

网络出版时间:2017-10-09 09:39

DOI:10.13207/j.cnki.jnwafu.2017.11.013

网络出版地址: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/61.1390.S.20171009.0939.026.html>

干旱胁迫对防风生理特性及品质的影响

韩忠明,王云贺,胥苗苗,司雨,杨利民,韩梅

(吉林农业大学 中药材学院,吉林 长春 130118)

【摘要】【目的】探讨干旱胁迫下防风保护酶系统与其适应干旱的生理机制。【方法】以 2 年生防风为材料,于 2014-04-28—2015-08-30,采用室外盆栽人工模拟干旱胁迫方法,根据当地(长春市)降水实际,设计 3 个处理,分别为严重干旱处理(SD,处理期内供水 200 mm)、轻度干旱处理(LD,处理期内供水 400 mm)、对照处理(CK,处理期内供水 600 mm),其灌水量分别相当于全年降水量 200,400 和 600 mm,研究不同干旱胁迫处理对防风保护酶(SOD、POD、CAT)活性和丙二醛(MDA)、脯氨酸及色原酮含量的影响。【结果】干旱胁迫前期,不同处理防风 SOD、POD、CAT 活性及 MDA 和脯氨酸含量均呈增加趋势;随着胁迫时间的延长,SOD、POD、CAT 活性和脯氨酸含量达到最高值后呈现下降趋势,而 MDA 含量直到干旱胁迫结束一直呈现持续上升趋势。不同干旱胁迫处理防风色原酮含量变化各不相同,随着胁迫时间延长,各处理下防风叶片色原酮含量达到高峰后呈现下降趋势,但 LD 处理远高于 SD 和 CK 处理。随着胁迫程度加重,SOD 酶活性与色原酮含量的相关系数不断增大,SD 处理下二者呈显著正相关。【结论】在防风栽培过程中,适当控制土壤水分(轻度干旱胁迫)可促进叶片保护酶活性、渗透调节物质含量的提高,有利于防风植株健壮生长并最终提高色原酮的含量。

【关键词】 防风;干旱胁迫;保护酶;脯氨酸;丙二醛;色原酮

【中图分类号】 Q945.78

【文献标志码】 A

【文章编号】 1671-9387(2017)11-0100-07

Effect of drought stress on physiological characteristics and quality of *Saposhnikovia divaricata*

HAN Zhongming, WANG Yunhe, XU Miaomiao, SI Yu, YANG Limin, HAN Mei

(College of Chinese Medicinal Materials, Jilin Agricultural University, Changchun, Jilin 130118, China)

Abstract: 【Objective】The physiological adaptive mechanism and protective enzyme system of *Saposhnikovia divaricata* under drought stress were investigated. 【Method】Biennial *Saposhnikovia divaricata* was planted by pot cultivation and rainproof was used from 2014-04-28 to 2015-08-30 to study the effects of drought stress on activities of protective enzymes (SOD, POD and CAT) and contents of malondialdehyde (MDA), proline and chromones. The experiments had three treatments including severe drought stress (SD), light drought stress (LD), control treatment (CK) with supply water amounts of 200, 400 and 600 mm in the whole year according to actual precipitation in Changchun. 【Result】The activities of SOD, POD and CAT and contents of MDA and proline under different drought stresses were increased during early drought stress stage. The activities of SOD, POD and CAT and proline content reached peak values and then decreased with the increase of stress time, but MDA content increased during the whole water drought process. The changes of four chromones were different in different drought stresses, and all chromones decreased after initial increase with the increase of stress time. The chromone contents under LD treatment were higher than those under SD and CK treatments. The correlation coefficients between chromones con-

【收稿日期】 2016-08-25

【基金项目】 国家自然科学基金项目(31300270);吉林省教育厅“十二五”科学技术研究规划项目(2015205);吉林省科技发展计划项目(20130522048JH)

【作者简介】 韩忠明(1979—),男,山东临沂人,副教授,主要从事资源植物生态和药材质量调控研究。

tents and SOD activities increased with the increase of drought stress, showing extremely significant positive correlation under the SD treatment. 【Conclusion】 Appropriately controlling soil moisture (slight drought stress) during the cultivation of *S. divaricata* could increase leaf protective enzyme activities and contents of osmoregulation substances, which are beneficial to *S. divaricata* growth and increase of chromones contents.

