

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201404044

杨宁,王程亮,李宜坤,等.高山离子芥试管苗在 PEG-6000 模拟干旱条件下的生理响应[J].广西植物,2015,35(1):77-83

Yang N, Wang CL, Li YS, et al. Physiological responses of *Chorispora bungeana* seedlings *in vitro* to drought stress simulated by PEG-6000[J]. *Guihaia*, 2015, 35(1):77-83

高山离子芥试管苗在 PEG-6000 模拟干旱条件下的生理响应

杨宁, 王程亮, 李宜坤, 王新霞, 陈霞, 牛涛

(西北师范大学 生命科学学院, 兰州 730070)

摘要:以高山离子芥(*Chorispora bungeana*)为试材,采用固液培养法,设置对照(不添加 PEG-6000, CK)、5% PEG-6000、10% PEG-6000、20% PEG-6000、40% PEG-6000 五个干旱处理水平,研究了不同浓度 PEG-6000 模拟干旱环境下,对高山离子芥幼苗生理生化特性的影响。结果表明:干旱胁迫下,随着不同的处理时间,脯氨酸含量始终保持上升的趋势且含量显著高于对照;可溶性蛋白的含量也有波动,呈现先上升后下降的趋势;丙二醛(MDA)含量,随着时间的延长,呈现先升高再下降的趋势且含量显著高于对照。幼苗叶片叶绿素总含量呈现先升高后下降的趋势,在浓度为 40% PEG-6000 胁迫下,叶绿素总含量均显著低于对照;叶绿素 a 则有显著降低的趋势;叶绿素 b 在浓度为 5% PEG-6000 胁迫下显著升高,在浓度为 10%、20%、40% PEG-6000 胁迫下也呈现显著升高的趋势;但其含量总体低于叶绿素 a;Chla/Chlb 的值经历了先升高后下降的趋势且均高于对照。在各浓度及不同时间处理胁迫下,高山离子芥叶片 K^+ 、 Na^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 含量有明显波动: K^+ 、 Ca^{2+} 在 5% 和 10% PEG-6000 胁迫 6、12、24、48、72 h 后均显著高于对照,而 40% PEG-6000 胁迫后均显著低于对照。 Na^+ 在 5% PEG-6000 各时间段胁迫后含量较对照有所增加,在其它浓度和时间处理下其含量均低于对照;而 Mg^{2+} 含量在 40% PEG-6000 胁迫下虽有下降趋势但均显著高于对照。表明在干旱胁迫下,高山离子芥通过改变渗透调节物、光合系统中叶绿素含量及离子含量等,启动应对外界干旱环境的耐旱响应机制,从生理角度揭示了高山离子芥响应耐旱的生理生态机理。

关键词:高山离子芥; PEG-6000; 干旱胁迫; 生理指标; 渗透调节

中图分类号: Q945.78 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2015)01-0077-07

Physiological responses of *Chorispora bungeana* seedlings *in vitro* to drought stress simulated by PEG-6000

YANG Ning, WANG Cheng-Liang, LI Yi-Shen, WANG Xin-Xia, CHEN Xia, NIU Tao

(College of Life Sciences, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China)

Abstract: *Chorispora bungeana* is a perennial herb, which grows in Qinhai-Tibet Plateau, where has a elevation of 2 600-3 700 m, and has the features of less rain, drought, low temperature, high ambient ultraviolet radiation. The special growing environment gives it the unique molecular and physiological resistance to stress response mechanism. Recently, there are many reports about the molecular and physiological resistance to the low temperature stress response mechanism. However, it has not been reported about what physiological ecology strategies it has in the process of long-term growth to adapt to drought environment. In this study, Taking *C. bungeana* plantlets *in vitro* as materi-

收稿日期: 2014-06-29 修回日期: 2014-11-26

基金项目: 国家自然科学基金(31160087, 31360061); 甘肃省财政厅科研业务费项目; 甘肃省教育厅基金(1101-06); 西北师范大学资助项目。

作者简介: 杨宁(1973-), 女, 博士, 教授, 主要从事植物分子细胞生物学研究, (E-mail) xbsd-yn@163.com。

al, the current study was carried out to investigate the effect of drought stress on a Qinhai-Tibet Plateau plant *C. bungeana* with solid-liquid culture medium. There were five drought levels being set; the control (without adding PEG-6000, CK), mild drought stress (5% PEG-6000), moderate drought stress (10% and 20% PEG-6000), and severe drought stress (40% PEG-6000) and different stress duration times (6, 12, 24, 48, 72). The physiological and biochemical characters were researched. The results showed that, under drought stress and different stress duration times, the contents of proline always kept rising and was significantly higher than control during the experiment; The content of soluble protein showed an initial increase and then subsequent decrease; The content of MDA showed an initial increase and then subsequent decrease but MDA content was significantly higher than control, and chlorophyll also showed an initial increase and then subsequent decrease, and chlorophyll content was significantly lower than control under 40% PEG-6000 stress. Chlorophyll a content showed the trend of decreased significantly. Chlorophyll b content as remarkably increased under 5% PEG-6000 stress and significantly higher than control under 10%, 20%, 40% PEG-6000. Besides, K^+ , Na^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} contents in leaves of *C. bungeana* had also obvious fluctuation. K^+ and Ca^{2+} contents were remarkable higher than control under 5% and 10% PEG-6000 during 6 to 72 h. Na^+ content was higher comparing with control under 5% PEG-6000 and different stress duration times, but the contents were significantly decreased under the concentration and time stress. The content of Mg^{2+} showed the declining trend. The study suggested that, under drought stress, *C. bungeana* started to deal with drought stress by changing the osmotic regulation substances, photosynthetic system chlorophyll and ion contents. It partly revealed the physiological and ecological mechanism of *C. bungeana* responding to drought environment.

