

干旱胁迫对刺五加生长以及光合生理参数的影响

徐明远^{1,2}, 王谦博³, 郭盛磊², 唐中华⁴, 倪红伟¹, 李凤霞², 刘佳⁴, 王振月^{2*}

(1. 黑龙江省林业科学院, 哈尔滨 150081; 2. 黑龙江中医药大学, 哈尔滨 150040;

3. 广东药科大学附属第一医院, 广州 510000;

4. 东北林业大学化学化工与资源利用学院, 哈尔滨 150040)

[摘要] 目的:研究不同干旱胁迫条件对刺五加生长及光合生理参数的共同影响,可为规范化种植和合理开发利用刺五加提供理论依据。方法:该研究使用三年生刺五加为实验样本,通过测定株高、叶片数、叶面积等生长参数以及光合生理参数,研究不同水分条件对刺五加生长及光合作用的影响规律。结果:株高、叶片数在干旱胁迫条件下显著低于空白组,叶面积在干旱胁迫条件高于空白组。净光合速率、气孔导度、蒸腾速率在空白组与中度干旱胁迫组中无显著性差异,这些参数在重度干旱胁迫组中显著降低,而胞间二氧化碳浓度则随着干旱胁迫程度的加深而增加。随着处理时间的进行,初始荧光在重度干旱胁迫组高于空白组,中度干旱胁迫组则低于空白组;最大荧光在重度干旱胁迫组显著低于空白组;潜在光化学效率和最大光化学效率则在中度干旱胁迫组显著升高。结论:干旱胁迫条件可显著抑制刺五加的生长,重度干旱条件可显著抑制刺五加叶片光合作用,这种作用与其调节气孔大小有关,而与光反应中心的活性无关。

[关键词] 刺五加; 干旱胁迫; 生长; 光合作用; 栽培条件

[中图分类号] R284.2;R289;R22;R2-031 **[文献标识码]** A **[文章编号]** 1005-9903(2021)01-0181-07

[doi] 10.13422/j.cnki.syfjx.20202117

[网络出版地址] <https://kns.cnki.net/kcms/detail/11.3495.R.20200810.1051.004.html>

[网络出版日期] 2020-8-10 14:12

Effect of Drought Stress on Growth and Photosynthetic Physiological Parameters of *Acanthopanax senticosus*

XU Ming-yuan^{1,2}, WANG Qian-bo³, GUO Sheng-lei², TANG Zhong-hua⁴, NI Hong-wei¹, LI Feng-xia²,
LIU Jia⁴, WANG Zhen-yue^{2*}

(1. Heilongjiang Academy of Forestry, Harbin 150081, China;

2. Heilongjiang University of Chinese Medicine, Harbin 150040, China;

3. The First Affiliated Hospital of Clinical Medicine of Guangdong Pharmaceutical University, Guangzhou 510000, China; 4. College of Chemistry, Chemical Engineering and Resource Utilization, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China)

[Abstract] **Objective:** To study the effects of different drought conditions on the growth and photosynthetic physiological parameters of *Acanthopanax senticosus*, in order to provide the theoretical basis for standardized planting and rational development and utilization of *A. senticosus*. **Method:** In this study, three-year-old *A. senticosus* was used as experimental samples. The growth parameters, photosynthetic parameters, and photosynthetic physiological parameters were determined to study the effects of different drought conditions on the growth and photosynthesis of *A. senticosus*. **Result:** The plant height and leaf number were significantly

[收稿日期] 20200713(012)

[基金项目] 国家重点研发计划项目(2016YFC0500303);黑龙江省国家科技重大专项和重点研发项目省级项目(GX17C006);黑龙江省中医药管理局重点项目(2018-009);国家科技基础资源调查专项(2019FY100500)

