

DOI:10.11913/PSJ.2095-0837.2019.10109

郝文芳, 周禧琳, 王海珍, 刘艳萍. 濒危植物小沙冬青研究进展[J]. 植物科学学报, 2019, 37(1): 109-115

Hao WF, Zhou XL, Wang HZ, Liu YP. Research progress on rare and endangered plant *Ammopiptanthus nanus*[J]. *Plant Science Journal*, 2019, 37(1): 109-115

濒危植物小沙冬青研究进展

郝文芳^{1,2}, 周禧琳², 王海珍², 刘艳萍^{3*}(1. 西北农林科技大学生命科学学院, 陕西杨凌 712100; 2. 塔里木大学植物科学学院, 新疆阿拉尔 843300;
3. 塔里木大学生命科学学院, 新疆阿拉尔 843300)

摘要: 小沙冬青 (*Ammopiptanthus nanus* (M. Pop.) Cheng f.) 是荒漠干旱极端环境下唯一的常绿阔叶灌木, 也是抗逆性研究的优秀指示植物材料。本文在查阅文献的基础上, 对小沙冬青的群落生态学、解剖学、生殖生态学及遗传多样性、逆境胁迫下小沙冬青的生理及分子生物学响应方面的研究进行了综述, 旨在为该植物资源的开发利用、荒漠区物种多样性的维持和生态环境建设提供借鉴。

关键词: 濒危植物; 小沙冬青; 研究进展

中图分类号: S793.9

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2019)01-0109-07

Research progress on rare and endangered plant *Ammopiptanthus nanus*

Hao Wen-Fang^{1,2}, Zhou Xi-Lin², Wang Hai-Zhen², Liu Yan-Ping^{3*}

(1. College of Life Science, Northwest A & F University, Yangling, Shanxi 712100, China; 2. College of Plant Science, Tarim University, Alar, Xinjiang 843300, China; 3. College of Life Science, Tarim University, Alar, Xinjiang 843300, China)

Abstract: *Ammopiptanthus nanus* (M. Pop.) Cheng f. is the only evergreen broad-leaved tree species in the extreme arid desert environment, which makes it an excellent plant material for research on plant stress resistance. In this paper, we summarize the community ecology, anatomy, reproductive ecology, genetic diversity, physiological, and molecular biological responses to stress of *A. nanus*. The purpose of this study was to provide references for the development and utilization of *A. nanus*, maintenance of species diversity in desert areas, and construction of the ecological environment.

Key words: Endangered plant species; *Ammopiptanthus nanus*; Research progress

小沙冬青 (*Ammopiptanthus nanus* (M. Pop.) Cheng f.), 又称新疆沙冬青、矮沙冬青、属豆科沙冬青属, 其同属的另一个种为沙冬青 (*A. mongolicus* Cheng f.), 又称蒙古沙冬青^[1]。

小沙冬青在我国仅分布于新疆天山西部的乌恰县、阿克陶县^[1], 集中分布在乌恰县^[2], 垂直分布在 1800 ~ 2800 m 的海拔范围^[3]。因其能耐受大气和土壤干旱、高盐碱、极端温度、土壤瘠薄等

逆性环境^[4], 成为理想的沙区造林树种。由于小沙冬青分布范围十分狭小^[5, 6], 传粉效率低、种子不易传播、高虫害率、遗传多样性水平偏低^[7, 8]、生长环境恶劣以及人为干扰^[3]等因素, 使其面临濒危^[5]。

作为第三纪荒漠区系的孑遗植物, 极端环境下唯一的常绿阔叶树种^[9], 小沙冬青是抗逆性研究的优秀指示植物材料^[10]。本文在查阅文献的基础

收稿日期: 2018-08-05, 退修日期: 2018-11-10。

基金项目: 国家自然科学基金项目(31160069)。

This work was supported by a grant from the National Natural Science Foundation of China (31160069).

