

干旱及复水对玉米叶片光合特性的影响

姚春霞¹, 张岁岐^{1,2}, 燕晓娟¹

(1. 西北农林科技大学 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业

国家重点实验室, 陕西 杨凌 712100; 2. 中国科学院 水利部 水土保持研究所, 陕西 杨凌 712100)

摘 要:盆栽条件下,以玉米品种户单 4 号为材料,设正常供水(CK)、中度水分胁迫(MS)和重度水分胁迫(SS)三个水分处理,研究了拔节期和孕穗期水分胁迫及复水对玉米叶片光合、叶绿素荧光的影响,以期为玉米补偿机制的阐明提供理论依据。结果表明:(1) 干旱胁迫使叶水势(ψ_{leaf})降低,复水后拔节期重度胁迫叶水势迅速恢复并超过对照,而孕穗期则恢复缓慢;(2) 拔节期和孕穗期重度胁迫降低了叶片净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、PSII 最大光化学效率(F_v/F_m)及光化学猝灭系数(qP),但复水 5 d 后可基本恢复至对照; C_i 最低,气孔限制值(L_s)较对照分别增加了 6.85%,9.52%, F_v/F_m 值分别降低了 1.72%和 0.61%,表明气孔限制是 P_n 降低的主要原因;(3) 拔节期重度胁迫叶的水分利用效率(WUE)高于对照,表现出补偿效应;孕穗期干旱胁迫下 WUE 表现为:MS>CK>SS,在复水第一天达最大值,随后趋于降低。说明拔节期和孕穗期光合特性变化存在差异性。

关键词:玉米; 干旱胁迫; 复水; 光合; 叶绿素荧光; 叶水势

中图分类号:S513

文献标识码:A

文章编号:1005-3409(2012)03-0278-06

Effects of Drought and Re-watering on Photosynthetic Characteristics of Maize Leaf

YAO Chun-xia¹, ZHANG Sui-qi^{1,2}, YAN Xiao-juan¹

(1. State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau,

Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2. Institute of Soil and Water

Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: In this study, Maize (*Zea mays* L.) cross seeds (cv. Hudan4) were grown in pots. And three water treatments; normal water supply(CK), moderate water stress (MS) and severe water stress(SS) were designed to investigate the effects of water stress and re-watering on photosynthesis and chlorophyll fluorescence of maize leaf at elongation stage and booting stage, in order to provide theoretical basis for the explanation of compensation mechanism of maize. The results showed: (1) leaf water potential(ψ_{leaf}) reduced under drought stress, and leaf water potential of severe stress at elongation stage could recover rapidly and exceeded the control after re-watering, but the booting stage was slow; (2) severe stress at elongation stage and booting stage reduced the leaf net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance(G_s), the intercellular CO_2 concentration (C_i), maximal efficiency of PS II (F_v/F_m) and photochemical quenching coefficient(qP), but after five days of re-watering, these parameters can be recovered to control; the C_i was lowest, compared with control, stomatal limitation value(L_s) increased by 6.85%, 9.52%, F_v/F_m reduced 1.72% and 0.61%, which indicated stomatal limitation was the major factor to the reduction of P_n ; (3) under the severe stress at elongation stage, the water use efficiency of leaf (WUE) was higher than the control, which showed the compensation effect; under drought stress at booting stage, the WUE showed that MS>CK>SS. After the first day of re-watering, the WUE were at peaks, then tended to decline. These results suggested that there would be different responses of photosynthetic characteristic between elongation stage and booting stage.

Key words: maize; drought stress; re-watering; photosynthesis; chlorophyll fluorescence; leaf water potential

收稿日期:2011-12-02

修回日期:2012-02-22

资助项目:国家重点基础研究发展计划(973 计划)项目(2009CB118604);国家自然科学基金项目(30971714)

