

DOI: 10.5846/stxb201308302175

代英超, 徐奎源, 马凯, 张云, 夏国华, 李根有. 珍稀濒危植物堇叶紫金牛对持续干旱的生理响应. 生态学报, 2015, 35(9): 2954-2959.

Dai Y C, Xu K Y, Ma K, Zhang Y, Xia G H, Li G Y. Physiological responses of the rare and endangered *Ardisia violacea* (Myrsinaceae) seedlings to progressive drought stress. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(9): 2954-2959.

珍稀濒危植物堇叶紫金牛对持续干旱的生理响应

代英超^{1,2}, 徐奎源³, 马 凯⁴, 张 云⁵, 夏国华^{1,2,*}, 李根有²

1 浙江农林大学亚热带森林培育国家重点实验室培育基地, 临安 311300

2 浙江农林大学林业与生物技术学院, 临安 311300

3 浙江省建德市林业局, 建德 311600

4 杭州市旅游职业学校, 杭州 310052

5 浙江农林大学风景园林与建筑学院, 临安 311300

摘要: 采用盆栽控水法, 研究了珍稀濒危植物堇叶紫金牛 (*Ardisia violacea*) 在持续干旱条件下的生理响应。随着持续干旱时间的延长, 堇叶紫金牛应对持续干旱的阶段可分为适应期、轻度干旱期、中度干旱期和重度干旱期。在适应期和轻度干旱期, 堇叶紫金牛叶片游离脯氨酸和可溶性糖含量稳定在一个较低水平, 可溶性蛋白质含量先下降后快速上升, 细胞膜系统和抗氧化酶系统能主动进行生理调节; 中度干旱期, 丙二醛 (MDA) 含量和质膜相对透性迅速升高, 细胞膜系统受损加剧, 游离脯氨酸、可溶性糖含量均急剧增加, 对抵御干旱起到重要的渗透调节作用。在轻度干旱期和中度干旱期, 光合色素中叶绿素 a 和叶绿素 b 含量显著提高, 以抵抗干旱胁迫。重度干旱期, 细胞膜系统、抗氧化酶 SOD、游离脯氨酸和可溶性糖含量上升, 但 MDA 略微下降, 这时可能达到植物耐受干旱的极限, 不再发生膜脂过氧化作用。综上表明, 堇叶紫金牛具有较强的耐旱性, RWC 为 49.94% 是细胞膜系统、抗氧化酶系统和渗透调节物质含量变化的拐点, 渗透调节和抗氧化酶系统的主动适应是其耐旱的主要机制。

关键词: 堇叶紫金牛; 持续干旱; 生理响应; 抗旱性

Physiological responses of the rare and endangered *Ardisia violacea* (Myrsinaceae) seedlings to progressive drought stress

DAI Yingchao^{1,2}, XU Kuiyuan³, MA Kai⁴, ZHANG Yun⁵, XIA Guohua^{1,2,*}, LI Genyou²

1 School of Forestry and Biotechnology; Zhejiang Agricultural & Forestry University, Lin'an 311300, China

2 Nurturing Station for the State Key Laboratory of Subtropical Silviculture; Zhejiang Agricultural & Forestry University, Lin'an 311300, China

3 Forestry Bureau of Jiande County, Jiande 311600, China

4 Hangzhou Tourism Vocational School, Hangzhou 310052, China

5 School of Landscape Architecture, Zhejiang Agriculture and Forestry University, Lin'an 311300, China

Abstract: In this paper, water controlling experiment was used to measure the physiological responses of *Ardisia violacea*. The results show that: with the prolonged drought stress, the soil water content decreased gradually. There are four stages of *A. violacea*'s response to drought stress, including adaptation period, mild drought stress period, moderate drought stress period and severe drought stress period. Under adaptation period and mild drought stress period, the content of free proline and soluble sugar stabilized at a low level while the soluble protein content decreased and then increased rapidly, and the membrane systems and antioxidant enzyme systems can conduct physiological regulation. Under moderate drought stress period, malondialdehyde and membrane permeability increased rapidly, and membrane system was damaged. The content of