Key words: *Saposhnikovia divaricata*; drought stress; protective enzyme; proline; MDA; chromone

随着全球气候变暖的日益加剧,干旱胁迫已经成为限制植物生存、生长和分布的重要环境因子之一。而植物为了适应这种逆境,体内会发生一系列的生理生化反应,从而调动其防御与适应机制^[1]。但不同植物对干旱的抵抗能力与适应能力是不同的,在遭受干旱胁迫时,植物体除了产生一系列的生理生化变化外,还可依靠自身的保护性酶活性变化来清除积累的超氧自由基,维持活性氧的代谢平衡,从而减轻或避免自由基对细胞膜系统造成伤害^[2-3]。许多研究表明,在干旱条件下,植株体内重要的抗氧化酶保护系统中 SOD、POD 和 CAT 在清除植物体内产生的活性氧和自由基,避免或减轻它们对植物造成的氧化伤害方面起着重要作用^[4];而质膜过氧化产物丙二醛和脯氨酸的含量,是衡量植物抗旱性强弱的重要生理指标^[5-6]。目前,在全球变暖的大背景下,我国一些地区陆续出现极端持续高温天气,给当地植物正常生长带来了巨大的挑战^[7],因此,开展植物对干旱胁迫的适应生理及抗旱机制研究,成为植物生理生态学研究的重点内容之一。

防风 (*Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischk.) 是我国常用大宗中药材之一,以未抽茎的干燥根入药。近年来对防风药材引种栽培、光合作用、化学成分及药理等的研究报道较多^[8-11],但对防风适应干旱环境的生理机制研究较为少见,特别是防风在干旱胁迫下保护酶活性与植物抗旱性关系的研究尚未见报道。因此,本研究探讨了干旱胁迫对防风叶片保护酶(SOD、POD 和 CAT)活性、渗透调节物质积累和膜脂过氧化程度以及 4 种色原酮含量的影响,旨在探讨干旱条件下防风保护酶系统与防风适应干旱的生理机制,为其抗旱栽培提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验在吉林省长春市吉林农业大学药用植物园防雨棚内进行。地理位置为 43°48'N、125°25'E,年降水量 573.5 mm,海拔 251 m,年均日照时数 2 688 h,年平均气温 4.8 °C,无霜期 142 d,相对湿度

56%。全年主要降水量集中在 6—8 月,占全年降水的近 70%。

1.2 试验处理

防风种子采集自吉林农业大学药用植物园,经吉林农业大学杨利民教授鉴定确定。试验采用盆栽方式,塑料盆高 30.5 cm,上部口径 31.4 cm,下部口径 20 cm,每盆装土深 28 cm。2014-04-28 播种,保证土壤水分充足;2014-05-29 苗出齐后,每盆定苗 5 株。7 月开始进行不同干旱处理,9 月 30 日结束,冬季做好防寒工作。2015 年 5 月继续进行干旱处理,2015-08-30 结束,保证人工控制水分条件下,光照和温度等生态因子接近自然状况。

1.3 试验设计

模拟长春市降水量设计 3 个梯度的水分供给量,即重度干旱处理(SD,全处理期内供水共 200 mm)、轻度干旱处理(LD,400 mm)、充分供水处理(CK,600 mm),其供水量相当于防风生长地区全年的降水总量为 200,400,600 mm。每个供水量处理的施水次数、时间均相同,一般在当天 17:00—18:00 进行,每隔 5 d 施水 1 次,每处理 40 盆。为了与自然降水相近,试验以长春市近 25 年平均降雨量为参考(5 月份降雨量占全年降雨量的 9.48%,6 月份占全年的 18.39%,7 月份占全年的 26.81%,8 月份占全年的 22.49%,9 月份占全年的 7.8%),不同月份对 3 种供水处理设计相应比例施水量,并将每次施水量换算成体积(mL),用喷壶模拟自然降水喷洒在防风植株上,具体方法见表 1。

1.4 采样方法

2015-05-10 第 1 次取样,之后定期取样,直至 2015-08-30 结束。每次取样在下午 17:00—18:00 进行。取样时每个处理随机选取 5 盆,每盆随机选取 2 株,将 10 株样品装入冰盒,带回实验室后迅速将根洗净,叶用液氮固定,储存于-80 °C 冰箱中,用于测定叶片 SOD、POD、CAT 活性、以及 MDA 和脯氨酸含量;重复 3 次。根阴干,用于色原酮含量测定。

1.5 测定指标及方法

1.5.1 保护酶活性 超氧化物歧化酶(SOD)活性

采用 NBT 光化还原法^[12]测定, SOD 酶活性以抑制 NBT 光化还原的 50% (将 NBT 的还原抑制到对照一半时所需的酶量) 为一个酶活单位表示; 过氧化物酶 (POD) 活性采用愈创木酚法^[13]测定, 每 30 s 记录

1 次, 吸光度以每分钟内 A_{470} 升高 0.01 为一个酶活性单位 (U); 过氧化氢酶 (CAT) 活性采用紫外吸收法^[12]测定, 每 30 s 记录 1 次, 以每分钟内 A_{240} 下降 0.1 为一个酶活性单位 (U)。

