乎完全死亡,淹水对薄壳山核桃影响最大,但植物长期淹水过程并没有全部死亡,存活率 87.5%。经过大量实验发现核桃在干旱胁迫条件下其变化是有规律的,随着干旱时间的增加,核桃叶片水势总体呈下降趋势,生物量方面,侧枝,主干生长缓慢,叶片数量逐渐减少,到最后几乎没有,核桃侧枝,主干,叶片的干重逐渐降低,叶片相对电导率上升,叶片相对含水量逐渐降低,根系活力逐渐降低,核桃叶片脯氨酸含量呈现逐渐增加的趋势,核桃叶片中可溶性糖的含量也呈增加趋势,可溶性蛋白含量则呈现先增加后减少的趋势,超氧化物歧化酶(SOD)活性先升高后下降,丙二醛含量均有明显增加。

## 1 干旱对核桃植株形态结构的影响

### 1.1 干旱对根系的影响

根系是陆生植物吸水的主要器官,抗旱性强的植物往往根系发达。王振元<sup>[4]</sup>采用 PEG-6000 模拟干旱胁迫法,对 6 个品种的核桃的幼根进行研究,发现在干旱胁迫条件下,所有不同品种核桃的幼根的根长均有所减少,相对含水量也出现很大程度的减少,且各个品种之间相对含水量的差异显著。幼根的游离脯氨酸含量增大,可溶性糖含量增大,可溶性

蛋白的含量先增大后减少。田艳<sup>[5]</sup>用野生光核桃幼苗为研究对象,设计 4 d、8 d、12 d、16 d。其根系长度随时间有所减少,干旱 16d 根系受到土壤板结的机械损伤,实验组土壤含水量和根系含水量都随干旱时间的增加而减少,干旱 16d 含水量达到最低。

### 1.2 干旱对枝条的影响

目前关于胁迫对植物茎形态的研究较少,刘杜松<sup>[6]</sup>采用自然干旱胁迫及复水的方法,研究了 12 个早实核桃品种苗木的抗性,其为试材,采用自然干旱胁迫及复水的方法,结果显示,核桃的粗度相对生长量可以作为判断核桃其抗旱能力的指标之一。孙红梅<sup>[7]</sup>采用同样的方法,分别在胁迫第 0 d、11 d、22 d、33 d、44 d、55 d 和复水后进行取样,结果认为在 0 d~11 d 时,各早实核桃枝条长度和粗度增幅较大,随胁迫程度的加剧,枝条长度和粗度增加不显著,复水后,各植株得到正常水分供应,枝条再次显著增长和加粗。

### 1.3 干旱对叶片的影响

叶片是植物进行光合作用的主要器官,同时植物丧失的大部分水分也是通过叶片的蒸腾作用丧失的。当植物处于缺水状态时,其外部形态表现敏感,尤以叶片表现明显。在干旱条件下,总叶面积会减少,叶片停止扩展,叶片萎蔫,有落叶现象。叶片的形态和解剖结构都与抗旱性有一定的联系。白重炎<sup>[8]</sup>等通过石蜡切片,对采自陕西渭北核桃开发研究中心基地(黄龙)12 个核桃品种叶片的抗旱性结构进行了详细的分析研究。结果表明,叶肉上表皮厚度、栅栏组织占叶厚度的比例及叶脉维管束长径是比较好的抗旱性指标。孙志超<sup>[9]</sup>采用石蜡切片、模拟干旱处理及透射电镜等技术对 3 种山核桃叶片、1 a 生枝条及叶绿体的结构特性进行了观察,并将叶片上下表皮、栅栏组织、海绵组织等 15 类指标聚为 5 类,通过相关指数比较筛选出了海绵组织厚度、皮孔长度、栅栏组织与海绵组织厚度比、皮层厚度及导管长度作为评价山核桃耐旱性能的指标。

## 2 干旱对核桃生理指标的影响

### 2.1 干旱对核桃组织水分状况的影响

叶片水分是维持植物正常代谢的基础,一般而言,干旱胁迫发生时,叶片水分降低,其高低在一定程度上可以反映叶片保水能力的强弱<sup>[10]</sup>。植物在

干旱情况下反映水分状况的指标有相对含水量、水分饱和亏缺、叶片水势等。在干旱情况下抗旱性强的树种相对含水量下降的比抗旱性弱的树种缓慢,以便维持植物的正常生长<sup>[11]</sup>。植物叶水势是植物缺水的一项重要指标,其值的高低及稳定性可用来衡量植物抗旱性强弱<sup>[12]</sup>。陈永坤<sup>[13]</sup>等采用 PEG-6000 人工模拟干旱胁迫的方法对漾濞核桃幼苗叶片相对含水量进行研究,结果表明,随干旱胁迫加剧,幼苗相对含水量逐渐降低。韩瑞宏<sup>[14]</sup>对干旱胁迫下其叶片水分代谢变化进行研究,结果表明,干旱胁迫下苜蓿叶片水势、叶片相对含水量降低,水分饱和和亏缺增加。在干旱条件下还发现核桃叶片相对电导率随着土壤和茎水势的降低而显著下降<sup>[33]</sup>。