作者简介: 郝文芳(1968-), 女, 博士, 教授, 主要从事植物生理生态学研究(E-mail: haowenfang@nwsuaf.edu.cn)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: 13785186@qq.com)。

上,对小沙冬青的群落生态学、解剖学、生殖生态学及遗传多样性、逆境胁迫下小沙冬青的生理及分子生物学响应等方面的研究进行了综述,旨在为该资源植物的就地保护、荒漠区物种多样性的维持和生态环境建设提供借鉴。

1 小沙冬青的群落生态学研究

小沙冬青分布于天山南麓支脉同西昆仑山结合部的雨影带,具有抗寒、耐高温、耐大气和土壤干旱等特性。多生长在坡度 $20^{\circ} \sim 40^{\circ}$ 之间的干旱坡地上,该地区土壤瘠薄,多砾石、岩石,土壤保水性能差,土壤类型主要为灰棕荒漠土,具碱性盐渍化现象,地下水深一般在 5 m 以下^[10, 11]。小沙冬青主根发达、侧根密集,能充分吸收土层深处的水分,多形成极其孤立的常绿阔叶植物群落,植被稀疏,未见有成片纯林生存^[12]。小沙冬青种子成熟前虫蛀率为 90% 以上,能落入土中的完好种子约占 3%^[10, 13],限制了该物种的自然更新和种群数量的增加。AM 真菌能与小沙冬青形成良好的共生关系,促进该区植被的恢复。组成小沙冬青植物群落的物种以菊科 (Compositae)、藜科 (Chenopodiaceae)、豆科 (Leguminosae)、旋花科 (Convolvulaceae)、百合科 (Liliaceae)、紫草科 (Boraginaceae)、蒺藜科 (Zygophyllaceae)、怪柳科 (Tamaricaceae)、麻黄科 (Ephedraceae)、鸢尾科 (Iridaceae) 以及禾本科 (Gramineae) 的数量较多,其余科均是单种属,以温带分布和泛地中海分布为主,且旱生的多年生草本、半灌木等比重较大,表现出草原化荒漠的特点,灌木层和草本层明显^[14]。

小沙冬青和蒙古沙冬青生长的纬度、气候条件、生态环境和群落中物种的组成较为相似。研究发现,小沙冬青与蒙古沙冬青叶片内除 B、Fe、Co、Ni 和 Ti 这 5 种无机元素含量具有显著差异外,其余 10 种元素含量较为接近,而生境土壤中相应的 15 种无机元素在 2 种植物中差异均不显著,说明这 5 种元素含量的差异并不是由土壤因素造成,植物的遗传因素可能是差异产生的主要原因。叶片和生境土壤中元素的测定分析结果显示, Ti 是小沙冬青和蒙古沙冬青叶片差异的主要元素^[15]。通过植株地径、株高及冠幅因子等指标对小沙冬青的生物量分布进行模型拟合^[16],可以避免采用挖

掘的方法造成植物及其生境的破坏。

2 小沙冬青的解剖学研究

植物的形态性状对环境变化有较好的响应和适应性表现。小沙冬青叶片上、下表皮皆由单层细胞构成,细胞体积大,外有厚的角质层,叶片具有大量毛状突出物。叶表皮气孔下陷且具有大气室,叶肉细胞绝大多数为栅栏组织,只在叶的中心部分有少量海绵组织细胞。叶片为等面叶,上、下表皮皆分布叶绿体,仅有少量粘液细胞分布在栅栏组织内^[17],叶片的表面积和体积比普遍小于中生植物^[18]。小沙冬青茎表皮上覆盖有厚 $12 \sim 17 \mu\text{m}$ 的角质膜,并具有各种形状的瘤状体,皮层导管发达,髓中有大型薄壁细胞^[17]。茎表皮细胞体积较大,内具大液泡;表皮外具有较厚的角质层及少量下陷型气孔;一些表皮细胞内含有大量胶体成为粘液细胞,皮层内有少量粘液细胞分布;具发达的木质部导管及纤维组织,髓占据茎的比例较大,内有大量粘液细胞分布。小沙冬青根的表皮多遭破坏,根周皮中有 3 ~ 4 层木栓层,周皮内薄壁组织细胞中具有机械组织,且薄壁组织的内层发育为纤维层,根维管组织中的导管间有大量纤维层^[17];木质部导管发达,腔大、壁厚,韧皮部具发达的纤维^[18]。这些结构特点均为小沙冬青长期适应逆境的结果。

3 小沙冬青生殖生态学及遗传多样性研究

生殖生态学是研究植物的生殖行为和过程与环境间的相互关系及其规律的学科。生殖生态学的研究内容十分广泛,不仅要在个体水平上研究植物开花、传粉、受精、种子发育机制,而且要在群体水平上探讨植物的生活史。特别是生殖过程,不仅要探究植物在环境和遗传因子作用下的非随机事件,如:非随机交配、选择性胚胎败育、果实和种子产量格局、花粉和种子散布格局,而且要探索植物在多变环境中的生态抉择,通过生活史特征和生殖特征的最佳组合达到生殖成功。