表 1 本研究中水分试验设计方案

Table 1 Design of water experiment in this study

月份 Month	处理 Treatment	供水量/(mL·次 ⁻¹) Supply amount	月份 Month	处理 Treatment	供水量/(mL·次 ⁻¹) Supply amount
5	CK	810	8	CK	1 923
	LD	540		LD	1 281
	SD	270		SD	641
6	CK	1 572	9	CK	667
	LD	1 048		LD	445
	SD	524		SD	222
7	CK	2 292			
	LD	1 528			
	SD	764			

1.5.2 MDA 及脯氨酸含量 丙二醛 (MDA) 含量采用硫代巴比妥酸 (TBA) 比色法^[14]测定, 脯氨酸含量采用酸性茚三酮法^[13]测定。

1.5.3 色原酮含量 防风根粉碎后过 0.600 mm 筛, 精密称取 0.2 g 样品, 加入 0.4 mol/L [C₃MIM] Br 4 mL, 在超声频率 50 kHz、40 °C 条件下提取 5 min, 收集滤液。采用 Agilent 1260 高效液相色谱仪, 色谱柱 Eclipse XDB-C₁₈ (2.1 mm×150 mm, 3.5 μm), 柱温 30 °C, 检测波长 254 nm, 甲醇-水梯度洗脱: 甲醇: 0~9 min: 30%~45%; 9~11 min: 45%~90%; 流速 0.7 mL/min。根据峰面积计算防风根中色原酮的含量 (升麻素、升麻素苷、5-O-甲基维斯阿米醇苷和亥茅酚苷含量之和)。

1.6 数据处理

采用 Microsoft Excel 2013 和 DPS 12.01 统计软件对数据进行整理和分析, 采用 Duncan's 法进行多重比较和标准差分析。

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫对防风叶片保护酶活性的影响

干旱胁迫对防风叶片 SOD、POD 和 CAT 活性的影响见图 1。

2.1.1 SOD 活性 由图 1-A 可知, 随着干旱胁迫时间的延长, 不同干旱处理下防风叶片 SOD 活性均呈现出先升高后降低的趋势, 其中 SD 处理 SOD 活性增加速度较快, 在 06-30 达到最大值, 是 CK 的 1.27 倍, 此时各处理间差异极显著 ($P < 0.01$); 之后快速下降, 且明显低于其他处理; 而 LD 与 CK 处理

SOD 活性增加的速度低于 SD 处理, 均在 07-15 达到最大值, 之后呈下降趋势。随着干旱胁迫时间的延长, 各处理 SOD 活性均表现为下降, 但降低幅度各不相同, CK 与 LD 处理下降缓慢, 而 SD 处理下 SOD 活性急剧下降, 说明长时间的严重干旱胁迫导致防风叶片 SOD 活性降低, 不能有效清除植物体内积累的过多自由基。

2.1.2 POD 活性 POD 广泛存在于植物体中, 是活性较高的一种酶。由图 1-B 可知, 随着干旱胁迫时间的延长, 各处理下 POD 活性均呈现先上升后下降的趋势, 且均在 07-15 达到最高水平, 此时 LD 和 SD 处理的 POD 活性分别是 CK 的 1.12 和 1.32 倍。方差分析表明, 在三者达到最大值时, LD、SD 与 CK 处理 POD 活性间均达到极显著差异 ($P < 0.01$), 说明干旱胁迫可以使防风叶片的 POD 活性明显增强, 以应对干旱对其造成的伤害。但随着干旱胁迫的持续, CK 和 LD 处理的 POD 活性下降趋势较为平缓, 而 SD 处理的 POD 活性急剧下降。

2.1.3 CAT 活性 由图 1-C 可以看出, 干旱胁迫处理下 CAT 活性与 SOD 活性的变化趋势基本一致, 干旱胁迫初期, 3 种处理下 CAT 活性均缓慢增加, 上升趋势较为平缓, 之后快速上升; 随着干旱胁迫时间的延长, SD 处理在 06-30 达到高峰后迅速下降, CK 和 LD 处理在 07-15 达到最大值后开始下降; 且 07-30 后, SD 处理的 CAT 活性显著低于 LD 和 CK 处理, 说明长时间的水分胁迫会降低 CAT 活性, 重度干旱胁迫下防风叶片抗氧化能力衰退最为严重。

