

不同沙棘品种抗旱性的比较

何彩云¹, 李梦颖¹, 罗红梅², 高国日¹, 张建国^{1,3*}

(1. 中国林业科学研究院林业研究所, 国家林业局林木培育重点实验室, 北京 100091; 2. 中国林业科学研究院沙漠林业实验中心, 内蒙古 磴口 015200; 3. 南京林业大学南方现代林业协同创新中心, 江苏 南京 210037)

摘要:沙棘抗旱性是多因素作用的结果, 如果只利用单因素/单项指标评价其抗逆性, 则具有一定的片面性。本研究对干旱胁迫下 4 个沙棘品种的多项生理生化指标的变化进行比较分析, 并通过主成分分析和综合评价发现: 乡土中国沙棘(河北丰宁种源)品种的抗旱性最强, 引进大果沙棘—乌兰格木品种的抗旱性最差, 引进的 4 个沙棘品种抗旱能力强弱的排序为: 丰宁(0.619) > 楚伊(0.445) > 向阳(0.390) > 乌兰格木(0.274)。净光合速率、蒸腾速率、气孔导度、叶水势、谷胱甘肽还原酶和脱落酸的含量可作为沙棘抗旱性的判定指标。随着干旱胁迫的加剧, 与对照相比, 4 个引沙棘品种的净光合速率、蒸腾速率、气孔导度和叶水势均下降, 而超氧化物歧化酶活性、细胞膜透性、谷胱甘肽还原酶和四大激素均上升, 这说明干旱逆境胁迫影响了沙棘正常的生长发育过程, 同时通过内在的生理生化指标的改变来增加其自身对逆境胁迫的抵抗能力。这些将为沙棘抗旱树种的筛选和进一步的杂交育种提供依据。

关键词:沙棘; 干旱胁迫; 抗旱能力

中图分类号: S722.36

文献标识码: A

Comprehensive Evaluation on Drought Resistance of *Hippophae rhamnoides*

HE Cai-yun¹, LI Meng-ying¹, LUO Hong-mei², GAO Guo-ri¹, ZHANG Jian-guo^{1,3}

(1. Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation, State Forestry Administration, Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China; 2. Experimental Center of Desert Forestry, Chinese Academy of Forestry, Dengkou 015200, Inner Mongolia, China; 3. Collaborative-Innovation Center of Sustainable Forestry in Southern China, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, Jiangsu, China)

Abstract: The drought resistance of *Hippophae rhamnoides* relates to the effects of multiple factors. It is one-sided to evaluate its resistance using single factor (single indicator). The drought resistance based on physiological and chemical indices in four *H. rhamnoides* species was evaluated by principal components analysis and subordinate function analysis. The results showed that the native species (*H. rhamnoides* ssp. *Sinensis*, Fengning; FN) had the strongest drought resistance compared with the other three exotic species (*H. rhamnoides* ssp. *Mongolia*, Xianyang, XY; *H. rhamnoides* ssp. *Mongolia*, Chuyi, CY; and *H. rhamnoides* ssp. *Mongolia*, Wulangemu, WL). The *H. rhamnoides* L. Wulangemu had the weakest drought resistance. And the capacity of drought resistance of the four species is gauged as follows: FN (0.619) > CY (0.445) > XY (0.390) > WL (0.274). It was also found that the net photosynthetic rate, transpiration rate, stomatal conductance, leaf water potential, glutathione reductase and ABA content could be used as the indicators to determine the drought resistance. In addition, with the increasing of drought stress, the net photosynthetic rate, transpiration rate, stomatal conductance, water potential de-

收稿日期: 2014-11-05

基金项目: 林业公益性行业科研专项(201504103); 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金项目(RIF201404)

作者简介: 何彩云(1978—), 女, 博士, 副研究员. 主要从事树木逆境生理及分子生物学研究.

* 通讯作者.

creased, while the catalase activity, cell membrane permeability, glutathione reductase and the four kinds of hormones increased. This implies that the growth and development process of *H. rhamnoides* was affected under the drought stress, and they increased their own resistant ability through the internal physiological and chemical indicators changing. These will provide a scientific basis for drought-resistant species selection and cross-breeding of *H. rhamnoides*.

