

# 土壤水分对异株荨麻(*Urtica dioica*)保护酶和渗透调节物质的影响及其与叶片光合和生物量的相关性

董伊晨<sup>1,2</sup>, 刘悦秋<sup>1,\*</sup>

(1. 北京农学院园林系,北京 102206;2. 中国科学院生态环境研究中心城市与生态国家重点实验室,北京 100085)

**摘要:**通过对不同土壤水分处理下异株荨麻保护酶系(SOD、POD)活性、渗透调节物质(可溶性蛋白、可溶性糖和游离脯氨酸)和细胞膜脂过氧化产物(MDA)含量以及最大光合速率、生物量的测定,各项生理指标间线性相关性的分析,探讨异株荨麻对水分变化的响应特性和耐旱适应能力。实验采用盆栽水分梯度法将异株荨麻扦插苗按土壤相对含水量93.58%、80.74%、67.90%、55.06%和42.22%分组,以充足水分93.58%为CK对照组,实验组水分由高到低为T1、T2、T3和T4共5组。结果表明,(1)异株荨麻体内SOD活性随水分含量下降而呈先上升后下降的变化趋势,POD活性与之成相似互补的变化趋势;可溶性蛋白、可溶性糖、游离脯氨酸和MDA含量随水分含量的下降而升高;(2)各保护酶系和渗透调节物质与土壤水分呈显著线性负相关,保护酶系、渗透调节物质与过氧化产物MDA线性正相关;(3)比较光合速率、生物量和各种酶系、渗透调节物质的关系发现,光合速率与各生理指标无明显相关性,渗透调节物质对生物量积累有显著负相关性。

**关键词:**异株荨麻;土壤水分含量;保护酶系;渗透调节物质;膜脂过氧化产物

文章编号:1000-0933(2009)06-2845-07 中图分类号:Q142,Q945,Q948 文献标识码:A

## Soil water influences on protective enzymes and osmolytes of *Urtica dioica* and their correlations with leaf photosynthesis and biomass

DONG Yi-Chen<sup>1,2</sup>, LIU Yue-Qiu<sup>1,\*</sup>

1 Department of Landscape, Beijing University of Agriculture, Beijing 102206, China

2 State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Centre for Eco-environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China  
*Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(6): 2845 ~ 2851.

**Abstract:** The responsive ability and drought resistance of *Urtica dioica* seedlings under different soil water conditions were discussed in our study. The following bioassay parameters were investigated: the protective enzyme activity (SOD, POD), accumulations of osmolyte (soluble protein content, soluble carbohydrate content, free porline content), membrane lipid peroxidation (MDA), max photosynthesis rate and total dry tissue weight. The linear correlations of above-mentioned physiological indexes were analyzed. The seedlings of *Urtica dioica* were planted at 5 different soil water gradients of 93.58% (control), 80.74% (T1), 67.90% (T2), 55.06% (T3) and 42.22% (T4), respectively. Our results indicated that (1) The activity of SOD enhanced with the decrease in soil water at the start, and then depressed when the soil became too dry, while the activity of POD increased all along with the decrease in soil water. The contents of soluble protein, soluble carbohydrate, free porline and MDA increased with the decrease in soil water. (2) The protective enzyme system and accumulations of osmolyte with respect to soil water content had significant negative linear correlation, while the protective enzyme system and accumulations of osmolyte with respect to MDA had significant positive linear correlation. (3)

基金项目:国家林业局“948”资助项目(0209218)

收稿日期:2008-11-28; 修订日期:2009-02-11

致谢:感谢冯宗炜教授和刘仲健教授对本文写作的指导与帮助。

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liuyueqiu54@163.com

The accumulations of osmolyte with respect to total dry tissue weight had significant negative linear correlation, while there was no significant correlation between photosynthesis rate and other physiologic index.