[第一作者] 徐明远,博士,主管药师,从事中药资源与开发利用研究,E-mail:xumingyuan2000@163.com

[通信作者] *王振月,教授,从事中药资源开发与生物技术研究,E-mail:wangzhen_yue@163.com

lower than the control group under drought stress conditions, and the leaf area was higher than the control group under drought stress. Net photosynthetic rate, stomata conductance and transpiration rate were not significantly different between the control group and the moderate drought stress group. They were significantly decreased in the severe drought stress group, while the intercellular carbon dioxide concentration increased with the severity of drought stress. With the treatment time, the initial fluorescence was higher in the severe drought stress group than in the control group, and the moderate drought stress group was lower than the control group, the maximum fluorescence was significantly lower in the severe drought stress group than in the control group, potential photochemical efficiency and maximum photochemical efficiency were significantly elevated in the moderate drought stress group. **Conclusion:** Drought stress can significantly inhibit the growth of *A. senticosus*. Severe drought conditions can significantly inhibit the photosynthesis of *A. senticosus* leaves. This effect is related to the regulation of stomatal size, but not related to the activity of photoreaction center.

[Key words] *Acanthopanax senticosus*; drought stress; growth; photosynthesis; cultivation conditions

刺五加为五加科五加属的多年生灌木,2015年版《中国药典》记载的法定药用部位为其干燥根及根茎或茎,刺五加具有益气健脾,补肾安神的功效。临床常用于脾肺气虚,体虚乏力,食欲不振,肺肾两虚,久咳虚喘,肾虚腰膝酸痛,心脾不足,失眠多梦^[1]。国内外学者对刺五加化学成分、药理作用的研究发现刺五加中主要存在刺五加苷类、黄酮类、木脂素类、多糖类等化学成分^[2-3]。同时,药理研究结果表明刺五加可作用于心脑血管系统、神经系统、内分泌系统,具有免疫功能调节、抗癌、保护肝脏、抗衰老、抗氧化、抗炎、降血压、抗应激等药理活性^[4]。由于其良好的临床疗效导致市场需求量逐年增加,野生资源锐减严重^[5],人工栽培历史较短,导致其资源匮乏并制约了刺五加产业经济的发展。

在各种非生物胁迫如盐碱胁迫、干旱胁迫、高温和低温胁迫以及氧化胁迫中,干旱胁迫对植物生长发育的各个方面都有不利影响^[6]。当植物根系的水分供应变得有限或蒸腾速率变得强烈时,植物就会经历水分胁迫,干旱胁迫主要是由水分亏缺引起的,即干旱或土壤盐分过高^[7]。干旱胁迫是一个非常复杂的特征,取决于严重程度,胁迫的持续时间和植物生长阶段^[8]。干旱胁迫诱导植物的许多生理,生化和分子反应,中度至重度干旱胁迫影响各种形态生理特征,如叶绿素荧光,水分利用效率和干物质产量,水分含量,水势膜稳定性^[9-10]和色素含量稳定性^[11-12]。再如与灌浆后期相比,秋葵在营养期和开花期对干旱更为敏感,干旱胁迫会影响秋葵的生长、生物量分配和气体交换特性^[13]。

干旱胁迫对植物的生长及光合作用影响主要有两方面,抑制和促进作用。有研究显示干旱胁迫

可以通过降低叶面积系数和光合速率,减少生物产量及其向块根的分配,进而导致甘薯产量显著降低^[14]。另有研究结果显示干旱胁迫可显著降低银杏光合参数^[15],这些是由于气孔导度降低,干旱胁迫逐渐降低了CO₂同化率。干旱胁迫影响叶片大小,茎伸长和根系增殖,解决植物水分关系,降低水分利用效率^[16]。干旱胁迫可破坏光合色素并减少气体交换,活性氧物质的产生导致植物生长和生产力下降^[17]。但也有研究结果显示干旱胁迫可提高玉米的净光合速率等光合参数。干旱导致了藜麦的气孔关闭明显限制了CO₂的运输,但却保留了光合能力和光系统II(PS II)的性能^[18]。目前,关于土壤水分对刺五加影响的研究报道不多,而且集中在针对生长参数和光合作用的孤立研究^[19-20],还没有水分对刺五加叶绿素荧光参数的相关研究,关于干旱胁迫条件下影响刺五加生长的光合作用机制目前还是空白。

综上所述,本课题组以3年生盆栽刺五加苗为实验材料,设置了3个不同土壤含水量的实验组,研究干旱胁迫对刺五加苗的生长参数及光合生理参数的影响,找寻适宜刺五加生长的土壤水分环境,初步探索干旱胁迫对刺五加光合作用的影响途径,从光合生理的角度初步解释干旱胁迫对刺五加生长的影响机制,为进一步研究不同土壤含水量对刺五加次生代谢的影响提供研究基础,为刺五加的规范化提供一定的理论依据。

