

胀果甘草种子萌发对干旱胁迫的生理响应

史 薇^{1,2,*}, 徐海量¹, 赵新风^{1,2}, 凌红波^{1,2}, 李 媛^{1,2}

(1. 中国科学院新疆生态与地理研究所, 乌鲁木齐 830011; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要:为探讨胀果甘草种子萌发对干旱胁迫的生理生化适应机制,以聚乙二醇(PEG)-6000模拟干旱胁迫,分析了胀果甘草(*Glycyrrhiza inflata*)种子萌发过程中发芽率(GR)、丙二醛(MDA)及游离脯氨酸(Pro)、可溶性糖(SS)含量和超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)活性的动态变化规律。结果显示,水势为-0.1 MPa时,GR达到100%,之后随着干旱胁迫增强而显著降低($P < 0.05$);MDA、Pro含量及SOD、POD活性都表现出水势 ≥ -0.2 MPa时增加和 $-1.4 \text{ MPa} \leq \text{水势} < -0.2$ MPa时减少的明显趋势($P < 0.05$),这4个指标两两之间的相关关系均达到显著水平($P < 0.05$);而干旱胁迫增强使SS含量显著增加($P < 0.05$)。

关键词:胀果甘草;种子萌发;干旱胁迫

Physiological and biochemical responses to drought stress during seed germination of *Glycyrrhiza inflata*

SHI Wei^{1,2,*}, XU Hailiang¹, ZHAO Xinfeng^{1,2}, LING Hongbo^{1,2}, LI Yuan^{1,2}

1 Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China

2 Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China

Abstract: Dynamics of germination rate (GR), malondialdehyde (MDA), free proline (Pro), soluble sugar (SS), superoxide dismutase (SOD) and peroxidase (POD) were analyzed during seed germination of *Glycyrrhiza inflata* under drought stress simulated by polyethylene glycol (PEG)-6000. The Results showed that, GR was 100% under -0.1 MPa of water potential then decreased when the drought stress intensified; MDA, Pro, SOD and POD increased when water potential ≥ -0.2 MPa but then decreased when $-1.4 \text{ MPa} \leq \text{water potential} < -0.2$ MPa ($P < 0.05$). The correlations among the aforementioned four indexes were significant ($P < 0.05$), while the drought stress increased SS significantly at $P < 0.05$.

Key Words: *Glycyrrhiza inflata*; seed germination; drought stress

干旱、盐渍等逆境会直接或间接伤害植物,加强其体内活性氧代谢,导致活性氧或其它过氧化物自由基积累,最终产生丙二醛^[1-2]。植物则会积累渗透调节物、激活抗氧化酶系统,保护膜结构,增强抗性^[3-4]。植物生活周期中,种子对逆境的忍耐力最大,幼苗的最小^[5-6]。干旱半干旱环境中,降雨量小,蒸发量大,水分,尤其是土壤水分,成为植物种子萌发和生长的主要制约因子,而植物特殊的传播和萌发机制确保了种子在合适的时间与地点萌发和幼苗生长^[7-8]。作为干旱半干旱地区重要的植物资源之一,胀果甘草(*Glycyrrhiza inflata*)耐旱、耐寒、抗盐碱性极强;而且作为一种常用中草药,需求量越来越大。目前大量研究主要集中于其化学成分的提取分离和有效成分主要是药用成分的开发应用^[9-10],以及基于人工种植的抗逆特性及机理的研究,而对其野生种子逆境(如干旱)下萌发的生化研究及逆境影响其生长的报道还较少^[11-12]。

基金项目:国家自然科学基金资助项目(40671036, 30600092); 中国科学院西部行动计划资助项目(45761090-9)

收稿日期:2009-05-07; 修订日期:2009-11-09

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: shiwei_0206@hotmail.com

本文测量了干旱胁迫下胀果甘草种子萌发的发芽率、丙二醛、有机渗透调节物和抗氧化酶的动态变化,在生理生化水平上探讨其种子萌发对干旱的适应机制,为探讨荒漠环境对荒漠植物种子萌发的影响及其生理适应机制提供理论依据,同时,对甘草的人工栽培应用也具有一定的现实意义。