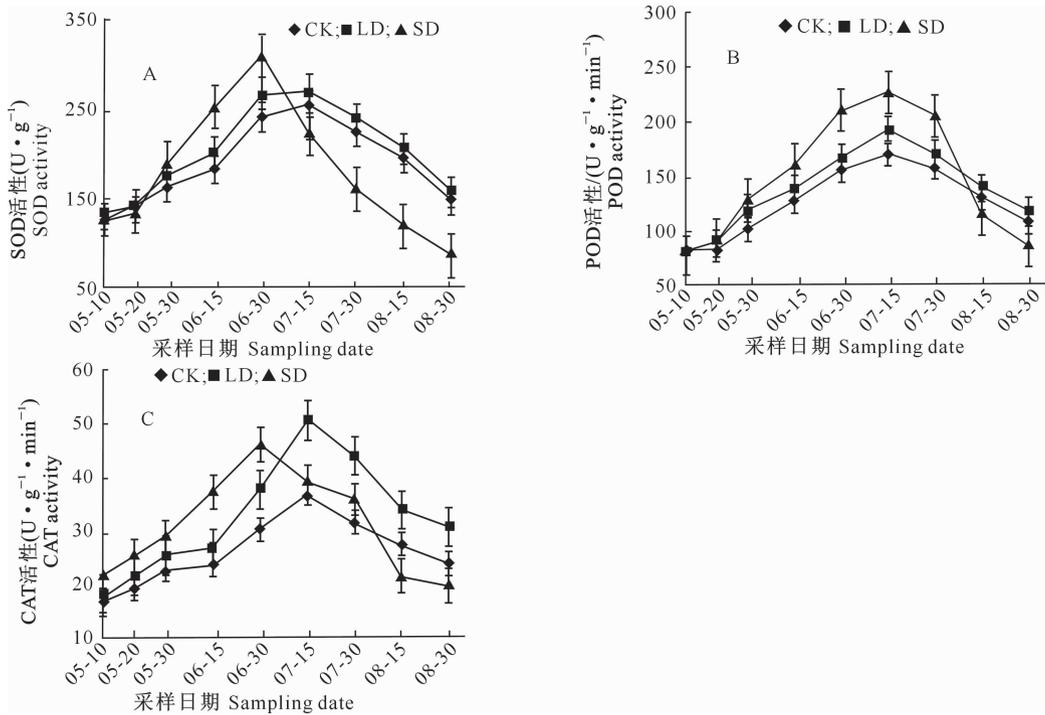


图 1 不同干旱胁迫处理下防风叶片酶活性的变化

Fig. 1 Changes in enzyme activities of *Saposhnikovia divaricata* leaves under different drought stresses

2.2 干旱胁迫对防风叶片 MDA、脯氨酸及色原酮含量的影响

2.2.1 MDA 含量 丙二醛(MDA)是植物受到逆境胁迫时膜脂过氧化作用的最终产物,水分胁迫下防风叶片丙二醛积累越多,表明组织的受损程度越大^[15]。由图 2-A 可知,随着干旱胁迫时间的延长,

不同干旱胁迫处理下防风叶片 MDA 含量均呈现上升趋势,并且 SD 处理 MDA 含量远高于 LD 和 CK 处理。方差分析表明,SD 处理与 LD、CK 处理差异极显著($P < 0.01$)。表明重度干旱胁迫下防风叶片 MDA 含量增加,膜系统受到严重破坏。

