

持续干旱下接种 PGPR 对核桃苗抗氧化系统的影响

刘方春¹, 马海林^{1*}, 刘丙花¹, 井大炜², 彭琳¹, 刘幸红¹, 杜振宇¹

(1. 山东省林业科学研究院 山东省森林植被生态修复工程技术研究中心, 山东 济南 250014;

2. 德州学院 生态与资源环境学院, 山东 德州 253023)

摘要:为探讨植物根际促生细菌(PGPR)对持续干旱胁迫下核桃叶片抗氧化系统的影响,采用盆栽试验,以1年生核桃苗为试验材料,研究持续干旱胁迫下接种PGPR对核桃苗株高和茎粗、叶片ROS积累和膜脂过氧化产物以及抗氧化酶活性、非酶类抗氧化物质含量的影响。结果表明,与正常浇水相比,持续干旱胁迫使核桃苗的株高和茎粗显著降低19.47%和15.49%,叶片超氧阴离子($O_2^{\cdot-}$)、过氧化氢(H_2O_2)和丙二醛(MDA)含量显著升高,同时,叶片超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)、谷胱甘肽还原酶(GR)与单脱氢抗坏血酸还原酶(MDHAR)活性以及还原型谷胱甘肽(GSH)含量均明显升高。在持续干旱逆境下接种PGPR则能显著促进株高和茎粗生长,有效减少叶片内ROS积累和MDA含量,显著提高叶片SOD、CAT、APX和MDHAR活性以及还原型抗坏血酸(AsA)、GSH含量,并不同程度提高叶片AsA/DHA(双脱氢抗坏血酸)和GSH/GSSG(氧化型谷胱甘肽)比值。以上分析认为,持续干旱逆境下核桃苗接种PGPR,可通过提高叶片抗氧化酶活性和非酶类抗氧化物质含量来有效清除活性氧,从而增强核桃苗的耐旱能力,促进其生长。

关键词:持续干旱胁迫;核桃苗;根际促生细菌;抗氧化酶;非酶类抗氧化物质

中图分类号:S664.1

文献标志码:A

文章编号:1001-7461(2023)05-0073-06

Effects of PGPR on the Antioxidant System in the Leaves of *Juglans regia* Seedlings Under Continuous Drought Stress

LIU Fang-chun¹, MA Hai-lin^{1*}, LIU Bing-hua¹, JING Da-wei², PENG Lin¹, LIU Xing-hong¹, DU Zhen-yu¹

(1. Shandong Academy of Forest, Shandong Engineering Research Center for Ecological Restoration of Forest Vegetation, Jinan 250014, Shandong, China; 2. College of Ecology, Resources and Environment, Dezhou University, Dezhou 253023, Shandong, China)

Abstract: This study aimed to investigate the effects of plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) on the antioxidant system in the leaves of *Juglans regia* seedling under drought stress. The effects of PGPR inoculation on the plant height and stem diameter, the reactive oxygen species (ROS) accumulation and membrane lipid peroxidation products, as well as the antioxidant enzyme activities and the contents of non-enzymatic antioxidant substances in the leaves of *Juglans regia* seedling under drought stress were studied in a pot experiment by using one-year-old *J. regia* seedlings as experimental materials. The results indicated that in comparison with the normal watering treatment, the plant height and stem diameter were significantly decreased by 19.47% and 15.49%, respectively, and the contents of superoxide anion ($O_2^{\cdot-}$), hydrogen peroxide (H_2O_2) and malondialdehyde (MDA) in the leaves significantly increased. At the same time, the activities of superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT), ascorbate peroxidase (APX), glutathione re-

收稿日期:2022-07-11 修回日期:2022-10-08

基金项目:山东省林业科技创新项目(2019LY009);国家自然科学基金(31570614);济南市十大农业特色产业科技创新资助项目。

第一作者:刘方春,研究员,博士。研究方向:森林土壤与植物营养。E-mail: fchliu@126.com

*通信作者:马海林,研究员,硕士。研究方向:森林土壤与植物营养。E-mail: mahlin@126.com

ductase (GR) and monodehydroascorbate reductase (MDHAR), and glutathione (GSH) contents in the leaves under continuous drought stress significantly increased. However, PGPR inoculation under continuous drought stress could significantly promote the growth of plant height and stem diameter, effectively reduce the ROS accumulation and MDA content in the leaves, and significantly increase the activities of SOD, CAT, APX and MDHAR, as well as the contents of ascorbic acid (AsA) and GSH in the leaves. In addition, the ratios of AsA/DHA (didehydroascorbic acid) and GSH/GSSG (oxidized glutathione) in the leaves increased in different degrees. In conclusion, PGPR inoculation under continuous drought stress can effectively remove the ROS by means of increasing the activity of antioxidant enzymes and the content of non-enzymatic antioxidant substances in the leaves, and therefore enhance the drought tolerance of *J. regia* seedling, and promote their growths.

