

4种不同石竹属植物的抗旱性分析

王军娥,景维坤,王佳敏,亢秀萍

(山西农业大学园艺学院,山西 太谷 030801)

摘要:以瞿麦(*Dianthus superbus* L.)、常夏石竹(*Dianthus plumarius*)、中国石竹(*Dianthus chinensis* L.)和须苞石竹(*Dianthus barbatus* L.)4种不同石竹属植物幼苗为试材,采用自然干旱胁迫法对其进行处理,测定不同干旱胁迫下石竹幼苗的形态和生理指标,并用隶属函数法对4种石竹属植物的抗旱性进行综合评价,旨在筛选出适合山西省栽培和利用的石竹属抗旱性种质资源。研究表明:随着干旱胁迫程度的加剧,4种石竹属植物幼苗的土壤含水量和叶片相对含水量均下降,处理第12 d时各处理组叶片相对含水量和对照相比分别下降64.14%、59.44%、80.84%和78.58%;丙二醛(MDA)含量第10 d时处理组和对照组相比上升451.61%、353.45%、724.32%和647.95%;处理组和对照组相比超氧化物歧化酶(SOD)活性在第8 d分别上升77.58%、90.68%、29.05%和81.52%;脯氨酸(Pro)含量持续上升,叶绿素(Chl)、可溶性蛋白质含量以及超氧化物歧化酶(SOD)的活性呈先上升后下降的趋势;干旱胁迫处理第10 d时,*DtSOD*和*DtPOD*基因在常夏石竹和瞿麦中表达水平较高,分别为对照组的2.5倍和2.25倍。利用隶属函数法分析得出4种不同石竹属植物的抗旱性从强到弱依次为:常夏石竹>瞿麦>须苞石竹>中国石竹。

关键词:石竹属植物;干旱胁迫;生理指标;隶属函数法;实时荧光定量PCR

中图分类号:S682 **文献标志码:**A

Analysis of drought tolerance of four different *Dianthus* L.

WANG Jun-e, JING Wei-kun, WANG Jia-min, KANG Xiu-ping

(College of Horticulture, Shanxi Agricultural University, Taigu, Shanxi 030801, China)

Abstract: The seedlings of four different *Dianthus* plants (*Dianthus superbus* L., *Dianthus plumarius*, *Dianthus chinensis* L., and *Dianthus barbatus* L.) were used as test plants to evaluate their drought tolerance under natural drought stress. Morphological and physiological indexes related to the drought tolerance were measured, and the comprehensive evaluation method of drought tolerance capacity was evaluated using subordinate function value analysis on four different *Dianthus* plants. The results indicated that soil water content and relative water content of leaves of *Dianthus* plants were decreased with increasing severity of drought stress. Compared with the control, after drought stress of 12 d, the relative water content of leaves decreased by 64.14%, 59.44%, 80.84%, and 78.58% in all 4 studied plants, respectively. The content of malondialdehyde (MDA) increased 451.61%, 353.44%, 724.32%, and 647.95% after 10 d drought stress. The activity of superoxide dismutase (SOD) increased 77.58%, 90.68%, 29.05%, and 81.52% at day 8. The content of proline (Pro) increased while the content of chlorophyll (Chl) and the activity of superoxide dismutase (SOD) went up first and then decreased. At day 10, *DtSOD* and *DtPOD* genes showed rising trend in *Dianthus plumarius* and *Dianthus superbus* L. increased 2.5 and 2.25 times over that of control. The order of the drought tolerance of four *Dianthus* plants was *Dianthus plumarius*>*Dianthus superbus*>*Dianthus barbatus*>*Dianthus chinensis*.

