

# 不同 pH 磷酸缓冲液对冬小麦花后干旱胁迫的减缓效应研究

赵姣<sup>1,2</sup> 王超<sup>1</sup> 张俊丽<sup>1</sup> 钱景琪<sup>1</sup> 居辉<sup>3</sup> 王志敏<sup>1</sup> 张英华<sup>1\*</sup>

(1. 中国农业大学 农学院,北京 100193;

2. 南昌工程学院水利与生态工程学院,南昌 330099;

3. 中国农业科学院 农业环境与可持续发展研究所,北京 100081)

**摘要** 为进一步明确 pH 缓冲液对冬小麦抗逆性的影响效应与机制,在温室盆栽环境下,于花后设置正常水分和干旱胁迫两种条件,考察了 pH 5.5 和 pH 7.5 磷酸缓冲液处理对干旱胁迫下旗叶的相对电导率、光合性状、抗氧化酶活性等指标及产量的影响。结果表明:干旱胁迫显著增加了旗叶相对电导率,但 pH 5.5 和 pH 7.5 缓冲液处理下旗叶相对电导率增加幅度较小,其质膜相对较稳定;2 种缓冲液处理均减轻了干旱对旗叶光合性能的影响,表现在处理后叶片光合速率、叶绿素荧光参数( $F_v/F_m$ )、SPAD 值均显著高于喷水对照,特别是 pH 5.5 缓冲液处理效应更为明显;干旱胁迫诱导增强了旗叶 CAT、POD 和 SOD 等抗氧化酶活性,两种缓冲液处理进一步提高了 CAT 和 POD 的活性,其中 pH 5.5 缓冲液处理对 CAT、pH 7.5 缓冲液处理对 POD 相对影响效应更明显;干旱胁迫显著降低了穗粒重,但两种缓冲液处理的穗粒重降低幅度较小,其产量均显著高于喷水对照。综合研究认为,pH 缓冲液处理能稳定细胞膜,增强旗叶抗氧化能力,能在一定程度上维持干旱胁迫下叶片的光合能力,减轻干旱胁迫对产量的不利影响。

**关键词** 冬小麦;pH 缓冲液;干旱胁迫;抗氧化酶;光合特性

中图分类号 S 3

文章编号 1007-4333(2016)08-0012-07

文献标志码 A

## Study on different pH buffers reducing the effect of drought stress after anthesis on winter wheat

ZHAO Jiao<sup>1,2</sup>, WANG Chao<sup>3</sup>, ZHANG Jun-li<sup>3</sup>, QIAN Jing-qi<sup>3</sup>,

JU Hui<sup>4</sup>, WANG Zhi-min<sup>3</sup>, ZHANG Ying-hua<sup>3\*</sup>

(1. College of Agronomy, China Agricultural University, Beijing 100193, China;

2. College of Water Conservancy and Ecological Engineering, Nanchang Institute of Technology, Nanchang 330099, China;

3. Institute of Environment and Sustainable Development in Agriculture, Chinese Academy of

Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

**Abstract** In order to further clarify the effect of pH buffer on the stress resistance of winter wheat, pot experiments were carried out with normal water and drought stress conditions after anthesis in the greenhouse. Two pH phosphate buffer solutions (pH 5.5 and pH 7.5) were sprayed after drought stress, changes of relative conductivity, photosynthetic characteristics, and the activities of antioxidant enzymes in flag leaf as well as grain yield were investigated. The results showed that drought stress significantly increased the leaf relative conductivity. However, plasma membrane was more relatively stable in the two pH buffer solution treatments. The effects of drought stress on flag leaf photosynthetic rate, chlorophyll fluorescence parameters ( $F_v/F_m$ ) and SPAD value were significantly alleviated in buffer solutions

收稿日期: 2015-11-10

基金项目: 国家重点基础研究发展计划项目(973 计划)(2012CB955904); 中央高校基本科研业务费专项资金项目(2016NX002); 国家自然科学基金项目(31401297); 国家小麦产业技术体系(CARS-03)