1 材料

试验材料为3年生刺五加实生苗,购买于黑龙江省七台河市(坐标45°95'N,131°05'E)。经黑龙江中医药大学中药资源与开发教研室王振月教授

鉴定为五加科刺五加 *Acanthopanax senticosus*, 留样保存于黑龙江中医药大学中药资源与开发教研室。于2017年4月初将购买的刺五加幼苗栽种至黑龙江中医药大学药用植物园(坐标 45° 72' N, 126° 64' E), 选择口径为 30 cm 花盆, 每盆装土 3 kg, 土壤 pH 6.5, 每盆 1 株。

LogTab 型温湿度记录仪(深圳中级冷链电子有限公司); 电子数显卡尺(0~150 nm, 哈尔滨量具刃具集团有限责任公司); Li-6400 型便携式光合仪(美国 LI-COR 公司); PAM-2500 型便携式叶绿素荧光分析仪(德国 Walz Effeltrich 公司)。

2 方法

2.1 土壤水分处理设置水平 试验前用水沉实后测得田间持水量为 60.50%, 经参考文献[21]及前期的预实验, 设定 3 个实验组, 每个实验组内 3 个重复, 每个重复 6 株。水分处理梯度如下, 空白组 GK, 土壤水分含量保持田间持水量的 90%, 实际含水量 54.45%。中度干旱胁迫 W_1 , 土壤含水量土壤水分含量保持田间持水量的 50%, 实际含水量 30.25%。重度干旱胁迫 W_2 , 土壤水分含量保持田间持水量的 30%, 实际含水量 18.15%。试验于 2017 年 6 月 15 日开始, 实验期间将花盆放置在温室内, 四周通风且透光性良好, 温度(22±2) °C, 相对湿度 50%~55%, 水分处理周期为 3 个月。

2.2 土壤含水量测量方法 土壤含水量采用整体称重法来控制, 每天晚 19:00 时使用天平(ES10K-1, 沈阳天平仪器有限公司, 量程 10 kg, 精度 0.1 g), 称量盆栽幼苗及土壤质量, 由于苗木蒸腾、蒸发及土壤蒸发, 使土壤含水量降低。因此, 每天根据土壤水分状况及处理要求及时补充土壤水分。

2.3 项目测定 幼苗生长指标测定 2017 年 9 月 15 日, 取 6 株刺五加测量株高、叶片数及叶面积。植株高度采用米尺(精度 1 mm)测量, 叶面积采用纸片法测量。

光合生理指标的测定 2017 年 9 月 10 日~9 月 14 日, 在天气晴朗的上午 9:00~11:30, 每盆选取测定枝条中上方成熟的叶片各 3 片。采用 Li-6400 型便携式光合仪(美国 LI-COR 公司)测定其光合生理参数。测定时使用的条件为开放式气路, 控制叶片温度为 25 °C, 相对湿度为 50%~65%。在光照强度(PAR)为 800 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 在该条件下对叶片净光合速率(P_n), 气孔导度(G_s), 蒸腾速率(T_r)和胞间 CO_2 浓度(C_i)进行测定。

在植株生长期间, 定期使用 PAM-2500 型便携

式叶绿素荧光分析仪(德国 Walz Effeltrich 公司)测定叶绿素荧光参数。包括最小荧光(F_0), 最大荧光(F_m), 潜在光化学效率(F_v/F_0), 最大光化学效率(F_v/F_m)等。测定前, 叶片要先暗适应 30 min。

2.4 数据处理 采用 Microsoft Excel 2003 软件对数据进行处理, 采用 SPSS 21.0 统计分析软件, 进行不同处理间的数据的单因素方差分析(one-way ANOVA), 柱形图使用 Graphpad prism 6.0 绘制。

