

DOI: 10.3969/j.issn.1000-3142.2014.06.016

张风娟,李健,杜成忠,等. 不同甘蔗品种叶片气孔对水分胁迫的响应[J]. 广西植物,2014,34(6):821—827

Zhang FJ,Li J,Du CZ,et al. Stomatal response to water stress in leaves of different sugarcane cultivars[J]. *Guihaia*,2014,34(6):821—827

不同甘蔗品种叶片气孔对水分胁迫的响应

张风娟¹, 李 健¹, 杜成忠¹, 杨丽涛^{1,2*}, 李杨瑞^{1,2}, 邢永秀^{1,2}

(1. 广西大学 农学院/广西大学 亚热带农业生物资源保护与利用国家重点实验室, 南宁 530004; 2. 中国农业科学院甘蔗研究中心/广西农业科学院 甘蔗研究所/农业部广西甘蔗生物技术与遗传改良重点实验室/广西作物遗传改良生物技术重点开放实验室/广西甘蔗遗传改良重点实验室, 南宁 530007)

摘 要: 干旱是甘蔗面临最主要的环境胁迫之一, 为了解不同甘蔗品种在干旱胁迫时的气孔响应, 该研究以 F172、GT21、YT93/159 和 YL6 四个抗旱性有显著差异的甘蔗品种为材料, 采用桶栽, 在伸长期进行四种不同程度的干旱胁迫(不浇水)处理; 土壤含水量在①65%~70%为轻度干旱; ②45%~50%为中度干旱; ③25%~30%为重度干旱; ④以土壤含水量为 75%为对照(CK)。检测不同品种不同处理甘蔗的叶片相对含水量变化, 并利用扫描电镜技术观察甘蔗叶片下表皮气孔特性。结果表明: 在干旱胁迫下, 四个甘蔗品种叶片气孔导度急剧下降, 重度干旱时耐旱性强的 F172 和 GT21 的气孔导度低于耐旱性弱的 YT93/159 和 YL6 的; 复水后 3 d, F172 和 GT21 的气孔导度上升至 82.07 和 88.85 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 而 YT93/159 和 YL6 的仅有 18.88 和 33.08 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。干旱还导致气孔下陷、闭合, 气孔器的长、宽明显减小, 且品种间气孔器长度变化差异显著; 干旱胁迫下气孔密度增大, 尤以耐旱性最强的 F172 在重度干旱时达到显著差异。重度干旱时 F172 与 GT21 的气孔闭合百分比是 YT93/159 和 YL6 近 3~4 倍。在水分胁迫下, 叶片相对含水量降低, 但 F172 和 GT21 在重度干旱时仍可以保持相对较高的含水量, 其它两个品种相对较低, 尤以 YT93/159 的最低。在复水后叶片含水量都有所恢复。这些研究结果表明不同甘蔗品种抗旱能力与叶片气孔特性和含水量密切相关。

关键词: 甘蔗; 气孔导度; 气孔器; 叶片相对含水量

中图分类号: Q945.78 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2014)06-0821-07

Stomatal response to water stress in leaves of different sugarcane cultivars

ZHANG Feng-Juan¹, LI Jian¹, DU Cheng-Zhong¹, YANG Li-Tao^{1,2*},
LI Yang-Rui^{1,2}, XING Yong-Xiu^{1,2}

(1. College of Agriculture, Guangxi University, State Key Laboratory for Conservation and Utilization of Subtropical Agro-Bioresources, Nanning 530004, China; 2. Sugarcane Research Center, Chinese Academy of Agricultural Sciences-Guangxi Academy of Agricultural Sciences, Key Laboratory of Sugarcane Biotechnology and Genetic Improvement (Guangxi), Ministry of Agriculture, Guangxi Crop Genetic Improvement and Biotechnology Laboratory, Guangxi Key Laboratory of Sugarcane Genetic Improvement, Nanning 530007, China)

Abstract: Drought is one of the main environmental stresses for sugarcane. In order to understand the stomatal response of drought stress in different sugarcane cultivars, the present research was conducted using differently drought-

收稿日期: 2013-10-07 修回日期: 2013-12-21

基金项目: 国家“863”计划课题(2013AA102604); 国家国际合作项目(2013DFA31600); 广西八桂学者和特聘专家专项经费; 广西自然科学基金创新团队项目(2011GXNSFF018002); 广西自然科学基金重点项目(2012GXNSFDA053011); 广西科技攻关项目(桂科攻 1222009-1B); 广西农科院团队项目(桂农科 2011YT01); 广西甘蔗遗传改良重点实验室项目(12-K-05-01)。

