

赖金莉, 李欣欣, 薛磊, 等. 植物抗旱性研究进展[J]. 江苏农业科学, 2018, 46(17): 23–27.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2018.17.005

# 植物抗旱性研究进展

赖金莉<sup>1</sup>, 李欣欣<sup>2</sup>, 薛磊<sup>1</sup>, 陈凌艳<sup>1</sup>, 荣俊冬<sup>2</sup>, 何天友<sup>1</sup>, 郑郁善<sup>1,2</sup>

(1. 福建农林大学园林学院, 福建福州 350002; 2. 福建农林大学林学院, 福建福州 350002)

**摘要:**干旱作为制约农林业发展的主要因素, 不仅影响植物的生长代谢过程, 还影响经济作物的产量及再生产, 严重的干旱胁迫会导致植物死亡, 因此, 对植物的抗旱性研究具有非常重要的意义。根据国内外对植物干旱胁迫的研究现状, 从植物形态结构、生理生化及抗旱基因方面对植物的抗旱机制进行综述, 并对今后植物抗旱性的发展方向进行展望, 旨在深入理解植物的耐旱机制, 为进一步研究植物的耐旱机制及培育耐旱植物新品种提供理论基础。

**关键词:**植物; 干旱胁迫; 耐旱性; 生理生化; 耐旱基因

**中图分类号:** Q945.78 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2018)17-0023-05

干旱是指植物耗水量大于吸水量时体内出现水分亏缺的现象, 抗旱性则是指植物在长期的进化过程中对水分亏缺的适应和耐受能力<sup>[1]</sup>。在当今气候变化的大环境中, 干旱被认为是影响植物生长的主要胁迫。植物的生长、发育和再生产都需要充足的水分; 大约 1/3 的陆地面积是干旱和半干旱的, 而在其他大部分地区也经常发生不定期的气候干旱<sup>[2]</sup>。干旱作为一种多维胁迫, 能够引起植物从表型、生理、生化再到分子水平的一系列变化。严重的干旱可导致光合作用的终止和新陈代谢的紊乱, 最终导致植物的死亡<sup>[3]</sup>。因此对于植物的抗旱性研究显得尤为重要, 探索植物的抗旱性对研究植物的耐旱机制及培育耐旱植物新品种具有重要意义。本文将从植物的抗旱形态结构、抗旱生理生化特性及抗旱基因表达 3 个方面进行综述。

## 1 植物形态结构与抗旱性

植物在遭受干旱胁迫后, 首先外部形态会发生一系列的变化。根系是植物吸收水分的主要器官, 与植物的抗旱性有密切关系, 可以通过调节自身生长发育、对水分的吸收和运输从而使植物对干旱胁迫产生适应性。植物根系的水分特征可以反映植物在结构上对环境的响应, 因此可以用来衡量植物的耐旱性和抗旱性。叶片是植物在进化过程中对干旱较敏感的器官, 因其可塑性较大, 叶片形态结构的变化必然会导致植物生理生化特性的改变, 因此叶片形态性状的变化能体现植物对干旱胁迫的适应能力<sup>[4]</sup>。在干旱胁迫下, 植物叶片的形态和生理方面主要表现为减少水分的损失和提高水分利用效率<sup>[2]</sup>。植物具有较厚的叶片和角质层以及较大的叶肉细胞表面积等特征, 可以增强储水能力, 降低蒸腾速率, 从而提高光合效率, 最终表现出较强的抗旱性<sup>[5]</sup>。气孔是植物叶片在长期进化过程中形成的, 是植物与外界环境进行气体和水分交换的重要器官, 它可以确保植物在光合作用中最大限度地吸收 CO<sub>2</sub>, 同时控制最佳的蒸腾作用, 在植物生命活动中起着关键作用。因此气孔调节也是植物抵御干旱逆境的机制之一<sup>[6]</sup>。

收稿日期: 2018-01-10

基金项目: 福建省区域发展项目(编号: 2015N3015); 福建农林大学科技创新发展基金(编号: CKZX2017089)。

作者简介: 赖金莉(1992—), 女, 江西赣州人, 硕士研究生, 主要从事植物(竹子)抗逆性研究。E-mail: kimly2017@163.com。

通信作者: 郑郁善, 教授, 主要从事森林培育和园林植物研究。E-mail: zys1960@163.com。

[54] 王博, 李光乐, 林茂, 等. 减压贮藏保鲜技术优点及问题探讨[J]. 广东农业科学, 2012, 39(2): 79–82.

[55] 崔彦. 减压条件对大久保桃采后活性氧代谢及品质的影响[J]. 保鲜与加工, 2009, 9(1): 17–20.

[56] 郭晓光. 水果气调保鲜贮藏及气调库[C]//福建省科协学术年会分会场“食品冷冻与冷藏的安全与节能”技术研讨会, 2007.

