

## 不同品种油橄榄离体叶片对渗透胁迫的 生理响应及其抗旱机制

李自龙<sup>1,2</sup>, 徐雪凤<sup>1,2</sup>, 焦 健<sup>3</sup>, 令 凡<sup>3</sup>, 李朝周<sup>1,2\*</sup>

(1 甘肃省作物遗传改良和种质创新重点实验室, 兰州 730070; 2 甘肃农业大学 生命科学技术学院, 兰州 730070; 3 甘肃农业大学 林学院, 兰州 730070)

**摘 要:**以油橄榄 3 个主栽品种(‘戈达尔’、‘城固 32’、‘弗奥’)离体叶片为研究对象,在实验室条件下考察了 30% PEG 溶液模拟渗透胁迫对叶片相关生理生化指标的影响,探讨不同品种间的响应差异及其生理机制。结果显示:(1)随着渗透胁迫时间的延长,各油橄榄品种离体叶片含水量和叶绿素含量呈下降趋势,相对电导率和 MDA 含量大幅度升高,即渗透胁迫造成了油橄榄离体叶片水分状况恶化、叶绿素分解、脂质过氧化和细胞膜损伤程度加重;同时,3 个品种油橄榄叶片的束缚水与自由水相对含量、超氧阴离子产生速率、SOD 活性及渗透调节物质含量表现出升高的趋势。(2)品种间相比较,随着胁迫时间的延长,‘城固 32’叶片脂质过氧化产物 MDA 含量相对较低、细胞膜损伤较小,‘戈达尔’的表现则相反,‘弗奥’介于二者之间;同期各品种间叶片束缚水与自由水相对含量、超氧阴离子产生速率、SOD 活性及渗透调节物质含量的变化表现相似。研究表明,3 个油橄榄主栽品种中‘城固 32’对 30% PEG 溶液渗透胁迫的抗性最强,‘弗奥’次之,‘戈达尔’最差;在 30% PEG 溶液渗透胁迫下,‘城固 32’叶片具有较高的束缚水与自由水含量比值、较低的超氧阴离子产生速率、较高的 SOD 活性及较高渗透调节物质含量,这在一定程度上保证其叶片具有较强的抗脱水能力、抗氧化能力和渗透调节能力,从而在整体上表现出对渗透胁迫的较强抗性。

**关键词:**油橄榄;品种;渗透胁迫;生理响应;抗性

中图分类号: Q945.78

文献标志码: A

## Physiological Responses and Mechanism of Drought Resistance in Leaves of Different Olive Varieties under Osmotic Stress

LI Zilong<sup>1,2</sup>, XU Xuefeng<sup>1,2</sup>, JIAO Jian<sup>3</sup>, LING Fan<sup>3</sup>, LI Chaozhou<sup>1,2\*</sup>

(1 Gansu Key Laboratory of Crop Genetics & Germplasm Enhancement, Lanzhou 730070, China; 2 School of Life Sciences and Technology, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China; 3 College of Forestry, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China)

**Abstract:** Using detached leaves of three *Olea europaea* varieties (‘Gordal’, ‘Chenggu 32’ and ‘Frantoio’) as experimental materials, we determined their physiological and biochemical indexes, to explore the mechanism on drought resistance of different olive varieties under 30% PEG stress. The results showed that: (1) With the time of osmotic stress prolonged, the water and chlorophyll contents in detached leaves of different olive varieties decreased, while the relative electrolytic leakage and MDA content increased significantly. The result indicated that, the osmotic stress caused deterioration of water conditions, decomposition of

收稿日期: 2014-04-18; 修改稿收到日期: 2014-07-04

基金项目: 国家科技支撑计划课题项目(2012BAD06B03); 甘肃省农牧厅项目(GNCX-2012-47)

作者简介: 李自龙(1988—), 男, 在读硕士研究生, 主要从事植物生态生理等方面的研究工作。E-mail: 793221398@qq.com

\* 通信作者: 李朝周, 博士, 教授, 主要从事植物抗性生理及相关领域的教学和科研工作。E-mail: licz@gsau.edu.cn

chlorophyll, aggravation of lipid peroxidation and damage of cell membrane of the leaves; meanwhile, relative content of bound water and free water,  $O_2^-$  producing rate, SOD activity and regulatory substances in leaves of three olive varieties showed a rising trend. (2) Inter-species comparison, with the time of osmotic stress prolonged, MDA content of 'Frantoio' leaves was lower than that of 'Gordal' and higher than that of 'Chenggu 32'. In the same period, changes on the contents of bound water and free water, superoxide anion production rate, SOD activity in different species leaves showed similar performance. In conclusion, the results indicated that the drought resistance of the three olive varieties was 'Chenggu 32' > 'Frantoio' > 'Gordal'; furthermore, higher ratio of bound water content/free water content, less  $O_2^-$  producing rate, higher SOD activity and more regulatory substances of 'Chenggu 32' under the osmotic stress can guarantee the leaves of 'Chenggu 32' had the strongest ability of osmoregulation and the strongest ability to endure dehydration and lipid-peroxidation under the osmotic stress, so the drought resistance of 'Chenggu 32' was better than that of 'Gordal' and 'Frantoio'.