作者简介:姚春霞(1987—),女,河南沁阳人,硕士生,主要从事玉米水分生理研究。E-mail: xiaoliaoniniu89@163.com

通信作者:张岁岐(1966—),男,陕西岐山人,研究员,博士生导师,主要从事植物生理生态研究。E-mail: sqzhang@ms.iswc.ac.cn

玉米(*Zea mays* L.)是极为重要的粮食、饲料、经济兼用作物。随着全球性的干旱日趋明显,水资源短缺也将会持续加剧^[1]。而干旱作为限制作物产量提高的重要非生物胁迫因素,在各种环境胁迫因子中造成的损失最大^[2]。干旱可以使作物从内到外发生一系列生理生态、生化及形态上的响应,其对植物地上部的影响主要是由于气孔关闭及二氧化碳供应的减少而引起叶片蒸腾作用的下降和光合作用的降低^[3]。干旱胁迫还显著抑制了玉米根系的生长,减少了根系的吸收面积和活跃吸收面积^[4]。白莉萍等^[5]的研究表明,玉米各生育阶段受干旱胁迫将导致植株矮化,生长发育受阻,果穗性状恶化,以致于生物量和经济产量均大幅下降。但胁迫解除后作物生长会如何变化,胁迫时对作物造成的不利影响能否随胁迫的解除而消除尚不清楚。水分变动条件下,植物的生长存活和产量不仅仅取决于其对阶段干旱的忍耐能力,还决定于其对旱后复水的适应和对水分的利用能力^[6]。苏佩等^[7]发现玉米在多变低水条件下产量会减少,对叶片水分状况参数进行测定表明苗期干旱而拔节期复水增强了玉米对水分利用和其他生理过程的调节能力而表现出补偿效应。玉米苗期经干旱锻炼后复水,叶片和根部的水分状况得到改善,叶片可以较长时间内保持较强的渗透调节能力,这不仅有利于叶片的延伸生长,还使光合、气孔导度等生理代谢方面表现出有利植物生长的优势^[8]。有研究表明,光合速率随水分胁迫加强而不断下降,是作物后期受旱减产的主要原因^[9]。

水分胁迫导致 PSII 反应中心易产生光抑制现象,PSII 的 F_v/F_m 降低是光合作用受抑制的显著特征。张林春等^[8]发现干旱胁迫下,不同抗旱性玉米 PSII 的 F_v/F_m 、 qP 降低,复水后郑单 958 的光合、荧光迅速恢复,陕单 902 恢复缓慢。玉米叶片光合速率和叶水势在复水后也有不同程度的恢复^[9]。以上研究多着重于苗期干旱后复水玉米补偿效应的变化,但对不同生育期干旱后复水,其补偿效应是否存在同样的变化有待于进一步研究。

干旱胁迫限制光合主要是通过气孔关闭还是通过代谢损耗,还存在比较大的争议^[10]。以往对玉米的研究多侧重于苗期干旱及复水条件对叶片光合特性以及经济产量的影响^[8]和干旱及复水对不同抗旱性玉米光合特性的影响,但对不同生育期干旱及复水对叶片光合特性的影响及其差异比较研究鲜有报道,尤其是对孕穗期光合特性的变化研究较少。因此,本实验选用玉米品种户单 4 号为试验材料,研究拔节期和孕穗期干旱及复水条件下玉米叶片光合参

数和叶绿素荧光参数的变化特征,为玉米的补偿效应机制研究提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料与方法

供试玉米品种采用户单 4 号,于 2011 年 4—8 月在中科院水土保持研究所防雨棚内完成。供试土壤为杨凌田间耕层土,毛管最大持水量为 29%,土壤有机质、速效氮、速效磷、速效钾、全氮、全磷、全钾含量分别为 8.25 g/kg,30.27 mg/kg,6.39 mg/kg,137.03 mg/kg,0.53 mg/kg,0.92 mg/kg,13.52 mg/kg。盆栽所用塑料桶直径为 29.6 cm,深度为 28.5 cm,每桶装风干土 12 kg。每桶施尿素 3.50 g,过磷酸钙 3.28 g,硫酸钾 1.37 g,与土壤混匀后装桶。挑选大小一致的饱满种子在 4 月 13 日催芽并于 4 月 15 日进行播种,五叶一心定苗,每盆一株。

1.2 试验设计

试验设三个水分处理,即正常供水(CK)、中度水分胁迫(MS)和重度水分胁迫(SS),其土壤相对含水量分别为盆土田间持水量的 $75\% \pm 5\%$, $55\% \pm 5\%$, $35\% \pm 5\%$ 。于八叶一心时开始控水,采用称重法控制土壤含水量。对照组土壤含水量始终保持在 $75\% \pm 5\%$,待干旱处理水分降至胁迫标准后,测定各项指标,随后复水至对照水平,连续测定 5 d。分别在拔节期和孕穗期进行复水处理。共 10 个处理,每处理设 5 次重复。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 叶片光合参数的测定 选择植株上部第五片完全展开叶,于上午 9:30—10:00 采用 Li-6400 便携式光合测定系统(Li-Cor, USA)在 $1\ 300\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 光强下,测定叶片净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、并计算气孔限制值(L_s)($L_s = 1 - C_i/C_a$, C_a 为大气 CO_2 浓度)和单叶水分利用效率(WUE)($\text{WUE} = P_n/T_r$, T_r 为蒸腾速率)等气体交换参数。每处理重复 5 次。