Key words: *Hippophae rhamnoides*; drought stress; drought resistance capacity

沙棘(*Hippophae rhamnoides* L.)是生长快、适应性强的灌丛,能在贫瘠的土地上生长,而且耐酸碱、抗旱、抗寒,是比较好的土壤改良植物。沙棘还是典型的克隆植物,根蘖和空间拓展能力极强,短期内迅速郁闭成林,具较高的水土保持效益,因此,称为水土保持的“生态先锋树种”。另外,沙棘的果实含有多种维生素、类胡萝卜素和人体所需要的多种氨基酸,叶内含有多种活性物质,具有医药及日化工业开发的前景。因此,培育生态价值和经济效益高的沙棘品种成为林业生态建设的焦点。以往关于沙棘属植物的研究主要集中在其地理分布与系统分类、种质资源与品种培育、药用食用、植被恢复以及适应性等方面^[1-8]。沙棘的抗旱性研究比较多,但大多集中于单项指标的变化分析^[9-12],缺乏多指标综合分析。由于树木的抗旱性是多因素作用的结果,如果只利用单因素/单项指标评价其抗逆性,则具有一定的片面性。作者在前期的研究中,已对不同品种大果沙棘种子和果实特性^[13]、生长性状、结果产量^[14]等进行了详细的观测和比较分析,并对大果沙棘品种的引进和生态经济适应性进行了综合评价,确定了其相应的适生区,提出了栽培模式^[15];但还缺乏对不同沙棘品种的抗旱生理生化基础的研究。本文将对乡土中国沙棘(河北丰宁种源)品种和引进的3个大果沙棘品种(向阳、楚伊、乌兰格木)在干旱胁迫下的多项生理生化指标进行分析,通过主成分和综合评价分析比较品种之间的抗旱差异性和共性,为沙棘抗旱树种的筛选和进一步的杂交育种提供科学的理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

本试验用的材料采自中国林业科学研究院沙漠林业实验中心,为1、2年生沙棘根蘖苗,分别是乡土中国沙棘(河北丰宁种源)(*H. rhamnoides* ssp. *Sinensis*, Fengning, FN)、引进大果沙棘向阳、楚伊和乌兰格木(*H. rhamnoides* ssp. *Mongolia*, Xian-

yang, XY; *H. rhamnoides* ssp. *Mongolia*, Chuyi, CY; *H. rhamnoides* ssp. *Mongolia*, Wulangemu, WL)品种。温室盆植3个月后,选取健康、生长均匀、高度一致的苗木移到人工气候室分别进行干旱处理。

1.2 试验方法

本试验共分为2个组,分别为对照组和干旱处理组。生长条件:10 h光照($600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),白天和晚上温度分别为25、20℃,相对湿度为 $70\% \pm 10\%$, CO_2 浓度为 $(375 \pm 10) \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。

对照组为正常浇水组(CK),水分控制在 $30\% \pm 5\%$ 土壤体积含水量(75%~85%田间持水量)。干旱处理组分2个梯度:中度干旱组(D1),土壤体积含水量为 $20\% \pm 5\%$ (45%~55%田间持水量);重度干旱组(D2),土壤体积含水量 $15\% \pm 5\%$ (25%~35%田间持水量),2个梯度处理均持续30 d后分别取样。土壤含水量采用WET土壤三参数速测仪Moisture Meter-HH2(Delta-T Devices Ltd)测定,每隔1 d测量;同时辅之称质量法,隔天称质量,及时补充散失的水分。为了防止土壤表面的水分蒸发,用塑料袋从植株的基部将盆密封。