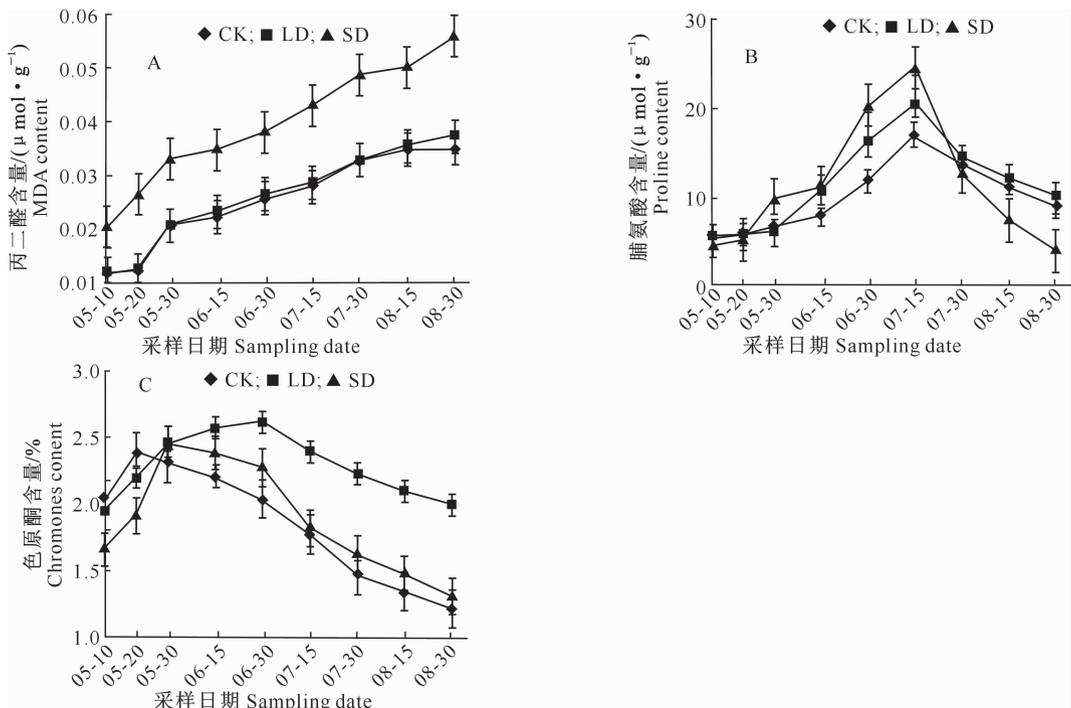


图 2 不同干旱胁迫处理下防风叶片丙二醛(A)、脯氨酸(B)和色原酮含量(C)的变化

Fig. 2 Changes in contents of MDA (A), proline (B) and chromones (C) of *Saposhnikovia divaricata* leaves under different drought stresses

2.2.2 脯氨酸含量 由图 2-B 可知,在防风整个生长期中,各干旱胁迫下脯氨酸含量变化趋势大致相同,均呈先升高后降低的趋势。干旱胁迫初期,各处理脯氨酸含量相差不大,随着处理时间的延长,脯氨酸含量迅速积累升高,并在 07-15 达到峰值,此时 SD 和 LD 处理的脯氨酸质量浓度分别是对照的 1.43 和 1.99 倍,差异达极显著水平($P < 0.01$),表明脯氨酸在前期抵御干旱胁迫时发挥了重要的渗透调节作用;之后,各处理脯氨酸含量快速下降,08-30 后 SD 处理脯氨酸含量极显著低于对照。

2.2.3 色原酮含量 不同干旱处理对防风有效成分色原酮含量的影响见图 2-C。05-20 前,各处理色原酮含量表现为 $CK > LD > SD$;随着处理时间延长,05-30 之后,LD 处理 4 种色原酮含量迅速增加,至 06-30 达到最高值后呈现比较平缓的下降趋势;而 CK 和 SD 处理分别在 05-20 和 05-30 达到最高峰,之后一直呈现下降趋势。随着干旱胁迫时间的延长,LD 处理防风 4 种色原酮含量远高于 SD 和 CK 处理,表明轻度干旱胁迫有利于防风体内色原

酮的合成和积累。

2.3 防风酶活性、渗透调节物质含量和色原酮含量的相关性

表 2 显示了不同干旱胁迫下防风各种保护酶活性、渗透调节物质和色原酮含量的关系。由表 2 可见,CK 处理的 SOD 活性与 POD 活性、CAT 活性、脯氨酸含量均呈极显著正相关;POD 活性与 CAT 活性、脯氨酸含量均呈极显著正相关;CAT 活性与脯氨酸含量呈极显著正相关,与丙二醛含量呈显著正相关;色原酮含量与丙二醛含量呈极显著负相关。LD 处理 SOD 活性与 POD 活性、CAT 活性、脯氨酸含量均呈极显著正相关;POD 活性与 CAT 活性、脯氨酸含量均呈极显著正相关;CAT 活性与脯氨酸含量呈极显著正相关,与丙二醛含量呈显著正相关。SD 处理 SOD 活性与 POD 活性、脯氨酸含量呈显著正相关;SOD 活性与 CAT 活性,POD 活性与 CAT 活性、脯氨酸含量,CAT 活性与脯氨酸含量均呈极显著正相关。

表 2 不同干旱胁迫处理下防风叶片酶活性、渗透调节物质和色原酮含量的相关关系

Table 2 Correlation among enzyme activities, contents of osmoregulation substances and chromones of *Saposhnikovia divaricata* leaves under different drought stresses