1.3.2 叶片叶绿素荧光参数的测定 测定完叶片气体交换参数后,叶片暗适应 30 min,采用 Imaging-PAM(WALZ, 德国)测定光系统 II (PS II) 的最大光化学效率(F_v/F_m),光化学猝灭系数(qP),每个处理重复 5 次。

1.3.3 叶水势的测定 于早上 6:00 取各处理上数第 5 片完全展开叶,用压力室法测定叶中部水势。

1.4 数据处理与统计分析

用 Excel 2003 进行数据计算,用 SigmaPlot 10.0 作图,用 SAS 统计软件进行显著性分析。

2 结果与分析

2.1 干旱及复水条件下玉米叶水势的变化

叶水势是反映植物水分状况的一个生理指标。水分胁迫下,图 1a 和 1b 的正常供水处理(CK)的叶水势最高,中度胁迫(MS)的次之,重度胁迫(SS)的最小。复水后,拔节期 MS 和 SS 处理的叶水势迅速升高,并超过对照;孕穗期不同水分处理的叶水势都相应升高,MS 和 SS 处理的变化幅度比较平缓,复水第 4 天 SS 与对照间无显著差异。

2.2 干旱及复水过程中玉米叶片光合参数的变化

2.2.1 拔节期干旱及复水过程中玉米叶片光合参数的变化 由图 2a 和 2b 可以看出,干旱胁迫降低了叶片净光合速率(P_n)及气孔导度(G_s)。中度胁迫下叶片的 P_n 与对照间无显著差异,重度胁迫下 P_n 极显著低于对照。复水后, P_n 和 G_s 有不同程度的升高,在第 3 天降低。复水第 1 天中度胁迫下 P_n 与 G_s 超

过对照和重度胁迫处理,随后逐渐降低;在第 2 天时重度胁迫的 P_n 与 G_s 达最高值;复水第 4 天,中度和重度处理恢复至对照,甚至超过对照。各处理下,光合速率的恢复均以中度水分胁迫处理较快,重度胁迫处理较慢。

图 2b 和表 1 中可看出,重度水分胁迫的胞间 CO_2 浓度(C_i)最低,中度水分胁迫的 C_i 最高,重度水分胁迫的 C_i 最低,气孔限制值(L_s)最大, P_n 降低的主要原因是气孔限制;中度胁迫的 C_i 最高, L_s 最小,说明 P_n 降低的主要原因是非气孔限制。复水后, C_i 升高, G_s 增加, P_n 也逐渐升高,在第 5 天恢复至对照。

叶片水分利用效率反映了叶片瞬间 CO_2 固定与水分散失之间的关系,也是评价植物抗旱能力的综合指标之一。由图 2d 可以看出,重度胁迫叶片的 WUE 高于对照,中度胁迫的 WUE 最低,各处理间差异不显著。复水第 4 天,中度胁迫和重度胁迫处理的 WUE 均高于对照,表现出补偿作用。

