文章编号:1000-7601(2019)06-0037-06

doi:10.7606/j.issn.1000-7601.2019.06.06

干旱胁迫对蒙原欧李光合特性及叶肉 细胞超微结构的影响

邢钟毓,李连国,郭金丽,张晓艳,李晓艳

(内蒙古农业大学园艺与植物保护学院,内蒙古 呼和浩特 010019)

摘 要:采用盆栽试验研究干旱胁迫对蒙原欧李光合参数和叶肉细胞超微结构的影响。结果表明:与正常供水 (CK)相比,在轻度干旱(LD)胁迫下,蒙原欧李净光合速率(Pn)、蒸腾速率(Tr)、气孔导度(Gs)和水分利用效率 (WUE)显著降低,而胞间 CO₂浓度(Ci)与 CK 差异不显著,叶绿素含量达到最大值,叶肉细胞超微结构无明显变化且 未出现伤害症状,但细胞壁明显增厚;在中度干旱(MD)胁迫下,蒙原欧李 Pn、Tr、Gs 和 WUE 持续降低,Ci 逐渐上升, 叶绿素含量下降,叶肉细胞超微结构发生变化并出现伤害症状;在重度干旱(SD)胁迫下,蒙原欧李 Pn、Tr、Gs 和 WUE 降至最低(分别是 CK 的 9.09%、45.19%、3.16%和 20.39%),Ci 达到最大(CK 的 2 倍),叶绿素含量降到最低,叶肉细 胞超微结构发生明显变化并出现严重伤害症状,叶绿体膜系统瓦解,细胞核内物质流出,线粒体外膜消失,细胞壁变 薄。因此推测,干旱胁迫诱导蒙原欧李叶肉细胞超微结构先发生改变,进而影响叶绿素合成和光合特性,但在细胞 超微结构变化过程中也出现抗性反应,进一步证明蒙原欧李具有较强的抗旱性。

关键词:蒙原欧李;干旱胁迫;光合作用;叶绿素含量;超微结构

中图分类号:S662.5 文献标志码:A

Effects of drought stress on photosynthetic characteristics and ultrastructure of mesophyll cells of Mengyuan *Cerasus humilis*

XING Zhongyu, LI Lianguo, GUO Jinli, ZHANG Xiaoyan, LI Xiaoyan

(College of Horticulture and Plant Protection, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot, Inner Mongolia 010019, China)

Abstract: The effects of drought stress on photosynthetic parameters and ultrastructure of mesophyll cells in Mengyuan *Cerasus humilis* were studied with a pot experiment. The results showed that compared with normal water supply (CK), the net photosynthetic rate (Pn), transpiration rate (Tr), stomatal conductance (Gs), and water use efficiency (WUE) of Mengyuan *Cerasus humilis* were significantly decreased by water stress while intercellular CO₂ concentration (Ci) was not significantly different from that of CK, the chlorophyll content reached the maximum and there was no obvious change and no injury symptom in ultrastructure of mesophyll cells, but the cell wall was obviously thickened under mild drought (LD) stress. The Pn, Tr, Gs, and WUE of Mengyuan *Cerasus humilis* continuously decreased, and Ci gradually increased, chlorophyll content was lower, and there was obvious changes and minor damages in the ultrastructure of mesophyll cells under moderate drought (MD) stress. The Pn, Tr, Gs, and WUE of Mengyuan *Cerasus humilis* decreased to the lowest (9.09%, 45.19%, 3.16%, and 20.39% of CK, respectively), the *Ci* reached the maximum (2 times of CK), chlorophyll content decreased to the lowest, and the ultrastructure of mesophyll cells was obviously changed and seriously damaged under severe drought (SD) stress, including the chloroplast membrane system collapsed, the material in the nucleus exuded, the outer mitochondrial membrane disappeared and the cell wall became thinner. It was speculated that the ultrastructure of mesophyll cells of Mengyuan *Cerasus humilis* was changed firstly under drought stress, then the chlorophyll synthesis and

收稿日期:2019-03-26 修回日期:2019-10-17

基金项目:内蒙古自治区自然科学基金项目(2018MS03052);内蒙古农业大学高层次人才引进科研启动项目(NDYB2016-16);内蒙古农业大学品种选育专项"内蒙古高原特色优质欧李新品种选育及应用研究"(YZGC2017019)

作者简介:邢钟毓(1995-),女,内蒙古呼和浩特人,硕士研究生,研究方向为果树栽培生理。E-mail:1965046266@qq.com 通信作者:李晓艳(1979-),女,吉林磐石人,博士,讲师,主要从事干寒地区果树逆境生理和分子机制研究。E-mail:lixiaoyan684@126.com photosynthetic characteristics were affected. It was proved that Mengyuan *Cerasus humilis* had strong drought resistance because of its high resistance reaction to the changes of the ultrastructure.