处理 Treatment	项目 Item	SOD 活性 SOD activity	POD 活性 POD activity	CAT 活性 CAT activity	丙二醛含量 MDA content	脯氨酸含量 Proline content	色原酮含量 Chromones content
CK	SOD 活性 SOD activity	1	0.976 8**	0.959 2**	0.531 8	0.918 3**	-0.231 3
	POD 活性 POD activity		1	0.968 6**	0.645 6	0.940 9**	-0.374 1
	CAT 活性 CAT activity			1	0.668 8*	0.983 2**	-0.420 4
	丙二醛含量 MDA content				1	0.667 7	-0.865 3**
	脯氨酸含量 Proline content					1	-0.503 5
	色原酮含量 Chromones content						1
LD	SOD 活性 SOD activity	1	0.973 5**	0.898 4**	0.501 4	0.941 6**	0.631 9
	POD 活性 POD activity		1	0.955 0**	0.615 2	0.957 1**	0.541 4
	CAT 活性 CAT activity			1	0.673 8*	0.947 7**	0.310 9
	丙二醛含量 MDA content				1	0.589 6	-0.039 5
	脯氨酸含量 Proline content					1	0.431 7
	色原酮含量 Chromones content						1
SD	SOD 活性 SOD activity	1	0.748 6*	0.932 5**	-0.179 4	0.779 8*	0.778 2*
	POD 活性 POD activity		1	0.915 8**	0.274 5	0.937 9**	0.322 1
	CAT 活性 CAT activity			1	0.008 0	0.879 7**	0.595 2
	丙二醛含量 MDA content				1	0.156 1	-0.507 6
	脯氨酸含量 Proline content					1	0.360 1
	色原酮含量 Chromones content						1

注:*.相关性达显著水平($P < 0.05$);**.相关性达极显著水平($P < 0.01$)。

Note:*. Significant difference at $P < 0.05$; **. Significant difference at $P < 0.01$.

3 结论与讨论

干旱胁迫是影响植物生长发育的重要非生物胁迫因子,它不仅影响植物各阶段的生长及发育^[16],也影响植物的各种生理代谢过程,而各种生理代谢过程的响应也反映了该植物抵抗干旱的能力^[17]。

植物在逆境下,体内的活性氧代谢系统失衡,导致大量活性氧物质积累,从而对植物的膜系统造成伤害。SOD、POD 和 CAT 是植物体内重要的抗氧化酶保护系统,其中 SOD 可将植株体内有害的超氧自由基转化为 H_2O_2 ,再通过 POD 和 CAT 将 H_2O_2 分解为水^[7]。有研究表明,POD、SOD、CAT 等抗氧化酶活

性在水分胁迫下有上升趋势^[7,18]。本研究中,干旱胁迫前期(05-10-06-30),防风叶片 SOD、POD、CAT 3 种酶活性均增大,说明当防风植株受到干旱胁迫时,其体内这 3 种保护酶活性会增加来维持正常的生命活动;这与肖姣娣^[1]对火棘幼苗的研究结果一致。随胁迫历时延长,不同干旱处理、酶活性对干旱胁迫的响应趋势基本相同,但不同处理、不同酶活性的增长速度以及达到高峰的时间不同,说明防风在长时间遭受干旱胁迫时,单一的抗氧化酶并不足以防御植物的氧化胁迫,只有保护酶之间协同作用,才能共同抵抗水分胁迫诱导植物的氧化伤害。而在水分胁迫后期(06-30-08-30),不同水分处理防风保护酶活性下降,原因可能是因为 SOD、POD 和 CAT 是植物抵抗干旱的第一层保护系统,当植株受到严重胁迫时,其体内产生的活性氧物质含量超出了抗氧化酶系统所能承受的范围,导致抗氧化酶活性降低,植株氧化加速。

丙二醛(MDA)含量高低是反映细胞膜脂过氧化作用强弱和质膜破坏程度的重要指标^[19]。一般来说,干旱诱导脂质过氧化发生,从而使细胞膜受到伤害^[20]。本研究中,MDA 含量在干旱胁迫下一直呈现增加趋势,其中 LD 与 CK 处理防风 MDA 含量无显著差异,而 SD 处理 MDA 含量显著大于 LD 和 CK 处理,特别是在胁迫后期(06-30 之后),其含量变化与保护酶 SOD、POD 和 CAT 活性的变化呈相反趋势,一方面说明随着干旱胁迫的延长,防风叶片衰老程度逐渐加深,膜脂过氧化程度加剧,从而导致叶片的 MDA 含量增加^[21-22];另一方面,随着 MDA 的积累反过来又抑制了保护酶的活性,进一步促使膜系统受损加重^[22],这与张盼盼等^[23]对水分胁迫下糜子叶片 MDA 含量的研究结果一致。

渗透调节是植物适应干旱环境的一种重要生理机制,植物通过积累细胞内溶质浓度降低渗透势,维持膨压,从而使体内各种与膨压有关的生理过程正常进行^[24-25]。本研究中,水分胁迫初期,脯氨酸含量迅速增加,中期达到最大,说明植株遭受水分胁迫时,脯氨酸含量迅速增加以提高细胞液浓度,降低细胞渗透势,保持了渗透平衡,以达到保持植物水分的作用。水分胁迫后期脯氨酸含量下降,可能与生长后期防风植株衰老及胁迫加重,影响自身调节能力有关。