1.3 测定指标及方法

在生长季节用LI-6400便携式光合仪(LI-COR, Inc. Lincoln, NE, USA)分别测定正常供水及干旱胁迫条件下4个沙棘品种的净光合速率(P_n , $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、蒸腾速率(Tr , $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)和气孔导度($Cond$, $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。每个测量3次,选择植株上部完全开展、位置基本相同的成熟叶片进行测定。测量条件:连接红蓝固定光源,固定光强为 $600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,温度25℃,相对湿度70%, CO_2 浓度为 $375 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$;同时分别测定各种处理条件下的其他指标。叶片面积(LA , cm^2)用叶面积仪测定法,叶水势(WP , MPa)用压力室法,超氧化物歧化酶活性(SOD , $\text{U} \cdot \text{g}^{-1}$)用氯化硝基四氮唑蓝(NBT)光化还原法,细胞膜透性(CMP , %)用电导法,丙二醛含量(MDA , $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$)用硫代巴比妥酸(TBA)比色法,谷胱甘肽还原酶活性(GR , $\text{U} \cdot \text{g}^{-1}$)

用希尔反应^[16],四大激素(脱落酸,ABA;生长素,IAA;赤霉素,GA₃;玉米素,ZR)含量($\text{ng} \cdot \text{g}^{-1}$)用酶联免疫吸附试验(ELISA)法^[17]。

1.4 统计分析

利用 Excel2003 对数据进行分析,并用 SPSS16.0 对其进行方差分析、主成分分析和综合分析^[18,19],并结合隶属函数进行综合评价。

2 结果与分析

2.1 各单项指标的差异性及其相关分析

差分析结果表明:各单项指标重复间差异均不显著,表明利用这些单项指标对品种间抗旱性进行比较分析具有可靠性。另外,为了提高综合评价的准确性,进一步分析所挑选品种和处理间差异均显著或极显著的单项指标,最终从13个指标(表1)中

筛选出10个指标(P_n 、 Tr 、 $Cond$ 、 WP 、 LA 、 CMP 、 MDA 、 SOD 、 GR 、 ABA) (表2和图1)用于后续分析。由表1和图1可以明显看出:与对照相比,干旱胁迫后的净光合速率、蒸腾速率、气孔导度、叶水势、叶面积等指标均有所下降,细胞膜透性、丙二醛含量、超氧化物歧化酶活性、谷胱甘肽还原酶含量、脱落酸含量等指标均有所上升(表1),其中,叶水势和细胞膜透性的变化率最大;但不同品种不同处理各单项指标的变化率不尽相同(图1),因此,用不同单项指标的变化来评价品种的抗旱性得到的结果均不相同。此外,从相关系数矩阵(表2)来看,各指标之间都存在或大或小的相关性,从而使它们所提供的信息发生重叠,同时各单项指标在沙棘抗旱中所起的作用也不相同,因此,直接利用这些指标则不能准确评价各品种的抗逆性。

表1 干旱胁迫下4个沙棘品种各单项指标的平均值

指标	CY			XY			WL			FN		
	CK	D1	D2	CK	D1	D2	CK	D1	D2	CK	D1	D2
$P_n/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	13.47	10.71	6.08	13.55	10.02	9.43	13.24	6.14	5.94	13.85	10.14	6.53
$Tr/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	1.33	0.95	0.82	2.03	1.14	1.02	1.67	0.63	0.75	1.54	1.30	1.09
$Cond/(\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	0.06	0.04	0.04	0.09	0.05	0.04	0.07	0.03	0.03	0.07	0.05	0.04
WP/MPa	-0.57	-1.37	-2.67	-0.65	-1.20	-2.27	-0.80	-1.83	-2.58	-0.78	-1.43	-2.22
LA/cm^2	4.21	3.74	3.24	3.82	3.31	3.00	4.16	4.03	3.59	2.82	2.66	2.41
$CMP/\%$	2.81	3.49	15.68	2.98	3.19	6.71	2.71	2.82	14.61	2.32	2.85	2.86
$MDA/(\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1})$	13.24	13.37	18.15	16.98	25.62	18.21	11.77	16.96	20.10	9.70	14.12	15.87
$SOD/(\text{U} \cdot \text{g}^{-1})$	1 123.5	1 331.6	1 829.0	1 638.6	1 729.0	2 380.4	1 094.6	1 352.1	1 627.7	1 028.1	1 180.1	1 226.5
$GR/(\text{U} \cdot \text{g}^{-1})$	85.23	104.20	122.36	70.28	122.08	126.36	75.26	122.70	134.56	55.65	65.16	85.78
$ZR/(\text{ng} \cdot \text{g}^{-1})$	8.96	12.67	12.75	9.91	11.95	12.86	11.03	12.66	12.76	12.02	12.27	14.46
$GA_3/(\text{ng} \cdot \text{g}^{-1})$	17.15	22.52	16.33	16.79	21.58	16.46	12.74	19.44	17.37	18.97	21.83	19.29
$ABA/(\text{ng} \cdot \text{g}^{-1})$	77.98	97.13	108.09	81.42	112.79	157.15	77.47	89.87	134.86	76.59	83.70	92.13
$IAA/(\text{ng} \cdot \text{g}^{-1})$	59.80	63.98	43.78	57.37	57.78	31.56	52.95	53.44	52.09	57.35	53.03	52.38