作者简介: 张风娟(1987-), 女, 河南濮阳县人, 硕士研究生, (E-mail)306zj2006@163.com。

*通讯作者: 杨丽涛, 教授, 主要从事植物生理和蛋白质组学研究, (E-mail)liyrt@gxu.edu.cn。

resistant sugarcane cultivars F172,GT21,YT93/159 and YL6 as plant materials, which were grown in pots in the greenhouse at Guangxi University in 2012. At elongation stage, the plants were treated with varied degrees of drought stress:① mild drought, 65%—70% of the soil water capacity;② moderate drought, 45%—50% of the soil water content;③ severe drought with 25%—30% of soil water capacity and;④ control with 75% of soil water capacity. The relative water content in plant leaf was detected, and the stomatal characteristics in lower epidermis of the plant leaf were observed with scanning electron microscopy. The results showed that the stomatal conductance under water stress declined sharply in 4 cultivars. The stomatal conductance in the drought-tolerant F172 and GT21 was lower than that in the drought-susceptible YT93/159 and YL6 under severe drought stress. After re-watering in 3 days, the stomatal conductance in F172 and GT21 were increased to 82.07 and 88.85 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, while that in YT93/159 and YL6 was only 18.88 and 33.08 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, respectively. The water stress resulted in sunken and closed stomata, and reduction in stomata length and width, which showed significant differences in different cultivars. The density of stomata was increased significantly in most drought-tolerant F172 under severe drought stress. The ratio of stomata closure was nearly 3—4 times in F172 and GT21 as much as that in YT93/159 and YL6. Under drought stress, the leaf relative water content was reduced. However, the drought-tolerant cultivars F172 and GT21 maintained higher leaf relative water content under severe drought stress than the other two, and YT93/159 showed the lowest, and the water content could be restored after re-watering. The results indicated that the drought-resistance of sugarcane cultivars was closely related to the stomatal characteristics and water content in leaf.

Key words: sugarcane; stomatal conductance; stomatal apparatus; leaf relative water content

甘蔗(*Saccharum officinarum*)盛产于热带及亚热带,是世界乃至我国最为重要的糖料作物,我国目前的甘蔗糖产量占全国食糖产量的90%(李杨瑞等,2009)。我国蔗区大多数分布在丘陵旱地的面积较大,广西有90%以上的蔗区分布在耕作层浅薄且缺乏灌溉条件的丘陵旱坡地,旱害是广西甘蔗生产发展的主要制约因素之一,旱害造成甘蔗产量下降,严重时可导致绝产(李杨瑞,2010;Li,2006)。这些地区土壤保水力差,不能充分利用自然降水。加强对甘蔗抗旱机理的研究已成为亟待解决的问题。

植物叶片表皮气孔器与蒸腾、光合、呼吸和生理活动等密切相关。在甘蔗(陈严平等,2000)、玉米(陈倩倩等,2011)、水稻(赵姝丽等,2010)、小麦(Yang *et al.*,2001)等作物上已有报道。Yao *et al.*(2013)发现干旱胁迫能诱导玉米叶片副卫细胞中 H_2O_2 的积累,通过信号的级联放大引起气孔关闭。Liu *et al.*(2012)研究证实光敏色素B突变的水稻气孔密度降低,导致单位叶面积蒸腾作用降低,水分损失减少,从而增加对干旱胁迫的抵抗能力。吕金印等(2003)的研究表明,在小麦开花灌浆期,严重干旱对光合与蒸腾的影响过程中,气孔的限制因素可能占到主要地位。吴志海等(2001)的研究发现,蒸腾速率与气孔导度呈正相关。Pou *et al.*(2008)发现抗旱性较强的葡萄品种Richter-110在干旱胁迫和复水时,能够通过气孔的变化来调节水分利用率

响应干旱的胁迫,随着基质中可利用水分含量的降低,气孔导度不断下降。但干旱和复水时气孔导度的调节机制是不同的。当植物受到干旱胁迫时,可能是由于植物的根部感受到了干旱的信号,产生一些化学物质并通过蒸腾流向地上运输,诱导气孔关闭,减少了水分的散失(Davies *et al.*,1991;Tardieu *et al.*,1992),这时保卫细胞中胞质 Ca^{2+} 浓度的变化也是细胞内干旱信号传导过程中一个重要的环节(王凤茹等,2000)。作物对水分胁迫-复水这样的变水条件的响应方式是,在胁迫解除后存在快速生长,以部分弥补胁迫造成的损失,并认为这是对环变化的一种适应,适应的结果体现在植物高度、叶面积、生物量、恢复生长的速率等方面的变化上。水分胁迫解除后作物形态和生长速率的变化并不是马上发生的,而是在1周左右才能显著观察出来,即干旱对作物生长有滞后作用,复水后的生长表现是滞后事件的恢复或补偿(陈晓远等,2001)。

在不同甘蔗品种抗旱性机理探讨方面已有一些关于形态以及生理生化方面的报道(Srivastava *et al.*,2009;李杨瑞等,2009;朱理环等,2010),但对不同抗旱性品种间的气孔的闭合调节差异了解不多。本研究采用不同抗旱性的甘蔗品种,进行桶栽,在甘蔗伸长期进行不同程度的干旱胁迫的处理,通过观察气孔的变化来研究干旱胁迫及复水后对不同耐旱性甘蔗品种的影响,以期探讨甘蔗品种抗旱的生