造成植物濒危的原因很多,其中很重要的原因之一是由于植物有性生殖过程的某些环节出现障碍,造成繁殖困难,个体数量减少而面临濒危^[19]。研究发现,小沙冬青具有 5 对中部着丝点染色体,有 4 对次中部着丝点染色体^[20],其染色体以及大、

小孢子发育正常,因此濒危原因不是由染色体行为造成^[21, 22],说明小沙冬青濒危的原因与有性生殖结构和发育过程异常等内在因素无关。

小沙冬青的开花物候与生长环境密切相关^[23]。小沙冬青的花为雌、雄两性花,花大且花色鲜艳,开花量大,授粉成功率仅为30%~60%。花具蜜腺,适应虫媒传粉,柱头高于雄蕊,具有促进异株授粉和异交受精、避免花内自交的机制^[24]。小沙冬青的果实为扁荚果,不具附属物,成熟后可自然开裂。一般种子吸水量可达种子干重的3.97倍,具阳性植物的许多特征,同时还保留有阴性植物的一些特征,种群自我更新困难^[10]。种子虫蛀率高,受豆象(*Bruchidae*)害虫危害株数约占总株数的70%~80%。自然生境中极端的寒冷和干旱使植株自然繁殖条件缺乏,大部分种子不能发育成幼苗,只有极个别种子在一定的环境中才能长成植株,幼苗抗逆性弱,自然繁殖极为困难^[10, 13]。持续樵采和放牧使小沙冬青天然个体数量不断减少^[10]。传粉昆虫缺乏、传粉效率低^[10]。小沙冬青为二倍体植物^[21, 25],核型分析结果表明,小沙冬青比蒙古沙冬青更为原始,其适应性较蒙古沙冬青弱,地理分布范围相对较窄^[25]。

研究植物群体的遗传结构及其遗传多样性水平是探讨物种对环境的适应性和进化机制的基础,也是保护生物学的核心。植物种群的遗传多样性水平及遗传结构的变化由许多因素决定,如:生境变化、繁殖方式、突变、遗传漂变和基因流等。一个物种的长期生存,依赖于其居群内和居群间足够的遗传变异以适应不断变化的生境条件。同工酶、等位酶和DNA水平的相关研究表明,2种沙冬青的酯酶同工酶谱带不同,其中小沙冬青的酶带数比蒙古沙冬青少,但二者亲缘关系很近,遗传相似度较高,小沙冬青酯酶的活性明显低于蒙古沙冬青^[25, 26]。陈国庆等^[7]对6个小沙冬青自然居群8个酶系统的等位酶进行了遗传多样性分析,发现该物种的遗传变异水平很低,缺少稀有、居群特有的等位基因,并且其有限的遗传变异主要存在于居群内,而不同居群间的遗传分化较小。Ge等^[27]采用ISSR分子标记对7个小沙冬青居群的遗传结构和遗传多样性水平进行了研究,结果表明,小沙冬青在物种和居群水平均表现较低的遗传变异。赵鹏等^[8]以乌恰县境内自然分布的6个小沙冬青居群

为研究对象,采用RAPD分子标记对其遗传多样性和遗传结构进行了分析,发现小沙冬青在居群水平上仍表现出较低的遗传多样性水平,但在物种水平上多样性相对丰富,这与前人^[7]的研究结果略有不同。

4 逆境胁迫下小沙冬青的生理及分子生物学响应

干旱对植物最主要的影响是降低植物的光合作用。叶片结构及其光合效率的强弱能准确地反映其对生存环境适应性的高低^[28]。温度改变能显著影响植物的光合光响应,重度干旱胁迫和淹水灌溉均会降低叶片的光合能力。蒸腾速率在一定程度上反映了植物调节水分损失的能力及适应逆境的能力^[29];气孔导度与光强、土壤相对含水量显著正相关,与空气温度成单峰型曲线关系^[30]。