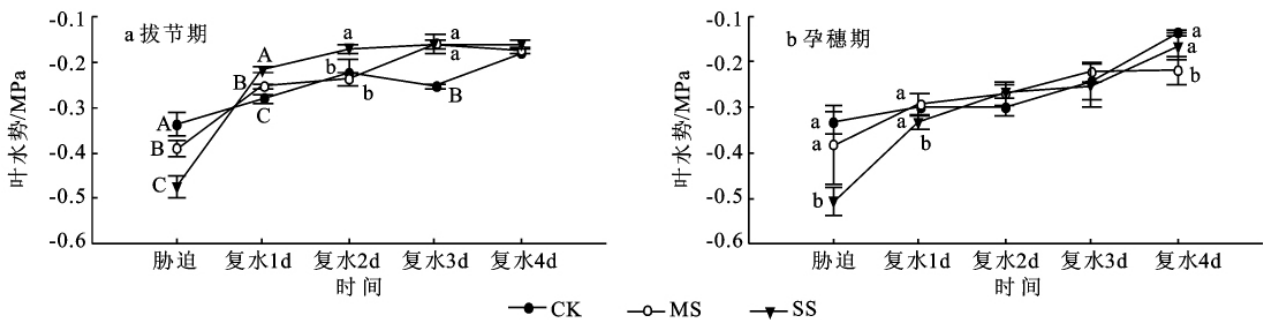


图 1 拔节期和孕穗期干旱胁迫及复水条件下玉米叶水势的变化

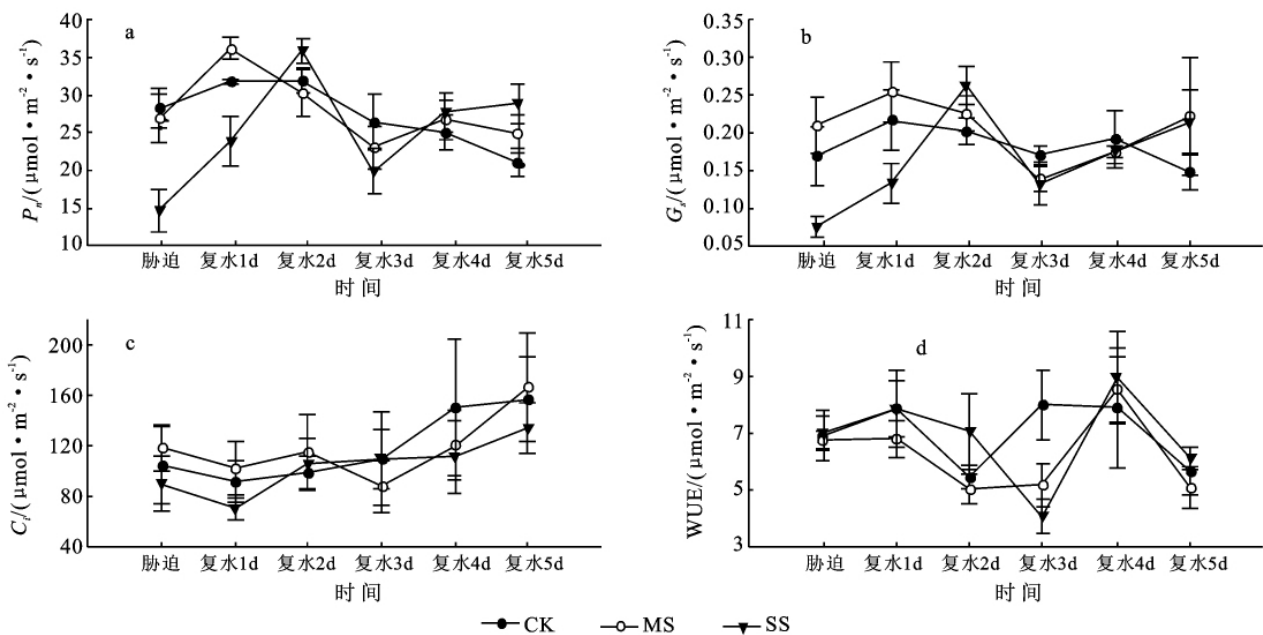


图 2 拔节期干旱及复水过程中玉米叶片光合参数的变化

2.2.2 孕穗期干旱及复水过程中玉米叶片光合参数的变化 不同水分条件下,叶片的净光合速率(P_n)表现为: $\text{MS} > \text{CK} > \text{SS}$ 。与拔节期不同的是,复水第 1

天,CK 和 SS 处理的 P_n 降低,其后 SS 处理的 P_n 迅速升高并在第 3 天达到最大值。 G_s 与 P_n 变化一致, MS 与 CK 无显著差异,且显著高于 SS,各处理在复

水后第4天恢复到最大。图3c和表1中,重度胁迫的 C_i 、 G_s 较低, L_s 最高,说明 P_n 的降低是由气孔限制造成的。图3d表明,干旱胁迫下MS处理叶片的WUE较高,SS处理叶片的WUE最低;WUE在复水第1天达到最大值,随后逐渐降低。

表1 玉米拔节期和孕穗期不同干旱胁迫下叶片气孔限制值(L_s)的比较

水分处理	拔节期	孕穗期
CK	0.73 ± 0.08	0.63 ± 0.06
MS	0.70 ± 0.05	0.65 ± 0.06
SS	0.78 ± 0.05	0.69 ± 0.06