**Key words:** olive; variety; osmotic stress; physiological responses; resistance

油橄榄(*Olea europaea* L.)是一种具有重要经济和生态价值的木本油料树种,原产地中海沿岸,现已在包括中国在内的世界多地栽种。油橄榄的主产品橄榄油是一种脂肪酸天然分布非常完美平衡的油脂,除极为优质的油脂外,橄榄油还含有脂溶性维生素 A、D、K、E 及植物甾醇等多种营养物质,具有营养丰富、易被人体消化吸收、不易在人体内氧化沉淀等优良性能,是一种预防心脑血管疾病的高级保健油。由于橄榄油有极高的食用、药用价值,橄榄油不仅成为热销全球的健康食品,也被广泛用于医药和化妆品工业。另外,油橄榄还具有涵养水源、美化绿化环境和防止水土流失的重要生态作用<sup>[1-2]</sup>。

干旱条件下树木体内会发生一系列生理生化变化来适应干旱生境,其中渗透调节是其重要反应之一;另外,干旱胁迫下植物体内包括超氧化物歧化酶(SOD)等保护酶活性也会发生显著变化<sup>[3]</sup>,如在锦带<sup>[4]</sup>、降香黄檀<sup>[5]</sup>、红松<sup>[6]</sup>、大丽花<sup>[7]</sup>等植物均证明保护酶活性与植物的抗旱性密切相关。通过试验研究和栽培实践,中国已引进了大量适应性强、有一定特色、产量高、有优良经济性状的油橄榄品种,本研究选取陇南地区主栽且有抗旱代表性的 3 个油橄榄品种为试验材料:‘戈达尔’,该品种树势强壮,有直立主枝树冠中等大小,果枝灰绿色,稀疏分布,树体强盛但根系弱,对干旱敏感;‘城固 32’,抽枝能力强,生长茂盛,叶片长椭圆形,叶色正面绿色,背面银灰色,遗传品质稳定,抗性强,丰产稳产;‘弗奥’,树冠开展,发芽能力强,叶片浓绿而光亮,要求水肥条件好,耐水湿<sup>[1]</sup>。目前,关于油橄榄抗旱性的报道相对较少,特别是抗旱性在不同品种之间差异及其生理机制还未见系统研究的报道。PEG 溶液造成的渗透胁迫可在一定程度上模拟土壤干旱,并用于研

究植物个体或其组织、器官对水分亏缺的反应<sup>[8]</sup>。本研究通过 PEG-6000 溶液处理油橄榄离体叶片,测定在胁迫处理前(0 h)以及胁迫 6 h 和 30 h 时叶片自由水和束缚水含量、色素含量、抗氧化酶活性、MDA 含量及渗透调节物质含量等指标的变化及差异,分析上述指标的变化规律;同时比较了油橄榄品种‘戈达尔’、‘城固 32’和‘弗奥’的抗旱生理差异,旨在探讨渗透胁迫对不同油橄榄品种叶片的伤害机理及其抗逆机制,为干旱等逆境下的油橄榄生产提供理论支持。

## 1 材料和方法

### 1.1 试剂及材料

聚乙二醇(PEG-6000)为天津市光复精细化工研究所生产。供试油橄榄 3 个品种分别为‘戈达尔’、‘城固 32’、‘弗奥’,均生长于甘肃省陇南康源油橄榄科技开发公司油橄榄种植基地。

### 1.2 实验设计

于 2013 年 10 月,选取树龄 5~6 年的油橄榄树,采集树冠中部向阳方向生长的整齐一致的叶片,冲洗干净并用吸水纸吸干,按每个叶片 10 mL 的比例分别处理叶片 18 或 36 片,浸泡于质量分数为 30% 的聚乙二醇溶液中进行渗透胁迫处理,分别于渗透胁迫开始前(0 h)和渗透胁迫处理 6 h、30 h 时将叶片取出,冲洗干净并用吸水纸吸干,各项生理生化指标重复 3 次测定。

### 1.3 测试指标及方法

叶组织含水量(LWC)采用称重法<sup>[9]</sup>测定,计算公式为:  $LWC = (W_f - W_d) / W_f \times 100\%$ , 其中的  $W_f$  为鲜重,  $W_d$  为干重;叶片自由水和束缚水含量参照刘向莉等的方法<sup>[10]</sup>测定;叶绿素和类胡萝卜素