第一作者: 赵姣, 博士后, 主要从事作物高产栽培与生理研究, E-mail: zhaojiao277@163.com

通讯作者: 张英华, 副教授, 硕士生导师, 主要从事作物高产栽培与生理研究, E-mail: zhangyh1216@126.com

treatments, especially for pH 5.5. Drought stress increased the activities of leaf antioxidant enzymes including CAT, POD and SOD. Two buffer solutions further improved the activities of CAT and POD, in which pH 5.5 buffer solution had greater effect on CAT, while pH 7.5 buffer solution had greater effect on POD. The grain weight per spike was significantly reduced under drought stress. However, the reduction was significantly smaller under two pH buffer solutions than control. This study clarified that pH buffer solution could stabilize cell membrane, increase leaf antioxidant capacity, maintain leaf photosynthetic ability to a certain extent and thus mitigate the adverse effects of drought stress on yield.

**Keywords** winter wheat; pH buffer solution; drought stress; antioxidant enzyme; photosynthetic characteristics

干旱是影响我国北方小麦高产稳产的主要因素, 探寻有效的抗旱调控措施, 提高小麦的抗逆能力, 在小麦生产中具有重要意义<sup>[1-2]</sup>。已有研究表明, 一些外源物质如黄腐酸、 $\alpha$ -酮戊二酸、磷酸二氢钾、甜菜碱和水杨酸等可以作为抗旱剂调控作物对干旱的响应, 增强植株的抗旱能力, 减缓干旱胁迫对产量的影响<sup>[3-4]</sup>。ABA 可以调控气孔开闭, 在植物适应干旱胁迫中具有重要作用<sup>[5]</sup>。近年研究表明, 在干旱条件下, 玉米、菜豆、向日葵和大麦等植物木质部汁液的 pH 会呈现升高的趋势<sup>[6-8]</sup>, 并且这种碱化的趋势会对叶片伸长生长造成影响<sup>[9]</sup>。Wilkinson 等<sup>[10]</sup>进一步研究发现, 木质部汁液 pH 的变化可能作为潜在的调控信号, 与植物内源 ABA 协同调控气孔运动, 即木质部汁液碱化 (pH 升高) 可诱导气孔关闭。而 Bacon 等<sup>[8]</sup>在对大麦突变体 Az34 (ABA 合成受抑制突变体) 进行研究后认为, 木质部汁液碱化也可通过依赖于 ABA 的机制而使得植株叶片伸长率下降。这些研究表明, 干旱会影响植物内在 pH 环境, pH 变化很可能作为一种前期信号, 在植株响应干旱胁迫的过程中发挥调节作用<sup>[11]</sup>。但同时, 植物细胞内正常生化代谢过程又需要稳定且适宜的 pH 环境。因此, 通过外源物质调控植株内在 pH 环境, 进而调控植株对干旱的反应, 可能是提高植株抗逆性的重要途径。前期的研究表明小麦苗期进行 pH 缓冲溶液处理, 可以增强幼苗抗寒、抗旱性<sup>[12-13]</sup>, 但在小麦产量形成期, pH 缓冲液处理的效应尚不明确。为进一步探明 pH 缓冲液对小麦抗逆性的影响及机理, 本试验研究了花后干旱胁迫下 pH 缓冲溶液处理对冬小麦叶片生理机能及产量的影响。

## 1 材料与方 法

### 1.1 试验基本情况

试验分别于 2011—2012 年和 2012—2013 年在

中国农业大学科学园日光温室进行温室控水 (称重法) 盆栽试验, 供试材料为济麦 22。根据先前苗期不同 pH 缓冲液 ( $\text{KH}_2\text{PO}_4/\text{K}_2\text{HPO}_4$ ) 处理对冬小麦抗寒和抗旱效果的预备试验, 发现 pH 5.5 和 pH 7.5 磷酸缓冲液对植株抗逆性有较好的诱导增强效果<sup>[12]</sup>, 因此本试验选取这两种缓冲液作为处理试剂。

