

DOI: 10.5846/stxb201306031288

潘昕,邱权,李吉跃,王军辉,何茜,苏艳,马建伟,杜坤.干旱胁迫对青藏高原 6 种植物生理指标的影响.生态学报,2014,34(13):3558-3567.

Pan X, Qiu Q, Li J Y, Wang J H, He Q, Su Y, Ma J W, Du K. Physiological indexes of six plant species from the tibetan plateau under drought stress. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(13):3558-3567.

干旱胁迫对青藏高原 6 种植物生理指标的影响

潘 昕¹, 邱 权¹, 李吉跃^{1,*}, 王军辉², 何 茜¹, 苏 艳¹, 马建伟³, 杜 坤³

(1. 华南农业大学林学院, 广州 510642; 2 中国林业科学研究院林业研究所 国家林业局林木培育重点实验室, 北京 100091;

3. 甘肃省小陇山林业科学研究所, 天水 741022)

摘要:以青藏高原 6 种植物:红花岩黄芩(*Hedysarum multijugum* Maxim.)、西北沼委陵菜(*Comarum salesovianum* (Steph.) Asch. et Graebn.)、鲜黄小檗(*Berberis diaphana* Maxim.)、鲜卑花(*Sibiraea laevigata* (Linn.) Maxim.)、树锦鸡儿(*Caragana arborescens* (Amm.) Lam.)、砂生槐(*Sophora moorcroftiana* (Benth.) Baker)为试材进行干旱胁迫模拟盆栽试验,通过对比 6 种植物叶片中丙二醛(MDA)、脯氨酸、可溶性蛋白质、叶绿素、可溶性糖、淀粉含量的变化,对供试植物进行抗旱性能分析与评价,为在青藏高原地区筛选优良耐旱植物提供参考依据。设置土壤含水量占田间持水量 80% 以上为正常水平,50%—70% 为轻度干旱,30%—50% 为中度干旱,低于 30% 为重度干旱。研究表明,6 种供试植物叶片 MDA 含量逐渐升高,当土壤含水量占田间持水量 12% 左右时达到最大值,树锦鸡儿的增幅较另 5 种苗木最小,而峰值最大。脯氨酸含量都呈增加趋势,其中砂生槐最高,为 9981.67 mg/g,峰值与对照值相比,砂生槐增加最多为 37.43 倍,鲜卑花最小为 0.49 倍。苗木叶片中可溶性蛋白质含量总体表现出增大后减小的规律,且所有测定值都高于正常水分条件下的含量。6 种苗木的叶绿素含量在干旱胁迫下总体呈现先降低再升高最后再降低的趋势,24 d 时均低于对照值,下降最多的为西北沼委陵菜(15.43 mg/g)。由于干旱下苗木的光合产物转化受抑,以淀粉形式的累积量减少,所以 6 种苗木的可溶性糖含量呈上升趋势,而淀粉含量呈下降趋势,通过积累可溶性糖以提高细胞的渗透调节能力。砂生槐、树锦鸡儿的可溶性糖含量增幅与淀粉含量的减少明显高于其余苗木,使其在较低叶水势下仍保持较高的细胞膨压,以减缓水分胁迫的不利影响。主成分分析表明,6 种苗木抗旱性由强到弱依次为:树锦鸡儿、红花岩黄芩、砂生槐、鲜黄小檗、鲜卑花、西北沼委陵菜。

关键词:干旱胁迫;青藏高原;生理指标;主成分分析

Physiological indexes of six plant species from the tibetan plateau under drought stress

PAN Xin¹, QIU Quan¹, LI Jiyue^{1,*}, WANG Junhui², HE Qian¹, SU Yan¹, MA Jianwei³, DU Kun³

1 College of Forestry, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China

2 Key laboratory of Tree Breeding and Cultivation, State Forestry Administration, Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

3 Xiaolongshan Forestry Science and Technology Research Institute, Tianshui Gansu 741022, China

Abstract: During adaptation to the environment, plants can gradually develop drought resistance via a process of natural selection. Plants are often under water stress in the cold and dry environmental conditions on the Tibetan Plateau, and these conditions can directly affect various physiological activities. The aim of this study was to analyze and evaluate the drought resistance of selected plants from the Tibetan Plateau, and to provide a reference for selecting drought-tolerant plants. We collected six species of plants from the Tibetan Plateau; *Hedysarum multijugum* Maxim, *Comarum salesovianum* (Steph.)

基金项目:林业公益性行业科研专项(200904033);科学技术部农业科技成果转化资金项目(2011GB24320010)

收稿日期:2013-06-03; **网络出版日期:**2014-02-25

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ljyymy@vip.sina.com

Asch. et Graebn., *Berberis diaphana* Maxim., *Sibiraea laevigata* (Linn.) Maxim., *Caragana arborescens* (Amm.) Lam. and *Sophora moorcroftiana* Benth Baker. To protect themselves against drought and low-temperature stress, plants have evolved efficient antioxidant systems to scavenge reactive oxygen species. We evaluated changes in the amounts of malondialdehyde (MDA), proline, soluble protein, chlorophyll, soluble sugars, and starch in leaves of these species subjected to increasingly severe drought conditions in a pot experiment. The soil moisture was greater than 80% of field capacity for the normal level, 50%—70% for mild drought, 30%—50% for moderate drought, and less than 30% for severe drought. In all six plant species, the MDA content increased slowly from day 0 to day 12 of the drought treatment, and then increased significantly after day 16 to reach a peak when the soil water content was approximately 12%. *Caragana arborescens* showed the smallest increase in MDA content under drought, but had the highest MDA content (4.72 mmol/g) among the six plant species. The proline content increased in all six species under drought, and there were significant differences among species in the amount of proline accumulated. The largest increase in proline content was in *S. moorcroftiana* (peak value, 9981.67 mg/g; 37.43 times that in CK), and the smallest was in *S. laevigata* (peak value was 0.49 times that in CK). The leaf soluble protein content increased under drought conditions in all six species, but began to decrease when the drought conditions became more severe. The largest decrease in protein content under severe drought conditions was in *S. moorcroftiana* (a decrease of 39.22%, compared with the peak protein concentration). The chlorophyll concentrations in the leaves of the six species first increased and then decreased as the drought conditions became more severe. In the moderate drought period, the chlorophyll content of seedling leaves began to recover, probably because of a decrease in leaf water content. In all six species, the chlorophyll content on day 24 of the drought was lower than that on day 0. The largest decrease in chlorophyll concentration was in *C. salesovianum* (15.43 mg/g). The soluble starch contents in all six species decreased under drought because of a reduction in photosynthesis; however, all species showed an increase in soluble sugars content, which improved the osmotic adjustment capability of cells. The largest increases in soluble sugars contents and the largest reductions in starch contents were in *S. moorcroftiana* and *C. arborescens*. These species were able to retain higher cell turgor pressure at lower water potential, compared with the other species. After day 16 of the drought treatment, the decreases in starch and soluble sugar contents in the leaves indicated that prolonged water stress caused decomposition of biomass, reduced biosynthesis, and a weaker ability for osmotic adjustment. The drought resistance of plants is the sum of many physiological factors, and represents complex interactions among these factors. Thus, it is a complicated physiological adjustment mechanism. The six species were ranked differently in terms of each of the physiological indexes measured. Therefore, we used principal component analysis to select the most important physiological indexes of drought resistance: chlorophyll, MDA, and starch contents. The results of the principal component analysis indicated that species could be ranked, in terms of most to least drought resistant, as follows: *C. arborescens* > *H. multijugum* > *S. moorcroftiana* > *B. diaphana* > *S. laevigata* > *C. salesovianum*.

