农业环境科学学报 2003, 22(6):641 – 646
Journal of Agro-Environment Science

不同种群羊草幼苗保护酶系统对干旱的反应及其生理生态适应

刘惠芬[1,2], 高玉葆[1], 史铭均[1]

(1. 南开大学生命科学学院, 天津 300071; 2. 天津农学院, 天津 300381)

摘 要:用聚乙二醇(PEG 6000)对内蒙古不同生境 3 个羊草种群(阿巴嘎、白音锡勒、嘎松山)进行了渗透胁迫(–0.5 MPa ~ 1.0 MPa)试验,对 15 d 中叶片含水量、游离脯氨酸积累、几种保护酶(SOD、POD、CAT)的活性及 MDA 含量的动态变化过程进行了测定。结果表明,各种群羊草对轻度胁迫(–0.5MPa)反应不敏感,叶片含水量、脯氨酸积累及几种酶活性与对照差异不显著;随胁迫强度增大和胁迫时间的延长,叶片相对含水量下降,脯氨酸大量积累;脯氨酸积累与叶片含水量呈显著负相关(r = –0.716 1)。几种保护酶活性在干旱处理期间均表现为双峰曲线,–0.5MPa 胁迫下酶活性变化幅度较小,不同地理种群羊草酶活性最高值及上升到最高值的处理时间之间存在着一定差异。嘎松山种群的 SOD 和 CAT 活性上升快,但后期活性较低,3 种酶活性最高值均大于其它两个种群;阿巴嘎种群酶活性最高值出现时间晚,后期维持较高的酶活性。胁迫条件下 SOD 和 CAT 活性与 MDA 含量成正相关,POD 活性与 MDA 含量无显著相关性。渗透胁迫下阿巴嘎种群叶片含水量下降少、脯氨酸积累速度慢、胁迫后期维持较高酶活性、膜脂过氧化作用较小,其抗旱性强于其它两个种群;嘎松山种群叶片含水量下降多、脯氨酸积累量大、胁迫前期保护酶活性上升快,后期酶活性较低、膜脂过氧化作用较强。不同种群羊草的耐旱机制可能存在差异,而保护酶系统的调节是其对生态环境适应的重要生理反应。

关键词:羊草; 渗透胁迫; 保护酶系统; 生理生态适应
中图分类号:X173 **文献标识码**:A **文章编号**:1672 – 2043(2003)06 – 0641 – 06

Responses of Protective Enzyme System of Leymus Chinensis Populations from Differently Geographic Areas to Osmotic Stress and Their Physio – Ecological Adaptability

LIU Hui-fen[1,2], GAO Yu-bao[1], SHI Ming-jun[1]

(1. College of Life Science, Nankai University, Tianjin 300071, China; 2. Tianjin Agricultural College, Tianjin 300381, China)

Abstract: Leymus chinensis from different geographic locations (Abaga League, Baiyinxile Farm, Gasong Mountain) of the Inner Mongolian Plateau were treated with osmotic stress solution PEG 6000(–0.5 MPa, –1.0 MPa). The leaf water content (LWC), free proline content, activities of several defense enzymes and MDA content were measured at different times after treatments. We found that LWC, free proline content, enzyme activities and MDA content of the stressed plants were not significantly different from the control (CK) under –0.5MPa osmotic stress; while LWC decreased, free proline content increased remarkably with increased stress levels and stress duration. Under osmotic stress, there were negative correlations between the accumulation of free proline and LWC (r = –0.7161**). Activities of each of several protective enzymes showed two peaks in the stress period with the higher peak value under –1.0 MPa. The peak values of the enzyme activities and the days reaching them after treatment differed between different geographic populations of Leymus chinensis. The SOD and CAT activities of Gasong Mountain population increased quickly in the early stages, with a peak on the fourth day, then decreased to that of original state in the later stages, and had the highest peak values of the three enzyme activities; the enzyme activities for Abaga population of Leymus chinensis reached its peak later and kept at higher level. The increase in activities of SOD and CAT were positively related to the increase of MDA under stresses, but the correlation between POD activity and MDA content was not significant. The Abaga population had a smaller decrease of LWC and slower accumulation of free proline in leaf, maintained higher level of protective enzyme activities at the later stages with lower degree

收稿日期: 2003 – 06 – 27
基金项目:国家重点基础研究发展规划项目(G2000018601)
作者简介: 刘惠芬(1967—),女,副教授,南开大学在读博士。
E – mail: liuhuifen@ eyou. com
联 系 人:高玉葆, E – mail: ybgao@ nankai. edu. cn

of lipid peroxidation than the other two populations. The Gasong Mountain population had a sharper decrease in LWC and higher accumulation of free proline in leaf, while its defense enzyme activities increased quickly in the early stages and kept at lower level in the later stages with more lipid peroxidation. It may be suggested that the protective enzymes play a key role under drought condition and there be more than one mechanism for different populations of Leymus chinensis to acclimate to drought stress.