种子经 0.5% NaClO 消毒 20 min, 经低温春化处理播于塑料桶中。每桶装土 15 kg, 施混合肥 ( $m(\text{N}) : m(\text{P}) : m(\text{K}) = 1 : 1 : 1$ ) 22.5 g。待幼苗长至 3 叶 1 心时, 每桶留生长一致的植株 20 株。开花前保持桶内土壤水分适宜 (田间持水量的 75%~80%)。开花后 5 d 开始进行水分和缓冲液处理, 设置正常水分 (75%~80%, CK1) 和干旱胁迫 (45%~55%) 两种水分处理, 在干旱处理条件下设置 20 mmol/L pH 5.5 缓冲液 (T1)、20 mmol/L pH 7.5 缓冲液 (T2) 处理, 并以喷施蒸馏水为对照 (CK2)。各处理重复 6 次。花后 5 d 开始缓冲液叶面喷施处理 (喷施液含有 1% 吐温 20 ( $V_{\text{吐温}20}/V_{\text{水}}$ )), 连续喷施 4 次, 每天 1 次, 在 16:00—18:00 喷施。2012 年干旱处理直至小麦成熟。2013 年干旱处理 13 d 后恢复正常水分, 直至成熟。

### 1.2 测定项目与方法

在干旱胁迫处理不同时间进行冬小麦旗叶相关性状检测, 成熟期进行产量性状的测定。

电阻法测定相对电导率; PAM 2100 测定叶绿素荧光参数 ( $F_v/F_m$ ); 手持式 SPAD 仪测定叶片 SPAD 值; Li-6400 测定旗叶光合参数; 分光光度法测定 CAT 酶活性; 愈创木酚氧化法测定 POD 酶活性; 氮蓝四唑 (NBT) 法测定 SOD 酶活性<sup>[14-15]</sup>。

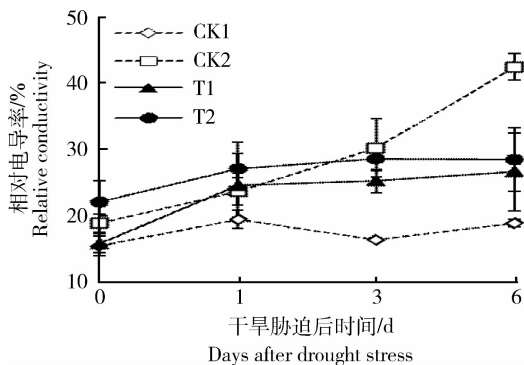
### 1.3 数据处理与统计分析

采用 Microsoft Excel 和 SPSS 17.0 进行数据处理和统计分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 pH 缓冲液对干旱胁迫下旗叶相对电导率的影响

植株相对电导率值反映了细胞质膜的透性。由图 1 可以看出,与正常水分相比,干旱胁迫显著提高了冬小麦旗叶的相对电导率,说明干旱胁迫对质膜透性有明显影响。在干旱胁迫下,两种缓冲液处理的旗叶相对电导率在处理 3 d 后明显低于干旱喷水对照。在胁迫后第 6 d,干旱喷水对照的相对电导率为 42.49%,而 T1(pH 5.5 缓冲液)和 T2(pH 7.5 缓冲液)处理分别为 26.61%和 28.54%,两者均与对照有显著差异( $P < 0.05$ )。说明 pH 缓冲溶液处理降低了干旱胁迫对质膜的破坏作用,且其降低效应  $T1 > T2$ 。



CK1, 正常水分; CK2, 干旱 + 蒸馏水; T1, 干旱 + pH 5.5 缓冲液; T2, 干旱 + pH 7.5 缓冲液。下同。

CK1, normal water; CK2, drought + water; T1, drought + pH 5.5 buffer; T2, drought + pH 7.5 buffer. The same below.

图 1 干旱胁迫下不同 pH 缓冲液处理旗叶相对电导率的变化 (2012—2013 年)

Fig. 1 Changes of the relative conductivity of flag leaf in different pH buffer solutions under drought stress (2012—2013)

### 2.2 pH 缓冲液对干旱胁迫下旗叶光合特性的影响

#### 2.2.1 pH 缓冲液对干旱胁迫下旗叶叶绿素荧光参数的影响

叶绿素荧光参数反映了 PS II 反应中心光化学效率。干旱胁迫对小麦旗叶叶绿素荧光参数  $F_v/F_m$  有较大的影响,胁迫 5 d 时,  $F_v/F_m$  显著降低 ( $P < 0.05$ ) (图 2)。在干旱处理下,喷施 pH 缓冲溶液处理  $F_v/F_m$  均高于喷水对照。在干旱处理第 7 d,  $F_v/F_m$  值的大小表现为:  $CK1 > T1 > T2 >$

