

# 粗毛鳞盖蕨干旱胁迫下生理变化规律的研究

孙昊, 王茜, 关旸\*, 刘保东

(哈尔滨师范大学黑龙江省普通高等学校植物生物学重点实验室, 哈尔滨 150025)

**摘要:** 研究了粗毛鳞盖蕨(*Microlepia strigosa*)成熟孢子体在自然干旱胁迫处理下生理特性的变化。发现胁迫过程中其相对电导率、过氧化物酶(POD)活性、可溶性糖、脯氨酸含量上升; 可溶性蛋白与丙二醛(MDA)含量先升高后降低再升高; 超氧化物歧化酶(SOD)活性、叶绿素含量、总呼吸速率、净光合速率(Photo)、蒸腾速率(Trmmol)、气孔导度(Cond)呈下降趋势; CAT活性、胞间CO<sub>2</sub>浓度(Ci)呈先升后降的趋势。表明其膜系统并未受到严重伤害; 渗透调节系统起到了较好的抗脱水作用; 保护酶系统虽受到抑制, 但仍能发挥清除自由基的作用; 呼吸及光合系统受到影响显著下降, 但主要表现为植物体的自主调节。说明在胁迫过程中粗毛鳞盖蕨生理上能够迅速作出相应的适应调节, 表现出对干旱胁迫后较强的恢复能力和一定的忍耐能力。

**关键词:** 粗毛鳞盖蕨; 成熟孢子体; 干旱胁迫; 生理特性

中图分类号: Q945. 17

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2013)06-0576-07

## Effects of *Microlepia strigosa* under Drought Stress on Physiological Change Laws

SUN Hao, WANG Qian, GUAN Yang\*, LIU Bao-Dong

(Key Laboratory of Plant Biology, College of Heilongjiang Province, Harbin Normal University, Harbin 150025, China)

**Abstract:** Research on *Microlepia strigosa* under natural drought stress treatment exhibited changes in physical properties. Stress increased relative conductivity, POD activity, soluble sugar and proline content. Soluble protein and MDA content high-low-high; SOD activity, chlorophyll content, total respiratory rate, net photosynthetic rate Intercellular CO<sub>2</sub> concentration and stomatal conductance is on the decline; The CAT activity and Transpiration rate is raise-lower. The membrane system did not exhibit serious damage. The osmotic regulation system had good resistance to dehydration. The protective enzyme system played a role against free radicals; respiration and photosynthesis decreased significantly, but mainly for autonomic regulation of the plant. Results demonstrated that *M. strigosa* adapted to stress, and showed a strong ability of recovery after drought and exhibited certain endurance ability.

**Key words:** *Microlepia strigosa*; Mature sporophyte; Drought stress; Physiological characteristics

蕨类植物系统进化和生活史类型独特, 很多种类同时具有药用、食用和观赏等多种价值, 因此近年来蕨类植物的生理生态学和逆境生理研究备受关注<sup>[1]</sup>。水分条件是影响植物形态结构、生理代谢

及限制其地域分布的重要环境因子, 植物对水分胁迫的响应包含了非常复杂的生理生化变化, 形成了受遗传性制约的适应机制<sup>[2]</sup>。由于蕨类植物通常生长于避荫且高湿环境下, 因此水分条件成为蕨类

收稿日期: 2012-04-23, 修回日期: 2013-06-20。

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31170294)。

作者简介: 孙昊(1987-), 男, 黑龙江哈尔滨人, 硕士研究生(E-mail: sunhao123abc@126.com)。关旸(1969-), 女, 副教授, 现从事植物生物学研究。

\* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: guany0611@126.com)。

植物生长与繁殖过程中最重要的环境限制因子之一。在对人工栽培的粗毛鳞盖蕨进行开发利用过程中,了解其在干旱胁迫下的生理变化规律,将有利于进行合理灌溉,进一步提高经济利润。

粗毛鳞盖蕨(*Microlepia strigosa* (Thunb.) Presl.)属碗蕨科(Dennstaedtiaceae)草本植物,主要分布于我国浙江、福建、四川、云南及台湾等地,其叶形优美、孢子囊群奇特,作为盆景或街道绿化植被皆具观赏性,且全草可入药<sup>[3]</sup>,是一种具有很高潜在园艺价值及经济价值的蕨类植物,因此近年来受到广泛关注。关于鳞盖蕨属植物的研究涉及化学分析<sup>[4,5]</sup>、形态结构<sup>[6-8]</sup>、细胞学<sup>[9]</sup>和配子体发育<sup>[10]</sup>等多个领域。笔者以盆栽实验方式研究了自然干旱胁迫对其成熟孢子体的膜透性、渗透调节、保护酶、呼吸以及光合等系统的影响,希望为其人工栽培与开发利用提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验材料