Keywords: *Dianthus* L. plant; drought stress; physiological index; subordinate function; real-time PCR

植物生长过程与外界环境密切相关,其中包括温度、光照、水分、土壤和养分等。目前全球面临着

水资源严重缺乏的局面,我国很多地区属于干旱或者半干旱。因此,水资源短缺的现状,严重制约我

国农业的快速发展^[1]。石竹科(*Caryophyllaceae*)石竹属(*Dianthus* L.)植物大多数为多年生草本植物,花色艳丽、花期较长且适应性强,在园林绿化中应用广泛。山西省内由于自然降雨量少,干旱环境制约石竹属植物的观赏价值和园林应用效果^[2-3]。目前,关于石竹属植物的干旱胁迫研究多集中在水分胁迫对植株单个机理如形态、生理或光合特性等的影响方面^[4-5]。研究表明,对任何单项指标和机理的研究都有一定局限性,不能有效、准确地评价植物抗旱性^[6]。采用隶属函数法对多个指标进行综合评价,可以消除个别指标带来的片面性,从而提高筛选的可靠性^[7]。

本试验通过分析干旱胁迫下 4 种不同石竹属植物的形态变化、生理机制和相关基因表达量的变化,探讨干旱对石竹属植物生长发育的影响,进而筛选出抗旱能力较强的石竹材料,为石竹属植物的抗旱种质资源筛选以及在山西省园林绿化中的应用提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

本试验在山西省晋中市太谷县山西农业大学园艺学院园艺植物遗传育种实验室和花卉实践教学基地内完成。该地区处于东经 112°28′~113°08′,北纬 37°12′~37°32′,年平均气温 5℃~10℃,年平均降雨量 462.9 mm。

1.2 试验材料

试验材料为石竹科石竹属的瞿麦(*Dianthus superbus* L.)、常夏石竹(*Dianthus plumarius*)、中国石竹(*Dianthus chinensis* L.)和须苞石竹(*Dianthus barbatus* L.),编号分别为 D1、D2、D3 和 D4,由山西农业大学园艺学院花卉种质资源创新团队收集并保存。在试验中,均选用纯度高、充实饱满、发芽率高的种子播种,选取长至 8 片真叶的幼苗进行后续干旱胁迫处理。

1.3 试验设计

本试验栽培基质为(园土:树皮:沙子=3:1:1),其中园土为山西太谷本地土壤(褐土)。播种前每盆基质加 5 g 复合肥(N:P:K=1:1:1),盆+基质 2.2 kg,浇透底水后,盆+基质+水为 3.96 kg,每盆土壤含水量一致。待石竹幼苗长至 8 片真叶时,选生长健壮、长势一致的幼苗进行干旱胁迫处理。每种 390 株(每盆种 10 株,13 盆,花盆规格为 36 cm×20 cm×16 cm),重复 3 次。置于温室内,缓好苗后进行干旱胁迫。

每种取 3 盆作对照,另外 10 盆经干旱胁迫处理。对照组正常浇水,干旱处理组自然干旱,直至干旱死亡。在干旱胁迫处理 0、2、4、6、8、10 d 和 12 d 分别采顶部第 3~4 个叶片,液氮速冻后置于-80℃超低温冰箱保存。每个指标重复 3 次,并记录其生长状况,具体标准见表 1。

表 1 石竹属植物生长状况分级标准

Table 1 Classification standards of growth conditions of *Dianthus* plants

干旱等级 Drought grade	生长状况分级标准 Classification standards of growth conditions
I	生长旺盛,叶枯死量<10% Growing vigorously, less than 10% withered leaves
II	生长一般,叶色基本正常 General growth, normal leaves color
III	失水卷曲,叶枯死量占 20%~40% Waterloss and crimp, 20%~40% withered leaves
IV	生长受到严重抑制,叶片失水卷曲发干,色泽不正常,灰绿色,叶枯死量占 40%~60% Severely inhibited growth, waterloss and crimp, abnormal leaf color and 40%~60% weight of withered leaves
V	植物停止生长,叶失水,发干,叶枯死量>60% Stopped growth, water loss and crimp and >60% weight of withered leaves
VI	半致死状 Semi-dead condition

1.4 测定项目及方法

1.4.1 生理指标 叶片相对含水量的测定采用烘干称重法^[8]。叶绿素含量测定采用丙酮浸提法^[10]。可溶性蛋白含量测定采用考马斯亮蓝 G-250 比色法^[9]。丙二醛含量测定采用硫代巴比妥酸比色法^[10]。超氧化物歧化酶活性测定采用氮蓝四唑光还原法^[10]。脯氨酸含量测定采用茚三酮显色法^[10]。