Key words: continuous drought stress; *Juglans regia* seedling; plant growth-promoting rhizobacteria; antioxidant enzyme; non-enzymatic antioxidant substance

干旱是限制植物生长的主要胁迫因子之一, 遭受干旱逆境胁迫时, 植物体内活性氧类物质(ROS)含量明显升高, 细胞膜脂氧化损伤程度加剧^[1-2]。为维持植株的正常代谢, 植株组织通过增强细胞内超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)等酶活性和提高还原型谷胱甘肽(GSH)、还原型抗坏血酸(AsA)等非酶类抗氧化物质含量来有效清除过量的 ROS, 以缓解干旱胁迫对植株正常代谢造成的影响^[3-4]。任家慧等^[5]对马铃薯的研究表明, 随着干旱胁迫程度增加, 4 个马铃薯品种的叶片过氧化氢(H_2O_2)含量呈上升趋势, 且 AsA、GSH 含量以及 APX、谷胱甘肽还原酶(GR)活性均显著高于对照。杨伟等^[6]对老芒麦的研究认为, 干旱胁迫时, 抗旱性强的老芒麦的 SOD 与 CAT 活性增幅更大, 清除 ROS 的潜在速率更高。江洪强等^[7]研究发现, 干旱胁迫显著降低了大豆地上部干物质质量, 叶片中丙二醛(MDA)含量与 ROS 水平显著升高, 且 SOD、POD、CAT、APX、单脱氢抗坏血酸还原酶(MDHAR)、GR 活性显著升高。由此可见, 如何在干旱逆境下进一步提升植物的抗氧化防御系统, 增强其干旱适应能力显得尤为重要。

植物根际促生细菌(PGPR)是指存活在植物根圈范围内, 对植物生长有促进或对病原菌有拮抗作用的有益细菌^[8]。近年来, 随着全球气候变暖与干旱程度的不断加剧, 借助接种 PGPR 来增强植物在干旱生境中的适应性, 已成为国内外 PGPR 的研究热点。Jochum 等^[9]认为, 芽孢杆菌(*Bacillus*) 12D6 和肠杆菌(*Enterobacter*) 16I 可以产生吲哚乙酸(IAA)和赤霉素(GA)。温宏伟等^[10]研究表明, 一些 PGPR 能够显著提高 SOD、CAT、APX 等抗氧化酶活性, 诱导小麦的抗氧化防御, 减轻干旱胁迫所导致的氧化损伤。还有研究认为^[11], 侧柏在干旱生

境下接种 PGPR, 能够通过调节保护酶活性与渗透调节物质含量来减轻干旱对植物生长造成的伤害。可见, 针对 PGPR 增强植物抗氧化防御系统方面的研究报道较多, 但多数是通过调控土壤含水量来设置不同的干旱胁迫强度, 而关于持续干旱胁迫生境下接种 PGPR 且在核桃上的研究报道则较少。

核桃(*Juglans regia*)是一种重要的坚果与木本油料果树, 在干旱瘠薄山地、城镇绿化、道路建设中有巨大的应用潜力^[12]。本研究以 1 年生鸡爪绵核桃苗为供试植物, 研究持续干旱胁迫下接种 PGPR 对核桃苗株高和茎粗生长、叶片 ROS 积累和膜脂过氧化产物以及抗氧化酶活性、非酶类抗氧化物质含量的影响, 旨在为阐明 PGPR 提升植物耐旱性的作用机理提供理论依据, 也为增强核桃苗在干旱逆境下的适应能力提供新方法。

1 材料与方法

1.1 试验地点与供试材料

试验于 2021 年 7—9 月在泰安市北方园艺科学研究所、山东省林科院核桃良种基地试验大棚进行。供试苗木为 1 年生鸡爪绵核桃种子苗。供试土壤为潮土, 基本理化性状为: 碱解 N、有效 P、速效 K 分别为 149.03、49.60、43.48 $mg \cdot kg^{-1}$, 盐分为 0.079%, 有机质含量为 20.13 $g \cdot kg^{-1}$, pH 为 6.84。