粗毛鳞盖蕨(*Microlepia strigosa*)孢子于2004年7月采自中国科学院昆明植物研究所标本园,栽种于哈尔滨师范大学温室中(45°24'N, 126°42'E)。

### 1.2 实验设计

选择20株长势一致且健康的材料移栽到20个直径20 cm的花盆中,放置于人工气候箱里进行20 d适应性培养。条件:光照强度为(400±10)  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ;光照周期为14 h/d;温度为25°C±0.5°C;湿度为75%±5%;土质选择暗棕壤。将材料浇透水1 d后开始进行自然干旱胁迫处理,第10 d时开始复水,复水至第12 d时结束实验,以浇透水1 d后的植株为对照(即胁迫0 d)。期间每2 d随机选择生长状况接近一致的功能叶片,用液氮处理后放入零下80°C冰箱保存,用以进行各项生理指标的测定,每个指标测定重复3次。

### 1.3 测定方法

土壤含水量测定:用已称重的铝盒取土样,称其重量,然后敞开盒盖,置于105°C的恒温箱内连续烘干12 h至恒重,待冷却后,再称其重量,计算得到土壤含水量。根据Hsiao的水分胁迫划分标准,将胁迫的程度划分为轻度胁迫(即土壤相对含

水量降低8%~10%)、中度胁迫(10%~20%)、重度胁迫(20%以上)<sup>[12]</sup>3个标准。

生理指标的测定:质膜相对透性测定采用电导法,丙二醛(MDA)含量用硫代巴比妥酸法测定,超氧化物歧化酶(SOD)活性采用氮蓝四唑光化学还原法测定,过氧化物酶(POD)活性采用愈创木酚法测定,过氧化氢酶(CAT)活性采用紫外吸收法测量,可溶性蛋白含量采用考马斯亮蓝G-250法测定,可溶性糖含量采用蒽酮比色法测定,脯氨酸含量采用酸性茚三酮显色法测定,叶绿素采用丙酮乙醇混合液提取法测定,呼吸速率采用微量定积检压法<sup>[11]</sup>测定。采用美国Licor公司LI-6400光合作用测定系统测定叶片净光合速率(Photo)、气孔导度(Cond)、蒸腾速率(Trmmol)及胞间CO<sub>2</sub>浓度(Ci)。

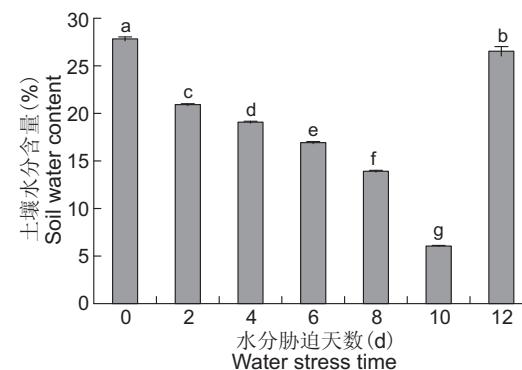
### 1.4 数据处理

采用软件SPSS 18.0进行数据分析,用Microsoft Excel 2003应用软件制作图表。

## 2 结果与分析

### 2.1 干旱胁迫过程中土壤含水量的变化

干旱条件下粗毛鳞盖蕨土壤含水量呈线性下降趋势(图1)( $y = -3.7715x + 30.654$ , R<sup>2</sup>=0.9397),10 d时比对照下降78.51%,复水后接近对照的水平。干旱胁迫过程中土壤含水量的变化显示,胁迫处理0~2 d时为轻度胁迫,胁迫处理2~6 d时为中度胁迫,6~10 d时为重度胁迫。



图中小写字母表示不同干旱胁迫天数间在0.05水平上的显著差异。下同。

Lowercase letters indicate significant differences at the 0.05 level between different days. Same below.