**Key Words:** *Urtica dioica*; soil water content; protective enzyme; accumulations of osmolyte; products of membrane lipid peroxidation

异株荨麻(*Urtica dioica*)，荨麻属植物，医药用途多样，具有丰富价值，近年来越来越多地为人们所关注<sup>[1]</sup>。然而国内对于荨麻的研究起步较晚，特别是在其生理生态特性的研究上还较少见，这直接影响其开发利用。本文通过对不同土壤水分处理下异株荨麻的保护酶活性、抗逆渗透调节性物质和过氧化产物含量变化和相关性的讨论，以及光合速率、干生物量与生理指标的相关性分析，尝试探讨水分含量的变化对其内部造成的生理影响以及其自身为适应环境变化所采取的调节措施，旨在为北方种植和推广荨麻类植物栽培水分管理提供实验依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验材料与水分处理

(1) 盆栽实验<sup>[2]</sup> 实验材料为荨麻属的异株荨麻(*U. dioica*)，取异株荨麻扦插苗，培养3个月后取长势相对一致的幼苗进行盆栽，每盆1株。置于温室中，控水处理1个月后开始正式实验。

(2) 水分处理<sup>[2]</sup> 采取水分梯度法，利用TDR土壤水分测定仪(SM-2, Ecosystem Monitoring Industrial & Scientific Electronics, US)，按试验设置的不同土壤水分体积比控制试验浇水量，测定时水分传感器头置于盆内土壤深度10cm，每盆测定3个部位以保证浇水的均匀性；用称重法标定不同土壤水分体积比的相应实际土壤质量含水量(鲜重为基础)，并计算出土壤相对含水量(田间持水量60.59%)。水分处理按土壤相对含水量(下简称土壤含水量)分为5组：以充足水分93.58%为CK对照组，T1组80.74%、T2组67.90%、T3组55.06%、T4组42.22%。实验时每组取8盆，同一水平处理下浇水量相同，依TDR仪测定值酌情于当日16:00或18:00补充一次水量。

### 1.2 实验方法与数据处理

氮蓝四唑(NBT)法测定超氧化物歧化酶(SOD)活性；愈创木酚氧化法测定过氧化物酶(POD)活性；考马斯亮蓝G-250显色法测定可溶性蛋白含量；蒽酮法测定可溶性糖含量；磺基水杨酸法测定游离脯氨酸；硫代巴比妥酸(TBA)反应法测定膜脂过氧化产物丙二醛(MDA)<sup>[3]</sup>；利用美国LI-COR公司生产的LI-6400便携式光合作用测定仪测定植物叶片光合速率(*Pn*)；采用称重法测定植物的干生物量<sup>[2]</sup>。实验数据采用SPSS for Windows 11.5版进行分析，实验图表采用Microsoft Office Excel 2003，根据SPSS分析结果制作。

## 2 结果与分析

### 2.1 保护酶系活性变化

#### 2.1.1 超氧化物歧化酶(SOD)活性变化

图1A所示异株荨麻SOD活性变化随土壤含水量的下降呈先上升后下降趋，CK组(93.58%)活性最低，T1至T4组与之相比依次上升了152%、373%、429%和393%，CK、T1和T2组SOD活性变化显著，随着水分含量的降低，其活性变化幅度显著性降低，其中T3组(55.06%)SOD活性达最大值，T4组(42.22%)有所下降，说明过氧化程度加深，对细胞组织造成一定伤害，使SOD活性下降，表现出水分受迫的特征。

#### 2.1.2 过氧化物酶(POD)活性变化

图1B中异株荨麻POD活性变化随土壤含水量下降而升高，CK组活性最低，T1至T4组较之依次上升23%、138%、169%和230%，POD活性在水分含量变化到某一水平时增幅显著，在CK、T1组或T2至T4组涨幅变化不显著，表现出应激性。在土壤水分含量相对充足的CK组SOD敏感性较POD低，当土壤含水量下降加剧SOD活性又比POD活性加大，到T4组SOD活性下降，POD活性仍上升并表现出互补形式，作为清除活