## 2.2 干旱对核桃光合作用的影响

光合作用是植物生长最基本的生理过程,干旱逆境下,净光合速率是植物光合能力最直接的体现,其大小直接决定着植物光合作用的强弱<sup>[15]</sup>。水分胁迫下光合速率的下降受气孔因素和非气孔因素的双重限制。此外,也由于水分胁迫使生长受到抑制、叶面积减少而限制了光合作用。在轻度水分亏缺下,光合作用降低的原因是气孔性限制造成的。中度至重度的水分胁迫下,气孔虽然部分或全部关闭,但叶组织内 CO<sub>2</sub> 浓度反而升高,此时光合速率下降是由非气孔因素造成的。此外,叶绿素作为植物光合作用的物质基础,其质量分数的高低直接影响光合能力<sup>[16]</sup>。在对核桃的研究中发现,干旱条件下气孔的关闭和热量同时作用对叶片产生的作用直接影响限制了光合作用,表明在土壤水分亏缺时,天气炎热和干燥会影响植物的光合作用<sup>[27]</sup>。研究发现,不同薄壳山核桃品种叶绿素质量分数在干旱胁迫时均有不同程度的降低<sup>[17]</sup>。孙红梅<sup>[6]</sup>采用自然干旱及复水处理,结果表明,干旱和复水过程中,核桃叶片的净光合速率、叶绿素荧光参数、F<sub>v</sub>/F<sub>M</sub> 和 F<sub>v</sub>/F<sub>0</sub> 均在干旱胁迫时逐渐降低,复水后升高,但未恢复到正常水平。

## 2.3 干旱对核桃质膜系统的影响

细胞膜的选择透性是膜系统最重要的功能之一。植物在受到干旱等逆境胁迫后,原生质膜遭到损伤,使膜透性增大,使细胞对部分内含物失去控制,电解质大量外渗,植物组织外渗液电导值增大,故使用电导法测定植物原质膜透性来可作为鉴定植物抗逆性强弱的指标之一<sup>[18]</sup>。相对电导率可反映逆境条件下质膜透性的变化趋势。核桃叶片在干旱胁迫条件下,相对电导率上升,且各处理及 CK 条件

下,其上升速率趋于一致<sup>[19]</sup>。余甜<sup>[20]</sup>等以 3 种类型新疆野生核桃幼苗木为试材,采用自然干旱胁迫的方法对浇水后 5 d、10 d、15 d、20 d、25 d 的新疆核桃叶片进行抗旱性生理指标测定结果表明,在胁迫后 15 d,“卵圆型”核桃的质膜相对透性骤然升高达到最大值。孙志超<sup>[9]</sup>等采用石蜡切片、模拟干旱处理及透射电镜等技术对 3 种山核桃进行研究,通过相关指数比较筛选出了海绵组织厚度、皮孔长度、栅栏组织与海绵组织厚度比、皮层厚度及导管长度作为评价山核桃耐旱性能的指标。白重炎<sup>[8]</sup>等对陕西渭北核桃开发研究中心基地 12 个核桃品种叶片的抗旱性结构进行了详细的分析研究,结果表明,叶肉上表皮厚度、栅栏组织占叶厚度的比例及叶脉维管束长径是比较好的抗旱性指标。

植物在进行生理活动时会产生活性自由,正常情况下这些活性自由基会被植物体内的抗氧化体系所清除,但在干旱情况下抗氧化系统不能正常清除活性自由基,导致体内自由基积累,对植物产生毒害。活性氧自由基在植物细胞内大量富集,会引发细胞膜脂过氧化作用,破坏细胞膜的正常生理功能,且其产物丙二醛过量产生和累积会进一步加剧对细胞的毒害作用<sup>[21]</sup>。因为丙二醛是细胞膜脂过氧化的产物。其含量可以反映过氧化的程度<sup>[22]</sup>。所以丙二醛含量可以作为判断植物抗旱性的指标。侯栋<sup>[23]</sup>等在研究不同干旱胁迫处理的试验中得出结论:4 个品种核桃叶片的丙二醛(MDA)含量均随干旱胁迫的加剧不断增加。