1.4.2 实时荧光定量 PCR 本试验使用 RNAprep Pure Plant Kit(DP441, TIANGEN)试剂盒提取石竹叶片 RNA,用 PrimeScript™ RT reagent Kit(Takara)将提取的 RNA 反转录成 cDNA。以 18srRNA 为内参基因,SYBR® Premix Ex Taq™ II(Takara)实时定量试剂盒,比较抗逆性相关基因 *DtPOD* 和 *DtSOD* 在 4 种不同石竹属植物中的表达情况。

1.5 数据统计与分析

采用隶属函数法^[11]对不同石竹品种的抗旱能力进行综合评价。隶属函数值的计算公式如下:

$$U(X_i) = (X_i - X_{\min}) / (X_{\max} - X_{\min}) \quad (1)$$

或

$$U(X_i) = 1 - (X_i - X_{\min}) / (X_{\max} - X_{\min})$$

$i = 1, 2, 3, \dots \quad (2)$

式中, X_i 为某一指标的测定值 / 对照值, $X_{\min}$ 为所有供试材料该指标测定值 / 对照值中的最小值, $X_{\max}$ 为所有供试材料该指标测定值 / 对照值中的最大值。若所用指标与抗旱性呈正相关, 用式(1), 反之用式(2)。计算出不同石竹品种的抗旱隶属值平均值, 平均值越大, 抗旱性越强。

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫下 4 种不同石竹属植物的形态变化

由表 2 可知, 在干旱胁迫前期, 4 种植物的生长变化不明显; 当干旱胁迫处理 4~8 d 时, 中国石竹(D3)和须苞石竹(D4)率先开始萎蔫, 而常夏石竹(D2)和瞿麦(D1)仍保持正常生长; 当干旱胁迫处理 8~12 d, 随着干旱胁迫程度加重, 常夏石竹(D2)和瞿麦(D1)开始出现萎蔫, 而中国石竹(D3)和须苞石竹(D4)则受伤程度加重, 停止生长甚至达到半致死程度。从外部形态变化可知 4 种石竹属植物的抗旱性大小为: 常夏石竹(D2)>瞿麦(D1)>须苞石竹(D4)>中国石竹(D3)。

2.2 干旱胁迫下 4 种不同石竹属植物相关生理特性分析

2.2.1 干旱胁迫下石竹属 4 种植物土壤含水量变化 由图 1 可知, 在整个干旱胁迫期间土壤含水量呈明显下降趋势, 4 种石竹属植物的土壤含水量下降趋势基本保持一致; 4 种植物土壤含水量在同一时期差异较小, 但常夏石竹(D2)的土壤含水量在整个干旱胁迫过程中的整体水平较其它材料高。

表 2 干旱胁迫下 4 种不同石竹属植物的生长状况

Table 2 Growth status of four *Dianthus* plants under drought stress

材料编号 Material ID	处理时间 Drought time/d					
	2	4	6	8	10	12
D1	I	I	II	II	III	III
D2	I	I	II	II	II	III
D3	I	II	III	III	IV	VI
D4	I	II	III	IV	V	VI

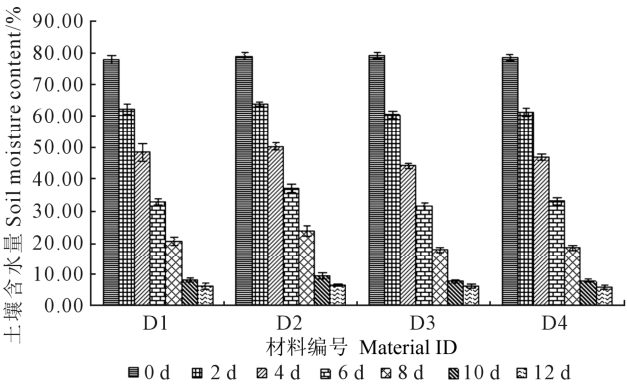


图 1 干旱胁迫下土壤含水量变化

Fig.1 The variation of soil moisture content under drought stress

2.2.2 干旱胁迫对石竹属 4 种植物叶片相对含水量的影响 由图 2(A)可知, 随着干旱胁迫天数的增加, 4 种石竹属植物叶片相对含水量整体呈下降趋势。干旱胁迫处理 0~4 d 时, 各材料叶片相对含水量下降趋势基本一致。在干旱胁迫 4 d 时, 瞿麦(D1)、常夏石竹(D2)、中国石竹(D3)和须苞石竹(D4)的叶片相对含水量分别比对照组下降了 17.94%、16.66%、22.88%和 22.09%; 在干旱胁迫 10 d 时, 常夏石竹(D2)的叶片相对含水量最高, 为 43.63%, 中国石竹(D3)最低, 为 22.72%。