1 概况

胀果甘草为豆科(Leguminosae)甘草属(*Glycyrrhiza* L.)多年生草本植物,具有强大的地下根茎网,是一种用途极广的经济植物,具有药用价值而与乌拉尔甘草(*G. uralensis*)、光果甘草(*G. glabra*)一起载入《中国药典》(1990年版)。

胀果甘草主要集中分布在新疆的南疆和东疆^[13],在气候区划中属于暖温带荒漠气候区,年均气温7—16℃,≥10℃的年积温在3600℃以上,无霜期长达180d,极端最低温度达-30℃,年日照时数2700—3300h范围内,平均每天日照约8h,年降水量仅几十毫米,蒸发量却可高达降水量的百倍以上,空气相对湿度多在30%以下。胀果甘草生长发育所需的水份依靠河水下渗、灌溉侧渗和地下水补给,生长的土壤多为碱化漠钙土、盐化草甸土及风沙土等^[14],土壤pH值多在8.0—9.0之间,常常和芦苇(*Phragmites australis*)、骆驼刺(*Alhagi sparsifolia*)、罗布麻(*Apocynum venetum*)、花花柴(*Karelinia caspica*)、红柳(*Tamarix*)等植物组成草地植被。

2 材料与方法

2.1 材料

研究所用的种子于当年8—11月份成熟后在塔里木河下游地区的野生植物群落中采集。自然晾干,除去受虫害的种子和杂质,精选整齐一致的饱满种子用于实验。

2.2 种子萌发

种子用1%的KMnO₄溶液消毒15min后,再用浓硫酸浸泡70 min打破休眠。

按照Michel and Kaufmann^[15]的方法配制水势相当于-0.1、-0.2、-0.4、-0.6、-0.8、-1.0、-1.2和-1.4MPa的聚乙二醇(polyethylene glycol, PEG)-6000溶液,模拟干旱胁迫。浓硫酸处理过的种子用无菌水冲洗数遍、无菌滤纸吸干表面水分后,置于铺有浸透上述PEG溶液滤纸的培养皿内发芽,对照(CK)以蒸馏水代替。每个浓度梯度(包括对照)3次重复,每个重复100粒种子。培养温度25℃,光照12h/d,光强100 μmol/(m²·s)。每隔一天换次滤纸,中间隔的那一天稍加几滴蒸馏水以防培养皿内干燥。

2.3 指标的测定

2.3.1 发芽率

从种子置床之日起,每天定时观察,当胚根露出种皮5—10mm时记录为发芽种子,即转置于低温冰箱中贮藏,至连续5天不再有种子萌发时取样结束。3个重复,取平均值。发芽率(germination rate, GR):

$$GR = \frac{SN_1}{SN_0} \times 100$$

式中,SN₁为发芽种子粒数;SN₀为供试种子总数

2.3.2 生理指标

待全部取样结束后,进行生理指标的测定^[16]。丙二醛(malondialdehyde, MDA)含量:硫代巴比妥酸法;游离脯氨酸(free proline, Pro)含量:酸性茚三酮显色法;可溶性糖(soluble sugar, SS)含量:蒽酮法;超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)活性:氮蓝四唑法,以抑制氮蓝四唑光氧化还原50%时的酶量为1个活力单位(U);过氧化物酶(peroxidase, POD)活性:愈创木酚氧化法,以每分钟内引起OD₄₇₀变化0.01的酶量为1个活力单位(U)。各项指标测定都在鲜重(fresh weight, FW)条件下进行,每个指标3个重复取平均值。

2.4 数据处理

实验数据采用Excel表格结合数据统计软件SPSS 16.0(SPSS 16.0, SPSS Inc., Chicago, IL, USA)进行整理和分析。不同指标与水势进行Pearson相关分析,探索回归函数,不同处理相同指标进行LSD_{0.05}比较。