注:FN为乡土中国沙棘(河北丰宁种源),XY、CY、WL分别为引进大果沙棘向阳、楚伊和乌兰格木;净光合速率(P_n)、蒸腾速率(Tr)、气孔导度($Cond$)、叶水势(WP)、叶片面积(LA)、细胞膜透性(CMP)、丙二醛(MDA)、超氧化物歧化酶(SOD)、谷胱甘肽还原酶(GR)、玉米素(ZR)、赤霉素(GA_3)下同。脱落酸(ABA)、生长素(IAA),下同。

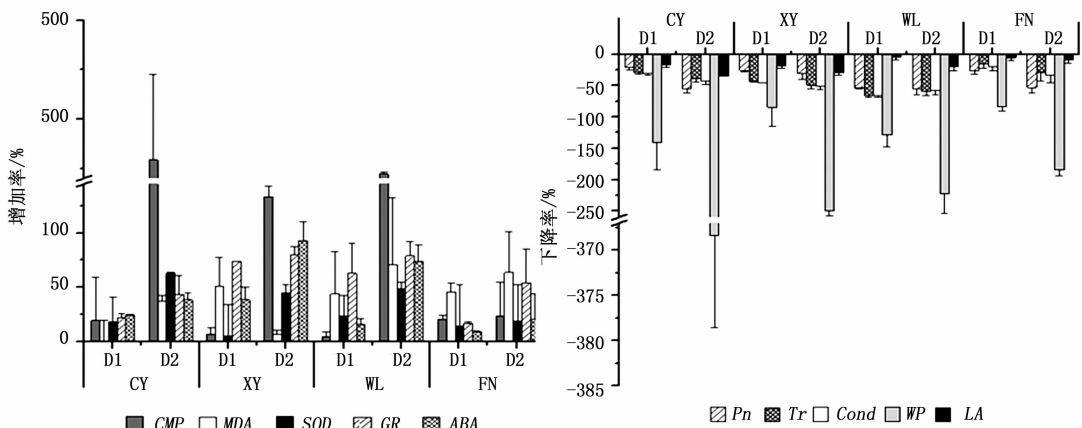


图1 干旱胁迫下4个沙棘品种10个生理生化指标的变化率(变化率=(处理测定值-对照值)/对照值×100%)

表2 干旱胁迫下4个沙棘品种各单项指标的相关系数矩阵

	<i>Pn</i>	<i>Tr</i>	<i>Cond</i>	<i>WP</i>	<i>LA</i>	<i>CMP</i>	<i>MDA</i>	<i>SOD</i>	<i>GR</i>	<i>ABA</i>
<i>Pn</i>	1.000	0.786	0.819	0.874	0.241	-0.572	-0.382	-0.295	-0.558	-0.494
<i>Tr</i>	0.786	1.000	0.978	0.717	0.097	-0.477	-0.272	-0.220	-0.671	-0.433
<i>Cond</i>	0.819	0.978	1.000	0.750	0.174	-0.461	-0.346	-0.251	-0.669	-0.465
<i>WP</i>	0.874	0.717	0.750	1.000	0.378	-0.730	-0.311	-0.429	-0.570	-0.661
<i>LA</i>	0.241	0.097	0.174	0.378	1.000	-0.037	-0.034	-0.079	0.123	-0.167
<i>CMP</i>	-0.572	-0.477	-0.461	-0.730	-0.037	1.000	0.301	0.407	0.523	0.545
<i>MDA</i>	-0.382	-0.272	-0.346	-0.311	-0.034	0.301	1.000	0.482	0.642	0.469
<i>SOD</i>	-0.295	-0.220	-0.251	-0.429	-0.079	0.407	0.482	1.000	0.446	0.667
<i>GR</i>	-0.558	-0.671	-0.669	-0.570	0.123	0.523	0.642	0.446	1.000	0.567
<i>ABA</i>	-0.494	-0.433	-0.465	-0.661	-0.167	0.545	0.469	0.667	0.567	1.000