渗透调节物质的变化是蒙古沙冬青对干旱胁迫的一种生理适应机制^[31]。蒙古沙冬青根部的射线中含有大量多糖类物质^[32],其在干旱胁迫下的积累,能维持较低的水势,还能通过贮存水分来提高水分利用率^[11]。蒙古沙冬青在干旱条件下体内可溶性糖含量增加。干旱也促使蒙古沙冬青渗透调节物质含量的升高,以抵御逆境伤害^[32, 33]。蒙古沙冬青的叶片在环境胁迫下,渗透物质的积累使胞质浓度提高,气孔关闭、蒸腾减少^[34]。抗氧化防御系统是植物抗逆机制的重要组成部分。蒙古沙冬青在2℃低温锻炼期间,子叶中SOD酶的活性表现出先升高后降低的趋势,在根中则变化不大;子叶POD酶的活性基本保持恒定,而根中POD酶的活性呈上升的趋势^[35]。蒙古沙冬青在无灌溉条件下,POD和CAT的活性均高于灌溉条件。2种酶的活性远高于中生植物,但不同生境中2种酶的活性及同工酶谱变化不大,说明蒙古沙冬青对环境适应能力较强且范围较广。随着胁迫程度的加大,植株CAT的活性先上升后趋于稳定,POD活性呈先降低再升高的趋势,MDA含量略有降低^[36]。蒙古沙冬青因抵御逆境而积累了大量次生代谢产物,如:生物碱、多种类黄酮和异黄酮、一些苯丙素类化合物^[37]以及白藜芦醇^[38, 39],低温锻炼也使蒙古沙冬青子叶内的多酚含量明显增加^[35]。

小沙冬青利用光合“午休”机制抵御干旱等逆境的胁迫,即干旱条件下有较高的束缚水含量,较

低的水势和蒸腾作用。干旱胁迫下,小沙冬青体内脯氨酸和天冬氨酸含量明显升高^[40]。植株叶片内的渗透调节物质可溶性糖、可溶性蛋白和游离脯氨酸含量的变化受环境因子的影响呈波动性变化^[41]。光照对小沙冬青种子萌发无显著影响,但土壤埋藏深度对种子出苗率有极显著影响,种子在不同湿度土壤中的出苗率和出苗速度存在显著差异^[3]。

在逆境胁迫下,植物细胞通过表面受体感受逆境信号,将胁迫信号跨膜转导,通过相应的信号途径向下游传递,引起相关基因表达,使植物产生抗逆性。根据功能的差异,抗逆相关基因可分为两大类:第一类基因编码保护细胞免受胁迫伤害的功能蛋白。目前已从蒙古沙冬青中鉴定出了与非生物胁迫相关的功能蛋白,如抗冻蛋白^[42],它们可提高转基因植物对低温、干旱和盐胁迫等逆境的耐受力。另一类基因编码调节蛋白,主要参与编码蛋白激酶,如 MAPKs、DREB 等转录因子^[43],在逆境信号转导、抗逆功能基因的表达调节和抗逆性的形成中起调节作用。

目前已利用 SMART 技术构建了蒙古沙冬青在干旱、低温和盐胁迫下的全长 cDNA 文库,其抗旱相关基因按功能可分为响应渗透胁迫和响应氧化胁迫的功能^[44, 45]。史军娜等^[46]和张锋^[47]设计了锌指蛋白基因序列特异性引物,其系统发育分析结果表明,锌指蛋白基因 *AmZF* 在干旱诱导下的表达明显上调。从蒙古沙冬青中鉴定出的抗冻蛋白,可提高转基因植物对低温、干旱和盐胁迫等逆境的耐受力^[46]。肌醇半乳糖苷合成酶(Gols)基因的表达有利于低聚糖(RFO)的积累,在蒙古沙冬青抗低温冻害方面起到了重要作用^[48]。

低温锻炼可提高小沙冬青的抗寒性^[35]。小沙冬青的 AFP 蛋白与植株抗冻功能相关,在大肠杆菌和烟草(*Nicotiana tabacum* L.)中异源表达该基因可提高其耐寒性^[46]。小沙冬青甜菜碱醛脱氢酶基因 *AnBADH* 具有较好的抗逆功能^[49]。脱水素基因(*DHN*)^[45]、乙烯应答转录因子(ERF)^[50]、DREB 类基因(*DREB2C*)^[51]在干旱、盐碱等逆境环境中大量表达,对植物抵抗逆境胁迫起到了积极的调控作用,但在小沙冬青幼苗中的表达及响应机制目前研究较少。