理机制提供参考依据。

1 材料与方 法

1.1 材 料

供试蔗种为台糖 172(F172,耐旱性特强),桂糖 21 号(GT21,耐旱性强),粤糖 93/159 (YT93/159,不耐旱),园林 6 号(YL6,不耐旱)。

1.2 实验设计

实验设在广西大学农学院智能温室内,2012 年 4 月 21 日采用单芽蔗茎种植。采用桶栽,桶的规格为高 34.4 cm、上径 49.3 cm、下径 34.5 cm,每桶 3 芽,每处理 20 桶。桶中装入栽培土壤(大田表土:河沙:牛粪=5:4:1),每个桶的底部都钻 3~5 个直径为 0.4 cm 的圆孔,每桶装 2/3 体积土壤。在伸长期对四个甘蔗品种进行不同程度的干旱胁迫(不浇水):土壤含水量在 65%~70%为轻度干旱(3 d),45%~50%为中度干旱(5 d),25%~30%(7 d)为重度干旱;以正常浇水为对照(CK):土壤持水量为 75%。干旱胁迫后复水。于伸长期不同干旱胁迫处理及复水后 1、3 d 取样分析。

1.3 测定项目及方法

1.3.1 气孔导度 用美国 Decagon 公司生产的 SC-1 气孔导度仪测定。

1.3.2 气孔特征变化 在土壤含水量达到轻度干旱、中度干旱、重度干旱及复水 1、3 d 进行取样,每个品种随机选取 3 株甘蔗,取其+1 叶,在+1 叶 15~20 cm 处取样,避开主脉,在中脉至叶缘 1/2 处取 0.5 cm×5 cm 大小叶片,并切成 5 mm×5 mm 的小块,投入到 2.5% 戊二醛固定液中,抽气 30 min,固定 48 h 后换一次固定液。在 4 ℃ 条件下完成固定。SEM 样品的制备参照徐柏森等(2008)的方法,略有改动:为防止叶片变形,采用六甲基二硅胺烷(HMDS)作干燥剂,在室温中,将样品放在通风厨内进行空气干燥 60 min,干燥后的样品用导电胶贴在样品台上(李向党,1998)。用 H5 型离子溅射仪镀膜 5 min,然后用日立 S-3400N 扫描电镜拍照,每个处理观察 10 个样品,每张扫描 5 个视野。并对气孔大小、气孔密度、气孔的闭合等情况进行统计、分析。

1.3.3 叶片相对含水量 叶片相对含水量采用烘干称重法测定(李合生,2000)。甘蔗叶片相对含水量(RWC)采用重量法进行测定, $RWC = (\text{叶片鲜重} -$

干重)/(\text{吸胀后饱和重} - \text{干重}) \times 100\%。

1.4 统计 分析

数据采用 Excel 2003 作图和 SPSS 15.0 软件对数据进行单因素方差分析(One-way ANOVA)。

2 结果与 分析

2.1 干旱胁迫对气孔导度的影响

从图 1 看出,随着干旱胁迫加剧,四个甘蔗品种的气孔导度随之下降,在复水后又上升。正常生长条件下四个品种的气孔导度差异不显著。在重度干旱时两个抗旱品种 F172 和 GT21 的气孔导度分别为 8.00 和 8.67 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,两个不抗旱品种 93/159 和 YL6 分别为 10.68 和 12.67 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。在复水后 3 d,F172 和 GT21 的气孔导度分别上升为 82.07 和 88.85 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,而 YT93/159 和 YL6 分别为 18.88 和 33.08 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。气孔导度表示的是叶片气孔张开的程度,主要影响植物与环境的气体交换,包括水蒸气、氧气和二氧化碳。这些气体在植物体内的变化对光合作用、呼吸作用及蒸腾作用等代谢活动有明显的影 响。

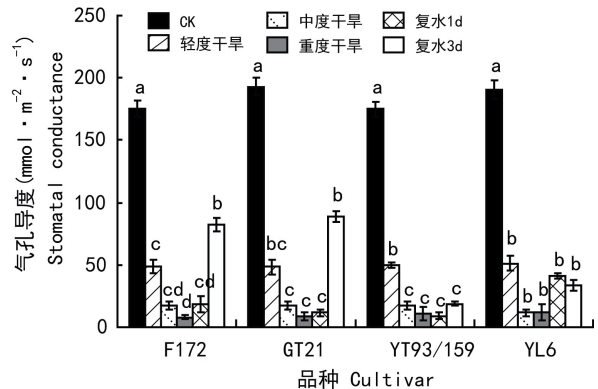


图 1 不同程度干旱胁迫下不同甘蔗品种叶片的气孔导度
Fig. 1 Stomatal conductance in different sugarcane cultivars under different drought stresses

2.2 干旱胁迫对气孔特征的影响

2.2.1 气孔表面特征的影响 图 2 表明,F172 随着水分胁迫的加剧,气孔逐渐闭合,下陷,气孔周围的小刚毛变长,变浓,并相互连接成片状,沿着气孔长的刚毛向对边生长,相互交叉层叠,将整个气孔器完全包含起来。在复水后,包含在一起的刚毛又逐渐裂开,长的刚毛慢慢地老化,退去,气孔的四周又重新长出新的刚毛。GT21 气孔的变化与 F172 相似,