Keywords: Mengyuan Cerasus humilis; drought stress; photosynthesis; chlorophyll content; ultrastructure

欧李(*Cerasus humilis*(Bge). Sok)属于蔷薇科樱 桃属,是我国特有的野生果树之一,主要分布在我 国东北、华北和西北干旱地区。欧李植株矮小,根 系庞大,具有极强的水土保持、防风固沙能力,是我 国三北地区植被恢复、生态建设的优良果树树 种^[1]。欧李果实营养丰富,尤其是鲜果含钙量 (79.09 mg·100g⁻¹)为水果之冠,适合加工成果酱 和果酒;种仁是正宗的中药"郁李仁";叶片可以制 茶,具有较高的经济价值。内蒙古高原是我国野生 欧李资源最为丰富的地区,该地区欧李资源具有较 为突出的抗旱和抗寒能力。蒙原欧李是内蒙古农 业大学欧李科研团队利用内蒙古高原欧李资源进 行自然杂交、实生优选培育出来的抗寒抗旱优质丰 产系列欧李新品系。

欧李抗旱性及抗旱机理研究受到专家学者们 的广泛关注。为了解析欧李的抗旱机理,研究人员 采用不同试验材料,通过干旱胁迫处理,测定得出 多种生理指标、光合参数和叶绿素荧光变化有差 异,最终均表明欧李具有极强的抗旱能力^[2-4]。干 旱胁迫导致植物光合作用降低,是因为叶片超微结 构发生改变,而且超微结构的损伤程度与植物的耐 旱性相关^[5]。但在干旱胁迫下欧李光合作用变化 规律与叶片超微结构的关系还没有相关报道。本 研究以蒙原欧李为试材,测定不同程度干旱胁迫下 欧李叶片光合参数和叶绿素含量,观察叶肉细胞超 微结构的变化,分析蒙原欧李在干旱条件下光合作 用下降的原因,为解析欧李抗旱生理机制提供依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

蒙原欧李2年生苗,材料来源于内蒙古农业大 学欧李科研与示范基地。

1.2 试验方法

1.2.1 材料处理 选长势一致的 2 年生健壮欧李 苗,5 月份定植于花盆中(上口径×下口径×高:25 cm ×18 cm×20 cm),基质配比为普通园土:细沙=4: 1,每盆基质 7.5 kg,每盆 1 株,放置于避雨大棚中养 护,于生长旺期选取长势一致的盆栽苗按试验设计 分批停水进行干旱胁迫处理,9 月 3 号傍晚处理完 成,次日上午 9:00-11:00 点集中采样用于各项 指标测定。试验设置4个处理:轻度胁迫(LD)无浇水8d;中度胁迫(MD)无浇水12d;重度胁迫(SD) 无浇水16d;正常供水(CK)于8月18日傍晚浇透水,以后每4d于傍晚少量补水一次(根据当天盆重减少情况)。每处理6盆,设置3次重复。

1.2.2 土壤含水量及叶片相对含水量测定 土壤 含水量用烘干法测定:土壤含水量(SWC)=(M_1 - M_2)/(M_2 - M_0)×100%,其中, M_0 为烘干空铝盒质量 (g); M_1 为烘干前铝盒及土样质量(g); M_2 为烘干后 铝盒及土样质量(g)。叶片相对含水量采用烘干法 测定:叶片相对含水量(LRWC)=(M_0 - M_1)/(M_2 - M_1)×100%,其中, M_0 为叶片初始鲜重(g); M_1 为叶 片干重(g); M_2 为叶片饱和鲜重(g)。

1.2.3 光合参数测定 在9月4日(晴天)上午
9:00-11:00采用便携式光合作用测定系统 (CIRAS-3, PP-System 公司,美国),选择欧李植株 生长健壮并完全展开的功能叶片(从植株顶端数第
25~30片叶),测定净光合速率(*Pn*)、蒸腾速率 (*Tr*)、气孔导度(*Gs*)、胞间 CO₂浓度(*Ci*)和水分利 用效率(*WUE*)。光源为 LED,光合有效辐射 PAR 为1 200 μmol·m⁻²·s⁻¹,每个处理3次重复。