针对沙冬青属植物应对逆境的生理及分子生物学响应研究大多集中在蒙古沙冬青上,对小沙冬青

的相关研究开展较少。因此,蒙古沙冬青的研究结论可以为小沙冬青提供借鉴。

5 小沙冬青开发利用及其保护生物学研究

小沙冬青是我国温带荒漠地区特有的常绿灌木,也是古老的珍稀濒危树种,属国家一级保护植物。它既能防风固沙,又能结瘤固氮,还可入药。小沙冬青中生物碱种类较多,其次是黄酮类化合物。在其地上部的高抗氧化活性组分中分离到了大量白藜芦醇^[38],其枝、叶入药可祛风、活血、止痛,外用可治疗冻伤和慢性风湿性关节炎^[37]。由于其种子不易传播、繁殖材料短缺、育苗移栽难、成活率低,种群更新极为困难,且种群还遭到了严重的人为破坏,使本来就稀有的小沙冬青趋于灭绝^[11]。小沙冬青自然分布区生境恶劣,特别是干旱的气候条件,很难满足种子发芽和幼苗生长所需的水分,是导致种群衰退的外在环境因素。民间采集其枝叶入药,砍伐茎枝作薪材,导致其在低海拔和靠近居民点的分布数量逐渐减少,更是加快了种群的衰退速度。

对小沙冬青的保护主要有以下方面。首先应加强就地保护,尽快建立小沙冬青自然保护区,防止继续人为的樵采和破坏;注意果实害虫的防治;果熟季节适时采种并贮藏在较适宜的条件下以降低种子的硬实率;在条件许可的情况下,逐步配合整地措施,采取汇集雨雪水的方法,在合适的季节人工播种造林;注意防治根腐病提高幼苗存活率,从而增加原产地小沙冬青种群的数量^[11]。此外,还应进行迁地保护的研究,积极开展繁殖实验和引种驯化,为进一步人工栽培及扩大繁殖系数奠定基础^[3]。最后,应将蒙古沙冬青和小沙冬青不同居群自然配置,实现基因流动,将其优良的基因保存下来,开发其潜在的应用价值。

参考文献:

- [1] 中国科学院中国植物志编写委员会. 中国植物志[M]. 北京: 科学出版社, 1998.
- [2] 新疆植物志编委会. 新疆植物志: 第3卷[M]. 新疆: 新疆科学技术出版社, 2011.
- [3] 杨期和, 葛学军, 叶万辉, 邓雄, 廖富林. 矮沙冬青种子特性和萌发影响因素的研究[J]. 植物生态学报, 2004, 28(5): 651-656.
Yang QH, Ge XJ, Ye WH, Deng X, Liao FL. Characteristics of *Ammopiptanthus nanus* seed and factors affecting