$CK2$ ,  $T1$  和  $T2$  之间差异不显著,但均显著高于  $CK2$  ( $P < 0.05$ )。

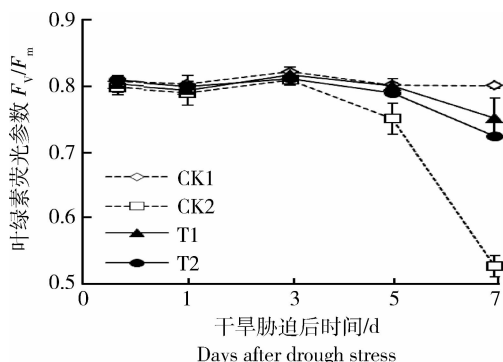


图 2 干旱胁迫下不同 pH 缓冲液处理旗叶叶绿素荧光参数 ( $F_v/F_m$ ) 的变化 (2012—2013 年)

Fig. 2 Changes of the chlorophyll fluorescence parameter ( $F_v/F_m$ ) of flag leaf in different pH buffer solutions under drought stress (2012—2013)

#### 2.2.2 pH 缓冲液对干旱胁迫下旗叶光合速率的影响

与正常水分对照 (CK1) 相比,干旱处理 1 d 后,喷水对照 (CK2) 旗叶净光合速率、气孔导度和蒸腾速率均显著下降 (图 3),但其胞间  $CO_2$  浓度却高于 CK1。干旱处理后 3 d, pH 缓冲液处理的净光合速率、气孔导度和蒸腾速率均显著高于 CK2,而胞间  $CO_2$  浓度显著高于 CK1,显著低于 CK2。

#### 2.2.3 pH 缓冲液对干旱胁迫下旗叶相对叶绿素含量 (SPAD) 的影响

与正常水分处理相比,干旱胁迫处理旗叶 SPAD 值均呈现持续下降的趋势 (图 4)。在干旱胁迫条件下, pH 缓冲液处理 SPAD 值下降趋势较缓,下降幅度较低。干旱处理 5 d 后,两种 pH 缓冲液处理显著高于喷水对照,且  $T1 > T2$ 。

### 2.3 pH 缓冲液对干旱胁迫下旗叶抗氧化酶系统的影响

干旱胁迫下小麦的抗氧化酶系统表现活跃,旗叶内 CAT、POD、SOD 的活性均显著高于正常生长的植株 (表 1),而 pH 缓冲液处理进一步诱导增强了抗氧化酶活性。干旱处理后 7 d, CAT 酶活性表现为  $T1 > T2 > CK2$ ,  $T1$  和  $T2$  显著高于  $CK2$ ; POD 酶活性表现为  $T2 > T1 > CK2$ ,  $T2$  显著高于  $T1$  和  $CK2$ ; SOD 酶活性表现为  $CK2 > T2 > T1$ ,但三者差异不显著。