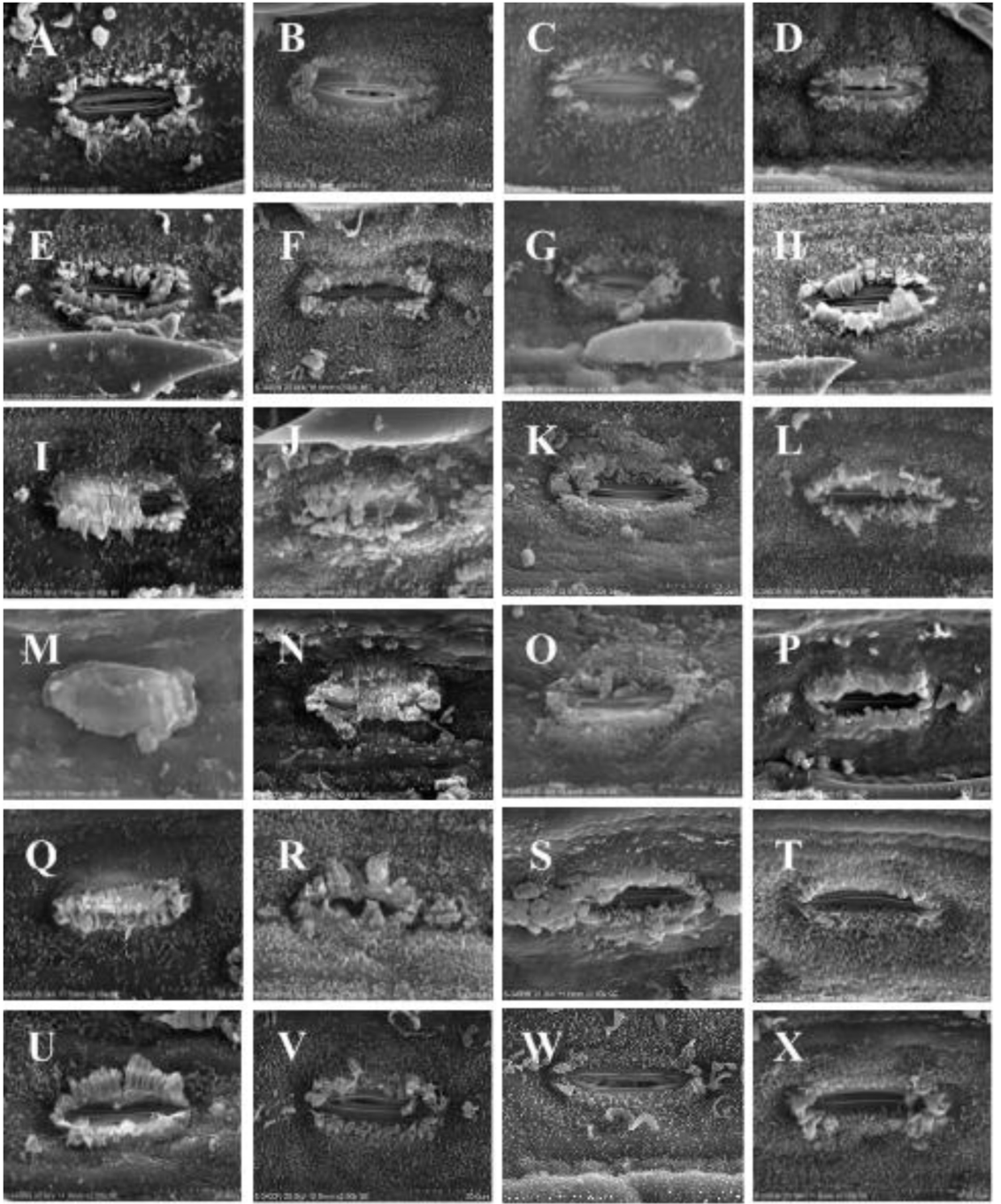


图 2 水分胁迫下四个甘蔗品种叶片下表皮扫描电镜图(2 000 \times) A、E、I、M、Q、U 分别为台糖 172 对照、轻度干旱、中度干旱、重度干旱、复水后 1 d 和复水后 3 d 的气孔形态; B、F、J、N、R、V 分别为桂糖 21 号对照气、轻度干旱、中度干旱、重度干旱、复水后 1 d 和复水后 3 d 的气孔形态; C、G、K、O、S、M 分别为粤糖 93/159 对照、轻度干旱、中度干旱、重度干旱、复水后 1 d 和复水后 3 d 的气孔形态; D、H、L、P、T、X 分别为园林 6 号对照、轻度干旱、中度干旱、重度干旱、复水后 1 d 和复水后 3 d 的气孔形态。

Fig. 2 SEM pictures of lower epidermis in leaves of four sugarcane cultivars under drought stress (2 000 \times) A、E、I、M、Q、U are stomatal apparatus of F172 in control, mild drought, moderate drought, severe drought, 1 day after re-watering and 3 day after re-watering, respectively; B、F、J、N、R、V are stomatal apparatus of GT21 in control, mild drought, moderate drought, severe drought, 1 day after re-watering and 3 day after re-watering, respectively; C、G、K、O、S、M are stomatal apparatus of YT93/159 in control, mild drought, moderate drought, severe drought, 1 day after re-watering and 3 day after re-watering, respectively; D、H、L、P、T、X are stomatal apparatus of YL6 in control, mild drought, moderate drought, severe drought, 1 day after re-watering and 3 day after re-watering, respectively.