基金项目: 国家自然科技资源平台项目 (2005DKA21403); 浙江省重大科技攻关资助项目 (2006C12059-2)

收稿日期: 2013-08-30; **网络出版日期:** 2014-08-01

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zjfc_ghxia@126.com

free proline and soluble sugar increased remarkably, which act as a key role in resist drought stress. Photosynthetic pigments including chlorophyll a and chlorophyll b significantly increased during the mild and moderate drought stress periods in order to resist drought stress. Under severe drought stress period, the membrane systems, SOD, free proline and soluble sugar increased, but MDA decreased, which means the plant reached the tolerable limit and no more membrane lipid peroxidation. In summary, 49.94% of RWC is the turning point of membrane system, antioxidant enzyme systems and osmotic adjustment substances. The active adaptation of osmotic adjustment and antioxidant enzyme systems is the main mechanism of its drought tolerance. *A. violacea* has strong drought resistance.

Key Words: *Ardisia violacea*; progressive drought; physiological response; drought resistance

水分是影响植物生存、生长和分布的重要环境因子之一。随着全球变暖干热化,干旱胁迫普遍存在,而且呈加剧的趋势^[1-3]。干旱引起植物细胞失水,导致植物体形态、生理生化发生重大变化,限制许多物种的生长范围和生存空间^[4-5]。许多植物在长期的自然选择和协同进化下,形成了许多适应水分亏缺的机制和策略^[6-7],而对植物的保护和开发利用,尤其是珍稀濒危植物,开展抗旱模拟试验,分析其生长、生理等过程对干旱胁迫的响应与适应,探讨珍稀濒危植物适应干旱能力及对策显得越来越重要^[8-9]。

堇叶紫金牛(*Ardisia violacea*)又名裹堇紫金牛,属紫金牛科(Myrsinaceae)紫金牛属(*Ardisia*),是我国特有的珍稀濒危植物,分布范围极其狭窄,仅产于浙江和台湾^[10-11],已被浙江省列为极小种群野生植物。堇叶紫金牛为常绿半灌木,叶卵状椭圆形,边缘具不规则波状浅圆,上面微带红色,下面淡紫色,根肉质,喜排水良好的壤土或沙壤土,生于亚热带山地丘陵常绿阔叶林和毛竹林下草灌丛^[11];种群结构属集群分布,主要分布于光照、水分、营养、通风条件等相对充足的林窗,受群落的郁闭度等环境因素和人为因素影响比较大^[12-13]。果实红艳,株型紧凑,叶脉纹理美观,观赏价值高,随着生态环境的恶化、人为的采挖破坏,使其生存受到极大的威胁^[14]。近年来对堇叶紫金牛的研究主要集中在系统进化、种群生态和繁育等方面^[10,12-13,15],而关于堇叶紫金牛致濒的生理方面的研究尚未见报道,有必要从抗逆生理方面对堇叶紫金牛濒危原因进行研究。本文采用盆栽控水法研究了在持续干旱条件下的堇叶紫金牛叶片膜脂过氧化、保护酶系统、渗透调节物质以及光合色素的动态变化,旨在为区域气候暖干化背景下濒危植物堇叶紫金牛的保护提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 实验材料 with 处理

选取高 8—10 cm,具 5—8 片叶,生长健壮的堇叶紫金牛扦插苗进行容器盆栽(容器规格:16.5 cm,13.6 cm × 17 cm),栽培基质为田园土:腐叶土:粗沙按照体积比 2:3:1 的比例混合,每盆基质装入 2.5 kg 混合基质,栽植 3 株,置于钢架大棚温室内培养,并保持与室外通风。堇叶紫金牛盆栽适应 30 d 后,选择生长基本一致的 60 盆,采取持续干旱法获得控水梯度。试验前将栽培基质浇至饱和持水量,置于钢架上,以后不再浇水使其逐渐自然失水干旱。分别在处理第 0(盆底无滴水后)、5、10、15、20、25 天的 9:00 左右采样,每株植株上部叶片一般为 6—8 片,每次采样时随机采取 3 盆植株上部成熟叶 2—3 片,每次采样设 3 次重复,采样后的植株不再重复采样。叶片去除叶柄后入袋封存编号,置入冰桶中带回实验室,立即剪碎混合均匀后对样品进行理化测试。采用烘干称重法测定土壤含水量($GWC\%$),根据 GWC 与田间持水量($FC\%$)的比值求得土壤相对含水量($RWC\%$)^[16]。以每隔 5 d 测定 1 次,获得 6 个土壤含水量梯度, GWC 分别为 45.01%、30.88%、27.00%、22.48%、16.81%和 7.35%,对应 RWC 分别为 98.64%、68.61%、59.98%、49.94%、37.34%和 16.33%。