Key Words: drought stress; Tibetan Plateau; physiological indexes; principal component analysis

植物对水分胁迫的抗性是经过遗传变异和自然选择而逐渐形成的,这种胁迫抗性与植物的内部结构、生理状况有密切的关系^[1]。青藏高原平均海拔在 4 000 m 以上,被称为世界的第三级^[2],年均气温 4.8 ℃,森林覆盖率仅有 4%,且近年来沙漠化现象突出,降水表现出明显的地域性,从东南向西北递减(4000—20 mm)^[3],季节分配极不均匀^[4-6]。青藏高原的低温、缺水环境可导致植物受到水分胁迫的影

响,低温可能是最重要的影响因子,但水分的作用也同样存在,并对植物的生理活动造成直接的影响^[2-3,5-6]。干旱胁迫常导致植物内活性氧的积累,从而对植物造成氧化胁迫^[7]。为了保护自身免受伤害,植物进化出了有效的抗氧化系统以清除活性氧,如抗氧化酶和非酶抗氧化物质以及渗透调节物质等^[8]。自 20 世纪 90 年代以来,有关水分胁迫抗性生理评价的研究已在灌木、乔木中广泛开展^[8-11]。

研究认为:丙二醛(MDA)、脯氨酸、可溶性蛋白质等可以作为植物抗逆性生理评价的重要指标,细胞通过大量积累渗透调节物质以保持膨压维持植物的生理过程,MDA 含量反应植物细胞膜的受伤害程度,可溶性糖的积累有利于提高细胞膨压,脯氨酸含量增加可防止细胞脱水等^[5-11]。但以青藏高原灌木、亚灌木为研究对象,通过测定生理指标筛选抗旱植物的研究却很少,主要集中在地被植物或灌木的资源调查、引种选育等方面。杨元合等^[12]对地被植物与气候因子的关系展开研究,胡建莹^[13]等通过分析青藏高原优势叶片结构,探索植物与生态因子的关系,黄颜梅等^[14]采用人工干旱对比盆栽试验的方法,探讨在水分胁迫下西藏柏木的抗旱机制。但目前国内外对青藏高原植物的研究在物种选取和指标测定上还有较大的局限性,未能全面的对植物的抗旱能力进行综合评估,且该地区温度、光照等环境因子对植物的影响变化尚不清楚。

本试验以 6 种青藏高原常见植物:红花岩黄芩(*Hedysarum multijugum*)、西北沼委陵菜(*Comarum palustre*)、鲜黄小檗(*Berberis diaphana*)、鲜卑花(*Sibiraea laevigata*)、树锦鸡儿(*Caragana arborescens*)、砂生槐(*Sophora moorcroftiana*)为试材进行干旱胁迫模拟盆栽试验。因 6 种植物多生长于 3000—4000 m 高海拔地区的沙地、山坡、沟谷、河岸,具深根性,耐

干旱瘠薄土壤,枝叶多具刺或披粉质蜡层等抗旱特征,故选此 6 种植物为试材。试验通过对比 6 种苗木叶片中丙二醛(MDA)、脯氨酸、可溶性蛋白质、叶绿素、可溶性糖、淀粉含量的变化,运用主成分分析法对各植物抗旱性进行综合、定量评价,比较其抗旱能力。由于对此 6 种植物的抗旱性研究极少,故本试验可为青藏高原干旱地区植物抗旱评价指标的建立和抗旱植物的筛选提供基础数据和科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究材料

选择该 6 种植物的 2 年生播种苗,苗木种子采集地点都为青海,排除了不同地域种源造成的差异,苗木培育地为甘肃省天水市小陇山林科所苗圃内,地理纬度 105°54′37″E、34°28′50″N,试验区平均海拔 1160 m,年降水量 600—800 mm,日均温度为 21.7℃,苗木生长情况见表 1。试验地设在小陇山林科所大棚内,大棚内气温比外界平均高出 1.8℃,空气湿度均为 58.7%,土壤中性偏碱,pH 值为 7.2。于 2012 年 3 月采用 30 cm×30 cm 花盆上盆进行盆栽,每种植物 60 盆,采用森林土:泥炭土:鸡粪=7:2:1 的土壤作为基质,其容重为(0.87±0.03) g/cm³,田间持水量为(46.59±4.05)%,待苗木恢复生长后进行试验处理。

表 1 苗木生长情况

Table 1 General character of seedlings

苗木 Seedlings	采集地点 Collection site	地径 Ground diameter/mm	苗高 Height/cm
红花岩黄芩 <i>Hedysarum multijugum</i>	青海	18.02±3.17	0.66±0.05
西北沼委陵菜 <i>Comarum salesovianum</i>	青海	6.12±0.92	0.52±0.06
鲜黄小檗 <i>Berberis diaphana</i>	青海	8.96±1.75	0.35±0.06
鲜卑花 <i>Sibiraea laevigata</i>	青海	9.17±1.72	0.86±0.11
树锦鸡儿 <i>Caragana arborescens</i>	青海	6.11±2.20	0.98±0.11
砂生槐 <i>Sophora moorcroftiana</i>	青海	6.11±2.20	0.36±0.06

1.2 研究方法

对苗木进行日常浇水管理,选取长势良好、生长情况相近的 6 种苗木各 30 株,于 2012 年 7 月 14 日对所有供试苗木浇透水后,对花盆进行套袋处理,以防止土壤水分蒸发而影响叶片蒸腾耗水的研究,并于当日采样,作为供试苗木正常水分条件的对照,之后在干旱第 4、8、7、12、16、20、24 天采样,同种每次

取 3 株进行试验,定期监测土壤含水量及其占田间持水量的比例(表 2),每次选用未取过叶片的植株进行试验,用以测定苗木叶片的丙二醛(MDA)、脯氨酸、可溶性蛋白质、叶绿素、可溶性糖、淀粉含量。设定土壤含水量占田间持水量 80%以上为正常水平,50%—70%为轻度干旱,30%—50%为中度干旱,低于 30%为重度干旱^[10-11]。