刚毛把气孔完全包合,成蛹状。YT93/159 在轻度干旱时,气孔已开始下陷,气孔周围的小刚毛也开始

变长,但速度较慢;中度干旱时,刚毛较轻度干旱时无明显变化,重度干旱时刚毛反而变少。复水后

1 d, 刚毛变得浓密; 复水后 3 d, 老的刚毛脱落, 长出新的小刚毛。轻度干旱时 YL6 气孔周围的小刚毛生长迅速, 随着干旱的加剧, 刚毛的变化不明显, 气孔器表皮位置有一定程度的下陷; 重度干旱时, 刚毛相互连接成片状, 但较短; 复水后, 老的刚毛脱落, 长出新的刚毛。可见, 耐旱性强的甘蔗品种在受到干旱胁迫时, 气孔关闭的同时周围的刚毛相互重叠覆盖于气孔上, 以降低水分通过气孔的散失。

2.2.2 对气孔大小的影响 由图 3 和图 4 看出, 四个甘蔗品种在重度干旱时, 气孔器的长度和宽度变化均达差异显著水平; F172 与 GT21 随着水分胁迫的加剧气孔器的长度和宽度逐渐缩小, 重度干旱时最小, 在复水后又变大。YT93/159 在随着干旱胁迫的加剧气孔器变宽, 在重度干旱以及复水后又变窄。而 YL6 的气孔器宽度在复水后 1 d 最小。图 5 表明, 四个甘蔗品种的气孔密度都随着水分的胁迫而增加, 在复水后又有所降低, 但只有 F172 的在重度干旱时的差异达到显著, 其他三个品种差异不显著。

2.2.3 对气孔关闭百分比的影响 由图 6 可知, 在正常生长条件下四个甘蔗品种的气孔大多数呈开放状态, 当干旱胁迫加剧时气孔逐渐关闭。在重度干旱时, F172 与 GT21 的气孔闭合百分比分别是 85.29% 和 78.65%, 而 YT93/159 和 YL6 分别是 22.45% 和 18.62%, 差异达到显著水平。复水后, 气孔逐渐张开。复水 3 d 时气孔的闭合百分比差异不显著。由此看出, 耐旱性强的甘蔗品种避旱能力较强, 在受到干旱胁迫时气孔迅速闭合, 以减少叶片中水分的散失, 从而维持叶片较高的含水量。

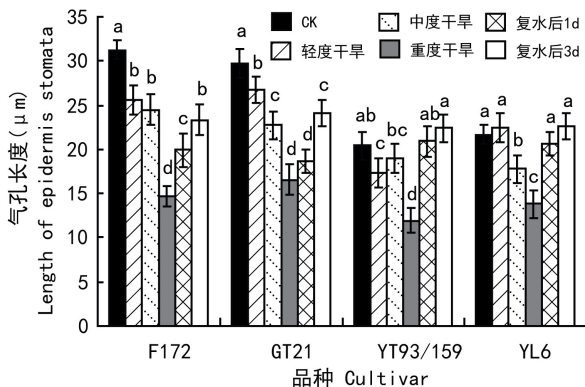


图 3 干旱胁迫下四个甘蔗品种叶片下表皮气孔器的长度差异

Fig. 3 Length differences of lower epidermis stomata in leaves of four sugarcane cultivars under drought stress

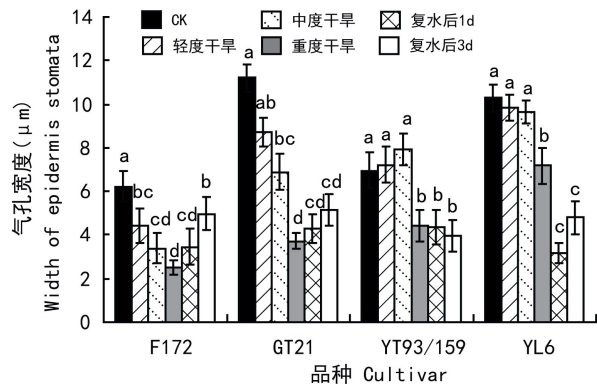


图 4 干旱胁迫下四个甘蔗品种叶片下表皮气孔器的宽度差异

Fig. 4 Width differences of lower epidermis stomata in leaves of four sugarcane cultivars under drought stress