1.2 测定方法

采用相对电导率法测定叶片细胞膜透性,硫代巴比妥酸法测定丙二醛(MDA)含量,磺基水杨酸提取茚三酮显色法测定叶片游离脯氨酸含量^[17],蒽酮比色法测定叶片可溶性糖含量^[18],考马斯亮蓝法测定叶片可溶性蛋白含量^[19],氮蓝四唑(NBT)光还原法测定叶片 SOD 活性,愈创木酚法测定叶片 POD 活性,丙酮浸提法测

定叶绿素含量^[20-21]。

1.3 数据处理

数据采用 $\bar{X} \pm SE$ (均值 $\pm$ 标准误差) 表示, 采用 PASW Statistics 18 进行 Duncan 多重比较, 百分率经反正弦平方根转换 $DEGREES(ASIN(\sqrt{NO.}))$ 后进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 持续干旱对丙二醛含量和质膜相对透性的影响

逆境伤害时, 脂膜过氧化导致 MDA 积累, 蛋白质和核酸变性, 膜流动性降低, 膜透性增强, 细胞内物质外渗, 细胞功能下降, 通常膜脂过氧化水平越低, 植物的抗旱性越强^[22-23]。随着持续干旱时间的延长, 莖叶紫金牛叶片 MDA 含量先升高后下降, 而细胞膜透性先下降后上升 (图 1)。持续干旱 15—20 d, MDA 含量和细胞膜透性急剧增加, MDA 含量在处理第 20 天达到峰值, 为 $3.96 \mu\text{mmol/g}$, 是处理第 0 天的 2.61 倍, 随后丙二醛含量略微下降, 而细胞膜透性在处理第 25 天达到峰值, 为 33.79%。

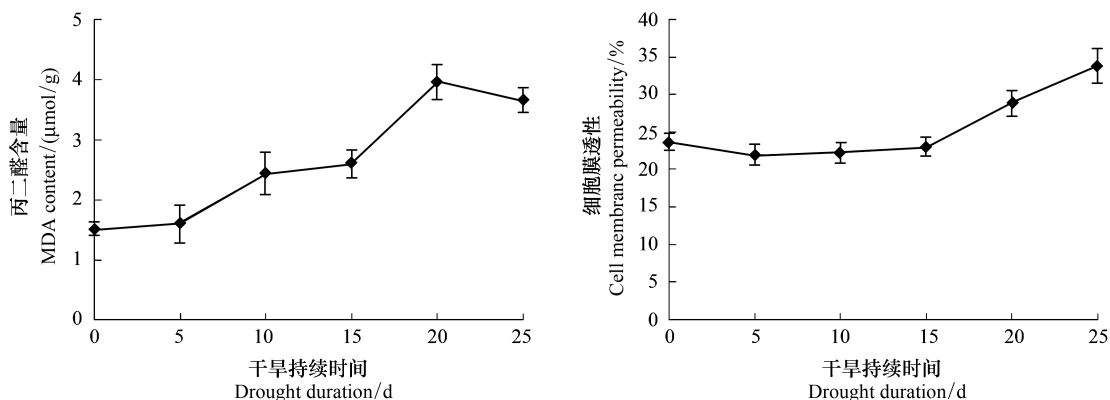


图 1 持续干旱对莖叶紫金牛叶片丙二醛含量和质膜相对透性的影响

Fig.1 Effect of progressive drought on MDA and relative membrane permeability of *A. violacea*