3 结果与分析

3.1 干旱胁迫对各指标的影响

3.1.1 发芽率

表1显示,干旱胁迫对胀果甘草种子发芽率的影响是显著的($P < 0.05$):对照的发芽率为99.32%, -0.1 MPa PEG胁迫下却达到100%;之后随着干旱胁迫的加重,发芽的成功率越来越小,当水势降低到 -1.2 MPa 时,发芽率为对照的57.06%,显著降低($P < 0.05$), -1.4 MPa 时达到了极显著水平($P < 0.01$)。进一步分析发现,发芽率和递进的高浓度PEG的Pearson相关系数达-0.927,负相关关系达到了极显著水平($P < 0.01$);回归拟合曲线 $y = 100.6518 - 15.4957x + 16.2071x^2 - 28.7872x^3$ ($R^2 = 0.992$, $\text{Sig.} = 0.000$)。

表1 干旱胁迫对胀果甘草种子发芽率的影响

Table 1 Germination rate of *Glycyrrhiza inflata* under drought stress

水势 Water potential/MPa	0(CK)	-0.1	-0.2	-0.4	-0.6	-0.8	-1.0	-1.2	-1.4
发芽率 GR/%	99.32	100.00	98.64	97.92	88.03	81.22	75.33	56.67	30.75

3.1.2 MDA 含量

作为膜脂过氧化的主要产物之一,MDA具有很强的毒性,在细胞中的积累一定程度上反映了植物体内自由基的动态和细胞的受损程度,现已被广泛用于衡量膜脂过氧化作用的程度及植物对逆境条件反应的强弱^[15]。胀果甘草种子萌发的MDA含量出现先增后减的现象(图1):轻度干旱胁迫下,MDA含量增加,当PEG胁迫升至 -0.2 MPa 时达到最大值 $0.0461\mu\text{mol/g}$,为对照的1.84倍,变化幅度最大($P > 0.05$);然后随着干旱胁迫的加重,MDA含量急剧减少,至 -0.6 MPa 时为 $0.0140\mu\text{mol/g}$,之后虽略有增加,但总体上是减少的。Pearson相关性分析发现,MDA含量和PEG浓度之间的相关系数为-0.761,负相关关系显著($P < 0.05$)。

3.1.3 有机渗透调节物

游离脯氨酸(Pro)和可溶性糖(SS)是植物体内两种重要的有机渗透调节物质,植物在逆境下往往通过二者的积累来降低植物组织的渗透势^[18]。本研究中(图2), -0.1 MPa 水势下Pro的含量比对照略有降低,当胁迫强至 -0.2 MPa 时,急剧增至最大值 $373.2971\mu\text{g/g}$,约为对照的2.59倍($P < 0.01$);之后逐渐降低,虽 -1.0 MPa 胁迫时又略有升高,但并不显著($P > 0.05$),整体趋势上是减少的,当水势为 -1.4 MPa 时,显著低于对照($P < 0.05$)。图3表明递进干旱胁迫使SS的含量显著增加($P < 0.05$):对照的SS含量为 $1.1506\mu\text{g/g}$;随着干旱胁迫的增强,SS的积累量越来越大,至 -0.2 MPa 水势下SS的含量增加了70.64%; -1.0 MPa 的干旱胁迫下达到了 $3.0792\mu\text{g/g}$,为对照的2.68倍,增加极为显著($P < 0.01$)。所测SS含量和递增的PEG-6000溶液浓度呈现正相关关系,而且达到了极显著水平($P < 0.01$);而Pro和PEG浓度的Pearson相关关系并不显著($P > 0.05$)。