2.2 主成分分析

表3显示:干旱胁迫下前4个综合指标的贡献率分别为54.053%、14.137%、11.511%、7.560% ,

累积贡献率达87.261%,其余可忽略不计。这样就 把原来10个单项指标转换为4个新的相互独立的 综合指标,分别用1、2、3、4表示。

表3 干旱胁迫下各综合指标的系数及贡献率

综合指标	<i>Pn</i>	<i>Tr</i>	<i>Cond</i>	<i>WP</i>	<i>LA</i>	<i>CMP</i>	<i>MDA</i>	<i>SOD</i>	<i>GSH</i>	<i>ABA</i>	贡献率/%	累积贡献率/%
1	0.865	0.834	0.861	0.902	0.204	-0.723	-0.567	-0.564	-0.800	-0.751	54.053	54.053
2	0.314	0.370	0.356	0.226	0.398	0.080	0.531	0.601	0.262	0.352	14.137	68.190
3	-0.019	-0.303	-0.229	0.217	0.810	-0.042	0.047	-0.315	0.354	-0.276	11.511	79.701
4	0.016	0.077	0.156	-0.178	0.319	0.535	-0.509	0.077	-0.153	0.129	7.560	87.261

从表3还看出:干旱胁迫下,第1主成分中*WP*、*Pn*、*Tr*、*Cond*的系数较大;其次为*GR*、*ABA*,故可大致概括为水势、光合性状、保护酶和激素。在第2主成分中,*SOD*和*MDA*的系数较大,故可大致概括为过氧化氢及丙二醛含量。在第3主成分中,*LA*的系数最大,故可概括为叶面积指标。在第4主成分中,*CMP*系数较大,故可确定为细胞膜稳定性指标。上述分析表明,光合相关性状(*Pn*、*Tr*、*Cond*)、水分指标(*WP*)、细胞膜稳定性指标(*SOD*活性、*CMP*、*MDA*和*GR*含量)、激素(*ABA*含量)可作为沙棘抗旱性的鉴定指标。其中,第1、3主成分可归结为光合相关性状,第2、4主成分可归结为细胞膜稳定性指标。

2.3 综合评价

运用SPSS16.0软件分别计算干旱胁迫条件下各主成分的得分值(*CI*),进而计算综合评价的总得分值(*CI*综),最后再运用隶属函数对沙棘品种抗旱性做出综合评价(*D*值)(表4)。根据*D*值对4个沙棘品种抗旱能力的强弱进行排序:丰宁(0.619) > 楚伊(0.445) > 向阳(0.390) > 乌兰格木(0.274),这表明乡土中国沙棘(河北丰宁种源)的抗旱性最强,属高度抗旱类型;引进大果沙棘乌兰格木品种抗旱性最差,属不抗旱类型;楚伊和向阳品种耐旱性一般,属中度抗旱类型。