3 结果与分析

3.1 干旱胁迫对刺五加的生长影响 从表 1 可见, 干旱胁迫显著影响了刺五加幼苗的株高、叶片数。幼苗的株高表现出随着干旱胁迫程度的加强而降低的趋势, 中度和重度干旱胁迫处理较空白组分别降低了 57.24% 和 67.29% ($P<0.01$)。总体看干旱胁迫可减少刺五加幼苗叶片数, 中度胁迫处理和重度干旱胁迫处理较空白组分别降低了 43.86% 和 32.63% ($P<0.01$), 两处理组间无显著性差异。干旱胁迫可使刺五加幼苗叶面积不同程度的增加, 中度和重度干旱胁迫组与空白组相比分别增加 51.18% ($P<0.01$) 和 21.77% ($P<0.05$)。

表 1 干旱胁迫对刺五加生长参数的影响 ($\bar{x}\pm s, n=6$)

Table 1 Effect of drought stress on growth parameters of *Acanthopanax senticosus* ($\bar{x}\pm s, n=6$)

组别	株高/cm	叶片数/片	叶面积/ mm^2
空白	26.50±2.07 ^a	31.17±3.19 ^a	13.45±3.07 ^a
中度干旱胁迫	11.33±0.82 ^b	17.50±2.74 ^b	20.33±3.20 ^b
重度干旱胁迫	8.67±0.81 ^c	21.00±3.23 ^c	16.37±3.76 ^c

注: 同列不同字母表示 $P<0.05$ (表 2 同)。

3.2 干旱对刺五加叶片光合参数的影响

3.2.1 干旱胁迫对刺五加叶片 P_n 的影响 不同梯度的水分处理显著影响了刺五加幼苗的 P_n 。中度干旱胁迫组与空白组差异不明显, 重度干旱胁迫组较空白组和中度干旱胁迫组分别下降了 97.95% 和 97.99% ($P<0.01$)。见表 2。

3.2.2 干旱胁迫对刺五加叶片 T_r 的影响 3 种水分处理条件对刺五加叶片的 T_r 也产生了影响。空白组和中度干旱胁迫组无显著性差异, 而重度干旱胁迫组显著低于其他 2 组, 重度干旱胁迫组的 T_r 较空白组和中度干旱胁迫组分别下降了 85.71% 和 87.50% ($P<0.01$)。见表 2。

3.2.3 干旱胁迫对刺五加叶片 G_s 的影响 中度干旱胁迫组与空白组差异无统计学意义, 重度干旱胁迫组显著低于其他两处理组, 重度干旱胁迫组较空

表2 干旱胁迫对刺五加叶片光合参数的影响 ($\bar{x}\pm s, n=6$)

Table 2 Effect of drought stress on photosynthetic parameters of *Acanthopanax senticosus* leaves ($\bar{x}\pm s, n=6$)

组别	$Pn/\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	$Gs/\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	$Ci/\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$	$Tr/\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	水分利用率
空白	7.33±0.16 ^a	0.07±0.00 ^a	203.80±3.59 ^a	1.89±0.05 ^a	3.89±0.11 ^a
中度干旱胁迫	7.47±0.20 ^a	0.08±0.00 ^a	220.04±5.84 ^a	1.88±0.05 ^a	3.99±0.08 ^a
重度干旱胁迫	0.15±0.00 ^b	0.01±0.00 ^b	290.46±2.69 ^b	0.16±0.00 ^b	0.93±0.02 ^b

空白组和中度干旱胁迫组分别下降了91.53%,91.49% ($P<0.01$)。这说明适当的干旱胁迫对维持气孔开度、提高气孔的气体交换能力有积极意义^[20],但重度干旱胁迫时会抑制刺五加的气体交换能力。见表2。