含量采用乙醇提取法<sup>[9]</sup>测定;超氧化物歧化酶(SOD)活性采用氮蓝四唑法测定<sup>[11]</sup>,过氧化氢酶(CAT)活性采用紫外吸收法测定<sup>[11]</sup>;超氧阴离子自由基( $O_2^-$ )产生速率采用羟胺氧化法测定<sup>[12]</sup>;脯氨酸含量、相对电导率和MDA含量测定参照李合生<sup>[11]</sup>的方法;可溶性糖含量采用蒽酮比色法测定<sup>[9]</sup>。

#### 1.4 数据处理

每个指标重复测定3次,采用Microsoft Excel 2003软件对数据进行处理和绘图,采用SPSS 17.0统计分析软件对数据进行差异显著性检验,显著性水平为0.05。

## 2 结果与分析

### 2.1 渗透胁迫对油橄榄叶片含水量和束缚水/自由水比值的影响

植物组织含水量反映了植物组织水分亏缺程度。由图1,A可见,3个品种油橄榄离体叶片含水量在渗透胁迫前没有显著差异( $P>0.05$ );随着PEG渗透胁迫时间的延长,3个品种油橄榄离体叶片含水量均呈下降趋势,但品种下降幅度有较大差异;在渗透胁迫30 h时,‘戈达尔’、‘城固32’和‘弗奥’叶片含水量分别比胁迫前显著降低22.03%、6.78%、18.03%,并表现为‘城固32’>‘弗奥’>‘戈达尔’,且品种间差异均达到显著性水平( $P<0.05$ )。

同时,束缚水和自由水含量的比值也常作为植物组织代谢活动和抗性强弱的重要衡量指标之一。3个品种油橄榄离体叶片束缚水/自由水比值在渗透胁迫前也没有显著差异( $P>0.05$ );随着PEG渗

透胁迫时间的延长,上述3种叶片束缚水/自由水比值均呈大幅提升的趋势;在渗透胁迫30 h时,‘戈达尔’、‘城固32’和‘弗奥’叶片束缚水/自由水比值分别比胁迫前显著升高454.29%、866.67%、289.23%,并表现为‘城固32’>‘弗奥’>‘戈达尔’,且‘城固32’显著高于‘戈达尔’(图1,B)。以上结果说明,在30% PEG-6000模拟渗透胁迫条件下,3个品种油橄榄离体叶片的含水量均明显降低,而束缚水/自由水比值则大幅升高,并以‘城固32’的值最高,而其含水量降低幅度最小,束缚水/自由水比值升高幅度最大,耐旱性可能最强。

### 2.2 渗透胁迫对油橄榄叶片叶绿素和类胡萝卜素含量的影响

渗透胁迫处理对油橄榄离体叶片叶绿素含量和类胡萝卜素含量产生一定的影响。由图2,A可见,3个品种油橄榄离体叶片叶绿素含量在渗透胁迫前有显著差异( $P<0.05$ );随着PEG胁迫时间的延长,3个品种油橄榄离体叶片叶绿素含量均呈下降趋势,但品种下降幅度有较大差异;在渗透胁迫30 h时,‘戈达尔’、‘城固32’和‘弗奥’叶片叶绿素含量分别比胁迫前降低76.24%、67.95%、62.36%,并表现为‘城固32’>‘弗奥’>‘戈达尔’,‘戈达尔’较其它两品种差异达到显著性水平( $P<0.05$ )。

同时,3个品种油橄榄离体叶片类胡萝卜素含量在渗透胁迫前有显著差异( $P<0.05$ );随着PEG渗透胁迫时间的延长,‘戈达尔’和‘弗奥’类胡萝卜素含量呈先升后降的趋势,而‘城固32’呈下降趋势;在渗透胁迫6 h时,‘戈达尔’和‘弗奥’类胡萝卜素含量分别比胁迫前显著增加114.49%、24.30%

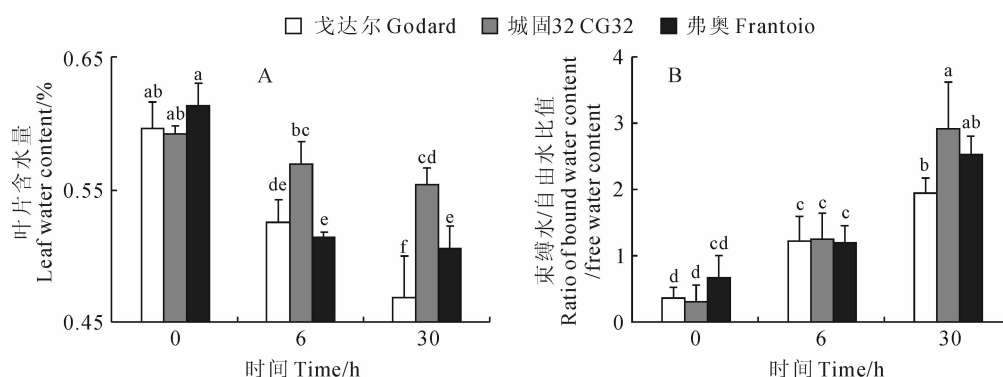


图1 渗透胁迫对不同品种油橄榄叶片含水量、束缚水/自由水比值的影响

不同小写字母表示处理时间(品种)间在0.05水平存在显著性差异;下同

Fig. 1 Influences of osmotic stress on the water content and the ratio of bound water content/free water content in the leaves of different olive varieties