表 2 各时期苗木土壤含水量占田间持水量的比例

Table 2 The proportion of soil water content of field capacity of seedlings in different period/%

苗木 Seedlings	干旱胁迫天数 Drought stress days/d						
	0	4	8	12	16	20	24
红花岩黄芪 <i>Hedysarum multijugum</i>	96.8	61.8	31.3	31.6	14.2	12.4	10.1
西北沼委陵菜 <i>Comarum salesovianum</i>	95.5	54.7	37.6	36.9	23.2	20.9	10.1
鲜黄小檗 <i>Berberis diaphana</i>	82.3	63.6	45	38.9	35.5	24.7	14.0
鲜卑花 <i>Sibiraea laevigata</i>	80.8	54.9	37.4	35.9	21.6	11.6	10.4
树锦鸡儿 <i>Caragana arborescens</i>	79.9	52.3	34.7	25.2	15.6	18.9	10.4
砂生槐 <i>Sophora moorcroftiana</i>	86.0	66.2	48.7	41.2	36.2	25.1	14.5
水分梯度 Water gradient	CK	轻度干旱	中度干旱	中度干旱	重度干旱	重度干旱	重度干旱

1.3 测定指标与方法

用土壤含水量快速测定仪 Easttest (美国) 测定体积含水量 (土壤质量含水量 (%) = 体积含水量 (%) / 土壤容重 (g/cm³), 通常认为 1 g 水的体积为 1 cm³。

丙二醛含量的测定用硫代巴比妥酸 (TBA) 法^[15]; 脯氨酸含量的测定用酸性茚三酮法^[15]; 可溶性蛋白含量的测定用考马斯亮蓝 G-250 法^[15]; 叶绿素含量的测定用丙酮法^[15]; 可溶性糖与淀粉含量的测定用蒽酮比色法^[16]。

试验中的数据统计由 Microsoft Excel 和 SAS8.1 软件完成。

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫对苗木 MDA 含量的影响

从表 3 可以看出, 正常水分条件下 6 种苗木叶片 MDA 含量存在较大差异。当苗木遭受干旱胁迫时, 随着土壤含水量的减少, MDA 含量都表现出逐渐增加的趋势, 且明显高于对照, 0—12 d 增幅较缓慢, 16 d 后增幅显著。砂生槐的 MDA 含量变化最小, 只比对照增加了 0.62 mmol/g; 各苗木的峰值与对照相比, 增幅差异较大, 从小到大依次为: 树锦鸡儿 < 砂生槐 < 鲜黄小檗 < 鲜卑花 < 红花岩黄芪 < 西北沼委陵菜。可见干旱胁迫对不同苗木叶片中 MDA 含量有不同的影响, 方差分析表明, 干旱胁迫 24 d 后 6 种苗木间叶片的 MDA 含量差异显著 ($P < 0.05$), 与正常水分条件相比差异显著 ($P < 0.05$)。

表 3 各时期苗木叶片 MDA (Malondialdehyde) 含量/(mmol/g)

Table 3 MDA content of seedlings' leaves in different period

苗木 Seedlings	干旱天数 Drought stress days/d						
	0	4	8	12	16	20	24
红花岩黄芪 <i>Hedysarum multijugum</i>	0.70±0.02 b	0.71±0.10 c	0.82±0.03 d	0.83±0.13 d	0.87±0.03 e	1.21±0.23 d	2.64±0.22b c
西北沼委陵菜 <i>Comarum salesovianum</i>	0.67±0.10 b	0.73±0.01 c	0.77±0.01 d	0.94±0.05 d	1.35±0.04 cd	1.56±0.12 c	3.42±0.16 a
鲜黄小檗 <i>Berberis diaphana</i>	1.17±0.02 a	2.03±0.01 ab	2.47±0.16 b	2.48±0.19 b	2.78±0.20 b	3.16±0.11 b	3.18±0.09 ab
鲜卑花 <i>Sibiraea laevigata</i>	0.70±0.02 b	1.21±0.18 bc	1.23±0.09 c	1.24±0.03 c	1.5±0.05 cd	1.62±0.27 c	2.26±0.21 c
树锦鸡儿 <i>Caragana arborescens</i>	2.55±0.36 a	2.95±0.05 a	2.99±0.06 a	3.06±0.21 a	3.2±0.19 a	3.84±0.14 a	4.72±0.20 a
砂生槐 <i>Sophora moorcroftiana</i>	0.70±0.02 b	0.8±0.01 c	0.97±0.08 cd	0.99±0.09 cd	1.14±0.12 d	1.25±0.09 d	1.32±0.09 d

表中字母相同者表示在 0.05 水平上差异不显著 (Duncan's 多重比较法)

2.2 干旱胁迫对苗木脯氨酸含量的影响

对照组中 6 种苗木叶片脯氨酸含量接近, 平均为 396.73 mg/g。随着水分胁迫的加剧, 脯氨酸含量都呈明显上升的趋势, 种间差异显著。轻度干旱 (8 d) 之后, 鲜黄小檗、树锦鸡儿、砂生槐的脯氨酸含量有明显的增加且始终高于其他植物, 而另 3 种植物的脯氨酸含量则增长缓慢。6 种植物都在重度干旱

胁迫时期 (24 d) 达到最大值, 其中砂生槐最高, 为 9981.67 mg/g。脯氨酸含量峰值与对照值相比, 砂生槐增加最多为 37.43 倍, 鲜卑花最小为 0.49 倍。方差分析表明, 水分胁迫 24 d 后种间差异极显著 ($P < 0.01$) (表 4), 与对照组比较差异极显著 ($P < 0.01$), 脯氨酸含量增幅由大到小依次为: 砂生槐 > 树锦鸡儿 > 红花岩黄芪 > 鲜黄小檗 > 西北沼委陵菜 > 鲜卑花。

表 4 各时期苗木叶片脯氨酸含量/(mg/g)