[57] 张化南. MAP 气调保鲜技术在现代船舶上的应用分析[J]. 船舶, 2013, 24(6): 61–64.

[58] 邵晓亮. 不同贮藏条件对蟠桃采后生理及贮藏效果影响的研究[D]. 石河子: 石河子大学, 2010.

[59] 刘敏, 谢晶, 韩志. 非热技术在果蔬保鲜体系中的应用[J]. 包装与食品机械, 2007, 25(1): 47–50.

[60] 梁敏华, 雷建敏, 邵佳蓉, 等. UV-C 处理对桃果实酚类物质代谢和贮藏品质的影响[J]. 核农学报, 2015, 29(6): 1088–1093.

[61] 邹东云, 马丽艳, 杨丽丽, 等. 化学保鲜剂在果蔬保鲜中的应用

[J]. 农产品加工·学刊, 2006(3): 38–40.

[62] 陈留勇, 孔秋莲, 孟宪军, 等. 浸钙处理对黄桃后熟软化的影响[J]. 食品科技, 2003(7): 22–24.

[63] 冉国栋. 桃果实成熟后几个生理指标变化的研究[J]. 青海农技推广, 2015(3): 28–30.

[64] 郑重禄, 詹兴堆. 1-甲基环丙烯(1-MCP)对桃果实采后生理效应的影响[J]. 中国南方果树, 2016, 45(2): 169–174.

[65] 廖妍俨. 生物保鲜技术在果蔬贮藏保鲜中的应用[J]. 贵州化工, 2012, 37(4): 27–29.

[66] 张泓泰. 生物酶技术在食品保鲜中的应用[J]. 保鲜与加工, 2007, 7(5): 12–13.

[67] 刘才宇, 朱培蕾, 赵贵云, 等. 叶菜类蔬菜贮藏保鲜技术研究进展[J]. 安徽农业大学学报, 2011, 38(5): 797–801.

[68] 高海生, 梁建兰, 柴菊华. 果蔬贮藏保鲜产业现状、研究进展与科技支持[J]. 食品与发酵工业, 2008, 34(9): 118–123.

## 2 植物生理生化与抗旱性

### 2.1 水分生理

植物叶片相对含水量和叶片水分亏缺是反映植物叶片水分状况和水分亏缺程度的重要指标。一般认为,干旱胁迫会使耐旱植物叶片相对含水量降低<sup>[7-8]</sup>,但是有的研究也发现植物叶片相对含水量在干旱胁迫下不会下降<sup>[9]</sup>,叶片相对含水量对干旱的响应也会因植物的不同而存在差异,但是一般都具有普遍性,即叶片含水量在干旱胁迫下是逐渐下降的。

植物体内水分存在形式也是影响抗旱性的重要因素,自由水与束缚水的比值可以反映水分的相对含量,自由水含量高,植物代谢活动强,生长速度快,但抗性较弱,而当束缚水含量高时,植物生长速度下降,抗逆性增强<sup>[10]</sup>。王艺陶等研究发现,高粱的高抗旱品种的自由水含量和束缚水含量对干旱胁迫不敏感,在干旱胁迫下下降幅度较小,而高度敏感品种则与之相反,符合植物代谢与抗旱表现特征<sup>[11]</sup>。干旱胁迫在抑制赤霞珠葡萄自由水含量增加的同时,也促进其向束缚水转化,这可能是由于处理后赤霞珠葡萄自身机制衰老,导致吸水及转化效率下降,自由水含量显著下降,束缚水相对含量增加<sup>[12]</sup>。

### 2.2 细胞膜系统与膜脂过氧化

在干旱胁迫下,植物细胞的原生质脱水,膜系统受损从而导致膜透性增大,膜透性的大小反映了膜的稳定性和植物组织受损伤的程度,质膜相对透性是衡量植物抗旱性的一个可靠指标<sup>[13]</sup>,植物细胞膜透性变化和组织受损程度可以通过测定植物组织的相对电导率来反映。唐洪辉等通过对宫粉羊蹄甲不同家系在干旱胁迫下生理指标的研究发现,宫粉羊蹄甲 20 个家系的电导率在干旱胁迫下都有不同程度的增加,且随着干旱程度的加剧而上升<sup>[14]</sup>,与孙铁军等的研究结果<sup>[15-16]</sup>类似。在多种植物的研究中均发现,相对电导率在干旱胁迫下逐渐增加<sup>[17-19]</sup>。

膜脂氧化的最终产物丙二醛(MDA)含量的增加,也是干旱造成植物伤害的一个重要因素,其含量高能反映膜脂过氧化作用的强弱和受伤害程度的大小,在干旱下 MDA 含量可以作为植物抗旱性的重要指标。大部分研究表明,在干旱胁迫下 MDA 含量呈增加趋势<sup>[20-23]</sup>,而赵阳等的研究发现,干旱胁迫使油橄榄的 MDA 含量呈先上升后下降的趋势<sup>[24]</sup>,这可能是由于植物在长时间的干旱胁迫下,细胞膜透性损伤达到最大值后不再增加,而此时植物已产生较强的抗旱能力,随着干旱时间的延长,植物可以慢慢修复损伤的细胞膜,从而使 MDA 含量下降,推测这种现象可以作为植物抗旱性强的标志。