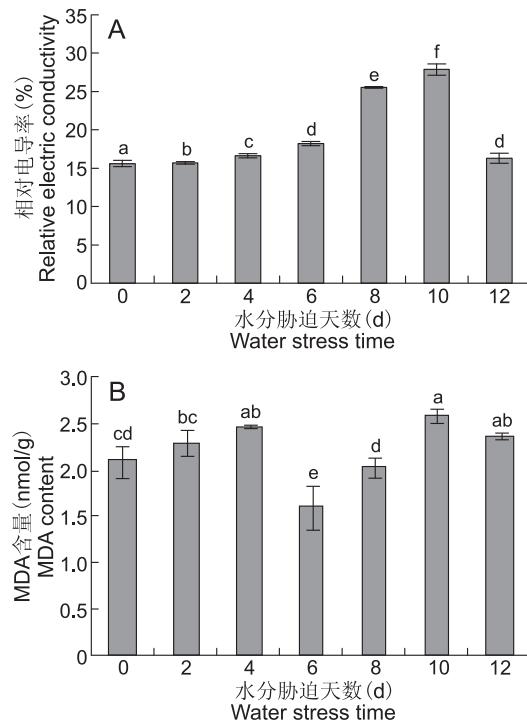
图1 干旱胁迫过程中土壤含水量的变化

Fig. 1 Changes in drought stress on content of water in soil

## 2.2 干旱胁迫对粗毛鳞盖蕨叶片相对电导率和丙二醛(MDA)含量的影响

粗毛鳞盖蕨的相对电导率在水分胁迫 0~2 d 时变化不明显, 处理第 4 d 时相对电导率缓慢上升, 处理第 6 d 后快速增加, 至第 10 d 时电导率超过对照 45.77%, 复水 2 d 后恢复至第 4 d 时的水平(图 2: A)。

叶片 MDA 含量呈先上升后下降再上升的趋势。轻度胁迫处理期间(0~2 d)MDA 含量上升, 胁迫 4~6 d 期间 MDA 含量明显下降, 随后又上升, 第 10 d 时比对照增加了 18.67%, 复水 2 d 后 MDA 含量逐渐恢复并接近第 2 d 时的水平(图 2: B)。



A: 干旱胁迫对相对电导率的影响; B: 干旱胁迫对 MDA 含量的影响。

A: Relative electric conductivity; B: MDA content.

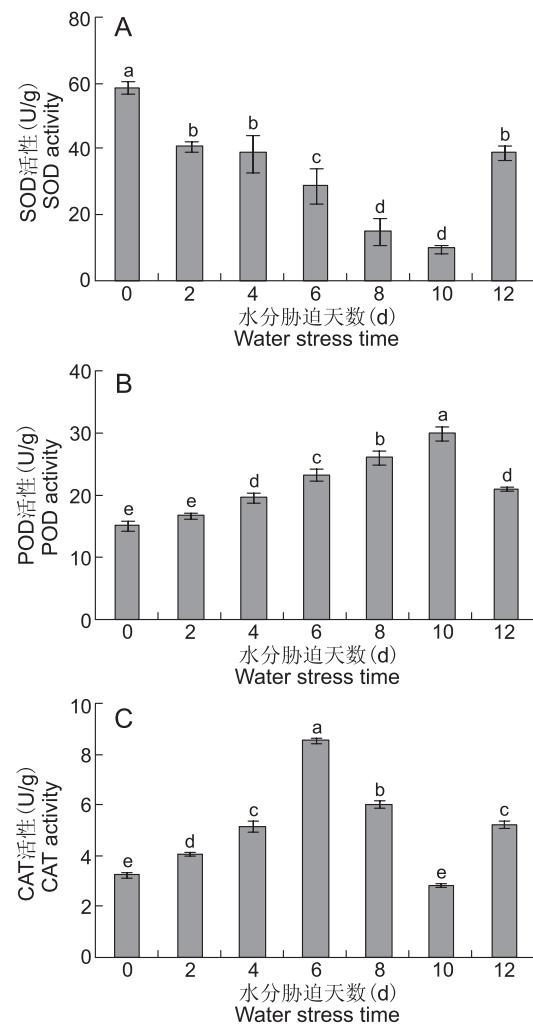
图 2 干旱胁迫对粗毛鳞盖蕨叶片相对电导率和丙二醛含量的影响

Fig. 2 Drought stress on leaf relative conductivity and malondialdehyde content in *M. strigosa*

## 2.3 干旱胁迫对粗毛鳞盖蕨叶片保护酶系统的影响

粗毛鳞盖蕨叶片的超氧化物歧化酶(SOD)活性在胁迫过程中明显下降, 第 10 d 比对照降低了 82.82%, 复水后恢复到第 4 d 的水平(图 3: A)。

叶片过氧化物酶(POD)活性在干旱胁迫 0~



A: 干旱胁迫对 SOD 活性的影响; B: 干旱胁迫对 POD 活性的影响; C: 干旱胁迫对 CAT 活性的影响。

A: SOD activities; B: POD activities; C: CAT activities.