## 2.4 干旱对核桃渗透调节物质的影响

渗透调节是指植物在干旱等逆境下,通过提高细胞液浓度,降低渗透势来维持一定的膨压,维持植物的正常生理功能的一种机制。植物自身合成的渗透调节性物质有可溶性糖、可溶性蛋白、游离脯氨酸等。植物在受到干旱胁迫时,体内会积累大量的渗透调节物质,降低细胞内的渗透势,维持植物正常的生理生化过程<sup>[24]</sup>。Naser<sup>[25]</sup>等通过实验证明可溶性糖在核桃抗旱方面起到重要作用。同时干旱胁迫条件下各个品种的核桃脯氨酸含量均增加,而且抗旱性强的品种脯氨酸含量明显高于不耐旱的品种,耐旱性强度与脯氨酸含量成正比,因此脯氨酸也可以作为核桃抗旱性研究的指标。王振元<sup>[4]</sup>等采用干旱模拟试验的研究结果是,在供试核桃品种的幼根和幼叶中,游离脯氨酸含量随胁迫程度增加均呈现逐渐增加的趋势,且幼叶对干旱胁迫较幼根更敏感;可溶性糖含量也呈增加趋势,可溶性蛋白含量则呈

现先增加后减少的趋势,游离脯氨酸和可溶性蛋白这两种物质的含量在“鲁光”幼苗中最高,说明该品种的渗透调节能力较强,即对干旱的抵抗能力较强。陈永坤等通过人工模拟干旱胁迫的方法对漾濞核桃幼苗叶片、可溶性糖、可溶性蛋白质、MDA 和游离脯氨酸等生理生化指标的变化进行研究<sup>[13]</sup>。

### 2.5 干旱对核桃抗氧化酶系统的影响

干旱对植物的伤害与干旱条件下植物体内活性氧积累导致膜脂过氧化对植物造成毒害。活性氧的积累与植物体内保护酶的活性和抗氧化剂含量有直接的关系。众多研究表明,超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)是反映植物抗旱性的重要代谢响应产物,不同的试验材料其 SOD、POD 活性在干旱胁迫下的变化趋势不尽相同。侯栋<sup>[23]</sup>等以丰辉、香玲、鲁光和元林 4 个核桃品种为试材,研究不同干旱胁迫处理对 SOD、POD 的影响,SOD 和 POD 活性先上升后下降是因为干旱胁迫使植物体内产生较多的活性氧,诱导 SOD 和 POD 活性提高以清除活性氧,减轻伤害。而在重度干旱胁迫时,植物体内严重缺水而影响酶活性,缺水还会导致体内蛋白质合成受阻或分解,从而使酶活性降低。刘济明<sup>[27]</sup>等以罗甸小米核桃为研究对象,研究在不同水分处理下罗甸小米核桃叶片 3 种抗氧化保护酶(SOD、CAT、POD)的变化,随着干旱胁迫时间的延长,罗甸小米核桃保护酶 SOD 活性呈上升趋势,POD 活性呈先上升后下降再上升趋势,CAT 活性除重度胁迫外均呈 W 型变化。在重度干旱胁迫下,罗甸小米核桃各类保护酶的活性在总体上均高于正常供水、轻度干旱胁迫和中度干旱胁迫。干旱胁迫初期,CAT 活性变化趋势与 POD 活性相反,说明 3 种保护酶能够相互配合协同作用,以降低膜脂过氧化程度,减少水分胁迫造成的伤害。抗氧化酶之间的差异(如 SOD、APX、POD、PPO、LOX、PAO 和 CAT)核桃基因型之间的差异可能是由于其抗旱机制的不同所导致的,抗旱性强的核桃幼苗脯氨酸含量较高,伴随着较高的抗氧化酶活性,这些结果表明脯氨酸的积累能激活抗氧化作用<sup>[34]</sup>。

### 2.6 干旱对基因的影响

分子水平抗旱性主要是指植物在干旱条件下,通过核酸、蛋白质、基因的表达、调控、合成等一系列分子水平的响应抵抗干旱胁迫,例如逆境蛋白的合成、抗旱基因表达<sup>[28][29]</sup>。李长江<sup>[30]</sup>对 8 周的青扞幼苗在温室内进行干旱胁迫培养,进行分子水平研究,结果发现 *PwWDSI* 基因能被干旱所诱导,参与干