### 2.3 光合生理

光合作用是所有绿色植物中重要的生理过程,叶绿素是参与光合作用中光能吸收、传递和转化的重要光合色素,叶绿素主要包括叶绿素 a 和叶绿素 b,其含量在一定程度上直接影响植物光合能力及生长状况。一般来说,叶绿素含量在干旱胁迫下均呈降低趋势<sup>[25]</sup>。但也有相关研究得出与之不一致的结论,王继明等对黄秋葵的研究表明,黄秋葵叶绿素含量在轻度干旱胁迫下显著增加,在重度干旱胁迫下显著降低,说明黄秋葵对水分胁迫具有一定的适应范围,轻度干旱可以促

进黄秋葵叶绿素的合成,而重度干旱则会使叶绿素合成受阻<sup>[26]</sup>,这与张栋等的研究结果<sup>[27-28]</sup>类似。

光合作用是植物生长的基础,可为植物的生长发育提供能量和物质,且易受周围环境的影响,其中干旱胁迫是最为显著的一种限制因素。相关研究表明,轻度干旱胁迫下光合速率的下降是由气孔因素造成的,中度或重度胁迫下是由非气孔因素造成的<sup>[29-31]</sup>,而王萍等认为,在轻度干旱胁迫下,气孔因素不会引起光合速率下降<sup>[32-34]</sup>。叶绿素荧光动力学参数是快速检测干旱逆境对植物光合作用影响的理想方法,叶绿素荧光与光合作用过程密切相关,外界环境因子对光合作用的影响都可通过叶绿素荧光动力学反映出来<sup>[33]</sup>。植物在遭受逆境时最初受损的部位是叶片的光系统 II (PS II) 光反应中心<sup>[35]</sup>。通过测定植物叶片 PS II 的荧光动力学参数,可以更深入地分析环境因子对植物叶片光合作用的影响<sup>[36]</sup>。

### 2.4 渗透调节物质

植物在干旱胁迫下通过主动积累渗透调节物质,如游离脯氨酸(Pro)、可溶性糖(SS)和可溶性蛋白(SP)来提高细胞液浓度,维持细胞膨压,使原生质与外界环境渗透平衡,使细胞的各种生理过程能正常进行<sup>[37]</sup>。其中,脯氨酸具有很强的水合能力,其疏水部分能够与蛋白质结合,而亲水部分能够结合水分子,在渗透胁迫条件下使蛋白质结合更多的水分来提高其溶解度和防止蛋白质变性脱水,脯氨酸不仅作为酶和细胞结构的保护物质,也可以调节氧化还原电位,降低细胞酸性<sup>[38]</sup>。因此,在抗旱性研究中脯氨酸是很重要的渗透调节物质。大部分植物在遭受干旱胁迫时主要通过积累游离脯氨酸和可溶性糖来抵御干旱,即在干旱胁迫下脯氨酸和可溶性糖含量升高,而可溶性蛋白含量的变化则多样,可能呈一直上升的趋势<sup>[39-40]</sup>,也可能呈先上升后下降的趋势<sup>[41-43]</sup>,也可能呈先下降后上升的趋势<sup>[44]</sup>。韩忠明等在干旱胁迫试验中发现,游离脯氨酸的含量先上升后下降<sup>[45-46]</sup>。综合以上研究表明,渗透调节物质不能无限制地调节细胞的渗透压,当干旱胁迫强度和持续时间增加时,水分亏缺严重,渗透作用将会降低,渗透调节物质(脯氨酸、可溶性糖和可溶性蛋白)的积累量将会下降,细胞膨压无法维持下去。

### 2.5 抗氧化酶活性

氧化应激反应通常伴随干旱胁迫而发生,抗氧化防御系统是干旱响应的机制之一,是为植物生长和发育提供能量的有氧代谢。在正常情况下,细胞内活性氧(ROS)的生成和清除处于动态平衡,当植物遭受干旱胁迫时,动态平衡被破坏,ROS 过度积累而损伤细胞,细胞氧化变质,最终可能导致死亡<sup>[47]</sup>。为了避免干旱胁迫下不断产生的 ROS,植物进化了一系列非常有效的协作系统、酶和非酶抗氧化防御系统<sup>[48]</sup>。其中以超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)和抗坏血酸过氧化物酶(APX)为代表的酶类在活性氧的清除过程中起重要作用,植物在干旱胁迫过程中通过积累抗氧化酶来抵抗活性氧带来的伤害,相关研究表明,在干旱胁迫下抗氧化酶的活性增强<sup>[41,49-50]</sup>。但是抗氧化酶不可能无限制地积累,当干旱的强度及持续时间超出植物所能忍受的范围就会影响植物的生长,且这些酶不会再积累,因此有些植物抗氧化酶活性在干旱下呈先上升后下降的趋势。吴敏等的研究发现,在轻度胁迫下,栓皮栎幼苗细根的 CAT、POD