2.2 持续干旱对莖叶紫金牛叶片保护酶的影响

植物细胞中活性氧的积累是造成细胞伤害乃至死亡的主要原因, SOD 和 POD 是主要的氧自由基清除剂, 其活性越高, 清除活性氧自由基的能力越强, 植物的抗逆性越强^[24]。随着持续干旱时间的延长 (图 2), 莖叶紫金牛叶片 SOD 酶活性先升高, 后下降, 最后回升到较高水平, 持续干旱第 15 天和第 20 天分别达到最高值和最低值, 分别为 295.02 U/mg 和 250.33 U/mg , 此后又回复到较高水平, 达到 284.72 U/mg 。POD 活性随着持续干旱时间的延长先迅速升高, 后迅速下降, 在持续干旱第 15 天、第 25 天分别达到最高值和最低值, 分别

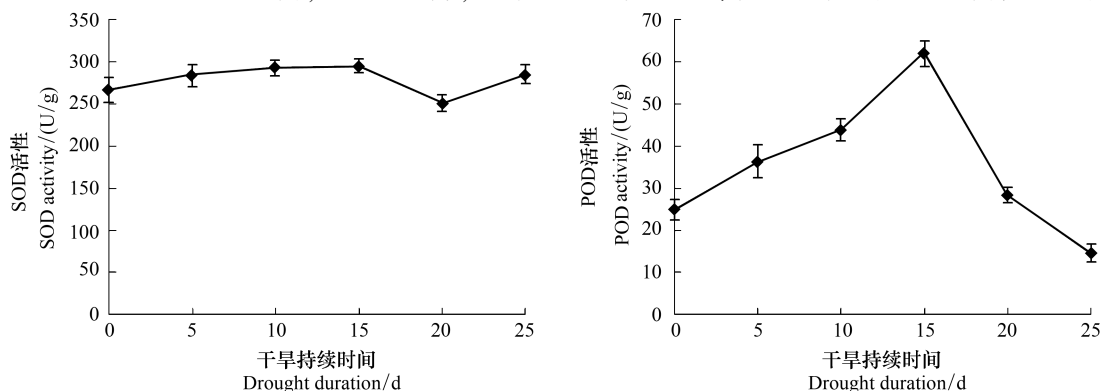


图 2 持续干旱对莖叶紫金牛叶片 SOD、POD 酶活性的影响

Fig.2 Effect of progressive drought on SOD activity and POD activity of *A. violacea*

为 61.86 U/mg 和 14.55 U/mg(图 2)。

2.3 持续干旱对堇叶紫金牛叶片渗透调节物质含量的影响

渗透调节是植物忍耐干旱的一种适应性反应,细胞通过大量积累渗透调节物质来保持一定的膨压,以维持植物正常的生理过程^[25-27]。游离脯氨酸、可溶性糖和可溶性蛋白是植物体内重要的渗透调节物质^[28]。随着持续干旱时间的延长,堇叶紫金牛叶片游离脯氨酸含量明显提高(图 3)。堇叶紫金牛叶片渗透调节物质随着持续干旱时间的延长变化显著,干旱胁迫第 0 天—第 10 天,游离脯氨酸和可溶性糖含量稳定在一个较低的水平,此后快速升高,持续干旱胁迫第 15 天—第 20 天,游离脯氨酸和可溶性糖含量急剧升高,20 d 后增加缓慢,游离脯氨酸和可溶性糖含量均在处理第 25 天达到最高值,游离脯氨酸含量为 3.74 mg/g,是处理第 0 天的 2.04 倍,可溶性糖含量为 25.75 mg/g,是处理第 0 天的 1.21 倍。可溶性蛋白质含量呈现出先下降,后上升,又下降的振动变化。干旱胁迫第 0 天—第 5 天,可溶性蛋白质含量迅速下降,处理第 5 天时降到 11.00 mg/g;第 5 天—第 15 天,可溶性蛋白质含量快速增加,处理第 15 天达到最高值,为 16.13 mg/g;此后(RWC<49.94%)快速下降,处理第 25 天与处理第 5 天含量相近(图 3)。