试验选用的 PGPR 为课题组前期从植物根际土壤中筛选出的 1 株假单胞菌属(*Pseudomonas* sp.) X123, 该菌株已于 2012 年 12 月 31 日保藏于中国微生物菌种保藏管理委员会普通微生物中心, 保藏编号为 CGMCC No. 7668。

1.2 试验设计与方法

试验共设 4 个处理, 每个处理 10 盆, 分别为: 1) CK, 正常浇水; 2) DR, 持续干旱胁迫; 3) DR + PGPR, 持续干旱 + X123 液体菌剂; 4) CK + PGPR, 正

常浇水+X123 液体菌剂。

X123 液体菌剂的制备方法:将 X123 接种 NA 液体培养基,于 $37\text{ }^{\circ}\text{C}$ 、 $180\text{ r}\cdot\text{min}^{-1}$ 条件下摇床培养 2 d 后得到液体菌剂,菌剂浓度为 $5.3\times 10^8\text{ CFU}\cdot\text{mL}^{-1}$ 。

采用盆栽试验,每盆装土 10.5 kg 。挑选生长较一致的核桃容器苗移植于花盆中,每盆 1 株。7 月 4 日装盆,缓苗。其中 DR+PGPR、CK+PGPR 处理的核桃苗缓苗后,分别于 2021 年 7 月 13 日和 2021 年 8 月 6 日,将 20 mL 液体菌剂稀释 5 倍,均匀浇灌于核桃苗根系周围($1.0\times 10^6\text{ CFU}\cdot\text{g}^{-1}$ 土),共接种 2 次。所有处理于 2021 年 8 月 6 日浇透水,除 CK 和 CK+PGPR 处理正常浇水外,其他处理不再浇水,开始持续干旱胁迫试验。

1.3 测定项目与方法

2021 年 9 月 22 日采集植株样品,进行相关指标的测定。核桃苗的株高与茎粗分别用卷尺与游标卡尺进行测定;叶片超氧阴离子($\text{O}_2^{\cdot-}$)、 H_2O_2 和 MDA 含量根据试剂盒(青岛科创质量检测有限公司)的说明进行测定;叶片 SOD、CAT、APX、MDHAR 和 GR 活性根据试剂盒(青岛科创质量检测有限公司)的说明进行测定;叶片 AsA、GSH、双脱氢抗坏血酸(DHA)和氧化型谷胱甘肽(GSSG)含量根据试剂盒(青岛科创质量检测有限公司)的说明进行测定。

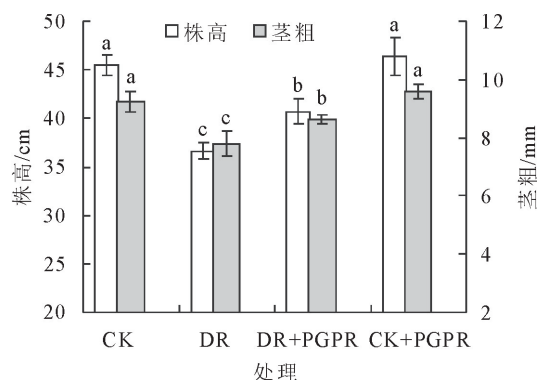
1.4 数据分析

采用 Excel 2013 和 SPSS 22.0 分析软件进行相关统计分析,采用单因素方差分析(one-way ANOVA)和最小显著差异法(LSD)比较不同处理间的差异($\alpha=0.05$)。

2 结果与分析

2.1 株高和茎粗

不同处理对核桃苗株高与茎粗生长的影响见图 1,可以看出,株高和茎粗呈现出基本一致的变化规律。正常浇水时,接种 PGPR 对核桃苗株高与茎粗均未有显著影响。在持续干旱条件下,无论是否接种 PGPR,核桃苗的株高和茎粗均显著降低,DR 和 DR+PGPR 处理的株高分别较 CK 显著降低 19.47%和 10.51%,茎粗分别较 CK 降低 15.49%和 6.50%;而 DR+PGPR 处理的株高和茎粗分别较 DR 处理提高 11.14%和 10.64%,差异达显著水平。以上分析可知,正常水分条件下接种 PGPR 对核桃苗株高与茎粗的影响较小,而在持续干旱逆境下接种 PGPR 则能显著促进株高与茎粗的生长,这对于增强核桃苗的干旱逆境适应能力具有重要意义。