2.2.3 干旱胁迫对石竹属 4 种植物叶片叶绿素含量的影响 由图 2(B)可以看出, 4 种石竹属植物在干旱胁迫过程中, 叶片叶绿素含量整体上呈先升后降的趋势。在干旱胁迫第 4 d 时, 4 种植物 Chl 含量均达到最高, 随后呈下降趋势。在干旱胁迫第 12 d 时, 4 种石竹属材料叶片中的 Chl 含量从高到低依次为: 常夏石竹(D2)>瞿麦(D1)>须苞石竹(D4)>中国石竹(D3)。

2.2.4 干旱胁迫对石竹属 4 种植物叶片丙二醛含量的影响 干旱胁迫下, 丙二醛含量越多, 则表明植物组织对逆境的防御能力越弱。由图 2(C)可知, 在干旱胁迫下, 4 种植物的丙二醛含量变化呈持续上升趋势。在干旱胁迫第 10 d, 4 种不同材料丙二醛含量分别比对照组增加了 451.61%、353.45%、724.32%、647.95%; 在干旱胁迫 12 d 时, 4 种不同石竹属植物的丙二醛含量由大到小为: 中国石竹(D3)>须苞石竹(D4)>瞿麦(D1)>常夏石竹(D2)。

2.2.5 干旱胁迫对石竹属 4 种植物叶片可溶性蛋白含量的影响 由图 2(D)可知, 在干旱胁迫第 4 d 时, 中国石竹(D3)和须苞石竹(D4)的可溶性蛋白含量分别增加 31.23%和 29.92%。在干旱胁迫第 12 d, 瞿麦(D1)和常夏石竹(D2)的可溶性蛋白含量呈上升趋势, 分别为对照的 53.97%和 63.12%, 中国石竹(D3)和须苞石竹(D4)可溶性蛋白含量则急剧下降, 仅为对照的 7.11%和 8.88%。

2.2.6 干旱胁迫对石竹属 4 种植物叶片 SOD 活性的影响 由图 2(E)可知, 4 种石竹属植物叶片 SOD 活性在干旱胁迫前期均呈现升高趋势。在干旱胁迫 4~8 d 期间, 瞿麦(D1)和常夏石竹(D2)SOD 活性缓慢上升, 而中国石竹(D3)和须苞石竹(D4)SOD 活性上升幅度较大; 在干旱胁迫 8~12 d, 瞿麦(D1)和常夏石竹(D2)SOD 活性继续保持缓慢上升, 而中国石竹(D3)和须苞石竹(D4)SOD 活性则大幅度下降。在干旱胁迫后期, 4 种石竹属植物仍保持较高的 SOD 酶活性, 均高于初始水平, 表明

SOD 酶活性与植物的抗旱性密切相关。

2.2.7 干旱胁迫对石竹属 4 种植物叶片脯氨酸含量的影响 由图 2(F)可知,在干旱胁迫期间,4 种石竹属植物叶片脯氨酸含量呈上升趋势。在干旱胁迫 0~10 d,与对照组相比,4 种石竹属植物叶片的脯氨酸含量均呈持续上升趋势,但是增加幅度不同。在干旱胁迫 10 d 时,须苞石竹(D4)脯氨酸含量增加最多,为对照组的 12.73 倍,其次是中国石竹(D3),为 11.21 倍,瞿麦(D1)为 8.02 倍,常夏石竹

(D2)增加最少,仅为 4.75 倍;干旱胁迫 10~12 d,常夏石竹(D2)和瞿麦(D1)的脯氨酸含量继续增加而中国石竹(D3)和须苞石竹(D4)则开始下降。