旱胁迫的信号通路。朱双<sup>[31]</sup>选取长势一致的麻风树幼苗,待其长出 6 片真叶时进行干旱处理,对麻风树的根、叶、茎韧皮部和韧皮层的 RNA 提取研究,发现 LEA 蛋白明显上调表达,表明其参与了麻风树干旱胁迫的响应过程。NAC、MYB、AP2/ERF 等上调表达,说明转录因子对麻风树干旱胁迫的响应过程起重要作用。采用植物基因工程技术的方法,Di Wang<sup>[32]</sup>对水稻不同时期的叶、根的基因表达谱进行分析,得到了 5 284 个干旱胁迫差异表达基因。朱双<sup>[31]</sup>利用数字基因表达谱技术鉴定和分析植物的抗旱性。

## 3 核桃抗旱性研究展望

目前,关于核桃抗旱性研究主要涉及生物量变化,形态变化和生理生化的分析,但都不够全面,往往只是研究了某一部分,或者生育期的某一段时期,所以要判断核桃不同品种抗旱性的强弱,需要建立一个完整的全生育期抗旱性指标的判别体系,从而提高对核桃各个品种抗旱性强弱判断的准确性和科学性。另外随着现代分子生物学的发展,人们逐渐采用分子技术对植物的抗旱性进行研究,但目前分子技术还不够完善,如朱双<sup>[31]</sup>对麻风树在干旱胁迫下的响应表达谱进行研究,共测得 20 838 个表达序列,但仍有 1 238 个序列没有注释,这些问题有待于进一步的解答。在未来的研究中,应利用基因组、染色体免疫共沉淀及酵母杂交等技术研究表观遗传、转录因子以及信号通路调节等从本质上探究植物的抗旱特性。

干旱是限制植物生长发育的重要环境因子,也是目前制约农业生产的一个全球性问题,全世界干旱、半干旱地区总面积约占陆地面积的 43%,我国是世界上主要的干旱国家之一,全国干旱、半干旱地区约占总国土面积的 50% 左右。核桃是我国经济林物种之一,近些年来,核桃产业发展迅速,但干旱、土壤瘠薄、管理技术欠缺等因素制约影响了核桃产业的发展。目前关于核桃抗旱性研究的文献不多,抗旱性的研究主要集中在农作物,关于经济林抗旱性的研究甚少。本文将近年来国内外关于核桃抗旱性的研究进行整合研究,综合起来分析各项指标与核桃抗旱性的关系。

目前,我国实生核桃树两亿多株,为核桃抗逆育种,尤其是抗旱育种提供了丰富的种质资源。从众多实生苗中选育经济效益好的,抗旱性强的单株作

为筛选对象,并对其后代进行进一步观察和筛选,最终选定出抗旱良种。通过对不同品种核桃在干旱胁迫下形态结构,生物量,生理生化等指标进行研究,并利用综合评价方法对供实验的核桃品种的抗旱型进行评价,为核桃抗旱性研究提供依据。因此,对现有核桃开展抗旱性研究,筛选耐旱性强的品种,对核桃的推广应用、节水抗旱栽培具有重要理论价值和实践意义。