Keywords: Leymus chinensis; osmotic stress; protective enzyme system; physio – ecological adaptation

干旱胁迫与植物膜脂过氧化及保护酶系统关系的研究已受到普遍重视。在水分胁迫与活性氧代谢关系的研究中, Bewley[1] 首先提出了关于植物旱害的自由基假说: 在干旱胁迫下, 一方面植物细胞内产生大量的自由基, 自由基代谢的平衡被破坏, 过剩自由基的毒害之一是引发或加剧膜脂过氧化, 使细胞膜系统受损伤, 严重时导致植物细胞死亡; 另一方面耐旱性植物可动员酶性的和非酶性的防御系统保护细胞免遭氧化伤害。前者包括超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(ASP)等; 后者则有还原型谷胱甘肽(GSH)、α – 生育酚(VE)、类胡萝卜素(CAR)、生物碱(ALK)及甘露醇等。它们的协调作用能有效清除 O_2^-、OH^-、$H_2O_2^-$等自由基, 防御膜脂过氧化, 从而使细胞膜免受其害。目前已有众多研究证明保护酶活性与植物的抗旱性有一定的关系[2~10]。羊草(Leymus chinensis)是一种多年生根茎禾草, 广泛分布于我国内蒙古、东北和新疆等地, 是广幅旱生草原建群种, 盐生草甸的优势种; 其草质优良, 产草量高。羊草适应性强, 生态幅度宽, 不但见于多种生境, 而且也见于多种群落类型。研究表明, 水分因子是众多生态因子中影响羊草生长发育的一个关键因子和限制因子[11~12]。随着环境特别是水分条件的变化, 羊草发生了不同程度的形态、解剖结构的变异和分化[13、14]。目前对羊草在干旱条件下的生理反应、不同羊草种群间干旱适应性的差异研究还较少[15、16]。本文通过模拟干旱胁迫处理羊草幼苗, 测定叶片含水量、游离脯氨酸含量、MDA 含量及几种保护酶活性, 旨在比较 3 个不同地理种群羊草幼苗对干旱胁迫反应的差异, 探讨羊草保护酶系统与抗旱性的关系, 为羊草耐旱机理的研究提供依据。

1 材料与方法

1.1 实验材料

将 2001 年秋季采自内蒙古锡林郭勒盟阿巴嘎旗(新浩特以西 10 km 的熔岩台地)、中国科学院内蒙古草原生态系统定位研究站(锡林郭勒盟白音锡勒牧场)羊草样地以及羊草样地东南约 10 km 处嘎松山的羊草种子播于装有蛭石的陶瓷盆内, 在温室内 25 ℃萌发, 待苗长到 3 叶期进行实验。3 个样地所在生境的特点及植物群落名称列于表 1 中, 由种子萌发形成的实验种群分别称为阿巴嘎种群、白音锡勒种群和嘎松山种群。

表 1 取样点的地理位置及气候、土壤和植物群落的基本特征

Table 1 Geographic locations and basic characters of climate, soil and plant community in the investigated sites

样点	纬度/°N	经度/°E	海拔/m	年降水量/mm	土壤含水量*/%	土壤类型	群落类型
嘎松山	43.5	116.8	1 555	350 ~ 400	8.16	黑钙土	线叶菊 + 大针茅 + 羊草群落①
白音锡勒牧场	43.6	116.7	1 201	250 ~ 300	9.80	暗栗钙土	大针茅 + 羊草群落②
阿巴嘎旗	44.0	114.8	1 129	200 ~ 250	3.90	栗钙土	丛生禾草群落③

* 据钱吉等[16] 土壤含水量为 2001 年 7 月底的数据。① Filifolium sibiricum + Stipa grandis + Lemyus chinensis community; ② Stipa grandis + Leymus chinensis community; ③ Rosette grasses community。