The different normal letters indicate significant difference among treatments(time or cultivars) at 0.05 level; The same as below

( $P<0.05$ );在渗透胁迫 30 h 时,‘戈达尔’和‘城固 32’叶片类胡萝卜素含量分别比胁迫前降低 14.49%、26.58%,而‘弗奥’较胁迫前叶片类胡萝卜素含量升高 6.54%,并表现为‘城固 32’>‘弗奥’>‘戈达尔’,且‘城固 32’和‘弗奥’显著高于‘戈达尔’(图 2,B)。上述结果说明,在 30% PEG-6000 模拟渗透胁迫条件下,3 个品种油橄榄离体叶片的叶绿素含量均明显降低,而‘戈达尔’和‘弗奥’类胡萝卜素含量呈先升后降,以‘城固 32’的值最高,其叶绿素含量和类胡萝卜素含量降低幅度最小,抵御渗透胁迫的能力更强。

**2.3 渗透胁迫对油橄榄叶片相对电导率和 MDA 含量的影响**

相对电导率和 MDA 含量能反映膜透性和膜脂过氧化程度。由图 3,A 可见,3 个品种油橄榄离体叶片相对电导率在渗透胁迫前没有显著差异( $P>0.05$ );随着 PEG 渗透胁迫时间的延长,3 个品种

油橄榄离体叶片相对电导率均呈上升趋势,但品种上升幅度有较大差异;在渗透胁迫 30 h 时,‘戈达尔’、‘城固 32’和‘弗奥’相对电导率分别比胁迫前显著增加 259.52%、120.51%、245.21% ( $P<0.05$ ),并表现为‘城固 32’<‘弗奥’<‘戈达尔’。另外,3 个品种油橄榄离体叶片 MDA 含量在渗透胁迫前也没有显著差异( $P>0.05$ );随着 PEG 渗透胁迫时间的延长,上述 3 种叶片 MDA 含量均呈大幅提升的趋势;在渗透胁迫 30 h 时,‘戈达尔’、‘城固 32’和‘弗奥’叶片 MDA 含量分别比胁迫前显著升高 211.17%、163.24%、177.22% ( $P<0.05$ ),并表现为‘城固 32’<‘弗奥’<‘戈达尔’,且‘城固 32’显著低于‘戈达尔’(图 3,B)。以上结果说明,在 30% PEG-6000 模拟渗透胁迫条件下,3 个品种油橄榄离体叶片的相对电导率和 MDA 含量均显著上升并以‘城固 32’的值最低,可见,‘城固 32’的膜脂过氧化程度和膜损伤最小。

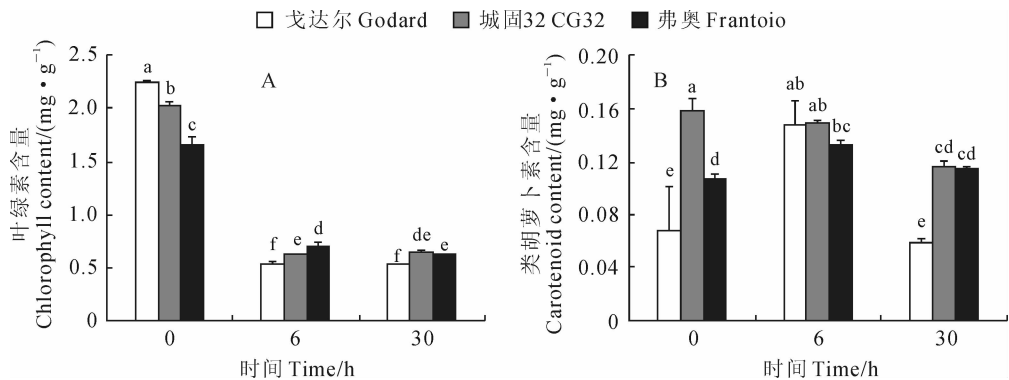


图 2 渗透胁迫对不同品种油橄榄叶片叶绿素和类胡萝卜素含量的影响  
Fig. 2 Influences of osmotic stress on the contents of chlorophyll and carotenoid in the leaves of different olive varieties