Table 4 Proline content of seedlings' leaves in different period

苗木 Seedlings	干旱天数 Drought stress days/d						
	0	4	8	12	16	20	24
红花岩黄芩 <i>Hedysarum multijugum</i>	221.14±5.48 b	351.84±76.45 c	574.65±32.9 d	748.33±27.01 d	959.74±29.66 d	1264.12±38.8 c	1927.28±151.64 c
西北沼委陵菜 <i>Comarum salesovianum</i>	222.89±21.54 b	300.09±51.59 c	365.0±101.65(d)	686.93±19.75 d	875.53±48.02 d	1009.74±86.84 c	1204.47±58.79 c
鲜黄小檗 <i>Berberis diaphana</i>	654.47±26.71 a	1138.68±67.14 b	1486.05±106.21 c	3473.77±126.22 c	3494.82±115.32 c	3745.70±99.73 b	4928.16±277.43 b
鲜卑花 <i>Sibiraea laevigata</i>	379.04±68.64 b	408.86±33.94 c	145.70±35.73 e	143.95±16.43 e	140.44±13.25 e	149.47±18.60 d	565.00±153.81 d
树锦鸡儿 <i>Caragana arborescens</i>	643.07±59.22 a	2746.58±79.67 a	5541.32±35.60 a	8796.58±67.83 a	9458.86±184.52 a	9563.25±65.33 a	9976.40±290.97 a
砂生槐 <i>Sophora moorcroftiana</i>	259.74±12.06 b	1833.42±25.1 b	2201.84±50.00 b	4302.72±68.84 b	8589.56±34.35 b	9591.32±108.88 a	9981.67±386.87 a

表中字母相同者表示在 0.05 水平上差异不显著 (Duncan's 多重比较法)

2.3 干旱胁迫对苗木可溶性蛋白质含量的影响

从表 5 可以看出,6 种苗木可溶性蛋白质含量差异较大,树锦鸡儿、砂生槐始终高于其他植物,红花岩黄芩的含量最低。在干旱胁迫逐渐加深的情况下,苗木叶片中可溶性蛋白质含量总体表现出增大后减小的规律,且所有测定值均高于正常水分条件下的可溶性蛋白质含量。轻度干旱时期鲜卑花达到第一个峰值,其余苗木较稳定;中度干旱时期红花

岩黄芩最先达到峰值 7.66 mg/g,增幅也最大,为 3.42%;重度干旱时期所有植物都在达到峰值之后开始降低,砂生槐的降幅最大为-39.22%。各苗木间峰值含量差异显著 ($P<0.05$)。鲜卑花和红花岩黄芩可溶性蛋白质的增幅 (341.37%、241.87%) 明显高于其他植物,树锦鸡儿、砂生槐的增幅最小约为 13%。

表 5 各时期苗木叶片可溶性蛋白质含量/%

Table 5 Soluble protein content of seedlings' leaves in different period

苗木 Seedlings	干旱天数 Drought stress days/d						
	0	4	8	12	16	20	24
红花岩黄芩 <i>Hedysarum multijugum</i>	1.74±0.12 d	3.52±0.15 d	3.66±0.33 d	7.66±0.81 c	1.30±0.06 d	0.95±0.06 e	0.27±0.14 e
西北沼委陵菜 <i>Comarum salesovianum</i>	15.60±0.95 b	17.75±0.61 b	13.67±0.77 bc	15.72±0.49 b	21.58±0.37 b	27.34±0.11 bc	18.81±1.41 bc
鲜黄小檗 <i>Berberis diaphana</i>	10.49±0.11 b	10.02±0.70 bc	14.52±1.76 bc	14.67±1.07 b	10.99±0.12 c	7.75±1.46 d	4.87±0.35 d
鲜卑花 <i>Sibiraea laevigata</i>	5.54±0.96 c	11.08±0.29 bc	20.16±1.58 b	14.03±0.35 b	18.95±2.21 bc	16.54±0.81 c	12.17±0.28 c
树锦鸡儿 <i>Caragana arborescens</i>	46.74±0.82 a	47.18±0.09 a	44.60±0.78 a	45.05±0.17 a	54.40±0.46 a	54.37±0.16 a	47.69±0.45 a
砂生槐 <i>Sophora moorcroftiana</i>	42.65±0.07 a	43.08±0.77 a	39.33±1.41 a	40.42±0.05 a	47.07±0.28 ab	37.05±0.86 b	28.61±0.46 b

表中字母相同者表示在 0.05 水平上差异不显著 (Duncan's 多重比较法)

2.4 干旱胁迫对苗木叶绿素含量的影响

6 种苗木叶片的叶绿素含量在干旱胁迫下总体呈现先降低再升高最后再降低的趋势,但各植物间存在显著性差异 ($P<0.05$) (表 6)。正常水分条件下,树锦鸡儿的叶绿素含量最高为 47.79 mg/g。轻度干旱胁迫时期,各植物均有所下降,红花岩黄芩仅下降了 0.16 mg/g,西北沼委陵菜下降最多为 24.18 mg/g。而在中度干旱时期,苗木的叶绿素含量开始出现回升,且各种植物间均存在显著差异 ($P<0.05$),这可能是由于叶片含水量降低使叶绿素含量相对升高导致。进入重度干旱胁迫时期,红花岩黄芩、西北沼委陵菜、鲜黄小檗的叶绿素含量依旧上升,其余 3

种植物的叶绿素含量开始下降,24 d 时所有植物的叶绿素含量均低于对照值,下降最多的为西北沼委陵菜 (15.43 mg/g)。

2.5 干旱胁迫对苗木可溶性糖含量的影响

从表 7 可知苗木叶片可溶性糖含量在干旱胁迫下逐渐升高。在水分充足的环境中,各植物间叶片可溶性糖含量差异较小,平均为 4.06%,其中西北沼委陵菜最高为 4.69%。轻度干旱胁迫时期,各植物均有小幅度上升,砂生槐受到干旱的影响最小,仅上升 0.09%,西北沼委陵菜上升幅度最大,为 0.75%。而在中度干旱时期,苗木的可溶性糖含量出现大幅度上升,并且各无性系之间存在显著差异 ($P<0.05$),

与对照相比鲜黄小檗增幅最大为 66.29%,鲜卑花最小为 24.87%。进入重度干旱胁迫时期,叶片可溶性糖含量依旧上升,但各植物上升幅度不同,除砂生槐快速上升外,其余 5 种植物增幅逐渐减小并趋于稳定。

表 6 各时期苗木叶片叶绿素含量/(mg/g)
Table 6 Chlorophyll content of seedlings' leaves in different period

苗木 Seedlings	干旱天数 Drought stress days/d						
	0	4	8	12	16	20	24
红花岩黄芪 <i>Hedysarum multijugum</i>	17.88±0.43 d	17.72±1.70 c	42.72±0.26 b	20.47±0.68 d	28.13±1.97 b	18.84±1.65 d	15.36±1.28 d
西北沼委陵菜 <i>Comarum salesovianum</i>	38.87±2.11 b	14.69±0.39 c	37.84±0.99 c	24.96±3.34 cd	40.01±3.30 a	31.88±0.38 b	23.44±1.27 c
鲜黄小檗 <i>Berberis diaphana</i>	27.24±1.64 c	21.64±0.46 b	20.30±0.50 f	22.19±1.64 cd	29.96±0.39 b	29.15±2.38 c	26.76±1.72 b
鲜卑花 <i>Sibiraea laevigata</i>	18.77±0.79 d	17.98±1.39 c	28.74±0.50 e	18.22±1.41 d	11.94±0.89 c	13.35±1.68 e	11.59±0.53 e
树锦鸡儿 <i>Caragana arborescens</i>	47.79±2.41 a	41.73±1.32 a	48.57±0.86 a	45.64±3.45 a	39.77±2.16 a	36.2±0.31 a	33.51±0.83 a
砂生槐 <i>Sophora moorcroftiana</i>	24.71±1.97 c	23.45±3.78 b	35.42±0.81 d	36.20±0.42 b	13.46±0.86 c	14.01±1.40 e	14.44±1.79 d