Key words: *Chorispora bungeana*; PEG-6000; drought stress; physiological indicators; osmoregulation

青藏高原属于气候变化的敏感区和生态脆弱地带,有着“中华水塔”和“世界第三级”的著称(尹华军等,2008)。目前青藏高原呈现出气候暖化趋势,此趋势将成为诱发生态变异的动力(徐满厚等,2013)。高山冰缘植物高山离子芥属多年生高山草本,主要分布在海拔 2 600~3 700 m 青藏高原的亚高山草甸、草原、砾石质山坡上(阿依吐尔汗等,1988),此区域常年少雨、干旱,属亚高山草地类型,具有多个群落类型,呈现群落多样性,群落主要成员高山离子芥在改善土壤、气候条件、涵养水源和维持生态平衡等方面有着重要作用。

实验室人工模拟干旱条件,常用聚乙二醇(PEG)(袁媛等,2008,张百俊,2006)作为诱导剂,具有简单,快速,重复性好等特点,聚乙二醇(PEG)是一种大分子聚合物,从而夺取生物体内的水分,能够营造理想的干旱条件,在 PEG 渗透胁迫下,将会引起植物体内一系列的生理生化反应(郭华健,2010)。同一植物经过自然选择和适应,形成特定的地理种源。高山离子芥生长在气候寒冷,空气稀薄,辐射强,劲风等极端环境条件下,经常受到干旱、低温、辐射等多种非生物胁迫。因此,高山离子芥在这种环境条件下生存,赋予了它独特的分子及生理抗胁迫响应机制(An *et al.*,2000)。近年来,对于研究高山离子芥在低温胁迫下的分子及生理机制报道较多。而关于高山离子芥在长期的生长过程中对适应干旱

环境有怎样的生理生态策略,目前尚未见报道。本研究利用不同浓度的 PEG-6000 溶液,对高山离子芥幼苗进行不同浓度、不同时间 PEG-6000 的渗透胁迫处理,研究高山离子芥幼苗生理指标的变化,旨在揭示高山离子芥对干旱胁迫的抗旱生理响应机制,对加快该区生态恢复和治理提供理论依据。

1 材料与方 法

1.1 材料及胁迫处理

以采集于新疆天山的高山离子芥为材料,将其去皮种子用 70%乙醇浸泡 30 s,再用 0.1%升汞浸泡 5~8 min,无菌水冲洗三次,子叶直接接种于含有 3%蔗糖的 MS 培养基中(不含任何激素),在光照培养架上(25 °C、2 000 lx、12 h 光照)培养。待种子萌发,长至 4 cm 左右,试管苗接种于 MS+0.2 mg·L⁻¹ 6-BA+30 g·L⁻¹蔗糖+7.8 g·L⁻¹琼脂, pH5.8、温度 25 °C、光周期为 12 h、120 mL 广口三角瓶中进行试管苗培养。

选择大小一致、长势旺盛的幼芽接种于 120 mL 广口三角瓶中,分别在广口三角瓶中倒入含琼脂的上述 MS 培养基各 15 mL,用于固定幼芽,再向每个广口瓶加入含 5% (50 g·kg⁻¹)、10% (100 g·kg⁻¹)、20% (200 g·kg⁻¹)、40% (400 g·kg⁻¹) 的 PEG-6000 的液体 MS 培养基 30 mL,进行干旱胁迫

迫处理 6、12、24、48、72 h。在同样的条件下以不添加 PEG-6000 为对照组。

1.2 各项生理指标测定

游离脯氨酸含量用磺基水杨酸法提取测定(张志良等,2003);可溶性蛋白含量按照考马斯亮蓝 G-250 染色法测定(张志良等,2003);脂质过氧化物丙二醛(MDA)含量按照硫代巴比妥酸比色法测定(张志良等,2003);叶绿素含量分光光度法测定(王学奎,2006);无机离子含量按照火焰原子吸收法测定(张辉等,2011),称量处理烘干的高山离子芥叶片约 0.1 g,加酸(6 mol 硝酸)消解(微波消解仪),赶酸(微波炉),定容(3% HNO₃ 定容至 100 mL,做好标记)。

1.3 数据统计与分析

数据至少重复 3 次,利用 SPSS(17.0)进行单因素方差分析(ANOVA),对同一处理随时间变化的差异性多重比较采用 LSD 分析。作图在 Microsoft Excel(2003)软件下完成。

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫对可溶性蛋白含量的影响

随着 PEG-6000 胁迫浓度的升高,各时间处理下,高山离子芥叶片可溶性蛋白含量经历了先升高后下降的过程(图 1)。在 6、12、24 h 各浓度胁迫下,可溶性蛋白含量均大于对照($P < 0.05$),其中在 12h,浓度为 5%、10%、20% 的 PEG-6000 胁迫下,可溶性蛋白的含量急剧上升,分别高出对照 22.97%、25.24%、29.41%。而在浓度为 40% 的 PEG-6000 胁迫下,在各时间段处理后,则有递减的趋势,且在 48 h 和 72 h 时,分别比对照显著降低了 6.12%、8.47%。

2.2 干旱胁迫对游离脯氨酸的影响

高山离子芥叶片中游离脯氨酸的含量呈现自 24 h 开始逐渐升高积累的趋势,并随胁迫时间的延长,积累量显著升高($P < 0.05$)(图 2)。其中在 72 h 时各浓度胁迫下,脯氨酸含量达到最高,分别是对照的 463.15%、803.48%、766.99%、2 200.10%。在 12 h 各浓度处理下,脯氨酸达到最低,分别是对照的 23.17%、39.71%、2.76%、28.58%。