1.2 实验方法

1.2.1 实验处理

选用叶龄及长势基本一致的幼苗, 用 1/2 Hoagland 培养液在 1 L 培养缸中水培, 缓苗一周后实施水分胁迫。每个种群羊草分为 3 组: 对照 (500 mL 1/2 Hoagland + 500 mL 蒸馏水)、处理 1(T1, 12.5% PEG6000 培养液, 渗透势约为 – 0.5Mpa, 即 500 mL 1/2 Hoagland + 500 mL 25% PEG)、处理 2(T2, 25% PEG 培养液, 渗透势约为 – 1.0 MPa, 即 500 mL 1/2 Hoagland + 500 mL 50% PEG), 每天补加培养液以维持一定量的培养液和一定的渗透势。每个处理重复 3 次, 每盆 3 株, 每隔 1 d 取一次样, 取样时间为上午 9:00—10:00。自心叶起第 2 叶用于测定叶片含水量及游离脯氨酸含量, 第 3 叶测定 SOD、POD、CAT 活性及 MDA 含量。实验共进行 15 d。

1.2.2 测定方法

叶片含水量采用烘干法测定，用 LWC =（FW - DW）/DW × 100% 计算 LWC。脯氨酸含量采用酸性茚三酮法测定 [17]。POD 活性的测定采用愈创木酚显色法 [18]；SOD 活性的测定采用 NBT 法 [19]；CAT 活性的测定按李柏林和梅慧生 [20] 的方法；MDA 含量按刘祖祺和张石城的方法[19]。

2　结果与分析

2.1 渗透胁迫对不同种群羊草幼苗叶片含水量的影响

由图 1 可知，正常水分条件下，3 个种群羊草叶片含水量无显著差异。随着胁迫强度和胁迫时间的延长，3 个种群羊草植株叶片含水量均显著下降，其中嘎松山种群变化最大；重度胁迫 6d 阿巴嘎种群羊草植株叶片含水量达到最低值，仅为对照的 69.4%，此后稍有回升并逐渐稳定在 70% 左右；而嘎松山种群和白音锡勒种群在整个胁迫期间叶片含水量下降幅度大，到处理期末仅为对照的 50% 左右，且未表现出回升趋势。比较 3 个种群在重度胁迫下植株叶片含水量的变化发现，在每一个测定时刻阿巴嘎种群羊草叶片含水量均高于白音锡勒种群和嘎松山种群，说明前者的保水能力较强，比嘎松山和白音锡勒种群对干旱的耐受力更强。

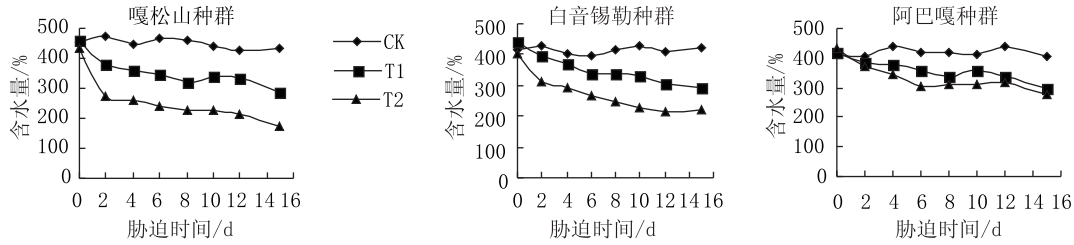

图 1　渗透胁迫对不同种群羊草幼苗叶片含水量的影响

Figure 1　Effects of osmotic stress on leaf water content of Leymus chinensis

2.2 渗透胁迫对不同种群羊草叶片脯氨酸积累的影响

正常生长羊草叶片脯氨酸含量很低（100 ~ 300 μg · g^{-1}, DW），随着渗透胁迫的加重和时间的延长，羊草叶片脯氨酸大量积累。各种群对重度胁迫的反应存在着相似性，基本上表现为线性上升，但嘎松山种群和阿巴嘎种群在胁迫第 12 d 后上升缓慢，且趋于稳定，而白音锡勒种群在重度胁迫处理 15 d 没有看到下降趋势；轻度胁迫下各种群羊草脯氨酸积累情况存在差异（图 2）。嘎松山种群羊草似乎对轻度胁迫不敏感，整个胁迫期间脯氨酸积累与对照无显著差异，白音锡勒种群在轻度胁迫下前 4 d 变化较小，第 6 d 出现峰值，随后又迅速下降，而阿巴嘎种群在处理 4 d 达到一个峰值，其后便呈下降趋势，到第 15 d 又达到一个峰值。重度胁迫下以白音锡勒种群叶片脯氨酸含量最大，其次为嘎松山种群，脯氨酸积累量最小的为阿巴嘎种群。