性氧的酶系,两者之间存在着协同作用,共同应对水分胁迫诱导的氧化伤害。

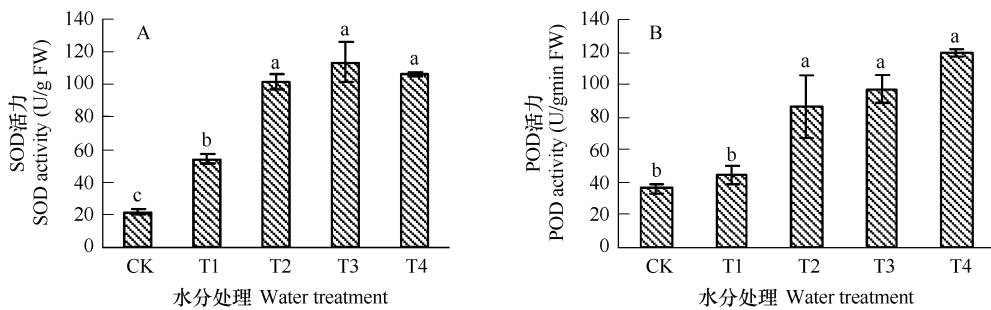


图1 不同土壤水分对异株荨麻保护酶系统的影响

Fig. 1 Effects of different soil water on protective enzyme activity of *U. dioica*

\*图中字母表示利用 Duncan 分析得出的平均值和显著性关系 ( $n = 8$ ) , 相同字母表示数值在  $p = 0.05$  水平不显著; CK: 土壤含水量 93.58% , T1: 土壤含水量 80.74% , T2: 土壤含水量 67.90% , T3: 土壤含水量 55.06% , T4: 土壤含水量 42.22% ; 下同

The letters on chart indicate the means ( $n = 8$ ) and the significance of Duncan's analysis; identical letters indicate no significant difference at 0.05 level; control: 93.58% , T1: 80.74% , T2: 67.90% , T3: 55.06% , T4: 42.22% ; the same below

## 2.2 渗透调节物质含量变化

### 2.2.1 可溶性蛋白含量变化

图 2A 中异株荨麻体内可溶性蛋白含量随水分含量的下降而上升,其中 CK 组含量最低,T1 至 T4 组含量较之依次增加 83%、107%、134% 和 174%,增幅平稳,各组变化显著。异株荨麻可溶性蛋白含量最高的 T4 组,比重为  $(6.98 \pm 0.07)\%$ ,没有下降趋势,说明此时细胞内没有大量水解反应导致蛋白含量下降,而是通过次生渗透调节物提升细胞保水能力。

### 2.2.2 可溶性糖含量变化

可溶性糖是植物体内一种主要的渗透调节剂,通过它的渗透调节作用可以维持细胞的正常膨压,保障生理机制正常运行。图 2B 中异株荨麻体内可溶性糖含量随土壤含水量降低呈现上升后下降的趋势,CK 组含

