

干旱胁迫及复水对‘波叶金桂’生理特性的影响

周欢欢, 傅卢成, 马 玲, 赵亚红, 张汝民, 高 岩

(浙江农林大学 林业与生物技术学院, 浙江 杭州 311300)

摘要: 以‘波叶金桂’ *Osmanthus fragrans* ‘Boyejingui’ 幼苗为材料, 采用人工控制水分模拟干旱及复水的处理方法, 对‘波叶金桂’在抗旱防御反应系统中渗透调节物质和抗氧化酶的生理响应调控机制进行了研究。结果显示: 随着干旱胁迫时间延长, 叶片相对含水量和叶水势均下降, 干旱胁迫 20 d 时分别比对照降低了 28.0% 和 76.9% ($P < 0.05$); 可溶性糖、甜菜碱和游离脯氨酸等渗透调节物质质量分数随干旱天数的增加而升高, 干旱胁迫 16 d 可溶性糖和甜菜碱分别比对照增加了 48.7% 和 53.5% ($P < 0.05$), 干旱胁迫 20 d 时, 游离脯氨酸比对照增加了 3.44 倍 ($P < 0.05$); 随着干旱胁迫时间延长, 叶绿素(叶绿素 a, 叶绿素 b 和总叶绿素)质量分数呈降低的趋势, 干旱胁迫 20 d 分别比对照降低了 19.0%, 16.2% 和 18.4% ($P < 0.05$), 叶绿素 a/b 趋势为先降低后增加; 随着干旱胁迫时间的延长, 超氧阴离子($O_2^{\cdot-}$), 过氧化氢(H_2O_2)质量摩尔浓度逐渐增加, 相应膜脂过氧化作用加强, 膜被损伤, 叶片的伤害率增加, 干旱胁迫 20 d 时, 各指标均达到最大值; 过氧化物酶(POD), 过氧化氢酶(CAT)和超氧化物歧化酶(SOD)活性随着干旱胁迫延长表现为先升后降, 干旱胁迫 16 d 时 SOD 和 CAT 分别比对照增加了 31.7% 和 89.6% ($P < 0.05$), POD 活性比对照增加了 1.36 倍 ($P < 0.05$)。复水 6 d 后, 各指标都能得到一定程度的恢复。由此可见, 在干旱胁迫前期, ‘波叶金桂’通过增加渗透调节物质、抗氧化酶活性等保护自身不受干旱胁迫伤害; 随着胁迫时间延长和胁迫度提高, 抗氧化酶活性下降, 可溶性糖和甜菜碱质量分数稍有减少, 游离脯氨酸质量分数持续上升, 说明渗透调节物质在抗旱胁迫中发挥主要作用, 增加植物的抗干旱能力; 复水后, ‘波叶金桂’的各生理指标得到恢复, 表现出较强的耐旱特性。图 3 表 2 参 49

关键词: 植物学; 干旱; 复水; ‘波叶金桂’; 渗透调节; 抗氧化系统

中图分类号: S718.43

文献标志码: A

文章编号: 2095-0756(2019)04-0687-10

Physiological characteristics of *Osmanthus fragrans* ‘Boyejingui’ with drought stress and rewatering

ZHOU Huanhuan, FU Lucheng, MA Ling, ZHAO Yahong, ZHANG Rumin, GAO Yan

(School of Forestry and Biotechnology, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, Zhejiang, China)

Abstract: To reveal the physiological response mechanism for osmotic adjustment substances and antioxidant enzymes in a drought-resistant defense response system, seedlings of *Osmanthus fragrans* ‘Boyejingui’ were used as materials to artificially control the water levels and simulate drought stress and rewatering. Results showed that with prolongation of drought stress, there was a significant decrease ($P < 0.05$) in the relative water content (28.0%) and leaf water potential (76.9%) of leaves at 20 d compared to the ck. At 16 d of drought stress, the content of soluble sugar significantly increased 48.7% and betaine 53.5% compared with the ck ($P < 0.05$), and free proline significantly increased 3.44 times compared with the ck at 20 d ($P < 0.05$). Chlorophyll content at 20 d significantly decreased with the prolongation of drought stress (Chl a--19.0%, Chl b--16.2%, and Chl total--18.4%) ($P < 0.05$) compared with the ck. With prolongation of drought stress, the superoxide anion ($O_2^{\cdot-}$) and hydrogen peroxide (H_2O_2) contents increased gradually, membrane lipid peroxida-

收稿日期: 2018-07-31; 修回日期: 2018-10-31

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31470704)

作者简介: 周欢欢, 从事植物生理学研究。E-mail: 1029873398@qq.com。通信作者: 高岩, 教授, 博士, 从事植物生理生态研究。E-mail: gaoyan1960@sohu.com

tion increased, the membrane was damaged, and the damage rate of the leaves increased. When drought stress was 20 d, each indicator reached its maximum value. With prolongation of drought stress, at 16 d SOD significantly increased ($P<0.05$) (31.7%) and CAT significantly increased ($P<0.05$) (89.6%), with POD content significantly increasing ($P<0.05$) 1.36 times compared with the ck. Thus, in the early stage of drought stress, 'Boyejingui' protected itself from drought stress by increasing osmotic adjustment substances and antioxidant enzyme activities; with the prolongation of stress time and an increase in stress level, the antioxidant enzyme activity decreased, the content of soluble sugar and betaine decreased slightly, and the content of free proline continued to increase indicating that osmotic adjustment substances played a major role in drought resistance and increased the drought resistance of plants; after rewatering, the physiological indexes of *O. fragrans* 'Boyejingui' were restored showing strong drought tolerance characteristics. [Ch, 3 fig. 2 tab. 49 ref.]

Key words: botany; drought; rewatering; *Osmanthus fragrans* 'Boyejingui'; osmotic adjustment; antioxidant system