图 3 干旱胁迫对粗毛鳞盖蕨叶片保护酶系统的影响

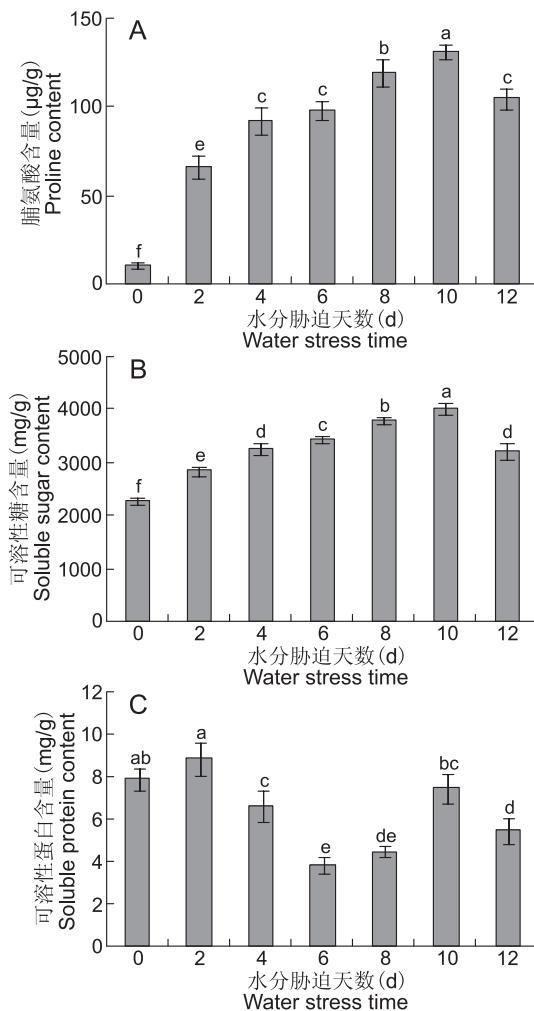
Fig. 3 Drought stress on leaf protective enzyme system in *M. strigosa*

2 d 时上升平缓, 胁迫第 2 d 后显著上升, 第 10 d 比对照升高了 49.03%, 复水 2 d 后 POD 活性降到第 4 d 时的水平(图 3: B)。

叶片过氧化氢酶(CAT)活性呈先上升后下降的趋势。第 6 d 时比对照高 2.7 倍, 随后下降, 但到第 10 d 时仍高于对照, 复水 2 d 后恢复至第 6 d 时的水平(图 3: C)。

## 2.4 干旱胁迫对粗毛鳞盖蕨叶片渗透调节物质的影响

粗毛鳞盖蕨叶片的脯氨酸含量随干旱胁迫的加剧而上升, 第 10 d 时比对照升高了 91.88%, 复水 2 d 后其含量下降至第 6 d 时的水平(图 4: A)。



A: 干旱胁迫对叶片脯氨酸含量的影响; B: 干旱胁迫对叶片可溶性糖含量的影响; C: 干旱胁迫对叶片可溶性蛋白含量的影响。

A: Proline content in leaves; B: Soluble sugar content in leaves; C: Soluble protein content in leaves.

图 4 干旱胁迫对粗毛鳞盖蕨叶片渗透调节物质的影响

Fig. 4 Drought stress on leaf osmoregulation substances in *M. strigosa*

可溶性糖含量也呈上升趋势。胁迫初期快速增加, 第 4 d 后平缓上升, 到第 10 d 时比对照升高了 40.68%, 复水 2 d 后恢复至第 4 d 时的水平(图 4: B)。

可溶性蛋白含量同样呈先上升后下降再上升的趋势。第 2 d 时比对照增加了 11.12%, 随后开始下降, 第 6 d 后又上升, 复水 2 d 后可溶性蛋白含量迅速恢复并接近第 4 d 时的水平(图 4: C)。

## 2.5 干旱胁迫对粗毛鳞盖蕨叶片呼吸速率、叶绿素含量和光合作用的影响

干旱胁迫下粗毛鳞盖蕨呼吸速率呈下降趋势。

第 10 d 时比对照下降了 70.27%, 复水 2 d 后呼吸速率恢复至第 6 d 时的水平(图 5: A)。

叶绿素含量呈现出下降的趋势。轻度胁迫期间叶绿素含量下降趋势不明显, 第 2 d 后下降趋势明显, 到第 10 d 时比对照下降了 54.04%, 复水 2 d 后叶绿素含量恢复至第 6 d 时的水平(图 5: B)。