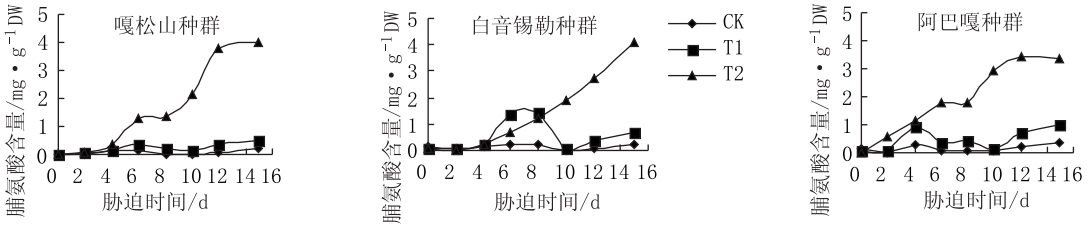

图 2　渗透胁迫对不同种群羊草幼苗叶片脯氨酸含量的影响

Figure 2　Effects of osmotic stress on leaf free proline contents of Leymus chinensis

把叶片含水量和脯氨酸积累量进行相关分析，结果表明，叶片游离脯氨酸积累量与含水量呈极显著负相关（r = -0.716 1），表明叶片游离脯氨酸积累与渗透胁迫导致叶片含水量下降密切相关。

2.3 渗透胁迫对不同种群羊草叶片内过氧化物酶（POD）活性的影响

POD 是植物抗性生理中研究较多的一种酶，它能分解植物体内过多的过氧化物。POD 活性在 3 个种群羊草叶片中均随渗透胁迫强度的增加而增加（图 3）。无论是轻度胁迫还是重度胁迫，处理前期（0 ~ 8d）各种群羊草 POD 活性变化不大。胁迫第 10 d 3 个种群羊草叶片的 POD 活性均达到峰值，且重度胁迫峰值大于轻度胁迫，随后均表现为迅速下降并接近对照的数值，重度胁迫下嘎松山种群 POD 活性峰值最大，

而轻度胁迫下阿巴嘎种群峰值最大,阿巴嘎种群在重度胁迫 6 d 后叶片的 POD 活性开始迅速增加, 对渗透胁迫的反应比其他两个种群迅速。

2.4 渗透胁迫对不同种群羊草叶片内超氧化物歧化酶(SOD)活性的影响

SOD 是防护氧自由基对细胞膜系统伤害的防护酶,其活性受底物浓度的诱导。与 POD 变化相似,3 个种群羊草叶片 SOD 活性均随干旱胁迫强度的增强趋于增加, 但 SOD 活性最高值及达到这一值的处理时间在不同种群之间存在差异。白音锡勒种群和阿巴嘎种群 SOD 活性变化较小(图 4),嘎松山种群在重度胁迫 2 d 后 SOD 活性迅速增加,在第 4 d 达到高峰,为胁迫前的 5 倍多,随后活性开始下降,到胁迫第 12 d 出现第二个峰值, SOD 活性为胁迫前的 3 倍; 白音锡勒种群在重度胁迫第 10d 出现峰值,SOD 活性为胁迫前的 3.5 倍;阿巴嘎种群 SOD 活性一直缓慢上升,在胁迫第 12 d 才出现较明显的增加, SOD 活性为胁迫前的 4 倍。