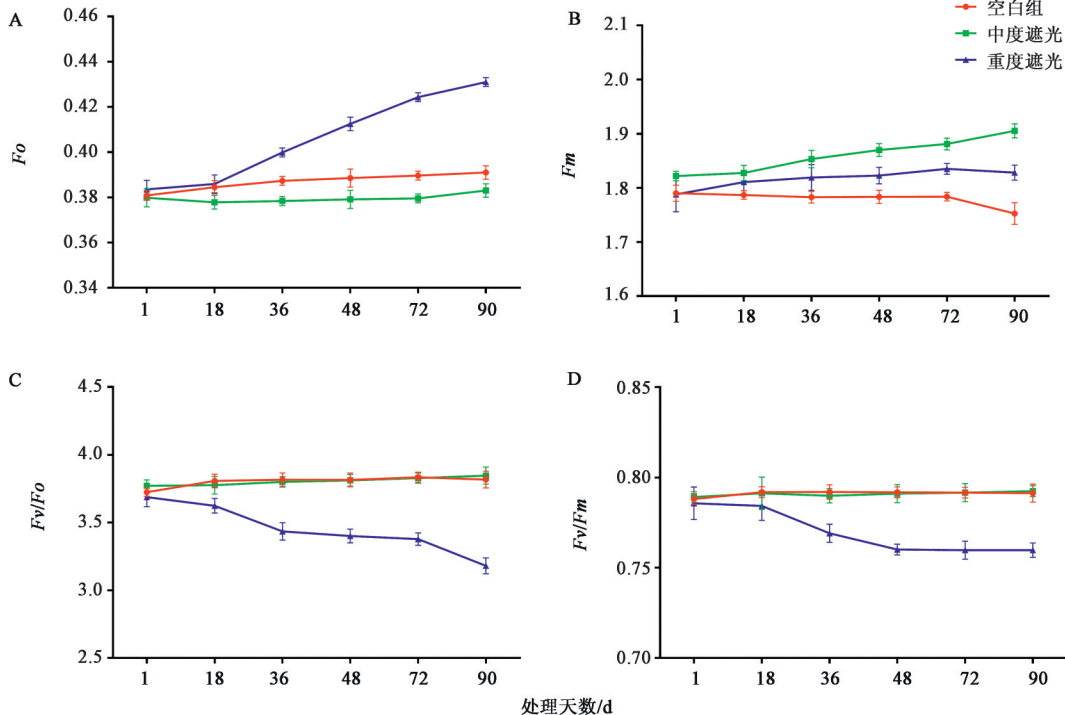
3.2.4 干旱胁迫对刺五加叶片 C_i 的影响 不同于干旱胁迫处理下刺五加叶片胞间二氧化碳浓度和蒸腾速率的变化趋势相反,随着干旱胁迫程度的增加胞间二氧化碳浓度显示出上升趋势,其中度干旱胁迫组与空白组无显著性差异,而在重度干旱胁迫组则显著高于空白组与中度干旱胁迫组,重度干旱胁迫组的净光合速率较空白组和中度干旱胁迫组升高42.52%和32.00%,见表2。

3.2.5 干旱胁迫对刺五加叶片水分利用率的影响 不同于干旱胁迫处理下刺五加叶片水分利用率也

有影响见表2。其中度干旱胁迫组与空白组无显著性差异,在重度干旱胁迫组显著低于其他2处理组,重度干旱胁迫组的水分利用率较空白组和中度干旱胁迫组分别下降了76.09%和76.69% ($P<0.01$)。

3.3 干旱胁迫对刺五加叶绿素荧光动力学参数的影响

3.3.1 干旱胁迫对刺五加叶片 F_o 的影响 随着干旱胁迫程度的增加,重度干旱胁迫组的 F_o 随着干旱胁迫的处理天数的增加而不断上升,中度干旱胁迫组的 F_o 随处理天数的增加不断下降,水分处理到90 d时,重度干旱胁迫组的 F_o 高于对照但差异没有显著性,说明重度处理可使刺五加叶的PS II 反应中心受到了破坏或失去可逆性,但这种影响并不显著。见图1。



A. 初始荧光;B. 最大荧光;C. 潜在光化学效率;D. 最大光化学效率

图1 不同水分条件对刺五加叶绿素荧光参数的影响

Fig. 1 Effect of different water conditions on chlorophyll fluorescence parameters of *Acanthopanax senticosus*

3.3.2 干旱胁迫对刺五加叶片 F_m 的影响 F_m 随着干旱胁迫处理天数的增加,不同处理组的差异性。两干旱胁迫处理组的 F_m 随处理天数的增加而升高,在第90天均显著高于空白组,但两处理组间的差异并不显著。结果表明,干旱胁迫对刺五加内在活性影响不大,没有发生光抑制现象。见图1。