- its germination[J]. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2004, 28(5): 651-656.
- [4] 王彦芹, 焦培培, 李彬, 刘陈. 珍稀濒危植物新疆沙冬青的组织培养和植株再生[J]. 植物生理学通讯, 2010, 46(4): 375-376.
- Wang YQ, Jiao PP, Li B, Liu C. Tissue culture and regeneration of *Ammopiptanthus nanus* (M. Pop.) Cheng f. [J]. *Plant Physiology Communications*, 2010, 46(4): 375-376.
- [5] 汪松, 解焱. 中国物种红皮名录: 第1卷[M]. 北京: 高等教育出版社, 2004.
- [6] 刘艳萍, 鲁乃增, 段黄金, 张丽. 矮沙冬青种子的超干保存[J]. 四川农业大学学报, 2010, 28(2): 131-135.
- Liu YP, Lu NZ, Duan HJ, Zhang L. Ultra-dry preservation of *Ammopiptanthus nanus* (M. Pop.) Cheng f. seeds[J]. *Journal of Sichuan Agricultural University*, 2010, 28(2): 131-135.
- [7] 陈国庆, 黄宏文, 葛学军. 濒危植物矮沙冬青的等位酶多样性及居群分化[J]. 植物科学学报, 2005, 23(2): 131-137.
- Chen GQ, Huang HW, Ge XJ. A llozyme diversity and population differentiation in an endangered plant, *Ammopiptanthus nanus* (Leguminosae) [J]. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 2005, 23(2): 131-137.
- [8] 赵鹏, 雍晓鹏, 胡国臣, 吕婷, 焦培培. 濒危植物新疆沙冬青遗传多样性的 RAPD 分析[J]. 干旱区资源与环境, 2016, 30(3): 74-79.
- Zhao P, Yong XP, Hu GC, Lü T, Jiao PP. RAPD analysis on the genetic diversity of endangered plant *Ammopiptanthus nanus* (M. Pop.) Cheng f. [J]. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2016, 30(3): 74-79.
- [9] 尹林克, 潘伯荣, 王烨, 赵振东, 严成. 温带荒漠珍稀濒危植物的引种栽培[J]. 干旱区研究, 1991, (2): 1-8.
- Yin LK, Pan BR, Wang Y, Zhao ZD, Yan C. The adventitious culture of rare endangered plants in temperate desert [J]. *Arid Zone Research*, 1991, (2): 1-8.
- [10] 潘伯荣, 余其立, 严成. 新疆沙冬青生态环境及渐危原因的研究[J]. 植物生态学与地植物学学报, 1992, 16(3): 276-282.
- Pan BR, Yu QL, Yan C. Study for the ecological environment and vulnerable reasons of the *Ammopiptanthus nanus* [J]. *Acta Phytoecologica et Geobotanica Sinica*, 1992, 16(3): 276-282.
- [11] 刘美芹, 卢存福, 尹伟伦. 珍稀濒危植物沙冬青生物学特性及抗逆性研究进展[J]. 应用与环境生物学报, 2004, 10(3): 384-388.
- Liu MQ, Lu C, Yin WL. Research progress of biological characteristics and abiotic stress tolerant mechanism of rare & endangered plant *Ammopiptanthus nanus* [J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2004, 10(3): 384-388.
- [12] 汪智军. 珍稀植物矮沙冬青的资源调查及其保护[J]. 中国野生植物资源, 2005, 24(5): 41-43.
- Wang ZJ. Resource investigation and protection of rare plant dwarf holly [J]. *Chinese Wild Plant Resources*, 2005, 24(5): 41-43.
- [13] 尹林克, 王烨. 氮、磷营养元素的不同配比对新疆沙冬青苗期生长的影响[J]. 干旱区研究, 1991, (2): 27-31.
- Yin LK, Wang Y. Different ratios of nitrogen and phosphorus nutrients effects on the growth of *Ammopiptanthus nanus* seedlings [J]. *Arid Zone Research*, 1991, (2): 27-31.
- [14] 张永智, 潘伯荣, 尹林克, 段士民. 新疆沙冬青群落的区系组成与结构特征[J]. 干旱区研究, 2006, 23(2): 320-326.
- Zhang YZ, Pan BR, Yin LK, Duan SM. Study on the floristic genera and structure of the community of *Ammopiptanthus nanus* [J]. *Arid Zone Research*, 2006, 23(2): 320-326.
- [15] 师玮, 潘伯荣, 张强. 新疆沙冬青和蒙古沙冬青叶片及其生境土壤中 15 种无机元素的含量比较[J]. 应用与环境生物学报, 2009, 15(5): 660-665.
- Shi W, Pan BR, Zhang Q. Comparison of element contents in habitat soil and plant leaves of *Ammopiptanthus nanus* and *A. mongolicus* [J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2009, 15(5): 660-665.
- [16] 侯平, 尹林克, 严成. 沙冬青生物量研究[J]. 干旱区研究, 1994, 11(2): 16-22.
- Hou P, Yin LK, Yan C. *Ammopiptanthus nanus* biomass research [J]. *Arid Zone Research*, 1994, 11(2): 16-22.
- [17] 吴振英, 吴鸿, 胡正海. 新疆 10 种沙生植物旱生结构的解剖学研究[J]. 西北植物学报, 1995, 15(6): 56-61.
- Wu ZY, Wu H, Hu ZH. An anatomical study on xeromorphic structures of the psammophytes in Xinjiang [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 1995, 15(6): 56-61.
- [18] 黄振英, 吴鸿. 30 种新疆沙生植物的结构及其对沙漠环境的适应[J]. 植物生态学报, 1997, 21(6): 521-530.
- Huang ZY, Wu H. The structures of 30 species of psammophytes and their adaptation to the sandy desert environment in Xinjiang [J]. *Acta Phytoecologica Sinica*, 1997, 21(6): 521-530.
- [19] 潘跃芝, 龚润, 梁汉兴. 濒危植物红花木莲小孢子发生及雄配子体发育的研究[J]. 云南植物研究, 2001, 23(1): 85-90.
- Pan YZ, Gong X, Liang HX. Studies on the formation of microspores and development of male gametes in manglietia insignis [J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 2001, 23(1): 85-90.
- [20] 潘伯荣, 黄少甫. 沙冬青属的细胞学研究[J]. 植物学报, 1993, 35(4): 314-317.