随着全球二氧化碳浓度上升, 温室效应的出现, 生态环境不断恶化, 干旱成为限制植物生长的重要因子^[1]。干旱胁迫通过影响叶片光合作用、叶绿素合成和营养代谢等各种生理和生化功能来抑制植物的生长, 包括离子的吸收和转运, 呼吸和碳水化合物代谢^[2-3]。干旱胁迫导致植物叶片含水量和水势降低, 同时破坏光合膜的结构, 阻止各种色素的合成, 导致光合作用下降^[4]。MANIVANNAN等^[5]发现: 干旱胁迫导致不同向日葵 *Helianthus annuus* 品种的叶绿素 a(Chl a), 叶绿素 b(Chl b)和总叶绿素(Chl t)大幅下降, 光合作用降低。活性氧(ROS)是植物代谢过程中的毒副产品, 干旱胁迫会导致细胞内 ROS 大量生成, ROS 产生和消除之间的平衡受到干扰。ROS 的过量累积会导致细胞水平的氧化损伤, 破坏细胞膜, 并导致细胞中的酶失活, 蛋白质降解和离子失衡^[6]。另一方面, 植物可以通过复杂的非酶促和酶促抗氧化系统消除细胞内产生的过量 ROS, 在一定程度上减缓由 ROS 诱导的细胞稳态的损伤和破坏^[7]。例如通过调节超氧化物歧化酶(SOD), 过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT), 维持体内氧化还原平衡。目前, 已有众多报道, 如四季桂 *Osmanthus fragrans*, 栓皮栎 *Quercus variabilis* 和狼尾草 *Pennisetum alopecuroides* 等保护酶活性和植物体抗旱能力有一定关系^[8-10]。同时, 干旱胁迫条件下植株通过迅速积累小分子渗透调节物质, 如可溶性糖、游离脯氨酸和甜菜碱等, 降低细胞水势, 提高细胞的吸水和保水能力, 从而维持细胞膨压, 保证植物生理代谢功能的正常进行^[11]。陈洪国^[12]发现: 桂花 *O. fragrans* 幼苗的可溶性糖和脯氨酸含量随土壤含水量的降低而增加, 游离脯氨酸通过增加生物聚合体的亲水性而提高植物的抗逆境能力, 但并未对甜菜碱进行研究。前人研究结果表明: 植物自身存在着应对土壤水分变化的生理响应机制, 对于旱逆境具有一定的耐性^[13]。复水后胁迫解除, 植物发生结构及生理方面的适应性改变, 迅速弥补由干旱胁迫造成的损伤。研究发现: 适宜的干旱不仅不会对作物造成负面的影响, 在复水后还会对植物产生积极的效应, 这就是补偿效应^[14-15]。对不同的高粱 *Sorghum bicolor* 品种研究发现: 各品种高粱的相对含水量、水势和光合参数等随干旱胁迫加重均有所下降, 复水后不同品种的补偿效果不同^[16]。JIN等^[17]研究发现, 干旱胁迫下马齿苋 *Portulaca oleracea* 的脯氨酸、可溶性糖和保护酶均上升, 而复水后上述指标下降, 植物恢复正常生长。桂花 *O. fragrans* 为木犀科 Oleaceae 木犀属 *Osmanthus* 植物, 在园林和庭院的绿化、美化、香化及装饰盆景上有特殊地位^[18]。以往对桂花的研究主要侧重在遗传多样性^[19]、挥发物成分^[20]以及基因表达^[21]等方面, 关于桂花对干旱环境耐受能力的研究则相对较少。本研究以 2 年生 '波叶金桂' 盆栽苗为材料, 研究了不同干旱天数及复水对 '波叶金桂' *O. fragrans* 'Boyejingui' 叶片中水分含量、渗透调节物质、光合色素以及 ROS 的伤害和抗氧化酶活性的变化的影响, 揭示 '波叶金桂' 在抗旱防御反应系统中渗透调节物质和抗氧化酶的生理响应调控机制, 以及 '波叶金桂' 抗干旱的适应能力以及复水后的恢复能力。以期对 '波叶金桂' 的广泛栽培, 提高其适应性提供依据。

1 材料与方 法

1.1 试验材料

试验材料为 2 年生‘波叶金桂’实生苗, 由浙江杭州画境种业有限公司提供, 苗高约 50 cm, 幼苗于 2017 年 4 月中旬栽植于盛有培养土 [$m(\text{泥炭}):m(\text{沙土}):m(\text{蛭石})=1:2:1$, 干质量 1.5 kg] 花盆中 ($\varphi=25$ cm, $h=30$ cm), 1 株·盆⁻¹。于浙江农林大学大棚内缓苗培育 1 个月, 进行正常栽培管理。实验期间大棚环境的昼/夜温度为 28 ℃/20 ℃, 空气相对湿度为 75%, 光照条件为自然光。

1.2 试验处理

2017 年 5 月 20 日, 选取生长良好、无病虫害且大小相近的‘波叶金桂’85 盆, 随机分成 45 盆对照处理, 40 盆干旱处理。对照组的 45 盆幼苗随机分为 9 组, 正常浇水, 采用称重法控制土壤含水量, 每天傍晚及时补充水分, 土壤含水量保持在 20% 左右。干旱组随机分为 8 组, 实行自然干旱处理。5 月 20 日测定 1 组对照, 随后间隔 4 d 测定对照、干旱处理各 1 组, 于 4 d (5 月 24 日), 8 d (5 月 28 日), 12 d (6 月 1 日), 16 d (6 月 5 日), 20 d (6 月 9 日) 测定各项指标。测定完后对干旱组剩余 3 组进行复水处理, 复水期间土壤含水量保持在 20% 左右。间隔 2 d 测定对照、干旱处理各 1 组, 于 22 d (6 月 11 日), 24 d (6 月 13 日), 26 d (6 月 15 日) 测定各项指标。

1.3 试验方法

1.3.1 土壤含水量、叶片相对含水量和叶水势测定 土壤含水量和叶片相对含水量测定采用称重法^[22]; 叶水势测定采用美国 WES-COR 公司产的 PSYPRO 露点水势仪进行。

1.3.2 光合色素的测定 取 0.5 g 叶片, 剪碎后置于带盖的试管中, 加体积分数为 80% 的丙酮溶液 5 mL, 室温下遮光萃取 48 h, 至叶片完全变白, 将浸提液稀释 10 倍, 分别测定 663, 645 和 470 nm 的光密度值 (D)。然后根据 LICHTENTHALER^[23] 的公式计算光合色素质量分数。

1.3.3 渗透调节物质质量分数的测定 采用蒽酮比色法^[24]测定可溶性糖质量分数; 游离脯氨酸质量分数测定采用磺基水杨酸提取茚三酮显色法^[24]; 甜菜碱质量分数采用饱和雷氏盐比色法^[25]测定。

1.3.4 ROS 和膜质过氧化的测定 伤害率采用电导仪法测定。取‘波叶金桂’枝条中上部成熟叶片, 放入去离子水中洗净, 用打孔器打孔 20 个小圆片放入盛有 20 mL 去离子水的小烧杯中, 室温下放置 30 min (每 5 min 搅拌 1 次) 后测定电导率。然后, 加热煮沸 10 min 后再次测定电导率。伤害率计算公式:

$$\text{伤害率} = \left(1 - \frac{1 - \text{处理煮前电导值} / \text{处理煮后电导值}}{1 - \text{对照煮前电导值} / \text{对照煮后电导值}} \right) \times 100\%。$$

$\text{O}_2^{\cdot-}$ 质量摩尔浓度测定参照李忠光等^[26] 的方法; H_2O_2 质量摩尔浓度测定参照 CHANDRA 等^[27] 的方法; MDA 质量摩尔浓度测定参照 HODGES 等^[28] 的方法。

1.3.5 抗氧化酶活性的测定 酶液提取方法: 将 0.5 g 冷冻的成熟叶片, 液氮磨碎, 加入 9 mL 磷酸缓冲溶液 ($0.1 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$, pH 7.4) 研磨成匀浆, $10\,000 \times g$ 离心 15 min ($4 \text{ }^\circ\text{C}$)。取上清液用于 SOD, POD 和 CAT 活性的测定。SOD 活性测定参照南京建成生物科技有限公司生产的 A001-1 型 SOD 试剂盒进行测定和计算。POD 和 CAT 活性测定参照 KUMARI 等^[29] 的方法。