平均值±标准误,不同字母表示处理间差异显著(5%)。下同。

图 1 不同处理对核桃苗株高和茎粗的影响

Fig. 1 Effects of different treatments on the plant height and stem diameter of *J. regia* seedling

2.2 ROS 积累

干旱胁迫下,植物体内活性氧动态平衡被破坏,大量活性氧和自由基积累。过氧化氢(H_2O_2)具有较强的氧化性,可直接氧化一些酶类的巯基,使酶失去活性;还可与超氧阴离子($\text{O}_2^{\cdot-}$)反应生成破坏性更强的单线态氧,对植物的生理活动产生严重影响。由图 2A 可知,在正常浇水条件下,接种 PGPR 对叶片 H_2O_2 的作用效果较小。在持续干旱胁迫条件下,无论是否接种 PGPR,叶片 H_2O_2 含量均显著升高,DR、DR+PGPR 处理相比 CK 分别显著升高 24.72%和 10.94%,而 DR+PGPR 处理较 DR 处理显著降低 11.05%,这表明持续干旱生境下接种 PGPR 能够抑制核桃苗叶片内 H_2O_2 的积累。从图 2B 可以看出,DR 处理的 $\text{O}_2^{\cdot-}$ 含量为最高值,并显著高于 CK 和 CK+PGPR 处理,增幅分别为 23.05%和 19.99%,可见持续干旱胁迫环境能使核桃苗叶片内 $\text{O}_2^{\cdot-}$ 的积累量增多。同时,DR+PGPR 处理的 $\text{O}_2^{\cdot-}$ 含量相比 DR 处理虽有一定程度的下降,但差异未达显著水平,且与 CK、CK+PGPR 处理之间的差异也不显著。上述分析认为,持续干旱逆境能显著增加核桃苗叶片内 ROS 的积累量,而在持续干旱生境下接种 PGPR 能有效减少叶片内 ROS 的积累,进而减轻细胞膜的破坏程度。

2.3 膜脂过氧化产物

由图 3 可以看出,DR 和 DR+PGPR 处理的 MDA 含量较 CK 分别显著高出 19.31%和 9.40%,而 DR+PGPR 处理较 DR 处理降低 8.30%,差异达显著水平。同时可知,CK+PGPR 处理与 CK 无显著性差异。由此可见,在持续干旱胁迫下接种 PGPR,能有效减弱核桃苗的细胞膜脂过氧化程度,进而有助于增强细胞膜的完整性。

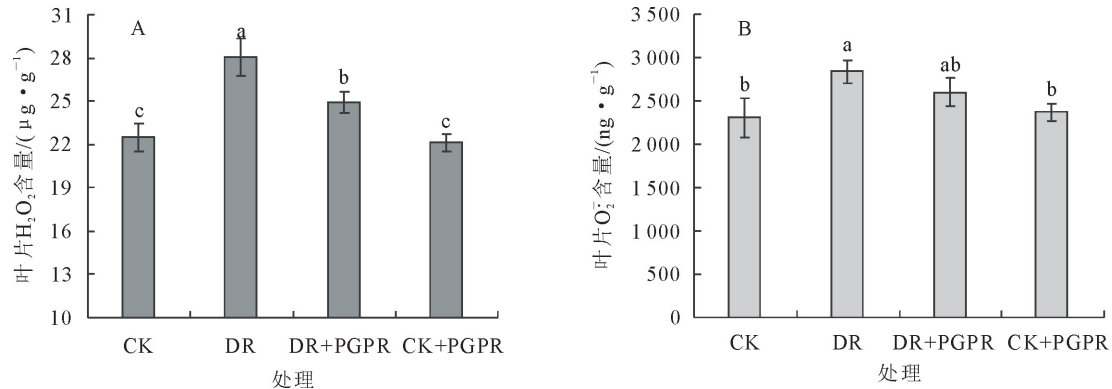


图2 不同处理对核桃苗叶片 H₂O₂ 和 O₂⁻ 含量的影响

Fig. 2 Effects of different treatments on the contents of H₂O₂ and O₂⁻ in the leaves of *J. regia* seedling