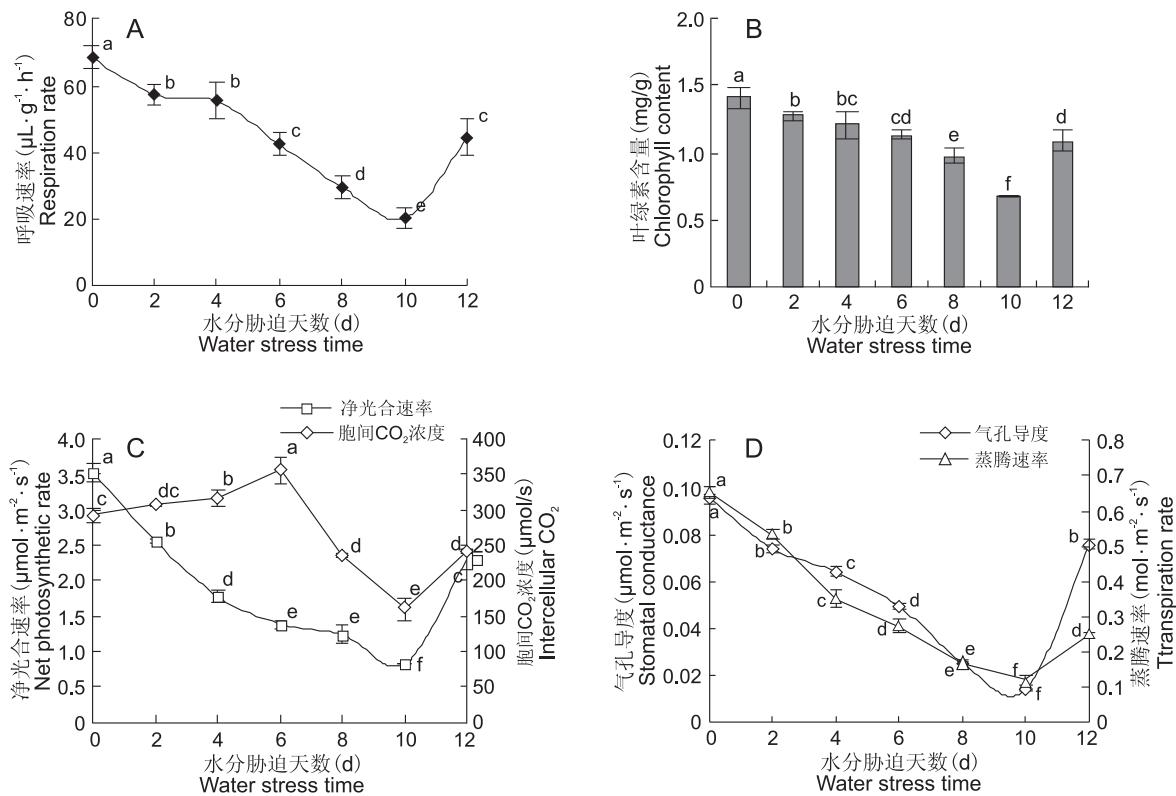
净光合速率也呈下降趋势。在胁迫第 10 d 时比对照减少了 74.05%, 复水 2 d 后恢复至第 2 d 和第 4 d 之间的水平。叶片的胞间 CO<sub>2</sub> 浓度呈先升后降的趋势, 0~4 d 时缓慢上升, 第 6 d 时达到最高, 比对照增加了 18.99%, 随后开始下降, 复水 2 d 后恢复至第 8 d 时的水平(图 5: C)。

气孔导度同样呈下降趋势。第 2 d、第 4 d 时气孔导度分别比对照降低了 21.56%、33.02%, 胁迫第 10 d 时比对照减少了 85.47%, 复水 2 d 后恢复至 2 d 的水平。蒸腾速率呈下降趋势, 胁迫 10 d 时比对照减少了 81.83%, 复水 2 d 后迅速恢复并接近第 6 d 时的水平(图 5: D)。

## 3 讨论

植物遭受逆境时, 细胞膜会发生过氧化作用使细胞液外渗<sup>[13]</sup>, 相对电导率能够反映溶液中细胞液外渗量进而判断质膜受伤害的程度<sup>[14,15]</sup>。膜脂过氧化还会产生丙二醛(MDA), 也是反映质膜受伤害程度的主要指标<sup>[16]</sup>。在对其他植物的抗旱研究中发现, 抗旱性强的品种在胁迫过程中的相对电导率和 MDA 含量变化往往较小<sup>[17]</sup>。本实验中胁迫初期相对电导率上升不显著, 可见, 轻度和中度干旱胁迫并未使质膜受到严重伤害, 重度干旱胁迫时相对电导率才显著增加, 但复水后又快速恢复至第 4 d 时的水平; MDA 含量总体变化趋势不大, 第 10 d 达到重度干旱时也未超过对照的 18.67%。前人对结缕草的研究和对甘草的研究也发现胁迫过程中 MDA 含量增加越少抗旱性越强<sup>[18,19]</sup>, 因此笔者认为干旱胁迫下粗毛鳞盖蕨质膜受伤害程度不严重。