3.3.3 干旱胁迫对刺五加叶片潜在光化学效率(F_v/F_o)的影响 衡量PS II的潜在活性通常用潜在光化学效率 F_v/F_o ($F_v=F_m-F_o$) 表示,可以判断逆境对植物的内在影响。图1反映出不同干旱胁迫处理下刺五加叶片 F_v/F_o 的变化,随着不同干旱胁迫处理时间的逐渐增加,干旱程度越高,中度干旱胁迫组潜在光化学效率 F_v/F_o 呈上升趋势。干旱胁迫处理进行至第90天时,中度胁迫处理组的 F_v/F_o 较空白组显著上升而重度胁迫处理组的变化幅度较小,基本与空白组一致,说明水分处理对PS II的潜在活性影响较小。

3.3.4 干旱胁迫对刺五加叶片最大光化学效率(F_v/F_m)的影响 图1反映出随着干旱胁迫处理时间的增加,不同处理间 F_v/F_m 的变化情况,可以看出随着干旱胁迫程度的增加,重度胁迫组与空白组 F_v/F_m 无显著性差异,而中度干旱胁迫组随着遮光时间的延长, F_v/F_m 显著高于空白组及重度干旱胁迫处理组,结果表明,干旱胁迫不会对刺五加产生光抑制作用。

4 讨论

4.1 干旱胁迫对刺五加生长的影响 水是植物体的重要组成部分,植物的每个组织都有不同的含水量。其也是植物机体一系列生理活动不可缺少的组成部分^[22]。植物中的氧分子参与了其内部能量合成的过程,是保证植物正常生长的重要因素,由于水中氧的扩散速率降低,阻止土壤中缺乏空气,抑制植物根系生长,导致供氧不足,因此,过量的水分会严重影响植物的生物量和生存能力^[23]。土壤缺水对植物的影响也表现在许多方面。一方面,由于植物体细胞的分裂和分化需要水的参与,所以当水分缺乏时,细胞分裂和分化的速度减慢甚至停止,此时,植物的生长会受到影响;另一方面吧,植物中的许多物质需要水作为运输的载体,故缺水会影响植物中物质的运输^[24]。在缺水条件下,植物内物质运输的速度减慢,同化产物不能合理分布。此外,干旱条件还影响植物对水的吸收。水是保持植物形态的重要组成部分。在缺水条件下,植物会发生形态学的变化。但部分植物在受干旱胁迫损害

的损害时,可以通过自我调节发挥补偿作用^[25]。本实验中度干旱胁迫组和重度干旱胁迫组的刺五加幼苗的叶片数和株高与空白组相比显著降低,该结果表明,干旱胁迫会抑制刺五加的生长,湿润的土壤环境较适宜刺五加幼苗的生长。

4.2 干旱胁迫对刺五加光合作用的影响 干旱胁迫对光合作用的影响分为直接和间接2个方面^[26-29],一个是干旱胁迫引起气孔关闭,阻碍了与外界进行气体交换,叶片 CO_2 供应不足,降低光合速率,这就是光合作用的气孔限制;另一个是如果是严重干旱胁迫,将直接影响到光合作用的电子传递,水和强光相互作用,加剧了光合下降,使光系统(PS II)的反应中心的原初光化学过程受到抑制,这就是光合作用的非气孔限制。同时,干旱胁迫也会影响叶绿素的生物合成^[30],促进已合成的叶绿素分解,使其含量下降。如叶绿体膨胀,排列紊乱,基质片层模糊,基粒间连接松弛,类囊体片层肿胀或解体,光合器官的超微结构遭到破坏,从而导致光合作用下降。

在整个水分处理期,随着干旱程度的增加,刺五加幼苗的净光合速率、蒸腾速率和气孔导度均随着干旱程度的增加而降低,但胞间二氧化碳的浓度却在升高,这与大部分人的研究结果相类似^[31-32]。本研究中,中度干旱胁迫组的刺五加幼苗的净光合速率和气孔导度显著高于其他处理组,表明在该水分条件下刺五加幼苗具有较高的光合效率。在干旱的土壤水分环境下(中度干旱胁迫和重度干旱胁迫组所设定的环境下),刺五加幼苗会因为水分的不足而减小了蒸腾速率,使胞间二氧化碳浓度升高,但此时刺五加幼苗的 P_n 却处于较低水平。