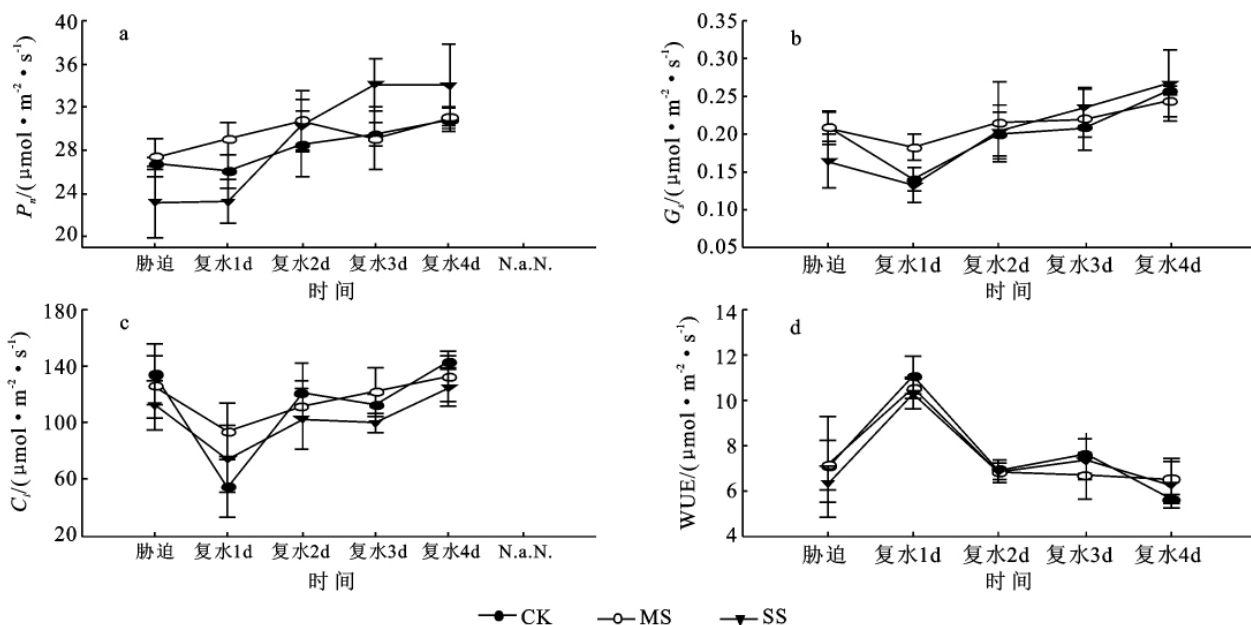


图3 孕穗期干旱及复水过程中玉米叶片光合参数的变化

2.3 干旱及复水条件下玉米叶片叶绿素荧光参数的变化

2.3.1 拔节期干旱及复水条件下玉米叶片叶绿素荧光参数的变化 F_v/F_m 反映的是PSII原初光能转化效率及PSII潜在活性,该参数一般为0.75~0.85,但在逆境或受到伤害时会明显降低。图4a中,重度胁迫叶片的 F_v/F_m 值显著低于正常供水(CK)和中度胁迫处理(MS),复水后逐渐升高。MS处理叶片的 F_v/F_m 值与CK间差异不显著,复水第3天各处理

间无显著差异。

由图4b可看出,干旱胁迫下,光化学猝灭系数(qP)值降低,顺序为:CK>MS>SS。复水后三个处理逐渐升高,随后降低;复水第4天,SS处理的qP与CK和MS处理形成极显著差异。光化学猝灭系数(qP)值越大,说明PSII的电子传递活性越高。SS处理的qP值显著降低,表明重度胁迫条件下PSII反应中心的开放程度降低,光化学活性降低。复水第4天时干旱处理qP又继续升高,表现出滞后效应。