1.4 数据处理

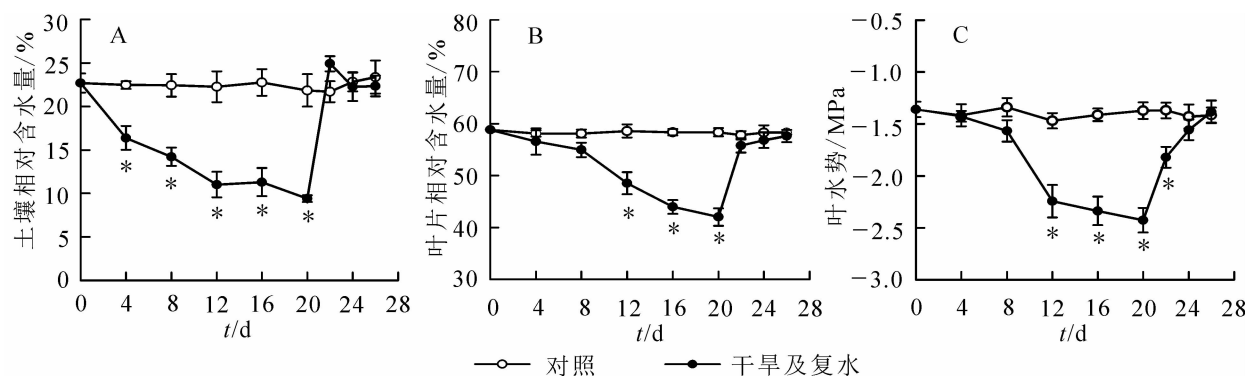
所有数据均为 5 次重复的平均值 $\pm$ 标准差, 利用 Origin 9.0 软件进行数据处理、图表制作和统计分析, 统计方法采用 one-way ANOVA, 进行 Turkey 多重比较 ($P < 0.05$)。

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫和复水对土壤含水量、叶片相对含水量和叶水势的影响

‘波叶金桂’的土壤含水量、叶片相对含水量和叶水势随着干旱时间的延长和胁迫程度的加剧呈下降趋势 (图 1)。干旱 4 d 后, 土壤含水量急剧下降, 比对照降低了 27.1% ($P < 0.05$); 干旱处理 12 d 时, 叶片相对含水量和叶水势才开始大幅度下降, 分别比对照降低了 17.2% 和 52.6% ($P < 0.05$); 干旱 20 d 后, 土壤含水量、叶片相对含水量和叶水势分别比对照降低了 56.9%, 28.0% 和 76.9% ($P < 0.05$)。复水后土壤含水量、叶片相对含水量能快速恢复到对照水平, 叶水势在复水后有个恢复的过程, 直到复水 6

d后才能完全恢复。此结果也说明了‘波叶金桂’有较强的保水能力和抗旱能力。



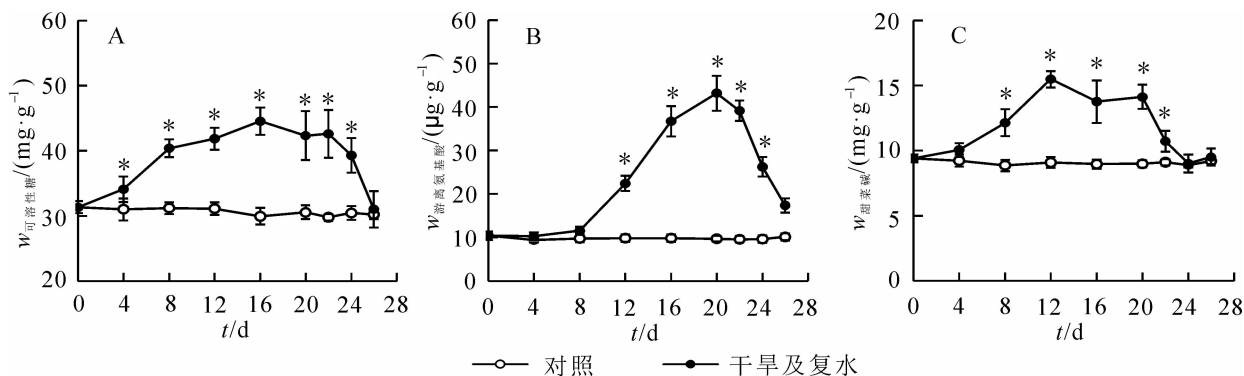
横坐标轴0~20 d为自然干旱处理, 22~26 d为复水处理。*表示同期处理与对照间在0.05水平存在显著差异

图1 干旱胁迫及复水对‘波叶金桂’土壤含水量、叶片相对含水量和叶水势的影响

Figure 1 Effects of drought stress and rewetting on soil relative water content, leaf relative water content and leaf water potential of *Osmanthus fragrans* ‘Boyejingui’

2.2 干旱胁迫和复水对渗透调节物质质量分数的影响

随着干旱时间的延长和强度的增加, 可溶性糖、游离脯氨酸和甜菜碱质量分数呈上升趋势(图2)。干旱12 d时, 甜菜碱达到最高, 比对照增加了70.4% ($P < 0.05$); 干旱16 d时, 可溶性糖、游离脯氨酸和甜菜碱分别比对照增加了48.7%, 2.72倍和53.5% ($P < 0.05$)。此时可溶性糖质量分数达最大; 在干旱20 d时, 三者分别比对照增加了38.5%, 3.44倍和57.1% ($P < 0.05$), 此时游离脯氨酸质量分数达到最大值。复水4 d后, 甜菜碱下降到正常水平, 可溶性糖和游离脯氨酸质量分数迅速下降, 直到复水6 d后, 可溶性糖和游离脯氨酸才恢复到对照水平。干旱条件造成渗透调节物质的积累, 说明了渗透调节在植物抵御逆境胁迫中起着重要的作用。



横坐标轴0~20 d为自然干旱处理, 22~26 d为复水处理。*表示同期处理与对照间在0.05水平存在显著差异

图2 干旱胁迫及复水对‘波叶金桂’渗透调节物质的影响

Figure 2 Effects of drought stress and rewetting on osmotic adjustment substances in *Osmanthus fragrans* ‘Boyejingui’

2.3 干旱胁迫和复水对光合色素的影响

干旱胁迫对‘波叶金桂’叶片的光合色素产生了一定的影响。Chl a, Chl b和Chl t随干旱时间的延长整体呈下降趋势(表1)。干旱8 d时, Chl a, Chl b和Chl t缓慢上升但与对照差异不大; 干旱12 d时, Chl a, Chl b和Chl t开始下降; 当干旱20 d时, Chl a, Chl b和Chl t质量分数下降到最低, 分别比对照下降了19.0%, 16.2%和18.4% ($P < 0.05$)。复水处理下, Chl a, Chl b和Chl t质量分数持续增加, 复水6 d后比对照增加了6.3%, 24.3% ($P < 0.05$)和10.4%。