随着干旱胁迫程度增加, 保护酶系统会因植物体内自由基积累以各自的应答方式做出响应<sup>[20]</sup>, 超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)与过氧化氢酶(CAT)等协同清除细胞内的毒害物质<sup>[21]</sup>。



A: 干旱胁迫对呼吸速率的影响; B: 干旱胁迫对叶片叶绿素含量的影响; C: 干旱胁迫对净光合速率和胞间  $\text{CO}_2$  浓度的影响; D: 干旱胁迫对气孔导度与蒸腾速率的影响。

A: Respiration rate; B: Chlorophyll content in leaves; C: Net photosynthetic rate and intercellular  $\text{CO}_2$ ; D: Stomatal conductance and transpiration rate.

#### 图 5 干旱胁迫对粗毛鳞盖蕨叶片呼吸速率、叶绿素含量和光合作用的影响

Fig. 5 Drought stress on leaf respiration, chlorophyll content, net photosynthetic rate and intercellular  $\text{CO}_2$ , stomatal conductance and transpiration rate in *M. strigosa*

前人研究发现鸟巢蕨的 SOD、POD 和 CAT 活性在干旱胁迫过程中皆为先升后降趋势<sup>[22]</sup>。本实验中叶片 SOD 活性自胁迫开始就受到抑制并持续下降, POD 活性持续升高, CAT 活性为先升后降趋势。由于保护酶系统在不同植物之间变化较为复杂<sup>[23]</sup>, 本实验中干旱胁迫对 SOD 活性有一定的抑制作用, 但是 POD 与 CAT 仍协同清除过氧化产物, 重度干旱胁迫对 CAT 活性产生抑制, 但其活性并未低于对照, 同时 POD 活性仍持续升高, 所以粗毛鳞盖蕨抗旱性可能是与 POD 活性相适应的, 复水后 SOD、CAT 活性皆快速恢复至第 4 d 时的水平, 也说明粗毛鳞盖蕨在干旱胁迫后有较强的恢复能力。

脯氨酸、可溶性糖是植物适应干旱环境的重要调节物质<sup>[24]</sup>。大量的研究已经表明植物在干旱胁迫下普遍出现游离脯氨酸大量积累的现象<sup>[25]</sup>。可

溶性糖含量变化是植物在胁迫条件下的一种主动调节渗透势以保持体内水分的生理适应方式<sup>[26]</sup>。对卷柏的研究和对菊芋的研究说明脯氨酸和可溶性糖含量的积累能够提高植物抗旱能力<sup>[27,28]</sup>。本实验发现粗毛鳞盖蕨的游离脯氨酸和可溶性糖含量持续增加, 到第 10 d 时脯氨酸含量增加超过对照 90%, 可溶性糖含量超过对照 40.68%。脯氨酸与可溶性糖含量的积累增加了细胞原生质浓度, 增强了细胞渗透调节能力, 这对粗毛鳞盖蕨抗旱能力的提高是有利的。

可溶性蛋白既参与渗透调节也在一定程度上反映植物内部代谢的活跃程度<sup>[29]</sup>。有研究表明不少蕨类植物在干旱胁迫下可溶性蛋白含量变化皆为先升后降<sup>[30]</sup>, 而本实验可溶性蛋白表现为先升后降再升高的变化的趋势。干旱胁迫可以改变植物的基因表达并促进植物合成新的抗性蛋白质, 与相应的

环境之间存在明显的正相关<sup>[31]</sup>。因此笔者认为胁迫过程中蛋白质含量最初的上升可能是其正常代谢的积累,下降是因干旱胁迫下蛋白合成受阻,随后新的抗旱蛋白的快速合成又使其含量增加。可溶性蛋白协同可溶性糖和脯氨酸调节渗透势又说明了植物体内代谢活跃,表明植物体代谢功能未因干旱而受到严重影响。