2.3 干旱胁迫对丙二醛含量的影响

随着干旱胁迫程度的增加和各胁迫时间处理,丙二醛含量呈现先升高后下降的变化趋势且在胁迫

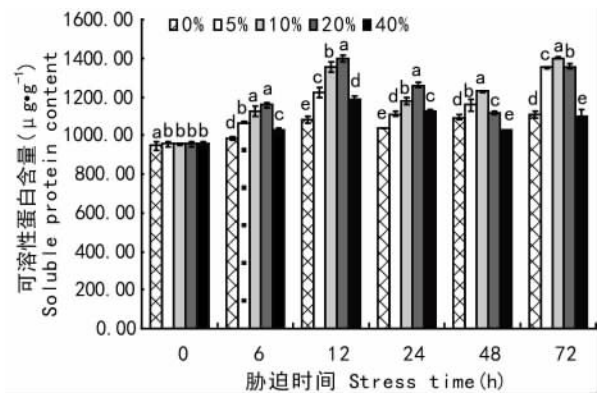


图 1 不同干旱胁迫持续时间对高山离子芥试管苗可溶性蛋白含量的影响

Fig. 1 Effects of drought stress time on the content of soluble protein of *Chorispura bungeana* seedlings in vitro

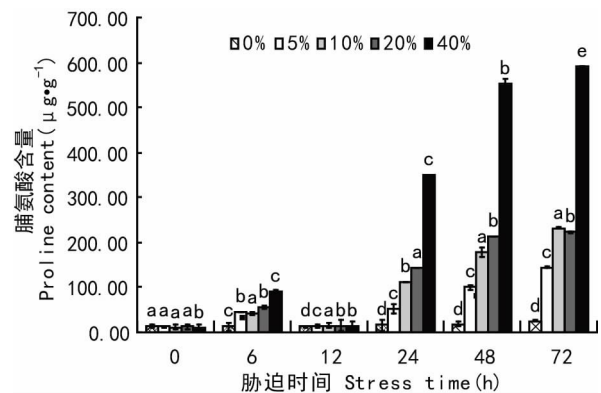


图 2 不同干旱胁迫持续时间对高山离子芥试管苗脯氨酸含量的影响

Fig. 2 Effects of drought stress time on the content of proline of *Chorispura bungeana* seedlings in vitro

后期趋于缓和状态(图 3),其中以浓度为 20% 的 PEG-6000 胁迫 6~72 h 后,丙二醛含量达最高值,分别为对照的 47.8%、227.19%、252.8%、210.77%、196.76% ($P < 0.05$)。在浓度为 40% 的 PEG-6000 和各时间的胁迫下,丙二醛含量较之其他胁迫浓度有明显下降趋势,但均显著高于对照($P < 0.05$)。

2.4 干旱胁迫对叶绿素的影响

随着胁迫时间延长和胁迫程度加强,高山离子芥叶片叶绿素总含量除 5% 的 PEG-6000 胁迫下的 5 个时间段显著高于对照外(图 4),其余 10%、20%、40% 的 PEG-6000 胁迫的高山离子芥叶片叶绿素总含量均显著降低($P < 0.05$),其中在 40% 高浓度 PEG-6000 渗透胁迫 6、12、24、48、72 h 后,叶绿素含量急剧下降,比对照分别减少了 13.62%、19.21%、26.02%、17.74%、27.63%。在不同的浓度

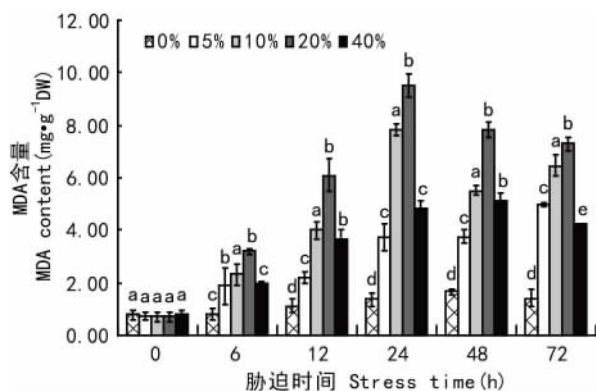


图 3 不同干旱胁迫持续时间对高山离子芥试管 MDA 含量的影响

Fig. 3 Effects of drought stress time on the content of MDA of *Chorispora bungeana* seedlings *in vitro*

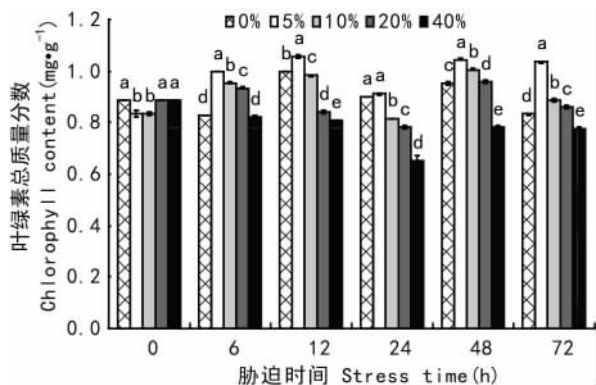


图 4 不同干旱胁迫持续时间对高山离子芥试管苗叶绿素含量的影响

Fig. 4 Effects of drought stress time on the content of chlorophyll of *Chorispora bungeana* seedlings *in vitro*

与时间胁迫处理时,叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素 a/b 也发生了变化,其中叶绿素 a 表现出随胁迫时间及 PEG-6000 浓度的增加而有显著降低的趋势 ($P < 0.05$) (图 5); 叶绿素 b 在浓度为 5% 的 PEG-6000 胁迫下显著升高,而在浓度为 10%、20%、40% 的 PEG-6000 胁迫下却呈现显著下降的趋势,但其含量总体低于叶绿素 a 的值 (图 6)。

叶绿素 a/b 随着 PEG-6000 浓度和各胁迫时间处理,叶绿素 a/b 经历了先升高后降低的过程且均高于对照 (图 7); 12 h 时达最高值分别显著高于对照 79.81%、102.00%、80.43%、77.24% ($P < 0.05$)。