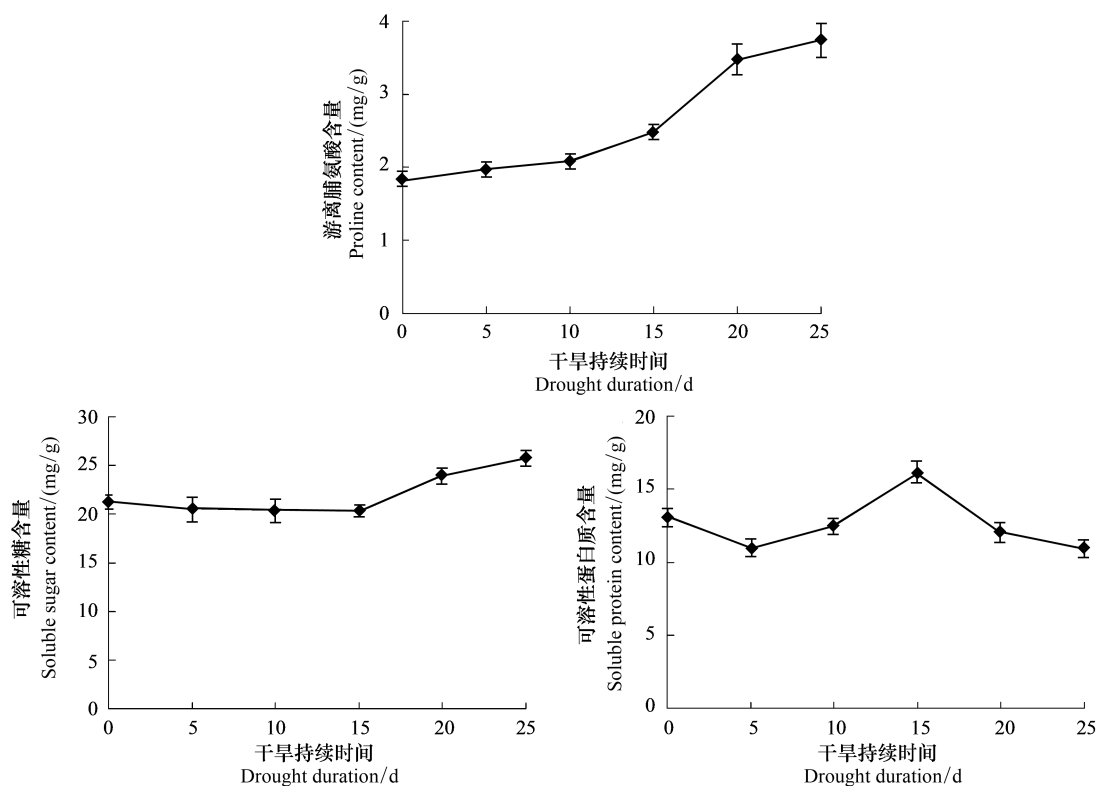


图 3 持续干旱对堇叶紫金牛叶片游离脯氨酸、可溶性糖和可溶性蛋白含量的影响

Fig.3 Effect of progressive drought on proline, soluble sugar and soluble protein content of *A. violacea*

2.4 持续干旱对堇叶紫金牛叶片光合色素的影响

干旱引起叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素含量和叶绿素 a/叶绿素 b 的变化,进而引起光合功能的改变。随着干旱持续时间的延长,堇叶紫金牛叶绿素 a、叶绿素 b 含量呈先下降后上升再下降的趋势,叶绿素 a 和叶绿素 b 含量均在干旱胁迫持续第 10 天达到最低值,分别为 0.93 mg/g 和 0.62 mg/g,而最高值均出现在干旱胁迫持续第 20 天,分别为 1.36 mg/g 和 1.02 mg/g。干旱胁迫第 10 天—第 20 天,堇叶紫金牛通过提高叶绿素 a、b 含量来抵抗干旱胁迫。叶绿素 a/叶绿素 b 在持续干旱第 5 天达到最高值,为 1.62,在持续干旱第 25 天达到最低值,为 1.29。类胡萝卜素含量随持续干旱时间的延长先缓慢升高,在干旱持续第 15 天,达到 0.19 mg/g,此后快速下降,在持续干旱第 25 天时降到最低,为 0.11 mg/g(表 1)。