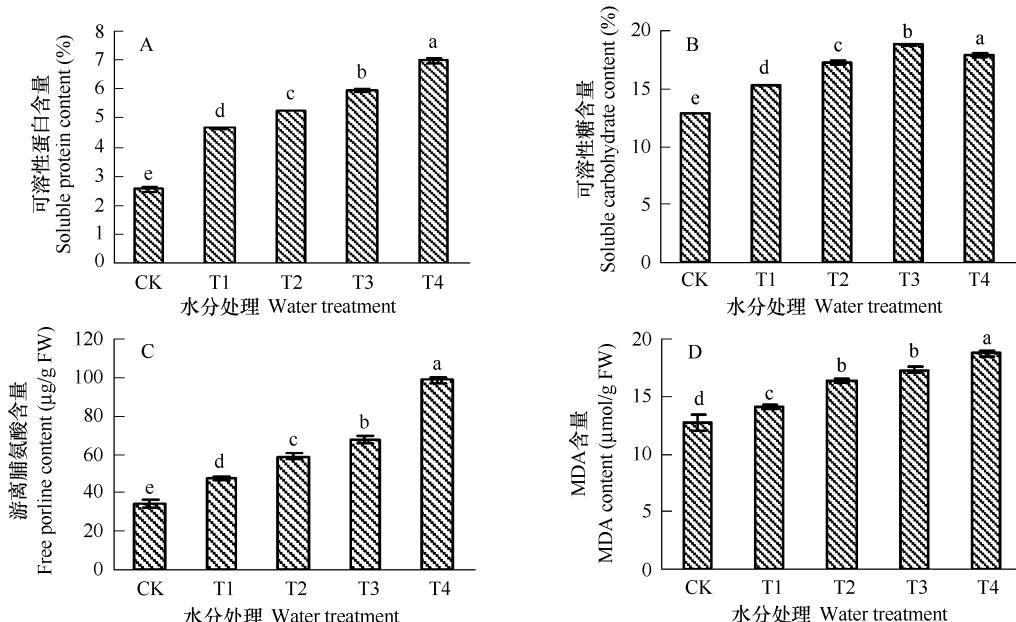


图2 不同土壤水分对异株荨麻渗透调节物质的影响

Fig. 2 Effects of different soil water on accumulations of osmolyte of *U. dioica*

量最少,T1至T4组与之相较依次增加19.2%、34.5%、46.4%和39.1%,其中T3组出现峰值,T4组可溶性糖含量下降说明水分胁迫导致过氧化产物对膜质体损伤使光合作用生产的糖类水解受到阻碍。

### 2.2.3 游离脯氨酸含量变化

脯氨酸被认为是有效的渗透调节物质,有助于植物细胞或组织持水能力<sup>[4]</sup>。图2C中异株荨麻游离脯氨酸含量的变化随土壤含水量的降低而增高,其中CK组积累最少,T1至T4组含量较之分别上升38.2%、72.8%、98.9%和188.4%,各水分组脯氨酸含量变化显著,其增幅在T4组上涨幅度较大,表明对水分胁迫具有一定应激性。脯氨酸含量的增加与膜脂过氧化作用有很大关系,作为渗透调节物质、稳定的大分子结构,对细胞内保水和清除活性氧具有一定影响<sup>[5]</sup>。

### 2.2.4 膜脂过氧化产物丙二醛(MDA)含量变化

植物由于衰老或逆境胁迫影响常导致体内活性氧增多,直接或间接启动膜脂过氧化作用产生丙二醛(MDA)等,降低膜的稳定性,加剧膜的渗漏造成伤害<sup>[6~8]</sup>。图2D中异株荨麻MDA含量随土壤水分含量的降低而上升,其中CK组含量最低,T1至T4组与之相比MDA含量依次上升11%、28.8%、36%和47.4%,各水分处理组变化显著。

## 2.3 光合速率及干生物量的变化

土壤水分对异株荨麻生长的影响主要表现在对光合速率及生物量的积累上<sup>[2]</sup>。图3A中异株荨麻最大净光合速率随土壤含水量降低而先升后降,T1组达峰值,比CK组上升30.3%,其余T2至T4组分别比CK组下降16.6%、17.8%和42.2%,各组变化差异显著,T4组下降幅度最大。图3B是土壤水分对异株荨麻总生物量的影响情况,生物量变化趋势与光合速率相似,T1组积累最多,较CK组增加5.3%,T2至T4组则依次减少,较CK组分别下降18.6%、27.0%和57.1%,变化差异不显著,生物量积累和光合速率的正向变化,说明土壤水分的减少对异株荨麻生长积累有直接的影响。

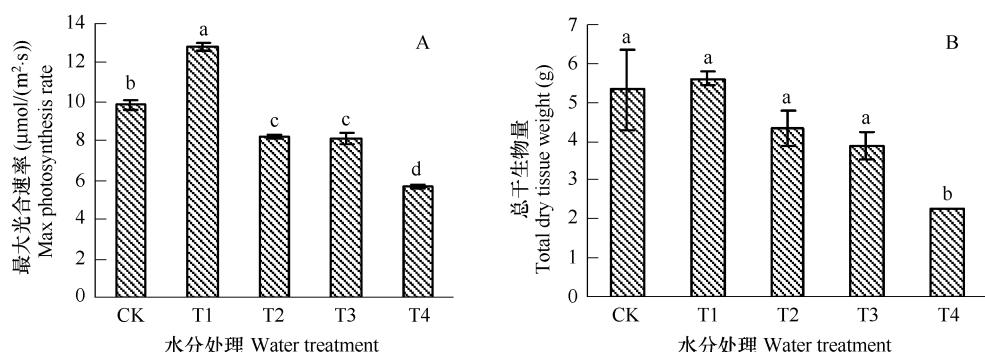


图3 不同土壤水分对异株荨麻最大光合速率和总干生物量的影响

Fig. 3 Effects of different soil water on max photosynthesis rate and total dry tissue weight of *U. dioica*