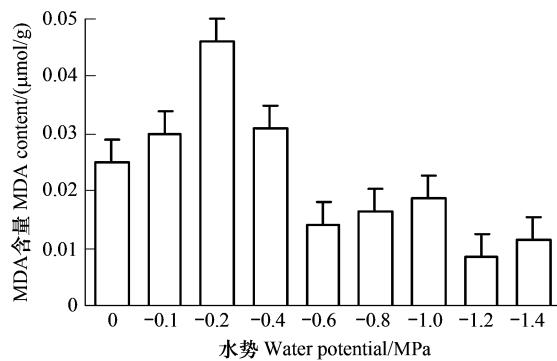


图1 干旱胁迫对MDA含量的影响

Fig. 1 Effect of drought stress on MDA content

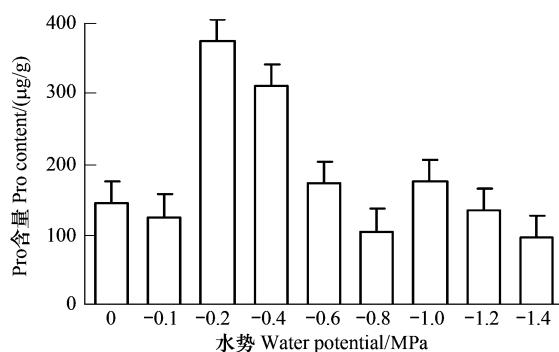


图2 干旱胁迫对Pro含量的影响

Fig. 2 Effect of drought stress on Pro content

3.1.4 保护酶

超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化物酶(POD)是植物体内重要的抗性酶,而且SOD是自然界唯一的以氧自由基为底物的酶,可以淬灭超氧负离子 O_2^- 产生 H_2O_2 ,POD是分解 H_2O_2 的重要物质,可以在一定程度内降低活性氧对植物的伤害,保护酶系统的协调一致。实验结果表明(图4),低干旱胁迫下,SOD活性增强,在-0.2 MPa时达到最大值345.4076U/g,为对照的1.71倍;然后随着PEG胁迫加重,SOD活性减弱。图5中,POD也有相似的趋势,-0.2 MPa胁迫下,POD活性最强,3188.6614 U/g·min,为对照的2.52倍;在-0.8 MPa时降到最低点,为对照的54%,虽在-1.2 MPa胁迫下又稍有回升,但并不显著($P > 0.05$)。