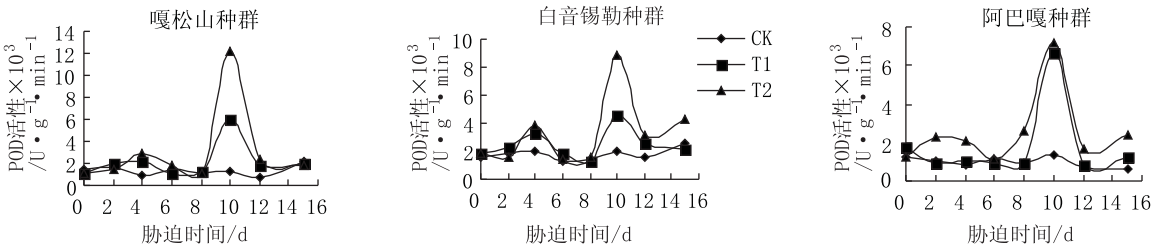

图 3 渗透胁迫对不同种群羊草叶片内过氧化物酶(POD)活性的影响

Figure 3 Effects of osmotic stress on leaf POD activity of Leymus chinensis

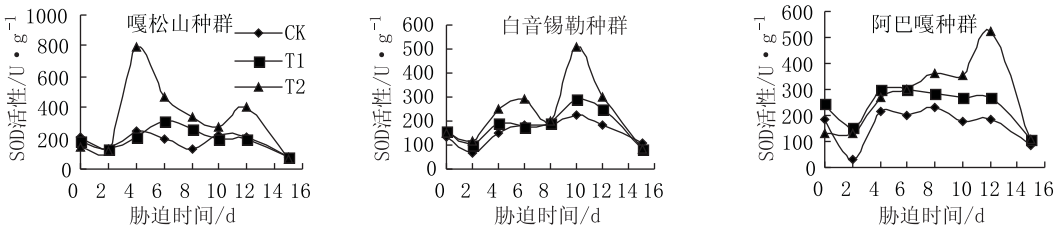

图 4 渗透胁迫对不同种群羊草叶片内超氧化物歧化酶(SOD)活性的影响

Figure 4 Effects of osmotic stress on leaf SOD activity of Leymus chinensis

由 SOD、POD 活性上升至最高的时间差异表明, SOD 比 POD 对渗透胁迫更敏感, 嘎松山种群在胁迫处理第 4 d 活性达到最大, 处理后期明显下降, 而 POD 活性处理末期仍较高。

2.5 渗透胁迫对不同种群羊草叶片内过氧化氢酶(CAT)活性的影响

CAT 能消除细胞内过多的 H_2O_2, 维持其在一个低水平,从而保护膜的结构。渗透胁迫下,3 个种群羊草叶片 CAT 活性均随胁迫强度的增强趋于增加, 重度胁迫变幅大于轻度胁迫。嘎松山种群和白音锡勒种群在重度胁迫前期 CAT 活性迅速增加, 分别在胁迫第 4 d 和第 6 d 达到最大, 活性为胁迫前的 7.2 倍和 3.4 倍,而后迅速下降,到 8 d 后下降减缓并趋于胁迫前;阿巴嘎种群在胁迫第 6 d 和第 12 d 分别出现两个峰值, 分别为胁迫前的 4.8 和 5.6 倍, 而后迅速下降并趋于胁迫前。