表 1 持续干旱对藁叶紫金牛叶片光合色素的影响

Table 1 Effect of progressive drought on the photosynthetic pigment of *A. violacea*

干旱持续时间 Drought duration/d	叶绿素 a 含量 Chl a/(mg/g)	叶绿素 b 含量 Chl b/(mg/g)	叶绿素 a/b Chl a/b	类胡萝卜素含量 Car/(mg/g)
0	1.33±0.11ab	1.00±0.20a	1.35±0.15b	0.17±0.01a
5	1.10±0.15bc	0.69±0.15bc	1.62±0.14a	0.17±0.02a
10	0.93±0.18c	0.62±0.13c	1.52±0.31a	0.18±0.01a
15	1.05±0.07c	0.74±0.08bc	1.43±0.10ab	0.19±0.02a
20	1.36±0.16a	1.02±0.13a	1.36±0.05b	0.14±0.02b
25	1.16±0.07ab	0.90±0.09ab	1.29±0.07b	0.11±0.01c

3 讨论

干旱胁迫引起植物水分亏缺,延缓、停止或破坏植物的正常生长,随着持续干旱时间的延长,植物受胁迫程度逐渐加重,经历了干旱开始、轻度干旱、中度干旱、严重干旱、极端干旱 5 个阶段,分别对应着应激响应、主动适应、被动适应 3 种响应方式和适应机制^[3]。植物应对干旱胁迫的反应受胁迫程度和胁迫时间呈现出明显的阶段性特点。本文通过藁叶紫金牛持续干旱条件下的生长和若干生理指标的响应,按照安玉艳等^[3]的方法将藁叶紫金牛应对持续干旱的阶段分为适应期(0—10 d)、轻度干旱期(10—15 d)、中度干旱期(15—20 d)和重度干旱期(20—25 d),相应的 RWC 分别为 59.98%—98.64%, 49.94%—59.98%, 37.34%—49.94% 和 16.34%—37.34%。

干旱诱导植物细胞膜脂过氧化发生从而使细胞膜受到伤害^[28],细胞膜的稳定性直接影响到植物细胞的代谢功能^[29]。采用 MDA 含量和细胞膜透性来衡量膜脂过氧化及细胞受伤害程度,发现藁叶紫金牛在适应期和轻度干旱期,MDA 含量和细胞膜透性基本保持不变,说明藁叶紫金牛在胁迫前期能够主动进行生理调节保护细胞膜结构;随着持续干旱时间的延长,MDA 含量和细胞膜透性均急剧升高,而此时,SOD 酶、POD 酶活性均急剧降低,这是因为植物体内产生的活性氧自由基超出了藁叶紫金牛本身防御系统的抵抗能力,膜系统结构与功能已受到损伤,植株受到一定程度的伤害^[30]。此后,MDA 略微下降,这时可能达到植物耐受干旱的极限,不再发生膜脂过氧化作用。

渗透调节是植物适应干旱胁迫的一种重要生理机制^[31],渗透调节物质能起到降低渗透势,清除活性氧、保护细胞膜、维持酶活性等作用^[32-34]。藁叶紫金牛在适应期和轻度干旱期,游离脯氨酸和可溶性糖含量增加缓慢;在中度干旱期,游离脯氨酸和可溶性糖含量快速增加,有利于维持细胞膨压,这是藁叶紫金牛通过提高自身保水和主动吸水能力来抵御干旱胁迫的保护性反应。在高山杜鹃等^[22,24,33-34]植物干旱胁迫的研究中均有类似现象。而可溶性蛋白含量先降低、后快速增加,这可能是干旱胁迫抑制蛋白质合成,而后快速增加可能是新的“逆境蛋白”合成的原因。在重度干旱期,细胞膜系统损伤的情况下,植株仍能维持生命活动很可能是渗透调节物质的调节作用。