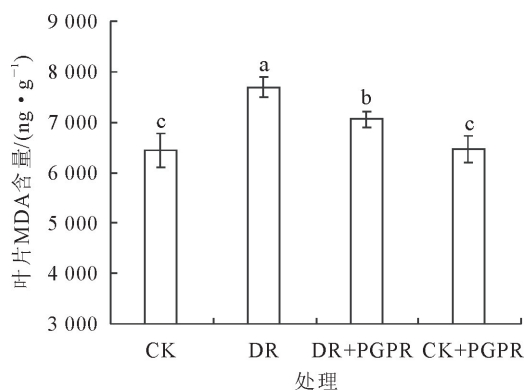


图3 不同处理对核桃苗叶片 MDA 含量的影响

Fig. 3 Effects of different treatments on the MDA content in the leaves of *J. regia* seedling

2.4 抗氧化酶活性

由表1可以看出,核桃苗叶片的SOD、CAT活性呈现出相类似的变化趋势。正常浇水条件下,接种PGPR对SOD和CAT活性均无显著影响;在持续干旱胁迫条件下,DR处理的SOD和CAT活性

分别较CK提高13.28%和29.68%,差异达显著水平,这表明核桃苗本身具有较强的抗旱性。同时,DR+PGPR处理的SOD、CAT活性较DR处理显著升高19.76%、13.19%。可见,在持续干旱逆境下接种PGPR能有效提高核桃苗叶片的SOD和CAT活性。叶片APX活性的大小顺序为:DR+PGPR>DR>CK≈CK+PGPR,DR和DR+PGPR处理的APX活性分别较CK显著提高11.07%和27.39%,而DR+PGPR处理较DR处理显著提高14.69%。叶片各处理间的MDHAR活性差异显著,说明无论水分状态如何,接种PGPR均能提高核桃苗叶片的MDHAR活性。此外,DR和DR+PGPR处理的叶片GR活性相比CK均显著升高,而DR+PGPR处理较DR处理虽有一定提高,但差异未达显著水平。上述分析可知,在持续干旱生境下接种PGPR能不同程度增强核桃苗叶片的抗氧化酶活性。

表1 不同处理对核桃苗叶片抗氧化酶活性的影响

Table 1 Effects of different treatments on the antioxidant enzyme activity in the leaves of *J. regia* seedling

处理	叶片抗氧化酶活性/(U·g ⁻¹)				
	SOD	CAT	APX	MDHAR	GR
CK	2 085.60±97.22c	811.16±79.19c	844.30±27.91c	7.43±0.26d	1.59±0.06b
DR	2 362.47±112.98b	1 051.90±87.02b	920.43±38.25b	8.42±0.53c	1.78±0.05a
DR+PGPR	2 829.37±263.56a	1 190.63±39.80a	1 055.68±61.04a	11.28±0.76a	1.85±0.09a
CK+PGPR	2 148.59±85.79c	871.32±68.45c	828.72±43.87c	9.65±0.39b	1.51±0.13b

注:平均值±标准误,同列不同字母表示处理间差异显著(5%)。

2.5 抗氧化物质

不同处理对核桃苗叶片AsA和GSH含量的影响见图4,可以看出,CK+PGPR处理的AsA含量与CK无显著性差异,DR处理的AsA含量较CK显著降低19.96%,而DR+PGPR处理相比DR处理提高13.05%,差异达显著水平。同时,叶片GSH含量的变化规律为:DR+PGPR>DR>CK+PGPR≈CK,可见,正常浇水条件下接种PGPR对GSH含量的影响较小,而在持续干旱胁迫下接种

PGPR可显著提高GSH含量,DR处理较CK显著提高9.98%,DR+PGPR处理较DR处理显著提高15.83%。此外,各处理的AsA/DHA比值分别为2.59、1.92、2.16和2.74,GSH/GSSG比值分别为2.65、2.46、2.52和2.78。以上分析可知,在持续干旱逆境下接种PGPR能够不同程度地提高核桃苗叶片的AsA、GSH含量以及AsA/DHA和GSH/GSSG值,进而可增强清除ROS的能力。