1.2.4 叶绿素含量测定 叶绿素含量采用 80% 丙酮提取法^[6]。

1.2.5 叶片超微结构观测 取植株顶端数第25~ 30片新鲜叶片,分别切成大小约为0.5 mm×0.5 mm 组织块,迅速投入固定液(0.2 mol・L⁻¹磷酸缓冲液 配制2.5%戊二醛)4℃固定4h。然后用PBS缓冲 液冲洗3次,每次1 min。1%锇酸4℃固定2h后用 PBS缓冲液冲洗3次,每次10 min。乙醇系列梯度 (30%、50%、70%、90%、100%)脱水每次10 min,其 中100%两次。Epon812环氧树脂包埋,37℃、45℃、 65℃温箱固化,每级温度24h。超薄切片机 (Ultracut E, Reichert-Jung公司,奥地利)切片,醋酸 双氧铀硝酸铅染色。透射电镜(JEM-1200EX, Jeol 公司,日本)观察,每个样品取10个视野。

1.3 数据分析

采用 Excel 和 SPSS 软件进行数据统计分析,采 用单因素方差分析的最小显著差异法(LSD)比较同 一指标不同处理间的差异显著性。 2 结果与分析

2.1 干旱胁迫对土壤含水量及叶片相对含水量的 影响

随着干旱胁迫程度加重,土壤含水量和叶片相 对含水量变化趋势一致,随干旱胁迫时间的延长逐 渐降低(图1)。不同处理间差异均达到了显著水 平,其中SD处理降幅最大,土壤含水量和叶片相对 含水量分别降为CK的21.60%和78.21%(P< 0.05)。蒙原欧李在SD处理时依然能保持较高的 叶片相对含水量,这与其特殊的叶片结构有关,蒙 原欧李叶片狭窄,叶片小而厚,气孔密度大但气孔 较小,水分散失的少。

2.2 干旱胁迫对蒙原欧李叶片光合参数的影响

随着干旱胁迫程度的加重,蒙原欧李各光合参数变化趋势明显(图 2)。Pn、Tr、Gs、WUE 变化趋势一致,即随着干旱胁迫程度的加重各参数值逐渐降低;除Gs在MD处理和SD处理之间差异不显著外,其他参数在不同胁迫处理条件下各处理间均差异显著(P<0.05)。Pn在MD处理时降幅最大,较LD处理下降63.11%,在SD处理时降到最低,为CK的9.09%,说明此时光合作用产生的能量与呼吸消耗的

能量基本持平。Tr、WUE 与 Gs 均在 SD 处理下最低,分别为 CK 的 45.19%、20.39%和 3.16%,说明随着胁迫程度的逐渐加重,欧李叶片通过关闭气孔来降低蒸腾速率,以保持叶片水分来抵抗不良环境,这也是欧李植株抗旱的一种表现。



Note: Different lowercase letters in the figure represent significant differences at the level of 0.05. The same below.

图 1 蒙原欧李在不同干旱胁迫程度下土壤含水量 及叶片相对含水量的变化

Fig.1 Changes of soil water content and relative water content of leaves in Mengyuan *Cerasus humilis* under different drought stresses



Fig.2 Changes of photosynthetic parameters of Mengyuan Cerasus humilis under different drought stresses

*Ci*与其他光合参数变化趋势相反,随干旱胁迫 程度的加重呈逐渐上升趋势。LD处理与CK相比, 差异不显著,说明在LD处理下光合机构仍能正常 运作;但随着干旱胁迫时间的延长,*Ci*显著升高,在 SD处理时到达最高值,是CK的2倍,而此时*Cs*达 到最低值,说明在SD处理下大部分气孔已经关闭, *Ci*仍急剧升高可能是由于光合机构受损失去了正 常的运作能力。

2.3 干旱胁迫对蒙原欧李叶绿素含量的影响

随着胁迫程度的加重,蒙原欧李叶片叶绿素含量先升后降,各处理间差异显著(P<0.05)(图3)。 在 LD 处理下,蒙原欧李对不良环境出现应激反应, 叶片水分减少,叶绿素呈现相对"浓缩",此时含量 达到最高值(3.10 mg · g⁻¹),与 CK 相比增加 6.59%;随干旱胁迫加重,水分缺失导致蒙原欧李叶 片细胞生理机能发生改变,叶绿素合成减少或受 阻,分解加快,因此叶绿素含量迅速降低,SD 处理下 叶绿素含量降至最低(2.77 mg · g⁻¹)。