表中字母相同者表示在 0.05 水平上差异不显著 (Duncan's 多重比较法)

表 7 各时期苗木叶片可溶性糖含量/%
Table 7 Soluble sugar content of seedlings' leaves in different period

苗木 Seedlings	干旱天数 Drought stress days/d						
	0	4	8	12	16	20	24
红花岩黄芪 <i>Hedysarum multijugum</i>	4.21±0.22 ab	4.47±0.04 b	4.93±0.40 b	5.90±0.21 abc	6.33±0.37 ab	6.49±0.55 bc	6.60±0.42 c
西北沼委陵菜 <i>Comarum salesovianum</i>	4.69±0.28 a	5.44±0.37 a	6.15±0.44 a	6.70±0.41 a	6.86±0.15 a	6.98±0.13 ab	7.01±0.03 bc
鲜黄小檗 <i>Berberis diaphana</i>	3.87±0.40 bc	4.25±0.41 bc	5.70±0.32 a	6.44±0.23 ab	6.66±0.59 ab	7.55±0.37 a	7.63±0.33 b
鲜卑花 <i>Sibiraea laevigata</i>	4.11±0.37 bc	4.22±0.27 bc	4.59±0.17 b	5.14±0.68 cd	6.54±0.40 ab	6.72±0.32 bc	6.77±0.35 c
树锦鸡儿 <i>Caragana arborescens</i>	3.88±0.03 bc	4.10±0.44 bc	4.60±0.42 b	5.77±0.40 bc	5.99±0.20 bc	6.11±0.63 c	7.11±0.43 bc
砂生槐 <i>Sophora moorcroftiana</i>	3.57±0.36 c	3.66±0.40 c	4.45±0.35 b	4.61±0.47 d	5.45±0.45 c	6.64±0.43 bc	8.52±0.55 a

表中字母相同者表示在 0.05 水平上差异不显著 (Duncan's 多重比较法)

2.6 干旱胁迫对苗木淀粉含量的影响

从表 8 可知,正常水分条件下 6 种植物间叶片淀粉含量差异较大。其中砂生槐、鲜黄小檗和树锦鸡儿的含量较高,分别为 4.90%、4.48%、4.28%,其余 3 种植物较低。当苗木遭受干旱胁迫时,随着土壤含水量的减少,植物叶片中的淀粉含量都表现出逐渐减少的规律。在轻度干旱胁迫时期,各植物淀粉含量较对照只有少许减少,中度干旱时期除锦鸡儿少

量降低外,其余 5 种植物都呈大幅度降低,平均降幅为 46.63%。重度干旱时期,淀粉下降趋于平缓,砂生槐含量最少为 1.14%,与对照相比,淀粉含量降低幅度从大到小依次为:砂生槐>鲜黄小檗>树锦鸡儿>鲜卑花>红花岩黄芪>西北沼委陵菜。干旱胁迫 24 d 后 6 种苗木的淀粉含量差异显著 ($P<0.05$),与正常水分条件相比差异显著 ($P<0.05$)。

表 8 各时期苗木叶片淀粉含量(%)
Table 8 Starch content of seedlings' leaves in different period

苗木 Seedlings	干旱天数 Drought stress days/d						
	0	4	8	12	16	20	24
红花岩黄芪 <i>Hedysarum multijugum</i>	2.31±0.27 b	1.85±0.15 c	1.61±0.24 d	1.25±0.18 b	1.20±0.18 b	1.18±0.15 c	1.17±0.12 b
西北沼委陵菜 <i>Comarum salesovianum</i>	2.70±0.33 b	2.51±0.21 b	2.25±0.39 c	1.60±0.20 b	1.34±0.28 b	1.32±0.19 c	1.29±0.14 b
鲜黄小檗 <i>Berberis diaphana</i>	4.48±0.38 a	3.97±0.30 a	3.07±0.42 b	2.45±0.56 a	2.16±0.24 a	1.90±0.12 a	1.79±0.10 a
鲜卑花 <i>Sibiraea laevigata</i>	2.76±0.36 b	2.03±0.03 c	1.76±0.14 cd	1.47±0.24 b	1.45±0.05 b	1.38±0.37 c	1.30±0.25 b
树锦鸡儿 <i>Caragana arborescens</i>	4.28±0.24 a	3.80±0.24 a	3.61±0.05 ab	2.79±0.46 a	2.04±0.23 a	1.83±0.08 ab	1.80±0.08 a
砂生槐 <i>Sophora moorcroftiana</i>	4.90±0.75 a	4.17±0.27 a	3.79±0.38 a	2.23±0.12 a	2.00±0.47 a	1.52±0.17 bc	1.14±0.22 b

同列中,字母相同者表示在 0.05 水平上差异不显著 (Duncan's 多重比较法)

2.7 苗木抗旱性综合评价

水分胁迫下植物各个生理生化因子都出现相应变化,并有一定相关性。本试验采用主成分分析法,选择出影响植物抗旱性的主要生理指标,全面、系统地分析问题^[17],对6种苗木的抗旱性能进行综合评价。干旱胁迫对苗木生理指标的主成分分析表明(表9):主成分1、2的累计贡献率达到86.49%(大于85%^[18])。第1主成分中叶绿素系数最大,淀粉和丙二醛次之;第2主成分中可溶性糖系数最大。因此,叶绿素是反映试验苗木抗旱性能的最重要指标,其次是淀粉、丙二醛、可溶性糖。

根据各种植物各生理指标的值与主成分1、2的特征向量的乘积累加,并用贡献率与累加之和相乘进行加权,将同一种植物的各个生理指标加权值求和,就可得出各植物的主成分综合得分,得分高的植

物抗旱性强。由表10可知,干旱胁迫下6种植物的抗旱性由强到弱依次为:树锦鸡儿、红花岩黄芪、砂生槐、鲜黄小檗、鲜卑花、西北沼委陵菜。

表9 干旱胁迫对苗木生理指标的主成分分析

测定指标 Determ index	主成分 Principal components	
	Prin1	Prin2
丙二醛 Malondialdehyde MDA	0.451491	-0.401879
脯氨酸 Proline	0.358091	0.516868
可溶性蛋白质 Soluble protein	0.407769	0.286507
叶绿素 Chlorophyll	0.524751	-0.157372
淀粉 Starch	0.470130	-0.181966
可溶性糖 Soluble sugar	0.072563	0.656793
贡献率 Contribution rate	0.5379	0.3270
累计贡献率 Cumulative contribution rate	0.5379	0.8649