2.6 渗透胁迫对不同种群羊草叶片内丙二醛 (MDA) 含量的影响

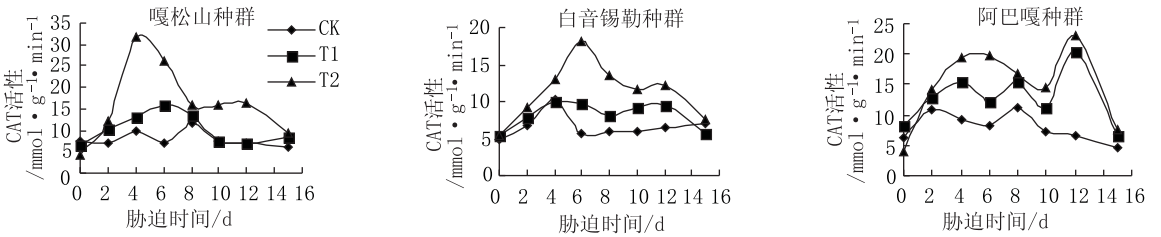

图 5 渗透胁迫对不同种群羊草叶片内过氧化氢酶(CAT)活性的影响

Figure 5 Effects of osmotic stress on leaf CAT activity of Leymus chinensis

MDA 是膜脂过氧化作用的主要产物之一，其含量可反映膜脂过氧化作用的程度。整个胁迫期间 3 个种群 MDA 含量均随渗透胁迫强度的增加趋于增加，说明渗透胁迫引起了膜脂过氧化作用，但 MDA 含量并非随胁迫时间的延长而持续增加，其间 MDA 含量有一个下降过程。MDA 含量最高值出现时间及 MDA 含量最大值在 3 个种群间存在差异，嘎松山种群重度胁迫第 4 d MDA 含量达到最大，为胁迫前的 10.4 倍，第 8 d 出现第二个峰值，MDA 含量为胁迫前的 7.9 倍，之后迅速下降，到第 12 d 与胁迫前接近，最后又开始增加；白音锡勒种群轻度胁迫下 MDA 增加幅度较大，第 4 d 达到最大值，第 8 d 又出现一个较小的峰值，重度胁迫下第 8 d 出现最大值，为胁迫前的 24.9 倍；阿巴嘎种群对轻度胁迫似乎不敏感，MDA 含量与对照相差不大，第 4 d 和第 10 d 出现两个较小的峰值，但重度胁迫导致 MDA 含量明显增加，第 8 d 出现最高值，为胁迫前的 10 倍左右。保护酶活性高的种群，其 MDA 含量较低，但也有例外。嘎松山种群的酶活性变化幅度及变化速度明显大于阿巴嘎种群，但整个胁迫期间每一测定时刻阿巴嘎种群羊草叶片 MDA 含量均小于其他两个种群，说明其膜受到的伤害较小，进一步揭示羊草抵御干旱胁迫的途径可能不止一条。

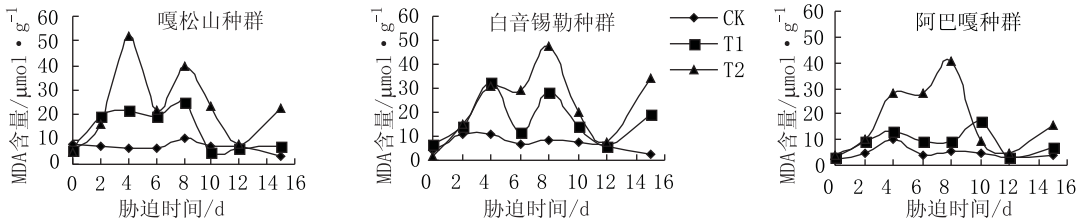

图 6　渗透胁迫对不同种群羊草叶片内丙二醛(MDA)含量的影响

Figure 6　Effects of osmotic stress on leaf MDA content of Leymus chinensis

3　讨论

3.1　羊草对渗透胁迫的反应

许多研究表明，植物受到水分胁迫会累积大量脯氨酸。本研究发现，在渗透胁迫条件下脯氨酸含量的变化是非常显著的，随着培养液渗透势的下降，脯氨酸含量增加。在相同处理中，同一种群羊草叶片含水量的最低值与脯氨酸含量的最大值到达的时间上基本一致，且脯氨酸含量与植物本身叶片含水量呈极显著负相关（$r = -0.716\,1$），这与汤章城等[21]的结果一致。关于脯氨酸积累与抗旱性之间的关系仍有争论。Singh[22] 等发现脯氨酸累积与抗旱性呈正相关，提出水分胁迫下脯氨酸累积能力可作为一项植物抗旱性的生理指标。Hanson 等[23]发现，水分胁迫下抗旱性弱的品种水分下降快，脯氨酸累积的速率也高，从而提出品种间脯氨酸累积的差异取决于水分胁迫下水分状况的变化。渗透胁迫下阿巴嘎种群羊草的水分状况较其它两个种群好，其脯氨酸的积累速度也较慢，表明阿巴嘎种群羊草较其它两个种群具有更强的保水能力。本文研究结果支持 Hanson 等[23]的结论。