2.5 干旱胁迫对高山离子芥叶片无机离子吸收的影响

不同浓度的 PEG-6000 渗透胁迫对高山离子芥叶片无机离子吸收有显著影响。K⁺、Na⁺、Mg²⁺、

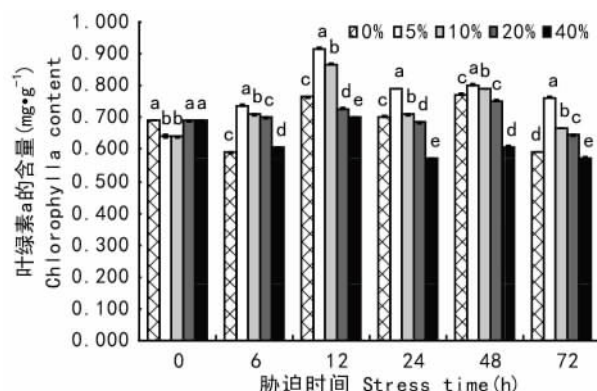


图 5 不同干旱胁迫持续时间对高山离子芥试管苗叶绿素 a 含量的影响

Fig. 5 Effects of drought stress time on the content of Chlorophyll a of *Chorispora bungeana* seedlings *in vitro*

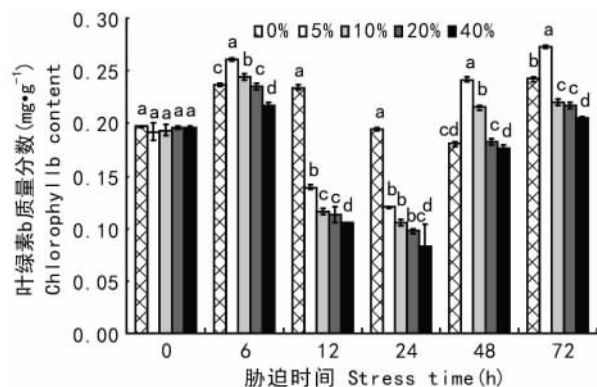


图 6 不同干旱胁迫持续时间对高山离子芥试管苗叶绿素 b 含量的影响

Fig. 6 Effects of drought stress time on the content of chlorophyll b of *Chorispora bungeana* seedlings *in vitro*

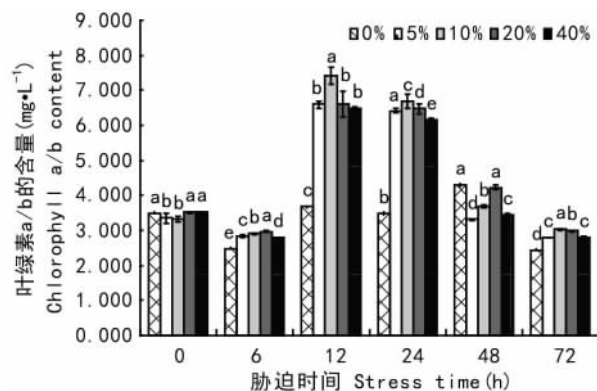


图 7 不同干旱胁迫持续时间对高山离子芥试管苗叶绿素 a/b 含量的影响

Fig. 7 Effects of drought stress time on the content of chlorophyll a/b of *Chorispora bungeana* seedlings *in vitro*

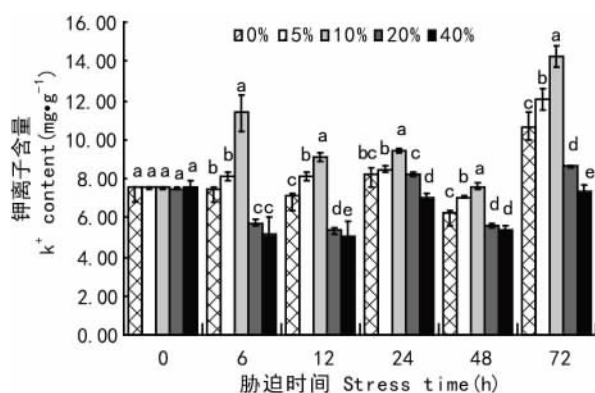


图 8 不同干旱胁迫持续时间对高山离子芥试管苗 K^+ 含量的影响

Fig. 8 Effects of drought stress time on the content of K^+ of *Chorispora bungeana* seedlings in vitro

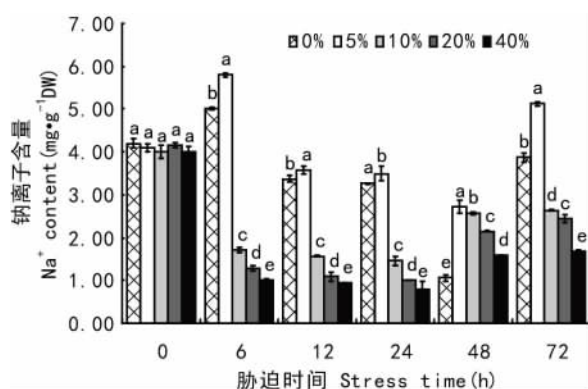


图 9 不同干旱胁迫持续时间对高山离子芥试管苗 Na^+ 含量的影响

Fig. 9 Effects of drought stress time on the content of Na^+ of *Chorispora bungeana* seedlings in vitro