表10 苗木抗旱性排序

Table 10 Order of drought resistance of seedlings

苗木 Seedlings	红花岩黄芪 <i>Hedysarum multijugum</i>	西北沼委陵菜 <i>Comarum salesovianum</i>	鲜黄小檗 <i>Berberis diaphana</i>	鲜卑花 <i>Sibiraea laevigata</i>	树锦鸡儿 <i>Caragana arborescens</i>	砂生槐 <i>Sophora moorcroftiana</i>
主成分得分 Score of principal component	1.192	0.464	0.928	0.920	1.33	1.082
抗旱位次 Ranking of drought resistance	2	6	4	5	1	3

3 讨论

逆境下植物的膜脂过氧化及保护酶、渗透调节物质往往发生变化。丙二醛的积累是反映细胞膜脂过氧化作用的重要指标^[19],是鉴定植物抗旱性强弱的常用依据^[20-21],MDA增幅小的植物耐旱性较强^[22-23]。本试验中,树锦鸡儿在轻、中度干旱时期都维持在较稳定的水平,在重度干旱胁迫时增幅最小,表明其细胞膜受损程度小,有较强的防止膜脂过氧化作用的能力。这与对青藏高原江孜沙棘等4种灌木^[24]及玉米自交系抗旱^[25]的MDA含量变化研究结果一致。

脯氨酸是植物对干旱胁迫反应较为敏感的一种渗透调节物质^[26-27],其含量与植物抗旱能力成正比^[28-30]。试验中树锦鸡儿、砂生槐的脯氨酸含量及增幅远高于对照及其他植物,说明其对干旱胁迫起到了缓冲保护的作用。但李燕等^[31]对皂荚苗木的干旱胁迫研究中脯氨酸含量为先增加后降低,可能

是由于干旱后期植物生理机能紊乱而导致的结果,也可能是因为青藏高原低温影响使脯氨酸的降解有滞后性。

植物为避免干旱胁迫造成的蛋白质、核酸等物质的破坏,会诱导产生抗逆蛋白质以维持植物细胞较低的渗透势^[32-33],张晓海等^[34]也证实:抗旱性强的植物在干旱胁迫条件下可溶性蛋白质含量高。本研究中,红花岩黄芪、鲜黄小檗可能是先到达了耐受胁迫的极限,干旱后期代谢受阻可溶性蛋白质逐渐降解。

叶绿素含量是植物光合作用的一种体现,抗旱性越强的植物在水分胁迫条件下叶绿素含量的变化幅度也越小^[35-36]。本研究中随着干旱胁迫程度的加深植物叶片叶绿素含量呈现小幅度波动,但总体为下降趋势。树锦鸡儿在中度干旱时期叶绿素含量逐渐降低,这可能是由于叶片含水量的减少导致叶绿素浓缩,这与冯玉龙等^[37]的研究结论相同。也有研究表明水分胁迫对光合作用的抑制有滞后性^[38],因

此试验中叶绿素含量的不规则波动可能是降解滞后性和叶绿素浓缩的综合作用,也可能与青藏高原地区低温、强光照的自然环境有关系。

叶片淀粉含量的减少有助于可溶性糖含量的增加,使植物在较低叶水势下保持较高膨压,以减缓水分胁迫的不利影响^[39-41]。本试验中,干旱下 6 种植物淀粉累积量均低于对照,这可能是由于苗木的生理代谢减弱,光合产物以淀粉形式的累积减少造成的。抗旱性越强的品种,淀粉含量下降的幅度和可溶性糖含量增加的幅度越大^[41]。16 d 后苗木叶片中淀粉、可溶性糖含量趋于平缓,表明水分胁迫的延长导致了物质分解、合成的减少,也说明植物的渗透调节能力是有限的。

供试苗木中红花岩黄芪、西北沼委陵菜为亚灌木,砂生槐、鲜黄小檗、鲜卑花、树锦鸡儿为灌木。其中树锦鸡儿、红花岩黄芪、砂生槐都属豆科植物,在 6 种植物中表现出了较强的抗旱性。树锦鸡儿为生长高度最大可达到 5—7 m 的大灌木,深根性,适应性强,抗严寒,耐干旱瘠薄土壤,可在沙地生长,在试验中各项生理指标也综合表现出了较强的抗旱性。红花岩黄芪、砂生槐部分枝叶密被短柔毛的形态特征也为其在青藏高原地区生存提供了更好的适应性。鲜黄小檗为小檗科落叶灌木,叶缘具刺齿,叶坚纸质,从生理指标角度观察在 6 种植物中抗旱性一般。鲜卑花、西北沼委陵菜都为蔷薇科植物,多生长于 3000—4000 m 的山坡、沟谷、河岸,前者为灌木后者为亚灌木,且后者枝叶有粉质蜡层,在供试苗木中抗旱性较其余 4 种植物差。因此可以看出,植物的抗旱性能与生活型无绝对关系,灌木的抗旱性不一定强于亚灌木,而与植物的科属存在一定关系,在 6 种植物中,豆科的 3 种植物表现出较强的抗旱性,其次为小檗科,最后为蔷薇科。因此针对不同区域抗旱植物的选择需要“因地制宜”。

4 结论

植物的抗旱性受多种生理因素的共同作用,是一个复杂的生理调整机制,各个生理因子间有着一定的关联。本试验中对 6 种植物的 6 个生理指标进行植物抗旱性评价,但各指标所表达的植物抗旱性顺序不同,难以得出明确的抗旱结果。因此,本研究采用主成分分析法筛选出影响植物抗旱性的主要生

理指标:叶绿素、淀粉、丙二醛含量,根据各植物得分综合评定出 6 种苗木抗旱性由强到弱依次为:树锦鸡儿、红花岩黄芪、砂生槐、鲜黄小檗、鲜卑花、西北沼委陵菜。

致谢:董蕾,刘昆、鲍海泳对试验及写作给予帮助,特此致谢。

References:

- [1] Sun J K, Zhang W H, Lu Z H, Liu X C. Effects of drought stress on gas exchange characteristics and protective enzyme activities in *Elaeagnus angustifolia* and *Grewia. biloba* G. Don var. *parviflora* seedlings. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(3): 1330-1340.
- [2] Zhang J X, Cao G M, Zhou D W, Hu Q W, Zhao X Q. The carbon storage and carbon cycle among the atmosphere, soil, vegetation and a nimal in the *Kobresia humilis* alpine meadow ecosystem. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(4): 627-634.
- [3] Zhou Y, Zhao P. Progresses in researches on interdecadal climatic variation over Tibetan Plateau. *Meteorological Science and Technology*, 2008, 36(2): 168-173.
- [4] Li W H, Zhou X M. *Ecosystems of Qinghai-Xizang (Tietan) Plateau and Approach for Their Sustainable Management*. Guangzhou: Guangdong Science & Technology Press, 1998: 15-18.
- [5] Li D M, Guo Z G, An L Z. Assessment on vegetation restoration capacity of several grassland ecosystems under destroyed disturbance in permafrost regions of Qinghai-Tibet Plateau. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, 19(10): 2182-2188.
- [6] Yu G, Lu C X, Xie G D. Seasonal dynamics of ecosystem services of grassland in Qinghai-Tibetan plateau. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2007, 18(1): 47-51.
- [7] Souza R P, Machado E C, Silva J A B, Lagoa A M M A, Silveira J A G. Photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence and some associatedm etabolic changes in cowpea (*Vigna unguiculata*) during water stress and recovery. *Environmental and Experimental Botany*, 2004, 51(1): 45-56.
- [8] Flexas J, Medrano H. Drought-inhibition of photosynthesis in C_3 plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited. *Annals of Botany*, 2002, 89(2): 183-189.
- [9] Lawson T, Oxborough K, Morison J L, Baker N R. The responses of guard and mesophyll cell photosynthesis to CO_2 , O_2 , light, and water stress in a range of species are similar. *Journal of Experimental Botany*, 2003, 54(388): 1743-1752.
- [10] Han G, Zhao Z. Light response characteristics of photosynthesis of four xerophilous shrubs under different soil moistures. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(15): 4019-4026.
- [11] Zhang R H, Zheng Y J, Ma G S, Zhang X H, Lu H D, Shi J T, Xue J Q. Effects of drought stress on photosynthetic traits and

- protective enzyme activity in maize seedling. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(5): 1303-1311.
- [12] Yang Y H, Piao S L. Variations in grassland vegetation cover in relation to climatic factors on the Tibetan Plateau. *Journal of Plant Ecology*, 2006, 30(1): 1-8.
- [13] Hu J Y, Guo K, Dong M. Variation of leaf structure of two dominant species in alpine grassland and the relationship between leaf structure and ecological factors. *Journal of Plant Ecology*, 2008, 32(2): 370-378.
- [14] Huang Y M, Zhang J, Luo C D. Physiological study on the drought resistance of *Cupressus torulosa* D. Don. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology*, 1998, 19(4): 31-36.
- [15] Li H S. Principle and Technologies to Plant Physiological Biochemical Experiment. Beijing: Higher Education Press, 2000: 134-261.
- [16] Zhang Z A, Chen Z Y. The Experimental Technology of Plant Physiology. Changchun: University Press, 2008: 107-108.
- [17] He X Q, Methods of Modern Statistical Analysis and Application. Beijing: Renmin University of China Press, 1998: 281-281.
- [18] He P. Data Statistics and Multivariate Statistics. Chengdu: Xi'an Jiaotong University Press, 2004: 176-176.
- [19] Hao R B, Cang J, Xu Z. Plant Physiology Experiment. Harbin: Harbin Institute of Technology Press, 2004: 130-133.
- [20] Zou Q, Li D Q, Zheng G S. Studies on Physiological Drought Resistance of Crop. Ji'nan: Shandong science and Technology Press, 1994: 24-29.
- [21] Yuan L, Karim A L, Zhang L Q. Effects of NaCl stress on active oxygen metabolism and membrane stability in *Pistacia vera* seedlings. *Acta Phytocologica Sinica*, 2005, 29(6): 985-991.
- [22] Pan X, Li J Y, Su Y, He Q, Qiu Q, Lin W. The Influence of drought stress on membrane lipid peroxidation and protective enzyme activity of three species seedlings in south China. *Guangdong Forestry Science and Technology*, 2012, 28(1): 13-18.
- [23] Feng H F, Xue L, Ren X R, Fu J D, Zheng W G, Shi X L. Physiological responses of four broadleaved seedlings to drought stress simulated by PEG. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(2): 371-382.
- [24] Pan X, Li J Y, Wang J H, He Q, Su Y, Ma J W, Du K. The impact of drought stress on physiological indicators of four shrub species on the Qinghai-Tibet Plateau. *Forest Research*, 2013, 26(3): 352-358.
- [25] Li F H, Zhu M, Lü X L. Study on drought resistance and its identification index of ordinary maize inbred lines. *Seed*, 2011, 30(1): 31-34.
- [26] Ren W W, Qian J, Ma J, Zhen S Z. Comparative study of *Leymus chinensis*'s water content and free proline of different geographic populations under the force of different consistency PEG. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, 20(2): 349-352.
- [27] Mahajan S, Tuteja N. Cold, salinity and drought stresses: An overview. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 2005, 444(2): 139-158.
- [28] Li B, Jia X F, Bai Q W, Tang Y H. Effect of drought stress on proline accumulation of alfalfa. *Bulletin of Botanical Research*, 2003, 23(2): 189-191.
- [29] Verbruggen N, Hermans C. Proline accumulation in plants: a review. *Amino Acids*, 2008, 35(4): 753-759.
- [30] Bohnert H J, Jensen R G. Strategies for engineering water-stress tolerance in plants. *Trends in Biotechnology*, 1996, 14(3): 89-97.
- [31] Li Y, Sun M G, Kong Y J, Xue L. Physiological and biochemical responses of *Gleditsia sinensis* seedlings to drought stress. *Journal of South China Agricultural University*, 2006, 27(3): 66-69.
- [32] Ashraf M, Foolad M R. Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. *Environmental and Experimental Botany*, 2007, 59(2): 206-216.
- [33] Liu E E, Wang P H, Guo Z F. Drought induced proteins in plants. *Plant Physiology Communications*, 2001, 37(2): 155-160.
- [34] Zhang X H, Cai H Y, Wang Y F, Liao D Z. Effects of drought stress on seedling growth and resistance physiology of early-maturing flue-cured Tobacco. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2005, 21(11): 189-192.
- [35] Wallin G, Karlsson P E, Sellden G, Ottosson S, Medin E L, Pleijel Hakan, Skarby L. Impact of four years exposure to different levels of ozone, phosphorus and drought on chlorophyll, mineral nutrients, and stem volume of Norway spruce, *Picea abies*. *Physiologia Plantarum*, 2002, 114(2): 192-206.
- [36] Xiao Y A. The physiology responses and adjective adaptability of water stress on *Cleome spinosa* L. seedlings. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 2001, 19(6): 524-528.
- [37] Feng Y L, Wang W Z, Ao H. Drought resistance of *Larix olgensis* Henry and *Pinus sylvestris* var. mongolica etc. *Journal of Northeast Forestry University*, 1998, 26(6): 16-20.
- [38] Li H C, Qiu Z J. A review of studies of drought resistance in tree species and drought resistant forestation technology. *World Forestry Research*, 2003, 16(4): 17-22.
- [39] Liu L D, Li C D, Sun H C, Gao X F, Ren X M. Effect of water stress on carbohydrate metabolism in cotton with varying boll size. *Cotton Science*, 2007, 19(2): 129-133.
- [40] Pan X, Qiu Q, Li J Y, Su Y, He Q. Changes in osmosis-regulating substances of three tree species seedlings under drought stress. *Journal of China South Agricultural University*, 2012, 33(4): 519-523.
- [41] Subbarao G V, Chauhan Y S, Johansen C. Patterns of osmotic adjustment in pigeonpeas importance as a mechanism of drought resistance. *European Journal of Agronomy*, 2000, 12(3/4): 239-249.