随着干旱胁迫程度的增加,重度干旱胁迫组的 F_o 、 F_m 随着干旱胁迫的处理天数的增加而不断上升,中度干旱胁迫组的 F_o 随处理天数的增加不断下降,以上结果表明,干旱胁迫不会破坏刺五加的光反应中心,对其内在活性的影响也不显著。随着干旱胁迫处理时间的逐渐增加,中度干旱胁迫组潜在光化学效率 F_v/F_o 呈上升趋势,重度干旱胁迫组与空白组 F_v/F_o 却无显著性差异。以上结果表明,干旱胁迫对刺五加光反应中心的潜在活性影响不显著。当干旱胁迫处理进行至第90天时,中度胁迫处理组的 F_v/F_m 较空白组显著上升,而重度胁迫处理组的变化幅度较小,中度干旱胁迫组随着遮光时间的延长, F_v/F_m 显著高于空白组及重度水分处理组,这说明干旱胁迫不会对刺五加产生光抑制作用。

以上研究表明,干旱胁迫并没有显著影响刺五加的光反应中心,重度干旱胁迫对刺五加光合作用的影响机制主要是通过影响气孔大小,而使胞间二氧化碳的浓度升高,进而降低了净光合速率、蒸腾速率。

5 结论

干旱胁迫显著降低了刺五加幼苗的株高、叶片数;刺五加幼苗株高、叶片数在空白组时表现出最佳,高于中度干旱和重度干旱胁迫组;幼苗叶面积在干旱胁迫条件下高于空白组,但干旱胁迫组和空白组相比无显著性差异。结果表明,干旱胁迫对刺五加幼苗的生长有抑制作用。刺五加适宜较湿润的土壤环境的生理特性,中度干旱胁迫条件可一定程度提高刺五加的光合作用效率,但是效果不明显,重度干旱胁迫会显著抑制刺五加幼苗的光合作用。干旱胁迫对本课题选取的叶绿素荧光参数影响均不显著,表明干旱胁迫不会对刺五加产生光抑制作用,重度干旱胁迫对刺五加幼苗光合作用的抑制不是由光抑制引起而是由气孔因素引起。综合分析,刺五加属于阴性植物,适宜潮湿的土壤环境,种植时控制适宜的土壤含水量,会提高刺五加幼苗的生长状态和光合效率。

[参考文献]

[1] 国家药典委员会. 中华人民共和国药典:一部[M]. 北京:中国医药科技出版社,2015:206.

[2] 高彦宇,李文慧,寇楠,等. 刺五加化学成分和药理作用研究进展[J]. 中医药信息,2019,36(2):113-116.

[3] 白雪,胡文忠,姜爱丽,等. 刺五加主要活性物质及其药理作用的研究进展[J]. 食品工业科技,2016,37(6):396-399.

[4] 潘景芝,金沙,崔文玉,等. 刺五加的化学成分及药理活性研究进展[J]. 食品工业科技,2019,40(23):1-12.

[5] 张爽,付士朋,刘悦,等. HPLC法分析刺五加茎中原儿茶酸及苯丙素类成分动态累积规律研究[J]. 天然产物研究与开发,2018,30(8):1410-1414.

[6] YAMAGUCHI-SHINOZAKI K, SHINOZAKI K. Organization of cis-acting regulatory elements in osmotic- and cold-stress-responsive promoters [J]. Trends Plant Sci,2004,10(2):88-94.

[7] FAROOQ M, WAHID A, KOBAYASHI N, et al. Plant drought stress: effects, mechanisms and management [J]. Agron Sustain Dev,2009,29(1):185-212.

[8] SOUROUR A, AFEF O, MOUNIR R, et al. A review: morphological, physiological, biochemical and

molecular plant responses to water deficit stress[J]. Int J Eng Sci,2017,6(1):1-4.

[9] SAIRAM R K, DESHMUKH P S, SHUKLA D S, et al. Metabolic activity and grain yield under moisture stress in wheat genotypes[J]. Indian J Plant Physiol, 1990,33(3):226-231.

[10] GHOLAMIN R, KHAYATNEZHAD M. Effects of polyethylene glycol and nacl stress on two cultivars of wheat (triticum durum) at germination and early seeding stages[J]. Am Eurasian J Agric Environ Sci, 2010,9(1):86-90.