Ca^{2+} 含量都呈现先升高后下降趋势 ($P < 0.05$)。由图 8 可知, 在浓度为 5% 与 10% 的 PEG-6000 胁迫 6~72 h 后 K^+ 含量均显著高于对照 ($P < 0.05$), 且在 72 h 出现峰值, 与对照相比 K^+ 含量增加了 25.11%、47.55%。由图 9 可知, 浓度为 5% 的 PEG-6000 胁迫下 ($P < 0.05$) 引起 Na^+ 含量上升, 且伴随胁迫时间的延长在 72 h 出现峰值较之对照 Na^+ 含量增加了 32.58%。但在浓度为 10%、20%、40% 的 PEG-6000 胁迫下明显引起 Na^+ 含量下降 ($P < 0.05$)。由图 10 可知, 在浓度为 5%、10% 的 PEG-6000 胁迫下引起 Ca^{2+} 含量增加, 但在浓度为 20%、40% 的 PEG-6000 胁迫下 Ca^{2+} 水平较之对照显著下降 ($P < 0.05$)。由图 11 可知, 胁迫诱导引起 Mg^{2+} 含量的上升, 伴随胁迫时间的延长, 各胁迫浓

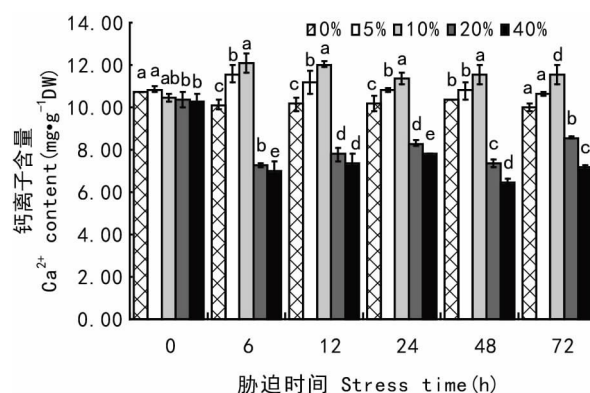


图 10 不同干旱胁迫持续时间对高山离子芥试管苗 Ca^{2+} 含量的影响

Fig. 10 Effects of drought stress time on the content of Ca^{2+} of *Chorispora bungeana* seedlings in vitro

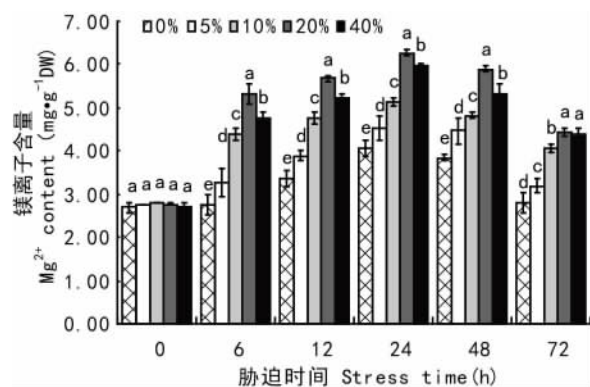


图 11 不同干旱胁迫持续时间对高山离子芥试管苗 Mg^{2+} 含量的影响

Fig. 11 Effects of drought stress time on the content of Mg^{2+} of *Chorispora bungeana* seedlings in vitro

度下 Mg^{2+} 含量先升高后降低, 峰值出现于 24 h, 较之对照升高了 11.45%、26.50%、54.45%、46.88%。

3 讨论与结论

3.1 高山离子芥的抗旱性与可溶性蛋白的关系

植物体内各种代谢的酶类大多与可溶性蛋白有关, 在干旱胁迫时会发生变化, 因此要了解植物抗逆性测定其含量变化是一种重要方法。本研究中, 高山离子芥幼苗叶片可溶性蛋白含量在浓度为 5%、10%、20% 的 PEG-6000 胁迫初期急剧上升, 但在胁迫后期及浓度为 40% 的 PEG-6000 处理时高山离子芥幼苗可溶性蛋白含量有下降趋势, 且植株生长出现明显受损现象。一般认为, 轻度或中度干旱胁迫时植物体启动渗透调节作用, 当高浓度胁迫时, 渗

透调节能力减弱或丧失(Paleg *et al.*, 1981)。因此可认为,本研究中高山离子芥在受到干旱胁迫时,可溶性蛋白可能参与了渗透调节作用;推测高山离子芥试管苗在胁迫初期为适应这种干旱环境可溶性蛋白含量急剧升高起到脱水保护的作用,从而使细胞结构在脱水时避免遭到更大破坏。

3.2 高山离子芥的抗旱性与游离脯氨酸的关系

游离脯氨酸是植物体在水分胁迫下进行渗透调节的一种重要的小分子物质。周瑞莲等(1997)研究表明,在严重干旱胁迫下大量积累的脯氨酸可能保护了苜蓿根瘤代谢酶和结构蛋白质,以减轻严重干旱对组织的危害程度。脯氨酸较好的水合作用对原生质体起重要保护作用,因此脯氨酸被认为是抗旱鉴定的一种生理指标而被广泛接受。本研究中,经各时间与浓度处理的高山离子芥试管苗,其叶片游离脯氨酸含量较之对照急剧上升,因此推测脯氨酸的积累保护了高山离子芥试管苗膜蛋白的结构完整性,增强膜的柔韧性,脯氨酸可能是有用的干旱伤害传感器(邹春明等,2003),也可能是高山离子芥试管苗对干旱胁迫进行适应性代谢调节的结果。

3.3 高山离子芥抗旱性与丙二醛的关系

丙二醛是膜脂氧化的产物,具有很强的细胞毒性,对膜和细胞中的许多生物功能分子如蛋白质、核酸和酶等均有很强的破坏性,是膜系统受到伤害的重要标志之一(Prasad, 1996)。干旱胁迫下丙二醛积累越多,表明组织的保护能力越弱(何开跃等, 2004)。本研究中,在 10% PEG-6000 胁迫下,各时间段的丙二醛含量达最大值,说明高山离子芥在受到逆境胁迫时导致细胞内产生大量自由基和清除的不平衡而出现自由基的积累,由此引发或加剧了细胞膜脂过氧化,造成膜的损伤(种培芳等, 2013, 王满莲等, 2014)。但在 40% PEG-6000 胁迫下,丙二醛含量比其他浓度处理的材料显著降低。说明高山离子芥在 10% PEG-6000 胁迫下可能反应敏感,在 40% PEG-6000 胁迫下可能为了适应这种逆境环境而降低了其含量,对膜脂过氧化起到一定的防御作用,也可能有其他生理反应参与了膜损伤的生理生化过程,这种现象李明等(2002)在研究中发现过,可能是植物的一种避旱反应。