对于干旱条件下 SOD、POD、CAT 活性的变化，不同的研究者以不同的植物为实验材料，所得结论不尽一致。高岩等[4] 发现旱生植物绵刺在渗透胁迫大于 −2.0 MPa 条件下，能维持较高的 SOD 活性，当渗透胁迫小于 −2.0 MPa 时，SOD 活性明显下降；沈惠娟[9] 对刺槐幼苗研究表明，渗透胁迫下 SOD、CAT 活性提高；王霞等[6] 报道，土壤水分胁迫下 8 种柽柳的 SOD 和 POD 活性在整个处理过程中先上升而后降低；蒋明义[10] 对水稻幼苗研究表明渗透势 −0.5 MPa 的胁迫条件下，SOD、POD 活性均升高。渗透势 −0.8MPa 时 SOD 活性先下降而后又上升；Dhinsa 等[24] 工作表明，胁迫条件下保护酶活性上升和下降与植物或品种的抗旱性强弱有关。本实验结果表明，渗透胁迫初期，随着胁迫强度的增加和胁迫时间的延长，保护酶系统具有积极的防御反应，消除自由基及活性氧的能力增强，SOD、POD、CAT 活性均呈上升趋势，MDA 含量增加缓慢，但当胁迫达到一定程度时，保护酶系统的保护能力下降，导致活性氧代谢失调，膜脂过氧化作用加剧，同时膜的损伤进一步加剧。MDA 含量的变化与 SOD、POD、CAT 活性增加有关。SOD、CAT 活性的升高与 MDA 含量的增加成正相关（r 分别为 0.345 9 和 0.671 5），说明酶清除自由基速率小于自由基积累速率，植物体内仍产生一部分过剩的自由基，从而引发了膜脂过氧化作用，致使膜脂过氧化的最终产物 MDA 积累，而 POD 活性的升高与 MDA 含量的增加相关不显著，表明渗透胁迫下羊草维持 SOD、POD、CAT 较高活性是其抗旱的生理基础之

一。

3.2 不同种群羊草耐旱性的差异

植物对干旱的反应取决于其生存的环境条件及水分胁迫的时间和强度[25], 很多植物对干旱表现出适应特征[26,27]。本文所研究的 3 个羊草种群分布在内蒙古境内经纬度、海拔高度、降水量、土壤条件、群落类型等存在差异的地区(表 1),嘎松山和白音锡勒种群地理距离较近,土壤含水量、经纬度、年降水量等都比较接近, 但嘎松山种群所处位置的海拔较高, 群落类型为相对湿润生境下的线叶菊 + 大针茅 + 羊草草原;阿巴嘎种群生长在典型草原与荒漠草原的过渡地带,年降水量、土壤含水量、土壤类型、群落特征等均与其它两个种群存在明显不同。实验表明, 3 个羊草种群对干旱胁迫的反应也明显不同。正常水分条件下,3 个种群含水量、脯氨酸含量、3 种保护酶活性差异不显著。干旱胁迫下,嘎松山种群羊草叶片含水量下降最大,脯氨酸积累量大,SOD 和 CAT 活性表现为前期上升快, 最大值出现时间早且数值最大, 说明保护酶系统对渗透胁迫的反应快;阿巴嘎种群羊草含水量下降小于白音锡勒种群和嘎松山种群,脯氨酸积累慢, 干旱胁迫初期, 酶活性变化慢, 最高值出现时间晚,但后期维持较高的 SOD 和 CAT 活性;白音锡勒种群胁迫前期脯氨酸积累量大, 而 SOD 和 CAT 活性变化幅度最小。保护酶活性高的种群, 其 MDA 含量较低,但也有例外。嘎松山种群的酶活性变化幅度及变化速度明显大于阿巴嘎种群,但整个胁迫期间每一测定时刻阿巴嘎种群羊草叶片 MDA 含量均小于其它两个种群,说明其膜受伤害程度较小。

值得一提的是,阿巴嘎种群羊草对渗透胁迫的适应性比白音锡勒种群和嘎松山种群强,这是阿巴嘎种群羊草长期适应降水少、蒸发强烈和土壤干旱而形成的综合反应。虽然白音锡勒种群和嘎松山种群地理距离较近,但因嘎松山海拔较高、相对冷湿,对渗透胁迫表现出某些特殊的适应性, 与白音锡勒种群有所不同。

参考文献:

[1] Bewley I D. Physiological aspects of desiccation tolerance[J]. *Ann Rew Plant Physol*, 1979, 30: 195 – 238.

[2] 姚云峰, 高 岩, 张汝民, 等 . 渗透胁迫对梭梭幼苗体内保护酶活性的影响及其抗旱性研究[J]. 干旱区资源与环境, 1997, 11(3): 71 – 74.

[3] 周瑞莲, 王 刚 . 水分胁迫下豌豆保护酶活力变化及脯氨酸积累在其抗旱中的作用[J]. 草业学报, 1997, 6(4): 39 – 43.

[4] 高 岩, 刘果厚, 王均喜, 等 . 渗透胁迫对棉刺(Potaninia mongolica Maxim.)幼苗体内保护酶活性的影响[J]. 干旱区资源与环境, 1999, 13(3): 89 – 93.