2.3 4 种不同石竹属植物的抗旱性综合分析

本试验以石竹属 4 种不同植物的叶片相对含水量、SOD 活性、Chl 含量、MDA 含量、脯氨酸含量和可溶性蛋白含量 6 个生理指标,并结合隶属函数法进行耐旱性综合评价。从表 3 可知,4 种植物的抗旱性从强到弱依次为:常夏石竹(D2)>瞿麦(D1)>

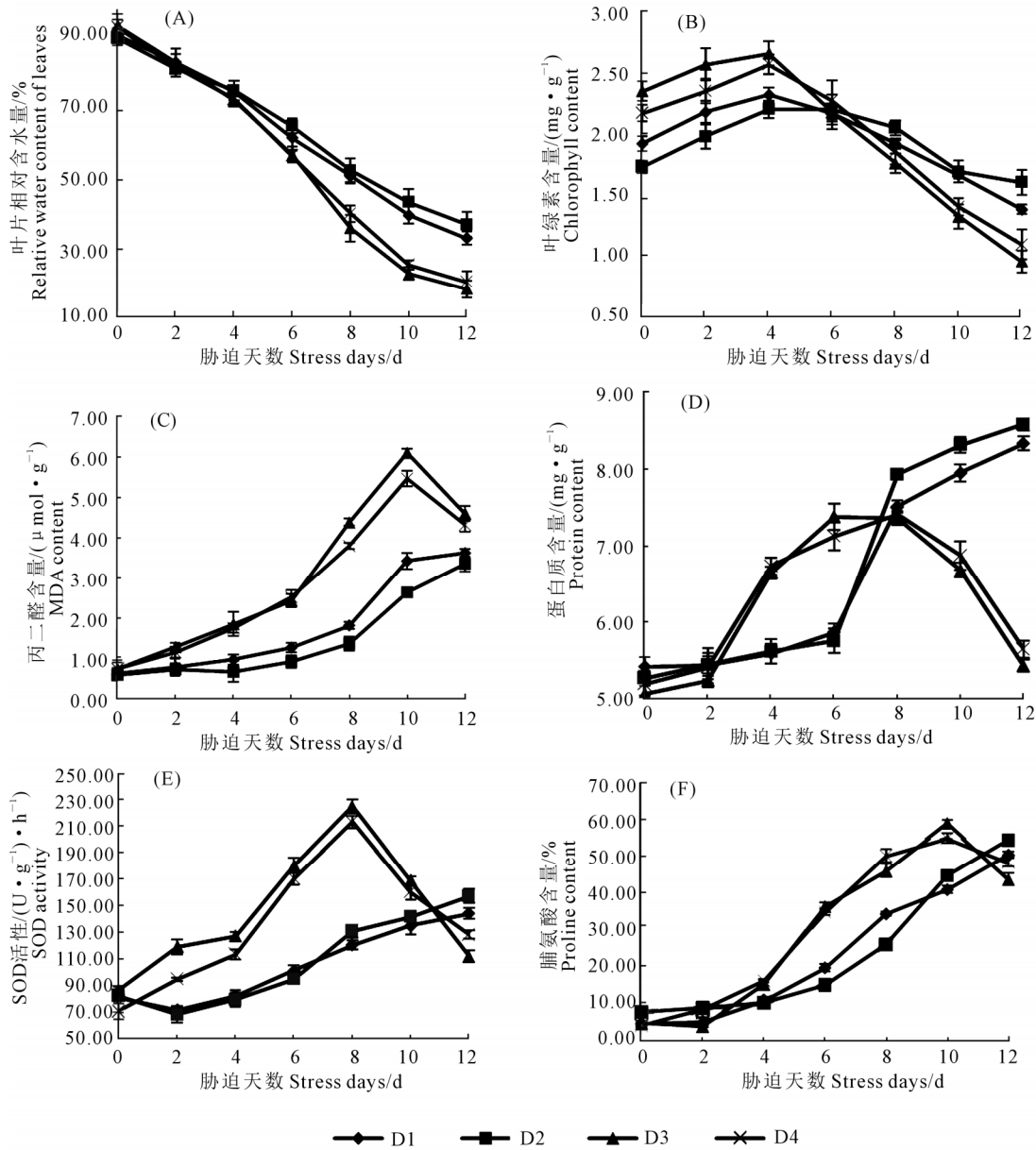


图 2 干旱胁迫对叶片生理指标的影响

Fig.2 The effect of drought stress on the physiological indexes

表 3 干旱胁迫下 4 种不同石竹属植物的抗旱性综合分析

Table 3 Comprehensive analysis on drought tolerance of four *Dianthus* plants under drought stress