类胡萝卜素(Car)质量分数随干旱时间延长呈显著上升趋势(表1)。干旱8 d时显著高于对照, 比对照增加了38.1% ($P < 0.05$)。干旱20 d时, Car比对照增加了1.05倍 ($P < 0.05$)。复水后Car质量分数降低, 干旱6 d后基本恢复到对照水平。

随着干旱时间的延长, Chl a/b呈先降低后升高的趋势(表1)。当干旱12 d时, Chl a/b比对照降低

了 15.5% ($P<0.05$), 干旱 16 d 后开始缓慢上升, 干旱 20 d 后基本恢复对照水平。复水后 Chl a/b 趋向稳定, 在 3.00 左右。

表 1 干旱胁迫及复水对‘波叶金桂’光合色素的影响

Table 1 Effects of drought stress and rewatering on photosynthetic pigment content of <i>Osmanthus fragrans</i> ‘Boyejingui’						
处理	t/d	$w/(\text{mg}\cdot\text{g}^{-1})$				Chl a/b
		Chl a	Chl b	Chl t	Car	
干旱	0	1.26 ± 0.10 abc	0.37 ± 0.03 b	1.63 ± 0.08 bc	0.21 ± 0.02 e	3.41 ± 0.31 a
	4	1.28 ± 0.04 ab	0.41 ± 0.02 ab	1.69 ± 0.05 abc	0.24 ± 0.02 de	3.12 ± 0.28 a
	8	1.36 ± 0.12 a	0.46 ± 0.03 a	1.82 ± 0.14 a	0.29 ± 0.03 cd	2.96 ± 0.14 a
	12	1.21 ± 0.08 bc	0.42 ± 0.02 ab	1.63 ± 0.08 bc	0.34 ± 0.02 bc	2.88 ± 0.18 b
	16	1.17 ± 0.11 c	0.37 ± 0.04 b	1.54 ± 0.13 c	0.39 ± 0.04 ab	3.16 ± 0.21 ba
	20	1.02 ± 0.06 d	0.31 ± 0.03 c	1.33 ± 0.09 d	0.43 ± 0.03 a	3.29 ± 0.22 a
复水	2	1.22 ± 0.03 bc	0.41 ± 0.03 ab	1.63 ± 0.06 bc	0.32 ± 0.03 c	2.98 ± 0.26 a
	4	1.31 ± 0.12 ab	0.43 ± 0.01 a	1.74 ± 0.08 ab	0.28 ± 0.02 d	3.05 ± 0.21 a
	6	1.34 ± 0.04 a	0.46 ± 0.03 a	1.80 ± 0.05 a	0.24 ± 0.02d e	2.91 ± 0.14 b

说明：不同小写字母表示不同处理间差异显著 ($P<0.05$)

2.4 干旱胁迫和复水对ROS 和膜质过氧化的影响

随着干旱时间的延长, $\text{O}_2^{\cdot-}$ 和 H_2O_2 呈逐渐升高的趋势(表 2)。干旱 0~8 d 时, $\text{O}_2^{\cdot-}$ 和 H_2O_2 各处理间与对照差异不显著; 当干旱 12 d 时, $\text{O}_2^{\cdot-}$ 和 H_2O_2 质量摩尔浓度显著高于对照, 比对照增加了 66.2%和 28.1% ($P<0.05$); 干旱处理 16 d 时, H_2O_2 质量摩尔浓度达最大, 比对照增加了 37.6% ($P<0.05$); 而干旱处理 20 d 时, $\text{O}_2^{\cdot-}$ 质量摩尔浓度才达到最高, 比对照增加了 82.4% ($P<0.05$)。

表 2 干旱胁迫及复水对‘波叶金桂’ROS 和膜质过氧化的影响

Table 2 Effects of drought stress and rewatering on ROS and membrane peroxidation of <i>Osmanthus fragrans</i> ‘Boyejingui’					
处理	t/d	伤害率/%	b 超氧阴离子/ $(\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1})$	b 过氧化氢/ $(\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1})$	b 丙二醛/ $(\text{nmol}\cdot\text{g}^{-1})$
干旱	0	10.92 ± 0.99 g	0.74 ± 0.08 d	30.63 ± 2.48 e	1.73 ± 0.14 e
	4	15.94 ± 1.55 f	0.84 ± 0.09 cd	32.42 ± 2.31 de	1.93 ± 0.15 e
	8	25.29 ± 1.90 de	1.02 ± 0.09 bcd	33.42 ± 1.68 de	2.34 ± 0.69 d
	12	31.29 ± 1.48 bc	1.23 ± 0.31 ab	39.23 ± 1.65 ab	2.71 ± 0.86 bc
	16	33.65 ± 2.05 b	1.27 ± 0.30 ab	42.15 ± 2.28 a	3.08 ± 0.47 a
	20	40.16 ± 2.66 a	1.35 ± 0.13 a	38.12 ± 2.71 bc	3.16 ± 0.69 a
复水	2	27.49 ± 2.77 cd	1.31 ± 0.08 ab	34.17 ± 1.57 d	2.89 ± 0.12 ab
	4	26.02 ± 2.70 de	1.11 ± 0.05 abc	34.96 ± 2.16 cd	2.53 ± 0.20 cd
	6	17.25 ± 0.91 f	0.87 ± 0.07 cd	33.45 ± 1.69 de	2.35 ± 0.20 d

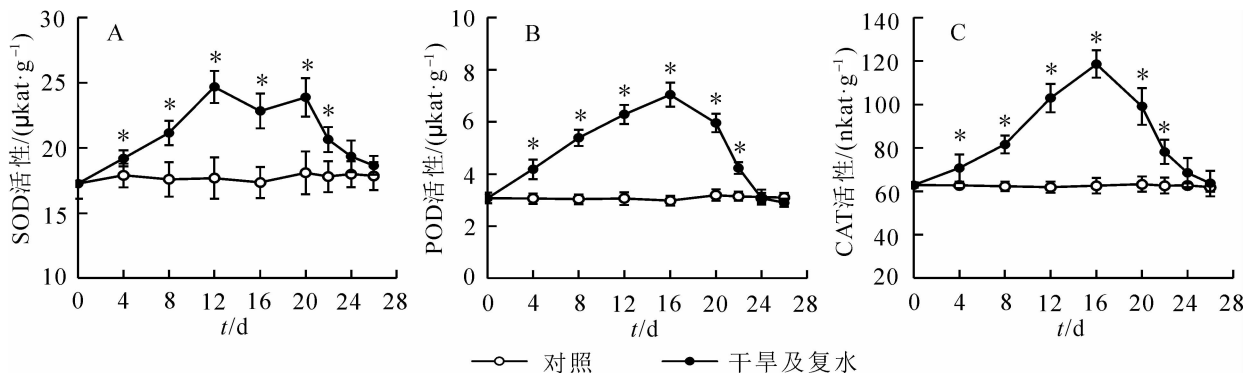
说明：不同小写字母表示不同处理间差异显著 ($P<0.05$)