2.4 干旱胁迫对蒙原欧李叶肉细胞超微结构的 影响

2.4.1 千旱胁迫对细胞核超微结构的影响 干旱 胁迫程度加大使蒙原欧李叶肉细胞细胞核变的不 规则,染色质浓缩,甚至解体消失。CK 细胞核呈球 形,结构完整,双层膜完整清晰,核质均匀(图4A);



图 3 蒙原欧李在不同干旱胁迫程度下叶绿素含量变化 Fig.3 Changes of chlorophyll content in Mengyuan

Cerasus humilis under different drought stresses



注:N:细胞核;NH:核膜;CW:细胞壁;PM:细胞质膜;CH:叶绿体;CM:叶绿体膜;Mi:线粒体;C:基粒;SG:淀粉粒; V:液泡;OC:嗜锇颗粒。

(A)正常供水细胞核结构×50000;(B)正常供水叶绿体及线粒体结构×50000;(C)轻度胁迫细胞核结构×30000; (D)轻度胁迫叶绿体及线粒体结构×50000;(E)中度胁迫细胞核结构×30000;(F)中度胁迫叶绿体及线粒体结构× 50000;(G)重度胁迫细胞核及线粒体结构×30000;(H)重度胁迫叶绿体结构×30000。

Note: N: Nucleus; NH: Nuclear hole; CW: Cell wall; PM: Plasma membrane; CH: Chloroplast; CM: Chloroplast membrane; Mi: Mitochondria; G: Grana; SG: Starch grain; V: Vacuole; OG: Osmiophilic granule.

(A) The structure of nucleus under normal water supply×50000; (B) The structure of chloroplast and mitochondrial under normal water supply×50000; (C) The structure of nucleus under mild stress×30000; (D) The structure of chloroplast and mitochondrial under mild stress×50000; (E) The structure of nucleus under moderate stress×30000; (F) The structure of chloroplast and mitochondrial under moderate stress×50000; (G) The structure of nucleus and mitochondrial under severe stress×30000; (H) The structure of chloroplast under severe stress×30000.

图 4 蒙原欧李在不同干旱胁迫程度下叶肉细胞超微结构变化

Fig.4 Ultrastructural changes of mesophyll cells in Mengyuan Cerasus humilis under different drought stresses

LD 处理下细胞核变为不规则球形,核膜清晰,核膜 内陷,核质均匀一致(图4C);MD 处理下核质浓缩, 核膜变形,外膜模糊,出现部分断裂(图4E);SD 处 理下细胞核失去正常结构,严重变形、变小,核膜出 现大面积溶解,核内物质流出,几乎解体(图4G)。

2.4.2 千旱胁迫对细胞壁的影响 随干旱胁迫程 度增大,蒙原欧李叶肉细胞细胞壁先厚后薄。LD处 理下细胞壁最厚(700 nm),比CK(680.58 nm)厚 19.42 nm, MD和SD处理时细胞壁厚度均小于CK, 分别为629.42、500 nm。CK及LD处理时细胞壁和 质膜清晰,细胞未发生质壁分离(图4B,4D); MD处 理时,部分细胞质膜内陷,出现质壁分离(图4F); SD处理时质壁分离严重,细胞器崩溃降解(图 4H)。

2.4.3 干旱胁迫对叶绿体超微结构的影响 蒙原 欧李叶肉细胞叶绿体随干旱胁迫程度加大变化明 显,逐渐失去完整结构。CK 叶绿体结构完整.呈梭 形沿其长轴方向分布于质膜内侧,双层被膜结构清 晰完整,基粒片层垛叠整齐有序(图 4A,4B);LD 处 理下其排列整齐但有轻微肿胀现象,部分基粒类囊 体变松散,基粒片层间距变宽,但片层结构清晰可 辨,含较多淀粉粒和少量嗜锇颗粒(图 4C,4D);MD 处理下叶绿体加剧膨胀,由梭形向圆形变化,外膜 模糊,基质片层被拉长变细出现断裂离散现象,呈 丝状片层结构,嗜锇颗粒数明显增多、体积变大,有 较多大体积淀粉粒,个别叶绿体弯曲有脱离质膜内 侧移向细胞中央的趋势(图 4E,4F);SD 处理下叶绿 体进一步肿胀变形并脱离质膜内侧,内部出现空 腔,膜系统结构几乎解体,淀粉粒数量减少,大量嗜 锇颗粒流入细胞质(图 4G.4H)。