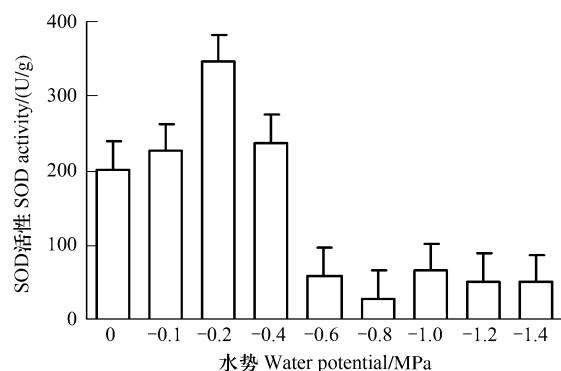


图4 干旱胁迫对SOD活性的影响
Fig.4 Effect of drought stress on SOD activity

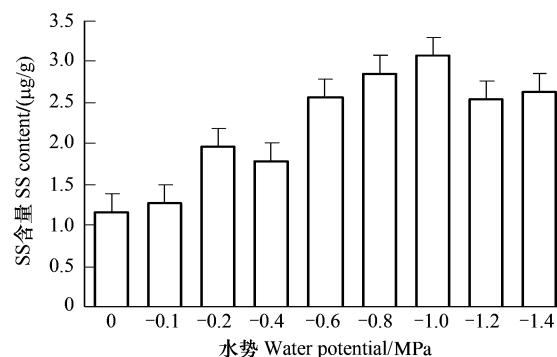


图3 干旱胁迫对SS含量的影响
Fig.3 Effect of drought stress on SS content

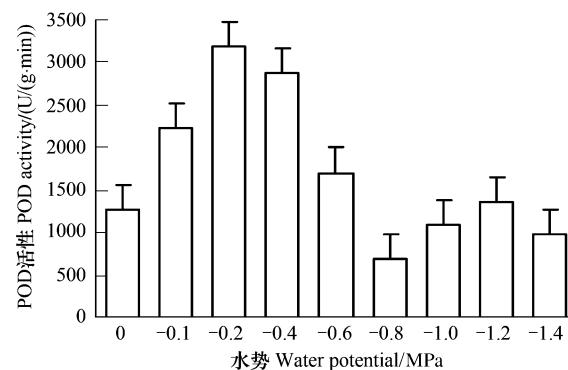


图5 干旱胁迫对POD活性的影响
Fig.5 Effect of drought stress on POD activity

3.2 各指标的相关性

干旱胁迫较弱时,植物体内MDA含量增加,-0.2 MPa胁迫下达到最大值,表明种子萌发时氧自由基的产生和清除平衡被打破,活性氧积累,毒害细胞;此时内源的Pro含量达到最大值,SS含量也出现了一个微小的峰值,参与渗透调节;而SOD和POD活性也都达到了最大,表明它们清除积累活性氧的作用也达到最强状态。这一阶段,MDA、Pro含量及SOD、POD活性变化幅度分别为84.07%、159.21%、70.95%和152.02%,Pro含量和POD活性的变化较大。之后,随着干旱胁迫的加重,这些指标都在降低,只有可溶性糖(SS)含量继续增加,原因可能在于,SS的作用不仅用于渗透调节,也是构成新组织成分和产生能量的原料,来自于种子中淀粉等储藏物质的转化和降解。到-1.2 MPa胁迫下,MDA、Pro含量及SOD活性都再次出现一个微小的峰值,SS增加到最大值。-1.4 MPa胁迫时,MDA、Pro含量及SOD、POD活性相对于对照降低的幅度分别为53.68%、33.51%、75.33%和22.52%,MDA含量和SOD活性变化幅度较大。

Pearson相关分析发现(表2),MDA和Pro含量及SOD和POD活性两两之间的相关系数均达到了显著水平($P < 0.05$),而且MDA、SOD、POD的相关性均是极显著的($P < 0.01$),这是细胞生理抗逆性的统一。

4 讨论

大多数植物,种子萌发和初期生长阶段对环境胁迫最为敏感,所以常用种子萌发及其初期生长状况来评价植物的抗逆性^[20]。种子萌发及初期生长过程中,由于渗透胁迫会引起膜脂过氧化作用,使质膜透性增大、离子平衡失调、代谢出现紊乱,使幼苗生长发育受到抑制^[21]。本研究结果中,随着PEG浓度的增加,干旱胁

迫增强,MDA、Pro含量及SOD、POD活性都发生显著变化,表现出水势 $\geq -0.2\text{ MPa}$ 时增加和 $-1.4\text{ MPa} \leq$ 水势 $< -0.2\text{ MPa}$ 时减少的明显趋势($P < 0.05$)。说明干旱胁迫下,胀果甘草种子萌发进行着生理调节以适应逆境。进一步分析发现,它们两两之间具有显著的相关性($P < 0.05$),都可以作为胀果甘草抗旱性综合评价的指标。

表2 Pearson相关性分析

Table 2 Analysis of Pearson correlation

项目 Item	发芽率 GR/%	MDA 含量 MDA content /(\mu\text{mol/g})	Pro 含量 Pro content /(\mu\text{g/g})	SS 含量 SS content /(\mu\text{g/g})	SOD 活性 SOD activity /(U/g)	POD 活性 POD activity /(U/g·min)
发芽率 GR/%	1					
MDA 含量 MDA content/(\mu\text{mol/g})	0.710 * 0.032	1				
Pro 含量 Pro content/(\mu\text{g/g})	0.507 0.163	0.797 * 0.010	1			
SS 含量 SS content/(\mu\text{g/g})	-0.613 0.079	-0.582 0.100	-0.222 0.566	1		
SOD 活性 SOD activity/(U/g)	0.674 * 0.047	0.955 ** 0.000	0.760 * 0.018	-0.748 * 0.020	1	
POD 活性 POD activity/(U/g·min)	0.579 0.102	0.827 ** 0.006	0.869 ** 0.002	-0.518 0.153	0.869 ** 0.002	1

* 差异显著; ** 差异极显著

有关渗透调节物质及保护酶与植物耐旱关系的研究已有许多报道,但结果都不尽相同,这可能与植物体内 Ca^{2+} 、 K^+ 及Pro等含量不同和抗氧化酶活力不同而使植物抗旱能力不同有关^[22-23]。李明等^[11]研究了干旱胁迫对甘草幼苗保护酶活性及脂质过氧化作用的影响,表明干旱胁迫与保护酶系统之间的相互平衡有一定的相关性。本次研究表明,胀果甘草种子的萌发,轻度干旱胁迫下,游离脯氨酸的积累较快,POD酶活性较强,缓解PEG胁迫,增强植物抗性; -0.2 MPa 胁迫表现为一个阈值,之后随着PEG浓度的增加,Pro含量及SOD、POD活性降低,可能与它们的结构被破坏、细胞受到严重损伤有关。