参考文献:

- [1] 孙景宽, 张文辉, 陆兆华, 刘新成. 沙枣和孩儿拳头幼苗气体交换特征与保护酶对干旱胁迫的响应. 生态学报, 2009, 29(3): 1330-1340.
- [2] 张金霞, 曹广民, 周党卫, 胡启武, 赵新全. 高寒矮嵩草草甸大气-土壤-植被-动物系统碳素储量及碳素循环. 生态学报, 2003, 23(4): 627-634.
- [3] 邹燕, 赵平. 青藏高原年代际气候变化研究进展. 气象科技, 2008, 36(2): 168-173.
- [4] 李文华, 周兴民. 青藏高原生态系统及优化利用模式. 广州: 广东科技出版社, 1998: 15-18.
- [5] 李东明, 郭正刚, 安黎哲. 青藏高原多年冻土区不同草地生态系统恢复能力评价. 应用生态学报, 2008, 19(10): 2182-2188.
- [6] 于格, 鲁春霞, 谢高地. 青藏高原草地生态系统服务功能的季节动态变化. 应用生态学报, 2007, 18(1): 47-51.
- [10] 韩刚, 赵忠. 不同土壤水分下 4 种沙生灌木的光合光响应特性. 生态学报, 2010, 30(15): 4019-4026.
- [11] 张仁和, 郑友军, 马国胜, 张兴华, 路海东, 史俊通, 薛吉全. 干旱胁迫对玉米苗期叶片光合作用和保护酶的影响. 生态学报, 2011, 31(5): 1303-1311.
- [12] 杨元合, 朴世龙. 青藏高原草地植被覆盖变化及其与气候因子的关系. 植物生态学报, 2006, 30(1): 1-8.
- [13] 胡建莹, 郭柯, 董鸣. 高寒草原优势种叶片结构变化与生态因子的关系. 植物生态学报, 2008, 32(2): 370-378.
- [14] 黄颜梅, 张健, 罗承德. 西藏柏木抗旱生理研究. 四川林业科技, 1998, 19(4): 31-36.
- [15] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术. 北京: 高等教育出版社, 2000: 134-261.
- [16] 张治安, 陈展于. 植物生理学实验技术. 长春: 吉林大学出版社, 2008: 107-108.
- [17] 何晓群. 现代统计分析方法与应用. 北京: 中国人民大学出版社, 1998: 281-281.
- [18] 何平. 数理统计与多元统计. 成都: 西南交通大学出版社, 2004: 176-176.
- [19] 郝冉彬, 苍晶, 徐仲. 植物生理试验. 哈尔滨: 哈尔滨工业大学出版社, 2004: 130-133.
- [20] 邹琦, 李德全, 郑国生. 作物抗旱生理生态研究. 济南: 山东科学技术出版社, 1994: 24-29.
- [21] 袁琳, 克热木, 伊力, 张利权. NaCl 胁迫对阿月浑子实生苗活性氧代谢与细胞膜稳定性的影响. 植物生态学报, 2005, 29(6): 985-991.
- [22] 潘昕, 李吉跃, 苏艳, 何茜, 邱权, 林雯. 干旱胁迫对华南地区三种苗木膜脂过氧化及保护酶活性的影响. 广东林业科技, 2012, 28(1): 13-18.
- [23] 冯慧芳, 薛立, 任向荣, 傅静丹, 郑卫国, 史小玲. 4 种阔叶幼苗对 PEG 模拟干旱的生理响应. 生态学报, 2011, 31(2): 371-382.
- [24] 潘昕, 李吉跃, 王军辉, 何茜, 苏艳, 马建伟, 杜坤. 干旱胁迫对青藏高原 4 种灌木生理指标的影响. 林业科学研究, 2013, 26(3): 352-358.
- [25] 李凤海, 朱敏, 吕香玲. 常用玉米自交系抗旱性及抗旱性鉴定指标研究. 种子, 2011, 30(1): 31-34.
- [26] 任文伟, 钱吉, 马骏, 郑师章. 不同地理种群羊草在聚乙二醇胁迫下含水量和游离脯氨酸含量的比较. 生态学报, 2000, 20(2): 349-352.
- [28] 李波, 贾秀峰, 白庆武, 唐宇红. 干旱胁迫对苜蓿脯氨酸累积的影响. 植物研究, 2003, 23(2): 189-191.
- [31] 李燕, 孙明高, 孔艳菊, 薛立. 皂角苗木对干旱胁迫的生理生化反应. 华南农业大学学报, 2006, 27(3): 66-69.
- [33] 刘娥娥, 汪沛洪, 郭振飞. 植物的干旱诱导蛋白. 植物生理学通讯, 2001, 37(2): 155-160.
- [34] 张晓海, 蔡寒玉, 汪耀富, 廖德智. 干旱胁迫对烤烟幼苗生长及抗性生理的影响. 中国农学通报, 2005, 21(11): 189-192.
- [36] 肖宜安. 醉蝶花(*Ceome spinosa* L.) 幼苗对水分胁迫的生理反应. 武汉植物学研究, 2001, 19(6): 524-528.
- [37] 冯玉龙, 王文章, 敖红. 长白落叶松和樟子松等五种树种抗旱性的比较. 东北林业大学学报, 1998, 26(6): 16-20.
- [38] 黎枯琛, 邱治军. 树木抗旱性及抗旱造林技术研究综述. 世界林业研究, 2003, 16(4): 17-22.
- [39] 刘灵娣, 李存东, 孙红春, 高雪飞, 任新茂. 干旱对棉花叶片碳水化合物代谢的影响. 棉花学报, 2007, 19(2): 129-133.
- [40] 潘昕, 邱权, 李吉跃, 苏艳, 何茜. 干旱胁迫下华南地区 3 种苗木渗透调节物质的动态变化. 华南农业大学学报, 2012, 33(4): 519-523.