2.4.4 千旱胁迫对线粒体超微结构的影响 随干 旱胁迫程度增大,线粒体整体结构变化不大,大部 分未见明显破裂。CK线粒体呈圆球或椭球形随机 散布在细胞质中,双层膜结构完整,嵴丰富明显,基 质浓厚(图4B);LD处理下嵴出现一定程度断裂 (图4D);MD处理下线粒体膜发生断裂溶解,嵴部 分断裂,内腔出现空洞,线粒体变得模糊(图4F); SD处理下外膜几乎消失,嵴严重减少且基质变稀 薄,线粒体模糊不清几近消失(图4G)。

3 讨论与结论

土壤干旱胁迫对植物生长和代谢的影响是多 方面的,其中对光合作用的影响尤其突出和重 要^[7]。从植物本身来说,干旱胁迫导致光合作用的 降低受到气孔与非气孔因素的双重影响[8-10]。研究 普遍认为,植物在短期逆境条件下光合作用降低主 要是气孔限制的作用,植物在干旱胁迫下,为了降 低蒸腾作用、保持水分而关闭气孔,从而使 Gs 降低, 蒸腾速率降低,进而引起光合速率的降低^[11]。本研 究也验证了这个结论,蒙原欧李在 LD 处理下, Gs 下 降,叶片气孔关闭以减少蒸发,同时阻碍了外界 CO, 进入叶肉细胞, Ci 变化不明显,导致蒙原欧李 Pn 降 低,这说明此时光合作用的受限主要是由气孔限制 引起的。随着胁迫加重,在 MD 和 SD 处理下 Gs 显 著降低,但二者差异不显著,而此时 Ci 显著上升,在 SD 时达到 CK 的 2 倍, Pn 降至最低值。说明干旱胁 迫程度进一步加重时,气孔不是光合作用降低的决 定性因素,蒙原 Pn 降低可能是因为叶绿体和线粒 体光合机构受损无法进行正常的光合作用引起的。 为了进一步证实这一结论,对干旱胁迫下的蒙原欧 李叶绿素含量进行了测定,结果发现叶绿素含量先 升后降,LD时达到最高值,较CK增加了6.59%,这 可能是通过增加叶绿素合成保护光合机构不受破 坏,维持叶片正常光合作用来抵抗逆境,是蒙原欧 李具有较强的抗旱能力的体现。但随胁迫程度加 重,叶绿体结构发生变化,叶绿素含量下降,这也是 导致光合作用降低的主要原因之一。本研究结论 与一些学者研究结果一致,如杨锐等^[12]在野生酸枣 上的研究,也发现在干旱胁迫下叶绿素含量先升后 降,但还有些研究认为叶绿素含量会随着干旱胁迫 程度的加深而减少[13],这可能与研究物种的抗旱能 力有关,蒙原欧李和野生酸枣都是抗旱植物的典型 代表。

叶绿素含量和光合参数的变化,究其主要原因 就是在不同的干旱胁迫处理条件下,植物叶片叶肉 细胞超微结构发生不同程度的变化,其中叶绿体和 线粒体是对胁迫较敏感且所担负功能较为重要的 两个细胞器^[14]。本研究发现,在 CK 处理下叶肉细 胞中的叶绿体呈梭形紧贴于细胞壁,叶绿体这种分 布方式有利于大气中的 CO₂向叶绿体中扩散,促进 光合作用^[15]。随干旱胁迫程度加重,蒙原欧李叶绿 体移向细胞中央,由梭形逐渐肿胀变形,基粒片层 结构紊乱,双层膜破裂,出现空腔,内容物流出,嗜 锇颗粒和淀粉粒明显增多,而叶绿体这些形态变化 证明蒙原欧李在干旱胁迫严重时光合机构遭到破 坏,导致光合作用降低。与叶绿体相比,线粒体是 细胞中较不敏感的细胞器,受害程度较小^[16-17]。研 究发现,只有在 MD 和 SD 处理下蒙原欧李线粒体结 构才会遭到破坏,功能降低甚至消失,不能提供转 运碳水化合物所需的能量,影响叶绿体光合产物输 出,进而导致大量淀粉累积在叶绿体内,形成淀粉 颗粒;当叶片中淀粉颗粒量达到一定水平时,淀粉 会对类囊体造成机械损伤,引起叶绿体光合速率和 光合活性降低^[18]。叶绿体和线粒体损伤意味着新 陈代谢发生紊乱,引起光抑制,导致光合能力下降, 这也是蒙原欧李随着干旱胁迫程度加重光合作用 降低的因素之一。