和 APX 活性均逐渐增加,而在重度干旱胁迫下,CAT、POD 和 APX 活性均下降<sup>[37]</sup>,对其他植物的研究<sup>[51-53]</sup>也得到了类似的结果。植物的抗氧化酶系统在响应干旱胁迫的过程中可能是通过各种酶的相互协调作用来维持植物体的稳态,普遍认为,抗旱性强的植物具有较高的抗氧化酶活性。综合以上研究认为,在干旱胁迫下,植物抗氧化酶活性的高低与植物的抗旱性强弱有关。

## 2.6 内源激素

内源激素也响应环境变化,各种激素通过相当复杂的机制,在协调干旱胁迫的响应中有不可或缺的作用<sup>[54]</sup>。而土壤水分亏缺被认为是通过根细胞传导的一种远距离信号,可以引发大量脱落酸(ABA)的合成<sup>[55]</sup>。干旱胁迫使植物体内的 ABA 含量增加<sup>[56-59]</sup>,这是由于根细胞在感受土壤或基质干旱后,合成大量 ABA,ABA 将信号传递到植物的地上部分以调控叶片气孔关闭,从而增强叶片的保水能力,使植物能更好地适应干旱胁迫。另有研究表明,ABA 含量在轻度和中度干旱胁迫下上升,在重度干旱胁迫下下降,推测在轻度和中度干旱胁迫下,ABA 作为信号分子能够增强植物对干旱的抵御能力,在重度干旱胁迫下当 ABA 含量积累到一定程度后,则以促进叶片衰老和脱落为主,此时植物则出现各种旱害症状,如叶片发黄、脱落等<sup>[60]</sup>。

细胞分裂素(CTK)作为另外一种重要的根源性物质,与 ABA 形成拮抗作用,干旱胁迫使 CTK 的合成受阻。目前对细胞分裂素的研究较少,对其研究主要集中在玉米素(ZT)和玉米素核苷(ZR)2 种物质上。俞玲等的研究发现,在干旱胁迫下 ZT 含量下降,细胞的分裂减少,不利于植物叶片的伸长和生长,但可以使叶片保持较高的水分含量,是植物在干旱胁迫下的一种生理保护反应<sup>[60]</sup>。满达等对差巴嘎蒿的研究发现,ZR 在干旱胁迫下也有类似的变化<sup>[59]</sup>。

吲哚乙酸(IAA)、赤霉素(GA)和玉米素核苷都是植物体内促进植物生长发育的重要激素。张海燕等的研究发现,不同时期的干旱胁迫会导致甘薯块根中 GA、IAA 和 ZR 含量下降,地上部干质量与叶片 GA、IAA 和 ZR 含量呈显著正相关,且抗旱品种叶片的 GA、IAA 和 ZR 含量的下降幅度小于不抗旱品种<sup>[61]</sup>。在干旱胁迫过程中,降香黄檀的 ABA 含量显著上升,IAA 和 ZR 含量逐渐下降,而 GA 含量先上升后下降,说明降香黄檀可以通过调节自身内源激素的变化响应干旱胁迫,但是重度干旱下内源激素含量变化显著,说明降香黄檀幼苗的抗旱能力有限<sup>[57]</sup>。

## 3 干旱胁迫下植物的基因表达

植物的抗旱性是个非常复杂的过程,在干旱胁迫过程中存在与之相关的多个调控基因的表达诱导<sup>[62]</sup>。基于分离作图和数量性状位点(QTL)分析是提供植物抗旱分子数据的基础。对很多植物干旱胁迫的研究都阐明了干旱胁迫与 QTL 分析之间的关系<sup>[63-65]</sup>。学者们致力于通过 QTL 定位和克隆、突变体筛选、表达谱分析和候选基因验证来阐明抗旱基因及其分子机制。Hu 等在干旱胁迫条件下已筛选出与抗旱性相关的根系性状、叶片性状和生理性状的 QTL,并在干旱条件下进行了验证<sup>[66]</sup>。这一研究结果极大地促进了国内外学者对干旱胁迫下遗传与环境相互作用复杂性的认识,为植物抗