## 2.4 土壤含水量和各生理指标相关性分析

表1中,土壤含水量对每一项生理指标都存在负相关性,相关性显著。表明土壤水分的减少是影响异株荨麻的生理变化、生长和适应性的重要因素。各生理指标间的明显正相关性反映出异株荨麻对水分变化响应的敏感,其中保护酶系、渗透调节物质与过氧化产物MDA都有显著相关性,即保护酶活性、渗透调节物含量都受到MDA含量变化的影响,说明土壤水分对异株荨麻生理特征的影响是通过保护酶系和渗透调节物质对MDA积累的响应来表现的。保护酶系与渗透调节物之间相关显著性高低不一,两者间是否存在响应含量变化的相互关系尚待进一步研究。

## 2.5 光合速率、生物量与各生理指标的相关性分析

表2中,最大光合速率与POD、可溶性蛋白和MDA有不显著负相关性,余者无相关性,说明异株荨麻内部的保护酶等次生代谢调节物质(包括MDA)对光合功能的影响是有限的,没有明显的直接作用。生物量的积

累与 POD、可溶性蛋白、游离脯氨酸和 MDA 有显著负相关性,说明生理指标对生物量的影响高于对光合特性的影响。同为保护酶 SOD 与两者间都没有相关性,POD 则都具有相关性,渗透调节物质也有这种情况,造成这种差异的原因尚不明确。

表 1 不同土壤水分下异株荨麻各生理指标相关性分析

Table 1 Correlation analysis of physiological indexes of *U. dioica* in different soil water contents

指标 Parameters	水分含量 Soil water content	SOD 活力 SOD activity	POD 活力 POD activity	可溶性蛋白含量 Soluble protein content	可溶性糖含量 Soluble carbohydrate content	游离脯氨酸含量 Free porline content	MDA 含量 MDA content
土壤含水量	1	-0.893 **	-0.934 **	-0.968 **	-0.901 **	-0.968 **	-0.977 **
SOD 活力		1	0.896 **	0.902 **	0.968 **	0.787 *	0.917 **
POD 活力			1	0.883 *	0.840 *	0.895 **	0.957 **
可溶性蛋白含量				1	0.919 **	0.933 **	0.953 **
可溶性糖含量					1	0.776 *	0.906 **
游离脯氨酸含量						1	0.941 **
MDA 含量							1

\* \* 表示指标相关系数( $R^2$ )在 0.01 水平显著, \* 表示  $p < 0.001$ (双尾法验证) The parameters on table indicate significant correlation ( $R^2$ ) at 0.01 level, \*  $p < 0.001$ (2-tailed)

表 2 光合速率和生物量与各生理指标的相关性分析

Table 2 Correlation analysis of photosynthesis rate and dry tissue weight with physiological indexes

指标 Parameters	SOD 活力 SOD activity	POD 活力 POD activity	可溶性蛋白含量 Soluble protein content	可溶性糖含量 Soluble carbohydrate content	游离脯氨酸含量 Free porline content	MDA 含量 MDA content
最大光合速率 Max photosynthesis rate	-0.710	-0.801 *	-0.723 *	-0.491	-0.647	-0.788 *
干生物量 Dry tissue weight	-0.630	-0.993 **	-0.957 **	-0.538	-0.938 **	-0.989 **

\* \* 表示目标相关系数( $R^2$ )在 0.01 水平显著, \* 表示  $p < 0.001$ (双尾法验证) The aims on table indicate significant correlation ( $R^2$ ) at 0.01 level, \*  $p < 0.001$ (2-tailed)