材料编号 Material number	叶片相对含水量 Leaf relative water content	Chl. 含量 Chl. content	MDA 含量 MDA content	可溶性蛋白含量 Soluble protein content	SOD 活性 SOD activity	Pro 含量 Protein content	隶属函数总值 Total subordinate function	隶属函数均值 Mean subordinate function	排名 Rank
D1	0.7444	0.7667	0.7881	0.759	0.722	0.6115	4.3917	0.6274	2
D2	0.9314	0.881	0.9012	0.9527	0.8346	0.7073	5.2082	0.744	1
D3	0.0451	0.1524	0.1333	0.0788	0.2423	0.1278	0.7797	0.1114	4
D4	0.1414	0.3572	0.2353	0.2545	0.1241	0.4036	1.5161	0.2166	3

须苞石竹(D4)>中国石竹(D3)。

2.4 4种不同石竹属植物的抗氧化酶基因表达分析

2.4.1 *DtPOD* 基因在4种不同石竹属植物中的表达分析 在干旱胁迫2、4、6、8、10 d,分别采集4种不同石竹属植物叶片提取RNA,检测 *DtPOD* 基因的表达情况。从图3(A)可知:在整个干旱胁迫期间, *DtPOD* 基因在4种不同石竹属植物叶片中的表达水平呈先升后降的趋势;干旱胁迫第6 d时,常夏石竹(D2)和瞿麦(D1)的 *DtPOD* 基因表达量达到了最大值,常夏石竹(D2)的变化倍数为对照组的24.18倍,瞿麦(D1)为对照组的15.01倍;干旱胁迫10 d时,与对照组相比,常夏石竹(D2) *DtPOD* 基因相对表达量仍高达12.82倍,其次是瞿麦(D1)为3.75倍,须苞石竹(D4)为0.34倍,中国石竹(D3)最低,仅为初始表达量的0.15倍。

2.4.2 *DtSOD* 基因在石竹属4种植物中的表达分析 干旱胁迫下, *DtSOD* 基因在4种不同石竹属植物中的表达情况如图3(B)所示。从图中可知,在干旱胁迫前期(0~4 d), *DtSOD* 基因在瞿麦(D1)和常夏石竹(D2)的表达量呈略微下降趋势,而须苞石竹(D4)和中国石竹(D3)的表达量显著增加且在处理4 d时表达量达到最高值;干旱胁迫第10 d时,与对照相比, *DtSOD* 基因在4种不同石竹属植物的表达量差异较大,从高到低依次为:常夏石竹(2.46倍)>瞿麦(2.17倍)>须苞石竹(0.40倍)>中国石竹(0.23倍)。

3 讨论

3.1 抗旱性生理指标分析

植物的光合速率大小与植物体内的水分状况直接相关,而植物体内的水分大部分是由根系从土壤中获取,光合速率大小间接地与土壤水分状况密切相关^[12]。在土壤缺水的情况下,植物光合速率受到抑制^[5]。在相同的干旱胁迫条件下,抗旱性强的植物叶片含水量下降慢且降幅小,能保持较好的水分平衡;反之,相对含水量下降的快且幅度大,水分平衡能力差,植物的抗旱能力弱^[13]。本试验中瞿麦(D1)和常夏石竹(D2)的叶片相对含水量下降幅度较须苞石竹(D4)和中国石竹(D3)小,说明瞿麦(D1)和常夏石竹(D2)的抗旱性相对较强。