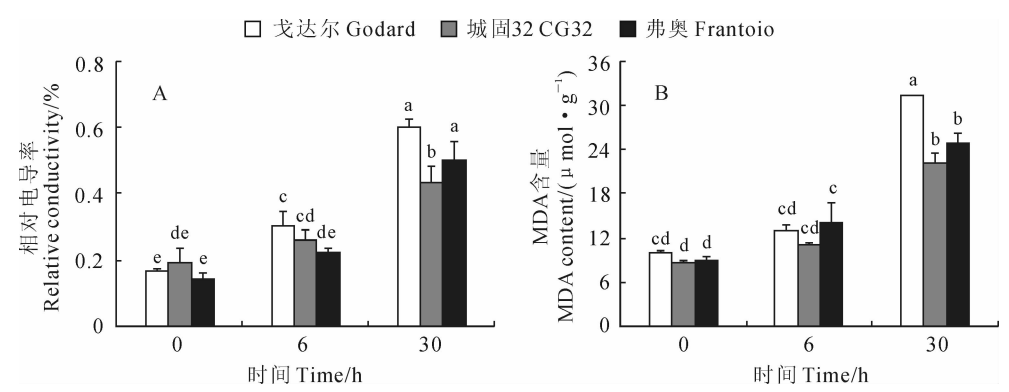


图 3 渗透胁迫对油橄榄叶片相对电导率和 MDA 含量的影响  
Fig. 3 Influences of osmotic stress on relative conductivity and content of MDA in the leaves of different olive varieties

## 2.4 渗透胁迫对油橄榄叶片 SOD 活性和超氧阴离子产生速率的影响

图 4, A 显示,随着 PEG 渗透胁迫时间的延长,3 个品种油橄榄离体叶片 SOD 活性均呈显著的上升趋势,但品种上升幅度有差异;在胁迫 30 h 时增加至最高点,‘戈达尔’、‘城固 32’和‘弗奥’SOD 活性分别比胁迫前显著增加 1 951.71%、1 863.15%、1 097.57% ( $P < 0.05$ ),并表现为‘城固 32’>‘弗奥’>‘戈达尔’。由图 4, B 可见,3 个品种油橄榄离体叶片超氧阴离子产生速率在渗透胁迫前有显著差异 ( $P < 0.05$ );随着 PEG 渗透胁迫时间的延长,上述 3 种叶片超氧阴离子产生速率均呈大幅提升的趋势;在渗透胁迫 30 h 时,‘戈达尔’、‘城固 32’和‘弗奥’超氧阴离子产生速率分别比胁迫前显著增加 178.95%、263.64%、242.86% ( $P < 0.05$ ),并表现为‘城固 32’<‘弗奥’<‘戈达尔’。上述结果表明,在 30% PEG-6000 模拟渗透胁迫条件下,3 个品种油橄榄离体叶片超氧阴离子产生速率在 30 h 达到

最大,以‘城固 32’的值最低,而 SOD 活性在 30 h 以‘城固 32’最高,可见‘城固 32’较‘弗奥’和‘戈达尔’有更强的抑制和清除超氧阴离子产生的能力。

## 2.5 渗透胁迫对油橄榄叶片可溶性糖和脯氨酸含量的影响

渗透调节物质常作为植物抗逆适应的重要衡量指标之一。由图 5, A 可见,3 个品种油橄榄离体叶片可溶性糖含量在渗透胁迫前没有显著差异 ( $P > 0.05$ );随着 PEG 渗透胁迫时间的延长,3 个品种油橄榄离体叶片可溶性糖含量均呈上升趋势,但品种上升幅度有较大差异;在渗透胁迫 30 h 时,‘戈达尔’、‘城固 32’和‘弗奥’叶片可溶性糖含量分别比胁迫前显著增加 99.10%、197.87%、128.04%,并表现为‘城固 32’>‘弗奥’>‘戈达尔’,且品种间差异均达到显著性水平 ( $P < 0.05$ )。由图 5, B 可以看出,3 个品种油橄榄离体叶片在渗透胁迫前‘戈达尔’脯氨酸含量显著高于‘城固 32’和‘弗奥’ ( $P < 0.05$ );随着 PEG 渗透胁迫时间的延长,上述 3 种叶