表4 干旱胁迫下各品种的综合值、权重、*u*(*I_x*)值、*D*值及综合评价

沙棘品种	各主成分的得分值 <i>CI</i> (<i>x</i>)					隶属函数值 <i>UI</i> (<i>x</i>)					综合评价
	<i>CI</i> (1)	<i>CI</i> (2)	<i>CI</i> (3)	<i>CI</i> (4)	<i>CI</i> 综	<i>UI</i> (1)	<i>UI</i> (2)	<i>UI</i> (3)	<i>UI</i> (4)	<i>D</i>	
楚伊	-1.813	-0.857	5.756	4.293	-0.114	0.289	0.426	0.831	1.000	0.445	中度抗旱
向阳	-1.450	13.237	-5.113	-3.506	0.234	0.311	1.000	0.239	0.046	0.390	中度抗旱
乌拉格木	-6.531	-1.061	8.857	3.098	-2.427	0.000	0.418	1.000	0.854	0.274	不抗旱
丰宁	9.794	-11.319	-9.500	-3.886	2.307	1.000	0.000	0.000	0.000	0.619	高度抗旱
权重	0.541	0.141	0.115	0.076		0.619	0.162	0.132	0.087		

3 结论

对沙棘旱生形态解剖结构及干旱胁迫下沙棘的水分生理生态及其光合作用、蒸腾作用对干旱逆境的响应研究较多^[20-23],但大多集中在对单一因素(指标)的简单分析,缺乏综合评价分析。由于树木的抗旱性是多因素作用的结果,如果只利用单因素/单项指标评价其抗旱性,则具有一定的片面性。本研究表明,乡土中国沙棘品种(河北丰宁种源)抗旱性最强,属高度抗旱类型;引进大果沙棘乌兰格木品种抗旱性最差,属不抗旱类型。这与前期大果沙棘不同品种的生长性状、果实特性等调查结果一致^[13-15]。根据 *D* 值的排序结果,4 个沙棘品种抗旱能力强弱顺序为:丰宁(0.619) > 楚伊(0.445) > 向阳(0.390) > 乌兰格木(0.274)。通过分析发现,光合相关性状(*Pn*、*Tr*、*Cond*、*WP*)、超氧化物歧化酶、谷胱甘肽还原酶、叶水势、细胞膜稳定性参数、脱落酸可作为沙棘抗旱性的判定指标。

从单项指标分析的结果看,受到干旱胁迫时,沙棘吸收到的水分减少,水势大幅度下降,气孔导度、光合速率、蒸腾速率均有下降。有研究发现,在干旱胁迫较轻时,净光合速率、气孔导度明显下降主要是由于气孔限制;当干旱胁迫加剧时,PS 域受到损伤导致的叶肉细胞光合活性下降以及活性氧自由基代谢失调造成的生物膜结构与功能的破坏是光合速率下降的主要原因^[24]。干旱初期,水势大幅度下降,气孔关闭,造成光合速率和蒸腾速率下降,但后者下降幅度大于前者的下降速率,从而导致水分利用率增加^[25],适当水分胁迫时能提高水分利用率,也是植物抗旱策略之一^[26]。

丙二醛是脂质过氧化终产物,是衡量质膜氧化和破坏程度的一个重要指标^[27],干旱胁迫下,植物体内活性氧自由基大量积累,质膜氧化程度加剧,丙二醛含量增加,从而降低植物叶片的光合能力^[28]。丙二醛含量的上升也说明干旱胁迫使树木细胞膜受到一定的氧化破坏,从而导致细胞膜的流动性和通透性发生改变。干旱胁迫后供试 4 个沙棘品种的丙二醛含量均增加,且乡土中国沙棘品种丙二醛均明显比引进大果沙棘品种的低,说明乡土中国沙棘品种抗旱性强于引进大果沙棘品种。干旱胁迫后细胞膜通透性增加可促进离子交换,来减缓水势不足造成离子吸收变慢的趋势。

植物细胞可以通过多种自由基清除系统来抵抗

逆境产生的氧化胁迫,其中包括小分子量的抗氧化剂如谷胱甘肽、抗氧化酶类如超氧化物歧化酶^[29],这 2 个因子可降低细胞的氧化伤害,是树木自我保护措施的启动。Bowler 等^[30]研究认为,超氧化物歧化酶处于抵御活性氧伤害的“第一道防线”,是细胞内超氧阴离子主要的清除剂。干旱胁迫下,随着胁迫的加剧,乡土中国沙棘品种中超氧化物歧化酶活性明显高于引进大果沙棘品种,相应地其体内活性氧含量及膜脂过氧化程度将明显低于引进大果沙棘品种。沙棘较耐旱,随干旱加剧,仅个别品种的超氧化物歧化酶活性下降,这可能是因为严重缺水使细胞内代谢失调,自由基积累过多,部分超氧化物歧化酶失活。干旱胁迫后乡土中国沙棘品种中细胞膜通透性、谷胱甘肽变化较小且始终保持较低的水平,进一步暗示其较强的抗旱性。