光合作用是最易受水分胁迫影响的生理过程之一<sup>[32]</sup>。本实验中粗毛鳞盖蕨的叶绿素含量、呼吸速率、净光合速率(photo)、气孔导度(Cond)和蒸腾速率(Trmmol)呈明显下降趋势,胞间CO<sub>2</sub>浓度(Ci)呈先升后降趋势。叶绿素含量的高低反映植株的生长状况及光合能力,干旱胁迫会加速叶绿素的降解<sup>[33,34]</sup>。本实验发现叶绿素含量在胁迫初期下降不明显,至重度胁迫时才明显下降,但复水后恢复明显,说明其结构并未遭到严重破坏;植物受水分胁迫时,通过气孔限制来减少蒸腾失水,但叶片对CO<sub>2</sub>吸收也因此受阻<sup>[35,36]</sup>,这是Photo和呼吸速率下降的另一原因。本实验还发现胁迫前6 d的Ci小幅上升,可能是因为呼吸速率在第2 d至第4 d的下降不显著,植物呼吸产生的CO<sub>2</sub>出现短暂的积累。也可能是由于气孔限制导致气孔在轻度和中度干旱胁迫下进行周期性运动:气孔保持在一定的开度水平,有效减少水分蒸腾散失使水分利用最佳化并保持足够CO<sub>2</sub>的吸收<sup>[37]</sup>,而重度干旱胁迫下气孔关闭,Ci显著降低。总体看来干旱胁迫从非气孔限制和气孔限制两个方面实现对植物光合作用的抑制,本实验观察发现气孔限制占主导,说明Photo的下降是粗毛鳞盖蕨在干旱胁迫下的一种调节机制。

综上所述,在持续干旱胁迫与复水过程中,粗毛鳞盖蕨生理上能迅速作出相应的适应调节,表现出对干旱胁迫一定的忍耐能力和较强的恢复能力。实验中发现胁迫第6 d是一个敏感时期,相对电导率开始显著上升,MDA含量快速增加,CAT活性受到抑制,可溶性蛋白含量升高和胞间CO<sub>2</sub>浓度出现短暂积累。植物的耐旱生理特性是对环境长期适应的复杂生理生化过程,本实验是在盆栽环境中进行,与野外生境有一定差异,因此得出的结论有一定的局限性,今后对粗毛鳞盖蕨的抗旱生理性质

的探究应结合野外实验,从分子、细胞水平至整个生命周期等多角度考虑,进一步对其抗旱性进行研究,为其人工栽培、资源合理利用以及经济开发提供更加准确详细的科学依据。

## 参考文献:

- [1] 梁彦涛,佟伟霜,常缨.香鳞毛蕨净光合速率的环境响应及模拟[J].中国农学通报,2013,29(10):58-64.
- [2] Damiano R, Rossano M. Comparison of water status indicators for young peach trees[J]. *Irriga Sci*, 2003, 22: 39-46.
- [3] 中国植物志编辑委员会.中国植物志:第2卷[M].北京:科学出版社,1959.
- [4] Tanaka N, Kobayashi K, Obata C, Nose Y. Chemical and chemotaxonomical studies of fern constituents. LXXXIII Variation of Microlepia marginata(1)[J]. *Yakugaku Zasi*, 1993, 113(1): 70-78.
- [5] Tanaka N, Wade H, Daidouji H. Chemical and chemotaxonomic studies of ferns. XCVII. Constituent variation of Microlepia marginata (3)[J]. *NatMed*, 1998, 52: 60-67.
- [6] Chang S L, Yong C O. The vascular cycular and stellar types of tips and rhizomes in the Korean Pteridaceae[J]. *Korean J Plant Taxon*, 1990, 20(3): 157-164.
- [7] Chang S L, Yong C O. A taxonomy of Korean Pteridaceae on the basis of sporemorphology[J]. *Korean J Plant Taxon*, 1999, 20(4): 234-256.
- [8] Nakto N. Note on chromosome of Japanese Pteridophytes (3)[J]. *J Japn Bot*, 1990, 65(7): 204-209.
- [9] Hus H Y, Tsai J L. Cytological studies on the populations of *Microlepia strigosa* in Taiwan[J]. *Yushania*, 1991, 7: 21-27.
- [10] 张凌献,刘保东,檀龙云.阔叶鳞盖蕨和粗毛鳞盖蕨(碗蕨科)配子体发育的研究[J].热带亚热带植物学报,2008,16(3):249-254.
- [11] 李合生.植物生理生化实验原理和技术[M].北京:高等教育出版社,2000.
- [12] Hsiao T C. Plant Responses to water stress[J]. *Ann Rev Plant Physiol*, 1973, 24: 519-570.
- [13] 庞士铨.植物逆境生理学基础[M].哈尔滨:东北