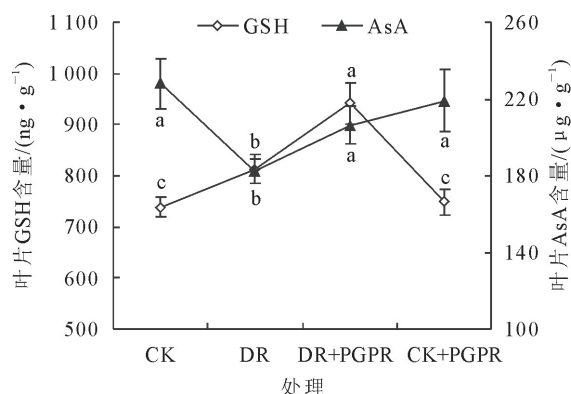


图4 不同处理对核桃苗叶片 AsA 和 GSH 含量的影响

Fig. 4 Effects of different treatments on the contents of AsA and GSH in the leaves of *J. regia* seedling

3 结论与讨论

株高和茎粗可以反映植物在逆境下的生长状况。杨伟等^[6]研究表明,干旱胁迫 14 d 和 21 d 后,老芒麦的株高生长明显受到了抑制。还有研究认为^[13],接种 PGPR 能够显著促进红枣植株生长发育,提高植株株高、生物量、叶片氮及磷的含量。本研究结果表明,持续干旱胁迫环境使核桃苗的株高与茎粗显著降低,而在持续干旱胁迫条件下接种 PGPR 能够显著促进核桃苗株高与茎粗的生长。

ROS 作为信号传导分子参与植物体内诸多代谢过程,因此,当植物体内积累大量 ROS 后,会影响植物的正常生长发育^[14]。然而,ROS 的产生与清除之间的平衡可能会受到许多不利环境因素的影响,比如低温、高温、干旱等^[15],在这些因子的干扰下,植物体内 ROS 水平会不断上升^[16]。Bai 等^[17]认为,干旱胁迫下,植株的活性氧水平与 MDA 含量变化呈极显著正相关。本试验中,持续干旱胁迫使核桃苗叶片的 H_2O_2 和 $O_2^{\cdot -}$ 含量显著升高,并产生大量 MDA;在持续干旱逆境下接种 PGPR 能够显著降低叶片的 H_2O_2 和 MDA 含量,而 $O_2^{\cdot -}$ 含量也有一定程度下降。这表明在持续干旱逆境条件下,接种 PGPR 可有效降低核桃苗叶片的活性氧水平与细胞膜脂过氧化程度。

干旱逆境胁迫能使叶片 SOD、CAT、APX 与 GR 活性显著升高^[18],并且 CAT 活性与活性氧、MDA 含量呈显著负相关关系,与 SOD、APX 活性呈显著正相关关系^[19]。本研究中,核桃苗叶片的 SOD 与 CAT 活性呈现出基本一致的变化趋势。持续干旱胁迫下,叶片 SOD、CAT 活性显著升高,这表明核桃苗在干旱逆境下可通过提高叶片 SOD 与 CAT 活性来清除 H_2O_2 与 $O_2^{\cdot -}$,在一定程度上减轻

逆境胁迫对核桃苗叶片的氧化损伤,这进一步验证了核桃苗本身具有较强的耐旱性。而在持续干旱胁迫下接种 PGPR 能够显著提高叶片的 SOD、CAT 活性,表明在持续干旱生境下接种 PGPR 能加速激活核桃苗植株体内的活性氧清除系统,更快速地清除 H_2O_2 和 $O_2^{\cdot -}$,有效减少活性氧的积累,从而减轻膜结构受损伤程度。这与徐雪东等^[20]的研究结果相似。

研究表明,当植物受到逆境胁迫时,AsA-GSH 循环中的酶活性显著升高,而且高浓度内源 AsA 与 GSH 能够缓解 ROS 对叶片的氧化损伤程度^[21-22]。本研究中,持续干旱胁迫环境使核桃苗叶片的 APX 活性显著升高,通过消耗 AsA 与 GSH,快速清除过量的 H_2O_2 ,降低核桃苗叶片的活性氧水平;而叶片中 MDHAR 与 GR 活性也显著升高,这有助于促进 AsA 和 GSH 的再生。同时,持续干旱逆境下接种 PGPR 可显著提高叶片 APX 和 MDHAR 活性,对叶片 GR 活性也有一定程度的提高,表明接种 PGPR 有助于增强 AsA-GSH 循环再生能力。此外,AsA/DHA 和 GSH/GSSG 反映了植株遭受氧化损伤的程度^[23]。有研究认为^[24],细胞内 AsA/DHA 和 GSH/GSSG 值越高,植物的抗氧化能力越强。本研究表明,持续干旱胁迫降低了核桃苗叶片的 AsA/DHA 和 GSH/GSSG 值,这与杨伟等^[6]在老芒麦上的研究结果基本一致。同时,在持续干旱胁迫下接种 PGPR 可以在一定程度上提高 AsA/DHA 和 GSH/GSSG 的值,这说明在持续干旱逆境下接种 PGPR 能够维持细胞内相对较高的 AsA/DHA 和 GSH/GSSG,从而提高核桃苗叶片的抗氧化能力,有效减少 ROS 的积累。