有效成分含量是衡量中药材质量的重要标准,随着干旱胁迫的延长,各处理下色原酮含量随着干旱胁迫程度不同而呈现不同的增加趋势,特别是 LD 处理防风中色原酮含量远高于 SD 和 CK 处理,这与

笔者先前的研究结果一致^[26],即色原酮含量随供水量的减少呈增加趋势,说明干旱胁迫能够刺激植物组织中次生代谢产物的产生。随着胁迫程度的加重,SOD 活性与色原酮含量的相关性不断增大,SD 处理下二者呈显著正相关,说明防风叶片 SOD 活性对干旱胁迫反应较其他酶敏感。因此,在防风栽培过程中,应适当控制土壤水分,以促进叶片保护酶活性、渗透调节物质含量的提高,这将有利于防风植株健壮生长并最终提高有效成分含量,是防风节水栽培技术的重要措施之一。

[参考文献]

- [1] 肖姣娣. 火棘幼苗生理生化特性对干旱胁迫的响应 [J]. 东北林业大学学报, 2014, 42(11): 14-16.
Xiao J D. Responses of drought stress on physiological and biochemical characteristics of *Pyracantha fortuneana* seedlings [J]. Journal of Northeast Forestry University, 2014, 42(11): 14-16.
- [2] Bartoli C G, Gómez F, Martínez D E, et al. Mitochondria are the main target for oxidative damage in leaves of wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. Journal of Experimental Botany, 2004, 55(403): 1663-1669.
- [3] Wu Y X, Tiedemann A V. Physiological effects of azoxystrobin and epoxiconazole on senescence and the oxidative status of wheat [J]. Pesticide Biochemistry & Physiology, 2001, 71(1): 1-10.
- [4] 彭立新, 李德全, 束怀瑞. 园艺植物水分胁迫生理及耐旱机制研究进展 [J]. 西北植物学报, 2002, 22(5): 1275-1281.
Peng L X, Li D Q, Shu H R. Progress in water stress physiology and drought tolerance mechanism of horticultural plant [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2002, 22(5): 1275-1281.
- [5] Lascano H R, Melchiorre M N, Luna C M, et al. Effect of photooxidative stress induced by paraquat in two wheat cultivars with differential tolerance to water stress [J]. Plant Science, 2003, 164(5): 841-848.
- [6] 周磊, 李松, 郭传龙, 等. PEG 模拟干旱处理条件下 2 种大豆的抗旱机制比较 [J]. 扬州大学学报(农业与生命科学版), 2013, 34(3): 54-60.
Zhou L, Li S, Guo C L, et al. The comparison of drought resistance mechanism of two kinds of soybean under polyethyleneglycol simulation drought stress [J]. Journal of Yangzhou University (Agricultural and Life Science Edition), 2013, 34(3): 54-60.
- [7] 刘球, 李志辉, 吴际友, 等. 红椿幼苗对干旱胁迫及复水生理响应的典型相关分析 [J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2015, 43(10): 35-44.
Liu Q, Li Z H, Wu J Y, et al. Canonical correlation analysis on leaf physiological responses of *Toona ciliata* Roem. seedlings to drought stress and rewatering [J]. Journal of Northwest A&F University (Nat Sci Ed), 2015, 43(10): 35-44.
- [8] 孙晶波. 防风药材化学成分及其与根际土壤中无机元素含量的