此外,我们研究发现蒙原欧李叶肉细胞在 LD 处理下的细胞壁厚度(700 nm)要明显高于 CK (680.58 nm)、MD 处理(629.42 nm)和 SD 处理(500 nm),这可能是蒙原欧李在遇到外界环境胁迫时所 做出的适应环境的改变,也是欧李抗旱性强的一种 表现。吴建慧等^[19]在委陵菜属植物研究中也发现 干旱胁迫后有细胞壁增厚的现象,但未报道细胞壁 厚度与植物抗逆性是否相关,因此需要进一步对蒙 原欧李其他品种或资源进行综合分析,准确得出细 胞壁增厚能否作为评价欧李抗旱性指标之一的 结论。

参考文献:

- [1] 高文蕊,胡银松,王瑞芳,等.干旱条件下叶黄素循环抑制剂对欧李 光合指标的影响[J].森林工程,2015,31(2):71-74.
- [2] 周丽娟.干旱胁迫下欧李幼苗的生理响应与差异蛋白表达分析 [D].哈尔滨:东北林业大学,2014.
- [3] 尹赜鹏,刘雪梅,商志伟,等.不同干旱胁迫下欧李光合及叶绿素荧 光参数的响应[J].植物生理学报,2011,47(5):452-458.
- [4] 段娜,贾玉奎,郝玉光,等.干旱胁迫对欧李叶绿素荧光特性的影响[J].西北林学院学报,2018,33(6):10-14.

- [5] 郁慧,刘中亮,胡宏亮,等.干旱胁迫对 5 种植物叶绿体和线粒体超 微结构的影响[J].植物研究,2011,31(2):152-158.
- [6] 高俊凤.植物生理学实验指导[M].北京:高等教育出版社,2006.
- [7] 任小龙,贾志宽,丁瑞霞,等.我国旱区作物根域微集水种植技术研 究进展及展望[J].干旱地区农业研究,2010,28(3):83-89.
- [8] 李敏敏,袁军伟,韩斌,等.干旱和复水对两种葡萄砧木叶片光合和 叶绿素荧光特性的影响[J].干旱地区农业研究,2019,37(1): 221-226.
- [9] Wang Z B, Li G F, Sun H Q, et al. Effects of drought stress on photosynthesis and photosynthetic electron transport chain in young apple tree leaves [J]. Biology Open, 2018, 7(11) :bioo35279.
- [10] 李俊周,乔江方,李梦琪,等.短时水分胁迫对水稻叶片光合作用的 影响[J].干旱地区农业研究,2017,35(3):126-129,277.
- [11] 王静,康林玉,刘周斌,等.干旱对植物影响的研究进展[J].湖南农 业科学,2017,(7):123-126,130.
- [12] 杨锐,郎莹,张光灿,等.野生酸枣光合及叶绿素荧光参数对土壤干 旱胁迫的响应[J].西北植物学报,2018,38(5):922-931.
- [13] Wallin G, Karlsson P E, Sellden G, et al. Impact of four years exposure to different levels of ozone, phosphorus and drought on chlorophyll, mineral nutrients and stem volum of Noway spruce Piceaabies [J]. Plant Physiology, 2002, 114(2):192-206.
- [14] 张丽莉,石瑛,祁雪,等.干旱胁迫对马铃薯叶片超微结构及生理指标的影响[J].干旱地区农业研究,2015,33(2):75-80.
- [15] Von C S, Evans J R. Enhancing C3 photosynthesis [J]. Plant Physiology, 2010, 154(2):589-592.
- [16] Wang S C, Liang D, Li C, et al. Influence of drought stress on the cellular ultrastructure and antioxidant system in leaves of drought-tolerant and drought-sensitive apple rootstocks[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2012, 51:81-89.
- [17] 徐萍,李进,吕海英,等.干旱胁迫对银沙槐幼苗叶绿体和线粒体超 微结构及膜脂过氧化的影响[J].干旱区研究,2016,33(1): 120-130.
- [18] Valya V, Lyudmila S-S, Klimentina D, et al. Variety-specific response of wheat (*Triticum aestivum* L.) leaf mitochondria to drought stress[J]. Journal of Plant Research, 2009, 122(4):445-454.
- [19] 吴建慧,崔艳桃,赵倩竹.干旱胁迫下4种委陵菜属植物叶片的超 微结构[J].草业科学,2012,29(11):1724-1730.