综上结果(表 1、表 2)说明,初生代谢过程(光合作用)、次生代谢(保护酶和渗透调节物质)过程和生物量累计过程是紧密相关的,但是不同的生理生化指标对其贡献存在差异,表现为有的指标相关性很大,达到了显著性水平,而其它指标相关性不大。总体的趋势是,当次生代谢产物提高时,往往伴随着植物光合产物的累计量减少,表现为生物量变小。光合速率与生理指标存在相关性远小于生物量,可能是光合速率反映的是叶片短时间内碳固定速率。而用生物量来代表光合作用的长期累积时,表现出了更高的相关性。

### 3 讨论与结论

通过实验可以看出,土壤水分的变化对异株荨麻生长时生理影响显著(表 1),生理生态特征变化规律明显,表现出异株荨麻良好的水分适应性。

异株荨麻 SOD 与 POD 活力变化没有表现出相同的变化趋势(图 1A、B),SOD 活性的明显受到土壤含水量减少的影响,CK 组、T1 组异株荨麻 SOD 活力变化显著说明了这点,但也有研究显示存在其他未知因素主要决定其变化<sup>[9]</sup>。POD 酶活性总体上呈上升趋势,这与陈少瑜等在研究坡柳抗旱树种幼苗时的结论一致<sup>[10]</sup>。异株荨麻 POD 与 SOD 活力变化趋势不同,以往认为 SOD 是一种诱导酶,而 POD 是以其为底物的氧化还原酶,在歧化活性氧时生成过氧化氢( $H_2O_2$ )等过氧化物质, $H_2O_2$ 含量的增多使清除它的酶 POD 活性增强<sup>[11]</sup>。在本实验的不同水分处理中异株荨麻 POD 和 SOD 明显对 MDA 积累的抑制上都起到了有效作用。在水分充足的 T1 组中 POD 活力高于 SOD 活力,当 SOD 活力受水分含量降低影响而增高时,POD 活力明显低于 SOD,直至 T4 组 SOD 活力降低,POD 活力又高于 SOD,说明两者对水分胁迫的敏感性有差异,有研究表明这种情况与植物抗旱型不同有关<sup>[12]</sup>,确切的原因尚待进一步验证。

渗透调节是植物适应逆境的一种重要的生理机制,植物通过代谢活动增加细胞内的溶质浓度降低渗透势,维持膨压,从而使体内各种与膨压有关的生理过程正常进行<sup>[13,14]</sup>。

异株荨麻的可溶性糖含量和可溶性蛋白含量变化趋势相似,可溶性糖含量随土壤水分的降低上升显著,可溶性蛋白与之成正向相关。可溶性糖来源于光合作用,水分胁迫加剧植物水解作用,使其含量增加。可溶性蛋白具有较强的亲水性,随着水分胁迫的加剧,可溶性蛋白含量的增加可以提高细胞保水力。但也有研究表明干旱导致蛋白水解,使其含量下降,造成可溶性蛋白和可溶性糖的负向相关变化,目前对两者变化的关系说法不一尚未定论。

在对渗透调节物质的研究中脯氨酸含量的变化一直存在争论<sup>[15]</sup>,有研究认为脯氨酸是理想的渗透调节物质<sup>[16]</sup>,水分胁迫时它是适应逆境,防止细胞、组织脱水和提高水分利用率的生理机制<sup>[17]</sup>,异株荨麻的各水分处理中,T4组游离脯氨酸含量增幅明显高于其他组,说明异株荨麻大量产生脯氨酸来适应水分胁迫,从可溶性蛋白和可溶性糖含量相对较低,增幅平稳并没有对胁迫表现出明显增幅加大来看,脯氨酸是异株荨麻应对水分胁迫的主导性调节物质,它对活性氧有专一的消除作用,保护细胞膜免受损害<sup>[18,19]</sup>。但也有研究表明脯氨酸的积累并不表示植物抗逆能力提升,只是对外部环境改变的适应;也有人倾向于针对不同种类植物分别探讨其抗胁迫作用大小<sup>[20]</sup>。无论哪种观点,都有再深入研究的空间。