- 林业大学出版社, 1990.
- [14] 于同泉, 秦岭, 陈静, 等. 水分胁迫对板栗幼苗抗氧化酶及丙二醛的影响 [J]. 北京农学院学报, 1996, 11(1): 48–52.
- [15] 姚允聪, 王有年, 周向东. 土壤干旱与柿树叶片膜脂及脂质过氧化的关系 [J]. 林业科学, 1993, 29(6): 485–491.
- [16] 韩蕊莲, 李丽霞, 梁宗锁. 干旱胁迫下沙棘叶片细胞膜透性与渗透调节物质研究 [J]. 西北植物学报, 2003, 23(10): 23–27.
- [17] 韩德梁, 王彦荣. 紫花苜蓿对干旱胁迫适应性的研究进展 [J]. 草业学报, 2005, 14(6): 7–13.
- [18] 王齐, 孙吉雄, 安渊. 水分胁迫对结缕草种群特征和生理特性的影响 [J]. 草业学报, 2009, 18(2): 33–38.
- [19] 梁新华, 史大刚. 干旱胁迫对光果甘草幼苗根系MDA含量及保护酶POD、CAT活性的影响 [J]. 干旱地区农业研究, 2006, 24(3): 108–110.
- [20] 张敬贤, 李俊明, 崔少平. 玉米细胞保护酶活性对苗期干旱的反应 [J]. 华北农学报, 1990, 5(增刊): 192–231.
- [21] 李晶, 阎秀峰, 祖元刚. 低温胁迫下红松幼苗活性氧的产生及保护酶的变化 [J]. 植物学报, 2000, 42(2): 148–152.
- [22] 黄勇. 水分胁迫对鸟巢蕨生长及生理的影响 [D]. 海口: 海南大学, 2012.
- [23] 杜润峰, 郝文芳, 王龙飞. 达乌里胡枝子抗氧化保护系统及膜脂过氧化对干旱胁迫及复水的动态响应 [J]. 草业学报, 2012, 21(2): 51–61.
- [24] 金江群, 郭泉水, 朱莉. 干旱和复水对崖柏光合特性及水分利用效率的影响 [J]. 植物科学学报, 2012, 30(6): 599–610.
- [25] 周瑞莲, 王刚. 水分胁迫下豌豆保护酶活力变化及脯氨酸积累在其抗旱中的作用 [J]. 草业学报, 1997, 6(4): 39–43.
- [26] Cheng L S, Liu X H. Response and adaptability of fruit trees to water stress [J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 1999, 17(1): 88–94.
- [27] 魏琳. 卷柏干旱生理基础及差异蛋白质组学研究 [D]. 福州: 福建师范大学, 2006.
- [28] 钟启文, 李屹, 孙雪梅, 等. 干旱胁迫下菊芋苗期糖代谢响应研究 [J]. 西南农业学报, 2012, 25(4): 1238–1241.
- [29] 冀宪领, 盖英萍, 刘训理, 等. 干旱胁迫对桑树生理生化特性的影响 [J]. 蚕业科学, 2004, 30(2): 117–122.
- [30] 高菊. 浙江省3种蕨类植物抗逆生理特性的研究 [D]. 杭州: 浙江农林大学, 2010.
- [31] 费蓉蓉. 三种地被植物抗旱性初步研究 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2007.
- [32] 孙萍, 段喜华. 干旱胁迫对长春花光合特性及可溶性糖的影响 [J]. 东北林业大学学报, 2010, 38(8): 54–56.
- [33] Winter K, Schromm M J. Analysis of stomatal and nonstomatal components in the environmental control of exchange in leaves of *welwitschia mirabilis* [J]. *Plant Physiol*, 1986, 82: 173–178.
- [34] 蒋明义, 杨文英, 徐江, 等. 渗透胁迫下水稻幼苗中叶绿素降解的活性氧损伤作用 [J]. 植物学报, 1994, 36(4): 289–295.
- [35] 曲涛, 南志标. 作物和牧草对干旱胁迫的响应及机理研究进展 [J]. 草业学报, 2008, 17(2): 126–135.
- [36] 李莉, 钟章成. 诸葛菜对水分胁迫的生理生化反应和调节适应能力 [J]. 西南师范大学学报: 自然科学版, 2002, 25(1): 33–37.
- [37] 滕文元, 周湘红. 植物气孔反应及其对叶水势的调控 [J]. 干旱地区农业研究, 1993, 11(4): 61–64.

(责任编辑: 张平)