### 参考文献:

- [1] 蔡利娟. 不同核桃类群综合性状的比较研究[D]. 四川农业大学,2014.
- [2] 陈虹. 新疆早实核桃果实生长发育影响因素[D]. 新疆农业大学,2016.
- [3] 孙凡,赵靖明,姚小华,等. 水分胁迫逆境处理对水土保持经济树种长山核桃生理特性的影响[J]. 西南大学学报(自然科学版),2014,36(4):1~7.
- [4] 王振元. 不同核桃品种抗旱性初步研究[D]. 西北农林科技大学,2014.
- [5] 田艳. 干旱胁迫下光核桃根系响应机制初步研究[D]. 东北林业大学,2016.
- [6] 刘杜玲,彭少兵,孙红梅,等. 早实核桃不同品种抗旱性综合评价[J]. 园艺学报,2014,41(5):967~974.
- [7] 孙红梅. 早实核桃对低温和干旱胁迫的生理响应及抗逆性综合评价[D]. 西北农林科技大学,2012.
- [8] 白重炎,高尚风,张颖,等. 12个核桃品种叶片解剖结构及其抗旱性研究[J]. 西北农业学报,2010,19(7):125~128.
- [9] 孙志超,程慧,郭文磊,等. 山核桃枝叶耐旱特性分析[J]. 果树报,2015,32(04):633~640+738.
- [10] 王海珍,梁宗锁. 黄土高原乡土树种抗旱生理指标的主成分分析[J]. 塔里木农垦大学学报,2004,16(1):13~15.
- [11] Marshall J, Rutledge R, Blumwald E, et al. Reduction in turgid water volume in jack pine, white spruce and black spruce in response to drought and paclobutrazol. *Tree Physiology*, 2000, 20: 701~707.
- [12] 曹铁森,许明宪,王维友,等. 水分胁迫对梨幼树叶水势的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版),1992,20(1):91~94.
- [13] 陈永坤,汪宇. PEG模拟干旱胁迫对漾濞核桃幼苗抗性物质的影响[J]. 西南林业大学学报,2013,33(4):103~106.
- [14] 韩瑞宏,田华,高桂娟,等. 干旱胁迫下紫花苜蓿叶片水分代谢与两种渗透调节物质的变化[J]. 华北农学报,2008,23(4):140~144.
- [15] 何海洋,彭方仁,张瑞,等. 不同品种美国山核桃嫁接苗光合特性比较[J]. 南京林业大学学报(自然科学版),2015,39(04):19~25.
- [16] 曹丹,陈道钜,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.
- [17] Khoyerdi FF, Shamshiri MH, Estaji A, et al. Changes in some physiological and osmotic parameters of several pistachio genotypes under drought stress. *SCIENTIA HORTICULTURAE*, 2015, 198(10):44~51.
- [18] 刘丽君,王以芝,尹田夫. 根际干旱对大豆幼苗细胞质膜相对透性及生物产量的影响[J]. 大豆科学,1986,5(2):117~122.
- [19] 胡学华. 核桃抗旱生理研究[J]. 内江科技,2006,1(9):91.
- [20] 余甜,徐敏,张萍,等. 新疆野核桃抗旱性研究[J]. 江苏农业科学,2016,44(1):194~196.
- [21] 史宝胜,刘冬云,张晓磊,等. 水分胁迫对金叶榆含水量、细胞质膜相对透性和抗氧化系统的影响[J]. 西北农业学报,2010,19(9):88~92.
- [22] Rao N, Sarma P, Chander S. real-time adaptive irrigation scheduling under a limited water supply. *Agricultural water Management*, 1992, 20(4):267~279.
- [23] 侯栋,马风云,王笛. 干旱胁迫对4核桃品种生化指标的影响[J]. 西南林学院学报,2010,30(3):24~27.
- [24] 李合生. 现代植物生理学[M]. 北京:高等教育出版社,2006.
- [25] Naser, L. V. Kouroshk. Bahman A. Reza. Soluble sugars and proline accumulation play a role as effective indices for drought tolerance screening in persian walnut (*Juglans regia* L.) during germination. *Fruits*, 2010, 65(2):97~112.
- [26] 刘济明,赵晓鹏,廖小峰,等. 罗甸小米核桃抗氧化保护酶活性和丙二醛含量对干旱胁迫的响应[J]. 河南农业科学,2012,41(9):122~126.
- [27] A. Rosati, S. Metcalf, R. Buchner, A. Fulton & B. Lampinen. Tree water status and gas exchange in walnut under drought, high temperature and vapour pressure deficit. *July*, 2005, 81(3):415~420.
- [28] Lopes MS, Araus JL, Heerden PD, et al. Enhancing drought tolerance in C(4) crops[J]. *Journal Of Experimental Botany*, 2011, 62(9):3135~3153.
- [29] Golldeck D, Luking L, Yang O. Plant tolerance to drought and salinity: stress regulating transcription factors and their functional significance in the cellular transcriptional network[J]. *Plant Cell Reports*, 2011, 30(8):1383~1391.
- [30] 李长江,崔晓燕,孙帆,等. 青杆干旱诱导基因 PwWDS1 的 cDNA 分离与表达分析[J]. 林业科学,2014,50(04):129~136.
- [31] 朱双. 麻疯树干旱胁迫基因表达谱分析[D]. 华南植物园,2012.
- [32] Di Wang, Yajiao Pan, Xiuqin Zhao. Genome-wide temporal-spatial gene expression profiling of drought responsiveness in rice [J]. *BMC Genomic*, 2011, 12:149.
- [33] Daniela Jerszurki, Valentin Couvreur, Toby Maxwell, Lucas de Carvalho Ramos Silva, Nicholas Matsumoto, Kenneth Shackel, Jorge Luiz Moretti de Souza, Jan Hopmans. Impact of root growth and hydraulic conductance on canopy carbon-water relations of young walnut trees (*Juglans regia* L.) under drought[J]. *Scientia Horticulturae*, 2017.
- [34] K Vahdati, N Lotfi. Abiotic Stress Tolerance in Plants with Emphasizing on Drought and Salinity Stresses in Walnut[M]. *Abiotic Stress-Plant Responses and Applications in Agriculture*, 2013.