3.4 高山离子芥的抗旱性与叶绿素的关系

植物在干旱条件下叶绿素含量的变化,表明植物对干旱胁迫的敏感性,并直接影响光合产量(Reuveni *et al.*, 1997)。邹春明等(2003)提到耐旱的沙

漠植物柠条和紫穗槐等在适度干旱条件下叶绿素含量被提高 20%~60%,而在干旱条件下叶绿素含量却有所下降的机理目前还不清楚。本研究中,随着干旱胁迫强度和时间的增加,高山离子芥叶片叶绿素含量具有显著降低的趋势,这可能是叶绿素的合成在干旱胁迫下被限制的结果,叶绿素酶活性被提高以及加快了其分解速率,导致叶绿素含量降低(Ruth *et al.*, 2002)。作物品种的抗旱性也可用叶绿素 a/b 比值来评定(戴建良等, 1997)。邹春明等(2003)研究表明,在光照条件下,叶绿体光合系统的还原端产生一种活性氧——超氧化物自由基($O_2^{\cdot-}$),超氧自由基在一定条件下又通过启动自由基的链式反应以及其他类型的再氧化等产生羟基自由基和过氧化氢,叶绿素和部分叶绿素 a 将被自由基所破坏。从而导致叶绿素含量下降及叶绿素 a/b 比值降低。本研究表明,随着胁迫浓度和时间的增加叶绿素 a 显著降低,叶绿素 b 显著升高但总体比叶绿素 a 的值低。叶绿素 a 可能不及叶绿素 b 稳定,在活性氧的作用下更易分解破坏(李冬花, 2014)。在高山离子芥遭到干胁迫时,因体内可能具有较弱的活性氧清除系统,因此叶绿素 a/b 比值下降较多。叶绿素的降解对碳氮等资源重新转移分配至生长组织极其重要,它也是植物叶片避免光产生的自由基毒害作用的重要方式(李栋栋等, 2013)。

3.5 高山离子芥的抗旱性与无机离子的关系

在水分胁迫时植物体内正常的离子平衡遭到破坏,要降低对植物生长所造成的不利影响,增强植物对水分胁迫的耐受力,钾钙元素的摄取是必要的,郑青松等(2010)在研究水分胁迫对油菜幼苗矿质离子含量的影响中证明 K^+ 和 Ca^{2+} 含量显著下降,植株生长明显受到抑制。Xiong *et al.*(2002)认为当植物受到外界胁迫时,细胞内 Ca^{2+} 浓度升高,并与钙调蛋白结合成激活态复合体,激活基因表达,启动一系列反应使植物适应胁迫环境。本研究中, K^+ 和 Ca^{2+} 在 5% 和 10% PEG-6000 干旱胁迫时均显著高于对照,但随着胁迫时间的延长其含量有所降低。在 20% PEG-6000 胁迫下,随着时间的延长, K^+ 和 Ca^{2+} 含量显著低于对照。这说明在较低浓度胁迫下,高山离子芥试管苗可能启动自身的防御系统以增加这两种离子的含量来适应逆境环境。而在高浓度胁迫下, K^+ 和 Ca^{2+} 含量急剧下降,植株生长明显受到抑制,说明高山离子芥可能难以承受高浓度的胁迫。镁离子除过是叶绿素的重要成分外,对光合

电子传递速率、叶绿素荧光及光合碳代谢等一系列重要过程都起到重要作用(丛悦玺等,2012)。而高山离子芥叶片中 Mg^{2+} 含量在干旱逆境环境中相比对照显著升高。在浓度为 20% PEG-6000 胁迫下 Mg^{2+} 含量达到最大值,说明高山离子芥可能在 Mg^{2+} 的这种变化条件下增强了其自身的光合速率以适应逆境环境。

综上所述,高山离子芥在不同浓度 PEG-6000 和不同时间胁迫下较强的渗透调节能力及自身的防御系统,使其对干旱环境具有较强的耐受力。然而,高山离子芥已长期适应了青藏高原的气候环境,将自身的生长状况与该地区的土壤水分已很好的结合起来。另外,高山离子芥这种在特殊环境下生长的植物具有较强的生命力,能很好地适应该区干旱环境的机制而且既有耐旱又有避旱的功能,从某种程度上揭示了高山离子芥在青藏高原上存在的原因。

参考文献:

- A YTH(阿依吐尔汗),Tan DY(谭敦炎),Li ZJ(李志军),*et al.* 1988. The relationship between the structures of vegetative organs in *Chorispora bungeana* and its environment(高山离子芥营养器官的结构与环境的关系研究)[J]. *J Xinjiang Agric Univ*(新疆农业大学学报),**21**(4):273-277
- An LZ,Liu YH,Feng HY,*et al.* 1999. Studies on characteristics of element contents of alpine subnival vegetation at the source area of Urumqi River[J]. *Acta Bot Bor-Occ Sin*,**20**(6):80-86
- Cong YX(丛悦玺),Luo DF(骆东峰),Chen KM(陈坤明),*et al.* 2012. The development of magnesium transport systems in organisms(生物镁离子转运体研究进展)[J]. *J Agric Biotechnol*,**20**(7):837-848
- Dai JL(戴建良),Wang F(王芳),He HL(何虎林),*et al.* 1997. A preliminary study of different provenances *Arbutus menziesii* water stress reaction-water status, conductivity and leaf wilting performance(侧柏不同种源对水分胁迫反应的初步研究——水分状况、电导率和叶萎蔫表现)[J]. *Gansu For Sci Technol*(甘肃林业科技),**1**(2):1-6
- Guo HJ(郭华健). 2010. Research progress on osmotic adjust and material under water stress(渗透调节物质在水分胁迫下的研究进展)[J]. *J Anhui Agric Sci*(安徽农业科学学报),**38**(15):7 750-7 753
- He KY(何开跃),Li XC(李晓储),Huang LB(黄利斌),*et al.* 2004. Effects of drought stress on physiological and biochemical indices in five tree species of Magnoliaceae(干旱胁迫对木兰科 5 树种生理生化指标的影响)[J]. *J Plant Res Environ*(植物资源与环境学报),**13**(4):20-23
- Li M(李明),Wang GX(王根轩). 2002. Effect of drought stress on activities of cell defense enzymes and lipid peroxidation in *Glycyrrhiza uralensis* seedlings(干旱胁迫对甘草幼苗保护酶系和脂质过氧化作用的影响)[J]. *Acta Ecol Sin*(生态学报),**22**(4):503-507
- Li DH(李冬花),Chen YP(陈银萍),Bao ME(鲍美娥),*et al.* 2014. Effect of exogenous salicylic acid on physiological characteristics of *Sabina* seedlings under low temperature stress(外源水杨酸对低温胁迫下圆柏属植物幼苗生理特性的影响)[J]. *Guihaia*(广西植物),**34**(2):220-226
- Li DD(李栋栋),Luo ZS(罗自生). 2013. Chlorophyll breakdown in plant senescent leaves and ripening fruit(植物衰老叶片与成熟果实中叶绿素的降解)[J]. *Acta Hort Sin*(园艺学报),**40**(9):1 743-1 752
- Paleg LG,Asplinnal D. 1983. The Physiology and Biochemistry of Drought Resistance in plant[M]. Academic Press:15-37
- Prasad TK. 1996. Mechanism of chilling-induced oxidative stress injury and tolerances in developing maize seed lings: changes in an antioxidant system,oxidation of proteins and lipids,and protease activities[J]. *Plant J*,**10**(6):1 017-1 026
- Reuveni J,Gale J,Zeroni M. 2002. Differentiating day from night effects of high ambient CO_2 on the gas exchange and growth of *Xanthium strumarium* L. exposed to salinity stress[J]. *Ann Bot*,**79**:191-196
- Ruth H,Harald P. 2002. Folding *in vitro* of light-harvesting chlorophylla/b protein is coupled with pigment binding[J]. *J Mol Biol*,**318**(2):547-556
- Wang XK(王学奎). 2006. Principles and Techniques of Plant physiological and Biochemical Experiment(植物生理生化实验原理和技术)[M]. Beijing(北京): Higher Education Press(高等教育出版社)
- Wang ML(王满莲),Wei X(韦霄),Kong DX(孔德鑫),*et al.* 2014. Effect of drought stress and rehydration on physiological characteristics of *Ardisia corymbifera* var. *tuberifera* seeding(干旱胁迫与复水对块根紫金牛生理特性的影响)[J]. *Guihaia*(广西植物),**34**(1):105-110
- Xu MH(徐满厚),Xue X(薛娴). 2013. A research on summer Vegetation characteristics & short-time responses to experimental warming of alpine meadow in the Qinghai-Tibetan Plateau(青藏高原高寒草甸夏季植被特征及对模拟增温的短期响应)[J]. *Acta Ecol Sin*(生态学报),**33**(7):2 071-2 083
- Xiong L,Schumaker KS,Zhu JK. 2002. Cell signaling during cold, drought,and salt stress[J]. *Plant Cell*,**1**(5):165-183
- Yin HJ(尹华军),Lai T(赖挺),Cheng XY(程新颖),*et al.* 2008. Warming effects on growth and physiology of seeding of *Betula albo-sinensis* and *Abies faxoniana* under two contrasting light conditions in subalpine coniferous forest of western Sichuan, China(增温对川西亚高山针叶林内不同光环境下红桦和岷江冷杉幼苗生长和生理的影响)[J]. *J Plant Ecol*(植物生态学报),**32**(5):1 072-1 083
- Yuan Y(袁媛),Li N(李娜),Shao AJ(邵爱娟). 2008. Effect of PEG-6000 on seed germination and seedling growth of *Scutellaria baicalensis*(PEG-6000 对黄芩种子萌发和幼苗生长的影响)[J]. *Chin Trad Herb Drugs*(中草药),**39**(2):269-272
- Zhang BJ(张百俊),Yang HL(杨和连),Li ZX(李贞霞). 2006. Study on the effects of PEG osmotic on pumpkin seed(采用 PEG 模拟干旱对南瓜籽的影响)[J]. *Seed*(种子),**25**(9):76-78
- Zhang ZL(张志良),Qu WQ(瞿伟菁). 2003. Experiment Guide of Plant Physiology(植物生理学实验指导)[M]. Beijing(北京): Higher Education Press(高等教育出版社)
- Zhang H(张辉),Tang J(唐杰). 2011. Determination of vegetables iron,manganese,copper,lead and cadmium by atomic absorption(下转第 98 页 Continue on page 98)