旱能力的改良提供了有价值的参考。

干旱应答基因的表达产品主要包括:(1)信号级联和转录调节蛋白(如蛋白激酶、蛋白磷酸酶和转录因子);(2)保护细胞膜的功能蛋白以及其他蛋白质(胚胎发育晚期的丰富蛋白、抗氧化剂、渗透蛋白);(3)与水通道和离子吸收相关的转运蛋白、糖转运蛋白等<sup>[38]</sup>。Mun 等在干旱胁迫下山杨差异表达基因的转录因子分析研究中发现,在利用 10% 聚乙二醇干旱处理 6、12 h 后,分别成功地对杨树参考基因组进行了 12 403 和 12 414 个差异表达基因的注释,其中,在处理 6 h 后共发现了 404 个基因(238 个上调和 166 个下调),处理 12 h 后发现了 359 个基因(187 个上调和 172 个下调),这些基因都被鉴定为转录因子,且干旱胁迫反应关键基因的转录因子(AP2-EREB、WRKY、C2H2 和 NAC 等)都被验证<sup>[67]</sup>。李国龙等利用双向电泳技术研究了甜菜在干旱胁迫下差异蛋白的表达,结果发现,鉴定出来的与干旱胁迫响应相关的蛋白主要与光合作用、物质与能量代谢、活性氧清除、细胞结构、物质运输和蛋白质合成等有关<sup>[68]</sup>。陆许可等对陆地棉的研究<sup>[69]</sup>也得到了类似的结果。在应对干旱胁迫的蛋白质中,最具代表性的功能类别包括伴侣蛋白、热休克蛋白和其他参与蛋白质折叠的蛋白质,其中水通道蛋白是调节植物水分关系的重要调节因子,是开发抗旱植物的潜在目标<sup>[38]</sup>。Reddy 等在对 3 种基因型的桑树进行干旱胁迫及早后恢复的研究中表明,植物中水压传动与光合作用的相互作用与某些关键的水通道蛋白(AQPs)在根和叶中的表达密切相关,且在干旱胁迫和恢复过程中,某些 AQPs 的表达在水动力学和光合碳同化过程中起着至关重要的作用,可以有效地改良桑葚的抗旱品种<sup>[70]</sup>。Zupin 等研究了干旱胁迫下耐旱和不耐旱的 2 个菜豆品种叶片水通道蛋白基因的表达,结果发现所研究的 4 个水通道蛋白 PvPIP1;2、PvPIP2;7、PvTIP1;1 和 PvTIP4;1 在干旱胁迫下均下调,PvPIP1;2 和 PvPIP2;7 的响应在干旱和复水后特别显著,在干旱胁迫下 PvTIP1;1 和 PvTIP4;1 的表达存在种间差异,且在耐旱品种中这 2 个水通道蛋白基因表达量严重下调,由此推测在干旱胁迫过程中,抗旱品种有更强的保水能力可能与水通道蛋白快速和适当的下调有关<sup>[71]</sup>。

## 4 结论与展望

植物对干旱胁迫的响应是极其复杂的过程,为了适应干旱的环境,植物从形态、生理、细胞和分子等方面作出了一系列的应答<sup>[72-74]</sup>。目前,国内外对植物抗旱性的研究主要存在以下问题:(1)大部分研究都集中在植物的表型和生理生化方面,而对抗旱分子、蛋白、基因的研究较少;(2)在抗旱基因方面,多数都是研究单一基因或者单一转录因子对植物干旱胁迫的应答;(3)研究对象主要集中在农作物、中小型低矮灌木的叶片和根系上,对植物茎秆以及大型木本植物的研究较少。

针对存在的问题,提出以下几点建议:(1)随着科学技术的发展,利用现代遗传学、基因组学、分子生物学、蛋白质组学等技术对抗旱植物的研究将成为今后的发展方向,与代谢组学的方法结合在一起研究植物抗旱反应的调控机制,将可以作为植物抗旱育种的基本理论和实践经验;(2)植物对干旱胁迫的应答机制是一个复杂的过程,如何利用已发现的耐旱

基因来培育植物的耐旱新品种将成为今后的研究重点;(3)在今后的研究中,注重对植物茎秆以及大型木本植物的研究,并且将形态结构分析、生理生化分析与分子方法和常规的良种繁育方法相结合,能大大加快抗旱植物的培育进程。