ROS 的积累造成植物细胞膜脂过氧化, 产生 MDA 从而引起细胞膜的损伤, 而伤害率是判定植物细胞膜稳定性的一个重要指标。MDA 和伤害率与 ROS 有类似的变化趋势。干旱 8 d 时, MDA 质量摩尔浓度迅速提升, 比对照增加了 35.3% ($P<0.05$); 干旱 20 d 时, MDA 质量摩尔浓度和伤害率达最大, 分别比对照增加了 0.80 和 2.68 倍 ($P<0.05$)。复水处理后各指标下降, 复水 6 d 后, MDA 质量摩尔浓度和伤害率分别比对照增加了 35.8%和 58.0% ($P<0.05$)。这些结果表明: 干旱处理使‘波叶金桂’叶片膜透性遭到破坏, 复水后膜透性仍未完全恢复。干旱处理可对‘波叶金桂’造成一定的胁迫。

2.5 干旱胁迫和复水对抗氧化酶活性的影响

植物体内的 SOD, POD 和 CAT 主要作用是清除逆境下产生的活性氧, 防止膜脂过氧化。随着干旱时间的增加, 3 种酶的活性呈先升高后降低的趋势(图 3)。当干旱 4 d 时, 3 种酶活性被显著激活; 当干旱 12 d 时, SOD 活性达到最大, 比对照增加了 39.7% ($P<0.05$), 随后下降; 干旱 16 d 时, 而 POD 和 CAT 的活性达到最大, 分别比对照增加了 1.36 和 0.9 倍 ($P<0.05$), 随后开始下降; 干旱 20 d 时, 酶活

性下降,但仍显著高于同期对照。复水2 d后酶活性急剧下降,仍显著高于对照;复水6 d后酶活性与对照差异不显著,恢复到对照水平。这些结果说明‘波叶金桂’叶片的SOD, POD和CAT在干旱胁迫防御膜脂过氧化过程中起到重要作用。



横坐标轴0~20 d为自然干旱处理, 22~26 d为复水处理。*表示同期处理与对照间在0.05水平存在显著差异

图3 干旱胁迫及复水对‘波叶金桂’叶片抗氧化酶活性的影响

Figure 3 Effects of drought stress and rewating on antioxidant enzyme activity in leaves of *Osmanthus fragrans* ‘Boyejingui’

3 讨论与结论

在土壤—植物—大气环流系统(SPAC)中,土壤含水量和叶水势可作为反映植物水分损失或水分条件的连续体。当土壤水势降低时,植物迅速降低叶片相对含水量和叶水势,调节幼苗水势和土壤水势梯度,从而增加植物的吸水能力^[30]。研究发现:干旱胁迫下枇杷 *Eriobotrya japonica* 的土壤含水量与水势密切相关,植物水势随着土壤含水量的降低而降低;西鹃 *Rhododendron hybridu* 和毛鹃 *Rhododendron pulchrum* 的土壤含水量和叶片相对含水量与干旱程度呈正相关^[31-32]。本研究结果显示:随着干旱时间的延长,土壤含水量降低,导致‘波叶金桂’幼苗根系吸水困难,叶片相对含水量和叶水势随之下降。干旱前8 d,‘波叶金桂’通过减缓叶片相对含水量下降幅度,提高保水能力,从而保持光合作用系统的完整性,光合色素质量分数高,促使光合作用的正常进行。随着干旱胁迫程度加深,‘波叶金桂’叶片相对含水量和叶水势显著降低,光合色素合成受到抑制,‘波叶金桂’生长受到影响。复水后叶片相对含水量和叶水势随土壤含水量升高而升高,最后恢复到对照水平,体现了‘波叶金桂’较强的细胞持水力及恢复能力。

渗透调节被认为是植物对干旱的重要生理适应方式。植物体内渗透调节物质的积累是植物响应水分亏缺最常见的反应之一^[33]。李州等^[35]以大叶型和小叶型白三叶 *Trifolium repens* 为试验材料进行胁迫处理发现:干旱胁迫有助于2种白三叶可溶性糖和甜菜碱含量的积累,且渗透调节物质在白三叶响应干旱的过程中占据主要地位;干旱处理下的枸杞 *Lycium* 也被发现具有类似规律,可溶性糖与甜菜碱含量呈正相关^[36]。本实验表明:可溶性糖、甜菜碱质量分数随干旱胁迫强度增加而升高。大量研究表明:可溶性糖和甜菜碱作为渗透调节物质,当植物细胞缺水时,它们可以迅速合成,增加细胞溶质势,降低细胞水势,从而吸水能力增加^[37]。游离脯氨酸是蛋白质的一种结构成分,迅速生成可调节细胞渗透压,对能量吸收和还原力、氮储存化合物、羟自由基清除和保护酶具有保护和稳定功能的作用^[38]。有研究认为:干旱胁迫下游离脯氨酸含量积累量与干旱程度呈正相关,小叶蚊母 *Distylium buxifolium*, 厚皮香 *Ternstroemia gymnanthera* 和轮叶蒲桃 *Syzygium grijsii* 等3种树种的游离脯氨酸随着干旱胁迫程度的增加快速上升^[39]。安玉艳等^[40]研究发现:干旱条件下,杠柳 *Periploca sepium* 游离脯氨酸的大量积累可能是其在胁迫条件下为生长储存碳源和氮源或能量的一种方式。本实验研究表明:游离脯氨酸质量分数在叶片中的积累需要一定的时间。当干旱20 d时,可溶性糖、甜菜碱合成受到抑制,而游离脯氨酸急剧增加,在胁迫下大量积累,其对渗透势的降低、膨压的维持贡献较大。‘波叶金桂’通过可溶性糖、甜菜碱和游离脯氨酸的积累来调节渗透势以提高抗旱能力。复水后,干旱胁迫解除,水势升高,幼苗体内调节物质逐渐向正常水平逆转,渗透调节能力逐步下降,可溶性糖、可溶性蛋白质及游离脯氨酸质量分数降