有研究结果显示,干旱胁迫下,ABA 含量增加,通过调节气孔开度,降低蒸腾作用,减缓水分胁迫^[31-33],ABA 可以提高植物抗氧化系统的活性,降低活性氧含量,防止叶绿素降解从而减轻对 PS II 反应中心的伤害,甚至可以促进蛋白合成,增强 PS II 的修复功能^[34-35];ABA 还可以增加游离氨基酸、可溶性糖含量、增大叶片的相对含水量,减小质膜透性和丙二醛含量,提高抗氧化系统^[36]。此外,ABA 含量的增加,促进老叶脱落,减少水分蒸发,同时老叶释放出的部分矿质元素和营养物质可以被重新利用,促进树木的继续生长。

总之,随着干旱胁迫的加剧,与对照相比,沙棘叶片净光合速率、蒸腾速率、气孔导度及叶面积总体均呈下降趋势,而细胞膜透性、丙二醛、超氧化物歧化酶、谷胱甘肽活性及脱落酸含量总体均呈上升趋势。这说明干旱逆境胁迫影响了沙棘正常的生理过程,同时它们通过生化指标的上升来增强其自身对逆境胁迫的抵抗能力,最终实现一定范围内的自我调节和适应。

参考文献:

- [1] 廉永善,陈学林. 沙棘属植物的系统分类[J]. 沙棘, 1996, 9(1): 15-24.
- [2] 刘朵花,李建辉,吴 伸. 沙棘果肉和叶中黄酮类化合物组分的比较研究[J]. 沙棘, 1999, 12(3): 28-30.
- [3] Beveridge T, Li T S C, Oomah B D, et al. Sea buckthorn products: manufacture and composition[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 1999, 47(9): 3480-3488.
- [4] Li C Y, Yang Y Q, Junttila O. Sexual differences in cold acclimation and freezing tolerance development in sea buckthorn (*Hippophae*