叶绿素是参与植物光合作用的重要物质,叶绿素含量变化可以反映植物受干旱胁迫的程度^[11]。本试验干旱胁迫前期,4个供试材料Chl含量均呈上升趋势。干旱胁迫下,Chl含量变化的这种差异可能与植物自身的生物学特性和干旱胁迫发生的强度、时期或持续时间有关^[14]。

干旱胁迫对植物的伤害首先表现为膜脂过氧化^[15],MDA含量的高低反映了膜脂过氧化以及膜结构受伤害的程度^[16]。本试验中,随干旱胁迫时间的延长,MDA含量增加。在干旱胁迫的前6 d,MDA含量上升相对缓慢,但在干旱胁迫10 d后,发现中国石竹(D3)和须苞石竹(D4)MDA含量降低,可能是由于干旱胁迫程度严重,植物产生的活性氧含量降低,导致MDA含量降低,说明中国石竹(D3)和须苞石竹(D4)的抗旱性弱于瞿麦(D1)和常夏石竹(D2)。植物在抵御不良环境时,其自身会形成一些防御机制,如启动抗氧化系统、进行渗透调节等^[17]。超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)等抗氧化酶是植物活性氧清除系统中重要的酶,在一定胁迫范围内可以维持活性,在干旱胁迫2 d后其活性大幅度提高,6 d后开始下降;而Pro含量在干旱前期增加缓慢,4 d后开始迅速积累,表明在干旱前期,抵御干旱的渗透性物质主要为可溶性蛋白质,而在干旱后期,即干旱胁迫程度较大时,主要发挥作用的渗透性物质是脯氨酸^[18-21]。干旱胁迫使SOD活性升高,但每个材料SOD活性增加趋势有差异。根据马宗仁等^[22]的时间差理论,植物存在一个耐受胁迫的极限。中国石竹(D3)和须苞石竹(D4)在干旱胁迫8 d后,SOD活性达到了耐旱胁迫,随后

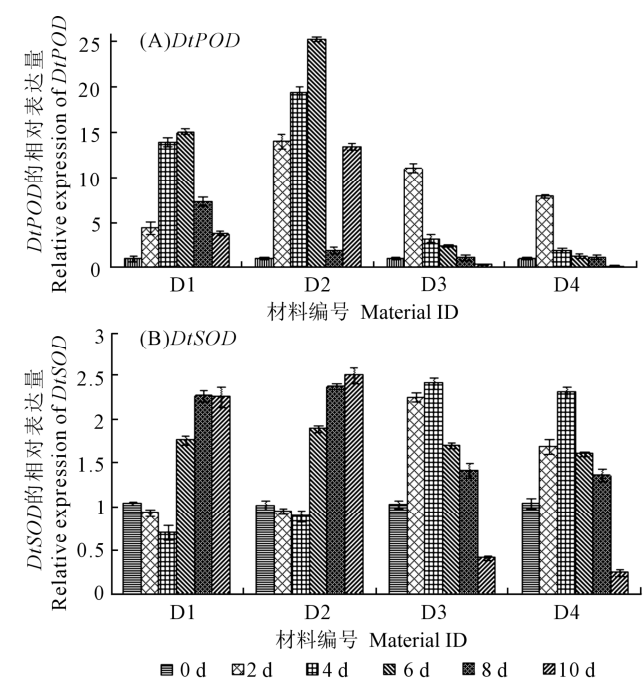


图3 干旱胁迫下4种不同石竹属植物的基因表达分析
Fig.3 Analysis of gene expression in four *Dianthus* plants under drought stress

SOD 活性开始急剧下降;瞿麦(D1)和常夏石竹(D2)则在干旱胁迫前期 SOD 活性下降,随后 SOD 活性平稳上升,表现出对干旱胁迫有较强的适应性。

3.2 抗氧化酶基因表达量分析

本试验中,两个基因在 4 种石竹属植物不同干旱胁迫时期的相对表达量变化趋势不一致。在干旱胁迫前期,*DtPOD* 基因的表达量在瞿麦(D1)和常夏石竹(D2)较中国石竹(D3)和须苞石竹(D4)增幅大,其抗旱性强弱与表达量呈正相关,表达量越高,其抗旱性越强。对于 *DtSOD* 基因,干旱胁迫前期,抗旱性强的植物 SOD 酶活较低;在干旱胁迫中后期,酶活性逐渐升高,抗旱性越强,该基因表达量越高,可能是由于基因调控表达在时间和空间上的差异导致,因此需要深入探究。