#### 参考文献:

- [1] 顾 菁. 菊属野生种抗旱生理机理及抗旱蛋白质组学研究[D]. 南京:南京农业大学,2013.
- [2] Fang Y J, Xiong L Z. General mechanisms of drought response and their application in drought resistance improvement in plants[J]. Cellular and Molecular Life Sciences, 2015, 72(4): 673–689.
- [3] Jaleel C A, Gopi R, Sanklar B A, et al. Differential responses in water use efficiency in two varieties of *Catharanthus roseus* under drought stress[J]. Comptes Rendus Biologies, 2008, 331(1): 42–47.
- [4] 史刚荣, 程雪莲, 刘 蕾, 等. 扁担木叶片和次生木质部解剖和水分生理特征的可塑性[J]. 应用生态学报, 2006, 17(10): 1801–1806.
- [5] 张盼盼, 慕 芳, 宋 慧, 等. 糜子叶片解剖结构与其抗旱性关联研究[J]. 农业机械学报, 2013, 44(5): 119–126.
- [6] Xu Z, Zhou G. Responses of leaf stomatal density to water status and its relationship with photosynthesis in a grass [J]. Journal of Experimental Botany, 2008, 59(12): 3317–3325.
- [7] Habibi G, Hajiboland R. Alleviation of drought stress by silicon supplementation in pistachio (*Pistacia vera* L.) plants [J]. Folia Horticulturae, 2013, 25(1): 21–29.
- [8] Khoyerdi F F, Shamshiri M H, Estaji A. Changes in some physiological and osmotic parameters of several pistachio genotypes under drought stress[J]. Scientia Horticulturae, 2016, 198: 44–51.
- [9] Esmailpour A, van Labeke M C, Samson R A, et al. Variation in biochemical characteristics, water status, stomata features, leaf carbon isotope composition and its relationship to water use efficiency in pistachio (*Pistacia vera* L.) cultivars under drought stress condition [J]. Scientia Horticulturae, 2016, 211: 158–166.
- [10] 邓雅楠, 严俊鑫, 杨慧颖, 等. 草本园林植物抗旱性研究进展 [J]. 种子, 2017, 36(5): 51–54.
- [11] 王艺陶, 周宇飞, 李丰先, 等. 干旱胁迫下高粱叶温与叶片水分状况的关系[J]. 干旱地区农业研究, 2013, 31(6): 146–151.
- [12] 胡宏远, 王振平. 干旱胁迫对赤霞珠葡萄叶片水分及叶绿素荧光参数的影响[J]. 干旱区资源与环境, 2017, 31(4): 124–130.
- [13] 赵 兰. 4 种地被观赏竹抗旱性研究[D]. 重庆: 西南大学, 2010.
- [14] 唐洪辉, 魏 丹, 赵 庆, 等. 干旱胁迫对宫粉羊蹄甲生理指标的影响[J]. 中南林业科技大学学报, 2017, 37(4): 7–13.
- [15] 孙铁军, 苏日古嘎, 马万里, 等. 10 种禾草苗期抗旱性的比较研究[J]. 草业学报, 2008, 17(4): 42–49.
- [16] 宋海鹏, 刘 君, 李秀玲, 等. 干旱胁迫对 5 种景天属植物生理指标的影响[J]. 草业科学, 2010, 27(1): 11–15.
- [17] 季 杨, 张新全, 彭 燕, 等. 干旱胁迫对鸭茅根、叶保护酶活性、渗透物质含量及膜质过氧化作用的影响[J]. 草业学报, 2014, 23(3): 144–151.
- [18] 肖姣娣. 合欢幼苗对干旱胁迫的生理生化响应[J]. 干旱区资源与环境, 2015, 29(8): 156–160.
- [19] 刘 珊, 何 茜, 李吉跃, 等. 石漠化树种圆叶乌桕对干旱胁迫的生理响应[J]. 华南农业大学学报, 2016, 37(2): 96–100.
- [20] 武燕奇, 郭素娟. 5 个板栗品种(系)对持续干旱胁迫和复水的生理响应[J]. 中南林业科技大学学报, 2017, 37(10): 67–74.
- [21] 迟琳琳. 科尔沁沙地 4 种灌木对干旱胁迫的生理响应[J]. 干旱区资源与环境, 2017, 31(5): 158–162.
- [22] 任 磊, 赵夏陆, 许 靖, 等. 4 种茶菊对干旱胁迫的形态和生理响应[J]. 生态学报, 2015, 35(15): 5131–5139.
- [23] 可 静, 李 进, 李永洁. 干旱胁迫下黑果枸杞幼苗对外源水杨酸的生理响应[J]. 植物生理学报, 2016(4): 497–504.
- [24] 赵 阳, 赵曼利, 焦润安, 等. 陇南油橄榄主栽品种对干旱胁迫的生理响应及抗性综合评价[J]. 热带作物学报, 2017, 38(9): 1620–1627.
- [25] Ghotbi – Ravandi A A, Shahbazi M, Shariati M, et al. Effects of mild and severe drought stress on photosynthetic efficiency in tolerant and susceptible barley (*Hordeum vulgare* L.) genotypes[J]. Journal of Agronomy and Crop Science, 2014, 200(6): 403–415.