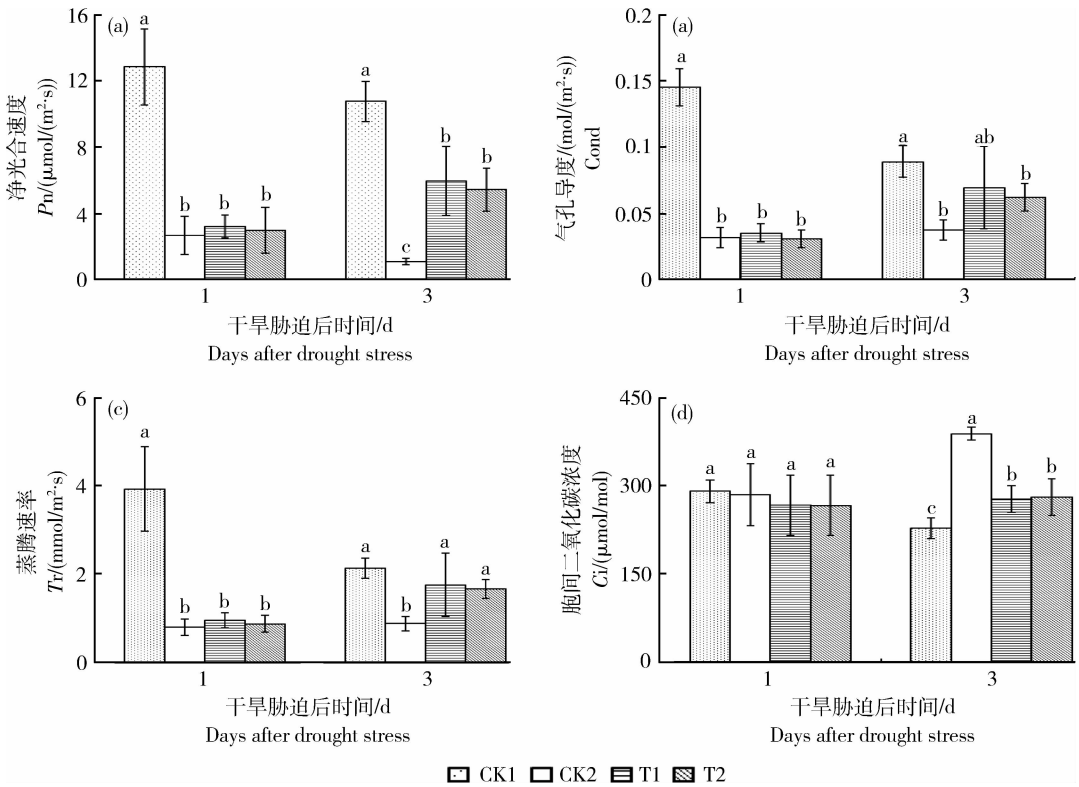


图 3 干旱胁迫下 pH 缓冲液处理旗叶光合速率的变化 (2012—2013)  
 Fig. 3 Changes of the photosynthetic rate of flag leaf in different pH buffer solutions under drought stress (2012—2013)

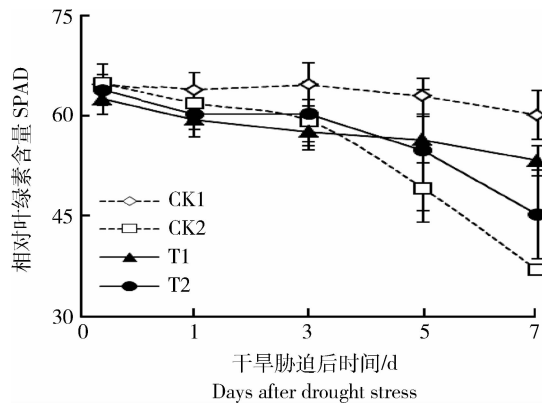


图 4 干旱胁迫下 pH 缓冲液处理旗叶相对叶绿素含量 (SPAD) 的变化 (2012—2013 年)  
 Fig. 4 Changes of the SPAD value of flag leaf in different pH buffer solutions under drought stress (2012—2013)

### 2.4 pH 缓冲液对干旱胁迫下产量性状的影响

与正常水分相比,干旱胁迫处理显著降低了冬小麦的穗粒数和单粒重,显著降低了产量(表 2)。干旱胁迫处理下,2 种 pH 缓冲液处理的穗粒数、千

粒重和产量均显著高于喷水对照,且 T1 的产量高于 T2。2 年平均,T1 和 T2 处理分别比 CK2 增产 17.2% 和 14.3%。

表1 pH缓冲液对于干旱胁迫下旗叶抗氧化酶活性的影响(干旱处理后7 d, 2012—2013年)

Table 1 Effect of pH buffer solutions on the antioxidant activities of flag leaf under drought stress (seven days after drought stress, 2012—2013)

处理 Treatment	CAT 活性/(U/(min·g)) CAT activity	POD 活性/(U/(min·g)) POD activity	SOD 活性/(U/g) SOD activity
CK1	16.5±0.9 c	241.6±13.2 c	398.1±3.0 b
CK2	20.1±1.1 b	288.1±23.4 b	492.5±17.1 a
T1	23.6±1.2 a	301.2±13.1 b	470.9±47.5 a
T2	22.7±1.1 a	343.1±9.1 a	489.0±37.4 a

注:不同小写字母表示各处理间在  $P<0.05$  水平有差异。下表同。Note: Different lowercase letters mean significant differences at  $P<0.05$  level. The same below.