- rhamnoides* L.) ecotypes[J]. *Plant Science*, 2005, 168(5): 1365-1370.
- [5] Yang B, Kallio H, Yang B. Fatty Acid Composition of Lipids in Sea Buckthorn (*Hippophae rhamnoides* L.) Berries of Different Origins [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2001, 49(4): 1939-1941.
- [6] Zeb A. Chemical and Nutritional Constituents of Sea Buckthorn Juice [J]. *Pakistan Journal of Nutrition*, 2004, 3(2): 99-106.
- [7] Zeb A, Malook I. Biochemical characterization of sea buckthorn (*Hippophae rhamnoides* L. spp. *turkestanica*) seed [J]. *African Journal of Biotechnology*, 2009, 8(8): 1625-1629.
- [8] 李晓燕,王林和,李连国,等. 沙棘茎的形态解剖特征与其生态适应性研究[J]. *干旱区资源与环境*, 2008, 22(3): 188-191.
- [9] 韩蕊莲,李丽霞,梁宗锁. 干旱胁迫下沙棘叶片细胞膜透性与渗透调节物质研究[J]. *西北植物学报*, 2003, 23(1): 23-27.
- [10] 阮成江,李代琼. 黄土丘陵区沙棘林几个水分生理生态特征研究[J]. *林业科学研究*, 2002, 15(1): 47-53.
- [11] 吴林,李亚东,刘洪章,等. 水分逆境对沙棘生长和叶片光合作用的影响[J]. *吉林农业大学学报*, 1996, 18(4): 45-49.
- [12] 刘瑞香,杨 劼,高 丽. 中国沙棘和俄罗斯沙棘叶片在不同土壤水分条件下脯氨酸、可溶性糖及内源激素含量的变化[J]. *水土保持学报*, 2005, 19(3): 148-169.
- [13] 张建国,段爱国,张俊佩,等. 不同品种大果沙棘种子特性研究[J]. *林业科学研究*, 2006, 19(6): 700-705.
- [14] 张建国,段爱国,罗红梅,等. 大果沙棘不同品种的生长性状及其与产量的相关分析[J]. *林业科学研究*, 2007, 20(6): 794-800.
- [15] 张建国,段爱国,黄 铨,等. 大果沙棘品种适应性及其综合评价[J]. *林业科学研究*, 2007, 20(1): 10-14.
- [16] 高俊凤. *植物生理学实验指导* [M]. 北京:高等教育出版社,2006.
- [17] 何钟佩. *农作物化学控制实验指导* [M]. 北京:北京农业大学出版社,1997.
- [18] 于秀林,任雪松. *多元统计分析* [M]. 北京:中国统计出版社,1999.
- [19] 林海明,张文霖. 主成分分析与因子分析详细的异同和 SPSS 软件[J]. *统计研究*, 2005(3): 24-26.
- [20] 李代琼. 半干旱黄土区沙棘的水分生理生态与形态解剖学特性研究[J]. *沙棘*, 1999, 12(3): 11-16.
- [21] 土小守,何振祥,曹 峰. 沙棘几个抗旱生理指标的测定与分析[J]. *沙棘*, 1991(3): 36-38.
- [22] 韩蕊莲,梁宗锁,邹厚远. 在土壤干旱条件下沙棘耗水特性的初步研究[J]. *沙棘*, 1991(4): 33-38.
- [23] 杨 劼,李国强,曹 云. 皇甫川流域中国沙棘光合特征分析[J]. *水土保持学报*, 2004, 18(2): 148-151.
- [24] 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.
- [25] 夏江宝,张光灿,孙景宽,等. 山杏叶片光合生理参数对土壤水分和光照强度的阈值效应[J]. *植物生态学报*, 2011, 35(3): 322-329.
- [26] Steduto P, Katerji N, Puertos-Molina H, et al. Water-use efficiency of sweet sorghum under water stress conditions Gas-exchange investigations at leaf and canopy scales [J]. *Field crops research*, 1997, 54(2): 221-234.
- [27] 蒋明义,荆家海,王韶唐. 水分胁迫与植物膜脂过氧化[J]. *西北农业大学学报*, 1991, 19(2): 88-94.
- [28] Sohrabi Y, Heidari G, Weisany W, et al. Changes of antioxidative enzymes, lipid peroxidation and chlorophyll content in chickpea types colonized by different *Glomus* species under drought stress [J]. *Symbiosis*, 2012, 56(1): 5-18.
- [29] Foyer CH, Descourvieres P, Kunert K J. Protection against reactive oxygen radicals: important defense mechanism studied in transgenic plants [J]. *Plant, Cell and Environment*, 1994, 17: 507-523.
- [30] Bowler C, Van Montagu C, Inzé D. Superoxide dismutase and stress tolerance [J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1992, 43: 83-116.
- [31] 王学臣,任海云,娄成后. 干旱胁迫下植物根与地上部间的信息传递[J]. *植物生理学通讯*, 1992, 28(6): 397-402.
- [32] Davies W J, Zhang J. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil [J]. *Annual review of plant biology*, 1991, 42(1): 55-76.
- [33] 严寒,许本波,赵福永,等. 脱落酸和水杨酸对干旱胁迫下芝麻幼苗生理特性的影响[J]. *干旱地区农业研究*, 2008, 26(6): 163-166.
- [34] 李长宁,农 倩,李杨瑞. 水分胁迫下外源 ABA 提高甘蔗抗旱性的作用机制[J]. *作物学报*, 2010, 36(5): 863-870.
- [35] 汪月霞,索 标,赵鹏飞,等. 外源 ABA 对干旱胁迫下不同品种灌浆期小麦 *psbA* 基因表达的影响[J]. *作物学报*, 2011, 37(8): 1372-1377.
- [36] 胡秀丽,杨海荣,李潮海. ABA 对玉米响应干旱胁迫的调控机制[J]. *西北植物学报*, 2009(11): 2345-2351.