- 相关性研究 [D]. 长春:吉林农业大学,2013.
- Sun J B. Study on the contents of chemical components in *Saposhnikovia divaricata* and the correlations between those in it and inorganic elements in rhizosphere soil [D]. Changchun: Jilin Agricultural University, 2013.
- [9] 李铁雯. 不同产地防风药材的质量评价研究 [D]. 长春:吉林农业大学,2011.
- Li Y W. Quality evaluation of *Saposhnikovia divaricata* in different habitats [D]. Changchun: Jilin Agricultural University, 2011.
- [10] 韩忠明,王云贺,林红梅,等. 吉林不同生境防风夏季光合特性 [J]. 生态学报,2014,34(17):4874-4881.
- Han Z M, Wang Y H, Lin H M, et al. Photosynthetic characteristics of *Saposhnikovia divaricata* in different habitats in summer [J]. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(17): 4874-4881.
- [11] 韩忠明,王云贺,韩梅,等. 高速逆流色谱分离纯化防风中升麻素苷和 5-O-甲基维斯阿米醇苷 [J]. 分析化学, 2009, 37(11):1679-1682.
- Han Z M, Wang Y H, Han M, et al. Separation and purification of prim-O-glucosylcimifugin and 5-O-methylvisammoside from *Saposhnikovia divaricata* by high-speed counter-current chromatography [J]. Chin J Anal Chem, 2009, 37(11): 1679-1682.
- [12] 西北农业大学植物生理生化教研室. 植物生理实验指导 [M]. 西安:陕西科学技术出版社,1987:51-55.
- Plant Physiological and Biochemical Office in Northwest Agricultural University. Plant physiology experiment instruction [M]. Xi'an, Shaanxi Science and Technology Press, 1987: 51-55.
- [13] 李合生. 植物生理生化试验原理和技术 [M]. 北京:高等教育出版社,2000:258-260.
- Li H S. Principle and technology of plant physiological and biochemical experiment [M]. Beijing: Higher Education Press, 2000: 258-260.
- [14] 郑炳松. 现代植物生理生化研究技术 [M]. 北京:气象出版社,2006.
- Zheng B S. Research techniques in contemporary plant physiology and biochemistry [M]. Beijing: China Meteorological Press, 2006.
- [15] 桑子阳,马履一,陈发菊. 干旱胁迫对红花玉兰幼苗生长和生理特性的影响 [J]. 西北植物学报,2011,31(1):109-115.
- Sang Z Y, Ma L Y, Chen F J. Growth and physiological characteristics of *Magnolia wufengensis* seedlings under drought stress [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2011, 31(1): 109-115.
- [16] 张珊珊,康洪梅,杨文忠. 干旱胁迫下水杨酸浸种对云南蓝果树幼苗生理响应的影响 [J]. 东北林业大学学报,2016,44(9):34-39.
- Zhang S S, Kang H M, Yang W Z. Effects of seed soaking with salicylic acid on physiological responses of *Nyssa yunnanensis* seedlings under drought stress [J]. Journal of North-east Forestry University, 2016, 44(9): 34-39.
- [17] 颜淑云. 紫穗槐幼苗对干旱胁迫的生理生化响应 [D]. 兰州:兰州大学,2010.
- Yan S Y. Effect of drought stress on physiological and biochemical characteristics of *Amorpha fruticosa* seedlings [D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2010.
- [18] 曹慧,王孝威,韩振海,等. 水分胁迫诱导平邑甜菜叶片衰老期间内肽酶与活性氧累积的关系 [J]. 中国农业科学,2004,37(2):274-279.
- Cao H, Wang X W, Han Z H, et al. Relationship between changes of endopeptidases activity and active oxygen in *Malus hupehensis* leaves during senescence induced by water stress [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2004, 37(2): 274-279.
- [19] 陈少裕. 膜脂过氧化与植物逆境胁迫 [J]. 植物学通报,1989,6(4):211-217.
- Chen S Y. Membrane-lipid peroxidation and plant stress [J]. Chinese Bulletin Botany, 1989, 6(4): 211-217.
- [20] Blokhina O, Virolainen E, Fagerstedt K V. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review [J]. Annals of Botany, 2003, 91(2): 179-194.
- [21] 战秀梅,韩晓日,杨劲峰,等. 不同施肥处理对玉米生育后期叶片保护酶活性及膜脂过氧化作用的影响 [J]. 玉米科学, 2007, 15(1):123-127.
- Zhan X M, Han X R, Yang J F, et al. Effect of different fertilizer supply of maize on protective enzyme activities and lipid peroxidation of leaves in latter stage [J]. Journal of Maize Sciences, 2007, 15(1): 123-127.
- [22] 陈展宇,李大勇,刘国宁,等. 不同产量水平大豆叶片保护酶活性的比较 [J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版),2012,40(3):99-103.
- Chen Z Y, Li D Y, Liu G N, et al. Comparison of protective enzyme activity in leaves of soybean at different yield levels [J]. Journal of Northwest A&F University (Nat Sci Ed), 2012, 40(3): 99-103.
- [23] 张盼盼,冯佰利,王鹏科,等. 干旱条件下糜子叶片衰老与保护酶活性变化 [J]. 干旱地区农业研究,2010,28(2):99-103, 108.
- Zhang P P, Feng B L, Wang P K, et al. Leaf senescence and protective enzyme system of broomcorn millet under drought condition [J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2010, 28(2): 99-103, 108.
- [24] Morgan J M. Osmoregulation and water stress in higher plants [J]. Annual Review of Plant Biology, 2003, 35(1): 299-319.
- [25] Smirnof N. Plant resistance to environmental stress [J]. Current Opinion in Biotechnology, 1998, 9(2): 214-219.
- [26] 韩忠明,王云贺,赵淑杰,等. 不同供水量对防风生长发育和品质的影响 [J]. 华南农业大学学报,2009,30(3):4-7.
- Han Z M, Wang Y H, Zhao S J, et al. Effects of water supply on growth and quality of *Saposhnikovia divaricata* [J]. Journal of South China Agricultural University, 2009, 30(3): 4-7.