另外,与耐盐牧草碱茅^[24]、碱蓬^[25]等种子萌发有类似表现,低PEG浓度下,水势为 -0.1 MPa 时,种子完全萌发,MDA、SS含量及SOD、POD活性变化都处于明显上升趋势($P < 0.05$)当中;水势降低到 -0.4 MPa 时,GR与对照仍没有显著差异($P > 0.05$),但其它5个生理指标一直变化差异较大。这也表明轻度干旱胁迫不仅对胀果甘草种子没有抑制作用,反而表现出了增效效应,激活内源渗透调节物质的产生,激发抗氧化酶系统活性,说明胀果甘草在轻度干旱胁迫下抗旱性较强,是其适应塔里木河下游这样一个干旱环境的生理机制之一。

5 结论

(1) 干旱胁迫下胀果甘草种子萌发过程中,随着PEG浓度的增加,当胁迫小于 -0.2 MPa 时,MDA、Pro含量及SOD、POD活性增加,是其抵抗干旱的生理响应;而当胁迫高于 -0.2 MPa 时都呈现降低的明显趋势($P < 0.05$),是细胞受到干旱损害的结果。这些参数两两之间显著相关($P < 0.05$),都可以作为胀果甘草抗旱性综合评价的指标。

(2) 随着PEG浓度的增加,胀果甘草种子萌发的可溶性糖含量显著增加($P < 0.05$),其作用不仅在于渗透调节,也是构成新组织成分和产生能量的原料,来自于种子中淀粉等储藏物质的转化和降解。

(3) 轻度干旱胁迫对胀果甘草具有增效效应,促使其种子完全萌发,增加内源有机渗透调节物质,并激发抗氧化酶活性,表明胀果甘草在轻度干旱胁迫下抗旱性较强,是其适应塔里木河下游这样一个干旱环境的生理机制之一。

References:

- [1] Lin C C, Kao C H. Regulation of ammonium-induced proline accumulation in detached rice leaves. *Plant Growth Regulation*, 2001, 35(1) : 69-74.
- [2] Ye C J, Zhao K F. Advances in the study on the marine higher plant eelgrass (*Zostera marina* L.) and its adaptation to submerged life in seawater. *Chinese Bulletin of Botany*, 2002, 19:184-193.
- [3] Tang W, Newton R J. Increase of polyphenol oxidase and decrease of polyamines correlate with tissue browning in Virginia pine (*Pinus virginiana* Mill.). *Plant Science*, 2004, 167(3):621-628.
- [4] Ederli L, Reale L, Ferranti F, Pasqualini S. Responses induced by high concentration of cadmium in *Phragmites australis* roots. *Physiologia Plantarum*, 2004, 121(1):66-74.
- [5] Huang Z, Zhang X, Zheng G, Guterman Y. Influence of light, temperature, salinity and storage on seed germination of *Haloxylon ammodendron*. *Journal of Arid Environments*, 2003, 55(3):453-464.
- [6] Ren J, Tao L, Liu X M. Effect of sand burial depth on seed germination and seedling emergence of *Calligonum* L. species. *Journal of Arid Environments*, 2002, 51(4):603-611.
- [7] Huang Z, Guterman Y. Influences of environmental factors on achene germination of *Artemisia sphaerocephala*, a dominant semishrub occurring in the sandy desert areas of Northwest China. *South African Journal of Botany*, 1999, 65:187-196.
- [8] Guterman Y. Seed germination in desert plants. *Adaptations of Desert Organisms*. Berlin, Heidelberg, New York: Springer Verlag, 1993: 253-254.
- [9] Kajiyama K, Demizu S, Hiraga Y, Kinoshita K, Koyama K, Takahashi K, Tamura Y, Okada K, Kinosjota T. Two prenylated retrochalcones from *Glycyrrhiza inflata*. *Phytochemistry*, 1992, 31(9): 3229-3232.
- [10] Furusawa J, Funakoshi-Tago M, Mashino T, Tago K, Inoue H, Sonoda Y, Kasahaera T. *Glycyrrhiza inflata*-derived chalcones, Licochalcone A, Licochalcone B and Licochalcone D, inhibit phosphorylation of NF-[κ]B p65 in LPS signaling pathway. *International Immunopharmacology*, 2009, 9(4): 499-507.
- [11] Li M, Wang G X. Effect of drought stress on activities of cell defence enzymes and lipid peroxidation in *Glycyrrhiza uralensis* seedlings. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(4):503-507.
- [12] Liu C L, Wang W Q, Cui J R, Li S Y. Effects of drought stress on photosynthesis characteristics and biomass allocation of *Glycyrrhiza uralensis*. *Journal of Desert Research*, 2006, 26(1):142-145.
- [13] Wang L, Li J H. Research progress on *Glycyrrhiza* in China. *Pratacultural Science*, 1999, 16(4):28-31.
- [14] Zhou H H, Chen Y N, Li W H. Response of plant species diversity in oasis-desert belt to water resources. *Progress in Natural Science*, 2008, 18(7):789-794.
- [15] Michel B E, Kaufmann M R. The Osmotic Potential of Polyethylene Glycol 6000. *Plant Physiology*, 1973, 51(5):914-916.
- [16] Zou Q. *Guidance of Plant Physiology Experiments*. Beijing: Chinese Agricultural Press, 2000: 161-174.
- [17] Placer Z A, Cushman L L, Johnson B C. Estimation of product of lipid peroxidation (malonyl dialdehyde) in biochemical systems. *Analytical Biochemistry*, 1966, 16(2):359-364.
- [18] Chen Y N, Chen Y P, Li W H, Zhang H F. Response of proline accumulation in *Populus euphratica* in lower Tarim River to groundwater dynamics. *Chinese Science Bulletin*, 2003, 48(9): 958-961.
- [19] Plaxton W C. The organization and regulation of plant glycolysis. *Annual Review of Plant Biology*, 1996, 47(1):185-214.
- [20] Uniyal RC, Nautiyal AR. Seed germination and seedling extension growth in *Queenia dalbergioides* Benth. Under water salinity stress. *New Forests*, 1998, 16: 265-272.
- [21] Zhao K F. *Plant Salt Resistance Physiology*. Beijing: Chinese Science and Technology Press, 1993: 149-158.
- [22] Wang W B, Kim Y H, Lee H S, Kim K Y, Deng X P, Kwak S S. Analysis of antioxidant enzyme activity during germination of alfalfa under salt and drought stresses. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2009, 47(7):570-577.
- [23] Shao H B, Liang Z S, Shao M A, Sun Q. Dynamic changes of anti-oxidative enzymes of 10 wheat genotypes at soil water deficits. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, 2005, 42(3/4):187-195.
- [24] Shen Y Y, Yan S G. Effects of salt concentration on the seed germination of Kareanalkalgeae. *Pratacultural Science*, 1991, 8(3): 68-71.
- [25] Du X G, Zheng H Y. A preliminary study on the main plant communities in the saline soils of Song-nen plain. *Acta Phytocologica Sinica*, 1994, 18(1): 41-49.

参考文献:

- [11] 李明,王根轩.干旱胁迫对甘草幼苗保护酶活性及脂质过氧化作用的影响.生态学报,2002,22(4):503-507.
- [12] 刘长利,王文全,崔俊茹,李帅英.干旱胁迫对甘草光合特性与生物量分配的影响.中国沙漠,2006,26(1):142-145.
- [13] 王立,李家恒.中国甘草属植物研究进展.草业科学,1999,16(4):28-31.
- [14] 周洪华,陈亚宁,李卫红.绿洲-荒漠带植物物种多样性特征对水资源的响应.自然科学进展,2008,18(7):789-794.
- [16] 邹琦.植物生理学实验指导.北京:中国农业出版社,2000: 161-174.
- [18] 陈亚宁,陈亚鹏,李卫红,张宏锋.塔里木河下游胡杨脯氨酸累积对地下水位变化的响应.科学通报,2003,48(9):958-961.
- [21] 赵可夫.植物耐盐生理.北京:中国科技出版社,1993: 149-158.
- [24] 沈禹颖,闫顺国.盐份浓度对碱茅草种子萌发的影响.草业科学,1991,8(3):68-71.
- [25] 杜晓光,郑慧莹.松嫩平原主要盐碱植物群落生物生态学机制的初步探讨.植物生态学报,1994,18(1):41-49.