参考文献:

- [1] 刘忠霞,刘建朝,胡景江. 干旱胁迫对苹果树苗活性氧代谢及渗透调节的影响[J]. 西北林学院学报,2013,28(2):15-19.
LIU Z X, LIU J C, HU J J. Effects of drought stress on active oxygen metabolism and contents of osmotic adjustment substances in the leaves of apple seedling[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2013, 28(2): 15-19. (in Chinese)
- [2] 章毅,韦孟琪,孙欧文,等. 不同绣球品种对干旱胁迫的生理响应及抗旱机制研究[J]. 西北林学院学报,2018,33(1):90-97.
ZHANG Y, WEI M Q, SUN O W, et al. Physiological responses and drought resistant mechanisms of different hydrangea varieties under drought stress[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2018, 33(1): 90-97. (in Chinese)
- [3] ASIM K, NESLIHAN S, AYKUT S, et al. Exogenous salicylic acid alleviates effects of long term drought stress and delays leaf rolling by inducing antioxidant system[J]. Plant Growth Regulation, 2011, 64: 27-37.

- [4] WANG H H, SHAN X Q, WEN B, *et al.* Effect of indole-3-acetic acid on lead accumulation in maize (*Zea mays* L.) seedlings and the relevant antioxidant response[J]. Environmental and Experimental Botany, 2007, 61: 246-253.
- [5] 任家慧, 杨森, 王玥, 等. 基于云南主栽马铃薯品种抗氧化防御系统对干旱胁迫的响应研究[J]. 西南农业学报, 2020, 33(6): 1158-1164.
REN J H, YANG M, WANG Y, *et al.* Response of potato antioxidant defense system to drought stress based on main planting varieties in Yunnan[J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2020, 33(6): 1158-1164. (in Chinese)
- [6] 杨伟, 刘文辉, 马祥, 等. 干旱胁迫对 2 种不同抗旱性老芒麦幼苗 ROS 积累及抗氧化系统的影响[J]. 草地学报, 2020, 28(3): 684-693.
YANG W, LIU W H, MA X, *et al.* Effects of ROS accumulation and antioxidant system in two different drought resistant *Elymus sibiricus* under drought stress[J]. Acta Agrestia Sinica, 2020, 28(3): 684-693. (in Chinese)
- [7] 江洪强, 邢兴华, 周琴, 等. 外源 α -萘乙酸对花期长期干旱大豆叶片抗氧化系统的影响[J]. 应用生态学报, 2015, 26(6): 1718-1726
JIANG H Q, XING X H, ZHOU Q, *et al.* Effects of exogenous α -naphthaleneacetic acid on the antioxidation system in soybean leaves subjected to long-term drought stress during flowering. [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2015, 26(6): 1718-1726. (in Chinese)
- [8] VERMA J P, YADAV J, TIWARI K N, *et al.* Impact of plant growth promoting rhizobacteria on crop production[J]. International Journal of Agricultural Research, 2010, 5(11): 954-983.
- [9] JOCHUM M D, MCWILLIAMS K L, BORREGO E J, *et al.* Bioprospecting plant growth-promoting rhizobacteria that mitigate drought stress in grasses[J]. Frontiers in Microbiology, 2019, 10: 2106.
- [10] 温宏伟, 杨斌, 王东胜. 植物根际促生菌促进小麦生长及提高其抗旱性的研究进展[J]. 核农学报, 2021, 35(9): 2194-2203.
WEN H W, YANG B, WANG D S. Research progress on promoting growth and drought resistance of wheat by plant growth promoting rhizobacteria[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2021, 35(9): 2194-2203. (in Chinese)
- [11] 刘方春, 邢尚军, 马海林, 等. 干旱胁迫下植物根际促生细菌对侧柏生长及生理生态特征的影响[J]. 林业科学, 2014, 50(6): 67-73.
LIU F C, XING S J, MA H L, *et al.* Effects of plant growth-promoting rhizobacteria on physio-ecological characteristics of *Platycladus orientalis* under drought stress[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2014, 50(6): 67-73. (in Chinese)