综上所述,在不同的干旱胁迫处理下,4 个不同石竹属植物在形态、生理以及抗氧化酶基因表达方面表现出不同的反应。结合隶属函数法对干旱胁迫下的不同指标进行综合评价,得出 4 个不同石竹属植物的耐旱性由强到弱依次为:常夏石竹(D2)>瞿麦(D1)>须苞石竹(D4)>中国石竹(D3)。

参考文献:

[1] 张双喜,徐兆师,张改生,等.转 W16 小麦抗旱新品系的创制及抗旱生理机制分析[J].中国农业科学,2011,44(24):4971-4979.

[2] 段娜,王佳,刘芳,陈海玲,等.植物抗旱性研究进展[J].分子植物育种,2018,16(15):5093-5099.

[3] 孙新竹.常夏石竹(*Dianthus plumarius*)抗旱性初步研究[D].哈尔滨:东北林业大学,2006.

[4] 姚侠妹,偶春,卓丽环,等.引种地被石竹的水分生理特性和抗旱性[J].东北林业大学学报,2012,40(05):46-50+70.

[5] 侯彦林,李敬亚,米长虹,等.土壤墒情诊断理论和方法[J].生态学杂志,2017,36(12):3329-3335.

[6] 张智猛,万书波,戴良香,等.花生抗旱性鉴定指标的筛选与评价[J].植物生态学报,2011,35(1):100-109.

[7] 钱璐璜,雷江丽,庄雪影.华南地区 8 种常见园林地被植物抗旱性比较研究[J].西北植物学报,2012,32(4):759-766.

[8] 赵海泉.基础生物学实验指导植物生理学分册[M].北京:中国农业大学出版社,2008:1.

[9] 伍春莲.黄芪愈伤组织的培养及其蛋白质含量的测定[J].西华师范大学学报(自然科学版),2009,30(2):138-140.

[10] 高俊凤.植物生理学实验指导[M].北京:高等教育出版社,2006:210-211+228.

[11] 裴宗平,余莉琳,汪云甲,等.4 种干旱区生态修复植物的苗期抗旱性研究[J].干旱区资源与环境,2014,28(3):204-208.

[12] 李柏贞,周广胜.干旱指标研究进展[J].生态学报,2014,34(05):1043-1052.

[13] 刘周.北丝石竹的种子繁殖及干旱胁迫对其影响的研究[D].哈尔滨:东北林业大学,2012.

[14] Rigoberto R S, Josué K S, Jorge A A G, et al. Biomass distribution, maturity acceleration and yield in drought stressed common bean cultivars[J].Field Crops Research,2004,85(2):203-211.

[15] 彭远英,颜红海,郭来春,等.燕麦属不同倍性种质资源抗旱性状评价及筛选[J].生态学报,2011,31(9):2478-2491.

[16] 张常青,洪波,李建科,等.地被菊花幼苗耐旱性评价方法研究[J].中国农业科学,2005,38(4):789-796.

[17] 吴芹,张光灿,裴斌,等.3 个树种对不同程度土壤干旱的生理生化响应[J].生态学报,2013,33(12):3648-3656.

[18] 裴斌,张光灿,张淑勇,等.土壤干旱胁迫对沙棘叶片光合作用和抗氧化酶活性的影响[J].生态学报,2013,33(5):1386-1396.

[19] 田又升,王志军,于航,等.干旱胁迫对不同抗旱性棉花品种抗氧化酶活性及基因表达的影响[J].西北植物学报,2015,35(12):2483-2490.

[20] Umezawa T, Fujita M, Fujita Y, et al. Engineering drought tolerance in plants; discovering and tailoring genes to unlock the future[J].Current Opinion in Biotechnology,2006,17(2):113-122.

[21] 杜成忠.不同甘蔗品种抗旱性的生理和分子机制[D].南宁:广西大学,2018.

[22] 马宗仁,刘荣堂.牧草抗旱生理的基本原理[M].兰州:兰州大学出版社,1993.