表2 pH缓冲液对于干旱胁迫下产量性状的影响

Table 2 Effect of pH buffer solutions on the yield traits under drought stress

处理 Treatment	2011—2012			2012—2013		
	穗粒数 Grains per spike	千粒重/g Thousand-grain weight	产量/ (g/株) Yield	穗粒数 Grains per spike	千粒重/g Thousand-grain weight	产量/ (g/株) Yield
CK1	22.1±0.3 a	37.2±0.4 a	0.82±0.01 a	32.1±0.5 a	49.0±0.5 a	1.57±0.02 a
CK2	18.3±0.3 c	32.2±0.6 c	0.59±0.02 c	27.7±0.3 c	42.6±0.6 d	1.18±0.01 d
T1	19.8±0.4 b	34.9±0.7 b	0.69±0.01 b	29.9±0.1 b	46.2±0.8 b	1.38±0.02 b
T2	20.2±0.5 b	34.0±1.1 b	0.69±0.02 b	29.5±0.4 b	44.8±0.5 c	1.32±0.01 bc

### 3 讨论与结论

干旱胁迫下,原生质膜的理化性质在短时间内会出现明显变化<sup>[16]</sup>。这是由于植物在干旱胁迫时,叶片组织在短时间内会积累大量的脯氨酸<sup>[17]</sup>,从而导致质膜过氧化,进而造成细胞膜的结构和生理功能遭到破坏,膜体受损,膜透性增大,膜内物质外渗,相对电导率升高。在本试验中,干旱胁迫也显著增加了冬小麦叶片的相对电导率。但从本试验的结果看,pH 5.5 和 pH 7.5 缓冲液处理的叶片相对电导率增加幅度较小,表明缓冲液处理后质膜透性受干旱胁迫的危害较小,增强了质膜耐逆性。从两种 pH 缓冲液比较看,pH 5.5 缓冲液处理对质膜稳定性要优于 pH 7.5 缓冲液处理。

植物的抗逆性与抗氧化系统有密切关系<sup>[18]</sup>,抗氧化酶能有效地清除生物体内过多积累的  $H_2O_2$ 。本研究表明,pH 缓冲液可以提高植株抗氧化酶系

统的活性,但主要是调节 CAT 和 POD 两种酶。pH 5.5 缓冲液处理能有效地激发植株体内 CAT 的活性,pH 7.5 缓冲液处理的植株则表现出较高的 POD 活性。2 种 pH 缓冲液处理对 SOD 的影响不明显。pH 缓冲液对抗氧化酶系统的影响效应不同,需要做进一步的研究。

干旱会降低叶片光合活性,其降低效应包括气孔限制效应和非气孔限制效应<sup>[19]</sup>,一般轻度胁迫下主要是气孔限制,重度或持续胁迫下,不仅气孔限制加剧,而且非气孔限制作用增强。随着胁迫程度的加剧和胁迫时间的延长,叶片失水速率加快,叶片相对含水量迅速下降,进而促使叶绿素加速分解<sup>[20]</sup>。Keck 等<sup>[21]</sup>通过对不同抗旱性小麦品种的研究发现,干旱胁迫对叶内叶绿体和线粒体结构都有影响。光合结构的破坏将直接影响叶片的光合功能,表现为叶片净光合速率、叶绿素荧光参数 ( $F_v/F_m$ ) 和蒸腾速率下降。本试验表明,干旱处理显著降低叶片