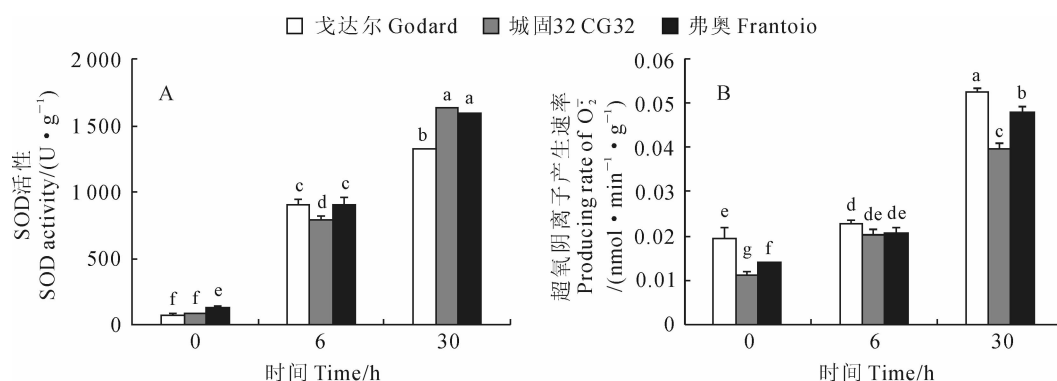


图 4 渗透胁迫对油橄榄叶片 SOD 活性和超氧阴离子产生速率的影响

Fig. 4 Influences of osmotic stress on the activity of SOD and producing rate of super oxygen anion in the leaves of different olive varieties

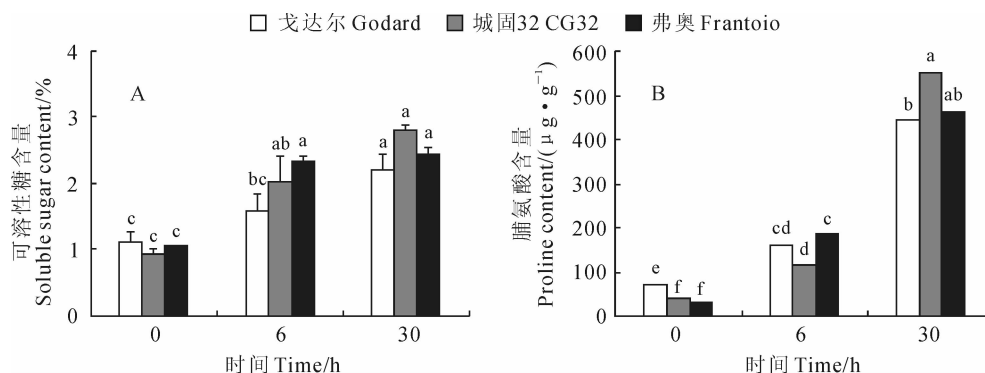


图 5 渗透胁迫对油橄榄叶片可溶性糖和脯氨酸含量的影响

Fig. 5 Influences of osmotic stress on the contents of soluble sugar and proline in the leaves of different olive varieties

片脯氨酸含量均呈大幅提升的趋势;在渗透胁迫 30 h 时,‘戈达尔’、‘城固 32’和‘弗奥’叶片脯氨酸含量分别比胁迫前显著升高 502.17%、1 320.38%、1 248.43%,并表现为‘城固 32’>‘弗奥’>‘戈达尔’,且‘城固 32’显著高于‘戈达尔’。上述结果表明,在 30% PEG-6000 模拟渗透胁迫条件下,3 个品种油橄榄离体叶片的可溶性糖和脯氨酸含量均明显升高,并以‘城固 32’的值最高,其抗逆适应性最强。

### 3 讨 论

渗透调节就是植物细胞中积累渗透调节物质的过程,是植物适应干旱及盐性土壤的生物化学机制<sup>[13-14]</sup>。丙二醛(MDA)是脂质过氧化作用的主要产物之一,其含量的高低在一定程度上反映脂膜过氧化作用水平和膜结构的受损程度<sup>[15]</sup>。因此常以 MDA 作为判断膜脂过氧化作用的一种主要指标<sup>[16]</sup>。本试验结果表明,随着 PEG 渗透胁迫时间的延长,油橄榄离体叶片 MDA 含量呈上升趋势,且相对电导率增加,说明 PEG 模拟渗透胁迫下积累的自由基引发了细胞膜脂过氧化作用,对叶片细胞膜产生了一定的伤害,并以‘戈达尔’伤害程度最重,这与李明等<sup>[17]</sup>对甘草(*Glycyrrhiza uralensis* Fisch.)的研究结果相一致。刘艳等<sup>[18]</sup>研究发现甘草幼苗组织中渗透调节物质游离脯氨酸和可溶性糖含量在干旱胁迫下均显著增加,Llektra 等<sup>[19]</sup>也研究了在干旱胁迫下拟南芥脯氨酸和可溶性糖等在光合作用过程中的相互关系,表明随干旱胁迫程度增强其脯氨酸和可溶性糖的含量显著增加,在干旱胁迫适应过程中发挥了重要作用。本研究发现,PEG 模拟干旱胁迫下,3 个品种油橄榄离体叶片有机渗透调节物质(可溶性糖和脯氨酸)含量呈上升趋势,且以‘城固 32’的含量最高,‘弗奥’次之,‘戈达尔’最低,这可能与‘城固 32’有更强的渗透调节能力相关。