- Pan BR, Huang SF. A cytological study of the genus[J]. *Acta Botanica Sinica*, 1993, 35(4): 314–317.
- [21] 宋娟娟, 唐源江, 廖景平, 葛学军. 濒危植物矮沙冬青减数分裂期染色体行为的观察[J]. *热带亚热带植物学报*, 2003, 11(2): 166–168.
- Song JJ, Tang YJ, Liao JP, Ge XJ. Observation on the chromosome behavior at meiosis of *Ammopiptanthus nanus* [J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2003, 11(2): 166–168.
- [22] 周江菊, 唐源江, 廖景平. 矮沙冬青雌配子体及胚胎发育研究[J]. *广西植物*, 2006, 26(5): 561–564.
- Zhou JJ, Tang YJ, Liao JP. Study on the development of female gametophyte and embryo in *Ammopiptanthus nanus* [J]. *Guihaia*, 2006, 26(5): 561–564.
- [23] 李新蓉, 谭敦炎. 新疆沙冬青 (*Ammopiptanthus nanus*) 的开花物候与环境的关系[J]. *中国沙漠*, 2007, 27(4): 572–578.
- Li XR, Tan DY. Relationships between flowering phenology of *Ammopiptanthus nanus* (Fabaceae) and its environment [J]. *Journal of Desert Research*, 2007, 27(4): 572–578.
- [24] 焦培培, 李志军. 濒危植物矮沙冬青传粉生物学特性研究[J]. *安徽农业科学*, 2010, 38(3): 1222–1224, 1234.
- Jiao PP, Li ZJ. Study on pollination biology of endangered species *Ammopiptanthus nanus* (M. Pop.) Cheng f. [J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2010, 38(3): 1222–1224, 1234.
- [25] 刘玉红, 王荷生. 试论沙冬青属的染色体地理[J]. *地理研究*, 1996, 15(4): 40–47.
- Liu YH, Wang HS. A study on the chromosomal geography of *Ammopiptanthus* genus [J]. *Geographical Research*, 1996, 15(4): 40–47.
- [26] 魏岩, 石庆华. 孑遗植物沙冬青属的酯酶同工酶谱分析[J]. *干旱区研究*, 1995, 12(1): 53–54.
- Wei Y, Shi QH. Studies on the water balance in haloxylon ammodendron and *Populus nigra* var. *thevestina* [J]. *Arid Zone Research*, 1995, 12(1): 53–54.
- [27] Ge XJ, Yu Y, Yuan YM, Huang HW, Yan C. Genetic diversity and geographic differentiation in endangered *Ammopiptanthus* (Leguminosae) populations in desert regions of northwest China as revealed by ISSR analysis [J]. *Ann Bot*, 2005, 95(5): 843–851.
- [28] Muir CD, Conesa MÀ, Roldán EJ, Molins A, Galmés J. Weak coordination between leaf structure and function among closely related tomato species [J]. *New Phytologist*, 2016, 213(4): 245–248.
- [29] Meng D, Fricke W. Changes in root hydraulic conductivity facilitate the overall hydraulic response of rice (*Oryza sativa* L.) cultivars to salt and osmotic stress [J]. *Plant Physiol Bioch*, 2017, 113: 64–77.
- [30] 杨泽粟, 张强, 郝小翠, 阳伏林. 半干旱雨养地区春小麦气孔导度和胞间 CO₂ 浓度对环境因子的响应 [J]. *科学技术与工程*, 2014, 14(33): 20–27.
- Yang ZS, Zhang Q, Hao XC, Yang FL. The response of stomatal conductance and intercellular CO₂ of spring wheat to climatic factors in semi-arid rain-fed region of loess plateau [J]. *Science Technology and Engineering*, 2014, 14(33): 20–27.
- [31] Xu SJ, An LZ, Feng HY, Wang XL, Li XR. The seasonal effects of water stress on *Ammopiptanthus mongolicus* in a desert environment [J]. *J Arid Environ*, 2002, 51(3): 437–447.
- [32] 周宜君, 刘春兰, 冯金朝, 贾晓红. 沙冬青抗旱、抗寒机理的研究进展 [J]. *中国沙漠*, 2001, 21(3): 312–316.
- Zhou YJ, Liu CL, Feng JC, Jia XH. Advances of drought-resistance and frigid-resistance mechanism research on *Ammopiptanthus mongolicus* [J]. *Journal of Desert Research*, 2001, 21(3): 312–316.
- [33] 李付静, 蒋志荣, 刘坤, 唐亚梅. 兰州九州台 4 种植物的抗旱性指标测定及其相关性评价 [J]. *山东农业大学学报: 自然科学版*, 2015, 46(4): 503–508.
- Li FJ, Jiang ZR, Liu K, Tang YM. The determination and evaluation on the drought-resistance indexes and correlation of four kinds of plants in Jiuzhoutai Lanzhou city [J]. *Journal of Shandong Agricultural University: Natural Science Edition*, 2015, 46(4): 503–508.
- [34] Gao TP, Chen T, Feng HY, An LZ, Xu SJ, et al. Seasonal and annual variation of osmotic solute and stable carbon isotope composition in leaves of endangered desert evergreen shrub *Ammopiptanthus mongolicus* [J]. *S Afr J Bot*, 2006, 72(4): 570–578.
- [35] 王伟娟. 低温锻炼提高沙冬青抗寒性的生理生化基础 [D]. 北京: 北京林业大学, 2006.
- [36] 娜仁花. 西鄂尔多斯孑遗植物干旱胁迫生理响应研究 [D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2007.
- [37] 田晓明, 陈世忠, 屠鹏飞, 雷连娣. 沙冬青地上部分的化学成分研究 [J]. *中国中药杂志*, 2008, 33(19): 2204–2206.
- Tian XM, Chen SZ, Tu PF, Lei LD. Studies on chemical constituents of aerial parts of *Ammopiptanthus mongolicus* [J]. *China Journal of Chinese Materia Medica*, 2008, 33(19): 2204–2206.
- [38] 王维. 分布于沙漠和戈壁的沙冬青和四合木活性物质的超量积累及对衰老进程调控的分析研究 [D]. 上海: 复旦大学, 2006.
- [39] 邵志宇. 六种西部植物的化学成分研究和两株海草内生真菌活性次生代谢物研究 [D]. 上海: 复旦大学, 2004.
- [40] 尹林克, 张娟. 不同环境下沙冬青属植物的蛋白质氨基酸变化 [J]. *干旱区研究*, 2004, 21(3): 269–274.
- Yin LK, Zhang J. Change of the protein amino acid content in *Ammopiptanthus* Cheng f. under the different