低, 植株开始正常生长。

叶绿素是光合作用的主要叶绿体成分之一, 叶绿素参与光能的吸收、传递和转换等过程, 与植物的抗旱性密切相关^[41]。关于干旱胁迫下植株叶绿素含量的变化报道不一。李兰芳等^[42]研究发现: 干旱胁迫后白刺花 *Sophora davidii* 幼苗 Chl a, Chl b, Chl t 及 Car 随着干旱胁迫增强而呈上升趋势。柴胜丰等^[43]认为: 金花茶 *Camellia petelotii* 叶片 Chl t, Chl a, Chl b 含量均随干旱胁迫的增强而下降。本研究中, 随着干旱胁迫的增强, ‘波叶金桂’叶片 Chl a, Chl b 和 Chl t 质量分数整体呈下降趋势, Car 质量分数持续上升, Chl a/b 呈先下降后上升的趋势。可能是由于干旱 0~8 d 时, 叶片相对含水量降低导致叶绿素浓缩, 叶绿素质量分数稍有上升, 该现象是幼苗在干旱胁迫下维持光合速率的生理适应机制^[44]。但是植物色素的生物合成过程需要酶的参与, 严重的干旱胁迫条件降低了叶绿体中一系列合成酶的活性^[45]。叶绿素的生物合成减弱, 同时植物体自身的活性氧积累, 尤其是 H₂O₂ 能穿透质膜, 进入叶绿体中, 与叶绿体内自生的 H₂O₂ 共同引发叶绿体膜脂过氧化, 其中间产物自由基和最终产物 MDA 都会严重损伤叶绿体膜结构和功能, 进一步导致叶绿素的分解。复水后 Chl a, Chl b 和 Chl t 质量分数上升, 说明干旱胁迫后复水对叶片 Chl a, Chl b 和 Chl t 等均具有一定程度的补偿效应。

干旱胁迫导致植物细胞 ROS 急剧上升, 过量的 ROS 打破了植物体内的氧化还原平衡。ROS 的大量积累引起膜脂过氧化加剧, 对膜组分和结构造成氧化损伤, 产生大量 MDA, 最终导致膜系统的破坏^[46]。胡义等^[47]研究发现: 重度干旱胁迫(持续干旱 10~16 d)下, 樟树 *Cinnamomum camphora* 幼树叶片中的 ROS 和 MDA 大量积累; 高晓宁等^[48]研究发现: 杜鹃花 *Rhododendron* 在干旱处理下产生过量的活性氧, 但 MDA 变化不显著。本试验结果显示: 随着干旱胁迫的加剧, 叶片中 O₂⁻, H₂O₂ 和 MDA 在前 16 d 显著上升, 说明干旱胁迫造成 ROS 大量积累, 产生了膜脂过氧化作用, 对膜造成损害, 从而 MDA 质量摩尔浓度上升, 叶片伤害率也随之增加。因为 MDA 的积累可引起细胞膜透性增大, 大量离子外渗, 这是细胞膜受损的表现之一, 这也印证了前面的观点。谢小玉等^[49]对辣椒 *Capsicum annuum* 的研究得出了相同的结论。植物体内存在抗氧化防御系统, 可在一定程度上减缓 ROS 带来的伤害。SOD, CAT 和 POD 是植物体内清除 ROS 的 3 种重要酶, 在抵御干旱胁迫时发挥重要作用。SOD 是抗氧化的第一道防线, 它催化 O₂⁻歧化生成 H₂O₂ 和 O₂, CAT 和 POD 进一步将有毒水平的内源性 H₂O₂ 转化为 H₂O 和 O₂。大量研究表明, 植物在遭受干旱胁迫时, 清除 ROS 的酶活性都增加, 如四季桂 *Osmanthus fragrans*, 栓皮栎 *Quercus variabilis* 等。本研究也发现了类似的规律: ‘波叶金桂’在干旱前 16 d, SOD, POD 和 CAT 活性逐渐增强, 说明 3 种酶发挥协同作用, 共同清除细胞内 ROS。干旱 20 d 时, 从图 3 可看出 SOD 和 POD 活性仍然较大, 继续保持清除细胞内大量的 ROS, 是抵御干旱胁迫的主要成员。复水后各指标均能得到恢复, 可见 ‘波叶金桂’具有较强的耐旱性。‘波叶金桂’在干旱和复水条件下抗氧化酶系统积极发挥作用, 清除 ROS, 使 ‘波叶金桂’能够在干旱条件下保持较好细胞膜稳定性和较低 MDA 质量摩尔浓度。

综上所述, ‘波叶金桂’对于干旱胁迫及复水的响应是由多种内部生理生化反应共同完成的。短期的干旱胁迫下, 叶片含水量和水势降低, ROS 积累和膜透性增加, ‘波叶金桂’通过增加渗透调节物质(可溶性糖、甜菜碱和游离脯氨酸)以及抗氧化酶(SOD, CAT 和 POD)的活性等减缓 ROS 给植物带来的伤害; 长期的干旱胁迫下, 叶片含水量和水势的急剧下降, ROS 大量累积, 抗氧化酶活性下降导致抗氧化系统清除 ROS 能力下降, 光合色素合成受到抑制, 而可溶性糖、甜菜碱质量分数和脯氨酸仍然保持高水平, 通过渗透调节作用抵抗干旱胁迫, 保证苗木代谢正常; 胁迫解除后, 幼苗表现出较强的旱后修复能力。因此, ‘波叶金桂’在管理养护时, 可制定科学合理的水分管理措施, 对其进行短期的干旱胁迫(0~8 d), 合理利用水资源, 最大限度地发挥干旱胁迫的补偿效应, 当胁迫超过 20 d 时需及时复水救苗, 避免对 ‘波叶金桂’幼苗造成明显伤害并影响生长。

4 参考文献

- [1] SANTOS M G, OLIVEIRA M T, FIGUEIREDO K V, *et al.* Caatinga, the Brazilian dry tropical forest: can it tolerate climate changes? [J]. *Theor Exp Plant Physiol*, 2014, **26**(1): 83 – 99.
- [2] OSAKABE Y, OSAKABE K, SHINOZAKI K, *et al.* Response of plants to water stress [J]. *Front Plant Sci*, 2014, **5**: 1

– 8.