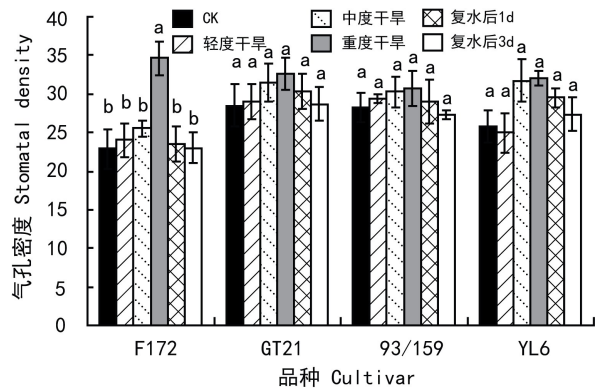


图 5 干旱胁迫下四个甘蔗品种叶片下表皮气孔密度(个/视野)的差异

Fig. 5 Stomatal density (numbers/visual field) differences of lower epidermis in four leaves of sugarcane cultivars under drought stress

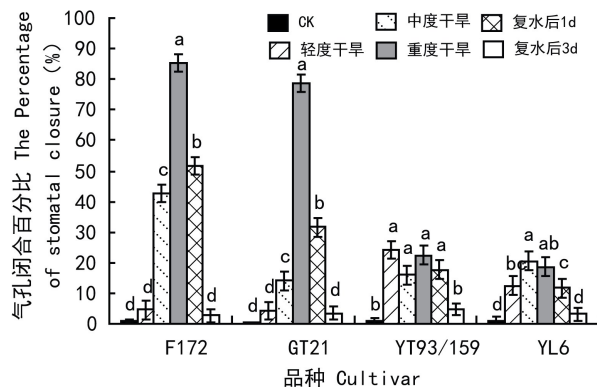


图 6 干旱胁迫下甘蔗叶片的气孔关闭百分比

Fig. 6 Percentage of stomatal closure in sugarcane leaves under drought stress

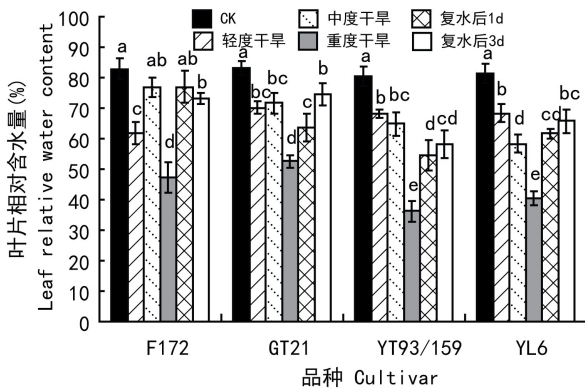


图7 干旱胁迫下不同甘蔗品种叶片的相对含水量

Fig. 7 Relative water content in leaves of different sugarcane cultivars under drought stress

2.3 干旱胁迫对甘蔗叶片相对含水量的影响

图7显示, F172和GT21受到干旱胁迫时, 叶片相对含水量呈先下降后上升再下降的变化, 在复水1d后F172的叶片含水量几乎和正常生长的甘蔗相同, 在复水后3d叶片的含水量又有所下降。YT93/159和YL6随着水分胁迫加剧, 叶片含水量也随之下降, 在重度干旱时, 差异达到显著; 复水后, 叶片含水量上升, 但低于正常生长的含水量。

品种间相比, 四个品种正常生长的叶片相对含水量在70%~80%。在受到重度水分胁迫后, F172和GT21还可以保持较高的叶片相对含水量, 而其它两个品种较低, 尤以YT93/159的最低。F172和GT21的叶片含水量恢复较快, 复水3d时, 几乎达到正常生长的叶片相对含水量, 而YT93/159恢复较慢, YL6最慢, 复水3d时, 叶片相对含水量还低于中度干旱时的含水量。显然, F172和GT21的代谢活性和抗旱性高于YT93/159和YL6。

3 讨论与结论

气孔调节是植物适应环境条件、抵御干旱胁迫的重要调节机制之一, 而环境水分条件是影响气孔发育的重要因素。在本研究中, 4个甘蔗品种经干旱胁迫处理后气孔导度急剧下降, 而在复水后迅速上升, 并且抗旱品种F172和GT21的变化速度要高于不抗旱的YL6和YT93/159。干旱胁迫加剧引起气孔导度急剧下降这一变化与在水稻(杨建昌等, 1995)、玉米(陈倩倩等, 2011)、大丽花(范苏鲁等, 2011)上的研究结果一致。吕金印等(2003)的研究表明, 在小麦开花灌浆期, 在严重干旱对光合与蒸腾

的影响过程中, 气孔的限制因素可能占到主要地位。吴志海等(2001)的研究表明, 蒸腾速率与气孔导度呈正相关。由此认为抗旱性强的品种可通过降低气孔导度而降低蒸腾作用, 从而有利于植物体保持水分, 以维持正常的生理代谢。