干旱引起光合色素叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素含量以及叶绿素 a/叶绿素 b 的变化,进而引起光合功能的改变^[35-37]。随着持续干旱时间的延长,藁叶紫金牛叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素 a/b 均表现出先下降后上升,最后下降的趋势,在干旱持续第 10 天—第 20 天,叶绿素 a、b 含量显著提高,这可能是干旱胁迫下藁叶紫金牛气孔关闭,胞间 CO₂ 含量降低,通过提高光合色素含量来抵抗干旱胁迫的结果^[37]。类胡萝卜素可以吸收除长波和短波以外的其他剩余波长的光,耗散叶绿素吸收的过多光能,是重要的内源抗氧化剂^[36],持续干旱 15 d 后,类胡萝卜素含量迅速下降,与 POD 酶活性和可溶性蛋白变化一致,这说明类胡萝卜素含量与 POD 酶活性、可溶性蛋白含量密切相关。

综上所述,藁叶紫金牛具有较强的耐旱性,渗透调节和抗氧化酶系统的主动适应是其耐旱的主要机制。自然条件下,藁叶紫金牛分布区内干旱不是至濒的主要原因。

参考文献(References):

- [1] Wassmann R, Jagadish S V K, Heuer S, Ismail A, Redona E, Serraj R, Singh R K, Howell G, Pathak H, Sumfleth K. Climate change affecting rice production: The physiological and agronomic basis for possible adaptation strategies. *Advances in Agronomy*, 2009, 101: 59-122.
- [2] Ryan M G. Tree responses to drought. *Tree Physiology*, 2011, 31(3): 237-239.
- [3] 安玉艳, 梁宗锁. 植物应对干旱胁迫的阶段性策略. *应用生态学报*, 2012, 23(10): 2907-2915.
- [4] 欧立军, 陈波, 邹学校. 干旱对辣椒光合作用及相关生理特性的影响. *生态学报*, 2012, 32(8): 2612-2619.
- [5] Ditmarová L, Kurjak D, Palmroth S, Kmet J, Strelcová K. Physiological responses of Norway spruce (*Picea abies*) seedlings to drought stress. *Tree Physiology*, 2010, 30(2): 205-213.
- [6] Bacelar E A, Santos D L, Moutinho-Pereira J M, Goncalves B C, Ferreira H F, Correia C M. Immediate responses and adaptative strategies of three Olive Cultivars under contrasting water availability regimes: Changes on structure and chemical composition of foliage and oxidative damage. *Plant Science*, 2006, 170(3): 596-605.
- [7] Seki M, Umezawa T, Urano K, Shinozaki K. Regulatory metabolic networks in drought stress responses. *Current Opinion in Plant Biology*, 2007, 10(3): 296-302.
- [8] 周红兵, 王迎春, 石松利, 周建华. 四合木和霸王幼苗抗氧化系统对干旱胁迫的响应差异. *西北植物学报*, 2011, 31(6): 1188-1194.
- [9] 李倩, 王明, 王雯雯, 张瑞昌, 岳明. 华山新麦草光合特性对干旱胁迫的响应. *生态学报*, 2012, 32(13): 4278-4284.
- [10] 方文哲, 姚淦. 紫金牛属研究资料. *植物分类学报*, 1979, 17(4): 99-100.
- [11] 王景祥, 何业祺, 章绍尧. 浙江植物志, 第五卷. 杭州: 浙江科学技术出版社, 1993: 31-31.
- [12] Ma K, Li G Y, Zhu L J, Yan C X, Xia G H. Population structure and distribution patterns of the rare and endangered *Ardisia violacea* (Myrsinaceae). *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(2): 72-79.
- [13] 马凯, 夏国华, 闫道良, 谢文远, 严彩霞, 吴家森, 李根有. 珍稀濒危植物堇叶紫金牛生存群落结构特征及物种多样性. *浙江农林大学学报*, 2012, 29(4): 498-509.