光合速率,也使叶片叶绿素含量下降,但缓冲液处理其光合下降幅度和叶绿素衰减速度均明显小于喷水对照。从试验结果看,与正常供水比较,干旱胁迫 1 d,缓冲液处理和喷水对照叶片气孔导度、蒸腾速率均迅速下降,而胞间 CO<sub>2</sub> 浓度却没有明显变化,说明气孔活性受胁迫影响反应敏感;至于干旱后 3 d,2 种缓冲液处理气孔导度、蒸腾速率与正常供水(CK1)差异很小,但均显著高于干旱喷水对照(CK2),而胞间 CO<sub>2</sub> 浓度,缓冲液处理和喷水对照均高于正常供水,但缓冲液处理却低于喷水对照,说明,本试验干旱处理既降低了气孔功能,也降低了非气孔功能,缓冲液处理减弱了干旱对气孔的限制,也减弱了干旱对非气孔因素限制。由此推测,花后缓冲液处理主要是通过其保护作用减缓了干旱对旗叶光合性能的不利影响。

花后干旱胁迫影响籽粒发育,最终导致产量降低<sup>[22]</sup>。本试验中,与正常供水对照相比干旱胁迫喷水对照的产量降低 25%~28%,而干旱下缓冲液喷施处理的产量降低幅度较小,特别是 pH 5.5 缓冲液处理产量降低幅度小于 pH 7.5 缓冲液处理。综合研究表明,小麦开花后喷施 pH 缓冲液对干旱胁迫下维持质膜稳定性、提高抗氧化系统的活性、减缓光合机能的下降,进而缓解干旱减产效应具有明显作用。

## 参 考 文 献

- [1] Li Q, Bian C, Liu X, Ma C, Liu Q. Winter wheat grain yield and water use efficiency in wide-precision planting pattern under deficit irrigation in North China Plain[J]. *Agricultural Water Management*, 2015, 153: 71-76
- [2] 王素艳, 霍治国, 李世奎, 卢志光, 庄立伟, 侯婷婷. 干旱对北方冬小麦产量影响的风险评估[J]. *自然灾害学报*, 2003, 12(3): 118-125  
Wang S Y, Huo Z G, Li S K, Lu Z G, Zhuang L W, Hou T T. Risk assessment of drought effect on yield of winter wheat in northern China[J]. *Journal of Natural Disasters*, 2003, 12(3): 118-125 (in Chinese)
- [3] 李莹, 王志强, 马超, 林同保, 孙景生. 外源  $\alpha$ -酮戊二酸对于干旱胁迫下小麦籽粒灌浆和产量形成的影响[J]. *麦类作物学报*, 2012, 32(2): 249-253  
Li Y, Wang Z Q, Ma C, Lin T B, Sun J S. Effects of exogenous  $\alpha$ -oxoglutarate on grain filling and yield formation of wheat under drought stress[J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2012, 32(2): 249-253 (in Chinese)
- [4] 郑险峰, 张英利, 王春阳, 拓秀丽, 周建斌. 叶面喷施磷酸二氢钾和锌锰对旱地冬小麦的效应[J]. *中国农学通报*, 2008, 24(11): 263-266  
Zheng X F, Zhang Y L, Wang C Y, Tuo X L, Zhou J B. Effects of foliar nutrition of KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>, Zn and Mn for winter wheat on dry land[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2008, 24(11): 263-266 (in Chinese)
- [5] Goodger J Q D, Schachtman D P. Re-examining the role of ABA as the primary long-distance signal produced by water-stressed roots[J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2010, 5(10): 1298-1301
- [6] Hartung W, Radin J W. Abscisic acid in the mesophyll apoplast and in the root xylem sap of water-stressed plants: The significance of pH gradients [J]. *Current Topics in Plant Biochemistry and Physiology: Proceedings of the Plant Biochemistry and Physiology Symposium held at the University of Missouri, Columbia (USA) (Journal)*, 1989(8): 110-124
- [7] Gollan T, Schurr U, Schulze E D. Stomatal response to drying soil in relation to changes in the xylem sap composition of *Helianthus annuus* L. The concentration of cations, anions, amino acids in, and pH of, the xylem sap[J]. *Plant, Cell and Environment*, 1992, 15(5): 551-559
- [8] Bacon M A, Wilkinson S, Davies W J. pH-regulated leaf cell expansion in droughted plants is abscisic acid dependent[J]. *Plant Physiology*, 1998, 118: 1507-1515
- [9] Kettlewell P S, Richardson A, Snelson M W. Is the control of green area index of barley crops by application of alkaline materials possible in field conditions? [J]. *European Journal of Agronomy*, 2012, 41(4): 38-41
- [10] Wilkinson S, Davies W J. Xylem sap pH increase: A drought signal received at the apoplastic face of the guard cell that involves the suppression of saturable abscisic acid uptake by the epidermal symplast[J]. *Plant Physiology*, 1997, 113(2): 559-573
- [11] Wilkinson S. PH as a stress signal [J]. *Plant Growth Regulation*, 1999, 29(1-2): 87-99.
- [12] 丁位华, 王彬, 张英华, 周顺利, 王志敏. pH 缓冲液对不同水分状态下冬小麦幼苗抗氧化酶活性的影响[J]. *麦类作物学报*, 2012, 32(5): 890-894  
Ding W H, Wang B, Zhang Y H, Zhou S L, Wang Z M. Effects of pH buffers on the activities of antioxidant enzymes in winter wheat seedlings under different water status[J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2012, 32(5): 890-894 (in Chinese)
- [13] 丁位华, 张英华, 李娇, 周顺利, 王志敏. pH 缓冲液诱导冬小麦苗期抗寒的生理机理[J]. *麦类作物学报*, 2012, 32(2): 265-269  
Ding W H, Zhang Y H, Li J, Zhou S L, Wang Z M. Effects and physiological mechanism of different pH buffer on cold resistance of winter wheat at seedling stage[J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2012, 32(2): 265-269 (in Chinese)
- [14] 高俊凤. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社,