大量研究表明,活性氧自由基在植物体内积累,导致植物细胞损伤<sup>[19]</sup>,SOD 等抗氧化酶是细胞抵御活性氧伤害的酶保护系统,在清除超氧自由基、控制膜脂过氧化作用,保护细胞膜正常代谢方面起重要作用<sup>[20]</sup>。本试验表明,随着 PEG 渗透胁迫时间的延长,3 个品种油橄榄离体叶片超氧阴离子产生速

率增加,同时 SOD 活性显著提高,渗透胁迫达 30 h 时超氧阴离子产生速率‘城固 32’<‘弗奥’<‘戈达尔’,但 SOD 活性则相反,这说明‘城固 32’较‘弗奥’和‘戈达尔’能更有效的清除植株体内过多的自由基,提高了油橄榄适应干旱胁迫的能力。

逆境条件下植物组织含水量和束缚水与自由水的比值可用以指示植物的抗旱能力<sup>[21]</sup>。马富举等<sup>[22]</sup>研究发现,干旱胁迫提高了小麦品种望水白叶片束缚水/自由水含量比值,从而缓解了干旱对生长的抑制作用。本研究发现,油橄榄离体叶片含水量随着渗透胁迫时间的延长均有下降,但以‘城固 32’的下降幅度最小,‘弗奥’次之,‘戈达尔’最大,随着 PEG 渗透胁迫时间的延长,3 个品种油橄榄离体叶片束缚水/自由水含量比值显著升高,这与前人研究结果相一致。在一定程度上说明‘城固 32’相比于‘弗奥’和‘戈达尔’具有更强的抗脱水能力和较强的抗旱性。

干旱胁迫会导致植物叶片气孔关闭,严重时甚至损伤叶肉细胞,导致叶绿体光合机构被破坏<sup>[23]</sup>。本研究发现,如图 2,A 和图 2,B 可见,PEG 模拟干旱胁迫使得 3 个品种油橄榄离体叶片叶绿素和类胡萝卜素含量均下降,且以‘城固 32’下降幅度最小,从光合色素保护的角度说明‘城固 32’抵御渗透胁迫的能力强于弗奥和戈达尔,这与王志伟等<sup>[24]</sup>在黄瓜上的研究结果相一致。

综上所述,油橄榄离体叶片在 30% PEG 溶液渗透胁迫下,其生理响应是通过多种生理过程综合作用的。随着渗透胁迫时间的延长,油橄榄品种‘城固 32’脂质过氧化产物 MDA 含量相对较低、细胞膜损伤较小,‘戈达尔’的表现刚好相反,而‘弗奥’介于二者之间,说明这 3 个品种以‘城固 32’对渗透胁迫的抗性最强,‘弗奥’次之,‘戈达尔’抗性最差。造成这 3 个品种在渗透胁迫下抗性差异的原因即‘城固 32’叶片具有较高的束缚水含量/自由水含量比值、较低的超氧阴离子产生速率、较高的抗氧化酶活性及较高渗透调节物质含量,这保证了‘城固 32’相比于‘弗奥’和‘戈达尔’叶片具有较强的抗脱水、抗氧化能力和渗透调节能力。

### 参考文献:

- [1] 徐伟英,王贺春. 油橄榄及其栽培技术[M]. 北京:中国林业出版社,2004.