- habitats[J]. *Arid Zone Research*, 2004, 21(3): 269–274.
- [41] 赵峰侠, 尹林克, 牟书勇. 新疆沙冬青 (*Ammopiptanthus nanus*) 渗透调节物质的季节变化与环境因子的关系[J]. 干旱区地理, 2008, 31(5): 665–672.
- Zhao FX, Yin LK, Mou SY. Relationship between seasonal variations in osmolytes of *Ammopiptanthus nanus* and environmental factors[J]. *Arid Land Geography*, 2008, 31(5): 665–672.
- [42] 詹彬, 安沙舟, 杨丽娟, 李莲瑞, 马春晖. 新疆沙冬青抗冻蛋白基因保守区序列的克隆及其分析[J]. 新疆农业科学, 2009, 46(6): 1307–1310.
- Zhan B, An SZ, Yang LJ, Li LR, Ma CH. Cloning and sequence analysis of *AFP* gene conservative region in *Ammopiptanthus nanus* [J]. *Xinjiang Agricultural Sciences*, 2009, 46(6): 1307–1310.
- [43] 孙芳. 沙冬青 *CBLI* 基因的功能研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2009.
- [44] 李召春. 沙冬青逆境转录表达谱的建立及分析[D]. 北京: 中国农业科学院, 2010.
- [45] 林清芳. 蒙古沙冬青干旱诱导表达 SMART cDNA 文库的构建及序列分析[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2010.
- [46] 史军娜, 刘美芹, 师静, 王艳萍, 智冠华, 等. 沙冬青 GATA 型锌指蛋白基因序列及表达分析[J]. 北京林业大学学报, 2011, 33(3): 21–25.
- Shi JN, Liu MQ, Shi J, Wang YP, Zhi GH, et al. Sequence analysis and expression pattern of *AmZFPG* encoding a GATA type zinc finger protein in *Ammopiptanthus mongolicus* [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2011, 33(3): 21–25.
- [47] 张锋. 蒙古沙冬青 *AmCAT* 和 *AmZF* 基因的克隆与功能分析[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2013.
- [48] 宋健. 沙冬青耐寒基因 *AmGolS* 的克隆和遗传转化研究[D]. 泰安: 山东农业大学, 2007.
- [49] 陈世龙. 矮沙冬青甜菜碱醛脱氢酶基因 (*AnBADH*) 转化烟草及其对耐旱和耐盐性的改良[D]. 成都: 四川农业大学, 2015.
- [50] Rzewuski G, Sauter M. Ethylene biosynthesis and signaling in rice[J]. *Plant Sci*, 2008, 175(1): 32–42.
- [51] 王学峰. 蒙古沙冬青 *AmDREB2* 和 *AmRD22* 基因的功能研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2012.

(责任编辑: 周 媛)