植物叶片对干旱胁迫的起初响应可能通过气孔导度的调节来达到(李智元等, 2009)。但严重的干旱胁迫必定会引起甘蔗叶片微形态的变化。Evans(1935)指出气孔下陷、刚毛多而长等是甘蔗抗旱品种的特征。本研究中, 在水分胁迫下, 4个甘蔗品种气孔下陷、闭合, 同时气孔周围小的刚毛逐渐变长, 抗旱甘蔗品种F172和GT21与不抗旱的YT93/159和YL6相比, 差异显著。另干旱胁迫时气孔器长度、宽度明显减小(陈倩倩等, 2011; Yang *et al.*, 2001); 气孔密度随着干旱胁迫的加强, 逐渐增大(Yang *et al.*, 2001; 孟雷等, 1999), 复水后又有所恢复; 干旱处理后, 气孔的开度降低, 气孔器逐渐闭合, 并随着胁迫的加剧, 气孔器的闭合速率加快(杨惠敏等, 2004; 高秀萍等, 2001, 2007)。本研究中F172和GT21的气孔闭合速度要快于YT93/159和YL6, 重度干旱时F172与GT21的气孔闭合百分比是YT93/159和YL6近3~4倍, 可见抗旱性强的品种有更强的气孔开度的调节能力, 因此在干旱胁迫条件下能够更有效地阻止植物体内水分的散失。

相对含水量是植物组织的饱和含水量与实际含水量之差占饱和含水量的百分比。甘蔗叶片在干旱胁迫下由于水分供应减少, 不能满足其蒸腾作用所需水分, 导致叶片相对含水量下降(廖洁等, 2012)。抗旱的F172和GT21在重度干旱时还可保持较高的叶片相对含水量, 而不抗旱的两个品种则较低; 在复水后F172和GT21的叶片含水量恢复较快, 不耐旱的品种则恢复较慢。这表明抗旱性强的甘蔗品种通过调节气孔的闭合以降低蒸腾作用, 从而保持自身的水分平衡, 并在复水后恢复较快; 抗旱性弱的品种气孔调节反应迟缓, 导致叶片相对含水量较低, 体内水分失衡, 且复水后的恢复速度较慢。

参考文献:

- Chen QQ(陈倩倩), Fan YY(范阳阳), Hao YB(郝影宾), *et al.* 2011. Effects of different soil water content on stomata development and water consumption of maize(不同土壤水分含量对玉米气孔发育过程和蒸腾耗水量的影响)[J]. *Agric Res Arid Areas*(干旱地区农业研究), 29(3): 75-95
- Chen XY(陈晓远), Luo YP(罗远培). 2001. The influence of fluctuated soil moisture on growth dynamic of winter wheat(土壤水