- 2006  
Gao J F. *Plant Physiology Experiment Instruction* [M]. Beijing: High Education Press, 2006 (in Chinese)
- [15] 李忠光, 李江鸿, 杜朝坤, 黄号栋, 龚明. 在单一提取系统中同时测定五种植物抗氧化酶[J]. 云南师范大学学报: 自然科学版, 2002, 22(6): 44-48  
Li Z G, Li J H, Du C K, Huang H D, Gong M. Simultaneous measurement of five antioxidant enzyme activities using a single extraction system [J]. *Journal of Yunnan Normal University: Natural Science*, 2002, 22(6): 44-48 (in Chinese)
- [16] 宋英淑, 尹田夫, 薛津, 刘丽君, 王以芝. 不同品种大豆的产量及质膜透性对水分胁迫的反应[J]. 大豆科学, 1985, 4(4): 279-284  
Song Y S, Yin T F, Xue J, Liu L J, Wang Y Z. Yield and plasmalemma permeability of some soybean varieties in responses to soil-water stress[J]. *Soybean Science*, 1985, 4(4): 279-284 (in Chinese)
- [17] Hanson A D, Nelson C E. Betaine accumulation and C-formate metabolism in water stressed barley leaves [J]. *Plant Physiology*, 1978, 62(2): 305-312
- [18] Weng M Y, Cui L R, Liu F L, Zhang M, Shan L, Yang S S, Deng X P. Effects of drought stress on antioxidant enzymes in seedlings of different wheat genotypes[J]. *Pakistan Journal of Botany*, 2015, 47(1): 49-56
- [19] 关义新, 戴俊英, 林艳. 水分胁迫下植物叶片光合的气孔和非气孔限制[J]. 植物生理学报, 1995, 31(4): 293-297  
Guan Y X, Dai J Y, Lin Y. The photosynthetic stomatal and nonstomatal limitation of plant leaves under water stress[J]. *Plant Physiology Journal*, 1995, 31(4): 293-297 (in Chinese)
- [20] Almeselmani M, Abdullah F, Hareri F. Effect of drought on different physiological characters and yield component in different varieties of Syrian durum wheat [J]. *Journal of Agricultural Science*, 2011, 3(3): 127-133
- [21] Keck R W, Boyer J S. Chloroplast response to low leaf water potentials: III Differing inhibition of electron transport and photophosphorylation 1 [J]. *Plant Physiology*, 1974, 53(3): 474-479
- [22] Shamsi K, Kobraee S. Bread wheat production under drought stress condition [J]. *Annals of Biological Research*, 2011, 2(3): 352-358

责任编辑: 杨爱东