- [26] 王继明, 石登红, 杜 斌, 等. 水分胁迫对黄秋葵生理以及光合特性的影响[J]. 热带作物学报, 2017, 38(9): 1614–1619.
- [27] 张 栋. 干旱胁迫对苹果光合作用和叶绿素荧光的影响及叶片衰老特性研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2011.
- [28] 冯淑华. 三叶草对干旱胁迫的反应及适应性研究[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2012.
- [29] 季 杨, 张新全, 彭 燕, 等. 干旱胁迫对鸭茅幼苗根系生长及光合特性的影响[J]. 应用生态学报, 2013, 24(10): 2763–2769.
- [30] 张仁和, 郑友军, 马国胜, 等. 干旱胁迫对玉米苗期叶片光合作用和保护酶的影响[J]. 生态学报, 2011, 31(5): 1303–1311.
- [31] 李志军, 罗青红, 伍维模, 等. 干旱胁迫对胡杨和灰叶胡杨光合作用及叶绿素荧光特性的影响[J]. 干旱区研究, 2009, 26(1): 45–52.
- [32] 王 萍, 张希吏, 石 磊. 干旱胁迫下沙芥幼苗叶片光合特性和叶绿素荧光参数的变化[J]. 干旱地区农业研究, 2017, 35(3): 159–163.
- [33] 郭有燕, 刘宏军, 孔东升, 等. 干旱胁迫对黑果枸杞幼苗光合特性的影响[J]. 西北植物学报, 2016, 36(1): 124–130.
- [34] 杨晓宇. 沙芥属蔬菜幼苗光合特性及其对干旱胁迫响应的研究 [D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2009.
- [35] 李 磊, 李向义, 林丽莎, 等. 两种生境条件下 6 种牧草叶绿素含量及荧光参数的比较[J]. 植物生态学报, 2011, 35(6): 672–680.
- [36] 耿东梅, 单立山, 李 毅, 等. 土壤水分胁迫对红砂幼苗叶绿素荧光和抗氧化酶活性的影响[J]. 植物学报, 2014, 49(3): 282–291.
- [37] 吴 敏, 张文辉, 周建云, 等. 干旱胁迫对栓皮栎幼苗细根的生长与生理生化指标的影响[J]. 生态学报, 2014, 34(15): 4223–4233.
- [38] Kaur G, Asthir B. Molecular responses to drought stress in plants [J]. Biologia Plantarum, 2017, 61(2): 201–209.
- [39] 刘 艳, 陈贵林, 蔡贵芳, 等. 干旱胁迫对甘草幼苗生长和渗透调节物质含量的影响[J]. 西北植物学报, 2011, 31(11): 2259–2264.
- [40] 冯淑华, 陈雅君, 周 阳, 等. 干旱胁迫下三叶草渗透调节物质动态及与叶片水分的相关性[J]. 中国草地学报, 2011, 33(6): 70–74.
- [41] 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.
- [42] 潘 昕, 邱 权, 李吉跃, 等. 干旱胁迫下华南地区 3 种苗木渗透调节物质的动态变化[J]. 华南农业大学学报, 2012, 33(4): 519–523.
- [43] 刘爱荣, 张远兵, 谭志静, 等. 模拟干旱对佛甲草生长和渗透调节物质积累的影响[J]. 草业学报, 2012, 21(3): 156–162.
- [44] 李永洁, 李 进, 徐 萍, 等. 黑果枸杞幼苗对干旱胁迫的生理响应[J]. 干旱区研究, 2014, 31(4): 756–762.
- [45] 韩忠明, 胥苗苗, 王云贺, 等. 干旱胁迫对防风叶片保护酶活性、渗透调节物质含量及药材品质的影响[J]. 华南农业大学学报, 2016, 37(6): 91–97.
- [46] 牛素贞, 宋勤飞, 樊卫国, 等. 干旱胁迫对喀斯特地区野生茶树幼苗生理特性及根系生长的影响[J]. 生态学报, 2017, 37(21): 7333–7341.
- [47] Carvalho M H. Drought stress and reactive oxygen species: production, scavenging and signaling [J]. Plant Signaling & Behavior, 2008, 3(3): 156–165.
- [48] Harb A, Awad D, Samarah N. Gene expression and activity of antioxidant enzymes in barley (*Hordeum vulgare* L.) under controlled severe drought[J]. Journal of Plant Interactions, 2015, 10(1): 109–116.
- [49] Chakraborty U, Pradhan B. Oxidative stress in five wheat varieties (*Triticum aestivum* L.) exposed to water stress and study of their antioxidant enzyme defense system, water stress responsive metabolites and  $H_2O_2$  accumulation[J]. Brazilian Journal of Plant Physiology, 2012, 24(2): 117–130.
- [50] Marok M A, Tarrago L, Ksas B, et al. A drought – sensitive barley variety displays oxidative stress and strongly increased contents in low – molecular weight antioxidant compounds during water deficit compared to a tolerant variety [J]. Journal of Plant Physiology, 2013, 170(7): 633–645.
- [51] 刘晓纳, 徐媛媛, 朱世平, 等. 不同柑橘砧木的耐旱性评价[J]. 果树学报, 2016(10): 1230–1240.
- [52] 井 瑾, 王方贞, 张 瑜, 等. 干旱胁迫下火棘种子萌发过程及其抗氧化酶活性变化[J]. 干旱区资源与环境, 2017, 31(9): 135–139.