- 分变动对冬小麦生长动态的影响[J]. *Sci Agric Sin*(中国农业科学), **34**(4):403-409
- Chen YP(陈严平), Li RC(李荣春), Li X(李信), et al. 2000. Study on the anatomic structure of leaf hypodermis of saccharum and its related plants(甘蔗属及近缘属 8 种植物叶片下表皮的解剖研究)[J]. *J Yuaman Agric Univ*(云南农业大学学报), **15**(2):93-96
- Davies WJ, Zhang J. 1991. Rot signals and the regulation of growth and development of plant in drying soil[J]. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, **42**:55-76
- Evans H. 1935. Some aspects of the problem of drought resistance in sugarcane[J]. *Proc Int Soc Sug Cane Technol*, (6): 802-808
- Fan SL(范苏鲁), Yuan ZH(苑兆和), Feng LJ(冯立娟), et al. 2011. Effects of water stress on photosynthesis, transpiration and stomatal conductance in dahlia leaves(水分胁迫对大丽花光合作用、蒸腾和气孔导度的影响)[J]. *Chin Agric Sci Bull*(中国农学通报), **27**(8):119-122
- Gao XP(高秀萍), Zhang YQ(张勇强), Tong ZP(童兆平), et al. 2001. Peat leaves' anatomical character under natural drought conditions(梨树在自然干旱条件下叶片解剖学特征)[J]. *J Shanxi Agric Sci*(山西农业科学), **29**(1):62-64
- Gao YP(高彦萍), Feng Y(冯莹), Ma ZJ(马志军), et al. 2007. Stomatal character changes of soybean leaves under water stress(水分胁迫下不同抗旱类型大豆叶片气孔特性变化研究)[J]. *Agric Res Arid Areas*(干旱地区农业研究), **25**(2):77-79
- Li HS(李合生). 2000. Principle and Techniques for Plant Physiological and Biochemical Experiments(植物生理生化实验和技术)[M]. Beijing: Higher Education Press(北京: 高等教育出版社)
- Li XD(李向党). 1998. A fast and simple method of sample preparation for scanning microscope(一种快速简便的扫描电镜样品制备法)[J]. *J Chin Elec Micr Sci*(电子显微学报), **17**(4): 341-342
- Li YR(李杨瑞). Modern Sugarcane Science(现代甘蔗学)[M]. Beijing: China Agriculture Press(北京: 中国农业出版社)
- Li YR. 2006. Research and development strategies to improve sugar productivity in China [C]//Li YR, Solomon S. Technologies to Improve Sugar Productivity in Developing Countries. Beijing: China Agriculture Press:7-14
- Li YR(李杨瑞), Yang LT(杨丽涛). 2009. New developments in sugarcane industry and technologies in China since 1990(20 世纪 90 年代以来我国甘蔗产业和科技的新发展)[J]. *Southwest Chin J Agric Sci*(西南农业学报), **22**(5):1 469-1 476
- Li ZY(李智元), Liu JC(刘锦春). 2009. Research advances in physiological mechanism on plant response to drought(植物响应干旱的生理机制研究进展)[J]. *Tibet Sci & Technol*(西藏科技), (11):70-72
- Liao J(廖洁), Tan XH(檀小辉), Niu JQ(牛俊奇), et al. 2012. Drought resistance evaluation on ten sugarcane cultivars from different places(不同来源的 10 个甘蔗品种的抗旱性评价)[J]. *J Anhui Agric Sci*(安徽农业科学), **40**(8):4 485-4 487
- Liu J, Zhang F, Zhou JJ, et al. 2012. Phytochrome B control of total leaf area and stomatal density affects drought tolerance in rice[J]. *Plant Mol Biol*, **78**(3):289-300
- Lü JY(吕金印), Shan L(山仑), Gao JF(高俊凤), et al. 2003. Effect of drought stress on photosynthesis and some other physiological characteristics in flag leaf during grain filling of wheat(干旱对小麦灌浆期旗叶光合等生理特性的影响)[J]. *Agric Res Arid Areas*(干旱地区农业研究), **21**(2):77-81
- Meng L(孟雷), Chen WF(陈温福), Li LX(李磊鑫), et al. 1999. Effect of water stress on stomatal density, length, width and net photosynthetic rate in rice leaves(水分胁迫对水稻叶片气孔密度大小及净光合速率的影响)[J]. *J Shenyang Agric Univ*(沈阳农业大学学报), **30**(5):477-480
- Pou A, Flexas J, Alsina Mdel M, et al. 2008. Adjustments of water use efficiency by stomatal regulation during drought and recovery in the drought-adapted Vitis hybrid Richter-110 (V. berlandieri x V. rupestris)[J]. *Physiol Plantarum*, **134**(2):313-323
- Srivastava MK, Li CN, Nong Q, et al. 2009. Effects of exogenous ABA application on chlorophyll fluorescence in sugarcane under water stress conditions[J]. *Guangxi Agric Sci*, **40**(11):1 411-1 417
- Tardieu F, Zhang J, Davies WJ. 1992. What information is conveyed by an ABA signal from maize roots in drying field soil[J]. *Plant Cell Environ*, **15**:185-191
- Wang FR(王凤茹), Zhang H(张红), Shang ZQ(商振清), et al. 2000. Ca²⁺ localization in wheat seedling leaves under water stress and during rewatering(水分胁迫及复水过程中小麦幼苗叶片内 Ca²⁺ 的定位)[J]. *Acta Phytophysiol Sin*(植物生理学报), **26**(4):280-282
- Wu ZH(武志海), Yang MY(杨美英), Wu CS(吴春胜), et al. 2001. Varying characteristics of transpiration rate and stomata conductance in maize canopies(玉米群体冠层内蒸腾速率与气孔导度的变化特性)[J]. *J Jilin Agric Univ*(吉林农业大学学报), **23**(4):18-20, 24
- Xu BS(徐柏森). Practical Electron Microscope Techniques(实用电镜技术)[M]. Nanjing: Southeast University Press(南京: 东南大学出版社)
- Yang JC(杨建昌), Jonathan W(乔纳圣·威尔斯), Zhu QS(朱庆森), et al. 1995. Effect of water deficit stress on the stomatal frequency, stomatal conductance and abscisic acid in rice leaves(水分胁迫对水稻叶片气孔频率、气孔导度及脱落酸含量的影响)[J]. *Acta Agron Sin*(作物学报), **21**(5):533-539
- Yang HM, Wang GX. 2001. Leaf stomatal densities and distribution in Triticum aestivum under drought and CO₂ enrichment[J]. *Acta Phytoecol Sin*, **25**:312-316
- Yang HM(杨惠敏), Zhang XY(张晓艳), Wang GX(王根轩), et al. 2004. Stomatal characteristics and the contents of seed ODAP, protein and starch in two varieties of grass pea under stress condition(干旱条件下两种山豆气孔特性及种子 ODAP, 粗蛋白和淀粉积累的研究)[J]. *J Lanzhou Univ*(兰州大学学报), **40**(1):64-67
- Yao YQ, Liu XP, Li ZZ, et al. 2013. Drought-induced H₂O₂ accumulation in subsidiary cells is involved in regulatory signaling of stomatal closure in maize leaves[J]. *Planta*, **238**(1):217-227
- Zhao SL(赵姝丽), Chen WF(陈温福), Xu ZJ(徐正进). 2010. The effects of drought stress on stomatal characters of rice leaf(水分胁迫对水稻剑叶气孔特性的影响)[J]. *Acta Agric Bor Sin*(华北农学报), **25**(1):170-174