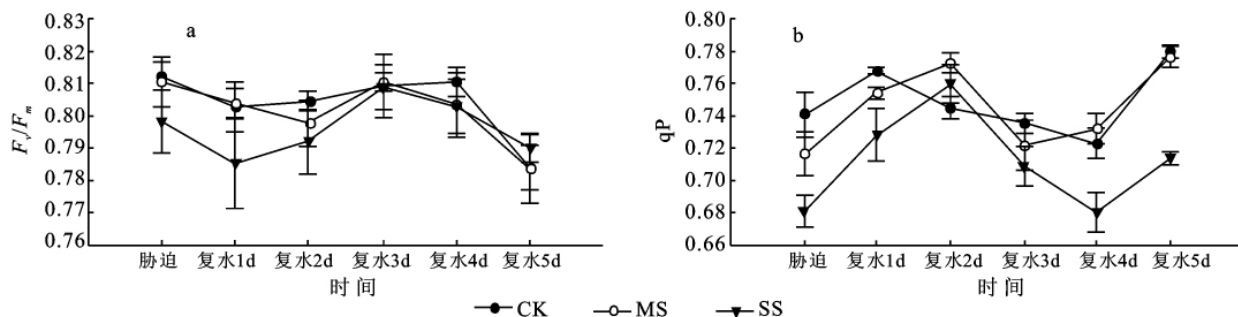


图4 拔节期干旱胁迫及复水条件下玉米叶片荧光特性的变化

2.3.2 孕穗期干旱及复水条件下玉米叶片叶绿素荧光参数的变化 图5所示是孕穗期玉米叶片 F_v/F_m 、qP的变化。与拔节期相比,重度胁迫(SS)和中度胁迫(MS)叶片的 F_v/F_m 值较低,复水后逐渐升高。复水第4天SS与CK、MS差异极显著。SS处理叶片

的最大光化学效率(F_v/F_m)与其净光合速率(P_n)的变化趋势一致。光化学猝灭系数(qP)一定程度上反映了PSII反应中心的开放程度。干旱胁迫时,qP值降低(图5b),光合电子传递活性降低。复水后,逐渐升高。

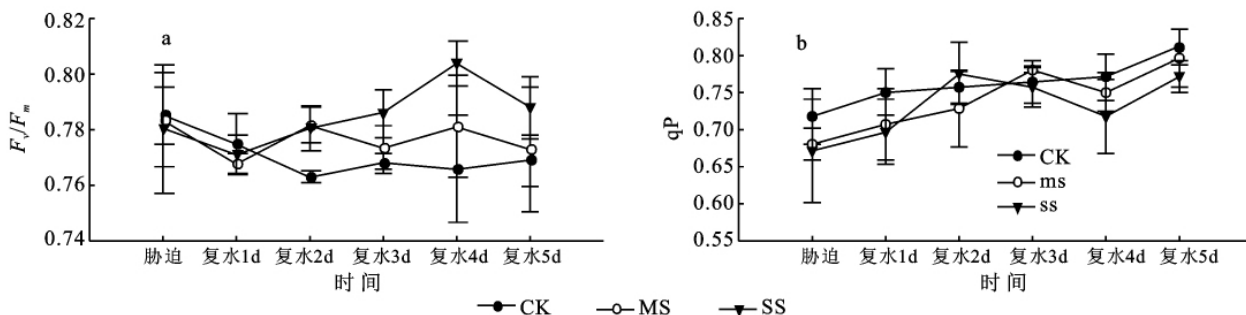


图 5 孕穗期干旱胁迫及复水条件下玉米叶片荧光特性的变化

3 讨论

3.1 干旱及复水对玉米光合、荧光的影响

植物的光合作用可以将无机物转化为有机物,是地球上最重要的化学反应,也是绿色植物对各种内外因子的最敏感的生理过程之一。研究发现,干旱胁迫下植物光合速率降低的主要原因是受气孔的限制^[11],而有些研究结果认为,水分亏缺条件下植物的光合速率降低的主要原因是受非气孔的限制。本实验中拔节期和孕穗期受水分胁迫后,中度水分胁迫(MS)和重度水分胁迫(SS)的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)和胞间 CO_2 浓度(C_i)降低,复水后, C_i 和 P_n 升高, G_s 增大,说明叶片在胁迫解除后有迅速恢复的能力。这与罗宏海^[2]、张林春^[8]等的研究一致。SS处理的 G_s 及 C_i 较低,气孔限制值(L_s)最高,说明 P_n 降低是气孔限制造成。这与其他研究结论有所不同^[12],可能是由于试验条件和品种不同。

杨晓青等^[13]研究发现,水分胁迫下小麦 F_v/F_m 、 qP 显著降低,NPQ 升高。本研究中,拔节期和孕穗期干旱胁迫下最大光化学效率(F_v/F_m)值降低,说明叶片 PSII 反应中心的光化学活性降低,同时导致过剩的激发能的增大。拔节期重度胁迫的 L_s 与对照相比增加了 6.85%, F_v/F_m 值降低了 1.72%,孕穗期重度胁迫的 L_s 增加了 9.52%, F_v/F_m 值降低了 0.61%,表明两个时期叶片 P_n 降低主要都是气孔限制造成的。光化学淬灭系数(qP)表示 PSII 天线色素吸收的光能用于光化学反应的份额,一定程度上反映了 PSII 反应中心的开放程度^[14]。干旱处理下的光化学淬灭系数(qP)低于对照,表明干旱胁迫导致 PSII 反应中心的开放度降低,光合电子传递活性下降,导致 PSII 反应中心的光能过剩,对光合机构起到了一定的保护作用。复水后, F_v/F_m 、 qP 这两个参数值基本恢复到对照水平。表明在干旱胁迫得到解除后,受到伤害的 PSII 反应中心可以在一定程度上得以恢复。