- [12] 李伟波, 马明, 孙翠, 等. 核桃早实基因的 SCAR 标记[J]. 林业科学, 2010, 46(3): 56-61.
LI W B, MA M, SUN C, *et al.* Development of a SCAR marker linked to precocious trait in walnut (*Juglans regia*) [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2010, 46(3): 56-61. (in Chinese)
- [13] 费诗莹, 张敏, 王迎, 等. 具有 ACC 脱氨酶活性的红枣根际促生菌株的分离筛选及其促生效果研究[J]. 西北林学院学报, 2019, 34(6): 140-146.
- FEI S X, ZHANG M, WANG Y, *et al.* Isolation, screening and promoting effects of plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) containing ACC deaminase from Jujube[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2019, 34(6): 140-146. (in Chinese)
- [14] 李格, 孟小庆, 蔡敬, 等. 活性氧在植物非生物胁迫响应中功能的研究进展[J]. 植物生理学报, 2018, 54(6): 951-959.
LI G, MENG X Q, CAI J, *et al.* Advances in the function of reactive oxygen species in plant responses to abiotic stresses [J]. Plant Physiology Journal, 2018, 54(6): 951-959. (in Chinese)
- [15] APEL K, HIRT H. Reactive oxygen species; metabolism, oxidative stress, and signal transduction[J]. Annual Review of Plant Biology, 2004, 55(1): 373-399.
- [16] MOLLER I M. Plant mitochondria and oxidative stress: electron transport, NADPH turnover, and metabolism of reactive oxygen species[J]. Annual Review of Plant Biology, 2001, 52: 561-591.
- [17] BAI L P, SUI F G, GE T D, *et al.* Effect of soil drought stress on leaf water status, membrane permeability and enzymatic antioxidant system of maize [J]. Pedosphere, 2006, 16(3): 326-332.
- [18] 葛伟达, 隋方功, 白莉萍, 等. 水分胁迫下夏玉米根叶保护酶活性变化及其对膜脂过氧化作用的影响[J]. 中国农业科学, 2005, 38(5): 922-928.
GE T D, SUI F G, BAI L P, *et al.* Effects of water stress on the protective enzyme activities and lipid peroxidation in roots and leaves of summer maize [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2005, 38(5): 922-928. (in Chinese)
- [19] TIAN Z G, WANG F, ZHANG W E, *et al.* Antioxidant mechanism and lipid peroxidation patterns in leaves and petals of marigold in response to drought stress[J]. Horticulture, Environment and Biotechnology, 2012, 53: 183-192.
- [20] 徐雪东, 张超, 秦成, 等. 干旱下接种根际促生细菌对苹果实生苗光合和生理生态特性的影响[J]. 应用生态学报, 2019, 30(10): 3501-3508.
XU X D, ZHANG C, QIN C, *et al.* Effects of PGPR inoculation on photosynthesis and physiological-ecological characteristics of apple seedlings under drought stress [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2019, 30(10): 3501-3508. (in Chinese)
- [21] 王俊力, 王岩, 赵天宏, 等. 臭氧胁迫对大豆叶片抗坏血酸-谷胱甘肽循环的影响[J]. 生态学报, 2011, 31(8): 2068-2075.
- [22] JUBANY-MARI T, MUNNÉ-BOSCH S, ALEGRE L. Redox regulation of water stress responses in field-grown plants. Role of hydrogen peroxide and ascorbate[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2010, 48(5): 351-358.
- [23] 单长卷, 韩蕊莲, 梁宗锁. 黄土高原冰草叶片抗坏血酸和谷胱甘肽合成及循环代谢对干旱胁迫的生理响应[J]. 植物生态学报, 2011, 35(6): 653-662.
- [24] LOGGINI B, SCARTAZZA A, BRUGNOLI E, *et al.* Antioxidative defense system, pigment composition, and photosynthetic efficiency in two wheat cultivars subjected to drought [J]. Plant Physiology, 1999, 119(3): 1091-1099.