- [3] LI Chongyong, JIANG Dong, WOLLENWEBER B, *et al.* Waterlogging pretreatment during vegetative growth improves tolerance to waterlogging after anthesis in wheat [J]. *Plant Sci*, 2011, **180**(5): 672 – 678.
- [4] MAFAKHERI A, SIOSEMARDEH A, BAHRAMNEJAD B, *et al.* Effect of drought stress on yield, proline and chlorophyll contents in three chickpea cultivars [J]. *Aust J Crop Sci*, 2010, **4**(8): 580 – 585.
- [5] MANIVANNAN P, JALEEL C A, SANKAR B, *et al.* Growth, biochemical modifications and proline metabolism in *Helianthus annuus* L. as induced by drought stress [J]. *Colloids Surf B Biointerfaces*, 2007, **59**(2): 141 – 149.
- [6] TARCHOUNE I, SGHERRI C, IZZO R, *et al.* Antioxidative responses of *Ocimum basilicum* to sodium chloride or sodium sulphate salinization [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2010, **48**(9): 772 – 777.
- [7] RAO D E, CHAITANYA K V. Photosynthesis and antioxidative defense mechanisms in deciphering drought stress tolerance of crop plants [J]. *Biol Plant*, 2016, **60**(2): 201 – 218.
- [8] 许馨露, 李丹丹, 马元丹, 等. 四季桂抗氧化防御系统对干旱、高温及协同胁迫的响应[J]. 植物学报, 2018, **53**(1): 72 – 81.
- XU Xinlu, LI Dandan, MA Yuandan, *et al.* Responses of the antioxidant defense system of *Osmanthus fragrans* cv. ‘Tianxiang Taige’ to drought, heat and the synergistic stress [J]. *Chin Bull Bot*, 2018, **53**(1): 72 – 81.
- [9] 崔豫川, 张文辉, 李志萍. 干旱和复水对栓皮栎幼苗生长和生理特性的影响[J]. 林业科学, 2014, **50**(7): 66 – 73.
- CUI Yuchuan, ZHANG Wenhui, LI Zhiping. Effects of drought stress and rewatering on growth and physiological characteristics of *Quercus variabilis* seedlings [J]. *Sic Silv Sin*, 2014, **50**(7): 66 – 73.
- [10] 崔婷茹, 于慧敏, 李会彬, 等. 干旱胁迫及复水对狼尾草幼苗生理特性的影响[J]. 草业科学, 2017, **34**(4): 788 – 793.
- CUI Tingru, YU Huimin, LI Huibin, *et al.* Effect of drought stress and rewatering on physiological characteristics of *Pennisetum alopecuroides* seedlings [J]. *Pratac Sci*, 2017, **34**(4): 788 – 793.
- [11] BLUM A. Osmotic adjustment is a prime drought stress adaptive engine in support of plant production [J]. *Plant Cell Environ*, 2017, **40**(1): 1 – 7.
- [12] 陈洪国. 土壤含水量对桂花幼苗光合作用及渗透调节物质的影响[J]. 安徽农业科学, 2006, **34**(13): 2960 – 2961.
- CHEN Hongguo. Influence of the different moistures in soil on the photosynthesis and osmotic of *Osmanthus fragrans* Lour. seedling [J]. *J Anhui Agri Sci*, 2006, **34**(13): 2960 – 2961.
- [13] FAROOQ M, AZIZ T, WAHID A, *et al.* Chilling tolerance in maize: agronomic and physiological approaches [J]. *Crop Pasture Sci*, 2009, **60**(6): 501 – 516.
- [14] FURLAN A, BIANUCCI E, TORDABLE M D C, *et al.* Dynamic responses of photosynthesis and the antioxidant system during a drought and rehydration cycle in peanut plants [J]. *Funct Plant Biol*, 2016, **43**(4): 337 – 345.
- [15] CHAKHCHAR A, LAMAOU M, AISSAM S, *et al.* Differential physiological and antioxidative responses to drought stress and recovery among four contrasting *Argania spinosa* ecotypes [J]. *J Plant Interactions*, 2016, **11**(1): 1 – 33.
- [16] 汪妮娜, 黄敏, 陈德威, 等. 不同生育期水分胁迫对水稻根系生长及产量的影响[J]. 热带作物学报, 2013, **34**(9): 1650 – 1656.
- WANG Nina, HUANG Min, CHEN Dewei, *et al.* Effects of water stress on root and yield of rice at different growth stages [J]. *Chin J Trop Crops*, 2013, **34**(9): 1650 – 1656.
- [17] JIN Rui, SHI Haitao, HAN Chunyu, *et al.* Physiological changes of purslane (*Portulaca oleracea* L.) after progressive drought stress and rehydration [J]. *Sci Hort*, 2015, **194**: 215 – 221.
- [18] 胡绍庆, 宣子灿, 周煦浪, 等. 杭州市桂花品种的分类整理[J]. 浙江林学院学报, 2006, **23**(2): 179 – 187.
- HU Shaoqing, XUAN Zican, ZHOU Xulang, *et al.* Taxon and clear of *Osmanthus fragrans* cultivars in Hangzhou [J]. *J Zhejiang For Coll*, 2006, **23**(2): 179 – 187.
- [19] 袁王俊, 马寅峰, 董美芳, 等. 桂花 SCoT 标记体系的建立及其在遗传多样性分析中的应用[J]. 园艺学报, 2015, **34**(3): 569 – 575.
- YUAN Wangjun, MA Yinfeng, DONG Meifang, *et al.* Establishment and genetic diversity analysis of SCoT molecular marker system for *Osmanthus fragrans* [J]. *Acta Hort*, 2015, **34**(3): 569 – 575.
- [20] DENG Chunhui, SONG Guoxin, HU Yaoming. Application of HS-SPME and GC-MS to characterization of volatile

- compounds emitted from *Osmanthus* flowers [J]. *Annali Di Chimica*, 2010, **94**(12): 921 – 927.
- [21] 刘玉成, 王艺光, 张超, 等. 桂花 *OfCCD1* 基因启动子克隆与表达特性[J]. 浙江农林大学学报, 2018, **35**(4): 596 – 603.
- LIU Yucheng, WANG Yiguang, ZHANG Chao, *et al.* Cloning and transient expression assay of *OfCCD1* gene promoters from *Osmanthus fragrans* [J]. *J Zhejiang A&F Univ*, 2018, **35**(4): 596 – 603.
- [22] 陈建勋, 王晓峰. 植物生理学实验指导[M]. 广州: 华南理工大学出版社, 2015.
- [23] LICHTENTHALER H K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes [J]. *Meth Enzymol*, 1987, **148**(1): 350 – 382.
- [24] 王学奎. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006.
- [25] 王金贺, 王丽丽, 吴玉梅, 等. 比色法测定饲料甜菜中甜菜碱含量[J]. 中国甜菜糖业, 2008(1): 5 – 7, 28.
- WANG Jinhe, WANG Lili, WU Yumei, *et al.* Measure of the amount of betaine in fodder beet by colorimetry [J]. *China Beet Sugar*, 2008(1): 5 – 7, 28.
- [26] 李忠光, 龚明. 植物中超氧阴离子自由基测定方法的改进[J]. 云南植物研究, 2005, **27**(2): 211 – 216.
- LI Zhongguang, GONG Ming. Improvement of measurement method for superoxide anion radical in plant [J]. *Acta Bot Yunnan*, 2005, **27**(2): 211 – 216.
- [27] CHANDRA R A, SINGH M, SHAH K. Effect of water withdrawal on formation of free radical, proline accumulation and activities of antioxidant enzymes in ZAT12-transformed transgenic tomato plants [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2012, **61**(4): 108 – 114.
- [28] HODGES D M, DELONG J M, FORNEY C F, *et al.* Improving the thiobarbituric acid-reactive-substances assay for estimating lipid peroxidation in plant tissues containing anthocyanin and other interfering compounds [J]. *Planta*, 1999, **207**(4): 604 – 611.
- [29] KUMARI G J, REDDY A M, NAIK S T, *et al.* Jasmonic acid induced changes in protein pattern, antioxidative enzyme activities and peroxidase isozymes in peanut seedlings [J]. *Biol Plant*, 2006, **50**(2): 219 – 226.
- [30] 王丁, 姚健, 杨雪, 等. 干旱胁迫条件下6种喀斯特主要造林树种苗木叶片水势及吸水潜能变化[J]. 生态学报, 2011, **31**(8): 2216 – 2226.
- WANG Ding, YAO Jian, YANG Xue, *et al.* Changes of leaf water potential and water absorption potential capacities of six kinds of seedlings in Karst mount area under different drought stress intensities: taking six forestation seedlings in karst Mountainous region for example [J]. *Acta Ecol Sin*, 2011, **31**(8): 2216 – 2226.
- [31] STELLFELDT A, MALDONADO M A, HUESO J J, *et al.* Gas exchange and water relations of young potted loquat cv. *Algerie* under progressive drought conditions [J]. *J Integrative Agric*, 2018, **17**(6): 1360 – 1368.
- [32] 李娟, 黄丽华, 陈训. 2种杜鹃对干旱胁迫的生理响应及抗旱性评价[J]. 西南农业学报, 2015, **28**(3): 1067 – 1072.
- LI Juan, HUANG Lihua, CHEN Xun. Physiological response of two *Rhododendron simsii* seedlings to drought stress and drought resistance evaluation [J]. *Southwest China J Agric Sci*, 2015, **28**(3): 1067 – 1072.
- [33] YOUSFI N, SLAMA I, GHNAYA T, *et al.* Effects of water deficit stress on growth, water relations and osmolyte accumulation in *Medicago truncatula* and *M. laciniata* populations [J]. *Comptes Rendus Biol*, 2010, **333**(3): 205 – 213.
- [34] REDDY A R, CHAITANYA K V, JUTUR P P, *et al.* Differential antioxidative responses to water stress among five mulberry (*Morus alba* L.) cultivars [J]. *Environ Exp Bot*, 2004, **52**(1): 33 – 42.
- [35] 李州, 彭燕, 苏星源. 不同叶型白三叶抗氧化保护及渗透调节生理对干旱胁迫的响应[J]. 草业学报, 2013, **22**(2): 257 – 263.
- LI Zhou, PENG Yan, SU Xingyuan. Physiological responses of white clover by different leaf types associated with anti-oxidative enzyme protection and osmotic adjustment under drought stress [J]. *Acta Pratac Sin*, 2013, **22**(2): 257 – 263.
- [36] 相宗杰, 刘晓侠, 吴宏亮, 等. 不同灌水条件对枸杞次生物质影响的研究[J]. 广东农业科学, 2015, **42**(24): 74 – 79.
- XIANG Zongjie, LIU Xiaoxia, WU Hongliang, *et al.* Effects of different irrigation conditions on secondary substance contents of *Lycium barbarum* L. [J]. *Guangdong Agric Sci*, 2015, **42**(24): 74 – 79.