异株荨麻各水分处理植株都有MDA积累,且随土壤水分的降低而积累增多,有研究表明高等植物脂质过氧化物长生有多种途径,MDA也不是脂质过氧化的主要产物<sup>[11,21]</sup>,也不能因其含量的多少来判断膜脂过氧化程度的轻重。异株荨麻MDA含量与土壤水分和保护酶系、渗透调节物质相关性显著(表1),表明保护酶系和渗透调节物质对其有抑制作用,同时MDA的积累也对保护酶系和渗透调节物质含量的增加有一定的诱导作用,异株荨麻上述的各项生理表现实际上说明植物对水分条件的适应是不同系统,包括保护酶系、渗透调节物等共同协调作用的结果,因此表现为各生理指标的相关性较显著。

异株荨麻的光合速率与抗氧化调节物质相关性不明显(表2),生理变化并不直接作用在光合特征上,光合速率的下降主要是土壤水分含量降低引起的,植物内部的生理调节对光合特征的作用还需进一步的探究。保护酶、渗透调节物质对生物量积累存在一定相关性,对生物量增加起到负向调节作用。用植物内部的生理调节来判断植物的生长对水分条件的响应情况,可以从中寻找到植物适应水分条件的上限,用过氧化积累的损害程度来判断适应水分条件的下限。异株荨麻对逆境条件响应及时有效,能够适应实验中的水分胁迫,而其水分适应范围(土壤相对含水量42.22%~93.58%)也较宽,T4组SOD活性和可溶性糖含量有所下降,但光合作用正常,生长没有衰退,不影响到其存活<sup>[2]</sup>。对于水分条件不一的北方地区,这样的水分适应性对推广异株荨麻非常有益。

#### References:

- [1] Guan F. Medical studies on plant of *Urtica L.* Journal of Harbin University of Commerce (Natural Sciences Edition), 2006, 20(3):14~16.
- [2] Dong Y C, Liu Y Q. The response of *Urtica dioica* to different soil water on growth and photosynthesis. Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(10):4685~4691.
- [3] Zou Q. Plant Physiological Experimentation Directions. Beijing: Chinese Agriculture Publishing Company, 2000.
- [4] Li X, Yan X F, Yu T. Effects of water stress on protective enzyme activities and lipid peroxidation in *Phellodendron amurense* seedling. Chinese Journal of Applied Ecology, 2005, 16(12):2353~2356.
- [5] Zhao F G, Sun C, Liu Y L. Ornithine pathway in proline biosynthesis activated by salt stress in barley seedlings. Acta Phytoecol Sin, 2001, 43(1):36~45.
- [6] Tuner N. Concurrent comparison of stomatal behavior, water status, and evaporation of maize in soil at high or low water potential. Plant Physiol, 1975, 55:932~936.
- [7] Pauk K P, Thompson J E. Invitro simulation of senescence-related membrane damage by ozone-induced lipid peroxidation. Nature, 1980, 28(3):504~506.
- [8] Dhindsa A S, Mutoue W. Drought tolerance in two mosses: Correlated with enzymatic defense against lipid peroxidation. J. Exp. Bot., 1981, 32:

79—91.