单叶水分利用效率(WUE)表征植物对自身蒸腾耗水量的利用能力,是提高大田水分利用效率的生理

基础^[15]。研究表明,前期干旱锻炼能提高玉米的水分利用效率,有利于农业增产和节水^[16]。本研究中,重度胁迫叶的 WUE 在胁迫及复水过程中均高于对照,表明干旱胁迫提高了水分利用效率;中度胁迫叶的 WUE 在复水第 4 天时超过对照,与徐国山^[12]等的研究结果一致。孕穗期三个处理叶片的 WUE 在复水第 1 天达到最大值,随后趋于降低。可能是因为复水初期,补充的水分主要用于恢复自身生长,消耗掉的水分相对减少。

3.2 外界环境因素对复水后光合恢复的影响

复水后植物水分状况及生理活性的恢复与干旱胁迫程度及复水后的外界条件有关。范雯雯等^[17]在小麦实验中发现,高肥力土壤有利于复水后光合速率的恢复;Boyer^[18]比较了玉米、向日葵叶片光合速率和水势的关系,发现低光强下,即使干旱时叶水势低于 -1.7 MPa,光合也可在复水后 15 h 内恢复;但在高光强下,叶水势即使低于 -1.2 MPa,复水三天后光合也不可能完全恢复。本实验中拔节期光合速率在复水后逐渐增加,在第 3 天骤降,主要原因应为阴雨天气影响光照弱,温度低,空气相对湿度增大,气孔导度明显减小,进入叶片内二氧化碳浓度降低,以致光合速率显著减小。

4 结论

玉米受旱后生理代谢发生一系列适应性变化,一旦解除干旱并恢复供水,同样发生一系列生理代谢等方面恢复和修复作用。复水后,叶片水分状况得到改善,气孔完全张开,气孔导度增大,光合速率也增大。拔节期 P_n 、 G_s 在复水后第 2 天达到最大值,由于外界环境影响, P_n 下降;而孕穗期 P_n 、 G_s 复水后第 4 天达最大值。干旱胁迫伤害光合机构 PSII,PSII 主动调节电子传递速率和光化学效率,减轻过剩光能对其系统的损伤。孕穗期叶片的 F_v/F_m 值低于拔节期,且两时期的 F_v/F_m 值在复水第 1 天不能立即恢复,这是由于胁迫程度加剧复水后叶片的潜在光合能力未被激发出来,在复水第 2 天逐渐恢复。两时期干旱处

理在复水条件下, qP 变化趋势一致, 基本恢复至对照。这是由于 G_s 增加了叶内部二氧化碳的量, 提高了叶片内碳同化的效率, 从而使光合电子传递活性增强。本研究证明了拔节期和孕穗期光合特性变化存在差异, 但全生育期干旱及复水过程中玉米光合特性和叶水势具体变化过程以及各参数之间的内在联系还有待于更深入的研究。

参考文献:

- [1] 山仑. 植物水分利用效率和半干旱地区农业用水[J]. 植物生理学通讯, 1994, 30(1): 61-66.
- [2] 罗宏海, 张亚黎, 张旺锋, 等. 新疆滴灌棉花花铃期干旱复水对叶片光合特性及产量的影响[J]. 作物学报, 2008, 34(1): 171-174.
- [3] 李文晓, 张岁岐, 山仑. 水分胁迫对紫花苜蓿根系吸水与光合特性的影响[J]. 草地学报, 2007, 15(3): 206-211.
- [4] 韩希英, 宋凤斌. 干旱胁迫对玉米根系生长及根际养分的影响[J]. 水土保持学报, 2006, 20(3): 170-172.
- [5] Bai L P, Sui F G, Sun C H, et al. Effects of soil water stress on morphological development and yield of maize [J]. Acta Ecologica Sinica, 2004, 24(7): 1556-1560.
- [6] Reynolds J F, Kemp P R, Ogle K, et al. Modifying the 'pulse-reserve' paradigm for deserts of North America: precipitation pulse, soil water, and plant responses[J]. Oecologia, 2004, 141(2): 194-210.
- [7] 苏佩, 山仑. 多变低水环境下高粱、玉米籽粒产量及水分利用效率变化的生理基础研究[M]//植物生理学与跨世纪农业研究. 北京: 科学出版社, 1999: 199-202.
- [8] 张林春, 郝扬, 张仁和, 等. 干旱及复水对不同抗旱性玉米光合特性的影响[J]. 西北农业学报, 2010, 19(5): 76-80.
- [9] 赵天宏, 沈秀瑛, 杨德光, 等. 水分胁迫及复水对玉米叶片叶绿素含量和光合作用的影响[J]. 杂粮作物, 2003, 23(1): 33-35.
- [10] 王磊, 胡楠, 张彤, 等. 干旱和复水对大豆叶片光合及叶绿素荧光的影响[J]. 生态学报, 2007, 27(9): 3631-3635.
- [11] Lakso A N. Seasonal changes in stomata responses to leaf water potential in apple[J]. Am. Soc. Hort. Sci., 1979, 10(4): 58-60.
- [12] 徐国山, 邓丽娟, 李雪丽, 等. 土壤干旱胁迫及复水对紫叶矮樱光合特性的影响[J]. 河北林果研究, 2010, 25(2): 116-120.
- [13] 杨晓青, 张岁岐, 梁宗锁, 等. 水分胁迫对不同抗旱类型冬小麦幼苗叶绿素荧光参数的影响[J]. 西北植物学报, 2004, 24(5): 812-816.
- [14] 宋莉英, 孙兰兰, 舒展, 等. 干旱和复水对入侵植物三裂叶蟛蜞菊叶片叶绿素荧光特性的影响[J]. 生态学报, 2009, 29(7): 3713-3720.
- [15] Du Z C, Deng X P, Zhao C X. Anti-oxidation capacities of different wheat genotypes under water stress [J]. Acta Botanica Borealo-Occident Sinica, 2005, 2(8): 1672-1676.
- [16] 黄占斌, 山仑. 水分利用效率及其生理生态机理研究进展[J]. 生态农业研究, 1998, 16(4): 19-23.
- [17] 范雯雯, 王志强, 林同保, 等. 不同土壤肥力下旱后复水对冬小麦光合特性及水分利用效率的影响[J]. 麦类作物学报, 2010, 30(2): 362-365.
- [18] Boyer J S. Leaf enlargement and metabolic rates in corn, soybean, and sunflower at various leaf water potentials[J]. Plant Physiology, 1970, 46(2): 233-235.

(上接第 277 页)

- [11] 王树起, 韩晓增, 乔云发, 等. 不同土地利用和施肥方式对土壤酶活性及相关肥力因子的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2009, 15(6): 1311-1316.
- [12] 王慧萍. 川中丘陵地区农田土壤有机碳氮储量及动态变化[D]. 成都: 四川师范大学, 2008.
- [13] 关荫松. 土壤酶及其研究法[M]. 北京: 农业出版社, 1986: 320-338.
- [14] 于树, 汪景宽, 王鑫, 等. 不同施肥处理的土壤肥力指标及微生物碳、氮在玉米生育期内的动态变化[J]. 水土保持学报, 2007, 21(4): 137-140.
- [15] 李娟, 赵秉强, 李秀英, 等. 长期不同施肥制度下几种土壤微生物学特征变化[J]. 植物生态学报, 2008, 32(4): 891-899.
- [16] 傅利剑, 郭丹钊, 史春龙, 等. 碳源及碳氮比对异养反硝化微生物异养反硝化作用的影响[J]. 农村生态环境, 2005, 21(2): 42-45.
- [17] 解媛媛, 谷洁, 高华, 等. 微生物菌剂酶制剂化肥不同配比对秸秆还田后土壤酶活性的影响[J]. 水土保持研究, 2010, 17(2): 233-238.
- [18] 许中坚, 刘广深, 俞佳栋. 氮循环的人为干扰与土壤酸化[J]. 地质地球化学, 2002, 30(2): 75-78.
- [19] 方云霞, 莫江明, Per Gundersen, 等. 森林土壤氮素转换及其对氮沉降的响应[J]. 生态学报, 2004, 24(7): 1523-1531.
- [20] 黄巧云. 土壤学[M]. 北京: 中国农业出版社, 2006: 282-283.