- [53] 李国龙, 孙亚卿, 邵世勤, 等. 甜菜幼苗叶片抗氧化系统对干旱胁迫的响应[J]. 作物杂志, 2017(5): 73–79.
- [54] Peleg Z, Blumwald E. Hormone balance and abiotic stress tolerance in crop plants[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2011, 14(3): 290–295.
- [55] Sauter A, Davies W J, Hartung W. The long – distance abscisic acid signal in the droughted plant: the fate of the hormone on its way from root to shoot[J]. Journal of Experimental Botany, 2001, 52(363): 1991–1997.
- [56] 潘根生, 吴伯千. 水分胁迫过程中茶树新梢内源激素水平的消长及其与耐旱性的关系[J]. 中国农业科学, 1996, 29(5): 9–15.
- [57] 贾瑞丰, 杨曾奖, 徐大平, 等. 干旱胁迫对降香黄檀幼苗生长及内源激素含量的影响[J]. 生态环境学报, 2013, 22(7): 1136–1140.
- [58] 丁少净, 钟秋平, 袁婷婷, 等. 干旱胁迫对油茶叶片内源激素及果实生长的影响[J]. 林业科学研究, 2016, 29(6): 933–939.
- [59] 满 达, 宛 涛, 蔡 萍, 等. 干旱胁迫对差巴嘎蒿苗期内源激素含量的影响[J]. 中国草地学报, 2017, 39(3): 44–48.
- [60] 俞 玲, 马晖玲. 甘肃几种早熟禾内源激素水平及干旱适应性[J]. 中国沙漠, 2015, 35(1): 182–188.
- [61] 张海燕, 段文学, 解备涛, 等. 不同时期干旱胁迫对甘薯内源激素的影响及其与块根产量的关系[J]. 作物学报, 2018, 44(1): 126–136.
- [62] Wang R K, Li L L, Cao Z H, et al. Molecular cloning and functional characterization of a novel apple *MdCIPK6L* gene reveals its involvement in multiple abiotic stress tolerance in transgenic plants [J]. Plant Molecular Biology, 2012, 79(1/2): 123–135.
- [63] Zhang Z, Quick M K, Kanelakis K C, et al. Characterization of a plant homolog of hop, a cochaperone of hsp90[J]. Plant Physiology, 2003, 131(2): 525–535.
- [64] Bernier J, Atlin G N, Serraj R, et al. Breeding upland rice for drought resistance [J]. Journal of the Science of Food and Agriculture, 2008, 88(6): 927–939.
- [65] Guo C, Ge X, Ma H. The rice *OsDIL* gene plays a role in drought tolerance at vegetative and reproductive stages[J]. Plant Molecular Biology, 2013, 82(3): 239–253.
- [66] Hu H, Xiong L. Genetic engineering and breeding of drought – resistant crops[J]. Annual Review of Plant Biology, 2014, 65(1): 715–741.
- [67] Mun B G, Lee S U, Park E J, et al. Analysis of transcription factors among differentially expressed genes induced by drought stress in *Populus davidiana* [J]. Biotech, 2017, 7(3): 209.
- [68] 李国龙, 吴海霞, 孙亚卿, 等. 甜菜叶片应答干旱胁迫的差异蛋白质组学分析[J]. 作物杂志, 2015(5): 63–68.
- [69] 陆许可, 张德超, 阴祖军, 等. 干旱胁迫下不同抗旱水平陆地棉的叶片蛋白质组学比较研究[J]. 西北植物学报, 2013, 33(12): 2401–2409.
- [70] Reddy K S, Sekhar K M, Reddy A R. Genotypic variation in tolerance to drought stress is highly coordinated with hydraulic conductivity – photosynthesis interplay and aquaporin expression in field – grown mulberry (*Morus* spp.) [J]. Tree Physiology, 2017, 37(7): 926–937.
- [71] Zupin M, Sedlar A, Kidria M, et al. Drought – induced expression of aquaporin genes in leaves of two common bean cultivars differing in tolerance to drought stress[J]. Journal of Plant Research, 2017, 130(4): 735–745.
- [72] 康凌艳, 芦清水, 邵宏波, 等. 干旱对滨州灌区冬小麦归一化植被指数 (NDVI) 的影响 [J]. 江苏农业学报, 2017, 33(1): 87–93.
- [73] 李欣欣, 黄 萍, 庄义庆, 等. 能源作物甜高粱抗逆性的研究进展[J]. 江苏农业学报, 2016, 32(6): 1429–1433.
- [74] 周 军, 武金翠, 杜宝明, 等. 4 种藤本植物的抗旱性比较[J]. 江苏农业学报, 2016, 32(3): 674–679.