- [37] ENNAJEH M, VADEL A M, KHEMIRA H. Osmoregulation and osmoprotection in the leaf cells of two olive cultivars subjected to severe water deficit [J]. *Acta Physiol Plant*, 2009, **31**(4): 711 – 721.
- [38] SZABADOS L, SAVOUR A. Proline: a multifunctional amino acid [J]. *Trends Plant Sci*, 2010, **15**(2): 89 – 97.
- [39] 洪震, 练发良, 刘术新, 等. 3种乡土园林地被植物对干旱胁迫的生理响应[J]. 浙江农林大学学报, 2016, **33**(4): 636 – 642.
- HONG Zhen, LIAN Faliang, LIU Shuxin, *et al.* Physiological response of three native garden ground cover plant seedlings to increasing drought stress [J]. *J Zhejiang A&F Univ*, 2016, **33**(4): 636 – 642.
- [40] 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[J]. 生态学报, 2011, **31**(3): 716 – 725.
- AN Yuyan, LIANG Zongsuo, HAO Wenfang. Growth and physiological responses of the *Periploca sepium* Bunge seedlings to drought stress [J]. *Acta Ecol Sin*, 2011, **31**(3): 716 – 725.
- [41] YEGANEHPoor F, SALMASI S Z, KOLVANAGH J S, *et al.* Changes in growth, chlorophyll content and grain yield of Coriander (*Coriandrum sativum* L.) in response to water stress, chemical and biological fertilizers and salicylic acid [J]. *Int J Adv Biol Biomed Res*, 2016, **5**(1): 228 – 236.
- [42] 李芳兰, 包维楷, 吴宁. 白刺花幼苗对不同强度干旱胁迫的形态与生理响应[J]. 生态学报, 2009, **29**(10): 5406 – 5416.
- LI Fanglan, BAO Weikai, WU Ning. Morphological and physiological responses of current sophora davidii seedlings to drought stress [J]. *Acta Ecol Sin*, 2009, **29**(10): 5406 – 5416.
- [43] 柴胜丰, 唐健民, 王满莲, 等. 干旱胁迫对金花茶幼苗光合生理特性的影响[J]. 西北植物学报, 2015, **35**(2): 322 – 328.
- CHAI Shengfeng, TANG Jianmin, WANG Manlian, *et al.* Photosynthetic and physiological characteristics of *Camellia petelotii* seedlings under drought stress [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 2015, **35**(2): 322 – 328.
- [44] ROSALESERNA R, KOHASHISHIBATA J, ACOSTAGALLEGOS J A, *et al.* Biomass distribution, maturity acceleration and yield in drought-stressed common bean cultivars [J]. *Field Crops Res*, 2004, **85**(2/3): 203 – 211.
- [45] OSÓRIO M L, OSÓRIO J, VIEIRA A C, *et al.* Influence of enhanced temperature on photosynthesis, photooxidative damage, and antioxidant strategies in *Ceratonía siliqua* L. seedlings subjected to water deficit and rewatering [J]. *Photosynthetica*, 2011, **49**(1): 3 – 12.
- [46] GILL S S, TUTEJA N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2010, **48**(12): 909 – 930.
- [47] 胡义, 胡庭兴, 陈洪, 等. 干旱胁迫及复水对香樟幼树生理特性及生长的影响[J]. 西北植物学报, 2015, **35**(2): 294 – 301.
- HU Yi, HU Tingxing, CHEN Hong, *et al.* Physiological properties and growth of *Cinnamomum camphora* saplings under drought stress and rewatering [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 2015, **35**(2): 294 – 301.
- [48] 高晓宁, 赵冰, 刘旭梅, 等. 4个杜鹃花品种对干旱胁迫的生理响应及抗旱性评价[J]. 浙江农林大学学报, 2017, **34**(4): 597 – 607.
- GAO Xiaoning, ZHAO Bing, LIU Xumei, *et al.* Physiological response to drought stress and drought resistance evaluation of four *Rhododendron* cultivars [J]. *J Zhejiang A&F Univ*, 2017, **34**(4): 597 – 607.
- [49] 谢小玉, 马仲炼, 白鹏, 等. 辣椒开花结果期对干旱胁迫的形态与生理响应[J]. 生态学报, 2014, **34**(13): 3797 – 3805.
- XIE Xiaoyu, MA Zhonglian, BAI Peng, *et al.* The morphological and physiological responses of hot pepper (*Cap-sicum annum* L.) to drought stress with different intensity during blossom and fruit period [J]. *Acta Ecol Sin*, 2014, **34**(13): 3797 – 3805.