2011. Variety selection of *Camellia oleifera* in Dabie mountains of Anhui province(安徽省大别山油茶选优研究)[J]. *Chin For Sci Technol* (林业科技开发), **25**(3):22-26
- Kakuda T. 2002. Neuroprotective effects of the green tea components theanine and catechins[J]. *Biol Pharm Bull*, **25**(12): 1 513-1 518
- Kimura K, Ozeki M, Juneja L, et al. 2007. L-Theanine reduces psychological and physiological stress responses [J]. *Biol Psychol*, **74**(1):39-45
- Li J(李娟), Deng TT(邓婷婷), Wu Y(吴扬), et al. 2011. Full-length cDNA cloning and sequence analysis of theanine synthetase gene in *Camellia sinensis*(茶氨酸合成酶基因的全长 cDNA 克隆及序列分)[J]. *Tea Sci*(茶叶科学), **31**(5):411-418
- Li J, Li P, Liu F. 2008. Production of theanine by *Xerocomus badius* (mushroom) using submerged fermentation[J]. *LWT-Food Sci Technol*, **41**(5):883-889
- Shi Q(施倩), Chen L(陈林), Li P(李平), et al. 2006. A method for determination of L-theanine with HPLC-PDAD in tea(茶叶中 L-茶氨酸 HPLC-PDAD 分析方法的建立)[J]. *J Anhui Agric Univ*(安徽农业大学学报), **33**(3):347-350
- Shimbo M, Nakamura K, Shi HJ, et al. 2005. Green tea consumption in everyday life and mental health[J]. *Public Health Nutr*, **8**(8):1 300-1 306
- Smit HJ, Rogers PJ. 2000. Effects of low doses of caffeine on cognitive performance, mood and thirst in lower and higher caffeine-consumers[J]. *Psychopharmacology(Berl)*, **152**(2):167-173
- Tsushida T, Takeo T. 1984. Occurrence of theanine in *Camellia japonica* and *Camellia sasanqua* seedlings [J]. *Agric Biol Chem*, **48**(11):2 861-2 862
- Wang Q(王琦), Feng EY(冯二艳), Wang R(王荣), et al. 2013. RACE cloning and bioinformatics analysis of nitrate reductase in *Beta vulgaris*(RACE 法克隆甜菜 NR 基因及生物信息学分析)[J]. *Guihaia*(广西植物), **33**(1):89-95
- Yamaguchi S, Ninomiya K. 2000. Umami and food palatability[J]. *J Nutr*, **130**(4):921-926
- Yuan DY(袁德义), Tan XF(谭晓凤), Hu QS(胡青素), et al. 2007. Study on camellia pollen characteristics and the vitality under different storage conditions(油茶花粉特性及其不同贮藏条件下生活力的研究)[J]. *J Zhejiang Fore Sci Technol* (浙江林业科技), **27**(5):57-60
- Zhang ZM(张哲敏), Sun P(孙萍), Wang WT(王旺田), et al. 2013. Bioinformatics analysis of *CBF2* in three different chilling resistance grapes and construction of plant expression vector(三种不同抗冻性葡萄中 *CBF2* 基因的生物信息学分析及植物表达载体构建)[J]. *Guihaia*(广西植物), **33**(1):82-88
- Zhuang RL(庄瑞林). 2008. *Camellia oleifera* in China(中国油茶)[M]. Second Edition(第二版) Beijing(北京): Chinese Forestry Publishing House(中国林业出版社):339-346

(上接第 76 页 Continue from page 76)

- [J]. *Guihaia*(广西植物), **32**(4):440-441
- Wang Y(王毅), Wang Y(王燕). 2010. *Habenaria anomaliflora*, a new record of Orchidaceae from China(中国兰科玉凤兰属一新记录种——奇花玉凤兰)[J]. *J Wuhan Bot Res*(武汉植物学研究), **28**(6):696-697
- Chen SC, Cribb PJ. 2009. *Habenaria Willdenow* [A]//Wu ZY, Raven PH, Hong DY (ed.), *Flora of China*[M]. Beijing: Science Press, **25**:144-160
- Govaerts R, Pfahl J, Campacci MA, et al. 2010. Word Checklist of Orchidaceae. The Board of Trustees of the Royal Botanic Gardens, Kew; <http://apps.kew.org/wcsp>
- Kurzweil H, Weber A. 1992. Flora morphology of Southern African Orchideae II. *Habenariinae*[J]. *Nordic J Bot*, **12**(1):39-61
- Kurzweil H. 2009. The genus *Habenaria* (Orchidaceae) in Thailand[J]. *Thai For Bull (Bot)*, Special Issue:7-105
- Pridgeon AM, Cribb PJ, Chase MW et al. 2001. Genera Orchidacearum, Vol. 2[M]. Oxford University Press Inc: New York
- Seidenfaden G. 1977. Orchid genera in Thailand V. *Habenaria Willd*[J]. *Dansk Botanisk Arkiv*, **3**:65-146

(上接第 83 页 Continue from page 83)

- spectrometry(原子吸收光谱法测定蔬菜中的铁、锰、铜、铅和镉)[J]. *Spectr Lab*, **28**(1):72-73
- Zhou RL(周瑞莲), Wang G(王刚). 1997. Water stress induced changes in protective enzyme activities and effects of proline enhancement on drought resistance in pea(水分胁迫诱导下保护酶活性的变化和脯氨酸的增加对豌豆抗旱性的影响)[J]. *Acta Pratac Sin*(草业学报), **6**(4):39-43
- Zou CJ(邹春明), Han SJ(韩士杰), Xu WD(徐文锋), et al. 2003. Eco-physiological responses of *picea mongolica* ecotypes to drought stress(沙地云杉生态型对干旱胁迫的生理生态响应)[J]. *Chin J Appl Ecol*(应用生态学报), **14**(9):1 446-1 450
- Chong PF(种培芳), Su SP(苏世平), Li Y(李毅), Sun ZC(孙兆成). 2013. Physiological responses to PEG stress of *Reaumuria soongorica* seedlings from different geographical origins(不同地理种源红砂幼苗对 PEG 胁迫的生理响应)[J]. *Acta Pratac Sin*(草业学报), **1**(22):183-192
- Zheng QS(郑青松), Liu HY(刘海燕), Long XH(隆小华), et al. 2010. Effects of salt stress oil ionic absorption and distribution of rapeseed seedlings(盐胁迫对油菜幼苗离子吸收和分配的影响)[J]. *Chin J Soil Crop Sci*(中国油料作物学报), **32**(1):65-70