- [9] Yang F Y, Wei C F, Liu Y. Protective enzyme systems in orange leaves under drought stress. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2006, 12(1): 119—124.
- [10] Chen S Y, Lang N K, Jia L Q, et al. Effects of drought stress on lipid peroxidation and activity of defense enzymes of *Dodonaea viscosa*, *Leucaena leucocephala* and *Tephrosia candida* seedlings. *Bulletin of Botanical Research*, 2006, 26(1): 89—92.
- [11] Chen S F, Shu Q Y. Biological mechanism of and genetic engineering for drought stress tolerance in plants. *Chinese Bulletin of Botany*, 1999, 16(5): 555—560.
- [12] Qi X D, Sun H J, Guo S H. Functions of SOD-POD activities drought resistance on wheat. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2005, 21(6): 230—232.
- [13] Wei L M, Jia L R, Hu X A. Advances in studies on the physiology and biochemistry of maize drought resistance. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 1997, 15(4): 66—71.
- [14] Hsiao T C. Plant responses to water stress. *Plant Physiol*, 1973, 24: 519—570.
- [15] Liu S X, Ren X L, Miao W D, et al. Free proline and drought resistance of plant. *Journal of Henan Vocation-Technical Teachers College*, 2002, 30(3): 35—37.
- [16] Yue S W, Tang Z C. *Plant Physiology and Molecular Biology* (Second Edition). Beijing: Science Press, 1999.
- [17] Morgan J M, Aust J M. Osmoregulation and water stress in higher plant. *Plant Physiol*, 1984, 5: 299—319.
- [18] Jiang M Y, Guo S C, Zhang X M. Proline accumulation in rice seedlings exposed to oxidative stress in relation to antioxidation. *Acta Phytophysiologica Sinica*, 1997, 23(4): 347—352.
- [19] Zhang L, Shen X Y, Zhang C X. Studies on effects of proline on drought resistance in maize. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 1999, 14(1): 38—41.
- [20] Wang B X, Huang J C, Wang H, et al. The correlation of proline accumulation and drought resistance in various plants under water stress condition. *Acta Phytophysiologica Sinica*, 1989, 15(1): 46—51.
- [21] Gu J J, Chen F Y, Zheng R L. Relationship between membrane damage and lipid peroxidation in crop leaves induced by drought. *Journal of Lanzhou University (Natural Science Edition)*, 1996, 32(2): 90—94.

#### 参考文献:

- [1] 关枫. 蕨麻属植物的药用研究. 哈尔滨商业大学学报(自然科学版), 2006, 20(3): 14~16.
- [2] 董伊晨, 刘悦秋. 异株荨麻(*Urtica dioica*)生长及光合特性对不同土壤水分含量的响应. 生态学报, 2008, 28(10): 4685~4691.
- [3] 邹琦. 植物生理学实验指导. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [4] 李霞, 阎秀峰, 于涛. 水分胁迫对黄檗幼苗保护酶活性及脂质过氧化作用的影响. 应用生态学报, 2005, 16(12): 2354~2356.
- [9] 杨方云, 魏朝富, 刘英. 干旱胁迫下甜橙叶片保护酶体系的变化研究. 植物影响与肥料学报, 2006, 12(1): 119~124.
- [10] 陈少瑜, 郎南军, 贾利强, 等. 干旱胁迫对坡柳等抗旱树种幼苗膜脂过氧化及保护酶活性的影响. 植物研究, 2006, 12(1): 89~92.
- [11] 陈善福, 舒庆尧. 植物耐干旱胁迫的生物学机理及其基因工程研究进展. 植物学通报, 1999, 16(5): 555~560.
- [12] 齐秀东, 孙海军, 郭守华. SOD-POD 活性在小麦抗旱生理研究中的指向作用. 植物农学通报, 2005, 21(6): 230~232.
- [13] 魏良明, 贾了然, 胡学安. 玉米抗旱性生理生化研究进展. 干旱地区农业研究, 1997, 15(4): 66~71.
- [15] 刘学师, 任小林, 苗卫东, 等. 游离脯氨酸对植物抗旱性. 河南职业技术师范学院学报, 2002, 30(3): 35~37.
- [16] 余叔文, 汤章城. 植物生理与分子生物学(第二版). 北京: 科学出版社, 1999.
- [18] 蒋明义, 郭绍川, 张学明. 氧化胁迫下稻苗体内积累的脯氨酸和抗氧化作用. 植物生理科学, 1997, 23(4): 347~352.
- [19] 张烈, 沈秀英, 张彩霞. 脯氨酸对玉米抗旱性影响的研究. 华北农学报, 1999, 14(1): 38~41.
- [20] 王邦锡, 黄久常. 不同植物在水分胁迫条件下脯氨酸的积累与抗旱性的关系. 植物生理学报, 1989, 15(1): 46~51.
- [21] 顾继杰, 陈富裕, 郑荣梁. 干旱诱导作物叶片膜损伤和膜脂过氧化的关系. 兰州大学学报(自然科学版), 1996, 32(2): 90~94.