[5] 阎秀峰, 李 晶, 祖元刚 . 渗透胁迫对红松幼苗保护酶活性及脂质过氧化作用的影响[J]. 生态学报, 1999, 19(6): 850 – 854.

[6] 王 霞, 侯 平, 尹林克, 等 . 土壤水分胁迫对柽柳体内保护酶及膜脂过氧化的影响[J]. 干旱区研究, 2002, 19(3): 17 – 20.

[7] 李 明, 王根轩 . 干旱胁迫对甘草(Glycyrrhiza uralensis)幼苗保护酶活性及脂质过氧化的影响[J]. 生态学报, 2002, 22(4): 503 – 507.

[8] 陈世苹, 高玉葆, 梁 宇, 等 . 水分胁迫下内生真菌感染对黑麦草叶内保护酶系统活力的影响[J]. 应用与环境生物学报, 2001, 7(4): 348 – 354.

[9] 沈惠娟, 曾 斌, 李梅枝 . 渗透胁迫条件下多效唑对刺槐幼苗体内多胺、脯氨酸和保护酶系统的影响[J]. 植物生理学报, 1993, 19(1): 53 – 60.

[10] 蒋明义, 荆家海, 王韶唐 . 渗透胁迫对水稻幼苗膜脂过氧化及体内保护酶系统的影响[J]. 植物生理学报, 1991, 17(1): 80 – 84.

[11] 白永飞, 许志信, 李德新 . 羊草草原群落生物量季节动态研究[J]. 中国草地, 1994, (3): 1 – 5.

[12] 赵喜印 . 气象因子对羊草草场生产力的影响[J]. 中国草地, 1993, (6): 26 – 29.

[13] 陆静梅, 李建东 . 同种不同生态环境植物解剖结构比较研究[J]. 东北师大学报自然科学版, 1994, (3): 100 – 103.

[14] 陆静梅, 李建东, 胡阿林, 等 . 羊草种群生态和演化形态学特性的比较研究[J]. 应用生态学报, 1996, 7(1): 44 – 48.

[15] 任文伟, 钱 吉, 马 骏, 等 . 不同地理种群羊草在聚乙二醇胁迫下含水量和游离脯氨酸含量的比较[J]. 生态学报, 2000, 20(2): 349 – 352.

[16] 钱 吉, 任文伟, 郑师章 . 不同地理种群羊草苗期电导、电阻的比较研究[J]. 植物生态学报, 1997, 2(1): 38 – 43.

[17] 朱广廉 . 植物体内游离脯氨酸含量的测定[J]. 植物生理学通讯, 1983, (1): 35 – 37.

[18] 袁朝兴, 丁 静 . 水分胁迫对棉花叶片 IAA 含量、IAA 氧化酶和过氧化物酶的影响[J]. 植物生理学报, 1990, 16(2): 179 – 184.

[19] 刘祖祺, 张石城 . 植物抗性生理学[M]. 北京: 中国农业出版社, 1994.

[20] 李柏林, 梅慧生 . 燕麦叶片衰老与活性氧代谢的关系[J]. 植物生理学报, 1989, 15: 6 – 12.

[21] 汤章城, 吴亚华, 王育启, 等 . 高粱幼苗对干旱的反应及其适应能力[J]. 植物生态学与地植物学丛刊, 1984, 8(1): 15 – 24.

[22] Singh T N, Aspinall D, Paleg L G. Proline accumulation and varietal adaptability to drought in barley: a potential metabolic measure of drought resistance[J]. *Nature New Boil*, 1972, 236: 188 – 190.

[23] Hanson A D, Nelsen C E, Everson E H. Evaluation of free proline accumulation as an index of drought resistance using two contracting barley cultivars[J]. *Crop Sci*, 1977, 17: 720 – 726.

[24] Dhindsa RS, Dhindsa PP, Thorpe TA. Leaf senescence: Correlated with increased levels of membrane permeability and lipid peroxidation and decreased levels of superoxide dismutase and catalase[J]. *J Exp Bot*, 1981, 32: 93 – 97.

[25] Dale J E. The control of leaf expansion[J]. *Ann Rev Plant Physiol*, 1988, 39: 267 – 295.

[26] Levitt J. Responses of plants to environmental stresses[M]. Academic Press, New York, 1972.

[27] Iannucci A, Rascio A, Russo M, et al. Physiological responses to water stress following a conditioning period in berseem clover[J]. *Plant and Soil*, 2000, 223: 217 – 227.