[11] EHDAIE B, HALL A E, FARQUHAR G D, et al. Water-use efficiency and carbon isotope discrimination in wheat[J]. Crop Sci, 1991,31(5):1282-1288.

[12] KEYVAN S. The effects of drought stress on yield, relative water content, proline, soluble carbohydrates and chlorophyll of bread wheat cultivars [J]. J Anim Plant Sci,2010,8(3):1051-1060.

[13] CHATURVEDI A K, SURENDRAN U, GOPINATH G, et al. Elucidation of stage specific physiological sensitivity of okra to drought stress through leaf gas exchange, spectral indices, growth and yield parameters [J]. Agr Water Manage, 2019,222:92-104.

[14] 张海燕,解备涛,段文学,等. 不同时期干旱胁迫对甘薯光合效率和耗水特性的影响[J]. 应用生态学报, 2018,29(6):1943-1950.

[15] DJANAGUIRAMAN M, NAIR R, GIRALDO J P, et al. Cerium oxide nanoparticles decrease drought-induced oxidative damage in sorghum leading to higher photosynthesis and grain yield [J]. ACS Omega,2018,3(10):14406-14416.

[16] 李帅. 干旱胁迫对酸浆种子萌发及幼苗生理特性的影响[D]. 牡丹江:牡丹江师范学院,2017.

[17] DATTA J K, MONDAL T, BANERJEE A, et al. Assessment of drought tolerance of selected wheat cultivars under laboratory condition[J]. J Agr Sci Tech-Iran,2011,7(2):383-393.

[18] KILLI D, HAWORTH M. Diffusive and metabolic constraints to photosynthesis in quinoa during drought and salt stress[J]. Plants-Basel,2017,6(4):49.

[19] 崔立勇,佟庆,梁成斌,等. 生境条件对刺五加生长和药用成分含量影响的研究进展[J]. 北方园艺,2011(4):182-184.

[20] 宋丽萍. 环境因子对刺五加幼苗光合特性和生长的影响[D]. 哈尔滨:东北林业大学,2007.

[21] 罗永忠,李广,闫丽娟,等. 水分胁迫下新疆大叶苜蓿水分代谢指标变化及相互关系研究[J]. 草地学报, 2016,24(5):981-987.

- [22] 常海伟,任文杰,刘鸿雁,等. 磺化石墨烯对小麦幼苗生长及生理生化指标的影响[J]. 生态毒理学报, 2015,10(4):123-128.
- [23] 张桐欣. 干旱胁迫对黑果枸杞生长、生理特性及茎刺发育的影响[D]. 沈阳:沈阳农业大学,2018.
- [24] 安玉艳,梁宗锁. 植物应对干旱胁迫的阶段性策略[J]. 应用生态学报,2012,23(10):2907-2915.
- [25] 吴珍珍. 遮阴和水分处理对大百合生理特性的影响[D]. 雅安:四川农业大学,2015.
- [26] 关义新,戴俊英,林艳. 水分胁迫下植物叶片光合的气孔和非气孔限制[J]. 植物生理学通讯,1995(4): 293-297.
- [27] 汪本福,黄金鹏,杨晓龙,等. 干旱胁迫抑制作物光合作用机理研究进展[J]. 湖北农业科学,2014,53(23):5628-5632.
- [28] 张玉书,米娜,陈鹏狮,等. 土壤水分胁迫对玉米生长发育的影响研究进展[J]. 中国农学通报,2012,28(3):1-7.
- [29] 龚婷. 不同生态因子对烟草生长及光合特性的影响研究[D]. 重庆:西南大学,2013.
- [30] 邓沛怡,周杰良,陶抵辉,等. 干旱胁迫对6种藤本植物光合作用及叶绿素荧光参数的影响[J]. 湖南农业大学学报:自然科学版,2015,41(3):263-270.
- [31] 丁青霞,刘佳,高菊. 小颖短柄草对PEG-6000模拟干旱胁迫的生理响应[J]. 草地学报,2016,24(5):995-1000.
- [32] 王晓娟. 干旱胁迫对红花檉木生长和生理特性的影响[D]. 雅安:四川农业大学,2015.

[责任编辑 顾雪竹]