- [2] 邓明全,俞宁. 油橄榄引种栽培技术[M]. 北京:中国农业出版社,2011.
- [3] BOWLER C, VANMONTAGU M, INZE D. Superoxide dismutase and stress to lence[J]. *Annu. Rev. Plant Molbiol*, 1992, (43): 83—116.
- [4] LIU X D(刘晓东), GAO CH H(高春红), WANG L(王 玲). Physiological response of two cultivars of *Weigela florida* to drought stress[J]. *Journal of Northeast Forestry University*(东北林业大学学报) 2012, **40**(2): 22—24(in Chinese).
- [5] JIA R F(贾瑞丰), XU D P(徐大平), YANG Z J(杨曾奖), *et al.* Photosynthesis physiological characteristics of *Dalbergia odorifera* seedlings under drought stress[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.*(西北植物学报), 2013, **33**(6): 1 197—1 202(in Chinese).
- [6] YAN X F(阎秀峰), LI J(李 晶), ZU Y G(祖元刚). Effect of drought stress on activity of cell defense enzymes and lipid peroxidation in korean pine seedlings[J]. *Acta Ecologica Sinica*(生态学报), 1999, **19**(6): 850—854(in Chinese).
- [7] FAN S L(范苏鲁), YUAN ZH H(苑兆和), FENG L J(冯立娟), *et al.* Effects of drought stress on physiological and biochemical parameters of *Dahlia pinnata*[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*(应用生态学报), 2011, **22**(3): 651—657(in Chinese).
- [8] WAN L Q(万里强), LI X L(李向林), SHI Y H(石永红), *et al.* A study on the response and on the comparison of physiological and biochemical indexes of four *Lolium perenne* varieties under PEG stress[J]. *Acta Prataculturae Sinica*(草业学报), 2010, **19**(1): 83—88(in Chinese).
- [9] 邹 琦. 植物生理学实验指导[M]. 北京:中国农业出版社, 2000: 11—12, 72—74, 111—112, 166—167.
- [10] LIU X L(刘向莉), GAO L H(高丽红), LIU M CH(刘明池). Improvement on measurement of free water and bound water in plant tissues[J]. *China Vegetables*(中国蔬菜), 2005, (4): 9—11(in Chinese).
- [11] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京:高等教育出版社, 2000: 134—137.
- [12] LIU J X(刘建新), WANG J CH(王金成), JIA H Y(贾海燕), *et al.* Effects of exogenous nitric oxide on seed germination and reactive oxygen species metabolism of seedling leaves in ryegrass under osmotic stress[J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*(干旱地区农业研究), 2012, **30**(6): 128—133(in Chinese).
- [13] 赵可夫,李法曾. 中国盐生植物[M]. 北京:科学出版社, 1999.
- [14] BAY E A, BAILEY-SERRES E, WERETILNYKL E. Reponses of Plant to Abiotic Stress[M]//BUCHANAN B B, GRUISSEM W, JONES R L. Biochemistry & Molecular Biology of Plants. Beijing: Science Press, 2004: 956—965.
- [15] PEI B(裴 斌), ZHANG G C(张光灿), ZHANG SH Y(张淑勇), *et al.* Effects of soil drought stress on photosynthetic characteristics and antioxidant enzyme activities in *Hippophae rhamnoides* linn seedlings[J]. *Acta Ecologica Sinica*(生态学报), 2013, **33**(5): 1 386—1 396(in Chinese).
- [16] ZHUANG W W(庄伟伟), LI J(李 进), CAO M H(曹满航), *et al.* Changes of osmotic adjusting substances in leaves of *Ammodendron argenteum* seedlings under salt and drought stress[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.*(西北植物学报), 2010, **30**(10): 2 010—2 015(in Chinese).
- [17] LI M(李 明), WANG G X(王根轩). Effect of drought stress on activities of cell defense enzymes and lipid peroxidation in *Glycyrrhiza uralensis* seedlings[J]. *Acta Ecologica Sinica*(生态学报), 2002, **22**(4): 503—507(in Chinese).
- [18] LIU Y(刘 艳), CHEN G L(陈贵林), CAI G F(蔡贵芳), *et al.* Growth and osmoregulation substances accumulation of *Glycyrrhiza uralensis* seedling under stress[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.*(西北植物学报), 2011, **31**(11): 2 259—2 264(in Chinese).
- [19] LLEKTRA S, MICHAEL M. Interaction of proline, sugars, and anthocyanins during photosynthetic acclimation of *Arabidopsis thaliana* to drought stress[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2012, **169**(6): 577—585.
- [20] JIN ZH M(金忠民), SHA W(沙 伟), ZANG W(臧 威), *et al.* Effects of drought stress on protective enzymes of *Trifolium repens* seedling[J]. *Journal of Northeast Forestry University*(东北林业大学学报), 2010, **38**(7): 52—53(in Chinese).
- [21] WANG Y(王 移), WEI W(卫 伟), YANG X ZH(杨兴中), *et al.* Drought-tolerance physiology and drought-tolerance of plants typical of hilly-gullied area of loess plateau[J]. *Journal of Ecology and Rural Environment*(生态与农村环境学报), 2011, **27**(4): 56—61(in Chinese).
- [22] MA F J(马富举), LI D D(李丹丹), CAI J(蔡 剑), *et al.* Responses of wheat seedlings root growth and leaf photosynthesis to drought stress[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*(应用生态学报), 2012, **23**(3): 724—730(in Chinese).
- [23] HE Y H(何炎红), GUO L SH(郭连生), TIAN Y L(田有亮). Photosynthetic rates and chlorophyll fluorescence of *Nitraria tangutorum* at different leafwater potentials[J]. *Acta Bot. Boreali. -Occident. Sin.*(西北植物学报), 2005, **25**(11): 2 226—2 233(in Chinese).
- [24] WANG ZH W(王志伟), SUN Y D(孙涌栋), LI H(李 涵), *et al.* Relieving effects of Na<sub>2</sub>SiO<sub>3</sub> on the drought stress of cucumber seedlings[J]. *Chinese Vegetables*(中国蔬菜), 2010, **23**(6): 8—10(in Chinese).