- [14] 张若蕙. 浙江珍稀濒危植物. 杭州: 浙江科学技术出版社, 1994.
- [15] 王刘圣丹, 邱丝丝, 夏国华, 李根有. 堇叶紫金牛的组织培养与快速繁殖. *植物生理学通讯*, 2010, 46(6): 1149-1150.
- [16] 裴斌, 张光灿, 张淑勇, 吴芹, 徐志强, 徐萍. 土壤干旱胁迫对沙棘叶片光合作用和抗氧化酶活性的影响. *生态学报*, 2013, 33(5): 1386-1396.
- [17] Bates L S, Waldren R P, Teare I D. Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil*, 1973, 39(1): 205-207.
- [18] Yemm E W, Willis A J. The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrone. *Biochemistry*, 1954, 57(3): 508-514.
- [19] Bradford M M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, 1976, 72(1/2): 248-254.
- [20] 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.
- [21] 郝在彬, 苍晶, 徐仲, 张达. 植物生理学实验. 哈尔滨: 哈尔滨工业大学出版社, 2004.
- [22] 黄承玲, 陈训, 高贵龙. 3种高山杜鹃对持续干旱的生理响应及抗旱性评价. *林业科学*, 2011, 47(6): 49-51.
- [23] 王新建, 何威, 杨淑红, 丁鑫, 朱延林. 豫楸1号4种砧木嫁接苗对干旱胁迫的生理响应. *林业科学*, 2008, 44(5): 31-37.
- [24] 孔祥生, 张妙霞, 王学永, 黄瑞, 董艳瑜, 林升. 水分胁迫下2个牡丹品种生理生化差异比较. *林业科学*, 2011, 47(9): 163-167.
- [25] Hare P D, Cress W A, Van Staden J. Dissecting the roles of osmolyte accumulation during stress. *Plant, Cell and Environment*, 1998, 21(6): 535-553.
- [26] Liu C C, Liu Y G, Guo K, Fan D Y, Li G Q, Zheng Y R, Yu L F, Yang R. Effect of drought on pigments, osmotic adjustment and antioxidant enzymes in six woody plant species in karst habitats of southwestern China. *Environmental and Experimental Botany*, 2011, 71(2): 174-183.
- [27] 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.
- [28] 安玉艳, 梁宗锁, 郝文芳. 杠柳幼苗对不同强度干旱胁迫的生长与生理响应. *生态学报*, 2011, 31(3): 716-725.
- [29] 王宇超, 王得祥, 彭少兵, 何帆. 干旱胁迫对木本滨藜生理特性的影响. *林业科学*, 2010, 46(1): 63-67.
- [30] 张文辉, 段宝利, 周建云, 刘祥君. 不同种源栓皮栎幼苗叶片水分关系和保护酶活性对干旱胁迫的响应. *植物生态学报*, 2004, 28(4): 483-490.
- [31] Verbruggen N, Hermans C. Proline accumulation in plants: a review. *Amino Acids*, 2008, 35(4): 753-759.
- [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] 范苏鲁, 苑兆和, 冯立娟, 王晓慧, 丁雪梅, 甄红丽. 干旱胁迫对大丽花生理生化指标的影响. *应用生态学报*, 2011, 22(3): 651-657.
- [34] 柯世省, 金则新. 干旱胁迫对夏腊梅叶片脂质过氧化及抗氧化系统的影响. *林业科学*, 2007, 43(10): 28-33.
- [35] 韩瑞宏, 卢欣石, 高桂娟, 杨秀娟. 紫花苜蓿(*Medicago sativa*)对干旱胁迫的光合生理响应. *生态学报*, 2007, 27(12): 5229-5237.
- [36] 姜英淑, 陈书明, 王秋玉, 卢宝明. 干旱胁迫对2个欧李种源生理特征的影响. *林业科学*, 2009, 45(6): 6-10.
- [37] 黄小辉, 刘芸, 李佳杏, 熊兴政, 尹小华, 陈阳, 秦俭, 黄先智, 杜英武. 水分胁迫对三峡库区消落带桑树幼苗生理特性的影响. *林业科学*, 2012, 48(12): 122-127.